植物竞争对 3 种移植树苗生长的影响

向言词^{1,2} 彭少麟² 彭秀花¹ 蔡锡安² 饶兴权²

(1 湖南科技大学生命科学学院, 湖南湘潭 411201) (2 中国科学院华南植物园, 广州 510650)

摘要 在植物幼苗生长过程中, 总是受到包括地下根竞争在内的各种竞争影响。植物间的竞争主要同有效光辐射、水分和各种营养相关。当外来植物侵入森林群落时, 可能受到群落中其它植物竞争的影响。该文通过移植尾叶桉(*Eucalyptus urophylla*)、大叶相思(*Acacia auriculaeformis*)两种外来种和本地种荷木(*Schima superba*)幼苗, 挖沟排除根竞争和砍树创造林窗来排除地上竞争的野外实验, 研究植物竞争对幼苗生长的影响。有根竞争时, 荷木、尾叶桉和大叶相思幼苗的生物量和净初级生产力均小于没有根竞争时, 可见地下根竞争对 3 种幼苗生长有抑制性影响。尾叶桉、大叶相思和荷木 3 种幼苗受到的总竞争强度分别是 0.357 9、0.338 3 和 0.198 9, 受到的地下根竞争强度则分别是 0.104 3、0.053 04 和 0.118 8, 受到的地上竞争强度则分别是 0.285 1、0.277 0 和 0.090 85。尾叶桉和大叶相思两种幼苗受到的总竞争强度间的差异不显著, 但都显著大于荷木; 3 种幼苗受到的地上竞争强度间的差异同总竞争强度情况相似; 尾叶桉和荷木两种幼苗受到的地下根竞争强度间的差异不显著, 但都显著大于大叶相思。地上竞争对阳性树种尾叶桉和大叶相思两种幼苗的生长影响大, 而地下根竞争则对耐阴性强的荷木幼苗影响大。尾叶桉和大叶相思两种外来种幼苗受到的总竞争强度均大于本地种荷木幼苗, 这反映了这两种外来树种侵入次生林这样的群落受到竞争影响大。

关键词 竞争强度 生物量 净初级生产力 植物外来种

MEASURES OF PLANT COMPETITION AMONG THREE SPECIES OF TRANSPLANTED TREE SEEDLINGS

XIANG Yan-Ci^{1,2} PENG Shao-Lin² PENG Xiu-Hua¹ CAI Xi-An² and RAO Xing-Quan²

(1 School of Life Science, Hunan University of Science and Technology, Xiangtan, Hunan 411201, China)

(2 South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract Juvenile plants usually compete with the established vegetation within a community. Competition among plants takes place both aboveground and belowground. Aboveground competition primarily involves a single resource, light. In contrast to aboveground competition, plants compete for a broad range of soil resources, including water and many essential mineral nutrients that differ in molecular size, valence, oxidation state, and mobility within the soil. Of particular interest is the intensity of competition by invasive exotic plants and how this varies among species. We used a field experiment to measure the intensity of competition on juvenile trees in a secondary forest community with infertile soil on an island in South China. We separated competition into above- and belowground components in the field. We reduced aboveground competition by felling large trees to create a treefall gap and removed belowground competition by trenching. We created three neighborhood treatments: roots of neighbors only, shoots of neighbors only and no neighbors. Seedlings of three tree species were transplanted into the understory with and without trenches cut around plots (with roots and shoots of neighbors and with shoots of neighbors only), and single treefall gap area with and without trenches cut around plots (with roots of neighbors only and with no neighbors). The species used included two exotic species, *Eucalyptus urophylla* and *Acacia auriculaeformis*, and one native species, *Schima superba*. We measured the biomass, net primary productivity (*NPP*), and total competitive intensity in above- and belowground components over a two-year period.

The biomass and *NPP* in the plots without root competition were greater than those in the plots with root competition. Comparisons among the three species of seedlings showed that the intensity of total competition was greater for *E. urophylla* and *A. auriculaeformis* and lower for *S. superba*. Difference in the intensity of aboveground competition among the three tree species showed the same pattern as that of intensity of total com-

收稿日期: 2004-03-08 接受日期: 2004-12-15

基金项目: 国家自然科学基金重大项目(39899370), 广东省自然科学基金重大项目(980952, 970656), 中国科学院重大项目(KZ951-B1-110), 湖南省教育厅项目(03C514)和湖南科技大学博士基金项目(E53103)

E-mail: xiang_yc2002@yahoo.com.cn

petition. However, the intensity of belowground competition was the greatest for *S. superba* and the lowest for *A. auriculiformis*. Results based on the average of the three species showed that seedlings of the exotic trees, such as *E. urophylla*, *A. auriculiformis*, were also influenced by competition with established vegetation within the community during the invasion process. The intensity of total competition on the two exotic species, *E. urophylla* and *A. auriculiformis*, were significantly greater than on the native species, *S. superba*. These results suggest that competition might pose a greater impact on the two exotic species when they invade a secondary forest community with a complex structure.

Key words Intensity of competition, Biomass, Net primary productivity, Exotic plants

在森林生态系统功能过程的研究中,特别是在生产力和生物地球化学循环方面,根系的作用十分重要。现在对根系的研究方法的探讨和研究内容等越来越深入、广泛(单建平等,1993;Fahey & Hughes, 1994;廖利平等,1995;McNaughton *et al.*, 1998;黄建辉等,1999;张小全等,2000)。在植物幼苗生长的过程中,群落中已定居的植物会与这些幼苗不断竞争。植物间的竞争主要同以下 3 种重要资源相关:有效光合辐射,水分和各种重要的营养物质。在国外主要是通过挖沟和创造林窗来研究地下根竞争和地上竞争对植物幼苗生长的影响,这方面已有许多研究报道(Strutt & Keddy, 1996; Coomes & Grubb, 1998, 2000; Lewis & Janner, 2000),而国内有关森林群落中竞争对树苗生长影响的研究报道较少见。外来树种在侵入森林群落的过程中,同样可能受到地下根和地上枝叶竞争影响,而国内外有关竞争对外来种入侵的影响研究报道较少见(Callaway & Aschehoug, 2000)。为了研究竞争对植物外来种的影响,本文就植物竞争对外来种大叶相思(*Acacia auriculiformis*)、尾叶桉(*Eucalyptus urophylla*)和本地种荷木(*Schima superba*) 3 种幼苗的影响作对比研究,以此了解竞争对植物外来种入侵的影响。

1 样地概况与研究方法

1.1 研究样地

南澳岛地处广东省东部,23°23'33"~23°29'11"N,116°56'24"~117°08'59"E,气候属亚热带海洋性气候,全年总辐射量为 5 416 MJ·m⁻²·a⁻¹,年均气温为 21.5℃,年平均降水量为 1 350.9 mm。其原生植被为亚热带常绿阔叶林。由于长期的人为活动干扰,其原生植被多已不存在,仅在局部地段如村边或庙旁作为“风水林”保存下来的小面积次生林。现有植被类型中分布面积较大的为马尾松(*Pinus massoniana*)林、桉(*Eucalyptus*)林、大叶相思林,这些都是人工林。

研究样地位于南澳岛的黄花山林场附近的次生

林群落:主要植物有鸭脚木(*Schefflera octophylla*)、珊瑚树(*Viburnum odoratissimum*)、九节(*Psychotria rubra*)和乌毛蕨(*Stenoloma chusana*);海拔 320 m,坡向东南,坡度 15°,群落高度 9 m,群落可分为乔木层、灌木层和草本层,土壤为花岗岩发育成的赤红壤土。

1.2 研究方法

1.2.1 试验设计

1999 年 1 月 26 日,在群落中选择达到林冠层而冠幅面积相近的乔木,将其砍倒而创造两个近似椭圆形的林窗 A 和 B,林窗面积按椭圆面积公式计算(Runkle, 1982)。林窗长轴与坡向大致垂直,两个林窗面积约为 160 m²。为了维持林窗大小不变,在 1999~2000 这两年中,每季度都把林窗周围伸入林窗内的侧枝剪除。在 A 和 B 林窗内各选一块 12.4 m×10 m 的样地,分成 4 m×10 m 的 3 块小样地 P_E、P_A、P_S,在小样地间挖两条宽 0.2 m、长 10 m、深 5 cm 的小沟把这 3 块小样地隔开。为了排除根的竞争,在 A 林窗内的样地周围挖宽 20 cm、深 50 cm 的沟(距样地 20 cm),每年 7 月和 9 月把冲入沟中的泥土移开,并剪除从样地外伸入沟中的根;B 林窗内的样地周围不挖沟,作对照。1999 年 4 月,在小样地 P_E、P_A、P_S 中分别种上尾叶桉、大叶相思和荷木幼苗,苗株间距为 50 cm×50 cm。在群落林下选择两块样地 C 和 D,样地上的空间结构大致相同,面积与林窗内样地相同。其中 C 样地周围挖沟排除根竞争,作对照的 D 样地周围不挖沟。林下样地其它处理与林窗内样地相同。林窗内和林下样地上的灌丛和草本层植物均剪除掉。实验从 1999 年 1 月 26 日进行到 2000 年 12 月底。

1.2.2 生物量的测定

1999 年 4 月把幼苗移栽到样地(每株幼苗都挂上有标号小塑料牌,每个月清点每株幼苗上的枝叶数,同时收集每株幼苗的枯枝落叶计算入生物量中),移栽前每种幼苗均随机抽取并测定 60 株的生物量,取平均值作为每种幼苗的初始生物量 M₁(时间为 t₁);在 2000 年 12 月底各挖出 20 株幼苗测定

其生物量 M_2 (时间为 t_2)。

1.2.3 相对生长速率的计算:

$R = [\ln(M_2/M_1)]/d$ (单位: $\ln(g \cdot g^{-1}) \cdot d^{-1}$;
 M_1 、 M_2 分别是时间为 t_1 、 t_2 时的生物量, d 是 t_2 与 t_1 之间的生长日数)。

1.2.4 净初级生产力的计算:

$NPP = (M_2 - M_1)/d$ (单位: $g \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$)(Wilson & Tilman, 1993)。

1.2.5 竞争强度的计算:

总竞争强度(T)等于地下竞争强度(B)和地上竞争强度(A)按以下公式计算(Wilson & Tilman, 1991, 1993): $T = (R_1 - R_3)/R_1$, $B = (R_2 - R_3)/R_2$, $A = (R_1 - R_2)/R_1$ (R_1 是在林窗内无地下根竞争情况下幼苗的相对生长速率, R_2 是在乔木层下无地下根竞争时的相对生长速率, R_3 是乔木层下有地下根竞争时的相对生长速率)。用单因素方法进行差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 生物量的变化

在林窗内生长,没有地下根竞争时,尾叶桉、大叶相思和荷木 3 种幼苗的生物量分别为 791、700 和 358 $g \cdot m^{-2}$,而在有根竞争的情况下,3 种幼苗的生物量则分别为 673、646 和 304 $g \cdot m^{-2}$;可见群落中其它植物地下根的竞争对 3 种幼苗均有影响,对尾叶桉幼苗的影响达到显著水平($p < 0.05$),对大叶相思和荷木的影响都比较显著($0.001 < p < 0.01$)(图 1)。

图 1 林窗中竞争对幼苗生物量的影响

Fig.1 Impacts of competition on the biomass of seedlings in gap
E: 尾叶桉 *Eucalyptus urophylla* A: 大叶相思 *Acacia auriculaeformis* S: 荷木 *Schima superba* ■: 无地下根竞争 No belowground competition □: 地下根竞争 Belowground competition

在群落的乔木层下生长,没有地下根竞争时,尾

叶桉、大叶相思和荷木 3 种幼苗的生物量分别为 165、147 和 240 $g \cdot m^{-2}$,而有地下根竞争时,3 种幼苗生物量则分别为 135、134 和 202 $g \cdot m^{-2}$;因此群落中其它植物地下根的竞争对 3 种幼苗均有影响,而且 3 种幼苗受到地下根竞争的影响都达到显著水平($p < 0.05$)(图 2)。

图 2 乔木层下竞争对幼苗生物量的影响
Fig.2 Impacts of competition on the biomass of seedlings under the canopy layer
E, A, S, ■, □: 同图 1 See Fig.1

2.2 净初级生产力的变化

在林窗内生长,没有根竞争时,尾叶桉、大叶相思和荷木 3 种幼苗净初级生产力分别为 1.253 3、1.108 9 和 0.565 1 $g \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$,而在有根竞争的情况下,3 种幼苗的净初级生产力则分别为 1.065 0、1.021 8 和 0.477 6 $g \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$;可见群落中其它植物地下根的竞争对 3 种幼苗的净初级生产力均有影响,对尾叶桉幼苗的影响达到显著水平($p < 0.05$),而对大叶相思和荷木两种幼苗影响没有达到显著水平($p > 0.05$)(图 3)。

图 3 林窗中竞争对幼苗净初级生产力的影响
Fig.3 Impacts of competition on the net primary productivity (NPP) of seedlings in gap
E, A, S, ■, □: 同图 1 See Fig.1

在群落的乔木层下生长,没有地下根竞争时,尾叶桉、大叶相思和荷木 3 种幼苗的净初级生产力分别为 0.256 8、0.228 2 和 0.377 1 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$,而有地下根竞争时,3 种幼苗的净初级生产力则分别为 0.207 8、0.206 5 和 0.314 5 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$;可见群落中其它植物地下根的竞争对 3 种幼苗的净初级生产力均有影响,对尾叶桉和荷木两种幼苗的影响达到显著水平($p < 0.05$),而对大叶相思幼苗影响没有达到显著水平($p > 0.05$)(图 4)。

图 4 乔木层下竞争对幼苗净初级生产力的影响
Fig.4 Impacts of competition on the net primary productivity (NPP) of seedlings under the canopy layer
E, A, S, ■, □: 同图 1 See Fig.1

2.3 各种竞争强度的变化

尾叶桉、大叶相思和荷木 3 种幼苗在次生林群落中生长时受到的总竞争强度分别为 0.357 9、0.338 3和 0.198 9。尾叶桉和大叶相思两种幼苗受到的总竞争强度间的差别不大,其差异并不显著($p > 0.05$),而这两种幼苗受到的总竞争强度都显著大于荷木幼苗受到的总竞争强度($p < 0.05$)(图 5)。

图 5 幼苗受到的总竞争强度
Fig.5 Intensity of total competition on seedlings
E, A, S: 同图 1 See Fig.1

尾叶桉、大叶相思和荷木 3 种幼苗在次生林群落中生长过程中受到的地下根的竞争强度分别为 0.104 3、0.053 04 和 0.118 8。尾叶桉和荷木两种幼苗受到的地下根的竞争强度间的差别不大,其差异并不显著($p > 0.05$),而这两种幼苗受到的地下根的竞争强度都大于大叶相思幼苗受到的地下根的竞争强度,而且这种差异都显著($p < 0.05$)(图 6)。

图 6 幼苗受到的地下竞争强度
Fig.6 Intensity of belowground competition on seedlings
E, A, S: 同图 1 See Fig.1

尾叶桉、大叶相思和荷木 3 种幼苗在生长过程中受到的地上竞争强度分别为 0.285 1、0.277 0 和 0.090 85。尾叶桉和大叶相思两种幼苗受到的地上竞争强度间的差别不大,其差异并不显著($p > 0.05$),而这两种幼苗受到的地上竞争强度都大于荷木幼苗受到的地上竞争强度,而且这种差异都十分显著($p < 0.001$)(图 7)。

图 7 幼苗受到的地上竞争强度
Fig.7 Intensity of aboveground competition on seedlings
E, A, S: 同图 1 See Fig.1

尾叶桉和大叶相思两种幼苗受到的地上竞争强

度都大于其受到的地下竞争强度,这种差异都十分显著($p < 0.001$);荷木幼苗受到的地上竞争强度则小于其受到的地下竞争强度,其差异显著($p < 0.05$) (图 8)。

植物间的竞争主要同以下 3 种重要资源相关:有效光合辐射,水分和各种重要的营养物质。不同植物对光照和营养变化产生的反应有差异(Latham, 1992)。地上竞争主要同光照有关,荷木幼苗耐阴性强,而尾叶桉和大叶相思幼苗的耐阴性不如荷木,所以群落中其它植物地上部分的竞争对尾叶桉和大叶相思幼苗的影响要大于荷木。地下根的竞争同水分和各种重要的营养物质相关。荷木幼苗受到的地下根竞争强度大于尾叶桉和大叶相思,大叶相思幼苗受到的地下根竞争最小,所以在森林群落中生长的过程中,土壤中的水分和肥力对荷木幼苗的影响大于另两种幼苗。可见地下根竞争在物种之间是有差异的,这同其它人的研究一致(Strutt & Keddy, 1996)。

海岛森林群落中,其土壤肥力较低,物种间地下根的竞争可能更强烈。周厚诚等对南澳岛的多个群落研究发现,南澳岛各群落土壤的交换性 K、Ca 和 Mg 的含量比大陆高,而 N 含量较低(周厚诚等, 2001),从而在该海岛 N 成为地下竞争的主要资源之一。从地下根竞争对 3 种幼苗的生长影响来看,大叶相思受到的地下根竞争较小,而荷木和尾叶桉受到的地下根竞争较大,这其中一个重要的原因可能是大叶相思是种豆科植物,有根瘤固氮菌,可通过生物固氮,改善土壤肥力,从而减少地下根对其竞争压力。

图 8 幼苗受到的地下竞争强度和地上竞争强度的对比

Fig.8 Comparison between intensity of below- and aboveground competition on seedlings

■: 地下竞争 Belowground competition □: 地上竞争 Aboveground competition E, A, S: 同图 1 See Fig.1

3 结 论

在南澳岛次生林群落的林窗和乔木层下生长的过程中,尾叶桉、大叶相思和荷木 3 种幼苗都会受到群落中其它植物地下根竞争的影响;有地下根竞争存在时,3 种幼苗的生物量和净初级生产力都小于没有地下根竞争时的同种幼苗的生物量、净初级生产力。尾叶桉和大叶相思两种幼苗受到的总竞争强度间的差异不显著,但都显著地大于荷木的;3 种幼苗受到的地上竞争强度间的差异同总竞争强度情况相似;尾叶桉和荷木两种幼苗受到的地下根竞争强度间的差异不显著,但都显著大于大叶相思的。地上竞争对阳性树种尾叶桉和大叶相思两种幼苗的生长影响大,而地下根竞争则对耐阴性强的荷木幼苗的影响大。

总之,外来种尾叶桉和大叶相思侵入群落的过程中,其幼苗会受到群落其它植物竞争的影响,这反映了这两种外来树种侵入次生林这样的群落会受到竞争排斥。

参 考 文 献

Callaway RM, Aschehoug ET (2000). Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science*, 290, 521 – 523.

Coomes DA, Grubb PJ (1998). Responses of juvenile trees to above- and belowground competition in nutrient-starved Amazonian rain forest. *Ecology*, 79, 768 – 782.

Coomes DA, Grubb PJ (2000). Impacts of root competition in forests and woodlands: a theoretical framework and review of experiments. *Ecological Monographs*, 70, 171 – 207.

Fahey TJ, Hughes JW (1994). Fine root dynamics in a northern hardwood forest ecosystem, Hubbard Brook Experimental Forest, NH. *Journal of Ecology*, 82, 533 – 548.

Huang JH(黄建辉), Han XG(韩兴国), Chen LZ(陈灵芝) (1999). Advances in the research of fine root biomass in forest ecosystem. *Acta Ecologica Sinica(生态学报)*, 19, 270 – 277. (in Chinese with English abstract)

Latham PE (1992). Co-occurring tree species change rank in seedling performance with resource varied experimentally. *Ecology*, 73, 2129 – 2144.

Lewis SL, Janner TEV (2000). Effects of above- and belowground competition on growth and survival of rain forest tree seedlings. *Ecology*, 81, 2525 – 2538.

Liao LP(廖利平), Chen CY(陈楚莹), Zhang JW(张家武), Gao H(高洪) (1995). Turnover of fine root in pure and mixed *Cunninghamia lanceolata* and *Michelia macclurei* forests. *Chinese Journal of Applied Ecology(应用生态学报)*, 5, 7 – 10. (in Chinese with English abstract)

McNaughton SJ, Banyikwa FF, McNaughton MM (1998). Root biomass and productivity in a grazing ecosystem: the serengeti. *Ecology*, 79, 587 – 592.

Runkle JR (1982). Pattern of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. *Ecology*, 63, 1533 – 1546.

Shan JP (单建平), Tao DL (陶大立), Wang M (王淼), Zhao SD (赵士洞) (1993). Fine roots turn-over in a broad-leaved Korean pine forest of Changbai Mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 4, 241 – 245. (in Chinese with English abstract)

Strutt LT, Keddy PA (1996). Above- and belowground competition intensity in two contrasting wetland plant communities. *Ecology*, 77, 259 – 270.

Wilson SD, Tilman D (1991). Components of plant competition along a productivity gradient. *Ecology*, 72, 1050 – 1065.

Wilson SD, Tilman D (1993). Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization. *Ecology*, 74, 599 – 611.

Zhang XQ(张小全), Wu KH(吴可红), Murach D (2000). A review of methods for fine-root production and turnover of trees. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 20, 875 – 883. (in Chinese with English abstract)

Zhou HC (周厚诚), Ren H(任海), Xiang YC (向言词), Peng SL(彭少麟), Li P(李萍) (2001). The changes of soil in the process of vegetation restoration in Nanao Island, Guangdong. *Tropical Geography* (热带地理), 21, 6 – 10. (in Chinese with English abstract)

责任编委：黄建辉 责任编辑：姜联合