



马占相思人工林不同改造模式树种的生长和养分对磷添加的响应

刘德界, 罗烱毓, 程严, 李旭, 刘旭军, 杨世福, 陈富强, 瞿超, 刘菊秀, 列志旻

引用本文:

刘德界,罗烱毓,程严,李旭,刘旭军,杨世福,陈富强,瞿超,刘菊秀,列志. 马占相思人工林不同改造模式树种的生长和养分对磷添加的响应[J]. 热带亚热带植物学报, 2024, 32(6): 737–746.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4834>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

增温对鼎湖山混交林中4种优势树种生物量分配和养分积累的影响

Effects of Warming on Biomass Allocation Patterns and Nutrient Accumulations of Four Dominant Tree Species in Mixed Forest of Dinghushan, China

热带亚热带植物学报. 2021, 29(4): 389–400 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4325>

广州红锥-马占相思林物种组成与多样性研究

Studies on Species Composition and Diversity of *Castanopsis hystrix*-*Acacia mangium* Mixed Forest in Guangzhou

热带亚热带植物学报. 2021, 29(5): 494–502 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4361>

氮磷添加对华南地区2种人工林土壤氮磷循环酶活性的影响

Effects of Long-term Nitrogen and Phosphorus Additions on Soil Enzyme Activities Related N and P Cycle in Two Plantations in South China

热带亚热带植物学报. 2021, 29(3): 244–250 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4293>

5种相思树和尾巨桉人工林土壤养分和酶活性特征

Characteristics of Soil Nutrient and Enzyme Activities in Plantations of *Eucalyptus urophylla* × *E. grandis* and Five *Acacia* Species

热带亚热带植物学报. 2021, 29(5): 483–493 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4334>

冬季南亚热带森林演替中后期优势树种幼叶光保护策略

Photoprotection Strategies in Young Leaves of Dominant Species in Mid- and Late-Successional Stages of Low Subtropical Forest in Winter

热带亚热带植物学报. 2021, 29(2): 171–179 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4264>

向下翻页，浏览PDF全文

马占相思人工林不同改造模式树种的生长和养分对磷添加的响应

刘德界^{1,2}, 罗焱毓^{1,3}, 程严¹, 李旭^{1,2}, 刘旭军¹, 杨世福¹, 陈富强⁴, 瞿超⁵, 刘菊秀¹, 列志旻^{1*}

(1. 中国科学院华南植物园, 退化生态系统植被恢复与管理重点实验室, 广州 510650; 2. 中国科学院大学, 北京 101408; 3. 仲恺农业工程学院, 广州 510225; 4. 广东省龙眼洞林场, 广州 510520; 5. 广东省林业科学研究院, 广州 510520)

摘要: 马占相思(*Acacia mangium*)是华南地区重要的造林速生树种, 但生长后期缺磷, 成熟林效益低下, 因此需要改造。在广东省龙眼洞林场的成熟马占相思人工林中采用 2 种林分改造模式[M1: 海南红豆(*Ormosia pinnata*)+红锥(*Castanopsis hystrix*)+樟树(*Cinnamomum camphora*)+灰木莲(*Magnolia glauca*); M2: 醉香含笑(*Michelia macclurei*)+竹节树(*Carallia brachiata*)+木荷(*Schima superba*)+壳菜果(*Mytilaria laosensis*)], 并进行磷添加处理[对照(CK)、低磷(LP)、中磷(MP)和高磷(HP)], 39 个月后对改造树种的生长和叶片养分进行测定。结果表明, M1 模式树种总生物量在 MP 最高, 为 29.91 kg, M2 模式树种总生物量在 HP 最高, 为 29.98 kg。醉香含笑、竹节树和壳菜果的生物量在 HP 最高, 分别为 5.97、10.3 和 10.69 kg; 海南红豆、红锥和灰木莲的生物量在 MP 最高, 分别为 5.12、6.91 和 11.46 kg, 樟树的生物量在 LP 最高, 为 10.4 kg, 木荷的生物量则在 CK 最高, 为 4.45 kg。M2 模式树种叶片的平均磷含量显著高于 M1, 但其叶片平均 N:P 则显著低于 M1。因此, 磷添加不同程度增加了所有改造树种叶片的磷含量和降低了 N:P, 这为南亚热带成熟马占相思人工林的磷添加梯度和改造树种选择提供科学的参考。

关键词: 马占相思; 人工林; 磷添加; 林分改造; 树种生长; 叶片养分

doi: 10.11926/jtsb.4834

CSTR:32235.14.jtsb.4834

Growth and Nutrient Response to Phosphorus Addition of Different Modified Tree Species in *Acacia mangium* Plantation

LIU Dejie^{1,2}, LUO Hanyu^{1,3}, CHENG Yan¹, LI Xu^{1,2}, LIU Xujun¹, YANG Shifu¹, CHEN Fuqiang⁴, QU Chao⁵, LIU Juxiu¹, LIE Zhiyang^{1*}

(1. Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 101408, China; 3. Zhongkai University of Agriculture and Engineering, Guangzhou 510225, China; 4. Longyandong Forest Farm, Guangzhou 510520, China; 5. Guangdong Academy of Forestry, Guangzhou 510520, China)

Abstract: *Acacia mangium* is an important fast-growing tree in South China, but mature forest shows phosphorus deficiency which may reduce forest efficiency, so it needs to be reconstructed. Phosphorus, including four levels as control treatment (CK), low phosphorus addition (LP), medium phosphorus addition (MP), and high phosphorus addition (HP), were added into two forest reconstruction mode, such as M1 (*Ormosia pinnata* + *Castanopsis hystrix* + *Cinnamomum camphora* + *Magnolia glauca*) and M2 (*Michelia macclurei* + *Carallia*

收稿日期: 2023-08-26

接受日期: 2023-11-08

基金项目: 国家自然科学基金项目(32101342); 广东省林业科技创新项目(2019KJCX023); 广东省重点领域研发计划项目(2022B1111230001)资助
This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 32101342), the Program for Forestry Science and Technology Innovation in Guangdong (Grant No. 2019KJCX023), and the Program for Key Area R&D in Guangdong (Grant No. 2022B1111230001).

作者简介: 刘德界(1997 年生), 男, 硕士研究生, 研究方向为生态系统生态学。E-mail: liudejie21@scbg.ac.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liezhongyang@scbg.ac.cn

brachiata + *Schima superba* + *Mytilaria laosensis*) in a mature *A. mangium* plantation of Longyandong Forestry Farm of Guangdong Province. The growth and leaf nutrients of the modified tree species were measured after 39 months. The results showed that the total biomass of M1 species was the highest in MP (29.91 kg), and that of M2 species was the highest in HP (29.98 kg). The biomass of *Michelia macclurei*, *Carallia brachiata* and *Mytilaria laosensis* was the highest in HP, which was 5.97, 10.3 and 10.69 kg, respectively. The biomass of *Ormosia pinnata*, *Castanopsis hystrix* and *Magnolia glauca* was the highest at MP (5.12, 6.91 and 11.46 kg, respectively), the biomass of *Cinnamomum camphora* was the highest at LP (10.4 kg), and the biomass of *Schima superba* was the highest at CK (4.45 kg). The average phosphorus content of leaves of M2 species was higher than that of M1, but the average N:P in leaves of M2 species was lower than that of M1. Therefore, the phosphorus addition increased the phosphorus content and decreased N:P in the leaves of all modified tree species, which provided a scientific reference for the phosphorus addition gradient and the selection of modified tree species in mature *A. mangium* plantations in South Asia.

Key words: *Acacia mangium*; Plantation; Phosphorus addition; Forest reconstruction; Tree species growth; Leaf nutrient

马占相思(*Acacia mangium*)是华南地区常见的人工林树种,具有生长迅速、冠层巨大、能固氮和耐贫瘠等特点,因此被广泛种植^[1]。然而,6 a 生的马占相思开始生长缓慢,马占相思人工林土壤严重缺乏磷,磷成为马占相思生长后期的主要限制因子^[2-4],而且,我国人工林普遍存在集中连片、品种单一和结构简单的问题^[5],因此,需要对华南地区马占相思人工林开展养分添加和林分改造的研究。

磷参与植物新陈代谢并调控植物生长过程,是植物必需的营养元素,因此,磷的持续有效供应对植物生长具有重要意义^[6-8]。磷添加增加植物地上生物量,促进植物的生长发育,增加植物各器官的磷含量^[9-12],但磷添加达到一定量时,树木生长就不再发生变化^[13]。在江西九连山的试验表明,磷添加增加了植物的叶片磷含量,但对植物生长的影响既有促进作用也有抑制作用^[14]。然而,由于磷添加水平、处理条件与时间、树种功能型、林龄和菌根类型等因素不同^[15-16],磷添加对树木生长的研究存在较大的地域差异,这限制了我们深入了解磷添加对亚热带人工林树木生长的影响。

林分改造是指在自然条件下结合乡土树种对低效林进行结构优化的营林措施,可以把生产力低下、生态功能较差、树种类别单一的低效林建成生态功能良好、抗逆性及适应性较高、经济效益较好的混交林^[17]。在人工林中种植乡土树种通常可增加树种密度,丰富生态系统物种组成,促进生态系统多样性恢复,加速生态系统演替^[18-19]。改造后形成的混交林能够通过搭配不同类型的树种充分利用

空间和改善立地条件和林内小气候^[20]。方怡然等^[21]认为林分改造可以增加林下植物数量和改良土壤物理性质。然而,林分改造会随着改造方式、范围和位置的不同而表现出不同的特点,目前对亚热带地区成熟人工林生态系统改造过程的认识较为薄弱。

本研究基于 2019 年在广东省龙眼洞林场马占相思成熟林中修建的磷添加和林分改造(间伐套种)实验平台,探讨不同改造模式树种的生长叶片碳、氮、磷特征对磷添加的响应是否存在差异,为亚热带成熟马占相思人工林的磷添加梯度和改造树种选择提供科学参考。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于广州市的广东省龙眼洞林场(23°10'~23°18'N, 113°21'~113°27'E),属于典型的亚热带季风气候,海拔为 100~150 m,坡度为 15°~20°,年平均气温为 21.8 °C,最冷月为 1 月(13.3 °C),最热月为 7 月(28.4 °C),年平均降雨量为 1 694 mm,其中 82.1% 的雨量集中在 4 月—9 月。土壤类型为赤红壤,母岩主要由花岗岩和砂页岩发育而成^[22]。

1.2 试验设计

试验地位于山丘的东南面,设置在 1994 年种植的总面积约 400 hm² 的马占相思人工纯林中。造林前对面积为 2 208 m² 的马占相思林地进行间伐和带状清理,在选定区域内,划分 4 个样带,每个样带长 48 m,宽 10 m。为防止磷肥外泄,在每个样带 3

周(上边、左边、右边)插入高度为 50 cm、厚度为 1 cm 的 PVC 板,地面露出 20 cm 高度。在每个样带,沿着坡面从上到下,每隔 4 m 的距离(马占相思保留带),开出 4 m 的清理带(套种乡土树种),并将清理带上的杂灌、杂草、枯干和受压木等全部清除。选择长 10 m,宽 4 m 的清理带设立样方,每个样带 6 个,总共 24 个(图 1)。

2019 年 5 月,选取 8 种基径和树高基本一致的 1 a 生乡土树种树苗进行种植,并分为 2 种林分改造模式[M1: 海南红豆(*Ormosia pinnata*)+红锥(*Castanopsis hystrix*)+樟树(*Cinnamomum camphora*)+灰木莲(*Magnolia glauca*); M2: 醉香含笑(*Michelia macclurei*)+竹节树(*Carallia brachiata*)+木荷(*Schima superba*)+壳菜果(*Mytilaria laosensis*)。在上坡、中坡和下坡的每种改造模式种植同一树种 5 棵,总共 20 棵,种植密度为 5 000 ind./hm²,不同的坡位即为同一处理的 3 个重复。磷添加处理参照毛庆功^[23]

的方法,分 4 个水平:对照(CK)、低磷(LP)、中磷(MP)和高磷(HP),分别施磷肥 0、50、100 和 150 kg/(hm²·a)。2019 年 9 月中旬开始每 2 个月施磷肥 1 次。磷添加的方式为人工利用电动背负式喷雾器进行喷洒。先将 NaH₂PO₄ 溶解在 60 L 的自来水中,然后转移至喷雾器均匀喷洒在样地里。对照处理喷洒相同体积的自来水。为减少林下草本植物对试验的影响,每隔半年进行人工抚育除草。

1.3 样品采集与测定

2019 年 9 月、2020 年 12 月和 2022 年 12 月分别测定样方林木的基径和树高。用游标卡尺测量基径,用卷尺测量树高。林木生物量(B, kg)参考周国逸等^[24]的模型 $B=a(D^2H)^b$, 式中, a、b 为回归常数, D 为基径(cm), H 为树高(m) (表 1), 分别计算干、枝、叶、根的生物量,相加即为林木生物量。

在 2020 年 12 月和 2022 年 12 月,分别从每个坡位的每颗树随机采集阳生枝条上的成熟叶片 5~10 片,

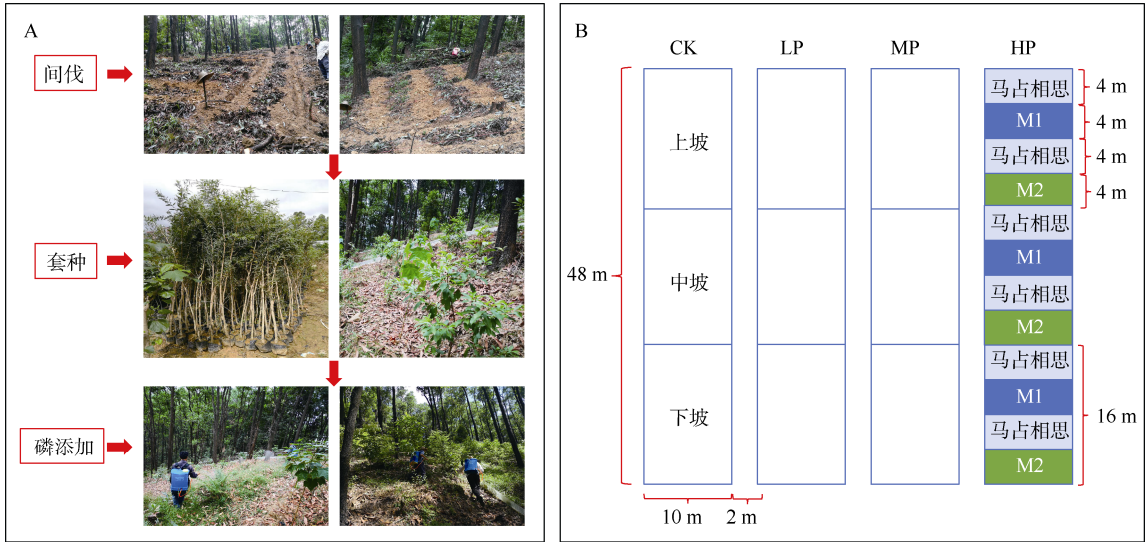


图 1 样地基本情况。A: 样地建立过程; B: 样地示意图; CK: 对照; LP: 低磷; MP: 中磷; HP: 高磷。M1: 红锥+灰木莲+樟树+海南红豆; M2: 竹节树+醉香含笑+木荷+壳菜果。下同

Fig. 1 Basic information of plots. A: Process of plot establishment; B: Plot diagram. CK: Control; LP: Low P; MP: Middle P; HP: High P. M1: *Castanopsis hystrix*+*Magnolia glauca*+*Cinnamomum camphora*+*Ormosia pinnata*; M2: *Carallia brachiata*+*Michelia macclurei*+*Schima superba*+*Mytilaria laosensis*. The same below

表 1 亚热带常绿阔叶林器官生物量模型参数^[24]

器官 Organ	a	b	相关系数 Correlation coefficient (r^2)	基径 Basal diameter (D, cm)
干 Trunk	0.1239	0.7367	0.92	<10
枝 Branch	0.0564	0.6844	0.92	<10
叶 Leaf	0.0239	0.6423	0.92	<10
根 Root	0.0248	0.8021	0.92	<10

相同树种混为 1 个样品, 每个样带的上坡、中坡和下坡即为样品的 3 个重复。带回实验室后先用去离子水清洗干净, 再放入 60 °C 烘箱内烘干至恒定质量, 然后称重并磨碎, 最后过 60 目筛。采用重铬酸钾-硫酸氧化法测定植物叶片全碳含量。采用硫酸消煮-靛酚蓝比色法测定植物叶片全氮含量, 采用硫酸消煮-钼蓝比色法测定植物叶片全磷含量。植物叶片全碳、氮、磷的测定均参考《土壤理化分析与剖面描述》^[25]。

1.4 数据的统计分析

文中所有数据运用 Microsoft Excel 2016 进行初步处理, 然后采用 SPSS 26.0 统计软件进行分析, 使用 OriginPro 2021 绘制图表。采用重复测量方差分析(repeated-measure ANOVA)检验不同磷添加、测量时间及其相互作用对植物生物量的影响。采用双因素方差分析(Two-Way ANOVA)检验不同磷添加、不同改造模式对改造树种叶片养分的影响, 利用 Pearson 相关性分析不同因子间的关系。表中数据均为平均值±标准误。

2 结果和分析

2.1 对改造树种生长的影响

重复测量方差分析结果表明, 磷添加只对竹节树的生物量影响显著, 但是测量时间对不同改造模式树种的生物量均影响显著(表 2, 3), 测量时间和磷

添加的交互作用对不同改造模式树种的生物量均无显著影响。从单次测量时间段来看, 与 CK 相比, 磷添加只对 2022 年 12 月的竹节树生物量影响显著。2022 年 12 月, 与 CK 相比, LP 降低了红锥、灰木莲、醉香含笑、竹节树和壳菜果的生物量, HP 降低了海南红豆和红锥的生物量, 磷添加降低了木荷的生物量; 海南红豆、红锥和灰木莲的生物量在 MP 最高, 分别为 5.12、6.91 和 11.46 kg; 醉香含笑、竹节树和壳菜果的生物量在 HP 最高, 分别为 5.97、10.3 和 10.69 kg; 樟树的生物量在 LP 最高, 为 10.04 kg; 木荷的生物量在 CK 最高, 为 4.45 kg; M1 模式树种总生物量在 MP 最高, 为 29.91 kg, M2 模式树种总生物量在 HP 最高, 为 29.98 kg。

2.2 对叶片碳氮磷含量的影响

双因素方差分析表明, 磷添加、改造模式以及两者的交互作用均显著影响改造树种的叶片磷含量, 磷添加显著影响改造树种的叶片氮含量, 磷添加和改造模式的交互作用也显著影响改造树种的叶片氮含量(表 4)。

从不同的时间来看, 相比 2020 年 12 月, 2022 年 12 月的改造树种的碳氮磷含量对不同磷添加梯度的响应趋势波动较小。从不同改造模式来看, M2 模式树种的平均叶片磷含量在 2020 年 12 月和 2022 年 12 月对磷添加的响应均显著高于 M1 (图 2), 分别比 M1 模式树种的平均叶片磷含量高 39.11%和 23.81%。

表 2 磷添加对 M1 模式改造树种生物量的影响

Table 2 Effect of phosphorus addition on biomass of tree species in M1

时间 Time (Y-M)	处理 Treatment	海南红豆 <i>Ormosia pinnata</i>	红锥 <i>Castanopsis hystrix</i>	樟树 <i>Cinnamomum camphora</i>	灰木莲 <i>Magnolia glauca</i>	总和 Total
2019-09	CK	0.15±0.01	0.09±0.01	0.15±0.02	0.18±0.02	0.57±0.04
	LP	0.16±0.03	0.09±0.01	0.17±0.00	0.16±0.02	0.57±0.04
	MP	0.16±0.01	0.08±0.01	0.17±0.05	0.20±0.05	0.61±0.11
	HP	0.16±0.01	0.07±0.02	0.14±0.03	0.18±0.02	0.55±0.07
2020-12	CK	1.38±0.14	1.39±0.11	1.77±0.17	2.44±0.59	6.98±0.25
	LP	1.39±0.29	1.10±0.20	2.24±0.20	1.79±0.05	6.52±0.33
	MP	1.47±0.32	1.27±0.19	2.01±0.56	2.98±0.86	7.72±1.88
	HP	1.11±0.09	0.85±0.24	1.92±0.33	2.26±0.50	6.14±1.13
2022-12	CK	4.94±0.38	6.11±0.52	7.14±1.04	7.33±1.52	25.52±0.55
	LP	4.96±1.54	5.26±1.04	10.04±0.93	5.44±0.83	25.70±1.64
	MP	5.12±1.34	6.91±0.70	6.43±0.90	11.46±4.55	29.91±6.97
	HP	4.84±0.44	4.52±1.11	7.45±1.36	10.24±2.14	27.06±4.54
P	A	ns	ns	ns	ns	ns
	T	***	***	***	***	***
	A×T	ns	ns	ns	ns	ns

n=3; A: 磷添加; T: 测量时间; ***: $P<0.001$; **: $P<0.01$; *: $P<0.05$; ns: $P>0.05$ 。下同

n=3; A: Phosphorus addition; T: Measurement time; ***: $P<0.001$; **: $P<0.01$; *: $P<0.05$; ns: $P>0.05$. The same below

表 3 磷添加对 M2 改造树种生物量的影响

Table 3 Effect of phosphorus addition on biomass of tree species in M2

时间 Time (Y-M)	处理 Treatment	醉香含笑 <i>Michelia macclurei</i>	竹节树 <i>Carallia brachiata</i>	木荷 <i>Schima superba</i>	壳菜果 <i>Mytilaria laosensis</i>	总和 Total
2019-09	CK	0.20±0.02	0.25±0.06	0.18±0.02	0.15±0.02	0.77±0.12
	LP	0.20±0.02	0.24±0.01	0.18±0.02	0.12±0.01	0.74±0.05
	MP	0.22±0.01	0.28±0.04	0.18±0.01	0.15±0.03	0.82±0.07
	HP	0.24±0.01	0.29±0.03	0.19±0.00	0.17±0.01	0.89±0.04
2020-12	CK	1.71±0.47	2.68±0.45	1.18±0.61	1.82±0.74	7.39±2.19
	LP	0.97±0.10	2.34±0.06	1.11±0.15	1.62±0.30	6.05±0.49
	MP	1.52±0.28	2.66±0.15	1.25±0.32	1.83±0.13	7.26±0.12
	HP	1.73±0.26	3.24±0.36	1.10±0.19	1.83±0.39	7.91±0.94
2022-12	CK	4.79±1.25	7.78±0.75b	4.45±2.74	9.21±3.53	26.23±8.06
	LP	3.02±0.47	6.54±0.80b	3.26±0.85	8.74±1.26	21.56±1.70
	MP	4.59±0.57	8.27±0.05ab	4.30±1.61	9.61±1.32	26.77±2.48
	HP	5.97±1.04	10.30±0.68a	3.02±0.67	10.69±1.70	29.98±3.03
P	A	ns	*	ns	ns	ns
	T	***	**	**	***	***
	A*T	ns	ns	ns	ns	ns

从不同的磷添加梯度来看, 磷添加只对 2020 年 12 月樟树的碳含量和 2022 年 12 月壳菜果的碳含量影响显著; 磷添加对 2020 年红锥、醉香含笑和竹节树的氮含量以及 2022 年 12 月竹节树的氮含量影响显著; 磷添加对 2020 年 12 月和 2022 年 12 月醉香含笑和竹节树的磷含量都影响显著; 磷添加还对 2022 年 12 月的红锥和樟树的磷含量影响显著。从改造树种碳氮磷含量对磷添加的响应趋势来看, 在 2020 年 12 月, M1 模式所有树种的叶片氮磷含量均随着磷添加梯度的增加先降低后上升; 在 2022 年 12 月, M2 模式所有树种的叶片氮含量均随着磷梯度增加先上升后下降, 除了醉香含笑, 其他树种均随着磷添加梯度的增加而增加。

2.3 对叶片碳氮磷化学计量比的影响

双因素方差分析表明, 磷添加、改造模式以及两者的交互作用均显著影响改造树种的叶片碳氮比(C:N), 磷添加显著影响改造树种的叶片碳磷比

(C:P)和氮磷比(N:P), 改造模式显著影响改造树种的叶片 N:P, 磷添加和改造模式的交互作用显著影响改造树种的 C:P (表 4)。

相比 2020 年 12 月, 2022 年 12 月改造树种的碳氮磷化学计量比对不同磷添加梯度的响应趋势波动较小。从不同改造模式来看, M2 模式树种的平均叶片 C:N 在 2020 年 12 月对磷添加的响应显著高于 M1 (图 3), 高 32.05%; M2 模式树种的平均叶片 C:P 在 2022 年 12 月对磷添加的响应显著低于 M1, 低 11.23%; M2 模式树种的平均叶片 N:P 在 2020 年 12 和 2022 年 12 月对磷添加的响应均显著低于 M1, 分别低 25.51%和 15.84%。从不同的磷添加梯度来看, 在 2020 年 12 月, 磷添加对醉香含笑和竹节树的叶片 C:N 和 C:P 以及壳菜果的叶片 N:P 影响显著; 在 2022 年 12 月, 磷添加对竹节树的叶片 C:N 影响显著, 磷添加对红锥、樟树、竹节树、木荷的叶片 C:P 和 N:P 均影

表 4 磷添加和林分改造对叶片碳氮磷化学计量特征的影响(F 值)

Table 4 F value of phosphorus addition, reconstruction mode and their interactions on C, N and P stoichiometry in leaves

参数 Parameter	磷添加 (A) Phosphorus addition	改造模式 (B) Reconstruction mode	A×B
C	0.381	2.687	1.086
N	5.513**	3.357	3.426*
P	16.163***	18.475***	4.121**
C:N	6.834***	9.966**	4.843**
C:P	14.856***	1.916	3.808*
N:P	16.712***	25.257***	2.178
df	3	1	3

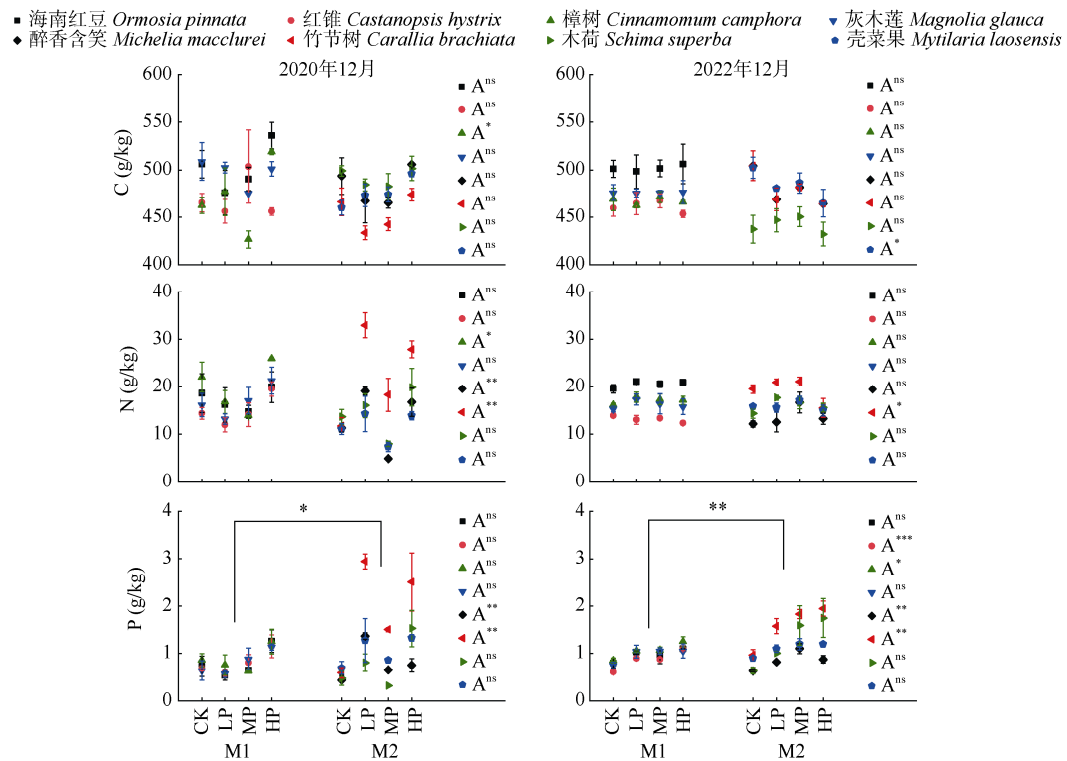


图 2 磷添加和林分改造对叶片碳氮磷含量的影响。A: 磷添加; ***, $P<0.001$; **, $P<0.01$; *, $P<0.05$; ns: $P>0.05$ 。下同

Fig. 2 Effects of phosphorus addition and forest reconstruction on C, N and P concentration in leaves. A: P addition; ***, $P<0.001$; **, $P<0.01$; *, $P<0.05$; ns: $P>0.05$. The same below

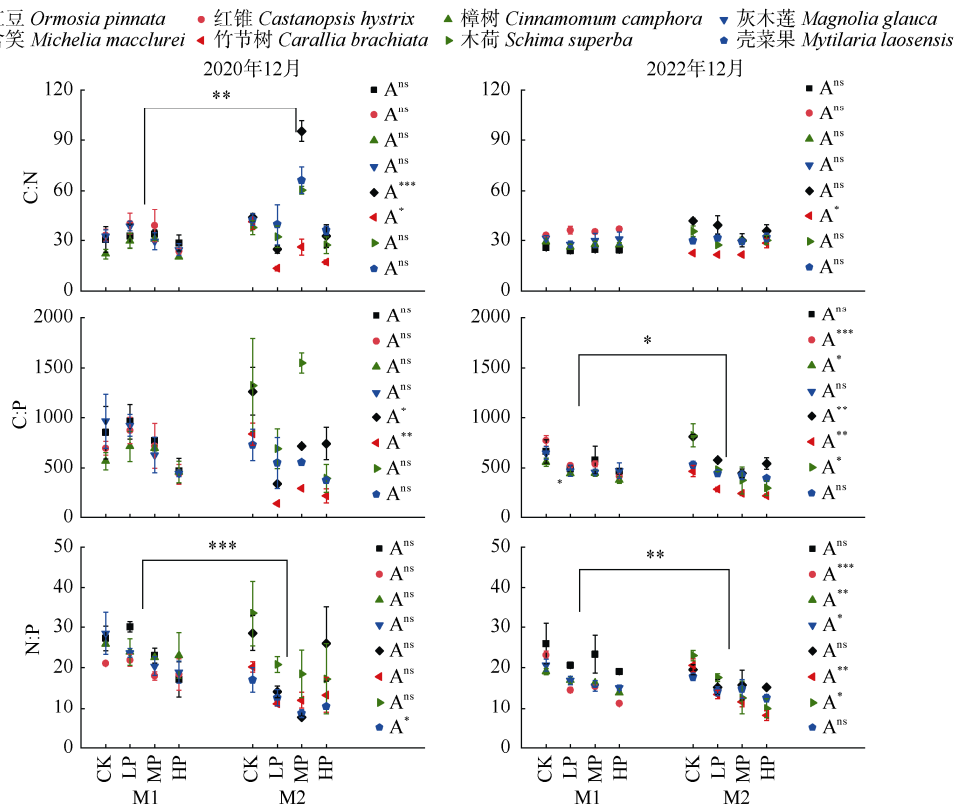


图 3 磷添加和林分改造对叶片碳氮磷计量比的影响

Fig. 3 Effects of phosphorus addition and forest reconstruction on C, N and P stoichiometry in leaves

表 5 改造树种生物量与叶片碳氮磷化学计量特征的相关性分析

Table 5 Correlation between biomass of tree species and C, N and P stoichiometry in leaves

植物 Species	C	N	P	C:N	C:P	N:P
海南红豆 <i>Ormosia pinnata</i>	0.194	0.304	0.119	-0.363	-0.232	0.002
红锥 <i>Castanopsis hystrix</i>	-0.225	-0.373	-0.053	0.093	-0.162	-0.255
樟树 <i>Cinnamomum camphora</i>	-0.056	-0.252	0.242	0.171	-0.400	-0.587**
灰木莲 <i>Magnolia glauca</i>	-0.333	-0.116	0.201	-0.017	-0.280	-0.397
醉香含笑 <i>Michelia macclurei</i>	-0.080	0.012	-0.035	-0.215	-0.160	-0.070
竹节树 <i>Carallia brachiata</i>	-0.279	-0.240	-0.101	-0.083	-0.206	-0.156
木荷 <i>Schima superba</i>	0.093	-0.033	0.019	-0.085	-0.112	-0.116
壳菜果 <i>Mytilaria laosensis</i>	0.077	0.467*	0.054	-0.467*	-0.233	0.302
M1	-0.145	-0.093	0.162	-0.042	-0.268**	-0.321**
M2	-0.197	0.119	0.113	-0.270**	-0.266**	-0.145
全部树种 All	-0.165*	0.032	0.114	-0.184*	-0.260**	-0.205**

响显著,此外,磷添加对醉香含笑的叶片 C:P 和灰木莲的叶片 N:P 也影响显著。从改造树种的碳氮磷化学计量比对磷添加的响应趋势来看,在 2020 年 12 月,樟树、灰木莲、木荷的叶片 N:P 均随磷添加梯度的增加而下降,在 2022 年 12 月,除了海南红豆,其他树种的叶片 N:P 均随磷添加梯度的增加而下降。

2.4 改造树种生长与叶片碳氮磷化学计量特征的关系

Pearson 相关性分析表明,樟树的生物量与叶片 N:P 呈显著负相关(表 5);壳菜果的生物量与叶片氮含量呈显著正相关,而与叶片 C:N 呈负相关;M1 模式树种的总生物量与叶片 C:P 和 N:P 均呈负相关;M2 模式的生物量与叶片 C:N 和 C:P 均呈负相关;全部树种的生物量则与叶片碳含量、C:N、C:P 和 N:P 均呈负相关。

3 讨论和结论

3.1 改造树种的生长对磷添加的响应

热带和亚热带往往受到磷的限制,磷添加可以缓解磷的限制并促进植物的生长^[15,26]。有研究表明,5 a 的磷添加显著促进了热带树种幼苗(胸径<10 cm)的生长^[27],而 2.7 a 的磷添加仅有促进热带树种幼苗生长的趋势,但没有显著影响,而且磷添加对群落水平上的植物生长也没有显著影响^[28]。本研究结果与此类似,磷添加促进了改造树种的生长,但磷添加只对竹节树的生长影响显著,这可能与磷添加的时间还比较短有关。然而有的磷添加梯度对改造树种的生长产生负作用,LP 只促进了樟树的生

长而阻碍了其他改造树种的生长。改造树种对磷添加的负响应可能与树种对光的竞争处于劣势有关,因为林下的改造树种会因为光可利用性的限制而不能吸收添加的养分来提高光合速率^[28-29],从而使生长受限。醉香含笑、竹节树和壳菜果都在 HP 长势更佳,表明这 3 树种对于磷的需求比较大,如果土壤缺磷则会限制它们的生长。红锥、灰木莲、樟树、海南红豆、竹节树、醉香含笑、木荷和壳菜果作为我国南亚热带的常绿阔叶速生乡土树种,生长速度快,试种范围广,适应能力强,因而被广泛用于林业生产和研究^[30]。本研究虽然表明磷添加有抑制木荷生长的趋势,然而由于本研究的监测周期仅 39 个月,仍需要对改造树种间的竞争进行长期观测,从而做出更优树种选择。

3.2 叶片碳、氮、磷特征对磷添加的响应

碳是植物体内的结构性物质,其受环境变化的影响较小,氮磷是植物体内的功能性物质,其受环境变化的影响较大^[31]。一般来说,磷添加通过提高土壤有效磷的方式缓解磷对植物生长的限制,从而提高植物的叶片磷含量^[10]。本研究表明磷添加显著提高了红锥、樟树、竹节树和木荷的叶片磷含量。此外,磷添加虽然有提高改造树种叶片氮含量的趋势,但只显著改变了竹节树的叶片氮含量。这与对 6 种亚热带乡土树种的研究类似,磷添加显著增加了其中 3 种亚热带树种的叶片磷含量,但对树种的叶片氮含量却没有显著影响^[32]。而磷添加提高植物叶片氮含量可能是因为植物通过提高养分利用效率来平衡氮和磷的比例,从而应对磷含量的上升^[33]。

植物碳氮磷化学计量与养分利用效率有着重要的联系^[34]。高宗保等^[35]认为不同植物的叶片 C:P

对磷添加的响应具有物种特性,有的随着磷添加梯度上升而下降,有的则不受影响。本研究结果与之类似,磷添加显著降低了红锥、樟树、醉香含笑、竹节树和木荷的叶片 C:P 而对其他树种没有显著影响。在富氮贫磷的亚热带地区, N:P 是描述植物氮和磷相对限制的重要指标^[36]。本研究表明,在 2022 年 12 月,2 种模式树种的 4 个磷添加梯度的叶片 N:P 平均值依次减少,说明磷添加不同程度地缓解了不同改造模式树种的磷限制。磷添加对红锥、樟树、灰木莲、竹节树和木荷的叶片 N:P 产生显著影响而对其他树种没有显著影响,说明在亚热带地区,环境变量对叶片 N:P 的影响具有物种特性,任何对 N:P 阈值的使用都必须考虑到该地区森林养分需求和限制的幅度^[37]。此外,研究表明改造树种的生物量整体上与叶片 N:P 呈现显著负相关,说明磷添加可能整体缓解改造树种的磷限制。因此,在对磷缺乏的马占相思人工林进行改造时,选择树种的同时应考虑添加适量的磷肥以促进树苗的生长。

综上,经过 39 个月的磷添加和林分改造后, M2 模式树种和 HP 搭配时总生物量最高,磷添加不同程度地促进了改造树种的生长,但有抑制木荷生长的趋势。M2 模式树种的平均叶片磷含量显著高于 M1,磷添加不同程度地增加了改造树种的叶片磷含量。该研究将为南亚热带成熟马占相思人工林的磷添加梯度和改造树种选择提供科学的参考。然而,本研究仅对 2 种林分改造模式监测 39 个月,未来需要开展长期磷添加和林分改造对树木生长和土壤养分影响的系统研究,从而提供更加全面的人工林改造方案。

参考文献

- [1] YANG L, LIU N, REN H, et al. Facilitation by two exotic *Acacia*: *Acacia auriculiformis* and *Acacia mangium* as nurse plants in south China [J]. *For Ecol Manage*, 2009, 257(8): 1786–1793. doi: 10.1016/j.foreco.2009.01.033.
- [2] REN H, PENG S L, XIANG Y C. Biomass and net primary productivity in an *Acacia mangium* plantation in Heshan, Guangdong, China [J]. *Acta Phytocol Sin*, 2000, 24(1): 18–21. [任海, 彭少麟, 向言词. 鹤山马占相思人工林的生物量和净初级生产力 [J]. *植物生态学报*, 2000, 24(1): 18–21. doi: 10.3321/j.issn:1005-264X.2000.01.004.]
- [3] XU D P, YANG Z J, HE Q X. Above ground biomass production and nutrient cycling of middle age plantation of *Acacia mangium* [J]. *For Res*, 1998, 11(6): 592–598. [徐大平, 杨曾奖, 何其轩. 马占相思中龄林地上部分生物量及养分循环的研究 [J]. *林业科学研究*, 1998, 11(6): 592–598. doi: 10.3321/j.issn:1001-1498.1998.06.006.]
- [4] HE B, QIN W M, YU H G, et al. Biological cycling of nutrients in different ages classes of *Acacia mangium* plantation [J]. *Acta Ecol Sin*, 2007, 27(12): 5158–5167. [何斌, 秦武明, 余浩光, 等. 不同年龄阶段马占相思(*Acacia mangium*)人工林营养元素的生物循环 [J]. *生态学报*, 2007, 27(12): 5158–5167. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2007.12.025.]
- [5] LIU S R, YANG Y J, WANG H. Development strategy and management countermeasures of planted forests in China: Transforming from timber-centered single objective management towards multi-purpose management for enhancing quality and benefits of ecosystem services [J]. *Acta Ecol Sin*, 2018, 38(1): 1–10. [刘世荣, 杨予静, 王晖. 中国人工林经营发展战略与对策: 从追求木材产量的单一目标经营转向提升生态系统服务质量和效益的多目标经营 [J]. *生态学报*, 2018, 38(1): 1–10. doi: 10.5846/stxb201712072201.]
- [6] QIU H B, LIU C X, YU T T, et al. Identification of QTL for acid phosphatase activity in root and rhizosphere soil of maize under low phosphorus stress [J]. *Euphytica*, 2014, 197(1): 133–143. doi: 10.1007/s10681-013-1058-0.
- [7] FILIPPELLI G M. The global phosphorus cycle [J]. *Rev Mineral Geochem*, 2002, 48(1): 391–425. doi: 10.2138/rmg.2002.48.10.
- [8] WEI Y J, WANG J, DANG X H, et al. Contents and stoichiometric characteristics of C, N, P and K in leaves process of *Nitraria tangutorum* succession [J]. *J CS Univ For Technol*, 2021, 41(10): 102–110. [魏亚娟, 汪季, 党晓宏, 等. 白刺灌丛沙堆演化过程中叶片 C、N、P、K 含量及其生态化学计量的变化特征 [J]. *中南林业科技大学学报*, 2021, 41(10): 102–110. doi: 10.14067/j.cnki.1673-923x.2021.10.012.]
- [9] LI Y, NIU S L, YU G R. Aggravated phosphorus limitation on biomass production under increasing nitrogen loading: A meta-analysis [J]. *Glob Change Biol*, 2016, 22(2): 934–943. doi: 10.1111/gcb.13125.
- [10] YANG Q. Effects of nitrogen deposition and phosphorus addition on the growth characteristics in Chinese fir seedlings [D]. Hangzhou: Zhejiang A&F University, 2020. [杨强. 氮沉降和磷添加对杉木幼苗生长特征的影响 [D]. 杭州: 浙江农林大学, 2020. doi: 10.27756/d.cnki.gzjlx.2020.000049.]
- [11] HE L Y, HU Z M, GUO Q, et al. Influence of nitrogen and phosphorus addition on the aboveground biomass in Inner Mongolia temperate steppe, China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2015, 26(8): 2291–2297. [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. doi: 10.13287/j.1001-9332.2015.0050.]

- [12] YANG X X, REN F, ZHOU H K, et al. Responses of plant community biomass to nitrogen and phosphorus additions in an alpine meadow on the Qinghai-Xizang Plateau [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2014, 38(2): 159–166. [杨晓霞, 任飞, 周华坤, 等. 青藏高原高寒草甸植物群落生物量对氮、磷添加的响应 [J]. *植物生态学报*, 2014, 38(2): 159–166. doi: 10.3724/SP.J.1258.2014.00014.]
- [13] MCGRATH J F, COPELAND B, DUMBRELL I C. Magnitude and duration of growth and wood quality responses to phosphorus and nitrogen in thinned *Pinus radiata* in southern western Australia [J]. *Aust For*, 2003, 66(3): 223–230. doi: 10.1080/00049158.2003.10674916.
- [14] YE X M, BU W S, HU X F, et al. Species divergence in seedling leaf traits and tree growth response to nitrogen and phosphorus additions in an evergreen broadleaved forest of subtropical China [J]. *J For Res*, 2023, 34(1): 137–150. doi: 10.1007/s11676-021-01437-2.
- [15] FENG J G, ZHU B. A review on the effects of nitrogen and phosphorus addition on tree growth and productivity in forest ecosystems [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2020, 44(6): 583–597. [冯继广, 朱彪. 氮磷添加对树木生长和森林生产力影响的研究进展 [J]. *植物生态学报*, 2020, 44(6): 583–597. doi: 10.17521/cjpe.2019.0176.]
- [16] ZHANGN Q, XIE J Y, NIU Y et al. Effects of different fertilization treatments on soil's water conservation function of Chinese fir plantation [J]. *J CS Univ For Technol*, 2021, 41(2): 112–122. [张强, 谢君毅, 牛芸, 等. 不同施肥处理对杉木林土壤水源涵养功能的影响 [J]. *中南林业科技大学学报*, 2021, 41(2): 112–122. doi: 10.14067/j.cnki.1673-923x.2021.02.014.]
- [17] WANG H N, HUANG M Y, ZHANG S J, et al. Forest stand improvement and the amelioration of forest environment [J]. *Guangdong For Sci Technol*, 2007, 23(6): 82–87. [王华南, 黄敏怡, 张苏峻, 等. 林分改造与森林环境优化 [J]. *广东林业科技*, 2007, 23(6): 82–87. doi: 10.3969/j.issn.1006-4427.2007.06.019.]
- [18] WEI L Y, SHEN W J. Effects of introduced native tree species on plant community soil microbial and chemical properties in two subtropical degraded leguminous plantations in south China [J]. *Res Soil Water Conserv*, 2013, 20(6): 24–31. [韦兰英, 申卫军. 乡土树种改造豆科人工纯林对植物群落和土壤微生物学和化学属性的影响 [J]. *水土保持研究*, 2013, 20(6): 24–31.]
- [19] OUYANG S N, TIE L H, RAO X Q, et al. Mixed-species *Acacia* plantation decreases soil organic carbon and total nitrogen concentrations but favors species regeneration and tree growth over monoculture: A thirty-three-year field experiment in southern China [J]. *Forests*, 2023, 14(5): 968. doi: 10.3390/f14050968.
- [20] LOU S D. Mixed plantation merit and afforestation principle [J]. *For Invest Des*, 2009(1): 23–24. [娄胜德. 谈混交林优点及营造原则 [J]. *林业勘查设计*, 2009(1): 23–24.]
- [21] FANG Y R, LI J, XUE L. Impact of stand transformation on plant diversity and soil physical properties in *Pinus caribaea* stands [J]. *J CS Univ For Technol*, 2018, 38(6): 109–114. [方怡然, 李洁, 薛立. 不同林分改造模式对加勒比松林下植物多样性和土壤物理性质的影响 [J]. *中南林业科技大学学报*, 2018, 38(6): 109–114. doi: 10.14067/j.cnki.1673-923x.2018.06.017.]
- [22] MAO Y Y, CHEN F Q, GUO Y, et al. Restoration dynamics of understory species diversity in *Castanopsis hystrix* plantations at different ages [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2021, 27(4): 930–937. [毛亦杨, 陈富强, 郭勇, 等. 不同林龄红锥人工林林下植被物种多样性恢复动态 [J]. *应用与环境生物学报*, 2021, 27(4): 930–937. doi: 10.19675/j.cnki.1006-687x.2020.11016.]
- [23] MAO Q G. Impacts of long-term nitrogen and phosphorus addition on understory plant diversity in subtropical forests in southern China [D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences, 2016. [毛庆功. 长期氮磷添加对南亚热带森林林下层植物多样性的影响 [D]. 北京: 中国科学院大学, 2016.]
- [24] ZHOU G Y, YIN G C, TANG X L, et al. Carbon storage of forest ecosystem in China: Biomass equation [M]. Beijing: Science Press, 2018: 78. [周国逸, 尹光彩, 唐旭利, 等. 中国森林生态系统碳储量——生物量方程 [M]. 北京: 科学出版社, 2018: 78.]
- [25] LIU G S, JIANG N H, ZHANG L D, et al. Soil physical and chemical analysis & description of soil profiles [M]. Beijing: Standards Press of China, 1996. [刘光崧, 蒋能慧, 张连第, 等. 土壤理化分析与剖面描述 [M]. 北京: 中国标准出版社, 1996.]
- [26] DU E Z, TERRER C, PELLEGRINI A F A, et al. Global patterns of terrestrial nitrogen and phosphorus limitation [J]. *Nat Geosci*, 2020, 13(3): 221–226. doi: 10.1038/s41561-019-0530-4.
- [27] JIANG L, TIAN D, MA S H, et al. The response of tree growth to nitrogen and phosphorus additions in a tropical montane rainforest [J]. *Scie Total Environ*, 2018, 618: 1064–1070. doi: 10.1016/j.scitotenv.2017.09.099.
- [28] ALVAREZ-CLARE S, MACK M C, BROOKS M. A direct test of nitrogen and phosphorus limitation to net primary productivity in a lowland tropical wet forest [J]. *Ecology*, 2013, 94(7): 1540–1551. doi: 10.1890/12-2128.1.
- [29] TIAN D, LI P, FANG W J, et al. Growth responses of trees and understory plants to nitrogen fertilization in a subtropical forest in China [J]. *Biogeosciences*, 2017, 14(14): 3461–3469. doi: 10.5194/bg-14-3461-2017.
- [30] LI X, LIE Z Y, WU T, et al. Effect of warming on nutrients concen-

- trations and stoichiometry of 4 tree species in south subtropical mixed forest [J]. *Ecol Environ Sci*, 2019, 28(5): 890–897. [李旭, 列志肠, 吴婷, 等. 增温对南亚热带混交林 4 个树种养分含量及化学计量的影响 [J]. *生态环境学报*, 2019, 28(5): 890–897. doi: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2019.05.005.]
- [31] HARRIS G. Ecological stoichiometry: Biology of elements from molecules to the biosphere [J]. *J Plankton Res*, 2003, 25(9): 1183. doi: 10.1093/plankt/25.9.1183.
- [32] YANG H. Effects of nitrogen and phosphorus addition on leaf nutrient characteristics in a subtropical forest [J]. *Trees*, 2018, 32(2): 383–391. doi: 10.1007/s00468-017-1636-1.
- [33] YOU C M, PENG C H, XU Z F, et al. Nitrogen addition mediates the response of foliar stoichiometry to phosphorus addition: A meta-analysis [J]. *Ecol Process*, 2021, 10(1): 58. doi: 10.1186/s13717-021-00329-x.
- [34] ELSER J J, FAGAN W F, DENNO R F, et al. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs [J]. *Nature*, 2000, 408(6812): 578–580. doi: 10.1038/35046058.
- [35] GAO Z B, WANG H Y, LÜ X T, et al. Effects of nitrogen and phosphorus addition on C:N:P stoichiometry in roots and leaves of four dominant plant species in a meadow steppe of Hulunbuir [J]. *Chin J Ecol*, 2017, 36(1): 80–88. [高宗宝, 王洪义, 吕晓涛, 等. 氮磷添加对呼伦贝尔草甸草原 4 种优势植物根系和叶片 C:N:P 化学计量特征的影响 [J]. *生态学杂志*, 2017, 36(1): 80–88. doi: 10.13292/j.1000-4890.201701.015.]
- [36] WANG J, HUI D F, LIU Z F, et al. Leaf nutrient resorption differs among canopy and understory plant species in subtropical *Eucalyptus* and *Acacia* plantations [J]. *Land Degrad Dev* 2022, 33(10): 1662–1676. doi: 10.1002/ldr.4254.
- [37] LIU J X, HUANG W J, ZHOU G Y, et al. Nitrogen to phosphorus ratios of tree species in response to elevated carbon dioxide and nitrogen addition in subtropical forests [J]. *Glob Change Biol*, 2013, 19(1): 208–216. doi: 10.1111/gcb.12022.