

种植密度和施氮水平对垂穗披碱草 生物量分配的影响

牛建伟¹, 雷占兰², 周华坤², 刘泽华³, 黄瑞灵³,
姚步青², 王文颖³, 赵新全²

(1. 青海省门源种马场, 青海 门源 810305; 2. 中国科学院西北高原生物研究所, 青海 西宁 810001;
3. 青海师范大学生命与地理科学院, 青海 西宁 810008)

摘要: 基于盆栽试验, 研究海北高寒地区垂穗披碱草 (*Elymus nutans*) 生长特性、生殖分配格局对不同种植密度和不同施氮水平处理的响应。结果表明, 1) 不同种植密度垂穗披碱草的株高、叶长、穗长、分蘖数及各器官生物量均表现出竞争-密度效应; 各器官生物量分配规律均受密度效应影响, 且生殖生物量分配在中低密度 ($20 \text{ 粒} \cdot \text{m}^{-2}$) 下达最大值 (10.46%)。2) 高氮肥 ($2 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$) 对垂穗披碱草各器官生物量影响较大, 氮肥作用后对垂穗披碱草生殖生物量分配的影响表现先增大后减小的趋势; 3) 相关性分析表明, 密度、氮肥单因子作用下株高、叶长、穗长、分蘖数及各器官生物量之间均呈极显著 ($P < 0.01$) 正相关。4) 线性回归分析表明, 密度、氮肥单因子处理下, 各器官的资源分配方面都存在“此消彼长”的权衡关系。

关键词: 垂穗披碱草; 密度; 氮肥; 生殖分配; 权衡

中图分类号: S812.29; S543+.906; Q945.79 文献标识码: A 文章编号: 1001-0629(2014)07-1343-09*

Reproductive allocation of *Elymus nutans* under different planting densities and nitrogen fertilizing treatments

NIU Jian-wei¹, LEI Zhan-Lan², ZHOU Hua-kun², LIU Ze-hua³, HUANG Rui-ling³,
YAO Bu-qing², WANG Wen-ying³, ZHAO Xin-quan²

(1. Menyuan Stud Farm of Qinghai Province, Menyuan 810305, China;

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

3. Biological and Geographical Sciences Institute, Qinghai Normal University, Xining 810008, China)

Abstract: A pot experiment was conducted to study the response of the growth characteristics, reproductive allocation pattern of *Elymus nutans* to competition density and nutrient addition. The plant height, leaf length, panicle length, tiller number and each organ biomass of *E. nutans* had competition-density effects under different planting densities. Biomass allocation of each organ were constrained by the density and the reproductive biomass allocation reached the highest of 10.46% under lower density ($20 \text{ seed} \cdot \text{m}^{-2}$). There were significant effects of high nitrogen fertilizer on each organ biomass. Meanwhile, the effects of nitrogen fertilizer on reproductive biomass showed the trend of the inverted “V” type. Each growth index of *E. nutans* was significantly positive ($P < 0.01$) correlated with each other under individual treatment of planting density or nitrogen fertilizer. There was “shift” trade-off relationship for resource

* 收稿日期: 2014-02-27 接受日期: 2014-05-20

基金项目: 国家自然科学基金项目(31172247, 31201836, 31370469); 青海省自然科学基金项目(2013-Z-916, 2012-Z-906); 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(2013-Z-Y07)

第一作者: 牛建伟(1972-), 男, 青海同德人, 畜牧草原师, 本科, 主要从事草地栽培和牧场管理工作。E-mail: 729492987@qq.com

通信作者: 雷占兰(1988-), 女, 青海互助人, 在读博士生, 主要从事草地生态学研究。E-mail: lz0971@163.com

allocation of each organ of *E. nutans*.

Key words: *Elymus nutans*; density; nitrogen; reproductive allocation; trade-off

Corresponding author: LEI Zhan-lan E-mail: lzl0971@163.com

天然草地已成为全世界主要的畜牧业生产基地和生态防线^[1]。垂穗披碱草(*Elymus nutans*)是多年生疏丛型禾草,是高寒天然草地的优势植物种,是重要的优良禾本科牧草。由于其分蘖性能强、有较高的种子繁殖能力和有效利用临时生境的特性^[2-3],一直是青藏高原地区建立栽培草地的首选牧草种,在栽培草地建植和管理中,无论从产量、质量,还是稳定性角度,垂穗披碱草的生殖或多或少均受到种植密度、施肥、温度和降水诸多因素的影响^[4]。

多年的实践经验表明,垂穗披碱草栽培草地在建植后不久,过度放牧、土壤肥力下降及毒杂草的大量出现,再加上草地利用和管理不善,使草地品质迅速变劣。王启基等^[3]的研究表明,垂穗披碱草种植第3年时地上净生产量最高,随后呈现出衰老退化态势,若不进行任何更新和补救措施,即使在封育条件下种群的生产力在种植第4年也会开始下降,第7年严重退化。伴随着退化,各种杂草就会入侵栽培草地,最典型的是细叶亚菊(*Ajania tenuifolia*),其挥发油会阻止垂穗披碱草种子萌发和幼苗生长,表现出生化他感作用^[5-7],从而加速草地退化。同时,过度放牧和刈割会严重抑制垂穗披碱草的繁殖和生长^[8]。因此,为更好地建植和管理栽培草地,需要明确垂穗披碱草在不同种植密度和不同施肥水平等干扰背景下的生殖规律。为此,本研究探讨了不同密度和氮肥处理下垂穗披碱草的生长特性及其生殖分配动态变化,以期揭示多年生栽培草地群落结构功能的响应规律和维持机制,为多年生栽培草地的合理建植、持续利用和有效管理提供理论基础。

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,地理坐标为37°37' N, 101°19' E,海拔3 200 m。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和-15.2

°C,年均降水量582 mm,5-9月降水量占年总降水量的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^[9-10]。

1.2 研究方法

试验采用盆栽法,随机区组设计。选用29 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。共设密度、氮肥2因素4水平,共8处理,每个处理24个重复,192个花盆。参考乔有明等^[11],本试验设置4个密度处理分别为:D₁(5粒·盆⁻¹)、D₂(20粒·盆⁻¹)、D₃(35粒·盆⁻¹)、D₄(50粒·盆⁻¹);4个氮肥处理水平播种密度均为28粒·盆⁻¹,参考王艳超等^[12],本试验设置施肥量分别为对照组F₁(不施肥)、F₂(0.6 g·盆⁻¹)、F₃(1 g·盆⁻¹)、F₄(2 g·盆⁻¹),所施氮肥为尿素(表1),垂穗披碱草种子千粒重为3.04 g,播种深度2~3 cm。

2011年5月底,将试验种子提前3 d浸泡催芽,6月初播种,播种前在每个盆施1 g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月初垂穗披碱草出齐苗后,对各氮肥处理进行追施氮肥(追加肥为过磷酸钙150 kg·hm⁻²)。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

播种第2年2012年9月下旬(结实盛期)进行取样,每个处理的24个重复破坏性取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),取样后用水冲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均于65 °C条件下烘48 h后测量干质量。株高、叶长、穗长均用直尺(mm)测量,干质量用精确度为0.001 g的电子天平称量。

1.4 数据处理

用Microsoft Excel对各项测量数据进行统计分析;用SPSS17.0软件进行方差分析以比较不同处理

表1 试验设计
Table 1 Experimental design

处理 Treatment	密度 Density		施肥 Nitrogen fertilizer	
	粒 grain · 盆 pot ⁻¹	粒 grain · m ⁻²	g · 盆 pot ⁻¹	kg · hm ⁻²
D ₁ 低密度 Low density	5	75	0	0
D ₂ 中低密度 Low and intermediate density	20	300	0	0
D ₃ 中高密度 Intermediate and high density	35	525	0	0
D ₄ 高密度 High density	50	750	0	0
F ₁ 对照组 Control	28	424	0	0
F ₂ 低肥力 Low fertilizer	28	424	0.6	90
F ₃ 中肥力 Middle fertilizer	28	424	1	150
F ₄ 高肥力 High fertilizer	28	424	2	300

下垂穗披碱草各性状指标的差异性和变化;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;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^[13]。

2 结果与分析

2.1 不同密度、氮肥处理对生长量的影响

不同密度处理下,下垂穗披碱草株高在 D₁、D₂、D₃

处理下显著高于 D₄ 处理($P < 0.05$),D₄ 处理下最小。其 F 值达到 5.14,说明株高表现出资源竞争;叶长和穗长在各处理间差异不显著($P > 0.05$),但穗长在 D₁ 处理下最大,D₄ 处理下最小,D₂、D₃ 处理下近似。各器官生物量在物候期均表现出密度制约效应,D₁ 密度处理均显著($P < 0.05$)大于其余密度处理,随着密度的增加,下垂穗披碱草发生了种内竞争,说明密度制约及其调节是决定下垂穗披碱草生物量分配格局的关键因素。生殖生物量 D₁ 密度处理下分别是 D₂、D₃、D₄ 的 2.2、3.4、6.4 倍, F 值达到最大值 7.75,说明低密度 D₁ 处理更有利于下垂穗披碱草的生殖分配(表 2)。

不同氮肥处理下,F₃ 处理下的株高大于其余处理,但各处理间差异不显著($P > 0.05$);叶长以 F₄ 最长,F₄、F₁、F₃ 显著大于 F₂ 处理($P < 0.05$);分蘖

表2 不同密度处理下垂穗披碱草的生长指标变化
Table 2 The growth index change of *Elymus nutans* under different densities

项目 Index	密度处理 Density				F
	D ₁	D ₂	D ₃	D ₄	
株高 Plant height/cm	76.75±8.90a	76.36±2.29a	72.92±3.01a	57.21±4.44b	5.14**
叶长 Leaf length/cm	17.13±1.16	15.71±1.04	18.24±0.75	15.14±1.27	1.88
穗长 Panicle length/cm	9.31±1.60	8.39±0.40	8.80±0.49	7.04±0.55	1.89
分蘖数 Tiller amount	17.25±3.48a	9.46±0.96b	11.72±1.14b	8.79±1.35b	4.39**
地下生物量 Underground biomass/g	1.08±0.36a	0.55±0.09b	0.61±0.07b	0.45±0.07b	2.89*
茎叶生物量 Shoot biomass/g	3.18±1.07a	1.80±0.19b	1.57±0.17b	1.07±0.19b	4.95**
生殖生物量 Reproductive biomass/g	0.58±0.23a	0.26±0.03b	0.17±0.02bc	0.09±0.02c	7.75**

注:数据为平均值±标准误。同行不同小写字母表示不同处理间差异显著($P < 0.05$)。“*”,“**”分别表示差异显著($P < 0.05$)和极显著($P < 0.01$)。表 3 同。

Note: Data in the table for the average±standard error. Different lower case letters within the same row mean significant difference among different treatments at 0.05 level. “*”, “**” represent significant difference at 0.05 and 0.01 level, respectively. The same in Table 3.

数均以 F_1 处理显著大于其余处理 ($P < 0.05$), 且分蘖数 F 值达到 6.53; 为保证一定的繁殖率, 垂穗披碱草分配给生殖器官更多的生物量, 这可能是垂穗披碱草抵抗恶劣环境(低的速效养分供应水平)的一种生存对策; 地下生物量表现在各氮肥处理为 $F_1 > F_4 > F_2 > F_3$; 茎叶生物量表现为 $F_1 > F_4 > F_3 > F_2$; 生殖生物量表现为 $F_3 > F_4 > F_2 > F_1$, 因为本试验是在播种出苗后施的速效氮肥, 到第 2 年的枯黄期氮肥对各器官生物量的影响不显著, 肥料种类、施肥的时间和次数方面有待于进一步的研究(表 3)。

2.2 密度、氮肥处理下各生长量之间的相关性分析

不同种植密度水平下, 垂穗披碱草各性状之间均为正相关性, 说明密度对垂穗披碱草的各性状影响程度较大, 除叶长和茎叶生物量、叶长和生殖生物量之间的相关性不显著外 ($P > 0.05$), 其余性状均呈极显著正相关 ($P < 0.01$), 叶长和穗长的正相关

系数最小, 为 0.303, 地下生物量和茎叶生物量的相关系数最大, 为 0.880(表 4)。

不同氮肥添加水平下, 垂穗披碱草生殖生物量与叶长和分蘖数均呈不显著 ($P > 0.05$) 负相关, 本研究中的分蘖数包括有效生殖分蘖数和营养分蘖枝, 此处分蘖数和生殖生物量呈负相关, 可能营养分蘖枝的数量多于有效分蘖数, 叶长和生殖生物量呈负相关, 可能是施氮肥对叶片生物量积累的促进作用对生殖生物量积累的效应不明显; 株高与叶长、株高与分蘖数、叶长与穗长、穗长与分蘖数之间均为不显著 ($P > 0.05$) 正相关, 相关系数分别为 0.149、0.055、0.102、0.064, 分蘖数和叶长呈显著 ($P < 0.05$) 正相关, 其余性状之间均为极显著 ($P < 0.01$) 正相关, 地下生物量和茎叶生物量的相关系数为 0.666, 小于不同密度处理下二者的相关程度(表 5)。

表 3 氮肥处理下垂穗披碱草的生长指标变化

Table 3 The growth index change of *Elymus nutans* in interaction processing of different nitrogen treatments

项目 Index	氮肥处理 Nitrogen fertilization				F
	F ₁	F ₂	F ₃	F ₄	
株高 Plant height/cm	56.65±4.38a	59.93±2.24a	62.62±2.55a	62.59±2.37a	0.82
叶长 Leaf length/cm	17.35±0.93a	15.07±0.60b	17.11±0.64a	18.32±0.69a	4.35*
穗长 Panicle length/cm	6.90±0.65a	6.63±0.42a	7.20±0.46a	6.81±0.42a	0.30
分蘖数 Tiller amount	12.10±1.80a	8.52±0.41b	7.60±0.29b	8.73±0.50b	6.53**
地下生物量 Underground biomass/g	0.68±0.11a	0.59±0.04a	0.51±0.03a	0.61±0.05a	1.73
茎叶生物量 Shoot biomass/g	1.45±0.22a	1.15±0.07a	1.26±0.07a	1.42±0.09a	2.06
生殖生物量 Reproductive biomass/g	0.13±0.03a	0.14±0.02a	0.17±0.02a	0.14±0.02a	0.71

表 4 密度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

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	0.374**	0.736**	0.390**	0.464**	0.587**	0.560**
叶长 Leaf length		1	0.303**	0.317**	0.391**	0.189	0.010
穗长 Panicle length			1	0.374**	0.494**	0.560**	0.577**
分蘖数 Tiller amount				1	0.835**	0.821**	0.508**
地下生物量 Underground biomass					1	0.880**	0.615**
茎叶生物量 Shoot biomass						1	0.803**
生殖生物量 Reproductive biomass							1

注：“*”和“**”分别代表相关显著 ($P < 0.05$) 和极显著 ($P < 0.01$)。下同。

Note: “*” and “**” indicate significant correlation at 0.05 and 0.01 level, respectively. The same below.

表5 氮肥处理下垂穗披碱草各生长性状之间的相关性

Table 5 The correlation between each index of *Elymus nutans* under different 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	0.149	0.667**	0.055	0.225**	0.425**	0.525**
叶长 Leaf length		1	0.102	0.194*	0.240**	0.219**	-0.048
穗长 Panicle length			1	0.064	0.235**	0.569**	0.528**
分蘖数 Tiller amount				1	0.568**	0.456**	-0.061
地下生物量 Underground biomass					1	0.666**	0.247**
茎叶生物量 Shoot biomass						1	0.618**
生殖生物量 Reproductive biomass							1

2.3 密度、氮肥处理下对不同器官生物量分配的影响

垂穗披碱草地下生物量分配随种植密度的增加均先降低后升高趋势,且各处理间存在差异;茎叶生物量分配随密度的变化趋势呈先升高后降低趋势(表6);说明垂穗披碱草对地下资源的竞争能力随着密度的增加而增加,对地上光资源的竞争能力随着密度的增加而减少,竞争-密度效应依然是影响垂穗披碱草生物量分配的原因,所以垂穗披碱草的生殖生物量分配在D₂处理下达到最大值10.46%。

垂穗披碱草地下生物量分配随氮肥量的增加

呈现F₂>F₁>F₄>F₃的规律,F₁处理和其余3个施肥处理间差异不显著(P>0.05);茎叶生物量分配呈F₄>F₃>F₁>F₂,说明高氮肥的增加促进了垂穗披碱草茎叶生物量的积累,从而影响种子的结实和发育^[14],对照组和3个施肥处理间茎叶生物量分配差异不显著;生殖生物量分配则呈F₃>F₂>F₄>F₁,说明在一定的范围内,随着氮肥量的增加,种子产量增加,直到达到某一最佳水平之后,产量不再随氮肥量的增加而增加^[15],且大于对照组F₁(表6)。

表6 密度和氮肥处理下垂穗披碱草生物量分配

Table 6 The biomass correlation of *Elymus nutans* under different density and nitrogen treatments

因素 Factor	处理 Treatment	地下生物量分配 Underground biomass allocation/%	茎叶生物量分配 Shoot biomass allocation/%	生殖生物量分配 Reproductive biomass allocation/%
密度 Density	D ₁	22.06±1.79ab	68.64±1.77a	9.31±1.67a
	D ₂	19.90±1.50b	69.64±1.09a	10.46±1.14a
	D ₃	24.97±1.62ab	67.41±1.56a	7.62±0.88a
	D ₄	29.32±2.39a	64.14±2.96a	6.54±1.35a
氮肥 Nitrogen	F ₁	30.25±1.62ab	64.05±1.08ab	5.71±0.91b
	F ₂	32.27±1.26a	61.03±1.23b	6.70±0.66ab
	F ₃	27.05±1.19b	64.78±1.02a	8.17±0.65a
	F ₄	27.87±1.13b	66.15±0.91a	5.97±0.62b

注:同列不同小写字母表示不同处理间差异显著(P<0.05)。

Note: Different lower case letters within the same column indicate significant difference among different treatments at 0.05 level.

2.4 不同种植密度处理下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在 D_1 、 D_2 、 D_3 、 D_4 处理中均呈负相关,在 D_1 、 D_2 、 D_3 处理下负相关不显著($P>0.05$),在 D_4 处理下显著($P<0.05$)负相关(表 7);生殖生物量分配和茎叶生物量分配均随密度的增加呈先增加后减小的趋势(表 6),这表明垂穗披碱草的生殖生物量分配和茎叶生物量分配在不同种植密度的生境中不存在资源分配权衡关系,说明垂穗披碱草在不同密度生境下有性生殖和营养生长之间没有限制因子。

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在 D_1 、 D_2 、 D_3 处理中均负相关, D_2 、 D_3 处理下极显著($P<0.01$)负相关, D_1 处理下均负相关不显著($P>0.05$), D_4 处理下正相关但不显著($P>0.05$)(表 7);生殖生物量分配随密度的增加呈先增加后减

表 7 密度处理下垂穗披碱草各器官生物量分配的线性回归
Table 7 The linear regression of organs biomass allocation of *Elymus nutans* under different densities

处理 Treatment	回归方程 Linear regression
D_1	$Y_1 = -0.00430X_1 + 0.389(r=0.457)^{ns}$ $Y_1 = -0.00445X_2 + 0.191(r=0.479)^{ns}$ $X_1 = -0.00555X_2 + 0.562(r=0.522)^{ns}$
D_2	$Y_1 = -0.00095X_1 + 0.090(r=0.522)^{ns}$ $Y_1 = -0.00525X_2 + 0.209(r=0.692)^{**}$ $X_1 = -0.00475X_2 + 0.791(r=0.656)^{**}$
D_3	$Y_1 = -0.00117X_1 + 0.155(r=0.206)^{ns}$ $Y_1 = -0.00187X_2 + 0.123(r=0.345)^{ns}$ $X_1 = -0.00813X_2 + 0.877(r=0.847)^{**}$
D_4	$Y_1 = -0.00278X_1 + 0.244(r=0.609)^*$ $Y_1 = 0.00107X_2 + 0.034(r=0.190)^{ns}$ $X_1 = -0.01107X_2 + 0.966(r=0.894)^{**}$

注:“*”、“**”和“ns”分别代表相关显著($P<0.05$)、极显著($P<0.01$)和不显著($P>0.05$)。 Y_1 为生殖生物量(%); X_1 为茎叶生物量(%); X_2 为地下生物量(%)。表 8 同。

Note: * and ** and indicate significant correlation at 0.05 and 0.01 level, respectively “ns” mean no significant correlation. Y_1 represent reproductive biomass allocation, X_1 represent shoot biomass allocation, X_2 represent belowground biomass allocation. The same in Table 9.

小的趋势,地下生物量分配则先减小后增加(表 6),表明垂穗披碱草的生殖生物量分配与地下生物量分配在不同密度的生境中存在资源分配的权衡。

2.4.3 茎叶生物量分配与地下生物量分配间的权衡 垂穗披碱草的茎叶生物量分配与地下生物量分配在各密度处理中均负相关(表 7),在 D_2 、 D_3 、 D_4 处理下都是极显著($P<0.01$)负相关,在 D_1 密度处理下不显著($P>0.05$)负相关;茎叶生物量分配随密度的增加呈先增加后减小的趋势,地下生物量分配则先减小后增加(表 6),这表明垂穗披碱草的茎叶生物量分配与地下生物量分配间存在资源分配的权衡。

2.5 氮肥处理下生物量分配的回归分析

2.5.1 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在 F_1 和 F_4 氮肥处理下不显著正相关($P>0.05$,表 8),在 F_2 和 F_3 氮肥处理下呈不显著负相关($P>0.05$),生殖生物量分配随氮肥的增加呈先增加最后减小的趋势,茎叶生物量分配随氮肥的增加先减小后逐渐增加(表 6),即茎叶生物量分配和生殖生物量分配在从 F_1 F_2 、 F_3 F_4 变化的阶段存在相互抑制的关系。

2.5.2 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在 F_1 、 F_3 、 F_4 氮肥水平下均极显著($P<0.01$)负相关,在 F_2 氮肥水平下呈不显著负相关($P>0.05$)(表 8),生殖生物量分配随氮肥的增加呈先增加后减小的趋势,地下生物量分配随氮肥的增加呈现先增加后减小再增加的趋势(表 7),即生殖生物量分配和地下生物量分配在 F_2 F_3 、 F_3 F_4 变化的阶段存在相互抑制的关系。

2.5.3 茎叶生物量分配与地下生物量分配间的权衡 垂穗披碱草的茎叶生物量分配与地下生物量分配在 4 个氮肥水平下均极显著($P<0.01$)负相关(表 8),茎叶生物量分配随氮肥的增加呈现先减小后逐渐增加的趋势,地下生物量分配随氮肥的增加为先增加后减小再增加的趋势(表 6),即茎叶生物量分配和地下生物量分配在 F_1 F_2 、 F_2 F_3 变化的阶段存在资源竞争的关系。

表8 氮肥处理下垂穗披碱草各器官生物量分配的线性回归
Table 8 The linear regression of organs biomass allocation of *Elymus nutans* under different nitrogen treatments

处理 Treatment	回归方程 Linear regression
F ₁	$Y_1 = 0.00275X_1 + 0.119 (r=0.328)^{ns}$ $Y_2 = -0.00433X_2 + 0.188 (r=0.777)^{**}$ $X_1 = -0.00567X_2 + 0.812 (r=0.850)^{**}$
F ₂	$Y_1 = -0.00119X_1 + 0.139 (r=0.221)^{ns}$ $Y_2 = -0.00162X_2 + 0.119 (r=0.309)^{ns}$ $X_1 = -0.00838X_2 + 0.881 (r=0.859)^{**}$
F ₃	$Y_1 = -0.00018X_1 + 0.093 (r=0.028)^{ns}$ $Y_2 = -0.00283X_2 + 0.158 (r=0.520)^{**}$ $X_1 = -0.00717X_2 + 0.842 (r=0.839)^{**}$
F ₄	$Y_1 = 0.00028X_1 + 0.041 (r=0.041)^{ns}$ $Y_2 = -0.00322X_2 + 0.150 (r=0.585)^{**}$ $X_1 = -0.00678X_2 + 0.850 (r=0.834)^{**}$

3 讨论

3.1 密度、氮肥处理对垂穗披碱草生长特征的影响

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资源的总量,使邻体间发生地上光竞争和地下水与矿质营养竞争,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^[16-17]。当环境资源一定时,植物会改变生物量分配来优化环境资源,在低密度生境下,种群个体数量相对比较少,对环境资源的利用比较充分,种群内不存在竞争。但当种群个体达到一定高度时,种群内个体为维持个体正常生长,必然会对资源产生竞争,本试验结果与此结论一致,不同密度处理下,随着密度的增加出现竞争—密度效应^[18]。

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^[19]。申忠宝等^[20]的研究表明种子产量随着施肥量的增加而增加。王海洋等^[8]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,本试验中随着氮肥量的增加垂穗披碱草株高、叶长增加;分蘖数随着氮肥的增加而先减少后增加,这与肖笃志^[21]研究结论较为一致,即土壤肥力越高,

垂穗披碱草单株分蘖数越多;生殖生物量分配规律和前人的研究结论一致^[22-25],即氮肥对植物产量或生物量的作用表现为:适量的氮肥有利于产量和生物量的增加,但是超过一定量后则会适得其反。

3.2 密度、氮肥处理对垂穗披碱草各器官生物量分配的影响

生物量分配格局不仅影响植物获取资源、竞争以及繁殖能力,同时也是反映植物竞争能力的重要指标^[26-28],为保证植物自身能够最大化地吸收受限资源,植物通过调节分配各器官的生物量对资源的竞争做出反应^[29]。Wilson 和 Thompson^[30]对英国40种草本植物的生殖分配进行了研究,表明一年生植物比多年生植物有较高的生殖分配,因为一年生植物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生殖生物量分配在中等密度处理下达到10.46%,说明中密度有利于保持较高的有性繁殖能力,即为垂穗披碱草提高生殖率以维持其优势种群的地位。

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。生境稳定性学说预测,在较封闭、密度大的生境中,植物为在竞争中获得更多的光照和其他资源的营养空间,会将更多的资源分配给生长以维持茎、叶等营养结构。根据这种假说,可以认为植物种群的生殖分配会随种植密度的提高而降低,本试验的研究结果与该结论一致。武建双等^[31]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,垂穗披碱草的生物量均不随施氮量的增加而发生变化,而本试验中各器官生物量分配随施氮量的增加发生了变化,在一定程度上反映了植物生长发育对资源的响应和适应。

3.3 垂穗披碱草地下、茎叶与生殖生物量分配三者间的权衡

植物根据各器官不同生理功能,就会有不同的资源投资策略表现出来,优化器官功能,即权衡各器官资源的分配格局,权衡关系的本质就是将一定或者有限的资源总量,用于一种功能或过程就不能用于另外一种功能或过程的平衡关系^[32]。

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。生活史理论认为繁殖体与营养体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发生变化的疑问,前人的研究有3种结论^[33-34]:1)在高密度下将更多的资源分配给繁殖体;2)在低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调节,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,对垂穗披碱草繁殖分配的影响较大的竞争,其繁殖体生物量分配在不同密度处理下,随密度的变化而变化。

大部分植物的花不能进行物质生产,没有获取资源的能力,所以只能消耗营养生长部分来获取物质和能量,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^[35]。一些研究表明,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^[36-37],但也有试验表明有性生殖与营养生长之间没有权衡关系^[38]。本试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,需要用控制试验进行更深入的研究。

4 结论

垂穗披碱草生长和生殖分配策略是在其特定生境下长期适应的结果,种群内部能够通过对每个分株的生长与生殖分配调节,来实现其最佳生存和繁殖状态,垂穗披碱草增大了获取有限资源的器官分配,来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。本研究表明,垂穗披碱草的各生长指标在不同密度作用下表现出了竞争-密度效应;高氮肥对垂穗披碱草各器官生物量影响较大,施氮肥后垂穗披碱草生殖生物量呈现先增大后减小的变化趋势。各器官生物量分配规律均受到密度、氮肥作用的制约,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中低密度($20 \text{ 粒} \cdot \text{m}^{-2}$)和高氮肥($2 \text{ g} \cdot \text{hm}^{-2}$);获得高产的最佳密度氮肥组合为中低密度($20 \text{ 粒} \cdot \text{m}^{-2}$)和中氮肥($1 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$)。在不同种植密度和施氮水平单因子作用处理下,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] 卢苓苓,李青丰.北方草原牧区草畜平衡分析及对策——以克什克腾旗中一韩生态示范村为例[J].中国草地学报,2009,31(1):98-101.
- [2] 杜国祯,王刚.甘南亚高山草甸栽培草地的演替和质量变化[J].植物学报,1995,37(4):306-313.
- [3] 王启基,张松林.天然垂穗披碱草种群生长节律及生态适应性的研究[J].中国草地,1990(1):18-25.
- [4] 刘世贵,曹毅,张兆清,李才旺,柏正强,汤茂林.垂穗披碱草高寒草地群落特性及动态规律[J].草业学报,1994,3(2):76-80.
- [5] 白雪芳,张宝琛,甄润德,顾立华.生化他感作用与高寒草甸人工草场自然退化现象的研究 V. 细叶亚菊挥发油对垂穗披碱草种子萌发和幼苗酶活性的影响[A].高寒草甸生态系统(第3集)[C].北京:科学出版社,1991,63-67.
- [6] 白雪芳,张宝琛.细叶亚菊挥发油主要化学成分对垂穗披碱草初期生长抑制机理的研究[J].生态学报,1994,14(2):223-224.
- [7] 甄润德,张树源,白雪芳,顾立华,张宝琛.细叶亚菊挥发油中抑制垂穗披碱草的化合物的分离与鉴定[J].植物生理学报,1996,22(3):311-314.
- [8] 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.
- [9] 杨福国.高寒草甸生态系统定位站的自然概况,高寒草甸生态系统[M].兰州:甘肃人民出版社,1982:1-8.
- [10] 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[A].高寒草甸生态系统[M].兰州:甘肃人民出版社,1982:9-18.
- [11] 乔有明.不同播种密度对燕麦几个数量性状的影响[J].草业科学,2002,19(1):31-32.

- [12] 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.
- [13] 钟章成.植物种群的繁殖对策[J].生态学杂志,1995,14(1):37-42.
- [14] Bean E W. Principles of herbage seed production[R]. Welsh; Welsh Plant Breeding Station, 1978.
- [15] Hampton J G. Advance in research and technology of seed[J]. Herbage Seed Production, 1988, 11: 142-206.
- [16] 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.
- [17] 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.
- [18] Xue L, Hagihara A. Density effects on organs in self-thinning *Pinus densiflora* Sieb. Zucc. stands[J]. Ecological Research, 2008, 23: 689-695.
- [19] 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.
- [20] 申忠宝,张月学,潘多锋,王建立,邓波,陈积山.施氮对栽培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.
- [21] 肖笃志.垂穗披碱草生物生态学特性的研究[J].中国草地,1984(4):50-54.
- [22] 焦瑞寒.施氮量对裸燕麦不同品种产量和品质的影响的研究[D].呼和浩特:内蒙古农业大学,2004.
- [23] 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.
- [24] 董召荣,姚大年,马传喜,徐风.氮素供应对面包小麦产量和品质的影[J].安徽农业科学,1995,23(1):31-32.
- [25] 姜东,于振文,李永庚,余松烈.施氮水平对高产小麦蔗糖含量和光合产物分配及籽粒淀粉积累的影响[J].中国农业科学,2002,35(2):157-162.
- [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] 平晓燕,贾瑞端,袁文平,王凤玉,王玉辉,周莉,徐振柱,周广胜.羊草种群生物量分配动态模拟[J].应用生态学报,2007,18(12):2699-2704.
- [30] Willson A M, Thompson K. A comparative study of reproductive allocation in British grasses[J]. Functional Ecology, 1989, 3(3): 297-302.
- [31] 武建双,沈振西,张宪洲,付刚.藏北高原人工垂穗披碱草种群生物量分配对施氮处理的响应[J].草业学报,2009,18(6):113-121.
- [32] 朱志红,刘建秀,郑伟.资源获得性和种内竞争对垂穗披碱草生长繁殖的影响[J].西北植物学报,2005,25(10):2056-2061.
- [33] 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.
- [34] 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.
- [35] 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.
- [36] Eis S, Garman E H, Ebel L F. Relation between cone production and diameter increase of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) grand fir (*Abies grandis*) and western white pine (*Pinus monlicola*) [J]. Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne de Botanique, 1965, 43: 1553-1559.
- [37] Joel J S, David P. The costs of reproduction in the *Mayapple podophyllum peltatum* [J]. Ecology, 1977, 58: 1366-1374.
- [38] Lee T D, Bazzaz F A. Effects of defoliation and competition on growth and reproduction in the annual plant *Abutilon theophrasti* [J]. Ecology, 1980, 68: 813-821.

(责任编辑 王芳)