淡咸水轮换浇灌抑制互花米草的克隆生长和繁殖

陈琳¹ 邓自发^{1,2} 安树青^{1*} 赵聪蛟¹ 周长芳¹ 智颖飙¹

(1 南京大学生命科学学院, 湿地生态研究所, 南京 210093)

(2 南通大学生命科学学院, 江苏南通 226007)

摘要 作为典型的盐沼植物, 入侵种互花米草 (*Spartina alterniflora*) 具有较强的耐盐性, 能否以淡水或淡咸水的轮换浇灌扰乱其耐盐机制, 降低其生态入侵性, 进而寻求其控制对策是一个重要命题。为此, 对互花米草进行了 6 种浇灌处理: 单一的淡水 (D) 或咸水 (X) 浇灌; 1 次浇灌转换, 即先淡水后咸水 (DX) 或先咸水后淡水 (XD); 2 次浇灌转换, 即由淡水开始转而咸水, 再转而淡水 (DXD), 或由咸水开始转而淡水, 再转而咸水 (XDX)。结果显示, D 处理的总生物量最高, 与其它各处理均差异显著 ($p < 0.05$), 且是 X 处理的 1.67 倍; DXD 和 XDX 处理的总生物量最低, 与 D 和 X 处理的差异显著 ($p < 0.05$), 两者均约为 D 处理的 50%。浇灌处理对根冠比、茎重比、叶重比和根茎重比的影响不明显, 对根重比有较大影响, X 处理的根重比最高, 与 D 处理的差异显著 ($p < 0.05$), 但与 DX、XD、DXD 和 XDX 处理之间的差异不显著。D 处理的克隆生长新生总株数 (Propagule) 最多, 与其它处理均差异显著 ($p < 0.05$), 且是 X 处理的 1.34 倍; DXD 和 XDX 处理的新生总株数最少, 与 D 和 X 处理的差异显著 ($p < 0.05$), 仅为 D 处理的 55%。浇灌处理对分蘖的影响明显, DX 和 DXD 处理的分蘖数分别是 D 处理的 62% 和 50%; XD 和 XDX 处理的分蘖数分别是 X 处理的 50% 和 47%。就开花株数而言, X 处理显著高于其它处理 ($p < 0.05$); DXD 和 XDX 处理的开花株数为 0。因此, 持续的淡水浇灌可能会促进互花米草的生物量积累, 并且采取快速的克隆生长为主的繁殖策略; 而在淡水和咸水交替的生境下, 互花米草的生物量积累、无性和有性繁殖能力都会受到抑制。

关键词 互花米草 浇灌 转换 生物量 繁殖

ALTERNATE IRRIGATION OF FRESH AND SALT WATER RESTRAINS CLONAL GROWTH AND REPRODUCTION OF *SPARTINA ALTERNIFLORA*

CHEN Lin¹, DENG Zi-Fa^{1,2}, AN Shu-Qing^{1*}, ZHAO Cong-Jiao¹, ZHOU Chang-Fang¹, and ZHI Ying-Biao¹

¹School of Life Sciences, Institute of Wetland Ecology, Nanjing University, Nanjing 210093, China, and ²School of Life Sciences, Nantong University, Nantong, Jiangsu 226007, China

Abstract Aims *Spartina alterniflora* is a world-wide, notorious invasive species that has colonized large areas in coastal China since it was introduced in 1979. Its wide range of salinity tolerance and resistance to salinity stress contribute to its invasiveness. However, if its mechanism of salt tolerance can be degraded in freshwater or disturbed by alternating irrigation between fresh and salt water, the invasiveness of *S. alterniflora* may be reduced.

Methods We exposed *S. alterniflora* for three months to six irrigation treatments: single irrigation with freshwater (D) or saltwater (X), single alternating irrigation with freshwater and saltwater (DX and XD) and double alternating irrigation (DXD and XDX).

Important findings With only freshwater, biomass accumulation and asexual reproduction of *S. alterniflora* was significantly higher than that with only saltwater. Alternating irrigation between fresh and salt water significantly affected biomass, number of propagules and flowering stems, with much stronger effects in the double alternating irrigation treatment. But irrigation treatment displayed weak effects on the root-shoot ratio, stem weight ratio, leaf weight ratio and rhizome weight ratio, although they strongly affected the root weight ratio. Results indicate that single irrigation with freshwater may benefit the biomass accumulation of *S. alterniflora* and make the species apt to adopt asexual reproduction. However, alternating irrigation between fresh and salt water may restrain biomass accumulation and both sexual and asexual reproduction.

Key words *Spartina alterniflora*, irrigation, alternation, biomass, reproduction

互花米草(*Spartina alterniflora*)为多年生草本植物,具有耐盐耐淹、根系发达和繁殖力强等特点,种群扩张迅速,通常是海滨盐沼优势种(Daehler & Strong, 1996; Seliskar *et al.*, 2002),于1979年自美国引进我国,由于气候等条件适宜,其迅速蔓延。目前,北起天津、南至广西的沿海滩涂,均可见广阔的互花米草盐沼,尤以江苏的面积最大(已达130 km²) (Chung *et al.*, 2004; 刘永学等, 2004),对当地的经济发展和生态系统健康带来一定负面影响。

互花米草的耐盐范围为0~0.96 mol·L⁻¹ (陈中义等, 2005; Lewis & Weber, 2002),如此广泛的盐度耐受范围是其种群快速扩张的重要因素之一(Adams & Bate, 1995; 邓自发等, 2006; 王卿等, 2006)。互花米草的耐盐机制包括减少Na⁺离子吸收,调节渗透压,泌出盐离子等,消耗大量的物质和能量,以维持咸水条件下的正常生长(Bradley & Morris, 1991; Cavalieri, 1983; Smart & Barko, 1980);因此,高盐度环境下互花米草的适应机制和生长与繁殖之间的权衡是研究的热点之一(Adams & Bate, 1995; Lewis & Weber, 2002; Portnoy & Valiela, 1997)。

尽管互花米草的天然生境是土壤含盐量较高的海滨盐沼,但有研究表明,该植物在较低盐度下生长旺盛,随着盐度升高,其生物量呈现下降的趋势(Nieva *et al.*, 1999; El-Haddad & Noaman, 2001)。这可能是由于在较低盐度下互花米草消耗于维持耐盐机制的物质和能量减少,从而缓解了生长的压力。由此看来,淡水浇灌有可能是一种扰乱其耐盐机制的有效方法。以淡水和咸水轮流对互花米草进行浇灌,也可能造成其耐盐机制的重复启动或关闭,促使其能量耗费增大,不利于互花米草的生长与繁殖,有利于其生物入侵的控制。并且降雨、河水、待处理的废污水都可能是互花米草盐沼的淡水来源,形成淡水和咸水交替的生境。因此,本实验对互花米草进行了多种浇灌处理,以探究淡、咸水轮换浇灌对互花米草生长和繁殖的影响,为互花米草的种群控制提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 供试材料

于2004年秋在江苏省盐城市新洋港的滩涂采集互花米草种子,在培养箱控温催芽后移植于培养钵中(内径8 cm,高5 cm),内装园艺土,隔周浇以0.69 mol·L⁻¹咸水和50% Hogland 营养液,摆放于温室中,自然光照下育苗7周,备用。

1.2 实验设计

于2005年6月进行幼苗移栽,以0.55 mol·L⁻¹人工海水浇灌,缓苗两周后开始处理。实验为期3个月,共设6种浇灌处理: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浇以淡水,后者持续浇以咸水。DX和XD处理都进行1次浇灌转换,DX处理先经过1个半月淡水浇灌,后转换为1个半月的咸水浇灌;XD处理先1个半月咸水浇灌,后1个半月淡水浇灌。DXD和XDX处理均经过2次浇灌转换,DXD处理的第一个月以淡水浇灌,第二个月转换为咸水浇灌,第三个月又转换为淡水浇灌;XDX处理为第一个月浇灌咸水,第二个月浇灌淡水,第三个月又浇灌咸水。每个处理重复4次。实验在温室大棚内进行,按照随机区组设计摆放。

实验采用75 cm×75 cm×50 cm的生长箱,箱内预先装入25 cm厚的沙土,所用沙土预先以0.55 mol·L⁻¹盐水淋透,以模拟野外互花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,摆放于温室中,自然光照。按照所设处理,每3日浇水1次,如遇持续高温天气,则每2日浇水1次,每次浇水以没过土壤表面1 cm为准。所用淡水为自来水,咸水为人工海水,盐度为0.55 mol·L⁻¹。实验结束后测量的土壤含盐量为0.07~0.77 mol·L⁻¹,表明浇灌起到了作用,但没有超出互花米草正常生长的盐度范围。

1.3 数据采集

实验结束后记录开花株数(Number of flowering stems)。将整个植株收获,在水中浸泡除去根上的土块。记录起始株分蘖数及通过根茎产生的分株数。将产生分蘖株的分株数记作二级分蘖,分别记录分蘖数,将起始株分蘖数对应为一级分蘖,计算一级分蘖和二级分蘖平均值的比值;记录克隆生长产生的新生分株(Propagule)数,计算起始株分蘖和分株数各自占总克隆生长的百分比。对完整收获的植株仔细清洗,分解成茎、叶、根和根茎4个部分,分别置于80℃烘箱内烘干72 h,电子天平称重,记录各部分干重,即生物量;总和为全株干重,即总生物量。计算下列参数:茎重比(Stem weight ratio, SWR)=茎干重/全株干重;叶重比(Leaf weight ratio, LWR)=叶干重/全株干重;根重比(Root weight ratio, RWR)=须根干重/全株干重;根茎重比(Rhizome weight ratio, RhWR)=根茎干重/全株干重;根冠比(Root-shoot ratio, RSR)=地下部分干重/地上部分干

重。

1.4 数据统计分析

对上述各项指标 采用 SPASS 13.0 进行单因素 ANOVA 统计分析 对方差显著的指标再进行 Duncan 均衡一致性子集分类。

2 结果与分析

2.1 浇灌处理对互花米草生物量积累和分配的影响

单因素方差分析表明 总生物量、地上部分生物量以及地下部分生物量在处理间均差异显著($p < 0.05$)。经 Duncan 均衡一致性子集分类得出 总生物量可划分为 4 组 从大到小排列为：单一淡水浇灌(D 处理 平均值为 34.00 g) > 单一咸水浇灌(X 处理 平均值为 20.50 g) > 1 次浇灌转换(DX 和 XD 处理 平均值分别为 17.99 g 和 18.51 g) > 2 次浇灌转换(DXD 和 XDX 处理 平均值分别为 17.02 g 和 16.52 g)(图 1)。D 处理的总生物量显著高于其它 5 个处理($p < 0.05$) 且为 X 处理的 1.67 倍 ;DX 和 XD 处理的总生物量与 DXD 和 XDX 处理的差异不具显著性($p > 0.05$);DXD 和 XDX 处理的总生物量显著低于 D 和 X 处理($p < 0.05$) 分别是 D 处理总生物量的 50% 和 49%。地上生物量和地下生物量在 D 处理和其它 5 个处理间差异显著($p < 0.05$) 而在其它 5 个处理之间的差异不明显。以上结果表明 单一的浇灌(淡水或咸水) 有利于互花米草的生物量积累 尤其以持续淡水浇灌的促进作用极为明显 而交替以淡水和咸水浇灌降低了生物量积累 而且浇灌转换 2 次比转换 1 次的影响更大。

不同浇灌处理下互花米草的茎生物量具差异显著性($p < 0.01$) 其中 D 处理的结果显著高于其它 5 个处理($p < 0.05$) 是 DX 处理的 1.72 倍、DXD 处理的 2.23 倍(表 1)。叶生物量亦以 D 处理为最高 与其它 5 个处理均差异显著($p < 0.05$);DX 和 XD 处理的叶生物量低于 X 处理 但差异不明显 与 DXD 和 XDX 处理亦无显著差异 ;但 DXD 和 XDX 处理的叶生物量显著低于 D 和 X 处理($p < 0.05$)。根生物量在 D 和 X 处理间无显著差异 ;DX 和 XD 处理的根生物量低于 X 处理 ,XD 处理与 D、X 均差异显著($p < 0.05$) 而 DX 处理只与 D 处理差异显著($p < 0.05$);DXD 和 XDX 处理的根生物量最低 与 D、X 处理的差异具显著性($p < 0.05$) 但与 DX 和 XD 处理的差异不显著。根茎生物量仍以 D 处理为最高 与其它 5 种处理间均差异显著($p < 0.05$) ;X 处理的根茎生物量最低 仅为 D 处理的 46% 但与 DX、XD、

DXD 和 XDX 处理的差异不显著。由此可见 单一的浇灌(淡水或咸水) 有利于叶和根的生物量积累 淡水处理的效果更明显 并且持续的淡水浇灌对茎和根茎的生物量积累也有显著的促进 浇灌转换抑制叶和根的生物量积累 而对茎和根茎的影响不大。

不同的浇灌处理并不影响 RSR 表明淡水干扰的影响不涉及总生物量在地上和地下部分之间的分配。如将生物量划分为茎、叶、根和根茎生物量 则浇灌处理后 SWR、LWR 和 RhWR 基本不受影响(表 1) 只有 RWR 的处理差异显著($p < 0.05$)。D 处理的 RWR 最低 为 X 处理的 69% 两者差异显著($p < 0.05$) 但 D 处理与 XD、DXD 和 XDX 处理的差异不显著 ;DX、XD、DXD 和 XDX 处理的 RWR 均低于 X 处理 但不具差异显著性。由此看来 浇灌处理对互花米草生物量在茎、叶和根茎上的分配比例影响甚微 但单一的淡水浇灌使分配到根的生物量降低。

2.2 浇灌处理对互花米草克隆生长的影响

收获后测定的新生总株数反映了浇灌处理对互花米草克隆生长的影响。均衡一致性子集分类结果

图 1 浇灌处理后互花米草的总生物量、地上生物量和地下生物量
Fig.1 Total biomass , above-ground biomass and below-ground biomass of *Spartina alterniflora* after irrigation treatment

D : 3 个月淡水 Freshwater treatment for 3 months X : 3 个月咸水 Saltwater treatment for 3 months DX : 前 1.5 个月淡水 后 1.5 个月咸水 Freshwater treatment for the former one and half months , then saltwater treatment for the latter ones XD : 前 1.5 个月咸水 后 1.5 个月淡水 Saltwater treatment for the former one and half months , then freshwater treatment for the latter ones DXD : 先 1 个月淡水 后 1 个月咸水 再 1 个月淡水 Freshwater treatment for the first month , and saltwater treatment for the second month , then freshwater treatment for the third month XDX : 先 1 个月咸水 后 1 个月淡水 再 1 个月咸水 Saltwater treatment for the first month , and freshwater treatment for the second month , then saltwater treatment for the third month TB : 总生物量 Total biomass AGB : 地上生物量 Above-ground biomass BGB : 地下生物量 Below-ground biomass 不同的字母表示处理间差异显著($p < 0.05$) The different letters indicate significant differences at $p < 0.05$ level

表 1 浇灌处理对互花米草茎、叶、根、根茎生物量及其比例的影响
Table 1 Effects of irrigation treatments on stem biomass, leaf biomass, root biomass and rhizome biomass, and on the allocation of total biomass among these organs

处理 Treatments	D	X	DX	XD	DXD	XDX	p
茎生物量 Stem biomass (g)	6.60(0.48) ^a	3.83(0.35) ^b	3.20(0.29) ^b	3.72(0.17) ^b	2.96(0.21) ^b	3.19(0.24) ^b	0
叶生物量 Leaf biomass (g)	14.90(0.86) ^a	8.98(0.65) ^b	7.56(0.52) ^b	8.09(0.44) ^b	7.06(0.33) ^b	6.82(0.48) ^b	0
根生物量 Root biomass (g)	4.92(0.51) ^a	4.35(0.41) ^{ab}	3.43(0.38) ^b	3.19(0.31) ^b	3.14(0.32) ^b	2.88(0.32) ^b	0
根茎生物量 Rhizome biomass (g)	5.88(0.43) ^a	2.72(0.30) ^b	3.06(0.20) ^b	2.93(0.19) ^b	3.22(0.24) ^b	3.06(0.47) ^b	0
RSR (g·g ⁻¹)	0.48(0.04)	0.55(0.06)	0.58(0.04)	0.49(0.02)	0.60(0.04)	0.56(0.06)	0.32
SWR (g·g ⁻¹)	0.19(0.01)	0.19(0.02)	0.18(0.01)	0.20(0.01)	0.18(0.01)	0.20(0.01)	0.44
LWR (g·g ⁻¹)	0.44(0.01)	0.44(0.02)	0.42(0.02)	0.44(0.01)	0.42(0.01)	0.42(0.02)	0.86
RWR (g·g ⁻¹)	0.14(0.01) ^b	0.21(0.02) ^a	0.19(0.02) ^a	0.17(0.01) ^{ab}	0.18(0.02) ^{ab}	0.17(0.01) ^{ab}	0.04
RhWR (g·g ⁻¹)	0.17(0.01)	0.13(0.02)	0.17(0.01)	0.16(0.01)	0.19(0.01)	0.18(0.02)	0.09

D, X, DX, XD, DXD, XDX :见图 1 See Fig. 1 RSR :根冠比 Root-shoot ratio SWR :茎重比 Stem weight ratio LWR :叶重比 Leaf weight ratio
RWR :根重比 Root weight ratio RhWR :根茎重比 Rhizome weight ratio 表内数据为平均值(标准误),不同字母表示处理间差异显著($p < 0.05$ 或 $p < 0.01$) Mean value (SE) is given, and the different letters indicate significant differences at $p < 0.05$ or $p < 0.01$ level

表明,不同的浇灌处理后,互花米草的克隆生长新生总株数可分为 4 组(图 2):D (59.08) > X (44.17) > DX、XD (38.25、38.67) > DXD、XDX (32.25、32.17)。D 处理新生总株数显著高于其它各处理($p < 0.05$),是 X 处理的 1.34 倍;DX 和 XD 处理的新生总株数非常接近,与 X、DXD 和 XDX 处理的差异不具显著性;DXD 和 XDX 处理的新生总株数亦相差无几,与 D、X 处理均差异显著($p < 0.05$)。结果表明,单一的淡水浇灌对互花米草的克隆生长有极大的促进,浇灌转换使克隆生长降低,2 次浇灌转换的效果强于 1 次浇灌转换,在浇灌转换中,使用淡水或咸水的次序对结果影响很小。

互花米草的克隆生长有两种途径,一种是从起始株基部直接分蘖出芽成株(Tiller),另一种是通过地下根状茎匍匐伸长后出芽成株(Ramet)。浇灌处理对分蘖的影响较为明显,DX、XD、DXD 及 XDX 处理显著低于 D、X 处理($p < 0.05$,图 2);DX 和 DXD 处理的分蘖数(14.17 和 11.42)分别是 D 处理(22.92)的 62%和 50%;XD 和 XDX 处理的分蘖数(9.42 和 8.92)分别是 X 处理(18.92)的 50%和 47%。然而,浇灌处理对分株的影响不大,尽管 D 处理显著高于 DX 和 DXD 及 XDX($p < 0.05$),但 X 与其它处理间均无显著差异,浇灌转换的影响不明显。分析分蘖和分株的比值,表明不同的浇灌处理间存在差异(图 3),与 X 处理相比,XD 和 XDX 处理的分蘖与分株的比值显著降低($p < 0.05$);而 D、X、DX 和 DXD 处理之间的差异不明显。另外,通过根茎形成的分株亦可以进行分蘖,称作二级分蘖,则起始株的分蘖对应于一级分蘖,浇灌处理对互花米草一级分蘖和二级分蘖的比值有明显影响(图 4),以

图 2 浇灌处理后互花米草的克隆生长新生分株数、分蘖数和分株数
Fig.2 Numbers of propagule, tiller and ramet of *Spartina alterniflora* after irrigation treatment

D, X, DX, XD, DXD, XDX :见图 1 See Fig. 1 不同的字母表示处理间差异显著($p < 0.05$) The different letters indicate significant differences at $p < 0.05$ level

图 3 浇灌处理后互花米草两种克隆生长行为的权衡
Fig.3 Tiller/ramet tradeoff of *Spartina alterniflora* under irrigation treatment
图注见图 2 Notes see Fig. 2

X 和 D 处理为最高,与 XD、DXD 和 XDX 处理差异显著($p < 0.05$),而与 DX 处理的差异不显著;DX 与 D、X 以及 XD、DXD、XDX 均不具差异显著性。可见,浇灌处理对两种克隆生长行为的影响不同,浇灌转换对分蘖的影响较大,致使互花米草在两种克隆生长行为之间存在权衡,而其分蘖存在浇灌处理下的等级选择。

图4 浇灌处理后互花米草克隆生长的等级选择
Fig.4 Hierarchical selection of asexual reproduction of *Spartina alterniflora* after irrigation treatment
图注见图2 Notes see Fig. 2

2.3 不同浇灌处理下互花米草的开花株数差异性

将起始株经克隆生长形成的多个植株视为一个克隆体系,每个克隆体系中开花植株的总数记作开花株数。经过 3 个月的浇灌处理后,互花米草最终的开花株数明显不同(图 5),只有 X 处理达到了 1 以上,其它处理的开花株数均有不同程度的减少;XD 处理的开花株数接近 X 处理的 50%,两个处理之间差异显著($p < 0.05$),而其余 4 个处理的开花株数均显著低于 XD 处理($p < 0.05$);DXD 和 XDX 处理的开花株数均为 0,表明淡水浇灌与咸水浇灌对互花米草开花的影响差异很大,浇灌转换对开花有明显的抑制作用。

由此可见,在最接近自然生长盐度的 X 处理下,互花米草以无性和有性两种繁殖方式并重,可以认为,野外的盐沼环境是互花米草有效种群持续增长的最适生境,因为在稳定的咸水条件下,互花米草既能够维持较高的克隆生长,又保证了一定比例的有性繁殖。持续性的淡水浇灌下(即 D 处理),互花米草以克隆生长为主,辅以少量的有性繁殖,符合克隆植物在较优生境下快速扩张种群的繁殖策略。浇灌转换对互花米草的有性和克隆生长都有抑制作用,在经过 1 次浇灌转换后,植物尚能保持一定的有性繁殖,经过 2 次浇灌转换后,仅以克隆生长为主。

图5 浇灌处理后互花米草的开花株数
Fig.5 Number of flowering stems of *Spartina alterniflora* after irrigation treatment
图注见图2 Notes see Fig. 2

3 讨 论

在淡水浇灌下,互花米草的净光合速率和生物量积累显著高于咸水浇灌下(Hester *et al.*, 2001; Nieva *et al.*, 1999)。本研究中 D 处理的总生物量显著高于其它处理($p < 0.05$),可以认为,在稳定的淡水浇灌下,植物消耗于维持耐盐机制的能量降低,可将大部分能量集中用于生长,因此生物量积累明显增加。由于盐分的积累,X 处理最终的土壤盐度为 $0.77 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$,而经过浇灌转换的 4 个处理(DX、XD、DXD 和 XDX),最终土壤盐度在 $0.27 \sim 0.41 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 之间,低于 X 处理,Linthurst 和 Seneca (1980)认为 $0.27 \sim 0.55 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 范围内的盐度差异不致于造成互花米草生物量的显著差异,然而本实验结果与之不完全一致,X 处理生物量积累高于其它 4 个处理,可能是由于浇灌转换导致了 DX、XD、DXD 和 XDX 处理的生物量偏低。已知在咸水条件下,互花米草能够依靠自身耐盐机制维持稳定生长,根系和盐腺分别行使降低 Na^+ 离子吸收和增强 Na^+ 离子泌出的功能(Bradley & Morris, 1991; Smart & Barko, 1980),浇灌转换可能扰乱了这种自我调节的内稳态,妨碍了植物的正常生长;此外,在咸水条件下植物自身合成脯氨酸、甜菜碱和可溶性糖等物质(Cavallieri, 1983; 肖强等 2005),除甜菜碱一旦合成就几乎不再被进一步代谢外,其它合成物在转换成淡水浇灌时可被用作氮源、碳源和还原剂(江香梅等, 2001; 于海武和李莹, 2004),因此,原先在咸水生长下积累的脯氨酸和可溶性糖可能因转换为淡水浇灌而被分解,当再转换成咸水浇灌时,植物需重新合成

此类渗透调节物,造成重复合成,耗费了能量,在分解和重新合成的过程中还有可能与其它生理活动形成竞争,不利于互花米草正常生长。而单一的淡水或咸水浇灌下,不存在这种因转换造成的浪费,植物能够相对稳定地进行生物量积累。

耐盐性不同的盐沼植物,其根系对水分的利用效率各异,RSR受盐度的影响不同,耐盐性较弱的盐沼植物 *Iris hexagona* 在 0 和 $0.11 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的盐度处理下,其 RSR 具差异显著性 ($p < 0.05$) (van Zandt *et al.*, 2003),而互花米草作为耐盐性较强的盐沼植物,其 RSR 在 0.03 和 $0.82 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的盐度差异下无明显变化 (Hester *et al.*, 2001),此研究结果亦表明互花米草在地上部分和地下部分之间的生物量分配相当稳定。地下部分可分为根和根茎,这两种器官具有不同的结构和功能,根茎除贮存营养外主要行使克隆生长的功能 (Hester *et al.*, 1994),而根分布在根茎上,直接从土壤中吸收营养和水分,在高盐环境下行使离子选择的功能 (Flowers *et al.*, 1977),根对水分及盐度的变化更加敏感,如果将根和根茎作为地下部分笼统地进行分析,很有可能会忽略了处理对生物量分配的影响,因此,本研究进一步分析了互花米草的 RWR 和 RhWR,结果表明,进行过淡水浇灌的各处理的根重比均有所降低,这可能是因为淡水浇灌降低了土壤盐度,使根系水分吸收效率提高,单位面积须根数量相应减少,从而降低了 RWR (Hester *et al.*, 2001; Nieva *et al.*, 2003)。

随着盐度的变化,植物的繁殖策略具有可塑性,即有性繁殖和克隆生长的权衡 (van Zandt *et al.*, 2003)。这种权衡因物种而异,某些克隆植物在盐度升高的情况下,其繁殖主要以根茎或其它结构进行克隆生长,有性生殖降低 (Shumway & Bertness, 1992),但盐度升高对某些克隆植物的克隆生长没有影响,而对其有性繁殖有促进作用 (Smekens & van Tienderen, 2001; van Zandt *et al.*, 2003)。本实验中,单一的淡水浇灌显著促进了互花米草的克隆生长,同时以降低有性繁殖为代价,在单一的咸水浇灌下,植物以克隆生长和有性繁殖并重,浇灌转换减少了互花米草的开花株数,亦明显降低了克隆生长,可能因扰乱了植物的权衡,导致两种繁殖方式均受到影响。另外,淡水浇灌减少了互花米草的分蘖,却增加了分株的比例,克隆结构更倾向于“游击型”,表明浇灌处理除了造成繁殖策略变更外,对互花米草的扩散策略亦有影响。总之,在淡水和咸水频繁交替的生境下,互花米草的生物量积累、无性繁殖和有性

繁殖能力都会受到抑制,淡、咸水轮换浇灌将可能是控制互花米草种群爆发的措施之一。

参 考 文 献

- Adams JB, Bate GC (1995). Ecological implications of tolerance of salinity and inundation by *Spartina maritima*. *Aquatic Botany*, 52, 183 – 191.
- Bradley PM, Morris JT (1991). Relative importance of ion exclusion, secretion and accumulation in *Spartina alterniflora* Loisel. *Journal of Experimental Botany*, 42, 1525 – 1532.
- Cavalieri AJ (1983). Proline and glycine betaine accumulation by *Spartina alterniflora* Loisel in response to NaCl and nitrogen in a controlled environment. *Oecologia*, 57, 20 – 24.
- Chen ZY (陈中义), Li B (李博), Chen JK (陈家宽) (2005). 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 Yangtze University* (Natural Science Edition) (长江大学学报(自然科学版)), 2(2), 6 – 9. (in Chinese with English abstract)
- Chung CH, Zhuo RZ, Xu GW (2004). Creation of *Spartina* plantations for reclaiming Dongtai, China, tidal flats and offshore sands. *Ecological Engineering*, 23, 135 – 150.
- Daehler CC, Strong DR (1996). Status, prediction and prevention of introduced cordgrass *Spartina* spp. invasions in Pacific estuaries, USA. *Biological Conservation*, 78, 51 – 58.
- Deng ZF (邓自发), An SQ (安树青), Zhi YB (智颖飙), Zhou CF (周长芳), Chen L (陈琳), Zhao CJ (赵聪蛟), Fang SB (方淑波), Li HL (李红丽) (2006). Preliminary studies on invasive model and outbreak mechanism of exotic species, *Spartina alterniflora* Loisel. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 26, 2678 – 2686. (in Chinese with English abstract)
- El-Haddad ESH, Noaman MM (2001). Leaching requirement and salinity threshold for the yield and agronomic characteristics of halophytes under salt stress. *Journal of Arid Environments*, 49, 865 – 874.
- Flowers TJ, Troke PF, Yeo AR (1977). The mechanism of salt tolerance in halophytes. *Annual Review of Plant Physiology*, 28, 89 – 121.
- Hester MW, Mendelssohn IA, McKee KL (2001). Species and population variation to salinity stress in *Panicum hemitomon*, *Spartina patens*, and *Spartina alterniflora*: morphological and physiological constraints. *Environmental and Experimental Botany*, 46, 277 – 297.
- Hester MW, McKee KL, Burdick DM, Koch MS, Flynn KM, Patterson S, Mendelssohn IA (1994). Clonal integration in *Spartina patens* across a nitrogen and salinity gradient. *Canadian Journal of Botany*, 72, 767 – 770.
- Jiang XM (江香梅), Huang MR (黄敏仁), Wang MX (王明麻) (2001). A review on salt and drought resistance gene engineering in plants. *Journal of Nanjing Forestry University* (Natural Science Edition) (南京林业大学学报(自然科学版)), 25,

- 57–62. (in Chinese with English abstract)
- Lewis MA, Weber DE (2002). Effects of substrate salinity on early seedling survival and growth of *Scirpus robustus* Pursh and *Spartina alterniflora* Loisel. *Ecotoxicology*, 11, 19–26.
- Linthurst RA, Seneca ED (1980). The effects of standing water and drainage potential on the *Spartina alterniflora*-substrate complex in a North Carolina salt marsh. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 11, 41–52.
- Liu YX (刘永学), Li MC (李满春), Zhang RS (张忍顺) (2004). Approach on the dynamic change and influence factors of *Spartina alterniflora* Loisel salt-marsh along the coast of the Jiangsu Province. *Wetland Science* (湿地科学), 2(2), 116–121. (in Chinese with English abstract)
- Nieva FJJ, Castellanos EM, Figueroa ME, Gil F (1999). Gas exchange and chlorophyll fluorescence of C₃ and C₄ saltmarsh species. *Photosynthetica*, 36, 397–406.
- Nieva FJJ, Castillo JM, Luque CJ, Figueroa ME (2003). Ecophysiology of tidal and non-tidal populations of the invading cordgrass *Spartina densiflora*: seasonal and diurnal patterns in a Mediterranean climate. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 57, 919–928.
- Portnoy JW, Valiela I (1997). Short-term effects of salinity reduction and drainage on salt-marsh biogeochemical cycling and *Spartina* (cordgrass) production. *Estuaries*, 20, 569–578.
- Seliskar DM, Gallagher JL, Burdick DM, Mutz LA (2002). The regulation of ecosystem functions by ecotypic variation in the dominant plant: a *Spartina alterniflora* salt-marsh case study. *Journal of Ecology*, 90, 1–11.
- Shumway SW, Bertness MD (1992). Salt stress limitation of seedling recruitment in a salt marsh plant community. *Oecologia*, 92, 490–497.
- Smart RM, Barko JW (1980). Nitrogen nutrition and salinity tolerance of *Distichlis spicata* and *Spartina alterniflora*. *Ecology*, 61, 630–638.
- Smekens MJ, van Tienderen PH (2001). Genetic variation and plasticity of *Plantago coronopus* under saline conditions. *Acta Oecologia*, 22, 187–200.
- van Zandt PA, Tobler MA, Mouton E, Hasenstein KH, Mopper S (2003). Positive and negative consequences of salinity stress for the growth and reproduction of the clonal plant, *Iris hexagona*. *Journal of Ecology*, 91, 837–846.
- Wang Q (王卿), An SQ (安树青), Ma ZJ (马志军), Zhao B (赵斌), Chen JK (陈家宽), Li B (李博) (2006). Invasive *Spartina alterniflora*: biology, ecology and management. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), 44, 559–588. (in Chinese with English abstract)
- Xiao Q (肖强), Zheng HL (郑海雷), Chen Y (陈瑶), Huang WB (黄伟滨), Zhu Z (朱珠) (2005). Effects of salinity on the growth and proline, soluble sugar and protein contents of *Spartina alterniflora*. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 24, 373–376. (in Chinese with English abstract)
- Yu HW (于海武), Li Y (李莹) (2004). Research progress on salt tolerance of plant. *Journal of Beihua University* (Natural Science Edition) (北华大学学报(自然科学版)), 5, 257–263. (in Chinese with English abstract)

责任编辑:姜联合 王 薇