

【論述】

氮穩定同位素與森林生態系

劉瓊霏¹ 葉學文²

一、前言

森林生態系元素的循環首重碳氮磷硫等循環，其中氮往往是控制植物生長最重要的因素。氮循環是由固氮作用、銨化（礦化）作用、硝化及去硝化作用所組成，近年來因工業化及人口急遽增加的結果，已使得氮從一限制林木生長的因子，轉變為氮過量（N excess）或氮飽和（N saturation），此現象會使森林生產力不再增加，甚且致使樹體活力衰退或死亡（Shortle and Smith, 1988）及土壤和溪流水的酸化，對森林生態系所潛藏的危機，是近年來相當受重視的議題。因此，對氮的來源和積存及各種不同形態氮轉換機制的過程的瞭解亦是科學界相當有興趣的問題，利用自然界穩定同位素（stable isotope），如¹⁵N的豐度（abundance），則能有效提供此方面研究的重要相關訊息（Bytnerowicz *et al.*, 1999；Pomazkina *et al.*, 1999；Roggy *et al.*, 1999）。

自從 Urey（1947）研究氮在生物地質化學系統的同位素分離（isotope fractionation）開始，氮的穩定同位素應用於生態系的研究就漸漸受到後來研究者的重視，隨後就有許多應用氮的穩定同位素的報告在各種不同的雜誌上發表，近年來，更有些生態學家將有些報告回顧出書（Rundel *et al.*, 1988；Ehleringer, *et al.*, 1993；Lajtha and Michener, 1994；Griffiths, 1998）。本文主要是回顧氮穩定

同位素如何應用於森林生態系的研究，並加入作者等的初步研究資料，希望能提供將來此方面研究的參考。

二、氮穩定同位素的專有名詞 (terminology)及意義

¹⁵N 和 ¹⁴N 在生物圈（biosphere）的穩定同位素比例會因在物理、化學和生物過程使之同位素分離而變化，大氣中的氮，其¹⁵N的豐度（abundance）為 0.3663 原子 %（atom% ¹⁵N = 0.3663），是一般在文獻中所接受的標準（Mariotti, 1983），而在其他氮庫（N pools）中，其變異和大氣標準值比較在 -0.0040~+0.0060 原子 % 狹小範圍內。因其變異通常在小數點的第三和第四位，因此一般用於¹⁵N/¹⁴N的單位 δ ，permil(‰)，是和大氣氮豐度相較乘以1,000的值。而大氣中氮氣的¹⁵N/¹⁴N 值為 0.0036765。氮同位素比例值以 δ 表示，其計算式如下：

$$\delta^{15}\text{N}(\text{‰}) = \frac{(^{15}\text{N}/^{14}\text{N})_{\text{sample}} - (^{15}\text{N}/^{14}\text{N})_{\text{standard}}}{(^{15}\text{N}/^{14}\text{N})_{\text{standard}}} \times 1,000$$

其中標準值是大氣 N₂ 的原子百分比 ¹⁵N 濃度，0.3663 ± 0.0004 atom % ¹⁵N， $\delta^{15}\text{N}_{\text{AIR}} = 0\text{‰}$ （Peterson and Fry, 1987；Nadelhoffer and Fry, 1994）。¹⁵N 富集現象（enrichment）會使 $\delta^{15}\text{N}$ 值升高，重的同位素耗盡（heavy isotope depletion）則會降低 $\delta^{15}\text{N}$ 值。一般以 Δ 表示來源樣品和產物樣品的氮穩定同位素

1. 行政院農業委員會林業試驗所副研究員
Associate scientist, Taiwan Forestry Research Institute.
2. 中央研究院研究員
Scientist, Academia Sinica.

值差異， $\Delta = \delta_{\text{source}} - \delta_{\text{sink}}$ (Robinson, 2001)。至於穩定同位素比例會有變化主要是導因於平衡 (equilibrium) 和動力學 (kinetic) 同位素影響的結果，一同位素較重的化學物當然比一同位素較輕者需要較大的活性化 (activation) 能量以分離之 (Högberg, 1997)。因此，同位素輕的原子或離子在一化學式的平衡反應中，其鍵結是較弱的 (Bigeleisen, 1965)，而此時若一化學反應 $A \leftrightarrow B$ ，其平衡同位素的影響 (equilibrium isotope effects) 是以分離係數 (fraction factor) α 表示，即 $\alpha = \delta_A / \delta_B$ 。另同位素分離也可以增多 ϵ 來描述。Högberg (1997) 參考 Hübner (1986)、Shearer and Kohl (1986)、和 Handley and Raven (1992) 等之報告歸結氮循環不同過程的分離係數 α 如表 1。

三、不同氮來源的同位素值

(一) 大氣及降水

Delwiche (1970) 曾經比較估算由工業肥料之氮 (30×10^6 噸 / 年) 和藉由雨水的固氮輸入到地球之氮 (25×10^6 噸 / 年) 總量，結果發現 70% 的總量都是先前生物圈的固氮循環作用

所產生的。甚至由養分豐富的培養土實驗中亦發現，從肥料中所得到的有效氮量和從雨水中所得到的是同等重要 (Keeney and Gardner, 1975)。因此在氮的同位素平衡估算上，雨水的貢獻是不容忽略的。

由大氣中所得之穩定同位素資料，可用於評估輸入到一大範圍土壤/植物環境的氮來源 (Vitousek *et al.*, 1989; Van Stempvoort *et al.*, 1991; Abbadie *et al.*, 1992; Evans and Ehleringer, 1993; Garten, 1993; Durka *et al.*, 1994; Gebauer *et al.*, 1994; Nadelhoffer and Fry, 1994; Poulson *et al.*, 1995)，在許多研究中，對於大氣輸入到生態系的同位素值認定，是參考過去其他試驗地所發表之報告。此種方式對氮的同位素而言，是特別需要存疑的，因為由大氣中所得到的硝酸和氨相當稀少，但卻有大範圍的 $\delta^{15}\text{N}$ 變化值 (Freyer, 1978, 19991; Heaton, 1987)。若將大氣輸入和降水輸入加在在一起，學者們皆認為大氣總輸入 $\delta^{15}\text{N}$ 是負值。森林冠層會攔截大氣的懸浮微粒、雲霧、和氣體的乾沉降，且此些重要的氮來源輸入，是遠高於單純雨水的氮輸入 (Fowler *et al.*, 1989; Hanson and

表 1. 氮循環不同過程的分離係數 α (摘錄自Högberg, 1997)

Table 1. Fractionation factors, α , for various processes in the N cycle.

過程	分離係數 α
N礦質化作用 (org N \rightarrow NH ₄)	$\doteq 1.000$
NH ₄ \rightarrow NH ₃ 在溶液中	1.020-1.027*
NH ₃ 的揮發	1.029
NH ₄ 、NH ₃ 和NO ₃ 在溶液中的擴散	$\doteq 1.000$
硝化作用	1.015-1.035
去硝化作用	1.000-1.033
N同化作用	1.000-1.020+
N ₂ 固定	0.998-1.002
在植物的代謝步驟	0.980-1.020

*Equilibrium fractionation factor, other examples represent kinetic fractionations.

+Values < 1.002 are probably more appropriate in most natural situations.

Lindberg, 1991)。雖然如此，雨水和先趨氣體
的硝酸和氨的 $\delta^{15}\text{N}$ 值是相近的，但氣體溶膠
微粒與乾沉降和先趨氣體與雨水相較之下，
卻有較高的 $\delta^{15}\text{N}$ 值 (Heaton, et al., 1997)。

Freyer (1978;1991) 曾指出典型歐洲雨水
中硝酸 $\delta^{15}\text{N}$ 值在-6~+2 ‰，氨 $\delta^{15}\text{N}$ 值在
-16~-8‰，但在穿落水中，其值分別提高為
+4~+11‰及+4~+11‰。

(二) 氮固定

氮固定是大氣的氮進入生物圈的一主要
路徑，已經有多位學者指出，氮固定的過
程，同位素分離受固氮菌種類的影響 (Steele
et al., 1983; Bergersen et al., 1986; Ledgard,
1989)，Ledgard (1989) 也指出土壤養分的供
應及土壤的水分含量亦會影響到氮固定過
程的同位素分離。Hendricks 和 Boring (1999)
報告中也指出使用乙炔還原和根瘤生物量估
計所得的固氮作用量和使用 $\delta^{15}\text{N}$ 值估計所得
的量有直接相關，建議未來可應用此穩定同
位素技術估算燃燒過森林生態系的固氮作
用。

穩定同位素技術的應用於固氮作用是否
有效，和試驗地的樹種特性是息息相關的，
如在 Tanzania 的一處 miombo 森林地帶，固氮
樹種的 $\delta^{15}\text{N}$ 值接近於 0 或稍微小於 0，N 含
量為 1.7~3.0%。然而非固氮樹種的 $\delta^{15}\text{N}$ 值有
大於、接近甚或小於固氮樹種，但卻有相同
或較低的 N 含量。因此，作者指出 $\delta^{15}\text{N}$
natural abundance method 只能對這些認定的固
氮樹種提供一弱的指標，因為在此試驗中無
法提供基礎的定量，反而是乙炔還原試驗能
給予固氮作用提供較好的指標 (Högberg,
1986; 1990a)。另在 Zambia 的一處 miombo 森
林地帶 (Högberg and Alexander, 1995)，固氮
樹種的 $\delta^{15}\text{N}$ 值都接近於 0，但卻有較高的 N
含量，*Baphia bequaertii* 在分類上是認定為固
氮樹種，其和不可能形成根瘤的樹種 *Cassia*
abbreviata 有相似的 $\delta^{15}\text{N}$ 值，此現象指出，

固氮樹種真的可以固氮，但非固氮樹種卻也
可以享有其葉的特性，這也就造成基礎定量
上的困難。此種現象在美國 (Virginia and
Delwiche, 1982) 也發現非豆科植物的
Chamaebatia foliolosa (Rosaceae) 葉的 $\delta^{15}\text{N}$
值顯示其能固氮，更由根部挖掘到活性根瘤
而更加能確認其固氮作用 (Heisey et al., 1980)
。在 Cameroon 的低海拔雨林中， $\delta^{15}\text{N}$ 值在
固氮和非固氮樹種間並無差別存在，因其所
有樹種的 $\delta^{15}\text{N}$ 值皆較高，應該可藉由 $\delta^{15}\text{N}$ 值
指出有高的固氮作用的樹種和對固氮作用的
同位素分離作出半定量 (semi-quantitative)。

(三) 土壤中的氮

在大部分的生態系研究，皆發現植物較
土壤全氮有較低的 $\delta^{15}\text{N}$ 值 (Ledgard et al.,
1984; Shearer and Kohl, 1986; Nadelhoffer and
Fry, 1994)，因此， ^{15}N 耗盡植物 (^{15}N depleted
plant) 的氮藉由枯枝落葉掉落到土壤表面的
再沉降，可用於解釋為什麼在許多的森林生
態系中，表層土壤較深層土壤有較低的 $\delta^{15}\text{N}$
值 (Nadelhoffer and Fry, 1988; 1994)。一般而
言，森林植物枯枝落葉的 $\delta^{15}\text{N}$ 值為-8~0‰，
在靠近礦質層的表面土壤 $\delta^{15}\text{N}$ 值略高於枯枝
落葉層，而 20 到 60 cm 土壤， $\delta^{15}\text{N}$ 值則提高
到約為 6~12‰ (Rennie et al., 1976; Letolle,
1980)，但曾經有報導指出，在有些更深層的
森林土壤， ^{15}N 含量會降低 (Shearer et al.,
1978)。在排水良好的森林土壤， $\delta^{15}\text{N}$ 值會
隨土壤深度的增加而增加，但在一般耕地土
壤則不然 (Riga et al., 1971; Karamanos and
Rennie, 1978; Wada et al., 1984)。為了解釋植
物的 $\delta^{15}\text{N}$ 值，對於其可能來源的 $\delta^{15}\text{N}$ 值的瞭
解是必要的 (Handley and Raven, 1992;
Nadelhoffer and Fry, 1994; Handley and
Scrimgeour, 1997)，因此，調查 $\delta^{15}\text{N}$ 在無機
(NH_4 和 NO_3) 和有機氮的變化就顯得相當重
要。雖然無機氮 $\delta^{15}\text{N}$ 值在提供解釋植物的
 $\delta^{15}\text{N}$ 值相當重要，但因為其值測定上相當困

難，和測定有機氮 $\delta^{15}\text{N}$ 比較下，需要大量的土壤樣品（200g），因此，森林土壤大部分是測定有機氮或全氮的 $\delta^{15}\text{N}$ （Mariotti *et al.*, 1980b; Ledgard *et al.*, 1984; Wada *et al.*, 1984; Nadelhoffer and Fry, 1988; Vitousek *et al.*, 1989; Sutherland *et al.*, 1991），很少有測定無機氮 $\delta^{15}\text{N}$ 值（Binkley *et al.*, 1985; Herman and Rundel, 1989; Garten, 1993; Koba *et al.*, 1998）。Koba等（1998）曾調查 4 個不同坡度（海拔由765-870mm）的森林礦質土的土壤剖面之總氮、無機氮（ $\text{NH}_4\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3\text{-N}$ ）的 $\delta^{15}\text{N}$ 值，結果發現總氮和無機氮（ $\text{NH}_4\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3\text{-N}$ ）的 $\delta^{15}\text{N}$ 值是隨土壤深度的增加而增加，其值在總氮、 $\text{NH}_4\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3\text{-N}$ 分別為1.0~6.8‰、2.5~15.6‰和-14.8~5.6‰，此外，在不同土層的 $\text{NH}_4\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3\text{-N}$ 之間的 $\delta^{15}\text{N}$ 值是不同的，因此，彼等確立土壤中無機氮 $\delta^{15}\text{N}$ 在解釋植物的 $\delta^{15}\text{N}$ 值的重要性。另在上坡土壤，土壤中氮是以 $\text{NH}_4\text{-N}$ 為主，在不同土層其 $\delta^{15}\text{N}$ 值是總氮> $\text{NH}_4\text{-N}$ > $\text{NO}_3\text{-N}$ ，而在土壤淨硝化作用較強及 $\text{NH}_4\text{-N}$ 較少的下坡土壤，其 $\delta^{15}\text{N}$ 值是 $\text{NH}_4\text{-N}$ >總氮> $\text{NO}_3\text{-N}$ ，因此，彼等推論森林土壤的硝化作用在調整土壤中不同型態的 $\delta^{15}\text{N}$ 值上扮演一相當重要的角色。

至於土壤中的另一重要過程，即礦質化作用，若其未充分轉換，則會在每個轉換過程中區別出重的同位素，因此，轉換的物質就會有較低的 $\delta^{15}\text{N}$ 值，即古老土壤有機物 > $\text{NH}_4\text{-N}$ > $\text{NO}_3\text{-N}$ ，新鮮的枯枝落葉，其 $\delta^{15}\text{N}$ 值應介於 $\text{NH}_4\text{-N}$ 和古老有機物之間。空氣污染、 $\text{NO}_3\text{-N}$ 的淋洗流失、去硝化作用、枯枝落葉的掘取及森林的收穫等，皆會促使加重 $\delta^{15}\text{N}$ 值（Schulze, *et al.*, 1994）。Gebauer和Schulze（1991）曾指出，在阿拉斯加，因氣候的因素，會缺乏上述的過程或其速率相當小，因此，在中歐森林，其植物 $\delta^{15}\text{N}$ 值皆較阿拉斯加高。在德國的森林，則因為氮沉降輸入的增加，會促使大量的氮淋洗流失及去

硝化作用的增強（Durka *et al.*, 1994），但阿拉斯加則不然，空氣污染的氮沉降輸入很少，也因此在其內陸的雲杉林內，並沒有偵測到去硝化作用（Klingensmith and Van Cleve, 1993a）。因此，同樹種 $\delta^{15}\text{N}$ 值在不同地域的差異也反應出可取得氮池（accessible N pools）的差異。

四、影響植物體氮穩定同位素值變化的原因

氮是大部分森林生態系林木生長的限制養分（Core and Rapp, 1981），因此，近年來氮動態（N dynamic）已經是生態科學主要的研究領域之一。但因在植群、植群的細菌和菌根的共生、土壤微生物的族群和土壤環境等複雜交互影響下，已減緩對植物和土壤間氮流動的瞭解。此時，氮同位素的自然富集（natural abundances）就能對生態系的因子如何影響氮動態，提供很好的訊息。就氮穩定同位素本身而論，它確實是森林生態系氮動態的調查或氮循環的一強而有力的工具（Nadelhoffer and Fry, 1994; Högberg, 1997）。

圖 1 為一森林生態系的主要氮流動（N fluxes）和氮池（N pools），應用此圖會有助於瞭解氮在森林生態系的輸入、輸出及同位素分離（isotopic fractionations）和 $\delta^{15}\text{N}$ 的關連性（Nadelhoffer and Fry, 1994）。Nadelhoffer 和 Fry（1988）的野外和室內的控制實驗結果指出，森林土壤有機物的同位素組成主要受到植物的枯枝落葉輸入及分解作用過程所有的同位素分離的影響。在山地林（upland forests）植物吸收氮的有效性和土壤氮相較之下，比較會消耗 ^{15}N 。如彼等使用森林有機物的分析結果顯示，植物的枯枝落葉和細根氮的 $\delta^{15}\text{N}$ 值比土壤低 5~8‰，確實證明植物的有效性氮是比土壤輕。在森林土壤表層其 $\delta^{15}\text{N}$ 值仍然很低，說明林木由土壤吸收的大部分氮是緊密的循環且最後又經由枯枝落葉

和死亡根回歸到森林土壤表面。這和一般密集經營的農地生態系是不同的，其大部分的生物量每年都有收穫，氮經由枯枝落葉回歸到土壤很少，所以 $\delta^{15}\text{N}$ 值隨土壤深度的加深而增加，或植物和土壤的 $\delta^{15}\text{N}$ 值有很大的差異。因此森林土壤剖面的 $\delta^{15}\text{N}$ 值是較農地土壤剖面有較清楚的典型 (Riga *et al.*, 1971; Rennie *et al.*, 1971; Letolle, 1980)。

根據 Nadelhoffer *et al.* (1996)的報告指出，植物的 $\delta^{15}\text{N}$ 值依 (1) 植物的氮來源 (如土壤、降水、氣態氮化合物、氮固定作用) (2) 植物吸收氮的土壤深度 (3) 氮使用的形態 (如 NH_4 、 NO_3 、及有機態氮等來源) (4) 菌根共生及植物吸收氮過程及之後分離作用的影響而改變。基於此吾人可應用此些因子和生物氣候學 (phenology) 的互動 (interactions) 來評估 $\delta^{15}\text{N}$ 值，再者，因氮來

源的同位素訊息 (signature) 並非固定的，端視其起源和在特定系統的氮轉換特性而定。因此，植物的 $\delta^{15}\text{N}$ 值不能直接使用在生態系間的比較，但卻可能對比較生態系間植物的氮來源解釋有幫助，特別是在控制實驗和其他資料及模式的結合之下。

五、植物體穩定同位素值變動原因的解釋

Schulze等 (1994) 報導指出，在阿拉斯加鄰近的三種森林內， $\delta^{15}\text{N}$ 值的差異主要是因根在不同深度就會吸收不同的氮池 (Gebauer and Schulze, 1991 ; Nadelhoffer *et al.*, 1996)、菌根菌的共生 (Read, 1994) 及不同型態氮的吸收 (Kielland and Chapin, 1992) 等。植物吸收的氮， $\delta^{15}\text{N}$ 值會隨土壤深度的增加而增加 (Nadelhoffer and Fry, 1988;

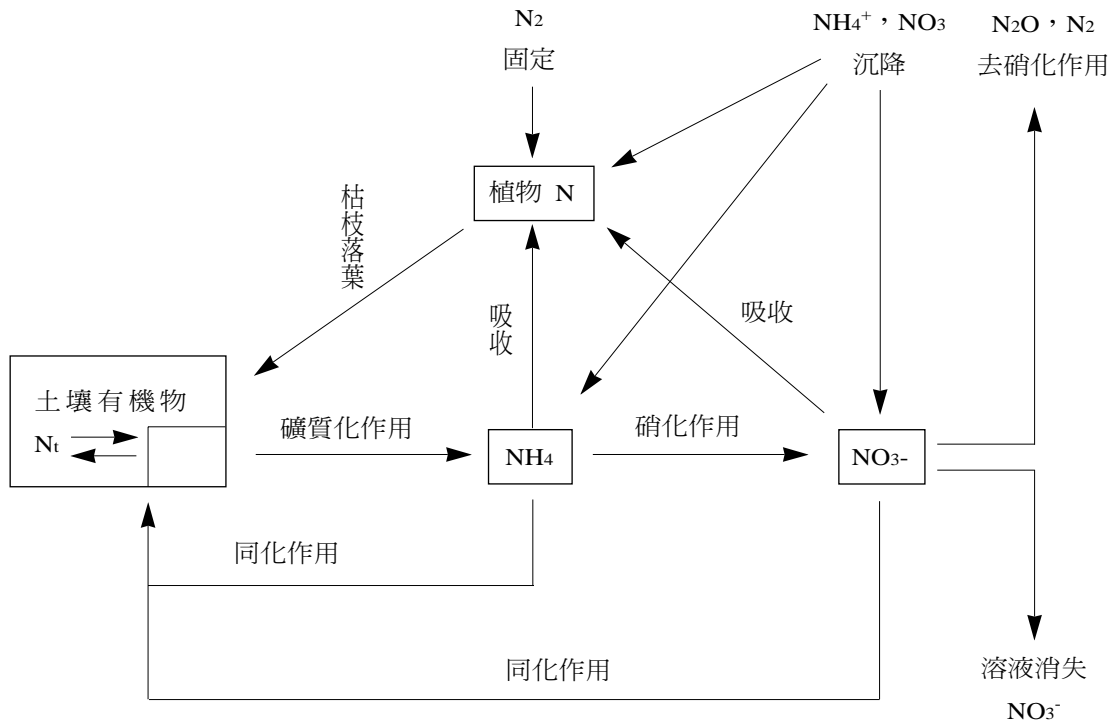


圖 1. 影響森林生態系 ^{15}N 豐度 (abundances) 的氮轉換和過程 (摘錄自Nadelhöffer and Fry, 1994)

Fig. 1. Nitrogen transformations and processes affecting ^{15}N abundances in forest ecosystem.

Gebauer and Schulze, 1991), 因為土層愈深, 代表其土壤愈古老, ^{15}N 也愈富集 (more enriched)。另一方面植物會在相同土層利用不同型態的氮, 如 *Picea* 和 *Vaccinium* $\delta^{15}\text{N}$ 值的差異, 主要是因為 *Vaccinium* 和其卷曲的菌根會減緩有機物的分解 (Read, 1994), 使 ^{15}N 富集 (Gebauer and Schulze, 1991)。但 spruce 的外生菌根則不然, 其會利用枯枝落葉層的有機氮及無機 $\text{NH}_4\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3\text{-N}$, 而使 spruce 的 $\delta^{15}\text{N}$ 值較 *Vaccinium* 低。顯然地, 菌根菌的共生會影響到植物的 $\delta^{15}\text{N}$ 值, Michelsen 等 (1996) 的試驗指出, 植物在一養分缺乏的有機土 (nutrient-deficient organogenic soil) 生態系植物的 $\delta^{15}\text{N}$ 值是無菌根 (NON) 或矮木的菌根 (AM) 植物 > 外生菌根 (ECM) 植物 > 卷曲的菌根 (ERI) 植物。

六、將來如何將穩定同位素應用於森林生態系的研究

$\delta^{15}\text{N}$ 值的分析近年來已被廣泛應用於植物的生理生態研究上 (Handley and Raven, 1992; Garten, 1993; Högberg and Johansson, 1993; Daka *et al.*, 1994; Garten and Miegroet, 1994; Schulz *et al.*, 1994; Dam and Breemen, 1995; Chang *et al.*, 1996; Michelsen *et al.*, 1996; Nadelhoffer *et al.*, 1996; Handley and Scrimgeour, 1997; Kielland, 1997; Neilson *et al.*, 1998; Wilson and Tiley, 1998; Hobbie *et al.*, 1999; Chang and Handley, 2000), 其值的不同可反應出土壤和植物生長過程空間和時間尺度的差異, 在生態的研究上大致已認定植物不同部位的氮同位素值是不會隨時間變化的 (time invariant), 這不變的前提是能對此生態的變異提出適當的解釋, 然而土壤中的氮轉換速率及在生長季節時土壤中氮池的反應都會有很大的變動 (Giblin *et al.*, 1991; Sveinbjörsson *et al.*, 1995), 加上植物對氮的吸收也會隨時間而有變化 (Chapin

and Tryon, 1982; Kielland and Chapin, 1994), 這些種種訊息皆顯示, 不只上述的因子會影響到 $\delta^{15}\text{N}$ 值的變動, $\delta^{15}\text{N}$ 值也有可能是在生長季節而有變化。特別是將其它的影響因子 (如根的深度或不同型態氮的吸收等) 忽略的情況下, 氮的儲存對現有氮的吸收所算出每年氮的需求就可能影響到季節性的 $\delta^{15}\text{N}$ 值 (Schulze *et al.*, 1994; Nadelhoffer *et al.*, 1996; Kielland, 1997)。

諸多證據顯示大多數熱帶林的氮有效性是優於溫帶林, 甚或在許多的熱帶林氮可能是過量的養分 (Martinelli, *et al.*, 1999), 而有森林氮飽和的現象。Martinelli 等 (1999) 曾比較熱帶林和溫帶林的葉和土壤的氮穩定同位素組成, 結果發現熱帶林葉的平均 $\delta^{15}\text{N}$ 值是 $3.7 \pm 3.5\text{‰}$ (n=73), 明顯地比溫帶林的 $-2.8 \pm 3.5\text{‰}$ (n=90) 高 6.5‰ 。但氮在葉的濃度組成, 在熱帶林和溫帶林分別為 $1.9 \pm 0.8\%$ 和 $1.6 \pm 0.5\%$, 並無明顯的差別。至於森林土壤中的 $\delta^{15}\text{N}$ 值, 不管是表層或是深層, 也是熱帶林明顯高於溫帶林, 大約平均高 8‰ 。而在深層土壤不管是熱帶林或溫帶林, 皆比表層土壤高約 2% 。這些在葉和土壤有機物質的 $\delta^{15}\text{N}$ 值結果清楚地顯示熱帶林明顯高於溫帶林, 因此印證熱帶林有較開放的氮循環, 會經由分離的過程而流失掉較多的氮, 也指出在許多潮濕的熱帶林中, 氮是過多的。Schulze 等 (1994) 曾指出土壤中的氮並非北方森林甚或其他生態系的唯一氮源, 而由筆者的初步研究結果也發現, 關刀溪森林生態系的地上部植群和地下部土壤的 $\delta^{15}\text{N}$ 值有明顯的差異, 杉木林的樹皮 $\delta^{15}\text{N}_{\text{air}}$ 值 -4.8‰ , 根為 -0.3‰ , 在杉木林的主要九種優勢植物 $\delta^{15}\text{N}_{\text{air}}$ 值從 -2.2‰ 到 -6‰ 。這些數值的大差異, 也引發筆者的興趣, 繼續探索這些數值在生態上所代表的意義及其和熱帶林或溫帶林相較是否有相同或相異之處。

七、參考文獻

- Abbadie, L., Mariotti, A., Menaut, J.C. (1992) Independence of savanna grasses from soil organic matter for their nitrogen supply. *Ecology* 73: 608-613.
- Bergersen, F.J., Turner, G.L., Amarger, N., Mariotti, F., Mariotti, A. (1986) Strain of *Rhizobium Lupinus* determines the natural abundance of ^{15}N in root nodules of *Lupinus* spp. *Soil Biology & Biochemistry* 18: 97-101.
- Bigeleisen, J. (1965) Chemistry of isotopes. *Science* 142: 463-467.
- Binkley, D., Soillins, P., McGill, W.B. (1985) Natural abundance of nitrogen-15 as a tool for tracing alder-fixed nitrogen. *Soil Science Society of America Journal* 49 :444-447.
- Bytnerowicz, A., Godzik, S., Poth, M., Anderson, I., Szdzuj, J., Tobias, C., Macko, S., Kubiesa, P., Staszewski, T., Fenn, M., Sheppard, L.J. (1999) Chemical composition of air, soil and vegetation in forests of the Silesian Beskid Mountains, Poland. *Water, Air, and Soil Pollution* 116: 141-150.
- Chang, S.X., Preston, C.M., McCullough, K., Weetman G.F., Barker, J. (1996) Effect of understory competition on distribution and recovery of ^{15}N applied to a western red cedar-western hemlock clear-cut site. *Canadian Journal of Forest Research* 26:313-321.
- Chang, S.X., Handley, L.L. (2000) Site history affects and plant ^{15}N natural abundances (^{15}N) in forests of northern Vancouver Island, British Columbia. *Functional Ecology* 14:273-280.
- Chapin, F.S., III, Tryon, P.R. (1982) Phosphate absorption and root respiration of different plant growth forms from northern Alaska. *Holarctic Ecology* 5: 164-171.
- Cole, D.W., Rapp, M. (1981) Elemental cycling in forest ecosystems. In Reichle, D.E.(ed.) *Dynamic Properties of Forest Ecosystems*. IBP 23, Cambridge University Press, Cambridge, England, pp.341-409.
- Dam, D., Breemen, N.V. (1995) Nice a model for cycling of nitrogen and carbon isotopes in coniferous forest ecosystems. *Ecological Modeling*, 79:255-275.
- Darka, W., Schulze, E.D., Gebauer, G., Voerkelius, S. (1994) Effects of forest decline on uptake and leaching of deposited nitrate determined from ^{15}N and ^{18}O measurements. *Nature* 372:765-767.
- Delwiche, C.C. (1970) The nitrogen cycle. *Scientific American* 223(3): 137-146.
- Durka, W., Schulze, E.D., Gebauer, G., Voerkelius, S. (1994) Effects of forest decline on uptake and leaching of deposited nitrate determined from ^{15}N and ^{18}O measurements. *Nature* 372:765-767.
- Ehleringer, J.R., Hall, A.E., Farquhar, G.D. (1993) Stable isotopes and plant carbon/water relations. Academic Press, San Diego.
- Evans, R.D., Ehleringer, J.R. (1993) A break in the nitrogen cycle in aridlands? Evidence from ^{15}N of soils. *Oecologia* 94:314-317.
- Freyer, H.D. (1978) Seasonal trends of NH_4 and NO_3 nitrogen isotope composition in rain collected at Julich, Germany. *Tellus* 30: 83-92.
- Freyer, H.D. (1991) Seasonal variation of $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ratios in atmospheric nitrate species. *Tellus* 43B: 30-44.
- Fowler, D., Cape, J.N., Unsworth, M.H. (1989)

-
- Deposition of atmospheric pollutants on forests. *Philosophy Trans. R. Soc. Lond. B.* 324: 247-265.
- Garten, C.T. (1993) Variation in foliar N abundance and the availability of soil nitrogen on walker branch watershed. *Ecology* 74:2098-2113.
- Garten, C.T., Miegroet, H.V. (1994) Relationships between soil nitrogen dynamics and natural ^{15}N abundance in plant foliage from Great Smoky Mountains National Park. *Canadian Journal of Forest Research* 24:1636-1645.
- Gebauer, G., Giesemann, A., Schulze, E.D., Jager, H.J. (1994) Isotope ratios and concentrations of sulphur and nitrogen in needles and soils of *Picea abies* of stands as influenced by atmospheric deposition of sulphur and nitrogen compounds. *Plant and Soil* 164: 267-281.
- Gebauer, G., Schulze, E.D. (1991) Carbon and nitrogen isotope ratios in different compartments of a healthy and a declining *Picea abies* forest in the Fichtelgebirge, NE Bavaria. *Oecologia* 87:198-207.
- Giblin, A.E., Nadelhoffer, K.J., Shaver, G.R., Laundre, J.A., McKerrow, A.J. (1991) Biogeochemical diversity along a riverside toposequence in arctic Alaska. *Ecology Monograph* 61: 415-435.
- Griffiths, H. (ed) (1998) *Stable isotopes in ecology and environmental science*. Blackwell, Oxford.
- Handley, L.L., Raven, J.A. (1992) The use of natural abundance of nitrogen isotopes in plant physiology and ecology. *Plant, Cell, and Environment* 15: 965-985.
- Handley, L.L., Scrimgeour, C.M. (1997) Terrestrial plant ecology and ^{15}N natural abundance ;the present limits to interpretation for uncultivated systems with original data from a Scottish old-field. *Advance Ecology Research* 27:133-212.
- Hanson, P.J., Lindberg, S.E. (1991) Dry deposition of reactive nitrogen compounds: a review of leaf, canopy and non-foliar measurements. *Atmospheric Environment* 25: 1615-1634.
- Heaton, T.H.E. (1987) $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ratios of nitrate and ammonium in rain at Pretoria, South Africa. *Atmospheric Environment* 21: 843-852.
- Heaton, T.H.E., Baruch, S., Madeline, C., Robertson, C. (1997) Potential canopy influences on the isotopic composition of nitrogen and sulphur in atmospheric deposition. *Oecologia* 109: 600-607.
- Heisey, R.M., Delwiche, C.C., Virginia, R.A., Wrona, A.F., Bryan, B.A. (1980) A new nitrogen fixing non-legume *Chamaebatia foliolosa* (Rosaceae). *American Journal of Botany* 63: 429-431.
- Hendricks J.J., Boring L.R. (1999) N_2 -fixation by native herbaceous legumes in burned pine ecosystems of the southeastern United States. *Forest Ecology and Management* 113:167-177.
- Herman, D.J., Rundel, P.W. (1989) Nitrogen isotope fractionation in burned and unburned chaparral soils. *Soil Science Society of America Journal* 53:1229-1236.
- Hobbie, E.A., Macko, S.A., Shugart, H.H. (1999) Interpretation of nitrogen isotope signatures using the NIFTE model. *Oecologia* 120:405-415.
- Högberg, P. (1986) Nitrogen fixation and

- nutrient relations in savanna woodland trees (Tanzania). *Journal of Applied Ecology* 23:675-688.
- Högberg, P. (1990a) ^{15}N natural abundance as a possible marker of the ectomycorrhizal habit of trees in mixed African woodlands. *New Phytologist* 115: 483-486.
- Högberg, P. (1997) Tansley Review No.95 ^{15}N natural abundance in soil-plant systems. *New Phytologist* 137:179-203.
- Högberg, P., Alexander, I. J. (1995) Role of root symbioses in African woodland and forest: evidence from ^{15}N abundance and foliar analysis. *Journal of Ecology* 83: 217-224.
- Högberg P., Johannisson C. (1993) ^{15}N abundance of forests is correlated with losses of nitrogen. *Plant and Soil*.157:147-150.
- Hübner, H. (1986) Isotope effects of nitrogen in the soil and biosphere. In: Fritz, P. Fontes, J.C. eds. *Handbook of Environmental Isotope Geochemistry*, Vol. 2B. Amsterdam: Elsevier, 361-425.
- Karamanos, R.E., Rennie, D.A. (1978) N isotope fractionation during exchange reactions with soil clay. *Canadian Journal of Soil Science* 58: 63-70.
- Keeney, D.R., Gardner, W.R. (1975) The dynamics of nitrogen transformations in the soil. In *The changing global environment* (ed. S.F. Singer), pp. 367-375. Dordrecht/Holland: D. Reidel Publ. Comp.
- Kielland, K., Chapin, F.S., III (1992) Nutrient absorption and accumulation in arctic plants. In: Chapin, F.S. III, Jefferies, R, Reynolds, J.F., Shaver, G.R., Svoboda, J.(eds) *Arctic ecosystems in a changing climate: an ecophysiological perspective*. Academic Press, San Diego, pp 321-335.
- Kielland, K., Chapin, F.S., III (1994) Phosphate uptake in arctic plants in relation to phosphate supply: the role of spatial and temporal variability. *Oikos* 70: 443-448.
- Kielland, K., Barnett, B., Schell, D. (1997) Intraseasonal variation in the ^{15}N signature of taiga trees and shrubs. *Canadian Journal of Forest Research* 28:485-488.
- Klingensmith, K.M., Van Cleve, K. (1993a) Denitrification and nitrogen fixation in floodplain successional soils along the Tanana River, interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Research* 23: 956-963.
- Koba, K., Tokuchi, N., Yoshioka, T., Hobbie, E.A., Iwatsubo, G. (1998) Natural abundance of nitrogen-15 in a forest soil. *Soil Science Society America Journal* 62: 778-781.
- Lajtha, K. Michener, R.H. (eds) (1994) *Stable isotopes in ecology and environmental science*. Blackwell, Oxford.
- Ledgard, S.F. (1989) Nutrition, moisture and rhizobial strain influence isotopic fractionation during N_2 fixation in pasture legumes. *Soil Biology & Biochemistry* 21: 65-68.
- Ledgard, S.F., Freney, J.R., Simpson, J.R. (1984) Variations in Natural Enrichment of ^{15}N in the profiles of some Australian Pasture Soils. *Australian Journal of Soil Research* 22:155-164.
- Letolle, R. (1980) Nitrogen-15 in the natural environment. In: Fritz, P., Fontes, J.C. eds. *Handbook of Environmental Isotope Geochemistry*, vol. 1A. Amsterdam: Elsevier, 407-433.
- Mariotti, A. (1983) Atmospheric nitrogen is a reliable standard for natural ^{15}N abundance

-
- measurements. *Nature* 303: 685-687.
- Mariotti, A., Pierre, D., Vedy, J.C., Bruckert, S., Guillemot, J. (1980b) The abundance of natural nitrogen-15 in the organic matter of soils along an altitudinal gradient. *Catena* 7:293-300.
- Martinelli, L.A., Piccolo, M.C., Townsend, A.R., Vitousek, P.M., Cuevas, E., McDowell, W., Robertson, G.P., Santos, O.C., Treseder, K. (1999) Nitrogen stable isotopic composition of leaves and soil: Tropical versus temperate forests. *Biogeochemistry* 46:45-65.
- Michelsen, A., Schmidt, I.K., Jonasson, S., Quarmby, C., Sleep, D. (1996) Leaf ^{15}N abundance of subarctic plants provides field evidence that ericoid, ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal species access different sources of nitrogen. *Oecologia* 105:53-63.
- Nadelhoffer, K.J., Fry, B. (1988) Controls on natural nitrogen-15 and carbon-13 abundances in forest soil organic matter. *Soil Science Society of America Journal* 52: 1633-1640.
- Nadelhoffer, K.J., Fry, B. (1994) Nitrogen isotope studies in forest ecosystems. In Lajtha, K., Michener, R., eds. *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. Boston, MA, USA: Blackwell Scientific Publications, pp23-44.
- Nadelhoffer, K.J., Shaver, G., Fry, B., Giblin, A., Johnson, L., McKane, R. (1996) ^{15}N natural abundance and N use by tundra plants. *Oecologia* 107:386-394.
- Neilson, R., Hamilton, D., Wishart, J., Marriott, C.A., Boag, B., Handley, L., Scrimgeour, C.M., McNicol, J.W., Robinson, D. (1998) Stable isotope natural abundances of soil, plants and soil invertebrates in an upland pasture. *Soil biology & biochemistry* 30:1773-1782.
- Peterson, B.J., Fry, B. (1987) Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:293-320.
- Pomazkina, L.V., Kotova, L.G., Radnaev, A.B. (1999) Biogeochemical cycles of nitrogen in agroecosystems on polluted soils in the forest-steppe of the Baikal region. *Pochvovedenie*. No. 6:779-784.
- Poulson, S.R., Chamberlain, C.P., Friedland, A.J. (1995) Nitrogen isotope variation of tree rings as a potential indicator of environmental change. *Chemistry Geology* 125:307-315.
- Read, D.J. (1994) Plant-microbe mutualisms and community structure. In: Schulze, E.D., Mooney, H.A.(eds) *Biodiversity and ecosystem structure*. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp181-209.
- Rennie, D.A., Paul, E.A., Johns, L.E. (1976) Natural nitrogen-15 abundance of soil and plant samples. *Canadian Journal of Soil Science* 56:43-50.
- Riga, A., van Praag, H.J., Brigode, N. (1971) Rapports isotopique naturel de l'azote dans quelques sols forestiers et agricoles de Belgique soumis a divers traitements culturaux. *Geoderma* 6: 213-222.
- Roggy, J.C., Prevost, M.F., Gourbiere, F., Casabianca, H., Garbaye, J., Domenach, A.M. (1999) Leaf natural ^{15}N abundance and total N concentration as potential indicators of plant N nutrition in legumes and pioneer species in a rain forest of French Guiana. *Oecologia* 120: 171-182.
- Robinson, D. (2001) $\delta^{15}\text{N}$ as an integrator of

- the nitrogen cycle. *TRENDS in Ecology & Evolution* 16: 153-162.
- Rosing, M.N., Ben-David, M., Barry, R.P. (1998) Analysis of stable isotope data: a k nearest-neighbors randomization test. *Journal Wildlife. Management* 62:380-388.
- Rundel, P.W. Ehlering, J.R., Nagy, K.A. (1988) *Stable isotopes in ecological research.* Springer, Berlin Heidelberg New York.
- Schulze, D., Chapin, F.S., Gebauer, G. (1994) Nitrogen nutrition and isotope differences among life forms at the northern treeline of Alaska. *Oecologia* 100:406-412.
- Shearer, G.B., Kohl, D.H. (1986) N₂-fixation in field settings :estimations based on natural ¹⁵N abundance. *Australian Journal of Plant Physiology* 13:699-756.
- Shearer, G. B., Kohl, D.H., Chien, S.H. (1978) The nitrogen-15 abundance in a wide variety of soils. *Soil Science Society of America Journal* 42: 899-902.
- Shortle, W.C., Smith, K.T. (1988) Aluminum-induced calcium deficiency syndrome in declining red spruce. *Science* 240: 239-240.
- Steel, K.W., Bonish, B.M., Daniel, R.M., O' Hara, G.W. (1983) Effect of rhizobial strains and host plant on nitrogen isotopic fractionation in legumes. *Plant Physiology* 72: 1001-1004.
- Sutherland, R.A. ,van Kessel, C., Pennock, D.J. (1991) Spatial variability of nitrogen-15 natural abundance .*Soil Science Society of America Journal* 18 :85-90.
- Sveinbjörnsson, B., Davis, J., Abadie, W., Butler, A. (1995) Soil carbon and nitrogen mineralization at different elevations in the Chugach Mountains of South-central Alaska, U.S.A. *Arctic Alp Research* 27: 29-37.
- Urey, H.C. (1947) The thermodynamic properties of isotopic substances. *Journal of Chemistry Society* 2: 562-581.
- Van Stempvoort, D.R., Wills, J.J., Fritz, P. (1991) Above ground vegetation effects on the deposition of atmospheric sulphur: chemical and stable isotope evidence. *Water, Air, and Soil Pollution* 60: 55-82.
- Virginia, R.A., Delwiche, C.C. (1982) Natural N-15 abundance of presumed N₂-fixing and non-N₂-fixing plants from selected ecosystems. *Oecologia* 54: 317-3.25
- Vitousek, P.M., Shearer, G., Kohl, D.H. (1989) Foliar ¹⁵N natural abundance in Hawaiian rainforest: patterns and possible mechanisms. *Oecologia* 78: 383-388.
- Wada, E., Imaizumi, R., Takai, Y. (1984) Natural abundance of ¹⁵N in soil organic matter with special reference to paddy soils in japan:biogeochemical implications on the nitrogen cycle. *Geochemical Journal* 18:109-123.
- Wilson, E.J., Tiley, C. (1998) Foliar uptake of wet-deposited nitrogen by Norway spruce :an experiment using ¹⁵N. *Atmospheric Environment* 32:513-518.