

福建东山短枝木麻黄小枝氮磷含量及其 再吸收率季节动态

叶功富¹, 张立华¹, 林益明^{2,*}, 王 亨³, 周海超², 曾 琦²

(1. 福建省林业科学研究院, 福州 350012; 2. 厦门大学生命科学学院, 厦门 361005;

3. 福建农林大学林学院, 福州 350002)

摘要:对福建东山赤山林场短枝木麻黄纯林小枝中的 N 和 P 含量、N:P 比、养分再吸收率的季节动态进行研究。结果表明,随着小枝的成熟和衰老,各季节 N 和 P 的含量依次降低,其中衰老小枝中 N 和 P 含量分别为 $(3.97 \pm 0.21) \sim (8.64 \pm 0.58) \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 和 $(0.04 \pm 0.03) \sim (0.10 \pm 0.03) \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,基本上表现为 N 和 P 的完全再吸收。成熟小枝 N:P 比的季节动态介于 $(18.67 \pm 3.24) \sim (37.98 \pm 1.32)$ 之间,均高于 16,表明木麻黄的生长受到不同程度的 P 限制。N、P 再吸收率的季节变化分别为 $(51.02 \pm 4.66)\% \sim (63.00 \pm 8.61)\%$ 和 $(81.24 \pm 5.08)\% \sim (91.78 \pm 5.84)\%$,P 再吸收率显著高于 N。N 和 P 的再吸收率之间以及成熟叶中 N、P 含量与二者再吸收率之间没有显著相关性,但在衰老叶中存在显著负相关,表明养分再吸收程度越高,其再吸收率就越高。因此,木麻黄通过小枝衰老过程中的养分再吸收,减少养分的损失,从而适应贫瘠的立地条件。

关键词:短枝木麻黄;氮;磷;养分再吸收率;养分再吸收程度

文章编号:1000-0933(2009)12-6519-08 中图分类号:Q945.79 文献标识码:A

Seasonal dynamics of nitrogen and phosphorus concentrations, and nutrient resorption efficiencies of *Casuarina equisetifolia* branchlets in Dongshan County, Fujian

YE Gong-Fu¹, ZHANG Li-Hua¹, LIN Yi-Ming^{2,*}, WANG Heng³, ZHOU Hai-Chao², ZENG Qi²

¹ Fujian Academy of Forestry, Fuzhou 350012, China

² School of Life Sciences, Xiamen University, Xiamen 361005, China

³ Forestry College, Fujian Agricultural and Forestry University, Fuzhou 350002, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(12): 6519 ~ 6526.

Abstract: Seasonal dynamics of nitrogen and phosphorus concentrations, N:P ratios and nutrient resorption efficiency of *Casuarina equisetifolia* branchlets was studied at Chishan Forestry Center of Dongshan County, Fujian Province, China. The results showed that N and P concentrations were highest in young branchlets and decreased with maturity and senescence. N and P concentrations of senescent branchlets ranged from (3.97 ± 0.21) to $(8.64 \pm 0.58) \text{ mg g}^{-1}$ and (0.04 ± 0.03) to $(0.10 \pm 0.03) \text{ mg g}^{-1}$, respectively. N:P ratios of mature branchlets ($(18.67 \pm 3.24) \sim (37.98 \pm 1.32)$) were all above 16 through the year, showing P was more limiting than N. Nitrogen resorption efficiency (RE_N) and phosphorus resorption efficiency (RE_P) were from $(51.02 \pm 4.66)\%$ to $(63.00 \pm 8.61)\%$ and from $(81.24 \pm 5.08)\%$ to $(91.78 \pm 5.84)\%$ through the year, respectively, and RE_P was significantly higher than RE_N . There is no significant correlation between RE_N and RE_P . RE_N is not correlated with either N concentration or N:P ratios in mature branchlets, no correlation was also found between RE_P and either P concentration or N:P ratios in mature branchlets. While the significant negative

基金项目:国家“十一五”科技支撑计划资助项目(2006BAD03A14-01);福建省科技重大资助项目(2006NZ0001-2);国家林业局南方山地用材林培育重点实验室资助项目

收稿日期:2008-08-21; 修订日期:2009-05-12

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: linyim@xmu.edu.cn

correlation was observed in senescent branchlets.

Key Words: *Casuarina equisetifolia*; nitrogen; phosphorus; nutrient resorption efficiency; nutrient resorption proficiency

营养元素,尤其是 N 和 P,是影响陆地生态系统植物群落生产力的重要因素之一^[1, 2]。在大多数陆地生态系统中,N、P 的有效性限制了植物的生长,而群落营养限制的状况可以用 N:P 比来表示:N:P 比高于 16 表示 P 限制;低于 14 表示 N 限制;介于二者之间表示 N 和 P 共同限制^[3]。生长于营养限制的贫瘠立地条件上的植物通常具有较高的养分再吸收率,养分从衰老叶片中转移并被运输到植物其他组织的再吸收过程是植物保存养分的重要机制^[4],养分再吸收可以用再吸收率(resorption efficiency, RE)或再吸收程度(resorption proficiency, RP)来表示^[5],前者是指叶片在衰老过程中再吸收的部分所占的比例,而后者直接用衰老叶中的元素含量来表示,衰老叶中养分含量越低表示养分再吸收程度越高。由于 N 和 P 是限制陆地生态系统植物的生长重要营养因素^[1, 2],因此关于它们利用效率的研究引起了国内外学者的高度关注。尽管有研究认为,养分再吸收不是植物对营养胁迫的适应方式,而是许多物种的固有特征之一^[6],植物是通过延长叶片的生命周期^[7, 8]或降低衰老叶片中的养分浓度(提高再吸收程度)^[5]来适应贫瘠的立地条件。但更多的研究认为,养分再吸收不仅是植物对养分贫瘠环境的一种适应进化机制^[9~11],也是植物保存养分、增强竞争力、提高养分吸收能力和生产力的重要策略之一。

早在 20 世纪 30 年代,科学家们就已经注意到养分在叶片衰老过程中存在着再吸收的现象^[12],到目前仍有大量养分再吸收的研究报道^[13, 14]。迄今为止,关于植物养分再吸收的研究主要见于欧美国家^[15],我国从 20 世纪 90 年代初开始对杨树^[16~19]、沙地柏^[20]、樟子松^[21]和一些红树植物^[22]养分再吸收率的现状进行了研究。而对同一物种养分再吸收率和 N:P 比的季节动态,以及它们之间的关系研究较少。

木麻黄(*Casuarina equisetifolia*)自 20 世纪 50 年代大规模引种到我国东南沿海营造防护林以来,以其抗风、耐盐碱、耐干旱和耐贫瘠的优良特性成为我国东南沿海防护林的主要造林树种,在防御沿海自然灾害、改善生态环境等方面发挥着巨大作用。木麻黄长期适应干旱缺水的滨海沙地环境,使其形态结构特征发生了一系列的变化,叶片严重退化成鳞片状,由小枝(叶状枝)代替叶片行使光合、蒸腾等生理功能。滨海沙地营养条件极度贫瘠,木麻黄能够正常生长并保持较高生产力,必有其有效的适应机制,本文试图从养分再吸收的角度对此进行探讨。由于季节变化引起的气候条件的变化会影响土壤中的养分有效性,继而可能影响养分的再吸收^[23],基于此,本文对木麻黄人工林不同发育阶段小枝中的 N、P 含量、N:P 比和养分再吸收效率的季节动态,以及它们之间的相关性进行了研究,试图从营养限制对木麻黄养分再吸收影响的角度探讨立地条件与养分再吸收之间的相互关系,以及木麻黄适应贫瘠生境的养分保存和竞争机制。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地设在福建省东山县赤山林场(118°18'E, 23°40'N),位于福建东南部沿海,属亚热带海洋性气候,干、湿季节明显。年均降水量 945 mm,大部分降水集中在 5~9 月份,11 月至翌年 2 月份为旱季,年均蒸发量 1 056 mm,年均气温为 20.8 °C,绝对最高气温 36.6 °C,绝对最低气温 3.8 °C,终年无霜冻。秋冬多东北大风,8 级以上大风天数约 100 d,夏季多为西南风,台风多发生在 7~8 月份,年平均 4~6 次。土壤为潮积或风积沙土,土壤肥力低。采样地为 8 年生木麻黄人工纯林,密度为 3552 株/hm²,平均树高和平均胸径分别为(6.3 ± 1.1) m 和(8.1 ± 1.4) cm,土壤中全 N 和全 P 含量分别为(0.54 ± 0.08) mg·g⁻¹和(0.27 ± 0.04) mg·g⁻¹,有机质含量(2.68 ± 0.21) mg·g⁻¹,pH 值 4.19 ± 0.05,林下植被及凋落物稀少。

1.2 取样方法

在大小为 30 m × 30 m 的样地内选择生长状况一致的植株 30 株,进行标记。2007 年 3 月、6 月、9 月和 12 月,在标记植株内林冠外侧分别采集幼嫩、成熟和衰老的木麻黄小枝,剔除有病虫害和存在机械损伤的小枝。

幼嫩小枝是指处于枝条顶端,长度在 5 cm 以下的浅绿色小枝;成熟小枝为位于枝条中部,长度在 15 ~ 30 cm 之间的深绿色小枝;衰老小枝为灰色、干枯的小枝,衰老小枝应取自植物体,而不是在小枝凋落物中收集,因为凋落物的分解和淋溶会导致衰老叶中的养分含量降低^[15]。将所取叶片样品置于 80℃ 烘箱中烘干,用植物样品粉碎机粉碎,并通过 0.5 mm 筛孔,然后装于自封袋中备用。

1.3 分析方法

样品用浓 $\text{H}_2\text{SO}_4\text{-H}_2\text{O}_2$ 消煮后采用纳氏试剂比色法测定全 N 含量^[24],消煮液同时用于全 P 含量的测定;小枝 P 含量采用钼锑抗比色法测定。

1.4 计算方法

N、P 再吸收率(RE)用 N、P 从衰老叶中所吸收的元素含量占成熟叶中元素含量的百分率来计算^[4, 5],其计算公式为:

$$RE = (A1 - A2) / A1 \times 100\%$$

其中,A1 为成熟叶中的 N 或 P 含量;A2 为衰老叶中 N 或 P 含量。

N、P 再吸收程度(RP)用衰老叶中 N 或 P 含量直接表示,衰老叶中的 N、P 含量越低表示 N、P 再吸收程度越高^[5]。

1.5 数据统计分析

采用 SPSS for Windows 13.0 进行相关分析和方差分析。在单因素方差分析(One-Way ANOVA)的基础上,利用多重比较的方法(S-N-K),检验不同季节间小枝中养分含量、N:P 比及再吸收率的差异;相关分析采用线性相关分析。

2 结果与分析

2.1 木麻黄不同发育阶段小枝养分含量季节动态

在不同季节,随着小枝的成熟和衰老,N、P 含量依次降低(图 1),幼嫩、成熟和衰老小枝 N 含量的变化幅度分别为 $(10.76 \pm 0.46) \sim (20.29 \pm 0.19) \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, $(10.36 \pm 1.53) \sim (18.75 \pm 1.13) \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 和 $(3.97 \pm 0.21) \sim (8.61 \pm 0.68) \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,其中最低值均出现在夏季,而 3 个发育阶段小枝在其他季节之间的差别不显著($P > 0.05$)。与 N 的季节动态不同,不同发育阶段小枝 P 含量的最低值基本上都出现在冬季,幼嫩、成熟、衰老小枝的最高值则分别在春($(0.93 \pm 0.07) \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$)、秋($(0.58 \pm 0.07) \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$)、夏($(0.10 \pm 0.03) \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$)。衰老小枝中 P 含量在不同季节的波动范围为 $(0.04 \pm 0.03) \sim (0.10 \pm 0.03) \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。衰老小枝中 N、P 含量的变化表明,N 和 P 再吸收度随着季节的变化而变化。

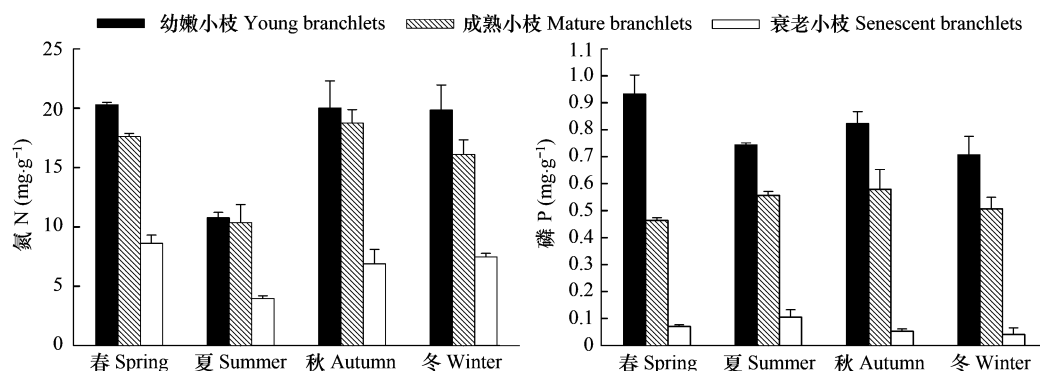


图 1 木麻黄不同发育阶段小枝 N、P 含量季节变化

Fig. 1 Seasonal changes in nitrogen and phosphorus concentrations of *C. equisetifolia* branchlets in different development stages

2.2 不同发育阶段小枝 N:P 比季节动态

由图 2 可见,本研究中木麻黄成熟小枝 N:P 比的季节动态介于 $(18.67 \pm 3.24) \sim (37.98 \pm 1.32)$ 之间,都

高于 16,表明木麻黄的生长随着季节的变化受到不同程度的 P 限制。与成熟小枝相比,幼嫩小枝 N:P 比较低,其变化幅度介于 $(14.47 \pm 0.65) \sim (28.03 \pm 0.37)$ 之间,而衰老小枝中的 N:P 比则大幅度升高,介于 $(39.52 \pm 8.58) \sim (236.67 \pm 129.25)$ 之间。这表明,由于养分存在再吸收现象,随着小枝的衰老,P 的浓度急剧降低,且 P 的再吸收率高于 N。3 个发育阶段小枝中 N:P 比最低值均出现在夏季;而最高值出现的季节不同,幼嫩和衰老小枝出现在冬季,成熟小枝则在春季最高。

2.3 养分再吸收率季节动态

如图 3 所示,不同季节 N、P 再吸收率分别处于 $(51.02 \pm 4.66)\% \sim (63.00 \pm 8.61)\%$ 和 $(81.24 \pm 5.08)\% \sim (91.78 \pm 5.84)\%$ 之间,P 的再吸收率比 N 高 24.50%~41.77%。N 的再吸收率在夏秋季节较高,冬春较低,而 P 的再吸收率与此不同,其在秋冬季节较高,春夏(尤其是夏季)较低。

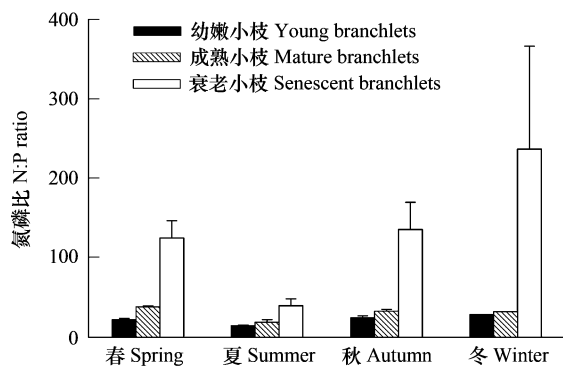


图2 木麻黄不同发育阶段小枝在不同季节的 N:P 比
Fig. 2 N:P ratios of *C. equisetifolia* branchlets at different development stages in different seasons

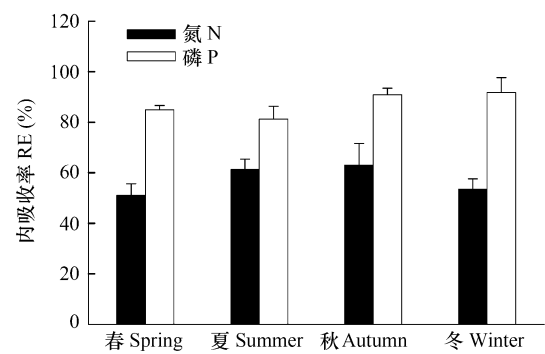


图3 木麻黄小枝氮和磷再吸收率季节变化
Fig. 3 Seasonal changes in RE_N and RE_P of *C. equisetifolia* branchlets

2.4 养分浓度、再吸收率和 N:P 比之间的相关性

各变量之间的相关系数及回归方程如表 1 所示。木麻黄幼嫩和成熟小枝中 N 与 P 含量之间没有显著的相关性($P > 0.05$),而在衰老小枝中有较为显著的负相关($r = -0.576, P = 0.05$),成熟小枝与衰老小枝 N 含量之间具有显著正相关($r = 0.748, P < 0.01$),而 P 则没有显著相关性($P > 0.05$)。本研究中,N、P 含量与它们的再吸收率在成熟叶中没有显著相关性,而在衰老叶中存在显著负相关。成熟小枝中的 N:P 比与 RE_N 和 RE_P 分别存在负相关和正相关,但不显著,即 N:P 比越高(P 越限制)P 的再吸收率越高,N:P 比越低(N 越限制)N 的再吸收率越高。这说明,木麻黄通过提高限制其生长的营养元素的再吸收率来适应贫瘠的立地条件。N 和 P 的再吸收率之间没有显著相关性。

3 讨论

Kuhajek 等^[25]的研究结果表明,随着叶龄的增加,叶片中养分浓度逐渐降低,本研究与此结论相同,但也有许多研究报道衰老叶中的 N、P 含量高于成熟

表1 木麻黄不同发育阶段小枝养分浓度、再吸收率和 N:P 比之间的相关性

Table 1 Correlations among nutrient concentrations, nutrient resorption and N:P ratios of *C. equisetifolia* branchlets in different development stages

Y-X	Equation	n	r	P
N_y-P_y	$y = 18.675x + 2.747$	12	0.429	0.164
N_m-P_m	$y = -4.077x + 17.846$	12	-0.069	0.830
N_s-P_s	$y = -35.882x + 9.116$	12	-0.576	0.05
N_m-N_s	$y = 1.385x + 6.378$	12	0.748	<0.01
P_m-P_s	$y = -0.066x + 0.531$	12	-0.034	0.917
RE_N-N_m	$y = -0.077x + 58.407$	12	-0.037	0.908
RE_N-N_s	$y = -2.605x + 74.73$	12	-0.686	<0.05
RE_P-P_m	$y = 25.828x + 73.603$	12	0.268	0.400
RE_P-P_s	$y = -183.852x + 99.43$	12	-0.970	<0.001
$N_m:P_m-RE_N$	$y = -0.468x + 57.045$	12	-0.441	0.151
$N_m:P_m-RE_P$	$y = 0.516x - 14.704$	12	0.389	0.211
RE_N-RE_P	$y = 0.128x + 46.07$	12	0.102	0.752

N_m 和 N_s 分别表示成熟叶和衰老叶中的 N 浓度; P_m 和 P_s 分别表示成熟叶和衰老叶中的 P 浓度 N_m, N_s : N concentrations in mature and senescent branchlets; P_m, P_s : P concentrations in mature and senescent branchlets

叶^[26~28]。短枝木麻黄小枝中的 N 含量在夏季最低,前人也有对夏季高温能够导致 *B. nana*、*R. chamaemorus* 成熟和衰老叶中 N 含量降低的报道^[29]。这一方面是由于夏季植物生长迅速,生物量比较高,从而稀释了小枝中的 N 浓度;另一方面,一部分养分可能转移到植物体其他部分。对于木麻黄而言,其盛花期出现在 4 到 6 月,生殖生长与营养生长争夺养分,从而降低了营养器官的养分浓度。夏季小枝中较低的 N 浓度可能会直接影响木麻黄的光合能力,因为叶片中的 N 浓度与最大光合速率有着直接关系^[30]。根据 Killingbeck^[5] 提出的概念,直接用衰老叶中的元素含量来表示养分再吸收程度,衰老叶中 N、P 含量越低表示 N、P 再吸收程度越高,并指出,衰老叶中 N 和 P 含量高(分别大于 $10 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 和 $0.5 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$) 的植物具有较低的再吸收程度,衰老叶中 N 降低到 $7 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 以下表示 N 的完全再吸收;落叶植物衰老叶中 P 降低到 $0.5 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 以下,常绿植物衰老叶中 P 降低到 $0.4 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 以下表示 P 的完全再吸收。本研究中,除了春季和冬季木麻黄衰老小枝 N 含量高于 $7 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 外,夏秋季节的 N 以及所有季节的 P 均表现为完全再吸收。这表明营养贫瘠的立地条件促进了对 N、P 的完全再吸收^[1, 13]。

随着木麻黄小枝的成熟和衰老,其 N:P 比依次升高,与前人的研究结果相似^[31, 32],这一方面表明幼嫩器官的生长需要更多的 P,另一方面显示在小枝衰老过程中,P 具有更大程度的再吸收,这可能恰恰是对 P 限制做出的反应。值得注意的是,关于 N、P 养分限制性判断,除了用 N:P 比来表示之外,植物组织中养分的绝对含量也是判断养分限制与否的指标之一,当由于某种养分缺乏导致作物或树木生产力(相对增长率、年生产力、树木胸径和作物产量等)有一定程度的降低(例如,比最高生产力低 10% 或 20%)^[33, 34],则该类型的养分即为限制性养分,但由于不同植物种类对养分的需求程度不同,同一种类和水平的养分限制对不同植物的影响程度各异,仅用养分含量很难判断所有植物是否存在养分限制。因此,将 N、P 的绝对浓度与 N:P 比等指标结合起来判断养分限制性更为科学。

通常认为,非固氮植物比固氮植物的养分再吸收率高^[15],Lin 和 Sternberg^[35] 对美国红树 (*Rhizophora mangle* L.) 的研究表明,大红树 RE_N 接近或低于 50%,矮红树 RE_P 约为 70%。王文卿和林鹏^[36] 通过对树木叶片衰老过程中养分元素再吸收的研究发现,落叶树种 N 的再吸收率平均为 55.9%,常绿树种为 44.8%,落叶树种 P 的再吸收率也比常绿树种稍高。Aerts^[4] 通过对不同种的养分再吸收研究认为,N 和 P 的平均再吸收率分别为 $(50.3 \pm 17.3)\%$ ($n = 287$) 和 $(52.2 \pm 22.1)\%$ ($n = 226$),本研究中木麻黄虽然为固氮树种,但 RE_N 和 RE_P 都高于上述研究结果,这一方面说明养分再吸收存在种间差异,同时也说明立地条件对再吸收率也具有显著影响,只有在相同的立地条件下对种间再吸收进行比较才有意义。木麻黄生长于极度贫瘠的滨海沙地上,再加上人为收获林地凋落物,使养分难以通过凋落物的分解释放到土壤中,尽管为固氮树种,木麻黄的固氮效应仍难以满足其生长发育的需要,因此 N 的再吸收率依然相当高,不过受 P 限制更加严重,因为在各个季节的 N:P 比均大于 16,这从 P 的再吸收率均显著高于 N 的再吸收率也可以得到验证。但 N 和 P 再吸收率在季节之间的差异不显著。Aerts 等^[29] 的研究也表明,温度变化对养分再吸收率没有显著影响。因此,与时间变化(季节动态)相比,空间变化(立地条件的不同)对养分再吸收率的影响更大。

前人的研究表明^[32, 37],在成熟叶和衰老叶中,N 和 P 之间都存在显著正相关,而本研究中,木麻黄小枝中 N 和 P 之间没有显著相关性,这可能是由种间差异造成的。Yuan 等^[15] 通过对 5 种不同生活型的 28 种植物研究表明,衰老叶和成熟叶中的 N 具有显著线性关系,这与本文的研究结果相同。尽管有报道成熟叶中的养分浓度与其再吸收率之间具有正相关关系^[15],但养分再吸收率与成熟叶养分浓度之间没有必然的联系^[38, 39]。与本文的研究结果相似,Aerts^[4] 也认为成熟叶养分含量与养分再吸收率之间没有显著相关性;但也有研究表明^[15],成熟叶养分含量与养分再吸收率存在正相关,即成熟叶中较高的养分含量促进了养分的再吸收,从而导致衰老叶中的养分含量较低。而 Kobe 等^[40] 则发现,无论在种内还是种间,叶片中养分含量的升高会导致再吸收率的下降。

养分再吸收直接影响小枝的分解特性,例如叶片凋落物中 N 的含量决定着其通过分解归还到土壤中 N 的量^[41],较高的养分再吸收程度导致凋落物分解率和 N 释放率降低^[42],有研究表明,无论短枝木麻黄的小枝

还是细根,其分解率都很低^[43, 44],而细根生物量很高^[45]。因此,木麻黄可能通过增加从土壤中大量吸收养分;提高衰老小枝中养分的再吸收程度,降低凋落物的分解率,减少养分的损失来增强竞争优势,从而适应贫瘠的均一性风积沙土的立地条件。因此,在贫瘠的滨海沙地上应选择再吸收效率较高的“营养保存型”耐瘠薄树种,从而丰富沿海防护林的造林树种。

4 结论

(1)木麻黄小枝中的 N、P 含量随小枝的成熟和衰老而依次降低。其中,幼嫩、成熟和衰老小枝中的 N 含量最低值都出现在夏季,而在其他 3 个季节之间的差别不显著。除了春季和冬季木麻黄衰老小枝 N 含量高于 $7 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 外,夏秋季节的 N 以及所有季节的 P 均表现为完全再吸收(分别低于 $7 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 和 $0.4 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$)。

(2)与养分含量的变化趋势相似,随着木麻黄小枝的成熟和衰老,小枝中的 N:P 比依次增大,且 3 个发育阶段小枝中的 N:P 比在夏季最低,其中,成熟小枝中的 N:P 比在各个季节均高于 16,表明木麻黄的生长受到不同程度的 P 限制。

(3)N、P 再吸收率分别在 $(51.02 \pm 4.66) \sim (63.00 \pm 8.61) \%$ 和 $(81.24 \pm 5.08) \sim (91.78 \pm 5.84) \%$ 之间波动,P 的再吸收率显著高于 N。

(4)成熟和衰老小枝 N 含量之间具有显著的正相关关系($P < 0.05$); RE_N 与衰老小枝中的 N、 RE_P 与衰老小枝中的 P 则具有显著的负相关性,即养分再吸收程度越高,其再吸收率也越高;尽管不显著,成熟小枝 N:P 比与 RE_N 和 RE_P 分别存在负相关和正相关,进一步说明,木麻黄通过提高限制其生长的营养元素的再吸收率来适应贫瘠的立地条件。

References:

- [1] Aerts R, Chapin F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 2000, 30: 1–67.
- [2] Venterink H O, Wassen M J, Verkoost A W M, *et al.* Species richness-productivity patterns differ between N-, P-, and K-limited wetlands. *Ecology*, 2003, 84(8): 2191–2199.
- [3] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N:P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 1996, 33(6): 1441–1450.
- [4] Aerts R. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns?. *Journal of Ecology*, 1996, 84(4): 597–608.
- [5] Killingbeck K T. Nutrients in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology*, 1996, 77(6): 1716–1727.
- [6] Nambiar E K S, Fife D N. Growth and nutrient retranslocation in needles of radiata pine in relation to nitrogen supply. *Annals of Botany*, 1987, 60: 147–156.
- [7] Eckstein R L, Karlsson P S, Weih M. Leaf life span and nutrient resorption as determinants of plant nutrient conservation in temperate-arctic regions. *New Phytologist*, 1999, 143(1): 177–189.
- [8] Escudero A, Del Arco J M, Sanz I C, *et al.* Effects of leaf longevity and retranslocation efficiency on the retention time of nutrients in the leaf biomass of different woody species. *Oecologia*, 1992, 90(1): 80–87.
- [9] Aerts R. Nutrient use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands. *Oecologia*, 1990, 84(3): 391–397.
- [10] May J D, Killingbeck K T. Effects of preventing nutrient resorption on plant fitness and foliar nutrient dynamics. *Ecology*, 1992, 73(5): 1868–1878.
- [11] Santa Regina I, Rico M, Rapp M, *et al.* Seasonal variation in nutrient concentration in leaves and branches of *Quercus pyrenaica*. *Journal of Vegetation Science*, 1997, 8(5): 651–654.
- [12] Killingbeck K T. The terminological jungle revisited: making a case for use of the term resorption. *Oikos*, 1986, 46(2): 263–264.
- [13] van Heerwaarden L M, Toet S, Aerts R. Nitrogen and phosphorus resorption efficiency and proficiency in six sub-arctic bog species after 4 years of nitrogen fertilization. *Journal of Ecology*, 2003, 91(6): 1060–1070.
- [14] Lal C B, Annapurna C, Raghubanshi A S, *et al.* Effect of leaf habit and soil type on nutrient resorption and conservation in woody species of a dry tropical environment. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique*, 2001, 79(9): 1066–1075.
- [15] Yuan Z Y, Li L H, Han X G, *et al.* Nitrogen resorption from senescing leaves in 28 plant species in a semi-arid region of northern China. *Journal*

- of Arid Environments, 2005, 63(1): 191–202.
- [16] Chen X, Yu W T, Zhang L, *et al.* Comparative study on internal and external nutrient cyclings of poplar tree under different fertilizations II. Effect of fertilization on concentration and storage of major nutrients in poplar leaves before and after leaf fallen. Chinese Journal of Applied Ecology, 1995, 6(4): 346–348.
- [17] Shen S M, Yu W T, Zhang L, *et al.* Internal and external nutrient cyclings of poplar tree I. Changes of nutrient storage in different parts of poplar tree before and after fallen. Chinese Journal of Applied Ecology, 1992, 3(4): 296–301.
- [18] Shen S M, Yu W T, Zhang L, *et al.* Internal and external nutrient cyclings of poplar tree II. Transferring and cycling of nutrients in and out of the tree before and after leaf fallen. Chinese Journal of Applied Ecology, 1993, 4(1): 27–31.
- [19] Yu W T, Chen X, Zhang L, *et al.* Comparative study on internal and external nutrient cyclings of poplar tree under different fertilizations I. Effect of fertilization on biomass of poplar tree and its internal and external cycling of N before and after leaf fallen. Chinese Journal of Applied Ecology, 1995, 6(4): 341–345.
- [20] He W M, Zhang X S. Response of *Sabina vulgaris* to nutrient responses in the contrasting habitats in the Mu Us sandland. Scientia Silvae Sinicae, 2002, 38(5): 1–6.
- [21] Zeng D H, Chen G S, Chen F S, *et al.* Foliar nutrient and their resorption efficiencies in four *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations of different ages on sandy soil. Scientia Silvae Sinicae, 2005, 41(5): 21–27.
- [22] Wang W Q, Lin P. Comparative study on seasonal changes in element concentrations in leaves of *Kandelia candel* and *Rhizophora stylosa* at Jiulongjiang estuary. Acta Ecologica Sinica, 2001, 21(8): 1233–1238.
- [23] Sharma B M. Mineral content of leaves of some common tropical trees and their associated soils in Ibadan, Nigeria. Canadian Journal of Forest Research, 1983, 13(4): 556–562.
- [24] Mae T, Makino A, Ohira K. Changes in the amounts of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase synthesized and degraded during the life span of rice leaf (*Oryza sativa* L.). Plant and Cell Physiology, 1983, 24(6): 1079–1086.
- [25] Kuhajek J M, Payton I J, Monks A. The impact of defoliation on the foliar chemistry of southern rata (*Metrosideros umbellata*). New Zealand Journal of Ecology, 2006, 30(2): 237–249.
- [26] Constantinides M, Fownes J H. Nitrogen mineralization from leaves and litter of tropical plants: Relationship to nitrogen, lignin and soluble polyphenol concentrations. Soil Biology and Biochemistry, 1994, 26: (1): 49–55.
- [27] Mafongoya P L, Giller K E, Palm C A. Decomposition and nitrogen release patterns of tree prunings and litter. Agroforestry Systems, 1997, 38(1–3): 77–97.
- [28] Teklay T. Seasonal dynamics in the concentrations of macronutrients and organic constituents in green and senesced leaves of three agroforestry species in southern Ethiopia. Plant and Soil, 2004, 267(1–2): 297–307.
- [29] Aerts R, Cornelissen J H C, van Logtestijn R S P, *et al.* Climate change has only a minor impact on nutrient resorption parameters in a high-latitude peatland. Oecologia, 2007, 151(1): 132–139.
- [30] Lambers H, Chapin F S, Pons T L. Plant physiological ecology. New York: Springer, Berlin Heidelberg, 1998.
- [31] G sewell S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. New Phytologist, 2004, 164(2): 243–266.
- [32] G sewell S. Nutrient resorption of wetland graminoids is related to the type of nutrient limitation. Functional Ecology, 2005, 19(2): 344–354.
- [33] Wells C G, Craig J R, Kane M B, *et al.* Foliar and soil tests for the prediction of phosphorus response in loblolly pine. Soil Science Society of America Journal, 1986, 50(5): 1330–1335.
- [34] Fohse D, Claassen N, Jungk A. Phosphorus efficiency of plants I. External and internal P requirement and P uptake efficiency of different plant species. Plant and Soil, 1988, 110(1): 101–109.
- [35] Lin Y M, Sternberg L da S L. Nitrogen and phosphorus dynamics and nutrient resorption of *Rhizophora mangle* leaves in south Florida, USA. Bulletin of Marine Science, 2007, 80(1): 159–169.
- [36] Wang W Q, Lin P. Studies on the nutrient retranslocation efficiencies during leaf senescence. Journal of Wuhan Botanical Research, 1999, (supplement): 117–122.
- [37] Huang J J, Wang X H, Yan E R. Leaf nutrient concentration, nutrient resorption and litter decomposition in an evergreen broad-leaved forest in eastern China. Forest Ecology and Management, 2007, 239(1–3): 150–158.
- [38] Del Arco J M, Escudero A, Garrido V M. Effects of site characteristics on nitrogen retranslocation from senescing leaves. Ecology, 1991, 72(2): 701–708.
- [39] Wright I J, Westoby M. Nutrient concentration, resorption and lifespan: leaf traits of Australian sclerophyll species. Functional Ecology, 2003, 17(1): 10–19.
- [40] Kobe R K, Lepczyk C A, Iyer M. Resorption efficiency decreases with increasing green leaf nutrients in a global data set. Ecology, 2005, 86

(10): 2780—2792.

- [41] Quested H M, Cornelissen J H C, Press M C, *et al.* Decomposition of sub-arctic plants with differing nitrogen economies: A functional role for hemiparasites. *Ecology*, 2003, 84(12): 3209—3221.
- [42] Moretto A S, Distel R A. Decomposition of and nutrient dynamics in leaf litter and roots of *Poa ligularis* and *Stipa gyneriodes*. *Journal of Arid Environments*, 2003, 55(3): 503—514.
- [43] Ye G F, Long X W, Pan H Z, *et al.* Dynamics of litter and its decomposition in *Casuarina equisetifolia* plantation. *Protection Forest Science and Technology*, 1996, (Special Issue): 30—34, 76.
- [44] Zhang L H, Ye G F, Lin Y M, *et al.* Production, decomposition and turnover of fine roots in *Casuarina equisetifolia* plantation. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2008, 16(1): 20—24.
- [45] Ye G F, Zhang L H, Hou J, *et al.* Fine root biomass and dynamics of *Casuarina equisetifolia* plantations on coastal sandy soil. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2007, 13(4): 481—485.

参考文献:

- [16] 陈欣, 宇万太, 张璐, 等. 不同施肥杨树主要营养元素内外循环比较研究 II. 施肥对落叶前后杨树叶片营养元素浓度及贮量的影响. *应用生态学报*, 1995, 6(4): 346~348.
- [17] 沈善敏, 宇万太, 张璐, 等. 杨树主要营养元素内循环及外循环研究 I. 落叶前后各部位养分浓度及养分贮量变化. *应用生态学报*, 1992, 3(4): 296~301.
- [18] 沈善敏, 宇万太, 张璐, 等. 杨树主要营养元素内循环及外循环研究 II. 落叶前后养分在植株体内外的迁移和循环. *应用生态学报*, 1993, 4(1): 27~31.
- [19] 宇万太, 陈欣, 张璐, 等. 不同施肥杨树主要营养元素内外循环比较研究 I. 施肥对杨树生物量及落叶前后 N 内外循环的影响. *应用生态学报*, 1995, 6(4): 341~345.
- [20] 何维明, 张新时. 沙地柏对毛乌素沙地 3 种生境中养分资源的反应. *林业科学*, 2002, 38(5): 1~6.
- [21] 曾德慧, 陈广生, 陈伏生, 等. 不同林龄樟子松叶片养分含量及其再吸收效率. *林业科学*, 2005, 41(5): 21~27.
- [22] 王文卿, 林鹏. 红树植物秋茄和红海榄叶片元素含量及季节动态的比较研究. *生态学报*, 2001, 21(8): 1233~1238.
- [36] 王文卿, 林鹏. 树木叶片衰老过程中养分元素内吸收研究. *武汉植物学研究*, 1999, 17(增刊): 117~121.
- [43] 叶功富, 隆学武, 潘惠忠, 等. 木麻黄林的凋落物动态及其分解. *防护林科技*, 1996, (专辑): 30~34, 76.
- [44] 张立华, 叶功富, 林益明, 等. 滨海沙地木麻黄人工林细根的生产、分解及周转研究. *中国生态农业学报*, 2008, 16(1): 20~24.
- [45] 叶功富, 张立华, 侯杰, 等. 滨海沙地木麻黄人工林细根生物量及其动态研究. *应用与环境生物学报*, 2007, 13(4): 481~485.