

DOI: 10.5846/stxb201810302337

刘延,董合干,刘彤,王寒月,王瑞丽,马倩倩,赵文轩,李秋霞.豚草和三裂叶豚草不同植株部位种子萌发与入侵扩散关系.生态学报,2019,39(24):9079-9088.

Liu Y, Dong H G, Liu T, Wang H Y, Wang R L, Ma Q Q, Zhao W X, Li Q X. Relationship between seed germination and invasion of *Ambrosia artemisiifolia* and *A. trifida* at different positions. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(24): 9079-9088.

# 豚草和三裂叶豚草不同植株部位种子萌发与入侵扩散关系

刘 延<sup>1</sup>,董合干<sup>1,2</sup>,刘 彤<sup>1,\*</sup>,王寒月<sup>1</sup>,王瑞丽<sup>1</sup>,马倩倩<sup>1</sup>,赵文轩<sup>1</sup>,李秋霞<sup>1</sup>

1 石河子大学生命科学学院,石河子 832003

2 伊犁州农村能源环境工作站,伊宁 835000

**摘要:**豚草(*Ambrosia artemisiifolia* Linn.)和三裂叶豚草(*A. trifida* Linn.)是我国恶性入侵物种,分布常呈高密度单一种群,且结实量庞大。探讨二者不同植株部位种子萌发(休眠)与扩散特点,对了解二者入侵机制具有重要意义。以新疆伊犁新源县发生的豚草和三裂叶豚草为材料,在种子成熟期,根据植株高度、枝条长度,按比例从上到下分为9个部位,对不同植株部位种子的形态特征、数量和萌发特性进行比较,分析这两种植物不同植株部位种子萌发与扩散的共性和差异性,研究二者种群密度调节和入侵的关系。结果表明:1)两个物种内不同植株部位间种子的长、宽、百粒重无显著差异,但三裂叶豚草种子的长度和宽度分别是豚草的2—3倍,百粒重高7倍。结合两个物种在伊犁地区分布差异,认为种子大小是两个物种分布区域性差异的原因之一。2)豚草和三裂叶豚草植株外部的上顶、中顶、上中部位种子数占植株总种子数量的50%,中中、下顶占比约23%,而下部的上基、中基、下中、下基的种子数占比约27%,表明当年生产的种子有近73%的比例具有远距离扩散的潜力。3)豚草和三裂叶豚草不同植株部位种子的萌发率具有上端>中端>下端的趋势;初始萌发时间为下端>中端>上端;萌发持续时间为上端>中端>下端。这种萌发方式避免了同一生长季大批种子同时萌发有可能导致高密度死亡的风险。基于上述研究分析,认为豚草和三裂叶豚草不同植株部位种子具有不同的适应功能。其中,上部所产生的种子具有较强的扩散能力和低休眠性,有利于两物种快速占据新生境并扩大种群;而中、下部位的种子在母株周围就近扩散,翌年萌发率低,缓解了种群竞争。豚草和三裂叶豚草不同植株部位生产的种子特性和萌发差异是两个物种进行种群密度调节和扩散入侵的重要原因。

**关键词:**豚草;三裂叶豚草;位置效应;密度调节;萌发

## Relationship between seed germination and invasion of *Ambrosia artemisiifolia* and *A. trifida* at different positions

LIU Yan<sup>1</sup>, DONG Hegan<sup>1,2</sup>, LIU Tong<sup>1,\*</sup>, WANG Hanyue<sup>1</sup>, WANG Ruili<sup>1</sup>, MA Qianqian<sup>1</sup>, ZHAO Wenxuan<sup>1</sup>, LI Qiuxia<sup>1</sup>

1 College of Life Science, Shihezi University, Shihezi 832003, China

2 Rural Energy Environment Station, Yili 835000, China

**Abstract:** *Ambrosia artemisiifolia* Linn. and *A. trifida* Linn. are exotic invasive plant species in China. They are often distributed in populations at high density, and they yield abundant fruits. It is important to study the characteristics of germination (dormancy) and diffusion (distribution) of seeds of both species produced on different parts of the mother plant to enhance the understanding of the mechanisms of their invasion. In this study, we used *A. artemisiifolia* and *A.*

**基金项目:**国家自然科学基金面上项目(31770461);新疆维吾尔自治区农业资源与环境保护站科技合作项目;天山青年计划(2017Q103)

**收稿日期:**2018-10-30; **网络出版日期:**2019-09-17

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: 469004509@qq.com

*trifida* plants collected from Xinyuan County, Yili, Xinjiang. Plants were proportionally divided into nine positions from top to bottom according to plant height and branch length. Morphological characteristics, quantity and germination characteristics of the seeds produced, and diffusion of seeds originating from the nine positions were compared. The relationship between population density regulation and invasion was also studied. The results showed that: 1) There was no significant difference in length, width and 100-seed weight of seeds produced at different positions between the two species, but the lengths and widths of the seeds of *A. trifida* were 2—3 times greater than those of *A. artemisiifolia*. The 100-seed weight of *A. trifida* was seven times greater than that of *A. artemisiifolia*. In combination with the different distributions of the two species in Xinyuan, it was considered that seed size is a factor affecting the regional differences in distribution of the two species. 2) The number of seeds produced in positions Up Up (UU), Middle Up (MU) and Up Middle (UM) of *A. artemisiifolia* and *A. trifida* was about 50% of the total number of seeds produced by the plant. Seed yield in positions MM and BU was about 23% of the total, while production in the lower positions of UB, MB, BM and BB was about 27%. This meant that 73% of the seeds produced in the year had the potential for long distance diffusion. 3) The germination rates of seeds produced at different plant positions of *A. artemisiifolia* and *A. trifida* showed a trend of upper positions > middle positions > lower positions; while the initial germination time was lower positions > middle positions > upper positions; and germination duration followed the trend of upper positions > middle positions > lower positions. This pattern of seed germination avoided the risk of simultaneous germination by large numbers of seeds in the same growing season, which might lead to high mortality at high seeding density. On the basis of the above analysis, it was concluded that the seeds produced at different positions on plants of *A. artemisiifolia* and *A. trifida* showed different adaptive functions; seeds from the upper position of plants possess strong diffusivity and low dormancy, which is a beneficial feature, enabling them to occupy new environments rapidly and expand their populations. However, the seeds produced in the middle and lower positions diffuse around the parent plants, and their germination rates were low, which alleviated intraspecific competition. The characteristics and germination differences of seeds produced at different positions of *A. artemisiifolia* and *A. trifida* are important factors for regulating population density and invasion patterns of both species.

**Key Words:** *Ambrosia artemisiifolia*; *Ambrosia trifida*; positional effect; density adjustment; germination

生物入侵已经成为世界各国面临的突出生态和经济问题<sup>[1-4]</sup>。豚草(*Ambrosia artemisiifolia* Linn.)和三裂叶豚草(*A. trifida* Linn.)现已被列入《全国农业植物检疫性有害生物名单》和《中华人民共和国进境植物检疫性有害生物名录》,是世界上公认的有害植物<sup>[5]</sup>。目前,这两种入侵植物广泛分布于我国东北、湖南、北京和新疆等地区<sup>[6-8]</sup>,严重危害生物多样性,破坏生态系统,已给入侵地的农业和畜牧业生产造成巨大经济损失。另外,其生长季释放的花粉严重威胁人类健康<sup>[9-10]</sup>,影响旅游业发展。因此,制定有效防控技术,一直是遏制这两种入侵物种进一步扩散的现实问题和理论问题。

种子或果实在植物上的着生位置可影响种子质量、形态、休眠和萌发、扩散和幼苗建立<sup>[11]</sup>。黄帚橐吾(*Ligularia virgaurea*)不同植株部位生产的种子的萌发和幼苗生长对策不同<sup>[12]</sup>。Moravcova等研究发现*Heracleum mantegazzianum*不同植株部位生产的种子的萌发特性决定该物种入侵栖息地的能力<sup>[13]</sup>。Volis研究发现*Triticum dicoccoide*小穗上、下部分的种子在大小和萌发率上存在差异<sup>[14]</sup>。Kołodziejek发现*Peucedanum oreoselinum*不同植株位置的种子(花序边缘和中央)的质量和萌发率等均不同<sup>[15]</sup>。植物可通过调控不同植株部位种子的扩散和休眠能力,将种群密度调控在引起自疏的密度之下<sup>[16]</sup>。作者在野外观测时发现,单位面积豚草密度可达到76—179株/m<sup>2</sup>,三裂叶豚草47—64株/m<sup>2</sup>;豚草平均单株结实2—3万粒,三裂叶豚草单株可产种子0.3—0.5万粒。这两个物种每年生产数量如此巨大的种子,种群内如何调控自身密度,避免同胞竞争和高密度下死亡,依然保持非常强的种群入侵能力,这些问题值得深入研究。

目前,国内外对于豚草和三裂叶豚草的研究主要集中在对农田经济作物的影响<sup>[17-18]</sup>,防除<sup>[19-22]</sup>,外界环

境因子对种子萌发的影响<sup>[23-26]</sup>,入侵机制(主要包括繁殖体压力假说)<sup>[27]</sup>,种子萌发、休眠特性<sup>[28-29]</sup>及扩散<sup>[30]</sup>等,然而,关于豚草和三裂叶豚草不同植株部位种子的萌发特性研究还未见报道。为此,本研究对豚草和三裂叶豚草不同植株部位种子开展了不同温度条件下的萌发试验,现将研究结果报道如下。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

在 2016 年 10 月赴新疆维吾尔自治区新源县进行调查和采样。在样地随机选取豚草和三裂叶豚草植株各 30 株。先根据植株高度,将植株平均划分成三段,以相对于地面的高低定义为植株的上、中、下部;再根据不同的枝条长度,将枝条平均划分成三段,以相对于植株主茎的远近定义为顶、中、基部,将植株共分为 9 个部位(图 1)。

首先记录单株豚草或三裂叶豚草不同植株部位所生产的种子数,并记录相应的单株种子总数。如果种子散落,则根据相应部位的种子特征进行补充、核算;然后将 30 株豚草或三裂叶豚草相同植株部位生产的种子混合均匀,带回实验室进行试验。

### 1.2 试验方法

#### 1.2.1 不同植株部位种子的形态特征观测

从豚草和三裂叶豚草植株各部位采集的种子中随机抽取 30 粒,用游标卡尺测量种子的长度和宽度,重复 3 次,共测 90 粒。从每个物种各部位采集的种子中随机选取 100 粒,用万分之一天平进行称重,重复 3 次,计算百粒重。

#### 1.2.2 不同植株部位种子的萌发试验

将采自豚草和三裂叶豚草 9 个植株部位的种子在室温下储存 6 个月。从每个物种不同植株部位采集的种子样品中随机选取 30 粒,然后均匀地放置于铺有两层湿润滤纸的直径为 9cm 培养皿中。模拟豚草和三裂叶豚草集中分布区三月、四月、五月的月平均夜/日温度(土壤温湿仪, Watchdog1400 全年观测得出),分别测定种子在(5/15)℃、(10/20)℃和(15/25)℃三个温度梯度(光/暗=12h/12h,光照强度 3000lx)下的萌发率,萌发的种子以胚根突出种皮为准。每个处理重复 3 次,每日记录萌发种子数量并且添加少量水分,以保证双层滤纸湿润。试验持续 60d,当连续 5d 没有种子再萌发时,就视为发芽结束。

发芽率(%)= 正常发芽种子粒数/种子总粒数×100

萌发开始时间(d)= 从播种到第 1 粒种子萌发时所需要的时间

萌发持续时间(d)= 开始萌发到萌发结束所需时间

### 1.3 数据分析

利用 SPSS 软件统计分析本试验所得数据,对豚草和三裂叶豚草不同植株部位种子的形态学指标进行单因素方差分析(One-way ANOVA);对不同植株部位、不同温度下的种子萌发率、初始萌发时间、萌发持续时间进行多因素方差分析(Multi-way ANOVA);不同处理间差异显著性用 Duncan 多重比较检验(Duncan's multiple range test);利用 origin9.0 软件作图。

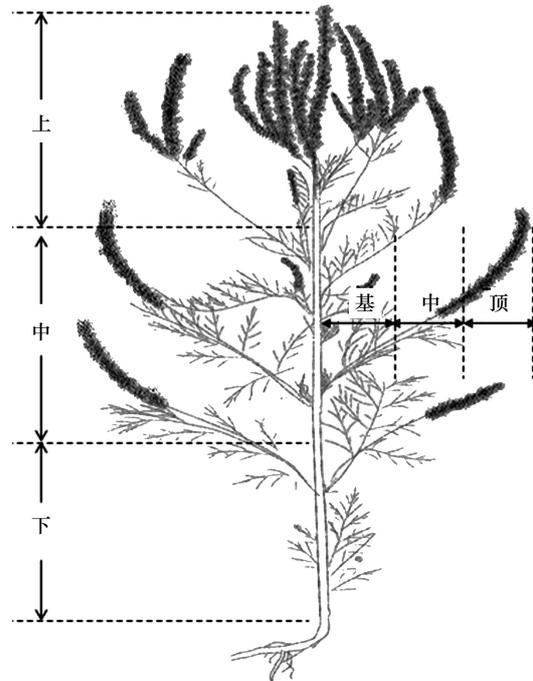


图 1 植株种子取样部位示意图

Fig. 1 Diagrammatic sketch for sample position of seeds of *Ambrosia artemisiifolia* and *A. trifida*

2 结果与分析

2.1 豚草和三裂叶豚草不同植株部位种子的基本形态特征

由表 1 可知,研究发现三裂叶豚草种子的平均长度为 0.67cm,宽度 0.4cm;豚草种子的平均长度为 0.33cm,宽度 0.18cm;三裂叶豚草种子大小是豚草种子的 2—3 倍。三裂叶豚草种子百粒重 1.67g,豚草种子百粒重 0.24g;三裂叶豚草种子百粒重是豚草种子的 7 倍。

由图 2 可知,豚草、三裂叶豚草不同植株部位种子的平均长、宽以及百粒重变化不大,在平均值上下波动。

表 1 豚草和三裂叶豚草种子形态指标对比

Table 1 The morphological characteristic of seeds produced by *Ambrosia artemisiifolia* and *A. trifida*

物种 Species	种子长 Seed length/cm	种子宽 Seed width/cm	百粒重 100-seed weight/g
豚草 <i>Ambrosia artemisiifolia</i>	0.33±0.021b	0.18±0.009b	0.2436±0.196b
三裂叶豚草 <i>A. trifida</i>	0.67±0.039a	0.40±0.024a	1.6734±0.139a

不同小写字母表示差异显著 ( $P<0.05$ )

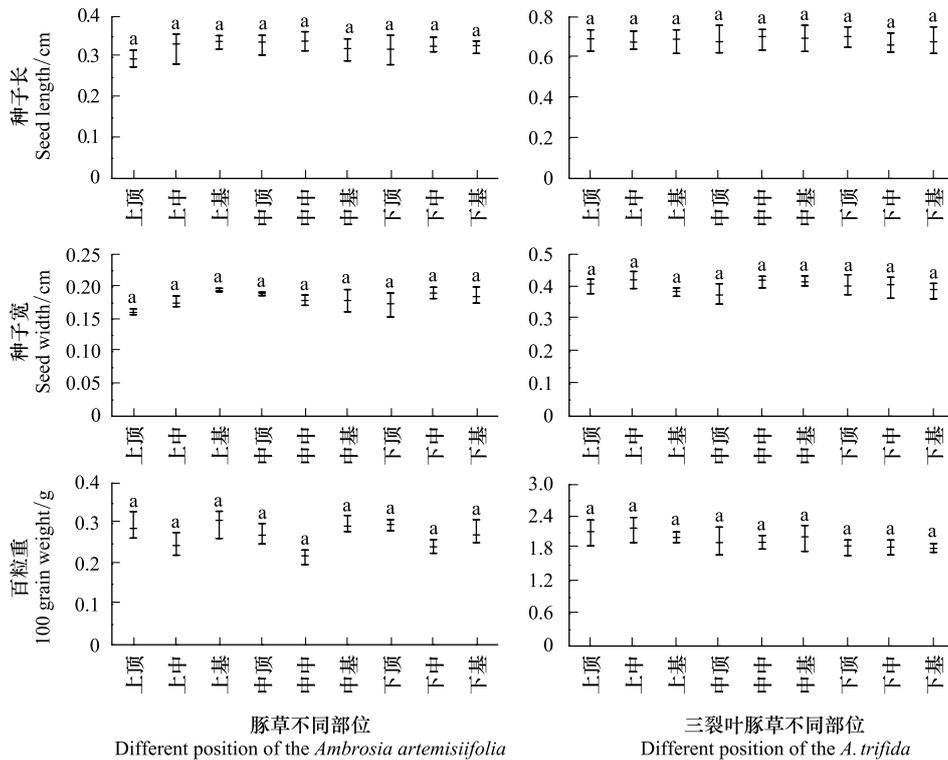


图 2 豚草和三裂叶豚草不同植株部位种子的形态指标对比

Fig.2 The morphological characteristic of seeds produced at different positions of *Ambrosia artemisiifolia* and *A. trifida*

不同小写字母表示差异显著 ( $P<0.05$ )

2.2 豚草和三裂叶豚草不同植株部位种子数占植株种子总数的比例

由表 2 可以看出,豚草和三裂叶豚草不同植株部位生产的种子数量具有明显差异。豚草和三裂叶豚草上顶、中顶部位生产的种子数占单株种子总数的比值最大;其次为上中、中中、下顶,最后为上基、中基、下中、下基。

总体来看,豚草、三裂叶豚草不同植株部位种子数占比,按照植株高度划分,呈现出上端>中端>下端的趋势;按照枝条位置划分,呈现出顶端>枝条中部>枝条底部(近茎端)的趋势。

表 2 豚草和三裂叶豚草不同植株部位产生种子数占单株种子总数比例/%

Table 2 The proportion of seeds produced at different positions to the total seeds in plants of *Ambrosia artemisiifolia* and *A. trifida*

部位 Position	豚草 <i>Ambrosia artemisiifolia</i>	三裂叶豚草 <i>A. trifida</i>	部位 Position	豚草 <i>Ambrosia artemisiifolia</i>	三裂叶豚草 <i>A. trifida</i>
上顶 UU	0.187±0.005a	0.188±0.005a	中基 MB	0.078±0.011c	0.070±0.004e
上中 UM	0.145±0.005b	0.113±0.008c	下顶 BU	0.103±0.003b	0.108±0.003d
上基 UB	0.096±0.003c	0.058±0.005d	下中 BM	0.043±0.003d	0.055±0.003f
中顶 MU	0.173±0.004a	0.180±0.007b	下基 BB	0.048±0.003d	0.053±0.003f
中中 MM	0.143±0.0062b	0.105±0.003c			

不同小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ )

### 2.3 豚草和三裂叶豚草不同植株部位种子在不同温度下的萌发特性

由表 3 可以看出,豚草不同植株部位的种子萌发率存在差异,但三裂叶豚草不同植株部位的种子萌发率没有差异;温度对豚草和三裂叶豚草的种子萌发具有显著影响;而不同位置 and 不同温度的交互作用对豚草和三裂叶豚草的种子萌发率没有影响。

表 3 温度对豚草和三裂叶豚草不同植株部位种子萌发的影响

Table 3 Effect of temperature on seed germination produced at different positions of *Ambrosia artemisiifolia* and *A. trifida* plants

变异来源 Source of variation	df	种子萌发率 Germination percentage/%			
		豚草 <i>Ambrosia artemisiifolia</i>		三裂叶豚草 <i>A. trifida</i>	
		显著性差异水平 F	检验水平 P	显著性差异水平 F	检验水平 P
种子位置 (Seed Position)	8	2.363	0.029	0.756	0.642
温度 (Temperature)	2	29.105	0.000	8.926	0.000
种子位置×温度处理 (Seed Position × Temperature)	16	1.019	0.452	1.190	0.306

$P < 0.05$ , 表示变异来源对萌发率差异显著

由图 3 和图 4 可以看出,在供试温度条件下,豚草和三裂叶豚草 9 个部位种子随着温度的升高,最终萌发率均呈逐渐下降趋势;且各温度梯度下,豚草种子的最终萌发率高于三裂叶豚草,在 5/15℃ 温度下,豚草种子萌发率为 70%,三裂叶豚草种子萌发率为 60%;在 10/20℃ 温度下,豚草种子萌发率为 63%,三裂叶豚草种子萌发率为 57%;在 15/25℃ 温度下,豚草种子萌发率为 58%,三裂叶豚草种子萌发率为 54%。

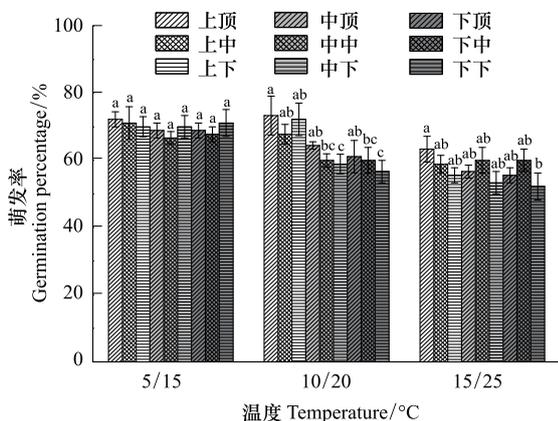


图 3 不同温度(℃)下豚草不同植株部位种子萌发率/%  
Fig.3 Germination percentage of seeds produced at different positions of *Ambrosia artemisiifolia* at various temperatures/%

不同小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ )

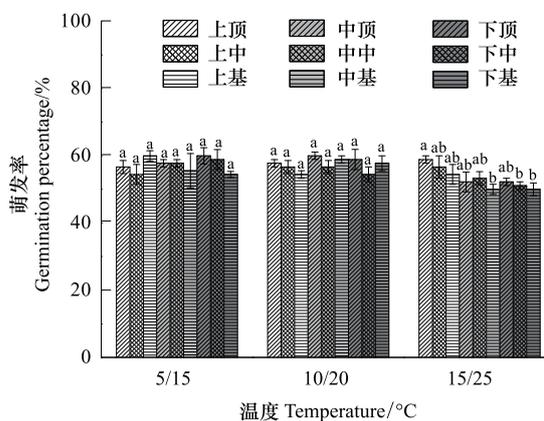


图 4 不同温度下(℃)三裂叶豚草不同植株部位种子萌发率/%  
Fig.4 Germination percentage of seeds produced at different positions of *Ambrosia trifida* at various temperatures

不同小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ )

豚草各部位种子在 5/15℃ 温度下的萌发率没有明显差异,萌发率均在 70%左右。但随着温度的升高,各部位种子的萌发率逐渐表现出差异,植株的上端(尤其是上顶位置)的种子萌发率明显高于其他部位,植株下端种子萌发率减小。在 10/20℃ 温度下,豚草上顶部位种子萌发率最高,达到 70%,但中基以及下端种子萌发率只有 60%;在 15/25℃ 温度下,豚草上顶部位种子萌发率为 65%,中下及下端种子萌发率只有 58%。

三裂叶豚草各植株部位种子在 5/15℃、10/20℃ 温度下的萌发率均没有明显差异,萌发率均在 55%—60%之间。但在 15/25℃ 温度下,各植株部位萌发率表现出差异,且上部的萌发率高于中端和下端,上部萌发率达到 60%,中部萌发率为 55%,下部萌发率仅 50%。

由图 5 和图 6 可以看出,三裂叶豚草种子初始萌发时间明显长于豚草。随着温度的升高,豚草和三裂叶豚草各部位种子的初始萌发时间提前。且在三个温度梯度下,两种植物的初始萌发时间都呈现出下端>中端>上端的趋势。

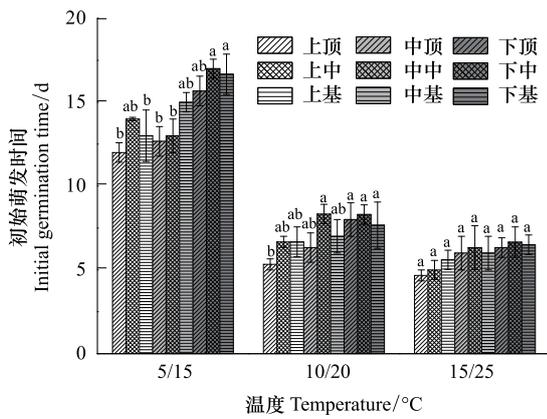


图 5 不同温度下(°C)豚草不同植株部位种子初始萌发时间(d)  
**Fig.5 Initial germination time of seeds produced at different positions of *Ambrosia artemisiifolia* at various temperatures(d)**  
 不同小写字母表示差异显著(P<0.05)

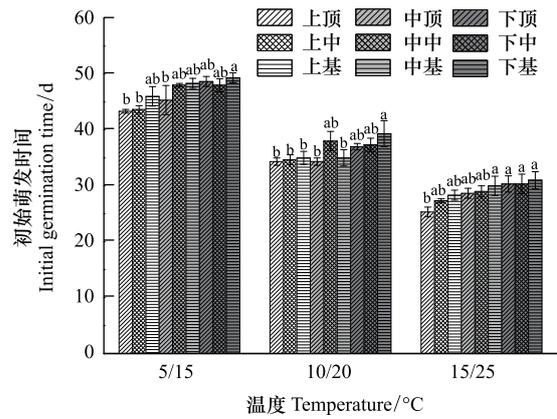


图 6 不同温度下(°C)三裂叶豚草不同植株部位种子的初始萌发时间(d)  
**Fig.6 Initial germination time of seeds produced at different positions of *Ambrosia trifida* at various temperatures(d)**  
 不同小写字母表示差异显著(P<0.05)

豚草在 5/15℃ 温度下,各部位种子初始萌发时间差异明显,上顶、上中、上基、中顶、中中种子 13d 左右开始萌发,而中基和下端种子 17d 左右才开始萌发;在 10/20℃ 温度下,上顶部位种子萌发最快,其他植株部位的种子 7d 左右开始萌发;在 15/25℃ 温度下,上顶部位的种子 5d 就开始萌发,而且 9 个部位种子初始萌发时间的差异性逐渐消失。

三裂叶豚草在 5/15℃ 温度下,上顶部位种子需要 45d 左右才开始萌发,不同植株部位种子初始萌发时间最长相差 6d;在 10/20℃ 温度下,各个植株部位的种子萌发提前,不同植株部位的种子在 35d 左右开始萌发;在 15/25℃ 温度下,各个部位的种子初始萌发时间在 30d 左右。

由图 7 和图 8 可以看出,豚草和三裂叶豚草种子随着温度的升高,持续萌发时间增加。在各温度梯度下,豚草种子的持续萌发时间均高于三裂叶豚草。在三个温度梯度下,二者的持续萌发时间,各部位差异变化明显,均呈现出上端>中端>下端的趋势。

豚草在 5/15℃ 温度下,不同植株部位种子的持续萌发时间为 36—41d;在 10/20℃ 温度下,上中位置种子的持续萌发时间为 44d,而下端种子持续萌发时间为 38d;在 15/25℃ 温度下,中中、中基和下部种子萌发持续时间在 47—49d 左右,上顶、中顶种子萌发持续时间在 42d 左右。

三裂叶豚草在 5/15℃ 温度下,不同植株部位种子的持续时间最短仅为 6d,最长仅为 12d;在 10/20℃ 温度下,上中、中前部位种子的持续萌发时间为 17—19d,而下端位置种子的持续萌发时间为 13d;在 15/25℃ 温度下,上部、中部种子萌发持续时间 19—23d,下部种子萌发持续时间在 15—17d。

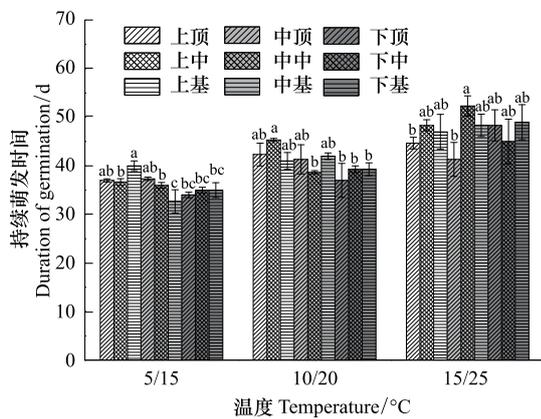


图 7 不同温度下(°C)豚草不同植株部位种子持续萌发时间(d)

Fig. 7 Germination duration of seeds produced at different positions of *Ambrosia artemisiifolia* at various temperatures(d)

不同小写字母表示差异显著( $P < 0.05$ )

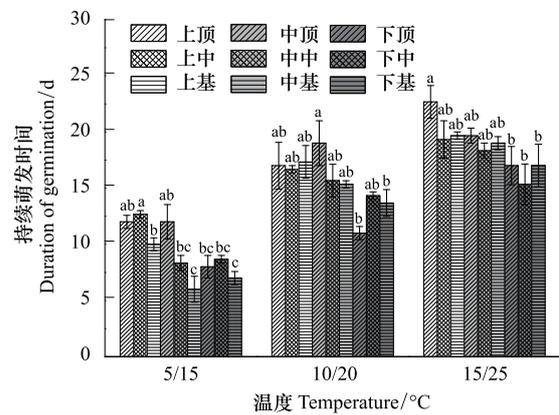


图 8 不同温度下(°C)三裂叶豚草种子不同植株部位种子的持续萌发时间(d)

Fig. 8 Germination duration of seeds produced at different positions of *Ambrosia trifida* at various temperatures(d)

不同小写字母表示差异显著( $P < 0.05$ )

### 3 讨论

#### 3.1 种子大小差异是两个物种扩散、分布差异的主要原因

豚草和三裂叶豚草自 2010 年入侵到伊犁河谷,二者均主要分布在路边、农田边,草场、居民区等生境,至 2016 年二者的入侵面积分别是 2010 年的 10150 倍和 2150 倍;2016 年三裂叶豚草单独分布区面积比例仅为 3.33%,但豚草单独分布区面积比例高达 79.52%<sup>[8]</sup>。由于伊犁河谷属于典型的农牧交错区,牛羊转场、农事活动等人为干扰会导致两个物种在伊犁河谷表现出更快的扩散速度及更大的扩散面积,这也是二者入侵伊犁河谷的主要方式。但豚草的入侵面积明显高于三裂叶豚草。已有研究表明,小种子比大种子具有明显的优势,其扩散能力强,扩散距离远<sup>[24,31-34]</sup>,并且同样的风速和高度下,较小的种子传播得更远<sup>[35]</sup>。豚草种子比三裂叶豚草种子小,质量轻,所以,更易于在入侵地扩散。

种子大小和萌发速率之间也存在着显著的负相关性,即小种子比大种子萌发得快<sup>[36-37]</sup>。本试验说明豚草低温时仅需要 13—18d 就可以打破休眠而萌发,而三裂叶豚草则需要 43—48d 才能萌发。

#### 3.2 不同植株部位种子数量比例和萌发特性是两个物种调节种群密度的重要方式

植物是固着的自养型生物,必须在原地繁衍生息,既要承受来自其他生物的伤害,又要遭受邻体对水分、矿质营养和光照的竞争。种子大量萌发势必导致单位面积种群内对有限资源的争夺,造成个体的生长量下降和死亡率升高,如此“对策”不利于植物的生存和发育,而休眠和扩散能够允许种子从时间和空间上避免萌发的不利条件<sup>[38-41]</sup>,缓解种群内部植株竞争。豚草和三裂叶豚草不仅植株高密度分布且结实量巨大,二者如何调节种群内部植株密度显得极为关键。

果实或种子在成熟后的散布是决定植物幼苗定植和空间格局的一个重要过程<sup>[39]</sup>。种子扩散不但受种子大小影响,也与种子在母体植株的相对高度有关。种子位于母体植株突出的位置更容易利用风、动物等媒介进行远距离传播<sup>[26,42-43]</sup>,有助于在空间上扩大后代的分布范围,增加其对环境的适应能力<sup>[43-44]</sup>。我们的研究表明,豚草和三裂叶豚草 9 个部位种子虽然没有大小、质量的明显差异,但二者植株靠外部的部位(如上顶、上中、中顶、中中、下顶)每年的结实量占结实总量近 73%,大批量种子有进行长、远距离扩散的能力或潜力,以此避免大量种子就近扩散到母株周围。

较早地出苗就意味着拥有较长的生长期和占有较高的优势层次<sup>[45]</sup>,增强与自身、其他植株种子的竞争能力。研究表明,豚草和三裂叶豚草植株各个部位种子的萌发时间不同,上部种子比中部、下部种子提前几天开

始萌发。而且上部种子位置高,种子扩散距离更远,更易于拓殖到新生境,避免了同胞间的竞争,在种群更新中占有较为重要的地位。扩散能力弱的种子(如生长在植物较低节点位置的种子)最容易遭受同胞竞争,它们一般表现出较低的萌发率和较慢的萌发速度<sup>[46]</sup>。所以,不同植株部位种子的数量比例和萌发特性是两个物种调节种内密度的重要方式。

### 3.3 不同植株部位种子大小、萌发特性和数量比例是豚草和三裂叶豚草形成入侵能力的必要条件

本研究设置伊犁河谷早春3月、4月、5月三个月份的夜/日均温变化梯度,试验结果表明,豚草和三裂叶豚草9个部位种子在三个试验温度梯度范围内均能萌发,表明其能在4月、5月份持续萌发,与野外观察一致,这也是面对外界环境最大化生存适合度的表现<sup>[47]</sup>。随着温度的升高,具有扩散优势、生殖比例大的上顶、上中、中顶的种子拥有比其他部位(上基、中中、中基、下顶、下中、下基)更高的萌发率,说明二者的上顶、上中、中顶部位所产生的种子具有较强的扩散能力和低休眠性,有利于豚草和三裂叶豚草快速占据新生境并扩大种群,代表“高风险”的适应策略。这两个物种的上基、中中、中基、下顶、下中、下基部位的种子在母株周围就近扩散,萌发率低、休眠时间长,形成长久性种子库。一方面利用长久性种子库中的种子繁殖后代,避免灭绝的危险<sup>[48]</sup>。对于有害杂草而言,为了避免被消灭,豚草种子在土壤中埋藏40年后仍能发芽<sup>[29]</sup>,可见豚草适应性如此之强烈。另外,豚草和三裂叶豚草具有极强的种间竞争能力,可形成大片的高密度单一种群,造成“碾压式”入侵。

此外,豚草和三裂叶豚草在植株外部(上顶、上中、中顶、中中、下顶)种子占据数量优势,这种生殖策略是否与植株的花序位置效应有关<sup>[12,49]</sup>?而产生花序位置效应是由于占有优势位置的花对资源有竞争优势<sup>[50-51]</sup>还是由于花粉限制的原因<sup>[52]</sup>?不同植株部位生产的种子产生不同的萌发特性是由于母体效应<sup>[53]</sup>还是种子自我抑制<sup>[54]</sup>?另外,除了不同植株部位种子大小、萌发特性和数量比例之外,种子与土壤微生物的作用、化感作用等均可能影响二者入侵扩散,以上问题有深入研究必要,更有助于深入了解豚草和三裂叶豚草种子与入侵扩散的关系,可为提出高效生态防控建议提供理论基础。

**致谢:**新源县农业局杨春虎、王俊涛帮助野外调查,特此致谢。

### 参考文献(References):

- [ 1 ] 郑景明, 马克平. 入侵生态学. 北京: 高等教育出版社, 2010: 3-5.
- [ 2 ] 鞠瑞亭, 李慧, 石正人, 李博. 近十年中国生物入侵研究进展. 生物多样性, 2012, 20(5): 581-611.
- [ 3 ] 李百炼. 生物入侵的数学模型. 北京: 高等教育出版社, 2013: 1-2.
- [ 4 ] Beck K G, Zimmerman K, Schardt J D, Stone J, Lukens R R, Reichard S, Randall J, Cangelosi A A, Cooper D, Thompson J P. Invasive species defined in a policy context: recommendations from the federal invasive species advisory committee. *Invasive Plant Science and Management*, 2008, 1(4): 414-421.
- [ 5 ] 万方浩. 外来入侵生物预防与控制的研究与发展对策//农业生物灾害预防与控制研究. 北京: 中国农业科学技术社, 2005: 11-17.
- [ 6 ] 王建军, 赵宝玉, 李明涛, 李蓉. 生态入侵植物豚草及其综合防治. 草业科学, 2006, 23(4): 71-75.
- [ 7 ] 李会娜, 刘万学, 万方浩, 曹远银. 入侵植物豚草与本地植物马唐对土壤肥力与酶活性影响的比较. 中国生态农业学报, 2009, 17(5): 847-850.
- [ 8 ] 董合干, 周明冬, 刘忠权, 郝晓云, 刘延, 艾尼瓦尔·阿不都瓦依提, 刘彤. 豚草和三裂叶豚草在新疆伊犁河谷的入侵及扩散特征. 干旱区资源与环境, 2017, 31(11): 175-180.
- [ 9 ] Mandrioli P, Di Cecco M, Andina G. Ragweed pollen: the aeroallergen is spreading in Italy. *Aerobiologia*, 1998, 14(1): 13.
- [ 10 ] Bass D J, Delpech V, Beard J, Bass P, Walls R S. Ragweed in Australia. *Aerobiologia*, 2000, 16(1): 107-111.
- [ 11 ] Baskin C C, Baskin J M. *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. San Diego, California, USA: Academic Press, 1998: 320-322.
- [ 12 ] 谢田朋, 杜国祯, 张格非, 赵志刚. 黄帚橐吾种子生产的花序位置效应及其对幼苗建植的影响. 植物生态学报, 2010, 34(4): 418-426.
- [ 13 ] Moravcova L, Perglová I, Pyšek P, Jarošík V, Pergl J. Effects of fruit position on fruit mass and seed germination in the alien species *Heracleum mantegazzianum* (Apiaceae) and the implications for its invasion. *Acta Oecologica*, 2005, 28(1): 1-10.

- [14] Volis S. Seed heteromorphism in *Triticumdicoccoides*; association between seed positions within a dispersal unit and dormancy. *Oecologia*, 2016, 181(2): 401-412.
- [15] Kołodziejek J. Effect of seed position and soil nutrients on seed mass, germination and seedling growth in *Peucedanum oreoselinum* (Apiaceae). *Scientific Reports*, 2017, 7: 1959.
- [16] White J. The Thinning rule and its Application to Mixtures of Plant Populations. New York: Academic Press, 1985: 291-209.
- [17] Vink J P, Soltani N, Robinson D E, Tardif F J, Lawton M B, Sikkema P H. Glyphosate-resistant giant ragweed (*Ambrosia trifida*) control in dicamba-tolerant soybean. *Weed Technology*, 2012, 26(3): 422-428.
- [18] Barnett K A, Steckel L E. Giant ragweed (*Ambrosia trifida*) competition in cotton. *Weed Science*, 2013, 61(4): 543-548.
- [19] 马骏, 万方浩, 郭建英, 游兰韶, 卢德勇. 豚草卷蛾寄主专一性风险评价. *生态学报*, 2002, 22(10): 1710-1717.
- [20] Csontos P, Pocsai K. Effect of biodiesel-derived by-product on the germination of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) in pot experiments. *Journal of Landscape Ecology*, 2012, 10(2): 341-349.
- [21] Ganie Z A, Sandell L D, Jugulam M, Kruger G R, Marx, D B, Jhala A J. Integrated management of glyphosate-resistant giant ragweed (*Ambrosia trifida*) with tillage and herbicides in soybean. *Weed Technology*, 2016, 30(1): 45-56.
- [22] 孙燕, 周忠实, 王瑞, Müller-Schärer H. 气候变化预计会减少东亚地区豚草的生物防治效果. *生物多样性*, 2017, 25(12): 1285-1294.
- [23] 杨逢建, 张衷华, 王文杰, 祖元刚, 陈华峰, 贾晶, 关宇, 张乃静. 八种菊科外来植物种子形态与生理生化特征的差异. *生态学报*, 2007, 27(2): 442-449.
- [24] Washitani I, Nishiyama S. Effects of seed size and seedling emergence time on the fitness components of *Ambrosia trifida* and *A. artemisiaefolia* var. *elatior* in competition with grass perennials. *Plant Species Biology*, 2010, 7(1): 11-19.
- [25] Leiblein-Wild M C, Kaviani R, Tackenberg O. Increased frost tolerance and advantageous germination traits in European *Ambrosia artemisiifolia* populations. *Julius-Kühn-Archiv*, 2014, (445): 123-130.
- [26] Guillemin J P, Chauvel B. Effects of the seed weight and burial depth on the seed behavior of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*). *Weed Biology and Management*, 2015, 11(4): 217-223.
- [27] Essl F, Dullinger S, Kleinbauer I. Changes in the spatio-temporal patterns and habitat preferences of *Ambrosia artemisiifolia* during its invasion of Austria. *Preslia*, 2009, 81(2): 119-133.
- [28] Fenesi A, Albert Á J, Ruprecht E. Fine-tuned ability to predict future competitive environment in *Ambrosia artemisiifolia* seeds. *Weed Research*, 2014, 54(1): 58-69.
- [29] Bassett I J, Crompton C W. The biology of Canadian weeds.: 11. *Ambrosia artemisiifolia* L. and *A. psilostachya* DC. *Canadian Journal of Plant Science*, 1975, 55(2): 463-476.
- [30] SăRăT, Eanu V, Moisuc A, Cotuna O. *Ambrosia artemisiifolia* l. An invasive weed from ruderal areas to disturbed grasslands. *Lucrări Științifice*, 2010, 53(2): 235-238.
- [31] Coomes D A, Grubb P J. Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. *Trends in Ecology & Evolution*, 2003, 18(6): 283-291.
- [32] Henery M L, Westoby M. Seed mass and seed nutrient content as predictors of seed output variation between species. *Oikos*, 2001, 92(3): 479-490.
- [33] 张丽坤, 王朔, 冯玉龙. 紫茎泽兰种子形态特征和萌发特性与其入侵性的关系. *生态学报*, 2014, 34(13): 3584-3591.
- [34] Sonkoly J, Deák B, Valkó O, Molnár V A, Tóthmérész B, Török P. Do large-seeded herbs have a small range size? The seed mass-distribution range trade-off hypothesis. *Ecology and Evolution*, 2017, 7(24): 11204-11212.
- [35] Augspurger C K, Franson S E. Wind dispersal of artificial fruits varying in mass, area, and morphology. *Ecology*, 1987, 68(1): 27-42.
- [36] Bu H Y, Chen X L, Xu X L, Liu K, Peng J, Du G Z. Seed mass and germination in an alpine meadow on the eastern Tsinghai-Tibet plateau. *Plant Ecology*, 2007, 191(1): 127-149.
- [37] Norden N, Daws M I, Antoine C, Gonzalez M A, Garwood N C, Chave J. The relationship between seed mass and mean time to germination for 1037 tree species across five tropical forests. *Functional Ecology*, 2009, 23(1): 203-210.
- [38] Cohen D. Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *Journal of Theoretical Biology*, 1966, 12(1): 119-29.
- [39] Howe H F, Smallwood J. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1982, 13: 201-228.
- [40] Wright J S. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 2002, 130(1): 1-14.
- [41] Cochrane A, Yates C J, Hoyle G L, Nicotra A B. Will among-population variation in seed traits improve the chance of species persistence under climate change? *Global Ecology and Biogeography*, 2015, 24: 12-24.
- [42] Hughes L, Dunlop M, French K, Leishman M R, Rice B, Rodgers L, Westoby M. Predicting dispersal spectra: a minimal set of hypotheses based on plant attributes. *Journal of Ecology*, 1994, 82(4): 933-950.

- [43] Brandel M. Dormancy and germination of heteromorphic achenes of *Bidens frondosa*. *Flora-Distribution, Functional Ecology of Plants*, 2004, 199(3): 228-233.
- [44] Telenius A, Torstensson P. The seed dimorphism of *Spergularia marina* in relation to dispersal by wind and water. *Oecologia*, 1989, 80(2): 206-210.
- [45] Ross M A, Harper J L. Occupation of biological space during seedling establishment. *Journal of Ecology*, 1972, 60(1): 77-88.
- [46] Nilsson P, Fagerström T, Tuomi J, Åström M. Does seed dormancy benefit the mother plant by reducing sib competition? *Evolutionary Ecology*, 1994, 8(4): 422-430.
- [47] Liu H F, Liu T, Han Z Q, Luo N, Liu Z C, Hao X R. Germination heterochrony in annual plants of *Salsola* L.: an effective survival strategy in changing environments. *Scientific Reports*, 2018, 8: 6576.
- [48] Thompson K. *The Functional Ecology of Soil Seed Banks. Seeds: the Ecology of Regeneration in Plant Communities*. UK: CAB International, 2000, 215-235.
- [49] Hove A A, Mazer S J, Ivey C T. Seed set variation in wild *Clarkia* populations: teasing apart the effects of seasonal resource depletion, pollen quality, and pollen quantity. *Ecology and Evolution*, 2016, 6(18): 6524-6536.
- [50] Medrano M, Guitián P, Guitián J. Patterns of fruit and seed set within inflorescences of *Pancreatium maritimum* (Amaryllidaceae): nonuniform pollination, resource limitation, or architectural effects? *American Journal of Botany*, 2000, 87(4): 493-501.
- [51] 刘左军, 杜国祯, 陈家宽. 黄帚囊吾花序结构的资源配置与环境的关系. *植物生态学报*, 2003, 27(3): 344-351.
- [52] Brunet J, Charlesworth D. Floral sex allocation in sequentially blooming plants. *Evolution*, 1995, 49(1): 70-79.
- [53] Ellner S. Germination dimorphisms and parent-offspring conflict in seed germination. *Journal of Theoretical Biology*, 1986, 123(2): 173-185.
- [54] Cheplick G P. Sibling competition in plants. *Journal of Ecology*, 1992, 80(3): 567-575.