

大花咸豐草的繁殖與競爭策略

林訓仕¹ 李啟陽² 楊文欽³ 何佳勳⁴ 蕭巧玲^{5,*}

摘要

林訓仕、李啟陽、楊文欽、何佳勳、蕭巧玲。2024。大花咸豐草的繁殖與競爭策略。台灣農業研究 73(4):225–233。

大花咸豐草 (*Bidens pilosa* L. var. *radiata* Sch. Bip.) 為菊科鬼針草屬植物，是臺灣 20 種危害力最高的入侵雜草之一。有幾項特質使之成為優勢入侵種，包括環境適應性廣、種子發芽強勢及降低自交比例等，是大花咸豐草能快速拓展棲地的特性，幫助其於不同環境間落地生存時，迅速適應新棲地與拓殖繁衍範圍。大花咸豐草亦會與它種植物高度競爭環境資源與生存空間，讓共域生長之鄰近植物逐漸消失，再加上根部分泌的酚類化合物對其它植物產生剋他作用 (allelopathy)，能使大花咸豐草在短時間內大量繁殖並占有優勢。本文擬探討大花咸豐草繁殖適應性、競爭機制及剋他物質，藉以瞭解其快速入侵的特性，提供防治管理參考。

關鍵詞：剋他作用、菊科、競爭、入侵植物、繁殖。

前言

入侵植物 (invasive plant) 能快速的占據引入地，多數歸因於較在地植物更優勢的適應性，Bloosey & Nötzold (1995) 提出的『增加競爭力演化假說』 (Evolution of Increased Competitive Ability hypothesis; EICA hypothesis)，說明了入侵植物能成功地在引入地取得優勢可能擁有 2 個要件：其一，在相同的生長環境下，入侵植物能較原生植物更具適應性且生產更高的生物量；其二，入侵植物在引入地缺乏專一性天敵 (specialist herbivore)，使植體原本用於抵禦天敵的資源進行再分配，移轉至個體生長繁殖，或用來防禦非專一性天敵 (generalist herbivore)。入侵植物所分泌的各種剋他物質 (allelochemicals)、入侵植物與土壤群落圈的互利共生及對土壤養分的利用效率等 (Deba *et al.* 2007; Cui & He 2009)，亦被認為是入侵植

物能與在地植物抗衡的原因。這些研究與假說，都證明了入侵植物具有多樣化的侵占機制，才能在引入地或入侵地中擴散分布 (Cui & He 2009)。

咸豐草被歸類在菊科 (Asteraceae) 鬼針草屬 (*Bidens*)，咸豐草在臺灣有 3 個變種，分別是：白花鬼針 (*B. pilosa* L. var. *pilosa*)、小白花鬼針 (*B. pilosa* L. var. *minor* (Blume) Sherff) 及大花咸豐草 (*B. pilosa* L. var. *radiata* Sch. Bip.) (Peng *et al.* 1998; Budumajji & Solomon Raju 2018)。未開花前，三者植株外觀時常被混淆為一體。大花咸豐草為 1 年生至多年生草本植物，莖直立，略帶四菱形，無毛或略披極稀疏柔毛，高 30–100 cm 左右。葉片形態多樣化，成熟葉為單數羽狀複葉，上位葉葉緣鈍齒狀，葉尖鈍形；中位葉葉緣鈍齒狀，葉尖為漸尖形；下位葉葉緣鈍齒狀，葉尖鈍形。花屬頭狀花序，具舌狀，帶白色或略有紫紅色。種子

收件日期：2024 年 6 月 26 日；接受日期：2024 年 8 月 15 日。

* 通訊作者：clhsiao@tari.gov.tw

¹ 農業部臺中區農業改良場助理研究員。臺灣 彰化縣。

² 農業部農業試驗所應用動物組助理研究員。臺灣 臺中市。

³ 中央研究院農業生物科技研究中心研究員。臺灣 臺北市。

⁴ 農業部農業試驗所作物組助理研究員。臺灣 臺中市。

⁵ 農業部農業試驗所作物組副研究員。臺灣 臺中市。

為細長的牙狀瘦果，並有淡黃色瘤基向上的短刺，頂端有下彎或鉤狀芒刺 2 或 3 根，芒刺則著生 2 列小倒刺 (Peng *et al.* 1998; Hsu & Lin 2005; Bartolome *et al.* 2013; Xuan & Khanh 2016; Hsueh 2021)。大花咸豐草已逐漸取代白花鬼針與小白花鬼針的棲地，外表形態與後二者略趨相似，不過仍可在花與種子的細微構造上稍作區分。大花咸豐草的舌狀花較白花鬼針與小白花鬼針大，至於種子則能以瘦果的芒刺數目、倒刺的列數及數目作為鑑別 (Wang & Zhang 2002; Hsu & Lin 2005)。

咸豐草原產於南美洲，廣泛分布在溫帶與熱帶地區 (Bartolome *et al.* 2013)，也傳播散布於亞洲熱帶與亞熱帶地區。臺灣於 1976 年由琉球引進大花咸豐草作為蜜源植物，至此之後便落地生根，直至 1984 年才首次報導為臺灣的新紀錄植物 (Hsu & Lin 2005; Bartolome *et al.* 2013)，主要分布於臺灣中低海拔地區，包括廢耕園區、休耕地及道路兩旁等，它與其他植物高度競爭環境資源的能力，可能是在臺灣持續分布的原因 (Hsueh *et al.* 2020a)。

臺灣約有 130 種非本土雜草入侵果園、農田或非耕地 (Chiang 2005)，而大花咸豐草則是名列於 20 種危害最嚴重的入侵植物之一 (Hsu & Kao 2014)，已逐漸取代原生種白花鬼針與小白花鬼針 (Chien *et al.* 2009)，本文擬就大花咸豐草繁殖能力與其特有的競爭機制，瞭解其入侵與生長特性，並探討其剋他作用對鄰近植物造成的影響，以作為後續防除與管理之參考。

大花咸豐草繁殖策略

美國農業部自然資源保育局 (Natural Resources Conservation Service; NRCS) 所公布的大花咸豐草資料為 1 年生的生活史，但入侵臺灣多年後發現大花咸豐草生活史已逐漸轉為 2 年生，甚至可達多年生 (Bartolome *et al.* 2013)。Müller-Schärer *et al.* (2004) 認為入侵植物在入侵後的生活史或生長策略發生改變的原因可能是少了捕食天敵的威脅，才演變為多年生，藉以提高繁殖率。由此可知，大花咸豐草在入侵後能隨環境變異而調整自身生長與適應性，

拓展族群繁衍範圍。本節探討大花咸豐草之環境適應與遺傳特性，以瞭解其與生俱來的優勢如何與鄰近植物爭奪生存空間。

生殖策略

大花咸豐草能成功入侵的機制，除了適應性廣之外，其花部生物學特性也是協助族群拓殖的機制之一。Huang & Kao (2014) 研究大花咸豐草、小白花鬼針及白花鬼針三者之花部生物學，以瞭解何以大花咸豐草族群能較後兩者為多。將三者分別以套袋與開放授粉處理，經 3–4 wk 後收集頭狀花序，以套袋處理的大花咸豐草，單一頭狀花約有 41 個可孕的管狀花，在開放授粉的環境，其管狀花數量顯著高於套袋處理；比較 3 個變種間管狀花的數量，顯示大花咸豐草少於其他兩者。續檢視套袋與開放授粉之結實率，發現套袋處理之大花咸豐草幾乎無法結實，但於開放授粉處理之結實率卻有 57.7%，因此大花咸豐草可能為自交不親和性。雖然 3 個變種皆為異交植物，但其餘兩者在套袋中仍可自交結實，似乎為自交親和 (Huang & Kao 2014)。

花粉/胚珠比 (pollen/ovule ratio; P/O ration) 常被植物學家應用於植物繁育系統的研究上，此可反映植物在授粉過程中使子房胚株受精後之最大結實量。換言之，越有效的授粉模式，其 P/O 比越低，自花授粉 (autogamous) 植物的 P/O 比常比異花授粉 (xenogamous) 低，當 P/O 比高於 5,800 以上時，可視為自交不親和 (Mione & Anderson 1992; Huang & Kao 2014)。P/O 比並非是一項判斷自花或異花授粉的絕對標準，其仍受環境因素與植物特性差異而變化，惟在控制環境下，可作為辨識的方式之一 (Mione & Anderson 1992)。據此以分析三者之 P/O 比，大花咸豐草、小白花鬼針及白花鬼針分別為 8,189、2,053 及 1,613，顯示 3 個變種間有不同的繁殖特性，大花咸豐草具有高度的自交不親和性以防止自交弱勢，且個體間具有顯著的異質性，為異交植物。此特性可幫助大花咸豐草於不同環境間生存，在拓殖新棲地時能調整其生長方式，以因應各種逆境 (Huang & Kao 2014)。

三種鬼針草屬的植物都屬異交，須由授粉

昆蟲協助完成其異花授粉的工作，惟大花咸豐草具有強烈的自交不親和性 (Huang & Kao 2014; Budumajji & Solomon Raju 2018)。Huang & Kao (2014) 發現次級花粉呈現機制 (secondary pollen presentation) 可能是大花咸豐草避免自交的方式。此機制是指花粉從花藥中散出後會落到非花藥的花部結構上 (如雌蕊、花被、花冠或雄蕊非花藥部分)，經由授粉者 (通常為昆蟲) 於此結構上沾黏並傳至異花柱頭上，可避免花粉-雌蕊間的干擾 (pollen-pistil interference)，此項特性常見於菊科、桔梗科及豆科等。由於次級花粉呈現機制是由於雌雄蕊異時成熟 (dichogamous) 的關係，根據花藥筒與花柱的外觀形態差異，可將 3 個變種的次級花粉呈現機制分為 6 個階段 (stage A-F)。分析 6 個階段的各變種間的花粉活性，發現三者從 stage A 至 stage F 的花粉活性會逐漸下降，雖然 3 個變種間並無顯著差異，但由於小白花鬼針與白花鬼針自交後能夠結實，大花咸豐草卻無法產生瘦果，顯示次級花粉呈現是協助大花咸豐草自交不親和性的機制。利用雌雄蕊異時成熟達到免除花粉-柱頭間不親和的交互作用，來減少自交比例，促進異花授粉，以產出具有優勢的後代適應更多不同的環境 (Huang & Kao 2014; Budumajji & Solomon Raju 2018)。

種子形成時間的調整

由於大花咸豐草生長旺盛，原為單軸生長的植株在受到外力干擾能於 10 d 左右從葉腋再生出側枝，並快速開花傳播瘦果。瘦果傳播後則會逐漸萎凋，新的側枝又會重新長出，如此周而復始地繁衍，以占據引入地 (Huang 2008; Shimamoto *et al.* 2011; Hsu & Kao 2014)。

Shimamoto *et al.* (2011) 發現人為的修剪會刺激大花咸豐草產生超補償效應 (overcompensation)，提高無性繁殖機會。其在種植 32 wk 期間，以每 4、8、12、16 wk 修剪頻率及不修剪等 5 個處理，探討對大花咸豐草開花結實的差異。試驗發現，以 12 wk 與 16 wk 的間隔修剪 1 次會刺激大花咸豐草長出側枝並開花結實，展現出超補償效應，亦即經過此頻率修剪後，其植株再生繁殖力超過不修剪處理。

每 4 wk 或 8 wk 修剪的頻率則能顯著抑制大花咸豐草開花與結實，尤其是修剪頻率縮短至 4 wk，種子結實率僅有 2.7%。若為了控制大花咸豐草瘦果傳播，以少於 8 wk 的頻率修剪 1 次，能顯著地防止其繁衍範圍擴大。

種子生態與傳播

環境條件是影響大花咸豐草種子萌芽的重要因素，包括水分、溫度、光照、覆土深度及鹽分逆境等，在最適的條件下有助提高種子發芽與出土 (Reddy & Singh 1992; Ramirez *et al.* 2012; Hsu & Kao 2014)。大花咸豐草由種子 (瘦果) 繁殖，單株的種子量約有 3,000–6,000 粒，且瘦果儲存 3–5 年仍具有 80% 發芽率 (Reddy & Singh 1992; Xuan & Khanh 2016)，可見其繁衍力足以影響他種植物生存。

大花咸豐草的瘦果為黑色長條狀，表面粗糙具有 4 條稜線，長度約 8–12 mm，寬度約 0.8 mm，頂端披有淡黃色瘤基向上短芒刺，約 2–4 條，每個芒刺著生 2 列小倒刺，每列約有 5–7 枚倒刺 (Hsu & Lin 2005; Chauhan *et al.* 2019)。瘦果芒刺上方的倒刺有利於勾住人類、動物的毛髮或衣物，隨著移動至他處進行傳播或擴散 (Chauhan *et al.* 2019)。此外，瘦果著生位置也影響大花咸豐草傳播的能力，研究發現著生於果序中央位置的瘦果比外圍的瘦果長，也相對較重，長度分別為 94.4 mm 與 71.8 mm，重量則為 21 g 與 1.73 g。果序中央位置的新鮮瘦果發芽率為 88%，而外圍瘦果則為 52%，顯示中央瘦果比外圍瘦果更容易附著於潛在的物體上去進行有效傳播 (Rocha 1996)。

瘦果的長度與傳播遠近也有相關，大花咸豐草細小的瘦果除了容易受動物或人力遷徙而傳播外，也能靠著風力與水來傳播 (Budumajji & Solomon Raju 2018; Chauhan *et al.* 2019)。較長的瘦果表面疣狀黃色瘤基較少，整體重量較輕，容易受到風力散播到離親代地點較遠的地方，並在各種條件下容易發芽；短瘦果相對於長瘦果有較多疣狀黃色基瘤，並相對較重，常散落在親代附近，且於類似棲息地的特定發芽條件下生長 (Budumajji & Solomon Raju 2018)。大花咸豐草種子以多種傳播方式來確

保後代的繁衍，顯見其族群的優勢能逐漸於各種環境下擴張。

種子發芽的環境因子

大花咸豐草種子對水分需求較為敏感，種子發芽率隨著滲透壓增加而顯著降低，滲透壓約在 -0.4 MPa 以上時，發芽率會減少至 50% 以下，當達 -0.75 MPa 的發芽率則僅剩 3%。胚根長度同樣受到滲透壓增加的影響而抑制， -0.75 MPa 的胚根長度只有 0.3 cm，與正常胚根 7.3 cm 差距甚大 (Reddy & Singh 1992)。以 6 種不同 NaCl 濃度測試大花咸豐草種子發芽情形，顯示發芽率與胚根長度隨著濃度增加而下降，在 100 mM 下發芽率低於 13%，在 150 mM 仍有少數種子萌發，顯示大花咸豐草於 10–150 mM 鹽分環境下可生長 (Ramirez *et al.* 2012)。

對於土壤酸鹼度忍受性廣也是大花咸豐草對環境高度順應的能力之一 (Hsueh & Chang 2017)。在光照情形下，大花咸豐草即使在 pH 2.5–7 下其發芽率仍達 50–90%，在黑暗中，土壤酸鹼度達到 pH 11 甚至仍有 80% 的發芽率，顯見大花咸豐草對土壤酸鹼度的耐受性廣，有利分布於不同地區，拓殖族群密度與領域 (Hsueh & Chang 2017)。

由白花鬼針、小白花鬼針及大花咸豐草發芽溫度的表現可知，三種咸豐草的最適發芽溫度為 $16\text{--}28^{\circ}\text{C}$ ，但超過 28°C 與 30°C 時，發芽率將呈現下降趨勢。以 16°C 檢視達 50% 發芽率所需的天數，以小白花鬼針最快，平均只要 4 d 即可達到，大花咸豐需 5–6 d 為次之，白花鬼針則需 6–7 d 才能到達 50% 發芽率 (Hsu & Lin 2005)。在 24°C 下，照光有助提高小白花鬼針鬼針草發芽率達 97%，大花咸豐草則為 91.5%，白花鬼針之 43.5% 發芽率最低。黑暗下小白花鬼針的發芽率迅速下降至 14.5%，而大花咸豐草則影響較輕微，發芽率仍有 79%，表示大花咸豐草的發芽對光照需求並不明顯 (Hsu & Lin 2005)。Hsueh *et al.* (2020b) 推測大花咸豐草發芽隨環境影響而異，培養皿黑暗處理之發芽率高於光照處理，但在有介質的盆栽中明顯的有光照需求，顯示光照雖然不是大花咸豐草主要的發芽先決條件，但可能是一項刺激因子 (Chauhan *et al.* 2019)。

再以溫度輔助光照來檢視可能影響發芽的關鍵。由於 *B. alba* 與大花咸豐草類群適應性相似，因此以 *B. alba* 在不同溫度/光照對發芽率的影響來說明大花咸豐草可能的溫度與光度交感之適應性。試驗結果發現，*B. alba* 的萌芽明顯受溫度與光照影響，在較低溫的環境 (day/night (D/N): $15/10^{\circ}\text{C}$ 與 $20/15^{\circ}\text{C}$)，黑暗狀態有助發芽 (Ramirez *et al.* 2012)。

由覆土深度的試驗中可知，大花咸豐草比其它兩種鬼針有較佳之發芽率，且較不會因 0–5 cm 的覆土而影響發芽率，然而發芽率最高者為分布於土壤表面，發芽率隨著土壤深度增加而呈線性下降。小白花鬼針則對覆土深度最為敏感，大花咸豐草在土壤深度達 8 cm 時的發芽率仍有 10%，但 10 cm 以上者幾乎無種子發芽 (Reddy & Singh 1992; Hsu & Lin 2005)。從大花咸豐草的旺盛發芽率可以說明，為何其進入臺灣後能快速取代原有白花鬼針與小白花鬼針的棲地 (Hsu & Lin 2005)。此外，不整地或低整地的農耕操作下，有助增加大花咸豐草的發芽率 (Reddy & Singh 1992)，在常出現大花咸豐草的田區中，透過耕犁整地或許能減少族群數增加。

溫度對於種子萌發相當重要 (Reddy & Singh 1992; Ramirez *et al.* 2012)，由 2 種溫度檢視鬼針與大花咸豐草發芽情形的差異，在較高溫的 28°C 環境下，對鬼針與大花咸豐草的發芽率無明顯差異，鬼針之發芽率甚至稍快於大花咸豐草；但在 18°C 時，鬼針之發芽明顯受到低溫抑制，且發芽率顯著地低於大花咸豐草，顯示大花咸豐草在高溫環境下可與鬼針共域競爭，在低溫季節能侵入鬼針不利生存的空間，發展其族群範圍 (Hsu & Kao 2014)。

營養繁殖能力

為了瞭解鬼針與大花咸豐草的無性繁殖能力，將 4 mo 大的植株剪除第 7–15 節中的 1–2 個節點，並切除對生葉中的一部分葉面積，檢視兩者側枝生長情形。試驗發現在修剪後的第 10 天，大花咸豐草已有不定根長出，約 20 d 後的不定根長度已超過 75 cm，反觀鬼針之不定根幾乎不生長。再觀察側枝生長情形，大花咸豐草自修剪第 10 天後已有側枝長出，20 d

後的側枝約有 6 cm 以上。由此可知，大花咸豐草不定根與側枝生長能力較鬼針強，其營養繁殖能力亦較鬼針高出許多。這項特徵有助大花咸豐草進行無性繁殖，在側枝接觸土壤後能快速長出不定根，形成新的個體，並且也能藉由側枝獲得較多的生長空間，有利拓展族群面積，以抑制其他植物生存面積 (Shimamoto *et al.* 2011; Hsu & Kao 2014)。

生長的競爭與剋他作用

入侵植物侵擾的衝擊不僅影響跨域生物多樣性的平衡，對農作物的威脅與防治成本的經濟支出等，已成為全球性的研究議題。為何能成功入侵，除了對環境適應性廣的特徵外，與其它物種間競爭養分、水分及光線的能力亦是關鍵 (Deba *et al.* 2007; Cui & He 2009; Rashid *et al.* 2010)，藉由競爭作用提高生長速率等機制來妨礙其它物種獲取相同環境資源。剋他物質是另一項控制地域範圍的策略，利用葉片、莖部或根部分泌的多種植化素以抑制它種發芽或生長 (Bais *et al.* 2003; Deba *et al.* 2007; Hsu & Kao 2009; Hsu & Kao 2014)，這些特性使入侵植物能成為一地的優勢者。

生長的競爭

鬼針草屬在臺灣除了前述提及的白花鬼針、小白花鬼針及大花咸豐草 3 個變種外，尚有鬼針 (*B. bipinnata* L.)、鬼針舅 (*B. biternata* (Lour.) Merr & Sherff) 及狼把草 (*B. tripartite* L.) 等，其中除了大花咸豐草與鬼針為外來植物，其餘為原生種 (Peng *et al.* 1998; Budumajji & Solomon Raju 2018)。鬼針與大花咸豐草在臺灣都屬入侵種植物，但現今的鬼針族群已逐漸減少，由於兩者生長習性相同，在多數地方共域生長，利用的環境資源高度重疊，歸咎其原因可能為大花咸豐草比鬼針能獲得較大生物量有關 (Hsu & Kao 2014)。

分析大花咸豐草與鬼針的生長差異，鬼針開花時間較早，因此在後期養分大多分配至生殖生長，與大花咸豐草同時競爭。大花咸豐草累積生物量的能力高於鬼針 1 倍以上，在鬼針進入生殖生長後期，正值大花咸豐草甫接近生

殖生長。因此，大花咸豐草有較高的根重比，尚包括側枝重、根/莖比亦較鬼針優勢，能獲取較多的養分，使植株將養分充分貢獻於生長。由此顯示，鬼針的繁殖策略傾向快速完成生活史與產生種子，而大花咸豐草營養生長期比鬼針長，植株較為高大，兩者共域發展時，鬼針可能會受大花咸豐草植株遮蔭而影響生長 (Hsu & Kao 2014)。

相鄰植物在養分缺乏的條件下，兩者間的養分競爭會更顯得強烈，因為植物根部分泌的物質會互相減少或抑制對方礦物質吸收的程度，來提高自身養分的溶解性、可利用性及使用效率 (Jabran *et al.* 2013; Scavo *et al.* 2019)。大花咸豐草在與香附子 (*Cyperus rotundus* L.) 的生長競爭試驗中，將兩者同時種植於盆栽，以觀察植株地上部與根部的競爭關係，經過 10 wk 的共域生長結果發現，大花咸豐草會將養分優先集中在地上部，而香附子則是將養分貢獻在根系的發展中 (Hsueh *et al.* 2020a)。再利用活性碳吸附大花咸豐草與香附子的根分泌物，比較兩者間競爭資源的表現，以根部乾重來說，添加活性炭後，大花咸豐草的根重明顯減少 50%，而香附子根重則略有增加，顯示活性炭吸附了大花咸豐草根部分泌物後，對香附子的競爭力減少，而促進香附子根重增加 (Hsueh *et al.* 2020a)。

剋他作用

酚類化合物是多數入侵植物的主要剋他物質成分，這些剋他物質能夠抵禦引入地之病原菌或食草動物的威脅，亦能抑制其他植物生長，以成功占據引入地 (Deba *et al.* 2007; Hsu & Kao 2009; Rashid *et al.* 2010; Hsueh *et al.* 2020a)。

利用大花咸豐草根、莖及葉的水萃液處理與其共域生長之鬼針與白花霍香薊 (*Ageratum conyzoides*)，試驗顯示大花咸豐草之根部萃液顯著影響自身與鬼針之發芽率，鬼針受抑制的情形高於大花咸豐草，表示鬼針與大花咸豐草同時生長時易被阻礙。白花霍香薊的發芽率對於大花咸豐草不同部位水萃液皆無明顯影響，證明當白花霍香薊與大花咸豐草共域時，兩者可相互競爭生長 (Hsu & Kao 2009)。

將大花咸豐草植株分為葉、莖及根 3 部分，利用不同濃度水萃液測試稗草 (*Echinochloa crus-galli*) 與蘿蔔 (*Raphanus sativus*) 對發芽、胚軸及胚根伸長的抑制情形。大花咸豐草各部位的水萃液能抑制稗草發芽，惟莖部與葉部不同濃度間無顯著差異，稗草胚軸與胚根受抑制的現象隨著水萃液的濃度增加而增加。大花咸豐草水萃液對蘿蔔的抑制與稗草類似，葉部、莖部及根部對蘿蔔萌芽皆有 83.3% 的抑制率，但不同濃度間無顯著差異，大花咸豐草對蘿蔔胚軸與胚根抑制生長的情形同樣受到水萃液濃度增加而增加。此外，稗草受到抑制的現象高於蘿蔔，顯示此類的剋他物質似乎可做為天然的除草劑 (Deba *et al.* 2007; Rashid *et al.* 2010)。

續分析大花咸豐草剋他物質組成分，發現最主要的酚類化合物共有 6 種，以咖啡酸 (caffeic acid) 含量最多，普遍存在於葉、莖及根部，其次為焦兒茶酚 (pyrocatechin) 與阿魏酸 (ferulic acid) 等，蘿蔔與稗草受到剋他作用的影響可能是由上述物質引起 (Deba *et al.* 2007)。咖啡酸是常見的剋他物質，對於他種植物之種子萌芽與胚軸生長有顯著抑制作用，尤其是苗株發根期對咖啡酸的刺激更為敏感 (Batish *et al.* 2008)。分析咖啡酸對 3 個發根階段 (rhizogenesis) 之綠豆苗酵素活性的變化，其發根階段分別為根原基出現期 (root initiation; RI, 發芽後 3 d)、根露出期 (root expression; RE, 發芽後 5 d) 及根系表現期 (post-expression; PE, 發芽後 7 d)。不論是蛋白酶 (proteases)、過氧化酶 (peroxidases; PODs) 及多酚氧化酶 (polyphenol oxidases; PPOs)，皆顯示出三者活性隨著咖啡酸濃度與發根天數增加而增加，而酚類化合物含量卻呈現相反趨勢。3 種酵素活性與發根階段之木質化與酚類化合物代謝相關，因此當咖啡酸促進上述酵素活性增加表示會刺激後續蛋白質水解與木質化來因應咖啡酸的逆境，但在高濃度下 (1,000 μM) 的酵素活性就明顯受到抑制，也使得酚類化合物含量累積 (Batish *et al.* 2008)。

大花咸豐草剋他物質次高的焦兒茶酚為兒茶酚類之一，常見於具剋他作物之植物抑制鄰近植物生長之物質。斑點矢車菊屬 (*Centaurea*

maculosa) 是南美洲的外來植物 (Bais *et al.* 2003)，經由萃取分餾發現根部所分泌的兒茶酚是其影響原生種植物的剋他物質，當兒茶酚 (100 $\mu\text{g mL}^{-1}$) 添加到矢車菊屬 (*C. diffusa*) 與阿拉伯芥 (*Arabidopsis thaliana*) 上，發現這二個植物的根尖分生組織會比延長區更早發生細胞質的縮合 (condensation)，縮合反應會從分生組織往後移到中心柱而引起組織滲漏死亡。為了更加了解這樣的改變，將二植物的根部加入活標本用的螢光染劑-二乙酸螢光素 (fluorescein diacetate; FDA)，再加入 100 $\mu\text{g mL}^{-1}$ 兒茶酚，10 min 後發現，分生組織與中心柱細胞會最先受到影響，根的活性逐漸減少，且 FDA 會漸漸不呈現；在施用 55 min 後，更使細胞死亡。兒茶酚在根毛上也會影響細胞質的流動，並使細胞質往根尖滲漏。

Bais *et al.* (2003) 也發現兒茶酚會引起活化氧族 (reactive oxygen species; ROS) 的產生。利用對 ROS 有感受性的螢光染劑-二氯螢光黃 (dichlorofluorescein; DCF) 呈像。當阿拉伯芥與矢車菊屬被兒茶酚誘導產生大量 ROS 時，螢光反應會很快 (10 s 內) 呈現出來，起先會在根尖組織隨後會往後移至延長區細胞內，這樣移動模式類似由兒茶酚引起的細胞死亡模式，從 DCF 的呈像中可得知，在根毛上 ROS 會更快速的產生。因此，兒茶酚會引起根細胞的死亡，藉此抑制其他植物生長，與斑點矢車菊同為菊科之大花咸豐草所分泌的焦兒茶酚可能也是以此機制抑制它種植物生長。

結語

大花咸豐草在臺灣有紀錄以來已超過 30 年，廣泛存在於農田與非耕地，因瘦果數量多且具倒鉤刺，常增加其防治及管理之困擾。由於其具有強勢的環境適應能力與剋他作用，並兼具無性繁殖與異交有性繁殖的系統，加上臺灣適宜的氣候，才能使得大花咸豐草擴散，並威脅其他植物的生存。如欲降低大花咸豐草族群密度，可從繁殖特性著手，最主要須減少瘦果的數量，在未大量開花結種子前，吾人可利用適當修剪頻率或在未開花前即拔除，來降低土壤種子庫數量，以控制傳播範圍。此外，大

花咸豐草所分泌的剋他物質，鄰近植物幼苗階段最易受到影響。因此，作物幼苗期如有零星出現大花咸豐草，應須儘速拔除，以減少幼苗根系受損的可能。經修剪或刈除之殘株也須儘速移出農田中，因為大花咸豐草之不定根與側枝生長能力強，即便是小於 3 cm 的枝條，只要帶有芽點或不定根生長點，就有可能以無性繁殖形成新植株。

大花咸豐草的發芽率隨著土壤深度增加而呈線性下降，當深度達 8 cm 以上時，發芽率降至 10% 以下，在有花咸豐草優勢存在的農田，於下期作物開始種植或播種前，可經過翻耕，將表層雜草種子埋入較深層土壤中，來減少表層的種子可能的萌芽數量。此外，透過翻耕後，可再於田區保持 5 cm 以上的水位達 3–4 d，亦有減少萌芽的機會，藉以降低大花咸豐草種子密度，達到防除與管理的功效。

本文透過文獻搜尋瞭解大花咸豐草的繁殖策略、競爭機制及剋他作用外，亦發現大花咸豐草在抑制他種植物的競爭策略中，採用剋他物質對抗與之競爭的植物，其剋他物質主要為酚類化合物，能對鄰近的植物個體與環境產生影響，此類物質同時也具有生物藥理作用 (Bartolome *et al.* 2013; Xuan & Khanh 2016; Liang *et al.* 2020)，在許多國家被當作可食用的傳統食材或民俗醫學用途的植物，來作為藥用植物治療人類或動物的疾病 (Bartolome *et al.* 2013; Liang *et al.* 2020)。未來將接續探討大花咸豐草機能性功能或潛在利用性，以作為相關研究之參考。

引用文獻

- Bais, H. P., T. S. Walker, A. J. Kennan, F. R. Stermitz, and J. M. Vivanco. 2003. Structure-dependent phytotoxicity of catechins and other flavonoids: Flavonoid conversions by cell-free protein extracts of *Centaurea maculosa* (spotted knapweed) roots. *J. Agric. Food Chem.* 51:897–901. doi:10.1021/jf020978a
- Bartolome, A. P., I. M. Villaseñor, and W. C. Yang. 2013. *Bidens pilosa* L. (Asteraceae): Botanical properties, traditional uses, phytochemistry, and pharmacology. *Evid. Based Complement. Altern. Med.* 2013:340215. doi:10.1155/2013/340215
- Batish, D. R., H. P. Singh, S. Kaur, R. K. Kohli, and S. S. Yadav. 2008. Caffeic acid affects early growth, and morphogenetic response of hypocotyl cuttings of mung bean (*Phaseolus aureus*). *J. Plant Physiol.* 165:297–305. doi:10.1016/j.jplph.2007.05.003
- Blossey, B. and R. Nötzold. 1995. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: A hypothesis. *J. Ecol.* 83:887–889. doi:10.2307/2261425
- Budumajji, U. and A. J. Solomon Raju. 2018. Pollination ecology of *Bidens pilosa* L. (Asteraceae). *Taiwania* 63:89–100. doi:10.6165/tai.2018.63.89
- Chauhan, B. S., H. H. Ali, and S. Florentine. 2019. Seed germination ecology of *Bidens pilosa* and its implications for weed management. *Sci. Rep.* 9:16004. doi:10.1038/s41598-019-52620-9
- Chiang, M. Y. 2005. Farmland weeds and preservation of biodiversity in Taiwan. p.150–168. *in: The Development of Plant Resource Diversity in Taiwan*. September 1, 2005. Hualien, Taiwan. Hualien District Agricultural Research and Extension Station, Ministry of Agriculture. Hualien, Taiwan. (in Chinese with English abstract)
- Chien, S. C., P. J. Young, Y. J. Hsu, C. H. Chen, Y. J. Tien, S. Y. Shiu, ... W. C. Yang. 2009. Anti-diabetic properties of three common *Bidens pilosa* variants in Taiwan. *Phytochemistry* 70:1246–1254. doi:10.1016/j.phytochem.2009.07.011
- Cui, Q. G. and W. M. He. 2009. Soil biota, but not soil nutrients, facilitate the invasion of *Bidens pilosa* relative to a native species *Saussurea deltoidea*. *Weed Res.* 49:301–206. doi:10.1111/j.1365-3180.2008.00679.x
- Deba, F., T. D. Xuan, M. Yasuda, and S. Tawata. 2007. Herbicidal and fungicidal activities and identification of potential phytotoxins from *Bidens pilosa* L. var. *radiata* Scherff. *Weed Biol. Manag.* 7:77–83. doi:10.1111/j.1445-6664.2007.00239.x
- Hsu, H. M. and W. Y. Kao. 2009. Contrasting effects of aqueous tissue extracts from an invasive plant, *Bidens pilosa* L. var. *radiata*, on the performance of its sympatric plant species. *Taiwania* 54:255–260. doi:10.6165/tai.2009.54(3).255
- Hsu, H. M. and W. Y. Kao. 2014. Vegetative and reproductive growth of an invasive weed *Bidens pilosa* L. var. *radiata* and its noninvasive congener *Bidens bipinnata* in Taiwan. *Taiwania* 59:119–126. doi:10.6165/tai.2014.59.119
- Hsu, L. M. and H. S. Lin. 2005. Comparison of morphology and seed germination of three *Bidens* species. *Weed Sci. Bull.* 26:33–42. (in Chinese with English abstract) doi:10.6274/WSSROC-2005-026(1)-033
- Hsueh, M. T. and W. L. Chang. 2017. The effect of light

- and pH on the seed germination of *Bidens pilosa* L. var. *radiata*. Weed Sci. Bull. 38:89–102. (in Chinese with English abstract) doi:10.6274/WSS-ROC.201712_38(2).0089
- Hsueh, M. T., C. Fan, and W. L. Chang. 2020a. Allelopathic effects of *Bidens pilosa* L. var. *radiata* Sch. Bip. on the tuber sprouting and seedling growth of *Cyperus rotundus* L. Plants 9:742. doi:10.3390/plants9060742
- Hsueh, M. T., C. Fan, H. F. Lo, and W. L. Chang. 2020b. Effect of light and autotoxicity on the reproduction of *Bidens pilosa* L.: From laboratory to the field. Agriculture 10:555. doi:10.3390/agriculture10110555
- Hsueh, M. T. 2021. Allelopathic effects of *Bidens Pilosa* var. *radiata* Sch. Bip. on the weed control and its application to vegetable cultivation. Doctoral Dissertation. Department of Bioenvironmental Systems Engineering, National Taiwan University. Taipei, Taiwan. 216 pp. (in Chinese with English abstract)
- Huang, H. L. 2008. A comparison of *Bidens pilosa* populations at two altitudes in Taiwan. Master Thesis. Institute of Ecology and Evolution Biology, National Taiwan University. Taipei, Taiwan. 79 pp. (in Chinese with English abstract)
- Huang, Y. L. and W. Y. Kao. 2014. Different breeding systems of three varieties of *Bidens pilosa* in Taiwan. Weed Res. 54:162–168. doi:10.1111/wre.12060
- Jabran, K., M. Farooq, T. Aziz, and K. H. M. Siddique. 2013. Allelopathy and crop nutrition. p.337–348. in: Allelopathy: Current Trends and Future Applications. (Cheema, Z. A., M. Farooq, and A. Wahid, eds.) Springer. Berlin, Germany. 516 pp. doi:10.1007/978-3-642-30595-5_14
- Liang, Y. C., C. J. Lin, C. Y. Yang, Y. H. Chen, M. T. Yang, F. S. Chou, and W. C. Yang. 2020. Toxicity study of *Bidens pilosa* in animals. J. Tradit. Complement. Med. 10:150–157. doi:10.1016/j.jtcme.2019.04.002
- Mione, T. and G. J. Anderson. 1992. Pollen-ovule ratios and breeding system evolution in *Solanum* section *Basathrum* (Solanaceae). Amer. J. Bot. 79:279–287. doi:10.1002/j.1537-2197.1992.tb14549.x
- Müller-Schärer, H., U. Schaffner, and T. Steinger. 2004. Evolution in invasive plants: Implications for biological control. Trends Ecol. Evol. 19:417–422. doi:10.1016/j.tree.2004.05.010
- Peng, C. I., K. F. Chung, and H. L. Li. 1998. Compositae. p.807–1101. in: Flora of Taiwan. 2nd ed. Vol. 4. (Boufford, D. E., C. F. Hsieh, T. C. Huang, P. P. Lowry, II, H. Ohashi, C. I. Peng, ... C. L. Yu., eds.) Department of Botany, National Taiwan University. Taipei, Taiwan. 1218 pp.
- Ramirez, A. H. M., A. J. Jhala, and M. Singh. 2012. Germination and Emergence characteristics of common beggar's-tick (*Bidens alba*). Weed Sci. 60:374–378. doi:10.1614/WS-D-11-00167.1
- Rashid, M. H., T. Asaeda, and M. N. Uddin. 2010. Litter-mediated allelopathic effects of kudzu (*Pueraria montana*) on *Bidens pilosa* and *Lolium perenne* and its persistence in soil. Weed Biol. Manag. 10:48–56. doi:10.1111/j.1445-6664.2010.00366.x
- Reddy, K. N. and M. Singh. 1992. Germination and emergence of hairy beggarticks (*Bidens pilosa*). Weed Sci. 40:195–199. doi:10.1017/S0043174500057210
- Rocha, O. J. 1996. The effects of achene heteromorphism on the dispersal capacity of *Bidens pilosa* L. Intl. J. Plant Sci. 157:316–322. doi:10.1086/297351
- Scavo, A., C. Abbate, and G. Mauromicale. 2019. Plant allelochemicals: Agronomic, nutritional and ecological relevance in the soil system. Plant Soil. 442:23–48. doi:10.1007/s11104-019-04190-y
- Shimamoto, Y., N. Nomura, T. Takaso, and H. Setoguchi. 2011. Overcompensation of seed production caused by clipping of *Bidens pilosa* var. *radiata* (Compositae): Implication for weed control on Iriomote-Jima Island, Japan. Weed Biol. Manag. 11:118–126. doi:10.1111/j.1445-6664.2011.00415.x
- Wang, A. Y. and Y. R. Zhang. 2002. Identification of eight weed seeds of *Bidens* L. in Compositae. J. Jilin Agric. Univ. 24:57–59, 64. (in Chinese)
- Xuan, T. D. and T. D. Khanh. 2016. Chemistry and pharmacology of *Bidens pilosa*: An overview. J. Pharm. Investig. 46:91–132. doi:10.1007/s40005-016-0231-6

Propagation and Competition Strategies of *Bidens pilosa* L. var. *radiata*

Hsun-Shih Lin¹, Chi-Yang Lee², Wen-Chin Yang³, Chia-Hsun Ho⁴, and Chiao-Ling Hsiao^{5,*}

Abstract

Lin, H. S., C. Y. Lee, W. C. Yang, C. H. Ho, and C. L. Hsiao. 2024. Propagation and competition strategies of *Bidens pilosa* L. var. *radiata*. J. Taiwan Agric. Res. 73(4):225–233.

Bidens pilosa L. var. *radiata* Sch. Bip., a member of the Asteraceae family, is one of the top 20 most invasive weeds in Taiwan. It possesses several traits that make it a dominant invasive species, including broad environmental adaptability, strong seed germination, and reduced self-pollination rate. These characteristics enable the *B. pilosa* to rapidly expand its habitat, allowing it to quickly adapt and proliferate in new environments. *B. pilosa* also competes intensely with other plants for environmental resources and living space, causing neighboring plants to gradually disappear. Additionally, the phenolic compounds secreted by its roots have allelopathic effects on other plants, enabling the *B. pilosa* to reproduce rapidly and establish dominance in a short period of time. This mini-review aims to explore the reproductive adaptability, competitive mechanisms, and allelopathic substances of the *B. pilosa* to further understand its rapid invasion, as well as to provide a reference for its management.

Key words: Allelopathy, Asteraceae, Competition, Invasive plant, Propagation.

Received: June 26, 2024; Accepted: August 15, 2024.

* Corresponding author, e-mail: clhsiao@tari.gov.tw

¹ Assistant Research Fellow, Crop Improvement Section, Taichung District Agricultural Research and Extension Station, Changhua County, Taiwan, ROC.

² Assistant Research Fellow, Division of Applied Zoology, Taiwan Agricultural Research Institute, Taichung City, Taiwan, ROC.

³ Research Fellow, Agricultural Biotechnology Research Center, Academia Sinica, Taipei, Taiwan, ROC.

⁴ Assistant Research Fellow, Division of Crop Science, Taiwan Agricultural Research Institute, Taichung City, Taiwan, ROC.

⁵ Associate Research Fellow, Division of Crop Science, Taiwan Agricultural Research Institute, Taichung City, Taiwan, ROC.