

植物竞争及在杂草科学中的应用*

胡冀宁 孙 备 李建东 王国骄 燕雪飞

摘 要 竞争是塑造植物体形态和生活史的动力因素之一。植物竞争即植物之间任何直接或间接的负相互作用,只要植物共享某种资源就存在大小程度不一的竞争。从竞争的概念与种类、竞争的理论系统及在杂草科学中的应用三个方面描述竞争的本质特征。通过杂草与作物竞争的特征,对杂草进行适时防治,为更有效防治恶性杂草奠定理论基础。竞争的理论在生产中具有指导意义。

关键词 竞争;竞争理论;杂草科学;恶性杂草

竞争是塑造植物体形态和生活史的主要动力之一^[1],也是决定群落组成、结构与动态的重要因素。植物竞争发现于农业中,许多研究工作在农业环境,尤其是作物和杂草中完成。随着竞争理论、研究和分析方法的逐步建立,今后在杂草科学中会得到更为广泛的应用。本文从竞争的理论、竞争的研究方法、竞争理论在杂草科学中的应用三个方面对植物竞争做扼要介绍。

1 竞争的概念与种类

自然界中竞争的形式多种多样,由于其复杂性,许多学者从竞争的各个方面研究给出不尽相同的定义。植物竞争可以直接定义为,植物之间任何直接或间接的负相互作用。只要植物共享某种资源就会存在大小程度不一的竞争,从生态学角度看,只要生态位相近甚至发生重叠,竞争就存在。

1.1 狭义竞争与广义竞争

竞争的概念有狭义和广义之分。狭义竞争是两个以上有机体在所需的环境资源或空间相对不足的情况下所发生的相互关系^[1]。此定义指出竞争的原因是共享资源有限的同时也是植物互相对资源吸收与利用的效应,从而引起对资源波动的响应与反应,强调了资源间接调节的过程。

广义竞争是指两个生物争夺同一对象而产生的

对抗作用。相邻植物通过对地上(光、热)和地下资源(水分、矿质营养)的争夺,在满足自身生长所需的同时藉此限制其他个体获得资源的能力,也是植物对资源和空间竞争的适应性进化结果。

1.2 种内竞争与种间竞争

从竞争作用的对象来看,竞争可以发生在同种植物的不同个体之间,即种内竞争;也可以发生在不同植物之间,即种间竞争。

种内竞争又可划分为争夺竞争和分摊竞争两种类型。争夺竞争是当种群数量小于环境所能容纳的最大量(T)时,物种内个体都能获得足够的资源,不会导致个体的死亡;而当种群数量超过 T 时,竞争胜利者获得相对充足的资源,而失败者则因不能得到足够的资源而死亡。分摊竞争是当种群数量未超过 T 时,种群竞争的死亡率为零;而当种群数量超过 T 时,所有个体都不能获得足够的资源,从而导致种群全部死亡^[2]。

种间竞争是指两种或更多种生物共同利用同一资源而产生的相互竞争作用。分为资源利用性竞争和相互干涉性竞争。在资源利用性竞争中,两种生物之间没有直接干涉,只有因资源总量减少而产生的对竞争对手的存活、生殖和生长的间接影响^[3]。而植物的化感作用属于相互干涉性竞争。

通常任何一个植物群落中,都存在不同的种间竞争形式,但也可能产生种内竞争。如果植物种群之间的竞争很强烈,这些植物种群内部的竞争(种内竞争)则较弱;如果植物种群内部个体之间的竞争很强烈,那么种群之间的竞争则相对较弱。

1.3 其他类型的竞争

从竞争的性质和结果来看,竞争还可以分为表现(apparent)竞争、分摊(scramble)、争夺(contest)和干扰(interference)等^[4]。表现竞争是外界因素如草食动物对种的正负效应通过其他种调节的过程;分摊是竞争力相当条件下植物获得相同的资源量;争夺是有些植物资源获取效率高,获得了足够的资源量从而限制了其他植物对共享资源的获得;干扰是一种资源仅对某些植物有负效应而导致了偏害共生,其中化感

胡冀宁,在读硕士,沈阳农业大学农学院生态学专业,110161,沈阳

E-mail: hujing2008@163.com

李建东(通讯作者),孙备,王国骄,燕雪飞,通讯地址同第1作者

* 本课题为辽宁省教育厅科学研究计划资助项目 05L396

收稿日期: 2007-01-23 修回日期: 2007-03-05

作用也叫做干扰竞争^[1]。

2 竞争的理论系统

2.1 竞争的传统理论

关于竞争理论,目前尚无完整的理论系统,但是Grime的最大生长率理论和Tilman的最小资源需求理论比较有影响意义^[5-7]。Grime从植物的性状和竞争影响角度出发,认为竞争成功主要是资源捕获能力的反映,与竞争能力正相关的关键特征之一是相对生长率,竞争优胜者将是具有最大营养组织生长率(即最大的资源捕获潜力)的物种。Tilman则从种群性状和竞争反应角度出发,将竞争成功与否定义为利用资源至一个较低的水平,并能忍受这种低水平资源的能力,认为具有最小资源要求的物种将是竞争的成功者^[11]。从理论本身看,两种理论存在很多冲突之处,但在探讨植物性状和竞争能力的关系以及物种如何相互作用以获得有限资源方面均有明显的一致性。

为了对这些问题进行更普遍的理论解释,Deborah等提出资源动态两阶段假说^[8]。植物对资源竞争主要发生在地下,其中土壤水分因其移动性强、消耗快,因此对地下水资源发生竞争的可能性与范围较大^[9]。根据资源动态两阶段说,个体在资源的正波动期迅速抢先利用土壤资源的能力,决定了在资源正波动期对其他植物的竞争抑制和不被其他植物抑制的能力。植物的资源利用特性在不同的生长期也有所不同,因此,竞争效应对个体生长、繁殖和存活的影响也是一个动态的过程^[10]。对植物生长而言,重要的不是资源总量,而是资源可利用浓度或强度,资源浓度过大也会抑制植物生长,而改变竞争格局。竞争能力取决于植物维持资源吸收与消耗间平衡的能力。

2.2 竞争的生态学理论

竞争的生态学理论可以从种内和种间两方面阐述。在种内竞争方面,作为构件生物的植物,具有集群和密度效应的特征。其中较重要的理论是最后产量恒值法则和3/2自疏法则。前者是指当一个种群的密度增加到一定范围时,如果再增加密度,最后的产量总是基本相同的。后者表明随着播种密度的提高,由于竞争会导致一些植株死亡,产生所谓的自疏现象,其自疏的比值一般约为3/2^[11]。

在种间竞争方面,较有代表性的理论有高斯假说,即在一个稳定的环境中,两个以上受资源限制的,并具有相同利用资源的种,不能长期共存。Odum等在此基础上提出了竞争排斥原理,即具有相同生态位

的不同物种,在同一生境中不能长期共存^[12]。生态位狭的物种,其激烈的种内竞争将促使其扩展资源利用范围,进而导致两物种的生态位靠近,重叠增加,种间竞争加剧。另一方面,生态位越接近,重叠越多,种间竞争越激烈,将导致某一物种灭绝,或者通过生态位分化而得以共存。因此,种内竞争促使两物种的生态位接近,种间竞争又促使两物种生态位的分离^[13]。

3 竞争在农业生产与杂草科学中的应用

杂草是农业生产中的重要问题之一,是影响农业产量的直接因素。我国农田草害面积约为0.43亿 hm^2 ,严重受害面积约0.1亿 hm^2 ,每年因草害损失粮食1750万吨^[14]。世界每年因杂草危害造成的农作物减产达9.7%,产量损失达2000亿kg。据中国农业年鉴1996年的统计显示,中国因草害年损失农产品近40亿kg,通过杂草防治挽回约90亿kg^[15]。

杂草作为农田生态系统的一员,既有其有害的一面,也有其有利的一面。维持田间一定数量的杂草,有利于农田生态系统的稳定,有时杂草还可起到防止水土流失的作用。然而杂草发展到对作物产生危害时,就必须给予控制。现在对于杂草的研究不仅仅关注于对作物有什么影响,而是科学地预测影响程度,从而预测其经济影响以及通过生物途径来减轻杂草的危害。

3.1 杂草与作物竞争的特征

杂草与作物的竞争集中在光照、水分和营养物质三个方面,通过影响作物的叶面积、干物质积累等指标,最终表现在产量性状指标而导致作物减产。杂草与作物间的化感作用也是竞争的表现之一,最终影响产量。

杂草与作物竞争的特征表现在以下三个方面:①当田间杂草密度为0时,不存在杂草与作物竞争,此时作物的产量为最大产量,损失率为0;②当田间存在杂草与作物竞争时,不论杂草密度有多大,作物产量的损失率在0~100%之间;③当杂草密度很小时,表现为单株杂草对作物的危害力增大,此时作物产量损失率随杂草密度增加而成幂函数上升。当杂草密度增大到一定程度时,杂草种内出现竞争,单株杂草对作物的危害力随之降低,此时,随着杂草密度的增加,作物产量损失率减速增加,作物产量损失率与杂草密度呈曲线关系^[16]。

3.2 杂草与作物竞争的临界期与经济阈值

杂草与作物的竞争存在着临界期,即作物对杂草

竞争敏感的时期。在作物幼苗生长的初期, 杂草竞争作用微弱, 是不易造成作物产量明显损失的苗草共生期。随着时间的推移, 竞争作用逐渐增强, 当杂草生长存留对作物产量的损失和无草状态下作物产量增加量相等时的天数, 即为杂草竞争的临界期。一般情况下, 杂草竞争临界期在作物出苗后 1~2 周到作物封垄期间, 约占作物全生育期的 $1/4^{[17]}$ 。

大田中存在杂草并非只对作物有害, 只有当作物因杂草而产生的减产损失率高于杂草防治成本和杂草所提供的生态益处的总和时, 除草才显得必要^[18]。杂草危害经济阈值是指作物增收效益与防除费用相等时的草害状况。杂草防除阈值是指杂草造成的损失等于其产生价值时所处的草害水平。只有当杂草的防治费用小于或等于防治而获得的效益时, 杂草防治才有良好的经济效益。经济阈值因环境因素、密度、种类、群落结构等不同。

竞争的临界期与经济阈值相联系, 在杂草防治中具有重要的实践指导意义。临界期的不同导致了经济阈值的差异, 从而划分了杂草的主要与次要群落, 确定了不同杂草的适时防治时间, 为有效的防治杂草提供理论根据, 也是研究杂草与作物竞争理论的重点之一。

3.3 主要作物与杂草竞争的研究

3.3.1 水稻 水稻为我国的第一大粮食作物, 据 2003 年统计, 水稻种植面积达 2 820 万 hm^2 , 其中, 受杂草危害面积约超过 300 万 hm^2 , 在水稻收获时仍有 75% 的稻田受到不同程度杂草的危害^[19]。水稻田杂草种类繁多, 不同地区杂草种类与优势种不尽相同。

水稻与杂草之间的关系表现在两个方面, 一是相互为获取水分、营养、光照等的竞争作用; 另一个是相互分泌某些化学物质而促进或抑制种子萌发、苗与根的生长的化感作用^[20]。竞争作用重在研究杂草优势种群和确定竞争临界期, 为防除杂草提供可靠依据。杂草在分泌化感物质抑制水稻生长的同时也受到水稻化感物质的影响。不同品种水稻对稗草的影响作用不同^[21]。

柏连阳等^[20]提出杂草与水稻竞争导致产量严重降低。当水稻夹菟稗达 100% 时, 可使水稻分蘖和产量降低 50% 左右, 并对加里福尼亚稻田水菟菜与水稻竞争作用进行研究, 得出当水菟菜密度达 67 株 m^2 和 110 株 m^2 时, 可使水稻分别减产 31% 和 67%。

3.3.2 小麦 小麦是我国重要的粮食作物, 据 2003 年统计, 全国播种面积达 2 391 万 hm^2 , 而麦田草害面

积约占播种面积的 38% 以上^[19]。

在小麦生产中, 杂草的普遍发生和危害严重是制约生产的重要因素。因杂草的危害, 小麦减产约 15% 左右, 每年小麦损失 40 亿 kg。麦田主要杂草有 30 多种, 危害最严重的有野燕麦、看麦娘、猪殃殃等。目前, 小麦田使用的除草剂品种主要有: 苯磺隆、2, 4-D 酯等。除草剂的使用虽有成效, 但也使杂草群落发生改变, 一些次要杂草逐渐上升为主要杂草; 同时, 除草剂的普遍性对于那些难防治的杂草效果不明显, 其种类、数量和密度也在逐年增加^[19]。

3.3.3 玉米 据 2003 年统计, 全国玉米播种面积 2 463 万 hm^2 , 是我国的第二大粮食作物。每年玉米草害面积达 667 万 hm^2 , 其中严重危害占 20%^[19]。

一般由于玉米生长期雨水较多, 给人工除草带来困难, 所以玉米田杂草发生种类多, 数量大, 发生期长, 危害严重, 一般使玉米减产 20% ~ 30%, 严重的高达 40% 以上, 成为玉米高产优质的主要障碍。杂草群落结构复杂, 并与玉米田的前茬作物种类密切相关^[22]。通过玉米田间小区试验研究, 提出杂草与玉米的竞争临界期在玉米播后 32 ~ 35 d 其中以玉米播后苗前至播后 15 d 防除杂草, 玉米的增产最为明显^[23]。玉米的产量损失与杂草密度成极显著正相关, 当田间杂草密度超过其生态经济防除阈值 80 ~ 90 株 m^2 时, 必须用除草剂防除, 以控制杂草发生危害。

3.3.4 大豆 杂草危害是大豆减产的主要因素之一, 杂草与大豆的竞争作用不仅使产量降低, 而且严重影响大豆的品质。根据全国农田杂草考察组 1981 ~ 1985 年的调查结果, 全国主要作物受害面积 277.58 万 hm^2 , 其中大豆受害面积 13.3 万 hm^2 , 一般情况下杂草可使大豆减产 10% ~ 20%。

作为中耕作物的大豆, 种植行距较宽, 从出苗到封垄之前, 地面覆盖率很小, 利于杂草的滋生, 可遍及大豆的整个生长季^[24]。在生长过程中, 杂草根系与大豆争水肥, 茎叶遮光进而争夺光照, 造成大豆植株瘦弱、徒长、有机物积累少、鲜重下降。在杂草与大豆的竞争中, 对光的竞争是最主要的竞争形式, 其主要因子是杂草株高和密度, 其中株高是决定因素。杂草与大豆竞争水肥等地下资源, 其竞争能力受根的长度、分布、密度和吸收能力的影响。根系庞大, 入土深, 分布范围广的杂草竞争能力强。

影响杂草与大豆竞争的因素一般还有杂草的种类、密度和相对出土时间等。不同杂草, 或同一杂草

不同密度、不同的出土时间对作物的竞争作用不同,通过计算得出杂草密度与大豆产量损失率之间的定量关系,从而得出生态经济阈值,为杂草防治奠定理论基础。

3.4 恶性杂草的研究

恶性杂草是杂草科学的主要研究对象,恶性杂草约有 20 余种,危害严重。恶性杂草在繁殖、成熟、自然落粒、休眠及生长等生物学特性方面有十分广泛的适应性,且大多为多年生杂草,根茎发达,难以清除。恶性杂草一旦入侵成功,将很快发展成为群落中的优势种,危害群落中其他植物的生存。在农田系统中,恶性杂草的入侵势必带来作物产量的损失,影响作物的品质,造成巨大的经济损失。

近年来,通过对外来生物的研究发现,在外来生物中杂草居首位。其中水葫芦、水花生、飞机草、紫茎泽兰、蔓泽兰和大米草正在我国许多地区大量繁殖和蔓延,已成为恶性杂草难以控制。在辽宁地区最常见的恶性杂草为三裂叶豚草,给农作物生产带来重大影响。豚草吸水吸肥能力和再生能力极强,能混杂在所有旱地作物中生长,特别是玉米、大豆、向日葵、大麻和洋麻等作物中,消耗大量的肥力,导致作物大面积荒芜,以致绝收。试验证明,在玉米地中,发现 30~50 株/m² 豚草,玉米减产 30%~40%,当豚草数量增加到 50~100 株/m² 时,玉米几乎是颗粒无收^[25]。在大豆田中,每行每米有 1.6 株豚草时,大豆产量减少 12%。

除了对其他植物的直接竞争影响作用以外,恶性杂草一般都具有化感作用。它通过向周围环境释放化感物质而影响其他植物的种子萌发,抑制或排斥其他植物的生长发育,从而使自身迅速蔓延生长。有的恶性杂草还是入侵植物的寄主或作为中间寄主而使其他植物受感染,危害植物生长。

竞争是自然界中的普遍现象,只要物种间共享某种资源,竞争或竞争趋势就存在。大多数生态学家经过多年研究在竞争的概念、特性及其影响因素等方面达成了共识,但由于竞争的复杂性尚缺少完善的竞争理论系统。

目前对植物竞争的研究集中于群落学中的种间、种内竞争,而今后的竞争研究应主要集中在假根在底下竞争中的作用和对水资源的竞争以及竞争对全球气候变化的响应等方面。关于竞争理论在杂草科学中的应用,今后重在杂草防治体系的完善,减少除草剂的使用,利用生物防治理论,结合杂草与作物竞争

的临界期和经济阈值确定适当的杂草防治期,以达到杂草防治最大经济效益。在针对恶性杂草的治理方面,根据不同杂草的生物学特性和化感作用的研究,选择适当的替代植物进行生物防治;加强和完善检疫制度体系,从根本上减少有害植物的入侵途径;综合有害杂草的利用手段,加强农业机械、人工防除的力度,建立利用与防治的综合体系。

参考文献

- 1 杜峰,梁宗锁,胡莉娟. 植物竞争研究综述. 生态学杂志, 2004, 23 (4): 157~163
- 2 Tilman D. Resource competition and dynamics of plant communities in *Plant Ecology*, ed. Michael J.C. New York: Blackwell Scientific Publication, 1986, 51~75
- 3 骆世明. 农业生态学. 北京: 中国农业出版社, 2001
- 4 Grace J.R. Tilman D. Perspectives on Plant Competition. London: Academic Press, 1990
- 5 Grime J.P. Plant Strategies and Vegetation Processes. London: Wiley, 1979
- 6 Tilman D. Resource Competition and Community Structure. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1982
- 7 Tilman D. Plant Strategies and the Dynamics and the Structure of Plant Communities. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1988
- 8 Deborah G. Ariel N. On the relative importance of competition on unproductive environments. *Ecol* 1997, 85: 409~418
- 9 Silvertown J. Dodd M.E., McCormay K. et al. Rainfall biomass variation and community composition in the Park Grass experiment. *Ecology*, 1994, 75: 243~437
- 10 Martin R.A., William K.L., Debnar P.P. Intensity of intra and interspecific competition in coexisting shortgrass species. *Ecol* 2001, 89: 40~47
- 11 Tilman D. Resource competition and dynamics of plant communities. In *Plant Ecology*, ed. Michael J.C. New York: Blackwell Scientific Publication, 1986, 51~75
- 12 Odum E.P. 生态学基础. 孙儒泳译, 北京: 高等教育出版社, 1981
- 13 樊江文, 钟华平. 草地植物竞争的研究. 草业学报, 2004, 13(3): 1~8
- 14 杨健源, 杨贤智. 我国杂草科学的研究与应用进展. 广东农业科学, 1998, (5): 26~29
- 15 强胜主编. 杂草学. 北京: 中国农业出版社, 2001
- 16 金开正. 杂草对作物产量损失预测的复合函数模型. 农业网络信息, 2006, (5): 50~51
- 17 李孙荣. 夏大豆田稗草的生态经济阈值模型的研究. 杂草学报, 1987: 11~15
- 18 李永丰, 姜群峰等. 江苏省小麦田间杂草的生态经济防治阈值. 江苏农业学报, 2001, 17(4): 219~222
- 19 贾富勤, 张佳. 三大作物田杂草防除现状与对策. 安徽农业, 2004, (9): 65
- 20 柏连阳, 罗宽. 水稻与杂草相互竞争和化感作用. 杂草科学, 2000, (1): 6~8
- 21 Chung I.M., Ahn J.K. et al. Assessment of allelopathic potentiality and identification of allelopathic compounds on Korean local rice varieties. *Korean J. Crop Sci* 2000, 45(1): 44~49
- 22 丁祖军, 张洪进, 张夕林等. 玉米田杂草发生规律、经济防除阈值及竞争临界期研究. 杂草科学, 2003, (2): 15~17
- 23 张夕林, 张洪进, 季永进等. 玉米田杂草生态经济防除阈值及竞争临界期研究. 植物保护与推广, 2000, 20(2): 26~28
- 24 张丽, 张秀梅, 姜慧琴. 大豆生产田杂草防除及存在的问题. 杂粮作物, 2003, 23(1): 49~51
- 25 张葵. 恶性杂草—豚草. 生物学通报, 2006, 41(2): 25~26