

研究论文

无瓣海桑和秋茄林植物器官及沉积物的生态化学计量特征

冯建祥¹, 史祺², 于晨曦³, 陈猎一², 郭新澳², 魏龙⁴, 林光辉^{2,5*}

摘要 研究外来种无瓣海桑和乡土种秋茄的植物器官及沉积物碳(C)、氮(N)、磷(P)化学计量特征,探究红树植物器官 C、N、P 化学计量与沉积物理化性质是否存在关联性。以珠海淇澳岛 12 年生(SA12)和 18 年生(SA18)无瓣海桑人工林及附近 40 年生秋茄天然林为研究对象,选取光滩作为对照,采集植物叶片、枝条、根系以及 0~1 m 深度沉积物,测定 C、N、P 含量。结果表明:不同林龄无瓣海桑同一植物器官 C 和 N 含量无显著性差异。秋茄叶片 C 含量(486.35 ± 5.49 g/kg)显著高于无瓣海桑(SA12: 396.85 ± 10.64 g/kg、SA18: 398.32 ± 5.57 g/kg),秋茄枝条 C 含量显著(420.99 ± 2.76 g/kg)低于 18 年生无瓣海桑(431.38 ± 2.53 g/kg)。12 年生无瓣海桑叶片 P 含量(1.31 ± 0.02 g/kg)显著高于 18 年生无瓣海桑(0.80 ± 0.04 g/kg),叶片低 C:P 表明 12 年生无瓣海桑生长速度较快。无瓣海桑人工林 0~20 cm 沉积物的 SOC 含量和 N 含量显著高于光滩。12 年生无瓣海桑人工林 0~20 cm 深度沉积物 SOC 含量、N 含量和 C:N 显著低于 18 年生无瓣海桑人工林。无瓣海桑人工林 0~60 cm 深度沉积物 SOC 和 N 含量及 C:N 显著低于秋茄天然林。分析发现,沉积物的容重是红树植物器官生态化学计量变化的主导因子。研究结果表明,在红树林生态恢复中,若追求长期碳汇功能应优先选择秋茄等乡土树种;对无瓣海桑人工林的管理需根据林龄(如幼龄林氮限制、老龄林磷限制)进行差异化养分调控,并可通过改善沉积物容重等物理结构来提升其生态功能。

关键词 无瓣海桑;植物器官;沉积物;生态化学计量;树龄影响

1. 中山大学海洋科学学院/南方海洋科学与工程广东省实验室(珠海),珠海 519000
2. 清华大学深圳国际研究生院海洋工程研究院,深圳 518055
3. 中国科学院南海海洋研究所,热带海洋生物资源与生态重点实验室/广东省应用海洋生物学重点实验室,广州 510301
4. 广东省林业科学研究院/广东省森林培育与保护利用重点实验室/广东沿海防护林生态系统国家定位观测研究站,广州 510520
5. 清华大学地球系统科学系,地球系统科学模拟教育部重点实验室,北京 100084

生态化学计量学(ecological stoichiometry)是将生物学、化学和物理学的基本原理相结合,从生态过程中化学元素(主要是 C、N、P)的比例关系出发,研究 C、N、P 等元素在生态过程中耦合关系的一种方法^[1-2],对于揭示土壤中化学元素的可获得性、循环机制和植物生长的养分限制性等具有重要意义。例如植物叶片、枝条或根系不同 C:N、C:P 表征了植物吸收和同化碳的能力,一定程度上反映出植物对 N、P 等养分的利用效率^[3],N:P 可以反映植物生长主要限制元素,同时还可以判断不同器官的养分需求^[3]。沉积物 C:N 比值是

收稿日期: 2024-12-25; 修回日期: 2025-10-07

基金项目: 深圳市科创委高校稳定支持项目(WDZC20200819173345002); 南方海洋科学与工程广东省实验室(珠海)项目(SML2024SP024); 国家自然科学基金项目(41976160); 省级温室气体清单编制项目(STQH-2021-050)

作者简介: 冯建祥,副教授,研究方向为滨海湿地生态学,电子信箱: fengjx23@mail.sysu.edu.cn; 林光辉(通信作者),教授,研究方向为滨海湿地生态学、全球变化生态学和稳定同位素生态学,电子信箱: lingh@tsinghua.edu.cn

引用格式: 冯建祥, 史祺, 于晨曦, 等. 无瓣海桑和秋茄林植物器官及沉积物的生态化学计量特征[J]. 科技导报, 2025, 43(24): 101-110; doi:10.3981/j.issn.1000-7857.2024.12.01784

反映有机质来源和矿化速率的关键参数, 较低的 C:N 比值往往指示较高的有机质矿化速率和外源输入^[4]。

红树植物是生长在热带、亚热带潮间带的木本植物, 由红树植物为主体组成的木本植物群落称为红树林^[5]。红树林湿地具有很多生态服务价值, 包括缓冲风暴破坏和侵蚀海岸线, 吸收 CO₂ 调节气候变化, 为鸟类、蟹类等多种生物提供栖息地等。由于受人为活动如鱼塘养殖、围垦等影响, 1950—2000 年中国红树林面积大幅下降。近年来, 中国在对红树林湿地设立自然保护区的同时大规模种植人工林, 有效增加了红树林面积^[6]。目前, 学者对红树林的生态化学计量已开展了一些研究。例如 Reef 等^[7]选取白骨壤 (*Avicennia marina*) 和澳洲角果木 (*Ceriops australis*) 作为研究对象发现生长速率较快的树木叶片 C:N 和 C:P 较低; 樊月等^[8]对漳江口 4 种红树植物根、茎、叶的 C、N、P 生态化学计量特征进行分析, 发现红树植物叶 C:N:P 质量比显著小于根和茎。可见, 红树林生长过程中 C、N、P 含量及其生态计量比会发生变化, 且不同植物器官间营养元素的分配不同, 开展红树植物与沉积物的生态化学计量研究有助于揭示红树林生态系统化学元素平衡和养分循环的调节机制^[9]。

无瓣海桑 (*Sonneratia apetala*) 作为一种速生红树植物, 由于其具有耐浸淹、抗寒性强等特点, 在造林护岸方面表现良好, 1985 年自孟加拉国引入中国后被大量种植^[10]。然而人工林生态系统结构和功能与天然成熟林有所差异, Yu 等^[11]在广东省淇澳岛研究发现 15 年生的无瓣海桑植物生物量已经赶上了成熟的秋茄 (*Kandelia obovata*) 生物量, 但其沉积物有机碳储量却远低于秋茄林。研究表明, 外来种无瓣海桑倾向于采取“进取型”生长策略, 通过大量投资于富含氮的生长组织以实现快速扩张; 而乡土种秋茄则更偏向于“保守型”策略, 通过提高氮利用效率 (Nitrogen use efficiency, NUE) 来应对养分限制, 确保长期生存^[9]。尽管已有研究揭示了不同红树植物的生长策略差异, 但目前仍缺乏对不同林龄的外来种人工林与乡土种天然林在植物-沉积物系统 C:N:P 化学计量特征及其驱动机制的系统性比较。特别是, 主导植物器官生态化学计量变化的关键沉积物因子尚不明确。因此, 本研究以广东省淇澳岛为研究区域, 选取不同林龄的无瓣海桑人工林与秋茄天然林为研究对象, 采集其叶

片、枝条、根系及沉积物样品, 旨在回答以下科学问题: 第一, 不同林龄和树种的红树林在植物-沉积物化学计量特征上存在何种差异? 这些差异如何反映其生长与养分限制策略的演变? 第二, 植物器官的生态化学计量特征受哪些关键沉积物因子调控? 本研究旨在为科学评估外来红树植物的生态效应、优化红树林生态恢复实践提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究区域

本研究选取中国广东省珠海市淇澳岛淇澳-担杆自然保护区内红树林为研究区域。淇澳岛位于珠江入海口西侧, 地理坐标为 22°23'40"—22°27'38" N, 113°36'40"—113°39'15" E。该地区地处亚热带, 年平均气温 22.4℃; 气温最低月份为 1 月, 最高月份为 7 月; 年均降雨量为 1964.4 mm^[11]。当地潮汐类型为不规则半日潮, 平均高潮位为 0.17 m, 平均低潮位为 -0.14 m, 年均海水盐度为 18.2‰, 土壤类型为滨海盐渍草甸沼泽土^[11-12]。

研究区域之前分布有多种乡土红树植物, 由于鱼塘养殖、互花米草入侵等原因红树林遭严重破坏^[13], 包括秋茄 (*K. obovata*)、白骨壤 (*A. marina*) 和桐花树 (*Aegiceras corniculatum*) 等。1999 年起, 珠海市开展了红树林湿地恢复工程, 主要种植树种为无瓣海桑。截至 2019 年, 淇澳岛现有红树林中无瓣海桑约占 82.0%, 成为绝对优势树种, 其林缘也混生有卤蕨 (*Acrostichum aureum*) 和老鼠簕 (*Acanthus ilicifolius*) 等乡土红树植物^[14]。

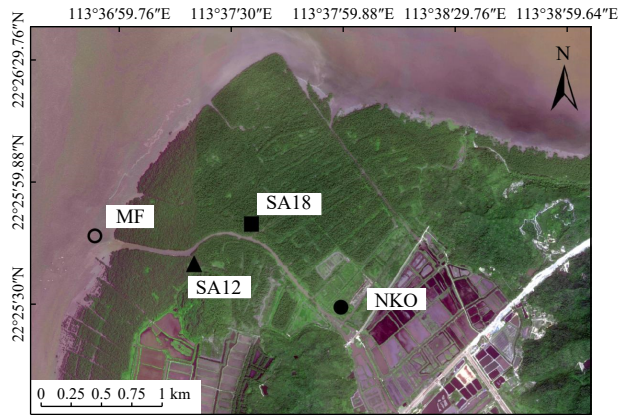
1.2 样地设置

2020 年 11 月, 在广东省珠海市淇澳岛淇澳-担杆自然保护区内选取了 2002 年种植的 18 年生无瓣海桑人工林 (SA18)、2008 年种植的 12 年生无瓣海桑人工林 (SA12) 以及秋茄天然林 (natural *Kandelia obovata*, NKO) 作为研究样地。同时, 选取未种植任何植被的光滩 (mudflat, MF) 作为对照 (图 1)。每个样地随机设置 3 个 10 m×10 m 的样方。

1.3 样品采集和分析

1) 植物器官采集和分析。

在每个样方内 3 棵树上分别采集无瓣海桑或秋



MF—光滩; SA18—2002 年种植的 18 年生无瓣海桑人工林(SA18);
SA12—2008 年种植的 12 年生无瓣海桑人工林(SA12);
NKO—秋茄天然林(NKO)

图1 淇澳岛红树林样地点位图

茄的无病害叶片和枝条样品,并等量混匀后选择适量样品。同时采集 0~60 cm 层沉积物的植物根系样品,采集到的植物样品立即装入密封袋内,再放入装有冰袋的保温箱储存,直到带回实验室进行预处理和测试。

将植物样品用蒸馏水冲洗后,放入烘箱 60℃ 烘干至恒重。取出剪成小粒后,放入粉碎机(上海净信 JXFSTPRP-32, 中国)粉碎,过 100 目筛。采用 Vario MACRO Cube 元素分析仪(Elementar, 德国)测定总碳和总氮含量。植物总磷用钼锑抗分光光度法(GB7887—87, 分光光度计, 上海仪电 L6S)测定。

2) 沉积物采样和分析。

在每个样方内随机选取选择 3 个采样点进行沉积物样品采集。用土壤采样器(Eijkamp C040903, 荷兰)采集 0~1 m 沉积物层样品,按照 0~20、20~40、40~60、60~80 和 80~100 cm 分为 5 层。每个样方 3 个采样点相同沉积物层样品装入一个密封袋内混匀,带回实验室称重后放入冰箱低温保存。将沉积物样品放入冷冻干燥机(北京博医康实验仪器有限公司 FD-1A-50, 中国),在-40℃ 下冷冻干燥 72 h 以上至恒重,挑去沉积物中石块、掉落物等,测定沉积物容重和含水量。超纯水提取后,利用多参数水质分析仪(Thermo Orion Star A329, 美国)测定沉积物的 pH(水土比为 2.5:1)和盐度(水土比为 5:1)。样品磨碎过 100 目筛后,采用上述元素分析仪测定全氮(total Nitrogen, TN)含量,用碱熔—钼锑抗分光光度法(HJ

632—2011)测定全磷(TP)含量。沉积物样品用 1 mol·L⁻¹ HCl 酸化后,采用上述元素分析仪测定有机碳(SOC)含量。

1.4 数据处理

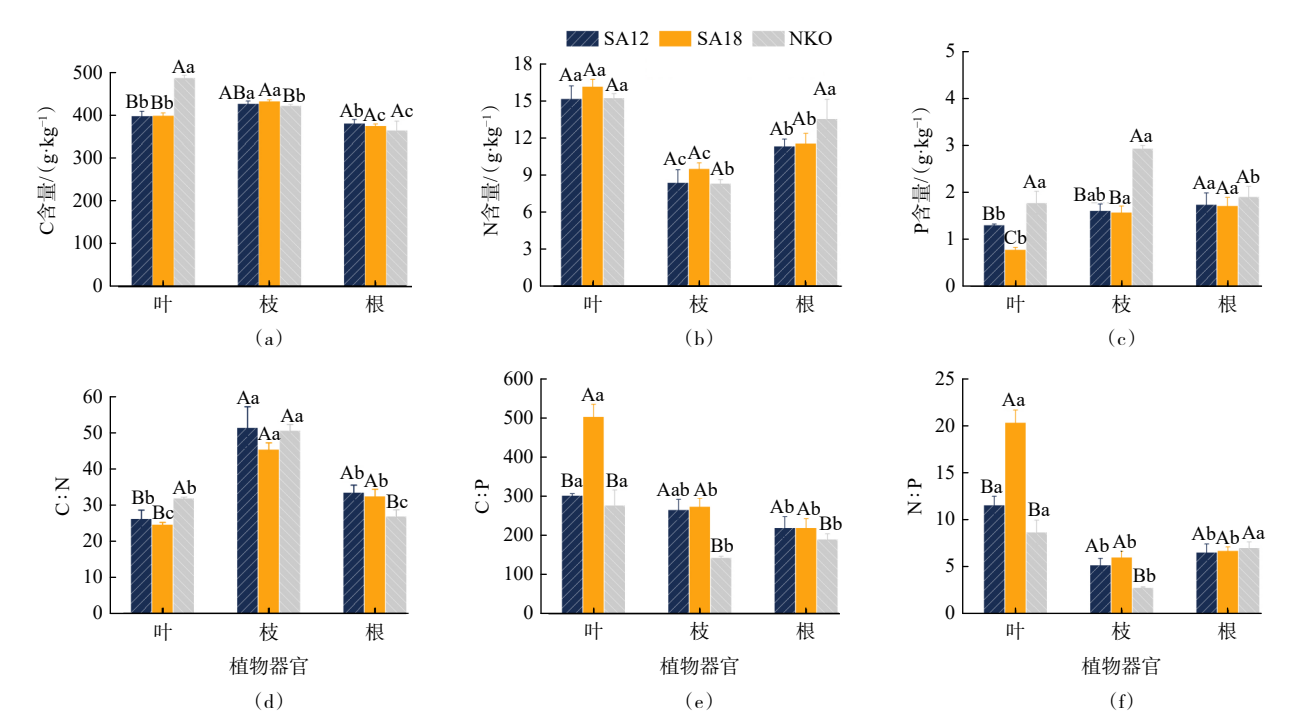
植物器官和沉积物的 C、N、P 含量及其化学计量比采用 Excel 2019 进行原始数据整理,计算所有指标的平均值和方差,用 SPSS Statistics25 软件进行 ANOVA 单因素方差分析,数据统计分析 $p < 0.05$ 表示具有显著差异。植物器官的 C、N、P 含量及其化学计量比和沉积物理化性质的相关性关系用 R 软件 vegan 包进行冗余分析(RDA)。图表中数据为平均值±标准差。

2 结果与分析

2.1 无瓣海桑和秋茄植物器官 C、N、P 含量及化学计量比特征

不同红树林植物器官的碳(C)、氮(N)、磷(P)含量如图 2(a)~(c)所示。无瓣海桑植物器官的 C 含量为 374.37~431.38 g·kg⁻¹,其中枝条的 C 含量显著高于叶片和根系的 C 含量,18 年生无瓣海桑的叶片 C 含量显著高于根系。秋茄植物器官的 C 含量表现为:叶片>枝条>根系。总体上看,不同红树同一植物器官的 C 含量差异不大。无瓣海桑叶片的 C 含量显著低于秋茄,18 年生无瓣海桑枝条中 C 含量显著高于秋茄。无瓣海桑植物器官 N 含量为 8.39~16.15 g·kg⁻¹,其中叶片的 N 含量显著高于根系,根系 N 含量显著高于枝条。外来种无瓣海桑和乡土种秋茄各植物器官的 N 含量均无显著性差异。无瓣海桑植物器官 P 含量为 0.8~1.76 g·kg⁻¹,枝条和根系的 P 含量显著高于叶片。对比不同红树群落相同植物器官发现,12 年生无瓣海桑叶片的 P 含量为 1.31±0.02 g·kg⁻¹,显著高于 18 年生无瓣海桑叶片 P 含量(0.8±0.04 g·kg⁻¹),同时外来种无瓣海桑叶片和枝条中 P 含量均显著低于乡土种秋茄。

不同红树林植物器官的 C、N、P 化学计量比如图 2(d)~(f)所示。无瓣海桑各植物器官 C:N 为 24.69~51.42,其中枝条的 C:N 显著高于叶片和根系,18 年生无瓣海桑根系的 C:N 显著高于叶片。对比不同红树林相同植物器官发现,无瓣海桑叶片的 C:N 显著低于秋茄,无瓣海桑根系的 C:N 显著高于秋茄,



不同大写字母表示不同红树林同一植物器官有显著差异,不同小写字母表示同一红树植物不同器官有显著差异

图2 不同红树植物器官 C、N、P 含量及其化学计量比

不同林龄的无瓣海桑 C:N 无显著差异。无瓣海桑各植物器官 C:P 为 219.25~501.60, 18 年生无瓣海桑的叶片 C:P 显著高于枝条和根系。对比不同红树群落同一植物器官发现, 18 年生无瓣海桑叶片 C:P 显著高于 12 年生无瓣海桑。18 年生无瓣海桑叶片和枝条 C:P 显著高于秋茄天然林, 12 年生无瓣海桑枝条 C:P 显著高于秋茄天然林。无瓣海桑各植物器官的 N:P 为 5.21~20.33, 叶片的 N:P 显著高于枝条和根系。对比不同红树群落同一植物器官发现, 18 年生无瓣海桑叶片的 N:P 显著高于 12 年生无瓣海桑, 18 年生无瓣海桑叶片和枝条 N:P 显著高于秋茄天然林,

12 年生无瓣海桑枝条 N:P 显著高于秋茄天然林。
2.2 无瓣海桑和秋茄林沉积物 SOC、N、P 含量及化学计量比分布特征

沉积物的理化性质如表 1 所示。MF、SA12、SA18 和 NKO 沉积物的 pH 均值分别为 7.67、7.10、6.68 和 7.17, 光滩 pH 值显著高于红树林。对比沉积物盐度可以发现, 无瓣海桑人工林沉积物显著高于秋茄天然林。秋茄天然林沉积物含水量显著高于无瓣海桑人工林。SA18 沉积物的容重显著高于 SA12, NKO 沉积物容重最小, 说明 NKO 区沉积物的孔隙度大, 持水能力强。

表 1 研究区沉积物理化性质

参数	MF	SA12	SA18	NKO
pH	7.67±0.08a	7.10±0.18b	6.68±0.20c	7.17±0.43b
盐度 /‰	4.97±0.67bc	5.60±1.19ab	6.33±1.37a	4.68±1.36c
含水量/(g·g ⁻¹)	0.63±0.09b	0.69±0.06b	0.62±0.07b	1.01±0.29a
容重/(g·cm ⁻³)	0.88±0.14a	0.78±0.05b	0.88±0.10a	0.64±0.14c

注: 同行不同字母表示差异显著。

不同红树林不同深度沉积物 SOC 含量如表 2 所示。无瓣海桑人工林沉积物 SOC 含量在 12.90~24.20 g·kg⁻¹。秋茄天然林 0~60 cm 深度沉积物 SOC

含量显著高于无瓣海桑人工林, 其中秋茄天然林 0~20 cm 沉积物层拥有最高 SOC 含量, 为 42.22±1.78 g·kg⁻¹, 与 18 年生和 12 年生的无瓣海桑人工林相

比,秋茄 SOC 含量分别高出约 75% 和 126%,与光滩相比则高出近 2 倍(195%)。SA18 的 0~20 cm 沉积物层 SOC 含量显著高于 SA12,SA12 的 0~20 cm 沉积物层 SOC 含量显著高于 MF,SA18 的 0~20 cm 及 80~100 cm 沉积物层 SOC 含量显著高于 MF。秋茄天然林 0~60 cm 沉积物层 SOC 含量显著高于 60~100 cm 沉积物层。无瓣海桑人工林沉积物不同深度之间 SOC 含量无显著差异。

不同红树林不同深度沉积物总 N 含量如表 2 所示。无瓣海桑沉积物的总 N 含量在 1.90~2.35 g·kg⁻¹ 波动。在 0~40 cm 沉积物层,无瓣海桑群落沉积物的总 N 含量显著低于秋茄自然林。其中,NKO 沉积物 0~20 cm 层总 N 含量最高,为 3.07±0.45 g·kg⁻¹,与 18 年生和 12 年生的无瓣海桑人工林相比,其 TN 含量分别高出约 31% 和 50%,与光滩相比则高出约 71%。60~100 cm 沉积物总 N 含量无瓣海桑群落则高于秋茄自然林。SA18 和 NKO 的总 N 含量均随沉积物深度的

增加而减小,SA12 沉积物总 N 含量不随深度发生变化。SA18 沉积物 0~40 cm 层和 80~100 cm 层的总 N 含量显著高于 MF,SA12 的 80~100 cm 沉积物层总 N 含量显著高于 MF。不同红树林不同深度沉积物总 P 含量如表 2 所示。

无瓣海桑沉积物层总 P 含量为 0.74~0.95 g·kg⁻¹。不同沉积物层总 P 含量变化规律不明显。SA12 和 NKO 的 0~20 cm 沉积物层总 P 含量均显著高于其他深度,分别为 0.93±0.02 g·kg⁻¹ 和 0.87±0.06 g·kg⁻¹。MF 的 20~40 cm 沉积物层总 P 含量最高,为 0.93±0.05 g·kg⁻¹。除 0~20 cm 沉积物层外,无瓣海桑人工林沉积物总 P 含量显著高于秋茄天然林。

不同红树林不同深度沉积物 C:N、C:P、N:P 如表 2 所示。无瓣海桑人工林沉积物 C:N、C:P、N:P 分别在 8.83~10.79、20.06~25.27、2.12~2.75。秋茄天然林沉积物 C:N、C:P、N:P 分别在 8.88~16.22、17.83~57.69、2.00~4.11。不同林龄无瓣海桑人工林同

表 2 不同群落沉积物 SOC、TN、TP 含量及化学计量比

样地类型	沉积物深度	有机碳含量/(g·kg ⁻¹)	总氮含量/(g·kg ⁻¹)	总磷含量/(g·kg ⁻¹)	碳氮比	碳磷比	氮磷比
MF	0~20 cm	14.30±0.35Db	1.80±0.04Ca	0.85±0.02Ac	7.95±0.16Ca	16.87±0.77Ca	2.12±0.09Ba
	20~40 cm	15.30±0.76Bab	1.77±0.04Ca	0.93±0.05Aa	8.65±0.57Ba	16.49±1.09Ba	1.91±0.16Ba
	40~60 cm	15.90±0.44Ba	1.86±0.04Aa	0.92±0.02Aab	8.56±0.41Ba	17.36±0.59Ba	2.03±0.09Ba
	60~80 cm	15.71±0.57Aba	1.77±0.04Aa	0.88±0.01Aabc	8.88±0.37Aba	17.89±0.58Aa	2.02±0.07Aa
	80~100 cm	14.8±0.54BCab	1.74±0.13Ba	0.86±0.02Abc	8.56±0.90Aa	17.13±0.63Aa	2.02±0.18Aa
SA12	0~20 cm	18.70±0.91Ca	2.05±0.11BCa	0.93±0.02Aa	9.11±0.27BCa	20.06±0.54Ca	2.20±0.10Ba
	20~40 cm	16.90±0.83Ba	1.90±0.04BCa	0.83±0.06Aab	8.93±0.49Ba	20.34±1.15Ba	2.29±0.21Ba
	40~60 cm	18.20±2.36Ba	1.99±0.11Aa	0.74±0.08Bb	9.13±0.67Ba	25.27±5.63Ba	2.75±0.44ABa
	60~80 cm	17.04±0.51Aa	1.93±0.00Aa	0.82±0.11Aab	8.83±0.26Ba	21.11±3.34Aa	2.39±0.34Aa
	80~100 cm	17.53±1.21ABa	1.96±0.09Aa	0.87±0.03Aab	8.95±0.29Aa	20.19±1.93Aa	2.25±0.15Aa
SA18	0~20 cm	24.20±1.15Ba	2.35±0.04Ba	0.95±0.09Aa	10.30±0.33Ba	25.61±2.46Ba	2.49±0.24Ba
	20~40 cm	23.20±4.34Bab	2.14±0.11Bb	0.89±0.04Aa	10.79±1.46ABa	26.24±4.90Ba	2.42±0.13Ba
	40~60 cm	19.90±1.72Bab	2.02±0.07Ab	0.92±0.09Aa	9.85±0.50Ba	22.08±3.95Ba	2.23±0.30ABa
	60~80 cm	18.95±0.49Ab	1.96±0.04Ab	0.93±0.04Aa	9.67±0.27ABa	20.51±1.35Aa	2.12±0.13Aa
	80~100 cm	18.65±1.53Ab	1.96±0.11Ab	0.89±0.05Aa	9.52±0.39Aa	21.16±2.74Aa	2.22±0.27Aa
NKO	0~20 cm	42.22±1.78Aa	3.07±0.45Aa	0.87±0.06Aa	13.94±1.75Aa	48.86±1.61Aa	3.57±0.50Aa
	20~40 cm	36.32±6.72Aa	2.62±0.18Aab	0.65±0.09Bb	13.86±2.47Aa	57.69±16.51Aa	4.11±0.69Aa
	40~60 cm	38.32±8.04Aa	2.35±0.48Ab	0.73±0.09Bab	16.22±1.01Aa	53.85±16.20Aa	3.28±0.82Aab
	60~80 cm	14.75±2.38Bb	1.44±0.19Bc	0.65±0.03Bb	10.16±0.68Ab	22.55±2.80Ab	2.21±0.17Abc
	80~100 cm	13.09±2.11Cb	1.47±0.05Cc	0.74±0.02Bab	8.88±1.26Ab	17.83±3.21Ab	2.00±0.11Ac

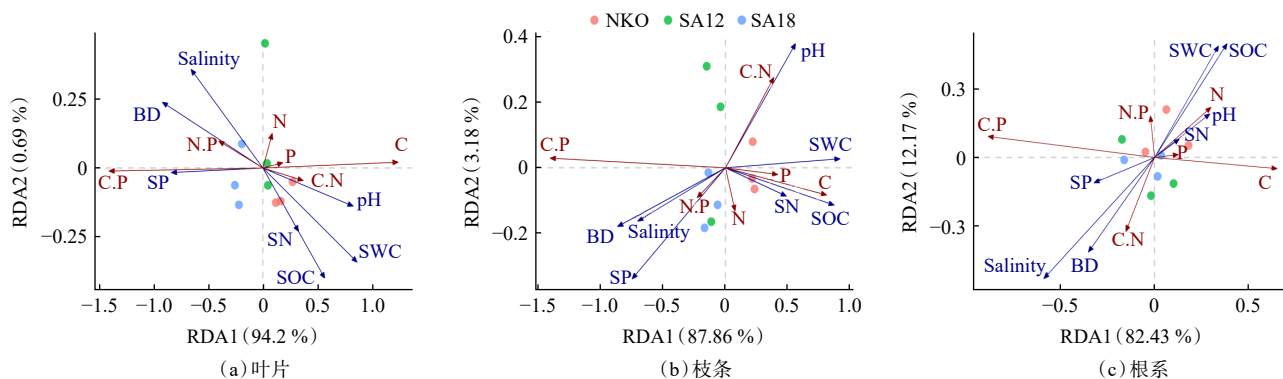
注: 不同大写字母表示不同红树林同一沉积物层差异显著,不同小写字母表示同一红树林不同沉积物层差异显著。

一深度沉积物 C:N 无显著性差异。SA18 的 0~20 cm 和 40~60 cm 沉积物层 C:N 显著低于 NKO, SA12 的 0~80 cm 沉积物层 C:N 显著低于 NKO。红树林表层沉积物(0~20 cm)C:P 差异显著,为 $NKO>SA18>SA12$ 。无瓣海桑人工林 20~60 cm 沉积物层 C:P 显著低于秋茄天然林。无瓣海桑人工林 0~40 cm 沉积物层 N:P 显著低于秋茄天然林。秋茄天然林沉积物随深度下降 N:P 降低,20~40 cm 沉积物层 N:P 最高,为 4.11 ± 0.69 ;80~100 cm 沉积物层 N:P 最低,为 2.00 ± 0.11 。

2.3 植物器官 C、N、P 含量及化学计量比和沉积物理化性质的关系

选取沉积物 SOC、N 和 P 含量以及含水量、容重、pH 及盐度因子和植物器官 C、N、P 含量及其化学计量比进行 RDA 分析,结果如图 3 所示。植物器官生态化学计量和沉积物理化因子关系显著。在叶片 C、N、P 含量及其化学计量比和沉积物理化因子排序图中(图 3(a)),第 1 轴解释了 94.2% 的变异,第 2 轴解释了 0.7% 的变异,说明沉积物理化性质对于叶片 C、N、P 含量及其化学计量比解释度较高。叶片 C:N 和沉积物的 SOC 含量、N 含量以及含水量和 pH 呈正相关关系,和沉积物 P 含量、容重和盐度呈负相关关系。叶片 C:P 和 C:N 表现出相反的情况,其与沉积

物容重、盐度和沉积物 P 含量呈正相关关系,与其他沉积物因子呈负相关关系。叶片 N:P 和沉积物容重、盐度夹角都较小,表明 N:P 和二者具有显著正相关关系,和沉积物 P 含量也具有正相关关系。RDA1 轴解释了枝条 87.9% 的变异,RDA2 轴解释了枝条 3.9% 的变异(图 3(b)),沉积物 P 含量是影响枝条化学计量的主要因子。枝条 C:N 与沉积物的 SOC 含量、N 含量及含水量和 pH 具有正相关关系,C:P 和沉积物 P 含量、盐度、容重夹角较小,表明这三者对于枝条 C:P 影响最大。枝条的 N:P 和 C:P 相似,也和沉积物 P 含量、盐度、容重具有正相关关系,其中和沉积物容重的正相关关系较强。根系 C、N、P 含量及其化学计量比与沉积物理化性质的 RDA 分析如图 3(c)所示。RDA1 轴解释了 82.4% 变异,RDA2 轴解释了 12.2% 变异。沉积物 SOC 含量和盐度是影响根系化学计量的主要因子。根系的 C:N 和沉积物 P 含量、容重及盐度的夹角较小,表明根系 C:N 和这三者的相关性较强。根系的 C:P 和沉积物 P 含量的夹角较小,表明沉积物 P 含量对于根系 C:P 的影响较大,和沉积物盐度、容重和 pH 也有正相关关系,根系 N:P 和沉积物 SOC 含量、N 含量及含水量具有正相关关系。



蓝色箭头表示沉积物的理化性质;红色箭头表示植物器官的 C、N、P 含量及化学计量比;SOC—沉积物有机碳含量;SN—沉积物氮含量;SP—沉积物磷含量;SWC—沉积物含水量;Salinity—沉积物盐度;pH—沉积物 pH 值;BD—沉积物容重

图 3 植物器官 C、N、P 含量及其化学计量比和沉积物理化因子关系的冗余分析图

3 讨论

3.1 植物各器官 C、N、P 含量及化学计量比特征

不同植物器官中 C、N、P 含量及其化学计量比可以反映植物的养分利用效率和生长速率^[15]。本研究测

得无瓣海桑和秋茄植物器官 C 含量与广东湛江的无瓣海桑和福建九龙江口所测秋茄植物器官的 C 含量相近^[16-17]。红树植物各器官中,叶片 N 含量最多。相较于秋茄天然林,无瓣海桑人工林叶片 C 含量较低,枝条 C 含量较高,说明 C 含量在秋茄和无瓣海桑植物

体内的分配可能存在差异。植物生长速率假说认为, P 含量和高生长速率有关, 即 P 含量较高表示植物生长速率较快^[18-19]。在本研究中, 发现 12 年生无瓣海桑叶片 P 含量显著高于 18 年生无瓣海桑, 说明 12 年生的无瓣海桑的生长速率高于 18 年生的无瓣海桑。同时, 也发现秋茄的叶片和枝茎 P 含量显著高于无瓣海桑, 这一方面可能是由于树种差异使沉积物供应养分的能力不同^[20], 还有一个原因可能是植物不同器官的营养元素含量会受到植物生长史和生理特性的影响^[21], 在开展红树林保护工作之前, 秋茄自然林旁边有鱼塘和虾塘的存在, 积累了较多的 P, 并且由于秋茄自然林已经成熟, 生长速率缓慢, P 代谢变慢, 使其叶片和枝条 P 含量较高。

植物器官 C:N、C:P 体现了植物生物量和营养元素的比值, 反映了植物生长速度, 即叶片 C:N、C:P 越低, 说明生长速率越高, 同化的 C 量越多^[22]。本研究中, 不同林龄无瓣海桑叶片的 C:N 无显著性差异, 但 12 年生无瓣海桑 C:P 低于 18 年生无瓣海桑, 说明其具有较高的生长速率。植物器官中 N:P 是指示群落结构和功能的指标, 也是判断生态系统中营养元素限制的指标^[23]。N:P 阈值假说指出当植物叶片 N:P>16 时, 限制植物生长的主要营养元素为 P; 当 N:P<14 时, 限制植物生长的主要元素则变成了 N; 当 14<N:P<16 时, N 和 P 元素同时限制植物生长^[24]。研究结果表明, 12 年生无瓣海桑叶片 N:P(11.55) 低于 14, 生长限制营养元素是 N, 而 18 年生无瓣海桑叶片 N:P(20.33) 高于 16, 生长限制的营养元素是 P, 说明处于生长不同阶段的无瓣海桑林对养分的需求不同。秋茄叶片的 N:P(8.68) 低于 14, 表现出明显 N 限制。

3.2 沉积物 C、N、P 含量及化学计量比特征

研究发现, 12 年生外来种红树植物无瓣海桑的沉积物中有机碳含量很接近中国森林生态系统的 0~60 cm 土壤层有机碳含量(平均值为 $17.8 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)^[25], 但显著低于秋茄天然林。沉积物中有机碳的来源主要有归还的凋落物、分解的植物残体、根系分泌物, 以及红树林截留的外源溶解有机碳等^[26-27]。淇澳岛秋茄天然林林龄远大于无瓣海桑人工林, 其凋落物积累多, 同时秋茄天然林潮位比无瓣海桑人工林高, 受潮汐冲击的影响小。此外, 有研究提到树林的植物残体和根系分泌物大部分在 0~60 cm 沉积物层中进行转

运和存储^[28], 所以秋茄天然林在 0~60 cm 沉积物层有机碳含量显著高于无瓣海桑人工林。不同林龄无瓣海桑只有表层沉积物的有机碳含量有显著差异, 主要原因可能是凋落物归还程度的不同。高天伦等发现 5 年生无瓣海桑的沉积物碳储量显著低于 13 年生和 20 年生无瓣海桑碳储量, 并且 70 年生秋茄林下沉积物碳储量明显高于 40 年生^[29], 说明红树林林龄和沉积物碳含量呈正相关关系^[11, 30]。随着林龄增加, 沉积物碳含量增长变缓, 这和本研究观察的现象相同。沉积物中 N 和 SOC 相关性很强, 变化趋势相同。P 含量和沉积物深度以及群落相关性不明显。与广东湛江湾红树林^[31]和福建九龙江口红树林^[32]相比, 本研究区中红树林 0~60 cm 沉积物的 TN 和 TP 均明显偏高, 这可能与珠江口水域富营养化有关。2018 年中国海洋生态环境状况公报显示: 珠江口海域海水重度富营养化, 无机氮和活性磷含量严重超标, 而红树林会截留外源物质, 使得沉积物得 TN 和 TP 含量偏高。

此外, 本研究中无瓣海桑的沉积物 C:N 变化范围为 8.99~12.61, 低于湛江湾红树林沉积物(24.82)和九龙江口红树林沉积物(26.56)^[31-32]。陆地森林生态系统的研究表明, 低 C:N 表征了高速率的有机质矿化^[33]。本研究中, 无瓣海桑沉积物 0~60 cm 沉积物层的 C:N 变化范围在 8.83~10.79, 而秋茄 0~60 cm 沉积物层的 C:N 的变化范围在 13.86~16.22, 说明相较于秋茄自然林, 无瓣海桑沉积物有机质矿化速率相对较高, 不利于沉积物中有机质的累积。无瓣海桑沉积物的 N:P 变化范围在 2.30~3.03, 在湛江湾(4.81)和九龙江口红树林沉积物(2.18)之间^[31-32], 这可能珠江口海域富营养化导致沉积物 TN 和 TP 含量偏高有关。诸多研究已显示, 沉积物 C:N 和 C:P 增加, 碳储量随之增加^[34-35], 这和本研究相关性分析得到的结果一致。

3.3 影响红树林各器官的沉积物因素分析

由 RDA 分析可知, 该区域红树植物器官的 C、N、P 化学计量和沉积物理化因子存在显著相关关系。各植物器官 C 含量与沉积物 SOC 含量存在正相关关系, 植物器官 C:P 及 N:P 和沉积物的 P 含量存在相关关系, 表明植物器官中 C、N、P 含量和沉积物理化性质密切相关。这是因为红树植物通过光合作用固定有机质, 以凋落物和根系分解等方式进入沉积物^[20, 36], 一部分有机质通过矿化等方式转化成无机物, N、P 等

元素作为营养元素被根系吸收重新进入植物体内,物质在植物和沉积物中进行循环^[20]。

沉积物容重是植物器官生态化学计量变化的主导因子。容重大说明沉积物孔隙度小,保水保肥能力差,影响植物生长发育^[37]。本研究中沉积物容重和叶片的C:P具有正相关关系,12年生无瓣海桑人工林沉积物容重显著低于18年生无瓣海桑人工林,这可能是12年生无瓣海桑生长速度较快的原因之一。此外,本研究中,无瓣海桑人工林(中低滩)与秋茄天然林(高滩)的化学计量差异,除树种和林龄外,也受水文和空间位置影响。高滩秋茄林受潮汐干扰小,利于有机质积累;而中低滩无瓣海桑林受频繁冲刷,可能导致有机质流失。因此,沉积物生源要素含量差异可能是树种、林龄与水文-地貌共同作用的结果,未来研究可精细量化淹水时长、频率等水文参数,并结合稳定同位素示踪,深入解析水文过程对红树林物质循环的作用机制。

3.4 对红树林生态恢复与管理的启示

本研究结果对红树林生态恢复工程的树种选择、后期管护和长期目标设定具有重要的指导意义。

1) 树种选择应兼顾短期效益与长期生态功能。

无瓣海桑作为速生树种,在生态恢复的初期阶段(10~15 a)表现出快速成林、快速固土的优势,可有效实现“造林护岸”的短期目标。然而,本研究发现其林分的沉积物有机碳(SOC)积累效率显著低于成熟的秋茄天然林,且有机质矿化速率更高,不利于长期碳汇功能的形成。因此,在追求长期生态效益(尤其是碳汇)的恢复项目中,应优先考虑乡土种秋茄等能形成稳定碳库的树种。

2) 针对不同林龄的人工林应采取差异化的管理措施。

对于处于快速生长期的幼龄无瓣海桑林(如12年生),其N:P显示为氮限制,表明补充氮素可能有助于维持其快速生长。而对于林龄较长(如18年生以上)的无瓣海桑林,其养分限制已由氮转为磷,管理重点应转向关注磷素的可利用性。此外,改善土壤物理环境是提升恢复林质量的关键。本研究发现沉积物容重是影响植物养分状况的主导因子。在恢复实践中,可通过引入乡土种、促进生物扰动(如招潮蟹活动)或进行适度的物理干预来降低沉积物容重,改

善土壤通气性和孔隙度,从而为植物根系生长和养分吸收创造更有利的环境,最终提升整个生态系统的健康和稳定性。

4 结论

本研究通过分析不同林龄的无瓣海桑人工林与秋茄天然林的植物器官及沉积物C、N、P化学计量特征,发现12年生无瓣海桑叶片的磷含量显著高于18年生个体,且其碳磷比值更低;在沉积物方面,12年生无瓣海桑人工林0~20 cm表层的有机碳和氮含量均显著低于18年生人工林,而无瓣海桑人工林在0~60 cm深度的有机碳含量显著低于秋茄天然林,同时其沉积物的碳氮比值也显著低于秋茄林;此外,分析表明沉积物容重与红树植物各器官的生态化学计量特征存在显著关联,是影响其变化的主导物理因子。因此,不同林龄和树种的红树林在养分利用策略和沉积物碳积累能力上存在显著差异,为红树林生态恢复中树种的科学选择、基于林龄的差异化养分管理以及通过改善土壤物理结构来提升生态系统功能提供了依据。

参考文献(References)

- [1] 贺金生, 韩兴国. 生态化学计量学: 探索从个体到生态系统的统一化理论[J]. 植物生态学报, 2010, 34(1): 2-6.
- [2] 田地, 严正兵, 方精云. 植物化学计量学: 一个方兴未艾的生态学研究方向[J]. 自然杂志, 2018, 40(4): 235-242.
- [3] Sun X, Yu K, Shugart H H, et al. Species richness loss after nutrient addition as affected by N: C ratios and phytohormone GA3 contents in an alpine meadow community[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2016, 9(2): 201-211.
- [4] 杨奕昕, 张芬芬, 任旭, 等. 铁山港红树林湿地沉积物有机碳来源解析及其埋藏通量[J]. 海洋学报, 2025, 47(5): 1-11.
- [5] 林鹏. 中国红树林生态系[M]. 北京: 科学出版社, 1997.
- [6] 王文卿, 石建斌, 陈鹭真. 中国红树林湿地保护与恢复战略研究[R]. 北京: 中国环境出版集团, 2021.
- [7] Reef R, Ball M C, Feller I C, et al. Relationships among RNA: DNA ratio, growth and elemental stoichiometry in mangrove trees[J]. *Functional Ecology*, 2010, 24(5): 1064-1072.
- [8] 樊月, 潘云龙, 陈志为, 等. 四种红树植物根茎叶的碳氮磷化学计量特征[J]. 生态学杂志, 2019(4): 1041-1048.
- [9] Wang Y, Zhang Z, He K, et al. Differed adaptive strategies to

- nutrient status between native and exotic mangrove species[J]. *Forests*, 2022, 13(5): 804.
- [10] 廖宝文, 郑松发, 陈玉军, 等. 外来红树植物无瓣海桑生物学特性与生态环境适应性分析[J]. *生态学杂志*, 2004(1): 10–15.
- [11] Yu C, Feng J, Liu K, et al. Changes of ecosystem carbon stock following the plantation of exotic mangrove *Sonneratia apetala* in Qi'ao Island, China[J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 717: 137142.
- [12] Zhou T, Liu S, Feng Z, et al. Use of exotic plants to control *Spartina alterniflora* invasion and promote mangrove restoration[J]. *Scientific Reports*, 2015, 5(1): 12980.
- [13] 张留恩, 廖宝文. 珠海市淇澳岛红树林湿地的研究进展与展望[J]. *生态科学*, 2011, 30(1): 81–87.
- [14] Liu K, Zhu Y, Dang X, et al. Examining spatial dynamics and interactions of planted alien, native, and invasive alien species in China's largest artificial mangrove forest[J]. *Forest Ecology and Management*, 2024, 556: 121755.
- [15] Wang M, Moore T R. Carbon, nitrogen, phosphorus, and potassium stoichiometry in an ombrotrophic peatland reflects plant functional type[J]. *Ecosystems*, 2014, 17(4): 673–684.
- [16] Ren H, Chen H, Li Z A, et al. Biomass accumulation and carbon storage of four different aged *Sonneratia apetala* plantations in Southern China[J]. *Plant and Soil*, 2010, 327(1): 279–291.
- [17] 郑文教, 薛雄志, 林鹏. 福建秋茄红树林碳氢氮素的动态研究[J]. *生态学报*, 1995(3): 229–234.
- [18] Elser D D. The evolution of ecosystem processes: Growth rate and elemental stoichiometry of a key herbivore in temperate and arctic habitats[J]. *Journal of Evolutionary Biology*, 2000, 13(5): 845–853.
- [19] Niklas K J, Cobb E D. N, P, and C stoichiometry of *Eranthis hyemalis* (Ranunculaceae) and the allometry of plant growth[J]. *American Journal of Botany*, 2005, 92(8): 1256–1263.
- [20] 杨文高, 字洪标, 陈科宇, 等. 青海森林生态系统中灌木层和土壤生态化学计量特征[J]. *植物生态学报*, 2019, 43(4): 352–364.
- [21] 田地, 严正兵, 方精云. 植物生态化学计量特征及其主要假说[J]. *植物生态学报*, 2021, 45(7): 682–713.
- [22] Ågren G I. The C: N: P stoichiometry of autotrophs—theory and observations[J]. *Ecology Letters*, 2004, 7(3): 185–191.
- [23] 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: 1441–1450.
- [24] Tessier J T, Raynal, D J. Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation[J]. *Journal of Applied Ecology*, 2003, 40(3): 523–534.
- [25] 赵航, 贾彦龙, 王秋凤. 中国地带性森林和农田生态系统 C–N–P 化学计量统计特征[J]. *第四纪研究*, 2014, 34(4): 803–814.
- [26] Bouillon S, Dahdouh–Guebas F, Rao A, et al. Sources of organic carbon in mangrove sediments: Variability and possible ecological implications[J]. *Hydrobiologia*, 2003, 495(1): 33–39.
- [27] Chen L, Zeng X, Tam, N F, et al. Comparing carbon sequestration and stand structure of monoculture and mixed mangrove plantations of *Sonneratia caseolaris* and *S. apetala* in Southern China[J]. *Forest ecology and Management*, 2012, 284: 222–229.
- [28] Zhang J P, Cheng D S, Ren H, et al. Estimating change in sedimentary organic carbon content during mangrove restoration in southern China using carbon isotopic measurements[J]. *Pedosphere*, 2012, 22(1): 58–66.
- [29] 高天伦, 管伟, 毛静, 等. 广东省雷州附城主要红树林群落碳储量及其影响因子[J]. *生态环境学报*, 2017, 26(6): 985–990.
- [30] Yu C X, Guan S, Wang G, et al. Development of ecosystem carbon stock with the progression of a natural mangrove forest in Yingluo Bay, China[J]. *Plant and Soil*, 2021, 460(1): 391–401.
- [31] 韩维栋, 高旭东. 湛江湾红树林土壤理化性质的研究[J]. *中国农学通报*, 2013, 29(31): 27–31.
- [32] 张瑜斌, 林鹏, 庄铁诚. 九龙江口红树林土壤微生物的时空分布[J]. *厦门大学学报(自然科学版)*, 2007(4): 587–592.
- [33] 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(8): 3937–3947.
- [34] Güsewell S. N:P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance[J]. *New phytologist*, 2004, 164(2): 243–266.
- [35] Feng J X, Zhou J, Wang L M, et al. Effects of short-term invasion of *Spartina alterniflora* and the subsequent restoration of native mangroves on the soil organic carbon, nitrogen and phosphorus stock[J]. *Chemosphere*, 2017, 184: 774–783.
- [36] Along D M. Carbon cycling and storage in mangrove forests[J]. *Annual review of marine science*, 2014, 6(1): 195–219.
- [37] 张国红, 张振贤, 梁勇, 等. 土壤紧实度对温室番茄生长发育、产量及品质的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2004(3): 70–72.

Ecological stoichiometry characteristics of plant organs and sediments of *Sonneratia apetala* and *Kandelia obovata* forests

FENG Jianxiang¹, SHI Qi², YU Chenxi³, CHEN Lieyi², GUO Xiniao², WEI Long⁴, LIN Guanghui^{2,5*}

1. School of Marine Sciences/Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory (Zhuhai), Sun Yat-sen University, Zhuhai 519000, China
2. Institute of Ocean Engineering, Tsinghua Shenzhen International Graduate School, Shenzhen 518055, China
3. Key Laboratory of Tropical Marine Bio-resources and Ecology/Guangdong Provincial Key Laboratory of Marine Biology Applications, South China Sea Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510301, China
4. Guangdong Provincial Key Laboratory of Silviculture, Protection and Utilization /Guangdong Coastal Shelter-belt Ecosystem National Observation and Research Station / Guangdong Academy of Forestry, Guangzhou 510520, China
5. Department of Earth System Science, Ministry of Education Key Laboratory for Earth System Modeling, Tsinghua University, Beijing 100084, China

Abstract Ecological stoichiometry characteristics of carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) in plant organs and sediments of the exotic mangrove *Sonneratia apetala* and the native *Kandelia obovata* were compared, and the relationship between the ecological stoichiometry parameters of mangrove plant organs and key physico-chemical properties of sediments was examined. The C, N, and P contents in leaves, branches, roots, and the 0–1 m sediment layer were analyzed for an unvegetated mudflat, 12-year-old (SA12) and 18-year-old (SA18) *S. apetala* plantations, and a 40-year-old native *K. obovata* forest in Qi'ao Island, Zhuhai. It was shown that no significant difference in C and N contents of the same plant organ existed between the different-aged *S. apetala* forests. Higher P content and a lower C:P ratio were observed in the leaves of the 12-year-old *S. apetala* trees compared to those of the 18-year-old trees, indicating more rapid growth in the younger stand. The SOC and N contents in the 0–20 cm sediment layer of the *S. apetala* forests were found to be significantly higher than those in the unvegetated mudflat. The SOC content, N content, and C:N ratio in the 0–20 cm sediment layer of the 12-year-old *S. apetala* forest were found to be significantly lower than those of the 18-year-old forest. In the 0–60 cm sediment layer, the SOC and N contents, as well as the C:N ratio, were found to be significantly lower in the *S. apetala* forests than in the *K. obovata* forest. It was indicated by correlation analysis (RDA) that sediment bulk density was the major factor affecting the ecological stoichiometry of mangrove plant organs. These findings suggest that for long-term carbon sequestration in mangrove restoration, native species like *K. obovata* should be prioritized; management of *S. apetala* plantations should be age-specific (e.g., addressing N limitation in young stands and P limitation in older stands); and the improvement of sediment physical structure (e.g., bulk density) can enhance the overall ecosystem functionality.

Keywords *Sonneratia apetala*; plant organs; sediment; ecological stoichiometry; forest age effect ●



(责任编辑 卫夏雯)