

刘小金, 徐大平, 张宁南, 等. 海南尖峰岭檀香心材和边材的矿质养分含量差异 [J]. 海南农业大学学报, 2021, 42(2): 90-95.
LIU Xiaojin, XU Daping, ZHANG Ningnan, et al. Mineral nutrient content variations between heartwood and sapwood of sandal (*Santalum album* L.) located in Jianfeng Mountain of Hainan[J]. Journal of South China Agricultural University, 2021, 42(2): 90-95.

海南尖峰岭檀香心材和边材的矿质养分含量差异

刘小金, 徐大平, 张宁南, 杨曾奖

(中国林业科学研究院 热带林业研究所/热带林业研究国家林业和草原局重点实验室, 广东 广州 510520)

摘要:【目的】了解檀香 *Santalum album* L.人工林心材和边材的矿质养分分布规律, 为深入研究檀香心材的形成过程提供参考。【方法】以海南尖峰岭 21 年生檀香人工林为研究对象, 从东、南、西、北 4 个方位在髓心、心材中部、心材外部和边材部位分别取样测定主要矿质养分——氮 (N)、磷 (P)、钾 (K)、钙 (Ca) 和镁 (Mg) 的含量, 分析其差异性。【结果】海南尖峰岭 21 年生檀香人工林不同矿质养分含量在心材和边材的分布规律因元素种类而异。P、K、Ca 含量在径向自外向内依次降低, 边材、心材外部、心材中部以及髓心的 P 质量分数依次为 0.153、0.032、0.020 和 0.020 g·kg⁻¹, K 质量分数依次为 1.883、0.529、0.190 和 0.182 g·kg⁻¹, Ca 质量分数依次为 2.414、1.417、1.321 和 1.281 g·kg⁻¹。边材中 P、K、Ca 的含量均显著高于心材 ($P<0.01$), 而 N 的分布规律相反, 心材中的 N 含量显著高于边材 ($P<0.01$)。Mg 含量在径向上差异不显著 ($P=0.132$)。各矿质养分含量在东、南、西、北 4 个方位的差异均不显著 ($P>0.05$)。【结论】檀香心材形成过程中 P、K、Ca 元素会逐渐由心材转移到边材中进行循环利用, 以提升养分利用效率。N 在心材中保持较高含量, 表明檀香能从寄主植物或土壤中获得足够的 N 源。

关键词: 檀香; 矿质养分; 心材形成; 边材; 分布模式
中图分类号: S796 **文献标志码:** A **文章编号:** 1001-411X(2021)02-0090-06

Mineral nutrient content variations between heartwood and sapwood of sandal (*Santalum album* L.) located in Jianfeng Mountain of Hainan

LIU Xiaojin, XU Daping, ZHANG Ningnan, YANG Zengjiang
(Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry/Key Laboratory of State Forestry and Grassland Administration on Tropical Forestry Research, Guangzhou 510520, China)

Abstract: 【Objective】To investigate the rules of mineral nutrient concentrations in heartwood and sapwood of sandal (*Santalum album* L.) plantation, and provide references for further study of heartwood formation process. 【Method】Variations of mineral nutrient contents of nitrogen (N), phosphorus (P), potassium (K), calcium (Ca) and magnesium (Mg) at different positions (pith, middle heartwood, outer heartwood, sapwood) and directions (east, south, west, north) in 21-year old sandal plantation in Jianfeng Mountain, Hainan Island were investigated. 【Result】The distribution patterns of mineral nutrients between heartwood and sapwood in 21-year old sandal plantation in Jianfeng Mountain were element-specific. The contents of P, K and Ca decreased in turn from outside to the central pith, the P contents in sapwood, outer heartwood, middle heartwood

收稿日期: 2020-05-15 网络首发时间: 2021-01-12 11:21:06
网络首发地址: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1110.S.20210111.1637.008.html>
作者简介: 刘小金 (1983—), 男, 副研究员, 博士, E-mail: xjliucf@163.com; 通信作者: 徐大平 (1964—), 男, 研究员, 博士, E-mail: gzfsrd@163.com
基金项目: 中央级公益性科研院所基本科研业务费 (CAFYBB2019QB003, CAFYBB2016QB010); 国家自然科学基金 (31500512); 广东省林业科技创新项目 (2020KJCX007)

and pith were 0.153, 0.032, 0.020 and 0.020 g·kg⁻¹ respectively, the K contents were 1.883, 0.529, 0.190 and 0.182 g·kg⁻¹ respectively, and the Ca contents were 2.414, 1.417, 1.321 and 1.281 g·kg⁻¹ respectively. The contents of P, K and Ca in sapwood were statistically higher than those in heartwood ($P<0.01$), while N content got a complete opposite distribution pattern, meaning that N content in heartwood was statistically higher than that in sapwood ($P<0.01$). However, there was no significant difference of Mg content across radius ($P=0.132$). No significant difference of all above mineral nutrient contents between heartwood and sapwood was observed among four azimuths including east, south, west and north ($P>0.05$). 【Conclusion】 P, K and Ca are recycled from heartwood to sapwood during heartwood formation in sandal, which can improve nutrient use efficiency. N keeps a higher content in heartwood than that in sapwood, indicating that sandal can acquire enough N from its hosts or soil.

Key words: *Santalum album* L.; mineral nutrient; heartwood formation; sapwood; distribution pattern

木本植物的心材形成是一个非常复杂的生理生化过程, 包括矿质元素的移动、薄壁细胞的死亡、水分含量的变化、纹孔的关闭以及侵填体的形成等^[1-3]。矿质养分的转移和重新利用是心材形成过程中的重要变化之一, 也是植物增强养分利用效率的重要机制之一, 在分析植物进化、元素循环利用等方面具有重要的指示作用^[4-6]。矿质养分的转移分配规律或模式常因立地、树种以及元素种类不同而异^[7-10], 不同树种的心材和边材的矿质养分分布模式差异较大^[11]。

檀香 *Santalum album* L. 是我国南方地区近年来成功引种的重要珍贵用材树种, 主要经济价值在于具有芳香气味的心材。自然条件下檀香心材形成(俗称“结香”)时间较长, 而且檀香心材形成的机理尚不明确。为了加快心材形成、缩短经营周期、提高经济收益, 国内外学者做了很多尝试, 如机械损伤^[12]、施用生长抑制剂^[13]和施用生长调节剂^[14]等, 然而对心材形成过程中矿质养分的分布、循环利用以及转移特征等进行研究的报道较少。本试验测定了檀香心材和边材主要矿质养分的含量, 分析其不同径向和方位的分布特征, 研究结果不仅有助于深入了解檀香心材形成过程中养分循环和元素含量变化的规律, 还能为后续利用栽培措施加速檀香心材形成提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验材料取自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(18°42′~18°43′N、108°47′~108°48′E, 海拔 88~102 m, 年平均气温 24.5 °C, 年平均降雨量 1 900~2 200 mm)的檀香人工林。该人工林种植时间为 1989 年, 种植

后管理和抚育措施比较粗放, 保存率较低, 主要的寄主植物有飞机草 *Eupatorium odoratum*、大叶相思 *Acacia auriculaeformis*、人面子 *Dracontomelon duperreanum* 等。林分平均树高 6.5 m, 平均胸径 14.5 cm, 详细生长情况参见文献^[15]。林分土壤的全氮(N)、全磷(P)、全钾(K)的质量分数分别为 3.86、0.36、4.55 g·kg⁻¹。2010 年 12 月, 从林分内随机挑选 10 株檀香伐倒, 截取根颈处的圆盘(厚度为 8~10 cm)进行养分含量测定。

1.2 试验方法

1.2.1 木材样品的取样方法 檀香心材和边材在颜色、气味等方面差异明显, 可以直接用感官进行判别。以圆盘的髓心为中心, 南北方向为纵坐标, 东西方向为横坐标, 将圆盘区划为髓心(Pith)、心材中部(即心材半径的一半处, Middle heartwood, MHW)、心材外部(与边材交界处, 但不含边材, Outer heartwood, OHW)以及边材(Sapwood, SW)4 个部位和东、南、西、北 4 个方位(图 1)。用木工凿和美工刀分别凿取各部分的样品 5.0 g, 用于养分含量的测定^[16]。每个圆盘共凿取的木材样品数为 13 份, 共取 10 个圆盘。取样示意图如图 1 所示, 在每个圆盘的 13 个黑圆圈处分别凿取 1 份样品。

1.2.2 养分含量的测定方法 将各样品分别编号后置于 65 °C 烘箱中烘干 48 h 至恒质量, 用电子天平(Sartorius BSA8201, 上海; 精度: 0.001 g)称质量, 用粉碎机研磨后测定养分含量。N 含量的测定采用浓硫酸消煮-凯氏定氮法(LY/T 1228—2015)^[17]; 其他元素含量的测定用硝酸-高氯酸混合消煮后进行比色或滴定, P 含量的测定采用钼锑抗比色法, K 含量的测定采用火焰光度法, 钙(Ca)和镁(Mg)含量的测定采用 EDTA 络合滴定法(LY/T 1270—1999)^[18]。

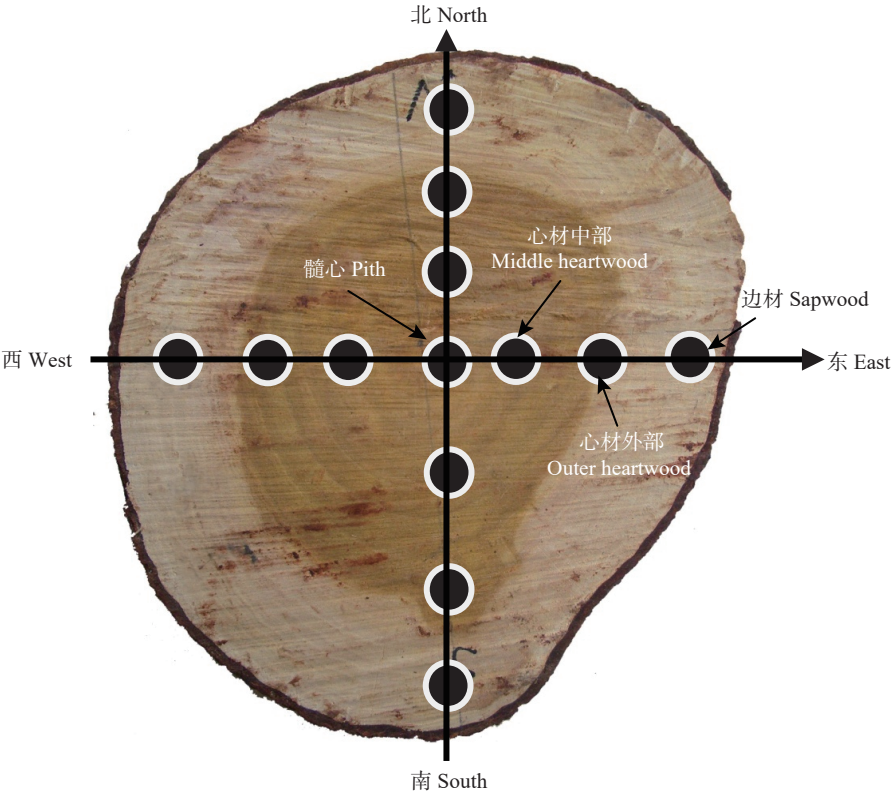


图 1 檀香心材和边材分布及取样示意图

Fig. 1 Distribution of heartwood and sapwood of sandal and sampling schematic diagram

1.2.3 各养分心材/边材含量比计算 将檀香心材各取样位置矿质养分含量求平均值, 得到檀香心材矿质养分的含量, 计算檀香边材矿质养分的含量, 然后求比值。

1.2.4 统计分析方法 用 SPSS 17.0 进行数据处理和分析。檀香各矿质元素含量平均值的多重比较采用 Duncan’s 新复极差法 (检验水平 $P=0.01$ 、 0.05); 各矿质元素含量的相关性分析采用 Spearman’s 等级法。采用 Sigma Plot 12.5 作图。

2 结果与分析

2.1 心材和边材矿质养分径向分布特征

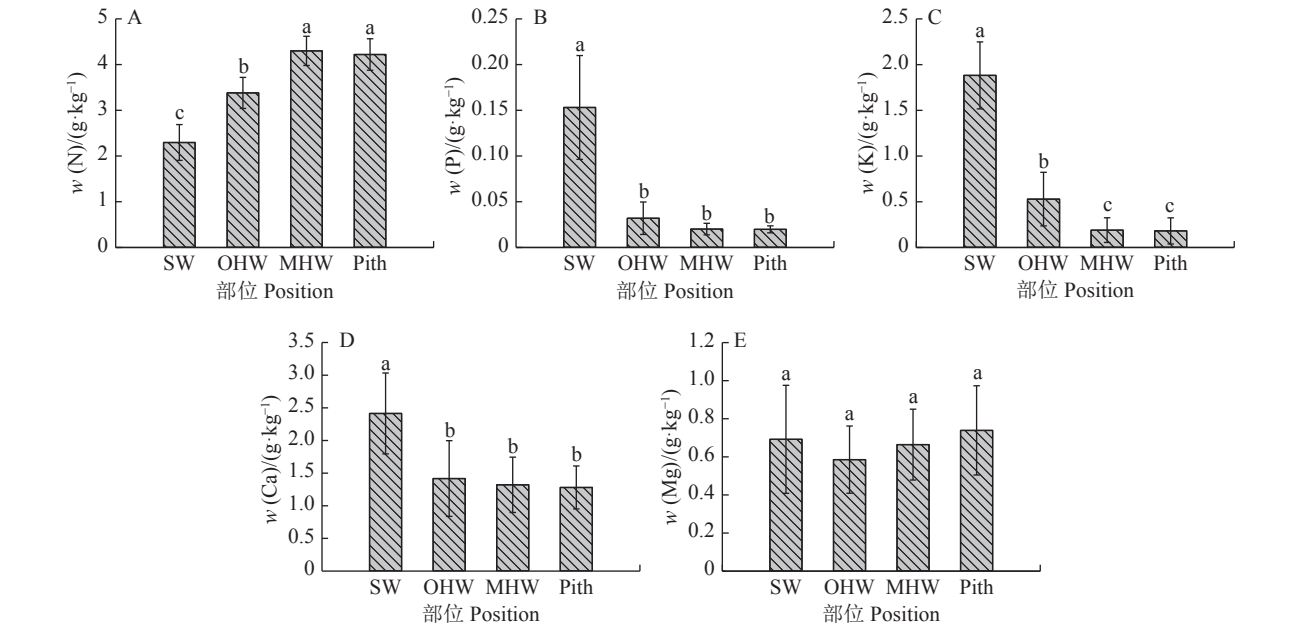
海南尖峰岭檀香人工林心材和边材的矿质养分含量径向分布如图 2 所示。由图 2 可知, 各矿质养分的含量在心材和边材间差异较大。方差分析结果表明, 不同部位 N、P、K 和 Ca 的含量差异多达显著水平 ($P<0.05$, 图 2A~2D), 而 Mg 含量的差异不显著 ($P=0.132$, 图 2E)。N 含量由边材向髓心方向逐渐升高, 边材的含量最低, 质量分数仅有 $2.30\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$; 其次是心材外部, 质量分数为 $3.38\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$; 心材中部的 N 含量最高, 质量分数高达 $4.30\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 但与髓心的 N 含量差异不显著 (图 2A)。P 和 Ca 含量的变化趋势较为一致, 其含量由边材向髓心方向逐渐降低, 边材含量最高, 质量分数分别为 0.15 和

$2.41\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$; 多重比较分析结果显示, 心材外部、心材中部和髓心的 P、Ca 含量差异均不显著, 髓心含量最低, 质量分数分别为 0.02 和 $1.28\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ (图 2B、2D)。不同径向部位 K 含量的差异也达显著水平 ($P<0.05$); 边材的 K 含量最高, 质量分数为 $1.88\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$; 其次是心材外部, 质量分数为 $0.53\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$; 髓心的 K 含量最低, 质量分数为 $0.18\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 仅为边材的 9.64% (图 2C)。

檀香各矿质养分心材/边材含量比依次为 $\text{N}(1.692)>\text{Mg}(0.992)>\text{Ca}(0.563)>\text{K}(0.180)\approx\text{P}(0.165)$, 即檀香心材中的 N 含量要明显高于边材, 心材和边材中的 Mg 含量比较接近, 而心材中 P、K 和 Ca 的含量则明显比边材低, K 和 P 的心材/边材含量比比较接近。

2.2 心材和边材矿质养分方位分布特征

多重比较分析结果表明, 檀香心材和边材各矿质养分含量在东、南、西、北 4 个方位的差异均不显著 ($P>0.05$, 图 3)。心材南面的 P、K 含量普遍比东面、西面和北面方位的略高, 差异不显著 ($P>0.05$, 图 3B、3C), 而心材南面的 N 和 Mg 含量则比其他方位的略低, 差异不显著 ($P>0.05$, 图 3A、3E); 边材西面的 N、P、K 和 Mg 的含量普遍比其他方位略高, 差异未达显著水平 (图 3A、3B、3C、3E)。

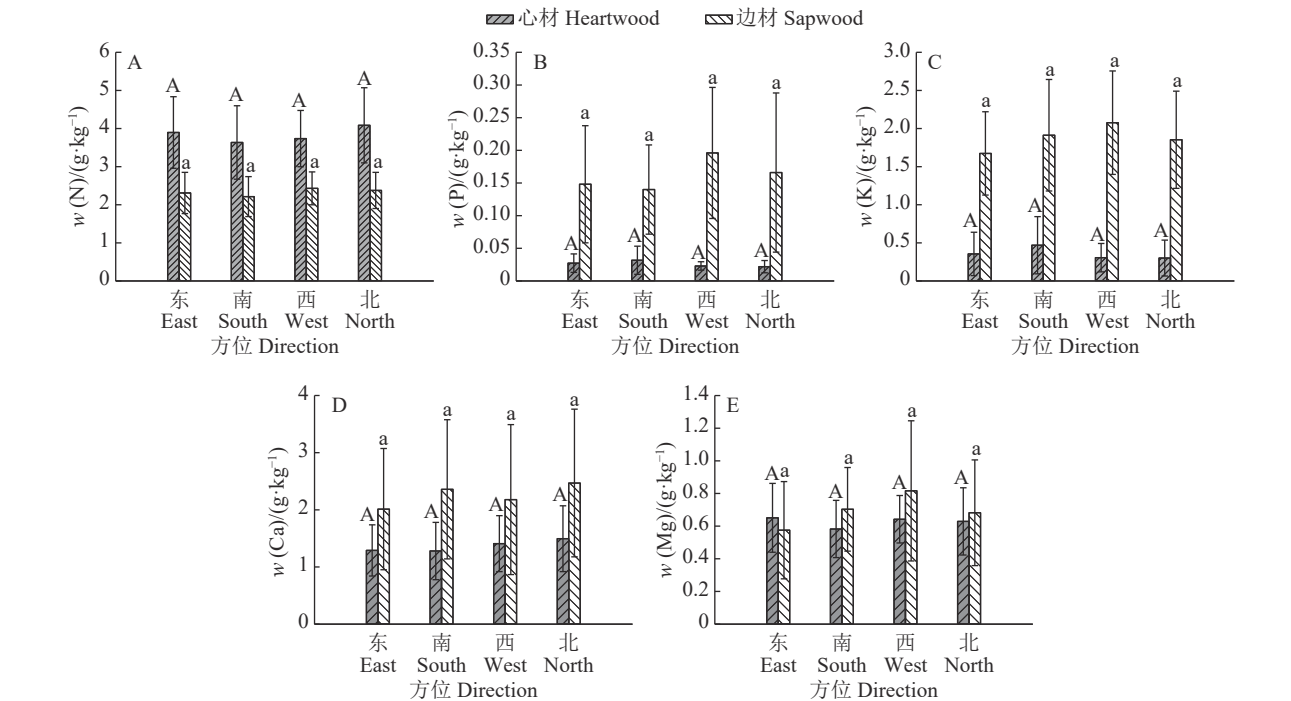


SW 表示边材, OHW 表示心材外部, MHW 表示心材中部, Pith 表示髓心; 各小图中柱子上方的不同小写字母表示不同部位的矿质养分含量差异显著 ($P < 0.05$, Duncan's 法)

SW stands for sapwood, OHW stands for outer heartwood, MHW stands for middle heartwood, Pith stands for pith; Different lowercase letters on the columns of each figure indicate significant differences in mineral nutrient content among different sampling positions ($P < 0.05$, Duncan's test)

图 2 檀香心材和边材矿质养分含量的径向分布

Fig. 2 Radius distribution of mineral nutrient content in heartwood and sapwood of sandal



各小图中柱子上方的相同大写(小写)字母表示心材(边材)不同方位的养分元素含量差异不显著 ($P > 0.05$, Duncan's 法)

The same capital (lowercase) letters on the columns of each figure indicate no significant difference on nutrient element contents among different directions of heartwood (sapwood) ($P > 0.05$, Duncan's test)

图 3 檀香心材和边材矿质养分含量的方位分布特征

Fig. 3 Azimuth distribution characteristic of mineral nutrient content in heartwood and sapwood of sandal

2.3 各矿质养分含量的相关性分析

檀香各主要矿质养分含量的相关性分析结果见表 1。由表 1 可知, 檀香 N 含量与 P、K、Ca 含量

分别呈极显著、极显著和显著负相关, 与 Mg 含量呈极显著正相关; P 含量与 K、Ca 含量呈极显著正相关, 但与 Mg 含量相关性不显著; K 含量与 Ca 含

表 1 檀香各矿质养分含量的相关系数¹⁾

Table 1 Correlation coefficients between contents of different mineral elements in sandal

元素含量 Element content	N	P	K	Ca
P	-0.591**			
K	-0.749**	0.791**		
Ca	-0.189*	0.323**	0.452**	
Mg	0.377**	-0.138	-0.097	0.442**

1) “*” 和 “**” 分别表示相关性达到0.05和0.01的显著水平(Spearman’s等级法)

1) “*” and “**” indicate significant correlations at 0.05 and 0.01 levels, respectively (Spearman’s hierarchical method)

量呈极显著正相关, 但与 Mg 含量相关性不显著; Ca 含量与 Mg 含量呈极显著正相关。

3 讨论与结论

从衰老的组织或器官中重新吸收利用养分是长期以来植物对有限养分资源竞争利用的进化结果^[19], 这一现象在叶片的衰老过程中普遍存在, 而且不同树种、不同元素的养分再吸收利用效率或模式差异较大^[10, 20-21]。本研究发现, 檀香边材的 P、K 和 Ca 含量均显著高于心材, 而且径向由外到内含量依次降低, 这很可能表明在檀香心材的形成过程中, P、K 和 Ca 元素会逐步从最新形成的心材转移到边材, 从而使得边材养分含量最高, 以满足或维持树体正常生理活动的需要。类似的养分含量分布模式或规律在桉树 *Eucalyptus* spp.^[22]、白橡 *Quercus* spp.^[23]、欧洲山毛榉 *Fagus sylvatica* L.^[24] 等树种中也有报道。巨桉 *Eucalyptus grandis* 边材中 P 的质量分数为 0.103 g·kg⁻¹, K 的质量分数为 1.087 g·kg⁻¹, 而心材中对应元素的质量分数则仅有 0.007 和 0.238 g·kg⁻¹, 边材和心材中相同元素含量相差数倍甚至数十倍^[10]。研究发现斜叶桉 *Eucalyptus obliqua* 心材形成过程中约有 31% 的 P 被重新吸收后加以利用^[25]。

一般而言, 木本植物心材的 N、P 和 K 含量普遍比边材低, 而 Ca、Mg 含量的分布规律变异较大, 这是因为 N、P 和 K 属“易移动型”元素, 比较容易由衰老的心材转移到边材, 而 Ca 和 Mg 属“难移动型”元素, 其模式变异较大^[11]。檀香心材的 N、P、K、Ca 和 Mg 在心材和边材中的含量分布基本符合上述规律, P、K 和 Ca 含量自边材向心材径向方向逐渐降低, 但 N 例外。研究发现, 心材 N 含量显著高于边材的现象一般发生在山地雨林^[26], 其 N 资

源相对丰富, 能从衰老的叶片或其他途径获得足够的 N, 或是出现在没有真正心材(假心材或伪心材)的树种上^[27], 因维持其正常的生理活动需要一定的 N。而檀香心材 N 含量显著高于边材的原因, 很大可能是由于檀香在心材形成过程中具有高效 N 源^[27]。一方面, 檀香能通过吸盘从寄主植物获得 N^[28], 这与檀香根系半寄生的特性相吻合; 另一方面, 土壤中的可利用养分含量决定着矿质养分转移利用的模式和程度^[19], 一般而言, 种植檀香的立地条件较好, N 含量高, 本研究样地土壤全 N 质量分数高达 3.86 g·kg⁻¹, 远高于一般林地的 N 含量, 从而使得檀香心材的 N 含量显著高于边材。檀香心材和边材的各种矿质养分含量在东、南、西、北方位的分布差异不明显, 说明矿质元素的含量分布受方位的影响较小, 檀香精油含量的分布也不受方位影响^[15]。

心材和边材矿质养分的分布模式差异使得矿质养分含量的相关性以及矿质养分心材/边材含量比也发生较大变化^[10]。Meerts^[11] 综合分析了 22 种裸子植物和 71 种被子植物矿质养分心材/边材含量比, 发现 N 含量与 P、K 含量均显著正相关, P 含量与 K、Mg 含量显著正相关, K 和 Ca 含量与 Mg 含量显著正相关, 而且各养分心材/边材含量比顺序为 Ca (1.25)≈Mg (1.20)>K(0.78)>N(0.76)>P(0.36)。本研究发现檀香心材的 N 含量显著高于边材, 因而元素含量之间的相关性也发生一系列变化, 如 N 含量与 P、K 含量呈极显著负相关等, 最终导致檀香各矿质养分心材/边材含量比值的大小也相应地发生改变, 其大小顺序为 N(1.692)>Mg(0.992)>Ca(0.563)>K(0.180)≈P(0.165)。总之, 不同树种心材和边材对不同养分元素重新吸收利用的程度差异较大。

不同树种心材形成过程中养分的转移途径和方式并不相同。Andrews 等^[29] 发现美国尖叶扁柏 *Chamaecyparis thyoides* 边材较高含量的 Ca 和 Mg 是从最新形成的心材中逐渐转移的, 而且养分转移在心材形成的整个过程中持续进行; Saito 等^[30] 利用飞行时间二次离子质谱仪 (Time of flight secondary ion mass spectrometry, ToF-SIMS) 分析日本扁柏 *Chamaecyparis obtusa* 心材和边材的 Mg、K 和 Ca 等元素组成差异时发现, 射线薄壁细胞在边材转化为心材过程中发挥着元素转移的重要桥梁作用^[30]。檀香心材形成过程中养分转移的具体途径和转移方式目前还未知, 后续应重点结合立地条件和寄主植物的养分变化规律进行综合分析, 挖掘

养分含量变化和心材形成之间的关系, 为从施肥等抚育措施方面加速檀香心材形成、提升檀香心材数量和质量等提供科学依据。

参考文献:

[1] TAYLOR A M, GARTNER B L, MORRELL J J. Heartwood formation and natural durability: A review[J]. *Wood and Fiber Science*, 2002, 34(4): 587-611.

[2] BAMBER R K, FUKAZAWA K. Sapwood and heartwood: A review[J]. *Forest Abstract*, 1985, 46(9): 567-580.

[3] 崔之益, 徐大平, 杨曾奖, 等. 心材形成机理与人工促进研究进展[J]. *世界林业研究*, 2016, 29(6): 33-37.

[4] AERTS R, CHAPIN F S, III. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns[G]//FITTER A H, RAFFAELLI D G. *Advances in Ecological Research*. London: Academic Press Limited, 2000, 30: 1-67.

[5] NAMBIAR E K S, FIFE D N. Nutrient retranslocation in temperate conifers[J]. *Tree Physiology*, 1991, 9(1/2): 185-207.

[6] SHIMIZU Y, IKI T, IMAI T. Radial distribution of monomeric, dimeric and trimeric norlignans and their polymerization in *Cryptomeria japonica* heartwood[J]. *Holzforschung*, 2017, 71(9): 705-712.

[7] LIANG C, HUANG H Y. Tree-ring element analysis of Korean pine (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) and Mongolian oak (*Quercus mongolica* Fisch. ex Turcz.) from Changbai Mountain, north-east China[J]. *Trees-Structure and Function*, 1992, 6: 103-108.

[8] OKADA N, KATAYAMA Y, NOBUCHI T, et al. Trace elements in the stems of trees: V: Comparisons of radial distributions among softwood stems[J]. *Mokuzai Gakkaishi*, 1993, 39(10): 1111-1118.

[9] OKADA N, KATAYAMA Y, NOBUCHI T, et al. Trace elements in the stems of trees: VI: Comparisons of radial distributions among hardwood stems[J]. *Mokuzai Gakkaishi*, 1993, 39(10): 1119-1127.

[10] HEINEMAN K D, TURNER B L, DALLING J W. Variation in wood nutrients along a tropical soil fertility gradient[J]. *New Phytologist*, 2016, 211(2): 440-454.

[11] MEERTS P. Mineral nutrient concentrations in sapwood and heartwood: A literature review[J]. *Annals of Forest Science*, 2002, 59(7): 713-722.

[12] KADAMBI K. Inducing heartwood formation in the Indian sandalwood tree, *Santalum album* Linn.[J]. *Indian Forester*, 1954, 80: 659-662.

[13] 李应兰, 陈福莲. 人工促成檀香结香的研究[J]. *热带亚热带植物学报*, 1994, 2(3): 39-45.

[14] 刘小金, 徐大平, 杨曾奖, 等. 几种生长调节剂对幼龄檀香生长、心材形成和精油成分的影响[J]. *林业科学*, 2013, 49(7): 143-149.

[15] 刘小金, 徐大平, 杨曾奖, 等. 海南尖峰岭檀香心材比例、精油含量和成分的分布特征[J]. *华南农业大学学报*, 2016, 37(5): 66-71.

[16] BRAND J E, NORRIS L J, DUMBRELL I C. Estimated heartwood weights and oil concentrations within 16-year-old Indian sandalwood (*Santalum album*) trees planted near Kununurra, Western Australia[J]. *Australian Forestry*, 2012, 75(4): 225-232.

[17] 中国林业科学研究院林业研究所. 森林土壤氮的测定: LY/T 1228—2015[S]. 北京: 中国标准出版社, 2016.

[18] 中国林业科学研究院林业研究所. 森林植物与森林枯枝落叶层全硅、铁、铝、钙、镁、钾、钠、磷、硫、锰、铜、锌的测定: LY/T 1270—1999[S]. 北京: 中国标准出版社, 1999.

[19] ANDREWS J A, SICCAMI T G, VOGT K A. The effect of soil nutrient availability on retranslocation of Ca, Mg and K from senescing sapwood in Atlantic white cedar[J]. *Plant and Soil*, 1999, 208(1): 117-123.

[20] 文卿, 林鹏. 树木叶片衰老过程中养分元素内吸收研究[J]. *武汉植物学研究*, 1999, 17(增刊1): 117-122.

[21] 刘宏伟, 刘文丹, 王微, 等. 重庆石灰岩地区主要木本植物叶片性状及养分再吸收特征[J]. *生态学报*, 2015, 35(12): 4071-4080.

[22] BAMBER R K. Heartwood, its function and formation[J]. *Wood Science and Technology*, 1976, 10: 1-8.

[23] WARDELL J F, HART J H. Radial gradients of elements in white oak wood[J]. *Wood Science*, 1973, 5: 298-303.

[24] PENNINGCKX V, GLINEUR S, GRUBER W, et al. Radial variations in wood mineral element concentrations: A comparison of beech and pedunculate oak from the Belgian Ardennes[J]. *Annals of Forest Science*, 2001, 58(3): 253-260.

[25] ATTIWILL P M. Nutrient cycling in a *Eucalyptus obliqua* (L'herit.) forest [in Victoria]: IV: Nutrient uptake and nutrient return[J]. *Australian Journal of Botany*, 1980, 28(2): 199-222.

[26] GRUBB P J, EDWARDS P J. Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea: III: The distribution of mineral elements in the above-ground material[J]. *Journal of Ecology*, 1982, 70(2): 623-648.

[27] LAMBERT M, TURNER J. Redistribution of nutrients in subtropical rainforest trees[J]. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, 1989, 111(2): 1-10.

[28] LU J K, KANG L H, SPRENT J I, et al. Two-way transfer of nitrogen between *Dalbergia odorifera* and its hemiparasite *Santalum album* is enhanced when the host is effectively nodulated and fixing nitrogen[J]. *Tree Physiology*, 2013, 33: 464-474.

[29] ANDREWS J A, SICCAMI T G. Retranslocation of calcium and magnesium at the heartwood-sapwood boundary of Atlantic white cedar[J]. *Ecology*, 1995, 76(2): 659-663.

[30] SAITO K, MITSUTANI T, IMAI T, et al. Chemical differences between sapwood and heartwood of *Chamaecyparis obtusa* detected by ToF-SIMS[J]. *Applied Surface Science*, 2008, 255(4): 1088-1091.