

互花米草与芦苇耐盐生理特征的比较分析

鲍 芳 石福臣*

(南开大学生命科学学院,天津 300071)

摘 要 以天津滨海滩涂外来植物互花米草和本地种芦苇为研究对象,对两种植物根、茎、叶 3 个器官保护酶(超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT))和膜脂过氧化产物丙二醛(MDA)、游离脯氨酸、可溶性糖以及质膜相对透性及其季节动态变化进行了测定。结果表明(1)互花米草体内 SOD、POD、CAT 酶活性、游离脯氨酸、可溶性糖含量在整个生长季节较芦苇偏低(2)游离脯氨酸和可溶性糖是互花米草和芦苇体内重要的有机渗透调节物质(3)两种植物根、茎、叶的质膜相对透性在整个生长季节基本保持稳定,但互花米草质膜相对透过性高于芦苇。该研究有利于解释互花米草适应潮间带生存环境的部分机制,并且从生理生态学特性角度说明其竞争力高于芦苇的原因。

关键词 互花米草;芦苇;保护酶;游离脯氨酸;可溶性糖;质膜相对透过性

Comparative Study on Physiological Characteristics Between an Invasive Plant *Spartina alterniflora* and Indigenous Plant *Phragmites communis*

BAO Fang SHI Fu-Chen*

(College of Life Science, Nankai University, Tianjin 300071)

Abstract *Spartina alterniflora* is a rhizomatous perennial, native to the Atlantic and Gulf coasts of North America, occurring from Quebec and Newfoundland to Florida and Texas. In China, *S. alterniflora* was introduced to stabilize shorelines and increase vegetative cover in 1979, and now flourished in many inter-tidal zones of gulfs and estuaries with its spread. As a consequence of rapid globalization, greatly increased emphasis is placed on research of the ecology of invasive plants. *S. alterniflora* was introduced into Haihe estuary in 1998, it has gradually occupied a large area of the indigenous plant *Phragmites communis* zone, and *P. communis* was squeezed out into a higher plot. In this study, the POD, CAT, SOD activities, the contents of free proline and soluble sugar, and the relative permeability of plasma membrane in different organs between the two species were measured and compared. The experiments were performed during the growing season in 2005 at Haihe delta wetland, in E 117°45', N 39°03'. The main experimental results were as follows: The SOD, POD, CAT activities, free proline and soluble sugar contents of *S. alterniflora* were lower than those of *P. communis*; Free proline and soluble sugar were two compatible substances and played important roles in keeping osmotic balance in both *S. alterniflora* and *P. communis*; Relative plasma membrane permeability tended to remain stable in both species, and maintain at a higher value in *S. alterniflora* than that in *P. communis* as a whole. These results could be helpful in explaining the physiological and ecological mechanisms of *S. alterniflora*.

基金项目 国家自然科学基金项目(30470179)和天津市农业科技合作项目(0504018)

第一作者简介 鲍芳(1981—),女,硕士研究生,从事植物生理生态方面的研究工作。

* 通讯作者 E-mail: feshi@nankai.edu.cn

收稿日期 2007-02-09

ra with respect to its strong competitive ability.

Key words *Spartina alterniflora*; *Phragmites communis*; defense enzymes; free proline; soluble sugar; relative permeability of plasma membrane

互花米草(*Spartina alterniflora*)为禾本科米草属多年生草本植物,原产北美洲中纬度海岸潮间带,自加拿大魁北克沿大西洋海岸直达佛罗里达州及得克萨斯州均有分布^[1-3]。我国于1979年从美国引进。目前在我国大部分省市的沿岸地区,已经形成了较大规模的互花米草人工群落^[4]。然而,互花米草在保护我国海岸带生态环境中发挥了积极作用的同时,在我国南方某些地区过度繁殖。对海岸红树林的更新繁殖、潮间带物种多样性、河道畅通以及滩涂养殖业等方面带来许多负面影响^[5-7]。互花米草被引入海河三角洲湿地以后,表现出了非凡的适应性,自然繁殖面积逐年扩大,甚至与浅滩乡土植物芦苇(*Phragmites communis*)群落发生种间竞争,使芦苇被迫丛生在突出水面的沙丘或岸边陆地。

作为全球性的入侵种,互花米草的生理生态学特性已在国际上广泛开展^[8-11],如何有效管理成为各国近年来研究的焦点之一^[12]。目前我国关于互花米草的研究主要集中在互花米草促淤造陆、保滩护岸等生态工程效益及综合开发利用方面^[3,4],而有关互花米草为什么能够成功入侵乡土植物群落的生理生态特性方面的研究并不多见。互花米草能够成功在各滨海湿地繁茂生长,是因为它对高盐浓度环境中的各种胁迫有较强的适应性和耐性。由于以前的研究多以人为控制盆栽幼苗作为试验材料,这些结果是否适用于变化多端而持续的自然环境,尚需要进一步证明^[13]。本实验选天津滨海滩涂自然生长的外来种互花米草(*Spartina alterniflora*)和乡土植物芦苇(*Phragmites communis*)为研究对象,对两种植物体内保护酶超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)和膜脂过氧化产物丙二醛(MDA)、游离脯氨酸、可溶性糖以及质膜相对透性及季节动态进行了分析,为从生理生态学角度认识互花米草种群对滨海潮间带环境的适应性机制提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究地概况

本研究地点位于天津滨海滩涂(E117°45', N39°03'),属温带大陆季风性气候,年平均气温为

11℃以上,最冷为一月份,平均气温为-4℃以下,极端最低温度达-11℃;七月份最热,气温在26℃左右。年平均降水量达到602.9 mm,主要集中在七、八月份。海域潮汐为不规则半日潮,每昼夜涨落潮各两次,历年最高潮位多出现在八月份,平均值为2.92 m,最低潮位多出现在四月份,平均值为1.75 m^[14]。土壤类型为滨海沼泽盐土,平均含盐量为2%~3%。自引种以来,互花米草在该区潮间带广阔地区迅速繁殖扩散。

1.2 试验材料与分析方法

1.2.1 供试材料

本试验选取天津滨海滩涂上单优生长的互花米草群落和芦苇群落作为试验材料。从2005年5月到10月,每月选取典型天气在两个群落中固定取样地点分别随机选取长势良好且生长基本一致的完整植株,迅速带回实验室后分别对其根、茎、叶三种器官中SOD、POD、CAT、MDA、游离脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白以及质膜相对透性季节动态变化进行研究,每一个指标的测定采取同时取样、同时测定的方法。所有结果均为3次重复测定之平均值。每次取样时均对取样点周围长势一致的其它植株进行标记为下一次取样提供参照,确保试验材料生长过程的连续性。根据实地观察,8月中旬以前互花米草只进行营养生长,互花米草群落总体上处于营养生长期,8月中旬部分互花米草开始开花,9月上中旬为开花盛期,8月中旬到9月中旬互花米草群落总体上处于开花期,9月中旬以后,互花米草群落总体上进入种子成熟期。

1.2.2 测试指标与方法

SOD活性的测定采用氮蓝四唑(NBT)法,POD活性的测定采用愈创木酚法,CAT活性的测定采用过氧化氢氧化法,MDA含量的测定采用硫代巴比妥酸(TBA)氧化法,游离脯氨酸含量测定采用磺基水杨酸法,可溶性糖含量测定采用蒽酮比色法,质膜相对透过性采用电导法,用DDS-11A型电导率仪测定^[15,16]。

1.2.3 数据分析

将测定结果进行统计分析,并对同一测定项目在2种植物间的差异进行方差分析比较,由Excel和SPSS软件进行统计处理分析,用Origin软件进

行绘图。

2 结果与分析

2.1 保护酶 SOD、POD、CAT 活性的比较

2.1.1 SOD 活性的比较

对 2 种植物在不同生长季节的 SOD 活性进行比较,结果显示 2 种植物不同部位 SOD 活性变化表现出不同的趋势。在根部,互花米草 SOD 活性呈 M 形变化趋势,其中 8 月份 POD 活性最低;芦苇 SOD 活性在 5~7 月份保持稳定,8 月份急剧上升并达到峰值,随后迅速下降。互花米草根 SOD

活性在整个生长过程中较芦苇偏低(图 1);在茎部,两种植物 SOD 活性季节动态基本一致,不同之处在于互花米草茎部 SOD 活性最大值出现在 8 月份而芦苇出现在 7 月份,整个生长过程中互花米草茎部 SOD 活性较芦苇偏低(图 1)。

互花米草叶片 SOD 活性变化趋势与根和茎部有很大差异,表现出倒 Z 形季节动态,最低值出现在 7 月份。芦苇叶片 SOD 活性季节动态与互花米草基本一致。5~7 月份互花米草叶片 SOD 活性比芦苇高,而 8~10 月份比芦苇低(图 1)。总体来看,两种植物不同部位 SOD 活性顺序均为叶>茎>根。

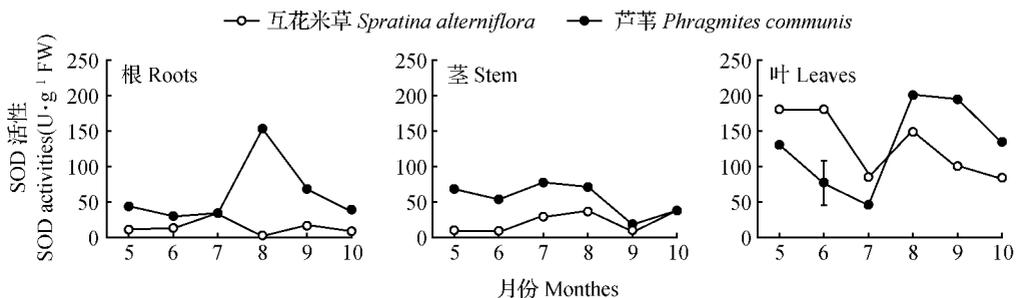


图 1 互花米草和芦苇根、茎、叶中 SOD 活性变化

Fig. 1 Changes of the SOD activities in roots, stem, leaves of *Spartina alterniflora* and *Phragmites communis*

2.1.2 POD 活性的比较

对 2 种植物在不同生长季节的 POD 活性进行比较。结果显示 2 种植物不同部位 POD 活性变化表现出不同的趋势。在根部,互花米草 POD 活性从 5 月份到 7 月份缓慢下降,8 月份 POD 活性最高(321.67U),分别是 7 月份和 9 月份的 2.76 和 6.19 倍,而芦苇根部 POD 活性最大值出现在 7 月份(673.89U)随后下降。除 5 月份外,互花米草根 POD 活性较芦苇偏低(图 2);在茎部,两种植物 POD 活性大小保持在 300U 以内,互花米草茎部 POD 活性在 5~8 月份保持稳定,8 月份以后下降。

芦苇茎部 POD 活性在整个生长过程中保持稳定。除 10 月份外,互花米草茎部 POD 活性较芦苇偏高(图 2)。

互花米草叶片 POD 活性从 5 月份到 6 月份缓慢下降,6 月份后逐步上升,8 月份达到峰值 635U,9 月份后下降,10 月份降到最低;芦苇叶片 POD 活性从 6 月份开始迅速上升,7 月份达到峰值 1412.50U 后迅速下降。互花米草叶片的 POD 活性在整个生长过程中较芦苇偏低(图 2)。总体来看,互花米草不同部位 POD 活性顺序为:叶>茎~根,芦苇的为叶>根>茎。

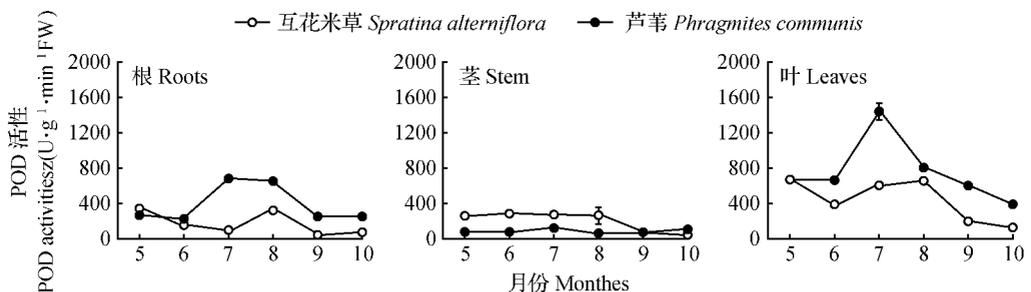


图 2 互花米草和芦苇根、茎、叶中 POD 活性变化

Fig. 2 Changes of the POD activities in roots, stem, leaves of *Spartina alterniflora* and *Phragmites communis*

2.1.3 CAT 活性的比较

对 2 种植物在不同生长季节的 CAT 活性进行比较。结果显示 2 种植物不同部位 CAT 活性变化表现出不同的趋势。互花米草根、茎、叶 CAT 活性在整个生长季节基本保持稳定,不同部位 CAT 活

性大小顺序为:叶 > 茎 ≈ 根。芦苇根、茎 CAT 活性在整个生长季节保持稳定,而叶片呈倒 V 字形变化趋势,最大值出现在 7 月份(图 3)。与芦苇相比,互花米草茎和叶中 CAT 活性均较芦苇偏低,两种植物不同部位 CAT 活性大小顺序均为:叶 > 茎 ≈ 根。

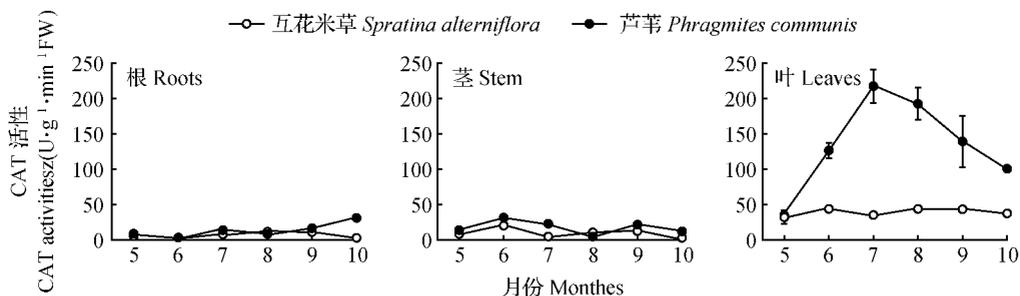


图 3 互花米草和芦苇根、茎、叶中 CAT 活性变化

Fig. 3 Changes of the CAT activities in roots, stem, leaves of *Spartina alterniflora* and *Phragmites communis*

2.2 MDA 含量的比较

对 2 种植物在不同生长季节的 MDA 含量进行比较。结果显示 2 种植物不同部位 MDA 含量变化表现出不同的趋势。

在根部,两种植物 MDA 含量在整个生长季节基本保持稳定,互花米草根 MDA 含量高于芦苇根部 MDA 含量(图 4);在茎部,互花米草 MDA 含量变化没有规律性,芦苇 MDA 含量从 5 月份开始持续上升,8 月份达到最大值,随后下降。除 5、6 月份

以外,互花米草茎部 MDA 含量低于芦苇(图 4)。

互花米草叶片 MDA 含量从 5 月份到 6 月份为上升趋势,6 月份到 7 月份下降,7 月份以后逐步上升,9 月份达到峰值,10 月份略有降低;芦苇叶片 MDA 含量在整个生长季节保持上升趋势,10 月份含量最高。与芦苇相比,除了 6 月和 9 月以外,互花米草叶片 MDA 含量较芦苇偏低(图 4)。总体来看,互花米草不同部位 MDA 含量大小顺序为:叶 > 根 > 茎,芦苇的为:叶 > 茎 > 根。

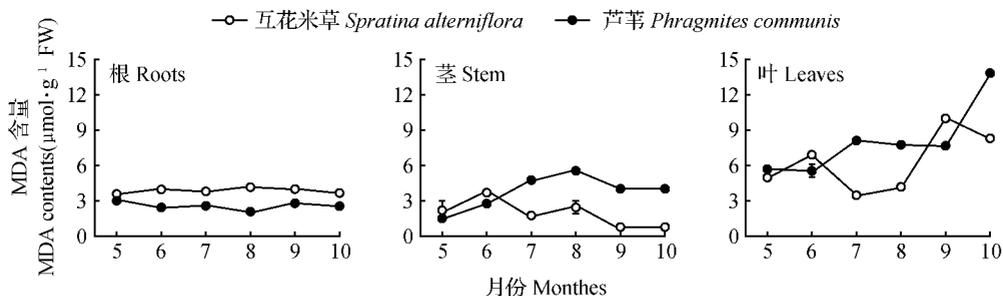


图 4 互花米草和芦苇根、茎、叶中 MDA 含量变化

Fig. 4 Changes of the MDA contents in roots, stem, leaves of *Spartina alterniflora* and *Phragmites communis*

2.3 游离脯氨酸含量的比较

在生长季节对互花米草和芦苇体内游离脯氨酸含量进行测定,结果显示 2 种植物不同部位游离脯氨酸含量变化表现出不同的趋势。

在根部,两种植物的游离脯氨酸含量相对比较稳定,其值均介于 $40 \sim 60 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$ 之间(图 5)。在茎部,互花米草游离脯氨酸含量在 7 月份达到高峰为 $108.48 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$, 然后下降,10 月

份降到最低值 $48.37 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$ 。芦苇茎中游离脯氨酸含量变化趋势与互花米草类似,也在 7 月份达到最高值,为 $143.39 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$ 。互花米草茎部游离脯氨酸含量较芦苇偏低(图 5)。

互花米草叶片内游离脯氨酸含量从 5 月份至 7 月份逐步下降,在 7 月份降到最低值 $62.65 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$, 7 月份到 8 月份上升,随后下降。而芦苇叶片内游离脯氨酸含量变化成 W 形,峰值(179.83

$\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ FW) 出现在 7 月份(图 5)。除 7 月和 10 月份以外,互花米草叶片中游离脯氨酸含量较芦苇

偏高。总体来看,两种植物不同部位游离脯氨酸含量大小顺序均为:叶 > 茎 > 根。

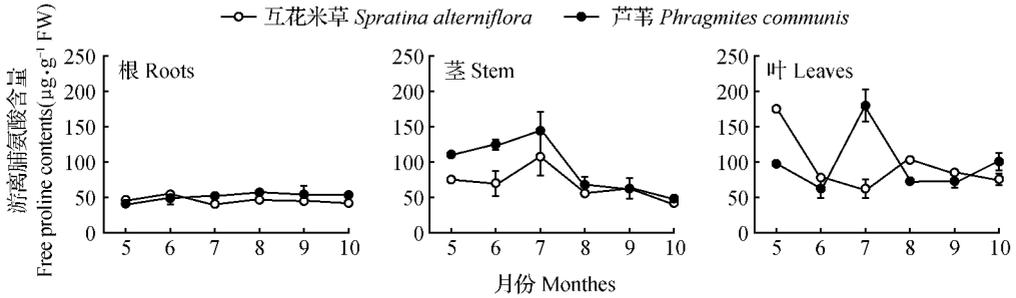


图 5 互花米草与芦苇根、茎、叶中游离脯氨酸含量变化

Fig. 5 Changes of free proline contents of roots, stem, leaves of *Spartina alterniflora* and *Phragmites communis*

2.4 可溶性糖含量的比较

在生长季节对互花米草和芦苇体内可溶性糖含量进行测定,结果显示 2 种植物不同部位可溶性糖含量变化表现出不同的趋势。

在根部,互花米草可溶性糖含量季节动态呈倒 Z 字型,其中以 6 月份和 10 月份可溶性糖含量较高,分别为 $20.05 \text{ mmol} \cdot \text{g}^{-1}$ FW 和 $25.92 \text{ mmol} \cdot \text{g}^{-1}$ FW。芦苇根中可溶性糖含量相对比较稳定,其值介于 $10 \sim 16 \text{ mmol} \cdot \text{g}^{-1}$ FW 之间(图 6),两种植物根中可溶性糖含量类似。茎部,互花米草可溶性糖含量变化没有规律性,芦苇茎中可溶性糖含量

基本保持稳定,除 6 月份外,互花米草茎部可溶性糖含量较芦苇偏低(图 6)。

互花米草叶片内可溶性糖变化趋势与根部一致,也表现出倒 Z 形季节动态,第一次高峰出现在 6 月份,数值为 $52.2 \text{ mmol} \cdot \text{g}^{-1}$ FW,8 月份降低至 $29.67 \text{ mmol} \cdot \text{g}^{-1}$ FW,随后上升并在 10 月份达到最大值 $60.77 \text{ mmol} \cdot \text{g}^{-1}$ FW。而芦苇叶片内可溶性糖含量在整个生长过程中成直线上升趋势。除 6 月份以外,互花米草叶片中可溶性糖含量较芦苇偏低(图 6)。总体来看,两种植物不同部位可溶性糖含量大小顺序均为:叶 > 茎 > 根。

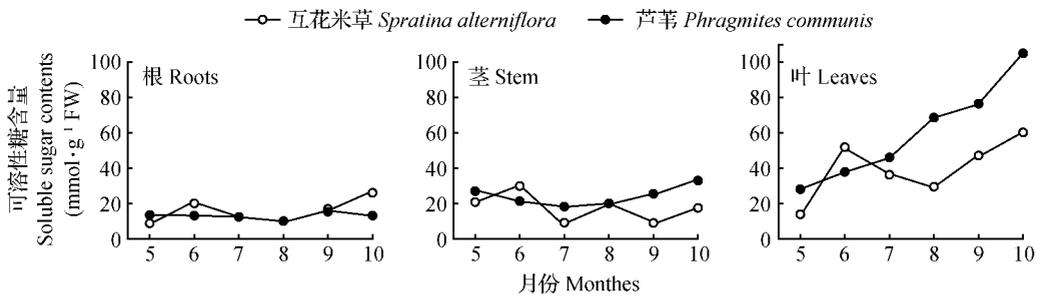


图 6 互花米草与芦苇根、茎、叶中可溶性糖含量变化

Fig. 6 Changes of soluble sugar contents of roots, stem, leaves of *Spartina alterniflora* and *Phragmites communis*

2.5 质膜相对透性的比较

在生长季节对互花米草和芦苇体内质膜相对透过性进行测定,结果显示 2 种植物不同部位质膜相对透过性差异较大。在根部,互花米草相对电导率在 $50\% \sim 65\%$ 之间波动,在 5~6 月份缓慢上升,6~9 月份基本保持稳定,9~10 月份略有下降,芦苇质膜相对透性与互花米草相当,5~8 月份缓慢升高,8 月份达到最大值 66% ,随后逐渐降低(图 7)。除 8 月份外,互花米草根部相对电导率值

较芦苇偏高。

在茎部,互花米草相对电导率在 5~8 月份缓慢升高,8 月份达到最大值 50.97% ,随后逐渐降低(图 7)。整个生长过程中波动不大,芦苇茎部相对电导率季节动态没有规律。除 9 月份外,互花米草茎部相对电导率值较芦苇偏高。两种植物叶片相对电导率在整个生长季节变化不大,基本保持稳定(图 7)。总体来看,两种植物不同部位质膜相对透性大小顺序均为:叶 < 茎 < 根。

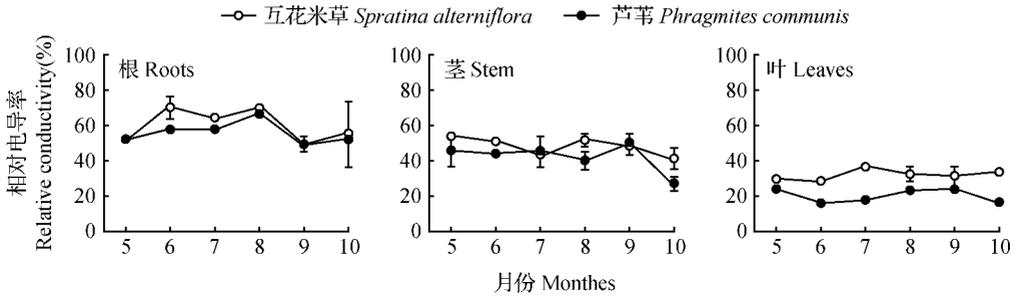


图7 互花米草与芦苇根、茎、叶相对电导率的变化

Fig. 7 Changes of relative conductivity of roots, stem, leaves of *Spartina alterniflora* and *Phragmites communis*

3 讨论

一般来说,植物体内代谢成分变化可以反应植物体养分供应水平,但养分含量受季节、植物体营养平衡等多种因素制约。本研究中,互花米草与芦苇两种植物生境相似,都受高盐和水淹双重胁迫,但在生理特性的季节变化模式上表现出较大差异。

在植物的正常生命过程中,植物细胞中存在着活性氧的产生和清除两个过程。逆境胁迫会促进活性氧产生增加,其结果一方面诱导有关的保护酶如SOD、POD、CAT等活性升高,另一方面可以直接破坏生物大分子,使酶活性丧失。本研究结果显示,两种植物体内SOD、POD、CAT酶活性季节变化模式不一致。互花米草体内的SOD、POD酶活性在生长过程中积累动态表现出互补趋势,而CAT酶活性在生长过程中基本保持稳定,这种稳定性可能有利于互花米草更好地使体内活性氧的产生和清除保持动态平衡;芦苇体内SOD、POD、CAT酶活性在生长过程中较互花米草波动幅度大。在自然生长条件下,两种植物叶片内保护酶(SOD、POD、CAT)活性均高于根和茎中。

MDA是植物在环境胁迫下膜脂过氧化而产生的一种具有细胞毒性的物质,普遍作为一种伤害指标^[17]。而游离脯氨酸参与调节细胞的渗透势,保护蛋白质分子和酶活性,作为活性氧的清除剂和抗冷剂,是植物体抵抗渗透胁迫的有效方式之一^[18]。可溶性糖在许多盐生植物体内作为渗透调节剂^[19],同时也是合成其它有机溶质的碳架和能量来源^[20],对细胞质膜和原生质胶体有稳定作用,还可在细胞内无机离子浓度高时起保护酶类的作用^[21]。典型盐地植物盐琐琐、盐爪爪、和盐角草在盐渍环境下细胞内脂质过氧化产物丙二醛增加,相应的超氧化物歧化酶也同样增加,且SOD与MDA

二者之间保持一定比例^[22]。本研究中互花米草体内SOD、POD与MDA之间也表现出类似规律。与互花米草相比,芦苇体内MDA含量季节变化有很大差异,尤其是在7、8月份,正值北方盛夏,高温多雨,两种植物都处于旺盛的营养生长阶段,芦苇体内MDA含量总体上高于互花米草。与此同时,互花米草体内游离脯氨酸和可溶性糖含量,保护酶活性均较芦苇偏低。可见,互花米草极为适合在高温多雨的气候环境生长,这也可以用来解释为什么互花米草在我国南方地区容易泛滥成灾而北方地区少有报道^[6,7]。此外,在植物生长初期,相同环境条件下,互花米草的净光合速率高于芦苇,能够迅速进行生物量的生产和积累^[23],芦苇在生长初期就会受到互花米草的排挤。即使后期芦苇的生理特性优于互花米草,但这时两种植物主要集中在生殖发育方面,种群竞争已不是主要矛盾,从而保证了互花米草能以营养生长的方式充分占据空间优势,实现种群扩增、排挤其它种群的强劲态势。互花米草和芦苇同为禾本科植物,二者均具有很强的耐盐能力。在形态特征上,互花米草体表广泛分布着盐腺,是一种典型的泌盐盐生植物,有利于盐生环境生存,而芦苇是一种假盐生植物^[24]。植物抗逆性的一个重要指标是能在胁迫条件下保持细胞膜的完整性和稳定性,受到胁迫时植物细胞质膜透性会发生不同程度的增大^[25]。互花米草和芦苇在生长过程中均能保持质膜相对透性的相对稳定,表明两种植物均具有较强的调节质膜稳定性的能力。互花米草根、茎、叶三种器官质膜相对透性均较芦苇偏高,可能与互花米草属于泌盐盐生植物,对离子的吸收、运输能力较芦苇强有关。与假盐生植物芦苇相比,互花米草能够及时将大量的盐分以及有害物质通过盐腺排出体外,从而使互花米草更能够适应潮间带复杂多变的环境。

此外,在水淹胁迫条件下,互花米草其体内的通气组织有利于氧气从地上部分向根系运输^[26],脱毒系统可以氧化 H₂S 等毒素^[27],降低根系毒素积累量。互花米草还可以通过提高乙醇脱氢酶活性,加强无氧呼吸来保证根系获得足够的 ATP。有关互花米草维持体内自由基平衡的机理还不十分明确,有待进行更加深入的研究。互花米草在盐胁迫条件下还可以合成一种在高等植物中很少见的物质 DMSP(二甲基硫磺基丙酸内盐),虽然目前对 DMSP 在互花米草体内作为渗透调节物质的作用尚有争议,但以上结果足以说明互花米草作为滩涂先锋植物与芦苇相比具有多种独特的适应逆境的生理机制。

参 考 文 献

- Hitchcock A S. Manual of the Grasses of the United States [M]. New York :Dover Publications ,Inc. ,1971.
- Curtis C D ,Donald R S. Status ,prediction and prevention of introduced cordgrass *Spartina* spp. invasions in pacific estuaries ,USA [J]. Biological conservation ,1996 ,78 :51 - 58.
- 唐廷贵,张万钧.论中国海岸带大米草生态工程效益与“生态入侵”[J].中国工程科学,2003,5(3):15-20.
- 孙书存,朱旭斌,吕超群.外来种米草得生态功能评价与控制[J].生态学杂志,2004,23(3):93-98.
- 彭少麟,向言词.植物外来种入侵及其对生态系统的影响[J].生态学报,1999,19(4):560-568.
- 林如求.三都湾大米草和互花米草的危害及治理研究[J].福建地理,1997,12(1):16-19.
- 阮少江.闽东外来生物入侵的初步研究[J].宁德师专学报:自然科学版,2002,14(3):196-198.
- Colmer T D ,Fan TW-M ,Lauchli A ,et al. Interactive effects of salinity ,nitrogen and sulphur on the organic solutes in *Spartina alterniflora* leaf blades[J]. Journal of Experimental Botany ,1996 ,47(296):369-375.
- Baeriocher M O ,Campbell D A ,Ireland R J. Developmental progression of photosystem II electron transport and CO₂ uptake in *Spartina alterniflora* ,a facultative halophyte ,in a northern salt marsh[J]. Canadian Journal of Botany ,2004 ,82 :365 - 375.
- Bergholz P W ,Bagwell C E ,Lovell C R. Physiological diversity of rhizoplane diazotrophs of the saltmeadow cordgrass *Spartina patens* :Implications for host specific ecotypes[J]. Microbial ecology ,2001 ,42 :466 - 473.
- Cacador I ,Vale C ,Catarino F. Seasonal variation of Zn , Pb ,Cu and Cd concentrations in the root - sediment system of *Spartina maritima* and *Halimione portulacoides* from Tagus estuary salt marshes[J]. Marine Environmental Research 2000 ,49 :279 - 290.
- Kriwoken L K ,Hedge P H. Exotic species and estuaries : manging *Spartina anglica* in Tasmania[J]. Australia Ocean & Coastal Management 2000 ,43 :573 - 584.
- Frédérique R ,Pascale G ,Dominique de Vienne. et al. Protein changes in response to progressive water deficit in maize[J]. Plant Physiol ,1998 ,117(4):1253-1263.
- 曹大正,王银生,张东然,等.互花米草在吹填筑挡工程上的试验与应用[J].中国工程科学,2005,7(7):14-23.
- 郝再彬,苍晶,徐仲.植物生理实验[M].哈尔滨:哈尔滨工业大学出版社,2004.
- 李合生.植物生理生化试验原理和技术[M].北京:高等教育出版社,2000.
- 陈少瑜,郎南军,贾利强,等.干旱胁迫对坡柳等抗旱树种幼苗膜脂过氧化及保护酶活性的影响[J].植物研究,2006,26(1):88-92.
- 彭志红,彭克勤,胡家金,等.渗透胁迫下植物脯氨酸积累的研究进展[J].中国农学通报,2002,18(4):80-83.
- 赵可夫.植物抗盐生理[M].北京:中国科学技术出版社,1993.
- 张海燕,赵可夫.盐分和水分胁迫对盐地碱蓬幼苗渗透调节效应的研究[J].植物学报,1998,40(1):56-61.
- 杨小梅,钦佩,谢民,等.人工海水环境中互花米草总黄酮等生理成分与盐浓度的相关性研究[J].生态学杂志,1997,16(3):7-10.
- 郭水良,方芳,强胜.不同温度对七种外来杂草生理指标的影响及其适应意义[J].广西植物,2003,23(1):73-76.
- 赵广崎,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.
- 赵可夫,冯立田,张圣强.黄河三角洲不同生态型芦苇对盐度适应生理的研究 I 渗透调节物质及其贡献[J].生态学报,1998,18(5):46-469.
- Bajji M ,Kinjet M ,Lutts S. The use of the electrolyte leakage method for assessing cell membrane stability as a water stress tolerance test in durum wheat[J]. Plant Growth Regulation 2002 ,36 :61 - 70.
- Maricle B R ,Lee R W. Aerenchyma development and oxygen transport in the estuarine cordgrasses *Spartina alterniflora* and *S. anglica*[J]. Aquatic botany ,2002 ,74 :109 - 120.
- Lee R W. Physiological adaptations of the invasive cordgrass *Spartina anglica* to reducing sediments :rhizome metabolic gas fluxes and enhanced O₂ and H₂S transport [J]. Marine Biology 2003 ,143 :9 - 15.