

行政院農業委員會林務局委託研究計畫系列 98-00-5-07

造林木在海岸貧瘠地吸收氮、磷養分機制之研究

The mechanism of nitrogen and phosphorus uptake
by plantation seedling under coastal stress site



委託機關：行政院農委會林務局

執行機關：國立中興大學森林學系

中華民國九十八年十二月

摘要

本研究以苗栗後龍海岸防風林為試驗對象，藉由觀察菌根孢子、採集地表枯落物、0~10、10~20 cm 土壤層試樣、造林木根瘤和全株植體，探討木麻黃及水黃皮在不同齡級、生長情形以及季節效應對於酸性磷酸酶及尿素酶活性、游離固氮速率、根瘤固氮速率和氮磷養分的差異，得知造林木在海岸貧瘠地吸收氮、磷養分之機制。

結果顯示，土壤 pH 值偏中性，2 年生植株的土壤 pH 值大於 6 年生植株的土壤，並且土深 0~10 cm > 土深 10~20 cm 的土壤。

木麻黃和水黃皮的土壤氮、磷養分含量，依次為六年生優勢木 > 六年生劣勢木 > 兩年生優勢木 > 兩年生劣勢木，並且土深 0~10cm > 土深 10~20cm，不隨季節有明顯的變化，均呈現極度缺乏現象。

木麻黃和水黃皮的游離固氮潛能為優勢木 > 劣勢木，木麻黃的游離固氮潛能沒有明顯季節變化，而水黃皮冬季游離固氮潛能大於秋季。

水黃皮的土壤尿素酶活性大於木麻黃，但兩者具有一致的趨勢，均在夏季呈現最大值，並且優勢木土壤 > 劣勢木土壤，6 年生植株土壤 > 2 年生植株土壤，土深 0~10 cm > 土深 10~20 cm。

木麻黃的土壤磷酸酶活性大於水黃皮，但兩者具有一致的趨勢，均在夏季呈現最大值，依次為秋季與冬季，並且優勢木土壤 > 劣勢木土壤，6 年生植株土壤 > 2 年生植株土壤，土深 0~10 cm > 土深 10~20 cm。

水黃皮與木麻黃間的枯落物量差異不大，並且有一致的趨勢，在夏季具最大值，依次為冬季與秋季，6 年生生地枯落物較 2 年生含量大。枯落物氮含量以夏季較多，而枯落物磷含量，則依次為冬季 > 夏季 > 秋季。

同齡級的木麻黃全株重大於水黃皮。木麻黃和水黃皮之全株含氮比率情形和含磷量，皆以葉部最高。

關鍵字：酸性磷酸酶、尿素酶、游離固氮、根瘤固氮、菌根菌

Abstract

The objects of this study were to investigate (1) mycorrhizal spores, (2) root nodule, (3) total biomass of plant, (4) nutrient concentration of plant, (5) litterfall, (6) 0-10 and 10-20 cm soil layer, in the coastal windbreak forest in Houlong, Miaoli. We explored at different ages, growing conditions, seasons changes, acid phosphatases and urease activity, free living nitrogen fixation rate, root nodule nitrogen fixation rate, nitrogen and phosphorus of *Casuarina equisetifolia* and *Pongamia pinnata*, and explore the mechanism of nitrogen and phosphorus uptake by plantation seedling under coastal stress site.

The results showed that the pH of the soil is neutral, pH of 2 years plantation soil is higher than the soil of 6 years, and the pH of 0-10 cm deep is higher than the pH of 10-20 cm deep.

Soil nitrogen and phosphorus of *C. equisetifolia* and *P. pinnata* is 6 years dominant plant, 6 years inferiority plant, 2 years dominant plant, 2 years inferiority plant from highest to lowest in order. The 0-10 cm deep is higher than the 10-20 cm deep. Soil nitrogen and phosphorus doesn't change with seasons. The soils all present an appearance of extreme lack of nutrients.

The dominant plant free living nitrogen fixation potential of *C. equisetifolia* and *P. pinnata* are higher than the inferiority plant. The free living nitrogen fixation potential of *C. equisetifolia* has no obvious changes with seasons, but the free living nitrogen fixation potential of *P. pinnata* in winter is higher than it is in fall.

The activity of soil urease of *C. equisetifolia* is higher than those of *P. pinnata*. However, similarities can be found in them. First, both of them achieve the maximum in summer. Second, the activity of soil urease of dominant plant soil is higher than that of inferiority plant. Third, the

activity of soil urease in 6 years plant soil is higher than that in 2 years plant. Last, the activity of soil urease in 0 -10 cm is higher than that in 10-20 cm.

The activity of soil acid phosphatases of *C. equisetifolia* is higher than those of *P. pinnata*. However, similarities can be found in them. First, both of them achieve the maximum in summer, and then decrease progressively in fall and winter. Second, the activity of soil acid phosphatases of dominant plant soil is higher than that of inferiority plant soil. Third, the activity of soil acid phosphatases in 6 years plant soil is higher than that in 2 years. Last, the activity of soil acid phosphatases in 0-10 cm depth is higher than that in 10-20 cm.

The litterfall of *P. pinnata* and *C. equisetifolia* don't have a significance difference. In fact, they share some similarities. First, both of them had the maximum in summer, and then decrease progressively in winter and fall. Second, the litterfall of both *P. pinnata* and *C. equisetifolia* in 6 years plant habitat are bigger than that those in 2 years. Third, the nitrogen contained of litterfall achieves its maximum in summer. On other hand, the phosphorus in litterfall decreases significantly in winter, summer, and fall.

At the same age, *C. equisetifolia* is heavier than *P. pinnata*. As to the ratio of nitrogen and phosphorus in *C. equisetifolia* and *P. pinnata*, the leaves had the highest ratio than any other part.

Keyword: acid phosphatases, urease, free living nitrogen fixation, root nodule nitrogen fixation, mycorrhiza

壹、前言

台灣四周臨海，海岸線全長 1,139 km，由於地理位置與氣候的影響，沿海地區屢遭季風及颱風的侵襲，因此海岸防風林對海岸地域之飛砂安定，農、漁業的生產與沿海居民之生命財產安全的保護極為重要。海岸地多屬砂質土壤，土壤養分及保水率低，林木生育地條件惡劣，經常面臨土壤貧瘠、乾旱、高溫等生長逆境，也造成海岸造林作業不易成功之主因。

土壤酵素主要由動植物及微生物之體外酵素(extracellular enzymes)所產生，部分由植物根部分泌或由動物遺骸所溶出。土壤酵素是土壤組成分最活躍的有機成分之一，其驅動著許多土壤的代謝過程。土壤酵素的活性受到水分、溫度、受質種類、土壤的物理及化學性質等環境因素影響，並與有機質具有很大的相關性，有機質提供土壤微生物生長所需的受質，間接誘導釋出酵素，對於土壤圈中物質的分解和養分元素的循環扮演著重要的角色。

海岸貧瘠地，氮、磷養分經常會成為林木生長的限制因子，本計畫之目的，在測定海岸生育地土壤中有關氮、磷酵素的活性，以及共生與游離性固氮量的季節變化，以瞭解生育地土壤中氮、磷的供給狀況，評估造林木吸收氮、磷養分的機制，研究所得可提供適宜的造林與撫育方式，成功建造海岸防風林。

貳、前人研究

一、菌根的功能

菌根(mycorrhiza)為真菌和植物根所形成的共生體。目前最常見的菌根構造為囊叢枝型菌根(VAM, vesicular-arbuscular mycorrhiza)，菌根菌會在植物根部的皮層間產生真菌構造，具細小雙叉分枝的叢枝狀菌絲以及在菌絲末端或中端膨大的囊泡；目前叢枝菌根已證實在大部分的植物中被發現。叢枝菌根能和特定的宿主植物形成較佳的共生關係，但沒有宿主專一性(胡弘道，1990)。

1. 幫助植物吸收水分、營養物質

叢枝菌根菌的菌絲無橫隔，養分及水分向植物根內運輸阻力小、速度快，以磷為例，其速度大約為每小時 20 mm (Parifitt, 1979)，植物體內以無機磷的形式運輸，移動速率只有每小時 2 mm (Crossett and Loughman, 1966)。

許多研究對於接種菌根菌對宿主植物的生長反應，尤其在瘠劣環境下有明顯的正面的結果。菌根菌感染能改變宿主植物的適應能力，可歸因於菌根菌能增加不易移動的養分和水分吸收(Nelson, 1987)，由於真菌在感染植物根部後，會向根外延伸出長達 8~10 cm 的根外菌絲 (Abbott and Robson, 1984; O'keefe and Sylvia, 1990)。菌根的根外菌絲能向外擴展超越養分耗盡區(depletion zone)，使不易移動的養分水分，如磷、銨、銅等元素，藉由根外菌絲能較為快速向植物根部移動，可視為增加根部吸收的表面積(Bethlengalvay *et al.*, 1982)。

2. 幫助植物抵抗惡劣環境

菌根能對乾旱、高鋁含量、高鹽分、酸或鹼性等土壤對植物引起的毒害，具有緩衝能力(胡弘道，1990)，菌根能中和毒害是因為菌根菌能吸收對植物有害的元素。顏江河等(1999)於煤礦廢棄土地，觀察到琉球松(*Pinus luchuensis*)菌根苗木雖然生長在低 pH 值與高鋁含量的土壤中，但鋁離子被菌根菌絲有效過濾並累積在菌毯之中。

Langenfeld-Heysler (2007)指出接種捲緣樁菇(*Paxillus involutus*)的白楊(*Populus canescens*)在高鹽分逆境下，菌根能增強宿主植物根部抗氧化系統以抵禦鹽分逆境，並增加吸收鉀和磷以維持植物正常生理作用，減低鈉離子毒害，且未接種菌根菌的植株具有較佳的生物量及生長表現。

菌根菌對土壤而言，具有改善土壤結構、增加土壤肥力以及提高土壤生物活性等功能。植物根的分泌物能提供土壤微生物能量，而根域可視為土壤微生物活耀處；Meyer 和 Linderman (1986)提出當土壤中有菌根菌存在時，土壤中的放射菌族群及種類均會提高，因為菌根菌會促使宿主植物釋出有機酸，並且菌絲的分泌物會使土壤粒子團粒化，改善土壤結構，菌絲分解後會產生的有機物質有利於土壤中分解細菌的存活(林子超，2002)。

二、固氮菌的功能

大部分植物以硝酸態(NO_3^-)或銨態(NH_4^+)的形式，從土壤中吸取氮養分，但此種型態的氮源，土壤中能提供的量卻相當有限，雖大氣中氮含量豐富，卻不能直接為植物利用，需藉固定作用或氧化成 NO_3^- 或還原成 NH_4^+ ，才能被吸收，因此土壤中有一部份的微生物可以吸收空氣中的氮氣，構成含氮的有機物，這種吸收空氣中的氮氣轉化為土壤中氮素化合物的作用，稱為固氮作用(nitrogen fixation)，自然界中只有原核生物(prokaryotes)可以直接將大氣中的 N_2 還原成 NH_3 (Hill, 1992；Oda and Jos, 2000；Mengel and Kirkby, 2001)。

固氮菌可分為共生(symbiotic)和非共生(non-symbiotic)兩種。在非共生固氮方面，主要是以存活在土壤中，且能獨立生活的細菌為主，如：*Azotobacter*、*Azospirillum* 及 *Clostridium* 等。非共生的固氮量遠小於共生性的固氮量，也因此其在固氮作用的貢獻上，一直是較不受重視的，但非共生固氮對於流失的氮素之回歸土壤，以及氮素在生物地質化學(Biogeochemistry)上的平衡，有其不可或缺的重要性(林良平，1993)。

固氮菌具有固氮酶(nitrogenase)可把氮氣分子固定並活化之，固氮酶在固氮的過程中，可以利用反應中得到的電子，使 N_2 還原形成氨(NH_3)。固氮酶在將空氣中的氮素固定還原成氨之時，同時可以將乙炔(C_2H_2)還原成乙烯(C_2H_4)，所以，現在應用乙炔還原法(Acetylene reduction assay, ARA)為現今測定固氮能力常用的方法，微生物經固氮作用形成的 NH_3 ，與體內代謝產生的酮戊二酸(2-oxoglutarate)作用生成麩氨酸 (glutamata)，形成麩氨酸後即可經由轉氨作用(transamination)，形成其他氨基酸以供利用(柯勇，2002；Mengel and Kirkby, 2001)。

三、土壤酵素的功能

土壤酵素主要由動植物及微生物之活細胞，分泌至細胞外所產生胞外酵素(exoenzymes)，部分土壤酵素由動物及植物根部分泌或其遺骸所溶出。土壤酵素為土壤微生物生活中反應所必須，也在穩定土壤結構、分解有機廢物和養分的循環扮演重要的角色。這些酵素在土壤內通過催化反應，將不同的受質如枯枝落葉、動植物殘骸等，再回歸成植物體可利用之營養成分，提供微生物作為能源使用(林青平等，2005)。因此瞭解土壤酵素活性變動，對於土壤生態系的深入探究有其必要性與重要性。

土壤酵素的活性受到水分、溫度、受質種類及數目、土壤的物理及化學性質等環境因子的影響，可以藉由土壤酵素活性的變化，來評價整體土壤微生物、碳、氮、磷等有機化合物的代謝速度，以及土壤肥力的多寡。

土壤中的有效磷是很多生態系中植物生長的限制因子，多數植物通過有機磷循環來獲得磷元素，但在土壤中的有機磷必須先經過土壤磷酸酶(phosphatases)的水解才能被植物所利用(Skujins, 1978; Susanne and Douglas, 2000)。

參與氮代謝循環的主要酵素為尿素酵素(urease)，土壤中的尿素酵素主要由真菌及根圈微生物所供給，可將尿素之受質分解成氨及二

氧化碳，其生成物之氨再被硝化菌氧化成硝酸，再度可以被植物吸收利用(Kimura *et al.* 1994)。

參、材料方法

木麻黃(*Casuarina* spp.)為海岸防風林建造的第一優勢樹種選擇，而水黃皮(*Cytisus pinnatus*)則經常列為海岸複層林選擇樹種之一。本計畫即選擇此兩種樹種為試驗樹種，依不同林齡(2年生及6年生)，選擇在同一生育地生長呈優勢及生長呈劣勢者，各2株為樣木；土壤採樣則在兩個不同造林年度生育地，分別採取16個土壤樣本，分兩層取樣(0~10 cm及10~20 cm)。採樣時間分夏、秋、冬三季，時間和樹高如表1。

表 1. 採樣時間和採樣樹高(cm)

		夏	秋	冬	
木麻黃	2年生	優勢生長	212	252	235
		劣勢生長	145	191	132
	6年生	優勢生長	387	420	444
		劣勢生長	264	360	230
水黃皮	2年生	優勢生長	160	124	103
		劣勢生長	58	59	74
	6年生	優勢生長	232	250	276
		劣勢生長	143	163	169

夏季採樣：6月19日~6月25日

秋季採樣：8月12日~9月9日

冬季採樣：10月15日~10月23日

分析內容如下：

- 一、採樣觀察優勢及劣勢之木麻黃及水黃皮根部菌根感染情形，並鑑別感染之菌根孢子種類。
- 二、採取不同造林年度之土壤各6個樣本，每個土壤樣本先圍成50 × 50 cm²面積，收集枯落物後，再進行0~10 cm及10~20 cm兩

層採集土樣，帶回實驗室分別對枯落物及土壤進行氮及磷養分分析。

三、分別採取兩個不同造林年度生育地之土壤(0~10 cm 處)，帶回實驗室進行土壤游離固氮之測定，了解游離固氮菌對氮素輸入土壤之情形。

四、分別對優勢及劣勢之木麻黃及水黃皮進行固氮速率測定，挖掘全取根系 0~30 cm 深之根瘤，利用乙炔還原法測定林木之固氮速率。

五、採回之土壤樣本，同時進行與土壤氮與磷循環有關的尿素酶（urease）及土壤磷酸酯酶（phosphatases）分析。

六、進行選擇之木麻黃及水黃皮全株養分分析，分為根、幹、枝及葉 4 個部分，分析氮及磷養分。

肆、研究結果

一、不同林齡之水黃皮和木麻黃根域菌根菌調查

分離自不同造林年度之水黃皮生育地的根域孢子種類，在兩年生水黃皮根域土壤發現無柄孢子屬(*Acaulospora* spp.) 兩種(圖 1)及繡球孢子科(*Glomus* spp.)(圖 2)；在六年生水黃皮根域土壤發現大孢子屬(*Gigaspora* spp.) (圖 3)及無柄孢子屬(*Acaulospora* spp.) (圖 4)各一種。

分離自不同造林年度之木麻黃生育地的根域孢子種類，在兩年生木麻黃根域土壤發現盾蓋孢子屬(*Scutellospora* spp.)(圖 5)、繡球孢子屬(*Glomus* spp.) (圖 6) 及尚未確定種類的孢子 (圖 7) 各一種；在六年生木麻黃根域土壤發現無柄孢子屬(*Acaulospora* spp.) (圖 8)。



圖 1. 篩選自兩年生水黃皮根域土壤的無柄孢子屬(*Acaulospora* spp.) 孢子



圖 2. 篩選自兩年生水黃皮根域土壤的繡球孢子科(*Glomus* spp.)孢子

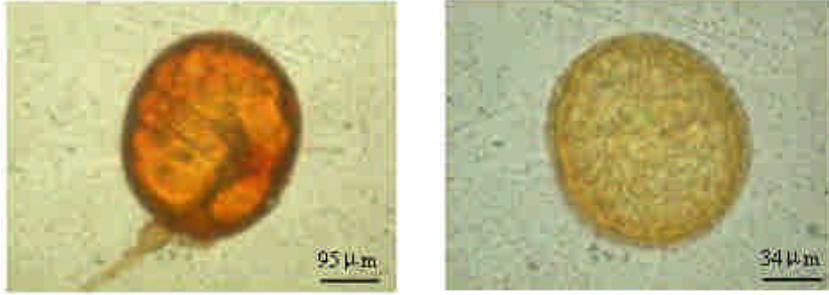


圖 3. 篩選自六年生水黃皮根域土的大黃孢子屬(*Gigaspora* spp.)孢子

圖 4. 篩選自六年生水黃皮根域土壤的無柄孢子屬(*Acaulospora* spp.)孢子



圖 5. 篩選自兩年生木麻黃根域土壤的盾蓋孢子屬(*Scutellospora* spp.)孢子

圖 6. 篩選自兩年生木麻黃根域土壤的鏽球孢子科(*Glomus* spp.)孢子

圖 7. 篩選自兩年生木麻黃根域土壤尚未確定種類的孢子



圖 8. 篩選自六年生木麻黃根域土壤的無柄孢子屬(*Acaulospora* spp.)

二、不同林齡之水黃皮和木麻黃生育地土壤性質分析

(一) 氮、磷養分分析

表 2 為苗栗後龍海岸地區，不同年齡木麻黃和水黃皮林木，在不同深度樣本的土壤全氮量，以 6 年生木麻黃的優勢苗在 0~10 cm 土深處有尚稱足夠的全氮量之外 (0.024~0.048%)，其它樣本的土壤全氮量都顯現十分不足的現象，尤其有的更低達 0.002%。6 年生苗木的土壤全氮量高於 2 年生苗木的土壤，應該是枯枝落葉經年累積的結果。不同年齡水黃皮林木，在不同深度採樣本的土壤全氮量情形，土壤全氮量在 0.003~0.049% 之間，其土壤全氮情形與木麻黃造林地相似，皆以 6 年生的水黃優勢苗在 0~10 cm 土深處具有較足夠的土壤含氮量。

表 2. 不同年齡木麻黃和水黃皮在不同深度土壤全氮量(%)

			夏		秋		冬	
			0~10 cm	10~20 cm	0~10 cm	10~20 cm	0~10 cm	10~20 cm
木麻黃	2 年生	優勢苗	0.010	0.011	0.003	0.002	0.007	0.003
		劣勢苗	0.010	0.002	0.003	0.003	0.001	0.005
	6 年生	優勢苗	0.048	0.007	0.031	0.019	0.024	0.010
		劣勢苗	0.010	0.010	0.031	0.024	0.021	0.014
水黃皮	2 年生	優勢苗	0.009	0.009	0.007	0.009	0.007	0.007
		劣勢苗	0.009	0.010	0.003	0.003	0.005	0.006
	6 年生	優勢苗	0.049	0.020	0.036	0.016	0.044	0.024
		劣勢苗	0.042	0.023	0.005	0.027	0.035	0.022

每一數值為 3 個分析數據的平均值

表 3 為苗栗後龍海岸地區，不同年齡木麻黃林木，在不同深度採樣本的土壤有效磷，土壤有效磷在 1.60~8.69 $\mu\text{g/g}$ 之間，不同年齡水黃皮林木，在不同深度樣本的土壤有效磷，有效磷含量在 0.90~9.96 $\mu\text{g/g}$ 之間，大部分樣本的土壤有效磷都呈現不足的現象（低於 7 $\mu\text{g/g}$ ）。

表 3.不同年齡木麻黃和水黃皮在不同深度土壤有效磷($\mu\text{g/g}$)

			夏		秋		冬	
			0~10 cm	10~20 cm	0~10 cm	10~20 cm	0~10 cm	10~20 cm
木麻黃	2 年生	優勢苗	7.08	3.18	8.69	4.04	3.22	1.60
		劣勢苗	2.55	2.37	5.12	3.96	3.12	1.86
	6 年生	優勢苗	3.50	2.82	3.42	2.87	3.67	2.38
		劣勢苗	3.30	3.06	3.00	2.52	3.62	2.92
水黃皮	2 年生	優勢苗	4.17	3.89	4.04	0.90	0.90	2.71
		劣勢苗	7.39	4.93	3.11	2.71	8.72	7.99
	6 年生	優勢苗	9.64	9.02	7.02	8.72	6.14	5.95
		劣勢苗	9.96	5.59	5.28	7.99	6.07	4.91

每一數值為 3 個分析數據的平均值

(二) pH 值

圖 9 與圖 10 為苗栗後龍海岸地區，不同年齡木麻黃與水黃皮林木，在不同深度所採樣本的土壤 $pH_{(H_2O)}$ ，所有樣本的 $pH_{(H_2O)}$ 在 5.34 ~ 6.99 之間，以土深 0~10 cm 之土壤 pH 值略高於土深 10~20 cm，並以 2 年生苗木的土壤 pH 值略高於 6 年生苗木的土壤，惟差異不大。

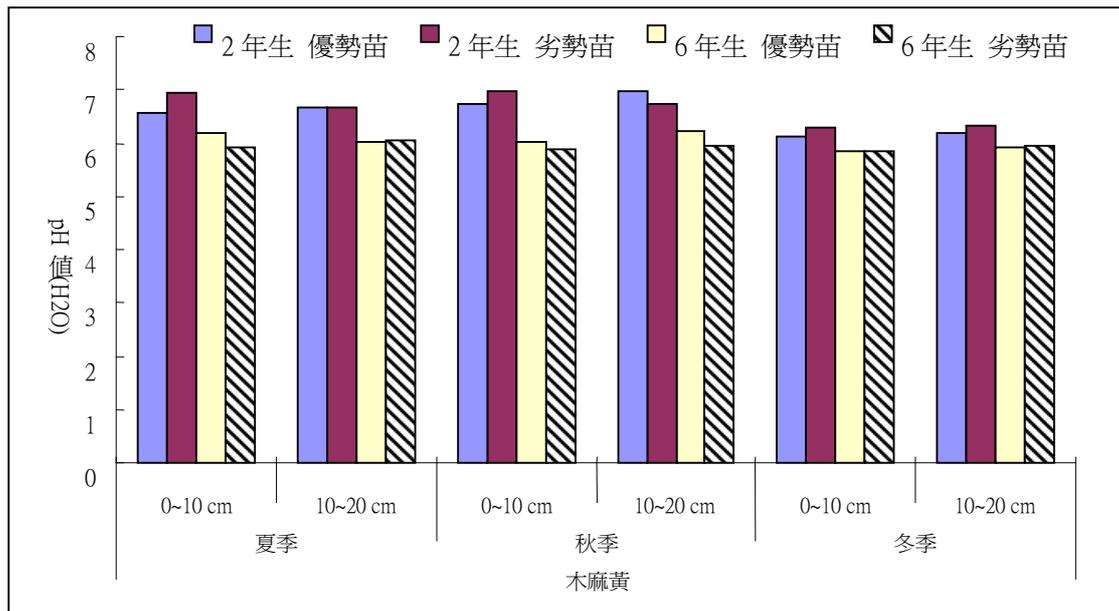


圖 9.不同季節與不同年齡木麻黃不同深度之土壤 $pH_{(H_2O)}$

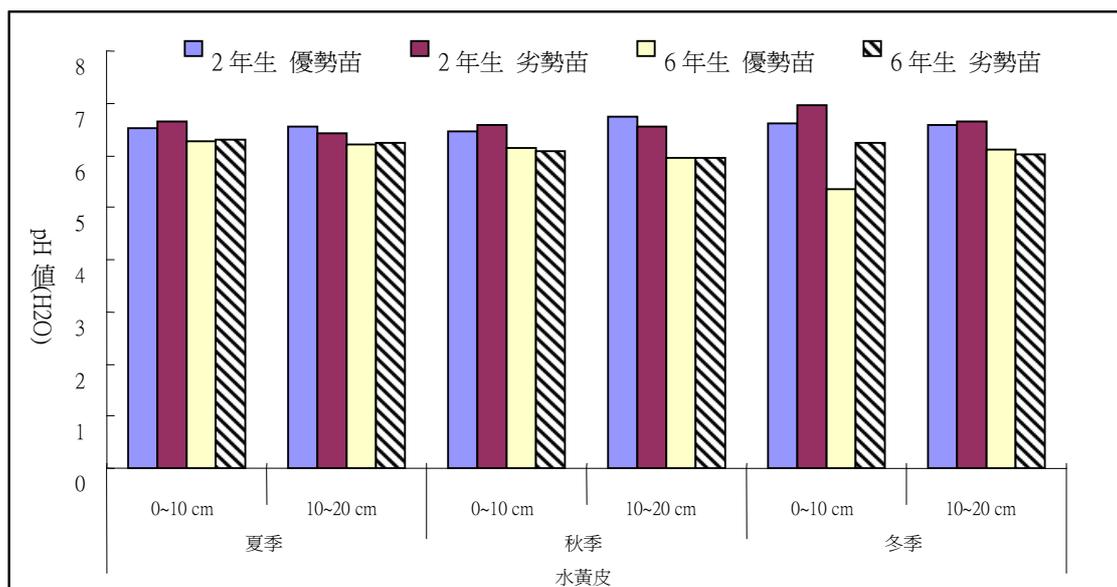


圖 10.不同季節與不同年齡水黃皮不同深度之土壤 $pH_{(H_2O)}$

圖 11 與圖 12 為苗栗後龍海岸地區，不同年齡木麻黃與水黃皮林木，在不同深度所採樣本的土壤 pH_(KCl) 在 4.4~6.53 之間，木麻黃與水黃皮土壤 pH_(KCl) 在 2 年生苗木中，是以劣勢木高於優勢木，而在 6 年生苗木中，則是以優勢木高於劣勢木。並以 6 年生苗木之土壤 pH 值為最低。

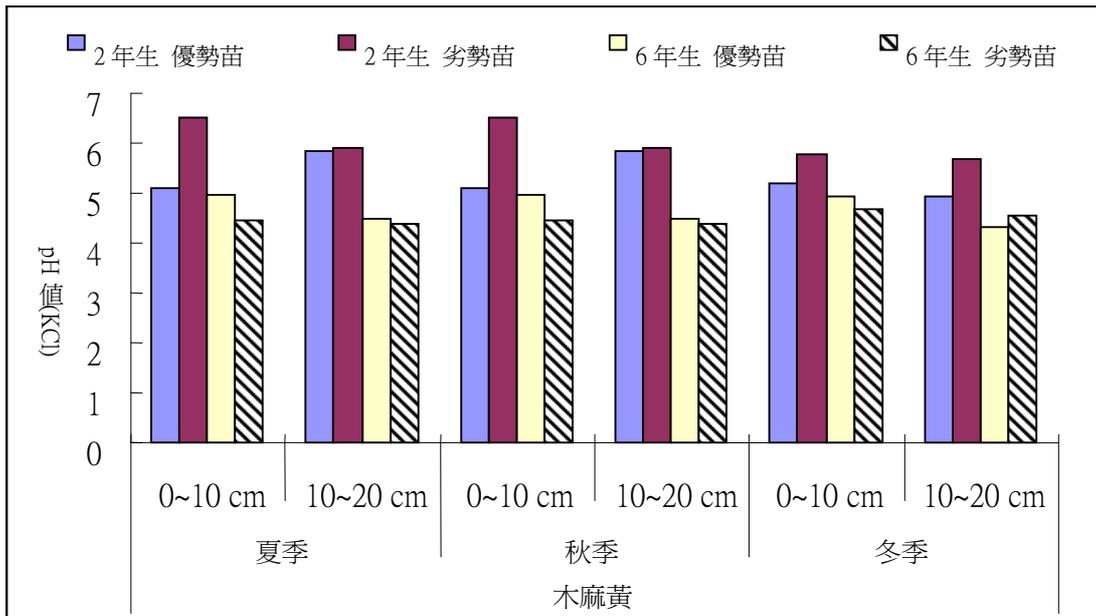


圖 11. 不同年齡木麻黃在不同深度之土壤 pH_(KCl)

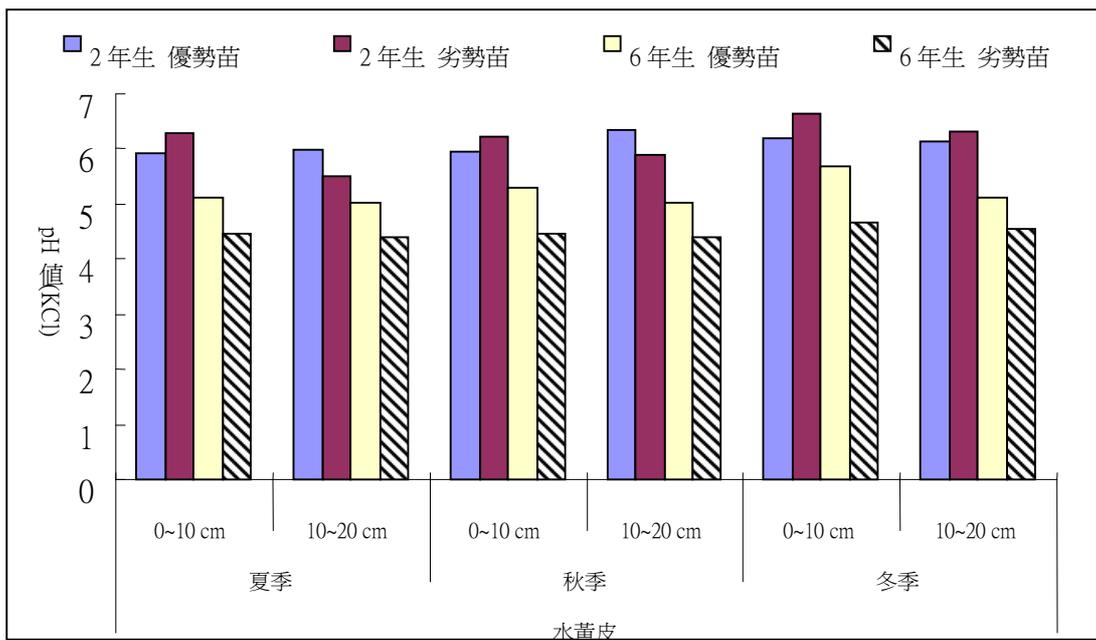


圖 12. 不同年齡水黃皮在不同深度之土壤 pH_(KCl)

三、不同林齡之水黃皮和木麻黃生育地土壤游離固氮潛能

表 4 為苗栗後龍海岸地區，不同年齡木麻黃在不同季節與不同深度下土壤樣本的游離固氮潛能情形，土壤中添加葡萄糖之游離固氮潛能在 10.09~486.20 nmol C₂H₄ g⁻¹ dry soil d⁻¹ 之間；土壤中添加蒸餾水之游離固氮潛能在 0.46~11.97 nmol C₂H₄ g⁻¹ dry soil d⁻¹ 之間。不同年齡水黃皮在不同季節與不同深度下土壤樣本的游離固氮潛能情形，土壤中添加葡萄糖之游離固氮潛能在 1.41~755.23 nmol C₂H₄ g⁻¹ dry soil d⁻¹ 之間；土壤中添加蒸餾水之游離固氮潛能在 0.35~13.34 nmol C₂H₄ g⁻¹ dry soil d⁻¹ 之間。木麻黃與水黃皮地表土壤在添加葡萄糖與蒸餾水之處理下，亦以秋季與冬季為高，夏季最低。

表 4. 不同年齡木麻黃與水黃皮地表土壤添加葡萄糖與蒸餾水之游離固氮潛能 (nmol C₂H₄ g⁻¹ dry soil d⁻¹)

		夏		秋		冬		
		葡萄糖	蒸餾水	葡萄糖	蒸餾水	葡萄糖	蒸餾水	
木麻黃	2 年生	優勢苗	72.30	0.87	486.20	11.16	434.47	11.97
		劣勢苗	10.09	0.46	154.72	7.05	290.34	10.77
	6 年生	優勢苗	158.27	5.54	587.92	11.21	361.63	11.21
		劣勢苗	26.20	1.03	144.48	11.49	149.47	10.20
水黃皮	2 年生	優勢苗	56.69	0.84	318.11	9.99	755.23	11.01
		劣勢苗	40.17	0.70	138.75	6.81	467.26	9.76
	6 年生	優勢苗	6.30	0.35	180.08	4.77	765.09	13.34
		劣勢苗	1.41	0.46	54.09	3.24	288.57	10.91

每一數值為 3 個分析數據的平均值

四、不同林齡之水黃皮和木麻黃根瘤固氮速率

表 5 為苗栗後龍海岸地區，不同年齡水黃皮與木麻黃根部根瘤的固氮速率測定，2 年生木麻黃固氮速率在 $3.37\sim 5.72 \mu\text{mol C}_2\text{H}_4 \text{hr}^{-1} \text{g}^{-1}$ 之間，其中以冬季之根瘤固氮速率最低；6 年生木麻黃固氮速率在 $2.15\sim 5.89$ 固氮速率之間，以冬季根瘤固氮速率最低。2 年生水黃皮根瘤固氮速率在 $5.84\sim 8.62 \mu\text{mol C}_2\text{H}_4 \text{hr}^{-1} \text{g}^{-1}$ 之間，其中以冬季之根瘤固氮速率最低；6 年生水黃皮固氮速率在 $4.33\sim 10.08 \mu\text{mol C}_2\text{H}_4 \text{hr}^{-1} \text{g}^{-1}$ 之間，以冬季之根瘤固氮速率最低。

表 5. 不同年齡水黃皮與木麻黃之根瘤固氮速率($\mu\text{mol C}_2\text{H}_4 \text{hr}^{-1} \text{g}^{-1} \text{d}$)

		木麻黃			水黃皮		
		夏	秋	冬	夏	秋	冬
2 年生	優勢苗	5.72	4.48	3.26	8.62	7.07	7.17
	劣勢苗	4.64	3.01	3.37	7.88	6.55	5.84
6 年生	優勢苗	5.89	5.93	3.95	10.08	8.62	6.35
	劣勢苗	4.29	3.46	2.15	8.86	7.44	4.33

每一數值為 3 個分析數據的平均值

表 6 為不同林齡木麻黃與水黃皮優勢木與劣勢木全株根瘤總乾重在四季間的變化情形。木麻黃 2 年生優勢木、劣勢木根瘤乾重分別在 $4.144\sim 5.493 \text{g}$ 與 $0.969\sim 1.875 \text{g}$ 之間；水黃皮 2 年生優勢木、劣勢木根瘤乾重分別在 $1.651\sim 1.003 \text{g}$ 與 $0.311\sim 0.393 \text{g}$ 之間。木麻黃 6 年生優勢木、劣勢木根瘤乾重分別在 $11.015\sim 18.391 \text{g}$ 與 $2.706\sim 6.071 \text{g}$ 之間；水黃皮 6 年生優勢木、劣勢木根瘤乾重分別在 $2.285\sim 3.853 \text{g}$ 與 $1.088\sim 1.461 \text{g}$ 之間。

表 6.不同林齡木麻黃與水黃皮優勢木與劣勢木全株根瘤總乾重 (g) 在季節間的變化

		木麻黃			水黃皮		
		夏	秋	冬	夏	秋	冬
2 年生	優勢苗	5.493	5.853	4.144	1.651	1.500	1.003
	劣勢苗	1.875	1.430	0.969	0.393	0.336	0.311
6 年生	優勢苗	18.391	15.649	11.015	3.853	3.116	2.285
	劣勢苗	6.071	4.277	2.706	1.461	1.088	1.184

表 7 為苗栗後龍海岸地區，不同年齡水黃皮與木麻黃根部根瘤的固氮速率測定，木麻黃全株根瘤固氮速率在 3.27~108.31 $\mu\text{mol C}_2\text{H}_4 \text{hr}^{-1}$ 之間，水黃皮全株根瘤固氮速率在 1.81~38.84 $\mu\text{mol C}_2\text{H}_4 \text{hr}^{-1}$ 之間。木麻黃與水黃皮全株根瘤之總固氮素率，不論 2 年或 6 年生，皆以冬季為最低。

表 7.不同年齡水黃皮與木麻黃全株根瘤總固氮速率($\mu\text{mol C}_2\text{H}_4 \text{hr}^{-1}$)

		木麻黃			水黃皮		
		夏	秋	冬	夏	秋	冬
2 年生	優勢苗	31.42	26.22	13.51	14.23	10.61	7.19
	劣勢苗	8.70	4.30	3.27	3.10	2.20	1.81
6 年生	優勢苗	108.31	92.80	43.51	38.84	26.86	14.51
	劣勢苗	26.04	14.80	5.82	12.94	8.10	5.13

每一數值為 3 個分析數據的平均值

五、不同林齡之水黃皮和木麻黃生育地土壤酵素活性測定

表 8 為苗栗後龍海岸地區，不同年齡木麻黃在不同季節與不同深度下，土壤尿素酶活性在 $0.212\sim 1.584 \mu\text{mol NH}_4^+ \text{g}^{-1} \text{h}^{-1}$ 之間。在不同土壤深度下，是以 0~10 cm 之土壤尿素酶活性大於 10~20 cm，並以 6 年生的土壤中尿素酶活性高於 2 年生苗木的土壤。不同年齡水黃皮，在不同季節與不同深度下，土壤尿素酶活性在 $0.403\sim 2.257 \mu\text{mol NH}_4^+ \text{g}^{-1} \text{h}^{-1}$ 之間。水黃皮生育地土壤中的尿素酶活性高於木麻黃的土壤，尿素酶活性整體來說同樣以冬季活性最低。

表 8. 不同年齡木麻黃與水黃皮在不同深度下土壤之尿素酶活性
($\mu\text{mol NH}_4^+ \text{g}^{-1} \text{h}^{-1}$)

			夏		秋		冬	
			0~10 cm	10~20 cm	0~10 cm	10~20 cm	0~10 cm	10~20 cm
木麻黃	2 年生	優勢苗	0.708	0.243	0.674	0.230	0.624	0.274
		劣勢苗	0.537	0.212	0.472	0.215	0.418	0.246
	6 年生	優勢苗	1.584	0.505	0.806	0.462	0.869	0.459
		劣勢苗	0.750	0.320	0.633	0.349	0.560	0.320
水黃皮	2 年生	優勢苗	1.408	0.857	1.190	0.542	0.845	0.551
		劣勢苗	0.742	0.525	0.673	0.463	0.403	0.459
	6 年生	優勢苗	2.257	1.026	1.913	1.421	1.616	1.153
		劣勢苗	1.425	1.058	1.102	0.642	0.821	0.660

每一數值為 3 個分析數據的平均值

表 9 為苗栗後龍海岸地區，不同年齡木麻黃在不同季節與不同深度下，土壤酸性磷酸酶活性在 18.74~231.11 $\mu\text{mol pNP g}^{-1} \text{h}^{-1}$ 之間。在不同土壤深度下，是以 0~10 cm 之土壤酸性磷酸酶活性大於 10~20 cm，並以 6 年生的土壤中酸性磷酸酶活性高於 2 年生苗木的土壤。不同年齡水黃皮，在不同季節與不同深度下，土壤酸性磷酸酶活性在 13.52~ 164.31 $\mu\text{mol pNP g}^{-1} \text{h}^{-1}$ 之間。夏、秋兩季土壤中的酸性磷酸酶活性高於冬季，表層土壤(0~10 cm)高於下層土壤(10~20 cm)。

表 9. 不同年齡木麻黃和水黃皮在不同季節與不同深度下土壤之酸性磷酸酶活性($\mu\text{mol pNP g}^{-1} \text{h}^{-1}$)

			夏		秋		冬	
			0~10 cm	10~20 cm	0~10 cm	10~20 cm	0~10 cm	10~20 cm
木麻黃	2 年生	優勢苗	108.47	68.36	89.50	48.22	65.64	28.67
		劣勢苗	37.24	21.77	27.37	14.91	21.35	18.74
	6 年生	優勢苗	231.11	103.00	108.10	82.10	94.48	91.40
		劣勢苗	98.08	66.31	74.30	52.48	54.86	58.76
水黃皮	2 年生	優勢苗	51.74	26.51	33.97	18.71	26.04	13.45
		劣勢苗	20.01	17.77	19.47	12.29	12.23	13.52
	6 年生	優勢苗	164.31	56.35	110.09	47.19	58.49	33.33
		劣勢苗	97.19	31.49	62.74	29.94	68.22	20.33

每一數值為 3 個分析數據的平均值

六、不同林齡之水黃皮和木麻黃生育地的枯落物量及全株養分分析

表 10 為苗栗後龍海岸地區不同年齡木麻黃與水黃皮林木，在不同季節所採地表枯枝落葉乾重，6 年生林木地表的枯落物量高於 2 年生枯落物量，並以夏季為最高、冬季次之、秋季最低。水黃皮與木麻黃間的枯落物量差異不大。

表 10、不同年齡水黃皮與木麻黃枯落物重量(ton/ha)

		木麻黃			水黃皮		
		夏	秋	冬	夏	秋	冬
2 年生	優勢苗	11.54	1.10	4.37	9.88	1.50	3.64
	劣勢苗	4.51	1.37	3.90	8.57	4.46	2.69
6 年生	優勢苗	28.34	3.05	13.55	15.27	4.00	3.75
	劣勢苗	14.66	2.05	1.83	13.12	2.17	3.86

每一數值為 3 個分析數據的平均值

表 11 為不同季節變化下，不同年齡水黃皮與木麻黃枯落物含氮比率情形。木麻黃枯落物含氮比率在 0.69~1.33 % 之間，在夏、冬兩季以 6 年生枯落物大於 2 年生，並以夏季之枯落物含氮比率為最高。水黃皮枯落物含氮比率在 0.75~1.91% 之間，在夏、秋兩季以 2 年生枯落物大於 6 年生。

表 11、不同年齡水黃皮與木麻黃枯落物之氮濃度(%)

		木麻黃			水黃皮		
		夏	秋	冬	夏	秋	冬
2 年生	優勢苗	1.23	0.96	0.93	1.21	1.91	0.84
	劣勢苗	1.02	0.69	0.81	1.49	1.24	0.91
6 年生	優勢苗	1.29	0.87	1.09	0.98	0.89	1.01
	劣勢苗	1.33	0.79	1.06	0.86	0.97	0.75

每一數值為 3 個分析數據的平均值

表 12 為不同季節變化下，不同年齡水黃皮與木麻黃枯落物磷含量情形。木麻黃磷含量在 0.34~1.18 mg/g 之間，夏、冬兩季磷含量大於秋季磷含量。水黃皮枯落物磷含量介於 0.46~1.05 mg/g 之間，在秋季的磷含量最低，冬季磷含量較多。

表 12. 不同年齡水黃皮與木麻黃枯落物之磷濃度(mg/g)

		木麻黃			水黃皮		
		夏	秋	冬	夏	秋	冬
2 年生	優勢苗	0.89	0.85	1.18	0.62	0.46	1.02
	劣勢苗	0.84	0.47	1.18	0.89	0.50	0.96
6 年生	優勢苗	0.89	0.49	0.56	1.05	0.50	1.00
	劣勢苗	0.42	0.34	1.13	0.61	0.48	0.87

每一數值為 3 個分析數據的平均值

表 13 為不同年齡木麻黃與水黃皮之全株重量。由於 6 年生植株多有分岔，故枝的重量較大。

表 13. 不同年齡木麻黃之全株重量(kg)

		根	幹	枝	葉	總重量	
木麻黃	2 年生	優勢苗	3.96	4.13	5.88	4.04	18.01
		劣勢苗	0.35	0.34	0.22	0.25	1.17
	6 年生	優勢苗	18.22	27.90	20.26	12.16	78.54
		劣勢苗	9.75	8.68	13.72	10.70	42.84
水黃皮	2 年生	優勢苗	0.25	0.17	0.10	0.08	0.60
		劣勢苗	0.01	0.02	0.003	0.003	0.038
	6 年生	優勢苗	5.14	2.66	7.67	3.00	18.47
		劣勢苗	2.50	0.97	3.34	0.32	7.12

每一數值為 3 個分析數據的平均值

表 14 為不同年齡木麻黃之全株含氮比率情形，其根、幹、枝與葉的含氮比率在 0.40~1.42%之間，並以葉部含氮比例最高。不同年齡水黃皮之全株含氮比例情形，其根、幹、枝與葉的含氮比例在 0.88~3.46%之間，並以葉部含量最高。

表 14. 不同年齡木麻黃之全株含氮比例(%)

			根	幹	枝	葉
木麻黃	2 年生	優勢苗	0.40	0.38	0.43	1.25
		劣勢苗	0.78	0.60	0.68	1.23
	6 年生	優勢苗	0.44	0.37	0.58	1.42
		劣勢苗	0.62	0.45	0.31	1.13
水黃皮	2 年生	優勢苗	1.47	1.09	1.69	2.94
		劣勢苗	1.52	0.79	1.37	2.29
	6 年生	優勢苗	0.88	0.88	1.54	3.46
		劣勢苗	1.34	1.16	2.31	2.71

每一數值為 3 個分析數據的平均值

表 15 為不同年齡木麻黃之全株磷含量情形，其根、幹、枝與葉的磷含量在 0.03~1.18 mg/g 之間。不同年齡水黃皮之全株磷含量情形，其根、幹、枝與葉的磷含量在 0.65~2.47 mg/g 之間，以枝和葉含量較多。

表 15.不同年齡木麻黃之全株磷含量(mg/g)

			根	幹	枝	葉
木麻黃	2 年生	優勢苗	0.15	0.37	0.47	0.16
		劣勢苗	0.71	0.79	0.97	1.18
	6 年生	優勢苗	0.03	0.21	0.53	0.62
		劣勢苗	0.53	0.03	0.46	0.73
水黃皮	2 年生	優勢苗	0.74	0.91	1.46	1.65
		劣勢苗	1.66	1.29	2.47	1.81
	6 年生	優勢苗	0.65	0.78	1.00	1.10
		劣勢苗	0.67	0.95	0.98	0.92

伍、結論

苗栗後龍海岸防風林，水黃皮和木麻黃生育地土壤性質分析，發現土壤 pH 值偏中性，土壤氮、磷養分呈現極度缺乏現象。土壤深度 0~10 cm 含較多有機質，因此易聚集微生物，分泌較多酵素，使酵素活性較高於 10~20 cm，不論是酸性磷酸酶或是尿素酶活性夏季都較高，因此在 0~10 cm 的氮、磷養分含量較高。游離或共生固氮效率都以夏季最高，秋季次之，冬季最低。6 年生木麻黃與水黃皮生育地因地表植群生物量較 2 年生的生育地大，枯落物含量較高，因而地表土壤含較高有機質，微生物聚集分解加速，土壤酵素活性旺盛，養分循環較為快速。

生長於此生育地之木麻黃與水黃皮，林齡雖相同，惟生長差異極大。優勢生長之苗木，其土壤之游離固氮或根瘤固氮速率顯著高於劣勢生長之苗木，這些固氮效率可以幫助植株獲取較佳的氮養分來源；此外土壤磷酸酵素活性同樣以優勢生長苗木之土壤中較高，顯然海岸生育地的土壤生物性質（固氮菌、菌根菌、土壤酵素），對於造林木的生長具有關鍵性的角色。

陸、參考文獻

- 林子超 (2002) 潛藏於土壤中的有益真菌菌根菌。自然保育季刊。40:36-39。
- 林良平 (1993) 土壤微生物學。南山堂出版社 pp.291-353。
- 林青平、陳財輝、邱志郁 (2005) 苗栗後龍海岸砂丘林土壤酵素活性的空間和季節性變化。台灣林業科學 20(2): 157-166。
- 胡弘道(1990)林木菌根。千華出版公司。244-615 頁。
- 柯勇 2002 植物生理學。藝軒出版社 pp. 365-394。
- 顏江河、胡弘道、鍾旭和(1999)鋁在煤礦棄土地琉球松菌根造林木的聚積。中華林學季刊。32(3):313-322。

- Abbott, L. K. and A. D. Robson (1984) The effect of mycorrhizae on plant growth. In: VA mycorrhiza, C. L. Powell and D. J. Bagyaraj (eds). CRC Press, Boca Raton, pp.113-130.
- Bethlengalvay, G. J., M. S. Brown, R. N. Ames and R. S. Thomas (1982) Effects of drought on host and endophyte development in mycorrhizal soybeans in relation to water use and phosphate uptake. *Physiologia Plantarum* 72:565-571.
- Crossett, R. N. and B. C. Loughman (1966) The absorption and translocation of phosphorus by seedlings of *Hordeum vulgare* L. *New Phytologist* 65:459-468.
- Hill, S. (1992) Physiology of nitrogen fixation in free-living heterotrophs. In *Biology Nitrogen Fixation*. Chapman and Hall, New York. pp. 87-134.
- Kimura M, I. Nio, T. Murumoto, S. Kanezawa and M. Tsutsui (1994) *Soil biochemistry*. Tokyo. Asakura. pp. 219.
- Langenfeld-Heyser R., J. Gao, T. Ducic, P. H. Tachd, C. F. Lu., E. Fritz, A. Gafur and A. Polle (2007) *Paxillus involutus* mycorrhiza attenuate NaCl-stress responses in the salt-sensitive hybrid poplar *Populus × canescens*. *Mycorrhiza* 17:121-131.
- Meyer, J. R. and R. G. Linderman (1986) Selective influence on population of rhizosphere or rhizoplane bacteria and actinomycetes by mycorrhizas formed by *Glomus fasciculatum*. *Soil Biology and Biochemistry* 18:191-196.
- Mengel, K and E. A. Kirkby (2001) Nitrogen and sulphur assimilation. *Principles of plant nutrition* 5th. Kluwer academic publishers pp. 168-177.
- Nelson, D. E. (1987) The water relations of vesicular-arbuscular mycorrhizal systems. In: *Ecophysiology of VA mycorrhizal plants*. G. Safir (Ed.) CRC Press Boca Raton pp.71-91.
- Oda, S. and V. Jos (2000) *Azospirillum*, a free-living nitrogen-fixing

bacterium closely associated with grasses: genetic, biochemical and ecological aspects. FEMS Microbiology Reviews 24: 487-506.

O'keefe, D. M. and D.M. Sylvia (1990) Mechanisms of the vesicular-arbuscular mycorrhizal plant-growth response. In: Handbook of Applied Mycology, Vol. 1, D. K. Arora, B. Rai, K. G. Muderji, and G. R. Knudsen (eds), Marcel Dekker, New York pp.35-54.

Parfitt R. L. (1979) The availability of phosphorus from phosphate-geothite bridging complex: Desorption and uptake of ryegrass. Plant and Soil 53:55-65.

Skujins, J. (1978) History of abiotic soil enzyme research. In: Soil Enzymes. R. G. Burns (ed.) Academic Press. New York. pp.1-49.

Susanne K. and M. G. Douglas (2000) Acid and alkaline phosphatase dynamics and their relationship to soil microclimate in a semiarid woodland. Soil Biology and Biochemistry 32: 179-188

柒、附錄

研究團隊說明

序號	機 關 名 稱	單 位 名 稱	研 究 人 員	職 稱
計畫主持人	國立中興大學	森林系	顏江河	副教授
工作人員	國立中興大學	森林系	李苑瑋	博士生
工作人員	國立中興大學	森林系	陳怡妙	碩士生
工作人員	國立中興大學	森林系	呂政芳	碩士生
工作人員	國立中興大學	森林系	藍星宇	碩士生
工作人員	國立中興大學	森林系	黃家瑩	碩士生
工作人員	國立中興大學	森林系	尤莉蓁	碩士生



劃定樣區收及地表枯落物



選取水黃皮樣木，清除雜草



挖取水黃皮根瘤與土壤



水黃皮根瘤



木麻黃根瘤



野外根瘤固氮速率測定



培養箱測定游離固氮速率



培養箱測定游離固氮速率



酵素測定



樣木全株伐採



木麻黃全株枝條採樣



木麻黃全株根部採樣

期中簡報委員意見回覆表

審查委員	審查意見	意見回覆
郭幸榮 教授	1.請將研究目的予以補強。	謝謝委員建議，在期末報告中補強。
	2.請增加取樣地點及林木年齡，以獲得更充分相關資訊，達到研究目的。	本計畫檢測項目多，三個季節的採樣株數達48株，後續的試驗包括全株收穫（含根系），因此現實面上，實在無法再增加採樣地點與林木年齡。
	3.是否有季節變異？理想的取樣季節為何？請務補強。	本計畫已分夏、秋、冬採樣（因計畫期限之問題，無春季採樣），證實具有季節性變化。
廖天賜 教授	1.標題「造林木」範圍太廣，與材料只有兩種差距太大。	題目的訂立確實不宜，然已為委外計畫題目，恐怕無法隨意更改，將於文章發表時更正。
	2.材料用「不同造林年度」建議改用「不同林齡」較妥。	同意委員之建議。
	3.不同年齡林木之根瘤量是否有差異？	已列在期末報告。
	4.酶的功能與氮磷的吸收能力相關性為何？建議在報告中說明。	酶的功能在於將土壤中無效性的氮與磷轉化成有效性，以供植物根系的吸收利用，直接表現在植物的生長上，惟土壤中雖具有足量的有效養分，仍須有健全的根系(菌根共生)始能達到吸收功能。
	5.測定游離固氮潛能是否代表根瘤在水黃皮或木麻黃有無專一性？或同一菌種有固氮能力之差異？	木麻黃與水黃皮的固氮根瘤分屬不同種類(前者放線固氮菌、後者根瘤菌)，游離固氮菌又是另一種固氮菌，本計畫並不探討固氮菌種類，僅測定土壤與根系的固氮效率。
陳財輝 研究員	1.請註明「期中報告」。	謝謝委員指正。
	2.前人研究項目項下菌根功能宜分項並請標明數字，較易區分。	謝謝委員建議。
	3.P.2 白楊學名及P.4 水黃皮學名有誤？	謝謝委員指正。
	4.固氮作用(P.3)英文名請確認是否正確？	固氮作用以 dinitrogen fixation 或 nitrogen fixation 都在教科書上可見

	5.表 1、2、3 格式宜修正，建議用橫向表格以及土壤深度請標示？	謝謝委員建議。
	6.表 4 之格式宜修正，以及單位宜改為 ton/ha？P.7 劣勢木？	謝謝委員建議。
	7.表 5、6、7 格式宜修正。	謝謝委員建議。
	8.參考文獻格式宜統一。	謝謝委員指正。

期末簡報委員意見回覆表

審查委員	審查意見	意見回覆
郭幸榮 教授	1.請將 urease 作用基質來源在海岸林木麻黃生態系中佔總 N 比例或重要性予以補強。	本計畫探討土壤酵素主要想瞭解貧瘠的海岸生育地，是否因地上植株的差異性，而有不同的酵素含量，致於酵素的來源與作用基質特性，以及其所提供的 N 來源比列，尚難評估。
	2.請將游離固氮作用在本生態系的重要性依研究結果予以概述。	游離固氮作用對生態系的氮供給評估，需要有更詳實的室內試驗配合野外調查數據，以目前一年的研究成果不宜驟下定論。
	3.請將木麻黃及水黃皮枯落物的氮含量與其他樹種的枯落物作比較與枯落物分解速率的相關性。	木麻黃及水黃皮枯落物的氮含量與其它研究之含氮量(0.75%~1.67%)差異不大。致於分解速率的相關性受環境因子影響更大，因此不能僅由氮含量考慮分解速率。
廖天賜 教授	1.在短期內有如此豐富的成果，非常令人敬佩，符合期末省查標準。	謝謝委員建議。
	2.部分文字錯誤，請再仔細校正。	謝謝委員指正。
	3.表 3，土壤含氮量並非如文內所示之趨勢，請再檢討。	謝謝委員指正。

陳財輝 研究員	1.報告缺中、英文摘要，結論可供養分貧脊海岸林養份管理參考。	已補充，謝謝委員指正。
	2.P.3，Langenfeld、Heyser 之 et al.漏列，另白楊學名 <i>populus × canescens</i> 之x建議去除。	已補充，謝謝委員建議。
	3.P.5，Kimura et al. 文獻漏列，et al. 是否為斜體請統一用法。	已補充，謝謝委員指正。
	4.P.10，海岸林土壤全氮量極低，測值幾乎為平常值之 1/10 左右，有可能取樣地點及度貧瘠，建議日後有類似試驗時增加土壤試材的分析量，以減少誤差的發生。	謝謝委員建議。
	5.P.11，表 4 土壤有效磷 1.62~38.69 $\mu\text{g/g}$ 之值在表 4 中找不到？另表 5 有效磷含量在 0.09~14.80 $\mu\text{g/g}$ 之 0.09 亦在表 5 找不到，煩請確認原始資料？	已更正，謝謝委員指正。
	6.P.12~13，圖 9~12 之縱軸表示不清，柱狀圖宜以黑白格線相間較佳。	謝謝委員建議。
	7.P.18，表 13、14 之 P 為正體或斜體，請統一。	謝謝委員指正。
	8.表太多，可否考慮 22 與 23 合併，其他 20 與 21，18 與 19，13 與 14，11 與 12，表 4 與 5，表 2 與 3 亦同？	謝謝委員建議。