

钻形紫菀开花期种群构件的生物量分配

潘玉梅¹, 唐赛春^{1*}, 岑艳喜^{1,2}, 蒲高忠¹, 韦春强^{1,2}, 陈秋霞^{1,2}

(1. 广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所, 广西 桂林 541006; 2. 广西师范大学, 广西 桂林 541004)

摘要: 在野外用样方法,选取 60 株钻形紫菀(*Aster subulatus* Michx.)开花植株,进行根、茎、叶及花等构件的生物量及其物质分配关系的研究。结果表明:钻形紫菀开花期构件生物量为茎>花>根>叶,其变异系数分别为 57.15%、64.66%、57.65% 和 55.2%,具有较大表型可塑性;在各构件物质分配变异系数中,花生物量分配的变异系数相对较大,说明其调节生殖分配的能力较强;植株高度与各构件生物量呈显著的正相关性,随着各构件生物量的增加均呈幂函数形式增加;花生物量分配与总生物量呈显著的正相关性,其余构件生物量分配均与总生物量及花生物量分配呈负相关性,物质分配由营养构件、支持构件、光合构件向生殖构件转移。反映出钻形紫菀具有自我调节生长力的分配策略,对异质环境具有较强适应能力。

关键词: 钻形紫菀; 种群构件; 生物量分配; 生态适应性

中图分类号:Q948.15

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2010)02-0176-06

Biomass Allocation on the Modules of *Aster subulatus* Michx. Population at Flowering Stage

PAN Yu-mei¹, TANG Sai-chun^{1*}, CEN Yan-xi^{1,2}, PU Gao-zhong¹, WEI Chun-qiang^{1,2}, CHEN Qiu-xia^{1,2}

(1. *Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences,*

*Guilin 541006, China; 2. *Guangxi Normal University, Guilin 541004, China**)

Abstract: The biomass of root, stem, leaf and flower, as well as the relationship of biomass allocation were studied from 60 flowering plants of *Aster subulatus* Michx. in the field. The results showed that the module biomass of *A. subulatus* was decreased in the order of stem > flower > root > leaf at flowering stage. Their variation coefficient was 57.15%, 64.66%, 57.65%, and 55.2%, respectively, which exhibited high phenotypic plasticity. The variation coefficient of biomass ratio was higher in flower than in other organs, which showed that this weed had high ability to adjusting reproduction allocation. Plant height had significant positive correlation with each module biomass and increased in the power function with the latter increment. Biomass allocation of flower had significant positive correlation with total biomass, but did not that of other organs. The biomass allocation was transferred from nutrition module, supporting module and photosynthesis module to reproduction module. In summary, *A. subulatus* had better assignment strategy for resource and stronger adaptive ability to heterogeneous environment.

Key words: *Aster subulatus* Michx.; Population module; Biomass allocation; Ecological adaptability

植物在不同的生育期有不同的生长和分配策略,花期的物质分配直接影响到植物结实率及种子

产量和质量,决定着其后代繁殖情况,影响种群的扩散。种群构件生物量作为植物表型可塑性的主

要表现形式之一,既反映了植物种群对环境的适应能力和生长发育规律,也反映了环境对植物种群的影响程度^[1~4]。国外用种群构件及生殖配置理论对草本植物生殖配置特征进行研究^[5~7],国内也用生殖构件理论对牧草、优良树种等不同类型的植物构件分配特征进行了研究^[8~11]。

目前,我国外来植物入侵形势十分严峻,已对我国重要入侵物种的繁殖特性、入侵机理及其管理措施等方面进行了研究^[12~15],并开始对部分重要入侵物种进行风险评估及预警监测工作^[16~17],还从植物的功能构件、生殖配置等方面入手,探索了外来入侵植物对入侵地的生态适应性及其入侵成功的机理^[18~20]。对外来入侵植物种群构件生物量进行研究可为预防外来入侵植物扩散、爆发提供重要理论依据,对揭示其入侵机制具有重要意义。

钻形紫菀(*Aster subulatus* Michx.)为菊科紫菀属一年生草本植物,原产于北美洲,在我国已入侵河南、安徽、江苏、浙江、江西、云南等十多个省区^[21]。像其它外来入侵植物一样,钻形紫菀可分泌出化感物质抑制其它农作物的生长^[22],对农业及入侵地的生物多样性造成严重危害,成为苗圃、林缘等生境危害最严重的外来入侵植物之一。目前对钻形紫菀的研究甚少,其种群构件的数量特征、生理生态适应性及入侵机理等的研究还未见报道。本文对钻形紫菀花期各构件生物量配置进行分析,揭示其开花期的生长和物质分配对策,为研究其入侵机制和有效预防提供科学基础。

1 研究地区和研究方法

1.1 样地概况

研究地区设在广西桂林市西南部的雁山镇,东经 $109^{\circ}36' \sim 111^{\circ}29'$,北纬 $24^{\circ}15' \sim 26^{\circ}23'$,平均海拔约150 m。属中亚热带湿润季风气候,气候温和,雨量充沛,年均温约19.3℃,日照时数1465 h,年均降雨量约1900 mm^[23]。在全面调查的基础上,在雁山镇公路边的低洼撂荒地($24^{\circ}59'N, 110^{\circ}20'E$)设置样地,面积约150 m²,群落总盖度100%,其中钻形紫菀占绝对优势,覆盖度达95%以上,种群平均密度为125株/m²,伴生植物主要有雀稗草(*Paspalum thunbergii*)、木麻黄(*Casuarina equisetifolia*)、马唐(*Deyeuxia sanguinalis*)、狗牙根(*Cynodon dactylon*)、早熟禾(*Poa annua*)等。

1.2 取样

2008年6月钻形紫菀开花期,在样地中随机设置10个1 m×1 m的小样方,每个样方选取6株开花植株,共60株,测量每株的高度,将其根系全部挖出,把根系上的土一起带回实验室,水中浸泡去掉根部泥土,冲洗干净后将植株的根、茎、叶、花等器官分离,分别装袋,在80℃下烘至恒重,用精确度为1/10000电子天平逐株逐项称重。

1.3 数据处理

用每株各构件的生物量占该株总生物量的百分比作为生物量分配的数量指标。即某一构件生物量分配=(该构件生物量/该构件所在植株的总生物量)×100%。用最大值和最小值来反映观测样本的实际大小范围;用平均数(M)代表样本各性状整体水平特征;用标准差(SD)反映样本的绝对变异度;用变异系数(CV)反映样本的相对变异度。对各构件生物量分配之间的关系建立定量化描述模型^[18,24],所有定量关系均进行直线函数 $y = a + bx$,幂函数 $y = ax^b$,指数函数 $y = ae^{bx}$ 模型的回归分析,其相关性最高者为其最佳描述模型。采用SPSS 12.0进行相关性检验及回归分析。

2 结果和分析

2.1 各构件数量特征

从表1可见,60株开花的钻形紫菀植株的高度为93~162 cm,平均128.25 cm;个体生物量为1.59~37.50 g,平均15.43 g。各构件生物量大小为茎>花>根>叶,其变异系数分别为57.15%、64.66%、57.65%和55.2%,均超过50%;生物量分配大小为茎>花>根>叶,其变异系数分别为7.84%、21.4%、19.57%和22.27%。

2.2 构件生物量与植株高度的关系

相关性检验和回归分析结果显示,钻形紫菀开花期的根、茎、叶及花的生物量与植株高度均呈极显著的正相关关系($P < 0.01$),且均可用幂函数模型较好表达(图1),其拟合方程见表2。通过各拟合方程b值的大小可以反映出各构件对植株高度的制约规律性。植株高度随着根、茎、叶及花生物量的增加呈幂函数形式增加,其b值分别为0.1543、0.1705、0.1618和0.1185,可看出此时各构件对植株高度的制约作用规律表现为茎>叶>根>花。

表 1 钻形紫菀种群花期各构件数量特征

Table 1 Quantitative characteristic of different modules in *Aster subulatus* population

	构件生物量 Module biomass (g)	最大值 Max.	最小值 Min.	平均 Mean ± SD	变异系数 CV (%)
根 Root	3.722	0.1233	1.5760 ± 0.9086	57.65	
茎 Stem	20.9471	1.0526	8.697 ± 4.9699	57.15	
叶 Leaf	3.6421	0.2423	1.3483 ± 0.7443	55.2	
花 Flower	10.734	0.1629	3.8099 ± 2.4636	64.66	
总生物量 Total biomass (g)	37.4973	1.5882	15.4312 ± 8.8042	57.05	
植株高 Plant height (cm)	162	93	128.25 ± 17.45	13.61	
生物量分配 Biomass allocation (%)	根 Root	14.86	6.02	10.3754 ± 2.0304	19.57
	茎 Stem	66.31	46.33	56.63 ± 4.44	7.84
	叶 Leaf	15.7	5.35	9.2 ± 2.05	22.27
	花 Flower	33.18	10.26	23.8 ± 5.09	21.4

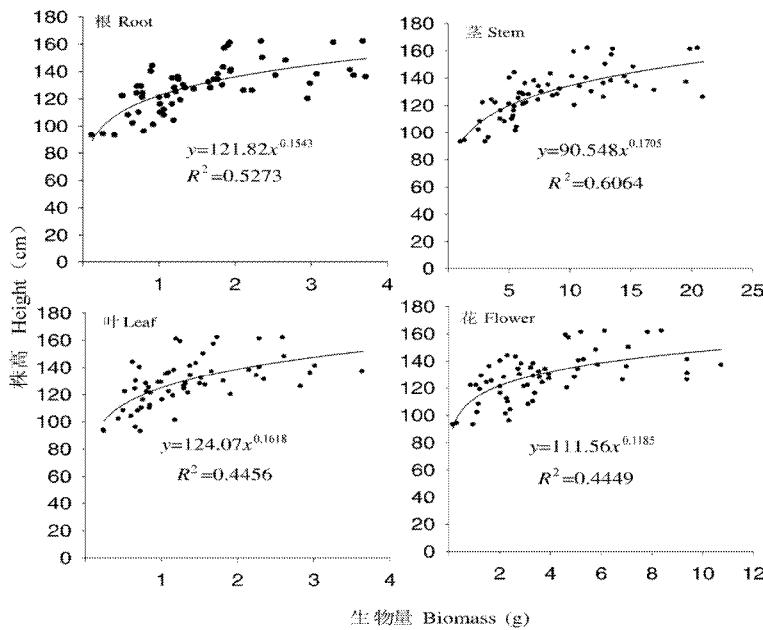
 $n=60$ 

图 1 钻形紫菀植株高度与各构件生物量间的关系

Fig. 1 Relationships between height and biomass in different modules of *Aster subulatus*

2.3 生物量分配及与总生物量的关系

通过相关性检验和回归分析,钻形紫菀开花期的根和茎的生物量分配均与总生物量呈负相关关系,但不显著($P > 0.05$);叶和花的生物量分配与总生物量分别呈显著的负相关和正相关关系($P < 0.05$),随着总生物量增加它们均呈幂函数形式变化(图 2a,2b);茎和叶的生物量分配均与花的生物量分配呈极显著负相关关系($P < 0.01$),它们随着花生物量分配的增加以直线函数形式降低(图 2c,2d);根生物量分配与花生物量分配呈负相关关系,但不显著($P > 0.05$),其拟合方程见表 2。而其与茎生物量

分配呈显著负相关性($P < 0.01$),随着茎生物量分配的增加以指数函数形式降低(图 2e);叶生物量分配与茎生物量分配、根生物量分配间均呈微弱的正相关关系($P > 0.05$)(表 2)。

3 讨论

3.1 钻形紫菀种群花期生物量及其分配特征

钻形紫菀在花期植株个体总生物量的变异系数达到了 57.05%,各构件生物量的变异系数均超过 50%,说明同一种群中钻形紫菀花期个体生物量积累的不整齐性,有些植株生物量较大时才开花,有些植株生物量很小便已开花,与其它入侵植

物如牛膝菊(*Galinsoga parviflora*)相似^[18]。同时这也表明了钻形紫菀植株个体和各构件生物量具较大的表型可塑性。植物在生长过程中,常通过调节各构件生物量及其分配使其与整体生长变化协同,应对植株个体间对营养资源的竞争。较大的表型可

塑性是植物适应能力强,成功入侵新生境的主要因素之一,也是外来入侵植物对生境异质性的适应策略之一^[20,25]。钻形紫菀开花时植株个体和各构件生物量的较大表型可塑性,反映了其对异质环境具较强的适应能力,有利于在入侵过程中定居和扩散。

表2 钻形紫菀各构件生物量及其分配间的关系模型

Table 2 Correlation models on each module biomass and their allocation ratio of *Aster subulatus*

生物量分配 Biomass allocation	拟合方程 Stimulation equation	R ²	相关系数(r) Coefficient of correlation
根 Root (y)	$y = 205.44x^{-0.745}$ $y = 17.702 - 0.1294x$ $y = 21.76e^{-0.0134x}$	0.0865 0.08 0.088	-0.283*
叶 Leaf (x)	$y = 9.3366x^{0.0392}$ $y = 9.95 + 0.0468x$ $y = 10.03e^{0.0016x}$	0.0019 0.0022 0.0003	0.047
花 Flower (x)	$y = 14.349x^{-0.1093}$ $y = 11.998 - 0.0682x$ $y = 11.638e^{-0.0056x}$	0.0168 0.0292 0.0205	-0.171
总生物量 Total biomass (x)	$y = 11.053x^{-0.0323}$ $y = 10.883 - 0.0328x$ $y = 10.709e^{-0.0033x}$	0.0108 0.0203 0.021	-0.143
叶 Leaf (y)	$y = 3.8303x^{0.2111}$ $y = 5.442 + 0.0663x$ $y = 7.0408e^{0.0043x}$	0.0055 0.0206 0.0071	0.144
花 Flower (x)	$y = 43.643x^{-0.5031}$ $y = 14.422 - 0.2196x$ $y = 15.209e^{-0.0222x}$	0.2837 0.2983 0.2518	-0.546**
总生物量 Total biomass (x)	$y = 13.639x^{-0.1637}$ $y = 10.63 - 0.0929x$ $y = 10.416e^{-0.0097x}$	0.2208 0.1594 0.1429	-0.399**
茎 Stem (y)	$y = 127.74x^{-0.2597}$ $y = 73.579 - 0.7122x$ $y = 76.282e^{-0.0126x}$	0.6082 0.6673 0.6593	-0.817**
总生物量 Total biomass (x)	$y = 59.634x^{-0.0214}$ $y = 57.469 - 0.0545x$ $y = 57.272e^{-0.0009x}$	0.0304 0.0117 0.0107	-0.108
花 Flower (y)	$y = 15.013x^{0.1701}$ $y = 21.019 + 0.182x$ $y = 20.13e^{0.0092x}$	0.2127 0.0971 0.1152	0.312*
株高 Height (y)	$y = 121.82x^{0.1543}$ $y = 108.52 + 12.521x$ $y = 108.58e^{0.0997x}$	0.5273 0.425 0.422	0.652**
根生物量 Root biomass (x)	$y = 90.548x^{0.1705}$ $y = 107.01 + 2.4417x$ $y = 107.31e^{0.0194x}$	0.6064 0.4836 0.4787	0.695**
茎生物量 Stem biomass (x)	$y = 124.07x^{0.1618}$ $y = 110.62 + 13.078x$ $y = 110.12e^{0.1061x}$	0.4456 0.3112 0.3203	0.558**
花生物量 Flower biomass (x)	$y = 111.56x^{0.1185}$ $y = 112.65 + 4.0953x$ $y = 112.19e^{0.0827x}$	0.4449 0.3343 0.3328	0.578**

n=60; ** 和 * 分别表示差异极显著(P<0.01)和显著(P<0.05)。** and * present significant difference at the 0.01 and 0.05 level, respectively.

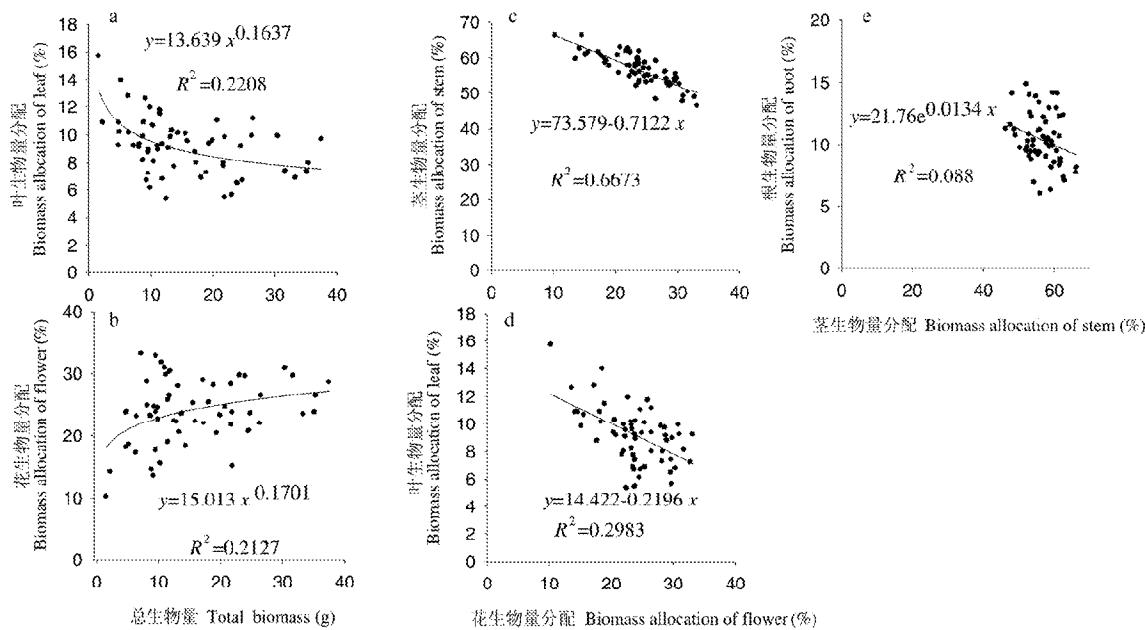


图2 钻形紫菀不同构件生物量分配间的关系

Fig. 2 Relationships among biomass allocation in different modules of *Aster subulatus*

钻形紫菀各构件的生物量大小表现为茎>花>根>叶,生物量分配的顺序与生物量一致。叶的生物量及其分配最低,而花的相对较大,表明钻形紫菀花期植株的物质分配已逐渐由光合构件向生殖构件转移,为种群的延续和扩散作准备。各构件生物量分配的变异系数为叶>花>根>茎。茎的生物量及其分配最大,但其生物量分配变异系数(7.84%)却最小,说明支持构件茎在植物花期的支撑作用仍非常重要,随植株生长发育变化较小。钻形紫菀花的生物量分配变异系数(21.4%)相对较大,说明其调节生殖分配的能力较强,这一生物学特性对于缓解外界环境胁迫的压力具有重要意义。

3.2 花期各构件生物量与株高的关系

植株高度是植物体生长状况的重要量度,相关性检验和回归分析表明,钻形紫菀植株高度与不同构件的生物量之间均呈极显著的正相关关系($P < 0.01$),且随着根、茎、叶及花生物量的增加呈幂函数形式增加。这种非线形的增长形式表明植物生长存在异速生长,这是植物个体生育力调节策略的表现。钻形紫菀开花期各构件生物量对植株高度的制约作用规律表现为茎>叶>根>花,说明茎的生物量对植株高度的决定作用。同时叶生物量对植株高度的制约作用也较大,反映出钻形紫菀生长对光的需求性,说明光照是钻形紫菀生长的重要因素之一。从各构件与植株高度的最佳拟合方程的 R^2

值可看出,根、茎、叶和花的生物量与植株高度的协同变异分别占总变异的52.73%、60.64%、44.56%和44.49%(表2),反映出钻形紫菀植株在养分分配及物质积累与植株的高生长上存在着内在协调性联系。植株通过高度优势优先获得生长所需光能,为其生长积累物质,尤其在光资源受限的生境下,株高与各构件生物量间关系对植物生长调节尤为重要。外来入侵植物飞机草(*Eupatorium odoratum*)和紫茎泽兰(*E. adenophorum*)通过增加株高调节植株的生长,利用荫蔽作用排挤本地种^[26-27]。在调查的样地中,钻形紫菀株高极大地高于本地草本,通过抑制本地草本植物对光能的利用而在竞争中占优势。

3.3 各构件生物量及其分配之间的关系

钻形紫菀开花期根、茎、叶的生物量均与总生物量有负相关关系,尤其叶生物量与总生物量有极显著的负相关关系($P < 0.01$),而花生物量与总生物量有极显著的正相关关系。随着总生物量的增加,根、茎、叶的生物量分配逐渐减少,而花的生物量分配则显著增加。同时,茎和叶的生物量分配均与花生物量分配有极显著的线形负相关关系,根生物量分配也与花生物量分配呈负相关关系。表明在花期,钻形紫菀植株的营养物质已逐渐由营养构件、支持构件、光合构件向生殖构件转移。在植物生活史中,繁殖对于物种延续最具有生物学意义,在漫长的进化中,植物已形成优先供应繁殖构件物质和

能量的生理学机制,这种机制对于以有性生殖为主要扩散方式的入侵植物尤其重要。钻形紫菀通过这种生长调节策略,在较短的时间内生产出数量较多、质量较好的种子,更快更多地繁殖后代,以占据入侵地,排挤其它植物,从而影响入侵地的生物多样性。

参考文献

- [1] Wang B S(王伯荪), Li M G(李鸣光), Peng S L(彭少麟). *Phytopopulology* [M]. Guangzhou: Guangdong Higher Education Press, 1995: 8–27.(in Chinese)
- [2] Fang J Y(方精云), Liu G H(刘国华), Xu S L(徐嵩龄). Biomass and net production of forest vegetation in China [J]. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 1996, 16(5): 497–508.(in Chinese)
- [3] Zhou J L(周纪纶), Zheng S Z(郑师章), Yang C(杨持). *Plant Population Ecology* [M]. Beijing: Higher Education Press, 1992: 38–78.(in Chinese)
- [4] Larcher W. *Physiological Plant Ecology* [M]. 3rd ed. New York, Berlin, Heidelberg, Aufl: Springer-Verlag, 1995: 279–448.
- [5] Obeso J R. Costs of reproduction in *Ilex aquifolium*: Effects at tree, branch and leaf levels [J]. *J Ecol*, 1997, 85(2): 159–166.
- [6] Mandujano M Del C, Montañea C, Méndez I, et al. The relative contribution of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rstreral* from two habitats in the Chihuahuan Desert [J]. *J Ecol*, 1998, 86(6): 911–921.
- [7] Stöcklin J, Favre P. Effects of plant size and morphological constraints on variation in reproductive components in two related species of *Epilobium* [J]. *J Ecol*, 1994, 82(4): 735–746.
- [8] Zhang W H(张文辉), Li H(李红), Li J X(李景侠), et al. Individual and modular biomass dynamics of *Kingdonia uninflora* population in Qinling Mountain [J]. *Chin J Appl Ecol*(应用生态学报), 2003, 14(4): 530–534.(in Chinese)
- [9] Liu P Y(刘佩勇), Zhang Q L(张庆灵), Yang Y F(杨允菲). Biomass structure and quantitative relationship models of modules in clonal population of *Puccinillia chinampoensis* in Songnen Plain [J]. *Chin J Appl Ecol*(应用生态学报), 2004, 15(4): 543–548. (in Chinese)
- [10] Yang Y F(杨允菲), Zhang B T(张宝田). Phenotype plasticity and regulations of reproductive modules on *Glycyrrhiza uralensis* population in meadow habitat in Songnen Plain, China [J]. *Acta Pratacul Turae Sin*(草业学报), 2006, 15(2): 15–20.(in Chinese)
- [11] Zhang L H(张丽辉), Zhao J M(赵骥民), Li S(李帅). Quantitative characteristic of *Puccinellia tenuiflora* clone populations in different habitats on the Songnen Plain of China [J]. *J Changchun Norm Univ (Nat Sci)*(长春师范学院学报: 自然科学版), 2007, 26(4): 58–61.(in Chinese)
- [12] Hong L, Shen H, Ye W H, et al. Secondary pollen presentation and style morphology in the invasive weed *Mikania micrantha* in South China [J]. *Bot Studies*, 2008, 49: 253–260.
- [13] Yu X J, Ma K P. Variation in reproductive characteristics of *Eupatorium adenophorum* populations in different habitats [J]. *Weed Res*, 2005, 46: 319–326.
- [14] Feng Y L, Harald A, Susan K E. Ebeling invasive *Buddleja davidii* allocates more nitrogen to its photosynthetic machinery than five native woody species [J]. *Oecologia*, 2007, 153: 501–510.
- [15] Wan F H(万方浩), Guo J Y(郭建英), Wang D H(王德辉). Alien invasive species in China: Their damages and management strategies [J]. *Chin Biodiv*(生物多样性), 2002, 10(1): 119–125.(in Chinese)
- [16] Kriticos D J, Yonow T, McFadyen R E. The potential distribution of *Chromolaena odorata* (Siam weed) in relation to climate [J]. *Weed Res*, 2004, 45: 246–254.
- [17] Cheng J F(程俊峰), Wan F H(万方浩), Guo J Y(郭建英). Potential distribution of *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae) in China by using combined CLIMEX and GIS tools [J]. *Sci Agri Sin*(中国农业科学), 2006, 39(3): 525–529.(in Chinese)
- [18] Qi S Y(齐淑艳), Xu W D(徐文铎), Wen Y(文言). Biomass structure of exotic invasive plant *Galinsoma parviflora* [J]. *Chin J Appl Ecol*(应用生态学报), 2006, 17(12): 2283–2286.(in Chinese)
- [19] Pan X Y(潘晓云), Geng Y P(耿宇鹏), Zhang W J(张文驹), et al. Cover shift and morphological plasticity of invasive *Alternanthera philoxeroides* along a riparian zone in south China [J]. *J Plant Ecol*(植物生态学报), 2006, 30(5): 835–843.(in Chinese)
- [20] Geng Y P(耿宇鹏), Zhang W J(张文驹), Li B(李博), et al. Phenotypic plasticity and invasiveness of alien plants [J]. *Biodiv Sci*(生物多样性), 2004, 12(4): 447–455.(in Chinese)
- [21] Li Z Y(李振宇), Xie Y(解焱). *Invasive Alien Species in China* [M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2002: 1–59.(in Chinese)
- [22] Xu G F(许桂芳), Liu Y X(刘艳侠). Allelopathy of invasive weed *Aster subulatus* and its harmful evaluation [J]. *J Anhui Agri Sci*(安徽农业科学), 2006, 34(16): 4032–4033.(in Chinese)
- [23] Hu G(胡刚), Liang S C(梁士楚), Zhang Z H(张忠华), et al. Quantitative analysis of *Cyclobalanopsis glauca* community on karst hills of Guilin [J]. *Chin J Ecol*(生态学杂志), 2007, 26(8): 1177–1181.(in Chinese)
- [24] 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)
- [25] Shi G R(史刚荣), Ma C C(马成仓). Biological characteristics of alien plants successful invasion [J]. *Chin J Appl Ecol*(植物生态学报), 2006, 17(4): 727–732.(in Chinese)
- [26] Wang J F(王俊峰), Feng Y L(冯玉龙), Ling H Z(梁红柱). Adaptation of *Eupatorium adenophorum* photosynthetic characteristics to light intensity [J]. *Chin J Appl Ecol*(应用生态学报), 2004, 15(8): 1373–1377.(in Chinese)
- [27] Wang M L(王满莲), Feng Y L(冯玉龙). Effects of soil nitrogen levels on morphology, biomass allocation and photosynthesis in *Ageratina adenophora* and *Chromolaena odorata* [J]. *Acta Phytocat Sin*(植物生态学报), 2005, 29(5): 697–705.(in Chinese)