

滨海沙地不同固氮树种叶片氮、磷重吸收与生物固氮的耦合关系

葛露露¹, 孟庆权¹, 林宇², 何宗明¹

(1. 福建农林大学林学院, 福州 350002; 2. 福建省长乐大鹤国有防护林场, 福建 长乐 350212)

摘要: 福建滨海沙地氮磷养分匮乏, 季节性干旱严重。养分重吸收可以减弱植物对土壤养分供应的依赖, 从而增强植物适应逆境的能力。以福州市滨海后沿沙地人工营造的木麻黄、肯氏相思和纹荚相思人工林为研究对象, 进行不同叶龄(成熟叶、衰老叶)叶片 N、P 浓度及稳定氮同位素丰度值($\delta^{15}\text{N}$)的测定, 通过统计手段研究叶片 N、P 重吸收效率(NRE、PRE)、重吸收度(NRP、PRP)及其与生物固氮率的关系。结果表明:(1)滨海沙地不同固氮树种叶片 NRE 表现为纹荚相思(52.80%)>肯氏相思(28.27%)>木麻黄(24.63%), 纹荚相思叶片 NRE 显著高于肯氏相思和木麻黄, 但后两者间无显著差异; PRE 表现为肯氏相思(74.08%)>纹荚相思(63.99%)>木麻黄(40.47%), 且相互之间差异显著。(2)滨海沙地不同固氮树种生物固氮率表现为肯氏相思(69.45%)>纹荚相思(69.15%)>木麻黄(34.59%), 2 种相思树种生物固氮率无显著差异, 但显著高于木麻黄 99.88%~100.77%。(3)滨海沙地不同固氮树种生物固氮率与 NRE、PRE 和 NRP 呈负相关关系, 与叶片 PRP 呈正相关关系。因而, 滨海沙地不同固氮树种生物固氮与叶片的氮、磷重吸收存在耦合关系, 并显著影响氮、磷重吸收效率和重吸收度。研究结果为揭示滨海沙地不同固氮树种对贫瘠土壤和季节性干旱的适应机制提供依据, 也为滨海沙地营林管理提供参考。

关键词: 滨海沙地; 养分重吸收; 生物固氮

中图分类号: S718.5

文献标识码: A

文章编号: 1009-2242(2019)01-0134-05

DOI: 10.13870/j.cnki.stbxb.2019.01.022

Coupling Relationship Between Biological Nitrogen Fixation and Leaf Resorption of Nitrogen and Phosphorus of Different Nitrogen Fixing Tree Species in Southeast Coastal Area

GE Lulu¹, MENG Qingquan¹, LIN Yu², HE Zongming¹

(1. College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002;

2. Changle Dahe State-owned Protection Forest Farm of Fujian Province, Changle, Fujian 350212)

Abstract: Nitrogen and phosphorus deficiencies and seasonal drought are major problems of plantations in coastal sandy land of Fujian. Nutrient resorption can reduce dependence of plants on soil nutrients supply, thereby enhancing their ability to adapt to adversity. *Casuarina equisetifolia*, *Acacia cunninghamia* and *A. aulacocarpa* artificial plantations in the coastal sandy land of Fuzhou city were taken as objects, and nitrogen and phosphorus concentrations and stable nitrogen isotope abundance values ($\delta^{15}\text{N}$) in leaves at different ages (mature leaves and senescent leaves) were determined. The nitrogen and phosphorus resorption efficiencies of leaves (NRE, PRE), resorption proficiency (NRP, PRP) and their relationship with biological nitrogen fixation rates were studied by statistical methods. The results showed that (1) the NRE of leaves of different nitrogen fixing tree species in the coastal sandy land was sequenced as *A. aulacocarpa* (52.80%) > *A. cunninghamia* (28.27%) > *C. equisetifolia* (24.63%). The leaf NRE of *A. aulacocarpa* was significantly higher than those of *A. cunninghamia* and *C. equisetifolia*, but there was no significant difference between the latter two species. The PRE of leaves followed the order of *A. cunninghamia* (74.08%) > *A. aulacocarpa* (63.99%) > *C. equisetifolia* (40.47%), and there was significant difference among them. (2) The biological nitrogen fixation rates of different nitrogen fixing trees in coastal sandy land listed in the order of *A. cunninghamia* (69.45%) > *A. aulacocarpa* (69.15%) > *C. equisetifolia* (34.59%). There was no significant

收稿日期: 2018-07-15

资助项目: 国家自然科学基金项目(31570604, 41371269); 福建省林业科技项目(闽林科[2014]2号); 福建农林大学林学高峰学科项目

第一作者: 葛露露(1992—), 女, 硕士研究生, 主要从事恢复生态与生态工程研究。E-mail: 1293447419@qq.com

通信作者: 何宗明(1965—), 男, 博士, 研究员, 主要从事水土保持与森林培育研究。E-mail: hezm2@126.com

difference in nitrogen fixation rate between the two *Acacia* species, however, the biological nitrogen fixation rate of the two *Acacia* species was significantly higher than that of *C. equisetifolia* by 99.88%~100.77%.

(3) The biological nitrogen fixation rates of different nitrogen fixing trees was negatively correlated with NRE, PRE and NRP, and positively correlated with PRP. Therefore, there was a coupling relationship between nutrient resorption and biological nitrogen fixation (BNF) in different nitrogen fixing tree species in the coastal sandy land, and BNF significantly affected NRE, PRE, NRP and PRP. The results would provide a basis for revealing the adaptation mechanism of different nitrogen fixing tree species to barren soil and seasonal drought in coastal sandy land, and also provide a reference for forest management.

Keywords: southeast coastal area; nutrient resorption; biological nitrogen fixation

叶片养分重吸收(nutrient resorption)是植物组织或器官在衰老脱落前将氮、磷等养分通过转移、运输,最终储存到诸如绿叶等成活组织的过程^[1]。它能延长养分在植物体内的储存时间,提高植物养分利用效率。同时还能减少植物对土壤养分供应的依赖,增强其在土壤养分贫瘠、气候干旱以及养分获取困难等逆境下的适应能力和竞争力^[2]。养分重吸收体现了植物适应多样性环境的能力,是植物适应环境的重要策略之一,也是植物增强自身竞争力、提高生产力和响应逆境的重要机制之一^[3]。

养分重吸收易受植物物种类型^[4]和寿命长短等生物因素及土壤肥力^[5]、区域位置和施肥管理^[6]等非生物因素的影响。不同植物的养分重吸收不同,不同地域的同一种植物养分重吸收也不同。土壤养分浓度对叶片养分重吸收有很大的影响,一般土壤养分浓度较高时,N、P养分重吸收效率较低^[5],而 Binkley等^[7]研究发现,N、P养分重吸收效率随土壤养分浓度的增加而增大,Aerts^[8]研究发现,N、P养分重吸收效率随土壤养分浓度的增加而无显著变化。已有研究^[5,9]发现,N添加对N重吸收效率(NRE)、N重吸收度(NRP)的影响一致,N添加会导致NRE、NRP降低,对P重吸收度(PRP)的影响却不一致。生物固氮作用(BNF)是指大气中的分子态氮在固氮微生物体内由固氮酶催化还原为氨的过程,是土壤氮素的重要来源之一。目前对于养分重吸收的研究众多,但在固氮植物中,叶片养分重吸收与生物固氮之间的相关研究鲜见报道^[10]。叶片养分重吸收是植物提高养分利用效率、增强环境适应能力的重要机制之一,易受多种因素影响,段兵红等^[10]研究发现紫花苜蓿(*Medicago sativa* L.)叶片养分重吸收与其生物固氮之间有着密切的关系,那么对于滨海沙地不同固氮树种叶片养分重吸收与生物固氮间是否也存在关系,生物固氮率与NRE、PRE、NRP和PRP存在何种关系,生物固氮如何影响氮、磷重吸收效率和重吸收度还有待研究。这项研究将对于揭示沿海防护林固氮树种叶片养分重吸收特性具有重要意义。

福建长乐滨海沙地是典型的亚热带沿海防护基干林区,土壤多为风积沙土,土壤肥力差,尤其是氮磷养分匮乏,加之季节性干旱导致土壤养分有效性及生物固氮酶活性受到严重影响,随之受到影响的还有植物的生长发育和养分平衡,甚至是植物的整个养分重吸收过程^[11]。木麻黄(*Casuarina equisetifolia*)、肯氏相思(*Acacia cumminghamia*)和纹荚相思(*Acacia aulacocarpa*)是滨海沙地重要的沿海防护林,能适应土壤养分贫瘠和季节性干旱,且均为优良的固氮树种,具有很强的BNF能力。为揭示滨海沙地3种固氮树种叶片养分重吸收与生物固氮间是否存在偶联关系,研究这3种固氮树种BNF和叶片N、P养分重吸收特性,以期进一步揭示滨海沙地不同固氮树种适应土壤贫瘠、季节性干旱条件的机制,提高其养分利用效率、增强环境适应性,为滨海沙地营林管理提供科学的参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究地点位于福建省长乐大鹤国有防护林场(119°40'43" E, 25°57'59" N),属于沿海防护基干林区域。林场经营面积345.9 hm²,属南亚热带海洋性季风气候,年日照时间2 000~2 300 h,年均无霜期326 d,年平均气温19.2℃,平均空气相对湿度80%,全年温和多雨,平均降水量1 382 mm,全年盛行东北风,长达250 d左右,台风多发生在每年的7—8月,平均4~6次。研究区平均海拔10 m,属低山丘陵区,土壤为6~10 m厚的滨海风积沙土,保水性和肥力都很差,天然植被稀少^[12]。

1.2 研究材料

研究对象为2003年春营造的木麻黄、肯氏相思和纹荚相思人工林。各人工林采用完全随机区组设计设置4个400 m²(20 m×20 m)的重复(小区)。每个小区选取4棵标准木。在人工林生长期间不进行任何人为干扰(人工灌溉和施用化肥)。滨海沙地木麻黄、肯氏相思和纹荚相思人工林林下除茅莓(*Rubus parvifolius*)外几乎无其他灌木生长。木麻黄林下草本层主要有胜红蓟(*Ageratum houstonianum*)、天门冬(*Asparagus co-*

chinchinensis)、少花龙葵(*Solanum americanum*)等。肯氏相思林下草本层主要有豚草(*Ambrosia artemisiifolia*)、马兰(*Aster indicus*)、胜红蓟、大蓟(*Cirsium spica-*

tum)等。纹荚相思林下草本层主要有胜红蓟、紫花地丁(*Viola philippica*)、繁缕(*Stellaria media*)、豚草、大蓟等。林分基本情况见表 1。

表 1 林分基本情况

供试材料	平均树高/m	平均胸径/cm	土壤全氮含量/(g·kg ⁻¹)	土壤全磷含量/(g·kg ⁻¹)	林下植被盖度/%	灌木层生物量/(kg·hm ⁻²)	草本层生物量/(kg·hm ⁻²)
木麻黄	12.71	11.83	0.47	0.12	5	2.32	17.28
肯氏相思	8.03	8.36	0.38	0.10	15	21.16	85.22
纹荚相思	10.96	11.07	0.40	0.10	10	8.56	84.72

1.3 样品的采集和指标测定

1.3.1 叶片取样 2014年3月,在每棵木麻黄、肯氏相思和纹荚相思标准木树冠中部选取朝南方向的活枝采集成熟叶片样品^[12],另再选取一些留存于枝条的、轻轻一碰就掉落下来的衰老叶。同一小区的4棵标准木上采集的不同叶龄叶片样品进行混合。采集各标准木整枝5枝及其附近1m内的非固氮植物—茅莓作为参照植物。所有采集的植物样品先在105℃干燥箱中杀青15min,再转入60℃恒温箱烘干至恒重,粉碎后过100目筛备测^[12]。

1.3.2 叶片氮磷浓度和稳定氮同位素丰度值($\delta^{15}\text{N}$)测定 植物全氮采用全自动碳氮分析仪测定^[13]。植物全磷采用浓硫酸—高氯酸消煮法制取待测液后再用钼锑抗比色法测定^[14]。稳定氮同位素丰度值($\delta^{15}\text{N}$,‰)采用稳定同位素质谱仪测定^[13]。

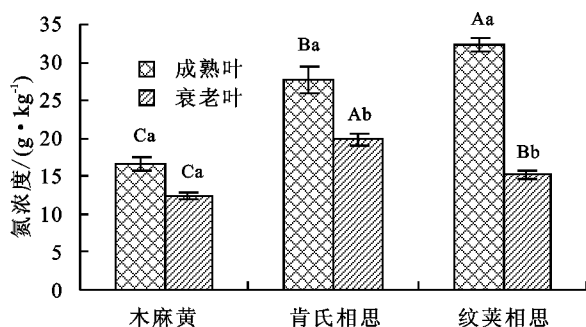
1.4 参数计算

生物固氮率(%Ndfa)即通过生物固氮作用固定的氮素量占其全部同化氮素量的百分数^[10],计算公式^[15]为:

$$\%Ndfa = \frac{\delta^{15}N_{ref} - \delta^{15}N_{fixing-plant}}{\delta^{15}N_{ref} - B} \times 100$$

式中: $\delta^{15}N_{ref}$ 代表参照植物—茅莓的¹⁵N相对丰度值(‰); $\delta^{15}N_{fixing-plant}$ 代表固氮植物—木麻黄、肯氏相思和纹荚相思¹⁵N相对丰度值(‰);B值为-0.68‰^[16]。

养分重吸收效率(nutrient resorption efficiency)计算公式^[1]为:



注:不同大写字母表示不同固氮树种相同叶龄养分浓度差异显著($P < 0.05$);不同小写字母表示同一固氮树种不同叶龄养分浓度差异显著($P < 0.05$)。

图 1 不同固氮树种叶片 N、P 浓度

$$RE = \frac{N_1(P_1) - N_2(P_2)}{N_1(P_1)} \times 100\%$$

式中: N_1 和 P_1 代表成熟叶 N 和 P 浓度(g/kg); N_2 和 P_2 代表衰老叶 N 和 P 浓度(g/kg)。

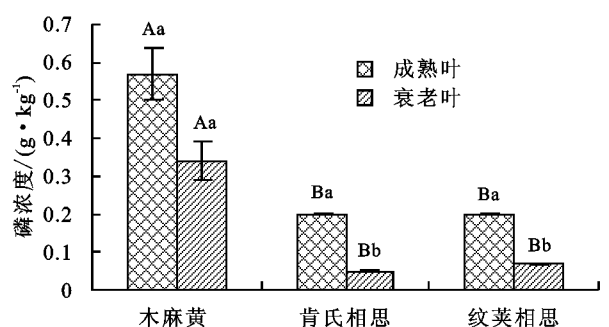
1.5 数据处理

采用 Excel 2003 和 SPSS 20.0 软件对数据进行统计分析,采用 Duncan 法进行多重比较,建立线性回归模型 $y = ax + b$ 对不同固氮树种 %Ndfa 与叶片 N、P 浓度、NRE、PRE 和 NRP、PRP 的相关关系进行分析。

2 结果与分析

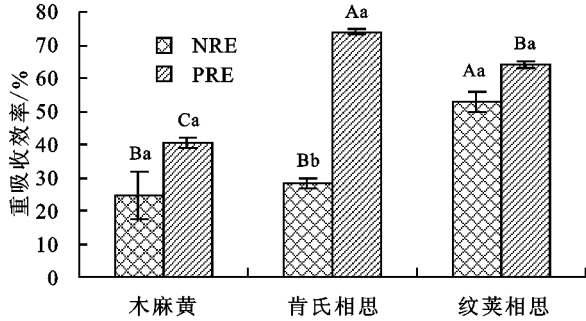
2.1 滨海沙地不同固氮树种叶片 N、P 浓度

由图 1 可知,3 种不同固氮树种中成熟叶 N 浓度最高的是纹荚相思,其次为肯氏相思,最低的是木麻黄,且相互之间 N 浓度差异显著。衰老叶 N 浓度最高的是肯氏相思,其次为纹荚相思,最低的是木麻黄,且相互之间 N 浓度差异显著,表明叶片 NRP 最大的是木麻黄,其次为纹荚相思,最小的是肯氏相思。成熟叶 P 浓度和衰老叶 P 浓度最高的均为木麻黄,均显著高于肯氏相思和纹荚相思,而 2 种相思间成熟叶 P 浓度无显著差异,衰老叶 P 浓度也无显著差异,表明叶片 PRP 最大的是肯氏相思,其次为纹荚相思,最小的是木麻黄。木麻黄成熟叶 N 浓度与衰老叶 N 浓度、成熟叶 P 浓度与衰老叶 P 浓度间均无显著差异,而其余 2 种相思不同叶龄 N 浓度间及不同叶龄 P 浓度间均差异显著。



2.2 滨海沙地不同固氮树种叶片 N、P 重吸收效率

3 种不同固氮树种中叶片 N 重吸收效率(NRE)最高的是纹荑相思,显著高于肯氏相思和木麻黄,且木麻黄和肯氏相思之间 NRE 无显著差异。叶片 P 重吸收效率(PRE)最高的是肯氏相思,其次为纹荑相思,最低的是木麻黄,且相互之间 PRE 差异显著(图 2)。木麻黄和纹荑相思各自 NRE 与 PRE 间无显著差异,肯氏相思 NRE 与 PRE 间差异显著。



注:不同大写字母表示不同固氮树种同一养分重吸收效率差异显著($P < 0.05$);不同小写字母表示同一固氮树种不同养分重吸收效率差异显著($P < 0.05$)。

图 2 不同固氮树种叶片 N、P 重吸收效率

2.3 滨海沙地不同固氮树种成熟叶 N、P 浓度、NRE、PRE 与 NRP、PRP 的相关性

滨海沙地不同固氮树种叶片 NRE 与 N_1 呈显著正相关关系($P < 0.05$),而与 P_1 无显著相关性($P > 0.05$)(表 2)。叶片 PRE 与 N_1 呈极显著正相关关系($P < 0.01$),与 P_1 呈极显著负相关关系。 N_2 与 N_1 无显著相关性,而与 P_1 呈显著负相关关系,表明叶片 NRP 不受 N_1 的影响,随 P_1 升高而升高。 P_2 与 N_1 呈极显著负相关关系,与 P_1 呈极显著正相关关系,表明叶片 PRP 随 N_1 升高而升高,随 P_1 升高而降低。滨海沙地不同固氮树种叶片 NRE 与 N_2 和 P_2 均无显著相关性,表明 NRE 不受 NRP 和 PRP 的影响(表 3)。叶片 PRE 与 N_2 呈极显著正相关关系,与 P_2 呈极显著负相关关系,表明 PRE 与 NRP 反向变化,与 PRP 变化一致。

表 2 成熟叶 N、P 浓度与衰老叶 N、P 浓度、NRE、PRE 间的相关性

指标	N_1			P_1		
	<i>a</i>	R^2	<i>P</i>	<i>a</i>	R^2	<i>P</i>
NRE	1.538	0.626	0.011	-37.960	0.267	0.154
PRE	1.722	0.672	0.007	-75.057	0.896	0.000
N_2	0.264	0.327	0.108	-13.604	0.607	0.013
P_2	-0.018	0.815	0.001	0.749	0.996	0.000

注:线性回归模型 $y = ax + b$, *a* 为斜率, *b* 为截距。下同。

2.4 滨海沙地不同固氮树种生物固氮率与 NRE、PRE 的相关性

滨海沙地不同固氮树种生物固氮率最高的是肯氏

相思(69.45%),其次为纹荑相思(69.15%),最低的是木麻黄(34.59%)。且 2 种相思树种生物固氮率无显著差异,但显著高于木麻黄 99.88%~100.77%(图 3)。

表 3 衰老叶 N、P 浓度与 NRE、PRE 间的相关性

指标	N_2			P_2		
	<i>a</i>	R^2	<i>P</i>	<i>a</i>	R^2	<i>P</i>
NRE	-0.161	0.002	0.922	-46.164	0.223	0.200
PRE	4.199	0.855	0.000	-101.860	0.930	0.000

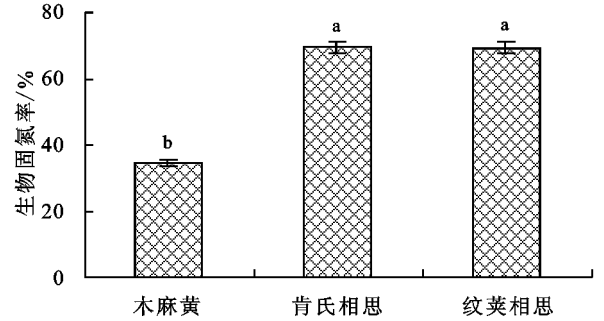


图 3 不同固氮树种生物固氮率

滨海沙地不同固氮树种 %Ndfa 与叶片 NRE 呈显著负相关关系,与叶片 PRE 呈极显著负相关关系,表明 NRE 和 PRE 均受 BNF 的影响(表 4)。%Ndfa 与 N_2 呈显著正相关关系,与 P_2 呈极显著负相关关系,表明 NRP 和 PRP 均受 BNF 的影响,且 NRP 与 %Ndfa 反向变化,而 PRP 与 %Ndfa 变化一致。

表 4 %Ndfa 与 NRE、PRE、衰老叶 N、P 浓度间的相关性

指标	%Ndfa		
	<i>a</i>	R^2	<i>P</i>
NRE	-0.466	0.347	0.045
PRE	-0.810	0.897	0.000
N_2	0.146	0.605	0.014
P_2	-0.008	0.935	0.000

3 讨论

同一植物不同叶龄叶片养分浓度不同,不同植物相同叶龄叶片养分浓度也不同。本研究中木麻黄不同叶龄叶片的 N 浓度均最低, P 浓度却均最高。肯氏相思和纹荑相思这 2 种相思不同叶龄叶片的 N、P 浓度均无显著差异。重吸收效率是指养分从衰老叶片转移到成熟叶片中的比例。重吸收度以衰老叶片养分转移后的最低浓度来表征,衰老叶养分浓度越大,则重吸收度越小。重吸收效率和重吸收度均是表征植物养分重吸收强度的重要指标。

3.1 滨海沙地不同固氮树种叶片 N、P 重吸收特性

Aerts^[8]研究发现植物叶片 NRE、PRE 分别为 50%和 52%,而 Vergutz 等^[17]得出的结果是 62.1%和 64.9%。本研究中木麻黄和肯氏相思 NRE 远低于全球平均水平,肯氏相思 PRE 略高于全球平均水平。但 3 种固氮树种 NRE、PRE 均高于陇东雨养农区紫花苜蓿^[11]叶片 NRE(18.0%)、PRE(18.3%)。

根据多年生木本植物衰老叶片养分浓度大小,养分重吸收能力可分为完全重吸收(衰老叶 N 浓度低于 7.0 g/kg、P 浓度低于 0.5 g/kg)和不完全重吸收(衰老叶 N 浓度高于 10.0 g/kg、P 浓度高于 0.8 g/kg)^[1]。本研究中,3 种固氮树种衰老叶 N、P 浓度均分别高于 10.0、0.8 g/kg,因此滨海沙地木麻黄、肯氏相思和纹荚相思 N、P 重吸收均属于不完全重吸收。

土壤养分供应、植物根系吸收能力及养分在体内代谢的变化均可能影响植物体内养分浓度,尤其是影响叶片养分浓度。因而叶片养分重吸收的变化可能是由植物体内养分浓度的变化直接导致的^[10]。有研究^[18]表明,叶片 NRE 与成熟叶 N 浓度正相关,但也有研究^[19]表明叶片 N、P 重吸收与成熟叶 N、P 浓度负相关,或二者无相关性^[4]。本研究中的 3 种固氮树种叶片 NRE 仅与成熟叶 N 浓度显著正相关($P < 0.05$),PRE 与成熟叶 N 浓度极显著正相关($P < 0.01$)。说明叶片养分重吸收加强了衰老叶养分的再分配及再利用,从而提高了成熟叶的养分浓度^[10]。3 种固氮树种叶片 NRP 仅与成熟叶 P 浓度显著正相关,PRP 与成熟叶 N 浓度极显著正相关,与成熟叶 P 浓度极显著负相关。此外,PRE 与 PRP 一致变化,而与 NRP 反向变化。

3.2 滨海沙地不同固氮树种叶片 N、P 重吸收与生物固氮的相关性

本研究中滨海沙地 2 种相思树种生物固氮率显著高于木麻黄。有研究^[20]发现,养分重吸收效率随植物生长的有效养分浓度的增加而先增大后减小,表明生物固氮能力的大小会对叶片养分重吸收产生不同程度的影响。本研究中,3 种固氮树种叶片 NRE 与 %Ndfa 显著负相关,说明 NRE 的确受到生物固氮的负向调节。此外,PRE 与 %Ndfa 极显著负相关,可能是因为根瘤菌的溶磷作用增加了土壤中供植株生长的速效 P。

本研究通过对滨海沙地木麻黄、纹荚相思和肯氏相思 3 种固氮树种叶片 N、P 养分浓度、重吸收特性及其生物固氮的研究,发现生物固氮与叶片 N、P 重吸收间存在耦合关系,生物固氮对氮、磷重吸收效率和重吸收度均有显著影响。从生物固氮角度揭示了叶片养分重吸收的调控机制,进一步丰富了叶片养分重吸收调控理论,也为滨海沙地沿海防护林固氮树种的选择提供了理论依据。鉴于目前对叶片氮、磷重吸收与生物固氮的耦合关系的研究仅局限于对同一林龄固氮树种的研究,研究内容和结果还不够深入全面,故本研究团队将继续跟进滨海沙地不同林龄固氮树种叶片重吸收率、重吸收度及生物固氮率的研究,并将固氮树种的叶片重吸收率、重吸收度与非固氮树种的相应指标做对比,进而全面了解滨海沙地沿海防

护林树种叶片重吸收特性,为沿海防护林的合理构建提供科学参考。

4 结论

(1) 滨海沙地纹荚相思叶片 NRE 显著高于肯氏相思和木麻黄。3 种固氮树种 PRE 差异显著,表现为肯氏相思(74.08%) > 纹荚相思(63.99%) > 木麻黄(40.47%)。2 种相思树种生物固氮率显著高于木麻黄 99.88%~100.77%。

(2) 滨海沙地不同固氮树种生物固氮率与叶片 NRE、PRE 和 NRP 呈负相关关系,与叶片 PRP 呈正相关关系。这说明滨海沙地不同固氮树种生物固氮与叶片的氮、磷重吸收存在耦合关系,并显著影响氮、磷重吸收效率和重吸收度。

参考文献:

- [1] Killingbeck K T. Nutrients in senesced leaves: Keys to the search for potential resorption and resorption proficiency [J]. *Ecology*, 1996, 77(6): 1716-1727.
- [2] Wang Z N, Lu J Y, Yang H M, et al. Resorption of nitrogen, phosphorus and potassium from leaves of lucerne stands of different ages [J]. *Plant & Soil*, 2014, 383(1/2): 301-312.
- [3] 陆姣云,段兵红,杨梅,等. 植物叶片氮磷养分重吸收规律及其调控机制研究进展[J]. *草业学报*, 2018, 27(4): 178-188.
- [4] Cai Z, Bongers F. Contrasting nitrogen and phosphorus resorption efficiencies in trees and lianas from a tropical montane rain forest in Xishuangbanna, south-west China [J]. *Journal of Tropical Ecology*, 2007, 23(1): 115-118.
- [5] An Z, Niu D C, Wen H Y, et al. Effects of N addition on nutrient resorption efficiency and C : N : P stoichiometric characteristics in *Stipa bungeana* of steppe grasslands in the Loess Plateau, China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, 35(8): 801-807.
- [6] Yan Z, Kim N, Han W, et al. Effects of nitrogen and phosphorus supply on growth rate, leaf stoichiometry, and nutrient resorption of *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant & Soil*, 2015, 388(1/2): 147-155.
- [7] Binkley D, Fisher R F. *Ecology and management of forest soils* [M]. 3rd Edition. New York: John Wiley and Sons, 2000.
- [8] Aerts R. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: Are there general patterns? [J]. *Journal of Ecology*, 1996, 84(4): 597-608.
- [9] Mao R, Song C C, Zhang X H, et al. Response of leaf, sheath and stem nutrient resorption to 7 years of N addition in freshwater wetland of Northeast China [J]. *Plant & Soil*, 2013, 364(1/2): 385-394.

参考文献:

- [1] Minnen J G, Goldewijk K K, Stehfest E, et al. The importance of three centuries of land-use change for the global and regional terrestrial carbon cycle [J]. *Climatic Change*, 2009, 97(1/2): 123-144.
- [2] Caldeira K, Duffy P B. The role of the southern ocean in uptake and storage of anthropogenic carbon dioxide [J]. *Science*, 2000, 287(5453): 620-622.
- [3] 王棣, 余雕, 张帆, 等. 森林生态系统碳储量研究进展 [J]. *西北林学院学报*, 2014, 29(2): 85-91.
- [4] Malhi Y, Grace J. Tropical forests and atmospheric carbon dioxide [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2000, 15(8): 332-337.
- [5] Lewis S L, Lopez-gonzalez G, Sonké B, et al. Increasing carbon storage in intact African tropical forests [J]. *Nature*, 2009, 457(7232): 1003-1006.
- [6] 王效科, 冯宗炜, 欧阳志云. 中国森林生态系统的植物碳储量和碳密度研究 [J]. *应用生态学报*, 2001, 12(1): 13-16.
- [7] 赵筱青, 和春兰, 易琦. 大面积桉树引种区土壤水分及水源涵养性能研究 [J]. *水土保持学报*, 2012, 26(3): 205-210.
- [8] 吴庆贵, 邹利娟, 吴福忠, 等. 涪江流域丘陵区不同植被类型水源涵养功能 [J]. *水土保持学报*, 2012, 26(6): 254-258.
- [9] 刘爱琴, 吴鹏飞, 刘春华. 福建青冈人工林土壤肥力与水源涵养功能 [J]. *西南林学院学报*, 2006, 26(1): 14-17.
- [10] 胡刚, 梁士楚, 张忠华, 等. 桂林岩溶石山青冈栎群落数量分析 [J]. *生态学杂志*, 2007, 26(8): 1177-1181.
- [11] 陈秋夏, 廖亮, 郑坚, 等. 光照强度对青冈栎容器苗生长和生理特征的影响 [J]. *林业科学*, 2011, 47(12): 53-59.
- [12] 宋曰钦, 乔春华, 马小利, 等. 不同施肥方法对青冈栎苗木生长的影响 [J]. *西南林业大学学报(自然科学版)*, 2015, 35(1): 12-16.
- [13] 康冰, 刘世荣, 蔡道雄, 等. 南亚热带杉木生态系统生物量和碳素积累及其空间分布特征 [J]. *林业科学*, 2009, 45(8): 147-153.
- [14] 严登华, 王刚, 金鑫, 等. 滦河流域不同土地利用类型土壤微生物量 C、TN、TP 垂直分异规律及其影响因素研究 [J]. *生态环境学报*, 2010, 19(8): 1844-1849.
- [15] 马兰涛, 洪长福, 姚庆端. 漳州市主要速生树种林分生物多样性及碳汇能力比较 [J]. *桉树科技*, 2012, 29(4): 15-19.
- [16] 周玉荣, 于振良, 赵士洞. 我国主要森林生态系统碳贮量和碳平衡 [J]. *植物生态学报*, 2000, 24(5): 518-522.
- [17] 徐慧芳, 宋同清, 黄国勤, 等. 广西不同林龄马尾松碳储量及分配格局 [J]. *农业现代化研究*, 2016, 37(1): 195-203.
- [18] 庞宏东, 王晓荣, 张家来, 等. 湖北省马尾松天然林碳储量及碳密度特征 [J]. *东北林业大学学报*, 2014, 42(7): 40-43.
- [19] 王红英, 樊星火, 华玉武, 等. 不同林龄序列杉木人工林生态系统碳储量变化特征 [J]. *江苏农业科学*, 2017, 45(21): 278-280.
- [20] 赵凯. 福建柏火力楠人工纯林及其混交林碳储量的研究 [D]. 福州: 福建农林大学, 2010.
- [21] 杨菲, 杨吉华, 艾钊, 等. 鲁中片麻岩低山丘陵针阔混交林蓄水保土效益研究 [J]. *水土保持学报*, 2014, 28(2): 51-56.
- [22] 陈伟光, 张卫强, 张卫华, 等. 南亚热带桉树林和针阔混交林土壤及凋落物持水能力比较 [J]. *广东林业科技*, 2014, 30(5): 35-42.
- (上接第 138 页)
- [10] 段兵红, 陆皎云, 刘敏国, 等. 陇东雨养农区紫花苜蓿叶片氮、磷、钾重吸收与生物固氮的偶联关系 [J]. *草业学报*, 2016, 25(12): 76-83.
- [11] 段兵红, 刘敏国, 杨惠敏. 陇东雨养农区 3 个紫花苜蓿品种叶片氮磷重吸收特性 [J]. *中国草地学报*, 2018, 40(2): 14-19.
- [12] 葛露露, 孟庆权, 林宇, 等. 滨海沙地不同树种人工林叶片和土壤表层稳定碳氮同位素及水分利用效率研究 [J]. *西北植物学报*, 2018, 38(3): 544-552.
- [13] 郜士垒, 何宗明, 黄志群, 等. 杉木宿存叶片的分解及稳定性碳氮同位素和化学组成 [J]. *生态学杂志*, 2015, 34(9): 2457-2463.
- [14] 贺金生, 韩兴国. 生态化学计量学: 探索从个体到生态系统的统一化理论 [J]. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 2-6.
- [15] Shearer G, Kohl D H. N_2 -fixation in field settings: estimations based on natural ^{15}N abundance [J]. *Functional Plant Biology*, 1987, 13(6): 699-756.
- [16] 杨子文. 应用 $\delta^{15}N$ 自然丰度技术量化陇东苜蓿生物固氮的研究 [D]. 兰州: 兰州大学, 2010.
- [17] Vergutz L, Manzoni S, Porporato A, et al. Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of terrestrial plants [J]. *Ecological Monographs*, 2012, 82(2): 205-220.
- [18] Diehl P, Mazzarino M J, Funes F, et al. Nutrient conservation strategies in native Andean-Patagonian forests [J]. *Journal of Vegetation Science*, 2003, 14(1): 63-70.
- [19] Lü X T, Reed S C, Yu Q, et al. Nutrient resorption helps drive intra-specific coupling of foliar nitrogen and phosphorus under nutrient-enriched conditions [J]. *Plant & Soil*, 2016, 398(1/2): 111-120.
- [20] Lajtha K. Nutrient reabsorption efficiency and the response to phosphorus fertilization in the desert shrub *Larrea tridentata* (DC.) Cov. [J]. *Biogeochemistry*, 1987, 4(3): 265-276.