•研究报告•

土壤养分对菊科一年生入侵种和本地种繁殖性状的影响

王亚¹, 王玮倩^{1,2}, 王钦克¹, 李晓霞¹, 刘延¹, 黄乔乔^{1*}

1. 农业农村部热带作物有害生物综合治理重点实验室, 中国热带农业科学院环境与植物保护研究所, 海口 571101; 2. 海南大学植物保护学院, 海口 570228

摘要: 入侵植物繁殖性状的研究可为揭示植物入侵机制提供重要的科学依据。为研究土壤养分对入侵植物和本地植物繁殖性状的影响, 并进一步研究养分添加是否更能促进入侵植物的繁殖能力, 我们设置了低、高两个养分水平, 通过同质园实验比较了不同土壤养分对假臭草(*Praxelis clematidea*)、胜红蓼(*Ageratum conyzoides*)、三叶鬼针草(*Bidens pilosa*) 3种菊科一年生入侵种和夜香牛(*Vernonia cinerea*)、一点红(*Emilia sonchifolia*)、墨旱莲(*Eclipta prostrata*) 3种本地种繁殖性状的影响。研究结果显示, 养分添加提高了6种菊科植物的开花株高、株高、地上生物量、单粒种子重量、总花序数、每花序种子数、总种子数量、总种子重量, 并使开花时间提前、花期延长。养分添加对入侵种的开花株高和单粒种子重量的提高幅度要比本地种更显著。相对于部分本地植物(夜香牛、墨旱莲), 养分添加更能促进部分入侵植物(假臭草、胜红蓼)的繁殖能力。三叶鬼针草和一点红的总种子数量和总种子重量在两种土壤养分水平下均较小。本地种墨旱莲的总种子数量和总种子重量在低养分条件下高于3个入侵种。这些结果表明, 高土壤养分仅能促进部分入侵植物相对于部分本地植物的繁殖能力。

关键词: 繁殖能力; 繁殖性状; 入侵植物; 本地植物; 土壤养分

王亚, 王玮倩, 王钦克, 李晓霞, 刘延, 黄乔乔 (2021) 土壤养分对菊科一年生入侵种和本地种繁殖性状的影响. 生物多样性, 29, 1–9. doi: 10.17520/biods.2020212.

Wang Y, Wang WQ, Wang QK, Li XX, Liu Y, Huang QQ (2021) Effects of soil nutrients on reproductive traits of invasive and native annual Asteraceae plants. Biodiversity Science, 29, 1–9. doi: 10.17520/biods.2020212.

Effects of soil nutrients on reproductive traits of invasive and native annual Asteraceae plants

Ya Wang¹, Weiqian Wang^{1,2}, Qinke Wang¹, Xiaoxia Li¹, Yan Liu¹, Qiaoqiao Huang^{1*}

1 Key Laboratory of Integrated Pest Management on Tropical Crops, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Environment and Plant Protection Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Haikou 571101

2 College of Plant Protection, Hainan University, Haikou 570228

ABSTRACT

Aims: Understanding the reproductive strategy of invasive plants is fundamental to identify the mechanisms of plant invasion and success. In order to understand how soil nutrient conditions influence reproductive capacity in native and invasive plants, and specifically whether nutrient addition increases the reproductive capacity more for the invasive plants, we conducted a common garden experiment.

Method: In low and high soil nutrient conditions we measured and compared the reproductive traits of annual Asteraceae plants including the invasive species (*Praxelis clematidea*, *Ageratum conyzoides*, and *Bidens pilosa*) and native species (*Vernonia cinerea*, *Emilia sonchifolia*, and *Eclipta prostrata*).

Results: We found that nutrient addition increased the flowering plant height, plant height, aboveground biomass, single seed weight, total inflorescence number, seed number per inflorescence, total seed number and total seed weight of all Asteraceae plants, and also advanced the flowering time and extended the duration of flowering. Nutrient addition

收稿日期: 2020-05-22; 接受日期: 2020-07-09

基金项目: 国家自然科学基金(31670547)和中央级公益性科研院所基本科研业务费(hzsjy2018002)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: huangqq@catas.cn

increased the flowering plant height and single seed weight of invasive species more than those of native species, and in some invasive species (*P. clematidea* and *A. conyzoides*) it increased the reproductive capacity compared to some native species (*V. cinerea* and *Eclipta prostrata*). The total seed number and total seed weight of *B. pilosa* and *Emilia sonchifolia* were small under both low and high soil nutrient conditions. The total seed number of the native *Eclipta prostrata* was higher than that of the three invasive species under low soil nutrient condition, and its total seed weight was higher than that of the three invasive species.

Conclusion: These results indicate that high soil nutrients promote the reproductive capacity of some but not all invasive plants compared with native plants.

Key words: reproductive capacity; reproductive traits; invasive plant; native plant; soil nutrient

繁殖性状决定着植物的适合度, 是植物入侵能力研究的主要内容之一(徐汝梅和叶万辉, 2003; van Kleunen et al, 2010)。一些繁殖性状与外来植物的入侵和扩散相关, 影响其成功入侵(Pyšek & Richardson, 2007; Hayes & Barry, 2008)。例如, 与非入侵种相比, 入侵种具有自交亲和、花果期长、花序数量大、结果期长、种子产量大、繁殖成熟迅速、繁殖分配占比高等特点(Daehler & Strong, 1997; Anttila et al, 1998; Ridenour & Callaway, 2001; 郝建华等, 2009)。

入侵植物能否成功入侵到新的生境中并繁殖扩散, 与新生境的环境因素、入侵植物自身的性状及其对新生境的适应性密切相关(Reich et al, 1999; 冯秋红等, 2008; 刘晓娟和马克平, 2015)。影响植物入侵能力的一个重要因素是土壤养分条件。许多研究表明, 相对于本地植物或外来非入侵植物, 养分添加更能促进入侵植物的生长, 提高生物量和竞争能力(Daehler, 2003; Burns, 2008; Funk, 2008; Nackley et al, 2017; Huang et al, 2018)。土壤养分对繁殖性状的影响在入侵植物和非入侵植物间也可能不一样。例如, 对美国佛罗里达州4种入侵植物和4种非入侵植物的研究表明, 养分添加更能促进入侵植物的种子产量(Burns, 2008)。然而, 也有研究发现入侵植物和非入侵植物的种子产量对养分添加的响应相同(Ruprecht et al, 2014)。

菊科是我国入侵植物中物种数最多的类群(徐海根和强胜, 2004)。已有部分菊科外来植物的繁殖性状与其入侵性关系的研究, 如剑叶金鸡菊(*Coreopsis lanceolata*) (曾建军等, 2010)、三叶鬼针草(*Bidens pilosa*) (郝建华等, 2009; 罗娅婷等, 2019)的自交亲和、结实率高、种子产量大、种子千粒重大等繁殖性状可能是它们成功入侵的主要原因。也有一些研究表明, 菊科入侵植物的繁殖能力对资源增加有较强的响应。例如, 唐赛春等(2010)发现随着

氮水平的增加, 银胶菊(*Parthenium hysterophorus*)分枝数、头状花序数、繁殖器官的生物量及其比例、结实率等显著增加; 随着磷养分的增加, 银胶菊的株高和种子千粒重明显增加, 这说明土壤氮、磷养分的增加提高了其繁殖能力。杨期和等(2003)发现薇甘菊(*Mikania micrantha*)在土壤肥力较高的条件下花数更多、花期更长、结实率更高、种子千粒重更大。此外, 刘明超等(2012)发现在高养分条件下, 入侵种三叶鬼针草和其近缘本地种金盏银盘(*Bidens biternata*)的株高、生物量、种子产量等性状均明显高于低养分条件, 即养分添加提高了入侵种和本地种的生长和繁殖能力; 但在相同的条件下(无论是高养分还是低养分水平), 相对于本地种, 入侵种的花期明显更长, 花序数和种子数量明显更大。目前, 同时在营养生长和繁殖性状两个方面比较入侵和本地植物对土壤养分条件增加的响应的研究还较少。如果养分添加更能促进入侵植物的营养生长而不是更能提高其种子产量, 则其对植物入侵能力的促进作用可能并没有之前人们所认为的那么大(Daehler, 2003)。

本研究选取3种具有高度入侵性的菊科一年生外来植物和3种常见的菊科一年生本地植物为研究对象。入侵植物为假臭草(*Praxelis clematidea*)、胜红蓟(*Ageratum conyzoides*)和三叶鬼针草。本地植物为夜香牛(*Vernonia cinerea*)、一点红(*Emilia sonchifolia*)和墨旱莲(*Eclipta prostrata*)。本文以及之前的一些研究(陈文等, 2015; Huang et al, 2018)将墨旱莲视为本地种, 但也有研究认为其原产于美洲洲(史生晶等, 2019)。假臭草和胜红蓟原产于南美洲(Huang et al, 2016), 三叶鬼针草原产于热带美洲(陈新微等, 2016)。20世纪80年代在我国香港首次发现假臭草, 90年代以来在中国南方种群数量急剧增加(李传军等, 2011)。胜红蓟于19世纪传入中国, 在我

国华南地区大量繁殖(Huang et al, 2016)。三叶鬼针草于1857年首次在香港发现, 之后广泛入侵到我国中部和南方地区(陈新微等, 2016)。这3种入侵植物大量生长于果园、农田、道路旁、草坪等生境并成为优势物种。在海南岛, 这些生境经常受到施肥、洪涝及台风等因素的影响, 土壤养分含量改变, 并具有时空异质性(张冬明等, 2009; Huang et al, 2016)。三种本地植物夜香牛、一点红、墨旱莲虽然常见, 但很少成为优势种, 且经常与这些入侵植物共存, 是典型的本地和入侵相互作用类型, 选择它们作为研究对象具有较强的代表性。此外, 选择亲缘关系较近(如同科植物)或具有相同生活史(如均为一年生植物)的入侵种和本地种进行比较是研究植物入侵性的重要方法(王坤等, 2009)。

前期针对以上入侵植物和本地植物的研究发现, 土壤养分的提高对入侵种生物量增加的作用更大(Huang et al, 2018)。然而, 目前还不清楚入侵植物生物量的增加是否导致其种子产量的提高。本研究采用同质园实验, 设置2个养分水平, 研究了3种菊科一年生入侵种和3种菊科一年生本地种在不同土壤养分条件下的繁殖性状, 拟探讨以下科学问题: (1)土壤养分条件是否影响入侵种和本地种的繁殖性状? (2)入侵种和本地种的繁殖性状对养分添加的响应是否具有差异? (3)不同物种的繁殖性状对繁殖能力(总种子重量)的贡献如何? 由于总种子重量代表植物在种子方面的资源投入和植物的雌性适合度, 因此我们用总种子重量衡量来植物的繁殖能力。本研究通过比较土壤养分对菊科入侵种和本地种繁殖性状的影响, 探讨菊科入侵植物的入侵性与其繁殖性状的关系, 为揭示菊科植物入侵机制提供新的科学依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

2018年2月, 分别在海口(19°58' N, 110°12' E)和儋州(19°30' N, 109°29' E)两个地方(代表两个种群)采集假臭草、胜红蓟、三叶鬼针草、夜香牛、一点红、墨旱莲6种菊科植物的种子。种子均在路边或荒地生境采集, 每个物种(分海口、儋州2个种群)均选取12棵植株进行种子采集, 将采集的种子在室温下干燥后保存待用。

1.2 实验方法

2018年5月5日, 将采集的种子播种到填充有基质的育苗盘中进行育苗。种子均自然萌发(未进行破除休眠处理), 出苗时间大约为5–10 d。基质配方为沙子和椰糠按1:1的体积比混合。播种1个月后, 将幼苗进行移植, 每个物种均选取12株大小一致的幼苗移入12个装有基质的花盆(直径16 cm, 高度12 cm)中, 每盆1株。总计288个花盆(6物种 × 2种群 × 2养分水平 × 12重复)。花盆中的基质配方为耕地表层土和沙子按7:3的体积比混合。每盆中放入2 L基质(约2.1 kg干重), pH值为5.18, 有机质含量为8.33 g/kg, 全氮含量为0.56 g/kg, 速效氮含量为70.75 mg/kg, 速效磷含量为10.99 mg/kg, 速效钾含量为40.98 mg/kg。表层土采集于儋州市当地耕地(表层0–20 cm), 且其上没有这些物种生长。收集10个地点的土壤(每个地点至少相隔200 m), 然后把它们混合均匀, 过6 mm筛以除去石头、植物残茬后使用。

实验于中国热带农业科学院位于儋州院区的田间实验基地进行, 实验场地顶部有PO膜可挡雨, 四周敞开以便自然授粉。幼苗移入花盆1周后, 于当年6月12日进行养分水平处理。低养分水平为不添加缓释肥, 高养分水平为每盆添加4 g缓效肥(全氮、P₂O₅、K₂O的含量分别为14%、14%、14%, 全氮的添加量为花盆中全氮含量的0.27倍、速效氮含量的3.77倍)。肥料的形态为颗粒状(直径2.2–5.3 mm), 肥效可持续3–4个月, 在6月12日一次性均匀播撒于花盆表面。肥料的添加按照模拟干扰、施肥等造成的土壤可利用资源增多的情形, 且相同的添加量已在先前研究中使用(Huang et al, 2018)。实验过程中定期给植物浇水, 保证土壤始终处于湿润状态。每个花盆下面放置一个托盘, 定期把托盘中的水倒回花盆中, 防止土壤养分淋溶。每两周随机移动花盆位置一次。温室大棚的温度与自然条件相同, 透光率为81%, 期间如有植株结果且地上部分全部干死, 则确定其已死亡, 并记录死亡日期, 未死亡的植物于2019年5月5日停止观察并结束实验。实验持续一年, 由于时间较长, 在生长后期根系生长空间可能受限, 即便高养分条件下植物也可能存在养分短缺的情况。

1.3 繁殖性状的观测和测定

2018年6月5日至2019年5月5日, 对所有盆栽植物进行观测, 统计每株植物的开花时间、开花株高、

花期、株高、地上生物量、总花序数量、种子数量/花序、单粒种子重量、总种子数量、总种子重量。开花时间为自6月5日开始至植物始花期间隔的天数,开花株高为开第一朵花时自地面至植物最高处的高度,花期为植物持续开花的天数,株高为收获时植株(干死或至2019年5月5日实验停止时)自地面至植物最高处的高度,地上生物量为收获时植株地上部分经70℃烘干至恒重的重量,总花序数量为有成熟种子的花序总量,种子数量/花序为随机选取3–5朵花序并测量其成熟种子数量的平均值,单粒种子重量为随机选取50–200粒种子的重量平均值,总种子数量为总花序数量和种子数量/花序之间的乘积,总种子重量为总种子数量和单粒种子重量的乘积。

1.4 数据处理

采用三因素方差分析,以物种来源(入侵种或本地种)、土壤养分(低或高)、种群(海口或儋州)为固定因素,物种嵌套于物种来源作为随机因素分析比较土壤养分条件对植物繁殖性状的影响,差异显著性水平设定为0.05。我们将海口或儋州定义为种群并作为固定因素,以判断研究结果是否存在地域间的差异:种群之间有显著差异说明海口和儋州两地的植物表现不同,种群和物种来源的交互作用说明入侵种和本地种间繁殖性状的差异程度在海口

和儋州两地间不一样,种群和土壤养分的交互作用说明养分添加对植物繁殖性状的影响在海口和儋州两地间不一样。采用Tukey多重比较法分析同一物种在不同养分处理和种群间是否存在差异。因种植期间有植物意外折断或结实前就死亡,故重复样本数为8–10个。除开花时间和花期,其余繁殖性状进行对数转换。选择开花时间、开花株高、株高、地上生物量、花期5个指标,采用逐步多元回归的方法,分析不同物种的繁殖性状对繁殖能力(总种子重量)的影响。用SPSS 19.0软件进行数据分析并用Origin 9.1绘图。

2 结果

2.1 土壤养分对菊科植物繁殖性状的影响

入侵种的开花时间显著晚于本地种(分别为59.7 d与37.2 d) ($P = 0.016$),而在其他繁殖性状方面,入侵种和本地种之间无显著差异(表1,图1)。

养分添加显著影响所有的繁殖性状(表1)。养分添加使开花时间提前(从49.9 d提前至46.9 d, $P = 0.019$),但这主要适用于海口种群(从52.9 d提前至46.6 d),对于儋州种群,养分添加对开花时间影响较小(添加前后分别为46.8 d与47.1 d) (土壤养分与种群的交互作用, $P = 0.003$)。养分添加显著影响其他的繁殖性状,如地上生物量从2.8 g增加至17.7 g

表1 物种来源、土壤养分、种群、物种(嵌套在来源内)及其交互作用对植物繁殖性状影响的方差分析结果(F 值)

Table 1 ANOVA results for the effects of species origin, nutrient, population, species (nested within origin) and their interactions on the plant reproductive traits (F)

	物种来源 Species origin (O)	土壤养分 Soil nutrient (N)	种群 Population (P)	O × N	O × P	N × P	O × N × P	物种 (物种来源) Species (origin)
开花时间 Flowering time	15.96*	5.58*	6.92**	0.89 ^{ns}	10.33**	8.75**	0.54 ^{ns}	27.25**
开花株高 Flowering plant height	6.01 ^{ns}	87.81**	0.37 ^{ns}	25.14**	13.06**	3.37 ^{ns}	0.03 ^{ns}	50.35**
株高 Plant height	1.55 ^{ns}	120.57**	1.56 ^{ns}	0.52 ^{ns}	11.52**	0.37 ^{ns}	1.02 ^{ns}	77.08**
地上生物量 Aboveground biomass	1.35 ^{ns}	1659.2**	2.2 ^{ns}	3.8 ^{ns}	0.36 ^{ns}	0.55 ^{ns}	3.35 ^{ns}	33.94**
花期 Duration of flowering	1.98 ^{ns}	15.81**	2.26 ^{ns}	0.01 ^{ns}	16.25**	3.22 ^{ns}	0.02 ^{ns}	98.22**
单粒种子重量 Single seed weight	0.11 ^{ns}	20.83**	0.66 ^{ns}	6.97**	12.42**	1.1 ^{ns}	6.37*	1704**
总花序数量 Total inflorescence number	0.01 ^{ns}	961.97**	3.01 ^{ns}	3.21 ^{ns}	25.94**	0.26 ^{ns}	0.46 ^{ns}	220**
种子数/花序 Seed number per inflorescence	0.09 ^{ns}	5.54*	0.61 ^{ns}	0.1 ^{ns}	0.16 ^{ns}	0.95 ^{ns}	1.41 ^{ns}	348.2**
总种子数量 Total seed number	0.03 ^{ns}	608.9**	0.92 ^{ns}	2.26 ^{ns}	13.65**	0.68 ^{ns}	1.11 ^{ns}	221.9**
总种子重量 Total seed weight	0.01 ^{ns}	626.6**	1.23 ^{ns}	0.83 ^{ns}	18.98**	1.05 ^{ns}	0.24 ^{ns}	82.6**

物种来源、土壤养分、种群、物种来源 × 土壤养分、物种来源 × 种群、土壤养分 × 种群、物种来源 × 土壤养分 × 种群的自由度为1,221, 物种(物种来源)的自由度为4,221。ns, $P > 0.05$, *, $P < 0.05$, **, $P < 0.01$ 。

The degree of freedom for species origin, soil nutrient, population, species origin × soil nutrient, species origin × population, soil nutrient × population, and species origin × soil nutrient × population is 1,221, and that for species (species origin) is 4,221. ns, $P > 0.05$, *, $P < 0.05$, **, $P < 0.01$.

图1 土壤养分对繁殖性状的影响(平均值 $\pm$ 标准误)。对于同一物种, 不同字母代表不同养分处理和种群间存在显著差异(Tukey多重比较)。LN: 低养分处理; HN: 高养分处理; HK: 海口; DZ: 儋州; PC: 假臭草; AC: 胜红蓟; BP: 三叶鬼针草; VC: 夜香牛; ES: 一点红; EP: 墨旱莲。

Fig. 1 Effect of soil nutrients on reproductive traits (mean $\pm$ SE). For the same species, different letters represent significant differences among nutrient treatments and populations (Tukey's multiple comparisons). LN, Low nutrient treatment; HN, High nutrient treatment; HK, Haikou; DZ, Danzhou; PC, *Praxelis clematidea*; AC, *Ageratum conyzoides*; BP, *Bidens pilosa*; VC, *Vernonia cinerea*; ES, *Emilia sonchifolia*; EP, *Eclipta prostrata*.

($P < 0.001$)、总种子数量从2,711粒提高到17,074粒 ($P < 0.001$)、总种子重量从0.71 g增加到4.38 g ($P < 0.001$)。

物种来源与土壤养分的交互作用对开花株高、单粒种子重量影响显著(表1)。相对于本地种, 养分添加对入侵种开花株高(入侵种: 从44.5 cm提高至66.5 cm; 本地种: 从30.9 cm提高至35.5 cm) ($P < 0.001$, 图1b)和单粒种子重量(入侵种: 从0.5 mg提高到0.57 mg; 本地种: 从0.29 mg提高到0.31 mg) ($P = 0.009$, 图1f)的提高更大。物种来源与土壤养分的交

互作用对其他繁殖性状无显著影响(如地上生物量, $P = 0.053$; 总种子数量, $P = 0.134$; 总种子重量, $P = 0.364$)。

物种来源与种群的交互作用对开花时间、开花株高、株高、花期、单粒种子重量、总花序数量、总种子数量、总种子重量影响显著(表1)。例如, 海口种群入侵种和本地种的株高相差较大(分别为84.5 cm与63.3 cm), 而儋州种群两者株高相差较小(分别为76.4 cm与66.8 cm) ($P < 0.001$)。海口种群入侵种的总花序数量和总种子重量(219个和2.16 g)小

于本地种(233个和3.09 g), 而儋州种群入侵种的总花序数量和总种子重量(256个和2.68 g)大于本地种(238个和2.28 g) (总花序数量: $P < 0.001$; 总种子重量: $P < 0.001$)。物种来源与种群的交互作用对地上生物量($P = 0.549$)、每花序种子数($P = 0.693$)无显著影响。

所有繁殖性状在物种间差异显著(图1, 表1)。例如, 三叶鬼针草开花时间最晚(68.4 d)、开花株高最高(64.2 cm)、单粒种子重量最大(1.24 mg)。夜香牛开花时间最早(34.9 d), 墨旱莲开花株高最低(24.3 cm), 胜红蓟和夜香牛的单粒种子重量较小(分别为0.16 mg与0.14 mg)。假臭草、三叶鬼针草和夜香牛的株高(分别为85.1 cm、84.0 cm、87.4 cm)和地上生物量(分别为11.3 g、11.9 g、12.6 g)较高, 一点红和墨旱莲的株高(分别为61.1 cm、46.4 cm)和地上生物量(分别为7.6 g、7.7 g)较低。假臭草和胜红蓟的总种子数量在高养分条件下最多(分别为25,819粒和31,927粒), 墨旱莲的总种子数量在低土壤养分条件下最多(5,360粒), 三叶鬼针草和一点红的总种子数量在两种土壤养分条件下均最少(高养分下分别为1,042粒和8,525粒, 低养分下分别为312粒和285粒)。墨旱莲的总种子重量最大(5.08 g), 三叶鬼针草、夜香牛、一点红较小(分别为0.9 g、1.16 g、1.77 g)。

2.2 不同土壤养分状况下菊科植物繁殖性状对总种子重量的影响

采用多元逐步回归方法建立植物总种子重量与相关繁殖性状之间的多元回归方程(表2)。分析影响总种子重量的主要繁殖性状: 假臭草为开花株高和地上生物量, 胜红蓟为开花时间和地上生物量, 三叶鬼针草为开花时间、开花株高和花期。夜香牛和墨旱莲为地上生物量, 一点红为开花时间、株高、

地上生物量和花期(表2)。

3 讨论

研究表明, 不同植物在应对土壤资源状况改变时所表现出的繁殖特征、生殖分配策略不同(Sugiyama & Bazzaz, 1998; Herrick & Thomas, 1999; Funk, 2008; Pulido et al, 2014)。施肥、台风、洪涝等外界因素都会导致土壤养分发生改变, 而土壤养分的变化对植物功能性状具有重要影响(刘明超等, 2012; 邱娟等, 2013)。本研究结果表明, 土壤养分对入侵和本地植物的一系列繁殖性状均有显著影响(表1): 养分添加提高了所有入侵和本地植物的开花株高、株高、地上生物量、单粒种子重量、总花序数、每花序种子数、总种子数量、总种子重量(图1)。由此可知, 随着土壤养分的增加, 菊科入侵和本地植物的繁殖性状均表现出增长的趋势, 这与其他研究结果一致(杨期和等, 2003; 唐赛春等, 2010; 刘明超等, 2012)。海口种群植物的开花时间在高土壤养分条件下更早, 提前开花可能有利于植物尽快结种、萌发并进一步占据高养分的生境, 但养分对开花时间的影响在不同种群之间存在差异。养分添加延长了植物的花期, 这可能有利于植物产生更多的种子。

有研究表明, 养分添加更有利于入侵植物的生长和竞争(Dachler, 2003; Funk, 2008; Huang et al, 2018), 但在本研究中, 入侵和本地植物对养分添加的响应仅在开花株高和单粒种子重量这两个繁殖性状方面有差异。开花时的高度更高有利于竞争光资源、吸引传粉昆虫且种子传播的距离也会更远, 而单粒种子重量更重, 说明种子内营养物质丰富, 可以提高幼苗的存活率, 这些可能更加有利于入侵种在高养分、高竞争的生境中占据优势。然而, 对

表2 影响不同植物总种子重量的相关繁殖性状的多元逐步回归分析

Table 2 Stepwise multiple regression analysis of reproductive traits affecting total seed weight of different species

物种 Species	回归方程 Regression equation	R^2	标准化系数 Standardized coefficient	P
假臭草 <i>Praxelis clematidea</i>	$Y = -7.320 + 1.457X_2 + 1.013X_4$	0.927	$X_2: 0.233; X_4: 0.769$	< 0.01
胜红蓟 <i>Ageratum conyzoides</i>	$Y = 0.318 - 0.029X_1 + 0.943X_4$	0.900	$X_1: -0.134; X_4: 0.944$	< 0.01
三叶鬼针草 <i>Bidens pilosa</i>	$Y = -4.485 - 0.039X_1 + 1.228X_2 + 0.007X_5$	0.696	$X_1: -0.542; X_2: 0.407; X_5: 0.321$	< 0.01
夜香牛 <i>Vernonia cinerea</i>	$Y = -1.972 + 0.816X_4$	0.693	$X_4: 0.832$	< 0.01
一点红 <i>Emilia sonchifolia</i>	$Y = 10.057 - 0.040X_1 - 2.534X_3 + 2.048X_4 - 0.013X_5$	0.907	$X_1: -0.171; X_3: -0.417; X_4: 1.532; X_5: -0.319$	< 0.01
墨旱莲 <i>Eclipta prostrata</i>	$Y = 0.251 + 0.677X_4$	0.735	$X_4: 0.857$	< 0.01

X_1 : 开花时间; X_2 : 开花株高; X_3 : 株高; X_4 : 地上生物量; X_5 : 花期。

X_1 , Flowering time; X_2 , Flowering plant height; X_3 , Plant height; X_4 , Aboveground biomass; X_5 , Duration of flowering.

于与植物适合度密切相关的性状如总种子数量和总种子重量, 入侵和本地植物对养分添加的响应相同。先前对于相同的6种入侵和本地植物的研究表明, 养分添加更能提高入侵植物的生物量(Huang et al 2018), 这一结果与本研究结果共同表明, 生物量更大程度的提高不一定能使入侵植物的种子产量提高得更多。

所有繁殖性状在物种之间均存在显著差异, 这说明物种本身而非物种来源更能决定繁殖性状, 或者说繁殖性状存在较强的物种差异性。假臭草和胜红蓟在高土壤养分条件下倾向于具有较高的总种子数量和总种子重量。事实上, 如果仅用假臭草、胜红蓟、夜香牛、墨旱莲进行分析, 则物种来源和土壤养分的交互作用对总种子数量($F = 44.62, P < 0.001$)和总种子重量($F = 41.89, P < 0.001$)的作用显著, 说明养分添加更能促进部分入侵植物的繁殖能力。尽管如此, 本地种墨旱莲在总种子数量和总种子重量方面仍然比入侵种有一定的优势(尤其在低土壤养分条件下), 但墨旱莲在野外明显比3种入侵种少, 说明可能其他因素限制了其种群数量, 例如植株较低因而竞争力低、天敌较多、死亡率较高、种子扩散距离短等。三叶鬼针草的单粒种子重量最大, 但总种子数量和总种子重量均最小, 其在野外的高丰度可能与其种子萌发率和成活率高、竞争力强等有关。这些结果表明, 尽管养分添加更能促进部分入侵植物相对于部分本地植物的繁殖能力, 但无论入侵种还是本地种, 繁殖性状在不同的植物之间仍存在较大的差异。

本研究进一步对6种菊科植物的总种子重量与它们的繁殖性状(开花时间、开花株高、株高、地上生物量、花期)进行了相关性分析。除三叶鬼针草外, 其他物种地上生物量与总种子重量之间显著正相关, 说明植株生物量越大, 总种子重量越大。胜红蓟、三叶鬼针草、一点红的总种子重量与开花时间呈显著负相关, 说明较早开花利于种子生产。假臭草和三叶鬼针草的总种子重量与开花株高之间显著正相关, 说明在这两种植物中较高的开花株高可能更有利于花朵的授粉和种子的生产。花期与三叶鬼针草的总种子重量正相关, 而与一点红的总种子重量负相关, 说明花期对植物繁殖能力影响的方向因物种而异。

以上研究结果表明, 种子产量的优势(尤其在

高养分条件下)可能是部分外来物种(假臭草、胜红蓟)成功入侵的重要原因, 但无论入侵种还是本地种, 繁殖性状均存在较大的物种差异性, 促进不同外来植物入侵能力提高的繁殖性状和环境条件可能并不一样。先前研究表明, 强大的繁殖能力可能是区别入侵种与近缘本地种的重要特征(Rarford & Cousens, 2000; van Kleunen et al, 2010; 刘明超等, 2012)。本研究表明, 一些本地种(墨旱莲)尽管在植物高度、生物量方面没有优势, 但其种子产量可能高于入侵种, 说明繁殖能力可能仅能解释部分外来种的入侵能力。目前, 关于入侵和本地植物在营养生长和竞争能力方面的对比研究较多(Daehler, 2003; Funk, 2008; Nackley et al, 2017; Huang et al, 2018), 而在繁殖性状方面的对比研究相对还较少。相对于生物量, 繁殖性状更能反映植物的适合度, 建议将来进一步研究对比入侵和本地植物的繁殖性状及其对资源增加的响应是否存在差异。

ORCID

王亚 <https://orcid.org/0000-0002-9589-2536>

黄乔乔 <https://orcid.org/0000-0001-8801-7744>

参考文献

- Anttila CK, Daehler CC, Rank NE, Strong DR (1998) Greater male fitness of a rare invader (*Spartina alterniflora*, Poaceae) threatens a common native (*Spartina foliosa*) with hybridization. *American Journal of Botany*, 85, 1597–1601.
- Burns JH (2008) Demographic performance predicts invasiveness of species in the Commelinaceae under high-nutrient conditions. *Ecological Applications*, 18, 335–346.
- Chen W, Wang JH, Chen DS, Zhu H (2015) Responses of seed germination of five Asteraceae species to temperature and their invasivity. *Chinese Journal of Ecology*, 34, 420–424. (in Chinese with English abstract) [陈文, 王桔红, 陈丹生, 朱慧 (2015) 五种菊科植物种子萌发对温度的响应及其入侵性. *生态学杂志*, 34, 420–424.]
- Chen XW, Li HY, Liu HM, Yang DL, Huangfu CH (2016) Comparison of gas exchange characteristics between invasive *Parthenium hysterophorus* and *Bidens pilosa* and co-occurring native *Cirsium setosum* (Asteraceae). *Acta Ecologica Sinica*, 36, 5732–5740. (in Chinese with English abstract) [陈新微, 李慧燕, 刘红梅, 杨殿林, 皇甫超河 (2016) 入侵种银胶菊和三叶鬼针草与本地种气体交换特性的比较. *生态学报*, 36, 5732–5740.]
- Daehler CC (2003) Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: Implications for conservation and restoration. *Annual Review of Ecology, Evolution*,

- and Systematics, 34, 183–211.
- Daehler CC, Strong DR (1997) Hybridization between introduced smooth cordgrass (*Spartina alterniflora*; Poaceae) and native California cordgrass (*S. foliosa*) in San Francisco Bay, California, USA. *American Journal of Botany*, 84, 607–611.
- Feng QH, Shi ZM, Dong LL (2008) Response of plant functional traits to environment and its application. *Scientia Silvae Sinicae*, 44(4), 125–131. (in Chinese with English abstract) [冯秋红, 史作民, 董莉莉 (2008) 植物功能性状对环境的响应及其应用. *林业科学*, 44(4), 125–131.]
- Funk JL (2008) Differences in plasticity between invasive and native plants from a low resource environment. *Journal of Ecology*, 96, 1162–1173.
- Hao JH, Liu QQ, Qiang S (2009) Reproductive traits associated with invasiveness in *Bidens pilosa* (Asteraceae). *Chinese Bulletin of Botany*, 44, 656–665. (in Chinese with English abstract) [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.]
- Hayes KR, Barry SC (2008) Are there any consistent predictors of invasion success? *Biological Invasions*, 10, 483–506.
- Herrick JD, Thomas RB (1999) Effects of CO₂ enrichment on the photosynthetic light response of sun and shade leaves of canopy sweetgum trees (*Liquidambar styraciflua*) in a forest ecosystem. *Tree Physiology*, 19, 779–786.
- Huang QQ, Fan ZW, Li XX, Wang Y, Liu Y, Shen YD (2018) Effects of nutrient addition and clipping on biomass production of invasive and native annual Asteraceae plants. *Weed Research*, 58, 318–326.
- Huang QQ, Shen YD, Li XX, Li SL, Fan ZW (2016) Invasive *Eupatorium catarium* and *Ageratum conyzoides* benefit more than does a common native plant from nutrient addition in both competitive and non-competitive environments. *Ecological Research*, 31, 145–152.
- Li CJ, Yang LF, Yuan K, Wang ZH, Chen QB (2011) RAPD analysis of genetic diversity of different geographic populations of *Praxelis clematidea* in Hainan. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 32, 1523–1526. (in Chinese with English abstract) [李传军, 杨礼富, 袁坤, 王真辉, 陈秋波 (2011) 海南假臭草地理群遗传多样性RAPD分析. *热带作物学报*, 32, 1523–1526.]
- Liu MC, Wei CQ, Tang SC, Pan YM (2012) Bionomics of two invasive weeds, *Bidens alba* and *B. pilosa*, and their native congeners grown under different nutrient levels. *Journal of Biosafety*, 21, 32–40. (in Chinese with English abstract) [刘明超, 韦春强, 唐赛春, 潘玉梅 (2012) 不同土壤养分水平下2种外来鬼针草和近缘本地种的比较研究. *生物安全学报*, 21, 32–40.]
- Liu XJ, Ma KP (2015) Plant functional traits—Concepts, applications and future directions. *Scientia Sinica Vitae*, 45, 325–339. (in Chinese with English abstract) [刘晓娟, 马克平 (2015) 植物功能性状研究进展. *中国科学: 生命科学*, 45, 325–339.]
- Luo YT, Wang ZM, Cui XL, Zhao LK, Wang JH, Luo YL (2019) The reproductive traits and invasiveness of *Bidens pilosa* var. *radiata*. *Chinese Journal of Ecology*, 38, 655–662. (in Chinese with English abstract) [罗娅婷, 王泽明, 崔现亮, 赵利坤, 王桔红, 罗银玲 (2019) 白花鬼针草的繁殖特性及入侵性. *生态学杂志*, 38, 655–662.]
- Nackley L, Hough-Snee N, Kim SH (2017) Competitive traits of the invasive grass *Arundo donax* are enhanced by carbon dioxide and nitrogen enrichment. *Weed Research*, 57, 67–71.
- Pulido F, Moreno G, García E, Obrador JJ, Bonal R, Díaz M (2014) Resource manipulation reveals flexible allocation rules to growth and reproduction in a Mediterranean evergreen oak. *Journal of Plant Ecology*, 7, 77–85.
- Pyšek P, Richardson DM (2007) Traits associated with invasiveness in alien plants: Where do we stand? In: *Biological Invasions* (ed. Nentwing W), pp. 97–125. Springer-Verlag, Berlin.
- Qiu J, Shalimu D, Tan DY (2013) Reproductive characteristics of the invasive species *Solanum rostratum* in different habitats of Xinjiang, China. *Biodiversity Science*, 21, 590–600. (in Chinese with English abstract) [邱娟, 地里努尔沙里木, 谭敦炎 (2013) 入侵植物黄花刺茄在新疆不同生境中的繁殖特性. *生物多样性*, 21, 590–600.]
- Radford IJ, Cousens RD (2000) Invasiveness and comparative life-history traits of exotic and indigenous *Senecio* species in Australia. *Oecologia*, 125, 531–542.
- Reich PB, Ellsworth DS, Walters MB, Vose JM, Gresham C, Volin JC, Bowman WD (1999) Generality of leaf trait relationships: A test across six biomes. *Ecology*, 80, 1955–1969.
- Ridenour WM, Callaway RM (2001) The relative importance of allelopathy in interference: The effects of an invasive weed on a native bunchgrass. *Oecologia*, 126, 444–450.
- Ruprecht E, Fenési A, Nijs I (2014) Are plasticity in functional traits and constancy in performance traits linked with invasiveness? An experimental test comparing invasive and naturalized plant species. *Biological Invasions*, 16, 1359–1372.
- Shi SJ, Wang JH, Chen W, Chen XL (2019) Allelopathy and invasiveness of invasive plants *Bidens pilosa* and *Eclipta prostrata*. *Ecology and Environmental Sciences*, 28, 2373–2380. (in Chinese with English abstract) [史生晶, 王桔红, 陈文, 陈学林 (2019) 入侵植物鬼针草和鳢肠的化感作用及其入侵性研究. *生态环境学报*, 28, 2373–2380.]
- Sugiyama S, Bazzaz FA (1998) Size dependence of reproductive allocation: The influence of resource availability, competition and genetic identity. *Functional Ecology*, 12, 280–288.
- Tang SC, Wei CQ, Pan YM, Pu GZ (2010) Reproductive adaptability of the invasive weed *Parthenium hysterophorus* L. under different nitrogen and phosphorus levels. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 28, 213–217. (in Chinese with English abstract) [唐赛春, 韦春强, 潘玉梅, 蒲高忠 (2010) 入侵植物银胶菊对不同氮、磷水平的繁殖适应性. *武汉植物学研究*. 28, 213–217.]

- 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, Yang J, Chen JK (2009) The applications of congeneric comparisons in plant invasion ecology. *Biodiversity Science*, 17, 353–361. (in Chinese with English abstract) [王坤, 杨继, 陈家宽 (2009) 近缘种比较研究在植物入侵生态学中的应用. *生物多样性*, 17, 353–361.]
- Xu HG, Qiang S (2004) Inventory Invasive Alien Species in China. China Environmental Science Press, Beijing. (in Chinese) [徐海根, 强胜 (2004) 中国外来入侵物种编目. 中国环境科学出版社, 北京.]
- Xu RM, Ye WH (2003) Theory and Practice of Biological Invasion. Science Press, Beijing. (in Chinese) [徐汝梅, 叶万辉 (2003) 生物入侵理论与实践. 科学出版社, 北京.]
- Yang QH, Feng HL, Ye WH, Cao HL, Deng X, Xu KY (2003) An investigation of the effects of environmental factors on the flowering and seed setting of *Mikania micrantha* H. B. K (Compositae). *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 11, 123–126. (in Chinese with English abstract) [杨期和, 冯惠玲, 叶万辉, 曹洪麟, 邓雄, 许凯扬 (2003) 环境因素对薇甘菊开花结实影响初探. *热带亚热带植物报*, 11, 123–126.]
- Zeng JJ, Xiao YA, Sun M (2010) Reproductive traits associated with invasiveness in *Coreopsis lanceolata*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 966–972. (in Chinese with English abstract) [曾建军, 肖宜安, 孙敏 (2010) 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. *植物生态学报*, 34, 966–972.]
- Zhang DM, Zhang YF, Wu PF, Qi ZP (2009) Overall assessment of soil nutrient quality in Hainan island. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 30, 1286–1290. (in Chinese with English abstract) [张冬明, 张永发, 吴鹏飞, 漆智平 (2009) 海南岛土壤养分质量综合评价. *热带作物学报*, 30, 1286–1290.]

(责任编辑: 于飞海 责任编辑: 黄祥忠)