

# 施肥对短枝木麻黄幼苗总酚和可溶性缩合单宁含量的影响\*

张立华<sup>1</sup> 林益明<sup>2\*</sup> 叶功富<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>福建省林业科学研究院, 福州 350012 <sup>2</sup>厦门大学生命科学学院, 福建厦门 361005)

**摘要** 研究了施用氮肥和磷肥对短枝木麻黄幼苗总酚 (total phenolics, TP) 和可溶性缩合单宁 (extractable condensed tannin, ECT) 含量的影响, 探讨短枝木麻黄单宁形成的养分效应。结果表明: 施加氮肥使短枝木麻黄幼苗小枝的 TP 和 ECT 含量显著降低, 支持碳氮平衡假说和生长分化平衡假说, 但对氮含量没有显著影响, 从而导致 TP/N 和 ECT/N 降低; 施加磷肥对 TP 和 ECT 含量没有显著影响; 随着处理时间的延长, 短枝木麻黄幼苗小枝 TP 含量升高了 9.91% ~ 14.32%, 而 ECT 含量降低了 14.32% ~ 298.88%; TP 或 ECT 与有机物质含量的关系则相反, 表明不同类型单宁的合成途径不同, 但由于 TP 和 ECT 均与氮含量无显著相关性, 故不支持蛋白质竞争模型; 在贫瘠土壤条件下, TP/N 和 ECT/N 的水平较高, 有利于提高短枝木麻黄的防御水平, 降低凋落物的分解率, 减少养分损失, 从而保持较高的生产力。

**关键词** 短枝木麻黄 氮肥 磷肥 总酚 可溶性缩合单宁

**文章编号** 1001-9332(2010)08-1959-08 **中图分类号** Q948.1 **文献标识码** A

**Effects of fertilization on *Casuarina equisetifolia* seedlings total phenolics and extractable condensed tannin contents** ZHANG Li-hua<sup>1</sup>, LIN Yi-ming<sup>2</sup>, YE Gong-fu<sup>1</sup> (<sup>1</sup>*Fujian Academy of Forestry Sciences, Fuzhou 350012, China*; <sup>2</sup>*School of Life Sciences, Xiamen University, Xiamen 361005, Fujian, China*). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2010, 21(8): 1959-1966

**Abstract** This paper studied the effects of nitrogen- and phosphorus fertilization on the total phenolics (TP) and extractable condensed tannin (ECT) contents in the branchlets of *Casuarina equisetifolia* seedlings, aimed to approach the nutrient effect on tannin production. Under nitrogen fertilization, the TP and ECT contents decreased significantly, which supported the hypotheses of carbon-nitrogen balance (CNB) and growth-differentiation balance (GDB), but the plant nitrogen content had less change, resulting in the decrease of TP/N and ECT/N ratios. Phosphorus fertilization had no significant effects on the TP and ECT production. With prolonged treatment time, the TP content in the branchlets of *C. equisetifolia* seedlings increased by 9.91% - 14.32%, but the ECT content decreased by 14.32% - 298.88%. The TP and ECT had opposite relationships with organic matters content, showing that different types of tannin had different biosynthetic pathways. However, both TP and ECT had no significant correlation with nitrogen content, and thus, the protein competition model (PCM) was not supported. Under nutrient-poor condition, the TP/N and ECT/N ratios were relatively high, which would be beneficial for the improvement of defense ability, the decrease of litter decomposition ratio and nutrient loss, and the maintenance of high productivity of *C. equisetifolia* plantations.

**Key words** *Casuarina equisetifolia*; nitrogen fertilizer; phosphorus fertilizer; total phenolics; extractable condensed tannin

\* 国家“十一五”科技支撑计划项目 (2006BAD03A14-01)和国家林业局南方山地用材林培育重点实验室和福建省森林培育与林产品加工利用重点实验室项目资助。

\*\* 通讯作者. E-mail: linyim@xmu.edu.cn

2010-01-25收稿, 2010-05-25接受。

植物单宁又称植物多酚,是一类广泛存在于植物体内的次生代谢产物,其形成受多种环境因素,尤其是土壤养分状况的影响.研究表明,养分胁迫会促进植物体内单宁的形成,养分有效性越低,植物体内单宁的含量就越高<sup>[1-2]</sup>,这与碳氮平衡假说<sup>[3]</sup>、生长分化平衡假说<sup>[4]</sup>及蛋白质竞争模型<sup>[5]</sup>的预测结果相一致.也有研究认为,植物叶片中酚类物质含量随养分有效性的升高而升高<sup>[6-7]</sup>,或者二者之间没有必然的联系<sup>[8]</sup>.产生这两种截然相反结论的原因:一方面可能是由于不同植物对养分的需求程度不同,同一养分水平对不同植物的影响存在差异;另一方面,除了营养条件之外,光照、水分、碳的有效性等因素也会对多酚的形成产生影响<sup>[2]</sup>.在大多数陆地生态系统中,氮和磷的有效性限制了植物的生长<sup>[9-10]</sup>,也影响了植物体内单宁的形成,因此,许多研究是针对氮和磷,尤其是氮对植物单宁形成的影响而开展的.

短枝木麻黄 (*Casuarina equisetifolia*) 具有较强的耐旱、耐盐碱、耐瘠薄和防风固沙能力,是我国东南地区沿海防护林的主要造林树种之一,在改善当地生态环境方面发挥着重要的作用.由于长期适应干旱缺水的滨海沙地环境,短枝木麻黄的形态结构特征发生了一系列的变化,叶片严重退化成鳞片状,由小枝(叶状枝)代替叶片行使光合、蒸腾等生理功能;其体内具有较高的单宁含量,树皮可作为生产栲胶的工业原料.短枝木麻黄虽为固氮树种,但养分缺乏仍是影响其生长的重要因素之一,其中磷肥的缺乏尤为严重.研究不同养分状况下植物单宁的形成及其与有机物质之间的关系对进一步揭示单宁的形成机制具有重要的科学意义.为此,本文通过分析氮肥和磷肥及其交互效应对短枝木麻黄幼苗小枝中单宁和淀粉等有机物质形成的影响,揭示植物单宁形成的养分效应,为预测小枝中较高的单宁含量对短枝木麻黄人工林生产力和生态系统养分循环的影响提供依据.

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料

2006年9月,在福建省惠安县赤山林场10年生优良短枝木麻黄母树上采取长度10 cm左右的小枝,置于玻璃瓶中进行水培,生根后栽入营养袋,常规管理.

### 1.2 试验设计

2008年3月,在福建省林业科学研究院苗圃内

进行盆栽试验,将生长状态基本一致的1.5年生扦插苗移栽到35 cm × 28 cm的塑料盆中,平均苗高(132.88 ± 20.76) cm,平均地径(0.82 ± 0.14) cm,栽培基质为红壤和河沙混合基质1:1(体积比),每盆用量5 kg并进行除草和浇水等常规管理,基质中的养分含量为:全氮(0.230 ± 0.056) g · kg<sup>-1</sup>;水解氮(8.433 ± 1.625) mg · kg<sup>-1</sup>;全磷(0.013 ± 0.008) g · kg<sup>-1</sup>;有效磷(0.148 ± 0.029) mg · kg<sup>-1</sup>;全钾(11.268 ± 2.316) g · kg<sup>-1</sup>;速效钾(10.596 ± 1.953) mg · kg<sup>-1</sup>;有机质(2.824 ± 0.687) g · kg<sup>-1</sup>.按照正交表设计氮、磷施用量的2因素3水平的正交试验(表1),N<sub>0</sub>、N<sub>2</sub>和N<sub>4</sub>分别表示不施氮肥(对照CK)处理、每盆施2 g氮肥处理和每盆施4 g氮肥处理;P<sub>0</sub>、P<sub>2</sub>和P<sub>4</sub>分别表示不施磷肥处理、每盆施2 g磷肥处理和每盆施4 g磷肥处理.在3和5月各施肥1次,盆栽试验每处理9盆.氮肥为尿素,含氮量46.4%;磷肥为过磷酸钙,含P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 12%.

### 1.3 分析方法

总酚含量的测定采用普鲁士蓝法<sup>[11]</sup>;可溶性缩合单宁(extractable condensed tannins ECT),蛋白质结合缩合单宁(protein-bound condensed tannins PBCT)和纤维素结合缩合单宁(fiber-bound condensed tannins FBCT)采用正丁醇-盐酸法;总缩合单宁(total condensed tannins TCT)为可溶性缩合单宁、蛋白质结合缩合单宁和纤维素结合缩合单宁之和<sup>[12]</sup>.除总酚以单宁酸为标准物外,可溶性缩合单宁、蛋白质结合缩合单宁和纤维素结合缩合单宁的测定均以纯化的短枝木麻黄小枝缩合单宁为标准物.可溶性糖和淀粉含量的测定采用蒽酮比色法,分别以市售分析纯蔗糖和淀粉作为标准物<sup>[13]</sup>,叶绿素和类胡萝卜素含量采用比色法<sup>[13]</sup>.各指标在处理

表1 短枝木麻黄幼苗各处理施肥量

Tab 1 Fertilizer application on *Casuarina equisetifolia* seedlings under different treatments

编号 No	氮肥 Nitrogen fertilizer (g · pot <sup>-1</sup> )	磷肥 Phosphorus fertilizer (g · pot <sup>-1</sup> )
1	2	2
2	2	4
3	0	0
4	0	2
5	4	0
6	4	2
7	2	0
8	4	4
9	0	4

90和 180 d后各测定 1次, 每次随机取 3盆作为 3个重复.

1.4 数据处理

采用 SPSS for Windows 15.0 进行统计分析. 不同处理间(控制、氮肥、磷肥和氮肥 + 磷肥)短枝木麻黄小枝中总酚、可溶性缩合单宁等含量的差异采用单因素方差分析(one-way ANOVA), 各因素(处理时间、氮肥和磷肥)及其交互效应对各物质含量的影响采用多因素方差分析, 并利用多重比较方法(S-N-K)检验各处理间的差异显著性, 相关分析采用线性相关分析和偏相关分析.

2 结果与分析

2.1 施肥处理对短枝木麻黄幼苗小枝总酚和可溶性缩合单宁含量的影响

由图 1可以看出, 培养 90 d后, 在相同水平的

磷肥处理下, 不同氮肥处理之间没有显著差异, 而在相同氮肥水平下, 高磷(P<sub>4</sub>)处理的总酚含量比中低水平磷肥(P<sub>2</sub>和 P<sub>0</sub>)处理下高 12.11% ~ 18.95%; 处理 180 d后, 除 N<sub>4</sub>与 P<sub>2</sub>处理的水平较低之外, P<sub>2</sub>和 P<sub>0</sub>处理的总酚含量较处理 90 d时升高了 9.91% ~ 14.32%, 而在 P<sub>4</sub>处理中, 其含量随时间的变化不显著.

处理 90 d后, P<sub>2</sub>处理的可溶性缩合单宁含量最低; 处理 180 d后其含量降低 14.32% ~ 298.88%, 其中 P<sub>4</sub>处理的降低幅度最大, 与处理 90 d时相反, P<sub>2</sub>处理下的含量最高.

经多因素方差分析, 施加氮肥对短枝木麻黄幼苗小枝总酚和可溶性缩合单宁含量的影响显著(表 2), 且二者的含量均随氮肥的施加而降低; 而磷肥对总酚的影响显著(P < 0.01), 对可溶性缩合单宁含量则没有显著影响(P > 0.05).

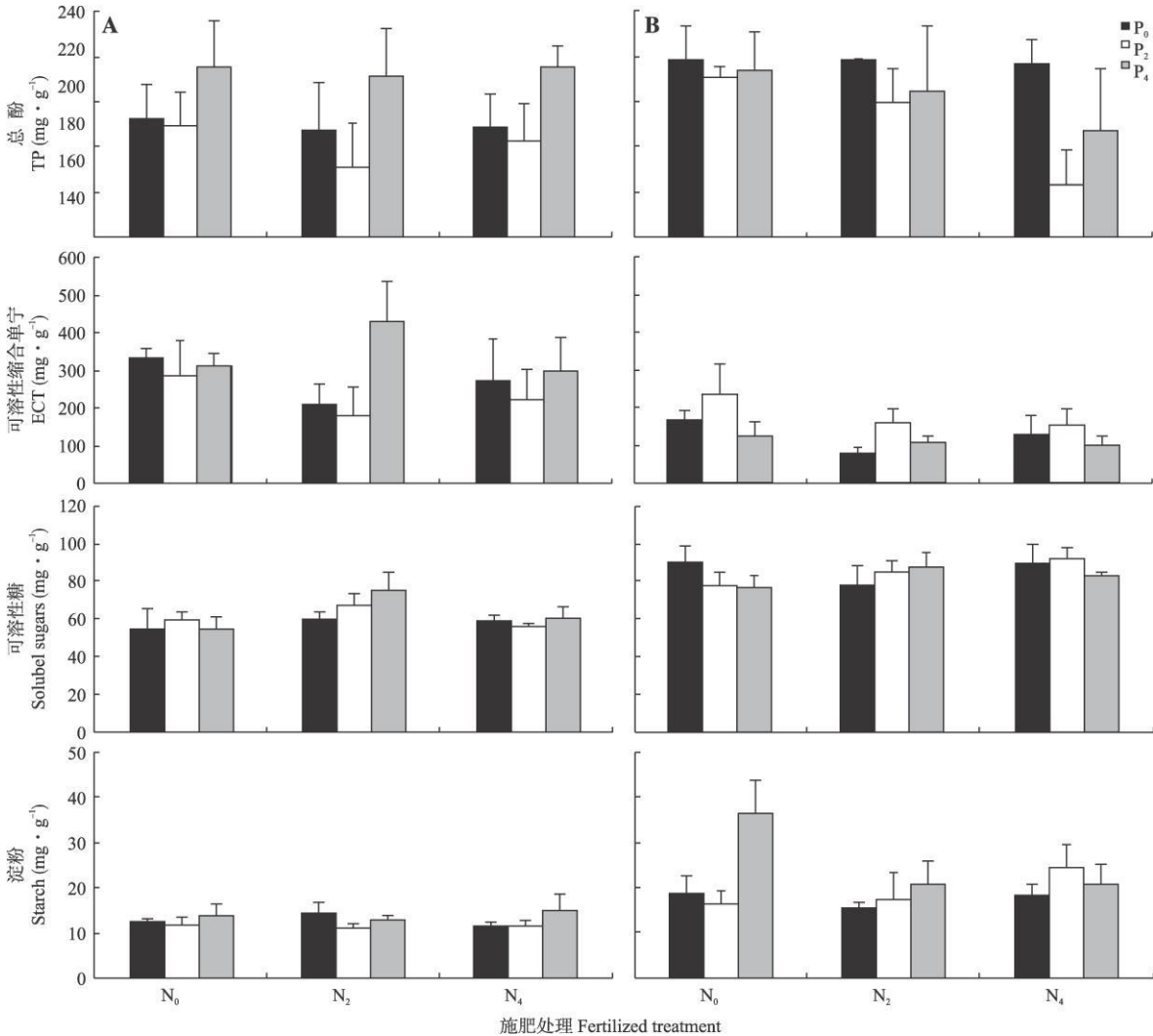


图 1 不同施肥处理下短枝木麻黄幼苗总酚、可溶性缩合单宁、可溶性糖和淀粉含量  
Fig 1 TP and ECT soluble sugars and starch contents in *Casuarina equisetifolia* seed lings under d ifferent fertilizer treatents  
A: 90 d B: 180 d N<sub>0</sub>: 0 g N · pot<sup>-1</sup>; N<sub>2</sub>: 2 g N · pot<sup>-1</sup>; N<sub>4</sub>: 4 g N · pot<sup>-1</sup>; P<sub>0</sub>: 0 g P · pot<sup>-1</sup>; P<sub>2</sub>: 2 g P · pot<sup>-1</sup>; P<sub>4</sub>: 4 g P · pot<sup>-1</sup>. 下同 The same below.

2.2 施肥处理对短枝木麻黄幼苗小枝可溶性糖和淀粉含量的影响

由图 1 可以看出, 培养 90 d 后, 在各水平磷肥处理下, 短枝木麻黄小枝可溶性糖含量在 N<sub>2</sub> 处理中最高, 显著高于淀粉含量; 处理 180 d 后, 各处理中短枝木麻黄小枝可溶性糖和淀粉含量均有不同程度的升高. 处理时间、氮肥及其交互效应对可溶性糖的含量影响显著 (表 2). 除了氮肥对淀粉含量影响不显著 (P = 0.054) 外, 其他因素及其交互效应均对其产生显著影响.

相关分析结果表明, 短枝木麻黄小枝中总酚与可溶性糖和淀粉含量之间呈正相关, 但不显著 (P >

0.05), 而可溶性缩合单宁与可溶性糖和淀粉之间均呈显著的负相关 (P < 0.01) (图 3). 表明不同类型的单宁与部分碳水化合物之间的关系存在差异, 甚至相反.

2.3 施肥处理对短枝木麻黄幼苗小枝叶绿素和类胡萝卜素含量的影响

由表 3 可以看出, 随着处理时间的延长, 短枝木麻黄小枝叶绿素 a、b 和类胡萝卜素含量总体上有不同程度的升高, 由于叶绿素 b 比叶绿素 a 的增幅更大, 因而, 叶绿素 a/b 在处理 180 d 后的水平低于处理 90 d 在 P<sub>2</sub> 处理下, 随着施入氮肥水平的增加, 叶绿素 a、b 和类胡萝卜素含量均呈上升趋势, 而在 P<sub>0</sub>

表 2 处理时间、氮和磷及其交互效应对短枝木麻黄幼苗小枝性状影响的方差分析

Tab 2 Analysis of variance for effects of treatment time, nitrogen and phosphorus on branchlets characterization of *Casuarina equisetifolia* seedlings

因素 Factors	总酚 TP	可溶性 缩合单宁 ECT	可溶性糖 Soluble sugar	淀粉 Starch	叶绿素 a Chlorophyll a	叶绿素 b Chlorophyll b	叶绿素 a/b Chlorophyll a/b	类胡 萝卜素 Carotenoid	N	P	TP/N	ECT/N
T	0.078	***	***	***	**	***	***	0.052	**	***	0.152	***
N	0.060	*	*	0.054	0.119	0.206	0.597	0.292	0.614	0.434	0.173	0.050
P	**	0.315	0.848	***	**	*	0.667	***	*	***	0.296	0.907
T × N	0.089	0.842	*	*	0.308	0.777	0.568	0.172	0.730	*	0.286	0.989
T × P	**	***	0.148	*	0.650	0.491	0.913	0.526	0.066	***	0.104	*
N × P	0.590	*	*	**	**	0.057	*	0.051	0.834	*	0.844	0.230
T × N × P	0.514	0.383	0.322	**	0.642	0.852	0.614	0.806	0.920	0.641	0.871	0.802

T: 时间 Time; N: 氮肥 Nitrogen fertilizer; P: 磷肥 Phosphorus fertilizer; \* P < 0.05; \*\* P < 0.01; \*\*\* P < 0.001.

表 3 各施肥处理下短枝木麻黄幼苗叶绿素、类胡萝卜素和叶绿素 a/b 的变化

Tab 3 Changes in chlorophyll, carotenoid contents and chlorophyll a/b ratios of *Casuarina equisetifolia* seedlings under different fertilizer treatments (mean ± SD)

处理 Treatments	处理时间 Treatment time (d)	叶绿素 a Chlorophyll a (mg·g <sup>-1</sup> )	叶绿素 b Chlorophyll b (mg·g <sup>-1</sup> )	叶绿素 a/b Chlorophyll a/b	类胡萝卜素 Carotenoid (mg·g <sup>-1</sup> )
N <sub>0</sub> P <sub>0</sub>	90	1.29 ± 0.05	0.41 ± 0.00	3.14 ± 0.11	0.28 ± 0.01
	180	1.40 ± 0.16	0.49 ± 0.04	2.85 ± 0.11	0.30 ± 0.04
N <sub>0</sub> P <sub>2</sub>	90	1.31 ± 0.07	0.43 ± 0.03	3.05 ± 0.11	0.28 ± 0.01
	180	1.36 ± 0.04	0.51 ± 0.02	2.66 ± 0.03	0.29 ± 0.01
N <sub>0</sub> P <sub>4</sub>	90	1.38 ± 0.02	0.45 ± 0.01	3.05 ± 0.09	0.29 ± 0.01
	180	1.51 ± 0.03	0.57 ± 0.03	2.67 ± 0.07	0.33 ± 0.01
N <sub>2</sub> P <sub>0</sub>	90	1.36 ± 0.01	0.44 ± 0.01	3.08 ± 0.06	0.29 ± 0.00
	180	1.32 ± 0.05	0.51 ± 0.03	2.59 ± 0.08	0.28 ± 0.01
N <sub>2</sub> P <sub>2</sub>	90	1.33 ± 0.03	0.42 ± 0.02	3.20 ± 0.13	0.29 ± 0.01
	180	1.41 ± 0.04	0.51 ± 0.01	2.77 ± 0.06	0.30 ± 0.01
N <sub>2</sub> P <sub>4</sub>	90	1.39 ± 0.05	0.44 ± 0.01	3.19 ± 0.15	0.31 ± 0.02
	180	1.51 ± 0.03	0.52 ± 0.01	2.81 ± 0.12	0.31 ± 0.01
N <sub>4</sub> P <sub>0</sub>	90	1.31 ± 0.12	0.43 ± 0.06	3.08 ± 0.15	0.28 ± 0.02
	180	1.34 ± 0.07	0.50 ± 0.02	2.69 ± 0.14	0.28 ± 0.02
N <sub>4</sub> P <sub>2</sub>	90	1.50 ± 0.09	0.48 ± 0.04	3.13 ± 0.11	0.32 ± 0.02
	180	1.51 ± 0.06	0.54 ± 0.04	2.81 ± 0.12	0.32 ± 0.01
N <sub>4</sub> P <sub>4</sub>	90	1.40 ± 0.07	0.45 ± 0.04	3.13 ± 0.16	0.31 ± 0.01
	180	1.46 ± 0.08	0.55 ± 0.05	2.66 ± 0.12	0.31 ± 0.02

N<sub>0</sub>: 0 g N·pot<sup>-1</sup>; N<sub>2</sub>: 2 g N·pot<sup>-1</sup>; N<sub>4</sub>: 4 g N·pot<sup>-1</sup>; P<sub>0</sub>: 0 g P·pot<sup>-1</sup>; P<sub>2</sub>: 2 g P·pot<sup>-1</sup>; P<sub>4</sub>: 4 g P·pot<sup>-1</sup>.

和 P<sub>4</sub> 处理中, 氮肥水平的变化对叶绿素和类胡萝卜素含量的影响没有一致的规律. 多因素方差分析结果表明 (表 2), 处理时间的长短对叶绿素、类胡萝卜素含量和叶绿素 a/b 均有显著影响, 在养分效应中, 磷肥对叶绿素和类胡萝卜素含量的影响显著, 而氮肥及各因素的交互效应对它们没有显著影响 ( $P > 0.05$ ).

相关分析表明 (图 2), 短枝木麻黄小枝中叶绿素和叶绿素 a/b 与总酚含量之间均没有显著相关性, 而与可溶性缩合单宁含量之间分别存在显著负相关 ( $P < 0.05$ ) 和正相关关系 ( $P < 0.001$ ). 不同类型的单宁与叶绿素色素之间的关系不同.

### 2.4 施肥处理对短枝木麻黄幼苗小枝氮、磷含量的影响

由图 3 可以看出, 随着处理时间的延长, 短枝木麻黄小枝中氮、磷含量均有不同程度的升高. P<sub>4</sub> 处理使短枝木麻黄小枝氮、磷含量升高, 且磷含量的增幅高于氮. 多因素方差分析结果也表明, 处理时间、磷肥及其交互效应对小枝氮含量具有显著影响, 而除了氮肥和 3 种因素的交互效应对磷含量的影响不显著 ( $P > 0.05$ ) 外, 其他因素和交互效应对磷含量的影响均达到显著水平 (表 2). 相关分析的结果显示, 氮含量与总酚含量之间 ( $r = 0.095$ ,  $P = 0.494$ ,  $n = 54$ ), 以及氮含量与可溶性缩合单宁含量之间 ( $r =$

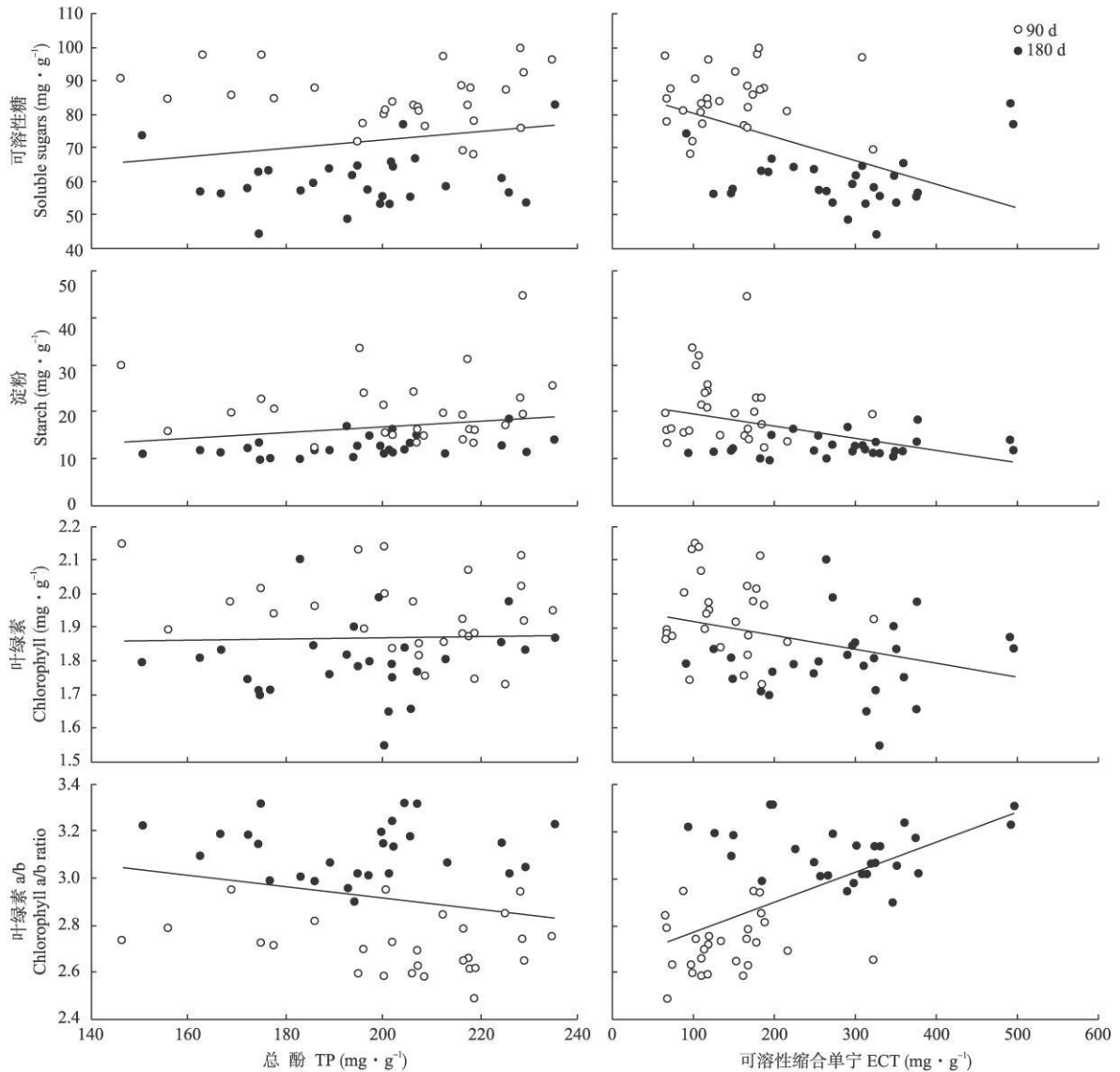


图 2 短枝木麻黄幼苗可溶性糖、淀粉、叶绿素、叶绿素 a/b 与总酚和可溶性缩合单宁含量的关系

Fig 2 Relationships between soluble sugar starch chlorophyll chlorophyll a/b and TP, ECT for *Casuarina equisetifolia* seedlings respectively

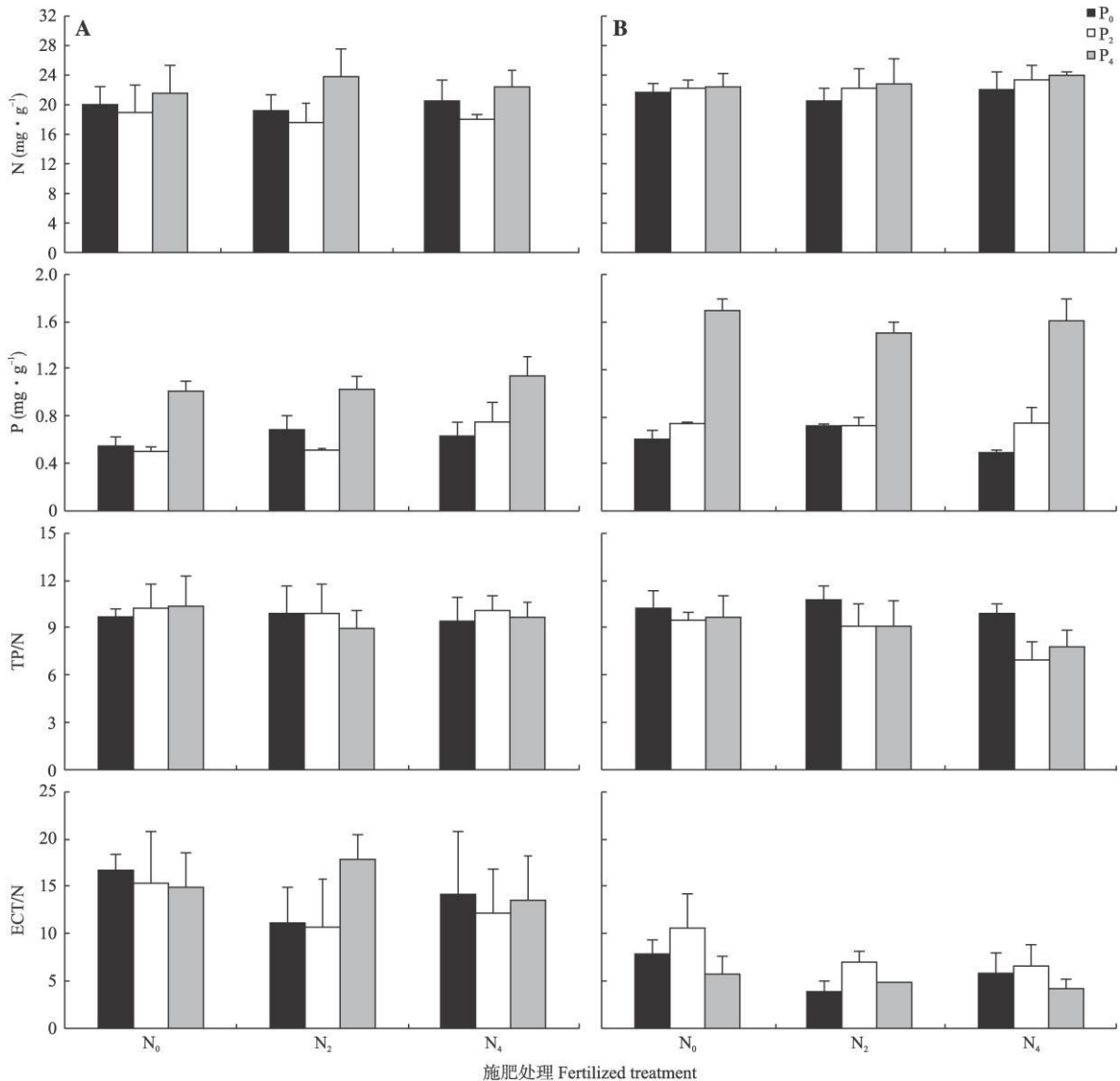


图 3 不同施肥处理下短枝木麻黄幼苗氮磷含量、TP/N 和 ECT/N 的变化

Fig. 3 Changes in N and P contents, TP/N and ECT/N of *Casuarina equisetifolia* seedlings under different fertilizer treatments

- 0.080,  $P = 0.567$ ,  $n = 54$ )均没有显著相关关系。

## 2.5 TP/N 与 ECT/N 的变化

由图 3 可以看出, 与处理 90 d 时的水平相比, 处理 180 d 后短枝木麻黄小枝总酚和氮含量都有不同程度的升高, 因此, TP/N 随处理时间的延长没有显著的升降, 而可溶性缩合单宁在处理 180 d 后的含量却显著降低, 因而 ECT/N 在处理 180 d 后的水平显著低于处理 90 d 后的水平。处理时间的长短和施加氮肥对 ECT/N 具有显著影响, 而各因素及其交互效应对 TP/N 的影响不显著 (表 2)。

## 3 讨论

大量研究表明, 土壤中养分有效性的升高导致植物组织中以碳为基础的次生代谢物质浓度的降

低, 支持碳氮平衡和生长分化平衡假说<sup>[1, 14-15]</sup>。短枝木麻黄幼苗小枝总酚和可溶性缩合单宁含量随氮肥的施加而降低, 这与碳氮平衡假说和生长分化平衡假说的预测相一致。随着处理时间的延长, 总酚含量升高, 而可溶性缩合单宁含量显著降低。时间效应从侧面反映了养分有效性变化对短枝木麻黄小枝中总酚和可溶性缩合单宁含量的影响, 因为随着处理时间的延长, 土壤中养分有效性降低。Simon 等<sup>[16]</sup>研究表明, 叶片中缩合单宁的浓度随养分有效性的升高而降低, 而总酚形成的效应与物种变化有关, 如在高养分有效性的环境中, *Beilschmiedia tooram* 叶片总酚含量较高, 而在 *Beilschmiedia collina* 中的含量较低。Hale 等<sup>[17]</sup>也认为, 资源有效性的升高既有可能使次生代谢物质的含量增加, 也可能使之降低, 这

取决于植物的初始状况. 还有研究表明, 养分有效性对叶片中酚类物质含量的变化没有显著影响<sup>[7, 18]</sup>. 原因可能是多方面的, 如的干扰、基因型的差异等其他因素. 笔者认为, 主要是因为不同物种对养分的需求程度不同造成的.

有研究表明, 高氮肥能够提高长叶松 (*Pinus palustris*) 根部总糖、纤维素和单宁的浓度, 而对其地上部组织中非结构性碳水化合物 (总糖和淀粉) 和结构性碳水化合物 (纤维素、木质素和单宁) 的浓度影响不显著<sup>[19]</sup>. Gebauer等<sup>[20]</sup>的研究结果与碳氮平衡假说的预测相一致, 即火炬松 (*Pinus taeda*) 叶片中可溶性糖与总酚之间, 以及淀粉与缩合单宁之间均存在显著的正相关, 表明次生物质的合成依赖于植物组织中碳水化合物的有效性. 本研究则表明, 合成碳水化合物越多, 越有利于总酚的形成, 但缩合单宁的形成可能与非结构性碳水化合物 (可溶性糖和淀粉) 争夺有效碳. 由于水解单宁比缩合单宁的形成成本低<sup>[21]</sup>, 因而在环境胁迫下, 短枝木麻黄可能利用碳水化合物的有效性优先形成水解单宁, 从而使缩合单宁的含量下降.

土壤中氮素和磷素的增加能够使植物叶片中叶绿素和类胡萝卜素含量升高, 与相关研究<sup>[22-24]</sup>相似, 但施加氮肥对叶绿素和类胡萝卜素含量的影响没有达到显著水平 ( $P > 0.05$ ), 施加磷肥却促进了叶绿素和类胡萝卜素的形成, 这可能与短枝木麻黄是固氮树种及其所生长的立地条件缺磷有关. 叶绿素 a/b 越高, 光合速率越高, 合成的碳水化合物越多, 小枝中碳有效性的升高能够促进可溶性缩合单宁的形成, 但总酚含量有所下降, 表明不同类型的单宁可能存在不同的生物合成途径.

在本研究中, 氮含量与总酚和可溶性缩合单宁含量之间均没有达到显著相关, 表明单宁含量与小枝中蛋白质含量之间的相关性不显著, 不符合蛋白质竞争模型的内容. 该假说认为, 缩合单宁等苯丙素类物质及其衍生物与蛋白质的合成需要共同的前体——苯丙氨酸, 因此在有利于植物生长的环境中, 蛋白质的合成消耗了大量的苯丙氨酸, 导致缩合单宁含量的降低; 反之, 在恶劣的生境中, 植物的生长受到抑制, 需要的蛋白质量降低, 苯丙氨酸就转化成大量的缩合单宁, 即蛋白质与缩合单宁之间呈负相关<sup>[5]</sup>. 尽管有研究表明, 在维管束植物<sup>[2]</sup>和地衣植物<sup>[25]</sup>中, 蛋白质与多酚物质的含量存在负相关, 但 Rip 等<sup>[26]</sup>研究表明, 欧洲桦 (*Betula pubescens* subsp. *czerepanovii*) 酚类物质的积累并没有限制叶片和

枝条的生长, 相反, 即使在叶片生长最为旺盛的季节, 酚类物质的含量也呈增长趋势. 此外, Mattson 等<sup>[27]</sup>研究结果也不支持蛋白质竞争模型.

一般而言, 在贫瘠的立地条件下, 植物组织中的养分含量较低而单宁含量较高; 而在营养充足的立地条件下, 组织中的养分含量较高而单宁含量较低, 因此, TP/N 和 ECT/N 能够更加灵敏地反应叶片或凋落物的质量. 本研究中, 氮肥对 ECT/N 有较为显著的影响, 且二者呈负相关, 而对 TP/N 的影响不显著; 磷肥则对 TP/N 和 ECT/N 的影响均不显著. 这与 Kraus 等<sup>[2]</sup>研究有所不同. 他们认为, 施肥对二者均有显著影响 ( $P < 0.001$ ), 即随施肥量的增加而降低, 这可能是由于不同研究中植物物种的差异造成的. 在贫瘠立地条件下, 小枝中较高的 ECT/N 水平对短枝木麻黄抵御食草动物的取食, 降低凋落物的分解率, 减少养分损失, 保持较高的生产力具有重要意义.

#### 参考文献

- [1] Norrhup RR, Yu Z, Dahlgren RA, et al. Polyphenol control of nitrogen release from pine litter *Nature*, 1995, **377**: 227-229
- [2] Kraus TEC, Zasoski RJ, Dahlgren RA. Fertility and pH effects on polyphenol and condensed tannin concentrations in foliage and roots *Plant and Soil*, 2004, **262**: 95-109
- [3] Bryant JP, Chapin FS, Klein DR. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos*, 1983, **40**: 357-368
- [4] Hems DA, Mattson WJ. The dilemma of plants: To grow or defend. *Quarterly Review of Biology*, 1992, **67**: 283-335
- [5] Jones CG, Hartley SE. A protein competition model of phenolic allocation. *Oikos*, 1999, **86**: 27-44
- [6] Booker FL, Maier CA. Atmospheric carbon dioxide irrigation and fertilization effects on phenolic and nitrogen concentrations in loblolly pine (*Pinus taeda*) needles. *Tree Physiology*, 2001, **21**: 609-616
- [7] Dudd JF, Shure DJ. The influence of light and nutrients on foliar phenolics and insect herbivory. *Ecology*, 1994, **75**: 86-98
- [8] Iason GR, Hester AJ. The response of heather (*Calluna vulgaris*) to shade and nutrients—predictions of the carbon-nutrient balance hypothesis. *Journal of Ecology*, 1993, **81**: 75-80
- [9] Aerts R, Chapin FS. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 2000, **30**: 1-67
- [10] Venterink HO, Wassen MJ, Verkoest AWM, et al. Species richness-productivity patterns differ between N;

- P<sub>2</sub> and K-limited wetlands. *Ecology*, 2003, **84**: 2191–2199
- [11] Graham HD. Stabilization of Prussian blue color in the determination of polyphenols. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 1992, **40**: 801–805
- [12] Terrill TH, Rowan AM, Douglas GD, et al. Determination of extractable and bound condensed tannin concentrations in forage plants, protein concentrate meals and cereal grains. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 1992, **58**: 321–329
- [13] Ye B-X (叶宝兴), Zhu X-C (朱新产). Basic Experiment of Biology Science (Plants). Beijing Higher Education Press, 2007 (in Chinese)
- [14] Horner JD, Cates RC, Gosz JR. Tannin, nitrogen, and cell wall composition of green vs senescent Douglas-fir foliage. *Oecologia*, 1987, **72**: 515–519
- [15] Leser C, Truetter D. Effects of nitrogen supply on growth, contents of phenolic compounds and pathogen (scab) resistance of apple trees. *Physiologia Plantarum*, 2005, **123**: 49–56
- [16] Simon J, Miller RE, Woodrow IE. Variation in defence strategies in two species of the genus *Beilschmiedia* under differing soil nutrient and rainfall conditions. *Plant Biology*, 2007, **9**: 152–157
- [17] Hale BK, Hems DA, Hansen RC, et al. Effects of drought stress and nutrient availability on dry matter allocation, phenolic glycosides, and rapid induced resistance of poplar to two lymantriid defoliators. *Journal of Chemical Ecology*, 2005, **31**: 2601–2620
- [18] Fewerda JC, van Wieren SE, Skidmore AK, et al. Inducing condensed tannin production in *Colophospermum mopane*: Absence of response to soil N and P fertility and physical damage. *Plant and Soil*, 2005, **273**: 203–209
- [19] Entry JA, Runion GB, Prior SA, et al. Influence of CO<sub>2</sub> enrichment and nitrogen fertilization on tissue chemistry and carbon allocation in longleaf pine seedlings. *Plant and Soil*, 1998, **200**: 3–11
- [20] Gebauer RLE, Strain BR, Reynolds JP. The effect of elevated CO<sub>2</sub> and N availability on tissue concentrations and whole plant pools of carbon-based secondary compounds in loblolly pine (*Pinus taeda*). *Oecologia*, 1998, **113**: 29–36
- [21] Haurkioja E, Ossipov V, Koricheva J, et al. Biosynthetic origin of carbon-based secondary compounds: Cause of variable responses of woody plants to fertilization? *Chemoecology*, 1998, **8**: 133–139
- [22] Wang M-L (王满莲), Feng Y-L (冯玉龙), Li X (李新). Effects of soil phosphorus level on morphological and photosynthetic characteristics of *Ageratina adenophora* and *Chromolaena odorata*. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2006, **17**(4): 602–606 (in Chinese)
- [23] Wu C (吴楚), Wang Z-Q (王政权), Sun H-L (孙海龙), et al. Effects of different concentrations of nitrogen and phosphorus on chlorophyll b biosynthesis, chlorophyll a fluorescence, and photosynthetic rate in *Larix olgensis* seedlings. *Scientia Sinicae (林业科学)*, 2005, **41**(4): 31–36 (in Chinese)
- [24] Guo S-L (郭盛磊), Yan X-F (阎秀峰), Bai B (白冰), et al. Responses of larch seedling's photosynthetic characteristics to nitrogen and phosphorus deficiency. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2005, **16**(4): 589–594 (in Chinese)
- [25] Hyvärinen M, Walter B, Koopmann R. Impact of fertilisation on phenol content and growth rate of *Cladonia stellaris*: A test of the carbon-nutrient balance hypothesis. *Oecologia*, 2003, **134**: 176–181
- [26] Rippi M, Ossipov V, Lempa K, et al. Seasonal changes in birch leaf chemistry: Are there trade-offs between leaf growth and accumulation of phenolics? *Oecologia*, 2002, **130**: 380–390
- [27] Mattson WJ, Julkunen-Tiitto R, Hems DA. CO<sub>2</sub> enrichment and carbon partitioning to phenolics: Do plant responses accord better with the protein competition or the growth differentiation balance model? *Oikos*, 2005, **111**: 337–347

---

作者简介 张立华,男,1980年生,博士.主要从事植物生理生态学研究. E-mail: zh800522@163.com

责任编辑 李凤琴

---