

·研究报告·

# 菊科入侵植物三叶鬼针草的繁殖特征及其与入侵性的关系

郝建华<sup>1, 2</sup>, 刘倩倩<sup>1</sup>, 强胜<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>南京农业大学杂草研究室, 南京 210095; <sup>2</sup>常熟理工学院生物与食品工程学院, 常熟 215500

**摘要** 三叶鬼针草(*Bidens pilosa*)是一种危害严重的菊科入侵植物。通过实验观察和人工控制套袋等方法, 对其花序开花动态、花粉胚珠比(P/O)、自交亲和性、花粉活力、访花昆虫和种子(瘦果)的萌发率等与繁殖相关的特征进行了研究, 探讨了这些繁殖特征与入侵性的关系。三叶鬼针草在10-11月开花, 单个花序的花期约为5-6天。每小花的花柱基部有圆筒状的蜜腺环绕。单个花序内可自交亲和, 自交结实率和花粉活力均较高, 其P/O值为 $1\ 754.12 \pm 29.87$ 。主要访花者为灰蝶科(Lycaenidae)、粉蝶科(Pieridae)和茧蜂科(Braconidae)昆虫。三叶鬼针草所具有的灵活交配机制是其入侵成功的重要因素。此外, 三叶鬼针草结实量大、种子产生迅速且适于传播, 以及种子萌发范围广和短期快速萌发等特性也增强了其入侵性。

**关键词** 菊科, 三叶鬼针草, 繁育系统, 入侵性, 繁殖特征

郝建华, 刘倩倩, 强胜 (2009). 菊科入侵植物三叶鬼针草的繁殖特征及其与入侵性的关系. 植物学报 44, 656–665.

生物入侵是自然生态系统面临的最重要的全球性问题之一, 它不仅是导致生物多样性丧失的主要原因之一, 而且也威胁着全球的生态环境和经济发展(刘建, 2005)<sup>①</sup>。繁殖是入侵种群建群时面临的根本挑战, 因而, 与繁殖有关的特征直接影响到归化和入侵的成功(Pyšek and Richardson, 2007)。有研究者认为, 入侵植物的繁殖能力与入侵能力呈正相关(Barrett, 1983; 徐汝梅和叶万辉, 2003)。

尽管一些与繁殖相关的特征明显地与植物入侵种的繁盛和扩散相关(Hayes and Barry, 2008), 但与入侵相关的特定繁殖特征的信息非常有限(Pyšek and Richardson, 2007; van Kleunen et al., 2008)。例如, 对2个大种类样本的分析发现, 在繁育系统方面, 外来种与本地种相比, 两性花比单性花更常见(Baker, 1955; Williamson and Fitter, 1996; Cadotte and Lovett-Doust, 2001)。然而, Sutherland(2004)发现外来种和本地种在繁殖特征上没有显著差异, 入侵种的单性花种类甚至比非入侵种的多。同样, 自交亲和性, 特别是当与自花受精相结合时, 被认为是加强植物入侵性

的重要因素(Williamson and Fitter, 1996; Rambuda and Johnson, 2004; van Kleunen and Johnson, 2007; van Kleunen et al., 2008)。但是, 也有些强入侵性的种为自交不亲和(Sun and Ritland, 1998; Sutherland, 2004; Brennan et al., 2005; Hong et al., 2007; Lafuma and Maurice, 2007; Friedman and Barrett, 2008)。同属物种之间的比较研究表明, 结实性、有效地扩散模式、萌发能力以及幼苗延存和建群能力等繁殖特征, 是促进植物入侵性的因素。而另一些繁殖特征, 如花粉质量、传粉媒介、繁殖成熟期(生殖所需时间长短)、繁殖体大小和种子散播的方式等, 与入侵性的关系还不明确(Pyšek and Richardson, 2007)。

菊科不仅是双子叶植物中最大和引种最成功的科之一, 而且也是入侵种类最多的类群之一(Wu and Wang, 2005; 朱世新等, 2005)。由于菊科植物在繁殖上所具有的一些特点, 如有效地扩散机制、良好的集群能力以及不需要专化传粉者等, 致使其快速蔓延, 成为入侵植物最多的类群之一。对国内植物入侵种数量的统计表明, 每4个入侵植物中就有1个属于

收稿日期: 2009-02-25; 接受日期: 2009-07-17

基金项目: 国家公益性行业科研专项(No.200709017)

\* 通讯作者。E-mail: wr1@njau.edu.cn

① 刘建 (2005). 中国入侵植物分布格局和特性分析. 博士论文. 济南: 山东大学. pp. 1-3.

菊科(徐海根和强胜, 2004; 万方浩等, 2005)。目前国内外的研究中, 仅对少数几个菊科入侵种, 如黄星菊(*Centaurea solstitialis*)(Maddox et al., 1996; Sun and Ritland, 1998)、*C. melitensis* (Porras and Álvarez, 1999)、*Senecio inaequidens* (Lopez-Garcia and Maillet, 2005; Lafuma and Maurice, 2007)、*Senecio squalidus* (Brennan et al., 2005)和苏门白酒草(*Conyza sumatrensis*) (Hao et al., 2009)的有性繁殖特征进行了报道, 大部分种的繁殖特征及其与入侵性的关系均有待深入研究。由于在菊科中鉴定与入侵性相关的特征以及在评估繁殖特征的基础上发现和预测其入侵能力的工作尚处于初期阶段, 因此需要更多的实例研究。

三叶鬼针草(*Bidens pilosa*)隶属菊科(Asteraceae)鬼针草属, 为一年生草本, 广泛分布于热带和亚热带区域, 常见于农田和路边。三叶鬼针草原产于热带美洲, 由于其瘦果冠毛芒状且具倒刺, 可能通过附着于人、畜和货物传入我国, 目前已广泛分布于我国的华东、华中、华南、中南、西南以及河北等地, 在大陆的主要入侵物种名录中均被列为具有较强入侵性的入侵种(李振宇和解炎, 2002; 徐海根和强胜, 2004; 万方浩等, 2005; 朱世新等, 2005)。Wu和Wang(2005)在对台湾的菊科入侵种分析中, 也将其列为较强入侵种。

在三叶鬼针草的有性生殖特征研究方面, Sun和Ganders(1990)利用等位酶技术对其有舌和无舌花变种的异交率进行了研究。Grombone-Guaratini等(2004)对分布于巴西的三叶鬼针草等3种鬼针草属植物的繁殖生物学特性进行了研究。但上述研究均未对其繁殖特征与入侵性的关系给予充分关注。

本文不仅对三叶鬼针草的开花动态、繁育系统、花粉胚珠比及自交亲和性等繁殖特征进行了较为详细的研究, 而且也研究了其结实量和种子萌发率等其它繁殖特征, 并分析了这些特征与入侵性的关系, 以期揭示该入侵种的入侵机制提供基础资料, 并为其它菊科入侵种繁殖特征的相关研究提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

2005年11月, 在南京仓波门的自然三叶鬼针草(*Bidens pilosa*L.)种群中采集不同植株上的成熟种子, 室温保存。2006年3月, 随机选取一些种子, 分别种植于10个花盆中, 在幼苗期进行间苗, 使每个花盆中仅保留1棵植株。所栽培的植株置于南京农业大学塑料大棚内, 大棚四周开放, 顶端覆盖有塑料棚膜, 以保护套袋的花序免遭狂风暴雨的侵袭。三叶鬼针草中有头状花序边缘具舌状花的变种。本实验使用的是头状花序中无舌状花的原变种(胡启明, 1979)。

### 1.2 方法

#### 1.2.1 花序开花动态

由于菊科植物的头状花序被认为是一朵单花, 因此, 开花动态的观察一般以整个花序为单位进行(Burt, 1961, 1977; Mani and Saravanan, 1999)。在三叶鬼针草开花盛期, 观测从开花到结实乃至种子散放所需的时间。按照Burt(1961)的标准, 以总苞片展开, 花序外面的第1轮花开放为开花的起始阶段, 以花序中央的小花开放作为开花期的结束, 观察并记录从开花到结果期的形态变化和发育所经历的时间等。在Olympus双目体视显微镜下进行详细的观察, 并用连接在其上的Nikon数码相机拍照。

取处于开花期的小花, 用FAA固定液固定, 经过 $5\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$  NaOH透明软化和蒸馏水清洗后, 分离出花柱的基部, 在Olympus BH显微镜下观察其蜜腺的位置和形态, 并用连接在其上的Nikon数码相机拍照。

#### 1.2.2 人工控制套袋实验

在三叶鬼针草开花前期, 从10个植株的每株上选取20-24个花序, 将每个植株上4个形态发育一致的花序分为1组, 对每组中的4个花序分别进行以下处理。(1)开放处理: 自然状况的花序;(2)套袋处理: 开花前将整个花序用硫酸纸套袋, 检测是否自交亲和;

(3)去雄处理: 由于菊科植物的花密集排列在1个头状花序上, 难以进行去雄操作, 因此, 本实验采用切除花序上部的方法(Koltunow, 1993; Richards, 1997), 即将开花前的花序上部切除, 去除整个花序中的所有花药和柱头, 保留部分花柱和子房; (4)去雄套袋处理: 将花序按照上述方法去雄后套袋。每个植株上均做5-6组处理。待瘦果成熟后, 按单花序将各处理的果序分别装入纸袋中, 观察各处理的结实现象, 并统计结实率。

### 1.2.3 花粉胚珠比

花粉胚珠比(P/O)是指1朵花中所有花粉数量与胚珠数量的比值(Crudén, 1977)。本研究中, 花粉数量的统计参照 Kliber和 Eckert (2004)的方法并加以改进。从10个植株上选取30个花序, 用FAA固定。在实验室内, 从每个花序上随机选取10朵花药未开裂的小花, 将所有花药移入离心管中捣碎, 加入0.5 mL甘油乳酸混合液(甘油:乳酸=3:1), 45°C水浴5分钟, 再用涡旋振荡器振荡5分钟, 最后用移液枪吸取6  $\mu\text{L}$ 的花粉液于载玻片上, 在显微镜下观察并计数, 统计出总花粉量和每朵花的P/O值。实验重复6次。

### 1.2.4 自交亲和性

在10个不同植株上选取40个处于开放前一天的花序进行标记, 并用硫酸纸套袋。在开花后第1-8天中, 每天采集不同植株上的5个花序, 用FAA固定。观察时, 将单个花序经过5  $\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  NaOH透明软化, 并用蒸馏水冲洗干净。将花序置于载玻片上, 用解剖针和镊子分离出20-30朵花的柱头, 采用脱色苯胺蓝显微镜法, 在明视野显微镜和荧光显微镜下观察柱头可授区的位置、花粉在柱头上的落置情况和柱头可授区(即柱头内侧乳突面上)萌发的花粉(长出花粉管的花粉粒)数量。以单个花序为单位, 计算每个花序可授区上的平均萌发花粉数量; 以每天的5个花序平均萌发花粉数量代表当天的自交亲和性大小。

### 1.2.5 花粉活力

花粉活力的测定采用醋酸洋红染色法。在10个植株

上共标记40个开花前的花序, 于开花后第1-8天, 每天从不同的植株上选取5个花序, 分别将花序上的花粉涂抹在载玻片上, 加醋酸洋红染色, 在显微镜下统计被染成红色的花粉粒占总花粉数量的百分比。每个花序共设3个重复。保证每个重复所统计的花粉粒数不少于200粒(开花后期花粉粒散放量少时除外)。

### 1.2.6 访花昆虫

在三叶鬼针草的开花盛期, 对访花昆虫进行观察, 以网捕等捕捉方式采集正在访花的昆虫, 将标本带回室内鉴定并保存。

### 1.2.7 种子萌发

2006年12月12日至2007年1月4日期间进行三叶鬼针草种子萌发实验。随机选取自然结实的三叶鬼针草瘦果(种子)50粒, 均匀摆放于培养皿中, 皿底垫以双层滤纸, 并加入适量蒸馏水, 于光照培养箱中培养。萌发条件为: 25°C, 12小时光照/12小时黑暗。实验共设5个重复。每24小时记录1次种子萌发数目, 统计种子萌发率。当连续10天无种子萌发时, 萌发实验结束。

### 1.2.8 数据统计分析

使用SPSS13.0统计软件对结实率等数据进行One-way ANOVA分析, 因数据分布符合正态分布, 故采用Turkey检验。以A、B和C表示存在极显著差异( $P=0.01$ ), 以a、b和c表示存在显著差异( $P=0.05$ )。

## 2 结果与讨论

### 2.1 花序开花动态

三叶鬼针草在南京的花期为每年10-11月。头状花序每天开1-2轮花, 约经5-6天, 花序上的花朵全部开放(图1A)。从第6天开始, 花从外围开始逐渐脱落, 子房发育伸长。从开花至花全部脱落需9-10天, 至果实成熟开裂约需18天(图1B)。

蜜腺环状围绕在每朵小花花柱的基部, 呈圆筒状, 顶端呈不规则的波状起伏(图 2A)。分泌蜜汁的气孔分布于蜜腺的顶部, 其开口多朝上或朝外, 这有利于花蜜分泌和贮藏于花冠筒中(图 2B)。蜜腺的存在, 为三叶鬼针草虫媒传粉提供了证据。

## 2.2 人工控制套袋实验

对开放和套袋处理的三叶鬼针草花序的结实量和结实率统计表明, 开放和套袋处理后, 三叶鬼针草花序均可以正常结实, 且结实量和结实率均比较高(图3)。

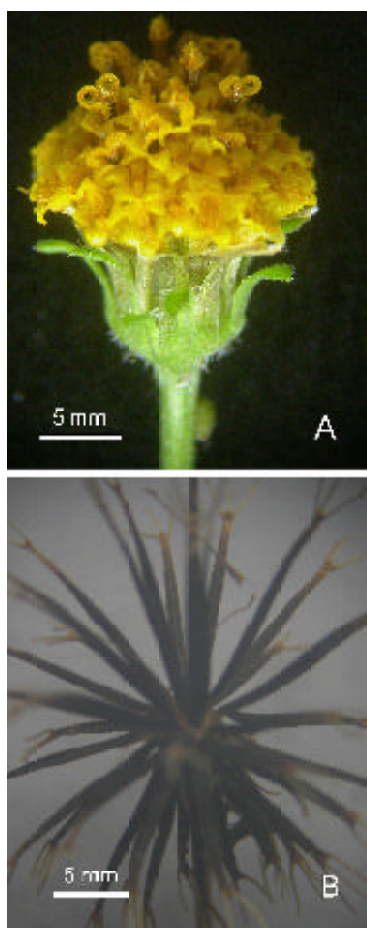


图 1 三叶鬼针草的花序和果序  
(A) 开花后第 5-6 天的花序; (B) 开花后第 16-18 天的果序

**Figure 1** The capitula and mature capitula of *Bidens pilosa*  
(A) Capitula at 5-6 day after flow ering; (B) Mature capitula at 16-18 day after flow ering

在开放处理情况下, 单个花序可以产生 $(36.23 \pm 11.27)$  (平均值 $\pm$ SD)粒饱满的种子, 结实率为 $(77.54 \pm 16.48)\%$ ; 在套袋情况下, 单个花序可以产生 $(30.36 \pm 9.50)$  (平均值 $\pm$ SD)粒饱满的种子, 结实率为 $(58.86 \pm 17.38)\%$ ; 在去雄和去雄套袋处理下, 三叶鬼针草均无可育种子产



图 2 三叶鬼针草管状花中的蜜腺  
(A) 位于花柱基部的圆筒状蜜腺的整体观(箭头示蜜腺上的气孔); (B) 重点显示蜜腺顶端的气孔(箭头所示)  
N: 蜜腺; St: 花柱

**Figure 2** The nectary of disc floret of *Bidens pilosa*  
(A) Overview of nectary located at the base of style (arrows indicated the stomata on the nectary); (B) Showing the stomata on top of a nectary (shown by arrows)  
N: Nectary; St: Style

生, 说明三叶鬼针草不存在自发无融合生殖(即不需要假受精的无融合生殖)现象。

使用SPSS软件对各个处理进行统计分析, 结果表明, 各处理间存在极显著差异( $F=2\ 538.711$ ,  $df=3$ ,  $P<0.01$ )。开放处理的结实率极显著地高于套袋花序处理( $t=10.184$ ,  $df=107$ ,  $P<0.01$ )。

### 2.3 花粉活力与自交亲和性

经过醋酸洋红染色后, 有活力的三叶鬼针草花粉粒会被醋酸洋红染成较为鲜艳的红色, 无活力的则不着色。统计结果表明, 在开花后第 1-8 天, 花粉活力均维持在较高水平( $(94.12 \pm 2.33)\%$  -  $(98.83 \pm 0.40)\%$ )。这一活力指数, 与 Sun 和 Ganders(1988)对夏威夷鬼针草属植物的研究结果相似。该研究中, 所有种的花粉活力均较高(98% - 100%), 但在开花后期, 从每个花序中可采集到的花粉数量明显减少。

三叶鬼针草的柱头可授区位于两柱头分叉处的内侧, 可授区上有细密的腺毛状乳突分布, 与非可授区的柱头其它部分有明显的不同(图4A), 花粉粒集中在此区萌发。萌发的花粉管呈绿色, 在荧光显微镜下清晰可见(图4B)。

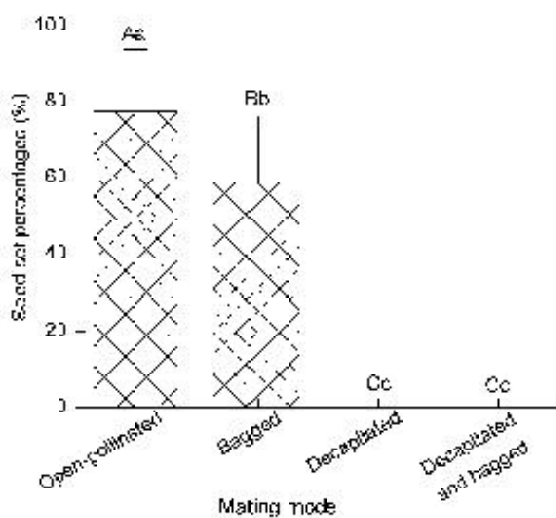


图3 不同处理的三叶鬼针草的结实率

Figure 3 The seed set percentages of *Bidens pilosa* under different treatments

套袋处理后不同发育时期的柱头可授区上萌发的花粉数量变化见图5。从图5中可以看出, 在开花后第 1-8 天柱头可授区上均有萌发的花粉, 第 3-6 天的平均萌发花粉数量较多, 均在 5 粒以上, 其中第 4 天的平均萌发花粉数量最多, 为  $(17.6 \pm 3.6)$  粒。由于套袋花序中柱头可授区上萌发的花粉数量代表自交亲和性的高低, 故可表明三叶鬼针草在同花序内可自交亲和, 且开花后第 4 天是自交亲和性最大的时期。

### 2.4 花粉胚珠比

三叶鬼针草每朵小花的花粉粒数量平均为  $(1\ 754.12 \pm 29.87)$  粒。由于其每个雌蕊中仅含有 1 枚胚珠, 因此其花粉胚珠比(P/O)为  $1\ 754.12 \pm 29.87$ 。根据 Cruden

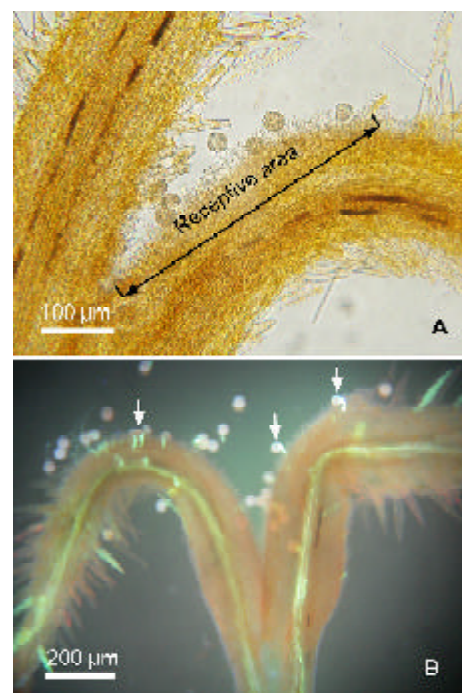


图4 三叶鬼针草的柱头可授区

(A) 柱头上的乳突; (B) 套袋花序中的花粉-柱头亲和性反应(箭头示在柱头上萌发的花粉粒)

Figure 4 The receptive area of stigma of *Bidens pilosa* (A) Show ing stigmatic papilla; (B) Show ing fluorescent micrograph of self-compatible reaction of pollen-stigma within bagged capitulum in *Bidens pilosa* (arrow s indicated the germinating pollen grains on stigma)

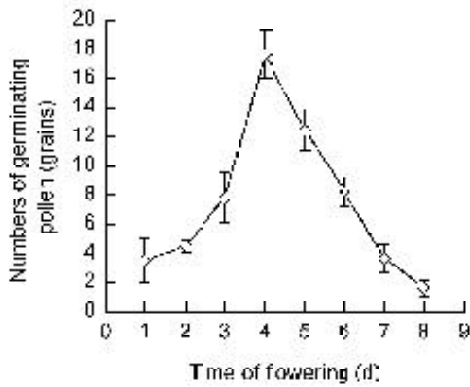


图5 三叶鬼针草柱头可授区萌发的花粉粒数量变化

Figure 5 The change of germinated pollen numbers on the receptive area of stigma of *Bidens pilosa*

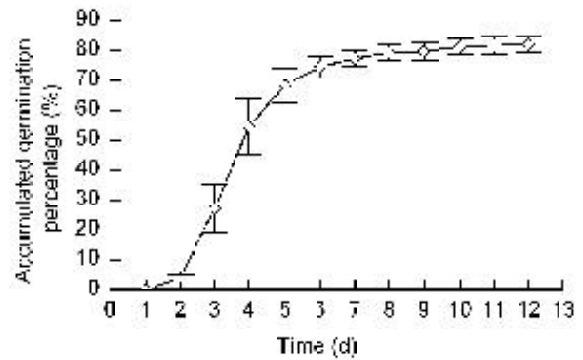


图6 三叶鬼针草种子累积萌发率

Figure 6 The accumulated germination percentage of seeds of *Bidens pilosa*

(1977)的标准, 三叶鬼针草的繁育系统属兼性异交型。

### 2.5 访花昆虫

经鉴定, 三叶鬼针草的主要访花昆虫分别属于鳞翅目(Lepidoptera)、膜翅目(Hymenoptera)和半翅目(Hemiptera)(表 1)。

访花最为频繁的是鳞翅目的2种蝴蝶, 其次是蜜蜂科昆虫。灰蝶科昆虫是最常见的访花者。

### 2.6 种子萌发

图6显示三叶鬼针草的种子累积萌发率。从图6中可以看出, 种子在播种后第6天几乎均已萌发, 日种子萌发高峰出现在播种后第3-4天, 第3天和第4天种子萌发率分别为 23.2% 和 27.2%。

表 1 三叶鬼针草访花昆虫

Table 1 The visiting insects of *Bidens pilosa*

Order	Family	Relative frequency of visiting flower
Lepidoptera	Lycaenidae	High
	Pieridae	Higher
Hymenoptera	Braconidae	Middle
	Formicidae	Low
Hemiptera	Lygaeidae	Low

## 2.7 讨论

### 2.7.1 三叶鬼针草的交配系统

花粉胚珠比(P/O)是被子植物的花粉数与胚珠数的比值。研究表明, 对大多数的分类群而言, P/O 值可视为被子植物繁殖系统的保守指针(conservative indicator)。但许多因子, 如花(或花序)的构造特性、授粉有效性以及生育地环境等, 均会影响P/O值的大小(Crudon, 1977; 曾喜育等, 2008)。

本研究中, 三叶鬼针草的P/O值为 $1754.12 \pm 29.87$ 。按照Crudon (1977)的标准, 其交配系统属于异交(xenogamy)和兼性异交(facultative xenogamy)之间的过渡类型。结合本研究中的其它实验结果, 如开放处理花序的结实率显著高于套袋花序、有访花昆虫的活动和自交亲和等, 表明其交配系统倾向于兼性异交型, 并与 Sun 和 Ganders(1988)报道的其它鬼针草属植物相同, 为混合交配系统。

由于 P/O 值只是作为被子植物交配系统的保守指针(Crudon, 1977), 而不是绝对指标。故结实率的差异不能完全代表交配系统的真实情况, 即使是开放性授粉结出的种子, 也可能是自交授粉(或同株自交)的结果。其实际的交配系统如何, 需要进行种群遗传分析。Sun 和 Ganders(1990)进行的等位酶研究结果表明, 三叶鬼针草是一个以自交为主的种类, 有舌状花

和无舌状花的变种, 它们的异交率分别为9%和5%。本研究中的主要访花昆虫是蝴蝶, 与Sun和Ganders (1990)在三叶鬼针草中观察到的主要访花昆虫一致, 由于种群遗传结构可能会受到不同访花者所转运花粉比例的影响(Schmitt, 1980), 因此, 本研究中的三叶鬼针草也可能与Sun和Ganders(1990)所研究的种群一样, 其交配系统是以自交为主的类型。详细结果有待进一步进行种群遗传结构分析。尽管如此, 在目前的研究中, 三叶鬼针草在开放和套袋处理下均显示出高结实率, 说明三叶鬼针草交配机制灵活, 它既可以进行异交传粉, 又可以自交结实, 这种灵活的交配机制可保证通过自交或异交授粉均产生尽可能多的种子, 从而成为其入侵成功的重要因素。其它菊科入侵种, 如苏门白酒草(Hao et al., 2009)、*Onopordum illyricum* (Michalakakis et al., 1993)、*Centaurea solstitialis* (Maddox et al., 1996)和*Senecio inaequidens* (Lopez-Garcia and Maillet, 2005), 也存在这种交配机制。

### 2.7.2 自交结实特性在三叶鬼针草入侵中的作用

本研究结果表明, 三叶鬼针草自交可亲和, 套袋花序的结实率为58.86%。Grombone-Guaratini等(2004)在对三叶鬼针草繁殖生物学的研究中显示, 套袋花序的结实率为80%。这些证据表明三叶鬼针草有较强的自交亲和性和较高的自交结实率。

自交亲和性和较高的自交结实率对其入侵成功的作用, 需要通过同属非入侵种进行比较说明。Sun和Ganders(1988)对夏威夷鬼针草属非入侵种的研究结果表明, 所研究的11个种和15个种群的异交率在0.43-0.88之间, 平均为0.65; 对其中的12个种群进行了排除访花昆虫实验, 结果表明, 除*Bidens hawaiiensis*的平均结实率(24%)稍高外, 其它11个种群的平均自交结实率(0-10%)均很低。使用SPSS软件进行的检验分析表明, 本研究中三叶鬼针草的自交结实率远高于分布于夏威夷的鬼针草属12个种群的平均自交结实率( $\chi^2=67.570$ ,  $df=1$ ,  $P<0.001$ ; continuity correction of goodness-of-fit test), 与其中自交

结实率最高的*B. hawaiiensis*相比, 也存在极显著差异( $\chi^2=23.88$ ,  $df=1$ ,  $P<0.001$ )。Grombone-Guaratini等(2004)的研究也提及了自交结实特性对三叶鬼针草成功入侵的有利作用。其他研究者在对欧洲千里光(*Senecio vulgaris*)、*Onopordum illyricum*和*Centaurea melitensis*等其它菊科入侵种进行研究时, 也注意到了这种现象(Mulligan and Findlay, 1970; Michalakakis et al., 1993; Porras and Álvarez, 1999)。van Kleunen等(2008)对南非鸢尾科(Iridaceae)园艺栽培种的配对实验, 也为自交结实特性可增加植物入侵性提供了证据。

### 2.7.3 有利于三叶鬼针草入侵的其它特征

本研究表明, 三叶鬼针草的单花序从开花到果实成熟只需18天左右, 这可使其快速产生种子。三叶鬼针草植株高大, 每棵植株可产生几个到十几个分枝, 分枝大多呈匍匐状生长, 每个分枝上又可产生几十到几百个头状花序。在自然状态下, 每个花序可产生(36.23±11.27) (平均值±SD)粒饱满的瘦果(种子)。以单个植株可产生500个花序计算, 每株就可以产生18 115粒饱满的种子, 结实量极大。Hadač和Hadačová (1969)的研究表明, 三叶鬼针草在热带地区的结实量甚至可达每株2 890 000粒可育种子, 2年就可产生 $8.10^{11}$ 粒可育种子。尽管这些种子的幼苗不能全部发育成植株, 但显示了其巨大的潜在繁殖能力。

本研究中, 三叶鬼针草的种子萌发率为(80.50±5.37)%, 播种后第6天几乎所有的种子均已萌发, 这种快速而整齐地萌发和高萌发率特性与Hadač和Hadačová (1969)、Reddy和Singh(1992)及洪岚等(2004)的研究结果一致。他们的研究还表明, 三叶鬼针草的种子在光照和黑暗条件下均可萌发, 虽然种子的最适萌发温度为20-35°C (12小时光照条件下), 但在15-30°C恒温条件下, 其种子的萌发率均可达到80%以上。在零下低温(-10°C)和零上低温(4°C)贮藏6个月的三叶鬼针草种子的萌发率与贮藏前的种子萌发率相比无显著差异。目前, 三叶鬼针草不仅分布于我国华南、西南、华东和中南地区, 在河北和

北京等华北地区也有分布(李振宇和解炎, 2002; 徐海根和强胜, 2004; 车晋滇, 2004; 万方浩等, 2005), 这为其宽广的种子萌发范围提供了证据, 同时也提示我们要防止其向我国长江以北等温带地区进一步扩散和蔓延。

另外, 三叶鬼针草的种子有具倒刺的芒状冠毛, 可以附着于人类和动物身上传播。

三叶鬼针草的自交亲和、大结实量和高结实率、快速产生种子且适于传播以及种子萌发高等特性, 使其1株植物扩散到一个新生境后, 很可能在1到2代后就产生一个大的种群, 从而快速完成其入侵和定居过程。

一个外来植物物种在远离原生境后迅速占据新的生境, 并不断扩展分布范围而成为入侵种, 必然有一定的生物学基础(史刚荣和马成仓, 2006)。以上种种繁育特性, 为三叶鬼针草成功入侵奠定了一定的基础。了解这些繁育特性, 将有助于我们对其进行风险评估与预警, 加强防范措施与制定应急控制技术, 以实施有效的技术予以扑灭、根除和控制。

**致谢** 常熟理工学院05级生物科学师范班张昊同学帮助制作图版, 南京农业大学植物保护学院硕士生李强帮助鉴定访花昆虫标本, 在此一并致谢。

## 参考文献

- 车晋滇 (2004). 北京市外来杂草调查及其防除对策. *杂草科学* (2), 9-12.
- 洪岚, 沈浩, 杨期和, 曹洪麟, 叶万辉 (2004). 外来入侵植物三叶鬼针草种子萌发与贮藏特性研究. *武汉植物学研究* **22**, 433-437.
- 胡启明 (1979). 鬼针草. 见: 中国科学院中国植物志编辑委员会主编. 中国植物志, 第75卷. 北京: 科学出版社. pp. 377-378.
- 李振宇, 解炎 (2002). 中国外来入侵种. 北京: 中国林业出版社. pp. 158-158.
- 史刚荣, 马成仓 (2006). 外来植物成功入侵的生物学特征. *应用生态学报* **17**, 727-732.
- 万方浩, 郑小波, 郭建英 (2005). 重大农林外来入侵物种的生物学与控制. 北京: 科学出版社. pp. 774-774.
- 徐海根, 强胜 (2004). 中国外来入侵物种编目. 北京: 中国环境科学出版社. pp. 407-409.
- 徐汝梅, 叶万辉 (2003). 生物入侵理论与实践. 北京: 科学出版社. pp. 17-18.
- 曾喜育, 吕福原, 欧辰雄, 邱清安 (2008). 花粉-胚珠比与花药-胚珠比: 被子植物繁殖系统的参考指针. *中华林学季刊* **41**, 265-282.
- 朱世新, 覃海宁, 陈艺林 (2005). 中国菊科植物外来种概述. *广西植物* **25**, 69-76.
- Baker HG (1955). Self-compatibility and establishment after long-distance dispersal. *Evolution* **9**, 347-348.
- Barret SCH (1983). Crop mimicry in weeds. *Econ Bot* **37**, 255-282.
- Brennan AC, Harris SA, Hiscock SJ (2005). Modes and rates of selfing and associated inbreeding depression in the self-incompatible plant *Senecio squalidus* (Asteraceae): a successful colonizing species in the British isle. *New Phytol* **168**, 475-486.
- Burtt BL (1961). Compositae and the study of functional evolution. *Trans Bot Soc Edinburgh* **39**, 216-232.
- Burtt BL (1977). Aspects of diversification in the capitulum. In: Heywood VH, Harborne JB, Turner BL, eds. *The Biology and Chemistry of the Compositae*. New York: Academic Press. pp. 41-59.
- Cadotte MW, Lovett-Doust J (2001). Ecological and taxonomic differences between native and introduced plants of southwestern Ontario. *Ecoscience* **8**, 230-238.
- Cruden RW (1977). Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* **31**, 32-46.
- Friedman J, Barrett SCH (2008). High outcrossing in the annual colonizing species *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae). *Ann Bot* **101**, 1303-1309.
- Grombone-Guaratini MT, Solferini VN, Semir J (2004). Reproductive biology in species of *Bidens* L. (Asteraceae). *Sci Agric (Piracicaba, Brazil)* **61**, 185-189.
- Hadač E, Hadačová V (1969). Notes on the ecology and distribution of *Bidens pilosa* L. in Cuba. *Folia Geobot* **4**, 165-173.
- Hao JH, Qiang S, Liu QQ, Cao F (2009). Reproductive traits associated with invasiveness in *Conyza sumatrensis*. *J Syst*

- Evol* **47**, 245-254.
- Hayes KR, Barry SC** (2008). Are there any consistent predictors of invasion success? *Biol Invasions* **10**, 483-506.
- Hong L, Shen H, Ye WH, Cao HL, Wang ZM** (2007). Self-incompatibility in *Mikania micrantha* in South China. *Weed Res* **47**, 280-283.
- Kliber A, Eckert CG** (2004). Sequential decline in allocation among flowers within inflorescences: proximate mechanisms and adaptive significance. *Ecology* **85**, 1675-1687.
- Koltunow AM** (1993). Apomixis: embryo sacs and embryos formed without meiosis or fertilization in ovules. *Plant Cell* **5**, 1425-1437.
- Lafuma L, Maurice S** (2007). Increase in mate availability without loss of self-incompatibility in the invasive species *Senecio inaequidens* (Asteraceae). *Oikos* **116**, 201-208.
- Lopez-Garcia MC, Maillet J** (2005). Biological characteristics of an invasive south African species. *Biol Invasions* **7**, 181-194.
- Maddox CDM, Joley DB, Supkoff DM, Mayfield A** (1996). Pollination biology of yellow starthistle (*Centaurea solstitialis*) in California. *Can J Bot* **74**, 262-267.
- Mani MS, Saravanan JM** (1999). Pollination Ecology and Evolution in Compositae (Asteraceae). New Hampshire: Science Publishers. pp. 1-3.
- Michalakakis Y, Derancort F, Noel V, Espiau C** (1993). A first estimation of the mating system of *Onopordum illyricum* (L.) and its relevance to the invasion of Australia. *Acta Oecol* **14**, 539-545.
- Mulligan GA, Findlay JN** (1970). Reproductive systems and colonization in Canada weeds. *Can J Bot* **48**, 859-860.
- Porrás R, Álvarez JMM** (1999). Breeding system in the cleistogamous species *Centaurea melitensis* (Asteraceae). *Can J Bot* **77**, 1632-1640.
- Pyšek P, Richardson DM** (2007). Traits associated with invasiveness in alien plants: Where do we stand? In: Nentwig W, ed. Biological Invasions, Section II. Berlin: Verlag-Springer. pp. 97-125.
- Rambuda TD, Johnson SD** (2004). Mating systems of invasive alien plants in South Africa: does Baker's rule apply? *Divers Distrib* **10**, 409-416.
- Reddy KN, Singh M** (1992). Germination and emergence of hairy beggarticks (*Bidens pilosa*). *Weed Sci* **40**, 195-199.
- Richards AJ** (1997). Plant Mating Systems, 2nd edn. London: Chapman and Hall. pp. 411-412.
- Schmitt J** (1980). Pollinator foraging behavior and gene dispersal in *Senecio* (Compositae). *Evolution* **34**, 934-943.
- Sun M, Ganders FR** (1988). Mixed mating systems in Hawaiian *Bidens* (Asteraceae). *Evolution* **42**, 516-527.
- Sun M, Ganders FR** (1990). Outcrossing rates and allozyme variation in rayed and rayless morphs of *Bidens pilosa*. *Heredity* **64**, 139-143.
- Sun M, Ritland K** (1998). Mating system of yellow starthistle (*Centaurea solstitialis*), a successful colonizer in North America. *Heredity* **80**, 225-232.
- Sutherland S** (2004). What makes a weed a weed: life history traits of native and exotic plants in the USA. *Oecologia* **141**, 24-39.
- van Kleunen M, Johnson SD** (2007). Effects of self-compatibility on the distribution range of invasive European plants in North America. *Conserv Biol* **21**, 1537-1544.
- van Kleunen M, Manning JC, Pasqualetto V, Johnson SD** (2008). Phylogenetically independent associations between autonomous self-fertilization and plant invasiveness. *Am Nat* **171**, 195-201.
- Williamson MH, Fitter A** (1996). The characters of successful invaders. *Biol Conserv* **78**, 163-170.
- Wu SH, Wang HH** (2005). Potential Asteraceae invaders in Taiwan: insights from the flora and herbarium records of casual and naturalized alien species. *Taiwania* **50**, 62-70.

## Reproductive Traits Associated with Invasiveness in *Bidens pilosa* (Asteraceae)

Jianhua Hao<sup>1, 2</sup>, Qianqian Liu<sup>1</sup>, Sheng Qiang<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup> Weed Research Laboratory, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

<sup>2</sup> College of Biology and Food Engineering, Changshu Institute of Technology, Changshu, 215500, China

**Abstract** *Bidens pilosa* is one of the noxious invasive weed in Asteraceae. We studied reproductive traits of this species such as phenology of capitulum, ratio of pollen to ovule (P/O), self-compatibility, pollen viability, visiting insects and germination potential of seed (achene) by experimental observation and bagging treatment in order to assess the association of these reproductive traits with invasiveness. *B. pilosa* flowered during October to November. The lifespan of a single capitulum was approximately 5 to 6 days. The cylindrical nectary encircled the stylar base of each floret. Bagged capitulum showed high seed set potential which means self-compatibility and high pollen viability during flowering. The P/O ratio was  $1754.12 \pm 29.87$ , which suggests that the breeding system was facultative xenogamy. The main floral visitors were insects of Lycaenidae, Pieridae and Braconidae. Our results associated with those of others show that the reproductive traits of a versatile mating system of self- and cross-pollination in *B. pilosa* are important factors attributing to invasion of this weed. Moreover, other traits, such as the high production of achenes (seeds), high germination percentage and rapid germination rate, as well as high dispersal capability of achenes, might contribute to the species' successful invasive capability too.

**Key words** Asteraceae, *Bidens pilosa*, breeding system, invasiveness, reproductive traits

Hao JH, Liu QQ, Qiang S (2009). Reproductive traits associated with invasiveness in *Bidens pilosa* (Asteraceae). *Chin Bull Bot* **44**, 656–665.

---

\* Author for correspondence. E-mail: wrl@njau.edu.cn