

# 加拿大一枝黄花不同居群叶表皮和茎结构特征及其与环境因子的 CCA 分析

曹飞, 廖园, 马玲, 强胜<sup>①</sup>

(南京农业大学杂草研究室, 江苏 南京 210095)

**摘要:** 对采自华东地区 45 个居群并移栽于同一生境条件下的加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis* L.) 叶表皮和茎横切面结构特征进行了比较观察, 并对叶表皮和茎结构特征与环境因子、居群分布与环境因子的相关性进行了 CCA 分析。结果表明, 加拿大一枝黄花叶片上、下表皮毛均为单列多细胞型非腺毛, 下表皮毛密度高于上表皮; 上表皮细胞为多边形且垂周壁平直或波状, 下表皮细胞为不规则形或多边形且垂周壁较平直或呈波状、浅波状; 叶片上表皮几无气孔分布, 下表皮均有气孔分布, 气孔器为无规则型, 气孔多近圆形; 不同居群间表皮毛密度、气孔密度、气孔长度和宽度有显著差异, 在较干燥环境下的居群表皮毛密度较大、气孔较小, 在较湿润生境下的居群表皮毛较少、气孔较大。茎横切面均由表皮、皮层和中柱组成; 各居群表皮和皮层结构没有明显差异, 维管束数目差异明显(8.05 ~ 13.39 mm<sup>-1</sup>); 髓部面积百分比也有明显差异(25.7% ~ 49.5%)。叶表皮和茎结构特征的可塑性指数存在居群间差异, 其中气孔密度的平均可塑性指数最大(0.38), 髓部面积百分比的平均可塑性指数最小(0.13)。CCA 分析结果表明, 茎和叶表皮结构特征与土壤湿润度和纬度的关系较大, 气孔密度、长度和宽度与土壤湿润度呈正相关, 维管束数目、表皮毛密度及髓部面积百分比与土壤湿润度和纬度呈负相关; 各居群的分布与分布地的土壤湿润度和纬度的相关性较大。结果显示, 加拿大一枝黄花居群间的形态特征适应性分化利于其入侵不同的生境, 而采用无性繁殖方式可保持其个体形态特征上的变异, 从而增加其入侵的成功率。

**关键词:** 加拿大一枝黄花居群; 外来入侵植物; 叶表皮; 茎; 结构特征; 环境因子; CCA 分析

中图分类号: Q944.5 文献标志码: A 文章编号: 1004-0978(2009)03-0001-10

**Structural features of leaf epidermis and stem of different populations of *Solidago canadensis* and CCA analysis of the structural features with environmental factors** CAO Fei, LIAO Yuan, MA Ling, QIANG Sheng<sup>①</sup> (Weed Research Laboratory, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China), *J. Plant Resour. & Environ.* 2009, 18(3): 1-10

**Abstract:** The structural features of leaf epidermis and stem transection of 45 populations of *Solidago canadensis* L. collected in East China and transplanted in the same habitat were comparatively observed. The correlation of population distribution, structural features of leaf epidermis and stem with environmental factors were studied by canonical correspondence analysis (CCA). The results show that trichomes on upper and lower epidermis are all uniseriate multicellular non-glandular trichomes, and the trichome density of lower epidermis is higher than that of upper epidermis. The cell shape of upper epidermis is polygonal and the anticlinal wall is straight or arched, while the cell shape of lower epidermis is usually irregular or polygonal and the anticlinal wall is slightly straight, arched or sinuate. Stomata barely distribute on upper epidermis and mostly distribute on lower epidermis. Stomatal apparatus is anomocytic type, and stomatal shape is mostly subcircular. The trichome density of epidermis, stomatal density, length and width are significantly different among populations. Populations distributing in dry habitats have higher trichome density of epidermis and smaller stomata, while populations distributing in humid habitats have lower trichome density of epidermis and bigger stomata. The stem transection is

收稿日期: 2008-09-05

基金项目: 国家科学技术部公益性行业科研专项(200709017); 江苏省科技攻关项目(BE2005349)

作者简介: 曹飞(1982-), 男, 江苏江都人, 硕士研究生, 主要从事入侵生物学研究。

<sup>①</sup>通信作者 E-mail: wrl@njau.edu.cn

composed of epidermis, cortex and central cylinder. The structures of epidermis and cortex in stem are not significantly different among different populations, and there are significant differences in the vascular bundle number ( $8.05 - 13.39 \text{ mm}^{-1}$ ) and percentage of pith area ( $25.7\% - 49.5\%$ ). There are differences in the plasticity index of structural features of leaf epidermis and stem among different populations, in which the mean plasticity index of stomatal density is the highest (0.38), and that of percentage of pith area is the lowest (0.13). The results of CCA analysis show that the structural features of leaf epidermis and stem have a greater correlation with soil humidity and latitude, and there is a positive correlation between density, length, width of stoma and soil humidity. The vascular bundle number, density of epidermal trichome and percentage of pith area are negatively correlated with soil humidity and latitude, and the correlation of population distribution with soil humidity and latitude in location is great. The adaptive differentiation of *S. canadensis* in morphological features benefits its invasion in different habitats, and those variation of morphological features may be maintained by vegetative propagation to increase success rate of invasion.

**Key words:** *Solidago canadensis* L. population; alien invasive plant; leaf epidermis; stem; structural feature; environmental factor; CCA analysis

加拿大一枝黄花 (*Solidago canadensis* L.) 隶属菊科 (Compositae) 一枝黄花属 (*Solidago* L.), 为多年生草本, 全世界约 130 多种, 原产北美洲<sup>[1]</sup>, 于 18 世纪被引入欧洲, 后传入亚洲和大洋洲<sup>[2]</sup>, 现已成为世界性的入侵杂草之一。1935 年, 加拿大一枝黄花作为花卉植物被引入中国, 之后逐渐成为杂草, 20 世纪 80 年代迅速蔓延扩散<sup>[3]</sup>, 对当地的社会经济、自然生态系统和生物多样性均构成一定的威胁<sup>[4]</sup>。加拿大一枝黄花喜好生长在偏酸性、低盐碱的砂壤土和壤土中<sup>[5-6]</sup>, 在水分和阳光充足且肥沃的生境中生长尤佳, 同时该种又具有耐阴、耐旱以及耐瘠薄的习性, 具有很广泛的生态适应性。土壤类型、湿润度及荫蔽度对加拿大一枝黄花分布的影响最大<sup>[5]</sup>。从山坡林地到沼泽地, 加拿大一枝黄花均可以生长, 常见于农田、城镇庭院、郊野、荒地、河岸、高速公路和铁路沿线等处, 但江河湖泊的堤岸、沼泽、沿海滩涂、高速公路和铁路边以及人工裸地可能更易受加拿大一枝黄花的入侵<sup>[5]</sup>。

形态多样性是外来入侵植物适应性产生的重要特征, 随环境条件呈现不同形态的表型可塑性是入侵植物的潜在预适应机制<sup>[6-7]</sup>, 不同形态特征与其发生生境的适应性也可能是外来入侵植物快速进化的结果<sup>[8-9]</sup>。显然, 加拿大一枝黄花的广泛适应性与其形态多样性也可能存在着对应关系。基于这一基本设想, 作者采集不同地点的加拿大一枝黄花植株并种植在同一环境条件下, 比较它们茎、叶形态结构的多样性, 以揭示其在生态环境适应过程中的变化机制, 丰富入侵生物学理论。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料

供试加拿大一枝黄花分别采自上海、江苏、浙江和安徽等省市的 45 个地理居群, 具体的采集地点及生境等见表 1。每个居群挖取 5 个以上单株的根状茎, 每一居群按单株种植于塑料钵 (直径 19 cm) 中, 置于南京农业大学校园楼顶平台上进行培养, 常规施肥并在必要时进行浇灌。对由根状茎萌生苗生长而成的加拿大一枝黄花植株进行观察和测量。

### 1.2 方法

1.2.1 叶表皮制片和观察 每个居群选取 5 个植株, 取每株茎顶端向下的第 3 位展开叶 1 片, 在叶片中部中脉两侧剪取  $1 \text{ cm}^2$  的小块, 用 FAA 固定液固定后, 冲洗干净, 在室温下置于体积分数 20% 的 NaClO 溶液中浸泡解离, 待叶片颜色变白时取出, 用蒸馏水冲洗干净后剥离上、下表皮, 并用质量体积分数 1% 的番红溶液染色, 用体积分数 30% ~ 100% 的乙醇梯度脱水后, 使用二甲苯进行透明处理, 最后用中性树脂封片<sup>[10]</sup>。用 Olympus BH-2 型显微镜观察叶表皮结构, 并使用显微数码 CCD (Olympus DP71) 采集图像, 用 Ipwin 6.0 软件直接测量叶片面积和气孔长度。每个居群随机选取 30 个视野统计气孔密度、气孔长宽和表皮毛密度, 每个视野选取 3 个气孔进行气孔长度和宽度的测量, 结果取平均值; 同时对气孔器类型以及表皮细胞形状等进行描述, 叶片的表皮形态为脉间叶片表皮的形态。

表1 加拿大一枝黄花居群的概况

Table 1 Status of *Solidago canadensis* L. populations

居群 Popu- lation	地点 Location	经度 Longitude	纬度 Latitude	生境 Habitat	土壤湿润度 <sup>1)</sup> Soil humidity <sup>1)</sup>	荫蔽度 <sup>2)</sup> Shade density <sup>2)</sup>	海拔/m Altitude
BB	蚌埠 Bengbu	E 117° 12' 54"	N 32° 33' 03"	厂区内荒地 Wasteland in factory	IV	I	4
CZ1	常州 Changzhou	E 119° 35' 41"	N 31° 28' 32"	菜地 Vegetable land	V	I	2
CZ2	常州 Changzhou	E 119° 35' 33"	N 31° 28' 29"	农田 Farmland	V	I	6
DF	大丰 Dafeng	E 120° 20' 42"	N 33° 10' 32"	菜地间荒地 Wasteland in vegetable land	IV	III	0
DY	丹阳 Danyang	E 119° 21' 54"	N 31° 33' 11"	公路边 Highway side	IV	I	8
HM	海门 Haimen	E 121° 07' 53"	N 31° 32' 24"	路边荒地 Roadside wasteland	II	I	1
HZ1	杭州 Hangzhou	E 120° 07' 52"	N 30° 09' 18"	大堤边荒地 Wasteland nearby levee	II	I	5
HZ2	杭州 Hangzhou	E 120° 11' 07"	N 30° 10' 50"	河边荒地 Riverside wasteland	IV	I	0
HF	合肥 Hefei	E 117° 10' 30"	N 31° 28' 29"	高速路边菜地 Vegetable land in side of expressway	V	III	2
HN	淮南 Huainan	E 117° 02' 38"	N 32° 24' 07"	厂外荒地 Wasteland out of factory	IV	II	4
JX	嘉兴 Jiaxing	E 120° 26' 41"	N 30° 27' 03"	湖边荒地 Lakeside wasteland	V	II	6
JY1	江阴 Jiangyin	E 120° 09' 44"	N 31° 30' 52"	公路边 Highway side	III	I	0
JY2	江阴 Jiangyin	E 120° 09' 05"	N 31° 30' 15"	河边 Riverside	III	II	0
JY3	江阴 Jiangyin	E 120° 04' 16"	N 31° 31' 50"	开发区路边 Roadside in development area	IV	I	6
JH	金华 Jinhua	E 119° 23' 24"	N 29° 03' 36"	山上荒地 Wasteland on a hill	I	I	1
JJ	靖江 Jingjiang	E 120° 08' 36"	N 31° 34' 49"	厂区内荒地 Wasteland in factory	V	I	8
KS	昆山 Kunshan	E 121° 02' 09"	N 31° 12' 57"	农田间荒地 Wasteland in farmland	IV	I	4
LYG	连云港 Lianyungang	E 119° 14' 29"	N 34° 26' 31"	码头荒地 Wasteland nearby wharf	IV	I	2
MAS	马鞍山 Maanshan	E 121° 22' 18"	N 29° 31' 19"	江堤上 On river levee	III	III	4
NJ1	南京 Nanjing	E 118° 31' 49"	N 32° 00' 51"	农田边荒地 Wasteland nearby farmland	II	I	0
NJ2	南京 Nanjing	E 118° 22' 59"	N 32° 02' 26"	农田间荒地 Wasteland in farmland	I	I	6
NJ3	南京 Nanjing	E 118° 31' 25"	N 32° 03' 06"	开发区荒地 Wasteland in development area	I	I	10
NJ4	南京 Nanjing	E 118° 31' 22"	N 32° 03' 44"	菜地边荒地 Wasteland nearby vegetable land	I	I	25
NJ5	南京 Nanjing	E 118° 31' 18"	N 32° 05' 27"	农田间荒地 Wasteland in farmland	III	II	38
NJ6	南京 Nanjing	E 118° 29' 39"	N 32° 01' 55"	苗圃 Nursery	V	III	33
NJ7	南京 Nanjing	E 118° 30' 13"	N 32° 01' 27"	菜地边荒地 Wasteland nearby vegetable land	IV	II	14
NT1	南通 Nantong	E 120° 27' 01"	N 32° 00' 57"	厂外荒地 Wasteland out of factory	II	III	15
NT2	南通 Nantong	E 120° 34' 52"	N 31° 29' 27"	公路边 Highway side	II	II	5
NB1	宁波 Ningbo	E 121° 36' 59"	N 29° 52' 05"	公路边 Highway side	IV	I	6
NB2	宁波 Ningbo	E 121° 21' 57"	N 29° 31' 14"	苗圃 Nursery	III	II	2
RA	瑞安 Ruian	E 120° 22' 12"	N 27° 28' 12"	山上墓地 Graveyard on a hill	IV	I	36
SH1	上海 Shanghai	E 121° 11' 06"	N 31° 07' 58"	花圃 Flower nursery	IV	III	1
SH2	上海 Shanghai	E 121° 11' 07"	N 31° 07' 56"	稻田边荒地 Wasteland nearby paddy field	III	I	0
SH3	上海 Shanghai	E 121° 23' 01"	N 31° 08' 43"	江边绿地 Riverside green space	IV	I	0
SZ	苏州 Suzhou	E 120° 23' 30"	N 31° 11' 45"	路边荒地 Roadside wasteland	II	I	10
TC	太仓 Taicang	E 121° 04' 26"	N 31° 24' 48"	大堤边荒地 Wasteland nearby levee	III	I	0
TX	泰兴 Taixing	E 120° 01' 23"	N 32° 06' 07"	路边荒地 Roadside wasteland	II	I	0
TZ	泰州 Taizhou	E 119° 31' 54"	N 32° 18' 04"	厂外荒地 Wasteland out of factory	IV	II	0
TL1	铜陵 Tongling	E 117° 28' 54"	N 30° 33' 49"	湖堤上 On lake levee	V	I	36
TL2	铜陵 Tongling	E 117° 29' 01"	N 30° 33' 50"	铁路旁 Railway side	II	I	20
WX	无锡 Wuxi	E 120° 09' 19"	N 31° 17' 02"	厂区内荒地 Wasteland in factory	IV	I	0
WJ	吴江 Wujiang	E 120° 23' 02"	N 31° 01' 22"	农田边荒地 Wasteland nearby farmland	III	I	0
WH	芜湖 Wuhu	E 118° 13' 15"	N 31° 13' 15"	学校内荒地 Wasteland in school	II	II	2
ZJ1	镇江 Zhenjiang	E 119° 20' 04"	N 32° 05' 27"	菜地 Vegetable land	V	I	2
ZJ2	镇江 Zhenjiang	E 119° 14' 30"	N 32° 07' 49"	厂区内荒地 Wasteland in factory	II	II	0

<sup>1)</sup> I: 极干燥 Extremely dry; II: 干燥 Dry; III: 较干燥 Relatively dry; IV: 较湿润 Relatively humid; V: 湿润 Humid. <sup>2)</sup> I: 树阴覆盖率 0% Coverage of umbrage 0%; II: 树阴覆盖率 0% ~ 25% Coverage of umbrage 0% - 25%; III: 树阴覆盖率 25% ~ 50% Coverage of umbrage 25% - 50%.

1.2.2 茎石蜡切片制片和观察 于2007年6月,每个居群选5株样株,在茎顶端向下第4位与第5位叶之间切取0.5 cm长的茎段,用FAA固定液固定,常规石蜡切片法制片,切片厚度8  $\mu\text{m}$ 。用Olympus BH-2型显微镜观察茎的横切面结构,并使用显微数码CCD(Olympus DP71)采集图像,统计维管束数目,测量髓部与茎的直径。

### 1.3 数据处理

参考Valladares等<sup>[11]</sup>的公式计算茎叶结构特征的表型可塑性指数:可塑性指数=1-最小值/最大值。对表皮毛密度、气孔密度、气孔大小、单位长度内茎维管束数目以及髓部面积百分比进行标准化处理,并使用MVSP分析软件进行典范对应分析(CCA)。采用SPSS 13.0软件对各观察指标进行一元方差分析和显著性检验。

## 2 结果和分析

### 2.1 不同居群叶表皮结构特征的比较

2.1.1 表皮毛的形态特征 加拿大一枝黄花不同居群叶片的共同特征为:上、下表皮均有表皮毛分布,表皮毛均为单列多细胞型非腺毛,由2个以上细胞组成(图版I-1),且各居群的下表皮毛密度均大于上表皮毛(图版I-2,3)。但不同居群间叶片上、下表皮毛密度有明显差异(表2),其中JH(金华)、NB1(宁波)、NT1(南通)和RA(瑞安)等居群叶片的上、下表皮毛密度较大,而ZJ1(镇江)、HN(淮南)和HZ2(杭州)等居群叶片的上、下表皮毛较少。这一现象与居群所处的生境条件有关,其中JH和NT1居群都处于干燥和极干燥环境中,而ZJ1、HN和HZ2等居群所处的生境都比较湿润。

2.1.2 表皮细胞的形态特征 加拿大一枝黄花不同居群叶片的上表皮细胞形状均为多边形,且垂周壁平直或波状(图版I-4);下表皮细胞形状均为不规则形或多边形。其中部分居群下表皮细胞垂周壁较平直或呈波状或浅波状,如居群HZ1(杭州)、NJ5(南京)和SH3(上海)(表2和图版I-5,6,7)等;而KS(昆山)、HZ2(杭州)和MAS(马鞍山)等另外一些居群叶片的下表皮细胞垂周壁多为浅波状(表2和图版I-8,9,10)。

2.1.3 气孔器的形态特征 除SH1(上海)居群叶片的上表皮偶有气孔(图版I-11)外,其余各居群

叶片的上表皮均无气孔;各居群叶片下表皮均有气孔分布,且气孔都随机分布于叶脉间(图版I-12)。

加拿大一枝黄花各居群的气孔器类型均为无规则型(anomocytic type),气孔周围有多个细胞包围保卫细胞(图版I-13),连接保卫细胞的细胞与普通表皮细胞无法区分。

加拿大一枝黄花不同居群的叶片气孔密度有明显差异(表2)。其中LYG(连云港)居群的气孔密度最大,平均气孔密度为358  $\text{mm}^{-2}$ ;NB1(宁波)居群叶片的气孔密度最小,平均气孔密度仅为169  $\text{mm}^{-2}$ 。这2个居群所处生境的土壤都比较湿润,但在一般情况下,多数处于湿润生境的居群叶片气孔密度较大,而处于干燥生境下的居群叶片气孔密度一般较小。

加拿大一枝黄花各居群的气孔长度和宽度有显著差异(表2)。湿润生境下多数居群气孔较大,如SH3(上海)和NJ6(南京)居群,而干燥生境下居群气孔却较小,如HZ1(杭州)、SH2(上海)和HM(海门)等居群,各居群的气孔形状多近圆形。

### 2.2 不同居群茎横切面结构特征的比较

从加拿大一枝黄花茎的横切面上可以观察到,茎横切面均由表皮、皮层和中柱3个部分组成(图版I-14,15),且髓部所占比例较大。在茎的横切面上,各居群的维管束数量有明显差异(表3)。在茎横切面单位长度内(1 mm),分布于较干旱环境下的JY1(江阴)和ZJ2(镇江)等居群的维管束数量较多,分别为13.39和13.15个;而同样分布于干旱环境下的HZ1(杭州)居群的维管束数量最少,单位长度内(1 mm)仅有8.05个。

各居群髓部面积百分比也有明显差异(表3)。髓部面积百分比最大的为SH3(上海)居群,达49.5%;最小的为HF(合肥)居群,仅为25.7%,这2个居群的生境都较为湿润。

### 2.3 不同居群叶表皮和茎结构特征的可塑性比较分析

45个加拿大一枝黄花居群叶表皮和茎结构特征的可塑性指数存在差异。生长在干旱环境下的JH(金华)居群叶片下表皮气孔密度的可塑性指数最大(0.59),而湿润环境下的JJ(靖江)居群的气孔可塑性指数最小(0.21);HN(淮南)居群叶片上表皮毛密度可塑性指数最大(0.62),而JX(嘉兴)居群的最小(0.08),这2个居群都生长在湿润环境下。在各

表2 加拿大一枝黄花不同居群叶表皮结构特征的比较<sup>1)</sup>Table 2 Comparison of structural features of leaf epidermis of different populations of *Solidago canadensis* L.<sup>1)</sup>

居群 Popu- lation	下表皮气孔特征 Stomatal feature of lower epidermis			下表皮细胞特征 Cell feature of lower epidermis		表皮毛密度/mm <sup>-2</sup> Trichome density	
	密度/mm <sup>-2</sup> Density	长度/μm Length	宽度/μm Width	形状 Shape	垂周壁类型 Type of anticlinal wall	下表皮 Lower epidermis	上表皮 Upper epidermis
BB	246JKLMN	27.84C	22.99EFG	多边形 Polygonal	浅波形 Sinuolate	21OPQRS	14DEFG
CZ2	269FGHIJK	30.99BC	31.33BCDEFG	不规则形 Irregular	浅波形 Sinuolate	18ST	9LMNOP
CZ1	244JKLMN	28.76C	28.53BCDEFG	多边形 Polygonal	浅波形 Sinuolate	30HIJ	9MNOP
DF	291CDEFGH	29.71BC	22.42FG	多边形 Polygonal	浅波形 Sinuolate	34EFG	8MNOPQ
DY	235MNOPQ	29.31BC	26.02BCDEFG	不规则形 Irregular	浅波形 Sinuolate	27JKLMN	17CD
HM	262HIJKLMN	26.78C	24.18CDEFG	不规则形 Irregular	浅波形 Sinuolate	29HIJK	10HIJKLMNO
HZ1	211QRST	30.07BC	23.17EFG	多边形 Polygonal	平直形 Straight	24LMNOP	8MNOPQ
HZ2	289DEFGH	30.40BC	24.47CDEFG	不规则形 Irregular	浅波形 Sinuolate	16TU	8OPQ
HF	195TU	32.60BC	26.37BCDEFG	不规则形 Irregular	浅波形 Sinuolate	32FGH	14DEFG
HN	310BCD	30.27BC	24.56CDEFG	不规则形 Irregular	浅波形 Sinuolate	16TU	7PQ
JX	283DEFGHI	29.99BC	30.53BCDEFG	不规则形 Irregular	浅波形 Sinuolate	24LMNOP	11HIJKLMN
JY1	245JKLMN	31.56BC	30.37BCDEFG	多边形 Polygonal	浅波形 Sinuolate	27IJKL	11HIJKLM
JY2	233NOPQR	33.05BC	34.08BC	不规则形 Irregular	浅波形 Sinuolate	31GHI	15DEF
JY3	276EFGHIJ	33.99BC	32.07BCDEF	不规则形 Irregular	浅波形 Sinuolate	25LMNO	10IJKLMNO
JH	193TU	29.59BC	23.40DEFG	多边形 Polygonal	平直形 Straight	55A	18BC
JJ	300BCDEF	31.20BC	27.77BCDEFG	不规则形 Irregular	浅波形 Sinuolate	19ST	10JKLMNO
KS	284DEFGHI	33.65BC	28.02BCDEFG	不规则形 Irregular	浅波形 Sinuolate	24LMNO	12GHIJK
LYG	358A	31.24BC	30.33BCDEFG	不规则形 Irregular	浅波形 Sinuolate	30HIJ	15DEF
MAS	246JKLMN	33.08BC	28.34BCDEFG	不规则形 Irregular	浅波形 Sinuolate	28HIJK	13FGHI
NJ1	210QRST	31.55BC	25.31CDEFG	不规则形 Irregular	浅波形 Sinuolate	35DEF	9MNOP
NJ2	307BCDE	28.91C	24.97CDEFG	不规则形 Irregular	浅波形 Sinuolate	25JKLMN	12GHIJ
NJ3	203ST	33.17BC	27.33BCDEFG	不规则形 Irregular	浅波形 Sinuolate	14U	8NOPQ
NJ4	217PQRST	30.89BC	25.61CDEFG	不规则形 Irregular	浅波形 Sinuolate	20PQRS	8OPQ
NJ5	276EFGHIJ	30.53BC	26.11BCDEFG	多边形 Polygonal	平直形 Straight	24MNOP	16CDE
NJ6	276EFGHIJ	37.85AB	35.86AB	不规则形 Irregular	浅波形 Sinuolate	20PQRS	6Q
NJ7	250JKLMNO	30.05BC	26.99BCDEFG	不规则形 Irregular	浅波形 Sinuolate	23NOPQR	11HIJKLMN
NT1	327B	30.69BC	26.42BCDEFG	多边形 Polygonal	平直形 Straight	43C	16CD
NT2	204RST	30.07BC	33.19BCD	多边形 Polygonal	平直形 Straight	21OPQRS	8MNOPQ
NB1	169U	33.00BC	30.05BCDEFG	不规则形 Irregular	浅波形 Sinuolate	46B	20B
NB2	247JKLMN	31.35BC	29.86BCDEFG	不规则形 Irregular	浅波形 Sinuolate	34EFG	8OPQ
RA	269FGHIJK	27.18C	24.84CDEFG	多边形 Polygonal	平直形 Straight	45BC	23A
SH1	297CDEFG	31.34BC	26.51BCDEFG	不规则形 Irregular	浅波形 Sinuolate	21OPQRS	13FGH
SH2	257IJKLMN	29.44BC	21.71G	不规则形 Irregular	浅波形 Sinuolate	26JKLMN	8OPQ
SH3	265GHIJKLM	41.50A	43.44A	多边形 Polygonal	平直形 Straight	30HIJ	15CDE
SZ	270FGHIJK	30.56BC	29.65BCDEFG	不规则形 Irregular	浅波形 Sinuolate	34EFG	13EFG
TC	262HIJKLMN	31.57BC	32.49BCDE	不规则形 Irregular	浅波形 Sinuolate	38D	16CDE
TX	220OPQRST	28.92C	25.15CDEFG	不规则形 Irregular	浅波形 Sinuolate	27JKLM	10IJKLMNO
TZ	320BC	30.11BC	28.30BCDEFG	多边形 Polygonal	平直形 Straight	30HIJ	9MNOP
TL1	219PQRST	33.43BC	28.21BCDEFG	不规则形 Irregular	浅波形 Sinuolate	25JKLMN	7PQ
TL2	237LMNOPQ	32.83BC	26.87BCDEFG	多边形 Polygonal	平直形 Straight	19RS	12GHIJKL
WX	286DEFGHI	30.59BC	27.57BCDEFG	多边形 Polygonal	平直形 Straight	26JKLMN	10JKLMNOP
WJ	224OPQRS	31.85BC	30.23BCDEFG	多边形 Polygonal	平直形 Straight	20QRS	9MNOPQ
WH	261HIJKLMN	31.13BC	24.76CDEFG	多边形 Polygonal	平直形 Straight	36DE	13FGHI
ZJ1	305BCDE	31.75BC	26.97BCDEFG	不规则形 Irregular	浅波形 Sinuolate	18ST	6Q
ZJ2	267GHIJKL	33.26BC	28.75BCDEFG	不规则形 Irregular	浅波形 Sinuolate	23MNOPQ	8MNOPQ

<sup>1)</sup> BB: 蚌埠 Bengbu; CZ: 常州 Changzhou; DF: 大丰 Dafeng; DY: 丹阳 Danyang; HM: 海门 Haimen; HZ: 杭州 Hangzhou; HF: 合肥 Hefei; HN: 淮南 Huainan; JX: 嘉兴 Jiaying; JY: 江阴 Jiangyin; JH: 金华 Jinhua; JJ: 靖江 Jingjiang; KS: 昆山 Kunshan; LYG: 连云港 Lianyungang; MAS: 马鞍山 Maanshan; NJ: 南京 Nanjing; NT: 南通 Nantong; NB: 宁波 Ningbo; RA: 瑞安 Ruian; SH: 上海 Shanghai; SZ: 苏州 Suzhou; TC: 太仓 Taicang; TX: 泰兴 Taixing; TZ: 泰州 Taizhou; TL: 铜陵 Tongling; WX: 无锡 Wuxi; WJ: 吴江 Wujiang; WH: 芜湖 Wuhu; ZJ: 镇江 Zhenjiang. 同列中不同的大写字母表示在 1% 水平上差异显著 Different capitals in the same column indicate the significant difference at 1% level.

表 3 加拿大一枝黄花不同居群茎横切面结构特征的比较<sup>1)</sup>  
Table 3 Comparison of structural features of stem transection of different populations of *Solidago canadensis* L.<sup>1)</sup>

居群 Popu- lation	维管束数 <sup>2)</sup> Number of vascular bundle <sup>2)</sup>	髓部面积百分比/% Percentage of pith area	居群 Popu- lation	维管束数 <sup>2)</sup> Number of vascular bundle <sup>2)</sup>	髓部面积百分比/% Percentage of pith area	居群 Popu- lation	维管束数 <sup>2)</sup> Number of vascular bundle <sup>2)</sup>	髓部面积百分比/% Percentage of pith area
BB	11.24ABC	36.3CDEFGHIJK	JJ	10.96ABC	39.6BCDEFGH	RA	11.77AB	42.7BCD
CZ2	10.90ABC	31.8IJKLM	KS	11.32ABC	36.0CDEFGHIJK	SH1	12.10AB	36.5CDEFGHIJK
CZ1	11.52AB	34.5EFGHIJKL	LYG	12.45AB	40.0BCDEFG	SH2	11.77AB	33.8FGHIJKL
DF	9.46BC	40.7BCDEF	MAS	10.41ABC	36.1CDEFGHIJK	SH3	11.18ABC	49.5A
DY	10.52ABC	36.9CDEFGHIJ	NJ1	10.98ABC	37.4CDEFGHIJ	SZ	12.45AB	46.1AB
HM	10.77ABC	32.8HIJKL	NJ2	10.61ABC	35.5EFGHIJKL	TC	9.24BC	28.8LM
HZ1	8.05C	35.9DEFGHIJK	NJ3	11.23ABC	39.1CDEFGH	TX	12.10AB	38.4CDEFGHI
HZ2	13.37A	39.9BCDEFG	NJ4	9.37BC	39.6BCDEFGH	TZ	11.77AB	36.0CDEFGHIJK
HF	10.64ABC	25.7M	NJ5	10.88ABC	33.4GHIJKL	TL1	9.65BC	33.0HIJKL
HN	9.54BC	41.3BCDE	NJ6	10.91ABC	34.8EFGHIJKL	TL2	10.42ABC	29.8KLM
JX	9.60BC	39.2CDEFGH	NJ7	10.46ABC	31.0JKLM	WX	10.84ABC	37.5CDEFGHIJ
JY1	13.39A	36.8CDEFGHIJ	NT1	10.29ABC	36.4CDEFGHIJK	WJ	11.38ABC	35.3EFGHIJKL
JY2	11.55AB	42.8BC	NT2	11.84AB	38.4CDEFGHI	WH	9.51BC	40.7BCDE
JY3	10.72ABC	35.0EFGHIJKL	NB1	10.13ABC	34.6EFGHIJKL	ZJ1	10.07ABC	33.0HIJKL
JH	10.44ABC	39.1CDEFGH	NB2	11.48ABC	37.2CDEFGHIJ	ZJ2	13.15A	38.7CDEFGH

<sup>1)</sup>BB: 蚌埠 Bengbu; CZ: 常州 Changzhou; DF: 大丰 Dafeng; DY: 丹阳 Danyang; HM: 海门 Haimen; HZ: 杭州 Hangzhou; HF: 合肥 Hefei; HN: 淮南 Huainan; JX: 嘉兴 Jiaying; JY: 江阴 Jiangyin; JH: 金华 Jinhua; JJ: 靖江 Jingjiang; KS: 昆山 Kunshan; LYG: 连云港 Lianyungang; MAS: 马鞍山 Maanshan; NJ: 南京 Nanjing; NT: 南通 Nantong; NB: 宁波 Ningbo; RA: 瑞安 Ruian; SH: 上海 Shanghai; SZ: 苏州 Suzhou; TC: 太仓 Taicang; TX: 泰兴 Taixing; TZ: 泰州 Taizhou; TL: 铜陵 Tongling; WX: 无锡 Wuxi; WJ: 吴江 Wujiang; WH: 芜湖 Wuhu; ZJ: 镇江 Zhenjiang. 同列中不同的大写字母表示在 1% 水平上差异显著 Different capitals in the same column indicate the significant difference at 1% level. <sup>2)</sup>维管束数是指茎横切面 1 mm 长度内的维管束数量 Number of vascular bundle indicates the vascular bundle number in 1 mm length of stem transection.

指标的可塑性指数中,各居群下表皮气孔密度的平均可塑性指数最大(0.38),髓部面积百分比的平均可塑性指数最小(0.13)。

2.4 不同居群叶表皮和茎结构特征的 CCA 分析

应用 CCA 分析法,对供试的 45 个加拿大一枝黄花居群的叶表皮和茎结构特征与 5 种环境因子的关系(表 4)进行分析,得到结构特征-环境因子的双序图(图 1)和居群分布-环境因子的双序图(图 2)。由表 4 可见,在前 2 个排序轴上(第 1 排序轴和第 2 排序轴),茎和叶表皮结构特征与环境因子的相关系数分别为 0.626 和 0.349,第 1 排序轴和第 2 排序轴的累积贡献率为 93.035%,第 1 排序轴与第 2 排序轴的相关系数为 0.238,说明这 2 个排序轴的排

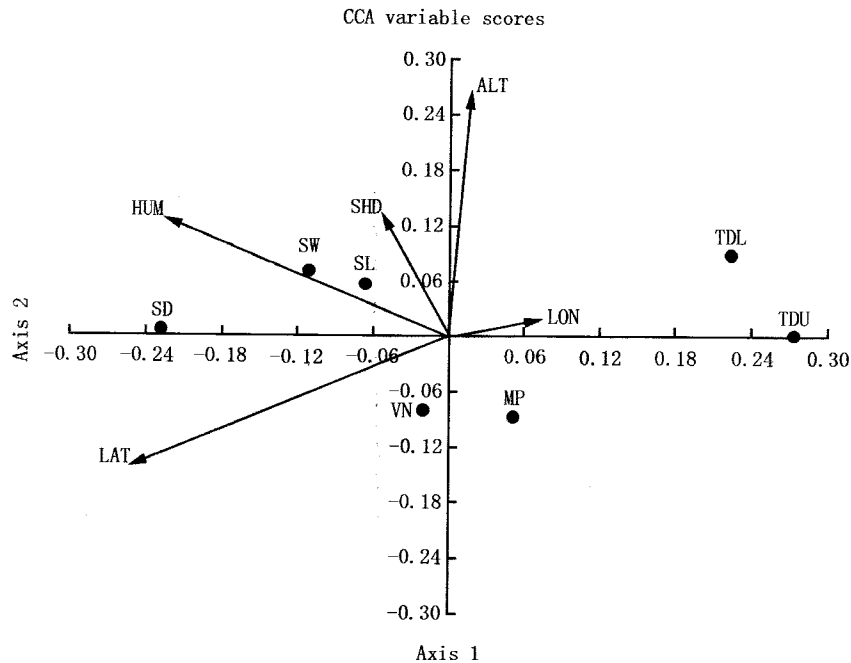
序图能够反映加拿大一枝黄花茎和叶表皮结构特征与环境因子间的关系。

由图 1 可以看出,加拿大一枝黄花茎和叶表皮结构特征与土壤湿润度和纬度的关系比较大,气孔密度、气孔长度和气孔宽度与土壤湿润度呈正相关,维管束数目、上表皮和下表皮毛密度及髓部面积百分比与土壤湿润度和纬度呈负相关。

由图 2 可以看出,加拿大一枝黄花各居群的分布与分布地的土壤湿润度和纬度的相关性比较大。其中,HF(合肥)、NB1(宁波)、JH(金华)和 RA(瑞安)等居群的分布与土壤湿润度和纬度呈负相关;NJ6(南京)、ZJ1(镇江)和 HN(淮南)等居群的分布与土壤湿润度和纬度呈正相关。

表 4 加拿大一枝黄花不同居群叶表皮和茎结构特征与环境因子的 CCA 分析结果  
Table 4 Result of canonical correspondence analysis (CCA) of structural features of leaf epidermis and stem of different populations of *Solidago canadensis* L. with environmental factors

排序轴 Axis	相关系数 Correlation coefficient					特征值 Eigen- value	累计贡献率/% Accumulative contribution rate	特征-环境相关系数 Correlation coefficient of feature-environment
	纬度 Latitude	经度 Longitude	海拔 Altitude	土壤湿润度 Soil humidity	荫蔽度 Shade density			
1	-0.771	0.220	0.051	-0.692	-0.162	0.026	78.755	0.626
2	-0.434	0.057	0.820	0.389	0.407	0.005	93.035	0.349



LAT: 纬度 Latitude; LON: 经度 Longitude; ALT: 海拔 Altitude; HUM: 土壤湿润度 Soil humidity; SHD: 荫蔽度 Shade density; SD: 叶片下表皮气孔密度 Stomatal density of leaf lower epidermis; SL: 叶片下表皮气孔长度 Stomatal length of leaf lower epidermis; SW: 叶片下表皮气孔宽度 Stomatal width of leaf lower epidermis; TDL: 叶片下表皮毛密度 Trichome density of leaf lower epidermis; TDU: 叶片上表皮毛密度 Trichome density of leaf upper epidermis; VN: 茎维管束数 Number of vascular bundle in stem; MP: 茎髓部面积百分比 Percentage of pith area in stem.

图1 加拿大一枝黄花叶表皮和茎结构特征与环境因子的 CCA 排序图  
Fig. 1 The ordination diagram of canonical correspondence analysis (CCA) of structural features of leaf epidermis and stem of different populations of *Solidago canadensis* L. with environmental factors

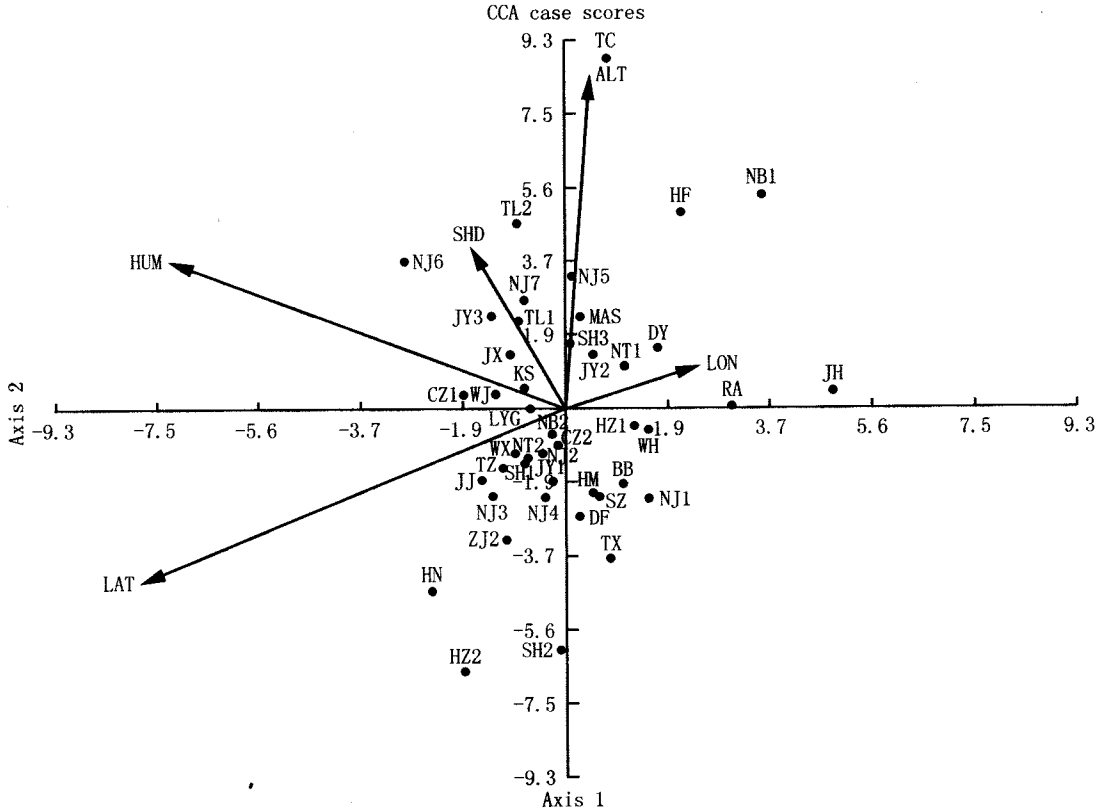
### 3 讨论和结论

通过对 45 个加拿大一枝黄花居群茎和叶表皮形态结构特征与环境适应性的研究,发现表皮毛、表皮细胞的垂周壁类型和气孔密度等均随着环境的不同而表现出一定的差异,这种差异是加拿大一枝黄花对不同环境条件的适应结果。CCA 分析结果显示,45 个居群叶片的上、下表皮毛密度与土壤湿润度呈负相关,位于较干旱生境条件下的居群表皮毛密度比较大,如 JH(金华)、NB1(宁波)和 NT1(南通)等居群;而位于较湿润环境下的居群表皮毛密度则比较小,如 HN(淮南)、HZ2(杭州)和 ZJ1(镇江)等居群。表皮毛能够防止叶片受到强烈阳光和高温的伤害、有效降低水分散失、提高植株的抗旱性<sup>[9]</sup>,因而,干旱条件下加拿大一枝黄花居群叶片表皮毛密度大,可能与植株抵御干旱的能力密切相关。

气孔的作用是与外界交换气体,所以气孔密度在很大程度上受湿度影响<sup>[11]</sup>,并随湿度的增加而增

大<sup>[12-14]</sup>。小麦(*Triticum aestivum* L.)叶片的气孔密度随着土壤水分的减少而下降<sup>[15]</sup>,这是因为在水分胁迫条件下,减少气孔的数量可以减少失水量。CCA 分析结果表明,加拿大一枝黄花不同居群叶片的气孔密度与土壤湿润度呈正相关,在土壤湿润度较低的环境下,多数加拿大一枝黄花居群的气孔密度小于分布于土壤湿润度较高环境下的居群,这可能是因为水分胁迫时,光合作用受到严重影响,减少了植株的能量供应,从而抑制了气孔器的生长和发育,细胞分裂、伸长和分化受到影响,造成气孔数显著减少,从而表现为气孔密度下降<sup>[14]</sup>,导致不同居群的气孔大小、密度和表皮细胞形态有一定的差异。

加拿大一枝黄花不同居群间茎的表皮和皮层结构没有明显差异,但茎中维管束数目及髓部面积百分比差异明显;不同居群间茎维管束数变化可能是其对环境的适应性反应。CCA 分析结果显示,加拿大一枝黄花茎的髓部面积百分比与土壤湿润度呈负相关,分布于干旱环境下的居群髓部面积百分比一般大于湿润环境下的居群。茎的皮层及髓部增大,



LAT: 纬度 Latitude; LON: 经度 Longitude; ALT: 海拔 Altitude; HUM: 土壤湿润度 Soil humidity; SHD: 荫蔽度 Shade density. BB: 蚌埠 Bengbu; CZ: 常州 Changzhou; DF: 大丰 Dafeng; DY: 丹阳 Danyang; HM: 海门 Haimen; HZ: 杭州 Hangzhou; HF: 合肥 Hefei; HN: 淮南 Huainan; JX: 嘉兴 Jiaying; JY: 江阴 Jiangyin; JH: 金华 Jinhua; JJ: 靖江 Jingjiang; KS: 昆山 Kunshan; LYG: 连云港 Lianyungang; MAS: 马鞍山 Maanshan; NJ: 南京 Nanjing; NT: 南通 Nantong; NB: 宁波 Ningbo; RA: 瑞安 Ruian; SH: 上海 Shanghai; SZ: 苏州 Suzhou; TC: 太仓 Taicang; TX: 泰兴 Taixing; TZ: 泰州 Taizhou; TL: 铜陵 Tongling; WX: 无锡 Wuxi; WJ: 吴江 Wujiang; WH: 芜湖 Wuhu; ZJ: 镇江 Zhenjiang.

图 2 加拿大一枝黄花居群分布与环境因子的 CCA 排序图  
Fig. 2 The ordination diagram of canonical correspondence analysis (CCA) of population distribution of *Solidago canadensis* L. with environmental factors

加大了薄壁组织所占比例,可贮存大量的水分和内含物,在干旱环境中能够缓冲植物需水与环境供水的关系;髓的结构越发达,其抗旱、耐寒及贮水性能越强<sup>[16]</sup>。

众所周知,表型可塑性(phenotypic plasticity)是指同一个基因型对不同环境应答而产生不同表型的特性,被认为是植物克服环境异质性的的重要途径,高可塑性常常与植物对环境具有较高的潜在适应能力相关<sup>[16]</sup>,表型可塑性使得物种具有更宽的生态幅和更好的耐受性,可以占据更加广阔的地理范围和更加多样化的生境,从而成为广幅种<sup>[17]</sup>。叶片作为植物体暴露在环境中面积最大的器官,受水分、温度、光照等环境因子的影响显著<sup>[18]</sup>。在加拿大一枝黄花不同居群的叶表皮结构特性中,气孔密度的可塑性最大,说明该指标更易受环境的影响。

以上分析是基于居群采集地的生长环境条件进行的,而本研究中观察的 45 个加拿大一枝黄花居群植株是移栽至相同环境条件后由根状茎重新萌生的植株,而这些新萌蘖植株的上述形态特征与原采集地环境能一一对应,说明加拿大一枝黄花可能通过形态特征的快速分化适应其入侵的不同生态环境<sup>[8]</sup>,而采用无性繁殖的方式也有利于保持加拿大一枝黄花个体形态特征上的这种变异。

综上所述,加拿大一枝黄花不同居群叶片的气孔密度和气孔大小与土壤湿润度呈正相关,上、下表皮毛密度、髓部面积百分比与土壤湿润度呈负相关,这种结构特征的变化是其为了提高水分利用率和抗旱能力所表现出的对不同水分环境的适应策略<sup>[19-21]</sup>,也正是这种适应性有助于加拿大一枝黄花入侵农田、城镇庭院、郊野、荒地、河岸、沼泽、滩涂及



高速公路和铁路沿线路边等广泛的生境。尽管加拿大一枝黄花表现出对生境的广泛适应性,但是,由于该种起源于北美湿润草原,对水分仍具有一定的依赖性,所以在目前状况下也许不易入侵十分干旱的山岗及瘠地等生境。不过,随入侵时间的延长和对生境适应变异的积累,加拿大一枝黄花将分化出更耐旱的居群,存在入侵极干旱地区的可能性。

#### 参考文献:

- [1] 李扬汉. 中国杂草志[M]. 北京: 中国农业出版社, 1998: 372.
- [2] Weber E. Current and potential ranges of three exotic goldenrods (*Solidago*) in Europe[J]. *Conservation Biology*, 2001, 15(1): 122-128.
- [3] 李振宇, 解 焱. 中国外来入侵种[M]. 北京: 中国林业出版社, 2002: 43.
- [4] 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.
- [5] 董莹雪, 马 玲, 吴海荣, 等. 华东3省1市加拿大一枝黄花分布和发生规律的定量调查研究[J]. *安徽农业科学*, 2007, 35(27): 8563-8565, 8634.
- [6] Williamson M H, Fitter A. The characters of successful invaders [J]. *Biological Conservation*, 1996, 78(1/2): 163-170.
- [7] Rejmánek M, Richardson D M. What attributes make some plant species more invasive? [J]. *Ecology*, 1996, 77(6): 1655-1661.
- [8] Fineblum W L, Rausher M D. Tradeoff between resistance and tolerance to herbivore damage in a morning glory [J]. *Nature*, 1995, 377: 517-520.
- [9] 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[J]. *植物生态学报*, 2003, 27(1): 47-52.
- [10] 秦卫华, 汪恒英, 周守标. 植物叶表皮永久制片技术的改进 [J]. *生物学杂志*, 2003, 20(3): 38, 41.
- [11] Valladares F, Wright S J, Lasso E, et al. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest [J]. *Ecology*, 2000, 81(7): 1925-1936.
- [12] 王国富, 李连国, 李晓燕, 等. 沙棘叶片表面形态特征与抗旱性的关系[J]. *园艺学报*, 2006, 33(6): 1310-1312.
- [13] 冯元忠, 闫 平. 甘草属植物叶表面气孔类型的观察[J]. *石河子农学院学报*, 1995, 12(1): 1-4.
- [14] Bakker J C. Effects of humidity on stomatal density and its relation to leaf conductance [J]. *Scientia Horticulturae*, 1991, 48(3/4): 205-212.
- [15] 张晓艳, 杨惠敏, 侯宗东, 等. 土壤水分和种植密度对春小麦叶片气孔的影响[J]. *植物生态学报*, 2003, 27(1): 133-136.
- [16] 王学臣, 任海云, 娄成后. 干旱胁迫下植物根与地上部间的信息传递[J]. *植物生理学通讯*, 1992, 28(6): 397-402.
- [17] Kocsis M, Darók J, Borhidi A. Comparative leaf anatomy and morphology of some neotropical *Rondeletia* (Rubiaceae) species [J]. *Plant Systematics and Evolution*, 2004, 248(1): 205-218.
- [18] 李晓燕, 王林和, 李连国, 等. 沙棘茎的形态解剖特征与其生态适应性研究[J]. *干旱区资源与环境*, 2008, 22(3): 188-191.
- [19] Strauss-DeBenedetti S, Bazzaz F A. Plasticity and acclimation to light in tropical *Moraceae* of different successional positions [J]. *Oecologia*, 1991, 87(3): 377-387.
- [20] Sultan S E. Phenotypic plasticity and plant adaptation [J]. *Acta Botanica Neerlandica*, 1995, 44(4): 363-383.
- [21] 韦存虚, 谢佩松, 周卫东, 等. 麦冬、土麦冬和阔叶土麦冬叶表皮形态结构的观察[J]. *植物资源与环境学报*, 2008, 17(4): 9-15.

#### 图版说明 Explanation of Plate

图版 I 1-13. 加拿大一枝黄花叶表皮结构特征: 1. 示多细胞表皮毛; 2. 示上表皮毛; 3. 示下表皮毛; 4. 示上表皮细胞; 5. 示 HZ1 (杭州) 居群的下表皮细胞; 6. 示 NJ5 (南京) 居群的下表皮细胞; 7. 示 SH3 (上海) 居群的下表皮细胞; 8. 示 KS (昆山) 居群的下表皮细胞; 9. 示 HZ2 (杭州) 居群的下表皮细胞; 10. 示 MAS (马鞍山) 居群的下表皮细胞; 11. 示 SH1 (上海) 居群的上表皮; 12. 示下表皮气孔的分布; 13. 示无规则型气孔; 14. 茎横切面结构特征; 15. 茎维管束。

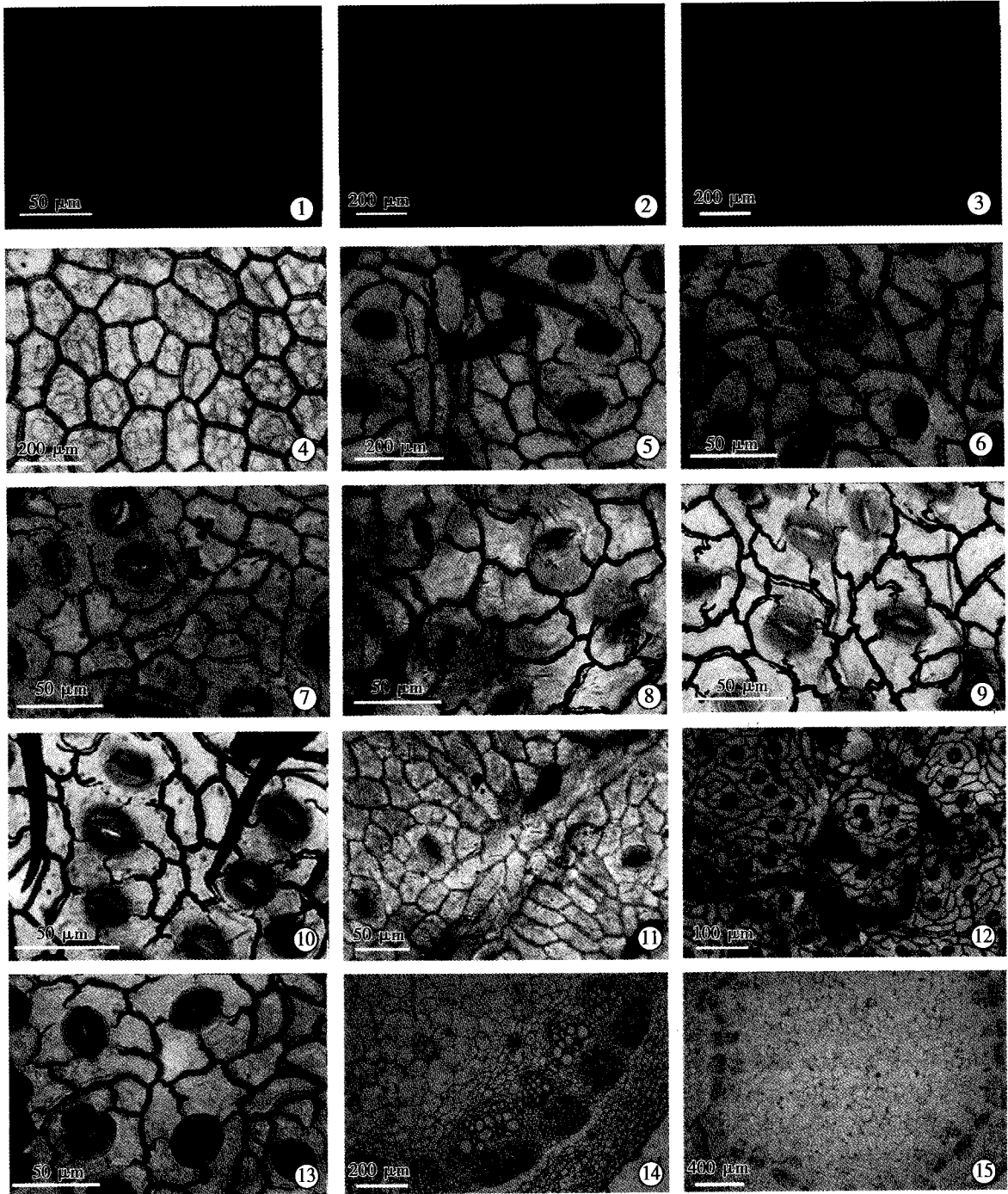
Plate I 1-13. Structural features of leaf epidermis of *Solidago canadensis* L.: 1. Showing multicellular trichome; 2. Showing trichome on upper epidermis; 3. Showing trichome on lower epidermis; 4. Showing upper epidermal cell; 5. Showing lower epidermal cell of HZ1 (Hangzhou) population; 6. Showing lower epidermal cell of NJ5 (Nanjing) population; 7. Showing lower epidermal cell of SH3 (Shanghai) population; 8. Showing lower epidermal cell of KS (Kunshan) population; 9. Showing lower epidermal cell of HZ2 (Hangzhou) population; 10. Showing lower epidermal cell of MAS (Maanshan) population; 11. Showing upper epidermis of SH1 (Shanghai) population; 12. Showing stomatal distribution on lower epidermis; 13. Showing anomocytic type stoma; 14. Structural features of stem transection; 15. Vascular bundle in stem.

曹 飞, 等: 加拿大一枝黄花不同居群叶表皮和茎结构特征及其与  
环境因子的 CCA 分析

图版 I

CAO Fei, et al: Structural features of leaf epidermis and stem of different  
populations of *Solidago canadensis* and CCA analysis of the structural  
features with environmental factors

Plate I



See the explanation at the end of the text