

长期氮沉降对杉木人工林叶、枝氮磷养分再吸收的影响

沈芳芳^{1,2} 李燕燕^{1,2} 刘文飞² 段洪浪² 樊后保^{2*} 胡良² 孟庆银³

¹江西农业大学林学院, 江西省森林培育重点实验室, 南昌 330045; ²南昌工程学院生态与环境科学研究所, 江西省退化生态系统修复与流域生态水文重点实验室, 南昌 330099; ³沙县官庄国有林场, 福建沙县 365503

摘要 为了解森林养分内循环对全球变化的响应, 基于长期模拟氮沉降试验, 研究了杉木(*Cunninghamia lanceolata*)人工林不同龄级(一年生、二年生和衰老)叶和枝的氮(N)、磷(P)养分分配及其再吸收特征, 并分析了不同模拟N沉降处理时间(7年和14年)杉木叶N、P养分再吸收差异。在12年生杉木中开展模拟N沉降试验, 以尿素($\text{CO}(\text{NH}_2)_2$)为N源, 设N0、N1、N2和N3 4个处理水平, 施氮量分别为0、60、120和240 $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, 每个处理重复3次。结果表明: (1)叶和枝在衰老过程中碳(C)、N和P含量逐渐降低, 且叶的C、N和P含量比枝高; N含量大小依次为一年生叶>二年生叶>衰老叶>一年生枝>二年生枝>衰老枝, 且 $\text{N}_3 > \text{N}_2 > \text{N}_1 > \text{N}_0$, 而C:N则呈现相反的趋势; 衰老器官的C:N、C:P、N:P比新鲜器官高; N沉降增加了不同龄级叶和枝(除二年生叶外)的N、N:P和C:P, 但降低了P和C:N。 (2)叶和枝的N、P养分再吸收率(RE_N 、 RE_P)随龄级的增加至衰老有规律地递减, 且 $RE_P > RE_N$; 受长期N沉降的影响, RE_N 叶(28.12%) <枝(30.00%), 而 RE_P 则为叶(45.82%) >枝(30.42%); 杉木叶和枝N:P与 $RE_N:RE_P$ 之间存在极显著的线性相关关系。 (3)随N沉降处理时间的增加, 叶 RE_N 呈降低态势, 各处理(N1、N2和N3)分别降低了9.85%、3.17%和11.71%; 而 RE_P 则明显上升, 分别增加了71.98%、42.25%和9.60%。研究结果表明: 不同器官、不同龄级的养分再吸收率随氮沉降处理的水平、处理时间而有所不同; $RE_N:RE_P$ 与N:P之间存在紧密关系。

关键词 养分再吸收率; 生态化学计量; 杉木人工林; 长期氮沉降

沈芳芳, 李燕燕, 刘文飞, 段洪浪, 樊后保, 胡良, 孟庆银 (2018). 长期氮沉降对杉木人工林叶、枝氮磷养分再吸收的影响. 植物生态学报, 42, 926–937. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0167

Responses of nitrogen and phosphorus resorption from leaves and branches to long-term nitrogen deposition in a Chinese fir plantation

SHEN Fang-Fang^{1,2}, LI Yan-Yan^{1,2}, LIU Wen-Fei², DUAN Hong-Lang², FAN Hou-Bao^{2*}, HU Liang², and MENG Qing-Yin³

¹School of Forestry, Jiangxi Agricultural University, Jiangxi Key Laboratory of Silviculture, Nanchang 330045, China; ²Institute of Ecology and Environmental Science, Nanchang Institute of Technology, Jiangxi Key Laboratory for Restoration of Degraded Ecosystems and Watershed Ecohydrology, Nanchang 330099, China; and ³Guanzhuan National Forest Farm of Shaxian, Sha Xian, Fujian 365503, China

Abstract

Aims Our objectives were to investigate differences in nutrient resorption between different plant organs (leaf and branch), among plants with different life spans (one-year old, two-year old and senesced), and under different duration of nitrogen (N) deposition treatments in a Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantation.

Methods The long-term N deposition experiment was conducted in a 12-year-old fir plantation of subtropical China. N deposition treatment was initiated in January 2004 until now, up-going 14 years. N deposition were designed at 4 levels of 0, 60, 120, and 240 $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, indicated as N0, N1, N2, and N3, respectively, with 3 replicates for each treatment. The solution of $\text{CO}(\text{NH}_2)_2$ was sprayed on the forest floor each month. In the study, we measured N and phosphorus (P) concentrations and analyzed the pattern of nutrient resorption of mature and senescing leaves and branches. The different responses of needles N and P resorption after 7- and 14-year N deposition treatments were also compared.

Important findings After 14 years of N deposition, (1) during the senescing process, leaf and branch C, N, and

收稿日期Received: 2018-07-16 接受日期Accepted: 2018-09-10

基金项目: 国家自然科学基金(31360175和31570444)、赣鄱英才555工程和江西省主要学科学术和技术带头人项目(20162BCB22021)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31360175 and 31570444), the Gan-Po 555 Talent Project, and the Jiangxi Provincial Fund for Academic and Technical Leadership of Major Disciplines (20162BCB22021).

* 通信作者Corresponding author (hbfan@nit.edu.cn)

P content gradually decreased with increasing treatment duration, with higher content in leaf than in branch. N content decreased in the order of one-year old green leaf > two-year old green leaf > senescent leaf > one-year old living branch > two-year old living branch > senescent branch, and $N_3 > N_2 > N_1 > N_0$, with C:N showing the opposite trend. Senescent organs had higher C:N, N:P, and C:P than mature living organs. N deposition increased N, N:P, and C:P of mature living organs (except for the two-year old green leaf), while decreased P and C:N. (2) N resorption efficiency (RE_N) and P resorption efficiency (RE_P) of leaves and branches decreased gradually with increasing life span. RE_P was typically higher in leaf and branch than RE_N . Leaf had lower RE_N (28.12%) than branch (30.00%), but higher RE_P (45.82%) than branch (30.42%). A highly significant linear correlation existed between N:P and $RE_N:RE_P$ in leaves and branches. (3) RE_N decreased but RE_P increased with the treatment duration of N deposition. The longer experimental duration (14 years) reduced RE_N by 9.85%, 3.17%, 11.71% under N_1 , N_2 , and N_3 treatments, respectively, and increased RE_P by 71.98%, 42.25%, 9.60%, respectively, than the shorter treatment duration (7 years). In summary, the responses of essential nutrients resorption efficiency for different plant organs and life span varied with the levels and duration of N deposition treatment. $RE_N:RE_P$ in leaf and branch were mostly driven by N:P of leaf and branch. The results highlight that nutrients resorption is significantly influenced by long-term N deposition.

Key words nutrient resorption efficiency; ecological stoichiometry; *Cunninghamia lanceolata* plantation; long-term nitrogen deposition

Shen FF, Li YY, Liu WF, Duan HL, Fan HB, Hu L, Meng QY (2018). Responses of nitrogen and phosphorus resorption from leaves and branches to long-term nitrogen deposition in a Chinese fir plantation. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 926–937. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0167

养分再吸收(NR)使植物组织中的养分元素(氮(N)、磷(P))在随凋落物进入土壤之前被重新利用,它缩短了养分元素在植物与环境之间的循环距离(Zhang *et al.*, 2014),提高了养分利用效率,减少了养分的损失,增强了植物对养分贫乏的环境或生态系统的适应性(Reed *et al.*, 2012; 陆姣云等, 2018)。Reed等(2012)采用meta分析得出全球植物N再吸收率(RE_N)和P再吸收率(RE_P)平均约为49%和50%,与Aerts (1996)分析得出 RE_N 和 RE_P 为50%和52%接近,而Vergutz等(2012)研究表明,全球植物 RE_N 和 RE_P 平均约为62.1%和64.9%,再吸收的N、P参与到植物生物量、基底面积的生长、树干的生长、果实的生产等过程中。

NR受植物的生活型、器官、年龄等生理因素的影响。大量研究表明,植物的不同器官,如叶(Huang *et al.*, 2018)、枝(费世民, 2001)、树干(费世民, 2001; Brant & Chen, 2015)、树皮(Brant & Chen, 2015)、细根(Brant & Chen, 2015; 陈珊等, 2015)都会发生体内养分转移、运输和储存,其中以叶的贡献最大(Drenovsky & Richards, 2006)。在全球范围内研究叶较多,研究枝较少。不同生活型植物的NR不同。如,养分再吸收率呈现木本植物低于非木本植物(江大龙等, 2017); 落叶植物高于常绿植物(Brant & Chen, 2015; 江大龙等, 2017); 常绿植物的 RE_N 比落叶植物低,但 RE_P 比落叶植物高,木本植物 RE_N 低于灌木,

针叶树与阔叶树的 RE_N 和 RE_P 没有差异(Yuan & Chen, 2008)。Yuan等(2005)研究得出中国半干旱地区的不同生活型植物的 RE_N 大小依次为草本>灌木>树木>禾本科>固氮植物。不同林龄植物养分再吸收率也不同,幼龄林有更高的 RE_N ,老龄林具有更高的 RE_P (江大龙等, 2017)。NR在维持植物化学计量比平衡方面起到关键作用,同时 $RE_N:RE_P$ 的变化为各种空间尺度养分循环和限制的认识提供了一个新的角度(Reed *et al.*, 2012; Yan *et al.*, 2014)。

大气氮沉降在全球范围内普遍发生,全球总活性N释放量从35 $Tg \cdot a^{-1}$ (1850年)增加到104 $Tg \cdot a^{-1}$ (1997–2013年),在未来一段时期可能继续增加(Galloway *et al.*, 2008),预计2100年达到114 $Tg \cdot a^{-1}$ (Wang *et al.*, 2017)。1980–2010年,中国地区氮沉降量平均每年增加0.41 $kg \cdot hm^{-2}$,氮沉降速率与1980年欧洲西北部的沉降高峰值一致(Liu *et al.*, 2013)。中国森林正在经历严重的氮沉降,过去的20年里,氮沉降的平均速度从13.2 $kg \cdot hm^{-2}$ 增加到21.1 $kg \cdot hm^{-2}$ (Liu *et al.*, 2013),并且在很大程度上影响了生态系统的N和P循环(Deng *et al.*, 2017; Wu *et al.*, 2017)。研究表明,氮沉降降低了受N限制的生态系统的植物叶片N:P,增加了 $RE_N:RE_P$;但增加了受P限制的生态系统中的叶片N:P,降低了 $RE_N:RE_P$ (Zechmeister-Boltenstern *et al.*, 2015)。氮沉降影响下,不同物种的 RE_N 有3种效应:没有显著影响(Huang *et al.*, 2008;

DOI: 10.17521/cjpe.2018.0167

Wang *et al.*, 2014; Chen *et al.*, 2015; 王斌等, 2016)、增加(Yan *et al.*, 2014)、降低(Huang *et al.*, 2008; Li *et al.*, 2010; 赵琼等, 2010); RE_p 也有3种效应: 无反应(Wang *et al.*, 2014; Yan *et al.*, 2014; Chen *et al.*, 2015; 王斌等, 2016)、增加(Wang *et al.*, 2014)、降低(Yan *et al.*, 2014)。NR在植物养分保存中起到关键作用, 探讨其对环境变化的不同反应, 如长期氮沉降等, 是未来研究的重点(Brant & Chen, 2015)。

杉木(*Cunninghamia lanceolata*)是典型的南方针叶树种, 因其速生和材质优良的特征在中国亚热带地区已经种植1000多年, 目前杉木林占中国人工林面积18%, 占全球人工林面积的5% (Huang *et al.*, 2013)。本研究以杉木为研究对象, 在模拟氮沉降14年的基础上分析杉木一年生、二年生叶和枝的C、N、P生态化学计量, 及其与衰老叶、衰老枝之间的N、P养分再吸收特征, 同时比较不同氮沉降处理时间(7年和14年) N、P养分再吸收的差异, 探讨杉木不同龄级叶和枝的养分再吸收特征对长期模拟氮沉降的响应, 为深入认识植物养分再吸收格局、机制及其对全球变化的响应提供科学依据。

1 研究区概况和研究方法

1.1 试验林概况

试验地设立于福建省沙县官庄林场白溪工区(117.72° E, 26.51° N), 海拔200 m。属中亚热带季风气候, 四季温暖适中, 日照充足, 年平均气温18.8–19.6 °C, 年降水量1 606–1 650 mm, 无霜期271天。土壤为山地红壤, 土壤立地为I类地。试验地为南坡, 坡度为35.0°左右。样地所处的试验林为1992年由官庄林场统一造林, 树种为杉木, 总造林面积5.73 hm²。于2003年12月在选择好的人工杉木纯林中随机设置了立地条件基本相似的12块20 m ×

20 m的试验样地。调查中发现, 样地的林下植被稀疏, 主要以五节芒(*Miscanthus floridulus*)、芒萁(*Dicranopteris dichotoma*)、蕨(*Pteridium aquilinum* var. *latiusculum*)等为主, 盖度在3%–5%之间。各样处理样地的林分特征及土壤理化性质见表1。

1.2 模拟氮沉降处理

本研究选择福建省三明市沙县官庄林场于1992年种植的杉木人工林为研究对象, 于杉木12年生时开始建立样地, 2004年1月开始模拟氮沉降处理, 一直延续至今。氮沉降量的确定参照了国内外同类研究(Fenn *et al.*, 1998; Gundersen *et al.*, 1998; 李德军等, 2004; Höegberg *et al.*, 2006)、当地N的沉降量(樊后保等, 2000; 肖健, 2005)以及杉木对N的年需求量。按N施用量的高低, 分4种处理, 即N0 (0 kg N·hm⁻²·a⁻¹, 对照), N1 (60 kg N·hm⁻²·a⁻¹), N2 (120 kg N·hm⁻²·a⁻¹), N3 (240 kg N·hm⁻²·a⁻¹), 使用尿素(CO(NH₂)₂)作为氮源。每个处理重复3次, 4个处理总计12块固定样地, 试验林面积约为6 000 m²。将每个样方每次所需喷施的尿素溶解在20 L水中, 每月月初以背式喷雾器在林地人工来回均匀喷洒。按照处理水平的要求, 对照样方(N0)喷洒相同量的水, 以减少因外加的水而造成对森林生物地球化学循环的影响。

1.3 样品采集及处理

1.3.1 成熟叶、枝样品

2010年12月和2017年12月, 在12个样地内分别选择有代表性、长势良好的标准株2株, 用修枝剪和高枝剪采集向阳面同高度的杉木枝条若干, 根据枝条的一年生、二年生(包括二年生以上, 以下简称二年生)采集枝条, 用修枝剪剪成小段(长3–5 cm), 每个枝条样品10–15段, 对应分出两个不同龄级(一年生和二年生)的叶片若干。将枝条样品和叶片样品放

表1 各处理样地的主要林分特征和土壤理化性质本底值
Table 1 Background values of the stand and soil physicochemical properties in the nitrogen addition plots

处理 Treatment	林分特征 Stand characteristics				土壤理化性质 Soil physicochemical properties			
	林龄 Forest age (a)	密度 Density (No. · hm ⁻²)	平均胸径 Mean DBH (cm)	平均树高 Mean tree height (m)	pH	有机碳 Organic carbon (g · kg ⁻¹)	全氮 Total N (g · kg ⁻¹)	全磷 Total P (g · kg ⁻¹)
N0	12	1 717	16.1	11.8	4.59	19.23	0.86	0.22
N1	12	1 633	16.0	12.2	4.76	17.31	0.68	0.13
N2	12	1 683	16.3	12.2	4.65	18.88	0.80	0.17
N3	12	1 625	16.0	12.1	4.71	18.14	0.81	0.14

N0、N1、N2、N3, 施氮量分别为0、60、120、240 kg·hm⁻²·a⁻¹。
N0, N1, N2, N3, nitrogen addition 0, 60, 120, 240 kg·hm⁻²·a⁻¹, respectively. DBH, diameter at breast height.

在透气性好的取样袋中, 带回实验室。新鲜叶片先用10%稀盐酸冲洗, 然后用去离子水反复冲洗以彻底去除表面吸附的尘土和颗粒物。叶片样品和枝条样品均在105 °C下杀青20 min, 之后在70 °C下烘干48 h, 及时用微型植物碎样机粉碎, 过100目筛后置于干燥处保存备用。

1.3.2 衰老叶、枝样品

与成熟样品的采集时间和标准株相同, 用修枝剪和高枝剪采集向阳面同高度的衰老枝4~5支, 并采集其枝上叶片混合, 将衰老枝样品和衰老叶样品装入已编号的自封袋中, 采集量约200 g, 带回实验室, 经70 °C下烘干48 h后, 粉碎, 过100目筛后置于干燥处保存备用。

1.3.3 样品测定方法

叶和枝样品C、N含量采用元素分析仪(2400II, PerkinElmer, Norwalk, USA)测定; P含量采用硝酸-高氯酸消煮-钼锑抗比色法, Lambda25紫外可见分光光度计(Lambda25 UV/VIS Spectrometer, Shelton, USA)测定。

1.4 养分再吸收计算

杉木叶/枝养分再吸收率(RE)计算公式(Huang *et al.*, 2018)如下:

$$RE(\%) = (W_1 - W_2) / W_1 \times 100\% \quad (1)$$

式中, W_1 为成熟叶/枝中的营养元素含量($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$), W_2 为衰老叶/枝中的营养元素含量($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)。

叶片养分再吸收度(RP)以衰老叶养分转移后的最低水平浓度来表征(Killingbeck, 1996), 其中, 衰老叶的养分浓度越小, 表示养分再吸收度越大。

同时, 还分别计算了杉木不同龄级之间的N (P)养分再吸收率, 计算公式(宁秋蕊等, 2016; 张秋芳等, 2017)如下:

$$N(P)\text{再吸收率}(\%) = (1 - C_1/C_2) \times 100\% \quad (2)$$

式中: C_1/C_2 为衰老叶/枝N (P)含量与一年生叶/枝N (P)含量的比值、衰老叶/枝N (P)含量与二年生叶/枝N (P)含量的比值、二年生叶/枝N (P)含量与一年生叶/枝N (P)含量的比值。

1.5 数据分析

采用Excel 2016软件处理杉木人工林叶和枝的养分含量、化学计量、再吸收率数据, SigmaPlot 13.0软件进行制图, SPSS 19.0统计软件进行相关指标的最小差异显著法检验、双因素方差分析。不同小写字母表示不同氮沉降水平下差异显著($p < 0.05$)。

2 结果和分析

2.1 杉木叶和枝的C、N、P含量及化学计量

杉木叶的C、N和P含量均高于枝(图1)。随着龄级的增加至衰老(图1), 杉木叶和枝的C、N和P含量均逐渐降低, 从一年生叶至衰老叶, C、N和P平均含量分别降低了3.8%、28.27%和46.98%; 从一年生枝至衰老枝, C、N和P平均含量分别降低了7.10%、37.64%和36.51%。这表明杉木叶和枝在衰老过程中C、N和P含量有减少趋势, 且N和P含量在不同龄级叶和枝之间差异显著($p < 0.01$)(表2)。氮沉降条件下, 杉木不同龄级叶和枝的C含量在统计上均未达到显著性差异(表2; 图1, 图2)。一年生叶、衰老叶和一年生枝的N含量均呈现出 $N_3 > N_2 > N_1 > N_0$, N_3 处理显著增加N含量($p < 0.05$)(表2; 图1, 图2A、2C、2D)。衰老叶和枝的P含量大小依次为 $N_0 > N_3 > N_2 > N_1$, 二年生枝P含量为 $N_3 > N_0 > N_1 > N_2$, 其中 N_1 处理降低衰老叶的P含量, N_2 处理降低二年生枝的P含量, 氮沉降(N_1 、 N_2 和 N_3)处理显著降低衰老枝的P含量($p < 0.05$)(图1, 图2F)。

C:N、C:P和N:P呈现衰老组织>成熟组织, 其中C:N和C:P为枝>叶, 但N:P为叶>枝(图1)。受氮沉降的影响, 不同组织和不同龄级的C:N大小趋势与N含量趋势相反, 表现为衰老枝>二年生枝>一年生枝>衰老叶>二年生叶>一年生叶, 且均表现为 $N_0 > N_1 > N_2 > N_3$ 。 N_3 处理的二年生叶、衰老叶C:N较 N_0 低且达到显著性水平($p < 0.05$)(图1; 表2); N_2 处理的二年生枝C:P比其他处理高且达到显著性水平($p < 0.05$); N_3 处理的一年生枝N:P较 N_0 高且达到显著性水平($p < 0.05$)(图1; 表2)。叶组分与氮沉降、枝组分与氮沉降之间的交互作用对C、N和P全量及化学计量均无显著影响(表2)。通过氮沉降处理与 N_0 处理之间的平均值的比值(图2)可知, 氮沉降处理增加了不同龄级叶和枝以及衰老叶和枝的N含量、N:P和C:P(除二年生叶外), 但降低了P含量和C:N。

2.2 杉木叶和枝的N、P再吸收率及其与化学计量的关系

一年生叶/枝和衰老叶/枝之间、二年生叶/枝和衰老叶/枝之间、一年生叶/枝和二年生叶/枝之间的 RE_N 、 RE_P 见图3。杉木叶和枝的 RE_N 、 RE_P 表现出随龄级的增加而有规律的递减, 且 $RE_P > RE_N$ 。

一年生叶和衰老叶之间、二年生叶和衰老叶之间、一年生叶和二年生叶之间的 RE_N 平均值分别为

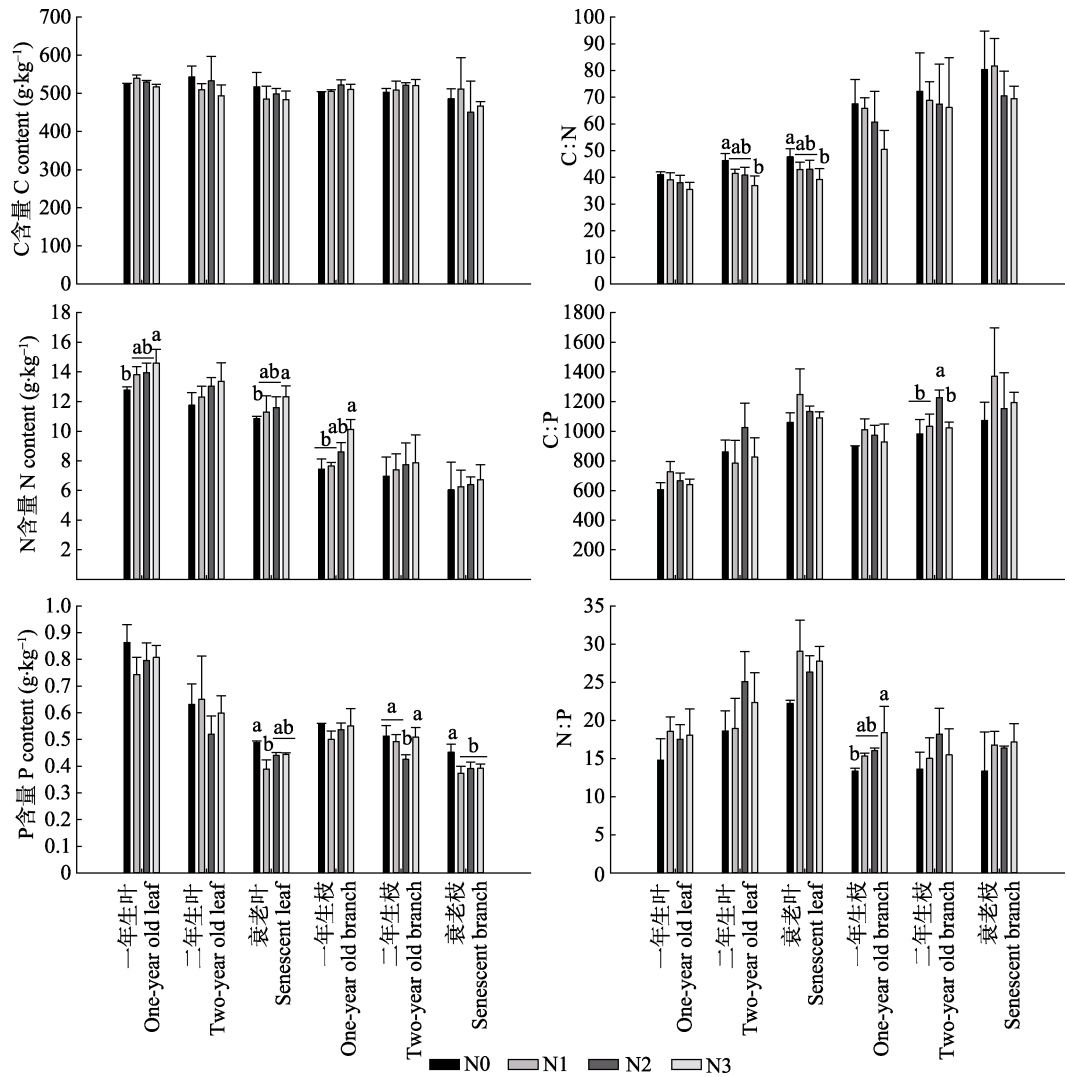


图1 长期氮沉降条件下杉木叶和枝的C、N、P含量及化学计量(平均值+标准误差)。不同小写字母表示相同龄级叶或枝不同氮沉降水平下差异显著($p < 0.05$)。N0、N1、N2、N3, 施氮量分别为0、60、120、240 kg·hm⁻²·a⁻¹。
Fig. 1 C, N, P content and stoichiometry of leaves and branches of Chinese fir under long-term nitrogen deposition (mean + SE). Different lowercase letters indicate significant differences for the same life span leaf or branch under different nitrogen deposition treatment levels ($p < 0.05$). N0, N1, N2, N3, nitrogen addition 0, 60, 120, 240 kg·hm⁻²·a⁻¹, respectively.

表2 基于双因素方差分析得到的组分、氮沉降水平及其交互作用对杉木叶和枝的生态化学计量的影响(F 值)
Table 2 Results (F values) of two-way ANOVA on the effects of components, nitrogen deposition treatment level and their interaction the ecological stoichiometry in leaves and branches of Chinese fir

因子 Factor	$F(p)$ 值 $F(p)$ value					
	C	N	P	C:N	C:P	N:P
叶组分 Leaf components	1.173 (0.336)	20.401 (<0.001)	24.425 (<0.001)	13.832 (<0.001)	24.072 (<0.001)	5.728 (0.003)
氮沉降 N deposition	0.573 (0.637)	3.272 (0.034)	1.246 (0.309)	3.158 (0.038)	0.853 (0.475)	0.631 (0.601)
叶组分×氮沉降 Leaf components × N deposition	0.280 (0.976)	0.893 (0.543)	0.865 (0.565)	0.537 (0.837)	0.963 (0.487)	0.575 (0.807)
枝组分 Branch components	1.191 (0.329)	9.407 (<0.001)	19.685 (<0.001)	6.534 (0.001)	6.010 (0.002)	8.176 (<0.001)
氮沉降 N deposition	0.165 (0.919)	1.782 (0.170)	2.130 (0.116)	1.229 (0.315)	1.063 (0.378)	5.123 (0.005)
枝组分×氮沉降 Branch components × N deposition	0.398 (0.927)	0.608 (0.781)	0.365 (0.943)	0.429 (0.910)	0.371 (0.940)	0.442 (0.902)

叶和枝组分代表不同龄级的叶和枝; 粗体代表显著差异, $p < 0.05$ 。
Leaf and branch components included data of leaf and branch in different life spans. Values in bold are statistically significant at $p < 0.05$.

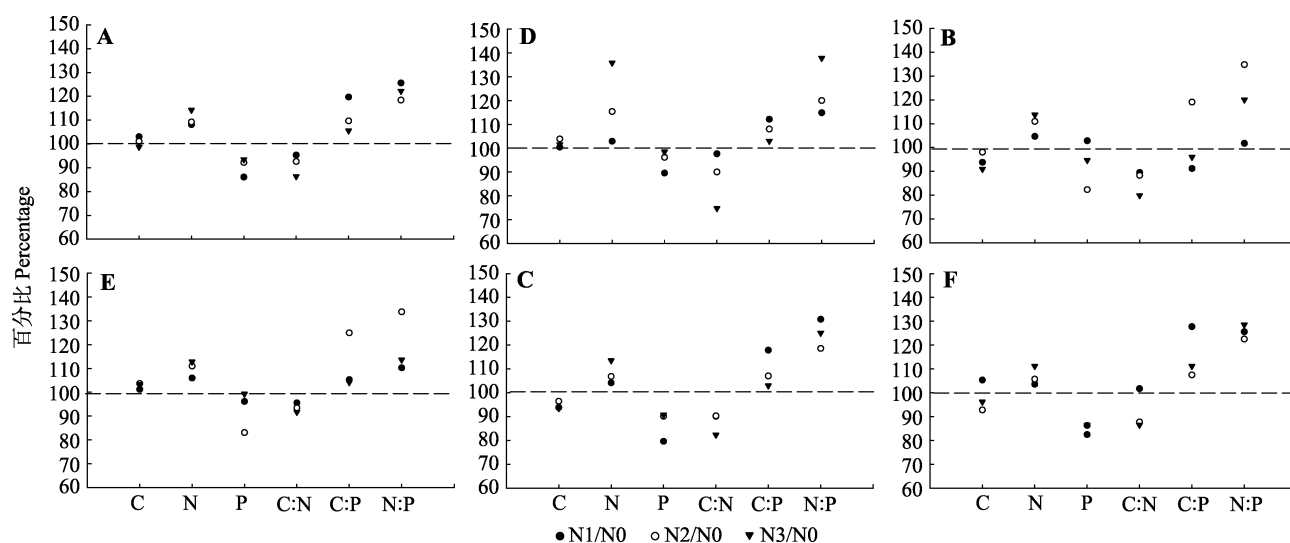


图2 杉木叶和枝的测试指标(C、N、P、C:N、C:P、N:P)氮沉降处理平均值与N0处理平均值的百分比(N0/N0 = 100%)。A, 一年生叶。B, 二年生叶。C, 衰老叶。D, 一年生枝。E, 二年生枝。F, 衰老枝。N0、N1、N2、N3, 施氮量分别为0、60、120、240 $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。

Fig. 2 Mean percentage changes of measured parameters (C, N, P, C:N, C:P, N:P) of Chinese fir leaf and branch after N deposition treatment for 14 years relative to these values under control (N0) (N0/N0 = 100%). A, One-year old leaf. B, Two-year old leaf. C, Senesced leaf. D, One-year old branch. E, Two-year old branch. F, Senesced branch. N0, N1, N2, N3, nitrogen addition 0, 60, 120, 240 $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, respectively.

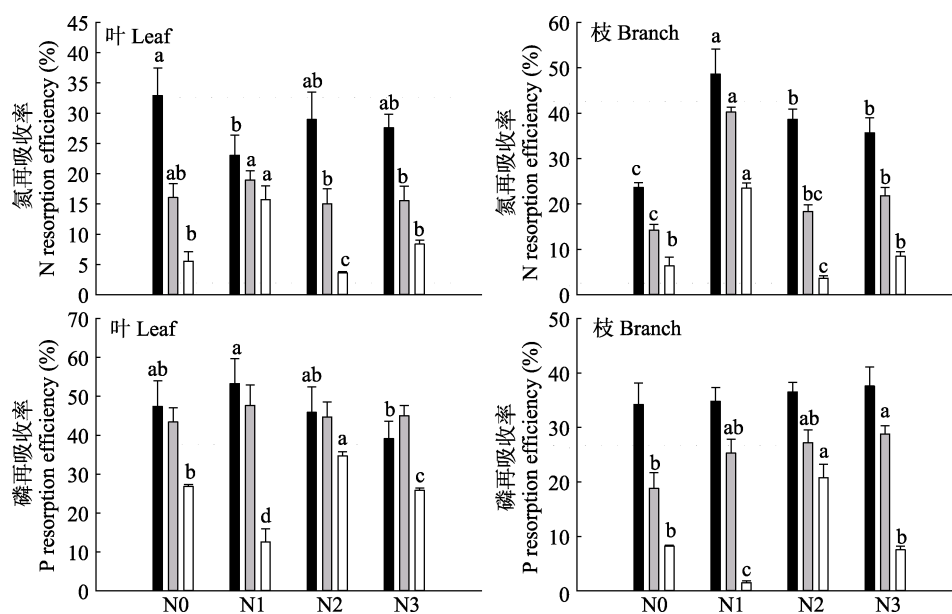


图3 长期氮沉降条件下杉木叶和枝的N、P再吸收率(平均值+标准误差)。黑色柱子表示一年生叶/枝与衰老叶/枝之间的养分再吸收率; 浅灰柱子表示二年生叶/枝与衰老叶/枝之间的养分再吸收率; 白色柱子表示一年生叶/枝与二年生叶/枝之间的养分再吸收率。N0、N1、N2、N3, 施氮量分别为0、60、120、240 $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。不同小写字母表示不同氮沉降水平下达到显著差异水平($p < 0.05$)。

Fig. 3 Effects of long-term nitrogen deposition on N and P resorption efficiency in leaves and branches of Chinese fir (mean + SE). The black column indicates the ratio of the nutrient resorption efficiency between one-year old leaves/branches and senescent leaves/branches; light gray column indicates the ratio of the nutrient resorption efficiency between two-year old leaves/branches and senescent leaves/branches; white column indicates the ratio of the nutrient resorption efficiency between one-year old leaves/branches and two-year-old leaves. N0, N1, N2, N3, nitrogen addition 0, 60, 120, 240 $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, respectively. Different lowercase letters indicate significant differences under different nitrogen addition treatment levels ($p < 0.05$).

28.12%、16.39%和8.25%, RE_P 平均值分别为46.43%、45.21%和24.98%。一年生枝和衰老枝之间、二年生

枝和衰老枝之间、一年生枝和二年生枝之间的 RE_N 平均值分别为36.36%、23.64%和10.50%, RE_P 平均值

分别为35.79%、25.03%和9.50%。

氮沉降显著影响杉木叶和枝 RE_N 、 RE_P ，且因植物器官不同而不同。N1显著降低一年生叶和衰老叶之间的 RE_N ($p < 0.05$)；N2和N3显著降低二年生叶和衰老叶之间 RE_N ($p < 0.05$)；N1显著增加一年生叶和二年生叶之间的 RE_N ($p < 0.05$)；而N2则相反。氮沉降显著增加杉木枝的 RE_N ($p < 0.05$)。N3显著降低一年生叶和衰老叶之间及一年生叶和二年生叶之间的 RE_P ($p < 0.05$)，而N2显著增加一年生枝和二年生枝之间的 RE_P ，N3显著增加二年生枝和衰老枝之间的 RE_P ($p < 0.05$)。

通过分析杉木叶和枝的 RE_N 、 RE_P 之间及其与N:P化学计量之间的关系(图4)可知，杉木叶和枝的 RE_N 与 RE_P 之间、成熟叶和枝N:P与 $RE_N:RE_P$ 之间均存在极显著的线性正相关关系($p < 0.001$)。

2.3 氮沉降处理7年和14年杉木叶N、P养分再吸收特征

杉木叶N、P含量和 RE_N 、 RE_P 会随氮沉降处理的时间和杉木生长阶段而有所不同。

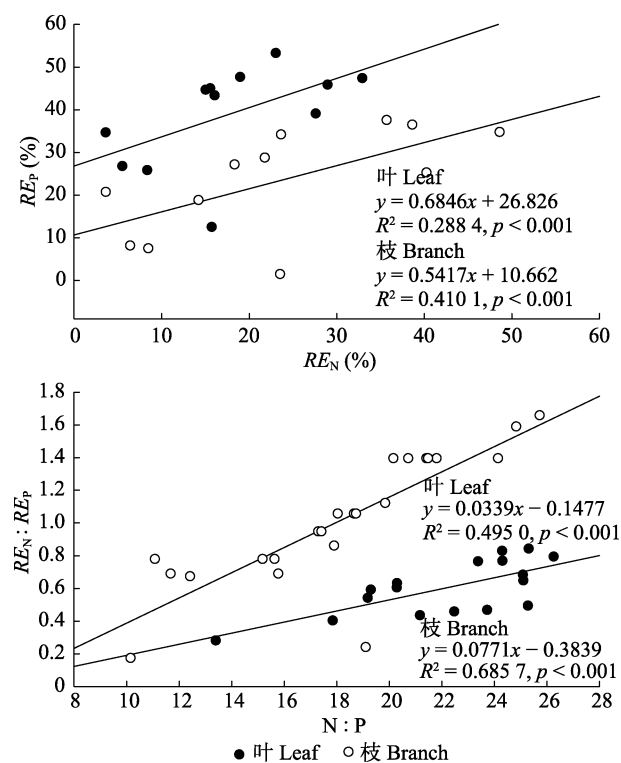


图4 长期氮沉降条件下杉木叶和枝 RE_N 与 RE_P 、N:P与 $RE_N:RE_P$ 的线性关系。

Fig. 4 Linear relationship between N resorption efficiency (RE_N) and P resorption efficiency (RE_P), N:P and N resorption efficiency to P resorption efficiency ratio ($RE_N:RE_P$) of leaf and branch under long-term nitrogen deposition treatments. Data included treatments for 14 years.

www.plant-ecology.com

2010年(氮沉降处理7年)成熟绿叶和衰老叶的N、P含量见图5。成熟绿叶的N、P含量均高于衰老叶。成熟绿叶和衰老叶中的N含量均表现为 $N3 > N2 > N1 > N0$ ，N3处理显著增加了成熟绿叶N含量($p < 0.05$)。与N含量相反，N3处理显著降低了成熟绿叶和衰老叶中的P含量($p < 0.05$)。

通过对比2010年(氮沉降处理7年)和2017年(氮沉降处理14年)杉木叶的N、P再吸收率(图6)可知， $RE_P > RE_N$ 。随氮沉降处理时间的增加， RE_N 降低了，而 RE_P 升高了，N1、N2和N3处理的 RE_N 降幅分别为9.85%、3.17%和11.71%，其中N1显著低于N0 ($p < 0.05$)；N1、N2和N3处理的 RE_P 增幅分别为71.98%、42.25%和9.60%。

由表3可知，杉木叶的 $RE_N:RE_P$ 随氮沉降处理时间的增加而降低，且 $RE_N:RE_P < 1$ ；杉木枝的 $RE_N:RE_P$ 比叶 $RE_N:RE_P$ 高；二年生叶与衰老叶的 $RE_N:RE_P$ 比一年生叶与衰老叶低；N1、N2、N3处理增加了一年生枝与衰老枝的 $RE_N:RE_P$ ；N1处理增加了二年生枝与衰老枝的 $RE_N:RE_P$ 。

3 讨论

3.1 不同龄级杉木叶和枝养分再吸收规律

本研究中，杉木的N含量、P含量、N:P、 RE_P 均

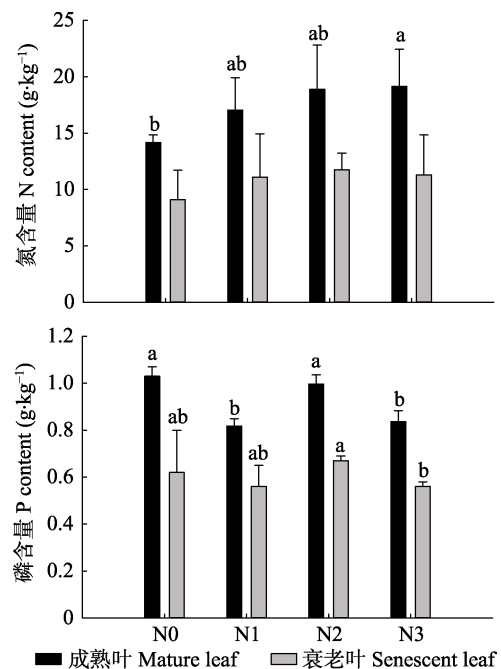


图5 2010年成熟绿叶和衰老叶的N、P含量(平均值+标准误差)。N1、N2、N3，施氮量分别为0、60、120、240 kg·hm⁻²·a⁻¹。
Fig. 5 N and P content of mature living and senescent leaves in 2010 (mean + SE). N0, N1, N2, N3, nitrogen addition 0, 60, 120, 240 kg·hm⁻²·a⁻¹, respectively.

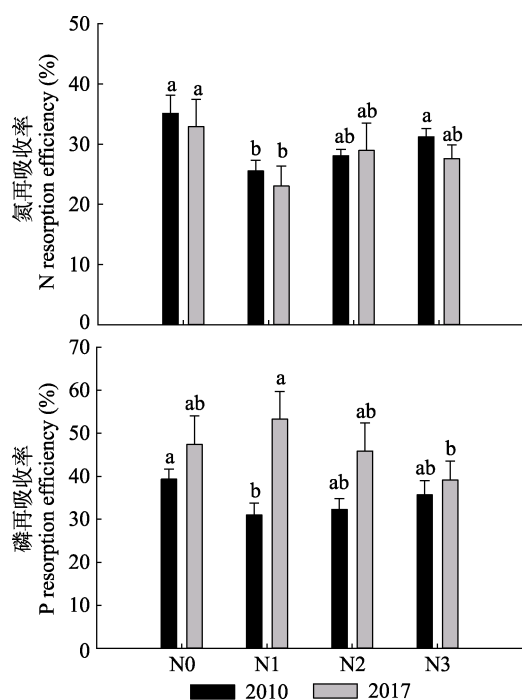


图6 2010和2017年的叶N、P再吸收率(平均值+标准误差)。N1、N2、N3, 施氮量分别为0、60、120、240 kg·hm⁻²·a⁻¹。
Fig. 6 N and P resorption efficiency of leaves in 2010 and 2017 (mean + SE). N0, N1, N2, N3, nitrogen addition 0, 60, 120, 240 kg·hm⁻²·a⁻¹, respectively.

表3 2010和2017年的叶和枝N再吸收率与P再吸收率的比值

Table 3 The ratio of N resorption efficiency to P resorption efficiency ($RE_N:RE_P$) of leaves and branches in 2010 and 2017

处理 Treatment	2010		2017			
	成熟-衰叶 Mature-senescent leaf	一-衰叶 One-senescent leaf	二-衰叶 Two-senescent leaf	一-衰枝 One-senescent branch	二-衰枝 Two-senescent branch	
N0	0.89	0.69	0.37	0.69	0.75	
N1	0.82	0.43	0.40	1.40	1.59	
N2	0.87	0.63	0.34	1.06	0.67	
N3	0.88	0.70	0.35	0.95	0.76	

一-衰表示一年生叶/枝与衰老叶/枝之间的养分再吸收率; 二-衰表示二年生叶/枝与衰老叶/枝之间的养分再吸收率。

One-senescent indicates the difference in nutrient resorption efficiency between one-year old leaves/branches and senescent leaves/branches. Two-senescent indicates the difference in nutrient resorption efficiency between two-year old leaves/branches and senescent leaves/branches.

表现为叶>枝。N含量大小依次为一年生叶>二年生叶>衰老叶>一年生枝>二年生枝>衰老枝, 且N3 > N2 > N1 > N0, 而C:N则与N相反。说明活跃组织具有更高的N含量。究其原因, 第一, 叶是树木的主要光合器官, 与枝相比, 叶含有较大比例的活生物量(Wright & Westoby, 2003; Chen *et al.*, 2012), 同时, 不同龄级养分含量及再吸收的差异主要受这些组分之间生物量分配的影响(Drenovsky & Richards, 2006); 第二, 叶的再吸收是一个高度生态相关的过

程, 特别是在养分受限的生态系统中, 它允许植物减少养分流失并建立养分贮存库(Sohr *et al.*, 2018); 第三, 在植物的各类器官的养分转移率中, 以叶的贡献最大(费世民, 2001; Brant & Chen, 2015; 林宝平等, 2017)。随着叶和枝的衰老, 养分及化学计量比发生了变化(图1)。养分动力学表明, 养分随植物组织或器官的年龄而变化, 叶片寿命长的物种, 如常绿乔木, 随叶龄的增加, 养分浓度和光合速率可能下降(Reich *et al.*, 2009), 由于光的利用效率通常垂直向下降低直到树冠底部(Chen *et al.*, 2015)。叶和枝逐渐老化, 养分被吸收, 而器官和年龄效应则取决于养分限制的程度(Chen *et al.*, 2015)。有研究表明, 这种机制不随杉木林龄的增加而衰退(林宝平等, 2017)。杉木衰老叶和枝器官的C:N、C:P和N:P比新生器官高(图1), 这是因为衰老叶养分浓度主要是由新生叶的养分状态控制。研究表明, 衰老叶的养分浓度与新生叶养分浓度正相关(相关系数 R^2 为51%–84%)(Kobe *et al.*, 2005), 新生叶养分浓度对衰老叶养分再吸收率影响显著。从理论上讲, 养分再转移到幼叶会提高植物对养分吸收利用的效率, 因为叶片老化通常会降低植物的养分利用效率(Escudero & Mediavilla, 2003)。Chen等(2015)研究表明2年氮添加会改变养分动态, 但不影响不同林龄杉木叶和枝的养分再吸收率。

杉木叶和枝均呈现 $RE_P > RE_N$ 。这是因为养分投入与器官寿命长短之间的协调关系以及养分在植物体内的停留时间与植物的生产力之间的协调关系密切相关(Brant & Chen, 2015)。比如, 与枝、干等植物器官相比, 叶的养分停留时间短, 寿命也短, 会增加对养分再吸收的需求。植物器官中 RE_N 比 RE_P 更灵活(Mayor *et al.*, 2014), RE_P 基本没有变化(Brant & Chen, 2015; Chen *et al.*, 2015)。4年N处理降低了落叶松叶的 RE_N 和 RE_P , RE_N 变化幅度大于 RE_P (赵琼等, 2010)。本研究中对杉木针叶的研究也得出类似结果。这是因为P在土壤圈中总量丰富, 但有效态P普遍匮乏, 主要原因是P大部分处于固定态, 难以被植物直接吸收利用。热带和亚热带地区的土壤一般受P限制(Zechmeister-Boltenstern *et al.*, 2015)。本研究对杉木叶(RE_N 28.12%、 RE_P 45.82%)和枝(RE_N 30.00%、 RE_P 30.42%)的研究结果也是如此, 但均低于全球 RE_N (62.1%)、 RE_P (64.9%)(Vergutz *et al.*, 2012)。

叶的养分再吸收途径有两条: 从衰老叶转移到干和(或)根; 从衰老叶或者成熟叶转移到新叶(Brant & Chen, 2015)。本研究中N含量、P含量、N:P和 $RE_N:RE_P$ 均表现为幼叶/枝比老叶/枝高。说明杉木优先将N、P从老叶/枝中转移到幼叶/枝中, 而不是从土壤吸收N、P。可能原因是, 从土壤中吸收N、P相比老叶/枝中转移会消耗更多的能量(Chen *et al.*, 2015)。此外, 养分再吸收率取决于叶养分库与其他器官养分库之间的养分转移, 这些库的大小可引起植物养分的转移(Vergutz *et al.*, 2012)。因植物新芽对养分的需求而激发木质部液流速率的增加从而使营养物质从旧叶转移到新叶。养分再吸收率取决于叶片碳水化合物通量来源的强度和同化物形成库(如生长组织和储存组织)的强度, 而源-库关系可以影响韧皮部运输, 植物的养分正是通过韧皮部的运输来实现的(张凌云和张大鹏, 2003; Yan *et al.*, 2014)。植物对养分的吸收受植物生长阶段的影响, 比如, 地中海地区常绿落叶乔木, NR最先发生在6个月时, 从幼叶转移到其他组织, 2年后从成熟叶中转移出, 然后在叶衰老和叶凋落之前从老叶中吸收养分, 最后前三个阶段叶的营养物质重新转移到新芽, 反过来支持新叶的生长(Fife *et al.*, 2008)。研究表明随林龄的增加, RE_N 、 RE_P 呈现一定的趋势, 表现为幼龄林 RE_N 最高, 老龄林或成熟林以 RE_P 最高(Reed *et al.*, 2012; 江大龙等, 2017)。本研究结果与之类似, 氮处理7年和14年时, 杉木分别为18林龄和25林龄, 此时杉木经历了中龄林和近熟林两个阶段, 相比来讲中龄林时杉木叶的 RE_N 更高, 而近熟林时杉木叶的 RE_P 更高。

3.2 长期氮沉降对杉木叶和枝养分内循环的影响

经过14年的模拟氮沉降试验, 杉木叶和枝的N含量增加、P含量降低, 这与短期(2–3年)氮沉降的影响趋势一致(樊后保等, 2007; 刘文飞等, 2008; Chen *et al.*, 2015)。长期(14年)氮沉降条件下, 针叶N含量(平均为 $13.83 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)低于短期(3年)氮沉降N含量(平均为 $15.4 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$), 说明随着氮沉降处理时间的增加, 杉木针叶N含量增加的幅度会逐渐降低。这与杉木不同生长阶段对N的需求有关。本试验发现, 与氮沉降处理初期(1–3年) P含量(平均为 $1.27 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)(樊后保等, 2007)相比, 氮沉降处理7年和14年时杉木叶的P含量分别为 $0.92 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、 $0.70 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, 均有所下降, 这表明杉木叶的P含量会随氮沉降处理时间的延长

而降低, 证实了氮沉降会加剧P的限制。究其原因, 氮沉降加速土壤酸化, 土壤中 Al^{3+} 和 NH_4^+ 溶出量增加, 抑制了杉木对P的吸收。衰老叶N、P含量和衰老枝P含量对氮沉降的响应显著, 说明杉木的N、P养分再吸收度对氮沉降引起的养分利用变化敏感。N添加增加了凋落物的N和P的再吸收能力, 但未产生显著影响(Chen *et al.*, 2015)。14年氮沉降处理增加了不同龄级叶和枝(除二年生叶外)的N、N:P、C:P, 但降低了P和C:N。这与叶片衰老期间, N添加降低了N:P的研究结果一致(Wang *et al.*, 2014)。

与氮沉降7年相比, 氮沉降14年时杉木叶片的 RE_N 更低, 而 RE_P 更高。这与凋落物N含量在氮沉降处理时间的延长基础上仍然具有较高浓度, 并且通过落叶返回到土壤的N可能增加有关, 而P含量相反(van Heerwaarden *et al.*, 2003)。研究表明, 13年氮沉降增加了土壤有效氮(沈芳芳等, 2018), 这也意味着衰老叶N含量随土壤速效养分的增加而增加, 导致叶片 RE_N 随土壤养分的有效性增加而降低。长期(13年)氮添加没有改变热带森林内物种的叶片N含量, 但降低了 RE_N (Mayor *et al.*, 2014)。生态系统长期而过量的氮沉降会降低森林P内循环率, 加剧了土壤受P限制(Matson *et al.*, 2002; Wang *et al.*, 2014)。研究表明, 在细胞水平上, 植物P跨液泡膜运输以实现P在体内转移再利用是植物在低P生境中的实现P素高效利用的机制(吴鹏飞和马祥庆, 2009)。在这种情况下, 植物的 RE_P 高于 RE_N , 全球范围内的养分富集地区也证实了这一点(Zechmeister-Boltenstern *et al.*, 2015)。随氮沉降处理的时间增加, 杉木叶 $RE_N:RE_P$ 逐渐下降(表3)。这主要是因为N、P再吸收受最后的演替阶段所驱动, 在演替过程中, RE_N 趋于稳定, 但 RE_P 受森林林龄的增加而持续增加, 这导致成熟林中 $RE_N:RE_P$ 再吸收率最低。氮沉降条件下, 杉木叶和枝的N:P与 $RE_N:RE_P$ 之间存在极显著的线性相关关系(图4), 说明养分再吸收与养分状态之间存在紧密关系, 这与Vergutz等(2012)的研究结果相似。在一定的程度上, $RE_N:RE_P$ 比N:P更能说明植物的养分限制。无论植物的器官或龄级如何, 在外源养分输入的影响下, 植物叶和枝的养分水平在生理学上相互协调(Wright *et al.*, 2006)。高养分再吸收率在营养贫乏的环境中起着至关重要的作用, 在这种环境中, 从土壤中吸取养分会需要更高的能量(Wang *et al.*, 2014)。在热带和亚热带森林中, 植物

更容易从老化、衰老叶或枝中吸收养分, 而不是从土壤中获取(Chen *et al.*, 2015)。

4 结论

在长期氮沉降条件下, 通过比较杉木叶和枝的养分动态, 以及幼叶/枝与衰老叶/枝之间的养分动态和养分再吸收特征, 发现不同组分(叶和枝)对氮沉降的响应不同, 且叶>枝。叶和枝的 RE_N 、 RE_P 随龄级的增加至衰老而有规律递减, 且 $RE_P > RE_N$ 。氮沉降处理7年, 杉木叶和枝的 RE_N 更高, 而氮沉降处理14年, RE_P 更高。随氮沉降处理的时间增加, 杉木叶 $RE_N:RE_P$ 逐渐下降, 且杉木叶和枝N:P与 $RE_N:RE_P$ 之间存在密切的关系。养分再吸收作为一个过程为植物养分利用和循环提供了独特的见解, 而不同养分再吸收率的比值为估算长期环境变化条件下植物的养分循环提供了一个更好的途径。

致谢 感谢福建省三明市沙县官庄国有林场的帮助和江西省教育厅科技项目(GJJ161118)资助。

参考文献

- Aerts R (1996). Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: Are there general patterns? *Journal of Ecology*, 84, 597–608.
- Brant AN, Chen HYH (2015). Patterns and mechanisms of nutrient resorption in plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 34, 471–486.
- Chen FS, Niklas KJ, Chen GS, Guo D (2012). Leaf traits and relationships differ with season as well as among species groupings in a managed Southeastern China forest landscape. *Plant Ecology*, 213, 1489–1502.
- Chen FS, Niklas KJ, Liu Y, Fang XM, Wan SZ, Wang HM (2015). Nitrogen and phosphorus additions alter nutrient dynamics but not resorption efficiencies of Chinese fir leaves and twigs differing in age. *Tree physiology*, 35, 1106–1117.
- Chen S, Chen SL, Guo ZW (2015). Effects of mulching management on the internal cycling of nutrients in the rhizomatous roots of *Phyllostachys violascens*. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 5788–5796. [陈珊, 陈双林, 郭子武 (2015). 林地覆盖经营对雷竹鞭根主要养分内循环的影响. *生态学报*, 35, 5788–5796.]
- Deng Q, Hui DF, Dennis S, Reddy KC (2017). Responses of terrestrial ecosystem phosphorus cycling to nitrogen addition: A meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 26, 713–728.
- Drenovsky RE, Richards JH (2006). Low leaf N and P resorption contributes to nutrient limitation in two desert shrubs. *Plant Ecology*, 183, 305–314.
- Escudero A, Mediavilla S (2003). Decline in photosynthetic nitrogen use efficiency with leaf age and nitrogen resorption as determinants of leaf life span. *Journal of Ecology*, 91, 880–889.
- Fan HB, Liu WF, Li YY, Liao YC, Yuan YH, Xu L (2007). Tree growth and soil nutrients in response to nitrogen deposition in a subtropical Chinese fir plantation. *Acta Ecologica Sinica*, 27, 4630–4642. [樊后保, 刘文飞, 李燕燕, 廖迎春, 袁颖红, 徐雷 (2007). 亚热带杉木(*Cunninghamia lanceolata*)人工林生长与土壤养分对氮沉降的响应. *生态学报*, 27, 4630–4642.]
- Fan HB, Su BQ, Lin DX, Chen SP (2000). Biogeochemical cycle within ecosystem of Chinese fir plantations II: Dynamics of nutrients returning to ecosystem. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 6, 133–137. [樊后保, 苏兵强, 林德喜, 陈世品 (2000). 杉木人工林生态系统的生物地球化学循环II: 氮素沉降动态. *应用与环境生物学报*, 6, 133–137.]
- Fei SM (2001). A study on the internal transfer and cycling of nutrients in loblolly pine plantation. *Scientia Silvae Sinicae*, 37(3), 14–19. [费世民 (2001). 火炬松人工林养分体内转移与内循环研究. *林业科学*, 37(3), 14–19.]
- Fenn ME, Poth MA, Aber JD, Baron JS, Bormann BT, Johnson DW, Lemly AD, McNulty SG, Ryan DF, Stottliemyer R (1998). Nitrogen excess in North American ecosystems: Predisposing factors, ecosystem response, and management strategies. *Ecological Applications*, 8, 706–733.
- Fife D, Nambiar E, Saur E (2008). Retranslocation of foliar nutrients in evergreen tree species planted in a Mediterranean environment. *Tree Physiology*, 28, 187–196.
- Galloway JN, Townsend AR, Erismann JW, Bekunda M, Cai ZC, Freney JR, Martinelli LA, Seitzinger SP, Sutton MA (2008). Transformation of the nitrogen cycle: Recent trends, questions, and potential solutions. *Science*, 320, 889–892.
- Gundersen P, Emmett BA, Kjønnass OJ, Koopmans CJ, Tietema A (1998). Impact of nitrogen deposition on nitrogen cycling in forest: A synthesis of NITREX data. *Forest Ecology and Management*, 101, 37–55.
- Höegberg P, Fan HB, Quist M, Binkley D, Tamm CO (2006). Tree growth and soil acidification in response to 30 years of experimental nitrogen loading on boreal forest. *Global Change Biology*, 12, 489–499.
- Huang G, Su YG, Mu XH, Li Y (2018). Foliar nutrient resorption responses of three life-form plants to water and nitrogen additions in a temperate desert. *Plant and Soil*, 424, 479–489.
- Huang JY, Zhu XG, Yuan ZY, Song SH, Li X, Li LH (2008). Changes in nitrogen resorption traits of six temperate grassland species along a multi-level N addition gradient. *Plant and Soil*, 306, 149–158.
- Huang ZQ, He ZM, Wan XH, Hu ZH, Fan SH, Yang YS

- (2013). Harvest residue management effects on tree growth and ecosystem carbon in a Chinese fir plantation in subtropical China. *Plant and Soil*, 364, 303–314.
- Jiang DL, Xu X, Ruan HH (2017). Review of nutrient resorption and its regulating in plants. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 41, 183–188. [江大龙, 徐侠, 阮宏华 (2017). 植物养分重吸收及其影响研究进展. 南京林业大学学报(自然科学版), 41, 183–188.]
- Killingbeck KT (1996). Nutrients in senesced leaves: Keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology*, 77, 1716–1727.
- Kobe RK, Lepczyk CA, Iyer M (2005). Resorption efficiency decreases with increasing green leaf nutrients in a global data set. *Ecology*, 86, 2780–2792.
- Li DJ, Mo JM, Fang YT, Cai XA, Xue JH, Xu GL (2004). Effects of simulated nitrogen deposition on growth and photosynthesis of *Schima superba*, *Castanopsis chinensis* and *Cryptocarya concinna* seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, 24, 876–882. [李德军, 莫江明, 方运霆, 蔡锡安, 薛璟花, 徐国良 (2004). 模拟氮沉降对三种南亚热带树苗生长和光合作用的影响. 生态学报, 24, 876–882.]
- Li XF, Zheng XB, Han SJ, Zheng JQ, Li TH (2010). Effects of nitrogen additions on nitrogen resorption and use efficiencies and foliar litterfall of six tree species in a mixed birch and poplar forest, northeastern China. *Canadian Journal of Forest Research*, 40, 2256–2261.
- Lin BP, He ZM, Lin SZ, Hu HT, Qiu LJ, Liu ZM (2017). Needles macronutrient concentrations and retranslocation characteristics in Chinese fir plantation of different ages. *Journal of Forest and Environment*, 37, 34–39. [林宝平, 何宗明, 林思祖, 胡欢甜, 邱岭军, 刘卓明 (2017). 不同林龄杉木针叶大量元素转移特征. 森林与环境学报, 37, 34–39.]
- Liu WF, Fan HB, Zhang ZW, Yang YL, Wang QQ, Xu L (2008). Foliar nutrient contents of Chinese fir in response to simulated nitrogen deposition. *Chinese Journal of Applied & Environment Biology*, 14, 319–323. [刘文飞, 樊后保, 张子文, 杨跃霖, 王启其, 徐雷 (2008). 杉木人工林针叶养分含量对模拟氮沉降增加的响应. 应用与环境生物学报, 14, 319–323.]
- Liu XJ, Zhang Y, Han WX, Tang AH, Shen LJ, Cui ZL, Vitousek P, Erisman JW, Goulding K, Christie P, Andreas FM, Zhang FS (2013). Enhanced nitrogen deposition over China. *Nature*, 494, 459–462.
- Lu JY, Duan BH, Yang M, Yang H, Yang HM (2018). Research process in nitrogen and phosphorus resorption from senesced leaves and the influence of ontogenetic and environmental factors. *Acta Prataculturae Sinica*, 27, 178–188. [陆姣云, 段兵红, 杨梅, 杨晗, 杨慧敏 (2018). 植物叶片氮磷养分重吸收规律及其调控机制研究进展. 草业学报, 27, 178–188.]
- Matson P, Lohse KA, Hall SJ (2002). The globalization of nitrogen deposition: Consequences for terrestrial ecosystems. *AMBIO*, 31, 113–119.
- Mayor JR, Wright SJ, Turner BL (2014). Species-specific responses of foliar nutrients to long-term nitrogen and phosphorus additions in a lowland tropical forest. *Journal of Ecology*, 102, 36–44.
- Ning QR, Li SZ, Jiang LC, Zhao Y, Liu R, Zhang XY (2016). Foliar nutrient content and resorption efficiency of *Pinus massoniana* in the subtropical red soil erosion region. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 3510–3517. [宁秋蕊, 李守中, 姜良超, 赵颖, 刘溶, 张欣影 (2016). 亚热带红壤侵蚀区马尾松针叶养分含量及再吸收特征. 生态学报, 36, 3510–3517.]
- Reed SC, Townsend AR, Davidson EA, Cleveland CC (2012). Stoichiometric patterns in foliar nutrient resorption across multiple scales. *New Phytologist*, 196, 173–180.
- Reich PB, Oleksyn J, Wright IJ (2009). Leaf phosphorus influences the photosynthesis-nitrogen relation: A cross-biome analysis of 314 species. *Oecologia*, 160, 207–212.
- Shen FF, Wu JP, Fan HB, Guo XM, Lei XM, Wo QD (2018). Litterfall ecological stoichiometry and soil available nutrients under long-term nitrogen deposition in a Chinese fir plantation. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 7477–7487. [沈芳芳, 吴建平, 樊后保, 郭晓敏, 雷学明, 沃奇东 (2018). 杉木人工林凋落物生态化学计量与土壤有效养分对长期模拟氮沉降的响应. 生态学报, 38, 7477–7487.]
- Sohr J, Herschbach C, Weiler M (2018). Foliar P- but not N resorption efficiency depends on the P-concentration and the N:P ratio in trees of temperate forests. *Trees*, 32, 1443–1445.
- van Heerwaarden LM, Toet S, Aerts R (2003). Nitrogen and phosphorus resorption efficiency and proficiency in six sub-arctic bog species after 4 years of nitrogen fertilization. *Journal of Ecology*, 91, 1060–1070.
- Vergutz L, Manzoni S, Porporato A, Novais RF, Jackson RB (2012). Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of terrestrial plants. *Ecological Monographs*, 82, 205–220.
- Wang B, Huang G, Ma J, Li Y (2016). Responses of nutrients resorption of five desert ephemeral plants to water and nitrogen additions. *Journal of Desert Research*, 36, 415–422. [王斌, 黄刚, 马健, 李彦 (2016). 5种荒漠短命植物养分再吸收对水氮添加的响应. 中国沙漠, 36, 415–422.]
- Wang M, Murphy MT, Moore TR (2014). Nutrient resorption of two evergreen shrubs in response to long-term fertilization in a bog. *Oecologia*, 174, 365–377.
- Wang R, Goll D, Balkanski Y, Hauglustaine D, Boucher O, Ciais P, Janssens I, Penuelas J, Guenet B, Sardans J, Bopp L, Vuichard N, Zhou F, Li BG, Piao SL, Peng SS, Huang Y, Tao S (2017). Global forest carbon uptake due to nitrogen

- and phosphorus deposition from 1850 to 2100. *Global Change Biology*, 23, 4854–4872.
- Wright IJ, Leishman MR, Read C, Westoby M (2006). Gradients of light availability and leaf traits with leaf age and canopy position in 28 Australian shrubs and trees. *Functional Plant Biology*, 33, 407–419.
- Wright I J, Westoby M (2003). Nutrient concentration, resorption and lifespan: Leaf traits of Australian sclerophyll species. *Functional Ecology*, 17, 10–19.
- Wu JP, Duan HL, Liu WF, Wei XH, Liao YC, Fan HB (2017). Individual size but not additional nitrogen regulates tree carbon sequestration in a subtropical forest. *Scientific Reports*, 7, 46293. DOI: 10.1038/srep46293.
- Wu PF, Ma XQ (2009). Research advances in the mechanisms of high nutrient use efficiency in plants. *Acta Ecologica Sinica*, 29, 427–437. [吴鹏飞, 马祥庆 (2009). 植物养分高效利用机制研究进展. 生态学报, 29, 427–437.]
- Xiao J (2005). Formation and damage of atmospheric wet deposition of nitrogen in Zhangzhou. *Energy and Environment*, 2, 59–61. [肖健 (2005). 漳州市氮湿沉降量异常的形成及危害. 能源与环境, 2, 59–61.]
- Yan ZB, Kim NY, Han XW, Guo YL, Han TS, Du EZ, Fang JY (2014). Effects of nitrogen and phosphorus supply on growth rate, leaf stoichiometry, and nutrient resorption of *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Soil*, 388, 147–155.
- Yuan ZY, Chen HYH (2009). Global trends in senesced-leaf nitrogen and phosphorus. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 532–542.
- Yuan ZY, Li LH, Han XG, Huang JH, Jiang GM, Wan SQ, Zhang WH, Chen QS (2005). Nitrogen resorption from senescing leaves in 28 plant species in a semi-arid region of northern China. *Journal of Arid Environments*, 63, 191–202.
- Zechmeister-Boltenstern S, Keiblinger KM, Mooshammer M, Peñuelas J, Richiter A, Sardans J, Wanek W (2015). The application of ecological stoichiometry to plant-microbial-soil organic matter transformations. *Ecological Monographs*, 85, 133–155.
- Zhang JH, Tang YZ, Luo YK, Chi XL, Chen YH, Fang JY, Shen HH (2014). Resorption efficiency of leaf nutrients in woody plants on Mt. Dongling of Beijing, North China. *Journal of Plant Ecology*, 8, 530–538.
- Zhang LY, Zhang DP (2003). The phloem unloading pathway and mechanism of photoassimilates. *Plant Physiology Communications*, 39, 399–403. [张凌云, 张大鹏 (2003). 光合同化物韧皮部卸载途径和机制. 植物生理学报, 39, 399–403.]
- Zhang QF, Xie JS, Chen NS, Chen T, Lü MK, Zhang H, Yang YS (2017). Effects of ecological restoration on stoichiometric characteristics and nutrient resorption efficiency of *Pinus massoniana* foliage. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 267–276. [张秋芳, 谢锦升, 陈奶寿, 陈坦, 吕茂奎, 张浩, 杨玉盛 (2017). 生态恢复对马尾松叶片化学计量及氮磷转移的影响. 生态学报, 37, 267–276.]
- Zhao Q, Liu XY, Hu YL, Zeng DH (2010). Effects of nitrogen addition on nutrient allocation and nutrient resorption efficiency in *Larix gmelinii*. *Scientia Silvae Sinicae*, 46(5), 14–19. [赵琼, 刘兴宇, 胡亚林, 曾德慧 (2010). 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, 46(5), 14–19.]

责任编辑: 孙建新 责任编辑: 李 敏



扫码加入读者圈
听语音, 看问答