

基质及水位对入侵种互花米草生长的影响*

邓自发^{1,2} 谢晓玲¹ 王中生² 安树青^{2**}

(¹ 南通大学生命科学学院, 江苏南通 226007; ² 南京大学生命科学学院, 南京 210093)

摘 要 为了揭示基质和水位对互花米草种群扩张过程的影响, 通过室内模拟试验分析了不同基质和地下水位对互花米草幼苗存活率、高生长和生物量及分配等表型参数的影响。结果表明: 基质、水位及其交互作用对互花米草幼苗生长影响显著; 基质类型和地下水位的交互作用显著影响幼苗的存活率, 同种基质中地下水位的降低显著促进了幼苗根长的增加; 由于不同基质持水力和营养的差异, 沙中生长的幼苗随地下水位的降低地上部分表现出显著的生长抑制, 而沙土和壤土中的幼苗在中等水位生长最好; 沙中幼苗根状茎的长度显著低于沙土和壤土, 而随水位的降低, 沙土和壤土根茎长度显著下降。由此可以推论, 互花米草种群扩张强度因生境而异, 在沙土和壤土基质中互花米草可能表现出更强的入侵性和扩散能力。

关键词 幼苗; 基质; 水位; 生长; 互花米草

中图分类号 Q948.11 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2010)2-0256-05

Effects of substrate and water level on the growth of invasive species *Spartina alterniflora*. DENG Zi-fa^{1,2}, XIE Xiao-ling¹, WANG Zhong-sheng², AN Shu-qing²(¹ School of Life Science, Nantong University, Nantong 226007, Jiangsu, China; ² School of Life Science, Nanjing University, Nanjing 210093, China). Chinese Journal of Ecology 2010 29(2) 256-260.

Abstract: A laboratory simulation experiment was conducted to study the effects of substrate type and water level on the expansion of invasive species *Spartina alterniflora*. Several phenotypic parameters of *S. alterniflora* seedlings, such as survival rate, height growth, biomass, and biomass allocation, were determined. The results showed that substrate type, water level, and their interaction had significant effects on the *S. alterniflora* seedlings growth, and the interaction of substrate type and water level significantly affected the survival rate of seedlings. On the same substrate types, the decrease of water level increased the root length significantly. On sand substrate, the height growth was inhibited with decreased water level, and the rhizome length was significantly shorter than that on sand-soil mixture and soil substrate; on sand-soil mixture and soil substrate, the growth of seedlings was the best at moderate water level, and the rhizome length decreased significantly with decreased water level. It was deduced that the expansion rate of *S. alterniflora* population varied with habitat, being higher on sand-soil mixture and soil substrate.

Key words: seedling; substrate; water level; growth; *Spartina alterniflora*.

海滨盐沼湿地在海洋潮汐以及沉积动力学等过程的影响下, 基质类型和 水位往往呈现梯度变化 (Nielsen *et al.* 2002)。在江苏海滨湿地自北向南基质粒径逐渐减小, 而自陆向海方向沉积物类型渐

次表征为粘土、沙土、细沙、粉尘等(任美鄂, 1986)。在由陆向海方向上高程逐渐降低, 地下水位相对抬高。因此海滨盐沼是研究基质类型和 水位等梯度变化的环境因子生态效应的理想试验场之一 (Sun *et al.* 2001)。不同基质物理结构和化学组成以及养分都存在很大的差异, 从而直接影响植物的生长和发育过程。

互花米草 (*Spartina alterniflora*) 是一种原产北

* 江苏省自然科学基金项目 (BK2009154)、国家林业局公益项目 (200804005) 和南通大学科研基金资助项目 (07Z031, 08ZY001, 08B12)。

** 通讯作者 E-mail: anshuq@nju.edu.cn

收稿日期: 2009-07-08 接受日期: 2009-10-31

美大西洋和墨西哥湾沿岸盐沼的湿地植物,主要被用来进行海滨湿地恢复与重建项目,然而由于其在引入地快速扩散,导致世界许多盐沼湿地生态系统的改变并造成巨大的经济损失(邓自发等,2006)。该种植物也因此被列入外来入侵种名单,并作为研究生物入侵生态学与遗传学机制的模式植物(Blum *et al.*, 2004)。在互花米草种群的定居和扩张过程中,有性繁殖往往扮演着重要的角色,尤其是在裸滩中的初次入侵阶段和米草滩中裸露斑块的二次定居(Proffitt *et al.*, 2003; 孙颀梅, 2005),在种子萌发、幼苗定居和生长发育的过程中基质类型等相关环境因子生态效应起到了“环境筛”的作用(Huckle *et al.*, 2000; Deng *et al.*, 2009)。

有关互花米草生物入侵的研究大多围绕互花米草种群的生物学特征及遗传结构(Travis & Hester, 2005; Deng *et al.*, 2007)、竞争能力(Penning *et al.*, 2005)、米草入侵的生态影响和控制(陈中义等, 2004)和淹没情况下互花米草的生长和生理响应(肖强等, 2005)等,针对基质和水位对互花米草生长的影响研究较少。为此,本文研究了不同基质和水位对互花米草幼苗生长发育的影响,以期揭示互花米草扩张过程中的生境依赖性,为科学预测和防止互花米草的进一步爆发提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 材料

本实验采用同质种植园试验方法。试验材料为前一年野外采集的互花米草种子萌发形成的实生苗。

1.2 设计与方法

3月中旬将前一年采自野外的互花米草种子在室内进行萌发,待生根后将高度一致的幼苗(苗高1.5 cm)均匀移栽至幼苗培养盒中(宽20 cm×长35 cm×高10 cm),每盒20株,培养盒预先按照实验设计分别装满相应基质:河沙(总有效N 26.74 $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$,有机质 2.33 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$),1:1体积比的沙-土混合基质(总有效N 72.35 $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$,有机质 9.25 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)和壤土(总有效N 122.59 $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$,有机质 15.98 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$),并在培养盒侧面近底部两边各均匀钻导水孔4个。幼苗培养盒再装入塑料培养箱(宽55 cm×75 cm×高30 cm)中,每箱均匀摆放装有上述3种基质的幼苗培养盒各一个。通过塑料培养箱中水位高低控制幼苗培养盒中水位,培养箱中

水位分别为10、6和2 cm,因此幼苗生长控制水位分别为高水位(0 cm)、中水位(-4 cm)和低水位(-8 cm)。4次重复。按照实验设计3盒一组分别装入12个培养箱中。按照随机区组试验设计,分4小区,每一小区内3种水位的塑料培养箱各1个并随机排列。隔周随机调换位置,同时培养箱内3个幼苗培养盒随机换位。试验期间培养箱中定期灌自来水并维持设计水位,2周浇一次人工海水,并用盐度计调节基质盐度至8‰~10‰。

定植一周内若有幼苗死亡则及时补植。2周后每周一次跟踪幼苗生长发育状况,记录株高、叶片数目、分蘖及根茎分株数,并以此时每盒存活幼苗数为基数计算存活率。6月中旬将所有存活植株从幼苗培养盒中取出,冲洗干净并小心分离各单株,测定并记录株高、叶片数、死叶数、分蘖数、根茎分株数、根茎数目和长度等。将每一单株分解成根、茎、叶、根状茎分装,80℃烘60 h至恒量,称量各部分干质量,记作各器官生物量,总计记为单株生物量。并以此计算根冠比(地下部分干质量/地上部分干质量)。

1.3 数据统计

应用SPSS 13.0(SPSS Inc., USA)软件进行数据统计分析,Origin 7.5软件绘图。不同处理幼苗相关参数的差异性以基质和水位为固定变量采用双因素方差分析,Tukey HSD检验进行多重比较,显著水平为0.05。

2 结果与分析

2.1 基质和水位对互花米草表型参数的影响

方差分析结果表明(表1),基质、水位以及2种因素的交互作用对互花米草幼苗生长影响显著。除根长外,不同基质中生长的互花米草幼苗株高、叶片数目、根数等表型参数的差异极显著($P < 0.01$)。水位对死亡叶片数、根数、分蘖比的影响差异不显著($P > 0.05$),而对其他指标的影响分别达到显著或极显著水平。水位和基质类型的交互作用对互花米草幼苗根长的影响不显著($P = 0.65$),对其他表型指标的影响均达到显著($P < 0.05$)或极显著水平($P < 0.01$)。

2.2 不同处理下互花米草幼苗表型参数的差异

不同处理中互花米草植株相关表型参数差异显著。沙和沙土混和基质中生长的幼苗随地下水位的降低存活率显著降低,而水位变化对生长在壤土中的幼苗存活率影响不显著。高水位(0 cm)时3种

表 1 基质及水位对互花米草表型参数的方差分析
Tab.1 ANOVA of effects of substrate and water level on phenotypic parameters of *Spartina alterniflora*

表型参数	基质		水位		基质 × 水位	
	F	P	F	P	F	P
存活率	98.90	0.00	87.73	0.00	28.21	0.00
株高	801.60	0.00	67.67	0.00	24.35	0.00
叶数	221.13	0.00	21.08	0.00	4.14	0.00
死叶数	46.55	0.00	2.64	0.08	2.64	0.04
根数	324.18	0.00	1.00	0.37	3.13	0.02
根长	1.64	0.20	233.60	0.00	0.62	0.65
分蘖数	40.06	0.00	5.06	0.01	7.14	0.00
分株数	19.10	0.00	27.59	0.00	2.86	0.03
总分枝数	63.45	0.00	21.89	0.00	6.86	0.00
根茎长度	116.80	0.00	78.01	0.00	18.66	0.00
节间子长度	210.27	0.00	101.54	0.00	18.41	0.00
生物量	188.21	0.00	24.20	0.00	5.40	0.00
根冠比	110.02	0.00	23.97	0.00	10.03	0.00

基质间幼苗存活率差异不显著,试验期间 95% 以上的幼苗均能存活(表 2)。3 种基质中沙中生长的互花米草幼苗最矮,壤土中生长的幼苗显著高于其他基质中的幼苗($P < 0.05$),沙土中的幼苗株高居中。在沙中,随地下水位的降低株高也显著性降低,而在沙土混合基质和壤土中分别是中等水位株高最大,较相同基质中最低株高(−8 cm 水位时)高 30% 以上。沙土混和基质和壤土中互花米草幼苗叶片数和死亡叶片数均显著高于沙中生长的幼苗,而前 2 种基质中相同水位下幼苗相关指标差异不显著(表 2)。

从表 2 可以看出,沙中生长的互花米草根数显著低于另外 2 种基质,沙土混和基质和壤土中植株根数差异不显著,相同基质中水位对幼苗生根数没有影响。基质类型对互花米草幼苗根长没有影响,

表 2 不同处理互花米草幼苗的表型差异性分析
Tab.2 Analysis of phenotypic variations of *Spartina alterniflora* seedlings under different treatments

表型参数	地下水位(cm)								
	河沙			沙土混合			壤土		
	0	−4	−8	0	−4	−8	0	−4	−8
存活率(%)	95.00 ± 2.04 a	80.00 ± 2.15 b	60.00 ± 3.54 d	97.50 ± 1.44 a	83.75 ± 1.25 b	68.75 ± 2.39 c	97.50 ± 1.44 a	100.00 ± 0.00 a	98.75 ± 2.50 a
株高(cm)	20.58 ± 0.55 e	13.99 ± 0.39 f	10.71 ± 0.27 g	30.67 ± 1.32 d	38.50 ± 1.23 c	28.11 ± 1.07 d	42.78 ± 1.13 b	53.20 ± 0.94 a	40.38 ± 0.84 bc
分蘖数	0.67 ± 0.17 c	0.56 ± 0.18 c	0.33 ± 0.17 c	0.56 ± 0.18 c	1.44 ± 0.18 b	1.22 ± 0.15 b	2.00 ± 0.17 a	1.89 ± 0.11 a	1.11 ± 0.11 b
分株数	0.44 ± 0.08 b	0.33 ± 0.07 b	0.11 ± 0.01 b	1.00 ± 0.01 a	1.11 ± 0.01 a	0.11 ± 0.01 b	1.33 ± 0.07 a	1.33 ± 0.07 a	0.33 ± 0.07 b
死叶数	2.00 ± 0.00 c	2.00 ± 0.24 c	2.00 ± 0.00 c	2.78 ± 0.15 a	2.67 ± 0.24 ab	2.11 ± 0.11 bc	3.00 ± 0.00 a	3.00 ± 0.00 a	3.00 ± 0.00 a
叶数	4.56 ± 0.18 e	5.56 ± 0.18 d	4.78 ± 0.15 e	7.22 ± 0.22 bc	8.11 ± 0.26 a	7.00 ± 0.17 c	7.89 ± 0.11 ab	7.78 ± 0.15 ab	7.00 ± 0.00 c
根数	8.11 ± 0.35 b	7.33 ± 0.33 b	6.56 ± 0.29 b	13.22 ± 0.28 a	13.33 ± 0.33 a	13.67 ± 0.37 a	14.00 ± 0.37 a	13.44 ± 0.47 a	14.44 ± 0.34 a
根长(cm)	18.68 ± 0.55 c	28.14 ± 1.12 b	40.20 ± 1.80 a	18.48 ± 0.44 c	29.40 ± 0.99 b	40.33 ± 1.18 a	16.51 ± 0.65 c	25.87 ± 1.33 b	40.46 ± 2.25 a
根茎长度(cm)	0.44 ± 0.14 e	0.13 ± 0.08 e	0.14 ± 0.07 e	9.87 ± 1.25 ab	5.74 ± 0.61 c	1.94 ± 0.46 d	11.84 ± 0.79 a	7.84 ± 0.45 bc	1.96 ± 0.41 d
节间子(cm)	0.30 ± 0.06 d	0.09 ± 0.05 d	0.07 ± 0.04 d	2.22 ± 0.15 a	1.74 ± 0.11 b	0.67 ± 0.08 c	2.12 ± 0.13 a	1.91 ± 0.10 ab	0.65 ± 0.08 c

数据为平均数 ± 标准误,同行不同字母表示处理间在 0.05 水平差异显著。

相同水位情况不同基质中生长的幼苗根长差异不显著($P > 0.05$),而同一基质中随地下水位的降低根长显著增加,最低处理水位时的根长是地表水位幼苗根长的 1 倍多。

不同处理之间互花米草幼苗分蘖能力差异显著($P < 0.05$)。沙中生长的幼苗在试验期间产生的茎基分蘖最少,壤土中生长的幼苗分蘖数最多,不同地下水位水平对茎基分蘖的影响差异不显著($P > 0.05$)。不同处理间通过根状茎而产生的无性分株数变化同分蘖变化类似,沙中生长的互花米草幼苗无性分株数最少,相同水位下沙土和壤土中幼苗产生的无性分株数差异不显著,但在沙中和壤土中低水位水平下(−8 cm)产生的无性分株数显著低于相对较高水位水平的分株数($P < 0.05$)。

根茎长度和节间子对基质和水位具有相似的响应趋势。3 种基质中生长于沙中的幼苗根茎长度和节间子显著低于另外 2 种基质中的幼苗,相同水位处理时沙土混和基质和壤土中生长的幼苗差异不显著,虽然壤土中幼苗根茎长度略长于混和基质中的幼苗。同一基质中生长的幼苗随地下水位的降低根茎长度和节间子均显著降低(表 2)。

2.3 基质和水位对互花米草幼苗生物量积累和分配的影响

从图 1 可以看出,基质和水位显著影响互花米草生物量积累($P < 0.05$)。相同水位时随基质中土壤所占比例的增加而显著增加,沙中生长的幼苗生物量显著低于另外 2 种基质中生长的幼苗,3 个水位水平壤土中生长的互花米草幼苗生物量积累分别比沙中的增加了 87%(高水位),170%(中水位)和

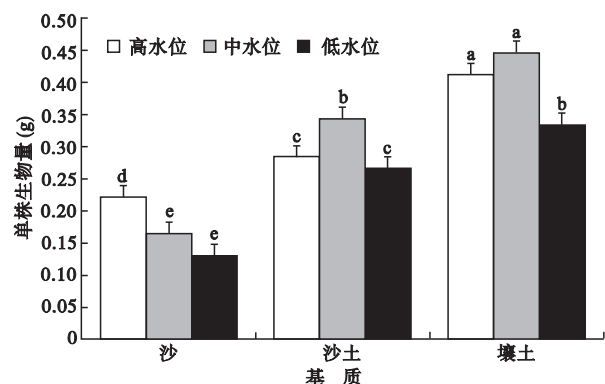


图1 不同处理互花米草单株生物量差异

Fig.1 Variation of individual biomass of *Spartina alterniflora* seedlings among different treatments

数据为平均值 ± 标准误, 图柱上方不同字母为差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

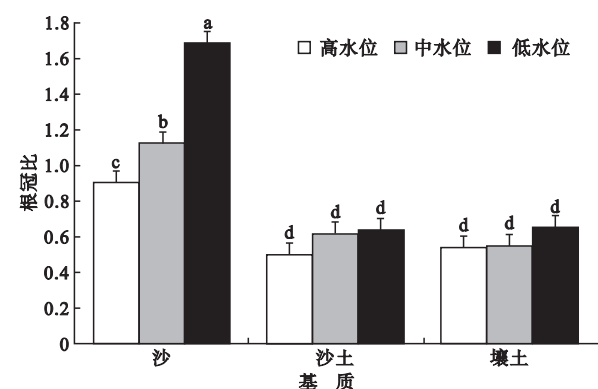


图2 不同处理互花米草根冠比差异

Fig.2 Variation of root/shoot ratio of *Spartina alterniflora* seedlings among different treatments

150%(低水位)以上。不同基质幼苗生物量积累对水位变化的响应模式不同。在沙中随水位降低生物量呈现降低的趋势,而在沙土混和基质和壤土中生长的幼苗中等水位时生物量积累显著高于其他水平,低水位时生物量积累最少。

3种基质中根冠比随水位变化的响应模式相似,但在沙中生长的幼苗随水位的降低地下生物量显著增加($P < 0.05$),而沙土混和基质和壤土中生长的幼苗生物量随水位的降低向地下分配增加的趋势不具有统计学意义($P > 0.05$)。在所有水位水平,河沙中生长的幼苗根冠比均显著大于另外2种基质中相应水位下幼苗的根冠比(图2)。

3 讨论

本研究表明,水位对互花米草幼苗生长和发育的影响随基质类型的不同而异,2种因素间存在显

著的交互作用。在沙基质中随地下水位的降低互花米草单株生物量的积累呈下降趋势,而在沙土和壤土基质里中水位(-4 cm)时生物量积累最高。由于互花米草通气组织发达,本实验中高水位处理对其生长发育并未造成显著降低。但是,淹水水位超过互花米草植株高度时,随着处理时间的延长,淹水对互花米草生长的负面效应显著提高(肖强等, 2005)。此外,随基质中土壤比例的增加互花米草植株高生长、分蘖数以及单株生物量积累显著增加,这种响应模式与其他湿地植物非常类似(Lenssen *et al.*, 1999)。

互花米草幼苗不同表型参数对基质类型和地下水位变化的响应不一。表型参数中株高、分蘖数、叶片数、须根数以及根茎长度和节间子长度受基质类型的影响更为明显,而根长则仅受地下水位的影响,两种因素的交互作用对幼苗存活率影响较大。随基质中土壤比例的增加互花米草植株高生长、分蘖数以及单株生物量积累显著增加,这可能主要是不同基质养分差异造成的(许凯扬等, 2005),对于保水性很差的河沙而言,低水位所造成的水分胁迫将显著降低幼苗的存活率、高生长以及生物量的积累(关保华等, 2003; Villagra & Cavagnaro, 2006)。根作为植物吸收水分的主要器官对水分供应的差异表现非常明显,在所有基质中随地下水位的降低根长显著增加。

根冠比的大小可反映出植物生物量地上和地下分配的格局。在所有的生态因子中水分的分布格局对根冠比的影响最为显著,水位变化影响到植物地上和地下部分的生长以及植物繁殖,根冠比的这种适应性差异往往与植物的生态对策有密切关系(王海洋等, 1999)。同时,基质中养分的高低影响根系的发育和空间配置(Xie *et al.*, 2009)。由于沙中养分贫瘠,沙中生长的幼苗需要发育庞大的根系来获取营养,而随着地下水位的降低以及河沙的持水性和输水性差,植物对水分的需求更刺激了根系向更深处生长,表征为随水位的降低根长显著增加。与河沙相比,沙土和壤土中营养丰富,以及基质的持水力和团粒结构保障了幼苗无需投入太多的资源用来发育根系就可以支撑植株正常的生长发育,因此沙中生长的幼苗根冠比显著高于沙土和土中生长的幼苗。

虽然互花米草对基质的适应性广,在黏土、壤土和粉沙土中均能生长,甚至卵石海滩也能存活(Bru-

no 2000),但仍以营养丰富的淤泥质海滩生长最好(徐国万和卓荣宗,1985)。本研究3种基质中的互花米草幼苗存活与生长状况因生境的不同而表现出较大差异,在沙土和壤土中生长的互花米草幼苗株高、分蘖数、通过根状茎产生的无性分株数、根状茎长度以及生物量积累均显著高于河沙中生长的幼苗,因此在沙土和壤土基质中互花米草表现出更强的入侵性和扩散能力。我国沿海滩涂大多为淤泥质,仅从基质而言非常适宜于互花米草生长,但目前由于水位的限制在海滨生境中互花米草种群往往在促淤的同时逐步海向扩张(张忍顺等,2005),随着全球气候变暖,海平面的上升,将有可能改变沿海滩涂的水分供应状况,尤其是提高高滩的地下水位,因此如果任其自然发展,互花米草种群将会以更快的速度向海向陆双向扩张。

参考文献

- 陈中义,李博,陈家宽. 2004. 米草属植物入侵的生态后果与管理对策. 生物多样性, **12**(2): 280-289.
- 邓自发,安树青,智颖飙,等. 2006. 外来种互花米草入侵模式与暴发机制初探. 生态学报, **26**(8): 2678-2686.
- 关保华,葛滢,樊梅英,等. 2003. 华荇苳响应不同土壤水分的表型可塑性. 生态学报, **23**(2): 259-263.
- 任美鄂. 1986. 江苏省海岸带和海涂资源综合调查(报告). 北京:海洋出版社.
- 孙颀梅. 2005. 三都湾互花米草的遥感监测. 台湾海峡, **24**(2): 223-228.
- 王海洋,陈家宽,周进. 1999. 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, **23**(3): 269-274.
- 肖强,郑海雷,叶文景,等. 2005. 水淹对互花米草生长及生理的影响. 生态学杂志, **24**(9): 1025-1028.
- 徐国万,卓荣宗. 1985. 我国引种互花米草(*Spartina alterniflora*)的初步研究. 南京大学学报(米草研究专刊): 212-225.
- 许凯扬,叶万辉,李静,等. 2005. 入侵种喜旱莲子草对土壤养分的表型可塑性反应. 生态环境, **14**(5): 723-726.
- 张忍顺,沈永明,陆丽云,等. 2005. 江苏沿海互花米草盐沼的形成过程. 海洋与湖沼, **36**(4): 358-366.
- Blum MJ, Christina MS, Debra RA, et al. 2004. Characterization of microsatellite loci in *Spartina* species (Poaceae). *Molecular Ecology Notes*, **4**: 39-42.
- Bruno JF. 2000. Facilitation of cobble beach plant communities through habitat modification by *Spartina alterniflora*. *Ecology*, **81**: 1179-1192.
- Deng ZF, An SQ, Zhou CF, et al. 2007. Genetic structure and habitat selection of tall form *Spartina alterniflora* Loisel. in China. *Hydrobiologia*, **583**: 195-204.
- Deng ZF, Deng ZW, An SQ, et al. 2009. Habitat choice and seed-seedling conflict of *Spartina alterniflora* on the coast of China. *Hydrobiologia*, **630**: 287-297.
- Huckle JM, Potter JA, Marrs BH. 2000. Influence of environmental factors on the growth and interactions between salt marsh plants: Effects of salinity, sediment and waterlogging. *Journal of Ecology*, **88**: 492-505.
- Lenssen JPM, Menting FBJ, van der Putten WH, et al. 1999. Effects of sediment type and water level on biomass production of wetland plant species. *Aquatic Botany*, **64**: 151-165.
- Nielsen LK, Vermaat JE, Wesseling I. 2002. Sediment properties along gradients of siltation in south-east Asia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **54**: 127-137.
- Pennings SC, Grant MB, Bertness MD. 2005. Plant zonation in low-latitude salt marshes: Disentangling the roles of flooding, salinity and competition. *Journal of Ecology*, **93**: 159-167.
- Proffitt CE, Travis SE, Edwards KR. 2003. Genotype and elevation influence *Spartina alterniflora* colonization and growth in a created salt marsh. *Ecological Applications*, **13**: 180-192.
- Sun SC, Gao XM, Cai YL. 2001. Variations in sexual and asexual reproduction of *Scirpus mariqueter* along an elevational gradient. *Ecological Research*, **16**: 263-274.
- Travis SE, Hester MW. 2005. A space-for time substitution reveals the long-term decline in genotypic diversity of a widespread salt marsh plant, *Spartina alterniflora*, over a span of 1500 years. *Journal of Ecology*, **93**: 417-430.
- Villagra PE, Cavagnaro JB. 2006. Water stress effects on the seedling growth of *Prosopis argentina* and *P. alpataco*. *Journal of Arid Environments*, **64**: 390-400.
- Xie YH, Ren B, Li F. 2009. Increased nutrient supply facilitates acclimation to high-water level in the marsh plant *Deyeuxia angustifolia*: The response of root morphology. *Aquatic Botany*, **91**: 1-5.

作者简介 邓自发,男,1967年生,博士,副教授。主要从事生物入侵和湿地科学研究。E-mail: dengzifa@126.com
责任编辑 刘丽娟