

DOI: 10.5846/stxb201608011581

刘捷豹, 陈光水, 郭剑芬, 杨智杰, 李一清, 林成芳, 杨玉盛. 森林土壤酶对环境变化的响应研究进展. 生态学报, 2017, 37(1): 110-117.

Liu J B, Chen G S, Guo J F, Yang Z J, Li Y Q, Lin C F, Yang Y S. Advances in research on the responses of forest soil enzymes to environmental change. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(1): 110-117.

森林土壤酶对环境变化的响应研究进展

刘捷豹¹, 陈光水^{1,2}, 郭剑芬^{1,2}, 杨智杰^{1,2,*}, 李一清¹, 林成芳^{1,2}, 杨玉盛^{1,2}

1 福建师范大学地理科学学院, 福州 350007

2 福建师范大学湿润亚热带山地生态国家重点实验室培育基地, 福州 350007

摘要: 全球气候变化已是不争的事实, 对陆地生态系统特别是森林生态系统物质循环将产生显著的影响。土壤酶是森林土壤物质循环的主要限制因素之一, 对气候变化的响应近年来受到广泛关注。由于森林土壤酶对全球气候变化的响应研究是预测未来环境变化对森林生态系统过程影响的关键, 因此, 着重综述了森林土壤酶对环境变化尤其是全球变暖和氮沉降响应方面的研究, 并分析了未来研究的主要方向。环境变化会引起土壤 pH、水分及其营养成分的变化, 而这些变化会反作用于土壤酶的活性和稳定性。森林土壤酶对增温的响应, 不仅与酶的种类以及增温的温度范围和持续时间有关, 还与土壤类型有关, 是多种因子综合作用的结果。森林土壤酶对氮添加的响应与林分类型和土层类型有关, 受复合氮的影响更大。建议未来的研究应加强酶的基本性质对环境变化的响应研究, 注重林分类型、土层类型导致的差异, 强化多因素的交互作用, 并进行长期、综合的观测。

关键词: 气候变化; 增温; 氮沉降; 土壤酶; 活性

Advances in research on the responses of forest soil enzymes to environmental change

LIU Jiebao¹, CHEN Guangshui^{1,2}, GUO Jianfen^{1,2}, YANG Zhijie^{1,2,*}, LI Yiqing^{1,2}, LIN Chengfang^{1,2,*}, YANG Yusheng^{1,2}

1 School of Geographical Science, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

2 State Key Laboratory of Subtropical Mountain Ecology (Founded by Ministry of Science and Technology and Fujian Province), Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

Abstract: Global climate change is an indisputable fact and this change has a significant impact on terrestrial ecosystems, especially the material cycles of forest ecosystems. Because soil enzymes play a predominant role in soil material cycles, the responses of forest soil enzymes to environmental change have been receiving increasing attention recently. These responses are key for the prediction of the impacts of future climate change on forest ecosystem processes. Therefore, this review summarizes the latest research on the responses of forest soil enzymes to environmental change, especially global warming and nitrogen deposition, and provides some suggestions for future areas of research. Environmental change will lead to changes in soil pH, moisture, and nutrients, but these changes will feed back into the activity and stability of soil enzymes. The responses of forest soil enzymes to warming are comprehensive, not only related to the type of enzyme and the range and duration of the increased temperature but also to soil types. The responses of soil enzymes to nitrogen addition are related to the types of forest and soil, and the effects of compound nitrogen deposition are greater. Future research should strengthen the dynamic response of enzymatic characterization and pay more attention to the different enzymatic responses induced by different forests and soils and to interactions between multiple factors. Additionally, long-term comprehensive observations are necessary.

基金项目: 国家自然科学基金重点资助项目 (31130013); 国家自然科学基金面上资助项目 (31270584); 国家“973”计划资助项目 (2014CB954003)

收稿日期: 2016-08-01; 修订日期: 2016-11-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhijieyang@fjnu.edu.cn

Key Words: climate change; global warming; nitrogen deposition; soil enzymes; potential activity

随着人类社会的快速发展及随之而来的大量施肥和化石燃料的燃烧,氮沉降已经成普遍现象,影响到土壤养分循环,尤其是有机营养物的矿化^[1-4]。由于温室效应,21 世纪末气温预计还将增加 0.3—4.8 °C (IPCC, 2014);气候变暖和氮沉降已经成为影响人类活动的两个最主要的全球环境变化因子。

环境改变会对微生物活性和群落组成产生直接的影响,也能通过影响植物和土壤动物而对微生物群落产生间接的作用,最终影响土壤酶活性^[6-7],从而影响到陆地土壤碳、氮、磷等的物质循环。酶是有机质分解、周转和矿化的主要生物催化剂,也是土壤碳、氮、磷循环的主要限制因素之一^[8-9],因此,土壤酶活性监测已经成为土壤学研究的重要内容之一。

森林是陆地最主要的碳库之一^[10],在全球碳循环中扮演了重要角色^[11-12]。因此,研究森林土壤酶对环境因子变化的响应,不仅有利于了解土壤碳、氮、磷等养分循环过程对环境变化的响应,也可为深入研究环境变化对森林土壤的作用机制以及未来气候变化下土壤碳排放的预测提供依据,有助于促进生态系统与全球变化研究的理论拓展。1985 年至 2016 年 10 月,科学引文索引数据库(web of knowledge)核心合集的检索结果表明,土壤酶方面研究论文已超 1400 篇,而森林土壤酶的研究论文仅有两千多篇,这显然与当前森林碳汇研究热点不成比例。

近几年来,国内外关于土壤酶的综述文章主要以农田生态系统为主^[7,13-14],森林土壤酶的专题综述文章很鲜见,这未能满足当前森林生态学和森林土壤酶学发展的要求。因此,本文综述了森林土壤酶对环境变化响应的研究动态,为森林土壤酶的进一步研究提供有益的参考。

1 森林土壤酶及其主要影响因素

环境变化(如气候变暖和氮沉降等)会引起土壤 pH^[15,62]、水分^[17]及其营养成分的变化^[2],而土壤水分、pH 值、空气、温度、团聚体、矿质元素和有机质均不同程度地影响着土壤酶的活性及稳定性^[18]。因此,本节主要简述与环境变化有关的 pH、温度、水分以及营养成分同森林土壤酶的关系。

土壤水分状态对酶活性有一定的影响^[19],在某些情况下甚至是关键性的驱动因子^[20]。一般情况下,在土壤含水量较低时,土壤酶活性较低,但当土壤过湿时,酶活性也会受到抑制^[17-18,21,26]。A' Bear 等^[27]对腐生担子菌介导的山毛榉(*Fagussylvatica*)分解实验结果表明,提高土壤湿度后,除亮氨酸氨肽酶外, β -葡萄糖苷酶、纤维二糖水解酶、 β -木糖苷酶、N-乙酰-氨基葡萄糖苷酶、酸性磷酸酶、过氧化物酶以及酚氧化酶活性显著提高。

土壤 pH 不仅决定有机分子功能基团的离子化、影响酶和底物的构象、酶对土壤颗粒的吸附性以及酶必需辅助因子(非蛋白组分)的溶解性,使大多数土壤酶在特定的 pH 范围内表现出最大的活性和稳定性^[28-30];土壤 pH 还可通过影响微生物的活性而影响酶的活性,甚至使得微生物分泌的胞外酶适应了土壤的酸碱环境、产生更稳定的微生物酶^[33]。因此,不同的酶在不同的土壤中,酶活性最大时的最适 pH 会有所不同^[34]。从区域的角度来看,Sinsabaugh 等^[35]对温带为主的 40 种生态系统的酶进行 Meta 分析发现, β -1,4-葡萄糖苷酶、纤维二糖水解酶、 β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶、磷酸酶、亮氨酸氨肽酶、酚氧化酶和过氧化酶的活性均与土壤 pH 显著相关,其中亮氨酸氨肽酶、酚氧化酶和过氧化酶活性总体上随 pH 的增高而上升,而 β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶的活性与土壤 pH 呈负相关。

在不同地区及不同的植被下,土壤 pH 和酶活性的关系有所不同。例如:Rodríguez-Loínaz 等^[36]对伊比利亚半岛的混合橡木林土壤研究后发现,其 pH 与酰胺酶和芳基硫酸酯酶活性呈正相关,而与酸性磷酸酶的活性呈负相关关系。吴际友等^[37]研究了长沙市城郊地区马尾松混交林、杉木混交林、香樟林、枫香林和湿地松林 5 种典型林分土壤的脲酶、过氧化氢酶、酸性磷酸酶、纤维素酶后发现,4 种酶与 pH 值均呈不同程度的负相关。易海燕^[38]对岷江上游山地森林/干旱河谷交错带的幼林、阔叶混交林、灌木林、针阔混交林、次生林等 5

个植被类型的土壤酶进行研究表明,脲酶、过氧化氢酶、蔗糖酶和蛋白酶活性均与土壤 pH 呈负相关。Guan 等^[39]对新疆三公河流域附近的 4 种植物群落研究发现,除过氧化物酶外,土壤 pH 值与多酚氧化酶、 α -1,4-葡萄糖苷酶、 β -1,4-葡萄糖苷酶、N-乙酰- β -氨基葡萄糖苷酶、 β -D-纤维二糖水解酶以及 β -木糖苷酶活性呈正相关。

此外,不同森林土壤酶具有不同的最适 pH 值。Wittmann 等^[33]对芬兰中部的樟子松林和云杉冷杉林的土壤进行分析后,发现半纤维素酶和纤维素酶的最适 pH 是 3—4,磷酸单酯酶、硫酸酯酶、氨肽酶、N-乙酰-氨基葡萄糖苷酶的最适 pH 为 4—5。Niemi 等^[40]研究发现,土壤中亮氨酸氨肽酶最适 pH 一般为 7.5 或更高,芳香基硫酸酯酶、 β -葡萄糖苷酶、 β -木糖苷酶、酯酶、磷酸二酯酶的最适 pH 为 4-5.5,纤维二糖水解酶的最适 pH 为 4-5, α -葡萄糖苷酶的最适 pH 低于 5.5,但在 pH7.0 时也能表现出高活性。几丁质酶、酯酶、磷酸二酯酶、磷酸单酯酶的最适 pH 随着土壤 pH 而改变。用 0.5mol/L 的乙酸缓冲液在 pH5.5 的条件下测定土壤中的芳香基硫酸酯酶、磷酸二酯酶和磷酸单酯酶的活性最大。Turner^[34]研究了巴拿马热带森林 7 种土壤中与碳、氮、硫、磷循环相关的 8 种水解酶后发现,土壤酶活性最适 pH 的不同与酶的来源、和(或)土壤表面的稳定程度有关;土壤中的部分酶为同工酶(Isoenzyme),即来源不同但可以作用于同一底物、催化相同的化学反应,而酶的结构和性质不尽相同,其最适 pH 也会随之发生变化,比如磷酸酶,细菌来源磷酸酶的最适 pH 一般比真菌来源的高。在全球气候变化的背景下,微生物群落结构的变化,会导致酶的来源以及同工酶的比例发生改变,从而最终改变了土壤酶的性质。

温度和 pH 值会共同影响森林土壤酶的活性,Min 等^[41]研究发现,在 5—25 °C 的温度范围内, β -葡萄糖苷酶在 pH 5.5—8.5 时的活性均比较高,而 N-乙酰-氨基葡萄糖苷酶表现出相对比较狭窄的最适 pH(5.5—6.5)。 β -葡萄糖苷酶在不同的 pH 下对温度的响应有明显差异,在 pH 为 4.5 时该酶对温度响应最敏感。不同的是,N-乙酰-氨基葡萄糖苷酶随 pH 变化没有表现出明显的温度响应。

森林土壤酶活性还受到土壤中营养物质的影响^[16-17,22,42-43],这必然与微生物营养需求的化学计量有关^[35],尤其在氮沉降的背景下,土壤中的 C:N:P 的比例发生了改变,促使微生物随之发生适应性变化,如 Kivlin 等^[17]发现土壤中碳氮的浓度和 pH 均与微生物水解酶有明显的关系。

2 森林土壤酶对全球气候变化的响应

2.1 森林土壤酶对土壤增温的响应

大部分酶为蛋白质,对热敏感。升高温度会直接影响土壤酶活性^[2],也会通过影响土壤的水热条件^[44]、土壤微生物的群落结构^[45]、微生物生物量^[6]、微生物代谢作用^[46]、土壤的呼吸作用^[47]、土壤有机物质分解^[49]等因素,间接影响土壤酶的活性。常用温室或密闭腔室、红外加热、开顶式生长室(OTC)和电缆加热的增温方式,通过对大气加热或者土壤直接加热来模拟未来气候变暖的情况^[48]。

森林土壤酶活性对增温的响应,与酶的种类以及增温的温度范围有关。Criquet 等^[21]对法国常绿楮的研究发现,酸性磷酸酶活性与温度呈负相关,而碱性磷酸酶活性与温度呈正相关。Waldrop 等^[45]发现,升高温度降低了土壤中水解酶的活性,提高了酚氧化酶的活性,而对过氧化物酶活性没有显著影响。McDaniel^[50]对砍伐后的森林土壤进行模拟增温(红外加热,白天增温 1.5 °C,夜间增温 3 °C)实验,研究表明,增温后 β -1,4-葡萄糖苷酶、N-乙酰氨基葡萄糖苷酶和多酚氧化酶的活性下降。杨玉莲^[51]以地处青藏高原东缘和长江上游地区的川西高山森林土壤为研究对象,通过海拔梯度的自然温度差异进行模拟增温实验发现,土壤转化酶、脲酶、酸性磷酸酶、中性磷酸酶和碱性磷酸酶的活性受到显著影响。增温 2 °C 明显提高了土壤有机层和矿质土壤层的转化酶活性(生长季节末期除外),而模拟增温 4 °C 却显著降低了土壤转化酶活性。增温 2 °C 和 4 °C 时土壤脲酶活性都明显上升,而土壤酸性磷酸酶和中性磷酸酶的活性却总体呈现出下降的趋势。

有机土壤层和矿质土壤层中有机质含量的不同,会导致相应土层中酶对温度变化的响应不同。冯瑞芳^[52]采用控制环境生长室的方法研究了川西亚高山森林生态系统中土壤的性质,发现升高温度显著增加了土壤有机层和矿质层的转化酶、脲酶、硝酸还原酶、酸性磷酸酶活性,并且土壤有机层的转化酶、硝酸还原酶和

脲酶活性增加更显著。

土壤酶活性对温度升高的响应还与增温的持续时间有关。潘新丽等^[53]对川西米亚罗 60a 人工针叶林土壤进行原位 OTC 增温的研究结果表明,增温 1a 后,蔗糖酶、过氧化氢酶、蛋白酶、脲酶和多酚氧化酶活性均增强,其中 0—10 cm 土层的蔗糖酶和多酚氧化酶活性显著提高;但增温 2a 后,蔗糖酶、蛋白酶和脲酶活性仍处于增强的趋势,而过氧化氢酶和多酚氧化酶活性与对照相比则呈下降趋势。此外,实验结果还发现,增温 2a 比增温 1a 导致有机碳降低的幅度要小。因此,土壤酶对长时间增温的响应,应该是与土壤微生物对环境的适应性、碳的有效性有关。随着碳有效性的降低,土壤酶活性也随之发生变化。

由于地下生物过程的复杂性,不同环境因子的共同作用会导致森林土壤酶活性受增温的影响很小甚至不明显^[54]。徐振锋等^[55]采用 OTC 模拟增温(增温约 0.6 °C)的方式,研究增温 1a 后对川西亚高山两类针叶林土壤酶活性的影响,结果表明,虽然模拟增温易于增加土壤酶的活性,但增温效应和林型、酶种类和季节变化还有一定关系。A' Bear 等^[27]对腐生担子菌介导的山毛榉分解实验结果表明,增温 3 °C 能够弥补干燥对酶活性带来的负效应,但单独增温以及同时增温+增湿并没有增加胞外酶的活性。

由此可见,不同种类土壤酶活性对增温的响应不同,不同增温幅度下土壤酶活性的变化也有差异,土壤酶活性对增温的响应还受到其他土壤及环境因子的制约,是多种因子综合作用的结果^[44]。

2.2 森林土壤酶对氮添加的响应

因为土壤酶对生态系统的变化敏感,所以其可以作为植物-土壤系统对氮沉降响应的指示剂^[56]。自 Carreir 等^[1]首次发现,氮添加会引起生态系统中木质素降解酶活性的下降后,氮添加与土壤酶活性关系的研究逐年上升。

不同种类的外源氮添加对森林土壤酶的影响不同,复合氮添加对土壤酶的影响更大^[57]。Guo 等^[57]在南京紫金山松木林进行 1a 的施氮肥实验,发现胞外酶对混合氮肥表现出不同的响应。转化酶、纤维素酶、纤维二糖水解酶、碱性磷酸酶、过氧化氢酶在不同比例(无机氮:有机氮=10:0,7:3,3:7 以及 1:9)的混合氮肥(硝酸铵为无机氮,尿素和甘氨酸等量混合物为有机氮)下的活性比单一的无机氮(硝酸铵)的活性要高。施无机氮抑制了多酚氧化酶活性,而施混合氮则相反;上述各种施氮条件均促进了酸性磷酸酶活性,而施不同混合氮肥对其影响不显著。因此,单一的无机氮肥可能会抑制土壤酶活性以及微生物生物量。Guo 等认为,氮肥中无机氮和有机氮的比例为 3:7 时,酶活性和微生物量最大。Li 等^[58]进一步研究发现,添加无机 N(硝酸铵)抑制了转化酶、 β -葡萄糖苷酶、纤维素酶、酚氧化酶和磷酸酶的活性,而添加有机 N(尿素和甘氨酸)则提高这些酶的活性;土壤中的真菌对氮肥更加敏感。2005 年到 2009 年,Zhang 等^[59]收集了我国 32 个地点的雨水,分析表明,可溶性有机氮(DON)占大气氮沉降量的 28%。而有机氮可能会使森林从碳汇变成碳源^[60],因此研究或者模拟大气氮沉降对森林生态系统影响时,也应重视有机氮沉降的影响。

近年来的研究表明,氮添加对土壤酶活性的影响还与林分类型有关。Zheng 等^[61]在广东鼎湖山自然保护区内,对马尾松幼林和季风常绿阔叶原始林进行氮(150 kg N hm⁻² a⁻¹)添加实验,结果发现氮添加能够显著提高常绿阔叶林土壤酸性磷酸酶的活性,而对马尾松幼林土壤的酸性磷酸酶活性影响不显著。Wang 等^[62]对广东鼎湖山自然保护区的松木林、阔叶林和混交林的研究发现,在松木林土壤中添加 100 kg hm⁻² a⁻¹的氮,能够显著提高土壤过氧化物酶的活性、抑制土壤 β -1,4-葡萄糖苷酶的活性;而在阔叶林中,氮添加提高了多酚氧化酶的活性;但是混交林中土壤酶对氮添加的响应不显著。Weand 等^[63]在纽约的卡斯基山北方硬木林添加 NH₄NO₃(50 kg hm⁻² a⁻¹)进行 12a 的实验表明,氮添加后,微生物群落组成和土壤酶活性发生变化的强度跟树木种类有关,变化趋势不可预知。总之,在氮增加条件下,不同林分类型下土壤酶的反应有所不同,这不仅与森林土壤中原本存在的碳氮浓度高低有关,还与氮的添加量及不同施氮类型引起的土壤酸化^[64-65]、从而影响到微生物和土壤酶的活性有关^[62,66],这还需要更加系统的定量研究。

根据现有的大部分实验结果发现,氮添加条件下,水解酶活性提高,而氧化酶的活性被抑制^[67],而且氮添加对土壤酶活性的影响在凋落物层和矿质土壤层有差异。Carreiro 等^[1]发现,添加氮(20 kg N hm⁻² a⁻¹和

80 kg N hm⁻² a⁻¹)后,美国东部花楸木、红枫、红橡木凋落物层中纤维素酶的活性提高;但在高木质素的栎树凋落物中,与木质素降解相关的酚氧化酶活性却大幅下降。Saiya-Cork 等^[68]通过 2a 的氮添加实验发现,土壤胞外酶在凋落物层的响应比在矿质土壤层的响应大,其中 N-乙酰氨基葡萄糖苷酶在矿质土壤层中的活性提高了 14%、而在凋落物层降低了 4%;酚氧化酶活性在矿质土壤层降低了 40%,而在凋落物层提高了 63%。DeForest 等^[69]在密歇根州北部的北方硬木林,进行 8a 氮添加(30 kg NO₃-N hm⁻² a⁻¹)实验表明,氮添加使矿质土壤层中的 β-葡萄糖苷酶的活性降低 24%,使表面凋落物层中的酚氧化酶活性降低 35%。而在毛竹林中,氮添加同样是显著提高水解酶的活性,抑制氧化酶(多酚氧化酶、过氧化物酶、过氧化氢酶)的活性^[70]。更加有趣的是, Ma 等^[71]在河北塞罕坝国家森林公园挑选 3 种不同林龄的样地(优势树种为华北落叶松)进行 2a 的氮添加实验,结果发现,凋落物层和矿质土壤层中多酚氧化酶对氮添加响应结果与林龄有关,氮添加抑制了 20 年生和 45 年生的、高 C:N 树林凋落物层中多酚氧化酶活性,但对 11 年生的、低 C:N 的树林凋落物层中的多酚氧化酶没有显著影响;而且,氮添加抑制了 20 年生、高 C:N 树林矿质土壤层中多酚氧化酶的活性,而对 20 年生和 45 年生土壤中的多酚氧化酶活性没有显著影响。可见,酚氧化酶对氮添加的响应与生态系统中凋落物的质量有关^[35],与木质素的含量高低关系密切^[1]。

氮添加不仅影响到碳循环,甚至与磷循环也存在交互作用^[72]。Zheng 等^[61]研究发现,氮添加显著激发常绿阔叶天然林中酸性磷酸酶的活性和马尾松幼林地中 β-葡萄糖苷酶的活性,而添加磷能够减弱这种激发效应。这些现象表明,氮添加改变了土壤中氮磷化学计量学关系,导致土壤微生物生长受到磷浓度的影响,因此未来的氮添加研究中,增加磷对照实验是很有必要的。

3 研究展望

森林土壤酶系统与森林土壤肥力(如土壤营养成分、土壤微生物等)和林分类型等密切相关,也是土壤质量的生物活性指标,可以为森林的经营和管理提供指导依据。因此,在全球气候变化的条件下,森林土壤酶在以下几个方面还需要进一步的研究。

第一,在实验环境的选择上,大部分研究还是基于单因素的水平,比如单一的氮添加实验、或者是单一的增温影响,多因素交互作用的研究还比较少。生态系统对一种环境因子改变的响应,可能会被其他环境因子的改变所干扰^[27,73],因此,未来的研究应该着力进行多因素的交互实验,既要充分利用现有的大型野外观测平台、发挥平台优势,又要避免重复投资浪费。

在全球气候变化中,降水变化对土壤酶影响的研究,研究对象主要集中在草地、灌木林^[7]上。根据政府间气候变化专业委员会(IPCC)第五次评估报告,气候变化将导致未来干旱发生频率增加。因此降水变化对土壤酶影响,特别是森林土壤酶的影响研究有待加强。

第二,需进一步拓宽以下研究内容:

(1)区别于普通的催化剂,大部分酶是蛋白质,其活性与土壤中的 pH、温度、水分、离子浓度、底物浓度,甚至与土壤质地均有关系。在气候变化条件下,单纯地测定酶活性高低的变化,未必能精确表征土壤酶性质的改变。因此,在未来的研究中,要监测酶的最适 pH 和最适温度、甚至酶的特征常数(Km)是否发生漂移,以此来验证酶的来源或者存在状态等在全球环境改变下的相应变化。

(2)传统的土壤酶学研究主要侧重于土壤酶的时空分布研究,比如酶在不同生态系统下、不同植被类型、不同土层等的分布情况以及随季节的变化情况等。但由于酶在土壤中主要与有机质、矿物质等结合在一起而加强了稳定性^[13],因此,森林酶学研究应结合区域特点,加强土壤酶与有机质、土壤质地等关系的研究,考察酶复合体对环境因子变化的响应。

(3)内生菌根(AM)树种和外生菌根(ECM)树种对土壤中 N 的利用方式不同^[74],这可能是导致不同林分土壤酶对全球气候变化响应不同的原因之一。因此要重新审视传统的植物-土壤界面的过程,加强植物根系-微生物-土壤界面的生理生化过程研究。

(4) 土壤中的氧化还原酶,既参与高分子物质的分解作用,也参与高分子物质的合成作用^[18],因此,酚氧化酶和过氧化物酶对土壤和环境因子的动态响应,是影响土壤有机质积累的重要机制^[53,75]。

第三,在实验的周期上,不管是全球变暖,还是氮沉降对森林土壤酶的影响研究,大部分研究都是数年内的结论,10a 以上的长期定位观测研究较少,这未必能代表森林对全球气候变化响应的真实情况,所得实验结论可能会导致未来的评估预测发生偏差。比如 Peterjohn 等^[76]发现,哈佛森林土壤在进行增温 5 °C 实验的前几年,土壤的 CO₂ 通量急剧提高,而 Melillo 等^[77]发现,增温 10a 后,该森林土壤中的 CO₂ 通量与对照组没有显著差异。

总之,虽然人类对环境变化下土壤酶的作用及其机制有一定的认识,但是,如何通过调控土壤中微生物以及土壤酶的功能特性来增加土壤碳储量、减弱气候变化所带来负面影响的研究还比较有限。

参考文献 (References):

- [1] Carreiro M M, Sinsabaugh R L, Repert D A, Parkhurst D F. Microbial enzyme shifts explain litter decay responses to simulated nitrogen deposition. *Ecology*, 2000, 81(9): 2359-2365.
- [2] Kang H, Lee D. Inhibition of extracellular enzyme activities in a forest soil by additions of inorganic nitrogen. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 2005, 36(15/16): 2129-2135.
- [3] Janssens I A, Dieleman W, Luyssaert S, Subke J A, Reichstein M, Ceulemans R, Ciais P, Dolman A J, Grace J, Matteucci G, Papale D, Piao S L, Schulze E-D, Tang J, Law B E. Reduction of forest soil respiration in response to nitrogen deposition. *Nature Geoscience*, 2010, 3(5): 315-322.
- [4] Liu L L, Greaver T L. A global perspective on belowground carbon dynamics under nitrogen enrichment. *Ecology Letters*, 2010, 13(7): 819-828.
- [5] Edenhofer O, Pichs-Madruga R, Sokona Y, Farahani E, Kadner S, Seyboth K, Adler A, Baum I, Brunner S, Eickemeier P, Kriemann B, Savolainen J, Schlömer S, von Stechow C, Zwickel T, and Minx J C, (eds.). *Climate Change 2014: Mitigation of Climate Change*. Cambridge: Cambridge University Press, 2014.
- [6] Bardgett R D, Freeman C, Ostle N J. Microbial contributions to climate change through carbon cycle feedbacks. *The ISME Journal*, 2008, 2(8): 805-814.
- [7] Henry H A L. Soil extracellular enzyme dynamics in a changing climate. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 47:53-59.
- [8] Bengtson P, Bengtsson G. Rapid turnover of DOC in temperate forests accounts for increased CO₂ production at elevated temperatures. *Ecology Letters*, 2007, 10(9): 783-790.
- [9] Allison S D. Cheaters, diffusion and nutrients constrain decomposition by microbial enzymes in spatially structured environments. *Ecology Letters*, 2005, 8(6): 626-635.
- [10] Houghton R A. Balancing the global carbon budget. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 2007, 35:313-347.
- [11] Sedjo R A. Temperate forest ecosystems in the global carbon cycle. *Ambio*, 1992, 21(4): 274-277.
- [12] Jobbágy E G, Jackson R B. The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications*, 2000, 10(2): 423-436.
- [13] Burns R G, DeForest J L, Marxsen J, Sinsabaugh R L, Stromberger M E, Wallenstein M D, Weintraub M N, Zoppini A. Soil enzymes in a changing environment: Current knowledge and future directions. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 58:216-234.
- [14] 刘善江, 夏雪, 陈桂梅, 卯丹, 车升国, 李亚星. 土壤酶的研究进展. *中国农学通报*, 2011, 27(21): 1-7.
- [15] Yang K, Zhu J J, Xu S. Influences of various forms of nitrogen additions on carbon mineralization in natural secondary forests and adjacent larch plantations in Northeast China. *Canadian Journal of Forest Research*, 2014, 44(5): 441-448.
- [16] Wang Q K, Xiao F M, Zhang F Y, Wang S L. Labile soil organic carbon and microbial activity in three subtropical plantations. *Forestry*, 2013, 86(5): 569-574.
- [17] Kivlin S N, Treseder K K. Soil extracellular enzyme activities correspond with abiotic factors more than fungal community composition. *Biogeochemistry*, 2014, 117(1): 23-37.
- [18] 关松荫. 土壤酶及其研究法. 北京: 农业出版社, 1986.
- [19] Baldrian P. Microbial enzyme-catalyzed processes in soils and their analysis. *Plant Soil and Environment*, 2009, 55(9): 370-378.
- [20] Criquet S, Tagger S, Vogt G, Le Petit J. Endoglucanase and beta-glycosidase activities in an evergreen oak litter: annual variation and regulating factors. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, 34(8): 1111-1120.
- [21] Criquet S, Ferre E, Farnet A M, Le Petit J. Annual dynamics of phosphatase activities in an evergreen oak litter: influence of biotic and abiotic factors. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36(7): 1111-1118.
- [22] 何跃军, 钟章成, 刘济明, 刘锦春, 金静, 李春雨. 石灰岩退化生态系统不同恢复阶段土壤酶活性研究. *应用生态学报*, 2005, 16(6): 1077-1081.
- [23] 王冰冰, 曲来叶, 马克明, 张心昱, 宋成军. 岷江上游干旱河谷优势灌丛群落土壤生态酶化学计量特征. *生态学报*, 2015, 35(18):

- 6078-6088.
- [24] 陈晓丽, 王根绪, 杨燕, 杨阳. 山地森林表层土壤酶活性对短期增温及凋落物分解的响应. 生态学报, 2015, 35(21): 7071-7079.
- [25] Schneck J, Wild B, Takriti M, Alves R J E, Gentsch N, Gittel A, Hofer A, Klaus K, Knoltsch A, Lashchinskiy N, Mikutta R, Richter A. Microbial community composition shapes enzyme patterns in topsoil and subsoil horizons along a latitudinal transect in Western Siberia. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 83: 106-115.
- [26] 朱同彬, 诸葛玉平, 刘少军, 娄燕宏. 不同水肥条件对土壤酶活性的影响. 山东农业科学, 2008, (3): 74-78.
- [27] A'Bear A D, Jones T H, Kandeler E, Boddy L. Interactive effects of temperature and soil moisture on fungal-mediated wood decomposition and extracellular enzyme activity. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 70(2): 151-158.
- [28] 周礼恺. 土壤酶学. 北京: 科学出版社, 1987.
- [29] Fujii K, Uemura M, Hayakawa C, Funakawa S, Kosaki T. Environmental control of lignin peroxidase, manganese peroxidase, and laccase activities in forest floor layers in humid Asia. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 57: 109-115.
- [30] Bååth E, Frostegård Å, Fritze H. Soil bacterial biomass, activity, phospholipid fatty acid pattern, and pH tolerance in an area polluted with alkaline dust deposition. *Applied and Environmental Microbiology*, 1992, 58(12): 4026-4031.
- [31] Fleming R L, Black T A, Eldridge N R. Water content, bulk density, and coarse fragment content measurement in forest soils. *Soil Science Society of America Journal*, 1993, 57(1): 261-270.
- [32] 王涵, 王果, 黄颖颖, 陈璟, 陈妹妹. pH 变化对酸性土壤酶活性的影响. 生态环境, 2008, 17(6): 2401-2406.
- [33] Wittmann C, Kähkönen M A, Ilvesniemi H, Kurola J, Salkinoja-Salonen M S. Areal activities and stratification of hydrolytic enzymes involved in the biochemical cycles of carbon, nitrogen, sulphur and phosphorus in podsolized boreal forest soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36(3): 425-433.
- [34] Turner B L. Variation in pH optima of hydrolytic enzyme activities in tropical rain forest soils. *Applied and Environmental Microbiology*, 2010, 76(19): 6485-6493.
- [35] Sinsabaugh R L, Lauber C L, Weintraub M N, Ahmed B, Allison S D, Crenshaw C, Contosta A R, Cusack D, Frey C, Gallo M E, Gartner T B, Hobbie S E, Holland K, Keeler B L, Powers J S, Syursova M, Takacs-Vesbach C, Waldrop M P, Wallenstein M D, Zak D R, Zeglin L H. Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale. *Ecology Letters*, 2008, 11(11): 1252-1264.
- [36] Rodríguez-Loinaz, G, Onaindia M, Amezaña I, Mijangos I, Garbisu C. Relationship between vegetation diversity and soil functional diversity in native mixed-oak forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(1): 49-60.
- [37] 吴际友, 叶道碧, 王旭军. 长沙市城郊森林土壤酶活性及其与土壤理化性质的相关性. 东北林业大学学报, 2010, 38(3): 97-99.
- [38] 易海燕. 岷江上游山地森林/干旱河谷交错带不同植被类型土壤微生物及土壤酶活性的研究[D]. 雅安: 四川农业大学, 2010.
- [39] Guan Z J, Luo Q, Chen X, Feng X W, Tang Z X, Wei W, Zheng Y R. Saline soil enzyme activities of four plant communities in Sangong River basin of Xinjiang, China. *Journal of Arid Land*, 2014, 6(2): 164-173.
- [40] Niemi R M, Vepsäläinen M. Stability of the fluorogenic enzyme substrates and pH optima of enzyme activities in different Finnish soils. *Journal of Microbiological Methods*, 2005, 60(2): 195-205.
- [41] Min K, Lehmeier C A, Ballantyne F, Tatarko F, Billings S A. Differential effects of pH on temperature sensitivity of organic carbon and nitrogen decay. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 76: 193-200.
- [42] Stark S, Männistö M K, Eskelinen A. Nutrient availability and pH jointly constrain microbial extracellular enzyme activities in nutrient-poor tundra soils. *Plant and Soil*, 2014, 383(1-2): 373-385.
- [43] Xu Z W, Yu G R, Zhang X Y, Ge J P, He N P, Wang Q F, Wang D. The variations in soil microbial communities, enzyme activities and their relationships with soil organic matter decomposition along the northern slope of Changbai Mountain. *Applied Soil Ecology*, 2015, 86: 19-29.
- [44] Hinojosa M B, Carreira J A, García-Ruiz R, Dick R. Soil moisture pre-treatment effects on enzyme activities as indicators of heavy metal-contaminated and reclaimed soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36(10): 1559-1568.
- [45] Waldrop M P, Firestone M K. Altered utilization patterns of young and old soil C by microorganisms caused by temperature shifts and N additions. *Biogeochemistry*, 2004, 67(2): 235-248.
- [46] Bradford M A. Thermal adaptation of decomposer communities in warming soils. *Frontiers in Microbiology*, 2013, 4: 333.
- [47] Verburg P S J, Van Dam D, Hefling M M, Tietema A. Microbial transformations of C and N in a boreal forest floor as affected by temperature. *Plant and Soil*, 1999, 208(2): 187-197.
- [48] Lu M, Zhou X H, Yang Q, Li H, Luo Y Q, Fang C M, Chen J K, Yang X, Li B. Responses of ecosystem carbon cycle to experimental warming: a meta-analysis. *Ecology*, 2013, 94(3): 726-738.
- [49] Zogg G P, Zak D R, Ringelberg D B, White D C, MacDonald N M, Pregitzer K S. Compositional and functional shifts in microbial communities due to soil warming. *Soil Science Society of America Journal*, 1997, 61(2): 475-481.
- [50] McDaniel M D, Kaye J P, Kaye M W. Increased temperature and precipitation had limited effects on soil extracellular enzyme activities in a post-harvest forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 56: 90-98.
- [51] 杨玉莲. 模拟增温对高山森林土壤微生物和酶活性的影响[D]. 雅安: 四川农业大学, 2012.
- [52] 冯瑞芳, 杨万勤, 张健, 邓仁菊, 简毅, 林静. 模拟大气 CO₂ 浓度和温度升高对亚高山冷杉(*Abies faxoniana*) 林土壤酶活性的影响. 生态学报, 2007, 27(10): 4019-4026.

- [53] 潘新丽, 林波, 刘庆. 模拟增温对川西亚高山人工林土壤有机碳含量和土壤呼吸的影响. *应用生态学报*, 2008, 19(8): 1637-1643.
- [54] Tschirko D, Kandeler E, Jones T H. Effect of temperature on below-ground N-dynamics in a weedy model ecosystem at ambient and elevated atmospheric CO₂ levels. *Soil Biology and Biochemistry*, 2001, 33(4-5): 491-501.
- [55] 徐振锋, 唐正, 万川等. 模拟增温对川西亚高山两类针叶林土壤酶活性的影响. *应用生态学报*, 2010, 21(11): 2727-2733.
- [56] Sinsabaugh R L, Gallo M E, Lauber C, Waldorp M P, Zak D R. Extracellular enzyme activities and soil organic matter dynamics for northern hardwood forests receiving simulated nitrogen deposition. *Biogeochemistry*, 2005, 75(2): 201-215.
- [57] Guo P, Wang C Y, Jia Y, Wang Q, Han G M, Tian X J. Responses of soil microbial biomass and enzymatic activities to fertilizations of mixed inorganic and organic nitrogen at a subtropical forest in East China. *Plant and Soil*, 2011, 338(1-2): 355-366.
- [58] Li S S, Du Y H, Guo P, Guo L D, Qu K Y, He J P. Effects of different types of N deposition on the fungal decomposition activities of temperate forest soils. *Science of the Total Environment*, 2014, 497-498: 91-96.
- [59] Zhang Y, Song L, Liu X J, Li W Q, Lü S H, Zheng L X, Bai Z C, Cai G Y, Zhang F S. Atmospheric organic nitrogen deposition in China. *Atmospheric Environment*, 2012, 46: 195-204.
- [60] Du Y H, Guo P, Liu J Q, Wang C Y, Yang N, Jiao Z X. Different types of nitrogen deposition show variable effects on the soil carbon cycle process of temperate forests. *Global Change Biology*, 2014, 20(10): 3222-3228.
- [61] Zheng M H, Huang J, Chen H, Wang H, Mo J M. Responses of soil acid phosphatase and beta-glucosidase to nitrogen and phosphorus addition in two subtropical forests in southern China. *European Journal of Soil Biology*, 2015, 68: 77-84.
- [62] Wang Y S, Cheng S L, Yu G R, Fang H J, Mo J M, Xu M J, Gao W L. Response of carbon utilization and enzymatic activities to nitrogen deposition in three forests of subtropical China. *Canadian Journal of Forest Research*, 2015, 45(4): 394-401.
- [63] Weand M P, Arthur M A, Lovett G M, McCulley R L, Weathers K C. Effects of tree species and N additions on forest floor microbial communities and extracellular enzyme activities. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(12): 2161-2173.
- [64] Olander L P, Vitousek P M. Regulation of soil phosphatase and chitinase activity by N and P availability. *Biogeochemistry*, 2000, 49(2): 175-191.
- [65] Tian D S, Niu S L. A global analysis of soil acidification caused by nitrogen addition. *Environmental Research Letters*, 2015, 10(2): 024019.
- [66] Jiang X Y, Cao L X, Zhang R D, Yan L J, Mao Y, Yang Y W. Effects of nitrogen addition and litter properties on litter decomposition and enzyme activities of individual fungi. *Applied Soil Ecology*, 2014, 80: 108-115.
- [67] Jian S Y, Li J W, Chen J, Wang G S, Mayes M A, Dzantor K E, Hui D F, Luo Y Q. Soil extracellular enzyme activities, soil carbon and nitrogen storage under nitrogen fertilization: A meta-analysis. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 101: 32-43.
- [68] Saiya-Cork K R, Sinsabaugh R L, Zak D R. The effects of long term nitrogen deposition on extracellular enzyme activity in an *Acer saccharum* forest soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, 34(9): 1309-1315.
- [69] DeForest J L, Zak D R, Pregitzer K S, Burton A J. Atmospheric nitrate deposition, microbial community composition, and enzyme activity in northern hardwood forests. *Soil Science Society of America Journal*, 2004, 68(1): 132-138.
- [70] Tu L H, Chen G, Peng Y, Hu H L, Zhang J, Li X W, Liu L, Tang Y. Soil biochemical responses to nitrogen addition in a bamboo forest. *PLoS One*, 2014, 9(7): e102315-e102315.
- [71] Ma Y C, Zhu B, Sun Z Z, Zhao C, Yang Y, Piao S L. The effects of simulated nitrogen deposition on extracellular enzyme activities of litter and soil among different-aged stands of larch. *Journal of Plant Ecology*, 2015, 7(3): 240-249.
- [72] Hu Y L, Zeng D H, Liu Y X, Zhang Y L, Chen Z H, Wang Z Q. Responses of soil chemical and biological properties to nitrogen addition in a Dahurian larch plantation in Northeast China. *Plant and Soil*, 2010, 333(1/2): 81-92.
- [73] Alberton O, Kuyper T W. Ectomycorrhizal fungi associated with *Pinus sylvestris* seedlings respond differently to increased carbon and nitrogen availability: implications for ecosystem responses to global change. *Global Change Biology*, 2009, 15(1): 166-175.
- [74] Phillips R P, Brzostek E, Midgley M G. The mycorrhizal-associated nutrient economy: a new framework for predicting carbon-nutrient couplings in temperate forests. *New Phytologist*, 2013, 199(1): 41-51.
- [75] Sinsabaugh R L. Phenol oxidase, peroxidase and organic matter dynamics of soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(3): 391-404.
- [76] Peterjohn W T, Melillo J M, Stuedler P A, Newkirk K M, Bowles F P, Aber J D. Responses of trace gas fluxes and N availability to experimentally elevated soil temperatures. *Ecological Applications*, 1994, 4(3): 617-625.
- [77] Melillo J M, Stuedler P A, Aber J D, Newkirk K, Lux H, Bowles F P, Catricala C, Magill A, Ahrens T, Morrisseau S. Soil Warming and carbon-cycle feedbacks to the climate system. *Science*, 2002, 298(5601): 2173-2176.