

北美车前 (*Plantago virginica*) 种群密度制约的统计分析*

郭水良 盛海燕

(浙江师范大学生命与环境科学学院, 金华 321004)

摘 要 本文调查了北美车前 (*Plantago virginica*) 种群密度对植株形态参数的影响。统计表明: 北美车前营养生长期, 种群密度对形态参数的影响不大, 在生殖生长期, 各形态参数受到种群密度较大的制约, 单株叶数 (Y_1)、叶长 (Y_2)、叶宽 (Y_3)、鲜重 (Y_4)、根重 (Y_5)、花穗数 (Y_6)、花穗长 (Y_7)、花数 (Y_8)、花序重 (Y_9) 和花穗重/营养体 (Y_{10}) 与种群密度 (X) 存在如下关系: $Y_1 = 22.0428 - 2.3022\ln X$, $Y_2 = 21.4185 + 2.183\ln X$, $Y_3 = 4.9934 - 0.5048\ln X$, $Y_4 = 0.1567 + 699.574/X$, $Y_5 = 7.7310X^{-0.7606}$, $Y_6 = 0.9019 + 318.886/X$, $Y_7 = 2.4236 + 179.425/X$, $Y_8 = 46.3069 + 6914.07/X$, $Y_9 = 0.1382 + 15.9598/X$ 和 $Y_{10} = 0.047 + 0.0002X$ 。文章还比较了北美车前与车前 (*Plantago virginica*) 在繁殖期的密度制约作用特点。

关键词 北美车前; 密度制约; 形态参数

ON INFLUENCES OF POPULATION DENSITY
OF *PLANTAGO VIRGINICA* ON ITS MORPHOLOGICAL CHARACTERS

GUO Shui-liang SHENG Hai-yan

(College of Life and Environmental Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua, 321004)

Abstract The influences of the population density of *Plantago virginica* on its morphological parameters were investigated at modular level. The results showed that the correlations between the morphological parameters and the population density in the vegetal period were not obvious, while those in the reproductive period were obvious. In the reproductive period, the relationships of the population density (X) with the leaf number (Y_1), leaf length (Y_2), leaf breadth (Y_3), fresh weight (Y_4), root weight (Y_5), spike number (Y_6), spike length (Y_7), flower number (Y_8), spike weight (Y_9) and spike weight/vegetal weight (Y_{10}) followed: $Y_1 = 22.0428 - 2.3022\ln X$, $Y_2 = 21.4185 + 2.1828\ln X$, $Y_3 = 4.9934 - 0.5048\ln X$, $Y_4 = 0.1567 + 699.574/X$, $Y_5 = 7.7310X^{-0.7606}$, $Y_6 = 0.9019 + 318.886/X$, $Y_7 = 2.4236 + 179.425/X$, $Y_8 = 46.3069 + 6914.07/X$, $Y_9 = 0.1382 + 15.9598/X$ and $Y_{10} = 0.047 + 0.0002X$. The density dependences of *Plantago virginica* and *Plantago asiatica* were also compared.

Key words *Plantago virginica*; density dependence; morphological parameters

北美车前 (*Plantago virginica* L.) 是一种原产 代传入我国。在华东地区分布较广, 多分布于荒山、
美国东南部的杂草, 常分布于当地田野、荒坡, 80 年 草坡、路边、宅旁及菜地, 具有很大的危害性, 郭水良

* 第一作者简介: 郭水良 (1964—), 男, 研究员, 博士, 主要从事植物系统分类学、生态学、资源植物学和环境科学的教学科研工作。
本项工作得到教育部“高等学校骨干教师资助计划”的经费资助。
收稿日期: 2001-11-05

等已对北美车前的生物和生态学特征进行过初步研究^[1]。

杂草对环境高度的适应能力与它们数量性状具有较大的可塑性有关。这种生态可塑性又与其种群密度有关。在国内的杂草科学研究中, 人们一般注意种群密度与作物间的竞争关系^[2~4], 顾德兴等比较早地开展了马齿苋 (*Portulaca oleracea*) 适应性和耐受性的群体水平研究, 定量测定了不同生境中马齿苋自然群体的形态性状变异^[5]。陆大根等通过实验栽培方法, 定量计测了杭州石芥苣 (*Mosla hangchowensis*) 种群密度对形态学参数的影响^[6]。但是, 国内还很少关于杂草种群密度与其形态学参数间定量关系的研究。研究并揭示种群密度对杂草形态学参数的影响, 了解它们生态可塑性的程度, 将有助于揭示外来杂草生态爆发的内在机理。

1 研究方法

在金华市郊生境相近、北美车前纯种群的地段设立样地, 样地大小为 1m², 密度一般为 10~8000 株/m², 样地中, 均无其它杂草伴生。在北美车前的营养生长期(3 月下旬, 样地数 10 个)和繁殖生长期(5 月中旬, 样地数 18 个), 在每个样地中, 随机统计 18~30 株个体的形态指标, 包括叶数、最长叶长、最长叶宽、个体鲜重、根长、根重、气孔数、花穗数、花穗重、花数等, 应用不同的回归方程统计各形态指标与种群密度的定量关系, 取相关系数最大的方程来反映种群密度的制约作用, 并与车前 (*Plantago asiatica*) 的相比较。

调查的样点地理坐标大致为 29°13'N, 118°52'E, 为山地季风气候, 极端低温-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℃, 年均≥10℃的积温为 5504.5℃, 年降水量在 1500~1800mm 之间^[7]。

2 结果分析

2.1 北美车前营养生长期的密度制约作用

北美车前是一种适应性很强的外来杂草, 一般在开阔向阳的环境中生长, 具有阳生植物的特点, 但也比较耐阴。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, 北美车前也能存活, 地上部分为了能争取更多阳光, 叶子有向空中发展的趋向。不同种群密度下北美车前营

养体形态学参数统计见表 1, 将营养期不同密度的北美车前各形态参数作为因变量(Y), 以种群密度为自变量(X), 用各种回归模型进行分析, 得到相关性最大的回归方程, 结果见表 2。

从表 2 中相关系数可以看出, 在营养生长期只有叶宽与密度的相关性达到 0.6411, 稍显著外, 其余各项与密度的相关性均很小, 没有达到统计上的显著相关程度, 说明北美车前在营养生长期间的密度制约作用不明显。

2.2 北美车前繁殖生长期的密度制约作用

繁殖期间不同种群密度下, 北美车前植株形态学参数统计见表 3, 各形态参数与种群密度的关系见表 4。

表 4 中除气孔数与密度的相关性较小, 其余各形态参数与密度之间均有较大的相关性。表明北美车前在生殖生长期各形态参数与种群密度之间确实存在显著相关性。其中叶长、叶宽地下根重、花穗长、花穗重与密度间的关系较为密切, 相关系数达到显著水平; 叶数、个体鲜重、花穗数、花数与密度间关系更为密切, 相关系数达到极显著水平。总的说来, 随着种群密度的增加, 北美车前的叶数、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。

在北美车前高密度种群(5000~8000 株/m²)中, 植株的抽穗数一般均为 1 穗/株, 穗上的花数约为 20~80 朵/穗, 低密度种群(8~20 株/m²)中, 植株的抽穗数可多达 32 穗/株, 花穗上的花数可高达 400 朵/穗以上。花穗数、花数、花穗重极明显的受到种群密度的影响(见表 3、4)。

种群密度也明显地影响着北美车前的繁殖投资。随着种群密度的增加, 个体用于繁殖的投入增加, 反映出北美车前作为 r-对策者在环境不利的条件下, 将更多的能量用于提高繁殖能力, 以取得生存。

从营养生长期到繁殖生长期, 北美车前的密度制约作用由弱到强。在营养生长期, 北美车前个体生长还在继续, 个体所需要的资源总量还低于环境最大容量, 个体间的空间和养分竞争未达到激烈阶段, 因此各项形态参数与密度的相关性不明显。在繁殖生长期, 由于生存空间和生境养分的制约随着密度增加, 每个植株的生物量减少, 个体减小, 植株的形态也同样受到种群密度的明显制约。

表 1 不同种群密度下北美车前营养生长期各形态学参数

Table 1 The morphological parameters of *Plantago virginica* at different population density in vegetative period.

样方 No.	叶数(株) Leaf number	叶长 cm Leaf length	叶宽 cm Leaf breath	叶 长/宽	根长 cm Root length	鲜重(g/株) Fresh w eight	根重(g/株) Root weight	气孔数(mm ²) Stoma number	密度(m ²) Density
1	5. 77	1. 90	0. 76	2. 52	4. 05	0. 15	0. 01	108. 80	832
2	9. 13	2. 16	0. 86	2. 56	6. 17	0. 40	0. 04	116. 80	1472
3	7. 93	2. 06	0. 95	2. 18	4. 74	0. 19	0. 01	102. 00	1520
4	9. 10	1. 78	0. 77	2. 38	5. 31	0. 24	0. 02	124. 80	576
5	9. 87	1. 61	0. 81	2. 00	6. 02	0. 27	0. 02	152. 00	576
6	9. 20	2. 73	1. 02	2. 71	6. 64	0. 34	0. 02	98. 00	1184
7	9. 43	2. 48	0. 85	3. 03	6. 82	0. 37	0. 04	116. 40	1184
8	5. 50	2. 29	0. 79	2. 92	4. 91	0. 17	0. 01	185. 60	3920
9	5. 73	1. 97	0. 64	3. 14	7. 60	0. 17	0. 03	100. 40	384
10	7. 15	2. 09	0. 70	3. 00	6. 37	0. 15	0. 01	124. 80	224

表 2 营养期北美车前各形态指标与密度间的相关性

Table 2 The correlation between architectural parameters and population density in vegetative period of *Plantago virginica*

项目(/株)Items(/ individual)	方程式 Equation	样方数 n	相关系数 Relation coefficient
叶数 Leaf number	y= 8. 2607— 254. 88/x	10	0. 1844
叶长 Leaf length	y= 0. 1615+0. 15lnx	10	0. 3873
叶宽 Leaf width	y=— 58. 061+0. 411/x	10	0. 6411
叶长/宽 Leaf length/width	y= 110. 364+0. 126/x	10	0. 3550
根长 Root depth	y= 340. 44+0. 15/ x	10	0. 3873
鲜重 Fresh weight	y=— 33. 299+0. 186/x	10	0. 4313
根重 Root weight	y=— 1. 6068+0. 03/x	10	0. 1732
气孔数 Stoma number	y= 3. 5176+0. 17lnx	10	0. 4123

表 3 不同种群密度下北美车前繁殖期间各形态学参数

Table 3 The morphological parameters of *Plantago virginica* at different population density in reproductive period.

样方 No.	叶数 (株) Leaf number	叶长 (cm) Leaf length	叶宽 (cm) Leaf breadth	叶长 宽比	根长 (cm) Root length	鲜重 (g/株) Fresh Weight	根重 (g/株) Root w eight	气孔数 (mm ²) Stoma number	花穗数 (株) Spike number	花数 (穗) Flower number	花穗长 (cm) SPike length	花穗重 (g/穗) SPike weight	繁殖 投资 [*]	密度(m ²) Density
1	5. 77	4. 91	1. 21	4. 09	5. 15	0. 73	0. 05	144. 53	1. 63	68. 49	5. 83	0. 10	0. 15	1408
2	3. 10	1. 40	0. 58	2. 45	2. 41	0. 06	0. 00	122. 93	1. 00	11. 10	2. 75	0. 02	0. 45	2880
3	5. 85	4. 56	1. 43	3. 16	3. 18	0. 36	1. 33	89. 82	1. 00	38. 39	1. 41	0. 06	0. 21	512
4	3. 33	6. 57	1. 44	4. 57	4. 24	0. 53	0. 02	77. 73	1. 00	50. 00	13. 13	0. 15	0. 39	1360
5	15. 67	14. 51	3. 37	4. 44	11. 23	37. 71	0. 96	66. 67	18. 50	407. 85	25. 08	0. 95	0. 03	18
6	4. 17	7. 24	1. 35	5. 35	5. 10	0. 59	0. 03	72. 67	1. 00	47. 70	19. 88	0. 24	0. 70	1920
7	4. 03	5. 43	1. 34	4. 09	8. 30	0. 63	0. 04	96. 53	1. 00	60. 03	20. 80	0. 30	0. 92	4064
8	2. 33	5. 98	1. 19	5. 10	6. 18	0. 46	0. 02	128. 53	1. 00	50. 77	24. 34	0. 29	1. 62	7680
9	3. 70	3. 43	0. 97	3. 52	4. 77	0. 32	0. 02	81. 07	1. 80	32. 47	7. 71	0. 12	0. 63	3168
10	14. 35	18. 11	4. 24	4. 35	9. 14	16. 11	0. 38	97. 40	6. 55	217. 75	17. 30	0. 65	0. 04	64
11	4. 53	3. 26	1. 19	2. 76	5. 72	0. 33	0. 04	122. 27	1. 03	47. 57	4. 81	0. 07	0. 28	896
12	3. 57	5. 47	1. 28	4. 35	5. 43	0. 51	0. 03	86. 40	1. 43	45. 47	7. 75	0. 09	0. 22	1680
13	3. 80	4. 46	1. 04	4. 32	4. 79	0. 25	0. 01	120. 40	1. 00	23. 97	10. 92	0. 09	0. 52	3360
14	9. 04	10. 92	2. 13	5. 13	8. 97	4. 27	0. 15	102. 31	2. 50	133. 71	11. 57	0. 38	0. 10	192
15	7. 40	7. 72	1. 88	4. 10	5. 61	1. 37	0. 04	93. 87	1. 20	97. 67	7. 05	0. 15	0. 12	352
16	6. 50	4. 43	0. 99	4. 43	6. 07	0. 48	0. 02	82. 53	1. 03	47. 07	12. 28	0. 17	0. 54	2176
17	4. 83	2. 78	0. 66	4. 24	4. 10	0. 10	0. 01	88. 53	1. 00	16. 17	7. 09	0. 04	0. 55	2112
18	10. 30	4. 62	1. 19	3. 89	5. 26	0. 44	0. 02	71. 47	1. 00	54. 20	4. 36	0. 06	0. 15	480

*: 繁殖投资= 花穗重/ 营养器官重

表 4 繁殖生长期北美车前各形态指标与密度间的相关性

Table 4 Correlation between architectural parameters and population density in reproductive period of *Plantago virginica*

项目(株)items(individual)	方程式 Equation	样方数(n)	相关系数 Relation coefficient
叶数 Leaf number	$y=22.0428-2.3022\ln x$	18	0.9317
叶长 Leaf length	$y=21.4185+2.1828\ln x$	18	0.8019
叶宽 Leaf width	$y=4.9934-0.5048\ln x$	18	0.8509
个体鲜重 Fresh weight	$y=0.1567+699.574/x$	18	0.9894
根重 Root weight	$y=7.731x^{-0.7606}$	18	0.7419
气孔数 Stoma number	$y=-1293.4090+32.9980x$	18	0.3879
花穗数 Fringe number	$y=0.9019+318.886/x$	18	0.9960
花穗长 Spike length	$y=2.4236+179.425/x$	18	0.8258
花数 Flower number	$y=46.3069+6914.07/x$	18	0.9581
花穗重 Spike weight	$y=0.1382+15.9598/x$	18	0.8764
花穗重/ 营养器官重 pike weight/ Vegetative weight	$y=0.04696+0.00019706x$	18	0.9547

表 5 不同种群密度下车前繁殖期间各形态学参数

Table 5 The morphological parameters of *Plantago asiatica* at different population density in reproductive period.

样方 No.	叶数 (株) Leaf number	叶长 (cm) Leaf length	叶宽 (cm) Leaf breadth	叶长宽比	根长 (cm) Root length	鲜重 (g/株) Fresh Weight	根重 (g/株) Root weight	气孔数 (mm ²) Stoma number	花穗数 (株) Spike number	花数 (穗) Flower number	花穗长 (cm) SPike length	花穗重 (g/穗) Spike weight	繁殖投资 *	密度(m ⁻²) Density
1	5.05	4.11	1.78	2.33	7.87	0.65	0.20	107.00	1.55	11.58	4.84	0.04	0.06	1152
2	9.20	8.59	3.61	2.41	11.99	6.55	1.29	88.80	3.10	65.88	13.48	0.42	0.07	144
3	13.50	21.35	7.41	2.90	15.53	34.04	3.88	65.60	5.60	133.11	31.42	1.73	0.05	10
4	11.65	9.67	3.59	2.72	8.32	8.85	1.43	82.00	4.55	68.42	9.31	0.31	0.04	240
5	7.20	18.16	5.66	3.22	9.44	12.66	0.74	65.20	4.25	88.54	19.27	0.88	0.07	20

表 6 繁殖生长期车前各形态指标与密度间的相关性

Table 6 Correlation between architectural parameters and population density in reproductive period of *Plantago asiatica*

项目(株)items(individual)	方程式 Equation	样方数 n	相关系数 Relation coefficient 项目(株) Items(individual)
叶数 Leaf number	$y=10.6693*0.9994x$	5	0.7543
叶长 Leaf length	$y=29.0392-3.6552\ln x$	5	0.9828
叶宽 Leaf width	$y=14.0072*x^{-0.2774}$	5	0.9818
叶长/宽 Leaf length/width	$y=3.4944*x^{-0.057}$	5	0.8246
根长 Root length	$y=8.7359+58.4684/x$	5	0.7886
鲜重 Fresh weight	$y=3.3085+285.198/x$	5	0.9544
根重 Root weight	$y=1.8375*0.9981^x$	5	0.8408
气孔数 Stoma number	$y=12.4017*x^{0.1056}$	5	0.9628
花穗数 Spike number	$y=4.7228*0.999^x$	5	0.9186
穗长 Spike length	$y=2.7293+128.574/x$	5	0.9685
花数 Flower number	$y=104.579*0.9981^x$	5	0.9828
花穗重 Spike weight	$y=0.1802+15.2754/x$	5	0.9853

2.3 车前繁殖生长期的密度制约作用

对同一时期的车前各形态参数与密度相关性的统计结果见表 3。基于表 3 数据,统计得到车前形态参数与种群密度的关系(表 6)。表 6 中,车前除叶数、根长与密度的相关性没有达到显著水平外,叶片长/宽受到种群密度的显著制约,其余形态参数与密度的相关性都达到了极显著的水平。说明北美车前与车前形态学参数均受到种群密度的制约。这种情况与两者的植株形态特点相近似有关,车前与北美车前均是叶基生植物,叶形均为椭圆形、倒披针形,均为穗状花序。不过,车前与北美车前在繁殖投资上有一定的差异,从表 3 和 5 可以发现,一年生的北美车前的繁殖投资明显地比车前高的多,前者平均为 0.4233,后者平均为 0.0587。因此,北美车前具有更明显的 r - 对策特点,繁殖投资也更容易受到种群密度等环境因素的影响,在环境资源受紧张时,会将更多能量用于繁殖。相比较,车前是多年生植物,其繁殖投资与种群密度间的关系并不明显,与北美车前相比,具有 k - 对策的趋向。

3 讨论

随着植物种群密度的增加,改变形态结构是植物最易采用的经济的适应对策^[8]。密度制约作用在北美车前营养生长期中虽表现不明显,但在生殖生长期中表现显著。不同密度的北美车前种群由于生境养分、生存空间基本一致,即具有一致的环境最大容量。因此,在生殖生长期中,随着种群密度的增加,种群受到生存空间(横向和纵向)和资源的限制,其结果就表现为种群植株的叶数、叶长、叶宽、根重、根长、个体鲜重、花穗数、花穗重、花数呈显著下降。

尽管繁殖期北美车前的众多形态性状受到种群密度的明显制约,但该种每个蒴果中的种子数目高度一致,一般均为 2 粒种子,而且种子的重量也非常稳定,每百粒种子重在 40.4mg 左右。在有密度制约的情况下,植物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,这有利于种子的萌发,是一种有利于生存的生态对策。不同密度的北美车前种群的平均花穗数,在一定的程度上仍可以粗略地反映其种群成熟时所能产生的种子数量。实

验统计表明,种群的平均花穗数、花数、花穗重具有密度制约效应。这一点说明,北美车前是通过减少种子的数量而保持种子的重量来适应环境的。

北美车前和车前是车前同一属不同种,由于两者形态特点比较接近,因此多数形态参数与密度间的相关性也相似,相关性都很显著。但是,两者的繁殖投资受密度制约情况不同,一年生的北美车前反映出具有更强的 r - 对策趋向。

本文研究的是在纯种群的情况下,种群密度作为一种重要的环境因子,对个体形态性状的影响;另一方面,种群所处的群落其它环境条件对个体的形态学性状也起重要的因素,周福军等曾研究了高山红景天形态分化与生存环境的关系^[9]。北美车前定居于受人为干扰了的环境,当人们停止对其分布环境的干扰时,土著性的植物种类在群落中的优势地位会上升^[1],种间竞争将作为主要因素,对北美车前的形态参数发生影响。

参 考 文 献

1. 郭水良, 顾德兴, 刘鹏, 等. 北美车前生物与生态学特征研究. 生态学报, 1996, 16(3): 302~307
2. 李孙荣, 由振国, 朱文珊. 夏大豆田稗草的生态经济阈值模型的研究. 杂草学报, 1987, 1(1): 11~16
3. 刘宝森, 马铭, 魏国畴. 藜、反枝苋田间发生密度对胡麻产量损失估测及防治方法的研究. 杂草学报, 1990, 4(1): 35~37
4. 周淑清, 黄祖杰, 侯天爵. 苜蓿春播田狗尾草与苜蓿竞争关系及其生态经济除草阈值的研究. 杂草学报, 1993, 7(2): 15~20
5. 顾德兴, 徐炳声. 马齿苋适应性和耐受性的群体水平研究. 杂草学报, 1992, 6(2): 7~15
6. 陆大根, 葛滢, 常杰, 等. 杭州石芥苣(*Mosla hangchowensis*)种群密度制约实验的统计分析. 生物多样性, 1999, 7(2): 127~131
7. 郭水良, 刘鹏. 浙江金华北山植物区系地理的研究. 武汉植物学研究, 1993, 11(4): 307~314.
8. Silvertown J W. Introduction to plant population ecology (third edition). New York, 1993, 60~98.
9. 周福军, 颜庭芬, 王琴, 等. 高山红景天形态分化与生存环境关系的研究. 植物研究, 2001, 21(1): 90~96