

DOI: 10.5846/stxb201212041739

徐伟伟, 王国祥, 刘金娥, 陈正勇, 杭子清, 王会. 苏北海滨湿地互花米草种群繁殖方式. 生态学报, 2014, 34(14): 3839-3847.

Xu W W, Wang G X, Liu J E, Chen Z Y, Hang Z Q, Wang H. Two reproductive mode of *Spartina alterniflora* on coastal wetland of North Jiangsu. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(14): 3839-3847.

苏北海滨湿地互花米草种群繁殖方式

徐伟伟¹, 王国祥¹, 刘金娥^{1,*}, 陈正勇¹, 杭子清¹, 王 会²

(1. 南京师范大学地理科学学院, 南京 210046; 2. 盐城国家级珍禽自然保护区, 盐城 224057)

摘要:在江苏盐城新洋港滩涂由海向陆建立样地: 光滩(Mudflat)、零星米草斑块(SAP)、稳定米草滩下边缘(SAFI)、2003 年米草定居处(SAF03)、1989 年米草定居处(SAF89)、碱蓬滩(SS)及禾草滩(Grass flat), 在每个样地分别建立 6 个样方, 构建原地栽培系统(长 1 m×宽 1 m×深 0.7 m), 其中 3 个用于无性繁殖体栽培, 3 个用于有性繁殖体栽培, 对互花米草的种子萌发、无性分株及实生苗的定居、生长、繁殖进行了研究。结果表明: (1) 受海浪物理冲刷、淹水胁迫、受潮浸频率及土壤水分的影响, 实验系统各样地种子萌发率均较低, 只有样地 SAFI 处互花米草种子萌发率为 17.8%, 显著高于其他样地 ($P<0.01$)。SAP、SAFI、SAF03、SAF89 和 Grass flat 处实验最初栽培的互花米草无性分株植株存活率较高(大于 60.0%)且样地间差异性不显著 ($P>0.05$); Mudflat 处无性分株存活率极低 ($7.8\pm2.2\%$), SS 处无性分株全部死亡(0.0%)。无性分株和实生苗相比较, 除 Mudflat 和 SS 样地二者存活率接近, 其余样地的无性分株成活率均远高于有性分株。(2) 互花米草无性分株在 SAP、SAFI 和 SAF89 样地中的株高、叶长、叶数、叶宽和叶厚均较高; 实生苗在 SAFI 处长势较好, 其他样地植株矮小、基径细或者死亡。无性分株生长指标显著高于实生苗。(3) 各样地成功定居的无性分株均有结实植株, 而实生苗只有 Mudflat 和 SAFI 处结实。样地 Mudflat、SAP、SAFI、SAF03、SAF89 和 Grass flat 无性分株分蘖数分别为 21.7、23.0、25.5、6.8、9.0 和 4.1, 实生苗的分蘖数除在 Mudflat 处达到 14.0 外, 在其他样地均未分蘖。(4) 各样地互花米草的无性分株单株生物量显著大于实生苗。两种繁殖方式地上生物量分配都呈现出向海陆两边递减的趋势, 而地下生物量分配表现出相反的情况。综合对比各项指标, 可以看出, 在研究区内互花米草无性繁殖方式的定居成功率、生长、繁殖等指标均优于有性繁殖方式。研究区内互花米草种群的维持和扩张以无性繁殖方式为主。

关键词:外来种; 种群扩张; 无性分株; 实生苗

Two reproductive mode of *Spartina alterniflora* on coastal wetland of North Jiangsu

XU Weiwei¹, WANG Guoxiang¹, LIU Jin'e^{1,*}, CHEN Zhengyong¹, HANG Ziqing¹, WANG Hui²

1 School of Geography Science, Nanjing Normal University, Nanjing 210046, China

2 Yancheng National Nature Reserve, Yancheng 224057, China

Abstract: Landward sampling sites along an intertidal zone in Xingyanggang (Mudflat, *Spartina alterniflora* patch (SAP), *S. alterniflora* flat infra-edge (SAFI), *S. alterniflora* flat 2003 (SAF03), *S. alterniflora* flat 1989 (SAF89), *Suaeda salsa* (SS), Grass flat) were selected, 6 sampling plots were set to build 6 situ planting systems (1m length × 1m width × 0.7m depth) at every sampling site, and 3 systems for ramet planting and other 3 for seedling planting. The *S. alterniflora* seed germination, ramet, seedlings growth and propagation were investigated during the growing seasons of *S. alterniflora*. The results showed that: (1) Stressed by physical erosion of seawater, waves, tidal flooding and soil water, the seed germination rate in all of sampling sites was low, which was the highest at SAFI (17.8%, $P<0.01$). The ramet survival rate

基金项目:国家自然科学基金资助项目(40973053, 41273082); 教育部高等学校博士学科点专项科研基金(博导类)(20123207110013)

收稿日期:2012-12-04; **修订日期:**2014-02-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liujine@njnu.edu.cn

was greater ($>60.0\%$) at SAP, SAFI, SAF03, SAF89 and Grass flat than Mudflat (7.8%) and SS (0.0%); the ramet survival rate was much greater than seedling survival rate at SAP, SAFI, SAF03, SAF89 whereas was similarly low at Mudflat and SS. (2) Stem height, leaf length, leaf number, leaf width and leaf thickness of ramet at SAP, SAFI and SAF89 of wwere higher than that of other sites; seedling grew well at SAFI, while grew small or even died at other sites. Totally ramet grew much better than seedling. (3) All the survived ramet successfully settled and fructified, while only the survived seedling at Mudflat and SAFI fructified. The tillers of ramet was of 21.7 at Mudflat, 25.5 at SAP, 23.0 at SAFI, 6.8 at SAF03, 9.0 at SAF89 and 4.1 tillers per ramet at Grass flat, respectively; while seedling did not tiller (tillers per seedling <1.0) at most sites except at Mudflat (with 14.0 tillers per seedling). (4) The individual ramet biomass was significantly greater than individual seedling biomass at all sampling sites. Above-ground biomass allocation of two reproductive modes decreased toward sea and toward land, respectively, while the underground biomass allocation showed the opposite situation trend. Generally, in the study area the asexual propagules performed better than sexual ones at index of settlement, growing and reproduction, indicating that asexual propagules played more important role than sexual ones during the *S. alterniflora* salt marsh development.

Key Words: exotic species; population expansion; ramet; seedling

互花米草 (*Spartina alterniflora*) 是一种原产美洲大西洋沿岸的多年生草本植物,于 1979 年从美国引入我国沿海地区,通过人工引种和自然扩散^[1-2],植被面积迅速增加,对海滨湿地生态系统以及当地居民经济生产活动产生了巨大影响,作为一个强势入侵物种,已成为研究生物入侵生态学的模式植物之一。江苏沿海的互花米草在 1982 年引种^[3],在 1990 年左右形成较大面积群落,之后面积扩展迅速,成为优势盐沼植被^[4]。繁殖体的成功定居对互花米草的成功扩张具有决定性作用。互花米草具有有性繁殖与无性繁殖两种繁殖方式,其有性繁殖体为种子;无性繁殖体包括分蘖形成的无性分株、根状茎与断落的植株^[5]。关于互花米草两种繁殖方式在种群扩张中的作用,目前研究结论并不一致^[6-8]。有研究表明有性繁殖对开拓新生境有主要贡献^[9-10],种子扩散形成入侵斑块,各斑块再最终扩张连接成片构成互花米草草滩;也有研究表明互花米草仅靠无性繁殖就可以形成稳定群落,如互花米草引种到新西兰近 50 年,没有开花,没有进行有性繁殖,而是主要依靠营养无性繁殖扩大群丛,最终连接成片,形成稳定群落^[6]。由于种子与无性后代在传播距离和成功定居方面存在着明显的差异,导致了有性繁殖与无性繁殖对植物适应新环境的贡献不同^[11]。虽然互花米草已经引入中国近 30 年,在中国沿海迅速扩张并广受争议,但是对其在中国扩张过程中的繁殖方式却并未进行深入研究。本文通过对互花米草实生苗及

无性分株连续监测调查与研究,定量分析互花米草在不同盐沼生境中的萌发、生长繁殖策略和资源分配,研究其繁殖方式在不同生境中的变化,为控制互花米草在我国的进一步扩张以及有效管理提供理论依据和技术参考。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于江苏省盐城市新洋港滩涂 (32°34'—34°28'N, 119°48'—120°56'E), 该区是温带和亚热带的过渡地带,受海洋性与大陆性气候的共同影响,季风盛行,四季分明年平均气温 13.8 °C, 日均光辐射总量 (116—121) × 4018 kJ/cm², 年均降雨量 1023.8 mm, 夏季降水集中, 冬季降水较少。水源有陆地水和海洋水,海水淹没潮间带间隔 7—12 h, 高潮位 1.27—4.61 m。研究区新洋港是受到人类干扰较少的潮滩湿地,保留着较完整的潮滩植被演替序列,由海向陆依次为:光滩、互花米草 (*S. alterniflora*) 滩、盐地碱蓬 (*Suaeda salsa*) 滩及由蘆草 (*Scirpus trquetar*)、獐毛 (*Aeluropus littoralis*)、白茅 (*Imperata cylindrical*)、芦苇 (*Phragmites australis*) 组成的禾草滩^[12]。

1.2 研究方法

1.2.1 样地选择与试验设计

(1) 样地选择 使用手持 GPS/GIS 数据采集器,对江苏盐城新洋港滩涂的典型互花米草盐沼湿

地互花米草扩张动态进行多年野外跟踪调查,并自2003年起,在米草扩张前边缘建立标志。根据已建立的及保护区内已有的永久性标志(1989年米草定居处),确定调查样本种群定居时间,自海向陆盐沼演替序列建立7个野外样地(图1),分别为光滩(Mudflat)、零星米草斑块(*S. alterniflora* patch, SAP)、稳定米草滩下边缘(*S. alterniflora* flat infra-edge,SAFI)、种群稳定区(2003年米草定居处,*S. alterniflora* flat 2003,SAF03)、1989年米草定居处(*S. alterniflora* flat 1989,SAF89)、本地种稳定区碱蓬滩(*Suaeda salsa*,SS)、禾草滩(Grass flat),进行原地培育实验(表1)。

(2)无性分株实验方法 于2009年4月24日开始实验,在SAF03处掘取互花米草无性繁殖体植株进行移栽实验,掘取过程中从离互花米草幼苗较

远处开始掘土,将其整体挖出再进行人工物理分离,挖掘深度25 cm,尽量减少互花米草叶片和根茎物理损伤。于7个样地中各挖出3个容积为1 m×1 m×0.7 m(长度×宽度×深度)的样方,四周用不锈钢丝网围严实,钢丝网孔径为100目,保证营养成分流通的同时隔绝植物体的流通。土壤采用原地掘土,彻底清除其中的种子及营养繁殖体(包括所有根茎和分蘖株),并保证与原地面齐平。各样地每一块小样方中均匀种植先前挖掘的9株生长无差异互花米草分蘖幼苗,株高(平均值±标准差)为(25.0±5.3) cm,*n* = 100。栽种后统计并标记围格内无性植株的数量,之后根据物候节律,直至完成一个生长季,分别于2009年5月19日、6月24日、8月16日、9月23日和11月11日统计调查互花米草的生长及繁殖指标并维护实验系统,最后一次收获生物量。

表 1 样地描述

Table 1 Descriptions of sampling sites

样地 Sampling sites	Mudflat	SAP	SAFI	SAF03	SAF89	SS	Grass flat
距海堤距离 Distance to the seawall/km	9.0	8.9	8.3	7.7	6.3	5.1	1.2
高程 Elevation/m	1.7	1.8	1.8	1.9	1.9	2.1	2.6
盐度 Salinity/%	0.9	0.7	0.8	1.7	2.0	1.7	0.6
土壤含水量 Soil water/%	33.4	28.6	27.1	43.0	34.2	27.3	31.5

光滩 Mudflat; 零星米草斑块 *S. alterniflora* patch, SAP; 稳定米草滩下边缘 *S. alterniflora* flat infra-edge,SAFI; 种群稳定区 2003 年米草定居处, *S. alterniflora* flat 2003, SAF03; 1989 年米草定居处 *S. alterniflora* flat 1989, SAF89; 本地种稳定区碱蓬滩 *Suaeda salsa*, SS; 禾草滩 Grass flat

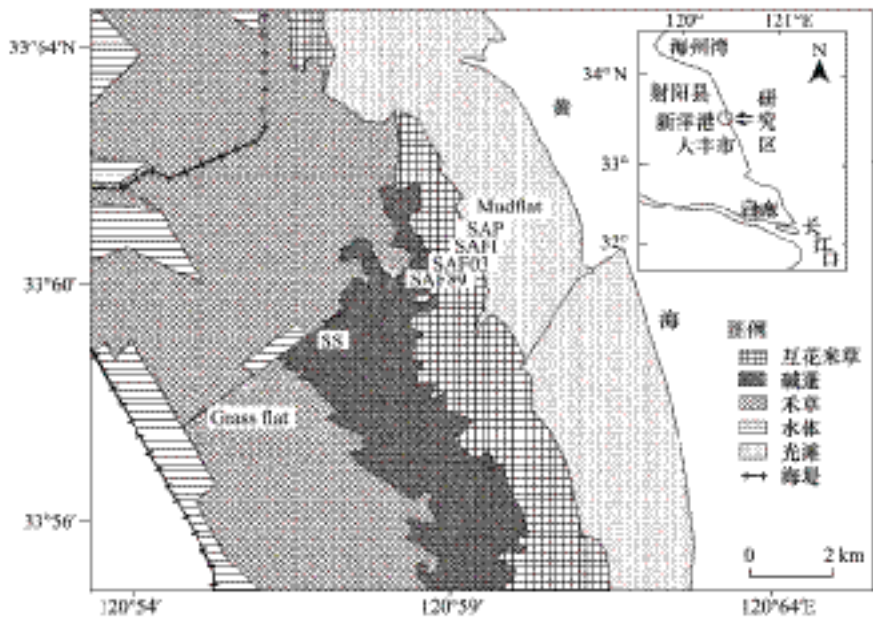


图 1 盐城海滨湿地采样点分布

Fig.1 Study area and the distribution of sampling sites

光滩 Mudflat; 零星米草斑块 *S. alterniflora* patch, SAP; 稳定米草滩下边缘 *S. alterniflora* flat infra-edge,SAFI; 种群稳定区 2003 年米草定居处, *S. alterniflora* flat 2003, SAF03; 1989 年米草定居处 *S. alterniflora* flat 1989, SAF89; 本地种稳定区碱蓬滩 *Suaeda salsa*, SS; 禾草滩 Grass flat

(3)种子萌发及实生苗实验方法 2008 年 10—11 月份在互花米草种子成熟期原地搜集互花米草种子,采用盐水 1%浸泡低温冷藏保存法,2009 年 4 月初开始种子萌发实验。样地设置和实验方法与无性分株实验方法相同。每个样方中均匀播种 300 粒互花米草种子,其上覆盖一层纱网,纱网的孔径大小保障幼苗长出,且种子不易流失,边缘深埋压实,以防种子受海水及风的影响。4 月 24 日揭开层纱网,统计萌发率。然后在各样方进行实生苗的剔除和移栽保证每样方内有 50 株实生苗,之后根据物候节律,直至完成一个生长季,分别于 2009 年 5 月 19 日、6 月 24 日、8 月 16 日、9 月 23 日和 11 月 11 日统计调查互花米草的生长及繁殖指标并维护实验系统,最后一次收获生物量重复。监测时间与无性分株实验同步。

1.2.2 生长情况及生境指标测定

各次调查分别测量样方中植物的形态指标(株高、叶长、叶数、基茎粗、叶宽和叶厚)。株高以克隆系中最高个体为准,叶长和叶厚皆为该株第三全展叶片的长度和厚度,叶片厚度使用游标卡尺测量。基茎粗以克隆系中最粗个体为准,分蘖数按实验栽种的单个栽种植株所产生的新分蘖数计算,无性分株与实生苗实验在各样地均重复 6 次。各次调查均观测所有样方中植株数量及死亡情况,11 月 11 日将样方中所有互花米草植株连根收获,分解为叶、茎、根和穗 4 部分,除上述生长指标处,测量穗长、每穗种子数和千粒重,无性分株与实生苗实验在各样地重复 6 次测量,之后于 80℃烘干至恒重,植株各构件生物量占分株总生物量的百分比作为生物量分配的数量指标。种植的互花米草 11 月存活率计算公式为:

$$\text{无性分株存活率} = \frac{\text{初始栽种的无性分株存活数}}{9} \times 100\%$$
$$\text{实生苗存活率} = \frac{\text{初始栽种的实生苗存活数}}{50} \times 100\%$$
$$\text{种子萌发率(4月24日)} = \frac{\text{萌发数}}{300} \times 100\%$$

土壤含水量采用烘干法测定,盐度采用电导法测定^[13]。

1.3 数据收集与处理

数据分析使用 SPSS 11.5 软件,采用均值比较 t 检验法进行差异性分析,采用 LSD 多重比较进行方差分析(One-Way ANOVA)。

2 结果与讨论

2.1 互花米草种子萌发率及幼苗存活率变化

样地 SAFI 处互花米草种子萌发率达到 17.8%,显著高于其他样地($P < 0.01$)。SAP 与 Grass flat 样地未见种子萌发(表 2),原因是 SAP 样地处泥沙淤积严重,调查中发现样方纱网上淤积较多泥沙,光照和气体交换受到影响,可能导致种子无法萌发。而 Grass flat 处而高程高受到潮浸频率低,且实验期间雨水少,影响了种子萌发。近海样地 Mudflat 及离海较远样地 SS 处种子萌发率较低的原因是前者受海浪物理冲刷及淹水胁迫影响种子的整个萌发过程,后者主要还是受潮浸频率及土壤水分的影响。

SAP、SAFI、SAF03、SAF89 和 Grass flat 处实验最初栽培的互花米草无性分株植株存活率较高(大于 60.0%)且样地间差异性不显著($P > 0.05$);Mudflat 处无性分株存活率极低(7.8 ± 2.2)%,SS 处无性分株全部死亡(0.0%)。在本演替序列中,Mudflat 样地生境是受到水淹、风浪扰动等胁迫的不稳定的新生境,SS 是受到低水分高盐度胁迫的干旱型不稳定生境且有可能受到碱蓬的化感作用(表 1),其余样地生境条件相对稳定、优越。表明研究区内互花米草无性繁殖方式在受到各种胁迫的新生境中定居成功率要远低于稳定生境。

实生苗仅在 SAFI 和 SAF03 处样地具有较高的存活率,且差异较大;在 Mudflat 和 Grass flat 处存活率极低;在 SAP, SAF89 和 SS 处存活率基本为零,表明在研究区内互花米草有性繁殖方式受到更为复杂的影响。SAFI 和 SAF03 处属于较新形成的稳定盐沼,水分、盐度和潮浸频率处于最适合互花米草生长的生态位,因此实生苗存活率高于其余样地。在其余样地除了环境因子的胁迫作用(Mudflat, SAP, SS 和 Grass flat),可能还受到盐沼种群内部对水分、光照的竞争抑制(SAF89),严重限制有性繁殖体定居,因为种子萌发和幼苗生长阶段是一个植物种群能否在盐生环境下定居的关键时期^[14-15]。

无性分株和实生苗相比较,除 Mudflat 和 SS 样地二者存活率接近,其余样地的无性分株成活率均远高于有性分株。表明在比较稳定的群落环境内,互花米草无性繁殖体定居成功率远高于有性繁殖。在向海方向的扩张中(Mudflat),无性繁殖体定居成

功率略高于有性繁殖体;在向陆方向对碱蓬滩(SS)的扩张中,二者定居成功率均极低,但有性繁殖体略高于无性繁殖体(表2)。野外调查发现碱蓬滩与

互花米草滩交界处大量斑块的形成也可能是由实生苗首先成功定居形成^[16]。

表2 互花米草种子萌发率和存活率*(平均值±标准差)

Table 2 Seed germination rate and survival rate of *S. alterniflora* (mean±SD, n=3)

萌发率 Seed germination rate/ 存活率 Survival rate	样地 Sampling sites						
	Mudflat	SAP	SAFI	SAF03	SAF89	SS	Grass flat
种子萌发率 Seed germination/%	1.8±0.5 ^c	0±0 ^d	17.8±7.2 ^a	3.6±1.4 ^c	9.1±0.8 ^b	1.9±0.2 ^c	0±0 ^d
无性分株存活率 Survival rate of ramet/%	7.8±2.2 ^b	88.9±10 ^a	77.8±18.9 ^a	60.0±6.7 ^a	81.1±6.7 ^a	0±0 ^c	66.6±6.7 ^a
实生苗存活率 Survival rate of seedling/%	6.0±0 ^c	0±0 ^d	64.0±21.0 ^a	26.7±8.1 ^b	0±0 ^d	0.7±1.2 ^d	7.3±1.6 ^c

* 不同的字母表示样地间差异显著($P<0.05$)

2.2 互花米草形态特征变化

无性分株各形态特征中, SAP、SAFI 和 SAF89 样地中互花米草的株高、叶长、叶数、叶宽和叶厚均较高(表3)。各形态特征中,基茎粗无显著差异($P>0.05$),其余指标均差异极显著($P<0.01$)。离海最近的 Mudflat 处,受海浪及较长时间淹水影响,其生长受到一定影响,此处互花米草植株矮小,各生长指标几乎都处于劣势。Grass flat 离海堤近,受降雨的淡水稀释与潮汐的盐分轮换补给,便构成了天然的淡、咸水轮换浇灌,这干扰了互花米草通过耐盐机制调节的内稳态,同时禾草与互花米草的相互竞争也影响了其生长状况^[17-18]。除了潮汐等条件外,互花米草滩对 TOC、有机质和 TN 的富集量也是导致生长差

异的重要原因^[19-20]。

植物生活史具有多种适应的策略,可以通过采取不同形态策略来达到其最大的适合度^[21],进而通过植物的资源分配、形态特征和繁殖对策的调整来影响植物的种群动态^[22]。实生苗分株群株高除 SAFI 处较高外,其余各样地均低于无性分株,且 SAFI 处叶长最长,但基径粗低于无性分株。SS 处 3 个小样方内仅有 1 株实生苗存活,并且长势最差。从形态特征来看,实生苗在 Mudflat 及 SAFI 处生长状况较好。土壤水分影响植物的生长,在土壤水分含量较低的生境,存活的无性分株生长情况优于实生苗(表3)。

表3 互花米草的形态特征变化*(平均值±标准差)

Table 3 Morphological parameters change of *S. alterniflora* (mean±SD, n=6)

繁殖方式 Reproductive mode	形态特征 Morphological parameters	样地 Sampling sites						
		Mudflat	SAP	SAFI	SAF03	SAF89	SS	Grass flat
无性分株 Ramet	株高 Height/cm	68.2±15.2 d	139.5±14.5 ab	191.8±31.7 a	116.7±43.2 bc	152.7±36.6 ab	—	98.1±20.8 cd
	叶长 Leaf length/cm	23.0±5.4 c	39.0±3.4 bc	54.7±9.0 a	35.6±8.6 b	46.0±6.6 a	—	28.3±7.4 abc
	叶数 Leaf number/片	5.5±1.0 c	6.3±1.5 b	8.0±1.1 bc	7.5±0.8 b	9.3±1.0 a	—	5.4±1.5 c
	基茎粗 Stem diameter/cm	0.514±0.198 a	0.649±0.069 a	0.787±0.180 a	0.670±0.103 a	0.711±0.134 a	—	0.754±0.211 a
	叶宽 Leaf width/cm	0.808±0.145 bd	1.077±0.047 ac	1.240±0.268 a	0.897±0.142 bc	1.034±0.284 ab	—	0.751±0.094 d
	叶厚 Leaf thickness/cm	0.051±0.010 c	0.065±0.004 abc	0.074±0.018 ab	0.070±0.009 ab	0.081±0.017 a	—	0.060±0.005 b
实生苗 Seedling	株高 Height/cm	46.8±12.4 b	—	174.5±18.7 a	34.8±10.9 b	—	14.6	21.5±4.4 c
	叶长 Leaf length/cm	23.8±4.9 b	—	63.0±15.1 a	20.6±2.7 b	—	5.6	13.8±2.4 c
	叶数 Leaf number/片	6.8±0.8 b	—	8.2±0.6 a	5.3±1.0 c	—	3.0	4.0±1.0 d
	基茎粗 Stem diameter/cm	0.336±0.074 b	—	0.453±0.089 a	0.392±0.044 ab	—	0.228	0.319±0.019 b
	叶宽 Leaf width/cm	0.748±0.122 b	—	0.901±0.052 a	0.639±0.083 b	—	0.462	0.651±0.068 b
	叶厚 Leaf thickness/cm	0.042±0.007 b	—	0.057±0.005 a	0.050±0.007 a	—	0.030	0.040±0.002 b

* 不同的字母表示样地间差异显著($P<0.05$)

2.3 互花米草有性繁殖特征及分蘖数变化

无性分株和实生苗无性分株群在 SAFI 样地结实植株率、穗长和每穗种子数均显著高于其他样地 ($P<0.05$), 分别达到 40.5%, 28.9 cm 和 322.0 及 12.8%, 20.5 cm 和 182.7 个, 千粒重仅次于 SAF03 样地处, 这可能是由于这两处样地潮汐补给条件下土壤水分适合植物生长, 受海浪直接影响小, 并且互花米草有一定的定居时间, 植株对 C、N 具有很强的富集作用, 为其生长繁殖提供了优越的土壤养分条件^[23]。各样地千粒重表现出分别向海、向陆递减的

趋势。互花米草实生苗除了在 SAP 处全部死亡外, 只有 Mudflat 和 SAFI 处结实, 繁殖特征也显著低于无性分株, 而无性分株只要能定居成功便能进行有性繁殖, 区别在于不同生境有性繁殖参数差异较大, 在环境条件越严酷的样地如 Mudflat、SS 和 Grass flat, 无性繁殖的重要性越是增加^[24], 入侵植物互花米草通过调节植株大小和种子产量等而使其在不同演替阶段的群落中立足, 占据不同发育阶段的滩涂^[25]。但不能排除未结实的实生苗分株群第 2 年通过分蘖的形式结实, 从而维持种群的延续与扩张。

表 4 互花米草的有性繁殖参数* (平均值±标准差)

Table 4 Sexual production parameters of *S. alterniflora* (mean±SD, $n=6$)

繁殖方式 Reproductive mode	有性繁殖参数 Sexual propagation parameters	样地 Sampling sites						
		Mudflat	SAP	SAFI	SAF03	SAF89	SS	Grass flat
无性分株 G31.15mm	结实植株 Fruiting culm/%	8.6±7.5 c	23.6±2.4 b	40.5±8.2 a	16.8±9.8 b	19.6±11.4 b	—	19.9±3.6 b
	穗长 Spikelet length/cm	13.0±3.4 c	22.9±8.9 ab	28.9±4.3 a	18.8±4.2 b	22.1±7.2 ab	—	19.6±4.8 b
	每穗种子数 Seeds per spikelet/粒	60.0±43.0 d	188.4±79.8 b	322.0±110 a	125.0±52.4 ac	215.1±60.3 ab	—	90.8±32.1 d
	千粒重 1000 seeds weight/g	0.9±0.1 c	6.0±0.6 a	6.1±1.0 ab	7.1±1.1 ab	5.7±1.2 ab	—	3.3±0.9 bc
实生苗 Seedling	结实植株 Fruiting culm/%	3.2±0.8 b	—	12.8±6.6 a	0	—	0	0
	穗长 Spikelet length/cm	13.1±2.4 b	—	20.5±5.9 a	0	—	0	0
	每穗种子数 Seeds per spikelet/粒	57.8±12.8 b	—	182.7±65.0 a	0	—	0	0
	千粒重 1000 seeds weight/g	1.0±0.3 b	—	5.9±0.5 a	0	—	0	0

* 不同的字母表示样地间差异显著 ($P<0.05$)

克隆植物克隆生长与有性繁殖间的差异很大, 实验进行到 11 月 11 日 (176 d), 不同潮滩带实验区内无性分株分蘖数发生了较大的变化。样地 Mudflat、SAP、SAFI、SAF03、SAF89 和 Grass flat 分蘖数分别为 21.7、23.0、25.5、6.8、9.0 和 4.1 (图 2), 其大小顺序为 SAFI>SAP>Mudflat>SAF89>SAF03>Grass flat, 而且每次调查以扩散前沿区 SAP 和 SAFI 两样地分蘖数最多, 并且 SAF89、SAF03 和 Grass flat 样地分蘖数一直处于较低状态。虽然 11 月 11 日 Mudflat 中分蘖数也较多, 但大多是个体较小或刚刚分蘖出来的新幼苗。实生苗的分蘖数除在 Mudflat 处达到 14.0 外, 其他有实生苗存活的样地分蘖数均未达到 1.0, 且分蘖植株明显小于基株, 可见两种繁殖体的分蘖能力差异较大。近海样地土壤水分含量高, 潮水补给频率高, 相对资源水平和环境容量也高, 互花米草能生长出更多的分蘖, 在充分利用有限资源的基础上力争进行种群的扩张; 反之, 较高高程样地受水分条件的限制, 分蘖强度的增加会导致死亡率的

增加, 更多的分蘖可能枯死而意味着资源与能量的浪费, 导致互花米草分蘖苗数量在潮浸频率较高的近海样地多^[26], 但 Mudflat 处, 受海浪及较长时间淹水胁迫, 其生长和繁殖受到一定影响, 虽然 Mudflat 处互花米草存活率低, 但一旦成活后, 就具有很强的无性繁殖能力。

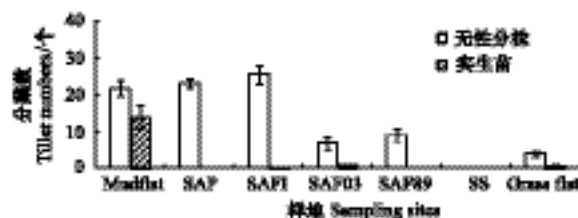


图 2 互花米草分蘖数

Fig.2 Tiller numbers change of *S. alterniflora*

2.4 互花米草的生物量及生物量分配

SAFI 处无性分株生物量显著高于 Mudflat ($P<0.01$), 与其他实验区有显著差异 ($P<0.05$), Mudflat、SAF03 及 Grass flat 间无显著差异 ($P>$

0.05),无性分株个体在扩散前沿区和种群稳定区具有更高的生物量。实生苗分株群个体生物量差异较大,SAFI 处与其他样地有极显著差异($P<0.01$)。不论是无性分株还是实生苗萌发的新个体生物量均在SAFI 处最高,表明较小的海浪物理冲刷、较短时间的海水淹没及较高的受潮浸频率对互花米草的生物量积累是有积极作用的。除 SS 样地处有 1 株实生苗存活外,互花米草的单株生物量在各样地表现出无性分株个体显著大于实生苗分株群个体 ($P<0.05$),且无性分株单株生物量表现出分别向海陆两方向递减的趋势(图 3)。

互花米草无性分株地上生物量分配呈现出向海陆两边递减的趋势,而地下生物量分配表现出相反的情况。地上生物量分配中 Mudflat 与 SAP、Grass flat 无显著差异($P>0.05$),而与其他样地有极显著

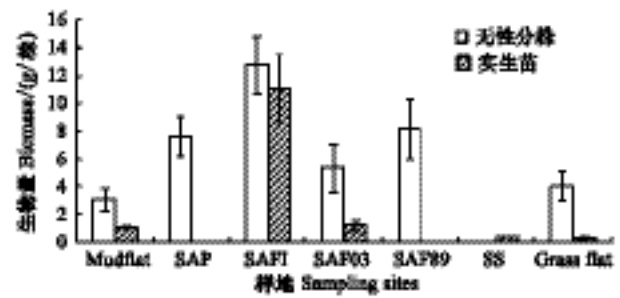


图 3 互花米草生物量变化

Fig.3 Biomass change of *S.alterniflora*

性差异($P<0.01$);SAFI 与 SAF89 无显著性差异,与其他样地有极显著性差异($P<0.01$)。穗生物量、叶生物量、茎生物量及地上生物量分配所表现的趋势相近,都呈现中间高两端低(图 4)。穗生物量分配在 Mudflat、SAP、SAFI、SAF03、SAF89 和 Grass flat 处

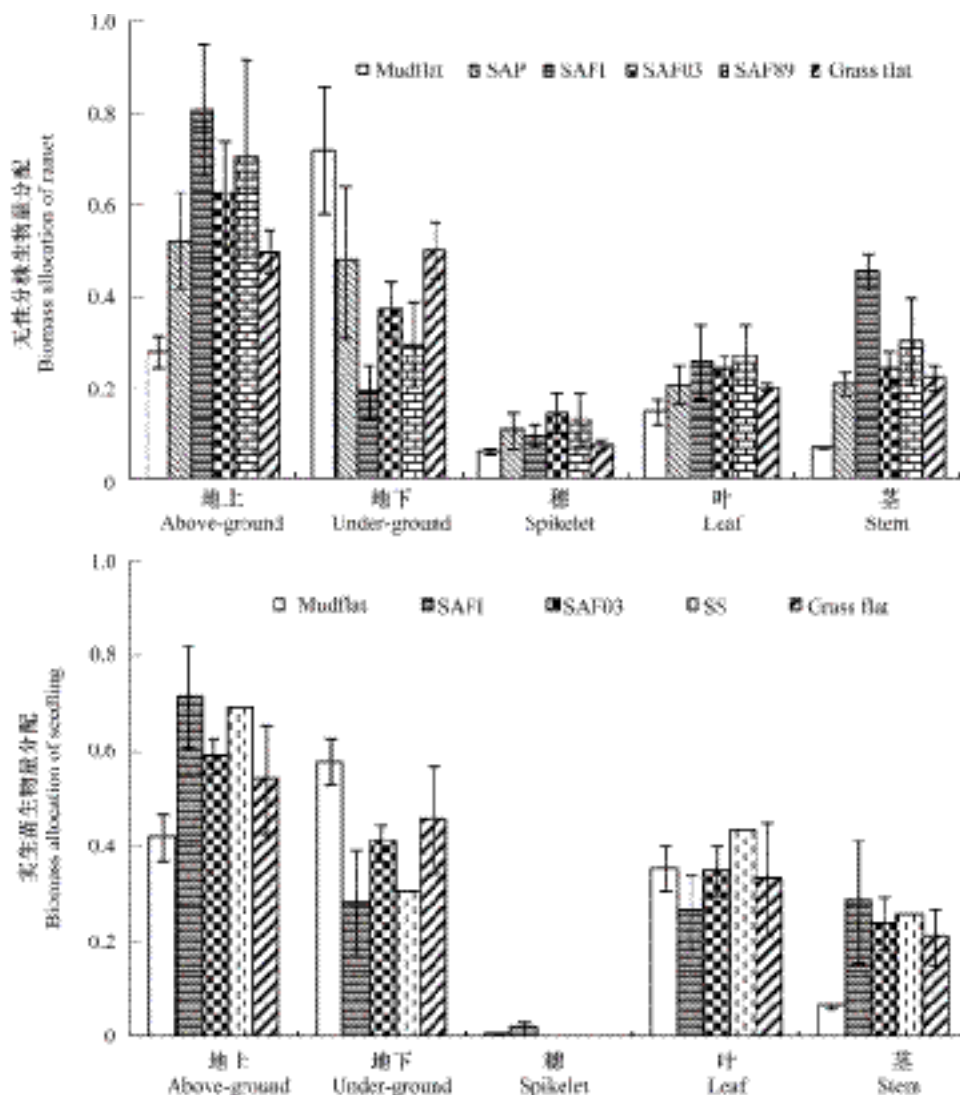


图 4 互花米草生物量分配

Fig.4 Biomass allocation of *S.alterniflora*

分别为 6.1%、10.7%、9.4%、14.5%、13.2% 和 7.4%，Mudflat 与 Grass flat 与其他实验区存在显著性差异 ($P < 0.05$)，SAF03 处穗生物量分配最高，分别是 Mudflat 与 Grass flat 处的 2.4 倍和 2.0 倍。实生苗分株群地上生物量与地下生物量分配趋势与前者相似，说明相同的生境条件对这两种繁殖方式下的生物量分配有相同的影响效果。实生苗分株群只在 Mudflat 与 SAFI 处有结实，且穗生物量分配相对较低，叶生物量分配无显著差异 ($P > 0.05$)，Mudflat 处茎生物量分配最少(图 4)。在不同的环境条件下，植物总是对生长、繁殖和维持等功能间进行资源分配的权衡(trade-off)，使其各功能分配达到最佳状态^[27]，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^[28]。在海浪大、淹水时间长的生境 Mudflat 与潮浸频率低的 Grass flat 处互花米草地下生物量分配地下生物量分配高，说明互花米草通过增加地下生物量分配抵抗不利条件，维持生长和繁殖。在相同环境条件下，土壤条件、水热条件基本相同时，植物同化的资源是一定的，此时生殖分枝的生长与繁殖构件穗和营养构件叶、茎之间的生物量分配具有高度拮抗作用，分配到营养构件的生物量多，必然导致分配到生殖构件的就少，有研究发现入侵种能通过调节植株大小和种子产量等而使其在不同演替阶段的群落中立足，占据不同发育阶段的滩涂^[25]。

3 结论

(1) 只有新生的稳定盐沼样地(SAFI 处)互花米草种子萌发率显著高于其他样地(17.8%)，表明互花米草种子萌发对生境稳定性、潮浸频率要求较高。在稳定的群落环境内部，互花米草无性繁殖体定居成功率远高于有性繁殖。在向海方向的扩张中(Mudflat)，无性繁殖体定居成功率略高于有性繁殖体；在向陆方向对碱蓬滩(SS)的扩张中，二者定居成功率均极低，但有性繁殖体略高于无性繁殖体。总体上，研究区内互花米草的成功定居以无性繁殖体占优势。

(2) 只有新生的稳定盐沼样地(SAFI 处)互花米草实生苗在处长势较好，其他样地植株矮小纤细或者死亡。无性分株生长形态指标均优于实生苗。

(3) 成功定居以后，所有无性分株均能分蘖并

开花结实，而实生苗除 SAP 处全部死亡外，只有 Mudflat 和 SAFI 处结实。无性分株的分蘖数、结实情况和繁殖优势均显著高于实生苗。

(4) 综合对比各项指标，可以看出，在研究区内互花米草无性繁殖方式的定居成功率、生长、繁殖等指标均优于有性繁殖方式。似乎可以初步推断研究区内互花米草种群的维持和扩张以无性繁殖方式为主。

References:

- [1] Ayres D R, Strong D R. The *Spartina* invasion of San Francisco Bay. Aquatic Nuisance Species Digest, 2002, 4(4): 38-40.
- [2] 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.
- [3] Xu W G, Zhuo R Z. Preliminary studies of introduced *Spartina alterniflora* Loisel in China. Journal of Nanjing University (Special Issue): Research Advances in *Spartina*, 1985, 40(2): 212-225.
- [4] Liu J E, Zhou H X, Qin P, Zhou J. Effects of *Spartina alterniflora* salt marshes on organic carbon acquisition in intertidal zones of Jiangsu Province, China. Ecological Engineering, 2007, 30(3): 240-249.
- [5] Daehler C C, Strong D R. Variable reproductive output among clones of *Spartina alterniflora* (Poaceae) invading San Francisco Bay, California: the influence of herbivory, pollination, and establishment Site. American Journal of Botany, 1994, 81(3): 307-313.
- [6] Partridge T R. *Spartina* in New Zealand. New Zealand Journal of Botany, 1987, 25(4): 567-576.
- [7] Wang Q, An S Q, Ma Z J, Zhao B, Chen J K, Li B. Invasive *Spartina alterniflora*: biology, ecology and management. Acta Phytotaxonomica Sinica, 2006, 24(5): 559-588.
- [8] Metcalfe W S, Ellison B, Bertness M D. Survivorship and spatial development of *Spartina alterniflora* Loisel. (Gramineae) seedlings in a New England salt marsh. Annals of Botany, 1986, 58(2): 249-258.
- [9] Thompson J D, McNeilly T, Gray A J. Population variation in *Spartina anglica* C. E. Hubbard. New Phytologist, 1991, 117(1): 115-128.
- [10] Daehler C C, Strong D R. Status, prediction and prevention of introduced cordgrass *Spartina* spp invasions in Pacific estuaries, USA. Biological Conservation, 1996, 78(1/2): 51-58.
- [11] Winkler E, Fischer M. Two fitness measures for clonal plants and the importance of spatial aspects. Plant Ecology, 1999, 141(1/2): 191-199.
- [12] Ren M E. Survey of the Coastal and Salt Marshes Resource in Jiangsu Province (Report). Beijing: Marine Press, 1986: 15-40.

- [13] Liu G S. Soil Physical and Chemical Analysis and Description of Soil Profiles. Beijing: Standard Press of China, 1996: 9-16.
- [14] Khan M A, Gulzar S. Germination responses of *Sporobolus ioclados*: a saline desert grass. *Journal of Arid Environments*, 2003, 53(3): 387-394.
- [15] Al-Khateeb S A. Effect of salinity and temperature on germination, growth and ion relations of *Panicum turgidum* Forssk. *Bioresource Technology*, 2006, 97(2): 292-298.
- [16] He C Q, Zhao K Y, Yu G. Y. Advance in the ecological adaptability of the clonal plant in wetlands. *Chinese Journal of Ecology*, 1999, 18(6): 38-46.
- [17] Chen L, Deng Z F, An S Q, Zhao C J, Zhou C F, Zhi Y B. Alternate irrigation of fresh and saltwater restrains clonal growth and reproduction of *Spartina alterniflora*. *Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(4): 645-651.
- [18] Ren L J, Wang G X, Qiu L, Mao Z G, Liu J E. Morphology and biomass distribution of *Spartina alterniflora* growing in different tidal flat habitats in Jiangsu. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 2010, 26(3): 220-226.
- [19] Gao J H, Yang G S, Ou W X. Analysizing and quantitatively evaluating the organic matter source at different ecologic zones of tidal salt marsh, north Jiangsu province. *Environmental Science*, 2005, 26(6): 51-56.
- [20] Gao L, Li D J, Wang Y M, YU L H, Kong D J, Li M, Li Y, Fang T. Profiles of sediment porewater nutrient concentrations on tidal flat of turbidity maximum zone in Changjiang (Yangtze River) estuary. *Environmental Science*, 2006, 27(9): 1744-1752.
- [21] He W M, Zhong Z C. Comparative study of foraging behavior and reproductive strategies in female and male populations of *Gynostemma pentaphyllum*. *Acta Botanica Yunnanica*, 2000, 22(1): 59-64.
- [22] He W M, Zhong Z C. Morphological and growth responses of the climbing plant, *Gynostemma pentaphyllum* seedlings to varying light intensity. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, 24(3): 375-378.
- [23] Wang A J, Chen J, Li D Y, Zhuo Z Q. Spatial variations of carbon and nitrogen in coastal wetland sediments of Quanzhou Bay in China. *Environmental Science*, 2007, 28(10): 2361-2368.
- [24] Song M H, Dong M, Jiang G M, Li L H. Clonal plants along NECT and relation of their importance to environmental conditions. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(7): 1095-1103.
- [25] Marks T C, Truscott A J. Variation in seed production and germination of *Spartina anglica* within a zoned salt marsh. *The Journal of Ecology*, 1985, 73(2): 695-705.
- [26] He J, Zhao C J, Qing H, Gang L, An S Q. effect of soil-water condition on morphological plasticity of clonal plant *Spartina alterniflora*. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(7): 3518-3524.
- [27] Dong M. Clonal growth in plants in relation to resource heterogeneity: foraging behavior. *Acta Botanica Sinica*, 1996, 38(10): 828-835.
- [28] 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.

参考文献:

- [2] 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.
- [3] 徐国万, 卓荣宗. 我国引种互花米草 (*Spartina alterniflora* Loisel) 的初步研究. *南京大学学报: 米草研究的进展专集*, 1985, 40(2): 212-225.
- [4] 王卿, 安树青, 马志军, 赵斌, 陈家宽, 李博. 入侵植物互花米草——生物学、生态学及管理. *植物分类学报*, 2006, 24(5): 559-588.
- [12] 任美鄂. 江苏省海岸带和海域资源综合调查报告. 北京: 海洋出版社, 1986: 15-40.
- [13] 刘光菰. 土壤理化分析与剖面描述. 北京: 中国标准出版社, 1996: 9-16.
- [16] 何池全, 赵魁义, 余国营. 湿地克隆植物的繁殖对策与生态适应性. *生态学杂志*, 1999, 18(6): 38-46.
- [17] 陈琳, 邓自发, 安树青, 赵聪蛟, 周长芳, 智颖飙. 淡咸水轮换浇灌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.
- [18] 任丽娟, 王国祥, 仇乐, 毛志刚, 刘金娥. 江苏潮滩湿地不同生境互花米草形态及生物量分配特征. *生态与农村环境学报*, 2010, 26(3): 220-226.
- [19] 高建华, 杨桂山, 欧维新. 苏北潮滩湿地不同生态带有机质来源辨析与定量估算. *环境科学*, 2005, 26(6): 51-56.
- [20] 高磊, 李道季, 王延明, 余立华, 孔定江, 李玫, 李云, 方涛. 长江口最大浑浊带潮滩沉积物间隙水营养盐剖面研究. *环境科学*, 2006, 27(9): 1744-1752.
- [21] 何维明, 钟章成. 绞股蓝雌雄种群觅源行为和繁殖对策比较. *云南植物研究*, 2000, 22(1): 59-64.
- [22] 何维明, 钟章成. 攀援植物绞股蓝幼苗对光照强度的形态和生长反应. *植物生态学报*, 2000, 24(3): 375-378.
- [23] 王爱军, 陈坚, 李东义. 泉州湾海岸湿地沉积物 C、N 的空间变化. *环境科学*, 2007, 28(10): 2361-2368.
- [24] 宋明华, 董鸣, 蒋高明, 李凌浩. 东北样带上的克隆植物及其重要性与环境的关系. *生态学报*, 2001, 21(7): 1095-1103.
- [26] 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. *生态学报*, 2009, 29(7): 3518-3524.
- [27] 董鸣. 克隆生长的特性——觅食性. *生态学报*, 1996, 38(10): 828-835.
- [28] 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.