

植物密度调控及其对环境变化响应的研究进展*

杨元武^{1,2**} 王根轩² 李希来¹ 周华坤³

(¹ 青海大学农牧学院, 西宁 810016; ² 浙江大学生命科学院, 杭州 310058; ³ 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

摘要 植物密度调控规律研究对于推动植物生态学理论的发展和指导林业、农业、牧业的合理密植以及恢复、改良不良生态环境等具有重要意义。文章综述了植物 $-3/2$ 与 $-1/2$ 自疏法则、自疏指数的不稳定性与争论,以及自疏法则与密度调控指数的关系的研究,总结了密度调控指数对水分梯度、盐分浓度、海拔以及光照条件等环境变化的响应,讨论了植物个体间的正负相互作用及其生态场、植物形态、盖度等植物密度调控机理与环境变化的关系,指出自疏指数研究经历从恒定、变异、随环境变化的发展,最后从WBE模型和代谢生态理论(MTE)、植物邻体效应、根冠整合机制、植物根际微生物对植物相互作用的调控、宏观与微观结合等方面展望了植物密度调控规律的研究发展趋势。

关键词 密度调控指数; 自疏法则; 环境; 盖度密度异速关系; 生态场

中图分类号 Q948.1 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2011)8-1813-09

Research advances in plant density-dependent regulation and its responses to environmental change. YANG Yuan-wu^{1,2**}, WANG Gen-xuan², LI Xi-lai¹, ZHOU Hua-kun³ (¹Agriculture and Animal Husbandry College, Qinghai University, Xining 810016, China; ²College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China; ³Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2011, **30**(8): 1813-1821.

Abstract: To study the plant density-dependent regulation pattern is of significance to the development of plant ecology and to give guidance to the rational density in forestry, agriculture, animal husbandry, and restoration of degraded ecosystems. This paper reviewed the recent researches on the $-3/2$ and $-1/2$ self-thinning rules, the instability and dispute of self-thinning exponent, and the relationships between self-thinning rules and density regulation exponent, summarized the responses of density regulation exponent to environmental changes such as water gradient, salt concentration, altitude, and light condition, and discussed the positive and negative interactions among individual plants and the relationships of plant density regulation mechanisms in ecological field with plant morphology, coverage and environmental changes. The study of self-thinning exponent had experienced invariable, variable, and change with environment. The future research trend of plant density-dependent regulation pattern was proposed from the aspects of WBE (West, Brown and Enquist) model and metabolic ecological theory (MET), plant neighbor effect, belowground and aboveground integration, rhizospheric microbial regulation to plant interaction, and combination of macro and micro levels.

Key words: density regulation exponent; self-thinning rule; environment; allometric scaling of coverage-density; ecological field.

植物群落密度调控规律一直是植物生态学领域

的研究热点 (Silvertown *et al.*, 1993; Begon *et al.*, 1996) 在生态学理论研究中,把个体动态与整个生物群落的宏观特征联系起来研究植物密度调控指数及其变化规律,有利于丰富生态学的相关理论,并将对国家推行的退耕还林、退牧还草、植被恢复过程

* 国家重点基础研究发展计划项目(2009CB421102-04)、国家自然科学基金重点项目(30730020)和青海大学中青年科研基金项目(2009-QN-07)资助。

** 通讯作者 E-mail: yuanyu@163.com

收稿日期: 2010-12-14 接受日期: 2011-04-10

中科学制定种植密度和管护措施具有重要的理论指导和实践意义(Grime, 1979)。然而,自疏法则(self-thinning law)等密度调控指数(α)恒定论与不恒定的实验数据等诸多研究结果间存在矛盾。 $-3/2$ 自疏法则是传统上反映种内竞争关系的经验法则,由Yoda(1963)提出。他从空间资源的几何分析角度解释了实验草本植物的平均个体生物量(W)与密度(D)的双对数关系。对许多种植物进行的密度试验中,证实了 $-3/2$ 自疏现象。这与异速生长模型的推导是一致的(White & Harper, 1977)。White等(1980)罗列了80余种植物,包括藓类、草本和木本植物,小至单细胞藻类小球藻(*Chlorella*),大至北美红杉(*Sequoia sempervirens*)都具有 $-3/2$ 自疏现象。但是许多实验和野外数据特别是林学数据显示的结果与 $-3/2$ 理论值相差甚远,以致提出了该法则的存亡问题(Zeide, 1985, 1987)。West等(1997)由分支结构理论模型推导出的自疏指数 α 是 $-4/3$, $-4/3$ 指数定律及其相关模型随后被广泛应用(West & Brown 2004)。于是引发了 $-3/2$ 与 $-4/3$ 的数值之争,加之随后的实验研究更使人们对密度依赖的调控指数是否恒定产生了质疑。

植物群落密度调控规律的研究在林业、农业、牧业的合理密植以及恢复、改良不良生态环境等方面具有重要的指导意义。不仅如此,植物群落密度调控规律的研究也对继承和发展达尔文的生存竞争学说,探索生物进化的奥秘奠定了理论基础。然而,长期以来植物群体(包括植被)自疏研究争论的焦点是:是否存在相对恒定 α 值?如果存在恒定的 α ,其究竟是 $-3/2$ 、还是 $-4/3$ 或其他?由于受主观、客观诸多因素的制约,缺乏较为丰富的从各种环境因素变化角度分析植物密度调控规律的深入研究,迄今尚未形成一套完整又能被大多数生态学家接受并认可的植物密度调控理论,并一直存在许多关于该理论的学术争议。本文综述了该理论在生态学中的研究进展,讨论了不同环境因子对密度调控指数的影响,旨在为国内研究者提供一个研究背景,推动密度调控理论在我国生态学领域的深入研究。

1 疏法则与植物密度调控指数

植被密度调控指数(α , $M-N$ 关系的比例指数)既包含“自疏”指数,又包含能涵盖诸如植被恢复和严酷胁迫环境下可能出现的更广义的非负(非自疏

或自密)密度依赖的调控指数。

1.1 $-3/2$ 与 $-1/2$ 自疏法则

自疏是指在高密度的种群或者群落中,随着个体生长,由于空间、资源等竞争导致一部分个体非破坏性死亡而引起的种群密度下降现象。这种密度制约的关系通常表示为(Yoda *et al.*, 1963; Enquist *et al.*, 1998):

$$Y = CN^\alpha \quad (1)$$

式中, Y 为生物个体特种指标(如生物量、叶面积等), N 为相应的最大种群密度(单位面积个体数), C 为常数项, α 为比例指数(scaling exponent; 或者异速指数: allometric exponent)。由于 α 反映的是生物特征的密度依赖效应,所以称为密度调控指数。当 α 为1时即为等速生长(isometric growth), α 不等于1时即为异速生长(allometric growth)。

Yoda等(1963)从空间资源的几何分析角度解释实验草本植物的平均个体生物量(M)与种群密度(N)的对数关系,提出了经验性的 $-3/2$ 自疏法则($-3/2$ law of self-thinning)这与异速生长模型的推导是一致的(White & Harper, 1970)。这一假说的基本概念是:在密集而生长旺盛的同龄植物种群中,如果不存在其他物种的竞争和非密度制约因子(如火、干旱、疾病等)的胁迫,个体的死亡或稀疏是由种内竞争引起的,即方程(1)在稀疏过程中平均个体质量与种群密度间存在着幂指数为 $-3/2$ 的幂函数关系:

$$M = CN^{-3/2} \quad (\text{即 } M = CN^\alpha, \alpha = -3/2) \quad (2)$$

$$\text{或 } \lg M = \lg C - 3/2 \lg N \quad (3)$$

式中, M 为平均个体质量(g), N 为种群密度, C 为常数。方程(2)是幂指数(α)为 $-3/2$ 的幂函数,常被称为 $-3/2$ 幂自疏定律。方程(3)是截距为 $\lg C$ 、斜率为 $-3/2$ 的直线,所以又称自疏线(self-thinning line), $-3/2$ 叫自疏斜率(self-thinning slope)。

Westoby等(1981)根据种群生物量 $B = M \cdot N$ 将方程(1)改写为:

$$B/N = CN^{-3/2} \quad \text{即 } B = CN^{-1/2} \quad (4)$$

$$\text{或 } \lg B = \lg C - 1/2 \lg N \quad (5)$$

即植物种群生物量与种群密度之间呈幂指数为 $-1/2$ 的幂函数关系。Weller(1987)认为,以平均个体质量(M)与密度之间的关系分析植物种群自疏规律是违反统计学原理的,种群生物量(B)是把种群看作一个整体测得的,或测定每一个体的生物量后取和得到的,而平均个体质量是由种群生物量除以

种群密度得到的。因此,以种群生物量(B)来估计种群自疏规律是比较客观的,这是 $-1/2$ 自疏法则支持者的依据和理由。 $-3/2$ 自疏法则成立的前提假设中包含植物种群冠层密闭和个体水平上各功能器官同速生长。然而,在自然界,受环境因子胁迫时,这2个前提假设都不再成立,此时 $-3/2$ 是否成立,还需进一步验证。

1.2 自疏指数的变异与争论

目前植物群落密度调控规律争论的焦点集中在密度调控指数上,有人认为密度调控指数恒定(Yoda *et al.*, 1963; Enquist *et al.*, 1998; Reich *et al.*, 2006),有人则认为该指数具有可变性(McMahon *et al.*, 1983; Sprugel *et al.*, 1984; Lonsdale *et al.*, 1990),并受环境因素的显著影响(Hiroi *et al.*, 1966; Lonsdale *et al.*, 1982; Westoby, 1984)。在密度调控指数恒定论的支持者中,有人认为密度调控指数为 $-3/2$ (Yoda *et al.*, 1963);有人则认为该指数为 $-4/3$ (Enquist *et al.*, 1998);甚至有人认为以种群生物量来估计种群自疏规律是比较客观的,即植物种群生物量与种群密度之间应呈幂指数为 $-1/2$ 的幂函数关系(Westoby *et al.*, 1981);也有人支持质量-密度等速比例关系,认为该指数为 -1 (Reich *et al.*, 2006)。许多研究表明,种群密度调控指数随着环境因子胁迫而变化,如干旱胁迫(Deng *et al.*, 2006)、盐分胁迫(Dai *et al.*, 2006; Chu *et al.*, 2008)、光胁迫(Westoby, 1976; Lonsdale & Watkinson, 1982; Dunn, 1990)、海拔(Dai *et al.*, 2006; Sun *et al.*, 2006)和土壤养分(Morris 2002, 2003)等。Chen等(2003)认为比例指数随物种和水分条件而变化。Deng等(2006)研究表明,随着干旱胁迫强度的加大,地上部的 α 的绝对值将变小,而地下部 α 接近 $-4/3$,即植物地上和地下器官的 α 有不同的环境响应。群体的生长不整齐性随干旱的胁迫而增加(Pan *et al.*, 2003)。

许多实验和野外数据显示的结果与 $-3/2$ 自疏理论值相差甚远,于是有人提出了该法则的存亡问题(Zeide, 1985, 1987)。 $-3/2$ 自疏法则成立的前提假设是植物各组织器官拥有相似的几何形状以及保持较长时间的郁闭。但研究表明,植物同速生长和全郁闭条件只能在极少情况下存在(Zeide, 1987)。虽然有人认为可以通过修改来完善 $-3/2$ 自疏法则(Osawa *et al.*, 1989; Hamilton *et al.*, 1995; 曾德慧等, 2000),但也有人开始质疑该法则的理论和经验

基础,认为该法则在本质上存在错误(White, 1981; Weller, 1987; Weller, 1989; Petraitis, 1995)。与此同时,越来越多的精确数据表明自疏线斜率更加接近 $-4/3$ (White, 1981; Peters, 1983; Lonsdale, 1990; Franco *et al.*, 1998; Brown *et al.*, 2004),并与动物自疏线斜率相同(Damuth, 1981; McMahon *et al.*, 1983; Brown, 1995),于是著名的贯通动植物界的普适性法则—— $-4/3$ 自疏法则应运而生。 $-4/3$ 自疏法则的理论基础WBE模型(the model of West, Brown, and Enquist, WBE)认为,代谢速率与生物量呈 $3/4$ 指数增长(Damuth, 1981)。

Enquist等(1998)探究了植物资源需求与植物密度之间的机械关系,推导出植物平均质量与密度之间的比例指数为 $-4/3$,此结论已被许多研究结果所证明(Weller, 1989; Lonsdale, 1990; Franco *et al.*, 1998)。

Du等(1998)认为,不同密度下的个体生物量差异有较大变化,使 α 绝对值增大,但从未达到 $-3/2$;7次测定中只有1次达到 -1 ,其余均 >-1 ,即 α 绝对值 <1 。一般来说,草本植物的冠层和分枝不像木本植物那样地上部具有生物量积累作用,特别是干旱草地中的多年生草本植物,每年春季开始返青后的初期在个体间无干扰作用,随着个体生长,逐渐出现个体间的相互作用,表现出密度制约作用。到生长季末,由于部分叶片的自然死亡,使密度制约作用又开始下降,最后全部枯黄,第2年又重复上述生长过程, α 也随之发生相应的变化。

以分蘖形式进行克隆增殖的多年生草本植物,不管在生长过程中密度效应的模式如何,至生长末期,所有密度条件下的株高都相差不大,个体生物量的大小只与其占地面积有关,即与分蘖数的多少有关。在此情况下,王根轩和张大勇(1996)从理论上推证出:表示个体生物量-密度关系的公式中的 α 值应等于 -1 ,而不是 $-3/2$ 。Du等(1998)的研究结果也证明了这一点。

Reich等(2006)分析了43个物种,近500多个实验室控制条件下和野外条件下植物的呼吸速率和生物量的比例关系发现,植物整体的呼吸速率与植物总生物量之间的比例关系接近1,即植物质量-密度比例指数为 -1 ,而非 $-4/3$ 或 $-3/2$,这与 $-4/3$ 自疏法则和 $-3/2$ 自疏法则相悖,表明质量-密度之间是等速比例关系。一些研究还通过分析代谢速率-质量之间的比例关系,得出了植物质量-密度的比例指

数既非 $-3/2$,也非 $-4/3$,而是 -1 ,即质量-密度等速比例关系。

2 自疏指数的不稳定性

20世纪80年代末期,Weller(1987)、Zeide(1985,1987)和Lonsdale(1982)等对植物种群 $-3/2$ 幂自疏定律假设进行了比较全面的分析,特别是Weller(1987)对已报道遵循 $-3/2$ 幂自疏定律假设的63个植物种群的实验数据进行了重新分析后发现,30.2%的研究中,种群生物量与种群密度不相关,31.7%的自疏斜率与 $-3/2$ 差异显著。Lonsdale(1982)的分析也得出了相类似的结果。所以他们均指出目前没有支持 $-3/2$ 幂自疏定律假设成立的证据,植物种群 $-3/2$ 幂自疏定律假设不具有普遍性。但Lonsdale(1982)认为要完全否定这一假设还要做更加精确地控制环境资源水平的实验。王根轩和张大勇(1996)、吴冬秀等(2002)认为, α 的可变性比以前预测的大得多,植物体型(高度和冠幅直径比)的变化可以直接导致 α 的变化。王仁忠等(1998)认为,虽然植物种群 $-3/2$ 幂自疏定律假设不具有普遍意义,但这方面的广泛研究对植物种群密度制约机制的解释起到了积极的推动作用。他们建议在研究植物种群密度调控规律时要结合植物种群所在环境的特点及植物所特有的生物学和生态学特性进行具体问题具体分析,不宜将所有植物种群密度调控规律都用 $-3/2$ 幂自疏定律假设来解释。

从诸多的研究结果中,人们逐渐认为环境因素可以通过影响植物间的相互作用进而影响密度调控规律,密度调控规律是植物与植物之间、植物与环境之间相互作用、相互影响的外在表现。以下分别论述不同的环境因子对密度调控指数的影响。

3 密度调控指数对环境变化的响应

无论是 $-3/2$ 自疏法则还是 $-4/3$ 自疏法则,或质量-密度的等速比例关系,均认为自疏线是一条斜率为负的不变的直线。实际上,植物的生长受环境因素的影响很大,海拔高度、热量和水分往往是影响植物生长和决定植被分布的主要生态因子(郭建平等,2002),并且有研究分析表明,这些环境因子同样影响植被密度调控指数,环境因素可以影响植物自疏规律,使自疏规律发生变化。Westoby(1984)认为,在不同资源水平条件下生长的相同物种,自疏线的截距不同,这将会导致自疏线的斜率发生明显

变化。Zeide(1985)推出类似结论,指出自疏线的斜率随生存地点的不同而不同,从而把自疏线的斜率定义为植物种内竞争下的生存能力。Wang等(2004)认为生活在不同生境压力下的植物在自然选择下进化时,自疏线斜率的理论值在 -2 和 $-3/4$ 之间变化。

3.1 密度调控指数响应水分梯度的变化

Deng等(2006)利用中国西北干旱半干旱地区的灌木为研究对象,发现个体大小与密度的关系沿环境中水分梯度发生变化;植物地上部分生物量与种群密度的异速指数是随着干旱胁迫的加剧而上升的(即斜率变缓)。在强环境压力胁迫下,植物种群(也包括一些固着生长的动物如藤壶等)丛生现象普遍存在,这些种群表现出明显的Allee效应(种群个体的密度正依赖性)(Leslie,2005)。Deng等(2008)对沙漠灌木、乔木、草本植物的质量-密度关系进行分析后,得出质量-密度之间的比例指数随生存环境类型的不同而变化。

Dai等(2009)对中国不同干旱水平的植被调查结果显示,随着干旱胁迫的增大, $M-N$ 关系(平均个体生物量 M 与种群密度 N 的对数关系)比例指数在增大。在湿润梯度较大的浙江省天目山,该值在 $-1.65 \sim -1.3$ 变化,而在半干旱和干旱的西北地区,该值上升至 -0.8 。这些结果充分显示,密度调控指数随着干旱胁迫的加剧而增大,与以往认为密度调控指数恒定的结论不同。

经典的胁迫梯度模型是指随着干旱程度的增加,互惠作用加强而竞争作用减弱(Bertness & Callaway,1994; Callaway & Walker,1997; Holmgren *et al.*,1997; Brooker & Callaghan,1998; Bruno *et al.*,2003)。随着干旱的增加,净相互作用由负变为正,但是这种变化是非线性的。在极端非生物胁迫下,互惠作用会变弱,尽管这种假设目前还没有实验数据的支持,但在一些文献中作为概念被讨论过(Michalet *et al.*,2006)。Callaway等(2002)认为,在极端干旱或其他胁迫梯度下,植物以极低的密度生长,因此个体间相互作用的可能性也很小,这并不意味着互惠作用在此时不重要,人们还发现了有关的证据。

3.2 密度调控指数响应盐分浓度的变化

为了验证盐分胁迫对 $M-N$ 关系以及植物间相互作用的影响,Dai等(2006)将蚕豆以4个密度(1、9、100、200颗/筐)种植,并在出苗后用淡水、5‰盐

水、10‰ 盐水浇灌, 结果表明, 随着盐度从 0 增加到 10‰, 蚕豆 $M-N$ 自疏线斜率从 -1.46 增大至 -0.62 , 并发现植物间的相互作用随着盐度的上升而增大。单株叶面积和单株光合速率均随盐度和密度增大而减小, 随着盐度的增高, 气孔指数显著增大, 蚕豆花蕾数目随着盐度和密度的增大而显著减小。他们对不同潮区(即不同海水盐分和 pH 值) 固着生长的藤壶进行了调查, 其生物量与密度关系在不同调查区域间有变化, 藤壶平均个体生物量与密度间的比例指数随着盖度的增加而降低, 从中潮位区的异速指数和盐度的相关关系来看, 密度调控指数随着盐度越接近海水盐度而变得越陡。在相同盐度条件下, 中潮位的密度调控指数最小。Chu 等(2008) 通过模拟盐分胁迫实验证明, 随着盐分胁迫程度的增大, 自疏线从一条斜率为负的直线变为有峰的曲线, 即在低密度条件下, 质量-密度呈正相关, 在高密度条件下质量-密度关系线才是斜率为负的直线。他们认为这可能是由于在盐胁迫、低密度条件下植物种间正相互作用加强, 产生了“自密效应”, 随着植物密度的增加, 种间负相互作用大于正相互作用, “自疏效应”由此产生。

3.3 植物密度调控响应海拔的变化

Dai 等(2006) 对中国浙江省天目山 $388\text{ m} \pm 33\text{ m}$ 、 $808\text{ m} \pm 23\text{ m}$ 、 $1301\text{ m} \pm 45\text{ m}$ 3 个海拔梯度的植被进行了调查。结果表明, 随着海拔的上升, 密度调控指数也相应地增大, 这与低营养胁迫的变化规律是一致的, 也与 Callaway 和 Walker(1997) 的研究结果一致。Sun 等(2006) 对中国长白山 59 种落叶木本植物的调查分析发现, 随着海拔的增加, 异速生长常数下降。

3.4 植物密度调控响应光照的变化

Hiroi 等(1996)、Lonsdale 等(1982) 把自疏线斜率的环境影响因素具体化, 认为自疏线斜率与生存环境中光照强弱有关, 光照较弱时自疏线截距比光照较强时截距小, 结果导致了自疏线斜率的显著变化。较湿润环境中地上部分分配较多资源的森林植被的自疏通常主要由地上部对光的竞争驱动(Hans *et al.*, 1998), Xue 等(1999) 也认为植物的自疏过程是光驱动的。

4 植物密度调控机理与环境变化

4.1 正负相互作用随环境变化规律

植物密度的自疏调节是由植物个体间的相互作

用引起的。植物竞争的结果会导致生物个体生长速率下降, 进而影响生物量积累, 最后影响生物量-密度相互关系。如果个体间的相互作用不是竞争, 而是互惠时, 必然出现密度的上升会带来个体平均生物量的增加, 所以可认为植物个体间的相互作用与密度调控指数是紧密相关的。于是出现了许多关于植物间正负相互作用随环境压力梯度而变化的假设(stress-gradient hypothesis, SGH) (Maestre *et al.*, 2006; Malkinson *et al.*, 2010), 近年来, 关于互惠和竞争作用随胁迫梯度的变化关系, 以及它们在决定植物群落结构和个体表现方面所扮演的角色的新一轮争论非常激烈。最初的 SGH 认为, 随着胁迫水平的增加, 互惠作用的重要性也单调增加, 然而随后的几项研究并没有找到在极端环境胁迫下互惠作用的证据(Maestre *et al.*, 2004)。Malkinson 等(2010) 总结归纳了已有研究结果, 认为线性假设意味着每单位尺度胁迫梯度的变化, 都会有相应互惠与竞争作用在相反方向上的线性响应, 最早的胁迫梯度假设概念模型是, 邻体效应随增加的胁迫梯度的线性变化导致净相互作用强度线性而单调地变化, 这个压力梯度可包含多种胁迫。在这种条件下竞争与互惠二者的强度都可以维持不变, 或有所下降, 这种模型的结果是, 在极端胁迫梯度下净相互作用有所下降。

植物间的个体相互作用包括二个方面的作用, 即负相互作用(竞争效应, competition) 和正相互作用(互惠效应, facilitation)。互惠作用是指邻体的存在增强了相邻个体的存活率、生长率, 或者是对环境的适应度(Callaway, 1997)。互惠作用的形式是多式多样的, 如直接改善了光、温度、土壤湿度、土壤营养条件、土壤含氧量、或者底物等, 间接的如避免草食动物破坏, 共同吸引授粉昆虫, 根的嫁接和改变根菌或者微生物群落等, 所以正相互作用在环境恶劣时表现尤为明显。20 世纪末, Bertness 等(1994) 生态学家重新把关注重点转向互惠作用, 认为互惠作用在自然界广泛存在并发挥着至关重要的作用, 特别是在条件恶劣的环境中, 如潮间带高潮位区, 高山地区, 盐碱地区, 干旱沙漠地区等。目前, 生态学家或者植物学家普遍认为正负相互作用是同时发生的, 总的效果取决于哪种作用在一定的环境中占优势(Callaway & King, 1996; Callaway & Walker, 1997; Holmgren *et al.*, 1997)。许多研究表明, 正相互作用随着环境压力的增大而增大(Walker & Chapin, 1987; Bertness & Shumway, 1993; Bertness &

Hacker, 1994; Bertness & Yeh, 1994; Chapin *et al.*, 1994; Greenlee & Callaway, 1996)。在干旱条件下, 可利用氮低下, 高土壤盐碱, 在树木线上区域等条件下总作用效果为正相互作用, 在环境较优条件下为负相互作用。一般认为, 正相互作用的重要性随着环境压力的增加而增大; 相反, 负相互作用的重要性随环境压力的减小而增大。而有关二者各自的作用强度随环境压力变化的研究甚少, 因为很难把正负作用从总体作用效果中单独分离出来。这也造成了个体相互作用概念的混淆, 文献中的相互作用一般指总相互作用(正负相互作用之和)。以前用于描述植物竞争作用的个体生物量-种群密度关系也必须重新审视。

4.2 植物个体间相互作用与生态场

植物个体间正负相互作用同时存在的观点被越来越多的生态学家所接受(Callaway *et al.*, 1997, 2002; Choler *et al.*, 2001; Maestre *et al.*, 2003; 2009)。然而如上所述, 要单独测量正负相互作用难度较大。目前报道多集中在单独测量地上地下的相互作用(Stultz *et al.*, 2007)。Belcher等(1995)的研究表明, 总的邻体作用和地下邻体作用为负, 地上部分作用为正。这说明竞争主要来自地下, 而互惠作用主要来自地上。他们提出的假说认为, 相互作用随环境和生物量的变化趋势是相反的。随着环境压力增大, 相互作用强度(包括总的、地上和地下邻体作用)在减弱。Peltzer等(1998)提出, 地上相互作用随生物量的增加而增加, 地下相互作用随生物量的增加而减小, 总相互作用不随生物量的增加而增大。而较多的资料显示, 总体作用和地上部分作用随生物量的增加而增大。

为了更好地研究和解释植物个体间的相互作用, 人们提出了生态场(ecological field)理论模型。生态场模型是一个建立在个体生物场基础上的预测模型, 推测的是一种邻体干扰的潜在能力。该模型认为每一生物个体都可以产生一个类似物理中电场的生物场, 其场强随距离场中心的空间距离增加而呈指数性减弱。最初认为每个植物个体都有自己独立的生态场, 其中场的强弱取决于中心植物的大小和离中心植物的距离(Wu *et al.*, 1985; 王根轩和赵松岭, 1993, 1995), 生态场模型从Wu(1985)研究开始, 已经过多次改良(王根轩和赵松岭, 1993, 1995), 但都未考虑非生物压力的影响, 通过在原来生态场基础上整合非生物压力对生态场的影响来探

索植物相互作用沿环境梯度的变化规律。提出生态场模型是为了预测邻体间相对竞争强度的变化规律(早期正相互作用因为在优越环境条件中不明显而被忽略了), 所以并未包含正相互作用, 也未考虑外界环境因子变化会对邻体相互作用产生怎样的影响。这种模型随着在强环境压力条件正相互作用的重要性重新被生态学家所重视, 其理论有待改进。

4.3 植物形态、盖度与密度调控指数的关系

在经典的密度调控几何机制解释中, 有2个重要假设: 个体的等速生长和闭合的冠层。然而, 这2个假设与自然观察实际都不能吻合, 特别是在恶劣环境条件下。植物在强干旱胁迫压力下表现出开放的冠层(Zhang *et al.*, 1995)和在拥挤种群中的异速生长(Lonsdale & Watkinson, 1982; Pan *et al.*, 2003)。大量的研究表明, 植物形态(如根/冠以及其他器官间的生长比率)和盖度都受限制因子和密度的影响(Deng *et al.*, 2006; Zhang *et al.*, 2008)。所以沿环境梯度测量植物形态和盖度不仅有助于检验 α 是否恒定, 而且也有助于回答沿着非生物压力 α 变化的机制。有人从高度-冠幅半径的异速关系和盖度-密度的异速关系来推导密度调控指数随环境压力变化的规律。Deng等(2006)的研究表明, 地上部分生物量-密度关系异速指数随干旱胁迫的增大而增大。

著名的代谢生态理论(metabolism theory of ecology, MTE)认为, 新陈代谢是生命基本属性, 决定了其他生物活性速率(Brown *et al.*, 2004)。Dai等(2009)通过假设植物地上部分高度与冠幅半径之间存在异速关系(β), 盖度和密度之间存在异速关系(δ), 经推导得到关系式:

$$\alpha = (2 + \beta) (\delta - 1) / 2 \quad (6)$$

换句话说, 就是 $M-N$ 关系取决于高度-冠幅半径关系(β)和盖度-密度关系(δ)。

植株高度与冠幅半径的比例关系是反映植物形态特征的一个重要指标, 所以植株高度与冠幅半径的异速比例关系同样受环境因子影响。植物形态会随种群密度和环境因子的变化而变化, 而种群密度本身也受环境因子的影响。当外界干旱压力增大时, 植物密度也相应下降, 二者都促使植物趋向于矮状化生长, 即高度-冠幅半径异速比例指数下降。由于植物个体冠幅是一个密度依赖变量, 二者都受环境因子的影响, 所以植物盖度-密度异速比例指数也受环境因子的影响。对于盖度-密度异速比例指

数, 在环境胁迫压力较小时, 由于盖度接近闭合, 所以该指数受环境影响不明显; 但在环境胁迫压力较大即盖度未闭合时, 由于植物间的正负相互作用直接影响盖度, 总相互作用的增大会导致该指数也相应增大。

5 展望

植物密度调控规律已有近一个世纪的研究历史。植物密度究竟存在怎样的调控规律一直是生态学家们争论的焦点。然而, 植被密度调控规律受环境变化的影响是复杂的。随着对密度调控规律研究的不断深入, 原有理论存在的不足和缺陷逐渐被人们发现, 于是产生新的更为完善的密度调控规律, 在理论推导-实践检验-完善理论的探索过程中人们逐渐无限趋近植物群落密度调控规律的真理。可从以下几个方面展望植物密度调控规律的未来研究。

5.1 从 WBE 模型和代谢生态理论 (MTE) 开展研究

随着 WBE 模型和 MTE 的进一步发展 (李妍等, 2007), 生态学家开始研究各种生物器官 (如叶片面积、茎和根系表面积、体积等) 特征对异速生长关系的改变, 不同尺度上生物学特征属性之间的异速生长关系描述与预测, 种群密度与混合种群群落生物量、物种多样性的关系, 生态系统的物质交换和能量流动、食物链结构及其动态与个体生物量的异速生长关系, 甚至从个体属性推测大尺度的生态特征及其变化过程等 (Kunstler *et al.*, 2006; Michalet, 2007)。结合种群、群落和生态系统所处的环境特点及其变化规律、植物所特有的生物学和生态学特性进行具体问题具体分析。

5.2 从植物邻体效应——相互作用的机理开展研究

邻体效应是指植物之间的相互作用。植物群体密度调节和邻体效应, 常被作为研究生物与生物间相互作用的模型, 一直受到生态学家的高度关注并具有重要的植被恢复实践意义 (Grime, 1979)。邻体效应调控种群和群落密度, 从而影响植物密度调控指数。邻体效应用于物种甚至群落的生存、结构有重要影响。最初人们认为植物间相互关系是相互竞争, 但有研究发现植物间相互关系表现为互惠与竞争的动态平衡, 既有负相互作用, 又有正相互作用, 且在环境胁迫诸如干旱胁迫下, 植物间的净相互作用表现为互惠 (Brooker & Callaghan, 1998; Maeatre

et al., 2005)。因此, 为了证实这种规律的存在, 还需要进行更多的研究。

5.3 从根冠整合机制研究植物密度调控规律

植物冠层叶片气孔 (stomata) 的开度对光照强度、大气湿度 (或水蒸气亏缺差, VPD) 和土壤水势有敏感响应 (Hetherington & Woodward, 2003)。在正常光照条件下, 气孔开度随干旱胁迫强度增加而降低 (Losch & Schenk, 1978), 而植物的脱落酸 (ABA) 敏感性对 α 的调控可能主要是通过气孔实现的 (Zhang 2005; 2006)。因此, 激素生态和激素敏感性突变植物可能是深入研究根/冠整合驱动机制的有力工具 (Song *et al.*, 2006)。

5.4 从植物根际微生物对植物相互作用的调控方面开展研究

随着研究的深入, 人们发现邻体效应受到生物和非生物因素的调节 (Michalet, 2007), 比如在低中度环境胁迫下, 植物间关系大多从竞争向互惠转变, 而其他因素如丛枝菌根真菌 (arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)、土壤特征、物种种类及生活特征、土壤微生物等又会对这种转变产生调节作用 (Hart *et al.*, 2003)。丛枝菌根真菌, 作为土壤微生物区系的最重要成员之一以及可与陆地以上的陆生植物形成共生体——菌根, 其对邻体效应的调节正逐步被重视 (Wolfe *et al.*, 2006)。分析包括菌根在内的根部系统对密度效应调节的机理即对邻体效应的调节。

5.5 从传统宏观和现代微观两个方向开展研究

异速生长理论、生态代谢理论和密度调控规律的研究将从传统宏观方向和现代微观方向两方面进行, 以探索真正的生理生态与植物密度调控规律。在传统宏观方向上, 继续优化数学模型, 并通过野外实验和实验室模拟验证模型的正确性; 在现代微观方向上, 从植物生理学的角度探索植物密度调控的微观生理基础, 从分子生物学角度探索和明晰调控植物群落密度的关键功能基因 (Beatriz *et al.*, 2005)。

参考文献

- 杜国祯, 王刚. 1998. 垂穗披碱草个体大小与种群密度的关系. 植物生态学报, 22(6): 552-558.
郭建平, 高素华, 刘玲. 2002. 中国北方地区牧草气候生产力及主要限制因子. 中国生态农业学报, 10(3): 44-46.
李妍, 李海涛, 金冬梅, 等. 2007. WBE 模型及其在生态学中的应用: 研究概述. 生态学报, 27(7): 3018-3027.
王根轩, 张大勇. 1996. 生物竞争理论. 西安: 陕西科学技术

- 出版社.
- 王根轩,赵松岭. 1993. 半干旱生态条件下植物个体的综合生态效应的空间距离分布规律. *生态学报*, **13**(1): 58-66.
- 王根轩,赵松岭. 1995. 半干旱生态条件下春小麦群体生态场的空间分布. *生态学报*, **15**: 121-127.
- 王仁忠,方林,卢文祥,等. 1998. 植物种群-3/2 幂自疏定律假设的点评. *东北师范大学学报(自然科学版)*, (4): 58-62.
- 吴冬秀,张彤,白永飞,等. 2002. -3/2 方自疏法则的机理与普适性. *应用生态学报*, **13**(9): 1081-1084.
- 曾德慧,姜凤岐,范志平,等. 2000. 沙地樟子松人工林自然稀疏规律. *生态学报*, **20**(2): 235-242.
- Beatriz Q, Glenn D, Steven EL. 2005. Quorum sensing regulates exopolysaccharide production, motility, and virulence in *Pseudomonas syringae*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, **18**: 682-693.
- Begon M, Harper JL, Townsend CR. 1996. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Oxford: Blackwell Science.
- Belcher JW, Keddy PA, Twolan-Strutt L. 1995. Root and shoot competition intensity along a soil depth gradient. *Journal of Ecology*, **83**: 673-682.
- Bertness MD, Callaway R. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, **9**: 191-193.
- Bertness MD, Hacker SD. 1994. Physical stress and positive associations among marsh plants. *American Naturalist*, **144**: 363-372.
- Bertness MD, Shumway SW. 1993. Competition and facilitation in marsh plants. *American Naturalist*, **142**: 718-724.
- Bertness MD, Yeh SM. 1994. Cooperative and competitive interactions in the recruitment of marsh elders. *Ecology*, **75**: 2416-2429.
- Brooker RW, Callaghan TV. 1998. The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: A model. *Oikos*, **81**: 196-207.
- Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, et al. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, **85**: 1771-1789.
- Brown JH. 1995. *Macroecology*. Chicago: University of Chicago Press.
- Bruno JF, Stachowicz JJ, Bertness MD. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution*, **18**: 119-125.
- Callaway RM, Brooker RW, Choler P, et al. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, **417**: 844-848.
- Callaway RM, King L. 1996. Temperature-driven variation in substrate oxygenation and the balance of competition and facilitation. *Ecology*, **77**: 1189-1195.
- Callaway RM, Walker LR. 1997. Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, **78**: 1958-1965.
- Chapin FS, Walker LW, Fastie CL, et al. 1994. Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska. *Ecological Monographs*, **64**: 149-175.
- Chen XW, Li BL. 2003. Testing the allometric scaling relationship with seedlings of two tree species. *Acta Oecologica*, **24**: 125-129.
- Choler P, Michalet R, Callaway RM. 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology*, **82**: 3295-3308.
- Chu CJ, Maestre FT, Xiao S, et al. 2008. Balance between facilitation and resource competition determines biomass-density relationships in plant populations. *Ecology Letters*, **11**: 1-9.
- Dai XF, Jia X, Zhang WP, et al. 2009. Plant height-crown radius and canopy coverage-density relationships determine aboveground biomass-density relationship in stressful environments. *Biology Letters*, **5**: 571-573.
- Damuth J. 1981. Population density and body size in mammals. *Nature*, **290**: 699-700.
- Deng JM, Wang GX, Morris EC, et al. 2006. Plant mass-density relationship along a moisture gradient in north-west China. *Journal of Ecology*, **94**: 953-958.
- Dunn CP, Sharitz RR. 1990. The relationship of light and plant geometry to self-thinning of an aquatic annual herb, *Murdannia keisak*. *New Phytologist*, **115**: 559-565.
- Enquist BJ, Brown JH, West GB. 1998. Allometric scaling of plant energetics and population density. *Nature*, **395**: 163-165.
- Franco M, Kelly CK. 1998. The interspecific mass-density relationship and plant geometry. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **95**: 7830-7835.
- Greenlee J, Callaway RM. 1996. Abiotic stress and the relative importance of interference and facilitation in montane bunchgrass communities in western Montana. *American Naturalist*, **148**: 386-396.
- Grime JP. 1979. Plant strategies and vegetation processes. Wiley, Chichester.
- Hamilton NRS, Matthew C, Lemaire G. 1995. In defence of the -3/2 boundary rule: A re-evaluation of self-thinning concepts and status. *Annals of Botany*, **76**: 569-577.
- Hart MM, Richard JR, Klironomos JN. 2003. Plant coexistence mediated by arbuscular mycorrhizal fungi. *Trends in Ecology and Evolution*, **18**: 418-423.
- Hetherington AM, Woodward FI. 2003. The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, **424**: 901-908.
- Hiroi T, Monsi M. 1966. Dry matter economy of *Helianthus annuus* communities grown at varying densities and light intensities. *Journal of the Faculty of Science University of Tokyo*, **9**: 241-285.
- Holmgren MS, Scheffer M, Huston MA. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*, **78**: 1966-1975.
- Mäkelä A, Valentine HT. 2006. Crown ratio influences allometric scaling in trees. *Ecology*, **87**: 2967-2972.
- Kunstler G, Curt T, Bouchaud M, et al. 2006. Indirect facilitation and competition in tree species colonization of sub-Mediterranean grasslands. *Journal of Vegetation Science*, **17**: 379-388.
- Leslie HM. 2005. Positive intraspecific effects trump negative effects in high-density barnacle aggregations. *Ecology*, **86**: 2716-2725.
- Lonsdale WM, Watkinson AR. 1982. Light and self-thinning. *New Phytologist*, **90**: 431-445.
- Lonsdale WM, Watkinson AR. 1983. Plant geometry and self-thinning. *Journal of Ecology*, **71**: 285-297.
- Lonsdale WM. 1990. The self-thinning rule: Dead or alive? *Ecology*, **71**: 1373-1388.
- Löscher R, Schenk B. 1978. Humidity responses of stomata and the potassium content of guard cells. *Journal of Experimental Botany*, **29**: 781-787.
- Maestre FT, Bautista S, Cortina J. 2003. Positive, negative, and net effects in grass-shrub interactions in Mediterranean

- semiarid grasslands. *Ecology*, **84**: 3186–3197.
- Maestre FT, Callaway RM, Valladares F, et al. 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*, **97**: 199–205.
- Maestre FT, Cortina J. 2004. Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proceedings of the Royal Society of London B (Supplement)*, **271**: S331–S333.
- Maestre FT, Valladares F, Reynolds JF. 2006. The stress-gradient hypothesis does not fit all relationships between plant-plant interactions and abiotic stress: Further insights from arid environments. *Journal of Ecology*, **94**: 17–22.
- Malkinson D, Tielbörger K. 2010. What does the stress-gradient hypothesis predict? Resolving the discrepancies. *Oikos*, **119**: 1546–1552.
- McMahon TA, Bonner JT. 1983. *On Size and Life*. New York: Scientific American Books.
- Michalet R. 2007. Highlighting the multiple drivers of change in interactions along stress gradients. *New Phytologist*, **173**: 3–6.
- Morris EC. 2002. Self-thinning lines differ with fertility level. *Ecological Research*, **17**: 17–28.
- Morris EC. 2003. How does fertility of the substrate affect interspecies competition? Evidence and synthesis from self-thinning. *Ecological Research*, **18**: 287–305.
- Osawa A, Sugita S. 1989. The self-thinning rule: another interpretation of Weller's results. *Ecology*, **70**: 279–283.
- Pan XY, Wang GX, Yang HM, et al. 2003. Effect of water deficits on within-plot variability in growth and grain yield of spring wheat in northwest China. *Field Crops Research*, **80**: 195–205.
- Peltzer DA, Wilson SD, Gerry AK. 1998. Competition intensity along a productivity gradient in a low-diversity grassland. *The American Naturalist*, **151**: 465–476.
- Peters RH. 1983. *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge: Cambridge University Press: 164–184.
- Petratis PS. 1995. Use of average vs. total biomass in self-thinning relationships. *Ecology*, **76**: 656–658.
- Reich PB, Tjoelker MG, Machado JL, et al. 2006. Universal scaling of respiratory metabolism, size and nitrogen in plants. *Nature*, **439**: 457–461.
- Silvertown JW, Doust JL. 1993. *Introduction to Plant Population Ecology* (3rd ed.). New York: Longman Scientific & Technical Publishers, 51–72.
- Song MH, Tian YQ, Xu XL, et al. 2006. Interactions between root and shoot competition among four plant species in an alpine meadow on the Tibetan Plateau. *Acta Ecologica*, **29**: 214–220.
- Sprugel DG. 1984. Density, biomass, productivity, and nutrient-cycling changes during stand development in wave-regenerated balsam fir forests. *Ecological Monographs*, **54**: 165–186.
- Stultz CM, Gehring CA, Whitham TG. 2007. Shifts from competition to facilitation between a foundation tree and a pioneer shrub across spatial and temporal scales in a semiarid woodland. *New Phytologist*, **173**: 135–145.
- Sun SC, Jin DM, Shi PL. 2006. The leaf size-twig size spectrum of temperate woody species along an altitudinal gradient: An invariant allometric scaling relationship. *Annals of Botany*, **97**: 97–107.
- Walker LR, Chapin FS. 1986. Physiological controls over seedling growth in primary succession on an Alaskan floodplain. *Ecology*, **67**: 1508–1523.
- Wang G, Yuan JL, Wang XZ, et al. 2004. Competitive regulation of plant allometry and a generalized model for the plant self-thinning process. *Bulletin of Mathematical Biology*, **66**: 1875–1885.
- Weller DE. 1987. A reevaluation of the $-3/2$ power rule of plant self-thinning. *Ecological Monographs*, **57**: 23–43.
- Weller DE. 1989. The interspecific size-density relationship among crowded plant stands and its implications for the $-3/2$ power rule of self-thinning. *American Naturalist*, **133**: 20–41.
- Westoby M. 1976. Self-thinning in *Trifolium subterraneum* not affected by cultivar shape. *Australian Journal of Ecology*, **1**: 245–247.
- Westoby M. 1981. The place of the self-thinning rule in population dynamics. *American Naturalist*, **118**: 581–587.
- Westoby M. 1984. The self-thinning rule. *Advances in Ecological Research*, **14**: 167–225.
- White J, Harper JL. 1970. Correlated changes in plant size and number in plant populations. *Journal of Ecology*, **58**: 467–485.
- White J. 1981. The allometric interpretation of the self-thinning rule. *Journal of Theoretical Biology*, **89**: 475–500.
- Wolfe BE, Weishampel PA, Klironomos JN. 2006. Arbuscular mycorrhizal fungi and water table affect wetland plant community composition. *Journal of Ecology*, **94**: 905–914.
- Wu HI, Sharpe PJH, Walker J, et al. 1985. Ecological field theory: A spatial analysis of resource interference among plants. *Ecological Modeling*, **29**: 215–243.
- Xue L, Hagihara A. 1999. Density effect, self-thinning and size distribution in *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. stands. *Ecological Research*, **14**: 49–58.
- Yoda K, Kira T, Ogawa H. 1963. Self-thinning in over crowded pure stands under cultivated and natural conditions. *Journal of the Institute of Polytechnics*, **14**: 107–129.
- Zeide B. 1985. Tolerance and self-tolerance of trees. *Forest Ecology and Management*, **13**: 149–166.
- Zeide B. 1987. Analysis of the $3/2$ power law of self-thinning. *Forest Science*, **33**: 517–537.
- Zhang DY, Jiang XH, Zhao SL, et al. 1995. An ecological analysis of growth redundancy in root systems of crops under drought conditions. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, **15**: 110–114.
- Zhang H, Li JN, Wang GX, et al. 2008. Plants interactions between *Suaeda salsa* individuals are mediated by salinity stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, **30**: 99–104.
- Zhang H, Wang GX, Liu ZQ, et al. 2005. Sensitivity of response to abscisic acid affects the power of self-thinning in *Arabidopsis thaliana*. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, **46**: 347–353.
- Zhang H, Wang GX, Shen ZX, et al. 2006. Effect of sensitivity to abscisic acid on scaling relationships for biomass production rates and body size in *Arabidopsis thaliana*. *Acta Physiologiae Plantarum*, **28**: 373–379.

作者简介 杨元武,男,1973年生,硕士,副教授。主要从事草地生态与环境保护教学和研究。E-mail: yuanyu@163.com

责任编辑 王伟