

咸淡交替灌溉对克隆植物大米草生长繁殖 和生物量分配的影响

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

(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, 研究了咸淡交替灌溉处理对外来克隆植物大米草 (*Spartina anglica*) 形态性状、克隆生长、生物量积累及分配格局的影响。实验共设 6 种浇灌处理: 单一淡水灌溉 (D)、单一咸水浇灌 (X)、淡咸交替灌溉 (DX)、咸淡交替灌溉 (XD)、淡咸淡交替灌溉 (DXD) 和咸淡咸交替灌溉 (XDX)。结果表明: DX 处理条件下, 大米草株高、叶片数及根长均达到最高; 克隆数最多, 且显著高于 X、DXD 和 XDX 处理; 芽数及根状茎总长均显著大于 XDX 处理; 在 DX 和 D 处理下, 地上生物量、根系生物量、地下生物量和总生物量均显著高于其它处理。这表明作为滨海盐沼植物, 大米草种群比较适应淡咸水交替环境, 单一的咸水, 以及过度的咸淡转换均不利于大米草的生长繁殖与生物量积累, 而淡咸水交替过程的失序可能是引起我国大米草种群衰退的重要原因。

关键词:咸淡交替; 大米草; 自然衰退; 生长繁殖; 生物量分配

Plant growth, reproduction and biomass allocation in response of clonal plant *Spartina anglica* to alternative irrigation of fresh and saline water

LI Hongli^{1,2}, ZHI Yingbiao², LEI Guangchun¹, ZHAO Lei², AN Shuqing^{2,*}, DENG Zifa², ZHOU Changfang²

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

Abstract: Results of the greenhouse experiment showed that fresh and saline water alternation irrigation had significant effects on morphological traits, clonal characteristics, biomass accumulation and biomass allocation patterns of *Spartina anglica* coming from the Xinyang Harbor in Jiangsu Province, China. Six irrigation treatments were set up in our experiments including single irrigation with freshwater (D) or salt water (X), single alternating irrigation with freshwater and saltwater (DX and XD) and double alternating irrigation (DXD and XDX). With the DX treatment, plant height, number of leaves and the length of roots reached the maximal value. Meanwhile, the number of ramets was significantly higher than those of X, DXD and XDX treatments ($P < 0.05$); the number of buds and total rhizome length were significantly higher than those of XDX treatment ($P < 0.05$). Roots biomass, below-ground biomass and total biomass under DX and D treatments were both significantly higher than those of other treatments ($P < 0.05$). The results showed that *S. anglica* populations grew better with the DX treatment, which did good to sustain and regenerate the population. Not only X treatment but also excessive alternative irrigation of fresh and saline water worked against the growth and biomass accumulation of *Spartina anglica*. The results indicated that the frequent change in fresh and saline water for *S. anglica* vegetation area would explain the decline of its populations over its range.

Key Words: alternate irrigation of fresh and saline water; *Spartina anglica*; dieback; plant growth and reproduction characteristics; biomass accumulation and allocation

基金项目:北京林业大学科技创新项目(YX2010-3); 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(2009-4-28)

收稿日期:2009-07-26; **修订日期:**2009-12-01

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

大米草 (*Spartina anglica* Hubbard) 属于多年生克隆植物,能够适应高盐及潮汐淹没的盐沼生境,天然分布于英国南海岸^[1]。我国于 1963 年引入,逐步定居且在中国海岸带形成了规模种群^[1]。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),面积曾扩展到 36 000 hm²^[1-2],成为我国海岸带湿地植被的优势种群之一^[3-4],对维护海岸带的生态平衡起了重要的作用。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^[2]。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) 有小面积分布,覆盖面积锐减为 50 hm²,并有加速衰退的趋势^[2];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^[2]。

在国外虽有小面积大米草和互花米草 (*Spartina alterniflora* Loisel.) 衰退的报道,但是主要表现为局部性和暂时性,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^[5]。如对英国 Bosham 海湾分布的大米草种群衰退现象研究表明:大米草的衰退主要是由于促淤而导致排水受阻及缺氧环境引起的,而与子囊真菌几乎没有相关性^[6]。美国路易斯安纳州互花米草的自然衰退则是由于海平面上升、水淹时间过长进而引起根部呼吸受限,产生较多硫化物所引起的^[7-8]。对于美国密西西比河三角平原盐沼互花米草的衰退是因为土壤长期处于干旱状态,土壤盐度增加,进而引起土壤酸化,使 Fe, Al 有毒金属含量增加所致^[9]。土壤的干旱加剧了盐度的影响,使互花米草吸收有效养分的能力显著降低,最终导致互花米草大面积的枯黄,进而种群衰退^[10]。这些研究表明在米草衰退过程中,盐度与淹水是重要的环境因子。

为了系统研究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工作^[11-15],但基于盐度变换的咸淡交替在大米草自然衰退过程中作用值得探讨。为此,本文进行了咸淡交替灌溉处理对大米草形态变化、克隆生长及生物量积累与分配格局影响的研究,分析大米草种群自然衰退与咸淡水交替灌溉之间的关系,以期为理清我国境内大米草种群自然衰退机理提供证据,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理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料及其来源

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^[1-2]。实验材料于 2006 年 4 月采自中国江苏省盐城国家级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),位于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,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,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,1a 约有 2 次被大潮淹没,植物为芦苇 (*Phragmites communis*)、藨草 (*Scirpus triqueter*) 和大米草等^[2]。

1.2 方法

2006 年 4 月 6 日,在大米草生长区,选取带根土的大米草克隆。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°10'37"N, 118°41'57"E)。2006 年 5 月 9 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,种植于长、宽、高分别为 40、35、30cm 的生长箱,箱内预先装入 25 cm 高度的基质,基质是沙:土体积比 1:1 的混合体。基质预先以 15‰ 人工海水淋透,以模拟野外大米草的盐沼土壤环境。选择大小一致的幼苗进行移栽,每箱 6 株,摆放温室中,自然光照。

实验共设 6 种浇灌处理,分别为单一淡水浇灌、单一咸水浇灌、淡水咸水交替灌溉、咸水淡水交替灌溉、淡水咸水淡水浇灌、咸水淡水咸水浇灌,依次分别简写为:D、X、DX、XD、DXD 和 XDX。其中 D 和 X 为单一浇灌处理,前者在实验期间持续以淡水浇灌,后者持续浇咸水浇灌。DX 和 XD 都进行 1 次浇灌转换,DX 处理先经过 3 个月淡水浇灌,后转换为 3 个月的咸水浇灌;XD 处理先经过 3 个月咸水浇灌,后转换为 3 个月淡水浇灌。

DXD 和 XDX 均经过 2 次浇灌模式转换,DXD 的前 2 个月以淡水浇灌,接着 2 个月转换为咸水浇灌,最后 2 个月又转换为淡水浇灌;XDX 为前 2 个月为咸水浇灌,接着 2 个月转化为淡水浇灌,最后 2 个月咸水浇灌。每种处理 5 个重复。实验在温室大棚内进行,试验随机设计摆放。按照所设处理,每 3d 浇水 1 次,如遇持续高温天气,则 2d 浇水 1 次,每次浇水以没过土壤表面 1 cm 为准。所用淡水为一般自来水,咸水为人工海水,为从海水当中获得的最初一级粗盐溶解于一般自来水,每次浇灌所用人工海水的盐度为 15‰。

1.3 指标测定

试验处理持续了 6 个月,于 2006 年 11 月下旬,将培养箱倒置,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、根状茎数、根状茎节数、根状茎总长)、生物量参数(地上生物量、根生物量、根状茎生物量、地下生物量和总生物量);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 片克隆系不同叶位的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:随机取不同叶位 6 个叶片,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,取得生物量值。

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 $P = 0.01$),在进行多重比较检验前确定数据是呈现正态分布。

2 结果与分析

2.1 不同咸淡交替灌溉模式下克隆植物大米草的形态变异

咸淡交替灌溉对大米草的株高、叶片数及根长具有显著影响 ($P < 0.05$),而对叶面积和叶片厚度没有显著影响 ($P > 0.05$)。DX 灌溉处理下的植株最高,为 35.3 cm,显著高于 D 和 XDX 灌溉处理,而与其它灌溉模式处理差异不显著 ($P > 0.05$);DX 处理下的叶片数最多,显著高于 X,DXD 及 XDX 灌溉处理下的叶片数,与其它处理差异不显著 ($P > 0.05$);DX 处理下根最长,显著高于 X,DXD 及 XDX ($P < 0.05$),与其它处理差异不显著(表 1)。表明 DX 交替灌溉模式利于大米草的高生长与叶片增加。

表 1 不同咸淡交替灌溉模式下的大米草形态变异*

Table 1 Morphological characteristics of *Spartina anglica* under different salt-fresh water treatments

处理 Treatments	株高 Culm height/cm	叶面积 Leaf area/cm ²	叶片厚度 Leaf thickness/mm	叶片数 Leaf number	根长 Root length/cm
X	30.7 ± 1.2 abc	4.4 ± 0.3a	0.45 ± 0.02a	11.7 ± 1.3c	35.7 ± 3.0 bc
D	29.5 ± 2.3 bc	4.6 ± 0.3a	0.44 ± 0.03a	19.7 ± 3.2 ab	50.4 ± 5.7 a
DX	35.3 ± 2.3a	4.1 ± 0.2a	0.43 ± 0.04a	24.0 ± 2.8a	53.0 ± 4.6 a
XD	29.9 ± 1.6 abc	4.8 ± 0.3a	0.44 ± 0.02a	20.1 ± 3.5 ab	30.9 ± 2.9 c
DXD	33.6 ± 1.4 ab	4.0 ± 0.1a	0.42 ± 0.03a	16.1 ± 1.9 bc	45.4 ± 6.3 ab
XDX	25.3 ± 1.3 c	4.2 ± 0.2a	0.47 ± 0.02a	10.0 ± 0.9 c	31.8 ± 4.8 bc

* 竖排相同的字母表示处理间差异不显著 ($P > 0.05$)

2.2 不同咸淡交替灌溉模式下克隆植物大米草的克隆特征

咸淡交替灌溉处理对大米草的克隆数、芽数、根状茎数及根状茎总长有显著影响 ($P < 0.05$),而对大米草的根状茎节数无显著影响 ($P > 0.05$)。DX 处理下的克隆数最多,显著高于 X,DXD 和 XDX 处理,而与其它处理差异不显著;DX 处理下的芽数显著高于 XDX 处理,而与其它处理差异不显著;根状茎数和根状茎总长以 D 处理下最高,显著高于 XDX ($P < 0.05$),与其它处理差异并不显著(表 2)。表明 DX 交替灌溉模式条件有利大米草的克隆繁殖及生长,有利于种群的更新。

2.3 不同咸淡交替灌溉模式下克隆植物大米草的生物量累积

咸淡交替灌溉处理对大米草的各生物量积累指标均影响显著 ($P < 0.05$)。对于地上生物量,以 DX 处理条件下地上生物量最高,显著高于 D,DXD 处理,且这些处理均显著高于 XDX 处理。D 和 DX 的根系

生物量和地下生物量指标显著高于其它处理,且以 XDX 处理下的根系生物量最低;DX 灌溉处理下的根状茎生物量最高,显著高于 DXD 和 XDX 处理($P < 0.05$),与其它处理差异却不显著;DX 处理的总生物量指标显著高于 D 处理,此处理显著高于其它处理指标,以 XDX 指标下的总生物量最低(图 1)。结果说明 XD 交替灌溉模式比其它处理有利于大米草生物量的积累。

表 2 不同咸淡处理下的大米草的克隆特征
Table 2 Clonal characteristics of *Spartina anglica* under different salt-fresh water treatments

处理 Treatments	克隆数 Number of ramets	芽数 Number of buds	根状茎数 Number of rhizomes	根状茎节数 Number of rhizome nodes	根状茎总长 Total length of rhizome/cm
X	3.3±0.5 b	2.4±0.3 ab	2.1±0.5 ab	7.0±1.7 a	9.6±2.9 ab
D	5.7±1.3 ab	2.4±0.9 ab	3.1±0.5 a	10.1±1.4 a	15.9±3.5 a
DX	6.7±0.8 a	4.1±1.0 a	2.9±0.4 ab	9.7±1.9 a	15.7±3.0 a
XD	5.1±0.8 abc	3.1±0.7 ab	2.3±0.4 ab	7.4±0.8 a	10.8±0.7 ab
DXD	4.3±0.5 bc	3.7±0.2 a	2.3±0.5 ab	9.0±1.6 a	14.5±3.5 ab
XDX	3.1±0.3 b	1.7±0.3b	1.6±0.3 b	6.7±1.1 a	6.1±1.0 b

* 竖排相同的字母表示处理间差异不显著 ($P > 0.05$)

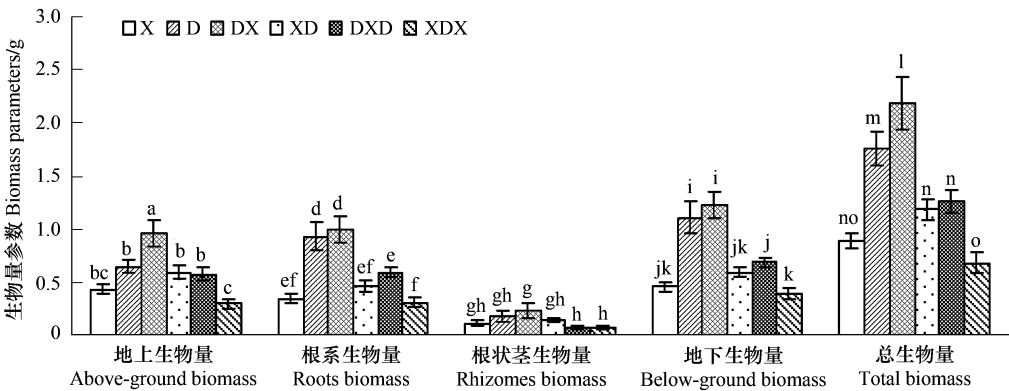


图 1 不同咸淡交替处理下的大米草的生物量积累

Fig. 1 Biomass accumulation pattern of *Spartina anglica* under different salt-fresh water treatments

同一指标不同的字母表示处理间差异显著($P < 0.05$)

2.4 不同咸淡交替灌溉模式下克隆植物大米草的生物量分配

不同咸淡交替灌溉模式处理对大米草的地上生物量分配,地下生物量分配及根生物量分配影响差异显著($P < 0.05$),但是对根状茎生物量分配无显著影响。以 XD 处理的地上生物量显著高于 D 处理,与其它处理差异不显著;地下生物量分配和根生物量分配以 D 处理较高,显著高于 X 及 XD 处理,而与其它处理差异不显著(表 3)。

表 3 不同咸淡处理下的大米草的生物量分配
Table 3 Biomass allocation of *Spartina anglica* under different salt-fresh water treatments

处理 Treatments	生物量分配 Biomass allocation/%			
	地上生物量 Above-ground	地下生物量 Below-ground	根生物量 Roots	根状茎生物量 Rhizomes
X	48.6±2.9 ab	51.4±2.9 b	38.4±4.1 b	12.9±3.1 a
D	38.3±4.4 b	61.7±4.4 a	51.6±3.2 a	10.0±2.9 a
DX	43.7±1.2 ab	56.3±1.2 ab	46.1±2.7 ab	10.2±2.8 a
XD	49.4±2.9 a	50.6±2.9 b	38.4±3.1 b	12.2±1.9 a
DXD	44.9±1.2 ab	55.1±1.3 ab	47.2±1.7 ab	7.9±1.7 a
XDX	42.9±2.1 ab	57.1±2.1 ab	45.6±2.6 ab	11.5±2.0 a

* 竖排相同的字母表示处理间差异不显著 ($P > 0.05$)

3 讨论

海滨盐沼生态系统最显著的特征就是植物的带状分布^[16-17],盐度和水分是决定植被带状分布及植物分布的重要因素^[16,18],也是促使植物种群演变的重要驱动因素^[19]。在美国北部的海岸,芦苇及互花米草对盐度和硫浓度的适应能力决定了其带状分布区^[18]。在美国东南海岸的盐沼生态系统中,互花米草主要分布于低滩生境,灯心草(*Juncus roemerianus*)主要分布于高滩生境,主要因为互花米草对盐度的适应性强的缘故^[20]。米草能够适应这种高盐环境,主要通过盐腺将多余的盐分排出体外,同时还能减少 Na^+ 离子的吸收,积累脯氨酸,调节渗透压,消耗大量的能量来维持在高盐环境下的生长。互花米草及欧洲米草(*Spartina maritima* Curtis)均有这方面的系列报道^[21-22]。虽然米草对盐度的适应性比较广,互花米草成株在盐度高于 35‰ 的情况下生物量积累降低^[22],而互花米草幼苗的耐盐度最高为 19.2‰^[23],但是在淡水浇灌下,它的净光合速率和生物量积累显著高于咸水灌溉条件下^[24-25],这主要是因为为了适应较高盐度的生境,米草植物需要消耗一定的能量将体内多余的盐分泌到体外^[26-27],高盐生境使根系可吸收水分降低,叶片蒸腾作用减弱,致使叶片温度瞬时升高,另外高盐生境限制了气孔导度,使大米草和互花米草的光合作用降低,从而使生物量积累减少^[27-28],其它耐盐盐沼植物 *Atriplex portulacoides* 也有类似报道^[29]。但是适量的盐水平也会增加这些盐沼植物根系及茎叶的生物量^[30]。

本实验结果表明,DX 处理条件下大米草的株高、叶片数及根长均达到最高;克隆数最多,显著高于 X,DXD 和 XDX 处理,而根状茎数和根状茎总长以 D 处理下最高,显著高于 XDX 处理,而与其它处理差异并不显著;对于地上生物量、根系生物量、根状茎生物量、地下生物量和总生物量均在 DX 和 D 下高,显著高于其它处理;这些均表明大米草在 DX 的情况下长势较好,更利于种群的维持及更新,主要因为在 DX 处理条件下,大米草需要维持盐胁迫的环境能量较低,这样更多的能量来增加生物量积累有利于大米草种群的生长。在 DX 处理条件下,长势及生物量积累优于 D 处理,表明,适度干扰有利于种群的生长及更新^[31-32]。但是对于单一 X 处理,造成土壤盐分的累积^[33],试验结束时土壤的盐度高于 50,表明在高盐度生境条件下大米草维持正常的生长,细胞组织内需不断积累可溶性糖及脯氨酸,从而降低细胞的渗透压,维持其正常生长的生理机制,这势必在一定的程度上抑制了大米草的生长繁殖及生物量积累,这与互花米草的研究结果类似^[34]。XD 处理、DXD 和 XDX 处理,长势均较差,主要因为大米草适应盐分环境,植物体内须进行不断积累 Na^+ 离子,合成脯氨酸和可溶性糖降低细胞的渗透势,不断合成超氧化物合成酶、过氧化物酶等物质,消除超氧阴离子^[21,35],从而抵御盐胁迫机制,但是转化为淡水浇灌时,将这些合成的物质不断分解;再转换为咸水浇灌时,为维持其正常生长,这些物质又需不断合成,导致生理机制不断的转换,从而消耗了能量,另外也可能启动其它不利的生长因素,不利于大米草种群的生长,这在互花米草上也有类似报道^[26]。生物量分配表明植物对于环境因素的生态权衡策略(Trade-off),在 D 处理条件下,大米草种群的地下生物量分配和根生物量分配显著高于 X 处理,而与其它处理差异不显著,表明,在淡水处理条件下,可能更适宜根的生长及发育,为植物更好的生长奠定基础,这却有别于互花米草的结论^[26],这可能由于物种间存在一定的区别所致。

目前由于互花米草在中国沿海的广泛入侵,造成了沿岸地区的促淤作用,如江苏沿海盐沼生境 3—4a 高程提高了 48—52cm^[36],迫使大米草种群生境的高程也逐渐上移,仅高潮时潮水才能达到其生境。研究结果可以看出对于大米草种群比较适应淡咸水交替环境,而实际上大米草分布区气候处于温带与亚热带的海滨,降雨充足,易造成大米草种群生境盐度水平的转换过于频繁,扰乱了大米草自我调节的内稳态,妨碍了其最佳生长,从而造成其长势较差,总之,淡咸水交替过程的失序可能是导致大米草种群自然衰退的因素之一。

致谢:英文摘要经生物多样性保护网站的项目负责人 Alex van der Meer 修改,特此致谢。

References:

- [1] 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.
- [2] An S Q, Gu B H, Zhou C F, Wang Z S, Deng Z F, Zhi Y B, Li H L, Chen L, Yu D H, Liu Y H. *Spartina* invasion in China: implications for

- invasive species management and future research. *Weed Research*, 2007, 47: 183-191.
- [3] Li X P, Tang G G, Wang D S, Xu H Q. 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.
- [4] Sheng Y M, Zeng H, Wang H, Liu Y M, Chen Z Y. Characteristics of halophyte and associated soil a long aggradational muddy coasts in Jiangsu Province. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(1): 1-6.
- [5] Kriwoken L K, Hedge P. Exotic species and estuaries: managing *Spartina anglica* in Tasmania, Australia. *Ocean Coast Management*, 2000, 43: 573-584.
- [6] Cornick J, Standwerth A, Fisher P J. A preliminary study of fungal endophyte diversity in a stable and declining bed of *Spartina anglica* Hubbard. *Mycologist*, 2005, 19: 24-29.
- [7] Webb E C, Mendelssohn I A. Factors affecting vegetation dieback of an oligohaline marsh in coastal Louisiana: Field manipulation of salinity and submergence. *American Journal of Botany*, 1996, 83(11): 1429-1434.
- [8] Webb E C, Mendelssohn I A, Wilsey B J. Causes for vegetation dieback in a Louisiana salt marsh: a bioassay approach. *Aquatic Botany*, 1995, 51: 281-289.
- [9] McKee K L, Mendelssohn I A, Maternes M D. Acute salt marsh dieback in the Mississippi River deltaic plain: a drought-induced phenomenon? *Global Ecology and Biogeography*, 2004, 13: 65-73.
- [10] Browne C E, Pezeshki S R, DeLaune R D. The effects of salinity and soil drying on nutrient uptake and growth of *Spartina alterniflora* in a simulated tidal system. *Environmental and Experimental Botany*, 2006, 58: 140-148.
- [11] Li H L, An S Q, Zhi Y B, Yan C, Zhao L, Zhou C F, Deng Z F, Su W, Liu Y H. Protogynous, pollen limitation and low seed production reasoned for the dieback of *Spartina anglica* in coastal China. *Plant Science*, 2008, 174: 209-309.
- [12] Zhi Y B, Li H L, An S Q, Zhao L, Zhou C F, Deng Z F. Inter-specific competition: *Spartina alterniflora* is replacing *Spartina anglica* in coastal China. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 2007, 74: 437-448.
- [13] An S Q, Li H B, Guan B H, Zhou C F, Wang Z S, Deng Z F, Zhi Y B, Liu Y H, Xu C, Fang S B, Jiang J H, Li H L. China's natural wetlands: past problems, current status, and future challenges. *Ambio*, 2007, 36(4): 335-342.
- [14] Li H L, Zhi Y B, Zhao L, An S Q, Deng Z F, Zhou C F, Gu S P. Eco-physiological responses of the declining population *Spartina anglica* to N and P fertilizer addition. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(7): 3216-3224.
- [15] Zhao L, Zhi Y B, Li H L, An S Q, Deng Z F, Zhou C F. 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.
- [16] Pennings S C, Grant M B, Bertness M D. Plant zonation in low-latitude salt marshes: disentangling the roles of flooding, salinity and competition. *Journal of Ecology*, 2005, 93: 159-167.
- [17] Silvestri S, Defina A, Marani M. Tidal regime, salinity and salt marsh plant zonation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2005, 62: 119-130.
- [18] 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. *Aquatic Botany*, 1998, 62: 161-169.
- [19] Huckle J M, Potter J A, Marrs R H. Influence of environmental factors on the growth and interactions between salt marsh plants: effects of salinity, sediment and waterlogging. *Journal of Ecology*, 2000, 88: 492-505.
- [20] Pennings S C, Grant M B, Bertness M D. Plant zonation in low-latitude salt marshes: disentangling the roles of flooding, salinity and competition. *Journal of Ecology*, 2005, 93: 159-167.
- [21] Chen Y, Zheng H L, Xiao Q, Huang W B, Zhu Z. Effects of Salinity on Oxidative and Antioxidative System of *Spartina alterniflora*. *Journal of Xiamen University(Natural Science)*, 2005, 44(4): 576-579.
- [22] Adams J B, Bate, G C. Ecological implications of tolerance of salinity and inundation by *Spartina maritima*. *Aquatic Botany*, 1995, 52: 183-191.
- [23] Lewis M A, Weber D E. Effects of substrate salinity on early seeding survival and growth of *Scirpus robustus* Pursh and *Spartina alterniflora* Loisel. *Ecotoxicology*, 2002, 11: 19-26.
- [24] 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. *Environmental and Experimental Botany*, 2001, 46: 277-297.
- [25] Nieva F J J, Castellanos E M, Figueroa M E, Gil F. Gas exchange and chlorophyll fluorescence of C3 and C4 salt marsh species. *Photosynthetica*, 1999, 36: 397-406.
- [26] Chen L, Deng Z F, An S Q, Zhao C J, Zhou C F, Zhi Y B. Alternate irrigation of fresh and salt water restrains clonal growth and reproduction of *Spartina alterniflora*. *Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(4): 645-651.
- [27] Bradley P M, Morris J T. Relative importance of ion exclusion, secretion and accumulation in *Spartina alterniflora* Loisel. *Journal of Experimental Botany*, 1991, 42: 1525-1532.

- [28] Maricle B R, Cobos D R, Campbell C S. Biophysical and morphological leaf adaptations to drought and salinity in salt marsh grasses. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, 60 (3): 458-467.
- [29] Redondo-gomez S, Mateos-naranjo E, Davy A J, Fernandez-Munoz F, Castellanos E, Luque T, Figueroa M E. Growth and Photosynthetic Responses to Salinity of the Salt-marsh Shrub *Atriplex portulacoides*. *Annals of Botany*, 2007, 100: 555-563.
- [30] McHugh J M, Dighton J. Influence of Mycorrhizal Inoculation, Inundation Period, Salinity, and Phosphorus Availability on the Growth of Two Salt Marsh Grasses, *Spartina alterniflora* Loes. and *Spartina cynosuroides* (L.) Roth., in Nursery Systems. *Restoration Ecology*, 2004, 12(4): 533-545.
- [31] Wang Z W, Zhu T C, Zang C L. Influences of flooding disturbance on the distribution Patterns of three grass populations on the songnen steppe, northeastern China. *Acta Agrestia Sinica*, 2004, 12(1): 3-7.
- [32] Wang Z W, Zhu Y C. Effect of flooding disturbance on aboveground biomass of *Leymus chinensis* grassland — A preliminary study. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, 14 (12): 2162-2166.
- [33] Guan X Y, Yang P L, Lu Y. Laboratory experiment on the redistribution of soil salinity under saline and fresh water alternate irrigation. *Transactions of the Case*, 2007, 23(5): 88-102.
- [34] 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 Yangze University (Natural Science)*, 2005, 2(2): 6-10.
- [35] Xiao Q, Zheng H L, Chen Y, Huang W B, Zhu Z. Effects of salinity on the growth and praline, soluble sugar and protein contents of *Spartina alterniflora*. *Chinese Journal of Ecology*, 2005, 24(4): 373-376.
- [36] 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.

参考文献:

- [1] 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.
- [3] 李湘萍, 汤庚国, 王定胜, 徐惠强. 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.
- [4] 沈永明, 曾华, 王辉, 刘咏梅, 陈子玉. 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.
- [15] 赵磊, 智颖飙, 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.
- [21] 陈瑶, 郑海雷, 肖强, 黄伟滨, 朱珠. 盐度对互花米草氧化和抗氧化系统的影响. *厦门大学学报(自然科学版)*, 2005, 44(4): 576-579.
- [26] 陈琳, 邓自发, 安树青, 赵聪蛟, 周长芳, 智颖飙. 淡咸水轮浇灌溉抑制互花米草的克隆生长和繁殖. *植物生态学报*, 2007, 31(4): 645-651.
- [31] 王正文, 祝廷成, 臧传来. 水淹干扰对松嫩草原三种禾草种群分布格局的影响. *草地学报*, 2004, 12(1): 3-7.
- [32] 王正文, 祝廷成. 2003. 水淹干扰对羊草草地上生物量影响的初步研究. *应用生态学报*, 14(12): 2162-2166.
- [33] 管孝艳, 杨培岭, 吕焱. 咸淡水交替灌溉下土壤盐分再分布规律的室内实验研究. *农业工程学报*, 2007, 23(5): 88-102.
- [34] 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(自然科学版)*, 2005, 2(2): 6-10.
- [35] 肖强, 郑海雷, 陈瑶, 黄伟滨, 朱珠. 盐度对互花米草生长及脯氨酸、可溶性糖和蛋白质含量的影响. *生态学杂志*, 2005, 24(4): 373-376.