

水氮耦合下黑土稻作碳氮磷累积分配和化学计量特征

秦子元^{1,2} 张忠学^{1,2} 杜思澄^{1,2} 黄彦³ 王柏³ 张作合⁴

(1. 东北农业大学水利与土木工程学院, 哈尔滨 150030;

2. 东北农业大学农业农村部农业水资源高效利用重点实验室, 哈尔滨 150030;

3. 黑龙江省水利科学研究院, 哈尔滨 150080; 4. 绥化学院农业与水利工程学院, 绥化 152061)

摘要: 为阐明黑土稻作碳氮磷吸收累积分配对水氮耦合模式的响应机制并解析氮磷养分限制状况, 设置常规淹灌(F)、浅湿灌溉(S)和控制灌溉(C)3种灌溉模式, 0、85、110、135 kg/hm² (N0、N1、N2、N3) 4个施氮量水平, 共计12个处理, 研究不同水氮耦合模式对水稻各生育期植株碳氮磷含量、累积量、分配比例、化学计量比以及氮磷养分限制状况的影响。结果表明: 不同水氮耦合处理下, 生育期内茎鞘碳氮磷含量分别为35.87%~39.43%、0.44%~2.19%、0.14%~0.32%, 叶碳氮磷含量分别为36.34%~40.83%、0.76%~3.70%、0.14%~0.36%, 穗碳氮磷含量分别为37.05%~41.72%、0.82%~1.63%、0.24%~0.39%。控制灌溉可提高拔节孕穗期至成熟期碳氮累积量, 常规淹灌生育期内磷累积量始终高于浅湿灌溉和控制灌溉。3种灌溉模式下, 成熟期N1、N2、N3处理较N0处理碳累积量分别提高31.46%、52.55%、57.37%, 氮累积量分别提高52.98%、117.63%、144.88%, 磷累积量分别提高50.28%、79.85%、93.89%。水稻茎鞘碳氮磷分配比例先增后减, 叶碳氮磷分配比例持续减小, 穗碳氮磷比例持续增加。与常规淹灌和浅湿灌溉相比, 控制灌溉模式对水稻植株碳含量影响较小, 但能提升水稻植株生长中后期氮含量, 并降低植株磷含量, 从而降低水稻植株C/N, 提高水稻植株C/P和N/P。施氮处理显著提高水稻植株氮含量, 小幅提升水稻植株磷含量, 对水稻植株碳含量影响相对较小, 进而降低水稻植株C/N、C/P, 提高水稻植株N/P。常规淹灌和浅湿灌溉模式下, 水稻地上部植株从磷限制过渡到氮磷共同限制再到氮限制状态, 控制灌溉模式下, 水稻地上部植株仅从磷限制过渡到氮磷共同限制状态。总体上, 控制灌溉可促进氮素吸收并提升水稻产量, 综合考虑CN2为最佳水氮耦合模式。

关键词: 水稻; 黑土区; 水氮耦合; 碳氮磷; 化学计量比

中图分类号: S511; S143 文献标识码: A 文章编号: 1000-1298(2022)10-0326-14

OSID:



Carbon, Nitrogen and Phosphorus Accumulation and Distribution and Stoichiometric Characteristics of Rice in Black Soil under Coupling of Water and Nitrogen

QIN Ziyuan^{1,2} ZHANG Zhongxue^{1,2} DU Sicheng^{1,2} HUANG Yan³ WANG Bai³ ZHANG Zuohe⁴

(1. School of Water Conservancy and Civil Engineering, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China

2. Key Laboratory of Effective Utilization of Agricultural Water Resources, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China

3. Heilongjiang Province Hydraulic Research Institute, Harbin 150080, China

4. College of Agriculture and Hydraulic Engineering, Suihua University, Suihua 152061, China)

Abstract: In order to clarify the response mechanism of carbon, nitrogen and phosphorus absorption, accumulation and allocation in black soil rice to water-nitrogen coupling mode and analyze the nitrogen and phosphorus nutrient restriction, three irrigation models, conventional flooded irrigation (F), shallow wet irrigation (S) and controlled irrigation (C), and four nitrogen application levels 0 kg/hm², 85 kg/hm², 110 kg/hm² and 135 kg/hm² (N0, N1, N2, N3), were set up in the experiment, which were a total of 12 treatments. To study the effects of different water-nitrogen coupling modes on carbon,

收稿日期: 2021-11-30 修回日期: 2022-01-29

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(52079028, 51779046)和黑龙江省自然科学基金项目(LH2021E118)

作者简介: 秦子元(1995—), 男, 博士生, 主要从事农业节水理论与技术研究, E-mail: 598760724@qq.com

通信作者: 张忠学(1967—), 男, 教授, 博士生导师, 主要从事节水灌溉理论与技术研究, E-mail: zhangzhongxue@163.com

nitrogen and phosphorus contents, accumulation, allocation ratio, stoichiometric ratio and nitrogen, phosphorus nutrient restriction of rice plants during each growth periods. The results showed that under different water-nitrogen coupling treatments, the contents of carbon, nitrogen and phosphorus in stem sheaths were 35.87% ~ 39.43%, 0.44% ~ 2.19% and 0.14% ~ 0.32%, respectively, and the contents of carbon, nitrogen and phosphorus in leaves were 36.34% ~ 40.83%, 0.76% ~ 3.70% and 0.14% ~ 0.36%, respectively and the contents of carbon, nitrogen and phosphorus in panicle were 37.05% ~ 41.72%, 0.82% ~ 1.63% and 0.24% ~ 0.39%, respectively. Controlled irrigation could increase the carbon and nitrogen accumulation from jointing booting stage to mature stage, and the phosphorus accumulation during the growth period of conventional flooded irrigation was always higher than that of shallow wet irrigation and controlled irrigation. Under three irrigation modes, compared with N0, N1, N2 and N3 treatments increased carbon accumulation by 31.46%, 52.55% and 57.37%, nitrogen accumulation was increased by 52.98%, 117.63% and 144.88%, and phosphorus accumulation was increased by 50.28%, 79.85% and 93.89%, respectively, at maturity stage. The proportion of carbon, nitrogen and phosphorus in stem sheaths was increased first and then decreased, the proportion of carbon, nitrogen and phosphorus in leaves was decreased continuously, and the proportion of carbon, nitrogen and phosphorus in panicle was increased continuously. Compared with conventional flooded irrigation and shallow wet irrigation, the controlled irrigation mode had less effect on the carbon content of rice plants, but it can increase the nitrogen content in the middle and late stages of rice plant growth, and reduce the plant phosphorus content, thereby reducing rice plant C/N and increasing rice plant C/P and N/P. Nitrogen application significantly increased the nitrogen content of rice plants, slightly increased the phosphorus content of rice plants, and had relatively little effect on the carbon content of rice plants, and then decreased the C/N and C/P of rice plants, and increased the N/P of rice plants. Under conventional flooded irrigation and shallow wet irrigation, the nutrition of shoot plants of rice transited from phosphorus restriction to nitrogen and phosphorus co-restriction and then to nitrogen restriction, while under controlled irrigation, shoot plants of rice only transited from phosphorus restriction to nitrogen and phosphorus co-restriction. In general, controlled irrigation can promote nitrogen absorption and increase rice yield, and it can be considered comprehensively that CN2 can be the best water-nitrogen coupling mode.

Key words: rice; black soil area; water-nitrogen coupling; carbon, nitrogen and phosphorus; stoichiometric ratio

0 引言

水稻作为我国主要粮食作物,在国民经济和社会发展战略地位十分突出^[1]。1990 年以来,我国农业用水总量整体呈下降趋势,到 2003 年降到最低点,近年来,农业用水总量稳定在 $3.8 \times 10^{11} \text{ m}^3$ 左右^[2],随着我国城镇化、工业化进程加快,农业用水必将被挤占,而在耕地数量有限、人口持续增长的背景下,到 2030 年,我国水稻产量需提高 20%,才能满足国内粮食需要,“水减粮增”矛盾突出^[3]。大量氮肥被用于稻田生产以期产量最大化,“愈多愈好”不科学的施肥方式使氮素损失增加,而过量施用氮肥加上不合理的水分管理方式导致水氮利用效率降低,对生态环境和人类健康产生极大危害^[4]。碳氮磷是生态系统中最主要的三大生命元素,其中碳是植物结构的基础,氮磷是限制碳同化、植物生长和其他生物过程最重要的营养元素^[5]。由于植物碳氮磷生化功能密切耦合,其生态化学计量特征在探索生态系统中生物地球化学循环、多元素平衡和养分

限制等方面起着至关重要的作用,同时也可以揭示变化环境下生态系统功能和稳定的维持机制^[6]。对植物生态化学计量学的研究将有助于更深入理解植物生长和营养利用策略,以及植物对各种环境胁迫的响应^[7],从而优化田间水氮耦合模式,实现水稻的可持续生产。

不同的化学计量比有不同的指示意义,碳氮比 (C/N) 可反映植株吸收养分所能同化碳的能力,能在一定程度上表征植物碳氮代谢协调程度,碳磷比 (C/P) 可衡量植物生长速率,氮磷比 (N/P) 可作为判断氮磷养分限制状况的关键指标^[8]。目前,关于植物、凋落物和土壤等的化学计量特征与外部环境间的关系已得到广泛研究和应用^[9-13]。然而,目前关于水稻生育期内碳氮磷化学计量关系的变化趋势和量化特征研究较少,其对不同水氮耦合及其交互效应的响应更鲜有报道。

本文通过大田试验研究黑土地地区不同水氮耦合条件下水稻地上部各器官碳氮磷含量、累积量、分配比例及化学计量比的动态变化,揭示水稻成

熟期各器官碳氮磷化学计量比与水稻产量之间的相互关系,并通过碳氮磷化学计量比评估氮磷限制格局,以期为水氮耦合模式下植株生长机理及养分回报的动态模型建立提供理论依据和技术支撑。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

试验于2020年5—10月在黑龙江省庆安国家灌溉试验重点站(46°58'8" N,127°40'2" E)进行。试验田位于庆安县平安镇,地处松嫩平原呼兰河流域中下游,是典型的寒地黑土分布区,属寒温带大陆性季风气候,夏季温热多雨,冬季寒冷干燥。全年无霜期约128 d,多年平均气温2.9℃,多年平均蒸发量为1 213.4 mm,多年平均降水量559.8 mm,降水多集中在7、8月。供试土壤类型为黑土型水稻土,试验前耕层土壤(0~20 cm)基本理化性质为:pH值6.47,有机质质量比43.1 g/kg,全氮质量比

1.69 g/kg,全磷质量比0.67 g/kg,全钾质量比19.99 g/kg,碱解氮质量比159.21 mg/kg,速效磷质量比27.56 mg/kg,速效钾质量比158.3 mg/kg。

1.2 试验设计

采用灌溉模式和施氮量2因素全面试验。设置常规淹灌(F)、浅湿灌溉(S)和控制灌溉(C)3种灌溉模式,常规淹灌在水稻返青期后保持30~50 mm水层;浅湿灌溉采用“前水不见后水”的灌溉方式,待田面呈湿润状态,再灌下次水;控制灌溉田面基本不再长时间建立水层,以根层土壤含水率及土壤表相确定灌水时间、灌水次数及灌水定额。不同灌溉模式各生育期水分管理见表1。全生育期施氮量设置4个水平:0、85、110、135 kg/hm² (N0、N1、N2、N3)。试验共计12个处理,每个处理3次重复,共36个小区,随机区组排列,各试验小区面积为100 m² (10 m×10 m),田埂高20 cm,宽25 cm,小区四侧布置塑料板 and 水泥埂,以减少串流和侧渗。各小区单独灌排,进水管接装小型水表。

表1 水稻各生育期水分管理

Tab.1 Water management during each growth period of rice field

灌溉模式	控制指标	返青期	分蘖初期	分蘖中期	分蘖末期	拔节孕穗期	抽穗开花期	乳熟期	成熟期
常规淹灌	灌水上下限	0~30 mm	30~50 mm	30~50 mm		30~50 mm	30~50 mm	30~50 mm	
	蓄雨上限	50 mm	100 mm	100 mm	晒田	100 mm	100 mm	100 mm	落干
	实际灌水量	36 mm	120 mm	73 mm		113 mm	87 mm	93 mm	
浅湿灌溉	灌水上下限	0~30 mm	0~30 mm	0~30 mm		0~30 mm	0~30 mm	0~30 mm	
	蓄雨上限	50 mm	50 mm	50 mm	晒田	50 mm	50 mm	50 mm	落干
	实际灌水量	36 mm	84 mm	52 mm		101 mm	58 mm	73 mm	
控制灌溉	灌水上下限	0~30 mm	0.85θ _s ~θ _s	0.85θ _s ~θ _s		0.85θ _s ~θ _s	0.85θ _s ~θ _s	0.70θ _s ~θ _s	
	蓄雨上限	50 mm	50 mm	50 mm	晒田	50 mm	50 mm	20 mm	落干
	实际灌水量	36 mm	62 mm	38 mm		89 mm	49 mm	49 mm	

注:“~”前数据为水分控制下限,“~”后数据为水分控制上限。θ_s为根层(0~20 cm)土壤饱和含水率。

供试水稻品种为当地广泛种植的“绥粳18”,水稻插秧每穴定3株,株行距为10 cm×30 cm。供试氮肥为尿素(含N 46%),分基肥(45%)、蘖肥(20%)和穗肥(35%)施用;磷肥为过磷酸钙(含P₂O₅ 12%),P₂O₅施入量为45 kg/hm²,全部作为基肥施入;钾肥为硫酸钾(含K₂O 60%),K₂O施入量为80 kg/hm²,按基肥(50%)和8.5叶龄(50%)分施。2020年5月19日大田施基肥,5月20日水稻幼苗移栽大田,6月11日施蘖肥,7月18日施穗肥,9月25日收获。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 气象数据测定

降水量和气温等气象数据由自动气象站(DZZ 2型,天津气象仪器厂)记录(图1)。

1.3.2 干物质量与碳氮磷含量测定

各小区分别于分蘖期、拔节孕穗期、抽穗开花

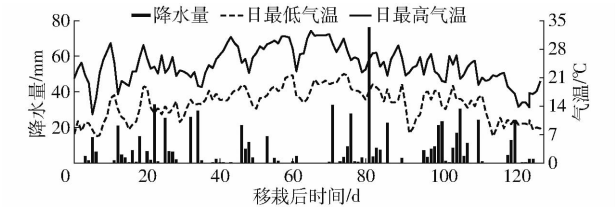


图1 2020年水稻生长期气温和降水量日变化

Fig.1 Daily variation of air temperature and precipitation during rice growing season in 2020

期、成熟期随机选取水稻5穴,剪去根部后,将植株分为叶、茎鞘和穗(抽穗后)并用去离子水洗净,置于干燥箱中105℃杀青0.5 h,然后80℃干燥至质量恒定。称量干物质量后用高速粉碎机将植株各部分器官粉碎,过80目(0.18 mm)网筛,装入自封袋待用。使用总有机碳分析仪(Elementar vario TOC)测定植株碳含量;样品经H₂SO₄-H₂O₂法消煮后,取待测液用连续流动分析仪(AutoAnalyzer-3型,Bran +

Luebbe 公司,德国)测定植株氮磷含量。

1.3.3 产量测定

水稻成熟期,各试验小区随机选取 1 m² 水稻人工收获,用脱粒机脱粒,稻谷摊开晾晒至含水率约 14% 时称量测产。

1.4 计算方法

水稻不同组织碳氮磷累积量计算公式为

$$C_{Ai} = C_i D_{Mi} \tag{1}$$

$$N_{Ai} = N_i D_{Mi} \tag{2}$$

$$P_{Ai} = P_i D_{Mi} \tag{3}$$

式中 C_{Ai} 、 N_{Ai} 、 P_{Ai} ——水稻各组织碳、氮、磷累积量,kg/hm²

C_i 、 N_i 、 P_i ——水稻各组织碳、氮、磷含量,%

D_{Mi} ——水稻各组织干物质量,kg/hm²

其中 i 为水稻不同组织,取 l、ss、p 时分别代表叶、茎鞘、穗。

水稻不同组织碳氮磷化学计量比计算公式为

$$C/N_i = C_i/N_i \tag{4}$$

$$C/P_i = C_i/P_i \tag{5}$$

$$N/P_i = N_i/P_i \tag{6}$$

式中 C/N_i 、 C/P_i 、 N/P_i ——水稻各组织碳氮比、碳磷比、氮磷比

1.5 数据分析

采用 Excel 2019 和 Origin 2021 处理数据及作图,利用 SPSS 22.0 进行统计分析。采用单因素方差分析(One-way ANOVA)中 Duncan 法进行处理间多重比较;采用一般线性模型中多变量双因素方差分析确定灌溉模式和施氮量对各指标的主效应和交互效应。

2 结果与分析

2.1 水氮耦合对水稻碳氮磷含量的影响

不同水氮耦合处理下,各生育期水稻茎鞘碳氮磷含量(质量分数)见图 2(图中 W 表示灌溉模式,N 表示施氮量,* 表示影响显著,** 表示影响极显著,不同小写字母表示处理间差异显著($P < 0.05$),下同)。试验结果表明,不同水氮耦合处理下,生育期内茎鞘碳氮磷含量分别为 35.87% ~ 39.43%、0.44% ~ 2.19%、0.14% ~ 0.32%。相同灌溉模式下,茎鞘碳含量随生育期推进小幅升高,茎鞘氮磷含量随生育期推进呈下降趋势。相同施氮量下,分蘖

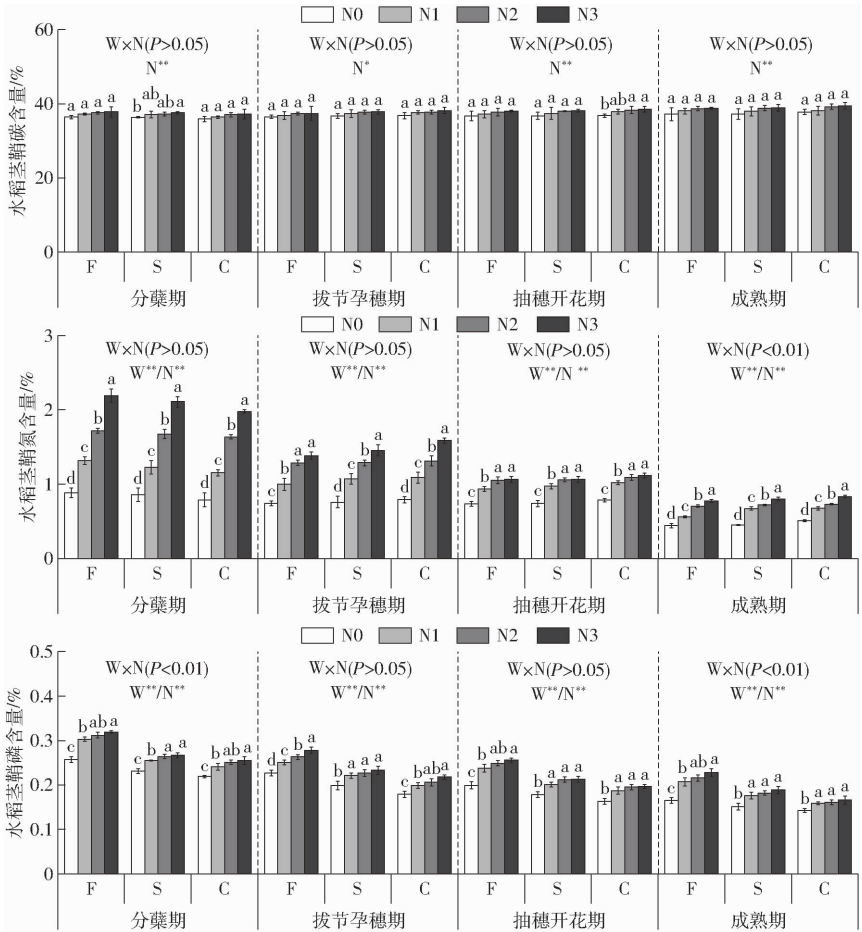


图 2 水氮耦合下不同生育期水稻茎鞘碳氮磷含量

Fig.2 Contents of carbon, nitrogen and phosphorus in rice stem sheath at different growth stages under water and nitrogen coupling

期茎鞘碳氮磷含量,按灌溉模式由大到小依次为:常规淹灌、浅湿灌溉、控制灌溉,常规淹灌茎鞘平均碳氮磷含量比浅湿灌溉分别提高 0.57%、4.11%、17.11%,比控制灌溉分别提高 1.67%、9.87%、23.29%;拔节孕穗期至成熟期茎鞘碳氮含量,按灌溉模式由大到小依次为:控制灌溉、浅湿灌溉、常规淹灌,而常规淹灌茎鞘磷含量始终高于浅湿灌溉和控制灌溉。相同灌溉模式,成熟期茎鞘碳含量差异不显著 ($P > 0.05$),茎鞘氮含量差异显著 ($P < 0.05$),施氮处理茎鞘磷含量显著高于不施氮处理 ($P < 0.05$)。控制灌溉成熟期茎鞘平均碳氮含量比浅湿灌溉分别提高 1.13%、3.97%,比常规淹灌分别提高 1.21%、10.66%,常规淹灌成熟期茎鞘平均磷含量比浅湿灌溉提高 16.91%,比控制灌溉提高 29.73%。

不同水氮耦合处理下,各生育期水稻叶碳氮磷含量见图 3。试验结果表明,不同水氮耦合处理下,

生育期内叶碳氮磷含量分别为 36.34% ~ 40.83%、0.76% ~ 3.70%、0.14% ~ 0.36%。相同灌溉模式下,叶碳氮磷含量随生育期推进呈下降趋势。相同施氮量,分蘖期叶碳氮磷含量,按灌溉模式由大到小依次为:常规淹灌、浅湿灌溉、控制灌溉,常规淹灌叶平均碳氮磷含量比浅湿灌溉分别提高 1.28%、3.57%、9.33%,比控制灌溉分别提高 1.97%、7.16%、28.6%;拔节孕穗期至成熟期叶碳氮含量,按灌溉模式由大到小依次为:控制灌溉、浅湿灌溉、常规淹灌,而常规淹灌叶磷含量始终高于浅湿灌溉和控制灌溉。相同灌溉模式,成熟期叶碳含量差异不显著 ($P > 0.05$),叶氮含量差异显著 ($P < 0.05$),施氮处理叶磷含量显著高于不施氮处理 ($P < 0.05$)。控制灌溉成熟期叶平均碳氮含量比浅湿灌溉分别提高 1.18%、0.40%,比常规淹灌分别提高 1.44%、4.39%,常规淹灌成熟期叶平均磷含量比浅湿灌溉提高 12.49%,比控制灌溉提高 40.09%。

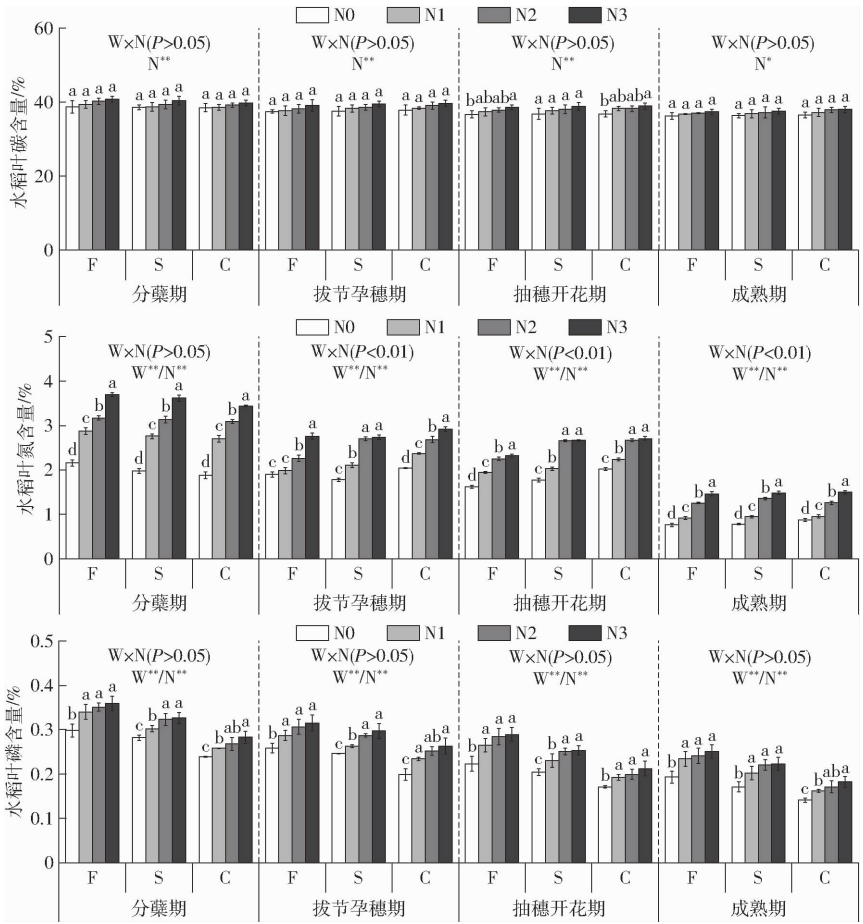


图 3 水氮耦合下不同生育期水稻叶碳氮磷含量

Fig. 3 Contents of carbon, nitrogen and phosphorus in rice leaf at different growth stages under water and nitrogen coupling

不同水氮耦合处理下,各生育期水稻穗碳氮磷含量见图 4。试验结果表明,不同水氮耦合处理下,生育期内穗碳氮磷含量分别为 37.05% ~ 41.72%、

0.82% ~ 1.63%、0.24% ~ 0.39%。相同灌溉模式下,成熟期穗碳磷含量高于拔节孕穗期,穗氮含量随生育期推进呈下降趋势。相同施氮量下,生育期内

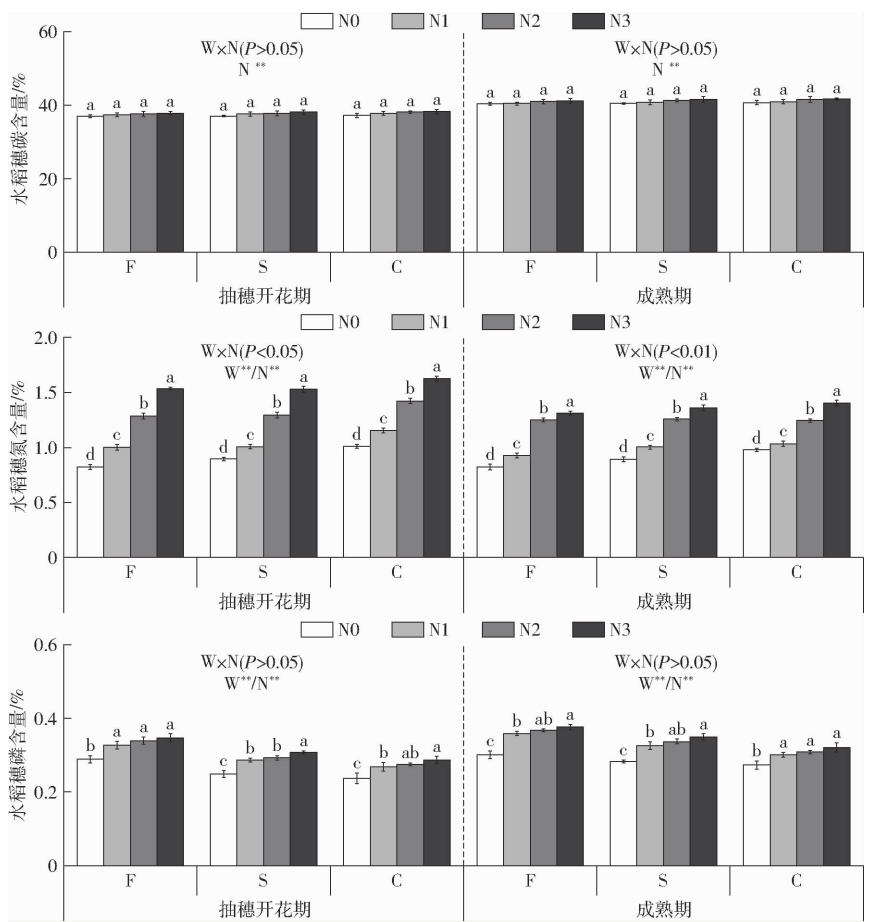


图 4 水氮耦合下不同生育期水稻穗碳氮磷含量

Fig. 4 Contents of carbon, nitrogen and phosphorus in rice panicle at different growth stages under water and nitrogen coupling

水稻穗碳氮含量,按灌溉模式由大到小依次为:控制灌溉、浅湿灌溉、常规淹灌,常规淹灌水稻穗磷含量始终高于浅湿灌溉和控制灌溉。相同灌溉模式,成熟期水稻穗碳含量差异不显著($P>0.05$),穗氮含量差异显著($P<0.05$),施氮处理穗磷含量显著高于不施氮处理($P<0.05$)。控制灌溉成熟期穗平均碳氮含量比浅湿灌溉分别提高 0.54%、3.64%,比常规淹灌分别提高 1.22%、7.97%,常规淹灌成熟期穗平均磷含量比浅湿灌溉提高 9.01%,比控制灌溉提高 20.98%。

2.2 水氮耦合对水稻碳氮磷累积量的影响

不同水氮耦合处理下,各生育期水稻碳氮磷累积量见图 5。试验结果表明,相同灌溉模式下,水稻地上部碳氮磷累积量随生育期推进呈上升趋势。不同水氮耦合处理,茎鞘碳氮磷累积量、叶磷累积量基本在拔节孕穗期达到最大值,叶碳氮累积量基本在抽穗开花期达到最大值,穗碳氮磷累积量均在成熟期达到最大值。相同施氮量,分蘖期水稻碳氮磷累积量,按灌溉模式由大到小依次为:常规淹灌、浅湿灌溉、控制灌溉,常规淹灌平均碳氮磷累积量比浅湿灌溉分别提高 6.24%、9.08%、19.62%,比控制灌

溉分别提高 12.54%、19.31%、39.14%;拔节孕穗期至成熟期碳氮累积量,按灌溉模式由大到小依次为:控制灌溉、浅湿灌溉、常规淹灌,常规淹灌磷累积量始终高于浅湿灌溉和控制灌溉。相同灌溉模式,成熟期水稻碳氮磷累积量差异显著($P<0.05$),不施氮处理碳氮磷累积量显著低于施氮处理($P<0.05$),CN2 和 CN3 处理碳磷累积量差异不显著($P>0.05$)。成熟期下,CN3 处理碳氮累积量均为最大,分别为 7 186.46、215.15 kg/hm²,FN3 处理磷累积量最大,为 51.25 kg/hm²;控制灌溉平均碳氮累积量比浅湿灌溉分别提高 8.33%、11.21%,比常规淹灌分别提高 12.49%、20.05%,常规淹灌平均磷累积量比浅湿灌溉提高 7.90%,比控制灌溉提高 12.23%;N1、N2、N3 处理较 N0 处理碳累积量分别提高 31.46%、52.55%、57.37%,氮累积量分别提高 52.98%、117.63%、144.88%,磷累积量分别提高 50.28%、79.85%、93.89%。

2.3 水氮耦合对水稻碳氮磷分配比例的影响

不同水氮耦合处理下,各生育期水稻碳氮磷分配比例见图 6。试验结果表明,水稻不同组织碳氮磷分配比例随生育期变化规律相似,茎鞘碳氮磷分

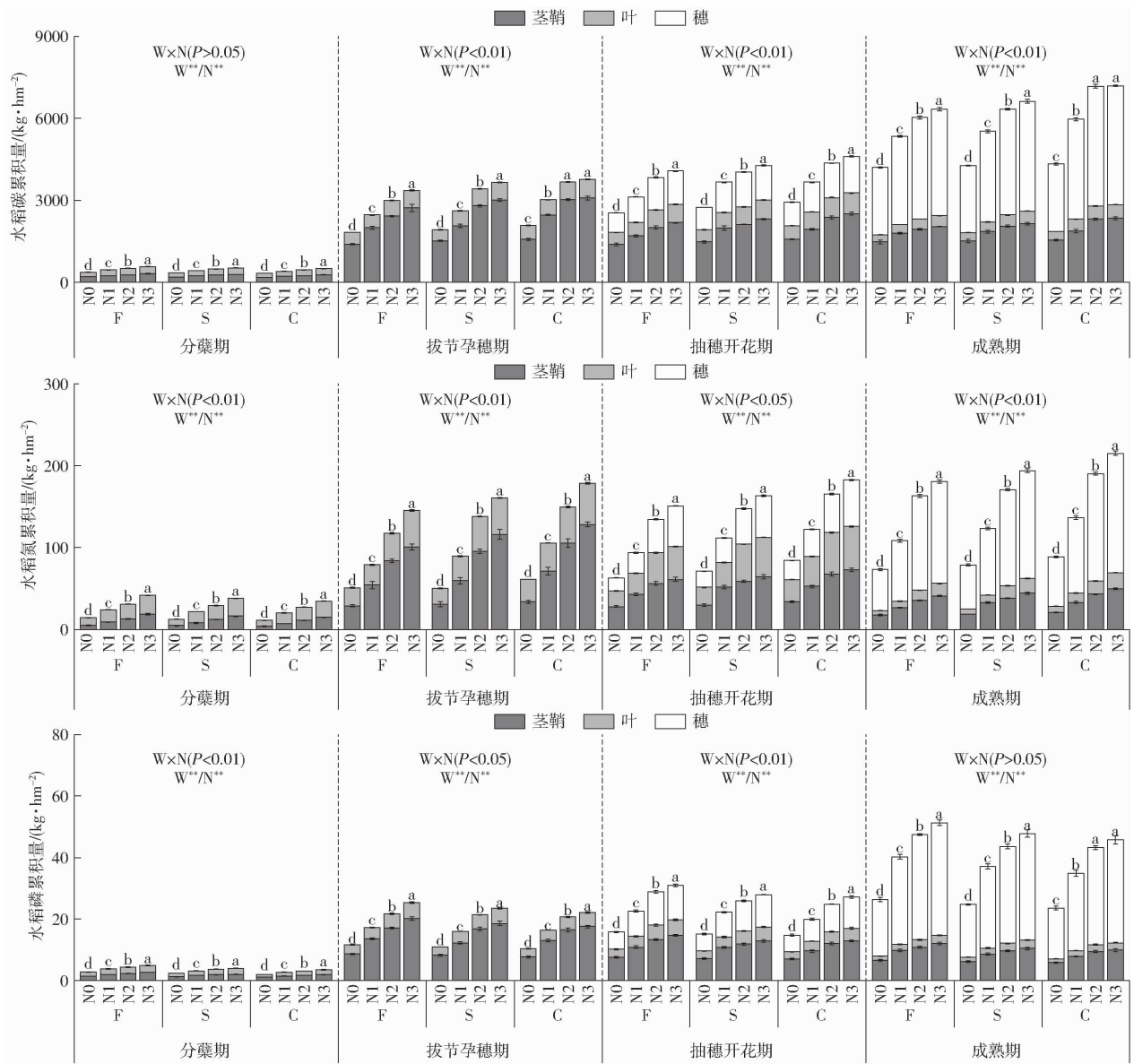


图5 水氮耦合下不同生育期水稻碳氮磷积累量

Fig. 5 Accumulation of carbon, nitrogen and phosphorus in rice at different growth stages under water and nitrogen coupling

配比例先增后减,在拔节孕穗期达到最大值,叶碳氮磷分配比例持续减小,穗碳氮磷比例持续增加。水稻生育期内,常规淹灌、浅湿灌溉、控制灌溉模式下茎鞘碳平均分配比例范围分别为 33.33% ~ 79.83%、33.56% ~ 80.71%、33.00% ~ 80.34%,茎鞘氮平均分配比例范围分别为 23.22% ~ 66.53%、23.83% ~ 67.41%、23.37% ~ 66.21%,茎鞘磷平均分配比例范围分别为 23.89% ~ 78.08%、23.07% ~ 77.64%、22.71% ~ 78.19%,叶碳平均分配比例范围分别为 6.16% ~ 44.62%、6.67% ~ 44.53%、7.11% ~ 44.54%,叶氮平均分配比例范围分别为 7.77% ~ 60.30%、8.35% ~ 60.43%、8.60% ~ 60.88%,叶磷平均分配比例范围分别为 5.15% ~ 46.09%、5.53% ~ 47.86%、5.25% ~ 45.00%,穗碳平均分配比例范围分别为 29.84% ~ 60.51%、

30.31% ~ 59.77%、29.17% ~ 59.89%,穗氮平均分配比例范围分别为 28.86% ~ 69.01%、28.76% ~ 67.82%、28.56% ~ 68.03%,穗磷平均分配比例范围分别为 36.35% ~ 70.95%、36.99% ~ 71.40%、36.61% ~ 72.05%。成熟期 N3、N2、N1 处理较 N0 处理穗碳分配比例分别提高 5.56%、6.10%、4.92%,穗磷分配比例分别提高 3.73%、3.83%、2.42%,N2 处理穗氮分配比例最高,为 69.41%。

2.4 水氮耦合对水稻碳氮磷化学计量比的影响

不同水氮耦合处理下,各生育期水稻茎鞘碳氮磷化学计量比见图 7。试验结果表明,不同水氮耦合处理下,生育期内茎鞘 C/N、C/P、N/P 范围分别为 17.29 ~ 84.50、118.60 ~ 264.12、2.67 ~ 7.90。相同灌溉模式下,水稻茎鞘 C/N、C/P 随生育期推进呈上升趋势,茎鞘 N/P 随生育期推进呈下降趋势,分

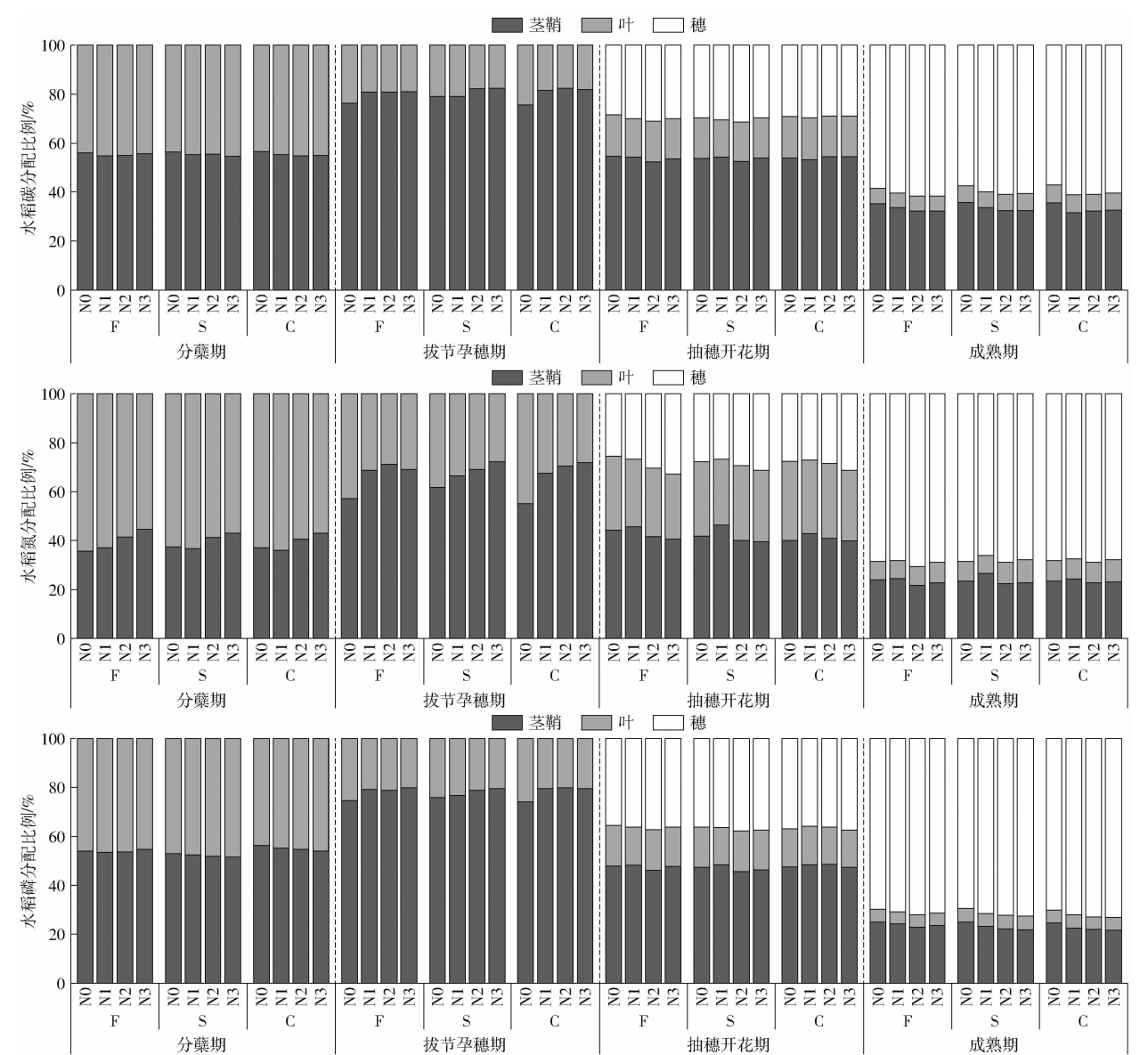


图 6 水氮耦合下不同生育期水稻碳氮磷分配比例

Fig. 6 Distribution of carbon, nitrogen and phosphorus in rice at different growth stages under water and nitrogen coupling

蘖期控制灌溉茎鞘平均 C/N 高于浅湿灌溉和常规淹灌,拔节孕穗期至成熟期常规淹灌茎鞘平均 C/N 高于浅湿灌溉和控制灌溉,不同生育期茎鞘平均 C/P、N/P,按灌溉模式由大到小依次为:控制灌溉、浅湿灌溉、常规淹灌(分蘖期浅湿灌溉茎鞘平均 N/P 高于控制灌溉)。施氮处理显著降低水稻茎鞘 C/N、C/P,显著提高水稻茎鞘 N/P($P<0.05$),在分蘖期、拔节孕穗期、抽穗开花期、成熟期,各施氮处理较 N0 处理茎鞘 C/N 分别降低 29.15% ~ 59.06%、24.82% ~ 48.42%、20.35% ~ 28.08%、19.97% ~ 40.93%,茎鞘 C/P 分别降低 7.73% ~ 16.25%、8.07% ~ 16.41%、9.93% ~ 19.42%、7.78% ~ 24.55%,茎鞘 N/P 分别提高 26.86% ~ 115.65%、21.42% ~ 64.92%、6.47% ~ 20.34%、2.01% ~ 41.63%。在成熟期,常规淹灌茎鞘平均 C/N 比浅湿灌溉、控制灌溉分别提高 6.52%、10.94%,控制灌溉茎鞘平均 C/P、N/P 比浅湿灌溉提高 11.77%、15.73%,比常规淹灌提高 29.86%、44.09%。

不同水氮耦合处理下,各生育期水稻叶碳氮磷化学计量比见图 8。试验结果表明,不同水氮耦合处理下,生育期内叶 C/N、C/P、N/P 范围分别为 11.04 ~ 47.92、113.85 ~ 259.32、6.91 ~ 13.44。相同灌溉模式下,水稻叶 C/N、C/P 随生育期推进呈上升趋势,叶 N/P 随生育期推进先降后升再大幅度下降,分蘖期控制灌溉叶平均 C/N 比浅湿灌溉和常规淹灌高 3.07%、6.63%,拔节孕穗期至成熟期常规淹灌叶平均 C/N 高于浅湿灌溉和控制灌溉,不同生育期叶平均 C/P、N/P,按灌溉模式由大到小依次为:控制灌溉、浅湿灌溉、常规淹灌。施氮处理显著降低水稻叶 C/N、C/P($P<0.05$),在分蘖期、拔节孕穗期、抽穗开花期、成熟期,各施氮处理较 N0 处理

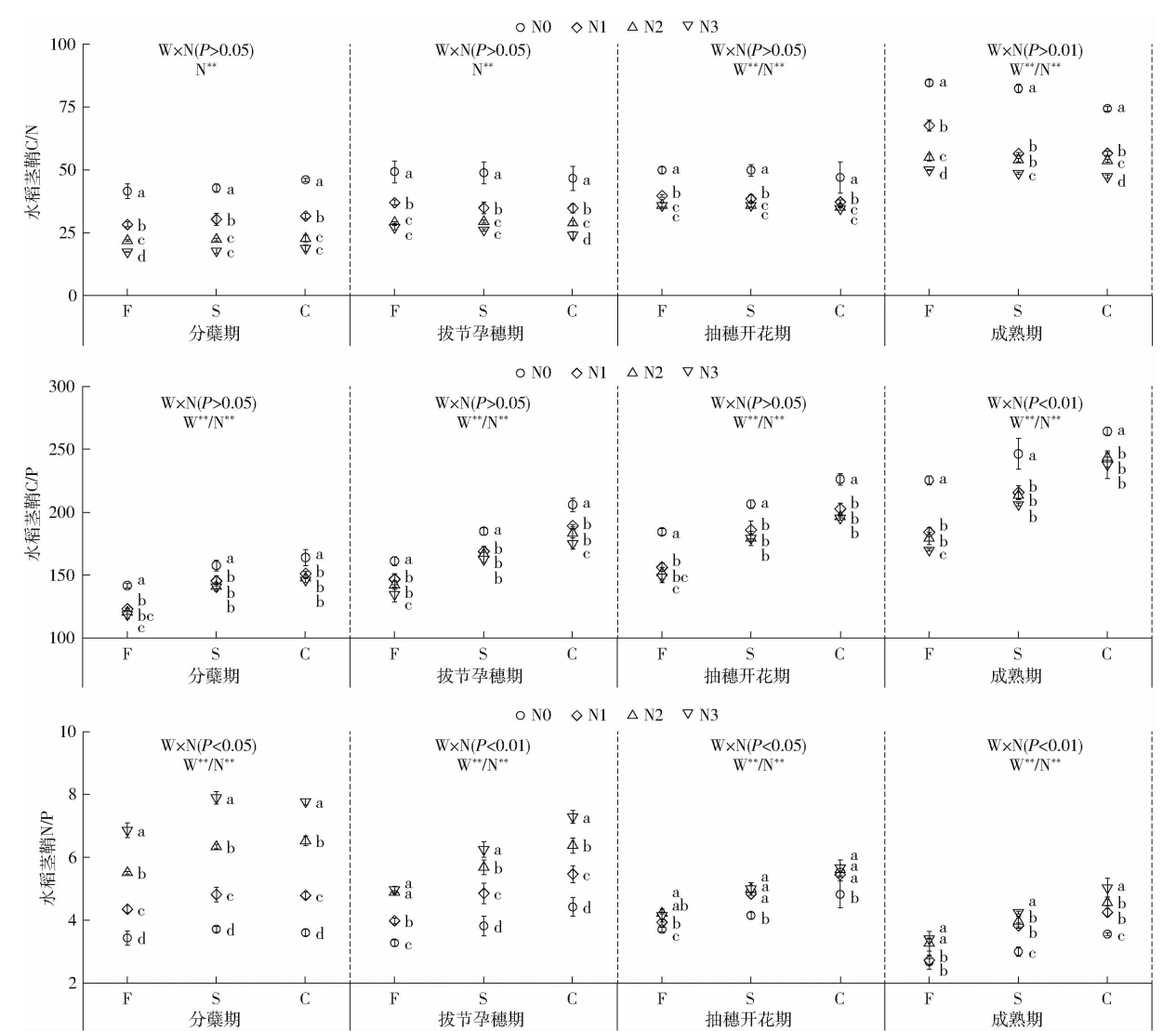


图7 水氮耦合下不同生育期水稻茎鞘碳氮磷化学计量比

Fig. 7 Stoichiometric ratio of carbon, nitrogen and phosphorus in rice stem sheath at different growth stages under water and nitrogen coupling

叶 C/N 分别降低 23.90% ~ 43.53%、3.96% ~ 31.99%、5.87% ~ 31.04%、6.67% ~ 40.60%，叶 C/P 分别降低 7.73% ~ 16.25%、8.07% ~ 16.41%、9.93% ~ 19.42%、7.78% ~ 24.55%，成熟期 N0、N1 处理叶 N/P 显著低于 N2、N3 处理 ($P < 0.05$)，N2、N3 处理叶 N/P 较 N0 处理提高 19.23% ~ 48.07%。在成熟期，常规淹灌叶平均 C/N 比浅湿灌溉、控制灌溉分别提高 3.50%、4.98%，控制灌溉叶平均 C/P、N/P 比浅湿灌溉提高 25.52%、25.49%，比常规淹灌提高 41.66%、46.50%。

不同水氮耦合处理下，各生育期水稻穗碳氮磷化学计量比见图 9。试验结果表明，不同水氮耦合处理下，生育期内穗 C/N、C/P、N/P 范围分别为 29.76 ~ 49.19、109.55 ~ 149.35、2.59 ~ 4.37。相同灌溉模式下，水稻穗 C/N 随生育期推进呈上升趋势，穗 C/P、N/P 随生育期推进呈下降趋势（常规淹灌穗 C/P 除外）。各生育期穗平均 C/N，按灌

溉模式由大到小依次为：常规淹灌、浅湿灌溉、控制灌溉，各生育期穗平均 C/P、N/P，按灌溉模式由大到小依次为：控制灌溉、浅湿灌溉、常规淹灌。施氮处理显著降低水稻穗 C/N、C/P ($P < 0.05$)，在抽穗开花期、成熟期，各施氮处理较 N0 处理穗 C/N 分别降低 9.90% ~ 45.39%、4.76% ~ 36.19%，穗 C/P 分别降低 10.22% ~ 16.78%、8.81% ~ 18.43%，N3 处理比其他处理穗 N/P 分别提高 9.63% ~ 55.72%、0.93% ~ 35.00%。在成熟期，常规淹灌穗平均 C/N 比浅湿灌溉、控制灌溉分别提高 4.67%、8.27%，控制灌溉穗平均 C/P、N/P 比浅湿灌溉提高 7.91%、11.23%，比常规淹灌提高 17.55%、25.74%。

2.5 相关性分析

水稻产量和碳氮磷化学计量比间相关分析见表 2。水稻产量 Y 与 C/N_{ss} 、 C/N_1 、 C/N_p 、 C/P_p 间呈极

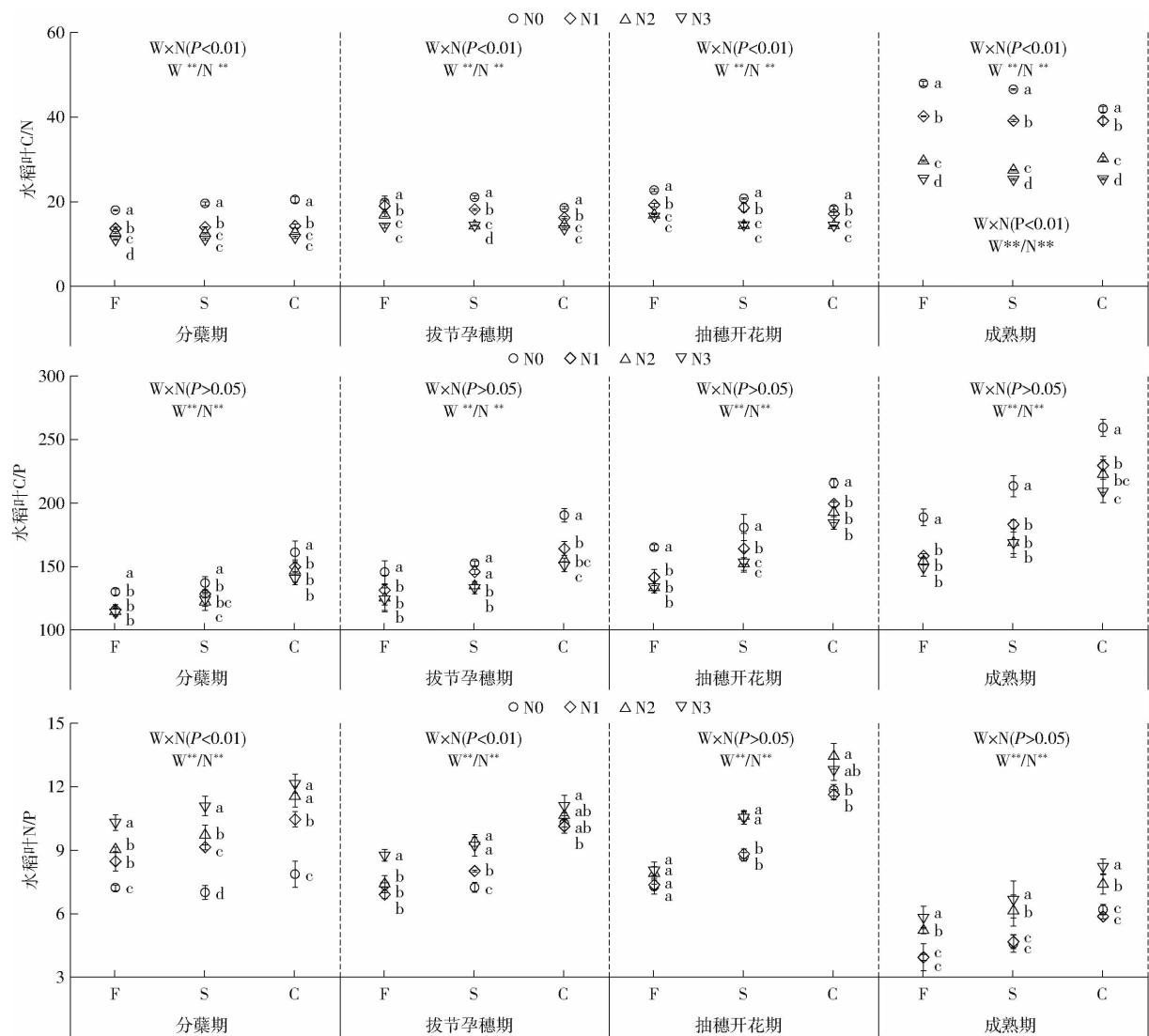


图 8 水氮耦合下不同生育期水稻叶碳氮磷化学计量比

Fig. 8 Stoichiometric ratio of carbon, nitrogen and phosphorus in rice leaf at different growth stages under water and nitrogen coupling

显著负相关 ($P < 0.01$), 与 N/P_{ss} 、 N/P_1 、 N/P_p 间呈极显著正相关 ($P < 0.01$), 与 C/P_{ss} 、 C/P_1 间相关性不显著 ($P > 0.05$), 说明水稻器官 C/N 和 N/P 在表达水稻产量与化学计量比的关系方面可能比 C/P 更具指导意义。 C/N_{ss} 、 C/N_1 、 C/N_p 间呈极显著正相关 ($P < 0.01$), C/P_{ss} 、 C/P_1 、 C/P_p 间呈极显著正相关 ($P < 0.01$), N/P_{ss} 、 N/P_1 、 N/P_p 间呈极显著正相关 ($P < 0.01$), 水稻不同器官 C/N 与其 C/P 呈显著 ($P < 0.05$) 或极显著 ($P < 0.01$) 正相关, 与 N/P 呈极显著负相关 ($P < 0.01$), 说明碳氮磷化学计量比在水稻器官内和器官间高度相关。

3 讨论

3.1 水氮耦合对碳氮磷含量、累积和分配的影响

碳氮磷在不同器官中的含量、累积和分配受到生长条件和自身结构特征制约^[14]。水氮作为水稻

生长的主要限制因子, 适宜水氮耦合模式不仅可以调节水稻体内主要养分元素含量, 同时也能够提高植物光合速率和产量^[15]。植物生长快慢与蛋白质合成速率关系密切, 细胞中核磷酸是磷存在的主要形式 (RNA 磷约占细胞质量的 9%), 所以, 植株生长速度较快阶段对应磷含量也相对较高, 碳代谢作为植物体内最重要的基础代谢, 可为氮代谢提供碳架和能量, 碳氮代谢的动态变化则会影响可溶性糖累积、淀粉合成酶产生、养分元素吸收及蛋白质合成等过程^[16], 因此, 碳氮磷含量也是反映碳氮代谢水平、植株生长状况的重要指标。 KOERSELMAN 等^[17]研究表明, 湿地植物氮磷质量比低于 10、1.1 g/kg 时, 生长发育受到抑制; FAGERIA 等^[18]研究指出, 水稻生育期内植株氮质量比在 26 ~ 42 g/kg 范围内为充足水平, 成熟期植株磷质量比为 1.6 g/kg 属于充足水平。 本研究中, 3 种灌溉模式下各施氮处

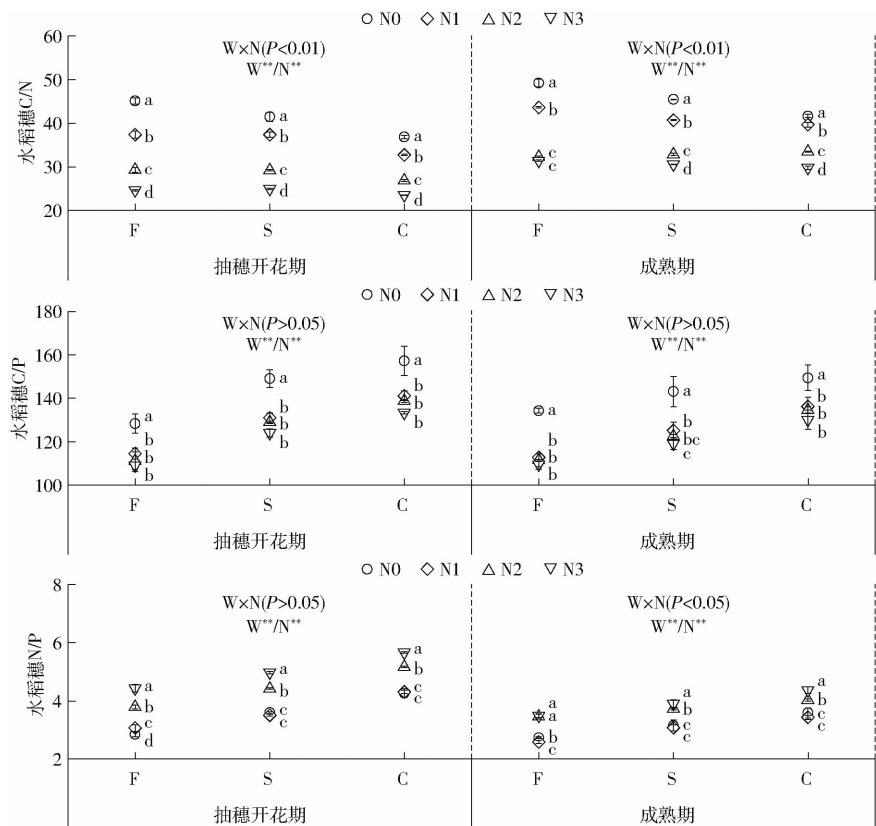


图 9 水氮耦合下不同生育期水稻穗碳氮磷化学计量比

Fig.9 Stoichiometric ratio of carbon, nitrogen and phosphorus in rice panicle at different growth stages under water and nitrogen coupling

表 2 水稻产量与碳氮磷化学计量比的相关系数

Tab.2 Correlation coefficient between rice yield and stoichiometric ratio of carbon, nitrogen and phosphorus										
Y	C/N _{ss}	C/N _l	C/N _p	C/P _{ss}	C/P _l	C/P _p	N/P _{ss}	N/P _l	N/P _p	
Y	1									
C/N _{ss}	-0.921 **	1								
C/N _l	-0.891 **	0.904 **	1							
C/N _p	-0.892 **	0.908 **	0.981 **	1						
C/P _{ss}	-0.291	0.363 *	0.410 *	0.310	1					
C/P _l	-0.295	0.306	0.397 *	0.283	0.924 **	1				
C/P _p	-0.468 **	0.527 **	0.557 **	0.469 **	0.942 **	0.910 **	1			
N/P _{ss}	0.733 **	-0.731 **	-0.623 **	-0.686 **	0.352 *	0.322	0.133	1		
N/P _l	0.681 **	-0.654 **	-0.701 **	-0.756 **	0.313	0.352 *	0.143	0.893 **	1	
N/P _p	0.705 **	-0.666 **	-0.743 **	-0.811 **	0.273	0.260	0.121	0.874 **	0.962 **	1

注：* 表示差异显著 ($P<0.05$)，** 表示差异极显著 ($P<0.01$)。

理茎鞘、叶和穗的氮磷含量基本处于上述文献范围内,氮磷供应相对充足。本试验水稻各器官碳氮磷含量变化趋势有所差异,茎鞘、叶、穗碳含量变化较小;茎鞘、叶、穗氮含量随生育期推进呈下降趋势,唐美玲等^[19]研究结果也表明,根系、秸秆和穗氮含量随水稻生长发育逐渐降低,这种现象是由于植株干物质累积产生稀释效应而引起;茎鞘、叶磷含量随生育期推进呈下降趋势,而穗磷含量从抽穗开花期到成熟期持续上升,这可能归因于籽粒在生殖生长阶段需要更多富磷核糖体 RNA 来维持蛋白质高速合

成。水稻生育期内,3 种灌溉模式对不同器官碳氮磷含量有不同影响,分蘖期常规淹灌水稻碳氮含量高于浅湿灌溉和控制灌溉,拔节孕穗期至成熟期控制灌溉水稻碳氮含量高于浅湿灌溉和常规淹灌,而生育期内常规淹灌水稻磷含量始终高于浅湿灌溉和控制灌溉,这是因为水稻返青期后,浅湿灌溉和控制灌溉田面只保持薄水层或不长时间建立水层,这一时期的秧苗对水分相对敏感,水稻从土壤吸收的养分不足,一定程度上抑制水稻生长发育,而在水稻生长发育中后期,控制灌溉和浅湿灌溉改善了稻田水

土条件,为水稻根系生长提供了更适宜的环境,促进根系生长的同时还能延缓根系衰老,进而对植株体内碳氮代谢和累积产生一定补偿作用^[20]。吕国安等^[21]研究表明,节水灌溉能改善稻田通气性,降低土壤磷有效性,抑制水稻植株磷吸收,这与本文研究结果相似,表明植株磷含量与碳氮含量形成过程有所差异,这可能是由于碳氮元素具有相对丰富的自然来源,而磷的自然来源主要为土壤磷素矿化。本文中,相同灌溉模式下,施氮处理水稻各器官氮磷含量较不施氮处理显著提升,而施氮对水稻各器官碳含量影响较小,这与 YE 等^[22]研究结果一致,这是因为植株具有稳定的碳组成和结构基础,施氮可以促进根系吸收更多氮磷养分,同时增强细胞外磷酸酶活性,促进磷的吸收。拔节孕穗期至成熟期,相同施氮量下,浅湿灌溉、控制灌溉可提高水稻碳氮累积量,降低磷累积量,这可能是因为在水节水灌溉模式下,植株吸氮量增加,碳同化作用增强,加快了地上部生物量累积,同时土壤有效磷含量降低,植株吸磷量减少,因此,节水灌溉模式下应加强对磷素的协调和供应。本文中,不同水氮耦合处理下,成熟期水稻穗碳氮磷的分配比例分别为 57.05% ~ 61.55%、66.00% ~ 70.55%、69.37% ~ 73.12%,说明水稻生殖生长阶段相比于碳需要更多氮磷,这与冯蕾等^[23]研究结果一致。

3.2 应用碳氮磷化学计量比评估氮磷限制格局

碳氮磷化学计量比是反映多样化生态过程重要且敏感的指标,其化学计量关系受生物因素和非生物因素共同影响,根据“内稳态理论”,植物可调节自身养分元素,使其与变化环境中养分元素供应保持动态平衡,说明植物体内存在一个相对稳定的 C/N、C/P、N/P 关系^[24],因此,通过碳氮磷化学计量比的变化情况,可以分析植物营养动态,并判断养分限制状况。本文研究表明,不同水氮耦合处理下,水稻分蘖期至成熟期茎鞘、叶的 C/N 和 C/P 呈上升趋势,这与阮新民等^[25]得出的无氮区和施氮区水稻叶 C/N 分别从抽穗期 (26.77、20.81) 先增加到灌浆期 (36.15、30.56) 再上升到成熟期 (43.59、31.95) 的研究结果相似,这是由于水稻营养器官氮磷含量随生育期推进不断降低导致。本文中,水稻穗 C/P、N/P 持续下降,且抽穗开花期和成熟期穗 C/P、N/P 均低于茎鞘和叶,这与生长速率假说相符合,该假说认为生物体低 C/P、N/P 是高生长速率的表现,因为植物体碳氮代谢等生理活动增强会使吸磷量提高以维持高速率的核糖体 RNA 合成^[26]。植物叶片光合速率受水分有效性影响,不同灌溉模式水分供应条件不同,植物生长发育、营养状况会有所差异,进而

改变植物不同器官的化学计量关系^[27]。本文中,不同灌溉模式对水稻碳含量影响不显著 ($P > 0.05$),对氮含量影响极显著 ($P < 0.01$),因而 3 种灌溉模式下植株 C/N 存在差异,常规淹灌模式下水稻 C/N 高于浅湿灌溉和控制灌溉,这与郑恩楠等^[28]研究结果一致,这是由于节水灌溉较常规淹灌更能提高水稻氮含量。SARDANS 等^[29]研究发现,水分亏缺会导致植物叶片和凋落物 C/P 偏高,本研究中浅湿灌溉和控制灌溉模式下水稻 C/P 和 N/P 均高于常规淹灌,这是由于节水灌溉模式降低土壤磷有效性导致植株吸磷量减少。不同灌溉模式分蘖期至拔节孕穗期水稻茎鞘、叶 C/N 较 C/P 和 N/P 更稳定,说明 C/N 对水分的敏感性远低于 C/P 和 N/P,同时也证实节水灌溉对稻田生产系统中植物介导的碳氮磷生物地球化学循环具有重要意义。大量研究发现,氮素有效性是影响植株碳氮磷化学计量关系的主要因素,施氮使土壤氮素有效性增加,会降低植株 C/N 并提高 N/P^[30],本文研究表明,施氮显著降低水稻各器官 C/N 和 C/P ($P < 0.05$),对 N/P 有一定提升作用。在植物碳氮磷化学计量关系中,N/P 通常用来表征植物养分限制状况,这是因为植株中富含氮的蛋白质和富含磷的 RNA 存在相互制约关系。李比希定理表明相对需求量而言供应量最少的养分将成为生物体限制性养分,其中植物体中存在一个最佳 N/P,植株 N/P 低于该比值相对受氮限制,高于该比值相对受磷限制,处于该比值范围内则受氮磷共同限制。已有研究发现^[31],主要谷类作物秸秆和籽粒的最佳 N/P 介于 4.2 ~ 6.7 之间,本研究中,水稻地上部 N/P 均随生育期推进呈下降趋势,常规淹灌、浅湿灌溉和控制灌溉平均 N/P 分别为 3.11 ~ 6.75、3.62 ~ 7.39、4.20 ~ 7.84,根据谷类作物最佳秸秆和籽粒 N/P,可解释常规淹灌和浅湿灌溉模式下,水稻地上部植株从磷限制过渡到氮磷共同限制再到氮限制状态,而控制灌溉模式下只经历从磷限制过渡到氮磷共同限制的过程。不同水氮耦合处理下成熟期水稻产量与地上部氮磷含量相关关系见图 10,控制灌溉模式水稻产量和地上部氮磷含量拟合趋势线与浅湿灌溉和常规淹灌明显不同,表明成熟期水稻所受氮磷限制存在差异。稻作控制灌溉模式下,水稻产量随地上部氮磷含量的增加先增大后减小,说明水稻植株对氮磷吸收存在阈值,过高氮磷含量并不利于水稻产量形成,这进一步证实了不同灌溉模式下,寒地黑土区稻作产量受不同氮磷条件限制。

总体上,控制灌溉可促进氮素吸收并提升水稻产量,综合考虑 CN2 为最佳水氮耦合模式。

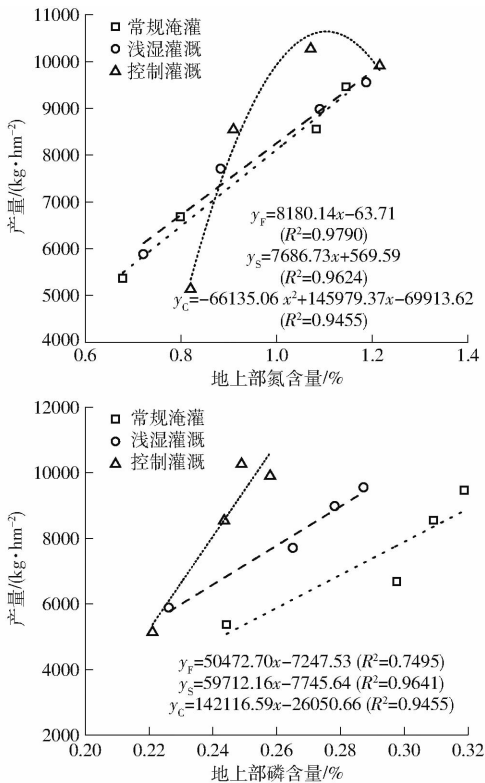


图 10 水氮耦合下成熟期水稻产量与地上部氮磷含量
相关关系

Fig. 10 Correlations between rice yield and nitrogen and
phosphorus contents in shoot under coupling of water
and nitrogen

4 结论

(1)不同水氮耦合处理下,生育期内茎鞘碳氮磷含量分别为 35.87% ~ 39.43%、0.44% ~ 2.19%、0.14% ~ 0.32%,叶碳氮磷含量分别为 36.34% ~ 40.83%、0.76% ~ 3.70%、0.14% ~ 0.36%,穗碳氮磷含量分别为 37.05% ~ 41.72%、0.82% ~ 1.63%、0.24% ~ 0.39%。灌溉模式和施氮量对水稻不同器官氮磷含量影响均达到极显著水

平($P < 0.01$),灌溉模式、灌溉模式和施氮量的交互效应对碳含量影响均不显著($P > 0.05$)。

(2)相同灌溉模式下,水稻地上部碳氮磷累积量随生育期推进呈上升趋势。拔节孕穗期至成熟期碳氮累积量,按灌溉模式由大到小依次为:控制灌溉、浅湿灌溉、常规淹灌,常规淹灌生育期内磷累积量始终高于浅湿灌溉和控制灌溉。成熟期 N1、N2、N3 处理较 N0 处理碳累积量分别提高 31.46%、52.55%、57.37%,氮累积量分别提高 52.98%、117.63%、144.88%,磷累积量分别提高 50.28%、79.85%、93.89%。水稻不同组织碳氮磷分配比例随生育期变化规律相似,茎鞘碳氮磷分配比例先增后减,叶碳氮磷分配比例持续减小,穗碳氮磷比例持续增加。

(3)与常规淹灌和浅湿灌溉相比,控制灌溉模式对水稻植株碳含量影响较小,但能提升水稻植株生长中后期氮含量,并降低植株磷含量,从而降低水稻 C/N,提高水稻 C/P 和 N/P。施氮处理显著提高水稻植株氮含量,小幅提升水稻植株磷含量,对水稻植株碳含量影响相对较小,进而降低水稻植株 C/N、C/P,提高水稻 N/P。

(4)不同水氮耦合处理下,碳氮磷化学计量比在水稻器官内和器官间高度相关。水稻不同器官 C/N 和 N/P 在表达水稻产量与化学计量比的关系方面比 C/P 更具指导意义。应用地上部植株 N/P 解析寒地黑土区稻作氮磷限制状态,常规淹灌和浅湿灌溉模式下,水稻地上部植株从磷限制过渡到氮磷共同限制再到氮限制状态,控制灌溉模式下,水稻地上部植株仅从磷限制过渡到氮磷共同限制状态。

(5)稻作控制灌溉模式可促进氮素吸收并提升水稻产量,但过高氮磷含量并不利于水稻产量形成。综合考虑,CN2 为最佳水氮耦合模式。

参 考 文 献

[1] 褚光,徐冉,陈松,等. 优化栽培模式对水稻根-冠生长特性、水氮利用效率和产量的影响[J]. 中国水稻科学,2021, 35(6):586-594.
CHU Guang, XU Ran, CHEN Song, et al. Effects of improved crop management on growth characteristic of root and shoot, water and nitrogen use efficiency, and grain yield in rice[J]. Chinese Journal of Rice Science, 2021, 35(6):586-594. (in Chinese)

[2] 李文华,成升魁,梅旭荣,等. 中国农业资源与环境可持续发展战略研究[J]. 中国工程科学,2016,18(1):56-64.
LI Wenhua, CHENG Shengkui, MEI Xurong, et al. Study on strategies for the sustainable development of China's agricultural resources and environment[J]. Strategic Study of CAE, 2016, 18(1):56-64. (in Chinese)

[3] 张作合,张忠学,邢衍波,等. 水炭运筹下稻田土壤氮素分布与盈亏¹⁵N 示踪分析[J]. 农业机械学报,2020,51(6):309-317.
ZHANG Zuohe, ZHANG Zhongxue, ZHENG Yanbo, et al. ¹⁵N tracer analysis of nitrogen distribution and break-even in paddy soil under water and biochar management[J]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2020, 51(6):309-317. (in Chinese)

[4] 郑恩楠,朱银浩,胡建宇,等. 水肥耦合对水稻生长土壤呼吸与无机氮的影响[J]. 农业机械学报,2021,52(9):272-279.
ZHENG Ennan, ZHU Yin hao, HU Jianyu, et al. Coupling of water and fertilizer methods on growth of rice, soil respiration and inorganic nitrogen[J]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2021, 52(9):272-279. (in Chinese)

[5] SUN P Y, LI X Z, GONG X L, et al. Carbon, nitrogen and phosphorus ecological stoichiometry of *Lateolabrax maculatus* and *Acanthogobius ommaturus* in the Estuary of Yangtze River, China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(4):196-203.

[6] GAO X S, XIAO Y, DENG L J, et al. Spatial variability of soil total nitrogen, phosphorus and potassium in Renshou County of Sichuan Basin, China[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2019, 18(2):279-289.

[7] ALLEN A P, GILLOOLY J F. Towards an integration of ecological stoichiometry and the metabolic theory of ecology to better understand nutrient cycling[J]. Ecology Letters, 2009, 12(5):369–384.

[8] LIU Y, FANG Y, AN S S. How C:N:P stoichiometry in soils and plants responds to succession in *Robinia pseudoacacia* forests on the Loess Plateau, China[J]. Forest Ecology and Management, 2020, 475:118394.

[9] 吴应海,张丽敏,蔡国俊,等. 不同施肥处理百香果土壤-植株碳氮磷化学计量特征[J]. 贵州科学,2021,39(4):1–6.
WU Yinghai, ZHANG Limin, CAI Guojun, et al. Stoichiometric characteristics of soil–plant carbon, nitrogen and phosphorus of passion fruit under different fertilization treatments[J]. Guizhou Science, 2021, 39(4):1–6. (in Chinese)

[10] 王飞,林诚,李清华,等. 长期不同施肥下黄泥土土壤-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 Fei, LIN Cheng, LI Qinghua, 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. (in Chinese)

[11] ZHANG W, ZHAO J, PAN F J, et al. Changes in nitrogen and phosphorus limitation during secondary succession in a Karst region in Southwest China[J]. Plant Soil, 2015, 39(1):77–91.

[12] 金强,安婉丽,刘旭阳,等. 模拟酸雨对福州沿江稻田水稻叶片碳氮磷含量及其生态化学计量学特征的影响[J]. 生态学报,2020,40(9):3085–3095.
JIN Qiang, AN Wanli, LIU Xuyang, et al. Effects of simulated acid rain on carbon, nitrogen, phosphorus contents and the ecological stoichiometry of rice leaves in Fuzhou rice fields along the river[J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(9):3085–3095. (in Chinese)

[13] 李月芬,王冬艳, VIENGSOUK L,等. 基于土壤化学性质与神经网络的羊草碳氮磷含量预测[J]. 农业工程学报,2014,30(3):104–111.
LI Yuefen, WANG Dongyan, VIENGSOUK L, et al. Prediction of carbon, nitrogen and phosphorus contents of *Leymus Chinensis* based on soil chemical properties using artificial neural networks[J]. Transactions of the CSAE, 2014, 30(3):104–111. (in Chinese)

[14] 卓志清,李勇,兴安,等. 东北旱作区土壤碳氮磷生态化学计量特征及其影响因素[J]. 农业机械学报,2019,50(10):259–268,336.
ZHUO Zhiqing, LI Yong, XING An, et al. Characteristic of ecological stoichiometry of soil C, N and P and its influencing factors in dry farming region of Northeast China[J]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2019, 50(10):259–268, 336. (in Chinese)

[15] PENG N, LI S, PENG Y, et al. Post-silking accumulation and partitioning of dry matter, nitrogen, phosphorus and potassium in maize varieties differing in leaf longevity[J]. Field Crops Research, 2013, 144:19–27.

[16] 薛利红,杨林章,范小晖. 基于碳氮代谢的水稻氮含量及碳氮比光谱估测[J]. 作物学报,2006,32(3):430–435.
XUE Lihong, YANG Linzhang, FAN Xiaohui. Estimation of nitrogen content and C/N in rice leaves and plant with canopy reflectance spectra[J]. Acta Agronomica Sinica, 2006, 32(3):430–435. (in Chinese)

[17] 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.

[18] FAGERIA N K, FILHO M P B. Dry-matter and grain yield, nutrient uptake, and phosphorus use-efficiency of lowland rice as influenced by phosphorus fertilization[J]. Communications in Soil Science and Plant Analysis, 2007, 38(9):1289–1297.

[19] 唐美玲,肖谋良,袁红朝,等. CO₂倍增条件下不同生育期水稻碳氮磷含量及其计量比特征[J]. 环境科学,2018,39(12):5708–5716.
TANG Meiling, XIAO Mouliang, YUAN Hongzhao, et al. Effect of CO₂ doubling and different plant growth stages on rice carbon, nitrogen and phosphorus and their stoichiometric ratios[J]. Environmental Science, 2018, 39(12):5708–5716. (in Chinese)

[20] 张忠学,李铁成,齐智娟,等. 水氮耦合对黑土稻田土壤呼吸与碳平衡的影响[J]. 农业机械学报,2020,51(6):301–308.
ZHANG Zhongxue, LI Tiecheng, QI Zhijuan, et al. Effects of water and nitrogen coupling on soil respiration and carbon balance in black soil paddy field[J]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2020, 51(6):301–308. (in Chinese)

[21] 吕国安,李远华,沙宗尧,等. 节水灌溉对水稻磷素营养的影响[J]. 灌溉排水学报,2000,19(4):10–12.
Lǚ Guoan, LI Yuanhua, SHA Zongyao, et al. Effect of water-saving irrigation on phosphorus nutrient in rice[J]. Journal of Irrigation and Drainage, 2000, 19(4):10–12. (in Chinese)

[22] YE Y S, LIANG X Q, CHEN Y X, et al. Carbon, nitrogen and phosphorus accumulation and partitioning, and C:N:P stoichiometry in late-season rice under different water and nitrogen managements[J]. Plos One, 2014, 9(7):e101776.

[23] 冯蕾,童成立,石辉,等. 水稻碳氮吸收、分配与积累对施肥的响应[J]. 环境科学,2011,32(2):574–580.
FEGN Lei, TONG Chengli, SHI Hui, et al. Effect of fertilization on the absorption, partition and accumulation of carbon and nitrogen of rice under the equal N conditions[J]. Environmental Science, 2011, 32(2):574–580. (in Chinese)

[24] MINDEN V, KLEYER M. Internal and external regulation of plant organ stoichiometry[J]. Plant Biology, 2015, 16(5):897–907.

[25] 阮新民,施伏芝,罗志祥. 施氮对高产杂交水稻生育后期叶碳氮比与氮素吸收利用的影响[J]. 中国土壤与肥料,2011(2):35–38.
RUAN Xinmin, SHI Fuzhi, LUO Zhixiang. Effects of nitrogen application on the leaf of C/N and nitrogen uptake and utilization at later developmental stages in different high yield hybrid rice varieties[J]. Soil and Fertilizer Sciences in China, 2011(2):35–38. (in Chinese)

[26] ELSEER J J, FAGAN W F, KERKHOFF A J, et al. Biological stoichiometry of plant production: metabolism, scaling and ecological response to global change[J]. New Phytologist, 2010, 186(3):593–608.

[27] Lǚ X T, KONG D L, PAN Q M, et al. Nitrogen and water availability interact to affect leaf stoichiometry in a semi-arid grassland[J]. Oecologia, 2012, 168(2):301–310.

[28] 郑恩楠,杨桦,陈鹏,等. 水氮管理模式下水稻碳氮吸收、土壤呼吸与产量效应[J]. 农业机械学报,2018,49(6):287–295.
ZHENG Ennan, YANG Hua, CHEN Peng, et al. Effects of carbon-nitrogen absorption, soil respiration and yield of rice under water and fertilizer management modes[J]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2018, 49(6):287–295. (in Chinese)

[29] SARDANS J, PEÑUELAS J. The role of plants in the effects of global change on nutrient availability and stoichiometry in the plant-soil system[J]. Plant Physiology, 2012, 160(4):1741–1761.

[30] BÉLANGER G, CLAESSENS A, ZIADI N. Grain N and P relationships in maize[J]. Field Crops Research, 2012, 126:1–7.

[31] AULAKH M S, MALHI S S. Interactions of nitrogen with other nutrients and water: effect on crop yield and quality, nutrient use efficiency, carbon sequestration, and environmental pollution[J]. Advances in Agronomy, 2005, 86:341–409.