

# 干热河谷区不同林龄赤桉叶中养分含量和再吸收率的比较及其线性回归分析

严思维<sup>1a,1b</sup>, 陈爱民<sup>1a,1b</sup>, 林勇明<sup>1a,1b,①</sup>, 孙凡<sup>1a,1b</sup>, 邓浩俊<sup>1a,1b</sup>,  
杜 锐<sup>1a,1b</sup>, 吴承祯<sup>1a,1b,2</sup>, 恒巴提·乌勒合凡<sup>1a</sup>

(1. 福建农林大学: a. 林学院, b. 福建省高校森林生态系统过程与经营重点实验室, 福建 福州 350002;  
2. 武夷学院生态与资源工程学院, 福建 南平 354300)

**摘要:** 以种植于干热河谷区的赤桉 (*Eucalyptus camaldulensis* Dehnh.) 幼龄林、中龄林和成熟林为研究对象, 分析了赤桉鲜叶和凋落叶中养分 (包括 N、P、K、Ca、Mg 和 Na) 的含量和化学计量比, 并计算各养分的再吸收率; 在此基础上, 对鲜叶和凋落叶中各养分的含量与再吸收率进行线性回归分析。结果表明: 成熟林赤桉鲜叶和凋落叶的有机碳、全氮、全磷、全钾和全钠含量总体上高于幼龄林, 而全钙和全镁含量则低于幼龄林; 且鲜叶中的全氮、全磷、全钾、全钠和全镁含量总体上高于凋落叶, 而有机碳和全钙含量则低于凋落叶。成熟林赤桉鲜叶和凋落叶的 C:N 比、鲜叶的 N:P 比和 N:K 比以及凋落叶的 K:P 比和 Ca:Mg 比均低于幼龄林, 但其鲜叶的 K:P 比和 Ca:Mg 比及凋落叶的 N:P 比和 N:K 比则高于幼龄林; 且不同林龄鲜叶的 C:N 比、K:P 比和 Ca:Mg 比均低于凋落叶。各林龄赤桉叶的 Ca 再吸收率及幼龄林和中龄林叶的 Na 再吸收率均为负值, 而其余养分的再吸收率均为正值; 随林龄增长, N、K 和 Mg 的再吸收率先升高后降低, 而 P、Ca 和 Na 的再吸收率却先降低后升高; 总体上看, 赤桉叶中各养分的再吸收率从高到低依次为 P、N、K、Mg、Na、Ca。线性回归分析结果表明: 赤桉鲜叶的全钾和全钠含量分别与 K 和 Na 再吸收率呈极显著正相关 ( $P < 0.01$ ), 全钙含量与 Ca 再吸收率呈显著正相关 ( $P < 0.05$ ); 而凋落叶的全氮含量与 N 再吸收率呈极显著负相关, 全镁含量与 Mg 再吸收率呈显著负相关。综合分析结果显示: 林龄对赤桉叶的养分含量和再吸收率有明显影响, 其保存养分的能力随林龄增长呈现先增强后减弱的趋势。

**关键词:** 赤桉; 林龄; 养分含量; 化学计量比; 养分再吸收率; 线性回归分析

中图分类号: Q945.3; S792.39 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2017)01-0039-08  
DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2017.01.05

**Comparisons on content and reabsorption rate of nutrients in leaf of *Eucalyptus camaldulensis* at different stand ages in arid-hot valley and their linear-regression analysis** YAN Siwei<sup>1a,1b</sup>, CHEN Aimin<sup>1a,1b</sup>, LIN Yongming<sup>1a,1b,①</sup>, SUN Fan<sup>1a,1b</sup>, DENG Haojun<sup>1a,1b</sup>, DU Kun<sup>1a,1b</sup>, WU Chengzhen<sup>1a,1b,2</sup>, WULEHEFAN · Hengbati<sup>1a</sup> (1. Fujian Agriculture and Forestry University: a. College of Forestry, b. Key Laboratory for Forest Ecosystem Process and Management of Fujian Province, Fuzhou 350002, China; 2. College of Ecology and Resource Engineering, Wuyi University, Nanping 354300, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2017, 26(1): 39-46

**Abstract:** Taking young, middle-aged and mature forests of *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh. planted in arid-hot valley as research objects, contents and stoichiometric ratios of nutrients (including N, P, K, Ca, Mg and Na) in fresh and litter leaves of *E. camaldulensis* were analyzed, and the reabsorption rates of nutrients were calculated. On this basis, linear-regression analysis was conducted between contents and reabsorption rates of nutrients in fresh and litter leaves. The results show that contents of organic carbon,

收稿日期: 2016-07-15

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (41201564)

作者简介: 严思维 (1991—), 男, 福建漳州人, 硕士研究生, 主要从事生态栽培方面研究。

①通信作者 E-mail: monkey1422@163.com

total nitrogen, total phosphorus, total potassium and total sodium in fresh and litter leaves of *E. camaldulensis* in mature forest are generally higher than those in young forest, while contents of total calcium and total magnesium are lower than those of young forest. Contents of total nitrogen, total phosphorus, total potassium, total sodium and total magnesium in fresh leaf are higher than those in litter leaf, while contents of organic carbon and total calcium are lower than those in litter leaf. C:N ratio in fresh and litter leaves, N:P and N:K ratios in fresh leaf, and K:P and Ca:Mg ratios in litter leaf of mature forest are lower than those of young forest, but its K:P and Ca:Mg ratios in fresh leaf, and N:P and N:K ratios in litter leaf of mature forest are higher than those of young forest. C:N, K:P and Ca:Mg ratios in fresh leaf at different stand ages are lower than those in litter leaf. Reabsorption rate of Ca in leaf of *E. camaldulensis* at different stand ages, and that of Na in leaf of young and middle-aged forests are negative, while that of other nutrients is positive. With increasing of stand age, reabsorption rates of N, K and Mg increase firstly and then decrease, while those of P, Ca and Na decrease firstly and then increase. In general, the order of reabsorption rate of nutrients in leaf of *E. camaldulensis* from high to low is P, N, K, Mg, Na, Ca. The results of linear-regression analysis show that there are extremely significantly positive correlations ( $P < 0.01$ ) of total potassium and total sodium contents with reabsorption rates of K and Na, respectively, and a significantly positive correlation ( $P < 0.05$ ) of total calcium content with reabsorption rate of Ca in fresh leaf of *E. camaldulensis*. While there is an extremely significantly negative correlation of total nitrogen content with reabsorption rate of N, and a significantly negative correlation of total magnesium content with reabsorption rate of Mg in litter leaf. The comprehensive analysis results show that stand age has an obvious effect on content and reabsorption rate of nutrients in leaf of *E. camaldulensis*, and its ability of preserving nutrients appears the trend of increasing firstly and then decreasing with increasing of stand age.

**Key words:** *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh.; stand age; nutrient content; stoichiometric ratio; nutrient reabsorption rate; linear-regression analysis

植物叶片养分再吸收是指植物组织对衰老叶片的养分进行重复利用的过程<sup>[1]</sup>,能够降低植物对土壤养分供应的依赖性,减少植物枝叶凋落造成的营养损失<sup>[2]</sup>,延长养分在植物体内的存留时间,并为植物提供生产所需的部分养分<sup>[3]</sup>。养分再吸收能力不仅体现了植物本身适应贫瘠环境的能力,而且也是提高植物资源有效利用力和种间竞争力的重要策略<sup>[4-5]</sup>。N 和 P 是影响植物生长发育的重要元素,植物叶片 N 和 P 再吸收的研究也受到国内外研究者的关注,但对生态系统具有重要作用的元素并不仅限于 N 和 P, K、Ca、Mg 和 Na 等也是影响生态系统的重要元素<sup>[6-7]</sup>,因此,研究植物叶片的不同养分含量、养分再吸收效率及其相互作用,已成为植物生态学研究热点之一<sup>[8]</sup>。迄今为止,有关养分再吸收的研究主要针对不同物种的叶片类型<sup>[9]</sup>、群落演替阶段<sup>[10]</sup>和植物生活型<sup>[11]</sup>的养分再吸收策略等许多方面,但国内研究者有关养分再吸收的研究仅涉及文冠果 (*Xanthoceras sorbifolium* Bunge)、樟子松 (*Pinus sylvestris* var. *mongolica* Litv.) 和短枝木麻黄 (*Casuarina equisetifolia* Forst.) 等少数树种<sup>[11-13]</sup>,且多数研究偏重于对 N 和 P 的分析和探讨<sup>[6,14]</sup>,对不同

林龄树种养分再吸收效率的差异及其生态学意义的报道尚不多见,而充分认识不同林龄树种的养分再吸收特征,可为人工林植被限制性元素的判断及其环境适应策略研究提供重要参考依据。

赤桉 (*Eucalyptus camaldulensis* Dehnh.) 具有速生丰产、适应性强、耐旱、耐贫瘠等特点,于 20 世纪 70 年代从澳洲引种到中国金沙江干热河谷地区,现已成为中国西南地区“退耕还林”的主要造林树种,种植面积达  $2.6 \times 10^6 \text{ hm}^2$ <sup>[15]</sup>。由于干热河谷区蒸发量大、水土流失严重,加之赤桉对养分需求较大,因此,其人工林常出现养分供应不足等问题。为了缓解赤桉林地力衰退问题,研究者对赤桉林的土壤肥力特征、物种多样性、土壤酶活性与营养元素的关系及其对 P 胁迫的响应等进行了研究<sup>[16-19]</sup>,但有关干热河谷区赤桉人工林叶片的养分特征及养分再吸收机制尚不明确。

鉴于此,作者以种植于干热河谷泥石流频发区(云南省昆明市东川区)的不同林龄赤桉林为研究对象,比较分析了赤桉鲜叶和凋落叶中主要养分元素的含量及其再吸收率的差异,并对各养分的含量与再吸收率进行了线性回归分析,以期阐明不同林龄赤桉人

工林的养分循环和利用特征,从而为干热河谷泥石流频发区和水土流失严重区的生态恢复和人工林改良等提供基础研究数据。

## 1 研究区概况和研究方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于云南省昆明市东川区蒋家沟流域,具体地理坐标为东经 103°06′~103°13′、北纬 26°13′~26°17′;该流域属金沙江一级支流小江流域,地表径流量大<sup>[20]</sup>,为小江泥石流形成区和水源动力补给区。该区域地貌类型为侵蚀中山,海拔 1 042~3 269 m,低于 1 600 m 的区域为干热河谷区<sup>[21]</sup>。流域内干湿季分明,降水多集中在每年的 8 月份至 10 月份,年蒸发量约为年降水量的 5 倍<sup>[22]</sup>;年均温在 20 ℃ 以上,夏季最高温 40.9 ℃,冬季最低温 -6.2 ℃。由于泥石流灾害频繁和人为活动的双重影响,该区域的水土流失和土壤石漠化严重,植物对养分的利用率较差。

### 1.2 方法

1.2.1 样地设置 选取该流域中下游泥石流滩地内

的赤桉幼龄林、中龄林和成熟林设置样地。幼龄林为 3 年生赤桉林,面积约 4 500 m<sup>2</sup>,林下草本植物主要有白茅 [*Imperata cylindrica* (Linn.) Beauv.]、拟金茅 [*Eulaliopsis binata* (Retz.) C. E. Hubb.]、黄茅 [*Heteropogon contortus* (Linn.) Beauv.] 和荩草 [*Arthraxon hispidus* (Thunb.) Makino] 等,林下植被盖度约 65%;中龄林为 6 年生赤桉林,面积约 2 000 m<sup>2</sup>,林下草本植物以艾蒿 (*Artemisia argyi* Levl. et Van.) 和棉团铁线莲 (*Clematis hexapetala* Pall.) 为主,并伴有少量的白茅和黄茅,林下植被盖度约 33%;成熟林约为 18 年生赤桉林,面积约 1 000 m<sup>2</sup>,林下草本植物稀少,只有少量的黄茅和拟金茅,林下植被盖度不足 20%。

于 2015 年 8 月,在各林分中分别划分 1 个面积为 30 m×30 m 的样地,检测并记录样地的经度、纬度、海拔和坡度,并对样地内的赤桉进行每木检测,测量树木的胸径和树高,各样地的基本概况见表 1。在各林分内选取树木生长状况良好、胸径和树高接近样地平均值的区域分别划分 3 个面积 10 m×10 m 的样方,样方与林分边缘的距离大于 10 m,共 9 个样方。

表 1 不同林龄赤桉林样地的概况 ( $\bar{X}\pm SE$ )

Table 1 Status of sample plots of *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh. forest at different stand ages ( $\bar{X}\pm SE$ )

林龄/a Stand age	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔/m Altitude	平均坡度/(°) Average slope	平均树高/m Average height	平均胸径/cm Average DBH
幼龄林 Young forest	E103°07′49″	N26°14′53″	1 319.5	10.0	5.38±1.33	6.78±1.60
中龄林 Middle-aged forest	E103°07′40″	N26°14′56″	1 338.8	9.2	8.12±1.62	11.18±2.88
成熟林 Mature forest	E103°06′38″	N26°15′28″	1 137.3	7.5	15.22±4.83	37.73±9.57

1.2.2 鲜叶和凋落叶的采集和处理 于 2015 年 8 月 10 日,在各样方中分别选取 3 株相邻的赤桉植株,在林冠向阳面各剪取 1 支 3 级枝条,在枝条上采集 20 枚完整且无病虫害的成熟叶片,混匀;每个样方 3 个单株的鲜叶混合后作为 1 个样品,共 9 个鲜叶样品。将鲜叶于 90 ℃ 杀青 30 min,然后于 65 ℃ 条件下烘干至恒质量,粉碎后过筛(孔径 0.5 mm),备用。

于 2015 年 8 月 3 日,分别在 9 个样方的中央各放置 1 块面积 1 m×1 m 的尼龙布,7 d 后收集尼龙布上的凋落叶并去除其中的杂质,3 个林分共 9 个凋落叶样品。将凋落叶于 65 ℃ 条件下烘干至恒质量,粉碎后过筛(孔径 0.5 mm),备用。

1.2.3 养分含量测定 依照 LY/T 1219—1999 中的方法测定样品中的有机碳、全氮和全磷含量。其中,

采用重铬酸钾-外加热法测定有机碳含量;采用浓 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-HClO<sub>4</sub> 消煮法消煮样品后,采用凯氏定氮法测定全氮含量,采用钼锑抗比色法测定全磷含量。采用原子吸收光谱法<sup>[23]</sup>测定全钾、全钙、全钠和全镁含量。每个指标重复测定 3 次,结果取平均值。

### 1.3 数据处理及统计分析

赤桉叶中各养分再吸收率(*RE*)根据公式“ $RE = [(X_1 - X_2)/X_1] \times 100\%$ ”<sup>[24]</sup>计算。式中, $X_1$  为鲜叶中某养分含量; $X_2$  为凋落叶中该养分含量。

运用 EXCEL 2003 软件对相关数据进行处理及绘图;采用 SPSS 19.0 统计分析软件对不同林龄间各指标进行单因素方差分析(one-way ANOVA)和 LSD 分析,并对鲜叶和凋落叶中各养分含量与再吸收率进行线性回归分析。

## 2 结果和分析

### 2.1 不同林龄赤桉鲜叶和凋落叶中养分含量及化学计量比的比较

2.1.1 鲜叶中养分含量及化学计量比的比较 统计结果(表2)表明:随林龄增长,赤桉鲜叶中的有机碳、全磷和全钾含量均呈逐渐升高的变化趋势,全氮和全镁含量呈先升高后降低的变化趋势,而全钙和全钠含量则呈先降低后升高的变化趋势。方差分析结果表

明:不同林龄间赤桉鲜叶的有机碳和全钙含量均无显著差异;中龄林和成熟林鲜叶的全氮含量无显著差异( $P>0.05$ ),但二者的全氮含量显著高于幼龄林( $P<0.05$ );幼龄林和中龄林鲜叶的全磷含量无显著差异,但二者的全磷含量均显著低于成熟林;从幼龄林、中龄林至成熟林,鲜叶的全钾含量依次降低且差异达显著水平;中龄林鲜叶的全钠含量显著低于成熟林,但幼龄林鲜叶的全钠含量与中龄林或成熟林均无显著差异;幼龄林和中龄林鲜叶的全镁含量无显著差异,但二者的全镁含量却显著高于成熟林。

表2 不同林龄赤桉鲜叶中的养分含量及化学计量比的比较( $\bar{X}\pm SE$ )<sup>1)</sup>

Table 2 Comparison on nutrient contents and stoichiometric ratios in fresh leaf of *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh. at different stand ages ( $\bar{X}\pm SE$ )<sup>1)</sup>

林龄 Stand age	$C_{OC}/g \cdot kg^{-1}$	$C_{TN}/g \cdot kg^{-1}$	$C_{TP}/g \cdot kg^{-1}$	$C_{TK}/g \cdot kg^{-1}$	$C_{TCa}/g \cdot kg^{-1}$	$C_{TNa}/g \cdot kg^{-1}$
幼龄林 Young forest	404.58±3.27a	8.11±0.23b	0.86±0.01b	6.83±0.13c	4.07±0.43a	6.57±1.27ab
中龄林 Middle-aged forest	417.78±30.70a	11.14±1.07a	1.03±0.04b	9.68±0.10b	3.06±0.07a	3.83±0.20b
成熟林 Mature forest	442.71±5.55a	9.68±0.17a	1.33±0.08a	10.89±0.02a	3.74±0.12a	8.24±0.40a
林龄 Stand age	$C_{TMg}/g \cdot kg^{-1}$	C:N	N:P	N:K	K:P	Ca:Mg
幼龄林 Young forest	1.88±0.05a	49.97±0.99a	9.44±0.17ab	1.19±0.03a	7.96±0.06a	2.16±0.18a
中龄林 Middle-aged forest	1.89±0.01a	38.35±3.93a	10.68±0.80a	1.15±0.12a	9.35±0.42a	1.62±0.04b
成熟林 Mature forest	1.58±0.08b	45.77±0.85a	7.33±0.45b	0.88±0.02a	8.26±0.57a	2.37±0.05a

<sup>1)</sup>  $C_{OC}$ : 有机碳含量 Organic carbon content;  $C_{TN}$ : 全氮含量 Total nitrogen content;  $C_{TP}$ : 全磷含量 Total phosphorus content;  $C_{TK}$ : 全钾含量 Total potassium content;  $C_{TCa}$ : 全钙含量 Total calcium content;  $C_{TNa}$ : 全钠含量 Total sodium content;  $C_{TMg}$ : 全镁含量 Total magnesium content; C:N: 有机碳含量与全氮含量的比值 Ratio of organic carbon content to total nitrogen content; N:P: 全氮含量与全磷含量的比值 Ratio of total nitrogen content to total phosphorus content; N:K: 全氮含量与全钾含量的比值 Ratio of total nitrogen content to total potassium content; K:P: 全钾含量与全磷含量的比值 Ratio of total potassium content to total phosphorus content; Ca:Mg: 全钙含量与全镁含量的比值 Ratio of total calcium content to total magnesium content. 同列中不同的小写字母表示差异显著( $P<0.05$ ) Different lowercases in the same column indicate the significant difference ( $P<0.05$ ).

由表2还可见:随林龄增长,赤桉鲜叶的C:N比和Ca:Mg比均呈先降低后升高的变化趋势,N:P比和K:P比均呈先升高后降低的变化趋势,而N:K比则呈逐渐降低的变化趋势。方差分析结果表明:不同林龄间赤桉鲜叶的C:N比、N:K比和K:P比均无显著差异;中龄林鲜叶的N:P比显著高于成熟林,但幼龄林鲜叶的N:P比与中龄林或成熟林间无显著差异;幼龄林与成熟林鲜叶的Ca:Mg比无显著差异,但二者的Ca:Mg比均显著高于中龄林。

2.1.2 凋落叶中养分含量及化学计量比的比较 统计结果(表3)表明:随林龄增长,赤桉凋落叶中的有机碳和全钠含量呈先降低后升高的变化趋势,全氮、全磷和全钾含量呈逐渐升高的趋势,全镁含量呈逐渐下降的变化趋势,全钙含量则呈先降低后趋稳的变化趋势。方差分析结果表明:赤桉凋落叶的有机碳和全钠含量在不同林龄林分间无显著差异;幼龄林和中龄

林凋落叶的全氮和全钾含量无显著差异,但二者的全氮、全磷和全钾含量均显著低于成熟林,幼龄林凋落叶的全磷含量显著低于中龄林;中龄林和成熟林凋落叶的全钙和全镁含量无显著差异,但二者凋落叶的全钙和全镁含量显著低于幼龄林。

由表3还可见:随林龄增长,赤桉凋落叶的C:N比和K:P比呈逐渐下降的变化趋势,N:P比和N:K比呈逐渐升高的变化趋势,而Ca:Mg比则呈先降低后升高的变化趋势。方差分析结果表明:赤桉凋落叶的C:N比和K:P比在不同林龄林分间有显著差异,但N:P比和Ca:Mg比则无显著差异;幼龄林和中龄林凋落叶的N:K比无显著差异,但二者的N:K比均显著低于成熟林。

2.1.3 鲜叶与凋落叶中养分含量及化学计量比的比较 比较结果表明:不同林龄赤桉鲜叶的有机碳和全钙含量均低于凋落叶,且幼龄林的鲜叶与凋落叶的有

表 3 不同林龄赤桉凋落叶中的养分含量及化学计量比的比较 ( $\bar{X} \pm SE$ )<sup>1)</sup>

Table 3 Comparison on nutrient contents and stoichiometric ratios in litter leaf of *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh. at different stand ages ( $\bar{X} \pm SE$ )<sup>1)</sup>

林龄 Stand age	$C_{OC}/g \cdot kg^{-1}$	$C_{TN}/g \cdot kg^{-1}$	$C_{TP}/g \cdot kg^{-1}$	$C_{TK}/g \cdot kg^{-1}$	$C_{TCa}/g \cdot kg^{-1}$	$C_{TNa}/g \cdot kg^{-1}$
幼龄林 Young forest	453.71±12.42a	3.27±0.14b	0.38±0.00c	4.81±0.04b	4.91±0.11a	6.37±0.17a
中龄林 Middle-aged forest	427.00±8.93a	4.25±0.60b	0.49±0.01b	4.93±0.03b	4.00±0.20b	5.09±0.62a
成熟林 Mature forest	450.82±9.11a	6.97±0.60a	0.62±0.02a	5.85±0.10a	4.00±0.05b	6.97±0.78a

  

林龄 Stand age	$C_{TMg}/g \cdot kg^{-1}$	C:N	N:P	N:K	K:P	Ca:Mg
幼龄林 Young forest	1.49±0.07a	139.00±2.03a	8.56±0.30a	0.68±0.03b	12.60±0.15a	3.97±0.25a
中龄林 Middle-aged forest	1.14±0.03b	105.29±12.24b	8.59±1.08a	0.86±0.11b	9.99±0.07b	3.49±0.18a
成熟林 Mature forest	1.09±0.07b	64.65±0.76c	11.28±0.41a	1.19±0.03a	9.45±0.11c	3.72±0.22a

<sup>1)</sup>  $C_{OC}$ : 有机碳含量 Organic carbon content;  $C_{TN}$ : 全氮含量 Total nitrogen content;  $C_{TP}$ : 全磷含量 Total phosphorus content;  $C_{TK}$ : 全钾含量 Total potassium content;  $C_{TCa}$ : 全钙含量 Total calcium content;  $C_{TNa}$ : 全钠含量 Total sodium content;  $C_{TMg}$ : 全镁含量 Total magnesium content; C:N: 有机碳含量与全氮含量的比值 Ratio of organic carbon content to total nitrogen content; N:P: 全氮含量与全磷含量的比值 Ratio of total nitrogen content to total phosphorus content; N:K: 全氮含量与全钾含量的比值 Ratio of total nitrogen content to total potassium content; K:P: 全钾含量与全磷含量的比值 Ratio of total potassium content to total phosphorus content; Ca:Mg: 全钙含量与全镁含量的比值 Ratio of total calcium content to total magnesium content. 同列中不同的小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ ) Different lowercases in the same column indicate the significant difference ( $P < 0.05$ ).

机碳含量以及幼龄林和中龄林的鲜叶与凋落叶的全钙含量均有显著差异;不同林龄赤桉鲜叶的全氮、全磷、全钾和全镁含量均高于凋落叶且差异显著;幼龄林和成熟林的鲜叶全钠含量均高于凋落叶,而中龄林的鲜叶全钠含量则低于凋落叶。

此外,不同林龄赤桉鲜叶的 C:N 比、K:P 比和 Ca:Mg 比均低于凋落叶,且不同林龄鲜叶与凋落叶的 C:N 比和 Ca:Mg 比以及幼龄林鲜叶与凋落叶的 K:P 比均有显著差异;幼龄林和中龄林鲜叶的 N:P 比和 N:K 比均高于凋落叶,且 N:K 比差异显著,而成熟林鲜叶的 N:P 比和 N:K 比则显著低于凋落叶。

### 2.2 不同林龄赤桉叶中养分再吸收率的比较

由统计结果(表 4)可见:不同林龄赤桉叶中 N、P、K 和 Mg 的再吸收率以及成熟林中 Na 的再吸收率均为正值,而不同林龄赤桉叶中 Ca 的再吸收率以及幼龄林和中龄林叶中 Na 的再吸收率则为负值。随林龄增长,赤桉叶中 N、K 和 Mg 的再吸收率均呈先升高后降低的变化趋势,而 P、Ca 和 Na 的再吸收率则呈先降低后升高的变化趋势。

方差分析结果表明:赤桉叶中 P、Ca、Na 和 Mg 的再吸收率在不同林龄间均无显著差异;幼龄林和中龄林叶的 N 再吸收率无显著差异,但二者的 N 再吸收率均显著高于成熟林 ( $P < 0.05$ );中龄林和成熟林叶的 K 再吸收率无显著差异,但二者的 K 再吸收率均显著高于幼龄林。总体来看,赤桉叶中 6 种养分的再吸收率从高到低依次为 P、N、K、Mg、Na、Ca。

### 2.3 赤桉鲜叶和凋落叶中养分含量与再吸收率的线性回归分析

以养分含量为横坐标 ( $x$ )、其再吸收率为纵坐标 ( $y$ ),对赤桉鲜叶和凋落叶中各养分的含量与再吸收率进行线性回归分析,结果见表 5。

由表 5 可以看出:赤桉鲜叶中全钙含量与 Ca 再吸收率呈显著正相关 ( $P < 0.05$ ), 回归方程为  $y = 19.185 0x - 90.224 0 (R^2 = 0.488 3)$ ;鲜叶中全钾含量与 K 再吸收率以及全钠含量与 Na 再吸收率均呈极显著正相关 ( $P < 0.01$ ), 回归方程分别为  $y = 4.681 0x - 1.134 6 (R^2 = 0.807 3)$  和  $y = 13.529 0x - 94.001 0 (R^2 = 0.700 9)$ ;而鲜叶中全氮、全磷和全镁

表 4 不同林龄赤桉叶中养分再吸收率的比较 ( $\bar{X} \pm SE$ )<sup>1)</sup>

Table 4 Comparison on nutrient reabsorption rates in leaf of *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh. at different stand ages ( $\bar{X} \pm SE$ )<sup>1)</sup>

林龄 Stand age	各养分的再吸收率/% Reabsorption rate of different nutrients					
	N	P	K	Ca	Na	Mg
幼龄林 Young forest	59.46±2.68a	55.50±0.95a	29.55±1.70b	-24.54±12.20a	-11.73±25.68a	33.05±5.24a
中龄林 Middle-aged forest	61.97±2.89a	52.45±1.09a	49.07±0.84a	-30.68±5.26a	-31.51±11.71a	39.16±1.85a
成熟林 Mature forest	27.92±1.17b	53.15±2.58a	46.27±1.06a	-7.01±2.66a	13.47±14.08a	31.21±3.80a

<sup>1)</sup> 同列中不同的小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ ) Different lowercases in the same column indicate the significant difference ( $P < 0.05$ ).

表 5 赤桉鲜叶和凋落叶中养分含量与再吸收率的线性回归分析结果<sup>1)</sup>Table 5 Result of linear-regression analysis between content and reabsorption rate of nutrients in fresh and litter leaves of *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh.<sup>1)</sup>

y	x	鲜叶 Fresh leaf		凋落叶 Litter leaf	
		回归方程 Regression equation	R <sup>2</sup>	回归方程 Regression equation	R <sup>2</sup>
RE <sub>N</sub>	C <sub>TN</sub>	y = 0.307 2x + 46.822 0	0.001 0	y = -8.668 7x + 91.682 0	0.827 7**
RE <sub>P</sub>	C <sub>TP</sub>	y = 1.746 0x + 51.816 0	0.013 7	y = -7.901 6x + 57.634 0	0.058 8
RE <sub>K</sub>	C <sub>TK</sub>	y = 4.681 0x - 1.134 6	0.807 3**	y = 7.474 7x + 2.783 9	0.162 8
RE <sub>Ca</sub>	C <sub>TCa</sub>	y = 19.185 0x - 90.224 0	0.488 3*	y = -3.998 5x - 3.546 2	0.013 3
RE <sub>Na</sub>	C <sub>TNa</sub>	y = 13.529 0x - 94.001 0	0.700 9**	y = -1.366 7x - 1.528 6	0.002 3
RE <sub>Mg</sub>	C <sub>TMg</sub>	y = 21.503 0x - 3.775 8	0.191 3	y = -42.585 0x + 83.897 0	0.511 8*

<sup>1)</sup> RE<sub>N</sub>: N 再吸收率 N reabsorption rate; RE<sub>P</sub>: P 再吸收率 P reabsorption rate; RE<sub>K</sub>: K 再吸收率 K reabsorption rate; RE<sub>Ca</sub>: Ca 再吸收率 Ca reabsorption rate; RE<sub>Na</sub>: Na 再吸收率 Na reabsorption rate; RE<sub>Mg</sub>: Mg 再吸收率 Mg reabsorption rate; C<sub>TN</sub>: 全氮含量 Total nitrogen content; C<sub>TP</sub>: 全磷含量 Total phosphorus content; C<sub>TK</sub>: 全钾含量 Total potassium content; C<sub>TCa</sub>: 全钙含量 Total calcium content; C<sub>TNa</sub>: 全钠含量 Total sodium content; C<sub>TMg</sub>: 全镁含量 Total magnesium content. \*: P < 0.05; \*\*: P < 0.01.

含量与各自的再吸收率均呈不显著正相关。

由表 5 还可以看出:赤桉凋落叶中全氮含量与 N 再吸收率呈极显著负相关,获得的线性回归方程为  $y = -8.668 7x + 91.682 0 (R^2 = 0.827 7)$ ;赤桉凋落叶中全镁含量与 Mg 再吸收率呈显著负相关,获得的线性回归方程为  $y = -42.585 0x + 83.897 0 (R^2 = 0.511 8)$ ;而凋落叶中全磷、全钙和全钠含量与各自的再吸收率均呈不显著负相关,但全钾含量与 K 再吸收率则呈不显著正相关。

### 3 讨论和结论

#### 3.1 赤桉叶中养分含量及化学计量比随林龄增长的变化特征及其成因分析

3.1.1 养分含量的变化特征及成因分析 叶片中的养分含量能够直观反映植物存在的营养问题<sup>[25]</sup>。本研究中,不同林龄赤桉鲜叶的全氮和全磷含量均显著高于凋落叶,并且成熟林鲜叶和凋落叶的全氮和全磷含量显著高于幼龄林,一方面可能与成熟的赤桉植株生长旺盛,需要从叶片中吸取更多的 N 和 P 用于合成发育所需的蛋白质和核酸有关<sup>[26]</sup>;另一方面也可能与幼龄赤桉植株为了适应生境、提高生存能力,将更多养分分配到根部有关<sup>[27]</sup>。

不同林龄赤桉鲜叶中全氮和全磷含量的平均值分别为 9.64 和 1.07 g · kg<sup>-1</sup>,均显著低于全球 395 种陆生植物叶中全氮和全磷含量的平均值(分别为 20.6 和 2.0 g · kg<sup>-1</sup>)<sup>[28]</sup>,与云南省分布的其他常绿阔叶林优势种叶中的全氮和全磷含量(分别为 19.2 和 1.2 g · kg<sup>-1</sup>)<sup>[29]</sup>也存在一定差异,说明赤桉叶中

氮和磷元素较为匮乏。

本研究中,赤桉鲜叶中的全钾含量随林龄增长不断升高,可能与赤桉通过吸收土壤中的 K 提高自身的抗旱能力和水分吸收能力以适应该地环境有关<sup>[30]</sup>。Ca 和 Mg 元素对植物生长和凋落叶分解均有重要的促进作用<sup>[31]</sup>。本研究中,赤桉鲜叶的全钙含量在不同林龄的植株间无显著差异,且鲜叶中的全钙含量均低于凋落叶,可能与 Ca 在叶片细胞中形成难以回收的稳定化合物有关<sup>[31]</sup>。Mg 是叶绿素的中心元素,处于成熟阶段的赤桉鲜叶和凋落叶中全镁含量均低于幼龄林和中龄林,可能与成熟林鲜叶中叶绿素降解及林地 Mg 的供应不足有关。

3.1.2 养分化学计量比的变化特征及成因分析 本研究结果表明:不同林龄赤桉鲜叶的有机碳含量均较高且无显著差异,但不同林龄赤桉鲜叶的 C:N 比(38.35~49.97)明显高于全球 395 种陆生植物 C:N 比的平均值(22.5)<sup>[28]</sup>,这可能与赤桉鲜叶中全氮含量偏低有较大关系。

植物叶中的 N:P 比能够较好地反映生境养分状况对植物生长的限制能力,若鲜叶的 N:P 比高于 16,植物生长受 P 限制;若其 N:P 比低于 14,植物生长受 N 限制<sup>[28]</sup>。本研究中,各林龄赤桉鲜叶的 N:P 比为 7.33~10.68,说明不同林龄赤桉的生长均受 N 限制;赤桉鲜叶的 N:P 比随林龄增长呈先升高后降低的变化趋势,可能与植株为适应土壤中 N 和 P 的可利用性变化而产生的比例转换有关<sup>[32]</sup>。闫道良等<sup>[33]</sup>认为,凋落叶的 C:N 比和 N:P 比越低,说明其分解速率越快。本研究中,赤桉凋落叶的 N:P 比在不同林龄间均无显著差异,而 C:N 比则随林龄增长显著降低,

推测其原因主要为成熟赤桉植株通过降低凋落叶的 C:N 比加速了凋落叶的分解,促使养分快速回收以满足植株生长所需<sup>[14]</sup>。

根据 Venterink 等<sup>[34]</sup>提出的植物叶中 K 元素限制性阈值的划分标准(当 N:K 比高于 2.1、K:P 比低于 3.4 时,植物生长受 K 元素限制),不同林龄赤桉鲜叶和凋落叶中 N:K 比均低于 2.1、K:P 比均高于 3.4,说明不同林龄赤桉生长均不受 K 元素限制。

Ca 和 Mg 是植物叶片中多种酶的催化剂,能有效促进植物叶片细胞的有丝分裂和蛋白质合成,并且 Ca 和 Mg 间存在一定的拮抗作用<sup>[35]28-42</sup>。本研究中,不同林龄赤桉鲜叶的 Ca:Mg 比为 1.62~2.37,低于云南中部高原植物叶片的 Ca:Mg 比<sup>[36-37]</sup>。通常情况下,陆地植物叶中 Mg 含量为 0.5~1.3 g·kg<sup>-1</sup>,Ca 含量为 2.3~5.0 g·kg<sup>-1</sup><sup>[38]</sup>,但不同林龄赤桉鲜叶的全镁含量平均值(1.78 g·kg<sup>-1</sup>)明显高于陆地植物的上限值,从而导致赤桉鲜叶的 Ca:Mg 比偏低。另外,赤桉中龄林的鲜叶 Ca:Mg 比相对较低,可能与中龄阶段的赤桉植株处于生长旺盛阶段,其有丝分裂和形成细胞壁的过程均需消耗大量的 Ca 有关<sup>[35]60-75</sup>。

### 3.2 赤桉叶片养分再吸收率随林龄增长的变化特征及其与含量的关系分析

3.2.1 养分再吸收率的变化特征及成因分析 林龄增长能够影响植物对养分的分配和利用,进而改变植物的养分再吸收率。本研究中,赤桉叶中 N、K 和 Mg 的再吸收率均随林龄增长呈先升高后降低的变化趋势,可能是因为处于中龄林的赤桉植株生长旺盛,养分需求量较大,促进了 N、K 和 Mg 的再吸收。不同林龄赤桉叶中 N、P 和 K 的再吸收率平均值(分别为 49.78%、53.70% 和 41.63%)均低于全球陆生植物 N、P 和 K 的再吸收率平均值(分别为 62%、64% 和 73%)<sup>[39]</sup>,可能与干热河谷地区复杂的立地条件及树种间的遗传差异有关。

李志安等<sup>[40]</sup>认为,若凋落叶中 N 质量分数低于 0.7%、P 质量分数低于 0.04%,则植物对 N 和 P 存在完全再吸收现象。本研究中,不同林龄赤桉凋落叶的全氮质量分数均低于 0.7%,全磷质量分数(0.04%~0.06%)均高于或接近 0.04%,表明供试赤桉植株能够完全吸收土壤中的 N,但对 P 则不完全吸收,据此推测本研究区的土壤 N 水平不能满足赤桉生长的需求。不同林龄赤桉叶的 Ca 再吸收率均为负值,其原因为 Ca 元素不参与植物养分内循环,可通过凋落叶

以养分再循环的方式回归林地土壤<sup>[40-41]</sup>。幼龄林和中龄林赤桉叶的 Na 再吸收率为负值,而成熟林叶的 Na 再吸收率为正值,这可能是因为随林龄增长,赤桉对 Na 的需求逐渐增大,土壤养分供应不足,迫使成熟林从老叶中调用 Na 来满足生长需求。

3.2.2 养分含量与再吸收率的关系分析 有研究表明:植物养分再吸收率与鲜叶的养分含量无显著相关性,但与凋落叶的养分含量呈显著负相关<sup>[4,42]</sup>。然而,孙书存等<sup>[31]</sup>却认为,鲜叶的养分浓度高可促进养分的再吸收。本研究中,赤桉叶的 N 和 Mg 再吸收率与鲜叶中全氮和全镁含量无显著相关性,但与凋落叶中全氮和全镁含量呈显著负相关;并且,叶中 K 和 Na 的再吸收率与鲜叶中的全钾和全钠含量呈极显著正相关,说明鲜叶中 K 和 Na 含量较高可促进植物体对 K 和 Na 的再吸收。以上养分再吸收对策可能是随林龄增长,养分的有效性发生变化,植株调整养分吸收与再吸收的分配格局,进而导致各种养分对根系吸收的响应出现明显差异<sup>[43]</sup>。

### 3.3 结论

综上所述,在干热河谷地区,不同林龄赤桉的鲜叶和凋落叶的养分含量总体表现为成熟林高、幼龄林低(全钙和全镁含量除外);除有机碳含量外,其余养分含量均在鲜叶中高、凋落叶中低;林龄对赤桉叶的养分含量及再吸收率具有显著影响,随林龄增长赤桉叶片保存养分的能力呈先增强后减弱的趋势,因此,在干热河谷种植赤桉林时应最大限度保存叶片养分,避免出现地力衰退现象,建议在成熟林中适当施加氮肥,以确保养分循环的持续性和稳定性。

### 参考文献:

- [1] AERTS R. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? [J]. *Journal of Ecology*, 1996, 84: 597-608.
- [2] 薛立,徐燕,吴敏,等. 4 种阔叶树种叶中氮和磷的季节动态及其转移[J]. *生态学报*, 2005, 5(3): 251-256.
- [3] MEIER C E, GRIER C C, COLE D W. Below- and aboveground N and P use by *Abies amabilis* stands [J]. *Ecology*, 1985, 66: 1928-1942.
- [4] AERTS R. Nutrient use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands[J]. *Oecologia*, 1990, 84: 391-397.
- [5] FRESCHET G T, CORNELISSEN J H C, VAN LOGTESTIJN R S P, et al. Substantial nutrient resorption from leaves, stems and roots in a subarctic flora: what is the link with other resource economics traits? [J]. *New Phytologist*, 2010, 186: 879-889.
- [6] 安卓,牛得草,文海燕,等. 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[J]. 植物生态学报, 2011, 35(8): 801-807.
- [7] 闫帮国, 刘刚才, 樊博, 等. 干热河谷植物化学计量特征与生物量之间的关系[J]. 植物生态学报, 2015, 39(8): 807-815.
- [8] VAN HEERWAARDEN L M, TOET S, AERTS R. Nitrogen and phosphorus resorption efficiency and proficiency in six sub-arctic bog species after 4 years of nitrogen fertilization[J]. *Journal of Ecology*, 2003, 91: 1060-1070.
- [9] HELMISAARI H S. Nutrient retranslocation in three *Pinus sylvestris* stands[J]. *Forest Ecology and Management*, 1992, 51: 347-367.
- [10] YAN E R, WANG X H, HUANG J J. Shifts in plant nutrient use strategies under secondary forest succession[J]. *Plant Soil*, 2006, 289: 187-197.
- [11] 阴黎明, 王力华, 刘波. 文冠果叶片养分元素含量的动态变化及再吸收特性[J]. 植物研究, 2009, 29(6): 685-691.
- [12] 曾德慧, 陈广生, 陈伏生, 等. 不同林龄樟子松叶片养分含量及其再吸收效率[J]. 林业科学, 2005, 41(5): 21-27.
- [13] 吴锡麟, 叶功富, 张尚炬, 等. 不同海岸梯度上短枝木麻黄小枝金属元素含量及其再吸收率动态[J]. 应用与环境生物学报, 2011, 17(5): 645-650.
- [14] 邓浩俊, 陈爱民, 严思维, 等. 不同林龄新银合欢重吸收率及其C:N:P化学计量特征[J]. 应用与环境生物学报, 2015, 21(3): 522-527.
- [15] 张樟德. 桉树人工林的发展与可持续经营[J]. 林业科学, 2008, 44(7): 97-101.
- [16] 夏体渊, 段昌群, 张彩仙, 等. 桉树人工林与邻近区域群落土壤肥力研究[J]. 云南大学学报(自然科学版), 2010, 32(1): 118-123.
- [17] 温远光, 刘世荣, 陈放, 等. 桉树工业人工林植物物种多样性及动态研究[J]. 北京林业大学学报, 2005, 27(4): 17-22.
- [18] 李跃林, 李志辉, 彭少麟, 等. 典范相关分析在桉树人工林地土壤酶活性与营养元素关系研究中的应用[J]. 应用与环境生物学报, 2002, 8(5): 544-549.
- [19] 冯丽贞, 黄勇, 马祥庆. 磷胁迫对不同桉树品种酸性磷酸酶活性的影响[J]. 热带作物学报, 2008, 29(2): 131-135.
- [20] 林勇明, 崔鹏, 王道杰, 等. 泥石流频发区人工新银合欢林群落特征[J]. 中国水土保持科学, 2009, 7(6): 63-67.
- [21] 郭灵辉, 王道杰, 张云红, 等. 泥石流源区新银合欢林地土壤微团聚体分形特征[J]. 水土保持学报, 2010, 24(5): 243-247.
- [22] 崔鹏, 王道杰, 韦方强. 干热河谷生态修复模式及其效应: 以中国科学院东川泥石流观测研究站为例[J]. 中国水土保持科学, 2005, 3(3): 60-64.
- [23] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2000: 308-322.
- [24] PUGNAIRE F I, CHAPIN F S, III. Controls over nutrient resorption from leaves of evergreen Mediterranean species[J]. *Ecology*, 1993, 74: 124-129.
- [25] 罗绪强, 张桂玲, 杜雪莲, 等. 茂兰喀斯特森林常见钙生植物叶片元素含量及其化学计量学特征[J]. 生态环境学报, 2014, 23(7): 1121-1129.
- [26] 郭灵辉, 王道杰, 张云红, 等. 蒋家沟新银合欢人工林土壤养分分布及其与细根的关系[J]. 中国水土保持, 2010(12): 46-49.
- [27] SUN X, RAO L H, ZHANG Y S, et al. Effect of potassium fertilizer application on physiological parameters and yield of cotton grown on a potassium deficient soil[J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 1989, 152: 269-272.
- [28] ELSER J J, FAGAN W F, DENNO R F, et al. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs[J]. *Nature*, 2000, 408: 578-580.
- [29] 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 等. 云南普洱季风常绿阔叶林优势物种不同生长阶段叶片碳、氮、磷化学计量特征[J]. 植物生态学报, 2015, 39(1): 52-62.
- [30] 李鑫, 曾全超, 安韶山, 等. 黄土高原纸坊沟流域不同植物叶片及枯落物的生态化学计量学特征研究[J]. 环境科学, 2015, 36(3): 1084-1091.
- [31] 孙书存, 陈灵芝. 东灵山地区辽东栎叶养分的季节动态与回收效率[J]. 植物生态学报, 2001, 25(1): 76-82.
- [32] 李雪峰, 韩士杰, 胡艳玲, 等. 长白山次生针阔混交林凋落叶中有机物分解与碳、氮和磷释放的关系[J]. 应用生态学报, 2008, 19(2): 245-251.
- [33] 闫道良, 梅丽, 夏国华, 等. 山核桃林地土壤和叶养分生态化学计量变异及重吸收特征[J]. 东北林业大学学报, 2013, 41(6): 41-45.
- [34] VENTERINK H O, WASSEN M J, VERKROOST A W M, et al. Species richness-productivity patterns differ between N-, P-, and K-limited wetlands[J]. *Ecology*, 2003, 84: 2191-2199.
- [35] 郝玉兰. 植物生物学基础[M]. 北京: 气象出版社, 2009.
- [36] 白荣. 滇中高原典型植被演替进程中的生态化学计量比特征研究[D]. 昆明: 昆明理工大学环境科学与工程学院, 2012.
- [37] TAIZ L, ZEIGER E. 植物生理学[M]. 4版. 宋纯鹏, 王学路, 译. 北京: 科学出版社, 2009.
- [38] 许伊敏, 龚粤宁, 习丹, 等. 南岭自然保护区常绿阔叶林优势树种叶片中11种化学元素含量特征[J]. 林业科学研究, 2013, 26(6): 759-765.
- [39] LEONARDUS V, STEFANO M, AMILCARE P, et al. Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of terrestrial plants[J]. *Ecological Monographs*, 2012, 82: 205-220.
- [40] 李志安, 林永标, 彭少麟. 华南人工林凋落叶养分及其转移[J]. 应用生态学报, 2000, 11(3): 321-326.
- [41] 沈善敏, 宇万太, 张璐, 等. 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[J]. 应用生态学报, 1993, 4(1): 27-31.
- [42] 陈伏生, 胡小飞, 葛刚. 城市地被植物麦冬叶片氮磷化学计量比和养分再吸收效率[J]. 草业学报, 2007, 16(4): 47-54.
- [43] 王冬梅, 杨惠敏. 4种牧草不同生长期C、N生态化学计量特征[J]. 草业科学, 2011, 28(6): 921-925.

(责任编辑: 佟金凤)