

古志钦, 张利权. 2009. 互花米草对持续淹水胁迫的生理响应 [J]. 环境科学学报, 29(4): 876-881

Gu Z Q, Zhang L Q. 2009. Physiological responses of *Spartina alterniflora* to long-term waterlogging stress [J]. Acta Scientiae Circumstantiae 29(4): 876-881

# 互花米草对持续淹水胁迫的生理响应

古志钦<sup>1</sup>, 张利权<sup>1, 2\*</sup>

1 华东师范大学河口海岸国家重点实验室, 上海 200062

2 华东师范大学城市生态化过程与生态恢复上海市重点实验室, 上海 200062

收稿日期: 2008-09-03 修回日期: 2008-10-22 录用日期: 2009-02-10

**摘要:** 对互花米草进行了 40 cm 水深的持续淹水胁迫, 研究了其生理指标的响应。结果显示, 淹水胁迫下, 互花米草叶片中可溶性糖含量和叶绿素含量在初期均显著低于对照, 随后逐渐积累并高于对照。丙二醛含量在初期显著高于对照, 随后与对照组的差异逐渐减小, 至生长季末与对照水平相当。过氧化物酶活性在淹水后 63d 内均高于对照, 至生长季末则低于对照, 而过氧化物歧化酶活性则始终高于对照。至生长季末, 持续淹水胁迫条件下的互花米草生物量低于对照, 其形态学上表现为植株矮小、根系变短、节长变短、地下部分所占生物量比重降低。研究结果表明, 持续淹水胁迫对互花米草的生理指标产生影响, 但互花米草可以通过生理和形态学的响应来适应这种胁迫, 因此, 必须进一步结合其它物理控制措施进行综合治理。

**关键词:** 外来入侵物种; 互花米草; 持续淹水; 生长指标; 生理指标

文章编号: 0253-2468(2009)04-876-06 中图分类号: Q945 文献标识码: A

## Physiological responses of *Spartina alterniflora* to long-term waterlogging stress

GU Zhiqin<sup>1</sup>, ZHANG Liqun<sup>1, 2\*</sup>

1 State Key Laboratory of Estuarine and Coastal Research, East China Normal University, Shanghai 200062

2 Shanghai Key Laboratory of Urbanization Ecological Process and Ecological Restoration, East China Normal University, Shanghai 200062

Received 3 September 2008; received in revised form 22 October 2008; accepted 10 February 2009

**Abstract** Effects of waterlogging stress on the physiological and growth responses of *Spartina alterniflora* and its adaptation mechanisms under long-term waterlogging conditions were studied. The results showed that the contents of soluble sugar and chlorophyll in leaves were lower than those of the control at the beginning of the experiment and then accumulated gradually. The contents of MDA increased remarkably at the beginning and then decreased. The activities of SOD and POD increased at the beginning and decreased subsequently. Under the waterlogging conditions, the height, node length and biomass ratio of underground vs. aboveground were lower than those of the control. The results from this study indicated that waterlogging stress could inhibit the growth of *S. alterniflora*, but the plant could effectively adapt to the stress by physiological and morphological adjustment. Therefore, waterlogging together with other control measures should be an effective way for controlling the expansion of *S. alterniflora*.

**Keywords** exotic and invasive species; *Spartina alterniflora*; waterlogging; physiological index; growth index

### 1 引言 (Introduction)

植物入侵是全球变化的一个重要组成部分, 对生物多样性、生态系统稳定性和服务功能产生了严重的影响。互花米草 (*Spartina alterniflora*) 于 1995 年人工引种到上海崇明东滩, 由于其强适应性和扩散能力, 现已大面积分布于崇明东滩鸟类国家级自然

保护区内, 形成了单优势种群落 (李贺鹏等, 2006)。互花米草大面积定居和扩散, 与本地种芦苇 (*Phragmites australis*) 和海三棱藨草 (*Scirpus mariqueter*) 形成了强烈竞争, 对当地生态系统造成严重危害 (李贺鹏等, 2006; 赵广琦等, 2005)。因此, 有效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重要的意义和必

基金项目: 国家科技支撑计划 (No. 2006BAC01A14); 上海市科委重点科技项目 (No. 08231200702)

Supported by the National Key Fundamental Research and Development Program (No. 2006BAC01A14) and the Key Project of Shanghai Scientific and Technological Committee (No. 08231200702)

作者简介: 古志钦 (1982-), 男, E-mail: guzhiqin@tm.cn; \* 通讯作者 (责任作者), E-mail: lqzhang@sklec.ecnu.edu.cn

Biography: GU Zhiqin (1982-), male, E-mail: guzhiqin@tm.cn; \* Corresponding author, E-mail: lqzhang@sklec.ecnu.edu.cn

要性。

针对互花米草的强入侵性和对生态系统造成的危害,国际上正在采取各种方法加以控制,如物理(机械)方法、化学方法和生物防治方法(Frid *et al.*, 1999; Kilbride *et al.*, 1995; Patten, 2002; Wu *et al.*, 1999; Grevstad *et al.*, 2003)。物理控制主要指利用物理或机械方法对互花米草进行拔除、挖掘、遮盖、水淹、火烧、割除和碾埋等,从而遏制其生长,限制它的呼吸或光合作用,最终以杀死植株为目的,其中水淹控制被报道是一项有效控制互花米草的措施。国内外研究者发现,持续水淹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的扩展(Mendelsohn, 1981);模拟潮汐对互花米草进行每日不同时间的淹水胁迫,可抑制其生理活动和生长(肖强等, 2005)。这些研究主要运用调控淹水时间和频率等胁迫条件,抑制互花米草的生物量积累和无性与有性繁殖能力,降低其生态入侵性,以实现互花米草的有效控制;但对互花米草在持续淹水胁迫条件下生理和生长响应方面的机理研究还较少。

本研究中通过控制实验条件,测定了持续淹水胁迫下互花米草可溶性糖含量、叶绿素含量、丙二醛(MDA)含量、过氧化物酶(POD)活性、超氧化物歧化酶(SOD)活性等生理指标的响应情况,以及其株高、节数、生物量分配等生长指标的变化,以期探索互花米草对淹水胁迫环境的适应机制,从而为互花米草的控制和管理提供科学依据。

## 2 材料与方法(Materials and methods)

### 2.1 供试材料与实验设计

互花米草幼苗和培养所用的土壤均采自崇明东滩鸟类国家级自然保护区(N31°35', E121°53')。于2007年3月25日选取13~15cm高、长势均匀的互花米草幼苗,将幼苗连根带泥挖起,种植于直径25cm、高22cm的塑料花盆内,每盆10棵,土壤深度为15cm。在崇明东滩实验站室外自然条件下培养,定期浇水保持土壤湿润。经过42d复壮后,其高度为(38.2±3.5)cm。于2007年5月14日选取长势良好的36盆作为实验材料,将其中18盆互花米草分别放入高60cm的敞口水箱中,每个水箱中灌注盐度为8的人工海水,进行40cm水深的淹水处理;另外18盆设为对照,定期浇水保持土壤湿润。实验自5月中旬互花米草营养生长期开始,到11月上旬生

长末期结束,实验周期为175d。整个实验周期内,持续保持淹水处理试验中的水位和盐度。

### 2.2 测定项目及方法

于实验开始后第7、21、35、63、133和175d的中午12:00~13:00取出3盆淹水的互花米草,取植株顶部第4片的叶片,每盆随机取5株,混合装入10mL离心管后立即保存于液氮中,同样方法取对照样品3盆,将样品带回实验室测量其生理指标。采样后的花盆样品不再进行以后实验采样。可溶性糖含量测定采用蒽酮比色法(李合生, 2000);MDA含量的测定采用硫代巴比妥酸氧化法(李合生, 2000);叶绿素含量测定采用分光光度法,用无水乙醇提取(郝建军等, 2006);POD活性测定采用愈创木酚法,以每分钟内470nm处吸光度变化0.01的酶量为1个酶活性单位U(郝建军等, 2006);SOD活性测定采用邻苯三酚自氧化法,以每分钟抑制邻苯三酚自氧化速率达到50%的酶量为1个酶活力单位(郝建军等, 2006)。

至互花米草生长末期(11月4日),采集处理与对照植株各8株,将根部泥土洗净后带回实验室,分别测定采集植株的节数,测量植株地上部分高度与根长(精确到cm)。此后将植株分解为叶、茎和根3部分,置于80℃烘箱内烘干至恒重,用电子天平称量其各部分干重。

### 2.3 数据处理

测定结果用EXCEL和SPSS软件进行统计分析,应用独立样本 $t$ 检验方法对同一测定项目处理与对照差异进行分析比较,并使用EXCEL进行绘图。

## 3 试验结果(Results)

### 3.1 可溶性糖含量的响应

对照组的互花米草叶片可溶性糖含量7d后为13.13 mg g<sup>-1</sup>;随后缓慢下降,至63d时达到最低点(9.79 mg g<sup>-1</sup>);然后逐渐上升,至133d后基本保持稳定。持续淹水7d后,互花米草叶片可溶性糖含量为最低(6.32 mg g<sup>-1</sup>),显著低于对照( $p < 0.05$ );此后其可溶性糖含量随淹水时间呈直线上升,至35d后开始高于对照组;而在63、133和175d时,显著高于对照组( $p < 0.05$ ),分别高出54.7%、24.2%和26.8%;至135d生长末季时达到最高值(19.46 mg g<sup>-1</sup>)是最初时的3.08倍(图1)。

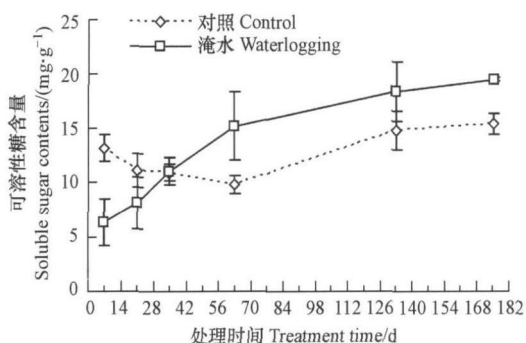


图 1 持续淹水胁迫下互花米草可溶性糖含量的变化(平均值 ± 标准差)

Fig 1 Changes of soluble sugar contents in leaves of *Spartina alterniflora* (mean ± SE)

### 3.2 叶绿素含量的响应

持续淹水 7d 后, 互花米草叶片中叶绿素含量为  $1.13 \text{ mg g}^{-1}$ , 低于对照 24.6% ( $p < 0.05$ ); 随后叶绿素含量逐渐上升, 至 21、35 和 63d 时与对照组水平相当 ( $p > 0.05$ ), 并在 63d 时达到最高值 ( $2.32 \text{ mg g}^{-1}$ ), 随后开始下降. 而对照组叶绿素含量最高值 ( $2.55 \text{ mg g}^{-1}$ ) 出现在 133d 时, 此时持续淹水处理组叶绿素含量比对照低 28.1% ( $p < 0.05$ ); 而至生长季末 175d 时, 淹水处理组叶绿素含量高出于对照组 43.9% (图 2).

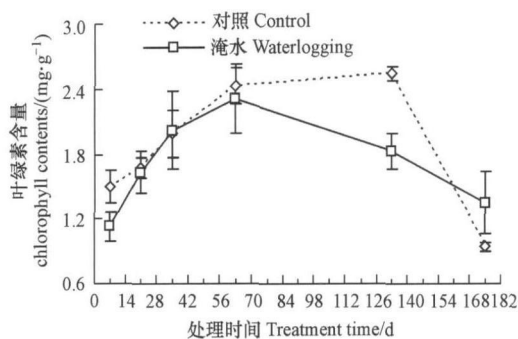


图 2 持续淹水胁迫下互花米草叶绿素含量的变化(平均值 ± 标准差)

Fig 2 Changes of chlorophyll contents in leaves of *Spartina alterniflora* (mean ± SE)

### 3.3 MDA 含量的响应

持续淹水胁迫下, 互花米草叶片中 MDA 含量做出迅速响应, 在淹水 7d 后激增到  $11.82 \mu\text{mol g}^{-1}$ , 为对照组 ( $4.12 \mu\text{mol g}^{-1}$ ) 的 2.87 倍, 达到显著水平 ( $p < 0.01$ ); 随着互花米草对逆境条件逐渐适应, MDA 含量逐渐降低, 至 63d 时达到最低点 ( $7.32 \mu\text{mol g}^{-1}$ ), 但仍高出对照组 55.2% ( $p < 0.05$ ); 随着植株地上部分的衰老, 其含量又逐

渐升高, 至 175d 时达到  $9.9 \mu\text{mol g}^{-1}$ . 对照组叶片中 MDA 含量 7~133d 时相对稳定, 保持  $4.10 \sim 4.89 \mu\text{mol g}^{-1}$  范围内, 第 133d 后随着植株地上部分的衰老而急剧升高, 至 175d 生长末季时, 处理组 MDA 含量为  $9.50 \mu\text{mol g}^{-1}$ , 与对照组水平相当 ( $p > 0.05$ ) (图 3).

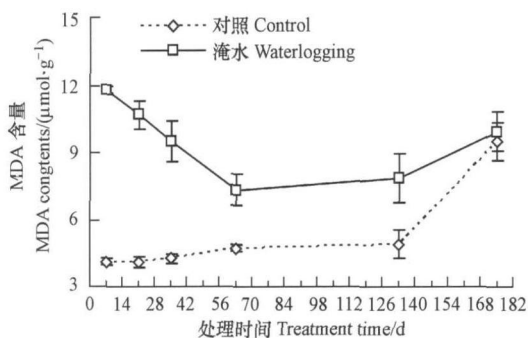


图 3 持续淹水胁迫下互花米草 MDA 含量的变化(平均值 ± 标准差)

Fig 3 Changes of MDA contents in leaves of *Spartina alterniflora* (mean ± SE)

### 3.4 POD 活性的响应

持续淹水胁迫下, 互花米草叶片中 POD 活性呈现逐渐下降的趋势(图 4). 持续淹水 7d 后, POD 活性达到  $601.7 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ , 是对照水平 ( $345.8 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ ) 的 1.74 倍 ( $p < 0.05$ ); 此后 56d 内, 其 POD 活性相对稳定; 至 63d 后, POD 活性明显下降, 从  $557.5 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$  下降到 175d 的  $313.6 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ . 对照组在生长前期保持较低的水平, 在 21d 时达到最低点  $292.2 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ , 随后缓慢上升, 至 133d 时上升至最高点  $635.9 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ , 而后又下降至 175d 时的  $423.9 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ ; 在 7~63d 内, 持续淹水胁迫下的互花米草叶片 POD 活性

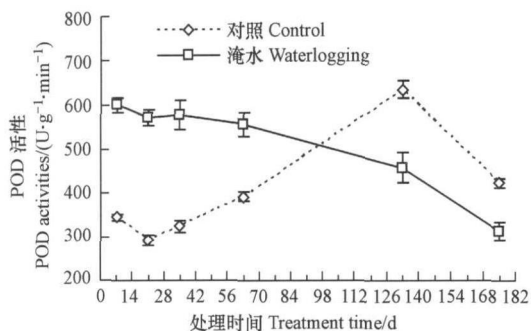


图 4 持续淹水胁迫下互花米草 POD 活性的变化(平均值 ± 标准差)

Fig 4 Changes of POD activities in leaves of *Spartina alterniflora* (mean ± SE)

均显著高于对照 ( $p < 0.05$ ),而在生长季后期的133d和175d对照组POD活性高于持续淹水处理组。

### 3.5 SOD活性的响应

持续淹水胁迫下,互花米草SOD活性均高于对照组,且2种处理呈现出相似的变化趋势(图5)。持续淹水7d后,SOD活性达到 $254.2 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1}$ ,比对照组

( $164.5 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1}$ )高54.5% ( $p < 0.05$ );随后的56d内,其SOD活性逐渐降低;而在63~133d期间,SOD活性变化明显,由 $194.1 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1}$ 上升至最高点 $250.9 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1}$ ,随后急剧下降,至生长季末175d时为 $175.6 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1}$ 。对照组的SOD活性在7~21d期间缓慢下降,其后则呈现直线上升的趋势,至133d时达到最高值 $219.5 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1}$ ,至生长季末175d时又急剧下降。

### 3.6 植株生长与形态学响应

由表1可见,持续淹水胁迫抑制互花米草的营养生长,其总生物量比对照组低25.5%,其中叶、茎和地下部生物量分别比对照组低29.5%、17.8%和30.1%。在生物量分配上,持续淹水处理组的叶重比低于对照组4.4%,茎重比高于对照组9.9%,根重比低于对照组7.9%,差异均达到显著水平 ( $p < 0.05$ )。持续淹水胁迫下,其地下生物量所占比重降低,而地上部分起支撑作用的茎叶所占比重明显提高。持续淹水处理组的互花米草株高、根长、平均结长比对照组分别低9.1%、30.2%和15.7%,而节数则比对照组高7.8%。

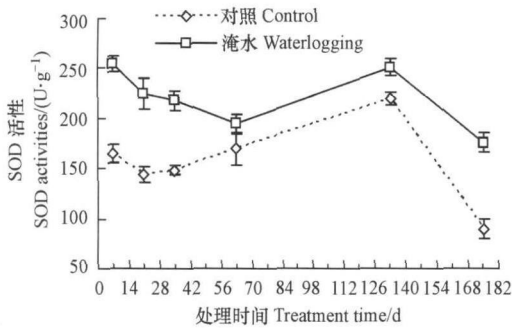


图5 持续淹水胁迫下互花米草SOD活性的变化(平均值±标准差)

Fig. 5 Changes of SOD activities in leaves of *Spartina alterniflora* (mean ± SE)

表1 持续淹水胁迫对互花米草植株生物量及形态的影响

Table 1 Effects of waterlogging stress on biomass and morphology of *Spartina alterniflora*

处理 Treatment	叶生物量 Leaf biomass (g ind <sup>-1</sup> )	茎生物量 Stem biomass (g ind <sup>-1</sup> )	地下部生物量 Belowground biomass (g ind <sup>-1</sup> )	株高 Height /cm	根长 Root length /cm	节数 Number of nodes (个·ind <sup>-1</sup> )	结长 Node length /cm
对照 Control	1.84 ± 0.56	2.36 ± 0.64	1.94 ± 0.52	139.0 ± 11.1	23.3 ± 3.1	12.8 ± 1.8	10.7 ± 1.7
淹水 Waterlogging	1.30 ± 0.27	1.94 ± 0.38	1.34 ± 0.28	126.4 ± 4.2*	16.2 ± 1.4†	13.8 ± 1.8	9.2 ± 1.3

注:\*,  $p < 0.05$

## 4 讨论 (Discussion)

植物对淹水环境所带来的低氧和低光照条件的生态学响应是多方面的 (Jackson *et al.*, 1999; Kozłowski 1984; Tang *et al.*, 1982)。淹水会导致土壤中氧气和光照的不足,氧气供应的减少加速了根系的厌氧呼吸,乙醇和乙醛等对植物有害物质不断积累,从而对植物产生伤害。由于缺氧代谢获取的能量效率比有氧代谢低得多,植物为了获取生存所需要的能量,必需消耗大量的碳水化合物和可溶性糖,造成体内所贮存能量的急剧下降,使得组织内的糖分迅速耗尽,出现“糖饥饿”现象 (利容干等, 2002)。因此,在本研究中持续淹水7d后,互花米草可溶性糖含量显著低于对照。随着互花米草的生长和长出水面的叶片的增加,其低氧状态得到改善,可溶性糖含量逐渐升高。在淹水35d后,随着可溶性

糖的逐渐积累,淹水胁迫下的互花米草的可溶性糖含量高于对照。湿地植物在受淹水干扰后,往往能形成更多的碳水化合物储存于体内,这可能是适应性反馈效应所致 (Crawford 1996)。可溶性糖含量的增加可被认为是植物对水分胁迫的一种适应机制。本实验中淹水胁迫下35d后互花米草可溶性糖含量逐渐升高,说明互花米草可通过生理和生长导致形态上变化来适应一定的淹水环境。淹水胁迫下互花米草可溶性糖含量的动态变化反映了互花米草对环境的适应性逐渐增强,因此,可溶性糖含量可作为对淹水胁迫响应的生理指标。

叶绿素是正常植物叶绿体中的主要光合色素,其含量的高低影响到光合作用的水平,并最终影响到植物的生长状况。李萍萍等 (2006)在对几种景观牧草耐淹涝能力的研究中发现,耐淹涝能力越强,其叶绿素含量下降的幅度越小。李乐农等 (1995)对

水稻等的研究表明,淹水条件下其叶绿素的含量降低.本实验中淹水 7d后,由于互花米草叶片大部分处于淹水状态,淹水胁迫对其影响明显,致使叶绿素含量低于对照.随着互花米草部分植株长出水面,淹水对其叶绿素含量的影响逐渐减弱,其含量逐渐升高至与对照组相当的水平.至 133d时,持续淹水下的互花米草出现黄化现象,其叶绿素含量明显低于对照.在生长末期 133~175d时,淹水条件下和对照组的互花米草叶绿素含量都明显下降,其中对照组的下降速度更快些.

植物器官衰老或在逆境下往往发生膜脂过氧化作用,MDA是产物之一,其含量高表示细胞膜脂过氧化程度的大小和植物对逆境条件耐受的强弱(郝建军等,2006).在正常情况下,植物通过酶促和非酶促保护系统,使细胞内活性氧自由基的产生和消除处于平衡状态.当植物受到逆境胁迫后,这种平衡就会遭到破坏而有利于产生自由基.积累的自由基引发膜脂的过氧化作用,造成细胞膜系统的损伤,干扰植物细胞的光合、呼吸及其它代谢过程,甚至导致植物细胞死亡(陈少裕,1991).本研究中对照组互花米草 MDA 含量在 35d前一直保持相对稳定的水平,在 63d和 133d有所升高,这也是对高温胁迫的一种响应;在生长末期 133~175d时,互花米草膜脂过氧化加强,其 MDA 含量迅速上升.持续淹水处理 7d后其 MDA 含量激增,说明淹水处理对互花米草产生胁迫作用,造成了细胞膜系统的损伤;随着时间的延长,MDA 含量逐渐降低,但仍高于对照,说明互花米草 MDA 含量逐渐适应了这种淹水环境,但造成的伤害还是明显的.

SOD、POD 是植物酶促防御系统重要的保护酶,SOD 能催化植物体内的超氧阴离子自由基 ( $O_2^{\cdot-}$ ),发生歧化反应生成  $H_2O_2$ 和  $O_2$ ,POD 能催化  $H_2O_2$ 分解其它底物以消耗  $H_2O_2$ ,两者相互协调,有效地清除代谢过程产生的活性氧,从而防止了活性氧引起的膜脂过氧化及其它伤害过程(Tewari 2006).本研究结果显示,互花米草在淹水初期的 7~35d内,SOD、POD 明显高于对照,说明淹水胁迫初期对互花米草的抑制作用较大.SOD 活性的明显上升说明,互花米草在淹水胁迫下体内产生了大量的  $O_2^{\cdot-}$ ,要消除  $O_2^{\cdot-}$ 带来的危害必然会生成  $H_2O_2$ ,而 POD 活性的提高可以催化分解  $H_2O_2$ ,从而一定程度减轻了胁迫造成的伤害.这与淹水胁迫下膜脂过氧化产物 MDA 在生长前期明显高于对照的结果相一致.随着

胁迫时间的延长,互花米草对淹水胁迫可产生一定的适应.

互花米草的上述生理指标表现出一个相似的趋势,即在持续淹水初期变化较大,但随着互花米草对淹水胁迫逐渐产生了适应,各指标与对照组的差异逐渐减小.这说明,持续淹水胁迫初期对互花米草生长影响较大,但互花米草可通过生理响应逐渐适应这种胁迫环境.

对生物量和形态学特征的研究中发现,虽然持续淹水后互花米草的存活率为 100%,但长期水淹抑制了互花米草生物量的积累,在形态学上表现为植株矮小、根系变短、节长变短以及地下部分所占生物量比重降低.这些变化说明,淹水胁迫对互花米草造成了一定的抑制作用,同时也反映了互花米草对水淹胁迫的适应方式.由于持续淹水减少了根系的氧气供应,根系的有氧呼吸受到抑制,根系活力降低,因此,减少了地下生物量的积累.同时根系生长缓慢有助于减少能量消耗和厌氧发酵产生的毒害物质积累,从而使植物能够更长时间耐受水淹逆境(利容千等,2002).

## 5 结论 (Conclusions)

1) 40cm 持续淹水处理对互花米草生长造成了一定程度的生理伤害,影响了其营养生长和形态特征,但互花米草是一种适应性很强的外来物种,可以通过生理和形态学的响应来适应这种胁迫.

2) 利用单一的淹水控制技术并不能快速有效地根除互花米草,为达到快速有效控制和治理互花米草的目的,必须进一步结合其它物理控制措施进行综合治理.

责任作者简介:张利权(1952—),男,教授,博士生导师,主要从事植物生态学和景观生态学研究.先后主持或参加国家“973”及“863”项目、国家科技支撑计划和上海市科委重大科技攻关项目等 10 余项,已在国内外核心学术刊物上发表论文 90 多篇.

## 参考文献 (References):

- 陈少裕. 1991. 膜脂过氧化对植物细胞的伤害 [J]. 植物生理学通讯, 27(2): 84-90
- Chen S Y. 1991. Injury of membrane lipid peroxidation to plant cell [J]. Plant Physiology Communication, 27(2): 84-90 (in Chinese)
- Crawford R M M. 1996. Whole plant adaptations to fluctuating water tables [J]. Folia Geobotanica Phytotaxon, 31: 7-24

- Frid C L J, Chandrasekara W U, Davey P. 1999. The restoration of mud flats invaded by common cordgrass (*Spartina anglica* CE Hubbard) using mechanical disturbance and its effects on the macrobenthic fauna [J]. *Aquatic Conservation: Marine Freshwater Ecosystems*, 9: 47—61
- Grevstad F S, Strong D R, Garcia-Rossi D, *et al*. 2003. Biological control of *Spartina alterniflora* in Willapa Bay Washington using the planthopper *Prokelisia marginata*: agent specificity and early results [J]. *Biological Control* 27: 32—42
- 郝建军, 康宗利, 于洋. 2006. 植物生理学实验技术 [M]. 北京: 化学工业出版社, 68—159
- Hao J J, Kang Z L, Yu Y. 2006. The experiment technique for plant physiology [M]. Beijing: Chemical Industry Press, 68—159 (in Chinese)
- Jackson M B, Armstrong W. 1999. Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil-flooding and submergence [J]. *Plant Biology* 1: 274—287
- Kilbride K M, Pavaglio F L, Grue C E. 1995. Control of smooth cordgrass with Rodeo in southwestern Washington estuary [J]. *Wildlife Society Bulletin* 23: 520—524
- Kozłowski T. 1984. Plant responses to flooding of soil [J]. *BioScience* 34: 162—167
- 李贺鹏, 张利权, 王东辉. 2006. 上海地区外来种互花米草的分布现状 [J]. *生物多样性*, 14(2): 114—120
- Li H P, Zhang L Q, Wang D H. 2006. Distribution of an exotic plant *Spartina alterniflora* in Shanghai [J]. *Biodiversity Science*, 14(2): 114—120 (in Chinese)
- 李合生. 2000. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 北京: 高等教育出版社, 182—261
- Li H S. 2000. The experiment principle and technique for plant physiology and biochemistry [M]. Beijing: Higher Education Press, 182—261 (in Chinese)
- 李乐农, 麻浩, 李继军, 等. 1995. 淹水处理对不同水稻品种碳代谢的影响 [J]. *湖南农学院学报*, 21(3): 235—238
- Li L N, Ma H, Li J J *et al*. 1995. Effects of partial submergence treatment on carbohydrate and nitrogen metabolism of different rice varieties [J]. *Journal of Hunan Agricultural University*, 21(3): 235—238 (in Chinese)
- 李萍萍, 蒋洁. 2006. 不同程度淹水对几种景观牧草光合作用的影响 [J]. *江苏农业科技*, (4): 180—183
- Li P P, Jiang J. 2006. Effects of waterlogging on photosynthesis in several ornamental grass [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences* (4): 180—183 (in Chinese)
- 利容千, 王建波. 2002. 植物逆境细胞及生理学 [M]. 武汉: 武汉大学出版社, 69—70
- Li R Q, Wang J B. 2002. Cytology and Physiology of Plant Stress [M]. Wuhan: Wuhan University Press, 69—70 (in Chinese)
- Mendelsohn I A, McKee K L, Patrick J W H. 1981. Oxygen deficiency in *Spartina alterniflora* roots: metabolic adaptation to anoxia [J]. *Science* 214: 439—441
- Patten K. 2002. Smooth cordgrass (*Spartina alterniflora*) control with imazapyr [J]. *Weed Technology*, 16(4): 826—832
- Tang Z C, Kozłowski T T. 1982. Some physiological and morphological responses of *Quercus macrocarpa* seedlings to flooding [J]. *Can J For Res* 12: 196—202
- Tewari R K, Praveen Kumar, Shama P N. 2006. Magnesium deficiency induced oxidative stress and antioxidant responses in mulberry plants [J]. *Scientia Horticulturae*, 108(1): 7—14
- Wu M X, Hacker S, Ayres D, *et al*. 1999. Potential of *Prokelisia* spp as biological control agents of English cordgrass *Spartina anglica* [J]. *Biological Control* 16: 267—273
- 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 [J]. *生态学杂志*, 24(9): 1025—1028
- Xiao Q, Zheng H L, Ye W J *et al*. 2005. Effects of waterlogging on growth and physiology of *Spartina alterniflora* [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 24(9): 1025—1028 (in Chinese)
- 赵广琦, 张利权, 梁霞. 2005. 芦苇与入侵植物互花米草的光合特性比较 [J]. *生态学报*, 25(7): 1604—1611
- Zhao G Q, Zhang L Q, Liang X. 2005. A comparison of photosynthetic characteristics between an invasive plant *Spartina alterniflora* and an indigenous plant *Phragmites australis* [J]. *Acta Ecologica Sinica* 25(7): 1604—1611 (in Chinese)