

北美车前的种群密度对地上和地下器官形态的影响

方芳, 郭水良, 黄华, 曹爱儿

(浙江师范大学化学与生命科学学院, 浙江 金华 321004)

摘要:应用叶面分析仪、根系分析仪对北美车前(*Plantago virginica*)地上和地下部分形态进行了测定,考察北美车前种群密度对植株形态学参数的影响。结果表明,在生殖生长期,北美车前地上部分和地下部分的形态参数均受到种群密度的制约,如地上部分的叶数、叶面积、叶周长、鲜重、花穗重、花数、花穗长;地下部分的根重、根长、根部表面积和根体积。不同直径的根的形态指标受种群密度影响的程度不同,其中以对中等直径等级的根长、根表面积、根体积和根部投影面积的制约作用最大。

关键词:北美车前;种群密度;器官形态;外来杂草

中图分类号:Q948.1

文献标识码:A

文章编号:1005-3395(2004)05-0419-06

Influences of Population Density of *Plantago virginica* on Its Morphological Characters of Underground and Aboveground Organs

FANG Fang, GUO Shui-liang, HUANG Hua, CAO Ai-er

(College of Chemistry and Life Science, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China)

Abstract: Morphological indices of aboveground and underground organs of *Plantago virginica* were determined using Leaf Area Analysis System (FOCTA STD 1200P) and Root Analysis System (RHIZO STD 1600+) to investigate the influence of population density on the root morphology of the plant. The indices of aboveground organs included fresh weight, leaf number, leaf length, leaf breadth, leaf length-width ratio, leaf area, leaf perimeter, spike weight, spike number, spike length, inflorescence length and flower number. The indices of underground organs included root fresh weight, root length, project area, surface area, average diameter, root volume. The morphological indices of the root were divided into nine classes according to diameter size ($0 \text{ mm} < D \leq 0.5 \text{ mm}$, $0.5 \text{ mm} < D \leq 1.0 \text{ mm}$, $1.0 \text{ mm} < D \leq 1.5 \text{ mm}$, $1.5 \text{ mm} < D \leq 2.0 \text{ mm}$, $2.0 \text{ mm} < D \leq 2.5 \text{ mm}$, $2.5 \text{ mm} < D \leq 3.0 \text{ mm}$, $3.0 \text{ mm} < D \leq 3.5 \text{ mm}$, $3.5 \text{ mm} < D \leq 4.0 \text{ mm}$, $4.0 \text{ mm} < D \leq 4.5 \text{ mm}$ and $D > 4.5 \text{ mm}$). The relationships between the indices and the population density were regressively analyzed. The morphological indices which have obvious relationships with population density are leaf number, leaf area, leaf perimeter, individual fresh weight, spike weight, flower number, spike length, root fresh weight, root length, root surface area, and root volume. The results showed that the influence of population density on the indices of root morphology at different diameter classes were different, and the indices of root length, root surface area, root volume, and root project area of medium diameter size were more restricted by the population density.

Key words: *Plantago virginica*; Population density; Organ morphology; Exotic weed

北美车前(*Plantago virginica* L.)是车前科(Plantaginaceae)车前属植物,原产美国东南部。该种

传入我国后在华东地区归化,其种群生长迅速,呈现出生态爆发态势,是一种典型的生态入侵种。主

收稿日期:2003-09-04 接受日期:2004-03-04

基金项目:国家自然科学基金(30170619);国家十五攻关(2001BA611B-06-1)项目资助

要分布于田埂路边、住宅四周、抛荒地、公路两侧等人畜出没频繁的地段。国内已有学者开展了北美车前分布格局的分形分析、种群密度对抗逆生理指标的影响和北美车前的传粉生态学、种群扩散特征等方面的研究^[1-4]。

杂草对环境的适应能力强与它们数量性状具有较大可塑性有关,这种生态可塑性又与其种群密度有关。计算机的模拟和数量分类等手段的广泛应用,密度制约的研究仍是植物种群生态学研究中的一个很活跃的分支。近年来,对杂草种群密度与其形态学参数之间定量关系的研究引起人们的关注,如李雪林等对老芒麦(*Elymus sibiricus*)种群密度制约特性进行了初步探索^[5]。但是,以往的研究多关注种群密度对地上部分形态学参数的影响^[6,7]。根部形态学参数也是植物生长的重要指标,已有研究发现众多的形态学指标受到种群密度的制约。梁慧敏等^[8]研究了种植密度对苜蓿根分蘖性状的影响,探讨了种群密度与根风干重的关系;金留福等研究了不同水稻品种和密度与根伸长方向角的关系^[9];郭水良等曾开展了种群密度对北美车前地上部分器官形态参数的影响^[10]。但是种群密度对地下器官的形态参数,如根长、根重、根表面积、根体积、根部投影面积以及根部不同直径等级的根长、根表面积、根体积等的研究尚未见报道。本文利用根系分析仪、叶面积分析仪,在进行地上和地下器官形态指标定量测定的基础上,考察了种群密度对地上和地下器官形态指标的影响,以期揭示种群密度与根部微形态的关系,了解杂草在不同种群密度下生态可塑性的程度,有助于弄清该外来杂草生态爆发的内在机理,为综合治理提供理论依据。

1 研究方法

在金华市郊浙江师范大学校园内的不同生境设立 14 个样地,样地大小为 1 m×1 m,密度为 19–1 460 株 m²。在北美车前的繁殖生长期(5 月上中旬),随机统计记录每个样地中 14 株个体的形态指标,包括个体鲜重、根重、花穗数、花穗重、花穗长、花数等,然后用叶面分析仪(FOCTA STD 1200P)分析叶面积和叶周长,应用根系分析仪(RHIZO STD 1600+)对根系各形态指标进行分析,包括根重、总根长、根部突出面积、根部总表面积、根系平均直

径、单位体积根的长度、根总体积。按根部的直径(mm)分成 0.0<D≤0.5、0.5<D≤1.0、1.0<D≤1.5、1.5<D≤2.0、2.0<D≤2.5、2.5<D≤3.0、3.0<D≤3.5、4.0<D≤4.5 和 D>4.5 等 9 个等级,分别计测各等级的根长、根表面积、根部投影面积和根体积等指标。以上各形态指标均取 14 株的平均值,用各种回归模型统计分析各形态指标与种群密度的定量关系,取其相关性最大的回归方程阐述种群密度对形态指标的制约作用。进行回归分析时,如果数据为 0,则统一赋值 0.00001 后再进行回归分析。

调查样地的地理坐标大致为 29°13'N, 118°52'E,为山地季风气候,极端最低温 -9.8℃,极端最高温为 41.3℃,年均温度 17.2℃,七月平均温度 29.1℃,一月平均温度 5.1℃,≥10℃年积温为 5 504.5℃,年降水量在 1 500–1 800 mm 之间。

2 结果分析

2.1 北美车前的个体生长趋向

北美车前是一种适应性较强的外来杂草,能在路边、住宅四周、公路边、疏林果园、开阔的抛荒地等多种生境中生长。不同生境中,它们的生长趋向存在差异。在向阳地带,北美车前的地上部分向四周发展,叶子贴地面横向生长;在较阴地带,北美车前地上部分为了争取更多阳光,叶子有向空中发展的趋向。相同密度下,沙质土中的北美车前个体较大,粘质土中的个体较小;土质相同,高密度种群个体一般较小,低密度种群个体一般较大。

2.2 种群密度与地上部分形态参数的关系

不同种群密度的北美车前地上部分鲜重和形态学参数见表 1,以这些形态学参数作为因变量,以种群密度作为自变量,用各种回归模型进行分析,取相关系数最大的回归方程来描述种群密度对形态指标的制约作用,结果见表 2。

从表 2 中可知,北美车前地上部分(包括鲜重)各形态学参数与密度之间相关系数均较大,这与郭水良等人的研究结果一致,说明北美车前地上部分鲜重、形态参数与密度间存在显著相关性。个体鲜重、花穗重、花穗长、花数与密度关系密切,相关系数达到极显著水平。叶数、叶长、叶宽、叶面积和叶周长与密度关系密切,其中叶数、叶长、叶宽和叶面

表 1 不同种群密度的北美车前地上部分的测定数据

Table 1 Data for aboveground organs of *Plantago virginica* in populations with different densities

密度 Density (Ind. m ⁻²)	鲜重 Fresh weight (g Ind. ⁻¹)	每株叶数 Leaf number per plant	叶长 Leaf length (cm)	叶宽 Leaf width (cm)	叶长宽比 Length- width ratio	叶面积 Leaf area (cm ²)	叶周长 Leaf perimeter (cm)	每穗花穗重 Weight per spike (g)	每株花穗数 Spike number per plant	花穗长 Spike length (cm)	每穗花数 Flower number per spike
19	28.423	22.50	8.55	2.71	3.16	15.03	8.85	10.79	11.83	14.90	171.38
22	13.19	7.67	11.08	2.55	4.34	13.54	15.17	6.90	6.67	14.25	177.42
28	2.57	6.60	5.76	1.90	3.02	6.32	11.27	0.69	3.10	7.00	70.43
44	7.44	10.00	7.92	2.32	3.41	10.02	14.91	2.67	5.86	9.92	76.29
60	5.85	5.92	8.60	2.55	3.37	11.80	11.49	2.16	3.09	8.86	142.61
71	2.75	5.94	7.09	2.25	3.15	8.63	8.26	0.88	3.06	7.79	41.75
243	4.60	4.48	9.31	2.33	4.00	10.06	14.35	2.06	2.19	10.40	124.11
278	0.46	2.50	4.56	1.31	3.48	2.93	8.57	0.17	1.00	2.90	38.79
301	1.31	5.62	4.32	1.47	2.95	3.83	9.96	0.18	2.62	2.79	29.04
381	1.34	4.91	5.17	1.57	3.30	4.29	8.57	0.54	2.36	5.35	66.98
448	1.67	4.10	6.54	1.90	3.45	6.73	7.31	0.71	1.53	7.37	96.99
950	0.66	3.00	2.25	1.20	1.87	1.24	5.37	0.31	2.00	3.55	46.17
1245	0.41	4.00	3.03	1.23	2.46	1.72	6.54	0.13	1.00	2.88	33.76
1459	0.21	3.33	3.42	1.12	3.06	1.69	6.19	0.01	1.00	2.03	21.83

Ind.= 株 Individual

表 2 北美车前地上器官的参数 (y) 与密度 (x) 间的相关性

Table 2 Correlation between parameters (y) of aboveground organs of *Plantago virginica* and population density (x)

	方程式 Equation	相关系数 Correlation coefficient
叶数 Leaf number	$y = 24.062x^{-0.2902}$	0.6494**
叶长 Leaf length	$y = 7.789 e^{-0.0008x}$	0.6464**
叶宽 Leaf width	$y = 4.507 x^{-0.1789}$	0.7367**
叶长宽比 Leaf length-width ratio	$y = 3.480 e^{-0.0002x}$	0.3327
叶面积 Leaf area	$y = 59.675 x^{-0.4715}$	0.7402**
叶周长 Leaf perimeter	$y = 11.420 e^{-0.0005x}$	0.5676*
每株鲜重 Fresh weight per plant	$y = 141.100 x^{-0.8189}$	0.7781**
每穗花穗重 Weight per spike	$y = 96.248 x^{-0.9757}$	0.6679**
每穗花数 Flower number per spike	$y = 22.182 x^{-0.4208}$	0.7461**
花穗长 Spike length	$y = 36.525 x^{-0.3545}$	0.6754**
花穗数 Spike number	$y = 326.000 x^{-0.3119}$	0.4805

N=14; * 和 ** 分别表示在 0.05 和 0.01 水平上达到显著、极显著相关 * and ** represent significances at p=0.05 and 0.01, respectively.

积与密度的相关性达到了极显著水平,叶周长与密度的相关性达到显著水平。随着种群密度的增加,北美车前的叶数、叶长、叶宽、叶面积、叶周长、个体鲜重、花穗数、花穗长、花数、花穗重均明显减少,与密度呈负相关。由上可知,由于生存空间(纵向和横向)和生境养分的限制,随着密度增加,每个植株的

生物量减少,个体变小。

2.3 种群密度对地下部分形态的制约作用

在不同种群密度下,北美车前地下部分各形态参数见表 3,以地下部分各形态参数作为因变量,以种群密度作为自变量,进行相关分析(表 4)。

表 3 不同种群密度下北美车前根的形态学参数

Table 3 Data for the roots of *Plantago virginica* in populations with different densities

密度Density (Ind. m ⁻²)	根重 Root weight (g Ind. ⁻¹)	平均直径Mean diameter (mm)	根长Root length (cm)	根投影面积 Root project area (cm ²)	表面积Surface area (cm ²)	根体积 Root volume (cm ³)
19	0.47	0.74	84.39	6.07	19.06	0.35
22	0.31	0.41	136.66	5.82	18.27	0.20
28	0.09	0.40	52.70	2.07	6.52	0.07
44	0.24	0.36	142.61	5.20	16.34	0.15
60	0.25	0.37	138.21	5.38	16.90	0.17
71	0.08	0.34	57.40	1.94	6.08	0.05
243	0.03	0.39	172.47	6.86	21.56	0.22
278	0.03	0.29	37.12	1.07	3.37	0.02
301	0.10	0.40	45.67	1.86	5.84	0.06
381	0.05	0.33	38.88	1.25	3.94	0.03
448	0.06	0.35	64.61	2.29	7.19	0.06
950	0.05	0.29	50.91	1.48	4.66	0.03
1245	0.02	0.27	24.78	0.67	2.12	0.01
1459	0.02	0.24	29.56	0.73	2.28	0.01

从表 4 中可知,北美车前的根重、根长、平均直径与密度相关性显著,根部投影面积、根表面积、根体积与密度间相关性达到极显著水平。当根直径为 0–3.0 mm 时,随着根直径的增大,根长、根表面积、根部投影面积与密度间的相关系数也增大,根直径为 0.5–1.0 mm 时,相关性均达到显著水平,根直径 1.0–3.0 mm,相关性达到极显著水平;大于 3.0 mm,随着根直径增大,相关系数反而减小,与密度间的相关性不显著。说明北美车前种群密度对直径大于 3.0 mm 或小于 0.5 mm 的根制约作用不明显,而对直径介于 0.5 mm 与 3.0 mm 之间的根有较强的制约作用,尤其在 2.5 mm 与 3.0 mm 之间,密度制约效应最强。同时,北美车前种群密度与地下部分各形态学参数也具有明显的负相关。

不同直径等级的根部形态受到种群密度制约的强度是不同的。以每一等级梯度的中间值为变量 (x),此等级处的根部形态与种群密度间关系的相关系数为因变量 (y),对不同直径等级的根长、根表面积、根部投影面积和根体积受种群密度制约作用的强度进行相关性分析(图 1)。可见处于中等直径大小的根的形态学参数受种群密度制约作用最明显。

4 讨论

Silvertown 认为当种群密度增加时,改变形态结构是植物最经济的适应对策^[11]。密度对北美车前

地上部分大多数形态参数作用均表现显著,说明植株整体大小明显受到密度制约,但是叶片的长宽比例外。叶片长宽比反映了植株的整体形态,说明种群密度并没有明显影响北美车前的叶形。与地下营养器官的根长、表面积、平均直径等形态参数相比,北美车前地上部分的叶数、叶长、叶宽、鲜重等营养器官形态参数受到种群密度制约作用更为明显,均达到了极显著水平。

地上部分的空间拥挤是造成地下部分受种群密度制约的主要原因,种群密度直接影响地上部分净光合的总量,从而影响到根重、根长、根部体积和根平均直径等。其中,根重和体积受到种群密度影响最为明显,与种群密度的相关性达到极显著水平,根部投影面积、根部表面积和根平均直径受种群密度的影响程度大致相当,达到显著相关水平。处于中等直径等级的根部形态更易受到种群密度的影响,可能是因为处于中等直径等级的根生长活跃,而且它们占根部总量的百分比也大,处于中等深度的土层,它们在植株适应环境变化方面起到了更大的作用。

郭水良等曾研究北美车前种群密度对地上部分的形态制约作用^[10],种群密度与地上部分各形态学指标的相关性比本研究中的要高,可能是本研究的取样时间较早些,种群密度的制约作用尚没有得到充分体现。另外,不同密度的北美车前种群的平均花穗重、花穗长、每穗花数均随着种群密度的增

表 4 北美车前地下部分各形态参数(y)与密度(x)间的相关性
Table 4 Correlation between parameters (y) of underground organs of *Plantago virginica* and population density (x)

		方程式 Equation	自由度(n) Freedom	相关系数 Correlation coefficient
根重	Root Weight	$y = 1.5829x^{-0.5868}$	13	0.7407**
根长	Root Length	$y = 252.79x^{-0.2853}$	13	0.5925*
根部投影面积	Root project area	$y = 17.974x^{-0.4022}$	13	0.5685*
根部表面积	Root surface area	$y = 56.412x^{-0.4019}$	13	0.5686*
根部平均直径	Average root diameter	$y = 0.7036x^{-0.1327}$	13	0.5717*
根体积	Root volume	$y = 1.3445x^{-0.6057}$	13	0.6489**
根长	0.0mm<D≤0.5mm	$y = 159.44x^{-0.2175}$	13	0.3246
Root length	0.5mm<D≤1.0mm	$y = 13.155e^{-0.0015x}$	13	0.5855*
	1.0mm<D≤1.5mm	$y = 3.0425e^{-0.0018x}$	13	0.6435**
	1.5mm<D≤2.0mm	$y = 1.4731e^{-0.002x}$	13	0.5572*
	2.0mm<D≤2.5mm	$y = 0.7384e^{-0.0023x}$	13	0.6709**
	2.5mm<D≤3.0mm	$y = 0.5393e^{-0.0035x}$	13	0.7513**
	3.0mm<D≤3.5mm	$y = 0.4827e^{-0.0054x}$	13	0.8190**
	4.0mm<D≤4.5mm	$y = 107.11x^{-1.8809}$	13	0.6756**
	D>4.5mm	$y = 115.27x^{-1.8635}$	13	0.5851*
根表面积	0.0mm<D≤0.5mm	$y = 4.1728e^{-0.0008x}$	13	0.4318
Root surface area	1.0mm<D≤1.5mm	$y = 1.1194e^{-0.0018x}$	13	0.6469**
	1.5mm<D≤2.0mm	$y = 0.6443e^{-0.002x}$	13	0.6335*
	2.0mm<D≤2.5mm	$y = 0.5041e^{-0.0024x}$	13	0.6777**
	2.5mm<D≤3.0mm	$y = 0.488e^{-0.0041x}$	13	0.6713**
	3.0mm<D≤3.5mm	$y = 0.4868e^{-0.0054x}$	13	0.8176**
	3.5mm<D≤4.0mm	$y = 0.1064e^{-0.0256x}$	13	0.6214*
	4.0mm<D≤4.5mm	$y = 0.0923e^{-0.0094x}$	13	0.6955**
	D>4.5mm	$y = 0.1109e^{-0.0078x}$	13	0.5535*
根投影面积	0.0mm<D≤0.5mm	$y = 1.3314e^{-0.0008x}$	13	0.4340
Root project area	0.5mm<D≤1.0mm	$y = 0.8308e^{-0.0015x}$	13	0.5880*
	1.0mm<D≤1.5mm	$y = 0.3561e^{-0.0018x}$	13	0.6424**
	1.5mm<D≤2.0mm	$y = 0.2016e^{-0.002x}$	13	0.6189*
	2.0mm<D≤2.5mm	$y = 1.8707x^{-0.6549}$	13	0.5874*
	2.5mm<D≤3.0mm	$y = 0.2444e^{-0.0065x}$	13	0.8420**
	3.0mm<D≤3.5mm	$y = 0.1705e^{-0.0061x}$	13	0.7998**
	4.0mm<D≤4.5mm	$y = 1764.7x^{-2.9697}$	13	0.6574**
	D>4.5mm	$y = 0.0162e^{-0.0079x}$	13	0.4344
根体积	0.0mm<D≤0.5mm	$y = 0.026e^{-0.0008x}$	13	0.3925
Root volume	0.5mm<D≤1.0mm	$y = 0.1737x^{-0.3794}$	13	0.4600
	1.0mm<D≤1.5mm	$y = 0.0368e^{-0.0058x}$	13	0.5371*
	1.5mm<D≤2.0mm	$y = 0.0266e^{-0.0049x}$	13	0.4993
	2.0mm<D≤2.5mm	$y = 0.0207e^{-0.0061x}$	13	0.5313*
	2.5mm<D≤3.0mm	$y = 0.025e^{-0.0062x}$	13	0.6546**
	3.0mm<D≤3.5mm	$y = 0.0182e^{-0.0061x}$	13	0.5494*
	4.0mm<D≤4.5mm	$y = 3.4465x^{-1.8171}$	13	0.4502
	D>4.5mm	$y = -0.0424\ln(x) + 0.2737$	13	0.3141

*和 ** 分别表示在 0.05 和 0.01 水平上达到显著、极显著相关 * and ** represent significances at p=0.05 and 0.01, respectively.

加而下降,负相关性明显。在有密度制约的情况下,植株在生育力方面的适应往往是减少种子数量而不是减少种子重量^[10]。北美车前蒴果上具有 2 枚种

子,种子大小相对稳定。因此,北美车前是通过调节花序数、每穗花数等形态学指标来减少每株的种子数量,保持种子的相对稳定的。

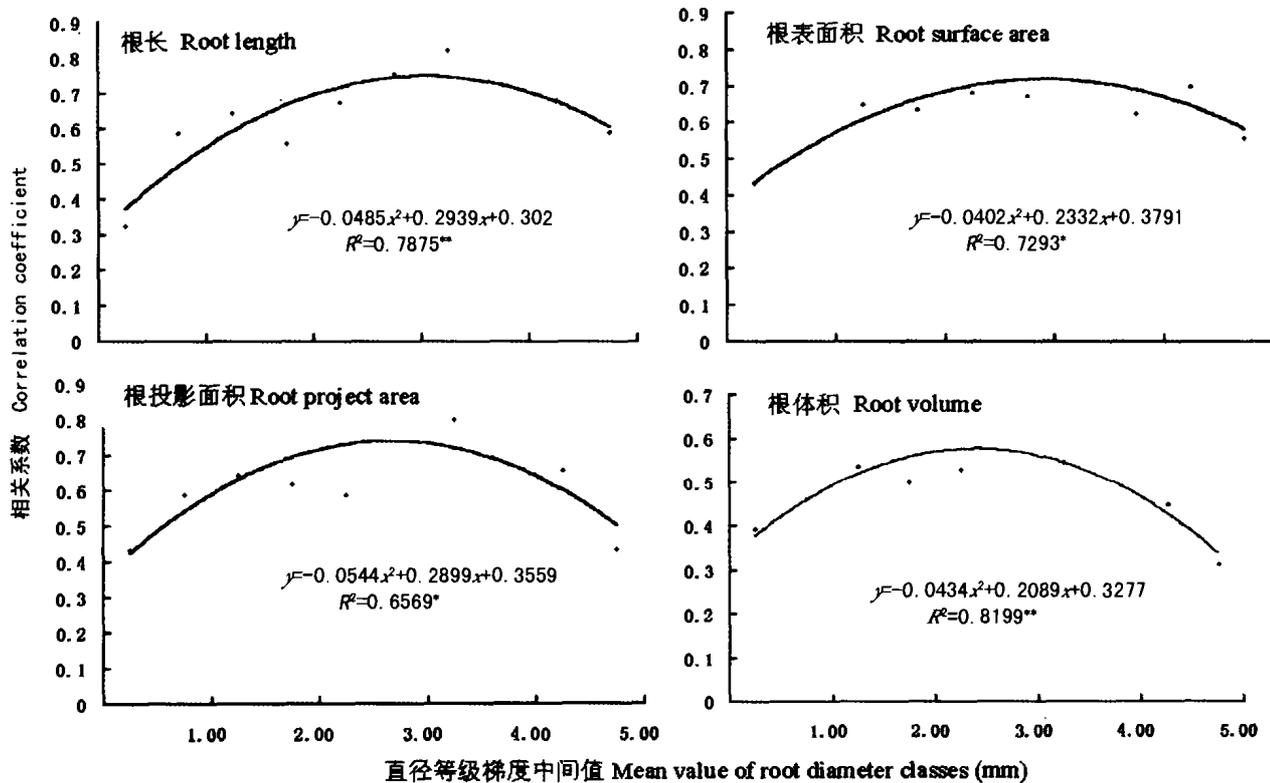


图 1 根直径等级中间值与种群密度和该直径等级的根形态相关系数之间的关系
Fig. 1 Relationship between mean value of root diameter classes and correlation coefficient of population density with root indexes for related diameter classes

参考文献

- [1] Guo S L (郭水良), Gu D X (顾德兴), Liu P (刘鹏), et al. Biological and ecological characteristics of *Plantago virginica* [J]. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 1996, 16(3):302-307. (in Chinese)
- [2] Guo S L (郭水良), Zhang D X (张东旭), Xu J Y (徐江余). Fractal analysis of distribution patterns of *Plantago asiatica* and *P. virginica* [J]. *Chin J Ecol* (生态学杂志), 2002, 21(5):1-5. (in Chinese)
- [3] Guo S L (郭水良), Fang F (方芳). Physiological indices of *Plantago virginica* at different population densities and their significance of adaptation to environments [J]. *J Zhejiang Norm Univ* (浙江师范大学学报), 2002, 25(1):49-52. (in Chinese)
- [4] Guo S L (郭水良), Huang H (黄华). On intensive distributive pattern of *Plantago virginica* populations [J]. *Bull Bot Res* (植物研究), 2003, 23(4):464-471. (in Chinese)
- [5] Li X L (李雪林), Zhang A F (张爱峰), Wu Z X (吴忠祥). Characteristic investigation on community density restraint of *Elymus sibiricus* [J]. *Qinghai Prat* (青海草业), 2001, 10(2):9-16. (in Chinese)
- [6] Gu D X (顾德兴), Xu B S (徐炳声). Study on adaptability and tolerance of *Portulaca oleracea* at population level [J]. *Weeds J* (杂草学报), 1992, 6(2):7-15. (in Chinese)
- [7] Lu D G (陆大根), Ge Y (葛滢), Chang J (常杰). A study on the ecological characters of *Mosla hangchowensis* [J]. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), 1999, 23(1):14-22. (in Chinese)
- [8] Liang H M (梁慧敏), Cao Z Z (曹致中). Effects of plant density on root system of creeping-rooted alfalfa [J]. *Acta Prat Sin* (草业学报), 1996, 5(4):30-34. (in Chinese)
- [9] Jin L F (金留福), Shi C Y (史春余), Li G J (李广军), et al. Studies on relationship of the rice cultivars and rice density with elongating angle of root and their corresponding influence on the yield [J]. *Southwest China J Agri Sci* (西南农业学报), 1998, 3(11):83-88. (in Chinese)
- [10] Guo S L (郭水良), Sheng H Y (盛海燕). On influences of population density of *Plantago virginica* on its morphological characters [J]. *Bull Bot Res* (植物研究), 2002, 22(2):236-240. (in Chinese)
- [11] Silvertown J W, Charlesworth D. Translated by Li B (李博译), et al. *Introduction to Plant Population Ecology* [M]. 4th ed. Beijing: Higher Education Press, 2003. 79-103. (in Chinese)