

檫木叶片秋季衰老时叶色、色素和营养元素的关系

蒋艾平, 刘 军, 姜景民*

(中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 浙江 杭州 311400)

摘要:【目的】从叶片衰老角度研究檫木叶片叶色、色素和营养元素的变化规律,为秋色叶观赏树种檫木的选育以及栽培提供理论依据。【方法】以栽植于同一环境条件下的3年生檫木为试验材料,从檫木叶片停止生长到脱落,分5个时期对叶片的叶色值、色素含量和营养元素含量进行观测和分析。【结果】观测前期与观测后期,檫木叶片叶色值、色素含量和营养元素含量存在极显著差异;叶片进入衰老阶段后,叶绿素含量和类胡萝卜素含量呈下降趋势,而花色素苷含量逐渐上升;N、P、K含量在叶片衰老阶段逐渐下降。由典型相关分析可知,叶色 a^* 值与叶绿素含量具有显著负相关,与花色素苷含量呈显著正相关;花色素苷含量与N含量成反比,类胡萝卜素含量与P含量成正比;N元素再利用效率的载荷值符号与N含量载荷值的符号相反,而P元素再利用效率的载荷值符号与P含量载荷值的符号相同;檫木叶片衰老分为3个阶段,第1阶段从9月中下旬到10月上旬,为叶片衰老准备期;第2阶段从10月中下旬到11月上旬,为叶片缓慢衰老期;第3阶段从11月中下旬到叶片脱落,为叶片衰老末期。【结论】檫木叶色最佳观赏期是从10月中下旬到11月上旬的叶片缓慢衰老期;从叶片衰老准备期到叶片衰老末期,叶绿素和类胡萝卜素被分解,花色素苷合成;N、P、K3种营养元素逐渐被转移,其中N含量越高,N元素再利用效率就越低;与之相反,P含量越高,P元素再利用效率就越高。

关键词:檫木;叶色;色素;营养元素;叶片衰老

中图分类号:S792.22

文献标识码:A

Relationships of Leaf Color and Pigment and Nutrient Elements in Senescing Leaves of *Sassafras tsumu*

JIANG Ai-ping, LIU Jun, JIANG Jing-min

(Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Hangzhou 311400, Zhejiang, China)

Abstract: [Objective] To study the changes of leaf color, pigment and nutrition concentrations of *Sassafras tsumu* from the perspective of leaf senescence so as to provide a scientific basis for breeding and cultivation of *S. tsumu*. [Method] Thirty *S. tsumu* trees planted under the same environment were tested. From leaf stopping growth to falling off, it can be divided into five periods to observe the leaf color, pigment content and nutrient element content. [Result] The value of leaf color, pigment and nutrition concentrations in *S. tsumu* showed highly significant difference from earlier period to late period. They were downtrend when the leaf of *S. tsumu* in autumn. However, the anthocyanin content increased gradually. The content of N, P, and K decreased gradually in the senescing leaf of *S. tsumu*. In accordance with the canonical correlation analysis, the leaf color a^* value showed a significantly negative correlation with chlorophyll content, but showed a significantly positive correlation with the anthocyanin content. The anthocyanin content was inversely proportional to nitrogen content while the carotenoid content was proportional to the content of phosphorus. The symbol of nitrogen resorption efficiency and nitrogen concentrations were opposite. However, the

收稿日期:2015-11-16

基金项目:国家林业公益性行业科研专项项目“江南生态林彩化树种改良与景观应用技术研究”(201404104)

作者简介:蒋艾平(1989—),男,湖南郴州人,硕士研究生,主要从事林木种质资源研究。

* 通讯作者:姜景民,jiangjm6001@126.com

symbol of proportional resorption efficiency and proportional concentrations were the same. The process of *S. tsumu* leaf senescence included 3 phases. The first phase was from late September to early November in which the leaf commences growing old. The second phase was from late October to early November in which leaf senescence was in plateau. The third phase, i. e. final phase, was from late November to the defoliation. [**Conclusion**] The best ornamental period of *S. tsumu* was from late October to early November in which leaf senescence was in plateau. The chlorophyll and carotenoid were decomposed and the anthocyanin was synthesized from the first phase to the third phase. The nitrogen resorption efficiency was lower when the nitrogen concentration was higher. On the contrary, the proportional concentrations had significantly positively correlation with the proportional resorption efficiency.

Keywords: *Sassafras tsumu*; leaf color; pigment; nutrient elements; leaf senescence

植物叶片秋季衰老是自然界的普遍现象。叶片衰老导致叶色变化,这是植物适应环境胁迫的重要表现之一,也使植物具有良好的观赏价值。国内外大量研究表明,落叶树种在秋季叶色变化幅度大,颜色从绿色转变成红色或黄色,叶色变化意味着叶片中色素成分和含量的变化;整个过程叶绿素含量大幅减少,致使叶片绿色成分大量丧失;叶绿素因降解而减少是叶片衰老的原发过程,同时也是衰老的真正标志。此外,类胡萝卜素作为光合合成细胞器的辅助色素,叶片衰老时降解速度比叶绿素缓慢,有利于阻止光合细胞器遭受光合氧化^[1-4]。与此同时,液泡中花色素苷大量合成,有助于叶片衰老期间过滤多余的光从而保护光合细胞器,最终使叶片免受光合抑制影响。在光合不稳定和光保护能力退化的条件下,花色素苷有利于叶片营养元素的吸收再利用^[5]。随着花色素苷合成以及叶绿素和类胡萝卜素不同程度的降解,叶片中色素比例和分布位置发生变化,最终叶片呈现的颜色发生改变。

色素和营养元素在叶片中的变化关系相辅相成。其中,花色素苷的重要功能之一是保护叶片营养元素的再吸收利用^[1]。所以秋季叶片衰老的另一个重要标志是营养元素的转移与利用。在众多营养元素中,植物对氮、磷、钾的需求较大,其中氮、磷是植物生存演替的限制性元素^[6-7]。William 等研究发现随着植物叶片衰老,蛋白质、氨基酸等大分子物质开始降解,从大分子物质中释放出来的营养元素被转移到其它器官或组织中,营养元素的转移与利用是植物的一种自我保护机制^[8]。因此,氮、磷等营养元素的再吸收利用和再利用效率成为研究植物衰老和环境适应潜力的重要指标。国内外学者广泛研究了植物叶片营养元素的再吸收利用与土壤肥沃程度,植物寿命长度和森林演替之间的关系^[9-11]。此外,部分学者也探讨了植物叶片氮、磷等营养元素的

再利用效率与土壤贫瘠度、植物寿命长度和植物年龄之间的关系^[12-14]。

然而,关于营养元素再吸收利用和再利用效率在植物不同衰老阶段之间的变化还不明确。此外,不同衰老阶段营养元素再利用效率与植物叶片营养元素含量之间的关系需进一步探讨。而檫木(*Sassafras tsumu* (Hemsl.) Hemsl.)作为亚热带地区典型的落叶阔叶树种,进入秋季叶片多以红色为主色调,少许叶片转变成黄色,是研究秋色叶植物叶片衰老的良好材料^[15]。因此,本文将以檫木为研究材料探讨如下几个方面的问题:(1)比较叶色、色素和叶片营养元素再利用效率在檫木不同衰老阶段的变化;(2)檫木叶色、色素和营养元素在衰老阶段的变化规律;(3)进一步研究檫木叶片营养元素再利用效率、叶色和色素之间的关系。研究檫木叶片秋季衰老过程,不仅具有重要的实践意义,而且也能秋色叶观赏树种檫木的选育以及栽培提供相应的理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以浙江富阳中国林科院亚热带林业研究所育苗基地栽培的檫木为试验材料,选择生长健壮、高度一致的3年生檫木苗木30株,随机区组设计,株行距2 m×3 m,苗木采用常规田间管理办法。于2014年9月到12月采集并观测檫木叶片,每次观测固定植株和叶片位置,植株叶片固定位置分为上、中、下,每个位置各取叶片5片。将采下的叶片放置于两片湿润的滤纸之间,装入自封袋内,并放入便携式小冰箱内,带回实验室测量各性状指标。

1.2 檫木叶色的测定

将采集的檫木叶片用分光测色计CM-700d(深圳市怡华新电子有限公司)进行叶色测定,测定环境选择在光源条件稳定的地方。测定前将叶片擦拭干

净,然后对每片叶的叶尖、叶中心两点和叶柄基部的L、a*、b*值进行测量,表示叶片颜色。L、a*、b* 3个坐标轴构成色彩空间,L为色彩亮度,从0到100即由黑到白;色相a*表示绿色-红色轴,范围从-120~120,从负轴到正轴颜色由绿到红;色相b*表示蓝色-黄色轴,范围从-120~120,正值表示黄色程度,负值表示蓝色程度。

1.3 檫木叶片叶绿素和类胡萝卜素含量的测定

叶绿素和类胡萝卜素含量的测定参照刘秀丽等的方法加以改良^[16]:擦净檫木叶片表面污物,把被测叶片剪成宽度小于1 mm细丝并混匀。用电子天平称取0.05 g样品,然后放入装有5 mL丙酮:无水乙醇(V:V=1:1)混合液的试管中。试管置于室温避光处浸泡提取24 h,测量时取1 mL提取液加4 mL丙酮:无水乙醇混合液,以丙酮:无水乙醇混合溶液作为参比溶液,用UV-1800A紫外分光光度计(上海美析仪器有限公司)在470 nm、645 nm、663 nm波长处测定叶绿素a、b的吸光值。叶绿素和类胡萝卜素含量的计算公式如下:

$$\text{叶绿素 a} = (12.72D_{663} - 2.59D_{645}) \times V \times N \times (1000 \times W)^{-1}$$

$$\text{叶绿素 b} = (22.88D_{645} - 4.67D_{663}) \times V \times N \times (1000 \times W)^{-1}$$

$$\text{类胡萝卜素} = [(1000D_{470} - 3.27Ca - 104Cb)/229] \times V \times N \times (1000 \times W)^{-1}$$

其中,叶绿素和类胡萝卜素含量单位为 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$;D₆₆₃、D₆₄₅、D₄₇₀分别表示提取液在663 nm、645 nm、470 nm波长处的吸光值;V为光合色素提取液体积(mL);W为样品质量(g);N为稀释倍数;Ca为叶绿素a含量;Cb为叶绿素b含量。

1.4 檫木叶片花色苷含量的测定

参照Luigia等的方法,洗净檫木叶片并用电子天平称取0.05 g,将叶片剪碎后置于已添加5 mL提取液(1%盐酸:乙醇=1:4)的试管中。试管溶液在室温避光处静止4 h然后离心,取上清液置于玻璃比色皿中,以1:1提取液作参比,然后用UV-1800A紫外分光光度计在530 nm、600 nm处测定花色苷

的吸收变化,并由下列公式^[17]计算:

$$\Delta D = D_{530} - D_{600}$$

$$C = 10 \times \Delta D \times N \times V/W$$

其中,C为叶片中花色苷含量($\text{U} \cdot \text{g}^{-1}$),N为稀释倍数,V为样品提取液总体积(mL),W为样品鲜质量(g)。

1.5 檫木叶片营养元素含量及再利用效率的测定与计算

将采回的檫木叶片冲洗干净,自然风干后置于105℃烘箱中杀青10 min,65℃条件下烘干至恒质量。样品放入研磨钵中粉碎混匀,然后装入已标记好的密封袋。测定前先对檫木叶片样品用浓 H_2SO_4 - H_2O_2 法消解,N采用凯氏定氮法测定,P采用钼锑抗比色法测定^[18],K采用原子吸收法测定^[19]。檫木不同衰老阶段叶片营养元素再利用效率的计算^[13]:

$$YER = \left[\frac{Y_{\text{前}} - Y_{\text{后}}}{Y_{\text{前}}} \right] \times 100\%$$

其中,YER表示营养元素(N、P、K)再利用效率, $Y_{\text{前}}$ 表示前一衰老阶段叶片营养元素(N、P、K)含量, $Y_{\text{后}}$ 表示后一衰老阶段叶片营养元素(N、P、K)含量。

1.6 数据分析

利用DPS11.5软件对檫木叶片的叶色、色素和营养元素进行典型相关分析和方差分析。相关图表用Sigmaplot 10.0和Microsoft Excel 2007软件绘制。

2 结果与分析

2.1 不同衰老阶段檫木叶片各性状的比较

从9月份檫木叶片停止生长开始观测叶色和色素含量的变化情况。由表1可知,9月17日和10月8日的a*、b*观测值与11月15日和12月3日的a*、b*观测值具有极显著差异。9月17日的叶绿素含量与11月15日和12月3日的叶绿素含量差异极显著;而类胡萝卜素含量只有9月17日的观测值和12月3日的观测值具有极显著差异;9月17日、10月8日和10月25日的花色苷含量与11月15日和12月3日的花色苷含量呈现极显著差异(图1)。

表1 不同衰老阶段檫木的叶色值

测定指标	观测期(月-日)				
	09-17	10-08	10-25	11-15	12-03
L	36.94 ± 0.475A	39.36 ± 0.681A	35.75 ± 0.549B	36.07 ± 0.718B	38.77 ± 0.934A
a*	-8.25 ± 0.321D	-5.12 ± 0.802C	4.46 ± 0.621B	3.41 ± 0.737B	15.62 ± 1.094A
b*	11.69 ± 0.711B	12.10 ± 0.679B	19.34 ± 0.493A	19.74 ± 0.720A	20.48 ± 1.341A

注:采用Duncan新复极差法进行数据分析,表中数据为平均值±标准差,不同大写字母表示在0.01水平上差异显著,相同大写字母表示差异不显著,下同。

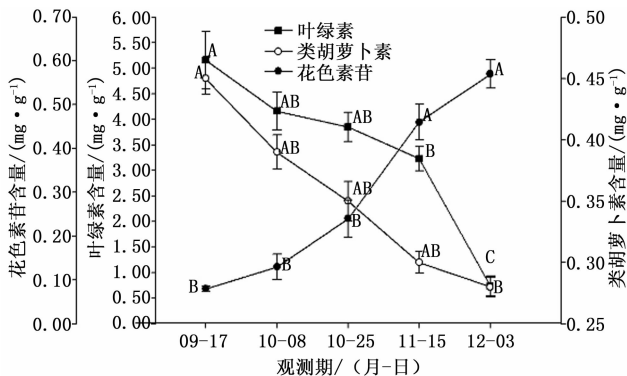


图1 檫木叶片叶绿素、类胡萝卜素和花色素苷含量的动态变化

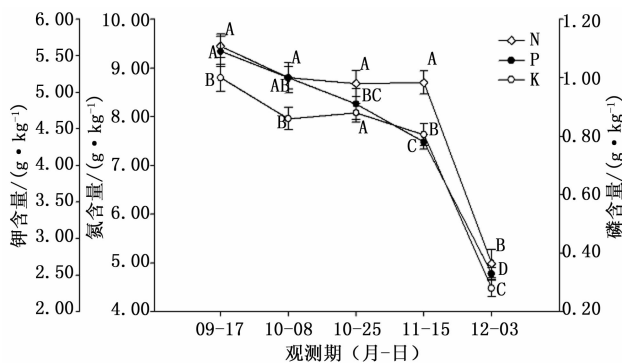


图2 檫木叶片 N、P、K 含量的动态变化

N、P、K 是植物可循环利用的 3 种主要营养元素,在植物体的每个阶段都具有重要的作用。因为其可循环利用,N、P、K 含量在植物不同阶段会表现出差异。檫木叶片从 9 月份停止生长到 12 月份叶片脱落,叶片 N、P、K 含量具有显著差异。由图 2 可知,12 月 3 日的叶片 N 含量与 9 月 17 日、10 月 8 日和 10 月 25 日的叶片 N 含量具有极显著差异;而叶片 P 含量则在 9 月 17 日与 11 月 15 日和 12 月 3 日之间呈现出极显著差异;12 月 3 日的叶片 K 含量与

9 月 17 日、10 月 8 日、10 月 25 日和 11 月 15 日的叶片 N 含量具有极显著差异。

营养元素再利用效率是植物衰老的重要指标,随着植物衰老程度的推进营养元素再利用效率在各衰老阶段也存在着显著差异。由表 2 可知,衰老期 IV 的 N、P、K 营养元素再利用效率与衰老期 I、II、III 的营养元素再利用效率存在显著差异。而 N、P、K 营养元素再利用效率在前 3 个阶段不存在显著差异。

表 2 不同衰老阶段檫木叶片的营养元素再利用效率

营养元素再利用效率	衰老期			
	衰老期 I	衰老期 II	衰老期 III	衰老期 IV
NER	5.86 ± 0.312B	0.45 ± 0.072B	-2.26 ± 0.282B	41.91 ± 0.94A
PER	6.35 ± 0.419B	8.61 ± 0.324B	10.40 ± 0.371B	57.91 ± 0.278A
KER	8.79 ± 0.437B	-1.79 ± 0.145B	4.70 ± 0.424B	46.87 ± 0.298A

注:NER、PER 和 KER 分别表示 N、P、K 元素再利用效率。衰老期 I 为 9 月 17 日到 10 月 8 日,衰老期 II 为 10 月 8 日到 10 月 25 日,衰老期 III 为 10 月 25 日到 11 月 15 日,衰老期 IV 为 11 月 15 日到 12 月 3 日。

2.2 檫木叶片衰老期色素和营养元素的动态变化

从檫木叶片停止生长到进入衰老阶段,叶绿素含量呈现逐渐下降的趋势(图 1)。从 9 月 17 日到 11 月 15 日叶绿素含量缓慢下降,之后叶绿素含量大幅减少。类胡萝卜素含量的变化趋势和叶绿素含量的变化趋势一致(图 1),但与叶绿素含量相比类胡萝卜素含量的变化幅度较小。花色素苷含量从 9 月到 12 月一直处于上升趋势,其中 9 月 17 日到 10 月 25 日上升幅度较小,而 10 月 25 日到 11 月 15 日上升幅度较大(图 1)。

整个衰老阶段,檫木叶片 N 含量均处于下降趋势,但从 10 月 8 日到 11 月 25 日其含量处于稳定状态,变化幅度非常小。从 11 月 15 日到 12 月 3 日 N 含量大幅下降,降至最低点(图 2)。叶片 P 含量从 9 月 17 日到 11 月 15 日均缓慢下降,而 11 月 15 后显著下降(图 2)。叶片 K 含量在整个衰老阶段总体上

处于下降趋势,在 10 月 8 日到 10 月 25 日之间出现极小幅度的回升,11 月 15 日后大幅下降(图 2)。从叶片 N、P、K 含量在衰老阶段的动态变化可知,其变化趋势虽然略有不同,但其含量在 11 月 15 日均出现大幅下降,说明 11 月中旬是叶片营养元素含量变化的转折点。

2.3 檫木叶片各性状之间的典型相关

通过叶色与色素之间的典型相关分析可知(表 3),典型相关系数达到极显著水平的只有典型变量 I 和典型变量 II,其中典型变量 I 的相关系数最大为 0.978 7,说明叶色与色素含量之间的关系极为密切。在典型变量 I 的色素因子中叶绿素含量的载荷绝对值最大,该变量主要反映叶绿素含量对叶色的决定作用。而典型变量 II 的色素因子中花色素苷含量的绝对值最大,该变量反映花色素苷含量对叶色的影响。典型变量 I 和典型变量 II 的叶色因子中 a* 的载荷绝对值最大,而 a* 的载荷值符号与叶绿

素含量的载荷值符号相反,与花色素苷含量的载荷值符号相同。

表3 橡木叶片各性状的典型相关分析

项目	典型变量I		典型变量II		项目	典型变量I		典型变量II						
	相关系数	$\lambda_1 = 0.9787^{***}$	$\lambda_2 = 0.7644^{**}$	载荷		相关系数	$\lambda_1 = 0.9889^{***}$	$\lambda_2 = 0.7764^{**}$	载荷	相关系数	$\lambda_1 = 0.5497^{***}$	$\lambda_2 = 0.3890^*$	载荷	载荷
叶色	L	0.6105	0.0451		色素	叶绿素	-0.7741	-0.0855		营养元素	N	0.3444	0.0189	
	a*	0.9684	0.4931			类胡萝卜素	0.9633	0.1494			P	0.1503	0.3022	
	b*	0.9194	-0.2337			花色素苷	0.9816	-0.0374			K	-0.0019	-0.0595	
色素	叶绿素	-0.9491	0.1475		营养元素	N	-0.9850	0.0404		营养元素再利用效率	NER	-0.4715	0.0052	
	类胡萝卜素	0.8748	-0.1241			P	0.9139	-0.3059			PER	0.2027	0.2260	
	花色素苷	0.8876	0.2819			K	0.8889	0.1214			KER	-0.1224	-0.0203	

注:***表示极显著差异,**表示显著差异。

由色素与营养元素的典型相关分析可知(表3),典型变量I和典型变量II的相关系数均达到极显著水平,其中典型变量I的相关系数最大为0.9889。典型变量I的营养元素因子中N元素含量的载荷绝对值最大,其符号与该变量色素因子中载荷值最大的花色素苷含量的符号相反,说明该变量中N元素含量对色素具有决定作用。而典型变量II的营养元素因子中P元素含量的载荷绝对值最大,其符号与该变量色素因子中载荷值最大的类胡萝卜素含量的符号相反。

营养元素含量与营养元素再利用效率的典型相关分析可知(表3),典型变量I的相关系数达到极显著水平,典型变量II的相关系数达到显著水平。典型变量I的营养元素再利用效率因子中N元素再利用效率的载荷绝对值最大,其符号与该变量营养元素含量因子中载荷值最大的N元素含量的符号相反,说明该变量中N元素再利用效率对营养元素含量具有影响。而典型变量II的营养元素再利用效率因子中P元素含量的载荷值最大,其符号与该变量营养元素含量因子中载荷值最大的P元素含量的符号相同,说明该变量中P元素再利用效率对营养元素含量起决定作用。

3 讨论

观测研究表明,从9月中下旬到10月上旬,橡木叶片中叶绿素含量大幅下降,此时叶色并没有出现明显变化;从10月中下旬到11月上旬,叶绿素含量差异不显著,略有下降但基本保持稳定,此时叶色发生变化,主要以红色和黄色调为主;从11月中下旬到叶片脱落,叶绿素含量急剧减少,叶片的光泽度L值与之前相比具有显著差异,表明叶片开始枯萎

凋落。因此可以将9月中下旬到10月上旬阶段划分为橡木叶片衰老准备期,10月中下旬到11月上旬阶段为叶片缓慢衰老期,11月中下旬到叶片脱落阶段为叶片衰老末期。在叶片衰老的3个阶段类胡萝卜素含量变化幅度不大。然而,花色素苷含量变化与叶绿素含量变化则刚好相反,第1阶段上升幅度较小,第2阶段上升幅度较大,第3阶段含量略有上升。Keskitalo等根据叶绿素变化将欧洲山杨(*Populus tremula* L.)叶片衰老划分4个阶段,第1阶段叶绿素恢复到稳定状态,第2阶段叶绿素减少至第1阶段的10%左右,第3阶段叶绿素略有下降,第4阶段叶绿素含量进一步减少^[20]。本研究对橡木叶片叶绿素含量的分析结果与欧洲山杨叶片叶绿素后3个阶段含量变化的趋势基本一致。进入9月份橡木叶片停止生长,气候条件发生了变化,如温度下降、光周期变化和水分变化等,最终使分解叶绿素的基因信号启动。所以第1阶段叶绿素含量有较大幅度下降。随着环境条件和叶片内部条件的稳定,叶绿素含量基本保持稳定。然而随着叶片内蛋白质、氨基酸等物质的分解和营养元素的转移以及环境条件的进一步恶化,导致叶片脱落前叶绿素含量大幅下降。叶片衰老过程中,叶绿素含量下降阻止其它细胞大面积坏死^[21]。类胡萝卜素含量在这3个阶段的下降幅度均小于叶绿素含量的下降幅度,而花色素苷在叶片进入衰老阶段以后其含量一直处于上升趋势。类胡萝卜素和花色素苷具有抗光合氧化作用,在叶片衰老期间有利于植物适应环境和保护叶片内部机制的正常运转^[22-24]。

植物叶片衰老首先出现蛋白质丧失^[3],然后叶绿素降解,叶色变化,最后营养元素发生转移。通过典型相关分析橡木叶色与色素、色素与营养元素含

量之间的关系,其结果说明檫木叶色 a^* 值与叶片中的叶绿素含量成反比,与花色素苷含量成正比;而类胡萝卜素含量与 P 含量呈显著正相关,花色素苷含量与氮含量呈显著负相关。葛雨萱等在研究香山黄栌 (*Cotinus coggygia* Scop.) 时同样发现叶色 a^* 值与叶绿素含量呈负相关,与花色素苷含量呈正相关^[25]。通过研究秋季黄连木 (*Pistacia chinensis* Bunge) 的叶片发现叶片 P 含量与花色素苷含量呈显著正相关, N 含量与其呈显著负相关; N 含量与叶绿素含量呈显著正相关^[26]。叶色变化是因为叶片内的叶绿素降解、花色素苷合成,色素比例及分布位置发生改变^[27]。而叶绿素分解是降解植物性毒素化合物的途径之一,花色素苷合成则起到了光合保护功能,这些过程保证了营养元素吸收再利用的顺利进行^[22-23]。

秋色叶植物叶片衰老时最重要的一个生理过程是营养元素的转移。N、P、K 是植物体内 3 种重要的营养元素,而 N、P 又是众多营养元素中,植物需求量最大的元素,是植物个体乃至植被生态系统演替的重要限制因素^[28-29]。个体的生存演替,需要植物重新吸收利用 N、P、K 等营养元素。尤其是落叶阔叶树种,其对营养元素 N、P 的转移要大于常绿阔叶树种^[30]。3 种营养元素含量在檫木叶片衰老的 3 个阶段均呈现下降趋势,11 月中旬以后 3 种营养元素含量下降幅度增大。这与欧洲山杨叶片衰老时 N、P、K 3 种营养元素的转移情况不同,其 N、P、K 剧烈减少是在第 2 阶段,后两阶段趋于平稳^[20]。檫木和欧洲山杨叶片营养元素的转移速率出现差异可能与树种属性存在着关系。闫涛等研究落叶松 (*Larix* spp.)、蒙古栎 (*Quercus mongolica* (Sieb. et Zucc.) Miq.)、色木槭、胡桃楸 (*Juglans mandshurica* Maxim) 和花曲柳 (*Fraxinus rhynchophylla* Hance) 等落叶树种中 N、P、K 3 种营养元素的吸收再利用时发现,不同树种营养元素转移情况存在差异^[19]。由典型相关分析檫木叶片营养元素再利用效率与营养元素含量之间的关系发现, N 元素再利用效率与 N 含量成反比。Singh 比较豆科 (Leguminosae) 植物和非豆科植物 N 元素再利用效率发现,非豆科植物 N 元素再利用效率要比豆科植物高^[31]。然而,檫木叶片 P 含量与 P 元素再利用效率成正比,这可能是 P 元素作为能源物质的重要组成成分,植株在转移其它营养元素时需要消耗大量能量, P 元素再利用效率的提高保证了营养元素的转移和其它代谢活动的进

行^[32]。植物营养元素吸收再利用是为了度过冬季恶劣的气候条件,对植物个体的生存演替具有重要意义,特别是限制元素 N、P 的吸收再利用^[28]。檫木叶片秋季衰老时叶色、色素和营养元素之间具有密切关联,其变化趋势存在协同关系。叶色变化预示色素含量变化,反之色素变化导致叶色发生改变,而色素变化是为了叶片营养元素顺利吸收再利用。但无论叶色、色素还是营养元素,其变化均是植物生存演替和度过不良环境条件的重要途径。

4 结论

檫木叶片衰老经历了衰老准备期、缓慢衰老期和衰老末期 3 个阶段,在这 3 个阶段中叶绿素含量和类胡萝卜素含量表现出不同程度的下降,而花色素苷含量则呈大幅度上升。从观赏角度而言,檫木叶色最佳观赏期主要以第 2 阶段的缓慢衰老期为主,因为这一阶段叶色发生变化且保持稳定。但缓慢衰老期所维持时间的长短(即叶色观赏期)还需进一步观察研究,虽然对大叶榉树 (*Zelkova schneideriana* Hand. -Mazz.) 和色木槭 (*Acer mono* Maxim.) 等秋色叶树种多年观察研究发现叶色观赏期表现出较好的稳定性^[33-34],然而不同树种间由于生物学特性和生活史的不同,叶色观赏期会存在差异。

N、P、K 3 种营养元素含量在檫木衰老的 3 个阶段均表现出了相同的变化规律。3 种营养元素在叶片衰老的整个阶段进行了转移,而第 1 阶段和第 2 阶段营养元素的转移速度较慢,第 3 阶段转移速度最快。叶片营养元素含量直接影响檫木营养元素再利用效率, N 含量越高, N 元素再利用效率就越低。当叶片 N 含量高时,说明植株对 N 元素需求较小,因此植株不需要消耗大量的能量去转移 N 元素^[13]。与之相反, P 含量越高, P 元素再利用效率就越高。檫木叶片衰老时叶色、色素和营养元素之间相互关联,而且互相协同地发生变化。檫木叶色 a^* 值越大,叶片叶绿素含量则越少,花色素苷含量则越多;然而,花色素苷含量越高, N 含量则越低;类胡萝卜素含量越高, P 含量则越高。

参考文献:

- [1] Lee D W, O'Keefe J, Holbrook N M, et al. Pigment dynamics and autumn leaf senescence in a New England deciduous forest, eastern USA[J]. Ecological Research, 2003, 18(6): 677-694.
- [2] Ougham H, Hörtensteiner S, Armstead I, et al. The control of chlorophyll catabolism and the status of yellowing as a biomarker of leaf

- senescence[J]. *Plant Biology*, 2008, 10(2):4-14.
- [3] 杨淑慎, 高俊凤, 李学俊. 高等植物叶片的衰老[J]. *西北植物学报*, 2001, 21(6): 1271-1277.
- [4] Hormaetxe K, Hernandez A, Becerril JM, *et al.* Role of red carotenoids in photoprotection during winter acclimation in *Buxus sempervirens* leaves[J]. *Plant Biol*, 2004, 6(1): 325-332.
- [5] Chalker-Scott L. Environmental significance of anthocyanins in plant stress responses[J]. *Photochem. Photobiol*, 1999, 70(35): 1-9.
- [6] Yuan Z Y, Li L H, Han X G, *et al.* Nitrogen resorption from senescing leaves in 28 plant species in a semi-arid region of northern China[J]. *Journal of Arid Environment*, 2005, 63(1):191-202.
- [7] Lin Y M, Sternberg L S L. Nitrogen and phosphorus dynamics and nutrient resorption of *Rhizophora mangle* leaves in south Florida, USA[J]. *Bulletin of Marine Science*, 2007, 80(1): 159-169.
- [8] Adams W W, Winter K, Schreiber U, *et al.* Photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics in relationship to changes in pigment and element composition of leaves of *Platanus occidentalis* L. during autumnal leaf senescence[J]. *Plant Physiol*, 1990, 92(4): 1184-1190.
- [9] Boerner R E J. Foliar nutrient dynamics and nutrient use efficiency of four deciduous tree species in relation to site fertility[J]. *Journal of Applied Ecology*, 1984, 21(3): 1029-1040.
- [10] Wright I J, Westoby M. Nutrient concentration, resorption and lifespan: leaf traits of Australian sclerophyll species[J]. *Funct Ecol*, 2003, 17(1): 10-19.
- [11] Yan E, Wang X, Huang J. Shifts in plant nutrient use strategies under secondary forest succession[J]. *Plant Soil*, 2006, 289(1): 187-197.
- [12] Singh A. Nitrogen and phosphorus resorption efficiency in some native tropical trees planted on a mine spoil in singrauli coalfields, India[J]. *Int J Environ Bioener*, 2014, 9(3): 161-170.
- [13] Huang J, Wang X, Yan E. Leaf nutrient concentration, nutrient resorption and litter decomposition in an evergreen broad-leaved forest in eastern China[J]. *Forest Ecology and Management*, 2007, 239(1): 150-158.
- [14] Mediavilla S, García-Iglesias J, González-Zurdo P, *et al.* Nitrogen resorption efficiency in mature trees and seedlings of four tree species co-occurring in a Mediterranean environment[J]. *Plant and Soil*, 2014, 385(1-2): 205-215.
- [15] 中国树木志编辑委员会. 中国树木志: 第一卷 樟科[M]. 北京: 中国林业出版社, 1982:717.
- [16] 刘秀丽, 宋平, 孙成明. 植物叶绿素测定方法的再讨论[J]. *江苏农业研究*, 1999, 20(3): 46-67.
- [17] Wrolstad R E, Culbertson J D, Cornwell C, *et al.* Detection of adulteration blackberry juice concentrates and wines[J]. *Journal Association of Official Analytical Chemists*, 1982, 65(6): 1417-1423.
- [18] 郑淑霞, 上官周平. 黄土高原地区植物叶片养分组成的空间分布格局[J]. *自然科学进展*, 2006, 16(8): 965-973.
- [19] 闫涛, 杨凯, 朱教君. 辽东山区主要树种叶片氮、磷、钾再吸收[J]. *生态学杂志*, 2014, 33(8): 2005-2011.
- [20] Keskitalo J, Bergquist G, Gardstrom P, *et al.* A cellular timetable of autumn senescence[J]. *Plant Physiology*, 2005, 139(4): 1635-1648.
- [21] Hörteneister S. The loss of green color during chlorophyll degradation - a prerequisite to prevent cell death? [J]. *Planta*, 2004, 219(2):191-194.
- [22] Feild T S, Lee D W, Holbrook N M. Why leaves turn red in autumn. The role of anthocyanins in senescing leaves of red-osier dogwood[J]. *Plant Physiol*, 2001, 127(2): 566-574.
- [23] Himelblau E, Amasino R M. Nutrients mobilized from leaves of *Arabidopsis thaliana* during leaf senescence [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2001, 158(10): 1317-1323.
- [24] Demmig-Adams B. Carotenoids and photoprotection in plants-a role for the xanthophyll zeaxanthin[J]. *Biochim Biophys Acta*, 1990, 1020(3):1-24.
- [25] 葛雨萱, 王亮生, 周肖红, 等. 香山黄栌叶色和色素组成的相互关系及时空变化[J]. *林业科学*, 2011, 47(4): 38-42.
- [26] 胡静静, 沈向, 李雪飞, 等. 黄连木秋季叶色变化与可溶性糖和矿质元素的关系[J]. *林业科学*, 2010, 46(2): 80-86.
- [27] 罗雪梅, 金晓玲, 刘雪梅. 榉树叶色变化类型和原因探析[J]. *广东农业科学*, 2011, (23): 54-56.
- [28] Aerts R. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? [J]. *Ecology*, 1996, 84(4): 597-608.
- [29] Aerts R, Chapin III F S. The mineral nutrition of wild plants revisited; a re-evaluation of processes and patterns[J]. *Advances in Ecological Research*, 2000, 30(2):1-67.
- [30] 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, 25(3): 520-526.
- [31] Singh A. Nitrogen and phosphorus resorption efficiency in some leguminous and non-leguminous tropical tree species planted on coal mine spoil in a tropical dry environment[J]. *Ambit Journal of Educational Research and Reviews*, 2015, 1(1): 1-7.
- [32] Kobe R K, Lepezyk C A, Iyer M. Resorption efficiency decreases with increasing green leaf nutrients in a global data set[J]. *Ecology*, 2005, 86(10): 2780-2792.
- [33] 曹娴, 罗玉兰, 崔心红, 等. 榉树遗传变异分析及优良单株选择[J]. *上海交通大学学报: 农业科学版*, 2010, 28(6): 54-56.
- [34] 曹申全, 张茂增, 罗也, 等. 紫红秋叶色木槭优良观赏种质资源调查分析[J]. *中国城市林业*, 2013, 11(4): 20-23.

(责任编辑:金立新)