

密度氮肥交互处理下高寒地区 燕麦的生长特性与生殖分配

雷占兰^{1,2}, 周华坤¹, 刘泽华², 黄瑞灵², 姚步青¹, 王文颖², 赵新全¹

(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, 青海 西宁 810008)

摘要: 基于盆栽试验, 设置 9 个不同密度、不同施氮量的交互处理, 研究了高寒地区燕麦 (*Avena sativa*) 的生长特性、生殖分配格局对不同密度和氮肥交互处理的响应。结果表明, 1) 同等密度水平下, 随着氮肥量的增加, 燕麦高度、叶长、穗长、分蘖数及各器官生物量显著增加, 且高氮肥 ($2 \text{ g} \cdot \text{盆}^{-1}$) 处理下也极显著 ($P < 0.01$) 大于其他处理, 施氮肥促进了燕麦植株生长, 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。同等氮肥水平下, 大部分性状随密度增加而减小, 表现出竞争作用。不同密度、不同施氮量对叶长和生殖生物量的交互作用不显著 ($P > 0.05$)。2) 密度和氮肥交互作用下, 燕麦的各生长指标之间均为极显著正相关。3) 生殖生物量分配在高密度 ($50 \text{ 粒} \cdot \text{盆}^{-1}$) \times 中氮肥 ($1 \text{ g} \cdot \text{盆}^{-1}$) (HD \times MF) 交互处理下达到最大值 (12.23%), 与已有的一年生植物生殖分配比例高于 20% 的结论不一致。4) 燕麦各器官的资源分配方面都存在“此消彼长”的权衡关系。

关键词: 燕麦; 密度; 氮肥; 交互作用; 生殖分配; 权衡

中图分类号: S512.606; Q945.3

文献标识码: A

文章编号: 1001-0629(2014)06-1110-10*

The growth performance and reproductive allocation of *Avena sativa* under density and nitrogen interaction

LEI Zhan-lan^{1,2}, ZHOU Hua-kun¹, LIU Ze-hua², HUANG Rui-ling²
YAO Bu-qing², WANG Wen-ying¹, ZHAO Xin-quan¹

(1. Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Science, Xining 810001, China;

2. Qinghai Normal University, Xining 810008, China)

Abstract: In order to study the response of the growth and reproductive allocation pattern of oats to competition density, nutrient addition and their interaction, a pot experiment was conducted with different planting density and level of nitrogen addition. Plant height, leaf length, panicle length, tiller number and each organ biomass of oats significantly increased ($P < 0.05$) with the improvement of nitrogen addition level under the same density level. The plant performance with high nitrogen fertilizer ($2 \text{ g} \cdot \text{pot}^{-1}$) were significantly greater ($P < 0.01$) than that of the other treatments. Meanwhile, the nitrogen fertilizer promoted the oats plant growth, improved plant photosynthesis and increased tiller numbers and nutrients accumulation. Most of test traits decreased with the increasement of density addition which performed competitive effects under the same nitrogen addition level. There were no significant interact effects of planting density and nitrogen addition level. Each growth index of oats significantly positive correlated with each other under interactions between density and nitrogen addition. The reproductive biomass allocation under interac-

* 收稿日期: 2013-08-05 接受日期: 2013-09-27

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)

第一作者: 雷占兰 (1988-), 女, 青海互助人, 在读硕士生, 主要从事草地生态学研究。E-mail: lz10971@163.com

通信作者: 周华坤 (1974-), 男, 青海乐都人, 博士, 研究员, 博导, 主要从事高寒草地恢复生态学研究。

E-mail: qzhkhk1974@yahoo.com.cn

tions between high density and medium nitrogen addition (HD×MF) reached 12.23%. There was “shift” trade-off relationship in resource allocation of each organ of oats. The reproductive growth and allocation strategy of oat population is to increase organ allocation by restricting resources and reducing organ allocation access to non-restricted. The rule is consistent with the most optimal allocation theory.

Key words: oat; density; nitrogen addition; interactions; reproductive allocation; trade-off

Corresponding author: ZHOU Hua-kun E-mail: qhzhhk1974@yahoo.com.cn

燕麦(*Avena sativa*)为禾本科一年生植物,一种优良的草食兼用作物,是重要的牧草、饲料和粮食作物^[1],具有耐瘠、耐寒、耐旱的生物学特性,须根发达,分蘖能力强,抗病虫害、抗杂草等性能也比较强,且能有效防止水土流失,减少无效蒸发和地表径流,也可作为退耕还林还草的过渡作物。在青藏高原高寒牧区,燕麦作为栽培草地的主要栽培种,已成为高寒牧区近年来大力推广的优选牧草^[2-3]。近年来,我国草业科技工作者对燕麦的研究主要集中在品比试验、杂交选育以及一些主要性状的遗传力和相关性研究方面^[4-6]。而关于栽培措施对燕麦产量和品质影响的报道多见各种单一因素的研究^[7-9],多因素互作研究较少。王艳超等^[10]对不同密度与施肥量下燕麦的生长与产量的影响进行了研究,结果表明肥密互作对燕麦的产量影响效果不显著($P>0.05$),高产的最佳组合是高密度中氮肥;肥密互作对燕麦干草产量的影响达到了极显著水平($P<0.01$)。李晶等^[11]对在密度与氮素水平下小黑麦(*Triticale secale*)群体动态、产量及构成因素的影响进行了研究,结果表明密度氮肥互作籽粒产量的影响均达到极显著水平,但是对茎蘖成穗率没有影响。曹倩等^[12]分析了密度、氮肥互作对小麦(*Triticum aestivum*)产量及氮素利用效率的影响,发现播种密度和施氮量均显著影响冬小麦产量及构成因素,且两者间存在明显的互作效应;为提高氮素利用率的同时获得较高的籽粒产量,可以通过调节施氮量和播种密度以充分利用氮密互作效应。本研究在多因素交互作用下除了对燕麦最基本的生长特性进行研究外,主要对高寒地区燕麦的生殖分配规律进行研究。

高寒地区植物的生殖规律至关重要,因为生殖是生物繁衍后代及其延续种群最基本的行为和过程,它不仅是种群形成、发展和进化的核心问题之一,也是植物群落和生态系统演替的基础。高寒草

甸植物多为一年生和多年生植物,在栽培草地建植和管理中,无论从产量、品质,还是从稳定性角度讲,这些植物的生殖都或多或少的受到诸多因素(种植密度、施肥及环境因素)的影响,要更好地建植和管理栽培草地,需要搞清楚这些植物在不同种植密度和施肥处理等干扰背景下的生殖规律。

因此,本研究探讨密度氮肥交互处理下燕麦的生长特性及其生殖分配动态变化,以期揭示一年生栽培草地群落结构功能的响应规律和维持机制,为一年生栽培草地的合理建植、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

试验地设在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站。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。37°37' N, 101°19' E,海拔3 200 m。年均气温-1.7℃,最热月(7月)和最冷月(1月)平均气温为9.8和-15.2℃,年均降水量582 mm,主要分布于5-9月,占年总降水量的79%。无明显四季之分,只有冷暖两季之别,相对无霜期仅20 d左右。年湿润系数1.34,表现出冷季干燥少雨、寒冷,暖季湿润多雨、凉爽^[13-14]。

1.2 研究方法

试验采用盆栽法,随机区组设计。选用30 cm×20 cm(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⁻¹)×高、中、低肥力交互处理(HD×HF、HD×MF、HD×LF);C₂:中密度(28粒·盆⁻¹)×高、中、低肥力交互处理(MD×HF、MD×MF、MD×LF);C₃:低密度(5粒·盆⁻¹)×高、

中、低肥力交互处理(LD×HF、LD×MF、LD×LF)(表1)。9个交互处理水平中高、中、低3个施氮肥量分别为2、1、0.6 g·盆⁻¹。播种深度4~5 cm。

测试燕麦种来源于青海省草原总站,2011年5月底对供试种子提前3 d浸泡催芽,6月初进行人工播种,在播种前每盆施1 g(150 kg·hm⁻²)的过磷酸钙作为基肥,将预先发芽的种子按设计的密度点播于盆内。7月初燕麦苗出齐后,对交互处理进行追加施氮肥处理。在观察期内进行了人工除草,以消除花盆内杂草的影响。

1.3 测试项目和取样方法

取样在9月初结实盛期进行,取样前测量燕麦株高(从地面至植株顶端),取样后用清水充分冲洗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均于65℃条件下烘48 h后测量干质量。以上各测试项目的长度均用直尺(精确度mm)测量,干

质量用精确度(0.001 g)的电子天平称取。

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SPSS 17.0软件进行方差分析,以比较不同处理下燕麦各性状指标差异性和变化;利用SPSS统计软件中应用Pearson相关分析法,对不同处理下燕麦各性状进行相关性分析;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质量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,地下生物量分配=地下生物量/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^[15]。文中图用Sigma Plot 10.0软件绘制。

表1 试验设计
Table 1 Experimental design

处理 Treatment	密度 Density		氮肥 Nitrogen	
	粒·盆 ⁻¹ grain·pot ⁻¹	粒·米 ⁻² grain·m ⁻²	克·盆 ⁻¹ g·pot ⁻¹	千克·公顷 kg·hm ⁻²
HD×HF(High density×High fertilizer) (高密度×高肥力)	50	750	2	300
HD×MF(High density×Middle fertilizer) (高密度×中肥力)	50	750	1	150
HD×LF(High density×Low fertilizer) (高密度×低肥力)	50	750	0.6	90
MD×HF(Middle density×High fertilizer) (中密度×高肥力)	28	424	2	300
MD×MF(Middle density×Middle fertilizer) (中密度×中肥力)	28	424	1	150
MD×LF(Middle density×Low fertilizer) (中密度×低肥力)	28	424	0.6	90
LD×HF(Low density×High fertilizer) (低密度×高肥力)	5	75	2	300
LD×MF(Low density×Middle fertilizer) (低密度×中肥力)	5	75	1	150
LD×LF(Low density×Low fertilizer) (低密度×低肥力)	5	75	0.6	90

2 结果与分析

2.1 密度和氮肥交互处理对生长量的影响

在同等密度水平下,随着施氮肥量的增加,高度、叶长、穗长、分蘖数及各器官生物量呈增加趋势(表2)。同等氮肥水平下,除株高和穗长外,其他性状均随密度的增加而减小。

双因素方差分析表明,密度和氮肥交互作用对燕麦株高、穗长、分蘖数、地下生物量、茎叶生物量有极显著影响($P < 0.01$,表3),对叶长和生殖生物量影响不显著($P > 0.05$)。密度作用对株高、

叶长、穗长、分蘖数及各器官生物量分配有显著影响($P < 0.01$),氮肥作用对叶长的影响不显著($P > 0.05$)。

2.2 密度和氮肥交互处理下燕麦各生长量之间的相关性分析

密度和氮肥交互作用下,燕麦的各生长量间均为极显著正相关($P < 0.01$)(表4),相关程度均很好,其中地下生物量和茎叶生物量的相关系数达到0.936,生殖生物量和茎叶生物量的相关系数为0.624,地下生物量和分蘖数的相关系数为0.785,分蘖数与茎叶生物量之间的相关性也很高($r =$

表2 密度和氮肥交互处理下燕麦的生长指标变化

Table 2 Growth index of oat in interaction processing of different density and nitrogen treatments

处理 Treatment	株高 Plant height/cm	叶长 Leaf length/cm	穗长 Panicle length/cm	分蘖数 Tiller amount	地下生物量 Underground biomass/g	茎叶生物量 Shoot biomass/g	生殖生物量 Reproductive biomass/g
HD×HF	50.68±0.63ab	21.49±0.29c	12.27±0.25b	0.80±0.10d	0.21±0.02def	1.21±0.07cde	0.19±0.01bc
HD×MF	43.04±0.66d	18.26±0.30d	10.04±0.26c	0.94±0.10d	0.19±0.02def	1.05±0.08de	0.16±0.01c
HD×LF	32.48±0.61f	15.07±0.27e	7.51±0.24d	0.60±0.09d	0.14±0.02f	0.70±0.07e	0.10±0.01d
MD×HF	49.36±1.26bc	22.23±0.57c	11.76±0.50bc	1.95±0.20c	0.32±0.04d	1.66±0.15c	0.21±0.02bc
MD×MF	43.54±1.23d	20.35±0.56c	10.62±0.49bc	1.98±0.19c	0.28±0.04de	1.41±0.14cd	0.18±0.02bc
MD×LF	37.29±0.75e	16.12±0.34e	10.02±0.30c	0.50±0.12d	0.16±0.02ef	0.88±0.09de	0.14±0.01cd
LD×HF	54.67±2.06a	27.30±0.93a	14.97±0.82a	6.73±0.32a	1.35±0.06a	6.65±0.24a	0.42±0.03a
LD×MF	43.75±2.30bcd	25.75±1.04ab	14.88±0.91a	4.50±0.36b	0.84±0.07c	4.71±0.27b	0.38±0.03a
LD×LF	45.57±3.01cd	24.79±1.36b	11.29±1.20bc	4.57±0.47b	1.13±0.09b	5.08±0.35b	0.23±0.04b

注:数据为平均值±标准误。同列不同小写字母表示不同处理间差异显著($P < 0.05$)。

Note: Data in the table for the average±standard error. Different lower case letters within the same column mean significant difference among different treatments at 0.05 level.

表3 密度和氮肥交互作用对燕麦各指标影响的双因素方差分析

Table 3 Two-way ANOVA on each index of oat 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
株高 Plant heigh	2	8.861	0.000	2	51.682	0.000	4	5.790	0.000
叶长 Leaf length	2	68.757	0.000	2	34.322	0.358	4	1.984	0.095
穗长 Panicle length	2	22.850	0.000	2	20.325	0.000	4	6.157	0.000
分蘖数 Tiller amount	2	197.750	0.000	2	19.409	0.000	4	13.733	0.000
地下生物量 Underground biomass	2	236.433	0.000	2	15.408	0.000	4	8.110	0.000
茎叶生物量 Shoot biomass	2	335.221	0.000	2	23.505	0.000	4	6.174	0.000
生殖生物量 Reproductive biomass	2	46.456	0.000	2	19.362	0.000	4	1.649	0.160

表 4 密度和氮肥交互处理下燕麦各生长性状之间的相关性

Table 4 Correlation between each index of oat under different density and nitrogen treatments

指标 Index	株高 Plant height	叶长 Leaf length	穗长 Panicle length	分蘖数 Tiller amount	地下生物量 Underground biomass	茎叶生物量 Shoot biomass	生殖生物量 Reproductive biomass
株高 Plant height	1.000	0.768**	0.695**	0.383**	0.379**	0.463**	0.638**
叶长 Leaf length		1.000	0.631**	0.520**	0.550**	0.632**	0.608**
穗长 Panicle length			1.000	0.392**	0.406**	0.462**	0.787**
分蘖数 Tiller amount				1.000	0.785**	0.812**	0.545**
地下生物量 Underground biomass					1.000	0.936**	0.588**
茎叶生物量 Shoot biomass						1.000	0.624**
生殖生物量 Reproductive biomass							1.000

注: * 和 ** 分别代表显著相关($P < 0.05$)和极显著相关($P < 0.01$)。

Note: * and ** mean significant correlation at 0.05 and 0.01 level, respectively.

0.812)。说明,无论是营养生长还是生殖生长,氮素的施用均有利于燕麦生物量的积累。

2.3 不同密度和氮肥交互处理对燕麦生物量分配的影响

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燕麦地下生物量分配有极显著的影响($P < 0.01$,表 5)。密度作用对地下生物量分配有显著影响($P < 0.05$),氮肥作用对地下生物量分配影响不显著($P > 0.05$)。

同等密度水平下,燕麦地下生物量分配在高密度(HD)处理下随着氮肥量的增加呈下降趋势;中密度(DM)处理下随着氮肥量的增加呈倒“V”型,且 3 个氮肥处理(HF、MF、LF)之间差异各不显著($P > 0.05$);低密度(LD)处理下随着氮肥量的增加呈“V”型,在高氮肥(HF)处理下达到最大值

(15.50%)(图 1A)。同等氮肥水平下,高氮肥(HF)处理下燕麦地下生物量分配随着密度的降低呈上升趋势;中氮肥(MF)处理下随着密度的增加先增加后减小;低氮肥(LF)处理下则随着密度的增加先减小后增加。在中氮肥(FM)处理下,低密度(LD)均与高密度(HD)和中密度(MD)处理差异不显著($P > 0.05$);低氮肥(LF)处理下,低密度(LD)也与高密度(HD)和中密度(MD)处理差异均不显著。

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燕麦茎叶生物量分配没有交互作用($P > 0.05$,表 5),密度作用对茎叶生物量分配有极显著影响($P < 0.01$),氮肥作用对各器官生物量分配影响也不显著($P > 0.05$)。茎叶生物量分配最适密度和氮肥组合为低密度×低氮肥(LD×LF),且其分配值为 79.25%(图 1B)。

表 5 密度和氮肥交互作用对燕麦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 oat 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 Underground biomass allocation	2	3.681	0.026	2	0.973	0.378	4	5.449	0.000
茎叶生物量 Shoot biomass allocation	2	10.981	0.000	2	0.761	0.467	4	0.494	0.740
生殖生物量 Reproductive biomass allocation	2	31.828	0.000	2	0.380	0.684	4	7.375	0.000

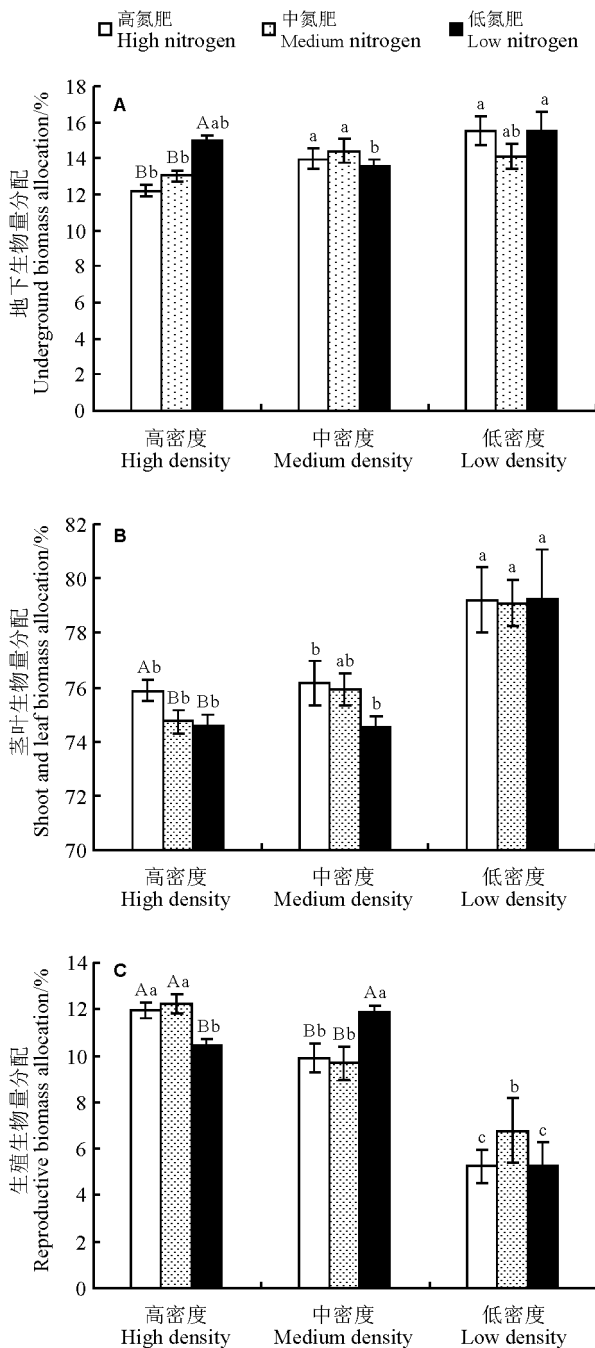


图1 密度和氮肥交互处理下对燕麦各器官生物量分配的影响

Fig. 1 Effects of density and nitrogen treatments changes on biomass allocation in oat

注:不同大写字母表示同一密度不同氮肥处理间差异显著($P < 0.01$);不同小写字母表示同等氮肥不同密度处理间差异显著($P < 0.01$)。

Note: Different capital letters for the same density mean significant difference among different nitrogen treatments at 0.01 levels, and different lower case letters for the same nitrogen treatment mean significant difference among different density treatments at 0.01 level.

在高密度(HD)和中密度(MD)处理下,燕麦茎叶生物量分配随氮肥量的增加而增加,在高氮肥(HF)时达最大值,分别为75.88%、76.15%;在低密度(LD)处理下,茎叶生物量分配随氮肥量的增加先减少后增加,但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,且除低氮肥(LF)处理下的各密度处理外,其余氮肥处理下,低密度(LD)均与高密度(HD)和中密度(MD)处理间存在显著差异($P < 0.05$)。

2.3.3 生殖生物量分配 双因素方差分析显示,密度和氮肥交互作用对燕麦生殖生物量分配具有极显著影响($P < 0.01$,表5)。密度处理对生殖生物量分配有极显著影响($P < 0.01$),氮肥处理对各器官生物量分配影响不显著($P > 0.05$)。

相同密度下,燕麦生殖生物量分配高密度(HD)和低密度(LD)处理下随氮肥量的增加呈倒“V”趋势,在中氮肥(MF)时达最大值,分别为12.23%、6.77%;中密度(MD)处理下,在低氮肥(LD)下达到最大值,且低密度(LD)与高密度(HD)和中密度(MD)处理相比均有极显著差异($P < 0.01$)。相同氮肥条件下,在高密度(HD)和中密度(MD)处理下,燕麦生殖生物量分配随氮肥量的增加而增加;在低密度(LD)处理下,生殖生物量分配随着氮肥的增加呈倒“V”型,且3个密度处理(HD、MD、LD)之间均有极显著差异($P < 0.01$)(图1C)。

2.4 不同密度和氮肥交互处理对燕麦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 燕麦的生殖生物量分配与茎叶生物量分配在9个交互处理中均为负相关(表6)。这表明燕麦的生殖生物量分配与茎叶生物量分配在交互处理下均存在着资源分配的权衡关系。除在低密度×高氮肥(LD×HF)处理下为显著负相关($P < 0.05$)外,其余交互处理下均为极显著负相关($P < 0.01$)。

2.4.2 生殖生物量分配与地下生物量分配间的权衡 燕麦的生殖生物量分配与地下生物量分配仅在高密度不同氮肥处理(HD×HF、HD×MF、HD×LF)下,才存在极显著负相关($P < 0.01$,表6),而在中密度×高氮肥处理(MD×HF)和中密度×低氮肥(MD×LF)下显著负相关($P < 0.05$),中密度×

中氮肥(MD×MF)和低密度不同氮肥处理(LD×HF、LD×MF、LD×LF)下也为不显著负相关($P>0.05$),说明生殖生物量与地下生物量分配之间在交互处理下也存在资源分配权衡关系。

2.4.3 茎叶生物量分配与地下生物量分配间的权衡 燕麦茎叶生物量分配与地下生物量分配在交互处理中,除在低密度×中氮肥(LD×MF)和低密度×低氮肥(LD×LF)下相关不显著外($P>0.05$)

外,其余交互处理下均为极显著负相关($P<0.01$) (表6)。这表明,燕麦的茎叶生物量分配与地下生物量分配间存在着明显地资源分配权衡关系。

3 讨论

3.1 不同交互处理对燕麦生长特征的影响

植物不同于动物,无法自由移动,因此不可避免地遭遇各种养分逆境和环境胁迫,但植物作为构件

表6 密度和氮肥交互处理下燕麦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 oat

处理 Treatment	回归方程 Linear regression	R^2	n	P
HD×HF	$Y_1 = -0.00547X_1 + 0.534$	0.372	160	<0.01
	$Y_1 = -0.00360X_2 + 0.163$	0.115	160	<0.01
	$X_1 = -0.00640X_2 + 0.837$	0.291	160	<0.01
HD×MF	$Y_1 = -0.00723X_1 + 0.663$	0.563	147	<0.01
	$Y_1 = -0.00427X_2 + 0.178$	0.095	147	<0.01
	$X_1 = -0.00573X_2 + 0.822$	0.158	147	<0.01
HD×LF	$Y_1 = -0.00378X_1 + 0.386$	0.285	173	<0.01
	$Y_1 = -0.00164X_2 + 0.129$	0.040	173	<0.01
	$X_1 = -0.00836X_2 + 0.871$	0.520	173	<0.01
MD×HF	$Y_1 = -0.00487X_1 + 0.470$	0.329	40	<0.01
	$Y_1 = -0.00312X_2 + 0.142$	0.100	40	<0.05
	$X_1 = -0.00688X_2 + 0.858$	0.353	40	<0.01
MD×MF	$Y_1 = -0.00425X_1 + 0.419$	0.331	42	<0.01
	$Y_1 = -0.00176X_2 + 0.122$	0.039	42	>0.05
	$X_1 = -0.00824X_2 + 0.878$	0.473	42	<0.01
MD×LF	$Y_1 = -0.00408X_1 + 0.422$	0.309	113	<0.01
	$Y_1 = -0.00181X_2 + 0.143$	0.044	113	<0.05
	$X_1 = -0.00819X_2 + 0.857$	0.486	113	<0.01
LD×HF	$Y_1 = -0.00410X_1 + 0.378$	0.353	15	<0.05
	$Y_1 = -0.00103X_2 + 0.068$	0.068	15	>0.05
	$X_1 = -0.00897X_2 + 0.932$	0.529	15	<0.01
LD×MF	$Y_1 = -0.00619X_1 + 0.557$	0.514	12	<0.01
	$Y_1 = -0.00247X_2 + 0.103$	0.347	12	>0.05
	$X_1 = -0.00753X_2 + 0.897$	0.287	12	>0.05
LD×LF	$Y_1 = -0.00433X_1 + 0.396$	0.130	7	<0.01
	$Y_1 = -0.00642X_2 + 0.152$	0.450	7	>0.05
	$X_1 = -0.00358X_2 + 0.848$	0.203	7	>0.05

注: Y_1 为生殖生物量, X_1 为茎叶生物量; X_2 为地下生物量。

Note: Y_1 represent reproductive biomass allocation; X_1 represent shoot biomass allocation; X_2 represent belowground biomass allocation.

生物却可以通过改变自身构件组成和生长发育状况来适应当前生境条件(如克隆植物的觅食行为),即植物种群是一个能够自我调节和自我适应的复杂系统。植物个体为适应外界环境可以通过改变其构件特征,从而最终影响植株对环境资源的利用^[16],形成与各种环境因子相对应的适应对策。本研究中,密度和氮肥两因子交互作用下各性状之间都达到极显著正相关关系($P < 0.01$)。密度是自然界的重要选择压力之一^[17],密度制约通过改变种群内每个植株可获得性资源的数量,使邻体间发生地上的光竞争和地下的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^[18-19]。本研究表明,同等氮肥水平下,除株高和穗长外,其他性状均随密度的增加而减小,且均在低密度下极显著大于其他处理($P < 0.01$),表明随着燕麦种植密度的增加,单株占有的地下空间有限,限制了植株的横向生长,拥挤的空间降低了叶片吸收光资源的能力^[20],减少了地上部分光合产物向地下部分的转移。

氮是植物需求量最大的矿质营养元素,氮的供应量限制植物生长和生物量及其他营养元素^[21-22],不同的氮肥量将会显著影响植物的生长规律及生殖分配格局^[23]。在同等密度水平下,随着施氮肥量的增加,燕麦的高度、叶长、穗长分蘖数及各器官生物量也显著增加(表2),施氮肥促进了燕麦植株的生长,光合作用功能增强,分蘖数增加及营养物质的制造和积累增加,这和以往的研究结论^[24-25]一致。

不同氮肥量和种植密度交互作用对燕麦生长的影响几乎在所有处理中都非常明显,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,导致燕麦不同分蘖株之间的相互作用,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,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。研究密度和氮肥互作对燕麦生长的影响,可以了解这两个因素对燕麦植株影响的方式,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。双因素方差分析表明,叶长和生殖生物量没有密度和氮肥的交互作用,其他性状在二者交互作用低密度 \times 高氮肥(LD \times HF)下都极显著

大于其他处理($P < 0.01$)。

3.2 不同交互处理对燕麦各器官生物量分配的影响

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^[26-28],影响有机体的适合度^[29]。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,维持各器官的生理机能^[30]。

密度对植物种群生长的影响反映在生物量的累积与分配上,植物地上和地下部分生物量的分配模式反映了植物对土壤养分或光照的需求和竞争能力。植物的地上生物量较大,表明其对光照资源具有较强的需求和竞争能力;植物的地下生物量较大,表明其对土壤养分资源的需求和竞争能力强^[31]。本研究表明,同等氮肥水平下,地下生物量分配和茎叶生物量分配整体上随着密度的增加而减少,说明密度对燕麦地上和地下器官的竞争关系均产生了影响,进而在资源分配上因为光照条件的恶化而加剧了对资源的竞争;燕麦选择利用足够的资源进行生殖分配以维持植株在激烈的竞争中生存而减少营养生长^[32],即生殖生物量分配随燕麦种植密度的增加先增加后减少,且最高生殖分配值出现在高密度中氮肥(HD \times MF)处理下达到12.53%,但与已有的一年生植物生殖分配比例高于20%的结论不相一致^[33]。

众多研究都表明,不同的氮肥供应量将会显著影响植物的生长规律及生殖分配格局。王立秋^[34]研究表明,提高施氮量,产量明显提高,施氮量超过一定限度,产量增加幅度减少。邱波和罗燕江^[35]认为,植物的地上生物量随施肥的增加而提高,存在一个阈值。同等密度水平下,本研究也充分证明了这个结论,燕麦生殖生物量分配比例在高密度(HD)和低密度(LD)处理下随施氮量的增加先增加后减少,说明中氮肥有利于燕麦生殖生物量分配的积累;茎叶生物量分配在高密度(HD)和中密度(MD)处理均随氮肥量的增加呈上升趋势,这说明提供氮素有利于增加植株叶面积的特点相一致^[36],但是生殖分配在这两个密度下并非随着达到最大值,所以这和普晓英^[37]论及的一年生植物“贪青晚熟”习性一

致。

3.3 燕麦根、茎叶与穗生物量分配三者间的权衡

植物根据各器官的不同生理功能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。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,植物就会更好地适应环境,实现自身适合度最大化,最终保持植物的持续生存和繁衍^[33]。本研究发现,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^[38]。然而,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试验进行研究。

4 结论

一年生植物燕麦的种群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

够通过对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,燕麦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。

(1)高寒地区燕麦的叶长和生殖生物量在密度氮肥交互作用下不显著外,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,燕麦高度、叶长、穗长、分蘖数及各器官生物量显著增加,适当施加氮肥可以改善高寒地区燕麦的产量;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,在种植时应首先考虑密度和氮肥的协同制约作用。

(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燕麦时,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·m⁻²和 90 kg·hm⁻²;获得高产的最佳密度氮肥组合为 750 粒·m⁻²,150 kg·hm⁻²。

(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

- [1] 陈宝书. 牧草栽培学[M]. 北京:中国农业出版社,2001.
- [2] 马晓刚,任有成,王显萍. 发展燕麦生产在青海经济和生态建设中的作用[J]. 作物杂志,2004,(5):9-11.
- [3] 刘振恒,武高林,仁青草,巩晓兰,靳瑞芳,刘明清. 发展以燕麦为支柱产业的可持续高寒草地畜牧业[J]. 草业科学,2007,24(9):67-69.
- [4] 施建军,马玉寿,李青云,董全民. 高寒牧区燕麦高产栽培技术的研究[J]. 草原与草坪,2003(4):39-41.
- [5] 董世魁,蒲小朋,马金星,石振田. 甘肃天祝高寒地区燕麦品种生产性能评价[J]. 草地学报,2001,9(1):44-49.
- [6] 于福同,张爱民. 植物营养性状遗传研究的进展[J]. 作物杂志,1998(1):6-9.
- [7] 李希来,杨力军,张国胜,孙宝琛,王海波. 不同播量对燕麦生长发育的影响[J]. 中国草地,2001,23(3):26-28.
- [8] 刘萍,郭文善,徐月明,封超年,朱新开,彭永欣. 种植密度对中、弱筋小麦子粒产量品质的影响[J]. 麦类作物学报,2006,26(5):117-121.
- [9] 寇明科,王安禄,张生璨,苗建勋,康秀芬. 不同施肥处理对提高高寒人工混播草地产草量的试验研究[J]. 草业科学,2003,20(4):14-15.
- [10] 王艳超,于立河,郭伟,薛盈文,王岭. 不同密度与施肥量对燕麦生长与产量的影响[J]. 黑龙江八一农垦大学学报,2010,22(4):11-14.
- [11] 李晶,吉彪,陈龙涛,商文楠,魏玲,魏湜. 密度与氮素水平对小黑麦群体动态、产量及构成因素的影响[J]. 东北农业大学学报,2010,41(6):7-10.
- [12] 曹倩,贺明荣,代兴龙,门洪文,王成雨. 密度、氮肥互作对小麦产量及氮素利用效率的影响[J]. 植物营养与肥料学报,2011,17(4):815-822.
- [13] 杨福囤. 青海高寒草甸生态系统定位站的自然地理概况[A]. 夏武平. 高寒草甸生态系统[M]. 兰州:甘肃人民出版社,

- 1982;1-8.
- [14] 周兴民,李建华. 海北高寒草甸生态系统定位站的主要植被类型及地理分布规律[M]. 兰州:甘肃人民出版社,1982:9-18.
- [15] 钟章成. 植物种群的繁殖对策[J]. 生态学杂志,1995,14(1):37-42.
- [16] 贾程,何飞,樊华,蔡蕾,尤海舟,李贤伟,秦嘉励,刘兴良. 植物种群构件研究进展及其展望[J]. 四川林业科技,2010,31(3):43-50.
- [17] Japhet W, Zhou D W, Zhang H X. Evidence of phenotypic plasticity in the response of *Fagopyrum esculentum* to population density and sowing date[J]. Journal of Plant Biology,2009,52:303-311.
- [18] 李雪林,张爱峰,吴忠祥,赵燕良. 老芒麦种群密度制约特性初探[J]. 青海草业,2001,10(2):9-12.
- [19] 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.
- [20] Maliakal S K, McDonnell K, Dudley S A. Effects of red to far-red ratio and plant density on biomass allocation and gas exchange in *Impatiens capensis*[J]. International Journal of Plant Sciences,1999,160:723-733.
- [21] 马立祥,赵霓,毛子军,刘林馨,赵溪竹. 不同氮素水平下增温及 CO₂ 升高综合作用对蒙古栎幼苗生物量及其分配的影响[J]. 植物生态学报,2010,34(3):279-288.
- [22] 陈永春. 不同施肥处理对款冬花生物量分配和产量的影响[J]. 南方农业,2009(1):55-56.
- [23] 王满莲,韦霄,蒋运生,柴胜丰,李峰,漆小雪. 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.
- [24] 侯向阳,时建忠. 中国西部牧草[M]. 北京:化学工业出版社,2003.
- [25] 曹广才,王崇义,卢庆善. 北方旱地主要粮食作物栽培[M]. 北京:气象出版社,1996.
- [26] Tremmel D C, Bazzaz F A. Plant architecture and allocation in different neighborhoods: Implication for competitive success[J]. Ecology,1995,76:262-271.
- [27] Anten N P R, Hirose T. Biomass allocation and light partitioning among dominant and subordinate individuals in *Xanthium canadense* stands[J]. Annals of Botany,1998,82:665-673.
- [28] Wang J W, Yu D, Wang Q. Growth, biomass allocation, and auto fragmentation responses to root and shoot competition in *Myriophyllum spicatum* as a function of sediment nutrient supply[J]. Aquatic Botany,2008,89:357-364.
- [29] Snell T W, Burch D G. The effects of density on resource partitioning in *Chamaesyce hirta* (Euphorbiaceae)[J]. Ecology,1975,56:742-746.
- [30] 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.
- [31] 王军邦,王政权,胡秉民,牛铮,王长耀. 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.
- [32] 黎磊,周道玮,盛连喜. 密度制约决定的植物生物量分配格局[J]. 生态学杂志,2011,30(8):1579-1589.
- [33] 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.
- [34] 王立秋. 冀西北春小麦高产优质高效栽培研究——氮磷肥对春小麦产量和品质的影响及效益分析[J]. 干旱地区农业研究,1994,12(3):8-13.
- [35] 邱波,罗燕江. 不同施肥梯度对甘南退化高寒草甸生产力和物种多样性的影响[J]. 兰州大学学报(自然科学版),2004,40(3):56-59.
- [36] Antonopoulos V Z. Modeling of water and nitrogen balances in the ponded water and soil profile of rice fields in Northern Greece[J]. Agricultural Water Management,2010,12(2):321-330.
- [37] 普晓英. 施氮量和播种期对优质啤酒碱经济性状的影响[J]. 大麦科学,2005,(4):27-31.
- [38] 张大勇. 植物生活史进化与繁殖生态学[M]. 北京:科学出版社,2004.