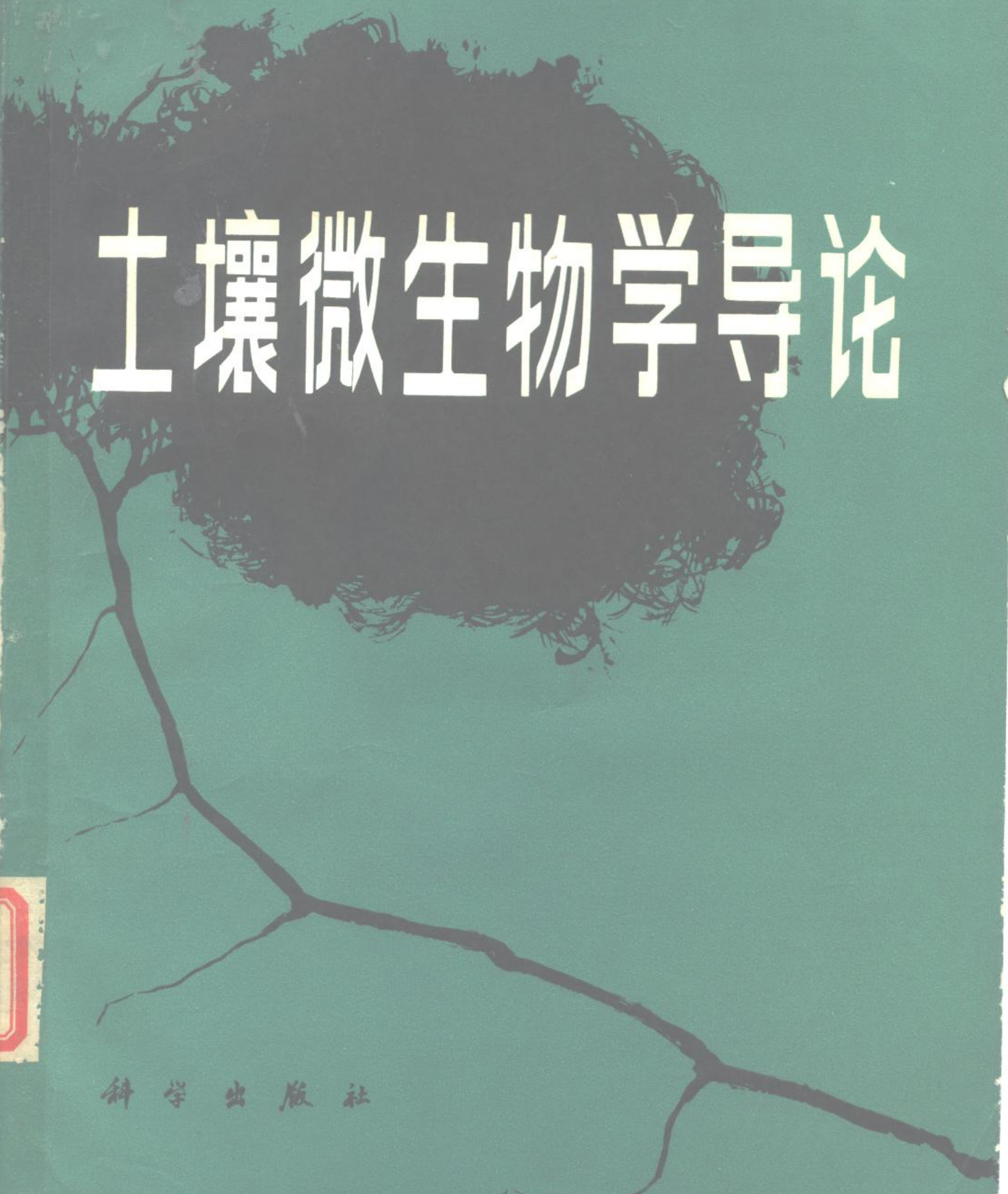


〔美〕M. 亚历山大 著

土壤微生物学导论



科学出版社

土壤微生物学导论

[美] M. 亚历山大 著

广西农学院农业微生物学教研组 译

娄隆后 校

1006/5

科学出版社

内 容 简 介

本书主要内容分为三部分。第一部分讨论土壤微生物的主要类群,分类和它们在土壤中的分布量、功能及重要性。第二部分着重论述土壤微生物群对农业生产具有重要意义的氮、碳、磷、硫等元素转化过程的生物化学变化;参与作用的微生物及其在生态方面可能造成的后果。最后一部分介绍了影响微生物群落与高等植物的生态学相互关系及微生物对农药的降解等问题。

本书内容丰富新颖,可供高等农林院校有关师生阅读,也可供从事土壤肥料、环境保护及农业科技人员参考。

M. Alexander

INTRODUCTION TO SOIL MICROBIOLOGY

Second Edition, 1977

John Wiley & Sons, Inc.

土 壤 微 生 物 学 导 论

[美] M. 亚历山大 著

广西农学院农业微生物学教研组 译

姜隆后 校

责任编辑 陈培林

科 学 出 版 社 出 版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1983 年 3 月 第 一 版 开本: 787×1092 1/16
1983 年 3 月 第一次印刷 印张: 18 1/4
印数: 0001—4,550 字数: 422,000

统一书号: 13031·2188

本社书号: 2994·13—12

定价: 2.80 元

前 言

在过去几年中,土壤微生物学方面作出许多重要的贡献;例如,在应用科学领域中,研究了土壤微生物区系在改变或破坏环境污染物方面的关键性作用,研究了土层中生活的群体可以形成的有毒产物,豆科植物接种的大规模应用,还研究了土壤微生物区系对农业杀虫剂的降解和持久性的影响。在植物病害问题方面,对土壤中腐生生物与病原体之间的相互关系亦相当重视。在纯科学领域中,关于微生物区系的生态学、功能和生物化学的资料已大大增加,因而土壤生物学的一个清晰的轮廓正在开始出现。

这第二版不是一本定论性的专著,而是土壤微生物学的入门。在最近一些年中无数的发展,使得在一本书的范围内不可能作全面的评述。为简洁起见,一些较为详尽的论述已予以省略,但也介绍了仍然存在的争论,和有相反观点之处。但是,在某些有疑难的领域,本人已权衡其证据,介绍较有力的事例。时间将可能改变这些见解,但科学的本质正是处于永恒的变化之中,并且一代人的谬误,将为其后代所修正。

土壤微生物学不是一门纯粹单一的科学,它的来源可通过细菌学、真菌学和土壤科学来寻找痕迹;特别是最近几年,生物化学和植物病理学也打上了它们的标记。在过去几年中,也已表明在环境科学和工程应用学科的许多方面的贡献。因而,对土壤微生物的任何探讨,必须认为是要建立其模式的学科和个体的变化。在这里,其研究是以微生物学、土壤科学和生物化学作为伙伴的。每一转化作用都可看做是对土壤和作物生产有重要意义的反应,也是居住在地球壳表的特殊微生物所引起的生物学过程,同时也是一系列的酶作用过程。

因为这三方面相互交织在一起成为土壤微生物学的结构,人们应当在某种程度上熟悉土壤科学、微生物学和生物学体系化学三者的基本原理。在农业和环境科学范围,微生物区系是重要的,因为它对人们供养自己的能力,具有有益和有害两方面的影响,同时也影响到人类环境的性质。对微生物常驻者来说,土壤起着独特的生态系统的作用,有机体必须变得适应于这一系统,并且它必须从中取得营养物质。但在最后分析时,关于这些过程是怎样产生的问题,微生物学家只能通过生物化学的研究,才能找到明确的答案。

本书分为三个概括范围。首先讨论微生物主要类群,特别是对它们的描述、分类、数量以及它们的重要性和功能。然后评论由微生物区系所引起的主要转化作用,包括着重于碳素、氮素、磷、硫和其他元素的反应。这些都根据农业的重要性、所涉及的特殊微生物、可能的生态学结果和所包括的生物化学进程来进行介绍。最后,讨论影响微生物区系和高等植物的生态学相互关系。

参考文献不仅对研究工作者,而且对高年级学生同样有巨大价值。当第一手材料容易取得时却盲目地接受第二手材料,这不是认真的学生的标志。在每一章的末尾有引用的文献,这样可以查出每一题目的更仔细的论点。有关的原始文献同样也包括在内,这样学生和研究者都可去查阅原始出处,观察所采用的技术,并作出他们自己的结论。重点放在最近的文献上,但也包括某些经典著作,特别指出独特方法的研究。没有引用的资料并

不反映一项研究的质量,而只因在这一书的内容之间没有合适的位置。

作为土壤微生物学的导论,也就放弃许多问题不谈,我希望在这里所论述的部分可为读者方面较详细探究的基础。如果这一目的即使在某一细微方面得以达到,本书将完成它原来的目的。

……(下略)。

M. 亚历山大

1976 年于纽约伊萨卡

目 录

前 言	iii
第一章 微生物的生态学	1
1. 土壤环境	1
2. 细菌	9
3. 放线菌	22
4. 真菌	32
5. 藻类	46
6. 原生动物	55
7. 病毒	64
第二章 碳素的循环	71
8. 微生物生理学的某些方面	71
9. 有机质的分解	80
10. 纤维素的微生物学	91
11. 半纤维素的微生物学	101
12. 木质素的分解作用	107
13. 其他多糖类的微生物学	116
14. 碳氢化合物的转化	125
第三章 氮素循环	139
15. 氮素的矿质化作用和固定作用	140
16. 硝化作用	156
17. 反硝化作用	169
18. 非共生固氮	179
19. 共生固氮作用	190
第四章 无机物转化作用	207
20. 磷的微生物转化	207
21. 硫的微生物转化	217
22. 铁的微生物转化	228
23. 其他元素的转化	235
第五章 生态学相互关系	249
24. 种间相互作用	249
25. 根际微生物学	260
26. 农药	269
生物名称索引	281

第一章 微生物的生态学

1. 土壤环境

在一本土壤微生物学的导论中,仔细地讨论微生物本身存在的环境性质是重要的。在土壤群体的动态特性中起作用的力量以及这些群体对它们的环境的影响,在很大的程度上是受土壤的物理学和化学的特性支配的。因此,对于这些,必须首先给予注意。

土壤这一术语,指的是地球表面的、明显不同于其下面的基岩的一层外部疏松的物质。地球外壳的这一范围有许多特殊之处。从农业方面来说,它维持着植物的生命、植物由此取得机械的支撑、并获得许多养分。在化学方面,土壤含有大量在其下面所找不到的有机物质。对微生物学家来说,土壤环境在好几方面是独特的:它含有庞大的一批细菌、放线菌、真菌、藻类和原生动物;它是自然界生物学相互作用最有生气的地点之一;还有在这一地区存在许多生物化学反应,这些反应涉及到有机质的破坏、岩石的风化和农作物的营养作用。

土壤概述

土壤是由五种主要成分组成:矿物质、水、空气、有机质和活的生物。这些成分的数量在所有土壤中并不是一样的,而是随地点不同而有变化。属于无生命的部分的矿物质和有机质的数量在一个地点是相对稳定的;但是,空气和水的比例是起伏不定的。空气和水一起共约占土壤容积的一半,这所占的体积相当于孔隙。矿物质,一般占的容积不到一半,矿物质是由岩石的解体和分解而来的,但它的组分,随着时间的推移,已变得同形成它的岩石不相同。有机质通常约占总体积的3—6%。土壤体生命部分(包括各种小动物和微生物)显然只有土壤总容积的不到1%,但它对作物生产和土壤肥力,毫无疑问是重要的。

土壤的无机部分,由于它影响到营养的可给性、通气性和水分保持力,因而对微生物居住者具有显著的作用。在矿物质组分中可以看到种种大小的颗粒,其范围从那些肉眼可见到的到只有在显微镜下才看得见的粘粒。其不同的结构单位是根据它们的大小而区分的。最大的是石块和砾石,直径超过2毫米。稍为小些的是砂粒,其直径为0.05到2毫米。直径界于0.002和0.05毫米的结构被分成粉砂,那些直径小于0.002毫米(2微米)的被认为是粘粒。

各种颗粒类型除了它们的直径不同外,还在其他方面彼此互不相同。例如,在一克纯粘粒中个体结构单位要比在一克粉砂中的多得多,而在一克粉砂中的颗粒又比在同样数量的砂粒中的多。但是,更为重要的是,每一单位数量的粘粒同较大的颗粒相比,表面积远远大的多(表1.1)。因为颗粒的化学性质和活性都和它们的表面积直接有关,可以认为在土壤体中活性组分的粘粒地位是特殊的。而粘粒组分,就微生物学的作用来说,又是最有影响的。粘粒矿物包括有硅、氧和铝;也有铁、镁、钾、钙、钠;还可以见到在不同程度的其他元素。在美国的土壤中三种主要粘土矿物为高岭石、蒙脱石及伊利石。随后的讨论

表 1.1 土壤颗粒的大小和表面积 (Foth 和 Turk, 1972)

颗粒类型	直径 (毫米)	颗粒数/克*	表面积 (平方厘米/克)
很粗的砂	2.00—1.00	90	11
粗砂	1.00—0.50	720	23
中砂	0.50—0.25	5,700	45
细砂	0.25—0.10	46,000	91
很细的砂	0.10—0.05	722,000	227
粉砂	0.05—0.002	5,780,000	454
粘粒	<0.002	90,300,000,000	8,000,000

* 假定为球形,根据颗粒类型最大直径算出。

将部分地表明这些和那些粘土矿物的独特的生物学作用。

比较起来,粉砂对土壤的物理学的、化学的和生物学的性质的影响要小些。砂粒是比较大的,而表面积比较小;影响也较小。但是,砂粒是影响水分和空气的运动的。

为便于说明,建立了质地等级。质地是根据土壤的砂粒、粉砂和粘粒含量来决定的,质地等级的名称是根据图 1.1 所示的三角形来确定的。为取得级别名称,从相当于粉砂百分率的一点画一线向内与三角左边平行。从相当于粘粒百分率的一点画出第二条线与三角形底部平行。两线相交的部分即为级别名称。

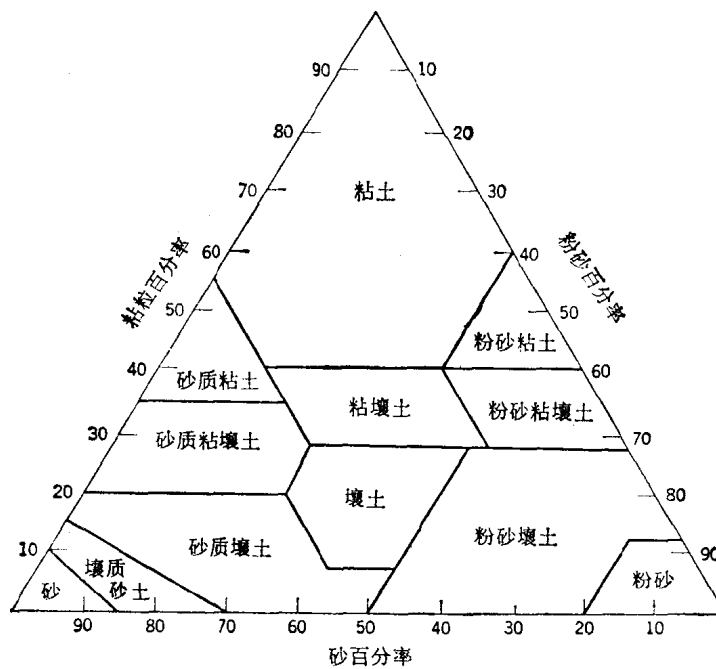


图 1.1 从质地三角形求得质地等级名称

从图 1.1 可以看到,引用了一个新术语,壤土。壤土是任何大小的颗粒都不占优势的土壤。还可进一步看到,在质地三角形中相当着重于粘粒的含量;例如,粘粒少于 40% 的土壤可被分类为砂质粘土。常常,形容词‘轻’和‘重’用于技术的或一般的称呼。大颗粒占优势的土壤表现出粗的质地的称之为‘轻’。相反地,‘粘重’的土壤则是具有细的质地,并以细的颗粒占优势。应当记住,质地的名称,比之简单命名的区分会起远远大得多的作

用,因为用这名称容易对待一种研究的土壤,它的通气性和湿度关系(以及因而产生的生物学活性)在很大程度上受质地的支配。

切入土壤的垂直切面显示出它具有不同的剖面。在剖面中有好几个水平层次,称为土层。即使是对土层进行最随便的检查,在结构、质地和颜色方面都呈现明显的差别。这些层次都在土壤的分类中应用着。

通常,三个主要层次构成剖面,A,B,C层。此外,还可出现一个有机层,特别是在森林土壤。一个典型的剖面可包括(a)腐解中的有机残体或薄或厚的表层,(b)表层下的一层,其中的某些无机组分在长期的土壤形成过程中已经失去,(c)深度较大的一层,在其中积聚有从上面的层次来的某些组分,(d)底层,类似于发生土壤的原始物质。有机残体层为O层。A层为表土,是指受到明显的淋溶的一层。它也是根系、小动物和微生物在那里最稠密的,具有最大的生物学意义的一层,在这一层中,有机质的数量最大;因此,它是微生物食料的主要仓库。B层,是A层下面的土壤,通常有机质少,植物根系不多,微生物区系稀少。在其中,常常积聚着铁和铝的化合物。在剖面的最底层是C层,含有土壤本身的母质。在这一层中,有机质存在数量很少,并且,很少生命活动。

没有简单的描述适合于表示各土壤剖面本质的特征。因为各剖面 and 层次,在它们的厚度、化学组成、通气性、颜色、质地和水分关系方面都是彼此互不相同的。因此,毫无疑问,它们在维持微生物种群的规模大小和活性方面都不相同。微生物学家的注意力通常放在表层土壤,因为在那里微生物群体最密,并且养分供应最多;而且,在这A层中,微生物区系对高等植物有利、有害的影响都最为突出。在另一方面,下层的土壤也在改变着作为大生物和微生物生态环境的表层土壤的特性。

各种土壤的差别

在地球表面有好几种广阔的土壤带。在北半球广大区域有灰土,是一类在温带森林地带的湿润气候中发育的土壤。这些土壤通常有机质贫乏,并为酸性。灰土的形成,对微生物学家来说是相当有趣的,因为这一过程是同积聚在土壤表面的有机质的分解有联系的,而且是和地下居住的微生物所形成和释放的有机质向下移动有关。称为软土的土壤,分布在温带地区大面积的陆地和热带较小的面积上。它们通常A层厚,有机质特别丰富。在热带和亚热带地区可以看到氧化土和老成土,在这些土壤中,土层通常不明显。在沙漠地带可见到旱成土,它含有机质少,是由于在干旱地区植被稀疏造成的。几个代表性的剖面见图1.2。

上面描述的大的土壤带,已经深入地研究,并且建立了一个分类系统。评论当代在土壤科学方面的分类方案,超出了现在讨论的范围,但读者可从本章末尾引用的文献中进一步理解。

剖面内的细分以及用于矿质土壤的共同的分类方案,其中占优势的固体物质为无机物。有机土壤(或有机土)(包括腐泥和泥炭)都是分布广泛的,并且就作物生产能力来说,常常都是有高肥效的。有机土壤一般有60—95%的有机质,因而只有一小部分的矿物质组分。结果,它们的化学的、物理学的性质并不类似矿质土壤。腐泥和泥炭都是在池沼和沼泽地形成的,在那里有机质的微生物学分解条件很差,大量的含碳物质积累下来。随着时间的推移,所积累的残体呈现典型的有机土壤的棕黑色。由于腐泥和泥炭形成的

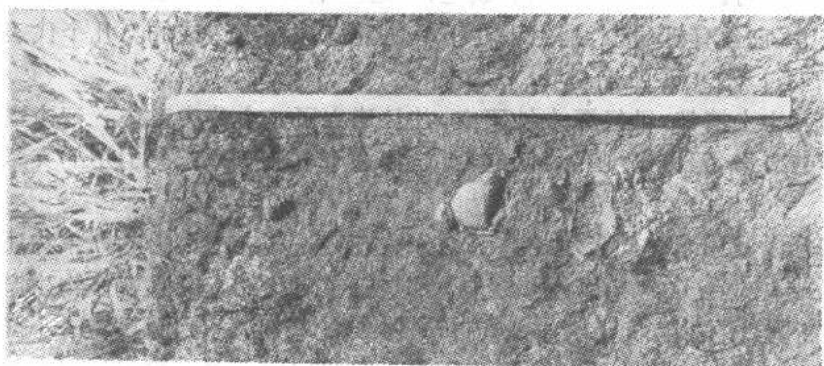
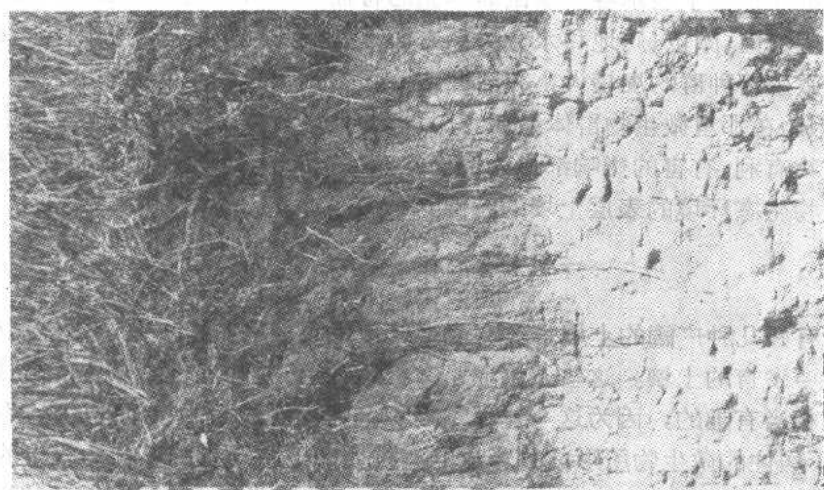
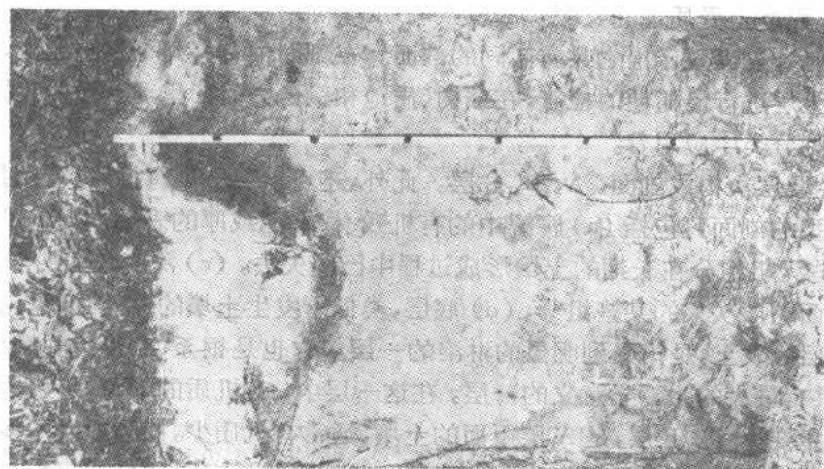


图 1.2 三种大的土类剖面。左：氧化土 中：软土 右：灰土

途径关系,它们不具有剖面的通常类型。可惜,有机土壤没有受到应有的注意,以致许多化学的、微生物学的文献只谈到矿质土壤。

在各土壤中可看到地区的差别。在从一地区移向另一地区时,在深度、颜色、pH以及各个层次的化学组成方面都是不相同的。这种变化常可追溯到形成土壤的岩石的本性、气候因素、植被类型和地形学。的确,常常可以看到一个农场位于几种土壤类型上。其差别可能是小的、或者可能是明显的。然而,并不需要去测定几公里内的物理学的、化学的和生物学的变化,因为在一小范围内就可发现许多差别。例如,在离排水良好地区不远的排水不良地区,微生物种群具有某些变化。在下一章中,将说明,甚至在几厘米内就可测出这些差别;例如,紧靠根部表面周围的微生物同离开植物组织一厘米的就不一样。因此,对微生物学家来说,土壤类型是有巨大意义的,因为任何一种土壤都是一种显微的环境。

有关微生物的某些物理学问题

固体物质只约占土壤容积的一半。剩下的是由孔隙所组成、其中充满着生命所必需的水分和空气。孔隙的数量取决于质地、结构和有机质的含量。在粘土中,孔隙一般都是小的;而另一方面,砂地孔隙是大的,但其孔隙的总量比含细颗粒多的土壤要小。个别孔隙的大小以及总孔隙度影响水分的运动和保持。在砂质土壤中,水分迅速地通过大孔隙运动,但保留下的少。另一方面,较粘重的土壤的无数孔隙则有助于保持较多的水分。

粘重的土壤的孔隙度受团聚体状态的影响。团聚体是由粘粒和粉砂颗粒组成的大的结构单位。团聚体与砂粒、粉砂和粘粒不同,它是暂时性的结构,它的稳定性随土地管理措施、气象条件、微生物的活性和其它因素而不同。其大小范围从容易破散的大个体到坚实稳定的小颗粒。除了它们对水分和空气运动的影响外(也影响到调节微生物区系的活动)团聚体对微生物学方面是有意义的。因为细菌、真菌和放线菌的细胞物质及分泌物,都是影响团粒形成和稳定性的因素。

在土壤的水分关系以及湿度的生物学效应方面都有过较多的研究。在某些地区,或一年中某部分时间,土壤十分湿,水分对最适的生物学活动是过多了;而在另一些时候,湿度低,而微生物活动受到抑制。因为土壤水分是来自大气降雨,供应是在经常变化,土壤水分含量的显著波动就是一种自然规律。

水分的一部分,随重力的牵引而运动的,被称为自由水或重力水。这样的水分是位于较大的孔隙内,这孔隙常常是充满空气的;结果重力水直接影响到通气性。此外,一些水分克服重力的拉引而保持下来;与重力相对立的吸持作用是由于水分和其他土壤组分之间的引力所造成的。土壤中所有的水分并不是都在生物学可利用的,而只是克服重力的引力而保持下来的一部分中可被生物体系利用。显然,土壤的非生物学组分同微生物争夺水分,这是非生命物质的巨大结合力的标志。

土壤溶液含有许多无机盐类,但除在干旱地区外,溶液的浓度是十分稀的。液相对地下的区系是重要的,因为它含有好几种需要的养分。由于所需的食物都存在于溶液中,水分向下移动,就从微生物可以取得的地区带走了繁殖需要的物质。氮、钾、镁、硫和钙都由于这种淋溶的方法而受损耗,但磷或有机质却较少受这样损失。这种耗损的速度和规模,决定于降雨量,植被类型和土壤质地。

通气性和湿度是直接有关的,因为不含水分的孔隙即充满气体。空气进入没有水分

的孔隙；水分同样也置换空气。存在于剖面的气体可说是构成了土壤的空气。地下的空气同地面上的空气是不一样的，也和土壤表面几厘米处的空气不相同。通常， CO_2 的浓度超过大气的十倍到百倍，但 O_2 则较少。地上和地下空气的成分的不同是由于微生物和植物根系的呼吸作用造成的，活的有机体消耗 O_2 并放出 CO_2 。气体的扩散作用有助于调整梯度浓度， O_2 和 CO_2 的含量是受扩散速度和呼吸速度两方面的控制的。通常 O_2 的含量随深度而下降，而在气相中 CO_2 的水平则随深度而增加。

土壤空气的变化，改变着微生物区系的大小和作用，因为 CO_2 和 O_2 两者都是生长所需要的。因此，用一种通气良好的（或更恰当地说是充氧的）土壤来分析是十分有意义的。一个通气良好的土壤，从微生物学观点看来，在这样的土壤中，需 O_2 的微生物过程以快速的速度进行，但土壤在任何时候都成为能够满足其全部栖居的生物所需的良好通气的条件，是不太可能的，因为气体难进入微小的孔隙和有机体所处的微环境。因此，一种对高等植物生长是通气十分良好的土壤，并不一定含有对微生物区系最适的 O_2 浓度。

另一个极端通气不良是同排水不良和渍水相联系的。因为，小孔隙比较大的孔隙对水分具有较大的粘着力，微细孔隙占优势的粘重土壤的通气状况，常常是不好的，就是说，其孔隙的大部体积是为液相所占据，而不是由空气占领。在 O_2 的供应不充足的条件下，许多微生物的转化作用速度降低，并且某些过程可能消失。在 O_2 缺乏的生态环境中，新的微生物学过程可能开始起作用，而其中一些过程可能对植物的发育是有害的；例如，当缺 O_2 期间，放出 N_2 或 CH_4 ，出现有机抑制剂以及硫化物，亚铁和亚锰离子的积聚等等。

有关微生物的某些化学问题

微生物从土壤的无生物部分得到它们的许多营养，因此，必须考虑环境的化学成分。有些微生物从大气中取得碳素和氮素，如 CO_2 、 CH_4 或 N_2 。但是这两种元素大部分以及微生物的其他食料都是从土壤的固相或液相中取得的。

两种土壤的化学分析列于表 1.2。从这些资料可看出，两种土壤之间存在相当大的差别。一般说来，土壤的化学成分在很大的范围内变化，但某些元素经常是丰富的。例外的是有机土壤，它们的成分是完全不同的，占优势的物质是二氧化硅。它常常占总量的 70—90%。铝和铁同样是丰富的，而钙、镁、钾、钛、锰、钠、氮、磷和硫的数量则较少。矿质土壤中有机质含量变化不定，其范围从占总重量的 0.5% 到 10%。氮素的含量通常大约为有机质水平的二十分之一，即为 0.025%—0.5%。除了碳和钾外，供原生质合成作用所需的主要元素都只占土壤重量不到百分之一的范围。

从表 1.2 可以明白，深度影响化学组成。通常，土壤表面比土壤下面有较多的二氧化硅，这是由于土壤在形成的漫长时期中，其它组分向下移动并沉积在 B 层中。有机质和氮素同样是在表层最丰富。相反地，钙和镁的浓度常常在 A 层比下一层要少。

假如说某一土壤具有 3.1% 的有机质或 0.14% 的氮素，这并不意味着这些数量都是容易被微生物利用的。每年在总的有机碳或氮素中只有一小部分能被微生物区系利用；其余的是一个可被缓慢利用的仓库。因此，有机质或氮素的水平大部分显示出多于实际供应的潜力。人们经常撇开化学性质而采用的一个普通术语——可利用的养分。则是对微小的栖居的生物具有直接意义的。相反地是，比碳素和氮素存在浓度要少的各种元素，却可以提供足够的数量来满足生物的需要。例如，微生物对镁、硫和钾的需要量是小的，

表 1.2 两种土壤的化学成分 (Marbut, 1935)

层 次	深 度 (厘米)	各 种 组 分 的 百 分 率								
		硅	铁	铝	锰	钙	镁	钾	钠	磷
		Becket 细 砂 质 壤 土								
A	0—15	24.7	0.75	3.73	0.003	0.64	0.09	1.71	0.30	0.06
A	15—28	38.9	1.18	3.56	0.003	0.39	0.11	2.40	0.34	0.02
B	28—33	32.5	2.78	5.09	0.003	0.46	0.20	2.83	0.34	0.03
B	33—61	33.9	2.49	5.46	0.006	0.44	0.25	2.86	0.51	0.03
C	61—91	36.3	2.19	5.29	0.010	0.39	0.29	3.14	0.41	0.03
		迈 阿 密 粉 砂 壤 土								
A	0—5	33.5	2.03	4.80	0.042	0.58	0.37	1.68	0.79	0.06
A	5—13	36.0	2.14	5.03	0.045	0.45	0.38	1.68	0.76	0.04
A	13—30	36.1	2.24	5.34	0.03	0.38	0.37	1.82	0.86	0.03
B	41—81	32.4	4.12	7.44	0.026	0.50	0.72	1.97	0.72	0.04
B	80—91	30.6	3.90	7.80	0.042	1.12	1.18	2.19	1.03	0.05
C	>91	22.4	2.32	4.52	0.023	9.71	3.63	1.60	0.63	0.04

而其供应量在多数环境中可能超过需要量。其它需要量小的无机养分同样也是如此,包括微量的锌、铜、钼和钴。由于养料供应和需求的这些情况以及关于在土壤中养料可给性的资料贫乏,元素分析的价值就有局限性。但是,可以利用其它方法来测定限制微生物群体的物质。

在讨论养分供应中应当考虑的一个因素是土壤对离子的保持能力。阳离子(带正电荷的离子),象 NH_4^+ , K^+ , Ca^{++} 和 Mg^{++} 都可被粘土矿物从溶液中移去,由于粘土矿物带有一个负电荷,吸附阳离子。土壤有机质也能保持阳离子,它从溶液中除去离子的能力,应当看作是和粘粒相似。事实上,按重量来说,有机胶体在离子代换方面比粘粒活跃。对阳离子的保持,引起一种重要的土壤特性,即离子代换特性。在阳离子代换中,在粘粒复合物周围的阳离子被另一种离子所取代并释放出来。离子代换,通过它对营养的可给性和酸度的影响,显著地影响到生物学的转化作用。

土壤的一个重要的特性是它的阳离子代换能力,这正如它们的名字所暗示,是粘粒和有机胶体从溶液中除去阳离子的能力的一种方式。这资料通常用 100 克土壤所除去的离子的毫当量来表示。代换能力随粘粒和有机质的类型和数量而变化。因为质地粘重的土壤中,粘粒和有机质都比较丰富。它们也就比轻质土壤具有较高的阳离子代换能力;所以它们可以吸住大量的以阳离子形式存在的那些养分。

微生物同化的无机物质中有许多阴离子。这些阴离子有重碳酸盐、硝酸盐、磷酸盐、硫酸盐和钼酸盐等。但阴离子代换,在土壤中从来不明显;因此,它在生物学方面没有多大重要性。于是,铵容易从土壤溶液中移走,而它的氧化物——硝酸盐,则被土壤胶体不很有力地保持住。

有机的组分

土壤的有机组分,常常被称为腐殖质,是微生物区系合成和分解活动的产物。因为它含有可供微生物发育所需的有机碳素和氮素,这是显明的食物储存库。因为腐殖质既是

微生物代谢的产物,又是重要的养料来源,微生物学家对有机组分是特别感兴趣的。

当动物或植物残体落入或被掺进土壤中时,它们受到分解。从原来的残体形成种种产物。当原始材料和初步产物受到进一步分解时,它们都被转化为棕色或黑色有机复合物。在此阶段,它们不再保留有原始材料的任何痕迹。天然的有机组分有两个来源,就是:进入土壤的原始植物残体以及土壤体内的微生物。后者作用于前者并合成微生物的原生质以及成为有机组分的一部分新化合物。

腐殖质以变动状态存在。它在不断地分解,但又由地下微生物的作用从地面的植被残体重新形成。这分解作用使含碳物质耗损一些;同时又产生新的微生物组织。碳素耗损的速度与土壤的结构和肥力有关;这也是生物学活性水平的反映。

未受搅动的土地,有机质含量保持相对的稳定。耕种引起了生态环境的变化或通气性的变化都使腐殖质水平发生变化,这是由于碳素加入的速度和它的挥发速度之间的原有平衡受到破坏。例如,在泥炭中的大量有机质,是同植物残体在排水不良,通气性差的环境中分解缓慢有关的。当该地区排掉水、O₂的水平升高,所积累的含碳物质即被分解,而释放出 CO₂。

自土壤科学的最早期开始化学家就试图阐明腐殖质成分的细节,但还有许多仍未查明。前面已经指出,有机组分是来自(a)受微生物区系改变的植物组分,(b)微生物细胞的组分和微生物的代谢产物,这类物质是比较耐腐解的,因而在微生物死亡后仍能存留一些时间。从元素方面来说,有机组分含有碳、氢、氧、氮、磷、硫的化合物以及少量其他元素。在其全部中只有一小部分可溶于水,但许多可以被碱溶解。就化合物的类型来说,腐殖质含有许多聚合的物质;已证实有芳香族分子,几种多糖类,结合的氨基酸类,核酸的聚合物和含磷的化合物(表 1.3)。应当强调指出,还有一些没有确定的成分可以认为是有机组分。不仅在不同的地点可以看到腐殖质的组分的变化、(这是温度、降雨和矿物质有差别时的必然结果)而且在一块田地内也可看到。腐殖质应当被看作是由多相类群的物质所组成的土壤的一部分,这些物质大多数来源不明并且其化学结构也不清楚。

表 1.3 腐殖质中有机分子的几种组成部分*

1.氨基酸类 谷氨酸 丙氨酸 缬氨酸 脯氨酸 胱氨酸 苯丙氨酸	3.嘧啶类 胞嘧啶 胸腺嘧啶 尿嘧啶	7.戊糖类 木糖 阿拉伯糖 核糖	10.甲基糖类 鼠李糖 岩藻糖 2-O-甲基-D-木糖 2-O-甲基-D-阿拉伯糖
2.嘌呤类 鸟嘌呤 腺嘌呤	4.芳香族分子 5.糖醛酸类 葡萄糖醛酸 半乳糖醛酸	8.己糖类 葡萄糖 半乳糖 甘露糖	11.脂肪酸类 醋酸 甲酸 乳酸 琥珀酸
	6.氨基糖类 葡萄糖胺 N-乙酰葡萄糖胺	9.糖醇类 肌醇 甘露醇	

* 除氨基酸及脂肪酸类仅以低浓度存在外,各组分均以游离态存在;它们是结合成多聚体或尚未很好确定的复合物。

摘要

土壤的物理、化学特性决定着微生物的环境特性。这些环境的特性也就影响到微生

物种群的质和量的组成。因为它们是从土壤中取得水分、空气和无机及有机养料；同样地，土壤可作为在地面上出现的急剧的变化的缓冲地。微生物学家常常把土壤看作是地下栖居的生物的一个巨大的、变动的培养地，并且是高等植物所不能利用的物质通过微生物的作用变成可以利用的一个场地。

在后面的章节中，着重点将放在土壤内出现的生物学转化作用。但是，必须记住，微小的栖居生物并不是以孤立的状态存在，而是高度复杂的环境的一部分，这环境是受自然的力量、并且在较小的范围内受人类的活动控制。只有在把土壤系统看作是一个变动的整体，看作是微生物在其中起着一种重要但还不很了解的作用的天然环境时，才能对土壤微生物得出正确的评价。

(李政祥 译)

参 考 文 献

- Baver, L. D., W. H. Gardner, and W. R. Gardner. 1972. *Soil physics*. Wiley, New York.
Bear, F. E., ed. 1964. *Chemistry of the soil* Reinhold Publishing Corp., New York.
Black, C. A. 1968. *Soil-plant relationships*. Wiley, New York.
Brady, N. C. 1974. *The nature and properties of soils*. Macmillan Publishing Co., New York.
Foth, H. D. and L. M. Turk. 1972. *Fundamentals of soil science*. Wiley, New York.
Marbut, C. F. 1935. *Soils of the United States*. In O. E. Baker, ed., *Atlas of American agriculture*. Government Printing Office, Washington.
Thompson, L. M. and F. B. Toeh. 1973. *Soils and soil fertility*. McGraw-Hill Book Co., New York

2. 细 菌

土壤包含有五种较重要的微生物类群：细菌、放线菌、真菌、藻类和原生动物。土壤的生态系统不但包括这些微生物类群，而且也包括该地点的无机和有机成分。这特定地点的全部微生物组成群落。但常谈到的是微生物的一些主要类群组成的群落。在这群落中出现个别种的丝状体和细胞的聚合可以认为是一些特殊的群体。这在细菌方面尤其突出，因为它在某些土壤中有许多群体存在，事实上它们是最大量的类群，常比其他四类微生物合起来的数量还要多。

土壤中细菌细胞数量总是巨大的，但是其个体是小的，长度很少超过几个微米。由于细菌微小，而其他四类的细胞较大或者有扩展的丝状体，因此，算起来细菌的细胞量不到全部微生物细胞量的一半。在适当通气的土壤中，细菌和真菌占优势，反之，在含 O_2 少或无 O_2 的环境中，细菌几乎进行着全部的生物学和化学的变化。尽管许多类似于细菌所进行的那些转化作用是由其他类群进行的，但是由于细菌具有快速生长的能力，而且旺盛地分解各种自然物质，所以细菌的作用是突出的。

从土壤中分离的细菌可以区分为两大类：土著种即本地种，它们是真正的常驻者；以及入侵者即外来微生物。本地种群体可以有休眠阶段，长时间忍耐不活跃的代谢，但有时这些本地群体活跃起来并参与群体的生物化学的作用。相反地，外来种不明显参加群体活动，它们随着降雨、带病组织、动物肥料或污水污泥进入土壤，并且，它们可能以休眠状态存留一段时间，有时甚至有短时间的生长。但是它们从来不明显地参与生态学上重要的转化作用或相互作用。

当加入易于利用的有机养料时，土著种中的细菌群体急剧地繁盛起来。这些代谢活

跃的细菌为了快速生长,要从外部供给营养。但是这种供应是易于耗竭的;因此,它们对施入土壤中的物质反应迅速,只要有养料可利用时,它们就会大量出现并保持到食物来源耗尽时,它们的数量就下降。土著微生物的其他群体的生长特性是利用土壤有机组分、难分解的植物残体组织或其他微生物细胞成分作为营养,因为这些营养较不易于利用而存在时间较长。这些微生物生长缓慢,而且它们的数量不发生显著的波动^{[1]*}。

细菌也依据伯杰氏细菌分类鉴定手册提出的系统分类基础来划分。其他的区分则包括生理学区别所利用的各种营养和代谢特征,包括能量来源、生长用的碳水化合物、利用 N_2 作为氮源的能力等等。在缺乏氧气条件下的生长能力是一个重要的生物化学特征,它引出了三个独立不同的生物类别:好气微生物,这类微生物必须利用 O_2 ; 厌气微生物,这类微生物仅能在无氧条件下生长;兼厌气微生物,在无空气或有空气中都可以发育。

细胞的构造也用作区分细菌的手段。在主要的形态类型中杆菌即杆状细菌数量最多(图 2.1),还有球菌即球状细菌和螺旋菌即螺旋形细菌,螺旋菌在土壤中不普遍。一些杆

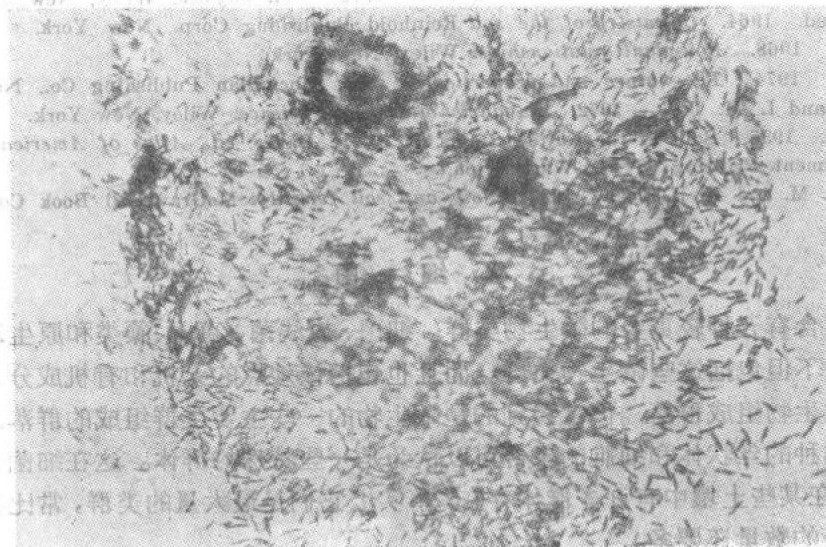


图 2.1 在土壤中发育的杆状细菌

菌形成作为细菌正常生活史一部分的芽孢,而在不利的条件下存活下来。这些芽孢有很强的抵抗长期干燥和高温的能力,所以常常能忍受恶劣的环境。形成芽孢的属存在于好气或厌气细菌中。在缺乏食料或水分而使营养细胞死亡后的长时间内,芽孢却能以休眠状态存活下来。当条件回复到有利于营养体重新生长时,芽孢萌发,出现新的个体。除上述三种形态学类型外,细菌还表现出明显不同的形状,但是这些微生物的许多问题目前仍然没有得到应有的研究。

分布和数量

用平板或其他方法在纯培养中测定活细菌的数量,是相当简单的过程。而在象土壤那样高度异源性的生态系统的情况中,常规的微生物技术只能测算出细菌总数的一部分。

* 方括号的数字是引用的文献,排在本节的最后面。

所以在土壤中测定是有较多困难的,没有一种培养基在营养上适合于所有现存的微生物种类,由于对许多菌株的生长需要还不清楚,所以观察所得的数量只能代表整体的一部分。第二种局限性是由于细菌在土壤中习惯于以菌落存在,而且这些菌落在将土壤稀释液振荡时不易分离开,因此测得的数值偏低。

测定土壤活菌数的标准方法常得出不同的数值,而且在取样和在样品制备中的误差,常常远远大于测数操作本身带来的误差。通过在田间多点取样制成的许多混合样品,可把这缺点减小。采用许多小样比各稀释度采用大批重复平板要好,因为土壤样品重复中的误差要比平板重复或稀释度重复的误差大^[10]。在同一时间、同一田块的不同地点所得的测数之间的误差,常比在单一地区一年中不同的时间取得的测数之间的误差要大。所以首先必须经常记住,在高度异源性环境中微生物的广泛多样性。个别的细根或植物碎片颗粒的存在,可能引起重大的微生态学效应,这足以十倍或百倍地改变测数,因此微生物区系必须从微生态学而不是大的范围来观察,因为,在距离一厘米的地点的湿度、有机物质或 pH 明显的细微的变化都有强烈的影响,它并不小于距离一公尺或一公里以外的影响。

已经提出土壤细菌的直接显微检查的各种方法。这一种技术需要以定量的土壤掺入到已融化的琼脂中,并把这种琼脂液滴加到有刻度的血球计中。将悬浮液染色,然后用显微镜检查^[12]。如果土壤的数量、琼脂量及容器上琼脂的扩散面积是已知的,那么细菌的数量就可以确定。由罗西和霍洛德尼(Rossi-Cholodny)发明的特殊一种,通常称为罗西-霍洛德尼埋片法或玻片接触法,已被广泛用于定性研究。将载玻片埋入土壤中,经适当时间取出,仔细地除去较大的残体,将粘附于玻片上并在玻片表面发育的细菌薄层用石碳酸孟加拉红染色。罗西-霍洛德尼埋片使微生物能以典型的、它们的正常位置的物理状态发育着并保持它们与邻居相连接的相互关系。除常规的染色技术及光学显微镜术外,已经设计出许多别的方法,用于直接检查土壤细菌和其他土壤生物;这些包括采用与土壤相接触的微细管^[3]。用电子显微镜检查土壤悬浮物^[22],以合适试剂作荧光术的荧光显微镜的应用^[13],和使用扫描电子显微镜观察细胞^[4]。

用上述的方法不能测算大量的细菌、藻类和原生动物类型;例如,有些微生物在琼脂培养基上从不产生可以识别的菌落。所以,要使用稀释或最大近似值技术,这是一种不直接计算微生物密度的测算方法。将已知体积的按十倍级别逐次稀释的土壤稀释液,加入要研究的微生物适合生长的培养基瓶中,如果所制备的接种液中含有一个或多个细胞则将开始出现生长。这样,如在 10^5 制备的培养中生长,而 10^6 稀释度中没有生长,则这种类型的微生物群体数量取值为 10^5 到 10^6 之间。每个稀释度接种五个以上重复培养瓶,记录每一稀释度出现混浊生长的瓶数,并得出合适的最大近似值表^[2]。

细菌数量的测算,依测定的方法而不同。平板测数每克干土常得到几十万到二亿细菌,这数量是作用于这些微小生物的许多环境作用力的反映。由于平板测数时许多土壤细菌不能在常规的培养基上发育,所以可能低估了真正细菌群体的密度。直接用显微镜测数,每克干土可得到 10^8 到 10^{10} 的细菌。因此活细菌的测数技术得到的数值不超过直接计数的 10%,有时甚至少于这些数量的 1%;培养方法观察到的接近于总数的 1%—10% 的范围。

在不同地点,全部细菌总量和其它微生物一样都作过许多测算。举一个例子,假定每