

林地生态系统土壤可溶性有机氮库及其生态功能研究进展

高雪梅, 黄沐亮, 阙辰月, 周碧青

(福建农林大学资源与环境学院, 福建 福州 350002)

摘要: 本文综述了国内外林地生态系统土壤可溶性有机氮 (SON, Soluble Organic Nitrogen) 库大小、组成及生态功能等领域的研究进展。林地土壤 SON 含量因土壤类型、森林种类、气候条件、分析方法等的不同而异, 土壤矿质层中 SON 含量通常介于 $1\sim 87\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, 有机层变化于 $23\sim 448\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, 约占土壤可溶性总氮的 $16\%\sim 96\%$ 。土壤 SON 是不同结构含氮化合物组成的混合物, 主要包括氨氮、氨基酸、氨糖等。森林植物可直接利用低分子量 SON (如人为施入的氨基酸), 但直接利用土壤本身具有的 SON 的证据至今仍十分缺乏。林地土壤 SON 是一个非常重要的氮源, 并在森林生态系统氮循环中具有重要作用。林地土壤 SON 未来的研究重点应包括林地土壤 SON 化学和生物学性质、土壤中天然 SON 动力学特性及其在限制性氮林地生态系统中的营养学作用、SON 生态功能评估、微生物在林地生态系统 SON 动力学以及森林植物直接吸收 SON 的作用等。

关键词: 林地生态系统; 土壤可溶性有机氮; 含量; 组成; 生态功能

中图分类号: S 154.1

文献标识码: A

Research Progress on Soluble Organic Nitrogen Pool in Soil and Its Functions in Forestry Ecosystem

GAO Xue-mei, HUANG Mu-liang, QUE Chen-yue, ZHOU Bi-qing

(College of Resource & Environment, Fujian Agriculture & Forestry University, Fuzhou, Fujian 350002, China)

Abstract: This paper reviews the recent research progress in China and abroad on the pool size, composition and eco-functions of the soluble organic nitrogen (SON) in soil in the forestry ecosystem. The SON content in forest soil varied with soils, forest types, climate conditions and analytical methods. The soil SON content in the mineral layer is generally between $1\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ and $87\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$. It ranges from $23\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ to $448\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ in the organic layer. They account for $16\%\sim 96\%$ of the total soluble nitrogen in the soil. Soil SON includes a mixture of nitrogenous compounds of different structure, including ammonia nitrogen, amino acids and ammonia sugar. Forest plants can utilize low molecular weight SON (such as artificial fertilization of amino acids). However, no evidence has been shown that the plants could directly absorb the natural SON in soil. Forest soil SON is a very important nitrogen source. It plays a significant role in the nitrogen cycle in the forestry ecosystem. Future research on forest soil SON should focus on chemical and biological properties of SON, dynamic characteristics of soil natural SON, nutritional functions of the natural SON in N-limited forestry ecosystem, eco-function evaluation of SON, impact of microorganisms on SON kinetics in the forest ecosystem and direct uptake of SON by forest plants.

Key words: Forestry ecosystem; soil soluble organic nitrogen; content; composition; eco-function

土壤氮素有效性很大程度上控制着陆地生态系统的生物产量和物种组成。土壤中高于 80% 的氮以有机态存在^[1], 而现有陆地生态系统中植物对氮的吸收研究均主要集中在铵盐 (NH_4^+) 和硝酸盐 (NO_3^-), 有关可溶性有机氮 (SON) 能否有效地被植物直接吸收利用及其生态学重要性却很少被重视^[2-5]。然而, 近 10 多年来的一些研究结果已证

实, 相对于无机氮, 一些植物更喜欢直接利用氨基酸^[6-11], 这对地球氮循环的传统理论 (即植物只能依赖于微生物矿化所产生的无机氮而不能直接吸收利用有机氮) 构成极大地挑战。此外, 由于可移动性强, 可被植物直接吸收的各种氨基酸在森林生态系统中主要以有机氮的形式流失, SON 已成为森林流域地表水氮的主要来源而影响其水质^[12-16]。

收稿日期: 2011-10-30 初稿; 2011-11-28 修改稿

作者简介: 高雪梅 (1988-), 女, 硕士研究生, 主要从事土壤生态系统氮循环研究

通讯作者: 周碧青 (1963-), 女, 副教授, 主要从事土壤生态系统氮循环与环境监测研究 (E-mail: 1963zbq@163.com)

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31170485); 福建农林大学国家大学生创新性实验项目 (101038919); 福建省自然科学基金项目 (2011J01259); 福建省教育厅科技计划项目 (JK2010015)

因此,土壤 SON 在地球氮循环中的自然和生态作用已引起国外学者的高度关注^[17-19]。但是,至今人们对森林生态系统中土壤有机氮的来源、组成、动力学性质和生态功能等却知之甚少^[20-22]。此外,有关植物吸收土壤天然 SON 的直接证据还很少,且 SON 库对植物氮营养的贡献范围也仍不明确^[23-25]。因此,提高土壤 SON 组成、动力学性质及其自然和生态重要性的认识,对减少生态系统中氮的损失、维持森林生态系统的稳定性和生物多样性以及最大限度减少森林流域潜在氮污染等具有重要的理论和现实意义。

1 林地生态系统土壤 SON 含量研究

土壤 SON 系指可溶于水或能被可溶性盐(如氯化钙、氯化钾、硫酸钾等)萃取出来的、以有机氮形态存在的物质。土壤 SON 的含量因土壤类型、植被类型、生产管理(如施 N 肥、有机肥等)和环境条件(如降雨、气温)的不同而产生极大差异^[2,4-5,26-29]。研究表明林地土壤 SON 含量因气候条件不同而异,如温带林地生态系统中采用不同方法从表层土壤中提取的 SON 含量通常介于 7~29 mg·kg⁻¹^[4-5,30-32];亚北极森林土壤中 SON 含量为 1~87 mg·kg⁻¹^[33];德国温带森林土壤 SON 含量变化于总氮的 0.3%~2.2%^[22];澳洲亚热带森林表层土壤采用不同方法提取的 SON 含量为 1~45 mg·kg⁻¹,最高含量可占总可溶性氮(TSN)的 63%~66%^[34]。不同土层林地土壤 SON 含量也差异较大,Chen 等研究表明林地土壤有机层采用不同盐溶液提取的 SON 含量一般为 45~448 mg·kg⁻¹,占 TSN 的 63%~96%,通常高于矿质层土壤^[34];Huang 等报道林地土壤中 Oi 层 SON 含量(52~216 mg·kg⁻¹)明显高于 Oe 层(29~64 mg·kg⁻¹)和 Oa 层(8~34 mg·kg⁻¹)^[35];Chen 等利用全球已发表的林地土壤 SON 文献中的 116 个研究数据统计发现,不同气候带、林地类型、管理措施和分析方法下的林地土壤 SON 含量差异明显,变化于 1~448 mg·kg⁻¹,且有机层土壤 SON 含量均明显高于矿质层^[36]。此外,林地土壤 SON 含量还因提取方法不同而差异明显,Zhong 研究表明德国温带林地土壤中用盐溶液提取的 SON 量大约是水提取的几倍至几十倍^[22];Chen 等的研究结果表明澳洲亚热带林地土壤采用 KCl 和 K₂SO₄ 提取的 0~10 cm 土层 SON 含量相当,是 H₂O 提取的 2~5 倍^[34]。

国内土壤 SON 研究起步较晚,有关林地土壤

SON 的研究报道尚少。邢世和等研究表明福建中亚热带林地土壤 SON 含量因林被类型、土层深度和提取方法不同而异,3 种林地(阔叶林、针阔混交林和针叶林)土壤采用 2 mol·L⁻¹ KCl 提取的 SON 含量均值(34.84 mg·kg⁻¹)>70℃ H₂O 提取(24.81 mg·kg⁻¹)>室温 H₂O 提取(9.53 mg·kg⁻¹);3 种提取方法测定的 3 种林地表层土壤(0~20 cm)SON 含量均值都显著高于下层土壤(20~40 cm),3 种林地 H₂O(室温)、H₂O(70℃)和 KCl(2 mol·L⁻¹)提取的上层土壤 SON 含量分别比下层高 61.52%~64.56%、87.70%~107.52%和 28.31%~54.88%;3 种林地 0~20 cm 土壤 H₂O(室温)、H₂O(70℃)和 KCl(2 mol·L⁻¹)提取的 SON 含量分别占 TSN 的 49.37%~72.48%、67.76%~77.61%和 75.27%~81.85%;3 种方法提取的 3 种林地 0~20 cm 土壤 SON 含量均表现出阔叶林>针阔混交林>针叶林^[37]。杨绒等研究表明黄土区 3 种不同类型土壤(黑垆土、红油土和淋溶褐土)中 SON 平均含量分别为 24.75、39.10 和 41.80 mg·kg⁻¹,占 TSN 的 51.25%、68.28%和 68.57%;林地土壤枯枝落叶层 SON 含量均值为 248.26 mg·kg⁻¹,占 TSN 的 74.07%~79.91%^[38]。郝敬梅等研究表明阔叶红松林 A₁₁、A₁₂、AB 3 个土层 SON 平均质量分数分别占 TSN 的 84.93%、85.58%和 92.02%,是无机氮的 5~11 倍;人工红松林 A₁₁、A₁₂、AB 3 个土层 SON 平均质量分数分别占 TSN 的 75.35%、93.58%和 95.11%,是无机氮的 5~20 倍^[39]。宋立臣等研究表明 H₂O(室温)提取的东北温带森林土壤有机质层 SON 含量介于 156.0~292.6 mg·kg⁻¹,与盐溶液提取的 SON 量相近^[40]。

综上所述,由于气候条件、林地类型、土层深度不同所致的有机氮来源及微生物特性的差异,致使不同林地土壤 SON 库的大小差异明显;此外,由于不同提取方法导致有机氮组分的溶解性及解吸性差异,致使 SON 数量也因提取方法不同而异,但总体而言,SON 是森林土壤可溶性氮的主要成分,且有机质层 SON 含量通常高于矿质层,而在传统的氮素循环理论中并未重视这部分有机氮,因此,在研究氮素生态功能时只关注无机氮(NH₄⁺-N 和 NO₃⁻-N)的生态功能是不够全面的,重视林地土壤 SON 库的大小、组成、动力学原理和生态功能的研究是非常必要的。

2 林地生态系统土壤 SON 组成研究

至今,国内外有关林地土壤 SON 的组成研究报道还很少。SON 的化学组成随着森林生态系统内外的变化而改变,但主要取决于其来源,也会因土壤类型和土地利用的不同而异^[18,41]。可溶性有机氮的来源包括有机质分解的中间产物、施入的有机肥料、微生物和根系代谢产物、分泌物等,影响因素包括植被、施肥和气候等^[27]。国外已有研究表明,耕作土壤中自由氨基酸和氨糖占 SON 的比例小于 5%,氮杂环可占 15%,氨氮(肽和蛋白质)则占 35%~57%;而森林土壤中自由氨基酸仅占很小一部分,变化于 1.5%~25%^[41-42]。有机层中氨基酸浓度(45~95 mg·kg⁻¹)比底层土壤(2~4 mg·kg⁻¹)高得多^[30,33]。寒温带针叶林生态系统土壤中自由氨基酸量(占 SON 的 10%~20%)比亚热带、温带生态系统的高(占 SON 的比例<10%)^[4,17-18,34]。Nemeth 等采用电超滤技术从落叶松林土壤中主要提取出天冬酰胺酸、丙氨酸和 γ -氨基酸^[43]。北方森林土壤中用水提取的氨基酸总量中丙氨酸、谷氨酰胺、天冬酰胺酸、精氨酸和氨基乙酸比例合计占 50%以上^[44]。Yu 等研究发现温带地区松树和柏树有机层中含有大量丝氨酸、谷氨酸、亮氨酸、鸟氨酸、丙氨酸、天冬氨酸和甲胺等自由氨基混合物^[18]。Fischer 等研究表明果树土壤渗出液的氨基酸主要包含丙氨酸(14.4%)、氨基乙酸(13.4%)、谷氨酸(9.9%)丝氨酸(9.4%)和亮氨酸(9.3%)^[45]。上述研究表明,由微生物分解作用所产生的氨基酸(如丙氨酸、天冬氨酸等)是多数森林生态系统土壤 SON 的重要成分,但土壤 SON 中氨基酸的成分往往会因土壤类型、树木种类和其他环境条件的不同而产生极大差异。

除氨基酸外,土壤 SON 的其他成分还包括多肽、氨糖、蛋白质、多酚、褐色氨基腐殖酸复合物^[18,46]。根据其在 XAD 树脂中的移动性,土壤可溶性有机物质可分为亲水性和疏水性部分,其中疏水性化合物可被土壤固体物质选择性吸附,亲水性成分氮含量明显高于疏水性成分^[18,47-48]。Smolander 等和 Kiikkilö 等研究认为林地表层提取的可溶性有机物质可分为疏水性酸、疏水性中性物、亲水性酸、亲水性碱和亲水性中性物,且发现 SON 大部分载体是疏水性酸(比重>50%),但以亲水性酸、碱和中性物为载体的 SON 也占相当比例^[46,49-50]。多数研究认为蛋白质多酚混合物和含

氨基的腐殖物质混合物是疏水性部分的主要成分,而束缚可溶性腐殖物质的氮杂环和氨基酸、胺和蛋白质可能也是疏水性部分成分^[47]。亲水性含 N 化合物可能包括非限制性蛋白质和肽、自由氨基酸、核酸和氨糖^[1],亲水性碱包含氨基酸、氨糖、肽和蛋白质^[51]。采用核磁共振分析表明,森林地面滤出液中 SON 主要成分为氨基氮和酰氨基,其中酰氨基在 -258 ppm 时有最强的信号;自由氨基对包括氨糖和氨基酸在 -342 ppm 有较弱的信号,氮杂环(如氮苯中的 N)没有信号检出^[52]。这与从深海^[53]和河口区域^[54]可溶性有机物质的核磁共振分析结果相一致,表明大多数可溶性有机氮都是以氨基形式存在。

国内至今未见有关林地土壤 SON 组成的研究报道,部分研究探讨了林地土壤的氨基酸组成。陈水挟、周克瑜等研究发现几种不同自然土壤氨基酸组成相似,均以甘氨酸、天冬氨酸、谷氨酸、丙氨酸、亮氨酸、异亮氨酸等相对含量较高,各种土壤酸性、碱性和中性氨基酸含量分别为 13%~22%、6%~9%和 70%~74%,多数氨基酸为 L 构型,且寒温带土壤氨基酸组成与热带土壤并无明显不同^[55-56]。李世清等研究表明林地土壤酸解氨基酸以赖氨酸、甘氨酸、天冬氨酸和丙氨酸所占比例较大,合计占酸解氨基酸总氮的 45.50%,其次为谷氨酸、精氨酸、缬氨酸、苏氨酸、亮氨酸和组氨酸,合计占 38.39%,胱氨酸、蛋氨酸、酪氨酸、苯丙氨酸、异亮氨酸、脯氨酸和丝氨酸所占比例较低;在 4 类酸解氨基酸中,中性氨基酸比例最大,其次为碱性和酸性氨基酸,含硫氨基酸最小^[57]。

综上所述,林地土壤 SON 不是简单的化合物,而是由不同结构的含 N 化合物混合而成,从低分子量(通常<1 kDa)(如自由氨基酸、氨糖)到高分子量(>100 kDa)的多酚氮。林地土壤 SON 的分子大小随土壤类型和森林种类的不同而异,通常介于 1~100 kDa,氨氮是最主要成分。

3 林地生态系统土壤 SON 生态功能研究

与可溶性有机碳相比,土壤 SON 的生态重要性还知之甚少^[16,20]。不溶性有机氮的微生物矿化过程是有机氮转化为植物生长所需要的无机氮的必要中间途径,传统的氮素循环理论认为该过程控制着氮的供应速率,微生物矿化作用是地球氮循环的核心且调控着总氮的有效性^[58]。然而,大量研究表明在高山、人工以及亚北极森林生态系统中,土

壤可利用的无机氮根本无法满足树木生长所需的年吸氮量^[59-61],说明这些生态系统中林木生长对氮素吸收可能存在着其他途径,近十多年越来越多的证据已经表明,无论是否有菌根的植物在许多生态系统(包括人工、高山、亚北极和亚热带生态系统)中均能广泛地直接吸收低分子量有机氮(如氨基酸)^[6-10,62]。Näsholm 等将标记有¹³C 和¹⁵N 的氨基乙酸加入到一片北方针叶林有机质层中,根部¹³C/¹⁵N 比值表明已吸收的氨基乙酸氮量至少分别占小灌木、草和树木中氨基乙酸总氮量的 91%、64% 和 42%^[8],这是目前有关植物直接吸收利用氨基酸的最有力证据。采用类似方法的研究结果表明植物对氨基酸吸收能力随着植物种类、氨基酸种类、土壤氮素状况以及微生物竞争程度不同而异^[3,9,17,23,63-64]。近年来,国外一些研究结果已有力证明,在人工生态系统^[7,33]、亚北极生态系统^[8]、高山生态系统^[9,65]、甚至在亚热带生态系统^[17]生长的植物更喜欢吸收氨基酸,特别是在限制性氮的生态系统中。Jones 等研究指出植物在含有高浓度氨基酸的土壤中能更有效地吸收自由氨基酸^[25],这意味着植物吸收土壤 SON 可能主要发生在有机质丰富以及含有高浓度氨基酸的区域和土壤中。因此,SON 直接吸收利用可能是植物氮素吸收的一条潜在、重要新途径,是通向氮循环的一条比矿化途径更快捷的新途径,如果该捷径被证实是地球氮素循环的一条重要途径,则可推论在陆地生态系统中土壤有机质转化成 SON 而不是 SON 转化成 NH_4^+ 是控制速率的途径,且调控着总氮的有效性。Jones 和 Kiell 的研究初步揭示了土壤溶液中有有机氮的主要形式和在限制性氮的针叶林土壤中氨基酸的快速周转,发现在这些森林土壤中蛋白质转变成氨基酸是限制氮有效性的主要因素^[33]。Kiell 等研究发现在限制性氮的针叶林中,氨基酸快速周转在森林氮素营养中发挥了主要作用^[66]。因此,在森林生态系统中(尤其是在限制氮的环境中),SON 的动力学对于总氮有效性和转化是至关重要的。近年来,国外不少学者采用¹³C 和¹⁵N 双标记的简单氨基酸研究植物是否可以直接吸收 SON^[6-11,67],但这些氨基酸不能代表森林土壤中的大多数氨基酸种类,且森林植物种群对不同氨基酸的吸收速率也各异^[23],故植物是否直接吸收土壤中天然 SON 至今尚无法证实。Xu 等尝试采用¹⁴C 和¹⁵N 双标记藻类作为可溶性有机氮的缓慢释放源来追踪草原物种对氨基酸的吸收,发现植物中含有加入藻类中的 0.5%~2.6% 的¹⁴C 和 5%~

14% 的¹⁵N,估计植物所吸收的总氮中有 13%~35% 来自于有机氮(即加入的藻类)^[68]。

SON 在陆地生态系统 N 循环中具有重要作用^[13,69]。土壤 SON 能反映土壤有机氮矿化难易程度,可作为反映土壤氮素矿化能力的指标^[70]。SON 可能既是无机氮的来源又是无机氮的产物,若其能被吸附在矿质土壤中,则可作为陆地生态系统供氮的长期贮存库^[20,26]。近年来国内外研究表明 SON 与微生物量氮有着紧密的联系,意味着它也可作为微生物量氮的中间产物和来源^[21,24,34]。低分子量 SON(如氨基酸)可通过参与土壤底层的氨化和硝化作用来直接调控土壤中氨化和硝化作用的速率,在森林生态系统氮循环中起着重要作用^[18,67],但氨基酸只是组成土壤 SON 的一小部分,且在土壤非常活泼、周转速率很高^[33],故低分子量 SON 在森林生态系统中的生态学作用可能取决于它的生物降解能力,然而人类至今对此仍知之甚少。

可溶性有机氮的难分解部分和不稳定部分以及可溶性无机氮均有可能在水文条件作用(如降水)下从生态系统中流失^[12,14-15,19]。由于 SON 在土壤溶液中的移动性较强,故从森林生态系统中流失的 SON 可能导致一些生态后果,如 SON 的流失会抑制氮的聚集和有效性并减少氮在地球生态系统中的库存或污染森林流域的表层水^[12-13,26]。Hedin 等及 Perakls 和 Hedin 研究估计在北美森林流域的河水中 SON 占总氮的 90%^[12,14]。此外,SON 可能是土壤形成、矿物分化、污染物转运的一个控制性因素^[48]。

综上所述,SON 在林地生态系统中可能具有植物氮素的直接营养、控制氮素的转化速率、抑制氮素的聚集和有效性、调节氮在地球生态系统中的库存以及污染流域水体等生态功能,这些生态功能的进一步研究证实,将有助于推进陆地生态系统氮素循环理论的创新。

4 林地生态系统土壤 SON 研究展望

随着越来越多的研究证据表明植物可以直接吸收利用 SON,SON 可能调控总氮在限制性氮森林生态系统中的循环,且 SON 流失可能导致土壤肥力降低以及可能使相联的森林流域水体受到污染,土壤 SON 研究已成为陆地生态系统氮素循环研究的热点领域。深入研究探讨不同林地生态系统 SON 库的大小、组成、动态变化、迁移特征及其生态功能,并将土壤 SON 纳入指示有效氮的评价

途径, 以及在森林生态系统氮估算中加入 SON, 对于深入揭示陆地生态系统氮素循环特征和本质均具有极其重要的理论和现实价值。根据林地生态系统 SON 研究的现状和存在的问题, 未来的研究重点应集中于以下几点: (1) 林地土壤 SON (尤其是高分子量 SON) 的化学和生物学性质; (2) 林地土壤中天然 SON 库的动态学特性以及作为无机氮来源和最终产物的 SON 生态功能评估; (3) 土壤中天然 SON 在限制性氮森林生态系统中的营养学作用; (4) 微生物数量、组成及其活性在森林生态系统 SON 动态学以及森林植物吸收 SON 中的作用; (5) 森林生态系统中 SON 与其他土壤成分 (如黏土矿物、有机物质和其他元素) 之间的相互作用等。上述问题的解决将有助于提高人类对 SON 在森林生态系统氮循环中生态学作用的认识。目前, 针对我国南方亚热带地区林地生态系统土壤 SON 的研究报道仍较少, 而该区域具有复杂多样的林地生态系统和高温多雨的气候条件, 可能导致土壤 SON 库的大小、组成、动态变化及迁移淋失等特性各异, 进而影响亚热带林地生态系统氮素循环, 因此, 应重视 SON 在亚热带林地生态系统中变化的地球生物化学机理及其生态功能研究。

参考文献:

- [1] SCHULTEN H R, SCHNITZER M. The chemistry of soil organic nitrogen: a review [J]. *Biology and Fertility of Soils*, 1998, 26 (1): 1-15.
- [2] BHOGAL A, MURPHY D V, FORTUNE S, et al. Distribution of nitrogen pools in the soil profile of undisturbed and reseeded grasslands [J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2000, 30 (4): 356-362.
- [3] LIPSON D, NÄSHOLM T. The unexpected versatility of plants: organic nitrogen use and availability in terrestrial ecosystems [J]. *Oecologia*, 2001, 128 (3): 305-316.
- [4] HANNAM K D, PRESCOTT C E. Soluble organic nitrogen in forests and adjacent clear cuts in British Columbia [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2003, 33 (9): 1709-1718.
- [5] ZHU W X, CARREIRO M M. Variations of soluble organic nitrogen and microbial nitrogen in deciduous forest soils along an urban-rural gradient [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36 (2): 279-288.
- [6] SCHIMEL J, CHAPIN F S. Tundra plant uptake of amino acid and NH_4^+ nitrogen in situ: plants compete well for amino acid N [J]. *Ecology*, 1996, 77 (7): 2142-2147.
- [7] LIPSON D A, MONSON R K. Plant-microbe competition for soil amino acids in the alpine tundra: effects of freeze-thaw and dry-rewet events [J]. *Oecologia*, 1998, 113 (3): 406-414.
- [8] NÄSHOLM T, EKBLAD A, NORDIN A, et al. Boreal forest plants take up organic nitrogen [J]. *Nature*, 1998, 392: 914-916.
- [9] LIPSON D A, RAAB T K, SCHMIDT S K, et al. Variation in competitive abilities of plants and microbes for specific amino acids [J]. *Biology and Fertility of Soils*, 1999, 29 (3): 257-261.
- [10] HENRY H A L, JEFFERIES R L. Interactions in the uptake of amino acids, ammonium and nitrate ions in the Arctic salt-marsh grass, *Puccinellia phryganodes* [J]. *Plant Cell and Environment*, 2003, 26 (3): 419-428.
- [11] WEIGELT A, BOL R, BARDGETT R D. Preferential uptake of soil nitrogen forms by grassland plant species [J]. *Oecologia*, 2005, 142 (4): 627-635.
- [12] HEDIN L O, ARMESTO J J, JOHNSON A H. Patterns of nutrient loss from unpolluted, old-growth temperate forests: evaluation of biogeochemical theory [J]. *Ecology*, 1995, 76 (2): 493-509.
- [13] CURRIE W S, ABER J D, MCDOWELL W H, et al. Vertical transport of dissolved organic C and N under long-term N amendments in pine and hardwood forests [J]. *Biochemistry*, 1996, 35 (3): 471-505.
- [14] PERAKIS S S, HEDIN L O. Nitrogen loss from unpolluted South American forests mainly via dissolved organic compounds [J]. *Nature*, 2002, 415 (24): 416-419.
- [15] QUALLS R G, RICHARDSON C J. Factors controlling concentration, export, and decomposition of dissolved organic nutrients in the Everglades of Florida [J]. *Biogeochemistry*, 2003, 62 (2): 197-229.
- [16] YU Z, KRAUS T E C, DAHLGREN R A, et al. Mineral and dissolved organic nitrogen dynamics along a soil acidity-fertility gradient [J]. *Soil Science Society of America Journal*, 2003, 67 (3): 878-888.
- [17] SCHMIDT S, STEWART G R. Glycine metabolism by plant roots and its occurrence in Australian plant communities [J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1999, 26 (3): 253-264.
- [18] YU Z, ZHANG Q, KRAUS T E C, et al. Contribution of amino compounds to dissolved organic nitrogen in forest soils [J]. *Biogeochemistry*, 2002, 61 (2): 173-198.
- [19] NEFF J C, CHAPIN III F S, VITOUSEK P M. Breaks in the cycle: dissolved organic nitrogen in terrestrial ecosystems [J]. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2003, 1 (4): 205-211.
- [20] MCDOWELL W H. Dissolved organic matter in soils-future directions and unanswered questions [J]. *Geoderma*, 2003, 113 (3-4): 179-186.
- [21] ZHONG Z, MAKESCHIN F. Soluble organic nitrogen in temperate forest soils [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, 35 (2): 333-338.
- [22] KIIKKILA O, KITUNEN V, SMOLANDER A. Degradability of dissolved soil organic carbon and nitrogen in relation to tree species [J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2005, 53 (1): 33-40.

- [23] NÄSHOLM T, PERSSON J. Plant acquisition of organic nitrogen in boreal forests [J]. *Physiologia Plantarum*, 2001, 111 (4): 419–426.
- [24] COOKSON W R, MURPHY D V. Quantifying the contribution of dissolved organic matter N isotopic pool dilution [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36 (12): 2097–2100.
- [25] JONES D L, HEALEY J R, WILLETT V B, et al. Dissolved organic nitrogen uptake by plants-an important N uptake pathway? [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, 37 (3): 413–423.
- [26] QUALLS R G. Comparison of the behavior of soluble organic and inorganic nutrients in forest soils [J]. *Forest Ecology and Management*, 2000, 138 (1–3): 29–50.
- [27] CHAPMAN P J, WILLIAMS B L, HAWKINS A. Influence of temperature and vegetation cover on soluble inorganic and organic nitrogen in a spodosol [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2001, 33 (7–8): 1113–1121.
- [28] XU Z H, CHEN C R. Fingerprinting global climate change and forest management within rhizosphere carbon and nutrient cycling processes [J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2006, 13 (5): 293–298.
- [29] BURTON J, CHEN C, XU Z, et al. Soluble organic nitrogen pools in adjacent native and plantation forests of subtropical Australia [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, 39 (11): 2723–2734.
- [30] BERTHRONG S T, FINZI A C. Amino acid cycling in three cold-temperate forests of the northeastern USA [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38 (5): 861–869.
- [31] GIAI C, BOERNER R E J. Effects of ecological restoration on microbial activity, microbial functional diversity, and soil organic matter in mixed-oak forests of southern Ohio, USA [J]. *Applied Soil Ecology*, 2007, 35 (2): 281–290.
- [32] KRANABETTER J M, DAWSON C R, DUNN D E. Indices of dissolved organic nitrogen, ammonium and nitrate across productivity gradients of boreal forests [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, 39 (12): 3147–3158.
- [33] JONES D L, KIELLAND K. Soil amino acid turnover dominates the nitrogen flux in permafrost-dominated taiga forest soils [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, 34 (2): 209–219.
- [34] CHEN C R, XU Z H, ZHANG S, et al. Soluble organic nitrogen pools in forest soils of subtropical Australia [J]. *Plant and Soil*, 2005, 277 (1–2): 285–297.
- [35] HUANG W Z, SCHOENAU J J. Fluxes of water-soluble nitrogen and phosphorous in the forest floor and surface mineral soil of a boreal aspen stand [J]. *Geoderma*, 1998, 81 (3–4): 251–264.
- [36] CHEN C R, XU Z H. Analysis and behavior of soluble organic nitrogen in forest soils [J]. *Journal of Soils and Sediments*, 2008, 8 (6): 363–378.
- [37] XING S H, CHEN C R, ZHOU B Q, et al. Soil soluble organic nitrogen and active microbial characteristics under adjacent coniferous and broadleaf plantation forests [J]. *Journal of Soils and Sediments*, 2010, 10 (4): 748–757.
- [38] 杨绒, 严德翼, 周建斌, 等. 黄土区不同类型土壤可溶性有机氮的含量及特性 [J]. *生态学报*, 2007, 27 (4): 1397–1403.
- [39] 郝敬梅, 崔晓阳. 阔叶红松林和人工红松林土壤中可溶性有机氮的对比 [J]. *东北林业大学学报*, 2008, 36 (8): 11–13.
- [40] SONG L C, HAO J M, CUI X Y. Soluble organic nitrogen in forest soils of northeast China [J]. *Journal of Forestry Research*, 2008, 19 (1): 53–57.
- [41] PAUL J P, WILLIAMS B L. Contribution of α -amino N to extractable organic nitrogen (DON) in three soil types from the Scottish uplands [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, 37 (4): 801–803.
- [42] MURPHY D V, MACDONALD A J, STOCKDALE E A, et al. Soluble organic nitrogen in agricultural soil [J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2000, 30 (5–6): 374–387.
- [43] NEMETH K, BARTELS H, VOGEL M, et al. Organic nitrogen compounds extracted from arable and forest soils by electro-ultrafiltration and recovery rates of amino acids [J]. *Biology and Fertility of Soils*, 1988, 5 (4): 271–275.
- [44] NORDIN A, HÖGBERG P, NÄSHOLM T. Soil nitrogen form and plant nitrogen uptake along a boreal forest productivity gradient [J]. *Oecologia*, 2001, 129 (1): 125–132.
- [45] FISCHER H, MEYER A, FISCHER K, et al. Carbohydrate and amino acid composition of dissolved organic matter leached from soil [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, 39 (11): 2926–2935.
- [46] SMOLANDER A, KITUNEN V. Soil microbial activities and characteristics of dissolved organic C and N in relation to tree species [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, 34 (5): 651–660.
- [47] QUALLS R G, HAINES B L. Geochemistry of dissolved organic nutrients in water percolating through a forest ecosystem [J]. *Soil Science Society of America Journal*, 1991, 55: 1112–1123.
- [48] KALBITZ K, SOLINGER S, PARK J H, et al. Controls on the dynamics of dissolved organic matter in soils: a review [J]. *Soil Science*, 2000, 165 (4): 277–304.
- [49] SMOLANDER A, LOPONEN J, SUOMINEN K, et al. Organic matter characteristics and *Betula pendula* and C and N transformations in the humus layer under two tree species, *Picea abies* [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, 37 (7): 1309–1318.
- [50] KIIKKILA O, KITUNEN V, SMOLANDER A. Dissolved soil organic matter from surface organic horizons under birch and conifers; Degradation in relation to chemical characteristics [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38 (4): 737–746.
- [51] AIKEN G, LEENHEER J. Isolation and chemical characterization of dissolved and colloidal organic matter [J]. *Chemistry and Ecology*, 1993, 8 (3): 135–151.

- [52] MICHALZIK B, MATZNER E. Dynamics of dissolved organic nitrogen and carbon in a Central European Norway spruce ecosystem [J]. *Soil Science*, 1999, 50 (4): 579–590.
- [53] MCCARTHY M, PRATUM T, HEDGES J, et al. Chemical composition of dissolved organic nitrogen in the ocean [J]. *Nature*, 1997, 390: 150–154.
- [54] MAIE N, PARISH K J, WATANABE A, et al. Chemical characteristics of dissolved organic nitrogen in an oligotrophic subtropical coastal ecosystem [J]. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 2006, 70 (17): 4491–4506.
- [55] 陈水扶, 钟月明, 王将克. 一些土壤样品的氨基酸初步分析 [J]. *中山大学学报: 自然科学版*, 1996, 35(6): 106–109.
- [56] 周克瑜, 施书莲. 我国几种主要土壤中氮素形态分布及其氨基酸组成 [J]. *土壤*, 1992, 24 (6): 285–288.
- [57] 李世清, 李生秀, 杨正亮. 不同生态系统土壤氨基酸氮的组成及含量 [J]. *生态学报*, 2002, 22 (3): 379–386.
- [58] SCHIMMEL J P, BENNETT J. Nitrogen mineralization: challenges of a changing paradigm [J]. *Ecology*, 2004, 85 (3): 591–602.
- [59] CHAPIN III F S, FETCHER N, KIELLAND K, et al. Productivity and nutrient cycling of Alaskan tundra: enhancement by flowing soil water [J]. *Ecology*, 1988, 69 (3): 693–702.
- [60] FISK M C, SCHMIDT S K. Nitrogen mineralization and microbial biomass nitrogen dynamics in three alpine tundra communities [J]. *Soil Science Society of America Journal*, 1995, 59 (4): 1036–1043.
- [61] KAYE J P, HART S C. Competition for nitrogen between plants and soil microorganisms [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 1997, 12 (4): 139.
- [62] CHAPIN F S, MOILANEN L, KIELLAND K. Preferential use of organic nitrogen for growth by a non-mycorrhizal arctic sedge [J]. *Nature*, 1993, 361: 150–153.
- [63] ÖHLUND J, NÄSHOLM T. Regulation of organic and inorganic nitrogen uptake in Scots pine (*Pinus sylvestris*) seedlings [J]. *Tree Physiology*, 2004, 24 (12): 1397–1402.
- [64] WARREN C R. Potential organic and inorganic N uptake by six Eucalyptus species [J]. *Functional Plant Biology*, 2006, 33 (7): 653–660.
- [65] RAAB T K, LIPSON D A, MONSON R K. Soil amino acid utilization among species of the Cyperaceae: Plant and soil processes [J]. *Ecology*, 1999, 80 (7): 2408–2419.
- [66] KIELLAND K, MCFARLAND J, OLSON K. Amino acid uptake in deciduous and coniferous taiga ecosystems [J]. *Plant and Soil*, 2006, 288 (1–2): 297–307.
- [67] WARREN C R, ADAMS P R. Uptake of nitrate, ammonium and glycine by plants of Tasmanian wet eucalypt forests [J]. *Tree Physiology*, 2007, 27 (3): 413–419.
- [68] XU X, OUYANG H, KUZYAKOV Y, et al. Significance of organic nitrogen acquisition for dominant plant species in an alpine meadow on the Tibet plateau, China [J]. *Plant and Soil*, 2006, 285 (1–2): 221–231.
- [69] MENGEL K, SCHNEIDER B, KOSEGARTTEN J. Nitrogen compounds extracted by electrodialysis (EUF) or CaCl₂ solution and their relationships to nitrogen mineralization in soils [J]. *Plant Nutr Soil Sci*, 1999, 162: 139–148.
- [70] 宋建国, 林杉, 吴文良, 等. 土壤易矿化有机态氮和微生物态氮作为土壤氮素生物有效性指标的评价 [J]. *生态学报*, 2001, 21 (2): 290–294.

(责任编辑：林海清)