

调控淹水对互花米草生理影响的研究*

袁连奇¹ 张利权^{1,2}

(1. 华东师范大学河口海岸国家重点实验室; 2. 城市生态化过程与生态恢复上海市重点实验室 上海 200062)

提要 调控淹水是控制入侵物种互花米草(*Spartina alterniflora*)的物理措施之一。本项实验应用盐度为 8 的淹水,研究了互花米草生长期间的相关生理和生长参数对 0、25、50、75 和 100 cm 梯度淹水胁迫的响应。实验结果表明,互花米草在 25 cm 淹水胁迫下,其株高、叶片中叶绿素 *a* 和叶绿素 *b* 含量均显著高于同期对照组($p < 0.05$);在 50 cm 及以上的淹水胁迫下,互花米草的株高、叶片中叶绿素 *a* 和叶绿素 *b* 含量、可溶性糖含量均显著低于同期对照组($p < 0.05$),生长季末无开花结穗。研究表明,低水位(< 50 cm)淹水胁迫促进了其营养生长,对生殖生长无显著影响($p > 0.05$);而高水位(≥ 50 cm)淹水胁迫能有效地抑制互花米草营养和生殖生长,是控制互花米草扩散的有效水位。

关键词 互花米草, 淹水胁迫, 梯度淹水, 营养生长, 有性生殖

中图分类号 Q945

人类活动对海岸带的作用日趋加剧,对环境造成了极大的影响。其中外来物种的入侵被认为是海滨湿地所面临的五大威胁之一(Mack *et al.*, 2000; Jackson *et al.*, 2001)。互花米草(*Spartina alterniflora*)隶属禾本科米草属,原产于美洲大西洋沿岸,是生长在潮间带的多年生草本植物。自 1995 年上海崇明东滩人工引种互花米草以来,由于其强适应性和扩散能力,该植物逐渐定居并迅速蔓延,已在崇明东滩国家级鸟类自然保护区内形成了大面积的单优势种群落(黄华梅等, 2007)。崇明东滩国家级鸟类自然保护区是国际重要湿地,也是中国滨海湿地生物多样性的关键地区。互花米草的入侵改变了保护区内原以芦苇(*Phragmites australis*)和海三棱藨草(*Scirpus mariqueter*)群落为主的滩涂湿地生态系统的结构与功能,严重威胁了生物多样性保护(Chen *et al.*, 2004; Gan *et al.*, 2006)。治理和控制外来物种互花米草对维护崇明东滩自然保护区生物多样性具有十分重要的意义和必要性。

针对互花米草的强入侵性,国内外正在采取各种方法加以控制,如物理法、化学法、生物防治法和

综合控制法。物理控制主要指物理或机械方法,进行拔除、挖掘、遮盖、水淹、火烧、割除等,从而遏制互花米草生长,限制它的呼吸或光合作用,最终以杀死植株为目的。物理方法与化学法和生物控制方法相比,一般不会造成环境污染,对生物种类的影响也较小,因此一般为首选方法。其中,淹水措施可致使植物根系缺氧,抑制其呼吸作用与光合作用(利容千等, 2002)被报道是一项有效控制互花米草的措施。已有研究表明,长时间淹水可使互花米草植株处于缺氧状态,干扰其生理活动从而抑制其根茎扩展(利容千等, 2002; Aberle, 1990; Portnoy, 1999)。进行淡咸水轮换浇灌可扰乱互花米草的耐盐机制,抑制其生物量积累和无性与有性繁殖能力,降低其生态入侵性(陈琳等, 2007)。模拟潮汐对互花米草进行不同时间的淹水胁迫,抑制其生理活动和生长,也可实现对互花米草的控制(肖强等, 2005)。这些研究主要调控淹水时间和频率等条件控制互花米草,而对互花米草在不同淹水深度胁迫条件下,其生理和生长响应方面的机理研究还很少见。

本项实验模拟崇明东滩海水浓度,设置不同淹

* 国家科技支撑计划项目, 2006BAC01A14 号和海洋公益性行业科研专项, 200805080 号。袁连奇, E-mail: timowenyuan@hotmail.com

通讯作者: 张利权, 教授, E-mail: lqzhang@sklec.ecnu.edu.cn

收稿日期: 2008-12-02, 收修改稿日期: 2009-12-23

水深度处理,分别测定互花米草生长期间的生理和生长指标,研究不同淹水深度胁迫条件下互花米草营养生长和生殖等生理活动的响应,以期掌握有效控制的淹水条件,为崇明东滩实施治理互花米草生态修复工程提供科学依据与技术支持。

1 材料和方法

1.1 供试材料

2007年6月初,从上海崇明东滩鸟类国家级自然保护区的实验区内(31°35' N, 121°53' E)挖取生长一致、健壮的互花米草植株[株高为(42.27±5.07) cm, 3—5个叶片]200株,连泥土一起带回实验室,分别移栽到直径30 cm,高35 cm的圆盆中,每盆10株,共移栽15盆。置于自然光照环境下,每日浇水保持泥土湿润,2周后修剪到高度基本一致,并且继续复壮2周后,用于淹水试验。

根据试验淹水深度要求,将直径为400 mm的PVC管截成不同高度,内置0.8 mm厚的防水塑料薄膜袋,形成不同高度的贮水桶。根据崇明东滩水体状况,用日晒复合盐加淡水配置盐度为8的水进行淹水试验。

1.2 实验设计

2007年7月下旬,分别将复壮后的互花米草(仍为10株/盆,共计150株,平均高度为49.7±2.9 cm)置于贮水桶内,用制备盐水进行全日程持续淹水胁迫实验。淹水水深处理设置为0、25、50、75和100 cm,分别标记为S0、S25、S50、S75和S100。每个水深处理设3个重复,实验期间通过每日人工补充浓度为8的盐水以保持各项处理的水深。实验自7月下旬互花米草快速生长期开始,每隔20天测定其生理和生长参数。实验至11月上旬,互花米草基本完成其当年生长周期后结束,共100天。

1.3 数据采集与分析

分别在淹水实验第0、20、40、60、80和100天,测定各水深淹水处理中样本的平均株高,同时通过随机采样法采集互花米草近根部叶片,测定其叶绿素a和b含量、可溶性糖含量。应用无水乙醇法测定叶绿素a和叶绿素b的含量(郝建军等,2006),采用蒽酮比色法测定可溶性糖含量(郝建军等,2006)。实验周期内,观察记录互花米草植株的开花结实数量。实验结束时,统计各水深淹水处理中互花米草当年新增植株数与存活数,分析不同水深淹水对互花米草存活和繁殖的影响。

应用Microsoft Excel 2003和SPSS 11.5 for windows软件对实验数据进行处理分析,采用单因子方差分析(One-way ANOVA)中的最小显著性差异(LSD)对数据进行差异显著性检验,用二元定距变量相关分析(Bivariate Correlations)中的Pearson相关系数进行数据的相关性分析。

2 结果与分析

2.1 淹水胁迫对叶绿素a、b含量的影响

互花米草叶片中的叶绿素含量在不同水深淹水胁迫下表现出不同的变化趋势。水深S0和S25淹水处理的叶绿素a含量均在实验40天后达到最高,随后缓慢下降。其中S25的叶绿素a含量在淹水处理0、20、40、60、80和100天后分别比同期对照(S0)高36%、15%、19%、31%和26%。在高水位淹水处理组中(S50、S75和S100),互花米草叶片中的叶绿素a含量表现为缓慢下降趋势,淹水处理40天时其含量均低于各处理组20天时的含量,并随淹水时间增加而趋近于0值。至淹水处理100天时,其叶绿素含量分别为同期对照(S0)的4.7%、12.6%和4.9%,表现出与低水位淹水处理S25的不同变化趋势(图1)。叶

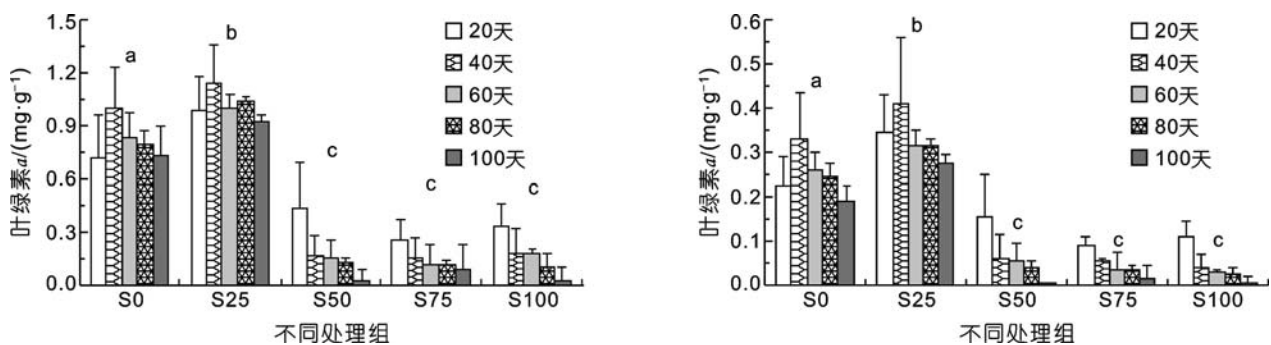


图1 不同水深淹水处理对互花米草叶片中叶绿素a和b含量的影响。不同字母表示处理间差异显著($p < 0.05$)

Fig.1 Effect of waterlogging with different water depths on chlorophyll a and b content of *S. alterniflora*, different letters indicate significant differences at $p < 0.05$ level

片中叶绿素 *b* 在不同水深淹水胁迫下的变化趋势与叶绿素 *a* 相似, S0 与 S25 叶片中叶绿素 *b* 含量均在 40 天时为最高, 然后缓慢下降。而 S50、S75 和 S100 高水位淹水处理组中的叶绿素 *b* 含量具有明显的下降趋势, 并逐渐趋近于 0 值(图 1)。实验结果表明, 与对照 (S0) 相比, 25 cm 水深淹水胁迫导致了互花米草叶片中叶绿素 *a* 和 *b* 含量显著升高 ($P < 0.05$), 而高水位水深淹水胁迫处理 (S50、S75 和 S100) 则导致其叶绿素 *a* 和 *b* 含量显著降低 ($P < 0.01$)。高水位淹水胁迫致使互花米草叶片中叶绿素含量明显降低, 抑制了其光能的吸收、传递和转换效率, 进而影响互花米草的光合作用, 最终对其生长和繁殖产生显著的影响。

2.2 淹水胁迫对可溶性糖含量的影响

互花米草叶片中可溶性糖在不同水深淹水胁迫下也表现出不同的变化趋势。对照(S0)和 S25 胁迫下的叶片中可溶性糖含量随互花米草生长而快速积累, 至 80 天后, 其含量略有下降, 这可能与互花米草已进入了生长末期有关。而 S50、S75 和 S100 高水位淹水处理组中, 互花米草叶片中可溶性糖含量在 20 天时与对照无明显差异($p > 0.05$), 至 40 天时则显著低于同期对照, 并在此后整个实验过程中始终处在非常低的水平, 无任何累积增加。至实验 100 天时, S50、S75 和 S100 处理中的可溶性糖含量分别为对照的 23%、22%和 3%, 为极显著差异($p < 0.01$) (图 2)。这说明高水位淹水胁迫可明显抑制互花米草的可溶性糖积累, 同时可溶性糖含量与互花米草植株高度之间存在显著正相关($r = 0.963$), 也说明高水位淹水胁迫明显抑制了互花米草的生长。

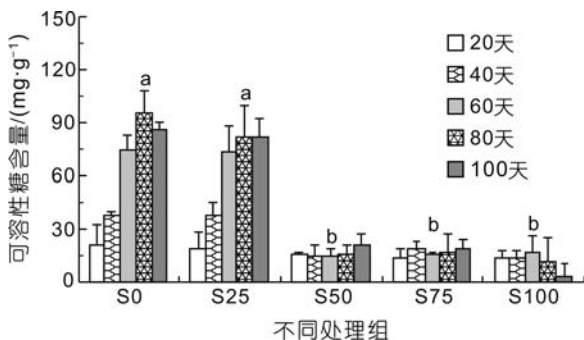


图 2 不同水深淹水处理对互花米草叶片中可溶性糖含量影响。不同字母表示处理间差异显著($p < 0.05$)

Fig.2 Effect of waterlogging with different water depths on the soluble sugar content of *S. alterniflora*, different letters indicate significant differences at $p < 0.05$ level

2.3 淹水胁迫对植株高度的影响

各水深淹水处理对互花米草植株生长的影响也不相同。实验中, 对照(S0)和 S25 处理组中的互花米草植株在前 40 天保持着快速增长, 40 天后则保持相对稳定, 至 100 天时, 其平均株高分别为实验初期的 202% (S0) 和 237% (S25), 其中 S25 处理的株高显著高于对照 ($p < 0.05$)。而 S50、S75 和 S100 高水位淹水处理组中, 其株高在实验期间表现为降低趋势, 至 100 天时, 其平均株高分别为实验初期 95%、84% 和 81%, 显著低于同期对照组 ($p < 0.01$) (图 3)。这表明, 较低水位淹水胁迫(S25)对互花米草高生长具有促进作用, 而高水位淹水胁迫明显抑制了对互花米草的高生长。

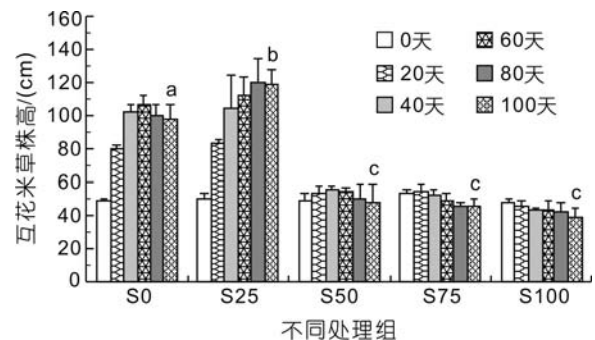


图 3 不同水深淹水胁迫对互花米草株高影响。不同字母表示 100 天时不同处理间差异显著($p < 0.05$)

Fig.3 Effect of waterlogging with different water depths on height of *S. alterniflora*, different letters indicate significant differences after 100 days at $p < 0.05$ level

2.4 淹水胁迫对植株存活的影响

至 11 月上旬实验结束时, 对照(S0)和 S25 处理组中的互花米草植株数通过分蘖增加至 11.0 ± 1.0 株和 11.0 ± 1.7 株。而 S50、S75 和 S100 高水位淹水处理组中的植株数分别下降为 6.7 ± 1.5 、 4.7 ± 0.6 和 3.3 ± 1.5 株, 显著低于对照($P < 0.05$) (图 4)。同时, 淹水水深与植株存活数存在显著的负相关($r = -0.912$), 表明高水位淹水胁迫可导致互花米草植株死亡并抑制其无性繁殖, 而且这些影响随着淹水水深增加而加强。

2.5 淹水胁迫对有性生殖的影响

各水深淹水处理对互花米草的有性生殖具有显著的影响。至 11 月上旬实验后期, 对照和 S25 处理组中的互花米草能够开花结实, 完成其正常的生长周期, 其中对照组所有植株均结实, S25 处理组的结实率为 57.4%。S50、S75 和 S100 高水位淹水处理组中所有植株均未能正常开花结实 (表 1), 表明较低水

位淹水胁迫 (S25) 对互花米草有性生殖具有一定影响, 而高水位淹水胁迫则可完全抑制互花米草的有性生殖。

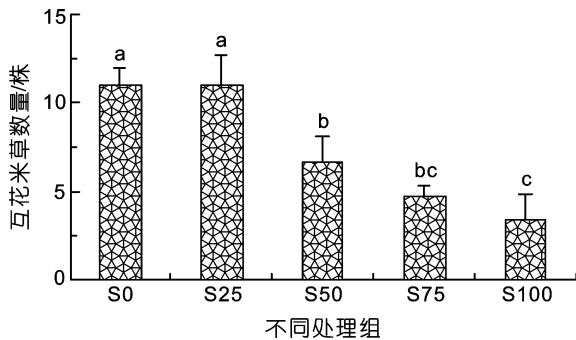


图4 实验结束时互花米草存活株数。不同字母表示处理间差异显著($p < 0.05$)

Fig.4 Number of survival individuals at the end of the experiment, different letters indicate significant differences at $p < 0.05$ level

表1 实验结束时互花米草开花结实植株数

Tab.1 Number of fruiting individuals at the end of the experiment (different letters indicate significant differences at $p < 0.05$ level)

| 处理 | S0 | S25 | S50 | S75 | S100 |
|------|------------------------|-----------------------|----------------|----------------|----------------|
| 开花状况 | √ | √ | × | × | × |
| 结实数量 | 11.0±1.00 ^a | 6.3±1.53 ^b | 0 ^c | 0 ^c | 0 ^c |
| 结实率 | 100% | 57.4% | 0 | 0 | 0 |

注: 表中“√”代表开花, “×”代表未开花; 不同字母表示不同处理间差异显著($p < 0.01$)

3 讨论

3.1 淹水胁迫对互花米草生长的影响

持续的淹涝胁迫可导致植物叶片中叶绿素含量明显降低(肖强等, 2005)。本实验中的持续淹水环境致使光照和溶氧含量不足, 明显影响了互花米草叶片中叶绿素的合成, 而高水位淹水环境还可导致原有叶绿素溶解至水体中, 致使高水位淹水胁迫下植株的叶绿素含量仅为同期对照组的10%左右。高水位淹水胁迫的低氧环境还可导致植株的叶片脱落、总叶面积减少等现象(肖强等, 2005; Eveizard *et al.*, 1987)。植物叶片中叶绿素含量下降、总叶面积减少和淹水环境造成的光照不足与缺氧环境都会导致光合作用效率下降, 进而影响以可溶性糖为代表的碳素营养合成积累(潘瑞焱, 2004)。本实验中, 高水位持续淹水胁迫下的互花米草植株表现为叶片中叶绿素含量下降, 新合成的可溶性糖含量显著减少。同时, 在光合作用效率下降的缺氧环境条件下, 互花米草植株需要消耗更多的光合产物来获取生存必需能量,

致使植株体内贮藏的物质不断消耗而导致生物量下降, 无法正常进行营养生长。多种红树植物在类似的实验环境下, 也表现出生长发育减慢、存活率下降和营养生长明显受抑制的症状(陈鹭真等, 2006)。

本实验结果同时也表明, 大于50 cm水深淹水处理可有效抑制互花米草的营养生长, 而低于50 cm水深淹水处理反而可能促进其营养生长, 其表现为植株叶片中叶绿素含量增加、植株高度增加和营养生长更迅速。低水位淹水处理仅能淹没植株的下半部分, 互花米草可利用其发达的通气组织提高根围土壤的溶氧度, 以适应淹水胁迫环境(Mendelssohn *et al.*, 1982)。有研究也表明, 低水位淹水胁迫可能促进耐淹植物的营养生长(Howes *et al.*, 1986)。因此, 低于50 cm的淹水措施无法达到快速有效控制互花米草的目的。

3.2 淹水胁迫对互花米草生殖的影响

作为典型潮间带植物的互花米草, 其极强的无性繁殖和有性繁殖能力是其大面积扩散的重要途径(张东等, 2006; Montemayor *et al.*, 2008)。本项实验结果表明, 25 cm水深淹水处理中的互花米草虽能开花结实, 完成整个生活史, 但其结实率明显低于对照。低水位淹水胁迫虽抑制了它的有性生殖, 但并未影响其无性繁殖能力; 而大于50 cm水深淹水处理不仅完全抑制了互花米草的有性生殖, 同时也明显抑制了其无性繁殖。高水位持续淹水处理可有效抑制互花米草的营养生长, 导致植株营养物质积累减少, 最终无法分配足够的能量和物质进行无性和有性繁殖。

4 结论

作为典型潮间带植物, 互花米草是一种适应性很强的外来物种。本研究结果表明, 低水位(< 50 cm)的持续淹水不能有效抑制其营养和生殖生长, 反而可促进其营养生长。而高水位(≥ 50 cm)的持续淹水胁迫可有效抑制互花米草的营养生长和生殖生长, 是控制和治理互花米草的有效水位。本项研究结果可为崇明东滩实施互花米草综合控制工程提供科学依据与技术支持。

参 考 文 献

- 利容千, 王建波, 2002. 植物逆境细胞及生理学. 武汉: 武汉大学出版社, 54—70
- 张东, 杨明明, 李俊祥等, 2006. 崇明东滩互花米草的无性扩散能力. 华东师范大学学报(自然科学版), 2: 130—135
- 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

- 陈琳, 邓自发, 安树青等, 2007. 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, 31(4): 645—651
- 陈鹭真, 林鹏, 王文卿, 2006. 红树植物淹水胁迫响应研究进展. 生态学报, 26(2): 586—593
- 郝建军, 康宗利, 于洋, 2006. 植物生理学实验技术. 北京: 化学工业出版社, 68—73, 141—142
- 黄华梅, 张利权, 袁琳, 2007. 崇明东滩自然保护区盐沼植被的时空动态. 生态学报, 27(10): 4166—4172
- 潘瑞炽, 2004. 植物生理学(第五版). 北京: 高等教育出版社, 56—82
- Aberle B L, 1993. The biology and control of introduced *Spartina* (Cordgrass) worldwide and recommendations for its control in Washington. MS Thesis, The Evergreen State College, Olympia, Washington, 176
- Chen Z Y, Li B, Zhong Y *et al*, 2004. Local competitive effects of introduced *Spartina alterniflora* on *Scirpus mariqueter* at Dongtan of Chongming Island, the Yangtze River estuary and their potential ecological consequences. *Hydrobiologia*, 528: 99—106
- Eveizard J D, Drew M C, 1987. Mechanisms of inhibition of water movement in anaerobically treated roots of *Zea mays* L. *Journal of Experimental Botany*, 38(7): 1154—1165
- GAN X, Zhang K, Ma Z *et al*, 2006. The effect of invasions of the grass *Spartina alterniflora* on wintering birds on Chongming Island, Dongtan Reserve, China. *Journal of Ornithology*, 147(25): 169
- Howes B L, Dacey J W H, Goehringer D D, 1986. Factors controlling the growth form of *Spartina alterniflora*: feedbacks between above-ground production, sediment oxidation, nitrogen and salinity. *Journal of Ecology*, 74: 881—898
- Jackson J B C, Kirby M X, Berger W H *et al*, 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science*, 293:629—638
- Mack R N, Simberloff D, Lonsdale *et al*, 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Ecological Applications*, 10(3): 689—710
- Mendelssohn I A, Postek M T, 1982. Elemental analysis of deposits on the roots of *Spartina alterniflora* Loisel. *American Journal of Botany*, 22: 904—912
- Montemayor M B, Price J S, Rochefort L *et al*, 2008. Temporal variations and spatial patterns in saline and waterlogged peat fields: I. Survival and growth of salt marsh graminoids. *Environmental and Experimental Botany*, 62:333—342
- Portnoy, J W, 1999. Salt marsh diking and restoration: biogeochemical implications of altered wetland hydrology. *Environmental Management*, 24(1): 111—120

EFFECTS OF WATERLOGGING ON THE PHYSIOLOGY OF *SPARTINA ALTERNIFLORA*

YUAN Lian-Qi¹, ZHANG Li-Quan^{1,2}

(1. State Key Laboratory of Estuarine and Coastal Research; 2. Shanghai Key Laboratory of Urbanization Ecological Process and Ecological Restoration, East China Normal University, Shanghai, 200062)

Abstract Controlled waterlogging has been suggested to be an effective measure to the invasive plant *Spartina alterniflora*. In this experiment, the responses of *S. alterniflora* during the growing season in terms of physiological and growth parameters to the gradient waterlogging of 0, 25, 50, 75 and 100 cm depths with 8 salt water were studied. The results showed that the height, the contents of chlorophyll a and b in leaves of the plants treated with 25 cm waterlogging were significantly higher than those of the control ($P < 0.05$), while there was no significant difference in the sexual reproduction between the treatment and the control. The height and the contents of chlorophyll a, b and soluble sugar in leaves of the plants treated by ≥ 50 cm waterlogging were significantly lower than those of the control ($P < 0.05$); and there was no any blossoming and fruit bearing for the treated plants. We concluded that waterlogging with low water depth (< 50 cm) could promote vegetative growth of *S. alterniflora*, while waterlogging with water depth more than 50 cm could effectively inhibit the vegetative growth and sexual reproduction of the plant, being an effective water depth for controlling the expanding of *S. alterniflora*.

Key words *Spartina alterniflora*, Waterlogging stress, Gradient waterlogging, Vegetative growth, Sexual reproduction