

森林生态系统土壤氮矿化影响因素研究进展

李贵才¹, 韩兴国², 黄建辉², 唐建维¹

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303; 2. 中国科学院植物研究所, 北京 100093)

摘要: 森林生态系统土壤氮矿化是生态系统中最重要功能之一。综述了近 10 余年来森林生态系统土壤氮矿化影响因素的研究, 在前人的基础上将其影响因素归成 3 类: (1) 环境因子, (2) 凋落物质量, (3) 土壤动物和微生物, 其中环境因子中的土壤温、湿度是影响土壤氮矿化的最重要因子。氮素可利用性、氮转化与群落演替、植物多样性间相互关系的研究正受到愈来愈多的重视。研究 CO₂ 倍增及其引起的全球变暖对土壤氮素转化的潜在影响也已成为当前全球变化问题研究的热点之一。

关键词: 森林生态系统; 氮矿化; 影响因素; 全球变暖

A review of affecting factors of soil nitrogen mineralization in forest ecosystems

LI Gui-Cai¹, HAN Xing-Guo², HUANG Jian-Hui², TANG Jian-Wei¹ (1. Xishuangbanna Tropical Botany Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China; 2. Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 10093, China)

Abstract Soil nitrogen mineralization in forest ecosystems is one of the most important indicators for normal ecosystem functions. Based on the results of many studies conducted since 1980's, we concluded that soil temperature and soil moisture are the most important factors among all which affect nitrogen mineralizations. These factors are in three groups i.e., (1) the environmental factors, (2) the quality of litter, and (3) soil animals and microbes. The researches on the relationships between the nitrogen availability, nitrogen transformation and community succession, plant diversity are attracting more and more attention. The potential impact of doubling atmospheric CO₂ concentration and global warming on soil nitrogen transformations now becomes one of the hot research points relevant to global change.

Key words: forest ecosystems; nitrogen mineralization; affecting factors; global warming

文章编号: 1000-0933(2001)07-1187-09 中图分类号: Q 948 文献标识码: A

氮是植物生长和发育所需的大量营养元素之一,也是植物从土壤中吸收量最大的矿质元素^[1]。土壤氮主要来自土壤有机碎屑,它们通过微生物降解,供给用于蛋白质合成的氮素^[2]。无机氮(主要为铵态氮和硝态氮)是土壤氮素中可被植物直接吸收利用的主要形式,仅占土壤总氮的 1% 弱^[3]。

氮矿化(Nitrogen mineralization)是指土壤有机质碎屑中的氮素,在土壤动物和微生物的作用下,由难以被植物吸收利用的有机态转化为可被植物直接吸收利用的无机态(主要为铵态氮)的过程。铵态氮可经硝化作用生成另一种无机氮——硝态氮。氮矿化速率决定了土壤中用于植物生长的氮素的可利用性^[4],是森林生态系统氮素循环最重要的过程之一,氮矿化研究对于揭示生态系统功能、生物地球化学循环过程的本质有重要意义。表现在:氮可利用性(Nitrogen availability)限制了植物对土壤氮素的养分利用效率(Nutrient use efficiency),直接影响到陆地生态系统的生产力^[5-7];氮可利用性与群落演替间存在反馈关系;矿化过程还影响到森林生态系统土壤氮素的渗漏流失和气态损失,关系到环境污染和氮素经济利

基金项目:中国科学院“九五”重大项目(KZ951-A1-104, KZ952-J1-103)及中国科学院知识创新项目(KZCX2-312)。

收稿日期:1999-09-10;修订日期:2000-03-10

作者简介:李贵才(1973~),男,内蒙古人,博士。主要从事遥感信息模型,环境遥感和全球变化遥感等研究。

用: 氮氧化物向大气中的排放是温室效应和全球变暖的重要诱因。

氮矿化过程受土壤温度、水分、土壤理化性质、凋落物质量、土壤动物和微生物、植被类型、时空格局以及其它自然或人为干扰等诸多因素的影响^[2, 8]。一般来说, 针阔混交林的凋落物较针叶纯林更易分解和矿化; 温、湿度高的地区(如热带雨林)的土壤矿化速率大于寒冷、干燥(如温带阔叶林)地区; 干湿交替能增加矿化速率; 肥沃、良好排水条件下的矿化速率大于瘠薄、不良排水条件下的氮矿化速率。但这些因素往往交互作用, 同时对氮矿化(一般以净氮矿化为指标)产生影响; 且不同条件下各因素的作用强度存在较大差异, 对氮矿化的影响非常复杂, 研究中还要具体问题具体分析。

本文在前人的基础上将上述因素归为 3 类。环境因子: 土壤温、湿度、pH 值、通透性等是影响微生物种类、种群数量及其活动的重要因子, 从而影响氮矿化; 凋落物状况: 决定了土壤有机质可矿化的难易程度和可矿化氮源的数量; 土壤动物和微生物: 其种类、数量和活动是氮矿化量直接的決定因素, 其生物量也是重要的氮库。研究 CO₂ 倍增引起的全球变暖对土壤氮素转化的潜在影响已成为全球变化问题研究的热点之一^[9-13]。最新研究表明, 土壤温、湿度是影响总氮矿化的最重要因子^[14-18]。本文综述近 10 余年来国内外森林生态系统土壤氮矿化影响因素的研究, 并作进一步分析和讨论。

1 环境因子

微生物是有机质分解和矿化的“生态工程师”, 决定氮矿化速率。微生物种类、数量及活性依赖于温度和水分等环境因子。因此, 研究氮矿化就必须对影响微生物降解过程的环境因子有充分的了解。在诸多因子中寻找限制性因子的研究具有重要的意义。

1.1 温度和水分

土壤温、湿度是影响总氮矿化的最重要的环境因子^[14-16]; 对氮矿化速率有强烈的控制作用, 且呈正相关^[17, 18]。

1.1.1 温度 土壤温度和水分对土壤氮矿化速率产生较大影响, 高温和相对干燥可能有利于氮矿化^[19]。Nadelhoffer 等^[20]通过室内培养发现: 氮矿化率对 3~9 °C 间的温度敏感, 但在 9~15 °C 间随多个因子而增加; 此外, 氮在多种土壤中矿化率的差异比单一土壤中由培养温度造成的差异要大。实验中通常假定培养期间土壤微生物保持稳定状态, 且氮矿化上升率是对温度升高(或其它环境因子变化)的生理反应; 但在不同温度下, 长期培养的土壤微生物群落动态并不同。进而言之, 由于高温和能量供给的限制, 培养期间土壤微生物生物量可能急剧下降^[21]。Ineson 等^[22]用一种可控升温装置, 对野外土壤进行原位(*in situ*)升温培养, 能使 0~10cm 的土壤稳定升温 3~5 °C, 以模拟全球气候变暖对土壤氮动态的影响。加热培养的前 5 个月间棕壤土的硝态氮明显降低, 表明增高的氮矿化被植物吸收所掩盖。升温不仅增加了氮矿化, 同时也增加了矿质氮的植物吸收。可见土壤中的微生物过程可能与植物的养分利用效率有密切关系^[23]。这类方法已成为全球变暖研究的有力手段。

不同海拔间比较也是研究温度影响的巧妙方法。Powers^[17]在有氧培养中发现氮矿化率在中海拔最高, 随海拔升高、温度降低而降低; 随海拔降低土壤变干而降低。近来有研究者采用空间转移方法将不同海拔的土壤相互交换位置后培养, 以模拟 CO₂ 倍增引起的全球变暖对土壤氮素转化的影响。由高海拔转移到低海拔后, 土壤年净矿化和硝化高于原来的两倍, 表土的无机氮渗漏也增加; 而相反的处理导致三者下降了 70%、80% 和 65%^[24]。相似温度和土壤水势条件下的室内培养表明: 高海拔土壤的有机质质量更高; 两种立地间存在相似的净氮矿化率, 这是因为虽然高海拔有机质含量、数量较高, 但低温限制了其氮矿化。表明不同空间位置的土壤氮矿化格局可能因不同的有机氮库和水热条件而不同^[25]。

温度和水分的变化通常是由时空变化引起的。Ineson 等^[26]用渗滴计(Lysimeter)和植物转移方法, 沿海拔梯度测定不同海拔位置的土壤氮动态。发现随海拔升高, 土壤硝态氮浓度剧烈减少。海拔升高引起降水增加和温度下降两种变化梯度。此研究中, 降水虽增加, 但增幅不大, 且土壤所接受的降水也显示氮浓度在减少。据此推断土壤硝态氮浓度的减少并非由降水增加而引起, 表明温度下降是硝态氮浓度降低的主要原因。另外, 作为对温度增加的反应, 植物增加的氮吸收也是控制氮“矿化-固化”的关键。海拔梯度上的变化反映了空间变化所引起的氮素转化的变化, 而季节变化则能很好地代表时间变化对氮素转化的影响。季

节动态主要是温度、湿度的变化所引起, 冬季过后, 土壤温度升高, 微生物数量及活动随之增加, 对氮矿化有促进作用^[2, 27]。反之, 一些地区较低的年均温降低了微生物活性和凋落物及土壤的氮素转化率^[28, 29]。

1.1.2 水分 净氮矿化与土壤湿度呈显著正相关^[30]。Stanford 等^[31]发现矿化氮随水势升高而显著增加, 在 $-1.5 \sim -0.03 \text{ MPa}$ 之间氮矿化与土壤湿度呈线性相关, 直至 $-0.5 \sim -0.03 \text{ MPa}$ 之间的最大值, 而氮矿化的最佳水分含量在 $-0.03 \sim -0.01 \text{ MPa}$ 之间。氮矿化与降雨量有关, 赤桉地雨季 4 周氮矿化值为 $18 \sim 40 \times 10^{-6}$, 每年总氮的 7% ~ 10% 被矿化; 在合欢林, 雨季开始时 3 周氮矿化仅 10×10^{-6} , 然后急剧下降^[32]。总氮矿化有很强的季节性, 且在春秋较高, 表明水的可利用性是微生物过程和植物生长的主要限制因子; 短期内增加的夏季降水可能是影响氮通量的主要因素^[33]; 湿季土壤充满水分时, 铵态氮的固化大于硝化, 净矿化降低^[34]。

总之, 一定温度范围内, 氮矿化随温度升高而升高^[32]; 但同时植物的吸收也增加^[5, 26]。氮矿化随土壤水分增加而增加, 当土壤水分增加到一定值时, 氮矿化迅速下降^[32], 且水分波动能增加氮矿化^[35, 36]。一些生态系统中土壤有机质质量变化较大, 这比野外控制过程速率中的温度差异更重要。所有土壤中都存在硝化(甚至 3 时), 但硝化潜力有很大差别^[20]。氮矿化对温度的反应强于湿度^[37, 30]。土壤升温引起微生物种类、数量及活性的增加; 而低温和干燥对微生物种类、数量及活性有限制作用, 反映在季节变化上尤其明显^[2]。

1.2 土壤理化性质

1.2.1 土壤质地和土壤团聚体 土壤质地通过影响好氧菌活动或粘粒与有机质的结合等对有机质提供保护, 从而对氮矿化产生作用^[38]。细质土比粗质土能固定更多 C、N^[39]。砂土的氮矿化高于壤土和粘土, 这归因于粘土中的小孔隙对有机质较强的物理保护, 砂土中的有机质因与粘土颗粒相连而被保护, 而在壤土中二者兼有。此外砂土中微生物生物量的 C/N 比高于壤土和粘土, 且与单位微生物氮生物量的矿化率呈正相关^[38]。Groffman^[39]发现微生物随土壤类型而变化, 土壤质地是影响微生物生物量和活动的重要因子, 从而影响氮矿化。

Graswell^[40]发现不同大小干燥土壤团聚体中有机 N 的矿化不同。因为可矿化有机氮库的大小依赖于其物理强度, 即土壤团聚体的大小和稳定性^[41, 42]。团聚体越小, 稳定性越弱, 其有机质越易被微生物降解, 可矿化有机氮库越大。粘粒/腐殖质比愈高的土壤, 氮矿化愈低, 因为粘粒对有机质有保护作用。用筛分出不同粒径的团聚体进行矿化实验的结果表明, 粒径愈小者氮矿化率愈高, 表明粒径愈小的团聚体中含有易分解性氮的比例愈大^[40]。

1.2.2 土壤有机质的存在状况 Bernhardt-Reversat^[32]的室内和原位氮矿化研究表明: 赤桉木(*Eucalyptus cum aldulensis*)土壤有机质中的粗质小片段($> 0.2 \text{ mm}$)并未产生任何矿质氮; 约 80% 的矿质氮由半分解的有机质片段提供, 而合欢林(*A. cacia*)土壤中为 30% ~ 50%。沼泽地区的研究发现, 富含 N、P 的细胞质易破碎并快速释放养分, 而细胞壁分解较慢, 以至于无更多的 N 和 P 固化成微生物组织^[43]。相对较小片段的、不稳定的有机质库对温、湿度或其它因子敏感度要比大片段、难降解有机质的敏感度大。这种库的大小往往引起碳、氮矿化的不同^[44]。

总之, 当有机质、微生物残体被降解时, 细胞质迅速降解, 而细胞壁物质则矿化较慢, 因此后者以易分解性有机质的形式(主要为氨基酸和氨基醌)积累起来。而干燥和热处理将促进其分解和矿化, 这种现象称作干燥效应。对于不同土壤, 细胞壁物质的矿化率及其干燥效应的大小, 与土壤的粘土矿物类型、游离铁铝等无机胶体的性质及数量有密切关系, 这可能是不同土壤中同一形态氮素分解、矿化差异较大的主要原因。即便同一土壤中, 各形态有机质的分解、矿化程度也可能相差数倍^[45]。

1.2.3 土层深度、pH 值和盐碱度 氮矿化既有时间上的变化, 也有空间上的变化, 小气候条件是影响时间变化的主要因素, 而土壤理化性质是影响空间异质性的主要因素^[46]。由于土壤有机质质量直接影响到参与分解的微生物是否容易获得自身繁殖所需要的氮素, 因而也将影响到土壤有机氮的矿化, 而不论处于何种气候条件下^[14, 36]。

氮矿化一般随土层深度增加而降低^[43, 47, 48]。Berendse^[49]发现土壤不同层次中有机质含量也是影响土壤氮矿化的主要因素。0~120cm 范围内, 不同土层深度氮矿化率不同^[48]。这是由于随土层深度的不断增

加,土壤透气性和有机质不断变化。土壤透气性逐渐降低,可供降解的有机质越来越少,微生物数量迅速下降,氮矿化随之下降。在干旱为强烈限制因子的地区,深层土壤微气候条件比表层更有利于微生物活动。表层较高C、N矿化可归因于较高的有机质数量和质量,而不受土壤微气候的限制^[50]。

pH值升高促进了氮矿化,尤其是硝化随pH值增加而线性增加^[51,52],这归因于pH值升高增加了有机质可溶性,为微生物生长提供了大量富C、N基质,促进了C、N矿化^[52]。一般认为铵态氮比硝态氮更易固化,但低pH值条件下则更有利于硝态氮的固化^[45]。这一机制在土壤酸化、硝化引起的土壤氮素流失研究方面具有重要意义。除土壤pH值外,土壤盐度也影响着氮矿化,氨化菌比硝化菌更耐盐度,且随盐度增加,总氮矿化量下降^[53]。

1.2.4 土壤矿质氮含量 Sierra^[54]发现培养前的土壤矿质氮含量与培养期间矿化氮产量呈负相关。这表明土壤中存在一个控制氮矿化的反馈机制:较高的矿质氮初始值限制了土壤氮矿化,且这一机制与土壤微环境中的“矿化-固化”过程有关。这种关系随土壤水分含量而变化,当土壤水分较充足时存在上述关系;而水分含量较低时不太明显,原因是低水分限制了氮矿化,并对“矿化-固化”过程产生影响。

2 凋落物状况

凋落物的生物产量、质量及形态特征依赖于群落类型和树种组成。不同区域及演替的不同阶段的群落类型和树种组成的差异使凋落物产量、质量及形态特征有很大的变化,对氮矿化产生强烈影响。反过来,氮素可利用性也影响树种组成和物种多样性的变化,这与演替关系密切^[25,49,55,56,57]。凋落物量代表了生态系统土壤氮素的重要输入,决定了土壤有机质氮库的大小。夏威夷山地雨林的研究发现,土壤有机质含量高的生态系统,矿化速率升高较快^[58]。高氮矿化速率是由于土壤中高的生物活性,而高的生物学活性可归因于土壤中较高的有机C和全N含量^[59]。例如在石南灌丛(Heath)中,凋落物、腐殖质层有机物的数量及沼原草属(*Molinia*)植物生物量所占的百分比强烈影响着年氮矿化^[48]。

2.1 凋落物与群落类型和树种组成

前文中提到,凋落物的生物产量、质量及形态特征依赖于群落类型和树种组成。对合欢、赤桉的研究发现,不同群落类型下的氮矿化有明显差异^[5]。反过来,对于某个区域,森林生态系统的生产力的变异是由于土壤氮矿化率的变异引起的;地上部分生产力和土壤年氮矿化量均强烈地受土壤类型而不是群落类型的影响^[7]。含氮有机质的分解、矿化随群落类型和树种而变化,一般针叶纯林的凋落物不易分解、矿化,针阔混交林则反之,Verhoveven^[43]在挪威不同植被和水体条件下的研究表明:不同植物占优势的沼泽类型的土壤氮矿化有明显差异;且氮矿化随土壤深度加深而降低。N和P矿化及分解之间相反的关系可能由于在泥塘中优势种凋落物的化学性质造成的。

通常认为,中性混交林地区的地上净初级生产力与物种组成和可矿化氮有关。但Liu和Muller^[5]在美国肯塔基东部的研究却否定了这一观点。他们的研究发现,氮矿化在不同森林类型中明显不同,橡树林最低,中性混交林最高,而且地上净初级生产力在不同森林类型中并无差异,与可矿化氮无关。地上净初级生产力年均值 $6306(\text{kg}/(\text{hm}^2 \cdot \text{a}))$,其中56%为木产量,44%为地上凋落物。表明地上净初级生产力与土壤可利用性氮无明显相关,反映了植被系列的各组成树种中,养分利用效率的不同模式。

植物多样性与土壤氮素转化的关系愈来愈受到研究者的重视^[60]。不同树种组成通过不同的凋落物质量和养分利用效率对氮素“矿化-固化”造成影响。Ohri等^[25]发现湿地白桉木的存在增加硝态氮含量和土壤净氮矿化率。在石南灌丛生态系统的次生演替中,凋落物和腐殖质层中的有机质数量随年龄及群落被轮生叶欧石南(*Frica terrealix*)逐渐占据而增加^[49]。在低矮灌木被沼原草属植物替代的地方,有机质并未进一步增加。在被轮生叶欧石南占据的群落,所有进入生态系统的N都积累于植物或土壤有机质中,而N损失很少。在沼原草属植物占据的群落,进入生态系统的那部分N渗漏到较深的土层或释放大气,大概是不同植物对N的利用效率不同,这一结果与Liu和Muller的研究结果相似^[5]。营养可利用性与植物生产力和物种组成强烈相关,其中氮素可利用性是对净初级生产力和群落物种组成有重要影响的环境因子之一。而植物群落又能引起环境条件的变化,反过来影响一个或更多的生态过程,从而导致次生演替中一些物种替代另一些物种。而且凋落物质量与土壤氮素间的反馈关系可能是维持林冠树种斑块分布的重要机制^[55]。

氮素供给的变化已被证明对优势植物间的竞争关系有重要影响^[49], 是否植物群落可以引起 N 供给的变化, 从而反过来导致物种组成的变化? 这些问题对与物种多样性保护以及退化生态系统的恢复与重建有重要意义, 仍有待于进一步的研究。

2.2 凋落物和基质 C/N 比

一般来说, 土壤氮矿化与凋落物 C/N 比呈负相关^[25]。V itousek^[61]发现高 C/N 比凋落物的矿化速率较低。亚热带湿性森林的研究表明, 低碳氮比(C/N < 25) 基质与高碳氮比(C/N > 25) 基质相比, 氮矿化速率更高^[62]。因为氮常常是限制性养分^[63], 在低 C/N 条件下细菌生长受碳的限制, 由于氮源充足, 氮矿化将很小; 反之当 C/N 高时, 细菌生长因受氮的限制而处于缺氮状态, 矿化出的氮素将被迅速固化。这表明 C/N 对“矿化-固化”过程有重要影响, 并影响氮矿化速率^[7], 这样氮矿化就通过微生物与 C 流动连接起来^[64]。

2.3 凋落物质量——木质素/氮素比(L/N)

Scott 和 Binkley^[36]研究了北美不同森林凋落物质量与氮素年净矿化之间的关系, 发现在不同气候、不同土壤类型、以及不同总凋落物输入的条件下, 凋落物质量通过影响土壤中有机的质量而对净矿化有很强的控制作用; 此外, 凋落物质量独立于气候和土壤因素, 对净氮矿化有良好的、普遍性的指示作用。当凋落物的木质素/氮素之比增加时, 净氮矿化呈强烈非线性下降; 对部分树种而言, 当凋落物的木质素浓度增加时, 净矿化呈线性下降。这种关系在森林地面和矿质土壤中较相似。因此在较宽的林龄范围内, 凋落物的木质素/氮素之比能比气候因子更强烈地影响净氮矿化。Fyles 等^[65]对不同有机质类型土壤的氮矿化的研究也获得相似的结论。低凋落物质量(木质素/氮素比率高) 将氮矿化限制在较低的水平, 当木质素/氮素比率降低至一个较低值后, 氮矿化迅速增加^[66]。

2.4 凋落物形态特征

Fyles^[65]通过室内有氧培养、无氧培养和生物量技术, 比较了 5 种不同形态特征森林地被物下的土壤氮矿化。不同的森林地面, 其组成物质的化学性质明显不同, 导致它们被微生物所矿化的难易程度不同, 因此矿化氮和氮矿化常数 K 值存在明显差异。各种森林地被物室内培养期间生物量中的植物氮吸收与矿化氮高度相关, 但比有氧培养推出的一级动态指数的预测低 50% ~ 80%。不同森林地面中, 生物量植物吸收和预测氮矿化量间的关系也不同, 说明不同有机物类型中, 植物对可矿化氮动态的影响不同。各森林地被物之间氮矿化特征的不同表明: 森林地被物形态学可以为评价立地质量提供基础。

3 土壤动物和微生物

土壤有机质的分解和矿化是土壤动物和微生物在其活动、取食及代谢过程中, 通过对有机质产生机械破碎及一系列化学作用而完成的。土壤动物和微生物的种类、数量、种群结构与动态, 以及它们间的相互关系都会对矿化过程产生影响。

3.1 土壤动物

土壤动物的种类及其生物功能与氮矿化有密切关系。作为微生物捕食者, 土壤动物常常增加有机质的分解和氮素的矿化^[63]。Ferris 等^[67]用沙柱培养的对照实验比较了不同线虫对氮矿化的影响, 发现线虫(Nematodes)的存在显著增加了氮矿化率。不同种的线虫最适合的环境因子有较大差异, 因此不同季节各类线虫占据的优势也不同; 如杆状线虫比头孢线虫要求的温度更低, 在早夏占优势, 而后者在夏季后期占优势。就对矿化的贡献而言, 较小线虫单位体重的矿化量大于较大的线虫。Coleman 等^[68]也得到相似结果。这是因为线虫能大量取食细菌(约折合氮 20kg/(hm²·a)), 而其同化生产率较低(15% ~ 40%); 多数养分通过排泄又释放到土壤中, 养分释放增加了土壤养分的可利用性^[69-71]。

在热带和亚热带地区, 蚂蚁的数量极其丰富。蚂蚁(尤其白蚁)的活动大大加速了有机质的分解和矿化^[72]。据 Word 的测定, 在非洲尼日利亚热带疏林中重量仅 3.5g 的 3500 只蚂蚁, 每年能消耗 168g 有机质碎屑^[73]。

此外, 动物群落结构对矿化也有重要影响。物理因子、分解者群落和分解、矿化过程彼此间通过复杂的作用相联系。动物群落对非生物条件的反应体现在氮矿化上。Sulkava 等^[8]研究了不同温、湿度条件下动物群落结构对矿化过程的影响, 研究发现: 线虫较白虫(enchytraeids)更易在干燥条件下生存; 在低、中湿度条

件下,微型节肢动物的存在减少了线虫和白虫的种群数量,降低了氮矿化。土壤中铵态氮数量与白虫生物量呈显著正相关。由上述研究可以看出,微型节肢动物多样化的群落通过调节白虫种群数量直接影响氮矿化。然而,在高湿度时,微型节肢动物不能控制线虫和白虫的数量,且并未发现矿化与群落结构有关。一些以线虫为食的螨虫能减少微环境中的线虫的种群数量。较大的螨虫可以捕食线虫,但这种作用是否强烈足以控制白虫的种群数量,目前仍不清楚。此外铵态氮数量与白虫生物量呈显著正相关。这表明白虫能比线虫更有效地促进矿化。后者在一些实验中显示了负面的、不稳定的作用,或几乎没有影响^[74,75]。因此有可能线虫群落通过调节白虫种群影响氮矿化。蚯蚓与白虫一样,也是进行分解和矿化的有效动物;通过自身较大的生物量消耗大量有机质,较其它动物群更能影响土壤氮矿化和物理结构^[65,70]。

这几年来这类研究报道很多,例如Wood^s等^[77]发现同时存在细菌和变形虫(Amoeba)的微环境,与仅有细菌存在的微环境相比,增加了矿质氮释放。Clarholm^[78]报道,生长在灭菌后接种细菌和原生动物的土壤中的植株比生长在无原生动物的土壤中多75%的氮素。Griffiths^[79]发现,存在细菌的培养条件下,当分别或一同加入纤毛原生动物和线虫时,都增加了矿化。上述证据表明,微型动物(包括原生动物和线虫)增加了氮矿化^[63,80,81]。

3.2 土壤微生物

微生物作为有机质分解和矿化的“工程师”,其种类和密度对氮矿化有强烈的控制作用,因为不同微生物的降解能力不同^[63]。Holmes^[82]发现陆地生态系统氮动态受土壤微生物生物量通量的控制,要强于受微生物生物量大小变化的控制。尽管净氮矿化的季节格局不同,但年均速率变化很小。同时,微生物生物量代表了一个重要的氮源,其数量受地上、地下植物凋落物产量不稳定C的通量的影响。因此,微生物生物量库度随控制微生物生长的因子的季节变化而改变,反过来影响净氮矿化速率。

北方阔叶林生态系统的研究表明,微生物生物量库显示了较小的季节波动,且与净氮矿化率无显著相关。表明微生物库保持相对稳定,而其通量随时间变化。土壤微生物生物量暂时作为“矿化-固化”中易矿化氮的源和库存在,是氮通量的转换器^[83]。即净氮矿化可能受微生物生物通量控制,而不是生物量库的大小变化。氮矿化存在明显季节差异^[15],日平均值为 $610\text{ng N}/(\text{g soil}\cdot\text{d})$,但是总氮矿化的变化并不反映土壤微生物氮库的大小。实际上微生物氮库在不同季节基本稳定。因此仅有部分微生物生物量与氮矿化有关,土壤温、湿度是影响总矿化率的最重要因子。

微生物的种类、结构及功能同样与氮的分解、矿化有密切关系。如真菌对地表有机质的降解作用要大于其它微生物,而细菌对埋入土壤中有机质的降解作用则更加重要。如果去除真菌和细菌,则降解速率分别降低约36%和25%。在取食真菌的小型节肢动物数量较少时,腐生真菌将对氮的固化起主要作用,固化量可达86%^[84]。

4 结语

各种生物与非生物因子对土壤氮矿化的影响非常复杂。不同因子的影响具有交互作用,且不同条件下各因子的影响强度也存在较大差异。但本质上可归为3类:环境因子;凋落物特征;土壤动物和微生物。因为凋落物质量(一般以C/N比和木质素/氮素比为指标)决定着土壤有机质矿化的难易程度。土壤动物和微生物活动强烈地控制着氮矿化过程。Puri最近的研究认为,土壤温、湿度是影响总氮矿化的最重要因子;且一般温度的影响强于湿度,二者有明显的正交互作用^[15]。

不同群落类型、演替序列、物种组成及物种多样性、时空格局等可以通过影响立地环境因子和可矿化氮库间接地影响土壤氮矿化。例如Ohri最新的研究表明不同空间位置的土壤,氮矿化格局可能因不同的有机氮库和水热条件而不同^[25],这一研究把影响土壤氮矿化诸多因子作了本质的概括。即各因子的作用都是最终通过对可矿化氮库的大小、质量以及环境因子的改变来影响氮矿化的。

此外,近几年来对氮矿化、氮素可利用性与群落演替和植物多样性间相互关系的研究报道很多^[5,25,43,49,55]。“资源比率假说”认为,氮素可利用性与植物的养分利用效率、群落演替及植物多样性之间存在反馈关系,是不同植物种竞争替代和植被群落演替重要推动力^[85]。这类研究对于生态演替理论和退化生态系统的恢复与重建有重大意义。国内此类研究鲜见,迫切需要开展这方面研究。

研究工业化发展造成的 CO₂ 倍增及其引起的全球变暖对土壤氮素转化的影响已经成为全球变化问题研究的热点之一。CO₂ 倍增和全球变暖改变了生态系统的碳、氮输入比和原有的气候条件,对森林生态系统土壤氮素转化,尤其是氮矿化的影响以及随后的一系列反馈,将严重影响到陆地生态系统土壤氮氧化物的释放、土壤无机氮的潜在流失、氮肥的经济利用和环境污染问题(如土壤氮素流失引起的地下水污染、水体富营养化,气态释放引起的氮氧化物排放)。我国至今鲜见这方面的相关研究。

参考文献

- [1] Ingstedt T. Plant Growth in Relation to Nitrogen Supply. In: Clark, F. E. & Rossvali, T. eds *Terrestrial N itrogen Cycles Ecol Bull*, Stockholm, 1981, **33**(303): 268~ 271.
- [2] Rashid G H and Scheafer R. Seasonal variation in the nitrogen mineralization and mineral nitrogen accumulation in two temperate forest soils *Pedobiologia*, 1988, **31**: 391~ 390
- [3] Das A K, Boral L, Tripath R S and Pandey H N. Nitrogen mineralization and microbial biomass-N in a subtropical humid forest of Meghalaya, India *Soil Biol Biochem.*, 1997, **29**: 1609~ 1612
- [4] Koblerg R L, Rouppe B, Westfall D G *et al*. Evaluation of an *in situ* net soil nitrogen mineralization method in dry-land agroecosystem. *Soil Sci Soc Am. J.*, 1997, **61**(3): 504~ 508
- [5] Liu Y, Muller R N. Above-ground net primary productivity and nitrogen mineralization in a mixed mesophytic forest of eastern Kentucky. *For. Ecol Manage*, 1993, **59**(1): 53~ 62
- [6] Aber J D, Magill A M, Boone R, *et al*. Plant and soil responses to three years of chronic nitrogen additions at the Harvard Forest, Massachusetts *Ecological Applications*, 1993, **3**(1): 156~ 166
- [7] Reich P B, David F, Grigal J, *et al*. Nitrogen mineralization and productivity in 50 hardwood and conifer stands on diverse soils *Ecology*, 1997, **72**(2): 335~ 347.
- [8] Sulkava P, Huhta V and Laakso J. Impact of faunal structure on decomposition and N mineralization in relation to temperature and moisture in forest soil *Pedobiologia*, 1996, **40**: 505~ 513
- [9] Harte J, Torn M S, Chang F R, *et al*. Global warming and soil microclimate: results from a meadow warming experiment *Ecological Applications*, 1995, **5**(1): 132~ 150
- [10] Jonasson S, Havstrom M, Jensen M, *et al*. *In situ* mineralization of nitrogen and phosphorus of arctic soils after perturbations simulating climate change *Oecologia*, 1993, **95**: 179~ 186
- [11] Pastor J, Post W M. Response of northern forests to CO₂-induced climate change *Nature*, 1988, **334**(7): 55~ 58
- [12] Perry D A, Borchers J G, Turner D P. Biological feedbacks to climate change: terrestrial ecosystems as sinks and sources of carbon and nitrogen *The North West Environmental Journal*, 1991, **7**: 203~ 232
- [13] Peterjohn W T, Melillo J M, Stuedler P A, *et al*. Responses of trace gas fluxes and N availability to experimentally elevated soil temperatures *Ecological Applications*, 1994, **4**(2): 617~ 625.
- [14] Bremer E, Kuikman P. Influence of competition for nitrogen in soil on net mineralization of nitrogen *Plant and Soil*, 1997, **190**(1): 119~ 126
- [15] Puri G, Ashman M R. Relationship between soil microbial biomass and gross N mineralization. *Soil Biol Biochem.*, 1998, **30**(2): 251~ 256
- [16] Powers R F. Mineralizable soil nitrogen as an index of nitrogen availability to forest trees *Soil Sci Soc Am, J.*, 1980, **44**(6): 1314~ 1320
- [17] Powers R F. Nitrogen mineralization along an latitudinal gradient: interactions of temperature, moisture and substrate quality. *For. Ecol Manage*, 1990, **30**(1): 19~ 29
- [18] Unkovich M, Jamieson N, Monaghan R, *et al*. Nitrogen mineralization and plant nitrogen acquisition in a nitrogen-limited calcareous grassland *Environmental and experimental botany*, 1998, **40**: 209~ 219.
- [19] Wilson D J, Jefferies R L. Nitrogen mineralization, plant growth and goose herbivory in an arctic coastal ecosystem. *Journal of Ecology*, 1996, **84**(6): 841~ 851.
- [20] Nadelhoffer K J, Giblin A E, Shaver G R, *et al*. Effects of temperature and substrate quality on element mineralization in six arctic soils *Ecology*, 1991, **72**(1): 242~ 253
- [21] Bonde T A, Rossval T. Seasonal variation of potential mineralizable nitrogen in four cropping systems *Soil Sci Soc Am. J.*, 1987, **51**(7): 1508~ 1514
- [22] Ineson P, Benham D G, Poskitt J, *et al*. Effects of climate change on nitrogen dynamics in upland soils 2 A soil warming study. *Global Change Biology*, 1998, **4**(1): 153~ 161.
- [23] Turner J, Olson P R. Nitrogen relation in a Douglas-fir plantation *Annals of Botany*, 1976, **40**: 1185~ 1193
- [24] Hart S C, Perry D A. Transferring soils from high- to low-elevation forests in creases nitrogen cycling rates: climate change implication *Global Change Biology*, 1995, **5**(1): 23~ 32
- [25] Ohrui K, Mitchell M J and Bischoff J M. Effect of landscape position on N mineralization and nitrification in a forested watershed in the Adirondack Mountains of New York. *Can. J. For. Res*, 1999, **29**: 497~ 508
- [26] Ineson P, Taylor K, Harrison A F, *et al*. Effects of climate change on nitrogen dynamics in upland soils. 1. A transport approach. *Global Change Biology*, 1998, **4**(1): 143~ 152
- [27] Smith C K, Munson A D and Coyea M R. Nitrogen and phosphorus release from humus and mineral soil under black spruce forests in central Quebec. *Soil Biol Biochem.*, 1998, **30**(2): 1491~ 1500

- [28] Flanagan P W and Van Cleve K. Nutrient cycling in relation to decomposition and organic matter quality in taiga ecosystem. *Can. J. For. Res.*, 1983, **13**: 795~ 817.
- [29] Moore T R. Litter decomposition in a subarctic spruce-lichen woodland, eastern Canadian. *Ecology*, 1984, **65**(1): 299~ 308
- [30] Evans C A, Miller E K and Friedland A J. Nitrogen mineralization associated with birch and fir under different soil moisture regimes. *Can. J. For. Res.*, 1998, **28**: 1890~ 1898
- [31] Stanford G and Epstein N. Nitrogen mineralization-water relations in soils. *Soil Sci Soc Amer. Proc.*, 1974, **38**(1): 103~ 107.
- [32] Bernhard-Reversat F. Soil nitrogen mineralization under a *Eucalyptus* plantation and a natural *Acacia* forest in Senegal. *For. Ecol Manage.*, 1988, **23**: 233~ 244
- [33] Jamieson N, Monaghan R and Barraclough D. Seasonal trends of N mineralization in a natural calcareous grassland. *Global Change Biology*, 1999, **5**: 425~ 431.
- [34] Marrs R H, Thompson J, Scott D, Proctor J. Nitrogen mineralization and nitrification in terra firme forest and savanna soils on Ilha de Maracá, Roraima, Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 1991, **7**(1): 123~ 137.
- [35] Sahrav K L. Soil and fertilizer nitrogen transformations under alternate flooding-drying moisture regimes. *Plant and Soil*, 1980, **55**(2): 225~ 223
- [36] Scott N A, Binkley D. Foliage litter quality and annual net N mineralization: comparison across North American forest sites. *Oecologia*, 1997, **111**: 151~ 159.
- [37] Sierra J. Temperature and soil moisture dependence of N mineralization in intact soil cores. *Soil Biol Biochem.*, 1997, **29**(9/10): 1557~ 1563
- [38] Hassink J, Bouwman L A, Zwart K B, et al. Relationships between soil texture, physical protection of organic matter, soil biota, and C and N mineralization in grassland soils. *Geoderma*, 1993, **57**(1): 105~ 128
- [39] Groffman P M, Egan P, Sullivan W M and Lemunyon J L. Grass species and soil type effects on microbial biomass and activity. *Plant and Soil*, 1996, **183**(1): 61~ 67.
- [40] Craswell E T and Saffigna P G and Waring S A. The mineralization of organic nitrogen in dry soil aggregates of different sizes. *Plant and Soil*, 1970, **33**(2): 383~ 392
- [41] Sollins P, Speicher G and Glassman C A. Net nitrogen mineralization from light- and heavy-fraction forest soil organic matter. *Soil Biol Biochem.*, 1984, **16**(1): 31~ 57.
- [42] Nordmeyer H and Richter J. Incubation experiments on nitrogen mineralization in loess and sandy soils. *Plant and Soil*, 1985, **85**(3): 433~ 435
- [43] Verhoveven J T A, Mathey E and Schmitz M B. Nitrogen and phosphorus mineralization in fens and bogs. *Journal of Ecology*, 1990, **78**(3): 713~ 726
- [44] Updegraff K, Pastor J, Bridgman S D, et al. A. Environmental and substrate controls over carbon and nitrogen mineralization in northern wetlands. *Ecological Applications*, 1995, **5**(1): 151~ 163
- [45] 朱兆良. 土壤中氮素的转化和移动的研究近况. *土壤学进展*, 1979, **2**(1): 1~ 15
- [46] Plymale A E, Boemer R J, Logan T J. Relative nitrogen mineralization and nitrification in soils of two contrasting hardwood forests: effects of site microclimate and initial soils chemistry. *For. Ecol Manage.*, 1987, **21**(1): 21~ 36
- [47] Federer C A. Nitrogen mineralization and nitrification: depth variation in for New England forest soils. *Soil Sci Soc Am. J.*, 1983, **47**(5): 10081~ 1014
- [48] Hadas A, Feigin A, Feigenbaum S, et al. Nitrogen mineralization in the field at various depths. *J. Soil Sci.*, 1989, **40**(1): 131~ 137.
- [49] Berendse F. Organic matter accumulation and nitrogen mineralization during secondary succession in heathland ecosystem. *Journal of Ecology*, 1990, **78**(2): 413~ 427.
- [50] Rovira P, Vallejo V R. Organic carbon and nitrogen mineralization under mediterranean climatic conditions: the effects of incubation depth. *Soil Biol Biochem.*, 1997, **29**(9/10): 1509~ 1520
- [51] Mladenoff D J. Dynamics of nitrogen mineralization and nitrification in hemlock and hardwood treefall gaps. *Ecology*, 1987, **68**(5): 1171~ 1180
- [52] Curtin D, Campbell C A and Jalil A. Effects of acidity on mineralization: pH-dependence of organic matter mineralization in weakly acidic soils. *Soil Biol Biochem.*, 1998, **30**(1): 57~ 64
- [53] Pathak H, Rao D L N. Carbon and nitrogen mineralization from added organic matter in saline and alkali soils. *Soil Biol Biochem.*, 1998, **30**(6): 695~ 702
- [54] Sierra J. Relation between mineral N content and N mineralization rate in disturbed and undisturbed soil samples incubated under field and laboratory conditions. *Aust J. Soil Res.*, 1992, **30**: 477~ 92
- [55] Ferrair J B. Fine-scale pattern of leaf litterfall and nitrogen cycling in an old-growth forest. *Can. J. For. Res.*, 1999, **29**: 291~ 302
- [56] Priha O, Smolander A. Nitrogen transformations in soil under *Pinus sylvestris*, *Picea abies* and *Betula pendula* at two forest sites. *Soil Biol Biochem.*, 1999, **31**(7): 965~ 977.
- [57] Evans R D and Belnap J. Long-term consequences of disturbance on nitrogen dynamics in an ecosystem. *Ecology*, 1999, **80**(1): 150~ 160
- [58] Kitayama K. Soil nitrogen dynamics along a gradient of long-term soil development in a Hawaiian wet montane rain forest. *Plant and Soil*, 1996, **183**(2): 253~ 262
- [59] Sanchez L F, Garcia-Miragaya J, Chacon N. Nitrogen mineralization in soil under grasses and under trees in a pro-

- tected Venezuelan savanna *Acta Ecologica*, 1997, **18**(1): 27~ 37.
- [60] Berendse F. Implications of increased litter production for plant biodiversity. *Tree*, 1999, **14**(1): 4~ 5.
- [61] Vitousek P M, Gosz J R, Grier C C, *et al* comparative analysis of potential nitrification and nitrate mobility in forest ecosystems *Ecological Monographs*, 1982, **52**(2): 155~ 177.
- [62] Arunachalam A, Maitani K, Pandey H N, *et al* Leaf litter decomposition and nutrient mineralization patterns in regrowing stands of a humid subtropical forest after tree cutting *For. Ecology Management*, 1998, **109**: 151~ 161.
- [63] Trofymow J A, Morley C R, Coleman D C, *et al* Mineralization of cellulose in the presence of chitin and assemblages of microflora and fauna in soil *Oecologia*, 1983, **60**: 103~ 110.
- [64] Sactre P. Decomposition, microbial community structure and earthworm effects along a birch-spruce soil gradient *Ecology*, 1998, **73**(3): 834~ 846.
- [65] Fyles J W, Fyles I H and Feller M C. Comparison of nitrogen mineralization in forest floor materials using aerobic and anaerobic incubation and bioassay techniques *Can. J. Soil Sci.*, 1990, **70**(1): 73~ 81.
- [66] Finzi A C, Canham C D. Non-additive effects of litter mixture on net N mineralization in a southern New England forest *For. Ecology Management*, 1998, **105**: 129~ 136.
- [67] Ferris H, Venette R C, Eulen H R, *et al* Nitrogen mineralization by bacterial-feeding nematodes: verification and measurement *Plant and Soil*, 1998, **203**(2): 159~ 171.
- [68] Cloem D C, Cole C V, Anderson R V, *et al* An analysis of rhizosphere-saprophage interaction in terrestrial ecosystem. In: U. L. Lohm and T. Persson, editors *Soil organisms as components of ecosystem*. Ecological Bulletin Number 25. Stockholm, Sweden: Swedish National Research Council, 1977. 299~ 309.
- [69] Nielson C O. Respiratory metabolism of some population of enchytraeid worms and free living nematodes *Oikos*, 1961, **12**(1): 17~ 35.
- [70] Sohlenius B. Abundance, biomass, and contribution to energy flow by soil nematodes in terrestrial ecosystem. *Oikos*, 1980, **34**(2): 186~ 194.
- [71] Anderson R V, Coleman D C, Cole C V, *et al* Effect of the nematodes *acrobeloies* sp. and *Mesodiplogaster lheritieri* on substrate utilization and nitrogen and phosphorus mineralization in soil *Ecology*, 1981, **62**(3): 549~ 555.
- [72] Gentry J B, and Whiteford G W. The relationship between wood litter infall and relative abundance and feeding activity of subterranean termites *Reticulitermes* spp. in three southeastern coastal plain habitats *Oecologia*, 1982, **54**: 63~ 67.
- [73] Wood T G. The role of termite (Isoptera) in decomposition processes. In: Anderson J. M. and A. MacFadyen ed *The Role of Terrestrial and Aquatic Organisms in Decomposition Processes*. Oxford: Blackwell 1976.
- [74] Bengtsson G, Rundgren S. Respiration and growth of a fungus, *Mortierella isabellina*, in response to grazing by *Onychiurus asotus* (Collembola). *Soil Biology Biochemistry*, 1983, **15**(4): 469~ 473.
- [75] Faber J H, Verhoef H A. Functional difference between closely-related soil arthropods with respect to decomposition processes in the presence or absence of pine tree roots *Soil Biology Biochemistry*, 1991, **23**(1): 15~ 23.
- [76] Willem s J J G M, Marinissen G C Y and Blair J. Effects of earthworms on nitrogen mineralization *Biol. Fertil. Soils*, 1996, **23**(1): 57~ 63.
- [77] Woods L E, Cole C V, Elliott E T, *et al* Nitrogen transformations in soil as affected by bacterial-microfaunal interactions *Soil Biology Biochemistry*, 1982, **14**(1): 93~ 98.
- [78] Clarholm M. Interactions of bacteria, protozoa and plants leading to mineralization of soil nitrogen *Soil Biology Biochemistry*, 1985, **17**(2): 181~ 187.
- [79] Griffiths B S. Mineralization of nitrogen and phosphorus by mixed cultures of the ciliate protozoan *colpoda steinii*, the nematode *Rhabditis* sp. and the bacterium *Pseudomonas fluorescens* *Soil Biology Biochemistry*, 1986, **18**(5): 637~ 641.
- [80] Persson T. Role of soil animals in C and N mineralization. *Plant and Soil* 1989, **115**(2): 241~ 245.
- [81] Persson T. Influence of soil animals on nitrogen mineralization in a northern Scots pine forest. In: Ph Lebrun *et al*, Eds *New Trends in Soil Biology*, Proc 6th Int. Coll., Soil Zool, 1983, 117~ 126.
- [82] Holmes W E and Zak D R. Soil microbial biomass dynamics and net nitrogen mineralization in northern hardwood ecosystems *Soil Sci Soc Am. J.*, 1994, **58**(1): 238~ 243.
- [83] Smith C J, Chalk P M, Crawford D M, *et al* Estimating gross nitrogen mineralization and immobilization rates in anaerobic and aerobic soil suspensions *Soil Sci Soc Am. J.*, 1994, **58**(7): 1652~ 1660.
- [84] Beare M H, Pammellee R W, Hendrix P F, *et al* Microbial and faunal interactions and effects on litter nitrogen and decomposition in agroecosystems *Ecology*, 1992, **62**: 569~ 591.
- [85] 韩兴国. 生态演替理论与退化生态系统的恢复和重建. 见: 陈灵芝, 陈伟烈主编. 中国退化生态系统研究. 北京: 中国科学技术出版社, 1995. 1~ 15.