

## 外来种互花米草入侵模式与爆发机制

邓自发<sup>1,2</sup>, 安树青<sup>1,\*</sup>, 智颖飙<sup>1</sup>, 周长芳<sup>1</sup>, 陈琳<sup>1</sup>, 赵聪蛟<sup>1</sup>, 方淑波<sup>1</sup>, 李红丽<sup>1</sup>

(1. 南京大学生命科学学院和湿地生态研究所, 南京 210093; 2. 南通大学生命科学院, 南通, 江苏 226007)

**摘要:**互花米草 (*Spartina alterniflora* Loisel) 因其促淤造陆和消浪护堤作用显著而被许多国家引种, 如今却在侵入地快速蔓延并呈现爆发趋势, 对生态系统造成了极大危害, 被认为是研究生物入侵生态学和遗传学的模式植物。从种群的入侵力、生态系统可入侵性和入侵通道 3 个方面探讨互花米草的爆发机制, 研究表明高遗传分化和基因渗入能力是互花米草爆发的遗传基础, 对逆境的高抗性和强竞争力是其快速扩张的保障, 而高繁殖系数是互花米草爆发的源泉。我国互花米草种群的早期扩散人为影响超过了自然过程, 快速扩张呈现出点源扩散和多点爆发的特点, 从而为其种群控制带来困难, 同时种子的跳跃式和连续式扩散在互花米草种群维持、更新和爆发中有重要作用, 强有力的克隆生长能力也为互花米草种群的连续扩张提供了保障。现阶段要完全控制和根除互花米草是不实际的, 但在及时预测预警的基础上, 应用成本-效益分析方法, 采取有序控制和综合利用的策略, 仍可望妥善解决互花米草入侵所带来的负面效应。

**关键词:**入侵力; 可入侵性; Allee 效应; 基因渗入; 繁殖系数

**文章编号:** 1000-0933(2006)08-2678-09 **中图分类号:** Q948 **文献标识码:** A

## Preliminary studies on invasive model and outbreak mechanism of exotic species, *Spartina alterniflora* Loisel.

DENG Zi-Fa<sup>1,2</sup>, AN Shu-Qing<sup>1,\*</sup>, ZHI Ying-Biao<sup>1</sup>, ZHOU Chang-Fang<sup>1</sup>, CHEN Lin<sup>1</sup>, ZHAO Cong-Jiao<sup>1</sup>, FANG Shu-Bo<sup>1</sup>, LI Hong-Li<sup>1</sup> (1. Institute of Wetland Ecology and School of Life Science, Nanjing University, Nanjing 210093, China; 2. School of Life Science, Nantong University, Nantong 226007, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(8): 2678 ~ 2686.

**Abstract:** The invasive species, *Spartina alterniflora* Loisel., has been introduced to many countries because it accelerates sediment accretion and therefore can act as a seawall. However, the exceptional adaptability and reproductive ability of this species has led to its extensive dispersal into habitats where it has negative impacts on native species. Previous researchers have shown Allee effects in the establishment of *S. alterniflora*, in part due to inbreeding depression and rapid local adaptation, making this species a model plant for studying biological invasion from ecological and genetic perspectives. In China, the expansion of *S. alterniflora*, based on intentionally transplanted in multiple loci, has developed an understanding of the mode of point-source dispersal, suggesting multi-locus outbreaks and weak Allee effects. The episodic and continuous dispersal pattern of seeds plays an important role in maintaining, recruitment and expansion of *S. alterniflora* populations. Furthermore, expansion of *S. alterniflora* populations is also enhanced by clonal growth. It has proven very difficult to eradicate *S. alterniflora*, but timely monitoring combined with a clear understanding of the factors that promote invasion may alleviate the effect of this species in natural habitats.

**Key words:** invasiveness; invasibility; Allee effect; introgression; reproductive index

**基金项目:** 国家自然科学基金资助项目(30400054); 教育部跨世纪优秀人才培养计划基金资助项目

**收稿日期:** 2005-12-19; **修订日期:** 2006-05-18

**作者简介:** 邓自发(1967~), 男, 陕西人, 博士生, 副教授, 主要从事生物入侵和繁殖生态学研究. E-mail: dengzifa@126.com

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: anshq@nju.edu.cn

**致谢:** 英文摘要经蒙大拿大学(The University of Montana) 教授 Ragon M. Callaway 博士和美国地质测绘队(US Geological Survey) 研究员 Qinfeng Guo 博士润色, 特此致谢

**Foundation item:** The project was supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30400054) and Young Distinguished Professors of the Chinese Education Ministry

**Received date:** 2005-12-19; **Accepted date:** 2006-05-18

**Biography:** DENG Zi-Fa, Ph. D. candidate, Associate Professor, mainly engaged in biological invasion and reproductive ecology. E-mail: dengzifa@126.com

互花米草 (*Spartina alterniflora* Loisel.) 是一种原产美洲大西洋沿岸的多年生草本植物, 广布于从加拿大的纽芬兰到美国的佛罗里达中部, 直至墨西哥海岸以及南美的法属圭亚那经常被潮水淹没的潮间带, 主要生长于平均海平面至平均高潮位之间的广阔滩面以及河口湾<sup>[1]</sup>。由于它可保滩护岸, 加快淤积, 曾被世界上许多国家引种, 但如今在许多引种地快速蔓延, 包括北美西海岸、欧洲、新西兰和中国沿海等<sup>[2, 3]</sup>。目前, 米草属植物已成为研究生物入侵生态学和遗传学特征的模式植物<sup>[4]</sup>。

我国的互花米草是继大米草引种成功后, 于 1979 年 12 月从美国引入。5a 后, 在南自广东省电白县(北纬 21°27'), 北至山东省掖县(北纬 37°12') 等十多处海滩潮间带都试栽成功<sup>[5]</sup>。期间, 何清也从美国的佛罗里达引进互花米草, 在广东省台山县试种, 至 1991 年发展到 533 hm<sup>2</sup>, 到 1993 年广东省互花米草的面积达到了 2000 hm<sup>2</sup>。如今, 在天津, 山东, 江苏, 浙江, 福建, 广东和广西均有分布, 其爆发规模远大于世界上其它地区。互花米草在中国东南沿海各省的爆发已成为近年来我国有关生物入侵问题中争论的焦点, 在 2003 年被列入 16 种中国第一批外来入侵物种名单。对互花米草的研究也多集中于利用<sup>[6, 7]</sup>、生态后果评价和控制等<sup>[3, 8]</sup>, 有关其爆发机制的研究未见报道。本文根据互花米草在世界各地的入侵历史和现状探讨了其入侵途径和模式, 并从种群的入侵力、生态系统可入侵性和入侵通道的适时提供 3 个方面分析了互花米草的爆发机制, 最后提出了互花米草在我国扩张和爆发的模式, 从而为防止互花米草在我国的进一步爆发以及有效管理和控制提供新的思路。

## 1 互花米草入侵模式

入侵种都是人们有意或无意地从一个地区或国家带入另一地区或国家<sup>[9]</sup>, 但不同的入侵途径和模式会影响入侵种的命运。近两百年来, 互花米草通过不同的入侵途径, 其分布区域已经从北美、南美的大西洋沿岸扩展到欧洲、北美西海岸、新西兰及中国沿海等地<sup>[10]</sup>。

1816 年, 互花米草由船舶压舱水意外地从北美东海岸传播至英格兰南部的南安普敦后扩散至不列颠岛及爱尔兰岛部分区域, 并与当地土著物种欧洲米草 *S. maritima* 杂交后形成新种 *S. × townsendii*, 该物种多倍化后形成大米草 *S. anglica* 并快速蔓延<sup>[11]</sup>。此外互花米草于 19 世纪初被无意引入法国西南部, 后逐渐扩散至西班牙北部沿海, 目前主要分布在比斯开湾沿岸, 并在法国与当地土著物种欧洲米草杂交后形成新种 *S. × neyrautii*<sup>[12]</sup>。19 世纪 90 年代互花米草作为牡蛎的包装材料由船舶意外带入美国西北部的华盛顿州与加拿大西南部英属哥伦比亚交界处的维拉帕湾, 并对当地生态系统造成一定影响<sup>[13]</sup>。无意引入的互花米草经历一段时间后被确认和记录, 其种群在新栖息地自然扩散, 或与近缘种杂交, 由于 Allee 效应的存在, 在此过程中种群扩散速度较慢<sup>[14-16]</sup>。

互花米草的入侵更多是由于人工引种造成的。1953~1957 年期间互花米草曾先后 4 次被引入新西兰, 但引种以来从未开花<sup>[17]</sup>。1973 年美国加利福尼亚州在旧金山湾首次有目的引种互花米草<sup>[1]</sup>, 此后该物种便在该州蔓延<sup>[2]</sup>。1978 或 1979 年俄勒冈州也人工引种了互花米草并逐渐扩展, 但自 1990 年起该州农业部开始对其进行控制后互花米草逐渐衰退。由于上述引种仅限于小区域, 互花米草种群扩散主要依靠自然过程, 扩张速度较慢, 以及较早采取了控制措施, 所以互花米草并未大面积爆发。而我国 1979 年从美国东部的北卡罗莱纳州、乔治亚和佛罗里达 3 处引种的不同生态型互花米草种子及植株, 首先被移栽至福建罗源湾, 种子成熟后再经在沿海各省滩涂多点引种, 其中江苏和浙江沿海分别成功引种 9 hm<sup>2</sup>, 广东仅台山县海滩就引种成功 30 hm<sup>2</sup> 以上<sup>[5]</sup>。我国互花米草扩张中早期人为影响超过了自然过程, Allee 效应被大大削弱, 以及不同生态型互花米草混播可能产生了入侵力更强的新生态型, 互花米草种群呈现爆发增长, 分布面积呈疯狂式扩张。1980~1985 年, 全国互花米草的面积约为 260 hm<sup>2</sup>, 而到 2002 年, 已经惊人地超过 112000 hm<sup>2</sup>。目前, 北起天津海河口、南到广西北海的沿海滩涂上都有互花米草的分布<sup>[18]</sup>。

## 2 互花米草入侵和爆发机制

互花米草的入侵和爆发机制主要涉及 3 个方面: 物种的入侵力、生态系统的可入侵性以及在此恰当的时间提供的入侵通道(图 1)。其中, 物种的入侵力是基础, 生态系统的可入侵性和提供的入侵通道为成功入侵创

造了机会。物种的入侵力取决于互花米草的生活史特征,而生态系统的可入侵性则表现为生境对互花米草的适合度和土著物种对它的竞争、捕食、共生等种间关系及其对入侵过程和后果的影响<sup>[19]</sup>。适时提供的入侵通道为成功入侵提供了便利,而且加快了入侵和扩张速度。随着人类活动的范围和影响越来越大,人类活动的影响已不仅仅局限于提供入侵通道,还包括了对生境的改造,从而改变了生态系统的可入侵性。

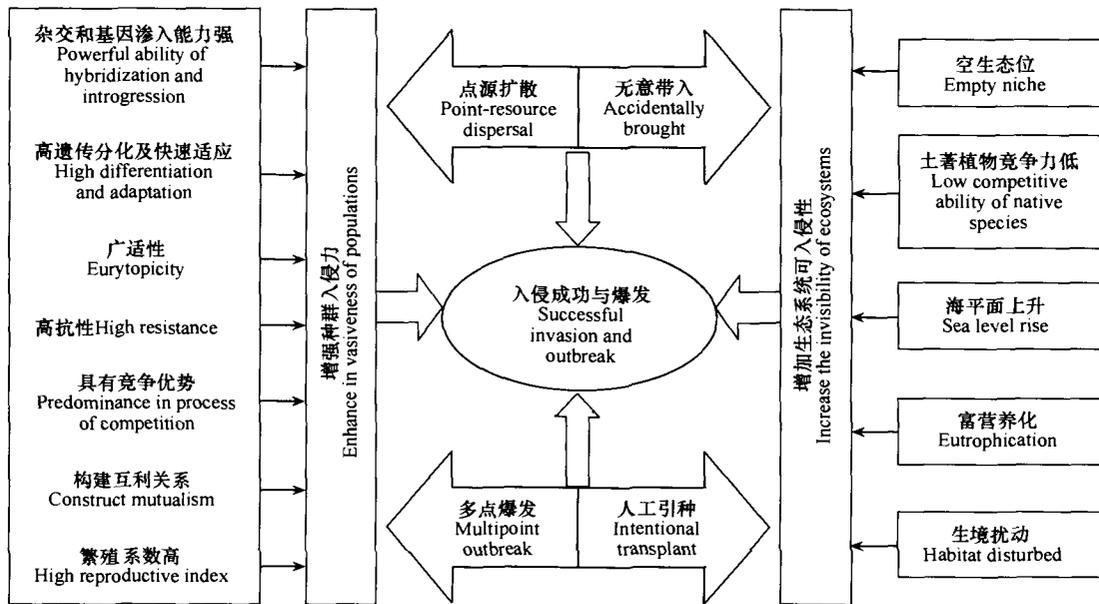


图 1 互花米草种群入侵、扩张与爆发机制

Fig. 1 The mechanism of invasion, expansion and outbreak of *Spartina alterniflora*

## 2.1 互花米草的生物学特征使其具有极强的入侵性

**2.1.1 高遗传分化和基因渗入能力是互花米草种群爆发的遗传学基础** 沿大西洋到墨西哥湾广泛分布着四种互花米草种群(新英格兰、中大西洋、南大西洋和墨西哥湾海岸种群)<sup>[20]</sup>。而采用随机扩增多态 DNA (RAPD)对该地域互花米草种群的遗传变异进行研究后发现这些植物可以分成 3 个地理群(新英格兰、南大西洋和墨西哥湾海岸群)<sup>[21]</sup>。

运用 AFLP 分析美国墨西哥湾海滨(引种地)及东海岸(原产地)互花米草种群的遗传差异时发现,互花米草种群遗传多样性较高,且遗传变异主要来自于种群内部<sup>[22]</sup>;沿大西洋和墨西哥湾海滨分布的高秆互花米草种群的 RAPD 分析表明种群间遗传变异与其空间距离呈正相关,但不同地域开花期的差异并不能完全阻止种群间遗传信息的交换,互花米草种群遗传结构在空间上的分布应是一个连续统(continuum),而不是离散、完全独立的遗传结构<sup>[21]</sup>,而且适度干扰能增加互花米草的遗传多样性<sup>[23]</sup>。旧金山湾高秆互花米草分化出的矮秆生态型可存活并迅速扩散<sup>[24]</sup>。虽然入侵历史很长的互花米草种群间遗传变异相对较低<sup>[4]</sup>,但在入侵前沿互花米草种群在入侵的早期就可能发生了遗传分化<sup>[25]</sup>。在中国互花米草作为典型的入侵种,在不同空间尺度上互花米草种群遗传多样性都很低,但种群内不同微生境的亚种群间遗传分化达 22%。<sup>①</sup>由此可见互花米草在扩散的过程中具有高遗传分化,而由此产生的快速适应能力可能是其在引入地广布和爆发原因之一。

外来种入侵后的种间杂交和基因渗入同样为入侵种的爆发提供了基础。种间或不同来源的种群之间发生杂交,杂交后裔相对于它们的祖先可能有一个或多个遗传优势,从而引起爆发性的扩展<sup>[26]</sup>。互花米草引入英国后与本地欧洲米草杂交产生具有较高遗传多样性、可育的异源多倍体大米草具有上位显性的优势,具有比双亲更强的生活力,在短时间内成为英国海湾的优势物种<sup>[27]</sup>。分子生物学研究确认了互花米草是大米草

① Deng Z F, An S Q, Zhou C F, et al. Genetic structure and habitat selection of tall form *Spartina alterniflora* Loisel. in China. (submitted to Hydrobiologia)

母体基因供体<sup>[28, 29]</sup>。美国旧金山湾引种的互花米草与本地种 *S. foliosa* 相比具有巨大的雄性优势,与 *S. foliosa* 杂交产生的杂种繁殖能力更强,扩展更快<sup>[30, 31]</sup>,能在双亲不能生存的生境分布<sup>[32]</sup>。

**2.1.2 对逆境胁迫的高抗性和高适应性是互花米草入侵和爆发的生态学基础** 互花米草对环境的适应性和耐受能力很强,具有广阔的地理气候范围,在北美洲从 30°~50°N 的潮间带均有分布,此外互花米草的生长对基质条件无特殊要求,在粘土、壤土和粉砂土中均能生长<sup>[5]</sup>。各种生长型的互花米草无论是基础编码信息还是调节机制都有一个共同的遗传基础,这在其发育的早期阶段是恒定不变的<sup>[33]</sup>,但生境差异可造成互花米草 55% 表型差异<sup>[34]</sup>。盐沼是自然界生存条件最为严酷的生境之一,互花米草的扩张与爆发与其对该逆境中各环境因子的高度耐受性有直接的关系,而对逆境耐受性差别又直接影响种间竞争结果<sup>[35]</sup>。

(1) 互花米草的广盐性 互花米草是一种典型的盐生植物,从淡水到海水具有广适盐性,互花米草耐盐范围为 1~6<sup>[36]</sup>,生长季叶上常可见到盐结晶。互花米草对盐胁迫的高抗性与其多途径的适应机制有关。在盐生环境中互花米草主要采取拒盐的策略,其次才是泌盐和聚盐<sup>[37]</sup>。根部吸收的盐分能很快地从盐腺分泌出去,而且对离子的吸收具有高度的选择性,根可更多地吸收钾离子而排斥钠离子<sup>[38]</sup>。此外脯氨酸和甜菜碱等渗透调节物质也极大提高了互花米草对胞内高盐环境的耐受性<sup>[39]</sup>。200mmol/L 的 NaCl 处理互花米草幼苗仅使部分线粒体超微结构受损,而对其它细胞器及细胞壁的超微结构影响不明显<sup>[40]</sup>。

(2) 强耐淹性和高抗低氧胁迫 由于潮汐的作用,沿海滩涂常常会有规律的被潮水淹没,而潮水淹没的直接结果是造成植物缺氧与光合降低,以及随之而来的生长抑制。互花米草高度发达的通气组织为地下部分输送氧气以缓解淹水所导致的缺氧<sup>[41]</sup>,而且这种作用存在群体效应,互花米草种群的扩张更有利于对缺氧环境的耐受,从而增加其入侵成功的机会<sup>[42]</sup>。每次潮水淹没最大耐受时间可达 12 h<sup>[5]</sup>,而且土壤氧化还原电位低于 +350 mv 时根伸长才受到抑制,低于 +200 mv 时根伸长才受到严重影响<sup>[43]</sup>。

(3) 具有竞争优势 随着盐沼高程的增加,潮水淹没频率和淹水时间减少,植物对逆境耐受能力和与其它植物间竞争能力的相对重要性随之改变<sup>[44~46]</sup>。同其它植物相比互花米草在排水不畅、盐度较高的生境中竞争优势明显<sup>[47, 48]</sup>。互花米草因对低氮的耐受性低而处于竞争不利的状态<sup>[49]</sup>,但随着日益严重的水体富营养化,极大地提高了互花米草生境的氮素水平,而互花米草在较强的环境胁迫与较高的氮素水平下具有竞争优势<sup>[44]</sup>,氮的吸收也受到盐度、淹水、竞争等其它因子的影响<sup>[50]</sup>,所以生境污染和富营养化改变了种间竞争的结果,促进了互花米草的入侵和扩张。互花米草对高硫化物生境高度适应性也有助于提高其竞争力<sup>[51]</sup>。互花米草可通过根部对硫化物的氧化作用和根际硫酸盐还原细菌的还原作用解除环境中硫化物毒性<sup>[52]</sup>。同时互花米草可通过硫的释放对其它盐沼植物产生毒害,从而影响土著植物生长和分布。互花米草群落沉积物中硫化物平均浓度要比芦苇 *Phragmites australis* 群落中高将近一个数量级,高硫化物浓度并不会对互花米草的营养吸收有显著影响<sup>[53]</sup>。此外互花米草对低氧胁迫的耐受性同样有利于提高其竞争力。与芦苇相比,在高盐和低氧胁迫非常严重时 (<2.5%) 互花米草种子萌发率才显著下降,而这种情况下芦苇种子萌发完全被抑制,所以互花米草在排水不畅、盐度较高的生境中竞争优势明显<sup>[47]</sup>。

(4) 构建互利关系 除植物间竞争结果受梯度变化生境因子调节外,物种间竞争与互惠的相对重要性也发生改变<sup>[54, 55]</sup>,相对好的生境中竞争作用更为突出,而在逆境中生物间更多的表现为互利关系<sup>[56~58]</sup>。互花米草在与部分生物共存时可通过构建互利关系而获益。互花米草和褐藻 *Ascophyllum nodosum* 共存时可借助 *A. nodosum* 给基质提供的营养而加强自身生物量的积累<sup>[59]</sup>。由于互花米草的生长受到氮源不足的限制<sup>[60, 61]</sup>,所以它与根际固氮菌共生关系一定程度上改善了氮的限制,从而改善了光合作用等生理过程,提高了互花米草的竞争能力,有利于互花米草种群的维持与扩张<sup>[62, 63]</sup>。此外与硫细菌的共生关系可改善米草根际的微环境<sup>[64]</sup>。

### 2.1.3 极高的繁殖系数

(1) 有性繁殖特征 种子繁殖是互花米草进入新生境的一种重要方式<sup>[65, 66]</sup>。在适宜条件下,互花米草 3~4 月就可进入有性繁殖期,而且雌花先熟,这种策略有助于保证顺利杂交<sup>[67]</sup>。每个花序约存在 3~4 周,这

样就有大量的异花授粉机会,自交的比例降低。互花米草种群虽存在一定的近交衰退,但衰退程度随环境变化而异,竞争环境最高,高营养环境次之,低营养环境最轻,所以在非竞争性而花粉又有限的生境中,自交能力的保留将有助于种群扩散<sup>[25, 68]</sup>。

互花米草穗粒数最大可达 665 粒<sup>[69]</sup>。种子秋末成熟脱落后保持休眠状态至翌年春天,而浸泡在 2~4℃ 海水中 3 个月后种子萌发能力达到最大<sup>[70]</sup>。互花米草种子在淡水中萌发率可达 90% 以上,随盐度的增加萌发率呈下降趋势,但即使在 5% NaCl 条件下仍有 19% 的种子萌发<sup>[36]</sup>。这种休眠机制有助于互花米草种子度过严寒冬季,而春天随温度的升高、降雨的增加和生境盐度的降低,此时种子大量萌发,保证了幼苗的存活。

互花米草幼苗定居成功率与裸露斑块大小呈正相关,在成熟植被下幼苗定居困难<sup>[71]</sup>,所以有性繁殖的贡献主要体现在种群扩散和拓殖,而在种群维持方面的作用就大为降低<sup>[72]</sup>。但克隆多样性分析表明互花米草种群维持中有性繁殖的作用可能被低估<sup>[73]</sup>。在无氧或缺氧的条件下,快速伸长的胚芽鞘和胚轴可保证萌发的互花米草幼苗快速出土,并且胚芽鞘内胚芽的光合作用产生的氧气又可刺激根的生长,为幼苗的存活、生长和定居提供保障<sup>[52]</sup>。总之,产生的大量种子为互花米草种群的快速扩张提供了源泉。

(2) 营养繁殖特征 除种子繁殖外,互花米草还可利用根状茎或营养片段扩散来扩大种群<sup>[65]</sup>,在新西兰引进后近 50a 都没有开花,种群的维持和扩散完全依赖营养繁殖<sup>[17]</sup>。尤其在入侵带的前沿,相互隔离的入侵“先锋”克隆主要依靠营养繁殖扩大分布并最终连接成片<sup>[15]</sup>。根状茎长度和营养繁殖系数受基质有机质含量的影响,在高有机质状态下一个生长季每个实生苗最大可通过营养繁殖产生 14 个新枝,从实生苗形成的根状茎 4cm 长就能产生一个新枝<sup>[74]</sup>。然而,在中国福建省罗源湾分株移栽的互花米草单株经过 1a 可增加千株以上新个体,克隆斑块向四周扩散的直径近 2m, 4a 后直径可达 19m<sup>[75]</sup>。由此可见,互花米草在有性繁殖产生的大量种子扩散定居的同时,新形成的克隆也通过极强的萌蘖能力和根状茎快速生长来扩大种群。营养繁殖特征可有效保障种群的维持和更新,这也为其种群快速扩散和爆发提供了可能。

## 2.2 土著生态系统的可入侵性为互花米草的入侵创造了条件

由于沿海滩涂生境极度严酷,在互花米草侵入前多为裸露的泥滩,很少有高等植物分布,所以互花米草入侵初期往往作为群落演替的先锋植物而占据的是空生态位<sup>[72]</sup>,种群一旦定居成功就有可能快速扩张。如江苏沿海 954km 标准海岸线中 90% 以上属淤泥质海岸,滩涂面积达 6533km<sup>2</sup>,米草引种前仅平均高潮位以上的滩面有植物分布,而平均潮位与平均高潮位之间宽达 1km 多的光滩以及平均潮位下的部分淤泥质光滩都适宜互花米草的生长,这为互花米草的扩张提供了广阔的空间<sup>[18]</sup>。

与互花米草相比,土著植物竞争力相对较低,增加了生态系统的可入侵性。在与海三棱藨草 (*Scirpus mariqueter*) 竞争过程中,互花米草具有明显的生长优势,抑制了后者的生长,从而成功入侵海三棱藨草群落<sup>[76]</sup>。生长季芦苇净光合速率显著低于互花米草,从而导致在生长速度、生产力等方面处于竞争劣势,降低了对互花米草的入侵阻力<sup>[77]</sup>。

随着工业化进程的加快,人类活动影响的深度和广度的增加,对环境的扰动程度也在加强,环境变化的速度也在加快。海平面上升会导致盐沼湿地生境因子相对位置上移,由于互花米草对滩面的淤高速度远大于海平面相对上升速率,所以海平面上升对其种群扩张无明显影响<sup>[78]</sup>。从 19 世纪末开始,新英格兰盐沼中的互花米草开始向较高的区域扩张,这与海平面上升速率提高同步<sup>[79]</sup>,而且在此过程中逐步出现其它生态系统向互花米草生态系统的演替<sup>[80]</sup>。此外由于人类活动的影响,生境富营养化程度加剧,提高了生境的营养水平,种间关系随之变化,这也加速了互花米草种群的扩张<sup>[44]</sup>。

## 3 种群快速扩张和爆发模式

入侵种的繁殖体和种群主要靠两种途径传播与扩散。第一,种群边界借助繁殖体的自然扩散向周围空间扩张,这一方式是短程“流”式传播与扩散模式<sup>[81]</sup>。互花米草可以通过克隆繁殖进行这种短程的“流”式扩张,华盛顿海岸互花米草克隆的年线性扩张速度估计为 0.5~1.7m<sup>[82]</sup>,而在新构建的互花米草盐沼湿地中克隆直径的年扩张率达 3.1m/a<sup>[83]</sup>。同时种子插入式的(episodic)占据新斑块<sup>[82]</sup>或沿一定方向和路线散布、萌发和

定居而开辟新生境<sup>[65, 84]</sup>。

第二种方式是借助于媒介传播,距离较长,呈跳跃或散点式,主要借助动物或人的活动等帮助入侵种扩散<sup>[85, 86]</sup>。互花米草在我国的早期扩张就是沿海各省市人为引种和移栽而呈现长距离跳跃式扩散过程,此后再在各入侵立地通过克隆繁殖进行短程的“流”式扩张和近距离跳跃式扩散过程。而且这种“流”式扩张基本上是沿着平行于海岸线(海堤)方向扩张,垂直于海岸线扩张幅度相对较小<sup>[72]</sup>。互花米草种群长距离扩散除有意引种外,主要是种子随压舱物或压舱水无意带入新栖息地,互花米草在欧洲的入侵就是这种模式。此外鸟类在互花米草种群传播与扩散中具有一定的作用<sup>[87]</sup>。而非生物扩散主要是借助河流和潮汐传播种子,种子的潮汐传播主要是在水体的表面而不是沿沉积物移动,种子最终的定居点决定于风速和潮流的方向<sup>[88]</sup>。大量互花米草种子的随潮漂流和定居又为其进一步扩散打下基础<sup>[89]</sup>。因此,互花米草种子扩散表现为跳跃式和连续式,种群扩散可表现为点源扩散、多点爆发的特点。

#### 4 结论与建议

互花米草可借助种子和克隆片段占据新生境后,通过营养繁殖扩张成入侵斑块,各斑块再最终扩张连接成片构成互花米草草滩,与此同时种子和克隆片段继续着新一轮的入侵过程。在我国互花米草种群的扩张建立在早期人为多点移植基础上,入侵扩散过程呈现点源扩散和多点爆发的模式,极大削弱了 Allee 效应和自交衰退的影响,同时种子的跳跃式和连续式扩散在互花米草种群维持、更新和爆发中有重要作用,强有力的克隆生长能力为互花米草种群的连续扩张提供了保障。

根据互花米草的生态学特征和入侵与爆发机制,预测互花米草可能入侵的地点,并确定该地域是否已经出现入侵种的繁殖体,这样就能够在其进一步扩散之前采取相应措施<sup>[1]</sup>。同时在控制过程中需要应用成本-效益分析方法,根据经费情况采取不同策略,经费有限的情况下首先控制低密度种群,限制其进一步扩散,只有在经费完全保障时才可能进行区域控制<sup>[90]</sup>,而且从米草滩的前缘开始沿高程梯度逐步向上控制可以节约 44% 的时间和经费<sup>[91]</sup>。尽管目前对互花米草的蔓延和爆发尚无理想的控制方法,而且要完全控制和根除互花米草是不实际的,但首先应禁止盲目引种,控制爆发规模,并在及时预测预警的基础上,采取因地制宜和各种措施进行有序控制、以及通过综合开发利用的策略(刈割、生物防治、围垦及开发利用等),仍可望妥善解决互花米草入侵所带来的负面效应。

#### References:

- [ 1 ] Daehler C C, Strong D R. Status, prediction and prevention of introduced cordgrass *Spartina* spp invasions in Pacific estuaries, USA. *Biol. Conserv.*, 1996, 78: 51 ~ 58.
- [ 2 ] Ayres D R, Strong D R. The *Spartina* invasion of San Francisco Bay. *Aquat. Nuis. Species Dives*, 2002, 4:38 ~ 40.
- [ 3 ] Chen Z Y, Li B, Chen J K. Ecological consequences and management of *Spartina* spp. Invasions in coastal ecosystems. *Biodiversity Science*, 2004, 12 (2): 280 ~ 289.
- [ 4 ] Blum M J, Christina M S, Debra R A, et al. Characterization of microsatellite loci in *Spartina* species (Poaceae). *Mol. Ecol. Notes*, 2004, 4: 39 ~ 42.
- [ 5 ] Xu G W, Zhuo R Z. Preliminary studies of introduced *Spartina alterniflora* Loisel in China I. *J. Nanjing Univ. Res. Adv. Spartina*, 1985, 212 ~ 225.
- [ 6 ] Qin P, Xie M, Jiang Y S. *Spartina* green food ecological engineering. *Ecol. Engin.*, 1998, 11: 47 ~ 156.
- [ 7 ] Zhang S T, Qin P and Wan S W. Analysis on the resource allocation structure of *Spartina alterniflora* ecological engineering from the energy benefits aspect. *Acta Ecologica Sinica*. 2000, 20(6): 1045 ~ 1049.
- [ 8 ] Sun S C, Zhu X B and Lü C Q, Function assessment and ecological controls on alien species cordgrass. *Chinese J. Ecol.*, 2004, 23 (3) :93 ~ 98.
- [ 9 ] Xu R M and Ye W H. Chapter I, Conspectus. In: Xu R M and Ye W H (eds), *Bioinvasion: Theory and Application*. Beijing: Science Press. 2003, 1 ~ 13.
- [ 10 ] Baumel A, Ainouche M L and Levasseur J E. Molecular investigations in populations of *Spartina anglica* C. E. Hubbard (Poaceae) invading coastal Brittany (France). *Mol. Ecol.*, 2001, 10: 1689 ~ 1701.
- [ 11 ] Salmon A, Ainouche M L and Wendel J F. Genetic and epigeneti consequences of recent hybridization and polyploidy in *Spartina* (Poaceae). *Mol. Ecol.*, 2005, 14: 1163 ~ 1175.
- [ 12 ] Baumel A, Ainouche M L, Misset M T et al. Genetic evidence for hybridization between the native *Spartina maritima* and the introduced *Spartina alterniflora* (Poaceae) in South-West France: *Spartina* × *neyrautii* re-examined. *Plant Syst. Evol.*, 2003, 237: 87 ~ 97.

- [13] Grevstad F S, Strong D R, Garcia-Rossi D, *et al.* Biological control of *Spartina alterniflora* in Willapa Bay, Washington using the plant-hopper *Prokelisia marginata*: agent specificity and early results. *Biol. Control*, 2003, 27: 32 ~ 42.
- [14] Davis H G, Taylor C M, Lambrinos J G, *et al.* Pollen limitation causes an Allee effect in a wind-pollinated invasive grass (*Spartina alterniflora*). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2004, 101(38): 13804 ~ 13807.
- [15] Davis H G, Taylor C M, Civille J C, *et al.* An Allee effect at the front of a plant invasion: *Spartina alterniflora* in a Pacific estuary. *J. Ecol.*, 2004, 92: 321 ~ 327.
- [16] Taylor C M, Davis H G, Civille J C, *et al.* Consequences of an Allee effect in the invasion of a Pacific estuary by *Spartina alterniflora*. *Ecology*, 2004, 85(12): 3254 ~ 3266.
- [17] Partridge T R. *Spartina* in New Zealand. *New Zeal. J. Bot.* 1987, 25: 567 ~ 576.
- [18] Guan Y J, An S Q, Wang Y J, *et al.* The ecological profit and ecological safety of introduced *Spartina anglica* and *S. alterniflora* in China. *Journal of Nanjing Forestry University (Nat. Sci. edit)*, 2003, 27: 95 ~ 101.
- [19] Alpert P, Bone E, Hozapfel C. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Pers. Plant Ecol. Evol. Syst.*, 2000, 3: 52 ~ 66.
- [20] Seneca E D. Germination and seedling response of Atlantic and Gulf coasts populations of *Spartina alterniflora*. *Am. J. Bot.*, 1974, 61: 947 ~ 956.
- [21] O'Brien D L, Freshwater D W. Genetic diversity within tall form *Spartina alterniflora* Loisel. along the Atlantic and Gulf coasts of the United States. *Wetlands*, 1999, 19: 352 ~ 358.
- [22] Perkins E J, Streever W J, Davis E *et al.* Development of amplified fragment length polymorphism markers for *Spartina alterniflora*. *Aquat. Bot.* 2002, 74: 85 ~ 95.
- [23] Edwards K R, Travis S E and Proffitt C E. Genetic effects of a large-scale *Spartina alterniflora* (smooth cordgrass) dieback and recovery in the northern Gulf of Mexico. *Estuaries*, 2005, 28: 204 ~ 214.
- [24] Daehler C C, Carina K A, Debra R, *et al.* Evolution of a new ecotype of *Spartina alterniflora* (Poaceae) in San Francisco Bay, California, USA. *Am. J. Bot.*, 1999, 86(4): 543 ~ 546.
- [25] Daehler C C. Variation in self-fertility and the reproductive advantage of self-fertility for an invading plant (*Spartina alterniflora*). *Evol. Ecol.*, 1998, 12: 553 ~ 568.
- [26] Ellstrand N C, Schierenbeck K A. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2000, 97(13): 7043 ~ 7050.
- [27] Thompson J D. The biology of an invasive plant: what makes *Spartina anglica* so successful? *Bioscience*, 1991, 41(6): 393 ~ 400.
- [28] Ferris C, King R A and Gray A J. Molecular evidence for the maternal parentage in the hybrid origin of *Spartina anglica* C. E. Hubbard. *Mol. Ecol.*, 1997, 6: 185 ~ 187.
- [29] Ayres D R, Strong D R. Origin and genetic diversity of *Spartina anglica* (Poaceae) using nuclear DNA markers. *Am. J. Bot.*, 2001, 88(10): 1863 ~ 1867.
- [30] Daehler C C, Strong D R. Hybridization between introduced smooth cordgrass (*Spartina alterniflora*, Poaceae) and native California cordgrass (*Spartina foliosa*) in San Francisco Bay, California, USA. *Am. J. Bot.*, 1997, 84(5): 607 ~ 611.
- [31] Anttila C K, Daehler C C, Rank NE, *et al.* Greater male fitness of a rare invader (*Spartina alterniflora*, Poaceae) threatens a common native (*S. foliosa*) with hybridization. *Am. J. Bot.*, 1998, 85: 1597 ~ 1601.
- [32] Ayres D R, Garcia-Rossi D, Davis H G, *et al.* Extent and degree of hybridization between exotic (*Spartina alterniflora*) and native (*S. foliosa*) cordgrass (Poaceae) in California, USA determined by random amplified polymorphic DNA (RAPDs). *Mol. Ecol.*, 1999, 8(7): 1179 ~ 1189.
- [33] Gallagher J L, Somers G F, Grant D M, *et al.* Persistent differences in two forms of *Spartina alterniflora*: A common garden experiment. *Ecology*, 1988, 69: 1005 ~ 1008.
- [34] Richards C L, Pennings S C, Donovan L A. Habitat range and phenotypic variation in salt marsh plants. *Plant Ecol.*, 2005, 176: 263 ~ 273.
- [35] Chen Z Y, Li B, Chen J K. Effects of salt stress and elevation of tideland on the growth of introduced *Spartina alterniflora* at Dongtan of Chongming, the Yangtze River Estuary. *Journal of Yangtze University (Nat Sci. Edit)*, 2005, 2(2): 6 ~ 11.
- [36] Qin P, Jin M D, Zhang Z R, *et al.* Seed germination experiments of three ecotypes of *Spartina alterniflora*. *J. Nanjing Univ. Res. Adv. Spartina*, 1985, 237 ~ 246.
- [37] Bradley P M and Morris J T. Relative importance of ion exclusion, secretion, and accumulation in *Spartina alterniflora* Loisel. *J. Exp. Bot.*, 1991, 42 (245): 1525 ~ 1532.
- [38] Hester M W, Mendelssohn I A, McKee K L. Species and population variation to salinity stress in *Panicum hemitomon*, *Spartina patens* and *Spartina alterniflora*: morphological and physiological constraints. *Environ. Exp. Bot.*, 2001, 46: 277 ~ 297.
- [39] Cavalieri A J. Proline and glycinebetaine accumulation by *Spartina alterniflora* Loisel. in response to NaCl and Nitrogen in a controlled environment. *Oecologia*. 1983, 57: 20 ~ 24.
- [40] Lü Z X, Zhao C Q. The effect of ultrastructure of NaCl on mesophyll cells of *Spartina alterniflora* seedlings. In: Qin P and Chung C H eds. *Applied studies on Spartina*. Beijing: Ocean Press. 1992. 122 ~ 125.
- [41] Maricle B R, Lee R W. Aerenchyma development and oxygen transport in the estuarine cordgrasses *Spartina alterniflora* and *S. anglica*. *Aquat. Bot.*, 2002, 74: 109 ~ 120.

- [42] Bertness M D. Zonation of *Spartina Patens* and *S. Alterniflora* in a New-England Salt-Marsh. *Ecology*, 1991, 72: 138 ~ 148.
- [43] Pezeshki S R. Photosynthesis and root growth in *Spartina alterniflora* in relation to root zone aeration. *Photosynthetica*, 1997, 34(1): 107 ~ 114.
- [44] Levine J M, Brewer J S, Bertness M D. Nutrients, competition and plant zonation in a New England salt marsh. *J. Ecol.*, 1998, 86: 285 ~ 292.
- [45] Huckle J M, Marrs R H, Potter J A. Interspecific and intraspecific interactions between salt marsh plants: integrating the effects of environmental factors and density on plant performance. *Oikos*, 2002, 96: 307 ~ 319.
- [46] Daehler C C. Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: Implications for conservation and restoration. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 2003, 34: 183 ~ 211.
- [47] Wijte A H B M, Gallagher J L. Effect of oxygen availability and salinity on early life history stages of salt marsh plants I. Different germination strategies of *Spartina alterniflora* and *Phragmites australis* (Poaceae). *Am. J. Bot.*, 1996, 83(10): 1337 ~ 1342.
- [48] Wijte A H B M, Gallagher J L. Effect of oxygen availability and salinity on early life history stages of salt marsh plants II. Early seedling development advantage of *Spartina alterniflora* over *Phragmites australis* (Poaceae). *Am. J. Bot.*, 1996, 83(10): 1343 ~ 1350.
- [49] Brewer J S. Nitrogen addition does not reduce belowground competition in a salt marsh clonal plant community in Mississippi (USA). *Plant Ecol.*, 2003, 168: 93 ~ 106.
- [50] Bradley P M, Morris J T. Effect of Salinity on the critical nitrogen concentration of *Spartina alterniflora* Loisel. *Aquat. Bot.*, 1992, 43(2): 149 ~ 161.
- [51] Seliskar D M, Smart K E, Higashikubo B T, *et al.* Seedling sulfide sensitivity among plant species colonizing *Phragmites*-infested wetlands. *Wetlands*, 2004, 24(2): 426 ~ 433.
- [52] Lee R W. Oxidation of sulfide by *Spartina alterniflora* roots. *Limn. Ocean.*, 1999, 44(4): 1155 ~ 1159.
- [53] Chambers R M, Mozdzer T J, Ambrose J C. Effects of salinity and sulfide on the distribution of *Phragmites australis* and *Spartina alterniflora* in a tidal salt marsh. *Aquat. Bot.*, 1998, 62: 161 ~ 169.
- [54] 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: 196 ~ 207.
- [55] Callaway R M, Aschehoug E T. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science*, 2000, 290: 521 ~ 523.
- [56] Bertness M D, Callaway R M. Positive interactions in communities. *Trends Ecol. Evol.*, 1994, 9: 191 ~ 193.
- [57] Bruno J F. Facilitation of cobble beach plant communities through habitat modification by *Spartina alterniflora*. *Ecology*, 2000, 81: 1179 ~ 1192.
- [58] Callaway R M, Pennings S C. Facilitation may buffer competitive effects: indirect and diffuse interactions among salt marsh plants. *Am. Nat.*, 2000, 156: 416 ~ 424.
- [59] Gerard V A. Positive interactions between cordgrass, *Spartina alterniflora*, and the brown alga, *Ascophyllum nodosum* ecad scorpioides, in a mid-Atlantic coast salt marsh. *J. Exp. Mari. Biol. Ecol.*, 1999, 239: 157 ~ 164.
- [60] Dai T, Wiegert R G. A field study of photosynthetic capacity and its response to Nitrogen fertilization in *Spartina alterniflora*. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 1997, 45, 273 ~ 283.
- [61] Boyer K E, Zedler J B. Effect of nitrogen additions in the vertical structure of a constructed cordgrass marsh. *Ecol. Appl.*, 1998, 8: 692 ~ 705.
- [62] Tyler A C, Mastrorcola T A, McGlathery K J. Nitrogen fixation and nitrogen limitation of primary production along a natural marsh chronosequence. *Oecologia*, 2003, 136: 431 ~ 438.
- [63] Piehler M F, Currin C A, Cassanova R, *et al.* Development and N<sub>2</sub>-fixing activity of the benthic microbial community in transplanted *Spartina alterniflora* marshes in North Carolina. *Restor. Ecol.*, 1998, 6(3): 290 ~ 296.
- [64] Nielsen L B, Finster K, Welsh D T, *et al.* Sulphate reduction and nitrogen fixation rates associated with roots, rhizomes and sediments from *Zostera noltii* and *Spartina maritima* meadows. *Environ. Microbiol.*, 2001, 3(1): 63 ~ 71.
- [65] Sun S M. Monitoring of smooth cordgrass invasion by remote sensing in Sandu Bay, Fujian. *J Oceanogr Tanwan Strait*, 2005, 24(2): 223 ~ 228.
- [66] Sayce K, Dumbauld B R & Hidy J. Seed dispersal in drift of *Spartina alterniflora*. In: K. Patten ed. Second International Spartina Conference Washington State University, Pullman, WA., 1997. 27 ~ 31.
- [67] Daehler C C and Strong D R. Variable reproductive output among clones of *Spartina alterniflora* invading San Francisco Bay, California: the influence of herbivory, pollination, and establishment site. *Am. J. Bot.*, 1994, 81(3): 307 ~ 313.
- [68] Daehler C C. Inbreeding depression in smooth cordgrass (*Spartina alterniflora*, Poaceae) invading San Francisco Bay. *Am. J. Bot.*, 1999, 86(1): 131 ~ 139.
- [69] Fang X B, Subudhi P K, Venuto B C, *et al.* Mode of pollination, pollen germination, and seed set in smooth cordgrass (*Spartina alterniflora*, Poaceae). *Int. J. Plant Sci.*, 2004, 165 (3): 395 ~ 401.
- [70] Mooring M T, Cooper A W and Seneca E D. Seed germination response and evidence for height ecophenes in *Spartina alterniflora* from North Carolina. *Am. J. Bot.*, 1971, 58: 48 ~ 55.
- [71] Metcalfe W S, Ellison B, Bertness M D. Survivorship and spatial development of *Spartina alterniflora* Loisel. (Gramineae) seedlings in a New England salt marsh. *Ann. Bot.*, 1986, 249 ~ 258.
- [72] Zhang R S, Shen Y M, Lu L Y, *et al.* Formation of *Spartina alterniflora* salt marshes on the coast of Jiangsu Province, China. *Ecol. Eng.*, 2004, 23: 95 ~ 105.
- [73] Richards C L, Hamrick J L, Donovan L A, *et al.* Unexpectedly high clonal diversity of two salt marsh perennials across a severe environmental gradient. *Ecol. Lett.*, 2004, 7: 1155 ~ 1162.

- [74] Padgett D E, Brown J L. Effects of drainage and soil organic contents on growth of *Spartina alterniflora* (Poaceae) in an artificial salt marsh mesocosm. *Am. J. Bot.*, 1999, 86(5): 697 ~ 702.
- [75] Chung C H, Zhuo R Z, Xu G W. Creation of *Spartina alterniflora* for reclaiming Dongtai, China, tidal flats and offshore sands. *Ecol. Eng.*, 2004, 23: 135 ~ 150.
- [76] Chen Z Y, Li B, Zhong Y *et al.* Local competitive effects of introduced *Spartina alterniflora* on *Scirpus mariqueter* at Dongtan of Chongming Island, the Yangtze River estuary. *Hydrobiologia*, 2004, 528: 9 ~ 106.
- [77] Zhao G Q, Zhang L Q, Liang X. A comparison of photosynthetic characteristics between an invasive plant *Spartina alterniflora* and an indigenous plant *Phragmites australis*. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(7): 1604 ~ 1611.
- [78] Morris J T, Sundareshwar P V, Nietch C T, *et al.*, Responses of coastal wetlands to rising sea level. *Ecology*, 2002, 83(10): 2869 ~ 2875.
- [79] Donnelly J P, Bertness M D. Rapid shoreward encroachment of salt marsh cordgrass in response to accelerated sea-level rise. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 2001, 98: 14218 ~ 14223.
- [80] An S Q, Chung C H. Types, distribution and utilization of major seashore ecosystems in China. In: Qin P and Chung C H eds. *Applied studies on Spartina*. Beijing: Ocean Press. 1992. 21 ~ 27.
- [81] Carey J R. The incipient Mediterranean fruit fly population in California: implications for invasion biology. *Ecology*, 1996, 77(6): 1690 ~ 1697.
- [82] Feist B E, Simenstada C A. Expansion rates and recruitment frequency of exotic smooth cordgrass, *Spartina alterniflora* (Loisel) colonizing unvegetated littoral flats in Willapa Bay, Washington. *Estuaries*, 2000, 23(2): 267 ~ 274.
- [83] Proffitt C E, Travis S E, Edwards K R. Genotype and elevation influence *Spartina alterniflora* colonization and growth in a created salt marsh. *Ecol. Appl.*, 2003, 13(1): 180 ~ 192.
- [84] Sanchez J M, SanLeon D G, Izco J. Primary colonization of mudflat estuaries by *Spartina maritima* (Curtis) Fernald in Northwest Spain: vegetation structure and sediment accretion. *Aquat. Bot.*, 2001, 69: 15 ~ 25.
- [85] Suarez A V, Holway D A, Case T J. Patterns of spread in biological invasions dominated by long-distance jump dispersal: Insights from Argentine ants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2001, 98(3): 1095 ~ 1100.
- [86] Cohen A N, Carlton J T. Accelerating invasion rate in a highly invaded estuary. *Science*, 1998, 279: 555 ~ 558.
- [87] Vivian-Smith G, Stiles E W. Dispersal of salt marsh seeds on the feet and feathers of waterfowl. *Wetlands*, 1994, 14(4): 316 ~ 319.
- [88] Huiskes A H L, Koutstaal B P, Herman P M J, *et al.* Seed dispersal of halophytes in tidal salt marshes. *J. Ecol.*, 83: 559 ~ 567.
- [89] Ayres D R, Smith D L, Zaremba K, *et al.* Spread of exotic cordgrasses & hybrids (*Spartina* sp.) in the tidal marshes of San Francisco Bay, California, USA. *Biol. Invas.*, 2004, 6: 221 ~ 231.
- [90] Taylor C M, Hastings A. Finding optimal control strategies for invasive species: a density-structured model for *Spartina alterniflora*. *J. Appl. Ecol.*, 2004, 41: 1049 ~ 1057.
- [91] Grevstad F S. Simulating control strategies for a spatially structured weed invasion: *Spartina alterniflora* (Loisel) in Pacific Coast estuaries. *Biol. Invas.*, 2005, 7: 665 ~ 677.

#### 参考文献:

- [3] 陈中义, 李博, 陈家宽. 米草属植物入侵的生态后果及管理对策. *生物多样性*, 2004, 12(2): 280 ~ 289.
- [5] 徐国万, 卓荣宗. 我国引种互花米草 (*Spartina alterniflora* Loisel) 的初步研究 (I). *南京大学学报*, 1985, 212 ~ 225.
- [7] 张晟途, 钦佩, 万树文. 从能值效益角度研究互花米草生态工程资源配置. *生态学报*, 2000, 20(6): 1045 ~ 1049.
- [8] 孙书存, 朱旭斌, 吕超群. 外来种米草的生态功能评价与控制. *生态学杂志*, 2004, 23(3): 93 ~ 98.
- [9] 徐汝梅, 叶万辉. 生物入侵——理论与实践. 见: 徐汝梅, 叶万辉主编. *生物入侵——理论与实践*. 北京: 科学出版社, 2003. 1 ~ 13.
- [18] 管永健, 安树青, 王云静, 等. 我国引种米草的生态效应及生态安全. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2003, 27: 95 ~ 101.
- [35] 陈中义, 李博, 陈家宽. 长江口崇明东滩土壤盐度和潮间带高程对外来种互花米草生长的影响. *长江大学学报(自然版)*, 2005, 2(2): 6 ~ 11.
- [36] 钦佩, 经美德, 张正仁, 等. 美国互花米草 (*Spartina alterniflora*) 三个生态型的种子耐盐萌发试验. *南京大学学报*, 1985. 237 ~ 246.
- [40] 吕芝香, 赵长清. NaCl 对互花米草幼苗叶肉细胞超微结构的影响. 见: 钦佩, 仲崇信主编. *米草的应用研究*. 北京: 海洋出版社, 1992. 122 ~ 125.
- [65] 孙飒梅. 三都湾互花米草的遥感监测. *台湾海峡*, 2005, 24(2): 223 ~ 228.
- [77] 赵广琦, 张利权, 梁霞. 芦苇与入侵植物互花米草的光合特性比较. *生态学报*, 2005, 25(7): 1604 ~ 1611.
- [80] 安树青, 仲崇信. 中国主要滩涂生态系统的类型、分布与应用. 见: 钦佩, 仲崇信主编. *米草的应用研究*. 北京: 海洋出版社, 1992. 21 ~ 28.