

# 初始克隆分株数对大米草表型可塑性及生物量分配的影响

赵磊 智颖飙 李红丽 安树青\* 邓自发 周长芳

(南京大学生命科学学院湿地生态研究所, 南京 210093)

**摘要** 克隆植物大米草 (*Spartina anglica*) 目前在我国出现了严重的自然衰退 (Dieback), 为了阐明大米草衰退的机理, 分析影响大米草形态可塑性的因素与自然衰退之间的相关性, 以期对近缘植物互花米草 (*S. alterniflora*) 这一爆发种群的生物控制提供借鉴, 对 3 种不同初始克隆分株数 (单克隆、三克隆和五克隆) 大米草的克隆生长、生物量累积与分配和异速生长特征进行了野外栽培试验。研究结果表明, 初始克隆分株数对间隔子长度影响较弱; 初始多克隆的分支强度高于初始单克隆; 初始三克隆和五克隆在总生物量 (7.921 5 ~ 10.431 7 g 和 8.903 9 ~ 10.431 7 g)、地上生物量 (3.396 1 ~ 4.255 8 g 和 3.618 4 ~ 4.338 9 g)、地下生物量 (4.286 9 ~ 5.206 6 g 和 5.298 8 ~ 6.079 3 g) 和根状茎生物量 (1.318 6 ~ 1.767 7 g 和 1.499 1 ~ 2.038 7 g) 积累上均显著高于初始单克隆。不同初始克隆分株数条件下根生物量差异不显著, 初始多克隆倾向于将资源更多地分配给根状茎, 而初始单克隆倾向于将更多的资源分配给根系。由此推断, 在不同初始克隆分株数条件下, 大米草的形态可塑性和生物量分配格局的差异显示出在同样资源格局下, 初始多克隆的克隆生殖能力较初始单克隆强。初始多克隆生长的大米草较初始单克隆生长的大米草更能占据优势生境, 选择生境“觅养”的能力与克隆繁殖能力更强。

**关键词** 表型可塑性 大米草 克隆分株数 生物量分配 克隆生殖

## EFFECTS OF INITIAL CLONE NUMBER ON MORPHOLOGICAL PLASTICITY AND BIOMASS ALLOCATION OF THE INVASIVE *SPARTINA ANGLICA*

ZHAO Lei, ZHI Ying-Biao, LI Hong-Li, AN Shu-Qing\*, DENG Zi-Fa, and ZHOU Chang-Fang

School of Life Sciences, Institute of Wetland Ecology, Nanjing University, Nanjing 210093, China

**Abstract** *Aims* *Spartina anglica*, a world-wide invasive species introduced from Europe in 1963, rapidly increased in coastal China before the 1990s and thereafter drastically declined. Researchers hypothesized that small initial clone numbers might be responsible for the decline. We investigate the effect of different initial clone numbers on morphological plasticity and biomass allocation of *S. anglica*.

**Methods** From May to November 2005, field experiments were conducted in *S. anglica* vegetation located along the coast of the Yellow Sea (32°34' - 34°28' N, 119°48' - 120°56' E). We set up three treatments with one, three, and five initial clones. For each plant, we measured height, stem diameter, leaf thickness, leaf area, number of leaves, spacer length and branching intensity as morphological parameters and number of ramets, rhizomes and rhizome nodes and total length of rhizomes as growth traits. We also analyzed biomass accumulation, allocation and allometric growth of *S. anglica*.

**Important findings** With greater initial clone number, branching intensity, total biomass, above-ground biomass, below-ground and rhizome biomass increased significantly, but initial clone number did not affect root biomass and spacer length. Plants in multi-clone treatments tended to allocate more resource to rhizomes, while those in the single-clone treatment tended to allocate more resource to roots. Results indicated that *S. anglica* plants with multiple clones had more effective asexual reproduction than plants with a single clone. Because most environments likely were invaded by a single clone and then added additional clones, we hypothesize that the main reproduction strategy of *S. anglica* has changed from sexual to asexual reproduction, which may account for the population dieback since the 1990s in China.

**Key words** morphological plasticity, *Spartina anglica*, clone number, biomass allocation, asexual reproduction

生物入侵被公认为是除生境丧失之外导致物种濒危和灭绝的又一重要因素,它对生物多样性以及生态系统结构和功能的严重影响已引起全世界高度重视(Callaway & Aschehoug, 2000; Costello *et al.*, 2000; Waage, 2001; Dukes, 2002)。

大米草(*Spartina anglica*)作为一种海岸带盐沼植物,是一种典型的入侵植物。由于其分布广、密度高、扩散能力强,与沿海滩涂土著植物竞争生长空间,对定居地生物多样性构成威胁(Thompson *et al.*, 1990)。2000年,大米草被世界自然保护联盟列为全球100种恶性外来入侵物种之一。20世纪90年代以来,大米草在我国出现了严重的自然衰退(Dieback),具体表现为营养生长和生殖生长受到抑制,植株矮化,生物量下降和败育,其衰退机理尚不清楚(An *et al.*, 2006)。但在国外的主要大米草分布区,各种原因引起的大米草的衰退具有局部性和暂时性,总体上属于种群爆发态势(An *et al.*, 2006)。

作为多年生克隆植物,大米草具有有性繁殖与克隆生长两种繁殖模式。在我国,目前其有性繁殖效率极为低下甚至败育,主要依靠克隆生殖进行繁殖(An *et al.*, 2006)。克隆生长使植物个体通过自身的形态可塑性对环境进行适应,从而使其表现出一定的能动性。植物的克隆生长以及克隆植物构型的可塑性可被认为是植物适应环境资源的生态适应策略(Hutchings & de Kroon, 1994)。克隆生长使植物具有“动”的能力和过程,这被许多生态学家认为是一种类似于动物的觅养行为(Sutherland & Stillman, 1988; Kelly, 1990; Cain, 1994; de Kroon & Hutchings, 1995)。

已有研究表明,大多数克隆植物的分枝角度可塑性很低,甚至不与环境变化发生显著反应,而分枝强度和间隔子长度一般都随着资源水平发生变化(de Kroon & Hutchings, 1995; 李镇清, 1999),分枝强度随着资源水平的上升而增强。间隔子长度影响着无性分株在空间的放置模式和资源获取过程,其变化趋势在种间呈现多样性,一般有3种类型:不对资源水平发生显著响应,资源水平愈高间隔子愈长;资源水平愈高间隔子愈短(de Kroon & Hutchings, 1995; 董鸣, 1996)。

以前的研究多基于环境资源差异下的克隆生长,如植物营养和外界干扰等因素造成的环境异质性等(Hutchings & de Kroon, 1994; 董鸣, 1996; Bazzaz & Grace, 1997; 董鸣等, 2000; 罗学刚和董鸣, 2001; 李

金花和李镇清, 2002)。目前,克隆植物资源获取、分株间资源传输和资源利用、克隆内信息传导和决策、克隆植物构件等级的重要性、分株对环境生物和非生物因子的局部和整体反应、功能特化的生理学基础,以及分株间合作与分工,已成为当前研究的热点问题(董鸣等, 2000)。而生境中其它生态因子也同样影响着克隆植物的生长与繁殖(陈中义等, 2004; 吴晓雯等, 2006)。由于克隆植物本身由多个克隆单株构件而成——由种子萌发的实生苗为初始单克隆苗,以克隆片段从已定居地向未定居地扩展时,新植株也多为单克隆,而在已定居地生长的植株多为多克隆植株。而克隆植物在生长初始阶段的克隆单株组成对其生长繁殖效能影响的研究较少,值得深入探索。

本实验以大米草为研究对象,分析了不同初始克隆分株数对入侵植物大米草克隆生长、生物量累积与分配和异速生长特征的影响,以进一步澄清影响大米草形态可塑性的因素和自然衰退之间的相关性。对处于自然衰退的入侵植物大米草的研究,也有助于探讨其它入侵植物的入侵模式与爆发机制(邓自发等, 2006; 王卿等, 2006),同时对近缘植物互花米草(*Spartina alterniflora*)这一爆发种群的有效预防与生物控制提供理论指导。

## 1 研究区概况

实验区地处我国江苏省盐城海岸湿地(32°34' ~ 34°28' N, 119°48' ~ 120°56' E)。该区是温带和亚热带的过渡地带,受海洋性和大陆性气候的共同影响,季风盛行,四季分明。年平均光照时间为2 199 ~ 2 362 h,太阳辐射能量为116.2 ~ 121.0 kcal·cm<sup>-2</sup>。1月平均气温为-0.3 ~ 1.3 °C,最低气温为-17.3 °C。7月平均气温为26.7 ~ 27.4 °C,最高气温为39.0 °C,无霜期达210 ~ 224 d。降水充沛,雨热同季,年平均降水量为980 ~ 1 070 mm,70%的降水集中在5 ~ 7月。灾害性天气有龙卷风、台风、暴雨、冰雹、雾与寒潮等。水源有陆地水和海洋水。陆地水主要来自淮河流域和沂沭泗流域。海水淹没期间带间隔7 ~ 12 h。高潮位1.27 ~ 4.61 m。海水盐度2.953% ~ 3.224%,pH值8.0。滩涂是典型的淤泥质海岸,根据沉积、地貌、动力及发育演替特征,由海洋向陆地可分为4个植被带:1)低潮粉沙滩(光滩),由大潮低潮位至小潮高潮位,主要植物为藻类,偶见零星分布的互花米草;2)泥-粉沙混和滩,由小潮高潮位至平均高潮位,滩面植物除藻类外,主要是

互花米草 3) 高潮位泥沙滩,由平均高潮位至大潮高潮位,滩面植物主要是碱蓬(*Suaeda salsa*)和 大米草等 4) 草滩地,大潮高潮位以上,一年约有两次被大潮淹没,植物为芦苇(*Phragmites communis*)、草(*Scirpus triquetus*)和 大米草等。实验地为草滩地,与当地自然分布的大米草种群具有相同的高程。

## 2 材料与方法

### 2.1 大米草

大米草系禾本科米草属的多年生草本植物,自然分布于英国南海岸,为欧洲米草(*Spartina maritima*)和互花米草的自然杂交种(仲崇信,1985),具有繁殖力强、生活力强和抗逆性强等特性。它是适于海滩生长的少数植物种之一,其耐盐、耐淹能力强,生长繁殖快,生态幅宽,是一种优良的防浪促淤、降解污染物、改良土壤和增加盐沼生产力的盐生植物(Ranwell,1961;仲崇信,1985),于1963年引入我国,逐步定居并成功建立了种群,1990年以前分布幅北自辽宁省盘山县(40°53' N, 122°18' E),南至广东省电白县(21°30' N, 111°00' E),面积一度扩展到36 000 hm<sup>2</sup>(徐国万和卓荣宗,1985;管永健等,2003)。从20世纪90年代开始,我国引种的大米草出现了严重的自然衰退,目前仅在江苏的射阳(33°42' N, 120°15' E)和启东(31°56' N, 121°40' E)以及浙江温岭(28°24' N, 121°22' E)分布,覆盖面积锐减为50 hm<sup>2</sup>(An *et al.*, 2006),并有加速衰退的趋势。

### 2.2 实验方法

2005年5月,在江苏省盐城新洋港海岸湿地(120°18' E, 33°42' N)选取3块大小为6 m × 6 m均质的滩涂,分别以3种处理方式种植:1)每2 m × 2 m面积内均匀种植4丛大米草,每丛1克隆分株;2)每2 m × 2 m面积内均匀种植4丛大米草,每丛3克隆分株;3)每2 m × 2 m面积内均匀种植4丛大米草,每丛5克隆分株。建立初始单克隆、初始三克隆和初始五克隆3个处理,每个处理设3个重复,按随机区组排列。种植时保持各丛大米草植株大小的一致性。同年11月下旬的大米草生长末期,随机采样,每重复取1丛植物,每处理3丛。在实验室内用水冲洗干净后测定其生长参数(株高、茎粗、叶数、叶片厚度、叶面积、根状茎节数、根状茎数和根状茎总长)、生物量参数(地上生物量、根生物量、根状茎生物量和总生物量)以及形态学指标——间隔子和分枝强度。

株高以克隆系中最高个体为准。茎粗取克隆系中最粗者,用游标卡尺量取茎基部直径。叶面积测定用LI-3000A型叶面积仪测量6片克隆系代表性叶片的叶面积,测量后取其均值。叶片厚度测定:取6片克隆系代表性叶片,用游标卡尺测量其厚度后取均值。测量后,将大米草分为地上、根和根状茎3部分,80℃烘干称重。间隔子是相连无性系分株之间的根状茎或匍匐茎。分枝强度指单株包括单个大量的分株植物侧生分生组织长出和形成新无性系分株的数量(Lovett,1981)。

### 2.3 统计分析

数据通过SPSS(Version 13.0)进行One-Way ANOVA统计检验以及后续的Duncan多重比较检验( $p = 0.05$ 或 $p = 0.01$ )。

## 3 结果与分析

### 3.1 不同初始克隆分株数条件下大米草的形态特征

间隔子长度在3个处理间差异不明显( $p > 0.05$ )。分支强度则随初始克隆分株数的增加而提高,初始三克隆与初始五克隆间的分支强度均显著高于初始单克隆( $p < 0.05$ ),但初始三克隆与初始五克隆之间差异不显著( $p > 0.05$ )。初始单克隆与初始三克隆,以及初始单克隆与初始五克隆在大米草根茎数、根状茎总长上差异均显著( $p < 0.05$ ),但初始三克隆与初始五克隆之间差异不显著( $p > 0.05$ );初始多克隆条件下生长的大米草在根茎数和根状茎总长这两项指标上均表现出高于初始单克隆条件下生长的大米草(表1)。根茎节数随初始克隆分株数的增长明显增多,初始单克隆、初始三克隆和初始五克隆之间差异均显著( $p < 0.05$ )。初始单克隆与初始三克隆的叶数差异极为显著( $p < 0.01$ ),初始单克隆与初始五克隆的叶数差异显著( $p < 0.05$ ),但初始三克隆与初始五克隆的叶数差异不显著( $p > 0.05$ )。株高、茎粗、叶面积以及叶厚度随克隆分株数的增长无明显变化,差异不显著( $p > 0.05$ )。

### 3.2 不同初始克隆分株数下大米草生物量累积

初始单克隆的大米草在总生物量((4.954 8 ± 0.608 7)g)、地上部生物量((1.775 0 ± 0.270 1)g)、地下部生物量((3.179 8 ± 0.301 2)g)以及根状茎生物量方面,均与初始三克隆和初始五克隆大米草差异极显著( $p < 0.01$ ),而这3个指标在初始三克隆和初始五克隆之间差异不显著( $p > 0.05$ );但3个指标均表现为初始多克隆高于初始单克隆。根生物量则在3个处理间差异不显著( $p > 0.05$ )。

(图 1)。

### 3.3 不同初始克隆分株数下大米草生物量分配

地上生物量比例在 3 个处理间差异不显著 ( $p > 0.05$ )。在根生物量分配上,初始单克隆与初始三克隆间差异显著 ( $p < 0.05$ ),初始单克隆与初始五克隆间差异极显著 ( $p < 0.01$ ),但初始三克隆与初始五克隆间差异不显著 ( $p > 0.05$ )。根状茎生物量分配比例在初始单克隆与初始多克隆间差异显著 ( $p < 0.05$ ),而在初始三克隆与初始五克隆间差异不

显著 ( $p > 0.05$ )。随着初始克隆分株数的增加,根茎生物量比呈升高的趋势(表 2)。

## 4 讨论与结论

克隆生长的基本遗传背景决定的一些性质是克隆生物所独有的,如基株的寿命、基株的移动性、基株的构件性、分株的独立性和分株间物质传输等,具有重要的生态与进化意义(董鸣,1996;董鸣等,2000)。由种子萌发的实生苗均为初始单克隆苗,克

表 1 不同初始克隆分株数的大米草形态变化特征  
Table 1 Morphological characteristics of *Spartina anglica* under different initial clone numbers

形态特征 Morphological characteristics	单克隆 Single clone	三克隆 Triple clones	五克隆 Quinary clones
间隔子 Spacer length (cm)	5.771 ± 1.093 <sup>a</sup>	5.829 ± 1.294 <sup>a</sup>	6.756 ± 1.376 <sup>a</sup>
分支强度 Branching intensity	15.4 ± 7.3 <sup>a</sup>	21.6 ± 5.6 <sup>b</sup>	25.1 ± 9.3 <sup>b</sup>
根茎数 Rhizome number	5.6 ± 2.6 <sup>a</sup>	13.2 ± 6.7 <sup>b</sup>	12.1 ± 5.5 <sup>b</sup>
根茎节数 Rhizome node number	26.8 ± 7.4 <sup>a</sup>	41.9 ± 13.0 <sup>b</sup>	60.9 ± 27.7 <sup>c</sup>
根状茎总长 Rhizome total length (cm)	31.3 ± 11.7 <sup>a</sup>	75.1 ± 34.9 <sup>b</sup>	77.6 ± 27.7 <sup>b</sup>
株高 Culm height (cm)	23.82 ± 3.20 <sup>a</sup>	26.99 ± 3.41 <sup>a</sup>	26.15 ± 3.44 <sup>a</sup>
茎粗 Stem thickness (cm)	0.420 ± 0.078 <sup>a</sup>	0.420 ± 0.115 <sup>a</sup>	0.406 ± 0.098 <sup>a</sup>
叶数 Leaf number	16.6 ± 7.1 <sup>a</sup>	36.6 ± 15.3 <sup>b</sup>	43.3 ± 23.2 <sup>b</sup>
叶面积 Leaf area (cm <sup>2</sup> )	6.4 ± 1.8 <sup>a</sup>	7.5 ± 2.1 <sup>a</sup>	6.8 ± 2.4 <sup>a</sup>
叶厚度 Leaf thickness (cm)	0.047 ± 0.004 <sup>a</sup>	0.053 ± 0.010 <sup>a</sup>	0.048 ± 0.011 <sup>a</sup>

不同的字母表示处理间差异显著 ( $p < 0.05$ ) The different letters indicate significant differences at  $p < 0.05$  level

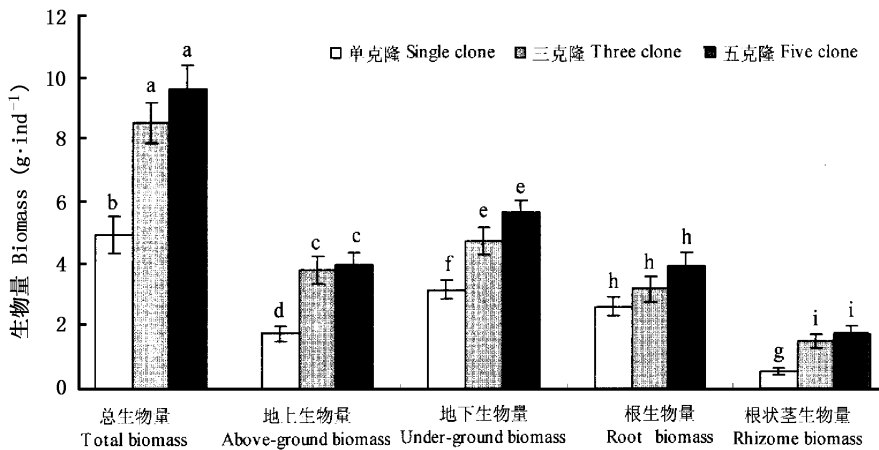


图 1 不同初始克隆分株数条件下的大米草生物量  
Fig. 1 Biomass of *Spartina anglica* under different initial clone numbers

表 2 不同初始克隆分株数大米草的生物量分配  
Table 2 Biomass allocations of *Spartina anglica* under different initial clone numbers

生物量分配 Biomass allocation (%)	单克隆 Single clone	三克隆 Triple clones	五克隆 Quinary clones
地上生物量 Above-ground biomass	35.63 ± 9.24 <sup>a</sup>	44.70 ± 12.53 <sup>a</sup>	41.47 ± 9.06 <sup>a</sup>
根生物量 Root biomass	53.67 ± 7.77 <sup>a</sup>	37.85 ± 13.74 <sup>b</sup>	40.45 ± 9.12 <sup>b</sup>
根状茎生物量 Rhizome biomass	10.70 ± 4.02 <sup>a</sup>	17.46 ± 6.70 <sup>b</sup>	18.08 ± 7.50 <sup>b</sup>

表注见表 1 Note see Table 1

隆植物以克隆片段从已定居地向未定居地扩展时,新植株也多为单克隆;而在已定居地生长的植株多为多克隆植株,为此探讨多年生克隆植物的重要特征——不同的初始克隆分株数对克隆植物生长与无性繁殖的影响具有现实意义。本研究表明,大米草在3个不同初始克隆分株数的处理之间,间隔子长度差异不显著。这个结论与前人的研究结论基本一致(de Kroon & Hutchings, 1995; 李镇清, 1999), 3个处理中的环境资源状况相同,使得大米草间隔子长度无显著差异。分支强度的大小决定着克隆植物利用资源的能力以及产生无性分株的能力,分枝强度随资源水平的上升而增加(董鸣, 1996)。在本研究中,虽然环境的资源水平几乎一致,但大米草的分支强度有着显著变化:分支强度随初始克隆分株数的增加而呈显著的上升趋势,初始多克隆分支强度强于初始单克隆。这表明在不同初始克隆分株数下,大米草的分支强度具有很大的可塑性,在相同的环境资源条件下,分支强度提高时,间隔子长度不变,意味着克隆植物向外扩展,竞争有限资源,对生境选择的能力更强。研究表明,初始多克隆的大米草对外扩展和生境选择能力比初始单克隆大米草更强。同时,除叶数外,大米草地上部分的其它形态学参数却几乎不响应初始克隆数的变化。而克隆植物叶数可以显示分支强度,分支强度越大,克隆株数越多,叶数越多。以上分析表明,初始克隆分株数对克隆单株生长影响较弱。

植物在不同环境条件下的资源分配格局反映了植物发育对环境的响应规律和资源分配对策(Schmid, 1990; Watson *et al.*, 1995; Geber *et al.*, 1997a, 1997b; Smith, 1998)。初始单克隆生长的大米草对根生物量分配显著高于初始多克隆(生物量积累绝对值的差异却不显著),而初始多克隆生长的大米草对无性繁殖器官根状茎的资源分配较高。这是由于大米草分株间的物质传输需要足够的根系来保证营养的吸收。初始多克隆的根系较多,比较成熟,足以提供生长所需营养;而初始单克隆大米草根系较少,需要先将较多的资源分配给根系生长,保证根系生长,以提供植物足够的资源供给量。这同样可以解释根系生物量分配差异显著,但是生物积累的绝对量却差异不显著。由此可见,初始多克隆更优先将资源分配于克隆生长,在同样的资源条件下,初始多克隆更有利于大米草的克隆繁殖。值得注意的是,虽然初始单克隆生长的大米草与初始多克隆生长的大米草之间的克隆生长能力有显著差异,表现

出初始克隆分株数对可塑性的明显影响,但是初始三克隆与初始五克隆之间的差异不显著( $p > 0.05$ )。

综上所述,初始多克隆生长的大米草较初始单克隆生长的大米草更能占据优势生境,其选择生境“觅养”的能力与克隆繁殖能力更强。初始多克隆的适应性强于单克隆,且分株保持形体相互连接,能主动地搜寻和利用环境资源,因而能够提高种群对资源时间异质性造成胁迫的抵抗能力。由于我国的大米草基本丧失了有性繁殖能力,其远距离扩散基本靠分株或根茎片段完成。远距离扩散多以单克隆为主,而在已定居的生境则多为多克隆,由于单克隆大米草在克隆生长上较初始多克隆弱,故大米草在远距离扩展时克隆生长减弱。有研究表明,目前在我国大米草种群难以拓展,大米草种群面积日渐缩小,这可能与多种因素有关,包括沉积物营养水平、潮汐时空动态、高程变化等外因;以及种群繁殖效能与策略、种间竞争能力、分株年龄和等级结构等内因,而大米草表现出的克隆生长与种群扩散特性可能是造成其退化的关键因子之一。环境因子导致大米草退化后,大米草克隆生长的这种特性将会进一步加速其退化。有关大米草的克隆移动性、克隆构件性、克隆可塑性、克隆整合性及其与其它生态因子的关系以及大米草自然衰退机理的研究尚待进一步深入。

## 参 考 文 献

- An SQ, Wang ZS, Zhou CF, Li B, Shi SH, Yu DH, Deng ZF, Chen L (2006). Varying success of *Spartina* spp. invasions in China: genetic diversity or differentiation? *Proceedings of the Third International Conference on Invasive Spartina*. Cambridge Press, Cambridge, UK.
- Bazzaz FA, Grace J (1997). *Plant Resource Allocation*. Academic Press, New York.
- Cain ML (1994). Consequences of foraging in clonal plant species. *Ecology*, 75, 933 - 944.
- Callaway RM, Aschehoug ET (2000). Invasion plants versus new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science*, 290, 521 - 523.
- Chen ZY (陈中义), Li B (李博), Chen JK (陈家宽) (2004). Ecological consequences and management of *Spartina* spp. invasions in coastal ecosystems. *Biodiversity Science* (生物多样性), 12, 280 - 289. (in Chinese with English abstract)
- Chung CH (仲崇信) (1985). Brief history of *S. anglica* and research work abroad. *Journal of Nanjing University* (Research Advances in *Spartina*, Special Issue) (南京大学学报(米草研究进展专集)), 1 - 30. (in Chinese with English abstract)
- Costello DA, Lunt ID, Williams JE (2000). Effects of invasion by the indigenous shrub *Acacia sophorae* composition of coastal

- grasslands in Southeastern Australia. *Biological Conservation*, 96, 113 – 121.
- de Kroon H, Hutchings MJ (1995). Morphological plasticity in clonal plants: the foraging reconsidered. *Journal of Ecology*, 83, 143 – 152.
- Deng ZF (邓自发), An SQ (安树青), Zhi YB (智颖飙), Zhou CF (周长芳), Chen L (陈琳), Zhao CJ (赵聪蛟), Fang SB (方淑波), Li HL (李红丽) (2006). Preliminary studies on invasive model and outbreak mechanism of exotic species, *Spartina alterniflora* Loisel. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 26, 2678 – 2686. (in Chinese with English abstract)
- Dong M (董鸣) (1996). Clonal growth in plants in relation to resource heterogeneity: foraging behavior. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 38, 828 – 835. (in Chinese with English abstract)
- Dong M (董鸣), Zhang SM (张淑敏), Chen YF (陈玉福) (2000). Clonal plasticity in response to nutrient availability in the stoloniferous herb *Duchesnea indica*. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 42, 518 – 522. (in Chinese with English abstract)
- Dukes JS (2002). Species composition and diversity affect grassland susceptibility and response to invasion. *Ecological Applications*, 12, 602 – 617.
- Geber MA, Watson MA, de Kroon H (1997a). Morphological plasticity in clonal plants: the foraging concept reconsidered. *Journal of Ecology*, 83, 143 – 152.
- Geber MA, Watson MA, de Kroon H (1997b). Development and resource allocation in perennial plants: the significance of organ preformation. In: Bazzaz FA, Grace J eds. *Plant Resource Allocation*. Academic Press, New York.
- Guan YJ (管永健), An SQ (安树青), Wang YJ (王云静) (2003). Ecological benefits and ecological consequences of exotic *Spartina* in China. *Journal of Nanjing Forestry University* (南京林业大学学报), 27(Suppl.), 95 – 101. (in Chinese with English abstract)
- Hutchings MJ, de Kroon H (1994). Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Advances in Ecological Research*, 25, 159 – 238.
- Kelly CK (1990). Plant foraging: a marginal value mode and coiling response in *Cuscuta subinclusa*. *Ecology*, 71, 1916 – 1925.
- Li JH (李金花), Li ZQ (李镇清) (2002). Clonal morphological plasticity and biomass allocation pattern of *Artemisia frigida* and *Potentilla acaulis* under different grazing intensities. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 26, 435 – 440. (in Chinese with English abstract)
- Li ZQ (李镇清) (1999). Architecture of clonal plants and morphological responses to habitat heterogeneity. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 41, 893 – 895. (in Chinese with English abstract)
- Lovett DL (1981). Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *Journal of Ecology*, 69, 743 – 755.
- Luo XG (罗学刚), Dong M (董鸣) (2001). Architectural plasticity in response to light intensity in the stoloniferous herb *Duchesnea indica* Focke. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 25, 494 – 497. (in Chinese with English abstract)
- Ranwell DS (1961). *Spartina* salt marshes in southern England. I. The effect of sheep grazing at the upper limits of *Spartina* marsh in Bridgwater Bay. *Journal of Ecology*, 49, 25 – 49.
- Schmid B (1990). Some ecological and evolutionary consequences of modular organization and clonal growth in plants. *Evolutionary Trends in Plants*, 4, 25 – 34.
- Smith NS (1998). Variation in response to defoliation between population of *Bouteloua curtipendula* var. *caespitosa* with different livestock grazing histories. *American Journal of Botany*, 85, 1266 – 1272.
- Sutherland WJ, Stillman RA (1988). The foraging tactics of plants. *Oikos*, 52, 239 – 244.
- Thompson JD, Gray AJ, McNeilly T (1990). The effects of density on the population dynamics of *Spartina anglica*. *Acta Oecologica*, 11, 669 – 682.
- Waage JKA (2001). Global strategy to defeat invasive species. *Science*, 292, 1486.
- Wang Q (王卿), An SQ (安树青), Ma ZJ (马志军), Zhao B (赵斌), Chen JK (陈家宽), Li B (李博) (2006). Invasive *Spartina alterniflora*: biology, ecology and management. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), 44, 559 – 588. (in Chinese with English abstract)
- Watson MA, Geber MA, Jones CS (1995). Ontogenetic contingency and the expression of plant plasticity. *Trends in Evolution and Ecology*, 10, 474 – 475.
- Wu XW (吴晓雯), Luo J (罗晶), Chen JK (陈家宽), Li B (李博) (2006). Spatial patterns of invasive alien plant in China and its relationship with environmental and anthropological factors. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)* (formerly *Acta Phytocologica Sinica*) (植物生态学报), 30, 576 – 584. (in Chinese with English abstract)
- Xu GW (徐国万), Zhou RZ (卓荣宗) (1985). Preliminary studies of introduced *Spartina alterniflora* Loisel in China. *Journal of Nanjing University* (Research Advances in *Spartina*, Special Issue) (南京大学学报(米草研究进展专集)), 212 – 225. (in Chinese with English abstract)