

外来入侵植物加拿大一枝黄花繁殖生物学研究

黄 华¹, 郭水良^{1, 2*}

(1. 浙江师范大学化学与生命科学学院, 浙江金华 321004; 2. 上海师范大学生命与环境科学学院, 上海 200234)

摘要: 加拿大一枝黄花 (*Solidago canadensis*) 原产北美, 自然条件下既能结实, 同时又能以地下茎出芽的方式克隆繁殖, 是目前我国东部地区危害严重的外来入侵杂草之一, 对我国部分省市的农业生产和生态环境构成了严重威胁。连续 3a 定点观测其种群扩张规律, 从生境因子、种子性状及萌发特性、残体无性克隆生长、地下部分形态特征和各器官热值能量的季节动态变化等方面对加拿大一枝黄花的繁殖生物学作了研究, 同时比较了加拿大一枝黄花和其他 4 种菊科外来杂草的地下部分形态特征。研究结果表明: (1) 自然条件下, 加拿大一枝黄花种子在 3~ 10 月期间均可萌发, 4~ 5 月份气候适宜, 雨水充沛, 是种子萌发的高峰期。夏季的 6~ 8 月份是其营养生长和克隆增殖的旺盛期, 9 月份开始献蕾, 花果期为 10 月至翌年 1 月份。加拿大一枝黄花的结实量高达 20000 粒/株, 种子(瘦果)千粒重为 0.045~ 0.050g, 含水量在 60%~ 80% 之间; (2) 加拿大一枝黄花自然条件下种子萌发率约为 30%, 在不同 pH 值、盐浓度和湿度环境条件下种子萌发的耐受性较强。不同环境胁迫下的种子萌发率和沪浙地区加拿大一枝黄花土壤生境因子的调查结果均表明, 该种比较适应干燥、透气性良好的酸性低盐砂壤土, 对 Zn、Cu、Pb 等重金属耐性较高; (3) 加拿大一枝黄花地下茎和植株基部节处能萌生克隆分株。在机械除草等人为干扰条件下加拿大一枝黄花采用应激繁殖对策, 容易产生更多的克隆分株。植株残体的无性繁殖能力为地下部分 > 基部茎 > 茎秆, 20cm 基部茎 > 30cm 基部茎 > 45cm 基部茎, 从小到大的机械破坏程度使地下部分残体出芽数依次减少, 但累计出芽数反而增加; (4) 与其他菊科外来杂草相比, 加拿大一枝黄花地下部分的长度、表面积、体积等指标最大, 说明其在地下部分形态上具有广泛逸生的结构基础; (5) 加拿大一枝黄花地上部分生长速率以及多数地下部分形态指标在 9 月份达到最大值。8 月份过于高温干旱的气候使茎、叶中的部分能量转向地下部分, 增加须根以吸收更多的水分。加拿大一枝黄花生长周期内地下部分形态指标和各器官热值能量的动态变化与其兼备有性繁殖和克隆生长的繁殖对策相适应。

关键词: 外来入侵植物; 加拿大一枝黄花; 繁殖策略; 种子萌发; 克隆生长; 热值

文章编号: 1000-0933(2005)11-2795-09 中图分类号: Q 948, Q 142 文献标识码: A

Study on reproductive biology of the invasive plant *Solidago canadensis*

HUANG Hua¹, GUO Shui-Liang^{1, 2*} (1. College of Chemistry and Life Science, Zhejiang Normal University, Jinhua, 321004; 2. College of Life and Environmental Science, Shanghai Normal University, Shanghai, 200234, China). Acta Ecologica Sinica, 2005, 25 (11): 2795~ 2803

Abstract *Solidago canadensis*, a perennial composite plant originating from North America, was introduced into China as a horticultural plant in 1935. Under natural conditions, *S. canadensis* allocates large amounts of energy to sexual reproduction and produces many seeds, which reflects an *r*-strategy with high seed number and small seed size. In addition, naturalized populations have a great capacity to grow clonally with underground stems. *S. canadensis* has become an invasive weed in eastern China, and caused serious damage to agricultural production and ecosystems in several provinces of China. In order to understand the reproductive characteristics of *S. canadensis* and effectively control its spread, we examined soil conditions, seed characteristics, seed germination and the capacity for asexual reproduction in different plant parts. We investigated the

基金项目: 上海市高校科学技术发展基金资助项目 (No. 04DB17)

收稿日期: 2005-05-26; 修订日期: 2005-09-22

作者简介: 黄华 (1979~), 男, 浙江余姚人, 硕士, 主要从事植物生态学研究。E-mail: huanghua@zjnu.cn

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: shuiliang@zjnu.cn

致谢: 加州大学尔湾分校 (University of California, Irvine) 的 Steven D. Allison 教授对英文摘要修改润色, 在此谨表谢意。

Foundation item: Science and Technology Development Foundation of Shanghai High School (04DB17)

Received date: 2005-05-26; Accepted date: 2005-09-22

Biography: HUANG Hua, Master candidate, mainly engaged in plant ecology. E-mail: huanghua@zjnu.cn

population dispersion of *S. canadensis* in fixed sites for three years, and analyzed the seasonal dynamics of morphological parameters of below ground plant parts and the caloric values of different organs of *S. canadensis*. We also compared differences in the root systems of *S. canadensis* and composite exotic weeds. The following results were obtained: (1) Under natural conditions, the gemination season of *S. canadensis* lasts from March to October, with a gemination peak in April and May. Vegetative growth and asexual reproduction were especially vigorous during the summer season. A suitable climate promotes seed gemination in the rainy season, while high temperatures and soil drought stress increase vegetative growth and asexual reproduction. Most *S. canadensis* flower between September and January, and fruit in late October. A mature plant can produce about 20000 seeds. The mean weight of 1000 seeds ranges from 0.045g to 0.050g, and mean seed moisture content ranges from 60% to 80%. The light-winged seeds disperse readily by air, water, vehicles, human activity or on livestock. (2) *S. canadensis* seeds have a wide tolerance for different values of pH, salinity and soil moisture. The mean percent gemination of seeds is 30% under suitable conditions. The results of seed gemination under various environmental stresses and the investigation of soil conditions indicate that well-aerated, slightly acid soils with low salinity are suitable for the growth of *S. canadensis*. Additionally, *S. canadensis* has a high tolerance for contamination by heavy metal elements including Zn, Cu and Pb, but has low accumulation coefficients for these elements. (3) *S. canadensis* reproduces asexually by underground rhizomes and nodes on the stem base to recruit new individuals, and uses this reproductive strategy to produce clonal shoots in plants that experience mechanical damage. The capacity for asexual reproduction among different plant parts ranked as below ground parts > stem-base (20cm) > stem-base (30cm) > stem-base (45cm) > stem. The quantity of shoots produced by the plant decreases with increasing mechanical damage. (4) The morphological parameters of the root system of *S. canadensis* including length, surface area, volume, and average diameter were greater than for composite exotic weeds. These parameters indicate that *S. canadensis* has the physiological potential to widely invade China. (5) The aboveground growth rate and most of the below ground morphological parameters varied remarkably among seasons, with a peak normally occurring in September. In August, a fraction of the energy in leaves and stems is allocated below ground to increase fine root growth and water uptake during hot weather. Additionally, the seasonal dynamics of the below ground morphological parameters and the caloric values of different organs of *S. canadensis* enhance its reproductive ability. Based on the results above, we conclude that *S. canadensis* has great invasive potential in China. We suggest that urgent measures should be taken to control its further spread, and to minimize its impact on local plant diversity.

Key words: alien invasive plants; *Solidago canadensis*; reproductive strategy; seed gemination; clonal growth; caloric values

加拿大一枝黄花 (*Solidago canadensis*) 是原产北美的菊科一枝黄花属外来植物, 20 世纪 30 年代作为观赏花卉引种于我国的上海、南京等地, 20 世纪 80 年代迅速扩散蔓延成杂草^[1]。

加拿大一枝黄花植株粗壮, 成株平均高度 2m 以上, 主根较明显, 须根细且密布, 具长根状茎。黄色头状花序小, 在花序分枝上排列成蝎尾状, 再组合成大型顶生圆锥花序。连萼瘦果长约 1mm, 上具 3~4mm 白色冠毛, 每棵成株可以产生约 2 万粒种子。加拿大一枝黄花比较适应中国的环境, 主要分布于荒地路边、疏林果园、绿化地等生境^[2]。依靠多年生地下茎极强的无性繁殖能力和种子易传播、幼苗易萌发等特性, 加拿大一枝黄花迅速逸生扩散, 在秋季常形成单优势种群落, 导致生物多样性丧失, 严重影响农林生产以及荒地植被的自然恢复过程^[3]。我国已将加拿大一枝黄花列入中国重要外来有害植物名录^[1]。

国内学者针对加拿大一枝黄花已经开展了部分研究工作, 如郭水良等^[2]研究了加拿大一枝黄花入侵的生理生态学机制; 黄华等^[3,9]介绍了一枝黄花属中的外来种的入侵模型以及生长域预测方法, 并测定了该种在长三角部分地区的种群的遗传分化; 方芳等^[10]研究发现一定浓度的茎叶水提取液对其他植物生长有明显的抑制作用; 阮海根等^[11]对该种的生物学特点进行了初步研究。本文对加拿大一枝黄花的种子萌发特性、根系及地下茎的季节生长动态、植株各部分的热值季节动态以及加拿大一枝黄花各部分的营养繁殖能力等做了研究, 分析其繁殖生物学特性, 为进一步研究该外来入侵杂草的入侵机制, 预测潜在分布范围以及综合治理提供依据。

1 研究方法

1.1 生长节律和扩散规律的调查

在浙江金华加拿大一枝黄花野外逸生地确立 10 个样地, 观察种群生长节律。

2002 年 2 月移植野生加拿大一枝黄花多年生地下茎约 10 株于浙江师大生物园向阳开阔生境中, 移植植株的排列方式为每行 3 株, 间距约为 0.5m。待植株成活后, 严格管理, 定期连续观测其扩散面积和密度, 并记录种群平均株高和叶数。

1.2 土壤生境因子调查

从上海(SH)、嘉兴(JX)、杭州(HZ)、金华(JH)的加拿大一枝黄花生长旺盛的野外逸生地上采集土样,每个地区设置3~5个间距至少100m的样点,每个样点分别随机取3个土壤表层(1~10cm)的样品,混合均匀后测定砂粒含量、含水量、电导率、pH和重金属元素含量等指标。砂粒含量采用多孔筛子逐级筛选法;含水量测定采用108 烘干法,烘制时间为12h;土壤pH值和电导率测定样品为孔径0.9mm的筛子筛选的新鲜土样用去离子水1:5比例配制,测定仪器分别采用HANNA pH211C型酸度离子计和DDS-307型电导率仪;土壤重金属元素含量测定采用火焰原子吸收分光光度法^[12],仪器为岛津AA-670原子吸收分光光度计。

1.3 种子千粒重、含水量

2003年底在浙江金华野外随机采收加拿大一枝黄花的成熟种子,采收前天气晴朗久未雨;经过自然风干、粗略筛选,室温保存于通风干燥处备用。2004年3月,随机抽取种子100粒计千粒重,重复12次;采用105 烘干法测定种子含水量。

1.4 环境因子对种子萌发的影响

种子的室内萌发试验在4月份进行,种子先用蒸馏水洗涤2次,然后按每个处理各选取种子100粒于实验室人工控制的条件下进行培养萌发,每一种处理均为重复3次。萌发后,每24h检测1次,累积统计发芽种子数,芽体长至5mm后移至其他培养皿。

1.4.1 不同的pH试验 采用纸碟法。将种子置于铺有滤纸的直径10cm的培养皿,25 恒温全光照培养,用不同pH值的磷酸缓冲液保持滤纸湿润,pH值处理有pH4、pH6、pH7、pH8和pH10。

1.4.2 不同的盐浓度试验 采用纸碟法。25 恒温全光照培养,以不同浓度NaCl溶液保持滤纸湿润,盐浓度分别为0 mol/L、0.02 mol/L、0.05 mol/L和0.1 mol/L。

1.4.3 不同的土壤湿度试验 采用砂培法。在铺有滤纸的直径10cm的培养皿中各装砂子100g,喷洒不同量的蒸馏水,分别为10g、15g、25g、35g、45g。将种子置于砂层表面,25 恒温全光照培养,每天补足少量蒸发的水分。

1.5 克隆繁殖特性

2004年5月,取金华地区2年生的加拿大一枝黄花健壮植株,截取地下部分、基部茎和茎秆(距地面20cm以上)等3部分;模拟不同的机械破坏程度,将地下部分分别去除1/8、1/3和1/2。以上植株残体重复5个培养于盛有砂壤土的塑料钵中,置于窗台室温培养,环境因素一致,每隔2d浇100mL水,并观察生长状况,15d后统计出芽数、幼芽高度和生物量变化。

1.6 地下部分形态指标季节动态

2004年3月至翌年1月,应用STD 1600+型根系分析仪(Regent Instruments Inc),测量记录金华地区1年生加拿大一枝黄花种群的地下部分形态指标,每次重复5个生物量基本一致的个体;并于2004年10月初,比较植株高度相对一致的加拿大一枝黄花和钻形紫菀(*Aster subulatus*)、野塘蒿(*Erigeron bonariensis*)、一年蓬(*Erigeron annuus*)、小飞蓬(*Conyza canadensis*)等菊科伴生杂草的地下形态指标。

1.7 能值分配的季节变化

样品在80 烘干至恒重,应用长沙长兴高教仪器设备公司生产的HR-15型微电脑氧弹式热量计,测定2004年3~12月间金华地区1年生加拿大一枝黄花各器官的干重热值(GCV);样品的灰分含量的测定用干灰化法,即烘干至恒重的样品在马福炉550 下灰化5h后测定其灰分含量(P);以去灰分热值(AFCV)表示单位干物质所含的能量: $AFCV = GCV / (1 - P)$ 。每次实验前用苯甲酸标定,测定环境为空调控温20 左右。每份样品重复3次以上,每个结果重复3个植株。

2 结果与分析

2.1 个体生长发育与扩散规律

根据金华野外勘察和移植种群的定点观察发现,3~10月份期间种子均可萌发出苗;3~9月份为营养生长期,其中夏季是其营养生长和克隆繁殖的旺期,无性克隆分株迅速生长后成密集状丛生;9月中旬开始献蕾,10月份为盛花期,11月份起部分果实开始成熟,1月初开花结束,种子成熟以后植株的花梗及其枝条顶部逐渐干枯死亡。在春季温度、水分等条件适宜的情况下,多年生的地下茎和基部茎又可萌发新的克隆分株。调查表明金华地区加拿大一枝黄花的花期为9~12月份,国内资料记载^[13]其花期为7~11月份;分布于土耳其卡斯塔莫努省(Kastamonu)和加拿大安大略省(Ontario)的加拿大一枝黄花花期为8~10月份^[14,15],在美国康涅狄格州(Connecticut)其花期为7~9月^[16],各地花期不一致的原因除了种内变种差异以外,可能与分布区域的海拔和纬度有关。浙江师大生物园内定植2年的加拿大一枝黄花种群生长速率季节变化见图1。

2002年2月至2004年8月生物园内加拿大一枝黄花植株密度和扩散面积变化见图2。定植半年内,加拿大一枝黄花的繁殖主要依靠地下茎无性克隆生长,达到43.6株/m²。定植1年后,在无性克隆区域植株密度最大可以达到196株/m²,总株数可达1160株;种子在3月至10月份期间均可出苗,第2年加拿大一枝黄花的分布面积增加至154m²,但植株密度有所下降。由于

当年植株产生大量种子,且4~5月份气候适宜,雨水充沛,其出苗量占全年的75%以上,因此,第3年5月份的植株密度达到了86.2株/m²。至2004年8月分布面积进一步扩散至369m²,由于植物自疏作用和占领面积的进一步扩大,植株密度略有下降。

2.2 土壤理化性质

4个地区各种土壤生境因子见表1。结果显示分布于沪浙地区的加拿大一枝黄花的土壤砂粒含量为60.55%~82.55%,含水量为10.59%~18.52%,电导率在0.084~0.127之间,pH值为7左右。土壤中Zn、Cu、Pb等3种重金属国家二级标准含量分别为250、100、300mg/kg^[17]。沪浙地区加拿大一枝黄花土壤生境中3种重金属元素的含量接近国家二级标准,说明该种对土壤中Zn、Cu、Pb等重金属含量的耐受性较高。

表1 4种土样中各种土壤生境因子

Table 1 Data of soil habitat factor in 4 sites

土样 Sites	砂粒含量 Gravel granule (%)	含水量 Soil water (%)	电导率 CON (m s/cm)	pH	Zn (mg/kg)	Cu (mg/kg)	Pb (mg/kg)
上海 SH	60.55 ± 14.68	14.86 ± 4.31	0.104 ± 0.029	7.02 ± 0.61	185.4 ± 47.4	78.8 ± 12.8	91.6 ± 11.6
嘉兴 JX	77.15 ± 11.82	16.05 ± 6.34	0.084 ± 0.032	6.89 ± 0.25	122.8 ± 62.1	63.7 ± 20.4	164.4 ± 15.6
杭州 HZ	82.55 ± 6.37	18.52 ± 5.35	0.112 ± 0.021	6.85 ± 0.21	219.3 ± 46.5	90.4 ± 9.4	249.7 ± 19.6
金华 JH	73.18 ± 15.46	10.59 ± 4.98	0.127 ± 0.018	6.92 ± 0.19	229.6 ± 27.9	81.4 ± 7.5	220.0 ± 24.9

土壤团粒直径大于或等于1mm为砂粒 The granule diameter of sand is 1mm

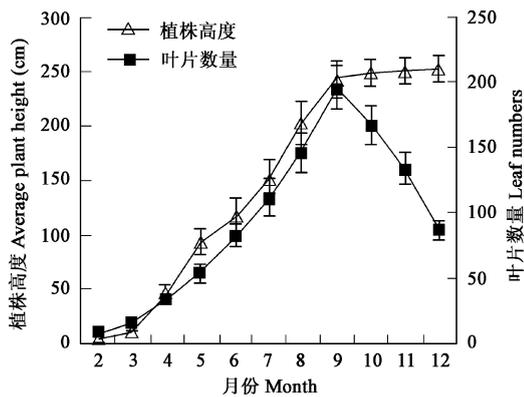


图1 种群平均植株高度和叶片数量的季节动态

Fig. 1 The seasonal dynamics of average plant height and leaf numbers

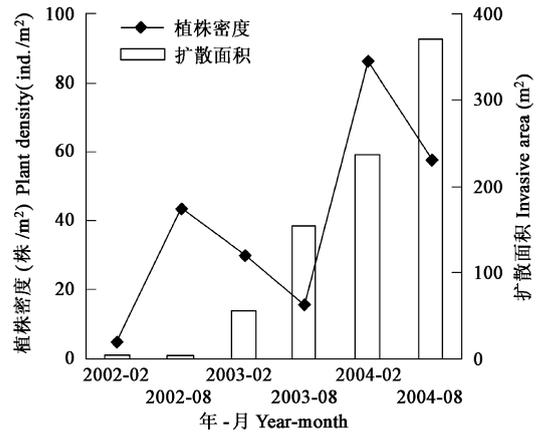


图2 植株密度和扩散面积的变化

Fig. 2 The dynamics of plant density and invasive area

2.3 加拿大一枝黄花种子千粒重和含水量

加拿大一枝黄花种子千粒重约为0.045~0.050g,轻小的种子借助冠毛可利于种子的传播;含水量在60%~80%之间(表2),说明加拿大一枝黄花种子的生命力较强,这些对于种子繁殖力来说是有正面效应的。同时,加拿大一枝黄花种子的千粒重小,所含营养物质有限,这对于种子繁殖力有一定的负面效应。因此,加拿大一枝黄花采取r-对策种子繁殖策略以及地下茎营养繁殖方式是适应环境对其繁殖限制的结果。

2.4 不同环境下加拿大一枝黄花的种子萌发特性

加拿大一枝黄花种子在不同pH值、不同盐浓度及不同湿度环境下的萌发率见表3。一般地,加拿大一枝黄花种子在无环境胁迫的情况下累积萌发率约为30%;2d后种子开始萌发,3~7d是种子萌发的高峰期,7d以后萌发速率明显下降。

不同pH值环境下加拿大一枝黄花种子的累积萌发率见图3。偏酸和偏碱的环境可提前种子萌发的时间,说明偏酸和偏碱的环境对胚根突破种皮起到一定的作用。不同pH值环境处理按种子累积萌发率的大小依次为pH6>pH7>pH8>pH10>pH4,说明外界环境过酸或过碱都会直接阻碍种子萌发率,偏酸及中性环境有利于加拿大一枝黄花种子的萌发。加拿大一枝黄花的种子萌发受盐胁迫的影响较明显见图4。不同盐浓度胁迫下的种子萌发率均呈极显著差异(p<0.01)(表3)。由图4可见,对照(NaCl浓度为0)的萌发率最高,随着盐浓度的增加,萌发率呈现出明显下降的趋势。在100g砂子中加入不等量的蒸馏水模

表2 金华地区加拿大一枝黄花种子的千粒重和含水量

Table 2 1000-seed weight and seed moisture content of *S. canadensis* from Jinhua

项目 Item	平均值 Mean value	重复数 No.	标准差 Sd.	变异系数 CV (%)
种子千粒重 1000-seed weight (g)	0.0475	12	0.0062	13.0863
种子含水量 Seed moisture content (%)	70.1389	12	9.7042	13.8357



拟不同的土壤湿度环境, 其种子累积萌发率见图 5。加入 10、15、25 和 35g 蒸馏水的培养皿中的加拿大一枝黄花种子萌发率依次增加, 最大达到 22.33%; 加入 45g 蒸馏水的培养皿中的种子萌发率仅 9.67%。除加入 15g 和 45g 蒸馏水的处理, 其他处理间的种子萌发率差异均达到极显著水平 ($p < 0.01$) (表 3)。

表 3 不同环境处理下金华地区加拿大一枝黄花的种子萌发率

Table 3 Seed germination of *S. canadensis* from Jinhua treated with different solutions

种子萌发率 Seed germination (%)					
pH 处理 Treatment with pH solutions		NaCl 处理 Treatment with NaCl(mol/L)		蒸馏水湿度处理 Treatment with water solutions(g)	
4	6.33 ± 1.53 ^A	0	29.33 ± 2.08 ^A	10	4.33 ± 0.58 ^A
6	30.33 ± 2.52 ^B	0.02	22.33 ± 3.06 ^B	15	8.67 ± 1.16 ^B
7	28.00 ± 2.00 ^{BC}	0.05	15.33 ± 2.52 ^C	25	14.00 ± 1.00 ^C
8	23.67 ± 1.53 ^{CD}	0.1	5.00 ± 2.00 ^D	35	22.33 ± 2.52 ^D
10	21.67 ± 2.08 ^D			45	9.67 ± 0.58 ^B

表中同一列内相同的上标字母表示在 0.01 水平上差异不显著 The same superscript letter in the same column indicated no significant differences among treatments at 0.01 level

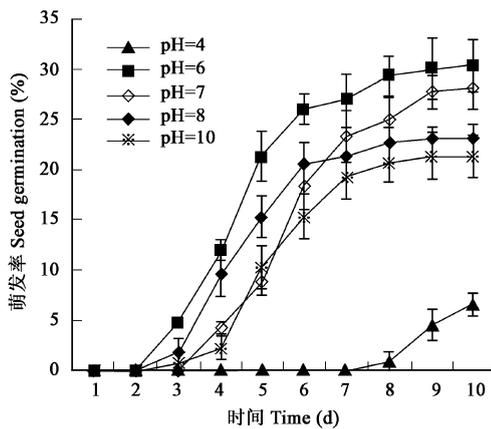


图 3 不同 pH 值条件下的萌发率

Fig 3 Seed germination treated with different pH solutions

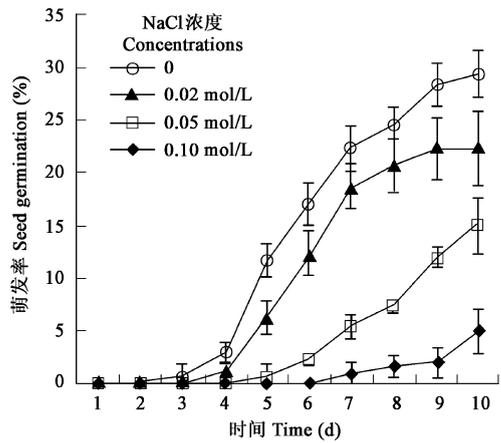


图 4 不同盐浓度下的萌发率

Fig 4 Seed germination treated with different NaCl concentrations

2.5 营养繁殖特性

加拿大一枝黄花的地下部分、基部茎和茎秆都有一定的繁殖能力, 但是三者之间的营养繁殖能力存在较大差别(图 6)。地下部分、基部茎和茎秆分别在 3、8、10d 后长出新芽, 15d 后平均出芽数分别为 17.4、3.5 个/株和 1.0 个/株, 幼芽平均高度分别为 8.6、3.5cm 和 7.8cm, 其中基部茎的出芽数和幼芽高度与残体的长度成反比。植株残体营养繁殖出芽需要大量能量, 而幼芽达到一定数量和高度以后就能够通过光合作用为残株提供更多的能量, 因此, 加拿大一枝黄花的地下部分、20cm 基部茎和 30cm 的茎秆经过 15d 的培养后均有不同程度的生物量增长, 而 30cm 和 45cm 的基部茎则出现了生物量负增长。

加拿大一枝黄花不同破坏程度的地下部分及不同大小植株个体在轻微破坏(去除 1/8)条件下砂培 15d 后的成活率均为 100%, 生物量变化和出芽数见表 4。从表 4 可知, 从小到大的机械破坏程度使残体出芽数依次减少; 在轻微破坏(去除 1/8)条件下, 个体大小决定地下部分出芽的数量; 结合实际观察, 地下部分生物量的变化主要和破坏程度及出芽的数量、时间有关。实验结果同时发现, 破坏后残体地下茎的总发芽数均大于无破坏的植株地下茎发芽数。

2.6 地下部分形态参数

加拿大一枝黄花地下部分形态参数的季节动态见表 5。由表 5 可见, 从种子萌发的幼苗到次年 1 月地上部分枯萎期间, 其地下部分的总长度在 8 月份达到最大值, 其他形态指标在 7 月和 9 月达到较大值, 8 月期间由于高温干旱等不利因素稍有回落; 9 月起加拿大一枝黄花进入花果期, 地下部分各项形态指标值迅速降低; 12 月之后地下部分总长度、表面积、总体积和投影面积有一定程度的增加, 而平均直径和地下茎长度继续减小, 其原因是由于地上部分逐渐枯萎, 地下茎转移部分能量至根系部分, 为多年生地下部分的越冬提供一定的物质基础。

钻形紫菀、野塘蒿、小飞蓬、一年蓬均为我国分布广、危害较大的菊科外来杂草, 加拿大一枝黄花与 4 种菊科伴生外来杂草

根系形态指标的比较结果见表 6。由表 6 可见,加拿大一枝黄花地下部分的总长度、投影面积、表面积和总体积远远超过其他菊科杂草的相应指标,这说明加拿大一枝黄花的根系在干旱贫瘠的土壤生境中有更强的吸收和固着能力。加拿大一枝黄花具有大量可以进行营养繁殖的地下茎,因此其地下部分的平均直径较大((1.60±0.21)mm)。加拿大一枝黄花的地下部分与几种习见的菊科外来杂草相比最为发达,说明加拿大一枝黄花在地下部分形态上具有广泛逸生的结构基础。

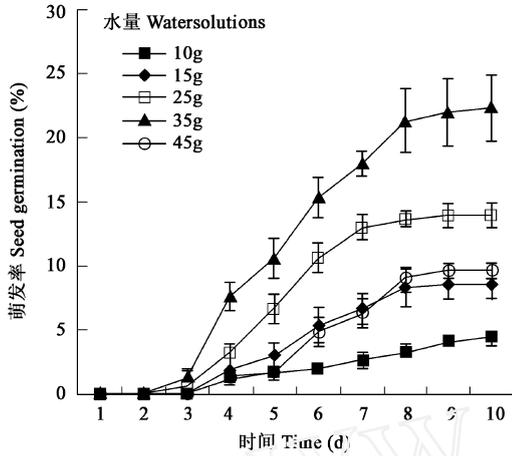


图 5 不同湿度下的萌发率

Fig 5 Seed germination treated with different watersolutions

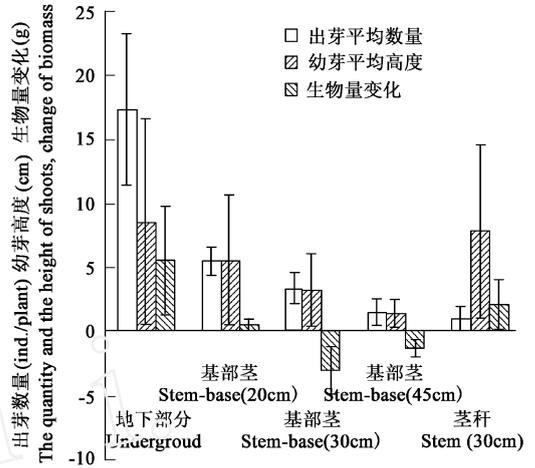


图 6 加拿大一枝黄花不同植株部位的克隆繁殖能力

Fig 6 Capability of clone reproduction of different part of the plant

表 4 不同破坏程度的加拿大一枝黄花地下茎繁殖能力

Table 4 Reproduction of *S. canadensis* rhizome treated with different damage

	破坏程度 Damage degree				去除 1/8 的地下部分 The underground part after excising 1/8		
	完整 Integrated	去除 1/8 Excise 1/8	去除 1/3 Excise 1/3	去除 1/2 Excise 1/2	A	B	C
截根后的重量(g) Weight after excising	113.72 ± 5.34	96.84 ± 4.81	72.38 ± 5.41	52.27 ± 3.63	119.19 ± 4.38	82.44 ± 2.71	43.12 ± 3.04
生物量变化(g) Change of biomass	5.61 ± 4.23	- 3.64 ± 2.34	- 6.44 ± 3.13	- 1.73 ± 1.22	- 4.43 ± 1.84	- 2.47 ± 1.18	- 0.52 ± 1.37
增加的芽数 (ind /plant) Increased buds	17.40 ± 5.94	15.20 ± 2.84	13.40 ± 1.94	10.80 ± 2.34	20.40 ± 2.17	13.40 ± 1.94	10.80 ± 1.42

表 5 加拿大一枝黄花不同生长季节地下部分形态参数

Table 5 Season variation of some parameters of underground of *S. canadensis*

月份 Month	总长度(cm) Total length	表面积(cm ²) Surface area	总体积(cm ³) Root volume	投影面积(cm ²) Project area	平均直径(mm) Average Diameter	地下茎长度(cm) Rhizome length (Diam. > 3mm)
3	52.41 ± 6.99	4.65 ± 0.94	0.03 ± 0.01	1.48 ± 0.30	0.28 ± 0.03	0
4	501.41 ± 57.39	196.77 ± 37.55	6.21 ± 1.78	62.63 ± 11.95	1.25 ± 0.16	20.61 ± 3.61
5	1213.34 ± 104.65	284.24 ± 31.46	6.73 ± 1.42	98.67 ± 10.84	1.03 ± 0.08	27.84 ± 4.12
6	2292.41 ± 190.02	453.05 ± 28.81	7.01 ± 1.13	151.03 ± 9.17	0.72 ± 0.07	32.87 ± 4.68
7	2311.86 ± 235.92	694.65 ± 70.86	17.61 ± 3.50	221.11 ± 22.56	1.01 ± 0.14	127.69 ± 45.99
8	2354.86 ± 250.90	671.44 ± 70.61	15.69 ± 4.14	213.73 ± 22.47	0.93 ± 0.17	118.46 ± 50.61
9	1638.79 ± 225.35	693.15 ± 97.13	24.04 ± 7.36	220.64 ± 30.92	1.37 ± 0.26	201.09 ± 49.61
10	1046.57 ± 199.67	422.13 ± 58.94	15.19 ± 3.74	134.37 ± 24.56	1.60 ± 0.21	74.35 ± 18.24
11	753.84 ± 161.87	283.43 ± 4.87	8.99 ± 1.28	87.31 ± 18.74	1.24 ± 0.19	35.19 ± 12.74
12	637.15 ± 155.20	217.90 ± 35.62	6.02 ± 0.81	69.36 ± 11.34	1.12 ± 0.15	21.73 ± 10.59
1	988.09 ± 217.11	307.21 ± 77.61	7.70 ± 2.69	97.79 ± 24.70	0.92 ± 0.11	8.13 ± 7.11

2.7 器官能量分配的季节动态

3~ 12 月间的加拿大一枝黄花各器官的去灰分热值的测定结果见表 7。从能量投资的季节动态看,3~ 7 月份的营养生长使

加拿大一枝黄花各器官逐渐积累较多的能量, 8 月份高温干旱的天气对其生长产生了一定的影响, 茎、叶中的部分能量转而提供给地下部分; 9 月始地下部分尤其是地下茎的能量迅速向地上有性繁殖器官转移, 而叶的能量则因为需要为有性繁殖提供更多的光合产物而有所增加, 花序的能量随着繁殖器官的不断发育成熟而逐渐增加。

表 6 加拿大一枝黄花与菊科伴生植物的地下部分形态特征比较

Table 6 The difference of the root system between *S. canadensis* and composite coordinal plants

植物种类 Species	植株高度 Height	总长度(cm) Total length	表面积(cm ²) Surface area	总体积(cm ³) Root volume	投影面积(cm ²) Project area	平均直径(mm) Average diameter
加拿大一枝黄花 <i>Solidago canadensis</i>	138.78 ± 7.64	1046.57 ± 199.67	422.13 ± 58.94	15.19 ± 3.74	134.37 ± 24.56	1.60 ± 0.21
钻形紫菀 <i>Aster subulatus</i>	134.83 ± 4.32	504.83 ± 50.61	191.07 ± 22.17	6.38 ± 1.02	60.82 ± 8.48	1.33 ± 0.13
野塘蒿 <i>Erigeron bonariensis</i>	135.15 ± 9.11	648.84 ± 63.48	197.74 ± 24.97	5.01 ± 0.83	62.94 ± 8.99	1.09 ± 0.11
一年蓬 <i>Erigeron annuus</i>	126.64 ± 7.84	610.44 ± 49.27	152.02 ± 18.46	3.11 ± 0.46	48.39 ± 5.23	0.84 ± 0.06
小飞蓬 <i>Conyza canadensis</i>	130.73 ± 6.67	549.27 ± 54.86	207.37 ± 26.11	6.35 ± 1.35	66.01 ± 7.52	1.24 ± 0.09

表 7 不同时期加拿大一枝黄花各器官的去灰分热值(kJ/g)

Table 7 The ash-free caloric values of different organs of *S. canadensis* in different season (kJ/g)

月份 Month	地下部分 Root and rhizome	茎 Stem	叶 Leaf	花序 Spike
3	17.180 ± 0.197	—	19.740 ± 0.426	—
4	16.752 ± 0.370	17.492 ± 0.284	19.798 ± 0.531	—
5	17.077 ± 0.336	17.300 ± 0.371	19.132 ± 0.262	—
6	17.612 ± 0.524	18.203 ± 0.437	19.874 ± 0.371	—
7	18.061 ± 0.530	19.256 ± 0.832	20.982 ± 0.338	—
8	18.643 ± 0.449	16.825 ± 0.318	19.586 ± 0.820	—
9	18.151 ± 0.337	16.727 ± 0.172	20.585 ± 0.174	16.824 ± 0.124
10	17.738 ± 0.375	16.994 ± 0.267	20.378 ± 0.254	17.639 ± 0.226
11	17.551 ± 0.565	17.119 ± 0.438	20.065 ± 0.371	18.770 ± 0.327
12	15.861 ± 0.344	17.421 ± 0.410	21.265 ± 0.561	20.575 ± 0.266

3 讨论

3.1 加拿大一枝黄花对异质性环境的生态适应性

外来入侵种在异质性环境下产生可塑性反应是其生态入侵的重要机制之一, 主要包括对环境变化的敏感性和反应能力两方面^[18]。揭示已经杂草化的外来植物在不同土壤质地、酸碱度、盐度、温度和湿度等异质环境下的生理生态适应对策, 可以帮助制定有效的综合治理方案, 预测其潜在的分布范围, 并为建立其他外来植物杂草化风险评价体系积累资料。郭水良等^[19, 20]通过比较不同温度条件下加拿大一枝黄花与一年蓬等外来杂草的生理指标和过氧化物同工酶变化, 指出了该种对气候的适应特点。本文对沪浙地区加拿大一枝黄花生境的土壤因子分析表明其生存的土壤生境异质性不大, 比较适应干燥、透气性良好的酸性低盐砂土或砂壤土。不同环境条件下种子萌发的耐受性较强, pH 6 和 pH 7 环境下的种子累积萌发率可达 30% 左右, 环境盐浓度高于 0.1 mol/L 时或砂土湿度大于 30% 时种子萌发率受到明显限制, 这与加拿大一枝黄花在实验室逆境培养下的生理适应性表现一致^[2]。虽然加拿大一枝黄花对土壤中 Zn、Cu、Pb 等重金属含量的耐受性较高, 但郭水良等^[21]发现该种对以上 3 种土壤重金属的富集系数分别为 0.246、0.489、0.570, 说明该种对重金属元素的富集能力并不强。

3.2 人为干扰下加拿大一枝黄花的应激繁殖对策

加拿大一枝黄花的种子利用人为干扰、风力、鸟兽等因素进行远距离传播, 先形成多个“卫星式”种群, 然后以地下茎营养繁殖等方式填充空隙, 最终形成单优势群落排挤本地植物。这种“分层传播模型”中人为干扰因素是外来杂草成功入侵的关键^[3]。人为干扰强化了克隆植物的活动性、持久性、跨时空的扩展与增殖能力, 从而实现储备有限的资源供将来使用, 以及同一基株内分株间的生理整合与风险分摊^[22]。本研究发现当植株受到机械除草等人为破坏后, 加拿大一枝黄花会采取应激繁殖对策, 机械除草后的植株残体所萌发的不定芽总数远多于自然状态下完整植株的克隆分株数量。因此, 人工拔除或机械切除后, 如果不及时效地处理拔(割)除后的地下茎和茎干, 会导致重新产生幼叶和不定根, 成为一种新的传播源。野外试验表明, 在加拿大一枝黄花营养生长期或花果前期去除植株顶端优势, 会使其长出更多分枝, 产生更多的种子; 处于花蕾期的花枝常作为花卉切花材料, 由于植物的逆境应激能力, 在作为花卉观赏的几天里, 部分种子会迅速成熟, 导致废弃的花枝成为潜在的传播源。

在我国, 加拿大一枝黄花于 20 世纪 80 年代开始在上海、南京等地归化, 20 世纪 90 年代分布至浙江、上海、安徽、湖北、江苏、江西等地^[1], 到 2004 年底已扩散至云南、黑龙江、河北、湖南、辽宁、天津、陕西、广西等省份。浙江省是加拿大一枝黄花入侵

最严重的地区之一,自 1996 年在沿海海塘发现后,到 2004 年 11 月,加拿大一枝黄花已经遍布省内全部的 11 个地市,发生面积共 1.12 万 hm^2 以上加拿大一枝黄花在人为干扰下的应激繁殖对策可能是其迅速扩散的重要原因之一。

3.3 加拿大一枝黄花繁殖特性与地下形态、能量投资的对应性

加拿大一枝黄花为兼具地下茎克隆生长能力,又可有性繁殖产生大量种子的外来杂草,其在生长周期中的地下形态和能量投资动态与繁殖特性之间存在一定的对应关系。加拿大一枝黄花地上部分增长速率、叶片数量以及地下部分表面积、总体积、投影面积和地下茎长度等指标在 9 月份达到最大值。这些结构指标的变化表明,加拿大一枝黄花的营养生长为其 9 月中旬进入花蕾期提供了物质基础。从能量投资的季节动态看,3~7 月份的营养生长使加拿大一枝黄花各器官逐渐积累较多的能量;8 月份高温干旱的天气对其生长产生了一定的影响,茎、叶中的部分能量转而提供给地下部分,主要是增加须根以吸收更多的水分,这一点同样表现在 8 月份地下部分根系总长度增加,而平均直径等指标明显下降;9 月始地下部分尤其是地下茎的能量迅速向地上有性繁殖器官转移,而叶的能量则因为需要为有性繁殖提供更多的光合产物而有所增加,花序的能量随着繁殖器官的不断发育成熟而逐渐增加。

克隆生长的分株数量和每个分株产生的果实数量决定了加拿大一枝黄花基株的种子产量。一般的,克隆植物基株的种子产量不会随克隆生长的增强而无限增加,当植物可利用的资源总量有限时,投入到克隆生长的资源量增加,必然会降低投入到有性繁殖的资源量,即在克隆生长与有性繁殖间存在着权衡关系,且在有性与无性之间的资源分配可能随环境条件、植物密度、植物大小等因素的不同而发生改变,不同的资源分配方式可能是克隆植物对不同环境的可塑性适应策略^[25-25]。但是,Weis 等^[26]发现,加拿大一枝黄花不存在直接的克隆生长与有性繁殖间的权衡关系,权衡关系的出现取决于可获取的资源量,只有当营养非常有限时,才会出现强烈的资源分配权衡关系^[27]。加拿大一枝黄花多年生的地下部分发达,地上植株粗壮,可获取的资源总量相对较大,繁殖分配的权衡制约关系不甚明显,这说明其具有利用克隆繁殖和有性繁殖进行大量个体增殖并迅速扩散蔓延的繁殖生物学基础。

基于加拿大一枝黄花的繁殖生物学特性,各地在采取防治措施时,应注意以下几点:(1)对零星分布的加拿大一枝黄花群落,尤其是人为干扰生境下的群落应予以高度重视,及早防治;(2)加拿大一枝黄花种子易于传播,且种子萌发率高,萌发时间跨度长,对酸、碱及水分的适应幅度广,因此必须尽量控制种子的传播,花期以后不宜人工或机械铲除加拿大一枝黄花。(3)对营养期的加拿大一枝黄花进行机械铲除或化学铲除后,应加强植株残体的管理和监控,防止残株形成“二次扩散源”。(4)加拿大一枝黄花茎和叶的能量在暑期高温干旱季节向地下部分转移,建议在此期间采用内吸性除草剂(如草甘膦)等防治。

References

- [1] Li Z Y, Xie Y. *Invasive alien species in China*. Beijing: China Forestry Publishing House, 2002. 43~45.
- [2] Guo S L, Fang F. Physiological adaptation of the invasive plant *Solidago canadensis* to environments. *Acta Phytocol. Sin.*, 2003, 27(1): 47~52.
- [3] Huang H, Guo S L. Review on ecological studies on three invasive species of European genus *Solidago*. *Guangxi Sciences*, 2004, 11(1): 69~74.
- [4] Gleason H A. The new Britton and Brown illustrated flora of the northeastern United States and adjacent Canada. *New York Botanical Garden*. 1963.
- [5] Delectis Florae Republicae Popularis Sinicae Agenda Academiae Sinicae Edit. *Flora Republicae Popularis Sinicae*, Tomus 74. Beijing: Science Press, 1985. 74~76.
- [6] Che J T, Guo X H. *Solidago altissima*. *Weed Sci.*, 1999, 1: 17.
- [7] Xie Y, Li Z Y, Wang S. Review on invasive species in China. In: Wang S, Xie B D, Xie Y, eds. *Protect the biodiversity of China* (II). Beijing: China Environmental Science Press, 1996. 91~106.
- [8] Weber E. Evolutionary trends in European neophytes: a case study of two *Solidago* species. PhD thesis, University of Basel, Basel, Switzerland. 1994.
- [9] Huang H, Guo S L. Analysis of population genetic differences of the invasive plant *Solidago Canadensis*. *Bull. Bot. Res.*, 2005, 25(2): 197~204.
- [10] Fang F, Guo S L, Huang L B. Allelopathic potential of the invasive weed *Solidago Canadensis*. *Ecologic Science*, 2004, 23(4): 331~335.
- [11] Ruan H G, Wang J, Lu H M, et al. Study of the biological characteristics *Solidago canadensis*. *Journal of Shanghai Jiaotong University (Agricultural Science)*, 2004, 22(2): 192~195.
- [12] Xi D L. *Environment detection*. Beijing: Higher Education Press, 1997. 65~90.

- [13] Li Y H. *Weeds in China*. Beijing: China Agriculture Press, 1998. 371~ 373
- [14] Salih Terzioğlu, Rahin ansin, Emel kanoglu. A new record for Turkey: *Solidago canadensis* L. *Turkey Journal of Botany*, 2003, **27**: 155~ 157.
- [15] <http://www.ontariowildflower.com/goldenrods.htm#canadagoldenrod>
- [16] <http://www.ct-botanical-society.org/galleries/solidagocana.html>
- [17] Xia J Q. *Detailed definition of soil environmental quality standard*. Beijing: China Environmental Science Press, 1996. 84~ 86
- [18] Silvertown J, Gordon D M. A framework for plant behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1989, **20**: 349~ 366
- [19] Guo S L, Fang F, Qiang S. Influences of temperature on physiological indices of seven exotic weeds and their adaptive significance. *Guihaia*, 2003, **23**(1): 73~ 76
- [20] Guo S L, Mao Y L, Qiang S. Influences of temperature on peroxidase isozymograms of six exotic weeds. *Guihaia*, 2002, **22**(6): 557~ 562
- [21] Guo S L, Huang C B, Bian Y, et al. On absorption and accumulation of six heavy metal elements of weeds in Jinhua suburb. I. Survey on content of six heavy metal elements in weeds and soil. *Journal of Shanghai Jiaotong University (Agricultural Science)*, 2002, **20**(1): 22~ 29.
- [22] Cook R E. Clonal plant populations. *American Scientist*, 1983, **71**: 244~ 253
- [23] Ronsheim M L, Bever J D. Genetic variation and evolutionary trade-offs for sexual and asexual reproductive modes in *Allium vineale* (Liliaceae). *American Journal of Botany*, 2000, **87**: 1769~ 1777.
- [24] Nishitani S, Takada T, Kachi N. Optimal resource allocation to seeds and vegetative propagules under density-dependent regulation in *Syneilesis palmate* (Compositae). *Plant Ecology*, 1999, **141**: 179~ 189.
- [25] Sato T. Size-dependent resource allocation among vegetative propagules and male and female functions in the forest herb *Laportea bulbifera*. *Oikos*, 2002, **96**: 453~ 462
- [26] Weis A E, Hollenbach H G, Abrahamson W G. Genetic and maternal effects on seedling characters of *Solidago altissima* (Compositae). *American Journal of Botany*, 1987, **74**: 1476~ 1486
- [27] Bieri A. Genotypic and plastic variation in plant size: effects on fecundity and allocation patterns in *Lychnis flosculi* along a gradient of natural soil fertility. *Journal of Ecology*, 1995, **83**: 629~ 642

参考文献:

- [1] 李振宇, 解焱. 中国外来入侵种. 北京: 中国林业出版社, 2002. 170~ 171.
- [2] 郭水良, 方芳. 入侵植物加拿大一枝黄花对环境的生理适应性研究. *植物生态学报*, 2003, **27**(1): 47~ 52
- [3] 黄华, 郭水良. 一枝黄花属(*Solidago*)三种欧洲入侵种的生态学研究概况. *广西科学*, 2004, **11**(1): 69~ 74
- [5] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志(第75卷). 北京: 科学出版社, 1985. 74~ 76
- [6] 车晋滇, 郭喜红. 北美一枝黄花. *杂草科学*, 1999, **1**: 17.
- [7] 解焱, 李振宇, 汪松. 中国入侵物种综述. 见: 汪松, 谢彼德, 解焱主编. 保护中国的生物多样性(二). 北京: 中国环境科学出版社, 1996. 91~ 106
- [9] 黄华, 郭水良. 外来入侵植物加拿大一枝黄花居群间遗传差异分析. *植物研究*, 2005, **25**(2): 197~ 204
- [10] 方芳, 郭水良, 黄林兵. 入侵杂草加拿大一枝黄花的化感作用. *生态科学*, 2004, **23**(4): 331~ 335
- [11] 阮海根, 王坚, 陆慧明, 等. 加拿大一枝黄花生物学特性初步试验. *上海交通大学学报(农业科学版)*, 2004, **22**(2): 192~ 195
- [12] 奚旦立. 环境监测. 北京: 高等教育出版社, 1997. 65~ 90
- [13] 李扬汉. 中国杂草志. 北京: 中国农业出版社, 1998. 371~ 373
- [17] 夏家淇. 土壤环境质量标准详解. 北京: 中国环境科学出版社, 1996. 84~ 86
- [19] 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. *广西植物*, 2003, **23**(1): 73~ 76
- [20] 郭水良, 毛郁馨, 强胜. 温度对六种外来杂草过氧化物酶同工酶谱的影响. *广西植物*, 2002, **22**(6): 557~ 562
- [21] 郭水良, 黄朝表, 边媛, 等. 金华市郊杂草对土壤重金属元素的吸收与富集作用. I. 6种重金属元素在杂草和土壤中的含量分析. *上海交通大学学报(农业科学版)*, 2002, **20**(1): 22~ 29