

植物营养转移研究进展*

李志安** 王伯荪 林永标 曾友特

(中山大学生命科学学院 广州 510275) (中国科学院华南植物研究所 广州 510650)

A REVIEW OF STUDY ON NUTRIENT
RESORPTION OF PLANT

Li Zhi'an Wang Bosun Lin Yongbiao Zeng Youte

(School of Life Science, Zhongshan University Guangzhou 510275) (South China Institute of Botany, The Chinese Academy of Sciences Guangzhou 510650)

关键词 营养转移, 生态策略, 森林植被

Key words Nutrient resorption, Ecological strategy, Forest vegetation

中图分类号: Q945.1 文献标识码: A 文章编号: 1000-470X(2000)03-0229-08

50年代初, Gregory(见 Williams^[1])发现禾谷类植物在生长到其(干)生物量的25%时,它就吸收积累了全部所需氮磷养分的90%,这些积累的养分是后期生长发育所需的基本养分库,养分库的大小决定了产量的高低,无疑,这些养分必然在体内不断地转移、利用和再分配。这一发现立即引起极大的重视,并带来了大量以营养转移为主题的后续研究,直至最近的20多年,这一主题仍然得到广泛的重视。大量的研究表明,营养转移是植物所有保持营养机制中最重要的策略之一,因而,它又对竞争、营养吸收、生产力等过程产生影响^[2];它在植物体内营养供求平衡中,与植物从无机环境中吸收营养同等重要^[3],它还有助于植物适应不利生境^[4]。所以,营养转移机制对植物生长具有极其重要的意义。

营养转移是当今森林生态研究上的一个热门领域,国际上有大量文章探讨这一课题,但大量的问题仍未有定论,存在很多有争议的结果。而我国国内的研究则极其有限,只有中国科学院沈阳应用生态所的几位学者作了一些初步的工作,他们只是对杨树的营养转移进行了一定的研究。有鉴于此,笔者系统介绍了本领域国内外的研究概况。

1 营养转移的一般概念

大量名词被用于描述营养转移。在自然植被研究中,应用最多的名词是再吸收(resorption/reabsorption)和转移(retranslocation);此外,恢复(recovery)、再分配(redistribution)、回收(withdrawal)

收稿日: 1999-03-15, 修回日: 1999-09-28。第一作者: 男, 1962年生, 副研究员, 博士, 从事森林土壤学与植物营养生态学研究。

* 本研究得到中科院重大项目 KZ951-B1-110, 中科院生态网络重大项目: 亚热带丘陵农林复合生态系统生产力形成机制及鹤山开放站基金资助。

** 现工作单位: 中国科学院华南植物研究所, 广州市乐意居, 510650。

和再利用(re-use)等也有使用,但它们在意义上已有所不同,前两个名词主要应用于落叶养分的转移,而后者则是更广义的营养转移。我国沈善敏等^[6,6]使用内特环(internal cycle)一词,其意义与此相当。

广义上,营养转移包括植物生长过程中的营养输送。如Phillis和Mason^[1]发现棉花叶子所含矿质养分出现昼夜的变化,6种元素含量在白天上升,晚上下降或不变,这是光合有机物质通过韧皮部向外输送而形成的营养转移。有人提出叶子在成长过程中,由最初的极高养分含量到成熟期较低的养分,即使叶子与枝条间没有养分的交换,也存在由较老的叶组织向新的叶组织转移的过程,也是一种叶子内部的养分转移^[7]。还有是种子内营养向正在生长的叶子转移等。前期关于营养转移的研究主要是这种意义上的转移,这些研究多以作物为材料,它是养分的再分配(redistribution),这方面有庞大的资料库。

从70年代中后期起,森林植物的营养转移得到大量的研究。在森林植物研究过程中,营养转移概念主要局限于枝叶枯死脱落前,养分转移到其它生活器官内的过程,特别是叶子脱落前的养分转移。叶的营养转移具有特别重要的意义,叶虽然占植物生物量的比例很小,但其所含养分占的比例很大。如宇万太等^[8]对北方杨树的测定,叶生物量占全树生物量的9%,但叶内氮贮量占全树氮贮量的36%~38%;沈善敏等^[6]的结果更高,8月份杨树生长盛期,叶子氮贮量占全树氮贮量的2/3,磷、钾和其它元素也在1/3以上。此外,叶内营养转移比例极高,因而,叶子营养转移得到了最充分的研究。本文主要回顾以森林植物为材料的研究结果。

2 营养转移的测定与表达

目前描述营养转移的参数主要是转移率,它的测定和计算比较简单,测定落叶前后叶养分的变化即可计算转移率,有两种常用计算公式^[8,6,9,10]:

$$A = \frac{\text{成熟叶养分浓度}(\%) - \text{枯叶养分浓度}(\%)}{\text{成熟叶养分浓度}(\%)}, \tag{a}$$
$$A = \frac{\text{成熟叶单位叶面积营养量}(\mu\text{g}/\text{cm}^2) - \text{枯叶单位叶面积营养量}(\mu\text{g}/\text{cm}^2)}{\text{成熟叶单位叶面积营养量}(\mu\text{g}/\text{cm}^2)}. \tag{b}$$

成熟叶由于养分的波动,通常以监测到的最大值为计算量^[10]。(a)式的一个隐含假定是落叶前后单位叶面积的重量不变(实质上应是单位体积),不少人提出用b式而不用a式的理由正是认为叶子在脱落前后有重量上的变化,但Schlesinger^[7]的测定结果表明,落叶前后叶重量的变化并不大,a式是完全可用的。

Del Arco^[11]使用了与上式稍有不同的公式计算年均氮转移率:

$$A = \frac{\text{最大氮库} - \text{落叶中氮量}}{\text{最大氮库}} \times 100. \tag{c}$$

其中,最大氮库=叶生物量最大值×氮浓度。这一公式涉及生物量测定,常含有较大的误差,并不常用。

宇万太等^[8]及沈善敏等^[6,6]在研究杨树养分转移时,通过测定落叶前后各器官氮贮量的变化,由此计算整株植物氮的转移量及转移率。计算方法与(c)式相似,但以g/株为单位。

3 营养转移的一般格局

3.1 营养转移率变化幅度

对营养转移的研究主要集中在氮和磷的转移上,少数涉及其它元素。据Chapin^[12]的统计,氮的转移率变幅在0~79%(平均52%),磷的转移率在0~90%(平均43%)。但后来的报道,氮的转移率不少在80%以上,极少发现不转移氮磷营养的情况。表1列举了某些植物的氮、磷转移率,从表中也可以看出,叶子氮、磷的转移率通常较高,如西班牙Iberian半岛上各种生活型木本植物(常绿、落叶、硬叶乔、灌木)常绿种氮转移率达45.6%,它高于落叶种(38.6%),氮的转移率幅度在24.3%(*Prunus spinosa*)与69.2%(*Betula pubescens*)之间^[11]。

3. 2 营养转移与营养供应的关系

这是营养转移所研究的核心问题之一, 即当从根部吸收的营养受到制约时, 从叶子中实现的营养转移是否有固定的响应格局。或者说, 在自然植物群落中, 不同的个体或种群, 其营养转移是否直接与土壤营养条件相关联。Chapin^[3]在美国 Alaska 比较生长于 4

表 1 某些植物类型营养转移率
Table 1 Nutrient resorption of some types of plants

| 树种 Trees | 氮转移率(%) N resorption rate(%) | 磷转移率(%) P resorption rate(%) | 地点 Location | 资料来源 Source |
|--|---------------------------------|---------------------------------|----------------|----------------------------|
| 常绿树种 Evergreen trees | 45. 6 | | 西班牙 Iberian 半岛 | Del Arco ^[1] |
| 落叶树种 Deciduous trees | 38. 6 | | 西班牙 Iberian 半岛 | Del Arco ^[1] |
| 地中海常绿树种 Mediterranean evergreen trees | 31 ~ 82 | | 美国加州 | Pugnaire ^[3] |
| 木本灌木植物 Woody shrubs | 40 ~ 71 | 19 ~ 62 | 美国内华达州 | Schlesinger ^[7] |
| 桦树 <i>Betula papyrifera</i> | 58 ~ 65 | 40 ~ 45(自然状态) 27(施肥地) | 美国阿拉斯加 | Chapin ^[3] |
| 杨树 Poplar tree | 63 | | 中国东北 | 宇万太等 ^[8] |
| 火炬松 <i>Pinus taeda</i> L. | 50 ~ 60 | | 美国南卡罗里那 | Birk ^[4] |

种肥力水平下桦树个体的氮与磷转移, 发现高肥力土壤上生长的个体体内营养水平及落叶中的营养浓度均较高。所以, 氮磷营养转移的绝对量高于低肥力上的个体, 同时也让更多的营养通过凋落物回归土壤, 但转移率并无显著的差别, 特别是最高肥力与最低肥力的个体间氮的转移率没有显著差别, 即低肥力个体并没有通过高转移率来补偿氮营养的不足。他的结论不支持如下说法, ①低营养条件下的植物, 氮的转移最有效^[5], 或, ②中型营养下氮的转移最有效^[6]。

磷有所不同, 4 个肥力等级中, 最高肥力等级上的个体, 磷转移率显著降低(27%), 其它 3 个肥力等级则相似(40% ~ 45%)。他认为, 不能就此认为, 低肥力就有高的磷转移率。因为, 最高肥力等级是长期施肥的草地, 营养处于过量供应的奢侈状态, 不能将此结论延伸到自然种群中, 在这一试验中, 其它 3 个处于自然肥力状态的个体就没有表现出转移率的显著差异就是一个说明。在室内的试验结果也支持这一观点, 当营养供应很高使营养状态达到奢侈水平时, 营养转移率才表现出明显的下降^[7,17], 而当营养水平更接近于自然水平时, 则没有显著的相关性^[8]。

Del Arco 等^[1]在西班牙 Iberian 半岛上的研究, 约覆盖了土壤含氮量范围的 0. 05% ~ 0. 4%。他将土壤含氮量, C/N 比与转移率作相关分析, 结果是相关水平不高, 对有机质、磷、钙和钾含量的统计结果亦相似, 因而, 氮素的供应水平对转移率没有直接的支配作用。他再把转移率与叶中氮浓度进行统计, 当全部种一起进行统计时, 两者极显著相关($P < 0. 01$), 但当把常绿种与落叶种分开统计时, 则没有相关性。显然, 这是由于落叶种叶子高营养高转移, 常绿种叶子低营养低转移的格局形成的统计结果, 不能看成是叶营养水平对转移率的影响。

关于营养转移与营养供应的关系, 其它大量的报道存在极不相同的观点, 有的发现两者无关^[7, 13, 19 ~ 21], 有的发现高肥力低转移率^[22, 23]。当给植物施肥时, 有的发现转移率提高(氮^[6, 24]、氮磷^[25]), 有的降低(磷^[3]), 又有的不变(氮^[4]、磷^[9]、氮磷^[1])。

对于肥力水平与营养转移关系中极不相同的结论, Chapin 等^[3]认为, 可能有如下几个因素带来试验过程中的系统误差。(1)高氮水平下, 植物落叶较迟。如果在秋天同时进行取样, 则高氮种(或个体)还没有完全将养分转移完, 这样可能低估高氮种的营养转移率。(2)在他本人的试验中, 高氮个体在早夏就开始营养的转移, 如果在 8 月中旬再取样测定绿叶中的营养库, 则会低估高氮个体的转移率。因为, 绿叶取样前已发生了营养转移。(3)高营养水平的植物, 其营养会受到更多的淋溶损失, 因而, 野外条件下, 多数研究没有测定淋溶量, 高营养水平的植物会被高估营养转移率。因而, 误差(1)和(2)会导向低营养水平的植物具有更高的转移率的结论, 而误差(3)则导向高营养水平具有高转移率的结论。

对自然植被营养转移的研究,多数研究是将富养条件下生长并已适于富养环境的种与寡养条件下生长并已适于寡养环境的种相比较,或者是在室内条件下有限生长期中比较某个种对营养条件的反应,结果无法判断是基因型差别还是表现型反应。

3.3 生活型、系统发育与营养转移

一般认为,针叶树比阔叶树的转移率高^[6,27],Schlesinger等^[1]认为,这种高转移率正是沼生松(*Pinus palustris*) 在贫瘠的水热变质岩土壤上成功定居的关键。

相对于落叶种而言,常绿种占据了较瘠薄的生境,因而,被认为常绿种有更高的技巧利用营养,但没有足够的证据支持常绿种可以从落叶中转移更多养分的结论。有的研究发现常绿种转移了更多养分^[6~28],有的发现落叶种转移了更多养分(氮^[11,29]),有一些又发现没有差别(磷^[8])。Killingbeck^[2]比较了两种生活型植物将落叶养分转移后,使落叶内养分下降到所能下降的最低水平,发现氮素营养上,常绿种与落叶种的这一能力是相似的;但在磷素营养上,两者差别很大,常绿种通过转移机制可以使落叶内磷含量下降到远低于落叶种所能达到的水平。据此,他认为常绿种更能适应低磷条件,然而,他没有证实常绿种转移利用了更多的磷营养。

不少研究把营养转移与进化选择相联系,如果系统进化上较亲近的种具有相似的营养转移率,而系统进化上相关性弱的种具有较不相似的营养转移率,那么,可以肯定系统发育对营养转移具有很大的作用。Killingbeck^[2]根据文献资料分析考察了89种常绿与落叶木本植物,发现其中8个属的材料显示了这一趋势(每个属至少有3个种),最突出的是金缕梅科的3个属表现了极大的相似性,而桉(*Eucalyptus*)又与其它7个属极不相似。然而,同样有大量的材料显示了同属种间的不相似性(如氮在*Betula*、*Pinus*及*Quercus*;磷在*Betula*、*Populus*及*Quercus*),因而,种间亲缘关系至少对营养转移没有绝对的支配作用。Killingbeck^[2]认为,与远古进化史的作用相比,近期环境压力所形成的进化选择起到了更大作用。

3.4 固氮树种与非固氮树种的营养转移

固氮树种对氮的转移率大大低于非固氮树种^[8,15,30~33]。Killingbeck^[2]发现固氮种落叶中氮含量的平均值约1.61%,接近非固氮种(0.87%)的两倍,它表明了体内氮营养的丰缺与氮转移所具有的关系。如前所述,土壤中的营养状况所产生的影响不具有这种显然的供求效应。必须指出,土壤中的营养须经过根系的吸收,受根系活力、水分条件及其它诸多物理化学因素的影响,它对营养转移的影响要复杂得多,而固氮作用获得的氮直接进入体内,影响供求平衡。

3.5 关于钙的转移

大量的研究表明枯叶中的钙含量反而高于绿叶中的钙含量,Schlesinger等^[1]称之为负转移。沈善敏等^[6]、徐福余等^[84]、Kost等^[85]也发现Ca在脱落时上升了很多。沈善敏等^[6]发现,杨树落叶后皮材中Ca含量降低了,而落叶中的Ca上升了,因而,认为皮材向叶片输送了Ca;对于叶片元素含量升高的现象(特别是K),作者还提出另一种解释,就是落叶后因有机成份的降解,单片叶重(或单位叶面积重)下降了,元素即使在没有任何迁移的情况下,测定值也会因之而相对升高。据Schlesinger等^[7]的测定,单位叶面积重量在脱落后前后的变化,针叶在1%左右,阔叶在10%左右,显然,叶重的变化难于解释落叶中可达50%的钙提高量。Micheline^[86]对年轮的研究显示,与极易转移的氮磷格局相反,钙镁是最不易转移的元素。

4 营养转移的其它一些控制机制

除了营养供应强度对营养效率的影响外,其它影响机制也被提出来。可以肯定,任何一个机制在营养转移中只是起到其中的一部分作用,营养转移现象是综合因素共同作用的结果。

4.1 降雨淋洗对NUE估计产生的偏差

通常的转移率测定值包含了一个比较明显的误差,即淋洗的养分量也算在转移量中。在高温多雨地区,淋洗量可能占不小的比例。大量关于林冠穿透雨养分含量的研究往往只专注于穿透雨本身,而没有

与叶子养分的变化相联系, 因而, 难于估计淋洗过程对转移率测定值的影响。Chapin 等^[3]用透光塑料小雨伞遮挡降雨, 以此来估测降雨对养分的淋洗强度。当遮挡一段时间后, 发现落叶内的氮磷养分比对照的高, 计算出降雨作用值约为氮 25% 和磷 55%, 认为, 降雨使枯叶养分转移值有相应幅度的偏高。如果这一结论正确, 很多报道的结论都必须重新考虑, 然而, 本实验的方法存在一定的缺陷, 小雨伞尽管透光, 但表面形成的光反射, 弯曲面形成的折射及一段时间后塑料老化对透光性的影响都将影响光合作用。Chapin^[3]同时进行的另一试验表明, 光合产物的降低, 将明显降低养分的转移率。因而, 目前, 淋溶对转移率测定值的影响尚难有准确的估计, 但这种影响可能不象 Chapin 的结果那么大, 因为, 淋溶同时对成长叶和衰老叶起作用, 如果它们受到的淋溶程度是相似的, 则对相对转移率的影响很小。

4.2 落叶时间长短的影响

Chabot 等^[7], Mooney (见 Del Arco^[10]), Ralhan 等^[68]都提出过叶子龄级统计可能与营养转移有关, Del Arco 等^[11]作了比较详细的研究, 结果显示, 叶龄越长, 氮的转移率越小, 这与常绿种转移率低, 落叶种转移率高的趋势是一致的。Del Arco 的研究比较了长叶龄常绿种 (3 个种)、短叶龄常绿种 (3 个种)、叶凋萎种 (2 个种) 和落叶种 (12 个种) 的氮转移, 他测定每个龄级, 每月每枝 (shoot) 上的叶数, 制成生命表, 由此计算出叶龄, 再将叶龄与转移进行统计分析, 发现龄级与转移率间呈极显著的负相关 ($P < 0.01$)。他还证明, 在所研究的影响因子中, 叶龄的作用最大, 占转移率总变异的 52%。

目前, 尚没有足够的资料证明这种叶龄与转移率的关系是一种普遍现象, 因为, Del Arco 的研究是在常出现干旱的地区进行的。Del Arco 等^[11]认为, 该地区常出现夏旱, 叶子逐步脱落是对这种气候特征的长期适应, 不象冬季的低温几乎定时到来那样, 夏旱的时间是难于预测的, 因而, 叶子形成逐步脱落习性来适应水分压力的逐步出现 (到某个程度又可能突遇降雨而消失)。如果叶子过早将内部养分转移出去, 将导致一旦干旱消失时无法维持正常的光合功能; 如果叶子过迟转移养分, 则又可能在干旱无法逆转时难于有效地转移叶内养分, 因而, 叶子在这种气候特征下形成逐步转移的特性是对这两种风险的一个调和。抗旱种叶龄长, 就可以放慢养分转移 (转移率低); 不抗旱种, 叶龄短, 必须在有干旱风险时加快转移 (转移率高)。

但如果人为去延长落叶的时间, 则对营养转移没有影响, Chapin 等^[3]用胶水粘住叶柄基部, 人为地延长叶子脱落时间, 发现营养转移没有明显变化。也就是说, 自然衰老与营养转移的关系是由自然生理因素决定的, 不是脱落维持时间的简单函数。

4.3 源(source)—汇(sink)关系

源—汇关系指营养输出端 (源) 与养分输入端 (汇) 的相对大小, 通过对一些明显可辨的源或汇部位的控制发现, 营养输入端对营养转移影响非常明显。Gregory^[1]发现, 禾谷类作物的分蘖苗是造成老叶枯黄与内部营养饥饿的主要根源。Chapin^[89]则发现, 麦穗 (*Hordeum vulgare* L.) 是枯叶养分转移的驱动力。Nambiar 等^[25]对松林 (*Pinus radiata* D. Don) 的研究证实, 活跃生长的针叶是邻近针叶养分转移的主要驱动力。显然, 营养的“汇势 sink potential”是影响营养转移非常重要的因素。当某些部位生长旺盛时, 这些部位需要大量的养分, 从而促成更多的养分转移。Chapin 等^[3]运用控制源或汇的方法了解桦树的这一关系, 当叶子受到遮荫从而降低作为碳源的活性时, 氮磷转移的绝对量与相对量均下降。因而, 他认为, 向外输送的碳水化合物是营养转移的载体, 营养转移并非纯粹的元素移动。他同时进行了控制作为源的叶数量的方法, 发现对转移影响不大, 但如去除很强的汇势 (去除了柔荑花序), 氮的转移率明显下降, 同时枯叶中保留了较高的氮素浓度, 然而, 磷的影响则不大。

5 营养转移研究上的一些新概念

由于转移率在解释生态策略问题时所遇到的困惑, Killingbeck^[1]提出了一些与营养转移相关的新概念, 为这一研究提供了一个新的视角。

最大潜在转移度 (转移极限值, limits of ultimate potential resorption), 定义为所有物种中, 某个营

营养成分从落叶中所能降低到的最低水平,它是根据众多落叶的营养含量值来确定的。Killingbeck^[2]根据89个种的测定值,将氮的转移极限值确定为0.3%,即这89个种中有几个种所能达到的最小值,磷的转移极限值为0.01%。转移极限值是物种能转移营养的生化极限值。

转移度(resorption proficiency),指相对于转移极限值的实现程度,越接近转移极限值,转移度越大。

在上述概念基础上,Killingbeck^[2]把植物划分为3类,分别称为完全实现转移种(complete realized resorption),不完全实现转移种(incomplete realized resorption)和中值转移种(intermediate)。他把所观测到的落叶营养含量从小到大排列成一个系列谱,靠近最小值的约35%~45%的种为一类,往上25%~30%为另一类,再往上的种为最后一类。在这类与类间的交界处,确定出一个适当的临界值,再反过来根据这临界值具体把处于边界附近的种划分开来,靠近最小养分含量值的一类即称为完全实现转移种,往上是中值转移种,最高养分含量值一类为不完全实现转移种。Killingbeck^[2]确定的临界值为,完全转移: $N < 0.7\%$, $P < 0.05\%$ (落叶种), $P < 0.04\%$ (常绿种);不完全转移: $N > 1.0\%$, $P > 0.08\%$ (落叶种), $P > 0.05\%$ (常绿种)。处于这两者之间的为中值转移。Killingbeck^[2]认为,把种类按此标准划分有助于生态解释。

这些概念尽管还没有广泛接受,但某些概念看来在解释生态问题时是有用的。Killingbeck^[2]认为,营养转移率与营养转移度两个概念在理论上是合理的,营养转移率适合用于讨论相对程度的问题,即植物个体、种群和群落保持叶内养分(以减少营养吸收)的相对程度,这一指标的独特性在于它包含了绿叶浓度和营养转移。营养转移度是一个绝对水平,它适合于衡量这么一个程度,即进化选择(为减少养分损失)的作用程度。假如两个种具有相似的转移率,但其中一个种落叶养分值(即转移度)只有0.3%,另一个种为1.3%,进化上将会选择0.3%的种,它在更低养分上可以生长存活。

然而,Joseph等^[6]对Killingbeck的见解提出了不同的看法。他们并非对上述概念本身有异议,主要是认为Killingbeck确定上述参数的过程不恰当。他们主张应根据叶龄长短来进行类别划分,而不能根据外貌上是否常绿来区分营养转移的类别;短叶龄的常绿种叶子的营养特征更象落叶种叶子的营养特征,因而,把它归为常绿种叶子的特征是不合适的。

6 存在的一些问题

对于大量研究结果彼此间存在的矛盾,除了前述的一些解释外,以下两个重要的方面未引起其他作者注意。

6.1 生物量比例关系对营养转移的影响

尽管不少研究者注意到了源汇关系在营养转移中起重要作用,但他们并没有进一步考虑源汇间的定量关系,而这种关系极可能可以解释不少相互矛盾的结果。从沈善敏^[5,6]等人的材料中可以发现一个重要的线索,根据文章提供的数据,再用常用的转移率算法估算转移率,施肥个体叶转移率为 $(2.37 - 1.00) \times 100 / 2.37 = 57.7\%$,不施肥个体为 $(2.10 - 0.98) \times 100 / 2.10 = 53.4\%$ 。同时,施肥个体叶营养浓度高于不施肥个体,而且施肥个体叶生物量也高于不施肥个体。如果从这几个数据来看,完全可以推理,当叶内的营养按此转移率输送到枝干后,施肥个体的枝干营养上升的幅度必然会超过不施肥个体,但实际测定值与此完全相反,不施肥个体的上升幅度更大。也就是说,从输出源测定数据作出的判断与从输入汇测定数据作出的判断可以完全不同,国外的大量资料正是只从输出源去测定和推理的。作者在分析这种出入的原因时,发现它的关键原因在于不同肥力水平下植株各部分的生物量比例不同,于是将各部分生物量、营养浓度及转移率进行综合计算,尽管未能平衡源-汇的营养关系,但生物量比例关系的重要作用无疑是。这里,主要的问题可能是生物量的精度问题,只有将每棵树各部分的生物量作出精确测定时,源-汇营养才能平衡。目前大量关于营养转移的研究论文都没有考虑生物量的作用,主要是生物量难于测定,不少研究回避它;更重要的问题还在于生物量难于准确测定,当把生物量数据引进公式中时,精度大大下降。然而,对每个个体来说,不同器官的生物量大小,对体内营养供求起到直接的支配作用,

所以, 不能简单以转移率去比较肥力对营养转移的影响, 还应考虑叶生物量与木质生物量的关系。当叶生物量占比例很小时, 那么, 转移的“汇势”很高, 即很多部位等待着营养的转入。相反, 当叶生物量比例很大时, “汇势”很小, 即相对少的部位需要养分的输入, 此时, 无论土壤营养条件如何, 转移率都不会高。在判断肥力梯度与转移率关系上, 上述因素是造成出现各种营养格局的重要原因。

6.2 根部营养吸收问题

以前的研究只专注于植物体内的营养过程, 而忽视了物种或个体从环境中获取营养的能力上的差别。当某些种群通过特有的机理, 更容易从环境中获得所需的营养资源时, 它就不必在体内精打细算去使用营养, 或至少减轻这种压力。Schlesinger 等^[7]证实, 那些在钙质土上生长并进化了特殊磷营养吸收机制的种, 当它们生长于营养条件较好的生境时, 进化上没有选择高磷营养转移特性。在这种营养策略的意义上, 这些特殊的机理可以称为营养吸收策略。其中, 根际分泌物对土壤营养的活化是最可能的机理之一, 其次是枯落物的营养活化作用。有机酸是一类很好的金属螯合物, 枯落物的分解与分泌物都可能产生有机酸, 北京农业大学植保系认为, 它们在营养元素的吸收和运输中起重要作用^[41]。我们在探讨营养转移的生态意义时, 应该将营养的来源同时加以考虑。

7 结语

如前所述, 我国在这一领域的研究只是一个起步, 沈善敏等^[6,61]、陈欣^[42]和宇万太等^[8]研究了北方杨树, 徐福余等^[64]研究了北方 12 个落叶树的营养转移问题, 但对我国华南地区种类繁多的常绿树种的营养转移问题的研究则是一个空白。

国外研究结果存在的不确定性, 一个重要原因在于难于找到合适的研究材料, 无法区分生长型响应与种间差异。我国, 特别是热带亚热带地区, 生境多样, 植物种类繁多, 有可能获得更合理的材料开展这一研究。

参 考 文 献

- 1 Williams R F. Redistribution of mineral elements during development. *Ann Rev Plant Physiol*, 1955, **6**: 25 ~ 44
- 2 Killingbeck K T. Nutrient in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology*, 1996, **77**: 1 716 ~ 1 727
- 3 Pugnaire F I, Chapin F S. Controls over nutrient resorption from leaves of evergreen Mediterranean species. *Ecology*, 1993, **74**(1): 124 ~ 129
- 4 Baligar V C, Pita G V E, Gama E E G. Soil acidity effects on nutrient use efficiency in exotic maize genotypes. *Plant Soil*, 1997, **192**(1): 9 ~ 13
- 5 沈善敏, 宇万太, 张璐. 杨树主要营养元素内循环及外循环研究 I. 落叶前后各部位养分浓度及养分贮量变化. 应用生态学报, 1992, **3**(4): 296 ~ 301
- 6 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. 应用生态学报, 1993, **4**(1): 27 ~ 31
- 7 Schlesinger W H, Delucia E H, Billings W D. Nutrient use efficiency of woody plants on contrasting soils in the western Great Basin, Nevada. *Ecology*, 1989, **70**(1): 105 ~ 113
- 8 宇万太, 陈欣, 张璐等. 不同施肥杨树主要营养元素内外循环比较研究 I. 施肥对杨树生物量及落叶前后 N 内外循环的影响. 应用生态学报, 1995, **6**(4): 341 ~ 345
- 9 Shaver G R, Melillo J M. Nutrient budgets of marsh plants: efficiency concepts and relation to availability. *Ecology*, 1984, **65**(5): 1 491 ~ 1 510
- 10 Pugnaire F I, Chapin F S. Environmental and physiological factors governing nutrient resorption efficiency in barley. *Oecologia*, 1992, **90**: 120 ~ 126
- 11 Del Arco J M, Escudero A, Garrido M V. Effects of site characteristics on nitrogen retranslocation from senescing leaves. *Ecology*, 1991, **72**(2): 701 ~ 708
- 12 Chapin F S, Kedrowski R A. Seasonal changes in nitrogen and phosphorus fractions and autumn retranslocation in evergreen and deciduous Taiga trees. *Ecology*, 1983, **64**: 376 ~ 391
- 13 Chapin F S, Moilanen L. Nutritional controls over nitrogen and phosphorus resorption from *Alaskan* birch

- leaves. *Ecology*, 1991, **2**(2): 709 ~ 715
- 14 Birk E, Vitousek P M. Nitrogen availability and nitrogen use efficiency in loblolly pine stands. *Ecology*, 1986, **67** (1): 69 ~ 79
- 15 Stachurski A, Zimka J R. Methods of studying forest ecosystems: leaf area, leaf production and withdrawal of nutrients from leaves of trees. *Ekologia Polska*, 1975, **23**: 637 ~ 648
- 16 Lajtha K. Nutrient resorption efficiency and the response to phosphorus fertilization in the desert shrub *Larrea tridentata* (DC). *Biogeochemistry*, 1987, **4**: 265 ~ 276
- 17 Chapin F S, Shaver G R. Differences in growth and nutrient use among arctic growth forms. *Funct Ecol*, 1989, **3**: 73 ~ 80
- 18 Lajtha K, Klein M. The effect of varying nitrogen and phosphorus availability on nutrient use of *Larrea tridentata*, a desert evergreen shrub. *Oecologia*, 1988, **75**: 348 ~ 353
- 19 Tilton D L. Seasonal growth and foliar nutrients of *Larix laricina* in three wetland ecosystems. *Can J Bot*, 1977, **55**: 1 291 ~ 1 298
- 20 Proe M F, Millard P. Effect of P supply upon seasonal growth and internal cycling of P in Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) seedlings. *Plant Soil*, 1995, **168** ~ **169**: 313 ~ 317
- 21 Staaf H. Plant nutrient changes in beech leaves during senescence as influenced by site characteristics. *Acta Oecol*, 1982, **3**: 161 ~ 170
- 22 Flanagan P W, Van Cleve K. Nutrient cycling in relation to decomposition and organic matter quality in taiga ecosystems. *Can J For Res*, 1983, **13**: 795 ~ 817
- 23 Boerner R E J. Foliar nutrient dynamics and nutrient use efficiency of four deciduous tree species in relation to site fertility. *J Appl Ecol*, 1984, **21**: 1 029 ~ 1 040
- 24 Turner J, Olson P R. Nitrogen relations in a Douglas-fir plantation. *Ann Bot*, 1976, **40**: 1 185 ~ 1 193
- 25 Nambiar E K S, Fife D N. Growth and nutrient retranslocation in needles of radiata pine in relation to nitrogen supply. *Ann Bot*, 1987, **60**: 147 ~ 156
- 26 Vitousek P M. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *Am Nat*, 1982, **119**: 553 ~ 572
- 27 Waring R H, Schlesinger W H. Forest ecosystems. New York: *Academic Press*, 1985.
- 28 Aerts R. Nutrient use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands. *Oecologia*, 1990, **84**: 391 ~ 397
- 29 Son Y, Gower S T. Aboveground nitrogen and phosphorus use by five plantation-grown trees with different leaf longevities. *Biogeochemistry*, 1991, **14**: 167 ~ 191
- 30 Dawson J O, Funk D T. Seasonal change in foliar nitrogen concentration of *Alnus glutinosa*. *For Sci*, 1981, **27**: 239 ~ 243
- 31 Rodriguez-Barrueco C, Miguel C, Subramaniam P. Seasonal fluctuations of the mineral concentration of alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) from the field. *Plant Soil*, 1984, **78**: 201 ~ 208
- 32 Cote B, Vogel C S, Dawson J O. Autumnal changes in tissue nitrogen of autumn olive, black alder and eastern cottonwood. *Plant Soil*, 1989, **118**: 23 ~ 32
- 33 Killingbeck K T. Inefficient nitrogen resorption in genets of the actinorhizal nitrogen-fixing shrub *Comptonia peregrina*: physiological ineptitude or evolutionary trade-off. *Oecologia*, 1993, **94**: 542 ~ 549
- 34 徐福余, 王力华, 李培芝. 若干北方落叶树木叶片养分的内外迁移. 浓度和含量的变化. 应用生态学报, 1997, **8** (1): 1 ~ 6
- 35 Kost J A, Boerner R E J. Foliar nutrient dynamics and nutrient use efficiency in *Cornus florida*. *Oecologia*, 1985, **66**: 602 ~ 606
- 36 Micheline C, Ranger J, Bouchon J. Internal nutrient translocation in chestnut tree stemwood: dynamics across an age series of *Castanea sativa* (Miller). *Ann Bot*, 1996, **78**: 729 ~ 740
- 37 Chabot B F, Hicks D J. The ecology of leaf life spans. *Ann Rev Ecol*, 1982, **13**: 229 ~ 259
- 38 Ralhan P K, Singh S P. Dynamics of nutrient and leaf mass in Central Himalayan forest trees and shrubs. *Ecology*, 1987, **68**: 1 974 ~ 1 983
- 39 Chapin III F S, Wardlaw I F. Effect of phosphorus deficiency on source-sink interactions between the flag leaf and developing grain of barley. *J Exp Bot*, 1988, **39**: 165 ~ 177
- 40 Joseph M C, Michelle C M. Nutrients in senesced leaves: comment. *Ecology*, 1998, **79**(5): 1 818 ~ 1 820
- 41 北京农业大学植保系. 植物根际生态学与根病生物防治进展. 中国人民大学出版社, 1990. 71
- 42 陈欣, 宇万太, 张璐等. 不同施肥杨树主要营养元素内外循环比较研究. 施肥对落叶前后杨树叶片营养元素浓度及贮量的影响. 应用生态学报, 1995, **6**(4): 346 ~ 348