

**Kandungan, Resorpsi N dan P serta *Specific Leaf Area* Daun Kakao
(*Theobroma cacao* L.) pada Cekaman Kekeringan**

***The Content and Resorption of Leaf N and P, and Specific Leaf Area of Cocoa
Leaves (*Theobroma cacao* L.) under Drought Stress***

Erma Prihastanti ^{1*}, Soekisman Tjitrosemito ², Didy Sopandie ³, Ibnul Qayim ², dan Christoph Leuschner ⁴

¹Jurusan Biologi, Fakultas Matematika dan Ilmu Pengetahuan Alam,
Universitas Diponegoro, Jl. Prof. H.Sudarto SH Tembalang Semarang, Indonesia

²Departemen Biologi, Fakultas Matematika dan Ilmu Pengetahuan Alam,
Institut Pertanian Bogor (Bogor Agricultural University), Kampus IPB Darmaga 16680, Indonesia

³Departemen Agronomi dan Hortikultura, Fakultas Pertanian, Institut Pertanian Bogor
(Bogor Agricultural University), Jl. Meranti, Kampus IPB Darmaga 16680, Indonesia

⁴Plant Ecology, Albercht von Haller Institute for Plant Sciences, University of Gottingen, Germany

Diterima 21 Juli 2010/Disetujui 3 Januari 2011

ABSTRACT

*Plant nutrient absorptions depend on their environment and plants' stage of development. Beside from soil, nutrient absorption also proceed through resorption in leaves. The resorption efficiency varies based on types of habitat. Drought stress also influences the efficiency of nutrient resorption, growth rate, and plant development. The purpose of this research was to study the change of nitrogen (N) and phosphorus (P) content and leaf resorption value of N and P, and specific leaf area of 6-years old cacao grown under drought stress. Research was carried out in a cacao plantation with 7-years old *Gliricidia sepium* Jacq. as shading trees. The results showed that drought stress with Troughfall Displacement Experiment (TDE) system did not affect the content and resorption level of N and P of cacao leaves. However, N resorption of cacao leaves tended to increase while P resorption decreased. Cacao plants experienced drought stress have the ability to resorp leaf N for 46.64-50.63%, leaf P for 47.98-58.40%, whereas, the control plants had the leaf N resorption of 45.05-52.97%, and leaf P resorption of 36.64-44.10%. Drought stress for 13 months on 6-years old cacao did not affect specific leaf area.*

*Keywords: drought stress, N and P resorption, specific leaf area, *Theobroma cacao* L.*

PENDAHULUAN

Pengambilan hara dari tanah oleh tanaman dibutuhkan untuk mengganti hara yang hilang melalui daun yang luruh. Selain dari tanah, pengambilan hara juga terjadi melalui peristiwa resorpsi di daun. Resorpsi merupakan proses pengambilan kembali hara dari daun sebelum absisi untuk disimpan atau kemudian digunakan untuk membangun jaringan seperti daun dan struktur reproduktif (Wright dan Westoby, 2003) oleh karenanya resorpsi hara dari daun yang akan luruh merupakan kunci komponen strategi konservasi hara yang penting pada tumbuhan (Milla *et al.*, 2005; Zhi *et al.*, 2005).

Resorpsi dapat terjadi selama daun masih hidup, terutama pada daun yang berubah fungsinya dari pengimpor (*sink*) menjadi pengekspor (*source*) (Hikosaka, 1996). Efisiensi resorpsi pada tanaman bervariasi antar tipe habitat, seperti ketersediaan hara, air atau cahaya (Covelo *et al.*, 2008), faktor lain seperti kekeringan juga dapat berpengaruh

terhadap efisiensi resorpsi karena berhubungan dengan penyerapan hara dari tanah.

Plastisitas tanaman sangat dipengaruhi oleh perubahan faktor lingkungan seperti cahaya dan air, temperatur udara dan kelembaban (Koch *et al.*, 2006). Adanya cekaman kekeringan dapat berpengaruh terhadap penurunan laju pertumbuhan tanaman seperti laju perluasan daun, ketebalan daun, penurunan ketersediaan nutrisi di daerah perakaran. Kandungan nutrisi daun secara luas dikenal sebagai ukuran efektif status nutrisi tanaman karena daun berperan utama pada aktivitas fisiologi termasuk fotosintesis, respirasi, transpirasi, pertukaran gas, dan penyimpanan nutrisi (Oleksyn *et al.*, 2002). Salah satu cara untuk mengamati pertumbuhan daun adalah dengan menghitung nilai *specific leaf area* (SLA) yang merupakan besaran luas daun per bobot kering (Dingkuhn *et al.*, 2001). Nilai SLA dapat menggambarkan luas area daun dalam menangkap cahaya dan CO₂ terhadap biomassa daun. Cekaman kekeringan menurunkan bobot kering total, rasio bobot kering daun serta luas daun (Liu dan Stutzel, 2004). Umumnya perubahan indeks luas daun dapat menggambarkan keadaan keseluruhan tanaman dan lebih peka terhadap adanya

* Penulis untuk korespondensi. e-mail: eprihast@yahoo.co.id

peristiwa kekurangan air (Tsialtas dan Maslaris, 2007; Lambers *et al.*, 1998).

Perubahan iklim global menyebabkan perubahan pola curah hujan sehingga mempengaruhi air tanah dan ketersediaan hara, dengan demikian berpengaruh pula terhadap strategi konservasi hara pada tanaman (Huang *et al.*, 2009). Nitrogen (N) dan fosfor (P) merupakan hara penting yang dibutuhkan dalam jumlah besar bagi pertumbuhan tanaman. Informasi tentang respon status hara khususnya N dan P serta perubahan SLA tanaman kakao terhadap cekaman kekeringan masih sangat sedikit. Oleh karenanya, dalam penelitian ini akan dikaji perubahan kandungan dan nilai resorpsi N dan P daun, serta SLA tanaman kakao berumur 6 tahun pada kondisi cekaman kekeringan.

BAHAN DAN METODE

Penelitian dilakukan di perkebunan kakao Marena Desa O'o, Kecamatan Kulawi Selatan, Kabupaten Donggala, yang merupakan daerah di sekitar kawasan Taman Nasional Lore Lindu, Propinsi Sulawesi Tengah (sekitar 120 km dari kota Palu). Tempat ini berada pada ketinggian 585 m di atas permukaan laut, dengan koordinat 1,5524° Lintang Utara dan 120,0206° Bujur Timur. Area kebun kakao yang digunakan kurang lebih satu hektar dengan kemiringan tanah 8-12°, dan area ini dibagi menjadi enam plot, masing-masing plot berukuran 40 m x 35 m.

Tanaman kakao yang digunakan berumur 6 tahun, merupakan varietas heterogen (persilangan varietas hibrida dan lokal) berasal dari Kabupaten Kolaka Sulawesi Tenggara. Hampir 90% tanaman pelindung yang ditanam pada lokasi penelitian ini adalah tanaman gamal (*Gliricidia sepium* Jacq.) yang telah berumur ± 7 tahun, selebihnya adalah tanaman kelapa.

Pelaksanaan penelitian dimulai bulan Juni 2006 sampai dengan Juni 2008 yang meliputi survey lokasi, pembuatan plot, pembangunan sistem atap/*troughfall displacement experiment* (TDE) dan stasiun mikroklimat serta pengukuran variabel. Perlakuan cekaman kekeringan dengan sistem TDE merupakan metode penggunaan atap (*roofing*) terbuat dari panel-panel bambu yang diletakan di bawah kanopi pohon dimana atap ini dapat dibuka dan ditutup. Untuk menghindari aliran air masuk dari plot kontrol ke dalam plot *roofing*, maka di bagian pinggir dari plot *roofing* dibuat suatu saluran tanah yang dilapisi dengan plastik. Saluran ini mempunyai kedalaman 40 cm yang ditujukan juga untuk mencegah pengambilan air oleh *fineroot* yang terdapat pada lapisan permukaan atas tanah. Saluran air ini juga berakhir pada saluran besar yang menuju ke sungai.

Rancangan percobaan yang digunakan pada penelitian ini adalah Rancangan Acak Lengkap pola faktorial dengan perlakuan cekaman kekeringan (*roofing*) dan waktu. Tiga plot ditetapkan sebagai kontrol (plot *non roofing*), dan tiga plot ditetapkan sebagai plot *roofing*. Pengukuran variabel dilakukan pada tiap plot dengan memilih acak 6 pohon kakao dan 3 pohon *G. sepium* untuk diamati kandungan N, P serta SLA.

Pengukuran kandungan N dan P daun kakao dilakukan pada daun kakao dewasa dan daun yang telah mengalami senesens. Daun kakao senesen ditandai dengan daun yang berwarna kekuningan yang belum jatuh ke tanah dan bila disentuh dengan jari akan terlepas dari rantingnya. Sebelum dilakukan pengukuran kandungan N dan P, daun dikeringkan terlebih dahulu sampai dicapai bobot kering konstan, selanjutnya digiling kemudian dilakukan pengukuran kandungan total N dengan metode Kjeldhal, sedangkan kandungan P dilakukan dengan menggunakan pengestrak Morgan-Wolf. Persentase resorpsi N dihitung dengan rumus dari Singh *et al.* (2005) yaitu :

$$\text{Resorpsi (\%)} = \frac{\text{N daun dewasa} - \text{N daun senesen}}{\text{N daun dewasa}} \times 100\%$$

Rumus tersebut juga digunakan dalam penghitungan persentase resorpsi P. Pengukuran kandungan N dan P daun kakao dilakukan pada bulan Juli 2007 dan Maret 2008.

Kandungan N dan P serta C organik tanah diukur pada waktu sebelum cekaman kekeringan yaitu bulan Januari 2007 dan selama perlakuan cekaman kekeringan yaitu bulan Maret 2008. Sebagai catatan selama penelitian tidak dilakukan penambahan pupuk kimia maupun organik pada tanaman kakao, kegiatan yang dilakukan hanya membersihkan gulma di sekitar tanaman kakao dan *G. sepium* yang dilakukan secara periodik dua minggu sekali.

Pengamatan *Specific Leaf Area* (SLA) dilakukan pada daun dewasa dan daun yang mengalami senesens, dimana tiap pohon diambil empat helai daun. Penentuan daun kakao dewasa terlebih dahulu dilakukan pengamatan terhadap beberapa daun dengan menggunakan indeks warna. Hasil pengamatan terhadap beberapa daun kakao, ditetapkan daun dewasa kakao dengan nilai indeks warna yang sama berada pada urutan daun ke 4 atau 5 dari ujung pada tiap ranting. Selanjutnya daun yang sudah diambil langsung dimasukkan dalam plastik kedap agar tidak terjadi penguapan. Pengukuran daun dilakukan di laboratorium dengan cara mengukur luas total daun dengan kertas. Daun-daun yang telah diukur luas daunnya lalu dikeringkan dengan oven sehingga mendapat bobot keringnya. Penentuan nilai SLA dinyatakan dalam $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$. Pengamatan SLA daun kakao dilakukan pada waktu sebelum dilakukan cekaman kekeringan yaitu bulan Januari 2007 dan selama cekaman kekeringan yaitu bulan Juli 2007 dan Maret 2008. Data yang diperoleh dianalisis dengan menggunakan SAS (*Shapiro-Wilk Statistic*).

HASIL DAN PEMBAHASAN

Analisis Kandungan N dan P Daun Kakao Selama Cekaman Kekeringan

Hasil analisis terhadap kandungan N dan P daun kakao dewasa dan senesen ternyata tidak dipengaruhi oleh perlakuan cekaman kekeringan dan waktu ($P > 0.05$) (Tabel 1). Perlakuan cekaman kekeringan dengan sistem TDE, pada dasarnya dapat mengurangi infiltrasi air sebesar 79% sehingga menyebabkan kandungan air pada plot *roofing*

lebih rendah dibanding kandungan plot kontrol. Cekaman kekeringan selama 13 bulan ternyata belum menyebabkan menurunnya kandungan N dan P tanah secara berarti (Tabel 2). Tingginya kelembaban udara pada lokasi penelitian yang berkisar 79.0-84.0%, dan tingginya curah hujan selama tahun 2007/2008 yaitu 2.844 mm tahun⁻¹, serta adanya naungan pohon *G. sepium* menyebabkan suhu di bawah kanopi pohon kakao lebih rendah (23.4 °C) dibandingkan dengan suhu udara di sekitarnya (24.4 °C), hal inilah yang diduga menyebabkan kondisi antara plot kontrol dan *roofing* tidak berbeda nyata.

Kemungkinan lain cekaman kekeringan selama 13 bulan tidak berpengaruh pada perubahan kandungan N dan P tanaman kakao disebabkan masih terlalu singkatnya waktu pengamatan. Penelitian Welker *et al.* (2005) tidak menemukan perubahan konsentrasi N daun setelah dua tahun di wilayah tundra. Namun pada penelitian Richardson *et al.* (2005) pada semak di daerah sub-artik dapat diketahui perubahan yang nyata dari kandungan kimia daunnya setelah dilakukan pengamatan selama sembilan tahun.

Meskipun demikian apabila dicermati perubahan kandungan N dan P tanah selama penelitian menyebabkan penurunan kandungan N dan P baik pada daun kakao dewasa maupun senesens. Hal ini terlihat pada pengamatan bulan ke 13, kandungan N dan P daun kakao dewasa maupun senesens cenderung menunjukkan adanya penurunan baik pada plot *roofing* maupun kontrol. Penurunan kandungan N pada daun dewasa kakao cenderung lebih besar pada tanaman yang mendapat cekaman kekeringan (plot *roofing*) (Tabel 1). Kandungan N tanah cenderung mengalami penurunan seiring dengan bertambahnya waktu penelitian

baik pada plot kontrol maupun plot *roofing*, sedangkan kandungan P tanah pada plot *roofing* turun namun naik pada plot kontrol. Sementara itu rasio C/N tanah menunjukkan adanya kenaikan selama penelitian. Rasio C/N tanah sebelum penelitian adalah 9.11 sedangkan pada bulan ke 13 naik menjadi 14.77 (plot *roofing*) dan 13.58 (plot kontrol) (Tabel 2).

Persentase Resorpsi N dan P Daun Kakao Selama Cekaman Kekeringan

Persentase resorpsi N dan P daun kakao juga tidak dipengaruhi oleh perlakuan cekaman kekeringan (P = 0.2380) dan waktu (P = 0.9227) (Tabel 3). Kemampuan resorpsi N tanaman kakao yang mendapat cekaman kekeringan berkisar 46.64-50.63%, sedangkan kemampuan resorpsi P berkisar 47.98-58.40%, sementara pada plot kontrol kemampuan resorpsi N berkisar 45.05-52.97% dan P berkisar 36.64-44.10%.

Kemampuan resorpsi tiap jenis tanaman dipengaruhi sifat biologi dan ekologi yang berhubungan dengan kebutuhan dan ketersediaan hara dalam lokal habitatnya seperti topografi, struktur vegetasi (Killingbeck dan Whitford, 2001), selain itu juga dipengaruhi tingkat stres, umur tanaman, fase pertumbuhan daun, dan juga cuaca (Oleksyn *et al.*, 2002). Variasi resorpsi hara oleh daun sangat bervariasi, seperti pada penelitian Aerts dan Chapin (2000), umumnya tanaman memanfaatkan sekitar 5-80% N daun dan 0-95% P daun melalui resorpsi, sedangkan menurut Cardenas dan Campo (2007), resorpsi nitrogen bervariasi untuk setiap jenis tumbuhan yang berkisar antara

Tabel 1. Kandungan N dan P pada daun kakao dewasa dan senesens (%) selama perlakuan cekaman kekeringan dengan sistem TDE

Unsur hara	Juli 2007 (5 bulan <i>roofing</i>)		Maret 2008 (13 bulan <i>roofing</i>)	
	Plot <i>roofing</i>	Plot kontrol	Plot <i>roofing</i>	Plot kontrol
Daun dewasa				
N	1.64 ± 0.28	1.53 ± 0.24	1.29 ± 0.13	1.24 ± 0.23
P	0.26 ± 0.05	0.24 ± 0.08	0.19 ± 0.03	0.16 ± 0.04
Daun senesens				
N	0.85 ± 0.09	0.83 ± 0.08	0.64 ± 0.09	0.58 ± 0.08
P	0.11 ± 0.01	0.11 ± 0.01	0.10 ± 0.02	0.10 ± 0.03

Tabel 2. Kandungan C, N dan P serta rasio C/N tanah pada kedalaman 20 cm sebelum dan selama perlakuan cekaman kekeringan dengan sistem TDE

	Januari 2007 (sebelum <i>roofing</i>)		Maret 2008 (13 bulan <i>roofing</i>)	
	Plot <i>roofing</i>	Plot kontrol	Plot <i>roofing</i>	Plot kontrol
C organik (%)	-	2.37	2.51	1.63
N total (%)	-	0.26	0.17	0.12
Rasio C/N	-	9.11	14.77	13.58
P (ppm)	-	0.48	0.20	0.59

16-42%. Penelitian tentang peningkatan suhu menunjukkan pengaruh yang relatif kecil terhadap perubahan resorpsi hara (Aerts *et al.*, 2007), dimana resorpsi hara seperti N sangat dipengaruhi oleh ketersediaan N tanah (Frak *et al.* 2005), dan juga komposisi vegetasi tanaman yang berperan penting dalam penyediaan hara tanah melalui dekomposisi serasahnya (Aerts *et al.*, 2007). Perubahan kandungan N dan P tanah di sekitar akar kakao yang relatif kecil dimungkinkan adanya peranan dari serasah kakao dan *G. sepium*. Adanya serasah akan memperlambat penguapan air tanah, dan hasil dekomposisinya dapat menambah bahan organik di sekitar akar tanaman kakao.

Kemampuan resorpsi N dan P pada tanaman kakao yang relatif sama selama penelitian menunjukkan tanaman tersebut relatif stabil dalam kemampuannya mempertahankan unsur hara N dan P pada daunnya. Namun demikian apabila kondisi penurunan hara tanah berlangsung lebih lama lagi akan dapat berdampak terhadap metabolisme dan pertumbuhan tanaman kakao. Hal itu terlihat dari kemampuan tanaman kakao dalam meresorpsi N yang cenderung naik selama penelitian. Efisiensi resorpsi N yang lebih besar menunjukkan penggunaan kembali N yang lebih besar oleh tanaman (Hikosaka, 2005).

Berbeda dengan resorpsi N, resorpsi P yang cenderung turun selama penelitian dan penurunan resorpsi P cenderung lebih tinggi pada tanaman yang terkena cekaman kekeringan (Tabel 3). Cekaman kekeringan dapat menurunkan efisiensi resorpsi (Boerner, 1985). Disamping itu, apabila tidak ada masukan bahan organik atau hara ke dalam tanah, akan

terjadi masalah pencucian sekaligus kelambatan penyediaan hara. Pada kondisi seperti ini penyediaan hara hanya terjadi dari mineralisasi bahan organik yang masih terdapat dalam tanah, sehingga mengakibatkan cadangan total C tanah semakin berkurang (Hairiah, 1999).

Perubahan SLA Daun Kakao selama Cekaman Kekeringan

Hasil analisis statistik menunjukkan bahwa cekaman kekeringan ($P = 0.2380$) dan waktu ($P = 0.9955$) tidak berpengaruh terhadap SLA daun kakao (Tabel 4). Nilai SLA daun kakao menunjukkan nilai yang relatif sama pada waktu sebelum (Januari 2007) dan selama penelitian (Juli 2007 dan Maret 2008), baik pada plot *roofing* maupun kontrol. Meskipun pada plot *roofing* kandungan air tanahnya berkurang, namun belum mempengaruhi luas dan bobot kering daun kakao sehingga nilai SLA relatif sama dengan plot kontrol. Nilai SLA daun kakao sepanjang penelitian tidak menunjukkan perubahan nyata, salah satunya disebabkan hara N dan P tanah masih tersedia dan bisa diserap oleh akar sehingga masih dapat mendukung pertumbuhannya. Umumnya pada kondisi tanah yang lebih kering, kehilangan ion akan berlangsung dengan cepat, dan difusi ion ke akar lebih terhambat. Kondisi kekeringan dengan potensial air sel yang lebih rendah, dapat membatasi pembesaran sel sehingga menyebabkan pertumbuhan menurun. Menurunnya kelembaban tanah menurunkan produksi berat kering dan juga ukuran daun (Tavakol dan Pakniyat, 2007; Xu *et al.*, 2008).

Tabel 3. Presentase resorpsi N dan P pada daun kakao (%) selama perlakuan cekaman kekeringan dengan sistem TDE

Unsur hara	Juli 2007 (5 bulan <i>roofing</i>)		Maret 2008 (13 bulan <i>roofing</i>)	
	Plot <i>roofing</i>	Plot kontrol	Plot <i>roofing</i>	Plot kontrol
N	46.64 ± 12.18	45.05 ± 9.29	50.63 ± 4.29	52.97 ± 6.54
P	58.40 ± 6.66	44.10 ± 28.55	47.98 ± 15.64	36.64 ± 18.59

Tabel 4. Rerata SLA daun kakao (cm² g⁻¹) sebelum dan selama perlakuan cekaman kekeringan dengan sistem TDE

Sebelum <i>roofing</i>		Periode <i>roofing</i>			
Januari 2007		Juli 2007 (5 bulan <i>roofing</i>)		Maret 2008 (13 bulan <i>roofing</i>)	
Plot <i>roofing</i>	Plot kontrol	Plot <i>roofing</i>	Plot kontrol	Plot <i>roofing</i>	Plot kontrol
119.12±24.76	126.08 ± 20.08	109.65 ± 19.39	102.81 ± 14.24	120.89 ± 25.97	113.22 ± 18.02

KESIMPULAN

Cekaman kekeringan dengan sistem TDE selama 13 bulan tidak berpengaruh terhadap kandungan dan resorpsi N dan P daun kakao. Tanaman kakao yang mendapat cekaman kekeringan mempunyai kemampuan resorpsi N daun sebesar 46.64-50.63%, serta resorpsi P daun 47.98-58.40%, sedangkan pada plot kontrol resorpsi N daun 45.05-52.97% dan resorpsi P daun 36.64-44.10%. Resorpsi

hara N pada tanaman kakao selama penelitian cenderung menunjukkan kenaikan, sedangkan resorpsi P mengalami penurunan, dan perubahan yang lebih tajam terjadi pada tanaman yang mengalami cekaman kekeringan. Namun demikian perubahan pada kandungan hara tanah serta daun belum menurunkan pertumbuhan tanaman kakao, hal itu ditunjukkan dengan nilai SLA yang sama selama penelitian.

DAFTAR PUSTAKA

- Aerts, R., F.S. Chapin. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Adv. Ecol. Res.* 30:1-67.
- Aerts, R., J.H.C. Cornelissen, R.S.P. van Logtestijn, T.V. Callaghan. 2007. Climate change has only a minor impact on nutrient resorption parameters in a high-latitude peatland. *Oecologia* 151:132-139.
- Boerner, E. E. J. 1985. Foliar nutrient dynamics, growth, and nutrient use efficiency of *Hamamelis virginiana* in three forest microsites. *Can. J. Bot.* 63:1476-1481.
- Cardenas, I., J. Campo. 2007. Foliar nitrogen and phosphorous resorption and decomposition in the nitrogen-fixing tree *Lysiloma microphyllum* in primary and secondary seasonally tropical dry forests in Mexico. *J. Trop. Ecol.* 23:107-113.
- Covelo, F., A. Rodríguez, A. Gallardo. 2008. Spatial pattern and scale of leaf N and P resorption efficiency and proficiency in a *Quercus robur* population. *Plant Soil* 311:109-119.
- Dingkuhn, M., F. Tivet, P.L. Siband, F. Asch, A. Audebert, A. Sow. 2001. Varietal differences in specific leaf area: a common physiological determinant of tillering ability and early growth vigor?. p. 95-108. In S. Peng, Hardy Bill (Ed.) *Rice Research For Food Security and Poverty Alleviation*. IRRI, Los Banos, Philippines.
- Frak, E., X.L. Roux, P. Millard, S. Guillaumie, R. Wendler. 2005. Nitrogen availability, local light regime and leaf rank effects on the amount and sources of N allocated within the foliage of young walnut (*Juglans nigra x regia*) trees. *Tree Physiol.* 26:43-49.
- Hairiah, K. 1999. *Dinamika C Dalam Tanah*. Disertasi. Sekolah Pascasarjana Universitas Brawijaya. Malang.
- Hikosaka, K. 1996. Effect of leaf age, nitrogen nutrition and photon flux density on organization of the photosynthetic apparatus in leaves of a vine (*Ipomoea tricolor* Cav.) grown horizontally to avoid mutual shading of leaves. *Planta* 198:144-150.
- Hikosaka, K. 2005. Leaf canopy as a dynamic system: ecophysiology and optimality in leaf turnover. *Ann. Bot.* 95:521-533.
- Huang, J.Y., H.L. Yu, L.H. Li, Z.Y. Yuan, S. Bartels. 2009. Water supply changes N and P conservation in a perennial grass *Leymus chinensis*. *J. Integr. Plant Biol.* 51:1050-1056.
- Killingbeck, K.T., W.G. Whitford. 2001. Nutrient resorption in shrubs growing by design, and by default in Chihuahuan Desert arroyos. *Oecologia* 128:351-359.
- Koch, K., K.D. Hartmann, L. Schreiber, W. Barthlott, C. Neinhuis. 2006. Influences of air humidity during the cultivation of plants on wax chemical composition, morphology and leaf surface wettability. *Env. Exp. Bot.* 56:1-9.
- Lambers, H., F.S. Chapin, T.L. Pons. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag, New York.
- Liu, F., H. Stutzel. 2004. Biomass partitioning, specific leaf area, and water use efficiency of vegetable amaranth (*Amaranthus* spp.) in response to drought stress. *Sci. Hort.* 102:15-27.
- Milla, R., P. Castro-Diez, M. Maestro-Martinez, G. Montserrat-Marti. 2005. Does the gradualness of leaf shedding govern nutrient resorption from senescing leaves in Mediterranean woody plants?. *Plant Soil* 278:303-313.
- Oleksyn, J., P.B. Reich, R. Zytowski, P. Karolewski, M.G. Tjoelker. 2002. Needle nutrients in geographically diverse *Pinus sylvestris* L. population. *Ann. For. Sci.* 59:1-18.
- Richardson, S.J., D.A. Peltzer, R.B. Allen, M.S. McGlone. 2005. Resorption proficiency along a chronosequence: responses among communities and within species. *Ecology* 86:20-25.
- Singh, S.P., K. Bargali, A. Joshi, S. Chaudhry. 2005. Nitrogen resorption in leaves of tree and shrub seedlings in response to increasing soil fertility. *Current Sci.* 89:389-396.
- Tavakol, E., H. Pakniyat. 2007. Evaluation of some drought resistance criteria at seedling stage in wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *Pak. J. Biol. Sci.* 10:1113-1117.
- Tsialtas, J.T., N. Maslaris. 2007. Leaf shape and its relationship with leaf area index in a sugar beet (*Beta vulgaris* L.) cultivar. *Photosynthetica* 45:527-532.
- Welker, J.M., J.T. Fahnestock, P.F. Sullivan, R.A. Chimner. 2005. Leaf mineral nutrition of Arctic plants in response to warming and deeper snow in northern Alaska. *Oikos* 109:167-177.
- Wright, I.J., M. Westoby. 2003. Nutrient limitation, resorption and lifespan: leaf traits of Australian sclerophyll species. *Ecol. Soc.* 17:10-19.

Xu, F., W. Guo, W. Xu, R. Wang. 2008. Habitat effects on leaf morphological plasticity in *Quercus acutissima*. Acta Biol. Cracov. Bot. 50:19-26.

Zhi, Y.Y., H.L. Ling, G.H. Xing, H.H. Jian, Q.W. Shi. 2005. Foliar nitrogen dynamics and nitrogen resorption of a sandy shrub *Salix gordejewii* in Northern China. Plant Soil 278:183-193.