

DOI: 10.5846/stxb201609201891

贡璐, 李红林, 刘雨桐, 安申群. N、P 施肥对塔里木河上游绿洲棉花 C、N、P 生态化学计量特征的影响. 生态学报, 2017, 37(22): 7689-7697.

Gong L, Li H L, Liu Y T, An S Q. Effects of nitrogen and phosphorus fertilizers on carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry of oasis cotton in the upper reaches of Tarim River, Xinjiang, China. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(22): 7689-7697.

N、P 施肥对塔里木河上游绿洲棉花 C、N、P 生态化学计量特征的影响

贡璐^{1,2,*}, 李红林^{1,2}, 刘雨桐^{1,2}, 安申群^{1,2}

1 新疆大学资源与环境科学学院, 乌鲁木齐 830046

2 绿洲生态教育部重点实验室, 乌鲁木齐 830046

摘要: 施肥通过外源物质的添加直接干预了农田生态系统中作物元素的运移循环过程。通过野外 N、P 施肥试验, 测定棉花各生育期碳(C)、氮(N)、磷(P)元素含量及其生物量, 分析棉株 C、N、P 元素的分配规律, 探讨棉株对生长速率调控的内在机制, 获得棉株体内 N、P 元素的内稳性指数, 并判断其限制性元素类型。结果表明: 棉花 C、N、P 元素平均含量分别为 388.7、20.97、3.43 g/kg; 棉花比生长速率与 N:P、C:P 间均存在负相关关系, 棉花生长符合生长速率假说; N、P 元素内稳性指数 H 分别在 1.02—5.28、1.01—4.55 范围内。叶片 N:P 可表征植物限制性元素类型, 棉花最大生长速率所对应的叶片 N:P 为 13, 是判断限制元素的标准; 综合棉花生长速率和内稳性指数研究可知研究区棉花生长受到 N、P 元素的共同限制, 同时, 在生长前期更易受 P 元素的限制, 生长后期更易受 N 元素的限制。

关键词: 限制性元素; 生长速率假说; 内稳性; 绿洲棉花; 塔里木河上游

Effects of nitrogen and phosphorus fertilizers on carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry of oasis cotton in the upper reaches of Tarim River, Xinjiang, China

GONG Lu^{1,2,*}, LI Honglin^{1,2}, LIU Yutong^{1,2}, AN Shenqun^{1,2}

1 College of Resources and Environment Science, Xinjiang University, Urumqi 830046, China

2 Key Laboratory of Oasis Ecology, Ministry of Education, Urumqi 830046, China

Abstract: C, N, and P are the basic elements required for plant growth and regulation and their balance and stability plays an important role in many physiological functions. Ecological stoichiometry combines the first law of thermodynamics, the theory of evolution by natural selection, and the central dogma of molecular biology and has organically integrated biological studies at the scales of molecules, cells, species groups, communities, and ecosystems. C, N, and P stoichiometry of plants reflects a complex interplay that is the result of adaptation of plants to changing biological and abiotic environments during the process of evolution. Therefore, it is important to investigate the patterns of stoichiometric flexibility within and among plant species. Homeostasis and the growth rate hypothesis (GRH) have always been considered as the two important theories of ecological stoichiometry. Homeostasis is the ability of organisms to maintain relatively stable chemical compositions regardless of the environmental changes. The growth rate hypothesis considers that there is a close relationship between C:N:P stoichiometry and growth rate and it proposes that fast-growing organisms have low biomass C:P and N:P

基金项目: 新疆青年科技创新人才培养工程项目 (qn2015yx002); 国家自然科学基金项目 (41461105); 新疆维吾尔自治区研究生科研创新项目 (XJGRI2015020)

收稿日期: 2016-09-20; 网络出版日期: 2017-07-12

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gonglu721@163.com

ratios. Fertilization by the addition of exogenous substances directly disturbs the migration of elements and circulation of crop in the farmland ecosystem. To further understand the response of crop growth to fertilization, in this study, we measured the cotton C, N, and P contents and the biomass of cotton plant in a pot experiment involving the addition of N and P fertilizers, conducted in the upper reaches of Tarim River. Our results showed that the mean content of C, N, and P was 388.7, 20.97, and 3.43 g/kg, respectively. The growth rate of cotton decreased with increasing leaf N:P or C:P, and the growth of cotton was consistent with GRH. Plants with higher H (H is the homeostasis index) have stronger homeostasis, that is, they have stronger control over element change. The values of H in cotton ranged from 1.02 to 5.28 for N and from 1.01 to 4.55 for P. Researchers have reported that homeostasis is gradually enhanced from prokaryotic to eukaryotic organisms. H of cotton was between those of prokaryotic and eukaryotic organisms, and was consistent with the results of earlier studies. The leaf N:P ratios have been widely used to indicate the availability and limitation of soil nutrients. Cotton growth was mainly restricted by N and P. For cotton, the value of leaf N:P was 13 at the maximum growth rate, which was the standard of judging the limiting element. It conformed to the law of demand for cotton growth.

Key Words: restrictive elements; growth rate hypothesis; homeostasis; oasis cotton; upper reaches of the Tarim River

生态化学计量学是从元素组成及比率的角度研究生态过程和生态作用中化学元素平衡的理论^[1]。内稳性理论和生长速率假说是其重要理论^[2],其中内稳性理论是指植物随外界环境的变化其体内化学元素组成在一个相对狭窄的范围内保持稳定^[3],生长速率假说认为有机体生长速率与其体内元素的计量比率存在密切联系^[4]。早期有关这两个理论的研究对象主要是异养生物如浮游动物和地上昆虫等^[5-6],之后才扩展到植物等自养生物。随着研究的深入,国内外学者已在陆地植物研究中积累了大量的相关成果,但其研究大多针对天然植被^[7-9],对农田生态系统中作物的研究相对较少^[10-11]。施肥是农田生态系统主要的农业措施之一,通过外源物质的补给直接干预了系统元素的运移循环规律^[12],最终导致作物元素吸收利用机制的改变。因此,探讨作物元素生态化学计量特征有利于理解植物在人为干扰下的生长适应机制及其内稳性的变化规律。

塔里木河上游绿洲是我国重要的棉花(*Gossypium* spp.)生产基地,属典型的干旱区绿洲农田生态系统。为追求作物产量、实现农业经济带来的“显性”效益,该区普遍存在过度施肥的现象^[13],导致作物生长及系统元素循环发生改变。前人对该区棉花生产及优化施肥等方面已做了大量研究^[14-16],而从元素比率的角度分析棉花元素循环运移规律的研究未见文献。本文以研究区主要经济作物棉花为对象,通过对棉花进行不同梯度的N、P肥处理添加,分析了棉花C、N、P元素生态化学计量特征,旨在验证棉花生长是否符合生长速率假说,探讨其养分元素内稳性对外源物质添加的响应状况,解析N、P肥添加对棉花限制元素类型的影响,从而为干旱区绿洲棉田养分诊断、平衡施肥提供理论指导,最终实现农产品生产与环境保护间的平衡发展。

1 材料与方 法

1.1 研究区概况

塔里木河上游阿拉尔垦区(80°30′—81°58′E、40°22′—40°57′N)地处塔里木盆地北缘、天山中段南麓,平均海拔为1012 m。系暖温带大陆性干旱荒漠气候,全年干旱少雨,年降水量为17.4—42.8 mm,且年内各月份分配不均;蒸发强烈,年蒸发量达1125—1600 mm,蒸发量远大于降水量,属灌溉农业区。热量与光照十分丰富,年均光辐射量达6000—6200 MJ/m²,全年平均日照时数为2556.3—2991.8 h,日照率为58%—69%,适宜好光、喜热、耐旱作物棉花的生长。该区域是我国重要的细绒棉和最大的长绒棉生产基地。

1.2 研究方法

1.2.1 试验设计

试验选择在新疆生产建设兵团第一师十一团境内进行。2015年3月底前往研究区选择试验样地,样地前茬作物为棉花。试验地于4月5日播种,供试棉花品种为新陆早38号,实验采用一膜六行的栽培模式,行

间距为(12+66+12+66+12)cm,理论株数为 22.5 万株/hm²。

试验设计包括 N、P 两种养分元素添加,以农户施肥水平为对照(CK),施 N、P 肥梯度如表 1 所示,共 9 个处理(CK、N0-N3、P0-P3),每个水平各有 5 个重复,共 45 个 5 m×7 m 的试验小区,小区间有 50 cm 的缓冲带,并使用 PVC 板进行样方阻隔,以减少样方之间因施肥梯度而产生的相互干扰。N 处理各水平同步添加 P₂O₅(29.28 g/m²)和 K₂O(9.8 g/m²);P 处理各水平同步添加 N 素(37.42 g/m²)和 K₂O(9.8 g/m²)。施用的 N 肥选用呈白色晶体的尿素(CON₂H₄,含 N 量为 46.4%),P 肥选用呈灰色粉末的重过磷酸钙(Ca(H₂PO₄)₂,含 P₂O₅量为 44%),K 肥选用颗粒硫酸钾(含 K₂O 量为 40%)。钾肥全部作基肥,播种前一次性施入;N 肥总量的 40%作基肥,60%作追肥;P 肥总量的 60%作基肥,其余 40%作追肥;其他管理措施同一般大田。试验小区采用膜下滴灌技术。基肥养分添加时,把肥料和原位土拌匀,均匀撒开,尽量让肥料在小区内均匀分布;追肥随水施入。

表 1 各施肥处理的施肥量/(g/m²)

Table 1 N and P fertilizer amount of each fertilization treatment

N、P 添加水平 N、P levels	元素量 Content of element		N、P 添加水平 N、P levels	元素量 Content of element	
	N	P		N	P
CK	37.42	29.28	P0	37.42	0.00
N0	0.00	29.28	P1	37.42	9.76
N1	12.48	29.28	P2	37.42	19.52
N2	24.95	29.28	P3	37.42	39.04
N3	49.90	29.28			

1.2.2 样品采集与分析

施肥试验前,采集表层土壤(0—20 cm)用于测定试验处理前样地的土壤基本理化性质,测定结果为:水分含量为 23.92%,pH 值为 8.21,电导率为 1.69 mS/cm,有机质、全氮、全磷含量分别为 9.62、0.43、0.98 g/kg。

此后于棉花不同生育期在各样方中选取 3 个 1 m×1 m 小样方,参照陆地生态系统生物观测规范进行采样^[17],在各小样方中采集整株棉花 10 株,5 株用于生物量的测定,5 株用于元素含量的测定。在采集作物样品的同一样方内采集表层土壤样品(0—20 cm)。所有植物样品带回实验室经清洗后,放置于 105℃烘箱中杀青 0.5 h,然后 80℃条件下烘干至恒重;对用于生物量测定的植株进行称量,记录干物质质量。对用于元素测定的植株将样品粉碎,研磨,过 0.149 mm 筛备用。土壤样品采回后,经自然风干、磨碎、过筛,测定其理化性质。其中,土壤含水量采用烘干法,pH 值采用电位计法,电导率采用电导法,有机质采用重铬酸钾外加热法,全 N 含量采用凯氏定氮法,全 P 含量采用钼锑抗比色法。每个样品重复测定 3 次,测定结果以单位质量的元素含量(mg/g)表示。

1.2.3 数据处理

数据前期处理、绘图及统计分析分别在 Microsoft Excel 2007 和 SPSS 19.0(SPSS Inc., USA)软件中完成。利用单因素方差分析(One-way ANOVA)中 LSD(Least-significant different)多重比较分别分析棉花各生育期不同器官间 C、N、P 元素含量及其化学计量比的差异。方差分析前,首先用单样本 K-S 检验(One sample kolmogorov-smirnov test)和方差齐性检验来判断参数是否正态分布以及方差是否具有齐性,若不满足则须对相应参数采用对数转换。文中所涉及的内稳性指数和生长速率的计算公式如下:

内稳性指数的计算采用公式 $y = cx^{1/H}$ 。其中,y 分别为植物的 N 含量或 P 含量,x 分别为土壤 N 含量或 P 含量,c 为常数,H 为内稳性指数。生长速率的计算采用公式 $G = M_t/t$,比生长速率的计算采用公式 $u = \ln(M_t/M_0)/t$ 。其中,t 为采样距出苗期时间(d),M_t为采样时的单株生物量,M₀为出苗期的单株生物量。

2 结果分析

2.1 棉花 C、N、P 含量及其化学计量比的统计学特征

不同生育期棉花各器官 C、N、P 元素含量的变化规律如图 1。棉花各器官 C 元素含量随生育期均表现为

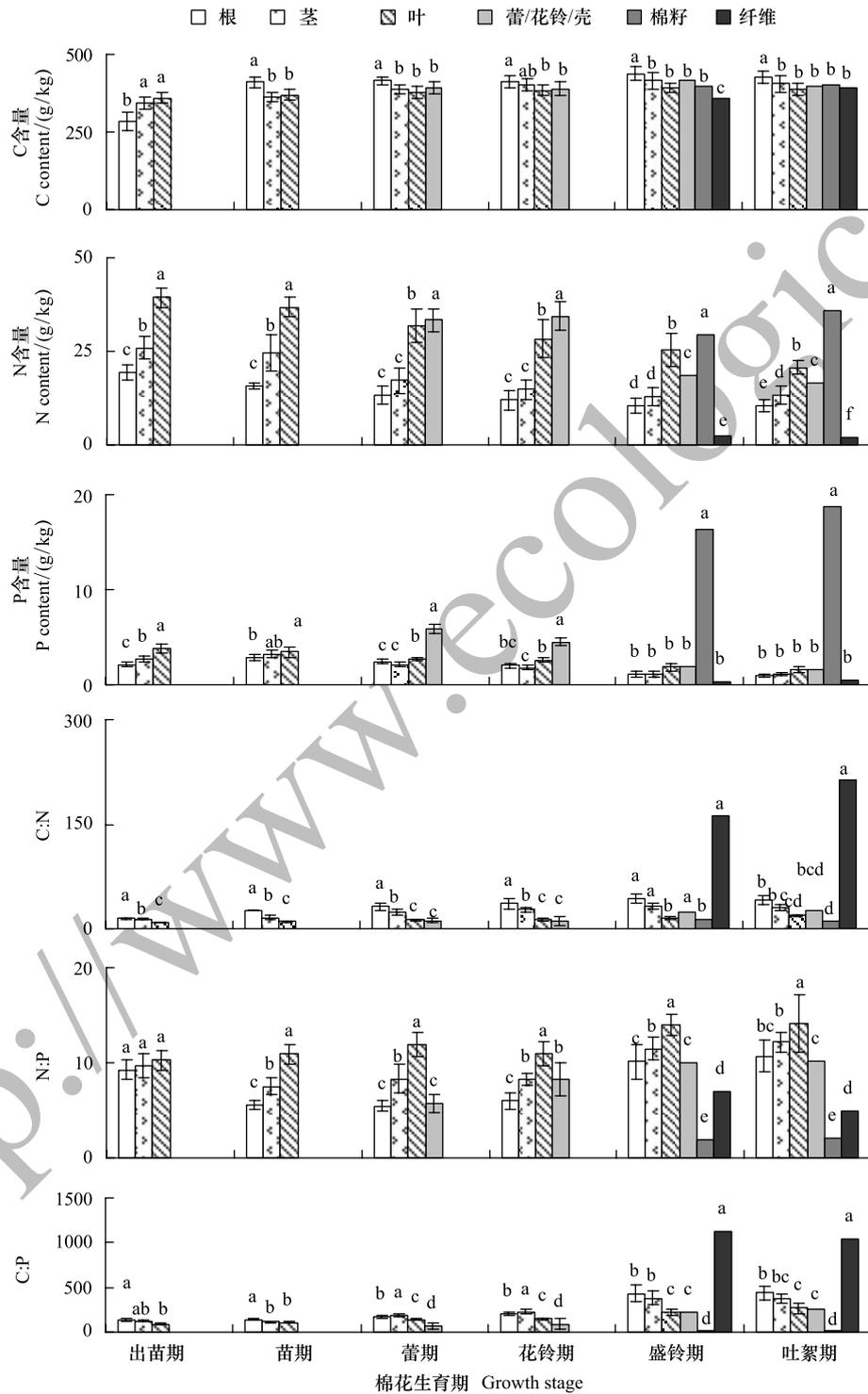


图 1 棉花各器官 C、N、P 含量及其化学计量比的变化规律

Fig.1 Seasonal dynamics of C, N and P contents and their ratios in different organs of cotton

不同小写字母表示同一生育期不同器官间差异显著 ($P < 0.05$)

先增加后降低,在盛铃期达到最大值;C 作为结构性元素,各器官间的变化程度不大,在出苗期至吐絮期的根与茎、叶片上表现出显著性差异($P<0.05$),在盛铃期纤维的 C 元素含量显著小于其他各器官($P<0.05$)。N、P 元素含量随棉花生育期均呈下降趋势,N 元素含量在吐絮期有所回升,各器官的 N、P 元素含量存在相似的变化规律,这说明 N、P 两元素间存在协同关系。棉花 N 元素含量在器官间差异均达到显著性水平,仅在蕾期、花铃期和盛铃期的根与茎间差异性未达到显著性水平($P>0.05$)。棉花生长前期 P 元素含量在各器官间的差异均达到显著水平($P<0.05$);盛铃期和吐絮期的棉籽 P 元素含量显著高于其他器官($P<0.05$),其他器官间差异不显著($P>0.05$)。

棉花 C:N 在出苗期至花铃期的根、茎、叶间存在显著性差异($P<0.05$),盛铃期与吐絮期的根、茎、叶与棉籽和纤维间体现出显著性差异水平($P<0.05$)。N:P 在出苗期各器官差异性不显著($P>0.05$),之后各器官均存在显著性差异水平($P<0.05$)。C:P 在出苗期和苗期、蕾期和花铃期、盛铃期和吐絮期各器官间差异性表现出一致性,首先是根与茎、叶片间有显著性差异,随后是各器官间均存在显著性差异,而后的变化规律是棉籽 >根(或茎、叶) ($P<0.05$) >纤维 ($P<0.05$)。

2.2 生长速率假说的验证

生长速率假说是解析生物有机体维持体内化学元素组成平衡的机制性假说,该假说认为生物有机体的生长速率与其体内元素化学计量特征之间存在紧密的联系^[18],即生长率较高的生物具有较低的 C:P 和 N:P。本研究棉花 N:P、C:P 与其比生长速率存在负相关关系,说明比生长速率较高的棉花具有较低的 N:P 和 C:P,研究区棉花生长符合生长速率假说(图 2)。

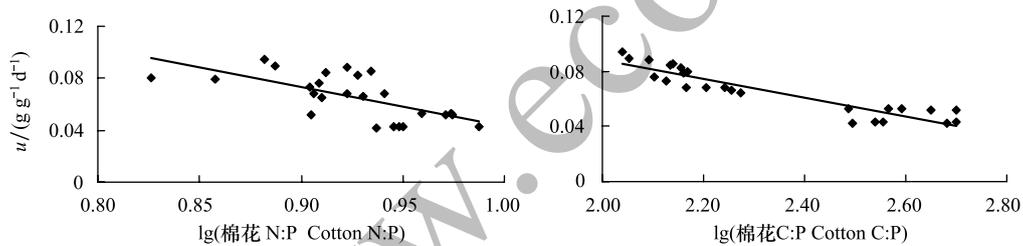


图 2 棉花 N:P、C:P 与比生长速率的关系

Fig.2 Relationship between N:P, C:P and specific growth rate (u) of cotton

2.3 棉花各器官 N、P 内稳性指数

内稳态理论认为生物有机体可对自身特性进行控制,使得体内化学元素组成不随外部环境的变化而保持恒定或者剧烈变化,而是在相对狭窄的范围内保持稳定^[19]。其高低可用调整系数(H)表示, H 值越高,植物保持体内稳定状态的能力越强^[1]。本研究中棉花体内 N、P 元素含量随 N、P 肥梯度的增加均呈幂函数变化,但变化程度不同。由表 2 可知,N 的内稳性指数为 1.02—5.28,在蕾中最高,其次是叶片和棉籽;根 N 元素的

表 2 棉花各器官 N 元素内稳性指数

Table 2 The homeostasis indexes of N element of cotton

参数 Parameter	根 Root		茎 Stem		叶 Leaf		蕾/花铃/壳 Grey/Flower and boll/Wall		棉籽 Cotton seed		纤维 Cotton fiber	
	H	R^2	H	R^2	H	R^2	H	R^2	H	R^2	H	R^2
出苗期 Period of emergence	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
苗期 Seedling	1.59	0.51	—	—	1.11	0.63	—	—	—	—	—	—
蕾期 Budding	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
花铃期 Flowering and boll	1.02	0.53	1.41	0.61	1.46	0.62	5.28	0.38	—	—	—	—
盛铃期 Full bolling	1.44	0.68	2.06	0.61	1.74	0.68	1.82	0.87	1.45	0.85	2.91	0.82
吐絮期 Boll opening	1.83	0.55	1.93	0.66	3.44	0.55	1.06	0.74	3.39	0.65	1.47	0.43

$H>1$ 时植株才具有内稳性,表中“—”代表处于生育期的该器官不具内稳性

内稳性在吐絮期最大,花铃期最小;茎在盛铃期表现出最大水平,叶片在花铃期和盛铃期的内稳性均较低。

P 元素内稳性指数的变化见表 3。根的 P 元素在出苗期体现出最大内稳性,吐絮期最低;茎的 P 元素内稳性各时期变化不大,也在出苗期体现出最大内稳性;叶片 P 元素内稳性在蕾期最大,这个时期是棉花生殖生长的开始;吐絮期壳的 P 元素内稳性最高。盛铃期、吐絮期的棉籽和纤维 P 元素均不具内稳性,这可能是由于该时期土壤中 P 元素的供应能够满足棉花的生长,过多 P 元素的施入导致棉花在果实上体现其毒害作用。

表 3 棉花各器官 P 元素内稳性指数

Table3 The homeostasis indexes of P element of cotton

参数 Parameter	根 Root		茎 Stem		叶 Leaf		蕾/花铃/壳 Grey/Flower and boll/Wall		棉籽 Cotton seed		纤维 Cotton fiber	
	H	R ²	H	R ²	H	R ²	H	R ²	H	R ²	H	R ²
出苗期 Period of emergence	2.69	0.08	1.99	0.07	1.66	0.35						
苗期 Seedling	1.28	0.41	1.07	0.49	1.27	0.22						
蕾期 Budding	1.63	0.82	1.67	0.61	2.30	0.85	3.68	0.52				
花铃期 Flowering and boll	2.49	0.30	1.73	0.48	1.51	0.65	—	—				
盛铃期 Full bolling	1.21	0.86	1.08	0.77	1.43	0.73	1.48	0.48	—	—	—	—
吐絮期 Boll opening	1.18	0.92	1.20	0.91	1.01	0.76	4.55	0.29	—	—	—	—

2.4 N、P 施肥对棉花限制元素类型影响

由图 3 可知,土壤施入 N、P 肥后,棉花生长速率均有上升趋势,随着土壤 N、P 养分含量的增加,棉花生长速率先增加后达到稳定水平。其中,N0、N1 和 P0、P1 处理棉花在盛铃期和吐絮期生长速率较高,说明过低的施肥水平会引起棉花生长缓慢、产量下降、成熟期推迟等现象。其余各处理棉花植株生长速率均呈现苗期较小,蕾期迅速增大,花铃期或盛铃期达到高峰,吐絮期又有所减小的趋势。与农户施肥对照(CK)相比,N、P 添加水平各生育期棉花均在 N2、P2 水平表现出最高生长速率,说明过高或较低的养分添加都会抑制棉花的生长,且农户日常种植过程中有过量施肥的现象。综合 N、P 两组施肥结果,N 添加后促使棉花各生育期生长速率提升程度较 P 添加高,且最高生长速率出现在 N2 处理水平。由此判断棉花的生长受到 N、P 元素的共同限制,更易受到 N 元素的限制,这与新疆农田土壤缺氮、少磷、富钾现象一致^[20]。

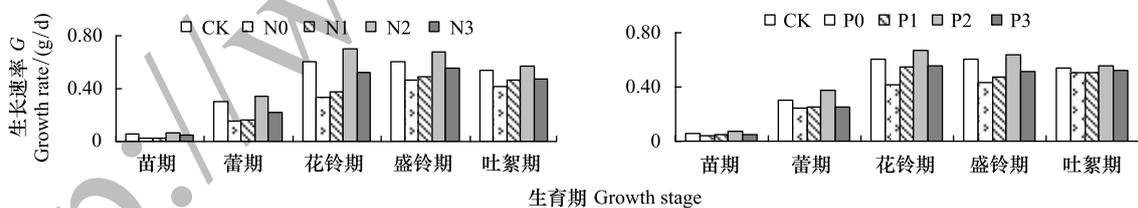


图 3 不同 N、P 施肥处理对棉花生长速率的影响

Fig.3 Effect of different N,P fertilization treatment on growth rate (G) of cotton

3 结论与讨论

3.1 棉花 C、N、P 含量特征

C 元素是植物各种生理生化过程的底物和能量来源,N 和 P 是各种蛋白质和遗传物质的重要组成元素^[21];C 元素同化和 N、P 元素的吸收途径不同,即随生长阶段的变化 C、N、P 元素的分配比例也有较大的差别。本研究中由于生长初期棉花不具有丰富的根系组织,导致出苗期根的 C 元素含量较茎和叶低;该时期棉花各器官输导组织、支持组织发育均不完善,细胞大多具有分裂能力,需要大量的蛋白质和核酸来满足植物逐渐增加的生长速率,从而对 N、P 元素的选择性吸收较多。蕾期到盛铃期是棉花营养生长和生殖生长的并进

时期,这一时期干物质分配仍以营养器官为中心,所以蕾和花铃的 C 元素含量与其他器官相差不大。根系是许多物质同化、转化、合成的器官,其元素含量直接影响棉花的生长发育及产量品质形成^[22]。随着棉花生长对养分需求量的增加,促使棉花发育出较为发达的根系组织,以获取更多的养分含量。然而,根的养分吸收动力来源于光合作用,叶片作为植物获取能源和合成光合产物的同化器官,此时其新陈代谢和生产活动最为旺盛,糖类物质得到有效的积累,生物量迅速增加,C 元素含量达到峰值。而 N、P 养分元素含量因为棉花根系对营养元素的吸收赶不上细胞膨胀的速率,使得棉花各器官 N、P 元素受到稀释效应。从盛铃期到吐絮期,棉花营养生长衰退,生殖生长旺盛;棉籽和纤维的 C 元素含量有所增加,根的养分吸收能力加强,叶片 C 元素含量小幅度降低,N 元素含量却略有增加,用以提高植物的代谢强度,此结论与刘瑞显等^[23]和胡国智等^[24]对棉花元素循环的研究结果一致。

3.2 生长速率假说的验证

生长速率假说是解析有机体维持内平衡的机制性假说,该假说认为生物有机体必需改变 C、N、P 比值来适应生长速率的改变,即生长速率高的生物具有较低的 N:P 和 C:P^[25]。本试验研究发现,棉花的生长符合生长速率假说,比生长速率较高的棉株具有较低的 C:P 和 N:P,这与严正兵等^[26]的研究发现拟南芥叶片比生长速率与其 N:P、C:P 间呈现负相关关系的结论一致。然而,Matzek 等^[27]和胡培雷等^[28]的研究发现植物生长速率与其养分元素化学计量比间的关系并不是绝对的。由于植物的储藏养分器官掩盖了其 C、N、P 化学计量特征与生长速率的关系^[1,29],植物生长是否符合生长速率假说仍未得出统一的定论。

3.3 N、P 内稳性差异

内稳性特征是生态化学计量学的核心概念,其强弱反映了生物对环境变化的生理和生化的适应^[30]。植物在不同的生长发育阶段体内元素是否具有稳定性,已成为生态化学计量学研究的一个重点^[31],但研究成果十分有限。已有的研究表明,从早期的原核生物到后期的原核生物,再到单细胞真核生物、多细胞真核生物,内稳性可能是逐渐增强的^[32],高等植物比低等植物具有更高的内稳性^[33],大量元素的内稳性高于微量元素,微量元素高于非必要元素^[7]。本研究结果表明,棉花 N、P 元素的调整系数均介于藻类、真菌^[1]和动物^[34]之间,符合前人的研究结果。

3.4 限制性元素的判断

N 和 P 是陆地植物的基本元素,在植物体内含量的高低影响着植物的生长和群落的动态^[35],二者协同限制着植物的代谢过程,其生态化学计量比 N:P 对植物养分可获得性及其与土壤间的养分供需平衡关系有很好的指示作用^[36]。国内外学者通过大量的研究得出不同区域、不同植物的养分限制性元素的评判标准并不统一^[37-38]。本研究结合施肥试验,从生长速率对施肥梯度的响应状况可判断 N、P 共同制约着棉花的生长。且棉花的最大生长速率所对应的叶片 N:P 为 13 左右,因此可以判断棉花限制性养分元素的临界值为 13:当棉花叶片 N:P<13 时,棉花的生长受到 N 的限制;N:P>13 时,棉花的生长受到 P 的限制。在严正兵等^[26]的研究结果中发现,土壤中养分元素含量与植物养分含量存在显著的相关性,说明该养分元素可能抑制着植物的生长。由此,结合棉花生长速率和内稳性对限制性元素进行判断,得出其生长受到 N、P 元素的共同限制,在生育前期更易受到 P 元素的限制,后期则更易受到 N 元素的限制。P 的主要来源是成土母质的风化和肥料的施用,在土壤中移动性小,不易被植物吸收利用;因此,基施充足的 P 肥有助于满足棉株对 P 的需求,增强其对不利因素的抵抗能力,从而提高出苗率。刘翠等^[39]和陈求柱^[40]对棉花施氮的研究结论表明,施入一定比例的底肥,并适当增加后期氮肥比例,棉花现蕾早,吐絮晚,有利于延长花铃期,增结棉铃促进产量的形成。

本研究中棉花 C 元素含量呈先升高后下降趋势,盛铃期达到最大;N、P 元素含量变化趋势一致,均随棉株的生长逐渐下降。根据生长速率与棉株 N:P 和 C:P 比值的比值的关系得出,研究区棉花生长符合生长速率假说;N、P 元素在棉株体内具有一定的内稳性,内稳性在棉株各器官间存在差异。结合生长速率可判断,研究区棉花生长在受到 N、P 共同限制,同时,前期易受到 P 元素的限制,后期则易受到 N 元素的限制;判断限制性

元素的 N:P 临界值为 13。

参考文献 (References):

- [1] Sterner R W, Elser J J. Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere. Princeton: Princeton University Press, 2002: 906-907.
- [2] 杨清培, 欧阳明, 杨光耀, 宋庆妮, 郭春兰, 方向民, 陈昕, 黄兰, 陈伏生. 竹子生态化学计量学研究: 从生物学基础到竹林培育学应用. 植物生态学报, 2016, 40(3): 264-278.
- [3] Elser J J, Fagan W F, Kerkhoff A J, Swenson N G, Enquist B J. Biological stoichiometry of plant production: metabolism, scaling and ecological response to global change. *New Phytologist*, 2010, 186(3): 593-608.
- [4] Ågren G I, Weih M. Plant stoichiometry at different scales: element concentration patterns reflect environment more than genotype. *New Phytologist*, 2012, 194(4): 944-952.
- [5] Watts T, Woods H A, Hargand S, Elser J J, Markow T A. Biological stoichiometry of growth in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Insect Physiology*, 2006, 52(2): 187-193.
- [6] Hessen D O, Jensen T C, Kyle M, Elser J J. RNA responses to N- and P-limitation; reciprocal regulation of stoichiometry and growth rate in *Brachionus*. *Functional Ecology*, 2007, 21(5): 956-962.
- [7] 蒋利玲, 何诗, 吴丽凤, 颜远烽, 翁少峰, 刘静, 王维奇, 曾从盛. 闽江河口湿地 3 种植物化学计量内稳性特征. *湿地科学*, 2014, 12(3): 293-298.
- [8] 马任甜, 方瑛, 安韶山, 赵俊峰, 肖礼. 黑岱沟露天煤矿优势植物叶片及枯落物生态化学计量特征. *土壤学报*, 2016, 53(4): 1003-1014.
- [9] Zhang H Y, Wu H H, Yu Q, Wang Z W, Wei C Z, Long M, Kattge J, Smith M, Han X G. Sampling date, leaf age and root size: implications for the study of plant C:N:P stoichiometry. *PLoS One*, 2013, 8(4): e60360.
- [10] 杨菁, 谢应忠, 吴旭东, 徐坤. 不同种植年限人工苜蓿草地植物和土壤化学计量特征. *草业学报*, 2014, 23(2): 340-345.
- [11] 赵航, 贾彦龙, 王秋风. 中国地带性森林和农田生态系统 C-N-P 化学计量统计特征. *第四纪研究*, 2014, 34(4): 803-814.
- [12] Sistla S A, Appling A P, Lewandowska A M, Taylor B N, Wolf A A. Stoichiometric flexibility in response to fertilization along gradients of environmental and organismal nutrient richness. *Oikos*, 2015, 124(7): 949-959.
- [13] 贡璐, 张雪妮, 吕光辉, 韩丽. 塔里木河上游典型绿洲不同土地利用方式下土壤质量评价. *资源科学*, 2012, 34(1): 120-127.
- [14] 韩勇, 许映飞, 顾超, 花明明, 王俊, 陈源, 张祥, 陈德华. 不同种植方式对盐碱地棉花干物质质量及氮磷钾积累的影响. *棉花学报*, 2014, 26(2): 184-188.
- [15] 段锦波, 翟勇, 柴颖, 董天宇, 冶军, 侯振安. 不同滴灌施肥模式对棉花产量及养分吸收的影响. *中国土壤与肥料*, 2014, (6): 52-58.
- [16] 李新伟, 吕新, 张泽, 陈剑, 石宏刚, 田敏. 棉花氮素营养诊断与追肥推荐模型. *农业机械学报*, 2014, 45(12): 209-214.
- [17] 王肖娟, 危常州, 张君, 董鹏, 王娟, 朱齐超, 王金鑫. 灌溉方式和施氮量对棉花生长及氮素利用效率的影响. *棉花学报*, 2012, 24(6): 554-561.
- [18] Yu Q, Wu H H, He N P, Lü X T, Wang Z P, Elser J J, Wu J G, Han X G. Testing the growth rate hypothesis in vascular plants with above- and below-ground biomass. *PLoS One*, 2012, 7(3): e32162.
- [19] Sardans J, Rivas-Ubach A, Peñuelas J. The C:N:P stoichiometry of organisms and ecosystems in a changing world: a review and perspectives. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2012, 14(1): 33-47.
- [20] 姚银坤. 施磷对棉花生长发育和养分吸收的影响[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2008: 1-7.
- [21] 曾昭霞, 王克林, 刘孝利, 曾馥平, 宋同清, 彭晚霞, 张浩, 杜虎. 桂西北喀斯特区原生林与次生林鲜叶和凋落叶化学计量特征. *生态学报*, 2016, 36(7): 1907-1914.
- [22] 谢志良, 田长彦, 卞卫国, 曾凡江. 施氮对棉花苗期根系分布和养分吸收的影响. *干旱区研究*, 2010, 27(3): 374-379.
- [23] 刘瑞显, 陈兵林, 王友华, 郭文琦, 周治国. 氮素对花铃期干旱再复水后棉花根系生长的影响. *植物生态学报*, 2009, 33(2): 405-413.
- [24] 胡国智, 张炎, 李青军, 胡伟, 孟凤轩, 冯广平. 氮肥运筹对棉花干物质积累、氮素吸收利用和产量的影响. *植物营养与肥料学报*, 2011, 17(2): 397-403.
- [25] Bradshaw C, Kautsky U, Kumbalad L. Ecological stoichiometry and multi-element transfer in a coastal ecosystem. *Ecosystems*, 2012, 15(4): 591-603.
- [26] 严正兵, 金南瑛, 韩廷申, 方精云, 韩文轩. 氮磷施肥对拟南芥叶片碳氮磷化学计量特征的影响. *植物生态学报*, 2013, 37(6): 551-557.
- [27] Matzek V, Vitousek P M. N:P stoichiometry and protein: RNA ratios in vascular plants: an evaluation of the growth-rate hypothesis. *Ecology Letters*, 2009, 12(8): 765-771.
- [28] 胡培雷, 王克林, 曾昭霞, 张浩, 李莎莎, 宋希娟. 喀斯特石漠化地区不同退耕年限下桂牧 1 号杂交象草植物-土壤-微生物生态化学计量

- 特征. 生态学报, 2017, doi: 10.5846/stxb201508181723.
- [29] Ågren G I. Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2008, 39 (1): 153-170.
- [30] Yu Q, Chen Q S, Elser J J, He N P, Wu H H, Zhang G M, Wu J G, Bai Y F, Han X G. Linking stoichiometric homeostasis with ecosystem structure, functioning and stability. *Ecology Letters*, 2010, 13(11): 1390-1399.
- [31] 刘超, 王洋, 王楠, 王根轩. 陆地生态系统植被氮磷化学计量研究进展. *植物生态学报*, 2012, 36(11): 1205-1216.
- [32] Li Y F, Li Q Y, Guo D Y, Liang S, Wang Y J. Ecological stoichiometry homeostasis of *Leymus chinensis* in degraded grassland in western Jilin Province, NE China. *Ecological Engineering*, 2016, 90: 387-391.
- [33] Nifong R L, Cohen M J, Cropper W P Jr. Homeostasis and nutrient limitation of benthic autotrophs in natural chemostats. *Limnology and Oceanography*, 2014, 59(6): 2101-2111.
- [34] Karimi R, Folt C L. Beyond macronutrients: element variability and multielement stoichiometry in freshwater invertebrates. *Ecology Letters*, 2006, 9(12): 1273-1283.
- [35] 黄小波, 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 郎学东. 云南普洱季风常绿阔叶林 152 种木本植物叶片 C、N、P 化学计量特征. *生态学杂志*, 2016, 35 (3): 567-575.
- [36] Rong Q Q, Liu J T, Cai Y P, Lu Z H, Zhao Z Z, Yue W C, Xia J B. Leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of *Tamarix chinensis* Lour. in the Laizhou Bay coastal wetland, China. *Ecological Engineering*, 2015, 76: 57-65.
- [37] 聂兰琴, 吴琴, 尧波, 付姗, 胡启武. 鄱阳湖湿地优势植物叶片-凋落物-土壤碳氮磷化学计量特征. *生态学报*, 2016, 36(7): 1898-1906.
- [38] Zeng Q C, Li X, Dong Y H, An S S, Darboux F. Soil and plant components ecological stoichiometry in four steppe communities in the Loess Plateau of China. *Catena*, 2016, 147: 481-488.
- [39] 刘翠, 张巨松, 郑慧, 郑剑超, 高丽丽. 氮肥基追比对杂交棉生长发育和产量形成的影响. *西北农业学报*, 2014, 23(12): 102-109.
- [40] 陈求柱. 氮肥运筹对棉花产量形成及养分吸收利用的影响研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2013: 57-59.