

DOI: 10.5846/stxb201811252551

刘先, 索沛衡, 杜大俊, 刘雨晖, 胡亚林, 王玉哲. 连栽杉木人工林参与土壤碳氮转化过程酶活性及其与土壤理化因子的相关性. 生态学报, 2020, 40(1): 247-256.

Liu X, Suo P H, Du D J, Liu Y H, Hu Y L, Wang Y Z. Soil carbon and nitrogen transformed enzyme activities in continuously cultivated Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantations and their correlations with soil physicochemical factors. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(1): 247-256.

## 连栽杉木人工林参与土壤碳氮转化过程酶活性及其与土壤理化因子的相关性

刘 先<sup>1</sup>, 索沛衡<sup>1</sup>, 杜大俊<sup>1</sup>, 刘雨晖<sup>2</sup>, 胡亚林<sup>1</sup>, 王玉哲<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup> 福建农林大学林学院, 福州 350002

<sup>2</sup> 福建农林大学莘口教学林场, 三明 365002

**摘要:** 选取福建三明不同连栽代数杉木人工林(一代、二代、三代)及格氏栲天然林为研究对象, 运用冗余分析法研究不同林地土壤理化性质、养分含量与参与碳、氮转化过程酶活性之间的相互关系, 以探究中亚热带连栽杉木人工林土壤酶的季节变化及其影响因素, 为揭示杉木人工林养分循环特点和林地土壤质量评价提供依据。结果表明: 连栽杉木人工林地土壤 pH 显著低于天然林, 但一、二、三代杉木林间无显著差异。12 月份土壤全碳、全氮含量在不同连栽代数杉木林中无显著差异, 并且二代和三代林土壤全碳、全氮含量均显著高于天然林( $P < 0.05$ ); 6 月份杉木三代林土壤全碳含量显著高于一代林( $P < 0.05$ ), 但与二代林和天然林无显著差异。12 月份土壤铵态氮和硝态氮含量在一、二、三代杉木林间无显著差异。6 月份杉木一代林土壤硝态氮含量显著高于二代林和天然林( $P < 0.05$ ), 但与三代林无显著差异。12 月份天然林土壤脲酶活性显著高于连栽杉木人工林( $P < 0.05$ ), 而一、二、三代杉木林土壤脲酶活性无显著差异; 杉木一代、二代林和天然林土壤天冬酰胺酶活性无显著差异, 均显著高于三代林( $P < 0.05$ )。冗余分析表明, 土壤含水量、 $\text{NO}_3^-$ -N 含量和 pH 对酶活性的影响较大, 它们与土壤天冬酰胺酶、 $\beta$ -葡萄糖苷酶(BG)、和蛋白酶(protease)呈显著正相关, 但与土壤 N-乙酰氨基葡萄糖苷酶(NAG)呈显著负相关。本研究说明杉木林进入成熟林-过熟林阶段后, 不同连栽代数林地许多土壤理化指标及酶活性均有不同程度恢复, 而且它们受季节因素影响很大, 建议今后加强土壤酶活性对环境变化响应的长期综合监测。

**关键词:** 土壤酶活性; 杉木连栽; 土壤理化性质; 冗余分析

## Soil carbon and nitrogen transformed enzyme activities in continuously cultivated Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantations and their correlations with soil physicochemical factors

LIU Xian<sup>1</sup>, SUO Peiheng<sup>1</sup>, DU Dajun<sup>1</sup>, LIU Yuhui<sup>2</sup>, HU Yalin<sup>1</sup>, WANG Yuzhe<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup> Forestry College of Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

<sup>2</sup> Xinkou Research Forest of Fujian Agriculture and Forestry University, Sanming 365002, China

**Abstract:** This study aims to investigate the seasonal changes of soil carbon and nitrogen-transformed enzyme activities and their driving factors in successive rotations of subtropical Chinese Fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantation. The results would provide basis for assessing nutrient cycling and soil quality in forest. Through canonical redundancy analysis (RDA) the relationships between soil physical properties, nutrient conditions, and enzyme activities were analyzed in different generations of Chinese fir plantation (FRP, SRP, TRP) and *Castanopsis Kawakamii* forest (NF) in Fujian province,

**基金项目:** 国家自然科学基金项目(41603081, 31700378); 福建省科技厅高校联合资助面上基金项目(2017J01458)

**收稿日期:** 2018-11-25; **网络出版日期:** 2019-10-25

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangyuzhe@fafu.edu.cn

China. A significant decrease of soil pH was observed in Chinese fir plantation compared with NF, but no significant changes were found between FRP, SRP, and TRP. In December, there was no significant difference on soil total carbon and nitrogen among different generations of Chinese fir plantation, and the SRP and TRP were significantly higher than the NF ( $P < 0.05$ ). In June, soil total carbon of TRP was significantly higher than that of FRP ( $P < 0.05$ ), but not significantly different from that of SRP and NF. In December, there was no significant difference on soil  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  and  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  among different generations of Chinese fir plantation. In June, soil  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  of FRP was significantly higher than that of SRP and NF ( $P < 0.05$ ), but not different from that of TRP. Soil urease activity of NF was significantly higher than that of FRP, SRP, and TRP, but no significant difference was found among FRP, SRP, and TRP in December. Soil asparaginase activity of FRP, SRP, and NF were significantly higher than that of TRP ( $P < 0.05$ ), but no significant difference was found among FRP, SRP, and NF. The RDA showed that soil moisture,  $\text{NO}_3^-\text{-N}$ , and pH made significant contributions to variations of soil enzyme activities, especially positively related to the activities of soil asparaginase,  $\beta$ -glucosidase (BG), and protease, but negatively related to soil N-acetyl- $\beta$ -D-glucosaminidase (NAG). The soil physiochemical properties and enzyme activities in mature and over-mature Chinese fir plantations recovered to different degrees compared with the natural forest, and their variations were largely influenced by the seasonal changes. Additionally, a long-term observation on soil enzyme activities in response to the environmental changes is recommended.

**Key Words:** soil enzyme activities; continuous planting of Chinese fir; soil physiochemical properties; canonical redundancy analysis (RDA)

杉木 [*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook] 是我国南方重要的速生用材树种,在我国种植面积广大 ( $1.21 \times 10^7 \text{ hm}^2$ ),约占全国人工林总面积的 25%<sup>[1]</sup>,其在经济、生态价值方面都有不可取代的地位。杉木人工林取代天然林后,由于经营方式单一,杉木纯林和连栽导致了土壤质量退化和生产力下降<sup>[2-4]</sup>。研究表明,杉木多代连栽会改变土壤水分、pH、全碳、全氮含量、养分利用有效性以及林地生物地球化学循环过程<sup>[5-7]</sup>。以往对杉木连栽的研究多集中于幼龄林和中龄林,发现杉木人工林林分生物量随连栽代数递减<sup>[8]</sup>,土壤物理性质恶化<sup>[9-10]</sup>且养分含量逐代下降(如土壤全氮、速效氮、速效钾等)<sup>[11-12]</sup>,但对于连栽后近熟林-成熟林的研究还比较少。

土壤酶不仅参与调控土壤养分循环、有机质的降解和转化,还与土壤结构和有机质形成有重要关系<sup>[13-14]</sup>。因为土壤酶对环境变化的敏感性,所以可将其作为评估土壤系统健康状况(如承受胁迫或处于恢复阶段)的指示指标<sup>[15-16]</sup>。研究表明,土壤酶是土壤结构和肥力的良好指示因子,如 Dick 等<sup>[17]</sup>发现土壤容重和脱氢酶、磷酸酶等几种酶活性有显著的负相关关系,Verstraete 和 Voets<sup>[18]</sup>发现土壤磷酸酶、土壤脲酶和  $\beta$ -葡萄糖苷酶与土壤肥力和作物产量显著相关。在森林生态系统中,土壤酶的地位尤其重要,在不施肥的条件下森林土壤中的养分主要来源于凋落物的分解,其主要成分包括纤维素、木质素、几丁质、蛋白、核酸、磷脂等,而目前研究的酶大都参与这些物质的分解过程<sup>[19-20]</sup>。土壤酶活性升高有利于凋落物和有机质的分解,加快养分归还的速度,对于提高森林土壤肥力和维持生态系统物质循环和能量流动具有重要意义。

森林生态系统土壤酶活性受多种因子影响,包括土壤因子(土壤 pH、含水量、土壤温度和有机质含量等)、气候因子(温度和降雨量)和地理因子(林型、经纬度以及海拔),这些因子相互作用共同调控土壤微生物群落结构,从而影响酶的释放和活性<sup>[21]</sup>。常绿阔叶林转换为杉木纯林后,随连栽代数增加林下微气候环境发生改变,土壤保水能力下降,凋落物分解缓慢造成养分循环受阻且利用效率下降<sup>[22-23]</sup>。大量研究表明连栽会改变杉木林的养分循环特征<sup>[6,23]</sup>,而土壤微生物是土壤碳、氮循环过程的主要驱动力,直接调节土壤有机质和养分的供给和转化<sup>[24-25]</sup>。土壤酶是表征微生物活性的重要指标, $\beta$ -葡萄糖苷酶和 N-乙酰氨基葡萄糖苷酶参与土壤碳循环过程,对土壤中不同稳定性碳的分解和转化起重要作用<sup>[26]</sup>,土壤脲酶、蛋白酶、硝酸还原酶、亚硝酸还原酶和天冬酰胺酶参与土壤氮循环过程,能够将土壤中不同形态 N 分解为有效态 N 供植物吸收,对提

高 N 素利用率有重要意义<sup>[27]</sup>。目前对多代连栽杉木人工林酶活性的研究主要关注脲酶、蛋白酶、蔗糖酶和过氧化氢酶等,且大部分结果表明随杉木栽植代数增加酶活性逐代下降<sup>[28-30]</sup>,但是对于参与土壤碳氮循环过程的酶如  $\beta$ -葡萄糖苷酶、硝酸还原酶、亚硝酸还原酶、天冬酰胺酶则较少涉及。大多数研究主要在杉木幼龄林和中龄林中进行,缺乏对成熟林和过熟林的长期跟踪研究。因此,研究不同连栽代数杉木人工林土壤碳( $\beta$ -葡萄糖苷酶;N-乙酰氨基葡萄糖核苷酶)、氮循环(脲酶、蛋白酶、硝酸还原酶、亚硝酸还原酶、天冬酰胺酶)过程酶活性变化及其影响因子,对杉木人工林管理和土壤生态恢复有积极的指导意义。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验地概况与样地设置

试验地位于福建省三明市福建农林大学莘口教学林场(东经 117°28',北纬 26°10'),属武夷山支脉,海拔 175—264 m,为低山丘陵地貌。土壤为粉砂岩发育的山地红壤,土壤厚度为 80—90 cm。该地区属中亚热带季风气候,年均气温 19.1 °C,年积温 5240.2—6677.9 °C,年均降水量 1749 mm,年平均蒸发量 1585 mm,年平均相对湿度 81%,全年日照时数 1840 h,无霜期 300 d 左右。主要林下植被有狗脊蕨(*Woodwardia japonica* (L. f.) Sm.)、江南卷柏(*Selaginella moellendorffii* Hieron.)和三叶崖爬藤(*Tetrastigma hemsleyanum* Diels et Gilg)等。天然林研究区乔木层主要由格氏栲、马尾松和木荷等构成;草本层主要包括芒萁(*Dicranopteris pedata* (Houtt.) Nakaike)、黑莎草(*Gahnia tristis* Nees)和华山姜(*Alpinia oblongifolia* Hayata)等种类。

在经营方式、土壤类型相同以及海拔、坡向、坡度等自然状况相似的杉木人工林建立 12 块固定试验样地,每个处理 4 个重复,样地面积均为 20 m × 20 m。选择不同连栽代数的杉木人工林(一代 FRP、二代 SRP、三代 TRP)和格氏栲天然林(NF)作为研究对象,不同连栽代数杉木人工林样地的概况见表 1。

表 1 试验地概况

Table 1 The description of experimental plot

栽植代数 Planting generation	林龄/a Age	坡向 Aspect	坡度/(°) Slope	海拔/m Elevation	造林时间 Planting year	造林密度 Cultivation density/ (株/hm <sup>2</sup> )	现密度 Current density/ (株/hm <sup>2</sup> )
一代杉木林 FRP	46	西南	21	175—264	1973	2700	1380
二代杉木林 SRP	29	西	19	204—244	1990	3600	1050
三代杉木林 TRP	40	西北	35	175—250	1979	3000	1845
天然林 NF	—	西	20	—	—	—	—

FRP: First rotation plantation; SRP: Second rotation plantation; TRP: Third rotation plantation; NF: Natural forest

### 1.2 土壤样品采集

2017 年 12 月和 2018 年 6 月,利用 S 型取样法分别采集每个标准地 0—10 cm 的混合土壤样品,每块样方 8 个采样点。将每个土样分为 2 份,其中 1 份新鲜土样除去石块、根系和土壤动物后,过 2 mm 筛,放置在冰箱中冷藏(4 °C),用于测定土壤铵态氮(NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N)和硝态氮(NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N)含量及酶活性(所测酶的名称、缩写、国际分类号及功能见表 2);另一份土样进行风干,测定土壤 pH、全碳(TC)和全氮(TN)含量。

### 1.3 土壤理化性质和酶活性分析

土壤 pH 值采用雷磁 PHS-3C 型 pH 计进行测定(水土比 5:1)。土壤全碳全氮采用元素分析仪(vario ISOTOPE cube, Elementar, German)测定。土壤铵态氮(NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N)、硝态氮(NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N)用 2 mol/L KCl 溶液浸提土壤后,采用全自动间断分析仪(SmartChem 200, AMS/Alliance, Italy)测定。

测定土壤酶活性的鲜土用 PBS 缓冲液浸提(水土比 1:10)后,采用上海酶联公司 Elisa 酶联免疫分析试剂盒提取,利用多功能酶标仪(BioTek Synergy 2, Gene 5, America)在波长 450 nm 下测定其 OD 值,最后用标准物的浓度与 OD 值计算出标准曲线的回归方程,将样品的吸光值(OD)代入方程式,计算出样品浓度,再乘以稀释倍数,即为样品的实际浓度<sup>[31]</sup>。酶活性结果以单位质量(g<sup>-1</sup>)干土单位时间(h<sup>-1</sup>)内生成的酶的摩尔质

量( $\mu\text{mol}$ )来表征。该试剂盒原理是应用双抗体夹心法测定土壤样本中的酶活性水平,以亚硝酸还原酶为例,用纯化的亚硝酸还原酶抗体包被微孔板,制成固相抗体,往包被单抗的微孔中依次加入亚硝酸还原酶,再与辣根过氧化物酶(HRP)标记的亚硝酸还原酶抗体结合,形成抗体-抗原-酶标抗体复合物,经过彻底洗涤后加底物四甲基联苯胺(TMB)显色,TMB在HRP酶的催化下转化成蓝色,并在酸的作用下转化成最终的黄色,颜色的深浅和样品中的亚硝酸还原酶呈正相关。其他酶均以类似方法测定。

表2 土壤酶名称、缩写、国际分类号及功能

Table 2 Soil enzyme names, the abbreviation used in this study, enzyme commission numbers (EC) and their function

酶 Enzyme	缩写 Abbreviation	国际分类号 EC	功能 Function	底物 Substrate	参考文献 References
脲酶 Urease	Urease	3.5.1.5	促进尿素水解生成氨	尿素 urea	Tabatabai 和 Bremner <sup>[32]</sup>
蛋白酶 Protease	Protease	3.4.21.24	水解有机氮为氨基酸	二肽 dipeptide	Ladd 和 Butler <sup>[33]</sup>
硝酸还原酶 Nitrate reductase	NAR	1.7.1.3	催化硝酸盐还原为亚硝酸盐	硝酸盐 $\text{NO}_3^-$ -N	Fu 和 Tabatabai <sup>[34]</sup>
亚硝酸还原酶 Nitrite reductase	NIR	1.7.2.1	催化亚硝酸盐还原为 NO 或 $\text{NH}_3$	亚硝酸盐 $\text{NO}_2^-$ -N	Tabatabai <sup>[31]</sup>
天冬酰胺酶 Asparaginase	ASPG	3.5.1.1	水解天冬酰胺为天冬氨酸和氨	天冬酰胺 L-asparagine	Frankenberger & Tabatabai <sup>[35]</sup>
$\beta$ -葡萄糖苷酶 $\beta$ -1,4-glucosidase	BG	3.2.1.21	将纤维素分解为葡萄糖	对硝基苯- $\beta$ -D-吡喃葡萄糖苷 pNP- $\beta$ -D-glucopyranoside	Knight 和 Dick <sup>[36]</sup>
N-乙酰氨基葡萄糖核苷酶 (几丁质酶) N-acetyl- $\beta$ -D-glucosaminidase (chitinase)	NAG	3.2.1.30	分解几丁质和肽聚糖;水解壳二糖为氨基葡萄糖	对硝基苯乙酰氨基葡萄糖苷 p-Nitrophenyl-N-acetyl- $\beta$ -D-glucosaminide	Parham 和 Deng <sup>[37]</sup>

## 1.4 数据分析

首先对所有测得数据进行正态分布和方差齐性检验,然后采用一般线性模型中的重复测量方差(repeated measures ANOVA)分析连栽代数、采样季节和二者交互作用对土壤理化性质和酶活性的影响。每个采样季节内不同连栽代数土壤理化性质及酶活性变化采用单因素方差分析(one-way ANOVA)进行检验,并用LSD法进行多重比较( $\alpha=0.05$ )。土壤酶活性和理化性质的相关性采用Pearson相关分析。以上数据分析均在SPSS 22.0(SPSS Inc., USA)软件中进行。为探讨土壤酶活性的影响因素,利用Canoco 5.0(Microcomputer Power, Inc., Ithaca, NY)对酶活性和环境因子(土壤pH、含水量、全碳、全氮、碳氮比、铵态氮、硝态氮)进行冗余分析(RDA)。

## 2 结果与分析

### 2.1 连栽杉木林土壤理化性质

不同连栽代数和采样季节对土壤理化性质(土壤pH、含水量、全碳、全氮含量、铵态氮、硝态氮含量)有显著影响(表3,  $P < 0.05$ ),采样季节和连栽代数的交互作用对土壤含水量、全碳、全氮含量以及铵态氮、硝态氮含量有显著影响(表3,  $P \leq 0.01$ )。土壤pH表现为12月天然林(4.27—4.34)显著高于一代和三代杉木人工林(3.94—4.15),但天然林和二代人工林之间无显著差异;而6月天然林(4.3—4.5)显著高于杉木人工林(4.04—4.32),但一、二、三代杉木人工林之间无显著差异(表4)。总体来说,杉木人工林土壤pH值低于天然林,12月和6月分别下降6.9%和6.3%(表4)。在12月,一代和二代杉木人工林土壤含水量显著高于天然林(16.22%—18.98%),二代杉木林显著高于一代林,但三代林和天然林之间无显著差异;在6月,天然林和杉木人工林之间(28.53%—38.4%)均无显著差异(表4)。12月份土壤全碳和全氮的含量都是二代林和三代林

(TC:20.44—28.74 g/kg;TN:1.5—2.06 g/kg)显著高于天然林(TC:11.54—18.69 g/kg;TN:0.8—1.53 g/kg),而一代林和天然林之间无明显差异(表4)。6月份杉木一代林土壤全碳含量显著低于三代林,但一代林、二代林和天然林之间无显著差异;全氮含量在天然林和杉木一、二、三代连栽林之间均无显著差异(表4)。土壤C/N比无论在12月还是6月,四个林地之间均无显著差异(12.22—17.29,表4)。在12月,天然林土壤 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ (18.24—40.99 mg/kg)含量显著高于杉木人工林连栽地(4.87—10.89 mg/kg),约为后者的4—6倍;而天然林土壤 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 含量(0.54—1.11 mg/kg)则显著低于杉木人工林连栽地(2.88—6.72 mg/kg,表4)。在6月,4个林地之间的土壤 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 含量均无显著差异,土壤 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 含量表现为杉木一代林和三代林(9.19—16.18 mg/kg)显著高于二代林(1.61—3.91 mg/kg)和天然林(4.67—11.21 mg/kg),天然林显著高于杉木二代林,而一代林和三代林,三代林和天然林之间没有显著差异(表4)。

表3 不同连栽代数和季节变化对土壤理化性质的重复方差测量分析结果

Table 3 Repeated measures ANOVA on the effects of planting generations and seasonal change on soil physiochemical properties

来源 Source	pH	含水量 Moisture	全碳 Total Carbon	全氮 Total Nitrogen	碳氮比 C/N	铵态氮 Ammonium	硝态氮 Nitrate
季节 Time (T)	<0.001 ***	<0.001 ***	0.01 *	0.01 *	0.26	0.001 **	0.001 **
栽植代数 Generation (G)	<0.001 ***	0.002 **	0.01 *	0.018 *	0.14	<0.001 ***	<0.001 ***
季节 × 栽植代数 T × G	0.07	0.004 **	0.01 *	0.01 *	0.36	<0.001 ***	<0.001 ***

表中数值是重复测量方差的P值,\*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , \*\*\*  $P < 0.001$

表4 不同连栽代数杉木人工林和天然林土壤理化性质比较

Table 4 Comparisons of soil physiochemical properties in different generations of continuously-cropped Chinese fir plantation and natural forest

采样季节 Sampling season	连栽代数 Planting generation	pH	含水量/% Moisture	全碳 Total carbon/ (g/kg)	全氮 Total nitrogen/ (g/kg)	铵态氮 Ammonium/ (mg/kg)	硝态氮 Nitrate/ (mg/kg)
冬季 Winter	FRP	4.00±0.03c	21.43±0.45b	22.45±2.18ab	1.54±0.09ab	5.81±0.28b	4.96±1.00a
	SRP	4.19±0.03ab	27.46±1.23a	25.58±1.79a	1.77±0.05a	6.38±0.68b	4.58±0.48a
	TRP	4.07±0.03bc	20.51±0.13bc	27.15±1.66a	1.75±0.12a	7.97±1.00b	4.81±0.44a
夏季 Summer	NF	4.30±0.02a	17.06±0.65c	15.83±1.60b	1.13±0.15b	30.69±5.05a	0.76±0.13b
	FRP	4.23±0.02b	29.05±0.28a	21.72±0.91b	1.54±0.04a	5.70±2.59a	13.49±1.00a
	SRP	4.26±0.03b	32.78±2.04a	26.00±1.78ab	1.79±0.09a	7.40±0.18a	2.97±0.57c
	TRP	4.14±0.04b	31.06±0.64a	29.82±2.22a	1.88±0.15a	3.16±0.35a	10.58±0.58ab
	NF	4.42±0.05a	28.41±1.62a	28.60±2.25ab	1.81±0.07a	6.65±1.47a	8.61±1.40b

FRP,连栽第一代杉木林;SRP,连栽第二代杉木林;TRP,连栽第三代杉木林;NF,格氏栲天然阔叶林;表中数值为平均值±标准误( $n=4$ ),不同字母代表同一季节不同连栽代数之间存在显著性差异( $P < 0.05$ )

## 2.2 参与土壤碳氮转化过程酶活性

不同连栽代数对参与土壤碳氮循环酶活性无显著影响(表5,  $P > 0.05$ ),不同采样季节对除亚硝酸还原酶之外的其他6种土壤酶活性均有显著影响(表5,  $P < 0.01$ ),而采样季节和连栽代数的交互作用对土壤天冬酰胺酶和亚硝酸还原酶活性有显著影响(表5,  $P \leq 0.05$ )。天然林和不同连栽代数杉木林土壤酶的测定结果表明,无论12月还是6月,连栽对大多数土壤酶的活性并无显著影响(图1,蛋白酶、 $\beta$ -葡萄糖苷酶、硝酸还原酶、亚硝酸还原酶、N-乙酰氨基葡萄糖苷酶)。只有在12月,天然林的土壤脲酶活性(0.018—0.025  $\mu\text{mol h}^{-1} \text{g}^{-1}$ )显著高于连栽杉木人工林(0.005—0.014  $\mu\text{mol h}^{-1} \text{g}^{-1}$ ),约为后者的2—5倍,而不同代数连栽杉木林土壤脲酶活性并无显著差异;天然林土壤天冬酰胺酶活性(22.09—30.92  $\mu\text{mol h}^{-1} \text{g}^{-1}$ )显著高于三代连栽杉木林(10.84—25.61  $\mu\text{mol h}^{-1} \text{g}^{-1}$ ),与一代、二代连栽杉木林并无显著差异;在6月,4种林地的土壤脲酶和天冬酰胺酶活性均无显著差异(图1)。

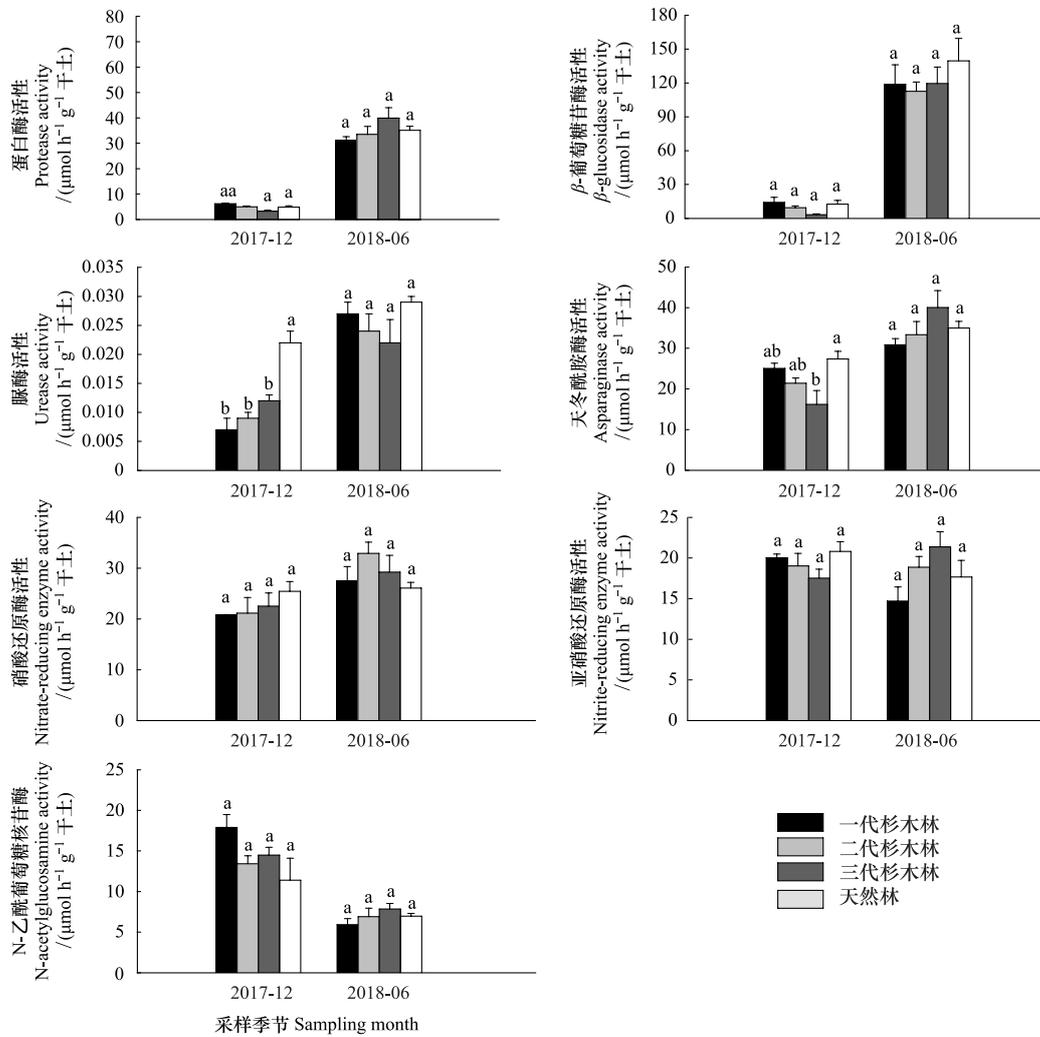


图 1 不同连栽代数杉木人工林与天然林土壤酶活性冬夏两季变化

Fig.1 Changes of soil enzyme activities in different rotations of Chinese fir plantation and natural forest in December and June

不同小写字母表示同一季节土壤酶活性在不同连栽代数间存在显著差异 ( $P < 0.05$ )

表 5 不同连栽代数和季节变化对土壤酶活性的重复方差测量分析结果

Table 5 Repeated measures ANOVA on the effects of planting generations and seasonal changes on soil enzyme activities

来源 Source	蛋白酶 Protease	$\beta$ -葡萄糖苷酶 $\beta$ -Glucosidase	脲酶 Urease	天冬酰胺酶 ASPG	硝酸还原酶 NAR	亚硝酸还原酶 NIR	N-乙酰葡萄糖苷酶 NAG
季节 Time (T)	<0.001***	<0.001***	<0.001***	<0.001***	0.008**	0.253	<0.001***
栽植代数 Generation (G)	0.513	0.556	<0.001***	0.466	0.462	0.556	0.241
季节 $\times$ 栽植代数 T $\times$ G	0.065	0.664	0.124	0.017*	0.334	0.036*	0.075

表中数值是重复测量方差的  $P$  值, \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , \*\*\*  $P < 0.001$

### 2.3 土壤酶活性与土壤理化性质的相关性

Pearson 相关分析表明,土壤蛋白酶活性与土壤含水量和  $\text{NO}_3^-$ -N 含量呈极显著正相关(表 6,  $P < 0.001$ ), 与土壤 pH、TC 和  $\text{NH}_4^+$ -N 含量呈显著相关(表 6,  $P < 0.01$ ); 土壤  $\beta$ -葡萄糖苷酶活性与土壤含水量和  $\text{NO}_3^-$ -N 含量呈极显著正相关(表 6,  $P < 0.01$ ), 与土壤 pH、TC、TN 和  $\text{NH}_4^+$ -N 含量呈显著相关(表 6,  $P < 0.05$ ); 土壤脲酶活性与土壤 pH 和含水量呈显著正相关(表 6,  $P < 0.05$ ); 土壤天冬酰胺酶活性与土壤 pH、含水量和  $\text{NO}_3^-$ -N 含

量呈显著正相关(表 6,  $P < 0.05$ ); 土壤硝酸还原酶活性与土壤 pH、含水量呈显著正相关(表 6,  $P < 0.05$ ); 土壤亚硝酸还原酶与土壤  $\text{NO}_3^-$ -N 含量呈显著负相关(表 6,  $P < 0.05$ ); 土壤 N-乙酰氨基葡萄糖苷酶活性与土壤 pH、含水量和  $\text{NO}_3^-$ -N 含量呈显著负相关(表 6,  $P < 0.05$ )。冗余分析(RDA)第一轴和第二轴分别解释了酶活性总变异的 72.2%和 1.5%(图 2)。由环境轴的长度及其与几种酶活性的夹角和可知,土壤含水量、 $\text{NO}_3^-$ -N 含量和 pH 对酶活性的影响较大,尤其与土壤脲酶、天冬酰胺酶、 $\beta$ -葡萄糖苷酶、N-乙酰氨基葡萄糖苷酶、硝酸还原酶和蛋白酶活性关系密切(图 2)。

表 6 土壤酶活性与环境因子的 Pearson 相关分析( $n=32$ )

Table 6 Pearson's correlation coefficients for relationships between soil enzyme activities and physiochemical properties( $n=32$ )

	蛋白酶 Protease	$\beta$ -葡萄糖苷酶 $\beta$ -Glucosidase	脲酶 Urease	天冬酰胺酶 ASPG	硝酸还原酶 NAR	亚硝酸还原酶 NIR	N-乙酰氨基葡萄糖苷酶 NAG
pH	0.40 *	0.49 **	0.65 ***	0.37 *	0.38 *	-0.08	-0.58 ***
含水量 Moisture	0.74 ***	0.71 ***	0.38 *	0.49 **	0.39 *	-0.10	-0.57 ***
全碳 Total carbon	0.38 *	0.38 *	0.04	0.17	0.05	0.04	-0.15
全氮 Total nitrogen	-0.02	0.36 *	0.008	0.12	-0.002	-0.02	-0.22
碳氮比 C/N ratio	0.24	0.24	0.09	0.17	0.16	0.18	0.11
铵态氮 Ammonium	-0.38 *	-0.40 *	0.08	-0.11	-0.11	0.11	-0.05
硝态氮 Nitrate	0.58 ***	0.58 ***	0.33	0.36 *	0.18	-0.39 *	-0.42 *

表中数值是皮尔逊相关系数  $P$  值,所用数据为 12 月和 6 月两次采样的数据; \*  $P < 0.5$ ; \*\*  $P < 0.01$ ; \*\*\*  $P < 0.001$

### 3 讨论

与天然林相比,连栽杉木人工林土壤 pH 下降 0.11—0.30 个单位(表 4),说明天然林转换为杉木人工林会造成土壤酸化,这与其他杉木连栽林地研究结果一致<sup>[7, 10]</sup>。值得注意的是,不同栽植代数杉木林土壤 pH 没有逐代下降趋势(表 4),说明杉木连栽本身并不会引起明显的土壤酸化现象,这一点刘凯<sup>[38]</sup>在不同森林转换系统土壤质量的研究中也有报道,刘发现二代杉木林土壤 pH 甚至会高于天然林和老龄林。杉木林土壤 pH 较天然林下降,这与杉木本身生物学特性有关,一方面杉木根系从土壤中吸收碱性阳离子如  $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$  的能力大于  $\text{SO}_4^{2-}$ 、 $\text{Cl}^-$  等阴离子,另一方面针叶凋落物缓慢分解过程也会释放有机酸或与根际微生物的代谢产物有关<sup>[39]</sup>。

氮素是植物生长发育的必需元素之一,土壤全氮含量一般表明 N 素的供应容量,反映土壤的总体供 N 水平,而速效氮(如  $\text{NH}_4^+$  和  $\text{NO}_3^-$ )则表征一定时期内 N 素的供应状况和供应强度<sup>[40]</sup>。在本研究中,两个采样季节土壤全 N 含量在连栽杉木林与天然林相比并未见明显下降(表 4),而土壤  $\text{NH}_4^+$  和  $\text{NO}_3^-$  含量受采样季节影响高于连栽影响(表 4),这与马祥庆等<sup>[10]</sup>发现的随连栽代数增加,土壤全 N 和水解 N 下降的研究结果不一致。其原因可能在于,本研究中所选取的杉木人工林地处于成熟林—过熟林的发育阶段(29—46 年),而马的

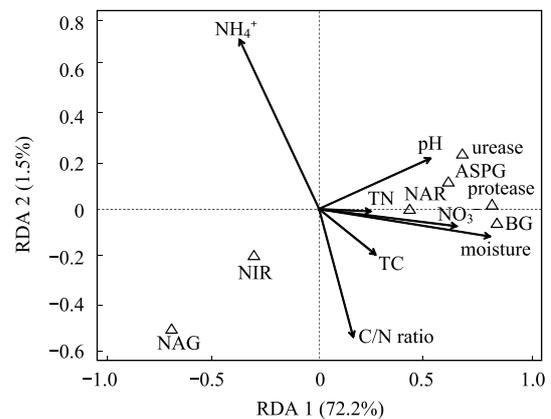


图 2 土壤酶活性与环境因子相关性的典范冗余分析(RDA),分析所用数据为 12 月和 6 月两次采样的数据

Fig.2 Redundancy analysis (RDA) of relationships between soil enzyme activities and the environmental factors, using the bulked December and June data

ASPG, Asparaginase, 天冬酰胺酶; BG,  $\beta$ -1, 4-glucosidase,  $\beta$ -葡萄糖苷酶; NAG, N-acetyl- $\beta$ -D-glucosaminidase, 几丁质酶; urease, 脲酶; protease, 蛋白酶; NAR, Nitrate reductase, 硝酸还原酶; NIR, Nitrite reductase, 亚硝酸还原酶。TC, total carbon, 全碳; TN, total nitrogen, 全氮; C/N ratio, 土壤碳氮比, moisture, 土壤含水量

研究对象则为幼龄林和中龄林。有报道表明<sup>[40]</sup>,杉木进入干才生长阶段(中龄林)时,耗 N 量显著增加,此阶段是杉木人工林生长所需 N 素的重要时期,而进入成熟期后,对 N 的需要大大降低,样地的全 N 含量趋于稳定。土壤铵态氮和硝态氮含量具有明显的季节性变化和空间变异性<sup>[41]</sup>,本研究中不同代数连栽林土壤  $\text{NH}_4^+$  和  $\text{NO}_3^-$  含量总体上无显著差异(除 6 月  $\text{NO}_3^-$  含量外),这与刘凯<sup>[38]</sup>对不同森林系统土壤水解氮含量的报道相似。天然林 12 月份的  $\text{NH}_4^+$  含量显著高于杉木人工林,而  $\text{NO}_3^-$  含量则显著低于杉木人工林,这可能与杉木人工林和天然林中硝化作用、反硝化作用强度不同,或二者微生物-植物竞争关系不同有关。无论哪个林龄阶段杉木均对  $\text{NH}_4^+$  表现出偏好,而对  $\text{NO}_3^-$  和甘氨酸的吸收相对较少<sup>[42]</sup>,杉木的这种 N 吸收偏好较好地解释了杉木林与天然林土壤在  $\text{NH}_4^+$  和  $\text{NO}_3^-$  含量上的差异。这种差异只表现在冬季而非夏季,可能是由于森林中秋季落叶,冬季凋落物分解后可供微生物利用的底物多。

本研究中除脲酶活性和天冬酰胺酶活性在天然林和杉木人工林中有显著差异(图 1),连栽并未改变参与土壤碳、氮循环的几种主要酶活性,这与前人报道中杉木连栽显著降低土壤脲酶活性的结果并不一致<sup>[30, 43-44]</sup>。这可能与杉木所处的发育阶段不同有关,杉木林进入成熟林-过熟林阶段后很多土壤理化指标已经恢复,间伐等整地措施使林下植被环境变好,微生物活性增强,因此土壤状况有所恢复<sup>[45]</sup>。前人研究表明,中度间伐(保留 1200 株/hm<sup>2</sup>)能显著提高土壤过氧化氢酶、碱性磷酸酶、脲酶和蔗糖酶的活性<sup>[46]</sup>,本研究中杉木人工林造林密度在 2700—3000 株/hm<sup>2</sup>,间伐后密度为 1050—1845 株/hm<sup>2</sup>,介于轻度间伐与中度间伐之间。间伐后,林下植被多样性增加,促进土壤微生物种类和数量增加,加快土壤养分循环速度,另一方面使林分郁闭度降低,透光性增强,从而提高土壤酶活性<sup>[46]</sup>。本研究所涉及的参与土壤碳氮转化过程酶活性在其他杉木连栽林中报道较少,虽然蛋白酶和  $\beta$ -葡萄糖苷酶在 4 种林地间无显著差异,季节差异却很明显,这可能与微生物活跃程度或植物养分需求的季节性差异有关。

相关分析和冗余分析表明,土壤 pH、含水量和  $\text{NO}_3^-$  含量对参与碳、氮循环的几种主要土壤酶(土壤脲酶、天冬酰胺酶、 $\beta$ -葡萄糖苷酶、N-乙酰氨基葡萄糖苷酶、硝酸还原酶和蛋白酶)活性有显著影响(表 4,图 2),这与前人对森林土壤酶活性的研究结果一致<sup>[47-50]</sup>,但是针对不同地区和不同植被,其相关程度和方向有所不同。土壤 pH 对酶活性的影响一方面在于其影响微生物的活性,不同微生物有不同的最大活性范围,通常细菌比真菌的适应范围更窄;另一方面 pH 可以影响酶和底物的构象及酶对土壤的吸附性等<sup>[51]</sup>。土壤水分状态也会影响微生物活性,进而影响酶分泌的数量和活性,土壤含水量过低或过高都会抑制土壤酶活性。 $\text{NO}_3^-$ -N 是一种重要的速效养分,Che 等<sup>[52]</sup>和 Li 等<sup>[53]</sup>均报道过不同生态系统中  $\text{NO}_3^-$  含量与 N 循环过程功能基因(如 *amoA*, *nirK*, *nirS* 等)丰度的显著相关,这也很好的解释了本研究中  $\text{NO}_3^-$  含量对 N 转化酶的指示作用。

#### 4 结论

由以上分析可知,杉木人工林进入成熟林-过熟林阶段后,不同连栽代数林地许多土壤理化指标及酶活性均有不同程度恢复。2 代和 3 代连栽杉木人工林的养分含量并不比 1 代杉木林低,有的(如全氮和硝态氮)甚至超过了天然林。参与土壤碳氮转化过程酶活性并未呈现出随连栽下降的趋势,季节性变化大于连栽影响。土壤 pH、含水量和养分含量是决定土壤碳氮循环过程酶活性的重要因子,但是由于不同酶对土壤条件响应机制的复杂性,想要精确建立土壤酶活性与土壤理化性质和养分有效性的关系,还需进一步长期研究。如果能建立这种关系,对于预测森林生态系统土壤质量的改变,探究人工林土壤退化及恢复过程中的酶学机理,有着重要的生态学意义。

#### 参考文献(References):

- [1] 涂宏涛,孙玉军,刘素珍,董云飞,方景. 亚热带杉木人工林生物量及其碳储量分布——以福建将乐县杉木人工林为例. 中南林业科技大学学报, 2015, 35(7): 94-99.
- [2] 方奇. 杉木连栽对土壤肥力及其林木生长的影响. 林业科学, 1987, 23(4): 389-397.
- [3] 杨玉盛,何宗明,陈光水,谢锦升,俞新妥. 杉木多代连栽后土壤肥力变化. 土壤与环境, 2001, 10(1): 33-38.

- [ 4 ] 陈龙池, 汪思龙, 陈楚莹. 杉木人工林衰退机理探讨. 应用生态学报, 2004, 15(10): 1953-1957.
- [ 5 ] 杨玉盛, 陈光水, 黄宝龙. 杉木多世代连栽的土壤水分和养分变化. 南京林业大学学报, 2000, 24(2): 25-28.
- [ 6 ] 田大伦, 沈燕, 康文星, 项文化, 闫文德, 邓湘雯. 连栽第 1 和第 2 代杉木人工林养分循环的比较. 生态学报, 2011, 31(17): 5025-5032.
- [ 7 ] 刘丽, 徐明凯, 汪思龙, 张倩茹, 王楠, 潘华奇, 胡江春. 杉木人工林土壤质量演变过程中土壤微生物群落结构变化. 生态学报, 2013, 33(15): 4692-4706.
- [ 8 ] 马祥庆, 范少辉, 陈绍栓, 林上杰. 杉木人工林连作生物生产力的研究. 林业科学, 2003, 29(2): 78-83.
- [ 9 ] 邱仁辉, 杨玉盛. 不同栽植代数杉木林土壤结构特性的研究. 北京林业大学学报, 1998, 20(4): 6-11.
- [ 10 ] 马祥庆, 范少辉, 刘爱琴, 陈绍栓, 林上杰. 不同栽植代数杉木人工林土壤肥力的比较研究. 林业科学研究, 2000, 13(6): 577-582.
- [ 11 ] 王清奎, 汪思龙, 冯宗炜. 杉木人工林土壤可溶性有机质及其与土壤养分的关系. 生态学报, 2005, 25(6): 1299-1305.
- [ 12 ] 何友军, 王清奎, 汪思龙, 于小军. 杉木人工林土壤微生物生物量碳氮特征及其与土壤养分的关系. 应用生态学报, 2006, 17(12): 2292-2296.
- [ 13 ] Burns R G, Dick R P. *Enzymes in the Environment: Activity, Ecology, and Applications*. New York, NY: Marcel-Dekker, 2002: 395-396.
- [ 14 ] Sinsabaugh R L. Phenol oxidase, peroxidase and organic matter dynamics of soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(3): 391-404.
- [ 15 ] Dick R P. Soil enzyme activities as indicators of soil quality//Doran J W, Coleman D C, Bezdicek D F, Stewart B A, eds. *Defining Soil Quality for a Sustainable Environment*. Minneapolis, MN, USA: Soil Science Society of America, 1994: 107-124.
- [ 16 ] 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.
- [ 17 ] Dick R P, Myrold D D, Kerle E A. Microbial biomass and soil enzyme activities in compacted and rehabilitated skid trail soils. *Soil Science Society of America Journal*, 1988, 52(2): 512-516.
- [ 18 ] Verstraete W, Voets J P. Soil microbial and biochemical characteristics in relation to soil management and fertility. *Soil Biology and Biochemistry*, 1977, 9(4): 253-258.
- [ 19 ] Sinsabaugh R L, Lauber C L, Weintraub M N, Ahmed B, Allison S D, Crenshaw C, Contosta A R, Cusack D, Frey S, Gallo M E, Gartner T B, Hobbie S E, Holland K, Keeler B L, Powers J S, Stursova 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.
- [ 20 ] Sinsabaugh R L, Hill B H, Shah J J F. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment. *Nature*, 2009, 462(7274): 795-798.
- [ 21 ] 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.
- [ 22 ] 马祥庆, 刘爱琴, 马壮, 范少辉. 不同代数杉木林养分积累和分布的比较研究. 应用生态学报, 2000, 11(4): 501-506.
- [ 23 ] 刘爱琴, 范少辉, 林开敏, 马祥庆, 盛炜彤. 不同栽植代数杉木林养分循环的比较研究. 植物营养与肥料学报, 2005, 11(2): 273-278.
- [ 24 ] Singh J S, Kashyap A K. RETRACTED: contrasting pattern of methanotrophs in dry tropical forest soils: effect of soil nitrogen, carbon and moisture. *Microbiological Research*, 2007, 162(3): 276-283.
- [ 25 ] Van Der Heijden M G A, Bardgett R D, Van Straalen N M. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 2008, 11(3): 296-310.
- [ 26 ] Schimel J P, Weintraub M N. The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil: a theoretical model. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, 35(4): 549-563.
- [ 27 ] 卢妮妮, 张鹏, 徐雪蕾, 刘晓兰, 李振林, 王新杰, 彭道黎. 杉木林地土壤微生物研究进展. 世界林业研究, 2017, 30(5): 8-12.
- [ 28 ] 张其水, 俞新妥. 杉木连栽林地土壤酶的分布特征研究. 福建林学院学报, 1990, 10(4): 377-381.
- [ 29 ] 杜国坚, 张庆荣, 洪立兴, 丁文邵, 何金训, 戴慈荣. 杉木连栽林地土壤微生物区系及其生化特性和理化性质的研究. 浙江林业科技, 1995, 15(5): 14-20.
- [ 30 ] 孙启武, 杨承栋, 焦如珍. 江西大岗山连栽杉木人工林土壤性质的变化. 林业科学, 2003, 39(3): 1-5.
- [ 31 ] Tabatabai M A. Soil enzymes//Weaver R W, Angle J R, Bottomley P S, eds. *Methods of soil Analysis. Part 2: Microbiological and Biochemical Properties*. Madison WI: Soil Science Society of America, 1994: 903-947.
- [ 32 ] Tabatabai M A, Bremner J M. Assay of urease activity in soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 1972, 4(4): 479-487.
- [ 33 ] Ladd J N, Butler J H A. Short-term assays of soil proteolytic enzyme activities using proteins and dipeptide derivatives as substrates. *Soil Biology and Biochemistry*, 1972, 4(1): 19-30.
- [ 34 ] Fu M H, Tabatabai M A. Nitrate reductase activity in soils: effects of trace elements. *Soil Biology and Biochemistry*, 1989, 21(7): 943-946.
- [ 35 ] Frankenberger Jr W T, Tabatabai M A. L-Asparaginase activity of soils. *Biology and Fertility of soils*, 1991, 11(1): 6-12.
- [ 36 ] Knight T R, Dick R P. Differentiating microbial and stabilized  $\beta$ -glucosidase activity relative to soil quality. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004,

- 36(12): 2089-2096.
- [37] Parham J A, Deng S P. Detection, quantification and characterization of  $\beta$ -glucosaminidase activity in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2000, 32(8/9): 1183-1190.
- [38] 刘凯. 杉木林生态系统转换对土壤质量的影响研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2013.
- [39] 杨玉盛, 俞新妥, 邱仁辉, 傅瑞树, 陈光水. 不同栽杉代数根际土壤肥力及生物学特性变化. *应用与环境生物学报*, 1999, 5(3): 254-258.
- [40] 胡亚利. 杉木人工林土壤养分动态变化规律研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2007.
- [41] 莫江明, 郁梦德, 孔国辉. 鼎湖山马尾松人工林土壤硝态氮和铵态氮动态研究. *植物生态学报*, 1997, 21(4): 335-341.
- [42] 李常诚, 李倩茹, 徐兴良, 欧阳华. 不同林龄杉木氮素的获取策略. *生态学报*, 2016, 36(9): 2620-2625.
- [43] 王士亚. 连栽障碍地杉木无性系土壤酶活性及微生物功能多样性分析[D]. 福州: 福建农林大学, 2016.
- [44] 王莹, 王彦梅, 陈龙池. 湖南会同地区森林植被转变对土壤微生物生物量碳和酶活性的影响. *生态学杂志*, 2010, 29(5): 905-909.
- [45] 吴永玲, 王兵, 赵超, 戴伟, 李萍. 杉木人工林不同发育阶段土壤肥力综合评价研究. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 2011, 39(1): 69-75.
- [46] 丁波, 丁贵杰, 赵熙州, 杨永彰. 间伐对杉木人工林土壤酶活性及微生物的影响. *林业科学研究*, 2017, 30(6): 1059-1065.
- [47] 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.
- [48] Baldrian P. Microbial enzyme-catalyzed processes in soils and their analysis. *Plant, Soil and Environment*, 2009, 55(9): 370-378.
- [49] 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.
- [50] 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.
- [51] 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.
- [52] Li D D, Zhang X Y, Green S M, Dungait J A J, Wen X F, Tang Y Q, Guo Z M, Yang Y, Sun X M, Quine T A. Nitrogen functional gene activity in soil profiles under progressive vegetative recovery after abandonment of agriculture at the Puding Karst Critical Zone Observatory, SW China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 125: 93-102.
- [53] Che R X, Qin J L, Tahmasbian I, Wang F, Zhou S T, Xu Z H, Cui X Y. Litter amendment rather than phosphorus can dramatically change inorganic nitrogen pools in a degraded grassland soil by affecting nitrogen-cycling microbes. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 120: 145-152.