

茯苓碳氮磷化学计量学特征

杨亚丽¹, 李松¹, 沈涛¹, 李涛², 史云东³, 王元忠^{4*}

1 玉溪师范学院 化学生物与环境学院, 云南 玉溪 653100

2 玉溪师范学院 科学技术处, 云南 玉溪 653100

3 玉溪师范学院 国有资产管理处, 云南 玉溪 653100

4 云南省农业科学研究院药用植物研究所, 云南 昆明 650200

摘要: 为探明茯苓的碳、氮、磷生态化学计量学特征, 采集了云南省 11 个州、市 42 个居群的茯苓样本, 分析了其菌核与表皮中碳(C)、氮(N)、磷(P)的化学计量特征。结果表明: 茯苓菌核中 C、N、P 的含量分别为 40.24%–43.58%、0.176%–0.532% 和 0.020%–0.077%; C:N、C:P 和 N:P 的范围分别为 93.23–279.42、1 342.00–5 571.32 和 8.11–44.62; 茯苓皮中 C、N、P 的含量分别为 29.86%–48.71%、0.229%–0.895% 和 0.027%–0.107%; C:N、C:P 和 N:P 的值分别为 49.90–206.53、884.74–4 290.89 和 8.35–41.41, 茯苓菌核与表皮中 C:N:P 比值的中位数分别为 3 317:18:1 和 2 318:22:1。茯苓菌核中碳含量与表皮无显著差异, 氮、磷含量均低于表皮($P<0.01$)。野生与栽培茯苓相比, 除菌核碳含量、茯苓皮 C:N 无显著差异外, 其他指标均存在显著差异。野生茯苓的氮含量显著高于栽培茯苓, 磷含量显著低于栽培茯苓。茯苓菌核中 C 含量与纬度显著负相关, N 含量与经度极显著正相关, C:N 与经度极显著负相关, N:P 与经度显著正相关; 茯苓皮中 C、N 含量与经度显著正相关; 碳、氮、磷的含量与海拔无相关关系。结论: 茯苓中碳的含量与其他真菌较为接近, 氮和磷的含量明显偏低; 在栽培条件下茯苓的生长可能受到氮或氮、磷的共同限制。

关键词: 真菌; 碳氮磷含量; 碳氮比; 碳磷比; 氮磷比; 环境因子; 相关分析

[引用本文] 杨亚丽, 李松, 沈涛, 李涛, 史云东, 王元忠, 2022. 茯苓碳氮磷化学计量学特征. 菌物学报, 41(1): 134-145
Yang YL, Li S, Shen T, Li T, Shi YD, Wang YZ, 2022. Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of *Pachyma hoelen*. Mycosistema, 41(1): 134-145

基金项目: 云南省应用基础研究项目(2017FD163); 国家自然科学基金(32060570, 31860584); 云南省重大科技专项《云茯苓品质提升技术研究及示范》(202102AA100010)

Supported by the Yunnan Applied Basic Research Projects (2017FD163), the National Natural Science Foundation of China (32060570, 31860584), and Special Program for the Major Science and Technology Projects of Yunnan Province (202102AA100010).

*Corresponding author. E-mail: boletus@126.com

ORCID: YANG Yali (0000-0001-5806-7556), WANG Yuanzhong (0000-0001-5376-757X)

Received: 2021-03-07, accepted: 2021-03-26

Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of *Pachyma hoelen*

YANG Yali¹, LI Song¹, SHEN Tao¹, LI Tao², SHI Yundong³, WANG Yuanzhong^{4*}

1 School of Chemical Biology and Environment, Yuxi Normal University, Yuxi 653100, Yunnan, China

2 Scientific Research Department, Yuxi Normal University, Yuxi 653100, Yunnan, China

3 State-owned Assets Management Department, Yuxi Normal University, Yuxi 653100, Yunnan, China

4 Medicinal Plants Research Institute, Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Kunming 650200, Yunnan, China

Abstract: In order to explore the ecological stoichiometry of carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) in *Pachyma hoelen*, 42 populations of *P. hoelen* samples were collected from 11 prefectures and cities in Yunnan Province, and the content and ratios of C, N and P both in sclerotium and peel were analyzed. The results show that the content of C, N and P in *P. hoelen* sclerotium was 40.24%–43.58%, 0.176%–0.532% and 0.020%–0.077% respectively. The ranges of C:N, C:P and N:P in *P. hoelen* sclerotium were 93.23–279.42, 1 342.00–5 571.32 and 8.11–44.62, respectively. The content of C, N and P in *P. hoelen* peels was 29.86%–48.71%, 0.229%–0.895% and 0.027%–0.107%, and the ratios of C:N, C:P and N:P were 49.90–206.53, 884.74–4 290.89 and 8.35–41.41, the median C:N:P ratio of *P. hoelen* sclerotium and peel were 3 317:18:1 and 2 318:22:1, respectively. The C content in *P. hoelen* sclerotium and peel were not significantly different ($P=0.847$). The content of N and P in sclerotium was significantly lower than that in peel. Compared with cultivated *P. hoelen*, there were no significant differences in C content of sclerotium and C:N ratio of peel of wild *P. hoelen* with the exception of other indexes. The N content of wild *P. hoelen* was significantly higher than that of cultivated *P. hoelen*, but the P content was contrary. Correlation analysis showed that there was significant ($P=0.05$) negative correlativity between C content of sclerotium and latitude of the sampling site, and significant ($P=0.01$) positive correlativity between N content of sclerotium and longitude. There was significant ($P=0.01$) negative correlativity between sclerota C:N ratio and longitude of the sampling site. There was significant ($P=0.05$) positive correlation between N:P ratio in sclerotium and longitude, and there was significant ($P=0.05$) positive correlativity between content of C and N in peel and longitude. However, there was no correlation between the content of C, N and P and the altitude. We conclude that the content of C in *P. hoelen* is close to that in other fungi, while the content of N and P is obviously low. Under cultivation conditions, the growth of *P. hoelen* might be limited by N or both N and P.

Keywords: fungi; content of carbon, nitrogen and phosphorus; C:N ratio; C:P ratio; N:P ratio; environmental factors; correlation analysis

生态化学计量学(ecological stoichiometry)是研究生态系统中能量和化学元素间平衡的一门学科(Elser *et al.* 2000), 通过化学计量比解释有机体的能量与氮、磷等营养物质的循环过程, 为研究养分供应平衡、植物体内元素组成平衡和碳、

氮、磷等元素的耦合关系提供了新的研究手段(袁伟等 2010)。从元素化学计量学的角度分析地球化学元素(主要是碳、氮、磷)的循环规律已成为国内外的研究热点(韩文轩等 2009), 且已经运用到各类生态系统的养分供给能力和物质循环平

衡机制的研究中(王维奇等 2010; 张向茹等 2013; 李玮等 2015; Liu et al. 2016; Cao et al. 2016; Li et al. 2020; Six & Elser 2020; 赵海燕等 2020)。有机物的分解过程是生态系统能量转换和物质循环中的关键环节(郭剑芬等 2006), 这个过程从根本上来讲是一个由微生物驱动的过程。因此, 研究微生物本身的碳、氮、磷化学计量特征对厘清微生物在生态系统养分循环过程中的作用具有重要意义。

生物体碳、氮、磷化学计量特征与其自身的稳定性、群落结构、生态系统的稳定性以及生物地球化学循环密切相关(张婷婷等 2019)。一般认为, 真菌的内稳定性弱于植物和动物(Stern er et al. 2002)。水生生态系统中真菌的碳、氮、磷元素组成具有较高的可塑性(Danger & Chauvet 2013), 这种非稳态特性使得真菌能够固定和储存过量的营养元素, 进而改变水生食物网的营养流并对生态系统的功能产生影响(Frenken et al. 2017; Gulis et al. 2017)。陆地生态系统中微生物的多样性比水生生态系统更为丰富(Bärlocher & Boddy 2016), 但关于陆地生态系统微生物碳、氮、磷化学计量特征的研究却非常匮乏(Zhang & Elser 2017)。因此, 有必要对陆地生态系统微生物碳、氮、磷化学计量特征进行深入研究。

茯苓 *Pachyma hoelen* Fr. (=*Wolfiporia cocos*) 为担子菌门多孔菌科茯苓菌属真菌(Wu et al. 2020a), 在我国南方广泛分布, 主要生长在马尾松木材上(Cui et al. 2006; Dai 2012; Wu et al. 2020b), 茯苓皮和菌核均可入药, 是我国传统常用中药材, 能够利水渗湿、健脾益胃、安神宁心(徐锦堂 1997; 戴玉成和杨祝良 2008; 国家药典委员会 2015; Wu et al. 2019), 具有重要的经济价值和生态功能。茯苓为兼性寄生菌, 通过分解松木的纤维素、半纤维素等获取营养(严永杰 2005), 并促进松木有机质的分解, 对植物-微生物-土壤的物质循环过程起到了促进作用。目前,

国内外学者对于茯苓的研究绝大多数围绕其化学成分、药理作用和中医疗效等开展(邓桃妹等 2020; 马传贵和张志秀 2020), 而将其作为真菌从生态化学计量学的角度来研究的报道非常少见。因此, 用生态化学计量学的观点研究茯苓的化学计量特征, 将有助于解释气候因子、环境因素对真菌元素化学计量比内稳定性形成的作用, 为真菌的生态化学计量学研究提供基础数据, 并可通过确定限制性元素, 有目的地提高和改善药材产量与品质, 为茯苓栽培管理提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 材料

实验用茯苓样品采集自云南省的 11 个地区, 共 42 个居群, 其中, 野生样品 29 个, 栽培样品 13 个。样品详细信息及采集点位见表 1、图 1。

表 1 茯苓样品信息

Table 1 Information of *Pachyma hoelen* samples

序号 No.	采集地点 Collection sites	居群数 Population number
1	保山市 Baoshan City	3
2	楚雄彝族自治州 Chuxiong Yi Autonomous Prefecture	6
3	大理白族自治州 Dali Bai Autonomous Prefecture	2
4	迪庆藏族自治州 Diqing Tibetan Autonomous Prefecture	1
5	红河哈尼族彝族自治州 Honghe Hani and Yi Autonomous Prefecture	5
6	临沧市 Lincang City	3
7	丽江市 Lijiang City	1
8	怒江傈僳族自治州 Nujiang Lisu Autonomous Prefecture	2
9	普洱市 Pu'er City	7
10	文山壮族苗族自治州 Wenshan Zhuang and Miao Autonomous Prefecture	2
11	玉溪市 Yuxi City	10
合计 Total		42



图 1 样品采集点位图

Fig. 1 Collecting localities of *Pachyma hoelen*.

1.2 方法

1.2.1 样品预处理

以软毛刷除去茯苓表面的泥沙，用陶瓷刀将茯苓外皮与菌核分开，茯苓皮放置于通风处阴干；菌核堆置“发汗”后，摊开晾至表面干燥，再“发汗”，反复数次至现皱纹、内部水分大部散失后，于通风处阴干。干燥后的茯苓皮与菌核置于自封袋内，密封避光单独保存。样品粉碎前于恒温干燥箱中以 55–60 °C 恒温保存 6–8 h，取出后粉碎，过 60 目尼龙筛。以居群为单位将样品充分混匀后，置于自封袋中，避光保存于干燥器内。

1.2.2 样品碳、氮、磷含量的测定

碳含量的测定：重铬酸钾容量法(董鸣 1997)；总氮、总磷含量的测定：硫酸-过氧化氢消解，总氮以凯氏定氮仪蒸馏后滴定，总磷采用钼锑抗比色法测定(农业标准：NY/T 2017-2011)。

1.2.3 数据处理

茯苓中碳、氮、磷的含量为质量分数(%)，其计量比为原子比。使用 Excel 365、R 语言和 Origin 2016 绘图软件进行数据分析和图表绘制，采用 z-score 方法对数据进行标准化处理，而后进行多重比较分析(Duncan 法)、两独立样本的非参

数检验、*t*检验和相关分析。

2 结果与分析

2.1 茯苓碳、氮、磷含量及其计量比分析

42个茯苓居群样品中菌核碳、氮、磷的含量分布区间分别为40.24%–43.58%、0.176%–0.532%和0.020%–0.077%，碳的平均值为 $42.11\pm0.77\%$ ，中位数为42.17%，分布较为集中；氮的平均含量为 $0.288\pm0.070\%$ ，中位数为0.293%；磷的含量平均值为 $0.036\pm0.013\%$ ，中位数为0.032%。茯

苓皮中碳、氮、磷的含量分别为29.86%–48.71%、0.229%–0.895%和0.027%–0.107%，碳的平均含量为 $42.62\pm3.82\%$ ，中位数为43.72%；氮的含量平均值为 $0.458\pm0.138\%$ ，中位数为0.437%；磷的平均值为 $0.050\pm0.018\%$ ，中位数为0.047%。茯苓菌核中的碳、氮、磷含量分布较茯苓皮更为集中(图2)。用独立样本非参数检验对茯苓菌核与茯苓皮中碳、氮、磷含量的中位数进行分析，茯苓菌核中碳的含量与茯苓皮的含量较为接近($P=0.061$)，菌核氮、磷含量均低于茯苓皮($P<0.01$)。

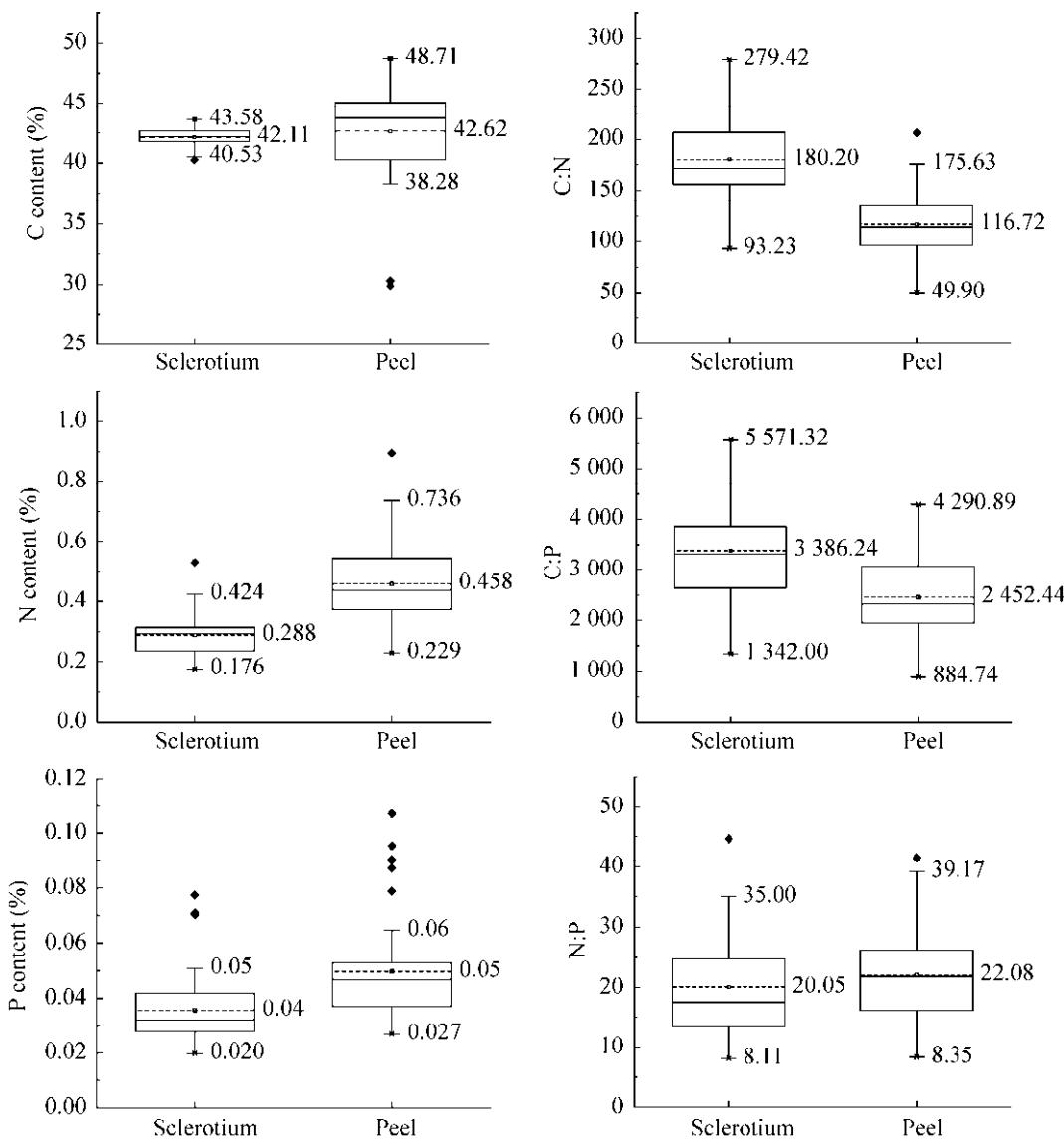


图2 茯苓菌核及茯苓皮中碳、氮、磷的含量及计量比

Fig. 2 Content and ratios of C, N, and P in sclerotium and peel of *Pachyma hoelen*.

茯苓菌核与茯苓皮中 C:N:P 比值的中位数分别为 3 317:18:1 和 2 318:22:1; C:N 的分布区间为 93.23–279.42 和 49.90–206.53, 平均值分别为 180.20 ± 42.97 和 116.72 ± 30.84 , 中位数为 171.58 和 113.80; C:P 分别为 1 342.00–5 571.32 和 884.74–4 290.89, 平均值分别为 $3 386.24 \pm 1 023.32$ 和 $2 452.44 \pm 791.85$, 中位数分别为 3 317.02 和 2 318.46; N:P 的分布范围为 8.11–44.62 和 8.35–41.41, 平均值为 20.05 ± 8.55 和 22.08 ± 8.17 , 中位数为 17.50 和 21.81。茯苓皮中碳、氮、磷计量比较茯苓菌核中碳、氮、磷计量比分布更为集中; 茯苓菌核与茯苓皮中 N:P 较为接近($P=0.532$), 菌核 C:N、C:P 高于茯苓皮($P<0.01$)。

栽培茯苓菌核与野生茯苓菌核相比, 碳含量无显著差异($P=0.891$), 氮含量及 C:P、N:P 均为野生品显著高于栽培品($P<0.01$), 磷含量和 C:N

为野生品显著低于栽培品($P<0.01$); 茯苓皮中野生品的碳、氮含量及 C:P、N:P 均显著高于栽培品($P<0.05$), 野生品的磷含量显著低于栽培品($P<0.05$), C:N 差异不显著($P=0.151$)。栽培品茯苓菌核和茯苓皮的 C:N:P 比值的中位数分别为 2 563:12:1 和 1 939:16:1; 野生品茯苓菌核和茯苓皮的 C:N:P 比值的中位数分别为 3 751:22:1 和 2 604:25:1 (表 2)。

2.2 不同产地茯苓碳、氮、磷含量及其计量比分析

2.2.1 不同产地茯苓菌核中碳、氮、磷含量及其计量比分析

用 Duncan 多重比较法对所采集茯苓菌核中碳、氮、磷的含量及其计量比进行差异性分析(表 3)。结果显示, 采集自怒江的样品碳含量最高($42.95\% \pm 0.02\%$), 显著高于采集自迪庆、

表 2 不同生长类型茯苓的碳、氮、磷含量及其计量比

Table 2 Content and ratios of C, N, and P of *Pachyma hoelen* under different growth types

种植类型 Growth types		C (%)	N (%)	P (%)	C:N	C:P	N:P
栽培品菌核 Cultivated sclerotia	中位数 Median	42.12	0.230	0.042	212.11	2563.02	12.35
	平均值 Mean	42.14	0.248	0.044	208.88	2730.56	13.55
	最大值 Maximum	43.24	0.374	0.077	279.42	5315.42	33.60
	最小值 Minimum	40.24	0.176	0.020	130.70	1342.00	8.11
	标准差 SD	0.75	0.059	0.015	48.87	964.65	6.07
野生品菌核 Wild sclerotia	中位数 Median	42.20	0.304	0.030	163.17	3750.96	22.22
	平均值 Mean	42.10	0.307	0.031	166.32	3703.50	23.20
	最大值 Maximum	43.58	0.532	0.070	242.71	5571.32	44.62
	最小值 Minimum	40.26	0.204	0.020	93.23	1586.43	11.74
	标准差 SD	0.79	0.068	0.010	32.33	904.19	7.82
栽培品菌皮 Cultivated sclerotium peel	中位数 Median	40.17	0.340	0.053	125.53	1939.07	15.73
	平均值 Mean	39.69	0.398	0.058	127.85	1937.79	15.54
	最大值 Maximum	47.27	0.736	0.095	206.53	3248.23	22.04
	最小值 Minimum	29.86	0.229	0.032	69.96	884.74	8.35
	标准差 SD	4.63	0.150	0.019	39.13	604.25	3.62
菌皮野生品 Wild sclerotium peel	中位数 Median	44.09	0.461	0.043	112.91	2603.90	24.96
	平均值 Mean	44.04	0.487	0.046	111.33	2701.46	25.25
	最大值 Maximum	48.71	0.895	0.107	162.32	4290.89	41.41
	最小值 Minimum	38.28	0.289	0.027	49.90	1052.33	9.04
	标准差 SD	2.34	0.124	0.016	24.91	757.39	7.90

表3 不同产地茄苓菌核碳、氮、磷含量及其计量比(平均值±标准差)

Table 3 Content and ratios of C, N and P in sclerotium of *Pachyma hoelen* from different areas (Mean±SD)

产地 Areas	C (%)	N (%)	P (%)	C:N	C:P	N:P
保山 Baoshan	41.11±0.81 c	0.267±0.043 abcd	0.052±0.023 a	182.98±31.58 bcd	2 295.28±897.96 b	12.35±3.93 cd
楚雄 Chuxiong	41.55±0.75 bc	0.345±0.096 ab	0.030±0.011 ab	147.48±30.70 d	3 908.27±1 129.00 ab	28.16±11.28 ab
大理 Dali	41.83±0.08 abc	0.247±0.028 bcd	0.040±0.007 ab	198.08±24.68 bcd	2 673.26±544.82 ab	13.50±0.94 cd
迪庆 Diqing	41.61±1.17 bc	0.217±0.014 cd	0.032±0.001 ab	224.81±15.77 ab	3 336.41±144.95 ab	14.86±0.39 cd
红河 Honghe	42.01±0.43 abc	0.328±0.065 ab	0.034±0.006 ab	154.23±30.32 cd	3 312.82±567.39 ab	22.14±6.25 abc
临沧 Lincang	42.43±0.57 ab	0.240±0.036 bcd	0.037±0.011 ab	209.11±30.16 bc	3 110.15±824.40 ab	14.70±2.22 cd
丽江 Lijiang	42.33±0.34 abc	0.182±0.005 d	0.045±0.007 ab	271.08±5.84 a	2 477.77±365.69 ab	9.12±1.15 d
怒江 Nujiang	42.95±0.02 a	0.282±0.011 abcd	0.027±0.004 b	177.76±6.59 bcd	4 135.79±544.24 a	23.22±2.20 abc
普洱 Pu'er	42.57±0.73 ab	0.277±0.076 abcd	0.041±0.016 ab	190.72±50.47 bcd	3 093.06±1 220.98 ab	16.84±8.09 bcd
文山 Wenshan	42.36±0.84 abc	0.356±0.083 a	0.026±0.003 b	142.94±36.24 d	4 199.24±593.28 a	29.81±3.41 a
玉溪 Yuxi	42.32±0.69 abc	0.312±0.029 abc	0.032±0.015 ab	159.66±15.06 cd	3 842.63±1177.19 ab	23.88±36.77 abc

注: 不同字母表示在 $P<0.05$ 水平上差异显著, 下同Note: Different letters indicate significant difference at the level of $P<0.05$. The same below.

楚雄和保山的茄苓菌核; 文山样品中氮的含量最高($0.356\%\pm0.083\%$), 显著高于大理、临沧、迪庆和丽江的样品; 保山的样品中磷含量最高($0.052\%\pm0.023\%$), 显著高于怒江和文山的样品。

茄苓菌核中 C:N 的范围为($142.94\%\pm36.24\%$)–($271.08\%\pm5.84\%$), 采集自丽江($271.08\%\pm5.84\%$)与采集自迪庆的样品($224.81\%\pm15.77\%$)显著高于其他地区的样品; C:P 的值为($2 295.28\%\pm897.96\%$)–($4 199.24\%\pm593.28\%$), 文山和怒江的样品与保山的样品存在显著性差异; 文山的样品中 N:P 最高, 为 $29.81\%\pm3.41$, 显著高于采集自普洱、迪庆、临沧、大理、保山和丽江的样品, 与楚雄、玉溪、怒江和红河的样品差异不显著。

2.2.2 不同产地茄苓皮中碳、氮、磷含量及其计量比分析

不同产地茄苓皮中碳、氮、磷含量及其计量比的多重比较分析结果见表 4。碳含量为($37.37\%\pm6.97\%$)–($45.31\%\pm2.90\%$), 其中, 采集自玉溪、迪庆、红河和文山的样品碳含量显著高于采集自保山的样品, 与其他样品差异不显著; 氮含量最高的是采集自文山和楚雄的样品, 其含量分别为($0.625\%\pm0.098\%$)和($0.623\%\pm0.157\%$), 显著高于怒江、保山、普洱、临沧、大理和丽江的样品; 磷含量为($0.042\%\pm0.018\%$)–($0.080\%\pm0.031\%$), 采集自保山的样品磷含量最高, 显著高于采集自临沧、怒江、大理、普洱和玉溪的样品, 与其他样品差异不显著。

茯苓皮中 C:N 的值为 $(83.12 \pm 13.06) - (160.58 \pm 7.31)$, 其中, 采集自丽江的样品最高, 显著高于迪庆、楚雄和文山的样品; C:P 的值为 $(1369.87 \pm 700.16) - (3098.96 \pm 874.58)$, 玉溪的样品最高, 显著高于采集自保山的样品, 与其他产地的样品差异不显著; 楚雄的样品中 N:P 最高, 为 30.41 ± 9.42 , 显著高于采集自临沧、大理、丽江和保山

的样品, 与玉溪、迪庆、文山、红河、普洱和怒江的样品差异不显著。

2.3 茯苓的碳、氮、磷含量及其计量比与影响因子间的关系

茯苓中碳、氮、磷含量及其计量比与海拔、经度、纬度的相关分析结果(表 5、表 6)表明, 茯苓菌核中 C 含量与纬度显著负相关, N 含量

表 4 不同产地茯苓皮碳、氮、磷含量及计量比(平均值±标准差)

Table 4 Content and ratios of C, N and P in sclerotium peel of *Pachyma hoelen* from different areas (Mean±SD)

产地 Areas	C (%)	N (%)	P (%)	C:N	C:P	N:P
保山 Baoshan	37.37 ± 6.97 b	0.389 ± 0.055 bc	0.080 ± 0.031 a	111.48 ± 5.23 bcd	1369.87 ± 700.16 b	12.26 ± 6.19 c
楚雄 Chuxiong	42.42 ± 2.90 ab	0.623 ± 0.157 a	0.050 ± 0.023 ab	84.19 ± 23.52 d	2498.71 ± 801.24 ab	30.41 ± 9.42 a
大理 Dali	40.37 ± 3.10 ab	0.333 ± 0.129 c	0.045 ± 0.003 b	143.92 ± 22.45 ab	2403.98 ± 275.12 ab	16.57 ± 6.65 bc
迪庆 Diqing	44.86 ± 0.66 a	0.558 ± 0.019 ab	0.050 ± 0.002 ab	93.84 ± 2.74 cd	2339.04 ± 97.64 ab	24.96 ± 1.76 ab
红河 Honghe	44.03 ± 1.67 a	0.479 ± 0.155 abc	0.054 ± 0.017 ab	115.37 ± 31.35 abcd	2263.79 ± 653.35 ab	21.33 ± 9.87 abc
临沧 Lincang	41.67 ± 3.63 ab	0.371 ± 0.076 bc	0.047 ± 0.010 b	135.91 ± 38.09 ab	2367.32 ± 541.81 ab	17.94 ± 4.36 bc
丽江 Lijiang	39.98 ± 0.21 ab	0.291 ± 0.012 c	0.052 ± 0.001 ab	160.58 ± 7.31 a	1976.13 ± 34.73 ab	12.32 ± 0.39 c
怒江 Nujiang	43.52 ± 0.47 ab	0.394 ± 0.030 bc	0.047 ± 0.006 b	129.09 ± 8.28 abcd	2426.69 ± 329.75 ab	18.92 ± 3.77 abc
普洱 Pu'er	40.79 ± 5.15 ab	0.381 ± 0.101 bc	0.045 ± 0.013 b	132.02 ± 37.33 abc	2528.72 ± 921.42 ab	19.44 ± 5.93 abc
文山 Wenshan	43.97 ± 0.02 a	0.625 ± 0.098 a	0.058 ± 0.010 ab	83.12 ± 13.06 d	1995.90 ± 339.70 ab	23.99 ± 0.32 abc
玉溪 Yuxi	45.31 ± 2.90 a	0.474 ± 0.098 abc	0.042 ± 0.018 b	114.53 ± 18.67 abcd	3098.96 ± 874.58 a	26.91 ± 6.53 ab

表 5 茯苓菌核的碳、氮、磷含量及其计量比与海拔、纬度、经度之间的相关系数

Table 5 Correlation coefficients for the *Pachyma hoelen* sclerotium C, N, and P content and their stoichiometric ratios and three environmental variables

项目 Item	C	N	P	C:N	C:P	N:P
海拔 Elevation	-0.154	0.009	-0.063	-0.029	0.048	0.053
纬度 Absolute latitude	-0.320*	-0.099	0.018	0.062	-0.059	-0.075
经度 Longitude	0.077	0.510**	-0.181	-0.489**	0.221	0.366*

注: **表示在置信度(双侧)为 0.01 时, 相关性显著; *表示在置信度(双侧)为 0.05 时, 相关性显著

Note: ** Indicates that the correlation is significant when the confidence (both sides) is 0.01; * indicates that the correlation is significant when the confidence (both sides) is 0.05.

表 6 茄苓皮的碳、氮、磷含量及其计量比与海拔、纬度、经度之间的相关系数

Table 6 Correlation coefficients for the *Pachyma hoelen* sclerotium peel C, N, and P content and their stoichiometric ratios and three environmental variables

项目 Item	C	N	P	C:N	C:P	N:P
海拔 Elevation	-0.046	0.143	-0.045	-0.095	0.058	0.123
纬度 Absolute latitude	-0.124	0.037	0.089	-0.023	-0.086	-0.061
经度 Longitude	0.384*	0.372*	-0.028	-0.197	0.118	0.292

注: **表示在置信度(双侧)为 0.01 时, 相关性显著; *表示在置信度(双侧)为 0.05 时, 相关性显著

Note: ** Indicates that the correlation is significant when the confidence (both sides) is 0.01; * indicates that the correlation is significant when the confidence (both sides) is 0.05.

与经度极显著正相关, C:N 与经度极显著负相关, N:P 与经度显著正相关。茄苓皮中 C、N 含量与经度显著正相关, 其他与海拔、纬度、经度间均无相关关系。

3 讨论

3.1 茄苓碳、氮、磷的化学计量学特征

茄苓菌核和茄苓皮中碳的含量为 40.24%–43.58% 和 29.86%–48.71%, 氮的含量为 0.176%–0.532% 和 0.229%–0.895%, 磷的含量为 0.020%–0.077% 和 0.027%–0.107%; 茄苓菌核中 C:N、C:P 和 N:P 的范围分别为 93.23–279.42、1 342.00–5 571.32 和 8.11–44.62; 茄苓皮中 C:N、C:P 和 N:P 的值分别为 49.90–206.53、884.74–4 290.89 和 8.35–41.41, C:N:P 比值的中位数分别为 3 317:18:1 和 2 318:22:1, 产地不同其碳、氮、磷的含量和计量比存在差异。

Zhang & Elser (2017) 收集分析了 377 种真菌的碳、氮、磷含量数据, 其含量分别为 38%–57%、0.23%–15% 和 0.40%–5.5%, C:N:P 的中值为 250:16:1; Kranabetter *et al.* (2019) 研究发现加拿大温带森林中腐生营养型真菌(57 种)与外生菌根(89 种)中碳、氮、磷的含量分别为 41.4%±0.23% 和 43.1%±0.16%、5.17%±0.26% 和 3.73%±0.11%、1.10%±0.06% 和 0.53%±0.02%, C:N:P 分别为

118(±15):11(±1):1 和 229(±13): 17(±1):1。杨亚丽等(2018)研究了云南省玉溪市 6 种野生牛肝菌的化学计量学特征, 牛肝菌菌盖和菌柄中 C、N、P 的含量分别为 38.8%±0.79% 和 39.8%±0.78%、5.66%±0.69% 和 3.51%±0.52%、0.718%±0.139% 和 0.327%±0.117%; C:N:P 分别为 56:8:1 和 132:12:1。与这些研究相比, 茄苓中碳的含量与其他真菌较为接近, 氮和磷的含量明显偏低。茄苓为兼性寄生菌, 主要寄生于松树根际(季怀萍等 2007), 其营养元素含量在一定程度上反映了其生长环境的营养条件(黄建军和王希华 2003)。与其他森林类型相比, 针叶林植株碳含量较高, 而氮、磷含量较低(韩文轩等 2009), 因此, 可能导致寄生于其根际的茄苓对氮、磷养分的吸收和利用较少, 造成体内养分含量较低。

作为高等植物叶光合部件的叶片中碳、氮、磷的含量明显高于叶支撑部件的叶柄, 反映了其与器官功能相适应的元素计量分配关系(韩文轩等 2009), 在茄苓中表现为菌核中碳含量与表皮较为接近($P=0.847$), 氮、磷含量均低于表皮($P<0.01$)。在中国药典与实际应用中茄苓表皮(茄苓皮)与菌核(茄苓)作为两种中药使用(中国药典 2015), 二者总三萜、茄苓酸、多糖等物质含量存在差异(聂磊 2014; 崔仙红等 2020; Zhu *et al.* 2020), 其不同部位结构与功能的差异性导致了碳

合成产物以及氮、磷营养元素含量的差异。

不同生长类型的茯苓中，栽培品菌核碳的含量及茯苓皮 C:N 与野生品无显著差异，其他指标均存在显著差异。野生茯苓的氮含量显著高于栽培品，栽培茯苓菌核与表皮的 N:P 分别为 12.35 和 15.73，说明在栽培条件下茯苓的生长可能受到氮或氮、磷的共同限制，可针对茯苓栽培的限制性营养元素进行深入研究。

3.2 茯苓的碳、氮、磷含量及其计量比与环境因子间的关系

梁楠(2019)研究发现华北落叶松各树龄树干 C 含量、树根 C 含量、树根 P 含量随海拔升高呈上升趋势，N 含量与海拔不相关，而本研究中茯苓碳、氮、磷的含量与海拔无相关关系。海拔高度可能通过影响植物的生长期长短、树种多样性以及环境养分的可用性来调控植物元素的计量变化(韩文轩等 2009；刘俊雁和董廷发 2020)，茯苓属异养微生物，其营养元素来源主要为其寄生的松木，这可能表明茯苓对碳、氮、磷元素的吸收更大程度上取决于其自身的内稳定性，与海拔相关的环境因素对其生长影响不强烈。

在叶片、淡水生态系统和海洋生态系统的光自养生物以及真菌中均发现了 N:P 由赤道向两极下降的规律(Zhang & Elser 2017)，而在本研究中，并未发现这种规律。这可能与此次调查研究的样品点位纬度分布范围($22^{\circ}44'29.96''$ – $27^{\circ}11'10.45''$)较窄有关。Frenken *et al.* (2017)研究发现寄主 N:P 随处理条件的变化而变化，在低氮磷条件下 N:P 降低，高氮磷条件下 N:P 升高，这种变化会反映在其寄生真菌的化学计量上，即寄生真菌的 N:P 在很大程度上取决于其寄主的 N:P 水平。马玉珠等(2015)的研究发现中国植物粗根的 N:P 与经度正相关，本研究发现茯苓菌核的 N:P 与经度显著正相关，这与 Frenken *et al.* (2017)的结果一致。茯苓寄生于松树根际，其 N:P 更大程度上受到其寄主 N:P 的影响。

[REFERENCES]

- Bärlocher F, Boddy L, 2016. Aquatic fungal ecology - How does it differ from terrestrial? *Fungal Ecology*, 19: 5-13
- Cao YB, Wang BT, Wei TT, Ma H, 2016. Ecological stoichiometric characteristics and element reserves of three stands in a closed forest on the Chinese loess plateau. *Environmental Monitoring and Assessment: an International Journal*, 188(2): 80
- Cui BK, Wei YL, Dai YC, 2006. Polypores from Zijin Mountain, Jiangsu Province. *Mycosistema*, 25: 9-14
- Cui XH, Zhang P, Zhu D, Chen SH, 2020. Comparison of total triterpenoids in *Poria cocos* and *Poria cocos* peel from different habitats. *Henan Traditional Chinese Medicine*, 40(12): 1926-1929 (in Chinese)
- Dai YC, 2012. Polypore diversity in China with an annotated checklist of Chinese polypores. *Mycoscience*, 53: 49-80
- Dai YC, Yang ZL, 2008. A revised checklist of medicinal fungi in China. *Mycosistema*, 27: 801-824 (in Chinese)
- Danger M, Chauvet E, 2013. Elemental composition and degree of homeostasis of fungi: are aquatic hyphomycetes more like metazoans, bacteria or plants? *Fungal Ecology*, 6: 453-457
- Deng TM, Peng DY, Yu NJ, Wang L, Zhang Y, Ding ZX, Cheng Y, Chen WD, Liu CX, 2020. Research progress on chemical composition and pharmacological effects of *Poria cocos* and predictive analysis on quality markers. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*, 51(10): 2703-2717 (in Chinese)
- Dong M, 1997. Investigation, observation and analysis of terrestrial biological community. China Standards Press, Beijing. 152-153 (in Chinese)
- Elser JJ, Sterner RW, Gorokhova E, Fagan WF, Markow TA, Cotner JB, Harrison JF, Hobbie SE, Odell GM, Weider LW, 2000. Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters*, 3(6): 540-550
- Frenken T, Wierenga J, Gsell AS, van Donk E, Rohrlack and T, Waal D, 2017. Changes in N:P supply ratios affect the ecological stoichiometry of a toxic cyanobacterium and its fungal parasite. *Frontiers in Microbiology*, 8: 1015
- Gulis V, Kuehn KA, Schoettle LN, Leach D, Benstead JP, Rosemond AD, 2017. Changes in nutrient stoichiometry, elemental homeostasis and growth rate of aquatic litter-associated fungi in response to inorganic nutrient supply. *The ISME Journal: Multidisciplinary Journal of Microbial Ecology*, 11(12): 1-11
- Guo JF, Yang YS, Chen GS, Lin P, Xie JS, 2006. A review on litter decomposition in forest ecosystem. *Scientia Silvae Sinicae*, 42(4): 93-100 (in Chinese)
- Han WX, Wu Y, Tang LY, Chen YH, Li LP, He JS, Fang JY, 2009. Leaf carbon, nitrogen and phosphorus

- stoichiometry across plant species in Beijing and its periphery. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 45(5): 855-860 (in Chinese)
- Huang JJ, Wang XH, 2003. Leaf nutrient and structural characteristics of 32 evergreen broad leaved species. *Journal of East China Normal University (Natural Science Edition)*, 2003(1): 92-97 (in Chinese)
- Ji HP, Li J, Yang XH, 2007. ICP-AES simultaneous measurement of multiple microelements in Tuckahoe. *Practical Preventive Medicine*, 14(3): 876-877 (in Chinese)
- Kranabetter JM, Harman-Denhoed R, Hawkins BJ, 2019. Saprotrrophic and ectomycorrhizal fungal sporocarp stoichiometry (C:N:P) across temperate rainforests as evidence of shared nutrient constraints among symbionts. *New Phytologist*, 221(1): 482-492
- Li W, Zheng ZC, Li TX, 2015. Ecological stoichiometry of soil carbon, nitrogen and phosphorus within soil aggregates in tea plantations with different ages. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 26(1): 9-16 (in Chinese)
- Li XF, Ding CX, Bu H, Han LL, Ma P, Su DR, 2020. Effects of submergence frequency on soil C:N:P ecological stoichiometry in riparian zones of Hulunbuir steppe. *Journal of Soils and Sediments*, 20: 1480-1493
- Liang N, 2019. Small-scale spatiotemporal changes in the carbon and nitrogen phosphorus metrology of the mountain *Larix principis-rupprechtii*. Master Thesis, Shanxi Agricultural University, Taiyuan. 1-61 (in Chinese)
- Liu JY, Dong TF, 2020. Morphology and leaf C, N and P stoichiometry of *Pinus yunnanensis* and their elevational variations. *Chinese Journal of Ecology*, 39(1): 139-145 (in Chinese)
- Liu M, Li ZP, Zhang TL, 2016. Changes of soil ecological stoichiometric ratios under different land uses in a small catchment of subtropical China. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B-Soil & Plant Science*, 66(1): 67-74
- Ma CG, Zhang ZX, 2020. Research status and clinical treatment progress of *Poria cocos* in traditional Chinese medicine. *Edible Fungi*, 42(4): 4-8+19 (in Chinese)
- Ma YZ, Zhong QL, Jin BJ, Lu HD, Guo BQ, Zheng Y, Li M, Cheng DL, 2015. Spatial changes and influencing factors of fine root carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry of plants in China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39(2): 159-166 (in Chinese)
- Ministry of Agriculture of the People's Republic of China, 2011. Agriculture standard: Determination of nitrogen, phosphorus and potassium in plants. NY/T 2017-2011 (in Chinese)
- National Pharmacopoeia Committee, 2015. *Pharmacopoeia of the People's Republic of China*. China Medical Science Press, Beijing. 240 (in Chinese)
- Nie L, 2014. A comparative study of *Poria*, *Poria* with hostwood and porie cutis. Master Thesis, Hubei University of Chinese Medicine, Wuhan. 1-86 (in Chinese)
- Six DL, Elser JJ, 2020. Mutualism is not restricted to tree-killing bark beetles and fungi: the ecological stoichiometry of secondary bark beetles, fungi, and a scavenger. *Ecological Entomology*, 45(5): 1-12
- Sternert RW, Elser JJ, Vitousek P, 2002. Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere. Princeton University Press, Princeton. 225-226
- Wang WQ, Tong C, Jia RX, Zeng CS, 2010. Ecological stoichiometry characteristics of wetland soil carbon, nitrogen and phosphorus in different water-flooded frequency. *Journal of Soil and Water Conservation*, 24(3): 238-242 (in Chinese)
- Wu F, Zhou LW, Yang ZL, Bau T, Li TH, Dai YC, 2019. Resource diversity of Chinese macrofungi: edible, medicinal and poisonous species. *Fungal Diversity*, 98: 1-76
- Wu F, Li SJ, Dong CH, Dai YC, Papp V, 2020a. The genus *Pachyma* (syn. *Wolfiporia*) reinstated and species clarification of the cultivated medicinal mushroom "fuling" in China. *Frontiers in Microbiology*, 11: 590788
- Wu F, Yuan HS, Zhou LW, Yuan Y, Cui BK, Dai YC, 2020b. Polypore diversity in South China. *Mycosistema*, 39: 653-681
- Xu JT, 1997. Chinese medicinal mycology. Joint Publishing House of Peking Medical College and Peking Union Medical College, Beijing. 6 (in Chinese)
- Yan YJ, 2005. Growth habit and cultivation of *Poria cocos*. *Anhui forestry*, 2005(4): 27 (in Chinese)
- Yang YL, Li S, Du H, 2018. Ecological stoichiometry characteristics of six kinds of wild *Boletus* in Yuxi. *Journal of Yuxi Normal University*, 34(12): 21-27 (in Chinese)
- Yuan W, Dong YH, Wang H, 2010. Growth and qualities of greengrocery and its ecological stoichiometry characteristics under different fertilization. *Soils*, 42(6): 987-992 (in Chinese)
- Zhang J, Elser JJ, 2017. Carbon:nitrogen:phosphorus stoichiometry in fungi: a meta-analysis. *Frontiers in Microbiology*, 8: 1281
- Zhang TT, Liu WY, Huang JB, Hu T, Tang DD, Chen Q, 2019. Characteristics of plant ecological stoichiometry homeostasis. *Guizhou Agricultural Sciences*, 39(5): 701-712 (in Chinese)
- Zhang XR, Ma LS, Chen YN, Yang JJ, An SS, 2013. Ecological stoichiometry characteristics of *Robinia*

- pseudoacacia forest soil in different latitudes of loess plateau. *Acta Pedologica Sinica*, 50(4): 818-825 (in Chinese)
- Zhao HY, Zhang J, Liu D, Qi XX, Xie HJ, 2020. Characteristics and determining factors for ecological stoichiometry of soil carbon, nitrogen, and phosphorus in different marsh wetlands. *Arid Zone Research*, 37(3): 618-626 (in Chinese)
- Zhu L, Wang X, Li S, Qi ER, Meng J, Ching Lam KY, Dong X, Xu J, Chen H, Zhao Z, 2020. Qualitative and quantitative characterization of carbohydrate profiles in three different parts of *Poria cocos*. *Journal of Pharmaceutical and Biomedical Analysis*, 179: 113009
- [附中文参考文献]
- 崔仙红, 张鹏, 朱笛, 陈树和, 2020. 不同产地茯苓及茯苓皮中总三萜含量比较. *河南中医*, 40(12): 1926-1929
- 戴玉成, 杨祝良, 2008. 中国药用真菌名录及部分名称的修订. *菌物学报*, 27: 801-824
- 邓桃妹, 彭代银, 俞年军, 王雷, 张越, 丁泽贤, 程玥, 陈卫东, 刘昌孝, 2020. 茯苓化学成分和药理作用研究进展及质量标志物的预测分析. *中草药*, 51(10): 2703-2717
- 董鸣, 1997. 陆地生物群落调查观测与分析. 北京: 中国标准出版社. 152-153
- 郭剑芬, 杨玉盛, 陈光水, 林鹏, 谢锦升, 2006. 森林凋落物分解研究进展. *林业科学*, 42(4): 93-100
- 国家药典委员会, 2015. 中国药典. 北京: 中国医药科技出版社. 240
- 韩文轩, 吴漪, 汤璐瑛, 陈雅涵, 李利平, 贺金生, 方精云, 2009. 北京及周边地区植物叶的碳氮磷元素计量特征. *北京大学学报(自然科学版)*, 45(5): 855-860
- 黄建军, 王希华, 2003. 浙江天童 32 种常绿阔叶树叶片的营养及结构特征. *华东师范大学学报(自然科学版)*, 2003(1): 92-97
- 季怀萍, 李菁, 扬兴华, 2007. ICP-AES 同时测定茯苓中多种微量元素. *实用预防医学*, 14(3): 876-877
- 李玮, 郑子成, 李廷轩, 2015. 不同植茶年限土壤团聚体碳氮磷生态化学计量学特征. *应用生态学报*, 26(1): 9-16
- 梁楠, 2019. 山地华北落叶松碳氮磷计量学小尺度时空变化. 山西农业大学硕士论文, 太原. 1-61
- 刘俊雁, 董廷发, 2020. 云南松形态和叶片碳氮磷化学计量及其海拔变化特征. *生态学杂志*, 39(1): 139-145
- 马传贵, 张志秀, 2020. 茯苓的中医药研究现状与临床治疗进展. *食用菌*, 42(4): 4-8+19
- 马玉珠, 钟全林, 靳冰洁, 卢宏典, 郭炳桥, 郑媛, 李曼, 程栋梁, 2015. 中国植物细根碳、氮、磷化学计量学的空间变化及其影响因子. *植物生态学报*, 39(2): 159-166
- 聂磊, 2014. 茯苓、茯神和茯苓皮成分比较研究. 湖北中医药大学硕士论文, 武汉. 1-86
- 农业标准: 植物中氮、磷、钾的测定. NY/T 2017-2011
- 王维奇, 全川, 贾瑞霞, 曾从盛, 2010. 不同淹水频率下湿地土壤碳氮磷生态化学计量学特征. *水土保持学报*, 24(3): 238-242
- 徐锦堂, 1997. 中国药用真菌学. 北京: 北京医科大学, 中国协和医科大学联合出版社. 6
- 严永杰, 2005. 茯苓的生长习性与栽培. *安徽林业*, 2005(4): 27
- 杨亚丽, 李松, 杜欢, 2018. 玉溪市 6 种野生牛肝菌的元素化学计量特征. *玉溪师范学院学报*, 34(12): 21-27
- 袁伟, 董元华, 王辉, 2010. 菜园土壤不同施肥模式下小青菜生长和品质及其生态化学计量学特征. *土壤*, 42(6): 987-992
- 张婷婷, 刘文耀, 黄俊彪, 胡涛, 汤丹丹, 陈泉, 2019. 植物生态化学计量内稳定性特征. *广西植物*, 39(5): 701-712
- 张向茹, 马露莎, 陈亚南, 杨佳佳, 安韶山, 2013. 黄土高原不同纬度下刺槐林土壤生态化学计量学特征研究. *土壤学报*, 50(4): 818-825
- 赵海燕, 张剑, 刘冬, 齐璇璇, 谢欢杰, 2020. 不同沼泽湿地土壤碳氮磷生态化学计量学特征及其影响因素. *干旱区研究*, 37(3): 618-626