

植物的养分利用效率(*NUE*)及植物对养分胁迫环境的适应策略

苏 波, 韩兴国, 黄建辉, 渠春梅

(中国科学院植物研究所, 北京 100093)

摘要: 提高养分利用效率(*NUE*)是植物适应贫瘠生境的一种重要的竞争策略。养分利用效率的概念从提出到现在, 曾用多个参数描述, 其间经历了一个不断完善的发展过程。通过综述近年来相关的研究结果, 可以初步得出以下结论: (1) 不同种, 不同生活型植物, 乃至同株植物不同器官的 *NUE* 存在不同程度的差异。(2) *NUE* 受多种因素影响。其中, 养分有效性的影响研究较多, 但争议较大, 综合考虑, 它对 *NUE* 的影响不甚显著; 叶片脱落持续时间的影响强烈, 逐步落叶物种的 *NUE* 比在较短时间内即全部落叶的物种低; 高的土壤湿度能提高 N 素利用效率, 但对 P、Ca 的影响不大; 遮荫或改变库-源关系会显著降低植物的 *NUE*; 地形条件对 *NUE* 存在显著影响; 植物体内的次生化学代谢过程会降低 *NUE* 和凋落物分解速率。(3) 养分再吸收与植物的适应性存在密切的相关关系, 为了应付养分胁迫生境, 植物自身具有一套有效的适应策略。

关键词: 养分利用效率; 适应策略; 影响因素

The nutrient use efficiency (*NUE*) of plants and it's implications on the strategy of plant adaptation to nutrient-Stressed environments

SU Bo, HAN Xing-Guo, HUANG Jian-Hui, QU Chun-Mei (Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093)

Abstract: It is a very important competitive strategy for plants growing in infertile environments to have a higher nutrient use efficiency (*NUE*). The concept of *NUE* has been described by many parameters. In recent years, some basic conclusions may be obtained: (1) *NUE* differed within plant species, among different plant species with varied life-forms and different organs of an individual plant; (2) *NUE* was affected by many factors. Many case studies have focused on the influences of nutrient availability on *NUE*, but no agreement has been reached. Generally, nutrient availability had no significant effects on *NUE*. The duration of the abscission period strongly affected the *NUE* of plants in that species with gradual leaf fall exhibited lower percentages of nitrogen recovery than those with a much shorter abscission period. Nitrogen-use efficiency of plants would be improved in a higher soil moisture condition, but P- and Ca- use efficiency had no clear response to the increase of soil moisture. The treatments of shade and/or changing the relationship between the nutrient pools and sources would strongly reduce the *NUE* of plants. The topographical conditions had great effects on *NUE*, with the *NUE* being higher in the upper position than in the lower position. The secondary metabolites in plants would affect the *NUE* by reducing both the *NUE* and litter decomposability. (3) There was a significant co-relationship between nutrient resorption prior to leaf abscission and the adaptation of plants to infertile environments. To cope with the stress factors in a specific

基金项目: 中国科学院重点项目 KZ952-J1-103 及国家自然科学基金项目 (No. 39970129) 资助

收稿日期: 1997-12-05; 修订日期: 1998-08-15

作者简介: 苏波, 1962 年生, 博士, 助理研究员。

habitat, the plant *per se* had a series of effective adaptive strategies.

Key words: nutrient use efficiency; nutrient resorption; adaptive strategy

文章编号: 1000-0933(2000)02-0335-09 中图分类号: Q143 文献标识码: A

植物的养分利用效率(nutrient use efficiency *NUE*.)是用于描述那些影响具有潜在限制作用的养分,特别是 N、P 在凋落和养分再吸收两个途径之间的分配等多种生理学过程及其与生长速率之间关系的一个术语^[1]。研究多年生植物对不同土壤养分有效性水平,特别是贫瘠环境的适应性,经常要从考虑植物的养分利用效率(*NUE*)着手^[2]。显然,在相同的土壤养分条件下,养分利用效率高的植物种更能充分利用比较有限的养分来与其它物种竞争。因此,通过提高养分利用效率来生产更多的生物量可能是植物适应贫瘠环境的一种重要的竞争性策略^[3]。

对植物养分利用效率的研究,可以追溯到本世纪 20 年代,当时科学家们着重对类似现在养分再吸收过程(Resorption)的研究,该过程那时用迁移(Emigration 或 Migration)来表示。从 30 年代到 80 年代,又相继有大量名词和语句用于描述该过程,例如秋季迁移(Autumnal migration),反转运(Back translocation),反迁移(Back migration),来自上一季节的养分续存(Carry-over of nutrients from the preceding season),落叶前矿物质从叶片中的溢流(Outflow of mineral substances from leaves in the pre-defoliation period),重吸收(Reabsorption),向茎干的转运(Translocation to the stem),回收(Withdrawal),回吸(Retractation),再转运(Retranslocation),回流(Backflux),回复(Recovery),再分配(Redistribution),再吸收(Resorption)等^[4]。尽管再吸收(Resorption)一词被认为是描述该过程的最佳术语^[4],现在仍有人经常用上述某些术语(如 Retranslocation, Re-absorption 等)来表示植物的养分利用效率^[5,6]。80 年代以来,科学家们把精力主要放在了 *NUE* 的概念及其描述参数的更新完善^[2],养分利用效率的格局^[7]以及影响 *NUE* 内外因素的研究上^[5,8~10],尤其还对在养分贫瘠的环境中,竞争物种间对养分吸收和利用效率策略的进化发展问题做了深入探讨^[6,10~15]。

鉴于植物养分利用效率在国内仅有极少人做过相关研究^[16],本文拟综合近年来有关文献,对以下几个问题展开讨论:(1)养分利用效率的描述参数及其最新发展;(2)养分利用效率的一般格局;(3)影响养分利用效率的因素;(4)*NUE* 和植物对养分胁迫环境的适应策略之间的关系。

1 养分利用效率的描述参数及其最新发展

养分利用效率可以用多种参数来描述,主要包括①单位养分生产的叶片干重(可用叶片最高养分浓度的倒数计算),②落叶前养分的再吸收比例,③凋落物 C/元素比率,④转化单位养分所产生的木材和叶片质量(=生长效率),⑤从生活叶片上淋洗丢失的养分比例^[1]等。有人也曾用最大净光合量/叶片养分元素含量之比^[17,18]测定过(瞬时)养分利用效率(即潜在光合 *NUE*, PP*NUE*, Potential photosynthetic nutrient Use Efficiency),并通过研究某些植物种 *NUE* 与水分利用效率(*WUE*)的关系来探讨植物的资源利用效率^[17,19]。随着研究的不断深入,有人提出使用①养分的平均存留时间(Mean Residence time, *MRT*)与②单位养分的年生产力(Annual productivity, *A*)之乘积^[20]作为 *NUE* 新的表达参数,为深入探讨多年生植物在种群水平上对不同养分有效性水平的适应机制奠定了理论基础。下面分别介绍主要 *NUE* 描述参数的表达方法以及 *NUE* 描述参数的最新发展。

1.1 *NUE* 主要描述参数的表达方法

在 Berendse 和 Aerts^[20]提出新的 *NUE* 描述参数之前,*NUE* 主要用养分再吸收比例和凋落物 C/元素比表示,在此作重点介绍。由于其他参数的表达方式大都比较直观且相对使用不多,在此不再详述。

1.1.1 养分再吸收比例 养分的再吸收过程(Resorption)是指无机元素(有时也指有机化合物)从衰老叶片组织向存活组织的运输过程^[4]。养分从衰老组织中的再吸收程度,即养分的再吸收比例是研究养分利用效率最常用的描述参数。尽管对该过程的研究最早可追溯到本世纪 20 年代,但至今仍是研究热点^[7]。

养分再吸收比例用数据表示,相当于叶片衰老前养分现存量所占百分比^[7]。养分再吸收比例经常被表达为再吸收养分量与叶片最高养分库含量之比^[21],或绿叶和老叶之间的养分含量减少的百分

率,即 $[1-(\text{凋落物的平均养分含量}/\text{生长季中养分含量最大值})]^{[15,22]}$,估计养分再吸收量的方法因所研究的角度不同而异。由于在森林中,降水也可能从叶片淋洗养分,所以有人用公式 $R=F1-F2-L$ 来估计养分再吸收,其中 R =养分再吸收量, $F1$ =叶片衰老前的养分含量, $F2$ =叶片衰老后的养分含量, L =叶片衰老过程中的淋洗丢失养分量^[23]。Chapin III 和 Moilanen^[21]则使用叶片的最大养分库含量与叶片脱落时的养分库含量之差来计算养分的再吸收量。为了估计造林地中某物种每年每公顷的养分再吸收量和比例,有人使用以下 4 个公式进行计算^[16]:活叶中元素量 A =活叶中营养元素浓度(%) \times 凋落叶量;落叶中元素量 B =落叶中营养元素浓度(%) \times 凋落叶量;营养元素再吸收量 $C=A-B$;营养元素再吸收率 $D=C/A$ 。

养分再吸收量的单位通常在两个尺度上表达:①以整个冠层的总养分库来表达(最经常用于森林的研究);②以每片叶片或单位叶面积的养分总量来表达。这两种方式都能够可靠估计养分的再吸收量,因为二者都可以校正由于可溶性碳化合物的再吸收或呼吸消耗所造成的衰老过程中比叶质量(Specific leaf mass, SLM 单位面积叶片的质量)的可能变化。然而,也有个别研究使用单位叶面积的养分浓度表达再吸收量,从而忽视了衰老过程中 SLM 的可能变化,造成估计值产生偏差。尽管如此,由于这种误差相对较小,这种表达方式仍在可以使用之列^[7]。

1.1.2 凋落物 C/元素比率 使用凋落物 C/元素比率描述 NUE ,首先要测定凋落物或落叶的干重,然后再测出需要研究的养分元素的含量,二者相除即得 NUE 值^[12,24,25]。依此,还可利用植物的总干重和植物某种养分元素(如 N,P)的总含量之比,植物叶片总干重和叶片中某种养分元素的质量之比,分别计算单株植物生长过程中的 NUE 和叶片的 NUE ^[19]。

1.2 养分利用效率描述参数的最新发展

研究证明,利用地上部生产力和凋落物中养分损失之比作为 NUE 描述参数有一个严重缺陷, NUE 仅是地上部的 NUE ,这可能产生错误结果,整株植物 NUE 相同,其地上部 NUE 可能不同,反之亦然。另外,以前所用 NUE 描述参数不能深入探讨多年生植物对不同养分有效性水平的适应机制。据此,Berendse 和 Aerts^[20]建议通过区分 NUE 的两个构成因素完善多年生植物 NUE 的概念,两个构成因素是限制生长的养分在植物中的平均存留时间(Mean Residence Time, MRT)和单位养分的年生产力(Annual productivity, A 包括地上部和地下部),此时,

$$NUE = MRT \times A$$

其中, MRT 表示单位养分在种群中能存在多长时间,假定年养分吸收等于年养分损失时, MRT 则等于种群中限制生长养分的量与年度吸收或损失的平均值之间的比率。

NUE 的第二个成分测定植物中单位养分的干物质生产速率,即所谓养分生产力,定义 A 为年生产力/种群中现有限制生长养分量的年平均值。

新的 NUE 概念与以往概念的根本区别在于对种群中单位养分物质生产速率和单位养分存在于种群内的时间跨度作了区分^[2]。

基于 NUE 新概念,Eckstein 和 Karlsson^[10]提出了一种地上部养分利用效率(NUE_A)的研究方法:

$$NUE_A = A_A \times MRT_A$$

其中地上部养分平均滞留时间, $MRT_A=Nut_{pool}/Nut_{loss}$;
 Nut 是 Nutrition 的缩写, Nut_{pool} 是将在生长旺季和秋季 4 次收获的养分库求平均所算得的平均地上部 N 库或 P 库的一个估计值; Nut_{loss} 是总的年度养分损失。

单位地上部养分生产力(A_A):

$$A_A = NPP_A / Nut_{pool}$$
$$NPP_A = \text{地上部净初级生产力}$$

综合上述公式,

$$NUE_A = A_A \times MRT_A = NPP_A / Nut_{loss}$$
$$A_A = (NPP_A / Nut_{loss}) \times 1 / MRT_A$$

万方数据

这样, NPP_A / Nut_{loss} ,即 NUE_A 就是一个常数。

同样基于新的 *NUE* 概念,Vazquez de Aldana 和 Berendse^[26]使用¹⁵N 脉冲标记法在温室中盆栽研究了 6 种多年生草本植物的氮素利用效率,使得新的 *NUE* 概念应用于试验研究的可操作性大大增强。尽管如此,目前还没有发现成熟的使用新的 *NUE* 概念来研究高大乔木 *NUE* 的试验方法。

2 养分利用效率的一般格局

在植物进化过程中,为了适应不同的生长环境,不同的植物种,不同的植物生活型,乃至同株植物不同器官形成了各自不同的养分利用效率。

许多对常绿和落叶乔、灌木养分再吸收效率的研究结果^[7]表明,N 平均养分再吸收率 50%($n=287$),P 平均养分再吸收率是 52%($n=226$)。在生活型水平上,常绿乔、灌木的 N 再吸收效率为 47%,低于落叶树种(54%),而 P 再吸收率在这两种生活型之间没有显著差异(分别为 51%和 50%);尽管养分再吸收在物种水平上是一种重要的养分维持机制,但在各生活型之间却相差不大。

与养分再吸收在各生活型植物之间不存在显著差异相似,不同生活型植物对阻止养分再吸收的反应也没有明显差异。Eckstein 等^[27]通过去除单个枝条的老叶(落叶树种在秋季,常绿树种在早夏养分代谢之前)来阻止养分再吸收这一手段,研究了不同生活型或物种对去叶的反应格局。结果发现,去叶处理对所测许多反应参数都存在显著影响,几乎所有与生长有关的参数都随去叶而降低。尽管落叶树种和常绿树种之间存在形态学、生理学和物候学上的差异,但养分再吸收的重要性在两种生活型之间没有明显差异。因此作者认为,物种对去叶(或阻止养分再吸收)处理是以个体形式进行反应的。

在分析了 89 个落叶和常绿木本多年生植物老叶的 N、P 含量后,Killingbeck^[15]发现,木本多年生植物老叶中 N、P 潜在再吸收达最大(养分从老叶中的再吸收达最大)时的 N、P 浓度分别为 0.3%和 0.01%,当叶片衰老过程中 N、P 浓度分别降到 0.7%和 0.05%时,养分再吸收水平较高,常绿植物再吸收 P 的水平显著高于落叶树种(在老叶中 P 浓度分别为 0.045%和 0.067%);共生固氮植物再吸收 N 的水平明显低于非固氮植物(老叶中 N 素浓度分别为 1.6%和 0.9%)。植物在衰老过程中减少 N 素的能力和减少 P 素的能力显著相关。

就针叶树而言,由于针叶林中养分在叶片中周转较慢,淋洗所造成的养分损失较少,所以,针叶林的养分利用效率比阔叶林高^[28,29]。另外,尽管在某些针叶林中发现 *NUE* 有随林龄增加而增大的趋势^[3,30,31],但不同树种情况可能会完全不同。研究^[32]表明,不同林龄的欧洲赤松(*Pinus sylvestris* L.)松林衰老松针中有 70%~85%的 N,P,K 和 30%~60%的 Mg 得以再转运,再转运能够满足每年生物量生产对 N,P,K,Mg 4 种元素分别为 30%~50%,23%~37%,17%~31%和 7%~20%的需求。再转运效率在不同林龄之间或施肥与不施肥之间不存在显著差异($P<0.05$)。

对单株植物不同器官的 *NUE* 研究表明,对 N、P、K、Ca、Mg 中大多数养分而言,茎杆和大枝的养分利用效率最高,其次是枝、树皮,然后是叶片^[33]。

从以上可以看出:(1)对已研究的大多数物种而言,养分再吸收效率在不同的生活型(如常绿和落叶)之间不存在显著差异,尽管也存在例外;共生固氮植物的氮素再吸收水平显著低于非固氮植物,(2)常绿树种和落叶树种对阻止养分再吸收的反应在生活型上没有差异,这种反应的差异更多地表现在物种的个体水平上;(3)养分(主要为 N,P)再吸收效率只有当老叶的养分浓度降低到一定水平时才能达到最大;(4)单株植物不同器官的 *NUE* 不同。

3 影响养分利用效率的因素

3.1 养分有效性对 *NUE* 的影响

早期关于养分有效性水平对 *NUE* 影响的研究大都认为,养分有效性水平越低,植物的养分利用效率越高,且都以此为植物适应贫瘠环境的一种竞争性策略。例如,Boerner^[22]的研究表明,落叶树种白栎(*Quercus alba*),红花槭(*Acer rubrum*)和美国水青冈(*Fagus grandifolia* Ehrh.)的 N、P 再吸收比例在贫瘠土壤中较大;另外,在植物生长的中、后期,贫瘠土壤中有 10/16 的植物叶片的穿透雨淋洗损失较低。显然,高的养分再吸收和低的养分损失促成了植物在贫瘠环境中的高养分利用效率。同样,多花菜木(*Cornus florida*)的 P、Ca 养分利用效率在贫瘠环境中通常最高^[1]。Birk 和 Vitousek^[11]的研究结果也与此类似。

在后来的研究中,尽管还有类似结果文献的出现^[8,9,34,35],但是随着 *NUE* 概念的完善^[2],对影响 *NUE* 因素的研究已不再局限于养分有效性的影响,而更多地转向了叶片脱落持续时间(或叶片寿命),水分状况,养分浓度及生活型等对 *NUE* 的影响。同时,不少研究^[5,10,22,36]得出了不同的结论,即养分有效性或养分供给率对 N 或 P 的再吸收比例没有影响或影响微弱。Bridgham 等^[3]认为,并非养分有效性或植物吸收量越低,养分利用效率就越高。其模型的预测结果表明,只有当养分有效性或植物吸收量降低到某种最适资源水平时,养分利用效率才会提高。试验结果也验证了这一模型的正确性。无独有偶,用模拟牲畜尿液对两个草本植物物种所作施肥试验的结果表明,在施尿液斑块,氮素再转运比率随氮素的有效性提高而降低,但是即便在施用很多尿液后,两个物种也仍能够从地上部再转运 50% 以上的氮素到冠层、根状茎和根系中^[37],这表明,并非养分有效性越高,养分利用效率就越低。养分有效性提高似乎只能使养分利用效率降低到一定水平,而后便无任何作用。

关于养分有效性水平对再吸收效率有无影响问题的争议一直持续到 Aerts^[7]综述的发表,才初见分晓。他认为,在种间水平上,养分再吸收效率对养分有效性提高不敏感。分析结果中 63% 的种没有反应(约 60 个种),有 32% 的种养分再吸收效率随养分有效性提高而下降。对 P 而言(37 个物种),57% 的种没有反应,35% 的种养分再吸收效率随养分供给量增加而下降。常绿树种显示极低的反应能力。因此他得出结论,养分有效性对养分再吸收效率没有明显的控制作用。研究^[26]发现,对生长于迥异生境下的多年生草本植物而言,在恒定养分供给水平下,处于最适生境处理下物种的氮素利用效率倾向于遵循先随养分有效性提高而增大,而当养分有效性增加到一定水平后,氮素利用效率又呈下降趋势这一规律。该结果表明,养分贫瘠样地中的物种未必是由于具有高养分利用效率才能适应贫瘠环境,更多地则是由于具有低养分损失率(N 素在植物体内的高平均存留时间)而适应贫瘠环境。与此类似,Garcia 等^[38]发现,对黑麦草施加用 Kraft 松木质素包衣的缓释尿素后,在高强度淋洗条件下,养分利用效率高于未包衣尿素;包衣尿素用亚麻子油密封后,*NUE* 高于对照;包衣厚度会通过降低养分的释放速率而提高养分利用效率。产生这一结果的主要原因是肥料包衣后养分的供给速率降低,导致通过淋洗损失的氮素减少。从以上研究结果可以看出,单纯的养分有效性对养分利用效率的影响不大,而氮素的低养分损失率则似乎是高养分利用效率的更可能原因。

3.2 叶片脱落持续时间(或叶片寿命)对 *NUE* 的影响

研究结果表明,与养分有效性对养分再吸收效率没有显著影响相比,叶片脱落持续时间(或叶片寿命)的长短对再吸收效率的影响却非常强烈^[5]。逐步落叶(即,脱落持续时间较长)的物种(如常绿植物)有较低的再吸收效率,而脱落持续时间较短的物种有较高的再吸收效率。另外,逐步落叶在干旱或半干旱气候条件下,似乎是对水分胁迫的一种适应。因而,生长环境越干旱的物种养分再吸收效率就越低。与此不同,Chapin III 和 Moelanen^[2]认为,延长叶片在树上的生长时间对 N、P 的再吸收效率没有影响。这种状况可能是由于研究对象与研究方法不同所造成的,具体原因有待进一步研究。

3.3 土壤湿度对 *NUE* 的影响

在对不同土壤湿度条件下多花菜木(*Cornus florida*)的养分利用效率的研究中,Kost 和 Boerner^[1]发现,N 素利用效率在各种湿度条件下差异通常不大,但以最湿样地中效率最高;而 P 和 Ca 则受养分有效性影响较大。说明 N 素利用效率比 P、Ca 更易受土壤湿度的影响。与此类似,大麦对养分的再吸收效率在水分充足供应的条件下也比在水分胁迫条件下高^[8]。由于这方面的研究尚不够多,因此,这一结论还有待进一步验证。

3.4 遮荫或改变源-库关系对 *NUE* 的影响

Chapin III 和 Moelanen^[2]对阿拉斯加桦树叶片中 N、P 再吸收的养分控制因子的研究表明,养分状况,延长叶片生长时间对 N、P 再吸收效率没有影响,但是对老叶遮荫或去除柔荑花序(一个碳水化合物养分的库)来弱化源-库关系会大大降低再吸收效率,因此,作者认为,叶片的碳水化合物流量(即源-库之间的相互作用)对养分再吸收效率的影响比控制叶片中含养分组分水解作用的诸因素的影响更强烈。Pugnaire 和 Chapin III^[8]为验证源-库关系对再吸收效率的研究发现,增加养分库浓度的试验处理和降低养分源活性的试验处理都会提高再吸收效率。May 和 Killingbeck^[13]研究了去除刚开始衰老的叶片和对植物遮荫对植物养分再

吸收效率的影响,结果显示,去叶植物中 P 的再吸收效率比对照低 10%,在遮荫植物中,N、P、Ca 的再吸收效率大大低于对照,这表明,去叶和遮荫能显著降低养分再吸收效率,同时黑暗造成的衰老和正常衰老之间存在定量和定性差异。

3.5 地形条件对 *NUE* 的影响

地形条件是影响土壤养分有效性的一个非常关键的因素^[39]。Enoki 等^[35]沿一个地形梯度对人工黑松林(*Pinus thunbergii*)的养分(N,P)吸收效率(凋落物中的养分归还量与土壤养分有效性之比),养分利用率(凋落物质量与凋落物中的养分归还量之比)和养分反应效率(凋落物质量与土壤养分有效性之比)的研究发现,地形条件对上述 3 种效率皆存在显著影响。3 种效率在坡面较上部位置较高,在较下部位置则较低,且与 N、P 的土壤养分有效性呈负相关关系。由于该人工林,土壤养分有效性随坡面位置上升而降低^[40],所以,这里研究地形条件的影响与研究养分利用效率与土壤养分有效性的关系似有些异曲同工之处。

3.6 植物体内次生代谢过程对 *NUE* 的影响

研究表明,速生草本植物种主要累积有机氮化合物,有机酸和矿物质,而慢生植物种则主要累积纤维素(或半纤维素),不溶性糖,木质素等细胞壁物质^[41,42]。通常,人们把诸如草本植物等物种中含有这种高含量次生代谢物的现象解释为抵御动物采食的一种防御机制^[43]。

另外,物种之间这种次生代谢过程上的差异对植物体单位氮素所生产的干物质,亦即 *NUE* 有着非常深刻的影响^[44]。以天为单位计,低生产力物种每同化单位氮素所生产的生物量低于高生产力物种^[45]。尽管这种差异可由低生产力物种中植物组织的较长寿命得到部分补偿,但是仍然会导致与高生产力物种相比相等或较低的 *NUE* 值。另外,贫瘠生境低生产力物种叶片中所观察到的高浓度酚醛树脂可能会造成蛋白质合成之前发生蛋白质沉降现象,而这种现象则会通过降低养分再吸收作用而使 *NUE* 降低。因此可以看出,低生产力物种未必有较高的 *NUE*。除了对 *NUE* 存在影响外,次生代谢过程还对凋落物的可分解性有较大影响,凋落物分解与木质素含量或者木质素/养分比率,酚醛树脂/养分比率存在负相关关系^[46]。以上结果显示,植物体内次生代谢物的存在除了在防御动物采食上起重要作用以外,还可能导致 *NUE* 和凋落物可分解性降低^[44]。这一结论为养分利用效率与凋落物可分解性之间确实存在一种调和关系(Trade-off)作为更为可能的解释。

4 植物对养分胁迫环境的适应策略

4.1 养分再吸收和植物的适应性

植物对环境的适应性是植物成功生长,生活和繁殖过程的一个功能^[47]。叶片衰老对植物适应性的主要价值可能源于分解产物的重新利用,亦即养分的再吸收过程。

为了证明养分再吸收是否对植物适应性有直接贡献,May 和 Killingbeck^[13]对决定种间和种内再吸收效率之间差异的进化和生态学影响因子作了研究,结果发现,对栎属植物 *Quercus ilicifolia* 一个种而言,养分再吸收与植物的适应性密切相关。由于该物种大都分布于养分贫瘠环境,所以作者指出,其它有相似选择压力的植物养分再吸收和适应性之间可能也存在密切相关,但由于对生长于肥沃生境中植物养分再吸收能否被直接选择这一问题尚无试验数据明确证实,所以这种适应性一再吸收关系模型的一般性还有待于进一步验证。

尽管从衰老叶片的养分再吸收是对贫瘠土壤的一种重要适应,但养分再吸收的生态学格局还未搞清。为了解决这一问题,许多人对养分再吸收效率和土壤养分有效性的相关性进行了研究。有人认为肥沃生境中植物的养分再吸收效率高;也有人认为贫瘠生境中植物的养分再吸收效率高;还有人认为,养分有效性对再吸收效率没影响。这种结果的差异性反映了所用方法的不同,生长于贫瘠土壤中适应低养分的物种通常和生长于肥沃土壤中适应高养分的物种相比,使人难以区分植物对土壤肥力的表现型和基因型反应。对控制养分再吸收的表现型和基因型相对重要性的研究结果表明,养分再吸收不是植物对高或低养分有效性的一种适应,而是植物对养分状况差异的一种表现型反应^[9]。

4.2 植物对养分胁迫环境的适应策略

生长在资源供应极其有限生境中的优势物种通常具有一组共同特性,如,生长速度慢,养分在不同的组织间的周转和再吸收效率低,养分浓度低以及次生代谢物浓度高等^[48]。这一组特性称为“抵抗胁迫综合症(Stress resistance syndrome)”,可被看作是一种应付胁迫(低养分)生境的适应策略。木本常绿物种特别容易表现上述多种特性,且它们的分布与土壤肥力呈负相关^[10]。

一般认为,常绿植物对贫瘠生境的这种适应性可通过两种机制解释:①通过延长叶片寿命使养分在叶片内长时间存留,结合叶片养分从老叶中的高再吸收比例,造成投入单位养分对C的高同化作用;②叶片衰老时存在于老叶中的养分向同时正在伸展的嫩叶中的运输减少了吸收新养分的必要性和在其它地方构建内部储存库的必要性^[6],但对5种不同分布、不同叶片习性常绿植物的叶片寿命、养分再吸收和转运的研究结果表明,以上机制都不可能解释它们的常绿性,作者反对使用养分的高内部利用效率作为常绿植物适应贫瘠生境的最接近原因,认为具有相对较短叶片寿命的常绿植物对养分贫瘠的适应可能与慢养分吸收速度和从贫瘠土壤释放养分的慢释放速率之间的调和(Trade-off)更相关^[6]。这一结论与Vazquez de Al-dana 和 Berendse^[26]及 Garcia 等^[38]对草本植物的研究结论大致相似(见3.1节),其养分的慢释放速率(而不是高养分利用效率)是植物适应贫瘠生境的主要原因,无论是常绿植物还是多年生草本植物,它们都具有自身的一套可能彼此相同或不同的适应策略。

研究还表明,植物的生活型不同,其对环境的适应策略也不同。低养分生境通常会选择表现较长平均养分存留时间(常绿)的生活型,而肥沃生境则选择单位养分生产力高的生活型(草本,禾本状)^[10]。在对遮阴和贫瘠土壤的适应上,针叶树和被子植物之间很少有性状趋同,在某一特定环境下,不同分类群的适应性可能依赖于不同性状的结合^[49]。

5 结语

植物的养分利用效率是生物地球化学研究中的一个古老课题之一。近年来的研究赋予了养分利用效率概念以越来越新的内涵,对植物适应胁迫环境策略的研究也愈加深入,有些学术上的争议(如土壤养分有效性和养分利用效率的相互关系问题)也日趋明晰。过去十多年的研究对NUE暨养分再吸收效率的格局以及影响NUE,特别是养分再吸收效率的诸方面因素作过细致研究。结果表明,叶片脱落持续时间(或叶片寿命),土壤湿度,改变库-源关系,地形条件,植物体内次生代谢过程等因素对NUE的影响较大,而养分有效性对NUE的影响不显著,植物的养分再吸收与植物的适应性密切相关。尽管如此,有关NUE的研究尚存许多不足之处,如使用养分的平均停留时间(MRT)和单位养分的年生产力(A)这一NUE参数研究高大木本植物NUE的野外试验方法问题,养分利用效率在种内和种间以及种群间存在差异的原因问题等。因此,未来的研究方向应集中于对使用MRT和A来研究NUE的试验方法的开发,NUE存在差异的生化基础以及除养分有效性之外的控制养分利用效率诸因素的研究。

参考文献

- [1] Kost J A and Boemer R E J. Foliar nutrient dynamics and nutrient use efficiency in *Cornus florida*. *Oecologia*, 1985, **66**: 602~606.
- [2] Aerts R. Nutrient use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands. *Oecologia*, 1990, **84**: 391~397.
- [3] Bridgham S D, Pastor J, McLaugherty C A, *et al.* Nutrient-use efficiency: A litterfall index, a model, and a test along a nutrient-availability gradient in North Carolina Peatlands. *The American Naturalist*, 1995, **145**: 1~21.
- [4] Killingbeck K T. The terminological jungle revisited: making a case for use of the term resorption. *Oikos*, 1986, **46**: 263~264.
- [5] Arco J M del, Escudero A and Garrido M Vega. Effects of site characteristics on nitrogen retranslocation from senescing leaves. *Ecology*, 1991, **72**: 701~708.
- [6] Jonasson S. Implications of leaf longevity, leaf nutrient re-absorption and translocation for the resource economy of five evergreen plant species. *Oikos*, 1989, **56**: 121~131.
- [7] Aerts R. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *Journal of Ecology*, 1996, **84**: 597~608.
- [8] Pugnaire F I and Chapin III F S. Environmental and physiological factors governing nutrient resorption efficiency in barley. *Oecologia*, 1992, **90**: 120~126.
- [9] Pugnaire F I and Chapin III F S. Controls over nutrient resorption from leaves of evergreen Mediterranean species.

- Ecology*, 1993, **74**: 124~129.
- [10] Eckstein R L and Karlsson P S. Above-ground growth and nutrient use by plants in a subarctic environment; effects of habitat, life-form and species. *Oikos*, 1997, **79**: 311~324.
 - [11] Rundel P W. Nitrogen utilization efficiencies in mediterranean-climate shrubs of California and Chile. *Oecologia*, 1982, **55**: 409~413.
 - [12] Birk E A and Vitousek P M. Nitrogen availability and nitrogen use efficiency in loblolly pine stands. *Ecology*, 1985, **67**: 69~79.
 - [13] May J D and Killingbeck K T. Effects of preventing nutrient resorption on plant fitness and foliar nutrient dynamics. *Ecology*, 1992, **73**: 1868~1878.
 - [14] Aerts R and Peijl M J van der. A simple model to explain the dominance of low-productive perennials in nutrient-poor habitats. *Oikos*, 1993, **66**: 144~147.
 - [15] Killingbeck K T. Nutrient in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology*, 1996, **77**: 1716~1727.
 - [16] 丁明慈, 蚊伟民, 傅声雷. 在退化土地上重建的复合农林生态系统营养循环. 见: 余作岳, 彭少麟主编. 热带亚热带退化生态系统植被恢复生态学研究, 广州: 广东科技出版社, 1996. 111~123.
 - [17] Field C, Merino J, and Mooney H A. Compromises between water-use efficiency and nitrogen-use efficiency in five species of California evergreens. *Oecologia*, 1983, **60**: 384~389.
 - [18] Reich P B and Schoettle A W. Role of phosphorus and nitrogen in photosynthetic and whole plant carbon gain and nutrient use efficiency in eastern white pine. *Oecologia*, 1988, **77**: 25~33.
 - [19] DeLucia E H and Schlesinger W H. Resource-use efficiency and drought tolerance in adjacent Great Basin and Sierran plants. *Ecology*, 1991, **72**: 51~58.
 - [20] Berendse F and Aerts R. Nitrogen use efficiency: a biologically meaningful definition? *Functional Ecology*, 1987, **1**: 293~296.
 - [21] Chapin F S and Moilanen L. Nutritional controls over nitrogen and phosphorus resorption from Alaskan birch leaves. *Ecology*, 1991, **72**: 709~715.
 - [22] Boerner R E J. Foliar nutrient dynamics and nutrient use efficiency of four deciduous tree species in relation to site fertility. *Journal of Applied Ecology*, 1984, **21**: 1029~1040.
 - [23] Ryan D F and Bormann F H. Nutrient resorption in northern hardwood forests. *BioScience*, 1982, **32**: 29~32.
 - [24] Vitousek P M. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The American Naturalist*, 1982, **119**: 553~572.
 - [25] Cuevas E and Medina E. Nutrient dynamics within amazonian forest ecosystems I. Nutrient flux in fine litter fall and efficiency of nutrient utilization. *Oecologia*, 1986, **68**: 466~472.
 - [26] Vazquez de Aldana B R and Berendse F. Nitrogen-use efficiency in six perennial grasses from contrasting habitats. *Functional Ecology*, 1997, **11**: 619~626.
 - [27] Eckstein R L, Karlsson P S and Weih M. The significance of resorption of leaf resources for shoot growth in evergreen and deciduous woody plants from a subarctic environment. *Oikos*, 1998, **81**: 567~575.
 - [28] Cole D W and Rapp M. Elemental cycling in forest ecosystems. D E. Reichle, ed. *Properties of forest ecosystems*. Cambridge University Press, London, 1981, 341~419.
 - [29] Schlesinger W H and DeLucia E H. Nutrient-use efficiency of woody plants on contrasting soils in the western Great Basin, Nevada. *Ecology*, 1989, **70**: 105~113.
 - [30] Gholz H L, Fisher R F and Pritchett W L. Nutrient dynamics in slash pine plantation ecosystems. *Ecology*, 1985, **66**: 647~659.
 - [31] Ranger J, Marques R, Colin-Belgrand M, et al. The dynamics of biomass and nutrient accumulation in a Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* Franco) stand studied using a chronosequence approach. *Forest Ecology and Management*, 1995, **72**: 167~183.
 - [32] Helmisaari H -S. Nutrient retranslocation in three *Pinus sylvestris* stands. *Forest Ecology and Management*, 1992, **51**: 347~367.
 - [33] Wang D, Bormann F H, Lugo A E, et al. Comparison of nutrient-use efficiency and biomass production in five tropical tree taxa. *Forest Ecology and Management*, 1991, **46**: 1~21.
 - [34] Aerts R and De Caluwe H. Nitrogen use efficiency of *Carex* species in relation to nitrogen supply. *Ecology*, 1994, **75**: 2362~2372.
 - [35] Enoki T, Kawaguchi H and Iwatsubo G. Nutrient-uptake and nutrient-use efficiency of *Pinus thunbergii* Parl. along a topographical gradient of soil nutrient availability. *Ecological Research*, 1997, **12**: 191~199.
 - [36] Aerts R and De Caluwe H. Aboveground productivity and nutrient turnover of *Molinia caerulea* along an experimental gradient of nutrient availability. *Oikos*, 1989, **54**: 320~324.
 - [37] Jaramillo V J and Detling J K. Small-scale heterogeneity in a semi-arid North American grassland: I. Tillering, N uptake and retranslocation in simulated urine patches. *Journal of Applied Ecology*, 1992, **29**: 1~8.
 - [38] García C, Vallejo A, Díez J A, et al. Nitrogen use efficiency with the application of controlled release fertilizers coated with Kraft pine lignin. *Soil Science and Plant Nutrition*, 1997, **43**: 443~449.
 - [39] Brubaker S C, Jones A J, Lewis D T, et al. Soil properties associated with landscape positions and management. *Soil Science Society of America Journal*, 1993, **57**: 235~239.
 - [40] Enoki T, Kawaguchi H and Iwatsubo G. Topographic variations of soil properties and stand structure in a *Pinus thunbergii* plantation. *Ecological research*, 1996, **11**: 299~309.

- [41] Poorter H and Bergkotte M. Chemical composition of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant, Cell and Environment*, 1992, **15**: 221~229.
- [42] Niemann G J, Pureveen J B M, Eijkel G B, *et al*, Differences in relative growth rate in 11 grasses correlate with differences in chemical composition as determined by pyrolysis mass spectrometry. *Oecologia*, 1992, **89**: 567~573.
- [43] Grime J P, Comelissen J H C, Tbomposon K, *et al*. Evidence of a casual connection between anti-herbivore defense and the decomposition rate of leaves. *Oikos*, 1996, **77**: 489~494.
- [44] Aerts R. Nitrogen partitioning between resorption and decomposition pathways: a trade-off between nitrogen use efficiency and litter decomposability? *Oikos*, 1997, **80**: 603~606.
- [45] Lambers H and Poorter H. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research*. **23**: 187~261.
- [46] Aerts R and De Caluwe H. Nutritional and plant-mediated controls on leaf litter decomposition of *Carex* species. *Ecology*, 1997, **78**: 244~260.
- [47] Primack R B and Kand H. Measuring fitness and natural selection in wild plant populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1989, **20**: 367~396.
- [48] Chapin III F S, Autumn K and Pugnaire F. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *The American Naturalist*, 1993, **142**: 578~592.
- [49] Lusk C H, Contreras O and Figueroa J. Growth, biomass allocation and plant nitrogen concentration in Chilean temperate rainforest tree seedlings: effects of nutrient availability. *Oecologia*, 1997, **109**: 49~58.