

# 立枯物对互花米草湿地生境及其生长和繁殖的影响

夏丽丽<sup>1</sup>,周宇鹏<sup>1</sup>,黄昊<sup>1</sup>,陈静云<sup>1</sup>,姜仁平<sup>1</sup>,成竞扬<sup>2</sup>,刘文文<sup>1\*</sup>

(1. 厦门大学环境与生态学院,滨海湿地生态系统教育部重点实验室,福建 厦门 361102;

2. 北京大学城市与环境学院,北京 100871)

**摘要:** [目的] 分析我国滨海湿地主要外来入侵植物互花米草(*Spartina alterniflora*)的立枯物对其生长和繁殖性状的影响及作用机制。[方法] 通过在厦门温室内观测不同立枯物处理下(刈割和保留)入侵地和原产地种群的互花米草株高和密度的变化,明确立枯物对其生长和繁殖性状的影响;进一步通过在漳江口自然生境跟踪记录不同立枯物处理下环境条件、开花物候及生长和繁殖性状的变化,探究立枯物对互花米草的影响及作用机制。[结果] 1) 在温室条件下,入侵地和原产地种群立枯物保留组的株高分别较刈割组高 23.7%和 25.2%(极显著,  $P < 0.001$ ),分蘖数则低 19.4%和 23.2%(显著,  $P < 0.05$ ),且立枯物对两地种群的影响无显著差异;2) 在野外自然条件下,保留立枯物生境的土壤日温差较刈割组低 35.6%(极显著,  $P < 0.001$ ),光照强度低 12.6%(极显著,  $P < 0.001$ );3) 该生境内立枯物保留组株高较刈割组高 28.9%(极显著,  $P < 0.001$ ),分蘖数低 26.9%(非常显著,  $P < 0.01$ ),首开花日期延迟 12.6%(极显著,  $P < 0.001$ ),开花比例低 16.7%(极显著,  $P < 0.001$ )。[结论] 立枯物的存在改变了互花米草生境内的土壤日温差和光照强度,延迟了植株开花时间,导致其株高增加和分蘖数减少。由此表明互花米草可能通过延迟开花来调整繁殖策略以适应存在立枯物的生境,生长季末立枯物的累积会影响其入侵方式和潜力,可为互花米草的有效防控和管理提供科学依据。

**关键词:** 湿地生境;互花米草;立枯物;开花物候

中图分类号: Q142.9

文献标志码: A

文章编号: 0438-0479(2025)03-0394-09

## Effects of standing litter on wetland habitat and the growth and reproduction of *Spartina alterniflora*

XIA Lili<sup>1</sup>, ZHOU Yupeng<sup>1</sup>, HUANG Hao<sup>1</sup>, CHEN Jingyun<sup>1</sup>,

JIANG Renping<sup>1</sup>, CHENG Jingyang<sup>2</sup>, LIU Wenwen<sup>1\*</sup>

(1. Key Laboratory of the Coastal and Wetland Ecosystems, Ministry of Education, College of the Environment & Ecology, Xiamen University, Xiamen 361102, China; 2. College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871, China)

**Abstract:** [Objective] *Spartina alterniflora* has become a dominant invasive plant in Chinese coastal wetlands, posing serious threats to native wetland ecosystems by altering community structure and environmental conditions. This species accumulates substantial standing litter at the end of the growing season, which continuously modifies light and temperature conditions within its habitat. Despite these ecological impacts, studies on how the growth and reproductive traits of *S. alterniflora* adapt to standing litter remain limited. Here, we integrated controlled greenhouse experiments with field observations to address the following scientific questions: 1) What are direct effects of standing litter on the growth and reproduction of *S. alterniflora*? 2) How does standing litter mediate environmental conditions to influence the growth and reproductive traits of *S. alterniflora* through environmental mediation mechanisms? Our study aims to investigate the adaptation mechanisms of *S. alterniflora* to standing litter habitats.

收稿日期: 2024-10-08 录用日期: 2025-01-27

基金项目: 国家自然科学基金(32222054); 国家级大学生创新创业训练项目(202010384136)

\* 通信作者: lww@xmu.edu.cn

引文格式: 夏丽丽, 周宇鹏, 黄昊, 等. 立枯物对互花米草湿地生境及其生长和繁殖的影响[J]. 厦门大学学报(自然科学版), 2025, 64(3): 394-402.

Citation: XIA L L, ZHOU Y P, HUANG H, et al. Effects of standing litter on wetland habitat and the growth and reproduction of *Spartina alterniflora* [J]. J Xiamen Univ Nat Sci, 2025, 64(3): 394-402. (in Chinese)



**[Methods]** In a controlled greenhouse experiment conducted in Xiamen, we investigated the growth and reproductive traits of *S. alterniflora* (derived from invasive and native populations across different latitudes) in response to standing litter treatments. Plants had been continuously cultivated in the greenhouse for years prior to the experiment. The standing litter was subjected to two treatments (control and clipped) at the end of the growing season in 2019. The plant was allowed to grow until the end of the growing season in 2020, and then we measured plant height and tiller number of *S. alterniflora*. In the field experiment conducted at the Zhangjiang Estuary, we further monitored the effects of standing litter treatments (control and clipped) on *S. alterniflora* in natural coastal wetlands, focusing on plant habitat dynamics, flowering phenology, and growth and reproductive traits (height and tiller number). We used the same methodology as in the greenhouse experiment to apply standing litter treatments at the end of the growing season in 2021 and monitor plant responses throughout the growing season in 2022. **[Results]** 1) In the greenhouse, the plant height were significantly higher by 23.7% and 25.2% in control than in the clipped treatment (in the invasive range:  $P < 0.001$ ; in the native range:  $P < 0.001$ ), while the number of tillers was significantly lower by 19.4% and 23.2% (in the invasive range:  $P = 0.021$ ; in the native range:  $P = 0.008$ ), and there were no significant differences in the effects of standing litter on the invasive and native populations (height:  $P = 0.215$ ; tiller number:  $P = 0.895$ ). 2) In the field, the soil diurnal temperature difference was significantly lower by 35.6% in control than in the clipped treatment ( $P < 0.001$ ), and light intensity was significantly lower by 12.6% than in the clipped treatment ( $P < 0.001$ ). No significant differences were observed in air temperature, soil salinity, and soil water content across treatments (air temperature difference:  $P = 0.290$ ; soil salinity:  $P = 0.491$ ; soil water content:  $P = 0.830$ ). 3) In the field, plant height was significantly higher by 28.9% ( $P < 0.001$ ), tiller number was significantly lower by 26.9% ( $P = 0.008$ ). Flowering onset days was significantly delayed by 12.6% ( $P < 0.001$ ), and the proportion of flowering was significantly lower by 16.7% ( $P < 0.001$ ) in control than in the clipped treatment. **[Conclusion]** In summary, the standing litter creates a physical barrier that significantly reduces soil diurnal temperature difference and light intensity, delays flowering, extends vegetative growth time, and ultimately results in higher plant height, fewer tillers, and lower flowering proportion. Our study suggests that *S. alterniflora* may adjust its reproductive strategy to adapt to the habitat with standing litter by delaying flowering, affecting its invasive strategy and risk. This work provides a critical framework and theoretical insight into the adaptive strategies of species in standing litter habitats, contributing to establishing science-based prevention, control, and ecological restoration strategies against *S. alterniflora* invasions in Chinese coastal wetlands.

**Keywords:** wetland habitat; *Spartina alterniflora*; standing litter; flowering phenology

湿地挺水植物的地上部分在枯死后并不会立刻倒伏,而会成为直立状态的枯落物,即“立枯物”,且该状态能保持数月甚至数年<sup>[1-3]</sup>.立枯物的存在会形成一道物理屏障:一方面拦截入射光照,减弱植株基部的光合有效辐射<sup>[4]</sup>;另一方面拦截降水,缓和地表气温变化从而调节土壤温度,降低土壤最高温度及其热振幅<sup>[5]</sup>.这最终对植物的生长和繁殖造成影响<sup>[6]</sup>.

立枯物的累积形成的物理屏障会阻碍种子到达土壤表面,并大幅削减植株的生存空间,导致新生植株数量减少<sup>[3,5,7-9]</sup>;同时立枯物对光照和土壤温度的干扰也会影响植物生长,例如低光照和较小的土壤热振幅会促进植株株高的增加<sup>[3,10]</sup>.光照和温度的变化也会影响开花物候,开花物候可反映植物营养生长和繁殖的权衡:开花早减少植物营养生长时间,但提前繁殖有利于适应不稳定的环境;开花晚延长营养生长,增加有性繁殖产出,但可能受到更多的环境胁迫<sup>[11]</sup>.此外,研究表明湿地植物的生长繁殖会受到立枯物累积的影响,如本土湿地植物芦苇(*Phragmites australis*)的植株密度和开花比例因生长季末立枯物的累积而降

低<sup>[12]</sup>.据此推测,与芦苇具有相似生境的其他湿地植物的生长繁殖也可能受到立枯物的影响.

互花米草(*Spartina alterniflora*)是一种典型的湿地植物,原产于北美大西洋沿岸和墨西哥湾,是我国滨海湿地主要外来入侵植物,已对中国滨海湿地生态系统造成严重威胁<sup>[13-14]</sup>.已有研究表明互花米草在入侵地自然生境存留大量立枯物<sup>[15-17]</sup>.立枯物的累积会影响入侵植物的生长,削弱其定殖和扩张的能力<sup>[18-19]</sup>,最终降低其种群密度和入侵性<sup>[17,20]</sup>.但目前有关互花米草立枯物的研究主要关注其分解速度、土壤含碳量、酶活性、元素动态等<sup>[2,21]</sup>,缺乏立枯物对互花米草生长繁殖性状的影响及作用机制的探究.

基于上述互花米草立枯物研究现状和生活史理论,本研究提出以下两个科学问题:1)立枯物的存在如何影响互花米草的生长和繁殖?2)立枯物的存在如何通过环境介导影响互花米草的生长和繁殖?对互花米草功能性状的研究表明,株高和分蘖性状与光照、温度、盐度、淹水等环境条件变化密切相关<sup>[22-24]</sup>,因此推测立枯物的存在可能会影响局域生境的光照、

温度、盐度等非生物环境条件,进而影响互花米草的生长和繁殖性状<sup>[6]</sup>.本研究首先通过在厦门大学校园内温室中观测不同立枯物处理下(刈割和保留)互花米草生长和繁殖性状的变化,明确立枯物对其生长繁殖特性的影响;再进一步通过在漳江口野外自然生境跟踪观测不同立枯物处理下非生物环境条件、开花物候及生长繁殖性状的变化,探究立枯物对互花米草生长和繁殖的影响及作用机制.

## 1 材料与方法

### 1.1 温室同质种植园实验

#### 1.1.1 实验设计

2020 年 11 月,在福建省厦门市厦门大学翔安校区温室同质园内(118.31° E, 24.61° N),以连续多年培养(2015 年经种子培育,后续通过分离根状茎延续原来种群的生长和繁殖)的入侵地(中国)和原产地(美国)不同纬度互花米草植株(图 1)为研究对象.入侵地种源的纬度范围为 20°~40° N,原产地种源的纬度范围为 27°~43° N,覆盖入侵地和原产地互花米草的主要分布区域,以提高结果的可靠性、验证结论的普遍性.

互花米草培养于温室内装有营养土的营养袋中(直径 18 cm,高 25 cm),并置于装有人工海水(盐度 10)的塑料水盆内;每个水盆内随机放置 20 个互花米

草种源的营养袋,共 10 个水盆,形成 2 列 5 排.实验期间定期向水盆内补充自来水以维持盐度,淹水深度接近土壤表面,并保持每月更换海水<sup>[25]</sup>.

2019 年 10 月,温室内互花米草的地上部分成熟枯萎成为立枯物.由于不同种源的互花米草在同一温室条件下连续培养多年,每个种源各营养袋之间株高和分蘖数的差异有所减弱<sup>[25]</sup>,在此条件下对其中 5 个水盆内互花米草的立枯物进行刈割处理,剩余 5 个水盆内的立枯物进行保留处理,保证不同种源互花米草的立枯物刈割、保留处理组均有 5 个重复,随后保持生长季的培养条件,将互花米草继续培养至次年生长季末.

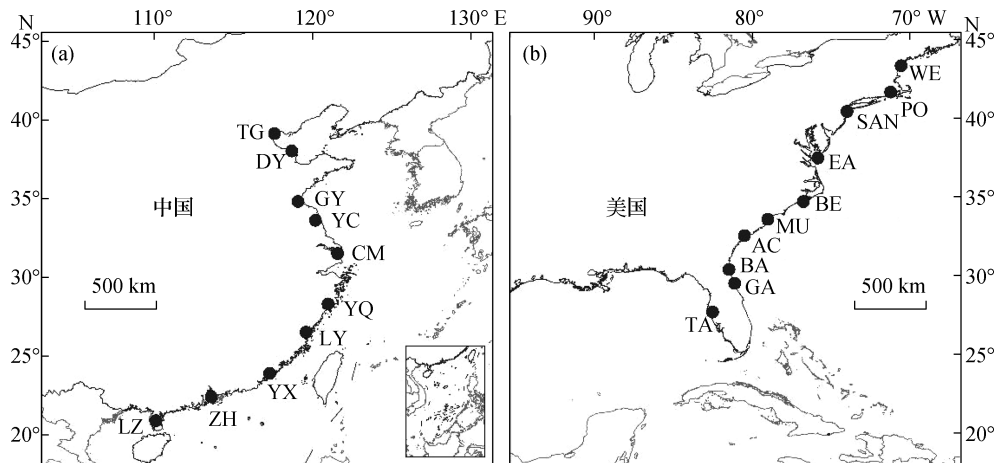
#### 1.1.2 指标测定

2020 年 11 月,对所有盆内的新生植株测定以下性状:1)株高,即互花米草植株从土壤表面到顶端的高度,测定每个营养袋中最高的 3 株互花米草植株的株高并取平均值<sup>[26]</sup>;2)分蘖数,营养袋内所有新生互花米草植株的总数<sup>[27]</sup>.在实际测量中,没有空袋的情况,且每个营养袋内的新生植株均多于 3 株,所有种源的数值均以平均值±标准差表示.

### 1.2 野外控制实验

#### 1.2.1 实验设计

本研究野外样地位于福建省漳州市云霄县的漳江口红树林国家级自然保护区中靠近入海口的下游多盐区(117.40° E, 23.88° N)[图 2(a)],该地区属于亚热带海洋性季风气候,所处海域潮汐属于正规半日



入侵地互花米草种群采集地点:雷州(LZ)、珠海(ZH)、云霄(YX)、罗源(LY)、乐清(YQ)、崇明(CM)、盐城(YC)、赣榆(GY)、东营(DY)、塘沽(TG);原产地互花米草种群采集地点:坦帕湾(TA)、加尔维斯敦(GA)、杰克逊维尔(BA)、阿什普-科姆巴希-埃迪斯托盆地(AC)、默勒尔斯茵莱特(MU)、博福特(BE)、弗吉尼亚州东岸(EA)、桑迪胡克(SAN)、朴次茅斯(PO)、威尔斯湾(WE).底图审图号:GS(2024)0650 号和 GS(2023)2754 号.

图 1 入侵地(a)和原产地(b)互花米草种源的采集地点分布

Fig. 1 Distribution of *S. alterniflora* seed collection locations in the invasive (a) and native (b) ranges

潮,年平均气温 21.2 °C,年平均降水量 1 714.5 mm,年平均潮差 2.32 m,最大潮差 4.14 m,土壤间隙水盐度变化范围为 21~26<sup>[28-30]</sup>.互花米草于 20 世纪 90 年代扩散进入漳江口区域,经过 30 多年大面积扩张,早已侵入以红树林为主的生境,成为潮间带非常常见的

优势物种<sup>[28]</sup>,据 2019 年漳江口互花米草植被调查结果显示,互花米草在漳江口入侵区域的植被平均盖度范围为 78%~95%,平均株高范围为 0.91~1.43 m,平均植株密度范围为 188~506 株/m<sup>2</sup>,平均地上生物量为 1 045.0~2 888.3 g/m<sup>2</sup><sup>[31]</sup>.

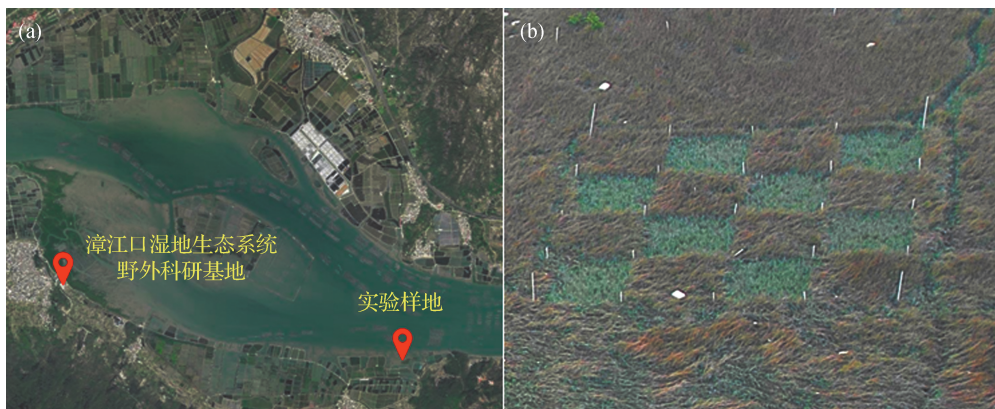


图 2 福建漳江口地理位置卫星影像(a)及野外生境刈割和保留样方布设(b)

Fig. 2 Satellite image of geographic location of the Zhangjiang Estuary in Fujian (a) and layout diagram of clipped and control plots in the field (b)

2021 年末,在野外互花米草长势较好的区域选定了一个 8 m×8 m 均匀地块作为研究样地,且当年实验开展前该样地未经过刈割.2021 年 11 月,待野外样地互花米草的地上部分成熟枯萎成为立枯物,将 8 m×8 m 的均匀地块划分为 16 个 2 m×2 m 的固定样方,对其中 8 个固定样方内互花米草的立枯物进行刈割处理,剩余 8 个固定样方内的立枯物进行保留处理,保证互花米草刈割、保留处理组均有 8 个重复且间隔排布[图 2(b)].

### 1.2.2 指标测定

2022 年 7—10 月,野外互花米草进入生长季,每隔 3 d 观测记录一次 16 个固定样方内植株的开花数量.每隔两周在每个固定样方内随机设置 1 个 0.5 m×0.5 m 的小样方,观测 16 个小样方内所有新生植株的株高和分蘖数,并记录各植株开花情况,方法同上.

土壤温度测定:使用 HOBO 土壤温度计(Onset, MX2201)测定土壤表层 5 cm 的温度,每隔 10 min 记录一次数据.刈割和保留处理的样方分别在土壤表层下 5 cm 深处放置两个 HOBO 土壤温度计,记录 2022 年 1—10 月样方内土壤温度变化.

光照强度和空气温度测定:使用 HOBO 光照温度计(Onset, MX2202)测定光照强度和空气温度,每隔 10 min 记录一次数据.刈割和保留处理的样方分别在离地约 1 m 高处放置两个 HOBO 光照温度计,记

录 2022 年 1—10 月样方内光照强度和空气温度的变化.

土壤间隙水盐度及含水率测定:分别于 2022 年 7、8、9 月互花米草生长季采集野外固定样方的土壤样品.采集土壤样品时,先刮去表面 3 cm 左右的土壤,再取出表层 5~8 cm 的土壤,然后带回实验室称取土壤鲜质量后放入烘箱(Keelrein, DGG-9146A)(70 °C, 72 h)中,烘干后称取土壤样品干质量,计算土壤含水率.加入土壤干质量 1.5 倍的蒸馏水,静置 24 h 充分搅拌,继续静置 24 h 至上清液澄清,然后使用盐度计(Atago, PAL-06S)取上清液测定其盐度,并计算土壤间隙水盐度<sup>[32]</sup>.

### 1.3 统计分析

采用 Excel 2018 进行实验原始数据的记录和整理,采用双因素方差分析(two-way ANOVA)检验温室立枯物处理和种源地对互花米草株高、分蘖数的影响.利用单因素方差分析(one-way ANOVA)以评价温室和野外不同立枯物处理对土壤温差、空气温差、光照强度等环境条件及互花米草株高、分蘖数等生长繁殖性状的影响.方差分析前对所有数据进行正态分布检验( $\alpha=0.05$ )和方差齐性检验;本研究中数据分析显著水平设置如下: $P<0.05$  为显著, $P<0.01$  为非常显著, $P<0.001$  为极显著.以上所有分析均通过 R 统计软件(version 4.3.1)实现.

## 2 结果与分析

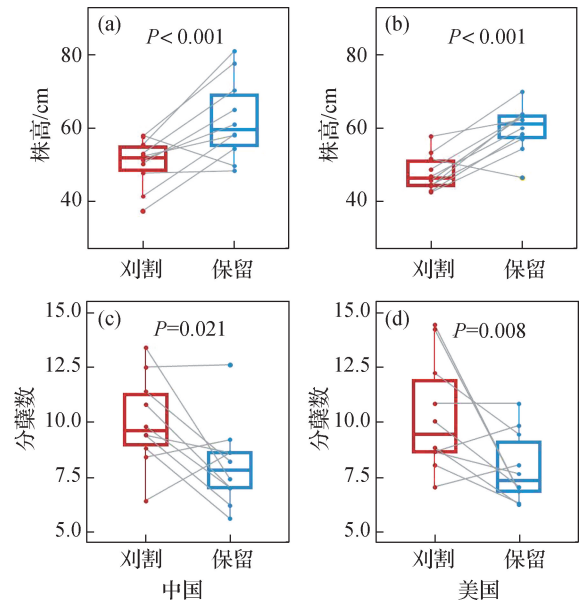
### 2.1 温室条件下立枯物对互花米草生长繁殖性状的影响

在温室同质园里,10 个入侵地互花米草种源中,有 8 个种源的植株株高表现为立枯物保留组高于刈割组,保留组的种群株高(62.35±2.33) cm,刈割组的种群株高(50.41±2.02) cm,保留组的平均值较刈割组高 23.7% [ $P<0.001$ ,图 3(a)];在 10 个原产地互花米草种源中,有 9 个种源的植株株高表现为保留组高于刈割组,保留组的种群株高(59.83±2.06) cm,刈割组的种群株高(47.77±1.88) cm,保留组的平均值较刈割组高 25.2% [ $P<0.001$ ,图 3(b)].

立枯物对分蘖数的影响与株高不同:在 10 个入侵地互花米草种源中,有 7 个种源的植株分蘖数表现为保留组低于刈割组,保留组的分蘖数(8.04±0.47),刈割组的分蘖数(9.98±0.68),保留组的平均值较刈割组低 19.4% [ $P=0.021$ ,图 3(c)];在 10 个原产地互花米草种源中,有 7 个种源的植株分蘖数表现为保留组低于刈割组,保留组的分蘖数(7.90±0.42),刈割组的分蘖数(10.28±0.75),保留组的平均值较刈割组低 23.2% [ $P=0.008$ ,图 3(d)].

如表 1 所示:入侵地与原产地互花米草的株高和分蘖数均在不同处理间表现出极显著差异( $P<0.001$ ),但在相同处理下不同种源地的互花米草株高和分蘖数无

显著差异( $P=0.215, P=0.895$ ),即立枯物对株高和分蘖数的影响独立显著,且在不同种源地表现一致.地理区域与立枯物处理对株高的交互作用不显著( $P=0.977$ ),对分蘖数的交互作用也不显著( $P=0.713$ ).



图中每个点代表一个互花米草种源,组间线连接的是不同立枯物处理下同一互花米草种源的样本.

图 3 立枯物处理对入侵地和原产地互花米草株高(a~b)和分蘖数(c~d)的影响

Fig. 3 Effects of standing litter treatment on plant height (a - b) and density (c - d) of *S. alterniflora* in the invasive and the native ranges

表 1 立枯物处理对互花米草生长繁殖性状的影响

Tab. 1 Effect of standing litter treatment on the growth and reproductive traits of *S. alterniflora*

实验地点	影响因素	株高			分蘖数		
		df	F	P	df	F	P
温室	立枯物处理 (S)	1	33.469	<0.001	1	13.001	<0.001
	种源 (R)	1	1.546	0.215	1	0.017	0.895
	S×R	1	0.251	0.977	1	0.136	0.713
野外	S	1	24.430	<0.001	1	9.559	0.008

### 2.2 野外自然生境中立枯物对环境因子的影响

立枯物的不同处理对环境温度和光照强度具有极显著影响.保留立枯物处理对环境温度的影响主要表现在两方面:一是遮挡到达地面的太阳辐射<sup>[4]</sup>;二是起到保温作用,减少热量散失<sup>[5]</sup>.立枯物处理对野外互花米草生境土壤日温差影响极显著,保留组的土壤日温差(4.70±0.20) °C,刈割组的土壤日温差

(7.30±0.31) °C,保留组的平均值较刈割组低 35.6% [ $P<0.001$ ,图 4(a)];但空气日均温差比较结果显示,保留组的空气日均温差(37.21±2.46) °C,刈割组的空气日均温差(37.67±3.54) °C,无显著差异 [ $P=0.29$ ,图 4(b)];此外,立枯物处理对野外生境日均光照强度影响极显著,保留组的日均光照强度(999.78±19.41) lum/ft<sup>2</sup>,刈割组的日均光照强度(1 143.75±

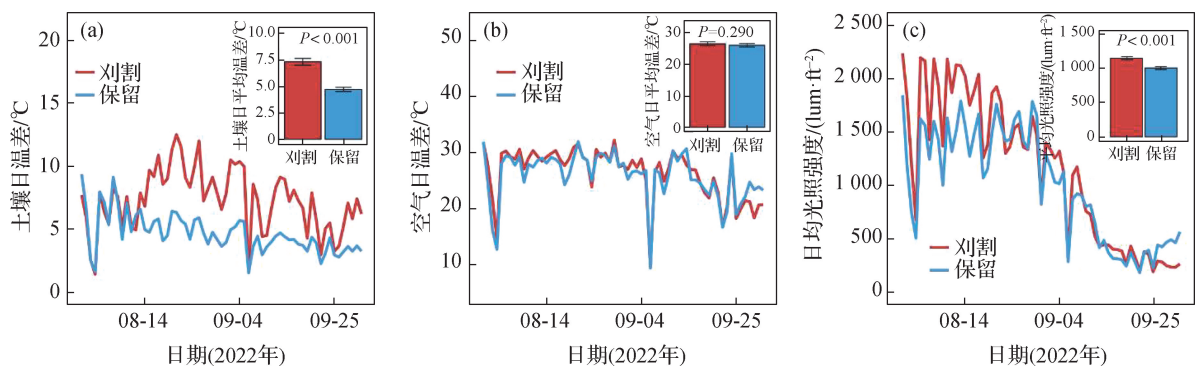


图4 立枯物处理对野外生境土壤日温差(a)、空气日温差(b)、日均光照强度(c)的影响

Fig. 4 Effect of standing litter treatment on soil diurnal temperature difference (a), air diurnal temperature difference (b), and daily average light intensity (c) in the field

21.90) lum/ft<sup>2</sup>,保留组的平均值较刈割组低 12.6% [ $P < 0.001$ ,图 4(c)].

在互花米草整个生长季,立枯物处理下土壤间隙水盐度和含水率如表 2 所示,结果表明立枯物的不同处理对野外生境土壤间隙水盐度和含水率的影响并无显著差异.

表 2 立枯物处理对野外互花米草土壤生境的影响

Tab. 2 Effect of standing litter treatment on the soil habitat of *S. alterniflora* in the field

环境因子	处理		P
	刈割	保留	
土壤间隙水盐度	18.77±2.33	17.84±2.93	0.491
土壤含水率/%	30.82±9.79	29.72±10.29	0.830

### 2.3 野外自然生境中立枯物对互花米草生长繁殖性状的影响

经过生长季对互花米草野外固定样方的连续观测,互花米草种群首开花所需天数表现为立枯物保留组(205.00±1.47) d,刈割组(182.00±3.62) d,保留组的平均值较刈割组高 12.6% [ $P < 0.001$ ,图 5(a)];生长季末样方内互花米草开花比例表现为立枯物保留组(20.10±3.47)%,刈割组(24.12±3.62)%,保留组的平均值较刈割组低 16.7% [ $P < 0.001$ ,图 5(b)].此外,野外生境中的互花米草种群株高表现为立枯物保留组(93.26±2.93) cm 极显著高于刈割组(72.35±4.25) cm,平均值较刈割组高 28.9% [ $P < 0.001$ ,图 5(c)];互花米草种群样方内植株数表现则相反,立枯物保留组(394±8),刈割组(539±15),保留组的平均值较刈割组低 26.9% [ $P = 0.008$ ,图 5(d)].

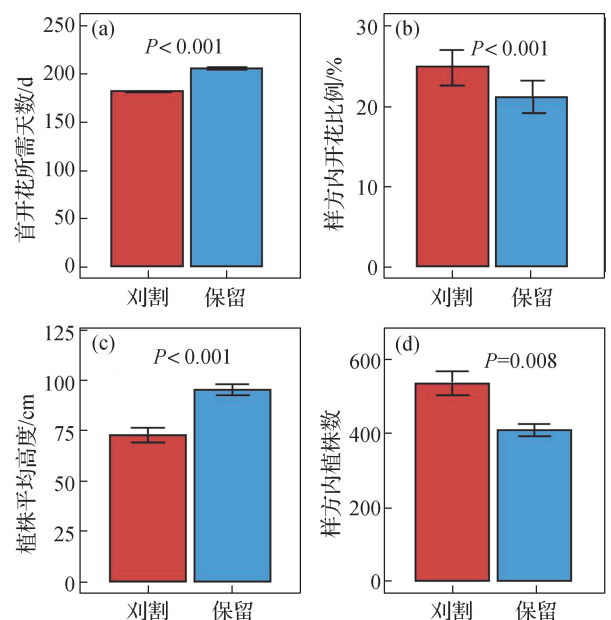


图 5 立枯物处理对野外互花米草首开花所需天数(a)、样方内开花比例(b)、株高(c)、样方内植株数(d)的影响  
Fig. 5 Effects of standing litter treatment on flowering onset days (a), flowering ratio in plot (b), plant height (c) and number of shoots in plot (d) of *S. alterniflora* in the field

### 3 讨论

本研究发现立枯物对互花米草的生长和繁殖性状有显著影响,即立枯物的保留显著增加了互花米草的株高,但显著减少了其分蘖数,该效应在厦门温室和福建漳江口野外生境完全一致,且在温室培养的人侵地和原产地多个互花米草种源间也具有一致性.该结果与内蒙古自治区锡林郭勒草原发现的立枯物保留引起株高增加的研究结果一致<sup>[6]</sup>.与水分显著影响

植株生长的草原环境<sup>[33]</sup>相比,本研究中温室培养条件为长期淹水,野外湿地生境气温变幅小、间歇或长期淹水,由此推测互花米草立枯物影响株高的主要原因之一可能为光照强度,即立枯物的存在形成了物理遮蔽,降低了群落内的光照强度<sup>[34]</sup>,导致互花米草开花时间推迟,营养生长时间延长,从而引起互花米草株高的改变<sup>[35-36]</sup>。此外,立枯物的存在限制了植物的生长空间,导致互花米草对光照的地上竞争增强,在此情况下植物会将更多资源分配到茎秆,加强自身对光照资源的竞争能力,从而促进互花米草株高的增加<sup>[6,37]</sup>。由于物理的阻隔,土壤温差较小,夜间较高的土壤温度会加快土壤中有有机物质的矿化作用,提高土壤有效养分和微生物总量,也会促进植物的生长<sup>[3,38]</sup>。

本研究结果与美国佐治亚州海岸观察到的互花米草株高与密度成反比的规律一致<sup>[39]</sup>,与较早的立枯物去除实验结果也一致,即去除立枯物后种群密度有所上升<sup>[7]</sup>。互花米草立枯物影响分蘖数的主要原因可能是立枯物的存在使得新生植株对生长空间、光照、土壤养分等资源的竞争更激烈,其中光照资源的减少和空间利用率的降低都会促使幼苗死亡率升高,最终表现为种群密度的降低。互花米草的竞争实验也表明种内竞争和种间竞争可导致分蘖数减少<sup>[40]</sup>。相反,在刈割处理下,由于互花米草具有极强的根茎萌蘖能力,刈割立枯物会导致互花米草更充分地暴露于光照环境下,减少了种群内部的资源竞争,并且低频次的刈割促使互花米草遗留的大量地下根茎发生补偿效应,产生更多的分蘖植株<sup>[22,41-42]</sup>,最终表现为种群密度的升高。故推测种内竞争增强和株高-密度负相关规律是立枯物引起互花米草植株分蘖减少的主要原因<sup>[37,39-40]</sup>。需要注意的是,分蘖数增加后,新生植株间的遮光效应可能与立枯物作用相似,但在本研究中分蘖的遮光效应未表现。

生长季末立枯物的累积会导致空间利用率降低,新生植株对资源的种内竞争增强,同时立枯物的存在形成物理屏障,导致生境内光照和热量重新分配,而环境因子的改变则会影响植株的性状表现<sup>[43]</sup>。植物功能性状与环境变化关系密切,能够客观表达植物本身对环境的适应性<sup>[44]</sup>,因此立枯物对植物的影响直接或间接归因于立枯物对非生物环境条件的改变<sup>[3]</sup>。本研究发现,在漳江口野外立枯物保留生境中,土壤温差和光照强度均有所降低,这与内蒙古典型草原围封后立枯物累积降低光照强度和土壤温度的研究结果一致<sup>[6]</sup>。已有研究表明植物开花物候易受光照和温度的影响,例如弱光照和低温差条件会抑制羊茅(*Festucioideae*)花的

发育<sup>[45]</sup>,草本植物 *Boechera stricta* 也会随着气温升高提前花期<sup>[46]</sup>。本研究在漳江口野外跟踪观测中也发现保留立枯物极显著延迟了互花米草的开花时间,降低了种群的开花比例。此外,延迟开花也会促进更高大植株的产生,进而减弱种群密度制约并提高互花米草的适应性<sup>[47]</sup>,由此推测互花米草可能会通过开花物候的改变来调整生长和繁殖的资源分配从而适应存在立枯物的生境。通常来说,提前开花往往意味着更长的花期和更大的种子产量,进而加快其扩散速度;而在立枯物生境中环境资源相对匮乏,立枯物形成机械屏障,阻碍幼苗更新,并在生长季早期减少了促进植株开花所需要的光照,对其有性及无性繁殖产生负面影响,因此植株所获取的资源更多用于营养生长,减弱了其入侵扩散能力。在刈割生境中,环境资源条件相对优越,互花米草通过增强无性繁殖充分利用资源,并提前开花延长花期,这种无性繁殖和有性繁殖的协调配合增强了植株的入侵能力。在不同的环境资源条件下采取不同的生长繁殖策略,这也是外来入侵物种的优势之一。

目前许多研究观察到互花米草会在野外状态下存在大量立枯物<sup>[1,16-17]</sup>,结合互花米草野外扩散的实际状况,推测其在形成稳定种群的过程中会呈现开花推迟、株高增大、分蘖数减少的趋势。需要注意的是,由于不同种群所在环境的温度和海水冲刷强度等环境因子、分解者群落属性不同,立枯物的分解速率、立枯时间等在不同种群也存在差异<sup>[4]</sup>,并且本研究的野外样地位于高潮位,而低潮位的互花米草枯落物会因潮水冲刷而贴于地表或较快腐烂,对环境资源的调控能力弱,因此立枯物对互花米草生长繁殖特性的影响需要结合当地实际情况分析。此外,本研究只重点关注了互花米草的植株株高、分蘖数和开花情况,反映的生长繁殖特性相对有限,未来研究可以结合湿地生境中的其他植物进行综合实验,比较立枯物处理对不同种类植物的根系功能性状、地上和地下生物量分配等其他性状的影响,更全面地了解立枯物影响植物生长繁殖的机理机制。

## 4 结 论

本研究通过结合温室控制实验和野外观测实验,探究立枯物对互花米草的影响,聚焦于湿地生境及植株营养生长和有性繁殖性状的变化,发现立枯物的存在改变了互花米草生境内的日均土壤温差和光照强度,延迟了其开花时间,增加了其营养生长时间,最终

导致互花米草株高增加、分蘖数减少以及开花比例降低,推测互花米草可能会通过开花物候的改变来调整生长和繁殖的资源分配从而适应存在立枯物的生境。本研究结果表明保留立枯物对互花米草的无性及有性繁殖均有一定的抑制作用,因而有可能抑制其在滨海湿地的扩散速度,但对于立枯物的保留时间及保留数量仍需要继续探究,从而为滨海湿地入侵植物互花米草的有效防控和管理提供更全面的基础数据和理论依据。在探究更高效的防治互花米草入侵方法前,可暂时通过保留生长季末的立枯物以缓解来年互花米草在同一湿地生境的入侵压力。

### 参考文献:

- [1] KUEHN K A, GESSNER M O, WETZEL R G, et al. Decomposition and CO<sub>2</sub> evolution from standing litter of the emergent macrophyte *Erianthus giganteus* [J]. *Microbial Ecology*, 1999, 38(1): 50-57.
- [2] 曾从盛,张林海,王天鹅,等. 闽江河口湿地植物枯落物立枯和倒伏分解主要元素动态[J]. *生态学报*, 2012, 32(20): 6289-6299.
- [3] FACELLI J M, PICKETT S T A. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure[J]. *The Botanical Review*, 1991, 57(1): 1-32.
- [4] 刘强,彭少麟. 植物凋落物生态学[M]. 北京: 科学出版社, 2010.
- [5] DONATH T W, ECKSTEIN R L. Effects of bryophytes and grass litter on seedling emergence vary by vertical seed position and seed size[J]. *Plant Ecology*, 2010, 207(2): 257-268.
- [6] 侯东杰,陆帅志,王静,等. 典型草原围封后羊草地上功能性状对枯落物累积的响应[J]. *生态学报*, 2020, 40(18): 6522-6531.
- [7] JOHNSON D P, CATFORD J A, DRISCOLL D A, et al. Seed addition and biomass removal key to restoring native forbs in degraded temperate grassland [J]. *Applied Vegetation Science*, 2018, 21(2): 219-228.
- [8] JESSEN M T, AUGE H, HARPOLE W S, et al. Litter accumulation, not light limitation, drives early plant recruitment[J]. *Journal of Ecology*, 2023, 111(6): 1174-1187.
- [9] HOU D J, HE W M, LIU C C, et al. Litter accumulation alters the abiotic environment and drives community successional changes in two fenced grasslands in Inner Mongolia[J]. *Ecology and Evolution*, 2019, 9(16): 9214-9224.
- [10] LIU Y, JAFARI F, WANG H Y. Integration of light and hormone signaling pathways in the regulation of plant shade avoidance syndrome[J]. *aBIOTECH*, 2021, 2(2): 131-145.
- [11] FENNER M. The phenology of growth and reproduction in plants [J]. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1998, 1(1): 78-91.
- [12] DITLHOGO M K M, JAMES R, LAURENCE B R, et al. The effects of conservation management of reed beds. I. The invertebrates [J]. *Journal of Applied Ecology*, 1992, 29(2): 265-276.
- [13] ZHANG X, XIAO X M, WANG X X, et al. Continual expansion of *Spartina alterniflora* in the temperate and subtropical coastal zones of China during 1985—2020 [J]. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 2023, 117: 103192.
- [14] WANG X X, XIAO X M, HE Q, et al. Biological invasions in China's coastal zone [J]. *Science*, 2022, 378(6623): 957.
- [15] 冯振兴,高建华,陈莲,等. 互花米草生物量变化对盐沼沉积物有机碳的影响[J]. *生态学报*, 2015, 35(7): 2038-2047.
- [16] CROOKS J A. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers [J]. *Oikos*, 2002, 97(2): 153-166.
- [17] TANG L, GAO Y, WANG C H, et al. A plant invader declines through its modification to habitats: a case study of a 16-year chronosequence of *Spartina alterniflora* invasion in a salt marsh [J]. *Ecological Engineering*, 2012, 49: 181-185.
- [18] SINGH H P, BATISH D R, DOGRA K S, et al. Negative effect of litter of invasive weed *Lantana camara* on structure and composition of vegetation in the lower Siwalik Hills, Northern India [J]. *Environ Monit Assess*, 2014, 186(6): 3379-3389.
- [19] HUANG J X, ZHANG F Q, QI L L, et al. Stem density induces differential effects of litter on native and invasive plants [J]. *Ecological Research*, 2022, 37(4): 495-504.
- [20] LANKAU R A, NUZZO V, SPYREAS G, et al. Evolutionary limits ameliorate the negative impact of an invasive plant [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(36): 15362-15367.
- [21] 张新厚. 三江平原湿地植物立枯分解研究[D]. 吉林: 中国科学院研究生院(东北地理与农业生态研究所), 2016.
- [22] 赵相健,柳晓燕,宫璐,等. 刈割加遮荫综合治理互花米草(*Spartina alterniflora*) [J]. *生态学杂志*, 2014, 33(10): 2714-2719.
- [23] 谢宝华,王安东,赵亚杰,等. 刈割加淹水对互花米草萌

- 发和幼苗生长的影响[J]. 生态学杂志, 2018, 37(2): 417-423.
- [24] 王智晨, 张亦默, 潘晓云, 等. 冬季火烧与收割对互花米草地上部分生长与繁殖的影响[J]. 生物多样性, 2006, 14(4): 275-283.
- [25] LIU W W, ZHANG Y H, CHEN X C, et al. Contrasting plant adaptation strategies to latitude in the native and invasive range of *Spartina alterniflora* [J]. *New Phytologist*, 2020, 226(2): 623-634.
- [26] LIU W W, STRONG D R, PENNING S C, et al. Provenance-by-environment interaction of reproductive traits in the invasion of *Spartina alterniflora* in China [J]. *Ecology*, 2017, 98(6): 1591-1599.
- [27] 谭芳林, 林貽卿, 肖华山, 等. 不同时期刈割对互花米草生长影响的研究[J]. 湿地科学, 2010, 8(4): 379-385.
- [28] ZHANG Y H, HUANG G M, WANG W Q, et al. Interactions between mangroves and exotic *Spartina* in an anthropogenically disturbed estuary in Southern China [J]. *Ecology*, 2012, 93(3): 588-597.
- [29] 王文伟, 韩伟鹏, 刘文文. 滨海湿地入侵植物互花米草叶片功能性状对潮位的短期响应[J]. 植物生态学报, 2023, 47(2): 216-226.
- [30] 林鹏. 福建漳江口红树林湿地自然保护区综合科学考察报告[M]. 厦门: 厦门大学出版社, 2001.
- [31] 戴桂香, 杨毕铖, 黄央央. 海洋保护区内互花米草现状调查及入侵过程分析[J]. 海洋环境科学, 2022, 41(5): 697-704.
- [32] PENNING S C, RICHARDS C L. Effects of wrack burial in salt-stressed habitats: *Batis maritima* in a Southwest Atlantic salt marsh [J]. *Ecography*, 1998, 21(6): 630-638.
- [33] 赵丹丹, 马红媛, 李阳, 等. 水分和养分添加对羊草功能性状和地上生物量的影响[J]. 植物生态学报, 2019, 43(6): 501-511.
- [34] JENSEN K, GUTEKUNST K. Effects of litter on establishment of grassland plant species: the role of seed size and successional status [J]. *Basic and Applied Ecology*, 2003, 4(6): 579-587.
- [35] 陈欣淙. 大尺度纬度梯度下外来入侵植物互花米草的开花物候格局研究[D]. 厦门: 厦门大学, 2019.
- [36] COLAUTTI R I, BARRETT S C H. Rapid adaptation to climate facilitates range expansion of an invasive plant [J]. *Science*, 2013, 342(6156): 364-366.
- [37] 王平, 王天慧, 周道玮, 等. 植物地上竞争与地下竞争研究进展[J]. 生态学报, 2007, 27(8): 3489-3499.
- [38] ZHAO P P, HUANG Y T, LIU B Y, et al. Effects of daytime and nighttime warming on soil microbial diversity [J]. *Geoderma*, 2024, 447: 116909.
- [39] LIU W W, PENNING S C. Self-thinning and size-dependent flowering of the grass *Spartina alterniflora* across space and time [J]. *Functional Ecology*, 2019, 33(10): 1830-1841.
- [40] 陈中义, 李博, 陈家宽. 互花米草与海三棱藨草的生长特征和相对竞争能力[J]. 生物多样性, 2005, 13(2): 130-136.
- [41] 曹日格, 奇立敏. 不同刈割高度对人工草地植物功能性状的影响[J]. 内蒙古大学学报(自然科学版), 2024, 55(6): 641-651.
- [42] ZHAO W, CHEN S P, LIN G H. Compensatory growth responses to clipping defoliation in *Leymus chinensis* (Poaceae) under nutrient addition and water deficiency conditions [J]. *Plant Ecology*, 2008, 196(1): 85-99.
- [43] 何峰, 王堃, 万里强, 等. 立枯物和凋落物对土壤微环境及植物生长的影响[J]. 中国草地学报, 2012, 34(5): 19-23.
- [44] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展[J]. 中国科学: 生命科学, 2015, 45(4): 325-339.
- [45] HEIDE O M. Control of flowering and reproduction in temperate grasses [J]. *New Phytologist*, 1994, 128(2): 347-362.
- [46] ANDERSON J T, INOUE D W, MCKINNEY A M, et al. Phenotypic plasticity and adaptive evolution contribute to advancing flowering phenology in response to climate change [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2012, 279(1743): 3843-3852.
- [47] SUN S C, FRELICH L E. Flowering phenology and height growth pattern are associated with maximum plant height, relative growth rate and stem tissue mass density in herbaceous grassland species [J]. *Journal of Ecology*, 2011, 99(4): 991-1000.

(责任编辑: 徐婷婷)