

翅果油树的生态学特征及其根瘤固氮活性的研究*

杜大至 和贵喜** 原福虎

赵发有*** 李荣儿 张 兵

(山西省生物研究所, 太原)

摘 要

翅果油树是中国放线菌结瘤植物资源中一种具有较高经济价值的稀有油料树种。作者对其生态学特征以及多种生态因子与其根瘤固氮活性的关系进行了调查和研究。

研究表明: 在生长季节内, 翅果油树根瘤的固氮活性呈双峰状变化。在6月出现一个高峰, 9月出现一个次高峰。这种季节性变化, 是受各种生态因子和寄主植物体内代谢因素所制约的。温度对根瘤固氮活性有明显影响; 光合作用强度与固氮活性密切相关, 但并不呈同步关系; 有性生殖生长在不同季节对根瘤固氮活性的影响, 是由于二者对光合作用产物发生竞争的结果。种植翅果油树可以明显地提高林地内的氮素含量, 12年生人工林和20年生人工改造林分别比荒坡自然植被下的土壤含氮量提高76%和99%。

关键词: 翅果油树, 放线菌结瘤植物, 固氮活性。

翅果油树 (*Elaeagnus mollis* Diels) 属胡颓子科, 是我国放线菌结瘤植物资源中一种具有较高经济价值和生态效益的稀有油料树种^[1]。榨出的油是一种高级的食用、药用和工业用油。其产油量高于山区同等土地条件下的花生和油菜籽。一次种植, 数十年受益。翅果油树的年固氮量约为30—150kg/ha。所以又是一种改良土壤、保持水土、绿化荒山的先锋树种。由于这种植物发现较晚、分布区域窄, 过去很少对它进行研究。我们从1984年开始对它的生态学特征进行调查, 并对多种生态因子与根瘤固氮活性的关系进行了研究, 现将结果报告如下。

一、材料和方法

在翼城县甘泉林场海拔1,200m的山坡地带, 选有代表性的林地作为取材和观察的基地。用于固氮活性测定的根瘤, 均采自定点的5株树木。根瘤混合后设3—5个重复, 结果取平均值。根瘤的固氮活性用乙炔还原法测定, 用津岛GC-5A型气相色谱仪监测乙烯生成量。

当年生的枝条以及繁殖器官取自相同的5株树木。其干物质是在70℃下干燥24小时而得。繁殖器官的全碳含量用燃烧法, 经TQ-3CH分析仪测定; 全氮含量及土壤含氮量均用凯氏定氮法测定; 光合作用速率用QGD07型红外CO₂分析仪测定。

* 本研究项目得到山西省科委三项费用的资助。

根瘤固氮活性由本所莫海云、葛云梅同志协助测定; 植物标本由本所刘天慰先生鉴定; 翼城县科委李世根同志, 甘泉林场王金贵同志参加部分工作, 特致谢意。

** 山西农业大学八五级硕士研究生。

*** 山西省晋中地区科委。

本文于1988年8月22日收到。

二、结果和讨论

1. 生态学特征

(1) 地理分布 翅果油树自然分布于我国山西黄土高原南部的低山、丘陵和谷地中。主要集中在中条山北麓的翼城县和吕梁山南麓的乡宁县。此外,河津、平陆等县也有零星分布。主要分布区的地理位置在北纬 $35^{\circ}36'$ — $36^{\circ}05'$,东经 $110^{\circ}36'$ — $111^{\circ}56'$ 之间。现有的林木大部为天然次生林,近年来发展了少量人工林,总分布面积约 $1.3 \times 10^3 \text{ ha}$ 。

(2) 自然生态环境 分布区地处暖温带,在自然区划上为温和重半干旱和冷温轻半干旱气候区。据我们调查并结合有关资料统计^[2],区内全年太阳辐射能为 $120\text{--}125 \text{ kJ/cm}^2$,年日照数 $2,400\text{--}2,500$ 小时。年平均气温 $8\text{--}12^{\circ}\text{C}$,最冷月平均气温 $-6\text{--}-3^{\circ}\text{C}$,绝对最低气温介于 $-15\text{--}-22^{\circ}\text{C}$ 之间。最热月平均气温 $22\text{--}24^{\circ}\text{C}$,绝对最高气温介于 $36\text{--}38^{\circ}\text{C}$ 之间。初霜10月中、下旬,终霜为3月下旬至4月中旬,无霜期为 $160\text{--}180$ 天。区内干旱少雨,干燥度为 $1.6\text{--}1.8$,年蒸发量 $1,600\text{--}1,800 \text{ mm}$,年降雨量一般为 $450\text{--}550 \text{ mm}$ 。年极端降水量最高为 750 mm ,最低为 315 mm ,6—9月份降水量占全年75%左右。年平均相对湿度为60%。翅果油树多生于海拔 $800\text{--}1,300 \text{ m}$ 山丘的阴坡或半阴坡,阳坡的山沟谷地及潮湿处虽有分布,但结实次于阴坡和半阴坡。它可以在缺少氮成份及腐殖质的土壤上生长。分布区的土壤多为山地褐土或碳酸盐褐土性土, pH 呈中性或微碱性。基岩以紫色、灰色砂页岩和石灰岩为主。

(3) 植被与群落 由于长期人类活动的结果,分布区的自然植被遭到严重破坏。不少低山丘陵已被垦为耕地,而分布着各种栽培植被。区内的地带性植被为暖温带次生灌丛和少量落叶阔叶树。翅果油树常在这一带形成优势群落,或与其它乔灌木形成混合群落。近年来,作者对其主要伴生植物进行了调查,已发现的种子植物有32科54属68种。其中有代表性的乔木主要有:白桦(*Betula platyphylla* Suk.)、栓皮栎(*Quercus variabilis* Bl.)、山杨(*Populus davidiana* Dore.)等。主要灌木有:荆条(*Vitex negundo* L. var. *heterophylla* (Fr.) Rehd.)、黄刺玫(*Rosa xanthina* Lindl f. *normalis* Rehd. et wils.)、虎榛子(*Ostryopsis davidiana* Decne)等。主要草本植物有:白羊草(*Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng)等。

2. 生态因子与根瘤固氮活性

(1) 固氮活性的季节变化 从土地解冻的3月下旬到封冻前的11月中旬,在相同立地条件下挖取根瘤,连续进行了9个月乙炔还原活性的测定。测定的时间均为晴天上午的11—12时,测定结果如图1。

测定结果表明,不论在翅果油树休眠的冬季,还是在树木开始发芽的3月下旬,都未能测得根瘤的固氮活性。直到展叶后的4月中旬,才开始测到较微弱的固氮活性。在生长季节内,根瘤的固氮活性呈现两个明显的高峰。第一个高峰在气温适宜,树木生长旺盛的6月份。当盛夏来临后,固氮活性明显减弱。直到气温下降、种子基本成熟的9月份,固氮活性才再次出现一个次高峰,然后再次下降。这些变化表明,翅果油树根瘤的固氮活性,除与温度的季节性变化有关外,在很大程度上也受植物体内代谢的限制因素所制约。

(2) 固氮活性与有性生殖生长 翅果油树属两性花,常单生或3—7朵花簇生于幼枝

叶腋。从花芽形成到果实成熟,大约要持续15个月(表1)。

根据图1和表1可以看出,在整个生长季节内,由于翅果油树的发育阶段不同,其根瘤的固氮活性表现出较大差异。为此,作者对其有性生殖生长和固氮活性的变化规律,以及二者的相互关系进行了探讨(表2,图1)。

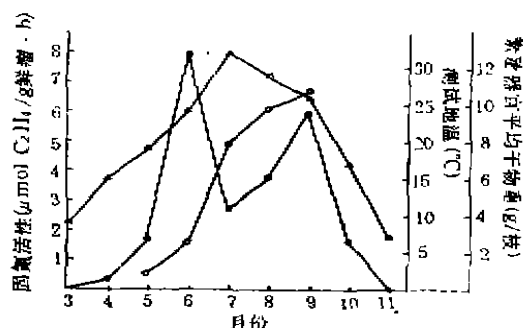


图1 翅果油树根瘤固氮活性(●)测试温度(▲)和繁殖器官干物重(○)的季节变化
Fig. 1 Seasonal variations of the nodular nitrogenase activity (●), soil temperature (▲) during measurement and dry weight (○) of reproductive organs of *Elaeagnus mollis*.

由表2可知,翅果油树的果实从膨大到成熟,其干物重在当年生枝条中占有很大比重。这些繁殖器官的C/N比,除开花期比较小外,随着果实的长大、成熟,C/N比逐渐增大。说明在整个果实成熟的过程中,吸收了大量光合作用产物、积累了大量有机碳。

从整个有性繁殖的物候期内也可以看出:早春,在翅果油树的花芽和叶芽开始膨大前后,树木尚未恢复正常的合作用,此时根瘤表现不出固氮活性。4、5月份,在翅果油树展叶现蕾和形成果实的季节。此时叶片虽已迅速发育,但由于植物的代谢作用比较旺盛,所以根瘤虽已恢复了固氮活性,但却比较微弱。6月份虽已形成果实,但此时的繁殖器官发育较慢,其干物质重量不到整个当年生枝条的1/4,而正是在这个季节,根瘤的固氮活性最高。从6月下旬开始,生殖器官的细胞分裂已达到高峰,幼果开始迅速膨大。7、8月份是果实合成和积累营养物质的高峰期,需要供给大量光合作用产物。此时繁殖器官的干物重,几乎占到整个当年生枝条的一半。再加上气温等其它生态因素,根瘤的固氮活性出现一个低潮。这在很大程度上可以认为是由于生殖器官与根瘤争夺光合产物,因而降低了固氮酶的活性。8月下旬以后,果实已基本成熟,对光合产物的吸收减少,同时气温也有所下降,于是根瘤的固氮活性出现一个次高峰。然后随着气候转凉,树叶凋落,根瘤的固氮活性逐渐减弱,直至消失。

表1 翅果油树有性生殖生长的物候期
Table 1 Phenology of sexual reproductive development in *Elaeagnus mollis*

日期	花芽	花	果实
6—7月	形成		
7—11月	生长		
11—3月	休眠		
3月下旬	膨大		
4月下旬		初盛	
5月上旬		花	子房膨大
5月中旬		花	
5月下旬		花	果实形成
6月下旬			幼果迅速膨大
7—8月			合成营养物质
9月上旬			成熟

表2 翅果油树当年生枝条不同发育阶段各器官的干物重及繁殖器官的C/N比
Table 2 Dry weight of organs in twigs of the same year and C/N ratio of reproductive organs of *Elaeagnus mollis* at various developmental stages.

日期	各器官平均干物重 (g/枝)			繁殖器官C/N比		
	枝条	叶	繁殖器官	有机全碳 (%)	有机全氮 (%)	C/N
5月15日	0.42	1.55	0.40	51.27	5.32	9.63
6月18日	0.69	3.52	1.43	48.89	3.06	15.98
7月19日	1.83	6.64	6.88	50.88	2.84	17.82
8月16日	2.27	6.98	8.92	51.68	2.41	21.32
9月14日	2.73	8.36	10.67	53.68	2.13	25.20

(3) 固氮活性与光合速率 光合作用产物被认为是放线菌结瘤植物固氮酶活性的主要限制因子^[3,4]。为了探讨光合作用速率及其产物与根瘤固氮酶活性的生理相关性, 对翅果油树的光合速率与根瘤固氮活性在晴天的变化规律进行了测定(图2)。

对处于共生条件下的 *Frankia* 菌来讲, 尽管其固氮作用必须依赖光合作用产物提供能量, 但从图2可以看到, 固氮活性和光合速率并不同步增减, 说明光合速率并没有对根瘤的固氮活性产生直接影响。这可能是因为光合产物还需要一个运输、积累的过程, 然后才能被根瘤内的 *Frankia* 菌所利用。此外, 根据图2的测定结果还可以看出, 翅果油树根瘤的固氮活性, 随着光照强度的增加, 在中午前后出现一个高峰, 然后随光照强度的减弱而逐渐下降。说明光照强度对根瘤的固氮活性有比较明显的影响, 改善林份的光照条件有利于提高根瘤的固氮能力。但是, 根据对纯培养的 *Frankia* 菌进行固氮生理的研究^[5,6] 已经证实, 影响 *Frankia* 菌固氮活性的因素是比较复杂的, 除营养因素外, 还有其它一些物理、化学因素。因此, 在研究根瘤固氮活性与寄主光合作用的关系时, 也不能排除其它生态因子对二者的影响。

(4) 固氮活性与温度 一些研究者对放线菌结瘤植物的根瘤和纯培养的 *Frankia* 菌进行的固氮生理研究结果表明^[8,7,8], 温度是影响 *Frankia* 固氮酶活性表达的重要因素。一般在25℃—28℃之间, 根瘤及供试菌的固氮活性最高。所以说根瘤固氮活性的季节变化, 除受有性生殖生长和光合作用等因素的影响外, 也与温度的季节性变化有很大关系。为了排除其它生态因子的影响, 作者挖取经充分光照的、温室盆栽的翅果油树根瘤, 混合处理后, 置不同温度条件下保温1小时, 其固氮活性如图3。

由图3可知, 在其它条件相同的情况下, 温度对根瘤固氮活性的影响是明显的。在本试验所选择的几种温度下, 翅果油树根瘤的固氮活性在25℃时最高, 温度过高或过低都影响固氮酶活性的表达。

(5) 对林分内土壤含氮量的影响 为了估价翅果油树在原产地的生物学作用, 作者对12年生人工林和20年生人工改造林下不同深度的土壤含氮量进行了测定, 并与附近荒坡上一般自然植被下的土壤进行了比较, 结果见表3。

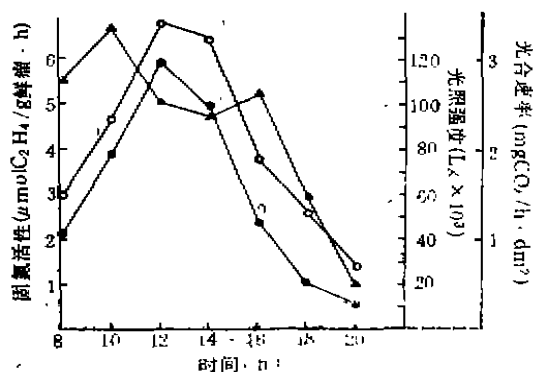


图2 翅果油树光合速率(▲)根瘤固氮活性(●)和光强度(○)的日变化

Fig.2 Variations during a day of photosynthetic rate (▲), nodular nitrogenase activity (●) and light intensity (○) of *Elaeagnus mollis*

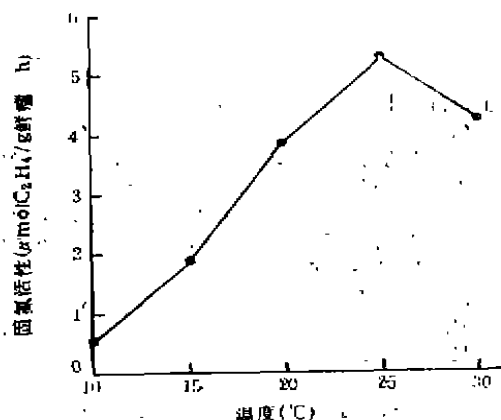


图3 盆栽翅果油树根瘤在不同温度条件下的固氮活性

Fig.3 Nodular nitrogenase activities of potted *Elaeagnus mollis* at various temperatures.

表 3 翅果油树林下及荒坡自然植被林下的土壤含氮量
Table 3 Soil nitrogen contents under *E. mollis* forests and natural
Vegetation on a waste slope.

取土地点	层 次 (cm)	全 氮 含 量 (%)				差异显著性 *	
		1	2	3	平 均	5 %	1 %
12年生人工林	0—10	0.09	0.09	0.09	0.0900		
	10—20	0.08	0.09	0.08	0.0833		
	20—40	0.06	0.06	0.08	0.0667		
	平均	0.0767	0.0800	0.0833	0.0800	a	A
20年生人工改造林	0—10	0.15	0.09	0.16	0.1333		
	10—20	0.09	0.05	0.09	0.0767		
	20—40	0.08	0.05	0.06	0.0633		
	平均	0.1067	0.0633	0.1033	0.0911	a	A
荒坡自然植被	0—10	0.04	0.05	0.05	0.0500		
	10—20	0.05	0.05	0.05	0.0500		
	20—40	0.04	0.04	0.03	0.0387		
	平均	0.0433	0.0500	0.0433	0.0455	b	B

* 字母相同, 表明平均含氮量在 $p=0.05$ 或 0.01 上新复极差测验差异不显著。

对测定结果进行方差分析和 F 检验, 结果表明, 不同地点的土壤含氮量具有显著差异。进行新复极差测验表明, 12年生人工林和20年生人工改造林的土壤含氮量显著地高于荒坡自然植被下的土壤含氮量。其增加幅度分别为75%和99%, 证明翅果油树的供氮效应是显著的。在适宜的生态环境中人工种植翅果油树, 可以明显地提高土壤的氮素含量。

参 考 文 献

- [1] 山西省林业科学研究所、山西省临汾地区林业局, 1977, 优良的木本燃料植物——翅果油树。中国林业科学 (4): 35—40。
- [2] 山西省地图集编纂委员会, 1984, 山西省自然地图集。第45—54页, 山西省地图集编纂委员会。
- [3] Pizelle, G., 1984, Seasonal variations of the sexual reproductive growth and nitrogenase activity (C_2H_2) in mature *Alnus glutinosa*. In *Frankia Symbioses*, 181—188. Eds. A. D. L. Akkermans, D. Baker, K. Huss-danell and J. D. Tjepkema, Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Publishers, The Hague, The Netherlands.
- [4] Dawson, J. O. and I. C. Gordon, 1979, Nitrogen fixation in relation to photosynthesis in *Alnus glutinosa*. Bot. Gaz., 140 Suppl., 70—75.
- [5] Murry, M. A. et al., 1984, Growth kinetics and nitrogenase induction in *Frankia* sp. HFPAr 3 grown in batch culture. *Plant and Soil* 78(1): 61—78.
- [6] Tjepkema, J. D. et al., 1981, Factors affecting vesicle formation and acetylene reduction (nitrogenase activity) in *Frankia* sp. CplI. *Can. J. Microbiol.* 27: 815—823.
- [7] Wheeler, C. T. et al., 1981, A comparison of symbiotic nitrogen fixation in Scotland in *Alnus glutinosa* and *Alnus rubra*. *Plant and Soil* 61(1): 169—188.
- [8] Winship, L. J. and J. D. Tjepkema, 1985, Nitrogen fixation and respiration by root nodules of *Alnus rubra* Bong.: Effects of temperature and oxygen concentration. *Plant and Soil* 87(1): 91—107.

STUDIES OF ECOLOGICAL CHARACTERISTICS AND NITROGENASE ACTIVITY OF ROOT NODULES OF *ELAEOAGNUS MOLLIS* DIELS

Du Dazhi He Guixi Yuan Fuhu Zhao Fayou
Li Rong'er Zhang Bing

(Shanxi Institute of Biology, Taiyuan)

Elaeagnus mollis Diels is a rare oil tree of high economic values in actinorhizal plant resources in China. Its ecological characteristics and the relations between ecological factors and the nodular nitrogenase activity were surveyed and studied.

Surveying results indicated that the origin of *Elaeagnus mollis* Diels is from warm temperate zone and semi-arid climate zone and it grows in drab soil of low mountain and hilly land. This species is characterised by a high tolerance to drought, cold and barren and a high adaptability. Developing this species in middle reaches of the Yellow River and some serious soil erosion regions in China is of high economical and ecological benefits.

Research results indicated that the nitrogenase activity of root nodules in *Elaeagnus mollis* Diels during the growing seasons shows two periods of high rate, the first in June, and the second in September. The seasonal variations of nitrogenase activity are restricted by ecological factors and metabolic factors of host plant. The influence of temperature on nodular nitrogenase activity is obvious. Photosynthetic intensity is in close relation with nitrogenase activity, but without synchronism. The influence of sexual reproductive growth on nitrogenase activity during different seasons is due to the result of competition for photosynthate allocation between both. Planting *Elaeagnus mollis* dramatically increased the nitrogen content of soil in woodland. Soil nitrogen contents under 12 year-old artificial forest and 20 year-old artificially transformed forest increased by 75% and 99% over those of natural vegetation on a waste slope, respectively.

Key words: *Elaeagnus mollis* Diels, actinorhizal plant, nodular nitrogenase activity.