

湿地植物间竞争和促进互作的研究进展^{*}

秦先燕^{1,2} 谢永宏^{1* * *} 陈心胜¹

(¹ 中国科学院亚热带农业生态研究所, 亚热带农业生态过程重点实验室, 洞庭湖湿地生态研究站, 长沙 410125;

² 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘 要 湿地植物间关系主要包括竞争(负效应)和促进(正效应),是湿地生态研究的核心内容之一,对植物分布、群落和生态系统组成具有重要的调节作用。本文阐述了竞争理论及影响湿地植物竞争能力的主要因素,介绍了促进作用及其在湿地生态系统中的形成机理,详细综述了植物间关系转变的主要理论以及影响湿地植物间关系转变的主要环境因子(水位、温度、盐度、生物因子)。随着环境胁迫强度的增加,植物间关系一般会从竞争转变为促进作用,即优越条件下以竞争为主,胁迫条件下以促进作用为主。针对当前湿地植物间关系的研究多集中于滨海盐生湿地,类型较单一的情况,认为将来需加强对淡水湿地、河口湿地等各类系统的研究。同时,加强湿地植物间关系转变的生物学机制、时间效应,对新研究方法的探索等方面的研究也有助于进一步理解湿地植物间竞争和促进作用的发生及转变机理。

关键词 湿地植物;竞争;促进;相互作用

中图分类号 Q948 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2010)1-0117-07

Competition and facilitation among wetland plants: A review. QIN Xian-yan^{1,2}, XIE Yong-hong¹, CHEN Xin-sheng¹(¹ Dongting Lake Station for Wetland Ecosystem Research, Key Laboratory for Agro-ecological Processes in Subtropical Region, Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academy of Sciences, Changsha 410125, China; ² Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China). *Chinese Journal of Ecology* 2010 29(1):117-123.

Abstract: Interactions among wetland plants mainly include competition (negative effect) and facilitation (positive effect), which are the primary content of wetland ecology. Plant-plant interactions also play an important role in determining plant distribution and in regulating the composition of community or ecosystem. This paper describes the theories of competition and the main factors affecting competition ability of wetland plants, introduces the concept of facilitation and its formation mechanism in wetland ecosystems, and discusses the theory about the shift of plant-plant interaction and the main environmental factors (water level, temperature, salinity, biotic factors) influencing the shift of plant-plant interaction. With the increase of stress intensity, plant-plant interaction generally shifts from competition to facilitation, that is, competition usually occurs in favorable environments while facilitation dominates under stress conditions. Currently, many studies have been performed in coastal salt marsh ecosystems and the studied ecosystem type is incomprehensive, therefore, research efforts should be expanded to other wetland ecosystems, such as freshwater and estuary wetlands. Meanwhile, studies on biological mechanisms and time-dependent effects on the shift of plant-plant interaction, the exploration of new methodology should be strengthened in the future, which will be helpful to understand the mechanisms on the formation and shift of competition and facilitation among wetland plants.

Key words: wetland plants; competition; facilitation; interaction.

^{*} 中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX2-YW-435-02)和国家自然科学基金资助项目(30770362)。

^{*} * 通讯作者 E-mail: yonghongxie@163.com

收稿日期: 2009-05-15 接受日期: 2009-08-18

植物间关系是群落生态学的核心内容之一 (Bruno *et al.* 2003), 主要包括竞争(负效应)和促进(正效应)两个方面。植物间关系非常复杂, 正在发生互作的植物除了互相竞争光、营养、空间、传粉者、水分外, 又互相保护以免受食草者、潜在竞争者及极端气候的影响, 并能通过冠层沥滤等方式提供额外资源 (Brooker *et al.* 2007)。因此, 在特定环境中, 促进与竞争可能同时发生, 物种间互作的总效应取决于哪种方式更重要 (Callaway & King, 1996; Callaway & Walker, 1997; Holmgren *et al.*, 1997; Callaway, 1997)。

植物间互作在自然界广泛存在, 对植物分布 (Keddy, 1990)、群落和生态系统组成 (Brooker, 2006) 具有重要的调节作用。竞争是塑造植物形态、调节植物生活史以及群落结构和动态特征的主要动力之一 (Kropff & van Laar, 1993; 李博等, 1998), 因而受到很多群落生态学家的关注 (杜峰等, 2004), 而促进在维持植物群落组成、结构、功能等方面的重要作用直到最近才受到关注 (Bruno *et al.* 2003; Brooker *et al.* 2007)。研究表明, 促进不仅能驱动物种生态位的融合 (Scheffer & van Nes, 2006)、提高群落的多样性指数 (Hacker & Gaines, 1997; Vellend 2008), 而且可作为自然植物群落重要的结构驱动力用于植被恢复, 特别是在严峻或高度受干扰的环境中 (Brooker *et al.* 2007)。湿地作为介于水陆之间的过渡性生态系统, 由于其独特的水文、土壤和生物特征使植被的形成和发育与其他生态系统存在较为显著的差异, 植物间的互作也可能更为复杂。植物作为湿地生态系统的重要组成部分, 对全球生态平衡发挥着重要的作用 (郭雪莲等, 2007)。因此, 认识植物间关系在湿地群落和生态系统中的重要性, 对于深入理解湿地植被格局的形成和维持机制、指导退化湿地恢复与重建以及湿地保护和管理实践等方面均具有重要意义。本文阐述了影响湿地植物竞争能力的主要因素及促进作用的产生机制, 重点对湿地植物间互作转变的影响因子进行了较详细的探讨, 并指出了今后研究中应加强的方向及重点。

1 湿地植物间竞争

1.1 竞争理论

竞争是指两个或两个以上的有机体间彼此相互妨碍、相互抑制的关系, 一般分为种内和种间竞争

(姜汉侨等 2004)。种内竞争较重要的理论有最后产量恒值法则和 $-3/2$ 自疏法则; 种间竞争有最大生长率理论 (Grime, 1979) 和最小资源需求理论 (Tilman, 1982, 1988)。最大生长率理论认为营养器官具有最大生长率的物种将是竞争的优胜者; 而最小资源需求理论则认为具有最小资源要求的物种将是竞争的成功者。尽管这 2 个种间竞争理论都有其合理性, 但由于侧重点不同而存在较大分歧 (李博等, 1998; 杜峰等, 2004)。随后, Deborah 和 Ariel (1997) 提出了资源动态两阶段假说, 对竞争理论进行了新的阐述, 并试图将这 2 个种间竞争假说进行统一 (杜峰等, 2004)。该假说认为, 当土壤资源供给发生波动时, 植物个体将经历 2 个截然不同的资源可利用阶段: 资源丰富时将出现正波动时期, 表现为植物快速生长、资源累积; 资源贫乏时将出现负波动时期, 表现为植物大量死亡。在正波动时期, 个体占有土壤资源的能力决定了其竞争能力强弱 (杜峰等, 2004)。

1.2 影响湿地植物竞争能力的主要因子

湿地植被随环境梯度变化呈带状分布很普遍 (Whittaker, 1967), 是自然环境和生物过程共同作用的产物 (Bertness *et al.*, 1992)。植物种间竞争能力的差异可能是导致这一带状分布的最主要原因之一 (Pennings & Callaway, 1992), 取决于植物的形态、生理、生活史等生物学特性以及环境条件和资源水平 (李博等, 1998)。

1.2.1 物种生物学特性 湿地植物个体数量特征与其竞争能力密切相关, 其中生物量可以解释竞争能力总变异的 63%, 高度、冠幅、叶形可以解释剩余变异的大部分 (Connie & Patti, 1988; 杜峰等, 2004)。对水稻与 2 种杂草 (水田稗 *Echinochloa oryzoides*、水苋菜属 *Ammannia* sp.) 的竞争实验表明, 植物对光的竞争依赖于生长速率、叶子的垂直分布、茎面积及其消光系数 (Caton *et al.*, 1999)。此外, 表型可塑性强的个体具有明显竞争优势 (Callaway *et al.*, 2003), 如在较低营养水平条件下, 短尾灯心草 (*Juncus gerardi*) 能分配较多的生物量到根部吸收营养而具有较强竞争优势 (Brewer *et al.*, 1997)。

一般而言, 植物耐受性与竞争力之间存在权衡关系 (Pennings *et al.*, 2005; Liancourt *et al.*, 2005), 如在低盐环境中, 强耐盐性的物种竞争力反而较差 (Egan & Ungar 2001)。也有研究表明, 湿地植物对胁迫环境的耐受性与其竞争能力在特定环境条件下

呈正相关,如水淹时耐淹植物(如野稗 *Echinochloa crusgali*、芦苇 *Phragmites australis*、香蒲 *Typha orientalis* 等)比不耐淹植物碱茅(*Puccinellia hinampoensis*)具有竞争优势(王正文等,2002)。因此,有关植物耐受性与竞争力的关系尚无定论,仍需进一步的研究。

1.2.2 胁迫程度与资源水平 在很多湿地系统中,水位的年际变化不仅使湿地植物遭受洪水的胁迫,有时也会受到干旱的影响(McMahon & Finlayson, 2003)。湿地的重要特征之一就是季节性或常年处于浅水状态(安娜等,2008),这使得水位成为影响湿地生态系统中植物竞争能力最基本、最重要的环境因子。试验表明,在非淹水处理下,海滨碱茅(*Puccinellia maritima*)和大米草(*Spartina anglica*)间竞争激烈,随着水位的增加(半淹、全淹),竞争强度降低或不存在竞争关系(Huckle *et al.*, 2000)。可见,湿地植物竞争强度与水文环境密切相关,在水分适宜的条件下,竞争非常激烈,但随淹水深度的增加竞争强度会明显减弱。

此外,与生长在不受干扰、养分丰富区域的海滨植物(如莎草科植物 *Dulichium arundinaceum*)相比,生长在易受干扰、养分贫乏区域的海滨植物(如谷精草科植物 *Eriocaulon septangulare*)的竞争能力相对较弱(Wilson & Keddy, 1986)。同样,Twolan-Strutt和Keddy(1996)研究发现,与贫瘠沙地相比,当千屈菜(*Lythrum salicaria*)、苔草(*Carex crinita*)生长在肥沃海湾时竞争能力明显增强。可见,湿地植物竞争力与土壤营养水平密切相关,高营养比低营养环境下植物间更易于发生竞争。

2 湿地植物间促进作用

2.1 促进作用概述

促进作用可以被简单地定义为任何存在于两个或两个以上植物之间,直接或间接地促进其中一个植物的生长繁殖,而不会抑制其他任何一个植物生长繁殖的植物间关系(Bertness & Leonard, 1997)。在湿地生态系统中,促进作用是普遍存在的(Stoll & Weiner, 2000),且易于在严重胁迫的环境下发生。

2.2 湿地植物间促进作用形成机理

促进作用主要有直接和间接两种,直接促进是通过生物学或非生物学途径改善物种生存繁殖的基质特性、胁迫环境条件或增加资源的可利用性而发

生的,间接促进是通过排除潜在竞争者,引入其他有益有机体(土壤微生物、菌根、传粉者等),或提供保护以免受食草动物取食而形成的(Callaway, 1995)。湿地植物间促进作用的产生往往与物种特有的生物学特性相关。

2.2.1 改善光环境而促进幼小植株的生存发展 密集植被层的遮荫作用能减少湿地土壤水分的蒸发,维持土壤中较低的盐度,从而提高幼苗的存活率并促进其生长繁殖(Bertness & Hacker, 1994; Bertness & Yeh, 1994; Hacker & Bertness, 1999)。如湿地株龄较高灌木依瓦菊(*Iva frutescens*)因遮荫降低土壤盐度,从而促进短尾灯心草的生长和存活(Bertness & Hacker, 1994; Bertness & Yeh, 1994)。

2.2.2 改善湿地缺氧环境而促进其他不耐淹植物的存活 在湿地淹水环境下,耐淹植物能形成密集的根系统,从而提供一个土壤-根-大气界面,这个界面能通过根系的放射状氧损失使更多的氧气扩散到土壤中(Mainiero & Kazda, 2004; Xie *et al.*, 2008),有利于提高土壤氧浓度、降解厌氧环境中产生的有毒物质,促进不耐淹植物的生存和繁殖。研究表明,灰株苔草(*Carex rostrata*)存在时土壤氧气含量为56.0%,而无植物培养的对照仅为26.6%(Mainiero & Kazda, 2004)。短尾灯心草(Bertness & Hacker, 1994; Hacker & Bertness, 1999)、海岸米草(*Spartina maritima*)(Castellanos *et al.*, 1994)、针茅灯心草(*Juncus roemerianus*)(Pennings *et al.*, 2005)都能提高其根区的氧化还原电位而促进周围共存植物的生长。此外,具有发达气体传输系统的宽叶香蒲(*Typha latifolia*)的存在能使基质溶解氧含量比对照增加4倍多,从而使与其一起生长的其他通气组织欠发达的湿地植物(柳属植物 *Salix exigua*、勿忘我属植物 *Myosotis laxa*)的存活和长势都比单独生长时好(Callaway & King, 1996)。

2.2.3 提供适宜定居的基质环境 在胁迫条件下为其他物种提供适宜定居的基质环境也是促进作用产生的重要原因之一。多年生植物冠层和不完全分解的植物残体均能改善基质理化特性,促进其他植物生长(Callaway, 1995),且分解不完全的植物残体形成的沉积物也为较不耐淹的植物提供适于定居的生境(Bertness, 1988)。在冬季洪水泛滥期,苔草(*Carex nudata*)群落能为其他植物提供稳定的基质,从而减少其他物种(如斑点猴面花(*Mimulus guttatus*)、红冠猿猴花(*M. cardinalis*)、灯心草属植物

(*Juncus covillei*)、蛇苔(*Conocephalum conicum*)等)的死亡率,并在生长季节分别保护斑点猴面花和北美火烧兰(*Epipactis gigantea*)免受昆虫幼虫和鹿的取食(Levine 2000)。

3 湿地植物间竞争与促进关系的转变

3.1 竞争与促进作用转变的理论

物种间互作的类型、强度与其所处的环境条件间存在着密切的关联,可能依赖于环境发生方向上的逆转或强度上的变化(Crain 2008)。Bertness 和 Callaway(1994)提出的胁迫梯度假说(stress gradient hypothesis, SGH)对影响植物间关系转变的规律进行了深刻的阐述。该假说认为,植物间的竞争和促进作用在一定程度上取决于植物所处外界环境的压力强度。在外界环境压力较小时,植物间关系多为竞争作用,但随着环境压力的增加,竞争作用便会减弱而促进作用则相应增强。当环境压力增加到一定程度时,植物间的关系便会从竞争转变为促进作用。因此,当植物所处环境胁迫强度较高时,促进作用在维持植物群落的结构和功能方面可能更为重要,这是因为相对于某一株植物个体,其周围的同种或异种植物可以起到缓冲作用而减少环境胁迫带来的伤害。

近年来,很多生态学家在不同尺度和不同类型的湿地生态系统对该假说进行了验证,并在一定程度上得到了认可(Bertness & Yeh, 1994; Bertness & Hacker, 1994; Huckle *et al.*, 2000; Bertness & Ewanchuk, 2002),但 Pennings 等(2003)在盐沼湿地中的研究结论不支持 SGH 假说。

3.2 影响湿地植物间竞争与促进作用转变的主要环境因子

3.2.1 水位 对三江平原淡水沼泽植物毛果苔草(*C. lasiocapa*)、小叶章(*Deyeuxia angustifolia*)、狭叶甜茅(*Glyceria spiculosa*)之间关系随水位胁迫变化的研究表明,在 0 cm 水位条件下,目标植物(毛果苔草、小叶章)单独生长时积累了较多的生物量,相邻植物(狭叶甜茅)的存在抑制了目标植物的生长,植物间关系是竞争作用。当水位增加到 40 cm 时,相邻植物的存在却促进了目标植物的生物量积累,植物间关系表现为促进作用(罗文泊, 2008)。可见,该研究支持了 SGH 假说,即随着水位的增加,植物间关系从竞争转变为促进作用。

3.2.2 温度 湿地生态系统中,温度变化明显影响

了湿地植物间关系的转变,但转变的方向存在不确定性,可能与试验研究的环境和尺度有关。在温室试验环境条件下,低温(11 °C ~ 12 °C)时勿忘我属植物明显受益于一起生长的宽叶香蒲对土壤的氧化作用,当土壤温度(18 °C ~ 20 °C)较高时,可能因为微生物和根系呼吸作用的增强,香蒲对土壤的氧化作用明显减弱。2 植物间的关系由促进作用转变成了对光和营养资源的竞争(Callaway & King, 1996)。对大范围内变化的气候条件而言, Pennings & Bertness(1999)假设认为,盐生湿地植物间的促进作用会随着气候变暖而增加。这个假设得到了 Bertness 和 Ewanchuk(2002)在新英格兰盐生湿地的实验支持,即在较热的科德角(Cape Cod)南部,植物间的互作更易于发生促进作用,而在较冷的北部则易于发生竞争作用,但同时指出,由于种间互作对气候变化的敏感性是高度可变的,想要预言整个群落对气候变化的响应是很困难的,即使在相对简单、研究基础较好的系统中也是如此。

3.2.3 盐度 在盐生湿地,盐度胁迫的降低能使植物间的关系从促进向竞争发生转变,如通过浇水降低土壤盐度的方式,能减轻盐草(*Distichlis spicata*)、狐米草(*Spartina patens*)对短尾灯心草的促进作用(Bertness & Shumway, 1993)。其他研究也得出了相似的结论(Bertness & Hacker, 1994; Bertness & Yeh, 1994; Shumway & Bertness, 1994)。

3.2.4 生物因子 草食动物、真菌、寄生植物等能优先啃食或感染优势物种而促进那些罕见或受抑制物种的生长繁殖,从而使植物间关系发生转变(Callaway, 1997; Callaway & Pennings, 1998)。在竞争和胁迫环境中,草食动物对植物间关系的影响是最大的(Rand, 2005)。菌根真菌能与植物地下部分相连接进行营养和碳的交换,并相互感染导致优势物种生物量下降,即通过促进次级竞争者或间接转移竞争者间的资源而改变甚至扭转两个物种竞争结果(Callaway, 1997)。此外,寄生植物高度的寄主专一性,同样具有促进群落中非寄主植物生长繁殖的潜能(Callaway, 1998),如 Pennings & Callaway(1996)在加州盐生湿地中发现,寄生植物菟丝子(*Cuscuta salina*)通过优先寄生和控制湿地优势种(盐角草属植物 *Salicornia virginica*),从而间接促进 2 种相对罕见物种(紫草科植物 *Limonium californi-*

cum、瓣鳞花科植物 *Frankenia salina*)的生存。

4 展 望

4.1 在多种湿地类型开展研究验证 SGH 假说以获得普遍性结论

目前,国内外学者对湿地植物间关系的研究多集中于滨海盐生湿地,类型比较单一,而对淡水湿地、河口湿地等关注较少。对西伯利亚沿一定降水梯度分布的干旱-半干旱系统植物的研究发现,植物间关系会随着环境的改变,从竞争转变为促进又再回复到竞争,即在极端优越和极端恶劣的环境条件下,均以竞争作用为主(Maestre & Cortina, 2004)。可见,SGH 假说的普遍性有必要在更多、更广泛的湿地生态系统中进行验证。

4.2 湿地植物间关系转变的生物学机制

沿着环境胁迫梯度,竞争和促进关系的转变可能随着互作物种的生活史、密度等生物学特性而发生变化(Callaway & Walker, 1997),但湿地植物间互作与这些生物学特性间的关系尚缺乏充分的阐述和例证。此外,许多湿地植物在经历干旱和洪水两种胁迫后,能够通过生活史、形态学等方面的调节来达到适应的目的(罗文泊等, 2007),但由于物种间生物学特性存在差异,对植物间关系的影响也不尽相同。因此,加强胁迫环境下植物生物学及其与植物间互作方式的的关系的研究,有利于对湿地植物间互作的结果做出合理的解释。

4.3 湿地植物间关系转变的时间效应

种间互作方式和强度随时间推移而发生变化是非常普遍的(Callaway, 1997),具有明显的季节效应(Buttery *et al.*, 1965)。一般植物间关系的研究都是在胁迫频率相对均一条件下进行的且时间相对较短,缺乏长时间的或非均一频率下的互作转变研究(Kikvidze *et al.*, 2006)。然而,胁迫频率不均一性是自然界的普遍规律,即在植物一生中,气候条件有季节性变化,在同一天中,同种个体间的互作也可能在竞争和促进间发生转变(Kikvidze, 1996)。当前,植物间关系转变的时间效应及其发生机制尚缺乏有力的论证,有必要进一步研究。

4.4 探索新的研究方法 探明湿地植物间关系的本质

由于共享同样的基本资源,相邻植物的负效应常常比正效应更重要(Stoll & Weiner, 2000),但自

然界中,负效应和正效应往往是共存的。如,与生长于多年生植物冠层下的盐角草(*Salicornia europaea*)相比,植株单独生长时的生物量和结实率都有所增加,但易受到昆虫的啃食(Ellison, 1987)。此外,促进作用也可能和资源竞争或化感作用、干扰等其他互作关系同时发生。因此,通过研究方法的创新,把竞争、促进、干扰等分别独立出来研究,可能更易于探明湿地植物间关系发生的本质。

参考文献

- 安娜,高乃云,刘长娥. 2008. 中国湿地的退化原因、评价及保护. 生态学杂志, **27**(5): 821-828.
- 杜峰,梁宗锁,胡莉娟. 2004. 植物竞争研究综述. 生态学杂志, **23**(4): 157-163.
- 郭雪莲,吕宪国,郝敏. 2007. 植物在湿地养分循环中的作用. 生态学杂志, **26**(10): 1628-1633.
- 姜汉侨,段昌群,杨树华,等. 2004. 植物生态学. 北京:高等教育出版社.
- 李博,陈家宽,沃金森 AR. 1998. 植物竞争研究进展. 植物学通报, **15**(4): 18-29.
- 罗文泊. 2008. 三江平原沼泽植物带状分布格局的成因(博士学位论文). 长春:中国科学院东北地理与农业生态研究所.
- 罗文泊,宋凤斌,谢永宏. 2007. 洪水条件下湿地植物的生存策略. 生态学杂志, **26**(9): 1478-1485.
- 王正文,邢福,祝廷成,等. 2002. 松嫩平原羊草草地植物功能群组成及多样性特征对水淹干扰的响应. 植物生态学报, **26**(6): 708-716.
- Bertness MD. 1988. Peat accumulation and the success of marsh plants. *Ecology*, **69**: 703-713.
- Bertness MD, Callaway RM. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*, **9**: 191-193.
- Bertness MD, Ewanchuk PJ. 2002. Latitudinal and climate-driven variation in the strength and nature of biological interactions in New England salt marshes. *Oecologia*, **132**: 392-401.
- Bertness MD, Hacker SD. 1994. Physical stress and positive associations among marsh plants. *The American Naturalist*, **144**: 363-372.
- Bertness MD, Leonard GH. 1997. The role of positive interactions in communities: Lessons from intertidal habitats. *Ecology*, **78**: 1976-1989.
- Bertness MD, Shumway SW. 1993. Competition and facilitation in marsh plants. *The American Naturalist*, **142**: 718-724.
- Bertness MD, Wikler K, Chatkupt T. 1992. Flood tolerance and the distribution of *Iva frutescens* across New England salt marshes. *Oecologia*, **91**: 171-178.

- Bertness MD , Yeh SM. 1994. Cooperative and competitive interactions in the recruitment of marsh elders. *Ecology* , **75** : 2416–2429.
- Brewer JS , Levine JM , Bertness MD. 1997. Effects of biomass removal and elevation on species richness in a New England salt marsh. *Oikos* , **80** : 333–341.
- Brooker RW. 2006. Plant-plant interactions and environmental change. *New Phytologist* , **171** : 271–284.
- Brooker RW , Maestre FT , Callaway RM , et al. 2007. Facilitation in plant communities : The past , the present , and the future. *Journal of Ecology* , **96** : 18–34.
- Bruno JF , Stachowicz JJ , Bertness MD. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* , **18** : 119–125.
- Buttery BR , Williams WT , Lambert JM. 1965. Competition between *Glyceria maxima* and *Phragmites communis* in the region of Surlingham Broad. II . The fen gradient. *Journal of Ecology* , **53** : 183–195.
- Callaway RM. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* , **61** : 306–349.
- Callaway RM. 1997. Positive interactions in plant communities and the individualistic-continuum concept. *Oecologia* , **112** : 143–149.
- Callaway RM. 1998. Are positive interactions species-specific. *Oikos* , **82** : 202–207.
- Callaway RM , King L. 1996. Temperature-driven variation in substrate oxygenation and the balance of competition and facilitation. *Ecology* , **77** : 1189–1195.
- Callaway RM , Pennings SC. 1998. Impact of a parasitic plant on the zonation of two salt marsh perennials. *Oecologia* , **114** : 100–105.
- Callaway RM , Pennings SC , Richards CL. 2003. Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology* , **84** : 1115–1128.
- Callaway RM , Walker LR. 1997. Competition and facilitation : A synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* , **78** : 1958–1965.
- Castellanos EM , Figueroa ME , Davy AJ. 1994. Nucleation and facilitation in saltmarsh succession : Interactions between *Spartina maritima* and *Arthrocnemum perenne*. *Journal of Ecology* , **82** : 239–248.
- Caton BP , Foin TC , Hill JE. 1999. A plant growth model for integrated weed management in direct-seeded rice. II . Interspecific competition of light. *Field Crops Research* , **63** : 47–61.
- Connie LG , Patti AK. 1988. A comparative approach to predicting competitive ability from plant traits. *Nature* , **334** : 242–243.
- Crain CM. 2008. Interactions between marsh plant species vary in direction and strength depending on environmental and consumer context. *Journal of Ecology* , **96** : 166–173.
- Deborah G , Ariel N. 1997. On the relative importance of competition on unproductive environments. *Journal of Ecology* , **85** : 409–418.
- Egan TP , Ungar IA. 2001. Competition between *Salicornia europaea* and *Atriplex prostrata* (Chenopodiaceae) along an experimental salinity gradient. *Wetlands Ecology and Management* , **9** : 457–461.
- Ellison AM. 1987. Effects of competition , disturbance , and herbivory on *Salicornia europaea*. *Ecology* , **68** : 576–586.
- Grime JP. 1979. Plant strategies and vegetation processes. Chichester , UK : John Wiley and Sons.
- Hacker SD , Bertness MD. 1999. Experimental evidence for factors maintaining plant species diversity in a New England salt marsh. *Ecology* , **80** : 2064–2073.
- Hacker SD , Gaines SD. 1997. Some implications of direct positive interactions for community species diversity. *Ecology* , **78** : 1990–2003.
- Holmgren M , Scheffer M , Huston MA. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* , **78** : 1966–1975.
- Huckle JM , Potter JA , Marrs RH. 2000. Influence of environmental factors on the growth and interactions between salt marsh plants : Effects of salinity , sediment and waterlogging. *Journal of Ecology* , **88** : 492–505.
- Keddy PA. 1990. Competitive hierarchies and centrifugal organization in plant communities// Grace JB , Tilman D , eds. Perspective on Plant Competition. New York : Academic Press : 265–290.
- Kikvidze Z. 1996. Neighbour interactions and stability in subalpine meadow communities. *Journal of Vegetation Science* , **7** : 41–44.
- Kikvidze Z , Khetsuriani L , Kikodze D , et al. 2006. Seasonal shifts in competition and facilitation in subalpine plant communities of the central Caucasus. *Journal of Vegetation Science* , **17** : 77–82.
- Kropff MJ , van Laar HH. 1993. Modelling crop-weed interactions. Oxon : CAB International.
- Levine JM. 2000. Complex interactions in a streamside plant community. *Ecology* , **81** : 3431–3444.
- Liancourt P , Callaway RM , Michalet R. 2005. Stress tolerance and competitive-response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology* , **86** : 1611–1618.
- Maestre FT , Cortina J. 2004. Do positive interactions increase with abiotic stress ? A test from semi-arid steppe. *Proceedings of the Royal Society of London B Supplement* , **271** : S331–S333.
- Mainiero R , Kazda M. 2004. Effects of *Carex rostrata* on soil

- oxygen in relation to soil moisture. *Plant and Soil* , **270** : 311–320.
- McMahon TA , Finlayson BL. 2003. Droughts and anti-droughts : The low flow hydrology of Australian rivers. *Freshwater Biology* , **48** : 1147–1160.
- Pennings SC , Bertness MD. 1999. Using latitudinal variation to examine effects of climate on coastal salt marsh pattern and process. *Current Topics in Wetland Biogeochemistry* , **3** : 100–111.
- Pennings SC , Callaway RM. 1992. Salt marsh plant zonation : The relative importance of competition and physical factors. *Ecology* , **73** : 681–690.
- Pennings SC , Callaway RM. 1996. Impact of a parasitic plant on the structure and dynamics of salt marsh vegetation. *Ecology* , **77** : 1410–1419.
- Pennings SC , Grant MB , Bertness MD. 2005. Plant zonation in low-latitude salt marshes : Disentangling the roles of flooding , salinity and competition. *Journal of Ecology* , **93** : 159–167.
- Pennings SC , Selig ER , Houser LT , *et al.* 2003. Geographic variation in positive and negative interactions among salt marsh plants. *Ecology* , **84** : 1527–1538.
- Rand TA. 2005. Competition , facilitation , and compensation for insect herbivory in an annual salt marsh forb. *Ecology* , **85** : 2046–2052.
- Scheffer M , van Nes EH. 2006. Self-organized similarity , the evolutionary emergence of groups of similar species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* , **103** : 6230–6235.
- Shumway SW , Bertness MD. 1994. Patch size effects on marsh plant secondary succession mechanisms. *Ecology* , **75** : 564–568.
- Stoll P , Weiner J. 2000. A neighborhood view of interactions among individual plants// Dieckmann U , Law R , Metz JAJ , eds. *The Geometry of Ecological Interactions : Simplifying Spatial Complexity* Cambridge : Cambridge University Press : 11–27.
- Tilman D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton , NJ : Princeton University Press.
- Tilman D. 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton , NJ : Princeton University Press.
- Twolan-Strutt L , Keddy PA. 1996. Above- and belowground competition intensity in two contrasting wetland plant communities. *Ecology* , **77** : 259–270.
- Vellend M. 2008. Effects of diversity on diversity : Consequences of competition and facilitation. *Oikos* , **117** : 1075–1085.
- Whittaker RH. 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biological Review* , **47** : 207–264.
- Wilson SD , Keddy PA. 1986. Species competitive ability and position along a natural stress/disturbance gradient. *Ecology* , **67** : 1236–1242.
- Xie YH , Luo WB , Wang KL , *et al.* 2008. Root growth dynamics of *Deyeuxia angustifolia* seedlings in response to water level. *Aquatic Botany* , **89** : 292–296.
-
- 作者简介 秦先燕 ,女 ,1979 年生 ,硕士研究生。从事湿地植物生态学研究。E-mail : qxy0929@ gmail. com
- 责任编辑 魏中青
-