

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.05.016

引用格式:陈盈熹, 张建杭, 武文皓, 等. 氮磷钾缺素和缺水对西藏三毛草幼苗生长的影响[J]. 草地学报, 2026, 34(5):1746—1756
CHEN Ying-xi, ZHANG Jian-hang, WU Wen-hao, et al. Effects of Nitrogen, Phosphorus, Potassium Deficiency and Water Shortage on the Seedling Growth of *Trisetum tibeticum*[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(5):1746—1756

氮磷钾缺素和缺水对西藏三毛草幼苗生长的影响

陈盈熹, 张建杭, 武文皓, 张 昊, 邵兰力, 任锦鹏, 薛松昂, 吴伟罡, 苗彦军*
(西藏农牧大学, 西藏 林芝 860000)

摘要:为探究西藏三毛草(*Trisetum tibeticum*)在缺少氮(N)、磷(P)、钾(K)和缺水条件下的幼苗生长规律,本研究采用二因素完全随机组合设计进行砂培盆栽试验,设置完全营养(CN)、缺氮(ND)、缺磷(PD)、缺钾(KD)4个养分处理以及田间持水量的80%(W₁)、60%(W₂)、40%(W₃)、20%(W₄)4个水分处理。结果表明,ND植株矮小叶片干枯,PD叶片暗绿,KD叶尖黄化卷曲。缺水处理的株高减小,ND和PD处理3周后生长速率有下降趋势。养分和水分对叶长、叶宽、根长、根表面积、根体积、地上地下生物量、根冠比具有显著的交互效应($P < 0.05$)。不同水分条件下ND叶长均最小,CN叶宽均最大。缺水促进CN的根系发育,在W₄时根表面积和根体积最大,ND和PD根冠比增大,生物量向地下转移,KD对根冠比无显著影响。因此,缺水与缺素交互会抑制西藏三毛草的生长,在西藏三毛草幼苗培育中,应加强幼苗生长观测,及时进行针对性地补充。

关键词:西藏三毛草;营养缺乏;水分胁迫;幼苗生长;交互效应

中图分类号:S543.9

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)05-1746-11

Effects of Nitrogen, Phosphorus, Potassium Deficiency and Water Shortage on the Seedling Growth of *Trisetum tibeticum*

CHEN Ying-xi, ZHANG Jian-hang, WU Wen-hao, ZHANG Hao, SHAO Lan-li, Ren Jin-peng,
XUE Song-ang, WU Wei-gang, MIAO Yan-jun*

(Xizang Agriculture and Animal Husbandry University, Nyingchi, Xizang 860000, China)

Abstract: A sand culture pot experiment by using a two-factor completely randomized design was conducted to investigate the growth patterns of *Trisetum tibeticum* seedlings under nitrogen, phosphorus, potassium deficiency, and water shortage conditions. The experiment included four nutrient treatments: complete nutrition (CN), nitrogen deficiency (ND), phosphorus deficiency (PD), and potassium deficiency (KD). And four water treatments: 80% field capacity (W₁), 60% field capacity (W₂), 40% field capacity (W₃), and 20% field capacity (W₄). The results showed that plants of ND treatment exhibited stunted growth with withered leaves, leaves of PD treatment appeared dark green, and leaves of KD treatment showed yellowing and curling at the tips. Water shortage reduced plant height, and growth rates of ND and PD treatments showed declining trends after three weeks. Nutrient-water interactions significantly influenced leaf length, leaf width, root length, root surface area, root volume, above-ground and below-ground biomass, and root-to-shoot ratio ($P < 0.05$). Under different water conditions, ND treatment consistently resulted in the shortest leaf length, while CN treatment exhibited the greatest leaf width. Water shortage promoted root development in CN treatment, with the largest root surface area and root volume observed at W₄. ND and PD treatments increased the root-to-shoot ratio, with biomass allocation shifting towards below ground parts, while KD had no significant effect on the root-to-shoot ratio. Therefore, the interaction between water shortage and nutrient deficiency synergistically inhibits the growth of *Trisetum tibeticum*. In seedling cultivation of *Trisetum tibeticum*, enhanced growth

收稿日期:2025-06-30;修回日期:2025-07-31

基金项目:国家自然科学基金项目(32260342);西藏自治区科技厅重点研发及转化项目(CGZH2024000084);西藏农牧学院大学生创新创业训练计划项目(SK003);西藏农牧学院林学博士点(一期)项目(533325001)资助

作者简介:陈盈熹(2000-),女,汉族,辽宁鞍山人,硕士研究生,主要从事西藏野生牧草选育与生态修复研究,E-mail:cyx15641208753@163.com;*通信作者 Author for correspondence, E-mail:myj666@126.com

monitoring and timely targeted supplementation should be implemented.

Key words: *Trisetum tibeticum*; Nutrient deficiency; Water shortage; Seedling growth; Stress interaction

西藏具有“世界第三极”之称,平均海拔 4000 m 以上,是独特的生态屏障。该地区日照充足,蒸发量大,干旱是其最明显的气候特征^[1]。水热条件由藏东南向藏西北逐渐变差,降水量逐渐减少^[2]。研究发现,西藏土壤肥力系数与降水量、海拔呈正相关关系,形成东南高一西北低的养分空间格局^[3]。所以土壤匮乏与季节性干旱会形成协同胁迫,导致植被生长同时受到土壤养分和水热条件的双重制约,进而造成草地生产力降低,牧草低矮且稀疏^[4]。建植人工草地是缓解该问题的有效途径,而草种选择是建植草地过程中最关键的环节。因此,发掘西藏野生种质资源并加以研究利用,培育出生态适应性强、品质好、饲用价值高的乡土草种尤为重要。

西藏土壤中氮素少,磷素缺,钾素和微量元素比较丰富^[5]。土壤养分的差异,特别是氮、磷和钾养分含量的变化,会对植物多样性及草地生产力产生重要影响^[6]。营养平衡诊断技术通过土壤与植株测试评估养分供需状态,为精确施肥方案制定提供科学依据,实现作物优质高产目标^[7]。西藏三毛草(*Trisetum tibeticum* P. C. Kuo et Z. L. Wu)是禾本科三毛草属多年生草本植物。须根细长柔韧,秆直立丛生低矮,密被柔毛,叶片扁平,两面均被柔毛。多生于海拔 4800~5500 m 高山冰川附近的山坡草地上,只在西藏有分布^[11]。其适口性好,有极强的耐旱性和耐寒性。近几十年来,研究人员对西藏三毛草的研究还比较少,主要集中在种子萌发特性及抗逆性等方面。王江涛等^[12]通过设置变温条件,确定了 25℃/15℃是西藏三毛草最适的萌发温度。董梦洁^[13]的研究表明三毛草

在轻度干旱胁迫下,株高、根长、叶片数量达到最大值,表明其在苗期的抗旱能力较强。

目前,已有研究揭示了单一缺素或缺水对作物的影响规律,但针对西藏特殊生境下土壤养分匮乏与干旱的交互效应及其对本土植物的生长发育影响仍不明确。鉴于此,本研究开展了氮、磷、钾缺素培养 and 不同梯度缺水条件下西藏三毛草的缺素症状和生长发育状况的研究,研究结果有助于为西藏三毛草幼苗早期出现的症状做出判断,并及时合理地采取补救措施。解析这一多因子耦合作用过程,将为西藏三毛草的营养诊断和合理施肥灌溉提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试材料为西藏野生三毛草,2023 年 9 月采集于那曲市申扎县(表 1)。风干后置于 4℃冰箱内贮藏保存。

表 1 供试材料信息
Table 1 Information of experimental materials

材料 Materials	采集地点 Collection site	海拔 Altitude/m	纬度 Latitude	经度 Longitude
西藏三毛草 <i>Trisetum tibeticum</i>	申扎县 Xainza County	4883	30°57'30"N	88°58'42"E

1.2 营养液配制

按照张志良^[14]的营养液配制方法,配制贮备液(母液)、完全营养液和缺素营养液,具体配方见表 2 和表 3,所有药品均为分析纯。

表 2 大量元素及微量元素母液配制表
Table 2 Preparation table for stock solutions of macronutrients and micronutrients

大量元素 Macronutrients		微量元素 Micronutrients	
试剂名称 Reagent name	浓度 Concentration/(g·L ⁻¹)	试剂名称 Reagent name	浓度 Concentration/(g·L ⁻¹)
Ca(NO ₃) ₂ ·4H ₂ O	82.07	H ₃ BO ₃	2.86
KNO ₃	50.56	MnSO ₄	1.02
MgSO ₄ ·7H ₂ O	61.62	CuSO ₄ ·5H ₂ O	0.08
KH ₂ PO ₄	27.22	ZnSO ₄ ·7H ₂ O	0.22
NaH ₂ PO ₄	24.00	H ₂ MoO ₄	0.09
NaNO ₃	42.45		
CaCl ₂	55.50		
KCl	37.28		
Fe-EDTA:			
Na-EDTA	7.45		
FeSO ₄ ·7H ₂ O	5.57		

表 3 营养液配制表
Table 3 Preparation table of nutrient solution

贮备液 Stock solutions	每 1000 mL 营养液中贮备液的用量 The amount of stock solution in each 1000 mL of nutrient solution/mL			
	全素 Complete nutrient	缺 N Nitrogen deficiency	缺 P Phosphorus deficiency	缺 K Potassium deficiency
Ca(NO ₃) ₂ ·4H ₂ O	10		10	10
KNO ₃	10		10	
MgSO ₄ ·7H ₂ O	10	10	10	10
KH ₂ PO ₄	10	10		
CaCl ₂		10	2.50	
KCl		10		
NaH ₂ PO ₄				10
NaNO ₃				10
Fe-EDTA	1	1	1	1
微量元素 Trace element	1	1	1	1

1.3 试验设计

试验采用二因素随机组合设计。养分因素设置 4 个处理：完全营养(Complete nutrient, CN)、缺氮(Nitrogen deficiency, ND)、缺磷(Phosphorus deficiency, PD)、缺钾(Potassium deficiency, KD)。水分因素设置 4 个处理,分别为适宜水分(W₁, CK, 土壤含水量为田间持水量的 80%)；轻度干旱(W₂, 土壤含水量为田间持水量的 60%)；重度干旱(W₃, 土壤含水量为田间持水量的 40%)；极度干旱(W₄, 土壤含水量为田间持水量的 20%)。试验共 16 个处理：① CN+W₁；② ND+W₁；③ PD+W₁；④ KD+W₁；⑤ CN+W₂；⑥ ND+W₂；⑦ PD+W₂；⑧ KD+W₂；⑨ CN+W₃；⑩ ND+W₃；⑪ PD+W₃；⑫ KD+W₃；⑬ CN+W₄；⑭ ND+W₄；⑮ PD+W₄；⑯ KD+W₄，每个处理 5 次重复。本试验于 2024 年 7 月 22 日在西藏农牧学院草业试验基地温室内进行。试验采用粒径 0.5 mm 石英砂盆栽,选盆口直径 30 cm,盆底直径 20 cm,盆高 25 cm 的塑料盆。石英砂在装盆前用水洗净并晒干,最大限度地减小石英砂对牧草生长的影响。每盆培养 50 株幼苗,缺素缺水培养期间,每周补灌 1 次营养液(100 mL)。砂基含水量采用称重补水法控制,每天上午 9 时称取盆重,补充砂子中蒸发的水分,使各处理保持设定的相对含水量。为减小环境因素的影响,在试验期间每 14 d 交换 1 次花盆的位置。缺素试验进行到 10 周后,各处理出现明显缺素症状,因此在 10 周后统一进行收获。

1.4 测试指标与方法

1.4.1 记录缺素症状 收苗后对牧草幼苗的叶片进行拍摄,记录牧草缺素症状并用 Microsoft Power-

Point 2010 软件处理图片。

1.4.2 株高与生长速率测定 每 14 d 用直尺测定植株基部到顶端之间的绝对高度(cm)。按照下列公式计算绝对生长速率 R。

$$R(\text{cm}\cdot\text{d}^{-1})=(H_n-H_{n-1})/T \tag{1}$$

其中 H_n 表示后一次测量的株高, H_{n-1} 表示前一次测量的株高, T 表示两次测量的时间间隔。

1.4.3 叶长与叶宽测定 收苗后,用直尺和游标卡尺测定最长叶片的长(cm)和宽(mm)。

1.4.4 根长、根表面积与根体积 收苗后,根长(cm)使用直尺测量,根表面积(cm²)和根体积(cm³)用根系扫描仪扫描分析。

1.4.5 地上生物量与地下生物量测定 收苗后,将地上和地下部分分开,将根系用清水反复冲洗,再用蒸馏水清洗干净,用精度万分之一(g)的天平称重。

1.4.6 根冠比 称量鲜重后放入烘箱内 105℃ 烘 30 min 进行杀青,继续放入烘箱内 65℃ 下烘 48 h 至恒重后称重。

$$\text{根冠比}=\text{地下干重}/\text{地上干重} \tag{2}$$

1.5 数据统计分析

使用 Microsoft Excel 2010 软件整理数据,利用 SPSS 26.0 数据处理系统进行二因素方差分析(Two-way ANOVA)检验养分、水分及其交互作用对生长速率、叶长、叶宽、根长、根表面积、根体积、地上生物量、地下生物量和根冠比的影响,用 Duncan's 法对各数据进行多重比较。运用 Origin 2024 进行 Pearson 相关性分析并制图。

2 结果与分析

2.1 不同缺素处理西藏三毛草幼苗缺素症状

从图1可以看出,与全素培养相比,N、P、K缺素症状各不相同,且对地上和地下部分均有影响。ND处理对西藏三毛草的影响最严重,表现出植株生长缓慢甚至部分植株停止生长的情况,地上部分

矮小瘦弱,分蘖减少,老叶干枯或死亡,地下部分根系细小且稀疏。PD处理表现为植株生长较慢,地上部分呈现暗绿色,叶片细小,部分叶片颜色出现深红色或紫红色,叶尖变黄,老叶逐渐干枯,分蘖减少,地下部分根量减少,根伸长但细弱。KD处理前期症状不明显,后期症状慢慢显现,表现为植株矮小,叶片瘦弱并向内卷曲,颜色呈浅绿色,叶尖发黄。

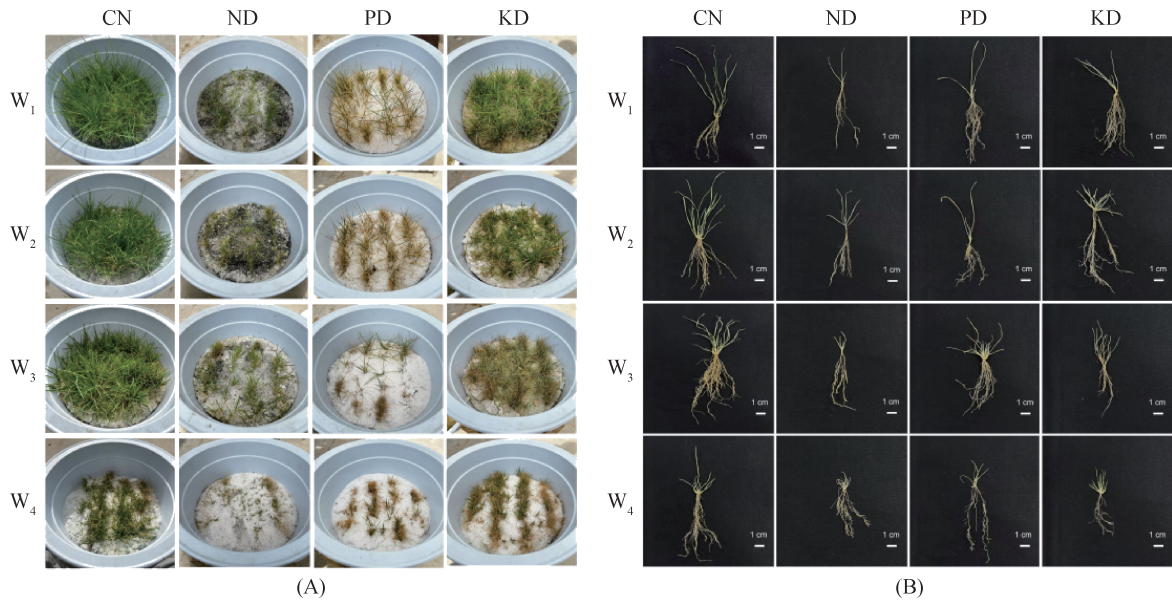


图1 不同缺素处理西藏三毛草幼苗缺素症状

Fig. 1 Nutrient deficiency symptoms in *Trisetum tibeticum* seedlings under different treatments

2.2 不同缺素和缺水处理对西藏三毛草株高生长的影响

如图2所示,不同缺素和缺水处理下的西藏三毛草株高随着培养周期变化均呈现出不同程度的上升趋势。从图2(A)可以看出,当处理进行了1周时,缺素处理对生长速率的影响不显著。PD处理下, W_4 的生长速率较 W_1 降低27.49%。缺素×缺水对第1周生长速率的交互效应不显著。

从图2(F)和图2(B)可以看出,在进行了3周处理时, W_2 和 W_4 条件下ND处理的株高增长趋势变缓,ND处理的生长速率显著低于其他缺素处理($P<0.05$)。KD处理下 W_4 的生长速率显著低于 W_1 的生长速率($P<0.05$),较 W_1 降低了20.92%。

从图2(F)可以看出,在处理进行到第5周时,不同水分条件下ND处理组的株高均是最低的。如图2(C)所示, W_1 、 W_2 和 W_3 条件下,ND处理的生长速率显著低于CN处理($P<0.05$),分别降低

71.18%,69.15%,77.30%。CN条件下, W_4 的生长速率显著低于其他水分处理($P<0.05$)。在PD和KD处理下, W_2 的生长速率显著高于其他水分处理($P<0.05$)。

如图2(F)所示,处理进行到第7周时,不同水分条件下ND处理组的株高均是最低的。如图2(D)所示, W_3 条件下,KD和ND的生长速率显著低于CN处理($P<0.05$),KD较CN降低了53.96%,其次是ND较CN降低了50.07%。缺素×缺水对第7周生长速率的交互效应不显著。

如图2(F)所示,处理进行到第9周时,不同水分条件下CN处理的株高均是最低的,ND处理的株高均是最低的。在 W_1 、 W_3 和 W_4 条件下,ND处理的生长速率均最小,显著低于CN处理($P<0.05$)。 W_2 条件下,KD处理的生长速率显著低于CN处理($P<0.05$),较CN降低了40.77%。

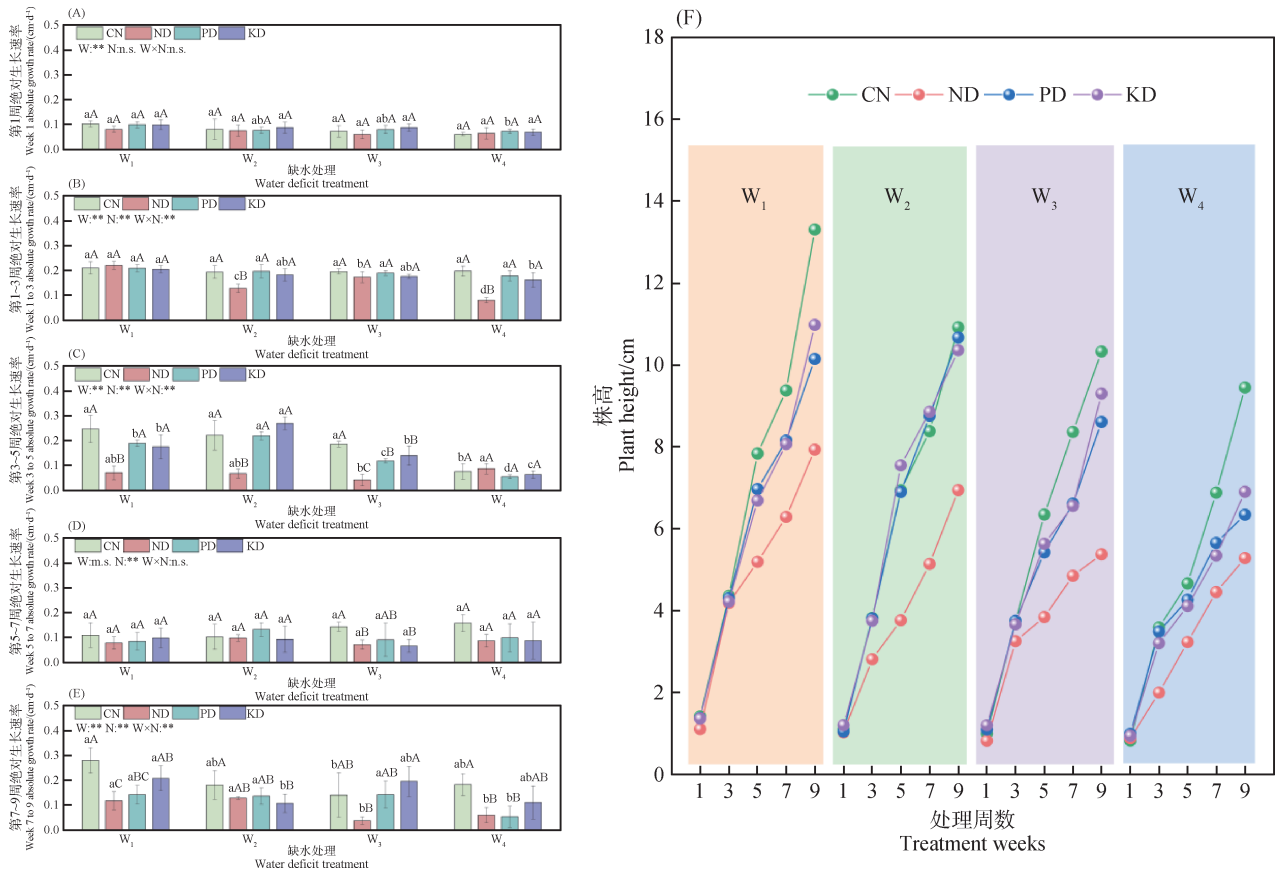


图2 不同缺素和缺水处理对西藏三毛草株高生长的影响

Fig. 2 Effects of nutrient deficiency and water stress on plant height growth of *Trisetum tibeticum*

注: (A) 第1周生长速率; (B) 第1~3周生长速率; (C) 第3~5周生长速率; (D) 第5~7周生长速率; (E) 第7~9周生长速率; (F) 株高变化趋势。不同小写字母表示相同缺水处理下不同水分间的差异显著 ($P < 0.05$), 不同大写字母表示相同缺水处理下不同元素间的差异显著 ($P < 0.05$)。*, ** 分别表示在 0.05 和 0.01 的水平上差异显著, n. s. 表示差异不显著。W 表示水分处理, N 表示养分处理。下同

Note: (A) Growth rate in the first week; (B) Growth rate in weeks 1 to 3; (C) Growth rate in weeks 3 to 5; (D) Growth rate in weeks 5 to 7; (E) Growth rate in weeks 7 to 9; (F) Trend of plant height change. Different lowercase letters indicate significant differences among different water contents under the same water deficiency treatment ($P < 0.05$), and different uppercase letters indicate significant differences among different elements under the same water deficiency treatment ($P < 0.05$). *, **: significant at the 0.05 and 0.01 levels, n. s.: not significant. W represents water treatment and N represents nutrient treatment. The same as below

2.3 不同缺素和缺水处理对西藏三毛草叶长和叶宽的影响

由图3(A)可知, 缺素对叶长具有极显著影响, 缺水对叶长也具有极显著影响, 缺素×缺水对叶长具有极显著的交互效应 ($P < 0.01$)。W₁条件下, ND、PD 和 KD 的叶长显著低于 CN 处理 ($P < 0.05$), 分别较 CN 降低了 58.52%、31.70%、47.55%。在不同缺素处理条件下, W₄导致叶长均显著低于 W₁ ($P < 0.05$), CN、ND、PD、KD 在 W₄条件下叶长较 W₁ 分别减少 53.80%、66.18%、58.14%、59.25%; 在不同水分条件下, ND 处理导致叶长均显著低于 CN 处理 ($P < 0.05$)。

由图3(B)可知, 缺素对叶宽具有极显著影响, 缺水对叶宽也具有极显著影响, 缺素×缺水对叶宽具

有极显著的交互效应 ($P < 0.01$)。不同水分条件下 CN 处理的叶宽最大, W₁、W₂ 和 W₃ 条件下, CN 处理的叶宽显著大于其他缺素处理 ($P < 0.05$), W₄ 条件下, CN 处理的叶宽仍显著高于 PD 和 KD 处理 ($P < 0.05$), 较 PD 增加 30.52%, 较 KD 增加 53.42%。CN 的叶宽在不同水分条件下无显著差异, 但 KD 处理下 W₄ 的叶宽显著低于其他水分条件 ($P < 0.05$), 较 W₁ 减少 32.11%。

2.4 不同缺素和缺水处理对西藏三毛草根系形态指标的影响

由图4(A)可知, 缺素对根系具有极显著影响 ($P < 0.01$), 缺水对根长具有显著影响 ($P < 0.05$), 根长受缺水和缺素交互影响极显著 ($P < 0.01$)。不

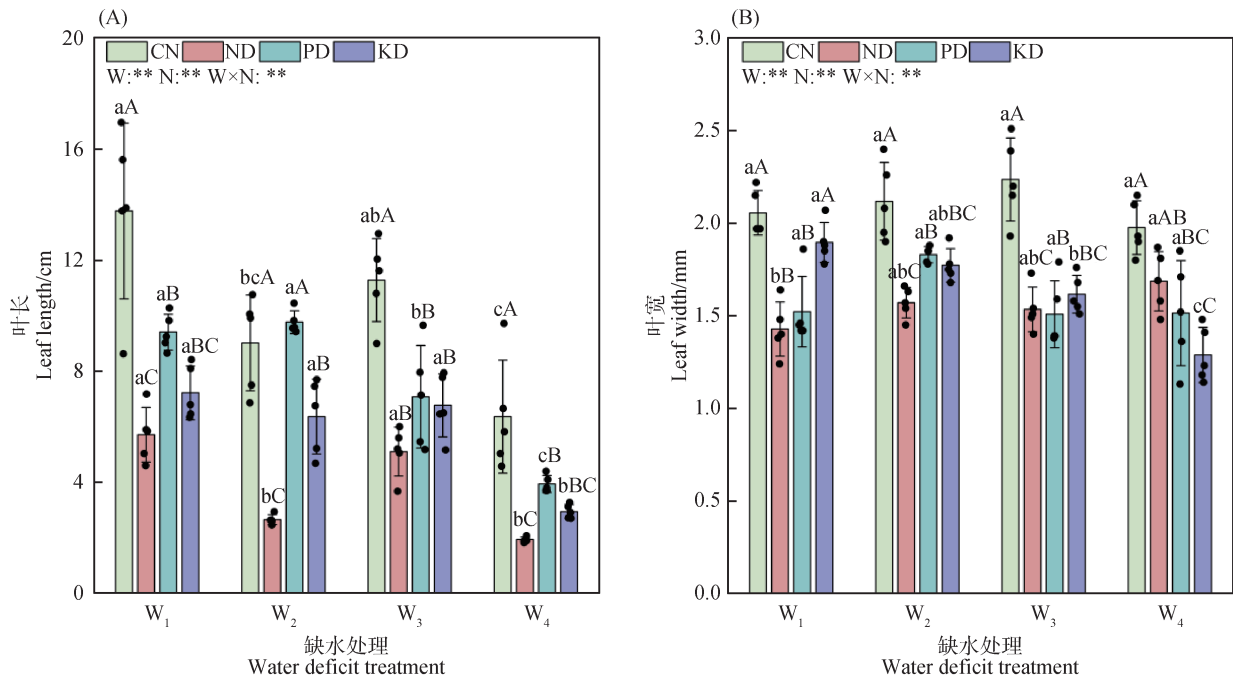


图3 不同缺素和缺水处理对西藏三毛草叶长及叶宽的影响

Fig. 3 Effects of nutrient deficiency and water shortage on leaf length and width of *Trisetum tibeticum*

注:(A)不同缺素和缺水处理下西藏三毛草的叶长;(B)不同缺素和缺水处理下西藏三毛草的叶宽

Note: (A) Leaf length of *Trisetum tibeticum* under different nutrient deficiency and water shortage treatments; (B) Leaf width of *Trisetum tibeticum* under different nutrient deficiency and water shortage treatments

同缺素处理中, W₁条件ND根长较CN缩短35.45%, PD较CN增加9.19%。CN处理下, W₃根长显著缩短($P < 0.05$), 较W₁缩短29.68%。PD处理下, W₂的根系长度显著小于W₁($P < 0.05$), 较W₁缩短25.51%。KD处理下, W₂条件的根长与W₁无显著差异, 但W₃和W₄条件下根长显著缩短($P < 0.05$), 分别缩短13.70%和14.03%。

由图4(B)可知, 根表面积受缺水的影响显著($P < 0.05$), 缺素对根表面积具有极显著影响($P < 0.01$), 缺素×缺水对根表面积具有极显著的交互效应($P < 0.01$)。CN处理的根表面积随着水分的减少逐渐增大, 在W₄条件下达到最大值, 较W₁增加213.99%。ND处理和PD处理的根表面积在W₃条件下最大, 显著大于其他水分条件($P < 0.05$)。KD处理的根表面积随着水分减少逐渐减小, 在W₄条件下最小, 显著低于W₁和W₂($P < 0.05$)。W₁条件下, ND处理的根表面积最小, PD较CN增加46.44%, KD较CN增加136.25%。在W₃条件下, 根表面积受KD处理的影响最大, 较CN处理减少63.55%, 其次是ND处理, 较CN处理减少43.42%, PD处理与CN处理根表面积的差异不显著。在W₄条件下,

CN处理的根表面积显著大于其他缺素处理($P < 0.05$)。

如图4(C)所示, 缺素对根体积的影响极显著, 缺水对根体积的影响极显著, 缺素×缺水对根体积的交互效应极显著($P < 0.01$)。CN处理下, W₁条件的根体积最小, W₄条件的根体积较W₁增加245.08%。ND和PD处理下的根体积均随着水分的减少而减小, ND处理下W₂的根体积显著大于CN, 而PD处理下W₃的根体积显著大于其他水分处理($P < 0.05$)。KD处理下, 根体积随水分减少显著减小, W₄条件下最小。在W₁条件下, PD较CN增加31.69%, KD处理的根体积较CN增加182.87%。在W₂条件下, 根体积受ND处理的影响最大, 较CN处理减少58.15%, 其次是PD处理, 较CN处理减少39.50%, KD处理受影响最小, 较CN处理减少25.76%, 这3个缺素处理的根体积都显著小于CN处理。在W₃条件下, KD和ND的根体积显著小于CN($P < 0.05$), PD处理的根体积与CN处理差异不显著。W₄条件下, CN处理的根体积显著大于其他缺素处理($P < 0.05$), 表现出更强的适应性, 其他缺素处理均受到了不同程度的影响。

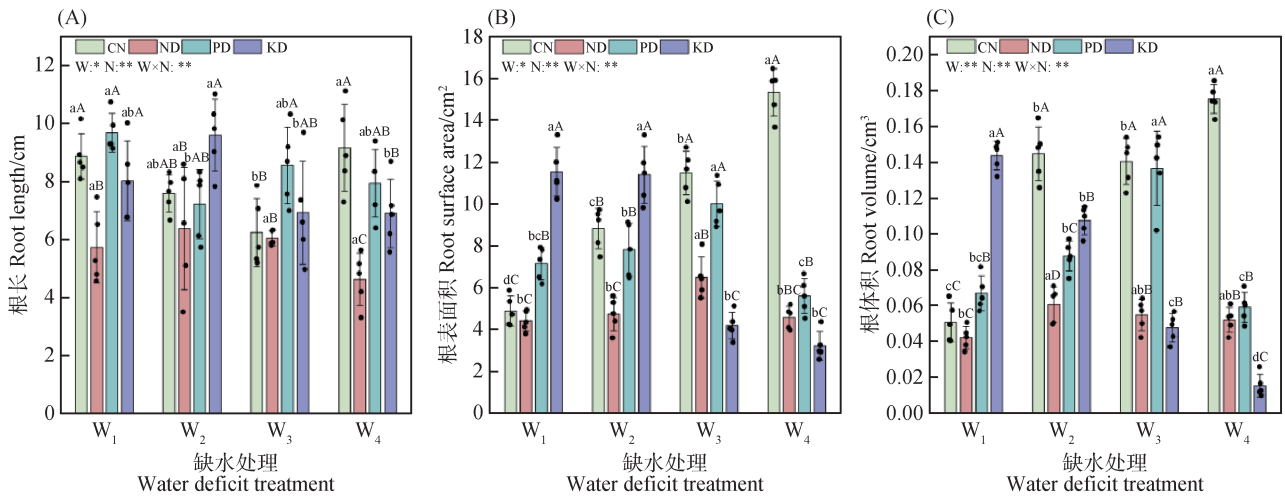


图4 不同缺素和缺水处理对西藏三毛草根系形态指标的影响

Fig. 4 Effects of nutrient deficiency and water stress on root morphological parameters of *Trisetum tibeticum*

注:(A)不同缺素和缺水处理下西藏三毛草的根长;(B)不同缺素和缺水处理下西藏三毛草的根表面积;(C)不同缺素和缺水处理下西藏三毛草的根体积

Note: (A) Root length of *Trisetum tibeticum* under nutrient deficiency and water shortage treatments; (B) Root surface area of *Trisetum tibeticum* under nutrient deficiency and water shortage treatments; (C) Root volume of *Trisetum tibeticum* under nutrient deficiency and water shortage treatments

2.5 不同缺素和缺水处理对西藏三毛草生物量分配的影响

如图5所示,缺素×缺水对地上和地下生物量及根冠比的交互效应极显著($P < 0.01$),缺素及缺水处理下的生物量分配发生改变。

由图5(A)可知,ND和PD处理会导致西藏三毛草在W₁,W₂和W₃条件下的地下生物量显著减少,ND和KD在W₄条件下的地下生物量显著减少($P < 0.05$),W₁,W₂,W₃,W₄的ND地下生物量较CN分别降低62.42%,45.41%,30.50%,57.97%,W₁,W₂,W₃的PD地下生物量较CN分别降低40.85%,29.59%,28.92%,W₄的KD地下生物量较CN下降55.91%。CN处理的地下生物量随着水分的减少而减少,W₄条件下最小,显著小于W₁($P < 0.05$),较W₁减少35.49%。ND处理的地下生物量随着水分的减少呈现先增加后减少的趋势,W₃条件下最大,显著大于W₁($P < 0.05$),较W₁增加51.00%。PD处理在不同水分条件下差异不显著。KD处理的地下生物量随着水分的减少呈现先上升后下降的趋势,W₄条件下最小且显著小于其他水分处理($P < 0.05$),较W₁减少70.53%。

如图5(B)所示,在W₁,W₂和W₃条件下,ND和

PD处理的西藏三毛草地上生物量显著减少($P < 0.05$),W₁,W₂,W₃的ND地上生物量较CN分别降低77.17%,82.18%,81.64%,W₁,W₂,W₃的PD地上生物量较CN分别降低65.49%,71.90%,78.55%。W₄条件下CN处理的地上生物量最大,显著大于其他缺素处理($P < 0.05$)。CN处理下的三毛草地上生物量受到W₄的显著影响,其显著小于其他水分处理($P < 0.05$),较W₁降低19.18%,ND处理在不同水分条件下差异不显著,KD处理下的地上生物量随着水分的减少呈现先增加后减少的趋势。

如图5(C)所示,不同水分条件下ND和PD处理导致三毛草的根冠比增大,显著大于CN处理和KD处理($P < 0.05$),W₁处理下ND较CN增加73.11%,PD较CN增加81.87%,W₂处理下ND较CN增加204.08%,PD较CN增加154.69%,W₃处理下ND较CN增加276.38%,PD较CN增加228.34%,W₄处理下ND较CN增加155.70%,PD较CN增加80.55%。ND和PD处理下根冠比随着水分的增加呈现先上升后下降的趋势,在W₂和W₃条件下的根冠比增大,生物量均向地下部分转移,以应对干旱环境。

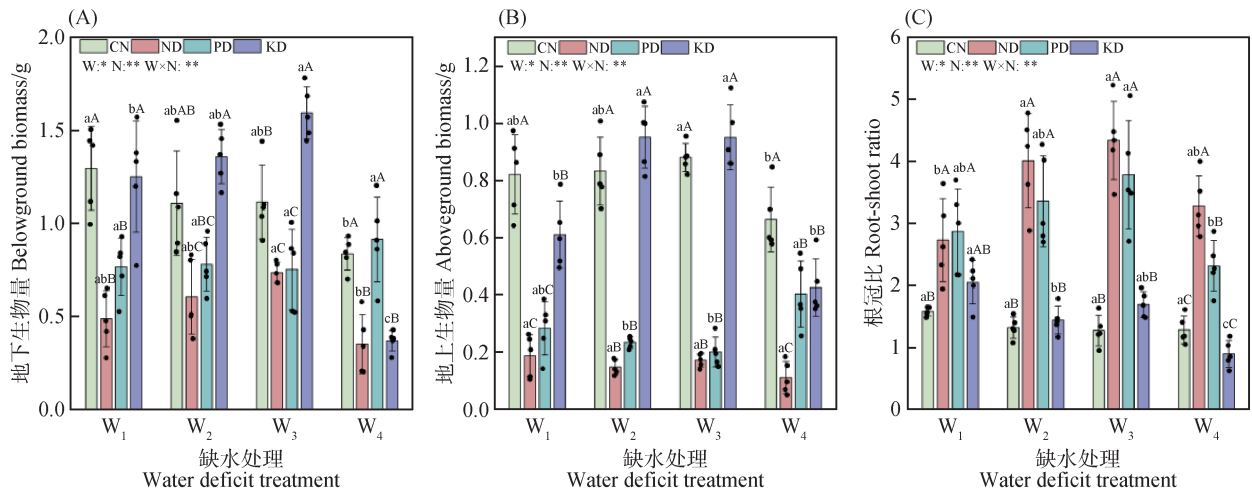


图5 不同缺素和缺水处理对西藏三毛草生物量分配的影响

Fig. 5 Effects of nutrient deficiency and water stress on biomass allocation patterns of *Trisetum tibeticum*

注:(A)不同缺素和缺水处理下西藏三毛草的地下生物量;(B)不同缺素和缺水处理下西藏三毛草的地上生物量;(C)不同缺素和缺水处理下西藏三毛草的根冠比

Note: (A) Belowground biomass of *Trisetum tibeticum* under nutrient deficiency and water shortage treatments; (B) Aboveground biomass of *Trisetum tibeticum* under nutrient deficiency and water shortage treatments; (C) Root-to-shoot ratio of *Trisetum tibeticum* under nutrient deficiency and water shortage treatments

2.6 西藏三毛草各形态指标之间的相关性分析

为明确各形态因子之间的相关性,对西藏三毛草幼苗生长形态相关指标进行相关分析(图6)。结果显示,株高与叶长、叶宽、根长、根表面积、根体积、地下生物量及地上生物量均呈现极显著正相关($P < 0.01$);叶长与叶宽之间呈现极显著正相关($P < 0.01$);根表面积与根体积之间呈现极显著正相关,这两个指标与地下生物量之间也呈现极显著正相关($P < 0.01$);地上生物量与地下生物量之间呈现极显著正相关($P < 0.01$),根冠比与株高、叶长、叶宽、根长、根表面积、地下生物量及地上生物量呈现负相关关系,其中与地上生物量的极显著负相关尤为突出($P < 0.01$)。水分与株高和叶长呈现极显著正相关($P < 0.01$);N元素与株高、叶长、叶宽、根长、根表面积、根体积、地下生物量及地上生物量均呈现极显著正相关,与根冠比呈极显著负相关($P < 0.01$);P元素与地上生物量呈现极显著正相关,与根冠比呈极显著负相关($P < 0.01$),与根长呈显著负相关($P < 0.05$);K元素与地下生物量和地上生物量呈极显著负相关,与根冠比呈极显著正相关($P < 0.01$)。

3 讨论

氮、磷、钾等核心矿质元素的缺乏表现出差异化的响应模式,这些响应通过器官间的协同作用影

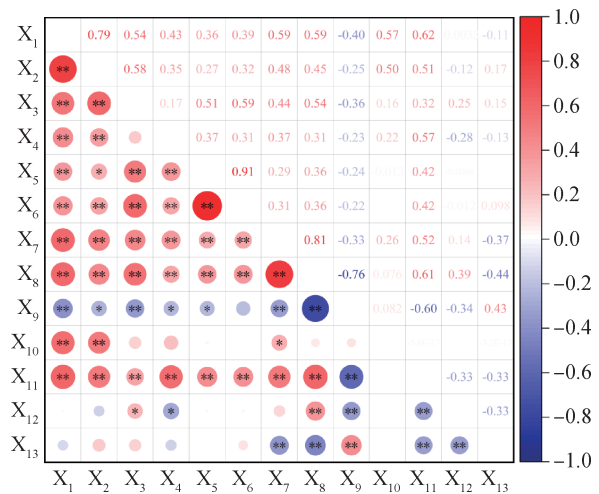


图6 西藏三毛草各形态指标之间的Pearson相关性分析

Fig. 6 Pearson Correlation analysis among morphological parameters of *Trisetum tibeticum*

注:图中 $X_1 \sim X_{12}$ 分别表示株高、叶长、叶宽、根长、根表面积、根体积、地下生物量、地上生物量、根冠比、水分、N元素、P元素、K元素。红色代表正相关,蓝色代表负相关,相关系数的绝对值越大,代表相关性越强。相关性显著水平,*表示 $P < 0.05$,**表示 $P < 0.01$

Note: The $X_1 \sim X_{12}$ represent plant height, leaf length, leaf width, root length, root surface area, root volume, belowground biomass, aboveground biomass, root-to-shoot ratio, water content, nitrogen content, phosphorus content, and potassium content, respectively. Red indicates a positive correlation, while blue indicates a negative correlation. The absolute value of the correlation coefficient indicates the strength of the relationship, with larger absolute values signifying stronger correlations. The statistical significance of the correlations is indicated as follows: * denotes $P < 0.05$, and ** denotes $P < 0.01$

响整体适应性^[15]。氮在植物生理代谢中占据着不可替代的核心地位,其供应状况直接决定了植物的生长态势与发育进程,是评估植株健康状态的首要指标^[16]。许良政等^[17]关于水茄(*Solanum torvum*)的研究发现缺氮症状出现最快,影响也最为严重,这表明缺素症状出现越早,植株受影响越大。陈海斌^[18]关于香蕉(*Musa nana*)缺素胁迫的研究显示,在持续缺氮条件下,香蕉植株的生长速率呈现渐进式下降趋势,最终达到生长停滞状态。本研究也可看出西藏三毛草在氮缺乏时的症状表现最严重,植株矮小,生长缓慢甚至出现停滞现象(图1),养分亏缺环境下根系形态有敏感的适应性变化^[19]。本研究结果显示,缺氮处理的根长缩短35.45%,根表面积和根体积也减小(图4),这与曾秀成等^[20]关于缺氮对大豆(*Glycine max*)根系影响的研究结果一致。根系获取氮素能力下降,导致植物基本架构建设和蛋白质合成受阻^[21]。同时也限制了茎叶的生长潜力,抑制叶片扩展,减少了支持更高光合效能所需的叶面积。本研究结果显示,第9周时缺氮处理的株高最低,叶长减少58.52%(图2-3),这与闫志蕊^[22]在苜蓿(*Medicago sativa*)中的研究结果一致。缺氮最终表现为地上与地下生物量同步锐减,本研究中地上与地下生物量分别降低77.17%和62.42%(图5),但地上生物量降低幅度更大,从而导致根冠比增大。这与Seith等^[23]关于挪威云杉(*Picea abies*)的研究一致,在氮供应不足条件下,挪威云杉幼苗会调整其生长策略,表现为根系优先生长,而茎部生长受到抑制,最终导致根冠比升高。值得注意的是,本研究发现氮元素与株高、叶长、叶宽、根长、根表面积、根体积、地下生物量及地上生物量均呈现极显著正相关(图6),反映了植物整体生长状况的一致性,形成“缺氮—根弱—叶小—低生物量”的恶性循环。

磷是除氮以外最主要的营养元素,是植物体内磷脂等一系列化合物的组分,并参与光合和呼吸作用、糖类、脂肪、蛋白质的合成和分解^[9]。西藏三毛草缺乏磷表现出不同于缺氮的适应策略,地上部分出现典型的缺磷症状,叶片呈现暗绿色,反映了能量代谢障碍(图1)。Yuan等^[24]研究表明叶绿体内生成的磷酸丙糖需依赖磷酸转运蛋白以Pi交换方式转运至细胞质,当环境中Pi供应不足时,植物为减少Pi消耗会主动抑制这一转运过程,导致磷酸丙糖在叶绿体内以淀粉形式大量累积,进一步激活花青素合成途径。同时,张雪洁等^[25]研究表明缺磷还

会直接降低叶绿素含量并抑制光合速率,多重因素共同作用最终使叶片呈现特征性的暗绿、灰绿或紫红色表型。本研究也发现缺磷有独特的根系响应,其根长、根表面积和根体积分别增加9.19%、46.44%、31.69%(图4),根冠比增加81.87%(图5),这可能是缺磷胁迫下植物调整了对光合作用产物的分配,促进根系生长以更有效地获取营养^[26]。庞欣等^[27]对小麦(*Triticum aestivum*)幼苗的相关研究也有类似结果,在磷胁迫下改变根系形态,扩大根系与环境中磷的接触面积,提高自身对磷的吸收效率,根系会保存较多的磷而向地上输送的少,出现“保根弃叶”策略,最终导致植物根冠比增大。

钾是植物生长发育所必需的三大营养元素之一,在植物体内通常以离子态形式存在。其主要参与调控细胞渗透压平衡、光合作用及其产物转运过程,亦是植物响应生物与非生物胁迫的关键调节因子^[28]。缺钾的影响在早期不明显,但后期症状逐渐显现。高丽芳等^[29]的研究也发现了类似情况,可能是钾在植物体内流动性很强,能从成熟叶和茎中向幼嫩组织进行再分配,导致前期处于潜在性缺钾阶段。然而,缺钾最终会导致叶片变得瘦弱、卷曲(图1)。值得关注的是,尽管初期缺钾症状不明显,但后期缺钾对株高及叶片形态有影响,叶长减少47.55%(图3)。胡艺锴等^[30]发现缺钾处理下,太子参(*Pseudostellaria heterophylla*)的株高有所降低。类似地,杨慧仙等^[31]对3种豆科植物进行缺素研究结果显示缺钾处理组生长速率、生物量均小于全素处理组。本研究结果显示,缺钾根表面积和根体积分别增加136.25%和182.87%(图4),表明植物通过扩展根系以增强对钾的吸收,但地上部分生长受限,整体生长仍受负面影响。

植物在资源限制下的分配策略不仅取决于养分的丰缺,更受水分胁迫强度的严格调控。本研究显示,全素处理下轻度干旱(W₂)可能对根系产生刺激效应,表现为根表面积和根体积均呈现增大的趋势(图4),该结果与宋春晖等^[32]关于拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)在干旱条件下根系发育结果类似。这可能是植物为增强吸水能力,将资源更多分配至根部,体现了植物面对缺水环境的适应性响应。随着水分亏缺的加剧,缺氮和缺磷处理的根冠比越大(图5),这与雷玉明等^[33]和季杨等^[34]的研究结果类似,表明植株通过增强根系比例应对氮磷匮乏以及水分匮乏。这个现象与McCarthy等^[35]提出的“资源最优分配理论”相

契合,即植物在分配生物量时,会倾向于将资源分配到获取限制性资源的部位。然而,当土壤含水量降至田间持水量20%时,缺钾处理的根叶协调机制均被破坏。全素培养的植株在极度干旱(W₄)条件下仍能通过根表面积增加245.08%维持基本功能,而缺钾处理在同等干旱条件下则因根系完全丧失适应性导致叶片急剧萎缩,叶长减少59.25%,叶宽减少32.11%。这一阈值可能说明在降水不稳定的高海拔地区,钾可能是决定植物存活的关键元素。

本研究存在以下局限:未对出现缺素或缺水的牧草进行元素或者水分补充,未能探究及时补充元素或者水分是否能够让牧草恢复;未考虑不同生长阶段的敏感性差异;同时,盆栽试验与野外自然环境存在一定的差异。未来研究可结合多组学方法,在更接近自然的环境下验证这些发现,结合养分和水分之间的关系及恢复试验对西藏三毛草的肥料配施和灌溉进行更全面系统的研究,以期对西藏三毛草苗期水肥管理和西藏高寒草地生态恢复提供坚实的科学依据。

4 结论

不同营养元素缺乏会诱导西藏三毛草采取差异化的资源分配策略。缺氮症状最明显,抑制株高、叶长及根系生长,形成“地上一地下协同衰退”的恶性循环;缺磷促使根系优先发育实现资源重分配;而缺钾初期症状不明显但后期导致叶片卷曲和水分响应能力丧失。缺素与缺水存在交互作用加剧抑制西藏三毛草生长,轻度干旱能促进根系形态扩展,但随着干旱加剧,缺氮和缺磷会通过增大根冠比将生物量向地下转移以维持生存,而西藏三毛草在极度干旱条件下缺钾会使根系与叶片均丧失适应能力。

参考文献

- [1] 张卫红,刘大林,苗彦军,等. 西藏3种野生牧草苗期对干旱胁迫的响应[J]. 生态学报,2017,37(21):7277-7285
ZHANG W H, LIU D L, MIAO Y J, et al. Drought stress responses of the seedlings of three wild forages in Tibet[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(21): 7277-7285
- [2] 杜军,黄志诚,程已阳,等. 近40年西藏昼夜降水量时空变化特征[J]. 气象,2024,50(10):1161-1174
DU J, HUANG Z C, CHENG S Y, et al. Spatio-temporal variation characteristics of daytime and nighttime precipitation in Xizang from 1981 to 2020[J]. *Meteorological Monthly*, 2024, 50(10): 1161-1174
- [3] 席永士,胡俊. 西藏五地(市)耕地土壤肥力比较分析[J]. 西藏农业科技,2016,38(1):12-15
XI Y S, HU J. Comparative analysis of Tibet five city soil fertility [J]. *Tibet Journal of Agricultural Sciences*, 2016, 38(1): 12-15
- [4] 莫雅琪. 青藏高原高寒草甸植物物种多样性影响因素研究进展[J]. 现代农业科技,2025(3):121-124,129
MO Y Q. Research progress on influencing factors of plant species diversity in alpine meadow of the Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Modern Agricultural Science and Technology*, 2025(3): 121-124, 129
- [5] 钟国辉,田发益,旺姆,等. 西藏主要农区农田土壤肥力研究[J]. 土壤学报,2005,(6):1030-1034
ZHONG G H, TIAN F Y, WANG M, et al. Soil fertility of croplands in major agricultural areas in Tibet[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2005, (6): 1030-1034
- [6] 宋珊珊. 长期氮、磷添加对高寒草地植物群落多样性和生物量稳定性的影响[D]. 兰州:兰州大学,2021:13-38
SONG S S. Effects of long-term nitrogen and phosphorus addition on plant community diversity and biomass stability in an alpine grassland [D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2021: 13-38
- [7] 杨春霞. 营养平衡诊断技术及其在农业生产中的应用[J]. 宁夏农林科技,2021,62(5):67-70
YANG C X. Nutrition balance diagnosis technology and its application in agricultural production[J]. *Journal of Ningxia Agriculture and Forestry Science and Technology*, 2021, 62(5): 67-70
- [8] MARATHE A R, MURKUTE A A, BABU D K. Mineral nutrient deficiencies and nutrient interactions in pomegranate [J]. *National Academy Science Letters*, 2016, 39(6): 407-410
- [9] 高雄. 缺素对油梨幼苗生长发育的影响[D]. 海口:海南大学,2017:18-29
GAO X. Effect of nutrient deficiency on growth and development of avocado seedling [D]. Haikou: Hainan University, 2017: 18-29
- [10] KALAJI M H, OUKARROUM A, ALEXANDROV V, et al. Identification of nutrient deficiency in maize and tomato plants by in vivo chlorophyll a fluorescence measurements [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2014(81): 16-25
- [11] 吴征镒. 西藏植物志[M]. 第5卷. 北京:科学出版社,1987:188-189
WU Z Y. *Flora Xizangica* [M]. 5th ed. Beijing: Science Press, 1987: 188-189
- [12] 王江涛,杨军,王向涛. 变温处理对藏北高原3种禾本科牧草种子萌发的影响[J]. 高原农业,2019,3(6):670-674
WANG J T, YANG J, WANG X T. The effect of changing temperature treatment on the germination of three gramineae grass seeds in the northern Tibetan plateau[J]. *Journal of Plateau Agriculture*, 2019, 3(6): 670-674
- [13] 董梦洁. 西藏2种野生牧草耐旱性评价[D]. 林芝:西藏农牧学院,2023:16-19
DONG M J. Evaluation of drought resistance in two wild grasses in Tibet [D]. Nyingchi: Xizang Arricultural and Animal Husbandry University, 2023: 16-19
- [14] 张志良. 植物生理学实验指导[M]. 第2版. 北京:高等教育出版社,1990:45-48
ZHANG Z L. *Laboratory guide for plant physiology* [M]. 2th ed. Beijing: Higher Education Press, 1990: 45-48

- [15] MAATHUIS J F. Physiological functions of mineral macronutrients[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2009, 12(3): 250-258
- [16] 陈雅君, 闫庆伟, 张璐, 等. 氮素与植物生长相关研究进展[J]. 东北农业大学学报, 2013, 44(4): 144-148
CHEN Y J, YAN Q W, ZHANG L, et al. Research progress on nitrogen and plant growth[J]. Journal of Northeast Agricultural University, 2013, 44(4): 144-148
- [17] 许良政, 曾宪录, 何桂玲, 等. 氮磷钾缺乏对水茄幼苗生长和生理特性的影响[J]. 中国蔬菜, 2018(12): 45-49
XU Z L, ZENG X L, HE G L, et al. Effects of symptoms of nitrogen, phosphorous and potassium deficiency on growth and physiological characters of *Solanum torvum* seedlings [J]. China Vegetables, 2018, (12): 45-49
- [18] 陈海斌. 香蕉氮磷钾钙镁硫胁迫下的营养特性与营养诊断研究[D]. 广州: 华南农业大学, 2017: 16-27
CHEN H B. Study on banana nutrition characteristics under N, P, K, Ca, Mg, S deficiency and banana nutrition diagnosis[J]. Guangzhou: South China Agricultural University, 2017: 16-27
- [19] 王艺霖, 周玫, 李苹, 等. 根系形态可塑性决定黄栌幼苗在瘠薄土壤中的适应对策[J]. 北京林业大学学报, 2017, 39(6): 60-69
WANG Y L, ZHOU M, LI P, et al. Root morphological plasticity determining the adaptive strategies of *Cotinus coggygria* seedlings in barren soil environment[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2017, 39(6): 60-69
- [20] 曾秀成, 王文明, 罗敏娜, 等. 缺素培养对大豆营养生长和根系形态的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2010, 16(4): 1032-1036
ZENG X C, WANG W M, LUO M N, et al. Effects of different element deficiencies on soybean growth and root morphology[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2010, 16(4): 1032-1036
- [21] 方啸宇, 徐文清, 李少楠, 等. ‘阳光玫瑰’葡萄9种缺乏症的观测和分析[J]. 南京农业大学学报, 2024, 47(3): 435-422
FANG X Y, XU W Q, LI S N, et al. Observation and analysis of 9 kinds of nutrient deficiencies in ‘Shine Muscat’ grape [J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2024, 47(3): 435-422
- [22] 闫志蕊. 重要营养元素缺乏对黄豆苜蓿番茄幼苗的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2023: 24-25
YAN Z R. Effects of major nutrient deficiencies on soybean alfalfa and tomato seedlings[D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2023: 24-25
- [23] SEITH B, GEORGE E, MARSCHNER H, et al. Effects of varied soil nitrogen supply on Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) [J]. Plant and Soil, 1996, 184(2): 291-298
- [24] YUAN J, TAN X, YUAN D, et al. Effect of phosphates on the growth, photosynthesis, and P content of oil tea in acidic red soils[J]. Journal of Sustainable Forestry, 2013, 32(6): 594-604.
- [25] 张雪洁, 谭晓风, 袁军, 等. 磷胁迫对油茶幼苗光合生理指标的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2013, 41(7): 125-132
ZHANG X J, TAN X F, YUAN J, et al. Effects of phosphorous stress on photosynthetic physiological indexes of *Camellia oleifera* Abel seedlings[J]. Journal of Northwest A & F University(Natural Science Edition), 2013, 41(7): 125-132
- [26] 台德卫, 张效忠, 苏泽胜, 等. 不同磷营养胁迫下水稻苗期性状基因型差异的研究[J]. 分子植物育种, 2005(5): 704-710
TAI D W, ZHANG X Z, SU Z S, et al. Studies on genotypes differences of the rice seedling characters under different phosphorus levels[J]. Molecular Plant Breeding, 2005(5): 704-710
- [27] 庞欣, 李春俭, 张福锁. 部分根系供磷对小麦幼苗生长及同化物分配的影响[J]. 作物学报, 2000(6): 719-724
PANG X, LI C J, ZHANG F S. Effect of partial-root supply of P nutrient on the growth and assimilate distribution of wheat seedlings[J]. Acta Agronomica Sinica, 2000(6): 719-724
- [28] HUANG W, LIN M Y, LIAO J M, et al. Effects of potassium deficiency on the growth of tea (*Camellia sinensis*) and strategies for optimizing potassium levels in soil: A critical review [J]. Horticulturae, 2022, 8(7): 660-660
- [29] 高丽芳, 王艳林, 龙月娟, 等. 大量元素缺乏对三七生长、养分吸收利用及品质的影响[J]. 中药材, 2024, 47(6): 1369-1376
GAO L F, WANG Y L, LONG Y J, et al. Effects of macronutrient deficiency on the growth, nutrient uptake and utilization, and quality of *Panax notoginseng* [J]. Journal of Chinese Medicinal Materials, 2024, 47(6): 1369-1376
- [30] 胡艺镨, 徐娇, 周涛, 等. 矿质营养元素缺失对组培太子参生长及品质的影响[J]. 时珍国医国药, 2023, 34(12): 3032-3035
HU Y P, XU J, ZHOU T, et al. Effects of mineral nutrient deficiency on the growth and quality of tissue-cultured *Pseudostellaria heterophylla* [J]. Journal of Li-shizhen Traditional Chinese Medicine, 2023, 34(12): 3032-3035
- [31] 杨慧仙, 张婷, 苗菁, 等. 缺素对3种豆类植物幼苗生长发育的影响[J]. 山西农业科学, 2019, 47(2): 166-172, 199
YANG H X, ZHANG T, MIAO J, et al. Effects of nutrient deficiency on growth and development of three legumes seedlings[J]. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2019, 47(2): 166-172, 199
- [32] 宋春晖, 杨梓健, 罗志勇, 等. 植物糖转运蛋白SWEETs的研究进展[J]. 首都师范大学学报(自然科学版), 2024, 45(4): 58-67
SONG C H, YANG Z J, LUO Z Y, et al. Research progress in plant sugar transporter SWEETs[J]. Journal of Capital Normal University(Natural Science Edition), 2024, 45(4): 58-67
- [33] 雷玉明, 马金, 郑天翔, 等. 玉米幼苗缺氮磷钾锌铁症状表现及对叶绿素含量、生长特性的影响[J]. 农业科技通讯, 2023(3): 92-96
LEI Y M, MA J, ZHENG T X, et al. Symptoms of nitrogen, phosphorus, potassium, zinc, and iron deficiency in maize seedlings and their effects on chlorophyll content and growth characteristics[J]. Bulletin of Agricultural Science and Technology, 2023(3): 92-96
- [34] 季杨, 梁小玉, 易军, 等. 干旱——复水对鸭茅生长及补偿效益影响研究[J]. 草学, 2017(4): 18-21
JI Y, LIANG X Y, YI J, et al. Effects of compensatory benefits of drought stress and rewatering on growth of orchardgrass[J]. Journal of Grassland and Forage Science, 2017(4): 18-21
- [35] MCCARTHY M C, ENQUIST B J. Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation[J]. Functional Ecology, 2007, 21(4): 713-720

(责任编辑 付 宸)