

# 土壤水分对黄土丘陵区演替序列种种间竞争的影响

高艳<sup>1,2</sup>, 杜峰<sup>1,4</sup>, 王雁南<sup>3</sup>, 王月<sup>3</sup>, 李伟伟<sup>3</sup>, 时慧君<sup>3</sup>

(1. 中国科学院 水利部 水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100; 2. 中国科学院大学, 北京 100049;

3. 西北农林科技大学, 陕西 杨凌 712100; 4 西北农林科技大学 水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100)

**摘 要:**种间竞争是不同物种为争夺资源发生的相互关系,对群落植被演替、恢复有重要意义。同时水分是黄土丘陵区植物生长的限制因素,该区多物种种间水资源竞争研究较少,为此选取该区 6 种演替序列种,采用种对试验法研究其对土壤水分变化的竞争响应。结果表明:(1)除狗尾草外,其他 5 种植物的生长指标和土壤水分变化趋势基本一致,地下部分变化程度大于地上部分。不同植物最适水分条件不同。(2)单位竞争能力与总竞争能力相似地反映植物种间竞争状况。狗尾草和白羊草在中高水竞争力均高于同组的猪毛蒿、达乌里胡枝子,低水反之。铁杆蒿随着水分减少,竞争力低于茭蒿。受水分胁迫时,达乌里胡枝子、白羊草的竞争力>茭蒿、铁杆蒿>猪毛蒿、狗尾草,即演替后期种竞争能力>演替中期>演替初期,符合演替生态位理论。竞争的不对称随着环境生产力的增加而降低。随着演替中土壤水分的减少,物种耐水分胁迫的能力逐渐增强,从而促使演替的继续。

**关键词:**土壤水分; 种间竞争; 演替序列种; 黄土丘陵区

中图分类号:Q948

文献标识码:A

文章编号:1005-3409(2016)06-0192-06

## Interspecific Competition of Six Succession Series Species with Different Soil Moisture Treatments in Loess Hilly Region

GAO Yan<sup>1,2</sup>, DU Feng<sup>1,4</sup>, WANG Yannan<sup>3</sup>, WANG Yue<sup>3</sup>, LI Weiwei<sup>3</sup>, SHI Huijun<sup>3</sup>

(1. Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences, Yangling, Shaanxi 712100, China;

2. University of China Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 4. Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

**Abstract:** Interspecific competition refers to the relationship between species competing for resources, which is critical to community succession and vegetation recovery. As an essential and important resource for growth, water exerts the significant effect on formation and development of interspecific relations. However, the interspecific competition for water in the hilly loess arid region was little known, where the water remained the main constraint resource for growth. Six succession series species were selected to study their competitive response to soil moisture change based on the pot experiments. The results showed that: (1) six species' growth conditions with the different soil moisture treatments were not the same at both monoculture and pair-wise treatment, biomass and height of all five species showed a similar trend with soil moisture except for *Setaria viridis*, and the biomass of belowground varied more greatly than that of aboveground, interspecies competition had affected the growth of plants; (2) total competition intensity and pergram competition intensity similarly reflected the status of interspecies competition, the competition of *S. viridis* and *Bothriochloa ischaemum* was greater than its counterpart species *Artemisia scoparia*, *Lespedeza dahurica* in medium and high water conditions while the reverse pattern occurred in low water condition. *Artemisia sacrorum*'s competition was lower than *Artemisia giraldii* with decrease of soil moisture. The competitive-ness ranked as the order: *L. dahurica*, *B. ischaemum*>*A. sacrorum*, *A. giraldii*>*S. viridis*, *A. scoparia* under water stress, showing that the competition of late succession species was larger than succession mid-early stage and complying with the succession niche theory. Different plants had different optimal soil moisture. Competition asymmetry intensified the effects of water deficiency on the plant growth. Asymmetry of interspecies competition was caused by accessing resource asymmetry of relative and neighbor species. The

收稿日期:2016-03-23

修回日期:2016-04-05

资助项目:国家自然科学基金“黄土丘陵区植物竞争对土壤水分变化的响应”项目(41271526)

第一作者:高艳(1989—),女,山西吕梁人,硕士研究生,研究方向:植物生态。E-mail:gaoyan923329@126.com

通信作者:杜峰(1971—),男,博士,内蒙古乌兰察布人,副研究员,主要从事群落、种群生态及植被恢复生态研究。E-mail:dufeng@ms.iswc.ac.cn

plants' tolerance ability gradually increased with decrease of soil moisture in the process of succession, thus prompting further community succession.

**Keywords:** soil moisture; interspecific competition; succession series species; loess hilly region.

植物竞争是植物普遍存在的一种作用过程,是两个或两个以上的个体为争夺资源而发生的相互关系<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,同时也是决定生态系统结构和功能的关键生态过程之一<sup>[2]</sup>。种间竞争是植物竞争的重要组成部分<sup>[3]</sup>。竞争既包括植物个体对其他植物的竞争抑制,也包括不被其他个体竞争抑制的能力,其中个体获得地上(光、热)和地下(水分、矿质营养)资源并抑制其他个体获得资源的能力是竞争的主要形式<sup>[4]</sup>。竞争受到多种因素的制约,如环境资源的可利用状况、物种的生物学特性及干扰因素的强度和频度等<sup>[5]</sup>。

Ennik 曾用 DeWit 的试验方法进行了不同水分条件下黑麦草和白三叶竞争关系的研究,发现当土壤含水量较高时,黑麦草能有效吸收土壤中白三叶所固定的氮,而当水分条件受到限制时,白三叶的固氮效率明显下降,同时从土壤中获取的氮也少于黑麦草,竞争力减弱<sup>[6]</sup>。Harris 对几种禾本科植物在不同水分条件下竞争力的研究,表明在湿润和干旱条件下,几种植物的竞争力大小和顺序发生变化<sup>[7]</sup>。有试验表明,当植物在水分和营养竞争激烈时,光照作为竞争因子之一的重要性有所下降,而当水分和营养不受限制时,光照和遮荫就成为竞争的主要因子<sup>[8-11]</sup>。Eissenstat 等也特别指出,在干旱地区,植物吸收水分的能力与其竞争能力密切相关<sup>[12]</sup>。

在黄土丘陵区,水分是黄土丘陵区植物生长的主要限制性因素。大量研究表明,土壤水分是植被恢复与重建的核心问题,也是造成植被分异的主要因素<sup>[13-15]</sup>。由于试验环境和研究对象的不同,竞争研究得出的观点和结论并不一致,甚至完全相反<sup>[16]</sup>,且是个例结论,尚无具有普遍意义的一般性结论<sup>[4]</sup>,并不能用于指导黄土丘陵区植被恢复建设实践。以往的研究大多是集中在物种与物种或某一物种与环境的相互作用<sup>[17-18]</sup>,对几个物种种间发生的水资源竞争研究较少。为此选取黄土丘陵区撂荒群落 6 种演替序列种(演替前、中、后期各 2 种),在室内研究其对土壤水分变化的竞争响应,了解群落优势种的种间关系、种间竞争力及环境因素的影响,为环境因素对自然条件下群落组成、群落结构的影响提供借鉴,有助于揭示黄土丘陵区撂荒群落植被演替、恢复机制,进而通过人为对环境因素的调控从而调控群落,促进植被恢复重建工作等,都具有重要的意义<sup>[19]</sup>。

## 1 研究方法

### 1.1 试验地概况

试验地点选择在陕西杨凌中科院水土保持研究所温室大棚内进行。杨凌当地土壤类型为塋土,属半湿润区,暖温带大陆性季风气候,四季分明,雨热同季。年总辐射量  $4.7562 \times 10^9 \text{ J/m}^2$ ,年日照时数 2 105 h,年均温  $12.9^\circ\text{C}$ ,最热月(7 月)平均温度  $25.8^\circ\text{C}$ ,最冷月(1 月)平均温度  $-1.1^\circ\text{C}$ ,年极端最高温度  $42^\circ\text{C}$ ,年极端最低温度  $-19.4^\circ\text{C}$ , $\geq 0^\circ\text{C}$  积温  $4\,903^\circ\text{C}$ ,持续天数 309 d, $\geq 10^\circ\text{C}$  积温  $4\,185^\circ\text{C}$ ,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%。试验时间为 2009 年 5—10 月,温室大棚内进行补光补湿,保持试验植株在同一个环境下,植物可用水量完全受人为控制。

### 1.2 盆栽试验

选取黄土高原区六种演替序列种:猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)和狗尾草(*Setaria viridis*)(演替初期优势种)、铁杆蒿(*Artemisia sacrorum*)和芨蒿(*Artemisia giraldii*)(演替中期优势种)、白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)和达乌里胡枝子(*Lespedeza dahurica*)(演替后期优势种)。选用杨凌当地土壤塋土,田间持水量为 21.4%,风干土含水量为 6.67%,水分处理水平分别为田间持水量的 45%,65%和 80%,分别代表低水分含量的严重干旱胁迫、中水含量的轻度胁迫和高水分含量的适宜生长水分处理。试验采用随机设计——种对组合法,每个处理三个重复。单株为无竞争对照、种对为竞争处理,种对组合分别是猪毛蒿—狗尾草、铁杆蒿—芨蒿、白羊草—达乌里胡枝子。

### 1.3 数据处理

植物的资源利用特性在不同的生长期,如幼苗期、营养期和繁殖期也有所不同。因此,植物的竞争效应对个体生长、繁殖和存活的影响也是一个动态的过程。这一动态过程可用个体的相对竞争强度指数(Relative competition intensity index)表示。按下面 3 个公式计算各种植物的总竞争强度、单位重量竞争强度<sup>[20-21]</sup>。

$$\text{RCI}_{\text{Total}}^B = (B_0 - B_{+c}) / B_0 \quad (1)$$

$$\text{RCI}_{\text{Total}}^H = (H_0 - H_{+c}) / H_0 \quad (2)$$

$$\text{RCI}_{\text{Pergram}} = \text{RCI} / B_{\text{邻体}} \quad (3)$$

式中:RCI 为相对竞争强度(Relative Competition Intensity); $\text{RCI}_{\text{Total}}$ , $\text{RCI}_{\text{Pergram}}$  分别代表总竞争强度和单位重量竞争强度; $B$ , $H$  代表生物量和植株高度; $B_0$ , $B_{+c}$ , $H_0$ , $H_{+c}$  分别为单株、种对时的生物量和植株高

度;  $B_{\text{邻体}}$  为邻体的生物量;  $RCI_{\text{Total}}, RCI_{\text{Pergram}} > 0$ , 植物间存在竞争, 且值越大, 相对竞争力越弱。  $RCI_{\text{Total}}, RCI_{\text{Pergram}} < 0$ , 则植物与其他物种共存时, 生长获益。

使用 Origin 8.0 软件作图, SPSS 18.0 软件处理数据。不同水分条件对生物量和株高影响的差异显著性, 采用单因素方差分析和 LSD 多重比较法进行检验。同样方法检验不同水分条件竞争差异显著性。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同水分处理下 6 种演替序列种的生长性状变化

2.1.1 6 种演替序列种单株的生长性状 随着土壤含水量的减少, 除狗尾草以外, 其余 5 种植物的生物量和株高总体是减少趋势, 株高对水分变化响应不显著, 其中猪毛蒿、铁杆蒿、芡蒿、白羊草生物量对水分变化响应不显著, 不同植物最适水分条件不同, 地上比地下受水分胁迫抑制程度大。狗尾草随着水分的改善生物量先增后减, 中水时达到最大值 ( $p < 0.01$ ), 高水时地下部分下降 1.82 倍, 地上部分下降 1.13 倍 ( $p < 0.05$ )。说明轻度胁迫的水分促进了狗尾草生长, 受高水分抑制; 达乌里胡枝子随水分改善生物量总体呈增加趋势 ( $p < 0.01$ ), 地上生物量增幅 3.3 倍, 地下 6.65 倍; 猪毛蒿、芡蒿生物量随水分改善总体呈增加趋势。其中芡蒿的地下部分在中水略有下降。猪毛蒿的地下部分在中水时增长最快, 增幅达 1.6 倍; 白羊草生物量随水分改善先增后减, 中水时达到最大值, 说明轻度胁迫的水分促进了白羊草生长; 铁杆蒿生物量随水分改善先减后增, 说明铁杆蒿受轻度胁迫水分抑制 (图 1)。

2.1.2 三组演替序列种的生长性状 猪毛蒿—狗尾草和达乌里胡枝子—白羊草种对各指标水分变化响应不显著。铁杆蒿—芡蒿组对各指标随水分改善总体增大, 但铁杆蒿生物量先减后增, 中水最低 ( $p < 0.01$ ), 株高和芡蒿各指标逐渐增加 ( $p < 0.01$ ); 狗尾草随水分改善总体是变大趋势, 猪毛蒿先减后增。猪毛蒿轻度水分胁迫总生物量下降 67.34%, 且地下部分下降 74.96%, 而狗尾草在高水总生物量增加了 71.75%, 且地下部分增加 39%; 达乌里胡枝子—白羊草种对随水分减少达乌里胡枝子生物量受抑制程度达到 53.55%, 白羊草较稳定为 6.7%。两者各指标变化不大 (图 1)。

2.1.3 6 种演替序列种单株和种对生长对比 除芡蒿外, 其余植物的单株生长均好于种对生长, 说明种间竞争影响了植物生长。猪毛蒿和白羊草生物量在单株和种对生长均对水分变化响应不显著, 说明两者对水分变化和种间竞争的反馈不明显; 狗尾草和达乌里胡枝子生物量均在单株时对水分响应显著, 种对时不显著, 说明种间竞争抑制二者对水分的反馈; 铁杆蒿和芡蒿生物量均在单株时对水分响应不显著, 种对时显著,

说明种间竞争促进了二者对水分的反馈 (图 1)。

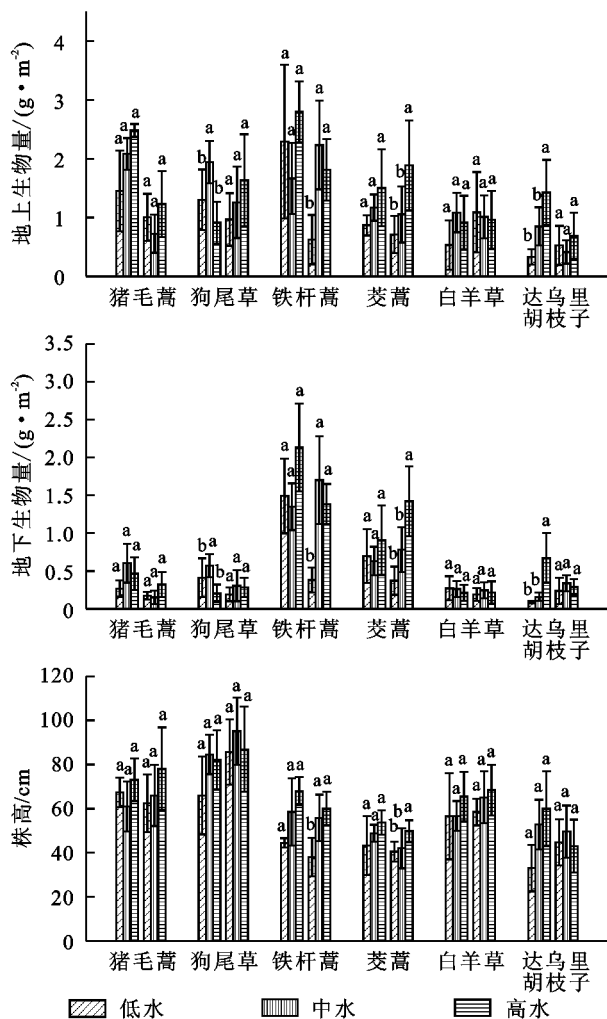


图 1 不同土壤水分下的 6 种单株种对植物的生长情况

### 2.2 土壤水分对三组演替序列种对竞争的影响

2.2.1 三组演替序列种的总竞争强度 据图 2 分析, 猪毛蒿总竞争强度随着水分改善总体上  $> 0$ , 生长主要表现在株高的增加 ( $p < 0.05$ )。反之狗尾草总竞争强度变小, 且比同期猪毛蒿小, 主要表现在地上生物量的增加 ( $p < 0.01$ )。说明两者共存狗尾草总竞争能力  $>$  猪毛蒿; 铁杆蒿的总竞争强度均显著高于芡蒿, 但随着水分改善总体上是降低的。说明与芡蒿共存总体上竞争力增强, 但总竞争力小于芡蒿。反之芡蒿的竞争力主要表现在地下生物量的增加; 白羊草和达乌里胡枝子的总竞争强度随着水分改善总体上是增大的。中高水达乌里胡枝子总竞争强度  $>$  白羊草, 低水时最小, 且白羊草在严重水分胁迫表现为地上生物量的增加 ( $p < 0.05$ )。

猪毛蒿、狗尾草和白羊草的生物量总竞争强度随着土壤水分增加先升后降, 竞争力先减后增, 轻度水分胁迫虽然促进了生物量的增加, 竞争能力却降低。铁杆蒿和芡蒿的总竞争能力随着土壤水分增加先增后减, 其中铁杆蒿在严重水分胁迫降低了 141.5%。

达乌里胡枝子的总竞争能力随着土壤水分改善逐渐增大。6 种植物的总生物量竞争力在严重水分胁迫时顺序是达乌里胡枝子>白羊草>茭蒿>猪毛蒿>狗尾草>铁杆蒿,轻度水分胁迫时顺序是茭蒿>白羊草>达乌里胡枝子>铁杆蒿>狗尾草>猪毛蒿,水分适宜时顺序是狗尾草>茭蒿>白羊草>铁杆蒿>猪毛蒿>达乌里胡枝子。因此,受到水分胁迫时达乌里胡枝子竞争力最强,狗尾草最弱。

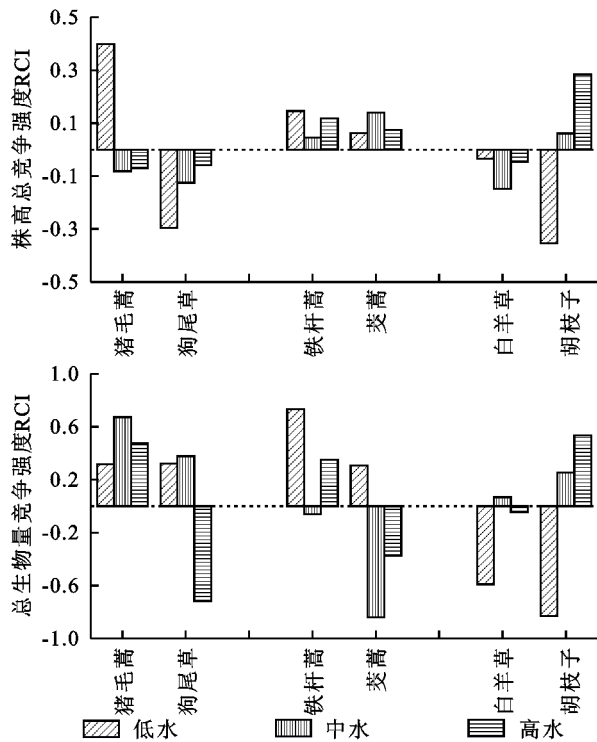


图 2 不同水分处理下的总竞争强度

2.2.2 不同水分处理下植物的单位重量竞争强度  
据图 3 分析,株高的单位竞争强度全部小于 0.01,说明随着相对种总竞争强度的变化一个单位,各物种的株高基本没有变化。猪毛蒿在中低水的单位竞争强度略低于狗尾草,高水显著变高,说明猪毛蒿单位竞争力中低水略高于狗尾草,高水反之( $p < 0.01$ );铁杆蒿和茭蒿的单位竞争强度随着水分变化变化大体一致,均变小,且铁杆蒿>同期茭蒿。说明铁杆蒿的单位竞争力小于茭蒿;白羊草的单位竞争强度随着水分改善趋向稳定,而达乌里胡枝子显著变大( $p < 0.05$ ),且白羊草小于同期的达乌里胡枝子。说明白羊草竞争力趋于稳定,达乌里胡枝子单位竞争力显著变小。

### 3 讨论

#### 3.1 6 种演替序列种生长性状对土壤水分变化的响应

Grime 提出植物竞争随着环境生产力的增加变得更加重要<sup>[22]</sup>。Humphrey 等<sup>[23]</sup>提出目标植物生物量和邻体生物量变化的模型关系。Alexandra Weigelt 等<sup>[24]</sup>认为在小个体的竞争中,邻体生物量的小幅度增加将会

引起目标种生物量的大幅下降,大个体竞争中将引起目标种生物量的小幅度变化。植物在有/无竞争的条件下,生物量有明显的附加效应,起着相当重要的作用。本研究中 6 种植物的生长指标在单株和种对时是截然不同的,说明种间竞争影响了植物的生长,且地下部分变化程度大于地上部分,与杜峰等<sup>[21]</sup>在不同立地条件下植物竞争主要以地下竞争为主的研究一致。Wilson 等<sup>[25]</sup>也认为植物在贫瘠环境中主要是地下竞争,而在资源丰富地区地上和地下竞争同时发生,反应强度依赖于植物生长的环境。植株高度对环境因子存在一定的适应性响应关系<sup>[5]</sup>。Newman<sup>[26]</sup>和 Tilman 等<sup>[16]</sup>认为在低产环境中,主要是对地下资源的竞争,而在高产环境中主要是对光资源的竞争。而黄土丘陵区撂荒群落共存种为草本植物或低矮小半灌木,基本不存在互相遮阴现象,因此主要以地下竞争为主。

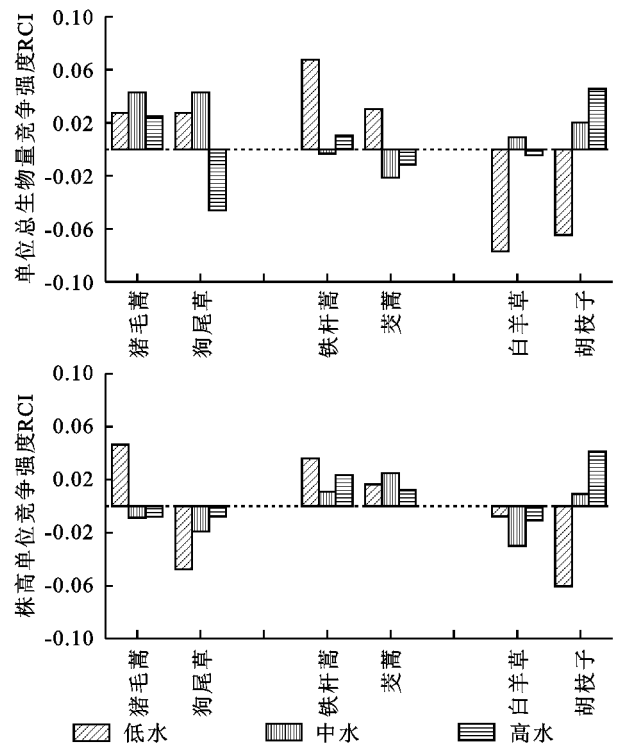


图 3 不同水分处理下的单位竞争强度

除狗尾草外,其他 5 种植物的生长指标大体上和土壤水分变化趋势一致,说明这 5 种植物对土壤水分有一定的反馈作用。狗尾草最适在轻度水分胁迫下生长,不同植物最适水分条件不同。同时竞争能力是指变化环境条件下物种个体对共享资源的利用能力,由植株个体总生物量(包括地上、地下生物量)、株高及叶面积等性状决定<sup>[5,27-28]</sup>。

#### 3.2 三组演替序列种种对竞争对土壤水分变化的响应

从资源利用特性这个角度,植物的相对竞争能力的指标主要有两个:总竞争能力和单位重量竞争能力。其中,前者通常与个体大小有关<sup>[29-30]</sup>,是植物资源捕获和利用能力的反映,作为一个重要特征描述成为优势

种的可能性<sup>[31]</sup>。后者可用单位重量资源吸收率表示,单位重量资源吸收率越大,单位重量竞争能力强,从长远来说是有利的,因为它获得了相对于其个体大小更多的资源。本研究中,6种植物的单位竞争能力与总竞争能力趋势基本一致地反映了植物种间的竞争状况。狗尾草和白羊草在中高水竞争力均高于同组的猪毛蒿、达乌里胡枝子,低水反之,因为狗尾草和白羊草适宜在水分较好的条件下生长。铁杆蒿随着水分减少,竞争力均低于茭蒿。植物的竞争能力决定于资源获得能力或忍耐低资源水平的能力,正是由于这些能力的差异使得种对个体间竞争具有不对称性,进而形成竞争等级。一般来说,一年生植物的相对竞争能力较小,而多年生植物的相对竞争能力较大<sup>[32]</sup>。本文中受到水分胁迫时,总体上达乌里胡枝子、白羊草>茭蒿、铁杆蒿>猪毛蒿、狗尾草,说明随着演替过程中土壤水分的减少<sup>[21]</sup>,种耐水分胁迫的总竞争能力演替后期>演替中期>演替初期,符合演替生态位理论。Beerndse 和 Elbesre 列举了一系列的植物特征以解释植物的相对竞争优势,如植物捕获资源能力的特征、植株的初始大小或质量、转化捕获资源成生物量效率的能力以及植株生长的可塑性等<sup>[33]</sup>,这些特征可能解释了演替中后期植物的相对竞争优势<sup>[3]</sup>。

6种植物的总体竞争强度指标在严重水分胁迫下较大,说明严重水分胁迫下因土壤水分严重短缺,竞争比较激烈,组对中因一物种消耗资源较多,导致另一物种获得资源相对较少。这种竞争的不对称加剧了水分亏缺对植物生长的影响,使得经历过竞争的植物放大了潜在的资源消耗的不均等性<sup>[34]</sup>。单位重量竞争能力指标在水分适宜的条件下较小,可能是因为竞争效应是资源捕获能力的反映和资源调节的结果。按照 Grime 理论<sup>[35]</sup>,在资源相对充足的情况下,生长率相对高的植物迅速占据并利用资源,减少资源可利用性并延长资源枯竭期,可能更具有竞争优势。单位重量的邻种在水分条件好相对于水分条件差时,消耗资源量得到满足,相对种也获得相应的资源消耗。因此,由于相对种与邻体大小的不对称性引起种间竞争的不对称性是随着环境生产力的增加而降低的。与杜峰的陕北撂荒群落种间竞争研究不一致<sup>[32]</sup>。

竞争能力的差异还由根系类型、深度、植株大小、生长率、高度、截留光的能力等特征影响,是植物的综合能力,应该由植物的形态、生理及生活史特征共同决定<sup>[28,36]</sup>。本研究中仅仅从 6 种典型植物的生态指标来分析竞争能力,并不能全面反映植物甚至群落的竞争能力。例如由于气孔导度大的植物通常水分利用效率低,在高水环境中具有较高光合速率和较低水分利用效率的植物通常具有竞争优势,而在水分限制环境中,具有较低光合速率和较高水分利用效率的植物具有竞

争优势<sup>[37]</sup>。在美国大盆地(沙漠地区),具有较高气孔导度且能耐较低土壤水分的植物三齿蒿比水分利用效率较高的美国黄松,能抢先利用土壤水分,并使得土壤水分降低到松科植物可利用水平以下,将松科植物竞争出局<sup>[38]</sup>。此外,环境条件和资源水平对物种竞争能力有深刻的影响,竞争能力不是恒定不变的,而是随环境条件而变化的<sup>[39]</sup>。在干旱条件下,深根系植物可将深层水分输送到近地表层,这种水分提升过程不仅改善了自身的水分状况,同时外渗水分也有助于邻近浅根系植物在干旱期的存活<sup>[40]</sup>,这种水分提升如何在草本植物中分析竞争能力还需研究。本文中在人为控水条件下的研究,可能与自然降水条件下有所偏差,均需要进一步进行完善、探讨。

## 4 结论

(1) 除狗尾草外,其他 5 种植物的生长指标大体上和土壤水分变化趋势一致,说明这 5 种植物对土壤水分有一定的反馈作用。狗尾草最适在轻度水分胁迫下生长。说明不同植物最适水分条件不同。6 种植物的生物量在种对生长和单株时是截然不同的,种间竞争影响了植物的生长,且地下部分变化程度大于地上部分。

(2) 6 种植物的单位竞争能力与总竞争能力趋势一致地反映了植物种间的竞争状况。狗尾草和白羊草在中高水竞争力均高于同组的猪毛蒿、达乌里胡枝子,低水反之。铁杆蒿随着水分减少,竞争力均低于茭蒿。受到水分胁迫时,总体上达乌里胡枝子、白羊草>茭蒿、铁杆蒿>猪毛蒿、狗尾草,说明随着演替过程中土壤水分的减少,种耐水分胁迫的总竞争能力演替后期>演替中期>演替初期,符合演替生态位理论。

(3) 6 种植物的总体竞争强度指标在严重水分胁迫下较大,因土壤水分严重短缺,竞争比较激烈,组对中因一物种消耗资源较多,导致另一物种获得资源相对较少。这种竞争的不对称加剧了水分亏缺对植物生长的影响。单位重量的邻种在水分条件好相对于水分条件差时,消耗资源量得到满足,相对种也获得相应的资源消耗。因此,由于相对种与邻体消耗资源的不对称性引起种间竞争的不对称性是随着环境生产力的增加而降低的。

### 参考文献:

- [1] 陈伟,薛立.根系间的相互作用—竞争与互利[J].生态学报,2004,24(6):1243-1248.
- [2] 樊江文.草地植物竞争的研究[J].草业学报,2004,13(3):1-8.
- [3] 王会梅.黄土区几种牧草植物的生态适应性与种间竞争研究[D].陕西杨凌:西北农林科技大学,2006.
- [4] 杜峰,梁宗锁,胡莉娟.植物竞争研究综述[J].生态杂志,2004,23(4):157-163.

- [5] 巴雷,王德利. 松嫩草原羊草与其主要伴生种竞争与共存研究[J]. 草地学报,2006,14(1):95-96.
- [6] Ennik G C. The effect of root mass of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) on the competitive ability with respect to couchgrass(*Elytrigia repens* L. Desv.)[J]. Netherlands Journal of Agricultural Science, 1982,30(4):275-283.
- [7] Harris W, Forde B, Hardacre A. Temperature and cutting effects on the growth and competitive interaction of ryegrass and paspalum; II. Interspecific competition [J]. New Zealand Journal of Agricultural Research, 1981,24(3):309-320.
- [8] 林慧龙. 高寒地区多年生禾草混播草地种间竞争效应分析[J]. 草业学报,2003,12(3):79-82.
- [9] 马春晖,韩建国,李鸿祥,等. 一年生混播草地生物量和品质以及种间竞争的动态研究[J]. 草地学报,1999,7(1):62-71.
- [10] 沈禹颖,李昀. 4种牧草种间竞争力和种间关系的研究[J]. 草业学报,2002,11(3):8-13.
- [11] 周海燕,赵爱芬. 科尔沁草原主要牧草冷蒿和差不嘎蒿的生理生态学特性与竞争机制[J]. 生态学报,2002,22(6):894-900.
- [12] Eissenstat D, Wells C, Yanai R, et al. Building roots in a changing environment: Implications for root longevity[J]. New Phytologist, 2000,147(1):33-42.
- [13] 闵庆文,余卫东. 从降水资源看黄土高原地区的植被生态建设[J]. 水土保持研究,2002,9(3):109-117.
- [14] 山仑. 西北半干旱地区实现退耕还林还草的条件与措施[C]//西北生态环境论坛. 北京:中国林业出版社,2001.
- [15] 孙长忠,黄宝龙. 黄土高原人工植被与其水分环境相互作用关系研究[J]. 北京林业大学学报,1998,20(3):7-14.
- [16] Ladd B M, Facelli J M. Effects of competition, resource availability and invertebrates on tree seedling establishment [J]. Journal of Ecology, 2005,93(5):968-977.
- [17] 杜峰,山仑,梁宗锁,等. 陕北黄土丘陵区撂荒演替过程中的土壤水分效应[J]. 自然资源学报,2005,20(5):669-678.
- [18] 陆凡,李自珍. 沙区植物种的一类种间竞争模型及应用[J]. 西北植物学报,2003,23(1):138-140.
- [19] Zamfir M, Goldberg D E. The effect of initial density on interactions between bryophytes at individual and community levels[J]. Journal of Ecology,2000,88(2):243-255.
- [20] Aguiar, M R, Lauenroth W K, Peters D P. Intensity of intra-and interspecific competition in coexisting shortgrass species [J]. Journal of Ecology, 2001,89(1):40-47.
- [21] 杜峰,梁宗锁,山仑,等. 黄土丘陵区不同立地条件下猪毛蒿种内,种间竞争[J]. 植物生态学报,2006,30(4):601-609.
- [22] Grime J P. Competitive exclusion in herbaceous vegetation[J]. Nature, 1973,242(5396):344-347.
- [23] Humphrey L D, Pyke D A. Demographic and growth responses of a guerrilla and a phalanx perennial grass in competitive mixtures[J]. Journal of Ecology, 1998,86(5):854-865.
- [24] Weigelt A, Steinlein T, Beyschlag W. Does plant competition intensity rather depend on biomass or on species identity[J]. Basic and Applied Ecology, 2002,3(1):85-94.
- [25] Wilson S D, Tilman D. Component of plant competition along an experimental gradient of nitrogen availability[J]. Ecology, 1991,72(3):1050-1065.
- [26] Newman E I. Competition and diversity in herbaceous vegetation[J]. Nature, 1973,244:310.
- [27] 张荣,张大勇,原保忠,等. 半干旱区春小麦品种竞争能力与产量关系的研究[J]. 植物生态学报,1999,23(3):14-19.
- [28] 杨慎骄. 大豆植株生长和籽粒产量对土壤干旱和竞争的响应[D]. 北京:中国科学院研究生院,2009.
- [29] Gaudet C L, Keddy P A. A comparative approach to predicting competitive ability from plant traits[J]. Nature, 1988,334:242-243.
- [30] Gaudet C L, Keddy P A. Competitive performance and species distribution in shortline plant communities;a comparative approach[J]. Ecology, 1995,76(1):280-291.
- [31] Huston M, Smith T. Plant succession:life history and competition[J]. American Naturalist, 1987,130(2):168-198.
- [32] 杜峰. 陕北黄土丘陵区撂荒演替及主要植物种内、种间竞争研究[D]. 陕西杨凌:西北农林科技大学,2004.
- [33] Caruso C M. Pollination of *Ipomopsis aggregata*(*Polemoniaceae*): effects of intra-vs. interspecific competition[J]. American Journal of Botany, 1999,86(5):663-668.
- [34] 王平. 半干旱地区禾—豆混播草地生产力及种间关系研究[D]. 长春:东北师范大学,2006.
- [35] Grime J P. Vegetation classification by reference to strategies[J]. Nature, 1974,250:26-31.
- [36] Aarssen, Lonnie W. Ecological combining ability and competitive combining ability in plants: toward a general evolutionary theory of coexistence in systems of competition[J]. American Naturalist, 1983,122(6):707-731.
- [37] 胡莉娟,杜峰,梁宗锁. 植物竞争研究综述[J]. 生态学杂志,2004,23(4):157-163.
- [38] Callaway R M, Walker L R. Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities[J]. Ecology, 1997,78(7):1958-1965.
- [39] Glauning J, Holzner W. Interference between weeds and crops: A review of literature[J]. Biology and Ecology of Weeds, 1982,2:149-159.
- [40] Caldwell M M, Dawson T E, Richards J H. Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots of plants[J]. Oecologia, 1998,113(2):151-161.