

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201704038

引文格式: 柏祥, 古小治. 不同水分条件下混种密度对芦苇和反枝苋种间竞争的影响 [J]. 广西植物, 2018, 38(3):332–340

BAI X, GU XZ. Effects of planting density on interspecific competition between *Phragmites australis* and *Amaranthus retroflexus* under different water conditions [J]. *Guihaia*, 2018, 38(3):332–340

不同水分条件下混种密度对芦苇和反枝苋种间竞争的影响

柏 祥¹, 古小治^{2*}

(1. 河北环境工程学院 生态学系, 河北 秦皇岛 066102; 2. 中国科学院南京地理与湖泊研究所 湖泊与环境国家重点实验室, 南京 210008)

摘 要: 与本地植物的种间竞争是影响外来植物能否成功入侵的关键因素之一, 该研究通过受控模拟试验研究了本地植物芦苇 (*Phragmites australis*) 和外来入侵植物反枝苋 (*Amaranthus retroflexus*) 在淹水和干旱两种水分条件下混种密度 (6 : 2, 4 : 4 和 2 : 6) 对其种间竞争的影响。结果表明: (1) 芦苇和反枝苋的相对产量与相对产量总和均小于 1, 即两种植物存在种间竞争。(2) 种间竞争使芦苇和反枝苋的生长均受到了不同程度的抑制, 表现在两者的株高和生物量均随着竞争者密度的增加而降低。(3) 植株地上部分和地下部分的氮浓度表现出与株高和生物量相同的趋势, 且在不同水分条件下存在差异。(4) 芦苇和反枝苋分别在淹水和干旱环境下具有较强竞争力, 但在各自较高混种密度下亦具有较强竞争力。可见, 芦苇和反枝苋的种间竞争受到了水分和混种密度的影响。因此, 在有反枝苋分布的湿地中, 植物生长初期可通过增加土壤水分和/或增加芦苇等本地植物的种群密度以降低反枝苋的种群密度来限制其竞争能力, 防止反枝苋在湿地中生长建群和扩散入侵。

关键词: 芦苇, 反枝苋, 水分条件, 混种密度, 种间竞争, 湿地生态

中图分类号: Q948.1 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2018)03-0332-09

Effects of planting density on interspecific competition between *Phragmites australis* and *Amaranthus retroflexus* under different water conditions

BAI Xiang¹, GU Xiaozhi^{2*}

(1. Department of Ecology, Hebei University of Environmental Engineering, Qinhuangdao 066102, Hebei, China; 2. State Key Laboratory of Lake Science and Environment, Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China)

Abstract: Interspecific competition between alien plants and native plants is one of the key factors determining whether alien plants can invade successfully or not. Controlled experiments were conducted to explore the effects of planting density (6 : 2, 4 : 4 and 2 : 6) on interspecific competition between native plant *Phragmites australis* and alien invasive plant *Am-*

收稿日期: 2017-04-23

基金项目: 河北省自然科学基金 (C2015415008); 河北环境工程学院博士基金 (BJ201605); 国家自然科学基金面上项目 (41673123) [Supported by Natural Science Foundation of Hebei Province (C2015415008); Doctor Foundation of Hebei University of Environmental Engineering (BJ201605); the National Natural Science Foundation of China (41673123)]。

作者简介: 柏祥 (1984-), 男, 山东淄博人, 博士, 讲师, 从事湿地生态学研究, (E-mail) baix04@163.com。

* 通信作者: 古小治, 博士, 副研究员, 从事湿地生态学研究, (E-mail) guxiaozhi@163.com。

aranthus retroflexus under two kinds of water conditions (dry and wet). The results were as follows: (1) Relative yield and total relative yield of *Phragmites australis* and *Amaranthus retroflexus* were all less than one, indicating that there was interspecific competition between the two plant species. (2) Growth of the two plant species was inhibited by interspecific competition leading to lower plant height and biomass with the increasing density of the competitor. (3) Aboveground and belowground nitrogen concentration of the two plants had the same trend as plant height and biomass, and there were differences under different water conditions. (4) *Phragmites australis* and *Amaranthus retroflexus* had higher competitiveness under wet and dry condition, respectively, while they also had higher competitiveness in higher planting density. In conclusion, both water condition and planting density have important effects on interspecific competition between *Phragmites communis* and *Amaranthus retroflexus*. Therefore, in wetland with *Amaranthus retroflexus* distribution, its competitiveness can be restricted in plant initial growth by increasing water content of soil and/or increasing planting density of *Phragmites australis* and other native plants, so as to prevent the growth, population building, and furthermore diffusion and invasion of *Amaranthus retroflexus* in wetland.

Key words: *Phragmites australis*, *Amaranthus retroflexus*, water condition, planting density, interspecific competition, wetland ecology

生物入侵是当前世界性的生态环境问题,已造成了严重危害,被认为是继生境破碎化之后导致区域物种多样性降低的第二位因素,并很可能成为第一位因素(郑景明和马克平, 2010)。我国是生物入侵发生相当严重的国家之一,其中外来入侵植物多达 515 种,隶属于 72 科 285 属,对中国的经济、生态、生物多样性以及社会环境和人类生活安全等已经造成了非常严重的威胁(闫小玲等, 2014)。种间竞争是影响种群空间分布、动态和物种多样性的重要因素,在群落演替中起着重要的推动作用(项小燕等, 2015)。相关学者在对外来入侵植物入侵机理的研究过程中发现,它们之所以能够成功实现入侵,与其所具有的独特的生物学特性相关,能够通过种间竞争来实现对本地植物的取代(Chittka & Schurkens, 2001)。植物的种间竞争受到各种环境条件的制约,随着环境条件的改变而发生变化(Craini, 2008; Cui et al, 2011)。水分是植物生长所需的重要环境因子之一,不同植物对水分的需求和耐受能力不同,因而在不同水分条件下的相对生长表现也不同,进而会影响到植物间的竞争关系(吕海亮等, 2014)。同时,种间竞争的相对激烈程度还与群落密度和物种所占比例有关(Fowler, 1982),密度制约调节能够使植物个体生长形态发生变化,这与其对可利用资源吸收能力密切相关,而竞争是在可利用资源的控制之下产生

的,因此混种条件下种间竞争的强度与转化受到密度的制约(Kazuharu, 2005)。

反枝苋(*Amaranthus retroflexus*)隶属于苋科苋属,为一年生阔叶草本植物,原产于美洲热带地区,现为世界广布种。反枝苋自身所具有的独特生物学特性使其具有了很强的入侵性,能入侵农田、果园、公园、道路两旁、滩涂、荒地等生境,对被列入生境产生了一系列不利影响(柏祥等, 2016),被列入中国第三批外来入侵种名单。作为全球三大生态系统之一,湿地中发现反枝苋的入侵与分布(雷霆等, 2006;王元军, 2010),并在洞庭湖湿地中造成了中度危害(侯志勇等, 2011),威胁着湿地生态系统的安全。面对湿地所特有的水位波动和生物群落特征,外来植物可以通过不同的入侵策略来实现在湿地中的入侵(De Castro et al, 2016),如对芦苇(*Phragmites australis*)和互花米草(*Spartina alterniflora*)的研究发现,两者的竞争能力相差不大,入侵模式既相似又有区别,前者具有较强的利用土壤养分和竞争能力,而后者则具有较强的抗胁迫和有性繁殖能力,分别为两者在新生境中定居和扩散提供了重要的生理基础(袁月等, 2014)。其它相关研究发现,外来入侵植物能实现在湿地中的成功入侵(Perkins & Wilson, 2005),并改变被入侵地的营养循环过程等(Cheng et al, 2006; Zhang et al, 2010),对湿地中的生态环境产生影响。目前有关

反枝苋在湿地中入侵情况的研究较少,与湿地植物的竞争情况尚不清楚。因此,本文以湿地优势植物芦苇和反枝苋为对象,研究两者在不同水分和混种密度条件下的种间竞争情况,探讨湿地水分状况和生物特征对两者种间竞争的影响,以期对湿地生态系统中反枝苋入侵机理的研究提供参考,同时为湿地生态系统的保护与管理提供依据。

1 材料与方法

1.1 材料与试验设计

所用的芦苇幼苗和反枝苋种子采自河北环境工程学院校园内(119°27'E, 39°52'N)。将材料种植于种植槽内(长×宽×高=40 cm×30 cm×22 cm),每个种植槽中装入等量过筛种植土(含水量 1.06%) 33 kg,该种植土采自于校园内,其 pH 值为 8.13±0.04,有机质、全氮和全磷含量分别为(6.93±0.32) mg·g⁻¹、(3.08±0.17) mg·g⁻¹和(0.38±0.08) mg·g⁻¹。

在种植槽内均匀播种反枝苋种子 20 粒,并浅覆土。用细喷壶定时定量补充水分以保持种植土湿润,并及时拔除其它非目标杂草。在苗高 6 cm 时选取长势一致的植株,分别定苗 2、4 和 6 棵。同时取长势良好、生长一致(株高 12 cm)的芦苇幼苗,按 6、4 和 2 棵的数量与反枝苋混栽于种植槽内,形成芦苇和反枝苋种植比例分别为 6:2、4:4 和 2:6 的混种密度,对照(CK)分别为芦苇和反枝苋的单种种植。在同一混种密度条件下均设有两种水分处理,其中一组处理每隔 3 d 补充少量蒸馏水,并通过自然耗水的方式以模拟干旱环境(DRY);另一组处理加蒸馏水至土壤表层并每天及时补水以模拟淹水环境(WET)。每个处理设置 3 次重复。7 周后收获植株并进行相关指标的测定,此时反枝苋和芦苇进入繁殖生长阶段,生长正常且植株数量没有发生变化。

1.2 研究方法

于每个处理中随机选取芦苇和反枝苋各 5 株,采用直接测量法测定其单株株高。将所选取试验植物挖出后冲洗掉根部泥土,每株植物分为地上部分和地下部分,经 105 °C 杀青、80 °C 烘干至恒重后称重,测定地上部分和地下部分的生物量。单

株植物地上部分和地下部分的生物量之和即为该单株植物的总生物量。将植物样品粉碎后过 0.25 mm 筛,采用凯氏定氮仪(雷磁 KDN-1)分别测定地上部分和地下部分的全氮含量。

根据取代系列实验竞争指标,以生物量为基础,计算混种条件下芦苇和反枝苋的竞争力(李慧燕等, 2015):

$$\text{相对产量 } RY_{ij} = Y_{ij}/Y_i, RY_{ji} = Y_{ji}/Y_j;$$

$$\text{相对产量总和 } RYT = pRY_{ij} + qRY_{ji};$$

$$\text{竞争攻击力系数 } A = RY_{ij} - RY_{ji}。$$

式中, RY_{ij} 和 RY_{ji} 分别为芦苇和反枝苋的相对产量, Y_{ij} 和 Y_{ji} 分别为芦苇和反枝苋混生植株的单株产量, Y_i 和 Y_j 分别为芦苇和反枝苋单生植株的单株产量, p 为芦苇的混生比例, q 为反枝苋的混生比例, $p + q = 1$ 。

$RY_{ij} > 1$ 时,芦苇的竞争力大于对其本身的竞争力,不存在种间竞争; $RY_{ij} = 1$ 时,芦苇与反枝苋的竞争力水平相当; $RY_{ij} < 1$ 时,芦苇的竞争力小于对其本身的竞争力,存在种间竞争。 $RYT > 1$ 表明芦苇和反枝苋种间无竞争作用,两者利用不同的资源; $RYT = 1$ 表明芦苇和反枝苋利用同一资源; $RYT < 1$ 表明芦苇和反枝苋种间存在竞争作用。 $A > 0$ 表明芦苇具有较强的竞争力, $A = 0$ 表明芦苇和反枝苋的竞争力相当, $A < 0$ 表明反枝苋具有较强的竞争力。

1.3 数据处理

利用 SPSS 16.0 软件对数据进行统计分析。采用双因素方差分析(Two-way ANOVA)就水分和混种密度及其交互作用对芦苇和反枝苋种间竞争指标的影响进行分析,再分别采用单因素方差分析(One-way ANOVA)和 LSD 多重比较($P = 0.05$)进一步分析两种水分条件和不同混种密度下两种植物种间竞争指标的差异。

2 结果与分析

2.1 芦苇和反枝苋株高差异

芦苇和反枝苋的株高受到了水分和混种密度的显著影响(表 1, $P < 0.01$),然而两个因素的交互作用对两种植物株高的影响则不显著。随着反枝苋种植比例的增加,芦苇的株高逐渐降低,而反枝

苋的株高则逐渐增加(图 1)。干旱环境条件下芦苇株高的下降幅度(49.13%)大于淹水环境条件(16.44%),同样地,反枝苋株高的增加幅度(20.91%)大于淹水环境条件(11.19%),表明不论水分条件如何,芦苇和反枝苋的存在都造成了对方株高的下降。水分对两种植物的影响具有相反的差异,即淹水环境条件下芦苇株高(平均 55.74 cm)高于干旱环境条件(平均 32.43 cm),而反枝苋的株高在干旱环境条件下(平均 33.71 cm)高于淹水环境条件(平均 27.83 cm)。多重比较结果显示,除淹水环境条件下反枝苋的株高外,干湿两种环境下芦苇的株高以及干旱环境下反枝苋的株高均在不同的混种密度间达到了显著差异(图 1, $P < 0.05$),其中芦苇在干旱环境下的差异更加明显,表现在芦苇单种时的株高显著高于其它混种处理,混种条件下芦苇株高的下降幅度介于 23.31% 和 49.13% 之间,而淹水环境下的下降幅度介于 7.36% 和 19.44% 之间,反枝苋在干旱环境下的下降幅度则介于 10.32% 和 20.91% 之间。

2.2 芦苇和反枝苋生物量差异

水分和混种密度对芦苇和反枝苋地上部分、地下部分的生物量和总生物量均具有显著影响(表 1, $P < 0.01$),同时两个因素的交互作用对芦苇地下部分的生物量也产生了显著影响($P < 0.01$)。随着反枝苋种植比例的增加,芦苇地上部分、地下部分的生物量和总生物量与对照相比呈现出降低的趋势,而反枝苋则呈现出增加的趋势(表 2)。干旱环境下芦苇和反枝苋的地上部分、地下部分生物量和总生物量在不同的混种密度间均存在显著差异($P < 0.05$),在 2 : 6 的种植比例下芦苇地上部分、地下部分生物量和总生物量分别较对照下降 17.73%、37.93% 和 19.61%,而反枝苋较 6 : 2 种植比例下分别增加 13.30%、10.71% 和 12.99%,而在 6 : 2 的种植比例下反枝苋地上部分、地下部分生物量和总生物量分别较对照下降 17.48%、20.00% 和 17.79%;同样地,淹水环境下芦苇和反枝苋的地上部分生物量和总生物量在不同的混种密度间也存在显著差异($P < 0.05$),在 2 : 6 的种植比例下芦苇地上部分生物量和总生物量较对照分别下降 12.95% 和 12.17%,而反枝苋较 6 : 2 种植

比例下分别增加 22.44% 和 21.39%,而在 6 : 2 的种植比例下反枝苋地上部分生物量和总生物量较对照分别下降 26.07% 和 25.11%。淹水环境中在 2 : 6 的种植比例下芦苇地下部分生物量较对照下降 6.25%,而反枝苋较 6 : 2 种植比例下增加 11.76%,但不同混种密度间的差异则没有达到显著水平。可见,芦苇和反枝苋的混种均对对方生物量的积累产生了不利影响。

2.3 芦苇和反枝苋竞争能力指标差异

以生物量为基础,计算芦苇和反枝苋在 6 : 2、4 : 4 和 2 : 6 混种密度下芦苇和反枝苋的相对产量、相对产量总和与竞争攻击力系数如图 2 所示。不同水分和混种密度条件下,芦苇和反枝苋的相对产量均小于 1(图 2:A, B),同时两者的相对产量总和也小于 1(图 2:C),表明两者各自的竞争力均小于对其本身的竞争力,两者之间存在种间竞争。淹水环境条件下芦苇和反枝苋在 6 : 2 和 4 : 4 的种植比例下竞争攻击力系数大于 0(图 2:D),而干旱环境条件下芦苇和反枝苋在 4 : 4 和 2 : 6 的种植比例下竞争攻击力系数小于 0,表明淹水和干旱环境下芦苇和反枝苋分别具有较强的竞争力,但是在芦苇和反枝苋 6 : 2 的种植比例下干旱环境的竞争攻击力系数大于 0,而 2 : 6 时淹水环境的竞争攻击力系数小于 0,表明芦苇和反枝苋在各自较高的混种密度下同样具有较强的竞争力。

2.4 芦苇和反枝苋氮浓度差异

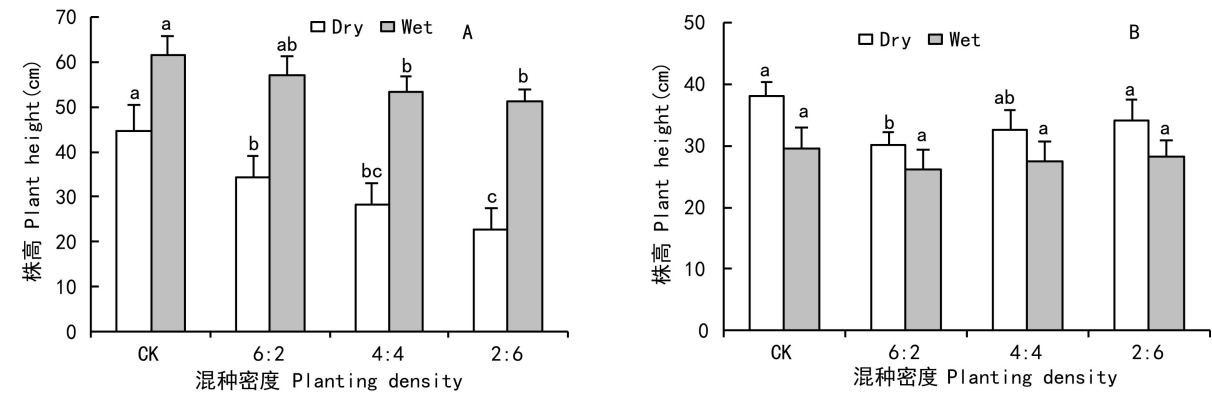
混种密度对芦苇和反枝苋地上部分和地下部分的氮浓度产生了显著影响($P < 0.05$),除芦苇地下部分氮浓度外,水分也对其它 3 个指标产生了显著影响($P < 0.05$)。但水分和混种密度的交互作用没有对两种植物的氮浓度造成显著影响。随着反枝苋混种比例的增加,芦苇地上部分和地下部分的氮浓度呈逐渐降低的趋势,而反枝苋则呈逐渐增加的趋势(表 3)。干旱环境下芦苇地上部分和地下部分的氮浓度随着反枝苋混种比例的增加较对照分别下降 19.77% 和 25.06%,且在不同的混种密度处理间均达到了显著差异($P < 0.05$);淹水环境下则分别下降 9.79% 和 11.24%,但在不同的混种密度处理间没有显著差异。干旱和淹水环境下反枝苋地上部分和地下部分氮浓度均在不同的

表 1 水分和混种密度及其交互作用对芦苇和反枝苋各指标的影响

Table 1 Effects of water condition, planting density and their interaction on all parameters of *Phragmites australis* and *Amaranthus retroflexus* ($n=5$)

试验植物 Experimental plant	指标 Parameter	WC		PD		WC × PD	
		<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
芦苇 <i>Phragmites australis</i>	株高 Plant height	217.04	<0.001	19.14	<0.001	2.46	0.087
	地上部分生物量 Aboveground biomass	212.67	<0.001	11.81	<0.001	0.40	0.754
	地下部分生物量 Belowground biomass	121.60	<0.001	14.10	<0.001	5.44	0.005
	总生物量 Total biomass	284.87	<0.001	12.36	<0.001	0.50	0.683
	地上部分氮浓度 Aboveground N concentration	4.87	0.037	3.96	0.020	0.44	0.728
	地下部分氮浓度 Belowground N concentration	3.49	0.074	3.85	0.022	0.48	0.697
反枝苋 <i>Amaranthus retroflexus</i>	株高 Plant height	276.71	<0.001	5.03	0.008	0.88	0.466
	地上部分生物量 Aboveground biomass	159.63	<0.001	39.10	<0.001	1.05	0.390
	地下部分生物量 Belowground biomass	277.68	<0.001	8.34	0.001	2.32	0.101
	总生物量 Total biomass	186.47	<0.001	33.54	<0.001	0.39	0.764
	地上部分氮浓度 Aboveground N concentration	35.38	<0.001	12.41	<0.001	0.44	0.729
	地下部分氮浓度 Belowground N concentration	175.25	<0.001	17.90	<0.001	0.80	0.509

注: WC. 水分; PD. 混种密度; WC × PD. 水分和混种密度的交互作用。
Note: WC. Water condition; PD. Planting density; WC × PD. Interaction between water condition and planting density.



注: 不同小写字母表示同一水分条件下株高在不同混种密度(芦苇: 反枝苋)之间差异显著 ($P<0.05$); 相同字母表示差异不显著。Dry. 干旱环境; Wet. 淹水环境。

Note: Different lower letters indicate the significant differences of plant height among planting density treatments (*Phragmites australis*: *Amaranthus retroflexus*) under the same water condition; The same letters indicate no significant differences. Dry. Dry condition; Wet. Wet condition.

图 1 芦苇(A)和反枝苋(B)的株高差异

Fig. 1 Differences in plant height of *Phragmites australis* (A) and *Amaranthus retroflexus* (B)

混种密度间达到了显著差异($P<0.05$)。在 2 : 6 种植比例下干旱环境中反枝苋地上部分和地下部分氮浓度较 6 : 2 种植比例下分别增加 9.41%和 8.66%,而在淹水环境中则分别增加 11.41%和 7.69%。

3 讨论

竞争是自然群落中普遍存在的现象,是植物为

表 2 芦苇和反枝苋的生物量差异 (DW)
Table 2 Biomass differences of *Phragmites australis* and *Amaranthus retroflexus*

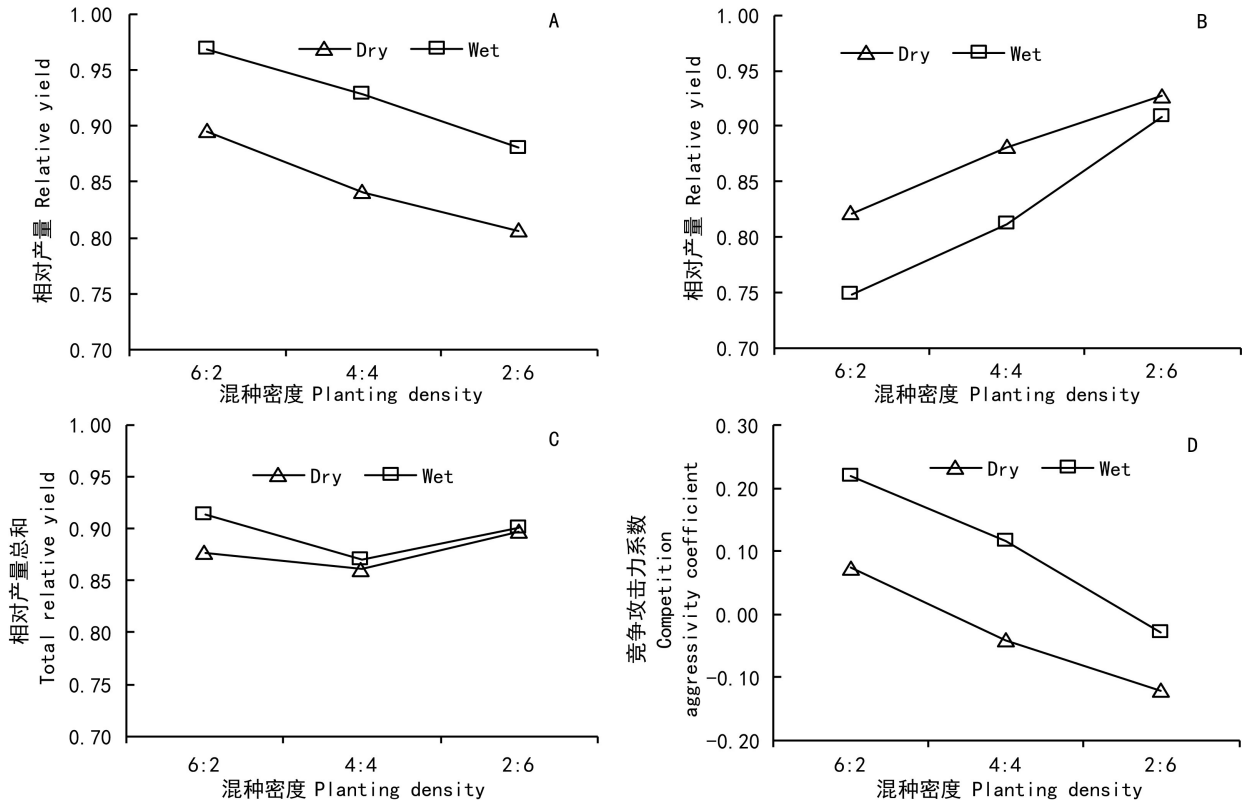
		芦苇 <i>Phragmites australis</i>			反枝苋 <i>Amaranthus retroflexus</i>		
处理 Treatment		地上部分 Aboveground (g)	地下部分 Belowground (g)	总生物量 Total biomass (g)	地上部分 Aboveground (g)	地下部分 Belowground (g)	总生物量 Total biomass (g)
干旱环境 Dry condition	CK	2.82 ± 0.19a	0.29 ± 0.03a	3.11±0.21a	2.46 ± 0.09a	0.35 ± 0.03a	2.81±.011a
	6 : 2	2.55 ± 0.21ab	0.23 ± 0.02b	2.78±0.24b	2.03 ± 0.15c	0.28 ± 0.02b	2.31±.016c
	4 : 4	2.39 ± 0.18b	0.22 ± 0.01b	2.61±0.19b	2.19 ± 0.10bc	0.29 ± 0.02b	2.48±0.12bc
	2 : 6	2.32 ± 0.16b	0.18 ± 0.01c	2.50±0.17b	2.30 ± 0.08b	0.31 ± 0.02b	2.61±0.09b
淹水环境 Wet condition	CK	3.63 ± 0.19a	0.48 ± 0.02a	4.11±0.20a	2.11 ± 0.08a	0.20 ± 0.01a	2.31±0.09a
	6 : 2	3.49 ± 0.15ab	0.48 ± 0.02a	3.97±0.18ab	1.56 ± 0.09c	0.17 ± 0.01a	1.73±.011c
	4 : 4	3.35 ± 0.14b	0.46 ± 0.01a	3.81±0.15bc	1.69 ± 0.07c	0.19 ± 0.03a	1.88±0.10c
	2 : 6	3.16 ± 0.15b	0.45 ± 0.02a	3.61±0.16c	1.91 ± 0.09b	0.19 ± 0.02a	2.10±0.11b

注: 同一列不同小写字母表示干湿两种环境下不同混种密度间差异显著 ($P<0.05$); 相同字母表示差异不显著。下同。
Note: Different lower letters in same column indicate significant differences among planting density treatments under two water conditions ($P<0.05$); The same letters indicate no significant differences. The same below.

争夺资源和空间而相互作用的主要表现形式(Karban, 2008;项小燕等, 2015)。植物种群内个体间发生不同程度种内竞争的同时,种群间也发生着种间竞争。物种种间竞争能力主要取决于物种的生态习性和生态幅度,生态习性越相近、生态位重叠幅度大的物种间竞争越激烈,竞争力弱的个体最终会被竞争力强的物种所取代(孙澜等, 2008)。本研究中,混种时芦苇和反枝苋存在有种间竞争,且竞争强度随着混种密度的不同而有所差异。这与其它相关研究的结果一致,如王平等(2009)研究发现,羊草(*Leymus chinensis*)与豆科牧草在不同的混种比例下具有不同的种间竞争强度,通过调整混播比例可以形成羊草与豆科牧草的共存局面。赵聪蛟等(2008)对芦苇和互花米草种间竞争的研究发现,植株密度增加导致两者种间竞争加剧,无论在单种还是混种处理下,都对两种植物的生长产生不利影响,表现为两种植物叶面积显著减少。当入侵水生植物空心莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)和莲子草(*Alternanthera sessilis*)混种时,两者亦存在有种间竞争,造成了植株形态和生物量分配策略上的差异(周建等, 2015)。

芦苇和反枝苋的种间竞争强度同时还受到了

水分的制约。芦苇中空的根茎使其能够适应淹水环境,而反枝苋发达的直根系、根和茎肉质粗壮、根产生周皮和异常次生木质部以及茎维管柱周围存在机械组织环带等特征使其对于干旱环境具有较强的适应性(刘婉等, 2013)。因此在淹水环境条件下芦苇表现出较强的生存和竞争能力,而在干旱环境条件下反枝苋则表现出较强的生存和竞争能力。芦苇虽是一种多年生水生草本植物,但由于不同生境条件下的长期演化,其已成为一种广适型、宽生态幅的物种(李愈哲等, 2010)。反枝苋原产于美洲热带地区,但在世界范围内的入侵过程中不断进化,现已成为温带地区出现频率最高的外来入侵植物之一(张帅等, 2010),且已成功入侵温带地区的一些湿地生境中(雷霆等, 2006;王元军, 2010)。本研究中,淹水环境条件下芦苇具有较强的竞争力,而反枝苋则在干旱环境条件下具有较强的竞争力。芦苇和反枝苋适应性强,都具有较宽的生态幅,其分布生境受到水分的限制没有明显的交叠,这主要与两者对水分条件的适应性有关。对反枝苋分布范围与环境因子的定量分析表明,反枝苋可以适应相对较宽的湿度范围(刘伟等, 2007),其对较高的土壤含水量甚至是淹水环境的选择进化适应值得人们进一步



注：A. 芦苇相对产量；B. 反枝苋相对产量；C. 相对产量总和；D. 竞争攻击力系数。Dry. 干旱环境；Wet. 淹水环境。
Note: A. Relative yield of *Phragmites australis*; B. Relative yield of *Amaranthus retroflexus*; C. Total relative yield; D. Competition aggressivity coefficient. Dry. Dry condition; Wet. Wet condition.

图 2 芦苇和反枝苋相对产量和竞争攻击力系数的差异

Fig. 2 Relative yield and competition aggressivity coefficient differences of *Phragmites australis* and *Amaranthus retroflexus*

关注。水分和混种密度在单独影响植物生长的同时,两者的交互作用也会对植物的生长产生影响(曾成城等, 2015),此时植物表现出不同的生存策略,进而影响到植物的竞争能力(陈锦平等, 2015)。芦苇和反枝苋的种间竞争能力在不同的水分和混种密度下表现出一定的差异,两者分别在淹水和干旱环境下具有较强的竞争能力,同时在各自较高混种密度下亦具有较强的竞争能力。

芦苇和反枝苋的生物量在不同的水分和混种密度下存在差异,混种时两种植物的生物量均小于各自单种时的生物量,这与反枝苋和大豆混种时的结果相一致(鲁萍等, 2011)。相关研究比较了根和枝叶竞争对植物生长的不同影响,结果表明大多数情况下根竞争对植物产生的不利影响更大(Wilson, 1988)。然而,这种竞争关系对地上和

地下资源的有效性十分敏感(Casper & Jackson, 1997)。试验期间芦苇和反枝苋在高度上的差异不会产生遮蔽的情况,因而地上部竞争较弱,由此推断两者的种间竞争主要发生于地下部分。根系是植物吸收土壤氮素的主要部位,因此芦苇和反枝苋地下部分的竞争造成了对氮素吸收的不同,进而导致两者植株氮浓度的差异。相关研究已证实,外来植物的成功入侵与其对营养元素的竞争有关,如外来入侵植物互花米草在有效争夺氮素的同时还具有较强的氮矿化和净硝化速率(Zhang et al, 2016),为其成功入侵创造了有利的营养条件。本研究中,反枝苋的植株氮浓度总体要高于芦苇,这可能与反枝苋对氮素的高效吸收以及引起氮的有效性下降等因素有关(Gholamhoseini et al, 2013)。另外,芦苇和反枝苋的植株氮浓度与

表 3 芦苇和反枝苋氮浓度差异

Table 3 Nitrogen concentration differences of *Phragmites australis* and *Amaranthus retroflexus*

处理 Treatment		芦苇 <i>Phragmites australis</i>		反枝苋 <i>Amaranthus retroflexus</i>	
		地上部分 Aboveground (g · kg ⁻¹)	地下部分 Belowground (g · kg ⁻¹)	地上部分 Aboveground (g · kg ⁻¹)	地下部分 Belowground (g · kg ⁻¹)
干旱环境 Dry condition	CK	18.82 ± 2.83a	8.02 ± 0.85a	22.42 ± 1.12a	21.20 ± 00.06a
	6 : 2	17.57 ± 1.09ab	7.37 ± 0.51ab	20.30 ± 0.79b	19.41 ± 00.80b
	4 : 4	16.48 ± 1.66ab	6.80 ± 0.78ab	21.10 ± 1.13ab	20.08 ± 00.45b
	2 : 6	15.10 ± 1.18b	6.01 ± 1.03b	22.21 ± 0.82a	21.09 ± 00.15a
淹水环境 Wet condition	CK	19.30 ± 2.13a	8.10 ± 0.87a	21.12 ± 1.07a	18.72 ± 00.85a
	6 : 2	18.51 ± 1.40a	7.90 ± 1.08a	18.05 ± 1.03b	16.91 ± 01.27b
	4 : 4	18.03 ± 1.42a	7.42 ± 1.14a	18.93 ± 1.16ab	18.02 ± 00.77a
	2 : 6	17.41 ± 1.02a	7.19 ± 0.89a	20.11 ± 0.82a	18.21 ± 00.70a

生物量表现出相同的差异,生物量的增加对氮浓度的“稀释”作用不明显,这可能与试验所用土壤具有较高的全氮含量有关。

可见,湿地植物芦苇和入侵植物反枝苋的种间竞争受到了水分和混种密度的影响,芦苇生态位需求为湿生或水生环境,在淹水环境条件下具有较强的竞争力;而反枝苋的生态位需求为旱生环境,在干旱环境条件下则具有较强的竞争力。但是在相同的水分条件下芦苇和反枝苋在较高的混种密度下同样具有较强的竞争力。在湿地水位波动过程中,低水位造成的干旱环境为反枝苋定植、种群密度的扩大以及进一步的入侵提供了机会和可能。因此,在有反枝苋分布的湿地中,植物生长初期可通过适当抬高水位以增加湿地土壤水分或增加芦苇等本地植物的种群密度以降低反枝苋的种群密度来限制其竞争能力,防止其在湿地内生长建群和扩散入侵,以维护湿地的生态安全。

参考文献:

BAI X, TA L, ZHAO MW, et al, 2016. New research progress on alien invasive plant *Amaranthus retroflexus* L. from 2010 to 2015 [J]. *Crops*, (4): 7–14. [柏祥, 塔莉, 赵美微, 等, 2016. 外来入侵植物反枝苋的最新研究进展 [J]. 作物杂志, (4): 7–14.]

CASPER BB, JACKSON RB, 1997. Plant competition underground [J]. *Ann Rev Ecol Evol Sci*, 28:545–570.

CHEN JP, WANG ZX, ZENG CC, et al, 2015. Effects of dif-

ferent water levels and plant densities on the growth and morphology of *Hemarthria altissima* [J]. *Acta Pratacult Sin*, 24 (1): 39–46. [陈锦平, 王振夏, 曾成城, 等, 2015. 不同水分和植株密度处理对牛鞭草生长及形态的影响 [J]. 草业学报, 24(1): 39–46.]

CHENG XL, LUO YQ, CHEN JQ, et al, 2006. Short-term C₄ plant *Spartina alterniflora* invasions change the soil carbon in C₃ plant-dominated tidal wetlands on a growing estuarine island [J]. *Soil Biol Biochem*, 38:3380–3386.

CHITTKA L, SCHURKENS S, 2001. Successful invasion of a floral market [J]. *Nature*, 411:653.

CRAIN CM, 2008. Interactions between marsh plant species vary in direction and strength depending on environmental and consumer context [J]. *J Ecol*, 96:166–173.

CUI BS, HE Q, ZHANG KJ, et al, 2011. Determinants of annual perennial plant zonation across a salt-fresh marsh interface: A multistage assessment [J]. *Oecologia*, 166:1067–1075.

DE CASTRO WAC, ALMEIDA RV, LEITE MB, et al, 2016. Invasion strategies of the white giner lily *Hedychium coronarium* J. König (Zingiberaceae) under different competitive and environmental conditions [J]. *Environ Exp Bot*, 127:55–62.

FOWLER N, 1982. Competition and coexistence in a North Carolina grassland: III. mixtures of component species [J]. *J Ecol*, 70:77–92.

GHOLAMHOSEINI M, AGHAALIKHANI M, SANAVY SAMM, et al, 2013. Interactions of irrigation, weed and nitrogen on corn yield, nitrogen use efficiency and nitrate leaching [J]. *Agric Water Manag*, 126:9–18.

HOU ZY, XIE YH, CHEN XS, et al, 2011. Study on invasive plants in Dongting Lake wetlands [J]. *Res Agric Modern*, 32 (6): 744–747. [侯志勇, 谢永宏, 陈心胜, 等, 2011. 洞庭湖湿地的外来入侵植物研究 [J]. 农业现代化研究, 32 (6): 744–747.]

KARBAN R, 2008. Plant behavior and communication [J]. *Ecol Lett*, 11:727–739.

KAZUHARU O, 2005. Relationships between mean shoot and root masses and density in an overcrowded population of

- hinoki (*Chamaecyparis obtuse* (Sieb. Et Zucc.) Endl.) seedlings [J]. For Ecol Manag, 213:391–398.
- LEI T, DING LJ, ZHANG JR, et al, 2006. Flora characteristics of vascular plants in wetland nature reserves in Beijing [J]. J Beijing For Univ, 28(6):67–74. [雷霆, 丁立建, 张佳蕊, 等, 2006. 北京湿地自然保护区维管束植物区系特征分析 [J]. 北京林业大学学报, 28(6):67–74.]
- LI HY, CHEN DQ, WANG H, et al, 2015. Effects of fungicide on interspecific competition between *Flaveria bidentis* and *Amaranthus retroflexus* in different planting densities [J]. Chin J Ecol, 34(4):1013–1018. [李慧燕, 陈冬青, 王慧, 等, 2015. 不同混种密度下杀真菌剂对黄顶菊与反枝苋种间竞争的影响 [J]. 生态学杂志, 34(4):1013–1018.]
- LI YZ, YIN X, WEI W, et al, 2010. Inhibition of local plant *Phragmites communis* on the invasive plant *Solidago canadensis* [J]. Acta Ecol Sin, 30(24):6881–6891. [李愈哲, 尹昕, 魏维, 等, 2010. 乡土植物芦苇对外来入侵植物加拿大一枝黄花的抑制作用 [J]. 生态学报, 30(24):6881–6891.]
- LIU W, XU XL, ZHENG XF, 2013. Drought resistance anatomic characteristics of vegetative organs of *Amaranthus retroflexus* [J]. Jiangsu Agric Sci, 41(12):334–337. [刘婉, 徐小林, 郑兴峰, 2013. 反枝苋营养器官耐旱性解剖特征 [J]. 江苏农业科学, 41(12):334–337.]
- LIU W, ZHU L, SANG WG, 2007. Potential global geographical distribution of *Amaranthus retroflexus* [J]. Chin J Plant Ecol, 31(5):834–841. [刘伟, 朱丽, 桑卫国, 2007. 影响入侵种反枝苋分布的环境因子分析及可能分布区预测 [J]. 植物生态学报, 31(5):834–841.]
- LU P, GANZHU ZB, LIANG H, et al, 2011. Allelopathic potential and resource competition capability of *Amaranthus retroflexus* under different nitrogen supply [J]. Chin J Ecol, 30(8):1590–1597. [鲁萍, 干珠扎布, 梁慧, 等, 2011. 不同供氮水平下反枝苋的化感作用与资源竞争能力 [J]. 生态学杂志, 30(8):1590–1597.]
- LÜ HL, MAO ZJ, LI N, 2014. Response of growth and interspecific competition of *Pinus koraiensis* and *Quercus mongolica* seedlings to drought [J]. Bull Bot Res, 34(3):364–371. [吕海亮, 毛子军, 李娜, 2014. 干旱对红松和蒙古栎幼苗生长的影响及种间竞争 [J]. 植物研究, 34(3):364–371.]
- PERKINS TE, WILSON MV, 2005. The impacts of *Phalaris arundinacea* (reed canarygrass) invasion on wetland plant richness in the Oregon Coast Range, USA depend on beavers [J]. Biol Conserv, 124:291–295.
- SUN L, SU ZX, ZHANG SL, et al, 2008. Intra-and inter-specific competition intensities in *Pinus massoniana*-*Symplocos zechumensis* mixed plantation [J]. Chin J Ecol, 27(8):1274–1278. [孙澜, 苏智先, 张素兰, 等, 2008. 马尾松-川灰木人工混交林种内、种间竞争强度 [J]. 生态学杂志, 27(8):1274–1278.]
- WANG P, ZHOU DW, ZHANG BT, 2009. Coexistence and inter-specific competition in grass-legume mixture [J]. Acta Ecol Sin, 29(5):2560–2567. [王平, 周道玮, 张宝田, 2009. 禾-豆混播草地种间竞争与共存 [J]. 生态学报, 29(5):2560–2567.]
- WANG YJ, 2010. Investigation on alien invasive plants in the Nansihu Lake wetland of Shandong Province [J]. Bull Bot, 45(2):212–219. [王元军, 2010. 南四湖湿地外来入侵植物 [J]. 植物学报, 45(2):212–219.]
- WILSON JB, 1988. Shoot competition and root competition [J]. J Appl Ecol, 252:79–296.
- XIANG XY, WU GL, DUAN RY, et al, 2015. Intraspecific and interspecific competition of *Pinus dabeshanensis* [J]. Acta Ecol Sin, 35(2):389–395. [项小燕, 吴甘霖, 段仁燕, 等, 2015. 大别山五针松种内和种间竞争强度 [J]. 生态学报, 35(2):389–395.]
- YAN XL, LIU QR, SHOU HY, et al, 2014. The categorization and analysis on the geographic distribution patterns of Chinese alien invasive plants [J]. Biodivers Sci, 22(5):667–676. [闫小玲, 刘全儒, 寿海洋, 等, 2014. 中国外来入侵植物的等级划分与地理分布格局分析 [J]. 生物多样性, 22(5):667–676.]
- YUAN Y, LI DZ, WANG KY, 2014. Research progress in mutual invasion of *Phragmites australis* and *Spartina alterniflora* communities [J]. Wetland Sci, 12(4):533–538. [袁月, 李德志, 王开运, 2014. 芦苇和互花米草入侵性研究进展 [J]. 湿地科学, 12(4):533–538.]
- ZENG CC, CHEN JP, WANG ZX, et al, 2015. Response of growth and chlorophyll fluorescence characteristics of *Cynodon dactylon* seedlings to water treatment and plant densities [J]. Pratacult Sci, 32(7):1107–1115. [曾成城, 陈锦平, 王振夏, 等, 2015. 狗牙根生长及叶绿素荧光对水分和种植密度的响应 [J]. 草业科学, 32(7):1107–1115.]
- ZHANG S, GUO SL, GUAN M, et al, 2010. Diversity differentiation of invasive plants at a regional scale in China and its influencing factors: according to analyses on the data from 74 regions [J]. Acta Ecol Sin, 30(16):4241–4256. [张帅, 郭水良, 管铭, 等, 2010. 我国入侵植物多样性的区域分异及其影响因素——以 74 个地区数据为基础 [J]. 生态学报, 30(16):4241–4256.]
- ZHANG YH, DING WX, LUO JF, et al, 2010. Changes in soil organic carbon dynamics in an eastern Chinese coastal wetland following invasion by a C₄ plant *Spartina alterniflora* [J]. Soil Biol Biochem, 42:1712–1720.
- ZHANG YH, XU XJ, HUANG LD, et al, 2016. Effects of *Spartina alterniflora* invasion and exogenous nitrogen on soil nitrogen mineralization in the coastal salt marshes [J]. Ecol Eng, 87:281–287.
- ZHAO CJ, DENG ZF, ZHOU CF, et al, 2008. Effects of nitrogen availability and competition on leaf characteristics of *Spartina alterniflora* and *Phragmites australis* [J]. Chin J Plant Ecol, 32(2):392–401. [赵聪蛟, 邓自发, 周长芳, 等, 2008. 氮水平和竞争对互花米草与芦苇叶特征的影响 [J]. 植物生态学报, 32(2):392–401.]
- ZHENG JM, MA KP, 2010. Invasive ecology [M]. Beijing: Higher Education Press. [郑景明, 马克平. 2010. 入侵生态学 [M]. 北京: 高等教育出版社.]
- ZHOU J, LI HL, LUO FL, et al, 2015. Effects of nitrogen addition on interspecific competition between *Alternanthera philoxeroides* and *Alternanthera sessilis* [J]. Acta Ecol Sin, 35(24):8258–8267. [周建, 李红丽, 罗芳丽, 等, 2015. 施氮对空心莲子草 (*Alternanthera philoxeroides*) 和莲子草 (*Alternanthera sessilis*) 种间关系的影响 [J]. 生态学报, 35(24):8258–8267.]