

闽东滨海湿地入侵种互花米草表型可塑性及生物量分配对潮位梯度的响应*

谭勇¹ 何东进^{1**} 游巍斌¹ 王韧² 蔡金标³ 王鹏⁴ 赵莉莉¹ 严锦钰¹ 肖石红¹

¹福建农林大学林学院 福州 350002

²福鼎市林业局 福鼎 355200

³霞浦县林业局 霞浦 355100

⁴宁德市林业局 宁德 352100

摘要 外来植物入侵对生物多样性和生态系统稳定性具有严重威胁,为阐明互花米草(*Spartina alterniflora*)在闽东滨海湿地入侵机理,分析影响互花米草表型可塑性的因素与其成功入侵之间的关系,选择闽东滨海湿地潮间带6条断面,研究不同潮位生境互花米草种群形态特征、无性繁殖特征、有性繁殖特征以及生物量积累和分配格局。结果表明,潮位梯度对互花米草形态特征和有性繁殖特征有显著性影响($P < 0.05$),对互花米草无性繁殖影响不显著($P > 0.05$);株高、茎粗、叶长等形态指标在高潮位(S_6)处均显著大于其他潮位生境,但中潮位和低潮位整体上不显著差异;潮位变化对互花米草种群密度影响不显著,互花米草种群入侵速度放缓,说明尽管互花米草有性繁殖可塑性很强,但繁殖效率低下;而无性繁殖表型可塑能力差可能就是解释互花米草种群10年来在闽东滨海湿地入侵缓慢甚至趋于稳定的原因之一;潮位梯度对互花米草生物量积累有极显著影响($P < 0.01$),样地 S_6 地上生物量和地下生物量均显著高于其他样地,对互花米草生物量分配有一定影响,但没达到显著性水平。总之,互花米草更适应高潮位生境,生境“觅养”能力与有性繁殖能力更强。图2表3参26

关键词 互花米草;潮位梯度;可塑性;生态响应策略;闽东滨海湿地

CLC Q948.11 : S451

Spartina alterniflora morphological plasticity and biomass allocation in response to tidal gradient change in Mindong coastal wetlands*

TAN Yong¹, HE Dongjin^{1**}, YOU Weibin¹, WANG Ren², CAI Jinbiao³, WANG Peng⁴, ZHAO Lili¹, YAN Jingyu¹ & XIAO Shihong¹

¹Forestry College, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

²Forestry Bureau of Fuding, Fuding 355200, China

³Forestry Bureau of Xiapu, Xiapu 355100, China

⁴Forestry Bureau of Ningde, Ningde 352100, China

Abstract *Spartina alterniflora* is a world-wide notorious invasive species that has colonized large areas in coastal China since it was introduced in 1979. Its powerful genetic differentiation ability and resistance to adversity contribute to its invasiveness. For a comprehensive understanding of the mechanism of plant invasion, the ecological strategy of exotic plants as a result of resources and environmental difference is needed to be known. This paper aimed to study *Spartina alterniflora* morphological plasticity and biomass allocation in response to tidal gradient change in Mindong coastal wetlands, China. *Spartina alterniflora* morphological variation, asexual reproduction, sexual propagation and biomass distribution characters at six transects of the intertidal zone in Mindong coastal wetlands were investigated by field investigation and laboratory analysis. The results showed that tide level gradient had significant effects on morphological variation and sexual propagation of *Spartina alterniflora* ($P < 0.05$), but had no significant effect on asexual reproduction ($P > 0.05$). The morphological indices of *Spartina alterniflora* including plant height, stem diameter, length of leaf were significantly higher at high tide level (S_6) than the middle and low

收稿日期 Received: 2014-03-24 接受日期 Accepted: 2014-05-26

*福建省科技厅重点项目(2009N0009)、国家自然科学基金项目(31370624, 30870435)、国家教育部博士科学点基金项目(20103515110005)和福建省自然科学基金项目(2008J0116, 2011J01071)资助 Supported by the Key Project of Science and Technology of Fujian (2009N0009), the National Natural Science Foundation of China (31370624, 30870435), the Ph. D. Program Foundation of Ministry of Education of China (20103515110005), and the Natural Science Foundation of Fujian (2008J0116 & 2011J01071)

**通讯作者 Corresponding author (E-mail: fjhdj1009@126.com)

tide level, with the differences between the middle and low tide levels not significant. The tide level gradient had no significant effect on population density of *Spartina alterniflora* ($P > 0.05$). The intrusion of *Spartina alterniflora* slowdown in the past 10 years indicated that its sexual reproductive efficiency was very low in spite of the strong plasticity of sexual reproduction. One reason of the slowdown in intrusion of *Spartina alterniflora* was probably the poor phenotypic plasticity in asexual reproduction of *Spartina alterniflora*. Tide gradient had significant effects on biomass accumulation of *Spartina alterniflora* ($P < 0.01$), with the aboveground biomass and belowground biomass of S_6 significantly higher than other plots. Tide gradient had effects on biomass distribution, though not statistically significant. These results indicated that *Spartina alterniflora* adapts better to high tide habitats, because of its higher habitat “foraging” ability and sexual reproduction at high tide level.

Keywords *Spartina alterniflora*; tide level gradient; morphological plasticity; ecological strategy; Mindong coastal wetlands

生物入侵被公认为是除生境丧失之外导致物种濒危和灭绝的又一重要因素^[1-2],它对生态系统的稳定性和物种生存的自然平衡所造成的长期威胁与破坏以及由此带来的巨大经济损失,已是政界、科学界和社会公众广泛关注且迫切需要解决的生态问题^[3-4]。

互花米草作为多年生草本植物,原产于北美大西洋沿岸,主要生长于中温带平均潮位至平均高潮位沿海潮间带及河口湾^[5]。因其良好的促淤保陆、保滩护堤功能,我国1979年从美国引种互花米草,不料其繁殖能力惊人,从1979年仅引种60棵实生苗和上百颗种子,到1985年仅在6个县大约260 hm²,再到2000年扩展面积达112 000 hm²,如今覆盖范围涵盖我国沿海滩涂北至天津塘沽(39°13′),南至广西山口保护区(21°29′),爆发规模远大于世界上其它地区^[6]。正是如此,互花米草作为唯一盐沼入侵植物,2003年被我国国家环保总局列为首批16种外来入侵物种名单^[6]。克隆植物互花米草成功入侵主要归因于其高遗传分化能力和对逆境的高抗性^[7],外在表现为克隆植物构型的可塑性,因此克隆植物表型可塑性可被认为是植物适应环境资源的生态适应策略^[8]。

已有研究表明,表型可塑性使植物个体改变自身形态生理结构对环境异质性进行最大适合度的功能性反应^[8],植物表型可塑性是影响其入侵能力的重要因素之一^[8-9]。互花米草作为多年生湿地克隆植物,其形态特征、无性繁殖(克隆繁殖)能力、有性繁殖能力以及生物量积累与分配的生境差异在一定程度上反应了植物对环境的生态响应策略,可以作为衡量表型可塑性的重要指标^[11]。目前,尽管已有学者通过室内试验控制土壤水分条件、养分条件、盐分条件等环境因子对互花米草种群进行了研究^[5, 10],但互花米草入侵机理尚不清楚^[3, 5-6, 10-12],自然条件潮位生境差异下互花米草表型可塑性以及生物量积累和分配研究更是未见报道。为此,本文以闽东滨海湿地为例,研究不同潮位梯度对互花米草形态特征、无性繁殖特征、有性繁殖特征以及生物量积累与分配的影响,以进一步了解影响互花米草形态可塑性的因素和生物入侵之间的相关性,从而有助于深入了解互花米草入侵机理,为实现闽东滨海湿地互花米草生态治理提供理论依据。

1 研究区概况

研究区位于福建省宁德市(俗称闽东)(26°52′-27°26′N, 119°55′-120°43′E),该区地处东南沿海,属亚热带海洋性季风气候,春夏雨热同期,秋冬光温互利,年均气温18.5-19.3℃,年平均降雨量1 250-2 350 mm,年均日照时长1 840 h,

无霜期235-300 d,年均水温9.9-28.3℃,海水盐度多年平均3.079‰,沿海潮汐为半日潮,季度平均大潮差为5.01-5.83 m,小潮差为3.37-4.10 m^[13-16]。为保护海堤,发展沿海养殖业,闽东沿海于20世纪80年代初从罗源湾引种了部分大米草和互花米草^[17],由于米草植物繁殖能力极强,引种成功后疯狂蔓延,侵吞大量滩涂湿地,研究区内互花米草分布广泛,凡潮汐能影响到的高、中潮滩几乎均有分布,面积共计达4 000多hm²^[17],占未围垦滩涂面积的18%左右。米草群落多度达85%以上,闽东滨海湿地已然成为我国受米草植物入侵最严重的地区之一^[17]。然而鲜见学术界关于闽东滨海湿地米草植物入侵研究的报道,本课题组自2003年以来,对闽东滨海湿地演化及其主要本地种秋茄(*Kandelia obovata*)林生态系统展开了深入研究,取得了一系列成果^[18-21]。为进一步了解外来米草植物对当地生态系统的入侵机制、入侵后果,以更好地保护当地秋茄红树林生态系统,本研究于闽东霞浦县霞塘村沿海滩涂取样,该区已有20多年的受侵历史,人类干扰较少,保留着较完整的潮滩原生植被演替序列。由海向陆依次为:(1)裸滩,距岸基650-1 000 m;(2)互花米草滩,距岸基150-650 m;(3)秋茄(*Kandelia candel*)滩,距岸基50-150 m;(4)禾草[蔴毛(*Aeluropus littoralis*)、藨草(*Scirpus triqueter*)、白茅(*Imperata cylindrica*)]滩,距岸基0-50 m,一年内约两次被大潮淹没;(5)相邻各典型潮滩植被群落相互交错分布,形成交错带。

2 研究方法

采用定位研究方法,按照“典型性、代表性、一致性”的原则,在全面调查的基础上,于2013年10月(互花米草花果期)在霞浦县霞塘村滩涂湿地(26°44′47.12″N, 119°48′4.06″E)自陆向海选择1个样线(图1),距岸基150 m设置第一个采样地,此后每隔100 m设置一个样地(共6个),其中 S_1 - S_2 处于低潮位, S_3 - S_4 处于中潮位, S_5 - S_6 处于高潮位。每个样地设置3处30 cm × 30 cm小样方,小样方两两间距确保大于20 m,以防止取到同一克隆体。将互花米草齐地面剪下,全部带回,记录活体数、立枯数后用水冲洗干净后测定样方内所有单株株高、茎粗、叶片数、叶长、新枝数、分枝数、穗长、结穗数,取其均值。地下部分采用挖掘法,将样方内0-40 cm全部挖出,放在细纱网袋中将泥土冲洗干净后测定样方内每个克隆体根长、根状茎节数、根状茎数、根状茎总长并取其平均值。测量后,将互花米草分解为根状茎、须根、茎、新枝、叶鞘、叶尖和穗7个部分,先于105℃下杀青,后于80℃烘干至恒重。称

量后,将种子与穗剥离,测定样方内所有种子数、种子质量和千颗种子质量。最后,将植物样品粉碎,过0.25 mm筛后备用。其中,茎粗用游标卡尺量取茎基部直径;穗质量、种子质量以及千颗种子质量采用精确为0.000的防风电子天平测定。

采用SPSS (Version 17.0) 软件进行单因素方差分析 (One-way ANOVA) 检验数据差异显著性,并采用Least Significant Difference (LSD法) ($P \leq 0.05$) 进行多重比较。

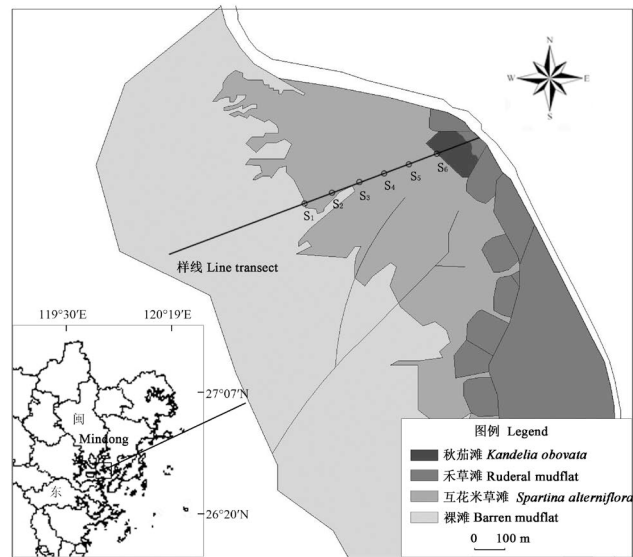


图1 闽东滨海湿地采样点位置。
Fig. 1 Location of sampling sites in the Mindong coastal wetlands.

表1 不同潮位梯度下互花米草种群形态特征
Table 1 Morphological variation of *Spartina alterniflora* at different tide gradients

样地 Sample plot	密度 Density (n/m ²)	活体数 Number of trees	株高 Plant height (h/m)	径粗 Stem diameter (l/cm)	叶片数 Number of leaves	叶长 Length of leaf (l/cm)	根长 Root length (l/cm)
S ₁	105.5 ± 21.920 ^a	92.5 ± 24.749 ^a	1.25 ± 0.071 ^a	0.720 ± 0.041 ^a	10.333 ± 0.471 ^{ab}	37.250 ± 2.475 ^a	34.283 ± 6.906 ^a
S ₂	106.0 ± 4.243 ^a	94.5 ± 3.536 ^a	1.23 ± 0.184 ^a	0.696 ± 0.074 ^a	10.167 ± 0.000 ^{ab}	31.333 ± 0.471 ^b	29.200 ± 0.283 ^{ab}
S ₃	107.5 ± 31.820 ^a	95.0 ± 35.355 ^a	1.24 ± 0.163 ^a	0.801 ± 0.138 ^a	9.500 ± 0.471 ^b	35.500 ± 1.179 ^{ab}	28.542 ± 5.009 ^{ab}
S ₄	116.0 ± 18.385 ^a	107.5 ± 17.678 ^a	1.19 ± 0.014 ^a	0.732 ± 0.118 ^a	10.917 ± 0.118 ^a	33.333 ± 2.357 ^{ab}	24.087 ± 2.548 ^b
S ₅	124.0 ± 9.899 ^a	117.5 ± 10.607 ^a	1.56 ± 0.099 ^b	0.774 ± 0.089 ^a	11.250 ± 0.852 ^a	37.167 ± 3.536 ^{ad}	20.479 ± 0.913 ^b
S ₆	126.0 ± 11.314 ^a	120.0 ± 11.314 ^a	1.68 ± 0.078 ^b	1.019 ± 0.072 ^b	10.833 ± 0.707 ^a	63.500 ± 1.414 ^c	23.000 ± 0.707 ^b
F	0.456	0.572	6.278 [*]	3.15	2.909 [*]	61.061 ^{**}	3.757

竖排不同字母表示在 $P = 0.05$ 水平上差异显著。* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$ 。
The lowercase letters indicate significant differences at $P < 0.05$ level. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

表2 不同潮位梯度下互花米草无性繁殖特征
Table 2 Asexual reproduction of *Spartina alterniflora* at different tide gradients

样地 Sample plot	根状茎节数 Number of rhizome nodes	根状茎数 Number of rhizomes	根状茎总长 Total length of rhizome (l/cm)	新枝数 Number of buds	分枝数 Number of ramets
S ₁	6.900 ± 0.849 ^a	8 ± 2.828 ^a	264.5 ± 41.719 ^a	82.5 ± 3.536 ^a	5.250 ± 0.354 ^a
S ₂	4.688 ± 1.149 ^a	10 ± 2.828 ^a	199.1 ± 42.568 ^a	62.5 ± 38.891 ^a	4.875 ± 0.530 ^a
S ₃	6.705 ± 0.821 ^a	13 ± 7.071 ^a	372.7 ± 44.235 ^a	67.5 ± 17.678 ^a	5.333 ± 0.943 ^a
S ₄	4.946 ± 1.136 ^a	8 ± 1.440 ^a	194.5 ± 54.447 ^a	75.0 ± 49.497 ^a	5.375 ± 0.884 ^a
S ₅	7.100 ± 0.141 ^a	9 ± 1.414 ^a	263.0 ± 43.841 ^a	75.0 ± 49.497 ^a	5.375 ± 0.177 ^a
S ₆	8.563 ± 4.861 ^a	7 ± 1.414 ^a	161.5 ± 37.477 ^a	160.0 ± 39.598 ^b	5.000 ± 0.471 ^a
F	0.912	0.761	0.988	8.534 [*]	0.234

竖排不同字母表示在 $P = 0.05$ 水平上差异显著。* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$ 。
The lowercase letters indicate significant differences at $P < 0.05$ level. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

3 结果与分析

3.1 不同潮位梯度下互花米草形态特征

自海向陆不同潮位生境互花米草种群密度和活体数值不断增高,但差异不显著(表1);潮位变化对互花米草各项形态指标株高、茎粗、叶片数、叶长和根长均有显著差异,其中样地S₅、S₆的株高显著高于S₁-S₄ ($P < 0.05$);潮位最高样地(S₆)茎粗值最大,显著高于其他潮位样地, S₁-S₄间茎粗无显著差异 ($P > 0.05$);叶片数除S₃显著低于其他样地外,其他样地间无显著差异; S₆叶长显著长于其他生境, S₂叶长显著短于其他生境,其他潮位生境间叶长差异不显著;根长结果与其他形态特征相左,海向生境S₁显著长于陆向生境S₅-S₆,说明互花米草沿潮位梯度形态特征表现为,地上部分高潮位生长好于中潮位,低潮位最差;地下部分则相反,低潮位根长最长,中潮位次之,高潮位根长最短。这一趋势明显反应出盐生沼澤型植物互花米草对生境变化的适应,即在高潮位,潮水淹没时间较短,光合作用更强,加之水动力冲刷变缓,光合产物可以更多地用于地上器官的建成;而由陆向海,水淹时间越长,淤泥越深,受水文动力影响越大,互花米草根长越长才能成功定植。

3.2 不同潮位梯度下互花米草无性繁殖特征

除新枝数S₆显著多于其他样地外 ($P < 0.05$),生境梯度对互花米草种群无性繁殖各项指标均无显著影响 ($P > 0.05$,表2)。根状茎节数在生境S₆中最多, S₂中最少;生境S₃中根状茎数最多, S₆中最少;根状茎总长在S₃中根状茎数最多, S₆中最少。3个指标共同说明根状茎指标总趋势为向海生境高于陆向生境,与潮位梯度对根长的影响趋势一致。新枝数基本趋势(除S₁外)为海向延伸,越往外新枝数越少,但各生境分枝

数差异不大 ($P > 0.05$), 其值均在 5 ± 0.5 以内, 说明尽管高潮位生境新枝数多于低潮位生境, 但其种间竞争也更加激烈, 新枝成功成长为分枝的数量受到严格限制, 这也解释了上文互花米草种群密度和活体数生境梯度差异不大的原因. 克隆植物互花米草主要通过无性繁殖对资源空间近距离扩张, 现阶段闽东互花米草无性繁殖表型可塑性很低, 甚至不与环境变化发生显著反应, 说明互花米草扩张能力有变弱趋势.

3.3 不同潮位梯度下互花米草有性繁殖特征

潮位变化对互花米草的穗长无显著影响 ($P > 0.05$), 对结穗数有显著影响 ($P < 0.05$), 对穗质量、种子数、种子质量、千颗种子质量均有极显著影响 ($P < 0.01$) (表3). 在 S_6 生境中, 互花米草穗长显著长于 S_2 和 S_4 , 其他生境穗长无显著差异; 与互花米草结穗数相同, 穗质量在 S_6 生境中最多, 显著高于其他生境, S_1 - S_5 间无显著差异; 生境 S_1 - S_3 间种子数差异不显著, 但与其他3个生境均有显著差异; 种子质量在 S_6 生境下最高, 为 42.992 g , 显著高于其他生境, 另外, S_3 与 S_4 种子质量差异显著, 其他生境间无显著差异; 千颗种子质量 S_1 和 S_2 、 S_3 和 S_4 差异不显著, 但与 S_5 、 S_6 均有显著差异. 总之, 潮位变化对互花米草有性繁殖影响较为明显, 由海向陆, 互花米草有性繁殖能力不断增强.

3.4 不同潮位梯度下互花米草生物量积累和分配特征

研究区互花米草生物量变动范围为 $1\ 131.760\text{--}4\ 113.924\text{ g}$, 均值为 $1\ 840.539\text{ g}$ (图2), 且不同生境间呈极差异显著 ($P < 0.01$). 自海向陆随梯度增加互花米草种群生物量波动上升, 各样地生物量大小顺序为 $S_6 > S_5 > S_3 > S_4 > S_1 > S_2$, 整体为高潮位生物量 $>$ 中潮位 $>$ 低潮位, 互花米草种群在最高潮位 S_6 生物量最高, 显著大于其他样地 ($P < 0.05$), 是最低 S_2 的 3.635 倍. 不同器官生物量沿潮位梯度变化存在较大差异, 其中地上部分生物量呈先下降后上升的“U”型变化趋势, 地下生物量大小顺序依次为 $S_6 > S_3 > S_5 > S_4 > S_2 > S_1$, 反映高潮位生境更有利于互花米草能量的积累.

从生物量分配格局看, 尽管不同潮位互花米草生物量分配格局存在差异, 但各个潮位地上生物量均大于地下生物量, 平均为地上生物量占总生物量的 74.354% , 地下部分占 25.646% . 其中 S_3 地下生物量所占比例最高, 为 38.909% , 显著高于其他样地 ($P < 0.05$), S_1 最低, 只占 S_1 总生物量的 17.700% , 其余样地均在 25% 左右波动, 地上生物量分配则刚好相反. 各样地须根、茎、叶鞘和叶尖等非繁殖器官占总生物量比例最大, 均在 90% 左右, 有性繁殖器官穗占总生物量的

比例在 1.233% (S_5) - 1.645% (S_6) 之间, 整体差异不大; 无性繁殖器官新枝占总生物量的比例在 4.328% (S_2) - 9.468% (S_6) 之间, 无性繁殖分配高潮位 (8.348%) $>$ 中潮位 (7.713%) $>$ 低潮位 (5.31%), 但无显著差异. 总体上看, 潮位梯度对互花米草生物量分配影响不显著.

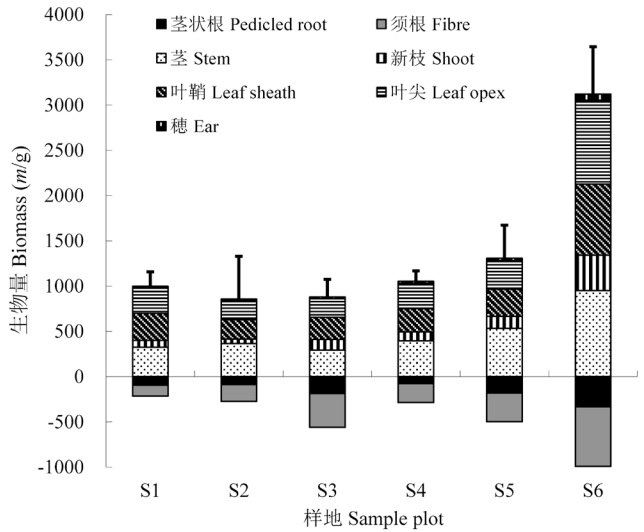


图2 不同潮位梯度大米草生物量积累与分配格局. 横条表示标准偏差 ($N=3$).
Fig. 2 Biomass accumulation and allocation of *Spartina alterniflora* at different tide gradients. Bars indicate standard deviation ($N=3$). (麻烦编辑在图上2标注多重比较结果, S_1 为a, S_2 为a, S_3 为a, S_4 为a, S_5 为b, S_6 为c)

4 结论与讨论

潮位变化是影响滨海湿地植被分布及演替的重要因素^[22-24]: 潮水淹没直接导致植物缺氧与光合降低, 进而植物抑制生长^[23]; 水文动力则对植物幼苗定植和种子定着产生影响; 同时, 潮位梯度也影响其它环境因素如通过影响淤积、海水矿物质、土壤的氧化还原状态及光强等影响土壤理化性质, 进而影响湿地植物的分布^[25]. 植物在不同环境条件下的资源分配格局反映了植物发育对环境的响应规律和资源分配对策^[5]. 湿地植物形态特征、无性繁殖特征、有性繁殖特征以及生物量积累和分配对潮位变化的响应都是表征植物表型可塑性的重要指标, 而入侵植物表型可塑性研究对揭示其入侵机制具有重要意义. 本研究表明, 闽东滨海湿

表3 不同潮位梯度下互花米草有性繁殖特征
Table 3 Sexual propagation of *Spartina alterniflora* at different tide gradients

样地 Sample plot	穗长 Ear length (l/cm)	结穗数 Ear number	穗质量 Ear weight (m/g)	种子数 Seed number (N/Kn)	种子质量 Seed weight (m/g)	千颗种子质量 Thousands of seed weight (m/g)
S_1	22.985 ± 2.072^{ab}	17.500 ± 3.536^a	14.283 ± 0.258^a	7.139 ± 0.919^a	8.160 ± 0.148^{ab}	1.191 ± 0.008^a
S_2	17.655 ± 0.785^b	12.500 ± 3.536^a	16.765 ± 1.393^a	7.780 ± 0.240^a	9.575 ± 0.389^{ab}	1.231 ± 0.012^a
S_3	21.825 ± 0.771^{ab}	27.500 ± 10.607^a	17.250 ± 9.687^a	6.916 ± 1.261^a	9.753 ± 1.899^a	1.409 ± 0.018^b
S_4	17.850 ± 1.881^b	17.500 ± 3.536^a	9.925 ± 1.662^a	3.472 ± 0.528^b	5.048 ± 0.845^b	1.452 ± 0.023^b
S_5	20.335 ± 2.949^{ab}	10.000 ± 7.071^a	13.125 ± 2.227^a	17.357 ± 1.968^c	8.503 ± 1.149^{ab}	1.550 ± 0.034^c
S_6	27.635 ± 6.809^a	80.000 ± 33.941^b	64.44 ± 9.786^b	25.886 ± 1.766^d	42.992 ± 3.397^c	1.660 ± 0.039^d
F	2.596	6.191*	25.678**	88.406**	115.153**	106.458**

竖排不同字母表示在 $P=0.05$ 水平上差异显著. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.
The lowercase letters indicate significant differences at $P < 0.05$ level. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

地高潮位互花米草长势整体较好,除根长外,其他形态特征指标均高于其他中潮位和低潮位;潮位越低,根长越长,可能是互花米草为适应低潮位水动力冲刷所采取的生态策略。类似研究有Edwards等通过对观察不同水位淡水植物荸荠(*Eleocharis cellulosa*) 80周生长变化,发现深水区荸荠比浅水区长势更高、更厚, Scholte P通过动态研究洪水对非洲草原生物量的影响发现水淹1 m的时候,长雄野生稻(*Oryza longistaminata*)和金字塔稗(*Echinochloa pyramidalis*)生物量最高,说明不同植物对水淹胁迫的生态响应策略不同。

作为多年生湿地克隆植物,互花米草具有性繁殖和无性繁殖两种繁殖模式。已有研究表明,有性繁殖是互花米草远距离传播、进入新生境的一种重要方式^[5],在互花米草在种群扩散和拓殖阶段起主要作用,而在种群维持方面的作用就大为降低^[26]。互花米草无性繁殖主要作用在于利用根状茎或营养片段扩散来扩大种群^[10],根状茎指标、新枝数和分枝数是植物无性繁殖表型可塑性的重要指标,体现了克隆植物在垂直空间及水平空间的觅食能力^[8]。对于不同潮位入侵植物互花米草种群而言,除新枝数外,无性繁殖各项指标在不同潮位的差异均不显著,有性繁殖各项指标不同潮位均呈显著差异,互花米草有性繁殖能力为高潮位>中潮位>低潮位。但从潮位梯度活体数或者种群密度差异不显著,说明互花米草有性繁殖效率极为低下,安树青等人的研究也表明花粉结构异常导致米草植物有性繁殖结实率极其低下^[12]。而无性繁殖表型可塑能力差可能就是解释互花米草种群10年来在闽东滨海湿地入侵缓慢甚至趋于稳定的原因。

潮位梯度影响植物的资源环境,生长繁殖,也势必影响生物量积累及分配。从本研究结果看,潮位梯度对互花米草生物量积累有极显著影响($P < 0.01$), S_0 生物量最高,地上生物量和地下生物量均显著高于其他样地,表明互花米草比较适应高潮位的潮位生境,有利于生物量积累。互花米草生物量分配格局反映了互花米草在生长发育过程中对环境的响应规律和生态响应对策,是互花米草在环境中生存和发展进行资源分配的权衡(Trade-off)。潮位梯度对互花米草生物量分配有一定的影响,低潮位主根比重较大,高潮位须根比重较大,可能受水动力冲刷作用的影响,低潮位须根都被冲断,需要发展出长长的主根以不被潮汐冲走。有性繁殖器官生物量所占比例基本一致,无性繁殖器官生物量比重高潮位高于低潮位,但总体差异不显著($P > 0.05$)。

综上所述,不同潮位互花米草形态特征各项指标均有显著差异,处于高潮位 S_0 互花米草植株长势最好,越往低潮位,互花米草植株长势越差,根长指标则完全相反,表明互花米草应对水动力变化调整了植株营养分配策略。潮位变化对互花米草无性繁殖影响不显著,对其有性繁殖有显著影响,但不同潮位互花米草种群密度差异不大。说明现阶段互花米草种群繁殖能力主要由无性繁殖决定,有性繁殖效率不高,这可能就是互花米草种群进入入侵稳定阶段的原因。有关互花米草克隆构件性、表型可塑性及其与其他生态因子的关系以及互花米草在闽东滨海湿地入侵机制,尚有待进一步研究。

参考文献 [References]

- Callaway RM, Aschehoug ET. Invasion plants versus new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion [J]. *Science*, 2000, **290** (5491): 521-523
- Costello DA, Lunt ID, Williams JE. Effects of invasion by the indigenous shrub *Acacia sophorae* composition of coastal grasslands in southeastern Australia [J]. *Biol Conserv*, 2000, **96** (1): 113-121
- Martin CW, Valentine JF. Sexual and asexual reproductive strategies of invasive *Eurasian milfoil* (*Myriophyllum spicatum*) in estuarine environments [J]. *Hydrobiologia*, 2014, **727** (1): 177-184
- Dukes JS. Species composition and diversity affect grassland susceptibility and response to invasion [J]. *Ecol Appl*, 2002, **12** (2): 602-617
- 何军, 赵聪蛟, 清华, 甘琳, 安树青. 土壤水分条件对克隆植物互花米草表型可塑性的影响[J]. 生态学报, 2009, **29** (7): 3518-3524 [He J, Zhao CJ, Qing H, Gan L, An SQ. Effect of soil-water condition on morphological plasticity of clonal plant *Spartina alterniflora* [J]. *Acta Ecol Sin*, 2009, **29** (7): 3518-3524]
- Li B, Liao CH, Zhang XD, Chen HL, Wang Q, Chen ZY, Gan XJ, Wu JH, Zhao B, Ma ZJ, Cheng L, Jiang LF, Chen JK. *Spartina alterniflora* invasions in the Yangtze River estuary, China: an overview of current status and ecosystem effects [J]. *Ecol Eng*, 2009, **35** (4): 511-520
- 何锦峰. 外来植物入侵机制研究进展与展望[J]. 应用与环境生物学报, 2008, **14** (6): 863-870 [He JF. Advance in studies on invasion mechanisms of exotic plants [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2008, **14** (6): 863-870]
- 王艳红, 王珂, 邢福. 匍匐茎草本植物形态可塑性、整合作用与觅食行为研究进展[J]. 生态学报, 2005, **24** (1): 70-74 [Wang YH, Wang K, Xing F. Advances of studies on the morphological plasticity, integration and foraging behavior of stoloniferous herbaceous plants [J]. *Chin J Ecol*, 2005, **24** (1): 70-74]
- 段宝利, 吕艳伟, 尹春英, 李春阳. 高光和低光下木本植物形态和生理可塑性响应[J]. 应用与环境生物学报, 2005, **11** (2): 238-245 [Duan BL, Lv YW, Yi CY, Li CY. Morphological and physiological plasticity of woody plant in response to high light and low light [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2005, **11** (2): 238-245]
- 马俊改, 石福臣. 养分条件对互花米草表型可塑性的影响[J]. 生态学杂志, 2011, **30** (3): 459-463 [Ma JG, Shi FC. Effects of nutrient level on phenotypic plasticity of *Spartina alterniflora* [J]. *Chin J Ecol*, 2011, **30** (3): 459-463]
- 赵磊, 智颖, 李红丽, 安树青, 邓自发, 周芳芳. 初始克隆分株数对大米草表型可塑性及生物量分配的影响[J]. 植物生态学报, 2007, **31** (4): 607-612 [Zhao L, Zhi YB, Li HL, An SQ, Deng ZF, Zhou CF. Effects of initial clone number on morphological plasticity and biomass allocation of the invasive *Spartina anglica* [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2007, **31** (4): 607-612]
- An SQ, Gu BH, Zhou CF, Wang ZS, Deng ZF, Zhi YB, Li HL, Chen L, Yu DH and Liu YH. *Spartina* invasion in China: implications for invasive species management and future research [J]. *Weed Res*, 2007, **47** (3): 183-191

- 13 林立, 何东进, 王韧, 蔡金标, 洪伟, 游巍斌, 廖小娟, 苏少川, 张忠瑞, 陈志文, 黄鹏. 闽东滨海湿地景观分类体系与格局特征[J]. 西南林业大学学报, 2012, **32** (2): 62-67 [Lin L, He DJ, Wang R, Cai JB, Hong W, You WB, Liao XJ, Su SC, Zhang ZR, Chen ZW, Huang P. Research on landscape classification and pattern feature of coastal wetland in east Fujian province [J]. *J Southw Fores Univ*, 2012, **32** (2): 62-67]
- 14 谭勇, 李晓景, 何东进, 王韧, 蔡金标, 郑开基, 游巍斌, 张中瑞, 肖石红. 中国红树林天然分布北缘区不同起源秋茄热值特征研究[J]. 北京林业大学学报, 2013, **35** (6): 55-60 [Tan Y, Li XJ, He DJ, Wang R, Cai JB, Zheng KJ, You WB, Zhang ZR, Xiao SH. Characteristics of caloric values of *Kandelia obovata* among different origins in north marginal region of natural mangrove, eastern China [J]. *J Beijing For Univ*, 2013, **35** (6): 55-60]
- 15 严锦钰, 何东进, 李晓景, 王韧, 蔡金标, 游巍斌, 苏少川, 张中瑞, 肖石红. 中国红树林北缘区不同起源秋茄林碳储量比较研究[J]. 热带作物学报, 2013, **34** (7): 1395-1401 [Yan JY, He DJ, Li XJ, Wang R, Cai JB, You WB, Su SC, Zhang ZR, Xiao SH. Comparative studies on the carbon storage between the *Kandelia candel* natural forests and plantations in north Mangrove forests of China [J]. *Chin J Trop Crops*, 2013, **34** (7): 1395-1401]
- 16 何东进, 郑开基, 王韧, 张典铨, 蔡金标, 李晓景, 王其炳, 游巍斌, 游惠明. 闽东滨海湿地不同起源秋茄林重金属元素Zn、Cd、Cu的累积与分布特征比较[J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2012, **41** (2): 187-192 [He DJ, Zhen KJ, Wang R, Zhang DQ, Cai JB, Li XJ, Wang QB, You WB, You HM. Distribution and accumulation of heavy metals (Zn, Cd, Cu) in different originated *Kandelia candel* mangrove stands in eastern Fujian Province [J]. *J Fujian Agric For Univ (Nat Sci Ed)*, 2012, **41** (2): 187-192]
- 17 林如求. 三都湾大米草和互花米草的危害及治理研究[J]. 福建地理, 1997, **12** (1): 16-19 [Lin RQ, Sandu bay *Spartina* and *Spartina* hazards and governance [J]. *Fujian Geogr*, 1997, **12** (1): 16-19]
- 18 何东进, 游巍斌, 王韧, 蔡金标, 王鹏, 郑开基, 李晓景, 张中瑞, 苏少川, 廖小娟, 肖石红. 中国红树林天然分布北缘区不同起源秋茄林湿地沉积物重金属空间分布特征比较[J]. 应用与环境生物学报, 2013, **19** (6): 945-951 [He DJ, You WB, Wang R, Cai JB, Wang P, Zheng KJ, Li XJ, Zhang ZR, Su SC, Liao XJ, Xiao SH. Spatial distribution of heavy metals in *Kandelia candel* wetland sediments of natural forest and plantation in the north marginal region of Chinese natural mangroves [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2013, **19** (6): 945-951]
- 19 苏少川, 何东进, 王韧, 蔡金标, 林立, 廖小娟, 张中瑞, 陈志文, 黄鹏. 闽东滨海湿地生态系统服务功能价值评估[J]. 湿地科学与管理, 2012, **8** (3): 14-18 [Su SC, He DJ, Wang R, Cai JB, Lin L, Liao XJ, Zhang ZR, Chen ZW, Huang P. Evaluation of ecosystem services of the coastal [J]. *Wetland Sci Manage*, 2012, **8** (3): 14-18]
- 20 廖小娟, 何东进, 王韧, 蔡金标, 苏少川, 张中瑞, 肖石红, 陈志文, 黄鹏. 闽东滨海湿地土壤有机碳含量分布格局[J]. 湿地科学, 2013, **11** (2): 192-197 [Liao XJ, He DJ, Wang R, Cai JB, Su SC, Zhang ZR, Xiao SH, Chen ZW, Huang P. Distribution pattern of soil organic carbon contents in the coastal wetlands in eastern Fujian [J]. *Wetland Sci*, 2013, **11** (2): 192-197]
- 21 何东进, 郑开基, 王韧, 张典铨, 蔡金标, 李晓景, 王其炳. 闽东湿地重金属污染特征与生态风险评价[J]. 武夷科学, 2009, **25** (12): 44-49 [He DJ, Zhen KJ, Wang R, Zhang DQ, Cai JB, Li XJ, Wang QB. Pollution characteristics and risks of heavy metals in the wetland in eastern Fujian Province [J]. *Wuyi Sci J*, 2009, **25** (12): 44-49]
- 22 Edwards AL, Lee DW, Richards JH. Responses to a fluctuating environment: effects of water depth on growth and biomass allocation in *Eleocharis cellulosa* Torr. (Cyperaceae) [J]. *Can J Bot*, 2003, **81** (9): 964-975
- 23 Scholte P. Maximum flood depth characterizes above-ground biomass in African seasonally shallowly flooded grasslands [J]. *J Trop Ecol*, 2007, **23** (1): 63-72
- 24 章振亚, 丁陈利, 肖明. 崇明东滩湿地不同潮汐带入侵植物互花米草根际细菌的多样性[J]. 生态学报, 2012, **32** (21): 6636-6646 [Zhang ZY, Ding CL, Xiao M. The diversity of invasive plant *Spartina alterniflora* rhizosphere bacteria in a tidal salt marshes at Chongming Dongtan in the Yangtze River estuary [J]. *Acta Ecol Sin*, 2012, **32** (21): 6636-6646]
- 25 Hofmann H, Lorke A, Peeters F. Temporal scales of water-level fluctuations in lakes and their ecological implications [J]. *Hydrobiologia*, 2008, **204** (1): 85-96
- 26 Chung CH. Forty years of ecological engineering with *Spartina* plantations in China [J]. *Ecol Eng*, 2006, **27** (1): 49-51