

5种黄檀族珍贵树种碳、氮、磷化学计量^{*}

赵坤坤¹ 许 涵² 施国政¹ 张晓凤³ 杨 繁¹ 陈仁利¹

(1. 中国林业科学研究院热带林业研究所试验站, 海南 乐东黎族自治县 572500; 2. 中国林业科学研究院热带林业研究所, 广东 广州 510520; 3. 海南省林业科学研究院(海南省红树林研究院), 海南 海口 571100)

摘要 为了解珍贵树种在环境适应中的资源获取与生长策略, 对巴里黄檀 *Dalbergia bariensis*、交趾黄檀 *Dalbergia cochinchinensis*、降香黄檀 *Dalbergia odorifera*、大果紫檀 *Pterocarpus macrocarpus*、檀香紫檀 *Pterocarpus santalinus* 叶、茎、根中 C、N、P 化学计量特征进行分析。结果显示, (1) 5 种黄檀族树种叶片有机物含量在中国地区处于平均水平, 叶片具有高 N 低 P 的营养特征, 其中交趾黄檀可能是一种潜在的高碳汇树种; (2) 黄檀族树种的 C 元素主要储藏在茎中, N、P 元素的分配则趋向叶片; (3) 黄檀族树种具有较低养分利用效率和较高生长速率, 生长过程主要受土壤 P 元素限制; (4) 生态化学计量比变异分析中, C 元素的变异系数最小。

关键词 黄檀族; 5 种珍贵树种; 碳; 氮; 磷; 化学计量

中图分类号: S718.43 **文献标志码:** A **文章编号:** 2096-2053 (2022) 03-0119-09

Carbon, Nitrogen, and Phosphorus Stoichiometry of Leaves, Stems and Roots with Five Rosewood Species of Dalbergieae

ZHAO Kunkun¹ XU Han² SHI Guozheng¹ ZHANG Xiaofeng³
YANG Fan¹ CHEN Renli¹

(1. The Experimental Station of Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Ledong Li Autonomous Country, Hainan 572500, China; 2. Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Guangzhou, Guangdong 510520, China; 3. Hainan Academy of Forestry (Hainan Academy of Mangrove), Haikou, Hainan 571100, China)

Abstract Ecological stoichiometry is widely used as an indicator of the obtain resources and growth strategy of plants. This paper analyzed the carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) stoichiometry in leaves, stems and roots of *Dalbergia bariensis*, *Dalbergia cochinchinensis*, *Dalbergia odorifera*, *Pterocarpus macrocarpus* and *Pterocarpus santalinus*. Our results showed that: (1) the organic matter content in leaves of Dalbergieae was at a moderate level in China and the leaves had a nutrient characteristics of high nitrogen and low phosphorus. The *Dalbergia cochinchinensis* may have high carbon sink capacity. (2) The stem of Dalbergieae had highest carbon content, and the nitrogen and phosphorus contents in leaves were significantly higher than those in stems and roots. (3) The five rosewood species had lower nutrient use efficiency, higher growth rate, and the growth was mainly limited by phosphorus in soil. (4) Coefficient variation of ecological stoichiometry showed that the value of carbon content was smallest among all plants. The results of this study can provide a theoretical basis for the scientific cultivation, planting planning and sustainable management of valuable tree species plantation.

Key words Dalbergieae; five rosewood species; C; N; P; stoichiometry

^{*} 基金项目: 海南热带天然林碳汇计量监测与热带人工林营造技术研究 (CAFYBB2018MB014)。

第一作者: 赵坤坤 (1988—), 男, 助理工程师, 主要从事森林培育及森林生态研究, E-mail: 1006944791@qq.com。

通信作者: 陈仁利 (1980—), 男, 高级工程师, 主要从事森林培育及珍贵树种资源研究, E-mail: crl1098@163.com。

生态化学计量学是研究生态系统中能量流动与化学元素之间相互平衡的一门科学,最初应用在水生系统中,随着学科的发展,逐渐应用到陆地植被、昆虫、土壤等陆地生态系统中,是目前生态学研究领域的热点之一^[1-2]。碳(C)、氮(N)、磷(P)作为植物生长必须的3种大量元素,对植物生长发育具有非常重要的影响,其化学计量特征可以反应植物的营养水平和生长发育过程中对外界环境的适应性^[3-4]。3种大量元素中,N、P元素被认为是影响陆地生态系统固碳和群落结构、功能的两种关键元素^[5]。植物叶片C/N、C/P可以体现养分利用效率和碳同化能力,一般认为,生长迅速的物种需要更多的N、P元素^[6];而N/P则常被用于植物养分(氮、磷)的限制性指标,当 $N/P > 16$ 时,认为植物生长主要受到磷元素的限制,若 $N/P < 14$,则认为植物生长主要受到氮元素的限制,当 $14 \leq N/P \leq 16$ 时,则认为植物在生长过程中受到氮、磷两种元素共同限制^[5,7]。植物生长过程中会受到不同元素的共同调控,不同器官之间存在一定相关性,并通过元素之间的比例变化以更好适应环境,例如,Du^[6]的研究表明,由于叶器官与茎器官直接相连,器官中养分吸收与转运过程密切相关,因此两种器官中P、C/P、N/P之间存在显著相关性。因此,生态化学计量学特征也被认为是研究植物在不同环境中采取不同生存策略的一种有效手段。

黄檀族隶属豆科,族内很多树种经济价值很高,其中以紫檀属与黄檀属为代表的红木树种最为珍贵。珍贵树种可用于制作精美家具、传统医药和手工艺品等,具有较高经济价值,在林业建设中占有非常重要的地位,是国家的重要资源^[8]。但随着野生资源的逐渐枯竭与人们对自然生态的重视,加大珍贵树种造林,增加珍贵树种资源储备成为培育我国自然资源的重要战略^[9]。目前,生态化学计量学多集中于生态系统、植物群落或某一植物区域等较大尺度的研究^[10-12]。对于珍贵树种,特别是一些国外引进的红木树种化学计量分析与在人工林中的应用尚未得到重视。本研究选取了5种黄檀族珍贵树种(巴里黄檀 *Dalbergia bariensis*、交趾黄檀 *Dalbergia cochinchinensis*、降香黄檀 *Dalbergia odorifera*、大果紫檀 *Pterocarpus macrocarpus*、檀香紫檀 *Pterocarpus santalinus*),对其叶、茎、根的C、N、P元素进行测量分析,通过了解物种的元素限制、养分分布规律与利用

方式等,为珍贵树种人工林的科学培育、规划种植和可持续经营提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 地理位置概况

试验区位于海南省乐东黎族自治县尖峰镇中国林业科学研究院热带林业研究所试验站(简称试验站,图1),地理坐标:18°23'~18°52' N, 108°36'~109°05' E。本地区为热带岛屿季风性气候,年平均温24.5℃,最冷月平均气温约19℃,无霜雪, $\geq 10^\circ\text{C}$ 年积温9 000℃,年平均降雨量为1 560 mm,全年分旱雨两季,雨季为5—10月,尤以8、9月份最多,旱季为11月到次年4月,降雨稀少。试验站于2015年种植了5种珍贵树种:巴里黄檀、交趾黄檀、降香黄檀、大果紫檀、檀香紫檀,种植数量为200棵/种,种植面积为2.67 km²/种,详细信息见表1。

1.2 实验设计与样品采集

本研究于2020年7月份(雨季),于试验站内采集5种珍贵树种样本,每种树种设置3个重复实验,每个重复实验选取3棵长势良好,大小一致的样株进行样本采集,每棵样株分别采集叶、茎、根3种植物器官,叶:采集成熟叶片,每棵样株分东、南、西、北4个方向的不同部位(下、中、上)采集同等重量叶片,混合后每份重量 ≥ 40 g;茎:在同一样株采集叶片部位采集茎样,混合后每份重量 ≥ 40 g;根:在离开样株主茎80~100 cm左右,同样分东、南、西、北4个方位挖取样株毛细根(直径 ≤ 2 mm),清除根部土壤,每份重量 ≥ 50 g。共采集45份个体样本数据。

1.3 样品处理与测定

所有植物材料置于烘箱内(60℃)烘干,用高速万能粉碎机(泰斯特FW80.FW100)对烘干后的材料样本进行粉碎处理并过筛(100目)。

全氮采用硫酸-双氧水消煮-蒸馏滴定法测定;全磷采用硫酸-双氧水消煮-钒钼黄比色法测定;有机碳采用高温外热重铬酸钾氧化-容量法测定。

1.4 统计分析

所有数据通过WPS-Excel 2019与SPSS 19.0^[13]软件进行统计分析与相关图片绘制。采用单因素方差分析中假定方差齐性(LSD、Bonferroni、Tukey)综合比较测定化学元素与化学计量比的差



图 1 试验区地理位置
Fig.1 The geographical location of test area

表 1 试验站 5 种黄檀族树种植物概况
Table 1 Information of 5 species (Dalbergieae) in the experimental station

物种 Species	科 Family	属 Genus	生活型 Life form	数量 / 棵 Number/ tree	胸径 /cm Breast diameter	树高 /m Tree height	冠幅 /m Crown width	地上生物量 /kg Aboveground biomass
巴里黄檀 <i>Dalbergia bariensis</i>	豆科	黄檀属	大乔木	200	6.68 ± 1.84	4.43 ± 0.84	2.22 × 2.07	6.48
交趾黄檀 <i>Dalbergia cochinchinensis</i>	豆科	黄檀属	大乔木	200	10.2 ± 2.52	7.56 ± 1.36	3.73 × 3.75	25.12
降香黄檀 <i>Dalbergia odorifera</i>	豆科	黄檀属	大乔木	200	4.41 ± 1.1	4.05 ± 0.90	1.78 × 1.67	2.63
大果紫檀 <i>Pterocarpus macrocarpus</i>	豆科	紫檀属	大乔木	200	5.42 ± 2.59	4.52 ± 1.22	2.40 × 2.40	4.37
檀香紫檀 <i>Pterocarpus santalinus</i>	豆科	紫檀属	大乔木	200	7.64 ± 2.39	5.83 ± 1.35	2.17 × 2.18	11.04

注：表中数据为平均值 ± 标准差。
Note: the data in the table are the mean ± SD.

异显著性检验，通过相关性分析中 pearson 相关系数法检测指标相关性。

2 结果与分析

2.1 黄檀族珍贵树种叶、茎、根中C、N、P元素含量

如图 2 与表 2 所示，5 种黄檀族树种中，叶、茎、根 C 含量的变化范围分别为 457.96~514.73 g/kg (均值 476.78 g/kg)、480.02~503.12 g/kg (均值 494.81 g/kg)、459.88~517.62 g/kg (均值 487.81 g/kg)；C 含量在不同器官之间的分布表现为：茎高于根、叶，其中茎 C 含量与叶 C 含量之间存在差异

显著性 ($P < 0.05$)；不同物种之间，交趾黄檀叶、茎、根中的 C 含量高于其余物种，其中叶、根中 C 含量与其余物种之间存在差异显著性 ($P < 0.05$)。

5 种黄檀族树种中，叶、茎、根 N 含量的变化范围分别为 22.31~31.40 g/kg (均值 27.38 g/kg)、5.32~10.58 g/kg (均值 7.03 g/kg)、9.78~15.87 g/kg (均值 12.71 g/kg)；N 含量在不同器官之间的分布表现为：叶显著高于茎、根器官 ($P < 0.05$)。

5 种黄檀族树种中，叶、茎、根 P 含量的变化范围分别为 1.07~1.54 g/kg (均值 1.32 g/kg)、0.40~0.85 g/kg (均值 0.60 g/kg)、0.60~1.02 g/kg (均值 0.83 g/kg)；与 N 含量在不同器官中的分布

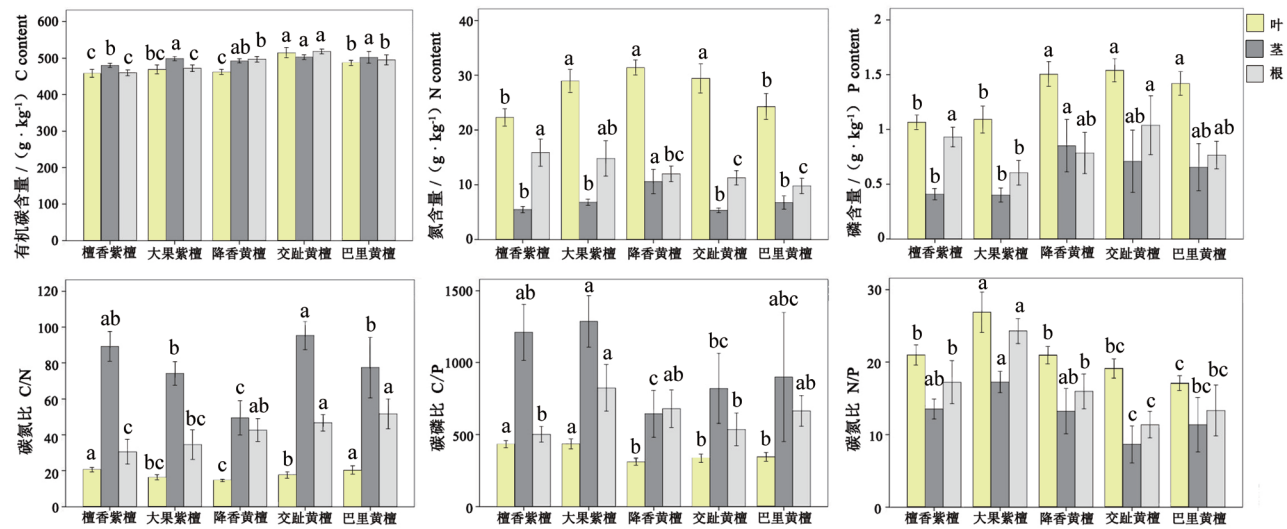


图 2 5 种黄檀族树种叶、茎、根的碳、氮、磷含量与化学计量比特征在同一器官不同物种间的差异显著性 ($P < 0.05$)
Fig. 2 The significant difference of C, N, P stoichiometry among different species in the same organ ($P < 0.05$)

表 2 不同物种叶片、茎、根中碳、氮、磷、化学计量特征
Table 2 C, N, and P stoichiometry of leaves, stems and roots with five rosewood species

元素 Element	器官 Organ	檀香紫檀 <i>Pterocarpus santalinus</i>	大果紫檀 <i>Pterocarpus macrocarpus</i>	降香黄檀 <i>Dalbergia odorifera</i>	交趾黄檀 <i>Dalbergia cochinchinensis</i>	巴里黄檀 <i>Dalbergia bariensis</i>	黄檀族 (5 种物种 均值) Dalbergiaceae (mean value)
C/(g · kg ⁻¹)	叶	457.96 ± 14.48b	468.95 ± 15.67b	461.63 ± 8.88b	514.73 ± 17.08ab	487.14 ± 8.12a	476.78 ± 24.59b
	茎	480.02 ± 7.10a	498.88 ± 7.72a	492.40 ± 6.96a	503.12 ± 8.19b	502.21 ± 17.15a	494.81 ± 12.69a
	根	459.88 ± 10.74b	472.11 ± 11.75b	497.14 ± 10.29a	517.62 ± 8.01a	492.31 ± 14.13a	487.81 ± 22.96a
N/(g · kg ⁻¹)	叶	22.31 ± 2.02a	28.97 ± 2.74a	31.40 ± 1.79a	29.46 ± 3.15a	24.31 ± 2.57a	27.38 ± 4.21a
	茎	5.46 ± 0.76c	6.80 ± 0.75c	10.58 ± 2.87b	5.32 ± 0.51c	6.75 ± 1.34c	7.03 ± 2.46c
	根	15.87 ± 3.25b	14.81 ± 4.20b	11.97 ± 1.83b	11.11 ± 1.50b	9.78 ± 1.33b	12.71 ± 3.44b
P/(g · kg ⁻¹)	叶	1.07 ± 0.09a	1.09 ± 0.16a	1.51 ± 0.15a	1.54 ± 0.12a	1.42 ± 0.12a	1.32 ± 0.24a
	茎	0.41 ± 0.07c	0.40 ± 0.08c	0.85 ± 0.31b	0.71 ± 0.34b	0.65 ± 0.23b	0.60 ± 0.29c
	根	0.93 ± 0.12b	0.60 ± 0.15b	0.78 ± 0.24b	1.02 ± 0.31b	0.83 ± 0.30b	0.83 ± 0.27b
C/N	叶	20.65 ± 1.57c	16.32 ± 1.68c	14.74 ± 0.82b	17.65 ± 1.99c	20.26 ± 2.45c	17.82 ± 2.84c
	茎	89.16 ± 10.78a	74.20 ± 8.51a	49.47 ± 12.42a	95.28 ± 9.39a	77.42 ± 18.14a	76.66 ± 19.89a
	根	30.56 ± 8.90b	34.53 ± 10.75b	42.61 ± 8.28a	47.23 ± 5.35b	51.22 ± 7.87b	41.23 ± 11.18b
C/P	叶	432.02 ± 32.94b	434.80 ± 44.84c	309.17 ± 29.14b	336.18 ± 34.36b	345.38 ± 31.93b	373.60 ± 63.34c
	茎	1 210.30 ± 254.33a	1 286.67 ± 232.64a	644.48 ± 212.72a	820.68 ± 290.65a	899.36 ± 485.02a	979.38 ± 379.37a
	根	501.52 ± 70.85b	824.24 ± 210.13b	680.03 ± 170.51a	541.61 ± 128.81b	650.32 ± 176.92ab	639.54 ± 190.08b
N/P	叶	21.00 ± 1.82a	26.89 ± 3.66a	20.97 ± 1.56a	19.13 ± 1.57a	17.12 ± 1.10a	21.25 ± 3.89a
	茎	13.54 ± 1.80c	17.26 ± 1.90b	13.24 ± 4.07b	8.65 ± 3.07b	11.38 ± 4.07b	12.98 ± 4.10c
	根	17.22 ± 3.84b	24.29 ± 2.25a	15.97 ± 3.13b	11.38 ± 2.04b	13.02 ± 4.30ab	16.38 ± 5.47b
C/N/P	叶	428/21/1	430/27/1	306/21/1	334/19/1	343/17/1	361/21/1
	茎	1 171/13/1	1 247/17/1	579/12/1	709/7/1	773/10/1	825/12/1
	根	494/17/1	787/25/1	637/15/1	507/11/1	593/12/1	588/15/1

注：表中数据为平均值 ± 标准差；不同小写字母表示同物种不同器官之间存在差异显著性 ($P < 0.05$)。
Note: the data in the table are the mean ± SD; The different Lowercase letters indicate significant difference at 0.05 level.

特征类似, P 含量在不同器官中的分布表现为: 叶显著高于茎、根器官 ($P < 0.05$)。

2.2 黄檀族珍贵树种叶、茎、根化学计量比特征

如图 2 与表 2 所示, 5 种黄檀族树种中, 叶、茎、根 C/N 变化范围分别为 14.74~20.65 (均值 17.82)、49.47~95.28 (均值 76.66)、30.56~51.22 (均值 41.23); C/N 值在不同器官之间的分布表现为: 茎显著高于根、叶 ($P < 0.05$)。

5 种黄檀族树种中, 叶、茎、根 C/P 变化范围分别为 309.17~434.80 (均值 373.60)、644.48~1286.67 (均值 979.38)、501.52~824.24 (均值 639.54); 檀香紫檀、大果紫檀、交趾黄檀、巴里黄檀 4 种树种 C/P 值在不同器官中的分布均表现为: 茎显著高于根、叶 ($P < 0.05$), 而降香黄檀 C/P 值在不同器官中的分布表现为: 根高于茎、叶器官。

5 种黄檀族树种中, 叶、茎、根 N/P 变化范围分别为 17.12~26.89 (均值 21.25)、8.65~17.26 (均值 12.98)、11.38~24.29 (均值 16.38); 5 种树种叶片中的 N/P 值均显著高于茎、根 ($P < 0.05$), 其中大果紫檀叶、根中的 N/P 值显著大于其余物种 ($P < 0.05$)。

2.3 黄檀族珍贵树种各器官 C、N、P 含量以及化学计量比的相关性

如表 3, 同器官 C、N、P 含量与化学计量比相关性分析显示: 在叶、茎器官中, C 与 N、P、C/N、C/P、N/P 之间均呈现极显著正相关, N 与 P、N/P 呈极显著正相关; 此外, 叶器官中, N 与 C/N、C/P 呈极显著正相关, P 与 C/P、N/P 呈显著或极显著正相关; 根器官中, N 与 C/P 呈极显著负相关, C 与 N、N/P 呈极显著负相关, P 与 C/P、N/P 呈极显著负相关。

不同器官中 C、N、P 含量与化学计量比的相关性分析显示: 根与茎之间、叶与茎之间的 (C/P 与 N/P)、(N/P 与 C/P)、(N/P 与 N/P) 呈显著或极显著的正相关关系; 此外, 叶与茎化学计量之间存在大量显著或极显著正相关关系; 根与茎、叶之间的 (C 与 C/P)、(P 与 N/P)、(C/N 与 C/P、N/P) 存在显著或极显著负相关, 而根与叶之间的所有相关性均与 P 元素有关。

2.4 黄檀族珍贵树种各器官 C、N、P 含量以及化学计量比的变异

5 种珍贵树种各器官 C、N、P 含量以及化学

计量比的变异不同 (表 4)。各器官中, 以 C 含量的变异系数最小 (1.41%~3.41%)。檀香紫檀与大果紫檀各器官 C 含量变异系数表现为叶>根>茎。N、P 含量变异系数较大 (5.70%~47.89%), 其中檀香紫檀、大果紫檀、降香黄檀、巴里黄檀的 N、P 含量变异系数均表现为茎、根>叶, 以大果紫檀根中 N 含量变异系数最高, 达到 28.36%, 交趾黄檀茎中 P 含量变异系数最高, 达到 47.89%。化学计量比的变异系数特征与 N、P 含量变异系数特征类似, 范围在 5.56%~53.93%, 其中檀香紫檀、大果紫檀、降香黄檀、巴里黄檀的 C/N、C/P 变异系数均表现为茎、根>叶; 以大果紫檀根中 C/N 变异系数最高, 达到 31.13%, 巴里黄檀茎中 C/P 变异系数最高, 达到 53.93%; 而 N/P 变异系数以巴里黄檀茎中最高, 为 35.76%。

3 结论与讨论

3.1 物种对于不同外界环境的适应是遗传物质与环境共同作用的结果, 同时, 在不同进化过程中形成了独特的结构、生理机理与养分利用特征^[14]。叶片作为植物的主要光合作用器官, 其养分特征可以反应不同植物的碳储能力, 养分利用特征以及环境土壤中的营养水平状况等^[15-16]。5 种黄檀族珍贵树种叶 C 含量均值为 476.78 g/kg, 略高于全球植物叶平均碳含量 (461.6 g/kg)^[17-18], 与中国地区珍贵树种樟树 (477.93 g/kg)、格木 (482.40 g/kg)、闽楠 (484.48 g/kg) 的叶 C 含量相差不大^[19], 接近中国东部南北样带植物叶中平均碳含量 (480.1 g/kg) 和中国珠江三角洲常绿阔叶林叶片碳含量 (481.59 ± 18.35 g/kg)^[20-21], 说明黄檀族植物叶片的有机物含量在中国地区处于平均水平。5 种树种中, 交趾黄檀与巴里黄檀的叶 C 含量显著高于本地物种降香黄檀。较高叶 C 含量表明植物具有较强的光合作用能力, 光合产物的快速积累可以促进新叶和老叶片之间的养分分配效率, 加快叶片新老更替, 对环境具有更好的适应能力^[22], 说明交趾黄檀和巴里黄檀作为外来引进物种也非常适合在试验区进行种植。此外, 5 种黄檀族树种中, 交趾黄檀在叶、茎、根中均具有最高 C 含量, 并且在相同生长时间内, 树高、胸径、冠幅、地上生物量均高于其余物种 (表 1), 生长速度最快。因全球气候变暖的原因, 植物光合固碳作为重要的陆地碳库, 一直都备受关注, 有证

表 3 5 种黄檀族树种叶、茎和根中 C、N、P 含量及化学计量比间的相关系数

Table 3 Correlation coefficients among C, N, P concentrations and their stoichiometry in leaves, stems and roots of Dalbergieae (five species)

器官 Organ	元素 Element	根 Root					叶 Leaf						茎 Stem						
		N	P	C/N	C/P	N/P	C	N	P	C/N	C/P	N/P	C	N	P	C/N	C/P	N/P	
根 Root	C	-0.53**	0.18	0.57**	0.02	-0.52**	0.10	0.18	0.39**	-0.14	-0.37*	-0.26	0.01	0.07	0.40**	-0.03	-0.41**	-0.41**	
	N	1	0.15	-0.97**	-0.32*	0.58**	0.18	0.18	-0.02	0.18	0.37*	0.38*	0.20	-0.05	-0.16	0.27	0.46**	0.37*	
	P		1	-0.13	-0.91**	-0.66**	-0.09	-0.19	-0.01	-0.01	-0.20	-0.325*	-0.16	-0.30*	0.11	0.11	-0.28	-0.49**	
	C/N			1	0.28	-0.60**	-0.16	-0.17	0.03	-0.15	-0.36*	-0.37*	-0.18	0.04	0.18	-0.22	-0.45**	-0.39**	
	C/P				1	.57**	0.03	0.17	-0.05	-0.11	0.13	0.30*	0.08	0.28	-0.08	-0.19	0.19	0.41**	
	N/P					1	0.15	0.25	-0.10	0.06	0.43**	0.56**	0.22	0.16	-0.27	0.07	0.58**	0.68**	
叶 Leaf	C						1	0.86**	0.85**	0.85**	0.79**	0.76**	0.99**	0.54**	0.50**	0.75**	0.52**	0.56**	
	N							1	0.86**	0.49**	0.58**	0.81**	0.87**	0.69**	0.59**	0.43**	0.32*	0.54**	
	P								1	0.59**	0.38*	0.46**	0.83**	0.58**	0.69**	0.50**	0.16	0.27	
	C/N									1	0.83**	0.56**	0.85**	0.28	0.26	0.84**	0.62**	0.49**	
	C/P										1	0.88**	0.83**	0.35*	0.12	0.73**	0.76**	0.74**	
	N/P											1	0.81**	0.56**	0.25	0.49**	0.63**	0.79**	
茎 Stem	C												1	0.58**	0.48**	0.72**	0.57**	0.63**	
	N													1	0.65**	-0.10	-0.01	0.50**	
	P														1	0.06	-0.369*	-0.14	
	C/N															1	0.70**	0.35*	
	C/P																1	0.81**	
	N/P																	1	

注：n= 45; * 表示 $P<0.05$; ** 表示 $P<0.01$.

表 4 5 种黄檀族树种叶、茎、根生态化学计量特征的变异系数

Table 4 Coefficient variation of ecological stoichiometry in different organs of five species

物种 Species	器官 Organ	生态化学计量特征变异系数 /% Coefficient variation of ecological stoichiometry					
		C	N	P	C/N	C/P	N/P
檀香紫檀 <i>Pterocarpus santalinus</i>	叶	3.16	9.05	8.41	7.6	7.62	8.67
	茎	1.48	13.92	17.07	12.09	21.01	13.29
	根	2.34	20.48	12.9	29.12	14.13	22.30
大果紫檀 <i>Pterocarpus macrocarpus</i>	叶	3.34	9.46	14.68	10.29	10.31	13.61
	茎	1.55	11.03	20	11.47	18.08	11.01
	根	2.49	28.36	25	31.13	25.49	9.26
降香黄檀 <i>Dalbergia odorifera</i>	叶	1.92	5.7	9.93	5.56	9.43	7.44
	茎	1.41	27.13	36.47	25.11	33.01	30.74
	根	2.07	15.29	30.77	19.43	25.07	19.60
交趾黄檀 <i>Dalbergia cochinchinensis</i>	叶	3.32	10.69	7.79	11.27	10.22	8.21
	茎	1.63	9.59	47.89	9.86	35.42	35.49
	根	1.55	13.50	30.39	11.33	23.78	17.93
巴里黄檀 <i>Dalbergia bariensis</i>	叶	1.67	10.57	8.45	12.09	9.24	6.43
	茎	3.41	19.85	35.38	23.43	53.93	35.76
	根	2.87	13.60	36.14	15.37	27.21	33.03

据表明，由于人类活动的影响，地球大气中 CO₂ 浓度在不断升高^[23]，植物可以通过提升库器官对碳的利用率或提升光合速率以固定更多的碳，产生更多生物量，从而影响生态系统中的碳循环过程，以应对气候变化^[24-25]。植物生物量的多少与碳的积累速度可以反应不同物种的固碳能力^[26]，因而交趾黄檀可能是一种潜在的高碳汇树种。

5 种黄檀族珍贵树种叶 N 含量均值为 27.38 g/kg，高于中国地区植物区系（18.6 g/kg）和世界各地多个陆地生态系统和群落植物（10.65~26.46 g/kg）^[27-28]，叶 P 含量均值为 1.32 g/kg，接近中国各地植物叶中 P 含量平均浓度（1.21~1.41 g/kg）^[27,29]，低于全球植物叶片 P 含量的均值（≥ 1.77 g/kg）^[18,30]，表明黄檀族植物叶片具有较

高 N 元素含量和较低 P 元素含量。植物获取 N、P 元素的来源有所不同, 所需 N 元素除了从土壤中获取外, 大部分可能来源于植物的固氮作用^[31-32], 而 P 元素则主要来源于土壤中的矿物风化。相关研究表明, 固氮物种叶片 N 含量一般要高于非固氮物种^[22], 加之中国地区土壤中的平均 P 含量较低^[27], 特别是低纬度亚热带或热带地区由于大量降水淋溶等原因, 使土壤中可利用的 P 元素流失更为严重^[18,33], 这可能是导致试验区 5 种黄檀族树种叶片具有高 N 低 P 养分特征的原因。

3.2 植物中不同的营养器官具有不同的生理功能, 所含 C、N、P 元素含量也有较大差别^[34]。茎作为植物主要的支持与养分输送器官, 需要更多碳水化合物。本研究的叶、茎、根器官中, 茎具有最高的 C 含量均值, 与侧柏和马尾松 2 种植物的研究结果相类似^[6,35], 但不同于叶 C 含量较高的杉木、木荷、米楮以及同为珍贵树种的樟树、格木、闽楠等物种^[19,36]。这可能与植物在不同的生境下所采取的不同营养分配策略有关^[37-38]。N、P 元素作为植物光合作用进程的重要组成部分, 其含量的高低会直接影响光合作用效率^[39], 叶片中 N、P 含量均值显著高过茎与根, 分别为茎与根 N、P 含量的 (3.9 倍、2.2 倍) 与 (2.2 倍、1.6 倍), 显示出黄檀族珍贵树种在雨季生长期, 养分分配过程中更加侧重于光合作用器官 - 叶片, 从而合成各种酶类, 提升光合作用效率, 引起植物固碳量增加^[38], 以促进植物更好的完成生长发育, 与宁志英等^[15]、Chapin^[40]的研究结果类似。相关性分析表明, 茎、叶器官之间 (N 与 N)、(P 与 P)、(C/N 与 C/N)、(C/P 与 C/P)、(N/P 与 N/P) 均呈显著或极显著正相关关系, 茎作为与叶、根之间的连接器官, 可以起到存储与输送光合产物的功能, 因而与叶片养分高度一致^[6]; 叶、茎、根之间 N/P 与 C/P、N/P 存在显著或极显著的正相关关系, 显示出黄檀族珍贵树种在生长发育过程中, 于土壤吸收固定的营养元素在不同器官中的分配与运输存在一定的相互促进关系^[41]。

3.3 不同的植物的化学计量比是物种在环境中经过长期进化适应的结果^[42]。一般认为植物对于 C 的固定多数来自于植物的光合作用, 植物中 C 元素的化学计量比特征可以有效反应植物的对于养分的同化能力与本身的生长速率, 这在生态学中得到了广泛的应用^[43]。5 种黄檀族植物叶片 C/N

(17.82)、C/P (373.60) 值低于中国陆生植物叶片平均 C/N (30.89)、C/P (393.51) 值^[44]。研究表明, 由于光合固碳需要大量物质养分与酶的参与, 具有较低 C/N、C/P 值的植物养分利用效率低, 而在自养生物生长速率假说中, 较低的 C/N、C/P 具有较高的生长速率, 虽然也有研究表明, 较高的 N/P 值的生长速率低, 但在实际测量中所得到的 N/P 值与植物的临界 N/P 值存在差异, 使用测量 N/P 值判断植物生长速率, 可能对实际结果产生误导^[45-46]。因此, 我们认为于试验区种植的黄檀族珍贵树种具有较低的养分利用效率和较高的生长速率; 5 种黄檀族植物各器官之间 C/N、C/P 值大小均为叶片 < 根 < 茎, 说明 6 种珍贵树种的叶片具有最快的生长速率, 根其次, 茎的生长最为缓慢^[47-48], 符合珍贵树种成材缓慢的特点。N、P 元素作为限制植物生长的主要元素, 是植物化学计量分析中一个非常重要的指标, 其比值通常用于植物 N、P 元素限制衡量^[7]。5 种黄檀族珍贵树种叶片 N/P 均值为 21.25 > 16, 高于中国 753 种陆地植物 (14.4)、中国东南部样带植物 (13.5) 与全球范围内植物 (12.7) 叶片的平均 N/P 值^[19], 同时, 叶、茎、根营养元素相关性分析显示, 叶与根之间的所有相关性也均与 P 元素有关, 表明黄檀族珍贵树种在生长过程中主要受土壤 P 元素的限制, 符合中国地区植物受 P 限制更大的假说^[27,49]; 较高 N/P 值可能与豆科植物特殊的固氮能力有关^[19,31]。因此, 在人工林栽培过程中要注意补充 P 肥以促进林分更好发育。

3.4 在 5 种黄檀族植物各器官 C、N、P 含量以及化学计量比变异分析中, 各器官中的 C 含量高, 但变异系数最小, 均低于 4%, 其中檀香紫檀、大果紫檀各器官 C 含量变异系数表现为叶 > 根 > 茎。器官中 C 含量具有最小变异系数, 可能是由于碳作为植物的基本结构和能源物质, 在植物体中含量高, 但变化小, 能够通过光合作用进行调节, 需要保持相对的稳定^[50]; 5 种植物中 N、P 含量变异系数较大, 檀香紫檀、大果紫檀、降香黄檀、巴里黄檀的 N、P 含量变异系数表现为茎、根 > 叶, 其中大果紫檀根中 N 含量变异系数最高, 达到 28.36%, 交趾黄檀茎中 P 含量变异系数最高, 达到 47.89%。储存在土壤中的 N、P 元素, 由植物根系进行吸收、储存或转运, 根、茎、叶中含量的高低会受到植物不同生长阶段的影响, 在植

物生长缓慢期,植物叶片仅需少量N、P元素便可以满足生长需要,更多的N、P元素储存在茎与根中,当植物进入生长旺盛期,植物叶片所需N、P元素含量逐渐上升,用于合成更多的核酸、蛋白质等物质,在生长最为迅速的时期,根吸收或储存的N、P元素不能满足植物生长发育所需时,器官中N、P含量会相对降低^[51]。同样,在植物生长过程中,由于季节更替引起环境因素变化(气温、降水等)也能够影响根系对于土壤N、P元素的吸收或N、P元素在植物各器官之间的分配^[52]。檀香紫檀、大果紫檀、降香黄檀、巴里黄檀的C/N、C/P变异系数表现为茎、根>叶,与N、P含量变异系数表现一致,分析原因可能是C含量变化小,C/N、C/P的变化主要受N、P含量变化所导致。

参考文献

- [1] MCGRODDY M E, DAUFRESNE T, HEDIN L O. Scaling of C: N: P stoichiometry in forests worldwide: Implications of terrestrial redfield - type ratios [J]. *Ecology*, 2004, 85(9):2390-2401.
- [2] ZHANG J, ELSER J J. Carbon: nitrogen: phosphorus stoichiometry in fungi: a meta-analysis [J]. *Frontiers in microbiology*, 2017, 8:1281.
- [3] MARSCHNER H. Marschner's mineral nutrition of higher plants [M]. London: Academic Press, 2011.
- [4] GÜSEWELL S. N: P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance[J]. *New phytologist*, 2004, 164(2): 243-266.
- [5] KOERSELMAN W, MEULEMAN A F. The vegetation N: P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation [J]. *Journal of applied Ecology*, 1996, 33(6): 1441-1450.
- [6] DU M, FENG H, ZHANG L, et al. Variations in carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry during a growth season within a *Platycladus orientalis* plantation [J]. *Environment*, 2020, 29(5): 1-12.
- [7] AERTS R, CHAPIN F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns[J]. *Advances in ecological research*, 1999, 30: 1-67.
- [8] 王凌晖, 林宁, 杨梅, 等. 南方地区珍贵树种研究现状及培育途径 [J]. *北华大学学报(自然科学版)*, 2008, 9(6):551-555.
- [9] 侯元兆, 陈统爱. 我国结合次生林经营发展珍贵用材树种的战略利益 [J]. *世界林业研究*, 2008(2):49-52.
- [10] KOU L, CHEN W, JIANG L, et al. Simulated nitrogen deposition affects stoichiometry of multiple elements in resource-acquiring plant organs in a seasonally dry subtropical forest [J]. *Science of the total environment*, 2018, 624:611-620.
- [11] WU T G, YU M K, WANG G G, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across forty-two woody species in Southeast China [J]. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2012, 44:255-263.
- [12] 陈小花, 陈宗铸, 吴庭天, 等. 海南岛不同林分植物叶片-土壤生态化学计量特征[J]. *林业与环境科学*, 2021, 37(5):102-108.
- [13] NIE N H, BENT D H, HULL C H. SPSS: Statistical package for the social sciences (Vol. 227) [M]. New York: McGraw-Hill, 1975.
- [14] 平川, 王传宽, 全先奎. 环境变化对兴安落叶松氮磷化学计量特征的影响 [J]. *生态学报*, 2014, 34(8):1965-1974.
- [15] 宁志英, 李玉霖, 杨红玲, 等. 科尔沁沙地主要植物细根和叶片碳、氮、磷化学计量特征 [J]. *植物生态学报*, 2017, 41(10):1069-1080.
- [16] 吴统贵, 陈步峰, 肖以华, 等. 珠江三角洲3种典型森林类型乔木叶片生态化学计量学 [J]. *植物生态学报*, 2010, 34(1):58-63.
- [17] ELSER J J, FAGAN W F, DENNO R F, et al. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs [J]. *Nature*, 2000a, 408(6812):578-580.
- [18] REICH P B, OLEKSYN J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2004, 101(30):11001-11006.
- [19] 林喜珀, 温小莹, 黄芳芳, 等. 6种热带、亚热带阔叶树种苗木生态化学计量特征 [J]. *林业与环境科学*, 2016, 32(2):10-16.
- [20] 任书杰, 于贵瑞, 姜春明, 等. 中国东部南北样带森林生态系统 102 个优势种叶片碳氮磷化学计量学统计特征 [J]. *应用生态学报*, 2012, 23(3):581-586.
- [21] 吴统贵, 陈步峰, 肖以华, 等. 珠江三角洲 3 种典型森林类型乔木叶片生态化学计量学 [J]. *植物生态学报*, 2010, 34(1):58-63.
- [22] WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M, et al. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 2004, 428:821-827.
- [23] WALKER A P, DE KAUWE M G, BASTOS A, et al. Integrating the evidence for a terrestrial carbon sink caused by increasing atmospheric CO₂ [J]. *New Phytologist*, 2021, 229(5):2413-2445.
- [24] LINDROTH R L, KINNEY K K, PLATZ C L. Respons-

- es of deciduous trees to elevated atmospheric CO₂: productivity, phytochemistry, and insect performance [J]. Ecology, 1993, 74(3):763-777.
- [25] WITTIG V E, BERNACCHI C J, ZHU X G, et al. Gross primary production is stimulated for three *Populus* species grown under free - air CO₂ enrichment from planting through canopy closure [J]. Global Change Biology, 2005, 11(4):644-656.
- [26] CHAPIN III F S, MATSON P A, MOONEY H A. Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology [M]. New York: Springer-Verlag 2002: 285-287.
- [27] HAN W, FANG J, GUO D, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China [J]. New phytologist, 2005, 168(2):377-385.
- [28] TAO Y, WU G, ZHANG Y, et al. Leaf N and P stoichiometry of 57 plant species in the Karamori Mountain Ungulate Nature Reserve, Xinjiang, China [J]. Journal of Arid Land, 2016, 8(6):935-947.
- [29] ZHANG S B, ZHANG J L, SLIK J W F, et al. Leaf element concentrations of terrestrial plants across China are influenced by taxonomy and the environment [J]. Glob Ecol Biogeogr, 2011, 21:809-818.
- [30] ELSER J J, STERNER R W, GOROKHOVA E, et al. Biological stoichiometry from genes to ecosystems [J]. Ecology Letters, 2000b, 3(6):540-550.
- [31] 宋彦涛, 周道玮, 李强, 等. 松嫩草地80种草本植物叶片氮磷化学计量特征 [J]. 植物生态学报, 2012, 36(3):222-230.
- [32] FREIBERG C, FELLAY R, BAIROCH A, et al. Molecular basis of symbiosis between *Rhizobium* and legumes [J]. Nature, 1997, 387(6631):394-401.
- [33] ZHANG J, ZHAO N, LIU C, et al. C: N: P stoichiometry in China's forests: From organs to ecosystems [J]. Functional Ecology, 2018, 32(1):50-60.
- [34] 史军辉, 马学喜, 刘茂秀, 等. 胡杨(*Populus euphratica*)枝叶根化学计量特征 [J]. 中国沙漠, 2017, 37(1):109-115.
- [35] 盘金文, 郭其强, 孙学广, 等. 不同林龄马尾松人工林碳、氮、磷、钾养分含量及其生态化学计量特征 [J]. 植物营养与肥料学报, 2020 (4):746-756.
- [36] 郑跃芳, 钟全林, 程栋梁, 等. 亚热带4种林木幼苗的碳氮磷含量及其化学计量比特征 [J]. 应用与环境生物学报, 2017, 23(2):379-383.
- [37] 陈安娜, 王光军, 陈婵, 等. 亚热带不同林龄杉木叶片-根-土氮磷化学计量特征 [J]. 生态学报, 2018, 38(11):4027-4036.
- [38] 皮发剑, 袁丛军, 喻理飞, 等. 黔中天然次生林主要优势树种叶片生态化学计量特征 [J]. 生态环境学报, 2016, 25(5):801-807.
- [39] REICH P B, TJOELKER M G, MACHADO J L, et al. Universal scaling of respiratory metabolism, size and nitrogen in plants [J]. Nature, 2006, 439(7075):457-461.
- [40] CHAPIN III F S. The mineral nutrition of wild plants [J]. Annual review of ecology and systematics, 1980, 11(1):233-260.
- [41] 罗绪强, 张桂玲, 杜雪莲, 等. 茂兰喀斯特森林常见钙生植物叶片元素含量及其化学计量学特征 [J]. 生态环境学报, 2014, 23(7): 1121-1129. doi: 10. 16258/j. cnki. 1674-5906. 2014. 07. 003.
- [42] HESSEN D O, ÅGREN G I, ANDERSON T R, et al. Carbon sequestration in ecosystems: the role of stoichiometry [J]. Ecology, 2004, 85(5):1179-1192.
- [43] 王维奇, 徐玲琳, 曾从盛, 等. 河口湿地植物活体—枯落物—土壤的碳氮磷生态化学计量特征 [J]. 生态学报, 2011, 31(23):7119-7124.
- [44] TANG Z, XU W, ZHOU G, et al. Patterns of plant carbon, nitrogen, and phosphorus concentration in relation to productivity in china's terrestrial ecosystems [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2018, 115(16):4033-4038.
- [45] 孔维苇, 王晓锋, 卢虹宇, 等. 三峡库区消落带4种典型草本植物的生态化学计量特征 [J]. 生态学报, 2020, 40(13):4493-4506.
- [46] ÅGREN G I. The C:N:P stoichiometry of autotrophs-theory and observations [J]. Ecology Letters, 2004, 7:185-191.
- [47] BELL C, CARRILLO Y, BOOT C M, et al. Rhizosphere stoichiometry: are C: N: P ratios of plants, soils, and enzymes conserved at the plant species - level? [J]. New Phytologist, 2014, 201(2):505-517.
- [48] 李征, 韩琳, 刘玉虹, 等. 滨海盐地碱蓬不同生长阶段叶片 C、N、P 化学计量特征 [J]. 植物生态学报, 2012, 36 (10):1054-1061.
- [49] VERHOEVEN J T A, ARHEIMER B, YIN C, et al. Regional and global concerns over wetlands and water quality [J]. Trends in Ecology and Evolution, 2006, 21:96-103.
- [50] 贺合亮, 阳小成, 李丹丹, 等. 青藏高原东部窄叶鲜卑花碳、氮、磷化学计量特征 [J]. 植物生态学报, 2017, 41(1):126-135.
- [51] 封焕英, 杜满义, 辛学兵, 等. 华北石质山地侧柏人工林 C、N、P 生态化学计量特征的季节变化 [J]. 生态学报, 2019, 39(5):1572-1582.
- [52] 陈婵, 王光军, 赵月, 等. 会同杉木器官间C、N、P 化学计量比的季节动态与异速生长关系 [J]. 生态学报, 2016, 36(23):7614-7623.