

# 固氮类植物在陆地生态系统中的作用研究进展

宋成军, 马克明\*, 傅伯杰, 曲来叶, 刘 杨

(中国科学院生态环境研究中心城市和环境国家重点实验室, 北京 100085)

**摘要:** 固氮类植物是陆地生态系统中的一个重要功能群, 它们广泛存在于陆地生态系统中, 是陆地生态系统最重要的氮源, 大量研究表明, 固氮类植物在陆地生态系统中的生态功能表现出明显的复杂性和多样性, 对于生态过程有很强的主导性和控制性。通过与固氮微生物形成不同的共生固氮类型, 它们可以改善土壤结构和营养组成以及地表微生境, 直接影响碳氮磷循环、种子萌发和植株生长、植被演替、凋落物构成及其分解 4 个关键生态过程, 进而提高群落结构复杂性、生物多样性和初级生产力, 促进植被恢复和减少水土养分流失。未来研究中, 应该加强对陆地生态系统固氮过程的定量化分析, 确定影响共生固氮的主导因子和生态机制, 从而为陆地系统的生态恢复提供理论依据。

**关键词:** 固氮类植物; 陆地生态系统; 生态系统结构和过程; 控制因素; 生态恢复

文章编号: 1000-0933(2009)02-0869-09 中图分类号: Q147, Q945, Q948 文献标识码: A

## A review on the functions of nitrogen-fixers in terrestrial ecosystems

SONG Cheng-Jun, MA Ke-Ming\*, FU Bo-Jie, QU Lai-Ye, LIU Yang

State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China  
*Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(2): 0869 ~ 0877.

**Abstract:** Nitrogen-fixing plants are one of the essential functional groups in terrestrial ecosystems, which drive the accumulation of fixed N on long time scales in many land-based ecosystems. Many researches had showed that the functions of nitrogen-fixing plants are diversity and complex, and they strongly dominate many ecosystem processes. Through forming symbiosis with different diazotrophs, they could ameliorate soil physical and chemical properties and microhabitat. They directly affect the key ecological process, such as nitrogen, phosphorus and carbon cycles, seed germination, seedling establishment, plant growth, succession trajectory and litter component and decomposition. They improve the primary production, community complexity and species diversity in ecosystem, and facilitate ecological restoration and weaken soil, water and nutrient loss. In the future, the following topics, including the quantified research in natural ecosystems, the primary factors limiting to nitrogen fixation and mechanism of ecological control and distribution of nitrogen fixation, should be studied in detail, which could provide insight and theoretical foundation for restoration of degraded ecosystems.

**Key Words:** nitrogen-fixing plants; terrestrial ecosystems; structure and process; limiting factors; ecological restoration

与固氮微生物(diazotrophs)形成共生体的植物, 统称为固氮类植物(nitrogen-fixing plants)<sup>[1,2]</sup>, 包括豆科植物、非豆科植物、藻类、地衣、苔藓和蕨类植物等。固氮微生物有自生固氮菌和共生固氮菌两类。前者中与植物共生关系的种类不多, 只有固氮蓝藻与地衣、蕨类等植物形成共生体; 后者中有根瘤菌、放线菌, 则与大量的豆科植物和非豆科植物形成根瘤共生体, 进行共生固氮。固氮类植物在生态系统中具有重要的生态功能, 通过生物固氮, 固氮类植物可以提高土壤肥力, 促进植被演替, 增加物种多样性, 提高生产力, 增强生态系统的

**基金项目:** 自然科学基金创新研究群体科学基金资助项目(40621061); 自然科学基金资助项目(40571005); 中国科学院西部行动计划(二期)项目资助(KZCX2-XB2-02-31)

收稿日期: 2008-11-05; 修订日期: 2008-12-17

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: mkm@rcees.ac.cn

稳定性和恢复力,从而使陆地生态系统产生更高的服务功能<sup>[2~4]</sup>。为了提高这类植物共生固氮效率,人们在多个层次上开展了大量研究,包括细胞/分子水平、生理生态水平、生态和生态系统尺度、区域和全球尺度<sup>[5]</sup>。但是,目前对固氮类植物及其共生固氮的生态学机制理解还比较匮乏<sup>[1,6]</sup>,有必要对其研究进展进行全面综述,加深对固氮类植物在陆地生态系统中作用的认识,从而为退化生态系统恢复及固氮类植物资源管理提供科学依据。

### 1 陆地生态系统中固氮类植物的类型

陆地生态系统中的固氮类植物可以形成以下 4 种共生固氮类型:豆科植物/根瘤菌(Legumes / rhizobial bacteria)、放线菌根植物 / 弗兰克氏菌(Actinorhizal plants / Frankia bacteria)、榆科植物 / 根瘤菌(*Parasponia* / rhizobial bacteria)以及植物(隐花植物和根乃拉草属)/蓝藻(Cryptogam and *Gunnera* / cyanobacteria)<sup>[7]</sup>,各类固氮植物的固氮速率、包含物种数目及其主要分布区域各不相同(表 1)。

表 1 陆地生态系统中发现的固氮类植物的分类及其特点

Table 1 The types of N-fixing symbioses and their ecological characteristics of nitrogen-fixing plants in terrestrial ecosystems

固氮共生类型 (N-fixing symbioses)	固氮速率 (N-fixing rate) ( $\text{kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ )	植物类别和固氮物种数量 Types and total number	主要分布区域 Biogeographic realm	资料来源 Reference resource
山麻黄/根瘤菌	850	山麻黄属(仅 5 种)	马来西亚和西太平洋热带低 pH 的环境	[8]
豆科/根瘤菌	300 ~ 400	芸实亚科(550 ~ 660) 含羞草亚科(88 ~ 102) 蝶形花亚科(921 ~ 973)	潮湿热带 热带亚热带(亚洲非洲澳洲和北美) 木质个体主要在热带亚热带,草本多在温带和北方森林	[4]
放线菌根植物/弗兰克氏菌	15 ~ 90	桦木科、木麻黄科和杨梅科; 蔷薇科、鼠李科和胡颓子科; 马桑科和四树木(200 多)	温带和北方高纬度地区	[3]
植物/蓝细菌	2 ~ 41 - 72	地衣、地钱(苔类)、蕨类 仅苏铁类(250 多) 仅根乃拉草属茎或根茎、叶柄部(约 50)	极端环境(沙漠,草原和冻土) 澳大利亚与和南非的干旱疏林地 自然分布在南半球的热带湿润山区(夏威夷到美国中部和南部,新西兰,东南亚和南美洲最南部地区)	[60] [6,9] [10]

豆科 Leguminosae; 芸实亚科 Caesalpinaceae; 含羞草亚科 Mimosaceae; 蝶形花亚科 Papilionaceae; 桦木科 Betulaceae; 木麻黄科 Casuarinaceae; 杨梅科 Myricaceae; 蔷薇科 Rosaceae; 鼠李科 Rhamnaceae; 胡颓子科 Elaeagnaceae; 马桑科 Coriariaceae; 四树木科 Tetramelaceae; 苏铁属 *Cycadaceae*; 山麻黄属 *Trema*; 根乃拉草属 *Gunnera*; 地衣 lichen; 地钱 *liveword*; 蕨类 *Pteridophyta*; 蓝细菌 *Cyanobacteria*; 弗兰克氏菌 *Frankia*; 根瘤菌属 *Rhizobium*

目前,对这几类固氮类植物及其固氮作用的生态学认识很不均衡。豆科固氮植物在乔木、灌木和藤蔓植物生活型上都有典型代表,是植物界最大最主要的固氮类群,发现时间最早,分布面积最广,物种最多,固氮效率较高,是陆地生态系统最主要的氮源。在全球每年约有 80% 的生物固氮为豆科植物所固定<sup>[11]</sup>。豆科植物在固氮类植物研究中占有绝对重要位置<sup>[1,2,12]</sup>。有些非豆科植物能与土壤中放线菌属的 *Frankia* 细菌结瘤固氮称为放线菌根植物(Actinorhizal plant)。关于它们的研究也较多。主要生活型为多年生木本、灌木和乔木,只有四数木科(*Datisca*)为草本<sup>[4]</sup>,分布在温带和北方森林,是干旱区、森林和湿地的主要氮源。有些放线菌根植物固氮效率很高,氮输入贡献可与某些豆科植物相比<sup>[1]</sup>。例如,放线菌根植物柃木属植物的固氮速率为  $12 \sim 200 \text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ,而豆科固氮植物沙棘属的固氮速率是  $27 \sim 179 \text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ <sup>[13]</sup>。与豆科固氮类植物相似,榆科 *Parasponia* 属植物能与根瘤菌共生固氮,是目前唯一能与根瘤菌结瘤固氮的非豆科植物,发现较晚,这类植物仅限于马来西亚和西太平洋一带的 5 个种<sup>[8]</sup>,生长速率快,固氮效率最高,可用作酸性土壤地区生态恢复的先锋植物。豆科固氮植物、放线菌根植物和 *Parasponia* 属固氮植物都是维管类植物,所以以上 3

种共生固氮类型是由固氮微生物和维管植物形成的。隐花植物(Cryptogamous plants)包括藻类、地衣、苔藓和蕨类,可以和蓝藻形成生物结皮从而固氮。生物结皮在干旱半干旱和寒冷地区(如荒漠,草地和冻土)等极端环境中,固氮作用更为突出<sup>[6]</sup>,是这些地区氮素的重要来源,对土壤的物理和生态过程有重要影响。生物结皮的生长及其固氮功能已经引起人们的广泛关注<sup>[14]</sup>。此外,裸子植物苏铁属(*Cycads*)和被子植物根乃拉草属(*Gunnera*)分别可以和蓝细菌形成共生,这类共生固氮代表固氮的原始方式,在陆地上分布范围狭小,因此对这类共生固氮的认识也非常少<sup>[4,7]</sup>。广泛存在于陆地生态系统中的固氮类植物,使得共生固氮作用普遍发生,这样可以确保绝大多数生态系统都可以进行生物固氮,为系统不断输入氮素,改善土壤结构和积累养分,促进植物生长,不断提高植物-土壤系统的自组织性(self-sustainability)。

## 2 固氮类植物对陆地生态系统结构和过程的影响

### 2.1 对土壤结构和营养的影响

固氮植物可以改善土壤结构和营养,包括土壤容重、质地、全氮、有效氮、有机碳、酸碱度以及磷养分等。Dutta 和 Agrawal<sup>[15]</sup>发现固氮灌木显著提高了尾矿土壤粘粒和粉粒含量,降低沙粒含量,并且增加田间持水量,降低土壤酸性。大量研究表明固氮类植物具有很强的肥力岛效应<sup>[16,17]</sup>,明显增加林冠下有机碳、速效氮和全氮<sup>[18]</sup>。固氮类植物组织含氮量高,富含营养,重吸收能力比非固氮植物要低<sup>[19]</sup>,凋落的枝叶、细根和根瘤可以降低整个枯枝落叶层的 C/N 比,使得凋落物分解和周转速度加快,增加了土壤有机质和入渗,改善土壤质地,提高了保水性和肥力。土壤结构和氮素的增加可以加强林冠下土壤微生物的活动<sup>[17,20]</sup>,如 5 年龄的大叶合欢(*Tectona grandis*)提高了微生物碳 92%<sup>[20]</sup>,*Inga* 冠下土壤呼吸速度比对照提高了 15%<sup>[17]</sup>。微生物活动的增加,使得有效养分增加。Rhoades 等<sup>[17]</sup>发现,与邻近草原土壤相比,固氮植物 *Inga* 冠下土壤(0 ~ 5cm)硝化作用和矿化作用分别增加了 6 倍和 3 倍, $\text{NH}_4^+$  和  $\text{NO}_3^+$  分别增加了 68% 和 262%。生物结皮可以直接固氮,菌丝和其分泌物可以包裹或者粘结土壤细颗粒,增强土壤团聚体稳定性,固定表层土壤,加上结皮表面粗糙,内有丰富的有机质可以减弱地面的风速和水流速度,减少风蚀和水蚀能量,阻止片状侵蚀<sup>[21]</sup>,减少养分流失。固氮植物还可以改变林冠下微环境,如微地形、土壤温度和湿度、空气温湿度、光照以及风水的运动速度等。Rhoades 等<sup>[17]</sup>指出固氮植物主要通过植株冠层的遮蔽作用(降低温度和风速等)和根际微生物对富氮凋落物的分解作用提高了林冠下植物生长适宜性。固氮类植物改善土壤理化性质的能力会随着物种生物学特性、树龄和生活型有所不同<sup>[15]</sup>。比如,多年生豆科改善土壤肥力的效应比一年生更持久,乔灌木要比草本效率高。乡土固氮类植物由于对本地环境具有更强适应性和有效的固氮微生物,在短期内比外来物种要好。豆科植物的生长也会导致一些铜锰等矿物养分的减少<sup>[22]</sup>,这种负作用也应该引起注意。

### 2.2 对种子萌发和植株生长的影响

土壤中氮素缺乏时,固氮类植物通过共生固氮从大气中获得氮素,满足生长需要,减弱了与其它植物对土壤氮素的竞争,固定的氮素可以通过根系分泌<sup>[23]</sup>或者凋落物的分解<sup>[24]</sup>而转移给伴生物种,为非固氮植物提供氮营养。根乃拉属植物 *Gunnera tinctoria* 的固氮几乎完全可以满足自身的生长需要<sup>[25]</sup>。固氮共生体还可以接纳其它微生物形成多重共生关系,促进固氮和生长。例如,菌根菌和根瘤菌可以同时侵染固氮类维管植物,形成三重共生关系,促进自身生长<sup>[26,27]</sup>。人们已经从西班牙东南部的荒漠中分离出来了根瘤菌-菌根菌-促进植物生长的根际细菌(plant growth promoting rhizobacteria, PGPR)共生体<sup>[28]</sup>。陆地生态系统初级生产力通常受到氮素限制,固氮类植物可以有效地缓解这种限制。模型估计:生物群系所需的氮素有 15% ~ 30% 来自共生固氮<sup>[29]</sup>。大量研究表明,在生态系统中引入豆科植物可以明显地增加农作物和草场生产力<sup>[30]</sup>,是一种最优的提高牧草产量和质量的方法<sup>[1]</sup>。另外,生物结皮对于干旱区与半干旱区域的种苗发生和存活有重要意义。生物结皮表面粗糙,使侵蚀形成的平滑地面变得粗糙不平,有利于储存水分和捕获种子,水分促进种子萌发,结皮中蓝藻固定的氮素可以为幼苗生长提供营养,幼苗存活率得以提高。大量实验证实,生物结皮为植物提供水分和氮素,促进植物生长,提高生物量。但是固氮类植物增加生产力的情况并不是绝对的。在北方森林的地被层,固氮藓的盖度往往达到 60% ~ 80%,形成“藓毯”,截流营养,限制了森林生产力<sup>[31]</sup>。尽管

固氮类植物在陆地生态系统中广为分布,但始终不能解除氮素对植被生长和生产力的限制,这也是长期困扰生态学家的一道难题。固氮维管植物发达的延伸根系、密实的冠层和较多的凋落物都能直接阻截降雨和减小风速,减弱风蚀和水蚀的侵蚀强度。美洲绿桤木(*Alnus crispa*)就成功地用于控制加拿大马尼夸根河的丹尼尔-约翰逊坝的水土流失<sup>[32]</sup>。Eldridge 和 Greene<sup>[33]</sup>发现:生物结皮盖度增加,细颗粒流失减少,并且溅蚀产沙量呈指数下降。干旱和半干旱地区多呈现稀疏灌草丛和生物结皮伴生的景观格局,这种覆被格局可以有效减弱侵蚀能量和水土流失。另外,固氮类植物在群落中的出现与否,对于理解物种多样性丧失对陆地生态过程(例如物种多样性和生产力的关系)的影响有重要意义。

### 2.3 对植被演替和群落结构的影响

固氮类植物对群落和植被的演替影响,传统研究集中在它们对原生演替的推动作用上<sup>[34,35]</sup>。演替的早期阶段,原生裸地没有土壤和植被,地表水土和养分流失严重,地表养分状况极差,氮素缺乏尤为严重,只有固氮类植物能适应并改善这类贫瘠基质。大量研究表明,原生裸地的早期定居者一般是具有固氮功能的微生物,或者是能够借助于这些微生物来获取它们所需氮元素的维管植物。尽管原生裸地不能提供足够的氮元素,但固氮类定居者能通过共生固氮获得,富氮凋落物分解后,氮素进入并积累在土壤中,为后来者的入侵和定居创造便利,进而加快植被演替,增加群落结构的复杂性。最著名的研究是 Walker 等<sup>[36]</sup>在新西兰所做的针对放线菌固氮灌木 *Coriaria arborea* 促进植被演替的工作,发现塔拉维拉火山灰裸地在向森林演替过程中,*C. arborea* 一旦定居,很快形成茂密的灌丛,*C. arborea* 灌丛促进土壤形成和养分积累,也增大土壤种子库的物种多度和多样性,为乔木种子的萌发和定居提供适宜的微生境。Clarkson 等<sup>[37]</sup>对同一地区进行的研究表明固氮类植物占优势的群落和非固氮类植物占优势的群落存在明显差异:与 *C. arborea* 阶段之前的石楠灌丛相比,*C. arborea* 种群的发展显著增加了种子萌发、幼苗数量和物种丰富度。在原生演替过程中,大部分优势固氮植物通过加速伴生物种生长<sup>[36]</sup>,增加后来物种的种子库<sup>[38]</sup>,降低幼苗死亡率和调整草类组成而促进演替,但增加土壤氮素是固氮类植物改变演替轨迹的最主要途径<sup>[35,39]</sup>。Bellingham 等<sup>[40]</sup>在新西兰 Kokatahi 山谷研究发现,随着豆科灌木 *Carmichaelia exsul* 的发展,土壤氮素随之增加,植被也相应地从草丛演替到灌丛。固氮类植物在群落和演替中同时会有负向作用(inhibition effect)<sup>[36,41]</sup>。例如,新西兰塔拉维拉火山上的 *C. arborea* 有利于乔木的生长,但是它也抑制一些草类和本种幼苗的生长<sup>[36]</sup>。负向效应不容忽视,可能会使固氮类植物的净效应为负,从而不利于植被恢复和演替。Walker 和 Chapin<sup>[42]</sup>发现在温室条件下,桤木生长过的土壤有利于云杉生长,但在野外条件下,这种土壤对云杉的净作用为负。根乃拉草属植物往往是湿润地区原生演替的先锋物种<sup>[10]</sup>。Graetz 和 Tongway<sup>[38]</sup>发现生物结皮盖度和藜科灌木盖度成正比。但也有相反结果的报道,原因可能跟群落所处的演替阶段有关,随着演替的推进,维管植物盖度增加,通过竞争光、水和养分降低了生物结皮的盖度。另外,生物结皮可以直接作为土壤动物生境,结皮内的有机质和养分可以为它们提供蛋白质和能量,从而使更多的物种出现和存活,增加物种多样性。

### 2.4 外来固氮类植物的入侵效应

外来固氮类植物具有一般入侵植物的生物学特性,比如植株高,生长和繁殖力强,传播能力强,耐受范围广和对食草动物的抗性强等。更重要的是,它们固氮速率通常比本土植物高<sup>[43,44]</sup>,并对放牧和火烧等干扰不敏感。外来固氮植物一旦入侵并定居成功,对入侵生态系统的植被演替、生态系统结构和功能产生深远影响,这已有相当多的报道。如, Hickey 和 Osborne<sup>[45]</sup>发现新西兰野生草地中,智利大黄(*Gunnera tinctoria*)取代了柳树(*Salix cinerea*)并改变草地群落组成和植被的自然演替模式。又如,外来豆科 *Ulex europaeus* 使 *Kunzea ericoides* 群落内群落物种丰富度和兰花数量下降<sup>[44]</sup>。金环相思(*Acacia saligna*)能生产大量种子,并且火烧后茎芽迅速再生,破坏了南非 Fynbos 生态系统<sup>[46]</sup>。外来固氮类物种已经导致了局地 and 区域尺度上物种多样性丧失<sup>[44]</sup>。世界性的杂草智利大黄(*G. tinctoria*)产生大量种子,并能适应贫瘠土壤,迅速侵占海岸带各种生境,形成密闭斑块,排除本地物种,严重威胁了 Taranaki 海岸带草地生态系统的完整性,加剧了濒危物种 *Euphorbia glauca* 的受胁程度<sup>[47]</sup>。目前,外来固氮类植物改变演替速率和植被演替模式的机制还不清楚。机

制的解释可能和固氮类植物改变土壤营养、光照度、枯枝落叶层厚度和菌根分布有密切关系<sup>[36]</sup>。

## 2.5 对碳氮磷循环的影响

固氮类植物进行共生固氮,是连接生物圈和非生物圈中氮素交换的重要过程。共生固氮是自然和人工生态系统中一种非常有效的氮素积累机制。共生固氮对生物圈的氮输入贡献最大,对完成氮循环起到决定性的作用<sup>[11]</sup>。豆科固氮植物每年至少为陆地生态系统输入  $7.0 \times 10^7$  t 氮素,其中,一半发生在寒冷和温暖地区,另一半发生在热带地区<sup>[48]</sup>。放线菌固氮植物和其它类型的生物固氮总量还没有精确的估计值,这也是要进一步研究的内容<sup>[1]</sup>。固氮类植物对陆地生态系统的重要性除了氮输入外,还在于它们以多种途径将碳、磷循环连接起来。固氮类植物通过光合作用固定大气中的  $\text{CO}_2$ ,生成碳水化合物,通过生物固氮合成铵态氮,促进植物积累更多的有机碳,但由于生物固氮要消耗能量(即碳源),所以生物固氮将二者有机的联系起来。固氮类植物凋落物含有丰富的碳氮,氮的矿化和土壤碳呼吸又紧密连接在一起,碳氮在土壤又被固氮类植物联系了起来。在氮素限制条件下,氮素输入可以刺激土壤微生物产生更多的磷酸酶<sup>[49]</sup>和增加无机磷的矿化速率,增加土壤有效氮,而磷浓度变大可以增强固氮酶活性<sup>[50]</sup>,促进生物固氮。通过生物固氮和凋落物分解,固氮类植物有效的将氮、磷和碳循环耦合在一起。正如 Pastor 和 Binkley<sup>[51]</sup>指出:积累碳、氮和磷元素最好的方法就是在目标生态系统中植入较多的多年生的固氮类植物。

## 2.6 固氮类植物的植被恢复功能

固氮类植物除了减少水土流失和保持土壤养分外,还具有明显的植被恢复功能。土壤贫瘠是阻碍恢复的最重要因素,而固氮类植物提高土壤肥力,有利于植被恢复。除了固氮外,固氮类维管植物具有耐干旱、耐贫瘠、速生高产特性。有很强的适应能力和改善生境能力,为其它植物的迁移、定居、生长创造条件,是各类退化生态系统进行恢复重建的最有效候选物种<sup>[11,39]</sup>,并被广泛使用于恢复实践中。1979 年和 1984 年在温室中接种 8 种放线菌固氮植物的  $7 \times 10^6$  株幼苗,用于加拿大魁北克北部詹姆斯湾  $6000 \text{ km}^2$  退化土地的恢复和植被重建<sup>[39]</sup>。豆科植物在矿山植被恢复实践中有广泛应用,并且针对不同性质的退化系统,可以筛选出最适宜的恢复物种。例如,在矾土尾矿上,9 个结瘤豆科物种被检测,其中马占相思(*Acacia mangium*)和娟毛相思(*Acacia holosericea*)2 个月内的地上生物量是其它 7 个种的 5 倍<sup>[2]</sup>。一些放线菌固氮树种如桤木(*Alnus*)和桦木(*Betula*)的生长使生境更适合栎、榛和山毛榉等林窗入侵种的进入和定居。干旱区土地植被化过程中,固氮微生物往往最先定居在土壤结皮上,形成生物结皮,有利于短命植物和一年生植物生长,随着土壤结构和营养的改善,有利于多年生植物定居<sup>[33]</sup>。大量研究证明,在退化土地植被恢复中,固氮类维管植物至少有两方面的重要作用。其一,固氮类植物的枯枝落叶和根系周转降低凋落物的 C/N 比,凋落物矿化后可以有效地增加土壤氮,形成“肥力岛”;其二,固氮类植物的冠层可以作为其它植物幼苗的“保护伞”(nurse plant)。固氮共生体和其它微生物结合来进行土壤和植被恢复,以及筛选高效的多重共生固氮体将是生态恢复新的研究方向。

总而言之,固氮类植物能够改善土壤结构及其营养组成以及地表微生境,直接影响种子萌发和植株生长、演替速率和轨迹、凋落物组成及其分解和碳氮磷循环等关键生态过程,导致群落结构复杂性、生物多样性和初级生产力随之提高,减少水土和养分流失,促进植被恢复,维持生态系统可持续发展。固氮类植物对地上地下生态过程有重要影响,是各类陆地生态系统中重要的一类功能型,甚至是陆地生态系统的键种,是生态系统功能多样性的一个重要体现<sup>[30,35]</sup>。

## 3 限制固氮类植物分布和固氮效率的生态因素

众多研究表明,固氮类植物的分布及其固氮效率受环境因子的强烈影响,使得固氮速率在时间<sup>[31,52]</sup>和空间上<sup>[52]</sup>的变异很大。如根瘤固氮变异系数为 34% ~ 56%,土壤结皮的生物固氮变异系数为 20% ~ 25%,而且干扰能增大变异<sup>[53]</sup>。这些因素可分为生物因素和非生物因素。

### 3.1 生物因素

生物因素包括动物采食、人为干扰、其它微生物、异地引种、叶面积和物种竞争等。固氮类植物的枝叶营养丰富和适口性好,很容易被食草动物采食。金雀花(*Chordospartium mutitai*)由于野兔采食而形成 30 个小种

群<sup>[47]</sup>。有刺固氮类植物的幼苗对动物采食很敏感,其分布和丰度受采食影响很大。马桑类植物由于含有羟基马桑毒素以防御动物采食,动物对其影响很小<sup>[3]</sup>。生物结皮对放牧和践踏等人为干扰活动非常敏感,且不易恢复,如距离光裸圈中心越近,生物结皮盖度越小<sup>[33]</sup>。固氮植物和微生物之间形成的多重共生能增加植物在贫瘠土壤上的存活和生长。研究表明,菌根感染豆科植物根系可以提高它们在干旱环境下的固氮效率<sup>[27,32]</sup>。Yamanaka 和 Okabe<sup>[54]</sup>给旅顺栎木(*Alnus sieboldiana*)-Frankia 共生体接种丛枝菌根真菌 *Gigaspora margarita* 和恶臭假单胞菌 *Pseudomonas putida*,发现 3 种微生物对旅顺栎木(*Alnus sieboldiana*)的地上和根瘤生物量具有增效作用。除了丛枝菌根真菌外,一些影响固氮植物生长、结瘤和固氮的根际菌类也正在为人们重视。如葱头假单胞菌(*Pseudomonas cepacia*)可以溶解岩石中的磷从而增加固氮速率<sup>[30]</sup>。因为根瘤菌不能随豆科植物种子迁移,所以引入的固氮植物必须从新的土壤环境中获得根瘤菌,但新生境中又缺乏与之匹配的根瘤菌(co-adapted rhizobia)<sup>[55]</sup>,所以引种后,固氮植物往往不能形成共生关系。固氮豆科在新的生境内不能结瘤的事例很多。往往通过在新生境中引入可共生的固氮菌来促进固氮共生体的形成。群落叶面积和固氮速率也有密切关系,Uliassi 和 Ruess<sup>[56]</sup>报道群落栎木叶面积指数和固氮速率成正比,并指出固氮类植物冠层的叶面积是生态系统氮输入的最有效预测指标,但类似研究很少。

### 3.2 非生物因素

非生物因素对固氮共生的影响一直受到生态学家的重视<sup>[1,6]</sup>。影响固氮共生的非生物因素非常多,包括土壤条件:土壤水分、pH、土壤温度、盐度、土壤质地、土壤养分(包括有机质和磷)、无机物(钼和铁)等。还有大气条件:[CO<sub>2</sub>]、光照、降雨、蒸发和风的运动。非生物干扰,例如自然火烧、水淹等,也会间接的影响共生固氮。水分含量直接影响固氮酶活性,从而改变固氮速率。Houlton 等<sup>[50]</sup>综合了 6 个独立实验(涵盖了多个纬度和生活型的植物和菌株)中固氮酶活性随温度梯度的变化动态,发现固氮酶的最适温度是 26℃ 左右。土壤高温(35~40℃)通常会导致根瘤无效。*Frankia* 菌侵染能力随着基质中粘粒和有机质含量增加而增强<sup>[55]</sup>。盐分可以产生干旱胁迫,又可以直接影响根瘤的代谢。盐度往往影响土壤中和植物根际的固氮菌存活和分布<sup>[1]</sup>。多种因素可以同时起作用。如降低土壤 pH、有机质积累和[CO<sub>2</sub>]升高可以增加土壤颗粒对钼(固氮酶的构成元素)的吸附,从而降低土壤钼的可得性,造成固氮效率降低。实验室条件下,氮磷的可得性都会影响固氮速率。土壤氮可以增加也可以抑制固氮速率,这个阈值取决于环境因子(比如固氮菌的生物学特性)。增加铁、钼和磷的可得性往往增加固氮<sup>[58]</sup>,因为它们是固氮酶的组成元素。但是野外实验观察到了不同结果。Hartley 和 Schlesinger<sup>[59]</sup>观察了限制生物结皮的固氮的一系列因子,发现施磷无显著影响。Uliassi 和 Ruess<sup>[56]</sup>发现施磷对薄叶栎木(*Alnus tenuifolia*)固氮没有影响。因为氮和磷对共生固氮效率都有影响,而且增加磷可以逆转氮的抑制作用,所以 N:P 比率比单个营养元素的绝对值更能有效的反映其影响程度。固氮类植物受氮素限制较弱,[CO<sub>2</sub>]升高有利于固氮,促进固氮类植物生长。但是,也有学者观察到[CO<sub>2</sub>]升高对固氮类植物影响不大<sup>[6]</sup>,这可能是由于固氮类植物对[CO<sub>2</sub>]升高的响应具有物种特异性。比如,West 等<sup>[60]</sup>通过对比两个[CO<sub>2</sub>]浓度条件下的 4 种豆科植物固氮速率,发现只有 *Lespedeza capitata* Mich. 的固氮速率明显提高。结果的差异也有可能是观察的时间尺度不同造成的,固氮类植物对[CO<sub>2</sub>]升高的响应要着眼于较长的时间尺度上。Hungate<sup>[61]</sup>等对藤蔓豆科植物 *Galactia elliotii* Nutt. 在 379 μl·L<sup>-1</sup>和 704 μl·L<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub>下进行了 7a 监测,发现在 1996~1997 年,固氮效率显著增加,从 1998 年开始降低,而 1999~2002 年,固氮速率受到很强的抑制。Uliassi 和 Ruess<sup>[56]</sup>通过野外实验证明:放线菌固氮是一个随时间而变化的动态过程,不同的演替阶段起着调节作用的主要生态因子(磷的可得性、土壤温度和土壤湿度、叶面积指数)不同。例如,Deluca 等<sup>[31]</sup>发现赤茎藓(*Pleurozium schreberi* (Bird) Mitt.)固氮速率在 6 个月时间内可从 10 μmol·m<sup>-2</sup>·d<sup>-1</sup>(5 月份)升高到 370 μmol·m<sup>-2</sup>·d<sup>-1</sup>(9 月份),然后又降低到 20 μmol·m<sup>-2</sup>·d<sup>-1</sup>左右。这种季节变化很可能是温度变化造成的。固氮过程需要消耗碳水化合物,光照减少能减弱光合作用,所以随着群落郁闭度的提高,固氮植物盖度及其速率下降。Cleveland 等<sup>[9]</sup>指出生物固氮和蒸散存在很强的正相关。降雨和蒸散直接影响土壤和微生物结皮的水分含量,从而改变固氮速率。大雨和火烧能破坏生物结皮的整体结构和消除微生物成分,降低固氮效能。

López-Hernández 等<sup>[53]</sup>发现,植被铲除后,根系固氮酶活性的月动态明显与月降雨和土壤水分正相关。但火烧也可以改变固氮的微环境,如火烧迹地中土壤磷含量增加<sup>[53]</sup>,一旦固氮植物定居,其固氮效率往往增高。

对于固氮类植物的研究,实验室和大棚实验得出的结果往往和野外实验相差较大,甚至相反,这些并不一致的认识一方面说明了生态因子对固氮类植物分布及其固氮效率影响的复杂性,而这种复杂性很可能与研究区域条件特别是群落的演替阶段、实验对象、测定方法以及实验时间尺度等密切相关,另一方面也充分说明在一些关键区域继续展开深入而广泛研究的重要性和必要性。

#### 4 问题与展望

与豆科固氮类植物相比,人们对放线菌固氮植物和隐花植物(包括蓝藻、地衣和苔藓)及其共生固氮的生态学认识有限,在我国对自然生态系统中的固氮类植物的生态学研究也不多见。将来仍是以豆科植物及其形成的共生固氮为主,但放线菌固氮植物和土壤结皮的固氮作用正在受到广泛关注,相关研究正在日益增加,而苏铁类和根乃拉草的认识也在不断扩大。另外,对固氮类植物的生态功能认识大多是基于室内实验的推测,应该开展广泛的野外实验研究。

一方面,氮素限制在陆地生态系统中普遍存在;另一方面,随着人类社会活动和经济活动的加剧,区域生态系统植被和土壤退化,水土和养分流失严重,氮肥造成环境污染,生态系统服务功能严重受损,大量受损生态系统亟待恢复和重建。区域生态恢复和重建的紧迫性将使得固氮类植物在生态系统和景观尺度上的研究将会更加引人注目,今后的理论研究应集中在以下 5 点:固氮类植物在陆地生态系统中的分布格局和固氮格局,这些有赖于台网的监测和 3S 技术的运用;固氮类维管植物和生物结皮在极端环境下,尤其是干旱条件下和其它维管植物间的相互作用研究;固氮类植物的出现和发展对植被格局、地上和地下生态过程的影响;影响各类共生固氮速率的因素及其生态学机制,寻求有效的生态调控方法;固氮类植物的出现和全球变化、生态系统健康的关系研究。实践上,应加强对现有固氮类植物资源的管理,并建立基于特定生态系统的高效固氮类植物筛选技术和探索高效的固氮类植物恢复模式。这些研究和实践的发展势必为生态系统的可持续发展提供十分有益的指导。

#### References:

- [ 1 ] Zahran H H. Rhizobium-legume symbiosis and nitrogen fixation under severe conditions and in arid climate. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 1999, 63(4): 968 – 989.
- [ 2 ] Sprent J I, Parsons R. Nitrogen fixation in legume and non-legume trees. *Field Crops Research*, 2000, 65: 183 – 196.
- [ 3 ] Silvester W B. Ecological and economic significance of the non-legume symbiosis. In: Newton WE, Nyman CJ eds. *Proceedings of 1st International Symposium Nitrogen Fixation*. Pullman: Washington State University Press, 1976. 489 – 507.
- [ 4 ] Pate J S. Symbiotic nitrogen fixation between microorganisms and higher plants of natural ecosystems. In: Sivasithamparam K, Dixon KW, Barrett RL eds. *Microorganisms in Plant Conservation and Biodiversity*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2002. 45 – 77.
- [ 5 ] Hartwig U A. The regulation of symbiotic N<sub>2</sub> fixation: A conceptual model of N feedback from the ecosystem to the gene expression level. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution Systematics*, 1998, 1: 92 – 120.
- [ 6 ] Vitousek P M, Cassman K, Cleveland C, Crews T, Field C B, Grimm N B, Howarth R W, Marino R, Martinelli L, Rastetter E B, Sprent J I. Towards an ecological understanding of biological nitrogen fixation. *Biogeochemistry*, 2002, 57(58): 1 – 45.
- [ 7 ] Vessey J K, Pawlowski K, Bergman B. Root-based N<sub>2</sub>-fixing symbioses: legumes, actinorhizal plants, *Parasponia* sp. and cycads. *Plant and Soil*, 2005, 274: 51 – 78.
- [ 8 ] Mabberley D J. *The plant book. A portable dictionary of the vascular plants* 2nd edn. Cambridge: Cambridge University Press, 1997. 345 – 349.
- [ 9 ] Cleveland C C, Townsend A R, Schimel D S, Fisher H, Howarth R W, Hedin L O, Perakis S S, Latty E F, von Fischer J C, Elseroad A, Wasson M F. Global patterns of terrestrial biological nitrogen (N<sub>2</sub>) fixation in natural ecosystems. *Global Biogeochemical Cycles*, 1999, 13(2): 623 – 645.
- [ 10 ] Silvester W B, Smith D R. Nitrogen fixation by *Gunnera*-*Nostoc* symbiosis. *Nature*, 1969, 224: 1321.
- [ 11 ] Zhang Z Q, Su W R, Liao W B, Lan C Y. Role of legume species in revegetation of mined wastelands. *Chinese Journal of Ecology*, 2002, 21(2): 47 – 52.
- [ 12 ] Cheng Q. Perspectives in biological nitrogen fixation research. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2008, 50(7): 786 – 798.
- [ 13 ] Baker D D, Mullin B C. Actinorhizal symbioses. In: Stacey G, Burris R H, Evans H J eds. *Biological nitrogen fixation*. New York: Chapman &

- Hall, 1992. 259—292.
- [14] Williams J D, Dobrowski J P, West N E. Microbiotic crust influence on unsaturated hydraulic conductivity. *Arid Soil Research and Rehabilitation*, 1999, 13: 145—154.
- [15] Dutta R K, Agrawal M. Effects of tree plantations on the soil characteristics and microbial activity of coal mine spoil land. *Tropical ecology*, 2002, 43(2): 315—324.
- [16] Dakora F D, Keya S O. Contribution of legume nitrogen fixation to sustainable agriculture in Sub-Saharan Africa. *Soil Biology and Biochemistry*, 1997, 29: 809—817.
- [17] Rhoades C C, Eckert G E, Coleman D C. Effect of pasture trees on soil nitrogen and organic matter: Implications for tropical Montane forest restoration. *Restoration Ecology*, 1998, 6(3): 262—270.
- [18] Montagnini F, Sancho F. Net nitrogen mineralization in soils under six indigenous tree species, an abandoned pasture and a secondary forest in the Atlantic lowlands of Costa Rica. *Plant and Soil*, 1994, 162: 117—124.
- [19] Killingbeck K T. Nutrients in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption efficiency. *Ecology*, 1996, 77: 1716—1727.
- [20] Singh A N, Singh J S. Experiments on ecological restoration of coal mine spoil using native trees in a dry tropical environment, India: a synthesis. *New forests*, 2006, 31: 25—39.
- [21] Li X R, Long L Q, Wang X P, ZHANG J G, Jia Y K. Advances in microbiotic soil crust research and its ecological significance in arid and semiarid regions. *Journal of Desert Research*, 2001, 21(1): 4—11.
- [22] Li S Q, Yang B S, Wu D M. Community succession analysis of naturally colonized plants on Coal Gob Piles in Shanxi Mining Areas, China. *Water Air and Soil Pollution*, 2008, DOI 10.1007/s11270-008-9684-1.
- [23] Paynel F, Murray P J, Cliquet J B. Root exudates: a pathway for short-term N transfer from clover and ryegrass. *Plant and Soil*, 2001, 229: 235—243.
- [24] Høgh-Jensen H, Schjoerring J K. Below-ground nitrogen transfer between different grassland species: direct quantification by  $^{15}\text{N}$  leaf feeding compared with indirect dilution of soil  $^{15}\text{N}$ . *Plant and Soil*, 2000, 227: 171—183.
- [25] Osborne B A, Cullen A, Jones P W, Campbell G J. Use of nitrogen by the *Nostoc-Gunnara tinctoria* (Molina) Mirbel symbiosis. *New Phytologist*, 1992, 120: 481—487.
- [26] Li C Y, Strzelczyk E. Belowground microbial processes underpin forest productivity. *Phyton*, 2000, 40: 129—134.
- [27] Patreze C M, Cordeiro L. Nitrogen-fixing and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbioses in some tropical legume trees of tribe Mimoseae. *Forest Ecology and Management*, 2004, 196: 275—285.
- [28] Requena N, Jimenez I, Toro M. Interaction between plant-growth-promoting rhizobacteria (PGPR), arbuscular mycorrhizal fungi and *Rhizobium* spp. in the rhizosphere of *Anthyllis cytisoides*, a model legume for revegetation in Mediterranean semi-arid ecosystems. *New Phytologist*, 1997, 136: 667—677.
- [29] Galloway J N, Dentener F J, Capone D G, Boyer E W, Howarth R W, Seitzinger S P, Asner G P, Cleveland C C, Green P A, Holland E A, Karl D M, Michaels A F, Porter J H, Townsend A R, Vorster S M, Vitousek C J. Nitrogen cycles: past, present, and future. *Biogeochemistry*, 2004, 70: 153—226.
- [30] Huston M A, Aarssen L W, Austin M P, Cade B S, Fridley J D, Garnier E, Grime J P, Hodgson J, Lauenroth W K, Thompson K, Vandermeer J H, Wardle D A. No consistent effect of plant diversity on productivity. *Science*, 2000, 289: 1255.
- [31] Deluca T H, Zackrisson O, Nilsson M, Sellstedt A. Quantifying nitrogen-fixation in feather moss carpets of boreal forests. *Nature*, 2002, 419: 917—920.
- [32] Périnet P, Brouillette J G, Fortin J A, Lalonde M. Large scale inoculation of actinorhizal plants with *Frankia*. *Plant and Soil*, 1985, 87: 175—183.
- [33] Eldridge D J, Greene R S B. Microbiotic soil crusts: a review of their roles in soil and ecological processes in the rangelands of Australia. *Australian Journal of Soil Research*, 1994, 32: 389—415.
- [34] Clarkson B R, Clarkson B D. Recent vegetation changes on Mount Tarawera, Rotorua, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 1955, 33: 339—354.
- [35] Maron J L, Jeffries R L. Bush lupine mortality, altered resource availability, and alternative vegetative states. *Ecology*, 1999, 80: 443—454.
- [36] Walker L R, Clarkson B D, Silvester W B, Clarkson B R. Colonization dynamics and facilitative impacts of a nitrogen-fixing shrub in primary succession. *Journal of Vegetation Science*, 2003, 14(2): 277—290.
- [37] Clarkson B R, Walker L R, Clarkson B D, Silvester W B. Effect of *Coriaria arborea* on seed banks during primary succession on Mt. Tarawera, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 2002, 40: 629—638.
- [38] Graetz R D, Tongway D J. Influence of grazing management on vegetation, soil structure and nutrient distribution and the infiltration of applied



- rainfall in a semi-arid chenopod shrubland. *Australian Journal of Ecology*, 1986, 11: 347—60.
- [39] Adema E B, Van de Koppel J, Meijer H A J, Grootjans A P. Enhanced nitrogen loss may explain alternative stable states in dune slack succession. *Oikos*, 2005, 109: 374—386.
- [40] Bellingham P J, Walker L R, Wardle D A. Differential facilitation by a nitrogen-fixing shrub during primary succession influences relative performance of canopy tree species. *Journal of Ecology*, 2001, 89: 861—875.
- [41] Moral R, Rozzell L R. Long-term effects of *Lupinus lepidus* on vegetation dynamics at Mount St. Helens. *Plant Ecology*, 2005, 181: 203—215.
- [42] Walker L R, Chapin F S III. Interactions among processes controlling successional change. *Oikos*, 1987, 50: 131—135.
- [43] Wardle D A, Greenfield L G. Release of mineral nitrogen from plant root nodules. *Soil Biology & Biochemistry*, 1991, 23: 827—832.
- [44] McQueen J C, Tozer W C, Clarkson B D. Consequences of alien N<sub>2</sub>-fixers on vegetation succession in New Zealand. In: Allen R B, Lee W G eds. *Biological invasions in New Zealand*. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 2006. 186.
- [45] Hickey B, Osborne B. Effect of *Gunnera tinctoria* (Molina) Mirbel on semi-natural grassland habitats in the west of Ireland. In: Starfinger U, Edwards K, Kowarik I, Williamson M, eds. *Plant invasions: ecological mechanisms and human responses*. Leiden: Backhuys Publishers, 1998. 195—208.
- [46] Holmes P M, Cowling R M. The effects of invasion by *Acacia saligna* on the guild structure and regeneration capabilities of South African fynbos shrublands. *Journal of Ecology*, 1997, 34: 317—332.
- [47] Williams P A, Norton D A, Nicholas J M. Germination and seedling growth of an endangered native broom, *Chordospartium muritai* A. W. Purdie (Fabaceae), found in Marlborough, South Island, New Zealand. *New Zealand Journal Botany*, 1996, 34: 199—204.
- [48] Brockwell J, Bottomley P J, Thies J E. Manipulation of rhizobia microflora for improving legume productivity and soil fertility: a critical assessment. *Plant and Soil*, 1995, 174: 143—180.
- [49] Zou X, Binkley D, Caldwell B A. Effects of dinitrogen-fixing trees on phosphorus biogeochemical cycling in contrasting forests. *Soil Science Society of America Journal*, 1995, 59: 1452—1458.
- [50] Houlton B Z, Wang Y P, Vitousek P M, Field C B. A unifying framework for dinitrogen fixation in the terrestrial biosphere. *Nature*, 2008, 454: 327—331.
- [51] Pastor J, Binkley D. Nitrogen fixation and the mass balances of carbon and nitrogen in ecosystems. *Biogeochemistry*, 1998, 43: 63—78.
- [52] Walley F, Fu G M, van Groenigen J W, van Kessel C. Short-range spatial variability of nitrogen fixation by field-grown chickpea. *Soil Science Society America Journal*, 2001, 65: 1717—1722.
- [53] López-Hernández D, Santaella S, Chacón P. Contribution of nitrogen-fixing organisms to the N budget in *Trachypogon* savannas. *European Journal of Soil Biology*, 2006, 42: 43—50.
- [54] Yamanaka T, Akama A, Li C Y. Growth, nitrogen fixation and mineral acquisition of *Alnus sieboldiana* after inoculation of *Frankia* together with *Gigaspora margarita* and *Pseudomonas putida*. *Journal of Forest Research*, 2005, 10: 21—26.
- [55] Parker M A. Mutualism as a constraint on invasion success for legumes and rhizobia. *Diversity and Distributions*, 2001, 7: 125—136.
- [56] Uliassi D D, Ruess R. Limitations to symbiotic nitrogen fixation in primary succession on the Tannan River floodplain. *Ecology*, 2002, 83(1): 88—103.
- [57] Zimfer J F, McCarty B, Kaelke C M, Mulongwe L, Igual J M, Smyth C A, Dawson J O. *Casuarina cunninghamiana* cladode extracts increase the *Frankia* infectious capacity of a tropical soil. *Symbiosis*, 2002, 33: 73—90.
- [58] Reed S C, Seastedt T R, Mann C M, Suding K N, Townsend A R, Cherwin K L. Phosphorus fertilization stimulates nitrogen fixation and increases inorganic nitrogen concentrations in a restored prairie. *Applied Soil Ecology*, 2007, 36: 238—242.
- [59] Hartley A E, Schlesinger W H. Potential environmental controls on nitrogenase activity in biological crusts of the northern Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environment*, 2002, 52: 293—304.
- [60] West J B, HilleRisLambers J, Lee T D, Hobbie S E, Reich P B. Legume species identity and soil nitrogen supply determine symbiotic nitrogen-fixation responses to elevated atmospheric [CO<sub>2</sub>]. *New Phytologist*, 2005, 167: 523—530.
- [61] Hungate B A, Stilling P D, Dijkstra P, Johnson D W, Ketterer M E, Hymus G J, Hinkles C R, Drake B G. CO<sub>2</sub> elicits long-term decline in nitrogen fixation. *Science*, 2004, 304: 1291.

#### 参考文献:

- [11] 张志权, 束文圣, 廖文波, 蓝崇钰. 豆科植物与矿业废弃地植被恢复. *生态学杂志*, 2002, 21(2): 47—52.
- [21] 李新荣, 贾玉奎, 龙利群, 王新平, 张景光. 干旱半干旱地区土壤微生物结皮的生态学意义及若干研究进展. *中国沙漠*, 2001, 21(1): 4—11.