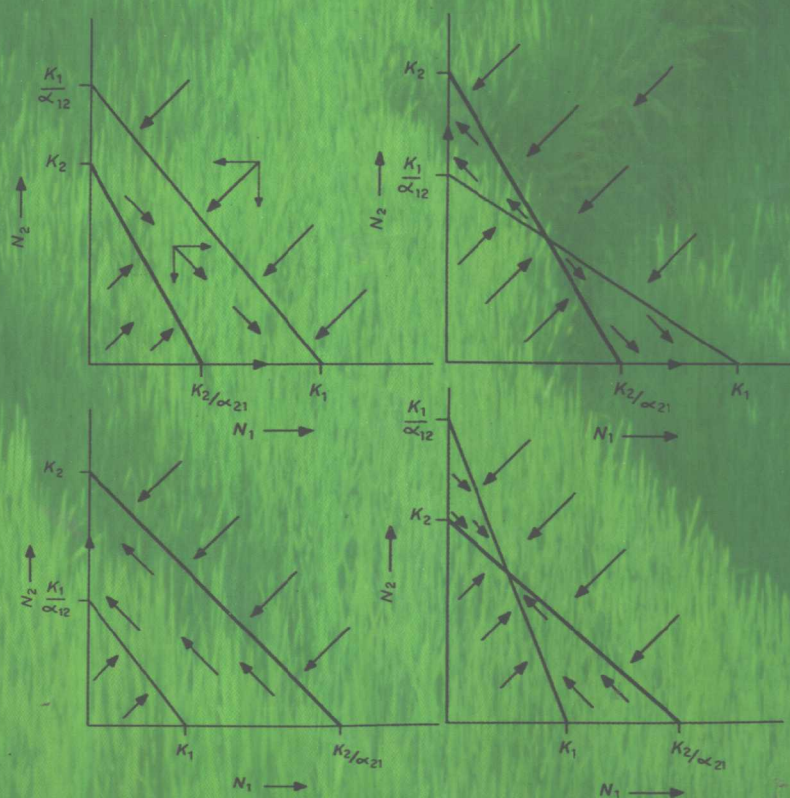


李博 著

植物竞争

—— 作物与杂草相互作用的实验研究



CHEP
高等教育出版社



Springer
施普林格出版社

植物竞争

——作物与杂草相互作用的实验研究

李 博 著



CHEP
高等教育出版社

00000027



Springer
施普林格出版社

图书在版编目(CIP)数据

植物竞争/李博 著. —北京:高等教育出版社;
海德堡:施普林格出版社, 2001
ISBN 7-04-010018-5

I. 植... II. 李... III. 植物群落 IV. Q948.15

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2001)第 26030 号

责任编辑:林金安 封面设计:王凌波 责任印制:陈伟光

植物竞争
李 博 著

出版发行 高等教育出版社 施普林格出版社

社 址 北京市东城区沙滩后街 55 号

邮政编码 100009

电 话 010-64054588

传 真 010-64014048

网 址 <http://www.hep.edu.cn>

<http://www.hep.com.cn>

经 销 新华书店北京发行所

印 刷 北京民族印刷厂

开 本 787 × 1092 1/16

版 次 2001 年 7 月第 1 版

印 张 16.25

印 次 2001 年 7 月第 1 次印刷

字 数 400 000

定 价 28.00 元

© China Higher Education Press Beijing and Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2001

版权所有 侵权必究

目 录

第一章 概念和原理	(1)
一、杂草对人类活动的影响	(2)
二、杂草的生物学特征	(3)
三、竞争：农业生态系统中的一个重要过程	(5)
四、两种竞争理论	(6)
五、竞争的强度和重要性	(8)
六、资源竞争	(9)
七、竞争与杂草管理	(13)
八、参考文献	(14)
第二章 种内竞争	(19)
一、引 言	(20)
二、C-D效应（竞争-密度效应）	(21)
三、自 疏	(23)
四、大小变异性	(26)
五、植物形态的可塑性反应	(31)
六、参考文献	(34)
第三章 种间竞争	(39)
一、研究方法	(40)
二、影响竞争结果的主要因素	(52)
三、竞争与共存	(62)
四、竞争与进化	(63)
五、参考文献	(64)
第四章 产量-密度关系的动态	(72)
一、引 言	(73)
二、材料和方法	(76)
三、结 果	(78)
四、讨 论	(86)

五、参考文献	(89)
第五章 密度及生长时间对个体大小变异性的影响	(91)
一、引 言	(92)
二、材料和方法	(93)
三、结 果	(95)
四、讨 论	(105)
五、参考文献	(107)
六、附 录	(110)
第六章 取代系列实验的密度依赖性	(113)
一、引 言	(114)
二、单种种群的产量—密度关系	(115)
三、取代系列实验中的相对产量	(116)
四、添加系列实验中的相对产量	(120)
五、讨 论	(120)
六、参考文献	(121)
七、附 录	(123)
第七章 相对出土时间对胡萝卜和欧洲千里光竞争结果的影响	(126)
一、引 言	(127)
二、材料和方法	(128)
三、结 果	(131)
四、讨 论	(139)
五、参考文献	(141)
第八章 营养有效性对胡萝卜与藜竞争结果的影响	(144)
一、引 言	(145)
二、材料和方法	(146)
三、结 果	(149)
四、讨 论	(156)
五、参考文献	(159)
第九章 一年生杂草的竞争能力及其与植物性状的关系	(162)
一、引 言	(163)
二、材料和方法	(164)
三、结 果	(169)
四、讨 论	(182)
五、参考文献	(186)

第十章 杂草的机械控制对作物产量及杂草群落的影响	(189)
一、引 言	(190)
二、材料和方法	(191)
三、结 果	(193)
四、讨 论	(203)
五、参考文献	(205)
第十一章 作物干扰和耕作方式对杂草种子库中物种多度 和空间分布动态的影响	(207)
一、引 言	(208)
二、地点和方法	(209)
三、结 果	(213)
四、讨 论	(222)
五、参考文献	(225)
第十二章 结 语	(229)
作者索引	(237)
学名索引	(246)
主题索引	(249)
后 记	(253)

第一章

概念和原理

本章介绍了植物竞争研究中的一些基本概念和原理，由于本书主要以作物和杂草为材料研究植物竞争，所以本章首先总结了杂草对人类经济活动尤其是对农业生产的影响以及杂草的生物学特征。竞争是生态系统中重要的种间关系之一，它对农业生产具有深刻的负面影响；显然，认识植物竞争的理论、竞争强度和重要性的测定以及资源竞争的过程将有助于正确运用竞争概念管理农业植被以提高生产力。

一、杂草对人类活动的影响

杂草是人们所熟知的一类特殊植物，但给杂草下一个令人满意的定义却不是一件很容易的事情。最简单而又最普遍、最容易被理解的定义是“生长在不该长的地方的任何植物”。这一定义包含有杂草的经济重要性这一方面，即杂草专与人和人类的经济活动相联系；另外，这一定义表明，杂草是相对的。例如，生长于冬小麦作物中的甘蓝油菜（由前一生长季节遗留下来的）被视为逸生杂草（volunteer weed）。英国学者 Martin Mortimer（1990）认为杂草是人类经济活动的障碍。当然，上面的这一定义并没有考虑杂草的杂草性这一内涵。比较明确的杂草定义可能要属 Baker（1965）所下的，即杂草是“在任何特定的区域内，其种群完全或主要生长在明显被人类干扰了的环境中（当然，有意栽培的植物除外）的植物”。

杂草是农业生产的三害之一，并冠之以草害。它以许多不同的方式干扰人类以及人类的农业和非农业经济活动。这里列举其中一些重要的负面影响（Hill 1977; Zimdahl 1993; Millington 1991）：

（1）杂草可能是某些作物的寄生植物。例如，独脚金属植物寄生在高粱和玉米上，菟丝子寄生在大豆等豆科植物上。

（2）杂草可充当许多作物害虫和病菌的宿主。由于宿主密度的增大可使病虫害感染的机率增加，或使侵扰水平（infestation level）提高，从而使作物保护费用增加。

（3）有些杂草是有毒的。人因杂草中毒也许是罕见的，但在牧场牲畜因误食有毒杂草而中毒的现象时有发生。

（4）牧场杂草即使无毒，但其适口性差、所含的养分较低，因而会相应地降低动物产品的质量。

（5）有些杂草具有不良的物理性状。例如，猪殃殃的果实会缠绕羊毛，有些果实上的刺或钩等会对动物造成伤害。

（6）杂草的严重蔓延可在收获季节或其他时期造成农用机械的损坏，至少干扰作物收获或造成收获困难。

（7）杂草的存在即使不影响作物产量，但也有可能降低产品质量，这对以收获种子为目的的作物来说尤为明显，因混入杂草或其种子而降低产品质量或大幅度提高清理工作的费用。

（8）杂草的大量繁衍可能会阻塞沟渠和水道。例如，凤眼莲的大量存在可堵住水道。

（9）有些杂草还会影响耕地以外的其他许多人工环境。例如，公路、铁路旁的杂草便是极好的例子。

（10）娱乐场所的杂草还会影响其美学价值，妨碍娱乐活动的开展。例如，高尔夫球场中的薹属杂草常是让场主头痛的事。

（11）杂草最大的危害当属与作物竞争水、光和养分等有限资源，从而导致作物产量的明显降低。

尽管许多学者曾试图估计每年因控制杂草所需的费用或因杂草竞争所造成的作物产量损失，但没能得出精确的估计（Zimdahl 1993）。Cramer（1967）曾估计过不同类型害虫（包

括杂草)对世界主要农作物产量的影响。他的结果表明,杂草可导致的产量损失高达全球潜在产量的9.7%。Parker & Fryer (1975)采用Cramer的数据对杂草所造成的产量损失也进行过类似的估计。他们的结果则表明,杂草可减少世界作物潜在生产的14.6%,并可造成世界作物生产损失的11.5%。另外,据Oerke (1992)的估计,从世界范围来看,杂草对禾谷类作物产量的负面影响与其他两害(病害和虫害)相当。例如,在1988至1990年3年间,三害所导致的对禾谷类作物的产量损失高达40%,其中草害所造成的损失超过13%。就目前的形势来看,杂草所造成的损失一直在增加(Oerke 1992)。可见,如果我们能有效地控制杂草,作物的生产潜力可大大发挥,全球8亿人的饥饿问题可望得到缓解。所以,作为科学家没有任何理由不对作物与杂草之间的竞争关系感兴趣。

二、杂草的生物学特征

为什么有些植物被称为杂草?植物的什么特征使其能在我们并不希望它出现的地方生长和繁茂呢?为什么杂草难以控制?如此等等。要回答这些问题,就必须从杂草的特征入手,因为这些问题实际上是与杂草的形态、物候和生理特征相关。下面列举一些使植物成为成功杂草的主要特征(Baker 1965, 1974; Hill 1977; Zimdahl 1992)。值得注意的是:不是所有的杂草均具有下面的这些特征,但至少具有其中某一或某些特征。

(1) 在生长的早期就能开花、结果,如荠菜和生长在路边的早熟禾。这一特征使杂草能幸免于作物生长季节中早期的杂草控制。

(2) 成熟迅速,如荠菜和欧洲千里光等开花后1~2周便可以产生成熟可育的种子,这使其能在有杂草控制的环境中延续其种群。

(3) 许多杂草具有两种繁殖方式。大多数被子植物杂草可通过有性(即种子)进行繁殖,而其中许多又可以进行营养繁殖,即通过构件(如根茎、块茎)或根、茎的段片进行繁殖而成为不易根除的杂草。许多多年生杂草,如眼子菜、匍枝剪股颖、香附子等均是如此。

(4) 能在极其恶劣的生境中生长、繁衍,并具极大的表型可塑性,如藜广布于全球,成熟植株的高度2~200 cm不等,完全取决于生境和种群密度。它被视为世界上5种分布最广的植物之一(Coquillat 1951),也是世界上最恶性的杂草之一(Holm *et al.* 1977);多年生杂草黄香附能在旱地和水田环境中表现均好(Li *et al.* 2001)。

(5) 抗不利环境因素的能力强。大多数作物播种后如遇不利条件不能及时萌发时,将迅速腐烂;而杂草种子则可在土壤中存活较长时间,并可以休眠形式抗腐烂。

(6) 种子具有不同形式的休眠,寿命长。3种类型的休眠——固有、诱导和强制休眠均在杂草中存在,而且在不定而又往往很长时间的休眠之后,种子还能发芽。同时,土壤中种子的寿命很长,如龙葵种子埋藏39年之后,其发芽率竟达83%(Hill 1977)。这一特征与植物成为入侵能力强的杂草密切相关。

(7) 有些杂草可产生与作物种子大小、形状相似的种子,从而使之与作物种子的分离困难,有利于人助传播。

(8) 有些一年生的杂草可以在一年内产生多个世代,如欧洲千里光、荠菜、早熟禾等。

(9) 每一世代中, 每株植物的平均种子产量大。许多杂草以产生大量种子而“著名”, 且往往在没有异花授粉的情况下产生大量种子。这显然对于一物种占领新的生境是一种适应, 如灯心草可产生种子 200 000~230 000 枚/株, 小白酒草可产生 40 000~60 000 枚/株 (Hill 1977)。

(10) 具有各式各样的长距离散布的适应机制。许多杂草都有其所属科所共有的传播机制。显然, 靠自然方式有效地传播不是杂草成功的绝对需要。在杂草中, 多种多样的传播方式使得它们能拓居新生境。除了诸如果实或种子具翅、冠毛等特殊传播结构外, 有的杂草种子体积小、质地轻, 因而可通过灌溉由水传播, 或通过污染作物种子来实现传播。这类适应机制多种多样, 不胜枚举。

(11) 种子发芽对环境无特殊要求。许多杂草种子只要满足了基本的萌发条件便可以发芽并形成幼苗, 因而有许多杂草能在一年四季里萌发, 如荠菜、早熟禾、欧洲千里光等。

(12) 迅速的幼苗生长和定植。这一特征一方面为以后的生殖生长打下物质基础, 另一方面又可以增强杂草的竞争优势。

(13) 有些种类的根能穿过深层土壤出土形成幼苗。如许多薊属杂草, 尽管其根的大部分分布于表土, 但有些根即使埋入 90~180 cm 深的土壤中也可以穿过其土层形成幼苗, 甚至可以损坏并穿透柏油马路; 而田旋花的根则可以穿过深达 300 cm 深的土层。

(14) 有些多年生杂草的根、根茎或块茎能贮藏养分 (如香附子和黄香附的块茎, Li *et al.* 2000), 可使其在不利的条件下和精耕细作的农业环境中存活。

(15) 许多杂草具刺或具特殊的味道, 以防止草食性动物啃吃。

(16) 具有极强的竞争营养、水和光的能力。

(17) 具有在不良条件下产生种子的能力, 这将使杂草在不良的条件下得以生存。例如出土晚于作物的藜因受到作物的强烈竞争, 每株植物仅能产生一至数枚种子, 而在有利的条件下则可产生数万枚种子。欧洲千里光也表现出类似的反应。然而, 几颗种子对次年种群大小具有深刻的影响。如果全能存活, 并能在次年有利的条件下产生幼苗, 进而产生种子, 这便意味着种群大小将增至几万甚至更多。

(18) 在生长季节中, 植物能连续不断地产生种子。即使种子的生产可以在植物生活史的很早阶段就开始, 但假如条件许可, 能延续一个相当长的开花和结果时间, 这便是一种优势 (Hill 1977)。例如, 欧苳麻在出土后 1~2 周便开始开花、结果, 且这一过程可持续到植物的枯萎死亡。

(19) 大多数杂草是自交亲合的, 但不是完全的自体受精或无融合生殖植物。

(20) 许多杂草可相对于杂草控制发生相应的适应性进化。例如, 除草剂的长期使用可使杂草产生出抗除草剂的生物型。这类例子很多, 如欧洲千里光和禾谷类作物中的一些恶性杂草 (如鼠尾看麦娘、野燕麦、黑麦草、狗尾草、石茅高粱等) (Mortimer 1993)。有些一年生杂草 [如荠菜和欧洲千里光 (Briggs *et al.* 1992; Theaker & Briggs 1993) 和繁缕 (Briggs, Hodkinson & Block 1991)] 甚至会相对于机械杂草控制而发生相应的适应进化——早熟或生活周期缩短。

三、竞争：农业生态系统中的一个重要过程

在资源有限的情况下，植物为其自身的生长和生存，会因对光、水、营养等的需要而发生植物间的竞争。这一过程是决定自然、半自然和农业生态系统结构和功能的关键生态过程之一（Kropff 1993）。尽管农民在开始塑造自己的生态系统以满足其需要时就已认识到农业生态系统中的竞争影响，但第一份有关竞争的科学报告直至第 14 世纪才问世（Grace & Tilman 1990）。早在 19 世纪，Darwin（达尔文）（1859）就已认识到竞争在有机体自然选择过程中的中心地位。自此以后，竞争一直被看作为塑造植物形态、生理、生活史特征和植物群落结构、动态的主要动力之一（Grace & Tilman 1990）。

由于竞争在不同生态系统中的重要地位，生态学家已从不同的侧面对其进行了广泛的研究（李博、陈家宽 & 沃金森 1998）。在植物生态学中，为了认识植被的演替类型、植物群落的多样性和稳定性，为了寻求半自然生态系统的最佳管理对策，科学家们已研究了植物间的竞争现象（Harper 1977; Grime 1979; Tilman 1982, 1988; Grace & Tilman 1990）。在农业科学中，竞争的研究则强调了如何优化种植结构、如何选择最适的作物密度、如何选育竞争能力较强的作物品种以使杂草或“无用植物”对作物的竞争影响减小到最低的程度；同时，也强调了如何建立估计作物产量损失的预测工具——模型，以建立使除草剂输入或杂草控制投入降至最低的杂草管理体系（Zimdahl 1980, 1992; Radosevich & Holt 1984; Altieri & Liebman 1988）。大量业已完成的有关作物—杂草竞争的研究是通过优化播种时间和播种密度以使套种系统的产出达到最高（详见 Vandermeer 1989）。在林业生产实践中，其主要目标是优化林分密度和疏伐措施来达到最大的木材生产和持续利用等目的。

1990 年，在美国学者 John B. Grace 和 David Tilman 主编的《植物竞争研究进展》（*Perspectives on Plant Competition*）一书中，来自不同国家的著名生态学家已从不同的侧面讨论和分析了植物竞争的一些重要方面（如竞争理论、研究方法和原理以及应用）。这部著作的问世，一方面表明植物竞争在生态学中的重要性，其研究的方法论等已初步形成；另一方面它不但总结了在这方面所取得的成就，而且还指出了已有研究的局限性，并指明了将来的研究方向。

正如 Grace & Tilman（1990）所强调的那样，尽管竞争研究具有悠久的历史，但我们仍未充分地认识竞争，甚至连竞争的定义也一直在争议；这表明了竞争现象的复杂性。从现有定义来看，狭义的和广义的、可操作的和哲学的、现象学的和机制的均有。许多学者（如 Harper 1961, 1977; Milne 1961; Grime 1979; Tilman 1982, 1988; Begon *et al.* 1996）曾试图给竞争下一个准确的定义，但无一是一普适的。在最近的一本生态学教材中，Begon *et al.*（1996）给竞争下了一个非常讲究的定义，竞争是“资源有限时，因对其有共同需要而引起个体间的相互作用，从而导致被研究个体的存活力、生长和繁殖的降低。”笔者认为这一定义在种群生态学范畴中是比较合理的。这一定义的第一部分强调了竞争的原因，即不同的个体需要共同的有限资源并在这些个体间分享；第二部分则集中在竞争的结果以及对种群动态的影响。Grace（1990）把这一定义看成为种间竞争的“传统”定义，且根据这一定义可以区分为资源（resource）、干扰（interference）、竞争性（contest）和抢夺性（scramble）等不

同性质的竞争类型。

在农业生态系统中,作物常生长在资源(尤其是营养和水)较为充足的条件下,因为在大多数这类环境中,大量的营养和水资源通过人工补充进去以使作物产量达到最高。在此情况下,竞争可以定义为作物和相关杂草对这些共享资源获取和利用的过程。在这种特定的系统中,我们的注意力将放在因杂草获取资源而对作物的生长所产生的竞争(干扰)影响,以及作物与杂草对“供不应求”资源的竞争过程,因为它们决定着作物的产量。如果这些资源被杂草获取,作物的生长发育会受到严重的影响,从而导致作物减产。

四、两种竞争理论

目前,尚无完善的竞争理论,但 Grime (1979) 和 Tilman (1982, 1988) 的竞争理论引起了生态学界的普遍关注。根据其关键的特征,这里将 Grime 理论称之为 C-S-R 理论(竞争者-耐逆者-杂草理论, competitor-stress tolerator-ruderal theory); 而将 Tilman 理论称之为资源比率理论(resource ratio theory)。

MacArthur & Wilson (1967) 在其名著《岛屿生物地理学理论》(The Theory of Island Biogeography) 一书中提出了著名的 r -和 K -选择理论。这一理论认为,如果在低密度和高密度条件下种的适合度不同,那么物种将进化为不同的生活史类型,即 r -对策者(r -strategist)和 K -对策者(K -strategist)。英国学者 Jim P. Grime (Grime 1979) 对这一理论进行了发展和扩充,并对植物的生活史进行了较为全面和合理的解释(Grime 1979, 1981; Grime & Hodgson 1987),从而提出了 C-S-R 理论。这一理论将植物的生活史类型与胁迫和干扰联系在一起。他所指的胁迫是光照、水分、矿质营养或温度等的不利状况对植物光合作用的限制;而干扰则是动物、人类、病虫害或气候等因素对植物所造成的部分或完全的伤害。由于胁迫和干扰的强度在自然界中是变化的,因而它们塑造出 3 种不同类型的植物生活史,即杂草、竞争者和耐逆者。杂草类植物常常出现在适宜、干扰的生境中,且具较高的生长率和高繁殖力。竞争者是指在适宜、非干扰生境中通过强烈的竞争而形成的种。它们往往具有较高的资源消耗率,所以其生长率较高,但繁殖力较低。耐逆境者则常出现在贫瘠、非干扰的生境中,并具有较低的生长率和较低的繁殖力。

尽管 Grime 理论并没有从定量的角度来定义竞争,但他的理论仍是根据一组植物是如何相互作用的机制假设,将竞争定义为邻株(neighbouring plants)利用相同资源的趋势,并把竞争成功看成是植物获取资源潜力的反映。根据其理论,与植物竞争能力呈正相关的关键特征之一是最大相对生长率(maximum relative growth rate, RGR_{max});而与植物的低有性生殖力联系在一起的是:强的竞争者能将其迅速的组织生长“翻译”成吸收表面积的迅速扩大,这便有助于预占地上和地下资源(Grace 1990)。

在 Grime 的理论中,与植物是如何竞争假设同等重要的是植物性状之间的进化权宜(evolutionary trade-off)。根据 Grime (1979) 理论,在植物忍耐低资源供应率和迅速生长与利用资源的能力之间,常常存在着较强的权宜。事实上,竞争者和耐逆者划分的主要依据就是这种基本的权宜和生理的制约因素。Chapin (1980) 亦就植物对营养限制的适应比较详细地讨论过这种权宜。由于已假设植物对低资源供应(即严重的胁迫)的忍耐能力和 RGR_{max}

之间存在着权宜,所以物种受到对资源忍耐和对资源的有效利用两方面的制约。这一关系的中心假设是:竞争能力是由迅速地利用资源的能力,而不是忍耐资源消耗的能力所决定(Grace 1990)。所以,Grime 理论认为具有最大营养组织生长率(即最大的资源获取潜力)的种将是竞争的优胜者。

Tilman (1982) 理论则是根据下面的定量和机制模型提出了一种与资源相关的竞争理论。这一理论可简单地概括为一对微分方程,并具有如下的形式:

$$\frac{dN}{Ndt} = \frac{rR}{(R + k)} - m$$

$$\frac{dR}{dt} = a(S - R) - \left(\frac{dN}{dt} + \frac{mN}{Y} \right)$$

式中 N : 种群密度; R : 有限资源的浓度; r : 种群的最大生长率,包括: ① 最大生长潜力, ② 最大的种子生产力, ③ 传播力, ④ 更新要求; k : 半饱和常数,包括: ① 建成植物, ② 种子, ③ 幼苗等的资源吸收和利用; m : 死亡率,包括: ① 建成植物, ② 种子, ③ 幼苗, ④ 植物器官,如根、茎、叶等的非密度制约死亡率; Y : 每个体的资源要求; S : 供应系统的资源量; t : 时间; a : 资源的供应率。

这一对方程将种群动态描述为资源浓度的函数,而资源浓度则描述为资源供应率和吸收率的函数。从中我们可以看出,当植物间竞争出现时,种群大小和资源浓度是如何变化的。

Tilman 模型的一个关键特征是有关资源需求的假设: 当植物利用资源时,资源的浓度将逐渐降至平衡浓度(简称为 R^*); 但当低于这一浓度时,种群本身不能维持稳定。从方程的结构还可以看出,处于平衡状态时,具有最低 R^* 值的种将竞争排除所有其他的种。

Tilman 及其同事们对其模型进行了验证,尤其是他的一些扩充模型在藻类植物种群中得到了证实(Tilman 1977; Tilman *et al.* 1981)。尽管他(Tilman 1982)宣称其模型可以应用于高等植物,但迄今为止,有关这一模型假设在高等植物中的合理性评价很少。事实上,Tilman 原始模型的一些特征对高等植物来说是不合理的(Grace 1990),所以他在其后的另一部专论(Tilman 1988)中对其原始模型进行了改进,并提出了一个结构种群模型。这样,他的模型可以从生物量分配(至根、茎、叶和种子)角度来描述植物种群,Tilman 将其模型称之为 ALLOCATE (分配)。改进的模型比其原始模型复杂得多,模型的几个主要特征决定了其基本行为:

- (1) 植物长至一定大小之后将所有的光合产物分配至种子;
- (2) 根据个体的大小将种群划分为同龄群;
- (3) 在整个生长季节中,繁殖是连续的;
- (4) 一株植物通过对另一个个体造成荫蔽来竞争光资源,即某一植物所获得的有效光资源由较高植物的叶片密度所决定;

- (5) 植物竞争营养时是按 Michaelis - Menten 的动力学方式进行的。

ALLOCATE 的行为亦比其原始模型复杂得多,且主要用来认识植物型的变化。这些变化是在植物群落出现自发演替时所预期的,因为在此模型中已假设植物间的竞争相互作用可使演替过程发生。不过,从竞争的机制来看,ALLOCATE 的行为与其早期的模型极为相似。同时两者之间一致的是:具有最小资源需求(R^*)的种仍然是平衡时成功的竞争者。

此外, Tilman 的模型还可以用来探讨和预测植物群落中物种多样性的类型及其变化、物种共存 (Tilman 1994; Tilman & Pacala 1994)。

为了使读者对这两种理论有更为全面的了解, 下面列举一些两者的相异之处。值得注意的是, 这些并不完全, 有兴趣的读者应该直接读他们的原著 (Grime 1979; Tilman 1988):

- (1) 竞争的结果将由高的资源获取潜力决定 (Grime, 以下简称 G) *vs.* 由最低平衡资源要求决定 (Tilman, 以下简称 T);
- (2) 物种竞争不同资源的能力之间呈正 (G) *vs.* 负 (T) 相关;
- (3) 竞争强度可表达为植物表现 (performance) 的绝对减小 (G) *vs.* 相对减小 (T);
- (4) 竞争强度随生境生产力的增加而增强 (G) *vs.* 不增强或不变 (T);
- (5) 竞争者在处于演替中期的群落中占优势 (G) *vs.* 竞争决定演替各时期的优势度 (T)。

尽管这些相异之处, 但这两种理论均使我们对植物性状和竞争能力之间的关系, 以及物种如何相互作用以获得有限资源有了更深的了解。由于各自对植物性状有不同的侧重点, 即 Grime 侧重于建成植物的性状和竞争影响 (competitive effect) (参见 Goldberg & Fleetwood 1987); 而 Tilman 则强调种群性状和竞争反应 (competitive response)。故此, 他们对竞争的观点略有不同。尽管 Grace (1990) 指出, 一旦我们考虑其定义的差异, 这两种理论在很大程度上是一致的, 但为减少混淆, 扩大其理论在实际中的应用, 进一步的研究、检验、分析和澄清仍有必要。

五、竞争的强度和重要性

植物之间的竞争以及植物群落的动态是由一系列生物和环境因子之间相互作用所构成的生态过程。Weldon & Slauson (1986) 在对已发表的文献证据进行了广泛的搜寻、调查之后, 得出了一个有趣的结论: 尽管竞争强度 (competitive intensity) 和重要性 (competitive importance) 是两个不同的概念, 但在以往的竞争研究中, 并没有对其进行严格、必要的区分。

竞争强度整合了在邻株存在时, 植物个体的生理和形态反应。它所描述的是一个种群或群落中植物个体间的竞争过程。竞争的重要性则强调了相对于其他的生态过程 (如捕食、草食动物、病虫害的影响等), 竞争在植物群落未来生产力或种类组成动态中的地位。在农业生态系统中, 对作物—杂草竞争强度和重要性的区分只是最近才开始 (Radosevich & Roush 1990)。例如, 在杂草生态学中, 大多数竞争模型 (如 Zimdahl 1980; Cousens 1985) 仅仅考虑了因杂草的存在所导致的作物产量降低的程度 (即竞争强度), 但较少涉及竞争对将来杂草群落的组成和杂草种群多度的影响 (即重要性) (见 Firbank & Watkinson 1986)。

认识了竞争强度和重要性的定义和区分的意义之后, 应该考虑如何测定这些指标。上节已讨论了两种重要的竞争理论。由上可知, Grime 理论和 Tilman 理论之间的一个重要差异是竞争强度的测定。根据 Grime (1979) 的 C-S-R 理论, 竞争强度应该是植物表现的绝对减小——绝对竞争强度 (ACI), 即

$$ACI = P_p - P_m$$

其中 P_p 为单种种群的表现, P_m 为组成种在混生种群中的表现。

然而, 根据 Tilman (1982, 1988) 的资源比率理论, 竞争强度应该是一个相对指标——相对竞争强度 (RCI), 即

$$RCI = \frac{P_p - P_m}{P_m}$$

式中符号的定义不变。Grace (1993) 曾强调, 测定竞争强度的方法不仅会影响我们对数据的解释, 而且还会影响相应的结论。因而, 他在其后的讨论中, Grace (1994) 又对绝对和相对强度两个指标进行了比较分析, 他认为相对强度比绝对强度更加优越、可靠。

由于种群的生物量随生境生产力的增大而增大, 因而竞争的绝对竞争强度 (ACI) 也会增强 (Grime 1979; Huston 1979; Keddy 1989; Grace 1994)。基于这一假设, 我们可以作进一步的推断: 物种在贫瘠生境中的存活能力由其对资源需求降至最小的能力所决定, 而在适宜生境中的存活能力则是物种具有较强竞争能力的结果。另一种观点则认为, 植物对光的竞争将随生产力的增大 (如施肥) 而增强, 而对地下资源 (如水和营养) 的竞争则减弱, 总的竞争相互作用则保持不变 (如 Newman 1973; Tilman 1982, 1988)。从这种意义上讲, 尽管地上和地下部分竞争的相对重要性可能发生变化, 但在不考虑生境生产力的情况下, 竞争对植物的存活是十分重要的。此外, Taylor *et al.* (1990) 的植物群落生境模板模型则认为, 竞争强度与生境生产力无关, 但受到扰动率的控制。

Weldon & Slauson (1986) 曾建议, 竞争的重要性可以由描述一物种对邻株竞争反应的回归方程 (线性或非线性的) 的判别系数 (R^2) 来测定。他们认为用邻域竞争分析模型中的斜率 (参见 Goldberg & Werner 1983; 见第九章) 来作为竞争强度的定量指标。这类方程的 R^2 值表明, 竞争作为一个影响因子所能解释的个体或种群表现方差的比例——它的重要性 (Weldon & Slauson 1986)。然而, 这种用法的前提是实验数据与所选择的数学模型之间的拟合是最适的。如果实验者选择了一线性模型与数据进行拟合, 但事实上非线性模型与数据之间存在更好的拟合, 那么 R^2 值将比较低, 从而低估了竞争的重要性。同时, 如果回归分析模型的竞争参数不可避免地包括了其他过程的影响, 其值将过高地估计了竞争的重要性。例如, 草食动物的影响可能与竞争的影响相互作用 (见第三章), 因而竞争参数便包括了这两个过程的共同影响。此外, 实验设计本身也影响 R^2 值的大小 (Firbank & Watkinson 1987; Radosевич & Roush 1990)。

在实际中, 需要一种比回归方程的 R^2 值更为明确的途径来分离作物—杂草群落中竞争和其他过程的重要性。这类途径需要一种能够定义和组织作物—杂草群落动态中关键过程和因子的概念框架。实验本身可以用来确定每一过程的影响, 而灵敏度分析 (如 Caswell & Werner 1978) 可以定量地评价每一过程对系统的重要性。Maxwell *et al.* (1988) 已成功地应用这种途径研究了种内竞争对乳浆大戟多度的重要性, 并预测多种杂草控制对策的长期结果。

六、资源竞争

植物通过从环境中获取资源来实现生长。当两个或更多的植物所共用的资源供不应求

时,资源竞争就会发生,因而竞争在作物植被中是极为常见的。碳(以 CO_2 的形式吸收)和营养转化为生物量,而光和水则是植物生长和其他生理过程所必需。由于大气中的二氧化碳和氧气是充足的,植物对这些资源的竞争是罕见的,所以这里仅扼要概述光、水和营养的竞争,以及影响植物对地上(光)和地下(营养和水)资源竞争能力的一些形态和生理学特征。

(一) 资源竞争的特征

在适宜的生态环境中,由于营养和水分常常比较充足,决定植物群落生长的因素是光、温、植物的生理和形态学特征;在此情况下,植物所竞争的是光资源。光资源的强度、质量以及光照的长短是变化的。邻株可通过直接的截留—荫蔽来减少光的供应率。叶片是光合作用的场所,也是光竞争的场所。处于植冠层最顶部的叶片最先截留光,其中一部分被吸收,并将其转化为光合产物或转化为热。没有被吸收的光要么反射回去,要么透过叶片而成透射光。如果光被透射,因叶片对光的过滤作用使得达到低层叶片的光不仅十分微弱,而且由于叶片选择吸收蓝光和红光,所以透射光的光质也发生了改变,即红光与远红光的比率($R:FR$)减小。所以,只要群丛中叶与叶之间有重叠或互相遮盖,对光的竞争就会发生。

光资源是不能直接贮藏的,所以植物对光的竞争与对其他资源(如营养和水)的竞争不同:光的获取是一个瞬时过程,资源的获取效率与光的截留和植物对光的利用特征相关。在土壤肥力较高、水分较充足的情况下,因植物生长旺盛、叶面积指数较大,植物对光的竞争就会越强烈。

具有较大叶面积的植物常常具有竞争优势,通常可以竞争过叶面积较小的植物。叶面积是一特定区域内光合表面的测度,常与潜在的光截留量相关。成功的竞争者不一定具有较多的叶片,但可以肯定的是:它们的叶片处在较好的位置,有利于光的截留。可见,植物截留光的能力受到叶片倾斜角度的影响,也受叶片排列和叶片厚度的影响。植物叶片在邻株之上的排列是植物不均匀地获得有效光最显著的手段。例如,在不同的水稻品种、玉米品种、苋属作物、燕麦品种、三叶草不同品系以及小麦与杂草之间(见 Berkowitz 1988; 参见第九章)发现,植物高度和光竞争能力之间存在显著的正相关。在农作物套作系统中,也观察到类似的结果,矮小生长型的种受到高生长型种的严重压抑。所以,具有水平叶的植物对光的竞争能力比具有直立或斜生叶的植物强;具有对生叶的植物常比具互生叶的植物竞争能力强;生长型较高的或直立的植物对光的竞争能力比矮小、匍匐状的植物强;受荫蔽的植物常具较弱的光合作用,从而导致生长减慢、较小的根系(Berkowitz 1988),对水和营养的吸收率降低。荫蔽的影响是独立于直接对水和营养的竞争,完全是在光的影响控制之下(Ghafar & Watson 1983)。

地上部分竞争优势度的早期建立也可导致植物对光有一种长期的优先选择,因为光的输入总是从上面来的。不过,如果被压抑植物的茎继续生长,且比其邻株生长更快(多),随后产生的叶片便可以改善其接收光的条件(如 Williams 1963; Sekimura *et al.* 2000)。同样,由于光可连续不断地补充,荫蔽植物叶寿命的延长可导致在优势种的冠层衰老之后,其光的截留增强。植物的物候特征对竞争动态也有重要作用(Kropff 1993)。如果一个种成熟较早,较晚成熟的种有可能在早熟种叶片衰老之后恢复生长。除此之外,植物的光合作用特征也与

C₃ 和 C₄ 植物的光竞争能力高度相关；但由于影响因素太多，如果不对竞争的机制有深入的认识，而由竞争能力和一个特定因素之间的相关性得出一个直接的结果是不大可能的。

在印度所进行的研究 (Shetty *et al.* 1982) 表明，双子叶植物对荫蔽的敏感性比单子叶植物差，这有助于解释单子叶植物常为重要的热带杂草，阔叶杂草常在热带作物建成之后才能出现。这又似乎表明，热带作物的植冠层管理可通过荫蔽、压抑杂草生长来实现。

农谚道：“有收无收靠水，多收少收靠肥”。在需要灌溉的干旱半干旱地区或其他地区的干旱季节，水常是限制作物生长的主要因子，也是作物生长所必需的重要资源之一。与光资源不同，水资源的供应常受到灌溉系统的限制，但许多农业生产系统已设计出最优的作物灌溉系统。

在水资源短缺的农业生产系统中，植物不仅竞争水而且也竞争光资源。水资源的重要性由于旱期的长短、严重性以及时令所决定。水竞争的机制与光竞争不同，光的竞争是光获取的直接竞争，是一种瞬时现象；如果资源不被植物利用，由于资源不能在系统中贮藏，它就会丢失。水则贮藏于系统之中，然而它的贮藏是有限的；供水不能满足需要时，作物将立即体验缺水，进而出现萎焉，最终死亡。

水是植物生长最不可靠的资源，因为在通常情况下，几乎不可能准确地知道什么时候水到达植物以及植物能得到多少水资源，这就是为什么干旱地区常常需要灌溉。同时，由于在植物的生活中，其根常常比其枝叶出现更早并且长得更快，所以植物对水和营养的竞争常常在对光的竞争之前就已发生。植物对水的竞争是由竞争植物所占的相对根体积所决定，因而当根紧密地交织在一起时，竞争将是十分激烈的，这是因为杂草和作物都试图从相同体积的土壤中获得水资源。如果作物和杂草的根各自集中在土壤中不同的区域，竞争强度将比较弱。

氮 (N)、磷 (P) 和钾 (K) 是植物所必需的三大营养元素，其中 N 又是最重要的。一般来说，杂草对 N 的要求以及吸收能力等于或大于作物。如一个欧白芥植株所需的 N、P、K 和水的量分别是一株燕麦所需的 2、2、4、4 倍。

在大多数作物—杂草竞争系统中，N 是首当其冲的限制元素。N 常以硝酸根离子 (NO₃⁻) 的形式存在于土壤中，因而是高度运动的，且其消耗区比较大，这一点上与水分类似。可见，植物的扎根深度和分布面积决定其获取营养资源的能力。植物对 N 的相对竞争能力主要由竞争种的根所占体积来决定。在任何组合中，植物所吸收的 N 的量几乎是相等的 (Berkowitz 1988)。

与 N 相比较，P 和 K 的运动相对较慢，一般仅作短距离的运动。同时，它们的消耗区较小，植物间的竞争比较弱。植物对 P 和 K 的竞争往往是在成熟或其根系得到充分的发育或重叠之后才发生，所以人们认为对 P 的竞争在多年生的作物（如紫苜蓿）中较为明显。对 N 的竞争有时可以通过施用氮肥（如碳酸氢铵）来克服，但对于 P 和 K 的竞争通常不是如此。在管理实践中，可以通过施肥来维持作物的旺盛生长以防止多年生作物中杂草的严重侵扰。

与竞争地下资源相关的根的特征包括：根的总长度、扎根体积、根的密度或表面积、根取代和根系的几何特征以及根的活动等。有关三叶草和黑麦草不同基因型的竞争能力的比较实验研究表明，根的大小是最重要的根系特征，其中根的长度对竞争结果的影响往往比根