

意大利苍耳二形性种子萌发、植株生长 差异及生态适应性

吴 冬, 黄姝博, 李宏庆*

(华东师范大学生命科学学院, 上海 200062)

摘要:意大利苍耳(*Xanthium italicum*)是一种具有二形性种子的一年生菊科植物,每个头状花序仅产生 1 粒上位种子和 1 粒下位种子。意大利苍耳种子产量高,对环境的适应能力强,能给农作物和生态环境造成严重危害。对意大利苍耳的种子萌发和植株生长特性进行了观测研究,探讨了其生态适应性。结果表明:(1)下位种子从播种到 50% 萌发需要 13~15d,比上位种子早 5~7d;(2)下位植株主茎第 1~7 片叶的发育中期单位时间内的叶面积增量、同期株高显著大于上位植株;然而上位植株主茎第 9~13 片叶的发育早、中期单位时间内的叶面积增量反而大于下位植株;上、下位植株主茎上第 8、14 片叶和第 15 片叶的各阶段单位时间内的叶面积增量没有差异;(3)下位植株的一级分枝数和二级分枝数显著多于上位植株。推断下位种子较上位种子具有更强的生存竞争能力,下位种子对意大利苍耳种群的延续、增长和扩散贡献更大;同时上位种子为种群的稳定延续提供了保障,这种二形性种子的形成是意大利苍耳的一种有效的生态对策。

关键词:意大利苍耳;二形性种子;萌发特性;生长特性;生态对策

文章编号:1000-0933(2009)10-5258-07 中图分类号:Q145, Q948 文献标识码:A

Dimorphic seed germination, plant growth difference, and ecological adaptability of *Xanthium italicum*

WU Dong, HUANG Shu-Bo, LI Hong-Qing*

School of Life Science, East China Normal University, Shanghai 200062, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(10): 5258~5264.

Abstract: *Xanthium italicum* (Asteraceae) is an annual species bearing dimorphic seeds. Each of its capitulum produces only one upper seed and one lower seed. It is productive, adaptable, and harmful to crops and environment. For a better understanding of *X. italicum*'s ecological adaptation, we studied its seed germination, its plant growth characteristics, and its ecological adaptability. The results showed that: (1) Lower seeds needed 13 to 15 days to reach a 50% germination, which was 5 to 7 days earlier than that of upper seeds. (2) In creasing amounts of leaf area at the interim developmental stage of the 1st to 7th leaves on the main stems of the plants of the lower seeds were significantly greater than that of the plants of the upper seeds. The plants of the lower seeds were notably higher than the plants of the upper seeds during the same period. On the contrary, increasing amounts of leaf area at the early or interim developmental stages of the 9th to 13th leaves on the main stems of the plants of the upper seeds were significantly greater than that of the plants of the lower seeds. No differences appeared during the developmental process of the 8th, 14th, and 15th leaves on the main stems between the two kinds of plants. (3) The number of primary branches and secondary branches produced by the plants of the lower seeds were significantly larger than those of the plants of the upper seeds, respectively. From this we concluded that the lower seeds have stronger abilities in survival and competition and contribute much more to the persistence, growth, and extension

基金项目:国家自然科技资源平台项目资助(2005DKA21403)

收稿日期:2008-11-02; 修订日期:2009-01-21

致谢:葛斌杰、刘国丽、闫坤和刘思涵等协助部分实验工作,在此一并致谢。

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hqli@bio.ecnu.edu.cn

of the population than the upper seeds, that the upper seeds play an important role in keeping a stable population, and that to bear dimorphic seeds is an effective adaptation strategy for *X. italicum*.

Key Words: *Xanthium italicum*; dimorphic seeds; germination characteristic; growth characteristic; ecological strategy

种子异形性(二形性或多形性)是同一植物的不同部位产生两种或多种类型种子的现象^[1~6]。不同类型的种子常在散布、休眠、萌发和幼苗生长等生态行为方面存在差异,这些差异可能是遗传和环境因素共同作用的结果^[4~5, 7~11]。种子异形性集中出现在菊科、藜科和十字花科植物中^[7, 10~15],常生活于荒漠、盐碱地、海滨或人类活动频繁地区。研究表明种子异形性符合两面下注(bet-hedging)策略:通过产生不同休眠程度和空间散布程度的种子,在时间和空间上分散风险,从而适应环境时空的异质性^[2, 3, 5, 6, 10, 15, 16]。种子异形性研究对理解植物的生态适应机制有重要价值^[3]。

菊科植物的种子二形性通常表现为一个头状花序产生数量较多的缘花种子和盘花种子^[4, 5, 9, 17, 18],二者在散布、休眠、萌发和幼苗生长等生态行为方面存在明显差异,已在很多菊科植物中得到证实(如 *Heterotheca grandiflora*^[19]、*Heterotheca latifolia*^[7]、*Heterosperma pinnatum*^[20]、*Crepis sancta*^[4, 5, 18, 21]、*Leontodon longirostris*^[22]、*Bidens frondosa*^[23]、*Calendula arvensis*^[9]、*Leontodon saxatilis*^[11]和 *Ambrosia artemisiifolia*^[6]等)。苍耳属(*Xanthium* L.)植物也产生两种类型的种子,但其每个头状花序产生的总苞内只包含两粒种子,位置较高的种子称为上位种子(the upper seed),另外一粒为下位种子(the lower seed)^[15, 24, 25],二者分别发育形成上位植株和下位植株。已有研究报道 *X. strumarium* 的上位种子体积较小,休眠时间长,萌发晚;下位种子体积较大,休眠时间短,萌发早^[24]。

意大利苍耳(*Xanthium italicum* Moretti)亦为菊科苍耳属植物,株高 40 ~ 120 cm,茎淡绿色,带黑紫色斑点;叶具长柄,叶片宽卵形,3 ~ 5 浅裂,两面被毛;总苞结果时长圆形,全部密生倒钩刺,刺的中部以下被白色透明腺毛;原产北美,现广泛分布于南北美洲和南欧,1991 年首次发现北京有分布^[26, 27],现已扩散至河北、山东、深圳等地。意大利苍耳种子产量高,对环境的适应能力强,尤其是在湿润地带能快速形成优势种群,能给农作物和生态环境造成严重危害。和苍耳属其它物种一样,意大利苍耳也具有二形性种子。然而,这种二形性种子间是否存在生态适应性差异?若存在,表现在什么方面?目前尚无研究报道。本文拟通过对种子萌发和植株生长过程中生长指标及形态指标的测定,探讨意大利苍耳二形性种子的生态适应性,为研究二形性种子的形成机理及入侵植物的生态控制提供依据。

1 材料与方法

1.1 材料

意大利苍耳果实,采自山东威海^①。

1.2 实验方法

将意大利苍耳总苞内的上位种子及下位种子剖出,2007 年 3 月 14 日盆栽于华东师范大学生物站,上位种子和下位种子各 33 粒,按个体记录萌发日期。待幼苗生长至出现第一片真叶时,分别移栽到实验地,记录各株移栽日期,每隔 3d 记录各植株的株高及主茎上叶的长度和宽度(用于计算叶面积)。2007 年 8 月,共获得 12 株上位结实植株和 26 株下位结实植株。

叶面积 = 叶面积计算校正指数 α × 叶长 × 叶宽

叶面积计算校正指数 α 的测算方法:取 5 片意大利苍耳植株中部的叶,先分别测量叶的长和宽,然后运用方格法(方格大小:0.25cm × 0.25cm)估算实际叶面积,再根据叶面积计算公式求出 α 的平均值。

2007 年 8 月,随机选取 12 株下位植株和全部 12 株上位植株,统计株高、基径、一级分枝数、枝长和二级分

① 山东大学威海分校赵宏老师提供

枝数。

2008 年 3 月 13 日取上一年收获的种子(上、下位种子各 50 粒)重复萌发实验。

1.3 统计分析方法

用 SPSS 16.0 统计软件对数据进行分析。

2 结果

2.1 种子萌发特性

意大利苍耳的上、下位种子萌发实验结果显示,下位种子从播种到 50% 萌发需要 13 ~ 15d,比上位种子萌发时间早 5 ~ 7d。

2.2 植株生长特性

2.2.1 主茎叶面积增长速度

意大利苍耳下位种子萌发后 17 ~ 19d 出现第一片真叶,比上位种子早 5 ~ 7d。意大利苍耳发育到生长后期,上位植株($n = 12$)和下位植株($n = 26$)主茎上的叶均约 23 片。自出现第一片真叶开始,详细记录主茎上先后出现的 15 片叶的长和宽,计算叶面积(叶面积计算校正指数 $\alpha \approx 0.70$),再通过计算单位时间内叶面积的增量来比较上位植株和下位植株叶片增长速度的差异,统计结果见图 1。

为便于描述,将意大利苍耳叶片发育过程分为 3 个阶段,发育早期(第 0 ~ 7 天),发育中期(第 7 ~ 16 天)和发育晚期(第 16 天以后)。发育中期叶面积的增量最大。图 1 统计结果显示,在第 1 ~ 7 片叶的发育中期,下位植株叶面积增量显著大于上位植株,而在发育早期或晚期没有显著差异(下位植株的第 4 片叶例外,它与上位植株的差异出现稍迟)。在第 8 片叶的整个发育阶段,下位植株叶面积增长量与上位植物没有显著差异。

意大利苍耳植株主茎出现第 9 片叶后,叶面积增量变化呈现与上述结果相反的现象。上位种子和下位种子萌发后 42d 左右出现第 9 片叶。在第 9 和 10 片叶的发育中期,上位植株叶面积增量分别在叶片生长的第 10 ~ 13 天和第 7 ~ 13 天显著大于下位植株;在第 11 ~ 13 片叶的发育早、中期,上位植株叶面积的增量均显著大于下位植株。另外,还发现,上位植株的第 9 ~ 11 片叶面积增量在发育中期、后期下降速度较下位植株快,其增量小于下位植株,导致上位植株叶片发育周期短于下位植株。

然而,植株主茎出现第 14 片叶后(种子萌发后 54d 左右),上位植株和下位植株叶面积增量在叶片整个发育阶段均没出现明显差异。

2.2.2 植株高度

意大利苍耳种子萌发后 1 ~ 24d 内,下位植株显著高于上位植株。然而,在随后的生长过程中,两者株高的差异不显著(表 1)。收割后的测量结果显示,上位植株与下位植株的株高没有显著差异(表 2)。

表 1 意大利苍耳上位、下位植株株高比较

Table 1 Height analysis of *X. italicum* plants during vegetative stage

萌发后天数 Date after germinating	上位植株高度 Heights of the plants of the upper seeds (cm, $n = 12$)	下位植株高度 Heights of the plants of the lower seeds (cm, $n = 12$)	差异显著性 Significance of difference
第 16 天 The 16 th day	4.4 ± 0.2	5.1 ± 0.2	* *
第 19 天 The 19 th day	4.8 ± 0.2	5.7 ± 0.2	* *
第 22 天 The 22 nd day	5.3 ± 0.3	6.3 ± 0.2	* *
第 24 天 The 24 th day	6.0 ± 0.3	6.9 ± 0.2	*
第 26 天 The 26 th day	6.7 ± 0.3	7.3 ± 0.2	ns
第 28 天 The 28 th day	7.6 ± 0.4	7.8 ± 0.2	ns
第 30 天 The 30 th day	8.4 ± 0.4	8.7 ± 0.3	ns
第 40 天 The 40 th day	13.3 ± 0.6	14.5 ± 0.4	ns
第 50 天 The 50 th day	20.2 ± 0.9	21.6 ± 0.5	ns
第 60 天 The 60 th day	30.1 ± 1.1	30.7 ± 0.7	ns

表中数值为平均值 ± 标准误 values represent mean ± s. e.; * *, * 差异极显著、显著 significant difference at $P < 0.01$, $P < 0.05$; ns 差异不显著 no significant difference

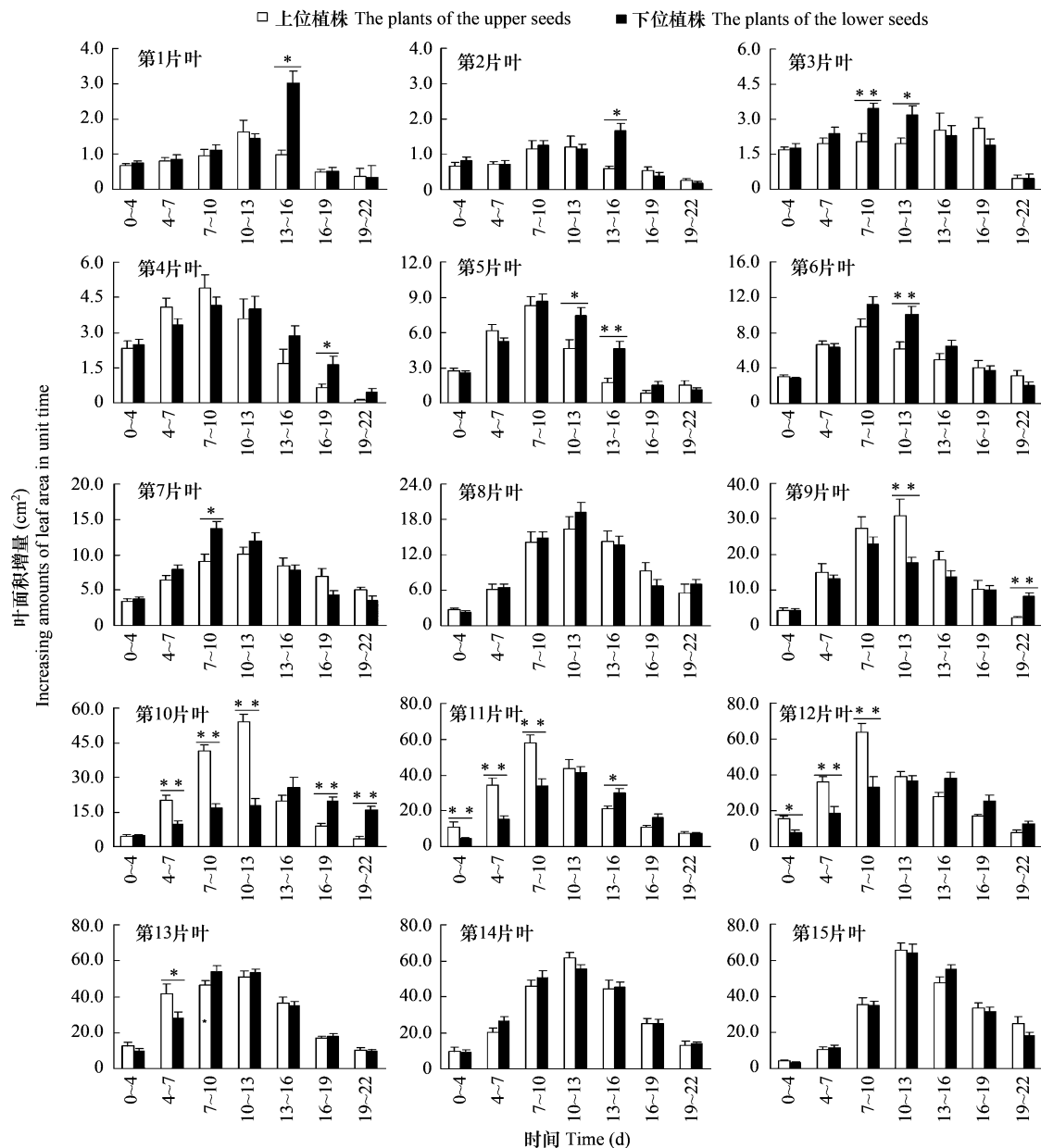


图1 意大利苍耳主茎上叶面积的增长量

Fig. 1 Increasing amounts of leaf area on main stems of *X. italicum* during vegetative stage in unit time

第1,2...,15片叶 the 1st, 2nd, ..., 15th leaf; 图中数值为平均值 + 标准误 values represent mean + s. e.; **, * 差异极显著、显著 significant difference at $P < 0.01$, $P < 0.05$

2.2.3 分枝数及枝长

实验结果显示,意大利苍耳下位植株的一级分枝数和二级分枝数显著多于上位植株。同时,下位植株的一级分枝显著长于上位植株(表2)。

3 分析与讨论

3.1 意大利苍耳下位种子较上位种子具有更强的生存竞争能力

当环境条件对种子萌发有利时,早萌发对植物生存是一种优势,这种优势体现在植株具有更强的占据可用空间、利用有限资源的能力^[28]。Flint 和 Palmblad 证明 *Heterotheca gradiflora* 的盘花种子能在适宜的水分条件下迅速萌发,而在相同条件下缘花种子却有一个萌发延迟的时期,这可能使缘花种子错过当地冬季雨水给

种子带来的第一次萌发机会^[19],类似情况也发生在 *Crepis sancta*^[4, 29]、*Heterotheca latiflora*^[7]、*Calendula arvensis*^[9]、*Leontodon saxatilis*^[11]、*Heterosperma pinnatum*^[20] 和 *Leontodon longirostris*^[22] 等菊科植物中。本实验研究表明:在相同条件下,下位种子萌发比上位种子快 5~7d,说明当环境条件适宜时,下位种子较上位种子可以更早获得营养生长和生殖生长的机会,能更有效地占领空间和资源。

表 2 意大利苍耳结实植株形态指标统计

Table 2 Statistics of morphological characters of matured plants

形态指标 Morphological characters	上位植株 The plants of the upper seeds (n = 12)	下位植株 The plants of the lower seeds (n = 12)	差异显著性 Significance of difference
株高 Height(cm)	101.7 ± 9.4	122.8 ± 8.1	ns
基径 Stem diameter at base(cm)	2.5 ± 0.1	2.8 ± 0.1	ns
一级分枝数 Number of primary branches	13.3 ± 1.3	16.8 ± 0.9	*
一级分枝枝长 Length of primary branches(cm)	75.9 ± 2.8	90.3 ± 2.5	**
二级分枝数 Number of secondary branches	44.6 ± 5.1	68.8 ± 6.8	*

表中数值为平均值 ± 标准误 values represent mean ± s. e.; **, * 差异极显著、显著 significant difference at $P < 0.01$, $P < 0.05$; ns 差异不显著 no significant difference

休眠对种子萌发有重要影响,它是植物种子逃避逆境条件的一种重要的适应策略。种子在环境胁迫下暂不萌发而保持活力,当条件适宜时再萌发,从而保证幼苗的健康发育,种群的延续^[30]。意大利苍耳上位种子萌发时间较下位种子晚,因而有较长的休眠时间,倘若下位种子生长发育受到不利影响,上位种子的后续萌发可以弥补种群的数量,维持种群延续的稳定性。类似情况在很多具有二形性种子的菊科植物中亦得到证实^[4, 6, 7, 9, 11, 19, 20, 22, 23, 29]。

植物生长早期是种群发展的敏感阶段,在这个阶段植株最容易受到环境胁迫而影响发育甚至死亡。如果植物早期长势越好,那么就能抵抗更强的环境胁迫和争夺更多的环境资源,获得更大的生殖成功可能性,进而确保生活史的后续阶段顺利发展^[2, 4]。在植株生长早期,意大利苍耳下位植株主茎上叶片单位时间内的叶面积增量、株高显著大于上位植株,说明下位植株较上位植株在种群发展的敏感阶段具有更强的生存能力。

另外,意大利苍耳下位植株一级分枝较长、一级及二级分枝数较多,为形成更多的雌花序和果实创造了条件,为下一年种群的发展提供更多的机会,表明下位种子较上位种子有更强的种群延续、增长和扩散能力。

在植株生长早期,虽然上位植株长势弱于下位植株,但在开花前的一段时间内(主茎第 9~13 片叶的生长中期),其长势反而强于下位植株,这说明在自然条件下,上位植株在个体发育的中后期会有一个短暂的生长潜力暴发期,以弥补植株早期的生长延缓,增强了上位植株的繁殖成功率,对保证种群稳定延续有重要贡献。

综上所述,可以认为意大利苍耳下位种子较上位种子具有更强的生存竞争能力,它对意大利苍耳种群的延续、增长和扩散贡献更大,同时上位种子是种群稳定延续的重要保障。

3.2 意大利苍耳种子二形性是一种有效的生态对策

通常认为,种子二形性是两面下注策略的一种表现形式,增加了适合植物种子萌发的时空范围^[2, 19, 31]。意大利苍耳二形性种子萌发上的差异,增加了物种在时间异质环境中存活的机会,休眠时间短的下位种子采取在适宜环境中快速萌发的对策,而具较长休眠时间的上位种子采取延迟萌发的对策。如果所有种子都采取下位种子快速萌发的策略,当受到环境胁迫时种群就会遭到灾难性破坏。相反,如果所有种子都采取上位种子延迟萌发的策略,虽然种群可能避免逆境条件,但不能尽快占领有利的生态位,减少了种群的生存机会。就植株发展空间而言,上、下位种子错时萌发、植株不同步生长发育,也为意大利苍耳充分利用空间创造了条件,可以减小上、下位植株之间的种内空间竞争。意大利苍耳的种子二形性增强了其在不稳定环境中的竞争优势,减小了环境变化对植株生殖成功的不利影响,从而保证种群的延续,这是一种有效的生态对策。

References:

- [1] Harper J L. Population biology of plants. London: Academic Press, 1977.
- [2] Venable D L. The evolutionary ecology of seed heteromorphism. The American Naturalist, 1985, 126: 577—595.
- [3] Cheplick G P. Do seed germination patterns in cleistogamous annual reduce the risk of sibling competition? Journal of Ecology, 1996, 84: 247—255.
- [4] Imbert E, Escarr J, Lepart J. Achene dimorphism and among-population variation in *Crepis sancta* (Asteraceae). International Journal of Plant Sciences, 1996, 157(3): 309—315.
- [5] Imbert E. Capitulum characters in a seed heteromorphic plant, *Crepis sancta* (Asteraceae): variance partitioning and inference for the evolution of dispersal rate. Heredity, 2001, 86: 78—86.
- [6] Fumanal B, Chauvel B, Sabatier A, Bretagnolle F. Variability and cryptic heteromorphism of *Ambrosia artemisiifolia* seeds: what consequences for its invasion in France? Annals of Botany, 2007, 100: 305—313.
- [7] Venable D L, Levin D A. Ecology of achene dimorphism in *Heterotheca latifolia* I. Achene structure, germination and dispersal. Journal of Ecology, 1985, 73(1): 133—145.
- [8] Ruiz de Clavijo E. Heterocarpy and seed polymorphism in *Ceratocarpus heterocarpus* (Fumariaceae). International Journal of Plant Sciences, 1994, 155(2): 196—202.
- [9] Ruiz de Clavijo E. The reproductive strategies of the heterocarpic annual *Calendula arvensis* (Asteraceae). Acta Oecologica, 2005, 28: 119—126.
- [10] Mandák B, Pyšek P. How does seed heteromorphism influence the life history stages of *Atriplex sagittata* (Chenopodiaceae)? Flora, 2005, 200: 516—526.
- [11] Brändel M. Ecology of achene dimorphism in *Leontodon saxatilis*. Annals of Botany, 2007, 100: 1189—1194.
- [12] Mandák B, Pyšek P. Effects of plant density and nutrient levels on fruit polymorphism in *Atriplex sagittata*. Oecologia, 1999, 119: 63—72.
- [13] Mandák B, Pyšek P. Fruit dispersal and seed banks in *Atriplex sagittata*: the role of heterocarpy. Journal of Ecology, 2001, 89: 159—165.
- [14] Mandák B, Holmanov Š. The effect of fruit age on seed germinability of a heterocarpic species, *Atriplex sagittata*. Plant Biology, 2004, 6: 715—720.
- [15] Imbert E. Ecological consequences and ontogeny of seed heteromorphism. Perspectives in Plant Ecology. Evolution and Systematics, 2002, 5: 13—16.
- [16] Cheplick G P, Grandstaff K. Effects of sand burial on purple sandgrass (*Triplasis purpurea*), the significance of seed heteromorphism. Plant Ecology, 1997, 133: 79—89.
- [17] El-Keblawy A. Effects of achene dimorphism on dormancy and progeny traits in the two ephemerals *Hedypnois cretica* and *Crepis aspera* (Asteraceae). Canadian Journal of Botany, 2003, 81: 550—559.
- [18] Imbert E, Ronce O. Phenotypic plasticity for dispersal ability in the seed heteromorphic *Crepis sancta* (Asteraceae). Oikos, 2001, 93: 126—134.
- [19] Flint S D, Palmblad I G. Germination dimorphism and developmental flexibility in the ruderal weed *Heterotheca grandiflora*. Oecologia, 1978, 36: 33—43.
- [20] Venable D L, Burquez A, Corral G, Morales E, Espinosa F. The ecology of seed heteromorphism in *Heterosperm pinnatum* in central Mexico. Ecology, 1987, 68(1): 65—76.
- [21] Imbert E. The effects of achene dimorphism on the dispersal in time and space in *Crepis sancta* (Asteraceae). Canadian Journal of Botany, 1999, 77: 508—513.
- [22] Ruiz de Clavijo E. The role of dimorphic achenes in the biology of the annual weed *Leontodon longirostris*. Weed Research, 2001, 41: 275—286.
- [23] Brändel M. Dormancy and germination of heteromorphic achenes of *Bidens frondosa*. Flora, 2004, 199: 228—233.
- [24] Redosevich S R, Holt J S. Weed ecology. New York: John Wiley & Sons, 1984.
- [25] Li W Q, Liu X J, Mao R Z, An P, Qiao H L, Huang W, Li Z G. Advances in plant seed dimorphism (or polymorphism) research. Acta Ecologi-

ca Sinica, 2006, 26(4): 1234—1242.

- [26] He S Y. Flora of Beijing (redaction in 1992). Beijing: Beijing Press, 1993.
- [27] Che J D, Hu B. Alien invasive plants -*Xanthium italicum*. Weeds Science, 2007, 2: 58—60.
- [28] Ross M A, Harper J L. Occupation of biological space during seedling establishment. Journal of Ecology, 1972, 60: 77—88.
- [29] Imbert E, Escarr J, Lepart J. Seed heteromorphism in *Crepis sancta* (Asteraceae), performance of two morphs in different environments. Oikos, 1997, 79: 325—332.
- [30] Wei Y, Liu P W, An S Z. Study on fruit polymorphism and germination measures of *Atriplex aucheri* seeds. Arid Zone Research, 2007, 24(6): 835—839.
- [31] Berger A. Seed dimorphism and germination behaviour in *Salicornia patula*. Vegetatio, 1985, 61: 137—143.

参考文献:

- [25] 李伟强, 刘小京, 毛任钊, 安萍, 乔海龙, 黄玮, 李志刚. 植物种子二形性(多形性)研究进展. 生态学报, 2006, 26(4): 1234~1242.
- [26] 贺士元. 北京植物志(1992年增补版). 北京: 北京出版社, 1993.
- [27] 车晋滇, 胡彬. 外来入侵杂草意大利苍耳. 杂草科学, 2007, 2: 58~60.
- [30] 魏岩, 刘鹏伟, 安沙舟. 野榆钱菠菜的果实多型性及其萌发对策. 干旱区研究, 2007, 24(6): 835~839.