

DOI: 10.5846/stxb202002130246

王雪梅, 闫帮国, 史亮涛, 刘刚才. 水分和种植密度对干热河谷车桑子生长性状及种内相互关系的影响. 生态学报, 2020, 40(21): 7767-7776.

Wang X M, Yan B G, Shi L T, Liu G C. Effects of water and planting density on the growth characteristics and intraspecific relationships of *Dodonaea viscosa* in a dry-hot valley. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(21): 7767-7776.

## 水分和种植密度对干热河谷车桑子生长性状及种内相互关系的影响

王雪梅<sup>1,2</sup>, 闫帮国<sup>3</sup>, 史亮涛<sup>3</sup>, 刘刚才<sup>4,\*</sup>

1 绵阳师范学院资源环境工程学院, 绵阳 621000

2 绵阳师范学院生态安全与保护四川省重点实验室, 绵阳 621000

3 云南省农业科学院热区生态农业研究所, 元谋 651300

4 中国科学院水利部成都山地灾害与环境研究所, 中国科学院山地表生过程与生态调控重点实验室, 成都 610041

**摘要:**水分是干热河谷植物生长过程中最主要的限制因子, 种植密度增加也会引起植物生长的资源限制, 两者交互作用下植物生长性状及种内关系的变化特征还不清楚。以干热河谷优势植物——车桑子为研究对象, 根据元谋干热河谷年均生长季降雨量设置 3 种水分梯度: 高水分、中水分和低水分, 同时在各水分梯度下设置 4 个种植密度: 1、2、4、9 株/盆, 探究水分、种植密度及其交互作用对车桑子生长性状、生物量分配及种内相互作用的影响。结果表明: (1) 低水分条件下, 车桑子生长和水分生理受到抑制, 但车桑子在较低的叶水势下依然能够保持较高的相对含水量; (2) 干旱胁迫显著降低了车桑子总生物量和单株生物量, 显著增加了枯叶生物量比例, 低水分和中水分条件下, 增加种植密度对总生物量无显著影响; 而高水分条件下, 增加种植密度显著提高了车桑子总生物量; (3) 低水分显著增加了茎、叶生物量的异速生长指数, 将更多生物量分配到叶, 而种植密度增加显著降低了茎、叶生物量的异速生长指数, 增加了茎的生物量分配; (4) 通过相对邻体效应的计算, 各处理条件下, 车桑子种内关系均表现为竞争作用, 并且, 这种竞争作用的强度随水分的减少和密度的增加而增加。在高密度条件下 (9 株/盆), 增加水分不会减轻种内竞争作用。综上, 水分和种植密度均会对车桑子个体的生理生长产生影响, 在植被恢复过程中, 应考虑水分和种植密度对车桑子个体产生的资源限制作用。

**关键词:** 干旱胁迫; 种植密度; 干热河谷; 车桑子; 生理生长

## Effects of water and planting density on the growth characteristics and intraspecific relationships of *Dodonaea viscosa* in a dry-hot valley

WANG Xuemei<sup>1,2</sup>, YAN Bangguo<sup>3</sup>, SHI Liangtao<sup>3</sup>, LIU Gangcai<sup>4,\*</sup>

1 School of Resource and Environmental Engineering, Mianyang Normal University, Mianyang 621000, China

2 Ecological Security and Protection Key Laboratory of Sichuan Province, Mianyang Normal University, Mianyang 621000, China

3 Institute of Tropical Eco-Agriculture, Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Yuanmou 651300, China

4 Key Laboratory of Mountain Surface Processes and Ecological Regulation, Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

**Abstract:** Water is the most important limiting factor in the growth of plants in dry-hot valleys; furthermore, the increase in planting density also causes resource limitation in plant growth. However, the interactive effects of water and planting density on plant growth characteristics and intraspecific relationships are not clear. In this study, *Dodonaea viscosa*, a

**基金项目:** 国家重点研发计划项目 (2018YFD0200502); 绵阳师范学院生态安全与保护四川省重点实验室开放基金项目 (ESP1901); 绵阳师范学院科研启动项目 (QD2019A04)

收稿日期: 2020-02-13; 网络出版日期: 2020-09-01

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liugc@imde.ac.cn

dominant species in dry-hot valleys was used as the research subject. According to the rainfall during the growing season of Yuanmou dry-hot valley, *D. viscosa* was planted with three water levels (high water, medium water, and low water) and at four densities (1, 2, 4, and 9 plants/pot) to explore the influence of water, planting density, and their interaction on growth, biomass accumulation, and intraspecific interaction of *D. viscosa*. The results showed that (1) under the low-water treatment, the growth and water physiology of *D. viscosa* were inhibited, but the relative water content was still high when the leaf water potential decreased greatly. (2) Drought stress significantly reduced the total biomass and individual biomass and significantly increased the proportion of litter biomass. Under the low-water and medium-water treatments, the increase in planting density had no significant effect on total biomass, whereas under the high-water treatment, the increase in planting density significantly improved total biomass of *D. viscosa*. (3) The allometric exponent of stem biomass and leaf biomass was significantly greater under the low-water treatment, which indicated relatively more biomass was allocated to leaves, and the allometric exponent decreased under high-planting density. (4) The intraspecific relationship of *D. viscosa* exhibited a competitive effect, and the intensity of the competitive effect increased with decreased water content and increased with an increase in planting density. Under the high-density treatment (9 plants/pot), increasing water content did not reduce the competitive effect. In conclusion, both water and planting density affected the growth and physiological characteristics of *D. viscosa*. In the process of vegetation restoration, the effect of water and planting density on resource constraints of *D. viscosa* should be considered.

**Key Words:** drought stress; planting density; dry-hot valley; *Dodonaea viscosa*; growth and physiology

根据 IPCC(2014) 报告, 大部分亚热带地区的可再生水资源在全球变化的趋势下将会大幅度减少<sup>[1]</sup>。干旱已成为陆地生态系统最重要的胁迫因子之一<sup>[2]</sup>, 当前大多数区域都朝着气候干暖化的趋势演变<sup>[3-4]</sup>。在干旱胁迫条件下, 植物自身会通过生长性状的调整来响应干旱环境, 植物对干旱胁迫的响应一直以来都是气候变化研究中的重要内容<sup>[5-6]</sup>。植物体内的水分状况在一定程度上反映了植物适应干旱环境的能力, 一般情况下干旱胁迫会在不同程度上降低叶片相对含水量和叶水势<sup>[7]</sup>。同时, 干旱条件下, 植物地上生物量和地下生物量通常都会降低, 但地上生物量的降低比地下生物量更明显, 从而干旱胁迫增加了植物地下与地上生物量比例<sup>[8]</sup>。干旱条件下植物根冠比的增加已被很多研究所证实<sup>[9-10]</sup>。植物根冠比的调整是植物主动适应干旱环境的一种重要策略, 有利于植物在干旱条件下尽可能吸收更多的水分<sup>[11]</sup>。就植物地上部分来说, 茎部在水分传导和机械支撑中起着重要作用, 而叶片光合固碳表现为一种植物的收益, 叶片和茎生物量的分配权衡同样体现了植物对环境的适应和响应特征<sup>[12]</sup>。干旱导致的较低的土壤养分可用性和较低的植物养分迁移率会降低植物养分含量, 产生养分限制<sup>[13]</sup>, 养分限制环境下植物会分配较多生物量到叶中(相对于茎)<sup>[14]</sup>。因此推测干旱胁迫会增加植物叶生物量与茎生物量的比例。然而, 现有研究主要关注干旱对根冠比的影响, 干旱对植物地上部分茎生物量和叶生物量分配的影响并不清楚。

种植密度也会导致植物生长的环境压力, 与植物所必需的光照、水分和养分等环境资源的有效性密切相关<sup>[15]</sup>。因资源限制, 种植密度影响植株个体间的相互作用, 种植密度增加会导致植物种内竞争产生。在这种竞争条件下, 植物会通过调节各器官的生物量分配来最大限度地获取限制性资源<sup>[16]</sup>。根据最优分配理论, 植物会将更多的生物量分配至获取限制资源的器官, 主要取决于养分、水分和光资源等对植物的限制强度<sup>[17]</sup>。然而, 根据环境胁迫梯度假说, 当环境比较适宜时, 植物的种内关系往往表现为竞争作用, 而在恶劣的环境条件下, 植物种内存在着相互促进作用<sup>[18-20]</sup>。植物种内的这种相互促进作用可能与邻体间相互遮阴、增加局部空气湿度、促进营养物质的积累、加强根系活动, 改善地下微环境、产生更多次生代谢物、发出更强的信号传递等有关<sup>[21]</sup>。于国磊<sup>[22]</sup>研究表明, 空心莲子草(*Alternanthera philoxeroides*) 在水淹胁迫条件下存在相互促进作用。曾成城等的研究也表明, 狗牙根(*Cynodon dactylon*) 在不同水分条件下的相互作用关系可由竞争转化为促进作用<sup>[21]</sup>。而陈锦平等<sup>[23]</sup>对牛鞭草(*Hemarthria altissima*) 的研究表明, 不同水分条件下, 牛鞭草个体间始

终表现为竞争作用,而未转化为促进作用。目前,关于水分胁迫对植物生理生长特征的影响已有较多研究,包括根系和叶片结构的调整、气孔调控、叶水势调整、代谢物和可溶性糖积累、抗氧化应激等<sup>[6, 24]</sup>。而不同水分条件下植物种内关系的研究还相对缺乏,仅有的研究也主要是在水淹胁迫下针对湿地植物进行,而在干旱胁迫环境下植物种内间的相互关系还少有报道。

车桑子(*Dodonaea viscosa* Jacq.),又名坡柳(海南)、明油子(云南),具有耐干旱、耐贫瘠、适应性强等特性,是西南干热河谷区植被灌木层的建群种,被作为干热河谷地区植被恢复的主要植物之一,具有重要的生态价值。干旱是干热河谷区最严峻的环境问题之一,该区植被呈稀树灌丛草原景观,木本植物零星分布,属于萨瓦纳草地生态系统<sup>[14]</sup>。然而,车桑子又具有丛生习性,呈不同密度分布。车桑子不同密度的分布格局是否受到水分的影响并不清楚。根据前文分析,我们提出假设:(1)车桑子在干旱条件下生理生长受到抑制,同时,车桑子会将更多的地上生物量分配到叶中,以适应干旱导致的养分限制;(2)车桑子在干旱胁迫和高密度种植条件下其种内存在相互促进作用,以帮助车桑子适应干旱环境。为此,本文通过水分与种植密度的交互试验,明确水分、种植密度及其交互作用对车桑子生长和生物量分配的影响,并探索车桑子个体在不同水分条件下的相互关系。通过研究,以期车桑子的植被恢复工作提供一定的理论依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 研究区概况

本研究主要在中国科学院元谋干热河谷沟蚀崩塌观测研究站进行,地处元谋干热河谷区,是我国西南干热河谷尤其是金沙江干热河谷的典型代表区。元谋县位于云贵高原北部,处于 101°35'—102°06' E, 25°23'—26°06' N 之间,隶属云南省楚雄彝族自治州。区域内年均温 21.5 °C,蒸发量大于 3500 mm,年均降雨量小于 700 mm。其中 6 月—10 月为雨季,期间降雨量占全年的 90%以上,而干季较长,达 6—7 个月(11 月至翌年 5 月)。

### 1.2 试验设计

根据元谋年均生长季降雨量模拟三种水分梯度,分别为高水分(HW)、中水分(MW)和低水分(LW)三个处理。中水分即与当地生长季 6—10 月降雨量 600 mm 大致相等,每天浇水约 4 mm。根据盆栽用的盆钵规格计算(上口径×下口径×高:26 cm×16 cm×24 cm),每天浇水约 140 mL。高水分为 2 倍降雨量,每天浇水约 280 mL。低水分为 1/2 倍降雨量,每天浇水约 70 mL。

另外,为了模拟野外条件下车桑子呈不同密度分布,在各水分梯度下设置不同的种植密度,包括 1、2、4、9 株/盆,各植株均匀地分布于盆钵中。其中 1 株/盆为单独个体组,其试验株没有种内相互作用的影响。

试验以当地典型土壤—燥红土为基质,以当年生车桑子苗为研究对象。所用燥红土的基本理化性质如表 1。采用直接播种的方式,在盆钵内均匀播撒经过休眠破除的车桑子种子(98%硫酸,10 min)。待车桑子出苗长出 4—5 片子叶后,间苗至设定的种植密度,每个处理设 5 个重复。将所有盆钵放在温室大棚内,并定期更换盆钵位置,以消除光照等环境因素的差异。在水分处理前,将稀释 6 倍的标准霍格兰营养液 200 mL 浇于各盆钵中,以保证植株前期能够正常存活与生长。保证植株正常生长后,开始进行水分处理,每天傍晚进行浇水。水分处理时间为一个生长季,水分处理结束后采样进行相关指标的测定。

表 1 所用燥红土土壤理化性质

Table 1 Physicochemical properties of the dry-red soil in the experiment

pH	有机质 Organic matter/ (g/kg)	全氮 Total N/ (g/kg)	全磷 Total P/ (g/kg)	全钾 Total K/ (g/kg)	有效氮 Available N/ (mg/kg)	有效磷 Available P/ (mg/kg)	速效钾 Available K/ (mg/kg)
6.14 ± 0.06	3.05 ± 0.34	0.14 ± 0.02	0.26 ± 0.01	27.98 ± 0.60	41.28 ± 5.00	4.90 ± 0.33	106.46 ± 2.23

图中数值为平均值±标准误, n=3

### 1.3 指标测定方法

(1)株高和叶面积:试验末期用直尺量取每株植株的绝对株高。此外,从枝条顶部第 5 片叶子往下采集

枝条中部充分展开的 6 片叶片作为代表测量叶面积。将离体叶片用扫描仪扫描,扫描图片用 Image J 数字化计算后获得叶面积。

(2) 叶片水分特征:将采集的叶片迅速称鲜重( $FW$ ),然后在去离子水浸泡 12 h 后用吸水纸吸去叶片表面水分,迅速称其饱和鲜重( $TM$ )。最后将材料放入 65 °C 烘箱中烘干至恒重后称干重( $DM$ ),根据公式计算相对含水量(RWC),即:

$$RWC = \frac{(FM - DM)}{(TM - DM)} \times 100\% \quad (1)$$

叶水势(LWP)采用露点水势仪(PSYPRO, USA)进行测定。各处理选取枝条中部的成熟叶片,用打孔器取样,放入 C-52 样品室平衡 15 min 后记录数据。

(3) 生物量:取样测定生物量时,把每盆中的根、茎、叶分开,冲洗干净后放入 65 °C 烘箱中烘干至恒重,在电子天平上分别称量每盆中根、茎、叶的总质量。将各部分总质量除以盆钵的植株数量获得单株生物量。在根样采集过程中,采集了一部分鲜根样品用于根系丛枝菌根真菌侵染率的测定,对采集的根系样品估算其干燥度,算出其干质量,加上烘干部分的干质量,记为根生物量。由于各处理条件下菌根真菌侵染率均较高(65.08%±1.23%),并没有显著性差异( $P>0.05$ ),因此,本试验中未讨论水分和种植密度对菌根真菌侵染率的影响。此外,试验过程中收集每盆中凋落的枯叶,试验结束后测定各盆钵的枯叶生物量,并计算出枯叶生物量占总叶生物量的比例。

#### 1.4 数据分析

不同水分条件下车桑子间的相互作用关系以相对邻体效应(relative neighbor effect, RNE)来衡量。

$$RNE = \frac{(M - C)}{\max(M, C)} \quad (2)$$

其中, $M$  分别为 2、4、9 株/盆的单株生物量, $C$  是 1 株/盆的植株生物量。如果 RNE 为负值,则意味着相互关系为竞争作用,反之,正值意味着相互促进作用<sup>[23]</sup>。

用双因素方差分析法(Two way-ANOVA)分析水分和种植密度及其交互作用对车桑子性状的影响,用最小显著差异法(LSD)检验不同水分和种植密度处理下各个指标的差异显著性,并用 Pearson 相关分析法分析各性状之间的相互关系,所有数据处理在 SPSS 19.0 下进行。

此外,异速生长关系被用来区分不同处理对生物量分配的影响。植物的生源要素间存在一定的指数函数关系: $Y = \alpha X^\beta$ ,将数据做自然对数转换,即:

$$\lg Y = \lg \alpha + \beta \lg X \quad (3)$$

式中, $X$  和  $Y$  表示植物不同部位的生物量、面积、长度等, $\beta$  指示对数化后二者之间的斜率,即异速生长指数, $\lg \alpha$  则表示截距。将数据经自然对数转换后,分析不同水分和种植密度处理下车桑子茎生物量与叶生物量的异速生长关系,采用 II 类回归分析法(即标准主轴分析)计算异速生长方程的斜率  $\beta$  和截距  $\lg \alpha$  值,并检验斜率  $\beta$  与 1 的差异显著性,计算采用 R 软件包 'lmodel2'。

## 2 结果与分析

### 2.1 水分和种植密度对车桑子生理生长性状的影响

不同水分和种植密度条件均显著影响了车桑子的株高和叶面积( $P<0.05$ ),但水分与种植密度对株高和叶面积均无显著的交互作用( $P>0.05$ ) (图 1)。在任意一种水分条件下,随种植密度的增大,车桑子株高和叶面积显著降低;而在同一种种植密度条件下,随水分的增加,车桑子株高和叶面积显著增加。

叶片相对含水量和叶水势呈极显著正相关关系( $r=0.76$ ,  $P<0.001$ )。水分处理对叶片相对含水量和叶水势均有极显著的影响( $P<0.001$ ),种植密度对叶片相对含水量和叶水势无显著影响( $P>0.05$ ),但种植密度与水分的交互作用影响显著( $P<0.01$ )。随水分的降低,相对含水量和叶水势显著减少,尤其在低水分条件下,降低幅度最大。但在低水分条件下,车桑子相对含水量依然保持在 70% 左右。在种植密度为 9 棵/盆时,各水

分条件下,叶水势差异不显著( $P>0.05$ ) (图 2)。

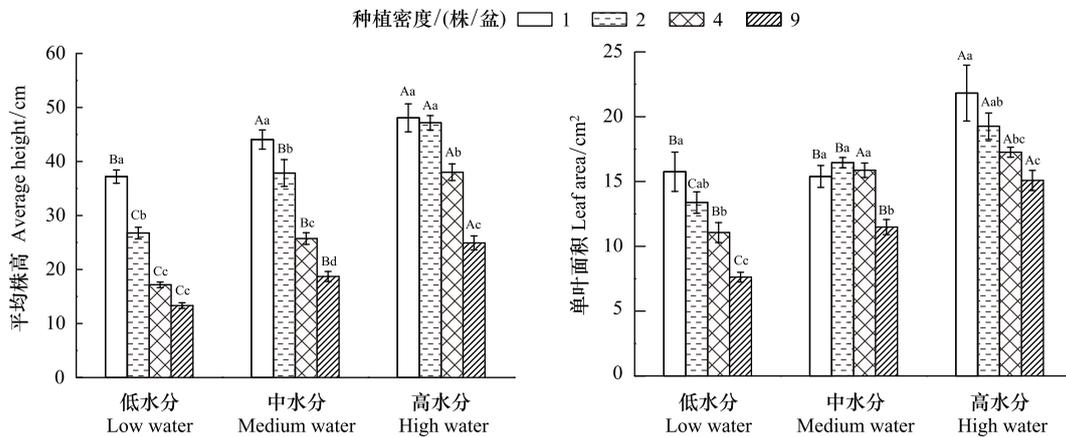


图 1 水分和种植密度对车桑子株高和叶面积的影响

Fig.1 Effects of water and planting density on height and leaf area of *Dodonaea viscosa*

图中数值为平均值±标准误,  $n=5$ ; 不同大写字母表示相同种植密度条件各水分组之间差异显著( $P<0.05$ ), 不同小写字母表示相同水分条件各密度组之间差异显著( $P<0.05$ )

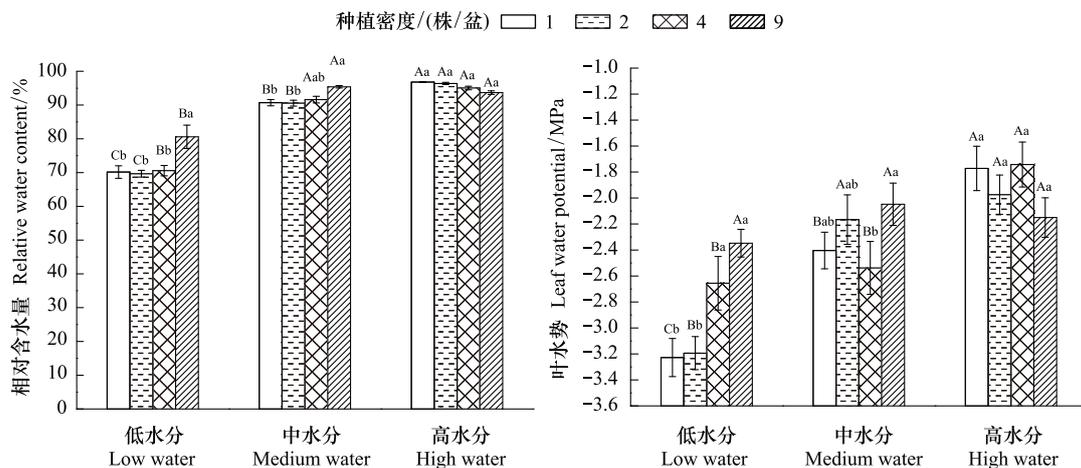


图 2 水分和种植密度对车桑子相对含水量和叶水势的影响

Fig.2 Effects of water and planting density on relative water content and leaf water potential of *Dodonaea viscosa*

## 2.2 水分和种植密度对车桑子生物量特性的影响

水分处理极显著地影响了盆钵中车桑子总的根、茎、叶生物量,均表现为低水分<中水分<高水分( $P<0.001$ )。并且,水分与种植密度的交互作用对根、茎、叶生物量均影响显著( $P<0.05$ )。低水分和中水分条件下,增加种植密度对总生物量无显著影响;而高水分条件下,增加种植密度显著提高了车桑子根、茎、叶生物量。随浇水量的减少,枯叶生物量比例显著增加( $P<0.01$ )。并且,种植密度、水分与种植密度的交互作用对枯叶比例影响显著( $P<0.05$ )。种植密度增加显著增加了车桑子枯叶比例,尤其在低水分条件下,4 棵/盆和 9 棵/盆的枯叶比例分别比 1 棵/盆时增加 148.49%和 109.77%(图 3)。

水分处理极显著地影响了车桑子单株根、茎、叶生物量,表现为:低水分<中水分<高水分( $P<0.001$ )。增加种植密度极显著降低了车桑子单株根、茎、叶生物量( $P<0.001$ )。并且,水分与种植密度对叶生物量具有显著的交互作用( $P<0.05$ )。9 棵/盆时,各水分条件下,单株茎、叶生物量均无显著差异(图 4)。

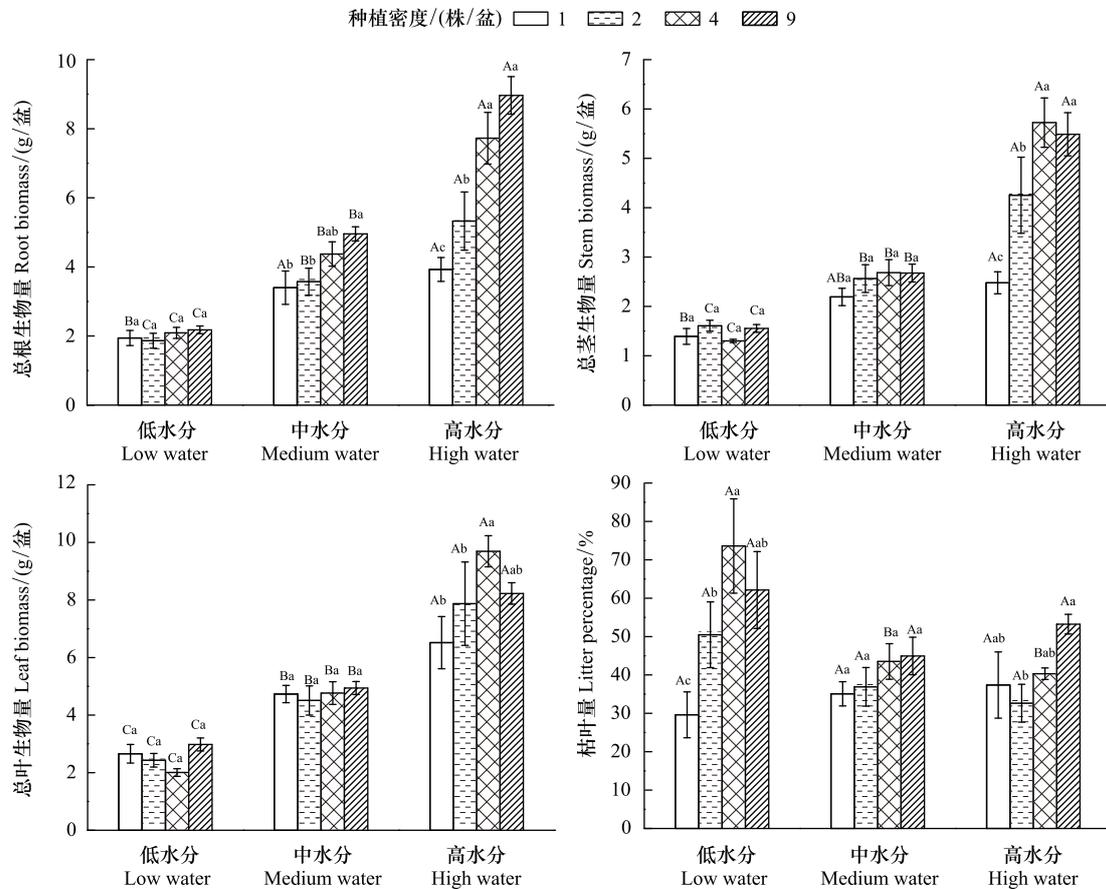


图3 水分和种植密度对钵中车桑子总的根生物量、茎生物量、叶生物量和枯叶生物量比例的影响

Fig.3 Effects of water and planting density on total root biomass, stem biomass, leaf biomass and percentage of litter biomass of *Dodonaea viscosa*

### 2.3 水分和种植密度对车桑子茎、叶生物量异速生长特征的影响

水分处理对茎生物量和叶生物量之间异速生长方程的斜率 ( $P < 0.01$ ) 和截距 ( $P < 0.05$ ) 均具有显著影响 (图5)。随水分的降低,茎、叶生物量的异速生长指数显著增加,截距降低。中水分条件下,叶生物量和茎生物量趋向于等速生长关系 ( $P > 0.05$ ),而低水分条件下,茎生物量和叶生物量的异速生长指数为 1.39,与 1 具有边缘显著差异 ( $P = 0.053$ )。

不同种植密度下,茎生物量和叶生物量之间的异速生长方程的斜率 ( $P < 0.001$ ) 和截距 ( $P < 0.001$ ) 也具有显著的差异。随种植密度的增加,茎、叶生物量的异速生长指数显著降低。9 棵/盆时的斜率比 1 棵/盆时的斜率降低了 40.1%,具体参数见表 2。

### 2.4 水分和种植密度对车桑子相对邻体效应的影响

所有处理条件下,RNE 值均小于 0,植株间均表现为竞争作用。在同一种植密度条件下,随着浇水量的减少,RNE 显著减少,竞争作用增强。但在高密度条件下(9 棵/盆),水分处理对 RNE 无显著影响 ( $P > 0.05$ )。在各水分条件下,种植密度增加显著降低了 RNE 值 ( $P < 0.05$ ) (图 6),表明种植密度增加增强了车桑子间的竞争作用。

## 3 讨论

### 3.1 车桑子生理生长性状和生物量分配对干旱胁迫的响应

不同的水分条件影响了植物自身的形态与生理生长特征。植物可通过自身形态与生理特征的响应来适

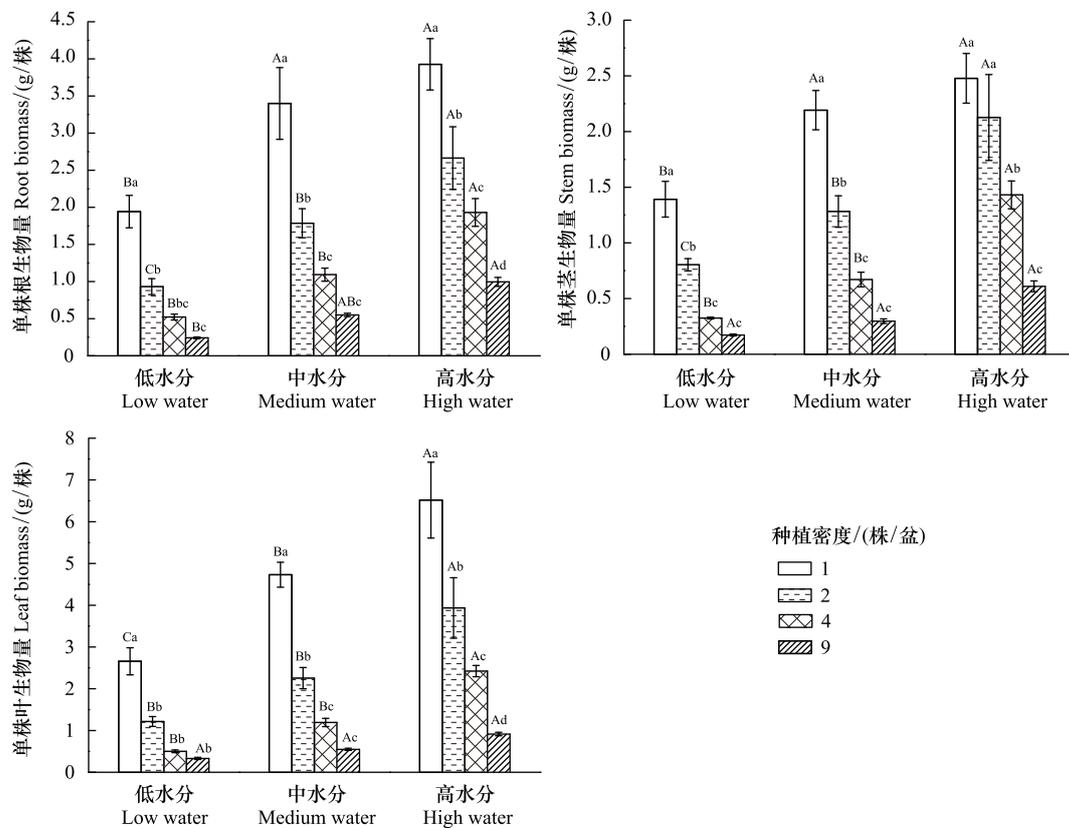


图 4 水分和种植密度对车桑子单株根生物量、单株茎生物量和单株叶生物量的影响

Fig.4 Effects of water and planting density on individual root biomass, individual stem biomass and individual leaf biomass of *Dodonaea viscosa*

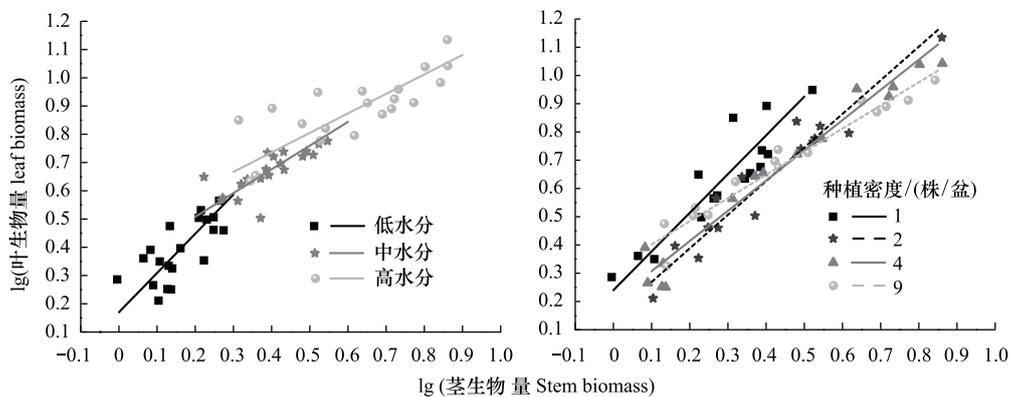


图 5 水分处理和种植密度处理对车桑子茎、叶生物量异速生长关系的影响

Fig.5 Allometric relationships between stem biomass and leaf biomass of *Dodonaea viscosa* under different water treatments and different planting density treatments

应于干旱条件,主要从增加水分吸收、降低水分损失、减轻干旱损伤等方面来抵抗干旱胁迫<sup>[10]</sup>。干旱条件下,植物生长,如株高、叶长、叶宽等受到显著的抑制<sup>[25]</sup>。叶片扩展对干旱胁迫的敏感性较高,它主要是通过减少光合作用从而抑制了叶片扩展<sup>[26]</sup>。因此,水分亏缺时植物叶面积显著减小<sup>[27]</sup>。叶面积减小是植物适应环境的一种策略,可以减少植物水分的蒸散发,从而有效地保存植物体内水分<sup>[7-8]</sup>。本研究中,随水分的降低,车桑子叶面积减小,这是车桑子对干旱环境的一种主动适应,从而能降低水分的损失。另外,浇水量减少显著降低

了车桑子叶水势。叶水势越低,植物能从土壤中吸收水分的能力就越强,这也是植物适应水分胁迫的一种主动策略。叶片相对含水量可直接反映植物水分状况,与土壤水分密切相关。在低水分条件下,车桑子叶片相对含水量的降低程度显著低于叶水势的降低程度。在较低的叶水势下依然能够保持较高的相对含水量,由此推测,车桑子的抗旱性主要表现为御旱<sup>[28]</sup>。因此,同大多数干旱植物一样,车桑子可通过增加水分吸收和降低水分损失等途径来适应干旱胁迫。

表 2 不同处理下车桑子茎生物量和叶生物量的标准化主轴估计分析结果

Table 2 Regression parameter estimates (standardized major axis regression) of stem biomass and leaf biomass of *Dodonaea viscosa* under different treatments

处理 Treatments	样本量 Sample size ( <i>n</i> )	截距 Intercept ( $\lg\alpha$ )	斜率 Slope ( $\beta$ )	斜率 95% 置信区间 95 % confidence intervals of slope	决定系数 Determinant coefficient ( $R^2$ )	显著性 Significance ( $P$ )	等速检验 Test of allometry ( $P$ )
低水分 Low water	20	0.17	1.39	0.99—1.95	0.52	<0.001	0.053
中水分 Medium water	20	0.34	0.84	0.61—1.15	0.58	<0.001	0.270
高水分 High water	20	0.46	0.69	0.51—0.93	0.62	<0.001	0.017
1 棵/盆	15	0.24	1.37	1.08—1.74	0.84	<0.001	0.014
2 棵/盆	15	0.15	1.19	1.01—1.40	0.93	<0.001	0.036
4 棵/盆	15	0.20	1.07	0.95—1.19	0.96	<0.001	0.260
9 棵/盆	15	0.32	0.82	0.72—0.94	0.95	<0.001	0.008

水分是影响植物吸收矿质元素最活跃的因素,因此矿质营养问题也成为干旱胁迫的次生效应<sup>[13]</sup>。从车桑子的异速生长特性来看,低水分条件下,茎、叶生物量的异速生长指数显著增加,表明将更多的地上生物量分配给叶,并减少了茎的分配。虽然本研究由于根生物量的估算导致一定的误差,没有评估不同处理下根冠比的差异,但大量研究表明,干旱条件会显著降低植物地上生物量,增加根冠比<sup>[8-10]</sup>。前期对干热河谷扭黄茅 (*Heteropogon contortus*) 的研究也表明,根冠比的增加是干热河谷植物适应干旱胁迫的主要策略<sup>[11]</sup>。因此,一方面,干旱胁迫降低了植物地上生物量,植株个体较小,植物间光竞争强度较低,因此,对茎生物量的分配减少。另一方面,低水分条件下,土壤养分有效性较低,车桑子需要将更多的养分资源分配至叶片以用于光合作用。该研究结果和闫帮国等的研究是一致的,他们的研究发现,干热河谷地区,适应贫瘠土壤的植物会将更多生物量分配给叶,对茎生物量的分配相对较低<sup>[14]</sup>。因此,我们的研究表明,水分通过影响植物营养状况从而又影响了植物生长。该结果和我们的假设(1)是一致的,车桑子会通过茎、叶的生物量分配权衡来适应干旱导致的养分限制。

### 3.2 水分和种植密度对车桑子种内关系的影响

物种内部的相互作用关系是研究植物适应特定生存环境的主要内容之一,其相互作用类型主要包括竞争作用和促进作用<sup>[29]</sup>。植物种内的竞争和促进作用是同时存在的,其相互作用类型、强度与所处的环境条件存在着密切的关联,并可能随环境的变化而发生方向上的逆转或强度上的变化<sup>[21-22]</sup>。根据环境胁迫梯度假说,当环境压力较大时,植物个体间更趋于相互助长而减少竞争<sup>[30]</sup>。因此,在较大的环境压力下,如生境干扰、水淹等环境条件下,植物种内均被发现相互促进作用<sup>[20-22]</sup>。

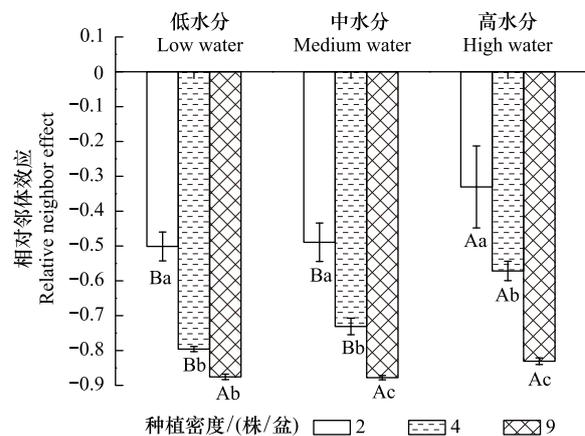


图 6 水分和种植密度对车桑子相对邻体效应的影响

Fig. 6 Effects of water and planting density on the relative neighbor effect of *Dodonaea viscosa*

本试验中,虽然在高水分条件下,随着种植密度增大其总生物量有所增加,但其个体生物量呈显著降低趋势,表明车桑子间的相互关系仍然以竞争为主。通过相对邻体效应的计算发现,各处理条件下的 RNE 值均为负值,也表明其种内竞争作用。并且,种植密度增大和水分减少都会加剧这种竞争作用。但是在高密度条件下(9 棵/盆),水分处理对 RNE 无显著影响。这主要是因为,种植密度条件达到一定的强度后,此时,水分因子可能不再是车桑子生长的主要限制因子,而转为其他因子的限制,如养分和光照。因此,根据李比希最小因子限制定律,在主要为养分或光照限制的条件下,水分因子对车桑子没有显著作用。从车桑子茎、叶生物量的异速生长指数来看,9 棵/盆显著降低了茎、叶生物量的异速生长指数,表明将更多的地上生物量分配给茎。植物器官异速生长斜率的变化是一种“真实”的可塑性,是植物应对外界环境变化而发生生物量分配模式调整的结果<sup>[31]</sup>。研究表明,植物为了光竞争,会将更多的生物量分配到茎部<sup>[32]</sup>。本研究中,9 棵/盆显著增加了茎生物量的分配,说明该处理车桑子主要表现为光的竞争。很多研究均已表明,密度增大会加剧光竞争,使得植物增加茎秆的分配,获取更多的光资源<sup>[33-34]</sup>。因此,这也进一步解释了高密度条件下,水分处理对 RNE 并无显著影响。

本试验中,车桑子间始终表现为竞争作用,并且加剧干旱胁迫反而会加剧竞争作用,这与我们的假设(2)以及胁迫梯度假说是不一致的<sup>[18-19]</sup>。主要原因可能是因为:(1) 与环境胁迫因子有关。当胁迫因子为资源性限制因子(如水)时,相同物种由于相似的竞争或胁迫忍耐生活史性状,邻体之间更容易出现竞争作用<sup>[35]</sup>。(2) 大部分关于环境梯度与相互作用的研究主要是以群落种间关系为主,而种内关系可能更多会表现为竞争<sup>[36]</sup>。比如说,由于不同物种的根系占据着不同土层厚度,因此降低了对同一土层水资源的竞争,也充分利用了整个土层的水资源<sup>[24]</sup>。而本文中车桑子在同一盆钵内种植,植物根系所能达到的土层厚度趋于一致,因此这也就加剧了不同植株根系对水分的竞争作用。(3) 本实验中的干旱胁迫强度,也就是低水分条件可能并未达到胁迫梯度假说中能把植株间竞争关系逆转为促进作用的高胁迫条件。在这种条件下,车桑子能够通过自身形态与生理的调节来适应不同的水分条件,而这种自身的适应能力减少了对邻体植物的依赖性,因此,减少了同种植物间互利发生的可能性,这与陈锦平等的观点是一致的<sup>[23]</sup>。(4) 根据我们对丛枝菌根真菌感染率的测定结果,车桑子是一种典型的菌根植物,各处理条件下菌根真菌感染率都很高。丛枝菌根真菌对植物的水分吸收和养分吸收都具有显著的促进作用<sup>[37-38]</sup>,因此,菌根真菌也可促进车桑子适应干旱胁迫,这可能也减少了车桑子对邻体植物的依赖性。本研究结果表明车桑子在干旱胁迫和较高的种植密度条件下均不存在相互促进作用。野外条件下,干热河谷车桑子幼苗存在聚集分布可能与其他因素有关,比如种子的散布特性等,这还值得未来进一步研究。

#### 4 结论

水分和种植密度都是影响车桑子生长的重要因子,并且二者存在一定的交互作用,这主要取决于生长过程中水分、光照和养分等资源对车桑子的限制作用。干旱胁迫会产生水分和养分资源的限制。低水分条件下,车桑子生长受到抑制,并且种内竞争作用增强,但车桑子会通过减少叶面积生长、降低叶水势、保持叶片水分含量等途径来提高对于干旱环境的适应性。较高的种植密度导致车桑子生长产生光竞争。随种植密度的增加,车桑子单株生物量降低,种内竞争作用显著增强,茎、叶生物量的异速生长斜率显著降低。本研究对车桑子在植被恢复中的应用与推广具有重要的现实意义。在车桑子苗期的种植过程中,应以中、低密度种植,并注意苗期的水分管理。

#### 参考文献(References):

- [1] IPCC. Climate change 2014: impacts, adaptation, and vulnerability. Part A: global and sectoral aspects. Contribution of working group II to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge, UK and NY, USA: Cambridge University Press, 2014.
- [2] Gerten D, Schaphoff S, Lucht W. Potential future changes in water limitations of the terrestrial biosphere. *Climatic Change*, 2007, 80(3): 277-299.
- [3] Woodhouse C A, Meko D M, Macdonald G M, Stahle, D W, Cook E R. Climate change and water in southwestern North America special feature:

- A 1,200-year perspective of 21st century drought in southwestern North America. *Proceedings of the National Academy of Science*, 2010, 107(50): 21283-21288.
- [ 4 ] Kelley C P, Mohtadi S, Cane M A, Seager R, Kushnir Y. Climate change in the Fertile Crescent and implications of the recent Syrian drought. *Proceedings of the National Academy of Science*, 2015, 112(11): 3241-3246.
- [ 5 ] Chaves M M, Maroco J P, Pereira J S. Understanding plant responses to drought—from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, 2003, 30(3): 239-264.
- [ 6 ] Khaleghi A, Naderi R, Brunetti C, Maserti B E, Salami S A, Babalar M. Morphological, physiochemical and antioxidant responses of *Maclura pomifera* to drought stress. *Scientific Reports*, 2019, 9(1): 1-12.
- [ 7 ] Kudoyarova G R, Kholodova V P, Veselov D S. Current state of the problem of water relations in plants under water deficit. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2013, 60(2): 165-175.
- [ 8 ] Haffani S, Mezni M, Slama I, Ksontini M, Chaibi W. Plant growth, water relations and proline content of three vetch species under water - limited conditions. *Grass and Forage Science*, 2014, 69: 323-333.
- [ 9 ] Xu B C, Deng X P, Zhang S Q, Shan L. Biomass partition, leaf gas exchange and water relations of alfalfa and milkvetch seedlings in response to soil drying. *Photosynthetica*, 48(4): 481-487.
- [ 10 ] Fang Y, Xiong L. General mechanisms of drought response and their application in drought resistance improvement in plants. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2015, 72(4): 673-689.
- [ 11 ] Wang X M, Zhao L, Yan B G, Shi L T, Liu G C, He Y X. Morphological and physiological responses of *Heteropogon contortus* to drought stress in a dry-hot valley. *Botanical Studies*, 57(1): 17.
- [ 12 ] 党晶晶, 赵成章, 王继伟. 高寒草地甘肃臭草斑块不同发育阶段茎-叶生物量分配: 异速生长分析. *生态学杂志*, 2015, 34(6): 1540-1545.
- [ 13 ] da Silva E C, Nogueira R J M C, da Silva M A, de Albuquerque M B. Drought stress and plant nutrition. *Plant Stress*, 2011, 5(1): 32-41.
- [ 14 ] Yan B G, Ji Z H, Fan B, Wang X M, He G X, Shi L T, Liu G C. Plants adapted to nutrient limitation allocate less biomass into stems in an arid-hot grassland. *New Phytologist*, 2016, 211: 1232-1240.
- [ 15 ] Huang Y X, Zhao X Y, Zhang H X, Japhet Y, Zuo X A, Luo Y Y, Huang G. Allometric effects of *Agriophyllum squarrosum* in response to soil nutrients, water, and population density in the Horqin Sandy Land of China. *Journal of Plant Biology*, 2009, 52(3): 210-219.
- [ 16 ] 安慧, 上官周平. 密度对刺槐幼苗生物量及异速生长模式的影响. *林业科学*, 2008, 44(3): 151-155.
- [ 17 ] Mccarthy M C, Enquist B J. Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation. *Functional Ecology*, 2007, 21(4): 713-720.
- [ 18 ] 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.
- [ 19 ] Chu C J, Maestre F T, Xiao S, Weiner J, Wang Y S, Duan Z H, Wang G. Balance between facilitation and resource competition determines biomass-density relationships in plant populations. *Ecology Letters*, 2008, 11(11): 1189-1197.
- [ 20 ] 陈雅慧, 袁琳, 曹浩冰, 王恒, 赵志远, 牛文蕾, 张利权. 基于胁迫梯度假说和互惠理论的海三棱藨草种群恢复技术. *生态学报*, 2019, 39(12): 4233-4241.
- [ 21 ] 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): 696-704.
- [ 22 ] 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): 85-92.
- [ 23 ] 陈锦平, 王振夏, 曾成城, 李帅, 魏虹. 不同水分和植株密度处理对牛鞭草生长及形态的影响. *草业学报*, 2015, 24(1): 39-46.
- [ 24 ] Sardans J, Peñuelas J. Plant-soil interactions in Mediterranean forest and shrublands: impacts of climatic change. *Plant and Soil*, 2013, 365: 1-33.
- [ 25 ] Rodiyati A, Arisoelaningsih E, Isagi Y, Nakagoshi N. Responses of *Cyperus brevifolius* (Rottb.) Hassk. and *Cyperus kyllingia* Endl. to varying soil water availability. *Environmental and Experimental Botany*; 2005, 53(3): 259-269.
- [ 26 ] Anjum S A, Xie X Y, Wang L C, Saleem M F, Man C, Lei W. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research*, 2011, 6(9): 2026-2032.
- [ 27 ] Du N, Guo W H, Zhang X R, Wang R Q. Morphological and physiological responses of *Vitex negundo* L. var. *heterophylla* (Franch.) Rehd. to drought stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2010, 32: 839-848.
- [ 28 ] Kozłowski T T, Pallardy S G. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *The Botanical Review*, 2002, 68(2): 270-334.
- [ 29 ] Leslie H M. Positive intraspecific effects trump negative effects in high-density barnacle aggregations. *Ecology*, 2005, 86(10): 2716-2725.
- [ 30 ] He Q, Bertness M D, Altieri A H. Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress. *Ecology Letters*, 2013, 16(5): 695-706.
- [ 31 ] Weiner J. Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2004, 6(4): 207-215.
- [ 32 ] 闫帮国, 樊博, 何光熊, 史亮涛, 潘志贤, 李建查, 岳学文, 刘刚才. 干热河谷草本植物生物量分配及其对环境因子的响应. *应用生态学报*, 2016, 27(10): 3173-3181.
- [ 33 ] 郭子武, 杨清平, 李迎春, 陈双林. 密度对四季竹地上生物量分配格局及异速增长模式的制约性调节. *生态学杂志*, 2013, 32(3): 515-521.
- [ 34 ] 范高华, 崔楨, 张金伟, 黄迎新, 神祥金, 赵学勇. 密度对尖头叶藜生物量分配格局及异速生长的影响. *生态学报*, 2017, 37(15): 5080-5090.
- [ 35 ] 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.
- [ 36 ] Valientebanuet A, Rumebe A V, Verdú M, Callaway R M. Modern Quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient Tertiary lineages. *Proceedings of the National Academy of Science*, 2006, 103(45): 16812-16817.
- [ 37 ] Smith S E, Smith F A. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. *Annual Review of Plant Biology*, 2011, 62: 227-250.
- [ 38 ] Wu Q S, Xia R X. Arbuscular mycorrhizal fungi influence growth, osmotic adjustment and photosynthesis of citrus under well-watered and water stress conditions. *Journal of Plant Physiology*, 2006, 163: 417-25.