

DOI: 10.5846/stxb201803190539

张馨月, 杜峰, 潘天辉, 张贇贇, 周敏. 土壤水分变化对黄土丘陵区撂荒群落共存种竞争的影响. 生态学报, 2019, 39(3): - .  
Zhang X Y, Du F, Pan T H, Zhang Y Y, Zhou M. Effects of soil moisture variation on competition among co-existing species in old-field communities of the Loess Hilly Region. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(3): - .

# 土壤水分变化对黄土丘陵区撂荒群落共存种竞争的影响

张馨月<sup>1</sup>, 杜峰<sup>1,2,\*</sup>, 潘天辉<sup>1</sup>, 张贇贇<sup>1</sup>, 周敏<sup>1</sup>

<sup>1</sup> 西北农林科技大学, 杨凌 712100

<sup>2</sup> 中国科学院水利部水土保持研究所, 杨凌 712100

**摘要:** 群落共存种对限制性资源的竞争响应是群落组建、维持与演替的重要影响因素。以黄土丘陵区撂荒群落共存种为研究对象, 研究不同水分条件下的竞争响应差异, 以期揭示生境变化时群落演替的植物竞争机理。试验设土壤水分与混植密度两个处理, 其中混植密度采用 CDS (Community density series) 法, 含 3 个密度水平 (衡水试验为 3、12、21 株/m<sup>2</sup>, 变水试验为 5、20、35 株/m<sup>2</sup>); 土壤水分设衡水 (高 (75% FC)、中 (60% FC)、低 (45% FC) 3 个水平) 与变水 (由高水 (75% FC) 经 50 d 持续干旱至低水 (45% FC)) 两种处理。根据共存种株高的阶段性生长与其在群落中的相对生物量等生长表现, 在 CDS 法基础上扩展并测算了生长变化量、相对生物量和相对增长率等指标。据此, 研究竞争效应和水分胁迫效应的相对影响, 共存种相对竞争能力和竞争等级对土壤水分变化的响应, 及高水期因竞争引起的个体大小不对称性与低水期死亡率的关系。结果表明: 1) 不同水分多种混植共存条件下, 竞争效应对多数共存种在群落中的生长表现较水分胁迫效应影响更大; 以相对生物量为指标的竞争的群落效应 (4.30±0.49) 较水分胁迫的群落效应 (-23.56±20.38) 大, 且二者累加效应 (4.76±0.4) 大于二者单项效应之和 (-19.26±20.48), 即竞争+水分胁迫对多种共存群落具有协同效应。2) 当水分条件发生变化时, 群落共存种的竞争等级并不完全相同 ( $P>0.05$ ), 相应的会发生变化, 且水分差别越大, 共存种竞争等级的差别也越大; 高水条件下群落共存种竞争所引起的群落效应最大 (4.84±0.23), 部分支持最大生长率理论, 即限制性资源水平越高, 群落共存种竞争越激烈。3) 变水试验中, 10 种群落共存种在高水期因竞争引起的个体大小差异与低水期的死亡率呈正相关关系 ( $P=0.015, r^2=0.801$ ), 根据资源动态两阶段假说, 说明试验条件下群落共存种竞争是群落组建的重要因素。

**关键词:** 撂荒群落; 竞争强度; 竞争等级; 土壤水分; 生长差异; 死亡率

## Effects of soil moisture variation on competition among co-existing species in old-field communities of the Loess Hilly Region

ZHANG Xinyue<sup>1</sup>, DU Feng<sup>1,2,\*</sup>, PAN tianhui<sup>1</sup>, ZHANG yunyun<sup>1</sup>, ZHOU min<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Northwest A&F University, Yangling 712100, China

<sup>2</sup> Institute of soil and water conservation, Chinese Academy of Sciences, Yangling 712100, China

**Abstract:** The competitive response of co-existing species in a community to limited resources is an important determining factor responsible for community formation, maintenance, and succession. To reveal the plant competition mechanisms of community succession owing to habitat change, we studied the competition responses of co-existing species in old-field communities of the Loess Hilly Region under various water conditions. The experiment was carried out using a change of two factor, soil moisture, and planting density. There were two treatments of soil moisture, including invariant and changed

基金项目: 国家重点研发计划项目 (2017YFC0504504); 国家自然科学基金项目 (41771322)

收稿日期: 2018-03-19; 网络出版日期: 2018-00-00

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: dufeng@ms.iswc.ac.cn

water treatments. Invariant water treatment was carried out under severe (45% FC), moderate (60% FC), and mild (75% FC) water deficit levels, and changed water treatment was begun under mild water deficit levels (75% FC) and after non-water treatment for 50 days was changed to severe water deficit levels (45% FC). There were three levels of planting density determined by the Community Density Series (CDS) method (3, 12, and 21 individuals/m<sup>2</sup> in invariant water treatment; 5, 20, and 35 individuals/m<sup>2</sup> in changed water treatment). In this study, based on the CDS method, we measured and calculated proportional growth, relative biomass, relative proportional growth, and other indexes, to show the relative effects of competition and water stress, responses of relative competition ability, and competition hierarchies to changes of soil moisture, as well as the relationship between growth variation in water-welled period and mortality rate in severe water drought period. The results showed that (1) under different water and density conditions, the competition effects on the growth performance of most co-existing species in the community were greater than the drought effects. Community competition effects ( $4.30 \pm 0.49$ ) based on the relative biomass had a higher value than the community drought effects ( $-23.56 \pm 20.38$ ) and the accumulative effects ( $4.76 \pm 0.4$ ) were greater than the sum of the two individual effects ( $-19.26 \pm 20.48$ ), which means competition and water stress had synergistic effects on the community; (2) when the water conditions changed, the competitive hierarchy of community co-existing species was not exactly the same ( $P > 0.05$ ) and corresponding changes occurred. Furthermore, the larger the difference of water conditions, the greater the difference in the competitive hierarchy of community co-existing species. The value of relative community competition intensity was highest ( $4.84 \pm 0.23$ ) under mild water deficit levels, which partially supported the maximum growth rate theory, and indicated that higher levels of limited resources, resulted in more intense competition between community co-existing species; (3) for the changed water experiment, there was a positive correlation between individual size variation caused by the competition in the water-welled period and mortality rate in the drought period ( $P = 0.015$ ,  $r^2 = 0.801$ ). According to the two-stage hypothesis of resource dynamics, it showed that the community co-existing species competition was an important factor for the community formation in this experiment.

**Key Words:** old-field communities; competition intensity; competitive hierarchy; soil moisture; growth variation; mortality

植物竞争是两个以上有机体在所需的环境资源或空间相对不足的情况下所发生的相互关系<sup>[1]</sup>,是塑造植物形态、生活史以及植物群落结构和动态特征的主要动力之一,也是决定生态系统结构和功能的关键生态过程<sup>[2]</sup>。植物竞争研究有助于了解植物生存策略<sup>[3-4]</sup>,种群生态位分化<sup>[5-7]</sup>,种间互动与群体生产力的关系<sup>[8]</sup>,有助于从植物竞争机理及种-环境相互作用机理方面理解和掌握群落演替的速度、方向和轨迹等,对植被的恢复和重建实践等具有重要意义<sup>[2]</sup>。

在干旱半干旱的黄土丘陵区,土壤水分是当地植物生长的主要限制性因素<sup>[9]</sup>。农田撂荒后随着撂荒年限的增加,土壤含水量越来越低,而土壤水分的波动却越来越大。撂荒群落共存种的水分生态位有所差别,各种群及个体在吸收、利用水分,用于维持其生长、繁殖及其他生理活性的能力方面存在差异,因而变化的土壤水分环境会影响到群落共存种间的竞争反应、竞争类型与竞争结果,进而改变群落组成和结构。例如,水分需求较高的三叶草在与鸭茅的竞争中,随水分环境的改善,三叶草的相对竞争能力明显增加,竞争也由低水条件下的根系竞争为主转变为以枝条竞争为主<sup>[10]</sup>。Harris 和 Lazenby<sup>[11]</sup>采用侵占能力计算方法<sup>[12]</sup>,通过改变土壤含水量,发现与杂花黑麦草、多年生黑麦草相比,苇状羊茅、雀稗和毛花雀稗的抗旱能力更强。种-环境相互作用与植物竞争是群落演替的两个决定性因素,但以往研究多集中于个体水平的种-环境相互作用<sup>[9,13]</sup>与种群水平上的植物竞争<sup>[14-15]</sup>,将二者结合起来,在群落水平上研究植物竞争等生物因素与土壤水分等非生物因素对群落的影响,尚未见报道。其中,关于群落共存种竞争对群落维持与演替的重要性,Grime<sup>[16]</sup>从植物的性状和竞争影响角度出发建立了最大生长率理论(the maximum growth rate theory),Tilman<sup>[17-18]</sup>则从种群性状和竞争反应角度出发,利用资源解析模型建立了最小资源需求理论(the minimum resource requirement theory)。

在此基础上,Deborah & Ariel<sup>[19]</sup>提出了资源动态两阶段说,假说认为竞争的重要性与群落生境的资源水平及波动,群落共存种的资源利用策略有关,取决于共享的限制性资源主要是生物性的消耗或利用以构建同化器官以增加资源竞争能力,还是非生物的纯粹被浪费。高艳<sup>[20]</sup>在黄土丘陵区撂荒群落共存种植物竞争对土壤水分变化的响应研究中证实了高水期群落中植物的生长差异与低水期种群死亡率呈正相关关系,解释了植物竞争对群落组建的重要性。具体来说取决于以下两个方面:群落共存种在水分波动的高水期(Pulse period)因竞争引起的群落效应(如大小不等性,Size inequality)与低水期(Inter-pulse period)群体、种群死亡率的相关性;土壤水分的渐次降低到底是蒸腾还是蒸发引起的。

本文拟从个体与群体水平上,试验植物竞争与土壤水分变化对群落共存种不同种群与个体生长的影响,分析二者的群落效应,研究:1)在植物竞争与水分双重胁迫条件下,分析二者对植物个体生长的影响及其群落效应;2)不同土壤水分条件下撂荒群落共存种的相对竞争能力和竞争等级;3)高水期群落共存种的生长差异与低水期死亡率的关系,分析群落共存种竞争对群落组建的相对重要性<sup>[21]</sup>。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验地概况

试验在陕西杨凌中科院水土保持研究所进行。杨凌属温带季风半湿润气候,四季分明,土壤类型主要为壤土。其年辐射总量为 $4.7562 \times 10^9 \text{ J/m}^2$ ,年日照时数 2500 h,年均气温 13.2℃,其中最热月(7月)平均温度 25.8℃,最冷月(1月)平均温度-1.1℃,年极端最高和最低温度分别为 42℃和-19.4℃, $\geq 0^\circ\text{C}$ 积温 4903℃,持续天数 309 d, $\geq 10^\circ\text{C}$ 积温 4185℃,持续时间 206 d,无霜期 221 d。年平均降雨量 651 mm,生长季(4—9月)降雨量占全年降雨量的 79%。

### 1.2 试验设计

试验地点选择在黄土高原土壤侵蚀与旱地农业重点实验室的干旱防雨大棚进行。衡水试验的试验对象选择黄土丘陵区撂荒演替中期六种主要群落共存种,包括猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)、铁杆蒿(*Artemisia sacrorum*)、茭蒿(*Artemisia giraldii*)、小花棘豆(*Oxytropis glabra*)、达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)和白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)。其中除小花棘豆为伴生种外,其余五种全部为撂荒演替序列种和优势种(演替前期序列种有猪毛蒿,中期序列种有铁杆蒿和茭蒿,后期序列种有达乌里胡枝子和白羊草)。变水试验除以上六种外,还包括演替前中期序列种冰草(*Agropyron cristatum*),及中华隐子草(*Cleistogenes chinensis*)、无芒隐子草(*Cleistogenes songorica*)和中国委陵菜(*Potentilla chinensis*)三种伴生种。

试验采用群落密度系列法(CDS法)<sup>[22]</sup>,随机区组设计,分为衡水和变水处理两部分。衡水处理试验目的为:研究不同水分条件下撂荒群落共存种的相对竞争能力和竞争等级差异。故衡水处理设高水(14.06%)、中水(11.25%)和低水(8.44%)3个水平,相当于田间持水量(Field capacity)的75%、60%和45%。变水处理试验目的为:研究高水期有无竞争条件下群落组成种生长差异和低水期群体死亡率的关系。变水处理中土壤水分的变化为从田间持水量水平经持续自然干旱,到植物发生部分死亡(具体含水量为田间持水量的45%)。期间土壤水分的变化为2015年7月份开始充分灌水40天,之后持续自然干旱50天。CDS法设低、中和高三个密度水平,分别为每槽每种植株2、8株和14株,即衡水试验为3、12株/ $\text{m}^2$ 和21株/ $\text{m}^2$ ,变水试验为5、20株/ $\text{m}^2$ 和35株/ $\text{m}^2$ 。衡水试验和变水试验同设两组重复,衡水试验共18个控水槽,变水试验共6个控水槽。以低密度为无竞争对照,使用植物营养阶段生长表现(株高和生物量)计算中、高密度条件下各共存种的竞争响应与竞争能力。其中,衡水条件下的水分胁迫与竞争处理试验设计示意图见图1,如控水槽1表示适宜水分和低密度处理,控水槽9则表示重度水分胁迫和高密度处理。

试验植物采取移植的方法进行。于2015年5月中旬植物返青后,在野外(陕西省延安市安塞区)挖取足够的同一生境、个体大小一致植株,栽植时选取同一种植物株高和茎粗一致的个体种植于控水槽。栽植后的一个月为保苗时间,于6月10日将各控水槽定植为设定密度。控水槽规格(长×宽×高)为2 m×2 m×0.6 m,土

壤填埋深为 0.5 m, 试验土壤为安塞黄绵土。最大田间持水量为 18.75%, 风干土含水量为 9.2% 左右, 全 N、全 P、全 K、速效 K 含量分别是 0.27、0.143、19.56、175 g/kg, 有机质 4.677 g/kg,  $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{NH}_4^+$  分别是 31.64、4.39 mg/kg。

### 1.3 控水量、生物量和株高的测定

试验于 7 月初开始控水, 通过土钻采样, 采用重量法, 根据以上控水试验处理要求控制土壤含水量。每 5 天控水一次。衡水和变水处理在试验初期和末期 (7—10 月) 分种分株测量植株高度, 试验结束时测定植株地上部分鲜重 (作为生物量指标)。变水处理末期, 分种统计控水槽中死亡个体。生物量采用百分之一天平称重, 株高采用卷尺测量。

### 1.4 数据处理

#### 1.4.1 衡水条件下个体/种群水平上竞争效应与水分胁迫效应的计算

设群落  $I$  中混植种数为  $m$ , 其中种  $J$  的个体数为  $n$ , 生长条件处于土壤水分亏缺状态 (Drought stress) 与竞争状态 (Competition stress)。考虑到试验期间因竞争及干旱胁迫, 群落  $I$  中可能会有个体死亡, 以试验初期与末期的多度以示区别种  $J$  的生长条件, 分别表示为: ICA

(Initial community abundance) 与 FCA (Final community abundance)。在试验期间无个体死亡时, ICA 与 FCA 值

[21-22]

相等。为了分析多物种共存的群落中植物竞争与干旱胁迫对个体/种群生长表现的影响, 根据 CDS 法构建并扩展了以下指标: 生长变化量 (Proportional growth)、相对生物量 (Relative biomass)、相对生长率 (Relative proportional growth, RPG)、相对竞争强度 (Relative competition intensity, RCI)、水分胁迫效应 (Drought effect, DE)、水分胁迫与竞争累加效应 (Accumulative effect, AE) 和水分胁迫与竞争协同效应 (Synergistic effect, SE)。各指标计算如下:

#### 1) 生长变化量

$$P_J^{ICA,D} = \left( \sum_{i=1}^n S_J^{FCA,D} - \sum_{i=1}^n S_J^{ICA,D} \right) / \sum_{i=1}^n S_J^{ICA,D} \quad (1)$$

式中,  $P_J^{ICA,D}$  为种  $J$  在群落  $I$  初始多度和土壤水分设定条件下于试验期间获得的生长变化量, 由试验末期与试验初期种  $J$  的个体大小 (Size) 相对变化率表示。  $S_J^{ICA,D}$  与  $S_J^{FCA,D}$  为试验初期与结束时种  $J$  在群落  $I$  中的个体大小。

#### 2) 相对生物量

$$R_J^{ICA,D} = B_J^{FCA,D} / \sum_{j=1}^m B_j^{FCA,D} \quad (2)$$

式中,  $R_J^{ICA,D}$  为种  $J$  在群落  $I$  初始多度和土壤水分设定条件下, 试验期末的相对生物量即在试验结束时种  $J$  生物量占群落生物量的比例。其中  $B_J^{FCA,D}$  为试验结束时种  $J$  在群落  $I$  中的生物量。

#### 3) 相对生长率

$$\text{RPG}_J^{ICA,D} = P_J^{ICA,D} / \sum_{j=1}^m P_j^{ICA,D} \quad (3)$$

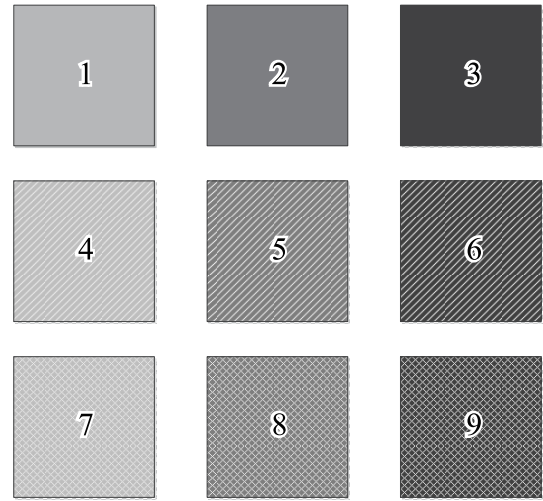


图 1 衡水条件下水分胁迫与竞争处理试验设计示意图

Fig. 1 Experimental design diagram of competition and water deficit treatments under invariant water conditions

图中数字 1—9 代表控水槽, 随机分布; 每个控水槽设水分胁迫和多物种混植密度两个处理, 如图所示, 用灰度与图案填充分别代表水分胁迫程度和混植密度。25%、50% 和 75% 灰度分别表示适宜、中度和重度水分胁迫; 纯色、斜线和交叉斜线填充分别表示低、中和高密度 (即 3、12 株/m<sup>2</sup> 和 21 株/m<sup>2</sup>)



式中,  $RPG_J^{ICA,D}$  表示在群落  $I$  初始多度和土壤水分设定条件下, 种  $J$  的生长变化量相对于群落所有种生长变化量的比值。

#### 4) 相对竞争强度

$$RCI_J^{I,D}(ICA) = (RPG_J^{I,D}(ICA(CK)) - RPG_J^{I,D}(ICA)) / RPG_J^{I,D}(ICA(CK)) \quad (4)$$

在某一水分胁迫水平下, 种  $J$  的相对竞争强度可以表达为群落初始多度的函数。上式中,  $RCI_J^{I,D}(ICA)$  为在某一恒定水分胁迫条件下, 群落  $I$  中种  $J$  的相对竞争强度, 即其受竞争抑制程度, 以种  $J$  在群落  $I$  中相对于对照群落(低密度无竞争)中的生长表现差异, 即以相对生长率的差异表示。 $RPG_J^{I,D}(ICA(CK))$  是种  $J$  在低密度无竞争条件下(即图 1 中的 1、2、3 控水槽群落)的相对生长率。当  $RCI_J > 0$ , 表明种  $J$  与其他植物之间存在竞争, 其值越大, 相对竞争强度越大; 当  $RCI_J < 0$ , 表明该植物与其他物种共存时, 生长获益。

#### 5) 水分胁迫效应

$$DE_J^{ICA}(D) = (RPG_J^{ICA}(D(CK)) - RPG_J^{ICA}(D)) / RPG_J^{ICA}(D(CK)) \quad (5)$$

水分胁迫效应可以表达为水分胁迫水平的函数。上式中,  $DE_J^{ICA}(D)$  是在某一初始多度条件下, 种  $J$  在群落  $I$  中相对于无水分胁迫对照群落的生长表现差异, 即为水分胁迫效应。在本文中, 对照  $RPG_J^{ICA}(D(CK))$  为种  $J$  在群落  $I$  初始多度设定条件下, 无水分胁迫时的相对生长率(即图 1 中的 1、4、7 控水槽)。

#### 6) 竞争与水分胁迫累加效应

$$AE_J^I(ICA, D) = (RPG_J^I(ICA(CK), D(CK)) - RPG_J^I(ICA, D)) / RPG_J^I(ICA(CK), D(CK)) \quad (6)$$

式中,  $AE_J^I(ICA, D)$  是在某一初始多度和水分胁迫条件下, 种  $J$  在群落  $I$  中的相对生长率 ( $RPG_J^I(ICA, D)$ ), 相对于既无竞争也无水分胁迫的对照群落的相对生长率差异(表达为  $RPG_J^I(ICA(CK), D(CK))$ )。

7) 竞争与水分胁迫协同效应为种  $J$  在群落  $I$  中的水分与初始多度设定条件下, 竞争效应+水分胁迫效应二者的单因子效应与两者累加效应的差异。如  $AE_J^I(ICA, D) > RCI_J^{I,D}(ICA) + DE_J^{ICA}(D)$ , 表示为水分胁迫与竞争对多种共存群落某一种群生长具有协同胁迫效应。

1.4.2 衡水条件下群落水平上的竞争效应(Relative community competition intensity, RCCI)与水分胁迫效应(Community drought effect, CDE)计算

$$RCCI^I(ICA) = \sum_{J=1}^m RCI_J^I(ICA) \quad (7)$$

$$CDE^I(D) = \sum_{J=1}^m DE_J^{ICA}(D) \quad (8)$$

式中,  $RCCI^I(ICA)$  表示植物竞争对群落  $I$  的群体效应, 为群落各组成种的相对竞争强度之和。 $CDE^I(D)$  表示水分胁迫对群落  $I$  的影响, 为各组成种水分胁迫效应之和。

#### 1.4.3 变水条件下群体水平上高水期多物种共存生长差异与低水期死亡率的关系

在群落  $I$  中, 高水期群体生长差异 ( $CV^I$ ) 为所有组成种个体大小差异之和; 低水期死亡率 (Mortality rate,  $MR^I$ ) 为组成种死亡率之和与组成种数的比值。

$$CV^I \text{ 表达为: } CV^I = \sum_{J=1}^m CV_J^I = \sum_{J=1}^m \sum_{i=1}^n (SD_J^I(\text{Size}) / \text{Mean}_J^I(\text{Size})) \quad (9)$$

$$MR^I \text{ 表达为: } MR^I = \frac{\sum_{J=1}^m MR_J^I}{m} \quad (10)$$

式中,  $SD_J^I(\text{Size})$  和  $\text{Mean}_J^I(\text{Size})$  分别为群落  $I$  中种  $J$  个体大小的标准偏差与平均值。(10)式中,  $MR_J^I$  为群落  $I$  中种  $J$  的死亡率。

为了分析不同水分条件下群落共存种竞争等级是否会发生变化甚至逆转, 对衡水试验中不同水分条件下的物种竞争等级进行 Spearman 秩相关检验。为了分析高水期因竞争引起的生长差异是否会影响低水期群体死亡率, 进而影响群落动态与维持, 对变水试验中高水期群体生长差异和低水期死亡率的关系进行非参数相

关分析(Kendall's tau-b)。使用 SPSS 进行秩相关检验和非参数检验。使用 Origin 2016 进行绘图。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同水分条件下各共存种的竞争效应及群落效应

在不同水分和混植密度条件下,多数共存种株高有不同程度的增长(图 2)。但也有个别植物因试验末期发生枯萎,如低水+中密度和低水+高密度处理下的猪毛蒿,中水+低密度处理的茭蒿,低水+低密度和高水+中密度条件下的小花棘豆,株高有所降低。各土壤水分条件下,白羊草的生长变化量最大(高、中、低水分下分别为  $1.32\pm 0.22$ 、 $1.28\pm 0.17$ 、 $0.99\pm 0.29$ )。随土壤含水量的减少,除茭蒿和达乌里胡枝子以外,其余 4 种植物的生长变化量都有不同程度的减少趋势,如铁杆蒿的生长变化量在中水处理下比在高水处理下减少 75.26%,在低水处理下比在中水处理下减少 94.23%。相对于其他群落共存种,试验期间高水+高密度条件下的白羊草生长变化量最大( $p_j^{ICA,D} = 1.52$ )。

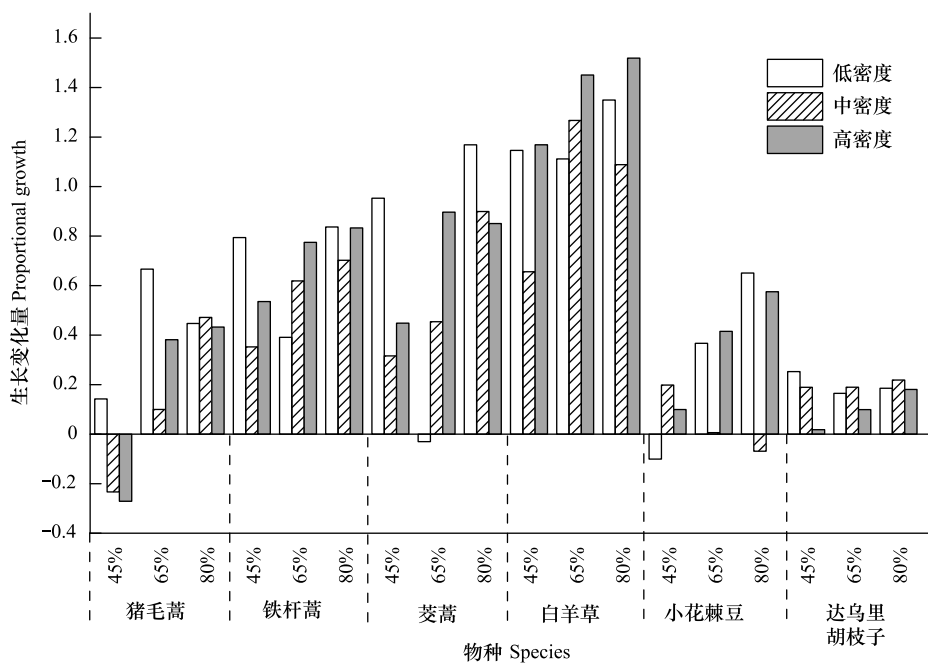


图 2 不同水分和混植密度条件下群落共存种的株高生长变化量

Fig.2 Proportional growth of six co-existing species under different water and density conditions

45%、60%、75%分别表示水分处理为田间持水量的 45%、60%、75%

从以株高相对生长率为指标计算的竞争效应来看(图 3A),相对于低密度无竞争对照,中、高密度条件下,多数共存种株高生长受到了竞争抑制。但也有部分植物,由于光竞争所致的异速生长,株高较低密度对照相反有所增加,如高水+中密度条件下的达乌里胡枝子( $RCI = -0.65$ )。试验期间,就各共存种的竞争效应平均值来看,茭蒿株高生长受竞争抑制程度最大( $6.26\pm 9.53$ ),白羊草受竞争抑制程度最小( $-0.20\pm 0.25$ )。高水条件下小花棘豆受竞争抑制程度最大( $0.61\pm 0.76$ ),达乌里胡枝子受竞争抑制程度最小( $-0.34\pm 0.44$ );中水条件下茭蒿受竞争抑制程度最大( $18.43\pm 3.17$ ),铁杆蒿受竞争抑制程度最小( $-0.46\pm 0.20$ );低水条件下猪毛蒿受竞争抑制程度最大( $4.28\pm 0.35$ ),白羊草受竞争抑制程度最小( $-0.43\pm 0.28$ )。在低密度条件下,竞争的群落效应( $RCCI = 9.67\pm 11.21$ )比在中密度条件下( $RCCI = 8.66\pm 8.74$ )更大。以株高相对生长率为指标的群落水平上的竞争效应在中水条件下最大( $RCCI = 19.52\pm 3.44$ ),高水条件下最小( $RCCI = -0.18\pm 0.26$ )。

从以相对生物量为指标计算的竞争效应来看(图 3B),相对于低密度无竞争对照,中、高密度条件下,相对竞争强度均为正值,说明各共存种生物量均受到了竞争抑制。试验期间,就各共存种竞争效应的平均值来看,

小花棘豆受竞争抑制程度最大( $0.96 \pm 0.04$ ),猪毛蒿受竞争抑制程度最小( $0.56 \pm 0.39$ )。在中、高水条件下均为小花棘豆受竞争抑制程度最大( $0.96 \pm 0.04, 0.99 \pm 4.13 \times 10^{-3}$ ),猪毛蒿受竞争抑制程度最小( $0.10 \pm 1.19 \times 10^{-3}, 0.63 \pm 0.04$ );但在低水条件下猪毛蒿受竞争抑制程度最大( $0.97 \pm 0.03$ ),白羊草受竞争抑制程度最小( $0.47 \pm 0.02$ )。相对于低密度对照,高密度条件下竞争的群落效应( $RCCI = 4.70 \pm 0.37$ )比中密度条件下的( $RCCI = 4.26 \pm 0.55$ )大。与以株高相对生长率为指标的群落竞争效应不同的是,在三种水分条件下,群落共存种竞争所引起的群落效应在高水条件下最大( $RCCI = 4.84 \pm 0.23$ ),中水条件下最小( $RCCI = 3.96 \pm 0.46$ )。

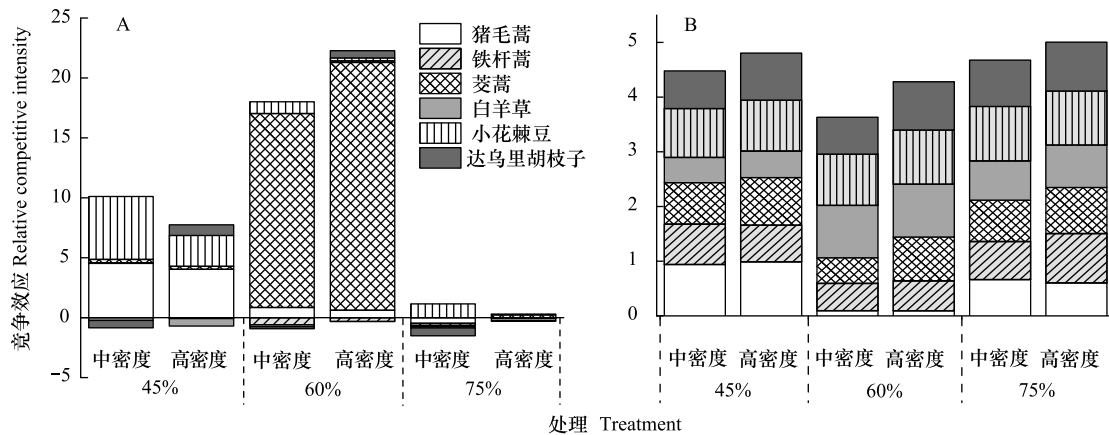


图3 不同水分条件下各共存种的竞争效应及群落效应

Fig.3 Competition effects on co-existing species and the corresponding accumulative community effects under different water conditions

45%、60%、75%分别表示水分处理为田间持水量的45%、60%、75%;图3A是以株高的相对生长率(RPG)计算的竞争效应,图3B是以相对生物量(R)计算的竞争效应,均以低密度无竞争条件为对照群落

由于竞争的不对称性,共存种间存在竞争等级。株高相对生长率与光资源的获取能力相关,而对水分资源的竞争取决于植物对水分的吸收与利用能力,这与生物量的大小直接相关,故以相对生物量为指标的竞争效应更能反映共存种在不同水分条件下的竞争等级。同一密度水平不同水分条件下,群落共存种竞争等级并不完全相同( $P > 0.05$ )。相对于低密度对照,高密度处理中,低、中、高水分条件下的竞争等级相关性分别为: $r$ (低,中) =  $-0.257$ , $r$ (低,高) =  $-0.086$ , $r$ (中,高) =  $0.486$ ;中密度处理中,三个水分条件下的竞争等级相关性为: $r$ (低,中) =  $-0.657$ , $r$ (低,高) =  $-0.143$ , $r$ (中,高) =  $0.543$ 。可以看出水分差别越大,竞争等级变化越大。例如,低水+中密度条件下,群落共存种的竞争等级为:白羊草>达乌里胡枝子>铁杆蒿>芨蒿>小花棘豆>猪毛蒿;高水+中密度条件下,竞争等级为:猪毛蒿>铁杆蒿>白羊草>芨蒿>达乌里胡枝子>小花棘豆。

## 2.2 不同混植密度条件下群落共存种的水分胁迫效应及群落效应

本文以高水无胁迫为对照,使用株高相对生长率为指标计算同一密度条件下各共存种的水分胁迫效应(图4A)。低、中水分胁迫条件下,水分胁迫效应有正值也有负值,说明部分植物株高相对高水对照反而有所增加,如低密+中水下的猪毛蒿( $DE = -1.59$ )。在低、中密度条件下,小花棘豆株高生长受水分胁迫影响较大( $0.62 \pm 0.85, 4.29 \pm 4.49$ ),达乌里胡枝子受水分胁迫影响较小( $-0.76 \pm 0.31, -0.51 \pm 0.60$ );高密度条件下猪毛蒿受水分胁迫程度最大( $1.21 \pm 1.65$ ),白羊草受水分胁迫程度最小( $-0.37 \pm 0.46$ )。中密度条件下的群落水分胁迫效应最大( $CDE = 4.97 \pm 4.82$ ),低密度条件下最小( $CDE = -0.67 \pm 0.91$ )。相对于高水对照,低水条件下群落水分胁迫效应( $CDE = 3.62 \pm 4.31$ )比在中水条件下( $CDE = 0.23 \pm 1.44$ )大。

与株高生长对水分胁迫的响应类似,群落共存种在生物量响应上同样存在种间差别(图4B)。比较来看,演替前期较不耐旱的植物,其在群落中的相对生物量有所降低。如低、中密度条件下,均以铁杆蒿受水分胁迫程度最大( $0.37 \pm 0.04, 0.67 \pm 0.10$ );高密度条件下以猪毛蒿受水分胁迫程度最大( $0.65 \pm 0.46$ )。特别的是,较为耐旱的植物其在群落中的相对生物量较高水无胁迫对照有所增加,遭遇干旱胁迫时,其在群落中的地位会有

所上升。比较明显的是中密度+低水条件下的小花棘豆( $DE = -46.64$ ),其高度生长受抑制(图 4A),但生物量相对增加较大。低密度条件下的群落水分胁迫效应最大( $CDE = -2.12 \pm 0.51$ ),中密度条件下最小( $CDE = -39.68 \pm 11.07$ )。相对于高水对照,中水条件下群落水分胁迫效应( $CDE = -11.75 \pm 17.42$ )比在低水条件下( $CDE = -21.08 \pm 23.69$ )大。

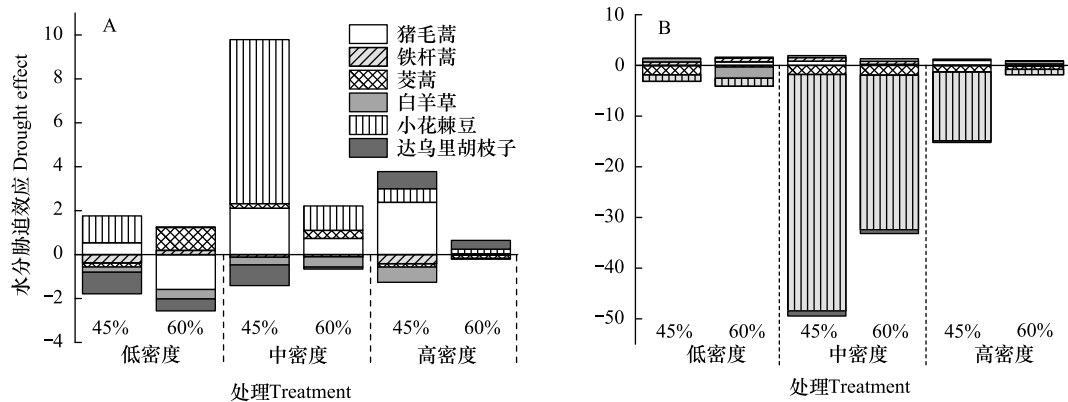


图 4 不同密度条件下各共存种的水分胁迫效应及群落效应

**Fig.4 Drought effects on six co-existing species and the corresponding accumulative community effects under different density conditions** 45%、60%分别表示水分处理为田间持水量的45%、60%;图4A是以株高相对增长率(RPG)计算的水分胁迫效应,图4B是以相对生物量(R)计算的水分胁迫效应,均以高水条件为对照

### 2.3 不同水分和密度条件下各共存种的竞争与水分胁迫累加效应及群落效应

相对于高水+低密度对照,竞争与水分胁迫的累加效应对植物株高多表现为抑制作用(图 5A),如低水+中密度和低水+高密度条件下,猪毛蒿受竞争和水分胁迫累加效应最大(2.64和2.41),中水+中密度条件下小花棘豆受二者胁迫累加效应最大(0.98),中水+高密度条件下达乌里胡枝子受胁迫累加效应最大(0.38);但个别情况下,植物可能因优先适应光竞争,株高反而较既无水+又无竞争胁迫对照有所增加,如铁杆蒿和白羊草,及低水+中密度和中水+中密度条件下的达乌里胡枝子(-2.20和-0.80)。四种水分与密度组合处理中,竞争与水分胁迫对群落高度的累加效应在低水+高密条件下最大(2.44)。

与株高生长不同,群落共存种生物量在竞争和水分共同胁迫下均受到了不同程度的抑制(图 5B)。与高水+低密度对照相比,猪毛蒿在低水+中密度和低水+高密度条件下受二者胁迫累加效应最大(0.94和0.99),铁杆蒿和小花棘豆分别在中水+中密度和中水+高密度条件下受抑制程度最大(0.88和0.98)。四种生长条件下,竞争与水分胁迫的群落效应在低水+高密度(5.07)和中水+高密度条件下(5.12)较大。

### 2.4 不同水分和密度条件下各共存种的竞争与水分胁迫协同效应及群落效应

从竞争与水分胁迫各自的单项效应比较来看,对各群落共存种的株高生长多数表现为竞争效应较大(图 6A)。如低水+中密度条件下的猪毛蒿竞争效应(4.53)大于水分胁迫效应(2.11),低水+高密度条件下的小花棘豆和达乌里胡枝子受竞争抑制程度更大( $2.58 > 0.62$ ,  $0.89 > 0.78$ )。在群落水平上,四种生长条件下均为竞争对植物株高生长影响更大,低水+中密、低水+高密、中水+中密、中水+高密条件下,竞争的群落效应分别为9.27、7.05、17.09、21.96,水分胁迫效应分别为8.38、2.52、1.56、0.43。

当植物的竞争与水分胁迫累加效应大于二者的单因子效应之和,即表明水分胁迫与竞争对其生长具有协同胁迫效应。本试验条件下,水分胁迫与竞争对多数群落共存种株高生长没有协同效应,只对低水+中密度条件下的白羊草,低水+高密度条件下的铁杆蒿、芨蒿和白羊草,中水+中密度和中水+高密度条件下的铁杆蒿具有协同效应,竞争与水分胁迫累加效应值(-0.52, -0.48, 0.11, -1.01, -0.30和-0.07)大于其二者效应之和(-0.58, -0.49, 0.09, -1.32, -0.71和-0.33)。竞争与水分胁迫对群落生长没有协同胁迫效应,本试验中,四种处理组合下的群落累加效应均小于二者单项效应之和(图 6A)。



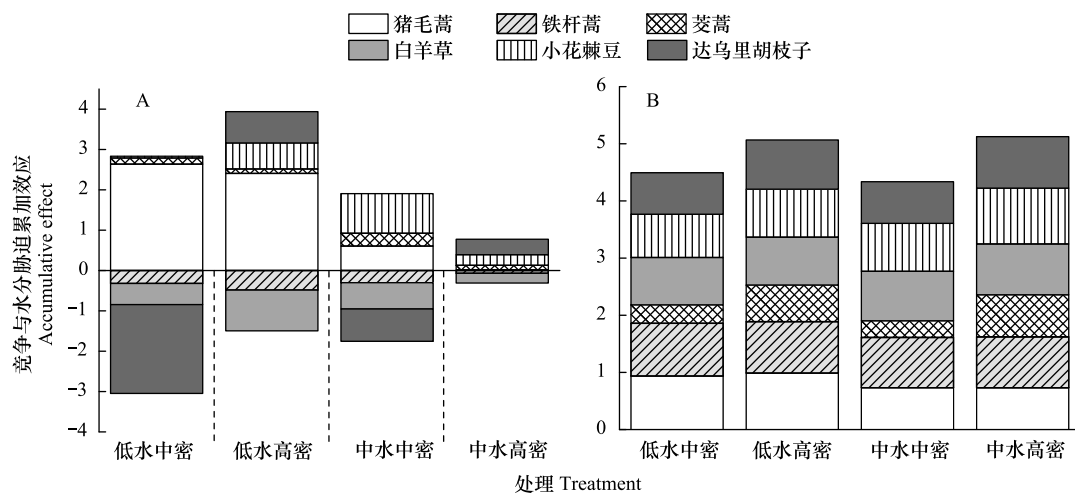


图5 不同水分和密度条件下共存种的竞争与水分胁迫累加效应及群落效应

Fig.5 Accumulative effect of co-existing species and communities under different water and density conditions

45%、60%分别表示水分处理为田间持水量的45%、60%;图5A是以株高生长相对率(RPG)计算的竞争与水分胁迫累加效应,图5B是以相对生物量(R)计算的竞争与水分胁迫累加效应,均以高水低密度条件为对照

与受水分胁迫程度相比,多数群落共存种生物量形成受竞争抑制程度更大(图6B),如低水+中密度条件下的猪毛蒿( $0.94 > 0.81$ )和白羊草( $0.46 > 0.09$ ),低水+高密度条件下的铁杆蒿( $0.67 > -0.02$ )和芨芨草( $0.87 > -1.28$ ),竞争效应均大于水分胁迫效应。只有少数群落共存种生物量受水分胁迫程度更大,如中水+中密度条件下猪毛蒿的竞争效应小于水分胁迫效应( $0.10 < 0.20$ )。在群落水平上,低水+中密、低水+高密、中水+中密、中水+高密条件下竞争的群落效应(4.48, 4.80, 3.63, 4.28)均大于水分胁迫效应(-47.50, -13.96, -31.85, -0.93),表明竞争对群落生物量形成影响更大。

在竞争与水分胁迫的共同作用下,多数群落共存种生物量形成的累加效应大于二者单项效应之和,表明水分胁迫与竞争对多数群落共存种的生物量积累具有协同胁迫效应(图6B)。如,低水+高密度条件下的铁杆蒿、白羊草和达乌里胡枝子的竞争与水分胁迫累加效应分别为0.90、0.84、0.86,二者单项效应之和分别为0.65、0.76、0.56;中水+中密度条件下的猪毛蒿、中水+高密度条件下的铁杆蒿和芨芨草的竞争与水分胁迫累加效应大于二者单项效应之和( $0.73 > 0.30$ ,  $0.89 > 0.44$ ,  $0.74 > 0.13$ )。个别群落共存种没有协同胁迫效应,如低水+中密度条件下的猪毛蒿(竞争与水分胁迫累加效应  $0.94 <$  二者单项效应之和 1.75)。在群落水平上,水分胁迫与竞争对各个条件下的群落生物量积累均有协同胁迫效应。本试验中,低水+中密、低水+高密、中水+中密和中水+高密各处理组合的群落累加效应分别为:4.49、5.07、4.34、5.12;二者单项效应之和分别为-43.02、-9.16、-28.22、3.35。

## 2.5 撂荒群落共存种在高水期的生长差异与低水期死亡率的关系

在变水试验下,10种群落共存种在低水期的死亡率随高水期因竞争引起的个体大小差异的增大而增大(图7)。且由非参数相关分析得到相关系数为0.867,  $P=0.015$ ,回归分析得到  $r^2=0.801$ ,说明生长差异和死亡率显著相关,并能解释80.1%的水分充沛期植物竞争导致生长差异所引起干旱条件下死亡率的变化。

## 3 结论与讨论

### 3.1 竞争效应和水分胁迫效应的相对影响

自然界中的植物群落往往由混生种群组成,且水分胁迫与竞争同时存在。本试验在CDS法的基础上,增加了水分胁迫处理,使用统一的对照和公式形式,计算和比较了种群和群落水平上的竞争效应和水分胁迫效应,同时辨识二者的累加效应及协同效应。研究对象上尽量模拟自然群落共存状况,以群落优势种为主,也包

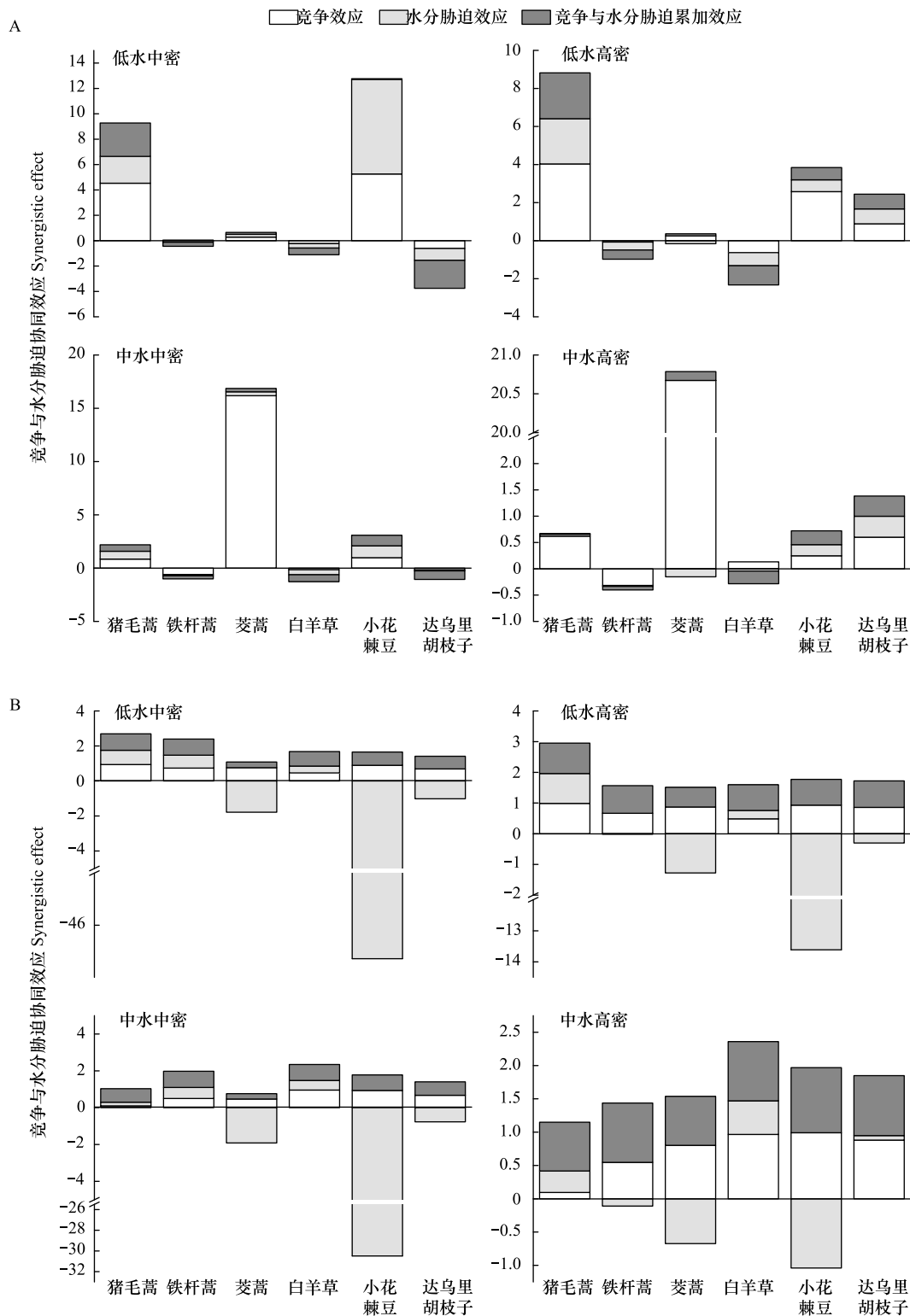


图 6 不同水分和密度条件下共存种的竞争与水分胁迫协同效应及群落效应

Fig.6 Synergistic effect of co-existing species and communities under different water and density conditions

45%、60%分别表示水分处理为田间持水量的45%、60%；图6A是在4种生长条件下(低水中密、低水高密、中水中密和中水高密)以株高生长相对率(RPG)计算的竞争与水分胁迫协同效应,图6B是在4种生长条件下以相对生物量(R)计算的竞争与水分胁迫协同效应

含伴生种。因试验中不可避免的有中、高密度条件下的光竞争干扰,以株高相对生长率和相对生物量为指标计算的竞争效应与水分胁迫效应并不完全一致。以株高相对生长率为指标的竞争效应与水分胁迫效应包含

有光竞争所致的异速生长现象。因植物的水分竞争能力主要与植株水分获取与消耗器官大小直接相关,故以相对生物量或生物量的相对增长率更为准确。

本试验条件下,土壤水分和竞争对群落共存种的生长表现有不同程度的影响。依据扩展的 CDS 法,以相对生物量为指标计算的各共存种的竞争与水分胁迫协同效应及群落协同效应表明(图 6B),除猪毛蒿的竞争效应(0.53)小于水分胁迫效应(0.58)外,竞争效应对其他五种共存种在群落中的生长表现均较水分胁迫效应影响更大,如铁杆蒿和白羊草的竞争效应(0.61 和 0.72)大于水分胁迫效应(0.30 和 0.42)。在群落水平上,低水+中密、低水+高密、中水+中密和中水+高密各处理下竞争的群落效应平均值(4.30)也较水分胁迫效应平均值大(-23.56)。特别是与耐旱植物共存时,土壤水分较低时,其在群落中的地位变化很大,以致水分胁迫的群落效应较小甚至为负值。以低密度为对照,中、高密

度下竞争的群落效应普遍为高密度大于中密度,这是因为密度越大,群落共存种生态位重叠程度越大,对共享资源的竞争也就越激烈<sup>[23]</sup>。在高、中、低三种水分梯度上,以相对生物量为指标的群落共存种竞争所引起的群落效应在高水条件下最大( $RCCI=4.84\pm 0.23$ ),其次为低水条件下的群落效应( $RCCI=4.64\pm 0.23$ ) (图 3B)。这可以从竞争的最大增长率理论<sup>[16]</sup>和最小资源需求理论<sup>[17-18]</sup>得到解释。最大增长率理论认为:限制性资源水平越高,对生物的生长限制越弱,但生态位重叠程度越高,生物的竞争胁迫也就越大,群体竞争越激烈。对于低水条件下较大的竞争的群落效应。最小资源需求理论认为:各共存种忍受低资源水平的能力不同,资源水平越低,植物生长越受限,在共存种对资源存在抢先利用以降低共享资源水平这一前提下,共存种对资源的竞争也就越激烈。因而资源竞争程度与共存种的资源利用特性和竞争策略有关。如果共存种有存在抢先利用资源能力,在资源利用策略上为高吸收、高利用甚至高浪费,则短期内会加剧低资源水平下的竞争程度。演替前期植物通常就具有对资源的抢先利用能力,如本试验中的猪毛蒿。相反,如果共存种对共享资源低吸收、高利用、低浪费,则竞争不甚激烈,竞争优胜者为对低资源水平耐受较高植物。以相对生物量为指标的水分胁迫效应来看(图 4B),相对于高水对照,各个条件下的群落水分胁迫效应均为负值,这主要是因为小花棘豆作为群落中的耐旱伴生种,较低密度无竞争条件下单独生长,混植生长时小花棘豆受其他植物的庇护,相对生物量有较大增加,群落地位较其他种反而有所提升。

本试验中不同水分条件下的混植试验表明,竞争对植株个体或种群的生长表现多数情况下大于水分胁迫效应。因此,对水分胁迫试验,竞争影响是不可忽略的重要因素。

### 3.2 水分梯度上群落共存种相对竞争能力和竞争等级的变化

CDS 法相较于 CM 法和种对组合法等,可一次性的确定多物种共存条件下的相对竞争能力和竞争等级。以相对生物量为指标的群落共存种的竞争效应来看(图 3B),在低水条件下,猪毛蒿受竞争抑制程度最大( $0.97\pm 0.03$ ),白羊草受竞争抑制程度最小( $0.47\pm 0.02$ );中、高水条件下,均为小花棘豆受竞争抑制程度最大( $0.96\pm 0.04, 0.99\pm 4.13\times 10^{-3}$ ),猪毛蒿受竞争抑制程度最小( $0.10\pm 1.19\times 10^{-3}, 0.63\pm 0.04$ )。同一水分梯度下,群落共存种的竞争等级基本相同,而不同水分条件下,竞争等级并不相同,会发生相应的变化,且水分差别越大,竞争等级相同的概率越低( $P>0.05$ )。如中密度处理时,群落共存种在高、低水条件下的竞争等级并不相同( $P=0.787$ )。高水无胁迫条件下的共存种竞争等级为:猪毛蒿>铁杆蒿>白羊草>茭蒿>达乌里胡枝子>小花棘豆;重度水分胁迫下的竞争等级为:白羊草>达乌里胡枝子>铁杆蒿>茭蒿>小花棘豆>猪毛蒿。说明撂荒演

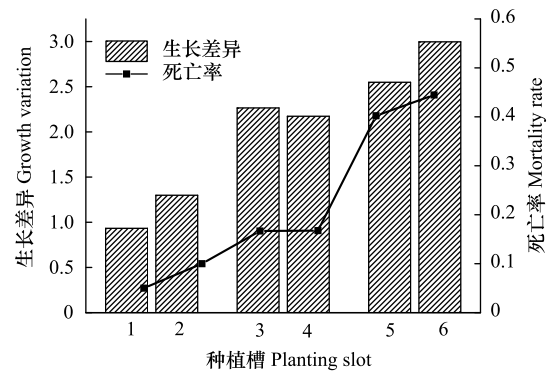


图 7 变水条件下高水期(7.1—8.10)生长差异和低水期(8.11—10.1)死亡率的关系

Fig.7 The relationship between growth variation in water-welled period (7.1—8.10) and mortality in drought period (8.11—10.1) under changed water conditions

图中 1、2、3、4、5、6 代表各控水槽;1 和 2 为低密度处理,3 和 4 为中密度处理,5 和 6 为高密度处理

替后期,在土壤水分下降时,演替后期物种将比演替前期物种具有更强的竞争能力,从而逐渐替代演替前期物种,这符合演替生态位理论。高艳<sup>[20]</sup>研究十种撂荒群落共存种的竞争等级对土壤水分变化的响应,表明随演替生态位置的增大,竞争等级逐渐增强,二者呈正相关关系。农田撂荒后植被恢复过程中的旱化趋势对低水环境下具有较强竞争优势的演替后期种更有利,其在群落中的地位会逐渐增加。

### 3.3 高水期植物的生长差异与低水期死亡率的关系

在变水试验下,高水期 10 种群落共存种的生长差异越大,其植株在低水期则更易死亡,即可以解释 80.1% 的水分充沛期植物竞争导致的生长差异所引起干旱条件下死亡率的变化。这是因为不同植物及同种植物不同个体获取和利用资源的能力不同,使得各个植物的资源可利用性存在显著差异,导致植物对资源的竞争具有不对称性<sup>[24-25]</sup>,即总是存在强者和弱者,竞争力弱的物种在干旱条件下生长受到较强的影响,甚至死亡,即共存种在高水期的生长差异越大,其在低水期的死亡率就越高。

种-环境作用与种间作用是决定群落组建与维持的可以识别的主要机制<sup>[17]</sup>,但这两种机制均与资源水平的高低有关。在不同资源水平梯度上,二者对群落组建的重要性是有差别的。其中,竞争对群落组建的重要性主要取决于两个方面:一是土壤水分的渐次降低到底是蒸腾还是蒸发引起的。虽然本文未直接观测蒸散量,但同一地区的大量观测试验表明,天然或人工草地中因植物蒸腾引起的土壤水分散失占有很大比例。例如,在黄土高原六道沟小流域建立的覆盖度为 80% 和 85% 的长芒草地和苜蓿草地,其蒸腾量占蒸散总耗水量的比例分别在 51.6%—72.6% 和 57.5%—80.0% 之间变化<sup>[26]</sup>。类比来看,本试验研究区植被覆盖度与之接近,植物蒸腾对土壤水分降低影响也不会低。二是群落共存种在水分波动的高水期因竞争引起的群落效应与低水期死亡率的相关性。本研究结果表明群落共存种在高水期因竞争引起的生长差异与低水期死亡率呈正相关关系。且在本试验的高、中、低三种水分条件下,多数群落共存种的竞争效应均大于水分胁迫效应,因此植物竞争对黄土丘陵区撂荒群落组建的重要性相对较大。

### 参考文献 (References):

- [ 1 ] 杜峰, 梁宗锁, 胡莉娟. 植物竞争研究综述. 生态学报, 2004, 23(4): 157-163.
- [ 2 ] Kropff M J, van Laar H H. Modelling Crop-Weed Interactions. Wallingford: CAB International, 1993: 1-6.
- [ 3 ] 安玉艳. 红柳适应黄土丘陵干旱环境的生理生态策略[D]. 杨凌: 中国科学院研究生院(教育部水土保持与生态环境研究中心), 2011.
- [ 4 ] 吴中华. 竞争对水生浮叶植物群落关键种、冗余种和资源配置的影响[D]. 武汉: 武汉大学, 2005.
- [ 5 ] May R M. Some notes on estimating the competition matrix. Ecology, 1975, 56(3): 737-741.
- [ 6 ] MacArthur R, Levins R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. American Naturalist, 1967, 101(921): 377-385.
- [ 7 ] 杜峰, 山仑, 梁宗锁, 徐学选. 陕北黄土丘陵区撂荒演替生态位研究. 草业学报, 2006, 15(3): 27-35.
- [ 8 ] 李玉英, 胡汉升, 程序, 孙建好, 李隆. 种间互作和施氮对蚕豆/玉米间作生态系统地上部和地下部生长的影响. 生态学报, 2011, 31(6): 1617-1630.
- [ 9 ] 杜峰, 山仑, 梁宗锁, 谭勇. 陕北黄土丘陵区撂荒演替过程中的土壤水分效应. 自然资源学报, 2005, 20(5): 669-678.
- [ 10 ] Wilkinson S R, Gross C F. Competition for light, soil moisture and nutrients during ladino clover establishment in orchardgrass sod. Agronomy Journal, 1964, 56(4): 389-392.
- [ 11 ] Harris W, Lazenby A. Competitive interaction of grasses with contrasting temperature responses and water stress tolerances. Australian Journal of Agricultural Research, 1974, 25(2): 227-246.
- [ 12 ] McGilchrist C A, Trenbath B R. A revised analysis of plant competition experiments. Biometrics, 1971, 27(3): 659-671.
- [ 13 ] 陆凡, 李自珍. 沙区植物种的一类种间竞争模型及应用. 西北植物学报, 2003, 23(1): 138-140.
- [ 14 ] 沈禹颖, 李响, 陆妮. 4 种牧草种间竞争力和种间关系的研究. 草业学报, 2002, 11(3): 8-13.
- [ 15 ] 林慧龙, 董世魁. 高寒地区多年生禾草混播草地种间竞争效应分析. 草业学报, 2003, 12(3): 79-82.
- [ 16 ] Grime J P. Plant Strategies and Vegetation Processes. Chichester: Wiley, 1979.
- [ 17 ] Tilman D. Resource Competition and Community Structure. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1982: 1-296.
- [ 18 ] Tilman D. Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1988: 853-855.
- [ 19 ] Goldberg D, Novoplansky A. On the relative importance of competition in unproductive environments. Journal of Ecology, 1997, 85(4): 409-418.



- [20] 高艳. 黄土丘陵区撂荒群落共存种植物竞争对土壤水分变化的响应[D]. 杨凌: 中国科学院研究生院(教育部水土保持与生态环境研究中心), 2016.
- [21] Aguiar M R, Lauenroth W K, Peters D P. Intensity of intra-and interspecific competition in coexisting shortgrass species. *Journal of Ecology*, 2001, 89(1): 40-47.
- [22] Zamfir M, Goldberg D E. The effect of initial density on interactions between bryophytes at individual and community levels. *Journal of Ecology*, 2000, 88(2): 243-255.
- [23] Driever S M, van Nes E H, Roijackers R M M. Growth limitation of *Lemna minor* due to high plant density. *Aquatic Botany*, 2005, 81(3): 245-251.
- [24] Keddy P, Gaudet C, Fraser L H. Effects of low and high nutrients on the competitive hierarchy of 26 shoreline plants. *Journal of Ecology*, 2000, 88(3): 413-423.
- [25] Shipley B, Keddy P A. Evaluating the evidence for competitive hierarchies in plant communities. *Oikos*, 1994, 69(2): 340-345.
- [26] 余冬立, 邵明安, 俞双恩. 黄土高原典型植被覆盖下 SPAC 系统水量平衡模拟. *农业机械学报*, 2011, 42(5): 73-78.