

文章编号:1673-5021(2014)02-0012-08

密度氮肥交互处理下垂穗披碱草生长与生殖特性

雷占兰^{1,2}, 周华坤^{1,*}, 刘泽华², 黄瑞灵², 王文颖²

(1. 中国科学院西北高原生物研究所, 青海 西宁 810001;

2. 青海师范大学生命与地理科学院, 青海 西宁 810008)

摘要:用盆栽试验设置不同密度、不同施氮量的 9 个交互处理, 基于研究了垂穗披碱草 (*Elymus nutans*) 的生长特性、生物量积累及生物量分配格局对不同处理的响应。结果表明: (1) 密度、氮肥交互作用除对株高、叶长、穗长没有影响外, 对其余指标(分蘖数、地下生物量、茎叶生物量和生殖生物量)均存在显著影响。同等密度水平下, 各指标随着氮肥量的增加而先增加后减小, 但是叶长在低密度不同氮肥处理下则随氮肥量的增加而一直增加; 叶长在中密度不同氮肥交互处理、分蘖数在低密度不同氮肥处理下均随氮肥量的增加而减小。同等氮肥添加水平下, 各指标随密度增加而减小, 存在竞争作用。(2) 密度、氮肥交互作用对生殖分配的影响更大, 生殖生物量和茎叶生物量的相关系数达到 0.830。(3) 生殖生物量分配在低密度×低氮肥(DS×FS)处理下极显著($P < 0.01$)大于其他处理, 生殖分配达到了 14.02%。(4) 生殖生物量分配和茎叶生物量分配除了在高密度不同氮肥处理下不存在权衡关系外, 在其余交互处理下均存在权衡关系。生殖生物量和地下生物量分配、茎叶生物量和地下生物量分配在密度和氮肥交互处理下也均存在权衡关系。因此, 密度、氮肥处理的交互影响不同于单因子效应, 在建植多年生人工草地时需要综合考虑种植密度和氮肥的协同作用。

关键词:垂穗披碱草; 种植密度; 施氮; 交互作用; 生殖分配; 权衡

中图分类号: S543.9 文献标识码: A

垂穗披碱草 (*Elymus nutans*) 是多年生疏丛型禾草, 由于其分蘖性能强、有利用临时生境的特性和较高的种子繁殖能力, 一直是青藏高原地区建立人工草地的首选草种。人工草地建植和管理中, 植物的生殖或多或少受到种植密度、施肥、温度和降水诸多因素的影响。因此, 为更好的建植和管理人工草地, 需要清楚这些植物在不同种植密度和施肥水平等干扰背景下的生殖规律。本研究探讨不同密度和氮肥互作处理下垂穗披碱草的生长特性及其生殖分配动态变化, 以期揭示多年生人工草地群落结构功能的响应规律和维持机制, 为多年生人工草地的合理建植、持续利用和有效管理提供科学理论基础。

1 材料与方 法

1.1 研究区概况

试验在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站实施。海北站地处青藏高原东北隅, 祁连山北支冷龙岭东段南麓的大通河河谷。N37°37'、E101°19', 海拔 3200m。年均气温 -1.7°C, 最热月(7 月)和最冷月(1 月)平均气温为 9.8°C 和 -15.2°C, 年均降水量 582mm, 主要分布于 5~9 月, 占年总水量的 79%。无明显四季之分, 只有冷暖两季之别, 相对无霜期仅 20d 左右。年湿润系数 1.34, 冷季干燥少雨、寒冷, 暖季湿润多雨、凉爽。

1.2 研究方法

试验采用盆栽法, 随机区组设计。选用 30cm×20cm(直径×高度)聚乙烯塑料盆, 每盆装过筛、除杂、等量的农田熟土。试验共设 9 处理, 24 个重复, 216 个花盆。各处理水平分别是 C1: 高密度(50 粒/盆)×高、中、低肥力交互处理(DH×FH; DH×FM; DH×FS); C2: 中密度(28 粒/盆)×高、中、低肥力交互处理(DM×FH; DM×FM; DM×FS); C3: 低密度(5 粒/盆)×高、中、低肥力交互处理(DS×FH; DS×FM; DS×FS)(表 1)。9 个交互处理水平中高、中、低 3 个施氮量分别为 2g/盆、1g/盆、0.6g/盆, 播种深度 2~3cm。

2011 年 5 月底对试验种子提前 3d 浸泡催芽, 6 月初进行人工播种, 在播种前每个盆施 1g 过磷酸钙作为基肥, 将预先发芽的种子按设计的密度点播于

* 通讯作者, E-mail: qzhkhk1974@yahoo.com.cn

收稿日期: 2013-01-24; 修回日期: 2013-10-11

基金项目: 国家自然科学基金项目(41030105, 31172247); 国家重点基础研究发展计划(973 计划)课题(2009CB421102); 国家自然科学基金青年基金项目(31201836); 中科院战略性先导科技专项子课题(XDA05070202); 国家科技支撑课题专题(2011BAC09B06-02); 青海省重点实验室发展专项资金计划(2012-Z-Y03)

作者简介: 雷占兰(1988-), 女, 青海互助人, 硕士研究生, 主要从事草地生态学研究, E-mail: lzl0971@163.com.

表 1 实验设计
Table 1 Experimental design

处理 Treatment	水平 Level			
	密度(粒/盆) Density	密度 (粒/m ²) Density	氮肥 (g/盆) Nitrogen fertilizer	氮肥 (kg/hm ²) Nitrogen fertilizer
DH×FH (高密度×高肥力)	50	750	2	300
DH×FM (高密度×中肥力)	50	750	1	150
DH×FS (高密度×低肥力)	50	750	0.6	90
DM×FH (中密度×高肥力)	28	424	2	300
DM×FM (中密度×中肥力)	28	424	1	150
DM×FS (中密度×低肥力)	28	424	0.6	90
DS×FH (低密度×高肥力)	5	75	2	300
DS×FM (低密度×中肥力)	5	75	1	150
DS×FS (低密度×低肥力)	5	75	0.6	90

盆内。7月初垂穗披碱草出齐苗后,对各交互处理进行追施氮肥处理。试验期内进行了人工除草,消除花盆内杂草的影响。

1.3 测试项目和取样方法

取样在播种第二年 2012 年 9 月下旬(结实盛期)进行,每个处理破坏性取样,6 个重复,取样前测量每个重复内各株垂穗披碱草的株高(从地面至植株顶端),取样后用水洗净根部泥土并测量叶长、穗长,记录分蘖数,将植株分为根、茎、叶及穗共 4 部分,然后装入信封带回实验室后于 65℃ 条件下烘 48h 后测量干重。其中以上各测试项目的长度均用直尺(精确度 mm)测量,干重用精确度(0.001g)的电子天平称量。

1.4 数据处理

使用 Microsoft excel 对各项测量数据进行描

述性统计分析;用 SPSS17.0 软件进行方差分析,以比较不同处理下垂穗披碱草各性状指标的差异性和变化;利用 SPSS 统计软件中 Pearson 相关分析法,对不同处理下垂穗披碱草各性状进行相关性分析。利用回归分析对生殖生物量、茎叶生物量和地下生物量进行回归分析,分析不同处理下各器官生物量之间的权衡关系。在本研究中,以植株不同器官的生物量干重来评价其在单个植株中资源的分配比例,各器官生物量分配按器官生物量与植株总生物量的比值计算,其中:根生物量分配=根生物量/总生物量;茎叶生物量分配=茎叶生物量/总生物量;生殖生物量分配=穗生物量/总生物量^[1]。

2 结果与分析

2.1 密度和氮肥交互处理对垂穗披碱草生长量的影响

株高、叶长、分蘖数、地下生物量及茎叶生物量均在单因子密度作用下差异达到极显著($P < 0.01$);单因子氮肥作用下,株高、分蘖数、地下生物量及茎叶生物量的差异均极显著($P < 0.01$),叶长在各处理间差异不显著;密度氮肥交互作用下,地下生物量和茎叶生物量差异极显著($P < 0.01$),分蘖数差异显著($P < 0.05$),交互作用对株高、叶长、穗长没有明显影响。同等密度水平下,上述指标随着氮肥量的增加而先增加后减小(表 2);但是叶长在低密度不同氮肥处理下则随氮肥量的增加一直增加,光合作用功能增强,分蘖数增加,营养物质的制造和积累增加;叶长中密度不同氮肥交互处理、分蘖数在高密度不同氮肥处理下则有的随氮肥量的增加而减小,可能是中高密度的影响作用大于氮肥的影响。同等氮肥水平下,上述指标随垂穗披碱草密度的增加而减小,说明存在竞争-密度效应。生殖生物量在低密度×低氮肥(DS×FS)处理下极显著($P < 0.01$)大于其他处理(表 3)。

表 2 密度和氮肥交互处理下垂穗披碱草的生长指标变化

Table 2 The growth index change of *Elymus nutans* in interaction processing of different density and nitrogen treatments

处理 Treatment	株高(cm) Plant height	叶长(cm) Leaf length	穗长(cm) Panicle length	分蘖数 Tillers	地下生物量(g) Belowground biomass	茎叶生物量(g) Shoot biomass	生殖生物量(g) Reproductive biomass
DH×FH	68.84±2.07	15.61±0.60	8.30±0.41	7.58±0.52	0.51±0.06	1.13±0.12	0.17±0.04
DH×FM	54.38±2.76	14.92±0.81	7.29±0.55	8.13±0.69	0.49±0.08	0.98±0.17	0.10±0.06
DH×FS	55.40±2.71	16.40±0.79	7.68±0.54	9.96±0.68	0.66±0.07	1.23±0.16	0.11±0.05
DM×FH	69.56±2.26	17.89±0.66	9.00±0.45	9.89±0.57	0.77±0.06	1.71±0.14	0.19±0.05
DM×FM	60.43±1.98	18.21±0.58	7.18±0.39	8.57±0.5	0.56±0.05	1.26±0.12	0.13±0.04
DM×FS	65.19±1.95	18.38±0.57	7.48±0.39	9.25±0.49	0.61±0.05	1.49±0.12	0.22±0.04
DS×FH	87.82±4.08	20.09±1.19	12.18±0.81	13.82±1.02	1.15±0.11	4.54±0.25	0.92±0.08
DS×FM	72.86±3.62	19.29±1.06	8.93±0.72	11.71±0.91	0.64±0.1	2.24±0.22	0.33±0.07
DS×FS	83.70±4.28	15.70±1.25	12.20±0.85	15.20±1.07	1.35±0.12	4.59±0.26	1.18±0.09

表3 密度和氮肥交互作用对垂穗披碱草各指标影响的双因素方差分析

Table 3 Two-way ANOVA on each index of *Elymus nutans* under different density and nitrogen treatments

指标 Index		密度处理 Density			氮肥处理 Nitrogen fertilizer			交互作用 Interaction effecteractions		
		df	F	p	df	F	p	df	F	p
株	高	2	32.215	0.000	2	14.726	0.000	4	1.396	0.236
叶	长	2	11.781	0.000	2	1.030	0.358	4	2.330	0.057
穗	长	2	21.798	0.000	2	9.514	0.000	4	1.871	0.116
分蘖数		2	28.375	0.000	2	5.295	0.006	4	2.526	0.041
地下生物量		2	22.568	0.000	2	12.593	0.000	4	5.352	0.000
茎叶生物量		2	140.723	0.000	2	29.688	0.000	4	11.896	0.000
生殖生物量		2	88.665	0.000	2	23.979	0.000	4	11.852	0.000

2.2 不同密度和氮肥交互处理下垂穗披碱草各生长量之间的相关性分析

从表4看出,密度和氮肥交互处理下,垂穗披碱草生殖生物量与叶长为不显著负相关,密度氮肥交互作用下氮肥添加使得较多的资源用于叶片生长,而减少了对生殖生物量的投资。叶长、穗长和茎叶生物量均为不显著正相关,其相关系数分别是0.104

和0.109,说明叶长与穗长和茎叶生物量之间的相关程度较低;地下生物量和生殖生物量是显著($P < 0.05$)正相关,其余性状之间均为极显著($P < 0.01$)正相关。密度氮肥交互作用下生殖生物量和茎叶生物量的相关系数为0.830,说明密度氮肥交互作用对生殖分配的影响较大。

表4 密度和氮肥交互处理下垂穗披碱草各生长性状之间的相关性

Table 4 The correlation between each index of *Elymus nutans* under different density and nitrogen treatments

指标 Index	株高 Plant height	叶长 Leaf length	穗长 Panicle length	分蘖数 Tillers	地下生物量 Belowground biomass	茎叶生物量 Shoot biomass	生殖生物量 Reproductive biomass
株	高	1	0.205**	0.645**	0.235**	0.351**	0.489**
叶	长		1	0.104	0.189**	0.175**	-0.035
穗	长			1	0.193**	0.361**	0.508**
分蘖数					1	0.680**	0.405**
地下生物量						1	0.665**
茎叶生物量							1
生殖生物量							

注：“*”和“**”分别代表相关性显著($P < 0.05$)和($P < 0.01$)。
Note: “*” and “**” mean ($P < 0.05$) and ($P < 0.01$) respectively.

2.3 不同密度、氮肥交互处理对垂穗披碱草生物量分配的影响

2.3.1 地下生物量分配

双因素方差分析显示,密度和氮肥交互作用对垂穗披碱草地下生物量分配没有影响(表5)。密度作用对地下生物量分配有极显著影响($P < 0.01$),氮肥作用对地下生物量分配影响不显著。

由图1-A可看出,同等密度水平下垂穗披碱草地下生物量分配在高密度和低密度处理下均随着氮肥量的增加呈倒“V”型;中密度处理下随着氮肥量的增加而增加,且3个密度水平下3个氮肥处理之间差异各不显著。相同氮肥水平下,3个密度水平

下垂穗披碱草地下生物量分配随着密度的增加均呈上升趋势,且在高氮肥和中氮肥水平下,低密度均与中密度和高密度处理间差异显著($P < 0.05$);低氮肥水平下各密度处理间均差异显著($P < 0.05$)。

2.3.2 茎叶生物量分配

双因素方差分析显示,密度和氮肥交互作用对垂穗披碱草茎叶生物量分配没有影响(表5)。密度作用对茎叶生物量分配有极显著影响($P < 0.01$),氮肥作用对茎叶生物量分配影响不显著(图1-B)。

在中密度和低密度处理下,垂穗披碱草茎叶生物量分配随氮肥量的增加呈倒“V”型;在中氮肥时达最大值,分别为65.10%、69.60%;在高密度处理

下,茎叶生物量分配随氮肥量的增加先减少后增加,但3个密度水平下各氮肥处理间差异不显著。相同氮肥条件下,茎叶生物量分配随密度增加而减小,中氮肥水平下的低密度均与高密度和中密度处理存在显著性差异($P<0.05$)。

2.3.3 生殖生物量分配

二维方差分析显示,密度和氮肥协同作用对垂穗披碱草生殖生物量分配具有极显著的交互作用($P<0.01$,表5)。密度作用和氮肥作用对生殖生物量分配也均有极显著影响($P<0.01$)(图1-C)。

相同密度下,垂穗披碱草生殖生物量分配在高密度、中密度和低密度处理下随氮肥量的增加呈“V”型,且高密度水平下高氮肥分别与中氮肥和低氮肥之间差异显著($P<0.05$);中密度水平下低氮肥分别与中氮肥和高氮肥之间差异显著($P<0.05$)。相同氮肥条件下,在低氮肥和中氮肥处理下,垂穗披碱草生殖生物量分配随密度的增加而减少;在高氮肥处理下,生殖生物量分配随着密度的增加呈“V”型,且3个密度处理之间均有显著性差异($P<0.05$)。

2.4 不同密度和氮肥交互处理对垂穗披碱草生物量分配的回归分析

2.4.1 生殖生物量分配与茎叶生物量分配间的权衡

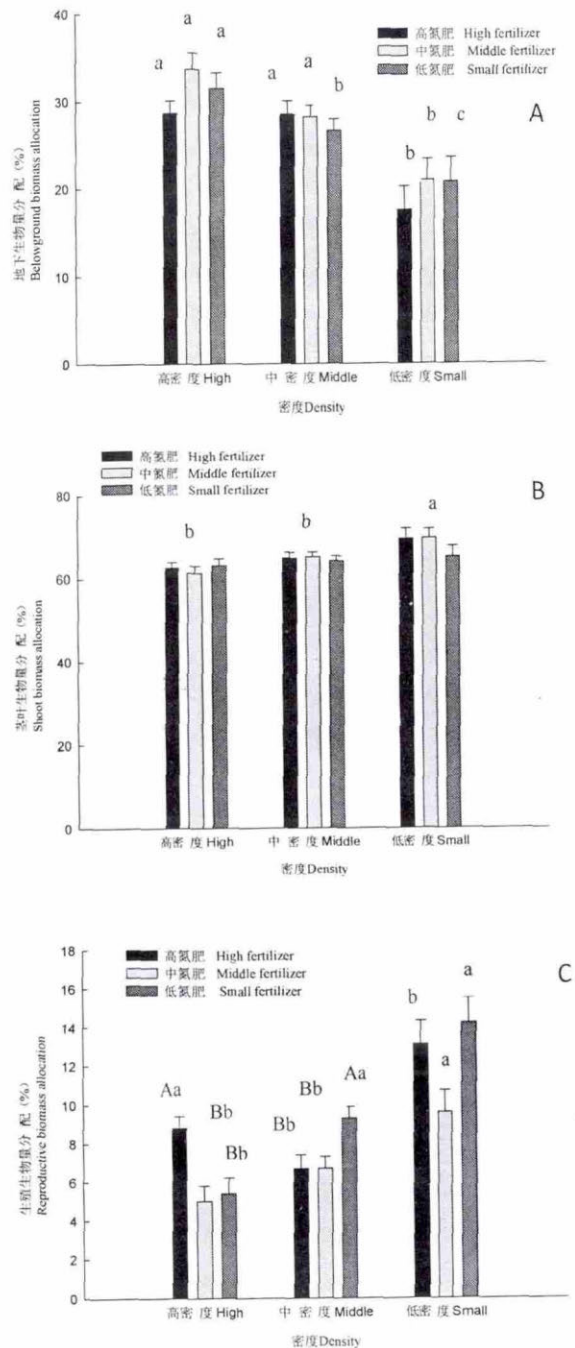
垂穗披碱草的生殖生物量分配与茎叶生物量分配除在密度×高氮肥、高密度×低氮肥、中密度×高氮肥交互处理下均为不显著正相关外,其余交互处理下均为不显著负相关(表6),即生殖生物量分配和茎叶生物量分配存在权衡关系。

2.4.2 生殖生物量分配与地下生物量分配间的权衡

垂穗披碱草的生殖生物量分配与地下生物量分配仅在密度×高氮肥和中密度×高氮肥处理下,存在极显著的负相关($P<0.01$,表6);在中密度×中氮肥、中密度×低氮肥、低密度×中氮肥、低密度×低氮肥处理下显著负相关($P<0.05$);高密度×中氮肥、高密度×低氮肥、低密度×高氮肥下为不显著负相关性。由此可知生殖生物量分配和地下生物量分配在低密度不同氮肥处理下存在“此消彼长”的权衡关系。

2.4.3 茎叶生物量分配与地下生物量分配间的权衡

从表6可以看出,垂穗披碱草茎叶生物量分配与地下生物量分配在低密度×中氮肥和低密度×低氮肥下呈不显著负相关性;低密度×中氮肥处理下显著($P<0.05$)负相关;其余交互处理下均为极显著负相关($P<0.01$)。



大写字母不同,则表示同等密度不同氮肥处理下各处理间差异显著($P<0.01$);小写字母不同,则表示同等氮肥不同密度处理下各处理间差异显著($P<0.01$)
Different capital and small letters mean significant difference at 0.01 level in the same density and nitrogen treatment, respectively

图1 密度和氮肥交互处理下对垂穗披碱草各器官生物量分配的影响

Fig. 1 Effects of density and nitrogen treatments changes on biomass allocation in *Elymus nutans*

表5 密度和氮肥交互作用对垂穗披碱草各器官生物量分配的双因素方差分析

Table 5 Two-way ANOVA on biomass allocation of *Elymus nutans* under different density and nitrogen treatments

指标 Index	密度处理 Density			氮肥处理 Nitrogen fertilizer			交互作用 Interaction effect		
	df	F	p	df	F	p	df	F	p
地下生物量%	2	20.441	0.000	2	1.467	0.233	4	1.062	0.376
茎叶生物量%	2	6.140	0.002	2	0.552	0.577	4	0.642	0.633
生殖生物量%	2	25.693	0.000	2	7.837	0.001	4	5.349	0.000

表6 密度和氮肥交互处理下垂穗披碱草各器官生物量分配的线性回归

Table 6 Linear regression of density and nitrogen treatments changes on biomass allocation in *Elymus nutans*

处理 Treatment	回归方程 Linear regression
DH×FH	Y1 = 0.00011X1 + 0.081 (R=0.022) ns Y1 = -0.00204X2 + 0.146 (R=0.462) ** Y2 = -0.00796X2 + 0.854 (R=0.897) **
DH×FM	Y1 = -0.00022X1 + 0.063 (R=0.089) ns Y1 = -0.00039X2 + 0.063 (R=0.159) ns Y2 = -0.00961X2 + 0.937 (R=0.969) **
DH×FS	Y1 = 0.00003X1 + 0.052 (R=0.010) ns Y1 = -0.00077X2 + 0.078 (R=0.282) ns Y2 = -0.00923X2 + 0.922 (R=0.962) **
DM×FH	Y1 = 0.00064X1 + 0.026 (R=0.130) ns Y1 = -0.00222X2 + 0.130 (R=0.530) ** Y2 = -0.00778X2 + 0.870 (R=0.910) **
DM×FM	Y1 = -0.00067X1 + 0.111 (R=0.146) ns Y1 = -0.00135X2 + 0.105 (R=0.303) * Y2 = -0.00865X2 + 0.895 (R=0.898) **
DM×FS	Y1 = -0.00069X2 + 0.137 (R=0.130) ns Y1 = -0.00186X2 + 0.142 (R=0.374) * Y2 = -0.00814X2 + 0.858 (R=0.871) **
DS×FH	Y1 = -0.00367X1 + 0.386 (R=0.357) ns Y1 = -0.00523X2 + 0.223 (R=0.585) ns Y2 = -0.00477X2 + 0.777 (R=0.549) ns
DS×FM	Y1 = -0.00136X1 + 0.191 (R=0.130) ns Y1 = -0.00525X2 + 0.205 (R=0.678) * Y2 = -0.00475X2 + 0.795 (R=0.641) *
DS×FS	Y1 = -0.00433X1 + 0.424 (R=0.329) ns Y1 = -0.00696X2 + 0.286 (R=0.722) * Y2 = -0.00304X2 + 0.714 (R=0.415) ns

注：“*”代表显著性 (P < 0.05), “**”代表显著性 (P < 0.01), “ns”代表显著性 (P > 0.05); Y1 为生殖生物量%; Y2 为茎叶生物量%, X1 为茎叶生物量%, X2 为地下生物量%。

Note: “*” mean P < 0.05; “**” mean P < 0.01, “ns” mean P > 0.05 Y1 represent reproductive biomass allocation, Y2 represent shoot biomass allocation, X1 represent shoot biomass allocation, X2 represent belowground biomass allocation.

3 讨论

3.1 密度和氮肥交互处理对垂穗披碱草生长特性的影响

密度制约是自然植物种群普遍存在的特征,通过改变种群内每个植株可获得的资源的数量,使邻体间发生地上光竞争和地下水分与矿质营养竞争,即植物种群内部个体的特征在很大程度上是通过密度制约作用发生变化的^[2-3]。当环境资源一定时,在低密度条件下,种群个体数量相对较少,对环境资

源的利用比较充分,种群内不存在竞争。但当密度达到一定高度时,种群内个体为维持个体正常生长,必然导致对资源的竞争,本试验结果与此结论一致,同等氮肥施加量不同密度处理下,随着密度的增加出现资源竞争的现象。

氮肥量显著影响植物的生长规律及生殖分配格局。申忠宝等^[4]的研究表明种子产量随着施肥量的增加而增加。王海洋^[5]以甘南亚高山草甸常见牧草垂穗披碱草为研究对象,研究施肥和刈割等处理对植物生长和生殖的影响,结果表明施肥可提高植物个体的分蘖效应和茎叶再生能力,本试验中在低密度不同氮肥处理下随着氮肥量的增加叶长增加。分蘖数在高密度不同氮肥交互作用下随着氮肥的增加而减少,与肖笃志^[6]对垂穗披碱草生物—生态学特性的研究中土壤肥力越高,单株分蘖数越多的结论不一致,施氮可促进生殖枝的形成,为潜在种子产量和实际种子产量的形成奠定基础,但是中密度不同氮肥交互作用和低氮肥不同氮肥交互作用下分蘖数则随氮肥的增加呈倒“V”型。

研究肥密互作对垂穗披碱草生长的影响,可以了解这两个因素对垂穗披碱草植株影响的方式,与生殖分配结合分析可以对生长过程和结果的控制得出更为全面的结论。氮肥和密度交互作用对垂穗披碱草生长的影响在所有处理中几乎都非常明显,在氮肥条件一致的情况下密度决定了植株可获得营养物质的多少,导致垂穗披碱草不同分蘖株间的相互作用,最终各器官生物量呈现不同分配格局;在密度一定的情况下,施氮肥量决定了单株可获得营养物质的多少,从而影响整个群体对养分的吸收和利用,并表现在生殖分配上。有研究显示,高密度高氮肥处理下产量最高;中密度高氮肥和高密度中氮肥由于得到了高氮肥和高密度的调节和补偿,产量也较高,但二者比较,以增加氮肥量的效应大于高密度的处理^[7]。作物和牧草高产的密度和氮肥水平,还与品种特性和生态类型等有关,因而不同研究间的结果存在差异。本研究中生殖生物量在低密度×低氮

肥处理下极显著($P < 0.01$)大于其他处理。

3.2 密度和氮肥交互处理下垂穗披碱草生物量分配的影响

生物量分配格局是决定植物获取资源、竞争以及繁殖能力的重要因素,也是反映植物竞争能力的重要指标,影响有机体的适合度。植物可以通过调节分配各器官的生物量对资源的竞争做出反应,以保证自身能够最大化地吸收受限资源。一年生植物比多年生植物有较高的生殖分配,Wilson等^[8]研究了英国40种草本植物的生殖分配,证明一年生植物和只繁殖一次的二年生植物比多次繁殖的多年生植物具有较高的生殖分配,因为前者需要加大现有的繁殖来弥补失去将来繁殖的机会。本试验中垂穗披碱草在密度、氮肥交互作用下的最大生殖分配为低密度×低氮肥交互处理下的14.20%。

生境稳定性学说认为生殖分配的模式反映了不同生境下的选择压力,而这种选择压力是由不同干扰及邻体密度的影响所引起的。该假说预测,在较封闭、密度大的生境中,植物会将更多的资源分配给生长和维持等营养结构,以便在竞争中获得更多的光照和其他资源的营养空间。根据这种假说,植物种群的生殖分配会随种植密度的提高而降低,与本实验的研究结果一致(图1)。武建双等^[9]认为,无论是地上部分的有性生殖还是地下部分的营养生殖分配,垂穗披碱草均不随施氮量的增加而发生变化,而本实验中各器官生物量分配随施氮量的增加发生了变化(图1),在一定程度上反映了植物生长发育对资源的响应和适应。

植物个体在从外界吸收资源之后,采用不同的投资模式,需要将有限的资源进行分配,维持各个器官的生理机能。植物干物质的积累及分配是形成产量的基础,反映了养分的有效吸收状况。高的产量不仅与营养器官干物质的积累有密切的关系,更重要的还与营养器官积累的干物质向生殖器官进行转运的能力有关。本研究中各器官生物量分配随着氮肥量的增加及密度的减小而不断增多(图1)。低密度×低氮肥处理和低密度×高氮肥下更有利于垂穗披碱草营养器官将资源转运到生殖器官,可能是因为高密度条件下,垂穗披碱草的营养分蘖数较多,个体之间竞争激烈,不利于资源转运到生殖器官。

3.3 垂穗披碱草根、茎叶及穗生物量分配的权衡

植物根据各器官生理功能不同,会采取不同的资源投资策略,优化器官功能,从而权衡资源的分配格

局,权衡关系的本质就是资源总量一定或者有限,用于一种功能或过程就不能用于另外一种功能或过程。

植物对地上光资源和地下水、矿质营养的竞争能力的高低是通过权衡地上和地下器官的生物量分配比例实现的。生活史理论也认为生殖与营养生长或存活之间存在负偶联关系,关于植物的生殖分配模式是否随密度而发生变化的问题,以往的研究有三种结果^[10~11]:(1)高密度下将更多的资源分配给繁殖体;(2)高密度下将更多的资源分配给营养体;(3)分配到繁殖体和营养体的资源比例不受密度的影响,即生殖分配为定值。本研究中垂穗披碱草营养体分配比例和生殖体分配比例均在低密度下大于高密度,竞争对垂穗披碱草生殖分配的影响不大,其繁殖体大小在同等氮肥不同密度处理下,随密度的可塑性变化是由于个体总生物量随密度的可塑性变化所致^[12]。

大多数植物的花无法进行物质生产,没有资源获取能力,只能消耗营养生长部分获取的物质和能量,如此一来,植物就会更好的适应环境,实现自身适合度最大化,最终保持植物的持续生存和繁衍^[13]。一些研究结果表明植物种群生物量在有性生殖和营养生长之间的分配呈权衡关系(Trade-off)^[14~15],但也有实验表明有性生殖与营养生长之间没有权衡关系^[16]。本实验中生殖与营养存在权衡关系。关于其种群中各分株、分蘖、器官之间的权衡机制和适合度优化途径,特别是与养分、光照和水分等资源的利用等方面,需要更进一步利用控制实验进行研究。

4 结论

垂穗披碱草生殖生长和分配策略是在其特定生境条件下长期适应的结果,种群内部能够通过每个分株的生长与生殖分配调节,实现其最适宜、最有利的生存和繁殖状态,垂穗披碱草增大了获取限制资源的器官分配,而减少获取非限制资源的器官分配,这与最优化分配理论一致。

4.1 垂穗披碱草的株高、叶长、穗长在密度氮肥交互作用下不显著,其余生长特性均受到密度氮肥交互作用的影响。同等密度水平下,随着氮肥量的增加,垂穗披碱草大部分指标显著减少,叶长在低密度不同氮肥处理下则随氮肥量的增加而增加;同等氮肥水平下,大部分性状随密度增加而减小,存在竞争作用。密度和氮肥的交互效应不同于单因子效应,在建立多年生人工草地时需要综合考虑种植密度和

施氮肥协同作用。

4.2 各器官生物量分配规律受到密度和氮肥交互作用的影响,在高寒地区大量种植垂穗披碱草人工草地时,为获得较高的地上营养生物量,建议最佳的密度氮肥组合为 75 粒/m² 和 150kg/hm²;获得高产的最佳密度氮肥组合为 75 粒/m²,90kg/hm²。

4.3 在密度和氮肥交互处理下,各器官的资源分配方面都存在“此消彼长”的权衡关系。

参考文献 (References):

- [1] 钟章成. 植物种群的繁殖对策[J]. 生态学杂志, 1995, 14(1): 37-42.
Zhong Zhangcheng. Reproductive strategies of plant populations[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 1995, 14(1): 37-42.
- [2] 李雪林, 张爱峰, 吴忠祥, 等. 老芒麦种群密度制约特性初探[J]. 青海草业, 2001, 10(2): 9-12.
Li Xuelin, Zhang Aifeng, Wu Zhongxiang, et al. Characteristic investigation on community density restrain of *Elymus sibiricus*[J]. *Qinghai Prataculture*, 2001, 10(2): 9-12.
- [3] 赵相健, 王孝安. 太白红杉分枝格局的可塑性研究[J]. 西北植物学报, 2005, 25(1): 113-117.
Zhao Xiangjian, Wang Xiaolan. Study on branching pattern plasticity of *Larix chinensis*[J]. *Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica*, 2005, 25(1): 113-117.
- [4] 申忠宝, 张月学, 潘多锋, 等. 施氮对人工草地羊草种子产量和构成因素的影响[J]. 中国草地学报, 2012, 34(5): 58-62.
Shen Zhongbao, Zhang Yueyue, Pan Duofeng, et al. Effects of N application on seed yield and components of *Leymus chinensis*[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2012, 34(5): 58-62.
- [5] 王海洋, 杜国祯, 任金吉. 种群密度与施肥对垂穗披碱草刈割后补偿作用的影响[J]. 植物生态学报, 2003, 27(4): 477-483.
Wang Haiyang, Du Guozhen, Ren Jinji. The impacts of population density and fertilization on compensatory responses of *Elymus nutans* to mowing[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2003, 27(4): 477-483.
- [6] 王满莲, 韦霄, 蒋运生, 等. 氮对黄花蒿生长、光合特性和青蒿素含量的影响[J]. 广西植物, 2009, 29(2): 260-263.
Wang Manlian, Wei Xiao Jiang, Yunsheng, et al. Effect of soil nitrogen levels on the growth, photosynthetic properties and artemisinin content of *Artemisia annua* seedling[J]. *Guihaia*, 2009, 29(2): 260-263.
- [7] 肖笃志. 垂穗披碱草生物-生态学特性的研究[J]. 中国草地, 1984, 6(4): 50-54.
Xiao Duzhi. *Elymus nutans* biological - ecological characteristics[J]. *Grassland of China*, 1984, 6(4): 50-54.
- [8] 操国兴, 谢德体, 钟章成, 等. 植物种群的生殖分配[J]. 四川林业科技, 2003, 24(2): 25-29.
Cao Guoxing, Xie Deti, Zhong Zhangcheng, et al. Reproductive allocation of plant population [J]. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, 2003, 24(2): 25-29.
- [9] 王军邦, 王政权, 胡秉民, 等. 不同栽植方式下紫椴幼苗生物量分配及资源利用分析[J]. 植物生态学报, 2002, 26(6): 677-683.
Wang Junbang, Wang Zhengquan, Hu Bingmin, et al. Biomass allocation and resource use of *Tilia amurensis* Rupr. Juvenile under different planting[J]. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2002, 26(6): 677-683.
- [10] 梁艳, 张小翠, 陈学林. 多年生龙胆属植物个体大小与花期资源分配研究[J]. 西北植物学报, 2008, 28(12): 2400-2407.
Liang Yan, Zhang Xiaocui, Chen Xuelin. Individual size and resource allocation in perennial *Gentiana*[J]. *Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica*, 2008, 28(12): 2400-2407.
- [11] 杜国祯, 王刚. 垂穗披碱草个体大小与种群密度的关系[J]. 植物生态学报, 1998, 22(6): 552-558.
Du Guozhen, Wang Gang. Relationship between individual size and density of *Elymus nutans* population[J]. *Acta Phytoecologica Sinica*, 1998, 22(6): 552-558.
- [12] Weiner J. The influence of competition on plant reproduction [C]// Doust L L. Plant reproductive ecology: patterns and strategies. Oxford: Oxford University Press, 1988: 228-245.
- [13] 李金花, 潘浩文, 王刚. 草地植物种群繁殖对策研究[J]. 西北植物学报, 2004, 24(2): 352-355.
Li Jinhua, Pan Haowen, Wang Gang. Reproduct strategy of grassland plant[J]. *Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica*, 2004, 24(2): 352-355.
- [14] Eis S, Garman E H, Ebel L F. Relation between cone production and diameter increasement of dauglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) grand fir (*Abies grandis*) and western white pine (*Pinus monlicola*)[J]. *Can. J. Bot.*, 1965, 43: 1553-1559.
- [15] Joel J S, David P. The costs of reproduction in the *Mayapple podophyllum peltatum*[J]. *Ecol.*, 1977, 58: 1366-1374.
- [16] Lee T D, Bazzaz F A. Effects of defoliation and competition on growth and reproduction in the annual plant *Abutilon theophrasti*[J]. *J. Ecol.*, 1980, 68: 813-821.

The Growth and Reproductive Characteristics of *Elymus nutans* under the Interaction between Different Planting Density and Nitrogen Application

LEI Zhan-lan^{1,2}, ZHOU Hua-kun¹, LIU Ze-hua², HUANG Rui-ling², WANG Wen-ying²

(1. Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Science, Xining 810001, China;
2. Qinghai Normal University Life and Geographical College, Xining 81008, China)

Abstract: To study the effects of density, nutrient addition and their interaction on the growth characteristics, biomass accumulation and allocation pattern of *Elymus nutans*, a pot experiment was conducted. The results showed that: Firstly, the interactive effects between density and nitrogen addition had no effect on plant height, leaf length, panicle length of *Elymus nutans*, but significantly affected other indicators, such as tillers, belowground biomass, shoot biomass and reproductive biomass. Each indicator increased with the increase of nitrogen, and then decreased in the same density level. But the leaf length in low density and different nitrogen rate increased with the increase of nitrogen in medium density and different nitrogen rate. Tiller number in high density and different nitrogen rate showed a similar trend as leaf length. It decreased with the increase of density in the same level of nitrogen addition. Secondly, density and nitrogen interactions greatly impacted the reproductive allocation. The correlation coefficient of reproductive biomass and below-ground biomass was 0.830. Thirdly, the reproductive biomass allocation under interactions between low density and low nitrogen addition was more significantly different than that of others, the reproductive allocation was 14.02%. Fourthly, there was a trade-off relationship except reproductive biomass.

Key words: *Elymus nutans*; Planting density; Nitrogen addition; Interaction; Reproduction allocation; Trade-off