

# 红树林生态系统微生物的分解过程及其在营养循环中的作用\*

## MICROBIAL DECOMPOSITION AND ITS ROLES IN NUTRIENT RECYCLE IN MANGROVE ECOSYSTEM

张瑜斌 林 鹏 庄铁诚

(厦门大学生命科学学院 厦门 361005)

中图分类号 P714. +5 文献标识码 A 文章编号 1000-3096(2003)04-0009-04

红树林是热带、亚热带海岸潮间带的木本植物群落<sup>[1]</sup>。生态系统中,分解是复杂有机物矿化为简单无机物的过程,参与此过程的主要分解者——微生物是生态系统营养结构、物质循环和能量流动不可缺少的成分。自20世纪80年代初期以来,随着对海岸湿地生态系统认识的逐步深入,红树林生态系统凋落物的微生物分解过程研究陆续展开,已有不少有关分解过程中的微生物类型及其演替、微生物数量变化、微生物的分解酶活性、分解过程中的生理生化特征和微生物在该系统营养循环中的作用等方面的研究报道,本文综述了这些方面的研究进展。

### 1 参与分解的微生物类型

分解是众多生物与环境因子共同作用的结果。Kohlmeyer等1995年的研究表明,在红树林生态系统中,分解过程有动物也有微生物参与,其中微生物在分解过程中起着重要的作用。庄铁诚等1992年证明,微生物分解过程有细菌、真菌、放线菌等微生物类型共同参与。虽然分解过程中细菌数量在微生物总菌数中占有绝对优势,但目前尚不知细菌、真菌和放线菌等微生物类型在分解过程的相对贡献率分别是多少,仅只对分解过程的丝状真菌种类研究得较多,分解过程中的其他微生物种类到目前还比较模糊。

### 2 分解过程中的微生物数量变化

根据庄铁诚等1992年的研究,秋茄(*Kandelia candel*)凋落叶的自然腐解过程中微生物总菌数在其半腐解周期内(6周)呈曲线上升,到叶片半腐解时(第6周)最大,然后随之下降,细菌数变化情况与总

菌数一致,半腐解周期内,丝状真菌高峰值出现在第3周,随后有所减少,而放线菌呈斜线减少,其高峰值出现在第1周。与此同时,8周内的腐解过程中,微生物主要生理类群的数量变化各异,氨化细菌变化趋势是增加,高峰值出现在第4周,亚硝化细菌和反硝化细菌都减少,而纤维分解菌在分解的第4周最多,第6、8周反比第2、4周显著减少,甚至接近或少于原来叶面上的纤维分解菌数。表明在分解的前期,氨化细菌和纤维分解菌在生物大分子初始矿质化中起着主要作用,随着分解过程的深入,这些大分子物质减少,以致于氨化细菌和纤维分解菌随之减少。整个分解过程中,细菌数量有绝对优势,占总菌数的96%~99%以上,但仅以此认为细菌是落叶分解起主要作用的微生物类型尚欠充分,因为细菌个体大小比真菌小得多,尽管数量占优势,但单位体积内的生物量并不一定多于真菌,再者我们还不知道各种类型微生物产生的具分解作用的酶的量及活性大小在整个分解过程中的作用及其差异。

### 3 分解过程中的酶活性及生理生化特征

红树的凋落物含有大量的纤维素和木质素,因此,有关纤维素和木质素分解酶的研究较多。Singh等1992年研究真菌对木榄(*Bruguiera gymnorhiza*)叶的

\* 国家自然科学基金资助项目30270272号。

第一作者:张瑜斌,出生于1970年,博士,主要从事海洋微生物与海洋生态学的研究。E-mail: yubin907@hotmail.com

收稿日期:2001-01-18;修回日期:2001-09-20

纤维素分解时,在其分离到的真菌中,除毛霉(*Mucor* sp.)外,其他真菌也能分解纤维素,说明大多数真菌能产生纤维素酶。Raghukumar等1994年实验室内接种了5种高等真菌(*Cladosporium herbarum*, *Fusarium moniliforme*, *Grenalia basiminuta*, Hyphomycete XVII和*Halophytophthom vesicula*)和1种低等真菌(*Schizopharium mangrovei*)对正红树(*Rhizophora apiculata*)叶片进行分解研究,发现在0~21d的第1个分解阶段内,所有测试种的纤维素酶产量通常最大,在28~60d的第2个分解阶段,所有种类的本聚糖酶产量较多,各个时期的碎屑中均或多或少产生果胶酶、淀粉酶和蛋白酶,碎屑的所处生化阶段,微生物的种类与其生物量,以及相关微生物酶活性的相互关系决定了碎屑分解的生化状况。将其结果和上述关于分解过程中的纤维分解菌的数量变化综合考虑,可推得叶分解过程中,纤维素的分解似乎要优先于木质素的分解。Pointing等1999年研究了5种红树林真菌(*Hyphoxylon oceanicum*, *Jurella aricemniae*, *Lignicola laevis*, *Saronyella lignicola*和*Trematosphaeria mangrovei*)的胞外纤维素分解酶,发现当静止培养在液体生长培养基时,产生胞外的内切葡聚糖酶、纤维二糖水解酶和 $\beta$ -葡萄糖苷酶,振荡培养则使酶生产完全抑制,增加盐度通常会导致酶产量下降,但各菌株反映不一,只有*Jurella aricemniae*在0~34范围内,不受盐度影响<sup>[2]</sup>。除纤维素酶外,红树林微生物也产生分解木质素的酶。Raghukumar等首次研究了红树林中一种海洋担子菌*Flawdon flavus* (strain 312)产生的木质素修饰酶<sup>[3]</sup>。该菌能在24d内将<sup>14</sup>C标记的合成木质素的24%矿化为CO<sub>2</sub>,当其在低N培养基中生长时,产生三组主要胞外木质素修饰酶(Lignin modifying enzymes, LMEs):依赖于Mn的过氧化物酶(Manganese dependent peroxidase, MDP),木质素过氧化物酶(Lignin peroxidase, LIP)和漆酶(laccase)。在高氮培养基中,可检测到低活性的MDP和漆酶,但检测不到LIP,在含有木质素纤维素基质作唯一碳源和氮源的培养基中,可测到相对高的MDP和中等水平的漆酶活性,却难以测到LIP活性,LMEs的产生在人工海水培养基中也能检测到<sup>[3]</sup>。除真菌外,红树林放线菌也能产生具分解活性的酶,如郑志成等1993年研究的秋茄(*Kandelia candel*)根际链霉菌146(*Streptomyces* sp.146)能产生几丁质酶,该酶能被多种几丁质诱导,有机氮源能促进该酶的合成。该菌在添加1.5%玉米浆或2.0%麸皮的

诱导培养基中发酵的酶活性较高。产酶适宜培养基初始pH为7.0,适宜温度30℃,它对几丁质水解活性pH范围为3~8.5,最适pH为5.5,在pH为4~7.5范围内较稳定,且该酶在30~60℃之间酶活性随温度升高而增高,并且较稳定。Wu1993年的研究也证实红树林内的大部分微生物能产生纤维素酶、果胶酶、蛋白酶、脂肪酶和琼脂糖酶等多种有用的酶。红树林区含有丰富的纤维素、木质素和几丁质等大分子有机物,因此微生物酶活性的研究在红树林生态系统的分解过程与营养循环中有着重要的生态意义。对微生物酶活性的定量分析不仅有助于我们理解分解过程的动力学和机理,而且为寻找应用于工业生产酶制剂的微生物资源提供了新的途径。然而在世界主要的红树林区,有关红树林微生物胞外酶的研究并不多见。

分解过程是微生物作用的酶促反应过程,其间伴随着复杂的生理生化变化。在庄铁诚等1992年的研究中,秋茄叶的自然分解过程在检测到微生物及其生理类群数量的变化同时,叶的可溶性糖、全磷含量随落叶腐解周期的延长而明显降低,尤其是可溶性糖,在腐解第1周后迅速降低,经过第3周后趋于平缓,全磷含量的降低也是在第3周后变幅较小,与此同时氮的含量则迅速增加,第1个高峰期出现在腐解后第1周,直至半腐解期(第6周)达最高峰值,因此C/N值迅速趋于下降。Singh等1992年对木榄叶分解的研究也证明随分解过程的进行,叶碎屑C/N值下降,营养价值提高。这可能是有机碳含量高的有机物如纤维素、木质素等在早期分解后糖类被迅速淋溶。Raghukumar等1995年用凋落袋试验,详细研究了正红树叶分解期间各类微生物的定居顺序、密度和生物量,及伴随的碎屑生化变化,观察到3个阶段的分解过程:(1)原生动物Thraustochytrids和真菌*Cladosporium herbarum*与*Halophytophthom vesicula*在第1周内定居于碎屑,其特征是干质量快速减少,蛋白质、还原性葡萄糖、酚和纤维素减少。(2)大多数碎屑有机成分在21d内下降到最低水平,伴随着真菌和细菌生物量的增加,真菌和细菌总生物量在21d和35d分别占干质量的0.052%和0.065%,蛋白质量并不随降解和微生物量增加而增加,然而C/N值下降。(3)真菌总生物量和细菌总生物量分别在3和5周内下降,然而,原生动物Thraustochytrids和海洋真菌种类如*Grenalia basiminuta*和Hyphomycete XVII到56~60d达到最高密度,最初出现在碎屑中的大多数种类能在

分解的最后阶段(56~60 d)观察到。在 Raghukumar 等 1995 年的研究中, C/N 值变化与前述一致, 微生物生物量的变化和整个过程的不同种类的密度变化及伴随的系列生化变化结果表明, 分解过程中确实存在着起主要作用的优势种类, 细菌、真菌和微小的原生动在红树林碎屑分解过程中都起着作用, 但迄今为止, 碎屑分解过程中不同微生物在时间尺度和碎屑不同成分转移中的相对重要性研究还很少。

#### 4 分解过程中的竞争与演替

分解过程有多种微生物参与, 众多的微生物在分解过程中必然产生竞争, 从而导致演替现象的发生。Tan 等 1995 年研究了在红树植物白海榄雌 (*Avicennia alba*), 柱果木榄 (*Bruguiera cylindrica*) 和正红树的木材上单独和混合培养真菌 *Agialus parvus*, *Lignincola laevis* 和 *Verniculina enalia* 的生长和子囊果的形成。在单独的纯培养中, 这些真菌在三种木材上生长很好, 并且除 *Agialus parvus* 在木榄上外, 三种真菌均形成丰富的子囊果, 但当 2 种或 3 种真菌混合培养时, 会延长孢子形成的时间, 并且会影响子囊果形成的丰度。*Agialus parvus* 在白海榄雌和正红树上的孢子形成明显受到 *Lignincola laevis* (或 *Lignincola laevis* 与 *Verniculina enalia* 的组合) 的抑制而减少, *Lignincola laevis* 的孢子形成受 *Agialus parvus* 或 *Verniculina enalia* 及二者组合的抑制, 相反 *Lignincola laevis* 却促进了 *Verniculina enalia* 在三种木材上的子囊果形成, 由此表明分解过程中真菌之间的相互作用关系有抑制也有促进。在野外的实际分解过程中远比这种情况复杂。Newell 1997 年的研究更具说服力<sup>[4]</sup>, 将没有微生物的大红树 (*Rhizophora mangle*) 叶或叶盘片 (disks) 接种海洋真菌或 *Halophytophthom* 属 (海洋卵菌的主要属) 的单种纯培养物, 然后将这些叶或叶盘片放置在 2 个红树林港湾的自然微生物区系中, 或者放置在含有 *Halophytophthom* 属的 2 个种的实验海水中, 这两个种有平等的机会占据新鲜叶。结果发现, 普遍存在的海洋卵菌 *H. wescicula* 相对 *Halophytophthom* 属的其他种和其它真菌而言是一个较有能力的竞争者, 不管是作为初级还是次级竞争者都是如此, 唯有对高-中潮带腐朽飘浮物上常见的真菌 *Dendryphiella salina* 是一个例外。相对 *H. wescicula* 而言, *H. spinosa* 是一种较弱的竞争者, 虽然它不会被 *H. wescicula* 取代, 但当 *H. spinosa* 较好地建立起种群时, 它能减少 *H. wescicula* 占

据的机率。*H. bahamensis* 通常不形成孢子囊, 但从它一进入的生存范围开始, 就能抑制 *H. spinosa*, 却不能抑制 *H. wescicula*。如果细菌菌膜先于 *Halophytophthom* 属出现在叶上时, *Halophytophthom* (包括 *Halophytophthom wescicula*) 的定居机率急剧受到抑制 (在 48 h 的菌膜上约 70%~90% 受到抑制)<sup>[4]</sup>。由此可知叶分解过程中微生物的竞争十分复杂, 实际生境的分解过程中, 这种竞争或促进的相互关系又受到诸如基质类型、潮汐、盐度、动物碎食等诸多因素的综合影响, 交织在一起。微生物的这种相互作用关系的结果在整个分解过程中无疑导致了演替的发生。不同演替阶段中出现的一些真菌类型如表 1 所示, 从表 1 可以看出, 定居在不同类型基质上的真菌存在明显不同的演替系列, 一定程度上存在着寄主专一性, 树皮和木材上的演替差异也可能与两种不同基质中的单宁 (tannin) 含量不同对真菌发育的影响不一致有关。值得注意的是目前只研究了演替中的真菌成分, 忽视了其他成分, 而正如 Newell 等的研究一样, 实际上演替中细菌对真菌的抑制作用相当大<sup>[4]</sup>, 无论如何都不能忽视。因此, 在研究分解过程中的演替时, 必须同时研究微生物的不同成分和种类在不同时期的变化, 并考虑到其它因子对演替的综合作用。

#### 5 微生物在营养循环中的作用

现在日趋认识到水生生态系统中大多数的营养循环是以可溶性形式进行的, 而在先前的红树林生态系统的营养循环研究中, 重点研究的是颗粒而不是可溶性成分。近来, 也开始出现了有关可溶性营养物质的研究报道。Lacerda 等 1995 年对大红树 (*Rhizophora mangle*) 林和白骨壤 (*Avicennia schaueriana*) 林土壤中的整个有机物和糖、氨基酸、氨基糖、氮含量以及这些物质在不同土壤深度和林型间的差异研究进一步肯定了土壤中的有机物的主要来源是生长在其中的红树植物, 这些有机物或积累或释放进入邻近的生态系统。在这些有机物形成可溶性物质进入邻近的生态系统中, 微生物起到了重要作用。对红树林凋落物的研究已经确认, 除了一些例外, 微生物的富集常先于食碎动物的摄食消费, 被微生物富集的碎屑通常对食碎屑动物更具吸引力, 这可能是因为高效的氮和碎屑碳有利于消化, 但在凋落物或碎屑的分解过程中, 与微生物有关的可溶性物质的生产和淋溶研究极少。

微生物在红树林生态系统分解过程中的重要作

表 1 不同演替阶段红树林基质上出现的一些真菌类型

基质类型	演替阶段			参考文献
	前期	中期	后期	
木榄 ( <i>Bruguiera cylindrica</i> ), 正红树 ( <i>Rhizophora apiculata</i> )	<i>Ligincola laevis</i>	<i>Verruculina enalia</i> , <i>Lulworth</i> sp.	<i>Aingalus parvus</i>	Leong W.F. 等,1991 年
正红树 ( <i>Rhizophora apiculata</i> )	<i>Halosarpheia minuta</i>	<i>Lulworthia</i> <i>grandispora</i>	<i>Manglicola guatemalensis</i> , <i>Anthastomella</i> sp., <i>Capillatispira corticola</i> , <i>Hypophloeda rhizospora</i> ,	Hyde K. D.,1991 年
木果楝 ( <i>Xylocarpus granatum</i> )	<i>Lulworthia</i> <i>grandispora</i>	<i>Diplodia</i> sp., Coelomycetes	<i>Xylomyces</i> sp., <i>Cirrenalia</i> spp., <i>Periconia prolifica</i> , <i>Leptosphaeria australiensis</i> , <i>Lulworth</i> spp., <i>Halosarpheia marina</i> , <i>Calathella</i> sp., <i>Hypoxyylon oceanicum</i>	Hyde K. D.,1991 年

用已不用置疑,然而对各类微生物在分解过程中不同阶段的相对贡献大小仍一无所知,尽管注意到总的分解研究,根据 Alongi 1994 年, Newell 1996 年和 Bano 等 1997 年<sup>[5]</sup>的报道,现在也仅对细菌在营养循环中的作用有所了解。沉积物细菌通常被当成原生动物的必需食物,形成海底食物网的基础,但是作为有机碎屑的矿化者和必要营养的循环者,细菌具有同等重要的作用。Alongi 1994 年的研究表明细菌的营养循环功能在热带红树林和海岸沉积物中比它们的营养功能更重要,热带地区的这些系统中的细菌,相比高纬地区的系统而言,它们一般更丰富,更具生产性。热带水生生态系统中,很大程度上,细菌群落能沉降碳粒,处理大多数能量和营养,但它们很少吸收营养,大多数细菌在沉积物中处于一种未消费状态,自然死亡、沉积,随着下一个细胞世代的消耗、矿化和循环,这些物质要么形成新的生物量,要么形成可溶解的物质,热带水生沉积物中的细菌最终受可溶的颗粒碎屑的输入控制,自然的死亡和循环。Newell 1996 年认为红树林不同于盐沼,浸没的凋落叶很少有真菌定居其中,但是可以很快被卵菌(尤其是 *Hilophytophthora vesicula*) 普遍的占据,细菌在凋落叶的分解中可

能起到重要的作用。Bano 等的研究也认为红树林生态系统中细菌在有机物循环中有着重要作用<sup>[5]</sup>。看来红树林生态系统的营养循环中,细菌的作用可能比其他类型微生物更为重要,但这样的观点仍缺乏充分的实验证据,有待于更深层次的研究。

#### 参考文献

- 1 林 鹏. 中国红树林生态系. 北京: 科学出版社, 1997.1
- 2 Pointing S B, et al. Extracellular cellulolytic enzyme profiles of five lignicolous mangrove fungi. *Mycological Research*, 1999, 103(6): 696-700
- 3 Raghukumar C, et al. Lignin modifying enzymes of *Flavodon flavus*, a basidiomycete isolated from a coastal marine environment. *Applied and Environmental Microbiology*, 1999, 65(5): 2103-2111
- 4 Newell S Y, et al. Competition among mangrove oomycetes, and between comycetes and other microbes. *Aquatic Microbial Ecology*, 1997, 12(1): 21-28
- 5 Bano N, et al. Significance of bacteria in the flux of organic matter in the tidal creeks of the mangrove ecosystem of the Indus River delta, Pakistan. *Marine Ecology - Progress Series*, 1997, 157: 1-12

(本文编辑:张培新)