

# 辽东山区主要阔叶树种叶片养分含量和再吸收对落叶时间的影响

申 奥<sup>1,2,3</sup> 朱教君<sup>1,2\*</sup> 闫 涛<sup>1,2,3</sup> 卢德亮<sup>1,2,3</sup> 杨 凯<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>中国科学院沈阳应用生态研究所, 中国科学院森林生态与管理重点实验室, 沈阳 110016; <sup>2</sup>中国科学院清原森林生态系统观测研究站, 沈阳 110016; <sup>3</sup>中国科学院大学, 北京 100049

**摘 要** 凋落物是森林生态系统养分的重要来源, 叶片脱落时间是影响其分解的关键因素。东北温带森林中蒙古栎(*Quercus mongolica*)落叶时间较其他树种晚, 在山脊等贫瘠立地叶片甚至第二年春天才脱落。我们假设: 相对于其他树种, 蒙古栎叶片养分元素含量过高、再吸收时间长, 导致叶片延迟脱落。为验证假设, 除蒙古栎外, 选择了落叶时间居中的色木槭(*Acer mono*)和落叶较早的胡桃楸(*Juglans mandshurica*)为对象, 持续监测叶片从成熟至凋落过程中叶片养分元素含量, 包括大量元素: 氮(N)、磷(P)、钾(K)、钙(Ca)和镁(Mg), 微量元素: 铁(Fe)、铜(Cu)、锰(Mn)和锌(Zn); 并分析养分再吸收率。结果表明: 蒙古栎成熟叶养分元素含量介于对照树种之间; 凋落叶N、P和K含量低于对照树种, Fe和Mn含量高于对照树种, 其余元素含量介于对照树种之间。该结果不支持“蒙古栎叶片养分含量过高”假设。蒙古栎叶片N、P和K再吸收率高于对照树种, 再吸收率高低与其落叶时间完全一致; 叶片Cu和Zn再吸收率与对照树种无显著差异; 叶片其余元素未发生再吸收, 其累积率与对照树种无显著差异; 说明养分再吸收与养分含量无关, 可能与树种的种专一性相关, 可能会影响叶片脱落时间。由于蒙古栎多生长在贫瘠土壤, 其成熟叶无法积累更多养分; 为避免叶片脱落后养分进入土壤被其他物种利用, 将养分尽量回收储存于自身, 即蒙古栎叶片养分再吸收过程较长, 叶片脱落较晚。生长在极端贫瘠立地的蒙古栎叶片次年春天才落叶, 可能是由于再吸收一直在进行, 来不及脱落而保留至新生长季开始。落叶晚的树种养分再吸收率高、有利于自身养分保存, 更能适应贫瘠土壤, 反之亦然。

**关键词** 叶片养分含量; 养分再吸收率; 叶片凋落时间; 阔叶树种

申奥, 朱教君, 闫涛, 卢德亮, 杨凯 (2018). 辽东山区主要阔叶树种叶片养分含量和再吸收对落叶时间的影响. 植物生态学报, 42, 573–584. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0041

## Effects of leaf nutrient concentration and resorption on leaf falling time of dominant broad-leaved species in a montane region of eastern Liaoning Province, China

SHEN Ao<sup>1,2,3</sup>, ZHU Jiao-Jun<sup>1,2\*</sup>, YAN Tao<sup>1,2,3</sup>, LU De-Liang<sup>1,2,3</sup>, and YANG Kai<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Key Laboratory of Forest Ecology and Management, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China; <sup>2</sup>Qingyuan Forest Chinese Ecosystem Research Network, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China; <sup>3</sup>University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

### Abstract

**Aims** Litter is an important source of nutrient in forest ecosystems, and its decomposition rate has a significant impact on soil nutrient supply. Previous observations indicated that different leaf falling time resulted in different litter decomposition rates. We found that the leaf falling time of *Quercus mongolica* was later than that of other tree species, especially in the barren soil. However, it is not yet clear why the leaves of *Q. mongolica* fall later. We hypothesized that the leaves of *Q. mongolica* had higher nutrient concentration, and longer time for resorption, which could lead to the later time of leaf falling.

**Methods** We continuously measured N, P, K, Ca, Mg, Cu, Fe, Mn and Zn concentrations in leaves of three tree species (*Q. mongolica*, the leaf falling time is the last; *Juglans mandshurica*, the leaf falling time is the earliest, *Acer mono*, the leaf falling time is in between *Q. mongolica* and *J. mandshurica*) from leaf maturity (August) to litter fall (October) in a montane region of eastern Liaoning Province. We analyzed leaf nutrient concentrations and resorption efficiencies of each species.

收稿日期Received: 2018-02-12 接受日期Accepted: 2018-05-09

基金项目: 国家自然科学基金(31330016和31570600)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31330016 and 31570600).

\* 通信作者Corresponding author (jiaojunzhu@iae.ac.cn)

**Important findings** The nutrient concentrations in mature leaves of *Q. mongolica* are similar to those of other tree species. N, P and K concentrations in the litter of *Q. mongolica* were significantly lower than those of other species ( $p < 0.05$ ), and the resorption efficiencies were generally consistent with the leaf falling time. These findings did not support the hypothesis that leaves of *Q. mongolica* have higher nutrient concentrations than other species. The resorption efficiencies of N, P and K did not influence leaf nutrient concentrations, but were directly related to the biological characteristics of tree species. The leaves of *Q. mongolica* fall later, which might be due to the high adaptability of *Q. mongolica* to the barren soil. Although the mature leaves could not accumulate more nutrients from barren soil, they increased the nutrient use efficiency by prolonging the nutrient resorption time. We inferred that leaves with higher nutrient resorption efficiency would fall later, because of greater nutrient storage such as *Q. mongolica*, which is better adapted to barren soil than other tree species. On the contrary, trees with lower nutrient resorption efficiency generally grow better in the fertile soil, such as *J. mandshurica*.

**Key words** nutrient concentration in leaf; nutrient resorption efficiency; leaf falling time; broadleaved species

Shen A, Zhu JJ, Yan T, Lu DL, Yang K (2018). Effects of leaf nutrient concentration and resorption on leaf falling time of dominant broadleaved species in a montane region of eastern Liaoning Province, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 573–584. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0041

叶片是植物进行光合作用的主要器官, 在植物生长发育过程中发挥重要作用(梁秋霞等, 2006)。秋季植物叶片自然脱落成为凋落叶, 树木的叶片尽管都集中在秋季凋落, 然而由于树种不同, 叶片脱落时间具有较大的差异(范春楠等, 2014)。衰老凋落叶片(凋落叶)的分解在森林生态系统的养分循环和能量流动中具有至关重要的作用, 凋落叶的分解过程是碳、氮等重要养分在生态系统生命组间循环和平衡的核心生态过程(李宜浓等, 2016)。研究表明, 凋落物的分解不仅会增加土壤碳源, 改善土壤理化性质, 还会增加土壤中微生物的数量, 优化微生物群落结构(强学彩等, 2004)。有学者指出, 不同时间产生的凋落物受不同环境因子的影响, 即使经过相同的分解时间, 分解率也会有所差异。例如, 9月份产生的凋落物分解速率比10月份之后产生的凋落物分解速率更高, 分解速率范围在0.78–1.30 (李荣华等, 2011)。由于凋落物中残存有大量养分, 可作为肥料产生经济效益。仅2003–2007年, 辽宁口岸出口的森林凋落物已超过28 000 t, 其中蒙古栎(*Quercus mongolica*)凋落叶占很大比重。蒙古栎是我国东北地区温带森林的主要天然次生林树种, 耐贫瘠, 对土壤条件的适应范围广(于顺利和马克平, 2000)。以往观察发现蒙古栎叶片脱落时间通常比其他树种晚, 东北地区(包括长白山地区、清原地区等)蒙古栎落叶时间在11月左右或次年3–4月。相关研究也记录, 蒙古栎叶片衰老枯黄后, 至次年春天才开始脱落(霍锡敏和张劲松, 2002)。说明蒙古栎叶片脱落延迟属于普遍现象。我们认为这种现象可能与蒙古栎叶片养分元素含量过高、再吸收过程时间长有关。

植物在生长发育过程中, 需要吸收N、P、K、Ca、Mg、Fe和Cu等多种养分元素。N是蛋白质的主要成分和叶绿素的组成部分, 可以起到加速茎、叶生长的作用, 缺N会导致植物生长受到抑制; P主要存在于核蛋白和磷脂中, 其主要作用是促进种子的形成和植物根系的发展, 缺P时会导致地下部分的生长受到抑制; K以离子形式多存在于幼嫩的组织和细胞中, 主要作用于碳水化合物的合成和转移, 缺K会导致植物光合作用减弱(周德超, 1983)。在众多养分元素中N、P是陆地生态系统中植物生长的主要限制因子(Vitousek, 1982; Killingbeck *et al.*, 2002), 在植物的生长代谢过程中起到重要作用。叶片作为植物生长发育中养分元素含量变化最敏感的器官, 在不同生长阶段不同元素的输入输出比例导致叶片中养分含量呈现明显的动态变化(刘佳庆等, 2015)。由于物候期、土壤养分和立地条件等影响, 叶片中各种养分元素的含量也存在差异(阴黎明等, 2009)。有研究指出, 阔叶树种叶片N、P和K含量在5月份达到最高, 7–8月达到稳定状态, 8月之后养分含量急剧下降并且下降趋势相似(Yan *et al.*, 2016)。同时有研究表明, 辽东栎(*Quercus liaotungensis*)叶片中N、P的回收(再吸收)率分别可以达到67%和87% (孙书存和陈灵芝, 2001)。但以往研究主要集中在叶片N、P含量的变化, 对于叶片中微量养分元素的研究较少。微量养分元素(Fe、Mn、Cu和Zn等)含量虽少, 却对植物的光合释氧、维持细胞器的正常结构、活化酶活性等方面有着不可或缺的作用, 如: Fe是植物体内多种重要氧化还原酶(铁硫蛋白类、细胞色素类等)的辅基, 植物缺Fe会产生明显的缺绿病; Zn是植物

体内多种酶的组成成分, 主要作用于激活碳酸酐酶和脱氢酶, 同时Zn还能提高植物的耐旱和抗病能力; Mn可以维持叶绿体结构的稳定性, 缺Mn会导致植物蛋白质合成减少, 生长不良; Cu是植物体中重要蛋白质的成分, 并且与光合作用有关(袁玉信, 1996)。

植物叶片在衰老的过程中, 会将叶片的部分养分回收, 储存至根、茎等部位, 作为新枝、新叶生长所需的养分来源(王文卿和林鹏, 1999), 这一过程被称为养分再吸收(Killingbeck, 1986; Aerts, 1996; Yan *et al.*, 2016)。养分再吸收延长了养分在植物体内的保存时间, 减少植物因凋落物矿化、分解时间长产生的生长抑制(Wright *et al.*, 2004; Drenovsky *et al.*, 2013; 刘宏伟, 2014), 降低植物本身对土壤养分供应的依赖(薛立等, 2005; Ratnam *et al.*, 2008; 闫涛等, 2014b), 最终提高植物对环境的适应能力(May & Killingbeck, 1992)。有研究表明, 笃斯越桔(*Vaccinium uliginosum*)叶片中N、P和K的回收率均高于岳桦(*Betula ermanii*), 反映出笃斯越桔更能适应养分贫瘠的土壤(刘佳庆等, 2015)。关于养分再吸收与叶片脱落时间关系的研究至今没有定论。有学者指出, 常绿树种叶片寿命越长, N再吸收率越高, 平均滞留期越长(Killingbeck, 1996; Pornon & Lamaze., 2007; Corte *et al.*, 2009); 另一部分研究则认为, 叶片脱落持续时间越长, N再吸收率越低(Del Arco *et al.*, 1991); Chapin和Moilanen (1991)以*Betula papyrifera*为研究对象, 发现N、P再吸收率与叶片脱落时间没有明显关系。但以往对于叶片养分再吸收及叶片脱落时间的研究主要针对常绿树种, 并且多集中于N、P(邢雪荣等, 2000), 关于阔叶树种养分再吸收与叶片脱落时间关系的研究较为少见。

蒙古栎叶片寿命较其他树种长, 根据叶经济谱原则, 其叶片N含量应该较低, 属于缓慢投资收益型物种(Wright *et al.*, 2004; 陈莹婷和许振柱, 2014)。然而, Wright等(2004)在得出叶经济谱的同时, 指出中国叶经济谱的研究仍有空缺。有研究表明, 叶片N含量对土壤营养状况的依赖度较高, 不遵从叶经济谱原则(Walters & Gerlach, 2013)。同时, 我们的前期数据表明, 蒙古栎成熟叶养分含量高于色木槭(*Acer mono*)(闫涛等, 2014a)。因此蒙古栎是否遵循叶经济谱原则, 我们尚不清楚。而以往观察发现蒙古栎较其他树种更耐贫瘠环境, 并且当地林农会大量收集

蒙古栎叶片用于肥料制作或出口。因此, 我们做出假设: 蒙古栎叶片养分元素含量过高、再吸收时间长, 导致叶片延迟脱落。本研究以中国东北典型的温带次生林生态系统为研究区域, 选取不同落叶时间的关键树种蒙古栎、色木槭和胡桃楸(*Juglans mandshurica*)(胡理乐等, 2005)为研究对象, 通过测定3个树种叶片从成熟至凋落过程中养分元素(大量元素: N、P、K、Ca和Mg; 微量元素: Fe、Mn、Cu和Zn)浓度变化和养分再吸收率, 探究叶片养分元素、养分再吸收与叶片脱落时间的关系。旨在从养分角度解释蒙古栎叶片延迟脱落的原因, 为林地养分循环研究提供参考。

## 1 研究区和研究方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于中国科学院清原森林生态系统观测研究站——辽宁省清原满族自治县南部(124.91° E, 41.85° N)。该区域属于长白山余脉, 海拔466–1 116 m, 属于温带季风性气候。年平均气温为3.9–5.4 °C, 极端最低气温为–37.6 °C, 极端最高气温为36.7 °C, 1月为最冷月, 平均气温–12.1 °C, 7月为最热月, 平均气温21.0 °C。年日照时间2 433 h, 全年无霜期120–139天, 年降水量700–850 mm, 降水集中在6–9月, 植物生长季为4–9月(Zhu *et al.*, 2007)。该区地形以山地为主, 土壤为典型棕色森林土, pH值为5.5–6.5(朱教君等, 2009; 闫涛等, 2014a)。植被属于长白山植物区系, 地带性植被为阔叶红松(*Pinus koraiensis*)混交林。由于20世纪初的大规模人为干扰和大范围火烧, 阔叶红松林大部分消失, 取而代之的是以阔叶树种为主的天然次生林。组成次生林的主要树种有: 蒙古栎、色木槭、胡桃楸、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、花曲柳(*Fraxinus chinensis* subsp. *rhynchophylla*)、黄檗(*Phellodendron amurense*)、三花枫(*Acer triflorum*)、杨树(*Populus* spp.)和桦树(*Betula* spp.)等; 灌木主要有: 刺五加(*Acanthopanax senticosus*)、五味子(*Schisandra chinensis*)和珍珠梅(*Sorbaria sorbifolia*)等; 草本植物主要有: 木贼(*Equisetum hyemale*)、蚊子草(*Filipendula palmata*)和短果茴芹(*Pimpinella brachycarpa*)等。

### 1.2 样地选取

在研究区内, 2016年选取土壤质地相似的3块50 m × 50 m次生林样地, 2017年加选一块样地(表1),

表1 样地概况

Table 1 Site characteristics

林型 Forest type	密度 Stem density (tree·hm <sup>-2</sup> )	胸径 DBH (cm)	坡向 Aspect (°)	坡度 Slope (°)	坡位 Slope position
次生林1 Secondary forest 1 (SF1)	1 425	23.0 ± 4.4	274	42	中坡 Middle slope
次生林2 Secondary forest 2 (SF2)	2 050	21.4 ± 2.4	200	40	中坡 Middle slope
次生林3 Secondary forest 3 (SF3)	1 500	22.6 ± 2.8	349	35	中坡 Middle slope
次生林4 Secondary forest 4 (SF4)	1 700	25.3 ± 2.2	213	45	中坡 Middle slope

胸径数据为平均值±标准误差。次生林1、次生林2、次生林3为2016年选取的样地，次生林4为2017年增加的样地。

Diameter at breast height (DBH) is given as the mean ± SE. SF1, SF2 and SF3 are the samples in 2016, and SF 4 is the sample added in 2017.

所有样方内地势平坦、林木生长状况良好。样方与林分边缘距离均大于50 m。

### 1.3 样品采集

在每块样地内随机选取生长良好的蒙古栎、胡桃楸和色木槭成树各5棵进行标记，测量后数据分别取平均值作为样地的数值，统计时，对4块样地(2016年3块样地)的数据进行分析。成树的胸径在25 cm以上，树龄在50–60 a之间。在叶片成熟至叶片完全脱落期间进行连续采样，2016年对蒙古栎采样5次，色木槭采样3次、胡桃楸采样2次；2017年对蒙古栎采样6次，色木槭采样5次，胡桃楸采样4次(表2)。成熟叶(8月中旬)选择完全展叶、健康的叶片。凋落叶(9月末至10月末)选择完全干枯发黄、轻摇树枝就能掉落的叶片(Wright & Westoby, 2003; Yan *et al.*, 2016)。选取冠层中部的叶片进行取样，代表整个冠层的叶片，每株样树每次采集叶片40片(曾德慧等, 2005; Yan *et al.*, 2016)。

### 1.4 样品养分元素测定

将叶片置于烘箱中105 °C杀青30 min，之后65 °C烘干48 h至恒质量。将烘干后的样品粉碎并过60目筛，装袋标记后用于养分元素的分析。叶片P含量采用酸溶-钼锑抗比色法测定(李酉开, 1989)。叶片C、N含量采用元素分析仪(Elementar Vario EL, Langensfeld, German)测定。采用原子吸收分光光度计(5100 ICP-OES, Agilent Technologies, Santa

表2 采样时间

Table 2 Sampling time

	蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>		色木槭 <i>Acer mono</i>		胡桃楸 <i>Juglans mandshurica</i>	
	2016	2017	2016	2017	2016	2017
	采样时间 Sampling time (Month-day)	8-15	7-25	8-15	7-25	8-15
	9-20	8-15	9-20	8-15	9-20	8-15
	10-01	9-05	10-01	9-05		9-05
	10-10	9-25		9-25		9-25
	10-20	10-15		10-15		
		10-25				

www.plant-ecology.com

Clara, USA)测定叶片中大量养分元素(K、Ca和Mg)和微量养分元素(Mn、Cu、Fe和Zn)的含量。

### 1.5 数据处理

运用Microsoft Office Excel 2007和SPSS 22.0进行数据处理和分析，采用SigmaPlot 10.0作图。利用单因素方差分析和最小显著差异法检验同一时期不同树种之间叶片中养分浓度的差异以及成熟叶片和凋落叶片中的养分再吸收率的差异。采用重复测量方差分析检验同一树种不同时期叶片中养分浓度的变化(2016年仅对胡桃楸叶片进行两次采集，因此采用配对 $t$ 检验法)。养分再吸收率计算公式有多种，本研究采用单位质量的计算公式：养分再吸收率(%) = (成熟叶养分浓度-凋落叶养分浓度)/成熟叶养分浓度×100%。

## 2 结果

### 2.1 叶片从生长旺季至凋落末期养分元素含量变化

通过单因素方差分析对比3个树种成熟叶大量元素含量，结果表明：2016年3个树种叶片N含量没有显著差异( $p > 0.05$ )；叶片P含量为蒙古栎>胡桃楸>色木槭( $p < 0.05$ )；叶片K含量为胡桃楸>蒙古栎>色木槭；叶片Ca含量为胡桃楸>色木槭>蒙古栎；叶片Mg含量为色木槭>胡桃楸>蒙古栎。2017年3个树种叶片N、P含量均为胡桃楸>蒙古栎>色木槭；叶片K、Ca含量均为胡桃楸>色木槭>蒙古栎；叶片Mg含量为色木槭>胡桃楸>蒙古栎。对于微量元素，3个树种叶片Fe、Zn含量在2016年与2017年均没有显著差异( $p > 0.05$ )；叶片Mn含量2016年与2017年均均为蒙古栎>色木槭>胡桃楸( $p < 0.05$ )；叶片Cu含量2016年为胡桃楸>色木槭>蒙古栎，2017年为胡桃楸>蒙古栎>色木槭(表3, 表4)。

通过对比3个树种凋落叶大量元素含量，得出以下结果：2016年3个树种叶片N、K含量均为胡桃楸>色木槭>蒙古栎( $p < 0.05$ )，其中蒙古栎叶片N、K含

量分别是对照树种的43%–69%和22%–70%; P含量为胡桃楸>蒙古栎>色木槭; Ca含量为蒙古栎>色木槭>胡桃楸, 蒙古栎是对照树种的1.5倍以上; Mg含量为色木槭>蒙古栎>胡桃楸。2017年3个树种叶片N、P和K含量均为胡桃楸>色木槭>蒙古栎( $p < 0.05$ ), 其中蒙古栎P含量是对照树种的31%–56%; Ca、Mg含量为色木槭>胡桃楸>蒙古栎。微量元素中, 2016年叶片Fe含量为蒙古栎>胡桃楸>色木槭( $p < 0.05$ ); Mn含量为蒙古栎>色木槭>胡桃楸; Cu含量为胡桃楸>蒙古栎>色木槭; Zn含量为胡桃楸>色木槭>蒙古栎。2017年叶片Fe、Mn含量均为蒙古栎>色木槭>胡桃楸( $p < 0.05$ ), 其中蒙古栎Fe、Mn含量是对照树种的1–2倍; Cu含量为胡桃楸>蒙古栎>色木槭; Zn含量为色木槭>蒙古栎>胡桃楸(表3, 表4)。

通过对2016年与2017年3个树种不同时间段叶片大量养分元素含量的监测, 得出结果如下: 3个树种叶片中N、P和K含量均随时间呈现降低的趋势( $p < 0.05$ ), 胡桃楸叶片K含量无显著变化趋势( $p >$

0.05), 并且在胡桃楸完全落叶后, 色木槭与蒙古栎叶片中N、P和K含量在9月20日至9月25日开始大幅度降低, 含量变化显著。2016年蒙古栎叶片P、K含量于10月份之后开始大幅度降低; 2016年与2017年叶片中Ca含量随时间呈现增加的趋势, 2016年胡桃楸叶片Ca含量没有显著变化; 2016年蒙古栎叶片Mg含量在10月10日至10月20日显著升高, 色木槭叶片Mg含量没有发生显著变化, 胡桃楸叶片Mg含量随时间降低。2017年蒙古栎叶片Mg含量呈现先降低后升高之后降低的趋势, 但成熟叶(8月15日)与凋落叶(10月25日) Mg含量没有显著差异, 胡桃楸叶片Mg含量随时间降低, 色木槭叶片Mg含量先降低后升高(图1)。

通过对2016年与2017年3个树种不同时间段叶片微量养分元素含量的监测, 得出如下结果: 3个树种叶片Cu含量在两年中均呈现降低趋势( $p < 0.05$ ); 2016年蒙古栎叶片Fe含量呈现先升高再降低之后升高的趋势, 色木槭叶片Fe含量呈现先升高再降低的

表3 不同树种成熟叶(8月中旬)与凋落叶大量养分元素含量(mg·g<sup>-1</sup>) (平均值±标准误差)

Table 3 Macroelement concentrations of mature (middle August) and senescent leaves of different tree species (mg·g<sup>-1</sup>) (mean ± SE)

树种 Tree species	年 Year	N		P		K		Ca		Mg	
		成熟叶 Mature leaves	凋落叶 Senescent leaves	成熟叶 Mature leaves	凋落叶 Senescent leaves	成熟叶 Mature leaves	凋落叶 Senescent leaves	成熟叶 Mature leaves	凋落叶 Senescent leaves	成熟叶 Mature leaves	凋落叶 Senescent leaves
蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	2016	25.01 ± 1.42 <sup>a</sup>	10.40 ± 0.42 <sup>a</sup>	1.55 ± 0.05 <sup>a</sup>	0.83 ± 0.07 <sup>a</sup>	9.63 ± 0.78 <sup>a</sup>	4.83 ± 0.16 <sup>a</sup>	9.61 ± 0.68 <sup>a</sup>	32.08 ± 1.34 <sup>a</sup>	2.04 ± 0.04 <sup>a</sup>	2.14 ± 0.13 <sup>a</sup>
	2017	23.50 ± 0.70 <sup>A</sup>	10.19 ± 0.32 <sup>A</sup>	1.15 ± 0.03 <sup>A</sup>	0.37 ± 0.03 <sup>A</sup>	7.27 ± 0.30 <sup>A</sup>	2.87 ± 0.33 <sup>A</sup>	10.99 ± 0.62 <sup>A</sup>	15.45 ± 0.68 <sup>A</sup>	1.57 ± 0.09 <sup>A</sup>	1.53 ± 0.08 <sup>A</sup>
色木槭 <i>Acer mono</i>	2016	22.67 ± 0.38 <sup>a</sup>	16.16 ± 0.78 <sup>b</sup>	1.11 ± 0.05 <sup>b</sup>	0.56 ± 0.07 <sup>b</sup>	9.02 ± 1.16 <sup>b</sup>	6.82 ± 0.37 <sup>b</sup>	16.94 ± 1.76 <sup>b</sup>	21.00 ± 1.77 <sup>b</sup>	3.09 ± 0.32 <sup>b</sup>	3.10 ± 0.23 <sup>b</sup>
	2017	22.31 ± 0.38 <sup>A</sup>	14.71 ± 1.17 <sup>B</sup>	1.10 ± 0.06 <sup>A</sup>	0.66 ± 0.06 <sup>B</sup>	8.54 ± 0.34 <sup>B</sup>	5.71 ± 0.40 <sup>B</sup>	17.56 ± 0.58 <sup>B</sup>	24.07 ± 0.59 <sup>B</sup>	2.93 ± 0.10 <sup>B</sup>	4.13 ± 0.04 <sup>B</sup>
胡桃楸 <i>Juglans mandshurica</i>	2016	26.32 ± 1.27 <sup>a</sup>	21.18 ± 1.60 <sup>c</sup>	1.54 ± 0.02 <sup>a</sup>	0.86 ± 0.03 <sup>a</sup>	14.94 ± 0.98 <sup>b</sup>	12.89 ± 0.88 <sup>c</sup>	17.63 ± 1.10 <sup>b</sup>	18.50 ± 0.89 <sup>b</sup>	2.66 ± 0.17 <sup>a</sup>	2.11 ± 0.23 <sup>a</sup>
	2017	27.34 ± 0.72 <sup>B</sup>	23.64 ± 1.47 <sup>C</sup>	1.49 ± 0.07 <sup>B</sup>	1.19 ± 0.09 <sup>C</sup>	14.89 ± 0.37 <sup>C</sup>	12.87 ± 0.68 <sup>C</sup>	19.21 ± 1.11 <sup>C</sup>	21.45 ± 0.79 <sup>B</sup>	2.58 ± 0.18 <sup>B</sup>	2.53 ± 0.18 <sup>C</sup>

同列不同的小写字母和大写字母分别表示2016年和2017年不同树种间养分元素含量差异显著( $p < 0.05$ ; 2016年 $n = 3$ , 2017年 $n = 4$ ).  
Different lowercase letters and capital letters in each column indicate significant differences in 2016 and 2017 ( $p < 0.05$ ; 2016:  $n = 3$ ; 2017:  $n = 4$ ).

表4 不同树种成熟叶(8月中旬)与凋落叶微量养分元素含量(μg·g<sup>-1</sup>) (平均值±标准误差)

Table 4 Microelement concentrations of mature (middle August) and senescent leaves of different tree species(μg·g<sup>-1</sup>) (mean ± SE)

树种 Tree species	年 Year	Fe		Mn		Cu		Zn	
		成熟叶 Mature leaves	凋落叶 Senescent leaves	成熟叶 Mature leaves	凋落叶 Senescent leaves	成熟叶 Mature leaves	凋落叶 Senescent leaves	成熟叶 Mature leaves	凋落叶 Senescent leaves
蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	2016	128.60 ± 27.98 <sup>a</sup>	319.23 ± 16.72 <sup>a</sup>	247.51 ± 9.76 <sup>a</sup>	426.81 ± 36.44 <sup>a</sup>	6.64 ± 0.36 <sup>a</sup>	5.95 ± 0.11 <sup>a</sup>	46.20 ± 5.73 <sup>a</sup>	27.41 ± 2.93 <sup>a</sup>
	2017	189.16 ± 14.65 <sup>A</sup>	240.12 ± 12.84 <sup>A</sup>	382.69 ± 33.60 <sup>A</sup>	409.22 ± 29.70 <sup>A</sup>	7.25 ± 0.22 <sup>A</sup>	5.27 ± 0.18 <sup>A</sup>	63.09 ± 4.47 <sup>A</sup>	58.76 ± 7.88 <sup>A</sup>
色木槭 <i>Acer mono</i>	2016	105.75 ± 28.32 <sup>a</sup>	195.57 ± 8.93 <sup>b</sup>	164.50 ± 32.73 <sup>b</sup>	205.60 ± 35.10 <sup>b</sup>	7.18 ± 0.32 <sup>a</sup>	4.90 ± 0.43 <sup>a</sup>	71.21 ± 21.53 <sup>a</sup>	33.81 ± 6.08 <sup>a</sup>
	2017	208.29 ± 12.93 <sup>A</sup>	237.51 ± 12.49 <sup>A</sup>	205.24 ± 19.54 <sup>B</sup>	230.44 ± 23.07 <sup>B</sup>	5.88 ± 0.18 <sup>B</sup>	3.88 ± 0.19 <sup>B</sup>	63.15 ± 6.53 <sup>A</sup>	60.87 ± 7.15 <sup>A</sup>
胡桃楸 <i>Juglans mandshurica</i>	2016	75.33 ± 11.49 <sup>a</sup>	228.88 ± 32.49 <sup>b</sup>	135.91 ± 5.26 <sup>b</sup>	165.59 ± 14.71 <sup>b</sup>	9.01 ± 0.49 <sup>b</sup>	7.70 ± 0.30 <sup>b</sup>	29.91 ± 5.75 <sup>a</sup>	52.74 ± 2.84 <sup>b</sup>
	2017	204.29 ± 28.80 <sup>A</sup>	166.45 ± 6.46 <sup>B</sup>	170.05 ± 12.11 <sup>B</sup>	217.08 ± 15.67 <sup>B</sup>	9.51 ± 0.55 <sup>C</sup>	8.21 ± 0.30 <sup>C</sup>	44.67 ± 5.18 <sup>A</sup>	49.65 ± 4.29 <sup>A</sup>

同列不同的小写字母和大写字母分别表示2016年和2017年不同树种间养分元素含量差异显著( $p < 0.05$ ; 2016年 $n = 3$ , 2017年 $n = 4$ ).  
Different lowercase letters and capital letters in each column indicate significantly different in 2016 and 2017 ( $p < 0.05$ ; 2016:  $n = 3$ ; 2017:  $n = 4$ ).

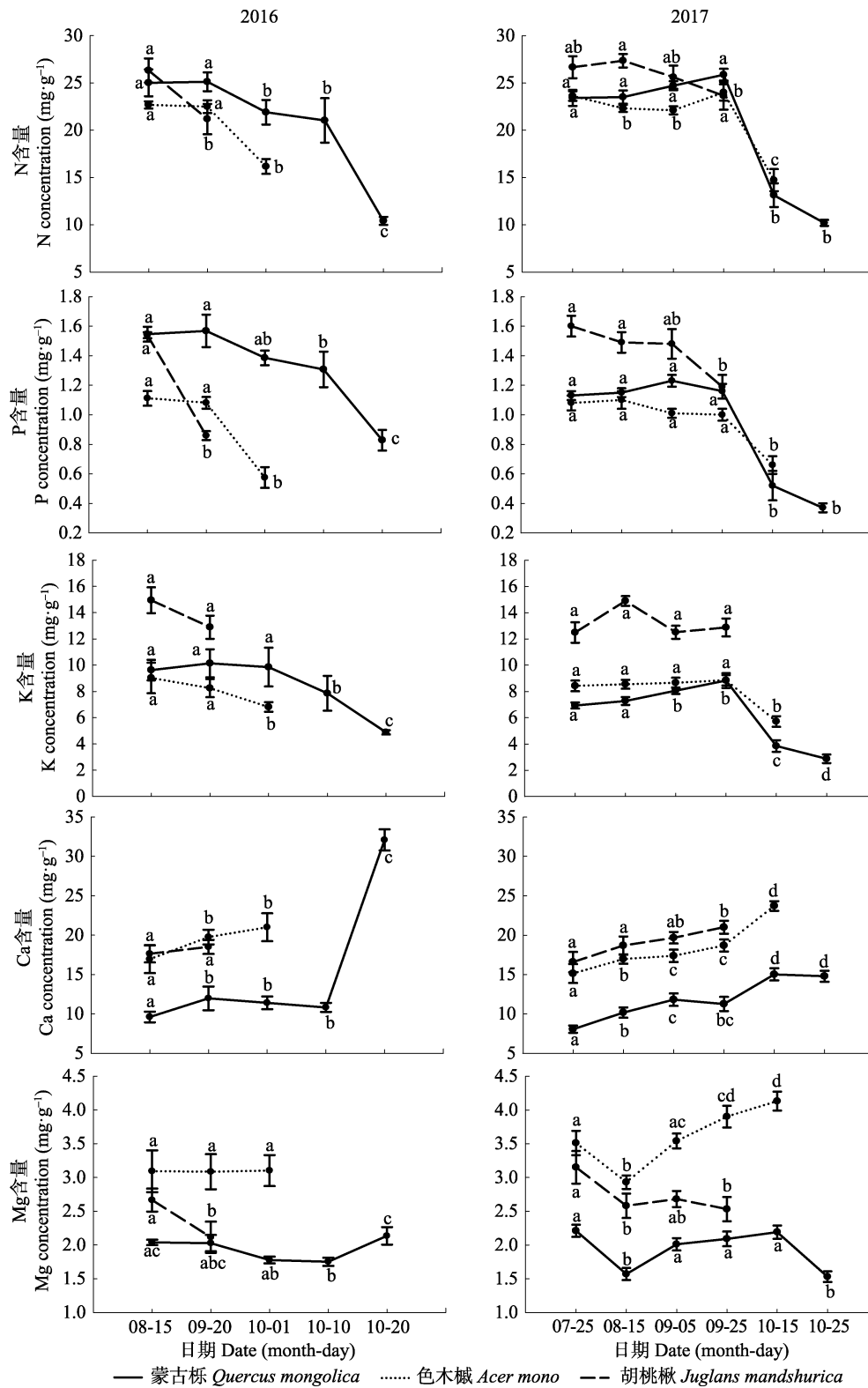


图1 不同树种叶片大量养分元素含量变化趋势(平均值±标准误差)。不同的字母表示同一树种叶片养分含量在不同时间差异显著( $p < 0.05$ ; 2016年 $n = 3$ , 2017年 $n = 4$ )。

Fig. 1 Dynamic of leaf macroelement concentrations of different tree species (mean ± SE). Different letters indicate significant differences of the same tree species at different times ( $p < 0.05$ ; 2016:  $n = 3$ ; 2017:  $n = 4$ ).

趋势, 核桃楸叶片Fe含量为升高趋势; 2017年3个树种叶片Fe含量没有随时间发生显著变化( $p > 0.05$ )。

2016年蒙古栎与色木槭叶片Mn含量为增加趋势, 胡桃楸叶片Mn含量没有显著性差异; 2017年蒙古栎

与色木槭叶片Mn含量随时间无显著性变化, 胡桃楸叶片Mn含量为增加趋势。2016年蒙古栎叶片Zn含量随时间先升高后降低, 色木槭叶片Zn含量随时间变化不显著, 胡桃楸叶片Zn含量随时间增加; 2017年3个树种叶片Zn含量随时间变化均不显著(图2)。

### 2.2 不同树种养分再吸收效率对比

通过检测3个树种叶片的养分再吸收率, 发现

不同树种叶片对于同一种养分的再吸收率具有不同表现。2016年与2017年叶片N、K再吸收率为蒙古栎 > 色木槭 > 胡桃楸, 蒙古栎N、K再吸收率可达45%–59%, 比对照树种高1倍以上。叶片Ca累积率为蒙古栎 > 色木槭 > 胡桃楸 ( $p < 0.05$ ), 蒙古栎Ca累积率是对照树种的1.4–2.9倍。2016年3个树种间叶片P、Mg再吸收率没有显著差异 ( $p > 0.05$ )。2017年叶

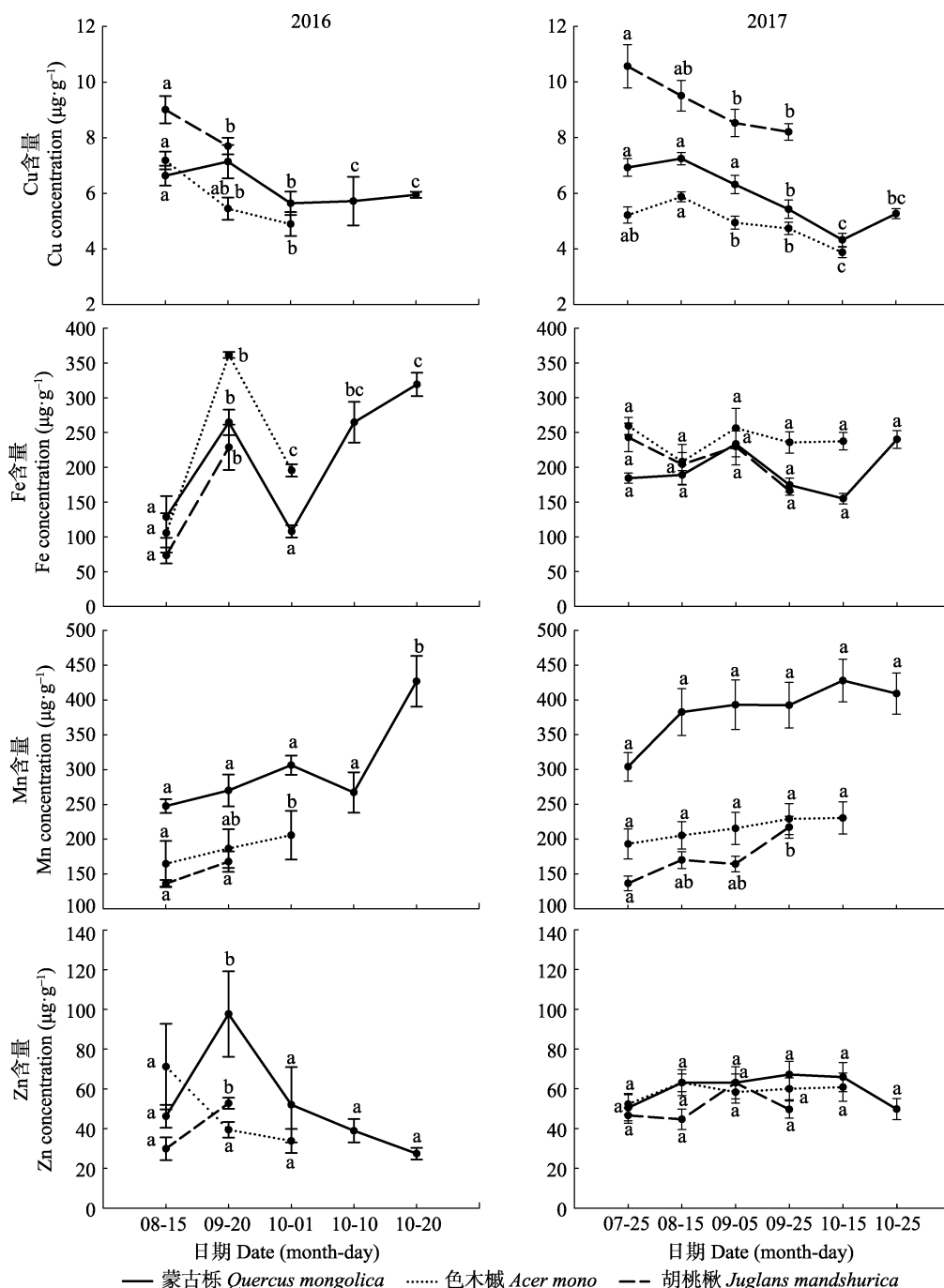


图2 不同树种叶片微量养分元素含量变化趋势(平均值±标准误差)。不同的字母表示同一树种叶片养分元素含量在不同时间差异显著 ( $p < 0.05$ ; 2016年  $n = 3$ , 2017年  $n = 4$ )。

Fig. 2 Dynamic of leaf microelement concentrations of different tree species (mean ± SE). Different letters indicate significant differences of the same tree species at different times ( $p < 0.05$ ; 2016:  $n = 3$ ; 2017:  $n = 4$ ).

片P再吸收率为蒙古栎>色木槭>胡桃楸, 蒙古栎P再吸收率可达到67%, 是对照树种的2倍以上。2017年叶片Mg再吸收率为色木槭显著低于蒙古栎与胡桃楸(图3)。2016年3个树种间叶片微量元素再吸收率均无显著差异。2017年3个树种间叶片Mn、Zn再吸收率无显著差异。2017年蒙古栎与色木槭叶片Fe再吸收率为负值, 蒙古栎与胡桃楸叶片Fe再吸收率有显著差异。2017年蒙古栎与色木槭叶片Cu再吸收率显著高于胡桃楸(图4)。

### 3 讨论

#### 3.1 叶片养分元素含量变化与叶片脱落时间的关系

3个树种从成熟叶至凋落叶, 叶片中N、P和K含量均随时间呈降低趋势, 但胡桃楸叶片K含量变化

不显著。N、P和K是糖类、脂质和蛋白质的重要组成成分, 植物展叶期对N、P和K需求量很高(Sauter *et al.*, 1988; Arneht *et al.*, 1996), 在叶片衰老期大量的养分被再吸收, 所以养分再吸收是导致N、P和K含量下降的主要原因, 这与之前研究观测到的结果(理永霞, 2009)相同。3个树种叶片Ca含量在生长旺季呈上升趋势, 即处于积累过程, 该结果与孙书存和陈灵芝(2001)在辽东栎叶片养分动态的实验中得出的结果相同; 这一结果表明Ca在叶片脱落之前没有被再吸收, 而是有所积累, 可能是由于Ca在细胞里形成了难分解的稳定化合物。2016年蒙古栎叶片Ca含量在10月份出现急剧上升, 可能是由于10月份有霜降天气导致气温骤然降低, 引起细胞质中Ca浓度上升(蒋廷惠等, 2005)。进一步的调查发现, 2016

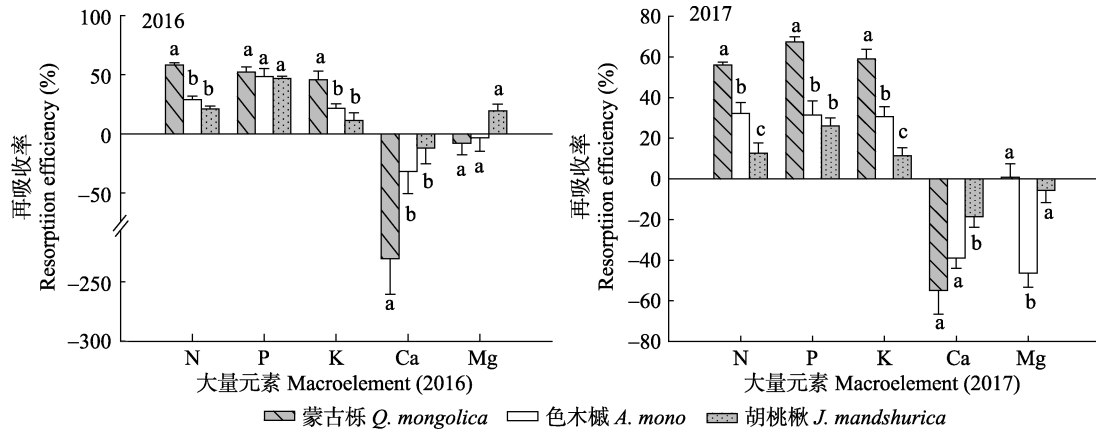


图3 不同树种叶片大量养分元素再吸收率(平均值±标准误差)。不同字母表示不同树种同种养分再吸收率差异显著( $p < 0.05$ ; 2016年 $n = 3$ , 2017年 $n = 4$ )。

Fig. 3 Leaf macroelement resorption efficiencies of different tree species (mean ± SE). Different letters indicate significant differences among the tree species for the same nutrient ( $p < 0.05$ ; 2016:  $n = 3$ ; 2017:  $n = 4$ ).

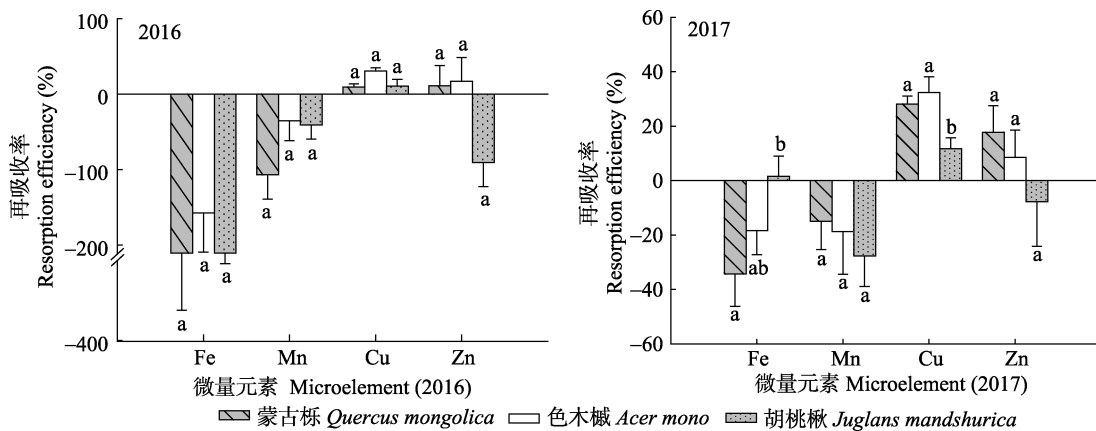


图4 不同树种叶片微量养分元素再吸收率(平均值±标准误差)。不同字母表示不同树种同种养分再吸收率差异显著( $p < 0.05$ ; 2016年 $n = 3$ , 2017年 $n = 4$ )。

Fig. 4 Leaf microelement resorption efficiencies of different tree species (mean ± SE). Different letters indicate significant differences among the tree species for the same nutrient ( $p < 0.05$ ; 2016:  $n = 3$ ; 2017:  $n = 4$ ).



年10月20日采样时的温度较前几天的温度下降70% (10 °C 下降到3 °C)。2016年与2017年3个树种叶片中Mg的变化并没有统一的趋势。以往研究表明蒙古栎与色木槭叶片中Mg在成熟期后含量升高(Yan *et al.*, 2016), 而另一些研究表明香榧(*Torreya grandis*)叶片中Mg在9月之后呈下降趋势(刘萌萌等, 2014)。不同树种对Mg的需求不同, 导致Mg的变化具有树种专一性。因此, 不同树种叶片N、P和K再吸收过程结束的时间不同, 可能会导致叶片凋落的时间不同。

2016年与2017年3个树种叶片中Cu含量均为下降趋势, 说明在植物叶片衰老过程中, 叶片中的Cu会被再吸收。2016年与2017年叶片Fe、Mn虽然没有统一的变化趋势, 但其整体含量表现为增加, 其中蒙古栎叶片中Fe的变化趋势与以往实验中文冠果(*Xanthoceras sorbifolium*)叶片Fe变化趋势(凋落叶Fe含量是成熟叶的2倍)相似, 但是与文冠果叶片Mn变化趋势不同(阴黎明等, 2009)。这可能是由于不同树种对Mn的生理需求差异所导致的。叶片中Fe、Mn含量增加, 说明Fe、Mn移动性很低, 在衰老叶中很难发生再吸收。3个树种叶片Zn表现出不同的变化趋势, 说明树种不同对Zn的需求也不同。因此, 叶片中微量元素Fe、Mn和Zn含量可能对叶片脱落时间早晚没有影响; 叶片中Cu可能会影响叶片脱落时间, 且再吸收过程进行时间越长, 叶片脱落时间越晚。

### 3.2 养分再吸收率对叶片脱落时间的影响

测定的大量养分元素中, 蒙古栎叶片N、P和K再吸收率显著高于色木槭和胡桃楸( $p < 0.05$ ), 其再吸收率能达到50%–70%。Hagen-Thorn等(2006)的研究结果表明温带树种N、P的再吸收率在36%–69%, 本研究结果与之相符。2016年蒙古栎叶片P再吸收率虽然高于对照树种但是差异不显著, 而2017年其再吸收率显著高于对照树种, 可能是由于年降水量(2016年年降水量为845.4 mm, 2017年年降水量为639.7 mm)的影响导致结果的差异, 有研究表明降水量会影响养分的可利用性(Yuan & Chen, 2009)。也可能是由于叶片P再吸收率年际差异导致两年的结果差异, Killingbeck (1996)在研究中认为养分再吸收率和凋落叶中的养分含量在每年都不是一成不变的。3个树种叶片N、P和K再吸收率与其叶片脱落时间排序的结果一致, 其中叶片N结果与Corte等(2009)对于常绿树种叶片寿命与N有效性关系的实验结果一致。3个树种叶片Ca均呈积累状态, 表现为

蒙古栎>色木槭>胡桃楸, 由此可知不同树种叶片凋落之前Ca积累能力不同。测定的微量元素养分中, 3个树种叶片Fe、Mn、Cu和Zn的再吸收率基本没有显著差异, 说明微量元素养分在叶片中不易发生转移和再吸收, 表明微量元素养分的含量变化可能不会影响叶片脱落时间的早晚。由于叶片中N、P和K的再吸收率排序均符合3个树种落叶时间的先后顺序(蒙古栎落叶最晚, 色木槭落叶居中, 胡桃楸落叶最早), 并且我们发现生长在土壤养分条件较差的山脊部位(山脊部位养分约为山坡部位养分的50%)的蒙古栎落叶时间更晚。因此, 本研究认为叶片养分再吸收与叶片脱落时间有关, 蒙古栎养分再吸收率高、再吸收时间长, 其叶片延迟脱落。

### 3.3 叶片养分元素含量对叶片脱落时间的影响

蒙古栎成熟叶Fe、Zn含量与对照树种相似, 其余养分元素含量介于对照树种之间; 表明树种生物学特性是导致叶片中养分元素含量差异的关键(Vitousek *et al.*, 1992; Chen *et al.*, 2004)。蒙古栎多生长在贫瘠立地, 土壤无法为蒙古栎成熟叶积累更多的养分。由此, 可以证明不同树种成熟叶养分含量的差异不会影响叶片脱落时间。在植物叶片中, 不同养分元素的生理作用和需求各异, 所以叶片中养分含量在凋落时必然有差异(阴黎明等, 2009)。本研究的实验结果表明, 3个树种凋落叶中N、P和K含量为胡桃楸>色木槭>蒙古栎, 说明蒙古栎叶片中养分元素更趋向被自身回收储藏, 胡桃楸叶片中剩余较多的养分未被自身利用。因此, 叶片脱落时间较晚的树种, 可能更适于自身养分元素的储存; 叶片脱落时间较早的树种更适于从土壤中摄取养分。

## 4 小结

本研究证明了成熟叶中的养分含量不会影响叶片脱落时间, 叶片中N、P和K再吸收率会影响叶片脱落时间。由于蒙古栎多生长于贫瘠环境, 其成熟叶无法从土壤中累积更多养分, 因此, 实验结果不支持“蒙古栎叶片养分元素含量过高”假设。蒙古栎凋落叶N、P和K含量显著低于色木槭和胡桃楸, 其叶片N、P和K再吸收率显著高于对照树种, 说明养分再吸收率可能与树种专一性相关, 与叶片养分元素含量无关。由于蒙古栎养分再吸收率高, 更趋向于养分储存以适应贫瘠的土壤。蒙古栎为了使自身养分得到充分利用, 叶片不轻易脱落进入土壤形成

养分被其他物种吸收利用,而是将养分最大限度进行再吸收储存于自身。因此,蒙古栎养分再吸收过程较长,叶片脱落时间晚。综上,本研究得出以下结论:养分再吸收率高的树种(如蒙古栎),有利于自身的养分保存,所以更能适应贫瘠的土壤。养分再吸收率相对较低、落叶时间较早的树种(如胡桃楸),叶片中养分回归于土壤而自身回收较少,所以更适宜在肥沃土壤中生存。另外,对于当地林农收集蒙古栎叶片用于肥料制作,可能与蒙古栎凋落叶片养分元素含量无关,而是因为:(1)蒙古栎叶片当年脱落时间晚,有的在第二年春季才脱落,凋落物几乎无分解;(2)另据本实验和已有研究结果,蒙古栎凋落物中纤维素含量高于对照树种,其蛋白质含量也高于其他植物(米拉,1999),所以当地林农在春季只收集蒙古栎叶片。

**致谢** 感谢闫巧玲老师在本实验和论文写作中给予的建议和帮助,感谢王静师姐和朱春雨师兄对作者的鼓励和帮助。

## 参考文献

- Aerts R (1996). Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: Are there general patterns? *Journal of Ecology*, 84, 597–608.
- Armeth A, Kelliher FM, Bauer G, Hollinger DY, Byers JN, Hunt JE, McSeveny TM, Ziegler W, Vygodskaya NN, Milukova I, Sogachov A, Varlagin A, Schulze ED (1996). Environmental regulation of xylem sap flow and total conductance of *Larix gmelinii* trees in eastern Siberia. *Tree Physiology*, 16, 247–255.
- Chapin III FS, Moilanen L (1991). Nutritional controls over nitrogen and phosphorus resorption from Alaskan birch leaves. *Ecology*, 72, 709–715.
- Chen GS, Zeng DH, Chen FS (2004). Concentrations of foliar and surface soil in nutrients *Pinus* spp. plantations in relation to species and stand age in Zhanggudai Sandy Land, northeast China. *Journal of Forestry Research*, 15, 11–18.
- Chen YT, Xu ZZ (2014). Review on research of leaf economics spectrum. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 1135–1153. [陈莹婷, 许振柱 (2014). 植物叶经济谱的研究进展. *植物生态学报*, 38, 1135–1153.]
- Corte GN, Macchiaverni P, Fabbro IMD, Haddad CRB (2009). Nitrogen availability, leaf life span and nitrogen conservation mechanisms in leaves of tropical trees. *Scientia Agricola*, 66, 812–818.
- Del Arco JM, Escudero A, Garrido MV (1991). Effects of site characteristics on nitrogen retranslocation from senescing leaves. *Ecology*, 72, 701–708.

- Drenovsky RE, Koehler CE, Skelly K, Richards JH (2013). Potential and realized nutrient resorption in serpentine and non-serpentine chaparral shrubs and trees. *Oecologia*, 171, 39–50.
- Fan CN, Guo ZL, Zheng JP, Li B, Yang BG, Yue L, Yu HB (2014). The amount and dynamics of litterfall in the natural secondary forest in Mopan Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 633–641. [范春楠, 郭忠玲, 郑金萍, 李兵, 杨保国, 岳龙, 于洪波 (2014). 磨盘山天然次生林凋落物数量及动态. *生态学报*, 34, 633–641.]
- Hagen-Thorn A, Varnagirytė I, Nihlgård B, Armolaitis K (2006). Autumn nutrient resorption and losses in four deciduous forest tree species. *Forest Ecology & Management*, 228, 33–39.
- Hu LL, Mao ZH, Zhu JJ, Liu ZG, Chen GH, Zhang LJ (2005). Classification and ordination of secondary forests in montane zone of eastern Liaoning Province. *Acta Ecologica Sinica*, 25, 2848–2854. [胡理乐, 毛志宏, 朱教君, 刘足根, 陈广华, 张立君 (2005). 辽东山区天然次生林的数量分类. *生态学报*, 25, 2848–2854.]
- Huo XM, Zhang JS (2002). Characteristics of *Quercus mongolica*. *Journal of Inner Mongolia Forestry*, (11), 35. [霍锡敏, 张劲松 (2002). 柞树的特性. *内蒙古林业*, (11), 35.]
- Jiang TH, Zhan XH, Xu YC, Zhou LX, Zong LG (2005). Roles of calcium in stress-tolerance of plants and its ecological significance. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 16, 971–976. [蒋廷惠, 占新华, 徐阳春, 周立祥, 宗良纲 (2005). 钙对植物抗逆能力的影响及其生态学意义. *应用生态学报*, 16, 971–976.]
- Killingbeck KT (1986). The terminological jungle revisited: Making a case for use of the term resorption. *Oikos*, 46, 263–264.
- Killingbeck KT (1996). Nutrients in senescing leaves: Keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology*, 77, 1716–1727.
- Killingbeck KT, Hammen-Winn SL, Vecchio PG, Goguen ME (2002). Nutrient resorption efficiency and proficiency in fronds and trophopods of a winter-deciduous fern, *Dennstaedtia punctilobula*. *International Journal of Plant Sciences*, 163, 99–105.
- Li RH, Deng Q, Zhou GY, Zhang DQ (2011). Effect of incubation starting time on litter decomposition rate in a subtropical forest in China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 699–706. [李荣华, 邓琦, 周国逸, 张德强 (2011). 起始时间对亚热带森林凋落物分解速率的影响. *植物生态学报*, 35, 699–706.]
- Li YK (1989). *Methods of Conventional Analysis of Soil Agricultural Chemistry*. Science Press, Beijing. [李酉开 (1989). 土壤农业化学常规分析方法. 科学出版社, 北京.]
- Li YN, Zhou XM, Zhang NL, Ma KP (2016). The research of mixed litter effects on litter decomposition in terrestrial

- ecosystems. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 4977–4987. [李宜浓, 周晓梅, 张乃莉, 马克平 (2016). 陆地生态系统混合凋落物分解研究进展. *生态学报*, 36, 4977–4987.]
- Li YX, Cha ZZ, Luo W, Lin ZM, Bei MR (2009). Dynamics and transfer of nutrients in the seeding leaves of three *Eucalyptus* varieties. *Scientia Silvae Sinicae*, 45(1), 152–157. [理永霞, 茶正早, 罗微, 林钊沐, 贝美容 (2009). 3种桉树幼苗叶片养分变化及其转移特性. *林业科学*, 45(1), 152–157.]
- Liang QX, Cao GQ, Su MJ, Qin GY (2006). Research progress on plant leaf senescence. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 22, 282–285. [梁秋霞, 曹刚强, 苏明杰, 秦广雍 (2006). 植物叶片衰老研究进展. *中国农学通报*, 22, 282–285.]
- Liu HW (2014). *The Comparative Study on Leaf Functional Traits and Nutrient Resorption in Two Different Ecosystems of Chongqing*. Master degree dissertation, Southwest University, Chongqing. [刘宏伟 (2014). 两种不同生态系统中植物叶片功能性状及养分再吸收比较研究. 硕士学位论文, 西南大学, 重庆.]
- Liu JQ, Wang XY, Guo Y, Wang SL, Zhou L, Dai LM, Yu DP (2015). Seasonal dynamics and resorption efficiencies of foliar nutrients in three dominant woody plants that grow at the treeline on Changbai Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 165–171. [刘佳庆, 王晓雨, 郭焱, 王守乐, 周莉, 代力民, 于大炮 (2015). 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*, 35, 165–171.]
- Liu MM, Zeng YR, Jiang JB, Han J, Yu WW (2014). Mineral elements in leaves and seeds of *Torreya grandis* ‘Merrillii’ during seed development. *Journal of Zhejiang A & F University*, 31, 724–729. [刘萌萌, 曾燕如, 江建斌, 韩炯, 喻卫武 (2014). 香榧生长期叶片和种子中矿质元素动态变化研究. *浙江农林大学学报*, 31, 724–729.]
- May JD, Killingbeck KT (1992). Effects of preventing nutrient resorption on plant fitness and foliar nutrient dynamics. *Ecology*, 73, 1868–1878.
- Mi L, Su R, Zhang JZ, Ao T (1999). *Quercus mongolica* Fisch nutrient composition and deprivation of its poison. *Journal of Inner Mongolia Forestry College*, 21(1), 73–76. [米拉, 苏日娜, 张建中, 敖特根 (1999). 柞树叶营养成分及脱毒处理的研究. *内蒙古林学院学报(自然科学版)*, 21(1), 73–76.]
- Pornon A, Lamaze T (2007). Nitrogen resorption and photosynthetic activity over leaf life span in an evergreen shrub, *Rhododendron ferrugineum*, in a subalpine environment. *New Phytologist*, 175, 301–310.
- Qiang XC, Yuan HL, Gao WS (2004). Effect of crop-residue incorporation on soil CO<sub>2</sub> emission and soil microbial biomass. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 15, 469–472. [强学彩, 袁红莉, 高旺盛 (2004). 秸秆还田量对土壤CO<sub>2</sub>释放和土壤微生物量的影响. *应用生态学报*, 15, 469–472.]
- Ratnam J, Sankaran M, Hanan NP, Grant RC, Zambatis N (2008). Nutrient resorption patterns of plant functional groups in a tropical savanna: Variation and functional significance. *Oecologia*, 157, 141–151.
- Sauter JJ, van Cleve B, Apel K (1988). Protein bodies in ray cells of *Populus × canadensis* Moench ‘robusta’. *Planta*, 173, 31–34.
- Sun SC, Chen LZ (2001). Leaf nutrient dynamics and resorption efficiency of *Quercus liaotungensis* in the Dongling Mountain region. *Acta Phytoecologica Sinica*, 25, 76–82. [孙书存, 陈灵芝 (2001). 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*, 25, 76–82.]
- Vitousek PM (1982). Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The American Naturalist*, 119, 553–572.
- Vitousek PM, Aplet G, Turner D, Lockwood JJ (1992). The Mauna Loa environment matrix: Foliar and soil nutrients. *Oecologia*, 89, 372–382.
- Walters MB, Gerlach JP (2013). Intraspecific growth and functional leaf trait responses to natural soil resource gradients for conifer species with contrasting leaf habit. *Tree Physiology*, 33, 297–310.
- Wang WQ, Lin P (1999). Studies on the nutrient retranslocation efficiencies during leaf senescence. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 17, 117–122. [王文卿, 林鹏 (1999). 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*, 17, 117–122.]
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender BJ, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.
- Wright IJ, Westoby M (2003). Nutrient concentration, resorption and lifespan: Leaf traits of Australian sclerophyll species. *Functional Ecology*, 17, 10–19.
- Xing XR, Han XG, Chen LZ (2000). A review on research of plant nutrient use efficiency. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 11, 785–790. [邢雪荣, 韩兴国, 陈灵芝 (2000). 植物养分利用效率研究综述. *应用生态学报*, 11, 785–790.]
- Xue L, Xu Y, Wu M, Li Y (2005). Seasonal patterns in nitrogen and phosphorus and resorption in leaves of four tree species. *Acta Ecologica Sinica*, 25, 520–526. [薛立, 徐燕, 吴敏, 李燕 (2005). 4种阔叶树种叶中氮和磷的季节动态及其转移. *生态学报*, 25, 520–526.]
- Yan T, Lü XT, Yang K, Zhu JJ (2016). Leaf nutrient dynamics and nutrient resorption: A comparison between larch plantations and adjacent secondary forests in northeast, China. *Journal of Plant Ecology*, 9, 165–173.

- Yan T, Yang K, Zhu JJ (2014a). Leaf N, P and K resorption of major tree species in a montane region of eastern Liaoning Province, China. *Chinese Journal of Ecology*, 33, 2005–2011. [闫涛, 杨凯, 朱教君 (2014a). 辽东山区主要树种叶片氮、磷、钾再吸收. *生态学杂志*, 33, 2005–2011.]
- Yan T, Zhu JJ, Yang K, Yu LZ (2014b). Aboveground biomass and nutrient distribution patterns of larch plantation in a montane region of eastern Liaoning Province, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25, 2772–2778. [闫涛, 朱教君, 杨凯, 于立忠 (2014b). 辽东山区落叶松人工林地上生物量和养分元素分配格局. *应用生态学报*, 25, 2772–2778.]
- Yin LM, Wang LH, Liu B (2009). Dynamic variation and resorption of nutrient elements in the leaves of *Xanthoceras sorbifolia* Bunge. *Bulletin of Botanica Research*, 29, 685–691. [阴黎明, 王力华, 刘波 (2009). 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*, 29, 685–691.]
- Yu SL, Ma KP (2000). Preliminary discussion on the origin of *Quercus mongolica* forest in north China. *Guihaia*, 20(2), 131–137. [于顺利, 马克平 (2000). 中国北方蒙古栎林起源和发展的初步探讨. *广西植物*, 20(2), 131–137.]
- Yuan YX (1996). The roles of microelements in plant life. *Bulletin of Biology*, (4), 4–8. [袁玉信 (1996). 微量元素在植物生活中的作用. *生物学通报*, (4), 4–8.]
- Yuan Z, Chen HYH (2009). Global trends in senesced-leaf nitrogen and phosphorus. *Global Ecology & Biogeography*, 18, 532–542.
- Zeng DH, Chen GS, Chen FS, Zhao Q, Ji XY (2005). Foliar nutrients and resorption efficiencies in four *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations of different ages on sandy soil. *Scientia Silvae Sinicae*, 41(5), 21–27. [曾德慧, 陈广生, 陈伏生, 赵琼, 冀小燕 (2005). 不同林龄樟子松叶片养分含量及其再吸收效率. *林业科学*, 41(5), 21–27.]
- Zhou DC (1983). The main physiological roles and absorption of N, P and K in plants. *Bulletin of Biology*, (5), 9–10. [周德超 (1983). 氮、磷、钾在植物体中的主要生理作用及植物对养分的吸收. *生物学通报*, (5), 9–10.]
- Zhu JJ, Mao ZH, Hu LL, Zhang JX (2007). Plant diversity of secondary forests in response to anthropogenic disturbance levels in montane regions of northeastern China. *Journal of Forest Research*, 12, 403–416.
- Zhu JJ, Tan H, Li FQ, Chen M, Hu LL (2009). Comparison of near-ground air temperature and soil temperature of summer within three gaps of different sizes at secondary forest in eastern montane region of Liaoning Province. *Scientia Silvae Sinicae*, 45(8), 161–165. [朱教君, 谭辉, 李凤芹, 陈梅, 胡理乐 (2009). 辽东山区次生林3种大小林窗夏季近地面气温及土壤温度比较. *林业科学*, 45(8), 161–165.]

责任编辑: 罗天祥 责任编辑: 李 敏

