

崇明东滩盐沼植被成带性对土壤因子的响应

何彦龙, 李秀珍*, 马志刚, 孙永光, 贾悦

(华东师范大学河口海岸学国家重点实验室, 上海 200062)

摘要:对东滩湿地不同植被带与土壤环境因子的关系进行了探讨, 分析植被成带性分布与土壤含水量、土壤盐度、土壤温度之间的关系, 研究表明: (1) 光滩(TF)、海三棱藨草(Sm)、互花米草带(Sa)土壤含水量差异显著($P < 0.05$), 随着土壤含水量的显著变化, 海三棱藨草和互花米草种群分布呈现明显带状分布, 土壤含水量对植被带的分布起到一定的平衡作用, 在土壤经常性淹水下, 互花米草种群的海向性拓殖受到一定抑制。(2) 光滩带、海三棱藨草带、互花米草带之间的土壤盐分(NaCl)差异极显著($P < 0.001$), 从海向陆依次为: $\text{NaCl}_{\text{光滩带}} < \text{NaCl}_{\text{海三棱带}} < \text{NaCl}_{\text{互花米草带}}$, NaCl含量增加土壤含水量相对减小, 土壤盐度和含水量的差异极大影响了海三棱藨草和互花米草植被带的分布模式, 从而进一步制约了其演替进程。不同植被带间温度差异显著, 总体趋势为互花米草带最高而潮滩带最低, 并且互花米草带土壤温度显著高于其它各带, 小尺度空间上植被对环境因子的响应明显。(3) 相对于7月份而言, 5月份各带内土壤含水量显著较高, 但植被带间没有显著性变化。光滩最高, 依次为海三棱带和互花米草带。然而, 7月份土壤盐度和温度显著大于5月份, 互花米草带最高, 依次为海三棱和光滩带。

关键词:植被成带; 湿地; 土壤环境; 响应; 崇明东滩

Vegetation zonation related to the edaphic factors in the East headland of Chongming Island

HE Yanlong, LI Xiuzhen*, MA Zhigang, SUN Yongguang, JIA Yue

State Key Laboratory of Estuarine and Coastal Research, East China Normal University, Shanghai 200062, China

Abstract: We studied the relationships between the vegetation zonation and the edaphic factors including soil moisture, salinity (NaCl) and soil temperature (T) in the east headland of Chongming Island. The results are as follows: (1) Soil moisture plays an important role in the distribution and assembly of tidal flat, *Scirpus mariqueter* and *Spartina alterniflora*, among which soil moisture content was significantly different ($P < 0.05$). Under the frequent flooding condition in the soil, the seaward colonization of *Spartina alterniflora* tended to be influenced. (2) The content of NaCl in the soil had significant ($P < 0.001$) difference among different vegetation zones, such as tidal flat, *Scirpus mariqueter* and *Spartina alterniflora* zone. With the increase of the content of NaCl in the soil, the distribution of *Scirpus mariqueter* was restricted, and its relative growth rates were slower. Consequently, under brackish condition, the vegetation zone of *Spartina* has the highest content of NaCl, while the tidal flat has the lowest. (3) Different vegetation zones were significantly different in soil temperature ($P < 0.05$). Among the three vegetation zones, *Spartina alterniflora* has the highest soil temperature, while the tidal flat has the lowest. The reason could be that the tides and floods caused the low soil temperature in the tidal flat zone, while the thick vegetation coverage in the *Spartina* zone protected the soil and resulted in relatively high temperature.

Key Words: vegetation zonation; wetland; edaphic factors; response; Chongming east headland

植被分布与环境之间存在密切关系。预测不同生境植物群落的空间异质性动态结构是群落生态学研究的核心内容^[1]。植物群落结构组成是对环境变化的响应范式还是群落对环境修饰的表现? 虽然环境压力改

基金项目:教育部新世纪优秀人才计划项目;科技部中荷战略科学联盟计划(2008DFB90240);国家自然科学基金资助项目(40721004)

收稿日期:2009-08-17; **修订日期:**2009-11-01

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xzli@sklec.ecnu.edu.cn

变了群落物种的组成、数量、密度,但一个地区的动植物组成反过来也改变了该区域的小生境^[2-4]。在一个相似的环境中,由于物种的不同可能形成不同的群落结构。因此,区域尺度上的植被变化对局域的生态系统维系具有很重要的作用^[5-6]。然而,小尺度上的植被分异往往是非地带性的分布,通常与小尺度上明显的环境梯度有关^[7-12],因此,对于研究物种的分布动态对环境的响应关系一般从小尺度入手,通过实验的定量描述,从而达到预测植被动态的目的。对于盐沼生境,土壤因子往往决定着植被的建制和拓殖,以及克隆根茎的扩散方向和动态,因而对于植被带的分布非常重要。前人研究认为盐沼植被的成带分布主要是由淹水周期和盐度控制的^[13-19]。

河口湿地由于受到海陆交替作用植被动态变化活跃^[19-20]。其物理环境特征主要表现为多水(积水或饱和)、广范围变化的盐度以及大量底栖动物的存在;在植被群落特征上,表现出带状分布特点,其特征主要为:群落种类组成、物种丰富度、盖度、优势种、界线等在不同带间差异明显^[21-22]。崇明东滩湿地属于河口湿地生态系统,其湿地植被是整个生态系统的初级生产者,既是湿地生态系统的组成部分,又对整个湿地生态系统起着稳定和支撑作用,同时它还给湿地生态系统创造了丰富的植物景观和季相变化。本文从该地区植被动态与环境因子之间的关系入手,试图探讨造成这一地区植被成带分布的机理,从而给河口湿地植被动态机制以及景观规划管理提供一定的理论基础。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

崇明东滩位于崇明岛最东端(121°45'E, 31°30'N),是长江口规模最大、发育最完善的河口滩涂湿地,属亚热带季风性湿润气候(图1)。年均日照时数 2138h,太阳总辐射量为 4300—4600MJ/m²,无霜期为 229d,年均温度为 15.3℃,最热月为 7—8 月份,月平均气温 26.8—26.9℃,最冷月为 1—2 月份,月平均气温在 3.0—3.9℃。年平均降雨量 900—1050mm,相对湿度 82%。多年平均风速为 3.5—4.6m/s,夏季盛行东南风,冬季盛行西北风,季风气候十分明显。年平均降雨量为 1117.1mm,主要集中在 4—9 月份^[23]。由于地处长江入海口,受潮水周期性涨落的强烈影响,崇明东滩属于非正规半日潮型。多年平均潮差 2.43—3.08m,每日潮滩有昼夜 2 次变化^[24]。沉积物的横向变化从高潮滩至光滩由细变粗^[25-26]。崇明东滩现有植被资源丰富,在围垦

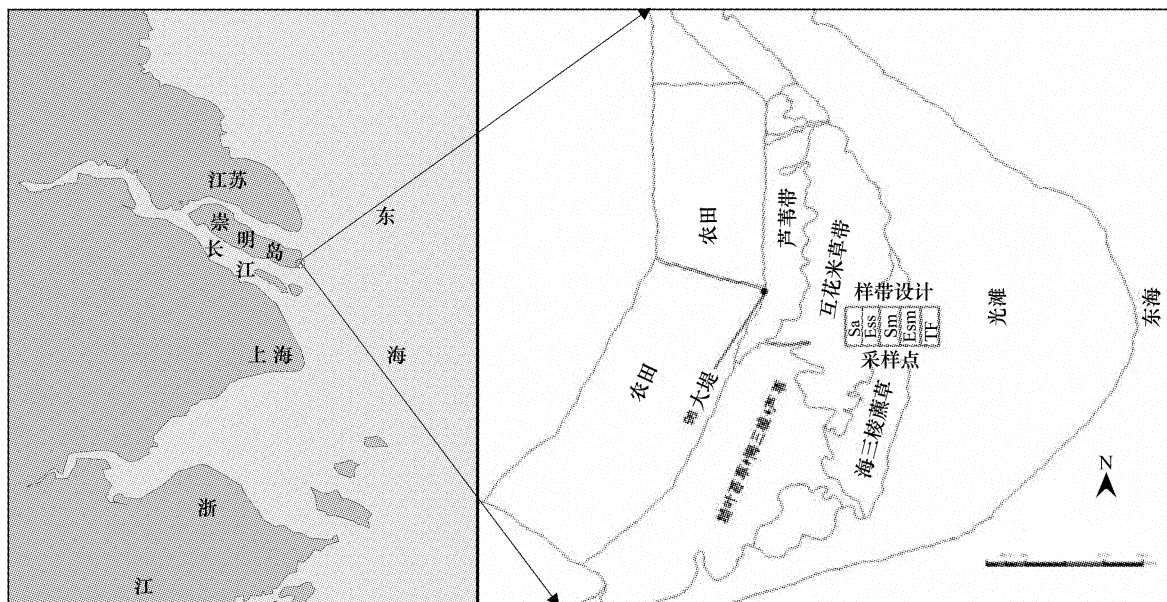


图1 实验研究设计与研究区

Fig.1 The location of the study area

东滩矢量图来自对 2008 年 7 月份 ETM+ 影像数字化;图中, Sa、ESS、Sm、ESm 和 TF 分别代表:互花米草带、互花米草和海三棱边界、海三棱带、海三棱和光滩边界以及光滩带

大堤之外形成不同的植被群落,比较典型的植被带分布是:光滩盐渍带-海三棱藨草(*Scirpus mariqueter*)带-芦苇(*Phragmites australis*)带;光滩-海三棱藨草-互花米草(*Spartina alterniflora*)带-芦苇带。

1.2 材料方法

本研究选择崇明东滩本土优势植物——海三棱藨草和外来种互花米草作为研究对象。实验采用样带法,样带面积平均大小 $2\text{m} \times 2\text{m}$,实验于 2008 年 5 月开始,崇明东滩植被带及其格局从低潮滩向高潮滩依次为光滩带(TF),海三棱藨草带(Sm),互花米草带(Sa)和芦苇带,本研究选择干扰较少、直径在 2m 以上的单一或混合斑块,按照不同的植被带组合将东滩低潮滩植被格局划分为光滩、光滩与海三棱边界带、海三棱藨草带、海三棱-互花米草边界带和互花米草带。每个样带选择斑块 3—5 个。每个斑块由边缘向内从 1—2m 处开始测量,每 1m 为一个点,分别用土壤水分/盐分/温度计(型号:W. E. T;澳大利亚 Stevens 公司产品)测出该点 15cm 深度的土壤剖面含水量,土壤盐度、温度。为了排除潮汐作用对数据采集时的影响,实验选择每月低潮时期调查。数据采集时间为 5 月份和 7 月份,时间选择的主要依据是:对崇明东滩植被物候的调查发现,在东滩低潮滩盐沼,每年 5 月份中旬海三棱藨草和互花米草幼苗进入返青期,在 7 月中下旬植物进入生殖前的快速生长期,这两个时期物种对环境的响应往往比较强烈^[27],在植物生长敏感期内,环境变化对其整个生活史将产生巨大影响,生境严酷程度决定了物种对有性生殖的营养分配以及无性系分株的个数和扩散模式,因而极大地影响了群落水平上种的拓殖,进而影响到种的适合度。因而,本实验选择 5 月份和 7 月份植被对环境相对敏感时期作为采样时间,从而能更好的研究植被和环境之间的关系,探讨东滩植被的成带性以及演替格局。

1.3 数据处理

数据在软件 SPSS15.0 中进行统计计算和作图,不同取样时间不同植被带土壤温度、盐度、含水量间的差异显著性采用二因素方差分析(Two-way ANOVAs analysis),为了消除取样时间不同所带来的样带间误差,将时间和植被带作为自变量,土壤因子作为因变量。分析用广义线性模型(GLM)模块 Type III sums of squares 模型,不同样带之间环境因子进行多重比较(LSD 法)。为了使数据很好的满足正态分布以及方差齐次性检验,对所有数据进行 \log_{10} 对数转化后分析。

2 结果分析

2.1 海三棱藨草和互花米草对水分的响应

通过表 1 和图 2 可知,土壤水分在各样带间差异显著($P < 0.001$, $F = 10.78$),表现为,光滩带(TF)土壤含水量值较其他样带土壤含水量大,5 月份土壤含水量大于 7 月份。由图 2 进一步分析知,在 5 月份,各植被带间的土壤含水量(WFV)明显大于 7 月份,而 TF 的值与 7 月份相当。光滩与互花米草植被带之间的 WFV 值差异极显著($P < 0.001$),而互花米草样带(Sa)、海互边界样带(ESS)、海三棱藨草样带(Sm)、光滩和海三棱藨草边界带之间的土壤水分值差异不显著,各样带间土壤含水量总体表现为:光滩带 > 光滩-海三棱边界带 > 海三棱带 > 海三棱-互花米草边界带 > 互花米草带;在 7 月份,各样带间土壤含水量相比 5 月份都减小,海三棱和互花米草带间差异不显著,但光滩带的土壤含水量与互花米草、互花米草和海三棱边界的差异极显

表 1 土壤含水量、盐度和温度均值比较

Table 1 The Mean \pm SD of soil water content, salinity and temperature

	水分均值 \pm 标准差 Mean \pm SD/%		盐分均值 \pm 标准差 Mean \pm SD/(S/m)		温度均值 \pm 标准差 Mean \pm SD/ $^{\circ}\text{C}$	
	5 月份	7 月份	5 月份	7 月份	5 月份	7 月份
光滩	74.0 \pm 8.8	55.4 \pm 26.1	0.2 \pm 0.1	0.4 \pm 0.1	25.1 \pm 0.4	32.0 \pm 0.6
光海边界	77.7 \pm 8.3	24.8 \pm 25.1	0.2 \pm 0.1	0.4 \pm 0.2	25.8 \pm 1.0	32.4 \pm 0.3
海三棱带	73.7 \pm 9.4	27.6 \pm 19.9	0.3 \pm 0.2	0.5 \pm 0.1	25.7 \pm 0.8	33.7 \pm 1.1
海互边界	72.6 \pm 8.2	23.3 \pm 13.4	0.3 \pm 0.1	0.5 \pm 0.1	26.2 \pm 0.5	34.4 \pm 1.0
互花米草带	65.3 \pm 14.2	23.8 \pm 20.2	0.4 \pm 0.1	0.4 \pm 0.1	26.6 \pm 0.7	34.5 \pm 1.0

光滩 tidal flat; 光海边界 Tidal flat-*Scirpus* edge; 海三棱带 *S. mariqueter* zone; 海互边界 *Spartina-Scirpus* edge; 互花米草带 *S. alterniflora* zone

著 ($P < 0.001$), 各样带总体表现为: 光滩 > 海三棱-互花米草边界 > 海三棱带 > 互花米草带 > 光滩-海三棱边界。总之, 在不同植被带间两个月互花米草带的土壤含水量显著低于其他各样带。随着温度升高以及植物迅速生长, 土壤含水量在 7 月份显著降低, 而光滩由于频繁受到潮汐作用, 土壤含水量总体变化不明显。

2.2 海三棱藨草和互花米草对盐度的响应

从图 3 知, 各植被带间盐度差异显著, 在实验调查的 2 个月内, 盐度差异极显著 ($P < 0.001$)。总体上, 光滩带的盐度较各样带小, 变化趋势与土壤含水量相反。从图 3 知, 互花米草带的盐度最高, 光滩的盐度最低。7 月份盐度明显高于 5 月份, 海三棱藨草、互花米草以及光滩带的盐度之间差异显著, 而边界带与两植被带之间的差异不显著。5 月份, 光滩带的盐度与海三棱带和互花米草带间的盐度差异极显著 ($P < 0.001$), 这一时期海三棱带与互花米草带间盐度差异极显著 ($P < 0.001$), 但光滩带、光滩-海三棱边界带与海三棱带之间的盐度值差异不显著。各样带间盐度大小为互花米草带 > 互花米草-海三棱边界带 > 海三棱带 > 光滩-海三棱边界带 > 光滩; 7 月份土壤盐度变化趋势与 5 月份基本相同。各带间的盐度大小顺序与 5 月份一致, 但这一时期植被带间的盐度未表现出差异显著性。因而, 海三棱藨草和互花米草对于盐度的响应不同, 这可能也是造成植被分带的一个主要原因。

2.3 海三棱藨草和互花米草对温度的响应

对不同植被带土壤温度方差分析可知 (表 2), 植被带间土壤温度在不同时期的差异显著 ($P < 0.05$), 由图 4 知, 7 月份温度明显高于 5 月份, 各样带之间的土壤温度值存在一定的差异。LSD 比较表明, 5 月份, 光滩带与海三棱带 ($P = 0.022$)、互花米草带 ($P = 0.002$) 之间土壤温度差异显著, 而与光滩-海三棱边界带、海三

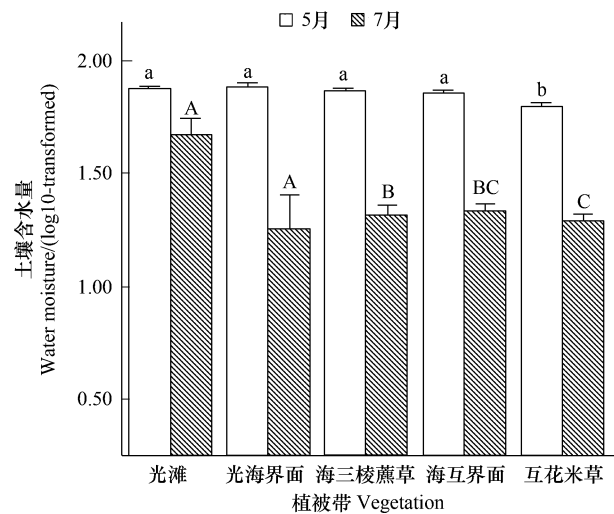


图 2 各植被带间土壤水分差异性 (Mean \pm SD)

Fig. 2 The difference of soil water content among different vegetation zones

注: 光海界面代表光滩和海三棱藨草边界、海互界面代表海三棱藨草和互花米草边界, 相同字母为不显著, 不同字母表显著
光滩 tidal flat; 光海界面 Tidal flat-Scirpus edge; 海三棱带 *S. maritima* zone; 海互界面 *Spartina-Scirpus* edge; 互花米草带 *S. alterniflora* zone

表 2 取样时间和植被带二因子方差分析结果表

Table 2 The results of Two-way ANOVAs analysis (Tests of Between-Subjects Effects)

方差来源 Source dependent variable		Type III 平方和 Type III Sum of Squares	自由度 df	均方 Mean Square	F	显著性 Sig.
植被 Vegetation	土壤温度	0.03	4	0.01	34.69	$P < 0.001$
	土壤水分	2.88	4	0.72	15.29	$P < 0.001$
	土壤盐度	0.37	4	0.09	6.58	$P < 0.001$
时间 Time	土壤温度	0.63	1	0.63	3291.25	$P < 0.001$
	土壤水分	7.39	1	7.39	156.97	$P < 0.001$
	土壤盐度	1.33	1	1.33	94.89	$P < 0.001$
植被 \times 时间 Vegetation \times Time	土壤温度	0.01	4	0.01	6.86	$P < 0.001$
	土壤水分	2.07	4	0.52	10.99	$P < 0.001$
	土壤盐度	0.12	4	0.03	2.05	0.086
误差 Error	土壤温度	0.07	379	0.00		
	土壤水分	17.85	379	0.05		
	土壤盐度	5.33	379	0.01		

棱-互花米草边界带之间的差异不显著。不同带间土壤温度大小依次为:互花米草带>海三棱-互花米草边界带>海三棱带>海三棱-光滩带>光滩带,这一结果正好和水分与盐度的变化趋势相反。7月份,土壤温度在光滩带、海三棱、海三棱边界及互花米草带之间的差异性极显著($P < 0.001$);海三棱带与互花米草带之间的温度差异极显著($P < 0.001$),结果表明可能是由于植被高度、密度不同因而土壤温度不同。海三棱-互花米草边界带和互花米草间的温度较显著($P < 0.01$),各带之间温度大小与5月份趋势一致。总体植被带温度高于光滩及边界带,即互花米草温度最高,依次为海三棱蘆草带和光滩带。

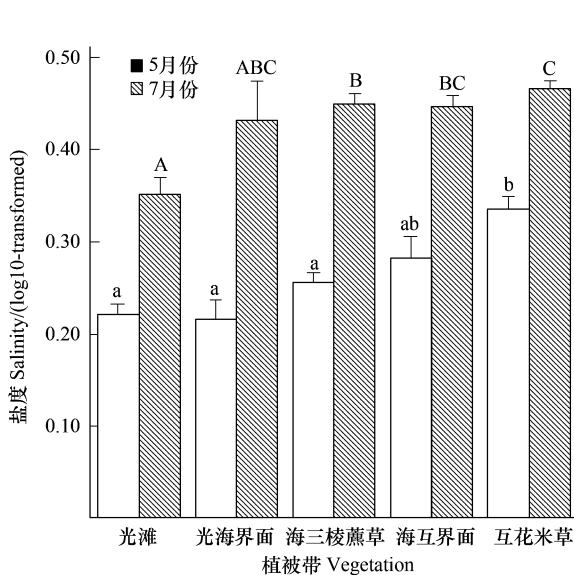


图3 各植被带间土壤盐度差异性 (Mean \pm SD)

Fig. 3 The difference of salinity among different vegetation zones

相同字母为不显著,不同字母表示显著

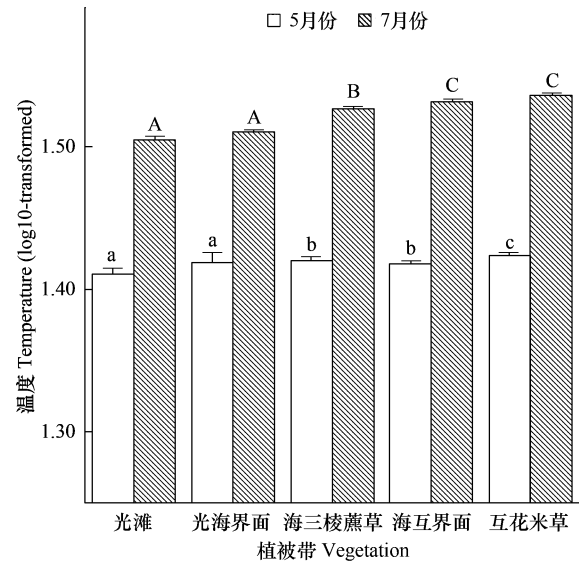


图4 土壤温度在不同带间的差异性 (Mean \pm SD)

Fig. 4 The difference of soil temperature among different vegetation zones

相同字母为不显著,不同字母表示显著

2.4 不同植被带间土壤因子的协同变化

盐沼植被的成带性由不同环境因子以及它们之间的相互作用而决定,对两个月各植被带间土壤环境因子的相关关系分析表明(图5),5月份,光滩和海三棱带,土壤温度和盐度之间显著相关。由图可知,光滩和互花米草带(5月份)以及光海边界、海三棱和海互边界带(7月份)土壤含水量和盐度之间有很显著的相关关系。通过对比发现,植被生长有效控制了该地区土壤湿度,进一步影响了盐度和温度,总体趋势为盐度和水分温度之间呈负相关,而温度和盐度之间呈正相关。光滩带的土壤湿度、温度以及盐度相对于植被带尤其是互花米草带的差异显著,土壤各因子之间相关性强,并且表现出很大的交互作用,因此,在光滩带各因子以及它们的相互作用决定了微环境的变化,决定了先锋种的扩散。而在植被带由于植被对于环境的响应不同,各因子之间的相关性减弱,可能是互花米草和海三棱对生境的响应不同。如在5月份,互花米草带土壤温度和含水量之间显著负相关,而在海三棱带表现为盐度和温度之间显著正相关。说明在该区域植被对土壤环境因子的响应差异明显。因而可能是由于海三棱蘆草和互花米草对于生境的不同修订导致了土壤因子与光滩带内变化表现不一致。

3 讨论

任何一个生态系统和生态学过程都不是孤立的。崇明东滩湿地是我国重要的河口湿地,潮汐作用十分显著,是多种因素交互作用的地带。因此,湿地植被带的形成势必受到环境的极大影响,尤其对于本地种与外来种的分布影响表现出很强的动态性。以前人们对互花米草和海三棱蘆草种间竞争关系的研究认为,互花米草具有很高的相对生长速率,以及高的生产力,而正是由于生长能力的优势可能导致其在种间竞争上的优势,从而使互花米草能够在海三棱蘆草群落中成功入侵^[25-26]。传统研究认为大尺度上高程是决定滨海植被带状的

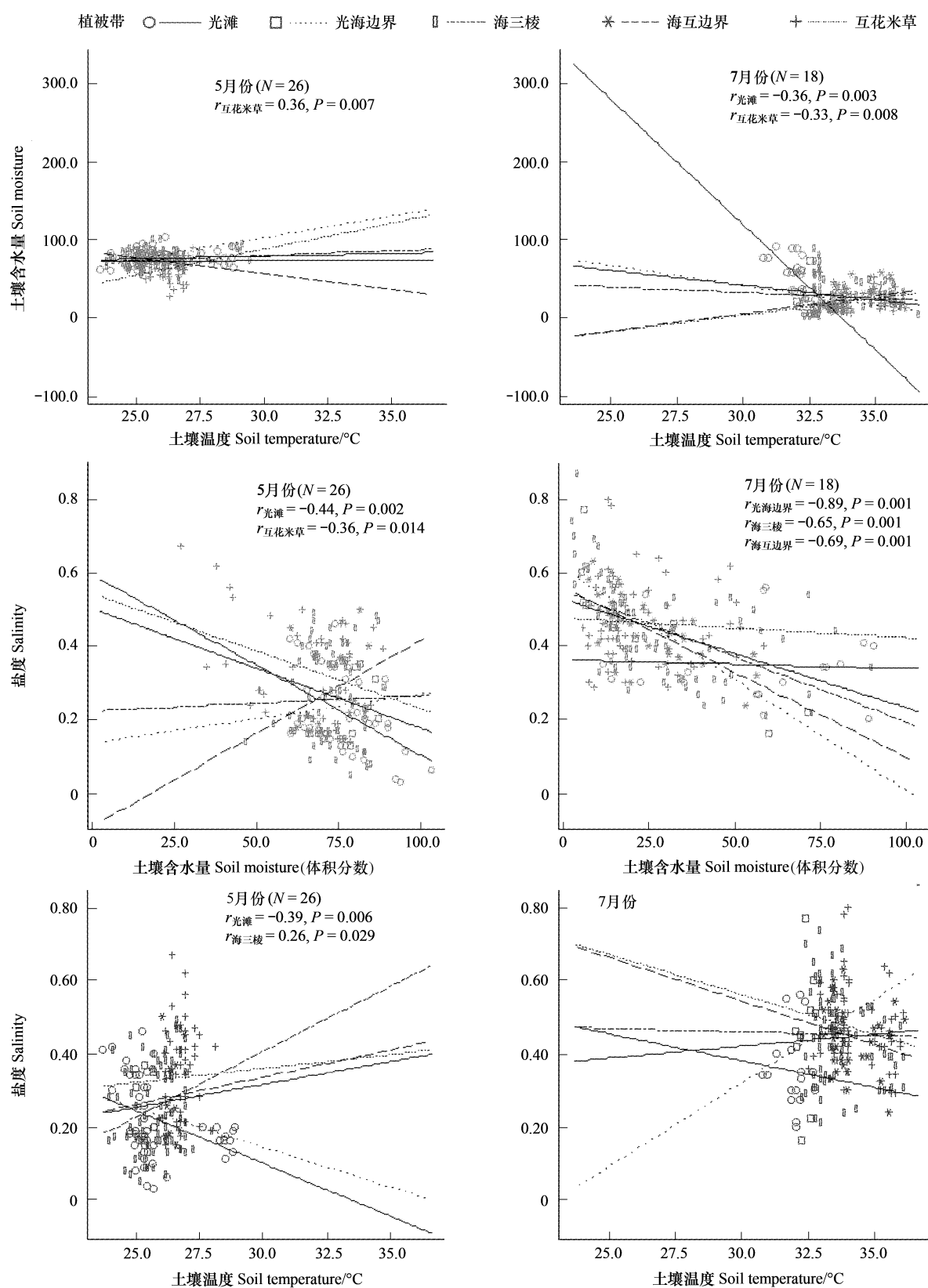


图5 两个月土壤因子在不同植被带(光滩、光海边界、海三棱、海互边界和互花米草带)的相关性

Fig. 5 The correlation of different environmental factors in different vegetation zones

主导因素,而区域尺度上淹水和盐度决定着植被的成带分布^[8]。本实验研究发现,在选取的海三棱藨草和互花米草的植被带间,其土壤含水量、盐分以及温度之间有很大的差异显著性,在该地区植被的分布与环境因子之间有着密切关系,植被带的分异很大程度上受到土壤盐度、温度以及含水量的制约。

3.1 水分作用对成带过程的影响。

水资源特别是浅层地下水与植被间有着复杂的物质循环关系,地下水动态特点控制着植被群落种类、长势和演替方向。可以说任何生态系统格局和生态过程的变化都与水文过程相关联^[15,17]。前人研究认为,当互花米草在短期淹水时,其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^[18]。然而在低潮滩的海三棱藨草带由于受到频繁的潮汐作用,入侵到该生境内的互花米草往往经历长时间的淹水环境,当淹水时间达到一定程度时,就会导致其根部“饥饿”,克隆根茎的繁殖受到抑制^[28]。其次,水分在植物体内的运动是纯粹的被动过程,植物的蒸腾、吸水作用既受本身生物学特性控制,又受其所处环境条件的影响^[29-30]。在长期淹水的环境中,植物根部所受水压增加,植物代谢作用加快,这对于生长在盐沼严酷生境中的植物尤为不利,其结果抑制种群的拓展,因此,互花米草种群在海向演替过程中,竞争优势降低,种群扩展能力减弱,并且由于互花米草个体高大,经历海水、海风过频的侵蚀作用后极易发生倒伏,影响了其种子繁殖的能力以及对光照资源的绝对优势,从而大大降低了适合度。根据 ESS 理论,在该地带的互花米草在侵占斑块的速度与种的适合度之间可能存在一种权衡关系。所以,水分对互花米草成带分布影响大于海三棱藨草。过多的土壤积水可能抑制互花米草的生长,因而影响种群的海向扩张。这一结果在对互花米草淹水实验中得到证实^[23-24]。

3.2 盐分在植被成带过程中的作用

盐度在植被带间的增加主要与水分的含量相关。为了减弱蒸腾作用及传输到叶器官盐量的增加,一些盐生植物采取关闭部分气孔措施,因而导致了 CO_2 补偿点降低,减弱了植物光合作用的能力,从而抑制了植物生活史进程^[30]。互花米草高度发达的通气组织为其在盐沼生境中种的繁衍提供了必要的生理学基础^[31-32]。本实验中,海三棱藨草带与互花米草带盐度差异显著。在互花米草带,土壤含盐量相对增高,而潮水淹没频率、淹水时间减少,同海三棱藨草相比,互花米草是很好的泌盐植物,对土壤高盐度的适应能力很强,因而在排水不畅、盐度较高的生境中种间竞争优势明显^[32]。因此,该地带土壤盐度对互花米草种群的扩张影响不大。然而,土壤盐度的增强对本地种海三棱藨草的影响显著,在相对盐度增加(土壤含水量减小)时,海三棱藨草生长变得不利,从而减弱了种的生长速率抑制其陆向性分布范围。海向演替过程中,由于光滩受潮汐频繁冲洗,盐度相对较小(这时的土壤含水量较大),因而海向拓殖可能是海三棱藨草种群扩张的主要方式。

3.3 温度在植被成带过程中的作用

由于植被与光滩下垫面的不同性质,决定了其不同的温度变化,一般来说,植被带的温度总是明显低于裸地带。这种温度差异通过湍流输送作用向上传递,使得植被上方的气温明显低于裸地上方的气温,被称之为植被“冷岛效应”。本研究中,植被带间土壤温度差异显著,光滩温度最低,互花米草最高,其原因是由于在该实验所选择的光滩带经常处于积水状态,土壤含水量高,因而温度较低,互花米草植被带由于水分含量低,抵消了“冷岛效应”,反而温度较其他带高,其次,由于互花米草高密度的种群以及高大的个体造成下层受到外界的扰动较小,并且植物呼吸是放热过程,庞大的根系会产生较大热量,推进了土壤升温过程。

综上所述,崇明东滩湿地植被在空间与时间二维尺度下的动态分布,是植物群落结构及组成与区域小生境共同作用的结果,互花米草自身很强的竞争能力保证了其种群海向的扩展,而区域的环境因子,如土壤水分、高程、沉积物等非生物因子在一定程度上又影响着其种群的拓殖速率和方向,从而造成该地带互花米草与海三棱藨草植被带的镶嵌结构,以及活跃的植被动态变化。因此,对于滨海盐沼严酷的生境中,研究环境因子与植物群落结构的关系是很必要的,而群落结构的不同组合直接关系到湿地的保护以及湿地作为一个独特的生态系统对于该地区大尺度上生态系统的贡献。当然,分布在该地区的物种之间竞争或相互促进作用也是造成植被动态结构的主要因素之一,因而在高程、沉积物粒度、营养盐和盐度等环境因子梯度变化下,对互花米

草、海三棱藨草种内和种间竞争和促进作用尚需要开展进一步的研究。

References:

- [1] Weiher E, Keddy P A. The assembly of experimental wetland plant communities. *Oikos*, 1995, 73(3): 523-335.
- [2] Svenning J C, Kinner D A, Stallard R F, Engelbrecht B M J, Wright S J. Ecological determinism in plant community structure across a tropical forest landscape. *Ecology*, 2004, 85(9): 2526-2538.
- [3] Ozinga W A, Schaminee J H J, Bekker R M, Bonn S, Poschlod P, Tackenberg O, Bakker J, van Groenendael J M. Predictability of plant species composition from environmental conditions is constrained by dispersal limitation. *Oikos*, 2005, 108(3): 555-561.
- [4] Ejms R, Bruun H H, Graae B J. Community assembly in experimental grasslands: suitable environment or timing arrival?. *Ecology*, 2006, 87(5): 1225-1233.
- [5] Odum H T. *Systems ecology: an Introduction*. John Wiley & Sons, Inc, 1983.
- [6] Costa C S B, Marangoni J C, Azevedo A M G. Plant zonation in irregularly flooded salt marshes: relative importance of stress tolerance and biological interactions. *Journal of Ecology*, 2003, 91(6): 951-965.
- [7] Crain C M, Silliman B R, Bertness S L, Bertness M D. Physical and biotic drivers of plant distribution across estuarine salinity gradients. *Ecology*, 2004, 85(9): 2539-2549.
- [8] 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(1): 159-167.
- [9] Pennings S T, Selig E R, Houser L T, Bertness M D. Geographic variation in positive and negative interactions among salt marsh plants. *Ecology*, 2003, 84(6): 1527-1538.
- [10] Begon M, Townsend C R, Harper J L. *Ecology-From Individuals to Ecosystems*. Fourth Edition, Oxford: Blackwell, 2006.
- [11] Wang Q, Wang C H, Zhao B, Ma Z J, Luo Y Q, Chen J K and Li B. Effects of growing conditions on the growth of and interactions between salt marsh plants: implications for invisibility of habitats. *Biological Invasions*, 2006, 8(7): 1547-1560.
- [12] Craine J M, Lee W G. Covariation in leaf and root traits for native and non-native grasses along an altitudinal gradient in New Zealand. *Oecologia*, 2003, 134(4): 471-478.
- [13] Silvestri S, Defina A, Marani M. Tidal regime, salinity and salt marsh plant zonation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2005, 62: 119-130.
- [14] Bornman T G, Adams J B, Bate G C. Environmental factors controlling the vegetation zonation patterns and distribution of vegetation types in the Olifants Estuary, South Africa. *South African Journal of Botany*, 2008, 74: 685-695.
- [15] Espinar J L, García L V, García M P, Toja J. Submerged macrophyte zonation in a Mediterranean salt marsh: a facilitation effect from established helophytes?. *Journal of Vegetation Science*, 2002, 13: 831-840.
- [16] Hájek M, Michal H M, Hájková P. Habitat diversity of central European fens in relation to environmental gradients and an effort to standardise fen terminology in ecological studies. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2006, 8: 97-114.
- [17] Hulzen J B V, Soelen J V, Bouma T J. Morphological Variation and Habitat Modification are Strongly Correlated for the Autogenic Ecosystem Engineer *Spartina anglica* (Common Cordgrass). *Estuaries and Coasts*, 2007, 30(1): 3-11.
- [18] Mallik A U, Lamb E G, Rasid H. Vegetation zonation among the microhabitats in a lacustrine environment: analysis and application of belowground species trait patterns. *Ecological Engineering*, 2001, 18: 135-146.
- [19] Montemayora M B, Price J S, Rochefort L, Boudreau S. Temporal variations and spatial patterns in saline and waterlogged peat fields 1. Survival and growth of salt marsh graminoids. *Environmental and Experimental Botany*, 2008, 62: 333-342.
- [20] Sánchez J M, Izco J, Medrano M. Relationships between vegetation zonation and altitude in a salt-marsh system in northwest Spain. *Journal of Vegetation Science*, 1996, 7: 695-702.
- [21] Sanderson E W, Ustin S L, Foin T C. The influence of tidal channels on the distribution of salt marsh plant species in Petaluma Marsh, CA, USA. *Plant Ecology*, 2000, 146: 29-41.
- [22] Hester M W, Mendelssohn A M, 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.
- [23] Li H P. *Ecological studies on the controlling of an invasive alien plant Spartina alterniflora*. Shanghai: East China Normal University, 2007.
- [24] Chen Z Y, Li B, Chen J K. Some growth characteristics and relative competitive ability of invasive *Spartina alterniflora* and native *Scirpus mariqueter*. *Biodiversity Science*, 2005, 13(2): 130-136.
- [25] Callaway J C, Josselyn M N. The introduction and spread of smooth cordgrass (*Spartina alterniflora*) in South San Francisco Bay. *Estuaries*, 1992, 15: 218-226.

- [26] Deng Z F, An S Q, Zhi Y B, Zhou C F, Chen L, Zhao C J, Fang S B, Li H L. Preliminary studies on invasive model and outbreak mechanism of exotic species *Spartina alterniflora* Loisel. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, (26)8: 2678-2686.
- [27] Li Q F. Land use pattern and eco-environmental protection in Northwestern China. *Research of Soil and Water Conservation*, 2002, 9(3): 22-26.
- [28] Shi F C, Bao F. Effects of salt and temperature stress on ecophysiological characteristics of exotic cordgrass, *Spartina alterniflora*. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27 (7): 2733-2741.
- [29] Chambers R M, Meyerson L A, Saltonstall K. Expansion of *Phragmites australis* into tidal wetland of North America. *Aquatic Botany*, 1999, 64, 261-273.
- [30] Gallagher J L, Somers G F, Grant D M. Persistent differences in forms of *Spartina alterniflora*-a common garden experiment. *Ecology*, 1988, 69: 1005-1008.
- [31] Giurgevich J R, Dunn E L. Seasonal patterns of CO₂ and water vapor exchange of the tall and short height forms of *Spartina alterniflora* Loisel in a Georgia salt marsh. *Oecologia*, 1979, 43: 139-156.
- [32] Rozema J, Diggelen J V. A comparative study of growth and Photosynthesis of four halophytes in response to salinity. *Acta Oecologica Plantarum*, 1991, 673-681.

参考文献:

- [23] 李贺鹏. 外来入侵植物互花米草控制的生态学研究. 上海:华东师范大学, 2007.
- [25] 陈中义, 李博, 陈家宽. 互花米草与海三棱藨草的生长特征和相对竞争能力. *生物多样性*, 2005, 13 (2): 130-136.
- [26] 邓自发, 安树青, 智颖颢, 周长芳, 陈琳, 赵聪蛟, 方淑波, 李红丽. 外来种互花米草入侵模式与爆发机制. *生态学报*, 2006, 26(8): 2678-2686.
- [27] 李青丰. 西北地区的土地利用格局与生态环境保护. *水土保持研究*, 2002, 9(3): 22-26.
- [28] 石福臣, 鲍芳. 盐和温度胁迫对外来种互花米草(*Spartina alterniflora*)生理生态特性的影响. *生态学报*, 2007, 27(7): 733-2741.