

外来植物加拿大一枝黄花 (*Solidago canadensis*) 入侵的结构基础

王玉良¹, 高瑞如², 余玖银¹

(1. 安徽科技学院生命科学学院, 凤阳 233100; 2. 山西师范大学生命科学院, 临汾 041004)

摘要:采用野外观察、光镜、扫描电镜等手段,对入侵皖北的加拿大一枝黄花形态解剖结构进行了研究,并藉此理解该物种入侵适应的结构基础。结果表明:叶的上、下表皮的气孔数目均较少,具有厚的角质层和长的表皮毛,能起到保水和保护作用;叶片内有发达维管束和束鞘延伸,增加了叶片对光合产物的输导能力,以满足地下营养器官发育的需要。茎具有较强输导和支持能力的结构特征。主根过早停止发育,以适应地下逸生结构发育的需要。加拿大一枝黄花花期、花序结构和未能与本地昆虫建立固定访问关系使部分头状花序不育,成熟花粉粒外有胼胝质包被,有利于花粉传播,其花粉粒属于较为进化的类型;根状茎含较多菊糖,具备成为独立散布体的物质和结构基础。

关键词:加拿大一枝黄花;入侵植物;结构特征;适应

文章编号:1000-0933(2009)01-0108-12 中图分类号:Q145, Q944, Q948 文献标识码:A

Invasive structural foundation of exotic plant Canada goldenrod

WANG Yu-Liang¹, GAO Rui-Ru², YU Jiu-Yin¹

¹ Bioscience College, Anhui Science and Technology University, Fengyang 233100, China

² Bioscience College, Shanxi Normal University, Linfen 041004, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(1): 0108 ~ 0119.

Abstract: The morphogenesis of Canada goldenrod growing in north of Anhui province, China, was analyzed by light microscope (LM), scanning electron microscope (SEM) and field observations in order to comprehensively understand the invasive structural foundation of the species. The results showed that the leaf has less stomata both on its upper and lower epidermis, cover with thick cuticle and long epidermal hairs to guard against water-losing; the structure of the leaf with well-developed vascular bundles and bundle sheath extension improves the conducting capability of photosynthetic products to meet the developmental needs of underground vegetative organs. The stem has structural characters of high ability to transport and support. The main root is prematurely developed to suit for the development of adventitious structures underground. Mature pollen grain belonging to evolutionary type are enveloped by callose, which is propitious to pollination, but it's florescence, inflorescence composing and not to establish relationship to native pollinator result in some capitulum infertile. The rhizome containing a high content of inulin has the material and structural basis to be the independent diaspores.

Key Words: *Solidago canadensis* L.; invasive plant; structure characters; ecoadaptation

加拿大一枝黄花又称金棒草 (Canada goldenrod), 属菊科 (Asteraceae) 一枝黄花属 (*Solidago* L.) 多年生

基金项目:国家自然科学基金资助项目 (39730100, 30070640); 安徽省教育厅自然科学基金资助项目 (KJ2008B07ZC); 安徽科技学院专项基金资助项目 (ZRC200436, ZRC200425)

收稿日期:2008-01-13; **修订日期:**2008-11-05

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wyl2663922@163.com

草本植物,本属约有 120 余种,我国有 4 个种,加拿大一枝黄花以头状花序较小、枝单面着生且常弯曲与其它 3 个种相区别^[1]。该种原产北美,1935 年作为观赏植物引入我国,20 世纪 80 年代扩散蔓延,并被列为外来入侵种^[2],在安徽省已蔓延至蚌埠、合肥一带,被列为安徽省恶性杂草^[3]。

外来植物的入侵能力与其特性(性状)之间的关系是入侵生态学中的基本问题之一,从生物学方面,如形态学、细胞学以及遗传学特征入手,是寻求入侵种普遍特征的首要方面^[4]。植物体内部结构和外部特征是最为主要的性状,比较注重研究的性状有表皮结构、孢子、花粉粒结构、输导组织的结构、分配和比例等,一些外部特性,如对多样化生境的适应性、繁殖力、散布力等,是以内部结构作为基础的^[5]。因此,探讨入侵植物结构与其生态适应性、入侵机理特别是繁殖机理的关系,对入侵植物的防范和治理具有一定的意义。

近年来,有关加拿大一枝黄花的研究文献较多,多集中在危害评估^[6~8]、杂草防治^[9~12]、生物学特性和形态描述^[13, 14]、生态学以及综合性研究^[15~17]等方面,但对其机体形态特征和内部结构与生态、入侵、繁殖和散布关系的研究目前尚无报道。

本文采用野外调查、光镜、电镜等手段,对加拿大一枝黄花形态特征、器官结构从显微和亚显微层次上进行了较为详细的研究,对其生物学性状与生态学特性关系进行了探讨,并藉此推测该物种的适应性、入侵机理的结构机制和结构特点,为加拿大一枝黄花的防治、利用提供解剖学、生态学方面的依据。

1 实验材料和方法

1.1 实验材料

野外观察在蚌埠市郊进行,实验材料采自安徽科技学院和蚌埠市郊。

1.2 实验方法

1.2.1 石蜡切片材料

选取新鲜加拿大一枝黄花主根和侧根尖端、茎中上部、地下茎具节部位和包括中脉叶的适当部位,切成 0.5cm 左右的小段,自来水清洗、抽气后立即投入 F. A. A 中固定 24h,梯度乙醇脱水,二甲苯透明,常规石蜡切片,切片厚度 8~12 μm ,番红-固绿对染,暗视野显微镜(北京泰克 XS-200)和欧林巴斯显微镜(IX51)下观察、照相。

1.2.2 离析材料

采用硝酸-铬酸离析法进行离解、染色^[18]:取茎木质部,切为约 1mm 粗的小棒,置于硝酸-铬酸体积分数为 1:1 的离析液 48h,之后去离析液,加入蒸馏水,玻棒捣至絮状,离心(2000r/min, 15min),重复数次,直至无黄色色泽为止。材料经梯度乙醇脱水,100%乙醇中保存备用。

吸管吸取少量材料,滴在载玻片中央,盖片,显微镜下观察离析材料中管状分子类型、测量长度、直径等指标,并记数(取 20 个视野平均值)。

1.2.3 扫描电镜样品制备

(1)导管分子 吸管吸取少量茎木质部离析材料,滴加在双面胶上,乙醇挥发后,喷金,厚度约 10nm,扫描电镜(日立 S-4100)下观察、照相。

(2)叶表皮 用毛笔将叶片轻轻擦拭,去除灰尘,剪成 0.5cm $\times$ 0.5cm 小方块,双面胶固定在样品台上,喷金后扫描电镜下观察、照相。

(3)花粉粒 采用醋酸酐分解法^[19,20]:冰醋酸浸泡花朵 48h,捣碎,离心(2000r/min, 15min),倒掉上清液,换体积分数为 9:1 的醋酸酐-硫酸混合液,水浴(100 $^{\circ}\text{C}$, 8min),离心(2500r/min, 5min);倒掉混合液,加入蒸馏水,离心(2000r/min, 15min),重复 3 次;换 100%乙醇,脱水 15min,重复 3 次,100%乙醇中保存,备用。

吸取少量花粉,滴在样品台双面胶上,待乙醇挥发后,自然粘贴于双面胶;喷金,厚度约 10nm,电镜下观察,照相。

1.2.4 叶表皮材料

采用改进的叶表皮制片方法^[21],在制成的永久装片上观察气孔分布模式、表皮细胞特点,选取视野中的

20 个表皮细胞,测量大小(最长×最宽),取平均值;计算气孔指数(I)、单位视野气孔数(S)、单位视野普通表皮细胞数(P),公式: $I = S / (S + P) \times \%$,均取上、下表皮封片中 20 个视野平均值。

1.2.5 野外观察

野外观察于 2007 年 10 月中旬至 11 月中旬在蚌埠市郊进行,采用随机取样的方法取 6 株个体,测量株高(cm)、主根长(cm)、计数侧根和根状茎数量(>1cm 者)、根状茎总长度(cm)。侧枝数量为直接对 6 株侧枝计数并取平均值(B),从每株上、中、下部各取 1 侧枝,计数聚伞花序数量,求平均值(C),同时在所取的分枝上、中、下各取 1 聚伞花序,计数头状花序数量并求均值(H),每株随机取 10 朵头状花序,计数管状小花数量并求均值(T)。每株平均产生小花数量 $N = B \times C \times H \times T$ 。

2 结果与讨论

2.1 营养器官

2.1.1 叶

加拿大一枝黄花叶表面具有起伏较大的纹饰,上、下表皮均有表皮毛,表皮毛由 3~4 个细胞构成,末端两个细胞连接处或末端细胞有拐点,上表皮毛最长可达 328 μm ,下表皮毛长度短于上表皮毛,达 253 μm ,表皮毛在叶脉两侧分布较多。在上表皮毛的基部有 7~9 个环绕毛基细胞的表皮细胞,这些细胞仅是排列不同,在大小和形态上与一般表皮细胞并无差异,下表皮则无此特征结构(图 1a,b,c)。

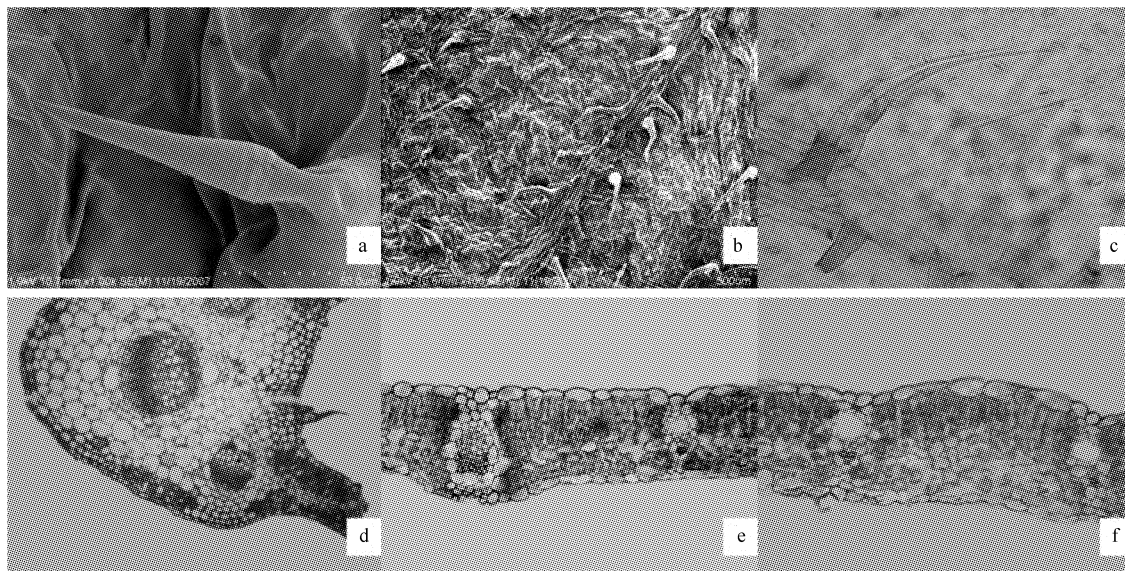


图 1 叶形态和解剖结构

Fig. 1 Morphology and anatomy structure of the leaf

a. 具拐点的表皮毛(扫描电镜); b. 沿叶脉分布的表皮毛(扫描电镜); c. 两种表皮细胞及表皮毛(光镜, ×40); d. 叶柄中的分泌道和上皮细胞(光镜, ×40); e. 中脉的束鞘和束鞘延伸(光镜, ×40); f. 细脉上方的分泌腔和分泌细胞(光镜, ×40)

a. Epidermal hair with inflexion(SEM); b. Epidermal hairs along vein(SEM); c. Two types epithelium cell and epidermal hair(LM, ×40); d. Secretory canal and epithelium in petiole(LM, ×40); e. Vascular bundle sheath and vascular bundle sheath extension(LM, ×40); f. Secretory cavity and secretory cells upon veinlet(LM, ×40)

叶和叶柄中有裂生型分泌道(树脂管^[22],图 1d,e,f),分泌道周围环绕一圈具有分泌功能的上皮细胞,叶片中分泌道位于主脉分支(木质部)的上方,并有薄壁细胞(传递细胞)与上表皮相连(图 1e),分泌物可以通过有限的短途运输至叶片上表面。叶柄中的分泌道位于维管束上下,其分泌物也很容易通过细胞间的横向运输进入输导组织,并运输至植物体的其他部位。有研究表明入侵植物紫茎泽兰叶片提取物可以影响其他植物种子的萌发^[23],在加拿大一枝黄花中也有类似发现,并有报道称其地上部分具有大量的皂苷和黄酮成份^[24, 25],但这些成分是否就是分泌道上皮细胞的分泌物以及上皮细胞分泌物的功能,目前尚无相关报道。

除表皮毛之外,叶片上下表皮还包括3种细胞:脉间区细胞,也即一般表皮细胞、叶脉外方表皮细胞和气孔器保卫细胞(图1c,表1),一般上表皮的细胞角质层厚约 $3.0\mu\text{m}$,下表皮角质层厚约 $2.4\mu\text{m}$ 。气孔排列为无规则型,数量较少,气孔数量在上下表皮存在差异,上表皮气孔指数为12.3%,下表皮为17.2%。

长的表皮毛、叶片表面起伏较大的纹饰和厚的表皮角质层具有保护功能,与较低的气孔率一起构成阳生植物的典型特征,能够起到防止水分散失的作用^[26],这也是陆生植物需要解决的首要问题。异质性生活环境会对入侵植物的生理和形态结构产生影响,入侵植物也会对这些影响发生反应,包括生理上的变化和结构上的改变,而形态是由生理机能决定的,生理的变化随后会引起形态结构的变化^[27]。植物通过可塑性和遗传分化来适应异质性生态环境,加拿大一枝黄花的结构可以在不同的环境因子影响下发生一定程度的改变,如不同水因子下气孔率的高低、不同光因子下角质层的厚薄等。这在其他入侵植物中已经得到了证明^[28]。

表1 加拿大一枝黄花叶片表皮细胞大小(平均值 $\pm$ 标准误)

Table 1 Size of leaf epidermis cells(Average $\pm$ S. E, μm)

细胞类型 Cell type	上表皮 Upper epidermis(μm)	下表皮 Lower epidermis(μm)
脉间区 Vein islet	$(48.7 \pm 0.56) \times (16.7 \pm 0.45)$	$(18.2 \pm 0.20) \times (11.6 \pm 0.07)$
叶脉外 Out of vein	$(38.3 \pm 0.78) \times (32.5 \pm 0.52)$	$(51.2 \pm 0.62) \times (23.8 \pm 0.28)$
保卫细胞 Guard cell	$(26.6 \pm 0.19) \times (9.90 \pm 0.06)$	$(27.0 \pm 0.15) \times (10.1 \pm 0.08)$

加拿大一枝黄花的叶为异面叶,栅栏组织细胞仅有1层,叶片厚约 $130\mu\text{m}$,栅栏组织约 $67\mu\text{m}$,海绵组织约 $51\mu\text{m}$ 。叶中脉具有粗大的分枝,束鞘由薄壁细胞围成,具有显著束鞘延伸(图1e)。

植物的进化方向之一是向着更好地制造食物的方向发展^[27]。加拿大一枝黄花叶片中仅有1层栅栏组织细胞,栅栏薄壁组织细胞发达,这种结构便于叶绿体充分接受光照,最大限度地利用光能。叶脉的束鞘能够扩大叶肉细胞和叶脉的接触面积,有利于叶肉组织与维管组织之间的物质交换。叶表皮细胞借助束鞘细胞与维管组织相连,束鞘延伸结构为薄壁细胞。束鞘、束鞘延伸和其上的表皮细胞可以构成辅助输导系统^[23],即一些物质通过束鞘延伸运输时,要比通过维管组织来得快。具有束鞘延伸的植物,其叶脉分布一般较稀^[29],但加拿大一枝黄花叶脉分布较密较粗,这可能与地下茎和地上花序养分的大量需要有关,即密而粗的叶脉分布能提高养分的运输效率和利用效率。

2.1.2 茎

加拿大一枝黄花茎初生结构分化不久即产生次生结构,次生结构中央有明显的髓,次生木质部发达,形成一管状结构。茎的离析材料包括管状分子(导管、管胞和纤维,图2a,l)和薄壁细胞(包括射线薄壁细胞,图2b)。对20个视野中的管状分子进行统计,共有导管78个,导管种类、导管穿孔板类型和纹孔排列均呈现多样化(表2),互列式纹孔导管占53.8%,导管与管胞或纤维比例约为1:9,部分导管具附物纹孔(图2c),有少量分隔纤维出现(图2d),具有大量叠生组织(图2e,f)。

植物个体生长的最终目的在于完成生活史,也即产生后代个体,并促进种族的繁衍。对于入侵植物来讲,还有适应异质性的生态环境、定居和扩布的问题,欲适应异质性的生态环境就必需有相应的结构基础,而扩布则主要靠果实来完成,入侵植物果实产生的数量是十分庞大的,加拿大一枝黄花花序产生于主干的中上部,这些花序侧枝的产生,必然要求茎的结实和坚挺,以加强对上部多量花序的承载能力,同时,大量花的产生也增加了对茎的养料输导的依赖。茎的管状结构对于茎行使功能是一种既省才又有效的结构^[29],次生结构的过早产生,对于茎行使支持功能、特别是开花之后多量的花序的支持是有益的,也能满足对植株上部大量叶片、特别是花序的水分和养料的运输要求。

输导组织是植物体核心,它的结构和组成决定着支持和运输功能的完成。加拿大一枝黄花的次生木质部分化程度较高,单穿孔导管占绝大多数(94.9%,图2g,i,j,k),互列式纹孔导管占53.8%,导管穿孔板表现为高度进化特征(表3),部分导管具附物纹孔,其中有少量分化程度很高的分隔纤维出现,也是在输导和支持方面非常高效的结构特征:较大比例纤维的出现与加强支持有直接的作用,而分隔纤维被认为是纤维中行使支

持功能最为进化的结构;粗而短的导管壁上互列式排列的纹孔、附物纹孔、单穿孔板和平穿孔是输导水分和营养物质效率最高的结构(图 2g,i,j,k)。中部穿孔导管(图 2k)说明了导管之间连接的多样性:既有端部连接,也有中部连接。

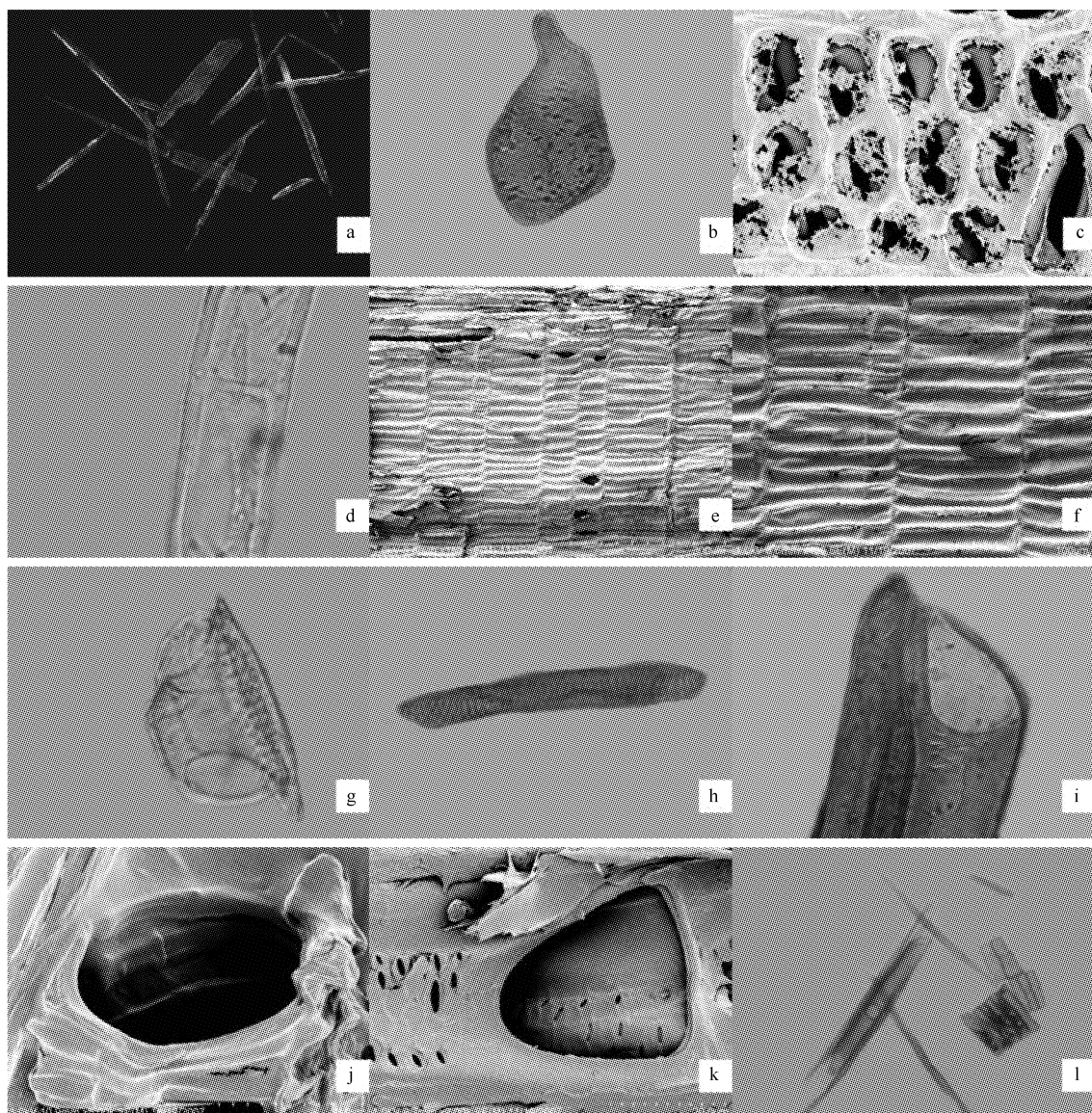


图2 茎木质部的结构和成分

Fig. 2 Structure and components of stem

a. 茎木质部离析物(暗场显微镜, $\times 100$); b. 茎木质部薄壁细胞(光镜, $\times 400$); c. 导管的附物纹孔、互列纹孔式(扫描电镜); d. 分隔纤维(光镜, $\times 400$); e. 迭生组织(扫描电镜); f. 迭生组织(扫描电镜); g. 最短的导管,具短尖(光镜, $\times 400$); h. 具梯状穿孔、倾斜穿孔板的导管(光镜, $\times 100$); i. 单穿孔导管、穿孔板斜(光镜, $\times 400$); j. 单穿孔导管、穿孔板斜(扫描电镜); k. 中部穿孔导管(扫描电镜); l. 中部穿孔导管(光镜, $\times 100$)

a. Xylem eductant of stem(DGM, $\times 100$); b. Xylem parenchyma cell of stem(LM, $\times 400$); c. Vestured pits and Alternate pitting of vessel(SEM); d. Septate fiber(LM, $\times 400$); e. Sstoried tissue(SEM); f. Sstoried tissue(SEM); g. The shortest vessel with mucronate(LM, $\times 400$); h. Scalariform perforation vessel with lean perforation plate(LM, $\times 100$); i. Simple perforation vessel with lean perforation plate(LM, $\times 400$); j. Simple perforation vessel with lean perforation plate(SEM); k. Vessel with middle perforation(SEM); l. Vessel with middle perforation(LM, $\times 100$)

2.1.3 根

同茎一样,根的结构也很早就出现发达的次生结构,0.3~0.5mm的主根顶端和侧根的横切面中央已经几乎完全被次生木质部占据,导管口径最大可达60 μm 。

2007年11月,采用随机取样的方法,在蚌埠市郊对6株加拿大一枝黄花地下部分和繁殖结构(包括有性

和无性繁殖结构)进行观察和测量(表4)。调查中发现植株侧根分枝少,缺乏细根,根毛少,主根基部产生数量不等的根状茎和不定根,根状茎节部有多数不定根。

表 2 加拿大一枝黄花茎导管特征
Table 2 Vessel characters of stem

导管序号 Code	导管大小 Size(μm)	穿孔板类型 Perforation plate type	纹孔排列式 Pitting	导管类型 Type	数量 Quantity
1	580 × 18	单 Simple,斜 Lean,平 Flat	对列 Opposite	网纹 Reticulate	4
2	410 × 48	单 Simple,平 Flat,平 Flat	对列 Opposite	螺旋 Helical	5
3 *	350 × 40	单 Simple,斜 Lean,斜 Lean 中间 Middle	对列 Opposite	螺旋 Helical	1
4	340 × 15	单 Simple,斜 Lean,斜 Lean	互列 Alternate	孔纹 Pitted	3
5	300 × 14	单 Simple,斜 Lean,斜 Lean	对列 Opposite	网纹 Reticulate	4
6	230 × 47	单 Simple,平 Flat,平 Flat	互列 Alternate	孔纹 Pitted	10
7	185 × 29	单 Simple,斜 Lean,斜 Lean	对列 Opposite	螺旋 Helical	8
8	185 × 25	单 Simple,斜 Lean,斜 Lean	对列 Opposite	网纹 Reticulate	5
9	185 × 23	复 Simple,斜 Lean,斜 Lean	对列 Opposite	网纹 Reticulate	4
10	110 × 28	单 Simple,斜 Lean,斜 Lean	对列 Opposite	螺-梯纹 Helical-Scalariform	5
11	100 × 28	单 Simple,平 Flat,平 Flat	互列 Alternate	孔纹 Pitted	12
12	84 × 43	单 Simple,平 Flat,平 Flat	互列 Alternate	孔纹 Pitted	11
13	58 × 40	单 Simple,斜 Lean,斜 Lean	互列 Alternate	孔纹 Pitted	6

* 三穿孔导管

表 3 加拿大一枝黄花茎导管穿孔板情况
Table 3 Perforation plate of vessel in stem

项目 Item	平穿孔 Flat perforation	斜穿孔 Lean perforation	总计 Total
单穿孔板数量 Simple perforation plate	80	69	149
单穿孔板百分比 Percentage(%)	51	43.9	94.9
复穿孔板数量 Multiple perforation plate	0	8	8
复穿孔板百分比 Percentage(%)	0	5.1	5.1
总计 Total(%)	51	49	

表 4 加拿大一枝黄花地下部分情况
Table 4 The part underground

调查指标 Index	植株编号 Code						平均 Average
	1	2	3	4	5	6	
株高 high(cm)	71	119	151	148	166	85	123.3 ± 6.4
主根长 Axial root length(cm)	10.6	10.5	12.7	12.2	14.1	9.8	11.7 ± 0.27
侧根数量 Lateral root quantity	8	6	9	12	11	6	8.7 ± 0.42
根状茎数量 Rhizome quantity	6	11	10	14	13	8	10.3 ± 0.50
根状茎总长度 Total length of rhizome(cm)	104	166	184	328	277	142	200.2 ± 14.2

高的吸收效率(指根系获得养分的能力)是养分高效利用和转化的前提,成功的入侵需要入侵植物适应多样化的生境、对环境资源的高效竞争。加拿大一枝黄花是集入侵植物和杂草于一身的植物,成功的入侵和定居必然会与本地物种形成资源和空间的竞争。植物之间的地下竞争远大于地上竞争^[30]。地下竞争包括两个方面:对水分的竞争和对营养物质的竞争,竞争能力强的植物一般具有发达的根系。有研究表明,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,在地下部分形态上具有广泛的逸生结构^[31]。这些逸生结构包括根状茎、根状茎产生的不定根、主根和侧根产生的不定根等。加拿大一枝黄

花主根的过早停止发育对于其吸收和地下竞争是有利的:一方面,主根的停止发育可以促进不定根和根状茎的发育,而根状茎的横向扩展范围要比主根和侧根扩展范围大得多,也就能在更广的范围内吸收水分和养分;另一方面,由于根状茎是营养繁殖体,根状茎的扩展也就意味着克隆植物体的扩展,这对于其入侵和定居是有利的,是对体内物质资源的合理分配和利用。

2.2 繁殖器官

2.2.1 有性繁殖器官

植物的生活史是以种子开始(有性生殖),并以产生新一代个体作为标志。入侵植物一般具有繁殖力和散布力较强的特点,并通过迁移、定居等过程,进入入侵地。当然,任何一种外来植物入侵到新的环境并适应侵入地的异质性生境,都要面临新环境的压力。入侵植物一般能很快适应这种环境、克服这些压力,对异质性环境的适应具有其内在的结构基础和进化基础,正是这些基础,加强了入侵植物同类个体的群聚和同入侵地本地植物竞争的能力。

(1) 花和花序

加拿大一枝黄花的花序在总体上为一圆锥花序。根据实地观察,其构成方式为 10~18 朵管状花形成头状花序,3~5 朵头状花序再聚合为一蝎尾状聚伞花序,聚伞花序生于侧枝叶腋并下垂,单轴分枝的多数侧枝形成一大的总状花序(圆锥花序)。头状花序很小($\varphi < 3\text{mm}$),这种单轴小花形成的花序属于最为进化、传粉最为有效的一种花序分枝方式^[27]。但这并不意味着加拿大一枝黄花在迁入或定居初始就能使这种(结构上的)进化优势转变为竞争上的优势。加拿大一枝黄花在世界和我国各地存在花期不一致的现象^[31],这也是杂草的特征之一。以淮河一线为例,加拿大一枝黄花的花期为 10 月下旬,11 月到 12 月中旬果实成熟。由于加拿大一枝黄花在总体上是无限花序,侧枝基部与顶部,以及主干基部分枝与顶部分枝的头状花序成熟期不一致,受秋末和初冬气候的影响,可能意味着一部分管状花尚未发育成熟即已死亡,起不到生殖的作用。在对 6 株加拿大一枝黄花的随机统计中,理论上每株平均可产生瘦果 32 000 个,与文献报道的实际 20 000 粒^[32]有较大差距。侵入地气候的异质性可能是造成这种差距的原因之一。

加拿大一枝黄花是典型的自花不孕植物,其花序结构是高度适应昆虫集中传粉的,这就要求加拿大一枝黄花要有传粉的媒介即昆虫。加拿大一枝黄花原产地为北美纬度 26~45°之间的地区^[33,34],管状小花既有花蜜也有花粉,在原产地为重要的蜜源植物^[35],与昆虫(蜜蜂)建立了固定的传粉关系,满足授粉的需要。以蚌埠淮河一线的加拿大一枝黄花为例,其花盛期并不是一个虫媒传粉的理想季节,特别是对于位于枝端的、后期开放的头状花序来讲,更是如此。正如尚未显示加拿大一枝黄花在我国发现有天敌^[15]一样,至少在入侵初始,加拿大一枝黄花没有在特定季节与本地昆虫建立固定的访问关系,而从被子植物的演化上来看,固定性的花粉访问对于种族的繁衍具有重要意义^[27],这意味着部分雌蕊不能受精或相当数量花粉的浪费,这可能是上述瘦果数量差异的又一个原因。

有学者认为:一个物种的入侵成功取决于入侵生境的可入侵性,这是入侵种的生态学基础,而新的种间关系的形成,尤其是入侵种与其他种类的互惠共生关系的建成是关键^[4]。所谓入侵生境的可入侵性,当然包括入侵生境的气候因子,而对于加拿大一枝黄花而言,也可以把传粉媒介(昆虫)和入侵种关系的建成包含进新的种间关系中来,这种新的种间关系的建立,对于有性生殖以及入侵扩布具有极大意义。适合异质性生境和与本地种关系的建立是入侵成功必须解决的基本问题。

当然,也应该认识到这种关系所带来的生态后果,有资料表明:在欧洲,当这些外来入侵者被一些专化的昆虫(Specialized insects)频繁访问时,会对本地的有花植物造成很大的竞争,其入侵危害也更大^[36]。而加拿大一枝黄花的花序结构对防止入侵扩散和杂草治理会带来极其不利影响:由于头状花序、甚至头状花序内部的小花成熟时间不一致,致使果实的成熟时间也有较大的时间差异,当果实散布并经历一定时期的休眠期后,萌发时间也会有差异,变得参差不齐,会影响某些除草剂的效能,使规模性集中治理效果大打折扣。

(2) 果实

加拿大一枝黄花果实千粒重仅 0.045 ~0.050g,自然条件下种子萌发率约为 30%^[37],但萌发率也随环境条件波动^[38],因此,一株成株理论上可产生大约 5000 株以上的萌发幼苗,加上其瘦果具有冠毛,适宜于远距离传播,其扩散范围和数量是十分惊人的。强大的繁殖力和散布力也是所有入侵植物和杂草的共性,而繁殖力与植物的入侵能力成正相关^[31]。从这个意义上讲,遏制加拿大一枝黄花的有性繁殖和果实的产生,是防止其入侵的根本而有效的途径。

(3) 花粉

花粉为三沟型,沟宽约为 3.3 μm ,深约为 3.5 μm ,沟与赤道面平行,壁厚约为 3.5 μm (均以 20 粒花粉平均值),四分体同时型,花粉粒大小 17.6 μm ×21.4 μm (极轴 ×赤道轴,P ×E,表 5),具有棘突 14 ~24 个,棘突约为 2.5 μm ×2.5 μm (图 3a)。花药花粉粒外有胼胝体包被,即使成熟后,花粉粒还是存在于一个公共的胼胝体结构中。使用冰醋酸浸泡 48h、捣碎并在醋酸酐-硫酸(9:1)混合液中处理 15min 后,部分花粉粒仍不分离(图 3b)。胼胝体的存在对花粉的发育具有积极意义,当花粉母细胞进行减数分裂时,其周围一定胼胝质壁将其保卫,否则将导致减数分裂不正常并且形成异型花粉^[39]。另外,这种成团的花粉可能更有利于昆虫取食和传播,弥补了晚秋或初冬传粉昆虫比较少,以及入侵初始,未与本地特定昆虫建立固定的访问关系的缺陷,能够提高传粉效率,从而提高了花的受精和果实的传播几率。

对同为晚秋初冬开花的菊科杂草加拿大一枝黄花、黄鹌菜(*Youngia japonica*),一年蓬(*Erigeron annuus*),紫菀(*Aster tataricus*)的花粉进行了光镜和电镜观察(图 3c,d,e,f),并与一枝黄花(*S. decur*)^[40]和狗娃花属(*Heteropappus*) 7 个种:阿尔泰狗娃花千叶变种(*H. altaicus* var. *millefolius*)、青藏狗娃花(*H. bowerii*)、圆齿狗娃花(*H. crenatifolius*)、拉萨狗娃花(*H. gouldii*)、砂狗娃花(*H. meyendorffii*)、半卧狗娃花(*H. semiprostratus*)、鞑靼狗娃花(*H. tataricus*)的花粉^[41]进行了比较,结果如表 5。

表 5 12 种菊科植物花粉的比较
Table 5 Pollens contrast of 12 species in Compositae

种 Species	花粉大小(μm)			类型 Type	种 Species	大小(μm)			类型 Type
	极轴 Polar axis	赤道轴 Equatorial axis	P/E			极轴 Polar axis	赤道轴 Equatorial axis	P/E	
<i>A. tataricus</i>	26.1	28.7	0.91	近球型	<i>H. bowerii</i>	25.0	25.0	1.00	近球型
<i>E. annuus</i>	20.1	21.8	0.92	近球型	<i>H. crenatifolius</i>	23.7	25.0	0.95	近球型
<i>S. canadensis</i>	17.6	21.4	0.82	扁球形	<i>H. gouldii</i>	25.4	23.7	1.07	近球型
<i>S. vorge-aurea</i>	20	22.5	0.89	近球型	<i>H. meyendorffii</i>	28.7	27.5	1.15	长球型
<i>Y. japonica</i>	20.5	21.7	0.94	近球型	<i>H. semiprostratus</i>	25.0	27.5	0.91	近球型
<i>H. altaicus</i> var. <i>millefolius</i>	22.5	25.0	0.90	近球型	<i>H. tataricus</i>	22.5	23.7	0.94	近球型

从最长轴来看,在所涉及的花粉粒中,加拿大一枝黄花的花粉粒无论赤道轴(E)或极轴(P)都小于其他花粉粒,最长轴也最短,其花粉粒体积最小,这种花粉粒属于小的花粉粒,是较为进化的^[42]。Covas 和 Schnack 认为花粉粒相对体积的缩小过程是一个进化趋势,由于较高等的植物中代谢率较高,因此在花粉内只需储藏少量的养料即足以供给花粉管生长所需能量。另外,花粉的演化趋势是球形至长球形^[43],在以上 12 种花粉中,只有加拿大一枝黄花的花粉粒为扁球形,如单从这一性状上看,其花粉粒是最为原始的,这可以用进化的不同步性来解释。

2.2.2 营养繁殖器官

散布是植物生态学和植物地理学的重要研究内容。植物的任何一个部分离开母体后,在适宜条件下能形成新的植物体时就成为散布体^[44]。除利用果实进行散布之外,加拿大一枝黄花尚有另外一种散布体,即无性繁殖体——根状茎。两种繁殖方式对加拿大一枝黄花的入侵起到了不同的作用:有性繁殖负责其长距离扩散和种群的初期建群,无性繁殖则更多地负责局域种群的生存壮大^[15]。

加拿大一枝黄花根状茎以植株为中心向四周辐射状伸展生长,根状茎长一般为 5 ~12 cm,最长约为

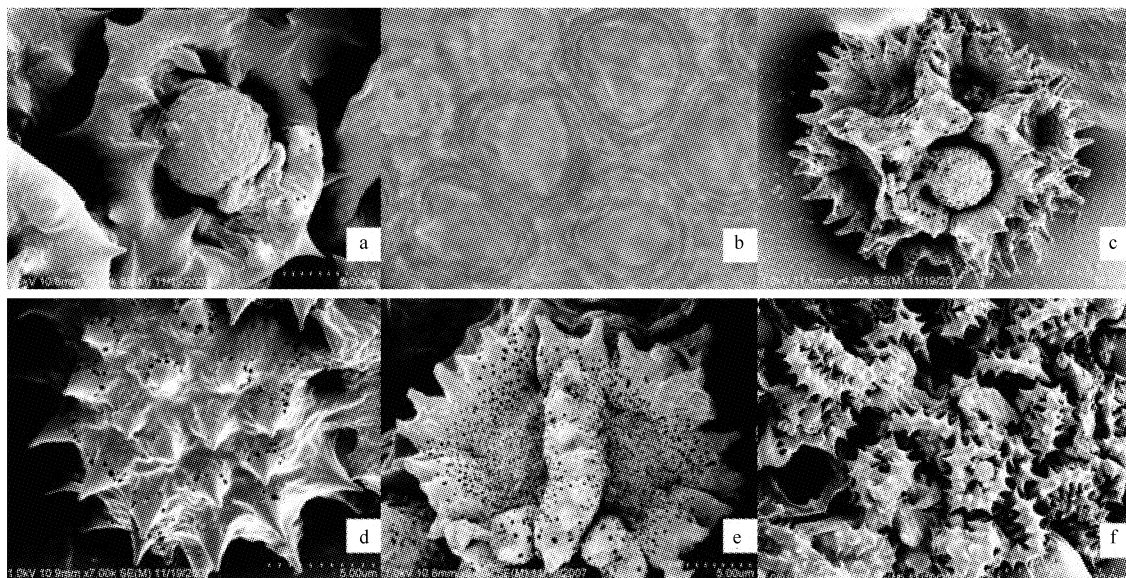


图3 4种菊科植物花粉粒的形态特征

Fig.3 Pollen grain morphological characters of 4 species in Compositae

- a. 加拿大一枝黄花的花粉(扫描电镜); b. 被胼胝体包围的花粉粒(光镜, $\times 1000$); c. 黄鹌菜的花粉(扫描电镜); d. 一年蓬的花粉(扫描电镜); e. 紫菀的花粉(扫描电镜); f. 加拿大一枝黄花的花粉(扫描电镜)
- a. Pollen of Canada goldenrod(SEM); b. Pollen grain enveloped by callose(LM, $\times 1000$); c. Pollen of *Y. japonica* (SEM); d. Pollen of *E. annuus* (SEM); e. Pollen of *A. tataricus* (SEM); f. Pollen of Canada goldenrod(SEM)

1 m^[35]。据观察统计,每株一般有地下茎 7 ~ 15 条,地下茎节间长度平均约为 1 cm,每个节都有一个定芽,每一根状茎顶端具有顶芽。一般情况下,节部的定芽为潜伏芽,顶芽在活动季节始终处于生长状态,因此每株加拿大一枝黄花的地下部分具有上百个芽,理论上每个包括节的部分都是一个潜在的无性繁殖体(散布体),这样的无性繁殖体最多可以达到上百个。有资料统计其无性系分株密度可达 64 ~ 208 株/m²^[45],或 48 ~ 400 株/m^[46],每一地下茎的节上具有数量不等的不定根,可以行使吸收功能。对根状茎的化学检测证明其中含有一定的菊糖成分,表明地下部分已经具备了扩展或成为独立散布体的物质和结构基础。正常情况下,顶芽第 2 年萌发,形成独立的地上部分,以此种方式进行扩展,一株加拿大一枝黄花一般 2 ~ 3a 就可以形成单一植物物种形成的小群落。如遇到机械损伤或除草等活动,根状茎被切断,则可使休眠的侧芽提前进入活动状态,成为真正的无性散布体,并形成地上部分,很快扩散繁殖、成片生长,这也是所有包括加拿大一枝黄花在内具有无性繁殖方式的杂草难以去除的根本原因。

3 结语

外来入侵种有别于普通外来种的最大的特征是对本地生态系统的结构和功能产生不良影响,包括生态影响、社会和文化的影响和经济影响等^[47]。因此,对入侵种的防范和治理就显得尤为重要。加拿大一枝黄花叶片在防护、同化和输导方面具有一些典型特征,茎具有完成支持、输导和资源分配的高效结构,地下部分适宜物质的储藏和无性繁殖体的产生,花、花序和小孢子有程度较高的进化特征,同时也是其入侵和扩布的结构基础。由于入侵植物具有对异质性环境的快速适应能力和快速进化的特点^[48],可以预见在不同生境、不同地域的同种个体在结构上会有一定的差异,这在前文已有述及。加拿大一枝黄花难以根除的根本原因在于其无性繁殖体,而遏制其扩散的有效手段是加强对其有性生殖的控制。加拿大一枝黄花对环境的适应机制、传粉机制和与传粉昆虫固定关系的建立,以及植物体中化学物质的种类、产生部位和作用,也是与其侵入、定居和扩散密切相关的方面,有待以后的进一步研究。

References:

- [1] Lin R, Chen Y L, Shi Z. Flora Reipublicae Popularis Sinicae(74). Beijing: Science Press, 1985. 74 - 76.

- [2] Li Z Y, Xie Y. Invasive alien species in China. Beijing: China Forestry Publishing House, 2002. 43 — 45.
- [3] Chen M L, Zhang X P, Su D S. A preliminary study on the invasive weeds in Anhui. Journal of Biology, 2003, 6: 24 — 27.
- [4] Huang J H, Han X G, Yang Q E, et al. Fundamentals of invasive species biology and ecology. Biodiversity Science, 2003, 11(3): 240 — 247.
- [5] Heywood V H. Plant Taxonomy. Ke Z F trans. Beijing: Science Press, 1979. 42 — 43.
- [6] Huang K H, Yu Y, Huang Z, et al. Risk analysis and management tactics of *Solidago canadensis*. Inspection and Quarantine Science, 2007, 17(1-2): 95 — 96.
- [7] Shen L H, Guo Q X, Li W X, et al. Impacts of invasive alien weed *Solidago canadensis* L. on microbial population in the root soil. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2007, 23(4): 323 — 327.
- [8] Huang Z Y, Hu Y H, Shi Q X, et al. Risk analysis of alien invasive pest, *Solidago canadensis* L. in Fujian Province. Journal of Fujian Forestry Science and Technology, 2005, 32(4): 146 — 150.
- [9] Ma L Y, Yang H J, Du X J, et al. Experiments of different medicament on controlling *Solidago canadensis* L. Weed Science, 2007, 2: 56 — 57.
- [10] Gu X Y, Huang F G, Ge Y L, et al. Biological characteristics and prevention countermeasure of *Solidago canadensis* L. Anhui Agricultural Science Bulletin, 2006, 12(9): 166.
- [11] Gu B G, Shen F H. First report of distributing dynamic investigation and weedicide prevention effect of *Solidago canadensis*. Shanghai Agricultural Science and Technology, 2006, 6: 136 — 137.
- [12] Jiao J S, Wang J, Zhang Y M, et al. Effects of several kinds of herbicides on control *Solidago canadensis* L. Weed Science, 2005, 3: 56.
- [13] Shen G H, Qian Z G, Chai X L, et al. Study on seed biological characteristics of *Solidago canadensis*. Acta Agriculturae Shanghai, 2004, 20(4): 105 — 107.
- [14] 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.
- [15] Dong M, Lu J Z, Zhang W J, et al. Canada goldenrod (*Solidago canadensis*): An invasive alien weed rapidly spreading in China. Acta Phytotaxonomica Sinica, 2006, 44(1): 72 — 85.
- [16] Wang L C, Chu J J. Species association between *Solidago canadensis* and other plants. Journal of Shanghai Jiaotong University (Agricultural Science), 2007, 25(2): 115 — 119.
- [17] Guo S L. *Solidago canadensis* niche and influences of its invasion on plant communities. Journal of Biomathematics, 2005, 20(1): 91 — 96.
- [18] Li Z L. Plant tissue section. Beijing: Beijing University Press, 1996. 45 — 59.
- [19] Wang J L. Study on pollen. Baoding: Hebei University Press, 1997. 6 — 10.
- [20] Erdtmann G. Handbook Palynology. Pollen group of palaeobotany laboratory, institute of botany, the Chinese Academy of Science trans., Beijing: Science Press, 1978. 238 — 242.
- [21] Hong Y P, Chen Z D. Improvement on NaOCl method used for the liable-to-roll-up leaf epidermis. Chinese Bulletin of Botany, 2002, 19(6): 746 — 748.
- [22] Esau K. Anatomy of plant. Li Z L trans. Beijing: Science Press, 1966. 326 — 328.
- [23] Han L H, Feng Y L. The effects of growth and development stage on allelopathy of *Eupatorium adenophorum*. Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(3): 1186 — 1191.
- [24] Fang F, Guo S L, Huang L B. Allelopathic effects of the invasive plant *Solidago canadensis*. Ecological Science, 2004, 23(4): 331 — 343.
- [25] Zuo J, Liu X Y. Identification of *Solidago canadensis* L. Research and Practice of Chinese Medicines, 2006, 20(3): 33 — 34.
- [26] Li Z L, Zhang X Y. Anatomy of plant. Beijing: Higher Education Press, 1983. 106.
- [27] Xu R. Biological history(2) — Evolution of plant. Beijing: Science Press, 1980. 90 — 220.
- [28] Lou Y L, Shen J L. Anatomical study on vegetative organs and ecological adaptation of *Alternanthera philoxeroides*. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2005, 21(4): 277 — 282.
- [29] Liu M. Anatomy of seed plant guide, edition 3rd. Beijing: Science Press, 2006. 179 — 246.
- [30] Qiang S. Weed science. Beijing: China Agricultural Press, 2001. 21.
- [31] Huang H, Guo S L. Study on reproductive biology of the invasive plant *Solidago canadensis*. Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(11): 2795 — 2803.
- [32] Huang H W, Dong L B, Li J, et al. Research progress on *Solidago canadensis* L. (An alien invasive weed). Weed Science, 2007, 2: 6 — 9.
- [33] Weber E. The dynamic of plant invasion: a case of three exotic goldenrod species (*Solidago* L.) in Europe. Journal of Biogeography, 1998, 25: 147 — 154.
- [34] Gleason H A. The new Britton and Brown illustrated flora of the northeastern United States and adjacent Canada. New York: New York Botanical

Garden, 1963. 4.

- [35] Yin L P, Tan Y B, Shen G H, *et al.* Advances in research of *Solidago canadensis* L. Weed Science, 2004, 4: 8 — 10.
- [36] Doyle U, Lehmann A. Economic impact of the spread of alien species in Germany. Berlin: Federal Environmental Agency, 2003. 109.
- [37] Barret S C H. Crop mimicry in weeds. Economic Botany, 1983, 37: 255 — 282.
- [38] Ruan H G, Wang J, Lu H M, *et al.* Preliminary study on the biological characteristics of *Solidago Canadensis*. China Plant Protection, 2004, 24(6): 5 — 7.
- [39] Xi Y Z. Studies on pollen morphology of Taxodiaceae. Bulletin of Botany Research, 1986, 6(3): 127 — 144.
- [40] Zhang J T, Wang J L. Pollens morphology of main nectar plants in China. Acta Botanica Sinica, 1965, 13(4): 339 — 374.
- [41] Shao J W, Zhang X P. Pollen morphology and structure of seven species of heteropappus. Acta Botanica Yunnanica, 2002, 24(6): 759 — 764.
- [42] Walker J W. Comparative pollen morphology of the *Ranalean* complex. In: Beck C. B. ed. Origin and early Evolution of Angiosperms. New York: Columbia University Press, 1976. 241 — 299.
- [43] Walker J W. Aperture evolution in the pollen of primitive angiosperms. American Journal of Botany, 1974, 61: 1112 — 1137.
- [44] Ma S B, Li D Z. Dispersal and evolution in higher plants (I) — Diaspores, their quantity and life span as well as dispersal mechanisms. Acta Botanica Yunnanica, 2002, 24(5): 569 — 582.
- [45] Bradbury I K. Dynamics, structures and performance of shoot population of the rhizomatous herb *Solidago sanadensis* L. in the abandoned pasture. Oecologia, 1981, 48: 271 — 276.
- [46] Suzuki Jun-ichiron. Interaction between shoots in clonal plants and the effects of stored research on the structure of shoot populations. In: Li C S ed. Advances in plant science(vol. 5). Beijing: Higher Education Press, 2003. 223 — 233.
- [47] Ding J Q, Xie Y. Exotic species invading mechanism and countermeasure of China. In: Wang S ed. Protecting biodiversity of China(2). Beijing: Entironment Press of China, 1996. 107 — 128.
- [48] Blossey B, Notzold R. Evolution of increased competitive ability in invasive non indigenous plants: a hypothesis. Journal of Ecology, 1995, 83: 887 — 889.

参考文献:

- [1] 林榕, 陈艺林, 石铸. 中国植物志(74). 北京: 科学出版社, 1985. 72 ~ 76.
- [2] 李振宇, 解焱. 中国外来入侵种. 北京: 中国林业出版社, 2002. 170.
- [3] 陈明林, 张小平, 苏登山. 安徽省外来杂草的初步研究. 生物学杂志, 2003, 6: 24 ~ 27.
- [4] 黄建辉, 韩兴国, 杨亲二, 等. 外来种入侵的生物学与生态学基础的若干问题. 生物多样性, 2003, 11(3): 240 ~ 247.
- [5] 海吾德 V H. 植物分类学. 柯植芬译. 北京: 科学出版社, 1979. 42 ~ 43.
- [6] 黄可辉, 虞馨, 黄振, 等. 加拿大一枝黄花的传入风险与管理对策研究. 检验检疫科学, 2007, 17(1 ~ 2): 95 ~ 96.
- [7] 沈荔花, 郭琼霞, 林文雄, 等. 加拿大一枝黄花对土壤微生物区系的影响研究. 中国农学通报, 2007, 23(4): 323 ~ 327.
- [8] 黄振裕, 胡艳红, 石全秀, 等. 外来入侵有害生物加拿大一枝黄花在福建省的风险性分析. 福建林业科技, 2005, 32(4): 146 ~ 150.
- [9] 马丽云, 杨红江, 杜晓君, 等. 不同药剂防除加拿大一枝黄花试验总结. 杂草科学, 2007, 2: 56 ~ 57.
- [10] 顾贤永, 黄付根, 葛玉林, 等. 加拿大一枝黄花生物学特性及防除对策. 安徽农学通报, 2006, 12(9): 166.
- [11] 顾保根, 沈芬华. 加拿大一枝黄花的分布动态调查与药剂防除效果初报. 上海农业科技, 2006, 6: 136 ~ 137.
- [12] 焦骏森, 王俊, 张有明, 等. 不同除草剂防除加拿大一枝黄花效果比较. 杂草科学, 2005, 3: 56.
- [13] 沈国辉, 钱振官, 柴晓玲, 等. 加拿大一枝黄花种子生物学特性研究. 上海农业学报, 2004, 20(4): 105 ~ 107.
- [14] 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.
- [15] 董梅, 陆建忠, 张文驹, 等. 加拿大一枝黄花——一种正在迅速扩张的外来入侵植物. 植物分类学报, 2006, 44(1): 72 ~ 85.
- [16] 王立成, 褚建君. 加拿大一枝黄花与群落内其他植物的种间联结关系. 上海交通大学学报(农业科学版), 2007, 25(2): 115 ~ 119.
- [17] 郭水良. 加拿大一枝黄花的生态位及其入侵对植物群落的影响. 生物数学学报, 2005, 20(1): 91 ~ 96.
- [18] 李正理. 植物组织制片学. 北京: 北京大学出版社, 1996. 45 ~ 59.
- [19] 王俊丽. 花粉学研究. 保定: 河北大学出版社, 1997. 6 ~ 10.
- [20] 埃尔特曼 G. 孢粉学手册. 中国科学院植物研究所古植物研究室孢粉组译. 北京: 科学出版社, 1978. 238 ~ 242.
- [21] 洪亚平, 陈之端. 易卷曲叶表皮制片技术(NaOCl 法) 的改进. 植物学通报, 2002, 19(6): 746 ~ 748.
- [22] 伊稍 K. 植物解剖学. 李正理译. 北京: 科学出版社, 1966. 326 ~ 328.
- [23] 韩利红, 冯玉龙. 发育初期对紫茎泽兰化感作用的影响. 生态学报, 2007, 27(3): 1186 ~ 1191.

- [24] 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):331~343.
- [25] 左坚,刘学医. 加拿大一枝黄花的生药学鉴定. 现代中药研究与实践,2006,20(3):33~34.
- [26] 李正理,张新英. 植物解剖学. 北京:高等教育出版社,1983. 106.
- [27] 徐仁. 生物史(2)——植物的发展. 北京:科学出版社,1980. 90~220.
- [28] 娄远来,沈晋良. 水花生的根茎叶形态解剖特征及生态适应性. 江苏农业学报,2005,21(4):277~282.
- [29] 刘穆. 种子植物形态解剖学导论(第三版). 北京:科学出版社,2006. 179~246.
- [30] 强胜. 杂草学. 北京:中国农业出版社,2001. 21.
- [31] 黄华,郭水良. 外来入侵植物加拿大一枝黄花繁殖生物学研究. 生态学报,2005,25(11):2795~2803.
- [32] 黄洪武,董立尧,李俊,等. 外来入侵植物加拿大一枝黄花的研究进展. 杂草科学,2007,2:6~9.
- [35] 印丽萍,谭永彬,沈国辉,等. 加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis* L.)的研究进展. 杂草科学,2004,4:8~10.
- [38] 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. 中国植保导刊,2004,24(6):5~7.
- [39] 席以珍. 杉科植物花粉形态的研究. 植物研究,1986,6(3):127~144.
- [40] 张金谈,王嘉林. 中国蜜源植物划分形态. 植物学报,1965,13(4):339~374.
- [41] 邵剑文,张小平. 国产狗娃花属植物的花粉形态研究. 云南植物研究,2002,24(6):759~764.
- [44] 马绍宾,李德铎. 高等植物的散布与进化 I. 散布体类型、数量、寿命及散布机制. 云南植物研究,2002,24(5):569~582.
- [46] 铃木准一郎. 克隆植物无性系分株间相互作用及储藏物质对种群结构的影响. 见:李承森主编. 植物研究进展(五). 北京:高等教育出版社,2003. 223~233.
- [47] 丁建清,解焱. 中国外来种入侵机制及对策. 见:汪松,等主编. 保护中国的生物多样性(二). 北京:中国环境科学出版社,1996. 107~128.