

復旦大學

本科畢業論文



論文題目：互花米草與蘆葦生長性狀與生態型策略的生物地理學
研究

姓 名：姚成捷 學 號：18307110061

院 系：生命科學學院

專 業：生態學

指導教師：鞠瑞亭 職 稱：教授

單 位：復旦大學生命科學學院

完成日期： 2022 年 5 月 26 日

互花米草与芦苇生长性状与生态 型策略的生物地理学研究

完成人
姚成捷

指导小组成员

鞠瑞亭 教授

目 录

摘 要.....	I
Abstract.....	II
一、前 言.....	1
1.1 研究背景.....	1
1.2 研究内容.....	3
二、材料与方 法.....	5
2.1 植物采集与培养.....	5
2.2 植物性状测定.....	7
2.3 数据分析.....	8
2.3.1 生长性状种间差异和纬度模式分析.....	8
2.3.2 主成分分析（PCA）与 CSR 生态型策略分析	8
三、研究结果.....	10
3.1 植物性状的种间差异与纬度格局.....	10
3.2 基于叶片 LA、SLA 和 LDMC 的主成分分析与 CSR 策略评估.....	13
3.2.1 主成分分析结果.....	13
3.2.2 CSR 策略的种间差异与纬度格局	13
四、讨 论.....	16
4.1 实验结果分析.....	16
4.1.1 地上生物量.....	16
4.1.2 株高与叶长.....	17

4.1.3 繁殖体质量比例.....	17
4.1.4 叶面积, 比叶面积与干物质质量比例.....	17
4.1.5 CSR 策略.....	19
4.2 实验不足与展望.....	19
参考文献.....	21
致 谢.....	24

摘要

入侵植物能够通过适应性进化与表型可塑性机制适应不同入侵地环境，形成功能性状的纬度梯度格局。已有的大尺度生物地理学研究往往孤立地分析外来植物入侵性表达性状，而忽视了资源限制下土著与入侵植物功能性状分配权衡在的整体差异对入侵的驱动作用。本研究探究了在我国滨海湿地广布的土著植物芦苇 (*Phragmites australis*) 与入侵植物互花米草 (*Spartina alterniflora*) 的综合生态型策略 (CSR 策略) 在纬度上分化的地理格局。我们在 20.9°N 到 40.9°N 范围内的潮间带的采集植株后，在受控的同质园内培养，检测了 8 个生长性状，并根据叶面积 (LA)、比叶面积 (SLA)、叶片干物质质量比例 (LDMC) 三个关键性状计算了各地理种群的 CSR 策略，比较了两种植物的种间差异和种内在纬度梯度上的差异。我们发现：只受遗传因素影响下，互花米草有更高的生长速率；互花米草部分性状存在纬度梯度格局，但芦苇各性状的纬度格局更显著。互花米草更偏向 C 策略 ($P < 0.001$)，而芦苇 R 策略的比例更大 ($P < 0.001$)。互花米草的 C 策略存在遗传介导的纬度梯度分化，而芦苇的 S 与 R 策略呈现相反的纬度格局。这一结果表明，互花米草在快速生长的大量资源投入可能是他们入侵成功的重要机制，不同纬度上芦苇和互花米草的 CSR 策略的遗传分化可能导致不同的生物入侵模式。

关键词：生物入侵，生物地理学，适应性进化，滨海盐沼

Abstract

Invasive species can adapt to different invasive environments through adaptive evolution and phenotypic plasticity, forming a latitudinal gradient pattern of functional traits. Previous biogeographic studies under large scales often analyze invasion-related traits in isolation, while ignoring the allocation and trade-off of plant functional traits under resource constraints. In order to explore the latitude pattern of the comprehensive growth strategy under genetic differentiation between native *Phragmites australis* and invasive *Spartina alterniflora*, which are both widespread in China's coastal wetlands, we collected the plants in the intertidal zones from 20.9 to 40.9 ° N, and cultured them in a single controlled homogenous garden. Then we detected 8 growth traits, and three key functional traits of leaves, leaf area (LA), specific leaf area (SLA) and leaf dry matter content (LDMC) were used to calculate the CSR strategy of each geographic population. The interspecific differences and intraspecific latitudinal gradients were then compared. Our result only exhibited the influence of genetic factors We found that *S. alterniflora* has a higher growth rate; Some traits of *S. alterniflora* have latitudinal gradient pattern, but those of *P. australis* traits are more significant. *S. alterniflora* was more inclined to C strategy ($P < 0.001$), while *P. australis* was more inclined to R strategy ($P < 0.001$). The C strategy of *S. alterniflora* presents latitudinal gradient, while the S and R strategies of *P. australis* show the opposite latitudinal pattern. Our work shows that the heavy investment in the rapid growth of *S. alterniflora* may be an important mechanism for the success of their invasion. The genetic differentiation of CSR strategies of *P. australis* and *S. alterniflora* at different latitudes may lead to different biological invasion patterns.

Key words: biological invasion, biogeography, adaptive evolution, coastal saltmarsh

一、前言

1.1 研究背景

生物入侵是指物种自原产地经自然扩散或人为引入到新分布区后，定殖、扩散，并对入侵地生态系统造成危害的过程^[1]。近年来，随着世界各国贸易往来和科技文化交流日益密切，使得人为引入入侵物种的风险迅速增加^[2]。同时，人类活动的干扰与破坏削弱了生态系统抵抗入侵的能力，留出空余生态位，提高了植物入侵成功率与危害性^[3]。入侵植物成功定殖后，能够通过竞争排斥和杂交等机制降低土著植物多样性^[4]，深刻地影响了生态系统物质循环和能量流动等生态系统过程，从而改变其他营养级的结构和功能^[5]。目前，外来物种入侵已在全球范围内对生物多样性及生态系统结构与功能造成了严重威胁^[6-8]。

已有大量文献表明，较大尺度的生物地理学研究对于了解生物入侵的现状与动态变化至关重要^[9]。纬度是一个复杂的环境梯度集合，沿该梯度上的生物因子（包括生产者、消费者和分解者）和非生物因子（如温度、降水、辐射）常常出现渐变的格局^[10]，这种纬度梯度是地球上最显著的生物地理式样之一^[11]。土著植物与当地的生物和非生物环境因子经过长期的适应性进化，其功能性状往往形成了较为稳定的纬度梯度格局^[12]。如今，一些入侵物种跨分布区扩散，逐渐适应入侵地新的生物、非生物环境并在较大的地理尺度上展现出了表型分化。在这个过程中，遗传分化和表型可塑性机制起重要作用^[13]。前者是遗传突变产生的不同基因型受到选择，发生局域的适应性进化，后者是通过 DNA 甲基化修饰等方式，在不改变基因型的情况下发生表型变化适应环境^[14]。营养繁殖的类群通常表型可塑性较高，而遗传分化则高度依赖有性生殖^[15]。然而，此前的局域尺度下的工作难以区分表型可塑性和进化对与入侵性高度相关的性状的影响^[12]。因此，在大尺度范围内的使用生物地理学手段检验入侵植物和土著植物功能性状的空间异质性显得尤为重要。

功能性状是与植物资源利用高度相关的生理生态指标，反应了植物适应环境的特点以及各生理功能之间的权衡^[16-17]，种内和种间功能性状的变异深刻地影响了共存和群落构建^[17]。大量证据表明，功能性状与环境因子的交互促成了植物的

入侵能力^[18]。其中，生长和形态性状通过影响扩散、建群和竞争能力促成入侵成功^[19]，大尺度研究发现，比叶面积和相对生长速率与入侵性高度相关^[20-21]。然而，许多入侵生物地理学的工作只关注单一入侵种，缺少了与本土种的种间竞争，证据力度不足；另一些工作孤立分析各功能性状，忽视了有限资源竞争下植物各功能性状的分配的权衡，不能有效预测植物的入侵性。

植物主要功能性状集合，反映了植物资源经济学和植株形态大小的差异^[22]。主要功能性状集合作为适应性和生存的可行性状组合，反映了植物不同的生态策略，适应于不同的环境。Grime 据此提出了 CSR 策略模型^[23]（图 1）：竞争型 C（competitor）：通过持续营养生长和体型的迅速增加抢占资源，以适应相对稳定、富饶的环境；耐受型 S（stress tolerator）：擅长储存资源、修复组织以在稳定而贫瘠的环境中生存下来；杂草型 R（ruderal）：将大量资源投资于繁殖，以在干扰不断的环境中再生。不同植物类群的功能性状集合的差异，可以用 CSR 策略的特定组合谱系来描述。这种 CSR 策略分析方法被广泛运用于植物功能比较和群落过程的研究^[24]。CSR 策略分析最近也被证实可以用于预测物种的入侵潜力和入侵范围。有研究表明，对于草本植物而言，全球分布和局域分布与 R 对策显著正相关，而其在入侵地的归化范围与 C 对策显著正相关^[25]。但目前该领域的研究以宏观的统计分析为主，缺少实际研究的验证。

在本项研究中，我们以中国东部盐沼湿地中广泛存在的入侵植物—互花米草（*Spartina alterniflora*）作为模式植物，与中国盐沼湿地中土著植物芦苇（*Phragmites australis*）进行比较研究。互花米草是一种原产于北美中纬潮间带的多年生禾本科草本植物，于 1979 年引入我国，被广泛地用于帮助促淤造滩。近年来，通过人为种植和自然扩散，已经迅速占据了我国 20° - 39° N 的滨海滩涂湿地^[26]。互花米草的入侵导致我国河口湿地土著种芦苇与海三棱藨草（*Scirpus mariqueter*）种群衰退^[27]，改变了生态系统过程，使滨海湿地土壤线虫多样性降低^[28]，削弱了湿地的生态功能。同时，由于芦苇和互花米草都具有较宽的气候生态位和适应能力，分布生境重叠，因此全球范围内表现出相互入侵的特征^[29]，芦苇已经入侵了美国的大部分州，并取代了本土盐沼中米草属（*Spartina*）的优势种类^[30]。目前已有大量的工作针对这两个物种的功能性状的生物地理学模式展开研究。不同纬度的同质园实验表明，互花米草的生长性状和繁殖性状存在显著的

纬度梯度格局，且不同纬度的格局形成机制不同：高纬度的互花米草通过表型可塑性增加结实率，这进一步驱动了局域进化，而低纬度地区种群的形态分化仍然由表型可塑性主导^[31]。另一些工作关注到了互花米草与芦苇的种间竞争。对我国滨海盐沼野外采样的植物叶片的分析表明，芦苇有更多叶片指标呈现出纬度梯度，两者叶面积均与盐度成负相关关系，且互花米草的耐盐性更强^[32]。但已有的工作往往孤立地分析各性状的种间差异和纬度规律，而忽视了有限资源竞争下植物各功能性状的分配的权衡，可能无法真正有效地解释互花米草成功入侵的机制。

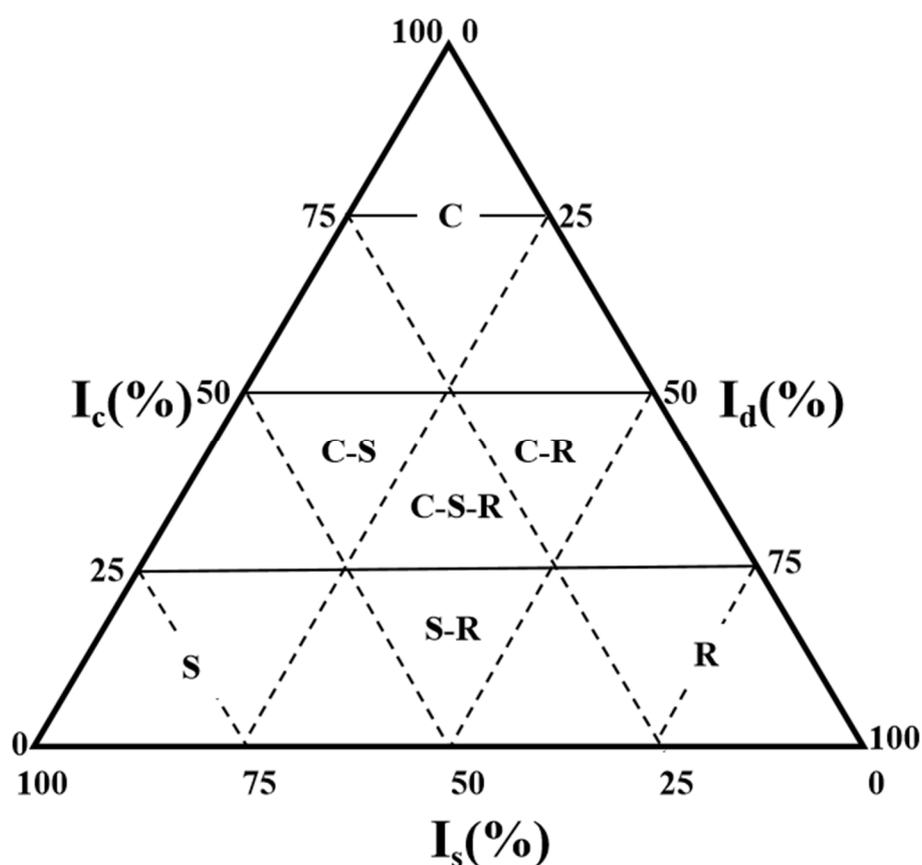


图 1. Grime 提出的 CSR 策略三角模型（仿）^[23]

该模型展示了三种机制对植物生态型策略的影响； I_c ：竞争的相对重要性； I_d ：扰动的相对重要性； I_s ：外界胁迫的相对重要性

1.2 研究内容

盐沼湿地是目前全球最容易被外来植物入侵的生态系统之一^[33-35]；在盐沼外来植物类群中，米草属（*Spartina*）是全球最为关注的类群，尤其是入侵中国、欧洲、美国西海岸等地的互花米草^[35]。芦苇作为土著种在中国东部沿海地区广泛分

布^[36], 目前, 芦苇在其东部沿海地区分布的群落已被互花米草群落严重入侵^[27]。互花米草与芦苇广域共生于中国东部盐沼湿地中, 使得比较土著植物与入侵植物种内及种间特征在纬度上的差异较为方便, 也为研究动植物相互作用关系提供了理想的系统^[38-40]。

本研究于 2019 年, 在中国东部盐沼近 20 个纬度范围 (约 2200 km) 采集土著植物芦苇和入侵植物互花米草的根状茎, 种植于复旦大学江湾校区月湖温室 (31.3318°N, 121.5021°E)。于 2020 年至 2021 年, 开展受控同质园实验, 测定入侵植物互花米草和土著植物芦苇生长性状, 并评估来自不同纬度点的两种植物的生态型策略。基于前人研究, 我们提出如下科学问题: (1) 互花米草和芦苇的生长性状是否存在种间差异和纬度梯度格局? (2) 互花米草和芦苇的生态型策略是否存在种间差异和纬度梯度格局?

二、材料与amp;方法

2.1 植物采集与amp;培养

本组于 2019 年春，沿我国东部沿海各省市滩涂湿地的中潮滩进行采样，共设置 15 个样点，除辽宁盘锦外均有互花米草分布，芦苇则分布于除和河北唐山福建泉州与广东雷州外均有分布(表 1; 图 2)。为避免采集同一母本的克隆植株，采集时每个样点设置彼此间隔 1km 以上，在每个种群内随机采集若干有营养繁殖功能的根带至复旦大学江湾校区月湖温室 (31.3318°N, 121.5021°E) 培养。

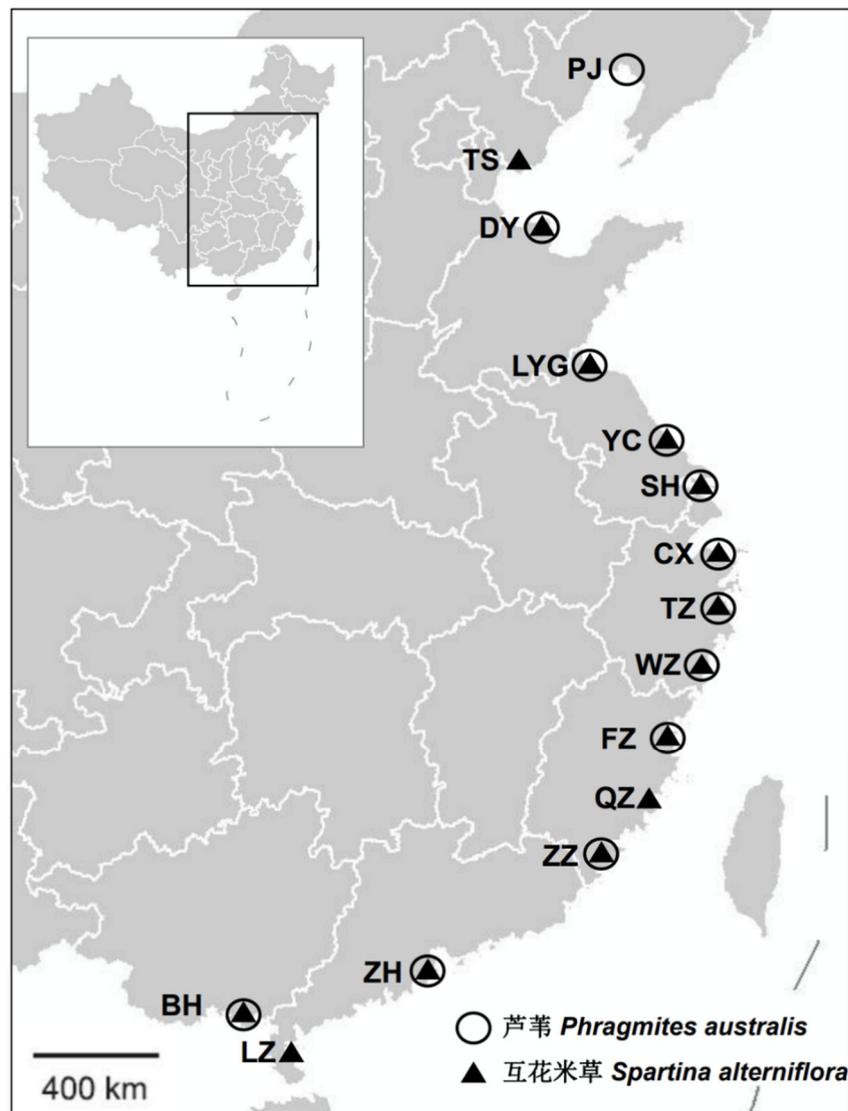


图 2. 互花米草和芦苇的样点地理信息

注：种群对应的种源地信息见表 1

表 1. 芦苇与互花米草种群野外来源信息

物种	种群代号	纬度 (°N)	经度 (°E)
芦苇	PJ (辽宁盘锦)	40.9051	121.7829
芦苇	DY (山东东营)	37.8301	119.0904
芦苇	LYG (江苏连云港)	34.8312	119.1902
芦苇	YC (江苏盐城)	33.6364	120.5671
芦苇	SH (上海崇明)	31.6844	121.6522
芦苇	CX (浙江慈溪)	30.3681	121.2312
芦苇	TZ (浙江台州)	28.7036	121.4209
芦苇	WZ (浙江温州)	28.0054	120.7837
芦苇	FZ (福建福州)	26.0292	119.6261
芦苇	ZZ (福建漳州)	23.9340	117.4014
芦苇	ZH (广东珠海)	22.4307	113.6234
芦苇	BH (广西北海)	21.5797	109.1311
互花米草	TS (河北唐山)	39.0284	118.3210
互花米草	DY (山东东营)	37.7249	119.2129
互花米草	LYG (江苏连云港)	34.8174	119.1998
互花米草	YC (江苏盐城)	33.6412	120.5791
互花米草	SH (上海崇明)	31.6732	121.6605
互花米草	CX (浙江慈溪)	30.3697	121.2625
互花米草	TZ (浙江台州)	28.7027	121.4211
互花米草	WZ (浙江温州)	28.0055	120.7837
互花米草	FZ (福建福州)	26.0331	119.6271
互花米草	QZ (福建泉州)	24.9080	118.6544
互花米草	ZZ (福建漳州)	23.9170	117.4244
互花米草	ZH (广东珠海)	22.4311	113.6104
互花米草	BH (广西北海)	21.6021	108.9896
互花米草	LZ (广东雷州)	20.9026	110.1704

在复旦大学江湾校区月湖温室内培养（图 3），两种植物每个样点的 3 个子样点各种植 3 盆，共 78*3 盆，于 10L 的花盆（内径 24cm）中，每月施用 N: P: K 复合肥（14:14:14）肥料。将花盆放置于水池中，水位维持在 20cm。每两月施用吡虫啉防止蚜虫爆发。



图 3. 培养于复旦大学江湾校区月湖温室的芦苇和互花米草

2.2 植物性状测定

共测量以下性状：地上生物量（同一盆中所有地上部分的干重）、株高、分蘖数（同一盆中所有地上分支的数量）、繁殖体质量比例（花序或种子干重/地上生物量）、叶长、叶面积、比叶面积（叶面积/叶片干重）、叶片干物质质量比例（叶片干重/饱和含水鲜重）。

2021 年 11 月收获，每个样点选择 3 个子样点的植株各一盆。在收获前清点每一盆内的分蘖数，记录最高的三株分蘖的株高取均值，采下最高的分蘖的顶端

第二或第三枚完整叶片供后续叶片指标测定。收获地上部分，剪下花序和种子单独保存，置于烘箱中 70℃烘干一周左右至恒重，随后分别称量繁殖体质量与营养部分质量。将采集的叶片完全完全浸润在水中 8 小时以上，测定饱和含水质量。同时使用扫描仪扫描叶片，用 ImageJ 软件测定叶长，叶面积。之后置于烘箱中 70℃烘干一周左右至恒重，称量叶片干重。

2.3 数据分析

2.3.1 生长性状种间差异和纬度模式分析

首先，检测两个物种数据的正态性和两组数据间的方差齐性，对通过检测的性状使用未配对的 t 检验；对未通过的性状指标使用非参数的 Kolmogorov-Smirnov 检验方法；同一个性状在两个物种之间是否存在整体性差异。

接着，我们分别使用线性回归和一元二次方程的非线性回归方法拟合各生长性状的纬度梯度，保留拟合优度 (R^2) 更高且统计学显著 ($P > 0.05$) 的结果。

以上步骤均使用 R4.1.3 完成。

2.3.2 主成分分析 (PCA) 与 CSR 生态型策略分析

首先，使用 R 4.1.3 相关拓展包，采用各样本的叶面积(LA)、比叶面积(SLA)、与干物质含量 (LDMC) 三个指标进行主成分分析，绘制 PCA 散点图，观察聚类情况。若这三个指标能有效区分两个物种，则进一步进行 CSR 策略分析。

然后，使用“StrateFy”方法分析叶片性状对应的 CSR 策略^[41]：Pierce 等人基于 198 科的 3068 种陆生维管植物的性状分异开发了 CSR 策略计算器“StrateFy”^[41]。该方法使用叶面积 (LA)，比叶面积 (SLA)，叶片干物质含量 (LDMC) 三个叶片指标分析植被的生态型策略，其结果与使用 14 个生长性状指标的方法有很高的一致性，是进行 CSR 分析的一种简洁高效的方法，广泛地应用于计算全球各类群落的植物 CSR 策略，可高效地用于解释跨尺度的群落集合和环境过滤过程。该方法的理论基础在于，叶片经济学权衡与叶片大小频谱是 CSR 策略变化的主要组成部分^[42]，其中叶面积表征了植物捕获光能的能力，该指标也与植株大小紧密联系^[19]，比叶面积和叶片干物质含量则表征了植物经济学频谱的另一极，也就是说，如果一类植物将能量分配于获得更大的叶面积以在地上竞争中取得优势，其叶片单位面积捕获光的能力以及积累干物质的能力就会相对较差。

“StrateFy”法步骤包括：（1）首先对数据进行标准化处理，对叶面积（LA）取平方根，对比叶面积（SLA）取自然对数，对干物质含量（LDMC）做 logit 变换；（2）将数据导入“StrateFy”计算器中，得到每个植株的 CSR 策略的比例。（3）使用 R 4.1.3 绘制 CSR 三元相图。

最后，在 R 中分析三种策略的种间差异，并使用线性回归和一元二次方程的非线性回归方法拟合三种策略比例随纬度的变化趋势。

三、研究结果

3.1 植物性状的种间差异与纬度格局

在种间差异上，互花米草的地上生物量比芦苇大，而芦苇的平均株高更高，且繁殖体占地上生物量的比例更大（图 4 (a) - (c)）；入侵植物互花米草相较于土著植物芦苇的叶片更长，叶片干物质含量与比叶面积更小（图 5 (a) - (d)）；两种植物的平均叶面积不存在显著差异。

在纬度格局上，芦苇的地上生物量、株高和繁殖体质量比例三个性状上均呈现显著的纬度梯度格局，且均呈现的从南到北先增大后减小的规律（图 4 (d) - (f)）；互花米草地上生物量和繁殖体质量比例的性状呈现显著单峰模式，其地上生物量的格局与芦苇相似，但繁殖体质量比例的趋势相反，在 30°N 左右达到最小，之后不断增大，在 40°N 左右达到最大（图 4 (d) - (f)）。入侵植物互花米草的叶长和叶面积两个性状呈显著单峰模式（图 5 (e) - (f)），在 20-30°N 间达到最大值；土著植物芦苇在叶片干物质含量和比叶面积均呈现显著的单峰格局（图 5 (g) - (h)），在 30°N 左右达到最大。

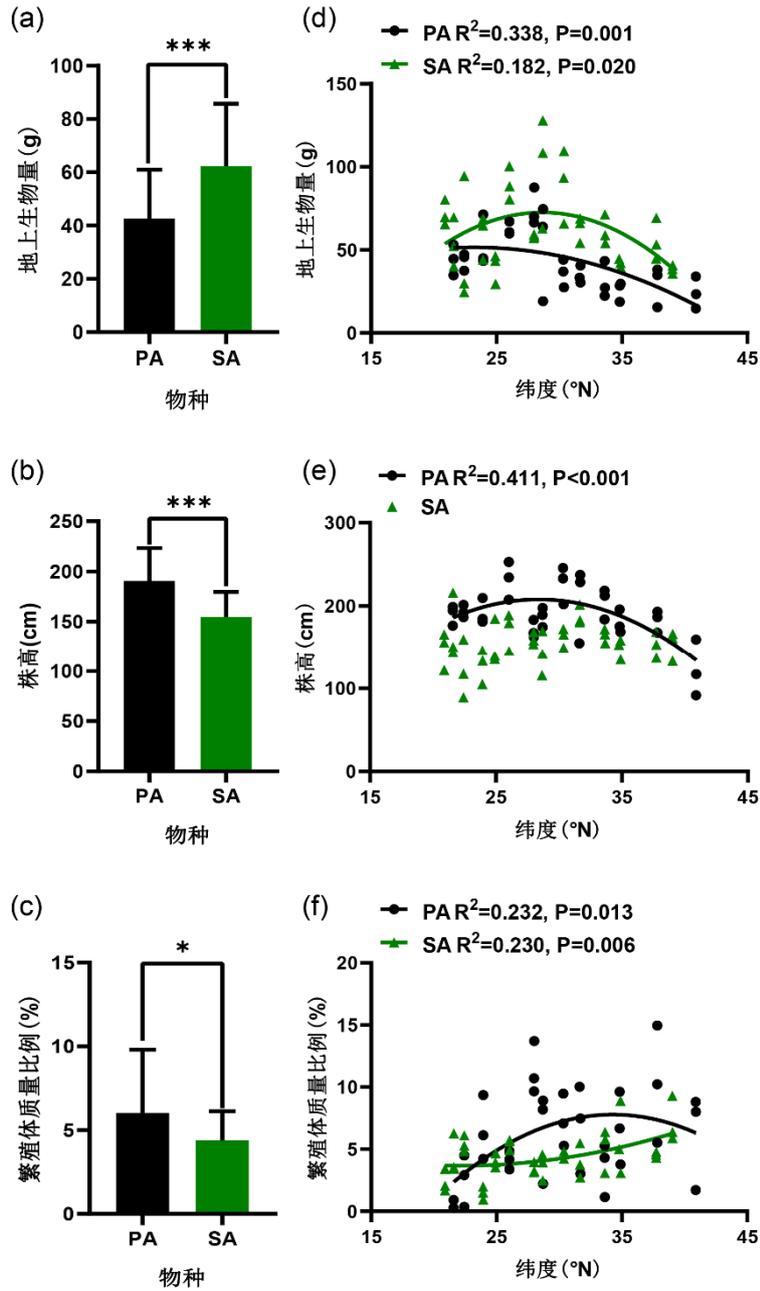


图 4. 互花米草和芦苇的整体生长性状的种间差异与纬度格局

SA: 互花米草, PA: 芦苇; (a) - (c): 生长性状种间差异柱状图 (*: $P < 0.05$, ***: $P < 0.001$), (d) - (f): 生长性状随纬度变化的散点图; 图中仅展示 $P < 0.05$ 且 R^2 最大的拟合结果

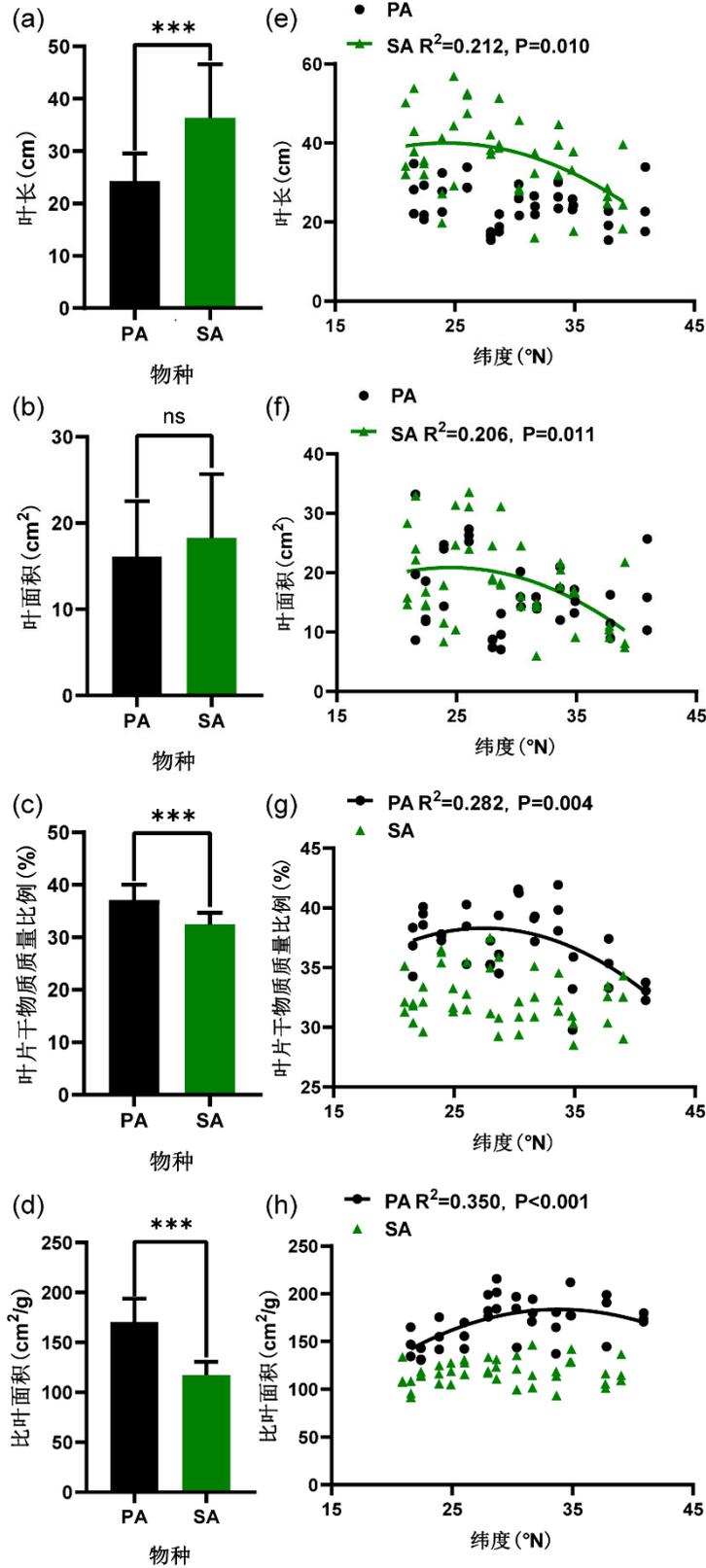


图 5. 互花米草和芦苇的叶片性状的种间差异与纬度格局

SA: 互花米草, PA: 芦苇; (a) - (d): 叶片性状种间差异柱状图 (ns: $P \geq 0.05$, ***表示 $P < 0.001$); (e) - (h): 叶片性状随纬度变化的散点图; 图中仅展示 $P < 0.05$ 且 R^2 最大的拟合结果

3.2 基于叶片 LA、SLA 和 LDMC 的主成分分析与 CSR 策略评估

3.2.1 主成分分析结果

结果显示，PC1 与 PC2 合计能解释 81.2% 的数据方差，包含了大部分信息（图 6）。沿方差解释力度最大 PC1 轴来看，LA 所代表的向量在 PC1 上的投影与 SLA 和 LDMC 的投影方向相反，表现出两组指标的权衡。PCA 结果显示，互花米草与芦苇种内相对聚集，物种间能够有效区分开来，三个指标的组合呈现出物种的保守性特征。在种内，互花米草总体分为 20-30°N，30-40°N 的两群，且存在明显交叠区域；而芦苇则可大致分为 20-25°N，25-30°N，30-40°N 的三群。

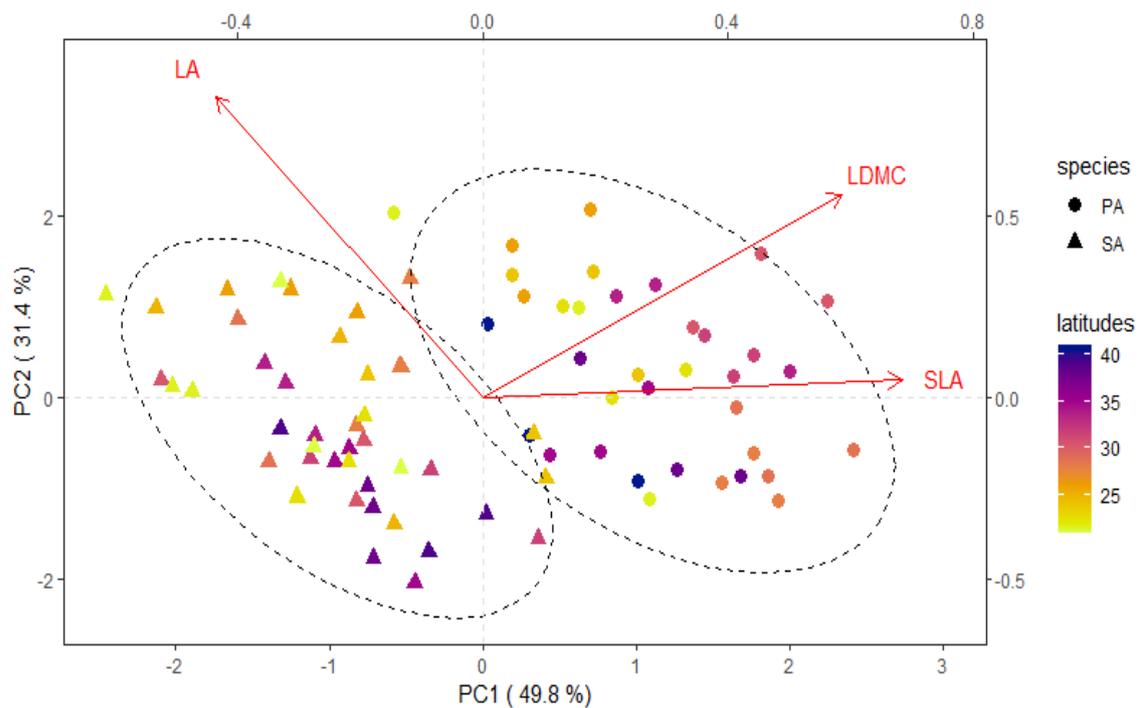


图 6. 基于叶片 LA、SLA 和 LDMC 的主成分分析

SA: 互花米草, PA: 芦苇; LA: 叶面积, SLA: 比叶面积, LDMC: 叶片干物质比例

3.2.2 CSR 策略的种间差异与纬度格局

互花米草与芦苇总体上均落在右下角 CS 策略的三角内 (C: 20-60%, S: 40-80%), 互花米草与芦苇种内相对聚集, 物种间存在一定重叠, 芦苇总体上 R 策略的比例更大, 达到 10-30%, 而互花米草的 R 策略落在 0-20% 之间, 且存在少数 R 策略为 0 的个体。重叠区表明一部分分布于北方的芦苇与分布于南方的互花米草具有相似的生态型策略, 但同域分布的两物种种群的生态型策略存在一定差异。

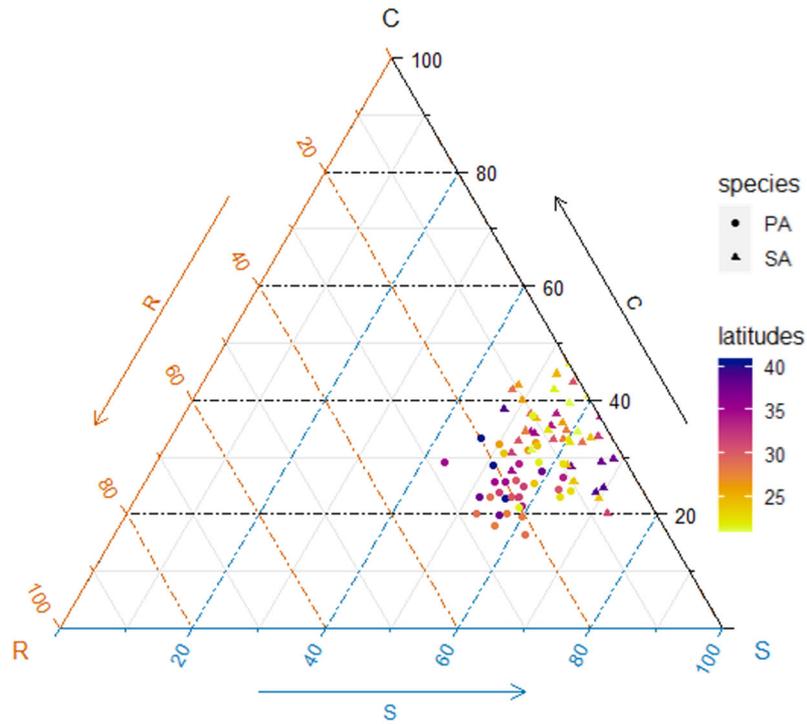


图 7. 芦苇与互花米草各种群 CSR 策略分配三元相图

SA: 互花米草, PA 芦苇; C 策略: 竞争型, S 策略, 耐受型, R 策略: 杂草型; 箭头方向表示对应策略比例增大

进一步的统计分析显示, 两物种整体上在 S 策略上不存在差异, 而互花米草更偏向 C 策略 (图 8 (a)), 均值: $C_{\text{芦苇}} = 25.59 \pm 4.94\%$, $C_{\text{互花米草}} = 34.10 \pm 5.84\%$, $P < 0.001$), 芦苇 R 策略的比例相对较大 (图 8(c), 均值: $R_{\text{芦苇}} = 18.29 \pm 5.12\%$, $R_{\text{互花米草}} = 7.57 \pm 4.53\%$, $P < 0.001$)。考虑种内来源地的纬度差异(图 8 (d) - (f)), 芦苇的 S 策略与 R 策略比例随纬度显著变化, 其中 S 策略比例随纬度增大呈线性降低, 而 R 策略比例随纬度增大先增大后减小, 在 35°N 左右达到最大; 互花米草仅在 C 策略比例中表现出纬度格局, C 策略随纬度增大单调递减。

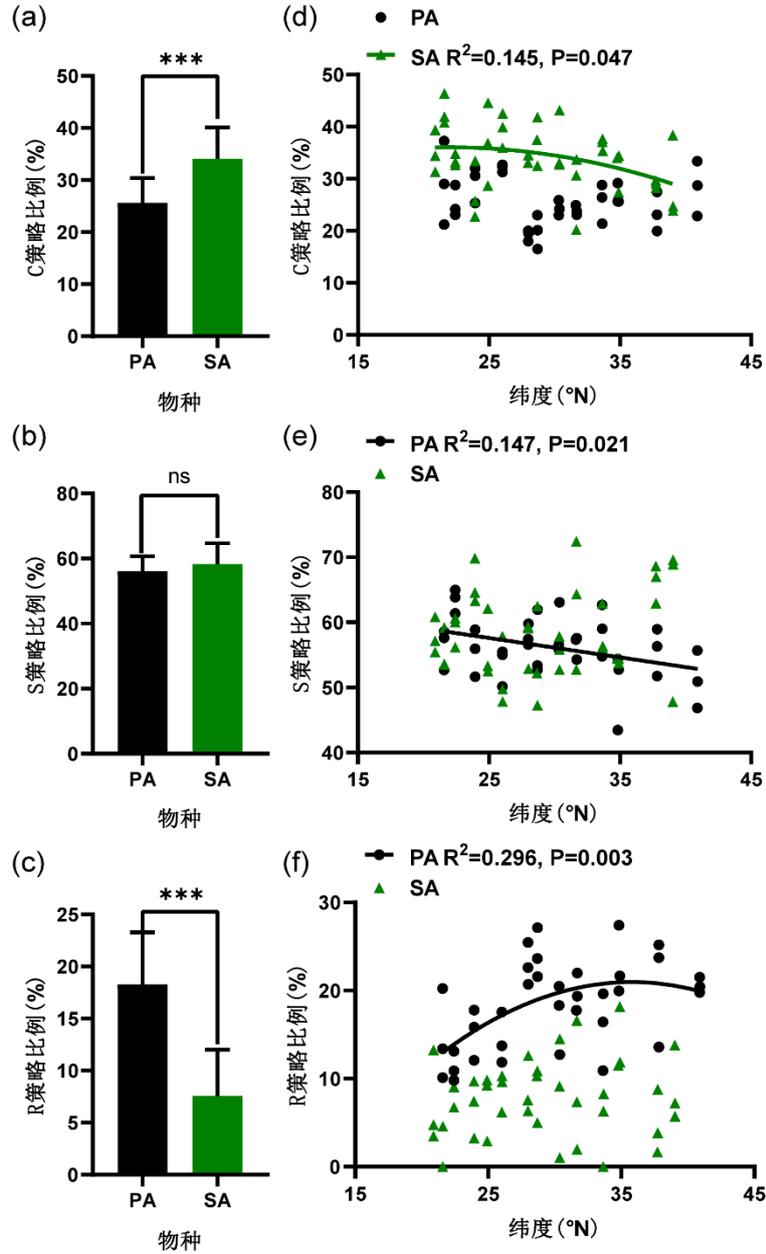


图 8. 互花米草和芦苇的叶片性状的种间差异和纬度梯度

SA: 互花米草, PA: 芦苇; (a) - (c): 叶片性状种间差异柱状图 (ns: $P \geq 0.05$, ***: $P < 0.001$); (d) - (f): 叶片性状随纬度变化的散点图; 图中仅展示 $P < 0.05$ 且 R^2 最大的拟合结果

四、讨论

入侵植物与土著植物的生长性状与生态型策略的生物地理学模式，是入侵生态学中的重要问题^[9,12]。我们的研究首次证明，盐沼生态系统中的入侵植物互花米草和土著植物芦苇的生长性状和 CSR 生态型策略存在显著的纬度格局，并且存在显著的物种间差异。迄今为止，尚未有关于 CSR 生态策略以及相关生长性状纬度变异格局的报道。我们的研究结果表明，入侵植物和土著植物在生长性状与 CSR 生态策略上的空间异质性，可能会使入侵植物互花米草群落中拥有更强的竞争能力，从而促进入侵植物群落的建立和传播。

4.1 实验结果分析

我们的结果发现，除了分蘖数和叶面积外，其余六个植物生长性状在两个物种之间都呈现出显著差异。芦苇比互花米草有更多性状指标表现出了纬度梯度梯度差异，且拟合优度均较高，由于同质园实验方法消除了野外环境诱导的表型可塑性影响，这说明芦苇作为土著植物，长期的局域适应性进化筛选出了关键功能性状的稳定地理格局^[15]。一般情况下，由于入侵物种引入的个体较少，遗传多样性较低，存在遗传瓶颈效应，可供选择的遗传材料有限，因此表型分化往往被认为来源于表型可塑性^[43]，但我们的结果发现，互花米草在生物量、有性繁殖投入、叶长、叶面积等重要性状上呈现出明显的纬度效应。已有研究表明，有多次引种历史的入侵物种可能发生快速适应性进化。例如：贯叶连翘的生长和繁殖性状在入侵地北美存在纬度梯度格局，且同域分布的种群间和群体内存在较高的遗传差异^[12]。同时，也已经有研究使用分子标记技术，在江苏沿海的互花米草种群中检出一定水平的遗传多样性，这可能来源于入侵地微生境的选择作用^[44]。我们的研究则进一步验证了这些结果。接下来我们将对这些性状逐个进行分析。

4.1.1 地上生物量

首先，在相同的营养、环境因子影响下生长相同时间，互花米草的地上生物量占据优势，意味着互花米草具有更高的净生长速率。前人的研究发现，九段沙的互花米草比芦苇等土著种拥有更高的光合速率，对光、水和氮的利用率也显著

更高^[45]。这种资源利用模式的差异可以很好地反映在叶片的相关功能性状上。同时，互花米草与芦苇的地上生物量具有相似的纬度梯度，在 30°N 达到高值，往南往北都逐渐降低。由于纬度表征了水热条件、光照等非生物条件^[10]，可能意味着 30°N 附近的环境因子最适宜两物种生存。一方面，北方年均光照有限，温度较低，植物生长期短，能积累的生物量有限；而南方虽然有充沛的光照，但午间的过量强光会导致植物发生光呼吸和光抑制，从而发生光合“午休”，损失超过 10% 的生产力^[46]。而互花米草作为 C4 植物，比芦苇等 C3 植物更更好地利用光能，减少光呼吸，在午间强光下光合效率大大提高^[47]，因此在我们的结果中可以发现，互花米草在 20-30°N 生物量增加得有限，且整体生物量高于芦苇。

4.1.2 株高与叶长

互花米草的叶长表现出了明显的纬度格局，对该物种而言，该指标可能与叶面积具有较高的相关性，其纬度梯度格局也基本相似。交互同质园研究表明，互花米草的株高在不同纬度的同质园表现出单峰趋势^[31]，这证明了株高受到表型可塑性的调控。然而，我们的研究和前人的单一同质园研究相似^[14]，均未检出株高与种源纬度的显著相关性，这意味着互花米草的株高更多地受到表观遗传的影响。此外，芦苇的株高则表现出了显著的驼峰状纬度格局，这与该物种不同种群长期进化有关。

4.1.3 繁殖体质量比例

互花米草的有性繁殖的繁殖体部分占地上生物量的比例更小，这意味着它可能更多地以营养繁殖方式扩散，这不利于他们局域的适应性进化。如图 4(f)所示，对于芦苇而言，繁殖体质量比例不是一个稳定的性状，即使是相同纬度来源的个体间也存在较大差异。但是，我们的结果发现，受遗传影响，互花米草在高纬度地区繁殖体比例增加，而前人的结果显示，互花米草的结实率受表观遗传影响，随纬度升高线性上升^[31]，这两者并不矛盾，意味着北方滨海的互花米草高有性繁殖投入同时受到进化和表型可塑性两种机制影响，且由于有性繁殖为进化提供了材料，这将进一步驱动局域适应性进化，提高该区域互花米草种群遗传多样性，这可能导致快速的适应性进化。

4.1.4 叶面积，比叶面积与干物质质量比例

互花米草的比叶面积和叶片干物质质量比例均显著低于芦苇，这两个性状表

征了“快-慢”植物经济学频谱的“慢”的一极^[42]，这意味着相对于互花米草，芦苇的生长速率较慢，会投入更多养分应对环境胁迫和干扰，而互花米草则依赖迅速扩大叶面积以抢占光能资源，赢得种内和种间竞争。虽然我们对单个叶片叶面积的结果并未检出物种间差异，但前人的野外结果反映互花米草在入侵地拥有更高的叶面积指数（单位面积的叶面积大小），且比叶面积较芦苇等本土种更小，与我们的结果一致^[45]。

互花米草叶面积的纬度梯度模式从 20-30°N 有一个小幅的上升，在 30°N 达到峰值后随纬度继续升高单调降低；芦苇的比叶面积和干物质质量比例虽然都成驼峰状，在 30°N 左右达到极大值，但两者仍然能检出与纬度的线性关系：芦苇的比叶面积随纬度增加线性上升；而干物质质量比例存在相反的线性纬度格局，此前野外的结果发现，芦苇的这两个指标往往呈显著负相关^[32]，与这种此消彼长的纬度格局能够很好地对应起来。前人的野外采样研究发现^[32]，芦苇不仅在三种叶片指标存在纬度格局，其叶氮和叶磷两种营养指标也表现出驼峰状的格局，且叶面积与这两个指标呈显著正相关，这表现出资源可利用性对纬度格局的影响。已有证据表明，我国滨海的盐沼的生产力的生物地理学模式显著受到富营养化的影响^[48]，其影响超过了此前广泛认可的温度因子。我们能够发现，芦苇和互花米草的大部分性状如果存在遗传的纬度分化，往往在 30°N 左右呈现拐点。该地区位于长江入海口附近，除却适宜的气候条件外，长江带来了充足的养分，且受到人类活动造成的水体富营养化的显著影响^[49]，其特殊的局域环境因子可能影响了两物种生长性状的进化和表型可塑性。

我们的研究与前人的野外工作^[32]共同关注了叶面积，比叶面积和干物质含量这三个关键叶片生长指标，其中，芦苇的比叶面积和干物质含量的格局相似，遗传分化对这两个性状的纬度格局起到重要作用；我们的没有检出芦苇叶面积指标的纬度格局，这可能是因为我们所用的叶片较少，数据方差较大。我们和野外实验的结果中，互花米草的叶面积梯度在 25-40°N 相似，这意味着野外纬度格局中遗传起主导作用或遗传和表型可塑性的影响相似，而低纬度地区的表型可塑性对互花米草叶面积的影响更大。我们未能检出遗传分化导致的比叶面积纬度梯度，该指标的野外分化可能高度依赖于表型可塑性。但由于该野外工作样点数较少，也未能囊括我国东部沿海所有互花米草和芦苇分布的纬度，其发现的纬度梯度可

能存在失真。

4.1.5 CSR 策略

我们的结果验证并完善了前人关于我国入侵种互花米草和本土种芦苇生长性状的生物地理学研究。我们创新性地使用 CSR 策略的分析方法，直观地比较了芦苇与互花米草的生长性状综合征的种间差异，并探究其遗传介导的纬度梯度格局。在图 7 所示的 CSR 三元相图中，芦苇和互花米草相对拥挤地集中分布在右下角地 C-S 策略区，这是因为 CSR 策略模型解释了全球大部分类群的生长策略，两个同科且生态位接近的物种，其生态型策略不会有太大的差异。统计分析结果发现，两物种的 S 策略比例均值均超过 50%，这表明两物种均投入很大资源用于应对滨海潮间带湿地的盐分、浪潮等环境胁迫因子。互花米草更偏向 C 策略，一旦在稳定富饶的环境定殖下来，高速的营养生长有利于他们在光能资源的争夺上取得优势，通过竞争排斥挤占芦苇等本土种的生态位从而成功入侵^[25]。另一方面，芦苇更偏向 R 策略，这允许它们抢占经受扰动后生态位空缺的生境，这使得它们有更广泛的分布范围^[25]，从而获得更多的机会发生生物入侵^[29]。

我们的工作同时发现了，芦苇和互花米草的生态型策略都已受到遗传分化影响，形成一定的地理格局。互花米草的 C 策略从南往北单调递减比例，与热量和光照的纬度梯度变化相似，由于互花米草的光合速率很少受光呼吸和光抑制的影响^[47]，南部种群的互花米草需要更快生长，提高株高和叶面积，在种内种间光资源竞争抢得优势。对于最大光合速率受限的芦苇^[47]，其种内生长竞争激烈程度较低，C 策略与光照关系不大，也因此与外来的互花米草在生长竞争中处于劣势。对于芦苇而言，随纬度升高，S 策略比例下降，R 策略比例上升，两者存在明显的资源分配的权衡。这可能是相较于南方而言，北方环境遭受的扰动更大，且生长季短暂，长期进化下来，芦苇选择牺牲一些抗逆性来保留更多种群存续的机会。来自不同种源地互花米草的在同质园内呈现的生态型策略反映出一定的纬度梯度格局，这进一步验证了互花米草已于近期发生快速适应性进化的判断。

4.2 实验不足与展望

本研究虽然得到了一些初步的结果，但一些重要的纬度梯度格局并未检出，这可能是受制于实际条件的限制，我们的实验设计和数据分析存在一些不足。一

些性状组内方差很大，如芦苇的叶面积和繁殖体质量比例。显然，我们所用的样本量太少，不足以消除极端值的影响，获得更准确的统计规律。而且由于技术和时间限制，我们没有剥离每颗种子用以精确计算植株的繁殖体，而是保留了一小段花序的秆，这个过程中存在一些人为误差，可能导致该数据不准确。此外，我们采用的”StrateFY”的方法使用这组性状可以在大尺度上有效区分不同类群，但很难非常清晰地反映芦苇和互花米草这两个生态位接近的物种的差异。有研究怀疑，CSR 策略”StrateFY”的方法不能完全解释影响群落中优势物种的机制，如在一个水分有限，营养有效性低的滨海沙滩上，当地木本植物的优势度无法用常规 CSR 模型解释，但与更综合性的生理性状但与更综合性的生理性状高度相关^[50]。因此，我们也希望在此基础上，探索一套更完善的指标体系来量化入侵种与土著种的种内种间差异。

我们的研究证实了局域适应性进化对我国东部潮间带湿地芦苇和互花米草生长性状分化的纬度梯度格局的影响。虽然互花米草的一些性状很大程度上仍依赖于其性状的表型可塑性，但其在短短几十年迅速的适应性进化^[28]，应当得到重视。同时，我们使用 CSR 策略分析方法，直观地反映出互花米草在快速生长策略上的大量投入，这可能是他们成功入侵的重要机制。同时，不同纬度芦苇和互花米草种群的 CSR 策略的遗传分化可能导致纬度差异化的生物入侵模式。我们的工作进一步证明 CSR 策略分型可以用于预测高危入侵种^[25]，但现有的 CSR 分析的指标体系不能直观地反映出与入侵成功高度相关的性状，需要更多后续工作探究不同生境入侵物种与本土物种的生长策略差异，筛选合适的指标体系，建立更高效的生物入侵预警体系。

参考文献

1. 李博, 陈家宽. 生物入侵生态学:成就与挑战[J]. 世界科技研究与发展, 2002, 24(2): 26-36.
2. Levine J M, D'Antonio C M. Forecasting biological invasions with increasing international trade[J]. Conservation Biology, 2003, 17(1): 322-326.
3. 鞠瑞亭, 李慧, 石正人, 李博. 近十年中国生物入侵研究进展[J]. 生物多样性, 2012, 20(5): 581-611.
4. Blackburn T M, Cassey P, Duncan R P, Evans K L, Gaston K J. Avian extinction and mammalian introductions on oceanic islands[J]. Science, 2004, 305(5692): 1955-1958.
5. Wardle D A, Bardgett R D, Callaway R M, Van der Putten W H. Terrestrial ecosystem responses to species gains and losses[J]. Science, 2011, 332(6035): 1273-1277.
6. Simberloff D, Stiling P. How risky is biological control?[J]. Ecology, 1996, 77(7): 1965-1974.
7. Ehrenfeld J G. Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes[J]. Ecosystems, 2003, 6(6): 503-523.
8. González-Muñoz N, Bellard C, Leclerc C, Meyer J Y, Courchamp F. Assessing current and future risks of invasion by the “green cancer” *Miconia calvescens*[J]. Biological Invasions, 2015, 17(11): 3337-3350.
9. Packer J G, Meyerson L A, Richardson D M, Brundu G, Allen W J, Bhattarai G P, et al. Global networks for invasion science: benefits, challenges and guidelines[J]. Biological Invasions, 2016, 19(4): 1081-1096.
10. Li B, Suzuki J I, Hara T. Latitudinal variation in plant size and relative growth rate in *Arabidopsis thaliana*[J]. Oecologia, 1998, 115(3): 293-301.
11. Fischer A G. Latitudinal variations in organic diversity[J]. Evolution, 1960, 14(1): 64-81.
12. Maron J L, Vilà M, Bommarco R, Elmendorf S, Beardsley P. Rapid evolution of an invasive plant[J]. Ecological Monographs, 2004, 74(2): 261-280.
13. Sultan S E. Phenotypic plasticity and plant adaptation[J]. Acta Botanica Neerlandica, 2005, 44(4): 363-383.
14. 张亦默, 王卿, 卢蒙, 贾昕, 耿宇鹏, 李博. 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[J]. 生物多样性, 2008, 16(5): 462-469.
15. Li B, Shibuya T, Yogo Y, Hara T, Yokozawa M. Interclonal differences, plasticity and trade-offs of life history traits of *Cyperus esculentus* in relation to water availability[J]. Plant Species Biology, 2001, 16(3):193-207.
16. Reich P B, Wright I J, Cavender-Bares J, Craine J M, Oleksyn J, Westoby M, et al. The evolution of plant functional variation: Traits, spectra, and strategies[J]. International Journal of Plant Sciences, 2003, 164(S3): S143-S164.

17. Díaz S, Hodgson J G, Thompson K, Cabido M, Cornelissen J H C, Jalili A, et al. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents[J]. *Journal of Vegetation Science*, 2004, 15(3): 295-304.
18. Pyšek P, Richardson D M. Traits associated with invasiveness in alien plants: Where do we stand?[J]. *Biological Invasions*, 2007, 193: 97-125.
19. 刘建, 李钧敏, 余华, 何维明, 于飞海, 桑卫国, 等. 植物功能性状与外来植物入侵[J]. *生物多样性*, 2010, 18(6): 569-576.
20. van Kleunen M, Weber E, Fischer M. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species[J]. *Ecology Letters*, 2009,13(2): 235-245.
21. Pyšek P, Křivánek P M, Jarošík V. Planting intensity, residence time, and species traits determine invasion success of alien woody species. *Ecology*, 2009, 90(10): 2734-2744.
22. Díaz S, Kattge J, Cornelissen J H C, Wright I J, Lavorel S, Dray S, et al. The global spectrum of plant form and function[J]. *Nature*, 2016, 529(7585): 167-171.
23. Grime J P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory[J]. *The American Naturalist*, 1977, 111(982): 1169-1194.
24. Cerabolini B E L, Pierce S, Verginella A, Brusa G, Ceriana R M, Armiraglio S. Why are many anthropogenic agroecosystems particularly species rich? [J]. *Plant Biosystems*, 2016, 150(3): 550-557.
25. Liao H, Li D, Zhou T, Huang B, Zhang H, Chen B, et al. The role of functional strategies in global plant distribution[J]. *Ecography*, 2021, 44: 493-503.
26. Zuo P, Zhao S, Liu C, Wang C, Liang Y. Distribution of *Spartina* spp. along China's coast[J]. *Ecological Engineering*, 2012, 40: 160-166.
27. Li B, Liao C, Zhang X, Chen H, Wang Q, Chen Z, et al. *Spartina alterniflora* invasions in the Yangtze River estuary, China: an overview of current status and ecosystem effects[J]. *Ecological Engineering*, 2009, 35(4):511-520.
28. Zhang Y, Pennings S C, Li B, W J. Biotic homogenization of wetland nematode communities by exotic *Spartina alterniflora* in China[J]. *Ecology*, 2019, 100(4): e02596.
29. 袁月, 李德志, 王开运. 芦苇和互花米草入侵性研究进展[J]. *湿地科学*, 2014, 12(4): 533-538.
30. Artigas F, Pechmann I C. Balloon imagery verification of remotely sensed *Phragmites australis* expansion in an urban estuary of New Jersey, USA[J]. *Landscape and Urban Planning*, 2010, 95(3): 105-112.
31. Liu W, Strong D R, Pennings S C, Zhang Y. Provenance-by-environment interaction of reproductive traits in the invasion of *Spartina alterniflora* in China[J]. *Ecology*, 2017, 98(6): 1591-1599.
32. 刘远瞻, 徐晓, 刘浩, 李博, 聂明. 中国滨海盐沼互花米草和芦苇叶片功能性状的纬度梯度变异[J]. *复旦学报(自然科学版)*, 2020, 59(4): 381-389.
33. Gedan K B, Bertness M D. Experimental warming causes rapid loss of plant diversity in New England salt marshes[J]. *Ecology Letters*, 2009, 12(8): 842-848.
34. Rilov G, Crooks J A. Marine Bioinvasions: Conservation Hazards and Vehicles for Ecological Understanding[J]. *Ecological Studies*, 2009, 204: 3-11.

35. Strong D R, Ayres D R. Ecological and Evolutionary Misadventures of *Spartina*[J]. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2013, 44(1): 389-410.
36. Saltonstall K. Cryptic invasion by a non-native genotype of the common reed, *Phragmites australis*, into North America[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2002, 99(4): 2445-2449.
37. Ju R, Li H, Shang L, Qiu S, Li J, Nie M, et al. Saltmarsh cordgrass *Spartina alterniflora* Loisel[A]. in: Wan F, Jiang M, Zhan A. Biological Invasions and Its Management in China. Invading Nature - Springer Series in Invasion Ecology vol 13 [M]. Singapore: Springer, 2017: 187-198.
38. Pennings S C, Silliman B R. Linking biogeography and community ecology: latitudinal variation in plant-herbivore interaction strength. Ecology[J], 2005, 86(9): 2310-2319,
39. Sun K, Yu W, Jiang J, Richards C, Siemann E, Ma J, et al. Mismatches between the resources for adult herbivores and their offspring suggest invasive *Spartina alterniflora* is an ecological trap[J]. Journal of Ecology, 2019, 108: 719-732.
40. Qiu S, Liu S, Wei S, Cui X, Nie M, Huang J, et al. Changes in multiple environmental factors additively enhance the dominance of an exotic plant with a novel trade-off pattern[J]. Journal of Ecology, 2020, 108(5): 1989-1999.
41. Pierce S, Negreiros D, Cerabolini B E L, Kattge J, Díaz S, Kleyer M, et al. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide[J]. Functional Ecology, 2017, 31(2): 444-457.
42. Reich P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto[J]. Journal of Ecology, 2014, 102(2): 275-301.
43. Russell J G, Abdelkrim J, Fewster R M. Early colonisation population structure of a Norway rat island invasion[J]. Biological Invasions, 2009, 11(7): 1557-1567.
44. Deng Z, An S, Zhou C, Wang Z, Zhi Y, Wang Y, et al. Genetic structure and habitat selection of the tall form *Spartina alterniflora* Loisel. in China[J]. Hydrobiologia, 2007, 583: 195-204.
45. Jiang L, Luo Y, Chen J, Li B. Ecophysiological characteristics of invasive *Spartina alterniflora* and native species in salt marshes of Yangtze River estuary, China[J]. 2009, Estuarine, Coastal and Shelf Science, 81(1): 74-82.
46. 耿显胜, 肖世奇, 葛晓改. 植物的光合午休[J]. 生物学教学, 2010, 35(12): 59.
47. 赵广琦, 张利权, 梁霞. 芦苇与入侵植物互花米草的光合特性比较[J]. 生态学报, 2005, 25(7): 1604-1611.
48. Xu X, Liu H, Liu Y, Zhou C, Pan L, Fang C, et al. Human eutrophication drives biogeographic saltmarsh productivity patterns in China[J]. Ecological Applications, 2020, 30(2): e02045.
49. 俞志明, 沈志良. 长江口水域富营养化[M]. 科学出版社, 2011.
50. Rosado B H P, de Mattos E A. Interspecific variation of functional traits in a CAM-tree dominated sandy coastal plain[J]. Journal of Vegetation Science, 2010, 21(1): 43-54.

致 谢

首先，我要向指导我完成毕业设计的导师，也是我未来的研究生导师，鞠瑞亭教授致以最诚挚的感谢。他首先教授了我最关键的技能：学习和科研的方法和思路。对于本课题，他也高屋建瓴地对选题，实验设计和结果提供了重要指导。此外，在生活上他也很体贴学生，尤其是疫情封校期间，给予了我很多关切和帮助。我将继续竭诚努力，不辜负恩师厚望。

同时，我也要感谢生态学系的马志军教授、王放研究员、卢宝荣教授、李博教授、傅萃长教授、南蓬教授、吴纪华教授、王玉国教授、方长明教授、张文驹教授、贺强教授、聂明教授、赵斌教授、宋志平教授、杨继教授、潘晓云教授、刘佳佳研究员、胡俊韬研究员、殷明波副研究员、马俊副研究员、蔡星星老师、李香萍老师、陆晓老师、吴晓盈老师、杨亚军老师等各位师长对我专业知识、实验技能、科研创作等方面的教导。

接下来，我非常感谢课题组的郭耀霖师兄，他对本文的工作功勋卓著。他细心指导了我开展实验的思路方法，帮助我共同完成实验材料的培养，实验指标的测定，并提供了论文写作的重要指导。尽管我常常犯错，但他总是耐心地鼓励、指引我，替我遮风挡雨。

此外，我还要感谢课题组赵玉杰、卢稷南、桂淅婷、孙可可等师兄师姐对课题完善的宝贵意见建议以及实验过程的帮助，并感谢原 2017 级生态学本科生班王翰臣学长对本课题 R 语言运用提供的重要帮助。

最后也感谢室友朱浩然、叶子安、沈佳麒，生态学专业的张卓锦、崔焱琳、高少羽、任星玥、邱雨雯、肖乐遥、周睿哲、刘悦轩、徐思捷、马竹瑾等同学生命科学学院 2018 级本科班的其他同学，辅导员戴佳倩，以及我的其他亲朋好友们在生活和学习上给我的无私帮助。