

孟嘉欣, 南宏伟, 郭晋平, 朱丙轩, 储泽毅. 草本竞争对白桦、五角枫更新幼苗高生长的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2024, 30 (1): 55-64

Meng JX, Nan HW, Guo JP, Zhu BX, Chu ZY. Effects of herbaceous competition on high growth of regeneration seedlings of *Betula platyphylla* and *Acer mono* [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2024, 30 (1): 55-64

草本竞争对白桦、五角枫更新幼苗高生长的影响

孟嘉欣 南宏伟 郭晋平✉ 朱丙轩 储泽毅

山西农业大学林学院 晋中 030801

摘要 草本竞争在森林更新早期具有显著的生态效应,然而对其发生机理的理论认知仍相当有限.以白桦和五角枫为试验对象进行盆栽控制试验,设置4种竞争方式(无竞争、全竞争、地上竞争、地下竞争)、4种土壤养分梯度(0、8、16、32 g/m²)及2种养分分布水平(均、异质),各个处理8次重复,通过测量生物量及苗高、地径、叶片表面积、根系表面积和根长等形态指标,基于线性模型实现草本竞争效应的线性分解,精确衡量各竞争效应组分贡献率的相对重要性,进而基于结构方程模型揭示不同土壤养分状况下草本竞争对幼苗高生长的作用机理.结果显示:草本竞争对不同演替阶段幼苗生长存在显著的抑制作用($P < 0.05$).地上、地下竞争及二者交互作用贡献率分别处于40%-60%、20%-30%、20%-30%之间.不同土壤养分浓度及养分分布对其贡献率均有显著影响.草本植物分别主要通过影响白桦幼苗的养分吸收能力(0.62)和五角枫幼苗的光合能力(0.74)进而影响其高生长.在高养分浓度或异质土壤养分分布状况下,土壤养分吸收能力较光合能力更为重要.两种不同生态学习性树种的草本竞争效应存在明显差异($P < 0.05$).本研究表明草本竞争通过作用于白桦和五角枫幼苗的土壤养分吸收能力及光合能力,对更新幼苗高生长产生深远影响,草本竞争效应是维持幼苗高生长的重要生态学机制之一.(图7 表8 参42)

关键词 竞争机制; 更新幼苗; 生物量; 形态指标; 结构方程模型

Effects of herbaceous competition on high growth of regeneration seedlings of *Betula platyphylla* and *Acer mono*

MENG Jiaxin, NAN Hongwei, GUO Jinping✉, ZHU Bingxuan & CHU Zeyi

College of Forestry, Shanxi Agricultural University, Jinzhong 030801, China

Abstract Herbaceous competition has a significant ecological effect on forest regeneration and is an important limiting factor for the growth stage of regenerated seedlings. However, the theoretical understanding of the mechanism of the herbaceous competitive effect remains limited. In this study, *Betula platyphylla* and *Acer mono* were used as experimental objects in a pot experiment. Four types of competition (non-competition, full competition, above-ground competition, and below-ground competition), four soil nutrient gradients (0, 8, 16, and 32 g/m²), and two nutrient distribution levels (homogeneous and heterogeneity) were set up, and each treatment was repeated eight times. Linear decomposition of the herbaceous competition effect was realized using a linear model. The relative importance of the contribution rate of each competition effect component was accurately measured and the mechanism of herbaceous competition on seedling height growth under different soil nutrient conditions was revealed based on structural equation modeling. The results showed that herbaceous competition inhibited seedling growth at all succession stages ($P < 0.05$). The contribution rates of above-ground competition, underground competition, and their interaction were 40%–60%, 20%–30%, and 20%–30%, respectively. Different soil nutrient concentrations and distributions significantly affected the contribution rates. Herbaceous plants mainly affected the nutrient uptake capacity of *B. platyphylla* seedlings (0.62) and the photosynthetic capability of *A. mono* seedlings (0.74). This affected their growth. Nutrient uptake capacity was more important than photosynthetic capacity under high concentrations or heterogeneous soil nutrient distributions. The herbaceous competition effects of the two ecological learning tree species differed significantly ($P < 0.05$). The results showed that herbaceous competition and soil nutrients profoundly affected the height growth of regeneration seedlings by affecting soil nutrient uptake and photosynthesis of *B. platyphylla* and *A. mono* seedlings. Notably, the mechanism of herbaceous competition on height growth of regeneration seedlings is an important ecological mechanism for maintaining the height growth of seedlings.

Keywords competition mechanism; regeneration seedling; biomass; morphological index; structural equation model

收稿日期 Received: 2022-12-26 接受日期 Accepted: 2023-07-11

国家自然科学基金项目(31470630)资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (31470630)

✉通信作者 Corresponding author (E-mail: jingguo@126.com)

森林更新是生态系统中植被恢复和群落演替的重要组成部分,是森林生态系统动态发展中的自然生态学过程^[1],决定着森林演替的方向,维持着森林群落的生存和发展。森林更新受诸多气候及立地因子的影响,植物对光照和冠层结构的响应策略在森林更新中的作用更是不容忽视。研究表明林隙、林分郁闭度、草冠层和光照强度均能显著改变更新幼苗的苗高,适量的光照有利于苗高生长^[2]。森林更新由种子形成—扩散—萌发及幼苗出现—建成—生长等阶段构成^[3]。其中,幼苗阶段决定着森林群落的结构动态和分布格局^[4],在森林更新中占据重要地位。林下幼苗的数量和组成对促进生物多样性、森林演替及生态恢复等方面都有着重要意义^[5]。

森林具有环境异质性,其生态环境(包括非生物因子如光照、水分、土壤养分等和生物因子如竞争等)不断影响着植物的生长发育。不同演替阶段的幼苗在不同自然环境条件下生存生长,其自身适应性对外界竞争表现出不同的生长机制,形成形态和生理的适应策略。竞争是指两个或两个以上的同种或异种个体因必需环境因子受限而产生的相互作用^[6],直接影响着植物的生存和生长,在群落的组成、结构与动态过程中起重要作用^[7]。竞争按组分可划分为地上竞争和地下竞争^[8-9]。当前,植物地上、地下竞争相关研究已受到众多学者密切关注^[10-11],特别是以往相对滞后的地下部分。研究表明,植物的地上、地下竞争间存在必然联系^[12-13]。地上、地下竞争影响着幼苗生长状况同森林更新进程,但其相对重要性存在很大争议。在更新幼苗生长过程中,草本植物通过资源捕获和生物量分配压制更新幼苗苗高生长,限制其光合作用,减少其营养器官对有机物质的积累,进而影响森林更新^[14]。作为植物生长的限制因素,光照和养分决定了植物地上、地下竞争的相对重要性^[15]。地上竞争扩大冠层来增强光合作用能力,地下竞争通过增加根系实现土壤养分吸收能力的提升。不同演替阶段更新幼苗的耐荫性不同,其对光照的响应机制也随之存在较大差异。草本植物同更新幼苗的根系均处于土壤表层,生态位重叠,争夺有限的营养物质及生存空间,抑制幼苗更新^[10-12]。土壤养分是影响植物生长发育的重要环境因子,是植物生存所必需的物质基础。土壤养分条件通常也会改变不同植物个体及不同器官之间的竞争关系^[14]。

竞争是植物形态塑造和生物量分配的源动力之一,竞争能力会导致资源的不均匀分配。植物通常将生物量分配给不同的器官或结构以响应资源和竞争能力的变化^[16],这种改变往往反映在形态特征上。大量研究表明,植物地上、地下部分生物量大小及形态指标可以反映植物的竞争能力,在探讨幼苗生存生长过程中十分重要^[11, 13]。苗高能够直观反映植物生长状况^[17],且直接影响树冠竞争。植物的形态结构决定着地上、地下资源的获取。细根更是根系的吸收根,细根的不同亚级具备不同的生理特性。根系长度是植物最直观的地下部分,决定着植物根系的范围,是衡量土壤养分吸收能力的重要指标^[18]。

当前对于更新幼苗间相互作用的研究大多集中于地上、地下竞争对幼苗生长的影响,关于不同竞争组分的区分及交互效应方面的研究仍比较薄弱^[19-23],草本竞争对更新幼苗苗高生长影响作用机理的研究比较有限。

白桦(*Betula platyphylla* Suk.),生长快,适应性强,分布广,是森林更新的先锋树种,是华北地区森林生态系统的重要组成部分^[24]。五角枫(*Acer mono Maxim.*),又名色木槭,演替晚期树种,根系发达,适应力强,是北方造林的主要阔叶树种^[25]。早熟禾(*Poa annua* L.),多年生草本,生长快,适应性极强,在华北地区与更新幼苗大量伴生,对森林更新幼苗有极大威胁^[26]。

因此,我们分别选取早期演替树种白桦和晚期演替树种五角枫为研究对象,以1年生白桦幼苗和五角枫幼苗为试验材料,设置与更新幼苗大量伴生的早熟禾作为竞争植物,在土壤养分有效性和养分分布异质性条件下进行盆栽控制试验,通过人为控制竞争模式和引入草本竞争的方法,初步探讨3个问题:(1)基于更新幼苗生长特性指标,在多角度、多层次评价草本竞争效应的存在性;(2)实现草本竞争效应的线性组分分解,进一步精确衡量其3个竞争效应组分(地上竞争、地下竞争及二者交互作用)的相对贡献;(3)并结合结构方程模型等多元统计分析方法,深度探究不同土壤养分浓度和养分分布状况下草本竞争影响更新幼苗苗高生长的作用机理。本研究旨在揭示不同演替阶段幼苗在响应地上、地下竞争时不同组分所采取的生物量分配策略及其形态变化规律,为深入探究不同演替阶段幼苗的植物生长策略、地上地下竞争的调节机制、自然环境的作用途径提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于山西省太原市郊区(37°36'N, 112°30'E),海拔760 m。该区位于山西省中部,属暖温带大陆性气候,夏季炎热多雨,冬季寒冷干燥。年均温9.5℃,1月均温-6.4℃,7月均温23℃,年均降水量462 mm,年均蒸发量1 780 mm,年均日照时间2 577.5 h。霜冻期为10月中旬至次年4月中旬,无霜期183 d。

1.2 试验材料

供试植物:目标植物为白桦和五角枫幼苗,竞争植物为早熟禾。白桦和五角枫种子千粒重分别为5 g和250 g,发芽率约90%。早熟禾种子千粒重6-8 g,发芽率90%以上。

供试土壤:土壤为泥炭苔、林下土和河沙的混合土。混合土体积比V(泥炭苔):V(林下土):V(河沙)=5:3:2。泥炭苔pH为5.5-6.5,含水量为60%-80%,有机质含量>90%。林下土为油松林表层土。

供试肥料:选用奥绿缓释肥,氮磷钾比例为15:9:11。

供试花盆:采用PVC板构建,规格为长37.5 cm,宽37.5 cm,高30 cm。

1.3 试验设计

采用完全随机化试验处理,每个处理设置8个重复。共计512盆。

1.3.1 草本竞争方式 为白桦和五角枫设置了4种不同竞争处理:全竞争(all neighbours, AN),地上竞争(shoots of neighbours, SN),地下竞争(root of neighbours, RN)和无竞争(no neighbours, NN)。

无竞争:仅在花盆中央播种目标树种子。

全竞争:在花盆中央播种目标树种子,周围均匀播撒13 g早熟禾种子。

地上竞争:按照全竞争方式播种,将目标树和早熟禾的地下部分用隔离网隔开。

地下竞争:按照全竞争方式播种,将目标树和早熟禾的地上部分用隔离网隔开。

1.3.2 土壤养分浓度及分布状况 参考王雪剑的方法^[14],将氮磷钾比例为15:9:11的奥绿缓释复合肥按照0、8、16、32 g/m²的浓度设置土壤养分浓度梯度。

根据土壤养分分布状况分为均质和异质。均质土壤养分处理下将不同养分浓度的肥料同土壤混合均匀,异质土壤养分处理下将相应养分浓度的肥料放到圆心距花盆中央7 cm、

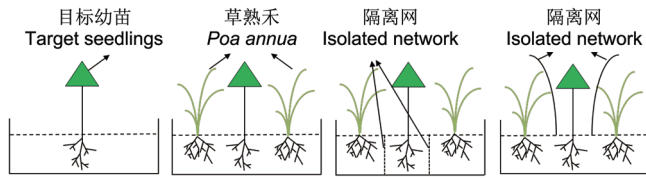


图1 四种草本竞争处理示意图。NN: 无竞争; AN: 全竞争; SN: 地上竞争; RN: 地下竞争。

Fig. 1 Schematic diagram of the four herb competitive treatments. NN: No neighbors; AN: All neighbors; SN: Shoots of neighbors; RN: Root of neighbors.

直径为5 cm的圆柱体内, 其上覆盖1 cm的表层土, 是为高养分斑块, 花盆其余部分即低养分斑块不施肥。

1.4 样品采集

试验从2018年5月初开始至10月初结束。试验结束后对样本进行采集, 使用卷尺测量苗高。然后沿地径处将目标树和早熟禾的地上部分剪下, 再将根系从土壤中剥离出来。使用蒸馏水对目标幼苗的叶片、枝干、根系及早熟禾的叶片、根系进行清洗、挑拣、区分。在对根系进行处理时要认真仔细, 以免损坏根系, 影响试验结果。

1.5 指标测定

在实验室使用Epson V800扫描仪获取目标幼苗叶片形态图像, 利用专业分析软件Win RHIZO 进行叶片表面积测定。将目标幼苗的叶片和枝干分装, 放入80 °C烘箱中烘干至恒重, 测定叶片和枝干生物量。

使用Epson perfection V800扫描仪获取目标幼苗根系形态图像, 利用根系分析软件Win RHIZO分析图像得出根表面积、根长等形态指标。使用游标卡尺对根系直径进行分级, 将根系分为细根(< 2 mm)、小根(2-5 mm)、中根(> 5 mm)。利用根系分析软件将细根分为3个亚径级(0-0.5 mm、0.5-1 mm、1-2 mm)^[27]。将目标幼苗的根系放入80 °C烘箱中烘干至恒重, 测定根系生物量。比根长利用相应根系根长和生物量进行计算。

1.6 数据分析

1.6.1 地上、地下竞争主效应及二者的交互效应 (1) 数学模型

$$Y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \alpha_i\beta_j + \varepsilon_{ijk} \quad (i, j = 1, 0; k = 1, 2) \quad [28]$$

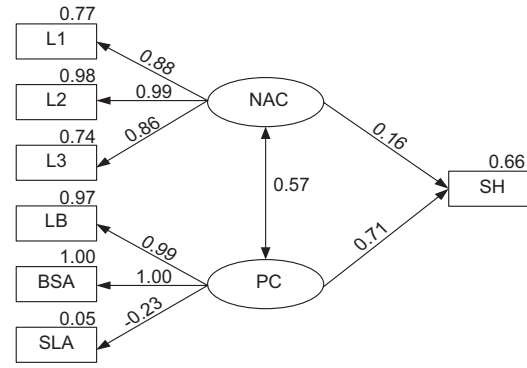
其中, Y_{ijk} 为实际观测值, μ 为参照水平, 在研究中为无竞争处理; α_i 为地上竞争主效应; β_j 为地下竞争主效应; $\alpha_i\beta_j$ 为地上、地下竞争交互作用的效应值; ε_{ijk} 为随机误差成分。

(2) 效应值: 同无竞争处理相比, 地上、地下竞争及其交互作用对因变量贡献的变化量。

(3) 各组分效应值估计: 利用SPSS 13.0方差分析进行参数估计。

(4) 各组分效应贡献率: 各组分效应值同无竞争效应值的百分比。

1.6.2 结构方程模型的构建 在综合考虑前人关于地上地下竞争、形态和生物量指标的研究结论的基础上, 选取能够表征地上光合能力的叶片总生物量、叶片总表面积、比叶面积, 提取潜变量并命名为光合能力, 选取能够表征地下养分吸收能力的不同细根亚径级根长, 提取潜变量并命名为土壤养分吸收能力。根据专业知识, 光合能力和土壤养分吸收能力之间存在显著的相关关系, 且二者对于更新幼苗苗高具有显著影响。具体模型见图2。



CMIN = 8.707; DF = 3; CMIN/DF = 2.902
GFI = 0.994; AGFI = 0.948; CFI = 0.998; RMSEA = 0.066

图2 草本竞争对更新幼苗高生长的影响指数模型。NAC: 土壤养分吸收能力; PC: 光合能力。CMIN: 卡方值; DF: 自由度; CMIN/DF: 卡方/自由度; GFI: 拟合优度指数; AGFI: 调整后拟合优度指数; CFI: 比较拟合指数; RMSEA近似误差均方根。通常认为CMIN/DF < 3, GFI > 0.9, AGFI > 0.9, CFI > 0.9, RMSEA < 0.08时模型拟合度较好。

Fig. 2 Effect index model of herb competition on high growth of renewal seedlings. NAC: Soil nutrient uptake capacity; PC: Photosynthetic capability. CMIN: Chi-square value; DF: Degrees of Freedom; CMIN/DF: Chi-Square/Degrees of Freedom; GFI: Goodness of Fit Index; AGFI: Adjusted Goodness-of-Fit Index; CFI: Comparative Fitted Index; RMSEA: root-mean-square error of approximation. It is generally considered that CMIN/DF < 3, GFI > 0.9, AGFI > 0.9, CFI > 0.9, RMSEA < 0.08 when the model fit is better.

1.6.3 统计分析 使用SPSS 13.0以生物量及形态指标为因变量, 地上、地下竞争为自变量进行双因素方差分析(two-way ANOVA), 采用最小差异显著法LSD进行多重比较; 利用R 4.2.1对植物体各生物量及形态指标进行相关分析并作图; 基于专业知识构建结构方程模型并运用IBS SPSS Amos 26.0实现已构建的数学模型路径图制作并进行多群组比较。

2 结果与分析

2.1 草本竞争对更新幼苗生长特性的影响

在不同竞争处理下, 白桦幼苗除比叶面积和比根长之外的其余效应指标间均存在极显著差异, 而五角枫幼苗的全部效应指标间的差异则均显著, 充分表明草本竞争效应的存在性。

在地上竞争处理下白桦和五角枫各效应指标同在无竞争处理下存在显著差异, 表明草本竞争总效应中地上竞争效应组分独立存在。同理本研究结果也支持地下竞争效应组分存在的独立性。此外, 研究对象的各生长效应指标在地上、地下竞争处理间存在极显著差异($P < 0.001$), 预示着二者对苗高的影响机制存在差异。不同各项生物量及形态指标表现为地下竞争大于地上竞争, 其竞争效应值大小为地上竞争效应大于地下竞争效应, 地上竞争影响更大。由此可见, 地上竞争对白桦和五角枫幼苗生物量的增加及苗高的生长起决定作用, 但也不可忽略地下竞争的重要性。

白桦和五角枫幼苗在不同竞争处理下对生物量和形态指标表现出相似的适应性。因此, 地上竞争同地下竞争在演替早期和演替晚期树种的幼苗生长发育过程中占据重要地位。

2.2 更新幼苗的草地上、地下竞争及二者交互作用效应值估计

研究结果表明, 在不同养分浓度及土壤均质或异质分布条件下, 白桦、五角枫幼苗草本竞争效应均可分解为地上竞争主效应、地下竞争主效应及二者交互效应三部分之和。例如, 在养分浓度0 g/m²均质分布条件下, 白桦苗高生长量为3.19

表1 白桦和五角枫草本竞争效应

Table 1 Above-ground and underground competition effects of *Betula platyphylla* and *Acer mono*

指标 Index	白桦 <i>Betula platyphylla</i>				五角枫 <i>Acer mono</i>			
	全竞争AN	无竞争NN	地上竞争SN	地下竞争RN	全竞争AN	无竞争NN	地上竞争SN	地下竞争RN
RB/g	0.15 ± 0.02b	1.34 ± 0.17a	0.26 ± 0.043b	1.11 ± 0.14a	0.98 ± 0.14b	2.94 ± 0.34a	1.08 ± 0.14b	2.66 ± 0.20a
LB/g	0.10 ± 0.01c	0.63 ± 0.08a	0.11 ± 0.01c	0.43 ± 0.05b	0.47 ± 0.08b	1.57 ± 0.16a	0.52 ± 0.07b	1.45 ± 0.11a
SB/g	0.09 ± 0.01b	0.73 ± 0.10a	0.12 ± 0.02b	0.52 ± 0.07a	0.41 ± 0.08b	1.38 ± 0.16a	0.39 ± 0.06b	1.19 ± 0.10a
TB/g	0.34 ± 0.03b	2.69 ± 0.33a	0.48 ± 0.06b	2.06 ± 0.25a	1.87 ± 0.29b	5.87 ± 0.64a	1.99 ± 0.23b	5.30 ± 0.37a
BSA/cm ²	24.85 ± 1.91c	163.52 ± 18.50a	30.49 ± 2.64c	99.14 ± 11.67b	86.40 ± 12.75b	292.59 ± 21.60a	98.18 ± 13.33b	290.11 ± 29.98a
SLA/cm ² g ⁻¹	301.33 ± 7.06a	245.36 ± 4.12b	296.50 ± 7.56a	285.05 ± 6.38a	212.39 ± 6.03a	184.97 ± 2.43c	204.12 ± 3.19ab	192.34 ± 3.54bc
RL/cm	213.18 ± 17.02c	1347.77 ± 132.52a	250.07 ± 25.39c	987.58 ± 93.58b	137.10 ± 12.05b	475.38 ± 40.04a	173.48 ± 16.00b	461.43 ± 53.70a
SRL/cm g ⁻¹	1657.28 ± 307.61a	1251.41 ± 77.06a	1315.06 ± 82.31a	1304.18 ± 66.18a	306.90 ± 35.80a	184.24 ± 15.56b	260.82 ± 27.57ab	202.78 ± 16.59ab
L1/cm	160.05 ± 11.67c	1032.59 ± 103.80a	189.36 ± 18.87c	752.24 ± 70.89b	73.28 ± 7.24b	285.09 ± 27.70a	92.43 ± 8.77b	261.76 ± 31.06a
L2/cm	42.95 ± 4.93b	240.85 ± 22.86a	50.04 ± 6.22b	177.91 ± 17.58a	34.61 ± 4.12b	128.88 ± 16.59a	47.43 ± 6.21b	126.63 ± 11.04a
L3/cm	8.09 ± 0.87b	58.21 ± 7.17a	8.28 ± 1.11b	45.77 ± 5.57a	16.59 ± 1.36b	41.98 ± 5.83a	19.66 ± 2.10b	37.99 ± 3.89a
SH/cm	7.95 ± 0.45c	20.89 ± 1.58a	10.51 ± 0.73c	15.59 ± 1.19b	16.05 ± 1.14b	31.87 ± 1.48a	16.77 ± 1.20b	29.17 ± 1.53a

RB: 根系总生物量; LB: 叶片总生物量; SB: 枝干总生物量; TB: 植株总生物量; BSA: 叶片总表面积; SLA: 比叶面积; RL: 总根长; SRL: 比根长; L1: 0-0.5mm亚径级根根长; L2: 0.5-1mm亚径级根根长; L3: 1-2mm亚径级根根长; SH: 苗高。同列不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。RB: Total root biomass; LB: Total leaf biomass; SB: Total stem biomass; TB: Total biomass of seedlings; BSA: Total leaf surface area; SLA: Specific leaf area; RL: Total root length; SRL: Longer than the root; L1: 0-0.5 mm sub-diameter root length; L2: 0.5-1 mm sub-diameter root length; L3: 1-2 mm sub-diameter root length; SH: Seedling height. Different letters in the same column indicate significant differences ($P < 0.05$).

cm, 其形成机理如下: 在无竞争处理苗高15.66 cm的基础上, 地上竞争使苗高降低了4.01 cm, 地下竞争使苗高降低了2.28 cm, 而由二者同时存在而产生的交互效应则使苗高降低了2.19 cm, 最终形成了全竞争处理下3.19 cm的苗高生长值; 在此过程中, 3个竞争效应组分贡献率分别为-47.3%、-27.0%和-25.8%, 其中地下竞争和交互效应贡献率基本相同, 而地上竞争效应贡献率近乎达到50.0%, 远远超过其余二者。

草地上、地下竞争对不同演替阶段幼苗高生长产生不利影响, 因而地上、地下竞争效应贡献率均为负值。二者交互效应贡献率基本为负值, 仅白桦在土壤养分浓度为0 g/m²和16 g/m²且处于异质条件下为2.5%和14.4%, 五角枫在土壤养分浓度为0 g/m²且处于均质条件下贡献率为4.0%, 相较其余贡献率偏小。各组分效应贡献率复杂多样, 进而衍生了错综复杂的变化规律。

各效应组分贡献率对土壤养分浓度的响应趋势存在差异。在均质条件下, 白桦和五角枫各效应组分呈现相同的变化特征: 地上竞争效应贡献率沿土壤养分梯度浓度呈“先减小, 后增大”的变化规律; 而地下竞争效应贡献率呈下降趋势; 交互效应贡献率则呈“先增大, 后减小”的单峰格局。在异质条件下, 早晚期演替树种依照其特性呈现出相反的态势: 白桦各效应贡献率同均质条件下一致, 五角枫则相反。

不同养分分布下各效应组分贡献率复杂多样。均质环境促进白桦和五角枫交互效应的发生, 抑制地上、地下竞争效应; 异质环境促进白桦和五角枫地上、地下竞争效应的发生, 抑制交互效应。例如养分浓度为8 g/m²时, 五角枫地上、地下竞争效应贡献率在异质条件下-55.2%、-40.6%大于在均质条件下-49.5%、-29.1%, 交互效应贡献率在均质条件下-21.4%大于在异质条件下-4.2%。

总体而言, 地上、地下竞争效应贡献率五角枫大于白桦, 交互效应贡献率相反。例如在养分浓度为32 g/m²的均质土壤中, 五角枫地上、地下竞争效应贡献率-56.6%、-18.8%大于白桦-38.9%、-10.3%, 白桦交互效应贡献率-50.8%大于五角枫-24.6%。

2.3 更新幼苗生长特性指标之间的相关性

更新幼苗各部分相互依存, 密不可分, 它们彼此之间存在着极为复杂的联系。为探究更新幼苗生长特性指标之间的相关关系, 采用R语言对其进行相关分析(表3)。

表2 更新幼苗地上、地下竞争及其交互作用效应贡献率

Table 2 Updated seedlings above-ground and underground competition and their interaction effect contribution rate

NC	CEC	白桦 <i>Betula platyphylla</i>		五角枫 <i>Acer mono</i>	
		HO	HE	HO	HE
0 g/m ²	ACE	-47.3%	-57.4%	-64.7%	-43.4%
	UCE	-27.0%	-40.1%	-31.3%	-21.2%
	IE	-25.8%	2.5%	4.0%	-35.4%
8 g/m ²	ACE	-32.8%	-56.6%	-49.5%	-55.2%
	UCE	-9.3%	-29.0%	-29.1%	-40.6%
	IE	-58.0%	14.4%	-21.4%	-4.2%
16 g/m ²	ACE	-46.4%	-25.6%	-52.0%	-36.2%
	UCE	-26.6%	-24.0%	-20.8%	-37.4%
	IE	-27.0%	-50.4%	-27.2%	-26.4%
32 g/m ²	ACE	-38.9%	-45.7%	-56.6%	-49.9%
	UCE	-10.3%	-8.8%	-18.8%	-33.1%
	IE	-50.8%	-45.6%	-24.6%	-17.0%

NC: 养分浓度; CEC: 竞争效应组分。ACE: 地上竞争效应; UCE: 地下竞争效应; IE: 交互效应。HO: 均质; HE: 异质。
NC: Nutrient concentration; CEC: Competitive effect component. ACE: Above-ground competition effect; UCE: Underground competitive effects; IE: Interaction effects. HO: Homogeneous; HE: Heterogeneous.

研究发现, 4个生物量指标和8个形态指标产生的78种相关关系中存在正相关、负相关及不相关3种模式, 其中正相关的比例更高, 仅有比叶面积和比根长同其他变量之间呈负相关及不相关关系。这表明各个变量之间存在极强的耦合关系, 构建结构方程模型并对其进行分析较为合理。

反映养分吸收能力的不同细根亚径级根根长之间相关性均大于0.7, 具有中高度相关关系。反映光合能力的叶片总生物量、叶片总表面积、比叶面积之间相关性除比叶面积外大于0.9, 具有高度线性相关关系。反映养分吸收能力和反映光合能力的各指标之间具有极显著相关关系, 二者之间也存在线性相关关系, 基于以上理论假设, 提取潜变量, 建立光合作用能力和土壤养分吸收能力之间的结构方程理论模型。

2.4 草本竞争对更新幼苗高生长影响的作用机制

根据相关性分析构建的结构方程理论模型, 采用拟合指数对理论模型进行拟合和评价, 若拟合程度不达标, 需对理论模型进行多次修正, 直至得到最终理想的拟合结果。在如图3所示预设的地上地下竞争能力评价指数模型中, 对两种树种同时拟合结构方程模型并进行多群组比较。拟合度指标均大于0.9, 模型拟合良好。无论是早期演替树种白桦还是晚期树

种五角枫均通过了多群组比较中的温和检定(表4)。假设路径系数全等时,模型的 P 值为 $0.000 < 0.01$,拒绝原假设,说明不同演替阶段树种的3个细根亚径级根长对土壤养分吸收能力及叶片生物量、表面积和比叶面积对光合能力均存在极显著差异。假设结构协方差全等时,模型的 P 值小于 0.01 ,表明以不同演替阶段树种为样本构建的模型的回归系数间存在极显著差异,早期演替树种的养分吸收能力对苗高生长的影响大于晚期演替树种,而光合能力对苗高哦的作用则是晚期演替树种更为明显。

白桦土壤养分吸收能力和光合能力对苗高生长量的标准化回归系数分别为 0.62 和 0.24 ,草本植物主要通过影响白桦幼苗的养分吸收能力进而影响其高生长。白桦各指标的标准化载荷均极显著($P < 0.01$), $0.5-1\text{ mm}$ 亚径级根根长对土壤养分吸收能力贡献最大,叶片总生物量和叶片总表面积对光合能力都具有极大贡献。五角枫土壤养分吸收能力和光合能力对苗高生长量的标准化回归系数分别为 0.49 和 0.74 ,草本植物主要通过影响五角枫幼苗的光合能力进而影响其高生长。

五角枫各指标标准化载荷除PC→SLA不显著外,其余均极显著($P < 0.01$), $0.5-1\text{ mm}$ 亚径级根根长对土壤养分吸收能力贡献最大,叶片对光合能力贡献率变化规律同白桦一致。不同径级细根对土壤养分吸收能力的标准化载荷表明 $0.5-1\text{ mm}$ 亚径级根根长对不同演替阶段更新幼苗的土壤养分吸收的贡献在细根中最大。白桦和五角枫幼苗的土壤养分吸收能力和光合作用能力的相关系数分别为 0.87 和 0.72 ,表明它们之间存在显著的线性相关关系,其数值具有统计学意义。因此,土壤养分吸收能力和光合能力与苗高生长量呈正相关,养分吸收能力和光合能力越强,苗高生长量越大。演替早期和演替晚期幼苗的地上地下资源获取能力大小存在差异。演替早期幼苗为抢先占据生存位置,较演替晚期幼苗在根系中投入更多的生物量,土壤养分吸收能力相对更重要;而演替晚期幼苗光合作用能力占据优势地位。

2.4.1 不同土壤养分浓度条件下的作用机制 如图4、图5所示,在不同养分浓度下同时拟合结构方程模型并进行多群组比较。该模型在不同土壤养分浓度下都成立,且具有良好的模型

表3 不同生物量及形态指标之间的相关系数
Table 3 Correlation coefficients between different biomass and morphological indicators

指标 Index	RB	LB	SB	TB	SH	BSA	SLA	RL	SRL	FRSA
RB	1									
LB	0.85**	1								
SB	0.88**	0.90**	1							
TB	0.97**	0.94**	0.96**	1						
SH	0.79**	0.79**	0.84**	0.84**	1					
BSA	0.84**	0.98**	0.90**	0.93**	0.80**	1				
SLA	-0.29**	-0.31**	-0.26**	-0.30**	-0.31**	-0.23**	1			
RL	0.44**	0.39**	0.48**	0.46**	0.48**	0.46**	0.02	1		
SRL	-0.21**	-0.20**	-0.16**	-0.20**	-0.23**	-0.18**	0.35**	0.11*	1	
FRSA	0.64**	0.60**	0.66**	0.66**	0.64**	0.66**	-0.09	0.95**	0.02	1

RB: 根系总生物量; LB: 叶片总生物量; SB: 枝干总生物量; TB: 植株总生物量; SH: 苗高; BSA: 叶片总表面积; SLA: 比叶面积; RL: 总根长; SRL: 比根长。 ** $P < 0.01$ 时,相关性极显著; * $P < 0.05$ 时,相关性显著。
RB: Total root biomass; LB: Total leaf biomass; SB: Total stem biomass; TB: Total biomass of seedlings; SH: Sseedling height; BSA: Total leaf surface area; SLA: Specific leaf area; RL: Total root length; SRL: Longer than the root. ** $P < 0.01$, showing that the correlation is extreme significant; * $P < 0.05$, showing that the correlation is significant.

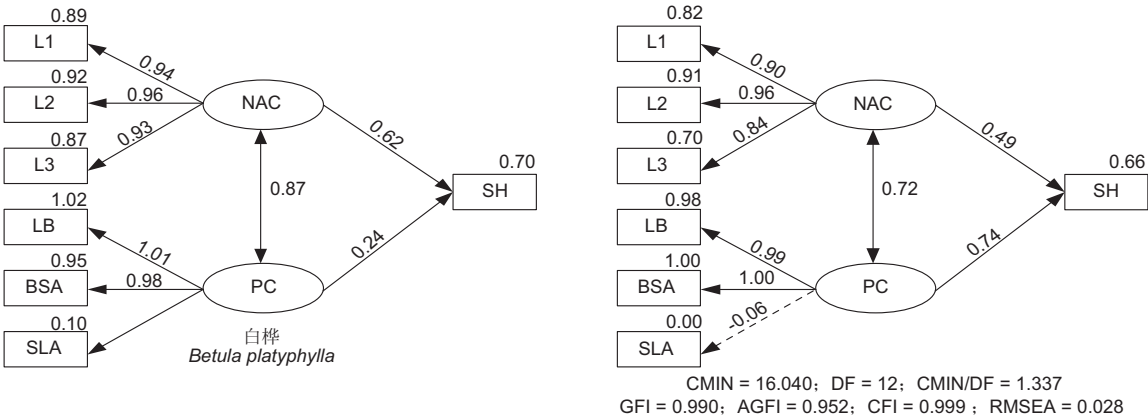


图3 草本竞争对不同演替阶段更新幼苗高生长的影响指数模型。实线箭头表示非标准化回归系数显著;虚线箭头表示非标准化回归系数不显著。
Fig. 3 Effect index model of herb competition on high growth of renewal seedlings in different succession stages. The solid arrow indicates the non-standard regression coefficient is significant; the dotted arrow indicates the non-standard regression coefficient is not significant.

表4 草本竞争对幼苗高生长的影响指数模型不同演替阶段树种间的多群组比较
Table 4 A multi-group comparison of plant species at different succession stages in the model of effect index of herbaceous competition on seedling height growth

模型 Model	ΔDF	$\Delta CMIN$	P	ΔNFI	ΔIFI	ΔRFI	ΔTFI
假设路径系数全等 Assume model path coefficients are all equal	6	46.583	0.000	0.012	0.011	0.061	0.061
假设结构协方差全等 Assume model structural covariances are all equal	9	120.582	0.000	0.029	0.029	0.064	0.064

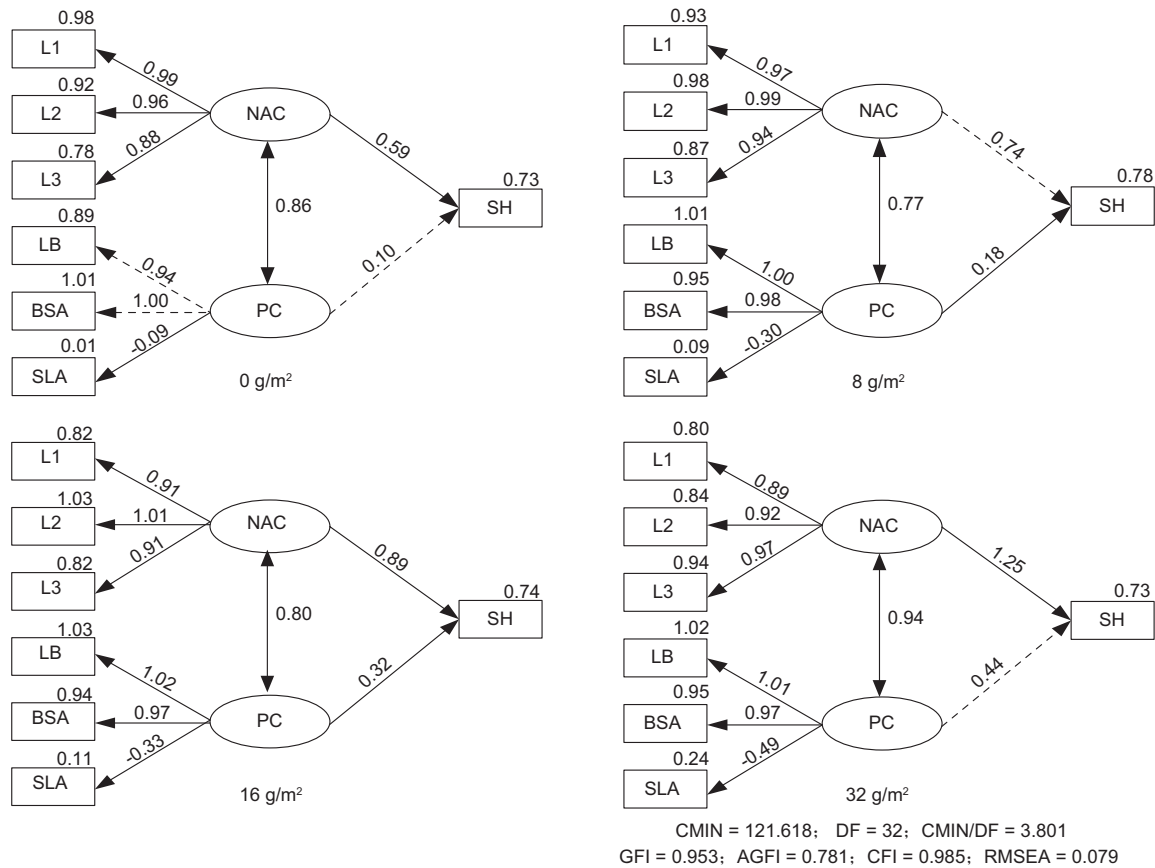


图4 不同土壤养分浓度下草本竞争对白桦幼苗高生长的影响指数模型。

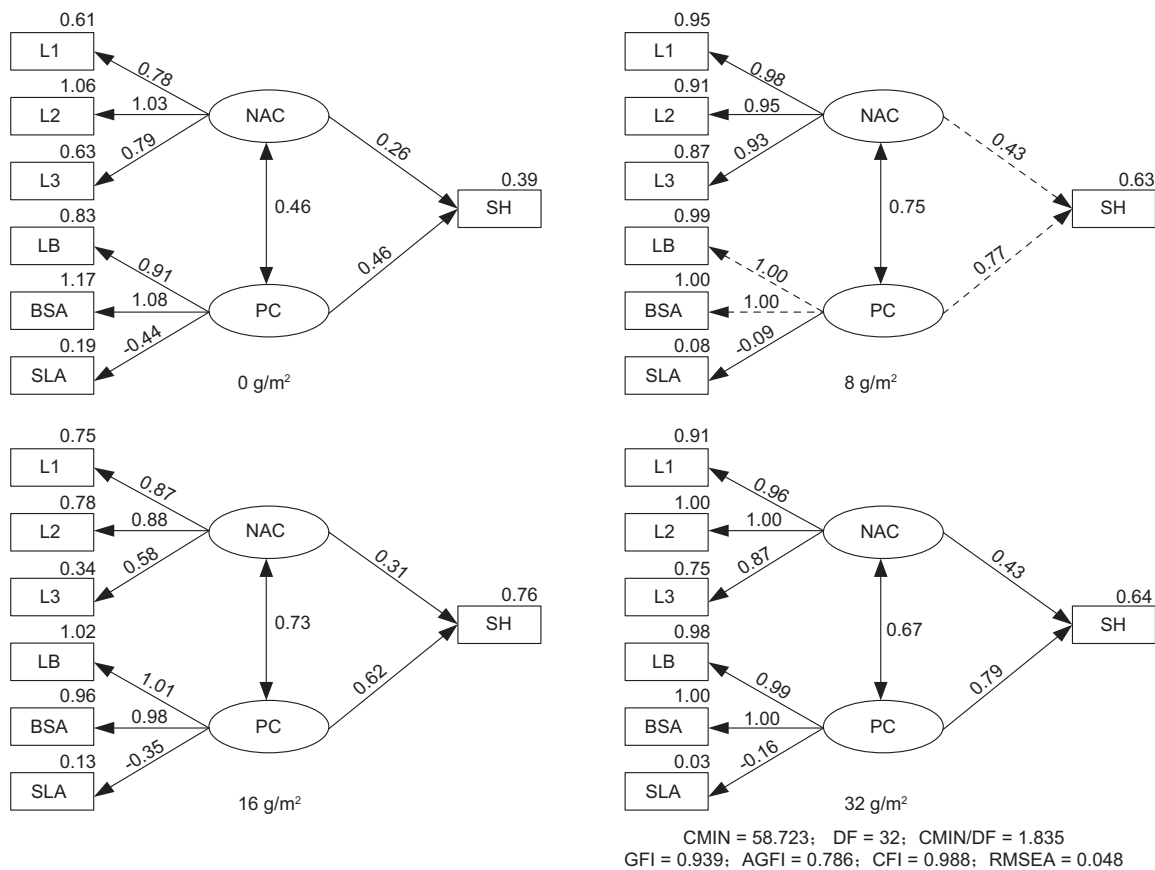
Fig. 4 Effects of herbaceous competition on height growth of *Betula platyphylla* seedlings under different soil nutrient concentrations.

图5 不同土壤养分浓度下草本竞争对五角枫幼苗高生长的影响指数模型。

Fig. 5 Effects of herbaceous competition on height growth of *Acer mono* seedlings under different soil nutrient concentrations.

拟合度。白桦和五角枫在不同养分浓度下均通过了多群组比较中的温和检定(表5、表6)。假设路径系数全等时,模型的 P 值小于0.01,说明不同养分浓度下草本竞争对白桦和五角枫幼苗高生长指数模型的标准化载荷均存在极显著差异。假设结构协方差全等时,模型的 P 值小于0.01,表明白桦和五角枫以不同养分浓度为样本构建的模型的回归系数及地上地下竞争能力之间存在极显著差异。不同土壤养分浓度下,白桦和五角枫地上地下竞争能力指数模型的标准化载荷、回归系数及地上地下竞争能力间的相关系数均存在极显著差异。表明养分浓度对地上地下竞争效应及二者之间的相关性均具有显著影响。

随着土壤养分浓度的增加,白桦和五角枫土壤养分吸收

能力同光合能力对苗高的标准化回归系数不断增大,土壤养分吸收能力同光合能力的比值也不断增加。表明随着养分浓度的增加土壤养分吸收能力较光合能力更为重要。对白桦而言,在养分浓度较低时,0-0.5 mm亚径级根根长对养分吸收能力贡献较大,叶片总表面对光合能力贡献较大;随着养分浓度升高,0.5-1 mm亚径级根根长和叶片总生物量的贡献逐渐占据优势地位。对五角枫而言,0.5-1 mm亚径级根根长对养分吸收能力贡献始终占据主导地位;叶片对光合能力贡献率变化规律同白桦一致。白桦土壤养分吸收能力和光合能力相关系数先减小后增大,五角枫先增大后减小。

2.4.2 不同养分分布状况下的作用机制 如图6、图7所示,

表5 不同土壤养分浓度下白桦草本竞争的影响指数模型的多群组比较
Table 5 Multi-group comparison of the influence index model of *Betula platyphylla* herbaceous competition under different nutrient concentrations

模型 Model	ΔDF	$\Delta CMIN$	P	ΔNFI	ΔIFI	ΔRFI	ΔTFI
假设路径系数全等 Assume model path coefficients are all equal	18	84.691	0.000	0.039	0.038	0.022	0.023
假设结构协方差全等 Assume model structural covariances are all equal	27	172.018	0.000	0.079	0.078	0.057	0.059

表6 不同土壤养分浓度下五角枫草本竞争的影响指数模型的多群组比较
Table 6 Multi-group comparison of the influence index model of *Acer mono* herbaceous competition under different nutrient concentrations

模型 Model	ΔDF	$\Delta CMIN$	P	ΔNFI	ΔIFI	ΔRFI	ΔTFI
假设路径系数全等 Assume model path coefficients are all equal	18	81.926	0.000	0.036	0.036	0.040	0.042
假设结构协方差全等 Assume model structural covariances are all equal	27	174.510	0.000	0.077	0.077	0.083	0.087

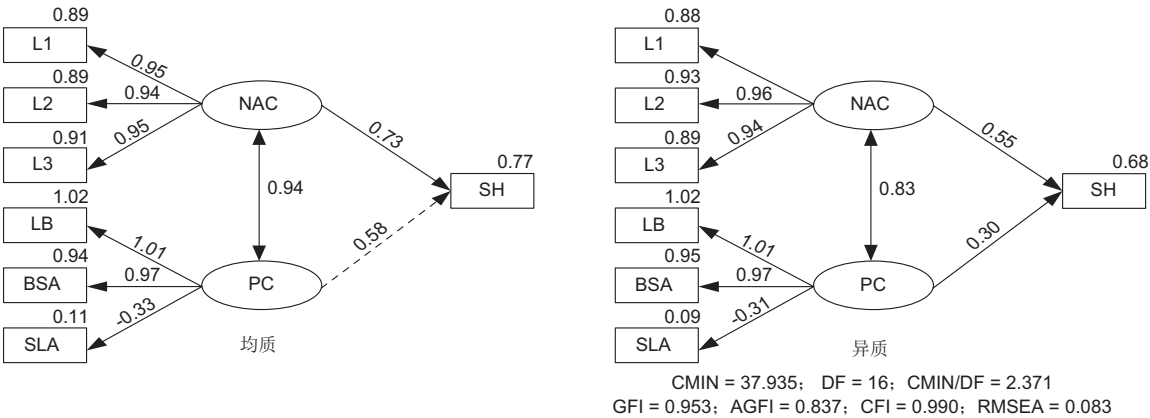


图6 不同养分分布下草本竞争对白桦幼苗高生长的影响指数模型。
Fig. 6 Effect index model of herbaceous competition on height growth of *Betula platyphylla* seedlings under different nutrient distribution.

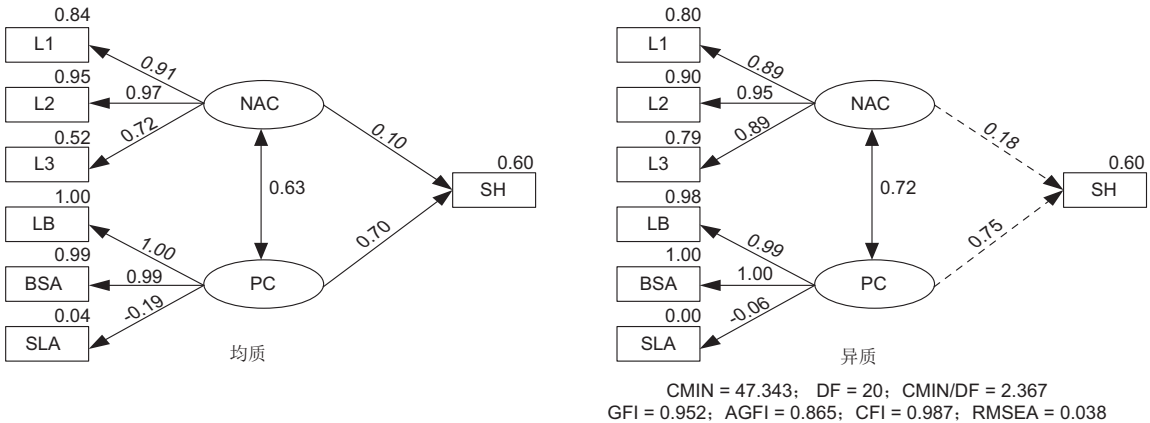


图7 不同养分分布状况下草本竞争对五角枫幼苗高生长的影响指数模型。
Fig. 7 Effect index model of herbaceous competition on height growth of *Acer mono* seedlings under different nutrient distribution.

在不同养分分布下同时拟合结构方程模型并进行多群组比较。该模型在不同养分分布状况下都成立，且具有良好的模型拟合度。白桦和五角枫在不同养分分布下均通过了多群组比较中的温和检定（表7、表8）。假设路径系数全等时，模型的 P 值小于0.01，说明不同养分分布下草本竞争对白桦和五角枫幼苗高生长指数模型的标准化载荷均存在极显著差异。假设结构协方差全等时，模型的 P 值小于0.01，表明白桦和五角枫以不同养分分布为样本构建的模型的回归系数及地上地下竞争能力之间存在极显著差异。不同养分分布状况下，地上地下竞争能力指数模型的标准化载荷、回归系数及地上地下竞争能力间的相关系数均存在极显著差异。表明养分分布状况对地上地下竞争效应及二者之间的相关性均具有显著影响。

白桦和五角枫异质土壤养分分布状况下的养分吸收能力同光合能力比值比均质条件下更大，表明异质土壤养分分布状况下土壤养分吸收能力较光合能力更为重要。在任何养分分布条件下，0.5-1 mm亚级根根长对白桦和五角枫养分吸收能力贡献较大，叶片生物量对白桦光合能力贡献较大。在均质条件下，叶片生物量对五角枫光合能力贡献较大；而在异质条件下，叶片表面积的贡献占据优势地位。白桦土壤养分吸收能力和光合能力相关系数在均质条件下较大，五角槭在异质条件下较大。

3 讨论

3.1 白桦、五角枫更新幼苗高生长的草本竞争效应

森林更新受诸多因素影响，尤其是光照和土壤养分状况。光照和高生长密切相关，决定着森林更新的成败^[27]。合理地从物质和生理角度选取对幼苗高生长有影响的特性指标来评价草本地上、地下竞争效应是很有必要的。

科研人员针对地上、地下竞争对林木特性指标的影响进行了大量研究。唐毅等对榆树幼苗生物量和苗高的研究中得出了竞争对榆树幼苗生物量和苗高存在显著负效应，且地下竞争效应大于地上竞争效应的结论，但竞争并没有改变幼苗的资源分配方式^[29]。程中倩发现草本竞争与栓皮栎苗高生长呈负相关关系^[30]。Rehling F等在对禾本科、十字花科、菊科、蔷薇科等的研究中也得到类似结论^[31]，但是阔叶树种地上、地下竞争效应大小尚不明确。

本研究中，在不同土壤养分浓度和养分分布下，4种竞争处理显著影响着白桦和五角枫幼苗的特性指标，且各处理之间存在差异，表明竞争效应普遍存在。草本地上、地下竞争之间存在显著差异说明了地上、地下竞争效应存在的独立性，

且二者对幼苗高生长的影响机制不同。早期演替树种白桦和晚期演替树种五角枫的各项特性指标均表现为地下竞争大于地上竞争，地上竞争效应大于地下竞争效应，为之前的光照决定论提供了理论支持，但其规律与其余树种不符。这是因为地上竞争与地下竞争的相对重要性取决于该物种生长的限制因素^[32]。一般认为，植物地上竞争是对光资源的竞争，地下竞争是根系对土壤养分的竞争。本研究属于盆栽控制试验，光资源是制约幼苗生长的主要因素，因而地上竞争对白桦和五角枫幼苗生长影响较大。

前人倾向于分别独立研究地上、地下竞争的主效应。当前，同时考察地上、地下竞争，并将其交互作用考虑在内的竞争效应研究仍比较薄弱，但这却是相关理论研究深入发展的内在要求。在对地上、地下竞争的交互效应的研究中，扬帆等发现地上、地下竞争之间存在交互作用且对油松和云杉的根系形态影响显著^[29]。王姝不但得出交互作用显著存在的结论，而且还发现交互作用受竞争强度的制约^[33]。

本研究基于线性模型，首次成功实现了3个竞争组分效应的精确分解及定量评价，并使用贡献率指标精确衡量了各效应组分贡献相对重要性，从而深度揭示其内在规律，为相关科学问题的解决提供论据与方法论指导。

对于白桦和五角枫而言，地上、地下竞争效应贡献率均为负值，说明草本竞争对高生长均存在负面影响。在不同土壤状况下，地上竞争效应的贡献均居于主导地位，但是地下竞争的重要性同样不可忽视。交互效应贡献率除土壤养分浓度较低时为正值，其余情况均为负，且随着养分浓度的增加，交互效应贡献逐渐变大。究其缘由，土壤养分浓度过低不利于植物生长，适度的竞争反而会对幼苗起促进作用。这一结果证明草本竞争效应对土壤营养需求不同，也支持了土壤环境贫瘠情况下植物面对竞争的适应策略更倾向于保存已有资源的观点^[34]。

在本研究中，为探究理想条件下白桦和五角枫幼苗地上、地下竞争及二者交互效应的变化情况，设置了均质土壤环境；为将其结论推广到自然环境中，设置了异质土壤环境。试验结果表明：理想环境中交互效应很重要，但实际在自然环境中，还是地上、地下竞争效应占据主要地位。虽然土壤养分状况是不同演替阶段幼苗生长所必需的条件，但因其生态学习性差异，贡献率也随之不断变化。在对不同演替阶段树种草本竞争效应的研究中地上、地下竞争效应贡献率五角枫大于白桦，交互效应贡献率相反。

3.2 草本竞争对白桦、五角枫更新幼苗高生长的作用机制

土壤养分浓度对植株体内养分浓度及种内、种间、地上、

表7 不同养分分布下白桦草本竞争的影响指数模型的多群组比较
Table 7 Multi-group comparison of the influence index model of *Betula platyphylla* herbaceous competition under different nutrient distributions

模型 Model	ΔDF	$\Delta CMIN$	P	ΔNFI	ΔIFI	ΔRFI	ΔTFI
假设路径系数全等 Assume model path coefficients are all equal	6	34.003	0.000	0.015	0.016	0.017	0.018
假设结构协方差全等 Assume model structural covariances are all equal	9	86.904	0.000	0.040	0.041	0.051	0.053

表8 不同养分分布下五角枫草本竞争的影响指数模型的多群组比较
Table 8 Multi-group comparison of the influence index model of *Acer mono* herbaceous competition under different nutrient distributions

模型 Model	ΔDF	$\Delta CMIN$	P	ΔNFI	ΔIFI	ΔRFI	ΔTFI
假设路径系数全等 Assume model path coefficients are all equal	6	34,184	0.000	0.016	0.017	0.023	0.024
假设结构协方差全等 Assume model structural covariances are all equal	9	73.067	0.000	0.035	0.035	0.049	0.050

地下竞争均有显著影响^[23]。在养分浓度适宜时,植物的苗高、叶面积、生物量随养分浓度的提高呈递增趋势^[7, 35]。Ambebe TF 对白桦的研究中也得出了相似的结论^[36]。养分异质性影响着生物量的大小及分配方式^[37]。异质土壤环境的高养分斑块中分布有更大的苗高生长量,且能更好地促进干物质积累^[38]。在异质土壤中,植物本身也会通过增加根长或叶面积来促进养分吸收^[39]。这也更好地印证了本实验的结论。

本研究中反映养分吸收能力和反映光合能力的各指标之间具有极显著相关关系,对苗高生长量均具有正相关关系。由此可见潜变量提取的内在合理性及两种潜变量对苗高生长影响合理性,进而得出构建的结构方程模型机理的合理性。草本竞争对更新幼苗高生长的影响指数模型拟合度高,结果可靠,有助于更深层次的讨论影响机制。

竞争指数模型显示土壤养分吸收能力和光合能力之间存在线性相关关系,二者对苗高生长量有显著影响。0.5-1 mm 亚径级根根长对不同演替阶段更新幼苗的土壤养分吸收的贡献在细根中最大。王向荣等人在对根序的研究中认为一级根序细根活性更强且根尖越细,活性越强^[40]。本研究为此提供了新的思路:由于根尖数量较少,生物量少,因此在细根养分吸收方面0.5-1 mm亚径级根更具优势。叶片总生物量和叶片总表面积对不同演替阶段更新幼苗的光合能力都具有极大贡献。二者均为反映光合器官总量的指标,都对叶片光合能力具有很大作用。

土壤养分吸收能力和光合能力对苗高生长量影响的标准化回归系数反映其重要性大小,二者的比值则反映了其相对重要性随养分浓度及养分分布的变化情况。草本植物分别主要通过影响白桦幼苗的养分吸收能力和五角枫幼苗的光合能力进而影响其高生长。这说明不同演替阶段幼苗在形态生理机制具有明显差异,演替早期幼苗根系生长迅速,占据大量空间吸收土壤养分。而演替晚期幼苗耐荫能力强,通过强大的养分吸收能力实现幼苗更新。张静静等人曾论述不同演替阶段树种对土壤养分的需求存在明显差异:演替早期树种对光照的要求较高,对土壤养分的需求较低^[15]。通过对二者比值的研

究发现养分浓度增加,土壤养分吸收能力较光合能力更为重要;异质土壤养分分布状况下,土壤养分吸收能力较光合能力更为重要。表明高养分浓度及异质土壤养分分布更有助于根系对养分的吸收,根系竞争在白桦和五角枫幼苗竞争中同样具有十分重要的地位。陈伟和薛立发现根系的养分吸收能力与生长环境和植物特性有关,土壤养分浓度较低时会导致养分吸收能力下降^[41]。而高艳等人在对不同演替阶段草本植物的研究中得出了相反的结论:养分浓度较低时,光照的重要性下降;随着养分浓度逐渐升高,光照成为竞争的主要因子^[42]。

4 结论

草本竞争对不同演替阶段幼苗生长存在抑制作用。各竞争组分效应相互独立地上、地下竞争及二者交互作用贡献率分别处于40%-60%、20%-30%、20%-30%之间。不同土壤养分浓度及养分分布对其贡献率均有显著影响。草本竞争效应对不同演替阶段幼苗苗高的作用机制不同。草本植物主要通过影响白桦幼苗的养分吸收能力和五角枫幼苗的光合能力影响其高生长。高养分浓度及异质土壤养分分布更能凸显土壤养分吸收能力对幼苗高生长的相对重要性。因此,今后在森林培育过程中需辅以除草措施,协助白桦和五角枫幼苗成功渡过定居期。

本研究基于线性模型,精确衡量了草本竞争各效应组分贡献相对重要性;基于结构方程模型,清晰直观地展示出各因素间的内在联系,及不同养分状况下草本竞争效应机理的差异化规律。综上所述,基于各种数据分析方法,可实现草本竞争效应机理研究结论的深度整合,加深人们对其具体机理的认识,亦可为今后的机理研究提供方法论参考,有助于构建更高预测精度的专业数学模型,提升森林培育实践的效率。

本研究仅针对两个树种幼苗的形态特性和生物量进行研究,并未研究其生理特性。在后续研究中,应从进一步探讨在各种环境条件下草本竞争对各物种幼苗的形态和生理特性的影响,以实现多角度、多层次的草本竞争效应分析,进而揭示自然界中草本竞争效应存在的普遍性。

参考文献 [References]

- 韩有志,王政权. 森林更新与空间异质性[J]. 应用生态学报, 2002 13 (5): 615-619 [Han YZ, Wang ZQ. Spatial heterogeneity and forest regeneration [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2002 13 (5): 615-619]
- 郑云峰,尹准生,唐孝甲. 树种天然更新影响因素研究[J]. 华东森林经理, 2020, 34 (2): 1-4 [Zheng YF, Yin ZS, Tang XJ. Study on influencing factors of natural regeneration of tree species [J]. *E Chin For Man*, 2020, 34 (2): 1-4]
- Madsen P, Larsen JB. Natural regeneration of beech (*Fagus sylvatica* L.) with respect to canopy density, soil moisture and soil carbon content [J]. *For Ecol Man*, 1997, 97 (2): 95-105
- 杨华,李艳丽,沈林,亢新刚,岳刚,王妍. 长白山云冷杉林幼苗幼树空间分布格局及其更新特征[J]. 生态学报, 2014, 34 (24): 7311-7319 [Yang H, Li YL, Shen L, Kang XG, Yue G, Wang Y. Spatial distribution patterns of seedling and sapling in a spruce-fir forest in the Changbai Mountains area in northeastern China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2014, 34 (24): 7311-7319]
- 刘斌,陈维,陈伏生,唐润钰,王小东,程怡晴,卜文圣. 九连山次生阔叶林幼苗生长对氮磷添加的响应[J]. 应用生态学报, 2020, 31 (8): 2533-2540 [Liu B, Chen W, Chen FS, Tang RY, Wang XD, Cheng YQ, Bu WS. Responses of seedling growth in subtropical secondary broad-leaved forest to nitrogen and phosphorus addition in Jiulian Mountain, China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2020, 31 (8): 2533-2540]
- Cahill Jr, James F. Interactions between root and shoot competition vary among species [J]. *Oikos*, 2002, 99 (1): 101-112
- Tilman D. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities (MPB-26), Volume 26 [M]. Princeton University Press: 2020-01-01
- Field, Christopher B. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities [J]. *Science*, 1988, 241 (4867): 853-856.
- 李博,陈家宽, Watkinson AR. 植物竞争研究进展[J]. 植物学通报, 1998, 15 (4): 20-31 [Li B, Chen JK, Watkinson AR. A literature review on plant competition [J]. *Chin Bull Bot*, 1998, 15 (4): 20-31]
- Wilson JB. Shoot competition and root competition [J]. *J Appl Ecol*, 1988, 25 (1): 279-296
- Schenk HJ. Root competition: beyond resource depletion [J]. *J Ecol*, 2006, 94 (4): 725-739
- Casper BB, Jackson RB. Plant competition underground [J]. *Ann Rev Ecol Syst*, 1997, 28 (1): 545-570
- 王平,王天慧,周道玮,张红香. 植物地上竞争与地下竞争研究进展[J]. 生态学报, 2007 (8): 3489-3499 [Wang P, Wang TH, Zhou DW, Zhang HX. A literature review on the above-and below-

- ground competition [J]. *Acta Ecol Sin*, 2007 (8): 3489-3499]
- 14 王雪剑. 根系竞争对两种演替阶段树种幼苗高生长的影响机理研究[D]. 晋中: 山西农业大学, 2019 [Wang XJ. Effect of root competition on seedling height growth in two succession stages [D]. Jinzhong: Shanxi Agricultural University, 2019]
 - 15 Tilman D. Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession [J]. *Oikos*, 1990, **58** (1): 3-15
 - 16 Lobet M, Vignolio OR, Savé R, Biel C. Above-and below-ground interactions between *Lotus tenuis* and *Cynodon dactylon* under different fertilization levels [J]. *Can J Plant Sci*, 2012, **92** (1): 45-53
 - 17 代嵩华, 黄印冉, 冯树香, 冯淑芳, 刘易超, 陈丽英, 樊彦聪. 不同遮阴强度对白桦幼苗生长情况的影响[J]. 河北林业科技, 2022 (02): 25-27+36 [Dai SH, Huang YR, Feng SX, Yan SF, Liu YC, Chen LY, Fan YC. Effects of different shading intensity on the growth of *Betula platyphylla* Suk. Seedlings [J]. *J Hebei For Sci Technol*, 2022 (2): 25-27+36]
 - 18 张进如, 闫晓俊, 贾林巧, 范爱连, 王雪, 陈廷廷, 陈光水. 亚热带天然常绿阔叶林林下9种灌木细根形态和C、N化学计量特征[J]. 生态学报, 2022, **42** (9): 3716-3726 [Zhang JR, Yan XJ, Jia LQ, Fan AL, Wang X, Chen TT, Chen GS. Morphology and C and N stoichiometry traits of fine roots of nine understory shrubs in subtropical natural evergreen broad-leaved forest. *Acta Ecol Sin*, 2022, **42** (9): 3716-3726]
 - 19 张静静, 刘宁, 南宏伟, 刘鹏燕. 草本地下竞争对3种幼苗存活和生长的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 2019, **39** (1): 71-76 [Zhang JJ, Liu N, Nan HW, Liu PY. Effects of herb underground competition on seedlings survival rate and seedlings height growth of three one-year-old seedlings [J]. *J Cent S Univ For Technol*, 2019, **39** (1): 71-76]
 - 20 张萌, 刘宁, 王雪剑, 扬帆, 南宏伟. 减少降水和草本竞争对白桦幼苗细根形态和生理特征的影响[J]. 西北林学院学报, 2021, **36** (4): 73-79 [Zhang M, Liu N, Wang XJ, Yang F, Nan HW. Effect of reduced precipitation and herb competition on the morphological and physiological characteristics of the fine roots of *Betula platyphylla* seedlings [J]. *J Nor For Univ*, 2021, **36** (4): 73-79.]
 - 21 张萌. 油松和云杉幼苗对草本竞争的适应性特征[D]. 晋中: 山西农业大学, 2021 [Zhang M. Adaptability of *Pinus tabulaeformis* and *Picea asperata* seedlings to herbaceous competition [D]. Jinzhong: Shanxi Agricultural University, 2021]
 - 22 张萌, 刘宁, 王雪剑, 扬帆, 南宏伟. 降水和草本竞争对色木槭幼苗细根特征的影响[J]. 森林与环境学报, 2021, **41** (1): 44-50 [Zhang M, Liu N, Wang XJ, Yang F, Nan HW. Effects of reducing precipitation and herbal competition the morphological and physiological characteristics of *Acer pictum* seedlings [J]. *J For Env*, 2021, **41** (1): 44-50]
 - 23 扬帆, 南宏伟, 高尚, 王雪剑, 张萌, 刘卫敏. 地下竞争对油松和云杉幼苗叶片和根系发育的影响[J]. 广西林业科学, 2022, **51** (3): 307-316 [Yang F, Nan HW, Gao S, Wang XJ, Zhang M, Liu WM. Effects of underground competition on leaf and root development of *Pinus tabulaeformis* and *Picea asperata* seedlings [J]. *Guangxi For Sci*, 2022, **51** (3): 307-316]
 - 24 张志翔. 树木学 北方本[M]. 北京: 中国林业出版社, 2008. 06 [Zhang ZX. Dendrology North. China [M]. BeiJing: Forestry Publishing House, 2008. 06]
 - 25 盛平想, 郭全建. 元宝枫苗木生长特性观察与壮苗培育技术[J]. 陕西林业科技, 1999 (3): 21-22 [Sheng PX, Guo QJ. Observation on growth characteristics of Yuanbao maple seedlings and cultivation techniques for strong seedlings [J]. *Shaanxi For Sci Technol*, 1999 (3): 21-22]
 - 26 Srivastava P, Raghubanshi AS, Singh R, Tripathi S, Bhadouria R. Interactive effect of water and nutrient on survival and growth of tree seedlings of four dry tropical tree species under grass competition [J]. *Trop Ecol*, 2017, **58** (3): 611-621
 - 27 南宏伟, 刘庆, 肖群英. 基于根系竞争的云杉幼苗细根内部异质性研究[J]. 山西农业科学, 2015, **43** (5): 526-531 [Nan HW, Liu Q, Xiao QY. The heterogeneity of fine root of spruce seedlings on the basis of root competition [J]. *J Shanxi Agr Sci*, 2015, **43** (5): 526-531]
 - 28 洪伟. 试验设计与统计分析[M]. 北京: 中国农业出版社, 2009 [Hong W. Trial design and statistical analysis [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2009]
 - 29 唐毅, 蒋德明, 陈卓, 押田敏雄. 地上竞争与地下竞争对科尔沁沙地榆树幼苗生长的影响[J]. 应用生态学报, 2011, **22** (8): 1955-1960 [Tang Y, Jiang DM, Chen Z, YaTian MX. Effects of aboveground and belowground competition between grass and tree on elm seedlings growth in Horqin Sandy Land [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2011, **22** (8): 1955-1960]
 - 30 程中倩. 容器长度与氮肥对栓皮栎和油松苗木质量的影响[D]. 北京: 北京林业大学, 2016 [Chen ZQ. Effect of container depth and nitrogen supply on seedling quality of *Quercus variabilis* and *Pinus tabulaeformis* [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2016]
 - 31 Rehling F, Sandner TM, Matthies D. Biomass partitioning in response to intraspecific competition depends on nutrients and species characteristics: a study of 43 plant species [J]. *J Ecol*, 2021, **109** (5): 2219-2233
 - 32 Denslow JS, Schultz JC, Vitousek PM, Strain BR. Growth responses of tropical shrubs to tree fall gap environments [J]. *Ecology*, 1990, **71** (1): 165-179
 - 33 王姝. 植物表型可塑性与稳定性研究[D]. 长春: 东北师范大学, 2016 [Wang S. The study of plant phenotypic plasticity and stability [D]. Changchun: Northeast Normal University, 2016]
 - 34 薛立, 傅静丹. 影响植物竞争的因子[J]. 中南林业科技大学学报, 2012, **32** (2): 6-15 [Xue L, Fu JD. A review on factors affecting plant competition [J]. *J Cent S Univ For Technol*, 2012, **32** (2): 6-15]
 - 35 Grubb PJ, Lee WG, Kollmann J, Wilson JB. Interaction of irradiance and soil nutrient supply on growth of seedlings of ten European tall-shrub species and *Fagus Sylvatica* [J]. *J Ecol*, 1996, **84** (6): 827-840
 - 36 Ambebe TF, Dang QL, Marfo J. Low soil temperature reduces the positive effects of high nutrient supply on the growth and biomass of white birch seedlings in ambient and elevated carbon dioxide concentrations. *Botany*, 2009, **87** (10): 905-912
 - 37 Maestre FT, Reynolds JF. Amount or pattern? Grassland responses to the heterogeneity and availability of two key resources [J]. *Ecology*, 2007, **88** (2): 501-511
 - 38 王鹏, 牟涛, 李云斌. 植物根系养分捕获塑性与根竞争[J]. 植物生态学报, 2012, **36** (11): 1184-1196 [Wang P, Mou B, Li YB. Review of root nutrient foraging plasticity and root competition of plants [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2012, **36** (11): 1184-1196]
 - 39 Popma J, Bongers F. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species [J]. *Oecologia*, 1988, **75** (4): 625-632
 - 40 王向荣, 王政权, 韩有志, 谷加存, 郭大立, 梅莉. 水曲柳和落叶松不同根序之间细根直径的变异研究[J]. 植物生态学报, 2005 (6): 5-11 [Wang XR, Wang ZQ, Han YZ, Gu JC, Guo DL, Mei L. Variations of fine root diameter with root order in *Manchurian ash* and *Dahurian larch* plantations [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2005 (6): 5-11]
 - 41 陈伟, 薛立. 根系间的相互作用——竞争与互利[J]. 生态学报, 2004 (6): 1243-1251 [Chen W, Xue L. Root interactions: competition and facilitation. *Acta Ecol Sin*, 2004 (6): 1243-1251]
 - 42 高艳, 杜峰, 王雁南, 王月, 李伟伟, 时慧君. 土壤水分对黄土丘陵区演替序列种间竞争的影响[J]. 水土保持研究, 2016, **23** (6): 192-197 [Gao Y, Du F, Wang YN, Wang Y, Li WW, Shi HJ. Interspecific competition of six succession series species with different soil moisture treatments in Loess Hilly Region [J]. *Res Soil Water Conserv*, 2016, **23** (6): 192-197]