生态环境学报 2021, 30(6): 1183-1191 http://www.jeesci.com
Ecology and Environmental Sciences E-mail: editor@jeesci.com

# 高程对盐沼湿地互花米草生长与扩散的影响

闫振宁[1,2]，梅宝玲[1*]，张桂萍[3]，韩广轩[2]，谢宝华[2*]，
张树岩[4]，周英锋[4]，刘展航[2,5]

1. 内蒙古大学生态与环境学院，内蒙古 呼和浩特 010021；
2. 中国科学院烟台海岸带研究所/中国科学院海岸带环境过程与生态修复重点实验室，山东 烟台 264003；
3. 山东新汇建设集团有限公司，山东 东营 257500；4. 山东省黄河三角洲国家级自然保护区管理委员会，山东 东营 257500；
5. 鲁东大学生命科学学院，山东 烟台 264000

**摘要：**外来物种互花米草（*Spartina alterniflora*）入侵中国后，对潮间带滨海湿地的生态环境危害巨大，对河口湿地生态、景观、经济等方面均有不同程度影响，研究其入侵机制对有效防治互花米草是不可或缺的。黄河三角洲是中国北方受互花米草侵害最严重的地区之一。该研究在黄河三角洲潮间带开展互花米草移栽试验，2019 年 6 月，在由海向陆方向上，把互花米草实生苗（种子萌发苗）与克隆苗（根茎萌发苗）移栽至高程范围为 65.5—114.7 cm 的不同地点，定期调查移栽点互花米草生长状况，同时进行潮汐与土壤性质监测，揭示潮间带不同高程对互花米草幼苗生长与扩散的影响，确定互花米草存活的高程阈值。结果表明：（1）随着高程升高，黄河三角洲潮间带的潮汐淹水时长和淹水深度有显著差异；（2）在黄河三角洲，影响互花米草生长与繁殖的主要环境因素为高程和潮汐共同作用的平均淹水时间、平均淹水深度和土壤盐度；（3）总体而言，互花米草实生苗与克隆苗的生长状况随高程升高而变差，实生苗可在盐地碱蓬分布区存活，克隆苗可在高程更高的芦苇和柽柳分布区存活；（4）在由海向陆方向上，短期内互花米草可快速扩散至盐地碱蓬分布区，经过长期适应后，互花米草可能扩散至芦苇分布区甚至柽柳分布区。因此，中国北方互花米草防控刻不容缓，首先应有效控制互花米草种子的有性繁殖，限制或阻止其通过种子进行远距离扩散，其次，应加快互花米草控制步伐，否则，经过长期适应之后，互花米草很可能继续向陆地方向扩张，与本土植被芦苇和柽柳产生直接竞争，扩大其对潮间带生态系统的威胁。

**关键词：**互花米草；黄河三角洲；潮间带；有性繁殖；无性繁殖
**DOI:** 10.16258/j.cnki.1674-5906.2021.06.009
**中图分类号：**Q948; X17 **文献标志码：**A **文章编号：**1674-5906（2021）06-1183-09

**引用格式：**闫振宁, 梅宝玲, 张桂萍, 韩广轩, 谢宝华, 张树岩, 周英锋, 刘展航, 2021. 高程对盐沼湿地互花米草生长与扩散的影响[J]. 生态环境学报, 30(6): 1183-1191.
YAN Zhenning, MEI Baoling, ZHANG Guiping, HAN Guangxuan, XIE Baohua, ZHANG Shuyan, ZHOU Yingfeng, LIU Zhanhang, 2021. Effects of elevation on the invasion and expansion of *Spartina alterniflora* in a salt marsh [J]. Ecology and Environmental Sciences, 30(6): 1183-1191.

生物入侵是当今公认最棘手的三大环境问题之一，在入侵过程中会导致生态损失与经济损失，中国每年因生物入侵造成的经济损失超 2 000 亿元（Pimentel et al.，2001；李大林，2014）。外来植物入侵是生物入侵的重要组成部分，已成为最严重的生态环境问题之一，对生态系统稳定性及其功能产生了严重影响（Ormerod et al.，2000；Kueffer，2017）。

互花米草（*Spartina alterniflora*）原产于美洲大西洋沿岸，属于禾本科米草属，在海岸、河口等广阔滩涂具有高度的生态适应性，是海岸带低位盐沼的优势植物，具有有性繁殖与无性繁殖两种极强的繁殖方式，入侵能力极强（Xie et al.，2019）。互花米草于 1979 年 12 月从美国引入中国（徐国万等，1989），凭借其强大的繁殖和适应能力，与本地物种海三棱藨草（*Scirpus mariqueter*）和盐地碱蓬（*Suaeda salsa*）等形成了强烈的竞争，也对南方红树林的生长造成威胁（陈中义等，2004；陈权等，2015），改变了滨海湿地底栖动物的群落结构（冯建祥等，2018）。

影响互花米草生长扩散的原因多样。高程、潮

**基金项目：**国家自然科学基金项目（U1906223）；美丽中国生态文明建设科技工程专项（XDA23050202）；中国科学院科技服务网络计划项目（KFJ-STS-ZDTP-023）；山东省林业科技创新项目（LYCX07-2018-39）
**作者简介：**闫振宁（1994 年生），男，硕士研究生，研究方向为湿地生态学。E-mail: 404052051@qq.com
*通信作者：梅宝玲，副教授，研究方向为大气环境。E-mail: ndblmei@imu.edu.cn
谢宝华，副研究员，研究方向为湿地生态学。E-mail: bhxie@yic.ac.cn
**收稿日期：**2021-01-02
(C)1994-2021 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

汐水位落差、持续淹水时间等多种因素均会影响互花米草的生长繁殖，互花米草地上生物量随高程升高在由海向陆方向上呈现出先增后减的抛物线变化模式（Morris et al.，2002；Zhang et al.，2004；Li et al.，2018）。高程在受外界环境频繁干扰的潮间带是一个制约性的环境因子，在较大尺度上甚至决定了盐沼植物的成带分布（Van Wesenbeeck et al.，2008）。高程与潮汐共同作用，则会导致潮间带土壤盐度（或以电导率指示）、土壤水分和温度等因子的变化，而土壤盐度、含水量、温度等因子是影响盐沼植物生长、繁殖和分布的重要环境因子（孙书存等，2001）。还有研究认为，过度淹水造成的土壤缺氧会限制互花米草在沿海方向的生长极限，淹水缺失造成的过度蒸腾和盐度增加则会限制其沿陆地方向的生长极限（Wijte et al.，1996；Morris et al.，2002），因此高程与潮汐的共同作用可能是决定互花米草的扩散范围的关键因素。同样，潮沟也影响着互花米草在潮间带的扩张，潮沟边缘缓坡的较低高程增加了潮汐的淹没时间，互花米草占领之后则导致潮水很难越过，进而给本地物种带来消极影响（Allen，2000；张华兵等，2020）。在相关的互花米草的控制实验中，淹水高度、淹水频率等水淹指标与互花米草生长也表现出良好的相关性（袁连奇等，2010；陈正勇等，2011）。在多种影响因素的交错中，梳理并筛选出影响互花米草生长扩散最重要的环境因素显得尤为重要。

现代黄河三角洲位于山东东营市，1989 年互花米草被引种至孤东采油区黄河北侧的五号桩附近，截止至 2018 年黄河三角洲互花米草总面积为 4 005.89 $hm^2$（Ren et al.，2019），近 10 年的年均扩张速率高达 25%。本研究在黄河三角洲潮汐湿地设置了互花米草移栽实验，探究互花米草克隆苗与实生苗在盐沼不同高程生态位的生长特征及其主要影响因素，并结合约束性排序中的冗余分析技术，进一步探究了潮间带环境因子与互花米草生长特征之间的关系，为揭示互花米草扩散机制、预测互花米草扩散动态和制定有针对性的防范控制办法提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

本试验区域位于黄河入海口南侧潮间带（37°44′0″N，119°13′30″E），该地区属暖温带半湿润大陆性季风气候，年平均气温为 12.1 ℃，年均降水量为 555—640 mm，年平均蒸发量为 1 900—2 400 mm。该区域潮汐类型为不规则半日潮，潮流与海岸线持平。潮间带地势由海向陆缓慢升高，植物分区明显，优势物种由海到陆方向依次为互花米草、盐地碱蓬、芦苇（*Phragmites australis*）、柽柳（*Tamarix chinensis*）。

### 1.2 样地设置

2019 年 6 月，在黄河入海口南侧潮间带设置一条由海向陆方向的移栽样线，样线上包括对照点和 6 个移栽样点（图 1）。对照点（CK）位于 2 年生互花米草丛中；移栽点 1（Transplanting site1，以下简称 TP1）位于无植物的光滩；移栽点 2（以下简称 TP2）位于光滩与盐地碱蓬种群交界处；移栽点 3（以下简称 TP3）位于盐地碱蓬种群中部；移栽点 4（以下简称 TP4）位于盐地碱蓬与芦苇共存区；移栽点 5（以下简称 TP5）位于芦苇种群中部；移栽点 6（以下简称 TP6）位于柽柳种群中部。2019 年 10 月，用高程测量仪（千寻星矩 SR1）测量移栽样点的高程，移栽点高程和相互距离见图 2。

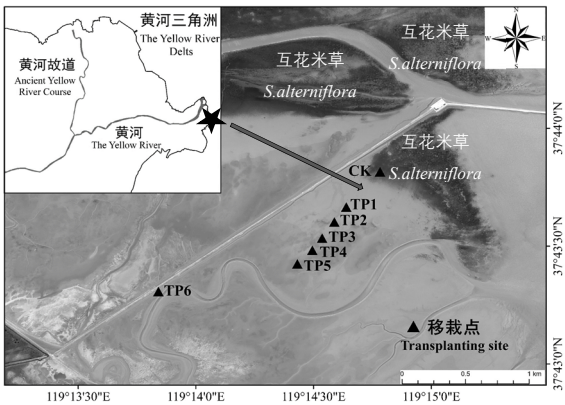



图 1 研究区域

Fig. 1 Map of the study area

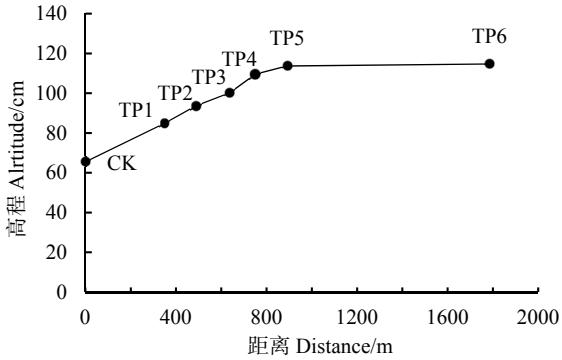



图 2 各移栽点（TP1—TP6）的高程及移栽点与对照点（CK）之间的距离

Fig. 2 Elevation of each transplanting site (TP) and the distance between transplanting sites and control site (CK)

对照点有互花米草根茎萌发的克隆苗和种子萌发的实生苗，2019 年 6 月中旬，克隆苗密度为 (234.73±7.33) plant·$m^{-2}$，株高为 (29.09±0.67) cm，实生苗密度为 (172.18±0.2) plant·$m^{-2}$，株高为

(C)1994-2021 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

(4.08±0.12) cm。2019 年 6 月 16 日在对照点挖取长势健康、株高一致的克隆苗和实生苗，移栽至各移栽点。挖取植株时，先把直径 31 cm、高 15 cm 的 PVC 管插入土中，然后把 PVC 管连同管内的泥土和植被一起挖出，运送至移栽点，植物连同泥土被放置于各移栽点已挖好的大小合适的坑中，每个移栽点的克隆苗和实生苗均有 4 个重复。

### 1.3 植物特征监测

2019 年 6 月—2019 年 10 月，每个月调查一次互花米草克隆苗生长状况，记录其密度、株高、基径、叶长、叶宽的变化动态。在每个小区选取生长状况大致相同的 3 株克隆苗，底部用细铁丝圈住用以标记，每次测量相同植株，使用游标卡尺测量基径、叶长、叶宽，其中叶长、叶宽固定测量从地面往上第 3 片完全展开的叶子，在生长季末期调查互花米草结穗率（结穗株数/总株数）和穗密度。基径、叶长、叶宽每个重复每次仅调查标记的 3 株；密度、株高、结穗率、穗密度则调查所有植株。

互花米草实生苗适应性差，在多数移栽点迅速死亡，因此只监测其株高与密度。

2019 年 6 月移栽克隆苗后，9 月份互花米草扩散至样方外面，用 2019 年 8 月和 2020 年 8 月的互花米草株数（$N_1$ 和 $N_2$），计算互花米草种群增长率 $R$（$R=N_2/N_1-1$）。

### 1.4 环境参数监测

#### 1.4.1 潮汐监测

潮汐监测包括淹水时长、平均淹水深度、淹水频率、最大淹水深度等。为了与植被调查保持一致，淹水时长、平均淹水深度、淹水频率、最大淹水深度均为相邻两次植被调查期间的数据：淹水时长指相邻两次植被调查期间的淹水总时长，平均淹水深度和最大淹水深度为相邻两次植被调查日期内淹水深度的平均值与最大值，淹水频率为相邻两次植被调查期间的有淹水天数除以该期间的总天数。试验期间，共调查植被 6 次。在 CK、TP2、TP5 处设置潮汐水位观测装置：在固定于土壤中的铁管上安装防水相机，镜头正对于一个塔尺，每隔 10 分钟相机自动拍摄一次塔尺刻度并保存照片，从照片可判读淹水深度。另外在低潮滩多年生互花米草群落安装一台水位计（美国 Campbell CRS456），每 10 分钟记录一次潮位数据，可得到淹水时长、平均淹水深度、淹水频率、最大淹水深度。通过水位计位置与 CK—TP6 各点的高程差值，计算得出 CK—TP6 点位的淹水深度。将 CK、TP2、TP5 处实际淹水深度与计算淹水深度作差，计算 3 个点位的差异系数，再将 TP1、TP3、TP4、TP6 点位的计算淹水深度加差异系数得到实际淹水深度。

#### 1.4.2 土壤性质监测

在每次调查植物时，用美国 Spectrum 2265FS 型土壤原位电导率仪测量 10 cm 深土层的电导率与温度。

### 1.5 数据处理

用统计软件（IBM SPSS Statistics 19）对实验数据进行统计分析，采用单因子方差分析（One-way ANOVA）中的最小显著差异（LSD）对移栽后互花米草实生苗、克隆苗的密度、株高及移栽克隆苗中固定植株的基径、叶长、叶宽进行差异显著性检验（显著性水平 $P<0.05$），用皮尔逊（Pearson）相关分析确定各指标间相关性。利用国际标准通用软件 CANOCO4.5 分析环境因子与互花米草生长特征的相关关系，并使用该软件制作冗余分析关系图。利用蒙特卡洛置换检验（Monte-Carlo permutation test）定量评价 7 个水盐因子对互花米草生态特征变化的独立解释量。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同高程处环境因子的差异

从 CK—TP1，滩涂高程持续上升，范围为 65.5—114.7 cm，TP5 与 TP6 虽然相距近 900 m，但其高程基本相同，TP1—TP6 各移栽点与 CK 间的直线距离从 349.3 m 逐渐增至 1 785.2 m（图 2）。

试验区滩涂环境因子随高程的升高存在明显的差异（表 1）。表 1 中数据为 5 个时间段数值的平均值和相应标准偏差。

随着高程不断增加，平均淹水深度显著减小，且各处理之间有显著差异（$P<0.05$，表 1）。淹水频率、淹水时长、最大淹水深度随高程增加而降低。随着高程增加，地面淹水时间越来越短，10 cm 土层温度呈现逐渐上升趋势，但只有 TP6 显著高于 CK、TP1 和 TP2（$P<0.05$），其他移栽点之间的温度差异不显著。虽然对照区至 TP6 横跨 1 785.2 m，相对高程也增加了 49.2 cm，但是各点的 10 cm 土层电导率差异非常小。

### 2.2 不同高程处互花米草的生长特征

互花米草实生苗是种子萌发的幼苗，环境适应性较弱，成长过程中会有大量实生苗死亡。移栽之后，调查了 TP1—TP6 各移栽点实生苗的密度与株高的季节变化动态。如图 3a 所示，TP3、TP5 和 TP6 3 个点的实生苗在 6 月底第 2 次调查时均全部死亡，TP4 的实生苗密度逐渐降低，在 9 月中旬的第 3 次调查时全部死亡。CK、TP1 和 TP2 的实生苗存活于整个生长季，移栽后 TP1 和 TP2 的实生苗密度迅速下降，从 8 月开始又再度增加，TP1 实生苗密度快速增加，TP2 实生苗密度略有增加趋势，生长季末

(C)1994-2021 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

表 1 不同移栽点的环境因子

Table 1 Environment factors at different transplanting site

| 移栽点 Transplanting site | 植被 Vegetation | 平均淹水深度 Average depth of flooding/(cm·d$^{-1}$) | 淹水频率 Foodding frequency/% | 淹水时长 Duration of flooding/h | 最大淹水深度 Maximum depth of flooding/cm | 电导率# Conductivity/(ms·cm$^{-1}$) | 温度# Temperature/℃ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| CK | 互花米草 *S. alterniflora* | 14.56±0.001a | 100 | 270.53±15.8a | 132.83 | 10.03±0.4a | 25.27±1b |
| TP1 | 光滩 Bare flat | 7.80±0.001b | 94 | 160.08±12.2b | 112.43 | 10.00±0.4a | 24.85±1.1b |
| TP2 | 光滩+盐地碱蓬 Bare flat+*S. salsa* | 5.64±0.001c | 89 | 128.22±9.9c | 102.63 | 11.22±0.4a | 25.66±1.1b |
| TP3 | 盐地碱蓬 *S. salsa* | 4.27±0.001d | 85 | 107.92±8.2c | 95.13 | 10.82±0.4a | 26.68±1ab |
| TP4 | 盐地碱蓬+芦苇 *S. salsa*+*P. australis* | 2.78±0.001e | 78 | 81.00±6.1d | 84.83 | 11.29±0.4a | 26.54±1.1ab |
| TP5 | 芦苇 *P. australis* | 1.78±0.001f | 67 | 59.81±4.3de | 75.63 | 10.32±0.5a | 28.06±1.1ab |
| TP6 | 柽柳 *T. chinensis* | 1.19±0.149g | 67 | 43.61±3.2e | 68.32 | 10.57±0.5a | 29.19±1.1a |

均值±标准偏差；表中同一列数据标注不同小写字母表示相互之间存在显著差异（$P$<0.05）；#电导率和温度均为 10 cm 土层测量值

Means±SD; The data in the same column marked with different letters were significantly different ($P$<0.05); # Conductivity and temperature were measured in 10 cm soil layer

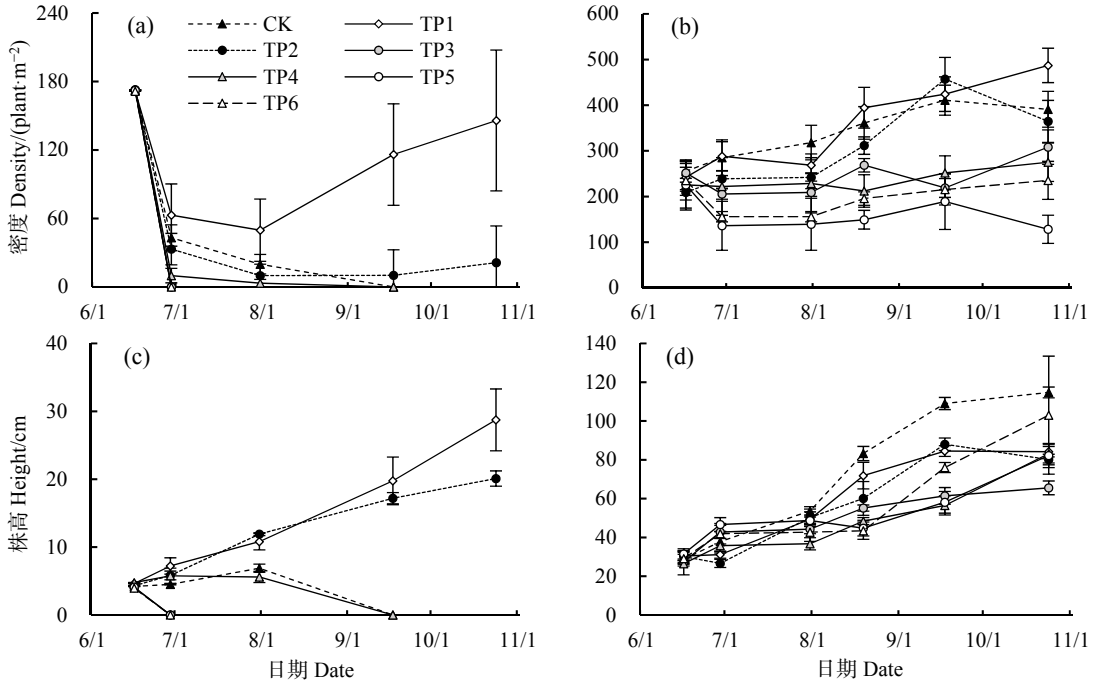



图 3 不同高程处互花米草实生苗密度（a）与株高（c）、克隆苗密度（b）与株高（d）

Fig. 3 Density (a) and plant height (c) of seedlings, and density (b) and plant height (d) of clonal ramets of *S. alterniflora* at different elevations

期 TP1 的实生苗密度是 TP2 的 6.9 倍。虽然 TP1 和 TP2 实生苗的密度差别很大，但其株高差异不大，生长季末期，TP1 实生苗平均高度为 28.7 cm，是 TP2 的 1.4 倍（图 3c）。

与实生苗相比，根茎萌发的克隆苗具有更强的生命力，各移栽点的克隆苗均大部分存活至生长季结束（图 3b）。不同高程处克隆苗密度变化形式不同，但生长季结束时，各点互花米草密度均超过 128 plant·m$^{-2}$，其中高程最高的 TP5 和 TP6 的克隆苗密度最小，除 TP5 外，其他各点的克隆苗小区中，生长季末期互花米草密度均高于移栽时，TP1 密度最大，比移栽时增加了一倍。从（图 3d）可以看出，存活下来的克隆苗长势良好，株高持续增加，但各移栽点的克隆苗株高均小于对照点，生长季末期 TP6 的克隆苗小区内互花米草的株高为 CK 的 89.8%，其他移栽点互花米草的株高为 CK 的 57.1%—73.4%。

生长旺盛期（7 月末），不同高程处互花米草的叶宽基本相同，基径有随高程增加而逐渐增大的趋势，叶长随高程的增加呈先减小后增大（图 4）。

### 2.3 不同高程处互花米草的繁殖能力

TP1 和 TP2 的实生苗虽然存活了下来，但生长季末期时平均株高小于 30 cm，没有结穗。2019 年生长季末调查了不同高程处克隆苗小区互花米草的结穗率（结穗率=结穗株数/总株数）和穗密度（即单位面积内穗的数量）。CK 和 TP4 互花米草的结穗率最低，且二者数值接近，分别为 35%和 27%，其余移栽点互花米草结穗率很接近，在 50%—56%之

(C)1994-2021 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

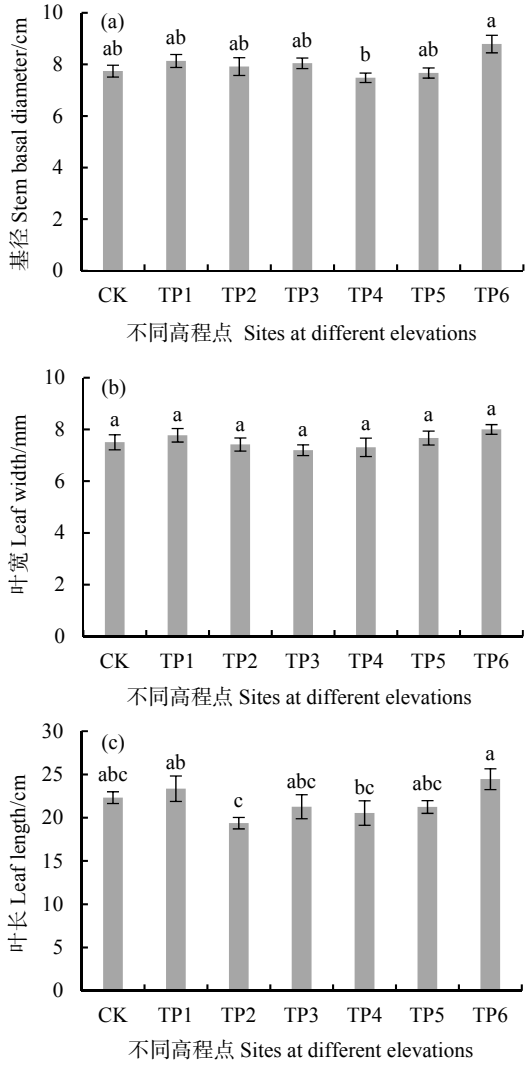



图 4 生长季末期互花米草克隆分株的基径（a）、叶宽（b）和叶长（c）

Fig. 4 Stem basal diameter (a), leaf width (b) and leaf length (c) of clonal ramets of *S. alterniflora* at the end of growing season

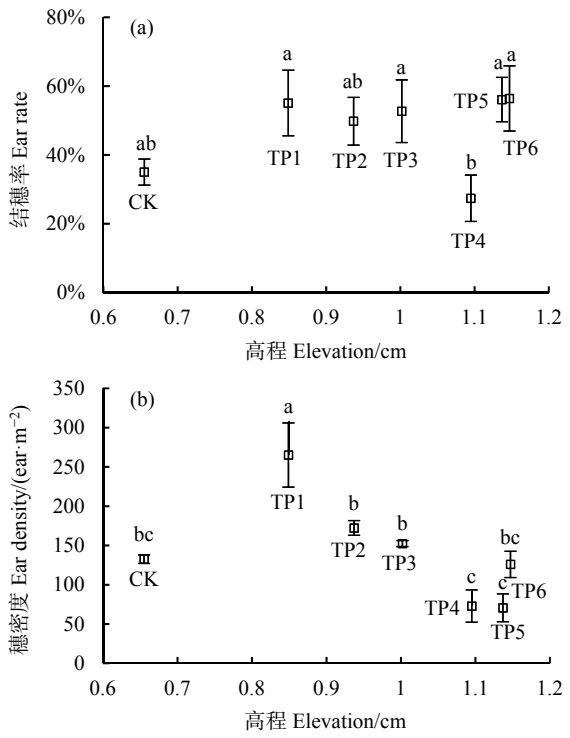



图 5 不同高程处互花米草结穗率（a）和穗密度（b）

Fig. 5 Ear rate (a) and ear density (b) of *S. alterniflora* at different elevations

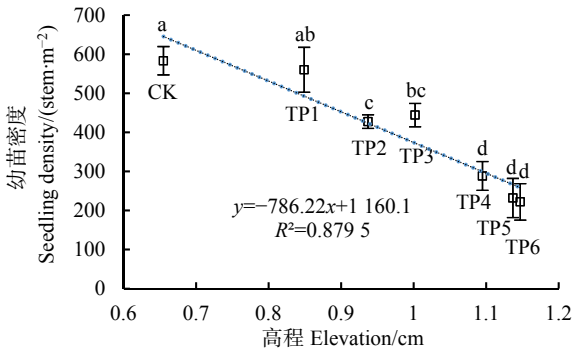



图 6 2020 年互花米草幼苗密度

Fig. 6 Seedling density of *S. alterniflora* in 2020

间，TP4 结穗率显著低于 TP1、TP3、TP5 和 TP6，其他处理间结穗率的差异没有通过显著性检验（图 5a）。CK 和 TP6 的互花米草穗密度为中等水平，TP1 的穗密度最大，随着高程的增加，TP1—TP5 5 个移栽点的穗密度直线下降（图 5b），这说明，随着高程增加，互花米草种子产量将快速下降。另外，各移栽点饱满种子的千粒重差别不大，范围为 2.768—3.189 g，是 3 年生克隆苗种子千粒重的 75%—87%，由于千粒重小于多年生互花米草，这些种子的萌发能力也很有可能小于多年生互花米草。

2010 年 5 月中旬，调查了不同高程处克隆苗小区内互花米草克隆苗密度（图 6），这些幼苗密度可以表征互花米草无性繁殖能力。总体而言，随着高程增加，互花米草幼苗密度持续下降，从 CK 的 588.3 plant·m$^{-2}$ 降至 TP6 的 222.0 plant·m$^{-2}$，其中 TP2—TP6 的密度均显著小于 CK。这些结果表明，互花米草无性繁殖能力随高程增加而显著下降。

图 7 为各移栽点的互花米草种群增长率，由于 CK 处互花米草在 2020 年 7 月遭到破坏，未计算 CK 的种群增长率。互花米草种群增长率随高程增加而持续下降，只有 TP1 和 TP2 的种群增长率大于 0，说明这两处互花米草成功扩散，TP3—TP5 的互花米草虽然在第 2 年继续存活，但其种群增长率小于 0，后期能否继续存活有待继续观察，在高程最高的 TP6，2020 年 8 月时互花米草已全部死亡，种群增长率为−100%。

## 2.4 环境因子与互花米草生长特征的冗余分析

对互花米草克隆苗生长特征与环境因子进行 RDA 分析。互花米草克隆苗生长特征在第Ⅰ轴、第Ⅱ轴的解释量分别为 72.4%和 2%，累计解释互花米

(C)1994-2021 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

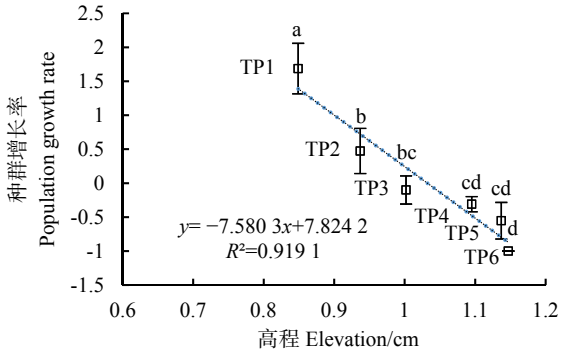



图 7 不同高程处互花米草种群增长率

Fig. 7 Population growth rate of *S.alterniflora* at different elevations

草克隆苗生态特征信息量为 74.4%，由此可知前两轴能够很好反映互花米草克隆苗生态特征与环境因子的关系，并且主要是由第Ⅰ轴决定。

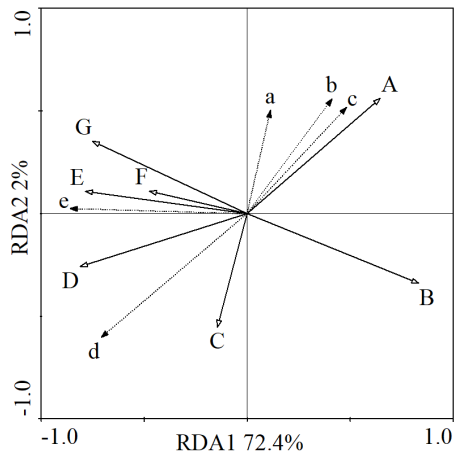
环境因子与每个排序轴的相关系数见表 2。7 个环境因子中，高程与第Ⅰ轴相关系数最大，达 0.720，淹水时长、淹水频率、平均淹水深度均与其呈负相关关系，相关系数为 0.809，说明第Ⅰ轴反映了潮汐变化导致的影响；温度与第Ⅱ轴的相关系数最大，为 0.457，说明了第Ⅱ轴是以土壤温度为主带来的影响。

表 2 环境因子与排序轴的相关关系

Table 2 Correlation of environmental factors with the axes

| 环境因子 Environmental factors | 第Ⅰ轴 Axis Ⅰ | 第Ⅱ轴 Axis Ⅱ |
|---|---|---|
| 高程 Elevation | 0.720 | −0.276 |
| 平均淹水深度 Average depth of flooding | −0.678 | 0.088 |
| 最大淹水深度 Maximum depth of flooding | −0.410 | 0.089 |
| 淹水时长 Total duration of flooding | −0.699 | −0.209 |
| 淹水频率 The flood frequency | −0.649 | 0. 287 |
| 温度 Temperature | 0.559 | 0.457 |
| 电导率 Conductivity | −0.125 | −0.450 |

进一步得到互花米草克隆苗生长特征与环境因子的二维排序图（图 8）。在排序图中，互花米草克隆苗生长特征指标用实心三角形连线表示，环境因子用空心三角形连线表示。连线的长短表示互花米草克隆苗生长特征与环境因子关系的大小，连线越长相关性越大，反之则越小；箭头与排序轴的夹角表示相关性的大小，夹角越小，相关性越大。从图 8 可以看出：互花米草克隆苗密度与平均淹水深度、淹水时长、淹水频率呈正相关关系，其中与平均淹水深度相关性最大，与高程、温度呈负相关关系；互花米草克隆苗株高与淹水时长、电导率、平均淹水深度呈正相关关系，其中与淹水时长相关性最大，与温度呈负相关关系；基径、叶长、叶宽则与温度呈正相关关系。




A 温度 Temperature；B 高程 Elevation；C 电导率 Conductivity；D 淹水时长 Total duration of flooding；E 平均淹水深度 Average depth of flooding；F 最大淹水深度 Maximum depth of flooding；G 淹水频率 The flood frequency；a 叶长 Leaf length；b 叶宽 Leaf width；c 基径 Stem basal diameter；d 株高 Height；e 密度 Density

图 8 互花米草克隆苗植物特征与环境因子关系的冗余分析排序图

Fig. 8 Biplot of the two axes of RDA(redundancy analysis) for environmental factor with growth characteristics of clonal ramets of *S. alterniflora*

对 7 个环境因子进行蒙特卡洛检验，得到环境因子变量的重要性排序，结果如表 3 所示。环境因子对互花米草克隆苗影响的重要性由大到小依次为高程、淹水时长、平均淹水深度、淹水频率、温度、最大淹水深度、电导率。其中高程、淹水时长、平均淹水深度、淹水频率、温度均对互花米草克隆苗生长特征的影响极显著（$P$=0.002<0.01），但仅高程的解释量占所有环境因子解释量的比例超过 50%。

表 3 环境因子变量解释的重要性排序和显著性检验结果

Table 3 Importance and signification level of environmental factors

| 环境因子 Environmental factors | 重要性排序 Importance rank | 环境因子所占解释量 Variance explains of Environmental factors | $F$ | $P$ |
|---|---|---|---|---|
| 高程 Elevation | 1 | 50.4 | 33.593 | 0.002 |
| 淹水时长 Total duration of flooding | 2 | 47.5 | 29.893 | 0.002 |
| 平均淹水深度 Average depth of flooding | 3 | 44.6 | 26.555 | 0.002 |
| 淹水频率 The flood frequency | 4 | 41.0 | 22.950 | 0.002 |
| 温度 Temperature | 5 | 30.8 | 14.715 | 0.002 |
| 最大淹水深度 Maximum depth of flooding | 6 | 16.3 | 6.438 | 0.020 |
| 电导率 Conductivity | 7 | 2.10 | 0.696 | 0.412 |

(C)1994-2021 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

## 3 讨论

### 3.1 潮滩不同高程处的环境差异及其对互花米草的影响

高程基本决定了潮汐影响的强弱，一般来讲，高程越高，受潮汐影响越小，本研究的相关性分析表明，高程与潮汐变化数据（平均淹水深度、淹水时间、淹水频率、最大淹水深度）有良好的线性关系，不同高潮处的淹水时长有显著差异（$P<0.05$）。互花米草具有发达的通气组织，可以提高根系周围土壤的溶氧度，因此根系可以进行正常呼吸并吸收养分，能在潮汐浸淹的低潮区生存（Bertness，1991）。然而，互花米草的入侵和扩散仍受到潮汐淹水状况的显著制约，本研究发现，最大淹水深度和淹水频率是影响不同高程处互花米草克隆苗密度的最重要的环境因子，在上海崇明东滩的研究也发现，淹水时间和淹水深度较低的区域，互花米草的入侵力更强，存活率更高（赵志远等，2018）。另外，潮汐水动力会直接对繁殖体与幼苗产生作用力而导致幼苗衰竭，因此，潮汐水动力和潮水频率是预测盐沼植被分布必须考虑的物理扰动因素（Hu et al.，2015）。

李伟等（2018）研究发现，互花米草存活率随着淹水盐度的增加呈下降趋势，其株高和生物量都随盐度的增加呈先增后减的趋势，其生长的最适盐度为10‰，存活的耐盐阈值为43‰。也有研究发现，淹水盐度在0—35‰之间时，互花米草存活率没有显著差异，但淹水盐度升高会抑制互花米草克隆苗密度、株高和地上生物量（Xue et al.，2018）。本研究中，随着高程增加，土壤电导率变化不显著，但土壤温度呈现增加趋势，且土壤温度是影响不同高程处互花米草密度的重要环境因子。在纬度梯度上，温度是影响互花米草密度、株高、节长和生物量等性状的最主要因子（赵相健等，2015）。

本研究中，互花米草繁殖能力和种群增长率与高程呈显著负相关关系，但有研究发现互花米草存活率和株高等性状与高程呈正相关关系（刘潞等，2019；朱晓泾等，2019），这可能是因为不同研究区域的高程范围差异很大，对互花米草存活起决定性作用应该是因高程而异的潮汐淹水状况和土壤盐度等因子。

### 3.2 互花米草向陆扩散的高程阈值

适宜的潮水有利于互花米草的有性繁殖与无性繁殖，由于高程升高导致的有限的潮水作用及与本地物种的竞争，高潮滩互花米草种子活性与成体生长受到抑制（祝振昌等，2011），因此，互花米草的向陆扩散很可能存在高程阈值。在互花米草扩散过程中，很难将有性繁殖与无性繁殖剥离开，偶然的长距离扩散对种群快速扩散十分重要（刘会玉等，2015）。本研究中，实生苗存活区的环境条件适宜互花米草实生苗生长，只要潮水运送的种子能在此发芽定植，便可生长繁殖，因此实生苗存活区可被视为互花米草当前扩散区，而在高程更高的高潮滩，虽然目前实生苗无法存活，但克隆苗可以存活，如果经过长期适应后互花米草种子可以在这种高潮滩环境中发芽生长，那么未来互花米草便可扩散至该区域，因此克隆苗存活区可被视为互花米草潜在扩散区。大量的互花米草种子可被潮汐运送至TP6即柽柳分布区，但在2019年春季调查时，TP1—TP6各移栽点均为发现自然萌发的实生苗。TP2位于光滩与盐地碱蓬交界处，移栽于该处的实生苗和克隆苗均存活至生长季末，至次年8月时种群增长率为47%，说明TP2是互花米草适生区，互花米草可以很快扩散至TP2即盐地碱蓬种群边缘，从而与盐地碱蓬产生生态位竞争。TP3的互花米草实生苗于移栽3个月后全部死亡，说明当前互花米草难以扩散至TP3即盐地碱蓬分布区的中间地带。TP5存活的互花米草克隆苗在第2年继续繁殖并存活，TP6存活的互花米草克隆苗在第2年8月时已经死亡，这说明，互花米草种子如果经过长时期的适应后能在TP5萌发存活，互花米草可从盐地碱蓬边缘继续向高潮滩扩散，直至芦苇区域。但是难以扩散至TP6即柽柳区。然而需要注意的是，由于TP3—TP5的互花米草种群增长率均小于0，这些区域目前存活下来的互花米草能否在未来几年继续存活，还有待继续跟踪调查。另外，如果互花米草根茎在特殊情况下被潮水运送至高潮滩，可能会加速互花米草的向陆扩散。

## 4 结论

高程会限制盐沼互花米草的有性繁殖与无性繁殖，对有性繁殖的抑制作用大于无性繁殖。在黄河三角洲，互花米草当前可通过种子的有性繁殖扩散至盐地碱蓬分布区，与盐地碱蓬产生生态位竞争，互花米草的无性繁殖的环境适应能力更强，克隆苗可在高程更高的芦苇分布区存活。因此，中国北方互花米草防控刻不容缓，首先应有效控制互花米草种子的有性繁殖，限制或阻止其通过种子进行远距离扩散，其次，应加快互花米草控制步伐，如果不进行人为控制，当互花米草种子适应了高潮滩环境，互花米草很可能向陆地方向进一步扩张，与本土植被芦苇和柽柳产生直接竞争，扩大其对潮间带生态系统的威胁。

(C)1994-2021 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

## 参考文献：


ALLEN J R L, 2000. Morphodynamics of Holocene salt marshes: a review sketch from the Atlantic and Southern North Sea coasts of Europe [J]. Quaternary Science Reviews, 19(12): 1155-1231.

BERTNESS M D, 1991. Zonation of Spartina Patens and *Spartina alterniflora* in New England Salt Marsh [J]. Ecology, 72(1): 138-148.

HU Z, VAN B J, VAN D W D, et al., 2015. Windows of opportunity for salt marsh vegetation establishment on bare tidal flats: The importance of temporal and spatial variability in hydrodynamic forcing [J]. Journal of Geophysical Research-Biogeosciences, 120(7): 1450-1469.

HUGGETT A J, 2005. The concept and utility of 'ecological thresholds' in biodiversity conservation [J]. Biological Conservation, 124(3): 301-310.

KUEFFER C, 2017. Plant invasions in the Anthropocene [J]. Science, 358(6364): 724-725.

LARSEN S, ALP M, 2015. Ecological thresholds and riparian wetlands:an overview for environmental managers [J]. Limnology, 16(1): 1-9.

LI R X, YU Q, WANG Y W, et al., 2018. The relationship between inundation duration and *Spartina alterniflora* growth along the Jiangsu coast, China [J]. Estuarine Coastal and Shelf Science, 213: 305-313.

MORRIS J T, SUNDARESHWAR P V, NIETCH C T, et al., 2002. Responses of coastal wetlands to rising sea level [J]. Ecology, 83(10): 2869-2877.

ORMEROD S J, WATKINSON A R, 2000. Large-scale ecology and hydrology: an introductory perspective from the editors of the Journal of Applied Ecology [J]. Journal of Applied Ecology, 37(s1): 1-5.

PERRINGS C, WALKER B, 1997. Biodiversity, resilience and the control of ecological-economic systems: The case of fire-driven rangelands [J]. Ecological Economics, 22(1): 73-83.

PIMENTEL D, MCNAIR S, JANECKA J, et al., 2001. Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions [J]. Agriculture Ecosystems & Environment, 84(1): 1-20.

REN G B, WANG J J, WANG A D, et al., 2019. Monitoring the Invasion of Smooth Cordgrass Spartina alterniflora within the Modern Yellow River Delta Using Remote Sensing [J]. Journal of Coastal Research, DOI: 10.2112/SI90-017.1.

VAN WESENBEECK B K, KOPPEL J V D, Peter M J, et al., 2008. Does scale-dependent feedback explain spatial complexity in salt-marsh ecosystems? [J]. Oikos, 117(1): 152-159.

WIJTE A H B M, GALLAGHER J L, 1996. Effect of oxygen availability and salinity on early life history stages of salt marsh plants .1. Different germination strategies of Spartina alterniflora and Phragmites australis (Poaceaei) [J]. American Journal of Botany, 83(10): 1337-1342.

XIE B H, HAN G X, QIAO P Y, et al., 2019. Effects of mechanical and chemical control on invasive Spartina alterniflora in the Yellow River Delta, China [J]. Peerj, 7(8): e7655.

XUE L, LI X Z, ZHANG Q, et al., 2018. Elevated salinity and inundation will facilitate the spread of invasive Spartina alterniflora in the Yangtze River Estuary, China [J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 506: 144-154.

ZHANG R S, SHEN Y M, LU L Y, et al., 2004. Formation of Spartina alterniflora salt marshes on the coast of Jiangsu Province, China [J]. Ecological Engineering, 23(2): 95-105.

陈权, 马克明, 2015. 红树林生物入侵研究概况与趋势[J]. 植物生态学报, 39(3): 283-299.
CHEN Q, MA K M, 2015. Research overview and trend on biological invasion in mangrove forests [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 39(3): 283-299.

陈中义, 李博, 陈家宽, 2004. 米草属植物入侵的生态后果及管理对策[J]. 生物多样性, 12(2): 280-289.
CHEN Z Y, LI B, CHEN J K, 2004. Ecological consequences and management of *Spartina* spp. Invasions in coastal ecosystems [J]. Biodiversity Science, 12(2): 280-289.

陈正勇, 王国祥, 刘金娥, 等, 2011. 淹水调控对互花米草生长的影响[J]. 环境科学研究, 24(9): 1003-1007.
CHEN Z Y, WANG G X, LIU J E, et al., 2011. Effects of Waterlogging Regulation on Growth of *Spartina Alterniflora* [J]. Research of Environmental Sciences, 24(9): 1003-1007.

冯建祥, 黄茜, 陈卉, 等, 2018. 互花米草入侵对盐沼和红树林滨海湿地底栖动物群落的影响[J]. 生态学杂志, 37(3): 943-951.
FENG J X, HUANG Q, CHEN H, et al., 2018. Effects of *Spartina alterniflora* invasion on benthic faunal community in saltmarsh and mangrove wetland [J]. Chinese Journal of Ecology, 37(3): 943-951.

李大林, 2014. 我国每年因外来生物入侵经济损失超两千亿元[J]. 广西质量监督导报 (11): 30.
LI D L, 2014. China loses more than 200 billion yuan due to alien biological invasion every year [J]. Guangxi Quality Supervision Guide Periodical (11): 30.

李伟, 袁琳, 张利权, 等, 2018. 海三棱藨草及互花米草对模拟盐胁迫的响应及其耐盐阈值[J]. 生态学杂志, 37(9): 2596-2602.
LI W, YUAN L, ZHANG L Q, et al., 2018. Responses of *Scirpus mariqueter* and *Spartina alterniflora* to simulated salt stress and salttolerance thresholds [J]. Chinese Journal of Ecology, 37(9): 2596-2602.

刘会玉, 林振山, 齐相贞, 等, 2015. 基于个体的空间显性模型和遥感技术模拟入侵植物扩张机制[J]. 生态学报, 35(23): 7794-7802.
LIU H Y, LIN Z S, QI X Z, et al., 2015. The dispersal mechanism of invasive plants based on a spatially explicit individual-based model and Remote sensing technology: A case study of Spartina alterniflora [J]. Acta Ecologica Sinica, 35(23): 7794-7802.

刘潞, 余夏杨, 唐洪根, 等, 2019. 围垦对条子泥互花米草种群年季扩张特征的影响[J]. 农业资源与环境学报, 36(3): 376-384.
LIU L, YU X Y, TANG H G, et al., 2019. Effect of reclamation on the annual and seasonal characteristics of Spartina alterniflora population in Tiaozini coastal wetland [J]. Journal of Agricultural Resources and Environment, 36(3): 376-384.

孙书存, 蔡永立, 刘红, 2001. 长江口盐沼海三棱藨草在高程梯度上的生物量分配(英文) [J]. 植物学报, 43(2): 178-185.
SUN S C, CAI Y L, LIU H, 2001. Biomass Allocation of *Scirpus mariqueter* Along an Elevational Gradient in a Salt Marsh of the Yangtse River Estuary [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 43(2): 178-185.

唐海萍, 陈姣, 薛海丽, 2015. 生态阈值: 概念、方法与研究展望[J]. 植物生态学报, 39(9): 932-940.
TANG H P, CHEN J, XUE H L, 2015. Ecological thresholds: Concept, methods and research outlooks [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 39(9): 932-940.

徐国万, 卓荣宗, 曹豪, 等, 1989. 互花米草生物量年动态及其与滩涂生境的关系[J]. 植物生态学与地植物学学报, 13(3): 230-235.
XU G W, ZHUO R Z, CAO H, et al., 1989. Annual changes of biomass of *Spartina alterniflora* and the relationships between biomass and tidalland habits [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 13(3): 230-235.

袁连奇, 张利权, 2010. 调控淹水对互花米草生理影响的研究[J]. 海洋与湖沼, 41(2): 175-179.
YUAN L Q, ZHANG L Q, 2010. Effects of Waterlogging on the Physiology of *Spartina Alterniflora* [J]. Oceanologia ET Limnologia Sinica, 41(2): 175-179.

张华兵, 韩爽, 王娟, 等, 2020. 生态恢复视角下海滨湿地景观模拟——


(C)1994-2021 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

以江苏盐城湿地珍禽国家级自然保护区为例[J]. 水生态学杂志, 41(4): 41-47.
ZHANG B H, HAN S, WANG J, et al., 2020. Landscape Simulation of Coastal Wetlands to Support Ecological Restoration: A Case Study of the Jiangsu Yancheng Wetland Rare Birds National Nature Reserve [J]. Journal of Hydroecology, 41(4): 41-47.
赵相健, 赵彩云, 柳晓燕, 等, 2015. 不同纬度地区互花米草生长性状及适应性研究[J]. 生态科学, 34(1): 119-128.
ZHAO X J, ZHAO C Y, LIU X Y, et al., 2015. Growth characteristics and adaptability of *Spartina alterniflora* in different Iatitude areas along China coast [J]. Ecological Science, 34(1): 119-128.
赵志远, 袁琳, 李伟, 等, 2018. 生境异质性及源株密度对互花米草入侵力的影响[J]. 生态学报, 38(18): 6632-6641.
ZHAO Z Y, YUAN L, LI W, et al., 2018. Effects of habitat heterogeneity and ortet density on the invasiveness of *Spartina alterniflora* [J]. Acta Ecologica Sinica, 38(18): 6632-6641.
朱晓泾, 袁琳, 赵志远, 等, 2019. 环境因子对互花米草定居潮滩的影响分析[J]. 华东师范大学学报(自然科学版) (6): 140-152.
ZHU X J, YUAN L, ZHAO Z Y, et al., 2019. The influence of environmental factors on the settlement of *Spartina alterniflora* on tidal flats [J]. Journal of East China Normal University (Natural Science) (6): 140-152.
祝振昌, 张利权, 肖德荣, 2011. 上海崇明东滩互花米草种子产量及其萌发对温度的响应[J]. 生态学报, 31(6): 1574-1581.
ZHU Z C, ZHANG L Q, XIAO D R, 2011. Seed production of *Spartina alterniflora* and its response of germination to temperature at Chongming Dongtan,Shanghai [J]. Acta Ecologica Sinica, 31(6): 1574-1581.

# Effects of Elevation on the Invasion and Expansion of *Spartina alterniflora* in A Salt Marsh

YAN Zhenning[1, 2], MEI Baoling[1*], ZHANG Guiping[3], HAN Guangxuan[2], XIE Baohua[2*], ZHANG Shuyan[4], ZHOU Yingfeng[4], LIU Zhanhang[2, 5]

1. College of ecology and environment, Inner Mongolia University, Hohhot 010021, China;
2. Key Laboratory of Coastal Zone Environmental Processes and Ecological Remediation, CAS/Shandong Provincial Key Laboratory of Coastal Environmental Processes/Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences, Yantai 264003, China;
3. Shandong Xinhui Construction Group Limited Company, Dongying 257500, China;
4. Shandong Yellow River Delta National Nature Reserve Management Committee, Dongying 257500, China;
5. College of Life Sciences, Ludong University, Yantai 264000, China

**Abstract:** *Spartina alterniflora*, an alien species, has invaded and severely harmed the intertidal coast with different effects on the ecology, landscape and economy in China. Therefore, it is urgent to study the invasion mechanism of *S. alterniflora* to effectively control it. Yellow River Delta (YRD) is one of the most affected areas by *S. alterniflora* in North China. In this study, a transplanting experiment of *S. alterniflora* was carried out in the intertidal zone of YRD. In June 2019, the seedlings (seed germinated seedlings) and clonal ramets (rhizome germinated seedlings) of *S. alterniflora* were transplanted to different locations with elevations ranging from 65.5 cm to 114.7 cm. To detect the effect of different elevation on the growth and expansion of *S. alterniflora* seedlings in the intertidal zone and the elevation threshold for *S. alterniflora* survival, regular investigations of the growth status of *S. alterniflora*, tide and soil properties at the transplanting sites were conducted. The results showed that, (1) With the increase of elevation, there were significant differences in the duration and depth of tidal flooding in the intertidal zone of YRD. (2) In YRD, the main factors affecting the growth and reproduction of *S. alterniflora* were the average flooding time, average flooding depth and soil salinity resulting from the combined action of elevation and tide. (3) In general, the growth status of seedlings and clonal ramets of *S. alterniflora* became worse with the increasing elevation, the seedlings could survive in the *Suaeda salsa dominant area*, and clonal ramets could survive in areas dominated by *Phragmites australis* and *Tamarix ramosissima* at higher elevation. And (4) along the direction from sea to land, *S. alterniflora* could rapidly expand to the *Suaeda salsa dominant area* in a short time, and after a long term, *S. alterniflora* might invade to *Phragmites australis* or even *Tamarix ramosima dominant zones*. Therefore, the control of *S. alterniflora* in northern China is urgent. Firstly, the sexual reproduction of *S. alterniflora* seeds should be effectively controlled to limit or prevent its long-distance expansion by the seeds. Secondly, the control pace of *S. alterniflora* should be accelerated. Otherwise, after long-term adaptation, *S. alterniflora* is likely to expand further to the land, leading to direct competition with the native vegetation *Phragmites australis* and *Tamarix ramosissima*, and strengthening its threat to intertidal ecosystems.

**Keywords:** *Spartina alterniflora*; Yellow River Delta; intertidal zone; sexual reproduction; asexual reproduction

(C)1994-2021 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net