

# 光照和温度对入侵植物大狼把草异型瘦果萌发的影响

周超群<sup>1,2</sup>, 唐赛春<sup>2\*</sup>, 潘玉梅<sup>2</sup>, 韦春强<sup>2</sup>

(1. 广西师范大学生命科学学院, 广西 桂林 541004; 2. 广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所, 广西 桂林 541006)

**摘要:** 为了解大狼把草(*Bidens frondosa*)的入侵机理, 对其中央瘦果和外围瘦果的形态特征和萌发特性进行了研究。结果表明, 大狼把草果序中的中央瘦果和外围瘦果在颜色、长度、宽度和芒刺长度等方面均存在明显差异。在周期性光照下, 两种瘦果在 15℃/10℃ 下不萌发; 在 20℃/15℃ 和 25℃/20℃ 下中央瘦果的萌发率显著高于外围瘦果; 而在 30℃/25℃、35℃/30℃ 和 40℃/35℃ 下两种瘦果的萌发率无显著差异。在全黑暗条件下, 中央瘦果在低于 35℃/30℃ 时萌发受到抑制, 外围瘦果在低于 40℃ 时萌发受到抑制。光照和瘦果类型除对大狼把草的萌发率有显著影响外, 对萌发指数和萌发速率也有明显影响。大狼把草通过异形瘦果间的萌发差异减少同胞后代间的相互竞争, 增强其对不同环境的适应性, 使后代获得更多的生存机会, 有利于瘦果在适宜的环境条件下萌发及入侵种群的存留与扩张。

**关键词:** 大狼把草; 光照; 温度; 异型瘦果; 萌发

doi: 10.11926/j.issn.1005-3395.2015.06.010

## Effects of Light and Temperature on Germination of Heteromorphic Achenes of *Bidens frondosa* L.

ZHOU Chao-qun<sup>1,2</sup>, TANG Sai-chun<sup>2\*</sup>, PAN Yu-mei<sup>2</sup>, WEI Chun-qiang<sup>2</sup>

(1. College of Life Science, Guangxi Normal University, Guilin 541004, Guangxi, China; 2. Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006, Guangxi, China)

**Abstract:** *Bidens frondosa* L. (Asteraceae), native to North America, is an annual invasive species with heteromorphic achenes. In order to understand its invasive mechanism, the achene morphology was observed, and the effects of light and temperature on germination of achene were studied. The results showed that central and peripheral achenes had significant difference in color, length, width and prick length. Under 12 h d<sup>-1</sup> photoperiod, the achenes did not germinate at 15℃/10℃, and the germination rate of central achene was significantly higher than that of peripheral achene at 20℃/15℃ and 25℃/20℃, while that of the two achenes had no difference at 30℃/25℃, 35℃/30℃ and 40℃/35℃. Under full dark, the germination of central and peripheral achenes were all inhibited below 35℃/30℃ and 40℃. Both of light and achenes type had significant influences on the germination rate, germination index and germination speed. Therefore, *Bidens frondosa* could reduce competition among siblings and enhance the adaptability to different environments through differences in achene germination. It was advantageous to the achene germination under favorable environment and population preservation and expansion.

**Key words:** *Bidens frondosa*; Light; Temperature; Heteromorphic achene; Germination

收稿日期: 2015-03-26

接受日期: 2015-05-04

基金项目: 国家自然科学基金项目(31260154); 广西自然科学基金项目(2014GXNSFAA118070)资助

作者简介: 周超群(1988~), 女, 汉族, 硕士, 从事外来入侵植物研究。

\* 通信作者 Corresponding author. E-mail: tangs@gxib.cn

瘦果繁殖是菊科入侵种延续后代的主要途径,其快速蔓延与瘦果萌发特性密切相关<sup>[1-2]</sup>。管理和控制入侵植物,首先要从控制繁殖体开始。了解入侵植物繁殖体的萌发特征,有助于采取合理措施对其进行管理和控制。菊科(Compositae)很多植物都具有异型瘦果现象,如鬼针草(*Bidens pilosa*)、大狼把草(*B. frondosa*)等,它们能在同一个头状花序中产生多种形态的瘦果。不同的异型瘦果具有不同的萌发需求<sup>[3]</sup>,有的植物中央瘦果的萌发率比外围瘦果的萌发率高<sup>[3-5]</sup>,而长喙婆罗门参(*Tragopogon dubius*)外围瘦果和中央瘦果的萌发特性没有显著差异<sup>[6]</sup>。异型瘦果在避免密集负效应和减弱同孢子代间的竞争等方面具有重要的生态意义<sup>[7]</sup>。入侵植物异型瘦果萌发特性对其在新生境中扩散暴发具有重要的影响。

大狼把草(*Bidens frondosa* L.)隶属于菊科鬼针草属,为一年生草本植物,同一果序中由外到内有外围瘦果、过渡瘦果和中央瘦果3种类型的果实<sup>[8]</sup>,其原产北美<sup>[9]</sup>,近年入侵我国多个省区,发展成为危害较为严重的入侵植物。Brändel<sup>[10]</sup>报道大狼把草外围瘦果和中央瘦果的休眠特性具有明显差异。但环境因素对它们萌发的影响、它们的萌发特征及其与入侵性的关系目前还未见报道。本研究对大狼把草3种类型瘦果的形态特征进行观测,研究不同的温度和光照条件对大狼把草的中央瘦果和外围瘦果萌发的影响,为探讨瘦果萌发特性与大狼把草入侵性的关系,并为其入侵预测和控制提供科学依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料

大狼把草(*Bidens frondosa* L.)瘦果采集于广西桂林兴安县(25°51'34" N, 110°28'53" E),海拔390 m。成熟瘦果采收后放入牛皮纸袋,硅胶干燥,室温保存。

### 1.2 瘦果形态特征观测

根据大狼把草瘦果在果序中的位置,分为中央瘦果(Central achene)、过渡瘦果(Intermediate achene)和外围瘦果(Peripheral achene)。随机选取100粒瘦果,统计3种瘦果的比例,4次重复。从每次重复中挑选不同形态瘦果各5粒,共20粒,测

量瘦果的长度(含顶端芒刺)和宽度(最宽处)、芒刺(最长芒刺)长度。

### 1.3 瘦果萌发

由于过渡瘦果在果序中的位置和形态介于中央瘦果和外围瘦果之间,有时与这二者较难区分,本文的萌发试验以中央瘦果和外围瘦果为材料。分别挑选40粒中央瘦果和外围瘦果,萌发在光照培养箱(型号LRH-250-G II,温度波动性 $\pm 1^\circ\text{C}$ ;温度均匀性 $\pm 2^\circ\text{C}$ )中进行。昼/夜变温设置15 $^\circ\text{C}$ /10 $^\circ\text{C}$ 、20 $^\circ\text{C}$ /15 $^\circ\text{C}$ 、25 $^\circ\text{C}$ /20 $^\circ\text{C}$ 、30 $^\circ\text{C}$ /25 $^\circ\text{C}$ 、35 $^\circ\text{C}$ /30 $^\circ\text{C}$ 、40 $^\circ\text{C}$ /35 $^\circ\text{C}$ 共6个水平,光照设置2个水平:12 h光/12 h暗(7:00–19:00/19:00–7:00)的周期性光照和24 h d<sup>-1</sup>黑暗(采用瓦楞纸箱和黑色塑料袋遮光)。光照强度为37.5  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。

萌发采用培养皿滤纸法,培养皿经75%乙醇消毒灭菌,挑选成熟饱满的瘦果经75%乙醇消毒灭菌2 min,清水冲洗5~6次后用滤纸吸干水份放置12 h至完全干燥。次日每皿(直径10 cm,内垫2层湿润滤纸)放置40粒瘦果,每处理4个重复,每2 d添加1 mL蒸馏水,以保持滤纸湿润。以胚根露出种皮1 mm为标准,每隔24 h观察统计瘦果的萌发情况,并将已萌发的瘦果取出并移走,持续观察30 d。实验重复2次。

萌发率(Germination rate, GR): 萌发的瘦果占瘦果总数的百分比,即 $GR = S_{N1}/S_{N0} \times 100\%$ ,  $S_{N1}$ 为萌发瘦果数,  $S_{N0}$ 为瘦果总数。

萌发势(Germination vigor, GV): 瘦果萌发数达高峰时,萌发瘦果数占瘦果总数的百分比,即 $GV = S_{Nm}/S_{N0} \times 100\%$ ,  $S_{Nm}$ 为瘦果萌发达最高峰时的萌发粒数。

萌发指数(Germination index, GI):  $GI = \sum(G_t/t)$ ,  $t$ 为萌发天数,  $G_t$ 为第 $t$ 天的累积萌发数。

萌发速率(Germination speed, GS):  $GS = \sum(DGS/t)$ ,  $DGS$ 为日累计萌发瘦果数。

### 1.4 数据处理

试验数据用Microsoft Excel统计处理。差异显著性分析采用SPSS 17.0软件,以 $P < 0.05$ 表示差异显著。形态指标用One-Way ANOVA进行方差分析,萌发指标用Three-Way ANOVA进行析因分析,3因素包括瘦果类型、光照、温度。

## 2 结果和分析

### 2.1 大狼把草瘦果形态特征

大狼把草为头状果序,瘦果顶端具芒刺2枚。从表1可见,中央瘦果、过渡瘦果、外围瘦果分别占(28.25±1.03)%、(27.5±0.5)%和(44.25±0.85)%。中央瘦果灰色、细长;外围瘦果黑色、宽扁状;过渡瘦果的颜色和形状介于两者之间。中央瘦果、过

渡瘦果、外围瘦果长度分别为(10.63±0.12) mm、(8.84±0.09) mm和(7.31±0.09) mm,宽度分别为(2.28±0.04) mm、(2.51±0.04) mm和(2.62±0.04) mm,芒刺长度分别为(4.29±0.06) mm、(3.54±0.07) mm和(2.92±0.04) mm。中央瘦果的长度、宽度和芒刺长度与过渡果、外围瘦果的差异显著( $P<0.05$ )。中央瘦果最先脱落,外围瘦果能较长时间留在果序上。

表1 大狼把草瘦果的形态

Table 1 Morphology of *Bidens frondosa* achenes

	数量 Number	中央瘦果 Central achene	过渡瘦果 Intermediate achene	外围瘦果 Peripheral achene
长度 Length (mm)	20	10.63±0.12 <sup>a</sup>	8.84±0.09 <sup>b</sup>	7.31±0.09 <sup>c</sup>
芒刺长度 Length of awn (mm)	20	4.29±0.06 <sup>a</sup>	3.54±0.07 <sup>b</sup>	2.92±0.04 <sup>c</sup>
宽度 Width (mm)	20	2.28±0.04 <sup>c</sup>	2.51±0.04 <sup>b</sup>	2.62±0.04 <sup>a</sup>

同行数据后不同字母表示差异显著( $P<0.05$ )。

Data followed different letters within line indicate significant difference at 0.05 level.

### 2.2 温度和光照对瘦果萌发率的影响

从表2可见,在周期性光照下,两种类型瘦果在15℃/10℃均没有萌发。中央瘦果在20℃/15℃~40℃/35℃的萌发率均大于90%,且30℃/25℃时的萌发率达100%。外围瘦果在20℃/15℃~25℃/20℃的萌发率稍低,显著低于中央瘦果( $P<0.05$ ),但30℃/25℃~40℃/35℃时的萌发率也高于90%,与中央瘦果的差异不显著( $P>0.05$ )。

全黑暗下,两种类型瘦果在15℃/10℃~25℃/20℃均不萌发,但在30℃/25℃~40℃/35℃的萌发率随温度的升高而增加;中央瘦果的萌发率在30℃/25℃~35/30℃下明显高于外围瘦果( $P<0.05$ );

温度为40℃/35℃时,两种瘦果的萌发率没有显著差异( $P>0.05$ )。

黑暗处理的中央瘦果在20℃/15℃~30℃/25℃的萌发率与周期性光照的萌发率有显著差异( $P>0.05$ ),但35℃/30℃~40℃/35℃的萌发率与周期性光照的没有显著差异( $P>0.05$ )。黑暗下外围瘦果在20℃/15℃~35℃/30℃的萌发率与周期性光照的有显著差异( $P>0.05$ ),但40℃/35℃时的萌发率与周期性光照的没有显著差异( $P>0.05$ )。

### 2.3 温度和光照对瘦果萌发势的影响

从表3可见,在周期性光照下,两种瘦果的萌

表2 温度和光照对大狼把草瘦果萌发率(%)的影响

Table 2 Effects of light and temperature on germination rate (%) of *Bidens frondosa* achenes

温度 (°C) Temperature	周期性光照 12 h d <sup>-1</sup> photoperiod		黑暗 Dark	
	中央瘦果 Central achene	外围瘦果 Peripheral achene	中央瘦果 Central achene	外围瘦果 Peripheral achene
15/10	0.00±0.00 <sup>c</sup>	0.00±0.00 <sup>d</sup>	0.00±0.00 <sup>c</sup>	0.00±0.00 <sup>d</sup>
20/15	96.88±1.20 <sup>Aab</sup>	88.13±2.13 <sup>Bb</sup>	0.00±0.00 <sup>Cc</sup>	0.00±0.00 <sup>Cc</sup>
25/20	93.75±2.17 <sup>Ab</sup>	73.75±3.89 <sup>Bc</sup>	0.00±0.00 <sup>Cc</sup>	0.00±0.00 <sup>Cc</sup>
30/25	100.0±0.00 <sup>Aa</sup>	95.63±1.20 <sup>Aa</sup>	25.00±2.89 <sup>Bb</sup>	6.25±1.25 <sup>Cc</sup>
35/30	99.38±0.63 <sup>Aa</sup>	99.38±0.63 <sup>Aa</sup>	97.50±1.44 <sup>Aa</sup>	48.75±0.72 <sup>Bb</sup>
40/35	97.50±1.02 <sup>Aa</sup>	97.50±1.77 <sup>Aa</sup>	99.38±0.63 <sup>Aa</sup>	96.88±1.20 <sup>Aa</sup>

数据后不同大写和小写字母分别表示同行和同列数据差异显著( $P<0.05$ )。下表同。

Data followed different capital and small letters indicate significant difference within line and column at 0.05 level, respectively. The same is following Tables.

发势在 15℃/10℃下为 0,以 35℃/30℃的最高,且显著高于其它温度的萌发势( $P<0.05$ )。除 20℃/15℃~25℃/20℃和 40℃/35℃下外围瘦果的萌发势显著高于中央瘦果外( $P<0.05$ ),其余温度下两种瘦果的萌发势无显著差异( $P>0.05$ )。

全黑暗下,两种瘦果的萌发势在 15℃/10℃~25℃/20℃下均为 0。在 35℃/30℃~40℃/35℃下中央瘦果的萌发势显著高于其他温度( $P<0.05$ )。外

围瘦果的萌发势在 40℃/35℃显著高于其他温度( $P<0.05$ )。在 30℃/25℃~35℃/30℃下中央瘦果的萌发势明显高于外围瘦果( $P<0.05$ );其他温度下两种瘦果的萌发势没有显著差异( $P>0.05$ )。在全黑暗和 30℃/25℃~35℃/30℃下两种瘦果的萌发势明显低于周期性光照的( $P<0.05$ ),但 40℃时,两种瘦果的萌发势在黑暗和周期光照下无差异( $P>0.05$ )。

表 3 温度和光照对大狼把草瘦果萌发势(%)的影响

Table 3 Effects of light and temperature on germination vigor (%) of *Bidens frondosa* achenes

温度 (°C) Temperature	周期性光照 12 h d <sup>-1</sup> photoperiod		黑暗 Dark	
	中央瘦果 Central achene	外围瘦果 Peripheral achene	中央瘦果 Central achene	外围瘦果 Peripheral achene
15/10	0.00±0.00 <sup>e</sup>	0.00±0.00 <sup>d</sup>	0.00±0.00 <sup>c</sup>	0.00±0.00 <sup>d</sup>
20/15	55.00±8.35 <sup>Bc</sup>	70.00±3.06 <sup>Ab</sup>	0.00±0.00 <sup>Cc</sup>	0.00±0.00 <sup>Cd</sup>
25/20	17.50±4.45 <sup>Bd</sup>	41.25±9.82 <sup>Ac</sup>	0.00±0.00 <sup>Cc</sup>	0.00±0.00 <sup>Cd</sup>
30/25	42.50±5.30 <sup>Abc</sup>	32.50±2.04 <sup>ABc</sup>	25.00±2.89 <sup>Bb</sup>	5.63±1.57 <sup>Cc</sup>
35/30	92.50±1.02 <sup>Aa</sup>	86.88±3.13 <sup>Aa</sup>	65.63±4.61 <sup>Ba</sup>	40.63±1.20 <sup>Cb</sup>
40/35	58.13±2.37 <sup>Bb</sup>	72.50±3.06 <sup>Ab</sup>	60.63±1.20 <sup>Ba</sup>	64.38±4.13 <sup>ABa</sup>

### 2.4 温度和光照对瘦果萌发指数的影响

从表 4 可见,在周期性光照下,两种瘦果的萌发指数在 15℃/10℃下均为 0,以 30℃/25℃的最大。中央瘦果的萌发指数在 30℃/25℃下显著高于其他温度( $P<0.05$ )。外围瘦果在 30℃/25℃和 35℃/30℃下的萌发指数无显著差异( $P>0.05$ ),且显著高于其他温度的( $P<0.05$ )。两种瘦果的萌发指数除在 30℃/25℃~40℃/35℃下无显著差异( $P>0.05$ )外,其他温度下均有显著差异( $P<0.05$ )。

全黑暗下,两种瘦果的萌发指数在 15℃/10℃~25℃/20℃下为 0。随着温度升高,外围瘦果的萌发指数上升,以 40℃/35℃的最高,且显著高于其他温度的( $P<0.05$ )。除 40℃/35℃下两种瘦果的萌发指

数无差异外,其他温度下中央瘦果的萌发指数显著高于外围瘦果( $P<0.05$ )。全黑暗下中央瘦果的萌发指数在 35℃/30℃和 40℃/35℃下显著高于周期性光照的( $P<0.05$ ),其他温度下均显著低于周期性光照的( $P<0.05$ )。而外围瘦果在全黑暗下萌发指数除 40℃/35℃高于周期性光照的外,其他温度下的显著低于周期性光照的( $P<0.05$ )。

### 2.5 温度和光照对瘦果萌发速率的影响

从表 5 可见,在周期性光照下,两种瘦果萌发速率在 15℃/10℃下均为 0,以 35℃/30℃的最大,均显著高于其他温度的( $P<0.05$ )。除 35℃/30℃~40℃/35℃外,中央瘦果的萌发速率显著高于外围

表 4 温度和光照对大狼把草瘦果萌发指数的影响

Table 4 Effects of light and temperature on germination index of *Bidens frondosa* achenes

温度 (°C) Temperature	周期性光照 12 h d <sup>-1</sup> photoperiod		黑暗 Dark	
	中央瘦果 Central achene	外围瘦果 Peripheral achene	中央瘦果 Central achene	外围瘦果 Peripheral achene
15/10	0.00±0.00 <sup>d</sup>	0.00±0.00 <sup>c</sup>	0.00±0.00 <sup>c</sup>	0.00±0.00 <sup>d</sup>
20/15	16.99±1.36 <sup>Ac</sup>	11.27±0.78 <sup>Bb</sup>	0.00±0.00 <sup>Cc</sup>	0.00±0.00 <sup>Cd</sup>
25/20	41.14±3.08 <sup>Ab</sup>	19.61±2.85 <sup>Bb</sup>	0.00±0.00 <sup>Cc</sup>	0.00±0.00 <sup>Cd</sup>
30/25	62.43±4.46 <sup>Aa</sup>	55.74±4.89 <sup>Aa</sup>	26.05±3.09 <sup>Bb</sup>	6.20±1.28 <sup>Cc</sup>
35/30	38.08±3.80 <sup>Bb</sup>	50.13±7.17 <sup>Ba</sup>	89.73±3.53 <sup>Aa</sup>	22.25±2.14 <sup>Cb</sup>
40/35	25.35±1.78 <sup>Ac</sup>	18.28±3.65 <sup>Ab</sup>	30.80±6.57 <sup>Ab</sup>	29.08±4.00 <sup>Aa</sup>



瘦果( $P<0.05$ )。

全黑暗下,两种瘦果的萌发速率在 15℃/10℃~25℃/20℃下为 0。中央瘦果的萌发速率以 35℃/30℃的最高,显著高于其他温度的( $P<0.05$ )。外围瘦果的萌发速率以 40℃/35℃的最高,显著高于其

他温度的( $P<0.05$ )。中央瘦果在 30℃/25℃~35℃/30℃下的萌发速率显著高于外围瘦果的( $P<0.05$ )。除 40℃/35℃外,全黑暗下两种类型瘦果的萌发速率均显著低于周期性光照的( $P<0.05$ )。

方差分析表明(表 6),瘦果类型对大狼把草的

表 5 温度和光照对大狼把草瘦果萌发速率的影响

Table 5 Effects of light and temperature on germination speed of *Bidens frondosa* achenes

温度 (°C) Temperature	周期性光照 12 h d <sup>-1</sup> photoperiod		黑暗 Dark	
	中央瘦果 Central achene	外围瘦果 Peripheral achene	中央瘦果 Central achene	外围瘦果 Peripheral achene
15/10	0.00±0.00 <sup>f</sup>	0.00±0.00 <sup>e</sup>	0.00±0.00 <sup>d</sup>	0.00±0.00 <sup>d</sup>
20/15	2.06±0.14 <sup>Ac</sup>	1.59±0.05 <sup>Bd</sup>	0.00±0.00 <sup>Cd</sup>	0.00±0.00 <sup>Cd</sup>
25/20	4.87±0.52 <sup>Ac</sup>	2.19±0.25 <sup>Bd</sup>	0.00±0.00 <sup>Cd</sup>	0.00±0.00 <sup>Cd</sup>
30/25	10.27±0.78 <sup>Ab</sup>	6.88±0.40 <sup>Bb</sup>	3.72±0.46 <sup>Cc</sup>	0.83±0.18 <sup>Dc</sup>
35/30	19.38±0.11 <sup>Aa</sup>	18.83±0.31 <sup>Aa</sup>	14.69±0.60 <sup>Ba</sup>	3.18±0.31 <sup>Cb</sup>
40/35	3.38±0.03 <sup>Bd</sup>	3.54±0.13 <sup>Bc</sup>	5.67±0.10 <sup>Ab</sup>	5.62±0.10 <sup>Aa</sup>

萌发率、萌发指数和萌发速率有极显著影响。光照对萌发率、萌发势和萌发速率有极显著影响。温度对萌发率、萌发势、萌发指数和萌发速率均有极显

著影响。三因素交互作用对所有萌发指标均有显著影响。其中,光照对萌发率和萌发势的影响最大,温度对萌发指数和萌发速率的影响最大。

表 6 三因素对大狼把草萌发的方差分析

Table 6 ANOVA analysis of three factors on germination of *Bidens frondosa*

因子 Factor	萌发率 Germination rate	萌发势 Germination vigor	萌发指数 Germination index	萌发速率 Germination speed
瘦果类型 Achenes type (A)	228.782 <sup>**</sup>	0.765	80.128 <sup>**</sup>	229.977 <sup>**</sup>
光照 Light (B)	6943.538 <sup>**</sup>	221.226 <sup>**</sup>	0.012	778.627 <sup>**</sup>
温度 Temperature (C)	2513.797 <sup>**</sup>	203.353 <sup>**</sup>	325.496 <sup>**</sup>	1279.538 <sup>**</sup>
A×B	29.252 <sup>**</sup>	25.883 <sup>**</sup>	21.033 <sup>**</sup>	28.661 <sup>**</sup>
A×C	41.864 <sup>**</sup>	12.487 <sup>**</sup>	13.712 <sup>**</sup>	70.354 <sup>**</sup>
B×C	987.787 <sup>**</sup>	26.156 <sup>**</sup>	243.395 <sup>**</sup>	240.672 <sup>**</sup>
A×B×C	73.299 <sup>**</sup>	2.453 <sup>*</sup>	43.586 <sup>**</sup>	71.714 <sup>**</sup>

\*:  $P<0.05$ ; \*\*:  $P<0.01$ .

### 3 讨论

在自然环境中,异型种子可以通过空间或时间上的散布来避免密集负效应。Brändel<sup>[10]</sup>研究表明,大狼把草的中央瘦果在形态上更容易由动物传播,并且它们具有较深的休眠特性,减少了在新的不利生境中萌发的风险。我们的研究结果也表明,大狼把草中央瘦果芒刺显著比外围瘦果芒刺更长( $P<0.05$ ),更容易粘附在载体上来传播,快速占据新生境;同时,外围瘦果在果期结束后还能较长时间地停留在果序上,占据适宜的原生境,从而构成了

大狼把草安全的繁殖方式,有利于物种在生境中维系种群。这些特征使大狼把草在空间和时间上避免了密集效应,同时也减弱了同孢子代间相互竞争的程度。

瘦果类型、温度和光照对大狼把草的萌发率均有显著影响。大狼把草两种瘦果在 15℃/10℃下均不萌发,与 Brändel<sup>[10]</sup>的研究结果相同。此时种子不萌发有效避免了低温对初生幼苗的伤害,降低瘦果在不利条件下萌发的风险,这是种子表现出的低风险策略。Brändel<sup>[10]</sup>的研究表明,25℃时中央瘦果的萌发率为 18%~45%,外围瘦果的为 65%~75%,

外围瘦果的萌发率高于中央瘦果。然而,本研究结果表明中央瘦果在 20℃/15℃~40℃/35℃ 的萌发率大于 90%,而外围瘦果的萌发率在 30℃/25℃~40℃/35℃ 下达 90% 以上,说明大狼把草中央瘦果对温度的适应范围比外围瘦果大;且中央瘦果在 20℃/15℃~25℃/20℃ 的萌发率显著高于外围瘦果,但随着温度的升高,两种瘦果的萌发率差异不显著。大狼把草的瘦果类型除对萌发率有影响外,对萌发指数和萌发速率也有显著影响。

光照是影响瘦果萌发的重要因素。光照促进鳢肠(*Eclipta prostrata*)<sup>[11]</sup>、紫茎泽兰(*Eupatorium coelestinum*)<sup>[12]</sup>等瘦果萌发。光照除对大狼把草的萌发率有影响外,对萌发势和萌发速率也有显著影响。有研究表明高光促进入侵植物的瘦果萌发,从而促进其成功入侵<sup>[13]</sup>。高光下入侵植物 *Ruellia nudiflora* 的瘦果萌发率高于非入侵种 *R. pereducta*,且入侵种的温度适应范围也比非入侵种更广泛<sup>[14]</sup>。这说明入侵种能在不同光照生境中快速萌发,幼苗可以成功快速建群。这符合入侵种具有较广生态适应性的生物机制<sup>[15]</sup>。胶菀(*Grindelia squarrosa*)<sup>[16]</sup>和 *Heterotheca latifolia*<sup>[17]</sup>的中央瘦果对黑暗不敏感,但外围瘦果的萌发可被黑暗所抑制。本研究中,周期性光照下,中央瘦果在 20℃/15℃~30℃/25℃ 下的萌发率显著高于外围瘦果;在 35℃/30℃~40℃/35℃ 下两种瘦果的萌发率无显著差异。在黑暗条件下,温度为 40℃/35℃ 时,周期性光照和黑暗对中央瘦果和外围瘦果的萌发率均无显著影响,即高温可补偿黑暗对种子萌发的抑制作用。

异型果实通过延迟部分瘦果的萌发在时间和空间上逃避不利条件,提高其在不良环境中的生存与适应能力,是对时空异质环境的一种风险分摊策略<sup>[17]</sup>,这种萌发策略在许多菊科具异型果物种中普遍存在<sup>[18]</sup>。疏齿千里光(*Senecio subdentatus*)两种瘦果的萌发率在不同温度间均存在显著差异<sup>[19]</sup>;藜科紫翅猪毛菜(*Salsola affinis*)可产生不同组合的异型果实来提高其对环境的适应性<sup>[20]</sup>;十字花科的异果芥(*Diptychocarpus strictus*)开裂的上部果实的瘦果具较强扩散能力和低休眠性,有利于快速占据新生境并扩大种群,而不开裂的下部果实的瘦果可在母株附近扩散且果皮具抑制作用延迟其萌发,在适宜生境中形成持久瘦果库,表现出对异质环境适应的“两头下注”策略<sup>[21]</sup>。

总的来说,大狼把草可通过异型瘦果间的形态

和萌发差异,增强其对不同环境条件的适应性,使后代获得更多的生存机会,有利于瘦果在适宜的环境条件下萌发及入侵种群的存留与扩大。瘦果异型性是被子植物为增强物种在不良环境中的生存和适应能力而进化出的一种混合的散布和萌发对策,在对时空异质环境的适应方面具有重要的生态学意义<sup>[19]</sup>。

当处于 40℃/35℃ 的高温环境下,不论是周期性光照不是全黑暗条件下,大狼把草的中央瘦果和外围瘦果的萌发率均能达 96% 以上,萌发势也可达 58% 以上。鉴于大狼把草耐高温萌发的特点,需密切关注大狼把草种群在中国南方热带亚热带地区的强光高温气候地区的生长状况,如有大面积扩张的趋势,要及时采取措施。在未来全球气候变暖的大环境下,大狼把草种子萌发耐高温的特性,可能会帮助其快速入侵。快速萌发生长的大狼把草,其幼苗将抢先侵占适宜生长的区域和资源而导致本土植物被排挤,原生境的现有植物可能因没有足够空间和资源而逐渐处于劣势。有预测表明,全球平均气温若升高 1℃,植物将向高海拔地区迁移 180 m,同时向高纬度处迁移 200 km<sup>[22]</sup>。据此可推断,大狼把草在未来气温升高的情况下,有向高纬度和高海拔地区扩张的趋势。

本研究结果表明,20℃/15℃~30℃/25℃ 大狼把草中央瘦果和外围瘦果的萌发率在周期性光照下显著高于全黑暗环境。故在大狼把草大面积出现的地区,可在第二年开春其出苗前通过翻耕掩埋、用沙石或稻草等覆盖来抑制种子的萌发,以达到防控其入侵的目的。

**致谢** 承蒙中国科学院华南植物园保育生态学研究组沈浩副研究员提供指导,谨此致谢。

## 参考文献

- [1] Hao J H, Wu H R, Qiang S. The germination potential of seeds (achenes) and establishment attributes of seedlings of some invasive species of Asteraceae [J]. *Ecol Environ Sci*, 2009, 18(5): 1851-1856.  
郝建华, 吴海荣, 强胜. 部分菊科入侵种种子(瘦果)的萌发能力和幼苗建群特性 [J]. *生态环境学报*, 2009, 18(5): 1851-1856.
- [2] Yang F J, Zhang Z H, Wang W J, et al. Anatomical and physiological differences of eight exotic species from Asteraceae [J]. *Acta Ecol Sin*, 2007, 27(2): 442-449.  
杨逢建, 张衷华, 王文杰, 等. 八种菊科外来植物种子形态与生

- 理生化特征的差异 [J]. 生态学报, 2007, 27(2): 442–449.
- [3] Dakshini K M M, Aggarwal S K. Intracarpitular cypsel dimorphism and dormancy in *Bidens bipinnata* [J]. Biol Plant, 1974, 16(6): 469–471.
- [4] El-Keblawy A. Effects of achene dimorphism dimorphism on dormancy and progeny traits in the two ephemerals *Hedypnois cretica* and *Crepis aspera* (Asteraceae) [J]. Can J Bot, 2003, 81(16): 550–559. doi: 10.1139/b03-052
- [5] Tanowitz B D, Salopek P F, Mahall B E. Differential germination of ray and disc achenes in *Hemizonia increscens* (Asteraceae) [J]. Amer J Bot, 1987, 74(3): 303–312.
- [6] Maxwell C D, Zobel A, Woodfine D. Somatic polymorphism in the achenes of *Tragopogon dubius* [J]. Can J Bot, 1994, 72(9): 1282–1288. doi: 10.1139/b94-156
- [7] Wang L, Dong M, Huang Z Y. Review of research on seed heteromorphism and its ecological significance [J]. Chin J Plant Ecol, 2010, 34(5): 578–590.  
王雷, 董鸣, 黄振英. 种子异型性及其生态意义的研究进展 [J]. 植物生态学报, 2010, 34(5): 578–590.
- [8] Sun H Z. Heterocarpy and its ecological adaptive strategy in an ephemeral species of *Garhadiolus papposus* Boiss. et Buhse. [D]. Urumqi: Xinjiang Agriculture University, 2008: 17–25.  
孙华之. 短命植物小疮菊的果实异形性及其生态适应对策 [D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2008: 17–25.
- [9] Lin R, Chen Y L, Shi Z, et al. Flora Republicae Popularis Sinica, Tomus 75 [M]. Beijing: Science Press, 1979: 1–372.  
林榕, 陈艺林, 石铸, 等. 中国植物志, 第75卷 [M]. 北京: 科学出版社, 1979: 1–372.
- [10] Brändel M. Dormancy and germination of heteromorphic achenes of *Bidens frondosa* [J]. Flora-Morphol Distribut Funct Ecol Plants, 2004, 199(3): 228–233. doi: 10.1078/0367-2530-00150
- [11] Chauhan B S, Johnson D E. Influence of environmental factors on seed germination and seedling emergence of eclipta (*Eclipta prostrata*) in a tropical environment [J]. Weed Sci, 2008, 56(3): 383–388. doi: 10.1614/WS-07-154.1
- [12] Lu P, Sang W G, Ma K P. Effects of environmental factors on germination and emergence of crofton weed (*Eupatorium adenophorum*) [J]. Weed Sci, 2006, 54(3): 452–457. doi: 10.1614/WS-05-174R1.1
- [13] Kleemann S G L, Chauhan B S, Gill G S. Factors affecting seed germination of perennial wall rocket (*Diplotaxis tenuifolia*) in southern Australia [J]. Weed Sci, 2007, 55(5): 481–485. doi: 10.1614/WS-06-197.1
- [14] Cervera J C, Parra-Tabla V. Seed germination and seedling survival traits of invasive and non-invasive congeneric *Ruellia* species (Acanthaceae) in Yucatan, Mexico [J]. Plant Ecol, 2009, 205(2): 285–293. doi: 10.1007/s11258-009-9617-0
- [15] Song L Y, Peng C L, Peng S L. Comparison of leaf construction costs between three invasive species and three native species in south China [J]. Biodiv Sci, 2009, 17(4): 378–384.  
宋莉英, 彭长连, 彭少麟. 华南地区3种入侵植物与本地植物叶片建成成本的比较 [J]. 生物多样性, 2009, 17(4): 378–384.
- [16] McDonough W T. Germination polymorphism in *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal [J]. NW Sci, 1975, 49(4): 190–200.
- [17] Venable D L, Levin D A. Ecology of achene dimorphism in *Heterotheca latifolia*: I. Achene structure, germination and dispersal [J]. J Ecol, 1985, 73(1): 133–145. doi: 10.2307/2259774
- [18] Brändel M. Ecology of achene dimorphism in *Leontodon saxatilis* [J]. Ann Bot, 2007, 100(6): 1189–1197. doi: 10.1093/aob/mcm214
- [19] Mamut J, Tan D Y, Cheng X J. Ecological significance of fruit heteromorphism in the annual ephemeral *Senecio subdentatus* [J]. Chin J Plant Ecol, 2011, 35(6): 663–671.  
吉乃提汗·马木提, 谭敦炎, 成小军. 一年生短命植物疏齿千里光果实异形性的生态学意义 [J]. 植物生态学报, 2011, 35(6): 663–671.
- [20] Liu H F, Liu T, Lou N, et al. *Salsola affinis* heterocarpy and size-dependent spatial variation [J]. J Shihezi Univ (Nat Sci), 2013, 31(6): 729–735.  
刘华峰, 刘彤, 罗宁, 等. 紫翅猪毛菜果实异形性及个体大小依赖的空间变化 [J]. 石河子大学学报: 自然科学版, 2013, 31(6): 729–735.
- [21] Lu J J. Ecological adaptive strategies of heteromorphic fruit and seed in ephemeral *Diptychocarpus strictus* [D]. Urumqi: Xinjiang Agricultural University, 2010: 8–9.  
芦娟娟. 短命植物异果芥异形果实与种子的生态适应对策 [D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2010: 8–9.
- [22] Walther G-R, Post E, Convey P, et al. Ecological responses to recent climate change [J]. Nature, 2002, 416(6879): 389–395.