

加拿大一枝黄花有性生殖特征研究

郝建华, 钱海军, 姜雯, 沈宗根*

常熟理工学院生物与食品工程学院, 江苏 常熟 215500

摘要: 加拿大一枝黄花 *Solidago canadensis* L. 是分布于我国的危害性最为严重的入侵种之一, 它既可以通过有性生殖又可以通过无性生殖进行繁殖。对加拿大一枝黄花有性生殖的相关特征, 如花序和小花的生物学特性、结实率和传粉方式等进行了研究。结果表明, 加拿大一枝黄花的性系统为雌全性系统, 每花序总花数为 (15.16 ± 1.67) 个, 缘花/盘花值为 3.07 ± 0.64 。对成熟果实透明后进行的结实率统计表明, 其结实率较低。套纱布网袋后的结实率极显著低于开放性授粉的, 表明其花序是需要昆虫传粉的类型。加拿大一枝黄花的花序结构特征和开放式样显示出有利于增加异交的特点。尽管其结实率相对较低, 但整个植株结实量大, 仍需要防止其通过有性生殖产生的种子进行远距离的扩散和在新分布地区建立种群。

关键词: 菊科; 入侵植物; 传粉方式; 结实率; 有性生殖; 加拿大一枝黄花 *Solidago canadensis* L.

中图分类号: S451

文献标识码: A

文章编号: 1674-5906 (2009) 06-2278-05

生物入侵不仅严重威胁着当地的生物多样性、生态系统的结构和功能, 而且给社会经济发展带来重大的经济损失^[1]。生物入侵在我国已形成了一定的局势, 入侵种分布于我国 34 个省级行政区, 其数量逐年增加^[2]。有鉴于生物入侵造成的巨大危害, 很多国家的学者都相继开展了对外来入侵物种生物学的研究。

加拿大一枝黄花 *Solidago canadensis* L. 原产北美, 是目前我国东部地区危害最严重的外来入侵杂草之一。加拿大一枝黄花的迅速扩展蔓延, 与其高繁殖力有密切的关系。该植物既可通过地下茎进行营养繁殖, 又可通过有性生殖产生大量种子, 两种繁殖方式的能力均很强^[3]。新的研究表明, 有性生殖对加拿大一枝黄花的入侵起到了极大的作用, 它主要负责其长距离扩散和种群的初期建群, 而无性繁殖则更多地负责局域种群的生存壮大^[4], 加拿大一枝黄花的防治关键在于控制其有性生殖, 现有的人工铲除和化学防治等措施都应在其有性生殖之前实施^[3]。

由于加拿大一枝黄花在我国的强入侵性和严重危害性, 引起了全社会的广泛关注, 相关的研究报道较多^[3-8], 但与其有性生殖密切相关的花的繁殖特性、繁育系统和传粉生物学等方面的研究相对较少。近来陆建忠等^[9]采用相同气候方法、余岩等^[10]采用生态位模型(GARP)方法对加拿大一枝黄花在我国的潜在分布区进行预测的结果均表明, 加拿大一枝黄花在我国的潜在的入侵区将

远大于目前的实际分布区, 仍会继续在中国扩散, 甚至东北的部分地区也将适宜于该物种的生长。因此, 对其有性生殖特征的研究, 具有重要的理论和实践意义。

本文对加拿大一枝黄花的花序和小花的生物学特性、结实率和传粉方式等有性生殖特征进行了研究, 以便为搞清其有性生殖特征和入侵机制, 采取综合治理措施提供依据。

1 材料与方法

1.1 材料

本实验所用材料取自位于江苏省常熟市杨家桥 ($31^{\circ}38'08''N$, $120^{\circ}45'12''E$) 的野生加拿大一枝黄花种群。观察和取材时间为 2007 年和 2008 年的 10 月至 11 月, 在加拿大一枝黄花的开花盛期进行。该种群大约于 2005 年起因修路和拆建形成的废弃地上建立, 绝大部分加拿大一枝黄花生长旺盛, 植株高度为 0.5~1.5 m。

1.2 方法

1.2.1 花序和小花的生物学特性

从实验居群的 50 个克隆株(克隆株之间相距 10 m 以上)的每株上取一个花序, 带回实验室。在解剖镜下统计每个花序中盘花和缘花的数目, 计算总花数和缘花/盘花值。用游标卡尺, 对 50 个花序的大小、花序中 100 个缘花和 100 个盘花的长度和宽度进行测量和统计。小花的长为子房基部到花冠顶端之间的距离, 宽为花冠管中部的宽度。

基金项目: 江苏省高校自然科学基金项目 (08KJD210001); 苏州市科技计划项目 (YJG0911); 国家公益性行业科研专项 (200709017); 常熟理工学院植物学重点建设学科、海藻遗传与种质创新实验室开放基金项目

作者简介: 郝建华(1963年生), 女, 副教授, 博士, 主要从事菊科入侵种的生殖生态学方向的研究。E-mail: jhhaocs@yahoo.com.cn; jhhao@cslg.cn

*通讯作者: 沈宗根(1962年生), 教授, 博士。E-mail: zonggenshen@cslg.cn

收稿日期: 2009-09-17

1.2.2 结实率的统计

由于加拿大一枝黄花有无种子的瘦果在外形上难于区分,即使采用镊子按压法,也难于区分出是否含种子的瘦果,更无法鉴别瘦果中种子的发育程度。为更加准确地进行结实率的统计,本研究采用 NaOH 溶液透明法,对成熟果实进行透明后,观察瘦果中的种子情况,进行结实率的统计。具体方法是:随机从 5 个克隆株上采集 50 个成熟头状花序(果序),以单个花序为单位,先统计每个花序中的总花数(总瘦果数和未发育的小花数目之和),将单个花序放在 $w=40\%$ 的 NaOH 溶液中透明,在 $20\text{ }^{\circ}\text{C}$ 中保温 2 h,取出后将整个花序中的全部瘦果放在解剖镜下观察,以种子体积占整个瘦果体积 50% 以上的瘦果作为结实瘦果,以结实瘦果占单个花序中总花数的百分比来表示结实率。

1.2.3 传粉方式检测

由于菊科的整个花序是一个结构和功能单位,实践中常被作为一朵单花对待^[1],因此本实验中传粉机制以整个花序作为一整体单位来进行。

在 5 个克隆株(克隆株之间相距 10 m 以上)上各选 1 个花枝,用纱布网袋套上,扎好口子,网袋网眼的大小允许花粉进入,但阻碍了访花昆虫的直接接触。待果序变黄后将网袋连同花序枝收回,统计其结实率,并与同克隆株上位置和发育时期相似的开放性授粉的花序的结实率进行比较。分别统计了套网袋的和开放性授粉的 60 个花序,结实率的统计方法详见本研究中的 1.2.2。通过对套网袋和开放性授粉的结实率的 t 检验的结果来说明加拿大一枝黄花的传粉方式。两组比较有极显著差异的为虫媒传粉,没有差异则为风媒传粉。

1.2.4 数据统计与分析

用 Excel 2003 对花序和小花的数量及大小、结实率等数据进行基本统计分析。用非成组样本 t 检验法(用 spss13.0 软件进行)对开放性授粉和套网袋处理后的结实率等数据进行均数差异显著性检验。以 A 表示存在极显著差异 ($P \leq 0.01$),以 a 表示存在显著差异 ($P \leq 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 花序和小花的生物学特性

加拿大一枝黄花的花序是异型头状花序。头状花序的外围为舌状花(缘花),它们是具有舌状花冠、只有雌蕊而无雄蕊的单性雌花;头状花序的中央为管状花(盘花),它们为具有管状花冠、雌蕊和雄蕊兼备的两性花。

加拿大一枝黄花每个头状花序中的小花总花数及花序的大小、盘花和缘花的数目、大小以及频率分布等见表 1、图 2~4。每花序中小花总数



图 1 加拿大一枝黄花的花序解剖

Fig.1 The dissection of capitulum of *Solidago canadensis* L.

★: 正在散放的花粉; ☆: 花药; ←: 花丝; ◇: 管花的花瓣; ※: 冠毛; ◎: 舌花的花冠; #: 子房; 白色的方框中为舌状花的 2 个柱头

表 1 加拿大一枝黄花花序大小和小花的大小及数量(平均值±SD)
Table 1 The size and numbers of capitula and florets (mean±SD) in *Solidago canadensis* L.

花类型	长度/mm	宽度/mm	小花数量/朵	小花率/%
花序	4.0±0.4	-	15.1±1.67	100
缘花	4.9±0.4	0.3±0.1	11.36±1.41	74.9
盘花	4.3±0.4	0.8±0.1	3.80±0.67	25.1

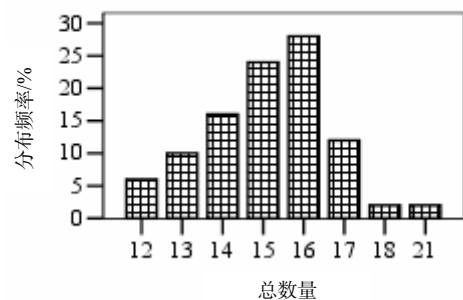


图 2 头状花序中小花数量的频率分布图

Fig.2 The frequency percentages of number of total florets per capitulum

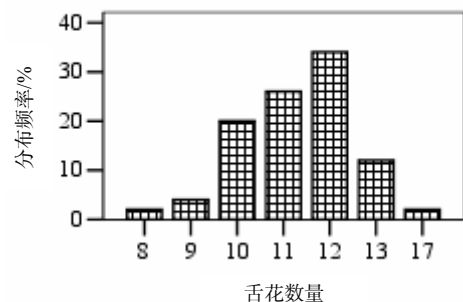


图 3 头状花序中舌花数量的频率分布图

Fig.3 The frequency percentages of number of peripherals per capitulum

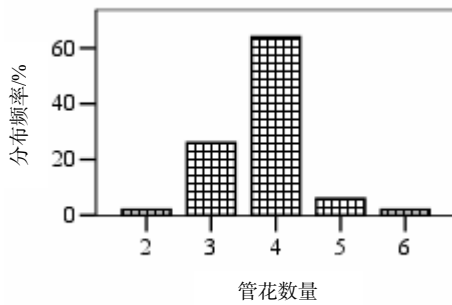


图4 头状花序中管花数量的频率分布图

Fig.4 The frequency percentages of number of disc florets per capitulum

大多在 14~16 之间 (图 2), 花序中绝大部分是边缘的单性雌花, 缘花数量大多为 10~12 朵 (图 3), 中央的两性管花大多 3~4 朵 (图 4), 缘花/盘花值为 3.07 ± 0.64 (表 1)。

加拿大一枝黄花花序及单花均较小, 缘花和盘花均较细狭, 盘花的宽度是缘花的 2.7 倍, 这与其他菊科雌全性系统中两性花大于雌花的情形相同^[10]。

2.2 结实率

通过对本样地中随机取材的 50 个花序的结实率的统计, 加拿大一枝黄花的平均结实率 \pm SD 为 $8.01\% \pm 6.11\%$, 表明其结实率较低。

2.3 传粉方式

加拿大一枝黄花开放性授粉与套纱布网袋的花序的结实率见图 5。结果表明, 套网袋后的平均结实率 \pm SE 为 $2.9\% \pm 0.7\%$, 低于开放性授粉的结实率 $6.5\% \pm 0.9\%$, 两者之间有极显著差异 ($t = -3.252$, $DF = 118$, $P = 0.001$)。在开花时观察到有昆虫访花。上述结果表明, 加拿大一枝黄花可能是昆虫传粉的类型。

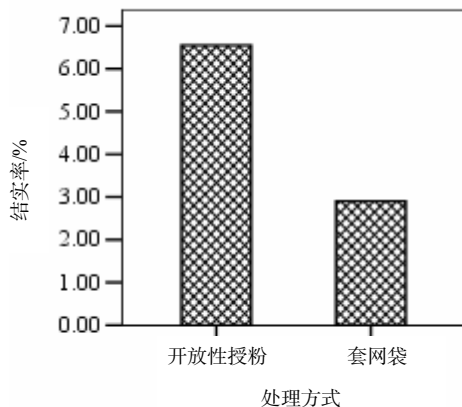


图5 不同处理方式的结实率

Fig.5 The seed set percentages of different treatment

3 讨论

3.1 加拿大一枝黄花的花序构造和开放式样

加拿大一枝黄花的花序为由雌花和两性花共同构成的头状花序, 这样的性系统属于植物学上的雌全性系统^[12]。本研究结果表明, 加拿大一枝黄花是虫媒传粉, 其头状花序的边缘为占总花数量近 70% 的单性雌花, 中央为 30% 的两性盘花。对花序中的单个小花来说, 边缘的雌花无自花结实能力, 通过增加和吸引昆虫传粉而实现异交; 中央的两性花可通过雄蕊先熟机制实现异交。尽管加拿大一枝黄花同花序中的柱头可授性和花粉活力有 3 d 左右的重合期 (郝建华等, 待发表), 但由于加拿大一枝黄花是一个自交不亲和种^[13-14], 同花序内、甚至同克隆株不同花序之间的花间都不能进行交配。数量较多的单雌蕊雌花密集排列在外, 并且整个花序中雌蕊先熟, 通过吸引昆虫的多次访问, 增加了异交成功的机会。中央的盘花数量较少 (每花序只有 3~4 朵), 且处在头状花序中对营养竞争较为不利的花序的中央, 其结实率的机率相对较少。因此, 加拿大一枝黄花的花序构造和开放式样反映出有利于异交的特点, 其中进行异交结实的缘花对种群的繁殖贡献度较大。

3.2 加拿大一枝黄花的结实率

加拿大一枝黄花的结实率与所报道的其它入侵种, 如紫茉莉^[15]、苏门白酒草^[16]和三叶鬼针草^[17]等具有较高结实率的情形不同, 与南美蟛蜞菊^[18]多花但瘦果多不实的情形相似, 其自然结实率相对较低。紫茉莉等入侵种仅靠种子进行有性生殖, 而南美蟛蜞菊和加拿大一枝黄花则兼有营养繁殖和有性生殖两种繁殖方式, 仍体现出繁殖力高的特点。

目前国内对加拿大一枝黄花的研究中, 未见对其结实率进行研究的详细报道。植物的结实率可能受到资源或生理功能的限制, 也可能受到传粉的限制和其它因素的影响。Gross 和 Werner^[19]的研究结果表明, 加拿大一枝黄花的结实率在不同的开花时期存在着差异, 不论是人工补充授粉还是开放性授粉的花序中, 开花早的克隆株的结实率总是低于开花晚的。在该研究进行的两年中, 结实率也不同, 其中 1979 年早、中和晚 3 个开花期的结实率分别为 1.96%, 13.08% 和 22.86%, 平均为 13.21%, 而 1980 年早、中和晚 3 个开花期的结实率分别为 20.32%, 37.14% 和 41.03%, 平均为 33.24%。说明加拿大一枝黄花的结实率受到生理功能和克隆株所处的微环境的影响, 开花较晚的克隆株有更强的生理优势。

Werner^[13]的研究表明, 随着定居时间的增加, 加拿大一枝黄花分配给有性生殖的生物量从 4% 增加到 12%, 而用于营养繁殖的生物量则从 29% 降到 13%, 说明结实率可能因种群建群时间的延长而增加。本研究中, 加拿大一枝黄花的结实率较低, 可能与取材于较早开花的克隆株上、所取种群定居时间较短以及其它因素有关。因此, 还需要对加拿大一枝黄花的结实率的相关情况进行深入研究。

虽然本实验中结实率相对较低, 但由于加拿大一枝黄花结实量巨大, 每克隆株上平均有 2~6 个、甚至 11.3 个分枝, 每个分枝上可产生 1 100 到 19 034 粒瘦果^[13], 按每克隆株产生 5 个分枝、每分枝产生 10 000 粒瘦果、结实率为 8% 计算, 则每克隆株一年可形成 4 000 粒可萌发的种子。不仅如此, 它还可形成量大、生活力长的种子库^[20-21]。除此之外, 它还通过根状茎和根芽等进行快速营养繁殖^[5,22]。通过这些繁殖方式, 使其能够在较短时间内迅速蔓延, 不断占领新的空间。因此, 应积极开展抑制其种子形成、减少其种子活力、阻止其种子萌发等方面的研究, 防止其通过有性生殖产生的种子进行远距离的扩散和在新分布地区建立种群。

4 结论

(1) 加拿大一枝黄花的性系统为雌全性系统, 每花序中小花总数大多在 14~16 之间, 其中边缘的单性雌花约占总小花数量的 3/4, 其花序结构特征和开放式样显示出有利于增加异交的特点。

(2) 对加拿大一枝黄花的成熟果实透明后进行的结实率统计表明, 其结实率较低, 但由于加拿大一枝黄花结实量巨大, 可形成量大、生活力长的种子库, 因此, 应尽量阻止其通过有性生殖产生的种子进行远距离的扩散。

(3) 加拿大一枝黄花为自交不亲和种, 需要昆虫作为异花传粉的媒介, 减少传粉昆虫活动的因素和措施可减少其种子的产生。

致谢: 瑞士伯尔尼大学植物学研究所植物生态部的 Mark van Kleunen 博士帮助修改英文摘要, 作者在此表示衷心感谢!

参考文献:

[1] 宋莉英, 彭少麟. 应用能量利用特性对外来植物入侵潜力的判别分析研究 [J]. 生态环境学报, 2009, 18 (2): 582-585.
SONG Liying, PENG Shaolin. A discriminant analysis in evaluating invasive potential using energy-use properties[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2009, 18 (2): 582-585.

[2] 齐艳红, 赵映慧, 殷秀琴. 中国生物入侵的生态分布 [J]. 生态

环境, 2004, 13 (3): 414-416.

QI Yanhong, ZHAO Yinghui, YIN Xiuqin. Ecological distribution of biological invasion in China[J]. Ecology and Environment, 2004, 13 (3): 414-416.

[3] 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[J]. 植物分类学报, 2006, 44 (1): 72-85.
DONG Mei, LU Jianzhong, ZHANG Wenju, et al. Canada goldenrod (*Solidago canadensis*): An invasive alien weed rapidly spreading in China[J]. Acta Phytotaxonomica Sinica, 2006, 44 (1): 72-85.

[4] DONG M, LU B R, ZHANG H B, et al. Role of sexual reproduction in the spread of an invasive clonal plant *Solidago canadensis* revealed using intersimple sequence repeat markers [J]. Plant Species Biology, 2006, 21 (1): 13-18.

[5] 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 [J]. 生态学报, 2005, 25 (11): 2795-2803.
HUANG Hua, GUO Shuilang. Study on reproductive biology of the invasive plant *Solidago canadensis*[J]. Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(11): 2795-2803.

[6] 沈国辉, 钱振官, 柴晓玲, 等. 加拿大一枝黄花的种子生物学特性研究 [J]. 上海农业学报, 2004, 20 (4): 105-107.
SHEN Guohui, QIAN Zhenguan, CHAI Xiaolin, et al. Study on seed biological characteristics of *Solidago canadensis*[J]. Acta Agriculturae Shanghai, 2004, 20 (4): 105-107.

[7] 吴海荣, 强胜. 加拿大一枝黄花生物生态学特性及防治 [J]. 杂草科学, 2005, (1): 52-56.
WU Hairong, QIANG Sheng. Bio-ecological characteristics of *Solidago canadensis* L. and its control[J]. Weed Science, 2005, (1): 52-56.

[8] 吴竞仑, 李永丰, 王一专, 等. 苏南地区加拿大一枝黄花繁殖地的植物群落 [J]. 江苏农业学报, 2005, 21 (3): 176-179.
WU Jinglun, LI Yongfeng, WANG Yizhuan, et al. Plant community in growth areas of *Solidago canadensis* in southern Jiangsu Province[J]. Jiangsu Journal of Agricultural Science, 2005, 21(3): 176-179.

[9] LU Jianzhong, WENG Ensheng, WU Xiaowen, et al. Potential distribution of *Solidago canadensis* in China[J]. Acta Phytotaxonomica Sinica, 2007, 45 (5): 670-674.

[10] 余岩, 陈立立, 何兴金. 基于 GARP 的加拿大一枝黄花在中国的分布区预测 [J]. 云南植物研究, 2009, 31 (1): 57-62.
YU Yan, CHEN LiLi, HE Xingjin. Potential Distributions of *Solidago canadensis* (Asteraceae) in China as Predicted by GARP[J]. Acta Botanica Yunnanica, 2009, 31 (1): 57-62.

[11] Mani M S, Saravanan J M. Pollination ecology and evolution in Compositae (Asteraceae) [M]. New Hampshire: Science Publishers, 1999.

[12] 卢洋, 黄双全. 论雌花两性花同株植物的适应意义. 植物分类学报 [J], 2006, 44 (2): 231-239.
LU Yang, HUANG Shuangquan. Adaptive advantages of gynomonocous species[J]. Acta Phytotaxonomica Sinica, 2006, 44 (2): 231-239.

[13] WERNER P A, BRADBURY I K, GROSS R S. The biology of Canadian weeds. 45. *Solidago canadensis* L. [J]. Canadian Journal of Plant Science, 1980, 60: 180-184.

[14] MELVILLE M R, MORTON J K. A biosystematic study of the *Solidago canadensis* (Compositae) complex. I. The Ontario populations [J]. Canadian Journal of Botany, 1982, 60: 976-997.

- [15] 陈香, 胡雪华, 肖宜安, 等. 紫茉莉的花部综合特征与繁育系统[J]. 生态学杂志, 2008, 27 (10): 1653-1658.
CHEN Xiang, HU Xuehua, XIAO Yian, et al. Floral syndrome and breeding system of *Mirabilis jalapa* L. [J] Chinese Journal of Ecology, 2008, 27 (10): 1653- 1658.
- [16] HAO J H, QIANG S, LIU Q Q, et al. Reproductive traits associated with invasiveness in *Conyza sumatrensis* [J]. Journal of Systematics and Evolution, 2009, 47 (3) : 245-254.
- [17] 郝建华, 刘倩倩, 强胜. 菊科入侵植物三叶鬼针草(*Bidens pilosa* L.)的繁殖特征及其与入侵性的关系[J]. 植物学报, 2009, 44 (6): 排版中.
HAO Jianhua, LIU Qianqian, QIANG Sheng. Reproductive traits associated with invasiveness in *Bidens pilosa* (Asteraceae) [J]. Chinese Bulletin of Botany, 2009, 44 (6): in press.
- [18] 吴彦琼, 胡玉佳, 陈江宁. 外来植物南美蟛蜞菊的繁殖特性 [J]. 中山大学学报 (自然科学版), 2005, 44 (6): 93-96.
WU Yanqiong, HU Yujia, CHEN Jianning. Reproductive characteristics of alien plant *Wedelia trilobata*. [J]. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni, 2005, 44 (6): 93-96.
- [19] GROSS R S, WERNER P A. Relationships among flowering phenology, insect visitors, and seed-set of individuals: experimental studies on four co-occurring species of goldenrod (*Solidago*: Compositae) [J]. Ecological Monographs, 1983, 53 (1): 95-117.
- [20] WALCK J L, BASKIN J M., BASKIN C C. Why is *Solidago* shortii narrowly endemic and *S. altissima* geographically widespread? a comprehensive comparative study of biological traits[J]. Journal of Biogeography, 2001, 28 (10): 1221-1237.
- [21] WALCK J L, BASKIN J M, BASKIN C C. A comparative study of the seed germination biology of a narrow endemic and two geographically-widespread species of *Solidago* (Asteraceae). 6. Seed bank[J]. Seed Science Research, 1998, 8 (1): 65-74.
- [22] RAJU M V S, COUPLAND R T, STEEVES T A. On the occurrence of root buds on perennial plants in Saskatchewan[J]. Canadian Journal of Botany, 1966, 44 (1), 33-37.

Traits of sexual reproduction in *Solidago canadensis* L.

HAO Jianhua, QIAN Haijun, JIANG Wen, SHEN Zonggen*

College of Biology And Food Engineering, Changshu Institute of Technology, Changshu 215500, China

Abstract: *Solidago canadensis* L., belonging to the Asteraceae family, is a noxious weed in China. It can reproduce both asexually and sexually. In this paper, traits associated with sexual reproduction, such as characteristics of capitulum and florets, percentage of seed set and mode of pollination were studied. The results showed that the sexual system of *Solidago canadensis* is gynomonoeicy in which each individual capitulum has both female and hermaphrodite florets. The numbers of florets per capitulum were 15.16 ± 1.67 (mean \pm SD), and the ratio of the numbers of peripheral florets to disk florets is 3.07 ± 0.64 . The percentage of seed set, as assessed from cleared achenes, was relatively low in *Solidago canadensis*. The percentage of seed set of gauze-bagged capitula was significantly lower than that of open-pollinated capitula. This demonstrates that seed production of *Solidago canadensis* depends on entomophilous pollination. Architectural traits and floral display of capitula of *Solidago canadensis* are likely to increase the chance of cross-pollination. Although the percentage of seed set was relatively low, the overall seed production per clone was huge. To stop further spread of *Solidago canadensis*, management efforts are needed to prevent long-distance dispersal, and population establishment in new areas from seeds produced by sexual reproduction.

Key words: Asteraceae; invasive plant; pollination mode; seed- set; sexual reproduction; *Solidago canadensis* L.