

刺槐结瘤固氮生态特性的研究

刘国凡 邓廷秀

(中国科学院成都分院土壤室)

摘 要

刺槐根瘤菌侵染主要是在4—8月份,小瘤形成后,瘤体不断增长,具有较高的固氮活性,7月出现死瘤,冬季一部分死亡,留下部分越冬,次年可继续生长,同时又有新瘤形成,去瘤复栽植株,在4—8月很快能再次结瘤,具有很好的再生能力,8月中旬后去瘤复栽者,当年再生根瘤少,主要在次年春再生,与年周期性的根瘤形成期吻合;固氮活性的季节变化是:4月初随着树叶萌发,活性恢复并迅速增高,夏秋季节保持较高水平,效率一般在6—10微摩尔/克·时,冬季活性很低甚至完全丧失活性;秋季日变化是:上午活性较低而递增较快,下午活性较高而有波状起伏,夜间一直保持较高水平,土壤条件对固氮能力有明显影响,中性、微酸性和弱钙质土固氮量较高,强酸性、强钙质土则低,土壤含水率是影响活性的重要因素;固氮明显促进植株生长。

关键词:刺槐,结瘤,固氮,土壤条件。

刺槐(*Robinia pseudoacacia* L.)被广泛用于土壤改良、薪炭林和用材林等,它是豆科的结瘤固氮树种^[1,2],但有关刺槐的结瘤固氮规律和固氮效能缺少系统研究^[3],本文通过控制实验,探讨了刺槐结瘤固氮特征及其与生态环境之间的关系,为合理利用这一固氮资源提供科学依据。

一、材料和方法

为观察刺槐结瘤的进程,在成都分院布置了盆栽实验,陶瓷钵直径和高分别为10×13厘米,共30钵,采用中性紫色土育苗,2月中旬播种,出苗后经过两次间苗,每钵留苗2株。每月定期取样(冬季取样间隔期延长为两个月左右),每次取样选3钵,测定固氮活性及结瘤量(鲜重);并将不同时期摘取根瘤后的植株,立即复栽至原钵中,直到次年6月上旬进行调查测定,调查不同时期复栽后,根瘤菌再次感染结瘤的情况,即根瘤再生能力。

在盐亭县两河苗圃,弱钙质紫色土上,结合育苗生产布置刺槐田间实验,当年秋季(9月中旬)取样,检测固氮活性昼夜变化。

采用四川盆地不同性质和肥力水平的42种宜林土壤,在成都分院进行盆栽实验,观测不同土壤对刺槐结瘤固氮的影响,陶瓷钵规格为14×15厘米,6月中旬播种,经过间苗每钵留苗2株,苗木生长11个月后,即次年5月下旬,全面检测各种土壤中根瘤的固氮活性及结瘤量,同时测定植株生物量及土壤含水率。

固氮活性的测定采用乙炔还原法^[4],气相色谱检测。植株固氮量的计算是利用C₂H₄转换为N₂(其转换理论系数为3)。

本文于1989年6月22日收到。

二、结果和讨论

1. 结瘤的月进程

2月中旬播种,一个多月后就可见到球形小瘤的形成,调查根瘤资料见表1。5—8月,根瘤的数量逐月增加,表明不断有新瘤形成;8月中旬以后,根瘤数量明显减少,看来根瘤菌的侵染主要是4—8月。根瘤重量的继续增加反映瘤体的长大,10月瘤重开始递减亦表明瘤体生长停止和部分瘤衰败。根瘤的发育,从形态上表现在瘤体色泽发生变化,由初期的淡黄逐步变黄、甚至带褐色。形状由球形发展成杆状或不规则形。瘤体不断增大,最大直径为3厘米,表皮由光滑逐步变粗糙,形成明显的龟裂。冬季来临,瘤体显干燥,表皮皱缩,这是根瘤衰老的象征。根瘤的寿命长短不一,当年生苗,7月中旬就出现衰败根瘤,随即空瘪、死亡腐解。可能受夏季炎热多雨气候因素的影响。冬季来临至次年4月,根瘤的数量和重量明显减少,表明相当部分根瘤在冬季死亡。部分根瘤能安全越冬,成为跨年度的老瘤,次年4月又继续生长,新瘤也开始形成并逐月增多,根系上新老瘤并存,重量上早期仍以老瘤占的比重大。随着植株的生长和根系发育,2年生苗根瘤的数量和重量,比一年生苗同期测定的有明显增长。刺槐根瘤的最长寿命仍有待进一步观察。文献报道^[3]部分根瘤是多年生的。但它比非豆科木本,如桤木(*Alnus cremastogyne*)根瘤的寿命要短得多^[5]。

表1 刺槐结瘤的月进程*

Table 1 Monthly progress of the locust nodulation

取样日期	根瘤存活数(个)	根瘤死亡数** (个)	根瘤重量(克/株)	苗高(厘米)
月 日				
6 14	8	0	0.06	7.5
6 16	15	0	0.17	11.0
7 13	18	1	0.27	15.2
8 14	21	2	0.38	20.2
9 14	13	1	0.53	20.3
10 14	15	2	0.49	21.0
11 14	15	4	0.47	21.0
1 26	12	4	0.19	21.0
4 15	7	7	0.25	21.0
6 8	17	5	0.52	21.5

* 日期1月26日、4月15日、6月8日为1988年,其余均指1987年。

**死瘤均为肉眼可辨者。

体增长快,衰败瘤亦较多;生长后期去瘤复栽者,再生根瘤的数量较多,而鲜瘤重量低,仅相当于或低于次年4月中旬去瘤复栽的重量,表明根瘤形成的时期晚,前一年秋冬植株几乎没有受到侵染,现存的根瘤数多是次年春季4月以后再生的。这从根瘤菌侵染期(4—8月)亦可得到印证。晚期去瘤,当年根瘤再生力弱,大部分是在来年再生,表现为正常的年周期结瘤规律。(3)4月15日去瘤复栽的幼苗,至6月8日,其再生根瘤的数量和重量增大,表明这一时期具有很强的根瘤再生和生长能力,属根瘤生长最佳时期。(4)去瘤复栽与一直未动的对照植株相比,结瘤数量普遍有明显增加,去瘤不致给根瘤的再生带来不良影响,甚至可能有某些刺激和促进作用,由于对照植株保留部分老瘤(瘤体大),因而鲜瘤量较重。(5)刺槐根瘤的再生能力强,可能是它适应性、抗逆性强的重要因素,也是它能在不良立地生存

2. 根瘤的再生能力

木本植物在自然条件下,在不同生长季节,常遭受周期性或偶然性灾害和逆境的侵袭,如干旱、洪涝、寒冷、以及移栽等,导致根瘤受损,甚至大批死亡。为了探明刺槐根瘤受损后恢复结瘤的能力,进行了不同时期(月份)人工去瘤复栽的实验。调查资料(表2)表明:(1)每个月份去瘤复栽的幼苗,都有根瘤再生能力。(2)8月中旬是一个界限,即在此以前去瘤复栽的植株,与此后去瘤复栽的植株相比,一般前者鲜瘤重量大,而活瘤数量较少。这一现象表明根瘤系早期侵染形成,瘤

表 2 去瘤复载后再生结瘤量
Table 2 Revived nodulation amount of the plants
picked nodule and replanted

复载日期		根瘤数(个)		鲜 瘤 重 (克/株)
月	日	存活数	死亡数	
1987年				
5	14	12.2	4	0.56
6	16	28.7	5	0.61
7	13	19.5	2	0.48
8	14	54.0	8	0.63
9	14	32.7	1	0.36
10	14	60.8	2	0.39
11	14	33.8	1	0.16
1988年				
1	26	22.0	0	0.22
4	15	33.0	3	0.33
对照		17.0	5	0.52

调查测定日期: 1988年6月8日。

增较快; 下午活性较高而有波状起伏; 夜间仍保持较高水平, 这与光合产物的供应及在根瘤中的贮备有关。

衍的重要原因。

3. 固氮活性的季节和昼夜变化

刺槐根瘤固氮活性的季节变化模型(图1)表明: 随着树液流动和树叶萌发, 4月初活性开始恢复并迅速升高; 6月份最高在10微摩尔/克·时, 此时期温湿度条件适宜, 幼嫩根瘤多; 7—10月植株生长旺盛, 根瘤得到物质能量的充分供应, 固氮活性亦稳定在较高水平; 11月份至次年3月下旬, 此阶段植株落叶, 进入休眠状态, 又处于冬季低温条件, 固氮基本停止。

昼夜变化受季节的制约, 据9月18日测定资料(图2)表明: 上午活性较低而递

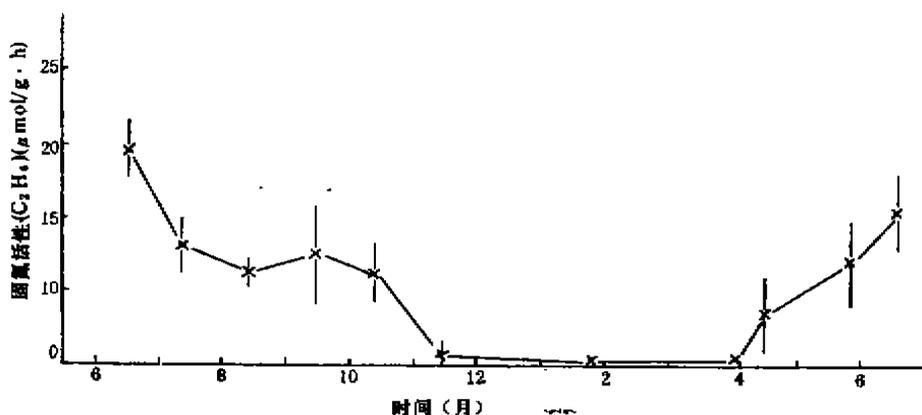


图 1 刺槐固氮活性季节变化
Fig. 1 Seasonal Variation in locust nodule activity

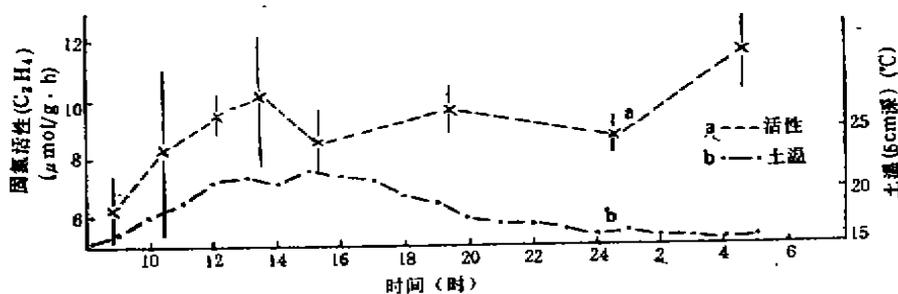


图 2 刺槐固氮活性昼夜变化(9月13日)
Fig. 2 Diurnal variation in locust nodule activity on September 13

刺槐固氮活性的季节变化模式,与其它固氮树种有共同点,即随植株生长季节的到来,活性开始恢复并迅速上升,冬季落叶休眠,活性低落甚至停止。但不同树种生长发育节律的差别,气候和水热条件的不同,又影响固氮活性的变化模式。本研究表明,刺槐活性的季节动态与柃木相似^[6],但固氮活性衰落期来临较早,冬季停止期较长;刺槐固氮活性的昼夜变化与木豆(*Cajanus cajan*)根瘤颇相似^[21],但固氮效率比同期测定的木豆较高,与金合欢(*Acacia glauca*)、银合欢(*Leucaena leucocephala*)的昼夜变化模式有些差别^[9],后两树种根瘤活性在白天出现双峰,晚上明显降低。与非豆科树种柃木相比,固氮效率与同期测定的一年生根瘤接近,而一般要比多年生瘤簇高,因为在柃木的壮瘤和老瘤中,部分组织程度不同的老化,导致瘤簇整体活性的减弱^[2,6]。

4. 土壤条件的影响

土壤条件是陆地生态系统中影响生物固氮的主要因素之一。长期以来,人们对单一因素对固氮的影响研究较多,而对不同土壤种类作为一个整体的影响研究较少。多年生树木生长周期长,地域辽阔,生态-土壤条件的影响更为深远,因此充分认识多因素综合体的作用,才能更好地发挥共生体的固氮潜力。

刺槐根瘤菌分布相当广,本区大多数宜林土壤(紫色土、潮土、黄壤等)都能结瘤固氮,这些土壤的特性和肥力水平差异是很大的,如pH从4.12—8.55, CaCO₃从无到14.86%,均有根瘤的形成(表3);而不同土壤的固氮能力有较大差别,以微酸性、中性、弱钙质土壤的固氮能力高,强酸性、强钙质土壤则低;极端土壤条件抑制结瘤,如个别强酸性土的pH低至3.82,完全没有根瘤形成。刺槐是温带、亚热带的适生树种,它的结瘤固氮与土壤的关系,同紫穗槐(*Amorpha fruticosa*)、山合欢(*Albizia Kalkora*)等豆科树种颇为相似,而与黑荆树(*Acacia mearnsii*)则大不相同,黑荆树表现对酸性土适应性强,在钙质土即使是弱钙质土上,结瘤也受到抑制^[7]。

盆栽实验的资料还表明:土壤含水率对固氮活性有较大影响(图3)。随着含水率的增

表3 不同土壤上刺槐的结瘤固氮量

Table 3 Locust nodulation and nitrogen fixation in different soils

土壤条件	样本数 (个)	pH	CaCO ₃ (%)	结瘤量 (克/株)	固氮活性 (微摩尔/克·时)	固氮量 (微克/株·时)
紫色土						
强酸性	3	4.12—4.32	0	0.26±0.29	8.96±0.53	14.93±17.73
酸性	2	4.58—5.00	0	0.21±0.07	11.75±3.81	20.03±0.16
微酸性	3	5.67—6.40	0	1.98±0.20	4.40±0.46	80.01±8.55
中性	4	6.95—7.78	0—0.14	1.15±0.29	5.76±0.28	61.44±15.21
弱钙质	9	7.86—8.34	0.09—3.97	1.17±0.87	6.26±2.90	58.38±37.24
钙质	4	8.28—8.45	6.74—8.86	0.88±0.64	9.50±2.54	44.83±24.30
强钙质	6	8.28—8.55	11.42—14.86	0.38±0.18	7.56±2.66	22.31±8.23
潮土						
中性	1	6.84	0	4.11	2.99	114.74
弱钙质	1	8.49	3.03	0.73	4.42	30.07
黄壤						
强酸性	1	3.82	0	0	0	0
酸—中性	5	4.96—6.72	0	1.43±0.49	5.56±0.86	72.20±20.25
石灰性	2	8.13—8.22	1.68	0.84±0.71	5.80±2.72	27.13±17.42
红壤	1	5.40	0.34	0.94	5.12	45.01

加, 活性增强。水分充足表现出明显的促进作用, 水分亏缺活性受到抑制。固氮活性 (Y) 与含水率 (X) 之间呈幂函数相关。相关极显著。

$$Y = 0.2115X^{1.2085}$$

$$R = 0.74 \quad F = 30.31 \quad S(e) = 2.82$$

5. 固氮对刺槐生长的影响

根瘤中固定的氮素, 大部分作为树体营养输入到植株各部位, 有利于促进植株的生长, 根据盆栽实验的资料, 固氮量与植株生物量的关系(表4)看出, 固氮促进植株生长的效果是很明显的。当固氮量小于20微克/株·时, 生物量都在2.5克/株以下, 随着固氮量的提高, 植株生物量依次递增, 固氮量>80微克时, 生物量达10克以上, 两者呈线性相关。

$$Y = 0.0898X + 0.3450$$

$$R = 0.93 \quad F = 240.65 \quad S(e) = 1.22$$

可见相关极显著, 充分说明固氮对植株生长和生物量积累的重要作用。多年生的豆科固氮树种, 随着林龄的增长, 结瘤固氮量亦增加, 因此必须用动态的观点来评估林分的固氮能力。但由于准确测算林分年固氮量较为困难, 另一方面缺乏可靠的实验和调查数据, 目前定量资料尚不多, 有待进一步的研究。

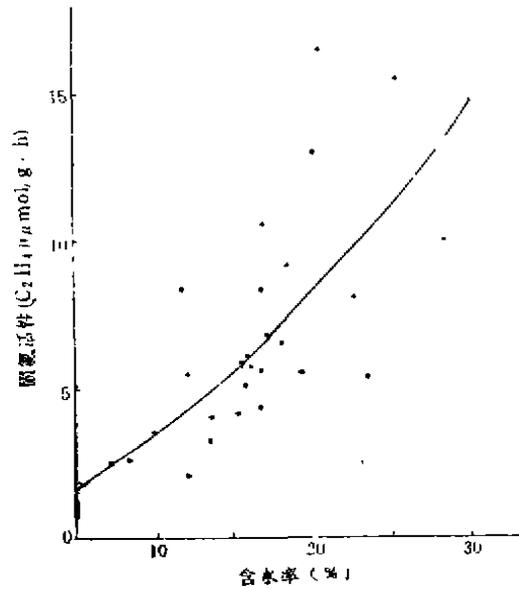


图3 固氮活性与土壤含水率关系
Fig.3 Effect of soil moisture on N₂-fixing activity

表4 42种土壤氮固量(X)与生物量(Y)的相关表

Table 4 Relation between N₂-fixed amount(X) and biomass(Y) in 42 soils

Y(克)	X(微克/株·时)					
	0—20	20—40	40—60	60—80	80—100	>100
	样本数(个)					
0—2.5	7	7				
2.5—5.0		6	3	1		
5.0—7.5		1	3	2	1	
7.5—10.0				3	4	2
>10.0					1	1

参 考 文 献

- [1] Turvey N. D. and Smethurst P. J., 1983, Nitrogen fixing plants in forest plantation management, In, *Biological nitrogen fixation in forest ecosystems*, (J. C. Gorden and C. T. Wheeler, Ed.) pp.233—236, Martions Nijhoff/Dr. Jank W.
- [2] 刘国凡, 邓廷秀, 1986, 几种豆科树木结瘤固氮的初步研究, *植物生态学与地植物学学报*, 10(3):228—233.
- [3] Boring, L. R., Swank, W. T., 1984, Symbiotic nitrogen fixation in regenerating black locust (*Robinia pseudoacacia*) stands, *Forest Science*, 30(2):528—537.
- [4] Hardy R W F at al., 1973, Applications of the acetylene-ethylene assay for measurement of nitrogen fixation, *Soil Biochem.*, 5:47—81.
- [5] Liu Guofan and Deng Tingxiu, 1987, A study of nodulation and nitrogen fixation of alder on the purplish soils in China, *Plant and Soil*, 99:285—290.

[6] 黄维南, 1987, 树木的共生固氮及固氮放线菌, 《生物固氮》, 第328—336页, 科学出版社。

[7] 刘国凡, 邓廷秀, 1983, 不同紫色土上几种树苗结瘤固氮及其对植株生长的影响, 生态学报, 3(4):349—355。

A STUDY ON ECOLOGICAL CHARACTERISTICS OF LOCUST NODULATION AND NITROGEN FIXATION

Liu Guo-fan Deng Ting-Xiu

(Department of Pedology, Chengdu Branch of Academia Sinica)

It is mainly from April to August for the locust *Rhizobium* to infect the plant. After nodulation the nodules kept on growing fine and had higher N_2 -fixing activity. Their greater part died in winter. After surviving winter the others grew continuously in next year. The plants picked nodules and the replanted plants got a fast renodulation from April to August and showed high power of revivifying nodule. After August renodulation grew few this year until the next spring. Seasonal variation in the N_2 -fixation activity was observed. Its recommencement in first ten day of april was associated with leaf expansion. The N_2 are activity increaced rapidly and attained a higher level in the summer and autumn period, generally 6—10 μ mol/g.h, however, it was minimized or entirely stopped throughout winter, from the middle ten days of November to the end of March. The daily variation of the activity in the autumn showed that activity was lower in the morning and became higher quick, kept up a higher level in the afternoon and night. Soil conditions apparently influenced nitrogen fixation capacity. It was high on the neutral, weak acid and low calcareous soils, but low on strongly calcareous and strong acid soils. N_2 -fixing activity was related obviously with soil moisture content. The nitrogen fixation evidently promoted the plant growth.

Key words: locust, nodulation, nitrogen fixation, soil condition.