

DOI: 10.5846/stxb202110142902

巴雷,李志坚,杨雪茹.植物种群表观竞争机制及其研究进展.生态学报,2023,43(13):5281-5288.

Ba L., Li Z. J., Yang X. R. Mechanisms and advance of apparent competition among plant populations. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(13): 5281-5288.

植物种群表观竞争机制及其研究进展

巴 雷^{1,2,*}, 李志坚^{1,2}, 杨雪茹^{1,2}

1 东北师范大学生命科学学院, 长春 130024

2 植被生态科学教育部重点实验室, 长春 130024

摘要:植物表观竞争既影响群落结构和组成,也与生态系统功能密切相关。目前,国内尚缺乏对植物表观竞争的实验研究和机制探索。对植物表观竞争概念和研究进展进行了系统梳理和阶段性总结,分析了草食动物为媒介的表观竞争主要通过食物和生境介导植物竞争过程,以及 ELP—采食者关系对表观竞争的影响;植物参与的表观竞争通常与资源竞争共同作用;AM 真菌为媒介的表观竞争不仅受到宿主植物菌根依赖性的影响,还与 AM 真菌对资源的需求和环境资源供给状况有密切关系。未来研究既要注重实验设计的合理性,也要考虑测定方法和评价参数的有效性;重视植物群落和生态系统水平上表观竞争的功能研究。这不仅能够为植物群落结构和物种共存提供机制性解释,而且能够丰富经典的植物竞争理论和多营养级相互作用的食物网理论。

关键词:植物种群;表观竞争;媒介;食草动物;丛枝菌根真菌

Mechanisms and advance of apparent competition among plant populations

BA Lei^{1,2,*}, LI Zhijian^{1,2}, YANG Xueru^{1,2}

1 School of Life Science, Northeast Normal University, Changchun 130024, China

2 Key Laboratory of Vegetation Ecology, Ministry of Education, Changchun 130024, China

Abstract: Apparent competition has great impact on the structure and composition of plant community and is also closely linked to ecosystem functions. However, there is less knowledge of experimental research and mechanical analysis on plant apparent competition in China. We introduced the concepts and summarized the current progress of plant apparent competition in this paper. Apparent competition mediated by herbivore regulates the process of plant competition primarily through providing food and refuge to herbivore and this also is influenced by the interaction between the extended leaf phenology (ELP) and herbivore. Apparent competition mediated by plant usually acts with resource competition. Apparent competition mediated by arbuscular mycorrhizal fungi (AM fungi) is influenced by the mycorrhizal dependence of plant host, and is related to the demand of AM fungi and the supply of environmental nutrient. In the future, studies on plant apparent competition should focus on the rationality of experimental design and the effectiveness of measuring methods and evaluating parameters. Moreover, researchers should pay much attention on the function of apparent competition at level of plant population and ecosystem. It can not only provide mechanical explanation on the structure of plant community and species coexistence, but also enrich the theories of classical plant competition and food web including interactions of multiple trophic levels.

Key Words: plant population; apparent competition; media; herbivore; arbuscular mycorrhizal fungi

基金项目:国家自然科学基金项目(32071587);高校基本科研业务费科技成果转化培育基金(2412021PY002)

收稿日期:2021-10-14; **网络出版日期:**2023-03-07

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: bal337@nenu.edu.cn

在全球环境生态问题日趋严峻之际,植物竞争理论一直是生态学家分析各类生态系统关键过程与功能的重要机制之一^[1]。迄今,植物竞争研究多侧重资源竞争的实验方法和理论机制,而涉及生物因素(诸如动物采食和微生物等)调控下的植物间接相互作用(即表观竞争,apparent competition)的研究却十分匮乏^[2-3]。自然生态系统中,由于植物表观竞争通常产生和资源竞争类似的结果而难于被直接观测,因此常常被忽视或者被误认为是资源竞争^[4-5]。目前,越来越多的实验证据表明食草动物(大型家畜、啮齿类和昆虫)和微生物(例如丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AM 真菌)和病原菌)参与调节的植物表观竞争在群落和生态系统水平可能发挥着重要功能^[6-8],而且天然植物群落中物种组成和数量动态变化更可能是资源竞争和表观竞争共同作用的结果^[9-10]。

植物种群间的间接相互作用已经成为生态学研究的一个重要领域^[2]。国外相关研究一方面从营养级角度分析捕食者对种群间相互作用的影响和作用机制,并试图揭示表观竞争对植物群落结构和生态系统功能的影响;另一方面涉及微生物参与的表观竞争的研究主要基于对 AM 真菌与植物宿主间共生关系的认知。目前,植物表观竞争的研究还没有引起国内学者的关注,尚需要更多的实验证据和理论探索。基于野外植物群落的观察和多年从事植物竞争领域研究的知识积累,作者对以食草动物、同营养级植物和微生物(以 AM 真菌为例)为媒介的植物表观竞争研究进行了系统梳理和阶段性总结,以期国内研究者在相关领域开展科学研究和重要生态过程的机制分析提供新的思路和生长点。

1 表观竞争概念与分类

经典植物竞争理论认为,共享有限资源是引起植物种群资源竞争的限制条件^[11]。在真实竞争(图 1)以外,Holt 首先提出“表观竞争”概念,具体是指在捕食者—猎物系统中,当捕食者以两种猎物为食时,由于捕食者种群密度随猎物种群密度的增加而增加,从而导致不同猎物种群在数量上表现出明显的负效应^[12-13]。此后,Connell^[14]对表观竞争概念进行了拓展,将同一个营养级中第三个物种参与的种间竞争纳入到表观竞争体系中,从而极大的丰富了植物竞争的研究范畴。例如物种 1 与 2 之间是互惠关系,物种 2 与 3 是竞争关系,那么物种 1 和 3 就会表现出间接的表观竞争(图 1)。尽管表观竞争在植物种群研究中难以被直接观测,但是这种复杂的相互作用及其引起的反馈过程可能在自然界植物群落结构和物种多样性变化中普遍存在,而且发挥重要作用^[6-7,15]。

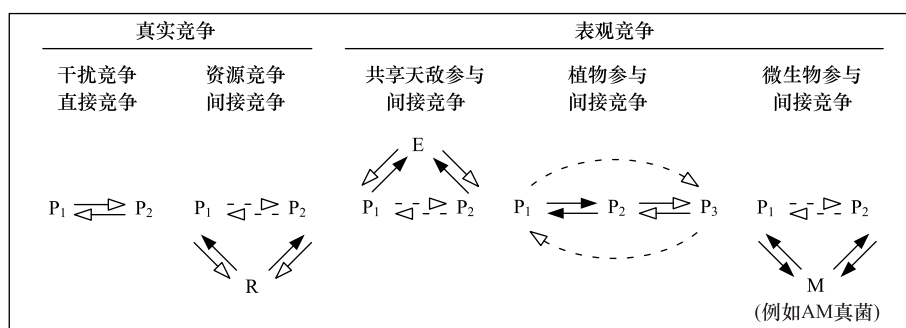


图 1 真实竞争和表观竞争分类(改自 Connell^[14])

Fig.1 Classification of real competition and apparent competition (modified from Connell^[14])

P_1, P_2, P_3 分别代表不同植物种; R 代表两种植物共享资源; E 代表两种植物共享天敌或者采食者; M 代表与植物形成共生或者寄生关系的微生物(例如 AM 真菌或病原菌); 实心箭头表示正效应, 空心箭头表示负效应; 实线表示直接作用, 虚线表示间接作用

当一种植物改变了其采食者的数量和分布,然后采食者的变化又影响了其对另一种植物的采食速率和种群动态,那么这两种植物种群间就发生了表观竞争,即植物表观竞争。根据调节植物表观竞争的生物因素可以大致将其分为三种类型:共享天敌参与、植物参与和微生物参与的表观竞争(图 1)。具体来讲,它们分别由

较高营养级的捕食者或采食者(昆虫、大型草食动物或者土壤动物)、同一营养级的植物和低营养级的分解者(真菌或病原菌等)参与调节植物竞争关系。采食者或微生物为媒介参与的植物表观竞争分别通过食物链的下行和上行效应产生级联效果,再通过营养级和食物网在生态系统中发挥重要功能。尽管捕食者-被捕食者、昆虫-宿主植物和病原菌-宿主植物系统中的表观竞争已经在国际上得到广泛的认知和重视^[16],而且也有实验证据表明邻体植物和丰度确实能够影响动物对其它植物的采食^[17-18],但是很少研究者关注表观竞争对植物种群动态的影响。

2 食草动物为媒介的植物表观竞争

食草动物(主要包括大型食草哺乳动物和植食昆虫)是影响草地生态系统的重要生物因素。食草动物除了能够通过采食行为直接影响植物生长和改变植物资源竞争外,由其参与的表观竞争对植物群落结构和演替,尤其是外来种入侵有重要影响^[5]。目前,研究者提出食草动物主要通过食物介导(food-mediated)和生境介导(habitat-mediated)两种途径参与植物表观竞争^[5,19]。

2.1 食物介导的表观竞争

昆虫种群之间常由于共享天敌而表现出广泛的表观竞争效应^[16],同时植食性昆虫和大型哺乳动物等也能够通过其采食者身份调节植物竞争关系。植物通过为采食者提供丰富或者高质量的食物(叶片、种子等)来改变采食者数量,从而对其它植物种群产生间接影响,即食物介导的表观竞争。Rand 对盐渍沼泽群落的调查发现,与盐角草(*Salicornia europaea*)相距较近的草地滨藜(*Atriplex patula*)通常会比其它分布较远的草地滨藜吸引更多的食草甲虫,导致其存活率和种子产量的降低^[20-21]。这种由于共享采食者而产生的表观竞争可能是决定盐渍沼泽杂类草种类和密度的重要因素^[20]。

以食草动物为媒介产生的表观竞争可能是外来植物成功入侵的重要机制之一^[22]。在美国大西洋沿岸开展的交互移栽实验中,入侵的芦苇种群确实增强了食茎(stem-feeders)、潜叶(leaf-miners)、食叶(leaf-chewers)和蚜虫四种采食者对当地芦苇的采食,而且这种作用远高于资源竞争对当地种群的负影响^[23]。外来种通常能够吸引更多的采食者,并且利用采食者对当地种的食性偏好而产生不对称的竞争效果。例如,象鼻虫喜欢在与外来种飞廉(*Carduus nutans*)邻近的本地种蓟(*Cirsium undulatum*)叶片上产卵,由此降低本地种的密度和竞争力^[24];波多黎各喀斯特北部地区兰科植物也面临由外来种吸引来的当地专食性的采花象甲(weevil)的高采食压力;食物介导的表观竞争通过降低本地兰花的结实率改变了当地兰花和入侵兰花的空间分布格局^[25]。Lau 和 Strauss 开展的野外观察与控制实验也说明,采食者象甲显著地降低当地兰格尔百脉根(*Lotus wrangelianus*)的适合度,同时提高外来种南苜蓿(*Medicago polymorpha*)的竞争力^[26]。啮齿类动物对种子和果实的采食也可以影响外来种^[27]。Dangreman 通过四年的种群动态数据和种子传播实验发现,本地羽扇豆属植物(*Lupinus tidestromii*)的种子被啮齿动物采食的程度随着与入侵种马兰草(*Ammophila arenaria*)距离的缩小而增加^[28]。与之相似,入侵加利福尼亚草地的黑芥(*Brassica nigra*)能够吸引食草动物,增加其对当地植物(*Nassella pulchra*)的采食^[22]。Hullé 还发现外来采食者也能够通过其产生的表观竞争对当地种产生竞争排斥^[29],例如当地植物叶片上蚜虫表现出较短的发育周期,较高繁殖率和成活率,而且数量和重量是入侵种上的 2—7 倍^[30-31]。Radtke 和 Wilson 发现群落水平的表观竞争是有时效的,第一年在外来种占优势的群落中能观察到较多的采食者,但这种现象在第二年却消失了^[32]。

值得注意的是,采食者的种类(诸如啮齿类、有蹄类和昆虫等)、属性(专食者和普食者)和食性选择特征等因素与植物表观竞争密切相关。例如,啮齿类动物喜食种子,而有蹄类动物主要通过采食茎叶和践踏直接影响植物的生长和竞争力。从严格意义上讲,专食性和普食性的采食者都能够通过改变入侵种或者当地种的适合度来影响种间关系,但是专食者的偏食性和密度的变化对于植物竞争的影响更显著^[33-34]。因此,在一定条件下引入竞争力强的当地种或者通过专食性采食者都能够对外来种入侵产生较好的生物防控效果。

2.2 生境介导的表观竞争

避难所介导(refuge-mediated)的表观竞争同样也能够促进外来种成功入侵。入侵种提供的避难所能够通

过加强普食者对当地竞争种的影响,进而导致入侵种的增加^[35-36]。入侵种除了能够为采食者提供遮蔽和休息场所外,还可能改善土壤水分或矿质营养条件,甚至还能够为采食者提供植物幼苗、种子或果实等食物。Chaneton 等在阿根廷安第斯山脉的研究发现,护理灌木(nurse shrubs)通过为采食者提供遮蔽所和食物与邻近当地种产生了强烈的表观竞争,从而降低了当地种的种子产量和幼苗存活率^[37-38]。在新西兰,外来杂草细弱剪股颖(*Agrostis capillaris*)为鼻涕虫的入侵提供了适宜的生存境,进而影响本地蕨类植物(*Botrychium australe*)^[39]。Meiners 以北美弃耕农田的入侵种蔷薇(*Rosa multiflora*)和次生林的入侵种金银忍冬(*Lonicera maackii*)为研究对象开展了种子取食实验,结果发现入侵种灌木的冠幅显著提高了当地树种种子被采食的风险,进而与当地种产生了表观竞争;即使能够成功逃避被采食的个体也由于距离灌木较近而面临严峻的资源竞争。此结果表明表观竞争可能与资源竞争共同来决定植物群落结构^[9]。此外,Zhang 等在南方蒙古栎树林的研究显示,树冠下当地啮齿类动物的采食和林下低光照条件协同作用帮助蒙古栎树林有效抵御灯芯草的入侵^[40]。

美国加利福尼亚海岸的当地种也因为生存境介导的表观竞争而面临濒危,这种效应主要是由于外来种能够为鹿白足鼠(*Peromyscus maniculatus*)提供栖息环境,改变当地羽扇豆(*L. tidestrom*)和种子采食者间的相互作用^[28]。灌丛既能为采食者提供适宜的休憩生存境,也能为林下幼苗萌发和生长提供荫蔽环境和丰富的营养。阿根廷安第斯山脉的护理灌木能够缓解林下其它植物幼苗常面临的物理胁迫(干旱和营养贫瘠),同时也使林下幼苗面临更高的被黄粉虫采食的风险,两者权衡的结果通常是一种净负效应^[37]。基于联合植物避难所假说(associational plant refuge hypothesis),林业生产中就提出将适口性较好的树种与高大的适口性差的植物一起种植,这样对前者起到有效的保护作用^[41]。

2.3 ELP 介导的表观竞争

北美温带落叶林中有较强影响力的入侵植物大多数都表现出延长的叶片物候(extended leaf phenology, ELP)特征,即春天萌发早,秋天落叶晚,延长的生长时间使叶片同化更多的光合产物,促进植物生长。全球气候变化条件下,ELP 对植物生长起到显著促进作用,但其对当地植物群落组成和结构的影响却没有受到关注^[42]。ELP 不仅能够直接影响外来种和当地种的资源竞争,而且能够通过影响动物采食行为(ELP-采食者效应)间接改变植物竞争关系。在美国迈阿密大学的天然植被地区,Martinod 和 Gorchov 通过量化全年白尾鹿月食谱中入侵种灌木生物量的比例发现,入侵种金银忍冬能够在食物相对匮乏的早春和夏末为白尾鹿提供比当地种更丰富、更有营养的食物,结果提高了白尾鹿种群数量(尤其是孕期白尾鹿的存活率和容纳量),增加了其它时间鹿群对当地种的采食压力,也就是通过表观竞争作用降低了当地植物种群数量^[43]。

ELP-采食者关系对表观竞争的作用还受到其他因素的影响。首先,外来种与当地种的适口性能够影响 ELP-采食者的作用。例如适口性较好的外来种的 ELP 能够在早春和秋末帮助采食者度过食物匮乏的季节,并且在接续的生长季增加对当地种的采食以提高外来种的竞争优势^[42]。Smith 和 Hall 建构了 ELP 影响种间关系的数学模型,结果发现即使外来种适口性稍好或者与当地种相当,短时间的 ELP 也能够对采食者存在条件下影响外来种与当地种的表观竞争关系,促进外来种入侵^[44]。其次,普食性和专食性的采食者对当地种的影响存在差异。一般情况下,ELP 更可能通过影响普食性采食者的行为影响表观竞争,而其对当地专食性采食者的影响可能甚小。但是根据天敌逃避假说(enemy from escape hypothesis),外来种也可以通过专食性采食者对当地种的采食而形成表观竞争优势。此外,ELP 还可以为啮齿类动物提供更丰富的种子,通过提高采食者数量来增加对当地种的影响或者通过为它们提供避难所来增加其对林下植物种子和幼苗的采食,进而减少当地种群的更新。因此,有些研究者提出,在全球变化背景下采食者参与的表观竞争作用及其对植物群落和功能的影响更值得深入研究^[31,43]。

3 同营养级植物为媒介的表观竞争

尽管在群落水平多物种间的相互作用研究一直被认为比研究物种对的竞争关系更具有理论价值和预测

性,但是鉴于多物种研究的工作量、复杂性和理论解释的难度,相关方面的实验研究和证据相对匮乏^[45]。已有理论模型预测研究同营养级植物作为媒介参与植物竞争对于理解物种共存和群落多样性的维持机制是十分重要的^[46]。Metlen 等研究了落基山脉北部当地西黄松与入侵物种旱雀麦 (*Bromus tectorum*) 和矢车菊属植物 (*Centaurea stoebe*) 间的相互作用,发现树冠的遮荫效应和林下养分的富集显著影响入侵种的生长,但是没有改变两者的相互作用;相反西黄松枯落物的渗出液却通过化感作用对两种入侵植物的种子萌发和生长产生强烈负影响,尤其对矢车菊属植物的影响更大^[47]。西黄松介导的表观竞争导致旱雀麦和矢车菊属植物在林下和开阔地呈现迥异的空间分布特征。

Callaway 和 Pennings 在美国加利福尼亚州卡平特里亚盐生沼泽上缘的交错带开展的实验发现,多年生节黎属灌木 (*Arthrocnemum subterminale*) 种群 (简称为 As) 对群落物种组成和多度格局有重要影响^[45]。在没有 As 的群落中,盐生草本植物 *Monanthechloe littoralis* (简称 MI) 逐渐替代冷季的一年生植物和补血草 (*Limonium californicum*); 当群落中 As 和 MI 共存时,一年生植物和补血草的数量相对较多。野外试验和配对竞争实验的结果共同揭示 AS 介导的 MI 和补血草之间的表观竞争是该盐生沼泽群落的构建机制,而且有效验证了“敌人的敌人是朋友”的说法^[45]。此外,Levine 在加利福尼亚海滨群落开展的实验也发现,第三种植物的存在能够改变其它植物间的竞争作用;间接和直接作用可以共同缓冲优势种的竞争效果,从而有利于维持盐生沼泽群落的多样性^[10]。近期的其他研究还发现当地寄生植物 (parasite plant) 如果能够对外来种产生专性寄生的话,也能够有效的降低外来物种对当地种的竞争作用^[48]。此结果为应用当地寄生植物来防治外来灌木的入侵提供了实验依据。

4 AM 真菌为媒介的表观竞争

土壤微生物对于植物竞争具有重要的调节作用。近期就有研究者提出 4 种以上当地种共存生境的土壤对于外来种的生长具有较强的负影响,而且土壤微生物介导的表观竞争是群落物种多样性和可入侵性之间成负相关关系的重要机制^[49]。土壤中的病原菌能够直接感染宿主植物,减缓植物生长或使植物染病来降低植物竞争力^[50];而土壤中的 AM 真菌是一种内生真菌,它能够改善宿主植物的矿质营养 (例如移动性弱的 P 等)、提高宿主植物对环境胁迫的抵抗性和忍耐力^[51–52],这些生态功能都能够间接影响植物表观竞争。

宿主植物对菌根真菌的依赖性是影响植物获取资源能力和竞争力的首要因素^[53]。一般情况下,菌根植物获取低浓度矿质营养的能力要强于非菌根植物 (例如莎草科植物),由此,菌根植物的竞争力一般要高于非菌根植物^[54]。例如演替后期菌根植物蓝茎冰草 (*Agropyron smithii*) 和格兰马草 (*Bouteloua gracilis*) 的菌根依赖性有助于其对共存的非菌根植物 (*Salsola kali*) 形成表观竞争优势,决定草地演替速率^[55]。即使同是菌根植物,不同种植物或植物功能群对 AM 真菌的依赖程度也存在差异。北美高草草原上 AM 真菌能够提高群落亚优势种 C_4 植物的竞争力,促进 C_3 优势种和 C_4 植物共存,从而改变草地植物组成和物种多样性^[56]。实际上,AM 真菌能够调节植物形成表观竞争的直接原因是因为 AM 真菌改变了宿主植物的营养状态,造成共存植物种之间生长和竞争力的非对称;而且这种非对称结果能够在植物相互作用过程中产生正或负的反反馈机制^[8,57],加强或弱化竞争优势。作者在澳大利亚阿德莱德大学开展的实验发现,接种外来种野生燕麦 (*Avena barbata*) 根系中的 AM 真菌同时降低了当地种 (*Rytidosperma caespitosum*) 和野生燕麦的生长,而且对当地种的负影响大于外来种;AM 真菌介导的正反馈机制和表观竞争作用能够为野生燕麦成功入侵南澳天然草地提供机制性的解释^[58]。值得注意的是植物宿主和 AM 真菌的关系还会受到环境资源供给条件的影响。根据贸易平衡模型 (trade balance model) 预测,在低 P 和低 N 的环境中,宿主植物和 AM 真菌形成互惠关系,但是在高 P 和高 N 环境中,宿主植物与 AM 真菌之间倾向于形成寄生关系^[59]。这种颠覆传统认知的观点使我们重新认识到植物—AM 真菌的相互关系不仅受到植物宿主对匮乏矿质营养需求的影响,同时还要考虑到供给侧 (AM 真菌或者真菌群落) 对资源的需求量和环境资源供给状况。

以 AM 真菌为媒介的表观竞争能够为生态系统的群落结构变化和动态提供机制性的解释。Hartnett and

Wilson 开展的长期原位控制实验表明 AM 真菌对群落物种多样性的影响取决于 C_4 植物在群落中地位^[56]。此外,AM 真菌参与的表观竞争在植物入侵过程中也起到重要作用。新武器假说(novel weapon hypothesis)提出,入侵物种根系的微生物或者 AM 真菌等能够抑制当地种的生长,结果加速外来种入侵^[58,60]。因此,有学者提出,AM 真菌作为土壤中非常重要的生物类群,在某些生态系统中(例如草地生态系统)发挥着重要作用,可以被视作生态系统的生物工程师。例如,AM 真菌介导产生的竞争释放效应是禾豆混播系统生产力提高的重要机制^[61]。此外,一些学者提出 AM 真菌形成的菌根菌丝网络能够减缓种间竞争,同时建构不同物种资源利用的补偿机制,从而提高群落生产力和多样性^[61-62]。

5 总结与展望

在植物生态学领域,种间竞争被认为是驱动植物群落结构和数量动态变化的重要因素。因资源匮乏而引起的资源竞争常常被研究者视为解释群落动态和物种多样性变化的重要机制,但是随着竞争研究的深入,研究者发现生物以第三者身份参与的间接的表观竞争在自然界中也是普遍存在,而且可能与资源竞争共同影响群落结构和生态系统功能。目前,植物表观竞争的研究尚处于实验验证与理论探索阶段,而且大多数研究通过野外观察与控制实验相结合来验证表观竞争的作用机制^[26,45]。但是,由于控制实验中既要排除资源竞争的影响,又要考虑生物调控因素的作用^[27],而且通常涉及多营养级和多物种,从而增加了实验设计和理论分析的难度。为了正确评价资源竞争与表观竞争的相对重要性,明晰表观竞争的作用途径和过程,未来实验研究中一方面要注重实验设计的合理性,另一方面则要考虑测定方法和评价参数的有效性。此外,研究者在验证表观竞争存在的同时,应该重视植物群落和生态系统水平上植物表观竞争的功能^[4,63],这不仅有利于预测群落结构变化趋势,而且更有利于理解多营养级的物种共存机制^[64]。

生物因素参与的表观竞争为植物生态学和竞争理论研究提供了一个新的生长点。我们不仅要明晰作为“生态系统工程师”的生物因素对植物生长的直接影响,更要明确其间接调节植物表观竞争的过程、路径和机制。生物调控因素的时空变异增加了植物表观竞争实验与理论研究的复杂性。例如,采食者的种类、采食方式和种群密度等因素都能够对植物群落内种间关系、结构,甚至是长时间尺度的群落演替产生深刻的影响;而 AM 真菌的种类、环境适应性、多样性和植物宿主的特征都影响 AM 真菌对植物竞争关系的调节。从生态系统的稳定性角度分析,生物因素引起的包括上行和下行效应在内的表观竞争研究不仅能够丰富经典的竞争理论和多营养级相互作用的食物网理论,同时能够为生态系统的管理与保护提供建设性的理论参考。

参考文献(References):

- [1] Craine J M, Dyzinski R. Mechanisms of plant competition for nutrients, water and light. *Functional Ecology*, 2013, 27(4): 833-840.
- [2] Sutherland W J, Freckleton R P, Godfray H C J, Beissinger S R, Benton T, Cameron D D, Carmel Y, Coomes D A, Coulson T, Emmerson M C, Hails R S, Hays G C, Hodgson D J, Hutchings M J, Johnson D, Jones J P G, Keeling M J, Kokko H, Kunin W E, Lambin X, Lewis O T, Malhi Y, Mieszkowska N, Milner-Gulland E J, Norris K, Phillimore A B, Purves D W, Reid J M, Reuman D C, Thompson K, Travis J M J, Turnbull L A, Wardle D A, Wiegand T. Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of Ecology*, 2013, 101(1): 58-67.
- [3] Holt R D, Bonsall M B. Apparent competition. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2017, 48: 447-471.
- [4] White E M, Wilson J C, Clarke A R. Biotic indirect effects: a neglected concept in invasion biology. *Diversity and Distributions*, 2006, 12(4): 443-455.
- [5] Allen W J, Wainer R, Tylanakis J M, Barratt B I P, Shadbolt M R, Waller L P, Dickie I A. Community-level direct and indirect impacts of an invasive plant favour exotic over native species. *Journal of Ecology*, 2020, 108(6): 2499-2510.
- [6] Bonsall M B, Hassell M P. Apparent competition structures ecological assemblages. *Nature*, 1997, 388(6640): 371-373.
- [7] Chesson P, Kuang J J. The interaction between predation and competition. *Nature*, 2008, 456(7219): 235-238.
- [8] Bever J D, Dickie I A, Facelli E, Facelli J M, Klironomos J, Moora M, Rillig M C, Stock W D, Tibbett M, Zobel M. Rooting theories of plant community ecology in microbial interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, 2010, 25(8): 468-478.
- [9] Meiners S J. Apparent competition: an impact of exotic shrub invasion on tree regeneration. *Biological Invasions*, 2007, 9(7): 849-855.
- [10] Levine J M. Indirect facilitation: evidence and predictions from a riparian community. *Ecology*, 1999, 80(5): 1762-1769.

- [11] Grace J B, Tilman D. Perspectives on Plant Competition. San Diego: Academic Press, 1990.
- [12] Holt R D. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology*, 1977, 12(2): 197-229.
- [13] Holt R D. Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. *The American Naturalist*, 1984, 124(3): 377-406.
- [14] Connell J H. Apparent versus “real” competition in plants//Grace J B, Tilman D, eds. Perspectives on Plant Competition. San Diego: Academic Press, 1990: 9-26.
- [15] Morris R J, Lewis O T, Godfray H C J. Experimental evidence for apparent competition in a tropical forest food web. *Nature*, 2004, 428(6980): 310-313.
- [16] 成新跃, 徐汝梅. 昆虫种间表观竞争研究进展. *昆虫学报*, 2003, 46(2): 237-243.
- [17] Schmitt R J. Indirect interactions between prey: apparent competition, predator aggregation, and habitat segregation. *Ecology*, 1987, 68(6): 1887-1897.
- [18] Holmes R D, Jepson-Innes K. A neighborhood analysis of herbivory in *Bouteloua gracilis*. *Ecology*, 1989, 70(4): 971-976.
- [19] Orrock J L, Holt R D, Baskett M L. Refuge-mediated apparent competition in plant-consumer interactions. *Ecology Letters*, 2010, 13(1): 11-20.
- [20] Rand T A. Herbivore-mediated apparent competition between two salt marsh forbs. *Ecology*, 2003, 84(6): 1517-1526.
- [21] Rand T A, Louda S M. Exotic weed invasion increases the susceptibility of native plants to attack by a biocontrol herbivore. *Ecology*, 2004, 85(6): 1548-1554.
- [22] Orrock J L, Witter M S, Reichman O J. Apparent competition with an exotic plant reduces native plant establishment. *Ecology*, 2008, 89(4): 1168-1174.
- [23] Bhattarai G P, Meyerson L A, Cronin J T. Geographic variation in apparent competition between native and invasive *Phragmites australis*. *Ecology*, 2017, 98(2): 349-358.
- [24] Russell F L, Louda S M, Rand T A, Kachman S D. Variation in herbivore-mediated indirect effects of an invasive plant on a native plant. *Ecology*, 2007, 88(2): 413-423.
- [25] Recart W, Ackerman J D, Cuevas A A. There goes the neighborhood: apparent competition between invasive and native orchids mediated by a specialist florivorous weevil. *Biological Invasions*, 2013, 15(2): 283-293.
- [26] Lau J A, Strauss S Y. Insect herbivores drive important indirect effects of exotic plants on native communities. *Ecology*, 2005, 86(11): 2990-2997.
- [27] Orrock J L, Dutra H P, Marquis R J, Barber N. Apparent competition and native consumers exacerbate the strong competitive effect of an exotic plant species. *Ecology*, 2015, 96(4): 1052-1061.
- [28] Dangremond E M, Pardini E A, Knight T M. Apparent competition with an invasive plant hastens the extinction of an endangered lupine. *Ecology*, 2010, 91(8): 2261-2271.
- [29] Sakata Y, Craig T P. An exotic herbivore reinforces competition between exotic and native plants. *Journal of Ecology*, 2021, 109(7): 2740-2753.
- [30] Hullé M. *Myzus ascalonicus*, an aphid recently introduced to Sub-Antarctic Islands, prefers native to exotic host-plants. *Environmental Entomology*, 2012, 41(6): 1398-1404.
- [31] Hullé M, Till M, Plantegenest M. Global warming could magnify insect-driven apparent competition between native and introduced host plants in Sub-Antarctic Islands. *Environmental Entomology*, 2022, 51(1): 204-209.
- [32] Radtke T M, Wilson S D. A limited role for apparent competition via granivory in the persistence of a grassland invader. *Journal of Vegetation Science*, 2015, 26(5): 995-1004.
- [33] Huang W, Siemann E, Wheeler G S, Zou J W, Carrillo J, Ding J Q. Resource allocation to defence and growth are driven by different responses to generalist and specialist herbivory in an invasive plant. *Journal of Ecology*, 2010, 98(5): 1157-1167.
- [34] Huang W, Carrillo J, Ding J Q, Siemann E. Interactive Effects of herbivory and competition intensity determine invasive plant performance. *Oecologia*, 2012, 170(2): 373-382.
- [35] Enge S, Nylund G M, Pavia H. Native generalist herbivores promote invasion of a chemically defended seaweed via refuge-mediated apparent competition. *Ecology Letters*, 2013, 16(4): 487-492.
- [36] Svensson J R, Nylund G M, Cervin G, Toth G B, Pavia H. Novel chemical weapon of an exotic macroalga inhibits recruitment of native competitors in the invaded range. *Journal of Ecology*, 2013, 101(1): 140-148.
- [37] Chaneton E J, Mazía C N, Kitzberger T. Facilitation vs. apparent competition: insect herbivory alters tree seedling recruitment under nurse shrubs in a steppe-woodland ecotone. *Journal of Ecology*, 2010, 98(2): 488-497.
- [38] Caccia F D, Chaneton E J, Kitzberger T. Direct and indirect effects of understorey bamboo shape tree regeneration niches in a mixed temperate forest. *Oecologia*, 2009, 161(4): 771-780.
- [39] Sessions L, Kelly D. Predator-mediated apparent competition between an introduced grass, *Agrostis capillaris*, and a native fern, *Botrychium*

- australe* (Ophioglossaceae), in New Zealand. *Oikos*, 2002, 96(1): 102-109.
- [40] Zhang Y H, Meng H Y, Wang Y, He Q. Herbivory enhances the resistance of mangrove forest to cordgrass invasion. *Ecology*, 2018, 99(6): 1382-1390.
- [41] Miller A M, McArthur C, Smethurst P J. Characteristics of tree seedlings and neighbouring vegetation have an additive influence on browsing by generalist herbivores. *Forest Ecology and Management*, 2006, 228(1-3): 197-205.
- [42] Smith L M. Extended leaf phenology in deciduous forest invaders: mechanisms of impact on native communities. *Journal of Vegetation Science*, 2013, 24(6): 979-987.
- [43] Martinod K L, Gorchov D L. White-tailed deer browse on an invasive shrub with extended leaf phenology meets assumptions of an apparent competition hypothesis. *AoB Plants*, 2017, 9(2): plx006.
- [44] Smith L M, Hall S. Extended leaf phenology may drive plant invasion through direct and apparent competition. *Oikos*, 2016, 125(6): 839-848.
- [45] Callaway R M, Pennings S C. Facilitation may buffer competitive effects: indirect and diffuse interactions among salt marsh plants. *The American Naturalist*, 2000, 156(4): 416-424.
- [46] Aschehoug E T. Indirect Interactions and Plant Community Structure[D]. Missoula: The University of Montana, 2011.
- [47] Metlen K L, Aschehoug E T, Callaway R M. Competitive outcomes between two exotic invaders are modified by direct and indirect effects of a native conifer. *Oikos*, 2013, 122(4): 632-640.
- [48] Li J M, Oduor A M O, Yu F H, Dong M. A native parasitic plant and soil microorganisms facilitate a native plant co-occurrence with an invasive plant. *Ecology and Evolution*, 2019, 9(15): 8652-8663.
- [49] Zhang Z J, Liu Y J, Brunel C, van Kleunen M. Evidence for Elton's diversity-invasibility hypothesis from belowground. *Ecology*, 2020, 101(12): e03187.
- [50] Malmstrom C M, Hughes C C, Newton L A, Stoner C J. Virus infection in remnant native bunchgrasses from invaded California grasslands. *New Phytologist*, 2005, 168(1): 217-230.
- [51] Smith S E, Smith F A. Fresh perspectives on the roles of arbuscular mycorrhizal fungi in plant nutrition and growth. *Mycologia*, 2012, 104(1): 1-13.
- [52] Evelin H, Kapoor R, Giri B. Arbuscular mycorrhizal fungi in alleviation of salt stress: a review. *Annals of Botany*, 2009, 104(7): 1263-1280.
- [53] Van Der Heijden M G A, Wiemken A, Sanders I R. Different arbuscular mycorrhizal fungi alter coexistence and resource distribution between co-occurring plant. *New Phytologist*, 2003, 157(3): 569-578.
- [54] Lambers H, Teste F P. Interactions between arbuscular mycorrhizal and non-mycorrhizal plants: do non-mycorrhizal species at both extremes of nutrient availability play the same game? *Plant, Cell & Environment*, 2013, 36(11): 1911-1915.
- [55] Allen E B, Allen M F. Competition between plants of different successional stages: mycorrhizae as regulators. *Canadian Journal of Botany*, 1984, 62(12): 2625-2629.
- [56] Hartnett D C, Wilson G W T. Mycorrhizae influence plant community structure and diversity in tallgrass prairie. *Ecology*, 1999, 80(4): 1187-1195.
- [57] Bever J D. Soil community feedback and the coexistence of competitors: conceptual frameworks and empirical tests. *New Phytologist*, 2003, 157(3): 465-473.
- [58] Ba L, Facelli E, Facelli J M. Plant-mycorrhizal fungi feedbacks: potential accomplices of *Avena barbata*'s high invasiveness. *Plant Ecology*, 2018, 219(9): 1045-1052.
- [59] Johnson N C. Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular mycorrhizas across scales. *New Phytologist*, 2010, 185(3): 631-647.
- [60] Hausmann N T, Hawkes C V. Plant neighborhood control of arbuscular mycorrhizal community composition. *New Phytologist*, 2009, 183(4): 1188-1200.
- [61] Qiao X, Guo X W, Li A L. Common mycorrhizal networks contribute to overyielding in faba bean/coix intercropping systems. *Agronomy Journal*, 2020, 112(4): 2598-2607.
- [62] van der Heijden M G A, Klironomos J N, Ursic M, Moutoglis P, Streitwolf-Engel R, Boller T, Wiemken A, Sanders I R. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 1998, 396(6706): 69-72.
- [63] McPeck M A. Mechanisms influencing the coexistence of multiple consumers and multiple resources: resource and apparent competition. *Ecological Monographs*, 2019, 89(1): e01328.
- [64] Frost C M, Peralta G, Rand T A, Didham R K, Varsani A, Tylianakis J M. Apparent competition drives community-wide parasitism rates and changes in host abundance across ecosystem boundaries. *Nature Communications*, 2016, 7: 12644.