#### DOI: 10.5846/stxb201312092918

刘星, 汪金松, 赵秀海.模拟氮沉降对太岳山油松林土壤酶活性的影响.生态学报,2015,35(14):4613-4624. Liu X, Wang J S, Zhao X H.Effects of simulated nitrogen deposition on the soil enzyme activities in a *Pinus tabulaeformis* forest at the Taiyue Mountain. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(14):4613-4624.

# 模拟氮沉降对太岳山油松林土壤酶活性的影响

刘 星1, 汪金松2, 赵秀海1,\*

1 北京林业大学森林资源与生态系统过程北京市重点实验室,北京 1000832 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所,北京 100091

摘要:为研究土壤酶活性对氮沉降增加的响应,以山西太岳山油松人工林和天然林为研究对象,于 2009 年 8 月开始实施模拟 氮沉实验,试验设置对照(CK,0 kg N hm<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>);低氮(LN,50 kg N hm<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>);中氮(MN,100 kg N hm<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>);高氮(HN,150 kg N hm<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>)4 种氮处理,自 2012 年起每年 5、7、9 月在各处理样方采集表层 0—20 cm 土壤,测定土壤酶活性(过氧化物酶、多酚 氧化酶、纤维素酶、蔗糖酶、脲酶、中性磷酸酶)。研究结果表明:施氮处理下的脲酶与中性磷酸酶活性均有所提高,而低氮处理 下天然林中的多酚氧化酶与人工林中的蔗糖酶显著低于对照,中氮、高氮处理下过氧化物酶、多酚氧化酶、天然林中的纤维素酶 以及人工林中的蔗糖酶显著降低。总的来说,人工模拟氮沉降促进了土壤中脲酶和中性磷酸酶的活性,抑制了过氧化物酶和多 酚氧化酶的活性,并降低了天然林土壤中的纤维素酶活性和人工林中的蔗糖酶活性,但对天然林中蔗糖酶和人工林中的纤维素 酶无影响。主导木质素降解的多酚氧化酶活性与纤维素酶、蔗糖酶活性显著相关,纤维素酶与蔗糖酶活性的下降可能是由木质 素降解受到抑制,土壤微生物可利用碳源减少所引起。另外,受到天然林土壤含氮量较高的影响,与人工林相比,天然林的多酚 氧化酶活性对模拟氮沉降更敏感。由于被抑制的酶均与土壤有机质降解密切相关,氮沉降增加将减缓山西油松林土壤有机质 的降解,有利于有机质在土壤中的积累。

关键词:氮沉降;土壤酶活性;油松林;太岳山

# Effects of simulated nitrogen deposition on the soil enzyme activities in a *Pinus* tabulaeformis forest at the Taiyue Mountain

LIU Xing<sup>1</sup>, WANG Jinsong<sup>2</sup>, ZHAO Xiuhai<sup>1,\*</sup>

Key Laboratory for Forest Resources & Ecosystem Processes of Beijing Forestry University, Beijing 100083, China
 Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

**Abstract**: Human activities had dramatically increased the quantity of atmospheric nitrogen deposition since the industrial revolution. Increased nitrogen deposition in forest ecosystems would not only have a direct impact on tree growth, but also indirect effects of soil carbon storage influencing the microbial degradation of soil organic matter. Soil enzymes produced by microbes play a key role in the biochemical functioning of soil organic matter decomposition and nutrient cycling. Soil enzyme activity is one of the indicators of soil microbial community activity. In recent years, numerous studies have shown that increasing atmospheric nitrogen deposition had significant effects on soil enzyme activities. However, soil enzyme activities in different ecosystems always showed different responses to increasing nitrogen deposition. Thus, it was necessary to assess the impact of nitrogen deposition on forest soil enzyme activities in two different ecosystems. In this study, four treatments were installed in a plantation and a natural forest of *Pinus tabulaeformis* at the Taiyue Mountain of Shanxi Province China, starting in August 2009 and including four treatments: a) control (CK, 0 kg N hm<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>), b) low

基金项目:国家林业公益性行业科研专项项目(201104009);国家自然科学基金项目(31340022)

收稿日期:2013-12-09; 网络出版日期:2014-09-09

<sup>\*</sup> 通讯作者 Corresponding author.E-mail: zhaoxh@ bjfu.edu.cn

nitrogen (LN, 50 kg N hm<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>), c) medium nitrogen (MN, 100 kg N hm<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>), and d) high nitrogen (HN, 150 kg N  $hm^{-2}a^{-1}$ ). Each treatment comprised three replicate plots of  $2m \times 2m$  which were sprayed with CO(NH<sub>2</sub>), solutions at the beginning of each month. Soil samples were collected at a depth of 0-20 cm in May, July and September since 2012, and the activities of invertase, cellulase, peroxidase, polyphenol oxidase, urease and neutral phosphatase were determined. Soil invertase and cellulase were assessed using the 3,5-dinitrosalicylic acid colorimetric method, peroxidase and polyphenol oxidase by pyrogallol colorimetric method, urease by phenol-sodium hypochlorite colorimetric method and neutral phosphatase by di-sodium phenyl phosphate colorimetric method. Urease and neutral phosphatase activities increased with increasing nitrogen levels; polyphenol oxidase activity of the natural forest and invertase activity of the plantation decreased significantly in the low nitrogen treatment (P < 0.05); medium and high nitrogen treatments significantly inhibited peroxidase and polyphenol oxidase in both ecosystems, and cellulase in the natural forest and invertase in the plantation (P<0.05). In conclusion, simulated N deposition inhibited the activities of soil peroxidase and polyphenol oxidase, and stimulated urease and neutral phosphatase activities. Cellulase activity in the natural forest and invertase activity in the plantation were reduced by simulated N deposition, yet invertase activity in the natural forest and cellulase activity in the plantation had no significant variation. The polyphenol oxidase activity which plays a key role in the degradation of lignin significantly associated with activities of cellulase and invertase (P < 0.05) and the inhibition of lignin degradation would decrease soil dissolved organic matter. Therefore the inhibition of cellulase and invertase may be caused by the reduction of the carbon source which can be utilized by soil microbes. Furthermore, polyphenol oxidase activity was more sensitive in the natural forest than in the plantation because the natural forest had a higher soil nitrogen content. Because the enzymes which were inhibited were related to degradation of soil organic matter, the inhibition of soil activities under simulated nitrogen deposition could slow down the degradation of soil organic matter, leading to the increase of soil organic matter.

Key Words: nitrogen deposition; soil enzyme activity; Pinus tabulaeformis forest; Taiyue Mountain

自工业革命以来,由于氮肥的大量生产与使用及化石能源燃烧排放的活性氮增加,大气氮沉降量相应增加<sup>[1]</sup>。目前,包括中国在内的东亚地区已成为仅次于欧洲和北美的第三大氮沉降区域<sup>[2-3]</sup>。例如,长江三角洲地区的年氮沉降量已达0.2—5.0gNm<sup>-2</sup>a<sup>-1</sup>,这一氮沉降量已经超出了长江三角洲地区的部分生态系统的临界负荷<sup>[4]</sup>。氮沉降的增加不仅会对林木生长产生直接影响<sup>[5]</sup>,还会通过影响土壤微生物对有机质的降解来对土壤碳贮存产生间接影响<sup>[6]</sup>。因此,在我国研究氮沉降对森林生态系统的影响具有重要意义。

大气氮沉降的增加对森林生态系统的氮循环、氮流失以及土壤酶活性均有不同程度的影响<sup>[7]</sup>。其中,土 壤酶活性对土壤理化性质等环境因素的变化较敏感,且是土壤微生物作用于土壤生物化学过程的直接媒介, 因此可作为表征土壤微生物群落活性的指标之一<sup>[8-9]</sup>。通过测定土壤酶活性可以了解微生物群落的功能与 环境因子的关系。

近年来,众多研究表明大气氮沉降的增加对土壤酶活性有显著影响,但在不同的生态系统土壤酶活性对 氮沉降的响应往往有所不同<sup>[10-13]</sup>,例如 Sinsabaugh 等研究发现在施氮促进了糖槭林中的氧化酶活性,但抑制 了红栎林中的氧化酶活性<sup>[14]</sup>。国内相关研究的结果也有一定差异<sup>[15-17]</sup>,例如,涂利华等在华西雨屏区的研究 发现施氮在苦竹林中提高了土壤多酚氧化酶和过氧化物酶活性,但在光皮桦林中降低了这两种酶的活 性<sup>[18-19]</sup>。因而氮沉降对森林土壤酶活性的影响有必要结合具体环境进行研究,本研究借助在山西太岳山油 松人工林和油松天然林进行的人工模拟氮沉降长期定位试验,研究土壤酶活性对氮沉降增加的响应,旨在初 步了解油松林土壤微生物群落功能对氮沉降的响应,为这一响应机理的研究摸索实验方向并确立切入点。

# 1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地位于山西省太岳山国有林管理局灵空山自然保护区(36°18′—37°05′N,111°45′—112°33′E),平均

海拔 1 500 m。该地区属暖温带大陆性季风气候,年均降水量为 662 mm,降雨多集中在 7—9 月。年均气温 8.6 ℃,1 月平均气温-10.4 ℃,7 月平均气温 17.4 ℃。年均相对湿度 60 %,年均日照 2 600 h,年均无霜期 175 d 左右。基岩主要为花岗岩和石灰岩,林地土壤类型为山地褐土和棕色森林土。通过收集降雨和降尘,测定 自然氮沉降量为 21.2 kg N hm<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>。

林区的代表性树种主要有:油松(Pinus tabulaeformis)、辽东栎(Quercus liaotungensis)、山杨(Populus davidiana)和白桦(Betula platyphylla)。灌木主要有胡枝子(Lespedeza bicolor)、虎榛子(Ostryopsis davidiana)、沙棘(Hippophae rhamnoides)、黄刺梅(Rosa xanthina)、山桃(Amygdalus davidiana)等;草类有苔草(Carex)、蒿 类(Artemisia)、莎草(Cyperaceae)等。

1.2 试验设计

于 2009 年 7 月在油松天然林和油松人工林中各选取未被破坏且具有代表性的林地分别建立 12 个 2 m× 2 m 的固定样方,样方之间间隔 3 m。根据氮施加量不同,试验共设 4 个施氮水平:(1)对照(CK, 0 kg N hm<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>);(2)低氮(LN, 50 kg N hm<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>);(3)中氮(MN, 100 kg N hm<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>);(4)高氮(HN, 150 kg N hm<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>), 每个处理重复 3 次。以尿素(CO(NH<sub>2</sub>)<sub>2</sub>)为氮源,从 2009 年 8 月开始模拟氮沉降处理,每月月初以溶液的形式施加。具体方法为将每个样方每次需要施加的 CO(NH<sub>2</sub>)<sub>2</sub>溶解在 2 L 水中,用喷雾器均匀喷洒在样方地表,在对照样方内同样喷施等量的水。样方所在的油松天然林与油松人工林的本底值见表 1。

Tab	ble 1 Stand and site characteristics of the plantation and natural forest of <i>Pinus tabulaeformis</i>								
		林分特征 Stand characteristics					土壤特征 Soil characteristics		
林型	林龄	密度	平均胸径	平均树高	平均坡度	容重	全氮	有机碳	
Forest type	Age/	Density/	Mean DBH	Mean height	Mean slope/	Bulk density/	Total N	Organic C/	
	а	(株/hm²)	/cm	/m	(°)	(g/cm <sup>3</sup> )	/(g/kg)	(g/kg)	
人工林 Plantation	60	733	19.9	12.7	18	1.26	4.07	39.92	
天然林 Natural forest	75	1317	12.9	8.0	23	1.01	6.00	46.14	

表 1 油松天然林与油松人工林主要林分和立地特征

#### 1.3 土壤样品采集与测定

在 2012 年 7、9 月和 2013 年 5、7、9 月,当月施氮 15 d 后采集土样。在每个样方中随机选取 3 个采样点, 去除表面凋落物,使用内径 2.5 cm 的土钻采集 0—20 cm 的表层土样并混合。使用保温箱当天带回实验室, 去除可见根系,过 1 mm 筛,4 ℃下保存待测,1 周内测定。

参照关松荫<sup>[20]</sup>和赵兰坡等<sup>[21]</sup>的方法,使用3,5-二硝基水杨酸比色法测定纤维素酶与蔗糖酶;邻苯三酚 比色法测定多酚氧化酶与过氧化物酶;苯酚-次氯酸钠比色法测定脲酶;磷酸苯二钠比色法测定中性磷酸酶。 酶的活性以单位干土质量在单位时间内所生成的特定产物的质量表示(mg g<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>或 μg g<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>)。具体测定 中所用的基质、培养条件和测定产物见表2。所有酶均通过预实验确定最适培养时间与基质浓度。

另于 2012 年 10 月中旬,当月施氮 15 d 后,以与上文同样的方法采集土样,带回实验室风干,过 0.02 mm 筛,用于测定土壤理化性质。土壤有机碳测定采用重铬酸钾氧化-外加热法;全氮测定采用硒粉-硫酸铜-硫酸 消化凯氏定氮法;碱解氮测定采用碱解扩散法;速效磷测定采用钼锑抗比色法;土壤 pH 值测定采用电位法 (水土比为 2.5:1)。

# 1.4 数据统计

利用 SPSS 18.0(SPSS Inc. USA)软件对数据进行统计分析,不同处理间的差异性显著检验采用 LSD 多重 比较法(P < 0.05),不同酶活性间的相关性分析采用双侧检验。

### 2 结果与分析

2.1 氮沉降对土壤理化性质的影响 施氮对表层土壤的理化性质产生了一定影响。在天然林中,与对照(CK)相比,施氮处理(LN、MN、HN)

的速效磷下降了 3.6%—8.4%, pH 值下降了 6.2%—10.8%; 全氮上升了 4.6%—9.6%, 有机碳上升了 12.8%—25.9%。人工林中施氮处理的速效磷的下降幅度更大(较 CK 降低 11.2%—22.7%), pH 值升高了 3.1%—13.6%, 有机碳升高了 10.0%—26.4%; 全氮变化不明显, 仅高氮处理比对照升高了 22.3%。除人工林的 pH 值和有机碳指标随施氮水平的提高而逐步增加以外, 其它指标均不因施氮水平的提高而产生规律性的变化(表 3)。

Table 2 Substrates and incubated conditions and the products measured of soil enzyme activities assays								
名称 Name	基质 Matrix	培养温度 Incubation temperature/℃	培养时间 Incubation time/h	测定产物 Determination product				
蔗糖酶 Invertase	蔗糖	37	24	葡萄糖				
纤维素酶 Cellulase	CM-纤维素	50	48	葡萄糖				
多酚氧化酶 Polyphenol oxidase	邻苯三酚	30	3	红紫梧精				
过氧化物酶 Peroxidase	邻苯三酚+过氧化氢	30	1	焦性没食子酸				
脲酶 Urease	尿素	38	3	$\mathrm{NH}_4^+$				
中性磷酸酶 Neutral phosphatase	磷酸苯二钠	36	12	苯酚				

表 2 土壤酶活性测定的所用基质、培养条件和测定产物

表 3	油松天然林与油松丿	しエ林 2012	年土壤理化性质

# Table 3 Physicochemical properties of soil in the plantation and natural forest of Pinus tabulaeformis in 2012

林型 Forest type	处理 Treatment	pH(2.5:1)	速效磷 Available P/ (mg/kg)	碱解氮 Alkalytic N/ (mg/kg)	全氮 Total N/%	有机碳 Organic C/%
天然林	对照 CK	6.37±0.34ab	5.99±0.62ab	284.6±28.7a	0.60±0.09ab	4.28±0.48a
Natural forest	低氮 LN	$5.68 \pm 0.29a$	5.77±0.27ab	292.2±34.7a	$0.59 \pm 0.06 \mathrm{ab}$	5.35±0.58a
	中氮 MN	$5.97 \pm 0.20$ ab	$5.49 \pm 0.65 \mathrm{ab}$	269.6±35.6a	$0.63 \pm 0.07 \mathrm{ab}$	$5.39 \pm 0.45a$
	高氮 HN	$5.68 \pm 0.26a$	$5.59 \pm 0.38 \mathrm{ab}$	286.3±32.9a	$0.66 \pm 0.06 \mathrm{ab}$	4.83±0.55a
人工林	对照 CK	$5.83 \pm 0.42$ ab	6.67±0.65a	265.4±22.1a	$0.58 \pm 0.06 \mathrm{ab}$	4.47±0.45a
Plantation	低氮 LN	$6.02 \pm 0.35 \mathrm{ab}$	5.92±0.37ab	260.6±26.0a	$0.55 \pm 0.08 \mathrm{ab}$	4.92±0.64a
	中氮 MN	$6.45{\pm}0.25{\rm b}$	$5.16 \pm 0.29 \mathrm{b}$	306.0±27.8a	0.50±0.09a	5.32±0.70a
	高氮 HN	6.64±0.11b	5.67±0.43ab	310.2±36.9a	$0.70 \pm 0.04 \mathrm{b}$	5.65±0.59a

同列不同字母表示处理间差异显著(P < 0.05, LSD 法); CK: Control; LN: Low Nitrogen; MN: Middle Nitrogen; HN: High Nitrogen

#### 2.2 不同林型间的酶活性差异

不同林型之间的土壤酶活性特征差异显著(表4)。天然林中纤维素酶、蔗糖酶、脲酶和中性磷酸酶的活性高于人工林(依次比人工林高12.3%、33.1%、13.0%、4.9%),而过氧化物酶和多酚氧化酶的活性低于人工林(分别比人工林低18.8%和12.6%)。不同林型之间的过氧化物酶与蔗糖酶活性为极显著差异(*P* < 0.001),其它均为显著差异(*P* < 0.05)。

#### 2.3 模拟氮沉降对土壤酶活性的影响

不同施氮量下土壤酶活性的历次测定值如图 1—图 3 所示,土壤酶活性历次测定值的平均值(以下简称 总均值)如表 5 所示。可见施氮处理对过氧化物酶活性产生了显著影响,天然林中除 2013 年 5 月仅高氮处理 的过氧化物酶活性显著低于对照(*P* < 0.05);其它 4 次测定均为中氮、高氮处理显著低于对照(*P* < 0.05,图 1)。人工林中 2012 年 9 月与 2013 年 9 月的中氮、高氮处理的过氧化物酶活性显著低于对照(*P* < 0.05); 2013 年 7 月仅高氮处理显著低于对照(*P* < 0.05,图 1)。总的来看,在两种林型中,中氮和高氮处理的过氧化 物酶活性总均值显著低于对照(*P* < 0.01),且天然林中过氧化物酶活性的下降幅度大于人工林(天然林中分 别下降了 18.2%与 21.0%,人工林中分别下降了 9.9%与 13.2%),两种林型的过氧化物酶活性总均值大小关系 均为对照≈低氮>中氮≈高氮(表 5)。

表 4 油松天然林与油松人工林的土壤酶活性比较									
Table 4 Comparison of soil enzyme activities in the plantation and natural forest of Pinus tabulaeformis									
林型 Forest type	过氧化物酶 Peroxidase/ (mg g <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	多酚氧化酶 Polyphenol oxidase/ (µg g <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	纤维素酶 Cellulase/ (µg g <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	蔗糖酶 Invertase⁄ (mg g <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	脲酶 Urease∕ (µg g <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	中性磷酸酶 Neutral phosphatase/ (μg g <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )			
天然林 Natural forest	0.080±0.002 ***	3.413±0.153*	16.43±0.29*	1.167±0.028 ***	34.68±1.13*	1.720±0.025 *			
人工林 Plantation	$0.098 \pm 0.002$ ***	3.906±0.212*	14.63±0.33*	$0.877 \pm 0.020$ ***	30.69±0.97*	1.640±0.033*			

表中数值为所有处理的平均值;\*表示两个林型均值间差异显著(P < 0.05),\*\*\*表示两个林型均值间差异极显著(P < 0.001)



対照 CK ---- 低氮 LN --- 中氮 MN ---- 高氮 HN

Fig.1 Oxidase activities under different N deposition levels CK: Control; LN: Low Nitrogen; MN: Middle Nitrogen; HN: High Nitrogen

施氮对多酚氧化酶的影响同样显著,天然林中2012年与2013年7月各施氮处理的多酚氧化酶活性均显 著低于对照(2012 年 7 月 P < 0.05,2013 年 7 月 P < 0.01);2013 年 5 月中氮、高氮处理显著低于对照(P < 0.05,图1)。人工林中2012年7、9月中氮、高氮处理的多酚氧化酶活性显著低于对照(P < 0.05);2013年7 月为中氮、高氮处理显著低于对照、低氮处理(P < 0.01,图1)。总的来看,在天然林中,施氮处理的多酚氧化 酶活性总均值比对照降低了 26.8%—32.9%,差异显著(P < 0.01),不同施氮处理间无显著差异(P > 0.05), 不同处理间的均值大小关系为对照>低氮>高氮>中氮。而在人工林,仅中氮和高氮处理的多酚氧化酶活性总 均值显著低于对照(分别降低了 36.5% 和 33.2%, P < 0.01), 低氮处理虽低于对照但与对照之间无显著差异 (P > 0.05),不同处理间的均值大小关系为对照>低氮>高氮>中氮(表 5)。

施氮处理对纤维素酶的影响较不明显,在天然林各次测定中,不同处理之间均无显著差异(P > 0.05),但 各次测定的纤维素酶活性均值大小关系均为对照>施氮处理(图2)。人工林各次测定中不同处理之间的纤维 素酶活性同样无显著差异(*P* > 0.05),且历次测定的均值大小关系无统一规律(图 2)。总的来看,天然林中 中氮、高氮处理的纤维素酶活性总均值分别比对照降低了7.0%和10.3%,差异显著(*P* < 0.05),低氮处理虽低 于对照但差异不显著(*P* > 0.05),总均值大小关系为对照>低氮>中氮>高氮;人工林中不同处理之间的纤维 素酶活性总均值无显著差异(*P* > 0.05),总均值大小关系为对照>高氮>低氮>中氮(表 5)。



图 2 不同施氮量下参与碳循环的水解酶活性变化 Fig.2 Hydrolase activities involving C cycling under different N deposition levels CK: Control; LN: Low Nitrogen; MN: Middle Nitrogen; HN: High Nitrogen

蔗糖酶对施氮处理的响应同样较不明显,天然林各次测定中不同处理之间的蔗糖酶活性均无显著差异 (*P* > 0.05),且历次测定的均值大小关系无统一规律(图 2)。人工林中 2012 年 7 月与 2013 年 9 月施氮处理 的蔗糖酶活性显著低于对照(*P* < 0.05);2013 年 5 月为中氮、高氮处理显著低于对照、低氮处理(*P* < 0.05); 2013 年 7 月为低氮处理显著低于对照(*P* < 0.05),中氮、高氮处理显著低于低氮处理(*P* < 0.05);各次测定的 蔗糖酶活性均值大小关系均为对照>施氮处理(图 2)。总的来看,天然林中不同处理之间的蔗糖酶活性总均 值无显著差异,总均值大小关系为对照≈高氮>低氮>中氮;人工林中施氮处理的蔗糖酶活性总均值比对照降 低了 12.1%—17.7%,差异显著(*P* < 0.05),总均值大小关系为对照>低氮>高氮>中氮(表 5)。

施氮处理在一定程度上促进了土壤中性磷酸酶活性,天然林历次测定的不同处理之间无显著差异(P>0.05),但各次测定的中性磷酸酶活性均值大小关系均为对照<施氮处理(图3)。人工林中2013年5月中氮、高氮处理的中性磷酸酶活性显著高于对照(P<0.05);其它4次测定不同处理间无显著差异(P>0.05),除2012年9月的均值大小关系为高氮>中氮≈对照>低氮外,其它均为高氮>中氮>低氮>对照(图3)。总的来看,施氮处理的中性磷酸酶活总均值在天然林中提高了3.1%—6.2%,在人工林中提高了1.2%—9.9%,但两种林型不同处理之间均无显著差异(P>0.05),两种林型的总均值大小关系均为高氮>中氮>低氮>对照(表5)。

Table 5	Soil enzyme	activities in the p	lantation and natur	ral forest of <i>Pinus</i> i	tabulaeformis unde	r different N deposi	ition levels
林型 Forest type	处理 Treatment	过氧化物酶 Peroxidase/ (mg g <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	多酚氧化酶 Polyphenol oxidase/ (µg g <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	纤维素酶 Cellulase/ (μg g <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	蔗糖酶 Invertase/ (mg g <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	脲酶 Urease∕ (µg g <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	中性磷酸酶 Neutral phosphatase/ (µg g <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )
天然林	对照	$0.089 \pm 0.003 A$	4.391±0.346A	17.46±0.51a	1.182±0.066a	34.28±1.38a	1.658±0.048a
Natural forest	低氮	$0.087 \pm 0.003 A$	$3.216 \pm 0.170B$	16.37±0.61ab	$1.167 \pm 0.062a$	34.42±1.48a	$1.709 \pm 0.052a$
	中氮	$0.073 \pm 0.003 B$	$2.948{\pm}0.188\mathrm{B}$	$16.23{\pm}0.50{\rm b}$	$1.132 \pm 0.055a$	34.98±2.58a	$1.754 \pm 0.039a$
	高氮	$0.070 \pm 0.002 B$	$3.099 \pm 0.252B$	$15.66{\pm}0.64{\rm b}$	1.186±0.052a	38.90±2.57a	$1.760 \pm 0.056a$
人工林 Plantation	对照	$0.104 \pm 0.003 A$	$4.874 \pm 0.448 \mathrm{A}$	14.90±0.56a	$0.989 \pm 0.033 a$	27.25±1.21a	1.585±0.049a
	低氮	$0.105{\pm}0.004\mathrm{A}$	$4.401 \pm 0.327 \text{A}$	14.37±0.77a	$0.870{\pm}0.030{\rm b}$	29.94±1.67ab	1.604±0.049a
	中氮	$0.094 \pm 0.005 B$	$3.094 \pm 0.229B$	14.22±0.57a	$0.814{\pm}0.033\mathrm{b}$	32.43±2.01ab	1.632±0.085a
	高氮	$0.090 \pm 0.004 B$	$3.255 \pm 0.380B$	15.05±0.78a	$0.834{\pm}0.036\mathrm{b}$	$33.15{\pm}2.30\mathrm{b}$	1.741±0.072a

表 5 不同施氮量下油松天然林与油松人工林的土壤酶活性 Table 5 Soil enzyme activities in the plantation and natural forest of *Pinus tabulaeformis* under different N deposition level

表中数值为2012-5-2013-9各次测定的平均值:同列不同大小写字母分别表示处理间差异极显著(P<0.01,LSD法)和差异显著(P<

0.05,LSD 法); CK: Control; LN: Low Nitrogen; MN: Middle Nitrogen; HN: High Nitrogen





施氮促进了土壤脲酶活性,天然林中 2013 年 5 月中氮处理的脲酶活性显著高于对照、低氮处理(P< 0.05);2013 年 7 月中氮、高氮处理显著高于对照、低氮处理(P < 0.05);其它 3 次测定不同处理间无显著差异 (P > 0.05),除 2012 年 7 月外,脲酶活性历次测定的均值大小关系均为高氮>中氮>低氮 ≈ 对照(图 3)。人工 林中 2012 年 7 月中氮、高氮处理的脲酶活性显著高于对照(P < 0.05);2013 年 7 月低氮处理显著高于对照 (P < 0.05);其它 3 次测定中不同处理之间差异不显著(P > 0.05),除 2012 年 9 月与 2013 年 5 月酶活性的均值大小关系均为高氮>中氮>低氮 ≈ 对照外,另外 3 次测定的

均值大小关系均为高氮>中氮>低氮>对照(图3)。总的来看,天然林各处理之间的脲酶活性总均值差异不显 著(P>0.05),仅高氮处理明显升高,比对照高出13.5%;人工林中施氮处理比对照高了9.9%—21.7%,其中 高氮处理与对照之间差异显著(P<0.05),两种林型中的脲酶活性总均值大小关系均为高氮>中氮>低氮>对 照(表5)。

综上可见,在天然林中,氮沉降的增加抑制了过氧化物酶、多酚氧化酶和纤维素酶的活性,提高了中性磷酸酶的活性,对蔗糖酶与脲酶无明显影响;在人工林中,氮沉降的增加抑制了过氧化物酶、多酚氧化酶和蔗糖酶的活性,提高了中性磷酸酶和脲酶的活性,对纤维素酶无明显影响。

2.4 土壤酶活性之间的相关性

对土壤酶活性进行相关性分析的结果表明,天然林中过氧化物酶与多酚氧化酶之间呈显著正相关(P < 0.05),Pearson 相关系数为0.344,;纤维素酶与多酚氧化酶、蔗糖酶之间呈极显著正相关(P < 0.01),相关系数分别为0.482 和.544,脲酶与蔗糖酶呈极显著正相关(P < 0.01),相关系数为0.507,中性磷酸酶与过氧化物酶呈显著负相关(P < 0.05),与蔗糖酶呈显著正相关,相关系数分别为-0.421 和0.336(表 6)。

Table 6         Results of correlation	on analysis betv	ween soil enzymes	s activities in the	e natural forest o	f Pinus tabulaef	ormis
土壤酶 Soil enzymes	过氧化物酶 Peroxidase	多酚氧化酶 Polyphenol oxidase	纤维素酶 Cellulase	蔗糖酶 Invertase	脲酶 Urease	中性磷酸酶 Neutral phosphatase
过氧化物酶 Peroxidase	1.000					
多酚氧化酶 Polyphenol oxidase	0.344 *	1.000				
纤维素酶 Cellulase	0.195	0.482 **	1.000			
蔗糖酶 Invertase	0.013	0.108	0.544 **	1.000		
脲酶 Urease	-0.285	0.051	0.211	0.507 **	1.000	
中性磷酸酶 Neutral phosphatase	-0.421 *	0.189	0.195	0.336 *	0.244	1.000

表 6 油松天然林中土壤酶活性的相关性分析结果

\*表示在 0.05 水平上显著相关, \*\*表示在 0.01 水平上显著相关

油松人工林中土壤酶活性的相关性分析结果如表 7 所示。人工林中多酚氧化酶与纤维素酶、蔗糖酶之间 呈极显著正相关(*P* < 0.01),相关系数分别为 0.446 和 0.519,纤维素酶与蔗糖酶、中性磷酸酶之间呈显著正 相关(*P* < 0.05),相关系数为分别 0.402 和 0.337,脲酶与过氧化物酶呈显著负相关(*P* < 0.05),相关系数为 -0.347。

Table 7         Results of correlation analysis between soil enzymes activities in the plantation of Pinus tabulaeformis								
土壤酶 Soil enzymes	过氧化物酶 Peroxidase	多酚氧化酶 Polyphenol oxidase	纤维素酶 Cellulase	蔗糖酶 Invertase	脲酶 Urease	中性磷酸酶 Neutral phosphatase		
过氧化物酶 Peroxidase	1.000							
多酚氧化酶 Polyphenol oxidase	0.228	1.000						
纤维素酶 Cellulase	-0.004	0.446 **	1.000					
蔗糖酶 Invertase	0.106	0.519 **	0.402 *	1.000				
脲酶 Urease	-0.347 *	-0.142	0.007	0.070	1.000			
中性磷酸酶 Neutral phosphatase	-0.176	0.208	0.337 *	0.095	-0.110	1.000		

\*表示在 0.05 水平上显著相关, \*\*表示在 0.01 水平上显著相关

# 3 讨论

# 3.1 模拟氮沉降对土壤理化性质的影响

虽然土壤对 pH 值的变化有一定的缓冲能力<sup>[22]</sup>,但本实验中的长时间施氮处理还是对土壤 pH 值产生了

影响。研究表明尿素的水解过程会使土壤 pH 上升,但由于铵态氮被硝化时会产生质子,尿素的施加最终会使土壤 pH 值下降<sup>[23]</sup>。在本实验中出现了两种不同的情况,天然林中施氮处理样方的 pH 值下降,Guo 等<sup>[17]</sup>, Zeglin 等<sup>[24]</sup>,和 Fox<sup>[25]</sup>关于林地施氮的研究也得到了相似的结果;但人工林中施氮处理样方的 pH 值高于对照,且随施氮量的增加而逐步增高,这可能是因为人工林中土壤硝化作用较弱,施氮后土壤 pH 值的变化以尿素水解作用为主导,Allison 等在阿拉斯加寒带森林中的施氮实验也发现了类似现象<sup>[26]</sup>。Zeglin 等<sup>[24]</sup>的研究 还表明,施氮会促进地表植被的生长,使植物从土壤中吸收更多的磷,因而两种林型中施氮处理样方的速效磷含量降低。

一般认为,长时间施氮可以有效增加表层土壤的全氮和碱解氮含量<sup>[22]</sup>,但在本研究中,在施氮处理样方中仅全氮有较明显升高,碱解氮没有明显升高,这可能与速效氮流失较快,而且施氮也会加速土壤 NO<sub>3</sub> 流失 有关<sup>[27-28]</sup>。施氮促进植物生长,进而来自凋落物的有机碳输入也会随之增加<sup>[29]</sup>。而且在本研究中,施氮对多 酚氧化酶、蔗糖酶等产生了抑制作用,减缓了有机物的降解,进一步加大了土壤有机碳的累积。所以施氮处理 样方的有机碳含量存在上升趋势,这与黄玉梓<sup>[29]</sup>和 Pregitzer 等<sup>[30]</sup>的研究结果一致。也有研究表明施氮后土 壤有机碳含量下降<sup>[31]</sup>,这说明在某些森林生态系统中,施氮能增大土壤有机碳库,但在有些森林生态系统中,施氮会加剧土壤有机碳的流失。

# 3.2 两种林型间土壤酶活性的差异

纤维素和木质素是森林生态系统土壤的主要有机质来源,氮沉降通过改变与纤维素和木质素降解有关的 土壤酶活性,对森林生态系统的碳循环产生影响<sup>[32]</sup>。通过两种林型之间对应酶活性的差异,可以推断出两种 林型土壤有机质输入的组分的差异。而凋落物是森林土壤有机物质输入的主要来源,由天然林的过氧化物酶 和多酚氧化酶活性低于人工林,而纤维素酶、蔗糖酶活性高于人工林,可以推断出在天然林的凋落物中木质素 所占的比例低于人工林,相对的,纤维素,多聚糖等有机物所占的比例高于人工林。汪金松<sup>[33]</sup>在同一林地研 究发现天然林凋落物中的阔叶比例远大于人工林凋落物中的阔叶比例,以及陈法霖等<sup>[34]</sup>发现针叶中的木质 素含量大于阔叶,两者均与本实验中的结果一致。

#### 3.3 模拟氮沉降对土壤酶活性的影响

由国内外有关研究可知,土壤酶活性对氮沉降较为敏感,但受到土壤水气热条件、土壤理化性质、土壤微 生物群落组成和生态系统结构的影响,在不同的森林生态系统中土壤酶活性对氮沉降的响应往往有所不 同<sup>[6,17,35-38]</sup>。在本研究中,过氧化物酶与多酚氧化酶均对氮沉降表现出负响应,已有分子层面的研究发现,这 种负响应主要是由于施氮使得土壤中无机氮富集,氧化酶的基因表达受到抑制所造成的<sup>[38-41]</sup>,另外 Allison 等<sup>[26]</sup>和 Compton 等<sup>[42]</sup>的研究发现,施氮样地真菌的相对丰度有所降低,而多酚氧化酶与过氧化物酶均由真 菌分泌。但是 Lii 等<sup>[35]</sup>和 Deforest 等<sup>[36]</sup>的研究发现,施氮促进了过氧化物酶与多酚氧化酶活性。Cusack 等研 究发现,氮沉降抑制了热带雨林中过氧化物酶与多酚氧化酶的活性,但促进了热带山地森林中这两种酶的活 性<sup>[31]</sup>。氮沉降对这两种酶活性的影响差异可能是由生态系统中本底氮含量与氮输入量不同和土壤微生物群 落结构不同两方面造成的。Kim 等<sup>[28]</sup>与 Cusack 等<sup>[31]</sup>的研究表明,当生态系统本底氮沉降或者本底土壤氮含 量较高时,氮沉降的增加倾向于抑制过氧化物酶与多酚氧化酶的活性,反之则倾向于提高其活性。另一方面, 不同微生物对氮沉降的响应不同,例如,目前大多数多酚氧化酶受氮沉降抑制的结论是通过对白腐真菌的研 究得出的,但一些软腐真菌在氮沉降增加时其多酚氧化酶活性有所升高<sup>[16]</sup>,所以微生物群落结构的不同也可 能导致整个微生物群落对氮沉降响应的不同。

尽管施氮可使氮元素的营养限制减轻或解除,但随着多酚氧化酶活性的降低,土壤中木质素等复杂有机 物降解不充分,土壤中的可溶性有机碳减少<sup>[31]</sup>,碳可能成为土壤微生物群落的营养限制因子,土壤中异养微 生物的生长随之受到限制<sup>[42]</sup>。Deforest 等研究认为这种限制可能会对分泌纤维素酶或者蔗糖酶的微生物产 生影响,且当凋落物以木质素含量较高的针叶为主时,这种影响更加显著<sup>[36]</sup>。本实验中,天然林中的纤维素 酶活性和人工林中的蔗糖酶活性受到施氮处理的抑制,且与多酚氧化酶活性呈显著相关,这与 Deforest 等<sup>[36]</sup> 的研究结果类似。宋学贵等在川南常绿阔叶林研究同样发现人工模拟氮沉降抑制了土壤纤维素酶活性<sup>[43]</sup>。 另外,郭依秋等在与本实验同一林地进行的施氮实验发现模拟氮沉降显著提高了土壤微生物氮,但对土壤微 生物碳无显著影响<sup>[44]</sup>,这说明在太岳山油松林,氮输入的增加没有使土壤微生物群落从环境中获取更多 的碳。

在本研究中,施氮处理对土壤脲酶和中性磷酸酶活性都有一定的促进作用,这与 Lv 等<sup>[35]</sup>在林地进行多种形态氮施加实验中的发现一致。脲酶是与植物和微生物的氮获取相关的一种酶,其活性的增加可以使土壤有机氮矿化速率加快<sup>[45]</sup>。一般认为,土壤活性氮含量增加后,土壤微生物对其它营养元素(如碳和磷)的需求相应增加,相关的酶活性也随之升高,例如 Keeler 等研究发现施氮提高了土壤磷酸酶和纤维素酶活性<sup>[46]</sup>。本研究中的磷酸酶活性虽然随施氮水平的增加而升高,但差异不显著,同时纤维素酶和蔗糖酶的活性下降或者无变化,这表明在本研究中施氮样地的土壤生态系统可能由氮限制向碳限制方向转换。另外,土壤磷酸酶可分为碱性、酸性和中性 3 种,Guo 等<sup>[17]</sup>和 Kim 等<sup>[28]</sup>的研究发现,土壤 pH 值变化对土壤酸、碱性磷酸酶的活性有显著影响。目前与氮沉降相关的土壤酶研究往往集中于酸性或者碱性磷酸酶,其中施氮造成土壤 pH 值变化的影响不可忽视。

生态系统差异性造成的土壤酶活性对氮沉降响应的差异,不仅与生态系统的气候、结构差异有关<sup>[16,24]</sup>, 也与样地本底土壤氮含量,本底氮沉降以及施氮量密切相关<sup>[28,31]</sup>。Cusack等<sup>[31]</sup>和Kim等<sup>[28]</sup>的研究认为,当 生态系统中本底土壤氮含量较低或本底氮沉降较低时,土壤酶活性对施氮多表现为正响应,反之,则可能表现 为负响应。在本研究中,过氧化物酶活性仅在中氮和高氮处理中显著下降,这说明在本研究中,低氮处理的施 氮量(50 kg N hm<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>)尚不足以对土壤中的过氧化物酶产生抑制作用。天然林中所有施氮处理的多酚氧化 酶活性均有显著下降,而人工林中仅中氮和高氮处理显著下降,这可能是因为天然林的土壤本底氮含量略高 于人工林的土壤本底氮含量(表1,表3)。

# 4 结论

综上所述,模拟氮沉降对山西太岳山油松林的土壤酶活性产生了显著影响,表现在抑制了土壤中过氧化物酶和多酚氧化酶的活性,促进了脲酶和中性磷酸酶的活性,并降低了天然林中的纤维素酶活性和人工林中的蔗糖酶活性,但对天然林中的蔗糖酶和人工林中的纤维素酶无影响。另外,由于天然林土壤含氮量较高,致使多酚氧化酶活性对氮沉降更敏感。氮沉降对多酚氧化酶等土壤酶活性的抑制作用将减缓土壤有机质的降解,有利于有机质在土壤中的积累。

本文研究以土壤酶活性为主要研究对象,但土壤酶活性变化的背后往往是土壤微生物群落结构的变化, 施氮对土壤微生物群落结构的影响仍需进一步研究。另外从土壤酶活性的变化可以看出,氮沉降的增加会改 变土壤有机碳库的组成结构,本研究仅测定了土壤有机碳的总量,有必要对土壤有机碳组分的变化开展进一 步研究。

#### 参考文献(References):

- [1] Holland E A, Dentene F J, Braswell B H, Sulzman J M. Contemporary and pre-Industrial global reactive nitrogen budgets. Biogeochemistry, 1999, 46(1/3): 7-43.
- Bashkin V N, Park S U, Choi M S, Lee C B. Nitrogen budgets for the Republic of Korea and the Yellow Sea region. Biogeochemistry, 2002, 57-58 (1): 387-403.
- [3] Galloway J N. The global nitrogen cycle: changes and consequences. Environmental Pollution, 1998, 102(S1): 15-24.
- [4] Wang T J, Jiang F, Li S, Liu Q. Trends in air pollution during 1996-2003 and cross-border transport in city clusters over the Yangtze River Delta region of China. Terrestrial Atmospheric and Oceanic Sciences, 2007, 18(5): 995-1009.
- [5] De Vries W, Solberg S, Dobbertin M, Sterba H, Laubhann D, Van Oijen M, Evans C, Gundersen P, Kros J, Wamelink G W W, Reinds G J, Sutton M A. The impact of nitrogen deposition on carbon sequestration by European forests and heathlands. Forest Ecology and Management, 2009, 258(8): 1814-1823.

- [6] Sinsabaugh R L. Phenol oxidase, peroxidase and organic matter dynamics of soil. Soil Biology and Biochemistry, 2010, 42(3): 391-404.
- [7] Chen X Y, Mulder J. Atmospheric deposition of nitrogen at five subtropical forested sites in South China. Science of the Total Environment, 2007, 378(3): 317-330.
- [8] Ajwa H A, Dell C J, Rice C W. Changes in enzyme activities and microbial biomass of tall grass prairie soil as related to burning and nitrogen fertilization. Soil Biology and Biochemistry, 1999, 31(5): 769-777.
- [9] Alvarez S, Guerrero M C. Enzymatic activities associated with decomposition of particulate organic matter in two shallow ponds. Soil Biology and Biochemistry, 2000, 32(13): 1941-1951.
- [10] 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.
- [11] Enowashu E, Poll C, Lamersdorf N, Kandeler E. Microbial biomass and enzyme activities under reduced nitrogen deposition in a spruce forest soil. Applied Soil Ecology, 2009, 43(1): 11-21.
- [12] Grandy A S, Sinsabaugh R L, Neff J C, Stursova M, Zak D R. Nitrogen deposition effects on soil organic matter chemistry are linked to variation in enzymes, ecosystems and size fractions. Biogeochemistry, 2008, 91(1): 37-49.
- [13] Wang C Y, Feng X G, Guo P, Han G M, Tian X J. Response of degradative enzymes to N fertilization during litter decomposition in a subtropical forest through a microcosm experiment. Ecological Research, 2010, 25(6): 1121-1128.
- [14] Sinsabaugh R L, Gallo M E, Lauber C, Waldrop 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.
- [15] 沈芳芳, 袁颖红, 樊后保, 刘文飞, 刘苑秋. 氮沉降对杉木人工林土壤有机碳矿化和土壤酶活性的影响. 生态学报, 2012, 32(2): 517-527.
- [16] 赵玉涛,李雪峰,韩士杰,胡艳玲.不同氮沉降水平下两种林型的主要土壤酶活性.应用生态学报, 2008, 19(12): 2769-2773.
- [17] Guo P, Wang C Y, Feng X G, Su M F, Zhu W Q, Tian X J. Mixed inorganic and organic nitrogen addition enhanced extracellular enzymatic activities in a subtropical forest soil in east China. Water Air & Soil Pollution, 2011, 216(1/4): 229-237.
- [18] 涂利华, 胡庭兴, 张健, 李仁洪, 戴洪忠, 雒守华, 向元彬, 黄立华. 华西雨屏区苦竹林土壤酶活性对模拟氮沉降的响应. 应用生态学报, 2009, 20(12): 2943-2948.
- [19] 涂利华,胡红玲,胡庭兴,张健,肖银龙,雒守华,李仁洪,戴洪忠.模拟氮沉降对华西雨屏区光皮桦林土壤酶活性的影响.应用生态学报,2012,23(8):2129-2134.
- [20] 关松荫. 土壤酶及其研究法. 北京: 农业出版社, 1986.
- [21] 赵兰坡,姜岩.土壤磷酸酶活性测定方法的探讨.土壤通报,1986,17(3):138-141.
- [22] 陈林,张佳宝,赵炳梓,黄平.不同施氮水平下土壤的生化性质对干湿交替的响应.土壤学报,2013,50(4):675-683.
- [23] 蒋朝晖,曾清如,皮荷杰,毛小云,廖宗文.不同品种尿素施入土壤后 pH 值的变化和氨气释放差异.环境化学,2009,28(2):177-180.
- [24] Zeglin L H, Stursova M, Sinsabaugh R L, Collins S L. Microbial responses to nitrogen addition in three contrasting grassland ecosystems. Oecologia, 2007, 154(2): 349-359.
- [25] Fox T R. Nitrogen mineralization following fertilization of Douglas-fir forests with urea in western Washington. Soil Science Society of America Journal, 2004, 68(5): 1720-1728.
- [26] Allison S D, Czimczik C I, Treseder K K. Microbial activity and soil respiration under nitrogen addition in Alaskan boreal forest. Global Change Biology, 2008, 14(5): 1156-1168.
- [27] Jost G, Dirnböck T, Grabner M T, Mirtl M. Nitrogen leaching of two forest ecosystems in a Karst watershed. Water Air & Soil Pollution, 2011, 218 (1/4): 633-649.
- [28] Kim H, Kang H. The impacts of excessive nitrogen additions on enzyme activities and nutrient leaching in two contrasting forest soils. Journal of Microbiology, 2011, 49(3): 369-375.
- [29] 黄玉梓. 模拟氮沉降对杉木人工林碳库及其化学机理的影响 [D]. 福建: 福建农林大学, 2009.
- [30] Pregitzer K S, Burton A J, Zak D R, Talhelm A F. Simulated chronic nitrogen deposition increases carbon storage in Northern Temperate forests. Global Change Biology, 2008, 14(1): 142-153.
- [31] Cusack D F, Silver W L, Torn M S, Burton S D, Firestone M K. Changes in microbial community characteristics and soil organic matter with nitrogen additions in two tropical forests. Ecology, 2011, 92(3): 621-632.
- [32] 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.
- [33] 汪金松. 模拟氮沉降对暖温带油松林土壤碳循环过程的影响 [D]. 北京:北京林业大学, 2013.
- [34] 陈法霖, 江波, 张凯, 郑华, 肖燚, 欧阳志云, 屠乃美. 退化红壤丘陵区森林凋落物初始化学组成与分解速率的关系. 应用生态学报,

2011, 22(3): 565-570.

- [35] Lü Y N, Wang C Y, Wang F Y, Zhao G Y, Pu G Z, Ma X, Tian, X J. Effects of nitrogen addition on litter decomposition, soil microbial biomass, and enzyme activities between leguminous and non-leguminous forests. Ecological Research, 2013, 28(5): 793-800.
- [36] Deforest J L, Zak D R, Pregitzer K S, Burton A J. Atmospheric nitrate deposition and the microbial degradation of cellobiose and vanillin in a northern hardwood forest. Soil Biology and Biochemistry, 2004, 36(6): 965-971.
- [37] Min K, Kang H, Lee D. Effects of ammonium and nitrate additions on carbon mineralization in wetland soils. Soil Biology and Biochemistry, 2011, 43(12): 2461-2469.
- [38] Hofmockel K S, Zak D R, Blackwood C B. Does atmospheric NO<sub>3</sub> deposition alter the abundance and activity of ligninolytic fungi in forest soils? Ecosystems, 2007, 10(8): 1278-1286.
- [39] Blackwood C B, Waldrop M P, Zak D R, Sinsabaugh R L. Molecular analysis of fungal communities and laccase genes in decomposing litter reveals differences among forest types but no impact of nitrogen deposition. Environmental Microbiology, 2007, 9(5): 1306-1316.
- [40] Hassett J E, Zak D R, Blackwood C B, Pregitzer K S. Are basidiomycete laccase gene abundance and composition related to reduced lignolytic activity under elevated atmospheric NO<sub>3</sub> deposition in a northern hardwood forest? Microbial Ecology, 2009, 57(4): 728-739.
- [41] Lauber C L, Sinsabaugh R L, Zak D R. Laccase gene composition and relative abundance in Oak forest soil is not affected by short-term nitrogen fertilization. Microbial Ecology, 2009, 57(1): 50-57.
- [42] Compton J E, Watrud L S, Porteous L A, DeGrood S. Response of soil microbial biomass and community composition to chronic nitrogen additions at Harvard forest. Forest Ecology and Management, 2004, 196(1): 143-158.
- [43] 宋学贵, 胡庭兴, 鲜骏仁, 肖春莲. 川南天然常绿阔叶林土壤酶活性特征及其对模拟 N 沉降的响应. 生态学报, 2009, 29(3): 1234-1240.
- [44] 郭依秋, 范秀华, 汪金松, 金冠一. 太岳山油松林土壤微生物量对模拟氮沉降的响应. 应用与环境生物学报, 2013, 19(4): 605-610.
- [45] Wang Q K, Wang S L, Liu Y. Responses to N and P fertilization in a young *Eucalyptus dunnii* plantation: Microbial properties, enzyme activities and dissolved organic matter. Applied Soil Ecology, 2008, 40(3): 484-490.
- [46] Keeler B L, Hobbie S E, Kellogg L E. Effects of long-term nitrogen addition on microbial enzyme activity in eight forested and grassland sites: Implications for litter and soil organic matter decomposition. Ecosystems, 2009, 12(1): 1-15.