

DOI: 10.5846/stxb201404290858

曾成城, 王振夏, 陈锦平, 顾艳文, 贾中民, 魏虹. 不同水分处理对狗牙根种内相互作用的影响. 生态学报, 2016, 36(3): - .

Zeng C C, Wang Z X, Chen J P, Gu Y W, Jia Z M, Wei H. The Effects of Different Water Treatments on Intraspecific Interactions of *Cynodon dactylon*. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(3): - .

不同水分处理对狗牙根种内相互作用的影响

曾成城, 王振夏, 陈锦平, 顾艳文, 贾中民, 魏虹*

三峡库区生态环境教育部重点实验室 重庆市三峡库区植物生态与资源重点实验室 西南大学生命科学学院, 重庆 400715

摘要: 本文以狗牙根当年生扦插苗为试验材料, 根据库区河岸带水分特征设置 4 种水分处理方式: 水分对照组 (CK)、水淹与干旱交替组 (FD)、土壤水分饱和组 (LF) 和全淹组 (FL), 4 种密度方式: 对照 (1 株/盆)、低密度 (2 株/盆)、中密度 (4 株/盆) 及高密度 (12 株/盆), 探究狗牙根生长及形态响应, 并验证胁迫梯度假说。结果表明: (1) 狗牙根各生物量随水分胁迫强度的增加显著下降 ($P < 0.001$); 密度处理和二者交互作用显著影响狗牙根叶干重、茎干重、根干重、地上生物量和总生物量 ($P < 0.001$)。 (2) 水分处理显著影响狗牙根各形态指标 ($P < 0.001$); 密度和二者交互作用显著影响狗牙根分枝数、总茎长和节间长 ($P < 0.001$)。 (3) CK 组和 LF 组狗牙根生物量相对邻体效应 (RNE) 均为负值, 表明其种内关系为竞争关系。FL 组各密度组生物量 RNE 值均为正值, 其种内关系转化为促进关系。 (4) 中高密度组总茎长 RNE 值随水分胁迫增加而增大。本研究表明: (1) 狗牙根对不同的水分胁迫均表现出积极响应, 可考虑将狗牙根用于库区河岸带植被重建。 (2) 随种植密度的增大, 狗牙根生长及形态均表现出一定的负面效应。 (3) 本试验在一定程度上支持胁迫梯度假说, 但尚需更多概念模型将其改进完善。

关键词: 河岸带; 狗牙根; 水分; 密度; 生长; 形态; 胁迫梯度假说

The Effects of Different Water Treatments on Intraspecific Interactions of *Cynodon dactylon*

Zeng Chengcheng, Wang Zhenxia, Chen Jinping, Gu Yanwen, Jia Zhongmin, Wei Hong*

Key Laboratory of Eco-environment in the Three Gorges Reservoir Region of the Ministry of Education, Chongqing Key Laboratory of Plant Ecology and Resources Research in the Three Gorges Reservoir Region, College of Life Sciences, Southwest University Chongqing 400715, China

Abstract: Altered water regime of reservoirs has changed the interactions among native plant species, thus leading to many serious environmental problems. To restore the riparian vegetation is of great significance. Among many plant interaction studies, the stress-gradient hypothesis has been supported by many researchers, while some research did not support it. The stress-gradient hypothesis indicates that the interactions among plants largely depend on external stresses, and the importance of facilitation is predicted to increase with the severity of environmental stress. In this research, we had two purposes: (1) to explore the responses of the biomass and morphology of *Cynodon dactylon* to different water treatments and different plant densities; (2) to test whether these responses support the stress-gradient hypothesis. Four water treatments including normal water supply (CK), light flooding followed by light drought (FD), light flooding (LF) and flooding (FL) were applied to *C. dactylon* seedlings. For each water treatment, four densities including 1, 2, 4, and 12 plants per pot were used as the planting treatment. Biomass and morphological traits were determined at final harvest. The intensity of intraspecific competition of *C. dactylon* was determined by the relative neighbor effect (RNE). The results showed that: (1) the dry biomass of plant leaf, stem, root, aboveground biomass, root:shoot ratio and total biomass of *C. dactylon* were

基金项目: 国家林业公益性行业科研专项 (201004039); 重庆市自然科学基金资助 (cstc2012jjA80003); 重庆市基础与前沿研究计划重点项目 (CSTC2013JJB00004); 中央高校基本科研业务费专项资金 (XDJK2013A011)

收稿日期: 2014-04-29; **网络出版日期:** 2015- -

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: weihong@swu.edu.cn

significantly affected by water treatments ($P < 0.001$). The biomass of *C. dactylon* was reduced with increasing water stress regime. The different densities and the interaction between soil moisture and density also significantly affected the leaf, stem and root dry mass, aboveground biomass and total biomass of *C. dactylon* ($P < 0.001$). (2) Area per leaf, branching number, total stem length and internode length of *C. dactylon* were significantly affected by water treatments ($P < 0.001$), and the different densities and the interaction between soil moisture and density significantly affected branching number, total stem length and internode length, but had little effect on the area per leaf. (3) Different water treatments significantly affected the value of *RNE* of biomass, and these results supported the stress-gradient hypothesis. The negative values of *RNE* of biomass in CK and LF indicated that the relationship among plants was competition, while the positive values in FL suggested a facilitative relationship. (4) The *RNE* values of total stem length were negative, but increased with the intensity of water stress at middle and high density level, which showed that the relationship among *C. dactylon* changed from competitive to facilitative with increasing water stress. This may be due to adjacent plants helping to reduce the negative effects of water stress on their neighbours. To sum up, the impact of water and density stress on morphological characteristics of *C. dactylon* was less than that on the biomass. From this research, we can conclude: (1) The survival rate of *C. dactylon* was 100%, and *C. dactylon* showed morphological responses that could alleviate its water stress. In riparian zones, *C. dactylon* is a suitable species for ecological restoration, while identifying the best planting density needs further research. (2) The growth and morphology of *C. dactylon* showed some negative influence of increasing planting density. (3) The stress-gradient hypothesis was supported by our research. However, refinement of this conceptual model is needed to improve it.

Key Words: Riparian zone; *Cynodon dactylon*; Water treatment; Density; Growth; Morphology; Stress-gradient hypothesis

因人类对河流的开发利用,人工大坝的修建导致水库水位周期性涨落,形成了反复经历“淹没-干旱-淹没”过程的河岸带,造成了原生植被退化甚至死亡等严重的生态环境问题^[1]。在外界胁迫持续存在的情况下,受损的生态系统很难在短期内通过自身得到有效恢复,故采用人工构建植被的生物措施进行恢复治理十分必要。利用生物间存在的相互作用关系在生态恢复实践中已得到成功的应用^[2-3]。在当今环境条件日益恶劣的情况下,生物间的相互作用对生态系统的重要性已成为生态学界的共识,如何将生物间相互作用融入到生态恢复进程上来将是一个热点方向,同时也是相互作用研究的实际意义所在。

生物间的相互作用主要包括正负相互作用两个方面,且一直是生态学研究的核心内容^[4-5]。植物间正负相互关系直接影响着植物个体的生长特性、形态特征、发育和生活史,进而影响植物的分布、群落中物种的共存和多样性,以及生态系统的结构和功能^[6-10]。负相互作用使生物间相互制约,相互抑制,而正相互作用关系则使生物之间相互协调平衡,共同受益。近年来,生态学家普遍认为正负相互作用间的平衡会随非生物因子胁迫程度的变化而改变^[11-13],且在高胁迫环境下发生正相互作用较为普遍^[14-16]。Bertness 和 Callaway 提出的胁迫梯度假说(stress gradient hypothesis, SGH)认为植物间的正负相互作用在一定程度上取决于植物所处外界环境的压力强度^[14]。在外界环境压力较小时,植物间关系多为竞争,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。一系列的试验结果支持该假说,认为当植物处在胁迫程度较高的生境中,邻体的存在可相互遮阴、减少蒸腾、增加局部空气湿度、降低土壤盐碱胁迫、促进营养物质的积累、改善小环境等,以缓解生境胁迫对植物造成的伤害^[16-18]。但也有结果不支持该假说^[19-21]。还有一些研究表明植物间正相互作用最强表现在环境胁迫强度为中度胁迫时^[22],也有研究表明不同物种对相同的胁迫强度的响应存在很大的差异^[23],即便是同一个物种在不同的时间尺度上反应也不尽相同^[24-25]。所以在探讨植物间相互作用时应做具体分析。

狗牙根(*Cynodon dactylon*)是长江流域河流河岸带分布广泛的一种草本植物,对干旱、水淹及水陆生境变

化均有较好的适应能力^[26]。狗牙根根系发达,具匍匐茎、地下茎及须根系,对表土具一定固持能力,在三峡库区消落区的适生范围较广^[27]。目前的研究证实水淹对狗牙根存活率的影响有限^[28],在利用狗牙根进行河岸带退化植被的重建过程中,植物种内竞争及促进关系的影响亦值得我们关注。为此,本文以狗牙根为试验材料,对其在不同水分和密度下生长及形态的响应进行了研究,并拟回答以下问题:(1)在模拟库区河岸带生境水分状况下,狗牙根生长及形态方面能否做出积极响应,适于库区河岸带植被重建?(2)狗牙根生长及形态随种植密度增加会有怎样的变化?(3)在水分胁迫下,狗牙根种内关系能否出现促进作用,支持胁迫梯度假说?

1 材料和方法

1.1 试验材料

狗牙根(*C. dactylon*)为禾本科狗牙根属多年生草本植物,又名百慕大草。2012年4月中旬将从嘉陵江边北碚段挖回的狗牙根枝条剪成7—10 cm小段进行扦插,在处理开始前所有植株均只保留主茎一个枝条。2012年5月10日将生长旺盛,且大小均匀一致的狗牙根扦插苗移栽入花盆(盆高17 cm,盆底直径15 cm,盆口直径22 cm),每盆装晒干去杂质的紫色土2 kg,装土后盆内土壤表面直径为21 cm,土壤基本理化性质见表1。种植后将所有盆栽试验用苗置于西南大学生态试验园(海拔249 m)的遮雨棚下(棚顶透明,四面敞开)进行相同条件的适应生长,并给与除草等常规管理。

表1 土壤基本理化性质

Table 1 The basic physico-chemical characteristics of soils

pH 值 pH value	有机质 Organic matter / %	全氮 Total N / (g/kg)	全磷 Total P / (g/kg)	全钾 Total K / (g/kg)	碱解氮 Alkali hydrolyzable N / (mg/kg)	有效磷 Available P / (mg/kg)	速效钾 Available K / (mg/kg)	田间持水量 Field capacity
7.18	2.52	1.41	1.01	17.82	132.82	31.72	129.54	33.6%

1.2 试验设计

2012年5月15日开始进行试验处理,试验采用密度和水分双因素试验设计。水分处理有4种:(1)正常供水CK—保持田间持水量的70%—80%;(2)湿干交替FD—10 d土壤水饱和(土壤表面以上5 cm积水)10 d轻度干旱(轻度干旱为田间持水量的50%—55%);(3)土壤水饱和LF—土壤表面以上5 cm积水;(4)全淹FL—淹没最高植株顶部5 cm。土壤水分含量采用称重法测量^[29]。由于试验处理期为夏季,FD组由水饱和到干旱处理时,放置2 d便可达轻度干旱状态,将4种水分处理对狗牙根的影响分别视为:适宜、轻度胁迫、中度胁迫和重度胁迫。同时,本试验密度设计包括4个水平:(1)参照组,即密度为1株/盆,无种内关系;(2)低密度,即密度为2株/盆;(3)中密度,即密度为4株/盆;(4)高密度,即密度为12株/盆。各密度组种植密度分别相当于29株/m²、58株/m²、116株/m²和348株/m²(按土壤表面直径为21 cm计算)。

从试验处理第一天开始,每天对试验材料进行观察,并确保各处理组保持设定的土壤含水量。处理80 d后对各项指标进行测定,每个处理5次重复,每个指标测定5次。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 生物量

生物量的计算方法为:生物量=盆中所有植株总的生物量/盆中的株数。取样时将植株的根、茎、叶分开取,放置于80℃烘箱48 h后称得干重(Dry weight, DW)。地上生物量干重=叶生物量+茎生物量,总生物量干重=地上生物量干重+根生物量干重,根冠比=地下生物量干重/地上生物量干重。

1.3.2 生长及形态指标

生长形态指标包括叶面积、分枝数、总茎长和节间长。通过数字化扫描仪(STD1600mEp so USA)扫描叶面积图像,测定植株的叶面积,总茎长用卷尺测量,平均节间长(每个植株主茎自顶端起第4到第7节的节间

长度的平均值^[18])则用游标卡尺测量。

1.4 数据处理和分析

相对邻体效应(relative neighbor effect, *RNE*)指数具有良好的对称性,且常用于植物相互作用的研究。本试验采用相对邻体效应指数来度量每种水分处理下各密度处理狗牙根的种内关系强度^[24],计算公式如下:

$$RNE = (M - C) / \max(M, C)$$

其中,*M*是有相邻个体植株的某性状值(生物量、植株高度等),*C*是没有相邻个体的植株的某性状值。*RNE*的取值范围从-1到1;负值表示负的作用关系,即竞争作用;正值表示正的作用关系,即促进作用。在竞争的情况下,*RNE*数值越大(或绝对值越小)竞争强度越小;在促进的情况下,*RNE*数值越大,促进强度越高。

利用SPSS 20.0软件双因素方差分析(two-way ANOVA)来揭示不同密度及水分处理对狗牙根生长及形态特征的影响,并运用Duncan(Duncan's multiple range test)检验法检验不同处理的各个指标差异显著性。利用软件Origin8.5绘图,Microsoft word制表。

2 试验结果

2.1 不同水分及密度处理对狗牙根生物量的影响

水分处理对狗牙根的各生物量均产生了极显著的影响(表2),其中全淹组的狗牙根在进行处理后的7 d叶片全部发黄凋落,在整个试验期间没有长出新叶,但在试验结束后,均能在3 d之内长出新叶。随着水分胁迫程度的加深,各生物量指标趋于下降(图1)。全淹组狗牙根的根冠比显著高于另外3组(图1E)。

除根冠比外,密度处理和二者交互作用亦极显著地影响狗牙根各生物量指标(表2)。随着密度的增加,各部分生物量指标也趋向于下降,但FD组中密度组的茎干重、根干重、地上生物量及总生物量干重均为FD组最大(图1)。

表2 水分处理及密度对狗牙根生物量的影响

Table 2 Effects of water treatments and plant density on biomass of *Cynodon dactylon* plant

性状 Trait	水分处理 Water treatment		植株密度 Plant density		交互作用 Interaction	
	F	P	F	P	F	P
总生物量 Total biomass	229.6	<0.001	28.8	<0.001	11.7	<0.001
地上生物量 Over ground biomass	186.2	<0.001	21.3	<0.001	9.1	<0.001
根生物量 Root biomass	207.1	<0.001	84.5	<0.001	33.9	<0.001
茎生物量 Stem biomass	144.2	<0.001	22.9	<0.001	9.1	<0.001
叶生物量 Leaf biomass	129.4	<0.001	11.5	<0.001	5.0	0.002
根冠比 Ratio of roots to over ground biomass	39.7	<0.001	1.7	0.179	1.9	0.081

2.2 不同水分处理及密度对狗牙根形态的影响

水分处理显著影响狗牙根各形态指标(表3),随着水淹胁迫加深,狗牙根单叶面积、分枝数总茎长都有下降趋势,而节间长呈增大趋势(图2)。密度处理和二者交互作用显著影响狗牙根分枝数、总茎长及节间长,对单叶面积无显著影响(表3)。

2.3 水淹和密度对相对邻体效应的影响

水分处理和密度处理均显著影响生物量 *RNE* 值($P < 0.001$),二者的交互作用对 *RNE* 值影响不显著($P = 0.078$)。除FD中密度组及FL组外,其余生物量 *RNE* 值均为负值(图3A)。水分处理、密度处理及二者交互作用均显著影响总茎长 *RNE* 值($P < 0.001$),中高密度组总茎长 *RNE* 值随水分胁迫的增加而增大,但未出现正值。全淹组总茎长 *RNE* 值随种植密度的增大也逐渐增大(图3B)。

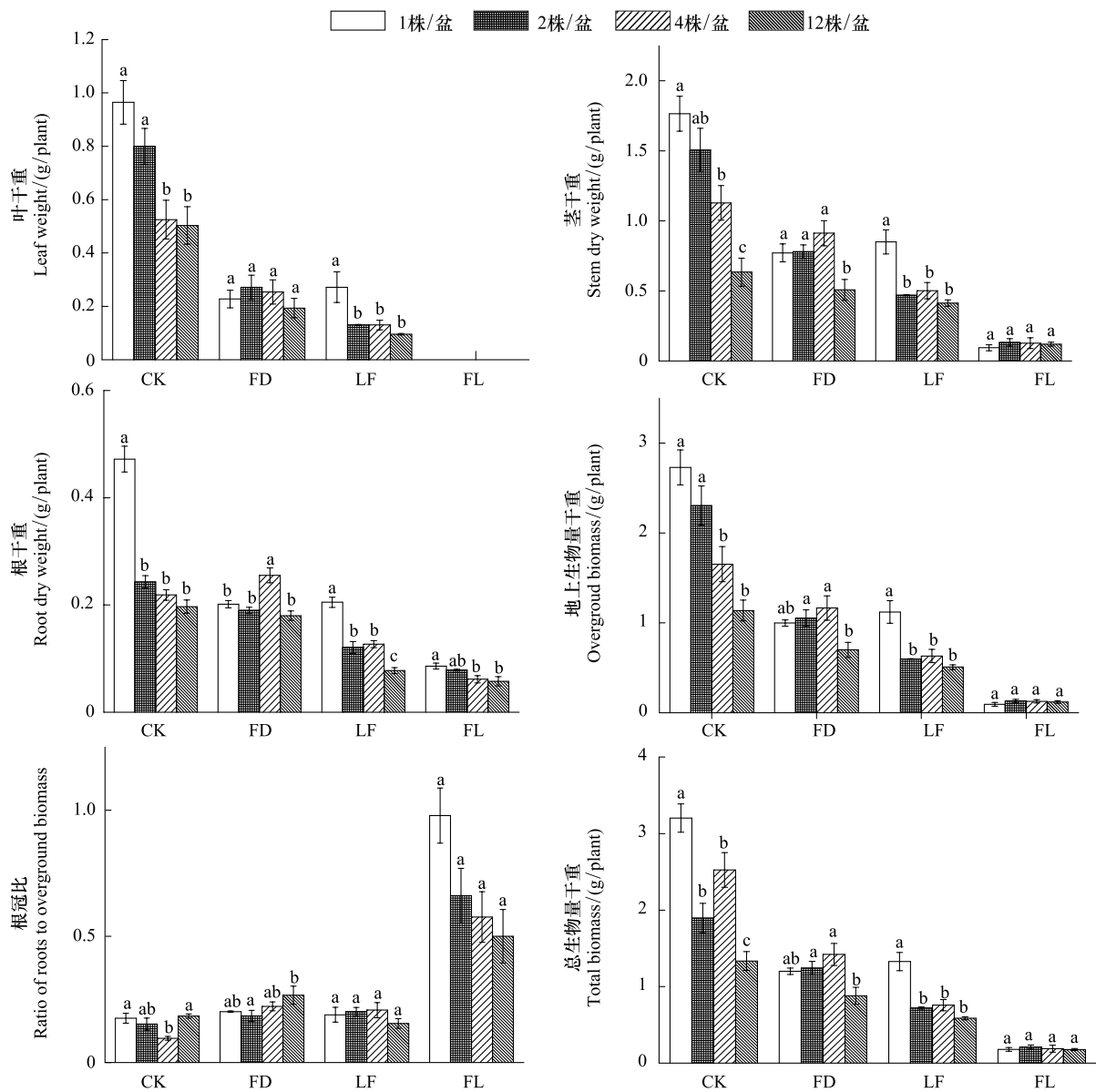


图 1 不同水分处理及密度对狗牙根生物量的影响(平均值±标准误差)

Fig. 1 Effects of water treatments and plant density on biomass of *Cynodon dactylon* plant (mean±SE)

CK—control check (正常供水); FD—light flooding-light drought (湿干交替); LF—light flooding (土壤水饱和); FL—flooding (全淹)

不同小写字母分别表示同一水分处理组内不同密度处理之间有显著差异($P < 0.05$)

表 3 水分处理及密度对狗牙根形态的影响

Table 3 Effects of water treatments and plant density on morphology of *Cynodon dactylon* plant

性状 Trait	水分处理 Water treatment		植株密度 Plant density		交互作用 Interaction	
	F	P	F	P	F	P
单叶面积 Area per leaf	19.4	<0.001	0.3	0.792	2.1	0.094
分枝数 No. of branches	23.8	<0.001	16.2	<0.001	4.7	0.001
总茎长 Total stem length	97.6	<0.001	131.1	<0.001	25.9	<0.001
节间长 Internode length	17.2	<0.001	31.2	<0.001	4.8	<0.001

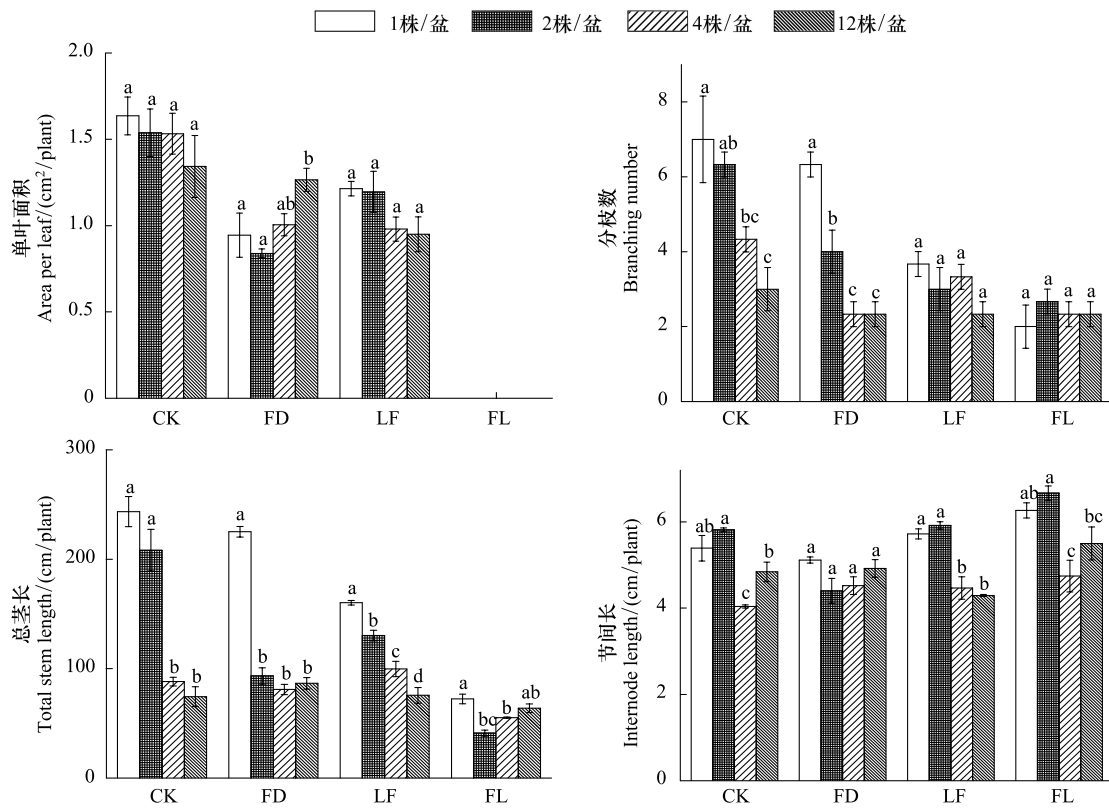


图2 不同水分处理及密度对狗牙根生长形态的影响(平均值±标准误差)

Fig. 2 Effects of water treatments and plant density on morphology of *Cynodon dactylon* plant (mean±SE)

不同小写字母分别表示同一水分处理组内不同密度处理之间有显著差异 ($P < 0.05$)

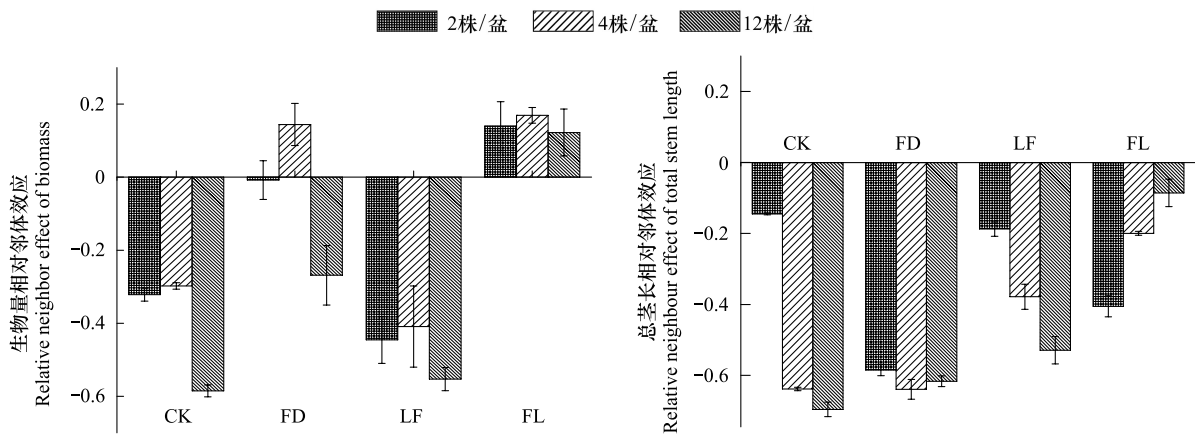


图3 水分及密度处理对狗牙根相对邻体效应(RNE)的影响(平均值±标准误差)

Fig. 3 Effects of water treatments and plant density on the relative neighbor effect (RNE) of *Cynodon dactylon* plant (mean±SE)

3 讨论与结论

植物不能像动物和微生物那样移动而逃离其生境,但可通过不断调整其生物量的分配策略来适应环境的变化^[30]。当植物生境土壤水分过多时,植物根系缺氧,产生涝害;土壤水分过少,无法满足其生长需求,发生水分亏缺现象,产生旱害,这两种情况均会抑制植物生长^[31]。本试验结果表明不同的水分处理对狗牙根生物量产生了明显的影响。全淹时,狗牙根所处环境光线较弱、氧气不足,从而严重影响植物的生长发育,狗牙根

的各部分生物量都出现显著的下降,且幼苗的叶片发黄凋落,很有可能是狗牙根通过损失部分生物量来应对全淹水环境的一种策略,同时这也是狗牙根根冠比显著增加的原因之一。根冠比是植物光合作用产物分配的重要体现^[32],全淹条件下狗牙根减缓生长,将更多的营养物质转移到地下储存器官,保证植物出水后恢复生长的物质及能量需要^[33-34],这是狗牙根应对全淹胁迫表现出的策略之一。

此外,大多植物会通过形态的改变来适应水淹环境^[35]。在形态响应方面,已有研究表明狗牙根营养繁殖体主要通过影响茎的伸长增粗、改变叶片形状及产生不定根来适应水淹环境^[28]。在本研究中,狗牙根在全淹环境下分枝数减少,节间显著伸长,这与陈芳清等的研究结果一致^[36]。这种形态的改变利于狗牙根保持直线型生长,尽快伸出水面逃离逆境,更有效地进行光合作用^[34]。FD 组狗牙根生物量及形态特性都比 LF 组表现好,其原因有以下两点:首先,当环境由水淹转为干旱时,植物能通过减小气孔导度来维持内在水分利用效率,进而积极应对水分逆境胁迫所带来的不良环境影响^[37];其次,干湿交替组由水淹转为干旱时在一定时间内解除了水淹胁迫,对狗牙根生长起到了一定的促进作用。王振夏的研究表明,短时间解除水淹胁迫时植物 PSII 反应中心的功能得到一定程度的恢复,且在处理的后期,湿干交替组的植物净光合速率、水分利用效率、总叶绿素含量、类胡萝卜素含量、PSII 最大光化学效率、电子传递速率等均显著高于土壤水分饱和组^[38]。

除了筛选物种外,科学制定种植密度也是植被恢复的关键。种植密度对植物群体的光合有效辐射、二氧化碳含量、气温、风速、相对湿度等小气候因子有显著影响,这些影响反馈到群体的有效贮积和产量上,进而影响生物量在植株各器官的分配。研究表明,密度处理对狗牙根根冠比无显著影响,表明随着种植密度的增大,狗牙根对地上地下的投入比例是相对稳定的。密度处理对单叶面积也无显著影响,FD 组单叶面积随密度的增大呈增大的趋势,这主要是由于种植密度增大,植物间相互遮阴,狗牙根需维持一定的单叶面积以维持较高的光合效率。总的看来,狗牙根对种植密度较敏感,正常供水以及轻、中度胁迫随种植密度的增大,同等水分条件处理下大部分生长指标都表现出负面效应。这是因为随着种植密度的增大,单位空间所占的植物个体数量增多,分配到单个植株的光照和营养物质等资源的份额减少,引起个体碳水化合物化合物的积累下降,使个体生长受阻造成的。重度胁迫组狗牙根随密度的增大,其生长各指标变化不大,这是全淹环境下,狗牙根间相互促进,共同抵御逆境的一种现象,是正相互作用出现的一种表征。与水分对狗牙根的影响不同,水分和密度交互作用对根冠比和单叶面积无显著影响,表明密度处理抵消了水分对其的影响。

一般认为植物在竞争性和耐受性之间存在权衡,环境适宜时,植物能获得较多资源,此时竞争比较重要;随着环境压力增大,植物的耐受能力占主导地位,大部分的资源将被分配到相应的器官,通过形态和生理变化适应和影响环境^[39-40]。研究学者认为,植物处于外界环境胁迫时,邻体间通过直接的如遮阴、营养共生减少热、水、营养胁迫,间接的如除去竞争者、阻止捕食等都能缓解环境胁迫,从而利于植物的生长繁殖^[41]。如在高山地区,较高密度邻体植物的存在能提高局部温度、减缓风速、营造一个相对稳定的局部土壤环境,植物之间“相互依靠”共同“抵御逆境”^[5]。本试验对各个处理组狗牙根生物量相对邻体效应(*RNE*)的分析度量发现:CK 组和 LF 组生物量 *RNE* 值均为负值,高密度组的值均为同组最小,表明该两组中狗牙根种内关系均为竞争,且高密度组狗牙根竞争强度最大。FD 组的生物量 *RNE* 值在中密度组为正值,即关系为促进,这与储诚进的研究结果一致^[42],其研究表明在相对恶劣的环境下,生物量—密度关系不再是线性关系而是转化为二次型的“驼峰”曲线,即最大的平均个体生物量出现在种植密度为中密度水平,这可能是植物在胁迫忍耐和资源争夺两者间达到的一个最佳平衡。LF 组的生物量 *RNE* 值均为正值,表明狗牙根种内关系在全淹的环境下转变为促进,这一结果支持“胁迫梯度假说”,表明随着环境胁迫增加,狗牙根植株个体间关系由竞争转为促进,其原因可能有:(1)植物在面临环境因子胁迫时其重要防御机制之一就是产生更多的次生代谢物,全淹环境刺激狗牙根产生更多的次生代谢物。(2)狗牙根在面临全淹胁迫时能做出更强的信号传递,并通过生物量和形态变化对胁迫做出积极响应。(3)全淹环境刺激狗牙根加强根系活动,改善地下微环境,使生境条件变得较为平缓。于国磊的研究表明植物在 40 m 水淹时高密度组空心莲子草的促进作用强于低密度组^[18]。而本研究未出现该结果,原因可能是本试验全淹组水淹胁迫程度不够以及狗牙根生长所需营养不足等导致的,王

颖等的研究表明养料的不足会掩盖“竞争”的有益作用这一真相^[43]。中高密度组狗牙根总茎长 *RNE* 数值随水分胁迫增加有增大的趋势,全淹组随密度增加也有相似的趋势,表明其关系往正相互作用方向发生了移动,意味着狗牙根植株间竞争减弱,但未转变为促进作用,可能是狗牙根为避免个体向高处生长而增大对光的竞争^[44-46]。现有研究表明正相互作用的发生是物种特异 (species-specific)、性状特异 (trait-specific) 及局部环境条件特异 (local environment-specific) 的^[42],因此会导致反应出的结果有所差异。目前对胁迫梯度假说尚未提出明确解释,研究者主要从植物地上部分 (遮阴、改善小气候等) 和地下部分 (养分积累等) 效应来进行解析^[47-48]。分离式协同进化现象也表明,生物间共存时往往不是首先选择负作用策略,因为负相互作用的代价相对较大,其结果也难以预料^[41]。

本试验结果表明狗牙根面对水分胁迫和种植密度均表现出一定的敏感特性和可塑性。植株能通过生物量分配、分枝数的减少以及节间长的增长等对水分胁迫做出积极响应,存活率也达 100%;全淹虽然导致狗牙根全部落叶,但在解除水淹胁迫的 3 天内便全部长出新叶,说明狗牙根具有较强的恢复生长特性。随种植密度的增大,狗牙根能通过维持较大单叶面积以提高光合效率;密度处理抵消了水分对狗牙根根冠比和单叶面积的影响。全淹组狗牙根相互作用关系转为促进,高密度组具有较高平均植株总生物量,因此,可考虑结合相互作用关系将狗牙根用于库区河岸带植被恢复与重建。最优种植密度的筛选是多目标决策问题,涉及到的评价指标非常多且复杂,今后的研究中尚需对不同水分和密度处理下,狗牙根光合、繁殖能力、较长时间存活率等进一步探究,将更多的评价指标信息综合化、系统化以获得其最佳种植密度方式。本试验狗牙根在重度胁迫下生物量 *RNE* 值出现正值,且随着胁迫的加重中高密度组狗牙根总茎长 *RNE* 值增大,因此,该试验结果在一定程度上支持胁迫梯度假说,但尚需更多概念模型将其改进完善。

参考文献 (References):

- [1] 谭淑端, 朱明勇, 党海山, 王勇, 张全发. 三峡库区狗牙根对深淹胁迫的生理响应. 生态学报, 2009, 29(7): 3685-3691.
- [2] Gómez-Aparicio L, Zamora R, Gómez J M, Hódar J A, Castro J, Baraza E. Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications*, 2004, 14(4): 1128-1138.
- [3] King E G, Stanton M L. Facilitative effects of *Aloe* shrubs on grass establishment, growth, and reproduction in degraded Kenyan rangelands: Implications for restoration. *Restoration Ecology*, 2008, 16(3): 464-474.
- [4] Bruno J F, Stachowicz J J, Bertness M D. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution*, 2003, 18(3): 119-125.
- [5] Callaway R M. *Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities*. Dordrecht: Springer, 2007.
- [6] Brooker R W, Maestre F T, Callaway R M, Lortie C L, Cavieres L A, Kunstler G, Liancourt P, Tielbörger K, Travis J M J, Anthelme F, Armas C, Coll L, Corcket E, Delzon S, Forey E, Kikvidze Z, Olofsson J, Pugnaire F, Quiroz C L, Saccone P, Schiffrers K, Seifan M, Touzard B, Michalet R. Facilitation in plant communities: The past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, 2008, 96(1): 18-34.
- [7] Vellend M. Effects of diversity on diversity: consequences of competition and facilitation. *Oikos*, 2008, 117(7): 1075-1085.
- [8] Yu F H, Li P X, Li S L, He W M. *Kobresia tibetica* tussocks facilitate plant species inside them and increase diversity and reproduction. *Basic and Applied Ecology*, 2010, 11(8): 743-751.
- [9] Li P X, Krüsi B O, Li S L, Cai X H, Yu F H. Facilitation associated with three contrasting shrub species in heavily grazed pastures on the eastern Tibetan Plateau. *Community Ecology*, 2011, 12(1): 1-8.
- [10] Li P X, Krüsi B O, Li S L, Cai X H, Yu F H. Can *Potentilla fruticosa* Linn. shrubs facilitate the herb layer of heavily grazed pasture on the eastern Tibetan Plateau? *Polish Journal of Ecology*, 2011, 59(1): 129-140.
- [11] Callaway R M, Walker L R. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 1997, 78(7): 1958-1965.
- [12] Bertness M D, Leonard G H. The role of positive interactions in communities: lessons from intertidal habitats. *Ecology*, 1997, 78(7): 1976-1989.
- [13] Tewksbury J J, Lloyd J D. Positive interactions under nurse-plants: spatial scale, stress gradients and benefactor size. *Oecologia*, 2001, 127(3): 425-434.
- [14] Bertness M D, Callaway R. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 1994, 9(5): 191-193.
- [15] Brooker R W, Callaghan T V. The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos*, 1998, 81(1): 196-207.
- [16] Callaway R M, Brooker R W, Choler P, Kikvidze Z, Lortie C J, Michalet R, Paolini L, Pugnaire F I, Newingham B, Aschehoug E T, Armas C, Kikodze D, Cook B J. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 2002, 417(6891): 844-848.

- [17] Choler P, Michalet R, Callaway R M. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology*, 2001, 82(12): 3295-3308.
- [18] 于国磊. 水淹对克隆植物空心莲子草种内关系的影响. *植物生态学报*, 2011, 35(9): 973-980.
- [19] Maestre F T, Valladares F, Reynolds J F. Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology*, 2005, 93(4): 748-757.
- [20] Maestre F T, Callaway R M, Valladares F, Lortie C J. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*, 2009, 97(2): 199-205.
- [21] Smit C, Rietkerk M, Wassen M J. Inclusion of biotic stress (consumer pressure) alters predictions from the stress gradient hypothesis. *Journal of Ecology*, 2009, 97(6): 1215-1219.
- [22] Maestre F T, Cortina J. Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 2004, 271(Suppl. 5): S331-S333.
- [23] Eskelinen A. Herbivore and neighbour effects on tundra plants depend on species identity, nutrient availability and local environmental conditions. *Journal of Ecology*, 2008, 96(1): 155-165.
- [24] Kikvidze Z, Khetsuriani L, Kikodze D, Callaway R M. Seasonal shifts in competition and facilitation in subalpine plant communities of the central Caucasus. *Journal of Vegetation Science*, 2006, 17(1): 77-82.
- [25] Reisman-Berman O. Age-related change in canopy traits shifts conspecific facilitation to interference in a semi-arid shrubland. *Ecography*, 2007, 30(4): 459-470.
- [26] 洪明, 郭泉水, 聂必红, 康义, 裴顺祥, 金江群, 王祥福. 三峡库区消落带狗牙根种群对水陆生境变化的响应. *应用生态学报*, 2011, 22(11): 2829-2835.
- [27] 秦洪文, 刘云峰, 刘正学, 刘仁华, 胡莲, 万成炎, 王敬. 三峡水库消落区模拟水淹对 4 种草本植物生长的影响. *生物学杂志*, 2012, 29(5): 52-55.
- [28] 陈芳清, 黄友珍, 曾旭. 狗牙根营养繁殖体对模拟水淹的生物学响应. *热带亚热带植物学报*, 2010, 18(1): 15-20.
- [29] 时新玲, 王国栋. 土壤含水量测定方法研究进展. *中国农村水利水电*, 2003, (10): 84-86.
- [30] 李晓清, 胡学煜, 左英强, 张炳林, 莫劲雁, 刘文婷, 曹小军, 高捍东. 水分胁迫对希蒙得木幼苗生物量的影响. *西南林学院学报*, 2009, 29(5): 19-22.
- [31] 赵可夫. 植物对水涝胁迫的适应. *生物学通报*, 2003, 38(12): 11-14.
- [32] 耿浩林, 王玉辉, 王凤玉, 贾丙瑞. 恢复状态下羊草 (*Leymus chinensis*) 草原植被根冠比动态及影响因子. *生态学报*, 2008, 28(10): 4629-4634.
- [33] Cooling M P, Ganf G G, Walker K F. Leaf recruitment and elongation: an adaptive response to flooding in *Villarsia reniformis*. *Aquatic Botany*, 2001, 70(4): 281-294.
- [34] 罗芳丽, 曾波, 陈婷, 叶小齐, 刘巖. 三峡库区岸生植物秋华柳对水淹的光合和生长响应. *植物生态学报*, 2007, 31(5): 910-918.
- [35] 罗文泊, 谢永宏, 宋凤斌. 洪水条件下湿地植物的生存策略. *生态学杂志*, 2007, 26(9): 1478-1485.
- [36] 陈芳清, 黄友珍, 樊大勇, 谢宗强. 水淹对狗牙根营养繁殖植株的生理生态学效应. *广西植物*, 2010, 30(4): 488-492.
- [37] 张晔, 李昌晓. 水淹与干旱交替胁迫对湿地松幼苗光合与生长的影响. *林业科学*, 2011, 47(12): 158-164.
- [38] 王振夏, 魏虹, 吕茜, 李昌晓, 周珺, 高伟, 陈伟. 枫杨幼苗对土壤水分“湿-干”交替变化光合及叶绿素荧光的响应. *生态学报*, 2013, 33(3): 888-897.
- [39] Bosse U, Frenzel P. Activity and distribution of methane-oxidizing bacteria in flooded rice soil microcosms and in rice plants (*Oryza sativa*). *Applied and Environmental Microbiology*, 1997, 63(4): 1199-1207.
- [40] Visser E J W, Colmer T D, Blom C W P M, Voesenek L A C J. Changes in growth, porosity, and radial oxygen loss from adventitious roots of selected mono- and dicotyledonous wetland species with contrasting types of aerenchyma. *Plant, Cell & Environment*, 2000, 23(11): 1237-1245.
- [41] 杨莲. 受控实验下沿着水分梯度正相互作用和负相互作用间平衡的变化[D]. 兰州: 兰州大学, 2007.
- [42] 储诚进. 植物间正相互作用对种群动态与群落结构的影响研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2010.
- [43] 王颖, 刘颖颖, 杨辉, 陈云, 王振龙, 樊祥宁, 刘俏. 种内竞争对冬小麦生长的影响. *畜牧与饲料科学*, 2011, 32(12): 15-16.
- [44] 邱波, 杜国祯. 高寒草甸植物群落物种多样性和生产力的光竞争研究. *西北植物学报*, 2004, 24(9): 1646-1650.
- [45] Song M H, Tian Y Q, Xu X L, Hu Q W, Ouyang H. Interactions between root and shoot competition among four plant species in an alpine meadow on the Tibetan Plateau. *Acta Oecologica*, 2006, 29(2): 214-220.
- [46] Wu G L, Chen M, Zhou X H, Wang Y F, Du G Z. Response of morphological plasticity of three herbaceous seedlings to light and nutrition in the Qinghai Tibetan Plateau. *Asian Journal of Plant Sciences*, 2006, 5(4): 635-642.
- [47] Tremmel D C, Bazzaz F A. How neighbor canopy architecture affects target plant performance. *Ecology*, 1993, 74(7): 2114-2124.
- [48] Michalet R. Highlighting the multiple drivers of change in interactions along stress gradients. *New Phytologist*, 2007, 173(1): 3-6.