

DOI: 10.5846/stxb202103020568

王亚露, 赵建宁, 许彦骁, 张 乐, 杨殿林, 李洁. 种间竞争对香蒲与芦苇生长的影响. 生态学报, 2022, 42(7): 2891-2898.

Wang Y L, Zhao J N, Xu Y X, Zhang L, Yang D L, Li J. Effects of interspecific competition on the growth of *Typha domingensis* and *Phragmites australis*. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(7): 2891-2898.

种间竞争对香蒲与芦苇生长的影响

王亚露, 赵建宁*, 许彦骁, 张 乐, 杨殿林, 李 洁

农业农村部环境保护科研监测所, 农业农村部产地环境污染防控重点实验室/天津市农业环境与农产品安全重点实验室, 天津 300191

摘要:为了探究种间竞争对香蒲(*Typha domingensis*)与芦苇(*Phragmites australis*)生长的影响,利用根系分隔盆栽试验研究了3种不同分隔方式条件下香蒲与芦苇的种间竞争特性,包括塑料膜分隔(根系完全分隔,无相互作用,无物质交换)、尼龙网分隔(根系部分分隔,无相互作用,有物质交换)和不分隔(根系完全相互作用,有物质交换),分析了香蒲与芦苇根系形态和地上部生长的变化,探究香蒲与芦苇种间竞争的差异。结果发现(1)在尼龙网分隔和不分隔处理中芦苇具有明显的劣势。与塑料膜分隔处理相比,芦苇的总生物量、植株密度在尼龙网分隔和不分隔处理中分别减少了39.14%、49.41%和82.08%、79.22%,总根长、总根表面积、总根体积分别减少了40.53%、44.84%、62.52%和85.7%、82.45%、89.67%,且均具有极显著差异($P<0.01$);根系分隔方式也影响芦苇的株高、茎粗和叶片数,表现为不分隔>塑料膜分隔>尼龙网分隔。(2)与塑料膜分隔处理相比,香蒲总生物量在尼龙网分隔和不分隔中虽有增加,但差异不显著,植株密度和株高在尼龙网分隔和不分隔处理中都有增加且具有显著差异($P<0.05$),其总根长、总根表面积、总根体积在尼龙网分隔中分别增加了57.93%、26.5%、8.04%,但在不分隔处理中分别减少了11.57%、14.92%、11.39%($P<0.05$),虽然根系的相互作用对香蒲根系的生长具有促进作用,但植物种间根系相互作用越强,对两者的生长越不利。(3)在不同的分隔方式中,芦苇与香蒲间也存在明显变化。在不分隔处理中,香蒲的生物量和植株密度是芦苇的1.7倍和6.74倍,与塑料膜分隔处理相比增加了6倍,表明芦苇与香蒲根系的完全相互作用,显著削减了芦苇的繁殖生长,增加了香蒲的根系分蘖。(4)通过种间相互作用强度(RII值)分析也表明,尼龙网分隔和不分隔处理下芦苇表现为抑制作用(RII值为负值),香蒲表现为促进作用(RII值为正值)。香蒲与芦苇互作对芦苇具有抑制作用,说明种间相互作用是能改变植物的适应性和植物群落的繁殖,同时也表明植物根系不仅在吸收土壤中的水和养分中起着关键作用,在种间关系中也起着重要作用。因此利用种间竞争控制植物生长,可以为保护生物多样性和生态系统的功能提供有效的技术支撑。

关键词:香蒲;芦苇;种间竞争;分隔处理;生长;形态

Effects of interspecific competition on the growth of *Typha domingensis* and *Phragmites australis*

WANG Yalu, ZHAO Jianning*, XU Yanxiao, ZHANG Le, YANG Dianlin, LI Jie

Agro-Environmental Protection Institute, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Key Laboratory of Original Agro-Environmental Quality of Ministry of Agriculture and Rural Affairs/Tianjin Key Laboratory of Agro-Environment and Agro-Product Safety, Tianjin 300191, China

Abstract: In order to investigate the effects of interspecific competition on the growth of *Typha domingensis* and *Phragmites australis*, a pot experiment technique was designed to study the interspecific competition characteristics of *T. domingensis* and *P. australis* under different root barriers, including plastic barrier (complete root separation, no interaction and no substance exchange), nylon mesh barrier (partial root separation, no interaction and substance exchange) and no barrier (no root separation, root interaction and substance exchange). The root morphological characteristics and above-ground

基金项目:中国农业科学院科技创新工程协同创新任务:丹江口水源涵养区绿色高效农业技术创新集成与示范(CAAS-XTX2016015)

收稿日期:2021-03-02; **网络出版日期:**2021-12-15

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhaojn2008@163.com

growth were analyzed to explore the differences of interspecific competition between *T. domingensis* and *P. australis*. Results showed that (1) *P. australis* had obvious disadvantage in nylon mesh barrier and no barrier treatment. Compared with plastic barrier, the total biomass, plant density were 39.14%, 49.41% and 82.08%, 79.22%, total root length, root surface area and root volume of *P. australis* were 40.53%, 44.84%, 62.52% and 85.7%, 82.45%, 89.67% significantly lower under nylon mesh barrier and no barrier treatment, respectively. And plant height, stem diameter and leaf number in our study were affected by root barrier treatments, following the order of no barrier>plastic barrier> nylon mesh barrier. (2) The total biomass of *T. domingensis* in the nylon mesh barrier and no barrier treatment was higher than those in plastic barrier treatment, but the difference was not significant. However, Plant density and plant height of *T. domingensis* in the nylon mesh barrier and no barrier treatment were higher than those in plastic barrier treatment, and the difference was significant ($P<0.05$). Compared to plastic barrier, the total root length, root surface area and root volume of *T. domingensis* were increased by 57.93%, 26.5% and 8.04% in nylon mesh barrier, respectively, but decreased by 11.57%, 14.92% and 11.39% in no barrier treatment, respectively ($P<0.05$). Although the interaction of root promoted the growth of the root of *T. domingensis*, and the roots interaction are stronger, more disadvantageous to the growth of them. (3) In different root barriers treatment, obvious changes were also found between *T. domingensis* and *P. australis*. In no barrier treatment, the biomass and the plant density of *T. domingensis* were 1.7 times and 6.74 times higher than that in *P. australis*, and increased 6 times compared with plastic barrier. The study indicated that the roots interaction between *T. domingensis* and *P. australis* significantly weakened the reproductive growth of *P. australis*, and increased the root tillers of *T. domingensis*. (4) The interspecific interaction index (RII) analysis also showed that *P. australis* exhibited inhibitory effect (RII was negative) and *T. domingensis* exhibited promoting effect (RII was positive) under nylon mesh barrier and no barrier. The root interactions can inhibit *P. australis*, which has a strong impact on plant adaptation and plant community reproduction. It also shows that root not only play a key role in uptake of water and nutrients from soil, but also play an important role in interspecific relationships. The results provide a technical support for the biodiversity conservation and protect the ecosystem function by controlling the growth of *P. australis* through interspecific competition.

Key Words: *Typha domingensis*; *Phragmites australis*; interspecific competition; root barriers; growth; morphology

芦苇和香蒲作为湿地中最常见的草本植物,它们的生命力顽强,繁殖迅速。研究发现,芦苇的高竞争力和快速传播使其在北美演变为一种入侵植物^[1],在世界其他地区的调查结果表明,芦苇在改变生境的同时也导致了生物多样性和生态系统功能的丧失^[2],通过显著改变原生生态系统的结构和功能而形成占主导地位的单一群落^[3-4]。香蒲与芦苇非常相似,其密集的根状茎使得其根系快速繁殖,往往形成巨大的几乎单一的群落,对其他植物具有很强的竞争力^[5]。由于芦苇和香蒲具有许多共同的特征,例如植株高大、枝条无分支、网状的根茎、主要靠根系无性繁殖、通常形成密集的单一群落、生境偏好和特征上的相似性,使这两个物种之间可能存在较强的种间相互作用^[6]。Bellavance 对芦苇与香蒲在路边沟渠和淡水沼泽接触带的群落动态进行了3年的调查,并研究了相邻植物对目标植物形态的影响,结果发现,随着时间的推移,芦苇的数量明显在增加,而香蒲的数量在减少^[7]。有研究者以芦苇和香蒲为试验材料,采用9株/m²的密度均等种植在人工湿地中,并注入被污染的河水,研究了混种对二者的植物功能、微生物及其相互作用的影响,发现芦苇与香蒲间存在明显的竞争,芦苇过度生长逐步侵占了香蒲的空间,导致芦苇的植物密度和生物量分别是香蒲的20倍和10倍^[8]。而在盐沼中进行的盐度和水位控制试验发现,香蒲比芦苇更具有竞争优势,在低盐度条件下其地上生物量和存活率都相对较高^[9]。

目前关于芦苇和香蒲与其它植物生长发育、相互关联度及影响,以及共生状态、生理生态效应、竞争关系、抵御各种逆境胁迫等探究越来越多^[10-11],而且主要是通过调控环境资源介导的影响因素,研究两者之间的相互作用。但对两物种共同生长时的生理生态状况、根系相互作用的研究鲜有报道。因此,本试验通过对芦苇

与香蒲的根系分隔试验,研究芦苇与香蒲种间竞争对其生长形态的影响,为控制和管理芦苇与香蒲的生长,保护湿地和农田沟渠系统的生物多样性提供数据支撑。

1 材料与方法

1.1 试验材料

芦苇(*Phragmites australis*)与香蒲(*Typha domingensis*)购自江苏省宿迁市浩宇水生植物基地,挑选大小一致(高 30 cm,茎粗 5 mm)的幼苗,用水冲洗掉根系附着物,带回实验室。宿迁属于暖温带季风气候区,年均气温 15.2℃,年均降水量为 910 mm,年均日照总时数为 2291 h,无霜期 211 d。供试土壤采自农业农村部环境保护科研监测所武清基地,去除有机残留物及大块石屑,并过 20 目筛网备用,土壤含有有机质 20.53 g/kg,全氮 1.28 g/kg,全磷 0.74 g/kg,pH 8.23,速效磷 19.1 mg/kg。

1.2 试验设计

该盆栽试验在农业农村部环境保护科研监测所的网室进行,该地区属于暖温带半湿润大陆性季风气候区,年平均温度为 13.5℃,年均降水量为 575 mm,年均日照时数为 2620 h,无霜期 221 d。供试塑料箱长 72 cm,宽 52 cm,高 59 cm。本试验设置 3 个处理:塑料膜分隔(塑料厚度 0.12 mm,根系完全分隔,无相互作用,无物质交换)、尼龙网分隔(孔径 25 μm ,根系部分分隔,无相互作用,有物质交换)和不分隔(根系完全相互作用,有物质交换)^[12],用乙烯-醋酸乙烯共聚物(EVA)将孔径为 25 μm 的尼龙网和塑料膜分别固定于箱体中间(长边中间,并以玻璃胶涂抹加固)。每箱装土约 190 kg,高度为 45 cm,以满足根系的生长深度,每箱种植香蒲与芦苇各 6 株(图 1),每个处理重复 5 次。于 2019 年 7 月 10 日将幼苗移栽至塑料箱中,箱体水位保持在 15 cm,不施肥,3 个处理间地上部环境条件一致。2019 年 11 月割除地上部分,以减少凋落物对其生长的影响,便于观察苗期的种间相互作用。

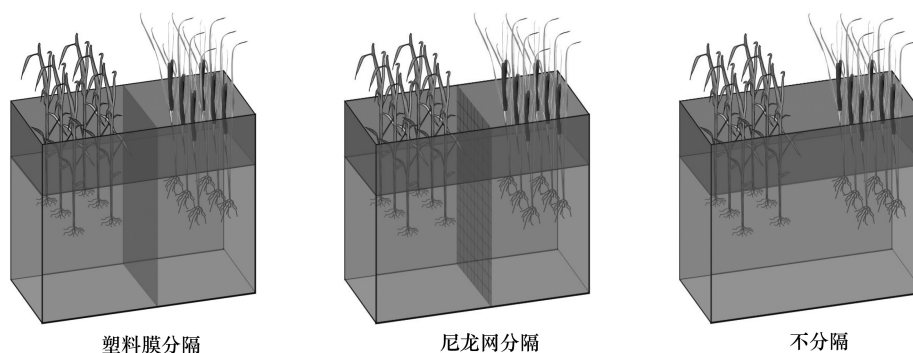


图 1 不同分隔方式示意图

Fig.1 Sketch map of different root barriers treatments

1.3 样品采集与测定

地上部:2020 年 8 月 25 日(已结蒲棒),随机选取 8 株香蒲和芦苇样本,测量密度、株高、茎粗、叶片数,采用卷尺测量植株的高度(土表到植株顶端)、游标卡尺测量茎粗(芦苇选取第八叶处,香蒲选取叶子刚开始分散处)、叶片数(土壤表面以上的所有叶片数量)和密度(每平方米的植株数量)。将所有植株的地上部剪下来,于布袋(38 cm×28 cm)在 105℃ 下杀青 30 min,并于 65℃ 下烘干至恒重后称重记录。

地下部:2020 年 9 月 1 日,将种植箱体从中间(长边中间)锯开,露出香蒲与芦苇根系生长的完整区域,冲洗掉土壤,根系清洗干净并分离,装入塑封袋于-4℃ 冰箱内保存,利用 EPSON(EU-88)根系扫描仪进行扫描,扫描后将根系置于布袋中烘干,用电子天平称量。并用 Win-Rhizo 根系分析软件(WinRHIZO 2012)对扫描根系图进行处理,对根系形态参数进行分析,计算出总根长、总根表面积和总根体积。

1.4 数据处理与分析

1.4.1 数据处理

密度(株/ m^2),是指箱体内香蒲与芦苇各自所在生长区域(0.2 m^2)的植株数量的计算。

总根长(根表面积、根体积),是指箱体内香蒲与芦苇各自所在生长区域(0.2 m^2)根系相应参数之和。

相互作用强度 Relative Interaction Index(RII): $\text{RII} = (B_w - B_o) / (B_w + B_o)$ [13]

式中, B_w 为植株在混种下的生物量, B_o 为植株在单种下的生物量。当 $0 < \text{RII} \leq 1$ 时,表现为促进作用;当 $-1 \leq \text{RII} < 0$ 时,种间相互作用显著,表现为抑制作用;当 $\text{RII} = 0$ 时,抑制作用与促进作用相互抵消并达到平衡[14]。RII 值可以很好地用来比较植物间的竞争情况[15]。

1.4.2 数据分析

试验数据用 Microsoft Excel 2003 整理后,采用 SPSS 20.0 软件对试验数据进行单因素统计分析,多重比较检验各处理平均值之间的差异显著性,并用 Origin 9.1 进行绘图。

2 结果与分析

2.1 不同分隔方式对香蒲与芦苇生物量的影响

不同根系分隔方式中,与塑料膜分隔相比,尼龙网分隔和不分隔处理显著减少了芦苇植株的生物量,其地上部、地下部生物量和总生物量分别减少了 38.66%、39.71%、39.14%和 80%、84.52%、82.08%(图 2),说明香蒲与芦苇根系的相互作用显著减少了芦苇的生物量,且对地下部根系生物量的影响更大。香蒲的地上部、地下部生物量和总生物量在尼龙网分隔和不分隔中分别比塑料膜分隔增加 33.25%、12.05%、23.22%和 23.2%、4.69%、14.44%,说明香蒲与芦苇的相互作用促进了香蒲植株的生长,但 3 个处理间无显著差异(图 2)。在塑料膜分隔处理中,香蒲的地上生物量是芦苇的 0.27 倍,地下生物量是芦苇的 0.28 倍,总生物量是芦苇的 0.27 倍,而在不分隔处理中,香蒲的地上生物量是芦苇的 1.65 倍,地下生物量是芦苇的 1.88 倍,总生物量是芦苇的 1.74 倍,增加了约 6 倍,表明芦苇与香蒲根系的完全相互作用,显著削减了芦苇繁殖生长,增加了香蒲植株的根茎的快速生长,芦苇对种间竞争产生负响应,而香蒲的反应较小。

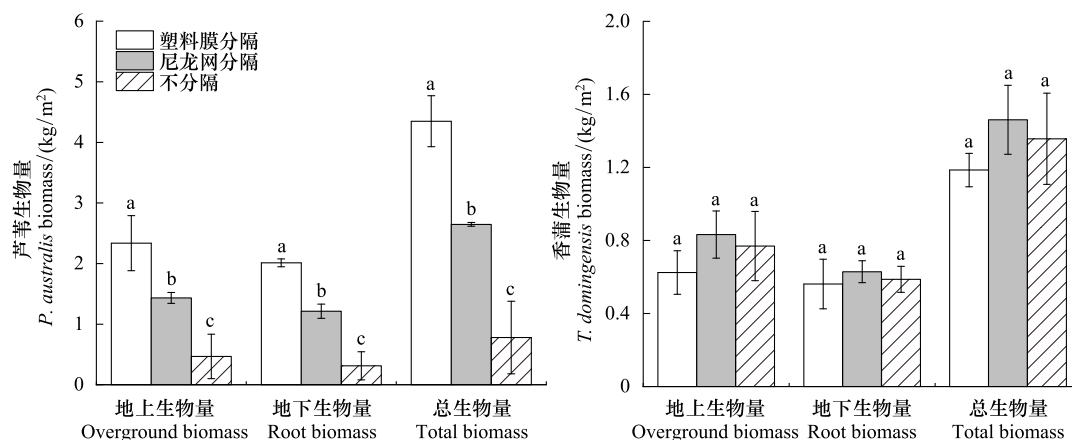


图 2 不同分隔方式下芦苇和香蒲的生物量

Fig.2 Biomass of *P. australis* and *T. domingensis* under different root barriers treatments

分隔方式的差异用小写字母表示,不同字母表示差异显著 ($p < 0.05$)

2.2 不同分隔方式对香蒲与芦苇地上部生长指标的影响

在 3 种不同的分隔方式中,与塑料膜分隔相比,芦苇的植株密度在尼龙网分隔和不分隔处理中分别减少了 49.41%和 79.22%,具有显著差异(图 3);但芦苇的株高、茎粗和叶片数却在尼龙网分隔处理中达到最大值,与塑料膜分隔和不分隔相比分别增加了 6.22%、13.9%、25.33%和 24.69%、25.22%、27.33%,且与尼龙网分

隔具有显著差异(图3),说明香蒲与芦苇根系的相互作用对芦苇植株密度具有抑制作用,但在根系无相互作用的尼龙网分隔中,增加了芦苇的株高、茎粗和叶片数。植株密度的减少,使植物将更多的营养分配到其它部位,给予生长补偿,且表明根系的相互作用是植物形态产生变化的关键。

对于香蒲来说,与塑料膜分隔相比,植株密度和株高在尼龙网分隔和不分隔处理中分别增加了7.37%、8.12%和25.26%、7.01%,具有显著差异(图3, $P<0.05$),茎粗和叶片数的差异不显著(图3, $P>0.05$);说明香蒲和芦苇的相互作用促进香蒲的植株密度和株高增加,对茎粗和叶片数影响较小。但在塑料膜分隔和不分隔处理中,芦苇的植株密度分别是香蒲的1.12倍和6.74倍,表明根系相互作用在抑制芦苇生长的同时,促进了香蒲的繁殖。

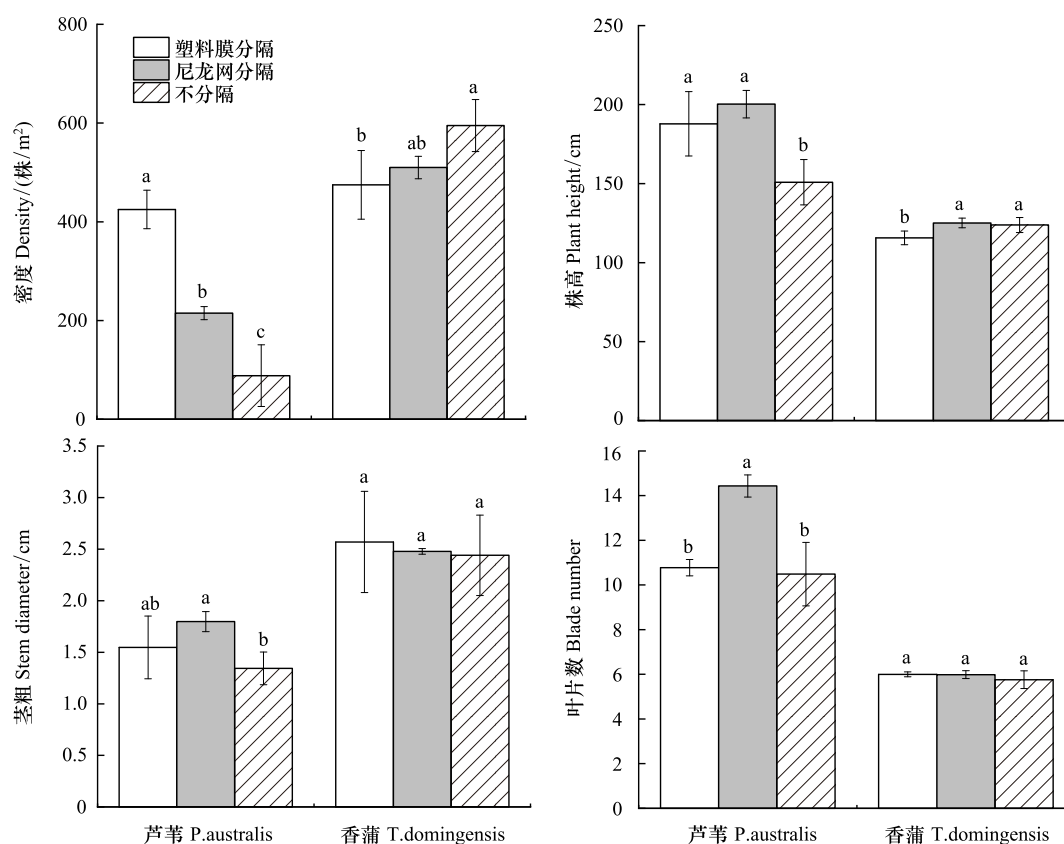


图3 不同分隔方式下芦苇和香蒲的密度、株高、茎粗和叶片数

Fig.3 Density, plant height, stem diameter, and blade number of *P. australis* and *T. domingensis* under different root barriers treatments

2.3 不同分隔方式对香蒲与芦苇地下部根系生长的影响

不同分隔方式对芦苇根系形态具有显著的影响,芦苇的总根长、总根表面积、总根体积在尼龙网分隔和根系不分隔处理中比塑料膜分隔处理分别减少了40.53%、44.84%、62.52%和85.7%、82.45%、89.67%(图4, $P<0.01$),说明香蒲与芦苇间的相互作用明显削减了芦苇根系的生长。但对于香蒲来说,与塑料膜分隔处理相比,其总根长、总根表面积、总根体积在尼龙网分隔中分别增加了57.93%、26.5%、8.04% ($P<0.05$),在尼龙网分隔处理中,芦苇的总根长、总根表面积、总根体积与香蒲的比值为2.7:1、2.4:1、5.3:1,在尼龙网分隔处理中,比值为1:1、1:1、1.8:1,但在尼龙网分隔处理中,比值为0.4:1、0.5:1、0.6:1,减少了2—8倍。说明香蒲与芦苇根系的完全相互作用对香蒲与芦苇的根系形态都有影响,尤其对芦苇的抑制作用更强。但在尼龙网分隔处理中,对于香蒲具有促进作用。其中在塑料膜分隔中,芦苇的总根体积是香蒲是5倍,是因为芦苇的根茎是管状的,通常占据较大的体积。

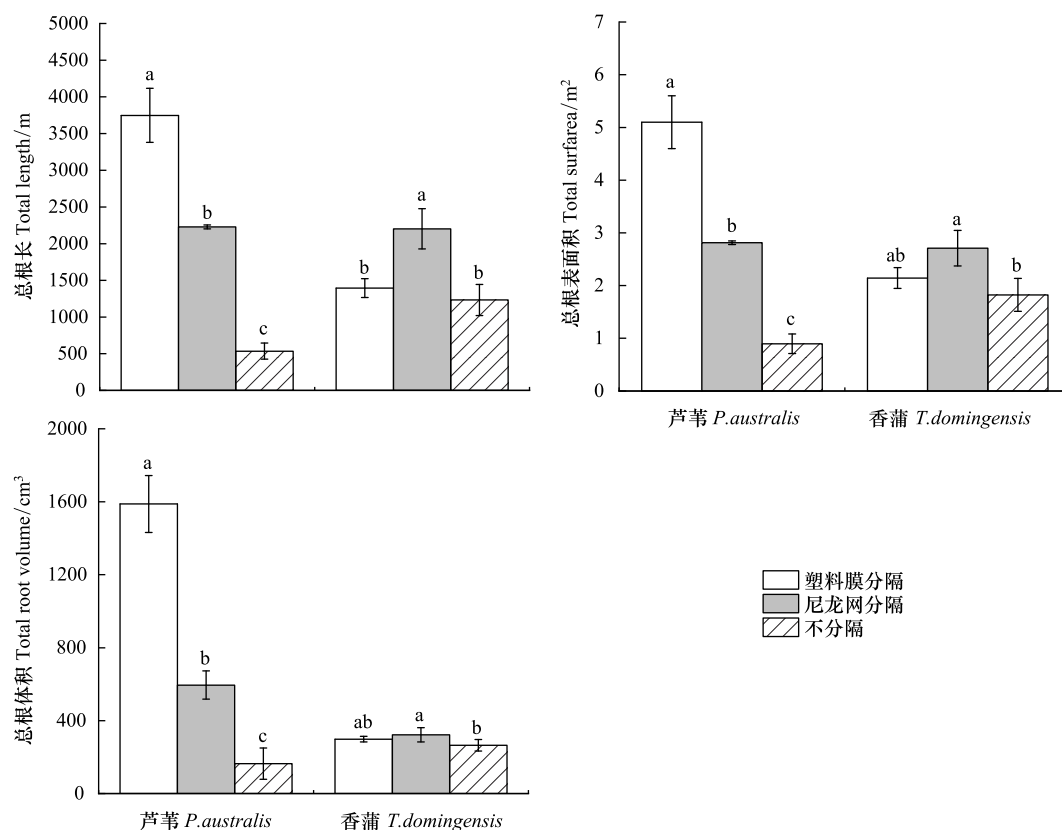


图4 不同分隔方式下芦苇和香蒲总根长、总根表面积和总根体积

Fig.4 Total root length, total root surface area and total root volume of *P. australis* and *T. domingensis* under different root barriers treatments

2.4 相互作用强度(RII)

相互作用强度(RII)可以很好地用来比较植物间的竞争情况。RII 的值为 $[-1, 1]$,正值说明种间相互作用对其具有促进作用,负值说明种间相互作用对其具有抑制作用。将香蒲与芦苇的塑料膜分隔作为单种,尼龙网分隔和不分隔作为不同的混种方式,通过相互作用强度(RII)分析,发现芦苇的 RII 值均小于 0(图 5, $P < 0.05$),说明对其抑制作用显著,RII 值在尼龙网分隔和不分隔中分别为 -0.24 、 -0.25 、 -0.24 和 -0.67 、 -0.73 、 -0.7 ,其中在不分隔处理中竞争作用更显著。香蒲的 RII 值均大于 0,但差异不显著,混种尼龙网分隔和不分隔对香蒲促进作用的影响较小。说明在共存关系中对芦苇具有显著地抑制作用,表明根系的相互作用对芦苇的抑制作用更强,对香蒲没有显著的影响。

3 讨论

物种间相互作用一直是众多学者关注的热点,研究发现植物群落的组成主要由种间关系决定^[16],种间关系又受到地上部和地下部的影响,但地下部的竞争是植物生长的最大影响因素^[17]。因此本研究设置根系不

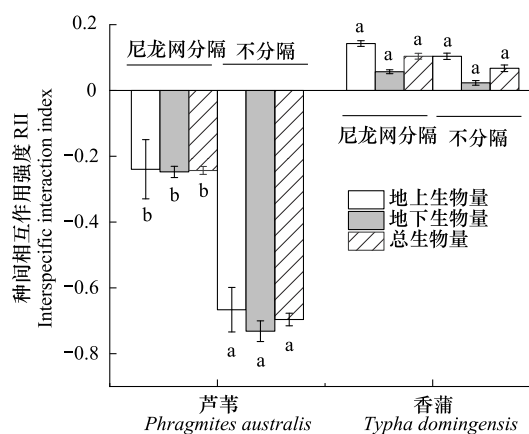


图5 不同分隔方式下芦苇与香蒲的 RII 值

Fig.5 The RII of *Phragmites australis* and *Typha domingensis* under different root barriers treatments

同分隔处理的试验,研究香蒲与芦苇根系相互作用对其生长的影响。研究发现香蒲与芦苇根系的完全相互作用(不分隔处理)相比于完全无相互作用(塑料膜分隔处理)显著减少了芦苇的植株密度和生物量,而香蒲的表现却与此相反。种群密度是植物研究中的重要变量,是一种更好地理解植物竞争的方法^[18]。相对来说高密度的植物比低密度的植物可以更有效地利用所在区域的土壤面积,并抑制低密度植物的生长^[19],导致其根系生物量和根系形态发生变化。但在一些植物生长系统中,植物根系行为也取决于邻近物种^[20]。在香蒲与芦苇根系的完全相互作用中,高密度的香蒲削弱了芦苇的生长,从而导致芦苇生物量的减少。

另外,与塑料膜分隔相比,在尼龙网分隔处理中,芦苇植株密度在减少的同时,芦苇的株高、茎粗和叶片数却有所增加,展示出其地上部生长形态的增加和植株繁殖的减少,说明根系物质的交换使芦苇即使处于劣势,也并未抑制其生长^[21]。香蒲的株高在尼龙网分隔和不分隔处理中,均显著高于塑料膜分隔处理($P<0.05$),但茎粗和叶片数无显著差异。这一研究与香蒲和三棱草的研究结果相似,两者根系物质的交换,降低了三棱草的叶、根、茎和总生物量^[22],表明香蒲与芦苇种间竞争对香蒲地上部的影响较小。越来越多的证据表明植物地下相互作用对植物生长形态和生态系统功能的重要性^[23-24]。

在分隔试验中,种间竞争显著改变了植物的根系形态,这种改变对芦苇根系的影响更明显,尤其在不分隔处理中所导致的芦苇根系总根长、根表面积和根体积的明显减少($P<0.05$),这个结果可能是由于邻间物种的入侵和根系的回避生长,主要是因为根系的完全相互作用^[25],而且根系的完全相互作用引起的空间竞争对植物生长具有抑制作用,且通常对植物根系的影响更大^[26]。例如,野草莓根优先生长于欧活血丹,而欧活血丹根生长受到抑制,以避免野草莓,根系的物质交换介导了这些竞争模式^[25]。而且根系中的化感物可以直接或间接改变邻近植物的生长和功能,例如通过干扰根系的生长和发育、根系养分的吸收或生理过程,也可以通过改变地下土壤的性质,改变植物的生长和功能^[27]。在本试验中,不同分隔方式下芦苇根系的生长状况也印证了此现象。另外,虽然根系的生长分布涉及多种非生物和生物因素,例如土壤养分^[28],微生物介质和根系分泌物中所含的代谢物^[29],但根系分泌物是植物与植物根系相互作用的关键,不仅抑制邻间物种也可能具有自毒作用^[3,30],在植物的交流和防御中发挥作用^[31],对于解决未来可持续农业中的病虫害和杂草以及生态系统中植物入侵问题具有重要科学意义。

在本研究中,根系分隔方式的不同影响了香蒲与芦苇的 RII 值,说明根系物质的交换和根系的相互作用对植物竞争的主导作用较为明显,其中对芦苇 RII 值的影响更为显著,并且在尼龙网分隔和不分隔中都为负值,具有显著差异。表明不分隔处理对其有更强地抑制作用,而香蒲的 RII 值都为正值,都没有显著差异,即在两者的种间关系中,对香蒲具有促进作用但差异不显著,对芦苇具有抑制作用且在不分隔中更为显著,这与 Semchenko (2014) 对相邻根系的识别通过根系物质的交互控制植物行为变化的研究相近^[20]。因此,芦苇与香蒲地下部根系的完全相互作用不仅有利于控制芦苇生长的范围,还有利于湿地和农业沟渠的管理,保护植物的生物多样性,维护生态平衡。

4 结论

研究结果表明,在芦苇与香蒲的种间竞争中,根系不分隔处理和尼龙网分隔处理条件下,根系物质的交换以及根系的相互作用使芦苇的生物量、地上部植株生长形态及地下部根系生长形态均显著受到抑制作用,且芦苇的植株密度、总根长、总根表面积、总根体积与生物量呈正相关,表现为塑料膜分隔>尼龙网分隔>不分隔,而香蒲除了植物密度和生物量有所增加,其它均无显著差异,且植株密度与芦苇呈现相反性。与塑料膜分隔根系完全无相互作用相比,不分隔处理中香蒲与芦苇根系完全相互作用对抑制芦苇生长起关键作用。因此,本研究利用根系分隔方式探究芦苇与香蒲的种间竞争关系,对于具有入侵性植物的管理也具有重要意义。

参考文献 (References):

- [1] Howard R J, Travis S E, Sikes B A. Rapid growth of a eurasian haplotype of *Phragmites australis* in a restored brackish marsh in Louisiana, USA. *Biological Invasions*, 2008, 10(3): 369-379.

- [2] Silliman B R, Bertness M D. Shoreline development drives invasion of *Phragmites australis* and the loss of plant diversity on New England salt marshes. *Conservation Biology*, 2004, 18(5): 1424-1434.
- [3] Uddin M N, Robinson R W, Buultjens A, Harun M A Y A, Shampa S H. Role of allelopathy of *Phragmites australis* in its invasion processes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2017, 486: 237-244.
- [4] Engloner A I. Structure, growth dynamics and biomass of reed (*Phragmites australis*) -A review. *Flora*, 2009, 204(5): 331-346.
- [5] Bansal S, Lishawa S C, Newman S, Tangen B A, Wilcox D, Albert D, Anteau M J, Chimney M J, Cressey R L, DeKeyser E, Elgersma K J, Finkelstein S A, Freeland J, Grosshans R, Klug P E, Larkin D J, Lawrence B A, Linz G, Marburger J, Noe G, Otto C, Reo N, Richards J, Richardson C, Rodgers L, Schrank A J, Svedarsky D, Travis S, Tuchman N, Myers L W. *Typha* (cattail) invasion in North American wetlands: biology, regional problems, impacts, ecosystem services, and management. *Wetlands*, 2019, 39: 645-684.
- [6] Zheng Y C, Wang X C, Dzakpasu M, Zhao Y Q, Ngo H H, Guo W S, Ge Y, Xiong J Q. Effects of interspecific competition on the growth of macrophytes and nutrient removal in constructed wetlands: A comparative assessment of free water surface and horizontal subsurface flow systems. *Bioresource Technology*, 2016, 207: 134-141.
- [7] Bellavance M E, Brisson J. Spatial dynamics and morphological plasticity of common reed (*Phragmites australis*) and cattails (*Typha sp.*) in freshwater marshes and roadside ditches. *Aquatic Botany*, 2010, 93(2): 129-134.
- [8] Zheng Y C, Yang D, Dzakpasu M, Yang Q, Liu Y, Zhang H f, Zhang L, Wang X C, Zhao Y Q. Effects of plants competition on critical bacteria selection and pollutants dynamics in a long-term polyculture constructed wetland. *Bioresource Technology*, 2020, 316: 123927.
- [9] Konisky R A, Burdick D M. Effects of stressors on invasive and halophytic plants of New England salt marshes: a framework for predicting response to tidal restoration. *Wetlands*, 2004, 24(2): 434-447.
- [10] 王娟, 张华兵, 刘玉卿, 韩爽, 徐雅, 张亚楠. 盐城滨海湿地植物群落种间格局与竞争的关系研究. *生态学报*, 2020, 40(24): 8966-8973.
- [11] 张杰, 胡月敏, 付东王, 朱金格, 邓建才. 湖滨带典型植物不同器官营养盐分配及生态效应. *生态学杂志*, 2020, 39(7): 2159-2166.
- [12] Li L, Zhang F S, Li X L, Christie P, Sun J H, Yang S C, Tang C X. Interspecific facilitation of nutrient uptake by intercropped maize and faba bean. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 2003, 65(1): 61-71.
- [13] Armas C, Ordiales R, Pugnaire F I. Measuring plant interactions: a new comparative index. *Ecology*, 2004, 85(10): 2682-2686.
- [14] Chiuffo M C, Macdougall A S, Hierro J L. Native and non-native ruderals experience similar plant-soil feedbacks and neighbor effects in a system where they coexist. *Oecologia*, 2015, 179(3): 843-852.
- [15] Schöb C, Armas C, Pugnaire F I. Direct and indirect interactions codetermine species composition in nurse plant systems. *Oikos*, 2013, 122(9): 1371-1379.
- [16] Aschehoug E T, Brooker R, Atwater D Z, Maron J L, Callaway R M. The mechanisms and consequences of interspecific competition among plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2016, 47: 263-281.
- [17] Bartelheimer M, Gowing D, Silvertown J. Explaining hydrological niches: the decisive role of below-ground competition in two closely related *Senecio* species. *Journal of Ecology*, 2010, 98(1): 126-136.
- [18] Postma J A, Hecht V L, Hikosaka K, Nord E A, Pons T L, Poorter H. Dividing the pie: a quantitative review on plant density responses. *Plant cell & environment*, 2020, 44(4): 1072-1094.
- [19] Jacobs A, De Brabandere L, Drouet T, Sterckeman T, Noret N. Phytoextraction of Cd and Zn with *Noccaea caerulea* for urban soil remediation: influence of nitrogen fertilization and planting density. *Ecological Engineering*, 2018, 116: 178-187.
- [20] Semchenko M, Saar S, Lepik A. Plant root exudates mediate neighbour recognition and trigger complex behavioural changes. *New phytologist*, 2014, 204(3): 631-637.
- [21] Vymazal J, Kröpfelová L. Growth of *Phragmites australis* and *Phalaris arundinacea* in constructed wetlands for wastewater treatment in the Czech Republic. *Ecological Engineering*, 2005, 25(5): 606-621.
- [22] Jarchow M E, Cook B J. Allelopathy as a mechanism for the invasion of *Typha angustifolia*. *Plant ecology*, 2009, 204(1): 113-124.
- [23] Shelef O, Hahn P G, Pickering G Z, Medina M A. Coming to common ground: the challenges of applying ecological theory developed aboveground to rhizosphere interactions. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2019, 7: 58.
- [24] Latif S, Chiapusio G, Weston L A. Allelopathy and the role of allelochemicals in plant defence. *Advances in Botanical Research*, 2017, 82: 19-54.
- [25] Semchenko M, John E A, Hutchings M J. Effects of physical connection and genetic identity of neighbouring ramets on root-placement patterns in two clonal species. *New Phytologist*, 2007, 176(3): 644-654.
- [26] Ameen A D, Kolker A S, Taylor C M. Morphological responses to competition modulated by abiotic factors in two monoculture forming wetland plants. *Aquatic Botany*, 2018, 147: 61-67.
- [27] Zeng R S. Allelopathy-the solution is indirect. *Journal of Chemical Ecology*, 2014, 40(6): 515-516.
- [28] Jaafry S W H, Li D Z, Fan Z H, Liu L, Wei X Y, Yang T J, Sun Y M, Zhu Y Y, Li L L, Ren Z X, Kong R P. Effect of soil nutrients, neighbor identities and root separation types on intra- and interspecific interaction among three clonal plant species. *Nordic Journal of Botany*, 2019, 37(7): njb.02070.
- [29] Korenblum E, Dong Y H, Szymanski J, Panda S, Jozwiak A, Massalha H, Meir S, Rogachev I, Aharoni A. Rhizosphere microbiome mediates systemic root metabolite exudation by root-to-root signaling. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2020, 117(7): 3874-3883.
- [30] Schenk H J, Seabloom E W. Evolutionary ecology of plant signals and toxins: a conceptual framework//. Baluška F, Ninkovic V, eds. *Plant communication from an ecological perspective*. Berlin Spring, 2010: 1-19.
- [31] Maag D, Erb M, Köllner T G, Gershenzon J. Defensive weapons and defense signals in plants: Some metabolites serve both roles. *Bioessays*, 2015, 37(2): 167-174.