

入侵植物黄花刺茄在新疆不同生境中的繁殖特性

邱娟¹ 地里努尔·沙里木^{1,2} 谭敦炎^{1*}

1 (新疆农业大学草业与环境科学学院, 新疆草地资源与生态重点实验室
及西部干旱荒漠区草地资源与生态教育部重点实验室, 乌鲁木齐 830052)

2 (北京林业大学生物科学与技术学院, 北京 100083)

摘要: 外来植物的入侵与其繁殖特性密切相关, 比较外来植物在不同生境中的繁殖特性将为揭示其入侵的最适生境及其入侵机制并制定合理的管理策略提供理论依据。黄花刺茄(*Solanum rostratum*)是一种原产新热带区和美国西南部、仅进行有性繁殖的一年生杂草, 已在中国新疆等7个省/市成功入侵。本文对黄花刺茄在新疆绿洲、荒漠草原和砾质荒漠中的有性繁殖特性进行了研究, 旨在比较该物种在不同生境中的繁殖能力, 明确其在新疆入侵的最适生境。结果表明: (1)黄花刺茄单花开放时间持续时间为27–47 h。3种生境中植株每天开花时间和单花开放时间基本相同, 但开花数/株表现为绿洲>荒漠草原>砾石荒漠, 生境间存在极显著差异($P<0.01$)。 (2)3种生境中黄花刺茄的传粉昆虫均为四条隧蜂(*Halictus quadricinctus*)、隧蜂(*Halictus* sp.)和扁柄木蜂(*Xylocopa latipes*), 且均为蜂振传粉。其中, 扁柄木蜂的访花次数极少。 (3)3种生境中传粉昆虫的总访花频率表现为绿洲>荒漠草原>砾石荒漠, 彼此间均存在显著差异($P<0.05$)。四条隧蜂喜好低温高湿环境, 而隧蜂偏好高温低湿环境, 四条隧蜂的日访花高峰期早于隧蜂。 (4)3种生境中黄花刺茄的结实数/株、结籽数/果实、结籽数/株及种子千粒重表现为绿洲>荒漠草原>砾石荒漠, 且结实数/株与开花数/株及传粉昆虫的总访花频率均呈极显著正相关, 结籽数/果实和结籽数/株与总访花频率均呈显著正相关。这些结果说明: 在新疆干旱区, 绿洲是黄花刺茄入侵的最适生境。黄花刺茄在绿洲中可获得较多的资源, 形成较多的花以吸引更多的传粉昆虫, 并产生较多且千粒重较大的种子。

关键词: 开花, 结实/结籽特性, 入侵植物, 传粉昆虫, *Solanum rostratum*, 新疆

Reproductive characteristics of the invasive species *Solanum rostratum* in different habitats of Xinjiang, China

Juan Qiu¹, Dilinuer Shalimu^{1,2}, Dunyan Tan^{1*}

1 Xinjiang Key Laboratory of Grassland Resources and Ecology & Ministry of Education Key Laboratory for Western Arid Region Grassland Resource and Ecology, College of Grassland and Environment Sciences, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052

2 College of Biological Sciences and Biotechnology, Beijing Forestry University, Beijing 100083

Abstract: The invasiveness of alien plants is closely related to their reproductive characteristics. A comparison of reproductive characteristics of an alien species in different habitats will help to reveal its optimum habitat for invasion and the mechanism of invasion. Furthermore, it will provide a theoretical foundation for planning a reasonable management strategy. *Solanum rostratum* is a summer annual weed native to the neotropics and the southwestern USA that produces offspring only by sexual reproduction. This species has become established in seven provinces/cities of China, including Xinjiang. We compared reproductive characteristics of *S. rostratum* in oasis, desert grassland and gravel desert habitats in Xinjiang and determined the optimum habitat for its invasion. The results were as follows. (1) Single-flower duration of *S. rostratum* was between 27 and 47 hours. Daily flowering time and single-flower duration were similar among the three habitats. However, number of flowers per individual differed among habitats ($P<0.01$): oasis > desert grassland > gravel desert. (2) *Halictus quadricinctus*, *Halictus* sp. and *Xylocopa latipes* were the pollinators

收稿日期: 2013-02-20; 接受日期: 2013-07-01

基金项目: 新疆维吾尔自治区自然科学基金(2010211B07)和国家重点基础研究发展计划(2010CB134510)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: tandunyan@163.com

of *S. rostratum*, and all of them buzz-pollinated flowers. However, *X. latipes* visited flowers only occasionally. (3) Total visiting frequency of pollinators differed among habitats ($P < 0.05$): oasis > desert grassland > gravel desert. *Halictus quadricinctus* preferred habitats with relatively low temperatures and high humidity, while another species of *Halictus* preferred relatively high temperatures and low humidity. Thus, the daily time of the peak of visiting frequency of *H. quadricinctus* was earlier than that of *Halictus* sp. (4) Order of number of fruits per individual, seed number per fruit and per individual and mass of 1,000 seeds was oasis > desert grassland > gravel desert. Fruit number per individual was highly significantly positively correlated with both number of flowers per individual and total visiting frequency of pollinators. Seed numbers per individual and per fruit were significantly positively correlated with total visiting frequency of pollinators. Our study indicates that *S. rostratum* can obtain more resources, produce more flowers that attract pollinators and produce more seeds with larger mass in oases than in desert grassland or gravel desert. Therefore, the oasis is the optimum habitat of *S. rostratum* in the arid region of Xinjiang, China.

Key words: flowering, fruit and seed set characteristics, invasive species, pollinator, *Solanum rostratum*, Xinjiang

外来物种的生物学特性与其入侵能力的关系是入侵生态学研究中的基本问题之一(Alpert *et al.*, 2000; Pyšek & Richardson, 2007)。物种是否成功入侵依赖于其自身的入侵能力(invasiveness)、被入侵生境的可入侵性(invasibility)或敏感性(susceptibility)以及两者的相互作用等因素(Lodge, 1993; Erfmeier & Bruelheide, 2010)。其中, 物种的入侵能力主要取决于自身的生物学特性, 而生境的可入侵性则取决于其生物环境与非生物环境对入侵的抵抗力(Alpert *et al.*, 2000; 李博和陈家宽, 2002; Leicht-Young *et al.*, 2007)。外来植物的入侵能力与其繁殖和扩散等特性密切相关(Dong *et al.*, 2006; Pyšek & Richardson, 2007)。入侵植物大多具有较强的繁殖能力、高效的散布机制、较宽的生态幅、广幅的环境耐受性以及较强的资源吸收与利用能力(Grime, 1974; 史刚荣和马成仓, 2006; van Kleunen *et al.*, 2010; 曾建军等, 2010), 能在不同环境(如干旱、贫瘠、污染和低温等)中快速建立种群并大量繁殖后代, 以获得对本地种的竞争优势或占据本地种不能利用的生态位, 从而实现成功入侵(Elton, 1958)。因此, 对入侵植物在不同生境中的繁殖特性进行比较研究, 对于揭示其在入侵地的最适生境及其入侵机制具有重要的理论与应用价值。

黄花刺茄(*Solanum rostratum*)是原产新热带区和美国西南部的一种入侵性极强的一年生恶性杂草(Todd, 1882; Bassett & Munro, 1986)。该物种仅进行有性繁殖, 其植株全身具刺, 且含有对动物呼吸中枢具显著麻醉作用的神经毒素茄碱(alkaloids-olanine)(Orgell *et al.*, 1958), 能直接损伤牲畜的皮

毛、口腔和肠胃消化道, 牲畜误食后可中毒死亡(Bah *et al.*, 2004), 还可传播马铃薯甲虫(*Leptinotarsa decemlineata*)(Bassett & Munro, 1986)以及 *Heterodera tabaccum*、*Tobacco cyst nematode*等线虫类和花叶病毒(mosaic viruses)、真菌丝孢菌类 *Verticillium albo-atrum*病原体等(Bassett & Munro, 1986; Mauricio *et al.*, 2007), 并通过竞争水分、光照及营养物质对农作物造成排挤性危害, 破坏入侵地的生态系统(McCormick, 1977; Rushing *et al.*, 1985; Bassett & Munro, 1986; Wei *et al.*, 2010)。目前, 该物种已在美国、俄罗斯和澳大利亚等国家广泛蔓延(Whalen, 1979; Cho & Kim, 1997; 高芳等, 2005; 钟艮平等, 2009), 并已在我国的辽宁、吉林、山西、河北、北京、内蒙古以及新疆等地成功入侵(林玉和谭敦炎, 2007; 贺俊英等, 2011; Salimu *et al.*, 2012; 宋珍珍等, 2013)。

在新疆的干旱区生态系统中, 黄花刺茄在绿洲、荒漠草原和砾石荒漠环境中均能完成有性繁殖过程。目前, 国内外对黄花刺茄的繁殖特性研究主要集中在开花物候(Bowers, 1975; Bassett & Munro, 1986)、传粉生物学(Bowers, 1975; Vallejo-Marín *et al.*, 2009)、交配系统(Vallejo-Marín *et al.*, 2011; Vallejo-Marín *et al.*, 2013)以及种子萌发与幼苗生长特性(高芳等, 2005; Wei *et al.*, 2009, 2010; Salimu *et al.*, 2012)等方面, 陈天翌等(2013)对黄花刺茄种群在中国不同分布区的表型变异也进行了比较研究。但有关黄花刺茄在干旱区不同生境中入侵后的繁殖特性研究还未见报道。因此, 本文以新疆干旱区为研究区域, 对黄花刺茄在绿洲、荒漠草原和砾石

荒漠中的开花、传粉及结实特性进行了比较研究,以期探讨以下问题:(1)不同生境中黄花刺茄植株的开花数、传粉昆虫种类及其传粉行为与访花频率是否存在差异?(2)不同生境中黄花刺茄植株的结实与结籽数及其种子大小是否存在差异?这些特性与其开花数及传粉昆虫总访花频率间的关系如何?(3)黄花刺茄在不同生境中的繁殖能力是否存在差异以及何种生境是其入侵的最适生境?该研究将为揭示黄花刺茄在干旱区不同环境中的入侵机制并制定有效防控对策提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究材料与地点

黄花刺茄在新疆主要有乌鲁木齐-昌吉、石河子、吐鲁番和托克逊4个分布区(宋珍珍等, 2013), 其中, 乌鲁木齐-昌吉分布区的范围最大且呈连续分布, 而石河子市、吐鲁番市和托克逊县分布区的居群相对较小, 且受人类活动干扰较大, 无法保障传粉生物学研究的顺利进行。为此, 本研究以乌鲁木齐-昌吉分布区为研究区域, 选择分别代表绿洲、荒漠草原和荒漠生境的3个较大且相对独立的居群作为研究对象(表1), 每居群间相距5 km以上。3个居群均于2005年首次被发现(林玉和谭敦炎, 2007)。研究区域年平均气温为7.2℃(1979–2000年), 最冷月(1月)和最热月(7月)的平均气温分别是-15℃和25℃, 年平均降水量约为194.3 mm, 年平均蒸发量为1,739.1 mm(杨华和王巧莲, 2007)。

在乌鲁木齐-昌吉分布区, 黄花刺茄株高为20–65 cm。茎直立, 中下部多分枝。总状花序生于分枝的顶端, 具有边开花边结实的特性。花两性, 花瓣黄色, 无花蜜, 雄蕊5枚, 4小1大, 子房椭球状, 绿色, 花柱淡黄色, 稍弯曲(Bowers, 1975; 林玉和谭敦炎, 2007)。浆果球形, 完全包被于多刺的宿存果萼中, 并随果萼的失水而逐渐干缩; 种子黑褐色, 卵圆形或卵状肾形, 两侧扁平, 表面具网状凹。3种生境中的黄花刺茄均于6月上旬进入始花期, 6月中下旬进入盛花期, 9月上旬进入末花期, 8月上旬果实陆续开始成熟, 花期持续时间可达90 d以上。本文中所有野外观测实验均于2009年和2010年的6–9月进行。

1.2 研究方法

1.2.1 开花特性观测

在黄花刺茄每年的盛花期内, 分别在3种生境

的20个植株上随机标记30个花序, 在5个晴天内观察记录花序上单花每天开放与萎蔫时间及其开花持续时间, 同时统计各植株的开花数。比较同一年份不同生境间黄花刺茄植株上开花数、单花开放和萎蔫时间及其开花持续时间是否存在差异。

1.2.2 传粉昆虫观测

在观测开花特性的同时, 于3种生境中随机标记8个植株, 在5个晴天内每天8:00–20:00连续观察访花昆虫的种类并记录其访花行为和频率(每年每居群观察60 h), 比较同一年份不同生境间及同一生境不同年份访花昆虫的种类、访花频率及不同昆虫的访花行为是否存在差异, 分析其传粉特性与生境及年份间的关系。考虑到人的视觉范围和观测对昆虫访花可能存在的干扰, 所有观察记录均在1 m外进行。昆虫访花频率用次·植株⁻¹·小时⁻¹表示。用便携式温湿度仪在距地面约30 cm处(与花高度一致)观测环境的温湿度, 分析昆虫日活动规律与环境温湿度变化的关系。捕捉访花昆虫时, 每种昆虫捕捉10只, 将其中5只先置于Nikon SMZ 1000型体视显微镜下, 观察其体表携带花粉情况, 然后用70%酒精将所携带花粉冲洗下来, 压片, 在Motic BA400型显微镜下对花粉形态进行观察, 以判断其携带的花粉中是否有黄花刺茄的花粉; 另5只制成标本用于种类鉴定。

1.2.3 结实结籽与开花及传粉的关系

在黄花刺茄植株果实成熟时, 对观测开花特性时所标记的20个植株上的总开花数、结实数、结籽数/果实及结籽数/株进行统计。同时, 将各植株上果实中成熟饱满的种子经自然风干后, 每次随机挑选1,000粒, 用Satorius BS210S型电子天平(0.0001 g)称取其千粒重, 重复10次。比较同一年份不同生境及同一生境不同年份植株上的开花数、结实结籽数、结籽数/果实及种子千粒重之间的差异, 分析植株结实数、结籽数与其总开花数及昆虫访花频率之间的关系。

1.3 数据处理

所有数据在分析前均进行正态分布和方差齐性检验, 以满足单因素方差分析(ANOVA)的要求。若数据符合正态分布和方差齐性, 则直接进行分析; 若数据表现出非正态分布或方差不齐性, 则对这些数据进行对数或平方根转换, 若转换后的数据仍违背齐性要求, 则采用Kruskal-Wallis非参数检

表1 观测地点的地理位置和生境特征
Table 1 Location and habitat characteristics of observation sites

生境 Habitat	观测地点 Observation sites	地理坐标 Coordinate	海拔 Elevation (m)	居群面积 Population area (m ²)	居群密度 Population density (ind./m ²)	土壤类型 Soil type	主要植被 Main vegetation
荒漠草原 Desert grassland	乌鲁木齐县萨尔达坂乡 白土窑煤矿附近 Vicinity of Baituyao colliery, Saerdaban countryside of Urumqi County, Xinjiang	43°43' N, 87°17' E	1,140	210	2.8	棕钙土 Brown calcic soil	木地肤(<i>Kochia prostrate</i>)、灰藜 (<i>Chenopodium glaucum</i>)、椭圆叶 天芥菜(<i>Heliotropium ellipti- cum</i>)、白茎绢蒿(<i>Seriphidium terrae-albae</i>)等
砾石荒漠 Gravel desert	昌吉市硫磺沟镇养路段 附近 Vicinity of the platelayer station, Liuhuanggou Town of Changji City, Xinjiang	43°45' N, 87°13' E	1,010	300	0.9	灰棕荒漠土 Grey brown desert soil	蒺藜(<i>Polygonum aviculare</i>)、香 藜(<i>Chenopodium botrys</i>)、叉毛蓬 (<i>Petrosimonia sibirica</i>)、地肤 (<i>Kochia scoparia</i>)、腋花苋 (<i>Amaranthus roxburghianus</i>)、中 亚天仙子(<i>Hyoscyamus pusillus</i>)、 狗尾草(<i>Setaria viridis</i>)
绿洲 Oasis	昌吉市三工镇春光大队 Chunguang village, Sangong town of Changji City, Xinjiang	43°88' N, 87°24' E	770	300	3.6	灰漠土 Gray desert soil	大翅蓟(<i>Onopordon acanthium</i>)、 蒺藜(<i>Polygonum aviculare</i>)、香 藜(<i>Chenopodium botrys</i>)、骆驼蓬 (<i>Peganum harmala</i>)、凹头苋 (<i>Amaranthus lividus</i>)、中亚天仙 子(<i>Hyoscyamus pusillus</i>)

验。用One-Way ANOVA对同一年份不同生境间和同一生境不同年份间植株总开花数、昆虫访花频率、结实数/株、结籽数/果实、结籽数/株和种子千粒重分别进行比较分析;用Bivariate Correlations对同一年份不同生境传粉昆虫日活动规律与环境温湿度、同一年份不同生境和同一生境不同年份间植株总开花数与结实数/株及昆虫访花频率与结实数/株、结籽数/果实和结籽数/株间的关系进行相关性分析。利用SPSS13.0 (Sokal & Rohlf, 1995)统计分析软件对所测数据进行处理分析,并用Excel软件进行绘图。

2 结果

2.1 开花特性

黄花刺茄开花数/株在同一年份内均表现为绿洲>荒漠草原>砾石荒漠,不同生境间均存在极显著差异(2009: $F = 80.628, P<0.01$; 2010: $F = 54.657, P<0.01$);不同年份间,荒漠草原中开花数/株存在极显著差异($F = 22.063, P<0.01$),绿洲中开花数/株存在显著差异($F = 6.851, P<0.05$),而砾石荒漠中无显著差异($F = 0.834, P>0.05$)。相同年份不同生境中植株每天的开花时间均在6:00–9:00,翌日14:00–20:00萎蔫,单花持续时间约27–47 h。2009年当砾石荒漠中环境温度超过40℃时,花出现闭合。

2.2 传粉昆虫

2.2.1 传粉昆虫种类和访花行为

3种生境中黄花刺茄的访花昆虫均为四条隧蜂(*Halictus quadricinctus*) (图1A)、隧蜂一种(*Halictus* sp.) (图1B)、扁柄木蜂(*Xylocopa latipes*) (图1C)、苍蝇和蝴蝶。显微观察发现:两种隧蜂和扁柄木蜂在腹部中央和两侧以及腿部所携带的花粉中均有黄花刺茄的花粉,其中,两种隧蜂的体表多毛,在腹部中央和两侧以及腿部携带大量的花粉,而扁柄木蜂体型大,体表较光滑,仅在腹部中央和腿部携带花粉。苍蝇和蝴蝶访花时身体均不触及花药,仅在花冠上停留,体壁上所携带花粉中也未观察到黄花刺茄的花粉。可见,两种隧蜂和扁柄木蜂均为传粉昆虫,而苍蝇和蝴蝶为非传粉昆虫。

3种传粉昆虫的传粉方式均属于蜂振传粉(buzz-pollination)。四条隧蜂在采集黄花刺茄花粉时,将身体卷曲朝向小雄蕊的顶端,并用上颚抓住其基部,边振动翅膀边从花药顶端吸取花粉,发出较大的嗡嗡声,大雄蕊的花药接触到其翅膀下身体的一侧,柱头接触到相应的另一侧(图1A)。隧蜂的访花行为与四条隧蜂相似,只是其个体较小,在收集花粉时大雄蕊的花药接触到其腹部侧面接近背部的位置,柱头接触到相应的另一侧(图1B)。扁柄



图1 黄花刺茄的传粉昆虫。(A)四条隧蜂;(B)隧蜂;(C)扁柄木蜂。

Fig. 1 Pollinators of *Solanum rostratum*. (A) *Halictus quadricinctus*; (B) *Halictus* sp.; (C) *Xylocopa latipes*.

木蜂的访花行为也与四条隧蜂相似,但其个体较大,觅食花粉时腹部可直接接触大雄蕊的花药和柱头(图1C)。

2.2.2 传粉昆虫的访花频率

传粉昆虫的总访花频率如图2所示。相同年份内生境间传粉昆虫的总访花频率均表现为绿洲>荒漠草原>砾石荒漠,彼此间存在显著差异(2009: $F = 4.866$, $P < 0.05$; 2010: $F = 8.292$, $P < 0.05$)。不同年份间,荒漠草原中传粉昆虫的总访花频率存在极显著差异($F = 13.577$, $P < 0.01$),而绿洲和砾石荒漠中传粉昆虫的总访花频率无显著差异(绿洲: $F = 0.863$, $P > 0.05$; 砾石荒漠: $F = 0.006$, $P > 0.05$)。

2.2.3 传粉昆虫访花频率与环境温、湿度的关系

在绿洲、荒漠草原和砾石荒漠中,隧蜂2009年的日访花高峰期分别出现在10:00–11:00、12:00–15:00和11:00–12:00,四条隧蜂在绿洲和荒漠草原中分别出现在9:00–10:00和10:00–11:00,而在砾石荒漠中几乎不出现;2010年,隧蜂在3种生境中的日访花高峰期分别出现在11:00–12:00、11:30–12:00和11:30–13:00,而四条隧蜂分别出现在9:00–10:00、9:00–10:00和11:00–13:00(图3)。2年内,四条隧蜂在各居群中的日访花高峰期均早于隧蜂的日访花高峰期。

3种生境中四条隧蜂的总访花频率与环境温度均成极显著负相关(2009: $r = -0.495$, $P < 0.01$; 2010: $r = -0.429$, $P < 0.01$),与其湿度成显著正相关(2009: $r = 0.336$, $P < 0.05$; 2010: $r = 0.327$, $P < 0.05$),而隧蜂的总访花频率与环境温度均成极显著正相关(2009: $r = 0.401$, $P < 0.01$; 2010: $r = 0.364$, $P < 0.01$),与湿度均

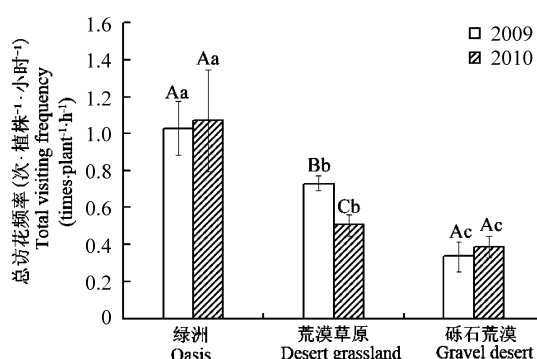


图2 2009和2010年3种生境中黄花刺茄传粉昆虫的总访花频率。图中大写字母表示同一生境不同年份间的比较,小写字母表示同一年份不同生境间的比较,不同字母的值表示在0.05水平上存在显著差异。

Fig. 2 Total visiting frequency of pollinators of *Solanum rostratum* in three habitats during 2009–2010. Different uppercase letters indicate significant differences ($P = 0.05$) between years within a habitat and lowercase letters significant differences between habitats in the same year.

成显著负相关(2009: $r = -0.324$, $P < 0.05$; 2010: $r = -0.356$, $P < 0.05$)。

在观察期内,扁柄木蜂在3种生境中的总访花次数仅为3–5次,访花频率均远低于两种隧蜂的,因此无法进行相关分析。

2.3 结实结籽特性与开花和传粉的关系

2.3.1 结实结籽特性

在3种生境中,黄花刺茄植株均能通过有性繁殖产生一定数量的种子。在相同年份内,黄花刺茄的结实数/株、结籽数/果实、结籽数/株及种子千粒重均表现为绿洲>荒漠草原>砾石荒漠(表2),且生

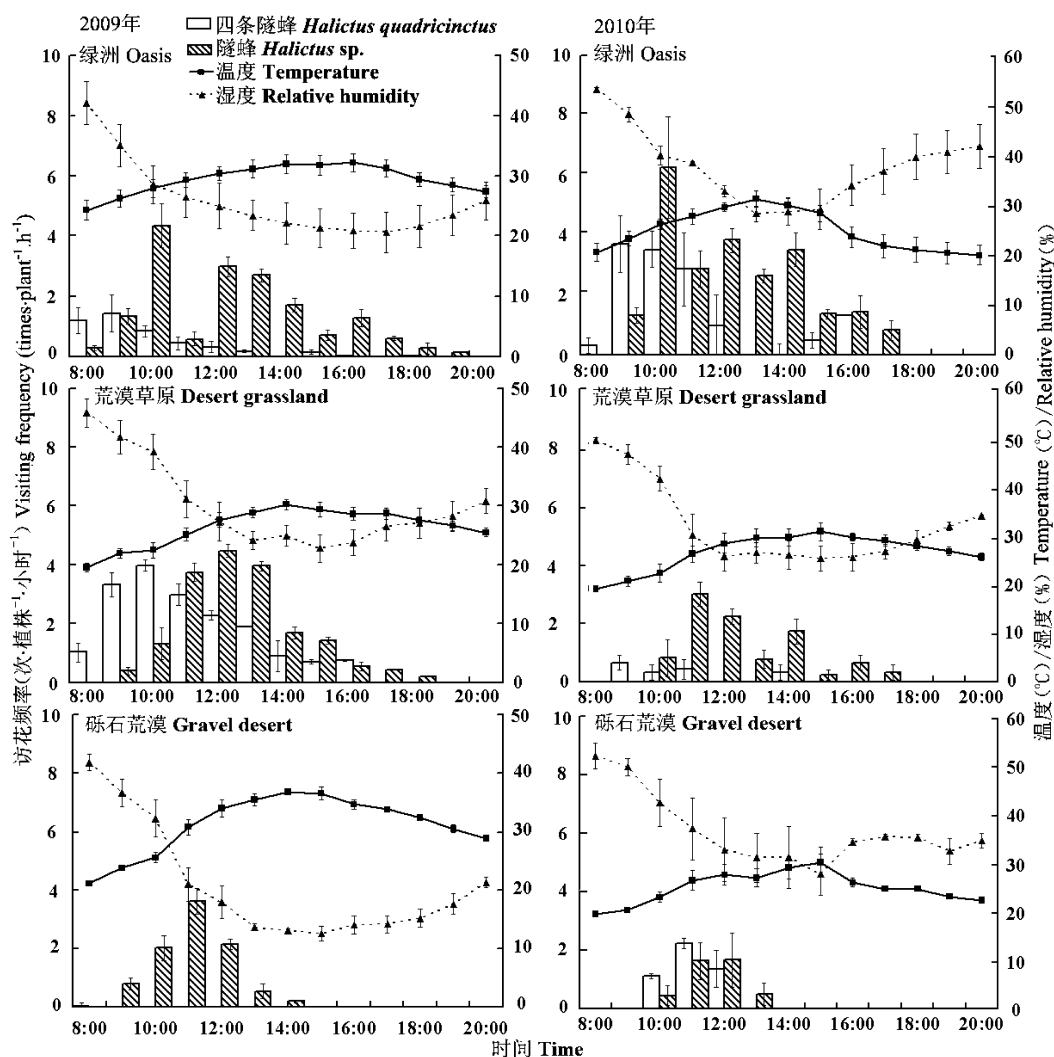


图3 3种生境中传粉昆虫日访花频率及环境温度/湿度日变化曲线(平均值±标准误)

Fig. 3 Daily visiting frequency of pollinators of *Solanum rostratum* and diurnal variation curves of temperature and relative humidity from 8:00 to 20:00 in three habitats during observation periods (mean ± SE)

境间结籽数/株和种子千粒重均存在极显著差异($P < 0.01$), 而结实数/株均存在显著差异($P < 0.05$); 2009年生境间结籽数/果实均存在显著差异($P < 0.05$), 2010年存在极显著差异($P < 0.01$); 不同年份间每个生境内黄花刺茄结实数/株、结籽数/株和种子千粒重均存在极显著差异($P < 0.01$), 结籽数/果实间均无显著差异($P > 0.05$)(表2)。

2.3.2 结实结籽特性与开花及传粉的关系

3种生境中黄花刺茄的结实数/株与开花数/株均存在极显著正相关(2009: $r = 0.944$, $P < 0.01$; 2010: $r = 0.881$, $P < 0.01$), 与其传粉昆虫的总访花频率也成极显著正相关($P < 0.01$), 结籽数/果实和结籽数/株

与其总访花频率均成显著正相关($P < 0.05$)(表3)。

3 讨论

3.1 开花特性与生长环境的关系

植物的开花特性包括开花数、开花时间和开花持续时间等参数(Pickering, 1995; McInosh, 2002; 李新蓉和谭敦炎, 2007)。这些参数除了受遗传和系统发育的限制外(Bawa *et al.*, 2003; Franke *et al.*, 2006), 还受到环境的光照、温度与营养元素等因子的影响(Pilson, 2000; 何亚平等, 2005; Elzinga *et al.*, 2007; Godoy *et al.*, 2009; Galloway & Burgess, 2012)。

表2 2009和2010年3种生境中黄花刺茄的结实结籽特性(平均值±标准差)
Table 2 Characteristics of fruit set and seed set (mean ± SD) in three habitats of *Solanum rostratum* in 2009 and 2010

年份 Year	生境 Habitat	结实数/株 No. of fruits per individual (n=20)	结籽数/果实 No. of seeds per fruit (n=50)	结籽数/株 No. of seeds per individ- ual (n=20)	千粒重 Mass (g) of 1,000 seeds (n=10)
2009	绿洲 Oasis	96 ± 38.62	60 ± 8	4,354 ± 1750	3.29 ± 0.05
	荒漠草原 Desert grassland	62 ± 5.91	56 ± 10	3,911 ± 250	3.22 ± 0.06
	砾石荒漠 Gravel desert	44 ± 5.31	55 ± 11	1,837 ± 218	3.10 ± 0.07
2010	绿洲 Oasis	97 ± 13.02	63 ± 11	4,694 ± 62	3.34 ± 0.02
	荒漠草原 Desert grassland	63 ± 8.55	62 ± 9	2,927 ± 393	3.26 ± 0.47
	砾石荒漠 Gravel desert	25 ± 5.74	55 ± 8	1,053 ± 235	3.01 ± 0.28
	F^1	16.586**	2.595	13.352**	14.340**
	F^2	23.987**	0.489	88.596**	29.992**
	F^3	116.283**	0.081	118.989**	83.398**
	F^4	3.970*	3.970*	34.136**	3.970**
	F^5	7.729*	9.439**	330.969**	454.534**

* 表示变量间在0.05水平上存在差异; ** 表示变量间在0.01水平上存在差异。F¹、F²和F³分别表示绿洲、荒漠草原和砾石荒漠在不同年份间比较的方差值。F⁴和F⁵分别表示不同生境间在2009和2010年比较的方差值。n为样本量。
* Significant differences at the 0.05 level; ** Significant differences at the 0.01 level. F¹, F² and F³ are F values between two years in oasis, desert grassland and gravel desert. F⁴ and F⁵ are F values among the three habitats of 2009 and 2010. n = Sample size.

表3 2009和2010年3种生境中黄花刺茄结实/结籽数与总访花频率的相关分析
Table 3 Pearson correlation coefficients between fruit set/seed set and total visiting frequency of pollinators in the three habitats of *Solanum rostratum* in 2009 and 2010

年份 Year	生境 Habitat	结实数/株 No. of fruits per individual	结籽数/果实 No. of seeds per fruit	结籽数/株 No. of seeds per individual
2009	绿洲 Oasis	0.460**	0.368*	0.374*
	荒漠草原 Desert grassland	0.527**	0.354*	0.382*
	砾石荒漠 Gravel desert	0.488**	0.380*	0.362*
2010	绿洲 Oasis	0.497**	0.339*	0.334*
	荒漠草原 Desert grassland	0.486**	0.328*	0.365*
	砾石荒漠 Gravel desert	0.462**	0.332*	0.357*

* P < 0.05; ** P < 0.01.

在新疆的绿洲、荒漠草原和砾石荒漠中, 黄花刺茄单花开放时间持续时间为27–47 h, 相同年份内不同生境间植株每天的开花时间及单花持续时间基本相同。但在美国俄克拉荷马州, 黄花刺茄的单花开放时间约为1 d, 偶尔能连续开放2–3 d, 套袋的花在花冠凋落前能开放4–5 d(Bowers, 1975)。这些结果说明: 在同一地理分布区, 环境条件对黄花刺茄的开花时间及单花持续时间无显著影响, 但在不同地理分布区, 黄花刺茄的单花开放时间存在差异, 这说明该特性可能与不同地理分布区的环境条件有关。在正午温度大于40℃的新疆砾石荒漠环境中, 黄花刺茄的花会出现暂时闭合, 这与Bowers(1975)所观察到的当温度大于32℃时, 黄花刺茄的花会在正午前闭合的结果基本一致, 说明极

端高温影响该物种花的开放。

相同年份黄花刺茄3种生境中的开花数/株表现为绿洲>荒漠草原>砾石荒漠, 不同生境间存在极显著差异, 说明开花数/株与其所处的环境条件有关: 新疆绿洲、荒漠草原和砾石荒漠中的光照条件均十分充足, 但水热与土壤条件明显不同。绿洲较为充足的水热条件和较高的土壤肥力可使黄花刺茄植株产生较多的花; 荒漠草原虽然降水较多, 土壤肥力也较高, 但相对较低的环境温度限制了花的发育; 而砾石荒漠的高温、干旱及贫瘠的土壤条件对植株生长发育极为不利。相同生境内的不同年份间, 黄花刺茄开花数/株的差异可能与环境因子在年际间的波动幅度有关: 荒漠草原海拔较高, 环境因子在年际间波动较大, 因而其开花数/株呈现极显著

差异;砾石荒漠的环境因子在年际间波动很小,其开花数/株无显著差异;绿洲的环境因子在年际间波动相对较小,其开花数/株存在显著差异。这些结果说明,在新疆的不同生境中,环境因子在年际间的波动对黄花刺茄开花数/株具有不同的影响。

3.2 传粉特性与生长环境的关系

传粉昆虫的种类、数量、行为和频率与环境因子(如光照、温度、风速、阴雨天气等)密切相关(Kearns & Inouye, 1994; Bingham & Orthner, 1998; Pellissier *et al.*, 2010; 胡红岩等, 2012)。不同居群中植物传粉昆虫的种类、数量及访花频率可能存在差异(黄双全等, 1999; 张挺峰等, 2006)。在本文所观察的3种生境中,黄花刺茄的传粉昆虫均为四条隧蜂、隧蜂和扁柄木蜂,这与Bowers(1975)所报道的美国俄克拉荷马州3个居群的主要传粉昆虫*Bombus* spp.明显不同,说明在同一地理分布区内,黄花刺茄的传粉昆虫种类与居群特征无关,但在不同的地理分布区间,传粉昆虫种类与其地理位置有关。3种昆虫在黄花刺茄中的访花行为与原产地传粉昆虫*Bombus* spp.相似,均属于蜂振传粉(Bowers, 1975; de Luca *et al.*, 2013),访花时其腹部和腿部均可携带黄花刺茄的花粉。其中,两种隧蜂虽然访花频率较高,但个体较小,而扁柄木蜂虽然个体较大,但体表较光滑,访花次数很少。在3种传粉昆虫中,究竟哪种昆虫的传粉效率较高?黄花刺茄入侵新疆干旱区后,其在原产地的传粉机制是否保留?这些问题还待于进一步探索。

在美国俄克拉荷马州,黄花刺茄3个居群中出现最早和访花最频繁的昆虫为*Bombus*属的不同种,通常在8:00前开始访问花,7:00–11:00是访花高峰期(Bowers, 1975)。在新疆的干旱环境中,四条隧蜂和隧蜂每天开始访花时间和访花高峰期均晚于美国俄克拉荷马州*Bombus*属的不同种,两种隧蜂每天均只有一个访花高峰期,且前者的日访花高峰均早于后者。说明在不同地理分布区,黄花刺茄的传粉昆虫虽然均只有一个访花高峰期,但它们每天开始访花时间和访花高峰期与其所处的地理环境密切相关。本研究中同种昆虫在不同生境以及不同昆虫在同一生境中的访花高峰期明显不同,可能与生境条件及传粉昆虫的生活习性有关;四条隧蜂偏好低温高湿环境,而另一种隧蜂则偏好高温低湿环境。传粉昆虫访花高峰期的不同,不仅可有效避免对黄

花刺茄花粉的竞争,还可起到补充授粉的作用。

3种生境中传粉昆虫的总访花频率表现为绿洲>荒漠草原>砾石荒漠,彼此间均存在显著差异。这可能与其所处环境的传粉昆虫数量及其活动有关:绿洲中较多的传粉昆虫数量以及适于昆虫活动的环境温湿度,可使传粉昆虫的总访花频率维持在较高水平;而与砾石荒漠相比,荒漠草原具有较适合的环境温湿度,传粉者数量和活动也相对较多,因而传粉者的总访花频率也较高。此外,绿洲和砾石荒漠中传粉昆虫的总访花频率在年际间无显著差异,而在荒漠草原中存在极显著差异,这可能归因于绿洲和砾石荒漠中环境因子年际间的波动较小,对传粉昆虫数量和活动的影响也较小,而荒漠草原中环境因子年际间的波动较大,对传粉昆虫数量和活动的影响也较为明显。

3.3 结实结籽特性与开花及传粉的关系

外来植物繁殖能力的大小对外来植物能否入侵具有重要影响(Barrett, 1983; 徐汝梅和叶万辉, 2003)。当外来植物被传播到远离其原产地的新生境时,由其有性繁殖产生的后代具有较高的遗传多样性,可增加物种适应非本土环境的能力(Tiébré *et al.*, 2007)。

对于虫媒传粉的外来植物,花数多和花期长的物种更能吸引传粉者访花,从而产生更多的种子(Reichard & Hamilton, 1997; Thomson & Goodell, 2001)。黄花刺茄黄色的花冠以及长达90 d以上的花期可吸引更多的传粉者传粉,从而产生更多的后代。不同生境中开花数/株、结实数/株、结籽数/果实、结籽数/株及种子千粒重均表现为绿洲>荒漠草原>砾石荒漠,且其结实数/株与开花数/株及传粉昆虫的总访花频率均呈极显著正相关,结籽数/果实和结籽数/株与其访花频率均呈显著正相关,说明绿洲中黄花刺茄的植株可获得更多的资源,形成较多的花并吸引更多的传粉者,果实和种子也较少;而在荒漠草原和砾石荒漠中,黄花刺茄植株可获得的资源相对较少,致使其开花数/株较少及昆虫总访花频率较低,从而产生较少的果实和种子。这些结果进一步说明:较多的环境可利用资源(光照、水分和营养)有利于入侵种的繁殖,而贫瘠生境对外来种入侵具有一定的抗性(Li & Norland, 2001; Burns, 2006; Bernice & William, 2008; Hwang & Lauenroth, 2010; 王坤等, 2010)。因此,绿洲是黄花

刺茄在新疆干旱区入侵的最适生境。黄花刺茄在绿洲中的成功定居、扩散和暴发成灾将会对新疆脆弱的生态系统产生重要影响。

致谢: 美国肯塔基大学的 Carol C. Baskin 教授和 Jerry M. Baskin 教授对本文的英文部分进行了修改, 新疆大学黄人鑫教授对本研究所涉及的传粉昆虫进行了鉴定, 本实验室已毕业硕士研究生林玉和博士研究生阿马努拉·依明尼亚孜参与了与本文部分内容有关的前期工作, 谨此致谢。

参考文献

- Alpert P, Bone E, Holzapfel C (2000) Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **3**, 52–66.
- Bah M, Gutierrez DM, Escobedo C, Mendoza S, Isela RJ, Rojas A (2004) Methylprotodioscin from the Mexican medical plant *Solanum rostratum* (Solanaceae). *Biochemical Systematics and Ecology*, **32**, 197–202.
- Barrett SCH (1983) Crop mimicry in weeds. *Economic Botany*, **37**, 255–282.
- Bassett IJ, Munro DB (1986) The biology of Canadian weeds. 78. *Solanum carolinense* L. and *Solanum rostratum* Dunal. *Canadian Journal of Plant Science*, **66**, 977–991.
- Bawa KS, Kang H, Grayum MH (2003) Relationships among time, frequency, and duration of flowering in tropical rain forest trees. *American Journal of Botany*, **90**, 877–887.
- Bingham RA, Orthner AR (1998) Efficient pollination of alpine plants. *Nature*, **391**, 238–239.
- Bowers KAW (1975) The pollination ecology of *Solanum rostratum* (Solanaceae). *American Journal of Botany*, **62**, 633–638.
- Burns JH (2006) Relatedness and environment affect traits associated with invasive and noninvasive introduced Comelinaceae. *Ecological Applications*, **16**, 1367–1376.
- Chen TY (陈天翌), Liu ZH (刘增辉), Lou AR (娄安如) (2013) Phenotypic variation in populations of *Solanum rostratum* in different distribution areas in China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **37**, 344–353. (in Chinese with English abstract)
- Cho YH, Kim W (1997) A new naturalized plant in Korea. *Korean Journal of Plant Taxonomy*, **27**, 277.
- de Luca PA, Bussière LF, Souto-Vilaros D, Goulson D, Mason AC, Vallejo-Marín M (2013) Variability in bumblebee pollination buzzes affects the quantity of pollen released from flowers. *Oecologia*, **172**, 805–816.
- Dong M, Lu BR, Zhang HB, Chen JK, Li B (2006) Role of sexual reproduction in the spread of an invasive clonal plant *Solidago canadensis* revealed using intersimple sequence repeat markers. *Plant Species Biology*, **21**, 13–18.
- Elton CS (1958). *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen and Co. Ltd., London.
- Elzinga JA, Atalan A, Biere A, Gigord L, Weis AE, Bernasconi G (2007) Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, **22**, 432–438.
- Erfmeier A, Bruehlheide H (2010) Invasibility or invasiveness? Effects of habitat, genotype, and their interaction on invasive *Rhododendron ponticum* populations. *Biological Invasions*, **12**, 657–676.
- Franke DM, Ellis AG, Dharjwa M, Freshwater M, Fujikawa M, Padron A, Weis AE (2006) A steep cline in flowering time for *Brassica rapa* in Southern California: population-level variation in the field and the greenhouse. *International Journal of Plant Sciences*, **167**, 83–92.
- Galloway LF, Burgess KS (2012) Artificial selection on flowering time: influence on reproductive phenology across natural light environments. *Journal of Ecology*, **100**, 852–861.
- Gao F (高芳), Xu C (徐驰), Zhou YL (周云龙) (2005) The evaluation of potential fatalness for a kind of exotic species *Solanum rostratum* and strategies for its control. *Journal of Beijing Normal University (Natural Science)* (北京师范大学学报(自然科学版)), **41**, 420–424. (in Chinese with English abstract)
- Godoy O, Richardson DM, Valladares F, Castro-Díez P (2009) Flowering phenology of invasive alien plant species compared with native species in three Mediterranean-type ecosystems. *Annals of Botany*, **103**, 485–494.
- Grime JP (1974) Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, **250**, 26–31.
- He JY (贺俊英), Khasbagan (哈斯巴根), Mongenqiqig (孟根其其格), Hu MZ (胡美珠) (2011) *Solanum rostratum* Dunal: a newly invaded alien plant of Inner Mongolia. *Journal of Inner Mongolia Normal University (Natural Science Edition)* (内蒙古师范大学学报(自然科学汉文版)), **40**, 288–290. (in Chinese with English abstract)
- He YP (何亚平), Fei SM (费世民), Liu JQ (刘建全), Chen XM (陈秀明), Wang P (王鹏), Jiang JM (蒋俊明), He F (何飞) (2005) A preliminary review of studies of alpine plant breeding system. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology* (四川林业科技), **26**(4), 43–49. (in Chinese with English abstract)
- Hu HY (胡红岩), Chen H (陈欢), Xu HL (徐环李) (2012) Main pollinators and their foraging behaviors on a sand-fixing legume, *Thermopsis lanceolata*, in Mu Us Sandland. *Biodiversity Science* (生物多样性), **20**, 354–359. (in Chinese with English abstract)
- Huang SQ (黄双全), Guo YH (郭友好), Pan MQ (潘明清), Chen JK (陈家宽) (1999) Floral syndrome and insect pollination of *Liriodendron chinense*. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **41**, 241–248. (in Chinese with English abstract)
- Hwang BC, Lauenroth WK (2008) Effect of nitrogen, water and neighbor density on the growth of *Hesperis matronalis* and two native perennials. *Biological Invasions*, **10**,

- 771–779.
- Hwang BC, Lauenroth WK (2010) Effect of nitrogen, water and neighbors on the growth of *Hesperis matronalis* in a natural community. *The American Midland Naturalist*, **163**, 212–219.
- Kearns CA, Inouye DW (1994) Fly pollination of *Linum lewisii* (Linaceae). *American Journal of Botany*, **81**, 1091–1095.
- Leicht-Young SA, Silander JA, Latimer AM (2007) Comparative performance of invasive and native *Celastrus* species across environmental gradients. *Oecologia*, **154**, 273–282.
- Li B (李博), Chen JK (陈家宽) (2002) Ecology of biological invasions: achievements and challenges. *World Science-Technology Research and Development* (世界科技研究与发展), **24**(2), 26–36. (in Chinese with English abstract)
- Li YC, Norland M (2001) The role of soil fertility in invasion of Brazilian pepper (*Schinus terebinthifolius*) in Everglades National Park, Florida. *Soil Science*, **166**, 400–405.
- Li XR (李新蓉), Tan DY (谭敦炎) (2007) Relationships between flowering phenology of *Ammopiptanthus nanus* (Fabaceae) and its environment. *Journal of Desert Research* (中国沙漠), **27**, 572–578. (in Chinese with English abstract)
- Lin Y (林玉), Tan DY (谭敦炎) (2007) The potential and exotic invasive plant: *Solanum rostratum*. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), **45**, 675–685. (in Chinese with English abstract)
- Lodge DM (1993) Biological invasions: lessons for ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, **8**, 133–137.
- Mauricio-Castillo JA, Arguello-Astorga GR, Ambriz-Granados S, Alpuche-Solís AG (2007) First report of tomato golden mottle virus on *Lycopersicon esculentum* and *Solanum rostratum* in Mexico. *Plant Disease*, **91**, 1513.
- McCormick LL (1977) Category I—Weed Survey. Southern States Research Reports. *Southern Weed Science Society*, **30**, 184–215.
- McIntosh MW (2002) Flowering phenology and reproductive output in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecology*, **159**, 1–13.
- Orgell WH, Vaidya KA, Dahm PA (1958) Inhibition of human plasma cholinesterase *in vitro* by extracts of solanaceous plants. *Science*, **13**, 1136–1137.
- Pellissier L, Pottier J, Vittoz P, Dubuis A, Guisan A (2010) Spatial pattern of floral morphology: possible insight into the effects of pollinators on plant distributions. *Oikos*, **119**, 1805–1813.
- Pickering CM (1995) Variation in flowering parameters within and among five species of Australian alpine *Ranunculus*. *Australian Journal of Botany*, **43**, 103–112.
- Pilson D (2000) Herbivory and natural selection on flowering phenology in wild sunflower, *Helianthus annuus*. *Oecologia*, **122**, 72–82.
- Pyšek P, Richardson DM (2007) Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand? In: *Biological Invasions Section II* (ed. Nentwig W), pp. 97–125. Springer, Berlin.
- Reichard SH, Hamilton CW (1997) Predicting invasions of woody plants introduced into North America. *Conservation Biology*, **11**, 193–203.
- Rushing DW, Murray DS, Verhalen LM (1985) Weed interference with cotton *Gossypium hirsutum*. Buffalobur *Solanum rostratum*. *Weed Science*, **33**, 815–818.
- Salimu D, Qiu J, Tan DY, Baskin CC, Baskin JM (2012) Seed biology of invasive species buffalobur (*Solanum rostratum*) in northwest China. *Weed Science*, **60**, 219–224.
- Shi GR (史刚荣), Ma CC (马成仓) (2006) Biological characteristics of alien plants successful invasion. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **17**, 727–732. (in Chinese with English abstract)
- Sokal RR, Rohlf FJ (1995) *Biometry: the Principles and Practice of Statistics in Biological Research*, 3rd edn. Freeman, San Francisco.
- Song ZZ (宋珍珍), Tan DY (谭敦炎), Zhou GL (周桂玲) (2013) The distribution and community characteristics of invasive *Solanum rostratum* Dunal. in Xinjiang. *Arid Zone Research* (干旱区研究), **30**, 129–134. (in Chinese with English abstract)
- Thomson DJ, Goodell K (2001) Pollen removal and deposition by honeybee and bumblebee visitors to apple and almond flowers. *Journal of Applied Ecology*, **38**, 1032–1044.
- Tiébré MS, van der Hoeven SL, Mahy G (2007) Hybridization and sexual reproduction in the invasive alien *Fallopia* (Polygonaceae) complex in Belgium. *Annals of Botany*, **99**, 193–203.
- Todd JE (1882) On the flowers of *Solanum rostratum* and *Cassia chamaecrista*. *The American Naturalist*, **16**, 281–287.
- Vallejo-Marín M, Manson JS, Thomson JD, Barrett SCH (2009) Division of labour within flowers: heteranthery, a floral strategy to reconcile contrasting pollen fates. *Journal of Evolutionary Biology*, **22**, 828–839.
- Vallejo-Marín M, Solís-Montero L, Bacles CFE, Lepais O (2011) Thirteen microsatellites developed by SSR-enriched pyrosequencing for *Solanum rostratum* (Solanaceae) and related species. *American Journal of Botany*, **98**, 296–299.
- Vallejo-Marín M, Solís-Montero L, Vilaros DS, Lee MYQ (2013) Mating system in Mexican populations of the annual herb *Solanum rostratum* Dunal (Solanaceae). *Plant Biology*, doi: 10.1111/j.1438–8677.2012.00715.x
- van Kleunen M, Weber E, Fischer M (2010) A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecology Letters*, **13**, 235–245.
- Wang K (王坤), Yang J (杨继), Chen JK (陈家宽) (2010) Comparison of morphological traits between alligator weed and two congeners under different water and nutrient conditions. *Biodiversity Science* (生物多样性), **18**, 615–621. (in Chinese with English abstract)
- Wei SH, Zhang CX, Chen XZ, Li XJ, Sui BF, Huang HJ, Cui HL, Liu Y, Zhang M, Guo F (2009) Factor affecting Buffalobur (*Solanum rostratum*) seed germination and seedling emergence. *Weed Science*, **57**, 521–525.
- Wei SH, Zhang CX, Chen XZ, Li XJ, Sui BF, Huang HJ, Cui HL, Liu Y, Zhang M, Guo F (2010) Rapid and effective

- methods for breaking seed dormancy in Buffalobur (*Solanum rostratum*). *Weed Science*, **58**, 141–146.
- Whalen MD (1979) Taxonomy of *Solanum* section androceras. *Gentes Herbarium*, **11**, 359–426.
- Xu RM (徐汝梅), Ye WH (叶万辉) (2003) *Biological Invasions: Theory and Practice* (生物入侵: 理论与实践). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Yang H (杨华), Wang QL (王巧莲) (2007) The analysis of climate trends in cotton production areas in Changji Hui Autonomous Prefecture. *Modern Agricultural Sciences and Technology* (现代农业科技), (11), 96–97. (in Chinese)
- Zeng JJ (曾建军), Xiao YA (肖宜安), Sun M (孙敏) (2010) Reproductive traits associated with invasiveness in *Coreopsis lanceolata*. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **34**, 966–972. (in Chinese with English abstract)
- Zhang TF (张挺峰), Duan YW (段元文), Liu JQ (刘建全) (2006) Pollination ecology of *Aconitum gymandrum* (Ranunculaceae) at two sites with different altitudes. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), **44**, 362–370. (in Chinese with English abstract)
- Zhong GP (钟艮平), Shen WJ (沈文君), Wan FH (万方浩), Wang JJ (王进军) (2009) Potential distribution areas of *Solanum rostratum* in China: a prediction with GARP niche model. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), **28**, 162–166. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑: 黄双全 责任编辑: 时意专)