

# 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

曾建军<sup>1,2\*</sup> 肖宜安<sup>2</sup> 孙 敏<sup>1\*\*</sup>

<sup>1</sup>西南大学生命科学学院, 三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆 400715; <sup>2</sup>井冈山大学生命科学学院, 江西吉安 343009

**摘 要** 入侵植物剑叶金鸡菊(*Coreopsis lanceolata*)既可进行有性繁殖, 又能进行克隆繁殖, 其繁殖特征可能对其入侵性具有重要影响, 然而目前相关研究较少。通过观测剑叶金鸡菊的花序开花动态、交配系统、种子萌发特性等有性繁殖特征及克隆繁殖特征, 研究了上述繁殖特性及其与入侵性之间的关系。结果表明, 剑叶金鸡菊每年4月下旬开始现蕾, 5–11月为花果期。单个花序的花期为5–6天, 至果实成熟开裂约18天。单个花序自交及同株异花授粉不亲和, 为异株异花授粉的异交型, 其花粉-胚珠比(P/O比)为103 549.40 ± 7 162.44。花序高花粉活力及本地蜂传粉行为保障了花粉资源, 因而结实率高达12 000粒·株<sup>-1</sup>。自然条件下其种子的萌发率高达50%以上, 且2–3天即可萌发。剑叶金鸡菊克隆繁殖能力非常强, 整个生长季节均可见从根蘖长出的密集型克隆分株, 8月下旬开始出现游击型克隆生长, 通过密集型和游击型克隆生长, 剑叶金鸡菊排斥其他物种形成单优种群。上述研究结果说明, 剑叶金鸡菊的入侵性与其繁殖特征密切相关。

**关键词** 外来入侵植物, 繁育系统, 剑叶金鸡菊, 繁殖特征

## Reproductive traits associated with invasiveness in *Coreopsis lanceolata*

ZENG Jian-Jun<sup>1,2\*</sup>, XIAO Yi-An<sup>2</sup>, and SUN Min<sup>1\*\*</sup>

<sup>1</sup>School of Life Sciences, Key Laboratory of Eco-environment in Three Gorges Reservoir Region, Ministry of Education, Southwest University, Chongqing 400715, China; and <sup>2</sup>School of Life Sciences, Jinggangshan University, Ji'an, Jiangxi 343009, China

### Abstract

**Aims** The invasive plant *Coreopsis lanceolata* can reproduce sexually and clonally, but the relative importance of these remains largely unknown. Our objective was to determine if reproductive characteristics affect the invasiveness of *C. lanceolata*.

**Methods** We observed the flowering dynamics of inflorescence, self-compatibility, germination traits of seed and clonal reproductive traits of *C. lanceolata*.

**Important findings** Most *C. lanceolata* flowered and fruited between April and November. The florescence of a single capitulum persisted approximately 5 to 6 days, and the fruits matured after 18 days. Bagged capitula showed there were no seed set in single capitulum, and they were geitonogamous, which indicated self-incompatibility. The pollen-ovule (P/O) ratio was 103 549.40 ± 7 162.44. There was high pollen viability during flowering, and pollinator movement ensured endogamy, which improved the rate of out-crossing. Under natural conditions, the germination percentage is >50%, and germination occurs within 2–3 days. *Coreopsis lanceolata* has strong asexual capacity; there were many phalanx ramets from roots during the growing season, and the guerrilla ramets only occurred beginning in the last ten days of August, which is beneficial to *C. lanceolata* in excluding other species and forming mono-culture populations. These results suggest that the invasiveness of *C. lanceolata* is closely related to its reproductive traits.

**Key words** alien invasive plant, breeding system, *Coreopsis lanceolata*, reproductive traits

具有特殊的繁殖模式和扩散行为是外来种扩张的机制之一, 因此鉴别能够产生入侵性的植物的繁殖特性已引起国内外学者的极大关注(Rejm-

ánek, 1996; Daehler, 1998; Richardson & Pyšek, 2006)。同时, 掌握植物繁殖特征是制定入侵植物有效管理措施的重要依据(Forman & Kesseli, 2003;

收稿日期Received: 2010-03-11 接受日期Accepted: 2010-05-26

\* E-mail: jianjunzeng@139.com

\*\* 通讯作者Author for correspondence (E-mail: jwscsm@swu.edu.cn)

Ruaux *et al.*, 2009)。

尽管一些与繁殖相关的特征明显与入侵种的繁盛和扩散相关(Hayes & Barry, 2008), 但与入侵相关的繁殖特征的信息却非常有限(Pyšek & Richardson, 2007; van Kleunen *et al.*, 2008)。一般认为, 与非入侵物种相比, 结实性、有效的扩散模式、种子萌发能力以及幼苗延存和建群能力等繁殖特征是促进植物入侵的因素(Pyšek & Richardson, 2007; 郝建华等, 2009)。而植物的其他繁殖特征, 如交配系统、繁殖成熟期(生殖所需时间长短)及传粉媒介与入侵性的关系, 同样值得并有待于深入研究(Hong *et al.*, 2007; Lafuma & Maurice, 2007; Friedman & Barret, 2008)。

剑叶金鸡菊(*Coreopsis lanceolata*), 原产于北美, 属菊科金鸡菊属多年生草本植物。1936年作为园林植物引入我国江西庐山(万慧霖等, 2008)。也有报道, 19世纪德国占领青岛时曾将其作为花卉植物带入, 为多次引入的园艺品种(许媛等, 2009)。现逃逸为野生杂草, 在江西、安徽、江苏、浙江及山东等地扩散, 严重影响了这些地区的物种多样性(万慧霖等, 2008), 因此被列为我国主要外来入侵物种(徐海根和强胜, 2004)。国内学者已针对剑叶金鸡菊的植物群落结构(许媛等, 2009)、化感作用(曾建军等, 2009)、次生代谢产物(朱笃等, 2005)等开展了部分研究工作, 但对其繁殖特征的研究尚未见报道。本文从开花动态、交配系统、种子萌发特性等有性繁殖特征, 克隆繁殖特征等方面入手, 对剑叶金鸡菊繁殖生物学特性进行了探析, 并进一步分析了这些特征与其入侵性之间的关系, 研究结果可望为预测剑叶金鸡菊的潜在分布范围和综合治理提供依据, 并可丰富入侵植物的繁殖生态学理论和实践资料。

## 1 研究样地与研究方法

### 1.1 研究样地自然概况

野外样地设于江西省吉安市青原区(25°58'32"–27°57'50" N、113°46'–115°56' E), 属赣江中游, 罗霄山脉中段, 气候温和、日照充足、雨量充沛, 属亚热带季风湿润性气候。年平均气温为17.1–18.6℃, 年平均降水量为1 487 mm。春寒冬冷, 夏热秋爽, 初夏多雨, 伏秋干燥, 具有四季分明、雨热同季、无霜期长等气候特点。生境为樟树(*Cinnamo-*

*mum camphora*)林边剑叶金鸡菊野生优势种群(约5 m × 10 m), 为开阔地带, 主要伴生杂草包括羊蹄(*Rumex japonicus*)、窃衣(*Torilis japonica*)、早熟禾(*Poa annua*)和苍耳(*Xanthium sibiricum*)等。

### 1.2 研究方法

#### 1.2.1 花序、花的大小和数量及开花动态

由于菊科植物的头状花序可以被认为是一朵单花(Burt, 1961; Mani & Saravanan, 1999), 因此, 本研究中开花动态以整个花序的发育动态为代表。2009年6月, 随机选取10个植株, 每个植株标记花序5朵(共50朵)进行观察。按照Burt (1961)的标准, 以总苞片展开、花序外面的一轮花开放为开花的起始阶段; 以花序中央的小花开放作为开花期的结束。观察时, 记录从开花到结果期花序的形态变化、发育所经历的时间等。用游标卡尺、显微目镜测微尺测量花序和花的大小, 同时进行数量统计。小花的长为子房基部到花冠顶端之间的距离, 宽为花冠管中部的直径。

#### 1.2.2 交配系统检测

**1.2.2.1 花粉胚珠比** 开花前, 在10个植株上各随机取10个花序(共100个花序)固定于FAA中, 带回实验室备用。取单个小花的全部花药, 按肖宜安等(2004)的方法测定花粉与胚珠比(P/O比), 依据Cruden (1977)的标准评判繁育系统类型。

**1.2.2.2 人工授粉实验** 以单个花序为一朵花进行下列4种处理: 1)自花授粉: 开花前将整个花序用纸套套袋, 采同一花序花粉进行人工授粉, 检测是否自交亲和; 2)同株异花授粉: 开花前将整个花序用纸套套袋, 采同株异花花粉进行人工授粉, 检测同株异花授粉结实情况; 3)异花授粉: 开花前将整个花序用纸套套袋, 采100 m以外的植株的花粉进行人工授粉, 检测异花授粉结实情况; 4)自然授粉: 不套袋、不进行人工授粉, 检测自然条件下的结实情况。

实验时, 每个植株上分别选取4个形态发育基本一致的花序作为一组, 共设4组, 分别进行自交授粉、同株异花授粉、异花授粉和自然授粉处理, 记为一个重复。共设置15个重复(即15个植株)。为防止套袋花序受狂风暴雨的影响, 每个套袋花序用铁丝支撑。待果实成熟后, 按单花序将各处理的果序分别装入纸袋中。黑而饱满的为可育种子, 这些种子很容易区分于白而干瘪的不育种子, 以此为依据

计算每个果序的结实率, 结实率=可育种子数/(可育种子数+不可育种子数)。

1.2.3 花粉活力

开花前标记50朵花序, 于开花1–10天每天取下5个花序, 分别将花序上的花粉涂抹在载玻片上, 采用醋酸洋红染色法(胡适宜, 1993)检测花粉活力, 每个花序重复3次。保证每个重复所统计的花粉粒数不少于200粒(开花后期花粉粒散放量少除外)。统计花粉活力的变化情况, 染上色的为有活力的花粉。

1.2.4 结实能力、千粒重与种子萌发特征

2008年7月17–20日随机标记长势中等的成熟剑叶金鸡菊种子苗10株, 调查每基株的分株数 $X_1$ 、每一分株的花枝数 $X_2$ 、每个花枝的花序数 $X_3$ 、每个花序的种子数量 $X_4$ , 然后计算出单株种子产量 $S$ (粒):  $S = X_1 \times X_2 \times X_3 \times X_4$ 。

同年, 于晴天随机采收剑叶金鸡菊成熟、饱满的种子, 经过自然风干后, 室温下存于通风干燥处备用。随机选100粒种子称重, 重复10次, 计算种子千粒重。

种子萌发试验在2009年4月进行。实验前, 种子先用蒸馏水洗涤2次, 作以下两种处理: 1)不同基质对种子萌发的影响: 将种子分别播入装有丘陵红壤土、沙土及弃耕地土壤不同基质的播种盘中, 以分析不同土壤中的种子萌发情况; 2)播种深度对种子萌发的影响: 将种子播入播种盘中(培养基质为: 沙土:红壤土=1:1), 播种深度分别为0、0.5、1.0、2.0和3.0 cm, 以分析不同播种深度对种子萌发的影响。每处理50粒种子, 播种盆大小为20 cm × 20 cm

× 10 cm, 萌发条件为25 ℃、每天光照时间12 h、定期浇水。每处理均重复8次, 每隔24 h检测1次萌发率, 累积统计发芽种子数。

1.2.5 克隆生长物候

2009年3月, 移植30株剑叶金鸡菊种子苗于井冈山大学生物园向阳开阔处, 移植植株的排列方式为每行3株, 行距及株距均为0.5 m。从5月至12月, 每隔15天记录各植株各克隆分株的类型及数量。

1.3 数据处理

所有数据平均值的计算与统计分析均在SPSS13.0统计分析软件(2001, v.13.0; SPSS Inc., USA)中进行, 用One-way ANOVA分析不同土壤类型及播种深度对种子萌发的影响。文中及图、表中的所有数据均用平均值±标准偏差(mean ± SD)表示。

2 结果

2.1 花序和花的大小和数量及开花动态

剑叶金鸡菊种群4月中旬开始现蕾, 5–8月上旬为盛花期, 7–11月上旬果实陆续成熟。11月中旬开花基本结束。此时, 因气候及传粉昆虫原因果实难以成熟。头状花序每天开1–2轮花, 经过4–6天, 花序上的花朵可全部开放。从第6天到第7天开始, 头状花序从外围开始逐渐脱落, 子房开始发育并伸长。从开花至花瓣全部脱落需8–9天, 至果实成熟开裂约需18天(表1)。

2.2 花粉活力

剑叶金鸡菊的花粉在开花初期(开花1–4天)的活力非常高(94%–95%); 此后, 随着开花时间的延

表1 剑叶金鸡菊种群开花进程和花形态特征(平均值±标准偏差)  
Table 1 The flowering process of population and floral morphology traits of *Coreopsis lanceolata* (means ± SD)

观测项目 Observation item	观测结果 Observation result	观测项目 Observation item	观测结果 Observation result
始花期(5%个体开花) First flower date (5% individuals flowering)	4月20日 20 April	小花数量 Numbers of florets	241.40 ± 17.52
盛花期(50%及以上个体开花) Peak flowering date (50% or more individuals flowering)	4月29日 29 April	小花长度 Length of florets (mm)	8.85 ± 0.69
花期持续时间 Duration of flowering phase (month)	8	小花宽度 Width of florets (mm)	1.16 ± 0.13
终花期(仅5%个体开花) End of flowering date (only 5% individuals flowering)	5月11日 11 May	管状花每天开花轮数 Numbers of tubular flowers bloom every day (rounds)	1–2
小花类型 Type of florets	管状花 Tubiform floret	花序完全开放需要的时间 Duration of inflorescence (d)	5–6
花序长度 Length of inflorescence (mm)	56.01 ± 4.38	种子成熟时间 Time of seed mature (d)	8
花序宽度 Width of inflorescence (mm)	11.65 ± 0.83	从开花到果实成熟开裂需要的时间 Duration of blooming to fruit mature (d)	18

长, 花粉活力下降, 开花7天后花粉基本失去活力(表2)。

## 2.3 交配系统检测

### 2.3.1 花粉胚珠比

剑叶金鸡菊每朵小花的花粉粒平均为 $(103\ 549.40 \pm 7\ 162.44)$ 粒。由于其每个雌蕊中仅含有1枚胚珠, 因此其花粉-胚珠比(P/O)为 $103\ 549.40 \pm 7\ 162.44$ 。根据Cruden (1977)的标准, 剑叶金鸡菊的繁育系统属异株异花授粉的异交型。

### 2.3.2 人工授粉实验

图1表明剑叶金鸡菊同株异花和自花授粉的结实率非常低。在处理的30个花序(约7 200朵小花)中, 只获得2粒可育种子。异株异花授粉处理的结实率与对照组的结实率频数分布基本一致, 每个果序的结实率主要分布在0.4–0.8之间。因此剑叶金鸡菊的交配系统为异交, 这与花粉-胚珠比的检测结果一

致。

## 2.4 种子产量、千粒重及萌发特性

### 2.4.1 种子产量及千粒重

剑叶金鸡菊单株平均每年产种量为12 000粒, 种子千粒重为 $(1.794 \pm 0.18)$  g。种子在自然环境下累积萌发率为50%–70%, 适宜条件下, 2–3天后开始萌发, 第7天到第8天是种子萌发高峰期, 8天后萌发速率显著下降。

### 2.4.2 种子萌发特性

图2A表明, 在土壤表面, 剑叶金鸡菊种子萌发率最高; 随着覆盖土层加深, 种子萌发率下降, 土表下2 cm的种子萌发率显著降低。剑叶金鸡菊种子在不同土壤基质中的萌发率差异显著, 在弃耕地土壤中的萌发率最高(图2B)。方差分析结果表明, 不同土壤及播种深度均显著影响剑叶金鸡菊种子萌发率(表3)。

表2 剑叶金鸡菊花粉活力(平均值±标准误差)

Table 2 Pollen viability of *Coreopsis lanceolata* (means ± SE)

	开花时间 Time after blooming (h)						
	24	48	72	96	120	144	168
花粉活力 Pollen viability (%)	$95.51 \pm 2.04$	$94.36 \pm 3.57$	$94.51 \pm 3.44$	$94.24 \pm 5.88$	$81.37 \pm 27.70$	$50.55 \pm 19.56$	–

–, 花凋谢。

–, Flowers shed.

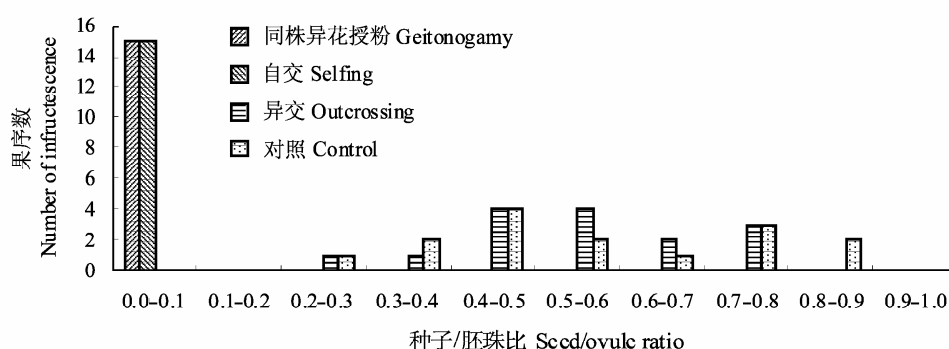


图1 同株异花授粉、自交、异交及对照的种子/胚珠比分布。

Fig. 1 Distributions of geitonogamy, selfing, outcrossing and control in seed/ovule ratio classes.

表3 土壤和播种深度对剑叶金鸡菊种子萌发率影响的方差分析结果

Table 3 Results of analysis of variance testing the effects of soil and depth on seed germination of *Coreopsis lanceolata*

变异来源 Variable source	土壤 Soil				播种深度 Sowing depth			
	df	SS	F	p	df	SS	F	p
种子萌发率 Seed germination	2	17 797.00	297.01	*	4	4 074.47	15.56	*

SS, 处理间平方和; \*,  $p < 0.05$ 。

SS, sum of squares between group; \*,  $p < 0.05$ .

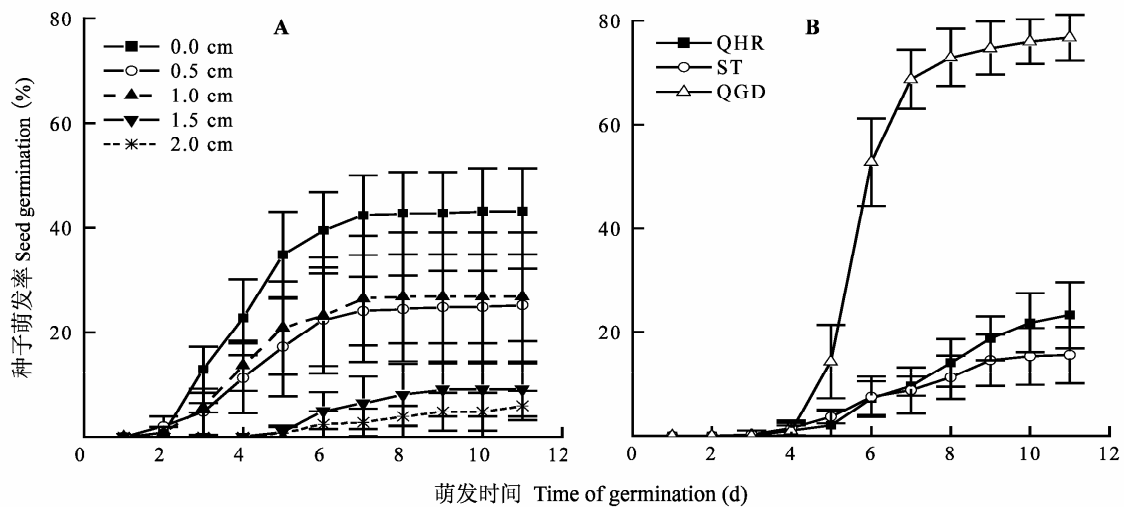


图2 不同处理下剑叶金鸡菊的种子萌发率。A, 不同播种深度种子萌发率。B, 不同土壤中种子萌发率。QHR, 丘陵红壤; QGD, 弃耕地; ST, 沙土。

Fig. 2 The seed germination of *Coreopsis lanceolata* treated with different solutions. A, Seed germination at different soil depth. B, Seed germination treated with different soil. QHR, hilly red soil; QGD, abandoned land; ST, sandy soil.

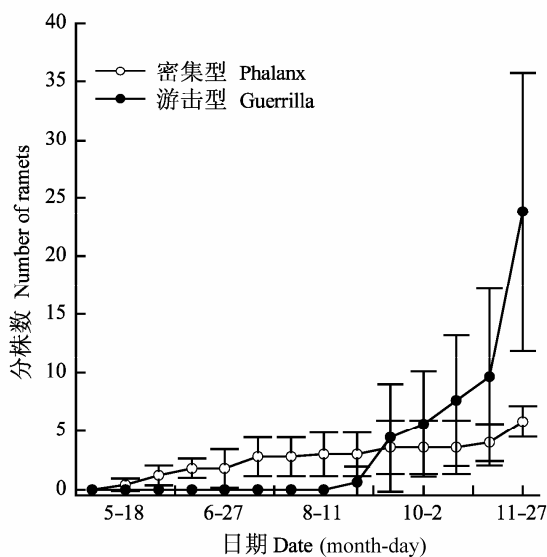


图3 剑叶金鸡菊的克隆生长物候曲线。

Fig. 3 Clonal phenology curves for *Coreopsis lanceolata*.

## 2.5 克隆生长物候

图3显示, 剑叶金鸡菊在整个生长季节都可见从根蘖处长出的密集型克隆分株。8月下旬植株基部斜向生出生长枝条且靠近地表的茎节处生出不定根和芽, 形成新的分株, 萌生分株间距一般为5–30 cm。10月底, 植株进入生殖生长后期, 在人为因素或风和动物等外力的作用下, 一些枝条倒伏贴

近地面。在这些枝条的叶节处可向下萌发不定根, 向上萌生幼芽, 形成新个体, 产生更远的游击型克隆分株(常距离基株1 m以上)。克隆植株又不断萌生新的密集型分株, 形成密集状丛生。

## 3 讨论

### 3.1 剑叶金鸡菊有性繁殖特征与入侵性

繁殖能力的大小对外来植物能否入侵具有重要影响, 植物的繁殖能力与其入侵能力呈正相关 (Barret, 1983)。大多数入侵植物具有花期长、花数多的特点, 有利于吸引更多的授粉昆虫, 产生更多种子 (Reichard & Hamilton, 1997)。剑叶金鸡菊花果期长达6–7个月, 而且几乎全年都能进行营养生长, 分生的花枝数量大, 因而结实量高, 入侵潜力大。

入侵植物的种子一般具有千粒重小、萌发率较高、萌发速率快的特点 (Rejmánek, 1996)。Reichard 和 Hamilton (1997) 研究表明: 北美洲的入侵植物中, 有51% 种类种子可无休眠而直接萌发。相对于其他菊科入侵植物种而言, 剑叶金鸡菊种子千粒重相对较高 (可达  $1.794 \pm 0.18$  g), 自然条件下主要通过重力作用落在母株附近, 传播范围有限。但其成熟种子无休眠期, 在适宜条件下2–3天即可萌发, 自然条件下萌发率可达50%–70%, 剑叶金鸡菊种子较高的千粒重表明其种子内营养丰富, 这样可以大大

提高幼苗的存活率, 利于植物占据新的生境。

播种深度对剑叶金鸡菊的种子萌发具有显著影响。土壤表层的种子萌发率最高, 土层2 cm以下的种子萌发受到显著抑制。自然生境中, 剑叶金鸡菊种子大多落在土壤表层, 因此萌发率较高, 整个生长季节很容易见到其自播实生苗, 这种特性有利于植物在人为干扰大的生境或新生境扩张。在弃耕地, 剑叶金鸡菊种子的萌发率显著高于在丘陵红壤及沙土中的, 这表明营养丰富的土壤有利于剑叶金鸡菊种子萌发, 即在资源丰富环境条件下剑叶金鸡菊的入侵能力可能会加强。

自交亲和被认为是加强植物入侵性的重要因素(Michael *et al.*, 2003)。但近年研究发现, 有些入侵植物, 甚至是入侵性强的植物也表现出自交不亲和(Hong *et al.*, 2007; Lafuma & Maurice, 2007; Friedman & Barret, 2008)。Ruggiero等(2005)认为, 交配系统为异交的入侵植物可能在避免花粉限制、提高异交率上具有更进化的机制, 这种进化机制包括入侵居群的遗传多样性水平、传粉昆虫的传粉行为、克隆生长特性等等, 这些繁殖特性与植物入侵性之间的进化适应关系需进一步研究。套袋试验表明, 剑叶金鸡菊自交及同株异花授粉的结实率极低( $< 0.1$ )。Lafuma和Maurice (2007)认为植物这种交配系统为自交不亲和, 属于异株异花授粉的异交型。我们的研究表明, 剑叶金鸡菊的头状花序每天开小花1–2轮, 因此每个花序的花粉活力在开花前4天仍能保持在94%以上, 即使在花凋谢的前一天还保持有80%左右, 这种特性充分保证了花粉资源。同时, 我们在野外观察到剑叶金鸡菊的主要传粉昆虫在一个飞行回合中, 平均可以访问3–4个基株的花, 这种飞行方式降低了同株授粉的几率(Jong *et al.*, 1992), 提高了异株授粉率, 因而结实率高。剑叶金鸡菊的这些特征是保证其成功入侵的重要繁殖生物学基础。

### 3.2 剑叶金鸡菊克隆繁殖特征与入侵性

入侵植物一般具有很强的繁殖能力, 其中大多数还具有无性繁殖能力。入侵植物通过有性繁殖产生具有新基因型的个体, 再通过种子的长距离扩散进入新的生境, 克隆繁殖以产生分株的方式使这个新基因型在新生境固定下来(Ye *et al.*, 2006)。克隆性具有游击型和密集型, 多数植物一般只具有其中的一种特性, 部分植物同时具有两种特性, 剑叶金

鸡菊属于后者。一般认为克隆构型的变化是植物适应异质生境的一种可塑性变化, 在资源丰富的生境以密集型为主, 在资源匮乏的生境以游击型为主(Ikegami *et al.*, 2009)。与其他植物所不同的是, 剑叶金鸡菊在8月份之前以密集型克隆生长为主, 基本不产生游击型生长。而在8月之后, 随着有性繁殖高峰的远去, 一些不再具备开花结实能力的枝条开始倒伏, 并产生游击型克隆生长。而且这一特性不受生境特征影响, 只与其生活史特征密切相关。这一特征可以理解为剑叶金鸡菊对资源的最大化利用, 具有显著的进化适应意义。通过密集型和游击型克隆繁殖方式, 剑叶金鸡菊种群向四周蔓延, 逐步排挤其他植物生长, 最终形成高度密集的大面积单优势种群落, 这种克隆繁殖与入侵植物肿柄菊(*Tithonia diversifolia*)非常相似(王四海等, 2004; Muoghalu, 2006)。

### 3.3 剑叶金鸡菊的防控措施

一个外来物种在远离原生境后迅速占据新的生境, 并不断扩展分布范围而成为入侵种, 必然有一定的生物学基础。剑叶金鸡菊具有花期长、有效的传粉机制、结实量多、种子萌发率高及克隆生长等繁殖特性, 表明其种群实现更大的危害性扩散可能性较大, 应进一步开展对剑叶金鸡菊种群的风险评估与预警研究。基于剑叶金鸡菊的繁殖生物学特性, 在采取防治措施时, 应注意以下几点: (1)对零星分布的剑叶金鸡菊种群, 尤其是资源丰富生境下的种群应予以高度重视, 及早防除; (2)剑叶金鸡菊种子产量大、萌发率高、萌发快, 阻挡其种子传播途径非常重要, 适时深翻土壤可以达到一定的防除效果; (3)剑叶金鸡菊的机械防除应在其营养生长旺盛时期进行, 花期后期不宜进行。

**致谢** 三峡库区生态环境教育部重点实验室开放基金(EF200609)和江西省教育厅科技项目(GJJ0-9661)资助。

### 参考文献

- Barret SCH (1983). Crop mimicry in weeds. *Economic Botany*, 37, 255–282.
- Burt BL (1961). Compositae and the study of functional evolution. *Botanical Journal of Scotland*, 39, 216–232.
- Cruden RW (1977). Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*, 31, 32–46.
- Daehler CC (1998). Variation in self fertility and the reproductive

- advantage of self fertility for an invading plant (*Spartina alterniflora*). *Evolutionary Ecology*, 12, 553–568.
- Forman J, Kesseli RV (2003). Sexual reproduction in the invasive species *Fallopia japonica* (Polygonaceae). *American Journal of Botany*, 90, 586–592.
- Friedman J, Barret SCH (2008). High outcrossing in the annual colonizing species *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae). *Annals of Botany*, 101, 1303–1309.
- Hayes KR, Barry SC (2008). Are there any consistent predictors of invasion success? *Biology Invasions*, 10, 483–506.
- Hao JH (郝建华), Liu QQ (刘倩倩), Qiang S (强胜) (2009). Reproductive traits associated with invasiveness in *Bidens pilosa* (Asteraceae). *Chinese Bulletin of Botany* (植物学报), 44, 656–665. (in Chinese with English abstract)
- Hong L, Shen H, Ye WH, Cao HL, Wang ZM (2007). Self-incompatibility in *Mikania micrantha* in South China. *Weed Research*, 47, 280–283.
- Hu SY (胡适宜) (1993). Experimental methods in plant embryology (1): determination of pollen viability. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), 10(2), 60–62. (in Chinese with English abstract)
- Ikegami M, Whigham DF, Werger MJA (2009). Ramet phenology and clonal architectures of the clonal sedge *Schoenoplectus americanus* (Pers.) Volk. ex Schinz & R. Keller. *Plant Ecology*, 200, 287–301.
- Jong TJ, Price MV, Ring RM (1992). Plant size, geitonogamy and seed set in *Ipomopsis aggregata*. *Oecologia*, 89, 310–315.
- Lafuma L, Maurice S (2007). Increase in mate availability without loss of self-incompatibility in the invasive species *Senecio inaequidens* (Asteraceae). *Oikos*, 116, 201–208.
- Mani MS, Saravanan JM (1999). *Pollination Ecology and Evolution in Compositae* (Asteraceae). Science Publishers, New Hampshire, USA.
- Michael SL, John CV, Robert WP (2003). The reproductive biology of the invasive ferns *Lygodium microphyllum* and *L. japonicum* (Schizaeaceae): implications for invasive potential. *American Journal of Botany*, 90, 1144–1152.
- Muoghalu JI (2006). Growth, reproduction and resource allocation of *Tithonia diversifolia* and *Tithonia rotundifolia*. *Weed Research*, 48, 157–162.
- Pyšek P, Richardson DM (2007). Traits associated with invasiveness in alien plants: Where do we stand? In: Nentwig W ed. *Biological Invasions, Section II*. Springer, Berlin. 97–125.
- Reichard SH, Hamilton CW (1997). Predicting invasions of woody plants introduced into North America. *Conservation Biology*, 11, 193–203.
- Rejmánek M (1996). A theory of seed plant invasiveness: the first sketch (2006). *Biological Conservation*, 78, 171–181.
- Richardson DM, Pyšek P (2006). Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography*, 30, 409–431.
- Ruau B, Greulich S, Haury J, Berton JP (2009). Sexual reproduction of two alien invasive *Ludwigia* (Onagraceae) on the middle Loire River, France. *Aquatic Botany*, 2, 143–148.
- Ruggiero MV, Capone S, Pirozzi P, Reusch TBH, Procaccini G (2005). Mating system and clonal architecture: a comparative study in two marine angiosperms. *Evolutionary Ecology*, 19, 487–499.
- van Kleunen M, Manning JC, Psqualeto V (2008). Phylogenetically independent associations between autonomous self-fertilization and plant invasiveness. *American Naturalist*, 171, 195–201.
- Wan HL (万慧霖), Feng ZW (冯宗炜), Pang HD (庞宏东) (2008). On the exotic plants in Lushan, Jiangxi Province, China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 28, 103–110. (in Chinese with English abstract)
- Wang SH (王四海), Sun WB (孙卫邦), Cheng X (成晓) (2004). Attributes of plant proliferation, geographic spread and the natural communities invaded by the naturalized alien plant species *Tithonia diversifolia* in Yunnan, China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 24, 444–449. (in Chinese with English abstract)
- Xiao YA (肖宜安), He P (何平), Li XH (李晓红) (2004). Floral syndrome and breeding system of the endangered plant *Disanthus cercidifolius* Maxim. var. *longipes*. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 28, 333–340. (in Chinese with English abstract)
- Xu HG (徐海根), Qiang S (强胜) (2004). *Catalog of Exotic Species in China* (中国外来入侵物种编目). China Environmental Science Press, Beijing. 144. (in Chinese)
- Xu Y (许媛), Sun J (孙进), Wang J (王军) (2009). Influence of *Coreopsis lanceolata* on plant community diversity in Qingdao. *Transactions of Oceanology and Limnology* (海洋湖沼通报), 2, 73–78. (in Chinese with English abstract)
- Ye XH, Yu FH, Dong M (2006). A trade-off between guerrilla and phalanx growth forms in *Leymus secalinus* under different nutrient supplies. *Annals of Botany*, 98, 187–191.
- Zeng JJ (曾建军), Yang LY (杨丽英), Sun M (孙敏) (2009). The effect of allelopathy of *Coreopsis lanceolata* on seed germination and seedling growth of Chinese cabbage. *Journal of Southwest University (Natural Science Edition)* (西南大学学报(自然科学版)), 31(6), 88–91. (in Chinese with English abstract)
- Zhu D (朱笃), Chen FB (陈飞彪), Xia JH (夏剑辉) (2005). Extraction and determination of flavonoids in flowers of *Coreopsis basalis*. *Food Science* (食品科学), 26, 314–316. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 安树青 责任编辑: 王 蔚