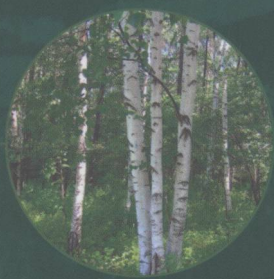




国家自然科学基金项目专著

温带森林氮营养生境特征及 红松的适应性

崔晓阳 郭亚芬 张 韡 著



科学出版社
www.sciencep.com

温带森林氮营养生境特征 及红松的适应性

崔晓阳 郭亚芬 张 韪 著

国家自然科学基金项目专著

科学出版社

北 京

内 容 简 介

本书概括论述了生境与营养生境的概念,原始森林土壤 $\text{NH}_4^+-\text{N}/\text{NO}_3^--\text{N}$ 生境特征与某些晚期演替树种的适应特点,以及植物对有机氮源的利用及其在森林生态系统中的重要性;用土壤 NO_3^--N 、 NH_4^+-N 的动态特征,野外原位培养和室内培养过程中土壤净氨化和净硝化速率,来表征温带森林土壤的矿质氮营养生境特征;用水提取的土壤游离氨基酸氮库的大小、组成及其季节动态,来表征温带森林土壤的有机氮营养生境特征;用在初始无菌培养条件、间期抑菌培养条件下,红松幼苗对加入到蛭石基质中的 NO_3^--N 、 NH_4^+-N 和氨基酸态氮的吸收量和生长反应,来表征红松幼期对不同氮营养生境的适应性。研究成果可为温带红松林生态系统恢复提供一定的理论参考。

本书可作为高等农林院校土壤、森林培育、生态学等专业师生以及科研院所研究人员的参考书。

图书在版编目(CIP)数据

温带森林氮营养生境特征及红松的适应性/崔晓阳,郭亚芬,张韞著.
—北京:科学出版社,2010
ISBN 978-7-03-025575-4

I. 温… II. ①崔…②郭…③张… III. 红松-植物生态学-研究
IV. S791.247 S714.8

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2009)第 166266 号

责任编辑:张会格 李晶晶/责任校对:张 琪
责任印制:钱玉芬/封面设计:耕者设计工作室

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

装 订 厂 印 刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2010 年 1 月第 一 版 开本:B5(720×1000)
2010 年 1 月第一次印刷 印张:12 1/2
印数:1—1 000 字数:242 000

定价:58.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈环伟〉)

前 言

在长期进化过程中,植物往往产生对特定的原生营养生境的生态适应(ecological adaptation)。森林树种对氮营养生境的生态适应可表现为对土壤肥力或氮养分需求的数量差异,对 NO_3^- -N和 NH_4^+ -N两种不同形态矿质氮源的偏向选择,对有机氮源的吸收利用能力,以及获取氮素的某些特殊行为(如共生固氮和菌根对有机氮的吸收)等诸多方面。晚期演替树种对其长期所处的原始土壤生境的深刻改造与适应是树种在复杂群落中保持优势的重要机制,同时它也构成了顶极生态系统长期稳定的基础。然而,随着原始群落的次生演替,土壤原始氮营养生境的数量和质量特征必然会改变。这种改变往往更适于先锋植物而不利于有固定适应模式的原优势树种,其结果必将会对原优势树种的生态恢复造成压力。在我国东北的温带林区,以红松(*Pinus koraiensis*)为优势种和建群种的针阔叶混交林(红松林)曾是自然历史上长期稳定的顶极群落,近半个世纪来的大规模开发已使原始红松林消失殆尽,取而代之的是温带阔叶次生林。从原始红松针阔混交林顶极群落向低价阔叶次生林群落的演变意味着人为干扰下的退化演替,系统研究红松林原始氮营养生境特征、次生演变规律及其对红松更新的影响机制,对温带红松林生态系统恢复具有重要的理论和现实意义。

本书是以国家自然科学基金项目“温带森林氮营养生境演变及红松的早期适应性(30371146)”和“温带寒温带森林土壤中的有机氮源及其树种有效性(30571476)”的部分内容为主题撰写而成的。主要用土壤 NO_3^- -N、 NH_4^+ -N的动态特征,野外原位培养和室内培养过程中土壤净氨化和净硝化速率,来表征温带森林土壤的矿质氮营养生境特征;用水提取的土壤游离氨基酸氮库的大小、组成及其季节动态,来表征温带森林土壤的有机氮营养生境特征;用在初始无菌培养条件、间期抑菌培养条件下,红松幼苗对加入到蛭石基质中的 NO_3^- -N、 NH_4^+ -N和氨基酸态氮的吸收量和生长反应,来表征红松幼期对不同氮营养生境的适应性。研究工作取得了一些初步成果,总结出来,以期为温带红松林生态系统恢复提供理论参考。

书中第1章为绪论,论述了生境与营养生境的概念,原始森林土壤 NH_4^+ -N/ NO_3^- -N生境特征与某些晚期演替树种的适应特点,以及植物对有机氮源的利用及其在自然生态系统中的意义;第2章为温带森林土壤矿质氮营养生境特征,主要介绍了原始红松林及不同演替阶段的次生林下土壤 NO_3^- -N、 NH_4^+ -N的动态特征,野外原位培养和室内培养过程中土壤净氨化和净硝化速率差异;第3章

为温带森林土壤有机氮营养生境特征，主要介绍了原始红松林及不同演替阶段的次生林下，土壤可溶性有机氮（SON）的动态特征，以及土壤游离氨基酸氮库的大小、组成和季节动态；第4章为红松对不同氮源的适应性，介绍了在初始无菌培养条件、间期抑菌培养条件下，红松幼苗对加入到蛭石基质中的 NO_3^- -N、 NH_4^+ -N 和氨基酸态氮的吸收量和生长反应；最后部分为结语，对该领域研究的科学意义、研究中存在的问题以及尚需进一步研究的内容进行了总结。人员分工情况如下：第1章、第2章、第3章及结语部分由崔晓阳负责撰写；第4章由郭亚芬和张韞负责撰写。研究生刘宝东、屈明华、宋立臣、郝敬梅、付连云等同学在学位论文工作中所取得的有关成果为本书编写作出了重要贡献。

由于时间仓促，更限于作者水平，不足之处敬请同仁批评指正。

作 者

2008年11月于哈尔滨

目 录

前言

第 1 章 绪论	1
1.1 生境与营养生境	1
1.2 森林土壤 NH_4^+ -N/ NO_3^- -N 原始氮营养生境特征与晚期演替树种的生态适应	1
1.2.1 森林土壤 NH_4^+ -N/ NO_3^- -N 原始氮营养生境特征	2
1.2.2 某些针叶树种的适应特点——喜铵性	5
1.2.3 适应的生理生化机制	6
1.2.4 研究的科学意义	9
1.3 植物对有机氮源的利用及其在森林生态系统中的意义	9
1.3.1 有机氮源利用——植物氮源利用的多样性	10
1.3.2 土壤中的生物有机氮源——自然生境中有机氮源对植物的潜在有效性	12
1.3.3 土壤微生物和植物根系间的有机氮源竞争——植物直接获取土壤中有有机氮源的现实性	14
1.3.4 有机氮的营养贡献——植物有机氮源利用在某些自然生态系统中的重要性	15
1.3.5 我国开展该领域研究的科学意义——以森林生态系统为例	16
1.3.6 问题及展望	18
参考文献	19
第 2 章 温带森林土壤矿质氮营养生境特征	34
2.1 土壤氮矿化概述	34
2.1.1 土壤氮矿化的研究背景	35
2.1.2 土壤氮矿化的研究进展	36
2.2 温带森林土壤矿质氮营养生境特征——原位研究	42
2.2.1 研究方法	42
2.2.2 结果分析	47
2.2.3 小结	67
2.3 温带森林土壤矿质氮营养生境特征——室内培养实验	70
2.3.1 研究方法	70
2.3.2 结果分析	71
2.3.3 小结	97

参考文献	98
第3章 温带森林土壤有机氮营养生境特征	105
3.1 土壤有机氮概述	105
3.1.1 土壤中的可溶性有机氮	105
3.1.2 土壤中的游离氨基酸	110
3.2 温带森林土壤中的可溶性有机氮	118
3.2.1 研究方法	118
3.2.2 结果分析	120
3.2.3 小结	133
3.3 温带森林土壤中的游离氨基酸	133
3.3.1 研究方法	134
3.3.2 结果分析	136
3.3.3 小结	150
参考文献	151
第4章 红松对不同氮源的适应性	161
4.1 植物氮营养概述	161
4.1.1 氮营养与植物生长的关系	161
4.1.2 氮素形态与植物的适应性	162
4.2 研究内容及方法	165
4.2.1 研究内容	165
4.2.2 研究方法	165
4.3 结果与分析	167
4.3.1 不同氮源处理对红松幼苗的矿质氮供应	167
4.3.2 不同氮源处理对红松幼苗生长和生物量分配的影响	173
4.3.3 不同氮源处理对红松幼苗氮吸收和利用的影响	181
4.4 小结	186
参考文献	187
结语	190

第1章 绪 论

1.1 生境与营养生境

现代生态学中所涉“生境”概念，既可泛指某类生物经常生活的习惯性局域生态环境，也可特指某生物群体或个体目前所处的具体位置，强调现实生态环境^[1]。在自然生态系统中，植物种的生境由其生存地段的土壤和小气候等要素组成，它为该植物直接提供了各种环境资源和个性化的生活条件。由于植物所需的矿质养分资源基本上是从土壤中获取，因此生存地段的土壤养分环境便构成了其营养生境 (nutrition habitat)。

在长期进化过程中，植物往往产生对特定营养生境（原生营养生境）的生理适应 (physiological adaptation) 和形态适应 (anatomical adaptation)，以至分化出不同的营养基因型或不同营养特性的生理生态类群。例如，植物在土壤低磷胁迫的长期选择压力下，常形成根系形态的改变与特化、专性根分泌物（如有机酸和胞外磷酸酶）大量增加及根对溶液中低浓度 H_2PO_4^- 的有效吸收（低 $C_{\min}$ 和 K_m ）等适应机制，以提高对土壤磷的吸收能力^[2,3]。又如，长期适应了石灰性土壤的植物（喜钙植物，calcicole）对高浓度的 Ca^{2+} 同时具有忍耐和逃避功能，并形成特异性的缺铁适应机制——诱导原生质膜产生还原酶或根分泌麦根酸类 (mugineic acid, avenic acid) 植物铁载体 (phytosiderophore)^[4]。由于对土壤养分吸收、利用和运转 (translocation) 的特性差异，因而植物有着多种不同的养分效率 (nutrient efficiency) 模式^[5]。通常所说的“喜肥植物”和“耐瘠植物”，很可能是不同物种对其原始生境中的土壤肥力状况长期适应的结果。

1.2 森林土壤 $\text{NH}_4^+-\text{N}/\text{NO}_3^--\text{N}$ 原始氮营养生境特征与晚期演替树种的生态适应

氮是植物必需的大量元素之一，通常植物在生长发育过程中吸收的氮要高于其他矿质元素，因而氮常成为限制植物生长的主要元素^[6]。土壤中的氮以各种复杂的化学形态存在，其中可被植物吸收利用的主要是硝态氮 (NO_3^--N) 和铵态氮 (NH_4^+-N)。植物对氮营养环境的长期适应不仅表现为土壤肥力或养分需求的数量差异，也不仅限于获取氮素的某些特殊行为（如共生固氮和菌根对有机氮的

吸收), 更重要的还表现为对 NO_3^- -N 和 NH_4^+ -N 两种不同形态氮源的偏向选择性^[7~9], 而且这是在其他营养元素方面所不具备的特征。大量栽培实验表明, 很多植物在长期进化过程中形成了对不同形态氮素的偏向利用特性: 有些种类在纯 NO_3^- -N 或 NO_3^- -N 占优势的氮营养环境中吸收氮素较多, 生长较好, 表现为喜硝性 (nitrophilous 类植物即其典型代表)^[10~15]; 另一些植物则在纯 NH_4^+ -N 或 NH_4^+ -N 优势环境中生长速度快, 生理反应较好, 表现出喜铵性^[8,16~24]。尽管植物吸收 NH_4^+ -N 和 NO_3^- -N 的特性受介质氮浓度、pH 和温度等环境因子的影响^[21,22,25~29], 但对两种氮源的不同反应仍主要取决于种的特性^[30~33]。进一步讲, 这种差异是植物对 NO_3^- -N 或 NH_4^+ -N 的相对吸收能力、由 NO_3^- -N 向 NH_4^+ -N 的还原能力、对 NH_4^+ -N 的同化能力以及与氮源形态有关的碳、氮整体代谢过程所决定的^[31,34~38], 是植物营养特性的反映^[30,39]。而植物产生上述氮代谢差异, 可能主要是对其原始营养生境 (NO_3^- -N 优势生境或 NH_4^+ -N 优势生境) 长期生理适应的结果, 一般来说植物总是趋于偏好其自然生境中最丰富的氮源形态^[8,31,40]。从这一观点出发, 在此通过相关例证, 试图阐明原始森林土壤的 NH_4^+ -N/ NO_3^- -N 生境特征及某些晚期演替针叶树对这种特定氮营养生境的生态适应, 以期为温带退化森林生态系统恢复提供营养生态学理论依据。

1.2.1 森林土壤 NH_4^+ -N/ NO_3^- -N 原始氮营养生境特征

1. 低 NO_3^- -N 水平与硝化抑制

所谓“原始森林土壤”是指未被干扰的成熟期森林土壤 (soil of mature forest), 在大多数情况下它意味着某一地区长期稳定的森林群落 (顶极群落 climax) 下的土壤。由于湿润气候和较强淋溶作用的长期影响, 大多数原始森林土壤都呈酸性或弱酸性反应。很多研究表明, 从北方针叶林至热带雨林, 酸性、弱酸性原始森林土壤中 NH_4^+ -N 的供应大都远高于 NO_3^- -N (表 1-1), 硝态氮相对和绝对的过低现象在原始针叶林或演替后期阶段的稳定系统中尤为明显。

表 1-1 一些原始森林土壤的 NH_4^+ -N/ NO_3^- -N 状况和净氮矿化 (Min.) /硝化 (Nit.) 速率

地点	林型	土壤						资料来源
		深度 /cm	pH	NH_4^+ -N /($\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)	NO_3^- -N /($\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)	Min. /($\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)	Nit. /($\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)	
美国怀俄明	美国黄松	0~10	5.00	0.59	0.04	0.69 ¹⁾	0.04	[41]
美国印第安纳	槭类	FF ²⁾	5.7	90	11.9	550 ³⁾	450	[42]
		0~15	5.8	4.5	2.4	26	24	
	栎类	FF	5.2	97	4.2	500	220	
		0~15	3.8	2.1	0.4	17	3	

续表

地点	林型	土壤						资料来源
		深度 /cm	pH	NH_4^+-N $/(\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1})$	NO_3^--N $/(\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1})$	Min. $/(\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1})$	Nit. $/(\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1})$	
美国新英格兰	硬阔	FF	4	81	7	950	120	[42]
		0~15	4.1	12.5	2.8	110	80	
		15~30	4.3	5.6	1.4	—	—	
美国新墨西哥	云杉-冷杉	FF	5.2	56	0.7	80	痕迹	[42]
		0~20	4.7	9.8	0.2	20	痕迹	
	美国黄松	FF	6.4	28	1.4	50	痕迹	
		0~10	6.8	2.1	0.1	5	痕迹	
	针叶混交林	FF	5.4	70	2.8	200	20	
		0~10	5.8	7	0.1	12	5	
	银枞	FF	3.4	38	0.5	30	痕迹	
		0~15	4	4.4	0.1	3	痕迹	
美国新墨西哥	美国黄松	0~15	5	1.39	0.19	—	—	[43]
	针叶混交林	0~15	5.1	2.65	0.23	—	—	
	山杨	0~15	5.1	4.41	0.24	—	—	
	云冷杉	0~15	4.6	1.32	0.25	—	—	
美国俄勒冈	北美西部圆柏	0~15	5.9	1.32	0.5	—	—	[43]
	铁杉	0~15	4.8	0.97	0.18	—	—	
	铁杉-云杉	0~15	3.8	4.53	0.08	—	—	
美国纽约州	铁杉和云杉	0~5	3.5 ⁴⁾	6.0 ⁵⁾	0	—	—	[44]
		5~15	2.8	6.3	<0.1	—	—	
	湿地针叶林	0~5	3.4	2.39	0.27	0.118 ⁶⁾	0	
		5~15	3.2	2.06	0	0.076	0.069	
加拿大英属哥 伦比亚省	北方针叶林	FF	—	150 ⁷⁾	<5	—	—	[45]
		0~10	—	10	<1	—	—	
瑞典北部	欧洲赤松	表土	3.5	20.2 ⁸⁾	0.06	-0.1	-0.02	[46]
加拿大安大略	针叶混交林	0~10	3.7	1200 ⁹⁾	70	334 ¹⁰⁾	37	[47]
		10~20	4.8	—	—	90	6	
中国长白山	红松林	0~5(FF)	6.8	488	9.4	—	—	[48,
		5~11	5.4	62.2	0.6	—	—	49]
		11~25	5.6	54.4	0.4	—	—	

续表

地点	林型	土壤						资料来源
		深度 /cm	pH	NH_4^+-N / $(\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1})$	NO_3^--N / $(\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1})$	Min. / $(\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1})$	Nit. / $(\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1})$	
中国长白山	红松林	0~10	6.7	—	—	1.3 ¹¹⁾	0.62	[50]
	云冷杉林	0~10	5.8	—	—	1.1	0.35	
中国大兴安岭	落叶松林	A层	4.9	15.6	2.3	—	—	[51]
中国西双版纳	季雨林	0~10	3.75	19.75	4.71	6.55	16.28	[52]

注：1) 室内培养1个月测定值；2) FF：森林枯枝落叶层；3) 室内培养4周测定值；4) pH (CaCl_2)；5) $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ ；6) 埋袋法培养40天测定值 ($\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)；7) 埋袋法培养6周测定值；8) NH_4^+-N 和 NO_3^--N 用离子交换树脂法，Min. 和 Nit. 用埋袋法培养1个月测定 ($\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$)；9) $\text{mg} \cdot \text{m}^{-2}$ ；10) 年净矿化/硝化量；11) 室内 25℃ 培养30天测定 ($\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)。

尽管 NO_3^--N 可能因不易被胶体吸附（易流失）而在许多土壤中会低于 NH_4^+-N ，但森林土壤过低的 NO_3^--N 水平往往与过低的净硝化速率（net nitrification rate）有关^[42,53~56]，表 1-1 中的一些实例也反映出这一趋势。在室内或野外培养实验中，森林土壤常表现出较弱的硝化潜力（nitrification potential）和较长的硝化滞后期（lag in nitrification）^[55,57]。因此，大多数人认为酸性森林土壤中存在着不同程度的硝化抑制。对于森林土壤的硝化抑制机理，国内外研究者先后提出下面一些解释。

(1) 一般认为自养硝化菌（autotrophic nitrifier）是不耐酸的，所以森林土壤固有的低 pH 常常抑制了硝化作用^[53,55,56,58~62]。

(2) 低 NH_4^+-N 可给性限制了 NO_3^--N 生成，因为自养硝化菌与异养微生物和植物竞争有效氮源（ NH_4^+-N ）时处于劣势^[42,63~67]。在成熟森林生态系统中，净氨化速率一般处于一定的较低水平，使土壤 NH_4^+-N 主要通过有效的封闭式氮循环（closed N cycle）进入植被和微生物养分库^[68]，结果便导致 NH_4^+-N 源缺乏和硝化抑制^[69,70]。另外，处于演替晚期阶段的森林凋落物（尤其针叶凋落物）大都具有较高的 C/N 值，并含有较高的木质素、单宁或游离酚类物质。在这种情况下，不仅有机质的分解速率会较低，土壤和凋落物层中 NH_4^+-N 或活性有机氮的异养微生物固定或化学固定（与多元酚形成难被微生物利用的稳定复合物或腐殖质）也都较强烈，从而大大降低了氮的矿化（尤其净矿化）速率^[71~79]，因此也就缺乏足够的可被硝化菌利用的 NH_4^+-N 源。

然而最近却有研究表明，瑞典北方针叶林土壤的硝化作用并非受限于 NH_4^+-N 源，因为当加入易矿化有机氮（甘氨酸）后 NH_4^+-N 大量积累，而 NO_3^--N 并没有显著增加，推测演替晚期阶段硝化作用的限制因素可能是缺乏适当的环境条件或存在较高浓度硝化抑制成分（游离酚类）^[45]。

(3) 树干淋洗或凋落物分解释放的化感物质(如单宁或多元酚类)抑制硝化微生物活性^[80~85],而且这种抑制在演替过程中逐渐加强^[80]。这一观点虽由来已久,但也一直存在不同看法^[64,86~89]。近来有研究表明,一些高分子多元酚类(higher molecular weight phenolics)抑制微生物活性^[79],而低分子酚类物质(low molecular weight phenolics)除了直接对硝化微生物产生抑制外,更可能作为异养微生物的有效碳源而被利用^[90,91]。正如在(2)中提到的,较高浓度的游离酚可以促进矿质氮的生物固定或导致活性氮被结合到多元酚复合物中^[92],因而会对硝化作用产生间接抑制。

(4) 温带、寒温带原始林或北方针叶林下土壤冷湿,不利于氮矿化和硝化作用进行^[35,51,58,93,94]。而且,硝化作用对冷湿条件的反应可能比氨化作用更敏感^[95],因而会导致 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 相对“积累”。

2. 微生物对 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的强烈吸收固定——另类全新观点

与矿化和硝化有关的森林土壤氮转化过程十分复杂,许多问题尚不完全清楚。关于原始森林土壤的硝化作用近来有另一种截然不同的观点。 ^{15}N 同位素稀释实验(^{15}N isotope-dilution technique)表明,原始针叶林土壤微生物养分库内的硝酸盐周转速率比先前预想的高很多^[96]。在许多这样的森林土壤中总硝化速率(gross nitrification rate)都相当高,而微生物对 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的同化作用却又异常强烈,几乎能消耗掉所产生的所有 $\text{NO}_3^-\text{-N}$,因此净硝化速率远不能反映土壤的总硝化速率^[43,96]。换言之,某些原始森林土壤过低的 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 水平可能主要是由于微生物强烈的同化作用,而非如前所述的“硝化抑制”。

无论哪种原因导致森林土壤的低 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 水平,起码有一点是可以肯定的:酸性、弱酸性的原始森林土壤为森林植物提供了以 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 占优势的氮营养生境,这与多数荒地土壤和农田土壤中 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 供应占优势的情况完全不同^[55,97,98]。

1.2.2 某些针叶树种的适应特点——喜铵性

森林树种对其长期所处的营养生境往往有着深刻的改造与适应。尤其是某些在演替晚期阶段或顶极阶段占优势的针叶树种,如加州铁杉(*Tsuga heterophylla*)、北美短叶松(*Pinus banksiana*)、花旗松(*Pseudotsuga menziesii*)、白云杉(*Picea glauca*)、挪威云杉(*Picea abies*)和海岸松(*Pinus pinaster*)等,其有关特性在北美、北欧和大洋洲国家颇受关注。这些针叶树的凋落物分解特点和硝化抑制成分往往造就了典型的酸性及 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 占绝对优势的土壤环境,有机质分解释放的氮素养分一般只停留在 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 形态^[58,80,81,93,99~101],由于硝化抑制或微生物对 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的强烈固定,土壤中 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的浓度往往极低^[97]。从进化的

角度看, 这些树种对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 应该有着较高的吸收和利用效率, 而对 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的高效吸收利用似乎是冗余的。事实上, 顶极群落的长期稳定性使得它们在各自的原始生境中对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 产生了充分适应 (complete adaptation), 以至于对非还原态氮的吸收与利用能力严重下降^[17,35,97,102,103]。这样, 就会在栽培实验中表现出铵偏向选择, 且只在 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 占优势的营养环境中生长良好 (表 1-2)。

表 1-2 一些针叶树种对 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 氮源的反应

树种	对 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的反应	资料来源
加州铁杉	在 N 浓度相同的单一氮源中, 幼苗吸收 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 速率是 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的 3.2 倍; 在 50 : 50 的混合氮源中, 吸收 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的数量是 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的 2.1 倍	[102]
北美短叶松	在相同浓度的 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 或 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 单一氮源中栽培幼苗, $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 处理苗株吸收的氮量是 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 处理的 2.1~2.4 倍, 前者地上生物量为后者的 1.5~2.6 倍	[35]
白云杉	苗木经过充分的硝态氮诱导后, 植入物质的量浓度相等的 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 或 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 溶液中短期培养。每克鲜根对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的吸收量可达 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 吸收量的 20 倍, 细胞质的 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 浓度超过 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 浓度 10 倍	[97]
欧洲赤松 (<i>Pinus sylvestris</i>) 和 欧洲落叶松 (<i>Larix decidua</i>)	同时供应 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的条件下, 对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的吸收速率明显高于 $\text{NO}_3^-\text{-N}$, 最多可以高出 6 倍	[32]
花旗松	在供应 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 氮源时, 苗株生物量相对生长速率 (RGR) 及侧根数皆达到最高 在混合氮源中优先吸收 $\text{NH}_4^+\text{-N}$, $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 营养优于 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 营养	[36,104, 105]
挪威云杉	吸收的 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 多于 $\text{NO}_3^-\text{-N}$, 在 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 条件下生长较好	[17,19]
海岸松	在较高浓度下供应 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 或 $\text{NH}_4^+\text{-N} + \text{NO}_3^-\text{-N}$ 混合氮源的苗株干重比供应 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 单一氮源者约高 3 倍	[33]
多种针叶树	对 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的吸收利用能力低下, 适于 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 营养环境	[16]

1.2.3 适应的生理生化机制

针叶树种往往表现出“喜铵性”和相应程度的“厌硝性”, 其主要生理生化机制可能在于下列几个方面。

1) 氮同化酶

植物对某种氮营养环境产生适应的一个重要先决条件可能在于催化 $\text{NO}_3^-\text{-N}$

还原和 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 同化的酶类^[31,106]。首先,硝酸还原酶(NR)作为硝酸盐同化的起始酶和限速酶,其活性与植物同化 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的能力密切相关。树木的 NR 活性可分布在根部和叶部,喜 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的针叶树通常根中的 NR 活性较高,而叶中的 NR 活性较低^[32,107~109]。即使经过 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的诱导,多数情况下也是根中的 NR 活性增加,而叶中的变化不大^[102];而且,达到其最大 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 吸收速率所需的诱导时间也很长^[97]。所以这些针叶树往往不能有效地利用 $\text{NO}_3^-\text{-N}$,不能把 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 作为主要氮源。

另外, $\text{NH}_4^+\text{-N}$ (或 $\text{NH}_3\text{-N}$) 同化是高等植物氮同化的共有步骤。喜 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的针叶树根部和叶部通常都具有较高的将游离 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 转化为谷氨酸的谷氨酰胺合成酶(GS)和谷氨酸合成酶(GOGAT),有的还具有较高的直接将 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 合成为谷氨酸的谷氨酸脱氢酶(GDH)活性^[102,107,110,111]。当这些针叶树吸收大量的 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 进入体内后,这些酶可以将 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 迅速转化成氨基酸,同时避免了 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 毒害发生。尽管 GDH 一般不是氮同化的主要酶(primary N assimilating enzyme),但在有外源 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 加入或 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 浓度较高时,GDH 的活性会显著增强^[36,102,110,112]。

2) 解毒作用与高耐铵性

很多植物在介质或体内 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 浓度较高时会发生“铵毒害”^[113]。进入植物体内的 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 离子必须被迅速同化以避免其对组织的毒害作用^[114~116]。 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 主要在根部通过 GS/GOGAT 途径同化为谷氨酰胺和谷氨酸(所谓“解毒作用”),以免将 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 直接输送到更敏感的茎、叶部位^[31,117]。

然而越来越多的研究表明,一些喜 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 针叶树不仅具有上述较强的同化“解毒功能”,还具有相对较强的耐铵能力。在供应 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 氮源的情况下,即使体内(细根、叶等)积累了较高浓度的游离 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 也不出现明显的毒害迹象^[33,35,97,118]。有人认为,这些树种的体内可能具有 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的储存库,它们主要通过储存作用消除或降低 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的潜在毒害^[119]。

3) 根对 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 离子的相对吸收及 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 吸收的反馈控制

相对于 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 而言,有的针叶树(如北美短叶松)根系对 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的吸收速率低下,在 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 环境中氮的吸收环节(而不是对 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的还原能力)成为限制生长的瓶颈^[35]。据认为,白云杉根系对 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的吸收速率明显低于 $\text{NH}_4^+\text{-N}$,可能是因为原生质膜上相应的 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 载体蛋白数量较少,而非载体对两种形态氮的亲合力有差异^[97]。

然而,喜 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的针叶树以 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 为氮源时导致的生长下降往往不能简单地从根系对 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的吸收速率低来解释,其中氮代谢因素可能是问题的关键^[33]。首先,植物对 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的吸收受其代谢过程所决定的内部“库”和“流”

的反馈作用所控制。一些内部生化因子,如叶和运输液中(尤其后者)羧化物和胺类组分的浓度,控制着 NO_3^- -N 的吸收以及高亲和力 NO_3^- -N 载体编码基因的转录^[120~124]。某些针叶树在供应 NO_3^- -N 时吸收的氮虽然减少,但是体内的游离氨基酸甚至 NH_4^+ -N 的浓度反而显著高于相应的 NH_4^+ -N 处理^[33,35],这意味着韧皮部和木质部中主要氮运输化合物(如谷氨酰胺等)的浓度也会相应升高^[33],正是这类组分可能向根部氮吸收位置提供了“反馈信号”^[122,123,125]。因此,针叶树对 NO_3^- -N 的吸收速率低于对 NH_4^+ -N 的吸收,可能就是吸收 NO_3^- -N 后氮代谢失调和某些游离有机氮积累所引起的反馈调节的结果。

进一步讲,针叶树以 NO_3^- -N 为主要氮源时的氮代谢失调可能与微量元素代谢性缺乏有关。 NO_3^- -N 还原导致 OH^- -N 离子失衡,为此植物体内会合成大量有机酸以维持酸碱平衡^[33,126];而有机酸(阴离子)对 Zn^{2+} 等金属离子有强烈的螯合作用,根部过多的有机阴离子可能会阻碍一些微量元素向冠部运输^[127]。Warren 等发现,以较高浓度供应 NO_3^- -N 单一氮源时^[33],海岸松幼苗针叶的锌营养接近缺乏的临界浓度,且出现典型的缺锌症状^[33]。锌是 RNA 聚合酶的成分,它参与了蛋白质合成的转录过程;锌还与细胞分裂有关。植物分生组织中一般都需要较高浓度的锌及其他微量元素,所以缺锌(和其他微量元素)会减少细胞分裂、细胞伸长及蛋白质合成,并导致氨基酸或酰胺类“反馈物质”积累^[33]。在这种情况下,喜 NH_4^+ -N 针叶树以 NO_3^- -N 为氮源导致的代谢性生长下降就不可避免。

4) 养分关系与养分平衡

由于 NH_4^+ -N 和 NO_3^- -N 离子的电性差异,二者对其他养分离子的吸收具有不同影响。通常 NH_4^+ 抑制 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 等养分离子的吸收,增加 P (H_2PO_4^- 或 HPO_4^{2-}) 的吸收;而 NO_3^- -N 的作用则相反^[17,27,102,128,129]。因此有人认为,适应了 NH_4^+ -N 营养的树种可能对低阳离子养分具有更高的耐受力^[102],而针叶树对 Ca、Mg 的低需求或组织中的低 Ca、Mg 现象也多有报道^[130~134]。另外,树木吸收 NH_4^+ -N 后会导致根际土壤酸化^[104,135],因而有利于 Al、Mn 及难溶性 P 的吸收^[129,136,137]。无论从离子平衡还是从根际效应来看, NO_3^- -N 似乎都不利于 P 的吸收。至于在硝态氮环境中喜铵性针叶树的磷营养是否会出现问题,目前尚无确切证据。不过,针叶树 NO_3^- -N 营养导致的代谢性缺锌已经引起关注,这在前面已作了讨论。

5) 光合作用

两种不同氮源导致的氮代谢差异和其他矿质营养差异必然会影响到植物的光合作用,包括叶绿素含量与组成、Rubisco 含量与活性、 CO_2 气孔导度和叶肉导度、净光合速率和光合作用的水分利效率等^[31,138,139]。不过,海岸松针叶的 Rubisco 含量和以单位叶质量计算的最大光合速率 ($A_{\max}$) 不受氮源形态的影

响^[33]，多数喜铵针叶树光合作用指标对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 两种氮源的响应尚有待研究。

6) 根部碳流失

当吸收 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 后，根的酸碱平衡和电荷平衡至少部分地靠 OH^- 或 HCO_3^- 的直接排放来维持，而排出的 HCO_3^- 又主要源自苹果酸脱羧作用。因此， $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 营养会导致数量可观的有机碳和无机碳向根周围介质和菌根共生体中流失^[9,140]，并可能在一定程度上导致生长下降^[33]。

除了上述生理、生化原因外，还有一个值得注意的事实，即多数在演替晚期阶段占优势的针叶树种具有耐阴性（尤其幼年期）。由于同化 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 需要额外多消耗能量（由 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 至 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的还原过程），而在光合能量获取方面对耐阴植物同化 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 又是不利的，这可能促使耐阴植物选择喜还原态氮（ $\text{NH}_4^+\text{-N}$ ）的进化策略^[7]。同时，这也可以部分地解释为什么针叶树的 NR 活性大都分布在根部，而叶部的 NR 活性往往较低^[102]。有关雨林群落的研究也表明，先锋树种具有高水平的 NR 活性，叶硝酸盐同化占优势，而低 NR 活性则一般是郁闭林树种的特性^[141]。实际上，弱光或遮阴可能是土壤 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 优势生境之外导致耐阴针叶树喜铵性的另一长期性环境因素。

1.2.4 研究的科学意义

晚期演替针叶树种对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 营养生境的固有适应性具有深刻的生态学和林学意义。首先，这可能是顶极森林群落维持长期稳定的一个重要先决条件。然而，最大的现实问题是原始针叶林或针阔混交林已大面积遭受采伐破坏，干扰后土壤 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 氮库趋于大部分转化为 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ ^[35,41,42,44,51,69,97]。在 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 增多的干扰立地上，适于 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 营养的“原优势针叶树种”（幼苗）将变成氮素养分资源的弱势竞争者（立地被更适于 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 营养的先锋植物占据）并由此导致其更新困难^[35,97]，这一问题在退化森林生态系统恢复与重建过程中须予以充分考虑。另外，在人工林培育（包括苗木培育）过程中，也应注意喜铵针叶树的氮营养特性。我国温带针阔混交林区、寒温带针叶林区及高海拔针叶林区都有大面积的退化森林生态系统和多个“顶极性”针叶树种，因此系统地研究森林土壤氮营养生境特征和针叶树种的适应性问题在我国颇具现实意义。

1.3 植物对有机氮源的利用及其在森林生态系统中的意义

关于生态系统氮有效性和植物氮营养的传统认识几乎是完全建立在矿质氮（ $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ ）基础上的。尽管早就发现有的高等植物能够直接吸收利用

氨基酸等有机态氮^[142~147]，但 Liebig 的矿质营养理论在长达 150 年的时间里并未遇到实质性挑战。然而近十几年来，越来越多的植物有机氮营养现象被深刻揭示出来，许多生态系统（包括自然生态系统和农业生态系统）中有机氮（尤其氨基酸类）对植物氮营养的重要性日益受到关注。传统的纯矿质营养观念的改变导致了对许多生态学问题的再认识。为此，我们引证自然生态系统的实例，就近年来国内外有关研究进行简要综述，并在此基础上提出我国针对森林生态系统开展该领域研究的科学意义和基本框架，以期为国内相关研究提供参考。

1.3.1 有机氮源利用——植物氮源利用的多样性

在多数自然生态系统中，由于不同程度地存在着氮素养分的土壤学缺乏或生物学缺乏，因而氮往往是影响植物净生产力的主要养分^[148]。为满足自身的氮营养需求，植物在长期适应过程中产生了各种从环境中获取氮素的机制，以至矿质态氮、有机态氮甚至气态氮在一定情况下都会成为植物可利用的“氮源”（nitrogen source）^[149,150]。其中最普遍且最为人们所熟悉的的就是植物以主动吸收方式从环境介质（土壤或溶液）中获取矿质氮源，即 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 、 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 。对于某些植物通过共生固氮作用从大气（ N_2 ）间接获取氮素，我们也已不陌生。然而，很多植物还可以从介质中直接获取有机氮源，对此多数人却了解不足。近十几年来关于植物有机氮营养的若干研究表明，许多植物（包括有菌根者和一些无菌根者）能够在不经矿化的情况下直接吸收利用环境介质中的多种氨基酸、简单蛋白质等小分子和大分子有机氮化合物^[150,151~169]。不同研究者通过根系短期吸收试验、实验室有机氮源纯培养试验、野外植物对同位素标记有机氮源物质（氨基酸）的吸收及植物组织的 ^{15}N 自然丰度值等不同途径得出上述结论，从多角度揭示出植物在氮源获取方面出乎意料的多样性。

植物的菌根状况对其获取有机氮源有重要影响。研究者较早认识到有机氮是具外生菌根或似欧石楠属菌根（ericoid mycorrhizae）植物的重要氮源^[170~172]。这类菌根植物不仅可吸收氨基酸，而且可吸收氨基糖^[173,174]、多肽^[171,172]、蛋白质^[172,175]、核酸^[174]，甚至几丁质作为氮源^[173]。其菌根真菌具有分解有机质的酶系统^[174]，它们通过增加根的吸收面积和有机氮亲和力^[160,176,177]，使植物能够获得有机氮；如果没有菌根共生体，这些植物中的许多种类便不能在纯有机氮源中生长^[155,170,171,172,175]。然而，近来不少研究表明，一些无菌根植物（或植物在无菌根条件下）和泡囊-丛枝菌根植物也能够直接吸收氨基酸等有机氮，而且可能是重要氮源^[151~154,156,166,167]。特别是无菌根植物对氨基酸类有机氮源的吸收利用，已成为颇受关注的热点^[152,153,156,161]。

在生理机制方面，已经确认植物根对氨基酸的吸收是通过主动的质子同向输送（proton symport）完成的^[178]。有人提出在植物根部存在一系列氨基酸载体，其