

森林生態系的氮飽和

劉瓊霏¹ 許博行²

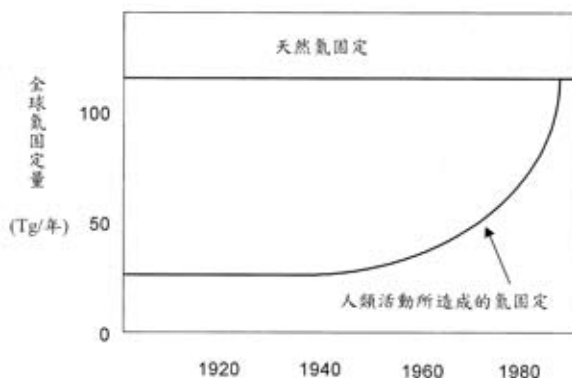
背景

氮在空氣中佔79%，是最重要的組成分，但不能被植物直接利用，必須轉化成氨(NH₃)、亞硝酸態及硝酸態才能被吸收。大氣中的氮有下列三種方式被固定(fixation)：(1)自然界中之光電化學反應，如雷電作用將氮分子固定成爲硝酸態；(2)人工合成氮肥，工業上係在高溫 450°C 及 200 大氣壓下，將氮與氫合成爲氨；(3)生物固氮作用，許多豆科植物的根部可與真菌或細菌共生，形成菌根或根瘤，進行固氮作用而形成NH₃。自營性硝化細菌可將 NH₃ 轉化成 NH₄⁺，再形成 NO₃⁻，此即爲硝化作用(nitrification)，此硝酸態氮除可被植物吸收外亦可能自土壤中淋溶而流入地下水中。另一方面，土壤在缺氧狀態下，細菌可將 NO₃⁻ → NO₂⁻ → NO → N₂O → N₂，此過程是爲脫氮作用(denitrification)。整個氮循環即由上述的氮固定、硝化作用及脫氮作用所組成(Sprent, 1987；魏和許，1997)。

據估計，陸上生物每年固定氮的量約爲 100 Tg(1 Tg = 10¹² g)(Soderlund and Rosswall, 1982)，

海洋的固定量是 5 ~ 10 Tg(Carpenter and Capone, 1983)。近年來工業肥料的固氮量高達 80 Tg/yr，加上內燃機產生的 NO_x 氣體爲 25 Tg/yr 及豆科農作物的固氮量爲 30 Tg/yr，因此人類活動導致的固氮量已超過自然背景值，而此種改變是自 1980 以後的一「壓倒性新生現象(overwhelmingly a recent phenomenon)」(圖 1)(Vitoustk, 1994)。

因此在 1980 年以前，完全沒有森林氮飽和的概念，直到 1985 年，Nihlgard 從土壤和植物體的研究資料中指出，有效性氮的含量過高對森林衰退及土壤和溪流水的酸化是一相當嚴重的問題，他的“ammonium hypothesis，銨假說”開啓了學術界討論過多氮沉降對環境所潛藏的危機(Aber, 1992)。例如 1988 年在蘇格蘭曾經召開森林生態系氮飽和的研討會(Brandon and Huttll, 1990)，有多篇論文發表；在歐洲共同體的 EU 委員會(the EU Commission of Europe Communities)贊助下，有兩個大型控制實驗網在進行；即 NITREX(Nitrogen saturation experiments)及 EXMAN(Experimental Manipulation of Forest



圖一. 人類活動所造成的氮固定量百年來不斷增加，於 1980 年前後甚至超越自然界天然作用下的氮固定量。人為氮固定量包括使用氮肥、化石燃料及種植豆科植物等農業活動(源自：Vitoustk, 1994)

1 林業試驗所集水區經營系

2 中興大學森林系

Ecosystem in Europe) , 試圖解釋森林衰退、土壤及表面水酸化和陸生及水生生態系養分過多現象的原因及影響。此試驗最終目的是提供科學的基礎資料, 以為修訂大氣品質 EU 政策的參考, 進而依此政策立法(Wright and Rasmussen, 1998)。

氮飽和(N saturation)及氮過量(N excess)的定義

一般定義“飽和”是充滿容量(filled to capacity), 在化學上是指溶液能溶解溶質的最大量; 飽和點即加入溶質無法再以溶解態存在之溶液濃度。因此, 在生態系上對氮飽和的直接定義即不再有N保留在此生態系內。此外, 另有些是基於生態系內植群生長的停滯(Nilsson, 1986), 有些是以NO₃開始淋洗(leaching)(Aber, *et al.*, 1989; Ohrui and Mitchell, 1997; Currie, *et al.*, 1999)或以氮的輸入和輸出平衡的觀點, 認為氮輸入超過植物、微生物和土壤有機物的儲存能力, 不再有氮保留在此生態系內(Agren and Bosatta, 1988)即為氮飽和。另有學者(Fenn, *et al.*, 1996; Peterjohn, *et al.*, 1996; Currie, *et al.*, 1999)在一生態系清楚地歸納主要氮飽和的現象, 包括(1)在根圈有過量的NO₃淋溶或/和在溪流水中NO₃和鹽基陽離子濃度長期的增加; (2)提高土壤中痕量氮氣體的釋出; (3)土壤中有低的碳/氮比; (4)葉中有高比例的氮養分濃度; (5)提高植群NO₃及自由氨基酸的儲存量; (6)植群對氮的加入無生長反應, 且與其他森林相較, 保留有很低的無機氮; 及(7)溪流中的濃度季節變動很小等。雖然定義方式不同, 但所有定義皆是描述當一生態系中加入氮時, 氮在此生態系中保留能力開始衰退。如加入氮後, 開始增加氮的淋洗損失, 則可定義為氮過量。使氮達飽和狀態者, 通常包括大氣中輸入的氮、礦質化作用和硝化作用所產生的有效氮及生物所固定的氮等(Aber, 1992)。

氮飽和的影響

Aber(1992)曾提出氮飽和至少會對以下三種環境組成造成嚴重的衝擊: (1)土壤化學和水質;

(2)森林組成和生產; (3)放射性(或溫室)氣體的流動。對水質的負面作用是導因於酸性土壤的硝化作用(NH₄ → NO₃), 在酸性森林土壤, 缺乏多量的氮沉降或氮固定物種不存在時, 淨硝化作用非常低或近乎零。然而, 只要提高NH₄的濃度, 即使土壤在低的pH下, 硝化作用仍會發生。近年來, 在部分歐洲和亞洲許多國家皆發現大氣中NH₄沉降高於NO₃, 甚至高達好幾倍(Galloway, 1995), 此種現象應已嚴重影響到該區域的森林。

在熱帶地區土壤中, 硝化作用所產生的NO₃是非常容易移動的, 且當植物吸收減少時會快速的淋洗流失。以電價平衡的觀點, 此種結果也會導致陽離子伴隨被淋洗出來, 在陽離子被帶出來後, 接著會增加氫離子和無機鋁在土壤中的濃度及移動, 致改變土壤性質。在非酸性土壤中, NO₃的流失大部分是結合Ca和Mg, 而酸性土壤則是大部分和氫或鋁結合釋出(Johnson *et al.*, 1991; Reuss and Johnson, 1986)。在北歐和中歐的研究中, 皆曾報導地面水NO₃濃度的增加和大氣中氮沉降量的增加有明顯的相關(Hauhs, *et al.*, 1989)。美國亦陸續報導溪水中的NO₃濃度近年來有增加的現象(McNulty, *et al.*, 1990; Abert, *et al.*, 1991; Baron, *et al.*, 1994; Fenn, *et al.*, 1996; Peterjohn, *et al.*, 1996; Currie, *et al.*, 1999)。顯示氮飽和現象已日趨嚴重。

在一氮缺乏的森林, 若增加氮沉降, 首先會促使林木生長增加, 然而過量輸入時, 葉片的養分濃度會產生嚴重失調, 即會降低葉的Mg/N及Ca/Al比, 此係導因於土壤中NO₃濃度的增加而增加陽離子淋溶釋出及土壤的酸化所致(Dise and Wright, 1995; Gilliam, *et al.*, 1996; Gundersen, *et al.*, 1998)。此現象會使森林生產力不再增加, 甚且會致使樹體活力衰退或死亡(Shortle and Smith, 1988)。氮沉降過量對森林生產力的影響, 除養分不平衡而致森林衰退外, 森林植相也會因而改變, 例如可能由生長和氮循環慢的針葉樹林變遷為快速生長和氮循環快的落葉樹林(McNulty, *et al.*, 1996)。此外, Boxman 等(1998)在瓦屋(roof

1992; Aber, *et al.*, 1998)。其中微生物固定 NO_3 量是近年來才被注意的，過去研究皆指出，土壤微生物偏好 NH_4 甚於 NO_3 ，且在土壤中皆可測得大量 NH_4 ，因此即假定 NH_4 是微生物氮的主要來源，而認為微生物固定 NO_3 是很少的。但 Stark 和 Hart(1997)應用 ^{15}N isotope-dilution 技術，測定新墨西哥和奧立岡州未經干擾森林土壤的總硝化作用及微生物固定 NO_3 的速率時，發現總硝化作用在此些森林土壤中皆相當高，然因土壤微生物群幾乎能固定硝化作用所產生的 NO_3 ，致使偵測淨硝化作用的量相當低，渠等因此認為現有的模式皆大量低估微生物群在保留 NO_3 所扮演的角色。相反地，Tietema(1998)的試驗則指出，並沒有證據顯示森林土壤會因不同氮的有效性而使微生物具有固定 NO_3 的能力。圖 2 亦可看出植群、異營微生物和硝化菌會競爭有效性 NH_4 ，此外， NH_4 在陽離子交換位置鍵結力相當強，且會直接被固定為土壤有機物，因此生物對氮的積存必須和土壤自身的化學積存競爭，且對氮積存相對強度的大小，視礦質化作用速率，以決定氮限制生物功能及無機氮在土壤溶液和淋洗液的殘存濃度(Aber, 1992)。至於此二種積存關係，Johnson(1992)曾將氮的有效性分為三個階段且分別討論植物和微生物在每一階段的相對競爭性。當氮的沉降量低，土壤中的氮可完全被礦質化，植群對氮的需求遠大於大氣中氮的沉降，因此，可有效地競爭礦質化的氮；當氮沉降長期緩慢的增加時，主要的反應是將氮轉化為土壤有機物，或刺激硝化作用，在此情形下，微生物族群能非常有效地競爭加入此生態系中的氮(甚或當加入的氮達到 $150 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ ，仍能保留在有機物中達 95%)；當在森林施肥試驗地同時大量加入氮時，會有較大比例的氮被樹體吸收(可達 40%)而增加生長，顯示大量或間歇性的加入氮，會降低微生物對氮的固定作用，使植群對氮吸收較容易而增加吸收量。

氮進入土壤生態系後，大部分被微生物留存(immobilization)，此情形可表示在森林土壤中的

微生物族群對氮的需求，常處於未滿足狀態。此現象或可隱喻在森林土壤中有過多有效性碳，可滿足微生物生長和因氮的加入而增加固定作用所需能量的需求。因此，對森林土壤中溶解性有機碳的研究，主要除確定其濃度、平衡及對土壤及溪流水化學的影響外，進一步對有效性碳在土壤和在枯枝落葉層的產出，與微生物固定的關係的研究上亦甚重要，其主要可加強對氮生物固定作用的瞭解及提供氮飽和程度的敏感指標。因此瞬時加入大量的氮，以減少微生物對氮的需求及增加植物對氮的吸收，以顯示微生物對氮加入的反應動態，是另一重要特性(Abert, 1992)。

土壤對長期加入的氮的保存能力，明顯高於植群，例如在東北美的針葉林土壤中氮的保存已經增加到 1000 kg ha^{-1} (因氮的沉降量增加)，以現有的沉降速率計算，此累積量大約需要 30-40 年，且幾乎等於累積全部人為輸入的氮，然而估計留存在植物體內的氮卻遠低於土壤中約 1-2 倍，造成此差異的原因是因為與植物體比較下，有大量有機物存在於土壤中，且會大量改變碳氮比(McNulty *et al.*, 1991)。

瞭解植物和微生物的競爭機制，將有助於正確預知森林生態系的氮飽和。近年來應用 ^{15}N Pool-Dilution 的方法，偵測原始森林生態系的土壤，顯示在氮限制的區域內， NH_4 和 NO_3 的循環是相當快速的，大概是土壤長期化育(incubation)或植物吸收的 10-20 倍，此發現有助於解釋無機氮沉降到土壤中快速消失的原因。然而從氮飽和的森林中所偵測得到的結果，則指出總礦質化作用和淨礦質化作用的比值變得相當的低(也許只有 2:1)。為了氮的長期保留，氮的生物固定作用必須轉換為較穩定的土壤有機物型式，有關此轉換速率和機制的研究，近年來在歐美已普遍應用 ^{15}N -enrichment 或 ^{15}N 追蹤劑，以研究大氣沉降、土壤中氮的轉換及植群對土壤 $\delta^{15}\text{N}$ 的增多現象(enrichment)(Chien *et al.*, 1977; Mariotti *et al.*, 1988; Koopmans, *et al.*, 1997)。

氮沉降對氮保留機制的影響

表1是比較森林生態系在氮限制與氮飽和下的一些特性。在氮需求殷切的生態系中，氮循環(經由植物吸收)主要是以 NH_4 形式存在，此因藉由植物吸收和分解者的總生物固定作用結合競爭需求，而降低總硝化作用，且因 NO_3 的總生物固定作用等於硝化作用(近乎零的淨硝化作用)。高的總生物固定作用需要相對高量的可溶性有機碳，此可藉由氮缺乏的植物之枯枝落葉的分解和/或根的泌液作用(exudation)及菌根菌絲的轉換來供給，而此分解作用會使土壤有機物的碳氮比降低，植群根部會有多量的菌根及菌根菌，在此情形下， NO_3 的淋洗及 N_2O 的釋出會較低或近乎零，而釋出多量的 CH_4 (Abert, 1992)。

長期氮的加入會增加植物/菌根和游離微生物的吸收，若總氮的留存作用為植物淨吸收的20倍，則大部份所加入的氮，是首先經由微生物池的循環，而對植物的有效性增加有限。若氮持續少量加入，一方面會減少有效性DOC(溶解性有機碳)的產量(隨著氮濃度在植物枯枝落葉的增加和經由高生物量生產而減少內部植物體的碳源)，一方面會增加既存DOC的利用(在碳代謝減少下會限制氮的利用)。植群和微生物對無機氮的需求，在氮加入及總礦質化作用日益增加時，生物

留存 NO_3 的量會減少，因此，總 NO_3 量會增加，此現象會增加淨硝化作用、 NO_3 累積在土中及 NO_3 的淋洗。總礦質化作用對淨礦質化作用之比與硝化作用相差不大。增加 NH_4 和 NO_3 在土壤中的有效性，將會導致增加 N_2O 及減少 CH_4 的釋出。

植群氮的吸收增加，會使葉中氮的濃度提高，致使累積在葉中的精胺酸(arginine)及其他某些特殊氨基酸，此現象可當為針葉樹林氮飽和的指標之一(Nasholm and Ericsson, 1990)。增加氮的有效性，也有可能增加葉中的精胺酸、天門冬胺酸(asparagine)及膠胺氨酸(glutamine)(Nasholm, *et al.*, 1994)的濃度。

至於氮飽和 NO_3 流失的季節變化關係，由過去歐美報告皆顯示，溪流水中的 NO_3 不論在針葉林或闊葉林中，若缺少季節性變化，則表示氮的有效性超過生物需求，即所謂的氮飽和。但依Ohri and Mitchell(1997)的報導，在高溫多濕的日本Ohyasan亞熱帶森林的溪流水中， NO_3 濃度沒有明顯的季節變化，此現象普遍存在日本許多不同林型、林齡及大量氮沉降的森林集水區中(Kagawa *et al.*, 1986; Kawasoe and Yoshimoto, 1981; Muraoka and Hirata, 1988; Tokuchi *et al.*, 1991)。然而，另有些日本森林集水區在夏季高溫多濕生長季節時，溪流中有較高濃度的 NO_3

表 1. 森林生態系氮限制(N-limited)與氮飽和(N-saturated)的特性(源自 Abert, 1992)

特性	氮限制	氮飽和
氮循環的形式(淨植物吸收)	100% NH_4	25-50% NO_3 50-75% NH_4
土壤 DOC 濃度	高	低
總 NO_3 生物留存作用和總硝化作用比	近乎 100%	近乎 0%
總 NH_4 生物留存作用和總礦質化作用比	高(90-95%)	低(50%)
土壤真菌(菌根)	高	低
NO_3 的流失	零	高
葉的木質素濃度	高	低
葉的氮濃度	低	高
葉的游離氨基酸濃度	零	高
土壤碳氮比	高	低
N_2O 的產量	零	高
CH_4 的產量	高	低

(Mitchell, *et al.*, 1997), 有些 NO₃ 濃度則隨溪流流量的增加而增加(Ohrui and Mitchell, 1997), 此些現象和北美及歐洲所報導溫帶森林溪流中NO₃濃度在夏季生長季節時會減少, 尤其在氮限制地區(Stoddard, 1994)的試驗結果, 明顯地不同。日本森林集水區溪流中NO₃濃度在任何季節都沒有減少的跡象, 也許可顯示氮並不會限制森林植物的生長。然而, 溪流中NO₃濃度缺乏季節變化, 也許是因為在整個生長季節, 土壤有很高的礦質化及硝化作用或因水文因子(如地下水的貢獻)所造成(Ohrui and Mitchell, 1997)。因高溫多濕的環境易導致礦質化作用增強, 也有較高的氮保留能力, 因此無法和歐美地區的溫帶森林相同, 以NO₃是否有季節變化來評估亞熱帶森林是否達到氮飽和。

結語

若一森林生態系有氮飽和的現象, 表示氮不再是此生態系內限制生長的因子, 應另有其他養分影響此林分的生產力。森林生態系對大氣中大量的氮沉降會呈現多樣的反應, 對此些反應機制徹底的瞭解, 方可制定出對敏感森林生態系的經營規劃實務。

參考文獻

魏國彥、許晃雄 (1997) 全球環境變遷導論 台大全球變遷研究中心。

Aber, J.D. (1992) Nitrogen cycling and nitrogen saturation in temperate forest ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 7: 220-223

Aber, J.D., McDowell, W., Nadelhoffer, K.J., Magill, A., Berntson, G., Kamakea, M., McNulty, S., Currie, W., Rustad L., and Fernandez, I. (1998) Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems. *BioScience* 48 (11): 921-934.

Aber, J.D., Melillo, J.M., Nadelhoffer, K.J., Pastor, J., and Boone, R.D. (1991) Factors controlling nitrogen cycling and nitrogen saturation in northern temperate forest ecosystems. *Eco*

logical Applications 1(3): 303-315.

Aber, J.D., Nadelhoffer, K.J., Steudler, P. and Melillo, J.M. (1989) Nitrogen saturation in northern forest ecosystems. *BioScience*, 39: 378-386.

Agren, G.I. and Bosatta, E. (1988) Nitrogen saturation of terrestrial ecosystems. *Environ. Pollut.*, 54: 185-198.

Garner, Jay H.B. (1994) Nitrogen oxides, plant metabolism and forest ecosystem response. In Alscher, R.G. and Wellburn A.R. ed. *Plant Responses to the Gaseous Environmental*, Chapman & Hall, UK, pp. 301-314.

Baron, J.S., Ojima, D.S., Holland, E.A., and Parton, W.J. (1994) Analysis of nitrogen saturation potential in Rocky Mountain tundra and forest: implications for aquatic systems. *Biogeochemistry* 27(1): 61-82.

Boxman, A.W., Blanck, K., Brandrud, T.E., Emmet, B.A., Gundersen, P., Hogervorst, R. F., Kjonaas, O.J., Persson, H., and Timmermann, V. (1998) Vegetation and soil biota response to experimentally-changed nitrogen inputs in coniferous forest ecosystems of the NITREX project. *Forest Ecology and Management* 101: 65-80.

Brandon, O. and Huttli, R.F. (1990) Selected papers from the proceedings of a workshop on nitrogen saturation in forest ecosystems, 21-23 September 1988, Aberdeen, United Kingdom. *Plant and Soil* 128: 1-113.

Carpenter, E.J., and Capone, D.G. (1983) Nitrogen fixation by marine Oscillatoria(Trichodesmium) in the world's oceans. Pages 65-103 in Carpenter, E.J. and Capone, D.G. editors. *Nitrogen in the marine environment*. Academic Press, New York, USA.

Chien, S.H., Shearer, G., and Kohl, D.H. (1977)

- The nitrogen isotope effect associated with nitrate and nitrite loss from waterlogged soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 41: 63-69.
- Currie, W.S., Aber, J.D., and Driscoll, C.T. (1999) Leaching of nutrient cations from the forest floor: effects of nitrogen saturation in two long-term manipulations. *Can. J. For. Res.* 29: 609-620.
- Dise, N.B. and Wright, R.F. (1995) Nitrogen leaching in European forests in relation to nitrogen deposition. *Forest Ecology and Management* 71: 153-162.
- Fenn, M.E., Poth, M.A., and Johnson, D.W. (1996) Evidence for nitrogen saturation in the San Bernardino Mountains in Southern California. *For. Ecol. Manage.* 82: 211-230.
- Galloway, J.N. (1995) Acid deposition: Perspectives in time and space. *Water, Air and Soil Pollution* 85: 15-24.
- Gilliam, F.S., Adams, M.B., and Yurish, B.M. (1996) Ecosystem nutrient responses to chronic nitrogen inputs at Fernow Experimental Forest, West Virginia. *Can. J. For. Res.* 26: 196-205.
- Gundersen, P., Emmet, B.A., Kjonaas, O.J., Koopmans, C.J., and Tietema, A. (1998) Impact of nitrogen deposition on nitrogen cycling in forests: A synthesis of NITREX data. *Forest Ecology and Management* 101: 37-56.
- Hauhs, M., Rost-Siebert K., Raben, G., Paces, T., and Vigersut, B. (1989) Summary of European data In: Malanchuk, J.L. & Nilsson, J. (Eds) *The Role of Nitrogen in the Acidification of Soils and Surface Waters* (pp 5-1-5-37). Nordic Council of Ministers, Kobenhavn, Denmark.
- Johnson, D.W. (1992) Nitrogen retention in forest soils. *J. Environmental Quality* 21: 1-12.
- Johnson, D.W., van Miegroet, H., Lindberg, S.E., Harrison, R.B. and Todd, D.E. (1991) Nutrient cycling in red spruce forests of the Great Smoky Mountains. *Can.J.For.Res.* 21: 769-787.
- Kagawa, H., Naito, S., Ezaki, T., Ogami, K. (1986) Seasonal changes in nitrate ion concentration in the headwater area of the Ishite River. *Bull. Ehime Univ. For.* 24: 43-50.
- Kawasoe, T. and Yoshimoto, M. (1981) Effect of forest fertilization on stream water quality. *Bull. For. And For. Prod. Res. Inst.* 314: 39-57.
- Koopmans, C.J., Van Dam, D., Tietema, A., and Verstraten, J.M. (1997) Natural ^{15}N abundance in two nitrogen saturated forest ecosystems. *Oecologia* 111(4): 470-480.
- Mariotti, A., Landreau, A., and Simon, B. (1988) ^{15}N isotope biogeochemistry and nature nitrification processes in groundwater: Application to the chalk aquifer of northern France. *Geochim. Cosmochim. Acta* 52: 1869-1878.
- McNulty, S.G., Abert, J.D., McLellan, T.M., and Katt, S.M. (1990) Nitrogen cycling in high elevation forests of the northeastern US in relation to nitrogen deposition. *Ambio* 19(1): 38-40.
- McNulty, S.G., Abert, J.D., Boone, R.D. (1991). Spacial changes in forest floor and foliar chemistry of spruce-fir forests across New England. *Biogeochemistry* 14: 13-29.
- McNulty, S.G., Abert, J.D., and Newman, S.D. (1996) Nitrogen saturation in a high elevation spruce-fir stand. *Forest Ecology and Management* 84: 109-121.
- Mitchell, M.J., Iwatsubo, G., Ohru, K., and Nakagawa, Y. (1997) Nitrogen saturation in Japanese forests: an evaluation. *For. Ecol. Manage.* 97: 39-51.
- Muraoka, K. and Hirata, T. (1988) Streamwater chemistry during rainfall events in a forest basin.

