

森林枯枝落叶分解过程的微生物学特性*

许光辉 郑洪元 周煦卿 周崇莲 张宪武

(中国科学院林业土壤研究所)

森林枯枝落叶是补充森林土壤有机质的主要来源。枯枝落叶的分解过程,对于恢复和增进土壤肥力、改善林木营养和提高森林生产力,有着极为密切的关系。

在文献中,对森林枯枝落叶分解过程的研究有过不少的报道。其中不仅有关于枯枝落叶的特性、土壤有机质的积累、矿化过程中元素循环等研究资料(Соколов等, 1954, 1959; Ремезов等, 1961; Fenton, 1958)而且有些关于森林枯枝落叶分解过程中氮的转化与微生物区系变化关系的研究资料(Ivarson等, 1959; Sowden等, 1959; Spalding, 1977; 金泽晋二郎, 1979)。

在另一篇报告中,我们讨论了在红松天然林不同林型下,死地被物和土壤中微生物分布和活动,以及土壤生物化学过程动态与土壤物质转化的关系(张宪武等, 1965)。本文着重讨论在试验室条件下,进行枯枝落叶分解过程微生物学特性研究的结果。这个试验的目的在于探讨不同林型下累积的枯枝落叶,在土壤中分解过程的物质转化规律,及其与微生物动态变化、土壤酶系活性的相互关系。

一、试 验 部 分

1. 材料来源

供试材料是由小兴安岭五营自然保护区红松天然林不同林型下采集来的。不同林型下土壤的特征和枯枝落叶的组成,在前文中已有描述(Spalding, 1977)。

枯枝落叶取自榛子楸树红松林下和杜鹃柞树红松林下。前者在秋季凋落物中红松针叶占78.0%,云杉针叶占2.8%,阔叶占17.4%,花果及其他占1.8%;后者在秋季凋落物中红松针叶占96.0%,阔叶占2.1%,花果及其他占1.9%。

土壤取自榛子楸树红松林下,为中厚腐植质层山地暗棕色森林土。取样深度为0—15厘米层。

2. 试验处理

将采得的土壤自然风干后,通过2毫米孔过筛。枯枝落叶在风干后用球磨机粉碎,按下述处理与土壤混合,然后装入1000毫升广口瓶中,塞上棉塞,置于30℃恒温箱中培养。

处理1 土壤3000克+楸树红松林下枯枝落叶(红松针叶65%,云杉针叶10%,楸树阔叶25%)1500克+水2000克。

处理2 土壤3000克+柞树红松林下枯枝落叶(红松针叶90%,柞树阔叶10%)1500克+水2000克。

* 参加工作的还有张德生、芦耀波、黄雅丽、张淑贤、邢玉龙。

处理 3 土壤 4000 克 + 水 2000 克。

处理 1 和处理 2 每瓶装 500 克；处理 3 每瓶装 400 克。在培养过程中，每隔 3—4 天称重一次，并添加灭菌的蒸馏水，补充因蒸发所失去的水分。每隔一定时间取样，混合，并进行各项分析。

3. 分析项目

1) 微生物分析包括 细菌、真菌、放线菌的数量和组成；分解纤维素微生物和固氮微生物的数量和组成。

2) 生化活性的分析包括 氨化作用，固氮作用；蛋白酶、脲酶、转化酶、接触酶和多酚氧化酶等土壤酶活性的测定。

3) 土壤碳、氮组分的分析 测定用 0.1M 焦磷酸钠 ($\text{pH} = 7.0$) 抽出物中的土壤全碳、全氮、氨基氮、还原糖；用 1N 氯化钾抽提法测定土壤中氨态氮。

4) 用碱吸收法和酸滴定法测定二氧化碳放出的总量。

以上各项分析方法见前文 (张宪武等, 1965) 和本所主编的《土壤微生物分析方法手册》(中国科学院林业土壤研究所生物室, 1960)。

二、试 验 结 果

1. 枯枝落叶分解过程中微生物数量和组成的变化

在枯枝落叶分解过程中，微生物数量和组成在添加不同的枯枝落叶的处理间，以及和对照土壤间都存在明显的差异。从图 1 可以看出，微生物的主要类群 (细菌、真菌、放线菌)

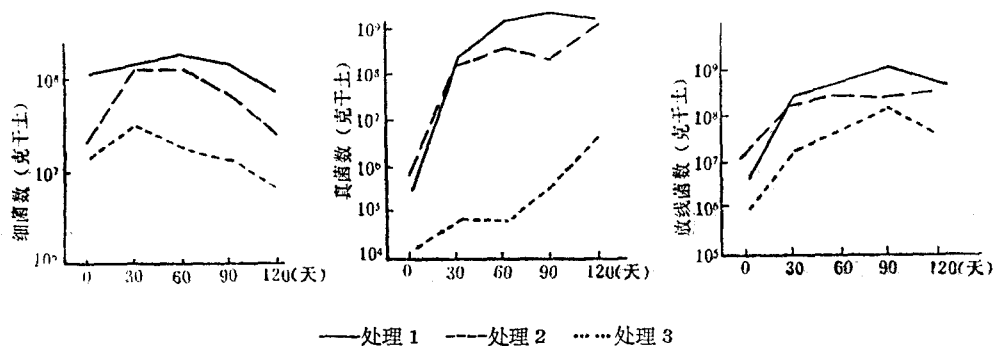


图 1 枯枝落叶分解过程中各类微生物数量的变化

的数量，在分解过程的不同时间内，一般都以添加椴树红松林枯枝落叶的处理 (处理 1) 最高，其次是添加柞树红松林枯枝落叶的处理 (处理 2)，对照土壤 (处理 3) 最低。但从不同时间各类菌的数量变化规律的趋势来看，三个处理基本相似，只在不同菌类所占的比例上有一定的差别 (表 1)。

三个处理中，细菌、真菌和放线菌数量的变化是，细菌的数量在分解初期稍有增加，随后逐渐降低，真菌和放线菌是不断增加，到后期才稍有下降。对照土壤处理和添加枯枝落叶的处理相比较，可以看出，随着枯枝落叶的分解过程试验的进展，土壤中细菌也有减少的趋

表 1 枯枝落叶分解过程中各类菌所占比例 (%)

处理	天 数	0			30			60			90			120		
		细菌	真菌	放线菌	细菌	真菌	放线菌	细菌	真菌	放线菌	细菌	真菌	放线菌	细菌	真菌	放线菌
1		93.9	0.5	5.6	21.1	36.8	42.1	12.0	60.0	28.0	4.8	72.3	22.9	3.9	65.5	30.6
2		67.0	1.7	31.3	25.0	33.3	41.7	13.1	47.8	39.1	10.2	38.5	51.3	2.4	67.3	30.3
3		95.3	0.2	4.5	97.9	0.2	1.9	25.0	0.1	74.9	9.1	0.3	90.6	10.7	8.7	80.6

势, 而真菌有所增加, 但其所占比例, 远不如放线菌增加所占的比例显著。

不同处理中, 分解纤维素细菌、真菌和放线菌数量变化表明 (图 2), 在枯枝落叶分解过程中, 在不同分解时期, 它们的数量都是以添加椴树红松林的枯枝落叶的处理为高, 其次为添加柞树红松林枯枝落叶的处理。而在这两个处理中, 分解纤维素微生物数量的变化规律相似。即分解纤维素细菌的数量在开始时较低, 以后平稳上升; 分解纤维素真菌在 90 天以前是不断增加, 以后出现下降趋势; 而分解纤维素放线菌则在前期较平稳, 90 天后明显地增加。

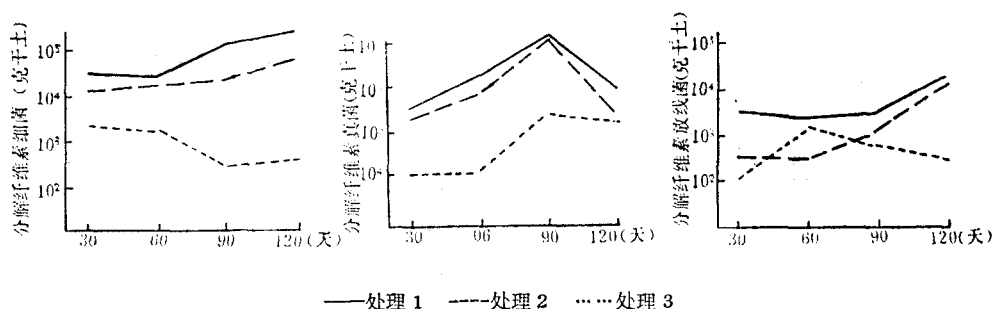


图 2 枯枝落叶分解过程中分解纤维素微生物数量变化

从对分解纤维素的各类微生物组成分析, 初步可以看出, 在细菌中大部分是产黄色色素的噬纤维菌属 (*Cytophaga*) 的代表。真菌的组成以青霉属 (*Penicillium*), 毛壳霉属 (*Chaetomium*), 单胞霉属 (*Monotsporium*) 的代表为主, 其中毛壳霉和单胞霉分解纤维素能力较强。放线菌中, 则以浅灰色放线菌 (*Act. griseolus*), 熏衣草放线菌 (*Act. lavendulae*) 和橄榄色产色放线菌 (*Act. olivochromogenes*) 等占优势。但它们分解纤维素的能力较弱。(表 2)

表 2 分解纤维素真菌的组成 (干/克干土)

处 理	总 数*	<i>Chaeto-</i> <i>mium</i>	<i>Monoto-</i> <i>sporium</i>	<i>Penicil-</i> <i>lium</i>	<i>Asper-</i> <i>gillus</i>	<i>Jricho-</i> <i>derma</i>	<i>Masoni-</i> <i>ella</i>	<i>Phoma</i>
1	3683	358	643	579	235	133	76	0
2	2894	123	279	1410	466	97	10	6
3	133	18	3	65	33	13	0	0

* 总数还包括其它数量较少和未经鉴别的菌株数。

2. 枯枝落叶分解过程中土壤酶活性的变化

从枯枝落叶分解过程中土壤酶活性变化可以看, 在枯枝落叶分解的不同时间, 在添加枯枝落叶的两个处理间, 土壤酶活性变化趋势基本一致。但与对照土壤相比, 有很大的差异。在对照土壤中, 几种酶活性的变化相对比较平稳。

在添加枯枝落叶的两个处理中, 各种酶的活性, 在枯枝落叶分解的不同阶段变化很不一致(图3)。脲酶的活性从分解初期开始增高, 到60天达到高峰, 以后稍显下降或趋于平稳。蛋白酶的活性则由开始增高, 在分解30天至60天间略显下降, 然后又继续增强。从活性增加的速度上, 可以看出后期比前期大。转化酶的活性开始时增加不明显, 但以后逐渐下降。因而总的趋势是下降。接触酶的活性初期变化不大, 30天后逐渐加强, 至60天达高峰, 以后趋于平稳, 到90天后开始下降。多酚氧化酶的活性则是初期下降, 后期上升。

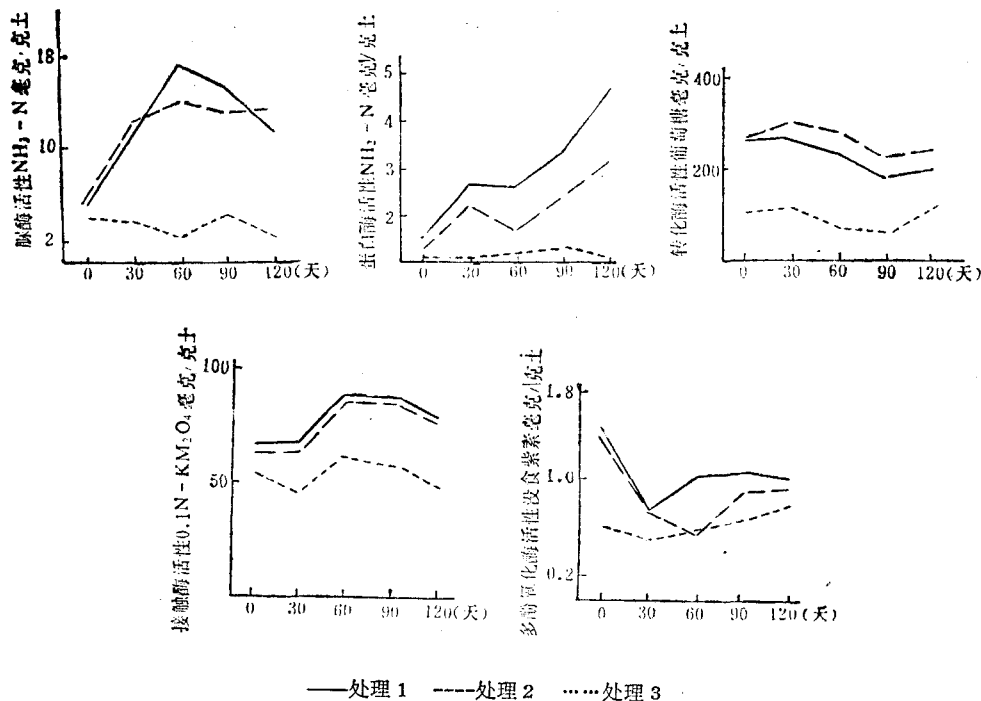


图3 枯枝落叶分解过程中土壤酶活性的变化

从图3可以看到, 添加枯枝落叶的两个处理, 各种酶的活性都比对照土壤的处理高, 而添加椴树红松林枯枝落叶的处理, 与添加柞树红松林枯枝落叶的处理相比较, 脲酶, 蛋白酶、接触酶和多酚氧化酶的活性都是前者大于后者, 尤其是蛋白酶和多酚氧化酶活性的差异更明显。但转化酶的活性则相反。

3. 枯枝落叶分解过程中 CO_2 的释放

从90天之间直接由土壤中测定释放出的二氧化碳量的结果可以看出, 添加枯枝落叶的两个处理, 在 CO_2 释放的量的变化趋势和速度上基本接近, 看不明显的差异。但与对照土壤处理相比较, 有显著不同。从 CO_2 的释放速度(CO_2 毫克/100克土/24小时)测定结果来看, 添加椴树红松林枯枝落叶的处理, 每30天的平均值分别为46.7, 23.2和24.7; 添加柞树红松林

枯枝落叶的处理, 每30天的平均值分别为45.4, 25.2和 23.0; 而对照土壤处理, 每30天的平均值分别为12.8, 11.5和 10.5。从图 4 可以看出, 添加枯枝落叶的两个处理CO₂释放速度的变化

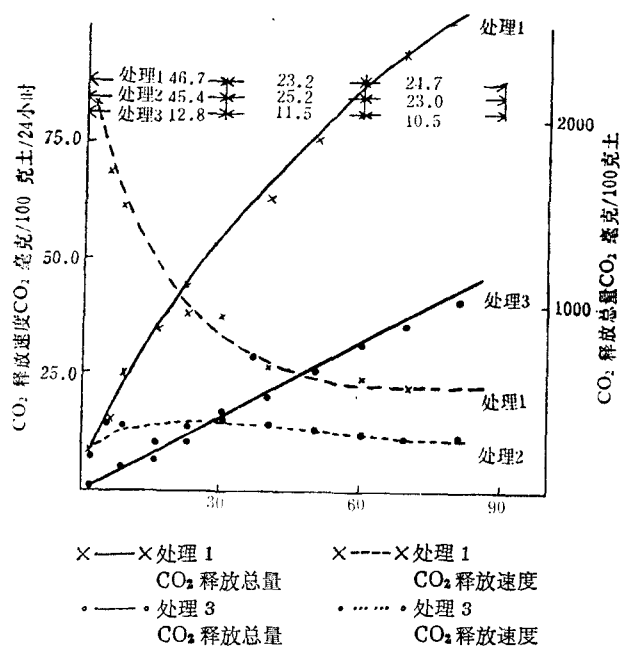


图 4 枯枝落叶分解过程中 CO₂释放情况

是, 初期显著下降, 然后趋于平稳。而对照土壤初期有所增高, 以后接近平稳, 到后期稍显下降。但从90天内CO₂的累积量看, 添加枯枝落叶的处理就明显地高于对照土壤。

4. 枯枝落叶分解过程中碳、氮的变化

在枯枝落叶分解过程中, 土壤中含碳和含氮物质的变化, 特别是碳、氮的累积和转化, 可以进一步了解枯枝落叶的分解状况。从分析用0.1M焦磷酸钠 (pH = 7.0) 抽出的抽出物中碳、氮组分含量变化所取得的结果 (表 3) 可以看出, 不同处理土壤中作为腐殖质碳的部分, 总的是减少的趋势, 其中以添加椴树红松林枯枝落叶的处理减少较多。在 120 天后, 腐殖质碳

表 3

枯枝落叶分解过程中碳、氮物质含量的变化
(0.1M焦磷酸钠抽出物中碳、氮组分)

处 理	分解前后	碳		还 原 糖		氮 (%)		
		毫克/克土	120天后分解 %	毫克/克土	120天后减少 %	氨 态 氮	氨 基 氮	其他有机氮
1	分 解 前	14.0	0	4.59	0	7.2	31.7	61.1
	120 天后	8.4	17.1	1.76	61.7	44.6	37.0	18.4
2	分 解 前	14.3	0	4.19	0	14.7	25.5	59.8
	120 天后	12.3	13.9	2.26	46.2	37.2	35.8	27.0
3	分 解 前	9.2	0	1.99	0	11.0	21.5	67.5
	120 天后	—	—	1.22	38.6	41.0	59.0	0

减少 17.1%，可溶性还原糖减少 61.7%。而添加柞树红松林枯枝落叶的处理，120 天后腐殖质碳减少 13.9%，可溶性还原糖减少 46.2%。腐殖质氮的变化不大。但各种氮所占的百分比都有明显的差异。其中氨态氮及氨基氮是增加的趋势，而其他有机氮则为减少的趋势。在添加椴树红松林枯枝落叶的处理中，氨态氮由原来占全氮 7.2% 增加到 44.6%，氨基氮由原来占全氮 31.7% 增加到 37.0%。而其他有机氮则由原来占全氮的 61.1% 减少至 18.4%。在添加柞树红松林枯枝落叶处理中，氨态氮由原来占全氮的 14.7%，增加到 37.2%；氨基氮由原来占全氮 25.2%，增加到 35.8%。而其他有机氮则由原来占全氮的 59.8%，减少至 27.0%。对照土壤处理，腐殖质碳、氮组分的变化规律基本相似。土壤中碳、氮的分析结果表现出，两个添加枯枝落叶的处理中，枯枝落叶分解过程的速度以添加椴树红松林枯枝落叶的处理较快。

5: 不同枯枝落叶分解过程中微生物数量和生化活性的比较

综合以上结果可以看出（表 4），在枯枝落叶分解过程中各类微生物的数量和生物化学

表 4 不同枯枝落叶分解过程中微生物数量和生化活性的比较
(5 次分析的平均数)

处	每克干土中微生物的数量					氨化作用	固氮作用	蛋白酶活性	脲酶活性	转化酶活性	接触酶活性	多酚氧化酶活性
	微生物总数 10 ⁷	细菌 10 ⁷	真菌 10 ⁷	放线菌 10 ⁷	固氮微生物 10 ⁷	NH ₃ -N 毫克/克干土	N 毫克/克干土	NH ₂ -N 毫克/克干土	NH ₃ -N 毫克/克干土	葡萄糖 毫克/克干土	0.1N KMnO ₄ 毫升/克干土	没食子素 毫克/克干土
1	244.9	16.6	159.9	68.4	4.1	86.0	2.02	2.99	12.1	234	76.3	1.06
2	111.4	9.3	64.3	37.8	3.0	74.2	1.30	2.17	11.9	265	73.4	0.89
3	11.8	2.2	0.2	9.5	0.9	39.4	1.12	0.91	3.4	102	53.0	0.63

活性，三个处理间有明显的差异。添加枯枝落叶的处理，土壤中的生物量、生化作用强度，以及土壤酶的活性都比对照土壤的处理要高得多。而添加椴树红松林枯枝落叶的处理，总的说来，比添加柞树红松林枯枝落叶的处理高。

三、讨 论

枯枝落叶分解过程中微生物数量，和各主要类群组成的变化，以及土壤酶的活性和碳、氮组分的分析结果表明，在枯枝落叶的分解初期，最先被分解的是可溶性易分解的物质。而到了后期，则进入难分解的物质被缓慢分解的阶段。初期细菌的数量很大，可能是由于它们首先利用可给性最大的无机和有机物质。而真菌和放线菌在后期的增加，反映了它们是一些难分解的有机物质分解过程的主要参与者。有的学者已经证明，真菌和放线菌能利用植物残体难分解的组分。而放线菌还能利用新形成的腐殖物质。

从分解纤维素的细菌、真菌和放线菌组成，及其在枯枝落叶分解过程中的变化可以看出，这些菌类中的某些代表参与了植物残体的分解过程。在这里真菌可能起着较大的作用。真菌的一些代表，如毛壳霉 (*Chaetomium*) 和单胞霉 (*Monotosporium*) 具有较强的分解纤维素的能力。木霉属 (*Trichoderma*) 的真菌，一般认为对木质素的分解作用较强。

在枯枝落叶分解过程中，土壤酶系活性的变化同样说明，枯枝落叶分解过程，首先是可

溶性易分解的物质被分解。随着土壤中碳、氮物质的变化, 土壤酶的活性表现了密切相关。前文(张宪武等, 1965), 我们曾试图以水解酶类(转化酶、脲酶和蛋白酶)的活性变化代表土壤物质分解过程的强度, 同时以氧化酶类(接触酶和多酚氧化酶)的活性变化代表土壤物质再合成过程的强度。试验表明, 在枯枝落叶分解的最初阶段, 水解酶类活性较强; 而在后期, 氧化酶类活性增加。从有机质的分解以及腐殖质的再合成的角度来看, 在枯枝落叶分解的前一阶段, 主要是物质的分解; 而后一个阶段, 是伴随分解过程的进行, 合成过程逐渐加强, 根据 Drobnik 的看法, 土壤中有机物质的分解过程可以分为两个阶段: 第一阶段主要是在原来存在土壤中的酶系的参与下进行; 而第二阶段主要是在土壤中适应生成酶系的参与下进行(Drobnik, 1962)。上述结果也有相似的情况。至于土壤中有机物质转化过程中酶系的更替, 以及适应生成的酶系在土壤有机物质进一步转化中的作用, 尚待探讨。

枯枝落叶分解过程中 CO_2 释放的速度的变化, 在添加枯枝落叶的两个处理间没有看出明显的差异。但是与对照土壤处理相比较, 在变化的趋势和在 90 天中 CO_2 的累积量上都有很大的差别。添加枯枝落叶的处理, CO_2 释放量的变化也反映了, 在枯枝落叶分解达到 30 天以后, 已开始进入难分解的物质被缓慢地分解的阶段。

土壤中含碳和含氮物质在枯枝落叶分解过程中的变化说明了, 添加枯枝落叶的两个处理间在分解的速度上存在着差异。添加椴树红松林枯枝落叶的处理, 在分解过程中全碳和还原糖的减少量大于添加柞树红松林枯枝落叶的处理。可以认为, 前者枯枝落叶的分解速度大于后者。同时, 从土壤中碳、氮物质的含量和土壤酶类活性的变化可以看出, 相对而言, 添加柞树红松林枯枝落叶的处理, 碳的转化比氮的转化强; 而添加椴树红松林枯枝落叶的处理, 氮的转化和碳的转化都比较强。由于碳、氮转化的对比关系不同, 因此, 添加椴树红松林枯枝落叶的处理, 在枯枝落叶分解过程中, 不仅有利于物质的释放, 同时也有利于物质的再合成。

从枯枝落叶分解试验的整个过程所得到的, 关于微生物数量、组成, 生物化学过程动态变化, 以及土壤中碳、氮物质变化的综合资料, 可以得出初步的结论, 添加椴树红松林枯枝落叶的处理, 枯枝落叶的分解强度和速度都大于添加柞树红松林枯枝落叶的处理。表现了针阔叶混合的植物残体的分解, 比以针叶为主的植物残体的分解要强。这一结果, 和我们在红松天然林自然条件下, 研究不同红松林型下物质转化所得的结果基本一致。证明了针阔混交的林型, 比接近于纯针叶林的林型, 更有利于土壤物质的转化。

参 考 文 献

- 中国科学院林业土壤研究所微生物室 1960 《土壤微生物分析方法手册》、科学出版社, 1960 年出版。
张宪武、许光辉等 1965 红松天然林不同林型下土壤微生物学特性的研究。《土壤学报》13(1): 8—17
Drobnik, J. 1962 Primary Oxidation of Organic Matter in the Soil. I. The form of Respiration Curves with Glucose as the Substrates. *Plant and Soil* (12): 109
Fenton, R.T. 1958 A laboratory study of Nitrogen Mobilization During Litter Decomposition. *Plant and Soil* (9): 202—214
Ivarson, K.C. and Sowden, F.J. 1959: Decomposition of Forest Litters. I. Production of Ammonia and Nitrate Nitrogen, Changes in Microbial Population, and Rate of Decomposition. *Plant and Soil* (11): 237—248
Sowden, F.J. and K.C. Ivarson, 1959 Decomposition of Forest Litters. II. Changes in the Nitrogen Constituents. *Plant and Soil* (12): 249—261

- Spalding B.P. 1977. Enzymatic Activities Related to the Decomposition Coniferous Leaf Litter. *Proc. Soil Sci. Soc. Amer.* 41:622—627
- Соколов, Д.Ф. и С.С. Фронцевич 1954 Изменение состава органического вещества в почвах под различными Лесными насаждениями. Тр. Ин-та Леса АН СССР. Т15.
- Соколов, Д.Ф. и Т.Н. Тбнеева 1959 Подстилка и ее роль в Формировании состава тулуса Лесных почв южной части лесостепи. Почвоведение (8)65—75
- Ремезов, Н.П. 1961 Разложение Лесной подстилки и круговорот элементов в дубовом лесу. Почвоведение (7)
- 金泽晋二郎 1979 森林土壤の酶活性——土壤中の物质代謝の指標としての可能性. 化学と生物 17:500—502.

STUDIES ON THE MICROBIOLOGICAL PROPERTIES DURING THE DECOMPOSITION PROCESS OF THE FOREST LITTERS

Xu Guanghui Zheng Hongyuan Zhou Xuqing

Zhou Chonglian Zhang Xianwu

(Institute of Forestry and Pedology, Academia Sinica)

The present paper dealt with the results of the preliminary investigation on the microbiological properties during the decomposition process of forest litters carried out under the laboratory conditions. The authors attempted to apprehend the correlation between the decomposition process of forest litters accumulated under the different forest types and the dynamic of the soil microorganisms and the activities of the soil enzymes.

Experimental results revealed that the numbers of the microorganisms, the intensity of the biochemical process and the activities of the enzymes in the treatments with the addition of forest litters were much higher than those of the soil alone. The addition of the litters from Tilieto-Pinetum gave higher effects than the addition of the litters from Querceto-Pinetum. It reflected that the litters of Tilieto-Pinetum which contained broad-leaves would decompose more vigorously than the litters of Querceto-Pinetum which contained solely pine-needles.

The variation in the rates of decomposition of the carbonaceous and nitrogenous materials in soil demonstrated that the biochemical process undergoing in the soils with additions of various litters were different. In the treatment with addition of the litters from Tilieto-Pinetum, the total carbon and reducing sugars decreased much more than that in the treatment with addition of the litters from Querceto-Pinetum during the decomposition process. This proved the fact that in the former treatment the rate of decomposition of the litters was more quickly than the latter. But there was no distinct difference in their liberation of the carbon dioxide.

During the decomposition of litters through a period of 120 days, the variation of the activities of soil enzymes at different period were not distinct in both treatments with the forest litters. In the primary stage of decomposition of the litters, the activities of the hydrolytic enzymes (invertase, urease and proteinase) were more intensive. But in the later stage, the activities of the oxidative enzymes (polyphenol oxidase and catalase) increased. These variations in enzyme activities showed that in the early stage the process of decomposition proceeded mainly,

while in the later stage, in accompany with the decomposition process, the resynthesis process proceeded intensively.

The experimental results revealed that the abundance and the composition of soil microorganisms in the different treatments varied during the decomposition of the forest litters. The variation in the abundance of microorganisms in different period were essentially similar, but a definite variation in the proportion of the different groups of the microorganisms existed. The variation in the abundance of microorganisms demonstrated that the soluble and easily decomposable materials were decomposed in the primary stage of decomposition process of litters. In the later stage of decomposition process, the hardly decomposable materials were undergoing decomposition.