

森林植物—枯落物—土壤微生物系统 N 关系研究进展

刘增文^{1*}, 潘开文², 杜红霞¹, 张丽萍¹, 高文俊¹

(1. 西北农林科技大学 资源环境学院, 陕西 杨陵 712100; 2. 中国科学院 成都生物研究所, 成都 610041)

摘要:对国际上关于森林生态系统中森林植物、枯落物和土壤微生物之间的 N 关系研究进行了总结和讨论, 提出关于森林 N 素的“源”与“汇”功能、森林植物与土壤微生物之间的 N 竞争关系协调和酶活性—分解关系的研究将应是未来相关研究的重点。

关键词:森林养分; 枯落物分解; 土壤微生物

中图分类号: S731.5 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-7461(2006)01-0072-04

Research Progress on Nitrogen Relationship between Forest Plants, Litter and Soil Microorganisms

LIU Zeng-wen¹, PAN Kai-wen², DU Hong-xia¹, ZHANG Li-ping¹, GAO Wen-jun¹

(1. College of Resource and Environment, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China;

2. Chengdu Institute of Biology, CAS, Chengdu, Sichuan 610041, China)

Abstract: International research progress on nitrogen relationship between forest plants, litter and soil microorganisms is summarized and discussed. It is supposed that functions of forest as “source” and “sink” of N, coordination of the nitrogen competitive relationship between plants and soil microorganisms and litter decomposition related to integrated enzyme activities would be the focus of concerned research in future.

Key words: forest nutrient; litter decomposition; soil microorganism

在森林生态系统中, 森林植物、枯落物和土壤微生物之间的 N 关系是非常复杂的, 而且极大地影响着系统内 N 的保持、有效利用和物质循环与能量流动, 所以, 长期以来一直是关于森林 N 研究的重点。截至目前, 经过世界各国学者的共同努力, 积累了大量的研究成果, 取得了突破性的进展。本文对此进行总结和讨论, 以促进我国相关研究的深化和提高。

1 植物和土壤微生物对 N 的保持

早春季节随着土壤温度的回升, 在树木开始展叶和从土壤中大量吸收水分和养分之前, 土壤微生物的活性增加, 加速了有机物质的矿化分解, 从而成为土壤 N 库的重要补充^[1, 2, 5~7]。同时, 由于此时的土壤 N 最容易受到水力的或气态的流失^[3, 4], 所以, 早春季节森林土壤 N 的保持变得非常重要^[6~7]。据研究^[8], 在北美硬阔叶林下的春季植物群落对这个时期的 N 损失起到了重要的拦截作用, 因为, 在硝

化作用之前, 有部分 NH_4^+ 被春季群落吸收, 在反硝化作用和随雨水渗透进入地下水之前部分 NO_3^- 又被春季植物吸收。在前一过程中, 在植物和 NH_4^+ 氧化细菌之间形成对 NH_4^+ 的竞争, 在后一过程中, 则存在植物和反硝化细菌对 NO_3^- 的竞争。可见, 春季植物群落对 NH_4^+ 的吸收是北美硬阔叶林此阶段保持 N 素的重要途径。

另据研究^[2], 尽管林内春季植物群落的吸收极大地影响着整个生态系统的 N 素流动, 但其对 N 的调节作用则不及土壤微生物群落。例如, 在糖槭—椴树森林生态系统中, 林下植物中 N 的含量和对 N 的年吸收量小于微生物量 N 含量和微生物对 N 的年固定量。Vitousek 和 Matson 通过 $^{15}\text{NH}_4^+$ 示踪研究得出^[9, 10], 大约有 83% $^{15}\text{NH}_4^+$ 进入微生物量、地表残余物和土壤有机质, 而只有 9%~13% 进入植物生物量, 说明微生物对 N 的固定是防止 NO_3^- 损失

的主要途径。而 Zak 等人的研究表明^[2], $^{15}\text{NH}_4^+$ 进入微生物量和土壤有机质的范围大约在 21%~28% 之间, 而 $^{15}\text{NO}_3^-$ 被微生物固定率大约为 45%。

土壤微生物的活动性对水分的敏感性不如植物那样强烈。在夏季, 当土壤里的水分可能对植物无效时, 却对微生物有效^[11]。也就是说, 在干燥季节, 植物降低或停止活动以减少对养分的需求, 而微生物的活动仍然继续, 随土壤毛管水上升的矿化物质和养分被固定在微生物量里。

当植物生长非常迅速的时候, 随着 N 矿化强度的增加, 土壤微生物量和养分储量下降。这说明固定在微生物量里的 N 是植物的重要 N 素来源之一。这与一般的结论, 即稳定的养分矿化是植物养分的主要来源, 有所不同^[12]。

矿质 N 主要来源于死的微生物细胞、微生物代谢物质。植物碎屑物在矿化分解之前大部分必须经过腐殖质化过程。来源于死微生物细胞的 N 矿化是土壤有机 N 矿化的 5 倍^[13,14]。在低 N 土壤上, 微生物 N 对小麦的有效性接近于硝态 N^[12]。Vitousek 和 Matson 研究发现^[9,10], 收获后的火炬松林地土壤的微生物量可以保持 N。可见, 在贫瘠的土壤上, 微生物量是一个重要的养分“源”和“汇”。土壤微生物在植物生长缓慢的干燥期间, 以生物的形式进行养分的积累和保持, 在植物生长迅速的雨季释放养分。

2 植物和微生物对土壤 N 的竞争

许多研究表明, 在生态系统中植物和微生物的生长会受到 N 有效性的限制^[15], 当两种生物都受到同一种资源的限制时, 二者之间必然会产生竞争^[16]。研究表明^[2,9,17], 在一些生态系统中, 如极地冻原、温带森林和一些一年生草地上, 土壤微生物比植物吸收更多的 $^{15}\text{NO}_3^-$ 和 $^{15}\text{NH}_4^+$ 。表明在某些地区, 土壤微生物对 N 的吸收成为植物吸收 N 的重要威胁。但根据有些研究认为^[2,20], 微生物往往在植物生长不活跃的时候同化吸收 N, 在植物生长活跃时期释放 N, 说明在植物与微生物之间存在着 N 素分配的时间差^[18,19]。一般来讲, 植物多在夏季吸收 N, 微生物多在秋季固定 N。这也就意味着, 微生物 N 在秋季增加, 而在植物生长季节前减少。如果以上结论普遍得到证明的话, 关于植物和微生物之间存在的对 N 的竞争关系的问题将会得到很好的解决。

另据 David 等人研究^[21], 土壤微生物量在春季达到高峰, 而在雪融化后下降。在植物生长季节剧烈变化, 在秋季增加。同时, 可以观测到土壤中可溶性

蛋白含量的波动情况, 其高峰期正好处在植物生长对 N 的吸收量最大的时候, 而此时正是土壤微生物量处于低谷的时候。出现这种现象的唯一解释是, 在春季融雪之后到进入植物生长高峰期之前, 有 N 从土壤微生物中被释放出来。

虽然微生物量在较晚月份高于植物生长季节, 但这并不意味着植物与微生物之间的竞争就可以完全避免。在夏季, 微生物数量会因土壤中较多氨基酸的存在(由夏季各种植物产生的蛋白酶引起)而出现短暂的增长, 于是会形成与植物的竞争^[21]。冬季土壤微生物量的空间变化主要受随机因素如枯落物分解或湿度的影响, 夏季则因土壤湿度和 C 的有效性的变化而发生波动。土壤微生物量最低值出现于土壤湿度最低的中夏, 据推测, 这是因为土壤湿度通过扩散或渗透效应来影响着基质的有效性所致^[21]。

3 枯落物中 N 的释放

枯落物分解是森林生态系统养分循环的关键过程。据估计^[27], 枯落物分解可以向森林生长提供所需养分的 69%~87%, 所以, 枯落物分解过程中的 N、P 动态成为众多生态学研究的主题^[22,23,28]。据研究^[23,26,28], 在大多数陆地生态系统中, 枯落物分解主要受 N 的限制, 含 N 高的枯落物分解速度高于含 N 低的枯落物。而且关于 N、P 含量的限制程度和分解速率的时间空间变化也与这些养分的有效性有关。关于枯落物分解与微生物竞争、养分有效性之间的相互作用是非常复杂的, 解决这种复杂关系的途径之一是关注直接影响碎屑物 C、N 和 P 分解和释放的胞外酶(Extracellular enzyme)活性^[24], 因为在微生物控制的分解过程中, 胞外退化(Extracellular degradation)是限制分解速率的关键步骤。此外, 酶的活性和调节作用可以在大小由分子到生态系统的不同尺度上进行研究, 所以, 根据这种方法有望构建出有用的模型。

N 被认为是调节枯落物分解的重要因素^[22,23,26,28], 因而, 含 N 量、C/N 或者是木质素/N 经常被作为反映枯落物基质质量的指标和分解速率的预测因子。但由于 N 的调节作用非常复杂, 所以, 不能简单地以枯落物的含 N 含量直接作为参数。首先, 全 N 含量并不都是对分解者微生物群落有效的, 大量内成的 N 被难以降解的化合物所包围。其次, N 的有效性也并不直接与枯落物的分解相关。据 Fog 研究表明^[22], 当给林地施加无机或有机态的 N 时, 可以促进一些易分解物质如纤维素等有机物质的分解, 但却延缓了一些不易分解的有机物质的

分解,主要原因可能是抑制了酚氧化酶的合成,改变了各种真菌种群的竞争关系或增加了有抑制作用或有毒的氨基苯酚物质的含量。此外,植物分解速率并不仅仅与 N 有关,P 也许是一些生境上枯落物分解的主要调节因子。

至今尚没有直接将 N、P 有效性与微生物量和枯落物分解速率联系起来的模型出现,而这样的模型必然是以微生物活性为焦点,因为它是枯落物分解和养分循环的中介。然而,微生物活性是一个不准确的概念,大多数情况下很难用一个单个变量来反映,于是研究人员想到了胞外酶。但关于枯落物分解过程中微生物 N 和 P 获取的研究很少,它们之间的关系也非常复杂。特别是 N,它与核酸、多糖、蛋白质和腐殖酸等有关,不象胞外磷酸酶那样具有广泛的类同性,每一个 N 库都由不同的酶系统调节。

根据以上分析,研究人员提出了将 N 和 P 的有效性与其枯落物分解联系起来的模型[25](图 1)。由模型可见,枯落物分解过程中的物质损失直接与纤维素和木质素分解酶活性相关,而这些酶的活性又与微生物量有关,微生物量又受到环境中 N、P 有效性的限制。当环境中 N、P 有效性较低时,微生物需要花费更多的能量从有机养分源中获取 N、P。一般来讲,微生物获取 N、P 的代价越高,获取的 C 就越少。所以说,枯落物分解与环境中的 N、P 有效性有关。

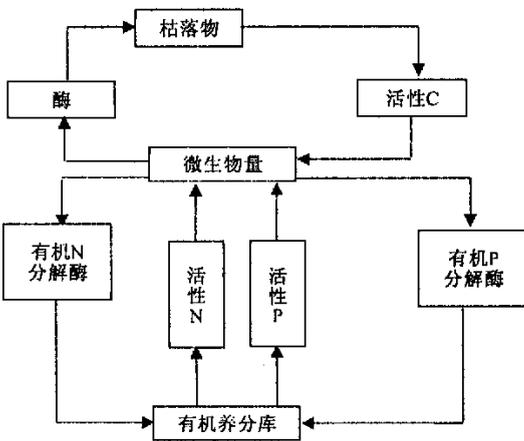


图 1 枯落物分解过程中 C、N 和 P 释放与酶活性关系模型

Fig. 1 Conceptual model of relationship between the releasing of C, N, P and enzymes

4 枯落物分解模型的构建

关于枯落物分解模型的构建一般有 3 种途径:一是在大时空尺度下,分解速率可以根据气候因子

(特别是温度和潜在蒸散量)来估测[30];二是在生态系统尺度上,建立一些经验模型,最简单的是一般指数衰减模型,但这类模型被认为是脱离实际的[28,29]。精确的模型是将分解分为不同的阶段,分别有 2 阶段模型和 3 阶段模型。但这类模型的预测价值是有局限的;三是将分解直接与枯落物化学组成联系起来建立的模型,在这类模型里,包括了一些简单的参数,如含 N 量、木质素含量和一些组合参数,如 C/N,木质素/N,木质素/(木质素+纤维素)[26,31],然而,由于这类模型未考虑土壤和气候因子的作用,所以不能用于预测。近来,有学者就枯落物分解构建了酶活性—分解关系模型[32],主要关注分解者的活动,它的优点是易于应用、较强的真实性和具有与大尺度分解模型链接的潜力。在这个模型中,将与枯落物分解直接有关的关键酶的潜在活性作为分解者活性指标。

Sinsabaugh[24]曾经建立了纤维素酶活性与分解物质损失之间的关系模型,但是不能用于分解物质损失的估计。因为物质损失是一个累积变量,而酶活性是一个瞬时变量,二者存在时间上的差异。为了解决这个问题,酶活性必须是时间的集成,于是提出综合酶活性(Integrated activity)的概念,即取样时段上的酶活性乘以时间(月份),表示为活性一月。累积酶活性定义为某个取样时段之前的综合酶活性的总和。模型形式为:分解物质损失% = a + b(酶活性一月)。尽管酶活性分解模型是经验模型,但非常切合实际,因为这些纤维素酶和其它胞外酶直接关系着枯落物的分解过程。

4 讨论与建议

早春季是森林养分出现相对“溢肥”,从而容易引起流失的一个敏感时期,因而受到了学者的广泛重视。同时,应该注意到,森林除了具有“N 源”功能之外,大气 N 沉降和由位于森林上部的农田、村镇流出的富含 N 素的地表径流和地下径流也会向森林补充相当数量的 N 素,所以,森林又被称为 N 的“汇”[33]。关于这种“N 汇”功能是否会改变森林生态系统中森林植物、枯落物和土壤微生物之间的 N 关系,以及对整个系统的结构和功能将会造成怎样的影响有待进一步的研究。

森林中土壤微生物活动不但受温度、湿度等因素的影响,而且与枯落物的种类有着密切的关系。土壤微生物既是森林中枯落物的重要分解者,同时又是森林养分的一个重要消费者。加之不同森林类型中微生物的种类、数量和季节动态存在极大的差异,

所以,它与森林植物之间的养分竞争关系变得异常复杂。如何协调二者之间的关系,削弱竞争,增强互惠互利关系,是所有关于森林养分研究的真正目的所在。

将枯落物分解过程与分解酶的活性联系起来是研究森林生态系统养分关系的一个重要突破。尽管目前建立的酶活性—分解关系模型仍然是概念性的,尚未达到真正的应用,但其重要的理论意义和对未来研究的启示作用是不容置疑的。

参考文献:

- [1] Blank J I, Olson R K Vitousek P M. Nutrient uptake by a diverse spring ephemeral community[J]. *Oecologie* (Berlin), 1980, 37:96-98.
- [2] Zak D R, Groffman P M, Pregitzer K S et al. The vernal dam: plant-microbe competition for nitrogen in northern hardwood forests[J]. *Ecology*, 1990, 71:651-656.
- [3] Likens G E, Bormann F H, Johnson N M et al. Effects of forest cutting and herbicide treatment on nutrient budgets in the Hubbard Brook watershed—ecosystem[J]. *Ecological Monographs*, 1970, 40:23-47.
- [4] Foster N W, Nicolson J A, Hazlett P W. Temporal variation in nitrate and nutrient actions in drainage water from a deciduous forest[J]. *Journal of Environmental Quality*, 1989, 18:238-244.
- [5] Skeffington R A, Wilson E J. Excess nitrogen deposition: issues for consideration[J]. *Environmental Pollution*, 1988, 54:159-184.
- [6] Aber J D, Nadelhoffer K J, Steudler P, et al. Nitrogen saturation in northern forest ecosystems[J]. *BioScience*, 1989, 39:378-386.
- [7] Johnson D W. Nitrogen retention in forest soils[J]. *Journal of Environmental Quality*, 1992, 21:1-12.
- [8] Muller R N, Bormann F H. Role of *Erythronium americanum* Ker. in energy flow and nutrient dynamics in the northern hardwood forest[J]. *Science*, 1976, 193:1126-1128.
- [9] Vitousek P M, Matson P A. Mechanisms of nitrogen retention in forest ecosystems: a field experiment[J]. *Science*, 1984, 225:51-52.
- [10] Vitousek P M, Matson P A. Disturbance, nitrogen availability and nitrogen losses in an intensively managed loblolly pine plantation[J]. *Ecology*, 1985, 66:1360-1376.
- [11] Sanchez P A. *Properties and Management of Soils in the Tropics*[M]. Wiley, New York, 1976.
- [12] Singh J S, Raghubanshi A S, Singh R S, et al. *Nature*, 1989, 338(6):499-500.
- [13] Stevenson F J. *Cycles of Soil*[M], Wiley, New York, 1986.
- [14] Marumoto Y, Kai H, Yoshida T, et al. Chemical fractions of organic nitrogen in acid hydrolysates given from microbial cells and their cell wall substances and characterization of decomposable soil organic nitrogen due to drying[J]. *Soil Sci. Pl. Nutr.*, 1977, 23:125-134.
- [15] Kaye J P, Hart S C. Competition for nitrogen between plants and soil microorganisms[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 1997, 12:139-143.
- [16] Tilman D. *Resource competition and community structure* [M]. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA, 1982.
- [17] Schimel, J P. Clein J S. Microbial response to freeze—thaw cycles in tundra and taiga soils[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1996, 28,1061-1066
- [18] Fisk M C, Schmidt S K. Microbial responses to nitrogen additions in alpine tundra soils. [J]. *Soil Biology and biochemistry*, 1996, 28,751-755.
- [19] Jaeger, C H, Monson R K, Fisk, M C, et al. Seasonal partitioning of nitrogen by plants and soil microorganisms in an alpine ecosystem[J]. *Ecology*, 1999, 80(6):1883-1891.
- [20] Singh J S, Raghubanshi A S. Singh R S, et al. Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna[J]. *Nature*, 1989, 338,499-500.
- [21] David A L, Steven K S, Russell K M. Links between microbial population dynamics and nitrogen availability in an alpine ecosystem[J]. *Ecology*, 1999, 80(5):1623-1631.
- [22] Fog K. The effect of added nitrogen on the rate of decomposition of organic matter[J]. *Biological Reviews*, 1988, 63:433-462.
- [23] Harmon M E, Franklin J F. Swanson F J. Role of coarse woody debris in temperate ecosystems[J]. *Recent Advances in Ecological Research*, 1986, 5:133-302.
- [24] Sinsabaugh R L, Antibus R K, Linkins A E. An enzymic approach to the analysis of microbial activity during plant litter decomposition [J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 1991, 34,43-54.
- [25] Sinsabaugh R L, Antibus R K, Linkins A E. Wood decomposition over a first-order watershed: mass loss as a function of exoenzyme activity[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1992, 24:743-749.
- [26] Taylor B R, Parkinson D, . Parsons W F J. Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rates: a microcosm test[J]. *Ecology*, 1989, 70:97-104.
- [27] Waring R H, Schlesinger W H. *Forest ecosystems: concepts and management*[M]. Academic Press, New York, USA, 1985.
- [28] Webster, J R, Benfield E F. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1986, 17:567-594.
- [29] Boulton A, J, Boon P I. A review of methodology used to measure leaf litter decomposition in lotic environments: time to turn over an old leaf? [J] *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 1991, 42:1-43.
- [30] Insam H. Are the soil microbial biomass and basal respiration governed by the climatic regime? [J] *Soil Biology and Biochemistry*, 1990, 22:525-532.
- [31] Melillo J M, Aber J D. Muratore J E. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics [J]. *Ecology*, 1982, 63:621-626.
- [32] Sinsabaugh R L, Linkins A E. Statistical modeling of litter decomposition from integrated cellulose activity[J]. *Ecology*, 1993, 74(5):1594-1597.
- [33] Lowrance R, Todd R, Fail J. Riparian forests as nutrient filters in agricultural watersheds [J]. *Bio Science*, 1984, 34, 374-377.