

青海东部农区引进燕麦品种各器官 C、N、P 生态化学计量学特征变化研究

吴浩^{1,2}, 张燕², 贾志锋², 何克燕², 王佳豪², 魏小星²

(1.青海省科技发展服务中心,青海 西宁 810000; 2.青海大学畜牧兽医科学院,青海省青藏高原优良牧草种质资源利用重点实验室,青海 西宁 810016)

摘要:以4个引种燕麦(*Avena sativa*)为典型代表,对其不同生育时期根、茎、叶中的C、N、P含量及其化学计量学特征进行测定,探讨不同生育时期燕麦C、N、P元素含量及其化学计量比的变化规律,为燕麦饲草的科学收获提供理论依据。结果表明:燕麦全株C、N、P含量分别为322.30~333.97、17.42~75.62、2.74~5.42 mg·g⁻¹,燕麦根C、N、P含量分别为298.42~317.92、11.47~73.71、2.82~3.42 mg·g⁻¹,燕麦茎C、N、P含量分别为311.25~338.86、10.15~75.16、2.44~5.06 mg·g⁻¹,燕麦叶C、N、P含量分别为330.80~372.47、30.64~113.80、2.59~8.65 mg·g⁻¹;各器官间C、N、P含量表现为叶>茎>根。此外,燕麦各器官C、N、P含量的积累过程具有一定季节特征,C含量积累过程受生育时期影响较小,表现出较强的稳定性;而N和P含量的积累过程受生育时期影响较大,其在拔节期~抽穗期均高于开花期~乳熟期。燕麦各器官C:N、C:P和N:P分别为4.42~24.44、70.72~124.56和6.56~17.28,其中C:N、C:P在开花期~乳熟期均高于拔节期~抽穗期;N:P则规律相反。

关键词:燕麦;C、N、P含量;生态化学计量学;生育时期;分配规律

中图分类号:S512.6;S153.6⁺1 **文献标志码:**A

C, N and P stoichiometry characteristics of oat cultivars in eastern agricultural area of Qinghai Province

WU Hao^{1,2}, ZHANG Yan², JIA Zhifeng², HE Keyan², WANG Jiahao², WEI Xiaoxing²

(1. Qinghai Science and Technology Development Service Center, Xining, Qinghai 810000, China;

2. The Academy of Animal and Veterinary Science, Qinghai University, Qinghai Key Laboratory of Excellent Forage Germplasm Resources Utilization on Qinghai-Tibet Plateau, Xining, Qinghai 810016, China)

Abstract: Four introduced oats (*Avena sativa*) were used as representatives in this study to determine the C, N, and P contents and their stoichiometric characteristics in roots, stems, and leaves as well as the changes in C, N, and P elemental contents of oats and their stoichiometric ratios at different fertility periods. The study would provide some theoretical basis for scientific harvesting of oat forage. The results showed that the C, N and P contents of whole oat plant were 322.30~333.97, 17.42~75.62 and 2.74~5.42 mg·g⁻¹, respectively. The contents of C, N and P in oat root were 298.42~317.92, 11.47~73.71 and 2.82~3.42 mg·g⁻¹, respectively. The contents of C, N and P in oat stem were 311.25~338.86, 10.15~75.16 and 2.44~5.06 mg·g⁻¹, respectively. The contents of C, N and P in oat leaves were 330.80~372.47, 30.64~113.80 and 2.59~8.65 mg·g⁻¹, respectively. The contents of C, N and P in each organ were leaf > stem > root. In addition, the accumulation process of C, N and P content in oat organs had certain seasonal characteristics. The accumulation process of C content was less affected by growth period and showed strong stability, while the accumulation process of N and P content was more affected by growth period, and it was higher in jointing stage to heading stage than in flowering stage to milk ripe stage. The C:N, C:P

收稿日期:2021-08-26

修回日期:2022-04-07

基金项目:青海省科技基础研究平台(2021-ZJ-T01);现代农业产业技术体系建设专项资金(CARS-07-G14);青海省高端创新人才计划(2020-PYBJ-84)

作者简介:吴浩(1989-),男,山东济宁人,副研究员,主要从事牧草种质资源创新利用研究/科研管理。E-mail: 535691877@qq.com

通信作者:魏小星(1985-),男,青海互助人,副研究员,主要从事牧草育种、抗逆生理研究。E-mail: wuiko@163.com

: P and N : P of oat organs were 4.42~24.44, 70.72~124.56 and 6.56~17.28, respectively. The C : N and C : P of oat organs from flowering to milking stage were higher than those from jointing stage to heading stage. N : P was the opposite.

Keywords: oats; C, N and P contents; stoichiometry; growth stage; distribution rule

C、N、P 是植物生命活动所需的基本元素, C 影响植物干物质构成, N、P 影响植物体内蛋白质和遗传物质的合成^[1-2]。生态化学计量学综合了多重领域的基本原理, 为研究 C、N、P 循环及其相互关系提供了科学方法^[3-5]。利用生态化学计量学对植物 C、N、P 含量及其比值进行分析, 能够反映其养分利用状况和对环境的适应能力^[6]。近年来, 生态化学计量学发展迅速, 依托内稳性理论和生长速率理论, 从最初的低等生物领域扩展到了如今的高等植物领域^[7-8]。目前生态化学计量主要集中在其对植物叶片的研究, 而对根、茎等器官研究相对较少。

王凡坤等^[9]发现小麦 (*Triticum aestivum*) 叶片的生态化学计量比对土壤 N、P 的响应可以用来指导小麦精确施肥; 王飞等^[10]通过研究不同施肥模式对水稻 (*Oryza sativa*) 植株 C、N、P 化学计量特征的影响, 从而确定了水稻田最佳的施肥模式。植物根、茎、叶具有不同的功能和作用, 在养分需求和积累上也存在差异^[11]。植物不仅依靠叶片光合作用积累 C 等, 还通过根系吸收和转运土壤里的 N、P 等养分元素, 并以茎作为传导器官, 连接地上和地下组织, 将养分传送到各个器官^[12], 各器官对植物生长具有重要作用。开展对植物根、茎、叶生态化学计量研究, 探索同一株植物各器官间元素含量和养分利用上的关联和差异, 有利于更加全面地了解植物生长过程中的养分利用策略及其对环境的适应能力^[13]。

燕麦 (*Avena sativa*) 是禾本科燕麦属植物, 产草量高, 籽实粗蛋白含量高, 也是一种粮草兼用型作物^[14]。燕麦具有适应能力强、品质优良、易栽培等特点, 在我国大部分地区均有种植^[15-16]。除了为家畜提供优良牧草, 燕麦还应用于人工草地建设, 推动了我国畜牧业和生态建设的发展^[17]。有关燕麦抗逆性评价^[18-19]、生产性能^[20-21]、种质筛选与评价^[22]等方面的研究已有报道, 而在生态化学计量上的研究, 特别是各器官在不同收获时期的变化还鲜有报道。燕麦作为一年生牧草, 其养分含量和营养价值受生育时期的影响^[23], 随着生育时期的变化, 植株会有不同的养分分配与利用策略。本文通过对燕麦饲草收获最常见的开花期、灌浆期、乳熟期进行采样并结合抽穗期进一步验证, 分析了燕麦

根、茎、叶 C、N、P 含量及其化学计量比的差异表现和动态变化规律, 旨在揭示燕麦饲草在最主要收获期的养分利用策略, 为其科学收获提供一定理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验地概况

试验地位于青海省互助县南门峡镇 (37°04'39" N, 101°55'12"E), 海拔为 3 146 m。该地属于寒温带大陆型气候, 年均气温 3.4℃, 年均降水量 600 mm。年均蒸发量 1 235.6 mm, 无霜期 110 d, 年日照时数 2 521.7 h。土壤类型为栗钙土, 基本性质为 pH 8.12, 全氮 (N) 1.44 g · kg⁻¹, 全磷 (P₂O₅) 1.33 g · kg⁻¹, 碱解氮 91.35 mg · kg⁻¹, 速效磷 2.16 mg · kg⁻¹, 有机质 33.95 g · kg⁻¹。

1.2 试验设计

本研究选用欧歌、莫妮卡、骏马、沙黄麦 4 个引种燕麦品种作为试验材料, 综合评价其计量特征, 所选品种均由西南民族大学提供。每个品种 1 个试验小区, 随机区组排列, 3 次重复, 小区面积为 50 m² (5 m×10 m)。播前翻地整平耙细, 于 2017 年 6 月初播种, 人工开沟条播, 播深 3~4 cm, 行距 30 cm, 小区间距 1.5 m, 播种量为 225 kg · hm⁻²。基肥为尿素, 在播种前作为底肥一次性施入, 人工均匀撒施, 施用量为 50 kg · hm⁻² (青海东部农区燕麦种植的平均施肥量); 生育期人工除草 2 次。

1.3 测定指标与方法

采样时间为各品种燕麦拔节期、抽穗期、开花期和乳熟期。采样时, 在各小区分别随机采集 0.15 m² (0.5 m×0.3 m) 样方的燕麦全株样段, 地下根系用挖掘法采集, 各小区 3 次重复。各小区植株混合后按根、茎、叶分类, 带回实验室, 将根系洗净、晾干, 各器官于 65℃ 下烘干至恒重后, 粉碎过 0.45 mm 筛。采用重铬酸钾容量法测定全碳含量, 用凯氏定氮法测全氮含量, 用钼锑抗比色法测全磷含量^[24]。

1.4 数据处理

所有数据均用 Microsoft Excel 2010 进行初步整理, 其中燕麦各器官 C、N、P 采用质量含量, C : N、C : P、N : P 采用质量比, 全株各项指标由不同燕麦品种根、茎、叶各项指标计算均值得到。采用 SPSS

19.0 软件中的单因素方差分析 (ANOVA) 对燕麦不同生育时期和器官间的 C、N、P 含量及化学计量比差异进行比较,并用 Duncan 法在 0.05 水平上进行多重比较;采用 Pearson 相关系数分析燕麦不同生育时期各器官间 C、N、P 含量及化学计量比之间的关系;采用 Origin 2018 制图。

2 结果与分析

2.1 燕麦不同生育时期各器官 C、N、P 含量分析

随着生育时期的推进,燕麦植株及各器官 C 含量从拔节期到乳熟期变化较稳定(图 1)。燕麦全株及其根、茎 C 含量各生育时期期间无显著差异 ($P > 0.05$);而抽穗期叶 C 含量 ($372.47 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$) 显著高于乳熟期 ($P < 0.05$)。不同器官间比较,在各生育时期 C 含量均表现为叶 > 茎 > 根,其中拔节期和抽穗期燕麦叶 C 含量显著高于根和茎 ($P < 0.05$),而开花期和乳熟期各器官之间 C 含量无显著差异 ($P > 0.05$);表明生长初期燕麦 C 主要集中在叶中,根、茎中含量较少,而在生长后期,C 含量在根、茎、叶中的分配较为均衡。

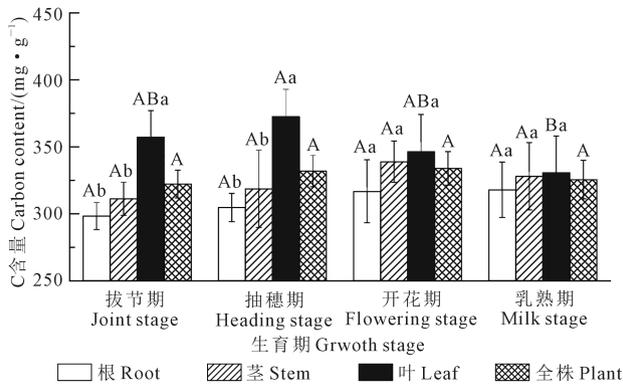
随着生育时期的推进,燕麦植株及各器官 N 含量从拔节期到乳熟期变化趋势有所不同(图 2)。拔节期~抽穗期燕麦全株及根、茎、叶 N 含量均显著高于开花期~乳熟期 ($P < 0.05$),其中全株及根、茎 N 含量均在抽穗期达到最大值,分别为 73.71、75.16、

$75.62 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$;叶片 N 含量则在拔节期最高,为 $113.80 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。不同器官间比较,拔节期~抽穗期 N 含量表现为叶 > 茎 > 根,开花期~乳熟期表现为叶 > 根 > 茎,除抽穗期外,其余生育时期燕麦叶 N 含量均显著高于根和茎 ($P < 0.05$);在生育期内燕麦 N 主要集中在叶中,根、茎中含量相对较少。

随着生育时期的推进,燕麦植株及各器官 P 含量从拔节期到乳熟期变化较大(图 3)。拔节期燕麦全株 P 含量 ($5.42 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$) 显著高于其余生育时期 ($P < 0.05$);抽穗期根 P 含量 ($3.42 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$) 显著高于乳熟期 ($P < 0.05$);拔节期~抽穗期茎、叶 P 含量显著高于开花期~乳熟期 ($P < 0.05$)。不同器官间比较,除开花期外,其余生育时期 P 含量均表现为叶 > 茎 > 根,其中拔节期和乳熟期燕麦叶 P 含量显著高于根、茎 ($P < 0.05$),在这 2 个时期燕麦 P 主要集中在叶器官中。

2.2 燕麦不同生育时期各器官 C、N、P 计量特征分析

在不同生育时期燕麦全株及各器官 C : N 值存在显著差异(图 4)。全株、根、茎、叶 C : N 均在开花



注:不同大写字母表示各器官不同生育时期间差异显著 ($P < 0.05$);不同小写字母表示各生育时期不同器官间差异显著 ($P < 0.05$),下同。

Note: Different capital letters indicate significant differences in different growth periods of the same organ ($P < 0.05$). Different lower-case letters indicate significant differences between different organs in the same growth period ($P < 0.05$), the same as below.

图 1 燕麦不同生育时期全株和各器官碳含量

Fig.1 Carbon content of plants and organs of oats at different growth stages

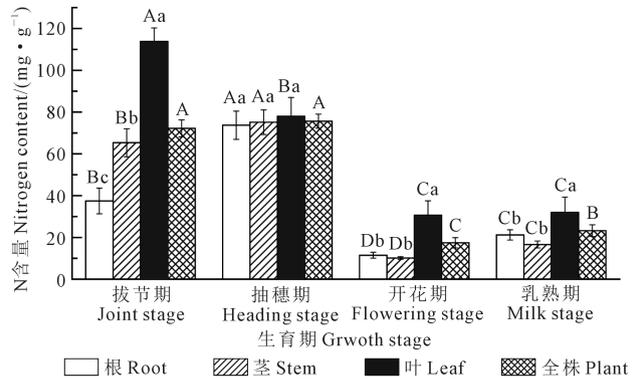


图 2 燕麦不同生育时期全株和各器官氮含量

Fig.2 Nitrogen content in plants and organs of oat at different growth stages

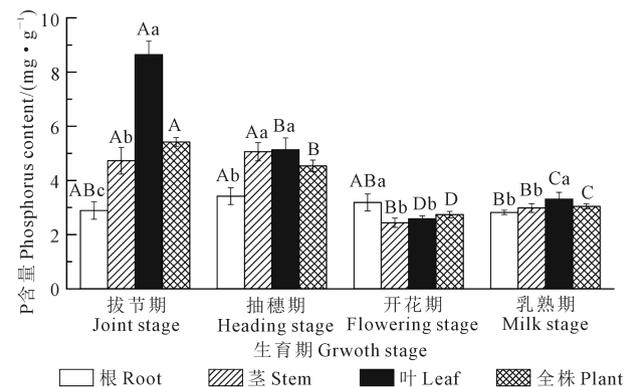


图 3 燕麦不同生育时期全株和各器官磷含量

Fig.3 Phosphorus content in plants and organs of oat at different growth stages

期达到最大值,分别为 24.44、27.88、33.52、11.91,且开花期~乳熟期全株及各器官 C:N 均显著高于拔节期~抽穗期($P<0.05$)。各器官间比较而言,拔节期根 C:N 显著高于茎、叶($P<0.05$),开花期~乳熟期茎 C:N 显著高于根、叶($P<0.05$)。

燕麦全株及各器官 C:P 值随生育期变化规律存在差异(图 5)。根 C:P 在乳熟期达到最大值,为 112.89,显著高于抽穗期($P<0.05$);全株及茎、叶 C:P 均在开花期达到最大值,分别为 124.56、139.55、134.17,且开花期~乳熟期茎、叶 C:P 均显著高于拔节期~抽穗期($P<0.05$)。各器官间比较而言,拔节期~抽穗期,根 C:P 显著高于茎、叶($P<0.05$),开花期根 C:N 显著低于茎、叶($P<0.05$)。

燕麦全株及各器官 N:P 值随生育时期变化规律存在差异(图 6)。全株、根、茎、叶 N:P 均在抽穗期达到最大值,分别为 17.28、21.74、14.86、15.24,其中拔节期~抽穗期,全株及根、茎 N:P 显著高于开花期~乳熟期($P<0.05$);叶 N:P 在抽穗期显著

高于开花期和乳熟期($P<0.05$)。各器官间比较而言,在抽穗期和乳熟期,根 N:P 显著高于茎、叶($P<0.05$),开花期叶 N:P 显著高于根、茎($P<0.05$)。

2.3 燕麦不同生育时期各器官 C、N、P 含量与其化学计量比的相关性分析

在各生育时期,燕麦根、茎、叶的 C 含量与其 C:N、C:P、N:P 之间大部分情况不存在显著相关关系。各器官 N 含量与其 C:N 存在负相关关系,其中拔节期~抽穗期根 N 含量、拔节期茎 N 含量及开花期~乳熟期叶 N 含量均与其 C:N 呈显著负相关;各器官 N 含量与其 N:P 存在正相关关系,其中乳熟期根 N 含量、开花期~乳熟期叶 N 含量均与其 N:P 呈显著正相关。各器官 P 含量与其 C:P 存在负相关关系,其中拔节期~抽穗期根 P 含量、拔节期茎 P 含量、抽穗期叶 P 含量均与其 C:P 呈显著负相关(表 1)。

燕麦不同生育时期各器官 C、N、P 含量相关性多数未达到显著性水平(表 2)。拔节期,根 C:N 与 N:P 呈负相关,抽穗期根 C:P 与 N:P 呈正相关,乳熟期根 C:N 与 N:P 呈负相关;抽穗期,茎 C:N 与 C:P 呈显著正相关,乳熟期茎 C:N 与 C:P 呈正相关,与 N:P 呈负相关;拔节期,叶 C:N 与 N:P 呈负相关,开花期叶 C:N 与 N:P 呈显著负相关,乳熟期叶 C:N 与 N:P 呈负相关(表 3)。

2.4 燕麦不同生育时期全株 C、N、P 含量及其化学计量比的统计学特征分析

对燕麦全株不同生育时期的各项指标进行统计学经典分析,可以在各器官的基础上,进一步解析燕麦整体的 C、N、P 含量及其化学计量比特征,其

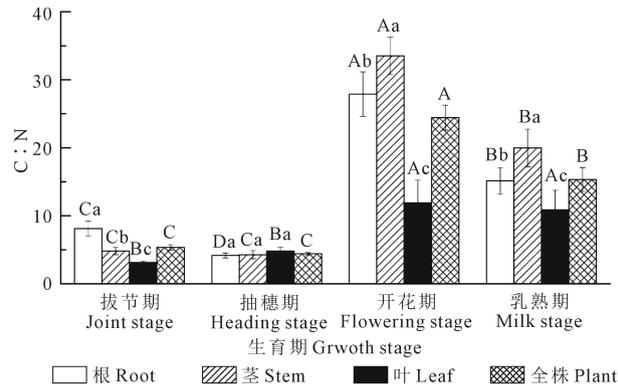


图 4 燕麦不同生育时期全株和各器官 C:N

Fig.4 C:N of plants and organs of oat at different growth stages

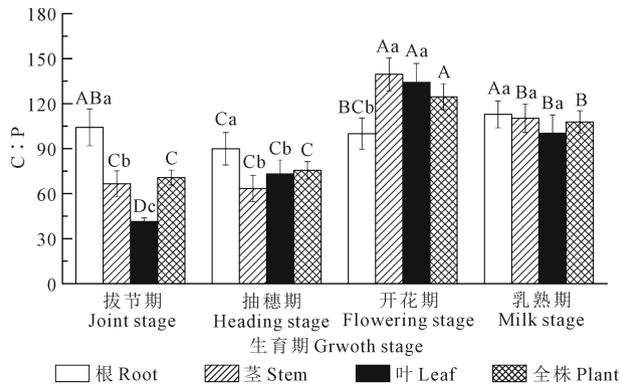


图 5 燕麦不同生育时期全株和各器官 C:P

Fig.5 C:P of plants and organs of oat at different growth stages

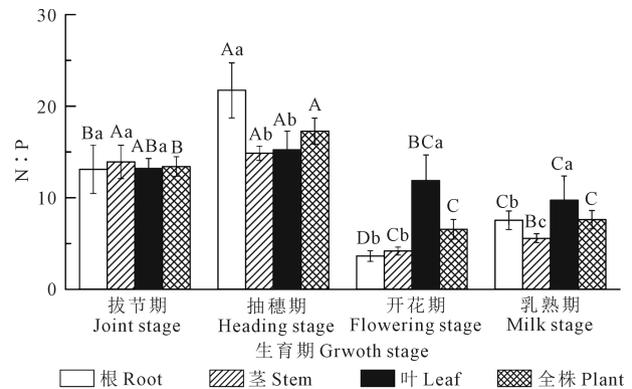


图 6 燕麦不同生育时期全株和各器官 N:P

Fig.6 N:P of plants and organs of oat at different growth stages

表 1 燕麦不同生育时期各器官 C、N、P 含量与其化学计量比的相关性

Table 1 Correlation between C, N, P contents and stoichiometric ratio of oat roots at different growth stages

生育期 Growth stage	指标 Index	根 Root			茎 Stem			叶 Leaf		
		C : N	C : P	N : P	C : N	C : P	N : P	C : N	C : P	N : P
拔节期 Jointing stage	C	-0.667	0.150	0.539	0.472	0.631	0.130	0.428	0.490	0.550
	N	-0.967 **	0.302	0.793 *	-0.961 **	-0.261	0.611	-0.490	0.640	0.737
	P	0.221	-0.940 **	-0.640	-0.342	-0.940 **	-0.629	0.600	-0.520	-0.727
抽穗期 Heading stage	C	-0.097	0.727	0.622	0.877 **	0.913 **	0.121	0.171	0.847 *	0.715
	N	-0.939 **	0.226	0.727	-0.791 *	-0.617	0.517	-0.846 *	0.031	0.795 *
	P	-0.006	-0.961 **	-0.790 *	-0.778 *	-0.859 *	-0.198	-0.547	-0.939 **	-0.475
开花期 Flowering stage	C	0.482	0.716	-0.093	0.649	0.453	-0.134	0.298	0.902 **	0.014
	N	-0.821 *	0.455	0.815 *	-0.824 *	0.133	0.737	-0.949 **	0.013	0.981 **
	P	0.268	-0.094	-0.639	0.264	-0.854 *	-0.831	0.108	-0.581	-0.256
乳熟期 Milk stage	C	0.501	0.943 **	0.063	0.627	0.790 *	-0.295	-0.048	0.753	0.408
	N	-0.868 *	0.187	0.985 **	-0.870 *	-0.517	0.846 *	-0.915 **	0.511	0.945 **
	P	0.282	-0.670	-0.701	-0.385	-0.495	-0.067	0.215	-0.756 *	-0.591

注: * 表示 $P < 0.05$, ** 表示 $P < 0.01$, 下同。

Note: * indicates $P < 0.05$, ** indicates $P < 0.01$, the same as below.

表 2 燕麦不同生育时期各器官 C、N、P 含量之间的相关性

Table 2 Correlation between C, N, and P contents in various organs of oat at different growth stages

生育期 Growth stage	指标 Index	根 Root		茎 Stem		叶 Leaf	
		N	P	N	P	N	P
拔节期 Jointing stage	C	0.818 *	0.190	-0.229	-0.331	0.578	0.487
	N		-0.450		0.227		-0.730
抽穗期 Heading stage	C	0.420	-0.516	-0.404	-0.578	0.379	-0.623
	N		-0.155		0.736		0.154
开花期 Flowering stage	C	0.097	0.336	-0.108	0.076	-0.010	-0.173
	N		-0.077		-0.237		-0.063
乳熟期 Milk stage	C	-0.012	-0.387	-0.163	0.139	0.432	-0.141
	N		-0.568		0.589		-0.279

表 3 燕麦不同生育时期各器官化学计量比之间的相关性

Table 3 Correlation between stoichiometric ratios of various organs in oat at different growth stages

生育期 Growth stage	指标 Index	根 Root		茎 Stem		叶 Leaf	
		C : P	N : P	C : P	N : P	C : P	N : P
拔节期 Jointing stage	C : N	-0.422	-0.865 *	0.441	-0.480	-0.185	-0.756 *
	C : P		0.814 *		0.571		0.783 *
抽穗期 Heading stage	C : N	0.004	-0.579	0.936 **	-0.178	0.471	-0.418
	C : P		0.810 *		0.177		0.604
开花期 Flowering stage	C : N	0.115	-0.774	0.119	-0.666	0.299	-0.901 **
	C : P		0.533		0.660		0.118
乳熟期 Milk stage	C : N	0.307	-0.813 *	0.794 *	-0.821 *	-0.202	-0.842 *
	C : P		0.296		-0.312		0.687

中变异系数 $CV \leq 0.1$ 为弱变异, $0.1 < CV < 1.0$ 为中等变异, $CV \geq 1.0$ 为强变异^[24]。从表 4 可以看出, 拔节期燕麦全株 C、N、P 含量均值分别为 322.30、72.19、5.42 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$, C : N、C : P、N : P 均值分别为 5.35、70.72、13.41, 各指标的变异系数均小于 0.1, 属于弱变异; 抽穗期燕麦全株 C、N、P 含量均值分别为 331.98、75.62、4.54 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$, C : N、C : P、N : P 的均值分别为 4.42、75.48、17.28, 各指标的变异系数均小于 0.1, 属于弱变异; 开花期燕麦全株 C、N、P 含量均值分别为 333.97、17.42、2.74 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$, C : N、C : P、N : P 的均值分别为 24.44、124.56、6.56, 除 N 含量外, 其余指标的变异系数均小于 0.1, 属于弱变异; 乳熟期燕麦全株 C、N、P 含量均值分别为 325.59、23.25、3.04 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$, C : N、C : P、N : P 均值分别为 15.33、107.81、7.61, 除 N 含量和 C : N 外, 其余指标的变异系数均小于 0.1, 属于弱变异。

3 讨论

3.1 燕麦不同生育时期各器官 C、N、P 含量变化特征

植物各器官吸收和转化养分的途径各不相同, 随着生长阶段的变化, 植物会按器官各自的功能来分配其养分资源, 器官间养分含量常存在差异^[25-26]。本研究发现, 随着生育期的推进, 燕麦各器官之间养分含量存在差异, C、N、P 含量总体表现为叶 > 茎 > 根。在生长过程中, 随着气温不断升高, 试验地温度也随之升高, 燕麦叶片光合作用不断加强, 在此过程中固定了大量 C, 还通过碳同化作用积累 N、P, 加上从根等部位获取到一定的养分, 导致燕麦叶对 C、N、P 含量的积累高于茎、根, 叶器官对养分的吸收作用最强。牧草主要通过叶片储存养分^[23], 将较多的 C、N、P 储存到叶片中, 有利于其更好地生长。燕麦作为一种优良牧草, 叶片中养分充足有益于其叶量和营养价值的提高, 也表明燕麦会

表 4 燕麦不同生育时期全株 C、N、P 含量及其化学计量比的统计学参数

Table 4 Statistical parameters of C, N, P content and stoichiometric ratio of oats

时期 Growth stage	参数 Parameter	均值 Mean	标准差 Standard deviation	极差 Range	极小值 Minimum	极大值 Maximum	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis	变异系数 Coefficient of variation
拔节期 Jointing stage	C/(mg·g ⁻¹)	322.30	10.47	30.38	303.75	334.13	-0.84	0.31	0.03
	N/(mg·g ⁻¹)	72.19	4.06	12.29	66.55	78.85	0.27	-0.01	0.06
	P/(mg·g ⁻¹)	5.42	0.16	0.45	5.21	5.66	0.38	-0.92	0.03
	C : N	5.35	0.39	1.25	4.72	5.97	-0.06	0.60	0.07
	C : P	70.72	5.00	13.90	66.15	80.05	1.33	1.06	0.07
	N : P	13.41	1.06	2.84	12.17	15.01	0.27	-1.19	0.08
抽穗期 Heading stage	C/(mg·g ⁻¹)	331.98	11.76	36.45	310.94	347.39	-0.75	1.01	0.04
	N/(mg·g ⁻¹)	75.62	3.35	9.25	70.96	80.22	0.09	-1.21	0.04
	P/(mg·g ⁻¹)	4.54	0.21	0.66	4.12	4.78	-1.33	2.37	0.05
	C : N	4.42	0.20	0.60	4.10	4.69	-0.24	-0.54	0.05
	C : P	75.48	5.80	17.88	68.37	86.24	0.99	1.32	0.08
	N : P	17.28	1.42	4.12	15.83	19.95	1.18	1.17	0.08
开花期 Flowering stage	C/(mg·g ⁻¹)	333.97	12.55	33.60	324.20	357.80	1.51	1.26	0.04
	N/(mg·g ⁻¹)	17.42	2.47	6.22	13.90	20.12	-0.64	-1.34	0.14
	P/(mg·g ⁻¹)	2.74	0.12	0.32	2.57	2.89	-0.01	-1.12	0.04
	C : N	24.44	1.83	5.60	21.02	26.62	-1.01	1.39	0.08
	C : P	124.56	8.53	25.19	115.64	140.83	1.19	1.68	0.07
	N : P	6.56	1.08	2.69	5.00	7.69	-0.43	-1.63	0.16
乳熟期 Milk stage	C/(mg·g ⁻¹)	325.59	14.33	39.53	306.47	346.01	0.43	-0.89	0.04
	N/(mg·g ⁻¹)	23.25	2.82	8.27	17.81	26.08	-1.37	1.84	0.12
	P/(mg·g ⁻¹)	3.04	0.09	0.28	2.94	3.21	1.17	1.91	0.03
	C : N	15.33	1.76	4.86	13.65	18.51	1.07	0.50	0.11
	C : P	107.81	7.40	21.20	95.79	116.99	-0.27	-0.30	0.07
	N : P	7.61	0.99	3.20	5.82	9.02	-0.66	1.50	0.13

根据生育时期的变化,协调根、茎、叶中的养分分配,以此适应生长环境的变化。罗艳等^[27]对玉米(*Zea mays*)化学计量特征的研究发现,从拔节期到乳熟期玉米各器官 C、N 含量均表现为叶>茎>根,这与本研究的结果一致,而其 P 含量表现为茎>叶>根,这可能与玉米茎器官的代谢能力密切影响其磷元素富集有关^[28]。

植物体内的物质组成可分为结构性物质、功能性物质和贮藏性物质,其中 C 是结构性物质,含量相对稳定,受环境影响小,N、P 是功能性物质,受环境影响较明显^[29]。本研究中,各生育时期之间燕麦 C 的单位含量基本无显著差异,其积累过程受生育时期影响较小,而 N、P 积累过程明显受到生育期影响,其含量在拔节期~抽穗期均高于开花期~乳熟期。拔节期~抽穗期,燕麦处于营养生长阶段,各器官需要吸收大量 N、P 元素,从而获得蛋白质和核酸用于其形态建成和增加生长速率,因此生长初期燕麦体内 N、P 含量较高^[30]。开花期~乳熟期,燕麦逐渐进入生殖生长,需要消耗大量 N、P 合成具有遗传作用的蛋白质,且体内 N、P 浓度还会受到稀释效应影响^[31],导致其 N、P 含量不断减少。而在芦苇(*Phragmites communis*)^[24]上的研究表明,其 C 含量随生育时期的变化逐渐增加,N、P 则相反。在互花

米草(*Spartina alterniflora*)^[32]上的研究发现,其根 N、P 含量随生育时期的变化表现为先升高后降低再升高,茎、叶 C、N 含量则表现出先降低后上升的趋势。以上研究与本试验结果不一致,可能是由于燕麦为一年生作物,生长特性及生长环境有所不同造成的。本研究中,各生育时期燕麦植株 C 含量较稳定,对其生长影响有限,而 N、P 含量在生育后期出现了明显的下降趋势,影响了植株的生长,因此在实际生产中,拔节期~抽穗期燕麦营养生长阶段适当追肥可以保证其后期良好生长,在开花期~乳熟期阶段 N、P 的转化与稀释更有利于其生殖生长,在这一阶段进行饲草收获能保证最大的 N、P 利用效率。

3.2 燕麦不同生育时期各器官生态化学计量比特征

植物为了更好地适应外界环境的变化,会根据自身需要调整其养分分配比例,从而导致体内 C : N、C : P 和 N : P 化学计量比的变化;植物 C : N、C : P 能反映植物吸收和同化 C 的能力,一般 C : N、C : P 较高,表明植物对 N、P 利用效率也较高^[6]。本研究发现,在整个生育期,燕麦 C 含量较稳定,而随着生育时期的推进,燕麦体内的 N、P 含量却不断减少,导致其 C : N、C : P 增加,所以燕麦各器官 C

: N、C : P 在开花期~乳熟期均高于拔节期~抽穗期。表明燕麦在生长过程中为了更好地适应外界环境,不断提高了对 N、P 的吸收能力和利用效率。一般情况下,C 作为结构性物质,含量较稳定,植物 C : N 和 C : P 的变化主要由 N、P 变化决定^[33]。本研究中燕麦各器官 C : N、C : P 在开花期~乳熟期均高于拔节期~抽穗期,与各器官 N、P 含量在拔节期~抽穗期均高于开花期~乳熟期的规律相反,这说明确实是 N、P 变化决定了 C : N、C : P 变化,与赵亚芳等^[12]的研究结果一致。燕麦在拔节期~抽穗期时,根 C : N、C : P 显著高于茎和叶,这说明在生长初期,燕麦主要以根系生长为主,根对 N、P 利用效率较高。

Koerselman 等^[34]、Schimel^[35] 提出可用植物叶片 N : P 来衡量其生长环境的养分限制状况,一般 N : P 小于 14,表示生态系统是受 N 限制;N : P 介于 14~16 之间,则表示同时受 N、P 限制或者不受二者限制;N : P 大于 16,受 P 限制。但这一指标是针对水生植物提出,其适用性会因研究对象的不同而有所改变。本研究中,燕麦叶片 N : P 在拔节期、开花期、乳熟期均低于 14,与罗艳等^[27]测定的各生育时期玉米叶片 N : P 均低于 14 的结果基本相一致,该研究通过玉米 N : P 比值判定其生长受到 N 限制,但因物种的不同,本研究中燕麦生长是否确实受 N 元素限制还需要进一步研究。

3.3 燕麦不同生育时期各器官 C、N、P 含量与其化学计量比之间的相关性

燕麦各器官 C : N 和 C : P 与其 N、P 含量呈负相关关系,而与其 C 含量不具有显著相关性,进一步验证了植物 N、P 的变化决定了其 C : N、C : P 变化这一规律,同时说明 C 元素作为结构性物质较为稳定,N、P 元素才是植物生长的限制元素。燕麦各器官 N : P 与其 N 含量呈正相关,而与其 P 含量不具有相关性,表明与 N 元素相比,P 元素相对稳定,在燕麦生长过程中 N : P 变化主要由 N 元素引起,通过前面的分析,发现研究区燕麦的生长更容易受到 N 元素限制,其对于 N 元素的变化反应更加敏感,说明 N 含量对 N : P 比值的影响更大。燕麦各器官的化学计量比存在一定的相关性,表明燕麦植株的生长具有整体性,其会调节器官间的养分比例来适应环境变化。

3.4 燕麦 C、N、P 含量及其化学计量比的统计学特征

本研究试验地位于青藏高原地区,该区海拔高、日照时间长、光合效率高、气温低,燕麦为了适

应环境会不断调整体内的 C、N、P 含量,形成了独特的养分积累特性。在生育期内,燕麦全株 C 含量为 322.30~333.97 mg · g⁻¹,各生育时期 C 含量均低于全球植物 C 含量平均水平(464.00 mg · g⁻¹);N 含量为 17.42~75.62 mg · g⁻¹,除开花期外,其余生育时期 N 含量均高于全球植物 N 含量平均水平(20.60 mg · g⁻¹);P 含量为 2.74~5.42 mg · g⁻¹,各生育时期其 P 含量均高于全球植物 P 含量平均水平(1.99 mg · g⁻¹)^[36-37]。这表明燕麦在生长过程中,对外界环境具有一定适应性。与禾本科其他植物相比,燕麦 C、N、P 含量也表现出一定特异性。与玉米^[27]C(311.97 mg · g⁻¹)、N(16.41 mg · g⁻¹)、P(2.54 mg · g⁻¹)含量均值相比,本研究中各生育时期燕麦 C、N、P 含量相对偏高;与互花米草^[32]C(372.96 mg · g⁻¹)、N(4.32 mg · g⁻¹)、P(1.09 mg · g⁻¹)含量均值相比,燕麦 C 含量相对偏低、N、P 含量相对偏高,这可能与试验地环境和燕麦自身特性有关。

4 结 论

1) 燕麦各收获期全株 C、N、P 含量分别为 322.30~333.97、17.42~75.62 mg · g⁻¹和 2.74~5.42 mg · g⁻¹,根 C、N、P 含量分别为 298.42~317.92、11.47~73.71 mg · g⁻¹和 2.82~3.42 mg · g⁻¹,茎 C、N、P 含量分别为 311.25~338.86、10.15~75.16 mg · g⁻¹和 2.44~5.06 mg · g⁻¹,叶 C、N、P 含量分别为 330.80~372.47、30.64~113.80 mg · g⁻¹和 2.59~8.65 mg · g⁻¹,各器官 C、N、P 含量基本表现为叶>茎>根。

2) 燕麦各器官 C、N、P 含量的积累过程具有一定季节特征。C 含量积累过程受生育时期影响较小,稳定性较强;而 N、P 含量积累过程受生育时期影响较大,其在拔节期~抽穗期均高于开花期~乳熟期。

3) 燕麦不同收获期各器官 C : N、C : P 和 N : P 分别为 4.42~24.44、70.72~124.56 和 6.56~17.28,其中 C : N、C : P 在开花期~乳熟期均高于拔节期~抽穗期;N : P 则在拔节期~抽穗期高于开花期~乳熟期。

参 考 文 献:

- [1] 刘万德,苏建荣,李帅锋,等. 云南普洱季风常绿阔叶林演替系列植物和土壤 C、N、P 化学计量特征[J]. 生态学报, 2010, 30(23): 6581-6590.
- LIU W D, SU J R, LI S F, et al. Stoichiometry study of C, N and P in plant and soil at different successional stages of monsoon evergreen broad-leaved forest in Pu'er, Yunnan Province[J]. Acta Ecologica

- Sinica, 2010, 30(23): 6581-6590.
- [2] 林丽, 李以康, 张法伟, 等. 高寒矮嵩草群落退化演替系列氮、磷生态化学计量学特征[J]. 生态学报, 2013, 33(17): 5245-5251.
LIN L, LI Y K, ZHANG F W, et al. Soil nitrogen and phosphorus stoichiometry in a degradation series of *Kobresia humilis* meadows in the Tibetan Plateau [J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(17): 5245-5251.
- [3] ELSER J J, STERNER R W, GOROKHOVA E, et al. Biological stoichiometry from genes to ecosystems[J]. Ecology Letters, 2000, 3(6): 540-550.
- [4] 李从娟, 雷加强, 徐新文, 等. 塔克拉玛干沙漠腹地人工植被及土壤 C、N、P 的化学计量特征[J]. 生态学报, 2013, 33(18): 5760-5767.
LI C J, LEI J Q, XU X W, et al. The stoichiometric characteristics of C, N, P for artificial plants and soil in the hinterland of Taklimakan Desert[J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(18): 5760-5767.
- [5] 贺金生, 韩兴国. 生态化学计量学: 探索从个体到生态系统的统一化理论[J]. 植物生态学报, 2010, 34(1): 2-6.
HE J S, HAN X G. Ecological stoichiometry: searching for unifying principles from individuals to ecosystems[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2010, 34(1): 2-6.
- [6] 戚德辉, 温仲明, 王红霞, 等. 黄土丘陵区不同功能群植物碳氮磷生态化学计量特征及其对微地形的响应[J]. 生态学报, 2016, 36(20): 6420-6430.
QI D H, WEN Z M, WANG H X, et al. Stoichiometry traits of carbon, nitrogen, and phosphorus in plants of different functional groups and their responses to micro-topographical variations in the hilly and gully region of the Loess Plateau, China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(20): 6420-6430.
- [7] YU Q, CHEN Q S, ELSER J J, et al. Linking stoichiometric homeostasis with ecosystem structure, functioning and stability[J]. Ecology Letters, 2010, 13(11): 1390-1399.
- [8] ELSER J J, ACHARYA K, KYLE M, et al. Growth rate - stoichiometry couplings in diverse biota[J]. Ecology Letters, 2003, 6(10): 936-943.
- [9] 王凡坤, 薛珂, 付为国. 土壤氮磷状况对小麦叶片养分生态化学计量学特征的影响[J]. 中国生态农业学报, 2019, 27(1): 60-71.
WANG F K, XUE K, FU W G. Effects of soil nitrogen and phosphorus contents on ecological stoichiometry of wheat leaf[J]. Chinese Journal of Eco-agriculture, 2019, 27(1): 60-71.
- [10] 王飞, 林诚, 李清华, 等. 长期不同施肥下黄泥田土壤-水稻碳氮磷生态化学计量学特征[J]. 土壤通报, 2017, 48(1): 169-176.
WANG F, LIN C, LI Q H, et al. Stoichiometry of carbon, nitrogen and phosphorus in soil and plant under long-term different fertilizations in a yellow paddy field[J]. Chinese Journal of Soil Science, 2017, 48(1): 169-176.
- [11] 皮发剑, 袁丛军, 喻理飞, 等. 黔中天然次生林主要优势树种叶片生态化学计量特征[J]. 环境学报, 2016, 25(5): 801-807.
PI F J, YUAN C J, YU L F, et al. Ecological stoichiometry characteristics of plant leaves from the main dominant species of natural secondary forest in the central of Guizhou [J]. Ecology and Environmental Sciences, 2016, 25(5): 801-807.
- [12] 赵亚芳, 徐福利, 王渭玲, 等. 华北落叶松根茎叶碳氮磷含量及其化学计量学特征的季节变化[J]. 植物学报, 2014, 49(5): 560-568.
ZHAO Y F, XU F L, WANG W L, et al. Seasonal variation in contents of C, N and P and stoichiometry characteristics in fine roots, stems and needles of *Larix principis-rupprechtii*[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2014, 49(5): 560-568.
- [13] 王晓洁, 肖迪, 张凯, 等. 凉水天然阔叶红松林植物叶片与细根的 N:P 化学计量特征[J]. 生态学杂志, 2015, 34(12): 3283-3288.
WANG X J, XIAO D, ZHANG K, et al. Leaf and root N:P stoichiometry for common plants in a natural broadleaved Korean pine forest in Northeast China[J]. Chinese Journal of Ecology, 2015, 34(12): 3283-3288.
- [14] 柴继宽, 赵桂琴, 胡凯军, 等. 不同种植区生态环境对燕麦营养价值及干草产量的影响[J]. 草地学报, 2010, 18(3): 421-425, 476.
CHAI J K, ZHAO G Q, HU K J, et al. Effect of eco-environment in different planting areas on oat nutritive value and hay production[J]. Acta Agrestia Sinica, 2010, 18(3): 421-425, 476.
- [15] 南铭, 赵桂琴, 李晶, 等. 不同燕麦品种茎秆形态特征与抗倒伏性的关系[J]. 草地学报, 2018, 26(6): 1382-1391.
NAN M, ZHAO G Q, LI J, et al. Research of lodging-resistance and the stem morphological characteristics of different *Avena sativa* L. varieties[J]. Acta Agrestia Sinica, 2018, 26(6): 1382-1391.
- [16] 吴浩, 刘文辉, 贾志锋, 等. 施氮对‘青引 1 号’燕麦生物量积累及其分配的影响[J]. 中国农学通报, 2018, 34(31): 10-18.
WU H, LIU W H, JIA Z F, et al. Effects of nitrogen application on biomass accumulation and allocation of *Avena sativa* ‘Qingyin No.1’ [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2018, 34(31): 10-18.
- [17] 南铭, 赵桂琴, 柴继宽. 黄土高原半干旱区饲用燕麦种质表型性状遗传多样性分析及综合评价[J]. 草地学报, 2017, 25(6): 1197-1205.
NAN M, ZHAO G Q, CHAI J K. Phenotypic diversity and comprehensive evaluations of *Avena sativa* L. Germplasm in semi-arid area of the Loess Plateau [J]. Acta Agrestia Sinica, 2017, 25(6): 1197-1205.
- [18] 王力伟, 付晓峰, 房永雨, 等. 燕麦种子萌发期抗旱能力的综合评价[J]. 西北农业学报, 2019, 28(5): 692-702.
WANG L W, FU X F, FANG Y Y, et al. Comprehensive evaluation on drought resistance of oats seed during germination[J]. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 2019, 28(5): 692-702.
- [19] 陈新, 宋高原, 张宗文, 等. PEG-6000 胁迫下裸燕麦萌发期抗旱性鉴定与评价[J]. 植物遗传资源学报, 2014, 15(6): 1188-1195.
CHEN X, SONG G Y, ZHANG Z W, et al. Identification and evaluation of drought resistance of naked oat (*Avena nuda* L.) under PEG-6000 stress at germination stage [J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2014, 15(6): 1188-1195.
- [20] 张光雨, 沈振西, 邵小明, 等. 西藏当雄 10 个引进燕麦品种的生产性能和营养品质比较[J]. 草地学报, 2019, 27(4): 1083-1089.

- ZHANG G Y, SHEN Z X, SHAO X M, et al. A comparative study of yield and nutritive value of ten imported oat varieties in Damxung county of Xizang, China[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2019, 27(4): 1083-1089.
- [21] 苟蓉, 游明鸿, 刘金平, 等. 播种方式对燕麦和箭筈豌豆混播草地牧草生产性能的影响[J]. *草业科学*, 2019, 36(3): 804-812.
- GOU R, YOU M H, LIU J P, et al. Effect of sowing methods on the productivity of mixed *Avena sativa* and *Vicia sativa* pastures[J]. *Pratacultural Science*, 2019, 36(3): 804-812.
- [22] 郭红媛, 贾举庆, 吕晋慧, 等. 燕麦属种质资源遗传多样性及遗传演化关系 ISSR 分析[J]. *草地学报*, 2014, 22(2): 344-351.
- GUO H Y, JIA J Q, LV J H, et al. Analyses of genetic diversities and evolutions of *Avena* L. Germplasm resources by ISSR[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2014, 22(2): 344-351.
- [23] 王桃, 徐长林, 张丽静, 等. 5 个燕麦品种和品系不同生育期不同部位养分分布格局[J]. *草业学报*, 2011, 20(4): 70-81.
- WANG T, XU C L, ZHANG L J, et al. Distribution patterns of nutrients in different positions of 5 oat varieties at different breeding periods[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2011, 20(4): 70-81.
- [24] 李红林, 贡璐, 洪毅. 克里雅绿洲旱生芦苇根茎叶 C、N、P 化学计量特征的季节变化[J]. *生态学报*, 2016, 36(20): 6547-6555.
- LI H L, GONG L, HONG Y. Seasonal variations in C, N, and P stoichiometry of roots, stems, and leaves of *Phragmites australis* in the Keriya Oasis, Xinjiang, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(20): 6547-6555.
- [25] 柯立, 杨佳, 余鑫, 等. 北亚热带常绿阔叶林三优势树种叶水平碳氮磷化学计量及季节变化特征[J]. *土壤通报*, 2014, 45(5): 1170-1174.
- KE L, YANG J, YU X, et al. Characteristics of seasonal variations and foliar C, N, P stoichiometry of three dominant trees in a subtropical evergreen broad-leaved forest [J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 2014, 45(5): 1170-1174.
- [26] 平川, 王传宽, 全先奎. 环境变化对兴安落叶松氮磷化学计量特征的影响[J]. *生态学报*, 2014, 34(8): 1965-1974.
- PING C, WANG C K, QUAN X K. Influence of environmental changes on stoichiometric traits of nitrogen and phosphorus for *Larix gmelinii* trees[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(8): 1965-1974.
- [27] 罗艳, 贡璐, 李杨梅. 塔里木河上游绿洲农田不同生育期玉米根茎叶生态化学计量特征[J]. *水土保持研究*, 2018, 25(2): 112-119.
- LUO Y, GONG L, LI Y M. Stoichiometry characteristics of root, stem and leaf of maize in different growth stages in the upper reaches of the Tarim river[J]. *Research of Soil and Water Conservation*, 2018, 25(2): 112-119.
- [28] 葛敏, 吕远大, 张体付, 等. 玉米氮素敏感性差异自交系的表达谱分析[J]. *作物学报*, 2016, 42(10): 1487-1494.
- GE M, LV Y D, ZHANG T F, et al. Global transcriptome analysis in high-and low-nitrogen responsive inbred lines of maize[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2016, 42(10): 1487-1494.
- [29] STERNER R W, ELSER J J. Ecological stoichiometry; the biology of elements from molecules to the biosphere[M]. Princeton: Princeton University Press, 2003.
- [30] 牛得草, 董晓玉, 傅华. 长芒草不同季节碳氮磷生态化学计量特征[J]. *草业科学*, 2011, 28(6): 915-920.
- NIU D C, DONG X Y, FU H. Seasonal dynamics of carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in *Stipa bungeana* [J]. *Pratacultural Science*, 2011, 28(6): 915-920.
- [31] SARDANS J, PEÑUELAS J. Drought changes nutrient sources, content and stoichiometry in the bryophyte *Hypnum cupressiforme* Hedw. growing in a Mediterranean forest[J]. *Journal of Bryology*, 2008, 30(1): 59-65.
- [32] 范全城, 谢文霞, 王志强, 等. 互花米草碳、氮、磷化学计量特征及季节变化[J]. *环境科学与技术*, 2019, 42(4): 12-19.
- FAN Q C, XIE W X, WANG Z Q, et al. Seasonal variations in C, N and P stoichiometry of *Spartina alterniflora* [J]. *Environmental Science & Technology*, 2019, 42(4): 12-19.
- [33] HEDIN L O. Global organization of terrestrial plant-nutrient interactions[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(30): 10849-10850.
- [34] KOERSELMAN W, MEULEMAN A F M. The vegetation N : P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation[J]. *Journal of Applied Ecology*, 1996, 33(6): 1441-1450.
- [35] SCHIMMEL D. Nutrient cycling and limitation; Hawai'i as a model system[J]. *Nature*, 2004, 431(7009): 630-631.
- [36] ELSER J J, BRACKEN M E S, CLELAND E E, et al. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems [J]. *Ecology Letters*, 2007, 10(12): 1135-1142.
- [37] REICH P B, OLEKSYN J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(30): 11001-11006.