

中国东部沿海互花米草种群生活史特征的 纬度变异与可塑性

张亦默¹ 王 卿² 卢 蒙¹ 贾 昕¹ 耿宇鹏¹ 李 博^{1*}

1 (生物多样性和生态工程教育部重点实验室, 复旦大学生物多样性科学研究所, 上海 200433)

2 (上海市环境科学研究院, 上海 200233)

摘要: 互花米草(*Spartina alterniflora*)于20世纪70年代被引入中国, 目前已在东部沿海盐沼湿地中广泛分布, 成为海岸带盐沼中危害严重的入侵植物之一。为了研究互花米草在中国入侵区中的适应机制, 揭示遗传分化和表型可塑性在该物种成功入侵中的作用, 本研究沿纬度梯度在南起广东(22°N)、北至天津(39°N)的沿海样带上采集了10个种群的样本, 通过同质园实验比较了不同纬度来源的种群在生活史和生长特征方面是否存在遗传分化, 并平行设置高低两个水位处理以比较互花米草对水位变化(不同高程生境条件)的可塑性反应。结果表明, 在所研究的互花米草17个性状中有12个存在显著的种群间差异。其中, 平均开花日期和相对生长率(植株高度)表现出显著的纬度梯度变异: 随着纬度的升高, 开花时间提前, 相对生长速率(植株高度)趋于增加。同时17个性状中有9个在不同水位处理之间存在显著差异。这些结果表明, 遗传分化可能是互花米草能够快速占据广阔分布区的重要原因之一, 而表型可塑性可能对互花米草在小尺度上占据不同高程环境的过程有重要作用。

关键词: *Spartina alterniflora*, 表型可塑性, 入侵种, 水位, 遗传分化

Variation and phenotypic plasticity in life history traits of *Spartina alterniflora* along the east coast of China

Yimo Zhang¹, Qing Wang², Meng Lu¹, Xin Jia¹, Yupeng Geng¹, Bo Li^{1*}

1 Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science & Ecological Engineering, Institute of Biodiversity Science, Fudan University, Shanghai 200433

2 Shanghai Academy of Environmental Sciences, Shanghai 200233

Abstract: *Spartina alterniflora*, native to North America, is invasive in salt marshes worldwide. Its geographic distribution in China has expanded to include most eastern coastal areas since it was introduced in 1970s. Genetic differentiation and phenotypic plasticity are two major strategies in adaptation to varying environments. To investigate the mechanisms of the range expansion of *S. alterniflora* in China, we collected samples from ten populations on the east coast of China along a latitudinal gradient from Guangdong (22°N) to Tianjin (39°N). We grew plants singly in pots placed in an outdoor garden under either low or high water levels to explore plastic responses to varying elevation in the field. Twelve of 17 traits measured demonstrated considerable variation among populations. In particular, mean date of blossoms and the relative growth rate of height (RGR_H) showed clinal variation with latitude. Our results suggested that Chinese populations of *S. alterniflora* might have experienced genetic differentiation. Furthermore, 9 of 17 traits showed remarkable plasticity in response to different water levels. *S. alterniflora* at high water level was more prolific and produced its first ramet earlier. Therefore, the successful invasion of *S. alterniflora* in China might have resulted from both genetic differentiation and phenotypic plasticity. The former might have facilitated its rapid range expansion on a regional scale, and the latter might have played an important role in local adaptations to habitats along an elevational gradient.

收稿日期: 2008-04-30; 接受日期: 2008-09-17

基金项目: 国家重点基础研究发展计划 (2006CB403305)和国家自然科学基金项目(30670330)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: bool@fudan.edu.cn

Key words: phenotypic plasticity, *Spartina alterniflora*, water level, genetic differentiation

生物入侵是全球变化的重要组成(Vitousek *et al.*, 1996), 也是当前最棘手的三大环境问题之一(Sala *et al.*, 2000)。外来种被引入到新的地区后, 将受到一系列生物或非生物因素(如资源和天敌)的影响。遗传分化和表型可塑性是生物适应变化环境的两种不同但并不互斥的策略(Sultan, 1995)。遗传分化是指种群之间在等位基因频率上存在显著差异; 表型可塑性是指同一个基因型在不同环境中产生不同表型的特性。成功的入侵种在分布区扩张过程中可能通过遗传分化或(和)表型可塑性等策略来适应新的生境。例如, 入侵中北美地区的贯叶连翘(*Hypericum perforatum*)在入侵地仍然有较高的遗传多样性(Maron, 2004); 而入侵英国沿海滩涂的大米草(*Spartina anglica*)遗传多样性虽然较低, 但具有较强的表型可塑性, 因而能够入侵处于不同演替阶段的盐沼植物群落(Thompson, 1991)。

互花米草(*Spartina alterniflora*)为禾本科米草属的多年生草本植物, 原产于大西洋西海岸及墨西哥湾。Shea等(1975)曾将互花米草分为高秆和矮秆两个生态型, 高秆型互花米草的株高常在1 m以上, 矮秆型的株高不超过0.4 m。我国于20世纪70年代从美国东海岸(大西洋西海岸)的北卡罗来纳州、乔治亚州和佛罗里达州的沿海滩涂分别引种了互花米草(An *et al.*, 2007)。由于互花米草已占据了我国北起天津(39°N)南至广西(22°N)的广大沿海滩涂, 国家环保总局于2003年将其列入首批入侵我国的16种外来入侵种名单。

外来植物占据入侵地广阔的地理分布范围和多样的生境, 为研究其遗传分化和表型可塑性在入侵中的作用提供了有利条件。纬度可以表征综合的环境梯度, 包括温度、光照、无霜期等气候条件(Li *et al.*, 1998)。植物对环境因子的适应性, 往往随纬度发生变化(Maron *et al.*, 2004), 如高纬度的种群往往比低纬度的种群开花时间早、花期短(Olsson & Ågren, 2002)。同时, 克隆植物常常表现出较强的表型可塑性(Li *et al.*, 2001)。分子标记分析发现, 互花米草在分子水平上具有较高的遗传多样性(Deng *et al.*, 2007), 表明不同纬度气候区的地理种群之间可能会在自然选择压力的作用下发生适应性遗传

分化。在海岸盐沼生境中, 高程及其决定的水位是影响植物在滩涂上分布的重要生态因子, 水位条件的变化可以改变植物在种间竞争中的相对表现, 产生不同的表型特征, 进而深刻影响其空间分布(Bertness *et al.*, 1992; Pennings & Callaway, 1992)。因此, 互花米草对不同水位的可塑性反应可能是影响其在小尺度空间分布的重要因素之一。

本研究采用同质园实验研究了引种于不同纬度的互花米草种群在不同水位条件下的生活史和生长特征, 旨在: (1)探讨互花米草种群在生活史和生长特征等方面的纬度变异; (2)研究互花米草的生活史特征对不同水位条件的可塑性反应, 以期阐明互花米草对大尺度的纬度梯度和小尺度的高程变异的适应策略, 进而认识互花米草成功入侵的可能机制。

1 材料和方法

1.1 实验材料

2006年11–12月, 沿纬度梯度(表1, 图1)在我国东部沿海盐沼的10个互花米草种群中采集成熟种子。在每一个种群中, 随机选取100株结实饱满的互花米草无性株, 植株间距大于20 m(尽可能避免重复采集同一克隆), 将穗完整剪下, 于样品袋中充分混合。将各种群的种子带回实验室后, 用少量淡水湿润并置于冰箱内保存(4°C)。

表1 10个互花米草种群的地理位置

Table 1 Localities of 10 *Spartina alterniflora* populations

种群代码 Population code	采样地点 Locality	地理坐标 Location
1 ZH	广东珠海 Zhuhai, Guangdong	22°26'N, 113°39'E
2 XM	福建厦门 Xiamen, Fujian	24°28'N, 117°58'E
3 ND	福建宁德 Ningde, Fujian	26°37'N, 119°37'E
4 WL	浙江台州 Taizhou, Zhejiang	28°21'N, 121°37'E
5 NH	上海南汇 Nanhui, Shanghai	30°51'N, 121°51'E
6 CM	上海崇明 Chongming, Shanghai	31°31'N, 121°58'E
7 DF	江苏盐城 Yancheng, Jiangsu	33°16'N, 120°45'E
8 GY	江苏连云港 Lianyungang, Jiangsu	34°47'N, 119°13'E
9 LZ	山东莱州 Laizhou, Shandong	37°13'N, 119°51'E
10 TJ	天津塘沽 Tanggu, Tianjin	39°00'N, 117°43'E

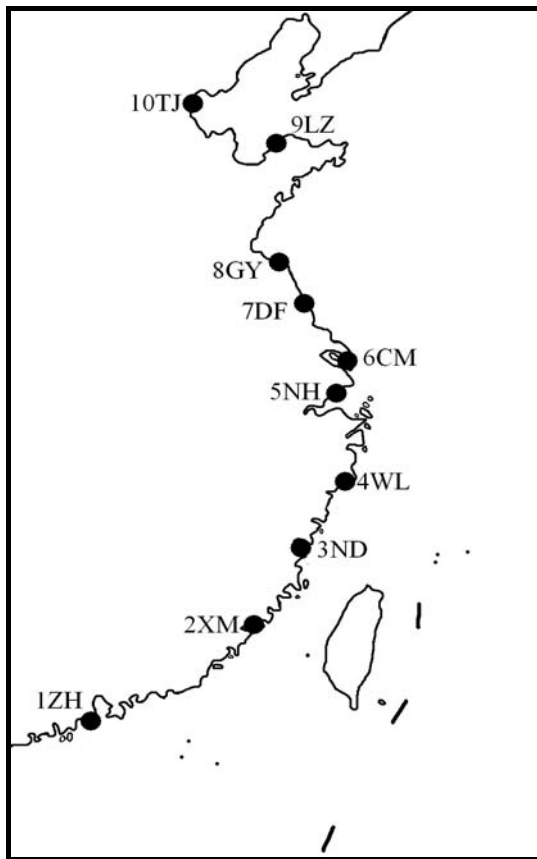


图1 10个互花米草种群的地理分布
Fig. 1 Distribution of 10 *Spartina alterniflora* populations sampled in China

1.2 实验设计

2007年2月,在复旦大学校园内设置矩形水池(5 m×12 m),内含12个小池(1 m×3 m),分为南北两组,每组各6个,分别代表高低2个水位处理水平:南边为高水位,水深30–35 cm(约与盆口相齐);北边为低水位,水深15–20 cm(约半盆高)。相同水位处理的每组水池底部相互连通以保持水位一致,避免相同处理内水位的差异。水池内注以自来水并添加无碘粗盐,使盐度维持在15‰左右。实验设计按完全随机区组设计,在每个水位处理水平上各设6个区组(小池),每个区组(小池)中放置10个花盆(内径35 cm,深35 cm),随机对应于10个种群。每个花盆施以8 g Scotts®奥绿肥(Osmocote)1号(N:P:K=14:14:14)缓释肥,与普通河沙拌匀,底部与水池连通。

2007年4月,从种子充分混匀的每个样品袋中

随机取出大量种子(约1,000粒)分别播撒于盛有营养土的种子盘(35 cm×50 cm),并用1%浓度的NaCl溶液浸没,于温室内培养。约两周后见大量种子萌发,形成幼苗。

2007年5月20日,选取高度为7–8 cm的实生苗移至花盆中,每盆1株,总计120株,移栽时地上部分保留约5 cm。在互花米草的生长季初期每周测量一次每盆最高分株高度,后期每两周测量一次,并依此计算其高度生长的相对生长率(relative growth rate, RGR_H)。以最后一次测量的每盆最高分株高度作为该盆的植株高度。记录每个盆中初次出现分蘖的日期,并对已开花的互花米草分株进行标记。将每一盆中所有分株的开花日期取平均值作为该盆的开花时间。在实验期内,每周调节一次水位和盐度,并及时清理水池中的藻类。

2007年12月15日,收获所有植株。对每个盆中的营养株、生殖株进行计数,并测量穗长;将植物各部分于60°C烘干至恒重,后在实验室中严格分离每盆互花米草的根、根状茎、叶、叶鞘、茎和穗,获得其各部分的干重和每一盆各部分的生物量。

实验中,对每一盆互花米草均测定以下性状:
(1) 植株大小:植株高度,地下和地上部分生物量,总生物量;
(2) 克隆生长:分蘖数,根状茎干生物量,初次分蘖出现的时间(以下简称首分蘖时间);
(3) 有性繁殖:开花时间,最长穗长,平均穗长;
(4) 生物量分配:生物量向穗、叶、茎、叶鞘、根、根状茎分配的比例,根冠比。

1.3 数据分析

将不同纬度来源的种群和不同水位作为固定因子进行双因子方差分析(two-way ANOVA)。分析前,对部分数据进行合适的的数据转换使其满足方差齐性和正态分布的假设条件(详见表2)。

将各个时间内测得的植株高度根据逻辑斯蒂模型估算每个种群相对生长率的 r 值,并进行两种水位条件下 RGR_H -纬度、开花时间-纬度的线性回归分析,并用配对 t 检验来检验相对生长率(植株高度)在两组水位处理之间的差异。

$$\bar{H} = \frac{K}{1 + e^{-a-t}}$$

其中 \bar{H} 为同一水位处理下第 t 天测得的同一种群来源各盆互花米草最高高度的平均值, r 为相对生长率

(植株高度)。

2 结果

2.1 互花米草种群的纬度变异

在所测定的17个性状中, 有12个在种群间有显著差异(表2)。其中植株高度的种群间差异并不显著, 但地上、地下及总生物量的种群间差异显著。不同种群间的分蘖数和根状茎生物量也存在显著差异, 但首分蘖日期基本一致。反映有性繁殖的3个性状在不同种群之间均有显著差异。种群间生物量向茎、穗、叶的分配及根冠比均存在差异显著。由于开花时间在两种水位处理条件下差异并不显著, 因此将其合并后对纬度进行线性回归, 结果显示开花时间随着纬度的升高而显著提前($P < 0.001$, $R^2 = 0.46$) (图2a)。由于 RGR_H 在种群间和不同水位条件下存在显著差异, 故分别进行不同水位条件下的 RGR_H -纬度回归分析, 结果显示, 在两种栽培条件下相对生长率(植株高度)都表现出显著的纬度梯度变异, 随着纬度的升高而增加(低水位: $P = 0.033$, $R^2 = 0.45$; 高水位: $P = 0.031$, $R^2 = 0.46$) (图2b)。

2.2 不同水位处理下互花米草的表型差异

在所测定的17个性状中, 有9个在不同水位间

有显著差异(表2)。在高水位下, 反映互花米草植株大小的性状均显著大于低水位条件(图3a, b, c, d); 反映无性繁殖的性状中, 分蘖数在高水位下显著增多(图3e), 首分蘖日期也极显著提前(图3f); 不同水位未对有性繁殖产生影响; 从生物量分配来看, 高水位条件下, 根状茎的生物量比例显著减小(图3g), 而叶鞘和茎的比例则分别显著增大(图3h, i)。高水位和低水位条件下的 RGR_H 分别为 $0.038 \text{ cm}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ 和 $0.030 \text{ cm}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$, 其在两种水位条件下的差异极显著(图2b, $t_9 = 7.6$, $P < 0.001$)。

种群与水位的交互作用对所有性状均无显著影响(表2)。

3 讨论

3.1 互花米草种群的纬度变异

本研究通过同质园实验表明, 不同纬度来源的互花米草种群在生活史和生长特征上都表现出显著性差异。互花米草在原产地和入侵地分布的纬度跨度都很广, 在其原产地美洲大西洋沿岸, 互花米草从低纬度赤道附近的亚马逊河口到高纬度的魁北克(47.78° N)都有分布; 而在入侵地, 最高纬度可达英国北部的Udale海湾(57.61° N) (王卿等, 2006)。

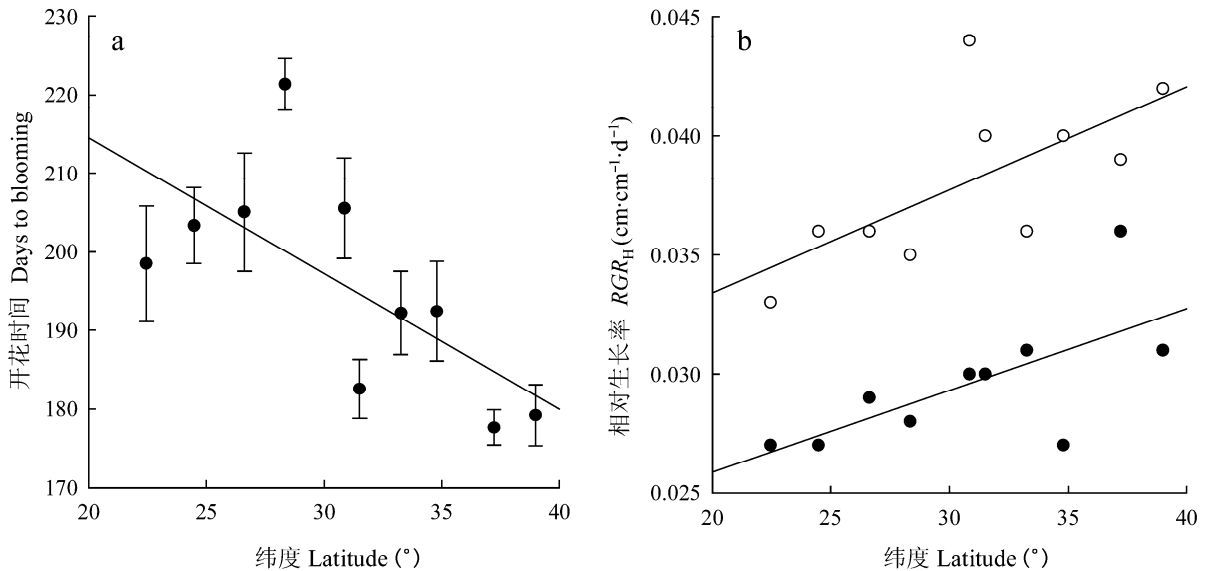


图2 10个互花米草种群开花时间(a)及不同水位条件下(○高水位;●低水位)相对生长率(植株高度)(b)随纬度的变化
 Fig. 2 Effects of latitude on days to blooming of *S. alterniflora* populations (a), and relative growth rate (RGR_H) at high (open circles) and low (filled circles) water levels (b)

表2 纬度和水位对互花米草生活史和生长性状影响的双因子方差分析结果
Table 2 Summary of two-way ANOVA for testing interclonal variation, effects of water level, and their interactions on 17 traits of *Spartina alterniflora*

性状 Traits	数据转换 Transformation			种群 Population (P)			水位处理 Water level (W)			种群×水位 P×W		
	df	F	P	df	F	P	df	F	P	df	F	P
植株大小 Plant size												
植株高度 Height (cm)	–	1.66	0.110	9, 119	1, 119	11.28	0.001	9, 119	0.77	0.644		
地下生物量干重 Belowground biomass (g)	ln(x)	2.86	0.005	9, 119	1, 119	7.96	0.006	9, 119	0.19	0.994		
地上生物量干重 Aboveground biomass (g)	ln(x)	2.41	0.016	9, 119	1, 119	12.27	0.001	9, 119	0.55	0.834		
总生物量干重 Total biomass (g)	ln(x)	2.44	0.015	9, 119	1, 119	11.20	0.001	9, 119	0.31	0.970		
无性生长 Clonal growth												
分蘖数 Number of ramets	–	3.62	0.001	9, 119	1, 119	11.72	0.001	9, 119	0.65	0.756		
根状茎生物量 Biomass of rhizomes (g)	–	3.30	0.002	9, 119	1, 119	3.42	0.068	9, 119	0.45	0.904		
首分蘖时间 Days to occurrence of the first ramet	ln(x)	1.38	0.210	9, 117	1, 117	20.42	<0.001	9, 117	1.09	0.380		
有性繁殖 Sexual reproduction												
开花时间 Days to blooming	–	6.62	<0.001	9, 95	1, 95	2.10	0.152	9, 95	0.91	0.519		
最长穗长 Maximum inflorescence length (cm)	–	2.13	0.038	9, 94	1, 94	1.60	0.210	9, 94	0.58	0.810		
平均穗长 Mean inflorescence length (cm)	–	2.66	0.010	9, 94	1, 94	1.94	0.168	9, 94	0.50	0.873		
生物量分配 Biomass allocation												
根状茎 Rhizome biomass fraction	–	1.80	0.078	9, 119	1, 119	4.27	0.041	9, 119	0.86	0.560		
根 Root biomass fraction	–	1.09	0.376	9, 119	1, 119	0.12	0.726	9, 119	1.67	0.190		
叶 Leaf biomass fraction	–	3.13	0.002	9, 119	1, 119	0.74	0.392	9, 119	0.54	0.843		
叶鞘 Sheath biomass fraction	–	1.79	0.081	9, 119	1, 119	12.43	0.001	9, 119	1.36	0.219		
茎 Stalk biomass fraction	–	3.06	0.003	9, 119	1, 119	12.33	0.001	9, 119	1.13	0.352		
穗 Inflorescence biomass fraction	ln(x)	8.52	<0.001	9, 94	1, 94	1.62	0.207	9, 94	0.99	0.457		
根冠比 Root:shoot ratio	–	4.19	<0.001	9, 119	1, 119	2.56	0.113	9, 119	1.56	0.140		

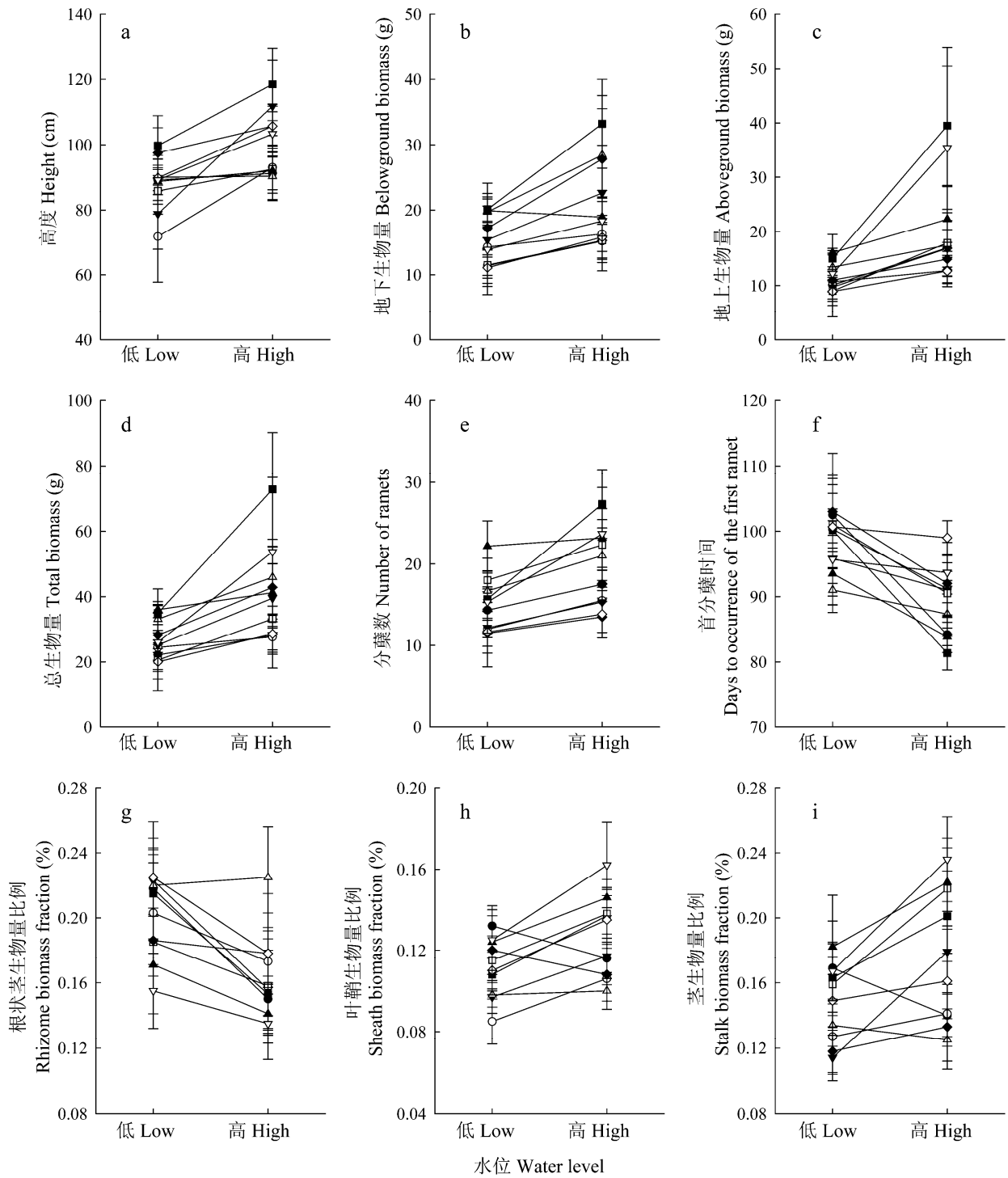


图3 水位对10个互花米草种群9个生活史性状(平均值±标准误)的影响

Fig. 3 The effects of water levels on the means (six replicates) of nine life history traits of *Spartina alterniflora*. Vertical bars represent the standard errors of the means across six replicates.

许多占据广阔分布区植物的形态、物候或生理等性状都可能沿着纬度梯度表现出适应性变异 (Chapin & Chapin, 1981; Maron *et al.*, 2004)。本研究来自最南端珠海和最北端天津的种群纬度跨度为 17.5° , 年平均气温也从 22.4°C 降到 13.5°C , 10个互花米草种群的相对生长率(植株高度)在两种水位条件下都随纬度的升高而增大, 开花时间也随纬度升高而提前。虽然种群植株高度没有显著差异($P=0.110$), 但是由于北方的无霜期短, 所以北方种群较高的 RGR_H 和提前的开花时间可能有利于其迅速由营养生长转入生殖生长, 从而在更短的生长季内完成开花、抽穗、授粉和结实的有性繁殖过程, 顺利完成生活史。此外, 不同来源的互花米草除了上述性状有随纬度梯度的差异以外, 尚有其他性状也表现出种群间的差异。

通常来说, 具有较高异花授粉率和有性繁殖率的植物, 会具有较高的遗传多样性。互花米草异花授粉率显著高于自花授粉率(Fang, 2002)^①, 其结实率较高, 种子活力也较强(Bertness & Shumway, 1992), 而自花授粉产生的种子无萌发能力(Daehler & Strong, 1994)。这有助于互花米草保持较高的种群遗传多样性。有关入侵旧金山海湾(Perkins *et al.*, 2002)和中国东部沿海(Deng *et al.*, 2007)的互花米草种群的研究均证明, 其种群内的遗传多样性很高。高的遗传多样性为遗传分化提供了基础, 有助于互花米草采用遗传分化策略在不同的纬度区域快速适应。

当然, 本研究所观察到的差异也不排除与生态型有关, 然而实验采样所选择的野外互花米草个体都高于 1.5 m , 均属于前人(Shea *et al.*, 1975)所描述的高秆生态型。此外, 虽然中国的互花米草种群引种于美国的3个州, 但这3个来源的互花米草是否属于不同的生态型仍有争议, 因此在本次实验中并未对其进行区分。另外, 实验结果也不完全排除母体效应的影响, 但这将需要进一步的实验加以验证。

3.2 水位变化对互花米草生活史特征的影响

互花米草在滩涂上分布的高程范围较大。在其原产地, 互花米草在滩涂上的分布范围是从平均海平面以下 0.7 m 至平均高潮位(Landin, 1991); 在美

国西北部华盛顿州的Willapa海湾, 互花米草的分布范围是平均低潮位以上 $1.75\text{--}2.75\text{ m}$, 而人工移栽可使互花米草在平均低潮位以上 1 m 处存活(Sayce, 1988)。

本研究发现, 所有的种群都能在两种水位条件下生长良好, 120盆互花米草中除19盆没有抽穗以外, 其余均可顺利进行有性和无性繁殖。不同水位处理对所研究的17个性状中的9个有显著影响, 尤其是植株大小、生物量分配和相对生长率。值得注意的是, 所有10个种群的植株高度、分蘖数、地上及总生物量都在高水位条件下有更好的表现, 而且在高水位条件下首分蘖时间都显著提前。这些结果表明互花米草对潮汐带来的淹水具有良好的适应能力。一般来说, 长期被水淹的土壤含氧量低, 不适合大多数植物的生存。互花米草由于具有发达的通气组织, 可以提高其根围土壤的溶氧度, 因而其根系可以进行正常呼吸并吸收养分(Bertness, 1991)。这可能是互花米草可以在大多数大型植物所无法到达的低潮区生存的重要原因之一(Riggs, 1992)。适宜的环境可能使得其达到无性生殖条件的时间缩短, 因此使得高水位条件下第一个分蘖株出现的时间显著提前, 最终的分蘖数也显著增加。可见, 不同水位处理能对互花米草的部分生活史和生长特征产生显著影响。因此, 表型可塑性可能是互花米草适应不同高程滩涂环境的重要原因之一。

本研究表明, 互花米草可能同时具有较高的表型可塑性与遗传分化能力: 遗传分化可能是导致互花米草能够占据广阔纬度区域的重要原因之一, 而表型可塑性在适应不同高程环境时可能发挥了重要作用。将来的研究可以进一步比较分子标记和数量性状的种群分化程度, 从而深入了解遗传分化的动力机制, 为深入认识互花米草的成功入侵机制并预测其潜在分布区提供科学依据。

致谢: 感谢吴雨桐、赵柯和聂明同学在野外采样、实验过程及论文撰写中的帮助。

参考文献

- An SQ, Gu BH, Zhou CF, Wang ZS, Deng ZF, Zhi YB, Li HL, Chen L, Yu DH, Liu YH (2007) *Spartina* invasion in China: implications for invasive species management and future research. *Weed Research*, **47**, 183–191.
- Bertness MD (1991) Zonation of *Spartina patens* and *Spartina*

^① Fang X (2002) *Reproductive Biology of Smooth Cordgrass (Spartina alterniflora)*. Master's dissertation. Louisiana State University, Baton Rouge, Louisiana, USA.

- alterniflora* in a New England salt marsh. *Ecology*, **72**, 138–148.
- Bertness MD, Shumway SW (1992) Consumer driven pollen limitation of seed production in marsh grasses. *American Journal of Botany*, **79**, 288–293.
- Bertness MD, Wikler K, Chatkupt T (1992) Flood tolerance and the distribution of *Iva frutescens* across New England salt marshes. *Oecologia*, **91**, 171–178.
- Chapin FS III, Chapin MC (1981) Ecotypic differentiation of growth processes in *Carex aquatilis* along latitudinal and local gradients. *Ecology*, **62**, 1000–1009.
- Daehler CC, Strong DR (1994) Variable reproductive output among clones of *Spartina alterniflora* (Poaceae) invading San Francisco Bay, California: the influence of herbivory, pollination, and establishment site. *American Journal of Botany*, **81**, 307–313.
- Deng Z, An S, Zhou C, Wang Z, Zhi Y, Wang, Y, Shi S, Chen L, Zhao C (2007) Genetic structure and habitat selection of the tall form *Spartina alterniflora* Loisel. in China. *Hydrobiologia*, **583**, 195–204.
- Landin MC (1991) Growth habits and other considerations of smooth cordgrass, *Spartina alterniflora* Loisel., Washington Sea Grant Program, University of Washington, Seattle.
- Li B, Suzuki J, Hara T (1998) Latitudinal variation in plant size and relative growth rate in *Arabidopsis thaliana*. *Oecologia*, **115**, 293–301.
- Li B, Shibuya T, Yogo Y, Hara T, Yokozawa M (2001) Interclonal differences, plasticity and trade-offs of life history traits of *Cyperus esculentus* in relation to water availability. *Plant Species Biology*, **16**, 193–207.
- Maron JL, Vilà M, Bommarco R, Elmendorf S, Beardsley P (2004) Rapid evolution of an invasive plant. *Ecological Monographs*, **72**, 261–280.
- Olsson K, Ågren J (2002) Latitudinal population differentiation in phenology, life history and flower morphology in the perennial herb *Lythrum salicaria*. *Journal of Evolutionary Biology*, **15**, 983–996.
- Pennings SC, Callaway RM (1992) Salt-marsh plant zonation: the relative importance of competition and physical factors. *Ecology*, **73**, 681–690.
- Perkins EJ, Streever WJ, Davis E, Fredrickson HL (2002) Development of amplified fragment length polymorphism markers for *Spartina alterniflora*. *Aquatic Botany*, **74**, 85–95.
- Riggs SR (1992) Distribution of *Spartina alterniflora* in Padilla Bay, Washington, in 1991. *Padilla Bay National Estuarine Research Reserve Technical Report 3*, Washington State Department of Ecology, Mount Vernon, Washington.
- Sala OE, Chapin FS III, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld MT, Poff NL, Sykes MT, Walker BH, Walker M, Wall DH (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, **287**, 1770–1774.
- Sayce K (1988) Introduced cordgrass, *Spartina alterniflora* Loisel., in salt marshes and tidelands of Willapa Bay, Washington. Willapa National Wildlife Refuge Report, Ilwaca, Washington.
- Shea ML, Warren RS, Niering WA (1975) Biochemical and transplantation studies of the growth form of *Spartina alterniflora* on Connecticut salt marshes. *Ecology*, **56**, 461–466.
- Sultan SE (1995) Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Botanica Neerlandica*, **44**, 363–383.
- Thompson JD (1991) The biology of an invasive plant: what makes *Spartina anglica* so successful. *BioScience*, **41**, 393–401.
- Vitousek PM, D'Antonio CM, Loope LL, Westbrooks R (1996) Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*, **84**, 218–228.
- 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 (入侵植物互花米草——生物学、生态学及管理). *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), **44**, 559–588. (in Chinese with English abstract)