



毛梦圆, 张马啸, 陈宇龙, 等. 干旱胁迫对福建省4种滨海树种碳氮磷生态化学计量特征的短期影响[J]. 江西农业大学学报, 2026, 48(2): 506–518.

MAO M Y, ZHANG M X, CHEN Y L, et al. Short-term effects of drought stress on carbon, nitrogen, and phosphorus ecological stoichiometry of four coastal tree species in Fujian Province[J]. Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis, 2026, 48(2): 506–518.

干旱胁迫对福建省4种滨海树种碳氮磷生态化学计量特征的短期影响

毛梦圆^{1,2}, 张马啸², 陈宇龙², 郭嘉龙³, 李树斌^{1,4}, 周丽丽^{1,5*}

(1. 自然资源部海洋生态保护与修复重点实验室/福建省海洋生态保护与修复重点实验室, 福建 厦门 361005; 2. 福建农林大学 资源与环境学院, 福建 福州 350002; 3. 福建农林大学 菌草与生态学院, 福建 福州 350002; 4. 福建农林大学 林学院, 福建 福州 350002; 5. 闽江大学 地理与海洋学院, 福建 福州 350108)

摘要:【目的】研究不同滨海树种各器官在干旱胁迫下C、N、P含量及其生态化学计量比之间的差异, 揭示不同滨海沙地造林树种对干旱胁迫的生理适应机制及养分循环规律。【方法】以1年生木麻黄(*C. equisetifolia*)、尾巨桉(*E. urophylla*×*E. grandis*)、马大相思(*A. mangium*×*A. auriculiformis*)、黑木相思(*A. melanoxylon*)幼苗为研究对象, 设置对照、轻度、中度、重度干旱胁迫处理, 分析干旱胁迫下不同滨海树种C、N、P的生态化学计量特征。【结果】树种、器官、干旱胁迫程度及其两两交互、三者交互作用均对C、N、P含量及其生态化学计量比有极显著影响($P < 0.001$)。不同树种响应干旱逆境C、N、P特征及分配策略不同, 木麻黄会通过增加叶N的分配保水; 尾巨桉会提高叶中N和P的利用效率, 同时增加单位质量叶C含量减缓生长速率; 马大相思在重度胁迫下会降低全株P含量, 同时提高全株N的利用效率; 黑木相思在不同胁迫程度下茎中均存在P的积累。相关性分析表明, 干旱胁迫影响了植物的生理代谢活动, 导致各元素之间发生解耦。C在各树种不同器官中的分配差异较小, 而N、P的分配差异较大, 因此各器官生态化学计量比的变化主要与N、P含量的变化有关。根部对N和P的吸收有利于叶片对C的同化及再分配。【结论】木麻黄在干旱胁迫下通过增加叶片N的分配实现保水, 其生长相对受P的限制较强; 马大相思和黑木相思具有更强的有机物积累能力, 抵御外界不利环境的能力也更强; 尾巨桉具有较高的N、P利用效率, 但因不具备生物固氮的能力, 其生长主要受N的限制, 在营林时需注意氮肥的施用, 或与固氮树种混交。

关键词: 滨海造林树种; 干旱胁迫; 生态化学计量; 器官; 碳氮磷含量

中图分类号: S718.43 文献标志码: A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):

文章编号: 1000-2286(2026)02-0506-13

CSTR: 32399.14.aauj.2026042



Short-term effects of drought stress on carbon, nitrogen, and phosphorus ecological stoichiometry of four coastal tree species in Fujian Province

MAO Mengyuan^{1,2}, ZHANG Maxiao², CHEN Yulong²,

GUO Jialong³, LI Shubin^{1,4}, ZHOU Lili^{1,5*}

收稿日期: 2024-04-25 修回日期: 2025-12-19 接受日期: 2026-01-19

基金项目: 自然资源部海洋生态保护与修复重点实验室/福建省海洋生态保护与修复重点实验室开放基金课题(EPR2024010)和福建省自然科学基金项目(2021J011045)

Project supported by the Fund of Key Laboratory of Marine Ecological Conservation and Restoration, Ministry of Natural Resources/Fujian Provincial Key Laboratory of Marine Ecological Conservation and Restoration (EPR2024010) and Natural Science Foundation of Fujian Province (2021J011045)

作者简介: 毛梦圆, 硕士生, orcid.org/0009-0003-5625-7083, maoomy@163.com; *通信作者: 周丽丽, 副研究员, 博士, 主要从事森林生态及资源利用研究, orcid.org/0000-0003-4315-4715, fjzhoulili@126.com.

©《江西农业大学学报》编辑部, 开放获取 CC BY-NC-ND 协议

(1.Key Laboratory of Marine Ecological Conservation and Restoration, Ministry of Natural Resources/Fujian Provincial Key Laboratory of Marine Ecological Conservation and Restoration, Xiamen,Fujian 361005, China; 2.College of Resources and Environment, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; 3.College of JunCao Science and Ecology, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; 4.College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; 5.College of Geography and Oceanography, Minjiang University, Fuzhou 350108, China)

Abstract: [Objective] To study the differences between C, N and P contents and their ecological stoichiometry ratios of different organs of different coastal tree species under drought stress, and to reveal the physiological adaptation mechanism and nutrient cycling law of different coastal sandy afforestation tree species to drought stress. [Method] One-year-old *C. equisetifolia*, *E. urophylla* × *E. grandis*, *A. mangium* × *A. auriculiformis* and *A. melanoxylon* seedlings were used as research objects, and control, mild, moderate and severe treatments were set to explore the ecological stoichiometry of C, N and P of different coastal tree species under drought stress. [Result] Tree species, organs, drought stress degree, pairwise interaction and joint interaction have significant effects on C, N and P content and their stoichiometric ratios ($P < 0.001$). Different tree species respond to drought stress with different characteristics of C, N and P and their allocation strategies. *C. equisetifolia* will conserve water by increasing the distribution of leaf N; *E. urophylla* × *E. grandis* increase the use efficiency of N and P in leaves, and slow down its growth rate by increasing the C content per unit mass of leaves; under severe drought stress, *A. mangium* × *A. auriculiformis* will decrease the P content of the whole plant and increase the N use efficiency of the whole plant; under different drought stress severities, P accumulation was present in the stems of *A. melanoxylon*. Correlation analysis shows: drought stress affects the physiological and metabolic activities of plants, resulting in the decoupling of various elements. The distribution of C in different organs of each tree species is small, while the distribution of N and P is quite different, therefore, the change of ecological stoichiometry ratio of each organ is mainly related to the change of N and P content. The absorption of N and P by roots is conducive to the assimilation and redistribution of C by leaves. [Conclusion] *C. equisetifolia* can conserve water by increasing the allocation of N content in leaves under drought stress, and its growth is relatively limited by P elements. *A. mangium* × *A. auriculiformis* and *A. melanoxylon* have higher organic matter accumulation capacity and stronger ability to resist adverse external environments; *E. urophylla* × *E. grandis* has low N and P utilization efficiency, because it does not have the ability of biological nitrogen fixation, its growth is mainly limited by N, and it is necessary to pay attention to the application of nitrogen fertilizer or mix with nitrogen-fixing tree species during afforestation.

Keywords: coastal afforestation tree species; drought stress; ecological stoichiometry; organs; carbon, nitrogen and phosphorus content

【研究意义】C、N、P是地球上所有生物有机体的主要组成元素,其含量及生态化学计量比对生物生产、养分循环和食物网动态具有重要影响^[1]。C是植物生理生化过程的底物及能量来源,而N和P是植物生长的主要限制养分^[2],其生态化学计量特征与植物群落多样性、养分利用效率、生产力等密切相关^[3]。水分是植物生长发育的必需因子之一,干旱胁迫可显著降低植物光合速率、蔗糖合成酶和硝酸还原酶活性等,导致植物可溶性糖含量以及总N含量降低^[4],物质及养分分配比率也随之发生改变^[5]。掌握水分限制环境下C、N、P生态化学计量特征有助于揭示植物生长的限制因子及生态生存策略,对阐明有机体的生理特性及其与环境间的相互作用机制具有重要意义^[6]。【前人研究进展】我国大陆海岸线长度约1.8万km,滨海区域常年受大风、风暴潮等自然灾害的威胁,生态环境脆弱。滨海沙地土质疏松,土壤保肥保水能力差,加之全球变暖导致极端天气的出现,季节性干旱已成为限制该地区林木生长的关键因子之一^[7]。木麻黄(*C. equisetifolia*)因其耐盐碱、耐干旱及速生等优良特性,自20世纪50年代在我国东南沿海成功引种后,已成为我国滨海沙质海岸首选的防护林树种^[8-9]。然而,由于木麻黄纯林结构单一,已出现病虫

害加重、地力衰退、二代更新困难等问题。此后,滨海地区相继引种了尾巨桉(*E. urophylla*×*E. grandis*)、湿地松(*Pinus elliottii*)以及相思类等树种,这些树种生长迅速、适应性强、抗风耐旱,在防风固沙、蓄水保土以及改善环境等方面发挥了巨大作用^[10]。目前,生态化学计量学对养分元素之间相关关系的探讨已取得丰富成果,但相关研究主要集中于内陆森林、湿地、草地等生态系统;针对滨海防护林主要造林树种的生态化学计量特征研究较少,且主要集中于叶片^[11],对兼具养分吸收、运输、积累和储存功能的根、茎器官研究不足^[12]。同时,季节性干旱已成为滨海防护林经营中不可忽视的问题,因此,揭示不同滨海树种各器官C、N、P生态化学计量特征对于干旱胁迫的响应规律,有利于阐明滨海树种对环境的适应机制及养分循环规律。

【本研究切入点】本研究以1年生木麻黄、尾巨桉、马大相思(*A. mangium*×*A. auriculiformis*)和黑木相思(*A. melanoxylon*)为研究对象,设置轻度、中度和重度干旱胁迫处理(以正常水分供应为对照),分析干旱胁迫下不同滨海树种各器官C、N、P含量及其生态化学计量比的差异。【拟解决的关键问题】本研究旨在揭示不同滨海沙地造林树种对于干旱胁迫的生理适应机制及养分循环规律,为滨海防护林的营造与优化提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

2021年9月,在福建农林大学林学院实验中心强化育种温室大棚内,选取福建省东山县赤山林场培育的1年生木麻黄、尾巨桉、马大相思和黑木相思4种实生苗作为试验材料^[13],经过沙床缓苗后,选取健康幼苗将其移栽至上口径25 cm、下口径17 cm、高23 cm的塑料花盆中,每盆培养基质5 kg,其土与蛭石的质量比为1:1,此配方能较大程度地模拟滨海湿地的实际土壤,同时便于水分控制。木麻黄、尾巨桉、马大相思和黑木相思的平均苗高分别为1.51,0.67,0.79,0.99 m,平均地径依次为10.59,9.29,10.52,7.29 mm。

1.2 试验设置

缓苗3个月后,于12月1日开始进行不同程度的干旱胁迫处理。每种供试苗木均选择20盆长势良好且苗高地径基本一致的健康植株,根据王凯等^[14]的方法,设置适宜水分的对照组(CK)、轻度胁迫(D1)、中度胁迫(D2)和重度胁迫(D3)4个梯度水分处理,每个处理设置5个重复,其中CK、D1、D2、D3分别为田间持水量(50.07%)的80%、60%、50%和40%。试验前采用土壤水分测定仪(TZS.2X,浙江托普云农科技股份有限公司)进行水分监测。当每盆中土壤均自然干旱到规定梯度时正式开始试验,试验过程中于18:00补充水分,使其土壤水分保持在相应的干旱梯度内。

1.3 样品采集与元素含量测定

通过观察,随着重度胁迫时间的延长,木麻黄的中、下部叶逐渐脱色,由绿色变黄直至变白,底部叶开始凋落;尾巨桉和马大相思的底部叶片开始脱色并大量凋落;黑木相思的形态变化缓慢,重度干旱胁迫10 d左右叶片仅出现微微卷曲且无变色现象,20 d时各部位叶片均开始卷曲,较为短小的叶片开始凋落。据此,于干旱胁迫20 d后对苗木进行收获测定。

采用全株收获法,分别对根、茎、枝和叶4个器官进行取样,分装后置于烘箱中105℃杀青30 min,然后70℃烘干至恒重,称量、粉碎后待测。称取150 mg样品放入镍干锅中,采用碳氮元素分析仪(Vario Max, Elementar, 德国)测定各样品中的全C和全N含量。称取0.2 g干燥样品,加入5 mL HNO₃和1 mL H₂O₂,使用微波消解仪(ETHOS UP, Milestone, 美国)进行消解,采用Optima 8000电感耦合等离子体发射光谱仪(美国PerkinElmer公司)测定全P含量。

1.4 数据处理

采用SPSS 23.0和Excel 2016软件进行数据整理和分析。对同一树种不同干旱处理间以及同一干旱处理不同树种间的C、N、P含量及其生态化学计量比,进行单因素方差分析(one-way ANOVA)结合邓肯法(Duncan)进行差异显著性检验与多重比较,差异显著性水平为 $P<0.05$ 。采用三因素方差分析(three-way ANOVA)检验树种、器官、干旱处理及其交互作用对不同滨海树种各个器官C、N、P含量及其生态化学计量比的影响,并对不同滨海树种不同器官的C、N、P含量及其生态化学计量比进行Pearson相关性分析。

2 结果与分析

2.1 不同滨海树种各器官与干旱胁迫程度的相关性

三因素方差分析结果表明,树种、器官和干旱胁迫对 C、N、P 含量及其生态化学计量比均有极显著影响($P<0.001$);树种与器官、树种与干旱胁迫、器官与干旱胁迫以及 3 个因素的交互作用对 C、N、P 含量及其生态化学计量比均有极显著影响($P<0.001$)。

表 1 树种、器官与干旱胁迫对 C、N、P 含量及生态化学计量比的三因素方差分析(F 值)
Tab.1 Three-way ANOVA analysis of C,N,P content and ecological stoichiometry ratios of tree species, organs and water stress (F value)

元素 Element	树种(T) Tree species	器官(O) Organ	干旱胁迫(D) Drought stress	T×O	T×D	O×D	T×O×D
C	153.042*	26.788*	1 531.451*	13.565*	180.423*	16.855*	14.442*
N	2 631.749*	157.493*	3 666.919*	24.164*	1 615.812*	48.616*	38.123*
P	607.043*	58.611*	422.571*	8.428*	161.647*	12.535*	13.795*
C:N	2 979.889*	64.455*	2 635.851*	15.435*	1 013.928*	7.556*	9.127*
C:P	917.359*	39.115*	299.701*	11.532*	202.983*	14.299*	12.474*
N:P	832.219*	22.911*	439.036*	12.405*	289.965*	22.911*	15.504*

*, $P<0.001$

2.2 干旱胁迫下不同滨海树种各器官 C、N、P 含量的比较

干旱胁迫下不同滨海树种各器官的 C、N、P 含量的比较结果见表 2、表 3 和表 4。

由表 2 可知,同一器官的 C 含量在不同树种之间存在显著差异,表现为黑木相思根(352.99~407.13 g/kg)、茎(409.71~416.93 g/kg)和尾巨桉叶(435.38~443.83 g/kg)中的 C 含量在不同处理下均显著低于其他树种,而黑木相思枝的 C 含量(436.12~443.82 g/kg)在不同处理下均显著高于其他树种。4 种树种叶中 C 含

表 2 干旱胁迫对不同滨海树种各器官 C 含量的影响
Tab.2 Effects of drought stress on C content in different organs of different coastal tree species g/kg

器官 Organ	干旱程度 Drought stress	树种 Tree species			
		木麻黄 <i>C. equisetifolia</i>	尾巨桉 <i>E. urophylla</i> × <i>E. grandis</i>	马大相思 <i>A. mangium</i> × <i>A. auriculiformis</i>	黑木相思 <i>A. melanoxylon</i>
根 Root	CK	423.36±12.02 ^{ABa}	414.54±5.10 ^{B^{Ca}}	434.41±2.76 ^{Ab}	407.13±9.34 ^{Ca}
	D1	416.77±5.61 ^{Aa}	412.06±2.61 ^{Aba}	403.48±9.66 ^{Bc}	387.23±2.43 ^{Cb}
	D2	415.63±2.51 ^{Ba}	408.42±4.51 ^{Ba}	451.79±7.70 ^{Aa}	352.99±17.66 ^{Cc}
	D3	424.25±4.18 ^{Ba}	407.37±3.62 ^{Ca}	436.30±2.12 ^{Ab}	399.29±2.48 ^{Dab}
茎 Stem	CK	431.60±1.37 ^{Ab}	427.81±1.19 ^{Bb}	430.49±0.74 ^{Ac}	409.80±1.77 ^{Cb}
	D1	432.63±2.29 ^{Bb}	426.11±0.75 ^{Cb}	436.49±0.92 ^{Abc}	409.71±0.25 ^{Db}
	D2	433.14±1.54 ^{Bb}	427.50±1.39 ^{Bb}	441.66±6.11 ^{Aab}	416.93±0.81 ^{Ca}
	D3	445.57±1.46 ^{Aa}	431.10±1.64 ^{Ba}	444.17±2.12 ^{Aab}	414.46±1.97 ^{Ca}
枝 Branch	CK	409.46±1.86 ^{Cc}	414.80±1.39 ^{Bb}	413.70±0.70 ^{Ba}	436.12±0.69 ^{Ac}
	D1	424.03±0.75 ^{Bb}	419.79±1.73 ^{Ba}	417.91±6.59 ^{Ba}	440.49±1.14 ^{Ab}
	D2	422.61±1.00 ^{Bb}	419.45±0.95 ^{Ca}	416.41±2.70 ^{Da}	443.82±0.38 ^{Aa}
	D3	430.41±1.53 ^{Ba}	420.01±1.04 ^{Ca}	420.74±0.76 ^{Ca}	441.74±0.71 ^{Ab}
叶 Leaf	CK	454.99±0.51 ^{Bd}	435.38±1.96 ^{Cb}	474.57±0.22 ^{Ab}	473.23±1.39 ^{Ac}
	D1	463.28±0.72 ^{Cb}	443.64±0.54 ^{Da}	476.24±1.05 ^{Bb}	483.09±2.58 ^{Aa}
	D2	459.06±0.66 ^{Cc}	442.09±0.72 ^{Da}	473.73±0.53 ^{Bb}	477.79±1.26 ^{Ab}
	D3	466.93±1.18 ^{Ca}	443.83±1.65 ^{Da}	487.17±3.16 ^{Aa}	476.97±0.69 ^{Bb}

CK:对照组;D1:轻度胁迫;D2:中度胁迫;D3:重度胁迫。同行大写字母不同表示同一处理不同树种间差异显著($P<0.05$);同列小写字母不同表示同一树种不同干旱处理间差异显著($P<0.05$)。

CK; control treatment; D1: mild drought stress; D2: moderate drought stress; D3: serious drought stress. Different uppercases letters in the same row indicate significant differences among tree species under the same treatment ($P<0.05$). Different lowercases letters in the same column indicate significant differences among drought treatments for the same tree species ($P<0.05$).

量均高于其他器官。与对照相比,轻度干旱胁迫降低了4种树种根中的C含量,普遍增加了茎、枝和叶中的C分配;随着干旱程度的加剧,木麻黄和马大相思茎中C含量呈稳步上升趋势,而黑木相思叶中C含量则逐步减少。

由表3可知,不同处理下,4个树种根中的N含量从高到低依次为黑木相思、马大相思、木麻黄和尾巨桉,差异达显著水平($P<0.05$)。木麻黄枝以及黑木相思茎、叶中的N含量分别为44.60~72.04 g/kg、58.14~74.06 g/kg和23.03~27.16 g/kg,在各个处理下均显著高于其他树种,而尾巨桉叶中N含量(9.40~11.99 g/kg)显著最低。黑木相思茎中N含量较高,其他树种N主要富集在枝中。与对照组相比,干旱胁迫增加了木麻黄根和叶中的N分配,降低了茎和枝中的N分配;尾巨桉、马大相思和黑木相思几乎降低了所有器官的N含量,且随着干旱程度的加剧,多数器官N含量呈下降趋势。

表3 干旱胁迫对不同滨海树种各器官N含量的影响

Tab.3 Effects of drought stress on N content in different organs of different coastal tree species g/kg					
器官 Organ	干旱程度 Drought stress	树种 Tree species			
		木麻黄 <i>C. equisetifolia</i>	尾巨桉 <i>E. urophylla</i> × <i>E. grandis</i>	马大相思 <i>A. mangium</i> × <i>A. auriculiformis</i>	黑木相思 <i>A. melanoxylon</i>
根 Root	CK	16.04±0.61 ^{Ch}	8.37±0.23 ^{Da}	23.40±1.83 ^{Ba}	34.78±2.10 ^{Aa}
	D1	16.34±0.41 ^{Ch}	8.66±0.41 ^{Da}	22.72±0.92 ^{Ba}	30.94±1.34 ^{Ab}
	D2	17.63±0.41 ^{Ca}	7.49±0.17 ^{Db}	20.96±0.73 ^{Bab}	26.29±0.90 ^{Ac}
	D3	16.65±0.20 ^{Ch}	7.27±0.35 ^{Db}	20.06±1.35 ^{Bb}	28.89±3.53 ^{Abc}
茎 Stem	CK	43.42±1.36 ^{Ba}	24.39±0.45 ^{Ca}	21.61±0.96 ^{Db}	72.24±2.10 ^{Aa}
	D1	40.81±0.79 ^{Ba}	24.05±0.71 ^{Ca}	21.10±0.10 ^{Db}	74.06±1.38 ^{Aa}
	D2	43.36±2.48 ^{Ba}	24.55±1.49 ^{Ca}	23.86±1.06 ^{Ca}	67.11±1.02 ^{Ab}
	D3	31.05±0.93 ^{Bb}	25.68±1.28 ^{Ca}	21.12±1.15 ^{Db}	58.14±0.80 ^{Ac}
枝 Branch	CK	72.04±1.99 ^{Aa}	32.64±1.00 ^{Ba}	34.62±0.67 ^{Bbc}	22.66±0.32 ^{Ca}
	D1	51.61±1.92 ^{Ab}	30.46±1.08 ^{Bb}	32.30±0.71 ^{Bc}	19.36±0.93 ^{Cc}
	D2	44.60±1.48 ^{Ac}	26.08±0.56 ^{Cc}	35.53±1.23 ^{Ba}	21.10±0.94 ^{Ch}
	D3	45.73±1.87 ^{Ac}	23.27±1.35 ^{Cd}	34.36±1.99 ^{Bbc}	18.79±0.29 ^{De}
叶 Leaf	CK	21.78±0.72 ^{Bd}	11.99±10.57 ^{Ca}	22.42±0.48 ^{Bb}	25.37±1.37 ^{Aab}
	D1	24.18±0.77 ^{Ab}	10.57±9.75 ^{Ch}	21.25±0.86 ^{Bb}	23.03±0.19 ^{Ac}
	D2	25.90±0.54 ^{Aa}	9.75±0.17 ^{Chc}	23.97±0.75 ^{Ba}	27.16±1.20 ^{Aa}
	D3	22.96±0.23 ^{Bc}	9.40±0.42 ^{Dc}	21.04±1.07 ^{Ch}	24.46±0.86 ^{Abc}

CK:对照组;D1:轻度胁迫;D2:中度胁迫;D3:重度胁迫。同行大写字母不同表示同一处理不同树种间差异显著($P<0.05$);同列小写字母不同表示同一树种不同干旱处理间差异显著($P<0.05$)。

CK: control treatment; D1: mild drought stress; D2: moderate drought stress; D3: serious drought stress. Different uppercases letters in the same row indicate significant differences among tree species under the same treatment ($P<0.05$). Different lowercases letters in the same column indicate significant differences among drought treatments for the same tree species ($P<0.05$).

由表4可知,各种处理下,木麻黄各器官P含量均显著最低,2种相思树根中的P含量显著最高;尾巨桉叶中P含量(1.30~1.52 g/kg)显著最高。木麻黄和尾巨桉叶中P含量较高,而马大相思和黑木相思中P元素主要富集在枝中。与对照处理相比,各干旱胁迫处理木麻黄和尾巨桉根P含量增加,叶P含量下降;随干旱程度的加剧,多数器官P含量呈现出曲折下降的趋势,重度胁迫显著降低2种相思根、枝、叶中的P含量,并增加黑木相思茎中P含量。

2.3 干旱胁迫下不同滨海树种各器官的C、N、P生态化学计量比的比较

干旱胁迫下不同滨海树种各器官的C、N、P生态化学计量比的比较结果见表5、表6和表7。由表5可知,在各个处理下,4种树种根中C:N从高到低依次为尾巨桉、木麻黄、马大相思和黑木相思,差异达显著水平;黑木相思茎中C:N(5.53~7.13)在不同处理下均显著低于其他树种,黑木相思枝中C:N(19.25~23.51)和尾巨桉叶(36.48~47.27)显著高于其他树种。各干旱处理木麻黄根和叶中C:N均低于对照组,木麻黄茎和枝、尾巨桉叶中C:N均高于对照组,干旱条件下4种树种枝中C:N普遍高于对照组;重度干旱胁迫下,马大相思和黑木相思各器官C:N均高于对照组,木麻黄枝、尾巨桉枝和叶中C:N显著高于对照组。

表 4 干旱胁迫对不同滨海树种各器官 P 含量的影响
Tab.4 Effects of drought stress on P content in different organs of different coastal tree species g/kg

器官 Organ	干旱程度 Drought stress	树种 Tree species			
		木麻黄 <i>C. equisetifolia</i>	尾巨桉 <i>E. urophylla</i> × <i>E. grandis</i>	马大相思 <i>A. mangium</i> × <i>A. auriculiformis</i>	黑木相思 <i>A. melanoxylon</i>
根 Root	CK	0.36±0.01 ^{Bc}	0.39±0.01 ^{Bb}	0.86±0.12 ^{Aa}	0.76±0.03 ^{Ab}
	D1	0.42±0.00 ^{Cb}	0.45±0.03 ^{Ca}	0.73±0.04 ^{Bb}	0.80±0.05 ^{Ab}
	D2	0.46±0.02 ^{Ba}	0.42±0.02 ^{Bab}	0.93±0.03 ^{Aa}	0.89±0.04 ^{Aa}
	D3	0.42±0.02 ^{Cb}	0.46±0.01 ^{Ca}	0.64±0.04 ^{Ab}	0.56±0.02 ^{Bc}
茎 Stem	CK	0.44±0.01 ^{Cb}	0.82±0.05 ^{Bc}	1.11±0.10 ^{Aa}	0.53±0.11 ^{Cc}
	D1	0.52±0.01 ^{Ba}	0.92±0.07 ^{Ab}	0.92±0.08 ^{Ab}	0.82±0.11 ^{Aab}
	D2	0.36±0.03 ^{Bd}	1.21±0.01 ^{Aa}	0.81±0.01 ^{Bb}	0.70±0.02 ^{Cb}
	D3	0.41±0.01 ^{Cc}	0.82±0.05 ^{Bc}	0.84±0.08 ^{ABb}	0.92±0.05 ^{Aa}
枝 Branch	CK	0.43±0.02 ^{Cb}	1.29±0.07 ^{Aa}	1.03±0.11 ^{Bb}	1.28±0.06 ^{Aa}
	D1	0.46±0.02 ^{Ba}	1.02±0.03 ^{Ab}	1.08±0.07 ^{Ab}	1.10±0.02 ^{Ab}
	D2	0.40±0.00 ^{Bb}	1.29±0.11 ^{Aa}	1.29±0.05 ^{Aa}	1.22±0.06 ^{Aa}
	D3	0.42±0.01 ^{Cb}	1.12±0.10 ^{Aab}	0.77±0.05 ^{Bc}	0.81±0.07 ^{Bc}
叶 Leaf	CK	0.91±0.01 ^{Ca}	1.52±0.03 ^{Aa}	0.70±0.04 ^{Db}	1.15±0.08 ^{Ba}
	D1	0.82±0.06 ^{Cab}	1.32±0.11 ^{Ab}	0.68±0.07 ^{Cb}	0.97±0.04 ^{Bbc}
	D2	0.78±0.06 ^{Cb}	1.33±0.08 ^{Ab}	0.81±0.02 ^{Ca}	1.07±0.05 ^{Bab}
	D3	0.64±0.09 ^{Cc}	1.30±0.09 ^{Ab}	0.58±0.02 ^{Cc}	0.91±0.06 ^{Bc}

CK:对照组;D1:轻度胁迫;D2:中度胁迫;D3:重度胁迫。同行大写字母不同表示同一处理不同树种间差异显著($P<0.05$);同列小写字母不同表示同一树种不同干旱处理间差异显著($P<0.05$)。

CK: control treatment; D1: mild drought stress; D2: moderate drought stress; D3: serious drought stress. Different uppercases letters in the same row indicate significant differences among tree species under the same treatment ($P<0.05$). Different lowercases letters in the same column indicate significant differences among drought treatments for the same tree species ($P<0.05$).

表 5 干旱胁迫对不同滨海树种各器官 C:N 的影响
Tab.5 Effects of drought stress on C:N in different organs of different coastal tree species

器官 Organ	干旱程度 Drought stress	树种 Tree species			
		木麻黄 <i>C. equisetifolia</i>	尾巨桉 <i>E. urophylla</i> × <i>E. grandis</i>	马大相思 <i>A. mangium</i> × <i>A. auriculiformis</i>	黑木相思 <i>A. melanoxylon</i>
根 Root	CK	26.43±1.39 ^{Ba}	49.55±1.23 ^{Ab}	18.63±1.29 ^{Cb}	11.73±0.71 ^{Dc}
	D1	25.51±0.57 ^{Ba}	47.65±2.56 ^{Ab}	17.79±1.15 ^{Cb}	12.53±0.45 ^{Dbc}
	D2	23.59±0.68 ^{Bb}	54.57±1.53 ^{Aa}	21.56±0.61 ^{Ca}	13.42±0.23 ^{Dab}
	D3	25.48±0.55 ^{Ba}	56.14±2.57 ^{Aa}	21.82±1.53 ^{Ca}	13.86±0.93 ^{Da}
茎 Stem	CK	9.95±0.29 ^{Cb}	17.54±0.29 ^{Ba}	19.95±0.94 ^{Aab}	5.68±0.14 ^{Dc}
	D1	10.60±0.23 ^{Cb}	17.73±0.50 ^{Ba}	20.68±0.06 ^{Aa}	5.53±0.11 ^{Dc}
	D2	10.01±0.55 ^{Bb}	17.46±1.08 ^{Aa}	18.53±21.08 ^{Ab}	6.21±0.10 ^{Cb}
	D3	14.36±0.44 ^{Ca}	16.82±0.91 ^{Ba}	21.08±1.24 ^{Aa}	7.13±0.73 ^{Da}
枝 Branch	CK	5.69±0.16 ^{Dc}	12.72±0.43 ^{Bc}	11.95±0.21 ^{Cb}	19.25±0.30 ^{Ac}
	D1	8.22±0.30 ^{Cb}	13.80±0.53 ^{Bc}	12.95±0.41 ^{Ba}	22.79±1.07 ^{Aa}
	D2	9.48±0.34 ^{Da}	16.09±0.38 ^{Bb}	11.72±0.33 ^{Cb}	21.07±0.95 ^{Ab}
	D3	9.42±0.37 ^{Da}	18.09±1.07 ^{Ba}	12.27±0.72 ^{Cab}	23.51±0.37 ^{Aa}
叶 Leaf	CK	20.91±0.71 ^{Ba}	36.48±3.24 ^{Ac}	21.18±0.46 ^{Bbc}	18.69±1.07 ^{Bbc}
	D1	19.18±0.62 ^{Cb}	42.02±1.80 ^{Ab}	22.44±0.95 ^{Bab}	20.97±0.24 ^{BCa}
	D2	17.73±0.38 ^{Cc}	45.34±0.86 ^{Aab}	19.78±0.63 ^{Bc}	17.64±0.73 ^{Cc}
	D3	20.35±0.28 ^{Ca}	47.27±1.98 ^{Aa}	23.19±1.05 ^{Ba}	19.51±0.69 ^{Cb}

CK:对照组;D1:轻度胁迫;D2:中度胁迫;D3:重度胁迫。同行大写字母不同表示同一处理不同树种间差异显著($P<0.05$);同列小写字母不同表示同一树种不同干旱处理间差异显著($P<0.05$)。

CK: control treatment; D1: mild drought stress; D2: moderate drought stress; D3: serious drought stress. Different uppercases letters in the same row indicate significant differences among tree species under the same treatment ($P<0.05$). Different lowercases letters in the same column indicate significant differences among drought treatments for the same tree species ($P<0.05$).

由表 6 可知,木麻黄和尾巨桉根的 C:P 分别为 909.98~1 192.76 和 888.09~1 059.89,在不同干旱处理下均显著高于其他树种;在不同处理下,木麻黄茎和枝、马大相思叶 C:P 普遍高于其他树种;尾巨桉叶 C:P(285.76~342.04)、马大相思根 C:P(488.52~678.82)和黑木相思根 C:P(395.48~709.27)在不同处理下均显著低于其他树种。与对照组相比,重度干旱胁迫下木麻黄和尾巨桉根中 C:P 显著降低,马大相思和黑木相思显著升高,4 种树种重度胁迫下枝和叶中 C:P 显著升高,除黑木相思茎中 C:P 下降外,其他 3 个树种在重度胁迫下茎中 C:P 均不同程度上升。

表 6 干旱胁迫对不同滨海树种各器官 C:P 的影响

Tab.6 Effects of drought stress on C:P in different organs of different coastal tree species

器官 Organ	干旱程度 Drought stress	树种 Tree species			
		木麻黄 <i>C. equisetifolia</i>	尾巨桉 <i>E. urophylla</i> × <i>E. grandis</i>	马大相思 <i>A. mangium</i> × <i>A. auriculiformis</i>	黑木相思 <i>A. melanoxylon</i>
根 Root	CK	1 192.76±74.13 ^{Aa}	1 059.89±31.63 ^{Ba}	513.39±76.89 ^{Cb}	537.69±33.80 ^{Cb}
	D1	982.23±14.49 ^{Ab}	910.37±73.37 ^{Ab}	556.39±41.48 ^{Bb}	485.89±27.77 ^{Bb}
	D2	909.98±53.05 ^{Ab}	972.62±32.37 ^{Ab}	488.52±10.36 ^{Bb}	395.48±35.07 ^{Cc}
	D3	1 009.62±50.76 ^{Ab}	888.09±31.58 ^{Bb}	678.82±35.41 ^{Ca}	709.27±26.75 ^{Ca}
茎 Stem	CK	990.58±22.79 ^{Ac}	525.30±31.66 ^{Ca}	388.50±34.05 ^{Cb}	791.80±175.14 ^{Ba}
	D1	839.39±23.41 ^{Ad}	465.54±36.87 ^{Bb}	479.03±45.74 ^{Ba}	507.49±68.95 ^{Bb}
	D2	1 204.14±89.44 ^{Aa}	352.77±1.49 ^{Cc}	542.23±9.46 ^{Ba}	594.98±12.60 ^{Bb}
	D3	1 099.78±12.30 ^{Ab}	529.93±32.58 ^{Ba}	531.96±50.84 ^{Ba}	449.21±24.13 ^{Cb}
枝 Branch	CK	960.66±57.88 ^{Abc}	323.08±16.41 ^{Cb}	405.35±46.79 ^{Bb}	342.27±16.24 ^{Bc}
	D1	922.75±35.04 ^{Ac}	410.35±10.17 ^{Ba}	386.55±20.46 ^{Bb}	402.22±6.30 ^{Bb}
	D2	1 055.52±7.54 ^{Aa}	327.42±28.49 ^{Cb}	323.75±12.27 ^{Cc}	363.26±17.62 ^{Bc}
	D3	1 019.43±27.92 ^{Aab}	375.58±36.07 ^{Ca}	551.02±34.02 ^{Ba}	549.89±47.73 ^{Ba}
叶 Leaf	CK	497.89±7.51 ^{Bb}	285.76±6.58 ^{Db}	678.02±37.67 ^{Ab}	414.95±32.72 ^{Bb}
	D1	569.94±41.78 ^{Bb}	338.03±27.78 ^{Ca}	707.93±72.41 ^{Ab}	500.08±21.69 ^{Ba}
	D2	591.23±46.45 ^{Ab}	333.86±19.53 ^{Ca}	583.92±11.05 ^{Ac}	448.70±18.58 ^{Bb}
	D3	734.77±96.47 ^{Ba}	342.04±22.46 ^{Da}	842.56±21.56 ^{Aa}	526.90±32.77 ^{Ca}

CK:对照组;D1:轻度胁迫;D2:中度胁迫;D3:重度胁迫。同行大写字母不同表示同一处理不同树种间差异显著($P<0.05$);同列小写字母不同表示同一树种不同干旱处理间差异显著($P<0.05$)。

CK: control treatment; D1: mild drought stress; D2: moderate drought stress; D3: serious drought stress. Different uppercases letters in the same row indicate significant differences among tree species under the same treatment ($P<0.05$). Different lowercases letters in the same column indicate significant differences among drought treatments for the same tree species ($P<0.05$).

由表 7 可知,在各干旱处理下,木麻黄枝的 N:P(108.36~168.94)均显著最高,尾巨桉根(15.86~21.39)、茎(20.26~31.64)、叶(7.24~8.04)和马大相思茎(19.55~29.28)的 N:P 均显著低于其他树种。重度干旱胁迫下,木麻黄和尾巨桉根、枝 N:P 均低于对照组,马大相思和黑木相思根、枝和叶 N:P 均高于对照组,枝叶器官中重度胁迫显著高于对照组。

2.4 滨海树种不同器官 C、N、P 含量及生态化学计量比之间的相关性

滨海造林树种不同器官 C、N、P 含量及生态化学计量比之间的相关性表明(表 8),根与叶、枝与叶的 C、N、P 含量及生态化学计量比之间大部分显著相关,而茎与叶的 C、N、P 含量及生态化学计量比近半数存在显著相关性。根中 N、P 含量、N:P 分别与叶中 C、N 含量和 N:P 极显著正相关($P<0.01$),与叶中 P 含量、C:N 极显著负相关;根中 C:N、C:P 与叶中 C、N 含量 N:P 显著负相关,与叶中 C:N 极显著正相关。茎中 C 含量与叶中 P 含量极显著负相关,与叶中 C:P、N:P 显著正相关;茎中 N 含量与叶中 C、N 含量极显著正相关,与叶中 C:N 极显著负相关;茎中 P 含量、C:N 分别与叶中 N 含量极显著负相关,与叶中 C:N 极显著正相关;茎中 C:P、N:P 与叶中 N 含量极显著正相关,与叶中 C:N 极显著负相关。

枝中 C 含量与叶中 C、N 含量极显著正相关,与叶中 C:N 显著负相关;枝中 N 含量与叶中 P 含量显著负相关,与叶中 C:P、N:P 显著正相关;枝中 P 含量分别与叶中 N 含量、C:P、N:P 显著负相关,与叶中 P 含量、C:N 极显著正相关;枝中 C:N 与叶中 P 含量显著正相关,与叶中 C:P 显著负相关;枝中 C:P、N:P 分别与叶中 P 含量、C:N 显著负相关,与叶中 C:P、N:P 显著正相关。

表 7 干旱胁迫对不同滨海树种各器官 N:P 的影响

Tab.7 Effects of drought stress on N:P in different organs of different coastal tree species

器官 Organ	干旱程度 Drought stress	树种 Tree species			
		木麻黄 <i>C. equisetifolia</i>	尾巨桉 <i>E. urophylla</i> × <i>E. grandis</i>	马大相思 <i>A. mangium</i> × <i>A. auriculiformis</i>	黑木相思 <i>A. melanoxylon</i>
根 Root	CK	45.15±2.35 ^{Aa}	21.39±0.44 ^{Ca}	27.63±4.28 ^{Bab}	45.93±3.64 ^{Aa}
	D1	38.51±1.09 ^{Ab}	19.13±1.61 ^{Cb}	31.27±0.85 ^{Ba}	38.83±2.90 ^{Ab}
	D2	38.55±1.17 ^{Ab}	17.83±0.59 ^{Dbc}	22.68±1.09 ^{Cb}	29.45±2.12 ^{Bc}
	D3	39.60±1.26 ^{Bb}	15.86±1.30 ^{Dc}	31.26±3.53 ^{Ca}	51.26±2.58 ^{Aa}
茎 Stem	CK	99.67±4.08 ^{Bb}	29.96±2.11 ^{Cab}	19.55±2.52 ^{Cc}	140.06±34.38 ^{Aa}
	D1	79.15±0.48 ^{Ac}	26.26±1.83 ^{Bb}	23.16±2.16 ^{Bbc}	91.80±12.40 ^{Ab}
	D2	120.61±12.16 ^{Aa}	20.26±1.20 ^{Cc}	29.28±1.15 ^{Ca}	95.75±0.83 ^{Bb}
	D3	76.63±1.86 ^{Ac}	31.64±3.57 ^{Ca}	25.38±3.81 ^{Dab}	63.10±2.88 ^{Bb}
枝 Branch	CK	168.94±9.44 ^{Aa}	25.43±1.86 ^{BCb}	33.97±4.53 ^{Bb}	17.80±1.11 ^{Cb}
	D1	112.40±8.08 ^{Ab}	29.77±1.06 ^{Ba}	29.88±1.93 ^{Bbc}	17.69±1.13 ^{Cb}
	D2	111.39±3.22 ^{Ab}	20.39±2.25 ^{Cc}	27.64±1.53 ^{Bd}	17.25±0.44 ^{Cb}
	D3	108.36±6.89 ^{Ab}	20.75±1.30 ^{Cc}	44.90±1.33 ^{Ba}	23.38±2.82 ^{Ca}
叶 Leaf	CK	23.84±1.16 ^{Bc}	7.88±0.76 ^{Ca}	32.04±2.21 ^{Ab}	22.20±1.09 ^{Bc}
	D1	29.70±1.20 ^{Ab}	8.04±0.47 ^{Ca}	31.59±3.53 ^{Ab}	23.84±1.06 ^{Bbc}
	D2	33.34±2.40 ^{Aab}	7.37±0.54 ^{Da}	29.55±1.30 ^{Bb}	25.48±0.26 ^{Cab}
	D3	36.25±5.18 ^{Aa}	7.24±0.42 ^{Ca}	36.35±0.93 ^{Aa}	27.03±2.07 ^{Ba}

CK:对照组;D1:轻度胁迫;D2:中度胁迫;D3:重度胁迫。同行大写字母不同表示同一处理不同树种间差异显著($P<0.05$);同列小写字母不同表示同一树种不同干旱处理间差异显著($P<0.05$)。

CK: control treatment; D1: mild drought stress; D2: moderate drought stress; D3: serious drought stress. Different uppercases letters in the same row indicate significant differences among tree species under the same treatment ($P<0.05$). Different lowercases letters in the same column indicate significant differences among drought treatments for the same tree species ($P<0.05$).

表 8 不同滨海树种各器官的 C、N、P 含量及生态化学计量比之间的相关性

Tab.8 Correlation between C,N,P contents and ecological stoichiometry ratios in different organs of different coastal tree species

指标 Index		叶 Leaf					
		C	N	P	C:N	C:P	N:P
根 Root	C	-0.073	-0.099	-0.336 [*]	0.006	0.383 ^{**}	0.230
	N	0.845 ^{**}	0.795 ^{**}	-0.428 ^{**}	-0.768 ^{**}	0.346 [*]	0.555 ^{**}
	P	0.718 ^{**}	0.503 ^{**}	-0.302 [*]	-0.458 ^{**}	0.272	0.368 [*]
	C:N	-0.901 ^{**}	-0.936 ^{**}	0.675 ^{**}	0.933 ^{**}	-0.581 ^{**}	-0.791 ^{**}
	C:P	-0.742 ^{**}	-0.472 ^{**}	0.273	0.409 ^{**}	-0.253	-0.335 [*]
	N:P	0.510 ^{**}	0.723 ^{**}	-0.461 ^{**}	-0.742 ^{**}	0.349 [*]	0.562 ^{**}
茎 Stem	C	-0.084	-0.105	-0.463 ^{**}	0.040	0.547 ^{**}	0.343 [*]
	N	0.399 ^{**}	0.556 ^{**}	0.059	-0.483 ^{**}	-0.190	0.111
	P	-0.055	-0.492 ^{**}	0.232	0.491 ^{**}	-0.146	-0.362 [*]
	C:N	-0.239	-0.528 ^{**}	-0.080	0.455 ^{**}	0.240	-0.086
	C:P	-0.027	0.439 ^{**}	-0.301 [*]	-0.442 ^{**}	0.215	0.398 ^{**}
	N:P	0.224	0.612 ^{**}	-0.082	-0.560 ^{**}	-0.053	0.261
枝 Branch	C	0.481 ^{**}	0.449 ^{**}	-0.009	-0.355 [*]	-0.050	0.150
	N	-0.182	0.167	-0.347 [*]	-0.255	0.285 [*]	0.306 [*]
	P	-0.077	-0.354 [*]	0.550 ^{**}	0.391 ^{**}	-0.479 ^{**}	-0.524 ^{**}
	C:N	0.260	-0.005	0.338 [*]	0.103	-0.347 [*]	-0.278
	C:P	-0.006	0.376 ^{**}	-0.480 ^{**}	-0.404 ^{**}	0.394 ^{**}	0.489 ^{**}
	N:P	-0.120	0.281	-0.388 ^{**}	-0.337 [*]	0.295 [*]	0.372 ^{**}

^{*}: $P<0.05$; ^{**}: $P<0.01$

3 讨论与结论

3.1 干旱胁迫下不同滨海树种C、N、P含量变化规律

干旱胁迫会影响植物C、N、P的吸收及转运,因植物对各元素的吸收转运方式不同,可能导致元素在器官间的分配发生变化^[15]。本研究结果显示,与全球陆生植物叶片平均C含量(464 g/kg)相比^[16],各处理木麻黄叶片平均C含量(461.07 g/kg)与其相当,尾巨桉(441.24 g/kg)偏低,马大相思和黑木相思(分别为477.93 g/kg、477.77 g/kg)偏高,说明尾巨桉叶片中合成的有机化合物含量较低,相思类树种具有更高的有机物积累能力,抵御外界不利环境的能力也更强^[17]。尾巨桉叶片平均N含量(10.43 g/kg)显著低于全球陆生植物叶片(20.1 g/kg)^[16],也低于我国东部南北样带森林生态系统102个优势种叶片N含量(18.3 g/kg)^[18],而木麻黄、马大相思和黑木相思叶片中N含量(均值分别为23.71 g/kg、22.17 g/kg、25.01 g/kg)较为丰富,这是因为这3个树种属于固氮树种,可通过根瘤固定空气中的N。而4种树种叶片平均P含量(木麻黄0.79 g/kg;尾巨桉1.37 g/kg;马大相思0.69 g/kg;黑木相思1.03 g/kg)均明显低于全球叶片P含量(1.8 g/kg)^[19],与亚热带山地红壤有效P缺乏有关^[20]。相对而言,木麻黄叶片具有低C、高N、低P的特点,尾巨桉叶片具有低C、低N、低P的特点,马大相思和黑木相思叶片具有高C、高N、低P的特点。

在本研究中,与对照组相比,轻度干旱降低了4种树种根中的C含量,普遍增加了茎、枝和叶中的C分配,C含量升高表明植物生长相对缓慢^[21],说明在应对轻度干旱时,植物会促进根系的发展,增加植株的根冠比,向更深层的土壤汲取水分,这与短花针茅(*Stipa breviflora*)在干旱胁迫下增大根冠比的研究结果相似^[22]。与对照组相比,干旱胁迫增加了木麻黄N在根和叶中的分配,与单叶蔓荆(*Vitex rotundifolia*)在水分限制条件下增加叶和根系N含量的研究结果相似^[23],叶片N含量的增加能使叶片合成更多的光合作用酶从而提升其光合速率,同时还可以增加叶片内非光合器官或组织氮的投入,从而提高细胞内部的渗透压,抑制植物失水^[24-25],而根部N含量增加可能是因为干旱胁迫下植物茎内产生了栓塞^[14],养分运输受阻,且木麻黄具有生物固氮功能,使N在其根部积累。不同胁迫程度间,干旱胁迫导致木麻黄和尾巨桉根P含量增加,叶P含量减少,可能是干旱胁迫下幼苗减缓了分生组织的发育过程^[26],植株将更多的P储存在根系中以提高幼苗的存活率,同时又因为干旱胁迫下养分运输受阻导致叶P含量减少。在重度胁迫下马大相思全株的P含量均减少,可能是由于干旱胁迫下土壤中养分的扩散能力减弱^[27],同时干旱胁迫也会限制无机磷的吸附与溶解^[28],根系吸收的P减少,所以全株的P含量也会减少;而黑木相思在经历重度干旱时根、枝和叶中的P含量会降低,仅茎中的P含量升高,这可能是干旱胁迫限制了茎的生长,减少了P的消耗。

3.2 干旱胁迫下不同滨海树种C、N、P化学计量比特征

干旱胁迫对植物各器官中C、N、P含量的影响可能会导致C:N、C:P和N:P发生变化。叶片C:N和C:P代表植物吸收营养物质进行碳同化的能力,分别与植物对N和P的利用效率成正比^[17,29]。在本研究中,4种滨海树种叶片中C:N值由高到低依次为尾巨桉(42.78)、马大相思(21.65)、木麻黄(19.54)和黑木相思(19.20),仅尾巨桉高于中国东部南北样带森林生态系统102个优势种叶片C:N均值(29.1)^[18];4种滨海树种叶片中C:P值由高到低依次为马大相思(703.11)、木麻黄(598.46)、黑木相思(472.66)和尾巨桉(324.92),其C:P值均高于中国东部南北样带森林生态系统102个优势种叶片C:P均值(313.9)^[18]。说明相对而言尾巨桉具有高N、P利用效率,其他树种N利用效率较低、P利用效率较高。研究发现,不同干旱处理下尾巨桉叶中C:N和C:P均显著高于对照组,这与王凯等^[14]关于干旱胁迫加剧对小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla* Lam.)幼苗叶片C:N和C:P无显著影响的结论存在差异,这可能与2种树种对干旱的适应策略有关。小叶锦鸡儿在干旱胁迫下叶片C:N和C:P具有较强的稳定性,而尾巨桉则通过增加比叶重,减弱幼苗的蒸腾作用保水,从而达到增加单位质量叶C含量,降低光合速率,减缓生长速率的目的,以此来适应干旱环境^[21,30-31]。在重度胁迫下,马大相思各器官C:N和C:P均高于对照组,这说明重度干旱增加了马大相思各器官N、P的利用效率。本研究还发现,不同于其他树种,干旱胁迫显著降低了黑木相思茎C:P,说明干旱胁迫下黑木相思茎中出现了P的积累,试验发现在干旱胁迫下黑木相思的形态变化较为缓慢,而茎中P的积累可能是黑木相思为保证植株在干旱胁迫下正常生长的适应策略。

叶片 N:P 是反映土壤营养状况最敏感的指标^[32],可反映环境对植物生长的养分供应状况^[33]。Güsewell^[33]认为,叶片 N:P<10 时植物生长相对受 N 限制,叶片 N:P>20 时植物生长相对受 P 限制。本研究中,除尾巨桉 N:P(7.63)小于 10,表现为生长受 N 限制外,其他 3 个树种 N:P(24.64~32.28)均大于 10,表现为生长受 P 限制。已有研究表明,桉树树种在应对低磷胁迫时有着完备的响应机制,可对难溶性磷进行活化从而提高 P 吸收能力^[34~35],因此生长受到 P 的限制较小。然而,尾巨桉作为速生型树种,由于不具备生物固氮的能力,在旺盛生长的过程中消耗的 N 主要来自土壤,所以受外界 N 的限制较大,不同干旱处理下尾巨桉叶 N:P 变化不显著,说明尾巨桉叶 N:P 具有较强的稳定性。随着干旱胁迫的加剧,木麻黄和黑木相思叶中 N:P 呈上升趋势,说明干旱胁迫下木麻黄和黑木相思幼苗生长受 P 限制作用逐渐增强。与对照组相比,重度胁迫下马大相思各器官 N:P 增加,可能是干旱胁迫降低了土壤中 N、P 的有效性^[36],根系吸收养分受阻,但马大相思可通过生物固氮缓解干旱对 N 吸收的抑制作用,导致马大相思吸收的 P 相对较少,受 P 限制加剧。

3.3 不同器官间生态化学计量特征相关性分析

植物的各器官间具有复杂的相互作用和协调关系,并且这种关系受到植物类型、生长环境及适应策略的深刻影响^[37]。高等陆生植物生态化学计量存在 1 个普遍规律,即植物体内 C 与 N、P 呈负相关关系, N 和 P 呈正相关关系^[32]。本研究中,仅根和茎中 C 与叶 P 呈显著负相关,叶中 N 与根中 P 呈极显著正相关,其他与上述规律并不相符(表 8),这可能是干旱胁迫影响了植物对养分的吸收、转运及贮存,扰乱植物正常生理代谢,导致各元素之间计算关系发生解耦,这与榆树(*Ulmus pumila*)的相关研究结果相似^[38]。本研究发现,作为主要结构物质的 C 在各树种不同器官之间的分配差异相对较小,而作为主要生长限制的 N、P 在器官间的分配差异较大(表 3、表 4 和表 5),这与陈美玲等^[39]对黄土高原 2 种针叶树种不同器官 C、N、P 分配格局的研究结果相似。由此可见,导致各器官生态化学计量比的变化主要与 N、P 含量的波动有关,而与相对稳定的 C 含量相关性较小,如根与叶、茎与叶中 N 与 C:N 之间存在极显著负相关,枝与叶中 P 与 C:P 之间也呈极显著负相关关系(表 8)。叶片是植物同化和储存养分的主要器官,根是吸收和转运养分的器官,体内的养分由植物叶片蒸腾作用提供动力向上运输,二者分别是植物地上和地下代谢活性较强的器官^[40~41]。相关分析进一步表明,根与叶 N 含量极显著正相关,根与叶 P 显著负相关,说明植物根系从土壤中吸收 N 和 P 后, N 继续向上部的叶片运输,叶片 N 含量的增加有助于植物在较小的气孔导度下达到最大的光合容积,降低光合作用的水分散失^[25];而 P 继续富集在根部以提高植株的存活率。然而,根中 N、P 含量与叶中 C 含量极显著正相关,说明根部对 N 和 P 的吸收有利于叶片对 C 的同化及再分配。

3.4 结论

本研究表明,树种、器官、干旱胁迫及其两两交互作用与三者交互作用均对 C、N、P 含量及其生态化学计量比有极显著影响($P<0.001$)。不同树种响应干旱逆境的 C、N、P 特征及分配策略不同,木麻黄会通过增加叶 N 的分配保水;尾巨桉会通过提升叶中 N 和 P 的利用效率,并增加单位质量叶片 C 含量以减缓生长速率;马大相思在重度胁迫下会降低全株 P 含量,同时提高全株 N 的利用效率;黑木相思在不同胁迫程度下茎中均存在 P 的积累。相关性分析表明,干旱胁迫影响了植物的正常生理代谢活动,导致各元素之间发生了解耦。C 在各树种不同器官间的分配差异较小,而 N、P 的分配差异较大,因此各器官生态化学计量比的变化主要与 N、P 含量的波动有关。根部对 N 和 P 的吸收有利于叶片对 C 的同化及再分配。综上所述,木麻黄在干旱胁迫下会通过增加叶 N 的分配来保水,其生长受 P 的限制较强;马大相思和黑木相思具有更强的有机物积累能力,抵御外界不利环境的能力也更强;尾巨桉具有较高的 N、P 利用效率,在面对低 P 胁迫有着完备的响应机制,但因不具备生物固氮的能力,其生长主要受 N 的限制,在营林时需注意氮肥的施用,也可与固氮树种混交。

致谢:福州市科技计划项目(2022-S-004)同时对本研究给予了资助,谨致谢意!

参考文献 References:

- [1] 何佳豪,王方超,张绿水,等.氮磷添加对亚热带杉木林植物-凋落物-土壤化学计量特征的影响[J].江西农业大学学报,2023,45(1):134-145.

- HE J H, WANG F C, ZHANG L S, et al. Effects of nitrogen and phosphorus addition on plant-litter-soil stoichiometric characteristics in a subtropical fir plantation[J]. *Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis*, 2023, 45(1): 134-145.
- [2] 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]. *Ecology letters*, 2007, 10(12): 1135-1142.
- [3] ELSER J J, FAGAN W F, DENNO R F, et al. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs[J]. *Nature*, 2000, 408: 578-580.
- [4] 陆媛. 干旱胁迫对刺槐幼苗碳氮磷化学计量特征的影响[D]. 咸阳: 西北农林科技大学, 2015.
- LU Y. Effects of drought stress on carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of *Robinia pseudoacacia* seedlings[D]. Xianyang: Northwest A&F University, 2015.
- [5] SAINJU U M, ALLEN B L, LENSSEN A W, et al. Root biomass, root/shoot ratio, and soil water content under perennial grasses with different nitrogen rates[J]. *Field crops research*, 2017, 210: 183-191.
- [6] 王绍强, 于贵瑞. 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征[J]. *生态学报*, 2008, 28(8): 3937-3947.
- WANG S Q, YU G R. Ecological stoichiometry characteristics of ecosystem carbon, nitrogen and phosphorus elements[J]. *Acta ecologica Sinica*, 2008, 28(8): 3937-3947.
- [7] 葛露露, 林宇, 孟庆权, 等. 滨海沙地人工林树种水分利用效率和叶片养分浓度比较及其关系分析[J]. *西北植物学报*, 2018, 38(7): 1332-1339.
- GE L L, LIN Y, MENG Q Q, et al. Comparison and relationship analysis of water use efficiency and foliar nutrient concentrations in different tree species of Southeast coastal area[J]. *Acta botanica boreali-occidentalia Sinica*, 2018, 38(7): 1332-1339.
- [8] WANG F M, XU X, ZOU B, et al. Biomass accumulation and carbon sequestration in four different aged *Casuarina equisetifolia* coastal shelterbelt plantations in South China[J]. *PLoS One*, 2013, 8(10): e77449.
- [9] SCHMID J L, ADDISON D S, DONNELLY M A, et al. The effect of Australian pine (*Casuarina equisetifolia*) removal on loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) incubation temperatures on Keewaydin Island, Florida[J]. *Journal of coastal research*, 2008, 55: 214-220.
- [10] 范永福. 滨海沙地4种人工林凋落物动态及分解研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2018.
- FAN Y F. Litter dynamics and decomposition of four plantations in coastal sandy land[D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2018.
- [11] TOWNSEND A R, CLEVELAND C C, ASNER G P, et al. Controls over foliar N:P ratios in tropical rain forests[J]. *Ecology*, 2007, 88(1): 107-118.
- [12] HE M Z, ZHANG K, TAN H J, et al. Nutrient levels within leaves, stems, and roots of the xeric species *Reaumuria soongorica* in relation to geographical, climatic, and soil conditions[J]. *Ecology and evolution*, 2015, 5(7): 1494-1503.
- [13] 张马啸, 黄小艳, 邹志广, 等. 干旱胁迫对滨海沙地主要造林树种水力结构的影响[J]. *西北林学院学报*, 2024, 39(1): 125-131.
- ZHANG M X, HUANG X Y, ZOU Z G, et al. Effects of drought stress on hydraulic structure of main afforestation tree species in coastal sandy land[J]. *Journal of northwest forestry university*, 2024, 39(1): 125-131.
- [14] 王凯, 雷虹, 王宗琰, 等. 干旱胁迫下小叶锦鸡儿幼苗C、N、P分配规律及化学计量特征[J]. *林业科学研究*, 2019, 32(4): 47-56.
- WANG K, LEI H, WANG Z Y, et al. C, N and P distribution and stoichiometry characteristics of *Caragana microphylla* seedlings to drought stress[J]. *Forest research*, 2019, 32(4): 47-56.
- [15] BISTA D R, HECKATHORN S A, JAYAWARDENA D M. Effects of drought on nutrient uptake and the levels of nutrient uptake proteins in roots of drought-sensitive and -tolerant grasses[J]. *Plants*, 2018, 7(2): 28.
- [16] HE J S, FANG J Y, WANG Z H, et al. Stoichiometry and large-scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grassland biomes of China[J]. *Oecologia*, 2006, 149: 115-122.
- [17] 周丽丽, 李树斌, 吴亚岚, 等. 不同相思林叶片-凋落叶-土壤的生态化学计量特征[J]. *植物资源与环境学报*, 2022, 31(2): 64-72.
- ZHOU L L, LI S B, WU Y L, et al. Ecological stoichiometry characteristics of leaf-litter-soil of different *Acacia* plantations[J]. *Journal of plant resources and environment*, 2022, 31(2): 64-72.
- [18] 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.

- REN S J, YU G R, JIANG C M, et al. Stoichiometric characteristics of leaf carbon, nitrogen, and phosphorus of 102 dominant species in forest ecosystems along the North-South Transect of East China[J]. Chinese journal of applied ecology, 2012, 23(3): 581-586.
- [19] 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 of the United States of America, 2004, 101(30): 11001-11006.
- [20] 刘兴诏, 周国逸, 张德强, 等. 南亚热带森林不同演替阶段植物与土壤中N、P的化学计量特征[J]. 植物生态学报, 2010, 34(1): 64-71.
- LIU X Z, ZHOU G Y, ZHANG D Q, et al. N and P stoichiometry of plant and soil in lower subtropical forest successional series in southern China[J]. Chinese journal of plant ecology, 2010, 34(1): 64-71.
- [21] POORTER L, BONGERS F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species[J]. Ecology, 2006, 87(7): 1733-1743.
- [22] 吕晓敏, 王玉辉, 周广胜, 等. 温度与降水协同作用对短花茅生物量及其分配的影响[J]. 生态学报, 2015, 35(3): 752-760.
- LYU X M, WANG Y H, ZHOU G S, et al. Interactive effects of changing precipitation and elevated temperatures on plant biomass and its allocation of *Stipa breviflora*[J]. Acta ecologica Sinica, 2015, 35(3): 752-760.
- [23] 周红艳, 吴琴, 陈明月, 等. 鄱阳湖沙山单叶蔓荆不同器官碳、氮、磷化学计量特征[J]. 植物生态学报, 2017, 41(4): 461-470.
- ZHOU H Y, WU Q, CHEN M Y, et al. C, N and P stoichiometry in different organs of *Vitex rotundifolia* in a Poyang Lake desertification hill[J]. Chinese journal of plant ecology, 2017, 41(4): 461-470.
- [24] CHAPIN F S, BLOOM A J, FIELD C B, et al. Plant responses to multiple environmental factors: physiological ecology provides tools for studying how interacting environmental resources control plant growth[J]. BioScience, 1987, 37(1): 49-57.
- [25] WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats[J]. Functional ecology, 2001, 15(4): 423-434.
- [26] RAZZAQ M, AKRAM N A, ASHRAF M, et al. Interactive effect of drought and nitrogen on growth, some key physiological attributes and oxidative defense system in carrot (*Daucus carota* L.) plants[J]. Scientia horticulturae, 2017, 225: 373-379.
- [27] ROUPHAEL Y, CARDARELLI M, SCHWARZ D, et al. Effects of drought on nutrient uptake and assimilation in vegetable crops[M]//Aroca R Plant Responses to Drought Stress: From Morphological to Molecular Features. New York: Springer, 2012, 171-195.
- [28] BELNAP J. Biological phosphorus cycling in dryland regions[M]//BÜNEMANN E K, OBERSON A, FROSSARD E. Phosphorus in Action: Biological Processes in Soil Phosphorus Cycling. Berlin: Springer, 2011: 371-406.
- [29] HE M Z, DIJKSTRA F A. Drought effect on plant nitrogen and phosphorus: a meta-analysis[J]. New phytologist, 2014, 204(4): 924-931.
- [30] 李荣, 党维, 蔡靖, 等. 6个耐旱树种木质部结构与栓塞脆弱性的关系[J]. 植物生态学报, 2016, 40(3): 255-263.
- LI R, DANG W, CAI J, et al. Relationships between xylem structure and embolism vulnerability in six species of drought tolerance trees[J]. Chinese journal of plant ecology, 2016, 40(3): 255-263.
- [31] SARDANS J, PEÑUELAS J. The role of plants in the effects of global change on nutrient availability and stoichiometry in the plant-soil system[J]. Plant physiology, 2012, 160(4): 1741-1761.
- [32] STERNER R W, ELSER J J. Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere[M]. Princeton: Princeton University Press, 2002.
- [33] GÜSEWELL S. N: P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance[J]. New phytologist, 2004, 164(2): 243-266.
- [34] 阳乾程, 杨梅, 程飞, 等. 磷对尾巨桉组培苗生理及养分利用的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2023, 51(11): 65-75.
- YANG Q C, YANG M, CHENG F, et al. Effect of phosphorus on physiology and nutrient utilization of *Eucalyptus urophylla* × *E. grandis* tissue culture seedlings[J]. Journal of northwest A&F university (natural science edition), 2023, 51(11): 65-75.
- [35] 翁彩凤, 唐健, 吴柳杰, 等. 桉树幼苗对难溶性磷的吸收及其根系对低磷胁迫的响应[J]. 西北植物学报, 2014, 34(5): 970-975.
- WENG C F, TANG J, WU L J, et al. Sparingly soluble phosphorus absorption and root response to phosphorus deficiency

- stress in *Eucalyptus* seedlings[J].Acta botanica boreali-occidentalia Sinica,2014,34(5):970-975.
- [36] BORKEN W, MATZNER E.Reappraisal of drying and wetting effects on C and N mineralization and fluxes in soils[J].Global change biology,2009,15(4):808-824.
- [37] 张天霖,邱治军,吴仲民,等.粤北针阔混交林不同器官碳氮磷钾的生态化学计量特征[J].林业科学研究,2021,34(2):149-157.
- ZHANG T L, QIU Z J, WU Z M, et al.Stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen, phosphorus and potassium in organs of coniferous-broadleaved mixed forest in northern Guangdong[J].Forest research,2021,34(2):149-157.
- [38] 王凯,沈潮,孙冰,等.干旱胁迫对科尔沁沙地榆树幼苗C、N、P化学计量特征的影响[J].应用生态学报,2018,29(7):2286-2294.
- WANG K, SHEN C, SUN B, et al.Effects of drought stress on C, N and P stoichiometry of *Ulmus pumila* seedlings in Horqin sandy land, China[J].Chinese journal of applied ecology,2018,29(7):2286-2294.
- [39] 陈美玲,崔君滕,邓蕾,等.黄土高原两种针叶树种不同器官水碳氮磷分配格局及其生态化学计量特征[J].地球环境学报,2018,9(1):54-63.
- CHEN M L, CUI J T, DENG L, et al.Distribution patterns and ecological stoichiometry of water, carbon, nitrogen and phosphorus in different organs of two conifer species on the Loess Plateau[J].Journal of earth environment,2018,9(1):54-63.
- [40] 董雪,海鹭,韩春霞,等.干旱区降雨梯度对沙冬青根-茎-叶生态化学计量特征的影响[J].林业科学研究,2023,36(5):60-71.
- DONG X, HAI L, HAN C X, et al.Effects of precipitation gradient on ecological stoichiometric characteristics in root-stem-leaf of *Ammopiptanthus mongolicus* in arid region[J].Forest research,2023,36(5):60-71.
- [41] SCHREEG L A, SANTIAGO L S, WRIGHT S J, et al.Stem, root, and older leaf N:P ratios are more responsive indicators of soil nutrient availability than new foliage[J].Ecology,2014,95(8):2062-2068.

(责任编辑:刘玉香)



第一作者简介:毛梦圆,硕士,2025年6月毕业于福建农林大学资源与环境学院资源利用与植物保护专业。硕士研究生期间,获福建农林大学2023—2024学年学业奖学金三等奖,及2024—2025学年学业奖学金二等奖。主要研究方向为植物养分利用及生态化学计量特征,参与国家自然科学基金、福建省林业科研项目2项。



通信作者简介:周丽丽,副研究员,博士。福建省高层次C类人才,兼任《福建林业科技》青年编委。长期从事森林生态与资源利用研究,在林木养分循环及利用方面取得一定成绩。主持国家自然科学基金、福建省自然科学基金、福州市厅级科研项目等8项,在《Frontiers in Plant Science》《Science of the Total Environment》《Annals of Forest Science》《Environmental Science and Pollution Research》《应用生态学报》等刊物发表学术论文30余篇,授权实用新型发明专利7项,指导硕士研究生7名。曾获“2013年博士研究生国家奖学金”、“2014届全国林科优秀毕业生”及“2022年度福州最美女科技特派员”等荣誉。