

天童常绿阔叶林若干树种的叶片营养转移研究

王希华, 黄建军, 闫恩荣

(华东师范大学环境科学系, 上海 200062)

摘要: 对天童国家森林公园 18 种植物在落叶前后营养转移量的研究表明, 不同植物的营养转移率不尽相同, N 的平均转移率为 37.86%, 标准偏差 10.67%; P 的平均转移率为 44.76%, 标准偏差 15.40%。经方差分析, N、P 转移率无明显差异 ($s=0.138$)。同时, P 的转移率与植物成熟叶中的 P 含量及 N/P 存在正相关, 而 N 的转移率与植物成熟叶子的 N 含量和 N/P 不相关。另外, 常绿植物的 N 转移率平均值是 35.74% (标准差 9.46%), 落叶植物 N 转移率平均值是 38.72% (标准差 12.65%); 常绿植物的 P 转移率平均值是 37.72% (标准差 13.00%), 落叶植物 P 转移率平均值是 55.37% (标准差 15.54%)。对落叶和常绿阔叶二种生活型植物进行 ANOVA 分析, 表明 N 转移率无明显差异, 而 P 转移率有差异 ($P<0.05$)。

关键词: 树种; 叶片; 营养转移

中图分类号: Q948 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2004)01-0081-05

A study on leaf nutrient resorption of some trees in Tiantong national forest park

WANG Xi-hua, HUANG Jian-jun, YAN En-rong

(Department of Environment Science and Technology, East China Normal University, Shanghai 200062, China)

Abstract: In the present paper, leaf nutrient resorption of 18 trees in Tiantong forest park were studied. The results are as follows: different trees have different leaf nutrient resorption. Average N resorption rate was 37.86%; SD was 10.67%. Average P resorption rate was 44.76%; SD was 15.40%. There are no difference between N and P resorption rate according to analysis of variance. P resorption rate was positive correlated with N/P and P content in maturity leaf, but N resorption rate wasn't correlated with N/P and N content in maturity leaf. To evergreen trees, average N resorption rate was 35.74% (SD=9.46%), and average P resorption rate was 37.72% (SD=13.00%). As for deciduous, average N and P resorption rate were 38.72% (SD=12.65%) and 55.37% (15.54%) respectively. According to ANOVA analysis, two life forms between evergreen and deciduous have not distinct difference in N resorption rate and have some difference in P resorption rate.

Key words: tree; leaf; nutrient resorption

营养转移又称为营养重吸收 (Nutrient resorption), 它是指枝叶枯死脱落前, 养分转移到其它生活器官内的过程, 特别是叶片脱落前的养分转移, 通常用养分再吸收比例表示, 相当于转移的营养与叶

片衰老前养分含量的比值。营养转移是植物新生组织生长所需营养的一个重要来源, 是森林生态系统保持其养分免遭损失的最重要的机制之一, 是研究植物生态策略的一个重要的生态学指标, 因而一直

收稿日期: 2003-02-28 修订日期: 2003-04-17

基金项目: 国家自然科学基金重点项目资助(30130060); 上海市重点学科资助项目。

作者简介: 王希华(1964-), 男, 山东临清人, 硕士, 副教授, 主要从事植被生态学和恢复生态学研究。

是生态学家关注的一个研究领域。一些研究发现常绿种的营养重吸收率更高(Aerts, 1990), 而另一些研究又发现落叶树种的营养重吸收更多(Del-Arco等, 1984), 还有一些研究发现两者没有差别(Pugnaire等, 1993), Aerts(1996)通过综合众多的研究资料比较了多年生植物叶片中营养重吸收的模式, 认为常绿树的N营养重吸收率(47%)要显著低于落叶树(54%), 而P的重吸收率两者无显著差异(分别为51%和50%)。Killingbeck(1996)比较了常绿和落叶两种生活型植物叶片的营养转移, 认为常绿树种通过转移机制可以使落叶内P含量下降到远低于落叶树种所能达到的水平, 据此, 他认为常绿树种更能适应低P条件。由此可见, 在不同生活型植物营养转移领域的研究还存在着很多的争议。国内相关方面的报导仅有沈善敏(1992a, b)对杨树主要营养元素内循环和外循环进行的研究, 徐富余(1997)研究了北方12个落叶树种落叶前后单位叶面积上营养元素含量的变化。综合来看, 有关营养转移的研究主要还局限于落叶树种, 而对常绿树的研究明显不足, 所研究的植物种类的数量也很少, 尤其是对于我国亚热带植物群落中的优势种和常见种的研究鲜见报道。本文以我国亚热带常绿阔叶林为主要研究对象, 选择其中的一些优势种和常见种为研究材料, 重点探讨不同植物的营养转移量, 试图了解不同生活型植物营养转移的差异, 进而探讨不同生活型植物的营养转移机制。

1 研究方法

1.1 树种选择和生活型的划分

天童国家森林公园内有大面积的常绿阔叶林, 其中以木荷栲树群丛(*Schimeto-Castanopsietum fargesii* Association)占优势(宋永昌等, 1995)。本试验选择的树种为以上群丛的优势种、伴生种和一些常见种。生活型的划分主要依据Raukiaer的划分方法, 将植物分为常绿、落叶植物。选取的常绿树种有栲树(*Castanopsis fargesii*)、苦槠(*Castanopsis sclerophylla*)、木荷(*Schima superba*)、石栎(*Lithocarpus glaber*)、马尾松(*Pinus massoniana*)、薄叶润楠(*Machilus leptophylla*)、薄叶山矾(*Symplocos anomala*)、红皮树(*Styrax suberi folia*)、黄牛奶树(*Symplocos laurina*)、老鼠矢(*Symplocos stellaris*)、山黄皮(*Randia cochinchinensis*); 落叶树

种有白栎(*Quercus fabri*)、檫树(*Sassafras tzumu*)、枫香(*Liquidambar formosana*)、茅栗(*Castanea mollissima*)、山胡椒(*Lindera glauca*)、山鸡椒(*Litsea cubeba*)、天仙果(*Ficus erecta* var. *beecheana*)。

1.2 样品采集

取样工作分为常绿植物和落叶植物两种不同的生活型进行。为了减少以往研究中存在的凋落叶与成熟叶营养上的差异是由不同植株的差异引起的这一问题, 本试验植物的叶片和凋落叶都是选取同株植物取样。常绿植物的采集参照Pugnaire(1993)对营养转移所采用的研究方法, 采集的方法是随机选取生长良好的植株, 在树冠的不同部位取成熟叶片的混合样。本研究于2000年5月初在常绿植物生长比较旺盛的季节采集栲树、苦槠、木荷、石栎、马尾松的成熟叶片, 并标记采样植株, 于初夏(2000年7月)在标记区域收集这些植物的新鲜凋落叶。收集的方法有:(1)根据凋落叶的颜色从地面上选取新鲜凋落叶。(2)轻摇树枝, 收集摇晃后脱落的叶色发生变化的叶片, 这些叶片可以被认为已经和植物体相脱离。为了扩大研究树种的数量, 同样于2001年5月初采集其他常绿植物(薄叶润楠、薄叶山矾、红皮树、黄牛奶树、老鼠矢、山黄皮)的成熟叶片, 并标记取样的植株, 于2001年7月初收集标记植株的凋落叶。2001年5月标记的植物有28种, 但由于一些植物的叶凋落量较小, 或在其他的月份有较大的凋落量, 而在7月凋落量小, 因而在同年7月收集的凋落物只有6种, 但在同年5、6月以此方法收集了12种植物的凋落叶。由于以往的研究表明植物在不同月份凋落物的营养含量有很大的差异, 为使不同植物的营养转移率具有可比性, 因而只统计了7月份收集到凋落叶的10种常绿植物的营养转移。对于落叶植物, 参照沈善敏(1992a, b)的研究方法, 在2000年8月初, 落叶植物生长旺盛的时候, 采集成熟叶片, 在2000年11月初收集凋落叶。

1.3 样品分析

叶片面积经扫描、数字化获得, 扫描的叶片数为15~100片, 平均叶面积由扫描的叶片的总面积除以叶片数求得。将叶片在70℃烘箱中烘干至恒重后称重, 然后将叶子磨成粉末, 用硫酸—高氯酸消化后, 由比色法测定P含量, 凯氏氮法测定N含量(中国科学院南京土壤研究所, 1978)。

1.4 数据处理

用数理统计软件 SPSS 程序进行统计计算及相关分析。树种的养分转移率是根据叶在生长旺盛期和凋落叶的营养含量的差异计算。计算公式如下：

$$\text{营养转移率} = \frac{\text{生长旺期成长叶营养含量} - \text{凋落叶营养含量}}{\text{生长旺期成长叶营养含量}} \times 100$$

2 结果与分析

2.1 各植物的营养转移率

影响叶片衰老过程中营养元素转移的第一个因素是植物的遗传学特性的差异,如表 1,不同植物对于营养元素转移的比值不尽相同,N 的转移率(%)幅度为 22.25(栲树)至 65.42(枫香),平均转移率为

37.86,标准偏差 10.67;P 的转移率(%)幅度为 14.89(老鼠矢)至 76.63(茅栗),平均转移率为 44.76,标准偏差 15.40。经过方差分析,N、P 转移率无明显差异(s=0.138)。

2.2 营养转移率与叶子营养含量的关系

植物叶子营养转移率与叶子的营养特征的关系有过不少的研究,但还没有一个一致的结论。本试验有关植物叶片营养含量的研究已经另文报道,本次研究发现,P 的转移率与植物成熟叶中的 P 含量及 N/P 存在正相关(黄建军等,2003)(图 2、4),这表明叶中 P 含量和 N/P 的比值可能会部分影响 P 的转移率。而 N 的转移率与植物成熟叶子的 N 含量不相关(图 1),这也就表明植物叶中 N 转移率不受叶中初始 N 含量的影响。同时,N 转移率和 N/P 也不相关(图 3)

表 1 营养转移率
Table 1 Relative rate of nutrient resorption(%)

| 树种 Species | N 转移率 Rate of N resorption | P 转移率 Rate of P resorption | 树种 Species | N 转移率 Rate of N resorption | P 转移率 Rate of P resorption |
|------------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|---|----------------------------------|----------------------------------|
| 薄叶润楠 <i>Machilus leptophylla</i> | 33.00 | 53.33 | 石栎 <i>Lithocarpus glaber</i> | 23.96 | 25.94 |
| 薄叶山矾 <i>Symplocos anomala</i> | 32.37 | 36.85 | 白栎 <i>Quercus fabri</i> | 35.56 | 75.06 |
| 红皮树 <i>Styrax suberi folia</i> | 29.51 | 32.11 | 槲树 <i>Sassafras tzumu</i> | 27.03 | 42.22 |
| 黄牛奶树 <i>Symplocos laurina</i> | 50.86 | 41.47 | 枫香 <i>Liquidambar formosana</i> | 65.42 | 60.24 |
| 栲树 <i>Castanopsis fargesii</i> | 22.25 | 40.34 | 茅栗 <i>Castanea mollissima</i> | 32.55 | 76.63 |
| 苦槠 <i>Castanopsis sclerophylla</i> | 41.77 | 50.56 | 山胡椒 <i>Lindera glauca</i> | 38.35 | 38.33 |
| 老鼠矢 <i>Symplocos stellaris</i> | 34.31 | 14.89 | 山鸡椒 <i>Litsea cubeba</i> | 31.17 | 47.57 |
| 木荷 <i>Schima superba</i> | 44.99 | 54.63 | 天仙果 <i>Ficus erecta var. beecheyana</i> | 40.96 | 47.53 |
| 山黄皮 <i>Randia cochinchinensis</i> | 44.38 | 27.07 | 马尾松 <i>Pinus massoniana</i> | 53.08 | 40.88 |

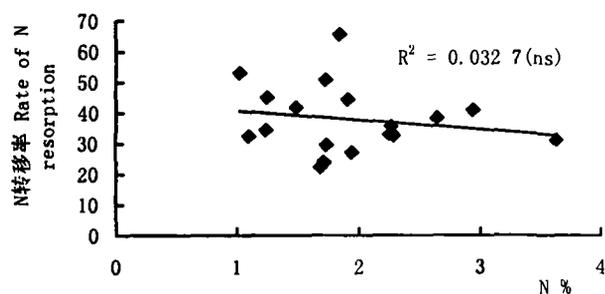


图 1 N%和 N 转移率的关系

Fig. 1 Relationship between N% and N resorption

植物具有较高的营养转移率可能是植物对于营养压力的一种重要适应机制,生长在营养贫乏生境里的植物除通过较低的初始叶营养含量来适应养分胁迫外,还通过叶子在凋落前将更多的营养转移到新生组织来适应寡养生境。

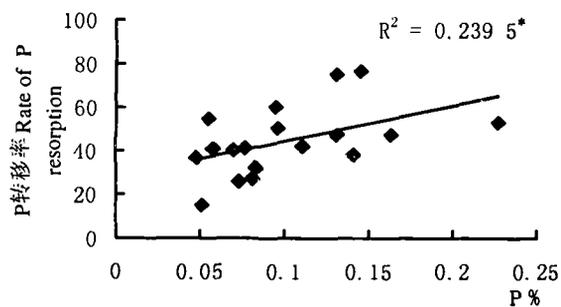


图 2 P%和 P 转移率的关系

Fig. 2 Relationship between P% and P resorption

2.3 不同营养转移率的关系

如图 5 所示,各植物的 N 转移率与 P 转移率缺乏相关性,这表明不同植物对于不同营养元素的转移是有选择的,有些植物 N 转移率低,而 P 转移率高,如茅栗(N 转移 32.55%,P 转移 76.63%)。有

些植物则反之,如老鼠矢(N转移 34.31%,P转移 14.89%)。

2.4 不同生活型植物叶子营养转移的比较

根据表 1,可以看出常绿植物叶子的 N 转移率变化幅度为 22.25%~50.86%,平均值是 35.74% (标准差 9.46%),落叶植物 N 转移率变化幅度为 27.03%~65.42%,平均值是 38.72% (标准差

12.65%);常绿植物叶子的 P 转移率变化幅度为 14.89%~54.63%,平均值是 37.72% (标准差 13.00%),落叶植物 P 转移率变化幅度为 38.33%~76.63%,平均值是 55.37% (标准差 15.54%)。若对落叶和常绿阔叶二种生活型植物进行 ANOVA 分析,则结果表明这两种生活型 N 转移率无明显差异,而 P 转移率有差异($P < 0.05$),如图 6、7 所示。

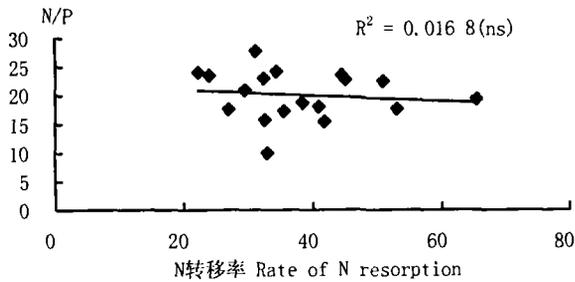


图 3 N%和 N/P 的关系
Fig. 3 Relationship between N% and N/P

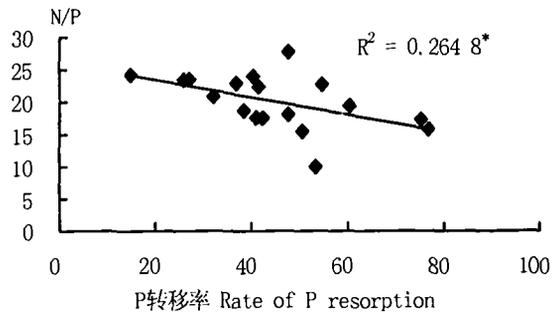


图 4 P 转移和 N/P 的关系
Fig. 4 Relationship between P resorption and N/P

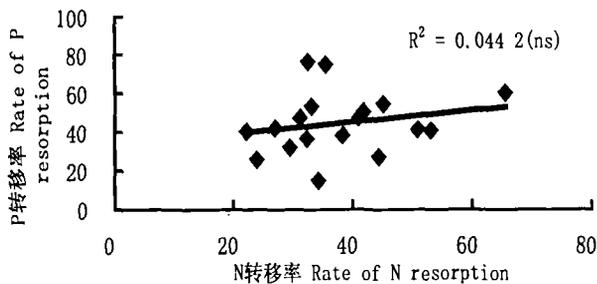


图 5 N 转移率和 P 转移率的关系
Fig. 5 Relationship between N resorption and P resorption

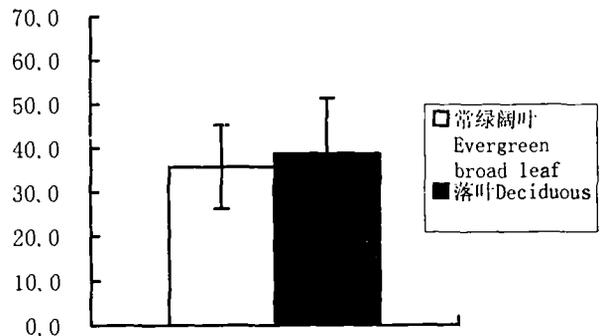


图 6 常绿阔叶和落叶植物叶片 N 转移率的差异
Fig. 6 Difference of N resorption from leaves between evergreen broad-leaved species and deciduous species

3 结论与讨论

营养转移是植物的营养机制中最重要的策略之一,它对竞争、营养吸收、生产力等过程产生影响,还有助于植物适应不利生境,因而营养转移成为当今森林生态研究的一个热点。本次研究中的 18 种植物的叶子在凋落前均发生了营养转移,但不同的植物对各营养元素的转移率不同,这说明植物的营养转移同植物的遗传学特性有关。马尾松的 N 营养

转移率为 53.08%,仅低于枫香,而高于其他的阔叶树,这种高转移率可能正是马尾松在贫瘠的土壤上(尤其是 N 营养贫乏的生境)成功定居的关键,而枫香虽然有较高的 N 转移率,但由于其初始叶片的营养含量高,对生境的营养条件有较高的要求,所以可能在营养十分贫乏的生境难以与马尾松竞争。不同的营养元素在叶片衰老过程中的变化不同,这也就表明营养元素在叶片中迁移性的差异,根据所测定营养元素在叶片中的变化状况,可知 N、P 在凋落后有较大的迁移,同时 P 转移率的平均值要大于 N

转移率的平均值。

就成熟叶片营养元素含量与其转移率的关系而言,Chapin 等(1983)认为 N 含量越高,其衰老过程中可被转移的 N 所占的比例就越高,所以 N 转移率就越高。但 P 则不存在这种关系,这可能是由于缺 P 植物有更大的能力将 P 转移到韧皮部,所以可以抵消 P 含量高的植物有更高的营养转移率的趋势。此外,可能是 N 含量低的植物叶中的 N 成为结构性 N 而很难被转移利用。Del-Arco 等(1984)经过统计发现,N 的转移率与衰老前成熟叶片的 N 含量显著正相关,P 极显著负相关。但在本次研究中,N 的转移率与成熟叶片的 N 含量无关,而 P 则显著正相关,因而可以认为短期的少量的研究很难得出有关叶片营养含量与营养转移关系的确切的结论。因为植物的营养转移年际变化可能较大,同时统计不同研究区域所得的结果也很难区分究竟是土壤肥力的影响还是植物特性的差异,所以这一方面还有待进一步研究。

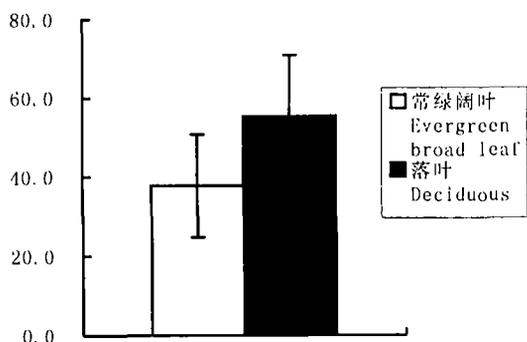


图 7 常绿阔叶和落叶植物叶片 P 转移率的差异

Fig. 7 Difference of P resorption from leaves between evergreen broad-leaved species and deciduous species

相对于落叶树而言,常绿树种往往占据了较瘠薄的生境,因而被认为常绿树有更高的技巧利用营养,而较高的营养转移率是增大营养使用效率的一种方式。因而有不少学者认为常绿植物可能有比落叶树更高的营养转移率,同时也有不少的研究支持这一结论(Aerts, 1990)。Boerner(1984)认为较高的营养转移和较低的生长速率是营养元素贫瘠的生境中生长的植物的一个明显特征。但在本次研究中,将常绿阔叶植物与落叶植物的营养转移率相比,两者 N 转移率没有明显差异,而落叶植物的 P 转移率要高于常绿阔叶植物,同时营养含量低的植物营养转移率并不高于营养含量高的植物。

对于常绿树种往往占据较贫瘠生境的观点的认识应该放在大尺度等级上可能更适合一些,如温带落叶林和亚热带常绿阔叶林的比较;小尺度等级上常绿种和落叶种对生境肥沃程度的适应性及其分布规律至今还存在很大的争论,不同的作者持不同的观点。从本次研究和徐富余等(1997)对北方落叶树的研究对比中也得出确切的结论,因此,对于这一机制的研究还有待于进一步扩大研究数量、范围和深度。但是,物种在环境中的分布形式是自然选择和遗传进化的结果,这是毫无疑问的。Killingbeck(1996)也认为在系统进化上较亲近的植物具有相似营养转移率,营养转移可能仅仅是一种系统发育(Phylogeny)的功能,因而高的营养转移可能只是物种长期进化形成的固有特征,影响叶片衰老前后营养转移的第一个因素可能是植物的遗传学差异(May 和 Killingbeck, 1992)。

从天童地区的植被演替动态来看,马尾松和其他的一些落叶植物以及木荷、苦槠等演替中前期的常绿阔叶树的营养转移率都比较高,而该地区属于演替后期的栲树的营养转移(尤其是 N 的营养转移)比较低,因而可以推测比较高的营养转移率可使营养快速转移到植物体中,从而满足快速生长的需要,这也有利于演替前期的植物保持较高的相对生长速率(Relative growth rate)。

参考文献:

- 中国科学院南京土壤研究所. 1978. 土壤理化分析[M]. 上海: 上海科学技术出版社.
- 宋永昌, 王祥荣. 1995. 浙江天童国家森林公园的植被和区系[M]. 上海: 上海科学技术文献出版社, 11-12.
- Aerts R. 1990. Nutrient-use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands[J]. *Oecologia*, **84**: 391-397.
- Aerts R. 1996. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns[J]. *Ecology*, **84**: 597-608.
- Boerner REJ. 1984. Foliar nutrient dynamics and nutrient use efficiency of four deciduous tree species in relation to site fertility[J]. *J Appl Ecol*, **21**: 1 029-1 040.
- Chapin FS, Kedrowski RA. 1983. Seasonal changes in nitrogen and phosphorous fractions and autumn retranslocation in evergreen and deciduous Taiga tree[J]. *Ecology*, **64**: 376-391.
- Del-Arco JM, Eacudero A, Garrido MV. 1984. Effects of (下转第 96 页 Continue on page 96)

量、结实率、每穗实粒数三性状的特殊配合力方差与一般配合力方差同样重要,或特殊配合力方差更重要些。对这三个性状除了重视亲本选择外,更应该加强对组合的评鉴工作。

本试验中,不育系对千粒重、单株产量两性状的作用大于恢复系。可以说,在当前恢复系主要依靠东南亚恢源,没有找到其他新质源之前,对不育系进行改良以选育强优势高产组合的效果更佳。育种工作者近期内应把杂交水稻育种的工作重点放在不育系的改良选育上。

3.3 关于利用配合力预测杂种优势的问题

何予卿(1995)、周开达(1982)、李行润(1990)、朱雄涛(1994)等认为可以利用亲本一般配合力总效应或配合力总效应预测杂种优势。研究表明,亲本的一般配合力效应可以测定,但一般配合力高的亲本配组其特殊配合力效应不一定高,杂种优势不一定强。只有那些亲本一般配合力高、组合特殊配合力也高的杂交组合才具有真正的杂种优势。但对某一特定组合而言,其特殊配合力效应是特定配组后才能测定,无法预测,因此不可能利用配合力预测杂种优势。其实,配合力的测定,其目的是评价亲本,预测亲本的应用前景。只有那些自身一般配合力高,与其他亲本配组又容易表现较高特殊配合力效应的亲本才是最好的亲本,才会有广阔的应用前

景。

参考文献:

- 马育华. 1982. 植物育种的量遗传学基础 [M]. 南京: 江苏科学技术出版社, 280-437.
- 刘来福, 毛盛贤, 黄远樟. 1984. 作物数量遗传 [M]. 北京: 农业出版社, 110-284.
- 朱雄涛, 雷捷成, 林伟峰. 1994. 杂交稻主要农艺性状的配合力和遗传力分析 [J]. 福建稻麦科技, 12 (4): 11-17.
- 周开达, 黎汉云, 李仁端, 等. 1982. 杂交水稻主要性状配合力、遗传力的初步研究 [J]. 作物学报, 8 (3): 145-151.
- He YQ (何予卿), Qi HX (戚华雄), Wang CY (王长义). 1995. Evaluating the combining ability of two-line hybrid in Japonica rice (两系杂交粳稻主要亲本配合力测定) [J]. *Journal of Huazhong Agricultural University* (华中农业大学学报), 14 (3): 220-224.
- Li XR (李行润), Huang QY (黄清阳), Hua L (华琳). 1990. Analysis of the combining ability of the photoperiod sensitive genic male-sterile lines of Japonica rice (粳型光敏核不育系的配合力分析) [J]. *Journal of Huazhong Agricultural University* (华中农业大学学报), 9 (4): 429-434.
- Lu ZM (陆作楣). 1999. On the combining ability selection in hybrid rice (论杂交水稻育种的配合力选择) [J]. *Chinese Journal Rice Science* (中国水稻科学), 13 (1): 1-5.

(上接第 85 页 Continue from page 85)

- site characteristics on nitrogen retranslocation from senescing leaves[J]. *Ecology*, 65(2): 339-353.
- Huang JJ(黄建军), Wang XH(王希华). 2003. Leaf nutrient and structural characteristics of 32 evergreen broad-leaved species(32种常绿阔叶树叶片的营养、结构特征) [J]. *Journal of East China Normal University*(华东师范大学学报), 1: 76-79.
- Killingbeck KT. 1996. Nutrient in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency[J]. *Ecology*, 77: 1716-1727.
- May JD, Killingbeck KT. 1992. Effects of preventing nutrient resorption on plant fitness and foliar nutrient dynamics [J]. *Ecology*, 73: 1868-1878.
- Pugnaire, Francisco I, Chapin III FS. 1993. Controls over nutrient resorption from leaves of evergreen mediterranean species[J]. *Ecology*, 74(1): 124-129.
- Shen SM(沈善敏), Yu WT(宇万太), Zhang L(张潞), et al. 1992a. Internal and external nutrient cycling of poplar tree I. Transferring and cycling of nutrients in and out of tree before and after leaf fallen(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储量变化)[J]. *Chin J Appl Ecol*(应用生态学报), 3(4): 296-361.
- Shen SM(沈善敏), Yu WT(宇万太), Zhang L(张潞), et al. 1992b. Internal and external nutrient cycling of poplar tree II. Transferring and cycling of nutrients in and out of tree before and after leaf fallen(杨树主要营养元素内循环及外循环研究 II. 落叶前后各养分在植株体内外的迁移和循环)[J]. *Chin J Appl Ecol*(应用生态学报), 4(1): 27-31.
- Xu FY(徐富余), Wang LH(王力华), Li PZ(李培芝), et al. 1997. Internal and external nutrient transfers in foliage of some north deciduous trees I. Changes of nutrient concentration and contents(若干北方落叶叶片养分的内外迁移 I 浓度和含量的变化)[J]. *Chin J Appl Ecol*(应用生态学报), 8(1): 1-6.