

禾-豆混播草地种间竞争与共存

王 平¹, 周道玮^{2,*}, 张宝田³

(1. 东北师范大学城市与环境科学学院国家环境保护湿地生态与植被恢复重点实验室, 长春 130024;

2. 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 长春 130012; 3. 东北师范大学草地科学研究所植被生态科学教育部重点实验室, 长春 130024)

摘要:以羊草分别与沙打旺、兴安胡枝子、花苜蓿、紫花苜蓿、山野豌豆 5 种豆科牧草在混播数量比为 1:0、2:1、1:2、0:1 的条件下建立两物种混播草地,以相对产量、相对密度和相对产量总值为指标,比较各个混播草地中种间竞争的相对激烈程度;各个物种组合的种间竞争优势以及是否发生氮素资源分离;并探索不同禾-豆混播群落达到共存状态的可能途径。研究结果表明,各个禾-豆组合的相对产量总值分别在不同收获时期大于 1,禾草与豆科牧草的生态位发生了不同程度的分离。沙打旺和紫花苜蓿对羊草具有显著的竞争优势,即使其种内竞争大于种间竞争时,混生的羊草亦受到强烈的种间竞争压力。与此相反,羊草对兴安胡枝子、花苜蓿和山野豌豆具有种间竞争优势。刈割对竞争双方的优劣地位产生很大影响,减少强竞争力物种的混播比例,可促进混播物种双方均受益,形成共存格局。实验采用的相对密度指标在预测未来混播种群组成上比相对产量更为可行,并且具有维持低个体大小、高构件密度能力是竞争关系中忍耐型物种能够长期存在的可能原因之一。

关键词:种内竞争;种间竞争;相对产量;相对密度;相对产量总值

文章编号:1000-0933(2009)05-2560-08 中图分类号:Q143,Q945.17,Q948 文献标识码:A

Coexistence and inter-specific competition in grass-legume mixture

WANG Ping¹, ZHOU Dao-Wei^{2,*}, ZHANG Bao-Tian³

1 Key Laboratory of Wetland Ecology and Vegetation Restoration of National Environmental Protection, Northeast Normal University, Changchun 130024, China

2 Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Science, Changchun 130012, China

3 Institute of Grassland Science, Northeast Normal University; Key Laboratory of Vegetation Ecology, Ministry of Education, Changchun 130024, China
Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(5): 2560 ~ 2567.

Abstract: This research measured the relative intensity of inter-specific competition, competitive superiority and nitrogen resource separation in five grass-legume combinations: *Leymus chinensis*-*Astragalus adsurgens*; *L. chinensis*-*Lepedeza daurica*; *L. chinensis*-*Medicago ruthenica*; *L. chinensis*-*M. sativa* cv. *Aohan*; *L. chinensis*-*Vicia amoena* at four seeding ratios: 1:0, 2:1, 1:2, 0:1. Relative yield (RY), relative density (RD) and relative yield total (RYT) were used to determine competition performances and coexistence for different grass-legume mixtures. RYT of each combination was bigger than 1 at different times, indicating niche separation likely occurred between grass and legumes. Even though intra-specific competition intensity was bigger than inter-specific, *A. adsurgens* and *M. sativa* cv. *Aohan* had competitive superiority when in competition with *L. chinensis*. Conversely, *L. chinensis* showed competitive superiority when growing with *L. daurica*, *M. ruthenica*, or *V. amoena*. Defoliation significantly affected the competitive superiority of the dominant species. Reducing the proportion of high competitive species in seed mixtures could enhance the likelihood of coexistence. The RD used in this experiment is a better predictor than RY for community structure of grass-legume mixtures. The ability to maintain lower individual biomass with higher module density was one of the putative mechanisms for species coexistence in this study.

基金项目:国家重点基础研究发展规划资助项目(G2000018602);东北师范大学自然科学基金资助项目(20050401)

收稿日期:2008-02-13; 修订日期:2008-07-25

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhoudaowei@neigae.ac.cn

Key Words: intra-specific competition; inter-specific competition; relative yield; relative density; relative yield total

豆科牧草对于改善草地生态系统氮素营养平衡、促进草地动物蛋白质的形成具有非常重要的作用^[1,2]。利用豆科牧草补播改良天然草地或建立人工混播草地,可明显提高草地质量和/或产量^[3,4]。尽管禾-豆混播草地表现出众多优越性^[5,6],但这种优越性能否在生产实践中持续存在,是禾-豆混播草地具备优良生产性能的基础。禾草和豆科牧草在利用过程中往往出现一方逐渐消褪,一方逐渐占据优势的现象。

群落中物种的存在和消失,与种间关系密切相关,各物种对可利用资源的竞争能力和利用程度决定着它们在群落中的发展命运,种间竞争在所难免。生态位理论认为生态位分离是物种实现共存的一条途径。当豆科牧草以固氮作用获得额外氮素资源时,混播草地物种间不存在排斥现象^[7]。由于禾草与豆科牧草间存在着对氮元素的竞争权衡,当土壤氮含量通过氮循环过程达到禾草与豆科牧草各自竞争优势平衡的水平时,共存由此产生。多年来,许多研究者均意识到这种权衡的重要性^[8~11]。

然而,并不是所有的禾-豆组合都会产生氮素资源分离,并且禾草与豆科牧草之间除了争夺营养,还存在着水、光以及氧气、二氧化碳和空间等方面的竞争^[12],多维的环境因子引起多维的竞争过程。同样地,也并不是禾草与豆科牧草间所有的竞争过程都存在着类似氮素的竞争权衡。某些研究认为,具有相似或相近竞争能力的物种能够共存^[13,14],环境营养条件和外界干扰(如放牧和割草)都有利于物种形成相似的竞争力而达到共存。并且由于克隆生长,植物表现出空间的集群分布,集群降低了种间接触程度,也因此降低了种间竞争发生的几率。当一个物种生长越聚集,其种间竞争强度就越低,而种内竞争强度越大。对所有竞争者而言,当种内竞争大于种间竞争时,无需生态位分离,共存条件也可以满足^[15]。

本文研究羊草分别与几种豆科牧草混播时的竞争效果和竞争结果,研究当这两类物种混播时,其种内竞争和种间竞争的相对激烈程度;种间竞争优势以及根据相对产量总值(RYT)判断是否发生了资源分离,并探索不同禾-豆混播群落达到共存状态的可能途径。植物竞争可以改变群落的组成结构,但另一方面又稳定其结构^[16,17]。无论是种内竞争还是种间竞争,对植物的影响首先表现在生物量上,即竞争效果(effect of competition),并通过改变其存活率和生育力最终影响其密度,即竞争结果(outcome of competition)^[18]。本文对竞争的测量主要体现在相对产量(RY)和相对密度(RD)指标的变化上^[16]。

1 材料与方法

1.1 实验地点

实验地位于吉林省长岭县长春绿源公司草场(东经 123°51'02",北纬 44°12'11")。实验小区所处地段原为天然草地,1997 年开垦为农田,后弃耕成为撂荒地。植被主要包括芦苇(*Phragmites communis*)、羊草(*Leymus chinensis*)、苦荬菜(*Ixeris denticulata*)、刺藜(*Chenopodium aristatum*)、虎尾草(*Chloris virgata*)、狗尾草(*Setaria viridis*)、猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)、野稗(*Echinochloa crusgalli*)、苍耳(*Xanthium strumarium*)等。土壤有机质含量 4.22%,全氮、全磷量分别为 1.20、0.76 mg·g⁻¹,有效氮、有效磷分别为 69.25、4.55 μg·g⁻¹,土壤 pH 值为 8.36,土壤浸提液电导率 168.30 μs·cm⁻¹(1:1 水土比)。此地区年均温 4.6~6.4℃,年均降水量 350~500mm(依据 1980~2000 年气象数据)。实验期间,2004 年 4~9 月份的降雨总量为 315mm,低于 20a 均值,2005 年为 466mm,多于 20a 平均值。

1.2 实验小区

羊草(*L. chinensis*)分别和沙打旺(*Astragalus adsurgens*)、兴安胡枝子(*Lespedeza daurica*)、花苜蓿(*Medicago ruthenica*)、紫花苜蓿(*Medicago sativa* cv. Aohan)、山野豌豆(*Vicia amoena*)5 种豆科牧草建立两物种混播草地。采用置换系列,混播处理为羊草单播地 G;豆科牧草单播地 L;2:1 禾/豆数量比混播地 GL,和 1:2 禾/豆数量比混播地 LG。所有小区总密度为 900 株/m²,浓硫酸处理打破豆科种子硬实,根据种子净度及发芽率确定每物种单播和混播区的播种量。混合播种方式,即每行均匀播种羊草与豆科牧草,行距 15cm。

小区面积 2×5m²,4 次重复,裂区排列,主处理为物种组合,副处理为混播比例。每种禾-豆组合有 16 个

小区,共计 80 个小区。2004 年 6 月 29 日至 7 月 5 日整理实验小区。去除地面植被、深翻 30cm 内土层、平整地面。2004 年 7 月 8 日播种。播后降雨 59.5mm,出苗状态良好。7 月 19 日、8 月 4 日人工除杂草两次。2005 年各小区植被正常返青,除刈割收获外,不进行任何管理。

1.3 取样时间和样品处理

2004 年 9 月 12 日、2005 年 6 月 18 和 8 月 28 日收获牧草,其中 2004 年 9 月收获的样方不再继续次年的取样。2005 年 8 月是在 6 月刈割的基础上进行收获。各小区取样面积 $50 \times 50 \text{cm}^2$,留茬高度 5~8cm。收获样品按羊草和豆科牧草分别计数分蘖数和分枝数(所有级分枝数总和),置于 65°C 烘箱至恒重后记录各组成物种干重。

1.4 数据处理与分析

1.4.1 相对产量(RY)按下列公式计算^[19]:

$$\text{禾草相对产量} \quad RY_g = Y_{gl} / (pY_g)$$

$$\text{豆科牧草相对产量} \quad RY_l = Y_{lg} / (qY_l)$$

1.4.2 相对密度(RD)按下列公式计算:

$$\text{禾草相对密度} \quad RD_g = D_{gl} / (pD_g)$$

$$\text{豆科牧草相对密度} \quad RD_l = D_{lg} / (qD_l)$$

式中, Y_{gl} 和 D_{gl} 是在混播条件下禾草的单位面积产量和分蘖数, Y_g 和 D_g 是单播条件下禾草的单位面积产量和分蘖数, p 是禾草在混播地中的播种比例。 Y_{lg} 和 D_{lg} 是混播条件下豆科牧草的单位面积产量和分枝数, Y_l 和 D_l 是单播条件下豆科牧草的单位面积产量和分枝数, q 是豆科牧草在混播地中的播种比例。

$RY_g = 1$ 表明禾草的种内竞争和与豆科牧草的种间竞争相似; $RY_g > 1$ 表明禾草的种内竞争大于其种间竞争; $RY_g < 1$ 表明种间竞争要大于种内竞争^[20]。 $RD_g = 1$ 表明种内竞争和与豆科牧草的种间竞争对禾草种群数量影响相似; $RD_g > 1$ 表明禾草在与豆科牧草混播时扩大了自己的种群; $RD_g < 1$ 时,表明豆科牧草的存在限制了禾草种群数量的扩展。 RY_l 和 RD_l 同样如此。将 RY 值和 RD 值分别按照 Williams & McCarthy 的模式图表达^[20](图 1),判断各个物种在混播地中的竞争优势以及随时间变化动态,详细描述见图 1。

1.4.3 相对产量总值(RYT)按下列公式计算^[19]:

$$RYT = pRY_g + qRY_l$$

其中 p 、 q 分别是禾草和豆科牧草在混播地中的比例。当 $RYT = 1$,表明两物种竞争相同的资源;当 $RYT > 1$ 表明两物种在一定程度上避免了部分竞争,发生了某种生态位分离;当 $RYT < 1$ 时,表明两物种间存在激烈的资源竞争^[20]。

数据分析采用 SPSS11.5。 t 检验法分别比较 RY 、 RD 和 RYT 与 1 之间的差异显著性,检验水平 $P = 0.05$ 。

2 结果

2.1 相对产量和相对密度

羊草-沙打旺、羊草-紫花苜蓿组合中的 RY_l 和 RD_l 值显著高于 RY_g 和 RD_g ,其它组合表现为 RY_g 和 RD_g 较高(图 2)。

羊草-沙打旺混播草地中, RY_l 和 RD_l 仅在第一次收获时显著大于 1;当羊草混播比例低时, RY_g 和 RD_g 在 3 次收获中均显著低于 1,当羊草比例高时, RY_g 和 RD_g 与 1 无显著差别(图 2a,b)。羊草和紫花苜蓿混播时,当羊草混播比例低时,第 3 次收获的 RY_l 显著低于 1 而 RD_l 显著高于 1,大部分 RY_g 和 RD_g 显著低于 1;当羊草比例高时,除 RY_l 在第 3 次收获时与 1 无差别外,其余 RY_l 和 RD_l 均显著高于 1,羊草的 RY_g 和 RD_g 在第 3 次收获时显著低于 1(图 2g,h)。

羊草-兴安胡枝子组合中, RY_l 和 RD_l 大部分小于 1,尤其当羊草比例高时, RY_l 和 RD_l 值一直持续在 0.5 以下;与此相反, RY_g 和 RD_g 值大部分显著高于 1(图 2c,d)。羊草-花苜蓿混播地,当羊草混播比例低时, RY_g 和 RY_l 在播种当年显著高于和低于 1,次年与 1 差异不显著, RD_g 和 RD_l 也由与 1 差异显著逐渐与 1 靠拢;当羊草

比例高时, RY_i 在第1、3次收获中显著低于1, RD_i 始终与1无显著差别, RY_g 和 RD_g 虽然在第2年高于1,但未达到显著水平(图2e,f)。羊草与山野豌豆混播时,无论是 RY_i 还是 RD_i 值,均在两种混播比例下表现出相似的变化,并且仅在8月份收获时显著低于1; RY_g 和 RD_g 值只在羊草比例低时于次年收获中显著高于1(图2i,j)。

当羊草与沙打旺、紫花苜蓿混播时, RY 和 RD 值均集中在近Y轴一侧。豆科牧草表现出极强的竞争优势,并且豆科牧草的混播比例越高,对羊草的抑制作用越强。双方均能受益的区域几乎为空白(图3a,b,g,h)。当羊草与兴安胡枝子、花苜蓿、山野豌豆混播时, RY 和 RD 值集中于近X轴一侧,羊草表现出相对高的竞争优势,并且某些点分布在双方受益的区域内(图3c,d,e,f,i,j)。

2.2 相对产量总值(RYT)

除紫花苜蓿混播地外,羊草与其它豆科牧草混播地 RYT 在不同收获时间显著高于1(图4)。羊草-沙打旺混播地在建植当年的相对产量总值大于1,2005年两种比例混播地的 RYT 与1没有显著差异。羊草-兴安胡枝子LG混播地 RYT 值始终等于1,GL混播地的 RYT 值在2005年收获再生草时显著大于1。羊草-花苜蓿LG混播地 RYT 始终等于1,而GL混播地始终大于1。羊草-紫花苜蓿两种比例混播地在前两次收获时均等于1,而在第3次收获时显著小于1。羊草-山野豌豆GL混播地 RYT 值在前期大于1,至第3次收获时等于1,LG混播地 RYT 值始终和1无显著差别(图4)。

3 讨论

共存与各个物种的生态位需求(如资源分离)和其相对竞争能力有关^[22,23]。当豆科牧草以共生固氮法获得额外资源时^[24],某些禾-豆混播组合 RYT 大于1(图4),豆科牧草与禾草的生态位发生了不同程度的分离^[25],有利于禾草与豆科牧草在群落中的共存。此外,禾草和豆科牧草常被认为是不同的功能群,前者倾向于受到氮素的限制,后者因与固氮菌共生,倾向于受到磷的限制。在相对集中的小尺度空间斑块上,这两个物种可依赖局部的资源浓度比率而达到共存状态(资源比率假说)^[26]。

然而,有实验证明天然草原上所有物种均受到单一资源——氮的限制^[27],禾草和豆科牧草对氮的需求是相同的。竞争理论认为,对于资源需求相似的物种,当种内竞争强度大于种间竞争时,也能够形成共存^[13,14]。此观点是建立在种内竞争一定会强于种间竞争的基础上,即同种个体在资源需求上比异种个体更为相似^[13]。这种共存理论的前提不是说单个物种的种内竞争大于种间竞争即可,必须是竞争双方均满足种内竞争大于或等于种间竞争。

当沙打旺和紫花苜蓿的种内竞争大于种间竞争时,与之混生的羊草遭受着强烈的种间竞争,羊草混播比例越低,种间竞争产生的抑制作用越强烈, RY_g 和 RD_g 值始终小于0.5(图2a,b,g,h)。物种的竞争能力与其固

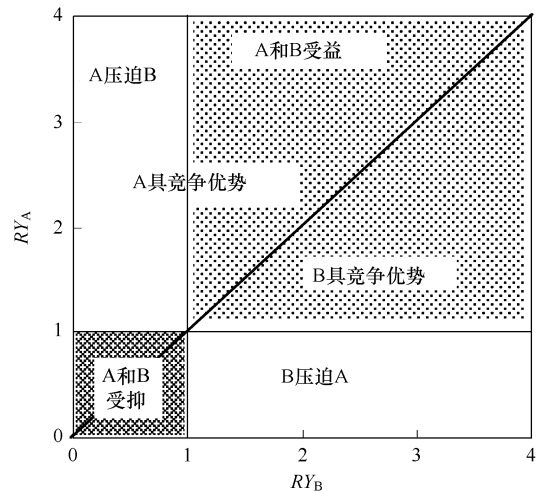


图1 两物种竞争实验结果模式图

Fig. 1 Graphic representation of all possible outcomes of a competition experiment between two species

对角线上部区域表示物种A具有竞争优势,对角线下部区域表示物种B具有竞争优势 The diagonal reference line denotes the areas of the graph in which species A has a competitive advantage over B (area above the line) and where B has a competitive advantage over A (below the line)

▨区域表示物种A和B均在混播条件下比在单播条件下生长好,▩区域表示物种A和B均在混播条件下生长受到抑制。Y轴与 $RY_B = 1$ 之间的空白区域代表物种B受到限制,物种A具竞争优势,X轴与 $RY_A = 1$ 之间的空白区域代表物种A受到限制,物种B具有竞争优势^[20]; ▨ indicates both species A and B doing better in mixture than they did in monoculture; ▩ indicates both species A and B are suppressed in mixture; The area defined to the right by $RY_B = 1$ to the Y-axis is an area where species B is reduced in competition but species A is doing better in mixture, so A has a clear advantage over B; The area defined on top by $RY_A = 1$ to the X-axis is where species B is doing better in mixture and is suppressing A^[20]

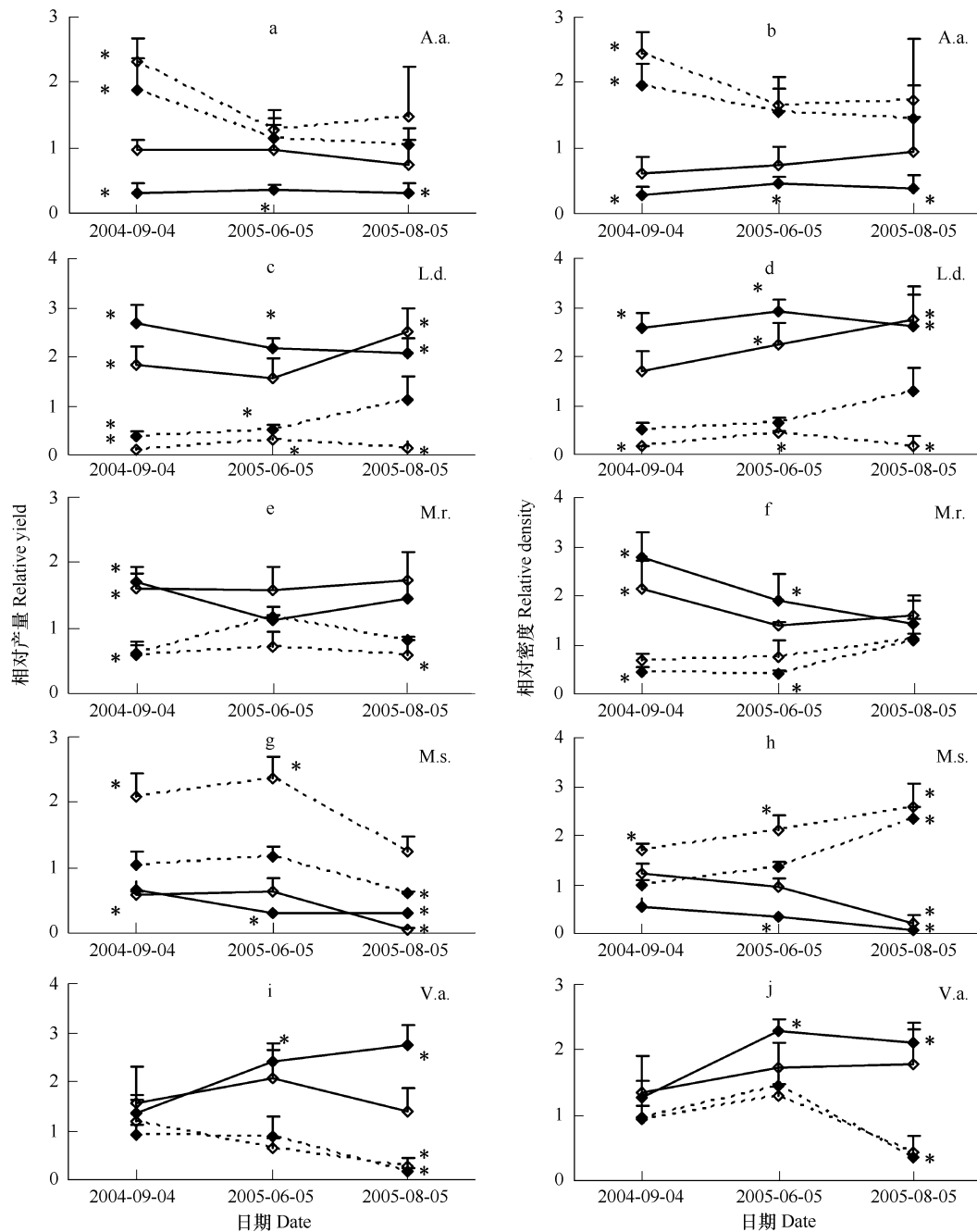


图2 1:2 禾/豆比混播地(◆)和2:1 禾/豆比混播地(◇)中羊草(实线)与豆科牧草(虚线)的相对产量RY(左)和相对密度RD(右)图
Fig. 2 The Relative Yield (left) and Relative Density (right) of *L. chinensis* (solid line) and legume (dashed) in LG (◆) and GL (◇) mixture at Sep-04, Jun-05 and Aug-05

A. a. : 沙打旺, L. d. : 兴安胡枝子, M. r. : 花苜蓿, M. s. : 紫花苜蓿, V. a. : 山野豌豆; 数据表示为均值 + 标准误; * 表示与 1 有显著差异 ($P = 0.05$) A. a. : *A. adsurgens*, L. d. : *L. daurica*, M. r. : *M. ruthenica*, M. s. : *M. sativa*, V. a. : *V. amoena*. Data were presented as mean + 1.0 se; * s represent significant difference between the value and 1 ($P = 0.05$)

有的形态和生理特征密切相关^[28]。沙打旺和紫花苜蓿生长迅速^[29], 捕获资源(诸如光、空间、水分、营养等)能力强于混生的羊草, 这种对资源获取能力的差异在竞争过程中被保留, 并因植物生长与获取资源之间的正反馈作用而逐渐被放大^[30~32]。种内竞争和种间竞争的相对激烈程度, 不仅与物种本身的竞争能力有关, 也与群落密度和物种所占比例相关^[19]。对于沙打旺、紫花苜蓿这类生长迅速、尤其是苗期生长迅速的豆科牧草来说, 在建植人工混播草地时, 降低其混播比例有助于形成禾、豆双方的种内竞争强度维持在种间竞争强度之

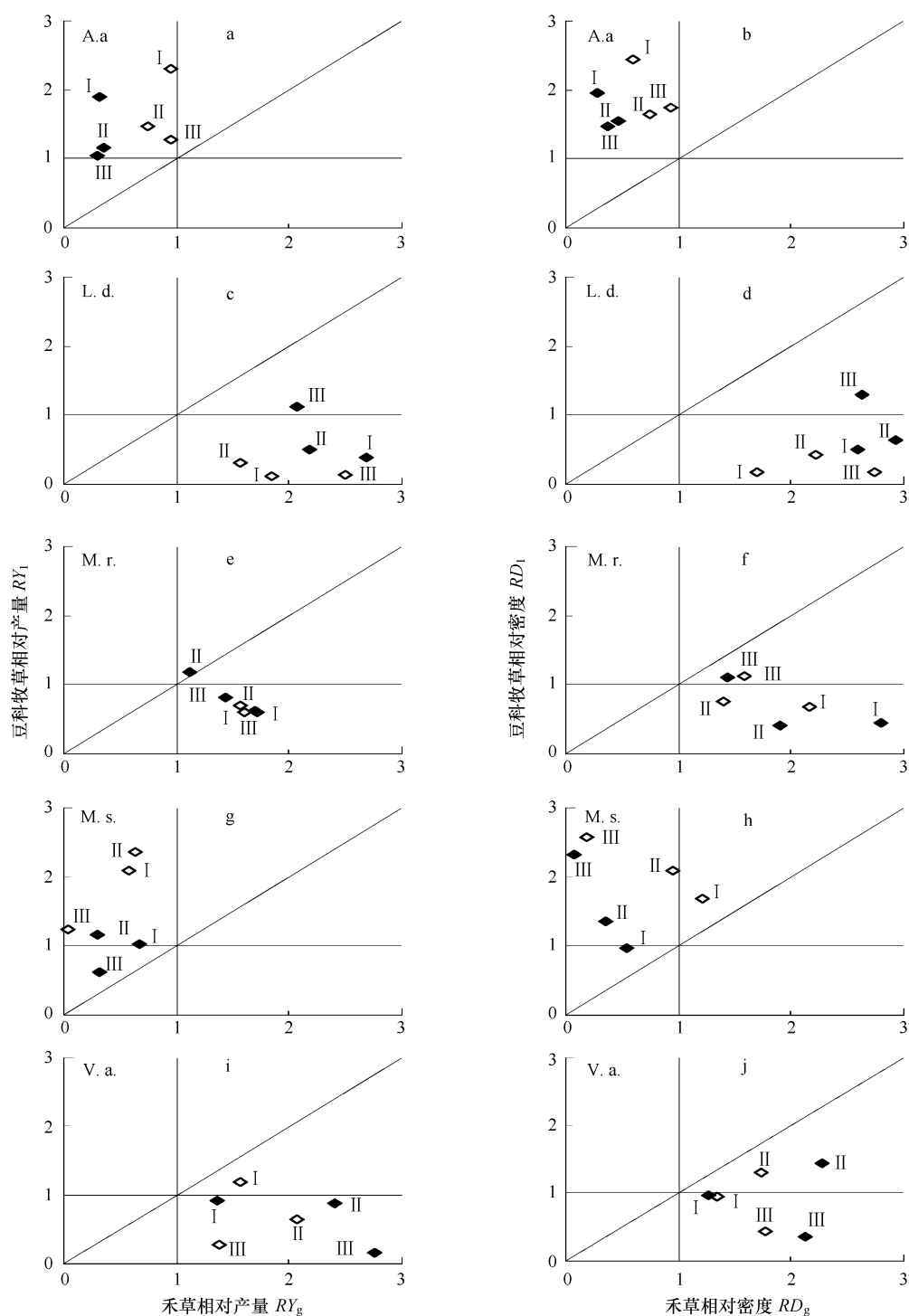


图3 1:2 禾/豆比混播地(◆,粗体字母)和2:1 禾/豆比混播地(◇,斜体字母)中羊草(X轴)与豆科牧草(Y轴)的相对产量RY(左)和相对密度RD(右)在2004年9月(I)、2005年6月(II)和2005年8月(III)收获时的分布图

Fig. 3 The distribution of Relative Yield (left) and Relative Density (right) of *L. chinensis* and legume in LG (◆, bold letters) and GL (◇, italic letters) mixture at Sep-04 (I), Jun-05 (II) and Aug-05 (III)

A. a.: 沙打旺, L. d.: 兴安胡枝子, M. r.: 花苜蓿, M. s.: 紫花苜蓿, V. a.: 山野豌豆; 各区域代表含义详见图1 A. a.: *A. adsurgens*, L. d.: *L. daurica*, M. r.: *M. ruthenica*, M. s.: *M. sativa*, V. a.: *V. amoena*; The detail meanings of areas were explained in Figure 1

上。与此相反,羊草对兴安胡枝子、花苜蓿和山野豌豆产生强烈的种间竞争(图2c,d,e,f,i,j),适当降低羊草的混播比例,利于这些混播组合形成共存局面。

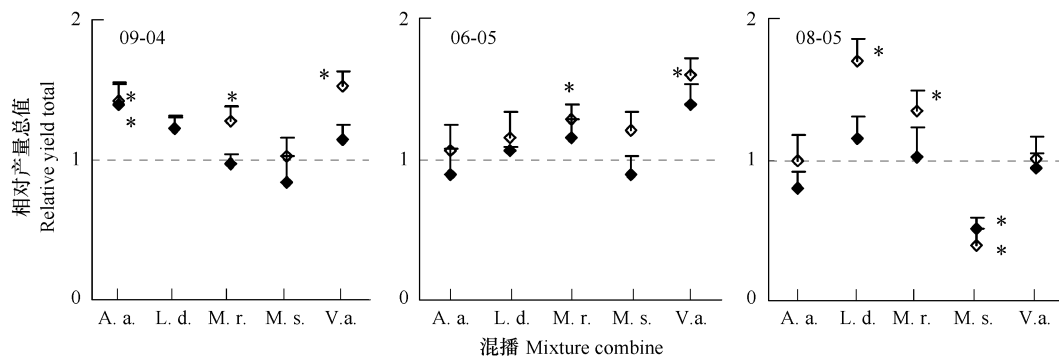


图4 禾豆比 1:2 (◆) 和禾豆比 2:1 混播地 (◇) 在 2004-9、2005-6 和 2005-8 收获时的相对产量总值 (RYT)

Fig. 4 The Relative Yield Total (RYT) of grass/legume = 1:2 (◆) and grass/legume = 2:1 mixture (◇) at Sep-04, Jun-05 and Aug-05

数据表示为均值 + 标准误; * 表示与 1 有显著差异 ($P = 0.05$) Data were presented as mean + 1.0se; * represents significant difference between value and 1 at $P = 0.05$ level

竞争研究涉及到竞争效果和竞争结果^[33,34]。前者是指竞争对植物产量的影响,常以单株(或面积)产量表达,后者则涉及物种组成变化,以植物密度表示^[35]。竞争结果的研究对草地的长期发展尤其重要,因为草地的可持续发展与利用依赖于植物种群的动态变化。如果说相对产量是物种对已占有资源量的评价,那么相对密度则可理解为物种对资源潜在的占有能力。羊草-兴安胡枝子 LG 混生群落中,虽然兴安胡枝子产量受到强烈的抑制,但 RD_i 却与 1 无显著差异(图 2c,d)。正是由于胡枝子种群具有这种维持构件种群数量的能力,使其最终在生长适宜时期(6~8 月份的雨季)能够在现有数量种群的基础上迅速积累产量, RY_i 在第 3 次收获时快速上升于 1。这种在竞争压力下,以牺牲个体大小为代价来换取构件种群数量的稳定或增加,具有维持低个体大小、高构件密度的能力可能是竞争关系中忍耐型物种能够长期存在的原因,也是干旱、半干旱地区物种适应旱季和雨季环境条件的一种生存策略。同时表明,相对密度比相对产量在预测未来混播种群组成上更为可行。

虽然竞争可以理解为植物以牺牲其它个体为代价,从而获得有限资源进行生长这样一个简单的概念^[31],但群落中的植物却是以各种复杂的和多维的方式相互影响,有利与不利效果同时存在。所观察和测量的竞争结果常常是所有相关因子综合影响和作用的净结果。这种结果通常可简单分为三大类:一是双方均受到不同程度的抑制;二是一方受益,而另一方被抑制;三是双方均受益。禾草和豆科牧草在混播草地中处于受益还是受抑状态很大程度上决定于其初始混播比例。适当减少相对竞争力强的物种的混播比例,有利于促进 RY 和 RD 向双方均受益的区域移动,如羊草与沙打旺、紫花苜蓿的 GL 混播草地,羊草与兴安胡枝子、花苜蓿、山野豌豆的 LG 混播草地逐渐显现出混播优势(图 3)。同时人为干扰(如刈割)对竞争双方的竞争优势产生很大影响。刈割有利于减少沙打旺对羊草的抑制作用,却无法阻止紫花苜蓿强烈的种间竞争;刈割提高了兴安胡枝子、花苜蓿对羊草的竞争能力,却降低了山野豌豆在混播草地中的表现。了解物种在不同群落中对人为干扰的反应,有助于减少竞争者的“高压”统治,建立促进物种平衡或共存的管理措施。

References:

- [1] Russelle M P. Nitrogen cycling in pasture and range. *Journal of Production Agriculture*, 1992, 5:13–23.
- [2] Chang S H, Hou F J, Yu Y W. Vegetation and soil characteristic of three forage legume pastures on the Loess Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(5):932–937.
- [3] Liu H L, Li X L, Liang Y M. Effects of raising soil fertilities by planting different forage species on newly-built terrence land on China loess hilly regions. *Acta Bottonica Boreali-Occidentalia Sinica*, 1998, 18(2):287–291.
- [4] Wang P, Wang T H, Zhou D W. The productivity of grass-legume mixture in Songnen area of China. *Science Paper Online*, 2007, 2(2):121–128.
- [5] Li Y Z, Redmann R E, Zhu T C. Nitrogen fixation in *Leymus chinensis* grassland in Northeast China. *Acta Agerstia Sinica*, 2002, 10(3):164–

- 166.
- [6] Yu Y W, Xu Z, Miao J X, *et al.* The growing characteristics of perennial ryegrass (*Lolium perenne*) and white clover (*Trifolium repens*) and their coexisted behave performance in mixed pasture. *Acta Agerstia Sinica*, 2002, 11(3):34—39.
- [7] de Wit C T, Tow P G, Ennik G C. Competition between legumes and Grasses. *Agricultural Research Reports* 687, Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation, 1966.
- [8] Begon M, Harper J L, Townsend C R. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Boston: Blackwell Scientific Publications, 1996.
- [9] Harper J L. *Population biology of plants*. Academic Press Ltd., London, England, 1977.
- [10] Turkington R, Jolliffe P A. Interference in *Trifolium repens*-*Lolium perenne* mixtures: short- and long- term relationships. *Journal of Ecology*, 1996, 84:563—571.
- [11] Turkington R, Harper J L. The growth distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. 1. Ordination, pattern and contact. *Journal of Ecology*, 1979, 67:201—281.
- [12] Haynes R J. Competitive aspects of the grass-legume association. *Advances in Agronomy*, 1980, 33:227—261.
- [13] MacArthur R, Levins R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, 1967, 101: 377—385.
- [14] Goldberg D E, Barton A M. Patterns and consequences of interspecific competition in natural communities: a review of field experiments with plants. *American Naturalist*, 1992, 139: 771—801.
- [15] Shmida A, Ellner S. Coexistence of plant species with similar niches. *Vegetation*, 1984, 58:29—55.
- [16] Silvertown J, Charlesworth D. *Introduction of Plant Population Biology*, Fourth Edition. Oxford: Blackwell Publishing, 2001.
- [17] Yang Y F, Fu L Q, Zhu L. An analysis on number growth and decline of populations and the interaction of *Lolium perenne* and *Trifolium repens* in middle mountain mixture pasture in subtropical region of China. *Acta Agerstia Sinica*, 1995, 3(2):103—111.
- [18] Tow P G, Lazenby A. Competition and succession in pastures- some concepts and questions. In: Tow, P. G. and Lazenby, A. (eds.) *Competition and Succession in Pastures*. CABI Publishing Wallingford, UK. 2001, 1—13.
- [19] Fowler N. Competition and coexistence in a North Carolina grassland: III. mixtures of component species. *Journal of Ecology*, 1982, 70:77—92.
- [20] Williams A C, McCarthy B C. A new index of interspecific competition for replacement and additive designs. *Ecological Research*, 2001, 16:29—40.
- [21] Silvertown J W, Lovett Doust J. *Introduction to Plant Population Biology*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1993.
- [22] Aarssen L W. Ecological combining ability and competitive ability in plants: toward a general evolutionary theory of coexistence in systems of competition. *American Naturalist*, 1983, 122, 707—731.
- [23] Aarssen L W. Competitive ability and species coexistence: a 'plant's-eye' view. *Oikos*, 1989, 56, 386—401.
- [24] Pan J W, Gao Y G. The role of nitrogen fixation of legume herbage in mixture pasture. *Grassland of China*, 1994, (6):64—69.
- [25] Wit C T de, Bergh J P. van den. Competition between herbage plants. *Netherlands Journal of Agricultural Science*, 1965, 13:212—221.
- [26] Tilman D. *Resource Competition and Community Structure*. New Jersey: Princeton University Press, 1982.
- [27] Wedin D A, Tilman D. Competition among grasses along a nitrogen gradient: initial conditions and mechanisms of competition. *Ecological Monographs*, 1993, 63:199—229.
- [28] Goldberg D E. Competitive Ability: Definitions, Contingency and Correlated Traits. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 1996, 351 (1345): 1377—1385.
- [29] Xu B Z, Shang L, Li F M. Response of *Medicago sativa* and *Astragalus adsurgens* seedlings growth and water use to soil moisture regime. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16(12):2328—2332.
- [30] Grime J P. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Chichester: John Wiley & Sons, 1979.
- [31] Begon M, Harper J L, Townsend C R. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Boston: Blackwell Scientific Publications, 1996.
- [32] Keddy P. Competition hierarchies and centrifugal organization in plant communities. In: Grace J B and Tilman D eds. *Perspectives on Plant Competition*. New York: Academic Press, 1990. 265—289.
- [33] Grace J B. On the measurement of plant competition intensity. *Ecology*, 1995, 76(1):305—308.
- [34] Weigelt A, Jolleffe P. Indices of plant competition. *Journal of Ecology*, 2003, 91:707—720.
- [35] Gibson D J, Connolly J, Harnett C D, *et al.* Designs for greenhouse studies of interactions between plants. *Journal of Ecology*, 1999, 87:1—16.

参考文献:

- [2] 常生华, 侯扶江, 于应文. 黄土丘陵沟壑区三种豆科人工草地的植被与土壤特征. *生态学报*, 2004, 24(5):932~937.
- [3] 刘洪岭, 李香兰, 梁一民. 禾本科及豆科牧草对黄土丘陵区台田土壤培肥效果的比较研究. *西北植物学报*, 1998, 18(2):287~291.
- [4] 王平, 王天慧, 周道玮. 松嫩地区禾-豆混播草地生产力研究. *中国科技论文在线*, 2007, 2(2): 121~128.
- [5] 李玉中, Redmann R E, 祝廷成. 羊草草原豆科牧草生物固氮量研究. *草地学报*, 2002, 10(3):164~166.
- [6] 于应文, 徐震, 苗建勋等. 混播草地中多年生黑麦草与白三叶的生长特性及其共存表现. *草业学报*, 2002, 11(3):34~39.
- [17] 杨允菲, 傅林谦, 朱琳. 亚热带中山黑麦草与白三叶混播草地种群数量消长及相互作用的分析. *草地学报*, 1995, 3(2):103~111.
- [24] 樊江文, 高永革. 混播草地中豆科牧草的固氮作用. *中国草地*, 1994, (6):64~69.
- [29] 徐炳成, 山仑, 李凤民. 苜蓿与沙打旺苗期生长和水分利用对土壤水分变化的反应. *应用生态学报*, 2005, 16(12):2328~2332.