

余明, 蔡金桓, 薛立. 氮、磷添加对不同种植密度樟树幼苗碳储量及其分配的影响 [J]. 华南农业大学学报, 2020, 41(1): 116-123.
YU Ming, CAI Jinhuan, XUE Li. Effects of nitrogen and phosphorus additions on carbon storage and allocation of *Cinnamomum camphora* seedlings under different planting densities[J]. Journal of South China Agricultural University, 2020, 41(1): 116-123.

氮、磷添加对不同种植密度樟树幼苗 碳储量及其分配的影响

余 明, 蔡金桓, 薛 立

(华南农业大学 林学与风景园林学院, 广东 广州 510642)

摘要:【目的】对氮 (N)、磷 (P) 添加条件下 4 种种植密度的樟树 *Cinnamomum camphora* 幼苗各器官碳 (C) 含量、储量和分配比例进行研究, 以期氮沉降和磷添加背景下森林碳储量分配格局的变化提供参考。【方法】以 1 年生樟树幼苗为试验材料, 选择氯化铵 (NH₄Cl) 作为氮肥模拟氮沉降, 以二水合磷酸二氢钠 (NaH₂PO₄·2H₂O) 作为磷添加, 设置 4 个水平: 不加 N 和 P (对照, CK), 加 N, 加 P, 加 N 和 P (N+P)。N、P 及 N+P 每年的添加量分别为 NH₄Cl 40 g·m⁻²、NaH₂PO₄·2H₂O 20 g·m⁻² 和 NH₄Cl 40 g·m⁻²+ NaH₂PO₄·2H₂O 20 g·m⁻²; 种植密度设置 4 个水平, 即 10、20、40 和 80 株·m⁻²。【结果】各氮、磷添加和密度处理下幼苗的根、茎和枝的 C 含量基本上差异不显著, 而添加 N 和 N+P 能够促使樟树幼苗叶的 C 含量上升。随着种植密度的增大, 樟树幼苗叶片 C 含量表现出下降的趋势; N、P 添加处理基本上能够促进幼苗单株 C 储量和单位面积 C 储量的增加; 随着种植密度的增大, 单株幼苗 C 储量呈现下降的趋势。【结论】樟树幼苗叶的单株 C 储量和单位面积 C 储量分配比例随着种植密度的增大逐渐减小。高密度种植有利于茎的分配比例增加。N+P 添加处理对幼苗 C 储量的促进效果大于单一 N 或 P 添加处理。

关键词: 氮、磷添加; 林分密度; 碳储量; 樟树
中图分类号: S718.52 文献标志码: A 文章编号: 1001-411X(2020)01-0116-08

Effects of nitrogen and phosphorus additions on carbon storage and allocation of *Cinnamomum camphora* seedlings under different planting densities

YU Ming, CAI Jinhuan, XUE Li
(College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract: 【Objective】To study carbon (C) content, storage and allocation in seedling organs of *Cinnamomum camphora* cultivated in four different densities under nitrogen (N) and phosphorus (P) additions, and provide information for forest C storage and allocation under the background of N deposition and P addition. 【Method】The 1-year-old *C. camphora* seedlings were used as test materials. NH₄Cl and NaH₂PO₄·2H₂O were selected to simulate atmospheric N deposition and P addition, respectively. N and P additions were performed with four different levels (control, N, P, and N+P). The N and P addition amounts per year in N, P, and N+P treatments were 40 g·m⁻² NH₄Cl, 20 g·m⁻² NaH₂PO₄·2H₂O and 40 g·m⁻² NH₄Cl + 20 g·m⁻² NaH₂PO₄·2H₂O, respectively. Seedlings were planted in four different densities (10, 20, 40 and 80 seedlings·m⁻²). 【Result】C contents in roots, stems and branches of seedlings in all treatments had no significant difference. N and N+P treatments increased C content of

leaves. With the increase of planting density, C content of leaves tended to decrease. The N and P additions increased C storage per seedling and C storage in unit area. C storage per seedling decreased with the increase of planting density. 【Conclusion】 C storage of leaves per seedling and C storage in unit area decreases with the increase of planting density. C storage percentage of stems increases in high cultivation density treatment. The effect of N+P treatment on C storage per seedling and C storage in unit area is greater than that of single N or P addition.

Key words: N and P additions; planting density; carbon storage; *Cinnamomum camphora*

氮 (N) 和磷 (P) 是影响植物生命活动的必要元素, 对调节植物生长发育有重要意义^[1]。热带和亚热带地区的土壤风化程度较高导致了土壤磷的缺乏, 引起该地区的陆地生态系统受到磷的限制^[2]。我国华南地区位于亚热带, 近年来的社会发展和人类活动导致了氮沉降的持续发生^[3], 可能会进一步加剧磷的限制作用。华南地区林业生产上, 经常通过施加磷肥缓解森林土壤的磷缺乏, 因此氮、磷添加对于林木生长发育的影响受到广泛关注。

碳 (C) 是组成植物体的重要结构性物质^[4], 在调节林木生长发育和维持生态系统平衡方面发挥着关键作用^[5-6]。研究表明, 氮和磷等营养元素的输入能够影响植物的碳累积^[7], 适度的氮沉降通常有利于植物的生长发育, 而长期过量的氮沉降则抑制植物生长, 引起土壤酸化并减弱生态系统的固碳能力^[8]。磷添加可以缓解生态系统的磷限制, 并提高生态系统的生产力。当前, 磷沉降的研究主要集中在水生态系统^[9], 鲜有森林生态系统磷沉降的报道。近年来, 国内对森林生态系统碳储量的研究主要集中在不同林龄^[10]、林分类型^[11]和土壤^[12]等方面, 氮沉降对于森林碳储量的影响仍存在争议^[13-14], 鲜有磷添加影响森林碳储量的报道。

密度是自然界中重要的选择压力, 林分密度影响了植物对光照和养分的吸收利用, 并引起相邻植物间对资源的激烈竞争, 从而改变森林生物量的积累与分配^[15]。当前, 关于密度对植物幼苗的影响已有少量研究^[16-17], 但鲜见氮、磷添加与密度的交互作用对幼苗碳储量影响的报道。樟树 *Cinnamomum camphora* 是我国特有的珍贵用材和经济树种^[18], 前人主要研究了樟树的光合作用^[19]、生理^[20]、土壤碳氮储量^[21]、施氮对土壤氮矿化的影响^[22]和凋落物量及养分动态特征等^[23]。本研究以 1 年生樟树幼苗为试验材料, 通过分析氮、磷添加和不同种植密度对樟树幼苗各器官碳储量和分配格局的影响, 以期了解氮磷沉降和密度影响樟树碳分配的机制, 为氮磷沉降环境下亚热带地区樟树林的可持续经营提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地位于广东省广州市华南农业大学试验林 (113°21'E, 23°09'N), 该地年平均气温 21.9℃, 平均相对湿度 77%, 年降雨量约为 1 736 mm, 全年水热同期, 雨量充沛, 属亚热带季风气候。试验地光照充足, 适合幼苗的生长, 土壤类型为砂页岩发育的酸性红壤, 土壤磷含量较低。处理前土壤的 pH 为 4.02, 有机质、全氮和全磷的质量分数分别为 14.27、0.62 和 0.17 g·kg⁻¹, 碱解氮和有效磷的质量分数分别为 57.40 和 0.10 mg·kg⁻¹。

1.2 试验设计

以广东国森林业有限公司所提供的樟树 1 年生实生苗为试验材料, 幼苗平均株高 0.47 m, 平均地径 0.36 cm, 平均冠幅 11.10 cm。采用直径 35 cm, 深 30 cm 的无纺布美植袋种植, 基质为该试验地 0~20 cm 土层的土壤。本试验选择氯化铵 (NH₄Cl) 模拟大气氮沉降, 以二水合磷酸二氢钠 (NaH₂PO₄·2H₂O) 进行磷添加。根据样地的氮沉降水平背景值以及参考同类研究方法^[24-25], 并考虑到未来的氮沉降持续增加, 确定 N 和 P 的添加量。

试验时间为 2017 年 6—9 月。试验采用 4×4 双因素析因设计。N、P 添加处理设置 4 个水平: 不加 N 和 P (对照, CK), 加 N, 加 P, 加 N+P。N、P 及 N+P 每年的添加量分别为 NH₄Cl 40 g·m⁻², NaH₂PO₄·2H₂O 20 g·m⁻², NH₄Cl 40 g·m⁻²+NaH₂PO₄·2H₂O 20 g·m⁻²。种植密度设置 4 个水平: 10、20、40 和 80 株·m⁻²。试验采用完全随机区组设计, 共 16 个处理, 每处理 3 次重复, 共 48 个小区, 每个小区 16 株幼苗。根据处理水平的要求, N、P 添加时, 将各处理每次所需质量的肥料溶于 12 L 水中, 向每袋的幼苗浇灌 200 mL 溶液, 保证不会引起烧苗的现象, 不施肥处理的只浇灌相同量的水。自 6 月起的每月月初和月中分 2 次向幼苗施肥直至收获, 共施肥 8 次。幼苗处理前的平均苗高和平均地径分别为 (0.47±0.03) 和 (0.36±0.07) cm。处理前的幼苗各器官生物量和碳含量见表 1。

表 1 幼苗处理前各器官单株生物量和碳含量 (平均值±标准误差)

Table 1 Biomass and carbon content per seedling before treatment (mean ± SE)

器官 Organ	单株生物量/g Biomass per seedling	w(C)/(g·kg ⁻¹)
根 Root	2.18±1.12	469.57±0.34
茎 Stem	1.11±0.25	487.02±1.92
枝 Branch	0.11±0.08	460.53±1.49
叶 Leaf	0.88±0.31	515.13±2.56

1.3 研究方法

2017 年 9 月底, 取 16 种处理的幼苗各 15 株, 将植株分解为根、茎、枝和叶 4 部分, 称量各器官鲜质量, 再将其分别装入信封中编号, 置烘箱中 105 ℃ 条件下杀青 2 h, 转至 80 ℃ 烘 24 h 至恒质量, 称量各器官干质量, 求出单株幼苗各器官的生物量, 再根据种植密度估算出单位面积各器官的生物量。将不同处理幼苗的根、茎、枝和叶样品充分粉碎后, 过 60 目筛, 单株各器官分别取 10 g 样品, 用重铬酸钾外加热法测定碳含量^[26-27], 计算幼苗各器官碳储量

(碳储量=生物量×碳含量)。土壤 pH 用电位法测定, 用重铬酸钾氧化-外加热法测定土壤有机质含量, 土壤全 N 和全 P 分别用半微量凯氏法和钼蓝比色法测定, 土壤碱解 N 和有效 P 含量分别采用碱解-扩散法和 0.5 mol·L⁻¹ 碳酸氢钠法测定^[26]。

1.4 数据处理

用 Microsoft Excel 2003 对数据进行平均值、标准误差分析和作图。用 SAS 9.3 统计分析软件对植物各器官碳含量和碳储量进行方差分析, 而后对有显著差异的数据进行 Duncan’s 多重检验, $P<0.05$ 为差异显著。

2 结果与分析

2.1 氮、磷添加对不同种植密度樟树幼苗各器官碳含量的影响

试验结束时, 各添加处理下的幼苗茎、枝、根的 C 含量差异不大。在各种植密度条件下, N 和 N+P 添加处理下的幼苗叶片 C 含量均高于不加 N 和 P 处理 (CK)。此外, 随着种植密度的增大, 叶片 C 含量表现出下降的趋势 (表 2)。

表 2 不同种植密度及氮、磷添加处理幼苗各器官的碳含量¹⁾(平均值±标准误差)
Table 2 Carbon contents of organs per seedling under different planting densities and nitrogen and phosphorus additions (mean±SE)

种植密度/(株·m ⁻²) Planting density	N、P 添加 N and P additions	w(C)/(g·kg ⁻¹)			
		根 Root	茎 Stem	枝 Branch	叶 Leaf
10	CK	452.75±10.52Aa	492.11±21.67Aa	478.82±7.42Aa	477.81±3.18Bc
	N	447.34±4.82Ba	494.13±2.16Aa	477.82±3.31Ba	499.36±4.91Ab
	P	446.27±3.87Aa	500.56±1.57Aa	481.53±4.88ABa	501.17±1.56Ab
	N+P	462.95±2.60Aa	489.97±1.04Ba	481.98±5.13Aa	512.34±3.61Aa
20	CK	460.81±5.39Aa	500.11±1.83Aa	481.11±3.66Aa	494.30±2.87Aab
	N	457.91±8.47ABa	503.78±7.88Aa	480.64±3.53ABa	502.38±4.51Aa
	P	466.52±3.48Aa	496.91±2.59Aa	474.63±4.16Ba	484.32±4.44ABb
	N+P	460.04±4.44Aa	500.79±1.46Aa	482.60±5.00Aa	503.61±4.71Aa
40	CK	459.78±1.86Aab	497.80±2.11Aa	474.88±5.83Aab	474.64±5.10Bab
	N	469.60±5.10Aab	499.21±8.71Aa	488.58±3.32Aa	480.58±6.92Bab
	P	447.74±12.65Ab	485.44±5.03Bab	471.16±4.35Bb	465.51±4.06BCb
	N+P	471.79±4.12Aa	472.21±1.47Cb	475.74±4.70Aab	484.62±4.63Ba
80	CK	457.01±5.11Aa	490.15±7.01Aa	492.16±6.15Aa	480.11±2.77Ba
	N	457.79±6.02ABa	492.82±2.25Aa	482.77±2.22ABab	483.05±1.17Ba
	P	449.37±3.65Aa	499.93±3.63Aa	490.58±3.17Aa	448.61±14.61Cb
	N+P	452.35±14.07Aa	496.53±3.24Aa	475.81±5.28Ab	486.18±4.52Ba

1) 同列数据后, 不同大写字母表示相同 N、P 添加处理下不同种植密度间差异显著, 不同小写字母表示相同种植密度下不同 N、P 添加处理间差异显著 ($P<0.05$, Duncan’s s 法)

1) Different capital letters in the same column indicate significant differences among different planting densities under the same N/P addition treatment, and different lowercase letters in the same column indicate significant differences among different N/P addition treatments under the same planting density ($P<0.05$, Duncan’s test)

2.2 氮、磷添加对不同种植密度樟树幼苗各器官碳储量的影响

与对照相比, N、P 添加处理对单株幼苗 C 总储

量整体表现为促进作用, 但 N、P 添加各处理间差异不显著。随着种植密度的增大, 相同 N、P 添加处理的单株幼苗 C 总储量呈现下降的趋势 (表 3)。

表 3 不同种植密度及氮、磷添加处理下单株幼苗各器官的碳储量和分配比例¹⁾

Table 3 Carbon storage of organs and its allocation per seedling under different planting densities and nitrogen and phosphorus additions

种植密度/ (株·m ⁻²) Planting density	N、P 添加 N and P additions	根 Root		茎 Stem		枝 Branch		叶 Leaf		全株 Total	
		C 储量/g	分配比例/%	C 储量/g	分配比例/%	C 储量/g	分配比例/%	C 储量/g	分配比例/%	C 储量/g	分配比例/%
		C storage	Ratio	C storage	Ratio	C storage	Ratio	C storage	Ratio	C storage	Ratio
10	CK	1.19Aa	41.66	0.97Aa	33.95	0.16Bb	5.47	0.54Ac	18.92	2.86Ab	100
	N	2.04Aa	35.06	1.30Aa	22.32	0.78Aa	13.37	1.70Ab	29.25	5.82Aa	100
	P	1.90Aa	32.78	1.04ABa	17.94	0.93Aa	16.00	1.93Ab	33.28	5.79Aa	100
	N+P	2.13Aa	29.27	1.30Aa	17.86	1.05Aa	14.50	2.79Aa	38.37	7.27Aa	100
20	CK	1.00Aa	39.16	0.91ABa	35.33	0.15Bb	5.78	0.51Ac	19.73	2.57ABb	100
	N	1.37Ba	32.94	1.07Aa	25.74	0.52Ba	12.38	1.21Ab	28.93	4.17Ba	100
	P	1.42Ba	39.72	1.16Aa	32.53	0.26Bb	7.20	0.73Bc	20.55	3.58Ba	100
	N+P	1.19Ba	28.11	0.98Aa	23.18	0.51Ba	11.94	1.56Ba	36.76	4.24Ba	100
40	CK	0.79Ab	37.97	0.75Ba	35.96	0.14Bb	6.83	0.40Ab	19.23	2.09BCb	100
	N	1.36Ba	46.43	0.96Aa	32.86	0.23Cab	7.74	0.38Bb	12.97	2.93Ca	100
	P	1.34Ba	47.16	0.80Ca	28.24	0.27Ba	9.34	0.43BCb	15.26	2.84BCa	100
	N+P	1.27Ba	39.60	1.00Aa	31.36	0.31BCa	9.72	0.62Ca	19.33	3.20BCa	100
80	CK	0.79Aa	42.11	0.75Ba	39.84	0.22Aa	11.85	0.12Ba	6.20	1.88Ca	100
	N	1.00Ba	43.05	0.90Aa	38.54	0.23Ca	9.74	0.20Ba	8.66	2.33Ca	100
	P	0.71Ca	36.03	0.85BCa	42.94	0.21Ba	10.71	0.20Ca	10.33	1.98Ca	100
	N+P	1.07Ba	42.72	0.99Aa	39.66	0.18Ca	7.01	0.27Ca	10.61	2.50Ca	100

1) 同列数据后, 不同大写字母表示相同 N、P 添加处理下不同种植密度间差异显著, 不同小写字母表示相同种植密度下不同 N、P 添加处理间差异显著 ($P<0.05$, Duncan's 法)

1) Different capital letters in the same column indicate significant differences among different planting densities under the same N/P addition, and different lowercase letters in the same column indicate significant differences among different N/P addition under the same planting density ($P<0.05$, Duncan's test)

各处理的单株幼苗各器官的 C 储量分配表现各异。CK 处理各密度单株幼苗的 C 储量的分配比例呈现为根>茎>叶>枝; 对于 N 添加处理, 在种植密度 10 和 20 株·m⁻² 条件下, 单株幼苗 C 储量分配比例呈现为根>叶>茎>枝, 种植密度 40 株·m⁻² 条件下其呈现为根>茎>叶>枝, 种植密度 80 株·m⁻² 条件下其呈现为根>茎>枝>叶; 对于 P 添加处理, 在种植密度 10 株·m⁻² 条件下, 单株幼苗 C 储量分配比例呈现为叶>根>茎>枝, 种植密度 20 和 40 株·m⁻² 条件下其呈现为根>茎>叶>枝, 种植密度 80 株·m⁻² 条件下其呈现为茎>根>枝>叶; 对于 N+P 添加处理, 在种植密度 10 和 20 株·m⁻² 条件下, 单株幼苗 C 储量的分配比例呈现为叶>根>茎>枝, 种植密度 40 和 80 株·m⁻² 条件下的单株幼苗 C 储量分配比例呈现为

根>茎>叶>枝。可见, P 和 N+P 添加处理在低种植密度条件下, 单株幼苗叶的 C 储量分配比例相对较高, 高密度种植则促进了 C 储量向茎进行分配。

由表 4 的方差分析可知, 单株幼苗各器官 C 储量和总 C 储量在各种种植密度间和不同 N、P 添加处理间均存在显著性差异, 种植密度对单株幼苗及各器官 C 储量的影响均大于各 N、P 添加处理。种植密度和 N、P 添加处理的交互作用对单株幼苗的枝、叶和总 C 储量有显著影响。

2.3 氮、磷添加和不同种植密度处理下樟树幼苗各器官的单位面积碳储量

如表 5 所示, 各 N、P 添加处理下幼苗各器官的单位面积 C 储量有所差异。总体而言, N、P 添加处理能够促进幼苗的单位面积 C 储量增加, 但是随着

表 4 不同种植密度和氮、磷添加对单株幼苗各器官碳储量交互作用的方差分析

Table 4 Variance analyses of interaction effects of planting density and nitrogen and phosphorus additions on carbon storage of organs per seedling

器官碳储量 Carbon storage of organs	种植密度		N、P添加		种植密度与N、P添加交互作用	
	Planting density		N and P additions		Interaction effect of planting density and N and P additions	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
根 Root	17.219	0.000	6.261	0.001	1.003	0.441
茎 Stem	6.800	0.000	4.157	0.007	0.745	0.667
枝 Branch	33.459	0.000	13.035	0.000	5.281	0.000
叶 Leaf	93.367	0.000	28.212	0.000	8.978	0.000
全株 Total	54.661	0.000	18.687	0.000	3.565	0.001

表 5 不同种植密度及氮、磷添加处理下幼苗各器官的单位面积碳储量和分配比例¹⁾

Table 5 Carbon storage of organs and its allocation in unit area under different planting densities and nitrogen and phosphorus additions

种植密度/ (株·m ⁻²) Planting density	N、P添加 N and P additions	根 Root		茎 Stem		枝 Branch		叶 Leaf		全株 Total	
		C储量/ (g·m ⁻²)	分配比 例/%	C储量/ (g·m ⁻²)	分配比 例/%	C储量/ (g·m ⁻²)	分配比 例/%	C储量/ (g·m ⁻²)	分配比 例/%	C储量/ (g·m ⁻²)	分配比 例/%
		C storage	Ratio	C storage	Ratio	C storage	Ratio	C storage	Ratio	C storage	Ratio
10	CK	11.89Ca	41.66	9.70Da	33.95	1.56Cb	5.47	5.40Cc	18.92	28.55Db	100
	N	20.40Ca	35.00	12.98Ca	22.32	7.78Ba	13.37	17.02Bb	29.55	58.18Ca	100
	P	18.99Ba	32.78	10.39Ca	17.94	9.27Ca	16.00	19.28Ab	33.28	57.93Ca	100
	N+P	21.28Ca	29.27	12.99Ca	17.86	10.54Aa	14.50	27.90Aa	38.37	72.71Ca	100
20	CK	20.07BCa	39.16	18.11Ca	35.33	2.96Cb	5.78	10.11Bc	19.73	51.25Cb	100
	N	27.47Ca	32.94	21.46BCa	25.74	10.33Ba	12.38	24.13Bb	28.93	83.39BCa	100
	P	28.41Ba	39.72	23.27Ba	32.53	5.15BCb	7.20	14.70Ac	20.55	71.53Ba	100
	N+P	23.84Ca	28.11	19.66Ca	23.18	10.13Aa	11.94	31.18Aa	36.76	84.80BCa	100
40	CK	31.80Bb	37.97	30.11Ba	35.96	5.72Bb	6.83	16.11Ab	19.23	83.74Bb	100
	N	54.37Ba	46.43	38.47Ba	32.86	9.07Bb	7.74	15.18Bb	12.97	117.10Ba	100
	P	53.62Aa	47.16	32.10Ba	28.24	10.62Ba	9.34	17.34Ab	15.26	113.68Ba	100
	N+P	50.62Ba	39.60	40.08Ba	31.36	12.42Aa	9.72	24.70Aa	19.33	127.82Ba	100
80	CK	63.24Aa	42.11	59.83Aa	39.84	17.80Aa	11.85	9.31Ba	6.20	150.19Aa	100
	N	80.25Aa	43.05	71.86Aa	38.54	18.17Aa	9.74	16.15Aa	8.66	186.43Aa	100
	P	57.14Aa	36.02	68.12Aa	42.94	16.99Aa	10.71	16.39Aa	10.33	158.64Aa	100
	N+P	85.55Aa	42.72	79.42Aa	39.66	14.03Aa	7.01	21.25Aa	10.61	200.24Aa	100

1) 同列数据后,不同大写字母表示相同N、P添加处理下不同种植密度间差异显著,不同小写字母表示相同种植密度下不同N、P添加处理间差异显著($P<0.05$, Duncan's法)

1)Different capital letters in the same column indicate significant differences among different planting densities under the same N/P addition, and different lowercase letters in the same column indicate significant differences among different N/P additions under the same planting density ($P<0.05$, Duncan's test)

种植密度的增大,其促进效果逐渐减弱。

CK 处理情况下,种植密度 10、20 和 40 株·m⁻² 时幼苗各器官的单位面积 C 储量呈现为根>茎>叶>枝,种植密度 80 株·m⁻² 时其呈现为根>茎>枝>叶;N 添加处理情况下,种植密度 10 和 20 株·m⁻² 时幼苗各器官单位面积 C 储量为根>叶>茎>枝,种植密度 40 株·m⁻² 时其呈现为根>茎>叶>枝,种植密度 80 株·m⁻² 时其呈现为根>茎>枝>叶;P 添加处理情况下,种植密度 10 株·m⁻² 时幼苗各器官单位面积 C 储量呈现为叶>根>茎>枝,种植密度 20 和 40 株·m⁻² 时其呈现为根>茎>叶>枝,种植密度 80 株·m⁻² 时其呈现为茎>根>枝>叶;N+P 添加处

理下, 种植密度 10、20 株·m⁻² 时幼苗各器官单位面积 C 储量为叶>根>茎>枝, 种植密度 40 和 80 株·m⁻² 时其呈现为根>茎>叶>枝。总体而言, 在各种种植密度条件下, 氮、磷添加处理的幼苗各器官的单位面积 C 储量基本上均有所增加。氮、磷添加对低种植密度下幼苗叶的单位面积 C 储量分配比例有促进效果, 在高种植密度条件下, 幼苗叶的单位面积 C 储量分配比例降低。

表 6 不同种植密度及氮、磷添加对幼苗各器官的单位面积碳储量交互作用的方差分析
Table 6 Variance analyses of interaction effects of planting density and nitrogen and phosphorus additions on carbon storage of organs in unit area

器官单位面积 碳储量 Carbon storage of organs in unit area	种植密度 Planting density		N、P 添加 N and P additions		种植密度与 N、P 添加交互作用 Interaction effect of planting density and N and P additions	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
根 Root	51.780	0.000	3.743	0.013	1.003	0.313
茎 Stem	127.420	0.000	2.741	0.047	0.676	0.730
枝 Branch	29.407	0.000	6.744	0.000	2.670	0.007
叶 Leaf	1.959	0.123	26.787	0.000	2.340	0.017
全株 Total	201.698	0.000	3.062	0.030	0.874	0.550

3 讨论与结论

3.1 氮、磷添加对于不同种植密度樟树幼苗碳含量与分配的影响

本研究结果显示, N、P 添加处理对幼苗根、茎和枝的 C 含量影响不显著, 这与 Currey 等^[28] 的研究结果相类似。原因可能是植物体内的功能性物质含量受环境影响较大, 而结构性物质受影响较小的缘故。C 是组成植物体的结构性物质, 故其含量较为稳定。此外, C 通常不是植物生长受限的主要元素, 所以其在大部分植物体内的含量较高且变化较小^[29]。翁俊等^[30] 的研究结果表明, N 沉降能促进毛竹 *Phyllostachys edulis* 叶的 C 含量增加, 本研究也发现 N 和 N+P 添加处理在低密度种植时能够促使樟树幼苗叶的 C 含量上升。因为叶片是光合固碳的重要器官, N 添加对植物叶片 N 素、叶绿素和光合色素含量^[31] 以及 Rubisco 酶浓度^[32] 有促进作用, 从而提高植物的光合速率, 最终引起叶 C 含量的升高。另外, N 和 P 的输入可以缓解土壤的养分限制, 从而增强植物根系对营养元素的吸收能力^[33], 间接促进植物叶片光合作用的固 C 能力。

密度影响着植物个体生长过程中可获取的资源环境空间^[34]。通常情况下, 种植密度越大, 资源对植物的限制作用越大^[15]。本研究发现随着种植密度

由表 6 可知, 单株幼苗及根、茎和枝的单位面积 C 储量在各种种植密度间和不同 N、P 添加处理间均有显著性差异, 幼苗叶的单位面积 C 储量只在各氮、磷添加处理间有显著性差异, 其中种植密度对单株幼苗及根茎和枝的单位面积 C 储量的作用较强, N、P 添加处理对幼苗叶有较大影响。种植密度和 N、P 添加处理的交互作用对幼苗枝和叶的单位面积 C 储量有显著影响。

的增大, 樟树幼苗叶片 C 含量表现出下降的趋势。这是因为高种植密度下个体间对养分的争夺较为激烈, 并且植株间距小导致叶片较多地重叠和相互遮蔽, 从而引起植物光合速率下降, 造成植物叶片光合固碳能力的降低^[35]。

3.2 氮、磷添加对不同种植密度樟树幼苗碳储量与分配的影响

本研究表明, 相比于对照, N、P 添加处理能够促进幼苗平均单株和单位面积 C 总储量增加, 这与 Yan 等^[7] 的研究结果相类似, 原因可能是 N 的输入提升了植物的净初级生产力^[36], 从而提高幼苗的固 C 量。植物体内蛋白质的合成需要光合作用同化的 C 作为主要组分, 而适当的 P 输入有助于蛋白质的积累, 从而间接影响植物 C 累积^[37]。N 和 P 共同参与了植物体内光合代谢和矿质代谢过程, N+P 添加处理同时为植物提供了大量的必需元素, 有利于植物在生长代谢过程中吸收更多的养分, 导致 C 储量增加。

Elser 等^[38] 曾报道, N 和 P 同时添加在各种类型生态系统中都有较强的正协同效应, 本研究也发现, 在低、中种植密度情况下, N+P 添加处理对幼苗单株及叶片 C 储量的促进效果大于单一 N 或 P 添加处理。原因可能是仅添加 N 会提高土壤的 N:P 质量比, 加剧了生态系统的 P 匮乏, 从而限制树木

生物量的增加^[39]。一方面, N 添加使土壤酸性增强, 促进土壤中的固相磷酸盐分解, 并使其被土壤中的金属阳离子固定而沉淀, 降低了 P 的有效性^[40]。N 添加还会引起土壤中铝离子的溶出增加, 抑制了植物对 P 的吸收^[41]; 另一方面, 本试验地为南方红壤区, 土壤缺 P 较严重^[42], 因此土壤中供应的 P 不足以平衡 N, 单一 N 添加处理会进一步增加 P 的匮乏程度, 从而使 P 成为树木生长发育的限制因子^[43]。P 添加有利于提高生态系统中 N 的利用效率, N+P 添加处理对净初级生产力的促进效果更为显著^[44]。本研究中的 N+P 添加处理, 为樟树幼苗提供了生长所需的 N 素, 同时缓解了 P 限制, 因此对幼苗碳储量的促进作用更强。

植物 C 的分配转移模式是植物种群提高竞争能力、克服逆境的重要策略^[45]。研究表明, 高密度的种植条件会抑制林冠的生长发育, 在竞争压力较大的环境下, 植物会优先将 C 分配给茎。本研究中随着种植密度增大, 幼苗对叶的 C 分配比例减弱, 而增加了对茎的分配比例。可能是种植密度的增大加剧了植物之间的竞争, 茎对促进植物生长发育的作用增加, 而叶片的作用相对减弱。另外, 植物通过激素抑制侧芽的生长, 将 C 从叶向茎转移, 从而引起植物不同器官 C 储量的分配比例发生改变^[46]。同时, 由于高密度种植条件下植物的生长空间拥挤狭小, 且林冠郁闭早, 限制了树冠的生长发育, 这也可能导致幼苗叶的 C 储量分配比例降低^[47]。

本研究表明, 种植密度和 N、P 添加处理的交互作用对幼苗枝和叶的单位面积 C 储量, 以及幼苗单株及枝和叶的 C 储量有显著影响。按照最优化分配理论, 当光资源受限时, 植物增大枝叶的分配; 而土壤养分受限时, 植物增大根的分配^[48]。N、P 添加处理增加了土壤养分, 能够在一定程度上缓解高密度条件下的养分限制, 在养分已经满足了樟树幼苗需求的情况下, 光合作用成为幼苗生物量积累的限制因素, 因而幼苗将更多的生物量向叶片分配, 而叶片生物量需要更大的枝条来支撑^[49], 从而有利于幼苗枝和叶 C 储量及单株幼苗总 C 储量的增加。随着种植密度的增大, 植物个体对 N、P 等土壤营养元素的竞争加剧, 同时林冠层郁闭较早, 从而阻碍了林冠的生长, 幼苗生长空间受到限制, 树木的侧枝数量和长度均下降, 这也会导致枝、叶和单株幼苗总 C 储量的减少^[46, 50]。

参考文献:

[1] 辛小娟, 王刚, 杨莹博, 等. 氮、磷添加对亚高山草甸地上/地下生物量分配的影响 [J]. 生态科学, 2014, 33(3):

452-458.
[2] 陈瑶, 王法明, 莫其锋, 等. 氮磷添加对华南热带森林尾叶桉木质残体分解和养分动态的影响 [J]. 应用与环境生物学报, 2015, 21(4): 747-753.
[3] CHEN H, ZHANG W, GILLIAM F, et al. Changes in soil carbon sequestration in *Pinus massoniana* forests along an urban-to-rural gradient of southern China[J]. *Biogeosciences*, 2013, 10(10): 6609-6616.
[4] 刘顺, 罗达, 刘千里, 等. 川西亚高山不同森林生态系统碳氮储量及其分配格局 [J]. 生态学报, 2017, 37(4): 1074-1083.
[5] LUO Y, ZHANG X, WANG X, et al. Dissecting variation in biomass conversion factors across China's forests: Implications for biomass and carbon accounting[J]. *PLoS One*, 2014, 9(4): e94777.
[6] LIE Z Y, XUE L, JACOBS D F. Allocation of forest biomass across broad precipitation gradients in China's forests[J]. *Sci Rep*, 2018, 8: 10536.
[7] YAN G Y, XING Y J, WANG J Y, et al. Sequestration of atmospheric CO₂ in boreal forest carbon pools in North-eastern China: Effects of nitrogen deposition[J]. *Agric Forest Meteorol*, 2018, 248: 70-81.
[8] SPARRIUS L B, SEVINK J, KOOLJMAN A M. Effects of nitrogen deposition on soil and vegetation in primary succession stages in inland drift sands[J]. *Plant Soil*, 2012, 353(1/2): 261-272.
[9] GAO Y, HAO Z, YANG T T, et al. Effects of atmospheric reactive phosphorus deposition on phosphorus transport in a subtropical watershed: A Chinese case study[J]. *Environ Pollut*, 2017, 226: 69-78.
[10] 王鑫瑶, 王旭, 朱美玲, 等. 海南主要森林类型植被碳储量与固碳价值评价 [J]. 中南林业科技大学学报, 2017, 37(7): 92-98.
[11] 明安刚, 刘世荣, 莫慧华, 等. 南亚热带红锥、杉木纯林与混交林碳储量比较 [J]. 生态学报, 2016, 36(1): 244-251.
[12] 郭剑芬, 杨玉盛, 陈光水, 等. 火烧对森林土壤有机碳的影响研究进展 [J]. 生态学报, 2015, 35(9): 2800-2809.
[13] DEZI S, MEDLYN B E, TONON G, et al. The effect of nitrogen deposition on forest carbon sequestration: a model-based analysis[J]. *Global Change Biol*, 2010, 16(5): 1470-1486.
[14] ZAEHLE S, CIAIS P, FRIEND A D, et al. Carbon benefits of anthropogenic reactive nitrogen offset by nitrous oxide emissions[J]. *Nat Geosci*, 2011(9): 601-605.
[15] 朱仕明, 肖玲玲, 薛立, 等. 密度对乐昌含笑幼苗的生长和生物量的影响 [J]. 中南林业科技大学学报, 2015, 35(8): 77-80.
[16] 肖玲玲, 朱仕明, 胡继文, 等. 不同密度条件下樟树幼苗生长和幼苗重量分配格局 [J]. 安徽农业大学学报, 2015, 42(3): 353-356.
[17] 董喜光, 张越, 薛立, 等. 不同密度的山杜英幼苗生长分析 [J]. 生态科学, 2016, 35(4): 86-90.
[18] 伍艳芳, 肖复明, 徐海宁, 等. 樟树全基因组调查 [J]. 植

物遗传资源学报, 2014, 15(1): 149-152.

[19] 张赐成, 韩广, 关华德, 等. 樟树和桂花树光合最适温度对环境温度改变的响应 [J]. 生态学杂志, 2014, 33(11): 2980-2987.

[20] 王卓敏, 郑欣颖, 薛立. 樟树幼苗对干旱胁迫和种植密度的生理响应 [J]. 生态学杂志, 2017, 36(6): 1495-1502.

[21] 文丽, 雷丕锋, 戴凌. 不同林龄樟树林土壤碳氮贮量及分布特征 [J]. 中南林业科技大学学报, 2014, 34(6): 106-111.

[22] 文汲, 闫文德, 刘益君, 等. 施氮对亚热带樟树人工林土壤氮矿化的影响 [J]. 中南林业科技大学学报, 2015, 35(5): 103-108.

[23] 赵晶, 闫文德, 郑威, 等. 樟树人工林凋落物养分含量及归还量对氮沉降的响应 [J]. 生态学报, 2016, 36(2): 350-359.

[24] AERTS R, VANLOGTESTIJN R, KARLSSON P S. Nitrogen supply differentially affects litter decomposition rates and nitrogen dynamics of sub-arctic bog species[J]. *Oecologia*, 2006, 146(4): 652-658.

[25] 余汉基, 郑欣颖, 薛立, 等. 外源性氮和磷对尾叶桉凋落叶分解的影响 [J]. 安徽农业大学学报, 2017, 44(3): 409-414.

[26] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000: 30-106.

[27] 陈莉, 宋敏, 宋同清, 等. 广西不同林龄软阔林碳储量及其分配格局 [J]. 生态学杂志, 2017, 36(3): 592-600.

[28] CURREY P M, JOHNSON D, DAWSON L A, et al. Five years of simulated atmospheric nitrogen deposition have only subtle effects on the fate of newly synthesized carbon in *Calluna vulgaris* and *Eriophorum vaginatum*[J]. *Soil Biol Biochem*, 2011, 43(3): 495-502.

[29] 张慧, 郭卫红, 杨秀清, 等. 麻栎种源林叶片碳、氮、磷化学计量特征的变异 [J]. 应用生态学报, 2016, 27(7): 2225-2230.

[30] 翁俊, 顾鸿昊, 王志坤, 等. 氮沉降对毛竹叶片生态化学计量特征的影响 [J]. 生态科学, 2015, 34(2): 63-70.

[31] 蒋思思, 魏丽萍, 杨松, 等. 不同种源油松幼苗的光合色素和非结构性碳水化合物对模拟氮沉降的短期响应 [J]. 生态学报, 2015, 35(21): 7061-7070.

[32] 吴家兵, 井艳丽, 关德新, 等. 氮沉降对森林碳汇功能影响的研究进展 [J]. 世界林业研究, 2012, 25(2): 12-16.

[33] HOFMOCKEL K S. Increases in the flux of carbon belowground stimulate nitrogen uptake and sustain the long-term enhancement of forest productivity under elevated CO₂[J]. *Ecol Lett*, 2011, 14(4): 349-57.

[34] 黎磊, 周道玮, 盛连喜. 密度制约决定的植物生物量分配格局 [J]. 生态学杂志, 2011, 30(8): 1579-1589.

[35] 沈杰, 蔡艳, 何玉亭, 等. 种植密度对烤烟养分吸收及品质形成的影响 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2016, 44(10): 51-58.

[36] LU X K, MO J M, GILLIAM F S, et al. Nitrogen addition shapes soil phosphorus availability in two reforested tropical forests in southern China[J]. *Biotropica*, 2012, 44(3): 302-311.

[37] 苗惠田, 吕家珑, 张文菊, 等. 潮土小麦碳氮含量对长期不同施肥模式的响应 [J]. 植物营养与肥料学报, 2015, 21(1): 72-80.

[38] 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]. *Ecol Lett*, 2007, 10(12): 1135.

[39] 何利元, 胡中民, 郭群, 等. 氮磷添加对内蒙古温带草地上生物量的影响 [J]. 应用生态学报, 2015, 26(8): 2291-2297.

[40] 黄钰辉, 张卫强, 甘先华, 等. 南亚热带杉木林改造不同树种配置模式的土壤质量评价 [J]. 中国水土保持科学, 2017, 15(3): 123-130.

[41] 樊后保, 刘文飞, 李燕燕, 等. 杉木 (*Cunninghamia lanceolata*) 人工林生长与土壤养分对氮沉降的响应 [J]. 生态学报, 2007, 27(11): 4630-4642.

[42] 詹书侠, 陈伏生, 胡小飞, 等. 中亚热带丘陵红壤区森林演替典型阶段土壤氮磷有效性 [J]. 生态学报, 2009, 29(9): 4673-4680.

[43] 苏波, 韩兴国, 渠春梅, 等. 森林土壤氮素可利用性的影响因素研究综述 [J]. 生态学杂志, 2002, 21(2): 40-46.

[44] XIA J Y, WAN S Q. Global response patterns of terrestrial plant species to nitrogen addition[J]. *New Phytolog*, 2008, 179(2): 428-439.

[45] REICH P B, LUO Y, BRADFORD J B, et al. Temperature drives global patterns in forest biomass distribution in leaves, stems, and roots[J]. *Proc Nat Acad Sci USA*, 2014, 111(38): 13721-13726.

[46] XUE L, HAGIHARA A. Density effects on organs in self-thinning *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. stands[J]. *Ecol Res*, 2008, 23(4): 689-695.

[47] XUE L, PAN L, ZHANG R, et al. Density effects on the growth of self-thinning *Eucalyptus urophylla* stands[J]. *Trees*, 2011, 25(6): 1021-1031.

[48] POORTER H, NIKLAS K J, REICH P B, et al. Biomass allocation to leaves, stems and roots: Meta-analyses of interspecific variation and environmental control[J]. *New Phytolog*, 2012, 193(1): 30-50.

[49] GOWER S T, GHOLZ H L, NAKANE K, et al. Production and carbon allocation patterns of pine forests[J]. *Ecol Bull*, 1994, 43(43): 115-135.

[50] FANG Y R, ZOU X J, LIE Z Y, et al. Variation in organ biomass with changing climate and forest characteristics across Chinese forests[J]. *Forests*, 2018, 9: 521.

【责任编辑 李晓卉】