

## 不同园林树种叶片 N·P·K 养分内吸收作用

韩世忠, 郑雄, 马红亮, 高人\* (福建师范大学地理科学学院, 福建福州 350007)

**摘要** [目的]研究 8 种亚热带常见园林树种叶片 N、P、K 内吸收率及其季节变化。[方法]分别采用扩散法、钼锑抗比色法和火焰光度计法对采集叶片 N、P、K 含量进行测定。[结果]各树种成熟叶养分含量都高于新鲜凋落叶,且大部分呈显著性差异,N、P、K 的内吸收率(平均值±标准差)分别为(9.11±3.89)%~(68.42±2.44)%、(9.94±5.31)%~(60.54±13.74)%和(24.66±12.14)%~(77.15±5.21)%。N 和 K 的内吸收率有显著性差异( $P < 0.05$ ),N 和 P 以及 P 和 K 之间差异并不显著;N 和 P 的内吸收率春季低于秋季,K 的内吸收率春季高于秋季;常绿树种和落叶树种的养分内吸收率无显著差异;固氮树种(羊蹄甲和黄槐)与非固氮树种的 N 内吸收率也未出现显著差异。[结论]植物叶片在凋落前发生内吸收作用是一种比较普遍的现象,季节变化只是影响植物叶片养分内吸收的主要因素之一,不同的生活型并没有显著影响植物的内吸收率,固氮作用对植物在 N 养分供给上作用并不明显。

**关键词** 养分内吸收;氮;磷;钾;园林树种

**中图分类号** S753.53 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2013)25-10319-04

## Leaf Nutrient Resorption Research of N, P and K in Different Garden Trees

HAN Shi-zhong et al (College of Geographical Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou, Fujian 350007)

**Abstract** [Objective] Leaf N, P and K nutrient resorption rates were investigated in spring and autumn for eight species of subtropical garden trees. [Method] N, P and K contents were determined by diffusion method, colorimetric method and flame photometer method, respectively. [Result] The results showed that the contents of three nutrients in mature leaves were higher than those in fresh littered leaves for all species of trees among which the content differences between mature leaves and fresh littered leaves for the three nutrients were mostly significant, and the resorption rates (mean ± standard deviation) of N, P and K were (9.11 ± 3.89)% - (68.42 ± 2.44)%, (9.94 ± 5.31)% - (60.54 ± 13.74)% and (24.66 ± 12.14)% - (77.15 ± 5.21)%, respectively; there were significant differences between N and K in term of resorption rates, while no significant differences existed between N and P or P and K; the resorption rates of N and P in spring were less than those in autumn, meanwhile the resorption rates of K in spring were higher than those in autumn; there were no significant differences in the resorption rates for three nutrients between the evergreen and the deciduous trees and there were also no significant differences in N resorption rate between nitrogen-fixing tree species (*Cassia surattensis* and *Bauhinia blakeana*) and non-nitrogen-fixing species. [Conclusion] Leaf nutrient resorption before leaf falling for garden trees is a relatively common phenomenon, and that seasonal variation is one of the main factors influencing the plant leaf nutrient resorption. Different life forms have no significant effect on plant nutrient resorption rates, the role of nitrogen is not obvious in nitrogen nutrient supply for nitrogen-fixing tree species.

**Key words** Nutrient resorption; Nitrogen; Phosphorus; Potassium; Garden trees

营养元素,尤其是 N、P、K 是影响陆地生态系统植物群落生产力的重要因素之一<sup>[1-2]</sup>。目前,关于营养元素利用率,尤其是森林植物的养分内吸收方面已得到大量研究<sup>[3]</sup>。养分内吸收(Nutrient resorption/retranslocation,又称营养转移,养分再吸收)是指养分从衰老叶片中转移并运输到植物其他组织的过程<sup>[4]</sup>。养分从衰老的叶片或其他树木组织中的再迁移、再吸收或再分配使得养分在植物体内的存留时间延长,从而为树木新的生长提供大部分养分,以更好地适应不良环境<sup>[5-6]</sup>。养分的内吸收不仅能减少树木因土壤养分可利用性波动带来的影响,而且使得凋落物分解时的养分淋溶量减少,从而减缓养分从整个系统的损失<sup>[7]</sup>。

已有研究表明,养分内吸收不仅是植物对养分贫瘠环境的一种适应进化机制<sup>[8-9]</sup>,也是植物所有保持营养机制中最重要的策略之一<sup>[10]</sup>,因此养分内吸收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,对植物竞争、营养吸收等过程产生重要影响<sup>[11]</sup>。养分内吸收大小通常以养分内吸收率表示,它是指叶片衰老过程中再吸收的养分量占叶片衰老前的养分量的百分比<sup>[12]</sup>。关于植物养分内吸收的研究主

要见于欧美等国家<sup>[13-15]</sup>,我国从 20 世纪 90 年代初开始对杨树<sup>[16-17]</sup>、火炬松<sup>[18]</sup>、马尾松<sup>[19]</sup>、沙地柏<sup>[20]</sup>、樟子松<sup>[7]</sup>、红树植物<sup>[21]</sup>和木麻黄<sup>[22]</sup>等养分内吸收率进行了研究。而对于同一立地条件下不同生活型(常绿和落叶)树种内吸收率以及固氮树种与非固氮树种内吸收率差异的研究较少。该研究主要从养分内吸收的角度探讨了常绿树种羊蹄甲(*Bauhinia blakeana*)、榕树(*Ficus microcarpa*)、杜英(*Elaeocarpus sylvestris*)、芒果(*Mangifera indica*)和落叶树种黄槐(*Cassia surattensis*)、白玉兰(*Magnolia denudata*)、刺桐(*Erythrina indica*)、芙蓉(*Hibiscus mutabilis*)在营养利用上的特征,比较了固氮树种(羊蹄甲、黄槐)和非固氮树种的 N 内吸收差异,以期为园林树种合理经营、科学施肥提供理论依据。

## 1 材料与方法

**1.1 材料与研究地概况** 该研究选用的 8 种树种为福州市常见绿化园林树种,样树选自福州市大学城,所在地区福州市属于海洋性亚热带季风气候,全年冬短夏长,温暖湿润,无霜期达 326 d,年平均日照时数 1 700~1 980 h;年平均降水量 900~2 100 mm;年平均气温 16~20℃,最冷月 1~2 月,平均气温 6~10℃;最热月 7~8 月,平均气温达 24~29℃,年平均相对湿度 77%。

**1.2 样品采集及预处理** 分别于 2009 年 11 月(秋季)和 2010 年 3 月(春季)采集叶片。取样过程中,为了避免淋溶的影响,在取样前 3 d 内没有降雨,收集的树叶样品所处的方

**基金项目** 国家自然科学基金项目(31070548, 31170578)。

**作者简介** 韩世忠(1987-),男,河南新蔡人,硕士研究生,研究方向:森林生态系统碳氮循环,E-mail:hansz\_Elmer@163.com。\* 通讯作者,教授,从事森林碳氮循环方面研究,E-mail:r.gao@hotmail.com。

**收稿日期** 2013-08-02

位、叶龄、层次尽可能保持一致。成熟叶采集:选取林冠外围已充分展开且无衰老症状,其下部已呈衰老的叶片。新鲜凋落叶采集:根据凋落叶的颜色从地面上选取新鲜凋落叶。轻摇树枝,收集摇晃后脱落的叶色发生变化的叶片,这些叶片被认为已经和植物体相脱离<sup>[11]</sup>。将采集后叶片洗净,105℃下杀青 15 min,然后在 70℃烘箱中烘干至恒重,用植物磨碎机将叶片磨成粉末并过 0.5 mm 筛备用。

**1.3 样品分析** 样品消煮前再次在 75℃下烘干 8 h,然后在干燥器中冷却至室温后立即称样。样品用浓硫酸-过氧化氢消煮后,扩散法测定全氮,钼锑抗比色法测定全磷,火焰光度计法测定全钾。

**1.4 计算方法** 内吸收率的计算公式如下:

$$\text{内吸收率}(\%) = (Y - X) / Y \times 100$$

式中 X:新鲜凋落叶中养分(N、P、K)的浓度;Y:成熟叶中养分(N、P、K)的浓度

**1.5 数据分析** 所有数据均采用 Excel 2003 和 SPSS 13.0 进行统计分析和作图,不同树种、不同季节养分元素含量和内吸收率的差异显著性分析采用方差分析(ANOVA)和最小显著差异法(LSD),显著性水平设定为  $P = 0.05$ 。

## 2 结果与分析

**2.1 不同树种叶片养分浓度和内吸收率** 从表 1 可以看出,不同树种成熟叶片中 N、P、K 的含量均不相同,不同季节含量也有差异。对各养分含量及其变化进行方差分析结果

表明:春季与秋季,K 含量差异达到了极显著水平,并且春季高于秋季。除了榕树、芙蓉和刺桐春季 N 含量高于秋季外,其余 5 种树种都是春季低于秋季。而 P 含量,除了榕树和白玉兰春季略低于秋季外,其他 6 种树种都是春季高于秋季。不同树种之间,K 含量差异显著,而 N、P 含量差异达到了极显著水平,说明养分元素在不同树种中参与生理代谢作用不同,在树体内的积累和分配过程亦不同<sup>[23]</sup>。

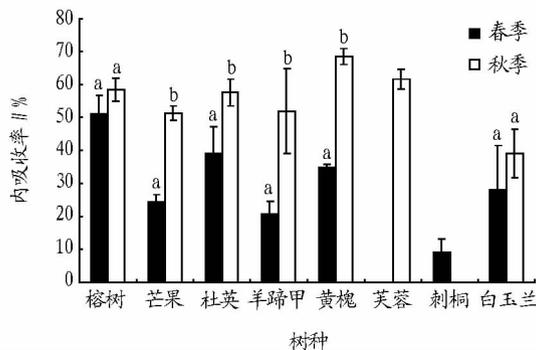
各树种的成熟叶营养元素 N、P、K 含量都大于新鲜凋落叶,方差分析显示,除了春季的芙蓉和秋季的刺桐外,其他树种叶片 N 内吸收现象明显;春季的芙蓉和刺桐以及秋季的羊蹄甲、黄槐、刺桐、白玉兰 P 内吸收现象不明显,其余树种叶片内吸收现象明显;在春季,各树种叶片对 K 都有明显内吸收,而秋季,只有芙蓉和刺桐 K 内吸收不明显,其余树种叶片都有明显内吸收现象,说明叶片在凋落前发生内吸收作用是一种比较普遍的现象。N 的内吸收率变幅在  $(9.11 \pm 3.89)\% \sim (68.42 \pm 2.44)\%$  之间,变化幅度较大;P 的内吸收率最低的为春季的芒果  $(9.94 \pm 5.31)\%$ ,最高的为秋季的榕树  $(60.54 \pm 13.74)\%$ ;而 K 的内吸收率整体偏高,且变化幅度也较小,在  $(24.66 \pm 12.14)\% \sim (77.15 \pm 5.21)\%$  之间。N、P、K 内吸收率方差分析显示,N 和 K 存在显著性差异( $P < 0.05$ ),而 N 和 P 及 P 和 K 则不存在显著性差异。说明同一树种对不同营养元素的内吸收率不同,不同树种对同一营养元素的内吸收率也有所差异。

表 1 叶片养分含量和内吸收率

元素	树种	成熟叶 // g/kg		新鲜凋落叶 // g/kg		内吸收率 // %	
		春季	秋季	春季	秋季	春季	秋季
N	榕树	5.80 ± 0.91	5.69 ± 0.49	2.84 ± 0.10	2.37 ± 0.03	51.12 ± 5.66Y	58.31 ± 3.45Y
	芒果	6.16 ± 0.46	7.13 ± 0.14	4.67 ± 0.32	3.48 ± 0.21	24.18 ± 2.28Y	51.25 ± 2.25Y
	杜英	5.45 ± 0.66	6.05 ± 0.23	3.32 ± 0.86	2.56 ± 0.23	39.11 ± 7.96Y	57.62 ± 4.05Y
	羊蹄甲	12.07 ± 0.30	13.65 ± 0.86	9.59 ± 0.47	6.57 ± 1.40	20.54 ± 4.02Y	51.84 ± 12.88Y
	黄槐	10.83 ± 0.14	10.93 ± 1.72	7.06 ± 0.15	3.45 ± 0.28	34.81 ± 0.91Y	68.42 ± 2.44Y
	芙蓉	15.18 ± 0.70	9.70 ± 0.14	14.71 ± 0.33	3.73 ± 0.23	3.04 ± 2.30N	61.59 ± 2.86Y
	刺桐	17.18 ± 0.40	11.08 ± 1.09	15.61 ± 0.41	9.24 ± 0.60	9.11 ± 3.89Y	16.65 ± 9.62N
	白玉兰	5.34 ± 0.76	7.16 ± 0.85	3.85 ± 0.49	4.36 ± 0.19	27.99 ± 13.42Y	39.06 ± 7.38Y
P	榕树	1.27 ± 0.13	1.47 ± 0.23	0.53 ± 0.02	0.56 ± 0.10	58.02 ± 5.88Y	60.54 ± 13.74Y
	芒果	1.28 ± 0.02	1.27 ± 0.01	1.15 ± 0.07	0.65 ± 0.09	9.94 ± 5.31Y	48.73 ± 6.70Y
	杜英	2.42 ± 0.51	1.62 ± 0.11	1.26 ± 0.07	0.86 ± 0.15	46.48 ± 8.90Y	46.93 ± 7.80Y
	羊蹄甲	3.15 ± 0.05	2.67 ± 0.30	2.32 ± 0.07	2.38 ± 0.14	26.39 ± 1.58Y	10.27 ± 6.84N
	黄槐	2.57 ± 0.01	2.38 ± 0.12	2.30 ± 0.04	1.97 ± 0.27	10.44 ± 1.46Y	16.65 ± 14.04N
	芙蓉	5.42 ± 0.41	2.67 ± 0.43	4.78 ± 0.35	1.65 ± 0.37	11.64 ± 6.73N	37.02 ± 17.73Y
	刺桐	3.29 ± 0.21	3.05 ± 0.92	2.61 ± 0.21	2.28 ± 0.49	20.45 ± 2.67Y	23.75 ± 7.97N
	白玉兰	1.20 ± 0.04	1.28 ± 0.05	1.14 ± 0.07	1.21 ± 0.08	4.91 ± 4.37N	4.87 ± 5.61N
K	榕树	18.42 ± 1.57	8.88 ± 0.36	6.55 ± 0.39	6.72 ± 1.65	64.36 ± 2.04Y	24.52 ± 16.81N
	芒果	10.39 ± 0.46	4.04 ± 0.38	3.73 ± 0.18	1.72 ± 0.01	64.03 ± 3.40Y	57.17 ± 4.47Y
	杜英	24.18 ± 1.72	9.89 ± 0.04	7.19 ± 0.35	6.76 ± 1.10	70.21 ± 2.05Y	31.67 ± 11.41Y
	羊蹄甲	22.03 ± 3.45	14.84 ± 0.58	6.29 ± 1.30	9.76 ± 0.72	70.46 ± 9.61Y	34.22 ± 5.23Y
	黄槐	15.26 ± 5.39	7.60 ± 0.97	4.25 ± 0.02	4.86 ± 0.02	70.12 ± 8.68Y	35.31 ± 8.25Y
	芙蓉	31.03 ± 2.61	9.09 ± 3.83	8.89 ± 2.54	3.39 ± 0.96	71.05 ± 9.55Y	61.16 ± 5.71N
	刺桐	19.07 ± 0.86	4.24 ± 0.65	4.46 ± 0.38	2.57 ± 0.97	76.56 ± 2.67Y	39.93 ± 17.16N
	白玉兰	24.20 ± 3.29	12.97 ± 2.10	5.48 ± 1.10	9.69 ± 1.46	77.15 ± 5.21Y	24.66 ± 12.14Y

注:表中数据为平均值 ± 标准差;内吸收率中 Y 表示成熟叶和新鲜凋落叶养分含量有显著性差异( $P < 0.05$ ),即内吸收现象明显;N 表示成熟叶和新鲜凋落叶养分含量无显著性差异( $P > 0.05$ ),即内吸收现象不明显。

**2.2 不同树种叶片养分内吸收季节变化** 由图 1 可知,芙蓉在春季、刺桐在秋季 N 的内吸收现象都不明显,其余 6 种树种 N 内吸收明显,且春季均低于秋季,其中芒果、杜英、羊蹄甲、黄槐春秋两季间呈现显著性差异。从图 2 可以看出,多种树种 P 的内吸收现象不明显,仅有榕树、芒果、杜英 3 种有明显内吸收作用,且都是春季低于秋季,其中芒果在春秋两季之间差异显著,榕树和杜英春秋两季间无显著差异。榕树、芙蓉和刺桐在秋季 K 的内吸收都不明显(图 3 和表 1),其余 5 种树种,除了芒果春秋两季无显著差异外,都呈现出春季明显高于秋季的现象。因此,对于春秋两季内吸收现象都明显的树种,N、P 的内吸收率均为春季低于秋季,而 K 则相反,春季高于秋季。



注:同一种树不同字母表示差异显著,下同。

图 1 不同季节 N 内吸收率

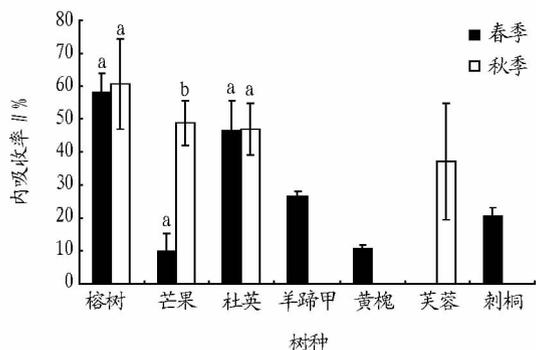


图 2 不同季节 P 内吸收率

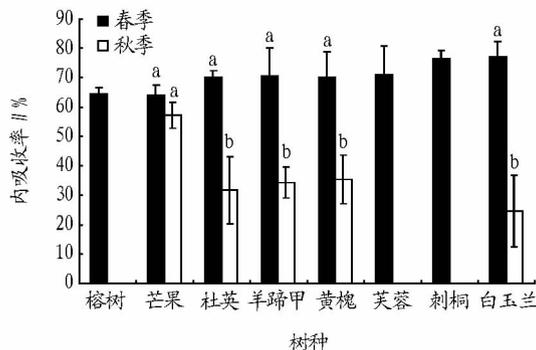


图 3 不同季节 K 内吸收率

**2.3 常绿树种和落叶树种的 N 内吸收率比较** 对 4 种常绿树种(榕树、芒果、杜英、羊蹄甲)和 4 种落叶树种(黄槐、芙蓉、刺桐、白玉兰)N、K 的内吸收率进行方差分析,可知 2 种生活

型树种的 N、K 内吸收率在春季和秋季均没有显著性差异( $P > 0.05$ )。

**2.4 固氮树种和非固氮树种的 N 内吸收率比较** 羊蹄甲和黄槐属豆科苏木亚科植物,均为固氮树种。由表 2 可以看出,2 个树种都具有内吸收作用,在春季和秋季,黄槐的 N 内吸收率均显著大于羊蹄甲。在春季,羊蹄甲和黄槐的 N 内吸收率都与非固氮树种的榕树有显著性差异,而与白玉兰和芒果差异不显著。此外,羊蹄甲与非固氮树种的杜英也存在显著性差异。羊蹄甲的 N 内吸收率小于所有非固氮树种,而黄槐的 N 内吸收率介于非固氮树种的最大值[榕树( $51.12 \pm 5.57$ )%]和最小值[芒果( $24.18 \pm 2.28$ )%]之间。在秋季,羊蹄甲和黄槐的 N 内吸收率只与非固氮树种的白玉兰存在显著性差异,与其他树种差异均不显著,且黄槐的 N 内吸收率在所有树种中最大。

表 2 固氮树种和非固氮树种 N 内吸收率 %

固氮类型	树种	春季	秋季
固氮树种	羊蹄甲	$20.54 \pm 4.02a$	$51.84 \pm 12.88a$
	黄槐	$34.81 \pm 0.91bd$	$68.52 \pm 2.44b$
非固氮树种	白玉兰	$27.99 \pm 13.42ab$	$39.06 \pm 7.38c$
	榕树	$51.12 \pm 5.57c$	$58.31 \pm 3.45ab$
	芒果	$24.18 \pm 2.28ab$	$51.25 \pm 2.25a$
	杜英	$39.11 \pm 7.96cd$	$57.67 \pm 4.05ab$

注:表中同列数据后不同字母表示差异显著( $P < 0.05$ )。

### 3 结论与讨论

**3.1 结论** (1)8 种树种的成熟叶片养分含量(N、P、K)均高于新鲜凋落叶,且大部分差异显著,说明叶片在凋落前 N、P、K 3 种养分元素大都发生了内吸收作用。N、P、K 的内吸收率(平均值  $\pm$  标准差)分别为( $9.11 \pm 3.89$ )% ~ ( $68.42 \pm 2.44$ )%、( $9.94 \pm 5.31$ )% ~ ( $60.54 \pm 13.74$ )% 和( $24.66 \pm 12.14$ )% ~ ( $77.15 \pm 5.21$ )%。其中,N 和 K 的内吸收率差异显著( $P < 0.05$ ),N 和 P 以及 P 和 K 之间差异并不显著。

(2)N 和 P 的内吸收率春季低于秋季,K 的内吸收率春季高于秋季。不同的养分元素,内吸收率季节动态不同。

(3)常绿树种和落叶树种 N 和 K 的内吸收率春秋两季均没有显著性差异,说明不同的生活型对植物的内吸收率影响并不显著。

(4)固氮树种(羊蹄甲和黄槐)与非固氮树种相比,N 内吸收率未出现显著差异,说明羊蹄甲和黄槐虽然都是固氮树种,但固氮作用对植物在 N 养分供给上作用并不明显。

### 3.2 讨论

**3.2.1 植物叶片养分内吸收的季节动态。** 通常在不同季节植物叶片的内吸收情况会有所差异。该研究表明,有明显内吸收现象的树种 N 和 P 的内吸收率,秋季都高于春季,这可能是由于春季树木处于生长期,外界的营养条件较好,植物除了内吸收作用外还有其他途径来获取养分;而到了秋季植物生长开始放缓,气候条件逐渐恶劣,植物处于营养储存阶段,此时植物需要通过养分内吸收来保存一定的营养成分<sup>[3]</sup>。叶功富<sup>[22]</sup>对福建东山短枝木麻黄的 N、P 内吸收的研

究也得出春季低于秋季的结果。理永霞<sup>[24]</sup>对3种桉树的内吸收研究发现,N内吸收率春季明显低于秋季,P的内吸收率春秋两季间无明显差异,而对于K则是春季高于秋季,这与该研究结果相似:K的内吸收表现出与N、P相反的趋势,春季高于秋季,这可能跟K在植物体内主要以游离态存在并且极易发生转移有关<sup>[25]</sup>。然而,陆瑾<sup>[3]</sup>对上海市广玉兰凋落叶的研究发现,N、P、K 3种养分内吸收率都是呈现出秋季高于春季的现象。李志安<sup>[26]</sup>对华南地区2种豆科植物马占相思和大叶相思的成熟叶研究发现,其养分内吸收并没有季节性格局,N、P、K 3种养分都呈现出不同的变化。由此可见,对于不同的树种,植物的内吸收率季节动态呈现差异性,季节变化只是影响植物叶片养分内吸收的主要因素之一。该研究还发现,对于同一树种,不同营养元素的内吸收率季节动态也有所不同。

**3.2.2 常绿树种和落叶树种的內吸收比较。**常绿和落叶是树木最主要的2种生活型,相对于落叶树种而言,常绿树种多分布于单位叶面积养分含量较低的地带,土壤中可供吸收的养分量低,叶片能得到的养分也较少<sup>[27]</sup>,常绿植物被认为有更高的营养利用技巧,而较高的内吸收率是增大营养使用效率的一种方式。故有不少学者认为常绿植物可能比落叶植物有更高的内吸收率<sup>[11]</sup>。Aerts<sup>[8]</sup>研究发现,与落叶树种相比,常绿树种对N、P的内吸收率更高。Killingbeck<sup>[12]</sup>比较了常绿和落叶2种生活型植物叶片的内吸收,认为常绿树种通过内吸收机制可以使落叶内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。Del Arco<sup>[28]</sup>的研究却得到了相反的结论,认为落叶树种的养分内吸收更多。王文卿<sup>[14]</sup>综合比较了22种常绿树种和31种落叶树种发现,落叶树种对N、P、K 3种元素的内吸收率均显著高于常绿树种。王希华<sup>[11]</sup>对18种常绿树种和落叶树种内吸收率对比研究发现二者对N的内吸收率并无明显差异。薛立<sup>[29-30]</sup>对日本中部10种树木的研究也发现,常绿阔叶树种的N平均内吸收率与落叶树种相似,Pugnaire<sup>[31]</sup>的研究也证明了这种观点。该研究结果表明,常绿树种和落叶树种对N、K的内吸收率均没有明显差异,这与Pugnaire等研究结果相似。说明在特定的立地条件下,不同的生活型对植物内吸收作用并不明显。目前对于不同生活型植物内吸收作用的研究还比较薄弱,已有的研究大都集中在落叶树种,对常绿树种的研究较少,并且对养分内吸收机理的研究还存在很大争议。今后应加强对落叶树种和常绿树种营养转移机制的综合研究,了解其循环特性,将有助于提高对植物养分内吸收作用的认识。

**3.2.3 固氮树种和非固氮树种內吸收差异。**有研究表明,与固氮植物相比,非固氮植物的养分内吸收率更高<sup>[22]</sup>。Killingbeck<sup>[12]</sup>发现固氮树种的落叶中N含量的平均值约为1.61%,接近非固氮树种(0.87%)的2倍,说明植物体内N营养的丰缺影响N的内吸收。张立华<sup>[32]</sup>对福建东山沿海防护林主要的4种树种研究发现,固氮树种叶片中的N含量高于非固氮树种,内吸收率低于非固氮树种,他认为固氮树种通过固氮

效应提高了土壤中氮的有效性,从而使叶片中的氮含量高于非固氮树种,固氮树种的固氮效应降低了植物叶片对N内吸收的依赖。Aerts<sup>[4]</sup>通过对不同树种的养分内吸收研究认为,N的平均内吸收率为 $(50.3 \pm 17.3)\%$  ( $n=287$ );李志安<sup>[26]</sup>对华南地区2种豆科人工林研究发现,马占相思与大叶相思N内吸收率低于上述平均值。然而,叶功富<sup>[22]</sup>对福建东山短枝木麻黄的研究表明,木麻黄虽然为固氮树种,但N内吸收率却高于上述Aerts研究成果,与李志安研究结果截然相反。一方面可能与固氮树种的种类有关,不同的固氮树种,其固氮能力会有所差异,因此通过固氮作用提供的养分N含量也不同,从而N内吸收率也会不同;另一方面可能与他们研究的立地条件不一样有关,不同的立地条件,其土壤环境会有较大差异,从而影响植物对N的内吸收率。该研究所选的2种固氮树种(羊蹄甲和黄槐)与其他非固氮树种立地条件相同,研究结果显示,固氮树种和非固氮树种的N内吸收率并不存在显著差异。说明立地条件并不是影响植物N内吸收率高低的唯一因素,此外,虽然羊蹄甲和黄槐都是固氮树种,但其固氮作用对植物在N养分供给上作用并不明显。

#### 参考文献

- [1] AERTS R, CHAPIN F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns [J]. *Advances in Ecological Research*, 2000, 30(1): 1-67.
- [2] VENTERINK H O, WASSEN M J, VERKROOST A W M, et al. Species richness - productivity patterns differ between N-, P-, and K-limited wetlands [J]. *Ecology*, 2003, 84(8): 2191-2199.
- [3] 陆瑾. 广玉兰凋落叶 N·P·K 元素的营养转移 [J]. *安徽农业科学*, 2006, 34(16): 3897-3898.
- [4] AERTS R. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? [J]. *Journal of Ecology*, 1996, 84(4): 597-608.
- [5] MEIER C E, GRIER C C, COLE D W. Below and aboveground N and P use by *Abies amabilis* stands [J]. *Ecology*, 1985, 66(6): 1928-1942.
- [6] 吴世军, 王赞博, 王文卿. 红树植物叶片衰老过程中养分的内吸收 [J]. *泉州师范学院学报*, 2012, 30(6): 47-52.
- [7] 曾德慧, 陈广生, 陈伏生, 等. 不同林龄樟子松叶片养分含量及其再吸收效率 [J]. *林业科学*, 2005, 41(5): 21-27.
- [8] AERTS R. Nutrient use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands [J]. *Oecologia*, 1990, 84: 391-397.
- [9] SANTA R I, LEONARDI S, RAPP M. Foliar nutrient dynamics and nutrient-use efficiency in *Castanea sativa* coppice stands of southern Europe [J]. *Forestry*, 2001, 74(1): 1-10.
- [10] 徐福余, 王力华, 李培芝, 等. 若干北方落叶树木叶片养分的内外迁移 I. 浓度和含量的变化 [J]. *应用生态学报*, 1997, 8(1): 1-6.
- [11] 王希华, 黄建军, 闫恩荣. 天童常绿阔叶林若干树种的叶片营养转移研究 [J]. *广西植物*, 2004, 24(1): 81-85.
- [12] KILLINGBECK K T. Nutrient in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency [J]. *Ecology*, 1996, 77(6): 1716-1727.
- [13] VAN HEERWAARDEN L M, TOET S, AERTS R. Nitrogen and phosphorus resorption efficiency and proficiency in six sub-arctic bog species after 4 years of nitrogen fertilization [J]. *Journal of Ecology*, 2003, 91(6): 1060-1070.
- [14] 王文卿, 林鹏. 树木叶片衰老过程中养分元素内吸收研究 [J]. *武汉植物学研究*, 1999, 17(S1): 117-122.
- [15] 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 Environments*, 2005, 63(1): 191-202.
- [16] 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 I. 落叶前后各部位养分浓度及养分贮量变化 [J]. *应用生态学报*, 1992, 3(4): 296-301.
- [17] 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 [J]. *应用生态学报*, 1993, 4(1): 27-31.

将成为我国第一个自主知识产权的渔用疫苗。但是,我国大部分针对爱德华氏菌的疫苗仍停留在实验室阶段,这是因为爱德华氏菌不同菌株间存在血清型的多态性,使开发具有广泛应用性的疫苗成为难题<sup>[18-19]</sup>。因此,建立一种有效的、能够预防和控制爱德华氏菌感染的措施就需要对该病原菌的毒力相关因子、鱼类的免疫能力以及病原菌与鱼类免疫器官之间的相互作用关系进行深入、全面的研究。随着生物技术的迅速发展,PCR、微阵列分析等分子生物学技术极大地促进了抗原的发现,方便了候选疫苗的构建、对疫苗使用效果的评估、疫苗作用方式及引起宿主反应等的研究,也为改进现有爱德华氏菌疫苗或研制新疫苗提供了契机<sup>[20]</sup>。王玉<sup>[21]</sup>利用 GenBank 数据库已有的外膜蛋白基因序列,扩增到 10 株气单胞菌 II 型孔蛋白全长基因和 5 株爱德华氏菌 *ompS2* 基因,对 1 株嗜水气单胞菌 (B11) 和 1 株迟钝爱德华氏菌 (B79) 的外膜蛋白基因全长进行了蛋白质结构分析和免疫原性预测,通过连接产物和表达载体 pGEX2HT-His 的双酶切和体外连接,成功构建了双基因连接表达载体 pGEX-2HT-His-Aero-Edwa,该重组表达产物能够诱导欧洲鳗鲡 (*Anguilla anguilla*) 产生特异性抗体,鳗鲡经不同含量的表达蛋白免疫后,于第 14 天产生了一定效价的抗体,其中高剂量表达蛋白免疫组略高于低剂量组,而后者又高于 PBS 注射对照组。第 28 天,表达蛋白免疫注射组(包括 50 μg/尾和 100 μg/尾)抗体效价均显著高于对照组 ( $P < 0.05$ ),表明利用该方法开发疫苗是可行的。

#### 参考文献

- [1] HOLT J G, KRIEG N R, SNEATH P H A, et al. *Bergey's Manual of Determinative Bacteriology* ( Ninth Edition ) [ M ]. Baltimore: Williams & Wilkins, 1994: 204 - 225.
- [2] MAITI N K, MANDAL A, MOHANTY S, et al. Phenotypic and genetic characterization of *Edwardsiella tarda* isolated from pond sediments [ J ]. *Comp Immunol Microbiol Infect Dis*, 2009, 32(1): 128.
- [3] ZHAO X R. The structure and function of bacterial outer membrane proteins [ J ]. *Chinese Journal of Veterinary Science and Technology*, 1999, 29(10): 20 - 23.
- [4] KAWAI K, LIU Y, OHNISHI K, et al. A conserved 37 kDa outer membrane protein of *Edwardsiella tarda* is an effective vaccine candidate [ J ]. *Vaccine*, 2004, 22: 3411 - 3418.
- [5] NAYAK S K, SWAIN P, NANDA P K, et al. Effect of endotoxin on the immunity of Indian major carp, *Labeo rohita* [ J ]. *Fish & Shellfish Immunology*, 2008, 24: 394.

- [6] LOESSNER H, ENDMANN A, LESCHNER S, et al. Improving live attenuated bacterial carriers for vaccination and therapy [ J ]. *Int J Med Microbiol*, 2008, 298(1/2): 21 - 26.
- [7] 张晓佩, 龚晖, 陈如敬, 等. 迟钝爱德华氏菌鞭毛蛋白的提取与分析 [ J ]. *福建农业学报*, 2008, 23(1): 35 - 38.
- [8] STEFAN HE KAUFMANN, MARTIN GENGENBACHER. Recombinant live vaccine candidates against tuberculosis [ J ]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2012, 23(6): 900 - 907.
- [9] MU W, GUAN L, YAN Y, et al. A novel in vivo inducible expression system in *Edwardsiella tarda* for potential application in bacterial polyvalence vaccine [ J ]. *Fish Shellfish Immunol*, 2011, 31(6): 1097 - 1105.
- [10] GEORGIU G, STATHOPOULOS C, DAUGHERTY P S et al. Display of heterologous proteins on the surface of microorganisms: from the screening of combinatorial libraries to live recombinant vaccines [ J ]. *Nature*, 1997, 15: 29 - 34.
- [11] WANG B, MO Z L, XIAO P, et al. EseD, a Putative T3SS Translocon for Component of *Edwardsiella tarda*, Contributes to Virulence in Fish and is a Candidate Vaccine Development [ J ]. *Marine Biotechnology*, 2010, 12(6): 678 - 685.
- [12] XIAO J F, CHEN T, LIU B, et al. *Edwardsiella tarda* mutant disrupted in type III secretion system and chorismic acid synthesis and cured of a plasmid as a live attenuated vaccine in turbot [ J ]. *Fish & Shellfish Immunology*, 2013, 35(3): 632 - 641.
- [13] QIN H, JIN X, HUANG W, et al. Production of an anti-idiotypic antibody single chain variable fragment vaccine against *Edwardsiella tarda* [ J ]. *Acta Biochim Biophys Sin.* (Shanghai), 2010, 42(2): 129 - 136.
- [14] 熊静. 鳗鲡病原性共同外膜片段的筛选及其表达产物的免疫原性研究 [ D ]. 北京: 中国科学院水生生物研究所, 2009.
- [15] DANG W, ZHANG M, SUN L. *Edwardsiella tarda* DnaJ is a virulence-associated molecular chaperone with immunoprotective potential [ J ]. *Fish Shellfish Immunology*, 2011, 31(2): 182 - 188.
- [16] COLLIER B A G, CLEMENTS D E, BETT A T, et al. The development of recombinant subunit envelope-based vaccines to protect against dengue virus induced disease [ J ]. *Vaccine*, 2011, 29(42): 7267 - 7275.
- [17] ZHANG M, WU H, LI X, et al. *Edwardsiella tarda* flagellar protein FlgD: a protective immunogen against edwardsiellosis [ J ]. *Vaccine*, 2012, 30(26): 3849 - 3856.
- [18] SUN Y, LIU C S, SUN L. Identification of an *Edwardsiella tarda* surface antigen and analysis of its immunoprotective potential as a purified recombinant subunit vaccine and a surface-anchored subunit vaccine expressed by a fish commensal strain [ J ]. *Vaccine*, 2010, 28(40): 6603 - 6608.
- [19] SUN Y, LIU C S, SUN L. Comparative study of the immune effect of an *Edwardsiella tarda* antigen in two forms: Subunit vaccine vs DNA vaccine [ J ]. *Vaccine*, 2011, 29(11): 2051 - 2057.
- [20] 熊静, 关瑞章, 郭松林, 等. 鱼类病原菌外膜蛋白及其免疫原性研究进展 [ J ]. *水生生物学报*, 2011, 35(1): 163 - 169.
- [21] 王玉. 鳗鲡病原性气单胞菌与爱德华氏菌外膜蛋白基因工程二联表达载体的构建、表达、纯化与免疫原性初步研究 [ D ]. 厦门: 集美大学, 2012.

(上接第 10322 页)

- [18] 费世民. 火炬松人工林养分体内转移与内循环研究 [ J ]. *林业科学*, 2001, 37(3): 14 - 19.
- [19] 李荣华, 汪思龙, 王清奎. 不同林龄马尾松针叶凋落前后养分含量及回收特征 [ J ]. *应用生态学报*, 2008, 19(7): 1443 - 1447.
- [20] 何维明, 张新时. 沙地柏对毛乌素沙地 3 种生境中养分资源的反应 [ J ]. *林业科学*, 2002, 38(5): 1 - 6.
- [21] 曾琦, 高国伟, 林益明, 等. 红树植物白骨壤叶片衰老过程的氮磷内吸收变化研究 [ J ]. *厦门大学学报: 自然科学版*, 2008, 47(S2): 181 - 185.
- [22] 叶功富, 张立华, 林益明, 等. 福建东山短枝木麻黄小枝氮磷含量及其再吸收率季节动态 [ J ]. *生态学报*, 2009, 29(12): 6519 - 6526.
- [23] 刘增文, 李雅素, 吕月玲. 林木养分内循环研究初报 [ J ]. *林业科技*, 1997, 22(3): 1 - 4.
- [24] 理永霞, 茶正早, 罗微, 等. 3 种桉树幼苗叶片养分变化及其转移特性 [ J ]. *林业科学*, 2009, 45(1): 152 - 157.
- [25] 王存国, 韩士杰, 周玉梅, 等. 长白山阔叶红松林群落的细根现存量及养分内循环 [ J ]. *林业科学*, 2012, 48(3): 148 - 153.

- [26] 李志安, 邹碧, 曹裕松, 等. 华南两种豆科人工林体内养分转移特性 [ J ]. *生态学报*, 2003, 23(7): 1395 - 1402.
- [27] 孙书存, 陈灵芝. 东灵山地区辽东栎叶养分的季节动态与回收效率 [ J ]. *植物生态学报*, 2001, 25(1): 76 - 82.
- [28] DEL ARCO J M, ESCUDERO A, GARRIDO M V. Effects of site characteristics on nitrogen retranslocation from senescing leaves [ J ]. *Ecology*, 1991, 72(2): 701 - 708.
- [29] 薛立, 罗山, 谭天泳. 日本中部 10 种树木叶片中氮和磷的季节变化及其转移 [ J ]. *应用生态学报*, 2003, 14(6): 875 - 878.
- [30] 薛立, 罗山. 常绿和落叶阔叶树叶片中 N 和 P 的变化及转移 [ J ]. *林业科学*, 2003, 16(2): 166 - 170.
- [31] PUGNAIRE F I, CHAPIN F S. Controls over nutrient resorption from leaves of evergreen Mediterranean species [ J ]. *Ecology*, 1993, 74(1): 124 - 129.
- [32] 张立华, 林益明, 叶功富, 等. 不同林分类型叶片氮磷含量、氮磷比及内吸收率 [ J ]. *北京林业大学学报*, 2009, 31(5): 67 - 72.