

闽江河口入侵种互花米草和本地种短叶茳茳的养分动态及植物化学计量内稳性特征

蒋利玲¹ 曾从盛^{2,3} 邵钧炯⁴ 周旭辉^{1*}

¹复旦大学教育部生物多样性与生态工程重点实验室, 生物多样性科学研究所, 上海 200433; ²福建师范大学地理科学学院, 福州 350007; ³福建师范大学亚热带湿地研究中心, 福州 350007; ⁴华东师范大学生态与环境科学学院, 上海 200062

摘要 化学计量内稳性是维持生态系统结构、功能和稳定性的重要机制。互花米草(*Spartina alterniflora*)的入侵对闽江河口湿地生态系统的结构和功能产生了威胁。互花米草入侵如何影响植物化学计量内稳性特征的研究有助于深入了解湿地生态系统稳定性, 对拓展生态化学计量学的研究范围有重要意义。该文基于化学计量内稳性理论, 以互花米草单种群落、短叶茳茳(*Cyperus malaccensis* var. *brevifolius*)单种群落和互花米草-短叶茳茳混生群落为研究对象, 对土壤和植物的氮(N)、磷(P)元素进行了测定, 并计算了植物的内稳性指数(H)。结果显示: 互花米草入侵对土壤N、P含量无显著影响, 但是显著提高了土壤N:P。对生态系统而言, N的内稳性(H_N , 平均值为25.31)显著高于P的内稳性(H_P , 平均值为10.33)与N:P值的内稳性($H_{N:P}$, 平均值为2.50)。在器官水平上, 根的 H_N 显著高于茎的 H_N , 鞘的 $H_{N:P}$ 显著高于根的 $H_{N:P}$, 而不同器官间的 H_P 差异不显著。种间内稳性对比发现, 混生群落中的互花米草根的 H_N 显著高于混生群落中的短叶茳茳根的 H_N , 单种群落中的互花米草茎的 $H_{N:P}$ 显著高于单种群落中的短叶茳茳茎的 $H_{N:P}$ 。此外, 入侵对植物内稳性的影响表现在混生群落中的互花米草根、叶和鞘的 H_N 均显著高于单种群落中的互花米草根、茎和鞘的 H_N 。以上结果表明: 养分元素、器官、植被类型和入侵等均影响植物化学计量内稳性特征, 但无论是在单种群落还是在混生群落中, 互花米草均有内稳性显著高于短叶茳茳内稳性的现象, 没有发现短叶茳茳显著高于互花米草的研究结果。因此, 互花米草较高的内稳性可能是其入侵成功的一个原因。

关键词 生物入侵; 养分动态; 生态化学计量内稳性; 生态系统功能; 闽江河口湿地

引用格式: 蒋利玲, 曾从盛, 邵钧炯, 周旭辉 (2017). 闽江河口入侵种互花米草和本地种短叶茳茳的养分动态及植物化学计量内稳性特征. 植物生态学报, 41, 450–460. doi: 10.17521/cjpe.2016.0193

Plant nutrient dynamics and stoichiometric homeostasis of invasive species *Spartina alterniflora* and native *Cyperus malaccensis* var. *brevifolius* in the Minjiang River estuarine wetlands

JIANG Li-Ling¹, ZENG Cong-Sheng^{2,3}, SHAO Jun-Jiong⁴, and ZHOU Xu-Hui^{1*}

¹Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Institute of Biodiversity Science, Fudan University, Shanghai 200433, China; ²College of Geographical Science, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China; and ³Subtropical Wetland Research Center, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China; and ⁴School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200062, China

Abstract

Aims Stoichiometric homeostasis is an important mechanism in maintaining ecosystem structure, function, and stability. The invasion of exotic species, *Spartina alterniflora*, has largely threatened the structure and function of native ecosystems in the Minjiang River estuarine wetland. However, how *S. alterniflora* invasion affect plant stoichiometric homeostasis is largely unknown. This could enhance our understanding on wetland ecosystem stability and expand the applications of ecological stoichiometry theory.

Methods Nitrogen (N) and phosphorus (P) contents of plant organs and soils in the *S. alterniflora*, *Cyperus malaccensis* var. *brevifolius*, and *S. alterniflora*-*C. malaccensis* var. *brevifolius* mixture were measured, and the homeostatic index (H) was calculated according to the stoichiometric homeostasis theory.

Important findings Our results showed that the invasion of *S. alterniflora* significantly increased soil N:P ratio ($p < 0.05$), but did not affect soil N or P contents. The N and P contents of leaf and stem were the highest for *S. alterniflora*, and those of the stem were the highest for *C. malaccensis* var. *brevifolius*. At the ecosystem level, the average of homeostatic index (H) of N (H_N , 25.31) was larger than those of P (H_P , 10.33) and N:P ($H_{N:P}$, 2.50). At the organ level, root H_N was significantly larger than stem H_N ($p < 0.05$) and sheath $H_{N:P}$ was greater than root $H_{N:P}$.

收稿日期Received: 2016-06-07 接受日期Accepted: 2017-01-03

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: zxuhui14@163.com)

($p < 0.05$), while there was no significant difference for H_p among root, stem, leaf, and sheath ($p > 0.05$). As for species, root H_N of *S. alterniflora* was significantly larger than that of *C. malaccensis* var. *brevifolius* in the mixture community ($p < 0.05$). In the monoculture, stem $H_{N:P}$ of *S. alterniflora* was significantly higher than that of *C. malaccensis* var. *brevifolius* ($p < 0.05$). Furthermore, root H_N , leaf H_N and sheath H_N of *S. alterniflora* in the mixed community was significantly larger than that of *S. alterniflora* in the monoculture ($p < 0.05$), suggesting that *S. alterniflora* invasions increased their stoichiometric homeostasis. Meanwhile, the stoichiometric homeostasis of invasive and native plants were influenced by multiple factors, such as nutrients, organs, vegetation, and invasion. However, larger homeostasis was found in *S. alterniflora* than in *C. malaccensis* var. *brevifolius* in some particular organs either in mixture or monoculture communities. Therefore, the successful invasion of *S. alterniflora* may result from higher homeostatic index than the native species, *C. malaccensis* var. *brevifolius*.

Key words biological invasion; nutrient dynamics; ecological stoichiometric homeostasis; ecosystem function; Minjiang River estuary wetland

Citation: Jing LL, Zeng CS, Shao JJ, Zhou XH (2017). Plant nutrient dynamics and stoichiometric homeostasis of invasive species *Spartina alterniflora* and native *Cyperus malaccensis* var. *brevifolius* in the Minjiang River estuarine wetlands. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 450–460. doi: 10.17521/cjpe.2016.0193

生物入侵作为全球变化的一个重要方面, 严重威胁了土著生物群落的生物多样性和生态系统功能(Davis, 2003; Hooper *et al.*, 2005)。作为我国中亚热带和南亚热带过渡区最具代表性的河口湿地之一的闽江河口湿地(刘剑秋等, 2006), 自2002年以来逐渐遭到互花米草(*Spartina alterniflora*)的大规模入侵。互花米草以其极强的适应力和繁殖力迅速占据空生态位, 侵占本地种短叶茳芏(*Cyperus malaccensis* var. *brevifolius*)的生境, 在潮间带形成了短叶茳芏单种群落、互花米草单种群落和互花米草-短叶茳芏混生群落共存的竞争格局。入侵的互花米草通过影响土著生态系统的结构, 进而影响生态系统的养分循环, 生态系统养分的可利用性改变反过来又影响植物的生长状况, 从而可能改变入侵种与土著种之间的竞争关系。养分元素氮(N)和磷(P)是湿地生态系统植物生长的主要限制资源, 其可利用性及生态化学计量关系是植物生长和生态系统物质循环的重要调节因子(熊汉锋和王运华, 2005)。植物能在外界养分元素组成改变的情况下, 一定程度上维持自身各元素之间的相对比例。这种由生物在长期进化过程中为适应外界环境变化而形成的维持自身化学组成相对稳定的能力就叫作生态化学计量内稳性(简称内稳性)(Kooijman, 1995)。

国内外内稳性研究的对象由最初的真菌和细菌(Levi & Cowling, 1969; Goldman *et al.*, 1987)发展到藻类、浮游动物和草本植物(Rhee, 1978; Andersen & Hessen, 1991; Güsewell *et al.*, 2005)。由于高等植物体内元素的内稳性和化学计量特征复杂, 对高等植物的研究甚少(Cernusak *et al.*, 2009; Matzek

& Vitousek, 2009; Yu *et al.*, 2010)。生态系统水平上对内稳性的研究多集中于海洋生态系统和陆地生态系统(Güsewell, 2004; 苏强, 2012), 对湿地生态系统的研究较少(Wang *et al.*, 2014)。国内内稳性的研究还处于起步阶段。庾强(2009)以内蒙古草原为研究对象, 通过1 200 km的横断范围的样带试验和内蒙古草原生态系统定位研究站27年的监测数据发现, 内稳性高的物种具有较高的优势度和生物量稳定性, 内稳性高的生态系统则具有较高的生产力和稳定性。因此, 内稳性是衡量物种竞争力的一个重要指标。已有研究表明内稳性的高低受多种因子的影响, 其中包括植物器官(庾强, 2009)、养分供应(严正兵等, 2013)、光强以及施肥(Sterner & Elser, 2002)等, 影响因子的不确定性使得不同研究中内稳性对环境的响应不一致。目前有关互花米草入侵对本地生态系统的影响多集中在物质循环以及生态化学计量学, 而物种水平上内稳性的研究甚少(张仁懿等, 2015)。已有研究发现, 闽江河口湿地生长季阶段的入侵种互花米草和本地种短叶茳芏均具有一定的内稳性, 互花米草N和N:P的内稳性高于短叶茳芏N和N:P的内稳性, 而短叶茳芏P的内稳性高于互花米草P的内稳性(蒋利玲等, 2014)。

为了进一步研究湿地生态系统植物内稳性与生态系统功能的关系, 我们以互花米草入侵为切入点, 以短叶茳芏单种群落、互花米草单种群落以及互花米草-短叶茳芏混生群落为研究对象, 对其土壤和植物的养分动态以及植物的内稳性进行了研究, 旨在解决以下问题: 1)入侵过程如何影响外来种和

本地种的限制性养分以及植物内稳性? 2)元素类型、器官类型和物种类型等不同因子对物种植物内稳性有什么影响?

1 材料和方法

1.1 试验设计

本试验在福建省闽江河口鱣鱼滩湿地(26.01°–26.06° N, 119.57°–119.68° E, 图1)进行。该湿地为闽江河口区面积最大的砂泥质洲滩天然湿地。该区域气候暖热湿润, 年平均气温为19.3 °C, 年降水量为1 346 mm。土壤以滨海盐土、潮土以及水稻土等人工土壤为主。潮汐为正规半日潮。湿地内有维管植物109科294属408种(含变种), 本地优势种主要有短叶茳芏、芦苇(*Phragmites australis*)和蔗草(*Scirpus triqueter*)。自2002年互花米草入侵以来, 其入侵斑块由零星分布发展到超过200万m²的大面积分布, 已在潮间带和部分潮上带形成了明显的大面积入侵斑块(郑彩红等, 2006)。

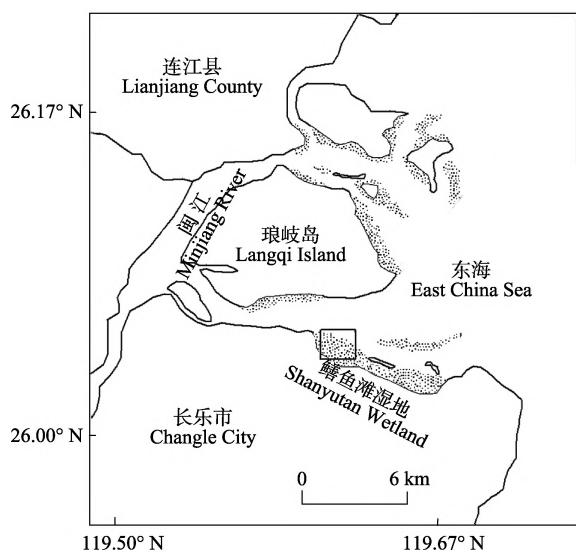


图1 采样点位置图。

Fig. 1 Location of the sampling site.

选择潮间带生境的互花米草单种群落、互花米草-短叶茳芏混生群落和短叶茳芏单种群落沼泽湿地为研究对象, 对沼泽湿地的土壤和植物进行取样。各群落斑块面积约为30 m × 30 m, 在每个斑块的样方内随机选取4个面积大小为25 cm × 25 cm的小样方作为重复。在2012年4月至2013年2月, 每2个月采样一次, 采用齐地面收割方式获得植物的地上部分, 采用挖掘法获取0–30 cm深度的地下所有根

系和土壤。土壤无机氮的测定采用KCl浸提-连续流动分析法(李玉英等, 2009), 土壤有效磷的测定采用NaHCO₃浸提-钼锑抗比色法^①; 植物全氮的测定采用元素分析法(江伟等, 2006), 植物全磷的测定采用浓硫酸-高氯酸消煮-连续流动分析法(鲍士旦, 2005)。

1.2 样品的采集与处理

在样方内, 齐地面剪下植物地上部分装入自封袋内, 清除土壤表层的残落物和杂质后, 采集0–30 cm深度的地下所有根系和土壤。所有样品带回实验室后进行清洗, 并对植物器官(根、茎、叶、鞘)进行分类, 由于短叶茳芏叶和鞘在生长过程中已退化, 故不做该分类。待植物器官分类后, 进行烘干, 保留测定。植物地上、地下部分在105 °C下杀青0.5 h后, 于70 °C烘箱中烘干至恒质量, 再粉碎过100目孔筛待用。土壤样品于室内自然风干后挑去根系等杂质, 过60目孔筛, 用于后续的测定。

1.3 数据统计分析

1.3.1 内稳性特征的研究原理

根据理论推导与研究, Sterner和Elser (2002)提出生物生态化学计量内稳性模型。该模型指数公式为:

$$y = cx^{\frac{1}{H}} \quad (1)$$

其中, x 为土壤无机N或有效P含量(mg·kg⁻¹)或N:P值, y 为植物体器官对应的全氮(N)或全磷(P)含量(mg·kg⁻¹)或N:P值, c 为常数, H 为植物内稳性指数。 H 使用年数据进行拟合计算得到, 其中植物器官的内稳性为各器官在N、P以及N:P值水平上的拟合, 物种的内稳性为所有器官内稳性的平均值, 生态系统N、P以及N:P值的内稳性为该生态系统所有植物整体在相应N、P和N:P值水平上的拟合。 H 的类型可根据 $H > 4$ 为稳态型、 $2 < H < 4$ 为弱稳态型、 $4/3 < H < 2$ 为弱敏感型, 以及 $H < 4/3$ 为敏感型来界定(Jonas et al., 2010)。

1.3.2 数据处理与分析

数据分析前均进行正态性和方差齐性检验。采用Spearman相关分析方法分析土壤N、P含量与植物器官对应N、P含量之间的相关性。方差分析均在数据分析前先进行正态性和方差齐性检验, 若

① Olsen SR, Cole CV, Watanabe FS, Dean LAC (1954). Estimation of Available Phosphorus in Soils by Extraction with Sodium Bicarbonate. US Department of Agriculture, Washington, DC, USA. 939.

通过, 则进行单因素方差分析, 若通不过, 则将数据进行 $\log_{10}$ 对数转换, 然后检验转换后的数据是否符合正态性和方差齐性, 若符合, 则对转换后的数据进行方差分析, 若数据转换后仍不符合前提假设, 则采用非参数方法Kruskal-Wallis检验进行数据分析。对N、P含量在各群落沼泽湿地土壤、植物器官间以及物种间的差异进行分析, 分析内稳性指数在不同元素、器官以及物种间的差异。实验数据在Excel 2013统计软件中进行数据整理; 用SPSS 17.0统计软件进行数据分析; 用SigmaPlot 10.0绘图软件进行数据做图。

2 结果和分析

2.1 湿地土壤与植物N、P含量以及N:P值动态

互花米草单种群落、互花米草-短叶茳茳混生群落和短叶茳茳单种群落沼泽湿地土壤N、P含量均在4月份达到峰值, 表现出先增后减的变化趋势, 且N、P含量之间具有显著的相关性($p < 0.05$ 或 $p < 0.01$); 此外, 3种群落土壤N:P值随季节变化的规律不明显(图2)。互花米草单种群落、短叶茳茳单种群落及其混生群落土壤N含量平均值大小分别为33.91、33.21和31.54 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ ($F_{2,61} = 0.064, p > 0.05$), 土壤P含量平均值大小分别为2.78、3.15和2.39 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ ($F_{2,62} = 1.131, p > 0.05$), 土壤N:P值平均值大小分别为7.68、7.00和9.48, 且混生群落N:P值显著高于短叶茳茳单种群落N:P值($F_{2,61} = 2.302, p < 0.05$)。

互花米草和短叶茳茳植物器官中的N、P含量和N:P值对土壤的响应模式不同(图2)。N元素方面, 单种群落和混生群落中的互花米草叶N含量均显著高于对应单种群落和混生群落中的互花米草根、茎和鞘N含量($F_{3,80} = 20.207, p < 0.05$), 单种群落中的短叶茳茳茎N含量显著高于对应单种群落中的短叶茳茳根N含量($F_{3,78} = 5.062, p < 0.05$); 在混生群落中, 短叶茳茳根N含量显著高于对应混生群落中的互花米草根N含量($p < 0.05$); 在单种群落中, 短叶茳茳根N含量显著高于对应单种群落中的互花米草根N含量($F_{3,78} = 12.168, p < 0.05$)。P元素方面, 单种群落和混生群落中的互花米草叶P含量均显著高于对应单种群落和混生群落中的互花米草根、茎和鞘P含量($F_{3,81} = 8.867, p < 0.05$), 混生群落中的短叶茳茳茎P含量显著高于对应混生群落中的短叶茳茳根P含量($F_{3,69} = 3.169, p < 0.05$); 在混生群落中, 短叶

茳茳茎P含量显著高于对应混生群落中的互花米草茎P含量($p < 0.05$); 在单种群落中, 短叶茳茳茎P含量显著高于对应单种群落中的互花米草茎P含量($F_{3,74} = 3.265, p < 0.05$)。植物器官间的N:P值无显著差异($F_{11,227} = 0.593, p > 0.05$)。混生群落中的互花米草和短叶茳茳N:P值范围分别为7.54–30.71和6.26–19.54, 平均值分别为16.17和12.87; 单种群落中的互花米草和短叶茳茳N:P值范围分别为2.31–33.75和5.45–19.86, 平均值分别为14.64和12.19; 所有植物的根、茎、叶和鞘N:P值范围分别为4.84–25.15、2.31–33.75、9.45–30.71和6.49–28.09, 平均值分别为13.43、13.49、17.22和15.76。混生群落中的互花米草叶和鞘N:P值均显著高于单种群落中的互花米草根N:P值和单种群落中的短叶茳茳根N:P值, 显著高于单种群落和混生群落中的短叶茳茳茎N:P值($F_{11,227} = 2.358, p < 0.05$)。

2.2 土壤与植物养分相关性分析

对土壤和植物器官之间养分相关性进行分析的结果(表1)表明: 单种群落和混生群落中的短叶茳茳茎N含量均与对应的短叶茳茳单种群落和短叶茳茳混生群落的土壤N含量显著正相关($p < 0.05$); 单种群落中的互花米草茎N含量与对应互花米草单种群落土壤N含量极显著正相关($p < 0.01$), 单种群落中的互花米草鞘N含量与对应互花米草单种群落土壤N含量显著正相关($p < 0.05$); 单种群落中的互花米草根和叶P含量与对应互花米草单种群落土壤P含量显著负相关($p < 0.05$); 混生群落中的互花米草茎N和茎P含量均与对应混生群落土壤N和土壤P含量显著正相关($p < 0.05$)。

单种群落中的互花米草茎N含量与其土壤N含量的显著相关程度大于对应单种群落中的短叶茳茳茎N含量与其土壤N含量的相关程度; 混生群落中的短叶茳茳茎N含量与其土壤N含量的显著相关程度大于对应混生群落中的互花米草茎N含量与其土壤N含量的相关程度。互花米草入侵后, 单种群落中的互花米草鞘N含量与其土壤N含量间的相关性由显著正相关转变为混生群落中的不显著正相关。同时, 单种群落中的互花米草根P含量与其土壤P含量的相关性由显著负相关转变为混生群落中的不显著正相关; 单种群落中的互花米草茎P含量与其土壤P含量的相关性由不显著正相关转变为混生群落中的显著正相关; 单种群落中的互花米草叶P含量与其

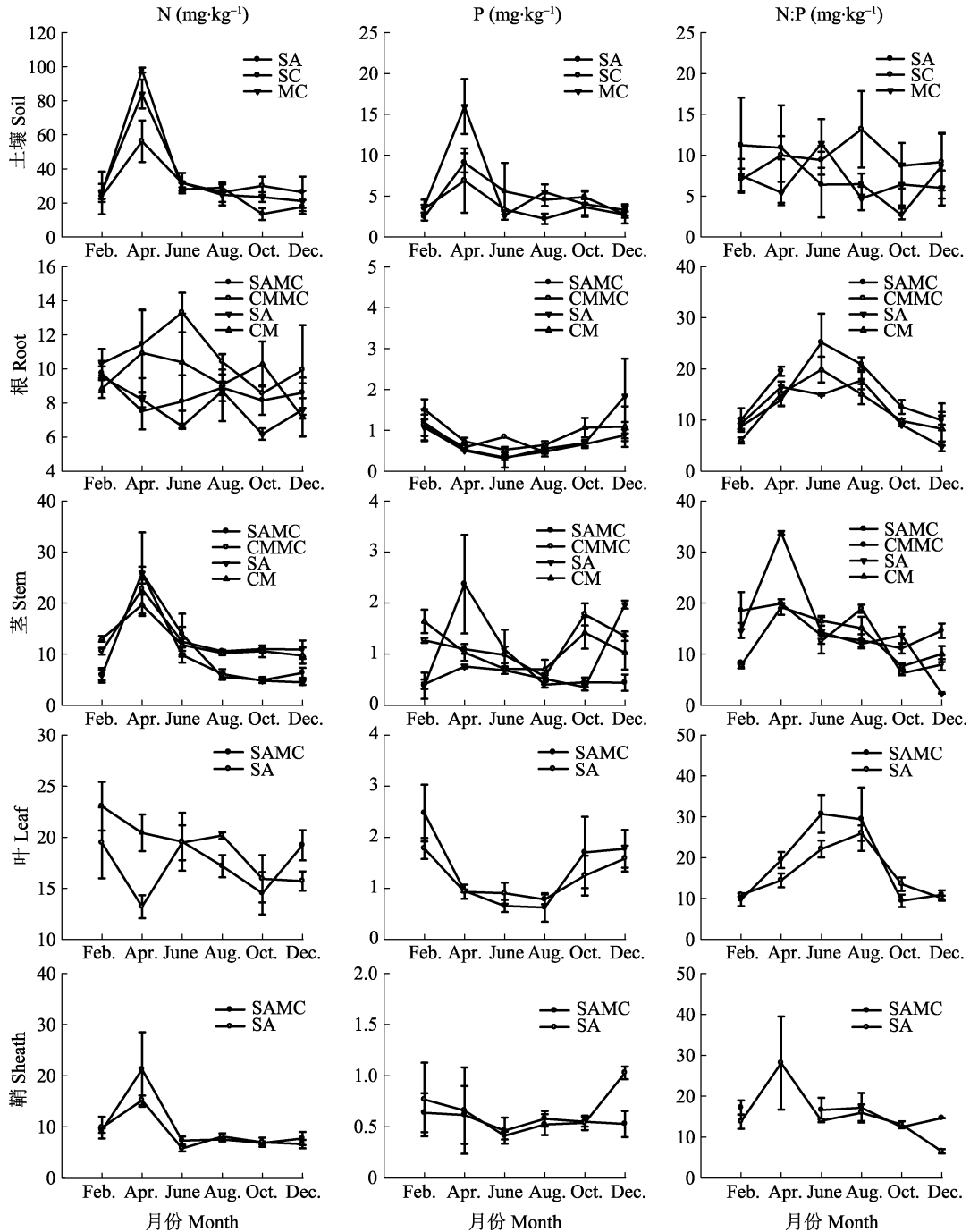


图2 3种群落类型植物器官及土壤的N、P含量和N:P值动态变化(平均值±标准误差, $n = 4$)。CM, 短叶茳芏单种群落; CMMC, 混生群落中的短叶茳芏; MC, 互花米草-短叶茳芏混生群落; SA, 互花米草单种群落; SAMC, 混生群落中的互花米草。
Fig. 2 Dynamic of N, P and N:P in plant organs and soils across the three community types (mean ± SE, $n = 4$). CM, *Cyperus malaccensis* var. *brevifolius* community; CMMC, *C. malaccensis* var. *brevifolius* in mixed community; MC, *S. alterniflora*-*C. malaccensis* var. *brevifolius* mixture community; SA, *Spartina alterniflora* community; SAMC, *S. alterniflora* in mixed community.

土壤P含量的相关性由显著负相关转变为混生群落中的不显著正相关。相比互花米草, 单种群落和混生群落中的短叶茳芏茎N含量与其土壤N含量的相关性均显著, 且混生群落中的相关程度较大; 单种群落中的短叶茳芏茎P含量与其土壤P含量的相关性由负相关转变为混生群落中的正相关, 且两者的

相关关系均不显著。

2.3 植物化学计量内稳性特征

不同元素的内稳性不同。该湿地生态系统N、P和N:P值的内稳性指数(H_N 、 H_P 和 $H_{N:P}$)平均值分别为25.31、2.5和10.33, 其中 H_N 显著高于 H_P ($F_{2,35} = 2.632$, $p < 0.05$)(图3A)。根据内稳性大小的界定, H_P 为弱稳

表1 3种群落类型植物器官与土壤氮(N)、磷(P)含量的相关系数
Table 1 The correlation coefficients between soil and plant organs in nitrogen (N) and phosphorus (P) concentration of three community types

群落类型中的植物 Plant in community type	土壤N含量 Soil N concentration				土壤P含量 Soil P concentration			
	根N Root N	茎N Stem N	叶N Leaf N	鞘N Sheath N	根P Root P	茎P Stem P	叶P Leaf P	鞘P Sheath P
SAMC	-0.177	0.503*	0.023	0.297	-0.099	0.443*	0.087	0.156
SA	0.290	0.701**	-0.032	0.537*	-0.598**	0.182	-0.544*	-0.287
CMMC	0.195	0.653**	-	-	0.051	0.332	-	-
CM	0.433	0.538*	-	-	0.073	-0.079	-	-

*表示在 $p < 0.05$ 水平下显著相关; **表示在 $p < 0.01$ 水平下显著相关。缩写见图2。
*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$. The abbreviations are the same as in Fig. 2.

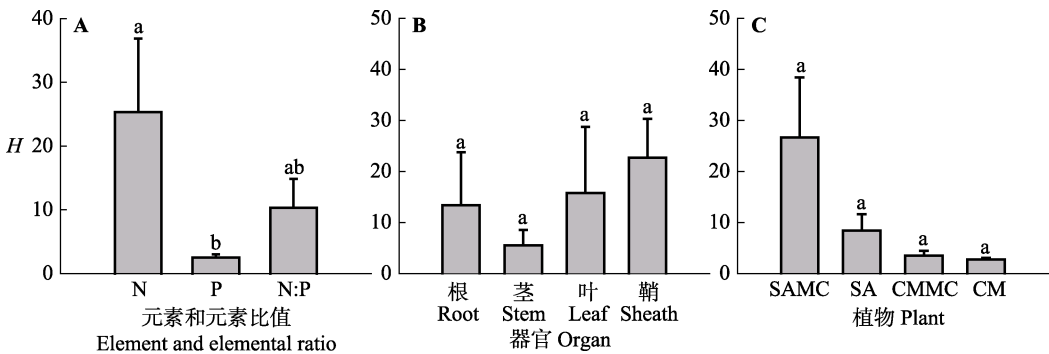


图3 不同元素、器官以及植物类型的内稳性指数(H)(平均值 $\pm$ 标准误差, $n = 4$)。不同小写字母表示不同因子之间差异显著。缩写见图2。
Fig. 3 The homeostatic index (H) in different element, organ and plant types (mean $\pm$ SE, $n = 4$). Different lowercase letters denote significant differences among different factors. The abbreviations are the same as in Fig. 2.

态型, H_N 和 $H_{N:P}$ 为稳态型。对互花米草而言, 混生群落中的互花米草根和叶 H_N 显著高于对应混生群落中的互花米草根和叶 H_P 以及根和叶 $H_{N:P}$, 混生群落中的互花米草鞘 H_N 和鞘 $H_{N:P}$ 显著高于对应混生群落中的互花米草鞘 H_P ($p < 0.05$); 单种群落中的互花米草茎 $H_{N:P}$ 显著高于对应单种群落中的互花米草茎 H_N 和茎 H_P , 单种群落中的互花米草鞘 H_N 显著高于对应单种群落中的互花米草鞘 H_P ($p < 0.05$)(图4)。对短叶茳茳而言, 无论单种群落还是混生群落, 短叶茳茳 H_N 、 H_P 和 $H_{N:P}$ 之间均无显著差异($p > 0.05$)(图4)。

植物内稳性的大小在不同器官中存在差异。生态系统根、茎、叶和鞘的内稳性指数平均值分别为13.37、5.55、15.75和22.7 ($F_{3,35} = 0.614$, $p > 0.05$)(图3B)。对互花米草而言, 对比混生群落中的互花米草器官间的 H_N 大小发现, 根 $H_N >$ 叶 $H_N >$ 鞘 $H_N >$ 茎 H_N , 各器官间差异显著($p < 0.05$); 混生群落中的互花米草鞘 $H_{N:P}$ 显著高于对应混生群落中的互花米草根、茎和叶 $H_{N:P}$; 单种群落中的互花米草鞘 H_N 显著

高于对应单种群落中的互花米草根、茎和叶 H_N , 单种群落中的互花米草茎 $H_{N:P}$ 显著高于对应单种群落中的互花米草根 $H_{N:P}$ 和叶 $H_{N:P}$ (图4)。对短叶茳茳而言, 无论单种群落还是混生群落, 植物器官间的内稳性均无显著差异($p > 0.05$)(图4)。所有植物根、茎、叶和鞘 H_N 分别为35.22、3.24、42.38和32.56, 且根 H_N 显著高于茎 H_N ($F_{3,11} = 2.566$, $p < 0.05$); 器官间 H_P 差异不显著($F_{3,11} = 1.577$, $p > 0.05$), 鞘 $H_{N:P}$ 显著高于根 $H_{N:P}$ ($F_{3,11} = 2.256$, $p < 0.05$)(图5A)。

不同植物类型的内稳性也存在差异。混生群落中的互花米草和短叶茳茳植物内稳性指数平均值分别为26.66和3.48; 单种群落中的互花米草和短叶茳茳植物内稳性指数平均值分别为8.39和2.71 (图3C)。混生群落中的互花米草根 H_N (127.22)显著高于对应混生群落中的短叶茳茳根 H_N (6.35)($p < 0.05$)(图4A), 混生群落中的互花米草和短叶茳茳根 H_P 平均值分别为3.49和3.7 ($p > 0.05$), 茎 H_P 平均值分别为0.46和1.45; 单种群落的互花米草和短叶茳茳根 H_P 平均值分别为1.37和1.85 ($p > 0.05$), 茎 H_P 平均

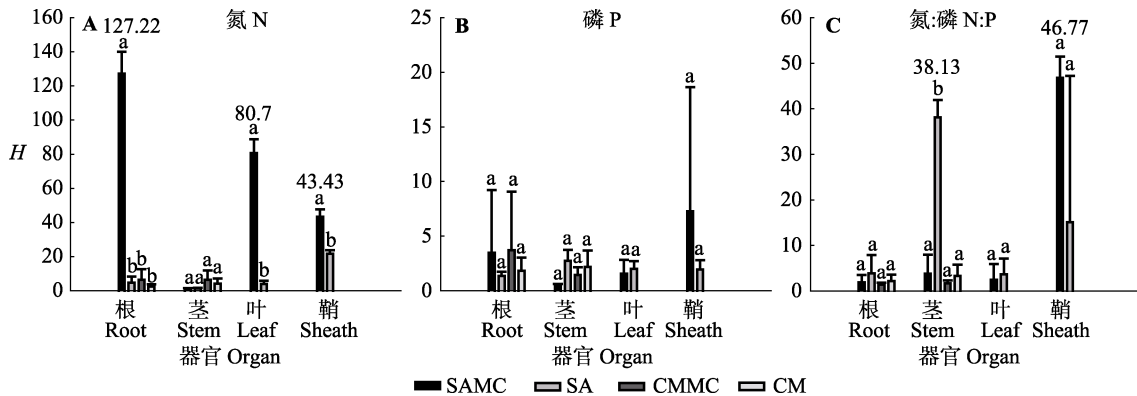


图4 3种群落类型植物器官的N、P和N:P值的内稳性指数(H)(平均值 $\pm$ 标准误差, $n = 4$)。不同小写字母表示不同因子之间差异显著。缩写见图2。

Fig. 4 The homeostatic index (H) of N, P and N:P in plant organs across the three community types (mean $\pm$ SE, $n = 4$). Different lowercase letters denote significant differences among different factors. The abbreviations are the same as in Fig. 2.

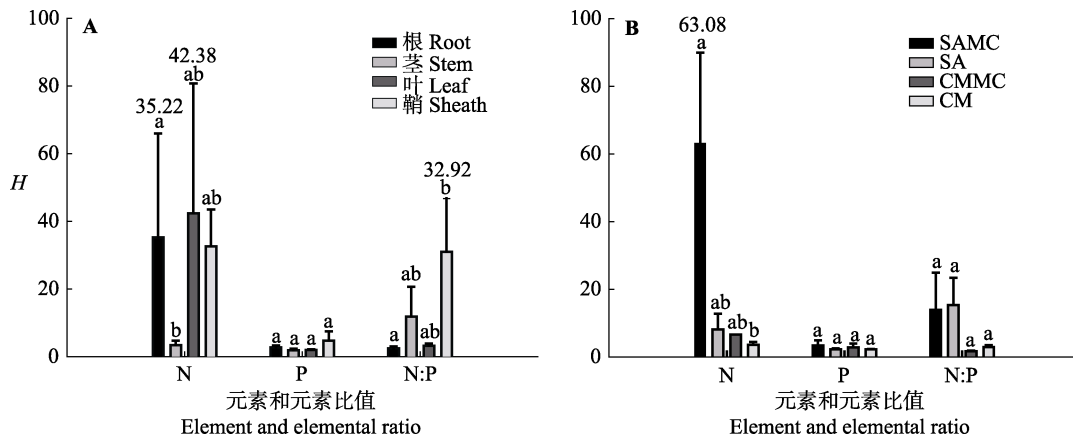


图5 不同器官和植物类型N、P和N:P值的内稳性指数(H)(平均值 $\pm$ 标准误差, $n = 4$)。不同小写字母表示不同因子之间差异显著。缩写见图2。

Fig. 5 The homeostatic index (H) for different organs and plants in N, P and N:P (mean $\pm$ SE, $n = 4$). Different lowercase letters denote significant differences among different factors. The abbreviations are the same as in Fig. 2.

值分别为2.74和2.18 ($p > 0.05$)(图4B); 单种群落中的互花米草茎 $H_{N:P}$ (38.13)显著高于对应单种群落中的短叶荇茎 $H_{N:P}$ (3.27) ($p < 0.05$)(图4C)。单种群落和混生群落中的互花米草与对应单种群落和混生群落中的短叶荇茎间的N、P和N:P值的内稳性均无显著差异($p > 0.05$), 混生群落中的互花米草 H_N 显著高于单种群落中的短叶荇茎 H_N ($p < 0.05$)(图5B)。

3 讨论

3.1 植物生长限制性养分分析

根据Garnier理论, 植物与土壤对应养分含量存在正相关关系则说明植物生长受到养分限制(Garnier, 1998)。根据该理论, 福建省闽江河口鳊鱼滩湿地生态系统中短叶荇茎受N限制, 单种群落中的互花米草茎和鞘受N限制, 混生群落中的互花米草茎受N和P共

同限制。根据Koerselman理论, 植物体N:P < 14表明其相对受N限制, N:P > 16相对受P限制, $14 < N:P < 16$ 则受N和P共同限制(Koerselman & Meuleman, 1996; Güsewell & Koerselman, 2002)。由于不同研究区域、不同生态系统以及不同植被类型的N:P临界阈值均会发生改变, 精确的N:P临界阈值需要通过严格的施肥试验来确定(Zhang *et al.*, 2004; Güsewell, 2004)。胡伟芳等(2014)对中国主要湿地649种植物的N、P化学计量特征进行了整合分析, 结果表明不同湿地生境的植物受限制状况不尽相同, 其中N限制(N:P < 14)比例最高, 占59%。针对湿地生态系统的大多数研究也多用14和16为阈值来判断养分受限制情况(Güsewell & Koerselman, 2002; Tessier & Raynal, 2003; Bott *et al.*, 2008)。因此, 若本研究沿用该临界阈值进行分析, 则单种群落和混生群落中的互

花米草茎均受N、P共同限制, 其叶均受P限制, 单种群落和混生群落中的短叶茳茳茎均受N限制。本研究中, 互花米草各器官N、P含量平均值均低于短叶茳茳, 但N:P值平均值高于短叶茳茳, 这表明互花米草在生长过程中对养分的需求量相对较低, 但对N的利用效率高于对P的利用效率。

Garnier理论和Koerselman理论是分析植物限制性养分的两种常用方法, Koerselman理论是基于生态化学计量对系统能力平衡与元素平衡相互影响的分析, 已在水生和湿地生态系统中得到广泛应用(Güsewell & Koerselman, 2002), 但因受气候特征、物种类型等影响而具有局限性。Garnier理论是特定环境中土壤与植物间相互作用的结果, 是植物需求的内在属性、土壤养分提供以及气候等外因的综合表现, 具有较强的耦联性, 但结果也受外因影响(樊晓勇, 2012)。本研究中, Garnier理论和Koerselman理论均表明单种群落和混生群落中的短叶茳茳茎的生长均受N限制, 混生群落中的互花米草茎的生长受N和P共同限制, 其他群落中的部分植物器官生长的受限结果存在差异。因此, 本研究同时采用这两种方法进行养分限制性分析, 由两种方法一致得到的结果以及由此获得的结论, 我们认为更可靠。

3.2 入侵对植物内稳性的影响

入侵对植物内稳性产生的影响主要表现在N元素上。混生群落中的互花米草根、叶和鞘的 H_N 分别显著高于对应单种群落中的互花米草根、茎和鞘的 H_N 。混生群落中的互花米草根的 H_N 比单种群落中的互花米草根的 H_N 高25.7倍, 混生群落中的短叶茳茳根的 H_N 比单种群落中的短叶茳茳根的 H_N 增大了1.48倍, 两者之间的差异可能与互花米草根际微生物的固氮作用有关, 这使得互花米草获得更多的N, 进而缓解了N的限制(Bagwell & Lovell, 2000; Moisaner *et al.*, 2005; 曾艳等, 2011)。入侵初期, 单种群落的植物生长受N限制, 植物体内N的含量很大程度上取决于土壤中可利用N的含量, 故植物内稳性较低。随着入侵过程的进行, 互花米草的根际固氮作用使植物体内N含量的获取对土壤中N的依赖性降低, 从而使混生群落中的植物表现出较高的内稳性。相比短叶茳茳根的养分利用性, 互花米草根内稳性的调节能力使其能够在多变的环境中保持较好的生长, 进而具备更强的竞争力和适应力。已有的研究表明, 生态系统的稳定性与根生物量正相

关, 根在变化的环境中可通过回收利用和贮存养分来调节生长, 从而提高物种和群落水平的生产力和稳定性(Tilman *et al.*, 2006)。因此, 根内稳性与群落生产力和稳定性的关系研究值得进一步探索。

此外, 在入侵过程中, 混生群落中的互花米草根的 H_N 和根的 H_P 较单种群落中的互花米草根的 H_N 和根的 H_P 增大, 茎的 H_N 和茎的 H_P 相应减小; 根的 $H_{N:P}$ 减小, 鞘的 $H_{N:P}$ 相应增大。这种地上-地下内稳性变化趋势相反的现象正是植物为适应特定环境而表现出的调节作用。如庾强(2009)研究表明, 贫瘠的典型草原中, 高内稳性的根对应低内稳性的叶, 这是为保持叶片元素组成的稳定, 根的元素组成做出了较大程度的调节, 从而适应特定环境。

3.3 植物内稳性与生态功能

Yu等(2015)研究发现, 物种水平的内稳性与物种优势度和稳定性正相关, 而且在多数情况下, 群落水平的内稳性与生态系统功能以及稳定性也正相关。因此, 内稳性可作为衡量物种竞争力的重要指标。本研究结果表明, 入侵使得混生群落中的互花米草根、叶和鞘的 H_N 均显著高于单种群落中的互花米草根、茎和鞘的 H_N , 但由于内稳性是植物在长期进化过程中适应环境变化的结果(Elser *et al.*, 2010), 是植物所固有的特性。因此, 无论单种群落还是混生群落中, 混生群落中的互花米草根的 H_N 显著高于对应混生群落中的短叶茳茳根的 H_N ($p < 0.05$), 单种群落中的互花米草茎的 $H_{N:P}$ 显著高于对应单种群落中的短叶茳茳茎的 $H_{N:P}$ ($p < 0.05$), 没有发现短叶茳茳显著高于互花米草的研究结果。因此, 入侵过程对植物内稳性的改变不影响物种间内稳性的相对大小, 互花米草较高的内稳性可能是其入侵成功的一个原因。

目前, 互花米草的防治措施主要有物理控制(Frid *et al.*, 1999)、化学控制(Patten, 2002)和生物控制(Wu *et al.*, 1999, Grevstad *et al.*, 2003)这3种方法, 其中以收割、碎根水淹等物理方法居多。研究表明, 翻耕和碎根处理方法仅在当年有一定的控制效果, 不具有长期有效性, 且割除碎根也需要在最佳季节进行(李贺鹏和张利权, 2007)。已有的研究认为: 闽江河口湿地生态系统在7月份时互花米草内稳性最低, 是治理互花米草的最佳时期(蒋利玲等, 2014)。充分考虑植物内稳性特征的影响, 建议采用物理-化学综合方法进行互花米草的控制, 在7月份对互

花米草进行碎根,再通过施加N缓解短叶茳芏根和茎的营养限制,从而增大短叶茳芏群落在湿地生态系统中的内稳性。

4 结论

1)互花米草入侵闽江河口湿地生态系统后,其生长由受N和P共同限制转变为受P限制,短叶茳芏均受N限制。

2)该湿地生态系统中, N的内稳性显著高于P的内稳性;根的 H_N 显著高于茎的 H_N , 鞘的 $H_{N:P}$ 显著高于根的 $H_{N:P}$ 。

3)互花米草物种内稳性高于短叶茳芏物种内稳性,这可能是互花米草成功入侵的一个原因。

基金项目 国家大学生创新项目(201210394011)、国家自然科学基金(31370489和31100352)、上海高校特聘教授(东方学者)岗位计划和中共中央组织部青年千人计划。

致谢 感谢福建师范大学翁少峰、颜远烽、吴丽凤、何诗、叶小霖、谢志煌、蒋米亮和柯梦凡等同学在野外采样与室内分析工作中给予的帮助。

参考文献

- Andersen T, Hessen DO (1991). Carbon, nitrogen, and phosphorus content of freshwater zooplankton. *Limnology and Oceanography*, 36, 807–814.
- Bagwell CE, Lovell CR (2000). Microdiversity of culturable diazotrophs from the rhizoplanes of the salt marsh grasses *Spartina alterniflora* and *Juncus roemerianus*. *Microbial Ecology*, 39, 128–136.
- Bao SD (2005). *Agricultural Soil Analysis*. 3rd edn. China Agricultural Press, Beijing. 141–149. (in Chinese) [鲍士旦 (2005). 土壤农化分析. 第三版. 中国农业出版社, 北京. 141–149.]
- Bott T, Meyer GA, Young EB (2008). Nutrient limitation and morphological plasticity of the carnivorous pitcher plant *Sarracenia purpurea* in contrasting wetland environments. *New Phytologist*, 180, 631–641.
- Cernusak LA, Winter K, Turner BL (2009). Leaf nitrogen to phosphorus ratios of tropical trees: Experimental assessment of physiological and environmental controls. *New Phytologist*, 185, 770–779.
- Davis MA (2003). Biotic globalization: Does competition from introduced species threaten biodiversity? *Bioscience*, 53, 481–489.
- Elser JJ, Fagan WF, Kerkhoff AJ, Swenson NG, Enquist BJ (2010). Biological stoichiometry of plant production: Metabolism, scaling and ecological response to global change. *New Phytologist*, 186, 593–608.
- Fan XY (2012). *Spatial Variation in Nutrient of Dominant Plant and Ecological Stoichiometry from Laohu Gou of Qilian Mountain*. Master degree dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. (in Chinese with English abstract) [樊晓勇 (2012). 祁连山老虎沟优势植物的养分空间变化与生态化学计量学研究. 硕士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Frid CLJ, Chandrasekara WU, Davey P (1999). The restoration of mud flats invaded by common cord-grass (*Spartina anglica*, CE Hubbard) using mechanical disturbance and its effects on the macrobenthic fauna. *Aquatic Conservation Marine & Freshwater Ecosystems*, 9, 47–61.
- Garnier E (1998). *Interspecific Variation in Plasticity of Grasses in Response to Nitrogen Supply*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 155–181.
- Goldman JC, Caron DA, Dennett MR (1987). Regulations of gross growth efficiency and ammonium regeneration in bacteria by substrate C:N ratio. *Limnology and Oceanography*, 32, 1239–1252.
- Grevstad FS, Strong DR, Garcia-Rossi D, Switzer RW, Wecker MS (2003). Biological control of *Spartina alterniflora* in Willapa Bay, Washington using the planthopper *Prokelisia marginata*: Agent specificity and early results. *Biological Control*, 27, 32–42.
- Güsewell S (2004). N:P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance. *New Phytologist*, 164, 243–266.
- Güsewell S, Jewell PL, Edwards PJ (2005). Effects of heterogeneous habitat use by cattle on nutrient availability and litter decomposition in soils of an Alpine pasture. *Plant and Soil*, 268, 135–149.
- Güsewell S, Koerselman W (2002). Variation in nitrogen and phosphorus concentrations of wetland plants. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 5, 37–61.
- Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J, Wardle DA (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75, 3–35.
- Hu WF, Zhang WL, Zhang LH, Chen XY, Lin W, Zeng CS, Tong C (2014). Stoichiometric characteristics of nitrogen and phosphorus in major wetland vegetation of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 1041–1052. (in Chinese with English abstract) [胡伟芳, 章文龙, 张林海, 陈晓艳, 林伟, 曾从盛, 仝川 (2014). 中国主要湿地植被氮和磷生态化学计量学特征. 植物生态学报, 38, 1041–1052.]
- Jiang LL, He S, Wu LF, Yan YF, Weng SF, Liu J, Wang WQ, Zeng CS (2014). Characteristics of stoichiometric homeostasis of three plant species in wetlands in Minjiang estuary.

- Wetland Science, 3, 293–298. (in Chinese with English abstract) [蒋利玲, 何诗, 吴丽凤, 颜远烽, 翁少峰, 刘静, 王维奇, 曾从盛 (2014). 闽江河口湿地3种植物化学计量内稳性特征. 湿地科学, 3, 293–298.]
- Jiang W, Li XQ, Jiang Q, Huang DK, Cheng HG (2006). Kjeldahl method and the elemental analyzer method in measurement of total nitrogen in sediments: Comparison and its significance. *Geochimica*, 35, 221–226. (in Chinese with English abstract) [江伟, 李心清, 蒋倩, 黄代宽, 程红光 (2006). 凯氏蒸馏法和元素分析仪法测定沉积物中全氮含量的异同及其意义. 地球化学, 35, 221–226.]
- Jonas P, Patrick F, Akira G, James MH, Jayne J, Satoshi K (2010). To be or not to be what you eat: Regulation of stoichiometric homeostasis among autotrophs and heterotrophs. *Oikos*, 119, 741–751.
- Koerselman W, Meuleman AMF (1996). The vegetation N:P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 33, 1441–1450.
- Kooijman SALM (1995). The stoichiometry of animal energetics. *Journal of Theoretical Biology*, 177, 139–149.
- Levi MP, Cowling EB (1969). Role of nitrogen in wood deterioration. VII. Physiological adaptation of wood-destroying and other fungi to substrates deficient in nitrogen. *Phytopathology*, 59, 460–468.
- Li HP, Zhang LQ (2007). Experimental study on physical controls of an exotic plant *Spartina alterniflora* in Shanghai. *Journal of East China Normal University (Natural Science)*, 6, 44–55. (in Chinese with English abstract) [李贺鹏, 张利权 (2007). 外来植物互花米草的物理控制实验研究. 华东师范大学学报(自然科学版), 6, 44–55.]
- Li YY, Sun JH, Yu CB, Cheng X, Zhang FS, Li L (2009). Effects of nitrogen fertilization application and faba bean/maize intercropping on the spatial and temporal distribution of soil inorganic nitrogen. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 15, 815–823. (in Chinese with English abstract) [李玉英, 孙建好, 余常兵, 程序, 张福锁, 李隆 (2009). 施氮量和蚕豆/玉米间作对土壤无机氮时空分布的影响. 植物营养与肥料学报, 15, 815–823.]
- Liu JQ, Zeng CS, Chen N (2006). *Study on the Wetlands of Minjiang River Estuary*. Science Press, Beijing. 21–47. (in Chinese) [刘剑秋, 曾从盛, 陈宁 (2006). 闽江河口湿地研究. 科学出版社, 北京. 21–47.]
- Matzek V, Vitousek PM (2009). N:P stoichiometry and protein: RNA ratios in vascular plants: An evaluation of the growth-rate hypothesis. *Ecology Letters*, 12, 765–771.
- Moisander PH, Piehler MF, Paerl HW (2005). Diversity and activity of epiphytic nitrogen fixers on standing dead stems of the salt marsh grass *Spartina alterniflora*. *Aquatic Microbial Ecology*, 39, 271–279.
- Patten K (2002). Smooth cordgrass (*Spartina alterniflora*) control with *Imazapyr*. *Weed Technology*, 16, 826–832.
- Rhee GY (1978). Effects of N:P atomic ratios and nitrate limitation on algal growth, cell composition and nitrate uptake. *Limnology and Oceanography*, 23, 10–25.
- Sterner RW, Elser JJ (2002). *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton University Press, New Jersey. 226–226.
- Su Q (2012). The framework of stoichiometry homeostasis in zooplankton elemental composition. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 7213–7219. (in Chinese with English abstract) [苏强 (2012). 浮游动物化学计量学稳态性特征研究进展. 生态学报, 32, 7213–7219.]
- Tessier JT, Raynal DJ (2003). Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation. *Journal of Applied Ecology*, 40, 523–534.
- Tilman D, Reich PB, Knops JMH (2006). Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature*, 441, 629–632.
- Wang H, Li HY, Zhang ZJ, Muehlbauer JD, He Q, Xu XH, Yue CL, Jiang DQ (2014). Linking stoichiometric homeostasis of microorganisms with soil phosphorus dynamics in wetlands subjected to microcosm warming. *PLOS ONE*, 9, e85575–e85575. doi: 10.1371/journal.pone.0085575.
- Wu MY, Hacker S, Ayres D, Strong DR (1999). Potential of *Prokelisia* spp. as biological control agents of english cordgrass, *Spartina anglica*. *Biological Control*, 16, 267–273.
- Xiong HF, Wang YH (2005). Advances in researches on biogeochemical circulation of C, N and P in wetlands. *Chinese Journal of Soil Science*, 36, 240–243. (in Chinese with English abstract) [熊汉锋, 王运华 (2005). 湿地碳氮磷的生物地球化学循环研究进展. 土壤通报, 36, 240–243.]
- Yan ZB, Kim NY, Han TS, Fang JY, Han WX (2013). Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of *Arabidopsis thaliana*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 551–557. (in Chinese with English abstract) [严正兵, 金南瑛, 韩廷申, 方精云, 韩文轩 (2013). 氮磷施肥对拟南芥叶片碳氮磷化学计量特征的影响. 植物生态学报, 37, 551–557.]
- Yu Q (2009). *Ecological Stoichiometric Study on Vascular Plants in the Inner Mongolia Steppe*. PhD dissertation, Institute of Botany, Chinese Academy of Science, Beijing. 56–67. (in Chinese with English abstract) [庾强 (2009). 内蒙古草原植物化学计量生态学研究. 博士学位论文, 中国科学院植物研究所, 北京. 56–67.]
- Yu Q, Chen QS, Elser JJ, He NP, Wu HH, Zhang GM, Wu JG, Bai YF, Han XG (2010). Linking stoichiometric homeostasis with ecosystem structure, functioning, and stability. *Ecology Letters*, 13, 1390–1399.
- Yu Q, Wilcox K, Pierre KL, Knapp AK, Han XG, Smith MD (2015). Stoichiometric homeostasis predicts plant species

doi: 10.17521/cjpe.2016.0193

- dominance, temporal stability, and responses to global change. *Ecology*, 96, 2328–2335.
- Zeng Y, Tian GH, Chen LY, Li J, An D, Lei ZS, Tang H, Peng SL (2011). Influence of *Spartina alterniflora* invasion on soil ecosystem: A review. *Chinese Journal of Ecology*, 30, 2080–2087. (in Chinese with English abstract) [曾艳, 田广红, 陈蕾伊, 李静, 安东, 雷振胜, 唐虹, 彭少麟 (2011). 互花米草入侵对土壤生态系统的影响. 生态学杂志, 30, 2080–2087.]
- Zhang LX, Bai YF, Han XG (2004). Differential responses of N:P stoichiometry of *Leymus chinensis* and *Carex korshinskyi* to N additions in a steppe ecosystem in Nei Mongol. *Acta Botanica Sinica*, 46, 259–270.
- Zhang RY, Shi XM, Li WJ, Guo R, Wang G (2015). Response of species homeostasis and biomass on a sub-alpine grassland. *Pratacultural Science*, 32, 1539–1547. (in Chinese with English abstract) [张仁懿, 史小明, 李文金, 郭睿, 王刚 (2015). 亚高寒草甸物种内稳性与生物量变化模式. 草业科学, 32, 1539–1547.]
- Zheng CH, Zeng CS, Chen ZQ, Lin MC (2006). A study on the changes of landscape pattern of estuary wetlands of the Minjiang River. *Wetland Science*, 4, 29–35. (in Chinese with English abstract) [郑彩红, 曾从盛, 陈志强, 林茂昌 (2006). 闽江河口区湿地景观格局演变研究. 湿地科学, 4, 29–35.]
- 责任编辑: 任海 责任编辑: 王葳



扫码向作者提问