

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2018.30345

陈琼, 李肖夏, 王慧. 菊科 12 种外来植物的有性繁殖特征和入侵风险研究 [J]. 植物科学学报, 2018, 36(3): 345~353

Chen Q, Li XX, Wang H. Investigation on sexual reproduction and invasion risk of 12 alien Compositae species [J]. Plant Science Journal, 2018, 36(3): 345~353

菊科 12 种外来植物的有性繁殖特征和入侵风险研究

陈琼¹, 李肖夏², 王慧^{1*}

(1. 华中农业大学园艺林学院/湖北省林业信息技术研究中心, 武汉 430070;

2. 中国林业科学研究院湿地研究所, 北京 100091)

摘要: 菊科植物具有极强的有性繁殖能力, 对外来菊科观赏植物的引进存在极高的入侵风险。本研究以武汉常见的菊科 12 种外来观赏植物为对象, 通过有性繁殖特征调查, 研究植株的花部特征、花粉活力、传粉系统、种子产量, 分析各物种有性繁殖能力的差异, 评估其入侵能力。结果显示, 多数物种可在隔绝传粉者情况下结实; 访花昆虫类型多样, 共观察到 26 种访花昆虫, 其中膜翅目蜂类是主要的传粉者; 结实情况具有一定差异。综合考虑花粉活力、传粉情况和结实情况, 认为黑心金光菊 (*Rudbeckia hirta* L.)、松果菊 (*Echinacea purpurea* (L.) Moench)、大花金鸡菊 (*Coreopsis grandiflora* Hogg.)、蛇目菊 (*Sanvitalia procumbens* Lam.) 的有性繁殖竞争力较高, 对本地传粉环境可能有较大影响。本研究对近缘物种有性繁殖特征的综合分析结果可为评估外来物种的入侵风险提供一定的参考。

关键词: 外来植物; 入侵风险; 传粉系统; 繁殖保障; 有性生殖

中图分类号: Q945; Q949.783.5

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2018)03-0345-09

Investigation on sexual reproduction and invasion risk of 12 alien Compositae species

Chen Qiong¹, Li Xiao-Xia², Wang Hui^{1*}

(1. College of Horticulture & Forestry Sciences / Hubei Engineering Technology Research Center for Forestry Information, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China; 2. Institute of Wetland Research, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China)

Abstract: Plant species of Compositae exhibit superior sexual reproduction. The introduction of Compositae species for ornamental use may cause a high invasion risk. In this study, we investigated the sexual reproductive traits of 12 ornamental Compositae species. The floral characteristics, pollen viability, pollination system, and seed production were compared among species to assess their sexual reproductive ability and invasion risk. Results showed that most plant species could reproduce without pollinators. In addition, 26 species of insects, categorized into six orders and 16 families, were observed to visit the experimental flowers. Bees were the most frequent pollinators, followed by butterflies and flies. Plant species differed in pollinator assemblage and visitation rate, as well as reproductive success. Considering pollen viability, pollination system and seed production, we regarded *Rudbeckia hirta* L., *Echinacea purpurea* (L.) Moench, *Coreopsis grandiflora* Hogg., and *Sanvitalia procumbens*

收稿日期: 2017-10-12, 退修日期: 2017-11-22。

基金项目: 国家自然科学基金项目(31400166, 31600189); 中央高校基本科研业务费专项资金资助项目(2662015BQ036)。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (31400166, 31600189) and Fundamental Research Funds for the Central Universities (2662015BQ036).

作者简介: 陈琼(1993-), 女, 本科, 研究方向为传粉生物学(E-mail: chenqiong19930922@163.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: wanghui@mail.hzau.edu.cn)。

Lam. to be successful in pollination and sexual reproduction in this region, with a high risk of invasion. By comparing the sexual reproductive traits among related species, we provide instructions for assessing the invasion risk of introduced plant species.

Key words: Alien plant; Invasion risk; Pollination system; Reproductive assurance; Sexual reproduction

生物入侵是危害自然生态系统的重要威胁之一，随着全球化的发展，不同地区之间外来物种的迁移、传播、扩散变得更容易，生物入侵风险日益增加^[1]。在中国，越来越多的外来物种入境后定居而造成危害，外来物种入侵每年造成的经济损失超过 70 亿美元^[2]。生物入侵问题已引起包括生态学家在内的广泛关注，外来生物的入侵机制和入侵风险评估已成为研究热点^[3-6]。

观赏植物的引进是入侵物种的重要来源^[1]。菊科植物在世界范围内广泛用作切花、盆花及庭院绿化，且菊科观赏植物也是现代生物技术研究应用较早和较多的种类^[7]。在我国引入的外来物种中菊科植物占有很大比例且极易发展为入侵种，例如：加拿大一枝黄花 (*Solidago Canadensis* L.)、紫茎泽兰 (*Eupatorium adenophora* Spreng.)、苏门白酒草 (*Conyza sumatrensis* (Retz.) Walker)、飞机草 (*Eupatorium odoratum* L.)、薇甘菊 (*Mikania micrantha* Kunth) 等。目前我国已知的外来入侵植物有 270 种，其中菊科 52 种，比例达 19.25%，是物种数最多、危害最大的科之一^[8]，其中，苏门白酒草、一年蓬 (*Erigeron annuus* (L.) Pers.)、小蓬草 (*Conyza canadensis* L.)、三叶鬼针草 (*Bidens pilosa* L.) 等物种主要以种子进行繁殖^[9]。有研究报道，菊科植物的入侵性与其有性繁殖特征密切相关，花期长、无融合生殖或自花受精、传粉媒介充足、种子产量大、种子萌发率高等特性都是其形成入侵性的有利条件^[9, 10]。譬如：加拿大一枝黄花自交不亲和，但花序硕大，对传粉昆虫吸引力强，花粉活力高达 80%~90% 且持续时间长，单株可产种子多达 2 万粒^[11-13]；紫茎泽兰和一年蓬均为无融合生殖，结实不依赖传粉和受精，紫茎泽兰单株种子多达 3~4.5 万粒，一年蓬单株种子达 3 万粒^[9, 14, 15]；苏门白酒草头状花序极不显著，但花粉活力达 80% 以上，可自交，同时借助多种昆虫授粉^[9, 16]。以上有性生殖特征

有助于菊科植物远距离扩散，提高遗传多样性和适应性。因此，弄清菊科植物的有性繁殖特征，将有助于评估其入侵风险并制定有效的管理措施。目前，针对菊科植物的繁殖生态学研究大多集中于少数已形成广泛危害的物种^[4, 5, 10]，而对于那些已经成功定居但尚未完全爆发的物种关注度不多。

本研究以武汉常见的菊科 12 种外来观赏植物为对象，通过有性繁殖状况调查，了解不同植物的传粉者物种组成、访花频率、访花行为，分析植物在本地与各类传粉昆虫的相互作用，评估其对本地传粉环境的潜在影响；对比菊科不同植物的有性繁殖特征，评估植物的繁殖竞争力和入侵风险，以期为观赏植物的引种和管理提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 实验材料

选取武汉常见的菊科 12 种观赏植物：百日菊 (*Zinnia elegans* Jacq.)、波斯菊(秋英) (*Cosmos bipinnata* Cav.)、串叶松香草 (*Silphium perfoliatum* L.)、翠菊 (*Callistephus chinensis* (L.) Nees)、大花金鸡菊 (*Coreopsis grandiflora* Hogg.)、黑心金光菊 (*Rudbeckia hirta* L.)、菊苣 (*Cichorium intybus* L.)、硫磺菊(黄秋英) (*Cosmos sulphureus* Cav.)、黄帝菊 (*Melampodium paludosum* H. B. K.)、蛇目菊 (*Sanvitalia procumbens* Lam.)、松果菊 (*Echinacea purpurea* (L.) Moench)、万寿菊 (*Tagetes erecta* L.) 为材料。所有物种均为观赏引入，其中，波斯菊、大花金鸡菊、菊苣、硫磺菊、万寿菊已被列入中国入侵植物名录^[6]。通过查阅中国植物志 (<http://frps.eflora.cn/>)、中国植物图像库 (<http://www.plantphoto.cn/>)、中国外来入侵物种数据库 (<http://www.chinaias.cn/wjPart/index.aspx>)，记录菊科 12 种植物的原产地、花期、生活型等信息(表 1)。

表 1 菊科 12 种植物的基本信息
Table 1 Basic information of the 12 Compositae species

物种 Species	原产地 Origin	花色 Flower color	花期 Flower season	生活型 Life form
百日菊 <i>Zinnia elegans</i> Jacq.	墨西哥	黄、粉红等	6~9月	一年生
波斯菊 <i>Cosmos bipinnata</i> Cav.	墨西哥	红、白、紫等	6~8月	一年生或多年生
串叶松香草 <i>Silphium perfoliatum</i> L.	北美	黄	6~8月	多年生
翠菊 <i>Callistephus chinensis</i> (L.) Nees	中国吉林、辽宁、河北、山西、山东、云南及四川等	白、红、紫等	5~10月	一年生或二年生
大花金鸡菊 <i>Coreopsis grandiflora</i> Hogg.	美洲	黄、橙	5~9月	多年生
黑心金光菊 <i>Rudbeckia hirta</i> L.	北美	黄	6~10月	一年生或二年生
菊苣 <i>Cichorium intybus</i> L.	中国北京、黑龙江、辽宁、新疆等, 欧洲、北非	淡蓝	5~10月	多年生
硫磺菊 <i>Cosmos sulphureus</i> Cav.	墨西哥至巴西	橙	7~8月	一年生
黄帝菊 <i>Melampodium paludosum</i> H. B. K.	中美洲	黄	6~9月	一年生或二年生
蛇目菊 <i>Sanvitalia procumbens</i> Lam.	墨西哥	黄	6~8月	一年生
松果菊 <i>Echinacea purpurea</i> (L.) Moench	北美洲	紫红	6~7月	多年生
万寿菊 <i>Tagetes erecta</i> L.	墨西哥	黄	7~9月	一年生

以上菊科 12 种植物作为实验材料长期栽培于华中农业大学花卉基地, 均为独立种植的单一种群, 其中百日菊、波斯菊和大花金鸡菊的种群面积约 20 m², 其它物种的种群面积为 5~10 m², 种群之间有 1 m 以上的道路隔离。田间实验于 2016 年 5~9 月及 2017 年 5~6 月进行, 此时 12 种植物均处于盛花期, 便于在相同时间和环境条件下对比其有性繁殖状况; 室内分析于 2016 年 12 月在华中农业大学园艺林学学院实验公共平台进行。

1.2 实验方法

1.2.1 花部特征测量和植株醒目程度评分

每个物种随机选取 10 个头状花序和 10 个植株, 分别用游标卡尺和钢卷尺测量头状花序的直径和植株高度, 统计每个植株的开放花朵数。因花部结构、花朵开放式样、花朵数等均会影响访花者对花的识别和行为反映^[17, 18], 因此植株高度、花朵大小和花朵数对吸引传粉者具有重要作用。为了确定植株对传粉者的醒目程度, 我们采用秩和比法(Rank-sum ratio, 简称 RSR 法)对物种进行综合评分^[19], 即: 分别依据头状花序直径、植株高度、植株开放花朵数等指标值将物种从小到大排序, 然后将指标值最小的物种赋值为 1, 按顺序依次赋值, 最后按每个物种 3 个指标值相加得到的最终值评估该物种的醒目程度(在没有明确知道某个指标的作用明显大于另一个指标的情况下认为其权重相同)。这种方法旨在确

定头状花序直径、植株高度、开放花朵数都比较大的物种。

1.2.2 花粉活力测定

每个物种随机收集刚开放的花朵带回实验室, 用 MTT 染色法测定花粉活力^[20, 21]。具体操作方法如下: 刚开裂的花药, 取少量花粉置于载玻片上, 滴 1~2 滴 MTT 溶液(1%)于载玻片上, 避光染色 30 min。有活力的花粉具脱氢酶活性, 会被染成蓝黑色, 失去活性的花粉粒则不被染色。在 40 倍显微镜下观察每个物种被染色的花粉数、总花粉数并计数, 每个物种观察 3 个视野。花粉活力(%)即染色的花粉数占总花粉数的比例。

1.2.3 传粉观察

每个物种分别设置 1 m × 1 m 的样方, 以 15 min 为一个时间段进行持续传粉观察。记录以下指标: 目标物种的开放花朵数, 访花昆虫的物种, 每种昆虫的访花次数, 每种昆虫的访花行为, 昆虫接触花粉或柱头的身体部位。访花昆虫鉴定到科或属, 野外难以辨别的物种用相机拍照或捕捉带回实验室, 参考《中国昆虫生态大图鉴》、《常见昆虫野外识别手册》、《中国昆虫图鉴》进行鉴定^[22~24]。

1.2.4 繁殖状况调查

为了判断每个菊科物种有无自交或无融合生殖现象, 每个物种选取 10 个未开放的头状花序套袋并做好标记, 隔绝传粉者, 2~3 周后观察是否结实, 以此判断物种是否在隔绝传粉昆虫的情况下结实。

为了统计每个物种的自然结实情况，每个物种收取20个未作处理、自然成熟的果序，用信封装好带回实验室，用解剖镜观察种子的败育情况，以种子中有胚形成作为结实标准，分别统计每个果序中的种子数，以分析自然状态下的种子产量。

1.3 数据处理与分析

使用Excel和SPSS 18.0软件分别计算每种植物头状花序平均直径、植株平均高度、植株平均开花数、传粉昆虫的访花次数比例(某类传粉者的访花次数/所有传粉者的总访花次数)、访花频率(单位时间内每朵花被访花次数)、传粉者物种多样性、花序平均结实数等指标。数据用平均值±标准差(mean ± SD)表示。采用Simpson多样性指数计算传粉者物种多样性^[25]: $D = 1 - \sum P_i^2$, $P_i = N_i / N$, 其中, N 为总访花次数, N_i 为第*i*种昆虫的访花次数。

2 结果与分析

2.1 物种的花部特征和醒目程度综合评分

将头状花序直径、植株高度、植株花朵数分别排序并依次赋值，将这3个指标所得的值相加，评估植株的醒目程度，结果见表2。

从表2可看出，菊科12个物种的醒目程度依次为：黑心金光菊>波斯菊>串叶松香草>松果菊、硫磺菊>菊苣>蛇目菊>百日草>翠菊>黄帝菊、万寿菊>大花金鸡菊。黑心金光菊花序直径、植株高度和植物花朵数都相对较高，因而醒目程度评分

最高；大花金鸡菊、黄帝菊、万寿菊评分最低。

2.2 花粉活力测定

花粉活力测定结果显示(图1)，菊科物种花粉活力较高，其中，百日菊、大花金鸡菊、黑心金光菊、黄帝菊的花粉活力均在80%以上(黑心金光菊的花粉活力高达97.56%，百日菊为96.15%)；仅硫磺菊、蛇目菊、万寿菊3个物种的花粉活力在50%以下(万寿菊花粉活力最低，仅为10.30%)。

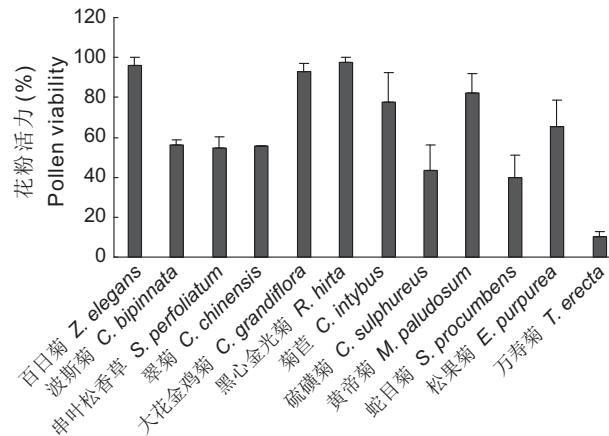


图1 菊科12个物种的花粉活力
Fig. 1 Pollen viability of 12 species of Compositae

2.3 访花昆虫种类及访花行为

本实验中，传粉观察共进行了26.75 h，记录到昆虫访花1017次，访花昆虫可归为21种，分属于6目、16科(表3)。其中鳞翅目种类最多(8种，占访花昆虫物种总数的38.1%)，其次为膜翅目(5种，占23.8%)。

表2 植株醒目程度综合评分
Table 2 Comprehensive scoring results of plant remarkableness

物种 Species	花序直径 Capitulum diameter (cm)	排序 Rank a	植株高度 Plant height (cm)	排序 Rank b	开放花朵数 Number of open flowers	排序 Rank c	综合评分 Summation a + b + c
百日菊	7.57 ± 0.47	10	88.95 ± 20.14	7	2.90 ± 1.20	1	18
波斯菊	4.72 ± 0.58	6	98.20 ± 17.64	9	12.60 ± 5.98	11	26
串叶松香草	6.45 ± 0.98	9	120.17 ± 21.87	12	4.75 ± 3.92	4	25
翠菊	4.34 ± 0.44	5	41.90 ± 3.21	2	10.64 ± 4.06	9	16
大花金鸡菊	4.08 ± 0.43	4	49.60 ± 9.79	4	4.67 ± 3.01	3	11
黑心金光菊	7.66 ± 1.02	11	91.80 ± 17.80	8	8.10 ± 5.97	8	27
菊苣	2.62 ± 0.26	3	68.80 ± 16.07	5	15.60 ± 7.13	12	20
硫磺菊	4.87 ± 0.42	7	101.25 ± 16.27	10	7.33 ± 2.42	6	23
黄帝菊	2.52 ± 0.15	2	41.75 ± 7.22	1	11.75 ± 7.52	10	13
蛇目菊	1.92 ± 0.13	1	114.00 ± 28.02	11	7.71 ± 4.42	7	19
松果菊	9.95 ± 1.57	12	82.3 ± 15.45	6	5.10 ± 2.08	5	23
万寿菊	5.36 ± 0.53	8	46.79 ± 7.15	3	3.71 ± 3.04	2	13

注：表中物种拉丁学名见表1。

Note: Latin names of the study species are presented in Table 1.

表3 访花昆虫种类
Table 3 List of flower-visiting insects

昆虫物种 Insect species	访花目的 Intention of visitation	访花次数 Number of visits
膜翅目 Hymenoptera		
蜜蜂科 Apidae		149
黄胸木蜂 <i>Xylocopa appendiculata</i> Smith	吸蜜、采粉	
隧蜂科 Halictidae		462
黄带淡脉隧蜂 <i>Evylaeus calceatum</i> Scopoli	吸蜜、采粉	
短颊隧蜂 <i>Halictus simplex</i> Blüthgen	吸蜜、采粉	
土蜂科 Scoliidae		30
白毛长腹土蜂 <i>Campsomeris annulata</i> Fabricius	吸蜜、采粉	
蚁科 Formicidae		4
1种	吸蜜	
鳞翅目 Lepidoptera		
凤蝶科 Papilionidae		122
玉带凤蝶 <i>Papilio polytes</i>	吸蜜	
樟青凤蝶 <i>Graphium sarpedon</i>	吸蜜	
蛱蝶科 Nymphalidae		52
斐豹蛱蝶 <i>Argynnис hyperbius</i>	吸蜜	
青豹蛱蝶 <i>Damora sagana</i> (Doubleday)	吸蜜	
粉蝶科 Pieridae		55
斑缘豆粉蝶 <i>Colias erate</i> Esper	吸蜜	
弄蝶科 Hesperiidae		20
稻弄蝶 <i>Parnara guttata</i> Bremer et Grey	吸蜜	
中华谷弄蝶 <i>Pelopidas sinensis</i> Mabille	吸蜜	
螟蛾科 Pyralidae		3
甜菜白带野螟蛾 <i>Hymenia recurvalis</i> Fabricius	吸蜜	
双翅目 Diptera		
食蚜蝇科 Syrphidae		31
黑带食蚜蝇 <i>Episyrrhus balteatus</i> De Geer	吸蜜、采粉	
丽蝇科 Calliphoridae		26
丝光绿蝇 <i>Lucilia sericata</i>	采粉	
不显口鼻蝇 <i>Stomorhina obsoleta</i>	吸蜜、采粉	
蝇科 Muscidae		49
家蝇 <i>Musca domestica</i> L.	采粉、休憩	
鞘翅目 Coleoptera		
叶甲科 Chrysomelidae		6
1种	取食	
瓢虫科 Coccinellidae		1
1种	休憩	
直翅目 Orthoptera		
蝗总科 Locustoidea		6
1种	取食、休憩	
缨翅目 Thysanoptera		
蓟马科 Thripidae		1
1种	取食	

从访花次数来看, 膜翅目昆虫所占比例最高(访花次数占总访花次数的63.42%, 下同), 其次为鳞翅目(24.78%)和双翅目(10.42%)。其它昆虫的访花次数占总访花次数的比例不足2%。

观察发现, 各类昆虫的身体结构和访花行为均有较大差异。蜂类具有携粉足, 在吸食花蜜的同时也采花粉, 在一朵花上的停留时间相对较短(4~5 s), 但行为恒定, 通常连续访问同一物种的花朵; 蝶类以虹吸式口器吸取花蜜为主, 在一朵花上的停留时间较短(2 s左右), 连续访花次数较少, 身体部位很少接触花粉; 蝇类在花上的停留时间很长, 往往是休息、漫无目的地走动, 有时会取食花粉, 极少数会钻进花底部吸花蜜; 其他昆虫如叶甲、蓟马等, 体型小, 访花次数极少, 多以取食花朵或休憩为主, 身体部位很少接触花粉, 也没有携粉足或体毛来黏附花粉, 这些昆虫对植物的传粉贡献较少, 甚至可能对植物的花器官造成伤害, 均不是有效的传粉者。

2.4 菊科不同物种的传粉差异

从菊科不同物种的传粉情况可看出(表4), 昆虫对菊科不同物种的访花频率由高到低依次为: 串叶松香草>波斯菊>松果菊>菊苣>蛇目菊>硫磺菊>大花金鸡菊>万寿菊>百日菊>翠菊>黑心金光菊>黄帝菊。其中, 串叶松香草、波斯菊、松果菊的访花频率最高, 主要访花昆虫为蜂类和蝶类; 翠菊、黑心金光菊、黄帝菊的访花频率最低, 访花昆虫为蜂类、叶甲、蝶类、蚁、蝗等。

12种植物中, 菊苣、硫磺菊、串叶松香草的访花昆虫物种数和物种多样性均较高, 主要为蜂类、蝶类和蝇类; 蛇目菊的访花昆虫仅为隧蜂一类, 多样性水平最低; 另外, 波斯菊和万寿菊的访花昆虫物种数和物种多样性也较低。

2.5 结实率差异

由于实验场地受到一定干扰, 部分套袋处理的花序遭受破坏。除波斯菊、翠菊、大花金鸡菊、万寿菊外, 其它物种均有一定的套袋结实, 其中松果菊隔绝传粉者情况下每个花序仍能产生(228.40 ± 43.44)粒种子(表5)。在自然授粉情况下, 黑心金光菊的结实率最高, 单个花序的种子产量达(817.79 ± 333.28)粒, 其次是松果菊, 种子产量为(132.55 ± 47.65)粒。黄帝菊的自然结实率最低, 每个花序仅有种子(8.50 ± 1.86)粒(表5)。

表4 菊科不同物种的传粉情况
Table 4 Pollination system of Compositae species

物种 Species	观察时长 Observation period (h)	总访花次数(N) Total number of visits	主要访花昆虫 (按访花次数由多到少) Main pollinators	访花频率 (次·朵 ⁻¹ ·h ⁻¹) Visitation frequency (visits per flower per hour)	传粉者物种数(S) Pollinator species richness	传粉者物种多样性(D) Pollinator species diversity
百日菊	3.50	35	隧蜂、蝶类	1.2500	4	0.5780
波斯菊	1.25	89	隧蜂、粉蝶	4.9444	2	0.1060
串叶松香草	3.00	280	隧蜂、木蜂、土蜂	5.4902	6	0.6310
翠菊	1.50	61	隧蜂、叶甲	0.9037	4	0.2091
大花金鸡菊	1.50	41	隧蜂、食蚜蝇	1.3667	5	0.3010
黑心金光菊	2.75	14	家蝇、隧蜂	0.6815	4	0.6020
菊苣	2.75	186	隧蜂、家蝇、食蚜蝇	2.2012	9	0.7731
硫磺菊	2.50	75	粉蝶、凤蝶、木蜂	1.4218	6	0.7420
黄帝菊	1.00	3	蚁、粉蝶、蝗	0.0992	3	0.6667
蛇目菊	0.75	55	隧蜂	1.9130	1	0
松果菊	3.25	146	凤蝶、隧蜂、丽蝇	4.4242	5	0.4797
万寿菊	3.00	32	蝶类	1.3196	3	0.1738
总计	26.75	1017		-	21	-

注：计算传粉者物种多样性指数时，采用传粉者功能群(functional group)的观点^[26]，将亲缘关系相近、体型相似、访花行为类似的昆虫记为一类，共16类，分别为木蜂、隧蜂、土蜂、蚁类、凤蝶、蝶类、粉蝶、弄蝶、蛾类、食蚜蝇、丽蝇、家蝇、蝗、蓟马、叶甲、瓢虫。表中菊科物种拉丁学名见表1。

Notes: Pollinator diversity index was measured by classifying pollinators into 16 groups, including *Xylocopa*, *Halictidae*, *Scoliidae*, *Formicidae*, *Papilionidae*, *Nymphalidae*, *Pieridae*, *Hesperiidae*, *Pyralidae*, *Syrphidae*, *Calliphoridae*, *Muscidae*, *Chrysomelidae*, *Coccinellidae*, *Locustoidea*, and *Thripidae*. We used functional groups instead of insect species as related species are similar in body feature and visitation behavior, and would exert similar influence on the flower^[26]. The Latin names of the study species of Compositae are presented in Table 1.

表5 自然授粉和套袋的结实情况

Table 5 Seed production per inflorescence of open pollination and bagged treatment

物种 Species	自然结实数 Seed production of open pollination	套袋结实数 Seed production of bagged treatment
百日菊	21.68 ± 14.87(19)	31(1)
波斯菊	10.25 ± 12.28(20)	0(3)
串叶松香草	24.89 ± 7.24(19)	16(1)
翠菊	38.00 ± 45.33(20)	0(2)
大花金鸡菊	91.95 ± 29.87(20)	0(5)
黑心金光菊	817.79 ± 333.28(19)	85(1)
菊苣	15.22 ± 10.16(18)	0.75 ± 0.84(4)
硫磺菊	15.45 ± 7.93(20)	5(1)
黄帝菊	8.50 ± 1.86(18)	7(1)
蛇目菊	66.05 ± 21.31(20)	6.33 ± 4.92(3)
松果菊	132.55 ± 47.65(20)	228.40 ± 43.44(5)
万寿菊	16.21 ± 29.37(14)	0(4)

注：括号内数字为样本量。菊科物种拉丁学名见表1。

Notes: Numbers in brackets are sample size. The Latin names of study species of Compositae are presented in Table 1.

3 讨论

3.1 菊科不同植物的传粉状况

本研究调查的菊科12种外来观赏植物，虽然花期重叠、花部特征相似，但头状花序尺寸、花

色、株高、植株花朵数等性状具有显著差异，依据头状花序尺寸、株高和植株花朵数进行综合评分显示，黑心金光菊、波斯菊、串叶松香草、松果菊、硫磺菊、菊苣等物种较其它物种更为醒目。

对这些物种进行传粉观察表明，菊科植物的访花昆虫物种多样，至少涵盖26种(属于6目、16科)昆虫，传粉系统相对泛化(generalized pollination system)，该结果与Cerana^[28]和郝建华^[9]的研究结果一致。菊科植物的头状花序对访花昆虫的身体结构和访花行为限制较少，因此传粉者类型多样。在本研究中，鳞翅目的蝶类和蛾类，以及膜翅目的蜂类昆虫物种最多。在访花次数方面，膜翅目所占比例最高，其次为鳞翅目和双翅目，其它昆虫(如叶甲、蝗虫、蓟马等)的访花次数占总访花次数的比例不足2%。对各类访花昆虫的访花次数、身体结构特征、访花行为等进行综合权衡后认为，膜翅目蜂类行为恒定、专一性高、身体便于携带花粉，是菊科植物主要的传粉者；鳞翅目的蛾类和蝶类、双翅目的蝇类、鞘翅目等昆虫虽不是最有效的传粉者，但由于菊科植物的头状花序结构相对紧凑，多样化的传粉者可能协助花序内自交。

不同植物的传粉系统具有一定的差异性,从传粉者吸引力的角度看,串叶松香草、波斯菊、松果菊、菊苣、蛇目菊、硫磺菊等物种的访花频率相对较高,这些物种大多也是醒目度综合评分较高的物种,其主要访花昆虫为蜂类和蝶类;翠菊、黑心金光菊、黄帝菊的访花频率最低,其访花昆虫为蜂类、叶甲、蝶类、蚁类等。从访花昆虫物种多样性的角度看,菊苣、硫磺菊、串叶松香草等植物的访花昆虫物种数和物种多样性均较高,主要访花昆虫为蜂类、蝶类和蝇类。蛇目菊的访花昆虫仅为隧蜂一类,多样性水平最低,推测其特殊的花色可能对昆虫具有一定识别作用。其它物种由于传粉昆虫物种数较低,或各类昆虫访花次数的均匀度较低,因而物种多样性水平较低。

3.2 菊科不同植物的有性繁殖状况与入侵风险

结合加拿大一枝黄花、苏门白酒草、一年蓬和紫茎泽兰等入侵植物的有性繁殖特征,我们选取花粉活力、传粉情况、套袋和自然结实情况作为主要评价指标。菊科12种植物大多能套袋结实,这种繁殖保障能力可能归因于紧凑的头状花序和较高的花粉产量、花粉活力。这种不依赖传粉者产生种子的繁殖策略对于引入物种的建群具有重要意义^[29]。综合以上因素,我们认为黑心金光菊、松果菊、大花金鸡菊、蛇目菊的有性生殖较为成功。其中,黑心金光菊虽然传粉频率较低,但是具有较高的花粉活力、套袋结实率和自然结实率,表现出极高的、不依赖传粉媒介的繁殖保障能力;大花金鸡菊虽然未检测到自动自交或无融合生殖,但是自然状态下访花频率和结实率均较高,与加拿大一枝黄花特征相似;而松果菊和蛇目菊兼具较高的访花频率、套袋结实率和自然结实率,与苏门白酒草特征相似。因此,从有性生殖的角度看,黑心金光菊、松果菊、大花金鸡菊、蛇目菊等物种具有较强的繁殖竞争力和入侵风险。

目前我国的外来植物风险评估体系中,大多将繁殖能力或繁殖方式作为重要的考量指标,如中国科学院外来植物入侵风险指数评估体系、中国外来陆生草本植物风险评估系统等^[30, 31]。其中,中国外来陆生草本植物风险评估系统基于分类地位、来源、分布、繁殖方式、生活型、生境6个指标,将黑心金光菊、大花金鸡菊、蛇目菊、波斯菊、万寿菊、百日菊列为高风险入侵植物,菊苣和硫磺菊被

认为入侵风险中等,串叶松香草入侵风险低。在本研究中,黑心金光菊、大花金鸡菊、蛇目菊的入侵风险较高,波斯菊虽然植株醒目程度和访花频率较高,但是自然结实率较低,未发现套袋结实;百日菊花粉活力较高,但访花频率、自然结实率较低;万寿菊植株醒目程度、花粉活力、自然结实率均较低,因此未将其列入高入侵风险。有性生殖对于物种远距离扩散、提高遗传多样性和环境适应能力、储存种子库以躲避极端环境具有重要作用^[9],然而,植物无性繁殖、生长迅速、竞争力强、高效利用资源等特征也往往是物种具有入侵性的重要条件^[4, 5, 9, 10],因此在衡量特定物种的入侵风险时仍需要结合以上多个方面进行综合权衡。

3.3 菊科外来植物对本地传粉环境的影响和防控措施

外来植物如果具有有效的传粉和繁殖策略、借助当地昆虫为其授粉并完成有性生殖,对于本地传粉环境可能具有多方面影响。一方面,外来植物可以作为蜜源植物,增加蜂蜜、花粉等报酬物质的多样性,有助于维持本地传粉者群落稳定和物种多样性^[32],尤其是菊科植物大多花期较长且跨越秋季,可以有效弥补本地自然植被遭破坏或花期结束导致的传粉昆虫衰退;另一方面,外来植物可能嵌入本地的传粉网络(pollination network),并且通过传粉相互作用影响本地植物^[33-35],菊科植物往往传粉系统相对泛化,以当地很多种类昆虫为其授粉,因此菊科植物可通过多样化的传粉者影响大量的植物类群;此外,外来植物成功借助本地的传粉者完成有性生殖,可以大大加强其扩散能力,提高后代的遗传多样性和适应环境的能力,甚至通过与本地近缘种杂交导致基因渐渗,成为危害本地生态系统的入侵植物^[36, 37]。

大花金鸡菊、黑心金光菊、松果菊、蛇目菊等物种大多具有花粉活力高、传粉昆虫多、种子产量大等繁殖特性,表明其种群扩散可能性较大,应重视零星种群的扩散动态,在营养生长期进行机械防治、阻断其种子产生和传播是防治的重要途径;菊苣、串叶松香草等物种虽然繁殖竞争力较弱,但在不同的引种地区由于气候、植被、传粉环境的差异,物种的有性繁殖情况可能不同,因此也应加强关注种群分布动态、繁殖能力。本研究通过对传粉系统和繁殖能力的全面调查,分析外来植物与本地

传粉者的相互作用，将有助于评价外来植物对本地传粉者生物多样性和传粉环境的影响，为评估外来植物的生态影响和入侵风险提供重要参考指标。然而，菊科植物物种繁多，且具有多样化的繁育系统和繁殖策略，本文仅针对武汉市常见的菊科12种植物开展有性繁殖特征调查，具有一定的局限性。今后应针对菊科植物开展广泛的繁育系统和繁殖策略调查，更好地揭示有性繁殖特征与植物入侵性的关系。

致谢：武汉大学郭友好教授对本研究给予指导，华中农业大学徐莉清高级工程师以及祁特、李谋亮、杜瑞华在野外实验中给予帮助，特此感谢。

参考文献：

- [1] Wang H, Wang Q, Bowler PA, Xiong W. Invasive aquatic plants in China [J]. *Aquat Invasions*, 2016, 11(1): 1–9.
- [2] 范晓虹, 李尉民. 保护我国生物安全的检疫对策研究 [J]. 生物多样性, 2001, 9(4): 439–445.
- [3] Fan XH, Li WM. Research on quarantine strategy for biosafety protection in China [J]. *Biodiversity Science*, 2001, 9(4): 439–445.
- [4] Kolar CS, Lodge DM. Progress in invasion biology: predicting invaders [J]. *Trends Ecol Evol*, 2001, 16(4): 199–204.
- [5] 郭晓辉, 任明迅, 丁建清, 郑景明. 加拿大一枝黄花入侵林地对植物多样性的影响及其季节变化 [J]. 植物科学学报, 2011, 29(2): 149–155.
- [6] Guo XH, Ren MX, Ding JQ, Zheng JM. Plant species diversity and its seasonal dynamics in woodland invaded by *Solidago canadensis* (Asteraceae) [J]. *Plant Science Journal*, 2011, 29(2): 149–155.
- [7] 汤敏喆, 任明迅, 郑景明, 丁建清. 加拿大一枝黄花对庐山自然保护区林地植物多样性及其季节动态的影响 [J]. 植物科学学报, 2012, 30(4): 366–373.
- [8] Tang MZ, Ren MX, Zheng JM, Ding JQ. Seasonal dynamics of plant diversity in woodland invaded by *Solidago canadensis* (Asteraceae) in Lushan Nature Reserve [J]. *Plant Science Journal*, 2012, 30(4): 366–373.
- [9] Bai F, Chisholm R, Sang W, Dong M. Spatial risk assessment of alien invasive plants in China [J]. *Environ Sci Technol*, 2013, 47(14): 7624–7632.
- [10] 洪波, 史春凤, 张晓娇, 高俊平. 菊花观赏性状和农艺性状基因改良研究进展 [J]. 中国农业科学, 2009, 42(4): 1348–1358.
- [11] Hong B, Shi CF, Zhang XJ, Gao JP. Advances in research of ornamental and agricultural traits in chrysanthemum by gene engineering [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2009, 42(4): 1348–1358.
- [12] Weber E, Sun SG, Li B. Invasive alien plants in China: diversity and ecological insights [J]. *Biol Invasions*, 2008, 10(8): 1411–1429.
- [13] 郝建华. 部分菊科入侵种的有性繁殖特征与入侵性的关系 [D]. 南京: 南京农业大学, 2008: 43–89.
- [14] 曾建军, 肖宜安, 孙敏. 入侵植物剑叶金鸡菊的繁殖特征及其与入侵性之间的关系 [J]. 植物生态学报, 2010, 34(8): 966–972.
- [15] Zeng JJ, Xiao YA, Sun M. Reproductive traits associated with invasiveness in *Coreopsis lanceolata* [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34(8): 966–972.
- [16] 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.
- [17] Huang H, Guo SL. Study on reproductive biology of the invasive plant *Solidago canadensis* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(11): 2795–2803.
- [18] Dong M, Lu BR, Zhang HB, Chen JK, Li B. Role of sexual reproduction in the spread of an invasive clonal plant *Solidago canadensis* revealed using intersimple sequence repeat markers [J]. *Plant Spec Biol*, 2006, 21(1): 13–18.
- [19] 张海亮, 朱敏, 李干金. 加拿大一枝黄花繁殖性状对其入侵性的影响 [J]. 中国计量学院学报, 2015, 26(3): 324–330.
- [20] Zhang HL, Zhu M, Li GJ. Impact of reproductive traits on the invasive ability of *Solidago canadensis* L. [J]. *Journal of China University of Metrology*, 2015, 26(3): 324–330.
- [21] 高侃. 外来种小飞蓬、一年蓬及其伴生种生物学特征与生理生态特性比较研究 [D]. 长春: 吉林农业大学, 2007: 13–42.
- [22] 鲁萍, 桑卫国, 马克平. 外来入侵种紫茎泽兰研究进展与展望 [J]. 植物生态学报, 2005, 29(6): 1029–1037.
- [23] Lu P, Sang WG, Ma KP. Progress and prospects in research of an exotic invasive species, *Eupatorium adenophorum* [J]. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2005, 29(6): 1029–1037.
- [24] 郝建华, 强胜, 曹飞, 刘倩倩, 李淑顺. 苏门白酒草的繁殖特征与入侵性的关系 [C]// 中国植物学会. 中国植物学会75周年年会论文摘要汇编(1933–2008). 兰州: 兰州大学出版社, 2008.
- [25] 黄双全, 郭友好. 传粉生物学的研究进展 [J]. 科学通报, 2000, 45(3): 225–237.
- [26] Huang SQ, Guo YH. Advances in pollination biology [J]. *Chinese Science Bulletin*, 2000, 45(3): 225–237.
- [27] 杨春锋, 郭友好. 被子植物花部进化: 传粉选择作用的客观评价 [J]. 科学通报, 2005, 50(23): 2575–2582.
- [28] Yang CF, Guo YH. Floral evolution: beyond traditional viewpoint of pollinator mediated floral design [J]. *Chinese Science Bulletin*, 2005, 50(23): 2575–2582.
- [29] 田凤调. 秩和比法及其应用 [M]. 北京: 中国统计出版社,

- 1993.
- [20] Rodriguez-Riano T, Dafni A. A new procedure to assess pollen viability[J]. *Sex Plant Reprod*, 2000, 12(4): 241–244.
- [21] Mao YY, Huang SQ. Pollen resistance to water in 80 angiosperm species: flower structures protect rain-susceptible pollen[J]. *New Phytol*, 2009, 183(3): 892–899.
- [22] 张巍巍, 李元胜. 中国昆虫生态大图鉴[M]. 重庆: 重庆大学出版社, 2011.
- [23] 张巍巍. 常见昆虫野外识别手册[M]. 重庆: 重庆大学出版社, 2014.
- [24] 彩万志, 李虎. 中国之美自然生态图鉴: 中国昆虫图鉴[M]. 太原: 山西科学技术出版社, 2015.
- [25] Sahli HF, Conner JK. Characterizing ecological generalization in plant-pollination systems[J]. *Oecologia*, 2006, 148(3): 365–372.
- [26] Fenster CB, Armbruster WS, Wilson P, Dudash MR, Thomson JD. Pollination syndromes and floral specialization [J]. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2004, 35: 375–403.
- [27] 吴梦. 武汉花境植物选择与应用研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2010: 10–33.
- [28] Cerana MM. Flower morphology and pollination in *Mikania* (Asteraceae)[J]. *Flora*, 2004, 199(2): 168–177.
- [29] Michael SL, John CV, Robert WP. The reproductive biology of the invasive ferns *Lygodium microphyllum* and *L. japonicum* (Schizaeaceae): Implications for invasive potential[J]. *Amer J Bot*, 2003, 90: 1144–1152.
- [30] 李振宇, 解焱. 中国外来入侵种[M]. 北京: 中国林业出版社, 2002.
- [31] 杨博. 中国外来陆生草本植物[D]. 上海: 复旦大学, 2010: 12–71.
- [32] Spellman KV, Schneller LC, Mulder CPH, Carlson ML. Effects of non-native *Melilotus albus* on pollination and reproduction in two boreal shrubs[J]. *Oecologia*, 2015, 179(2): 495–507.
- [33] Brown BJ, Mitchell RJ. Competition for pollination: effects of pollen of an invasive plant on seed set of a native congener[J]. *Oecologia*, 2001, 129(1): 43–49.
- [34] Brown BJ, Mitchell RJ, Graham SA. Competition for pollination between an invasive species (purple loosestrife) and a native congener[J]. *Ecology*, 2002, 83(8): 2328–2336.
- [35] Vilà M, Bartomeus I, Dietzsch AC, Petanidou T, Steffan-Dewenter I, Stout JC, Thomas Tscheulin T. Invasive plant integration into native plant-pollinator networks across Europe[J]. *P Biol Sci*, 2009, 276(1674): 3887–3893.
- [36] Ward SM, Gaskin JF, Wilson LM. Ecological genetics of plant invasions: what do we know? [J]. *Invas Plant Sci Manage*, 2008, 1(1): 98–109.
- [37] Geiger JH, Pratt PD, Wheeler GS, Williams DA. Hybrid vigor for the invasive exotic Brazilian peppertree (*Schinus terebinthifolius* Raddi. Anacardiaceae) in Florida[J]. *Int J Plant Sci*, 2011, 172(5): 655–663.

(责任编辑:张平)