

不同水位梯度下克隆植物大米草的生长繁殖特性和生物量分配格局

李红丽^{1,2}, 智颖飙², 雷光春¹, 赵磊², 安树青^{2,*}, 邓自发², 周长芳², 徐贵明²

(1. 北京林业大学自然保护区学院, 湿地教研室, 北京 100083; 2. 南京大学生命科学院, 湿地生态研究所, 南京 210093)

摘要:通过温室模拟控制实验,研究了不同水位梯度处理对外来克隆植物大米草(*Spartina anglica*) 衰退种群的形态性状、克隆生长性状、生物量积累及生物量分配格局的影响。实验共设置 5 种水位处理,分别为淹没至大米草株高的 1/2, 淹没至株高的 1/3, 表面水淹 0 cm, 低于土表 5 cm (−5 cm), 以及低于土表 10 cm (−10 cm)。结果表明:水位梯度对大米草的形态性状、克隆生长性状、生物量的积累与分配格局等部分指标均有显著影响($p < 0.05$);株高、克隆分株数、根状茎节数、根状茎总长、间隔子长度及生物量在 0 cm 至 1/3 株高水位梯度处理下均显著高于 −10 cm 和 1/2 株高水位处理($p < 0.05$),但与 −5 cm 处理无显著差异($p > 0.05$); −10 cm 水位处理的地上生物量分配和根状茎生物量分配显著低于其它处理($p < 0.05$)。综合大米草衰退种群的形态特征、克隆生长特性、生物量积累及分配格局对水位处理的响应格局,认为大米草种群较适宜的水位梯度为表面积水至淹没株高的 1/3 处,而水位的变化可能是大米草种群自然衰退的原因之一。

关键词:大米草;水位梯度;可塑性;自然衰退;生态响应策略

文章编号:1000-0933(2009)07-3525-07 中图分类号:Q938 文献标识码:A

Plant growth, reproduction characters and biomass allocation in response to water level gradient in the clonal plant *Spartina anglica*

LI Hong-Li^{1,2}, ZHI Ying-Biao², LEI Guang-Chun¹, ZHAO Lei², AN Shu-Qing^{2,*}, DENG Zi-Fa², ZHOU Chang-Fang², XU Gui-Ming²

1 College of Natural Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 School of Life Science, Institute of Wetland Ecology, Nanjing University, Nanjing 210093, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(7): 3525 ~ 3531.

Abstract: Results of a greenhouse experiment showed that water level gradient had significant effects on morphological traits, clonal characteristics, biomass accumulation and biomass allocation patterns of *Spartina anglica*. The effects of water level gradient on the morphological traits and biomass allocation of *S. anglica* were studied in the glasshouse with populations coming from the Xinyang Harbor in Jiangsu Province, China. Five treatments were set up with water levels from submergence to 1/2 of the plant height, 1/3 of plant height, and water level at substrate level, −5 cm and −10 cm below the substrate surface. With the submergence of 1/3 of plant height and water at substrate level treatments, plant height, number of ramets, number of rhizome nodes, total rhizome length, spacer length and biomass production were significantly higher than those of −10 cm and 1/2 plant height treatments ($p < 0.05$); and these parameters with −5 cm treatment were not significantly different from those of the submergence of 1/3 of plant height or water at substrate level treatments ($p > 0.05$). With the −10 cm treatment, biomass allocations to above-ground and rhizomes were significantly lower than other treatments. The results indicate that *S. anglica* populations grow better with water submergence from substrate surface

基金项目:国家林业公益性行业科研专项资助项目(200804005); 国家林业局 948 资助项目(2005-4-13)

收稿日期:2008-11-30; 修订日期:2009-01-14

致谢:英文摘要经全球气候变化特别顾问及英国自然保护联盟主席 Peter Bridgewater 润色,中国科学院植物研究所于飞海帮助写作,特此一并感谢。

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

to 1/3 of plant height. The results also indicate that change in hypsography and subsequently degree of inundation for *S. anglica* may explain the decline of its populations over its range.

Key Words: *Spartina anglica*; morphological plasticity; water level gradient; ecological strategy

环境变化是影响湿地植被分布及演替的重要因素,其中水文动力与水位梯度是限制湿地植物生长及分布的重要因子之一^[1~3]。水位梯度可以通过影响湿地植物的组织结构来限制其生长发育,主要因为随着水位梯度的增加,水压势必影响氧气的吸收及流动^[4]。同时,水位梯度也影响其它环境因素如土壤的氧化还原状态及光强等,进而影响湿地植物的分布^[5]。水位变化是湿地植物经常面临的环境变化,因此,植物对水位变化的响应是湿地生态学研究的重要内容之一。目前该领域的研究主要侧重于水位的季节性变化对湿地植物的生长和存活的影响^[6],以及对河流区域植被的影响^[7]。此外,克隆植物是湿地植物的主要组分^[8]。然而,湿地克隆植物、特别是海岸带克隆植物对不同水位梯度的生态响应研究较少,而开展相关研究将对于全面分析湿地植物的生态策略具有重要的意义。

大米草 (*Spartina anglica* Hubbard) 是一种适宜在广阔滩面生长耐盐耐淹的多年生克隆植物。我国于 1963 年引入,逐步定居且成功建立了种群;20 世纪 90 年代以前分布幅北自辽宁省盘山县 (40°53'N),南至广东省电白县 (21°30'N),面积一度扩展到 36 000 hm²^[9,10],成为我国海岸带湿地植被的优势群落之一^[11,12]。然而从 20 世纪 90 年代以后,我国引种的大米草却出现了严重的自然衰退 (dieback)。目前,仅在江苏的射阳 (33°42'N)、启东 (31°56'N) 以及浙江温岭 (28°24'N) 有少量分布,覆盖面积锐减为 50 hm²^[9],并有加速衰退的趋势。在国外虽有小面积的衰退,但是在国外的主要分布区,大米草衰退具有局部性和暂时性,总体趋势仍属于种群暴发;特别是在英国、美国和澳大利亚等国家^[13]。在我国大米草种群自然衰退具体表现为植株矮化,生长发育极不正常,生物量减少和有性繁殖基本丧失^[9]。但大米草种群在中国海岸带自然衰退机制尚不完全清楚。

大米草作为多年生湿地克隆植物,可以进行有性繁殖和克隆繁殖,但是我国海岸带的大米草种群目前主要依靠克隆繁殖,由于花粉量不足,花粉及花粉管结构异常根本上导致其有性繁殖能力已基本丧失^[14];克隆植物能够在同一生境条件下通过克隆生长产生多个遗传特性基本一致的克隆分株进行克隆繁殖^[15~17],是克隆植物的根本特点。克隆植物为了更有效利用资源及空间,能够通过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^[18,19];另外植物的生物量分配格局与其适合度相关,在一定的程度上可以反应植物对环境的响应和适应^[20,21],故其也可以作为衡量表型可塑性的重要指标^[20,21]。目前,为探讨大米草种群在中国海岸带自然衰退机理,已经进行了种间竞争、传粉生物学、化学计量学和初始克隆分株数等方面的研究^[14,22~25],但大米草在我国海岸带的衰退机理尚不完全清楚。为此,本研究进行了不同水位梯度处理对大米草形态可塑性、克隆生长特性及生物量积累与分配格局的研究,分析大米草种群自然衰退与水位梯度的关系,以期全面廓清我国大米草种群自然衰退机理提供水文学和生物学证据,同时为有效控制大米草在其它国家的入侵与暴发提供一定的实践经验和理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

大米草是禾本科米草属 (*Spartina*) 的多年生植物,天然分布于英国南海岸,为欧洲米草 (*S. maritima* (Curtis) Fernald.) 和互花米草 (*S. alterniflora* Loisel.) 的自然杂交种^[9,10,23]。实验材料于 2007 年 4 月采自中国江苏省盐城国家自然保护区新洋港区的大米草样地 (120° 34.6' E, 33° 37.8' N)。其样地处于中国江苏省盐城海岸湿地 (32°34' ~ 34°28' N, 119°48' ~ 120°56' E)。滩涂是典型的淤泥质海岸;根据沉积、地貌、动力及发育演替特征,滩涂自海向陆可分为 4 个植被带:(1) 低潮粉沙滩 (光滩),由大潮低潮位至小潮高潮位,主要植物为藻类,偶见零星分布的互花米草;(2) 泥-粉沙混合滩,由小潮高潮位至平均高潮位,滩面植物除藻类

外,主要是互花米草;(3) 高潮位泥沙滩,由平均高潮位至大潮高潮位,滩面植物主要是碱蓬 (*Suaeda salsa*) 和大米草等;(4) 草滩地,大潮高潮位以上,一年约有两次被大潮淹没,植物为芦苇 (*Phragmites communis*)、薰草 (*Scirpus triquetra*) 和大米草等。

1.2 方法

2007 年 4 月 3 日,在我国东海岸海滨湿地生长区,选取一定数量的大米草克隆带根土取走。去除部分不健康植株和死根后移植于南京大学浦口校区温室内($32^{\circ}10'37''N$, $118^{\circ}41'57''E$)。2007 年 5 月 10 日,将大米草克隆分成独立的克隆分株,并从中选取高度(6 ± 0.5) cm 左右的分株,种植于内径 25 cm、高 20 cm 的培养钵内。培养钵内装 18 cm 深的土壤,基质是沙:土体积比 1:1 的混合基质。然后将培养钵置于长、宽和高分别为 70、60 cm 和 61 cm 的箱体内。实验共设计五个水位处理:分别为淹没株高二分之一水位处理、淹没株高三分之二水位处理、表面略微积水(0 cm)、-5 cm(水位低于地表 5 cm)、-10 cm(水位低于地表 10 cm)。各处理依次缩写为 1/2、1/3、0、-5 及 -10;其中前两个处理随植株生长而变化,水位维持在株高的 1/2 及 1/3;后两个处理在培养钵低于地表处理水位处开若干小孔,保证多余水分迅速自然流出。每个水位处理 5 个重复,每培养钵定植 3 株植物,整个实验在温室内进行,自然光照,盐度保持为 1.5‰,每 2d 检测水位。

1.3 指标测定

在 2007 年,平均初霜期的 11 月下旬,将培养钵倒置,将植株完整取出,随机采样,每重复取 1 丛,每处理共取 5 丛。在室内用水冲洗干净后测定形态生长指标参数(株高、叶数、叶片厚度、叶面积、根长)、克隆特征参数(克隆分株数、芽数、根状茎节数、根状茎数、根状茎总长、间隔子长度和分枝强度)、生物量参数(地上生物量、根生物量、根状茎生物量和总生物量)并计算生物量分配。株高以克隆系中最高个体为准。叶面积测定方法为:用 LI-3000A 型叶面积仪测量 6 片克隆系代表性叶片的叶面积,测量后取其均值。叶片厚度测定方法为:随机取 6 片叶片,用游标卡尺测量其厚度后取其均值。测量后,将大米草分解为地上、根和根状茎 3 部分,80 ℃烘干称重。间隔子为相连无性系分株之间的根状茎或匍匐茎^[25]。分枝强度为单株包括单个大量的分株植物侧生分生组织长出和形成新无性系分株的数量^[25]。

1.4 统计分析

数据通过 SPSS (Version 15.0) 进行方差分析 (One-way ANOVA) 检验其差异显著性,并采用 Duncan 多重比较进行所需的后续检验 ($p = 0.05$ 或 $p = 0.01$)。

2 结果与分析

2.1 不同水位梯度处理下克隆植物大米草种群的形态特征

水位梯度对大米草种群形态各指标有显著影响,其中 0 cm 及淹没 1/3 的处理的株高显著高于 -10 及 -5 cm 处理($p < 0.05$),与 1/2 处理差异不显著(表 1); 1/3 水位处理的叶片面积最大,显著高于 1/2 和 -10 cm 水位处理,后者又显著高于其它处理($p < 0.05$); 1/3、1/2 及 -10 cm 水位处理间的叶片厚度无显著差异($p > 0.05$),但均显著高于 -5 cm 和 0 cm 处理;叶片数以 1/3 处理最大,达到 19.4 ± 6.8 ,显著高于其它处理,而根长以 0 cm 水位处理最长,显著高于其它处理($p < 0.05$),以 1/2 水位处理的根长最短。

表 1 不同水位梯度处理下的大米草种群形态特征*

Table 1 Morphological characteristics of *Spartina anglica* under different water level treatments

形态特征 Morphological characteristics	水位 Water level treatments				
	-10	-5	0	1/3	1/2
株高 Culm height (cm)	30.4 ± 1.5 c	31.4 ± 2.3 bc	37.9 ± 1.3 a	38.1 ± 2.3 a	36.0 ± 1.2 ab
叶面积 Leaf area (cm ²)	4.2 ± 0.2 b	3.0 ± 0.2 c	3.4 ± 0.2 c	4.9 ± 0.2 a	4.2 ± 0.2 b
叶片厚度 Leaf thickness (mm)	0.46 ± 0.02 a	0.34 ± 0.01 b	0.39 ± 0.04 b	0.47 ± 0.02 a	0.46 ± 0.02 a
叶片数 Leaf number	11.3 ± 1.0 b	13.1 ± 1.2 b	11.1 ± 1.7 b	19.4 ± 6.8 a	10.6 ± 1.9 b
根长 Root length (cm)	27.8 ± 2.9 bc	31.2 ± 2.4 b	41.3 ± 2.9 a	26.0 ± 3.4 bc	21.3 ± 2.6 c

* 相同的字母表示处理间差异不显著 ($p > 0.05$),下同 The same letter indicates insignificant differences at $p > 0.05$; the same below

2.2 不同水位梯度处理下克隆植物大米草种群的克隆特征

不同的水位梯度对大米草种群的克隆分株数、芽数、根状茎节数、根状茎总长、间隔子长度及分枝强度均有显著影响,而对根状茎数没有显著影响(表2); 1/3 水位处理的克隆分株数、根状茎节数、根状茎总长及间隔子长度显著高于 -10 cm 和淹没株高 1/2 处理($p < 0.05$),与其它处理没有显著差异($p > 0.05$); 芽数以 0 cm 水位处理最多,显著高于 -10 cm、1/3 和 1/2 处理,与 -5 cm 处理差异不显著; 1/3 水位处理的分枝强度显著高于 -10 cm 水位处理($p < 0.05$),而与其它处理差异不显著($p > 0.05$)。

表 2 不同水位梯度处理下的大米草种群的克隆特征

Table 2 Clonal characteristics of *Spartina anglica* under different water level treatments

无性繁殖指标 Clonal characteristics	水位 Water level treatments				
	-10	-5	0	1/3	1/2
分株数 Number of ramets	3.6 ± 0.3 b	6.6 ± 0.6 ab	5.1 ± 0.6 ab	7.3 ± 1.9 a	3.6 ± 0.3 b
芽数 Number of buds	1.6 ± 0.4 c	4.3 ± 0.8 ab	5.7 ± 0.9 a	2.9 ± 0.9 bc	1.6 ± 0.2 c
根状茎数 Number of rhizomes	2.0 ± 0.6 a	3.0 ± 0.7 a	2.9 ± 0.6 a	3.7 ± 0.8 a	1.9 ± 0.5 a
根状茎节数 Number of rhizome nodes	5.0 ± 1.4 b	11.4 ± 2.9 a	12.1 ± 2.9 a	13.0 ± 3.6 a	6.7 ± 2.2 b
根状茎总长 Total length of rhizome (cm)	9.4 ± 3.0 b	18.6 ± 4.7 ab	20.9 ± 5.6 ab	26.0 ± 5.9 a	11.1 ± 3.7 b
间隔子长度 Spacer length (cm)	3.71 ± 0.84 b	5.43 ± 0.43 ab	7.29 ± 1.04a	7.29 ± 0.36 a	4.43 ± 1.04 b
分枝强度 Branching intensity	7.1 ± 0.6 b	12.7 ± 1.2 ab	13.7 ± 1.9a	14.1 ± 3.5a	8.4 ± 1.5 ab

2.3 不同水位梯度处理下克隆植物大米草种群的生物量积累

水位梯度对地上生物量、地下生物量、根系生物量、根状茎生物量及总生物量均有显著影响,且规律一致(图1)。1/3 和 0 cm 处理的地上生物量、地下生物量、根系生物量、根状茎生物量及总生物量均显著高于 -10 cm 及 1/2 水位梯度处理($p < 0.05$),而与其它水位梯度差异不显著($p > 0.05$)。

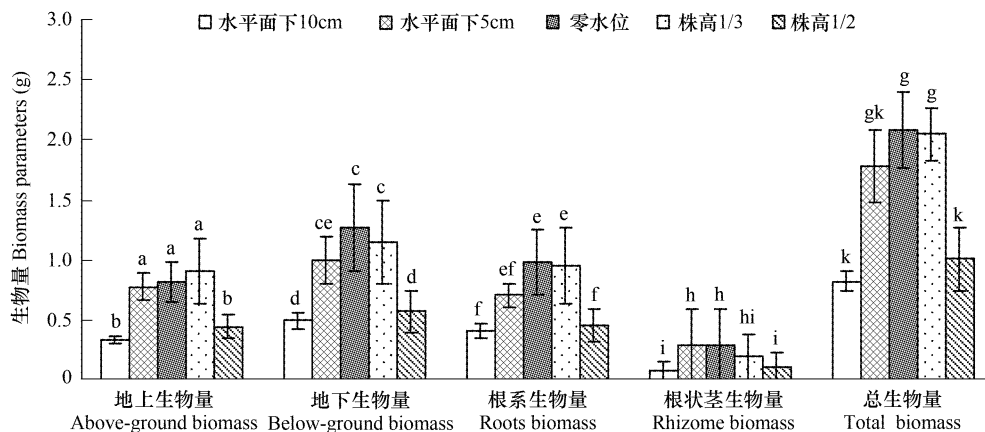


图 1 不同水位梯度处理下的大米草自然种群的生物量积累

Fig. 1 Biomass accumulation pattern of *Spartina anglica* under different water level treatment

2.4 不同水位梯度处理下克隆植物大米草种群的生物量分配

不同的水位梯度处理对大米草种群的地上生物量分配、根生物量分配及根状茎生物量分配均影响显著($p < 0.05$),而对地下生物量分配影响不显著($p > 0.05$)(表3)。地上生物量分配和根状茎生物量分配均以 0 cm 水位处理最大,显著高于 -10 cm 水位处理,而与其它处理差异不显著($p > 0.05$)。根生物量分配却以 -10 cm 水位处理最大,显著高于 -5 cm 水位处理,与其它处理差异不显著。

3 讨论

水是湿地生态系统的基本生态因子和主要控制因素,植物是湿地生态系统的基础组成部分,不同水分条件下生长和分布着不同的植物群落。湿地水位梯度是关键的环境梯度之一。湿地水分条件和水位梯度变化

直接影响到湿地生态系统植物群落的分布及其生产量^[26]、群落的稳定性、物种多样性和群落的演替^[27];而且水位梯度还可以改变植物湿地植物间的相互关系^[28]。湿地植物沿水位梯度反应的研究是湿地生态学研究的重要内容,湿地水位如何影响植物生长、生存以及植物对水位梯度变化的响应^[27,29]都是湿地生态学研究领域的重要区域。湿地植物长期适应这种特殊生境,对水位梯度反应有一定的共同特征,如在一定的水位梯度条件下有利于特定物种的生长与繁殖^[30]。本实验结果表明,处于表面积水及淹没植株高度 1/3 水位处理的株高、叶片数及根长均显著高于其它处理,这表明大米草种群比较适宜生长的水位梯度为 0 cm 至淹至株高的 1/3,其它湿地植物也有类似的研究,通过研究表明,武夷慈姑和锐棱荸荠适宜生长在 0~5 cm 水深处,小慈姑在 20 cm 水深处生长较佳,而野荸荠适宜于 0~20 cm^[26]。

表 3 不同水位梯度处理下的大米草种群的生物量分配

Table 3 Biomass allocation of *Spartina anglica* under different water level treatments

水位处理 Treatments	生物量分配 Biomass allocation (%)			
	地上生物量 Above-ground	地下生物量 Below-ground	根系生物量 Roots	根状茎生物量 Rhizomes
-10	40.8 ± 2.8 b	59.2 ± 2.8 a	49.4 ± 3.3 a	15.8 ± 5.8 b
-5	44.9 ± 2.7 a	55.1 ± 2.7 a	40.5 ± 1.3 b	25.6 ± 3.6 a
0	46.7 ± 2.8 a	59.3 ± 2.8 a	45.7 ± 3.5 a	23.2 ± 3.4 a
1/3	45.9 ± 2.7 a	54.1 ± 2.7 a	44.2 ± 3.2 ab	18.5 ± 4.1 a
1/2	46.2 ± 2.9 a	53.8 ± 2.9 a	44.5 ± 4.9 ab	18.5 ± 5.9 a

由于自然资源的环境异质性,克隆植物具有较特殊的形态可塑性是对其采取的生态策略^[16,18]。克隆植物的形态可塑性重要的体现指标主要为间隔子长度,分枝强度及分枝角度,这些指标体现了克隆植物在垂直空间及水平空间的觅食能力^[18,19],对于不同水位梯度下的克隆植物大米草种群而言,1/3 水位处理的克隆分株数、根状茎节数、根状茎总长、间隔子长度及分枝强度均显著高于 -10 cm 水位处理,表明,对于 0~1/3 水位梯度便于大米草种群占据有利资源,有利于种群的更新与维持,这与其它学者对湿地植物对水位梯度有一定的生长可塑性相符^[31,32]。

湿地土壤是湿地植物的直接支撑者,湿地土壤的类型、结构和肥力状况直接决定了湿地植物的类型、数量和质量,湿地土壤环境的改变直接引起湿地植被类型的改变^[33,34];淹水条件下,湿地处于还原环境,有机残体的分解速率缓慢,土壤有机质和氮处于积累状态,从而影响到植物的生长^[34~36]。由于长期或季节性积水,湿地系统处于明显的缺氧条件下,土壤以及沉积环境中氧含量很少,土壤氧化还原电位(Eh)逐渐减低,植物面临缺氧的状况,造成植物根部的生长压力,而湿地植物因为具备适应这种环境变化的能力(即在缺氧条件下生存的结构与特征)而生存了下来^[37],对于大米草植物来说,它具有特殊的结构来适应这种水生环境,其叶片上具有盐腺可以将多余的盐分分泌体外,而且其根系及茎叶中具有发达的通气组织,来适应这种盐度较高及缺氧的生境^[38]。水环境影响植物的结构,生长繁殖,也势必影响生物量积累及分配,本实验表明,处于表面积水及淹没植株高度 1/3 植株处理的地上生物量、地下生物量、根系生物量、根状茎生物量及总生物量均显著高于其它处理,而与 -5 cm 水位处理差异不显著;表明在 0 cm 到 1/3 水位处理阶段为克隆植物大米草种群比较适应的水位生境,有利于生物量的累积。植物的能量分配格局反映了植物在生长发育过程中对环境的响应规律和能量分配对策^[25],使植物在环境中对生长、繁殖及维持等功能间进行资源分配的权衡(trade-off)。水位梯度对生物量分配也有一定的影响,-10 cm 水位处理的地上生物量和根状茎生物量均显著低于其它处理,而根系生物量却显著高于其它处理,表明在 -10 cm 水位处理条件下,克隆植物大米草种群将更多的生物量分配给根系,从而吸收较多的水分及养分,利于种群的维持。另外,此研究结果与其它研究有一定的出入,其它部分研究表明水位梯度变化虽然对湿地植物 *Scirpus ancistrochaetus* 生长的影响显著,植物根茎生物量比随水位梯度的升高而逐渐降低,但生物量几乎不受水位的影响^[39],可能因为不同的湿地植物种类在一定的水位环境中生物量均衡有一定的差异^[40]。

综上所述,不同的水位处理对克隆植物大米草种群的形态特性,克隆特性及生物量积累与分配均有显著影响,处于表面积水及淹没植株高度 1/3 植株的水位梯度下克隆植物大米草种群植株的长势较强,克隆生长较旺,生物量积累丰富,表明此水位为大米草种群较适宜的生长水位。虽然实验条件与大米草种群实际生长有一定的差异,但实验结果基本能反应出一定的规律;随着互花米草的入侵,并伴随其带来的强大促淤作用^[41],使大米草种群生境不断外推,高程不段升高,潮汐不能周期性完全淹没其生境,达不到其最佳水淹状态,从而不适宜大米草种群的生长及繁殖,另外互花米草与其竞争生态位^[22],最为重要的是由于花粉数量的不足^[14],花粉结构异常导致其有性繁殖结实率及其低下,克隆植物大米草种群基本完全依赖于克隆繁殖,从而适应环境的能力降低^[42];在水位不适宜等各种方面的作用下,最终可能引起克隆植物大米草种群的自然衰退,对于克隆植物大米草种群自然衰退的其它水生态作用机理仍需要进一步的研究。

References:

- [1] Edwards A L, Lee D W, Richards J H. Responses to a fluctuating environment: effects of water depth on growth and biomass allocation in *Eleocharis cellulosa* Torr. (Cyperaceae). Canadian Journal of Botany, 2003, 81(9): 964—975.
- [2] Lentz-Cipollini K A, Dunson W A. Abiotic features of seasonal pond habitat and effects on endangered northeastern bulrush, *Scirpus ancistrochaetus* schuyler, in central Pennsylvania. Castanea, 2006, 71(4): 272—281.
- [3] Scholte P. Maximum flood depth characterizes above-ground biomass in African seasonally shallowly flooded grasslands. Journal of Tropical Ecology, 2007, 23: 63—72.
- [4] Scorrell B K, Tanner C C. Convective gas flow and internal aeration in *Eleocharis sphacelata* in relation to water depth. Journal of Ecology, 2000, 88: 778—789.
- [5] Coops H, van den Brink F W B, van der Velde F. Growth and morphological responses of four helophyte species in an experimental water-depth gradient. Aquatic Botany, 1996, 54: 11—24.
- [6] Lusk J M, Reekie E G. The effect of growing season length and water level fluctuations on growth and survival of two rare and at risk Atlantic Coastal Plain flora species, *Coreopsis rosea* and *Hydrocotyle umbellata*. Canadian Journal of Botany, 2007, 85(2): 119—131.
- [7] Nilsson C, Jansson R, Zinko U. Long-term responses of river-margin vegetation to water level regulation. Science, 1997, 276(2): 798—800.
- [8] Song M H, Dong M. Clonal plants and plant species diversity in wetland ecosystems in China. Journal of Vegetation Sciences, 2002, 13: 237—244.
- [9] Chung C H. Brief history of *Spartina anglica* and research work abroad. Journal of Nanjing University — Research Advances in *Spartina*, Special Issue, 1985: 1—30.
- [10] An S Q, Gu B H, Zhou C F, Wang Z S, et al. *Spartina* invasion in China: implications for invasive species management and future research. Weed Research, 2007, 47: 183—191.
- [11] Li X P, Tang G G, Wang D S, et al. Studies on the community characteristics, the distribution and succession patterns of wetland vegetation in Jiangsu Province. Journal of Nanjing Forestry University, 1998, 22(1): 47—52.
- [12] Sheng Y M, Wang H, Zeng H. Characteristics of halophyte and associated soil a long agradational muddy coasts in Jiangsu Province. Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(1): 1—6.
- [13] Kriwoken L K, Hedge P. Exotic species and estuaries: managing *Spartina anglica* in Tasmania, Australia. Ocean Coast Management, 2000, 43: 573—584.
- [14] Li H L, An S Q, Zhi Y B, et al. Protogynous, pollen limitation and low seed production reasoned for the dieback of *Spartina anglica* in coastal China. Plant Science, 2008, 174, 209—309.
- [15] Cook R E. Growth and development in clonal plant population. In: Jackson J B C, Buss L W, Cook R E, eds. Population Biology and Evolution of Clonal Organisms. New Haven: Yale University Press. 1985, 259—296.
- [16] Chen J S, Dong M, Yu D L, L Q. Clonal architecture and ramet population characteristics of *Lysimachia congestiflora* growing under different light conditions. Chinese Journal of Applied Ecology, 2004, 15(8): 1383—1388.
- [17] Luo X G, Dong M. Architectural plasticity in response to light intensity in the stoloniferous herb, *Duchesnea indica* Focke. Acta Phytocologica Sinica, 2001, 25(4): 494—497.
- [18] Macdonald S E, Chinnappa C C. Population differentiation for phenotypic plasticity in the *Stellaria longipes* complex. American Journal of Botany, 1989, 76: 1627—1637.
- [19] Wang Y H, Wang K, Xing F. Advances of studies on the morphological plasticity, integration and foraging behavior of stoloniferous herbaceous plants. Chinese Journal of Ecology, 2005, 24(1): 70—74.
- [20] de Kroon H, Hutchings M J. Morphological plasticity in clonal plants: the foraging concept reconsidered. Journal of Ecology, 1995, 82: 143—152.
- [21] Wang J, Yang C, Wang T J. Changes of biomass allocation of *Artemisia frigida* population in grazing-induced retrogressive communities. Chinese Journal of Applied Ecology, 2005, 16(12): 2316—2320.

- [22] Zhi Y B, Li H L, An S Q, Zhao L, *et al.* Inter-specific competition: *Spartina alterniflora* is replacing *Spartina anglica* in coastal China. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 2007, 74: 437—448.
- [23] An S Q, Li H B, Guan B H, *et al.* China's natural wetlands: past problems, current status, and future challenges. *Ambio*, 2007, 36(4): 335—342.
- [24] Li H L, Zhi Y B, Zhao L, An S Q, *et al.* Eco-physiological responses of the declining population *Spartina anglica* to N and P fertilizer addition. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(7): 3216—3224.
- [25] Zhao L, Zhi Y B, Li H L, An S Q, *et al.* Effects of initial clone number on morphological plasticity and biomass allocation of the invasive *Spartina anglica*. *Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(4): 607—612.
- [26] Wang H Y, Chen J K, Zhou J. Influence of water level gradient on plant growth reproduction and biomass allocation of wetland plant species. *Acta Phytocologica Sinica*, 1999, 23(3), 269—274.
- [27] Leyer I. Predicting plant species' responses to river regulation: the role of water level fluctuations. *Journal of Applied Ecology*, 2005, 42: 239—250.
- [28] Wang Q, Wang C H, Zhao B, *et al.* Effects of growing conditions on the growth of and interactions between salt marsh plants: implications for invasibility of habitats. *Biological Invasions*, 2006, 8: 1547—1560.
- [29] Keddy P A, Ellis T H. Seeding recruitment off 11 wetland plants species along a water level gradient: Shared or distinct response? *Canadian Journal of Botany*, 1995, 63: 1876—1879.
- [30] Datta S C. Ecology of plant populations II. Reproduction. In: Gopal B. ed. *Ecology and management of aquatic vegetation in the Indian subcontinent*. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1990. 105—125.
- [31] Count R L, Lee P F. Patterns of variation in Ontario wild rice: influence of regional and local environment factors on variation within and among field populations. *Aquatic Botany*, 1990, 36: 193—200.
- [32] Middleton B A. Effect of water depth and clipping frequency on the growth and survival of four wetland plant species. *Aquatic Botany* 1990, 37: 189—196.
- [33] Lenssen J P M, Menting F B J, van der Putten W H, Blom C W P M. Effects of sediment type and water level on biomass production of wetland plant species. *Aquatic Botany*, 1999, 64: 151—165.
- [34] Tian Y B, Song, G Y, Ai T C. Wetland soil and its ecological function. *Chinese Journal of Ecology*, 2002, 21 (6): 36—39.
- [35] John P M L, Frank B J M, van der Putten W H, *et al.* Effects of sediment type and water level on biomass production of wetland plant species. *Aquatic Botany*, 1999, 64: 151—165.
- [36] Xu Z G, He Y, Yan B X, Ren H M. Effects of nutrients and water level fluctuation on wetland plants. *Chinese Journal of Ecology*, 2006, 25(1): 87—92.
- [37] Pezeshki S R. Wetland plant response to soil flooding. *Environmental and Experimental Botany*, 2001, 46: 299—312.
- [38] Maricle B R, Lee R W. Aerenchyma development and oxygen transport in the estuarine cordgrass *Spartina alterniflora* and *S. anglica*. *Aquatic Botany*, 2000, 74: 109—120.
- [39] Lentz K A, Dunson W A. Water level affects growth of endangered northeastern bulrush, *Scirpus ancistrochaetus* Schuyler. *Aquatic Botany*, 1998, 60: 213—219.
- [40] Murphy K J, Rorslett B, Springel I. Strategy analysis of submerged lake macrophyte communities. *Aquatic Botany*, 1990, 36: 303—323.
- [41] Chung C H, Zhuo R Z, Xu G W. Creation of *Spartina* plantations for reclaiming Dongtai, China, tidal flats and offshore sands. *Ecological Engineering*, 2004, 23: 135—150.
- [42] Lacambra C, Cutts N, Allen J, Burd F, Elliott M. *Spartina anglica*: a review of its status, dynamics and management. *English Nature Research Reports*, 2004, 527: 1—70.

参考文献:

- [9] 仲崇信. 大米草简史及国外研究概况. 南京大学学报——米草研究的进展专集, 1985, 1~30.
- [11] 李湘萍, 汤庚国, 王定胜, 等. 江苏湿地植物群落学特征及其分布和演替规律. 南京林业大学学报, 1998, 22(1): 47~52.
- [12] 沈永明, 曾华, 王辉, 等. 江苏典型淤长岸段潮滩盐生植被及其土壤肥力特征. 生态学报, 2005, 25(1): 1~6.
- [16] 陈劲松, 董鸣, 于丹, 等. 不同光照条件下聚花过路黄的克隆构型和分株种群特征. 应用生态学报, 2004, 15(8): 1383~1388.
- [17] 罗学刚, 董鸣. 蛇莓克隆构型对光照强度的可塑性反应. 植物生态学报, 2001, 25(4): 494~497.
- [19] 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. 生态学杂志, 2005, 24(1): 70~74.
- [21] 王静, 杨持, 王铁娟. 放牧退化群落中冷蒿种群生物量资源分配的变化. 应用生态学报, 2005, 16(12): 2316~2320.
- [24] 李红丽, 智颖飘, 赵磊, 安树青, 等. 大米草自然衰退种群对 N、P 添加的生态响应. 生态学报, 2007, 27(7): 2725~2732.
- [25] 赵磊, 智颖飘, 李红丽, 安树青, 邓自发, 周长芳. 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. 植物生态学报, 2007, 31(4): 607~612.
- [26] 王海洋, 陈家宽, 周进. 水位梯度对湿地植物生长、繁殖和生物量分配的影响. 植物生态学报, 1999, 23(3): 269~274.
- [34] 田应兵, 宋光煜, 艾天成. 湿地土壤及其生态功能. 生态学杂志, 2002, 21(6): 36~39.
- [36] 徐治国, 何岩, 闫百兴, 任慧敏. 营养物及水位变化对湿地植物的影响. 生态学杂志, 2006, 25(1): 87~92.