



•研究报告•

利用昆虫携带的花粉初探西藏入侵植物印加孔雀草在当地传粉网络中的地位

土艳丽¹ 王力平^{2,3} 王喜龙¹ 王林林^{2,3*} 段元文²¹ (西藏自治区高原生物研究所, 拉萨 850001)² (中国科学院昆明植物研究所, 昆明 650201)³ (中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 入侵植物在新生境中成功定殖后, 通过利用当地传粉昆虫促进繁殖可以更好地保证种群的扩张, 但是入侵植物在当地传粉网络中的角色和地位仍不是很清楚。本文利用西藏近年发现的入侵植物印加孔雀草(*Tagetes minuta*), 分析其访花昆虫所携带的植物花粉种类, 构建了植物花粉-传粉者网络, 探讨印加孔雀草快速入侵和扩张的可能机制。结果表明印加孔雀草为泛化传粉系统, 共有13种昆虫访花, 其中12种携带有印加孔雀草花粉, 所有花粉中印加孔雀草花粉数量占比为89.89%。12种印加孔雀草传粉昆虫中, 4种泛化传粉昆虫(1种蜂、2种食蚜蝇和1种蝇)是其主要传粉昆虫。本研究揭示印加孔雀草在较短时间内已经成功利用多种当地泛化传粉昆虫为其授粉, 已顺利融入当地的传粉网络, 今后需要更加重视对印加孔雀草的防控。

关键词: 青藏高原; *Tagetes minuta*; 入侵植物; 传粉网络; 花粉

Status of invasive plants on local pollination networks: A case study of *Tagetes minuta* in Tibet based on pollen grains from pollinators

Yanli Tu¹, Liping Wang^{2,3}, Xilong Wang¹, Linlin Wang^{2,3*}, Yuanwen Duan²¹ Tibet Plateau Institute of Biology, Lhasa 850001² Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201³ University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: Invasive plants that use local pollinators would better ensure their expansion in the new environment, but the role and status of the invasive plants on local pollination network is still unclear. In this paper, we analyzed the pollen grains of *Tagetes minuta* carried by pollinators and constructed a plant-pollinator network, to explore the roles and impacts of *T. minuta* in local pollination network. The results showed that pollination system of *T. minuta* was generalized, and there were 13 insect species visiting its flowers, 12 of which carried pollen grains of *T. minuta*, and the pollen grains of *T. minuta* accounted for 89.89%. Among the 12 pollinator species of *T. minuta*, one species of bees, two species of scorpion flies and one species of flies are the main pollinators. This study reveals that *T. minuta* has successfully used a variety of local pollinators for pollination in a relatively short period of time, indicating that *T. minuta* has strong adaptability and diffusion ability, and it is necessary to pay more attentions to the prevention and control of *T. minuta* in the future.

Key words: Qinghai-Tibet Plateau; *Tagetes minuta*; invasive plants; pollination network; pollen

生物入侵是指外来生物在扩散到新的栖息地后种群发生爆发性扩张, 最终引起严重的经济损失并可能危害生态系统。作为21世纪五大全球性问题之一(Millennium Ecosystem Assessment, 2005), 生

物入侵严重威胁着全球生态系统的功能和服务(Weber & Li, 2008; Jeschke et al, 2015; Kaiser-Bunbury et al, 2017; 孙士国等, 2018)。入侵植物大量侵占当地生境, 能迅速改变农业生态系统并带来严重的经

收稿日期: 2018-10-11; 接受日期: 2019-03-02

基金项目: 西藏自治区科技计划项目(ZD20170021)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: wanglinlin0328@mail.kib.ac.cn

济损失(Kearns et al, 1998)。此外, 入侵植物能打破入侵地生态系统平衡, 改变动植物多样性及其相互关系(Lopezaraiza-Mikel et al, 2007)。当入侵植物能够在新的栖息地建立种群并利用当地的传粉昆虫开始繁殖后, 当地植物与传粉昆虫的传粉网络被打破, 进而影响当地的生态功能(Eviner et al, 2012; Potts et al, 2016)。例如, Kaiser-Bunbury等(2017)通过对塞舌尔马赫岛上有无入侵植物的植物群落的植物-传粉者网络比较发现, 存在入侵物种的群落具有更低的传粉者物种数量、访问次数和互作多样性, 植物与传粉者互作关系也更为特化, 并且入侵植物的存在降低了当地部分野生植物的繁殖成功。

我国是生物多样性大国, 存在复杂而多样的地理环境、气候和生态系统类型, 使外来物种极易定殖并扩散, 从而成为入侵物种(Xie et al, 2001)。据统计, 我国当前入侵生物数量已达529种(鞠瑞亭等, 2012), 其中入侵植物种类占所有入侵生物比例高达51.04% (Weber et al, 2008)。由于多数菊科植物具有生长发育快、生态幅广、瘦果产量高且易于传播, 并能产生化感物质抑制周边植物生长等特点, 成为我国主要的入侵植物类群(朱世新等, 2005)。已有研究表明, 对依赖传粉者才能繁殖成功的入侵植物来说, 成功利用当地传粉者为其传粉是决定入侵植物能否入侵和扩散的关键(McKinney & Goodell, 2011; Powell et al, 2011)。而菊科植物特有的头状花序能吸引多达25种昆虫为其传粉(Schemske, 1983), 如此泛化的传粉系统为其在入侵地繁殖成功及快速扩张提供了条件, 并可能对群落的稳定性和功能产生重大影响(Bascompte et al, 2006)。但是不同的传粉者(比如膜翅目、双翅目和鳞翅目昆虫)在群落中所处的地位不同, 不同传粉功能群对泛化的入侵植物的访花频率和传粉效率可能存在差异, 从而在传粉网络上表现出不同的连接强度(Olesen, 2007; Wang et al, 2017)。但是到目前为止, 利用花粉网络来分析入侵植物与本土传粉者关系的研究相对较少。

本研究以西藏新近发现的入侵植物印加孔雀草(*Tagetes minuta*)为对象, 通过分析其访花昆虫所携带的花粉网络特征, 试图解答以下科学问题: (1) 印加孔雀草的主要传粉者是什么? 与本土哪些传粉者构建了连接? (2) 印加孔雀草在本土花粉网络

上的角色如何, 是否有可能成为群落的核心物种? 本研究在群落水平上通过量化入侵植物印加孔雀草的访花昆虫所携带的花粉, 为探究入侵植物如何快速融入当地传粉网络提供证据。

1 材料与方法

1.1 研究材料

印加孔雀草为菊科万寿菊属(*Tagetes*)一年生草本植物, 株高0.1–2.5 m, 具有万寿菊属特有的芳香气味。印加孔雀草原产于南美洲南部温带草原和山区, 近年来已在中国台湾、江苏、山东、北京、西藏等地成功定殖(董振国等, 2013; 张劲林等, 2014; 许敏和扎西次仁, 2015)。近年来在西藏拉萨市周边以及山南、林芝等地区发现大量印加孔雀草种群。印加孔雀草在西藏的开花时间为9月初至11月初, 花期长达2个月。盛花期为9月中旬至10月中旬, 这期间当地开花植物主要有龙胆科、唇形科、石竹科和马先蒿属(*Pedicularis*)植物。本实验选择在林芝市朗县附近的一个印加孔雀草群落(92°31' E, 29°8' N, 海拔3,294 m)进行。该群落位于当地栽种苹果树的农田中, 印加孔雀草个体数量较多, 其中正在开花的植株大于1,000株, 大部分植株高0.5–1.5 m, 部分植株高达2.5 m。在印加孔雀草样方内, 本土植物几乎均被排挤, 而在样方附近主要有龙胆科、唇形科以及马先蒿属植物。

1.2 印加孔雀草访花昆虫收集

为了确定印加孔雀草的主要访花昆虫, 我们在群落中选取一个50 m×60 m的样地, 样地内正在开花的植物主要为印加孔雀草。采用截面式观察方法, 沿着样方四周缓慢步行, 观察并捕捉沿途2 m范围内印加孔雀草的访花昆虫。在印加孔雀草的盛花期进行观察, 具体时间为2017年9月24–25日, 观察时间为9:00–19:00, 每次步行时间为60 min, 共计观察10 h。早于9:00和晚于19:00, 由于高原温度较低限制昆虫活动, 少有访花昆虫。当昆虫接触花药或者柱头时才被认定为传粉昆虫并进行捕捉。双翅目和膜翅目昆虫分别放入装有95%酒精的离心管中, 如果采集的传粉昆虫具有携粉足, 则把携粉足取下后保存。鳞翅目昆虫放入装有硅胶的三角包中带回实验室放入冰箱低温保存。观察期间捕捉到13种传粉昆虫计55只, 同时采集正在散粉的花并将花药固定在95%酒精中作为对照。

1.3 花粉分析

除鳞翅目昆虫直接取下头部喷金进行花粉分析外,其他保存在95%酒精内的昆虫用超声波振荡器把虫体上的花粉进行洗脱,然后取出保存在装有95%酒精的离心管中。花粉悬浊液在5,000转速的离心机上离心10 min,移除上清液后把花粉样品转移到电镜样品台上,喷金后在扫描电镜下观察并拍照。由于蜂类的携粉足上的花粉通常不具传粉作用,我们只统计了除携粉足外其他部位的花粉数量和形态。为了分析印加孔雀草的传粉者所携带花粉的植物种类,我们首先通过扫描印加孔雀草的花粉确定其形态特征,然后再统计每一种昆虫虫体上的花粉类别。主要通过花粉的萌发孔数量、花粉大小和表面纹饰来区别植物种类。由于收集的蜂类样品较多且携带花粉数量较大,只选择其中的20只进行电镜扫描分析,最终用于分析的昆虫个体共43只。

1.4 统计分析

首先利用花粉类型和昆虫种类构建数据矩阵,其中植物花粉类型作为行数据,传粉昆虫类型作为列数据,第*i*行与第*j*列对应的单元格则为第*j*种传粉昆虫所携带的第*i*种植物的平均花粉数量;如果所有昆虫均不携带这种花粉,则记为0。利用R软件中的bipartite包来计算花粉网络在网络和物种水平上的相关参数。

在网络水平上主要关注植物和传粉昆虫种类以及两者之间的连接数量和连接度(connectance),以及网络的嵌套结构(nestedness)和特化水平($H2$)。

网络的连接度和嵌套结构可以指示网络的稳定性,一般来说网络的连接度和网络的嵌套结构越高,网络的稳定性就越强(Bascompte et al, 2003)。嵌套结构用网络的嵌套温度(nestedness temperature)表示,嵌套温度取值范围为0–100, 0表示网络具有完全嵌套的结构, 100表示完全不存在嵌套现象。另外我们还计算了网络的加权嵌套度(weighted nestedness),取值范围为0–1, 0表示网络不存在嵌套结构, 1表示网络具有完美的嵌套结构。网络水平特化指数($H2$)描述的是网络物种间生态位互补程度(niche complementarity),取值范围为0–1, 0表示最泛化, 1表示最特化。

在物种水平上我们主要关注传粉昆虫以及植物的连接数量和比例,以及物种强度(species strength)和特化水平(d)。物种强度是单一物种所有连接的强度之和,又可以分为动物对植物的依赖性和植物对动物的依赖性两种(Bascompte et al, 2006)。物种特化水平指数(d)则描述网络内的某个物种与其他物种生态位的互补程度(Bluthgen et al, 2006)。 d 的取值范围为0–1, 0表示最泛化, 1表示最特化。以上所有参数利用R (3.4.1)中的bipartite包(2.08)进行计算。

2 结果

2.1 物种分析

捕获的印加孔雀草访花昆虫共有13种,其中膜翅目1种(32只),鳞翅目2种(3只),双翅目9种(19只),鞘翅目1种(1只)(图1,表1)。除东方菜粉蝶(*Pieris*

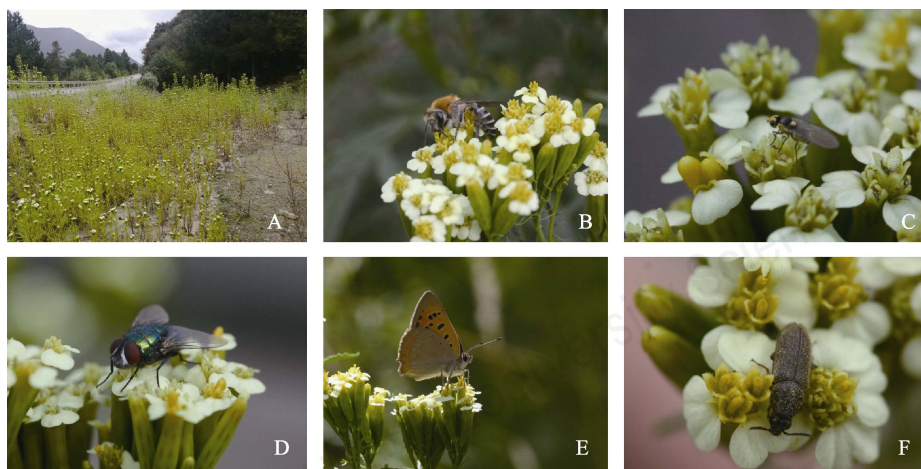


图1 西藏印加孔雀草种群与传粉昆虫。(A)印加孔雀草种群;(B)膜翅目分舌蜂科一种;(C)双翅目蝇类花蝇科一种;(D)双翅目蝇类丽蝇科一种;(E)鳞翅目红灰蝶;(F)鞘翅目拟步甲科一种。

Fig. 1 Population of *Tagetes minuta* in Tibet and its pollinators. (A) *T. minuta* population; (B) Colletidae sp.; (C) Anthomyiidae sp.; (D) Calliphoridae sp.; (E) *Lycena phlaeas*; (F) Tenebrionidae sp.

canidia)外, 其他12种昆虫均携带有印加孔雀草的花粉(表2)。13种访花昆虫所携带的花粉共存在12种形态(植物物种) (图2)。所有昆虫上共发现2,614枚花粉, 其中印加孔雀草花粉占89.89%, 其他11种花粉

表 1 印加孔雀草种群的传粉网络的群落水平参数
Table 1 Community level parameters of pollination network of *Tagetes minuta* population

特征 Traits	网络参数 Parameters
植物种类数 No. of plant species	12
访花昆虫种类数 No. of visiting species	13
植物与昆虫的连接数量 No. of interactions	63
连接度 Connectance	0.404
嵌套度 Nestedness temperature	14.57
加权嵌套度 Weighted nestedness	0.683
特化水平 Specialization level (<i>H</i> 2)	0.147

表 2 印加孔雀草种群的传粉网络中植物物种水平的几个参数
Table 2 Several parameters of plants at the species levels in the pollination network of *Tagetes minuta* population

代码 Codes	植物 Plant species	传粉者种类 Degree	传粉昆虫比例 Normalised degree	物种强度 Species strength	特化水平 Specialization level (<i>d</i> ')
A	印加孔雀草 <i>Tagetes minuta</i>	12	0.923	10.312	0.034
B	狭叶荆芥 <i>Nepeta souliei</i>	8	0.615	0.85	0.095
C	无心菜 <i>Arenaria serphyllifolia</i>	5	0.385	0.086	0.11
D	马先蒿属一种 <i>Pedicularis</i> sp.	6	0.462	0.054	0.085
E	龙胆属一种 <i>Gentiana</i> sp.	4	0.308	0.779	0.467
F	紫草科一种 Boraginaceae sp.	6	0.462	0.107	0.046
G	蓝钟花属一种 <i>Cyananthus</i> sp.	5	0.385	0.328	0.289
H	唇形科一种 Lamiaceae sp.	4	0.308	0.197	0.099
I	唇形科一种 Lamiaceae sp.	1	0.077	0.002	0.045
J	唇形科一种 Lamiaceae sp.	3	0.231	0.037	0.332
K	百合科一种 Liliaceae sp.	3	0.231	0.352	0.563
L	甘青老鹳草 <i>Geranium pylzowianum</i>	6	0.462	0.063	0.117

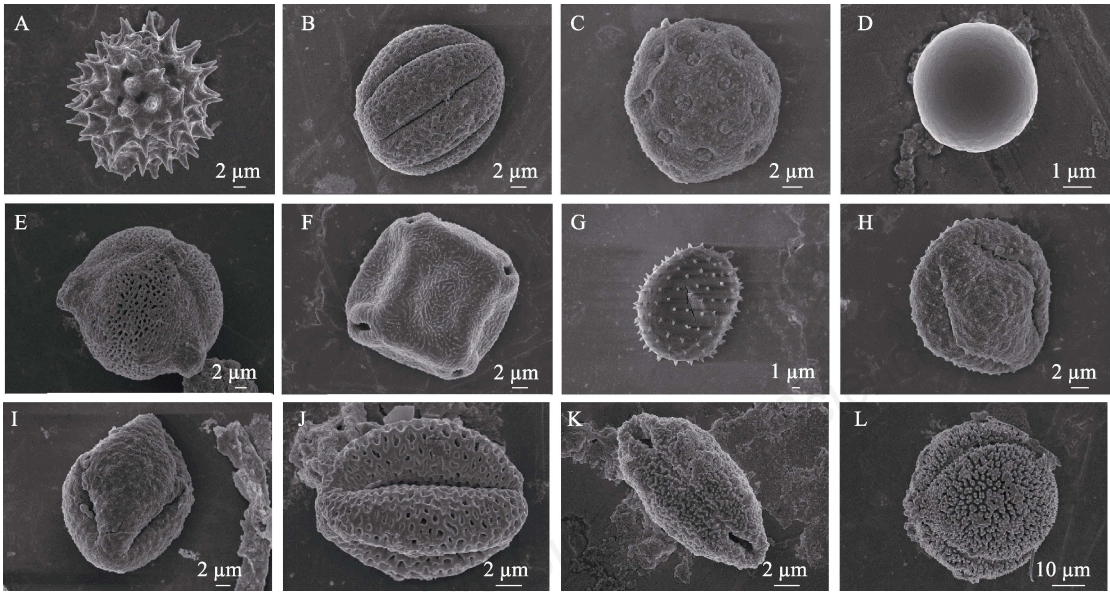


图 2 印加孔雀草的传粉昆虫所携带的花粉扫描图。(A)印加孔雀草; (B)狭叶荆芥; (C)无心菜; (D)马先蒿属一种; (E)龙胆属一种; (F)紫草科一种; (G)蓝钟花属一种; (H-J)唇形科; (K)百合科一种; (L)甘青老鹳草。
Fig. 2 A scan of pollens carried by pollinators of *Tagetes minuta*. (A) *Tagetes minuta*; (B) *Nepeta souliei*; (C) *Arenaria serphyllifolia*; (D) *Pedicularis* sp.; (E) *Gentiana* sp.; (F) Boraginaceae sp.; (G) *Cyananthus* sp.; (H-J) Lamiaceae spp.; (K) Liliaceae sp.; (L) *Geranium pylzowianum*.

占总花粉数的10.11%，主要属于龙胆科、唇形科和石竹科等植物类群(图2)。

2.2 花粉网络分析

13种昆虫与12种植物共存在63个连接，占可能的总连接数的40.4% (表1, 图3)。传粉网络的嵌套度为14.57，网络的特化水平为0.147。印加孔雀草的物种强度高达10.312，而其他植物的物种强度都小于1；且印加孔雀草的特化水平在所有物种中最小，

仅为0.034 (表2)。印加孔雀草的传粉者多达12种，占观察到的访花昆虫的92.3%。12种传粉昆虫中有8种携带超过3种植物的花粉，表明印加孔雀草的传粉昆虫主要为泛化传粉者。印加孔雀草具有多种有效传粉者，其中1种膜翅目昆虫(分舌蜂科)和3种双翅目昆虫(食蚜蝇科2种、丽蝇科1种)的物种强度大于1 (表3, 图3)。以上结果表明印加孔雀草的主要传粉者为泛化传粉昆虫中的3种双翅目昆虫和1种膜翅目昆虫。

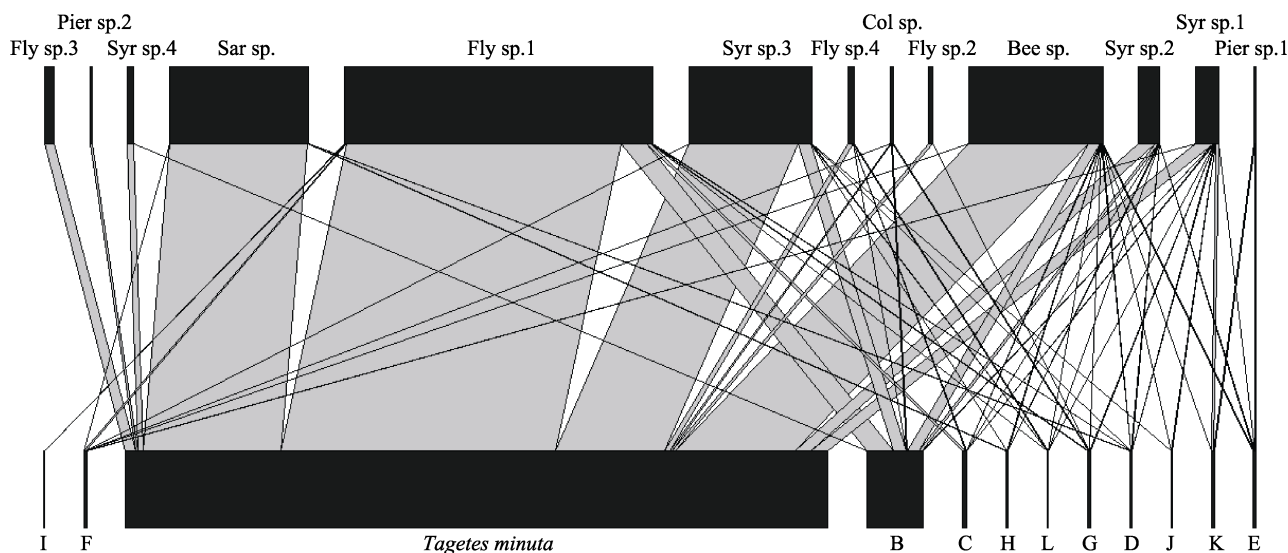


图 3 印加孔雀草的所有访花昆虫携带的花粉网络。上部每个矩形框表示一种传粉者，下部每个矩形框表示一种植物，框的宽度与花粉数量成正比。灰线表示植物与传粉者之间的连接。植物及传粉者各编号代表的物种见表 2 和表 3。

Fig. 3 Pollen network carried by pollinators of *Tagetes minuta*. Upper bars represent insect species and lower bars represent plant species. Bar width is proportional to the frequency of interactions. Lines are relative to the interaction between plants and insects. The codes of species are shown in Table 2 and Table 3.

表 3 印加孔雀草种群的传粉网络中传粉昆虫物种水平的几个参数

Table 3 Several parameters of pollinators at the species level in the pollination network of the *Tagetes minuta* population

代码 Codes	传粉者 Pollinators	昆虫数量 Samples	植物物种 Degree	植物物种比例 Normalised degree	物种强度 Species strength	特化水平 d'
Bee sp.	分舌花蜂科 Colletidae	32	11	0.917	1.611	0.006
Syr sp.1	长尾管蚜蝇 <i>Eristalis tenax</i>	5	10	0.833	2.194	0.102
Syr sp.2	黑带蚜蝇属 <i>Episyrpus</i>	3	7	0.583	0.64	0.024
Syr sp.3	黑带蚜蝇属 <i>Episyrpus</i>	3	7	0.583	1.319	0.012
Syr sp.4	食蚜蝇科 Syrphidae	1	2	0.167	0.013	0
Fly sp.1	丽蝇科 Calliphoridae	2	8	0.667	4.072	0.016
Fly sp.2	丽蝇科 Calliphoridae	1	2	0.167	0.299	0.139
Fly sp.3	蝇科 Muscidae	1	1	0.083	0.014	0.017
Fly sp.4	花蝇科 Anthomyiidae	1	4	0.333	0.303	0.034
Sar sp.	麻蝇科 Sarcophadidae	2	4	0.333	0.823	0.056
Pier sp.1	东方菜粉蝶 <i>Pieris canidia</i>	1	2	0.167	0.501	0.803
Pier sp.2	红灰蝶 <i>Lycaena phlaeas</i>	2	1	0.083	0.003	0.005
Col sp.	拟步甲科 Tenebrionidae	1	4	0.333	0.229	0.119

3 讨论

我们的结果表明印加孔雀草的物种强度比群落中其他所有植物的物种强度之和还高, 而特化水平却极低, 仅为0.034 (表2)。同时印加孔雀草利用当地12种昆虫为其传粉, 携带印加孔雀草花粉最多的几种昆虫都为泛化传粉者, 且其中4种传粉昆虫的物种强度大于1, 表明印加孔雀草属于泛化传粉系统并已顺利利用当地传粉昆虫为其传粉。

印加孔雀草能在较短时间内快速占据新生境并融入当地传粉网络, 可能原因有以下几点: (1) 生境破碎化和农业开垦等人为干扰使原生植被遭到破坏, 为外来生物入侵创造了有利条件(万方浩等, 2002; 鞠瑞亭等, 2012)。我们对西藏入侵植物的调查发现印加孔雀草主要占据人为干扰比较严重的生境, 比如公路两侧和农业生态系统, 这是因为此类生境可以为先锋入侵物种的奠基提供空余生态位(Weber & Li, 2008), 从而使入侵种能更好地利用资源并建立种群(鞠瑞亭等, 2012)。(2) 印加孔雀草具有快速在入侵地建立种群的能力。尽管部分菊科植物的交配系统是自交不亲和的(Brennan et al, 2005; Campbell & Husband, 2007; Hao et al, 2011), 但是有研究表明我国入侵菊科植物中许多种类具有自交亲和或者无融合生殖特性(Hao et al, 2011), 可以保证它们入侵初期在缺少传粉者的情况下快速建立种群。虽然没有对印加孔雀草的交配系统开展详细研究, 但是对印加孔雀草进行套网处理, 结果发现它在套网情况下仍然可以顺利结实, 表明印加孔雀草可能具有自动自交或无融合生殖的能力。(3) 印加孔雀草具有万寿菊属植物特有的挥发性物质, 具有浓烈的气味, 不仅对其他植物的生长发育有抑制作用, 还对病虫害和食草动物等有很强的抵制能力, 而且其头状花序多、结果量大、瘦果小且具冠毛, 极易繁殖和传播(张劲林等, 2014)。由于以上因素, 当印加孔雀草进入新生境后, 既能快速建立种群, 还能通过化感作用排斥其他植物, 从而在入侵地形成单一种群(图1A)。

入侵植物在新生境成功定殖后, 通过与当地植物竞争有限的传粉者, 会降低当地植物的传粉频率和效率, 进而影响当地植物的繁殖成功(Lopezaraiza-Mikel et al, 2007; Kaiser-Bunbury et al, 2017)。例如入侵植物千屈菜(*Lythrum salicaria*)通过大量开

花来吸引当地传粉昆虫为其传粉(Goodell & Parker, 2017), 同时导致同域分布的多种本土植物的传粉者访问频率降低, 进而使部分本土植物的结实率显著降低(Flanagan et al, 2010; Goodell & Parker, 2017)。另外一个著名的例子是Kaiser-Bunbury等(2017)通过对塞舌尔马赫岛上4个移除入侵植物和4个没有移除入侵植物的植物-传粉者网络比较发现, 入侵植物不仅显著降低群落内传粉者的物种数量、访问次数和互作多样性, 而且也降低了当地部分野生植物的繁殖成功。这是因为入侵植物可以和当地的泛化传粉者构建稳定连接, 从而融入当地的传粉网络(Padrón et al, 2009), 甚至成为当地群落的核心物种(Lopezaraiza-Mikel et al, 2007), 从而改变当地植物-传粉者网络的结构和功能。在我们的研究样地内, 印加孔雀草花丰富度占有所有开花植物的98%以上, 当地昆虫主要访问印加孔雀草, 导致本地开花植物的访花昆虫种类、数量及昆虫的访花频率都可能降低, 从而影响当地传粉网络结构和功能。另外, 印加孔雀草种群花期较晚, 主要在每年的9月初至11月初, 并且是大量植株同时开花, 单株开花数量最多可达上千朵(图1)。我们的结果表明印加孔雀草在西藏主要利用当地的泛化传粉者例如蜂、蝇、食蚜蝇等昆虫为其传粉(图1, 表3)。泛化传粉者会在多种植物之间混访, 由于入侵植物引起的异种花粉干扰结实的不利影响比本土植物更严重(Arceo-Gómez & Ashman, 2016), 因此印加孔雀草花粉对当地植物花粉转移网络和雌性和雄性适合度方面都可能产生负面影响。

不过本研究仍有一些需要注意的地方: (1) 我们是通过形态学和孢粉学手段进行的物种鉴定, 不能排除高估种内花粉形态差异大的物种或低估动植物近缘种的物种多度的现象(郎丹丹等, 2018)。今后可结合DNA条形码与高通量测序技术(超级条形码)对昆虫以及花粉混合样品进行定性和定量分析来克服物种的鉴定误差(Richardson et al, 2015)。(2) 本研究是通过观察印加孔雀草的传粉者和分析其所携带的花粉种类和数量来构建的传粉者-花粉网络, 很可能高估印加孔雀草在群落中的作用, 同时低估群落中其他植物的作用。不过我们野外调查发现印加孔雀草群落中极少见到其他植物生存, 可能的原因是印加孔雀草产生的化感物质对其他植物的生存具有很强的抑制作用(张劲林等, 2014)。(3) 本研

究只探讨了入侵植物印加孔雀草种群的访花昆虫所携带的花粉-植物网络的结构,而没有选取未受印加孔雀草入侵的群落进行花粉网络对比分析。在今后的研究中需要通过对比分析西藏有无印加孔雀草群落的传粉网络结构变化,进一步阐明印加孔雀草对当地定性和定量传粉网络(比如对传粉昆虫丰度和多样性、访花频率以及当地植物繁殖成功等)的影响。目前,我国西藏已发现较多的印加孔雀草群落,且表现出局部生态危害(许敏和扎西次仁, 2015)。因此,在群落水平上量化分析入侵植物在当地传粉网络中的地位和功能和对当地传粉网络的影响(方强和黄双全, 2012),有助于了解其入侵机制并为当地植物群落恢复和生物多样性保护提供理论依据。

致谢: 感谢王浩在花粉扫描中提供的帮助,感谢两位匿名审稿人和编辑对文稿提出的宝贵意见和建议。

参考文献

- Arceo-Gómez G, Ashman TL (2016) Invasion status and phylogenetic relatedness predict cost of heterospecific pollen receipt: Implications for native biodiversity decline. *Journal of Ecology*, 104, 1003–1008.
- Bascompte J, Jordano P, Melián CJ, Olesen JM (2003) The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 100, 9383–9387.
- Bascompte J, Jordano P, Olesen JM (2006) Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, 312, 431–433.
- Bluthgen N, Menzel F, Bluthgen N (2006) Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, 6, 9.
- 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 Isles. *New Phytologist*, 168, 475–486.
- Campbell LG, Husband BC (2007) Small populations are mate-poor but pollinator-rich in a rare, self-incompatible plant, *Hymenoxys herbacea* (Asteraceae). *New Phytologist*, 174, 915–925.
- Dong ZG, Liu QX, Hu J, Deng MB, Xiong YN (2013) New records of naturalized plants from the Chinese Mainland. *Guihaia*, 33, 432–434. (in Chinese with English abstract) [董振国, 刘启新, 胡君, 邓懋彬, 熊豫宁 (2013) 中国大陆归化植物新记录. *广西植物*, 33, 432–434.]
- Eviner VT, Garbach K, Baty JH, Hoskinson SA (2012) Measuring the effects of invasive plants on ecosystem services: Challenges and prospects. *Invasive Plant Science and Management*, 5, 125–136.
- Fang Q, Huang SQ (2012) Progress in pollination networks: Network structure and dynamics. *Biodiversity Science*, 20, 300–307. (in Chinese with English abstract) [方强, 黄双全 (2012) 传粉网络的研究进展: 网络的结构和动态. *生物多样性*, 20, 300–307.]
- Flanagan RJ, Mitchell RJ, Karron JD (2010) Increased relative abundance of an invasive competitor for pollination, *Lythrum salicaria*, reduces seed number in *Mimulus ringens*. *Oecologia*, 164, 445–454.
- Goodell K, Parker IM (2017) Invasion of a dominant floral resource: Effects on the floral community and pollination of native plants. *Ecology*, 98, 57–69.
- Hao J, Sheng Q, Thomas C, Mark VK, Liu Q (2011) A test of baker's law: Breeding systems of invasive species of Asteraceae in China. *Biological Invasions*, 13, 571–580.
- Jeschke JM, Bacher S, Blackburn TM, Dick JTA, Essl F, Evans T, Gaertner M, Hulme PE, Kühn I, Mrugała A (2015) Defining the impact of non-native species. *Conservation Biology*, 28, 1188–1194.
- Ju RT, Li H, Shi CJ, Li B (2012) Progress of biological invasions research in China over the last decade. *Biodiversity Science*, 20, 581–611. (in Chinese with English abstract) [鞠瑞亭, 李慧, 石正人, 李博 (2012) 近十年中国生物入侵研究进展. *生物多样性*, 20, 581–611.]
- Kaiser-Bunbury CN, Mougai J, Whittington AE, Valentin T, Gabriel R, Olesen JM, Bluthgen N (2017) Ecosystem restoration strengthens pollination network resilience and function. *Nature*, 542, 223–227.
- Kearns CA, Inouye DW, Waser NM (1998) Endangered mutualisms: The conservation of plant–pollinator interactions. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 29, 83–112.
- Lang DD, Tang M, Zhou X (2018) Qualitative and quantitative molecular construction of plant–pollinator network: Application and prospective. *Biodiversity Science*, 26, 445–456. (in Chinese with English abstract) [郎丹丹, 唐敏, 周欣 (2018) 传粉网络构建的定性定量分子研究: 应用与展望. *生物多样性*, 26, 445–456.]
- Lopezaraiza-Mikel ME, Hayes RB, Whalley MR, Memmott J (2007) The impact of an alien plant on a native plant–pollinator network: An experimental approach. *Ecology Letters*, 10, 539–550.
- McKinney AM, Goodell K (2011) Plant–pollinator interactions between an invasive and native plant vary between sites with different flowering phenology. *Plant Ecology*, 212, 1025–1035.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005) *Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis*. Island Press, Washington, DC.

- Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, Jordano P (2007) The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 19891–19896.
- Padrón B, Traveset A, Biedeweg T, Díaz D, Nogales M, Olesen JM (2009) Impact of alien plant invaders on pollination networks in two archipelagos. *PLoS ONE*, 4, e6275.
- Potts SG, Imperatrizfonseca V, Ngo HT, Aizen MA, Biesmeijer JC, Breeze TD, Dicks LV, Garibaldi LA, Hill R, Settele J (2016) Safeguarding pollinators and their values to human well-being. *Nature*, 540, 220–229.
- Powell KI, Krakos KN, Knight TM (2011) Comparing the reproductive success and pollination biology of an invasive plant to its rare and common native congeners: A case study in the genus *Cirsium* (Asteraceae). *Biological Invasions*, 13, 905–917.
- Richardson RT, Lin CH, Sponsler DB, Quijia JO, Goodell K, Johnson RM (2015) Application of ITS2 metabarcoding to determine the provenance of pollen collected by honey bees in an agroecosystem. *Applications in Plant Sciences*, 3, 235–250.
- Schemske DW (1983) *Limits to Specialization and Coevolution in Plant–Animal Mutualisms*. Chicago University Press, Chicago.
- Sun SG, Lu B, Lu XM, Huang SQ (2018) On reproductive strategies of invasive plants and their impacts on native plants. *Biodiversity Science*, 26, 457–467. (in Chinese with English abstract) [孙士国, 卢斌, 卢新民, 黄双全 (2018) 入侵植物的繁殖策略以及对本土植物繁殖的影响. *生物多样性*, 26, 457–467.]
- Wan FH, Guo JY, Wang DH (2002) Alien invasive species in China: Their damages and management strategies. *Biodiversity Science*, 10, 119–125. (in Chinese with English abstract) [万方浩, 郭建英, 王德辉 (2002) 中国外来入侵生物的危害与管理对策. *生物多样性*, 10, 119–125.]
- Wang H, Cao GX, Wang LL, Yang YP, Zhang ZQ, Duan YW (2017) Evaluation of pollinator effectiveness based on pollen deposition and seed production in a gynodioecious alpine plant, *Cyananthus delavayi*. *Ecology and Evolution*, 7, 8156–8160.
- Weber E, Li B (2008) Plant invasions in China: What is to be expected in the wake of economic development? *BioScience*, 58, 437–444.
- Weber E, Sun SG, Li B (2008) Invasive alien plants in China: Diversity and ecological insights. *Biological Invasions*, 10, 1411–1429.
- Xie Y, Li ZY, Gregg WP, Dianmo L (2001) Invasive species in China—An overview. *Biodiversity and Conservation*, 10, 1317–1341.
- Xu M, Tashi T (2015) A newly naturalized plant in Qinghai-Tibet Plateau. *Guihaia*, 35, 554–555. (in Chinese with English abstract) [许敏, 扎西次仁 (2015) 青藏高原一新归化种. *广西植物*, 35, 554–555.]
- Zhang JL, Lü YF, Bian Y, Liu RS, Jiang L (2014) A new kind of invasive plant from mainland China—*Tagetes minuta* L. *Plant Quarantine*, 28(2), 65–67. (in Chinese with English abstract) [张劲林, 吕玉峰, 边勇, 刘若思, 江璐 (2014) 中国境内(内地)一种新的入侵植物——印加孔雀草. *植物检疫*, 28(2), 65–67.]
- Zhu SX, Qin HN, Chen YL (2005) Alien species of Compositae in China. *Guihaia*, 25, 69–76. (in Chinese with English abstract) [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.]

(责任编辑: 黄双全 责任编辑: 时意专)

附录 Supplementary Material

附录1 印加孔雀草花粉数据矩阵

Appendix 1 The matrix of the pollen grains of *Tagetes minuta* and other plant species carried by pollinators

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018269-1.pdf>

土艳丽, 王力平, 王喜龙, 王林林, 段元文. 利用昆虫携带的花粉初探西藏入侵植物印加孔雀草在当地传粉网络中的地位, 生物多样性, 2019, 27(3): 306–313.
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018269.pdf>

附录 1 印加孔雀草花粉数据矩阵

Appendix 1 The matrix of the pollen grains of *Tagetes minuta* and other plant species carried by pollinators

	分舌花蜂科 Colletidae sp.	长尾管蚜蝇 <i>Eristalis tenax</i>	黑带蚜蝇属 <i>Episyrpus</i> sp.1	黑带蚜蝇属 <i>Episyrpus</i> sp.2	食蚜蝇科 Syrphidae sp.	丽蝇科 Calliphoridae sp.1	丽蝇科 Calliphoridae sp.2	蝇科 Muscidae sp.	花蝇科 Anthomyiidae sp.	麻蝇科 Sarcophadidae sp.	东方菜粉 蝶 <i>Pieris</i> <i>canidia</i>	红灰蝶 <i>Lycaena</i> <i>phlaeas</i>	拟步甲科 Tenebrionidae sp.
印加孔雀草 <i>Tagetes minuta</i>	400.73	57.67	54.5	364.33	19	917.5	11	34	18	461	0	6	6
狭叶荆芥 <i>Nepeta souliei</i>	38.09	3	12	42.67	1	85.5	0	0	1	0	0	0	3
无心菜 <i>Arenaria</i> <i>serphyllifolia</i>	1.36	0.67	1	0	0	13	0	0	1	0	0	0	0
马先蒿属一种 <i>Pedicularis</i> sp.	0.45	1.67	1.5	1	0	1.5	0	0	0	3	0	0	0
龙胆属一种 <i>Gentiana</i> sp.	3	0.67	1	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0
紫草科一种 Boraginaceae sp.	0.73	0.33	0	1.33	0	4.5	0	0	0	1	0	0	1
蓝钟花属一种 <i>Cyananthus</i> sp.	0.36	1.33	0	0	0	4.5	3	0	0	0	0	0	1
唇形科一种 Lamiaceae sp.1	2.55	0	0.5	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0
唇形科一种 Lamiaceae sp.2	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
唇形科一种 Lamiaceae sp.3	0.18	2.67	0	0.67	0	0	0	0	0	0	0	0	0
百合科一种 Liliaceae sp.	0.45	7.67	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
甘青老鹳草 <i>Geranium</i> <i>pylzwianum</i>	0.33	0.33	0.5	0.67	0	1.5	0	0	1	0	0	0	0