

DOI: 10.5846/stxb201407291531

刘佳庆, 王晓雨, 郭焱, 王守乐, 周莉, 代力民, 于大炮. 长白山林线主要木本植物叶片养分的季节动态及回收效率. 生态学报, 2015, 35(1): 0165-0171.

Liu J Q, Wang X Y, Guo Y, Wang S L, Zhou L, Dai L M, Yu D P. Seasonal dynamics and resorption efficiencies of foliar nutrients in three dominant woody plants that grow at the treeline on Changbai Mountain. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(1): 0165-0171.

长白山林线主要木本植物叶片养分的季节动态及回收效率

刘佳庆^{1,2}, 王晓雨^{1,2}, 郭 焱^{1,2}, 王守乐^{1,2}, 周 莉¹, 代力民¹, 于大炮^{1,*}

1 中国科学院沈阳应用生态研究所, 森林与土壤生态国家重点实验室, 沈阳 110164

2 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 植物叶片养分含量的季节动态和回收效率对植被生态系统的养分循环和植物生长策略具有重要意义。以长白山高山林线上分布的 3 种主要木本植物——岳桦(*Betula ermanii*), 牛皮杜鹃(*Rhododendron aureum*) 和笃斯越橘(*Vaccinium uliginosum*) 为研究对象, 通过测定叶片中 N、P、K、Ca、Mg、Fe 等 6 种养分元素含量, 分析在林线处植物叶片养分含量的季节动态及其与土壤养分含量的关系。结果表明岳桦和笃斯越橘叶片中养分元素的季节动态基本一致, 即: N、P、K 含量在生长季内逐渐降低, 而 Ca 的含量逐渐增加; Mg 在生长季旺盛期最低, 而 Fe 含量却最高。牛皮杜鹃作为常绿灌木, 叶片养分的季节动态与其余两种植物明显不同, 表现为在生长季初期 6 种养分元素含量最低。岳桦和笃斯越橘植物叶片中 N、P、K、Fe 都有一定程度的回收, 但笃斯越橘叶片的养分回收率更高, 反映了笃斯越橘更能适应相对贫瘠的环境。3 种林线植物叶片中养分含量与土壤养分并不存在显著的相关性, 说明长白山林线上土壤中养分的分布没有对林线上 3 种主要的木本植物的生长和分布产生直接的影响。

关键词: 林线; 叶片; 养分元素; 季节动态; 回收率

Seasonal dynamics and resorption efficiencies of foliar nutrients in three dominant woody plants that grow at the treeline on Changbai Mountain

LIU Jiaqing^{1,2}, WANG Xiaoyu^{1,2}, GUO Yan^{1,2}, WANG Shoule^{1,2}, ZHOU Li¹, DAI Limin¹, YU Dapao^{1,*}

1 Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, State Key Laboratory of Forest and Soil Ecology, Shenyang 110164, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Seasonal dynamics of foliar nutrient concentrations and resorption efficiencies are key ecological indicators of the strategies of nutrient utilization in vegetation ecosystems at the alpine treeline. In the present study, we examined the strategies of nutrient utilization in three dominant woody plants, namely, *Betula ermanii*, *Rhododendron aureum*, and *Vaccinium uliginosum*, which were growing patchily at the treeline on Changbai Mountain. We compared the foliar nutrient resorption efficiencies of N, P, K, Ca, Mg, and Fe. We found that *B. ermanii* and *V. uliginosum* exhibited similar seasonal patterns of foliar nutrient utilization. In each species, we observed a decrease in foliar N, P, and K, but an increase in foliar Ca, during the growing season. The concentration of foliar Mg was the highest in the middle of growing season; by contrast, the concentration of foliar Fe was the lowest in the middle of growing season. The evergreen shrub *R. aureum* exhibited markedly different foliar nutrient dynamics. In this species, the concentrations of all six foliar nutrients were the lowest at the start of the growing season. The nutrient resorption efficiencies of foliar N, P, K, and Fe were higher in *V.*

基金项目: 国家自然科学基金(41371124); 国家科技支撑计划(2012BAD22B04)

收稿日期: 2014-07-29; 修订日期: 2014-11-10

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yudp2003@iae.ac.cn

uliginosum than in *B. ermanii*, suggesting that the former species shows a higher degree of acclimation to the harsh environment and barren soil at the alpine treeline. We determined no significant correlations between soil nutrient contents and foliar nutrient concentrations in any of the three species, implying that the edaphic nutrient features at the treeline do not directly influence the distribution and growth of these three woody plants on Changbai Mountain.

Key Words: treeline; foliar nutrient; seasonal dynamics; nutrient resorption efficiency; Changbai Mountain

高山植被在面对低温时,高大的乔木首先达到生理极限,生长、存活和繁殖受到限制,形成了郁闭森林的海拔上限;在此以上,因为地形条件和土壤条件的差异,林线树木成斑块状分布于高山苔原,从而形成了高山林线的生态过渡带^[1]。由于极端的环境条件,林线植物处在相对复杂的临界状态,是典型的气候敏感区^[2]。目前,各国学者根据多种环境因子单独或相互结合进行研究,对高山林线的形成机制的提出了与低温有关的各种假说^[3]。近年来,人们对林线植物的生理生态学特征进行了深入的研究,发现植物养分及水分利用限制是造成林线植物不连续或者斑块状分布的重要限制因子^[4-5]。但是,关于林线植被养分循环及能量流动等生态过程的报道还较少。因此,对林线位置主要植物的养分特征及其季节动态和回收率(nutrient resorption)的研究,有助于更好地理解高山林线生态系统的生物地球化学过程。

养分回收率是指养分从衰老叶片中转移并被运输到植物其他组织的过程^[6]。叶片的养分含量在淋溶、内部转移和回收等综合作用下呈现出明显的季节动态,这种动态在落叶植物的叶片中表现得尤其明显^[7-10]。在落叶之前,叶片的养分回收缩短了养分循环所需的时间,使植物生长减少了对根系养分吸收的依赖,是植物适应养分贫瘠生境的策略之一^[11]。高山林线上由于低温及淋洗作用等影响造成了瘠薄的土壤条件,限制了木本植物,特别是树木的更新与存活,因此,对于林线植物养分回收特性的研究有助于了解林线植物在瘠薄条件下的养分利用策略,进而探究林线的形成机理,因而受到较多的关注^[12-14]。

岳桦(*Betula ermanii*)作为长白山高山林线的唯一树种,主要分布于海拔 1700—2000 m。在林线以上,岳桦树与常绿灌木牛皮杜鹃(*Rhododendron aureum*)相伴生长在土壤条件较好的地势低洼处,并形成优势群落类型;而落叶灌木笃斯越橘(*Vaccinium uliginosum*)则在其它土壤条件较差的地段形成优势群落类型。两种群落类型以镶嵌的斑块状分布于海拔约 2000—2050m 的林线交错区内。本研究的主要目标是选择在长白山北坡林线交错区内选取两个群落类型的 3 种优势木本植物——岳桦,牛皮杜鹃和笃斯越橘,分析 3 种植物叶片中 N、P、K、Ca、Mg、Fe 这 6 种元素含量的季节变化及其回收效率,研究这两个群落类型的优势木本植物的养分利用策略,探讨土壤条件在群落分布格局中的作用。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于长白山自然保护区北坡(41°31'N — 42°28'N, 127°9'E — 128°55'E)。长白山高山岳桦林线位于海拔 2000 m 左右,是岳桦林在我国东北分布的最高限。在海拔 1700—2000 m 存有东亚地区最完整的岳桦林带,几乎为纯林,在林下分布着大量的牛皮杜鹃;岳桦林带以上为主要高山苔原植被,主要的灌木为笃斯越橘(落叶灌木)。岳桦分布的上限(树木线)在海拔 2050 m 左右,而牛皮杜鹃分布上限可达 2500 m 以上。土壤类型为亚高山森林草甸土,土层较薄。其气候特点为冬季寒冷多风,夏季湿润多雨,年平均气温为-2.3—-3.8 °C,年降水量为 967—1400 mm,一年中有积雪覆盖的时间为 199—219 d^[15]。

1.2 样地设置和样品的采集

本研究根据 2012 年的气候特点,将生长季分为初期(叶片完全展开,6 月 19 日),旺盛期(7 月 30 日)和末期(已有部分叶片变黄,9 月 7 日)分别取样。具体做法是:在长白山自然保护区北坡 2000 m 处同一坡向设置 3 块重复样地,在每个样地首先选取 5 株具有平均长势的岳桦(按胸径或树高平均),共取 15 株岳桦样本。

在每株岳桦冠层的中部按东、西、南、北 4 个方位选取长势相近且无病虫害的健康叶片 15 片,每 5 株岳桦的叶片进行混合,共选取大约 300 片岳桦叶片,同时在每组岳桦样树附近按照同样方法取牛皮杜鹃的叶片,由于牛皮杜鹃为常绿灌木,枝节每年生长一节,第一轮叶片即为牛皮杜鹃的 1 年生叶片^[16],共选取 100 片健康的牛皮杜鹃叶片。笃斯越橘为矮小的灌木,因此在每块样地选取 3 个 1m×1m 的样方进行取样,每个样方选取灌木顶层的健康叶片,共取约 200 片。在每个样地用土钻(直径 5 cm)取表层土壤(0—10 cm)样品,取 9 钻均匀混合作为土壤样品。

1.3 样品处理

植物样品取样后,放置在低温保温盒内带回室内,用蒸馏水迅速冲洗干净,经 105 ℃ 杀青 20 min,75 ℃ 烘干至恒重,粉碎后过 100 目筛,用于养分含量的测定。土壤样品风干后,去除根、石头等杂物,研磨,并过 100 目筛,用于土壤养分测定。

养分测定前,将植物和土壤样品再在 60 ℃ 下烘干 1 h,称取适量样品,经 $\text{H}_2\text{SO}_4\text{-H}_2\text{O}_2$ 消煮样品后,采用半微量凯氏法测定全 N,钼锑抗比色法测定全 P;经 $\text{HNO}_3\text{-HClO}_4$ 消煮样品,采用原子吸收分光光度法(AAnalyst 800)测定 K、Ca、Mg、Fe,结果以单位干重的含量表示^[17]。

1.4 数据处理

计算不同季节 3 种林线植物叶片 6 种元素 N、P、K、Ca、Mg、Fe 的含量,并分析养分元素的季节动态和回收效率。养分回收率(nutrient resorption efficiency, NRE)的计算公式有多种,本研究采用基于单位质量的计算公式:

$$\text{NRE}(\%) = (1 - \text{落叶养分含量} / \text{鲜叶最高养分含量}) \times 100\%$$

对养分元素的季节动态进行了单因素方差(one-way ANOVA)和变异系数的分析:

$$\text{变异系数 CV}(\%) = (\text{3 个季节叶片养分含量的标准差} / \text{3 个季节叶片养分含量的平均值}) \times 100\%$$

对林线植物养分元素与土壤养分状况进行线性回归分析,并进行双尾显著性检验($\alpha = 0.05$)。数据的前期处理、统计分析及绘图分别在 Microsoft Office Excel 2010、统计软件 SPSS 22.0 和 origin 8.5 中完成。

2 结果与分析

2.1 叶片养分的季节动态

3 种林线植物叶片的养分浓度随季节变化均有很大的差异, N、P、K、Ca、Mg 等元素在岳桦和笃斯越橘叶片中有共同的变化趋势,其中 N、P、K 的变化趋势为在生长季初期达到最大,随后其浓度在整个生长季中逐渐下降,到生长季末期最低,不同季节叶片养分含量的变化有显著差异,岳桦叶片中 N、P、K 的变异系数分别为 48.60%, 60.52%, 22.90%, 笃斯越橘叶片中 3 种元素的变异系数分别为 60.60%, 96.98%, 44.08%(图 1)。岳桦和笃斯越橘叶片中 Ca 的浓度在整个生长季都是上升的,在生长季初期最低(岳桦叶片 (3.68 ± 0.18) mg/g, 笃斯越橘叶片 (2.69 ± 0.12) mg/g),随后逐渐增加,在生长季末期达最高值(岳桦叶片 (7.60 ± 0.38) mg/g, 笃斯越橘叶片 (7.03 ± 0.08) mg/g)。Mg 在叶片生长中的变化规律为先降低后升高,即在生长季初期和生长季末期浓度较高。期笃斯越橘叶片中 Fe 的浓度变化与岳桦和牛皮杜鹃叶片中 Fe 的浓度变化不同,在生长季初期 Fe 达到最高,为 358.29 $\mu\text{g/g}$,并且在整个生长季逐渐下降,整个生长季 Fe 浓度的变异系数为 72.46%。

牛皮杜鹃叶片中元素 N、P、K 的含量变化趋势相似,但是与岳桦叶片养分浓度的变化趋势不同,牛皮杜鹃叶片 N、P、K 含量均在生长季旺盛期达到最大值,浓度分别为 10.55, 1.25, 6.67 mg/g, 变异系数分别为 14.95%, 20.63%, 27.78%, 其中 N 和 K 在生长季旺盛期的含量与其他季节有显著差异(图 1)。Ca 浓度在不同海拔的季节动态有一定的波动,但是不同季节 Ca 的含量差异不显著,在整个生长季的整体趋势基本是逐渐上升的,生长季末期 Ca 的平均浓度为 4.49 mg/g。牛皮杜鹃叶片生长中 Mg 的变化规律与 Ca 的变化趋势相同,也是逐渐升高的,生长季末期其平均浓度为 1.31 mg/g。牛皮杜鹃叶片中 Fe 的浓度变化与岳桦叶片中 Fe 相同,均在生长季旺盛期达到最高,到生长季末期大幅度下降为,并且不同季节间 Fe 浓度有显著差异。

通过对物种间同一养分含量的方差分析显示,在生长季初期,岳桦叶片中 N、P、K 和 Mg 含量显著高于牛皮杜鹃和笃斯越橘(P 除外),在生长季旺盛期,岳桦叶片中 N、P、K、Ca 和 Mg 的含量显著高于牛皮杜鹃和笃斯越橘,但在生长季末期,物种间的养分含量也具有显著差异。

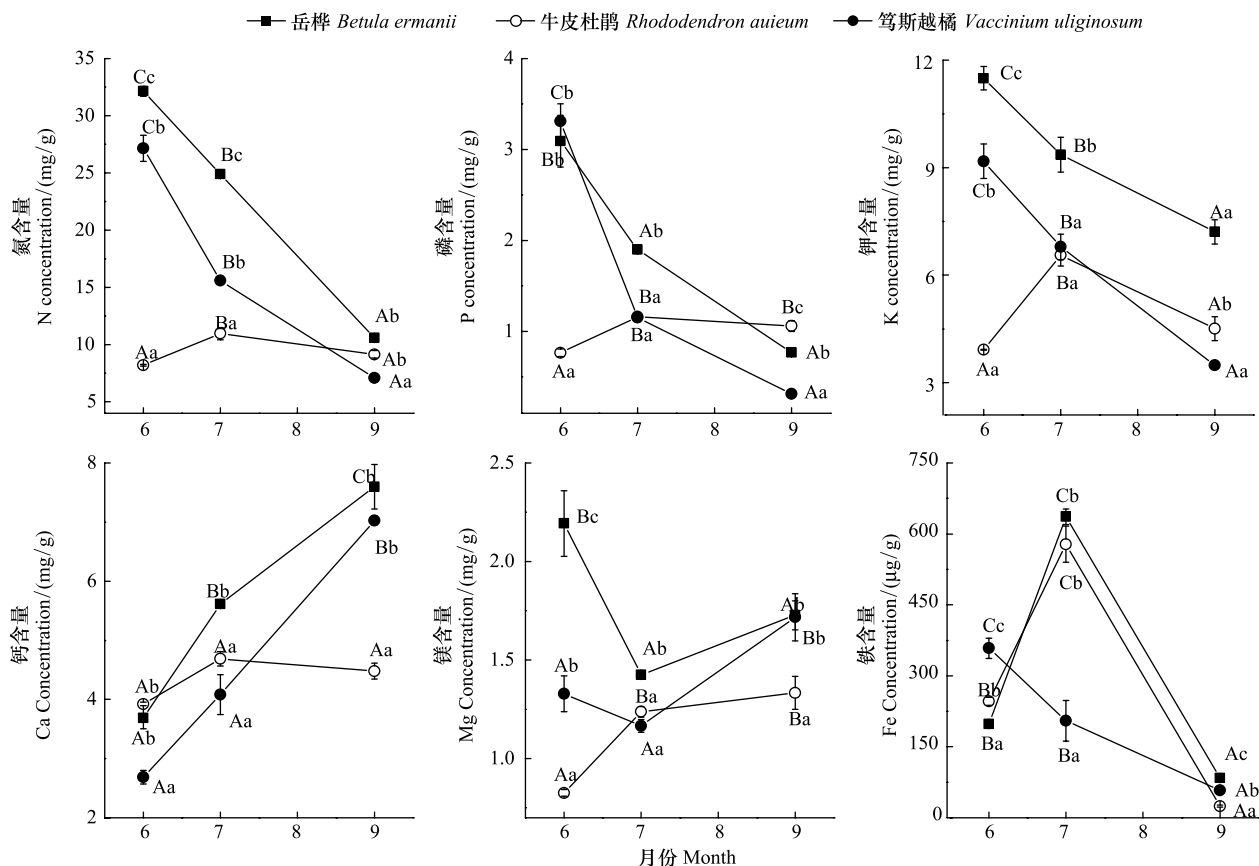


图1 3种林线植物叶片养分的季节动态

Fig.1 Seasonal variation of nutrients in leaves of the three plants

不同大写字母表示同一物种叶片的养分含量在不同季节差异显著,不同小写字母表示不同物种的养分含量在同一季节差异显著, $P < 0.05$

2.2 两种林线植物叶片养分的回收效率

养分回收效率反映了植物的养分利用特征。由于牛皮杜鹃是常绿植物,采样时只采集了新鲜的叶片,并未采集凋落叶片,因此没有计算牛皮杜鹃叶片的养分回收率。岳桦叶片中 N、P、K、Mg 和 Fe 的回收率分别为 66.98%、74.84%、37.24%、19.90% 和 57.60%,而 Ca 的回收率却为 -108.12%。笃斯越橘叶片中 N、P、K 和 Fe 的回收率分别为 73.81%、90.33%、61.81% 和 83.49%,而 Mg 和 Ca 的回收率分别为 -31.00% 和 -162.72%。

对岳桦和笃斯越橘叶片养分回收率的对比分析表明(图2),岳桦叶片对 N、P、K、Mg、Fe 这 5 种元素存在养分回收,回收率的大小依次为 $Fe > P > N > K > Mg$, Ca 为负回收,表明 Ca 在岳桦叶片中逐渐积累。在笃斯越橘叶片中 N、P、K、Fe 这 4 种元素存在养分回收,回收率的大小依次为 $P > Fe > N > K$, Mg 和 Ca 则有所积累(图2)。

2.3 叶片养分与土壤养分含量的回归分析

通过对土壤养分含量与林线植物叶片养分的相关分析(图3),结果显示 3 种林线植物叶片的养分含量与土壤的养分含量不存在显著的相关性。

3 讨论

3.1 3 种林线植物叶片养分的季节动态

叶片是植物生长过程中养分含量变化最敏感的器官,叶片养分浓度的变化由植物遗传因素、物候期以及

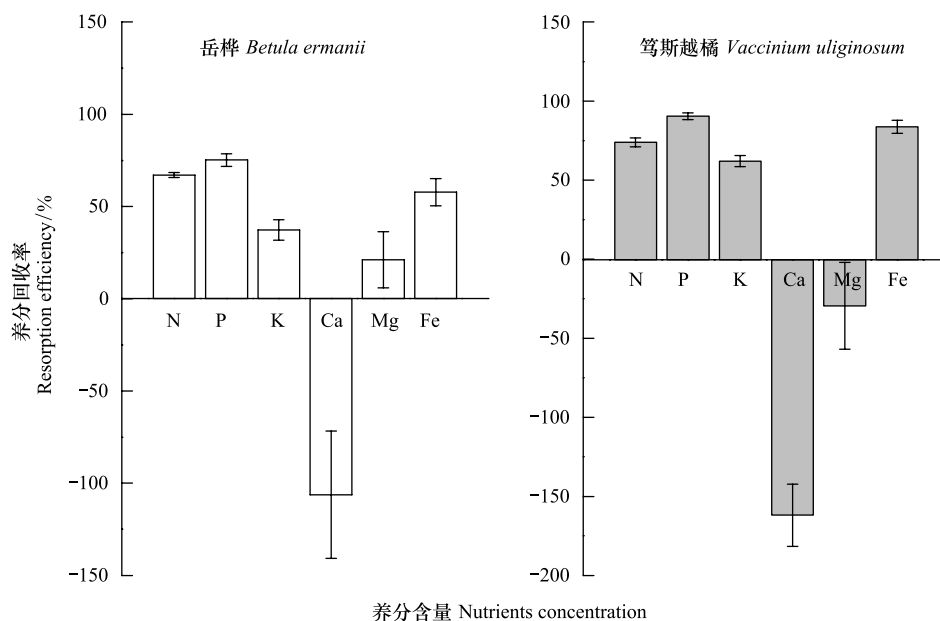


图2 两种林线植物叶片养分的回收率(平均值±标准差)

Fig.2 Resorption efficiency of nutrients in leaves of the two plants (mean±SD)

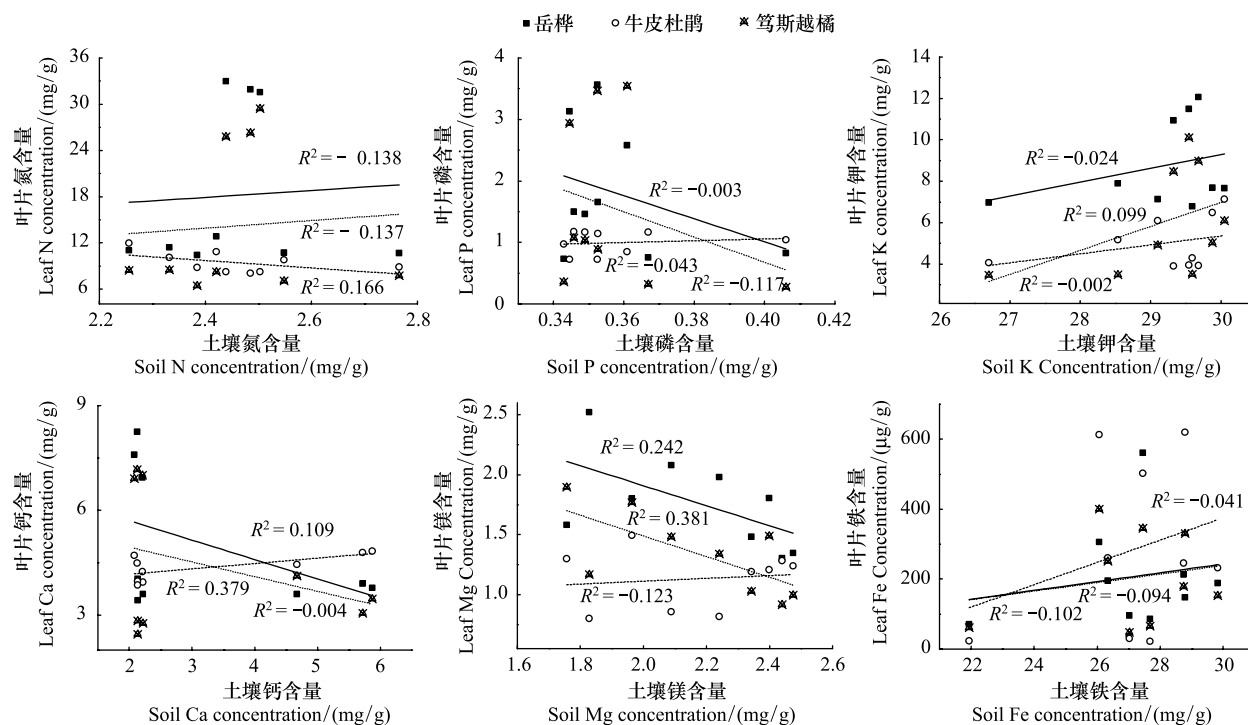


图3 土壤养分含量与3种林线植物叶片的相关关系

Fig.3 Correlation of foliar nutrients concentration between the soil and the three wood plants at treeline

外界环境(如降水淋溶等)共同决定。叶片在生活史不同阶段对不同元素的输入与输出的比例使得植物叶片养分含量呈现出明显的季节动态。同时,由于各种养分元素的生理机能不同,各元素的含量也会存在一定差异。3种林线植物中,岳桦和笃斯越橘叶片中养分元素的季节动态相同,大量元素 N、P、K 呈下降趋势, Ca 逐渐增加,其中 N、P、K 的季节动态差异显著,反映了植物在生长季对养分的需求不同,这与前期的一些研究结果较为一致,如辽东栎叶片^[18]和文冠果叶片^[19]的养分动态。在生长季初期,叶片组织的发育需要大量的蛋

白质和核酸,因此对 N、P 的选择性吸收较多,浓度较高;随后,由于光合作用使得碳水化合物增加而引起稀释效应,导致养分浓度的下降;到生长季末期,由于养分的回收使叶片中 N、P、K 的浓度到最小值。已有很多研究发现^[18-21],随着生长进行,在生长季末期,其干物质含量是比较低的。因此,有人提出植物体内老叶中的 N、P 在生长末期,有可能随着植物体内的溶液被转移到其他组织部位,而 Ca 由于不具有移动性,因此其含量会一直增加。岳桦和笃斯越橘叶片中 Mg 的含量在生长季旺盛期最低,这与孙书存等人的研究结果不同,推测可能随着叶片的生长,产生了稀释效应,导致元素含量下降^[22]。牛皮杜鹃作为常绿灌木,叶片养分的季节动态独特,N、P、K、Ca、Mg、Fe 这 6 种元素在生长季初期养分含量较低,可能是牛皮杜鹃开始生长比较早,或者其养分是逐渐积累的,冬季的养分可能储存在根系内,生长季初用于生长根系;也有可能是由于牛皮杜鹃作为岳桦林下的伴生灌木,光照的限制导致牛皮杜鹃生长初期热量不足,物候延迟,该结果需要进一步验证。对不同季节物种间的方差分析显示,岳桦中养分含量占优势,推测在 2000m 的林线处,还是有利于岳桦生长的,该结果也需增加海拔梯度进行验证。

3.2 两种林线植物叶片养分的回收率

养分的回收对于养分元素的循环具有重要意义^[21],有研究表明^[23-25],在养分贫瘠的生境中,叶片中回收的养分可以维持植物继续生长,是植物对适环境的一种适应。养分回收率高的植物使植物种群保持较高的生长^[26]。长白山高山林线地区由于受到积雪、温度等环境因子的干扰,形成了独特的自然条件,使不同的林线植物在生长过程中对养分的回收产生差异。叶片中 N、P、K 的回收率均为笃斯越橘>岳桦,笃斯越橘对养分的高回收率反映出笃斯越橘更能适应养分贫瘠的土壤,这也是笃斯越橘能分布到更高海拔的原因之一。Ca 的积累量也为笃斯越橘>岳桦,并且笃斯越橘中 Ca 的积累高达 208.79%,这说明在笃斯越橘在生长过程中吸收了大量的 Ca 元素。叶片中 Mg 的回收率大小为岳桦>笃斯越橘,Mg 在笃斯越橘叶片中并没有表现出回收的作用,岳桦作为落叶乔木与灌木笃斯越橘的叶片叶面积相差过大,可能影响了对 Mg 回收率的计算,可以计算单位叶面积 Mg 含量的回收率进一步分析。叶片中 Fe 回收率为笃斯越橘>岳桦,由此可见,笃斯越橘对养分的利用率相对更高。

3.3 3 种林线植物叶片养分含量与土壤养分之间的关系

由于养分回收能够降低植物对土壤养分库的依赖性,许多学者认为生活在养分贫瘠生境中的植物有较高的养分回收效率,但也有很多研究结果否定了这一观点^[27]。Aerts 等^[11]的研究表明,植物对养分的回收率与土壤可利用养分无关。本研究中土壤养分含量与 3 种林线植物叶片养分含量之间没有显著的相关性,这与内蒙古草原生态系统中关于优势种克氏针茅 NRE 与土壤养分关系^[28]及澳大利亚硬叶树种的研究^[29]结果相同。有研究表明,土壤中速效养分会对植物叶片的养分回收产生影响^[30],本研究仅针对土壤的全量养分,因此需要进一步分析土壤中的速效养分,同时还需考虑影响养分迁移的浓度、土壤容重、动态变化、水分等其他因子,以明确土壤养分含量对植物叶片养分回收率的影响。

参考文献 (References):

- [1] Körner C, Riedl S. Alpine Treelines: Functional Ecology of the Global High Elevation Tree Limits. Berlin: Springer, 2012: 24-28.
- [2] Li M H, Hoch G, Körner C. Source/sink removal affects mobile carbohydrates in *Pinus cembra* at the Swiss treeline. *Trees*, 2002, 16(4/5): 331-337.
- [3] 宋洪涛,程颂,孙守琴.高山林线形成机制及假说的探讨. *生态学杂志*, 2009, 28(11): 2393-2402.
- [4] Li C Y, Liu S R, Berninger F. *Picea* seedlings show apparent acclimation to drought with increasing altitude in the eastern Himalaya. *Trees*, 2004, 18(3): 277-283.
- [5] Morales M S, Villalba R, Grau H R, Paolini A. Rainfall-controlled tree growth in high-elevation subtropical treelines. *Ecology*, 2004, 85(11): 3080-3089.
- [6] Aerts R. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *Journal of Ecology*, 1996, 84(4): 597-608.
- [7] Boerner R E J. Foliar nutrient dynamics and nutrient use efficiency of four deciduous tree species in relation to site fertility. *Journal of Applied Ecology*, 1984, 21(3): 1029-1040.

- [8] Oliveira G, Martins-Loucao M A, Correia O, Catarino F. Nutrient dynamics in crown tissues of cork-oak (*Quercus suber* L.). *Trees*, 1996, 10(4): 247-254.
- [9] Robert B, Caritat A, Berton G, Vilar L, Molinas M. Nutrient content and seasonal fluctuations in the leaf component of cork-oak (*Quercus suber* L.) litter fall. *Vegetatio*, 1996, 122(1): 29-35.
- [10] Santa R I, Rico M, Rapp M, Gallego H A. Seasonal variation in nutrient concentration in leaves and branches of *Quercus pyrenaica*. *Journal of Vegetation Science*, 1997, 8(5): 651-654.
- [11] Aerts R, Chapin F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advance in Ecological Research*, 2000, 30: 1-67.
- [12] Von Fricks Y, Ericsson T, Sennerby-Forsse L. Seasonal variation of macronutrients in leaves, stems and roots of *Salix dasyclados* Wimm. grown at two nutrient levels. *Biomass and Bioenergy*, 2001, 21(5): 321-334.
- [13] Teklay T. Seasonal dynamics in the concentrations of macronutrients and organic constituents in green and senesced leaves of three agro forestry species in southern Ethiopia. *Plant and Soil*, 2004, 267(1/2): 297-307.
- [14] Sasaki A, Nakatsubo T. Nitrogen and phosphorus economy of the riparian shrub *Salix gracilistyla* in western Japan. *Wetlands Ecology and Management*, 2007, 15(3): 165-174.
- [15] 陈大珂, 冯宗炜. 长白山系高山及亚高山植被//中国科学院长白山生态森林生态系统定位站. 森林生态系统研究. 北京: 中国林业出版社, 1985: 49-56.
- [16] 刘琪璟, 徐倩倩, 张国春. 高山带雪斑对牛皮杜鹃群落生产力的影响. *生态学报*, 2009, 29(8): 4035-4044.
- [17] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科学出版社, 2000: 308-322.
- [18] 孙书存, 陈灵芝. 东灵山地区辽东栎叶养分的季节动态与回收效率. *植物生态学报*, 2001, 25(1): 76-82.
- [19] 阴黎明, 王力华, 刘波. 文冠果叶片养分元素含量的动态变化及再吸收特性. *植物研究*, 2009, 29(6): 685-691.
- [20] Palma R M, Defrieri R L, Tortarolo M F, Prause J, Gallardo J F. Seasonal changes of bioelements in the litter and their potential return to green leaves in four species of the argentine subtropical forest. *Annals of Botany*, 2000, 85(2): 181-186.
- [21] 曾德慧, 陈广生, 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.
- [22] 理永霞, 茶正早, 罗微, 林钊沐, 贝美容. 3 种桉树幼苗叶片养分变化及其转移特性. *林业科学*, 2009, 45(1): 152-157.
- [23] Del Arco J M, Escudero A, Garrido M V. Effects of site characteristics on nitrogen retranslocation from senescing leaves. *Ecology*, 1991, 72(2): 701-708.
- [24] Lim M T, Cousens J E. The internal transfer of nutrients in a Scots pine stand 2. The pattern of transfer and the effects of nitrogen availability. *Forestry*, 1986, 59(1): 17-27.
- [25] 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.
- [26] May J D, Killingbeck K T. Effects of preventing nutrient resorption on plant fitness and foliar nutrient dynamics. *Ecology*, 1992, 73(5): 1868-1878.
- [27] 黄菊莹, 余海龙, 张硕新, 李凌浩. 多年生植物养分回收特性及其衡量参数研究. *西北林学院学报*, 2010, 25(4): 62-66.
- [28] Yuan Z Y, Li L H, Han X G, Huang J H, Jiang G M, Wan S Q. Soil characteristics and nitrogen resorption in *Stipa krylovii* native to northern China. *Plant and Soil*, 2005, 273(1/2): 257-268.
- [29] Wright I J, Westoby M. Nutrient concentration, resorption and lifespan: leaf traits of Australian sclerophyll species. *Functional Ecology*, 2003, 17(1): 10-19.
- [30] 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.