

红树植物白骨壤叶片衰老过程的氮磷内吸收变化研究

曾琦¹, 高国伟¹, 林益明^{1*}, 范航清²

(1. 厦门大学生命科学学院, 福建 厦门 361005; 2. 广西红树林研究中心, 广西 北海 536007)

摘要: 对广西北海大冠沙两种生长型(矮型: 成熟林树高 < 1.5 m; 过渡型: 成熟林树高 1.5~2 m)的红树植物白骨壤 (*Avicennia marina*) 成熟叶和衰老叶的 N、P 含量、NBP 比及内吸收率进行研究。结果表明: (1) 两种生长型白骨壤成熟叶具有较高的 N 含量, 分别为 (20.45 ± 1.10) mg/g 和 (22.25 ± 1.12) mg/g, P 含量分别为 (1.42 ± 0.03) mg/g 和 (1.31 ± 0.03) mg/g。叶片衰老过程中, N、P 含量明显下降; (2) 叶片衰老过程中, NBP 有增加的趋势; 两种生长型成熟叶的 NBP 分别为 14.41 ± 0.85 和 16.97 ± 0.86, 显示两种生长型白骨壤均为 N、P 共同限制; (3) 两种生长型白骨壤的 N、P 内吸收率在 60% 以上, 内吸收率的高低与生长型没有明显关系。

关键词: 白骨壤; 生长型; 氮; 磷; 内吸收

中图分类号: S 718.5

文献标识码: A

文章编号: 043820479(2008)S20181205

养分内吸收 (nutrient resorption) 是指养分从衰老叶片中转移并被运输到植物其他组织的过程^[12]。生长在贫瘠植物群落中的多年生植物所需要的养分很大一部分是通过从衰老组织中再吸收获得的^[24]。养分的内吸收不仅减小了植物对环境养分的依赖, 提高了植物对养分贫瘠生境的适应性^[5], 而且使得凋落物分解时的养分淋溶量减少, 从而缓解养分从整个系统的损失^[6]。因此, 养分内吸收不仅是植物对养分贫瘠环境的一种适应进化机制^[729], 也是植物保存养分、增强竞争力、提高养分吸收能力和生产力的重要策略之一。虽然许多研究表明, 较高的养分内吸收率是植物对贫瘠生境的一种适应, 但也有研究表明, 肥沃生境中的植物可能高于贫瘠生境中植物的养分内吸收率^[10], 养分内吸收率也不会随土壤养分有效性^[122]或叶片中养分浓度^[2 13]的变化而变化, 因此, 植物不是通过提高养分内吸收效率, 而是通过延长叶片的生命周期^[1011]或降低衰老叶片中的养分浓度 (内吸收程度)^[13]来适应贫瘠的立地条件。

营养元素, 尤其是 N 和 P, 是影响植物生长的重要因素, 也是影响群落第一性生产力的重要因素之一^[1425]。在生态系统中, N、P 的有效性限制了植物的生长, NBP 比可以用来表示群落营养限制的状况。NBP 比高于 16 表示 P 限制, 低于 14 表示 N 限制, 14~16

为 N、P 共同限制^[1627]。为了适应贫瘠的立地条件, 植物会增加对限制其生长的营养元素的内吸收率, 而 NBP 比可以表征该立地条件是否存在 N 限制或 P 限制。因此, 植物对生长限制养分的有效利用有利于植物的生长^[18]。

红树林为自然分布于热带和亚热带海岸潮间带的木本植物群落, 通常生长在港湾河口地区的淤泥质滩涂上, 是海滩特有的森林类型。红树林生态系统处于海洋与陆地的动态界面, 周期性遭受海水浸淹的潮间带环境, 使其在结构与功能上具有既不同于陆地生态系统也不同于海洋生态系统的特性, 作为独特的海陆边缘生态系统在自然生态平衡中起着特殊的作用。因此, 红树林的研究日益受到人们的重视。白骨壤是我国分布面积最大的红树种类之一, 具有很强的耐盐和耐淹水能力, 适应性广, 在广西大冠沙分布有两种生长型的白骨壤群落。Lin 和 Sternberg (1992) 认为环境因素 (高盐、淹水、营养不足等), 而不是遗传因素决定了这种生长型的差异^[9]。本研究选择广西大冠沙两种生长型的白骨壤群落, 研究叶片衰老过程中的 N、P 含量, NBP 及内吸收率动态, 探讨它们的营养保存机制。

1 材料与方法

1.1 样品采集

北海大冠沙白骨壤纯林位于广西北海半岛的东海岸, 东经 109°14′ 北纬 21°26′。土壤质地为沙土, 林带宽 150~450 m, 总长 6.15 km。矮白骨壤林树高低于 1.5 m, 平均高度 1.1 m, 郁闭度 0.66。树高 1.5~2 m 的过渡类型分布在矮林区中土壤质地稍好的地段, 成狭

收稿日期: 2008208225

基金项目: 国家自然科学基金 (40376026), 教育部新世纪优秀人才支持计划 (NCET20720725) 和国家基础科学人才培养基金项目 (J0630649) 资助

* 通讯作者: linyu@xmu.edu.cn

长的带状分布.

采集时间为 2006年 11月(秋季). 在矮型和过渡型中, 分别选择生长状况较为一致的植株 30株, 林冠外围随机挑选取成熟叶、老叶各 50~ 100片, 老叶系轻轻一碰即凋落者(而非落至地面的凋落物), 而成熟叶是指已充分展开且无衰老症状、其下面的叶片已呈衰老的叶片(第三对叶).

1.2 测定方法

植物样品氮的测定采用钠氏试剂比色法^[20], 磷的测定采用钼蓝比色法^[21].

1.3 内吸收率的计算^[22]

计算方法为: $RE = (1 - A2/A1) \times 100\%$; A1 成熟叶片中 N 或 P 的浓度, A2 衰老叶片中 N 或 P 的浓度.

2 结果与讨论

2.1 两种生长型白骨壤叶片衰老过程 N、P 含量和 NBP

广西大冠沙的白骨壤叶片的 N、P 含量变化见表 1. 两种生长型白骨壤成熟叶具有较高的 N 含量, 分别为 (20.45 ± 1.10) mg/g 和 (22.25 ± 1.12) mg/g. P 含量分别为 (1.42 ± 0.03) mg/g 和 (1.31 ± 0.03) mg/g. 叶片衰老过程中, N、P 含量明显下降; N 和 P 随着衰老过程没有在老叶中进行积累, 而是向其他部分转移, 可见对于白骨壤, N、P 均发生了一定程度的内吸收. Lin 和 Sternberg^[22]对美国佛罗里达的大红树 (*Rhizophora mangle*) 叶片衰老过程中的 N、P 含量的变化具有相类似的结果.

从表 1 可以看出, 大冠沙两种生长型的白骨壤, 秋季衰老叶的 NBP 比略大于成熟叶; 在秋季, 无论生长型如何, 无论是成熟叶还是衰老叶, 叶片的 NBP 比均超过了 14(14.41~17.46). G. Sewell 和 Koersehan^[16]发现对于湿地生长的植物, 在其自然生长环境里, 种内变化比种间变化更为重要: 给一个特定品种的植物, 在

不同的生长地点, 其 N、P 比例变化幅度约为 34%, 而伴随生长在指定一个地点的不同物种, 其比值幅度仅为 2%. 这与 N 浓度正好相反, N 浓度是由物种不同所引起的变化幅度 (20%) 高过生长环境所引起的变化幅度 (22%), 而两种因素对 P 产生的变化系数相当, 约为 47%.

由于存在种种因素, 养分限制的类型是根据与限制程度的比较来评估的. G. Sewell 和 Koersehan^[16]对欧洲湿地植物进行的研究, 发现在群落水平上, 成熟叶不同的 NBP 反映不同的 N、P 限制情况, NBP > 16 表示 P 限制; NBP < 14 表示 N 限制; 14 < NBP < 16 表示 N、P 或者两者共同限制. 根据此标准, 大冠沙两种生长型的白骨壤成熟叶的 NBP 基本在 14~16 之间, 显示 N、P 共同限制.

2.2 两种生长型白骨壤叶片衰老过程 N、P 内吸收率

两种生长型白骨壤的 N、P 内吸收率分别为: 小于 1.5 m 的矮生长型, N、P 内吸收率分别为 (64.33 ± 2.73)% 和 (65.33 ± 1.87)%; 1.5~2 m 的过渡型, N、P 内吸收率分别为 (62.33 ± 1.88)% 和 (63.43 ± 1.41)%. 两种生长型的白骨壤在秋季 N、P 的内吸收率都较高, 超过 60%. 这个结果与成熟叶的 NBP 非常吻合. 许多研究表明^[7, 10, 14], 不同生长型之间的养分内吸收效率没有差别. 本文的研究也有类似的结果. Aerts^[2]通过大量植物研究表明 N、P 的内吸收率分别为 (50.3 ± 17.3)% (n = 287) 和 (52.2 ± 22.1)% (n = 226). 叶片衰老过程中通过养分元素的内吸收, 把一部分营养元素移至根、茎、新叶及果实中建立养分库, 这是养分内吸收最重要的生理功能之一. 通过养分内吸收所提供的营养元素是树木生长所需养分的重要来源, 在调节树木生长中起了重要的作用. 从衰老组织进行的养分再吸收 (nutrient resorption) 提高了植物体的养分利用效率, 这可能是对养分缺乏的一种适应^[23]. Cherbuy 等^[23]指出, 内部资源的再迁移 (remobilization) 是一个重要的机制, 能够使植物在一定程度

表 1 两种生长型白骨壤叶片 N、P 含量, NBP (n = 12)
Tab 1 Leaf N and P concentration, NBP ratio of two growth forms of *A. marina*

生长型(树高)	叶片	N/(mg# g ⁻¹)	P/(mg# g ⁻¹)	NBP
矮型 (< 1.5 m)	成熟叶	20.45 ± 1.10	1.42 ± 0.03	14.41 ± 0.85
	衰老叶	7.27 ± 0.33	0.49 ± 0.03	14.78 ± 0.97
过渡型 (1.5~2 m)	成熟叶	22.25 ± 1.12	1.31 ± 0.03	16.97 ± 0.86
	衰老叶	8.36 ± 0.20	0.48 ± 0.02	17.46 ± 0.75

上不依赖于外部的养分供应。

关于养分内吸收存在两种观点:一种观点认为,植物为了适应贫瘠的立地条件会增加对养分的内吸收^[14];而另一种观点则认为,贫瘠的立地条件会导致植物体内多酚等次生代谢物质的增加,这些物质能够与蛋白质等物质结合,降低营养物质的可移动性,从而降低养分的内吸收^[24]。因此,关于养分内吸收的机制尚需深入研究。

2.3 N、P内吸收率与N:P的相关

对广西大冠沙两种生长型的白骨壤的内吸收率与成熟叶N:P的相关性分析,结果可以看出,矮型白骨壤N的内吸收率与成熟叶N:P具有极显著的线性正相关(图1a),相关方程为: $y = 2.4792x + 28.588$, 其中 $r = 0.7732, n = 12, p < 0.01$;

过渡型白骨壤叶片衰老过程中N的内吸收率与成熟叶N:P具有显著的线性正相关(图2a),相关方程为: $y = 1.4886x + 37.078$ 其中 $r = 0.6811, n = 12, p < 0.05$ 。两种生长型白骨壤叶片衰老过程中的营养内吸收率与成熟叶N:P具有显著的相关性, Lin和Stemberg^[22]对美国大红树(*Rhizophora mangle*)的研究

具有相似的结果。

N、P比例的变化被证实与植物性能和植物物种组成上的变化存在相关性。在水生生态系统中相似的研究显示^[17], N、P比对研究这些变化在营养水平上的影响和元素循环十分有用。

2.4 衰老叶中N、P含量与内吸收的关系

矮生长型的白骨壤老叶N含量与N的内吸收率,老叶P含量与P的内吸收率均具有显著的相关性,相关方程分别为: $y = -6.2313x + 109.65$ ($r = 0.7509, n = 12, p < 0.01$)和 $y = -60.476x + 95.09$ ($r = 0.9558, n = 12, p < 0.01$)。

而对于过渡型白骨壤而言,老叶N含量与N的内吸收率的相关性不显著($y = -2.5678x + 83.808, r = 0.2722, n = 12, p > 0.05$),老叶P含量与P的内吸收率具有显著的线性负相关,相关方程分别为: $y = -62.31x + 93.307$ ($r = 0.7819, n = 12, p < 0.01$)。植物体内某一元素的供应水平,可以使该元素在植物体内的内吸收效率发生变化。内吸收率与老叶营养含量具有显著的相关性,这与Yuan等^[25]的研究结果一致。

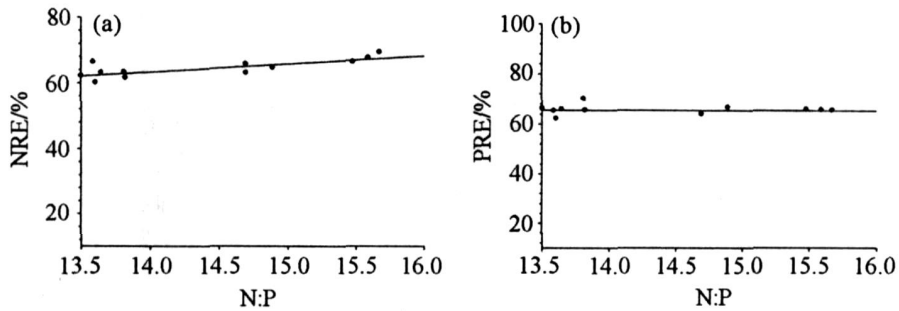


图1 矮型白骨壤N的内吸收率与N:P的相关(a)以及P的内吸收率与N:P的相关(b)

Fig. 1 Relationship between nitrogen resorption efficiency (NRE) and N:P ratio (a), and phosphorus resorption efficiency (PRE) and N:P ratio (b) for a dwarf form *A. marina* (a dwarf form with tree height of below 1.5 m at maturity)

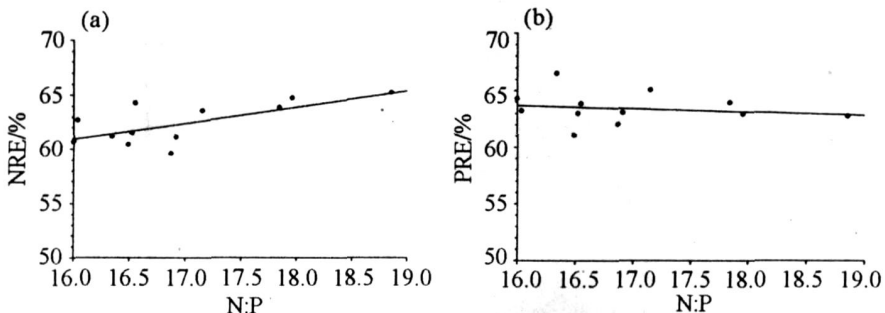


图2 过渡型白骨壤N的内吸收率与N:P的相关(a)以及P的内吸收率与N:P的相关(b)

Fig. 2 Relationship between nitrogen resorption efficiency (NRE) and N:P ratio (a), and phosphorus resorption efficiency (PRE) and N:P ratio (b) for a transition form *A. marina* (a transition form with tree height from 1.5 m to 2 m at maturity)

3 结 论

(1) 两种生长型白骨壤成熟叶具有较高的 N 含量, 分别为 (20.45 ± 1.10) mg/g 和 (22.25 ± 1.12) mg/g, P 含量分别为 (1.42 ± 0.03) mg/g 和 (1.31 ± 0.03) mg/g。叶片衰老过程中, N、P 含量明显下降; N 和 P 随着衰老过程没有老叶中进行积累, 而是向其他部分转移, 可见对于白骨壤, N、P 均发生了一定程度的内吸收;

(2) 叶片衰老过程中, NBP 有增加的趋势; 两种生长型成熟叶的 NBP 分别为 14.41 ± 0.85 和 16.97 ± 0.86。显示两种生长型白骨壤均为 N、P 共同限制;

(3) 树高小于 1.5 m 的矮生长型, N、P 内吸收率分别为 (64.33 ± 2.73)% 和 (65.33 ± 1.87)%; 树高 1.5~2 m 的过渡型, N、P 内吸收率分别为 (62.33 ± 1.88)% 和 (63.43 ± 1.41)%。两种生长型的白骨壤在秋季 N、P 的内吸收率都较高, 超过 60%; 内吸收率的高低与生长型没有明显关系。

参考文献:

[1] Killingbeck K T. The terminological jungle revisited making a case for use of the term resorption [J]. *Oikos* 1986, 46(2): 263- 264.

[2] Aerts R. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? [J]. *Journal of Ecology* 1996, 84(4): 597- 608.

[3] Killingbeck K T. Nutrients in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency [J]. *Ecology* 1996, 77(6): 1716- 1727.

[4] VAN Heerwaarden L M, Toet S, Aerts R. Nitrogen and phosphorus resorption efficiency and proficiency in six subarctic bog species after 4 years of nitrogen fertilization [J]. *Journal of Ecology* 2003, 91(6): 1060- 1070.

[5] Aerts R, Cornelissen J H C, VAN Logtestijn R S P, et al. Climate change has only a minor impact on nutrient resorption parameters in a high-latitude peatland [J]. *Oecologia* 2007, 151(1): 132- 139.

[6] 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.

[7] Aerts R. Nutrient use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands [J]. *Oecologia* 1990, 84(3): 391- 397.

[8] May J D, Killingbeck K T. Effects of preventing nutrient resorption on plant fitness and foliar nutrient dynamics [J]. *Ecology* 1992, 73(5): 1868- 1878.

[9] Santa R, J Rico M, Rapp M, et al. Seasonal variation in nutrient concentration in leaves and branches of *Quercus pyrenaica*

[J]. *Journal of Vegetation Science* 1997, 8(5): 651- 654.

[10] Eckstein R L, Karlsson P S, Weih M. Leaf life span and nutrient resorption as determinants of plant nutrient conservation in temperate-arctic regions [J]. *New Phytologist* 1999, 143(1): 177- 189.

[11] Escudero A, Del Arco J M, Sanz I C, et al. Effects of leaf longevity and retranslocation efficiency on the retention time of nutrients in the leaf biomass of different woody species [J]. *Oecologia* 1992, 90(1): 80- 87.

[12] Wright I J, Westoby M. Nutrient concentration, resorption and lifespan: leaf traits of Australian sclerophyll species [J]. *Functional Ecology* 2003, 17(1): 10- 19.

[13] Del Arco J M, Escudero A, Garrido V M. Effects of site characteristics on nitrogen retranslocation from senescing leaves [J]. *Ecology* 1991, 72(2): 701- 708.

[14] Aerts R, Chapin F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: A reevaluation of processes and patterns [J]. *Advances in Ecological Research* 2000, 30: 1- 67.

[15] Venterink H O, Wassen M J, Verkoest A W M, et al. Species richness-productivity patterns differ between N₂, P₂ and K₂ limited wetlands [J]. *Ecology* 2003, 84(8): 2191- 2199.

[16] Goswell S, Koerseman M. Variation in nitrogen and phosphorus concentrations of wetland plants [J]. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 2002, 5(1): 37- 61.

[17] Tessier J T, Raynal D J. Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation [J]. *Journal of Applied Ecology*, 2003, 40(3): 523- 534.

[18] Koide R T, Dickie I A, Goff M D. Phosphorus deficiency, plant growth and the phosphorus efficiency index [J]. *Functional Ecology* 1999, 13(5): 733- 736.

[19] Lin G, Sternberg L da S L. Differences in morphology, carbon isotope ratios and photosynthesis between scrub and fringe mangroves in Florida, USA [J]. *Aquatic Botany* 1992, 42: 303- 313.

[20] 华南热带作物研究院. 用比色法测定橡胶叶片氮含量 [J]. *热作科技通讯*, 1974(5): 12- 13.

[21] 中国科学院南京土壤研究所. 中国土壤 [M]. 北京: 科学出版社, 1974: 499- 622.

[22] Lin Y M, Sternberg L da S L. Nitrogen and phosphorus dynamics and nutrient resorption of *Rhizophora* mangrove leaves in south Florida, USA [J]. *Bulletin of Marine Science* 2007, 80(1): 159- 169.

[23] Cherbuy B, Joffe R, Gilson D, et al. Internal remobilization of carbohydrates, lipids, nitrogen and phosphorus in the Mediterranean evergreen Oak *Quercus ilex* [J]. *Tree Physiology* 2001, 21(1): 7- 9.

- [24] Chapin III F S, Kedrowski R A. Seasonal changes in nitrogen and phosphorus fractions and autumn retranslocation in evergreen and deciduous taiga trees [J]. Ecology 1983, 64(2): 376-391
- [25] Yuan Z Y, Li L H, Han X G, et al. Nitrogen resorption from senescing leaves in 28 plant species in a semiarid region of northern China [J]. Journal of Arid Environment 2005, 63: 191-202

Resorption Efficiencies of Nitrogen and Phosphorus of Leaves During Senescence for Two Growth Forms of *Avicennia marina*

ZENG Qi¹, GAO Guowei¹, LYU Yinling^{*}, FAN Hangqing²

(1. School of Life Sciences, Xiamen University, Xiamen 361005, China

2. Guangxi Mangrove Research Center, Beihai 536007, China)

Abstract Nitrogen and phosphorus concentrations, NBP ratio and nutrient resorption efficiency of leaves during senescence for two growth forms (a dwarf form with tree height of below 1.5 m, and a transition form with tree height from 1.5 m to 2 m at maturity) of *Avicennia marina* were studied at Daguansha, Beihai, Guangxi. The results showed as follows: (1) Mature leaves had the relatively high N concentration, with (20.45 ± 1.10) mg/g for dwarf form and (22.25 ± 1.12) mg/g for transition form; P concentration of mature leaves was (1.42 ± 0.03) mg/g for dwarf form and (1.31 ± 0.03) mg/g for transition form, respectively. N and P concentrations decreased with leaf senescence. (2) NBP ratio increased with leaf senescence. NBP ratio of two growth forms was 14.41 ± 0.85 and 16.97 ± 0.86, respectively. (3) Resorption efficiency of N or P was above 60%, and there was no significant effect of growth form on resorption efficiency.

Key words *Avicennia marina*; growth form; nitrogen; phosphorus; resorption