

氮磷添加对巨桉幼苗生物量分配和C:N:P化学计量特征的影响

刘洋* 张健** 陈亚梅 陈磊 刘强

四川农业大学生态林业研究所, 四川生态林业工程重点实验室, 成都 611130

摘要 巨桉(*Eucalyptus grandis*)是一种优良的速生用材树种, 了解氮(N)和磷(P)对巨桉生长、养分限制、化学计量特征的影响对于科学合理施肥具有重要意义。该实验以巨桉无性系组培苗为研究对象, 通过在酸性紫色土中设置不同施N或施P梯度, 研究巨桉幼苗各器官(根、茎、叶)生物量及碳(C)、N、P的分配和化学计量特征以及巨桉生长的养分限制状况。结果表明: 施N处理对巨桉根茎叶及总生物量的影响极显著, 增加了地上部分的生物量比例而显著降低了根系的生物量比例; 施P对巨桉幼苗总生物量影响不显著, 但显著提高了根的生物量分配比例, 对茎和叶的生物量分配没有显著影响。施N或施P显著改变了巨桉幼苗的N、P含量和化学计量比, 同时也显著影响了土壤与植物N:P的关系。施N可以促使酸性紫色土条件下巨桉对N的吸收而抑制对P的吸收, 施P则促进巨桉幼苗对P的吸收。施N对巨桉幼苗根茎叶的C、N、P分配特征有极显著影响, 而施P对巨桉幼苗根茎叶的C、N、P分配没有显著影响。施N极显著降低了巨桉幼苗N的利用率, 显著提高了P的利用率, 而施P处理极显著降低了巨桉幼苗P的利用率。从巨桉生物量沿施肥梯度和N:P的变化规律可以判断, 当叶片N:P < 15时, 巨桉的生长主要受到N的限制作用。施N可以显著地提高根茎叶的N:P比值, 缓解巨桉缺N的现象, 施P则进一步加剧了N元素的缺乏。

关键词 酸性紫色土, 生物量, 巨桉幼苗, 施肥, 养分限制因子, 化学计量学

Effect of nitrogen and phosphorus fertilization on biomass allocation and C:N:P stoichiometric characteristics of *Eucalyptus grandis* seedlings

LIU Yang*, ZHANG Jian**, CHEN Ya-Mei, CHEN Lei, and LIU Qiang

Key Laboratory of Ecological Forestry Engineering of Sichuan Province, Institute of Ecological Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

Abstract

Aims *Eucalyptus grandis* is an excellent, fast-growing timber species. It is important to understand the effect of nitrogen and phosphorus addition on *E. grandis* growth, nutrient limitation and stoichiometric characteristics. Our objectives are to test 1) biomass of organs (roots, stems and leaves) and allocation proportion, 2) C, N and P content and allocation in different organs and 3) elements that restrict the growth of *E. grandis* as well as N and P use efficiency and C:N:P stoichiometry.

Methods We grew *E. grandis* clone tissue culture seedlings using a pot experiment with acidic purple soil and N and P fertilizer additions. We measured the biomass and C, N and P content of roots, stems, leaves and soils.

Important findings Roots, stems, leaves and total biomass of *E. grandis* seedlings were significantly affected by application of N, which increased the aboveground biomass ratio and significantly reduced the root biomass ratio. Total biomass was not significantly affected by application of P, root biomass allocation ratio increased significantly and stem and leaf biomass allocation were not significant affected. N or P fertilization significantly changed N and P content and the stoichiometric ratio, as well as significantly affected the soil and plant N:P relationship. N fertilization can promote N uptake and inhibit the absorption of P in acid purple soil, and then P fertilization can promote P uptake of *E. grandis* seedlings. C, N and P distribution in roots, stems and leaves were significantly affected by N fertilization while not significantly affected by P fertilization. N-use efficiency was reduced and P-use efficiency improved significantly by N addition; however, P-use efficiency was reduced significantly by P addition. N:P of roots, stems and leaves can be significantly improved by N fertilization to alleviate the phenomenon of lack of N, but it is further exacerbated by the lack of N element by P fertilization.

收稿日期Received: 2013-04-09 接受日期Accepted: 2013-08-19

* E-mail: sicauliyang@163.com

** 通讯作者Author for correspondence (E-mail: sicauzhangjian@163.com)

Key words acid purple soil, biomass, *Eucalyptus grandis* seedling, fertilization, nutrient-limiting factor, stoichiometry

生态化学计量学是生物地球化学研究的重要内容, 研究植物各器官碳(C)、氮(N)和磷(P)养分含量及计量比值变化, 有助于揭示植物生长的养分分配和限制因子状况, 以及植物与土壤的作用关系(曾德慧和陈广生, 2005; 贺金生和韩兴国, 2010)。国内外应用生态化学计量学原理研究植物、凋落物和土壤C:N:P比与养分限制、生物地球化学循环、森林演替与退化等领域已积累了大量研究成果(Chapin *et al.*, 2002; Sterner *et al.*, 2002; Hessen *et al.*, 2004; Wardle *et al.*, 2004; Ptacnik *et al.*, 2005), 但这些研究主要集中在不同空间尺度上化学计量特征的内在规律探讨(Han *et al.*, 2005; He *et al.*, 2006)。

N和P是陆地生态系统植物生长的主要限制性元素。植物N:P特征能够较好地反映N、P养分的限制作用(Tessier & Raynal, 2003; Güsewell *et al.*, 2004)。植物在自然生态系统中, 叶片中N与P含量一般都是显著正相关(Güsewell, 2004), 土壤中添加N、P是否会改变植物各器官的生物量及分配? 对植物的C、N、P含量及土壤与植物体内的N:P化学计量关系有何影响? 植物的N、P利用效率是否发生显著改变? 这些问题还未开展深入的研究。张丽霞等(2004)和安卓等(2011)等针对施N处理对内蒙古草原和黄土高原典型草原优势植物化学计量特征的影响及其作用机制开展过研究, 但这些研究都重点关注N素添加, 而分别添加N、P对植物生长、化学计量特征和养分分配的影响, 以及植物与土壤的化学计量关系尚不明确。

巨桉(*Eucalyptus grandis*)是一种优良的速生用材树种, 可作为良好的木材和纸浆原料, 也是全世界500多个桉树树种中栽培面积最大的树种(张健和杨万勤, 2008)。施肥是桉树人工林经营管理中的一种常见措施(Herbert, 1996; de Silva *et al.*, 2013), 可以用较低的成本提高生产力而不对环境造成负面影响。本研究以巨桉优良无性系组培苗为研究对象, 通过设置N、P添加试验, 揭示不同的N、P梯度下巨桉幼苗各器官(根、茎、叶)生物量及C、N、P分配和化学计量特征以及巨桉生长的N:P养分限制状况, 为提高巨桉人工林幼苗阶段的生产力, 进行科学合

理施肥提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究地概况

试验地点位于四川农业大学雅安校区农场内林学系教学科研基地, 青衣江流域雅安市雨城区, 地处29°59' N, 102°59' E, 海拔600–605 m, 坡度0.5°–3°, 气候温和, 属于亚热带湿润季风气候区, 冬无严寒, 夏无酷暑, 日平均气温16.1 °C。全年以1月最冷, 月平均气温6.1 °C; 7月最热, 月平均气温25.3 °C。实验区雨量充沛, 年降水量1 700 mm左右; 日照偏少, 湿度较大。城区多年平均日照时数为1 000 h左右, 年日照率为23%。年平均湿度为79%。无霜期长, 降雪稀少, 年有霜日9.2天。

1.2 研究方法

1.2.1 试验设计和样品采集

本实验采用盆栽的方式, 选择45株生长条件一致的巨桉无性系组培苗为研究对象, 以四川最为普遍的酸性紫色土作为幼苗的生长基质。2011年3月10日, 在四川农业大学读书公园采集一批酸性紫色土, 土壤经自然风干、磨碎、过筛、混匀, 同时测定土壤背景值。酸性紫色土壤pH值为5.77, 有机质含量16.01 mg·g⁻¹, 全K 1.321 mg·g⁻¹, 全N 1.11 mg·g⁻¹, 全P 0.298 mg·g⁻¹。

巨桉幼苗移栽成活一个月生长稳定后, 2011年4月16日开始施肥。每盆装风干土10 kg, 放上盆垫。N肥采用尿素(46%的N含量), 设置4个N肥水平N1、N2、N3、N4, 尿素用量分别为200、400、600、800 mg·kg⁻¹风干土。P肥选用过磷酸钙(20%的P含量), 设置4个P肥水平P1、P2、P3、P4, 过磷酸钙用量分别为400、800、1 200、2 400 mg·kg⁻¹风干土, 每个水平5个重复, 每株巨桉幼苗只添加一种肥料, 并设置一组不施肥对照(CK)。尿素、过磷酸钙分别溶解于2 L蒸馏水中, 用洒水壶均匀地喷洒到每盆土中。对照只做浇水处理, 不施加任何肥料。2011年11月2日将每盆巨桉整株取回, 共计生长期200天。同时采集土样, 巨桉按器官分为根、茎、叶, 放置于105 °C烘箱中杀青30 min, 再置于65 °C烘箱中烘至恒重, 将各个器官样品粉碎, 研磨, 过1 mm筛,

放置于干燥器中储存, 以备各元素的测定。土壤样品采回后, 经自然风干、磨碎、过筛后, 测定C、N、P含量。

1.2.2 室内分析测试

该试验中的土壤养分和巨桉养分含量测定均统一参照《中华人民共和国林业行业标准LY/T-1999》。植物样品用硫酸-高氯酸消煮, 全N用全自动定氮仪测定, 全P用钼锑抗比色法测定, 土壤全N用凯式定氮法测定, 全P用碱熔-钼锑抗比色法测定。土壤和植物有机碳均用重铬酸钾氧化外加加热法测定。

1.3 数据处理

养分利用效率是植物吸收单位养分所获得的干物质量。采用Vitousek (1982)指数法, 即植物的干物质量(生物量)与植物养分贮量的比值计算巨桉幼苗N、P的利用效率(NUE_N 、 NUE_P)。数据的前期处理和制图使用Excel 2003, 单因素方差分析采用SPSS 16.0统计软件中的one-way ANOVA, 并用LSD进行显著性检验。利用Pearson相关分析了土壤N:P与巨桉幼苗根、茎、叶N:P的相关关系, 以及巨桉幼苗生物量与叶片N:P的关系。

2 结果分析

2.1 巨桉幼苗的生物量及分配比例

对巨桉的生长情况观测结果(图1)表明, 随着施N量的增加, 巨桉幼苗生物量显著增加, 施N处理对巨桉根、茎、叶及总生物量影响极显著($p < 0.001$), 施P对巨桉幼苗总生物量影响不显著($p > 0.05$)。从不同器官的生物量来看, 施P处理对巨桉幼苗茎、叶的生物量影响显著($p < 0.05$), 对根生物量影响不显著($p > 0.05$)。从巨桉生物量的分配比例来看, 施N处理显著增加了茎、叶的生物量分配比例而显著降低了根系的生物量分配比例; 施P处理显著提高了根的生物量分配比例, 但对茎和叶的生物量分配没有显著影响。

2.2 巨桉幼苗各器官的C、N、P含量及分配特征

表1可知, 施N处理对巨桉幼苗根和叶片的C含量没有显著影响($p > 0.05$), 但茎的C含量与对照相比显著增大($p < 0.001$)。施N处理对巨桉根茎叶的N含量和P含量影响极显著($p < 0.01$), N含量随着施N量的增加而增大, 而P含量呈降低趋势。施P处理对巨桉幼苗根、茎、叶C含量没有显著影响($p > 0.05$),

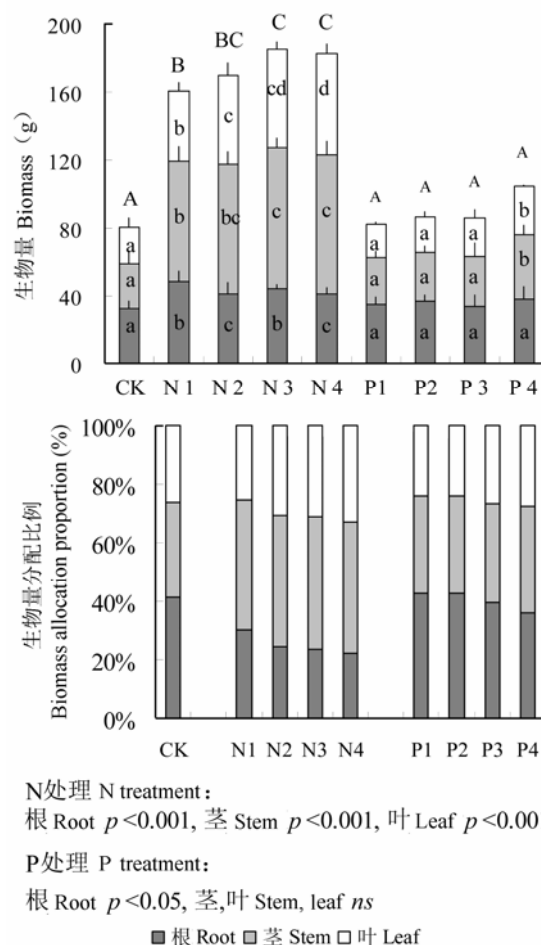


图1 施氮和施磷处理对巨桉幼苗生物量和分配比例的影响(平均值±标准偏差, $n = 5$)。CK, 对照; N1、N2、N3、N4, 分别添加尿素200、400、600、800 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$; P1、P2、P3、P4, 分别添加过磷酸钙400、800、1 200、2 400 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。不同小写字母表示同一处理下相同器官的生物量之间差异显著($p < 0.05$); 不同大写字母表示同一处理下总生物量之间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 1 Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on biomass of *Eucalyptus grandis* seedlings and its allocation proportion (mean \pm SD, $n = 5$). CK, control; N1, N2, N3, N4, add urea 200, 400, 600, 800 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, respectively; P1, P2, P3, P4, add calcium superphosphate 400, 800, 1 200, 2 400 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, respectively. Different lowercase letters indicate significant differences between biomass of the same organ under nitrogen or phosphorus treatment ($p < 0.05$); different upper-case letters indicate significant differences between the total biomass under nitrogen or phosphorus treatment ($p < 0.05$).

根的N、P含量相比于对照均有显著增加的趋势($p < 0.01$), 茎和叶片的P含量随着施P梯度的增加极显著增大($p < 0.01$), 但对茎和叶片的N含量没有显著影响($p > 0.05$)。

从图2可知, 施N处理对巨桉幼苗根茎叶的C、N、P分配特征有极显著影响, 而施P处理的影响却

表1 施氮和施磷处理下巨桉幼苗的C、N、P含量(平均值±标准偏差, n = 5)

Table 1 Content of C, N, P of *Eucalyptus grandis* seedlings under nitrogen and phosphorus treatments (mean ± SD, n = 5)

含量 (mg·g ⁻¹)	处理 Treatment	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	处理 Treatment	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf
C	CK	397.44 ± 21.04 ^a	398.18 ± 11.77 ^a	413.25 ± 38.50 ^a	CK	397.44 ± 21.04 ^a	398.18 ± 11.77 ^a	413.25 ± 38.50 ^a
	N1	406.53 ± 30.69 ^a	433.31 ± 24.94 ^b	436.24 ± 63.39 ^a	P1	379.42 ± 27.87 ^a	452.33 ± 34.05 ^b	431.35 ± 40.03 ^a
	N2	421.02 ± 29.55 ^a	457.77 ± 19.91 ^c	428.51 ± 31.06 ^a	P2	441.03 ± 112.54 ^a	429.97 ± 28.42 ^{bc}	440.84 ± 29.99 ^a
	N3	403.61 ± 18.73 ^a	439.95 ± 13.92 ^{bc}	433.50 ± 103.16 ^a	P3	384.19 ± 26.31 ^a	420.58 ± 24.67 ^{ab}	439.00 ± 13.39 ^a
	N4	394.15 ± 14.97 ^a	451.81 ± 11.36 ^b	413.81 ± 13.56 ^a	P4	418.64 ± 26.34 ^a	412.66 ± 44.00 ^{bc}	409.86 ± 47.27 ^a
N	CK	1.34 ± 0.34 ^a	5.48 ± 1.22 ^a	5.41 ± 2.41 ^a	CK	1.34 ± 0.34 ^a	5.48 ± 1.22 ^a	6.80 ± 0.59 ^a
	N1	3.77 ± 0.79 ^{bd}	6.63 ± 0.71 ^a	7.48 ± 0.59 ^a	P1	2.33 ± 0.86 ^{bc}	4.20 ± 1.03 ^b	8.78 ± 3.79 ^a
	N2	4.63 ± 1.15 ^c	7.33 ± 1.27 ^a	10.18 ± 1.95 ^{ab}	P2	2.64 ± 1.10 ^{bc}	4.35 ± 0.86 ^{ab}	9.13 ± 2.46 ^a
	N3	3.74 ± 0.76 ^{bc}	8.74 ± 0.90 ^{ab}	16.64 ± 3.22 ^b	P3	1.28 ± 0.48 ^a	3.93 ± 1.12 ^{ab}	6.99 ± 1.96 ^a
	N4	2.76 ± 0.80 ^d	10.01 ± 1.45 ^b	40.64 ± 6.41 ^c	P4	2.15 ± 0.31 ^c	3.91 ± 1.40 ^b	6.79 ± 0.64 ^a
P	CK	0.615 ± 0.046 ^a	1.028 ± 0.255 ^a	0.956 ± 0.146 ^a	CK	0.615 ± 0.046 ^a	1.028 ± 0.255 ^a	0.956 ± 0.146 ^a
	N1	0.499 ± 0.087 ^b	0.268 ± 0.099 ^b	0.629 ± 0.924 ^b	P1	1.483 ± 0.221 ^b	2.782 ± 0.453 ^b	2.348 ± 0.202 ^b
	N2	0.480 ± 0.024 ^b	0.372 ± 0.075 ^b	0.800 ± 0.359 ^b	P2	1.781 ± 0.128 ^{cd}	3.537 ± 0.344 ^c	2.794 ± 0.129 ^{bc}
	N3	0.456 ± 0.018 ^b	0.461 ± 0.036 ^b	0.566 ± 0.165 ^b	P3	1.681 ± 0.180 ^{bc}	3.448 ± 0.852 ^{cd}	3.122 ± 0.899 ^c
	N4	0.849 ± 0.710 ^b	0.471 ± 0.039 ^b	0.597 ± 0.162 ^b	P4	2.146 ± 0.681 ^d	4.142 ± 0.534 ^d	3.750 ± 0.331 ^d

CK, 对照; N1、N2、N3、N4, 分别添加尿素200、400、600、800 mg·kg⁻¹; P1、P2、P3、P4, 分别添加过磷酸钙400、800、1 200、2 400 mg·kg⁻¹。同列不同小写字母表示处理间差异显著(p < 0.05)。

CK, control; N1, N2, N3, N4, add urea 200, 400, 600, 800 mg·kg⁻¹, respectively; P1, P2, P3, P4, add calcium superphosphate 400, 800, 1 200, 2 400 mg·kg⁻¹, respectively. Different small letters in the same column indicate significant difference among treatments (p < 0.05).

表2 施N和施P处理下巨桉幼苗N、P利用率(NUE_N、NUE_P) (平均值±标准差, n = 5)

Table 2 Nitrogen and phosphorus use efficiency (NUE_N, NUE_P) of *Eucalyptus grandis* seedlings under nitrogen and phosphorus treatments (mean ± SD, n = 5)

处理 Treatment	施N利用效率 Use efficiency with nitrogen fertilization		处理 Treatment	施P利用效率 Use efficiency with phosphorus fertilization	
	NUE _N	NUE _P		NUE _N	NUE _P
CK	246 ± 36 ^a	1 237 ± 163 ^a	CK	246 ± 36 ^a	1 237 ± 163 ^a
N1	159 ± 8 ^b	1 889 ± 532 ^b	P1	229 ± 25 ^{ab}	476 ± 52 ^b
N2	136 ± 16 ^b	1 959 ± 357 ^b	P2	208 ± 16 ^b	384 ± 20 ^b
N3	94 ± 14 ^c	2 054 ± 214 ^b	P3	272 ± 21 ^c	386 ± 63 ^b
N4	49 ± 8 ^d	1 768 ± 502 ^b	P4	249 ± 33 ^a	303 ± 19 ^b

CK, 对照; N1、N2、N3、N4, 分别添加尿素200、400、600、800 mg·kg⁻¹; P1、P2、P3、P4, 分别添加过磷酸钙400、800、1 200、2 400 mg·kg⁻¹。同列不同小写字母表示处理间差异显著(p < 0.05)。

CK, control; N1, N2, N3, N4, add urea 200, 400, 600, 800 mg·kg⁻¹, respectively; P1, P2, P3, P4, add calcium superphosphate 400, 800, 1 200, 2 400 mg·kg⁻¹, respectively. Different small letters in the same column indicate significant difference among treatments (p < 0.05).

不显著。施N处理极显著改变了巨桉幼苗根、茎、叶的C分配比例(p < 0.01), 使茎、叶的C分配比例比对照显著增加, 而根的C分配比例显著降低。从N的分配比例来看, N1–N3处理下茎的N分配比例显著增加, 而根、叶的N分配比例显著降低。从P的分配比例来看, 施N处理显著改变了茎、叶的分配比, 对根的P分配没有显著影响(p > 0.05)。

2.3 巨桉幼苗N、P利用效率及化学计量比

施N、施P处理下巨桉幼苗N、P的利用效率见

表2。施N处理极显著降低了巨桉幼苗的NUE_N (p < 0.001), 显著提高了NUE_P (p < 0.05); 相反, 施P处理极显著降低了巨桉幼苗的NUE_P (p < 0.001), 对NUE_N也有显著影响(p < 0.05), 使P1、P2的NUE_N降低, P3、P4的NUE_N升高。

表3可知, 施N处理对巨桉根茎的C:N影响极显著(p < 0.001), 而对叶片C:N影响不显著(p > 0.05), 随着施N量的增加, 根的C:N含量显著降低, 除N4处理以外, 茎的C:N含量也显著降低; 对巨桉根、

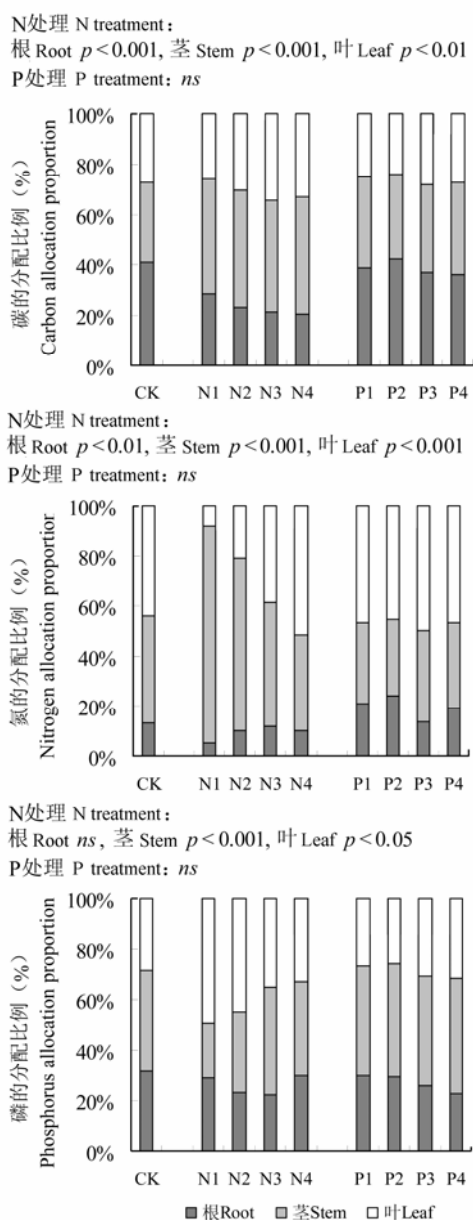


图2 施N和施P处理下巨桉幼苗各器官的C、N、P积累和分配特征。CK, 对照; N1、N2、N3、N4, 分别添加尿素200、400、600、800 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$; P1、P2、P3、P4, 分别添加过磷酸钙400、800、1 200、2 400 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。

Fig. 2 C, N and P accumulation and distribution characteristics of each organ of *Eucalyptus grandis* seedlings with N or P fertilization. CK, control; N1, N2, N3, N4, add urea 200, 400, 600, 800 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, respectively; P1, P2, P3, P4, add calcium superphosphate 400, 800, 1 200, 2 400 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, respectively.

茎、叶的C:P和N:P有显著影响($p < 0.05$, $p < 0.001$), C:P和N:P随着施N量的增加呈逐渐增大的趋势。施P处理对巨桉幼苗根茎叶C:P和N:P影响极显著($p < 0.001$), 随着施P量的增加呈显著降低趋势, 对根、茎、叶的C:N影响不显著($p > 0.05$), 说明N、P添加

显著改变了巨桉幼苗体内的化学计量比。

图3可知, 施N处理下, 土壤N:P与根、茎、叶的N:P相关性不显著($p > 0.05$)。施P处理下, 土壤N:P与根茎叶的N:P都是极显著正相关($p < 0.01$), 根茎叶之间N:P也是极显著正相关($p < 0.001$)。根据巨桉幼苗生物量与叶片N:P做线性回归分析(图4), 发现两者符合对数增长模型且呈显著正相关关系($r = 0.826$, $p < 0.001$)。巨桉生物量随叶片N:P增加而增大, 尤其是在施N的情况下, 生物量与N:P的关系更明显。从不同施肥梯度下巨桉生物量的变化来看(图1), 生物量在N3时达到最大, 而在N4时稍微降低, 可以判断N4处理的叶片N:P ≈ 15 可能成为影响巨桉生长的N:P限制比例。从图4生物量沿N:P的变化规律也可以看出, N:P > 15 之后巨桉幼苗生物量的增长逐渐减缓。

3 讨论

N和P作为植物生长的必需矿质营养元素和生态系统常见的限制性元素, 在植物体内存在功能上的联系(Reich & Oleksyn, 2004)。本研究表明, 与施P处理相比, 施N处理显著促进了巨桉生物量的增加, 因此判断酸性紫色土壤下N是巨桉生长的限制性因子。从生物量分配比例来看, 施P后巨桉根系的比例提高而施N后根系的比例降低, 说明在N相对缺乏的情况下, 巨桉可以通过调节根系的生物量来吸收更多的N, 这是植物对环境响应的一种生理适应机制。另外, 施N处理显著地改变了巨桉幼苗C、N、P的分配格局, 显著提高了地上部分C、N、P的分配比例而降低了地下部分的分配比例, 而施P处理的影响不明显。这与Treseder和Vitousek (2001)的研究结果类似, 在受N限制的夏威夷的热带雨林, 施N降低了根系对N的吸收能力, 而在P受限制的样地, 施P增加了根系对N的吸收能力。一般地, 当不受养分限制时, 施肥会降低树木对地下部分根系的投入, 提高对地上部分枝叶的投入, 这是植物适应不同养分条件的一种策略(Graciano *et al.*, 2005)。Aber等(1989)认为, 在初始N水平较低的生态系统中, 植物生长主要受到可用性N含量的限制, 在N输入持续增加直到饱和之前, 大部分输入的N被植物体吸收, 植物的净初级生产力表现出增加的趋势。这初步验证了巨桉幼苗在早期生长阶段的实验结果, 随着施N剂量的增加生物量显著增大, N3处理下, 生

表3 施N和施P处理下巨桉幼苗的C:N, C:P, N:P (平均值±标准差, n = 5)

Table 3 C:N, C:P, N:P of *Eucalyptus grandis* seedlings under nitrogen and phosphorus treatments (mean ± SD, n = 5)

处理		根	茎	叶片	处理		根	茎	叶片
Treatment		Root	Stem	Leaf	Treatment		Root	Stem	Leaf
C:N	CK	247.61 ± 31.63 ^a	75.87 ± 18.15 ^a	57.92 ± 14.62 ^a	CK	317.96 ± 25.88 ^a	75.87 ± 18.15 ^a	57.99 ± 3.42 ^a	
	N1	110.37 ± 16.97 ^{bc}	10.80 ± 1.18 ^b	66.93 ± 3.20 ^a	P1	200.39 ± 55.38 ^b	113.28 ± 30.61 ^b	57.02 ± 26.15 ^a	
	N2	95.43 ± 23.93 ^b	28.40 ± 5.90 ^c	60.16 ± 12.04 ^{ab}	P2	185.54 ± 69.12 ^b	101.11 ± 15.25 ^{ab}	51.39 ± 18.50 ^a	
	N3	111.53 ± 24.30 ^b	55.69 ± 10.39 ^c	55.75 ± 3.34 ^{bc}	P3	339.35 ± 47.94 ^a	112.84 ± 27.48 ^{ab}	70.14 ± 19.34 ^a	
	N4	151.31 ± 39.26 ^c	83.65 ± 4.10 ^a	41.44 ± 1.88 ^c	P4	197.47 ± 30.48 ^b	115.11 ± 26.85 ^b	60.07 ± 8.29 ^a	
C:P	CK	647.47 ± 46.50 ^a	372.74 ± 130.79 ^a	477.22 ± 104.73 ^a	CK	647.47 ± 46.50 ^a	412.11 ± 130.79 ^a	477.22 ± 104.73 ^a	
	N1	822.79 ± 115.55 ^b	1 237.54 ± 56.54 ^b	467.31 ± 187.04 ^b	P1	258.59 ± 27.37 ^b	167.27 ± 37.32 ^b	188.25 ± 10.83 ^b	
	N2	879.37 ± 102.03 ^b	1 158.83 ± 32.96 ^b	619.89 ± 193.61 ^b	P2	221.69 ± 81.50 ^b	125.05 ± 16.38 ^{bc}	158.20 ± 13.37 ^{bc}	
	N3	886.01 ± 69.76 ^b	956.96 ± 65.93 ^c	933.07 ± 252.70 ^b	P3	232.30 ± 36.44 ^b	116.52 ± 39.83 ^{bc}	156.45 ± 39.51 ^{bc}	
	N4	782.19 ± 58.50 ^b	961.80 ± 71.15 ^c	796.55 ± 277.98 ^b	P4	221.50 ± 66.60 ^b	100.62 ± 14.06 ^c	118.50 ± 19.72 ^c	
N:P	CK	2.21 ± 0.68 ^a	5.09 ± 1.23 ^a	7.91 ± 2.01 ^a	CK	2.21 ± 0.68 ^a	5.60 ± 1.88 ^a	7.91 ± 2.01 ^a	
	N1	7.54 ± 0.60 ^b	16.43 ± 2.08 ^b	9.71 ± 1.25 ^{ab}	P1	1.52 ± 0.55 ^b	1.58 ± 0.64 ^b	3.84 ± 1.95 ^b	
	N2	9.70 ± 2.63 ^c	16.42 ± 3.02 ^b	10.52 ± 1.26 ^b	P2	1.49 ± 0.61 ^{bc}	1.24 ± 0.29 ^b	3.26 ± 0.82 ^{bc}	
	N3	8.22 ± 1.68 ^c	14.61 ± 1.12 ^b	13.69 ± 2.43 ^c	P3	0.77 ± 0.31 ^c	1.17 ± 0.27 ^b	2.28 ± 0.50 ^{bc}	
	N4	4.57 ± 2.70 ^{bd}	16.62 ± 3.07 ^b	15.58 ± 1.45 ^c	P4	1.10 ± 0.43 ^{bc}	0.95 ± 0.34 ^b	1.98 ± 0.35 ^c	

CK, 对照; N1、N2、N3、N4, 分别添加尿素200、400、600、800 mg·kg⁻¹; P1、P2、P3、P4, 分别添加过磷酸钙400、800、1 200、2 400 mg·kg⁻¹。同列不同小写字母表示处理间差异显著(p < 0.05)。
 CK, control; N1, N2, N3, N4, add urea 200, 400, 600, 800 mg·kg⁻¹, respectively; P1, P2, P3, P4, add calcium superphosphate 400, 800, 1 200, 2 400 mg·kg⁻¹, respectively. Different small letters in the same column indicate significant difference among treatments (p < 0.05).

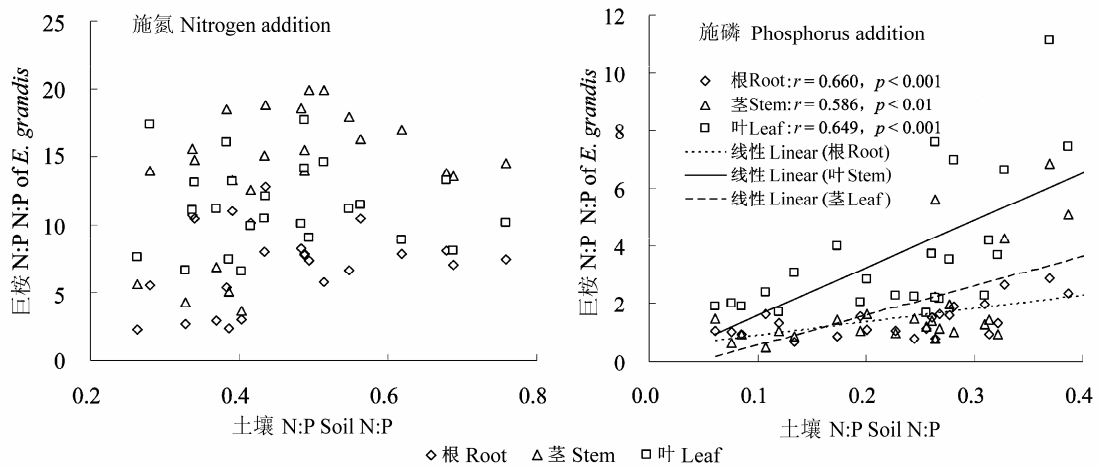


图3 土壤N:P和巨桉根、茎、叶N:P的化学计量关系。

Fig. 3 Correlations about N:P stoichiometric relationship of soil and root, stem, leaf of *Eucalyptus grandis*.

物量达到最大, 这时巨桉对N的需要基本达到饱和, 之后生物量的增长速率放缓。这与de Silva等(2013)对1–2年生的桉树人工林施肥管理对生物量的影响的研究结果一致。通常在N受限制的情况下, 提高N的供应量、降低P的供应量会促进植物生物量的积累, 相反, 在P受限制的情况下, 则会抑制生物量的

积累(Güsewell, 2005)。而本实验的结果证实, 在N限制的条件下, 施N促进了巨桉生物量的积累, 施P对生物量的影响不明显。施N或施P改变了巨桉幼苗的N、P含量, 施N可以促使酸性紫色土条件下巨桉对N的吸收而抑制对P的吸收, 施P则促进巨桉幼苗对P的吸收。说明在土壤N含量较低的情况下, 巨桉

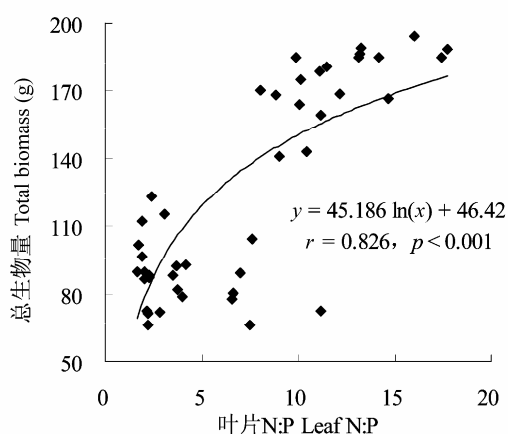


图4 巨桉幼苗生物量与叶片N:P的关系。

Fig. 4 Relationships between biomass and leaf N:P of *Eucalyptus grandis* seedlings.

对P的吸收在很大程度上受到N供应的影响,这符合植物的“最小因子限制定律”。

植物根、茎、叶中的养分含量取决于土壤养分供应和植被养分需求间的动态平衡,因此植物的养分比率常常会趋向固定的比值,这一比值可以反映植物体内养分的利用状况(Sterner *et al.*, 2002; Ptacnik *et al.*, 2005)。其中,植物根、茎、叶的C:N和C:P比意味着植物吸收营养所能同化C的能力,在一定程度上反映了植物的养分利用效率(Tessier & Raynal, 2003)。从巨桉幼苗N、P的利用效率(表2)和C:N、C:P(表3)的角度来看,所反映的N、P利用效率变化基本相同,即施N会显著降低植物 NUE_N ,相反,施P会显著降低植物 NUE_P ,说明C:N和C:P可以间接反映植物的养分利用效率。同时,研究也证实了植物在营养元素供应缺乏的情况下往往具有较高的养分利用效率,这是植物适应贫瘠养分状态的一种生存策略;而在营养元素供应充足时,元素利用效率较低(Bowman, 1994)。Bennett等(1997)研究蓝桉(*Eucalyptus globulus*)地上生物量与P含量的关系表明,当P的积累量超过了蓝桉的生长需求时,则出现P的利用率降低。本试验设计只针对N、P单独的添加,没有进行N、P交叉实验组合,有必要深入研究N、P组合效应对生物量及养分积累和分配的影响。

一般植物在自然生态系统中,叶片N与P含量都是显著正相关,N含量的变化对本木植物的N:P有决定性作用(Güsewell, 2004)。本研究中,土壤中添

加N、P改变了巨桉幼苗各器官的N、P含量,同时也显著影响了土壤与植物N:P的关系。在N供应受限制的情况下施N肥显著提高了根、茎、叶的N:P比值,土壤中大量的N被巨桉吸收,以供应生物量的快速增长,施N处理明显缓解了土壤中N缺乏对巨桉幼苗生长的限制作用;而施P肥显著降低根、茎、叶的N:P,土壤中多余的P没有被植物吸收利用,且进一步加剧了N的限制作用。相关研究也表明,施N肥可以提高桉树的N含量和N:P比,而施P肥提高P含量并降低N:P(Graciano *et al.*, 2006)。N添加改变了土壤的N、P供应状况,随着N添加量的增加,土壤的N供应相对充足,而P逐渐表现为短缺(陈凌云, 2010; 安卓等, 2011)。

植物N:P可用作N饱和的诊断指标,不仅被用于确定养分限制的阈值,也可以用来反映土壤对植物生长的养分供应状况(Koerselman & Meuleman, 1996)。N:P通常受到土壤养分的相对有效性、物种、植物年龄的影响,不同研究区域、生态系统或植被类型判断N、P限制作用的N:P值不同,N:P临界指标变化很大(Koerselman & Meuleman, 1996; Tessier & Raynal, 2003; Zhang *et al.*, 2003; Güsewell, 2004)。普遍的观点认为,较低的N:P一般反映植物受到N限制,较高的N:P反映植物受到P限制。Herbert (1996)研究发现,不同国家的桉树人工林中,巨桉叶片的N:P低于这个最佳值范围(11:1–18:1),则需要施N肥,如果N:P高于这个最佳值范围,则需要添加P肥。本研究通过巨桉生物量沿N:P的变化规律可以判断,叶片N:P < 15时,巨桉的生长主要受到N的限制作用。因此,在这种状况下添加N肥可以促进巨桉生长并提高生物量,但在高N施肥剂量下P的限制作用还未深入研究,本试验施N的最高剂量(N4: 800 mg·kg⁻¹风干土)可能相对偏低,巨桉的生长还未进入受P限制的状态。

基金项目 国家科技支撑计划项目(2011BAC09B-05)、教育部博士点基金项目(20115103120003)、四川省科技厅应用基础项目(2012JY0047)、四川省科技支撑计划项目(2010NZ0051)、四川省教育厅重点项目(11ZA079)和四川省教育厅科技创新团队资助计划项目(11TD006)。

致谢 感谢四川农业大学林学院陈磊、纪托未、余鹏燕、刘强、唐海龙等同学在实验分析测试过程中给予的帮助。

参考文献

- Aber JD, Nadelhoffer KJ, Steudler P, Melillo JM (1989). Nitrogen saturation in northern forest ecosystems. *BioScience*, 39, 378–386.
- An Z, Niu DC, Wen HY, Yang Y, Zhang HR, Fu H (2011). Effects of N addition on nutrient resorption efficiency and C:N:P stoichiometric characteristics in *Stipa bungeana* of steppe grasslands in the Loess Plateau, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 801–807. (in Chinese with English abstract) [安卓, 牛得草, 文海燕, 杨益, 张洪荣, 傅华 (2011). 氮素添加对黄土高原典型草原长芒草氮磷重吸收率及C:N:P化学计量特征的影响. 植物生态学报, 35, 801–807.]
- Bennett LT, Weston CJ, Attiwill PM (1997). Biomass, nutrient content and growth response to fertilisers of six-year-old *Eucalyptus globulus* plantations at three contrasting sites in Gippsland, Victoria. *Australian Journal of Botany*, 45, 103–121.
- Bowman WD (1994). Accumulation and use of nitrogen and phosphorus following fertilization in two alpine tundra communities. *Oikos*, 70, 261–270.
- Chapin SF III, Matson P, Mooney HA (2002). *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer-Verlag, New York.
- Chen LY (2010). *Effects of N, P Addition on N:P Stoichiometry of Different Functional Groups in Potentilla fruticosa Community in a Sub-alpine Meadow*. Master degree dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. (in Chinese with English abstract) [陈凌云 (2010). 添加氮磷对亚高寒草甸金露梅群落各功能群化学计量学特征的影响. 硕士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- da Silva PHM, Poggiani F, Libardi PL, Gonçalves AN (2013). Fertilizer management of eucalypt plantations on sandy soil in Brazil: initial growth and nutrient cycling. *Forest Ecology and Management*, 301, 67–78.
- Graciano C, Goya JF, Frangi JL, Guamet JJ (2006). Fertilization with phosphorus increases soil nitrogen absorption in young plants of *Eucalyptus grandis*. *Forest Ecology and Management*, 236, 202–210.
- Graciano C, Guamet JJ, Goya JF (2005). Impact of nitrogen and phosphorus fertilization on drought responses in *Eucalyptus grandis* seedlings. *Forest Ecology and Management*, 212, 40–49.
- Güsewell S (2004). N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 164, 243–266.
- Güsewell S (2005). Responses of wetland graminoids to the relative supply of nitrogen and phosphorus. *Plant Ecology*, 176, 35–55.
- Güsewell S, Koerselman W, Verhoeven TA (2004). Biomass N:P ratios as indicators of nutrient limitation for plant populations in Wetlands. *Ecological Applications*, 13, 372–384.
- Han WX, Fang JY, Guo DL, Zhang Y (2005). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 168, 377–385.
- He JS, Fang JY, Wang ZH, Guo DL, Flynn DFB, Geng Z (2006). Stoichiometry and large-scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grassland biomes of China. *Oecologia*, 149, 115–122.
- He JS, Han XG (2010). Ecological stoichiometry: searching for unifying principles from individuals to ecosystems. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 2–6. (in Chinese with English abstract) [贺金生, 韩兴国 (2010). 生态化学计量学: 探索从个体到生态系统的统一化理论. 植物生态学报, 34, 2–6.]
- Herbert MA (1996). Fertilizer and eucalypt plantations in South Africa. In: Attiwill PM, Adams M eds. *Nutrition of Eucalypts*. CSIRO Publishing, Collingwood. 303–325.
- Hessen DO, Ågren GI, Anderson TR, Elser JJ, de Tuijter PC (2004). Carbon sequestration in ecosystems: the role of stoichiometry. *Ecology*, 85, 1179–1192.
- Koerselman W, Meuleman AF (1996). The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 33, 1441–1450.
- Ptácnik R, Jenerette GD, Verschoor AM, Huberty AF, Solimini AG, Brookes JD (2005). Applications of ecological stoichiometry for sustainable acquisition of ecosystem services. *Oikos*, 109, 52–62.
- Reich PB, Oleksyn J (2004). Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 11001–11006.
- Sterner RW, Elser JJ, Vitousek P (2002). *Ecological Stoichiometry: the Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton University Press, Princeton.
- Tessier JT, Raynal DJ (2003). Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation. *Journal of Applied Ecology*, 40, 523–534.
- Treseder KK, Vitousek PM (2001). Effects of soil nutrient availability on investment in acquisition of N and P in Hawaiian rain forests. *Ecology*, 82, 946–954.
- Vitousek PM (1982). Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The American Naturalist*, 119, 553–572.
- Wardle DA, Walker LR, Bardgett RD (2004). Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences. *Science*, 305, 509–513.
- Zeng DH, Chen GS (2005). Ecological stoichiometry: a science to explore the complexity of living systems. *Acta Phytoecologica Sinica*, 29, 1007–1019. (in Chinese with English abstract) [曾德慧, 陈广生 (2005). 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索. 植物生态学报, 29, 1007–1019.]

Zhang J, Yang WQ (2008). *Ecosystem of Short-Term Rotation Plantation of Eucalypt (Eucalyptus grandis)*. Sichuan Science and Technology Press, Chengdu. (in Chinese) [张健, 杨万勤 (2008). 短轮伐期巨桉人工林生态系统. 四川科学技术出版社, 成都.]

Zhang LX, Bai YF, Han XG (2003). Application of N:P stoichiometry to ecology studies. *Acta Botanica Sinica*, 45, 1009–1018.

Zhang LX, Bai YF, Han XG (2004). Differential Responses of N:P stoichiometry of *Leymus chinensis* and *Carex korshinskyi* to N additions in a steppe ecosystem in Nei Mongol. *Acta Botanica Sinica*, 46, 259–270. (in Chinese with English abstract) [张丽霞, 白永飞, 韩兴国 (2004). 内蒙古典型草原生态系统中N素添加对羊草和黄囊苔草N:P化学计量学特征的影响. 植物学报, 46, 259–270.]

责任编辑: 黄建辉 责任编辑: 李 敏