

DOI: 10.5846/stxb201801210165

吕中诚, 康文星, 黄志宏, 赵仲辉, 邓湘雯. 不同林龄第 2 代杉木林枝叶凋落前的养分转移特征. 生态学报, 2019, 39(5): - .  
Lü Z C, Kang W X, Huang Z H, Zhao Z H, Deng X W. Characteristics of nutrient translocation before branch and leaf abscission in a second-generation Chinese fir plantation at different stand ages. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(5): - .

## 不同林龄第 2 代杉木林枝叶凋落前的养分转移特征

吕中诚<sup>1,4</sup>, 康文星<sup>1,2,3,\*</sup>, 黄志宏<sup>1,3</sup>, 赵仲辉<sup>1,3</sup>, 邓湘雯<sup>1,3</sup>

1 中南林业科技大学, 长沙 410004

2 南方林业生态应用技术国家工程实验室, 长沙 410004

3 国家野外科学观测研究站, 会同 418307

4 湖南警察学院, 长沙 410138

**摘要:** 利用会同杉木林 25 年的定位测定的基础数据, 探讨了不同林龄杉木 (*Cunninghamia lanceolata* (Lamb) Hook) 枝叶凋落前的养分转移特征, 为人工林经营管理提供科学依据。结果表明: 杉木枝叶凋落前年均养分转移量为 3.22—31.89 kg hm<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>, 其中, 叶占 71.31%—94.41%, 枝占 5.59%—28.69%。枝的养分转移量随林龄增加而增加。林分 20 年生以前, 叶的养分转移量呈上升趋势, 20 年生以后, 呈下降趋势。枝的养分转移率为 20.97%—22.59%, 叶是 22.98%—26.06%, 枝和叶的养分转移率都随林龄增加而增大。各林龄段的枝的养分转移率差异不显著 ( $P>0.05$ ), 叶的养分转移率除 1—7 年生与其它林龄段的差异显著 ( $P<0.05$ ), 其余各林龄段之间差异不显著 ( $P>0.05$ )。转移的元素量中, N 和 K 占 83.75%—84.25%, P、Ca、Mg 占 15.75%—16.25%。N、P、K、Ca、Mg 的转移率分别为 24.59%—34.53%, 36.36%—46.64%, 42.86%—51.27%, 3.68%—7.35%, 3.67%—9.56%。养分转移率主要受枝叶凋落前、后的养分浓度差值与枝叶凋落前的养分浓度控制, 与凋落物量无关。养分的转移量不仅受枝叶凋落前、后的养分浓度差值的影响外, 更多地取决于凋落物量, 而且与杉木生长发育特征有很大的关联。

**关键词:** 杉木; 枝叶; 养分; 转移率; 养分内循环

## Characteristics of nutrient translocation before branch and leaf abscission in a second-generation Chinese fir plantation at different stand ages

LÜ Zhongcheng<sup>1,4</sup>, KANG Wenxing<sup>1,2,3,\*</sup>, HUANG Zhihong<sup>1,3</sup>, ZHAO Zhonghui<sup>1,3</sup>, DENG Xiangwen<sup>1,3</sup>

1 Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China

2 National Engineering Lab for Applied Technology of Forestry & Ecology in South China, Changsha, 410004, China

3 National Field Station for Scientific Observation & Experiment in Huitong Hunan, Huitong 418307, China

4 Hunan Police College, Changsha 410138, China

**Abstract:** To provide a scientific basis for the sustainable management of plantations, continuously determined basic data of 25 years on the characteristics of Chinese fir plantation, including information on nutrient transfer before branches and leaves wither, were studied, and the changes in nutrient transfer with forest age were discussed. The results showed that the annual average amount of nutrients transferred before the branches and leaves withered was 3.22 to 31.89 kg hm<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>, among which, the leaves accounted for 71.31% to 94.41% and branches for 5.59% to 28.69%. The amount of nutrient transfer in the branches increased with increasing forest age. Before 20 years of forest age, nutrient transfer rate of the leaves increased, and thereafter, it decreased. The nutrient transfer rate of the branches was 20.97% to 22.59%, and that of the leaves was 22.98% to 26.06%, and these increased with increasing forest age. There was no significant difference detected

**基金项目:** 国家林业公益性行业科研专项 (201404361); 科技部公益性研究项目 (2007-04-15); 国家野外科学观测研究站项目 (20080615)

**收稿日期:** 2017-00-00; **网络出版日期:** 2018-00-00

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: kwx1218@126.com

in nutrient resorption rate among the branches in different age groups and leaves older than 7 years ( $P > 0.05$ ), except in plantations 1 to 7 years old ( $P < 0.05$ ). Among the elements transferred, N and K accounted for 83.75% to 84.25%, and P, Ca, and Mg accounted for 15.75% to 16.25%. The transfer rates of N, P, K, Ca, and Mg were 24.59% to 34.53%, 36.36% to 46.64%, 42.86% to 51.27%, 3.68% to 7.35%, and 3.67% to 9.56%, respectively. The nutrient resorption rate was mainly controlled by the nutrient concentration differences between before and after leaf litter fall and nutrient concentration before leaf and branch abscission. However, the amount of nutrient translocation is not only affected by differences in nutrient concentration before and after litter fall, but also depends on the amount of litter fall and the growth status of Chinese fir plantations.

**Key Words:** *Cunninghamia lanceolata* (Lamb) Hook; branches and leaves; nutrients; resorption rate; inner nutrient cycle

植物组织衰老时养分向活体组织转移,这种养分转移属于植物养分内循环。这种养分转移使得养分在植物体内的存留时间延长,被植物再吸收、再分配和再利用<sup>[1-3]</sup>。目前,许多学者在不同生活型植物叶片凋落前养分转移率的差异<sup>[4-7]</sup>,不同林龄植物叶片凋落前养分转移的变化规律<sup>[8-13]</sup>,不同气候和气候变化对植物叶片凋落前养分转移的影响<sup>[14]</sup>,土壤肥力、施肥、温室条件下和养分有效性对养分转移的影响<sup>[15-16]</sup>等方面进行了研究。也有学者探讨了植物叶凋落前养分转移的机理<sup>[17-18]</sup>。这些研究成果具有重要的实践和理论意义。但是大部分研究主要集中在林分某一时间段的植物叶凋落前养分转移,虽然也有研究不同林龄植物叶凋落前的养分转移动态<sup>[8-13]</sup>,却都采用“时空转换”法。由于立地条件异质性,研究结果可能偏移实际,而且由于时空的异质性,也不能真正体现某一林分从幼林到成熟林不同林龄的植物衰老组织凋落前的养分转移规律。一个林分从幼林到成熟期不同年龄时植物衰老组织凋落前的养分转移规律怎样?是森林养分循环和养分利用深入研究中亟需解决的问题。

杉木(*Cunninghamia lanceolata*(Lamb) Hook)具有易繁殖、生长快、产量高、材质好等特点,是我国特有的重要速生用材树种。据第八次全国森林资源清查结果,杉木栽植面积  $1.069 \times 10^7 \text{ hm}^2$ <sup>[19]</sup>,在我国人工林业生产建设中具有举足轻重的地位。本研究利用会同杉木林 25 年的定位测定的基础数据,从养分角度来探讨杉木人工林经营问题。目的是通过枝、叶凋落前的养分转移研究,探讨杉木人工林养分内循环随林龄的变化规律,比较不同年龄杉木对养分再吸收利用的能力,为杉木人工林的经营管理提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

本研究在我国杉木中心产区之一湖南会同深冲林场(中国国家野外科学观测研究站—湖南会同杉木林生态系统研究站的科研基地)第 3 小集水区进行。地理位置  $26^{\circ}50'N, 109^{\circ}45'E$ ,海拔 270—350m,坡向西北,坡度 15—25°。研究区属于中亚热带季风湿润气候区,年平均气温  $16.9^{\circ}C$ ,年降雨量 1100—1400 mm,年均相对湿度 80%以上。土壤母岩为震旦纪板溪系灰绿色板岩,风化程度较深,土层厚度 80 cm 以上,土壤为中有机质厚层黄壤。研究林分为 1988 年春在 1987 年冬皆伐第 1 代杉木林的采伐迹地上,采用炼山、全垦挖穴造林方式,营造的第 2 代杉木林。造林密度  $2200 \text{ 株/hm}^2$ ,杉木栽上后前 3 年的春秋季节各抚育 1 次,以后任其自然生长。不同林龄时林分结构特征见表 1。

### 1.2 样品采集

中南林业大学会同生态研究站为了研究杉木林生态系统的结构功能,在第 3 小集水区第 2 代杉木林栽下后,在林内设立了 4 块观测样地(每块样地面积  $667 \text{ m}^2$ )进行各项观测试验(小集水区形状为两山坡夹一山槽,面积  $1.98 \text{ hm}^2$ ,在每山坡的中上部和中部各设 1 块观测样地,共计 4 块观测样地,位置见图 1)。林分 7、11、16、20 年生和 25 年生时,在 4 块观测样地测定林分生物量。每次测定生物量的同时采集养分待测样品。

为了保证样品具有代表性,在每一次采集样品的伐倒的标准木(依据样地的平均树高、平均胸径定的标准木)上把它分成树干基部、中下、中、中上和上部 5 个区段,每一区段收集相同重量的多生枝、一年生枝、当年生枝混合一起组成活枝样品,活树叶采用树枝相同的方法。每一样地在林下安置两个面积为 18—20 m<sup>2</sup>的塑料薄膜装置承接枝、叶凋落物。每月中旬和月底收集枝、叶凋落物及其待测样品(待测样品尽可能收集刚掉落的枝叶)。

表 1 不同林龄杉木林的林分特征

Table 1 Stand characteristics of chinese fir forest at different stand ages

| 林龄<br>Stand age /a | 密度<br>Density/<br>(株/hm <sup>2</sup> ) | 平均胸径<br>Mean DBH/<br>cm | 平均树高<br>Average tree<br>height /m | 生物量 Biomass/(t/hm <sup>2</sup> ) |                |           |             |           | 合计<br>Total/<br>(t/hm <sup>2</sup> ) |
|--------------------|--|-------------------------|-----------------------------------|----------------------------------|----------------|-----------|-------------|-----------|--------------------------------------|
|                    |  |                         |                                   | 干<br>Stem Wood                   | 皮<br>Stem bark | 枝<br>Twig | 叶<br>Needle | 根<br>Root |                                      |
| 7                  | 2130                                   | 8.2                     | 6.51                              | 18.41                            | 3.79           | 4.90      | 7.78        | 5.18      | 40.06                                |
| 11                 | 2080                                   | 11.7                    | 9.83                              | 32.09                            | 7.70           | 12.60     | 11.99       | 11.27     | 75.65                                |
| 16                 | 2046                                   | 13.4                    | 12.74                             | 51.19                            | 12.48          | 18.99     | 15.76       | 18.25     | 116.67                               |
| 20                 | 2016                                   | 16.3                    | 14.62                             | 82.39                            | 19.60          | 20.05     | 16.60       | 24.45     | 163.09                               |
| 25                 | 2005                                   | 17.5                    | 16.33                             | 111.48                           | 28.88          | 19.99     | 17.25       | 32.64     | 210.24                               |

### 1.3 不同林龄段枝叶枯死量估算

每月中旬和月底收集塑料薄膜装置承接枝、叶凋落物,将凋落枝、叶样品置于烘箱在 80℃ 温度下将样品烘干至恒重,求算含水率,通过换算将凋落枝、叶鲜量换算成干质量。根据凋落物收集的大薄膜装置面积和林地面面积换算,求算出样地林分每月的枝叶凋落量,再将 1 年各月累计估算 1 年的林分枝叶凋落量。

### 1.4 养分测定

将待测杉木活的和死的枝、叶干物质样品磨碎,过 60 目筛后,按《森林土壤定位研究方法》<sup>[20]</sup> 配置待测溶液。植物中的全 N 用半微量凯氏法;全 P 用分光光度计测定;全 K、全 Ca、全 Mg 均用原子吸收分光光度计测定。每个样品重复测定 3 次,用 3 次重复测定的平均值作为计量标准。本研究中活的枝、叶的养分浓度是在 7、11、16、20 年生和 25 年生时,测定林分生物现存量采集的活枝叶样品测定的,凋落枝叶的养分也是在测定林

分生物量的同时收集的凋落枝叶样品测定的。而且,由于植物组织养分浓度是逐渐变化的,如 11 年生测定的养分浓度为 K,16 年生时测定的为 W,若 W-K=1,将 1 除以 11 年至 16 年生这林龄段的年数(5 年),那么 12 年生时养分浓度为 K+0.2,13 年生时为 K+0.4,依次类推 16 年生为 K+1=W。再将每年增加的值相加除以这林龄段的年数后,再加上 11 年生测定的养分浓度值,作为 11 年至 16 年生这林龄段的年均养分浓度。

### 1.5 不同林龄段枝、叶凋落前养分转移量和转移率估算

采用枝叶凋落后的养分浓度之差及单位面积枝叶凋落量来计算养分转移量。若某林龄段测定的杉木活枝、叶养分浓度为  $L_{1i}$ ,此林龄段测定凋落枝、叶的养分浓度为  $L_{2i}$ 。某林龄段的单位面积枝、叶凋落量为  $W_i$ ,那么这林龄段杉木枝、叶在凋落前养分转移量用公式(1)计算。养分转移率采用周丽丽的研究方法<sup>[13]</sup>,用公式(2)计算:

$$M = W_i \times (L_{1i} - L_{2i}) \quad (1)$$

$$R = (L_{1i} - L_{2i}) / L_{1i} \times 100\% \quad (2)$$

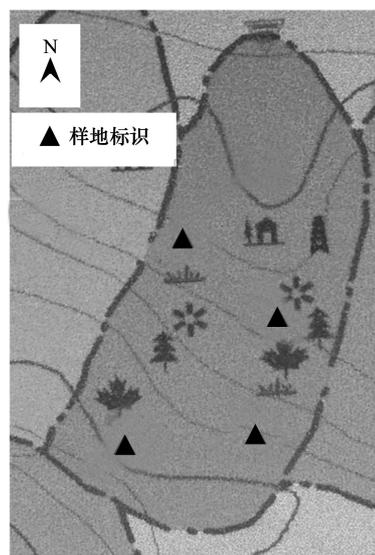


图 1 观测样地位置

Fig.1 The observation site location

式中,  $M$  表示林分某林龄段杉木枝、叶凋落前养分转移量 ( $\text{kg}/\text{hm}^2$ );  $R$  为养分转移率 (%);  $i=1,2$  (枝、叶)。

### 1.6 数据分析处理

所有数据经 Excel 软件处理,用 SPSS 20.0 软件进行统计分析。采用最小显著差异法 (LSD) 对同林龄时活叶与死叶、活枝与死枝的养分浓度,各元素转移率及转移量的差异进行显著性检验,显著水平为  $P=0.05$ 。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同林龄的活枝、叶和凋落枝、叶的养分含量特征

从图 2 和图 3 看出,同一林龄时,杉木活枝叶中各养分元素浓度大于凋落枝叶中各养分元素浓度。除 7, 11 年生时活叶与凋落叶中 Ca 浓度, 16, 20, 25 年生时活叶与凋落叶中 Mg 浓度差异不显著外 ( $P>0.05$ ), 其余同一林龄时,活叶和凋落叶中同一养分元素浓度之间差异显著 ( $P<0.05$ )。同一林龄时的活枝与凋落枝的 Ca 浓度之间, Mg 浓度之间差异不显著 ( $P>0.05$ ), 活枝与凋落枝的 N 浓度之间, P 浓度之间, K 浓度之间差异显著 ( $P<0.05$ )。

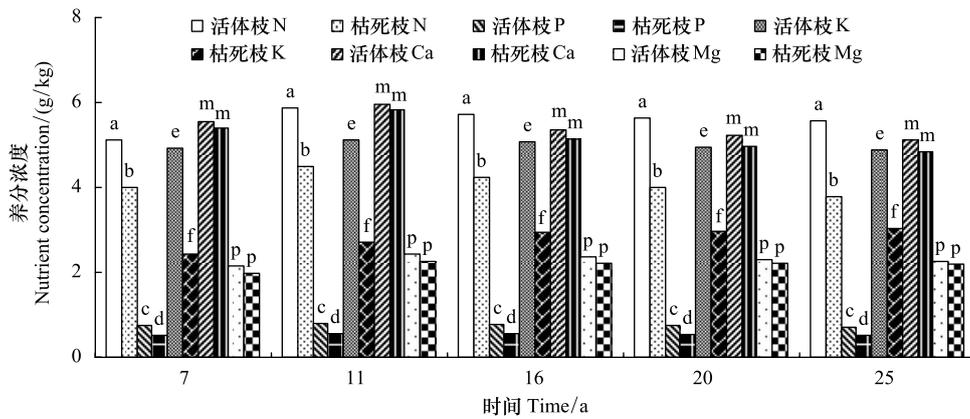


图 2 不同林龄杉木活的和凋落的枝的养分浓度 ( $\text{g}/\text{kg}$ )

Fig.2 Nutrient concentrations of live and littering shoots of different ages of Chinese fir

同一林龄有相同的小写字母表示差异不显著 ( $P>0.05$ ), 不相同表示差异显著 ( $P<0.05$ )

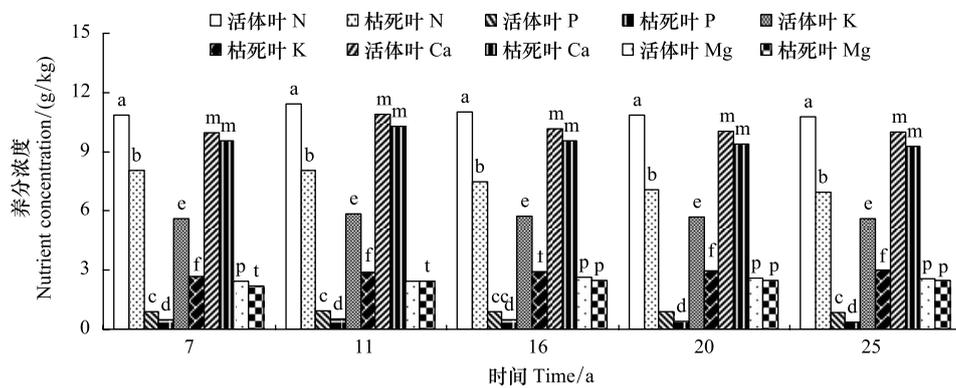


图 3 不同林龄杉木活的和凋落的叶的养分浓度 ( $\text{g}/\text{kg}$ )

Fig.3 Nutrient concentrations of live and littering leaves of different ages of Chinese fir

同一林龄有相同的小写字母表示差异不显著 ( $P>0.05$ ), 不相同表示差异显著 ( $P<0.05$ )

活枝叶与凋落枝叶的各养分元素浓度绝对差值 (活枝 (叶) 与凋落枝 (叶) 某养分元素的浓度差) 大小顺序, 任一林龄时, 叶是  $N>K>Ca>P>Mg$ , 枝为  $K>N>Ca>P>Mg$ ; 相对差值 (活枝 (叶) 与凋落枝 (叶) 某养分元素的浓度差与活枝 (叶) 某养分元素浓度比值) 的大小顺序, 任一林龄时, 枝是  $K>P>N>Mg>Ca$ ; 叶则为 16 年生

以前  $K>P>N>Mg>Ca$ , 16 年生后  $P>K>N>Mg>Ca$ 。

## 2.2 不同林龄的枝叶凋落量

将每个林龄段内每年测定的凋落枝叶量进行年平均统计得出, 会同杉木林在 1—7, 8—11, 12—16, 17—20, 21—25 年生林龄段, 年均凋落的枝叶量依次为 0.496, 1.730, 3.098, 4.903 和 4.694  $t\text{ hm}^{-2}\text{ a}^{-1}$  (表 2)。不同林龄杉木凋落的枝叶与杉木枝叶的生长周期有关。杉木是常绿树种, 叶一般要生长 5 年后才枯死<sup>[21]</sup>; 根据我们在会同的长期观测, 枝条的生长周期在 10 年左右。所以杉木林从幼林到 10 年生左右时凋落的枝叶量不会很多; 随着林龄的增加, 先前生长的枝、叶逐渐枯死其凋落的量也逐渐增多。杉木枝叶的凋落量也与林分冠层结构特征有关。一般 10 年生后的杉木林冠层开始郁闭, 为了调节冠层内的光资源就会出现自然整枝现象。由于该林分一直未进行过间伐, 10 年生后林冠层枝叶密集, 自然整枝过程较强烈, 所以 12—20 年生的林龄段中凋落的枝叶量增加较大, 进行成熟阶段林冠层变得稀疏, 自然整枝现象减弱, 导致凋落的叶量有所减少。

表 2 不同林龄时杉木林年平均凋落的枝叶量 ( $t\text{ hm}^{-2}\text{ a}^{-1}$ )

Table 2 Average annual branch and leaf litter of Chinese fir plantations of different ages

| 林龄段 Forest age / (a)  | 1—7           | 8—11          | 12—16         | 17—20         | 21—25        |
|-----------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|--------------|
| 凋落枝 Withered branches | 0.052±0.004aA | 0.175±0.014bA | 0.700±0.043cA | 1.750±0.151dA | 2.004±0.123A |
| 凋落叶 Withered leaves   | 0.444±0.026aB | 1.555±0.098bB | 2.398±0.156cB | 3.153±0.227dB | 2.690±0.195B |
| 合计 Total              | 0.496aC       | 1.730bC       | 3.098cC       | 4.903dC       | 4.694C       |

平均值±标准误, 同一行有相同的小写字母表示差异不显著 ( $P>0.05$ ), 不相同表示差异显著 ( $P<0.05$ ); 某林龄时同一列中有相同的大写字母表示差异不显著 ( $P>0.05$ ), 不相同表示差异显著 ( $P<0.05$ )

## 2.3 枝叶凋落前养分转移量特征

### 2.3.1 枝叶凋落前的养分转移量

表 3 表明, 会同杉木林 1 年至 25 年生内不同林龄阶段枝叶凋落前的年均养分转移量为 3.22—31.89  $\text{kg}\text{ hm}^{-2}\text{ a}^{-1}$ 。其中, 枝的养分转移量 0.18—8.40  $\text{kg}\text{ hm}^{-2}\text{ a}^{-1}$ , 占总量的 2.17%—28.69%, 叶的养分转移量 3.04—24.52  $\text{kg}\text{ hm}^{-2}\text{ a}^{-1}$ , 占总量 71.31%—97.83%。可见, 会同杉木枝叶凋落前的养分转移量绝大部分由叶贡献。

从表 3 还看出, 枝的 N、P、K、Ca、Mg 年均转移量分别是 0.05—3.57, 0.006—0.41, 0.11—3.71, 0.006—0.57, 0.008—0.18  $\text{kg}\text{ hm}^{-2}\text{ a}^{-1}$ , 分别占枝的转移总量的 27.78%—42.50%, 3.33%—5.30%, 44.17%—61.11%, 3.33%—6.79%, 1.67%—4.45%。叶的 N、P、K、Ca、Mg 年均转移量分别是 1.25—11.98, 0.18—1.52, 1.30—8.51, 0.19—2.11, 0.12—0.43  $\text{kg}\text{ hm}^{-2}\text{ a}^{-1}$ , 分别占叶的转移总量的 41.12%—49.32%, 5.92%—6.42%, 33.24%—42.76%, 6.25%—9.68%, 1.34%—3.95%。总转移量中的 N、P、K、Ca、Mg 量依次是 1.30—14.85, 0.186—1.91, 1.41—11.98, 0.196—2.59, 0.128—0.59  $\text{kg}\text{ hm}^{-2}\text{ a}^{-1}$ , 分别占养分总转移量的 40.37%—47.38%, 5.29%—5.97%, 36.37%—43.79%, 6.09%—8.85%, 1.43%—3.97%。以上分析看出, 同林龄杉木枝叶凋落前的转移养分量中主要是 N 和 K 这两种元素的量, 占总量 83.75%—84.25%, P、Ca、Mg 这 3 种元素转移量只占总量 15.75%—16.25%。

枝叶凋落前的各养分元素转移量与枝叶凋落物量、枝叶凋落前某种元素浓度、以及枝叶凋落前、后的某种元素浓度差值 (绝对值) 有关。某林龄段凋落的枝叶量对每一个元素而言是相同的, 因而, 决定各养分元素转移量是枝叶凋落前该养分元素浓度, 以及枝叶凋落前、后的该元素浓度差值。观察图 2 和图 3, 相同林龄枝叶凋落前的 N 和 K 浓度高, 而且枝叶凋落前、后的 N 和 K 的浓度差值都较大, 因而其转移量也较多。枝叶凋落前的 P 的浓度很小, 且枝叶凋落前、后的 P 的浓度差绝对值小, 导致其转移量少。虽然枝叶凋落前的 Ca、Mg 都浓度较大, 但枝叶凋落前、后它们的浓度差值很少, 所以 Ca、Mg 的转移量也少。

1—7 年生内枝凋落前的 P 与 Ca, 叶凋落前的 P 与 Ca, K 与 Mg, 8—11 年生内枝凋落前的 Ca 与 Mg 的年均转移量差异不显著 ( $P>0.05$ ), 其余同林龄时枝叶凋落前的各元素转移量差异显著 ( $P<0.05$ )。

表 3 不同林龄杉木林枝叶凋落前的养分年平均转移量/(kg hm<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>)

Table 3 The Annual average amount of nutrients transferred from before litter fall branches and leaves of different age-old Chinese fir plantation

| 林龄<br>Stand age/a | 项目<br>Item | N             | P              | K            | Ca             | Mg             | 合计<br>Total |
|-------------------|------------|---------------|----------------|--------------|----------------|----------------|-------------|
| 1—7               | 枝          | 0.05±0.003aA  | 0.006±0.0003bA | 0.11±0.007cA | 0.006±0.0003bA | 0.008±0.0004bA | 0.18A       |
|                   | 叶          | 1.25±0.086aB  | 0.18±0.013bB   | 1.30±0.071cB | 0.19±0.014bB   | 0.12±0.009cB   | 3.04B       |
|                   | 合计         | 1.30aB        | 0.186bB        | 1.41cU       | 0.196dB        | 0.128eB        | 3.22B       |
| 8—11              | 枝          | 0.24±0.018aC  | 0.04±0.003bC   | 0.42±0.027cC | 0.03±0.002dC   | 0.03±0.002dC   | 0.76C       |
|                   | 叶          | 5.24±0.383aD  | 0.62±0.044bD   | 4.62±0.299cD | 0.86±0.046dD   | 0.38±0.023eD   | 11.72D      |
|                   | 合计         | 5.48aD        | 0.66bP         | 5.04cP       | 0.89dD         | 0.41eP         | 12.48P      |
| 12—16             | 枝          | 1.04±0.065aM  | 0.15±0.008bM   | 1.49±0.011cM | 0.16±0.009dM   | 0.09±0.007eM   | 2.93M       |
|                   | 叶          | 8.47±0.651aN  | 1.03±0.066bN   | 6.76±0.495cN | 1.44±0.079dN   | 0.43±0.028eN   | 18.13N      |
|                   | 合计         | 9.51aW        | 1.18bW         | 8.25cW       | 1.60dW         | 0.54eW         | 21.06W      |
| 17—20             | 枝          | 2.87±0.176aL  | 0.39±0.029bL   | 3.47±0.237cL | 0.45±0.032dL   | 0.18±0.012eL   | 7.36L       |
|                   | 叶          | 11.98±0.703aK | 1.52±0.099bK   | 8.51±0.611cK | 2.11±0.153dK   | 0.41±0.026eK   | 24.53K      |
|                   | 合计         | 14.85aR       | 1.91bR         | 11.98cR      | 2.56dR         | 0.59eR         | 31.89R      |
| 21—25             | 枝          | 3.57±0.207aX  | 0.41±0.027bL   | 3.71±0.263aX | 0.57±0.037cX   | 0.14±0.010dX   | 8.40X       |
|                   | 叶          | 10.30±0.703aY | 1.34±0.096bY   | 6.94±0.402cY | 2.02±0.131dY   | 0.28±0.019eY   | 20.88Y      |
|                   | 合计         | 13.87aT       | 1.75bT         | 10.65cT      | 2.59dT         | 0.42eT         | 29.28T      |

平均值±标准误,同一行有相同的小写字母表示差异不显著( $P>0.05$ ),不相同表示差异显著( $P<0.05$ );某林龄时同一列中有相同的大写字母表示差异不显著( $P>0.05$ ),不相同表示差异显著( $P<0.05$ )

### 2.3.2 枝叶凋落前养分转移量的年变化特征

任一林龄段的凋落前的叶中各养分元素转移量大小顺序是  $K>N>Ca>P>Mg$ 。凋落前的枝中转移的各养分元素量大小顺序,各林龄段有所不同。1—7年生为  $K>N>Mg>P=Ca$ ,8—11年生是  $K>N>P>Ca>Mg$ ,11年生后都为  $K>N>Ca>P>Mg$ 。从图2中可知,任一林龄段的活叶中各养分元素浓度大小依次是  $N>Ca>K>Mg>P$ 。11年生以前活枝中是  $Ca>N>K>Mg>P$ ,11年生以后是  $N>Ca>K>Mg>P$ 。将各林龄段中凋落的枝叶中各养分元素转移量大小与各林龄段的活枝叶各养分元素浓度大小相比较,不难看出,凋落的枝叶中某养分元素转移量与活枝叶中这元素浓度相关性不大。

1—7年生时,枝凋落前的年均养分转移量  $0.18 \text{ kg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ,到20—25年生时上升到  $8.40 \text{ kg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ,养分转移量随林龄增加而增加。在20年生以前,叶凋落前的年均养分转移量不断上升,20年生以后有所下降,随林龄的变化呈单峰形曲线。前已分析,枝凋落前的养分转移量占总量的2.17%—28.69%,叶凋落前的转移量占总量71.31%—97.83%。因此,林分枝叶凋落前的养分转移总量随林龄变化受叶中的养分转移量控制,与叶的年变化规律相同。细看表3可知,枝和叶凋落前的N、P、K、Ca转移量的年变化,分别与枝和叶各自的养分转移量的年变化趋势一样。Mg有所不同,枝凋落前转移的Mg量,在林分20年生以前呈上升趋势,20年后呈下降趋势;叶凋落前转移的Mg量,林分17年生以前不断增加,17年生后又逐渐下降。

枝叶凋落前的养分转移量随林龄的变化同样由不同林龄的凋落枝叶量、枝叶凋落前和后的养分浓度差值决定。将表3和表2比较,不难发现枝叶凋落前养分转移量的年变化与枝叶凋落量的年变化相吻合。虽然从图2和图3可知,枝叶凋落前与后的K与K、Mg与Mg浓度差值随林龄增加而减少,但K和Mg的转移量仍随林龄增加而增大。可见,枝叶凋落前养分转移量的年变化主要受不同林龄时凋落的枝叶量的制约。

17—20年生和21—25年生内的枝凋落前的P转移量之间,K转移量之间,以及12—16年生和17—20年生内的叶凋落前的Mg转移量之间差异不显著( $P>0.05$ ),其余不同林龄枝或叶凋落前的相同元素转移量差异显著( $P<0.05$ ) (表3)

### 2.3.3 枝与叶凋落前养分转移量的比较

将枝和叶凋落前的年均养分转移量进行比较得出。同一林龄,叶凋落前的N、P、K、Ca、Mg的转移量分别

是枝凋落前转移的相应元素量的 2.9—25, 3.2—30, 1.9—13, 3.5—32, 2.0—15 倍, 且差异显著 ( $P>0.05$ )。叶年均养分转移总量是枝的 2.5—17 倍。这是由于枝凋落前后养分浓度差值大小与叶凋落前后的不同, 以及不同林龄时枝叶凋落量不同造成的。仔细比较图 2 与图 3, 同一林龄的叶凋落前后各养分元素浓度差值都大于枝凋落前后的, 同林龄时叶凋落量是枝凋落量的 1.3—8.9 倍 (表 2), 这就造成叶年均养分转移总量大于枝的, 且它们之间差异显著 ( $P<0.05$ )。

枝叶凋落前的养分转移量随林龄的变化也存在差别。枝的养分转移量随林龄增加而增加, 叶随林龄的变化呈单峰形的曲线, 波峰出现在 17—20 年生内。这是因为枝的生长周期较长, 幼林时, 枝的凋落量非常少, 随林龄增加, 枝的凋落量也逐渐增加。叶的生长周期比树枝的短, 而且前面已分析, 由于该林分一直未进行过间伐, 林冠层枝叶密集, 叶生长空间受到限制, 所以林分郁闭后到 20 年生以前凋落的叶量增加较大; 进行成熟阶段林冠层变得稀疏, 叶的生长空间得到改善导致凋落的叶量有所减少。正因如此, 导致了枝与叶在养分转移量以及随林龄的变化差别。

#### 2.4 枝、叶凋落前的养分转移率

在 1—25 年生的任一林龄段, 枝凋落前各营养元素转移率的大小顺序是  $K>P>N>Mg>Ca$ 。17—20 年生及 21—25 年生的同一林龄段, 枝凋落前的 P 和 N 转移率差异不显著 ( $P>0.05$ ), 其余, 相同林龄时, 各元素转移率之间差异显著 ( $P<0.05$ ) (图 4)。不同林龄段, 叶凋落前各营养元素转移率的大小顺序不完全相同, 16 年生以前叶是  $K>P>N>Mg>Ca$ , 16 年后为  $P>K>N>Ca>Mg$ 。12—16 年生时, 叶凋落前的 P 和 K 转移率差异不显著 ( $P>0.05$ ), 其余相同林龄时叶凋落前的各元素转移率之间差异显著 ( $P<0.05$ ) (图 5)。

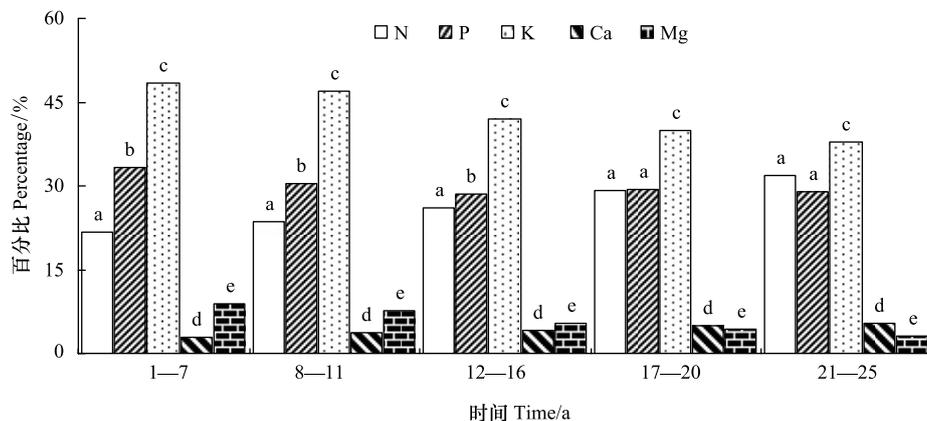


图 4 不同林龄杉木枝凋落前的养分年平均的转移率 (%)

Fig.4 The average annual reflux rate return of nutrients in branches of Chinese fir plantations in different ages

同一林龄有相同的小写字母表示差异不显著 ( $P>0.05$ ), 不相同表示差异显著 ( $P<0.05$ )

1—7, 8—11, 12—16, 17—20 年生和 21—25 年生林龄段, 枝凋落前养分转移率依次为 20.97%, 21.64%, 21.83%, 22.27% 和 22.59%; 在上面相应林龄段, 叶凋落前养分转移率分别是 22.98%, 24.69%, 25.63%, 25.87% 和 26.06%。同一林龄时, 叶凋落前的 N、P、K、Ca、Mg 转移率, 分别比树枝凋落前的相应元素转移率大 11.20%—25.36%, 35.34%—98.27%, 7.47%—21.52%, 34.00%—52.65%, 15.94%—32.59%, 且差异显著 ( $P<0.05$ )。

枝和叶凋落前养分转移率都随林龄增加而增大。各林龄段的枝凋落前的养分转移率差异不显著 ( $P>0.05$ ); 1—7 年生内叶凋落前的养分转移率与其它林龄段的叶的差异显著 ( $P<0.05$ ), 其余各林龄段之间的叶的养分转移率差异不显著 ( $P>0.05$ )。各营养元素转移率随林龄变化中, 枝和叶中稍有差别, 枝凋落前的 N 和 Ca 转移率随林龄增加而上升, K、P 和 Mg 随林龄增加而下降。叶凋落前 P 转移率年变化与枝相反, 但其余元素转移率年变化与枝相同。

植物枝叶凋落前养分向活体组织转移使得养分在植物体内被植物再利用, 也就是说枝叶具有对养分再吸

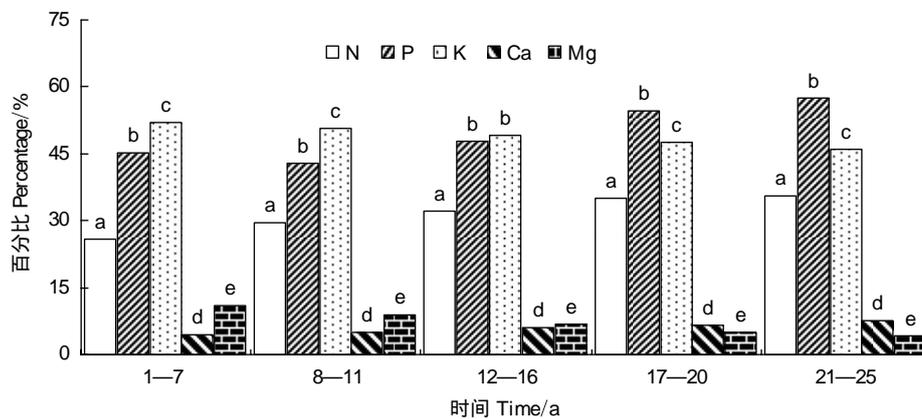


图5 不同林龄杉木林叶凋落前的养分年平均的转移率(%)

Fig.5 The average annual reflux rate return of nutrients in leaves of Chinese fir plantations in different ages

同一林龄有相同的小写字母表示差异不显著( $P>0.05$ ),不相同表示差异显著( $P<0.05$ )

收利用的能力。养分再吸收利用能力的大小取决于枝叶凋落前的养分转移率,转移率越大其能力越大,反之则然。从会同杉木枝叶凋落前养分转移率及随林龄变化趋势看出,枝叶对养分再吸收利用能力随林龄增加而增强,叶对养分再吸收利用能力大于枝。就具体养分元素而言,枝对K的再吸收利用能力 $P>N>Mg>Ca$ ,枝对N和Ca再吸收利用能力随林龄增加而增加,对K、P和Mg则随林龄增加而下降。16年生以前,叶对K再吸收利用能力 $P>N>Mg>Ca$ ,16年后则为 $P>K>N>Mg>Ca$ ,叶对N、Ca和P再吸收利用能力随林龄增加而上升,对K和Mg则随林龄增加而降低。

### 3 讨论

本研究得出,会同杉木枝、叶凋落前N、P、K向活体的转移量大于Ca、Mg的转移量,这与大部分研究结果相同<sup>[10,22-25]</sup>。会同杉木叶凋落前各元素的转移率都比刺槐(*Robinia pseudoacacia*)<sup>[23]</sup>、杨树(*populus*)<sup>[24]</sup>、樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)<sup>[12]</sup>、新银合欢(*Leucaena leucocephala*)<sup>[8]</sup>、火炬松(*Pinus taeda* L.)<sup>[25]</sup>低(这些都只是进行叶衰老时养分转移的研究);与福建杉木<sup>[13]</sup>相比,除叶的Mg相近外,其余枝叶中各元素转移率均低于福建。会同杉木叶凋落前元素转移率与林宝平等研究的相比<sup>[10]</sup>,P、Ca转移率高于林宝平研究的,N、K、Mg则低于他们。会同不同林龄时杉木叶的养分元素转移率,17年生以前 $K>P>N>Mg>Ca$ ,17年生以后是 $P>K>N>Mg>Ca$ ,与不同林龄时樟子松叶( $P>K>N>Ca>Mg$ )<sup>[12]</sup>、福建杉木叶( $P>K>N>Mg>Ca$ )<sup>[13]</sup>相比存在差别;会同杉木枝的养分元素转移率 $K>P>N>Mg>Ca$ ,也与福建杉木枝<sup>[13]</sup>( $P>K>N>Ca>Mg$ )略有不同。1—25年生会同杉木叶中N、P、Ca转移率随林龄增加而上升,K、Mg随林龄增加而下降,枝中养分元素转移率除P与叶的相反外,其余的与叶的相同,这与10—22年生福建杉木叶和枝的研究结果一样<sup>[13]</sup>;与樟子松叶相比,虽然K的年变化一样,但与其的N和P随林龄增大而下降<sup>[12]</sup>的结论相反。

本研究与同类研究结果差别是由以下原因产生的。(1)本研究的实际是枝叶凋落前养分的转移,其它的研究是枝叶枯死前的养分转移。由于枯死枝叶的宿存性,不会立即从树上掉落。残存在树上枯死枝叶在掉落以前,由于雨水淋溶及风化作用仍可能有养分流失到林地,本研究以活体枝叶与凋落后枝叶的养分浓度差估算其养分向活体组织的转移量,有可能高估了其养分转移量。(2)研究的植物种类不同。刺槐、杨树属于落叶阔叶树,新银合欢是常绿小乔木,黄山松、樟子松、火炬松和杉木则为常绿针叶树。植物种类不同其生理功能和枝、叶的生长周期不一样。枝、叶的生长周期不一样,导致不同林龄段的枝、叶枯死量或凋落量及其养分转移量不一样。而且,常绿树种叶寿命较长,能长时间保持更多的N和P元素,相对而言,落叶树种叶片中N和P元素浓度较低,因而N和P的重吸收率高于常绿树种<sup>[24-25]</sup>。(3)本研究是在同一林分不同林龄进行的,其它同类研究大都用“空间换时间”法,尽管选择的是立地条件基本相似,但仍存在某些差别,都有可能

其研究结果偏移实际。(4)本研究把 1—25 年生林分分成几个连续的林龄段,依据每林龄段前后测定数据分段逐一分析,同类研究则是在林分某一林龄时测定的数据,把林分 1 年生到这个林龄时作为一个时间序列处理(由于用“空间换时间”法,没有该林分以前的数据),所取的时间尺度不一样,导致研究结果也不一样。

从本研究结果看出,枝叶凋落前的养分转移量除受枝叶凋落前和后的养分浓度差值影响外,更多地受枝叶凋落量的控制。众所周知,不同的树种的枝叶生长周期不同,导致不同林龄时凋落的枝叶量不一样;同一树种不同生育阶段生长的枝叶量及林冠层枝叶密集度不同,因此不同生育阶段的枝叶凋落量也可能不相同。这些都能影响养分转移量的大小和年变化特征。从这点上分析,树木枝、叶凋落前养分转移量及其年变化与树木的生理特性、生长发育特征有很大的关联。

本研究 7 年生后各林龄段的叶凋落前养分转移率差异不显著( $P>0.05$ )。这与林宝平等<sup>[10]</sup>研究的相同(研究的是 8、14、21 年生 2 代杉木林和 46 年生 1 代杉木林)。表明对杉木而言,叶枯死养分转移率的大小与杉木生长年龄关系不大。已有研究表明,常绿阔叶林叶的 N、P 的转移率比落叶阔叶林的都低<sup>[24-25]</sup>。这说明植物枝叶凋落前养分转移率与植物的生活型有关。会同不同林龄段杉木林枝叶凋落前的养分转移量中,枝的占总量的 5.59%—28.69%,叶占 71.31%—94.41%,可见,叶在养分内部转移中起主要作用。这与费世民<sup>[25]</sup>等研究的结果相同。而且也证实了 Miller<sup>[26]</sup>的叶是林木体内养分转移的最重要的源的结论。

从本研究的结果看出,不仅叶枯死前可以发生养分转移,枝枯死前也可以发生养分转移,而且不同粗细、不同林龄的枝条在枯死前都存在养分的迁移。这点在福建三明市的杉木的同类研究中<sup>[13]</sup>得到证实。用“时空转换法”研究的福建三明市幼龄林(10 年生)、成龄林(22 年生)、过熟林(34 年生)杉木养分内循环发现,不同林龄时的杉木活枝的养分浓度均极显著高于枯枝的养分浓度<sup>[13]</sup>。这实际意味着所有枝条枯死前已发生养分转换。

本研究估算不同林龄段的杉木枝叶的养分转移量,并不是以某林龄段内枯死的枝叶量估算的,而是以某林龄段内脱离树体(凋落)的枝叶量估算的。由于枯死枝叶的宿存性,枯死枝叶不会立即从树上掉落,有些还残存在树上。本文并没有估算这些存留在树上的枯死枝叶的养分转移量,因此,本文研究枝叶的养分转移量比实际的养分转移量偏低。如何估算某林龄宿存的枯死枝叶量,目前还没有较可行的方法。如果,得知不同林龄时的枝叶生物量和枝叶的生长周期,用枝叶生长周期估算不同林龄时的枝叶枯死量,就能较好地解决这个问题。例如,若杉木 5 年生时生产的枝叶量分别为  $W_1$  和  $W_2$ ,枝叶生长周期分别 5 年和 10 年。那么林分 10 年生时,叶的枯死量为  $W_1$ ,林分 15 年生时,枝的枯死量为  $W_2$ ,而不必管枯死的枝叶是残存在树上还是掉落了。这样推算出的不同林龄时的枝叶枯死量,用来估算不同林龄时的枯死枝叶的养分转移量,其结果更逼近实际。

目前对植物枝、叶衰老时养分向活体转移的机制还不完全了解。虽然不少研究表明,从土壤贫瘠生境中植物养分再吸收效率高于土壤肥沃生境中植物<sup>[27-29]</sup>,也有研究指出植物养分转移与土壤养分供给性大小相关性不大<sup>[30]</sup>,贫瘠土壤并不一定是植物体内养分转移的驱动力。由此看来,植物体内养分转移再利用只是植物对养分贫瘠环境的一种适应机制,也是植物保存养分并维持体内养分平衡的一种重要养分利用策略<sup>[31]</sup>。枝、叶衰老时养分向活体养分转移的机理有可能是植物本身具有这种自我调控的反馈机制,通过这种调控机制使养分再吸收和再利用,这种机制可能是乔木在自然界长期的生存竞争中形成的<sup>[17-18]</sup>。一些研究者用植物生理中“源-汇”的理论分析树木调节体内的养分转移的机制。认为树木器官在某些生理条件下是养分的源,在另一些生理条件下可能是汇,正由于这种汇源的作用,调控植物枝叶衰老时养分向活体流动<sup>[28]</sup>。植物枝、叶衰老时养分向活体的转移是一个非常复杂的生理生化过程,对它们的形成机制的研究仍是一个非常薄弱的环节,揭示体内的养分转移内在调控机制仍然是生理生态学亟待解决的重要问题。

#### 4 结论

会同杉木林枝叶凋落前年均养分转移量为 3.22—31.89 kg hm<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>。主要是叶的转移量,占 71.31%—94.

41%,枝只占 5.59%—28.69%。就各养分元素而言,N 和 K 占总量 83.75%—84.25%,P、Ca、Mg 只占总量 15.75%—16.25%。

枝的养分转移量随林龄增加而增加,叶的养分转移量从幼林到近熟林阶段逐渐上升,成熟林阶段开始下降。养分转移总量随林龄变化除受不同林龄段枝叶凋落前和后的养分元素浓度差值影响外,更多地受不同林龄段的枝叶凋落量控制。

任一个林龄阶段,枝凋落前各养分元素转移率的大小依次都是  $K>P>N>Mg>Ca$ ;叶凋落前各元素转移率的大小顺序是,林分 16 年生以前, $K>P>N>Mg>Ca$ ,16 年生后, $P>K>N>Mg>Ca$ 。枝和叶的养分转移率都随林龄增加而增大,各林龄段的枝凋落前的养分转移率差异不显著( $P>0.05$ ),1—7 年生内叶凋落前的养分转移率与其它林龄段的叶的差异显著( $P<0.05$ ),其余各林龄段之间的养分转移率差异不显著( $P>0.05$ )。

会同杉木枝叶对养分再吸收利用能力随林龄增加而增强,叶的养分再吸收利用能力大于枝。就具体养分元素而言,枝对 K 的再吸收利用能力 $>P>N>Mg>Ca$ ;对 N 和 Ca 再吸收利用能力随林龄增加而增加,对 K、P 和 Mg 则随林龄增加而下降。16 年生以前叶对 K 再吸收利用能力 $>P>N>Mg>Ca$ ,16 年生后则为  $P>K>N>Mg>Ca$ ;对 N、Ca 和 P 的再吸收利用能力随林龄增加而上升,K 和 Mg 则随林龄增加而降低。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] Miller H G. Dynamics of nutrient cycling in plantation ecosystems//Bowen G D, Nambiar E K S, eds. Nutrition of Plantation Forests. London: Academic Press, 1984: 53-78.
- [ 2 ] Brant A N, Chen H Y H. Patterns and mechanisms of nutrient resorption in plants. Critical Reviews in Plant Sciences, 2015, 34(5): 471-486.
- [ 3 ] Aerts R. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? Journal of Ecology, 1996, 84(4): 597-608.
- [ 4 ] Chen H Y H, Brassard B W. Intrinsic and extrinsic controls of fine root life Span. Critical Reviews in Plant Sciences, 2013, 32(3): 151-161.
- [ 5 ] Sardans J, Peñuelas J. The role of plants in the effects of global change on nutrient availability and stoichiometry in the plant-soil system. Plant Physiology, 2012, 160(4): 1741-1761.
- [ 6 ] Poorter H, Niklas K J, Reich P B, Oleksyn J, Poot P, Mommer L. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. New Phytologist, 2012, 193(1): 30-50.
- [ 7 ] 宗宁, 石培礼, 耿守保, 马维玲. 北方山区主要森林类型树木叶片氮、磷回收效率研究. 中国生态农业学报, 2017, 25(4): 520-529.
- [ 8 ] 邓浩俊, 陈爱民, 严思维, 林勇明, 张广帅, 杜锟, 吴承祯, 洪伟. 不同林龄新银合欢重吸收率及其 C:N:P 化学计量特征. 应用与环境生物学报, 2015, 21(3): 522-527.
- [ 9 ] 邱岭军, 胡欢甜, 林宝平, 汪凤林, 林宇, 何宗明, 刘桌明. 不同林龄杉木养分重吸收率及其 C: N: P 化学计量特征. 西北林学院学报, 2017, 32(4): 22-27.
- [ 10 ] 林宝平, 何宗明, 林思祖, 胡欢甜, 邱岭军, 刘桌明. 不同林龄杉木枝叶大量元素转移特征. 森林与环境学报, 2017, 37(1): 34-39.
- [ 11 ] Ye G F, Zhang S J, Zhang L H, Lin Y M, Wei S D, Liao M M, Lin G H. Age-related changes in nutrient resorption patterns and tannin concentration of *Casuarina equisetifolia* plantations. Journal of Tropical Forest Science, 2012, 24(4): 546-556.
- [ 12 ] 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.
- [ 13 ] 周丽丽. 不同发育阶段杉木人工林养分内循环与周转利用效率的研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2014: 80-82.
- [ 14 ] Delgado-Baquerizo M, Maestre F T, Gallardo A, Bowker M A, Wallenstein M D, Quero J L, Ochoa V, Gozalo B, García-Gómez M, Soliveres S, García-Palacios P, Berdugo M, Valencia E, Escolar C, Arredondo T, Barraza-Zepeda C, Bran D, Carreira J A, Chaieb M, Conceição A A, Derak M, Eldridge D J, Escudero A, Espinosa C I, Gaitán J, Gatica M G, Gómez-González S, Guzman E, Gutiérrez J R, Florentino A, Hepper E, Hernández R M, Huber-Sannwald E, Jankju M, Liu J S, Mau R L, Miriti M, Moneris J, Naseri K, Noumi Z, Polo V, Prina A, Pucheta E, Ramírez E, Ramírez-Collantes D A, Romão R, Tighe M, Torres D, Torres-Díaz C, Ungar E D, Val J, Wamiti W, Wang D L, Zaady E. Decoupling of soil nutrient cycles as a function of aridity in global drylands. Nature, 2013, 502(7473): 672-676.
- [ 15 ] 安卓, 牛得草, 文海燕, 杨益, 张洪荣, 傅华. 氮素添加对黄土高原典型草原长芒草氮磷重吸收率及 C:N:P 化学计量特征的影响. 植物生态学报, 2011, 35(8): 801-807.
- [ 16 ] 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.
- [ 17 ] Lal C B, Annapuruna C, Raghubanshi A S, Singh J S. Effect of leaf habit and soil type on nutrient resorption and conservation in woody species of a dry tropical environment. Canadian Journal of Botany, 2001, 79(9): 1066-1075.
- [ 18 ] Hobbie S E. Effects of plant species on nutrient cycling. Trends in Ecology & Evolution, 1992, 7(10): 336-339.

- [19] 国家林业局. 第八次全国森林资源清查结果. 林业资源管理, 2014, (1): 1-2.
- [20] 张万儒, 许本彤. 森林土壤定位研究方法. 北京: 中国林业出版社, 1986: 30-36.
- [21] 刘爱琴, 范少辉, 林开敏, 马祥庆, 盛炜彤. 不同栽植代数杉木林养分循环的比较研究. 植物营养与肥料学报, 2005, 11(2): 273-278.
- [22] Yuan Z Y, Li L H, Han X G, Huang J H, Wan S Q. Foliar nitrogen dynamics and nitrogen resorption of a sandy shrub *Salix gordejewii* in Northern China. *Plant and Soil*, 2005, 278(1/2): 183-193.
- [23] 刘增文, 李雅素. 黄土残源沟壑区刺槐人工林生态系统的养分循环通量与平衡分析. 生态学报, 1999, 19(5): 630-634.
- [24] 沈善敏, 宇万太, 张璐, 廉鸿志. 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.
- [25] 费世民. 火炬松人工林养分体内转移与内循环研究. 林业科学, 2001, 37(3): 14-19.
- [26] Tang L Y, Han W X, Chen Y H, Fang J Y. Resorption proficiency and efficiency of leaf nutrients in woody plants in eastern China. *Journal of Plant Ecology*, 2013, 6(5): 408-417.
- [27] Killingbeck K T. The terminological jungle revisited; making a case for use of the term resorption. *Oikos*, 1986, 46(2): 263-264.
- [28] Miller H G. Carbon X nutrient interaction—the limitations to productivity, *Proceeding of International Conference. Tree Physiology*, 1986, 2(1/3): 373-385.
- [29] Bridgham S D, Pastor J, McLaugherty C A, Richardson C J. Nutrient-use efficiency: a litter fall index, a model, and a test along a nutrient-availability gradient in North Carolina Peatlands. *The American Naturalist*, 1995, 145(1): 1-21.
- [30] 王希华, 黄建军, 闫恩荣. 天童国家森林公园若干树种叶水平上养分利用效率的研究. 生态学杂志, 2004, 23(4): 13-16.
- [31] Milla R, Castro-Díez P, Maestro-Martínez M, Montserrat-Martí G. Does the gradualness of leaf shedding govern nutrient resorption from senescing leaves in Mediterranean woody plants? *Plant and Soil*, 2005, 278(1/2): 303-313.