

DOI: 10.5846/stxb201310262584

刘宏伟, 刘文丹, 王微, 柴捷, 陶建平. 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. 生态学报, 2015, 35(12): 4071-4080.

Liu H W, Liu W D, Wang W, Chai J, Tao J P. Leaf traits and nutrient resorption of major woody species in the karst limestone area of Chongqing. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(12): 4071-4080.

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

刘宏伟¹, 刘文丹², 王 微², 柴 捷², 陶建平^{2,*}

1 西南大学资源环境学院, 三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆 400715

2 西南大学生命科学学院, 重庆 400715

摘要:以重庆石灰岩地区 15 种常绿木本植物和 14 种落叶木本植物为研究对象,对两种生活型植物叶片衰老前后叶干物质含量(LDMC)、比叶面积(SLA)和叶片厚度(LT)进行了比较,并采用不同的计算方法(单位质量叶片养分含量、单位面积叶片养分含量)分析了两类植物叶片衰老前后养分含量及再吸收特征,最后对养分再吸收效率与其他叶性状因子之间的关系进行了相关分析。结果表明:常绿植物成熟叶 LDMC、LT 及衰老叶 LT 显著低于落叶植物,落叶植物成熟叶和衰老叶 SLA 均显著高于常绿植物($P < 0.05$);基于单位质量叶片计算的养分含量,常绿植物成熟和衰老叶 N、P 量均低于落叶植物,而基于单位面积叶片计算的 N、P 含量则表现出相反的趋势;基于不同方法计算的 N、P 再吸收效率差异不明显,其中常绿植物基于单位质量叶片养分含量计算的 N、P 平均再吸收效率为 39.42%、43.79%,落叶植物的为 24.08%、33.59%;常绿和落叶植物 N、P 再吸收效率与 LDMC、SLA、LT 和成熟叶 N、P 含量之间没有显著相关性,但与衰老叶养分含量存在显著负相关($P < 0.05$)。研究发现,无论是常绿植物还是落叶植物,衰老叶 N、P 含量均较低,表明石灰岩地区植物具有较高的养分再吸收程度。

关键词:石灰岩;木本植物;养分再吸收效率;氮磷含量;叶性状

Leaf traits and nutrient resorption of major woody species in the karst limestone area of Chongqing

LIU Hongwei¹, LIU Wendan², WANG Wei², CHAI Jie², TAO Jianping^{2,*}

1 School of Resources and Environment, Southwest University, Key Laboratory of Eco-environments in Three Gorges Reservoir Region, Ministry of Education, Chongqing 400715, China

2 School of Life Science, Southwest University, Chongqing 400715, China

Abstract: Nutrient resorption is a key component of nutrient conservation strategies and productivity and element cycling in ecosystems. It influences many, if not most, ecosystem processes, including carbon cycling and resource-use efficiency, plant litter decomposition through changes in litter quality, and plant competition. We studied 15 species of evergreen woody plants and 14 species of deciduous woody plants in a limestone area in Chongqing; compared leaf dry matter content (LDMC), specific leaf area (SLA), and leaf thickness (LT) of two different types of plants before and after leaf senescence; and analysed leaf nutrients and resorption characteristics before and after senescence by using different calculation methods (nutrient content per unit mass and leaf nutrient content per unit area). Finally, we analysed the correlation between nutrient resorption efficiency and other leaf traits. The results showed that LDMC and LT were significantly higher in the mature leaves of evergreen species than in those of deciduous species in the Chongqing karst area.

基金项目:重庆市自然科学基金项目(CSTC2010BB1011)

收稿日期:2013-10-26; 网络出版日期:2014-08-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: taojianping@163.com

SLA and SLA in senesced leaves were significantly lower in evergreen plants than in deciduous plants; LT was significantly higher in evergreen plants than in deciduous plants; and LDMC showed no significant difference. Nutrient content per unit mass of leaves, leaf nitrogen concentration (LNC), and leaf phosphorus concentration (LPC) were higher in the mature leaves of evergreen species, and LNC in senesced leaves was significantly lower in evergreen plants. Nutrient content per unit area of the leaves showed the opposite trend: LNC and LPC were lower in the mature and senesced leaves of evergreen species. There was no significant difference in the N to P ratio (greater than 16) in both mature and senesced leaves of the two types of plants. There was no significant difference in N and P resorption efficiency calculated using different methods, and both evergreen and deciduous species showed lower resorption efficiency. When nutrient resorption efficiency was calculated on the basis of unit mass of leaves, mean N and P resorption efficiency for evergreen species was 39.42% and 43.79%, respectively, and that for deciduous species was 24.08% and 33.59%, respectively. When nutrient resorption efficiency was calculated on the basis of per unit area of leaves, mean N and P resorption efficiency for evergreen species was 39.32% and 45.19%, respectively, and that for deciduous species was 29.59% and 38.45%, respectively. There was no significant correlation between N and P resorption efficiency and LDMC, SLA, LT, and N and P contents in the mature leaves of the two types of plants. However, N and P resorption efficiency was negatively correlated with nutrient content in senesced leaves. This indicated that lower the nutrient content in senesced leaves, higher the nutrient resorption efficiency, that is, higher the degree of resorption of nutrients, higher the nutrient resorption efficiency. In this study, we found that N and P contents were both low in evergreen and deciduous plants, indicating that plants in a limestone area have higher nutrient resorption efficiency.

Key Words: limestone area; woody species; nutrient resorption efficiency; nitrogen and phosphorus; leaf traits

养分再吸收 (Nutrient resorption) 是指养分从衰老叶片中转移并被运输到植物其他组织供其重复利用的过程。养分再吸收不仅影响植物体内养分的有效性和养分循环过程, 而且也是生物地球化学过程的一个关键步骤^[1-3]。这个过程控制了养分从衰老植物组织中的移动和回收, 以及这些养分向多年生储存器官的运输^[1,4]。养分再吸收是植物对养分贫瘠环境的一种适应机制^[5-7], 也是植物保存养分、增强竞争力、提高养分利用效率和生产力的重要策略^[8-10], 研究陆地多年生植物对不同土壤养分有效性的适应, 特别是植物对贫瘠环境的适应性, 需要考虑从植物的养分再吸收入手。

早在 20 世纪 20 年代, 科学家就已经注意到在叶片衰老过程中就存在着养分再吸收的现象, 到目前仍有大量养分再吸收的研究报道^[3,11]。由于 N 和 P 是限制陆地生态系统植物生长的重要营养元素^[12-13], 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。但是, 这些研究大都集中在对不同物种或同种物种不同年龄阶段的叶片养分再吸收效率的比较上。国内对养分再吸收效率的研究始于 20 世纪 90 年代末, 除一些学者介绍国外相关研究进展外^[14-15], 研究工作主要集中在樟子松 (*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)、冬麦 (*Ophiopogon japonica*)、马尾松 (*Pinus massoniana* Lamb)、文冠果 (*Xanthoceras sorbifolia* Bunge)、短枝木麻黄 (*Casuarina equisetifolia*) 和兴安落叶松 (*Larix gmelinii*) 等少数树种上^[8-10,16-18], 而且都着重于对植物叶片养分再吸收效率现象的研究, 而对石灰岩喀斯特地区不同功能群植物养分再吸收效率、叶片功能性状以及它们之间的关系研究较少。

我国西南喀斯特地区面积达 50 多万 km², 是全球喀斯特集中分布区面积最大、岩溶发育最强烈、景观类型复杂、生态系统极为脆弱的典型地区^[19]。喀斯特石灰岩地区营养条件贫瘠, 生长在这种立地条件下的植物必有其有效的适应机制, 而不同生活型植物对该立地条件具有不同的适应特征, 落叶植物具有较粗的导管、较高的木质部比导率和边材比导率, 常绿植物的水力导度较低、抵抗空穴化能力较强、水分运输安全性较高、但长期水分利用效率较低^[20-22]。本文试图从养分再吸收的角度对两类植物进行探讨, 选取了喀斯特石灰岩地区 15 种常绿和 14 种落叶木本植物作为研究对象, 比较了两类植物叶片衰老前后叶性状以及养分再吸收效率

的差异,旨在了解石灰岩地区常绿和落叶两类不同生活型植物养分保存机制,以为当地植被恢复提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地设在重庆市中梁山海石公园(106°18'E,29°39'N)处于长江中上游防护绿化带,属于亚热带湿润季风气候。夏季高温多雨,冬季温暖雾多,相对湿度大,降雨集中,年均气温为 16.8 ℃,年均降雨量为 1000—1300 mm。土壤为山地黄壤和山地黄棕壤,土层浅薄,保水保肥性差,土体不连续,岩石裸露率高,土壤富钙而偏碱性,且总量少^[23-24]。植被主要以火棘(*Pyracantha fortuneana*)、南天竺(*Nandina domestica*)、铁仔(*Myrsine Africana* L.)、湖北羊蹄甲(*Bauhinia purpurea* L.)等为优势种的次生灌丛^[25]。

1.2 物种选择与取样方法

研究样地位于重庆市海石公园园内,地貌特征为相对平坦的石灰岩山地,在立地条件相似的混交林中设置一块大小为 500m×500 m 的样地,在样地中分别选择 15 个常绿木本植物种和 14 个落叶木本植物种进行叶片性状的测定和养分再吸收测定(表 1)。对于选定的每种植物,分别在样地内标记 5 株生长良好、大小一致、没有遮阴的个体作为取样植株。

表 1 所选植物物种名录

Table 1 The list of selected plant species

生活型 Life form	编号 Number	物种 Species	科 Family
常绿 Evergreen	1	湖北羊蹄甲 <i>Bauhinia purpurea</i>	豆科 Leguminosae
	2	常春油麻藤 <i>Mucuna sempervirens</i>	豆科 Leguminosae
	3	香花崖豆藤 <i>Millettia dielsiana</i>	豆科 Leguminosae
	4	金樱子 <i>Rosa laevigata</i>	蔷薇科 Rosaceae
	5	火棘 <i>Pyracantha fortuneana</i>	蔷薇科 Rosaceae
	6	大叶樟 <i>Cinnamomum septentrionale</i>	樟科 Lauraceae
	7	天竺桂 <i>Cinnamomum pedunculatum</i>	樟科 Lauraceae
	8	小蜡 <i>Ligustrum sinense</i>	木犀科 Oleaceae
	9	女贞 <i>Ligustrum lucidum</i>	木犀科 Oleaceae
	10	南天竺 <i>Nandina domestica</i>	小檗科 Berberidaceae
	11	铁仔 <i>Myrsine africana</i>	紫金牛科 Myrsinaceae
	12	榕叶冬青 <i>Lex ficoidea</i>	冬青科 Aquifoliaceae
	13	乌柿 <i>Diospyros cathayensis</i>	柿科 Ebenaceae
	14	金山茱萸 <i>Viburnum Chinshanense</i>	忍冬科 Caprifoliaceae
	15	山杜英 <i>Elaeocarpus sylvestris</i>	杜英科 Elaeocarpaceae
落叶 Deciduous	16	算盘子 <i>Glochidion puberum</i>	大戟科 Euphorbiaceae
	17	乌柏 <i>Sapium sebiferum</i>	大戟科 Euphorbiaceae
	18	石岩枫 <i>Mallotus repandus</i>	大戟科 Euphorbiaceae
	19	华南云实 <i>Caesalpinia crista</i>	豆科 Leguminosae
	20	云实 <i>Caesalpinia decapetala</i>	豆科 Leguminosae
	21	山合欢 <i>Albizia kalkora</i>	豆科 Leguminosae
	22	牧荆 <i>Vitex negundo</i>	马鞭草科 Verbenaceae
	23	盐肤木 <i>Rhus chinensis</i>	漆树科 Anacardiaceae
	24	悬钩子 <i>Rubus corchorifolius</i>	蔷薇科 Rosaceae
	25	朴树 <i>Celtis sinensis</i>	榆科 Ulmaceae
	26	黄葛树 <i>Ficus virens</i>	桑科 Moraceae
	27	柿子 <i>Diospyros</i>	柿科 Ebenaceae
	28	勾儿茶 <i>Berchemia racemosa</i>	鼠李科 Rhamnaceae
	29	异叶八角枫 <i>Rhodotypos scandens</i>	八角枫科 Alangiaceae

于 2012 年 7 月下旬至 8 月中旬采集植物成熟叶片,考虑到在不同高度树木的叶片养分含量会有差异,本研究选取树冠中部的叶片,以代表整个树冠层的叶片。取样时,每株植物选择完全展开、没有病虫害且向阳一侧的健康成熟叶片(绿色)进行采集。采集叶片数目因具体物种和叶片大小而定,对于叶片较大的植物,每株个体采集 3—5 片完全展开的健康样品用于叶干物质含量、比叶面积及叶片厚度的测定,另外采集 3—5 片完全展开的健康样品用于养分含量的测定,对于小叶植物,每个个体采集 8—10 个叶片。用剪刀剪下叶片,然后选择与采集叶片对生或邻近的叶片,挂牌标记并与已采集的健康叶片一一对应,作为衰老叶片的采集对象。将采集的健康成熟叶片置于两片湿润的滤纸之间,放入自封袋内,然后储藏在黑暗的冰袋内(底部有冰袋,内部温度 $<5\text{ }^{\circ}\text{C}$),带回实验室待测^[26]。

2012 年 9 月底开始采集植物衰老叶片,以后每周采集两次,直到 2013 年 3 月底样片全部采集完,取样时,当标记的叶片出现明显的衰老特征(个别除外,大部分变为黄色或红色)时进行采集,或者用手轻轻一震被标记叶片所在的枝条,叶片脱落,即可判断此时叶片已经衰老,收集落叶,将叶片置于两片湿润的滤纸之间,放入自封袋内,然后储藏在黑暗的冰包内(底部有冰袋,内部温度 $<5\text{ }^{\circ}\text{C}$),带回实验室待测。

1.3 叶性状因子的测定

测定叶干物质含量(LDMC)、比叶面积(SLA)、叶片厚度(LT)3 个结构性状和叶氮含量(LNC)、叶磷含量(LPC)和叶氮磷比(N:P)3 个养分性状。

1.3.1 叶片结构性状的测定

将叶片放入水中,在 $5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的黑暗环境中储藏 12 h,取出后迅速用吸水纸吸去叶片表面的水分,在万分之一的电子天平上称重(饱和鲜重),然后将叶片用扫描仪扫描,利用 Delta-T 叶面积仪(Cambridge, UK)测定其面积(LA),用精度为 0.02 mm 的游标卡尺测量叶片同侧上、中、下 3 个厚度(避开主叶脉),取平均值即为单叶 LT,最后将叶片于 $105\text{ }^{\circ}\text{C}$ 下杀青 15 min, $75\text{ }^{\circ}\text{C}$ 下烘干 48 h 至恒重。LDMC)和 SLA 的计算公式为:LDMC = 叶片干重(g)/叶片饱和鲜重(kg),SLA = 叶片面积(m^2)/叶片干重(kg)^[27]。

1.3.2 叶片养分性状的测定

叶片全氮含量采用 CHNS-O 元素分析仪(Vario EL cube, Germany)测定;叶片全磷含量采用酸溶-钼锑抗比色法测定。LNC(mg/g) = 叶片全氮(mg)/叶片干重(g);LPC = 叶片全磷(mg)/叶片干重(g)^[26,28]。

1.4 叶片养分再吸收效率和再吸收程度的计算

养分再吸收大小通常用养分再吸收效率(NRE)和养分再吸收程度(NRP)来表示,前者是指叶片在衰老过程中再吸收养分量与叶片最高养分库含量之比,或成熟叶和衰老叶之间养分减少的百分率,而后者则直接用衰老叶中的养分含量来表示。本文分别基于单位质量叶片养分含量(mg/g , RE_1)和单位面积叶片养分含量($\mu\text{g}/\text{cm}^2$, RE_2)对计算养分再吸收效率,其中,计算公式如下:

$$RE_1 = (1 - M_1/M_2) \times 100\% \quad RE_2 = (1 - M_1/M_2 \times S_1/S_2) \times 100\%$$

式中, M_1 和 M_2 分别代表衰老叶片和成熟叶片元素的质量浓度(mg/g); S_1 和 S_2 分别代表衰老叶片和成熟叶片单位叶面积的质量($\mu\text{g}/\text{cm}^2$)。

养分元素再吸收程度(RP)用衰老叶片中养分元素含量来表示,衰老叶片中的养分含量元素含量越低表示再吸收程度越高^[29]。

1.5 数据统计分析

采用独立样本 T 检验(Independent T -Test)比较常绿和落叶两种不同生活型植物成熟和衰老叶片两个时期各叶性因子、养分含量及养分再吸收效率之间的差异,采用 Pearson 相关系数检验法分析 N、P 再吸收效率与其他叶性因子之间的相关性。数据统计结果表示为平均值 \pm 标准误(Mean \pm SE),所有分析过程均在 SPSS for Windows(Version 19.0)软件下进行。

2 结果与分析

2.1 叶片衰老前后常绿和落叶植物叶片结构特征之间差异

所有植物叶片在衰老过程中 LDMC 表现出下降的趋势,但 SLA 和 LT 变化不明显(图 1)。其中,在成熟

叶中,常绿植物 LDMC 和 LT 均要显著高于落叶植物,而 SLA 则显著低于落叶植物($P<0.05$),常绿和落叶植物成熟叶平均 LDMC 和 LT 分别为(419.97 ± 13.91) g/kg、(0.18 ± 0.01) mm 和(366.85 ± 16.57) g/kg、(0.14 ± 0.01) mm,SLA 分别是(11.64 ± 1.08) m^2/kg 和(16.09 ± 1.41) m^2/kg ;在衰老叶中,常绿植物 SLA 显著低于落叶植物,LT 显著高于落叶植物($P<0.05$),而 LDMC 在两类植物中无显著差异($P>0.05$),常绿和落叶植物衰老叶平均 SLA 和 LT 分别为(12.05 ± 0.09) m^2/kg 、(0.18 ± 0.02) mm 和(16.68 ± 1.37) m^2/kg 、(0.14 ± 0.01) mm,LDMC 则分别为(368.45 ± 15.29) g/kg 和(333.23 ± 19.96) g/kg。

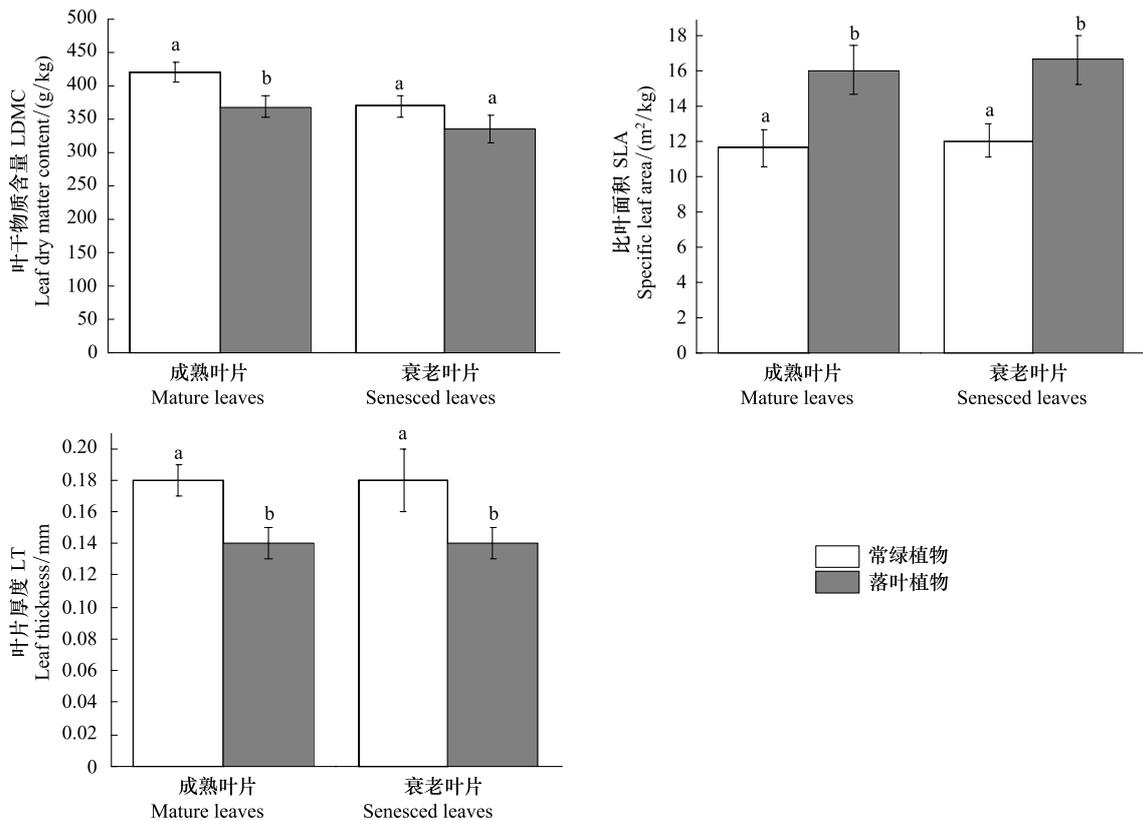


图1 叶片衰老前后常绿和落叶植物叶性因子比较

Fig.1 Foliar characteristics before and after senescing in evergreen and deciduous species

不同字母的数值间差异显著($P<0.05$)

2.2 叶片衰老前后常绿和落叶植物叶片养分含量之间差异

2.2.1 基于单位质量叶片养分含量

实验结果显示(图2),基于单位质量叶片计算的养分含量,落叶植物成熟叶中N、P含量(N为(19.49 ± 1.16) mg/g,P为(1.02 ± 0.10) mg/g)略高于常绿植物(N为(18.15 ± 1.15) mg/g,P为(0.90 ± 0.07) mg/g),但无显著差异($P>0.05$),氮磷比在两者之中差异不大(常绿植物为(21.38 ± 1.51),落叶植物为(20.63 ± 1.63));落叶植物衰老叶中LNC((14.79 ± 1.34) mg/g)显著高于常绿植物LNC((11.01 ± 1.19) mg/g)($P<0.05$),与成熟叶相比,衰老叶中氮磷比表现出相反的趋势,落叶植物叶片N:P(24.07 ± 2.03)高于常绿植物叶片N:P(23.55 ± 2.42)。

2.2.2 基于单位面积叶片养分含量

根据 RE_2 计算的N、P含量与 RE_1 相比,则表现出相反的趋势(图3),常绿植物成熟和衰老叶片LNC和LPC均要高于落叶植物,但无显著差异($P>0.05$),其中,常绿植物成熟和衰老叶片中LNC和LPC分别为(171.37 ± 15.94) $\mu\text{g}/\text{cm}^2$ 、(102.01 ± 12.31) $\mu\text{g}/\text{cm}^2$ 和(8.23 ± 1.23) $\mu\text{g}/\text{cm}^2$ 、(5.04 ± 0.77) $\mu\text{g}/\text{cm}^2$,落叶植物的

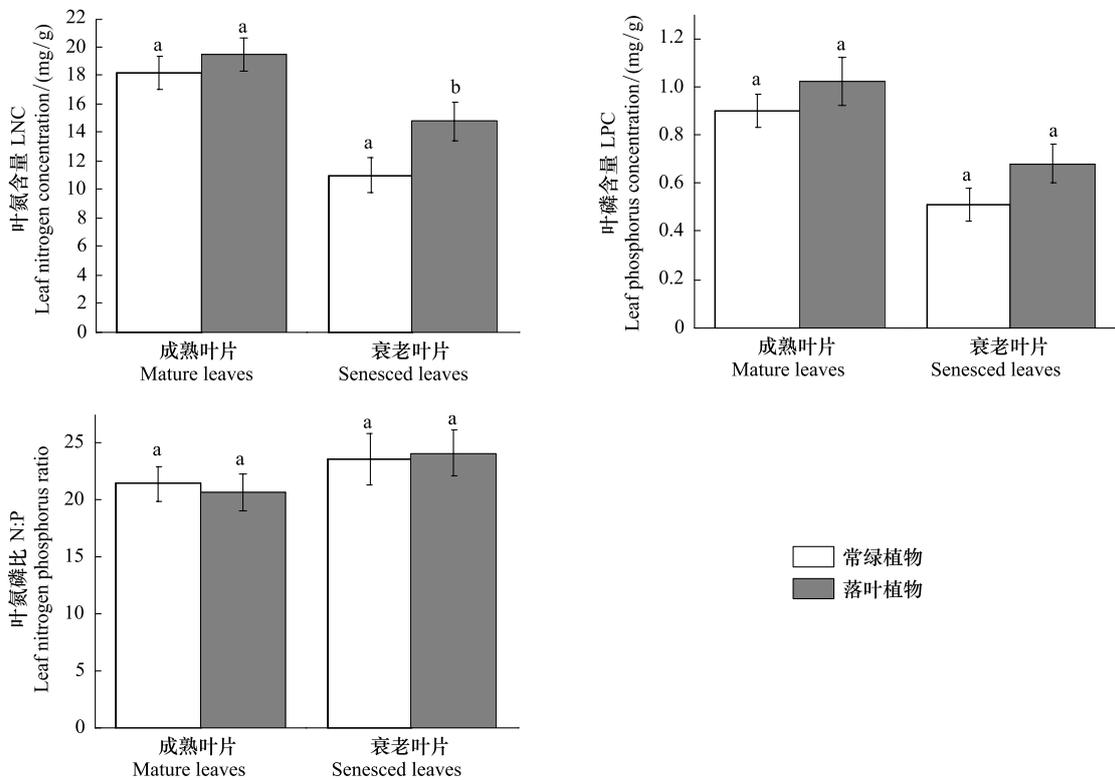


图2 叶片衰老前后常绿和落叶植物养分含量比较(基于单位质量叶片养分含量)

Fig.2 Nutrient contents in mature and senesced foliage of evergreen and deciduous species (nutrient content based on per mass)

则为 $(134.90 \pm 12.41) \mu\text{g}/\text{cm}^2$ 、 $(95.53 \pm 9.29) \mu\text{g}/\text{cm}^2$ 和 $(7.10 \pm 0.94) \mu\text{g}/\text{cm}^2$ 、 $(4.61 \pm 0.76) \mu\text{g}/\text{cm}^2$; 而用两种方法计算的叶片 N:P 在两类植物中则表现出相似的规律, 均表现为常绿植物成熟叶片 N:P 高于落叶植物, 衰老叶片 N:P 则低于落叶植物。

2.3 基于不同方法计算的养分再吸收效率和养分再吸收程度

基于不同方法计算的养分再吸收效率表现出相似的规律(表2), 常绿植物 N、P 元素养分再吸收效率均高于落叶植物, 根据 RE_1 计算的养分再吸收效率, 常绿和落叶植物 N、P 再吸收效率分别为 39.42%、43.79% 和 24.08%、33.59%, 而根据 RE_2 计算的养分再吸收效率, 常绿和落叶植物 N、P 再吸收效率分别为 39.32%、45.19% 和 29.59%、38.45%; 对于养分再吸收程度, 实验结果表明(表3), 常绿植物衰老叶片中 N 含量(11.01 mg/g) 显著低于落叶植物(14.79 mg/g, $P < 0.05$), P 含量(0.51 mg/g) 虽然也低于落叶植物(0.68 mg/g), 但无显著差异($P > 0.05$), 因此可见, 常绿和落叶植物 N、P 再吸收程度是不同的。

表2 常绿和落叶植物叶片基于不同计算方法 N、P 再吸收效率之间比较

Table 2 Comparison of N and P resorption efficiency among evergreen and deciduous species based different methods

方法 Method	元素 Element	生活型 Life form	
		常绿植物 Evergreen species	落叶植物 Evergreen species
基于单位质量叶片养分含量 Nutrient content based on mass (mg/g)	N	39.42±5.02a	24.08±4.44b
	P	43.79±4.67a	33.59±4.86a
基于单位面积叶片养分含量 Nutrient content based on area ($\mu\text{g}/\text{cm}$)	N	39.32±6.03a	29.59±5.12a
	P	45.19±5.13a	38.45±5.78a

同行标有不同字母的数值间差异显著 ($P < 0.05$)

表 3 常绿和落叶植物叶片 N、P 再吸收程度之间比较

Table 3 Comparison of N、P resorption proficiency among evergreen and deciduous species

方法 Method	元素 Element	生活型 Life form	
		常绿植物 Evergreen species	落叶植物 Evergreen species
基于单位质量叶片养分含量 Nutrient content based on mass/(mg/g)	N	11.01±1.19a	14.79±1.34b
	P	0.51±0.07a	0.68±0.08a

同行标有不同字母的数值间差异显著 ($P < 0.05$)

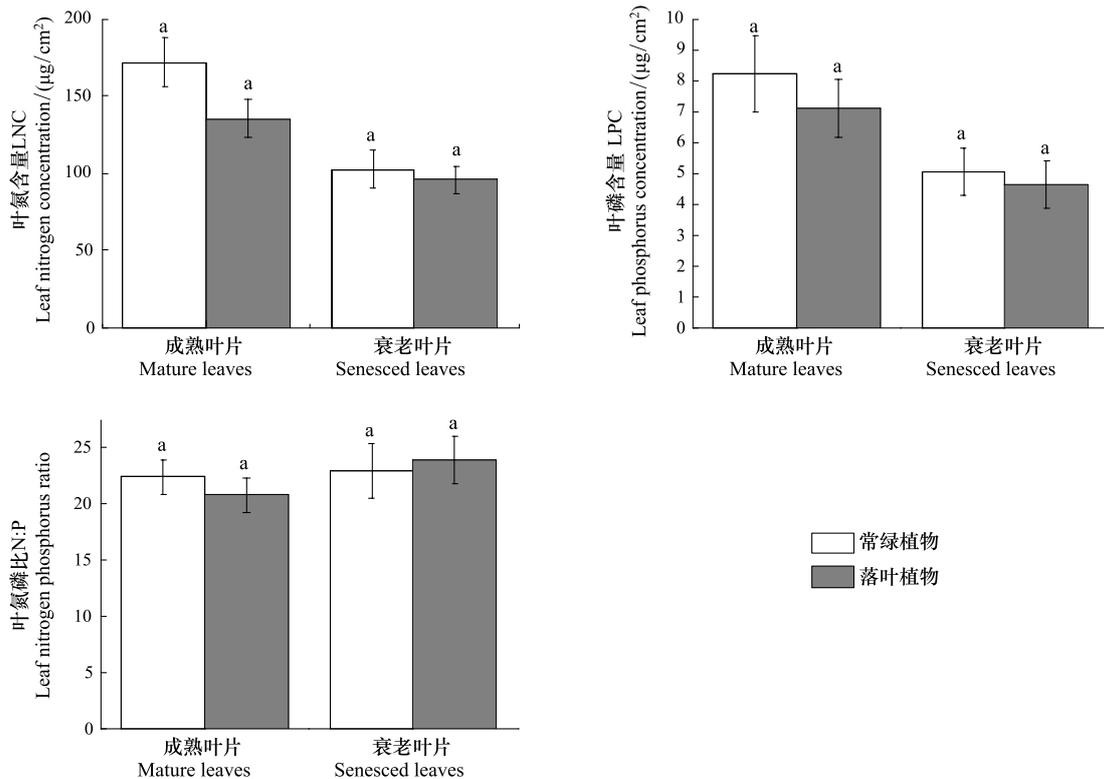


图 3 叶片衰老前后常绿和落叶植物养分含量比较(基于单位面积叶片养分含量)

Fig.3 Nutrient contents in mature and senesced foliar of evergreen and deciduous species (nutrient content based on per mass)

2.4 养分再吸收效率与叶性状因子之间关系

根据 RE_1 和 RE_2 计算的养分再吸收效率基本相似,这里仅基于单位质量叶片养分含量计算的养分再吸收效率与各叶性状因子之间建立相关性,常绿和落叶植物 N、P 再吸收效率与成熟叶片各叶性状因子之间的相关性如表 4 所示,结果表明两类植物 N、P 再吸收效率与成熟叶片中 LDMC、SLA、LPC、LNC、LPC 及 N:P 之间均不存在显著相关性 ($P > 0.05$);两类植物 N、P 再吸收效率与衰老叶片各叶性状因子之间的相关性如表 5 所示,N、P 再吸收效率与 LDMC、SLA、LT 及 N:P 之间没有显著相关性 ($P > 0.05$),而与衰老叶片中的养分含量存在显著负相关 ($P < 0.05$),常绿植物 N 再吸收效率与衰老叶中 P 含量存在显著负相关 ($r = -0.602$),落叶植物 P 再吸收效率与衰老叶中 N 含量也存在显著负相关 ($r = -0.776$),这表明植物衰老叶中养分含量越低,N、P 的再吸收效率越高。

3 讨论

在植物对环境长期的适应进化过程中,为了适应不同的立地条件,不同功能群的植物具有各自的养分再吸收效率。Aerts^[2]通过对不同种植物的养分再吸收研究认为:养分再吸收效率在不同生活型之间差异不大,常绿植物 N 的再吸收效率为 47%,落叶植物的为 54%,P 的再吸收效率在这两种生活型之间没有明显差异

(分别为 51% 和 50%)。Leonardus 等人^[3]在全球尺度上对多种陆生植物的养分再吸收效率和叶片中的养分含量研究表明: N、P 具有较高的养分再吸收效率(分别为 62.1%、64.9%)。本研究与上述结论存在差异, 对于生长在喀斯特石灰岩地区的植物, 无论是常绿还是落叶植物, N、P 再吸收效率都低于上述研究结果, 其中, 常绿植物 N、P 再吸收效率为 39.42%、43.79%, 落叶植物的是 24.08%、33.59%, 这可能一方面由于不同的研究选取的物种不同导致的, 说明养分再吸收存在种间差异, 另一方面也可能由于立地条件对再吸收效率具有显著影响, 喀斯特石灰岩地区作为一种特殊的立地条件, 植物养分再吸收效率表现出了特异性。

表 4 N、P 再吸收效率与叶片成熟叶片各叶性状因子之间的 Pearson 相关性

Table 4 Pearson correlations between N、P nutrient resorption efficiency among mature leaf traits

叶片性状 Leaf traits	常绿植物 Evergreen species		落叶植物 Deciduous species	
	N 再吸收效率 (NRE) Nitrogen resorption efficiency	P 再吸收效率 (PRE) Phosphorus resorption efficiency	N 再吸收效率 (NRE) Nitrogen resorption efficiency	P 再吸收效率 (PRE) Phosphorus resorption efficiency
LDMC	-0.248	-0.145	-0.129	0.147
SLA	-0.148	-0.155	-0.177	-0.313
LT	0.235	0.234	0.084	0.003
LNC	-0.019	-0.048	-0.016	-0.227
LPC	0.074	0.237	0.143	-0.078
N:P	-0.014	-0.326	0.041	0.078

* * $P < 0.01$, * $P < 0.05$; 表中 LDMC 为叶干物质含量 table represents leaf dry matter content; SLA 为比叶面积 represents specific leaf area; LT 为叶片厚度 represents leaf thickness; LNC 为叶氮含量 represents leaf nitrogen concentration; LPC 为叶磷含量 represents leaf phosphorus concentration

表 5 N、P 再吸收效率与叶片衰老叶片各叶性状因子之间的 Pearson 相关性

Table 5 Pearson correlations between N、P nutrient resorption efficiency among senesced leaf traits

叶片性状 Leaf traits	常绿植物 Evergreen species		落叶植物 Deciduous species	
	N 再吸收效率 Nitrogen resorption efficiency	P 再吸收效率 Phosphorus resorption efficiency	N 再吸收效率 Nitrogen resorption efficiency	P 再吸收效率 Phosphorus resorption efficiency
LDMC	-0.290	-0.513	-0.448	-0.184
SLA	-0.011	0.103	0.022	-0.110
LT	0.212	0.386	0.028	-0.052
LNC	-0.796 **	-0.288	-0.719 **	-0.776 **
LPC	-0.330	-0.786 **	-0.602 *	-0.828 **
N:P	-0.451	0.501	0.196	0.384

* * $P < 0.01$, * $P < 0.05$

根据 Killingbeck 等人^[29]在分析了 89 个常绿和落叶木本多年生植物老叶中的 N、P 含量后提出的方法, 直接用衰老叶片中的养分含量来表示养分再吸收程度, 叶片衰老过程中 N、P 含量分别降到 7 mg/g 和 0.5 mg/g 以下时, 植物养分再吸收程度最大, 此时认为叶片对养分是完全再吸收的; 当 N、P 含量分别达到 10 mg/g 和 0.8 mg/g 以上时, 植物具有较低的再吸收程度, 衰老叶片中养分含量越低, 表示植物再吸收程度越高, 反之越低, 常绿植物再吸收 P 的程度显著高于落叶植物(在老叶中 P 含量分别为 0.45 mg/g 和 0.67 mg/g)。本文研究发现, 常绿植物($n=15$)和落叶植物($n=14$)衰老叶中 N 和 P 的含量分别为 11.0、0.548 mg/g 和 14.9、0.702 mg/g, 表明对于生长在喀斯特石灰岩地区的植物 N 和 P 具有较高的再吸收程度, 常绿植物再吸收 N 和 P 程度高于落叶植物, 这与 Killingbeck 研究的结果相似。这表明常绿植物对养分元素具有较高的再吸收水平。

在大多数陆地生态系统中, N 和 P 的有效性限制了植物的生长, 可依据植物成熟叶中 N、P 含量及 N:P 比作为植物营养限制的标准^[7], 成熟叶中 N:P > 16, 且 P 含量 < 1.0 mg/g, 受 P 限制; N:P < 14, 同时 N 含量 < 20.0 mg/g, 受 N 限制; 介于二者之间表示 N 和 P 共同限制。本研究中喀斯特地区常绿和落叶植物 N:P 在成熟叶和衰老叶中均不存在显著差异, 且 N:P 均高于 16, 同时 P 含量大都低于 1.0 mg/g, 说明喀斯特石灰岩地

区植物生长主要受到 P 素供应的限制。

已有的研究表明:养分再吸收效率与成熟叶片中养分含量之间没有必然的联系^[30-31]。Aerts^[2]也认为成熟叶养分含量与养分再吸收效率之间没有显著相关性,但养分再吸收效率与衰老叶中养分含量之间存在显著负相关,这与本文的研究结果相同,N、P 再吸收效率与衰老叶中 N、P 含量呈显著负相关,也就是说,衰老叶中养分含量越低,养分再吸收效率越高,即养分再吸收程度越高,其养分再吸收效率就越高,这说明植物是通过降低衰老叶中养分含量来提高养分再吸收效率的。Kobe 等人^[11]的研究结果也表明,无论是种间还是种内,叶片中养分含量的升高会导致再吸收效率的下降,相反,叶片中养分含量的下降会引起再吸收效率的升高。本研究还发现,养分再吸收效率与叶片结构性状(LDMC、SLA、LT)相关性不显著($P>0.05$),但目前有关这一方面的研究还比较匮乏,具体机理有待进一步研究。

喀斯特山地土层浅薄,土壤不连续,岩石裸露率高,土壤富钙而偏碱性,土壤肥沃但总量少,水分和养分易于流失。正是由于这种原因,每年都有大量的养分从生态系统中流失,在养分不足的石灰岩山地养分不断流失而又得不到补充的情况下,系统的养分供应迟早会成为限制植物生长的主要因素,生长在这种生境的植物养分再吸收效率较低,表明植物 N、P 养分保存能力降低,植物在对养分保存上则表现出一种衰退趋势,这就决定喀斯特生境的植物具有低生产力和低生物量的特征。同时,养分再吸收还会影响叶片枯落物中的 C:P,从而影响叶片枯落物的分解速率及土壤中有效 N 的移动,最终影响生态系统的养分循环和稳定性。

4 结论

喀斯特石灰岩地区有很多的特有植物,它们对钙质土的适应机理有可能为开发喀斯特植物资源和筛选喀斯特适生植物提供理论基础,本研究对石灰岩地区常绿和落叶两种生活型植物叶片养分含量、养分再吸收状况做了对比,其中基于单位质量叶片计算的养分含量,常绿植物成熟叶中 N 含量和 P 含量高于落叶植物,衰老叶中 N 含量常绿植物显著低于落叶植物;基于单位面积叶片计算的养分含量则表现出相反的趋势,常绿植物成熟和衰老叶中 N 含量和 P 含量均低于落叶植物,但所有植物叶片养分含量总体上表现出较低的特征,基于不同方法计算的 N:P 及其再吸收效率在两类植物中无显著差异,且 N:P 均大于 16,可见该地区植物生长主要受 P 素制约。N、P 再吸收效率与叶性因子之间关系的研究结果显示,养分再吸收效率与叶干物质含量、比叶面积、叶片厚度及成熟叶片中的养分含量无显著关系,而与衰老叶中 N、P 含量呈显著负相关,这说明衰老叶中养分含量越低,养分再吸收效率越高,可见石灰岩地区无论是常绿植物还是落叶植物,它们是通过降低衰老叶片中的养分含量,即提高养分再吸收程度和养分再吸收效率来适应贫瘠立地的。

参考文献 (References):

- [1] Killingbeck K T. The terminological jungle revisited: making a case for use of the term resorption. *Oikos*, 1986, 46(2): 263-264.
- [2] Aerts R. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *The Journal of Ecology*, 1996, 84(4): 597-608.
- [3] Leonardus V, Stefano M, Amilcare P, Novais R F, Jackson R B. Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of terrestrial plants. *Ecological Monographs*, 2012, 82(2): 205-220.
- [4] Chapin F S III. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review Ecology and Systematics*, 1980, 11(1): 233-260.
- [5] Aerts R. Nutrient use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands. *Oecologia*, 1990, 84(3): 391-397.
- [6] May J D, Killingbeck K T. Effects of presenting nutrient resorption on plant fitness and foliar nutrient dynamics. *Ecology*, 1992, 73(5): 1868-1878.
- [7] Santa Regina I, Leonardi S, Rapp M. Foliar nutrient dynamics and nutrient-use efficiency in *Castanea sativa* coppice stand of southern Europe. *Forestry*, 2001, 74(1): 1-10.
- [8] 曾德慧, 晨光生, 陈伏生, 赵琼, 冀小燕. 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.
- [9] 李荣华, 汪思龙, 王清奎. 不同林龄马尾松针叶凋落前后养分含量及回收特征. *应用生态学报*, 2008, 19(7): 1443-1447.
- [10] 叶功富, 张立华, 林益明, 王亨, 周海超, 曾琦. 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. *生态学报*, 2009, 29(12): 6519-6526.

- [11] Kobe R K, Lepczyk C A, Meera I. Resorption efficiency decreases with increasing green leaf nutrients in a global data set. *Ecology*, 2005, 86(10): 2780-2792.
- [12] 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.
- [13] Venterink H O, Wassen M J, Verkroost A W M, De Ruiter P C. Species richness-productivity patterns differ between N-, P-, and K-limited wetlands. *Ecology*, 2003, 84(8): 2191-2199.
- [14] 苏波, 韩兴国, 黄建辉, 渠春梅. 植物的养分利用效率(NUE)及植物对养分胁迫环境的适应策略. *生态学报*, 2000, 20(2): 335-343.
- [15] 邢雪荣, 韩兴国, 陈灵芝. 植物养分利用效率研究综述. *应用生态学报*, 2000, 11(5): 785-790.
- [16] 陈伏生, 胡小飞, 葛刚. 城市地被植物麦冬叶片氮磷化学计量比和养分再吸收效率. *草叶学报*, 2007, 16(4): 47-54.
- [17] 阴黎明, 王力华, 刘波. 文冠果叶片养分含量元素的动态变化及再吸收特征. *植物研究*, 2009, 29(6): 685-691.
- [18] 赵琼, 刘兴宇, 胡亚林, 曾德慧. 氮添加对兴安落叶松养分分配和再吸收效率的影响. *林业科学*, 2010, 46(5): 14-19.
- [19] Liu C Q. *Biogeochemical Processes and Cycling of Nutrients in the Earth's Surface: Cycling of Nutrients in Soil-plant Systems of Karstic Environments, Southwest China*. Beijing: Science Press, 2009.
- [20] Chen J W, Zhang Q, Cao K F. Inter-species variation of photosynthetic and xylem hydraulic traits in the deciduous and evergreen Euphorbiaceae tree species from a seasonally tropical forest in southwestern China. *Ecological Research*, 2009, 24(1): 65-73.
- [21] Fan D Y, Jie S L, Liu C C, Zhang X Y, Xu X W, Zhang S R, Xie Z Q. The trade-off between safety and efficiency in hydraulic architecture in 31 woody species in a karst area. *Tree Physiology*, 2011, 31(8): 865-877.
- [22] 郭柯, 刘长成, 董鸣. 我国西南喀斯特植物生态适应性及石漠化治理. *植物生态学报*, 2011, 35(10): 991-999.
- [23] 朱守谦. 喀斯特森林生态研究 II. 贵阳: 贵州科技出版社, 1997.
- [24] 朱守谦. 喀斯特森林生态研究 III. 贵阳: 贵州科技出版社, 2003.
- [25] 范文武, 陈晓德, 李加海, 张淑琴, 李艳霞. 重庆中梁山海石公园石灰岩山地植物多样性研究. *西南大学学报: 自然科学版*, 2009, 31(5): 106-110.
- [26] Cornelissen J H C, Lavorel S, Gamier E, Díaz S, Buchmann N, Gurch D E, Reich P B, ter Steege H, Morgan H D, van der Heijden M G A, Pausas J G, Poorter H. A handbook of protocols for Standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2003, 51(4): 335-380.
- [27] 宝乐, 刘艳红. 东灵山地区不同森林群落叶功能性状比较. *生态学报*, 2009, 29(7): 3692-3703.
- [28] 方精云, 王襄平, 沈泽昊, 唐志尧, 贺金生, 于丹, 江源, 王志恒, 郑成洋, 朱江玲, 郭兆迪. 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范. *生物多样性*, 2009, 17(6): 533-548.
- [29] Killingbeck K T. Nutrients in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology*, 1996, 77(6): 1716-1727.
- [30] 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.
- [31] Wright I J, Westoby M. Nutrient concentration, resorption and life span: leaf traits of Australian sclerophyll species. *Functional Ecology*, 2003, 17(1): 10-19.