

氮沉降增加对森林凋落物分解酶活性的影响

王 晖^{1,2}, 莫江明^{1*}, 薛璟花¹, 方运霆¹, 李 炯¹

(1. 中国科学院华南植物园鼎湖山森林生态系统定位研究站, 广东 肇庆 526070; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要: 氮沉降增加对森林凋落物分解酶产生的影响在世界范围受到关注。综述了凋落物分解酶的种类、影响酶的因素、酶的生态学意义和土壤酶研究技术的研究发展趋势。根据森林凋落物底物性质的不同, 将凋落物分解酶分为纤维素分解酶类、木质素分解酶类、蛋白水解酶类和磷酸酶类。目前普遍认为, 氮沉降增加, 磷酸酶类活性随之增加, 其它三类酶活性未呈现规律性变化。此外, 还对氮沉降增加与土壤酶之间关系的研究前景进行了探讨。

关键词: 氮沉降; 酶活性; 森林凋落物; 综述

中图分类号: S154.2

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2006)06-0539-08

Effects of Elevated Nitrogen Deposition on the Activities of Enzymes in Forest Litter Decomposition: a Review

WANG Hui^{1,2}, MO Jiang-ming^{1*}, XUE Jing-hua¹, FANG Yun-ting¹, LI Jiong¹

(1. Dinghushan Forest Ecosystem Research Station, South China Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, Zhaoqing 526070, China; 2. The Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract: Elevated nitrogen deposition has the effects on the activities of enzymes responsible for decomposition of forest litter, which has attracted great attention worldwide. Progress in this field is reviewed in following aspects: the types of the enzymes, the factors affecting the enzymes, the ecological significance of the enzymes and the techniques for the studies on soil enzymes. According to the properties of litter substrate, the enzymes are classified into cellulolytic enzymes, ligninolytic enzymes, proteolytic enzymes and phosphatase. It is generally believed that elevated nitrogen deposition has a positive effect on activity for phosphatase, but irregular for other enzymes. The further researches on the relationship between elevated nitrogen deposition and soil enzymes are discussed.

Key words: Nitrogen deposition; Enzyme activity; Forest litter; Review

近几十年来石化燃料燃烧、化肥使用及畜牧业发展等向大气中排放的含氮化合物激增并引起大气氮沉降成比例增加^[1-3]。如在欧洲畜牧业和工业发达的地区氮沉降超过 25 kg N hm⁻²a⁻¹^[4]; 在严重污染的地区, 如荷兰, 森林穿透雨中的氮普遍超过 50 kg N hm⁻²a⁻¹, 有些地区甚至超过 100 kg N hm⁻²a⁻¹^[5]; 在美国东北部, 当前氮沉降率比本底水平增加了 10-

20 倍^[6]。并且, 随着经济发展的全球化, 氮沉降增加也呈现出全球化趋势^[7]。日益增加的大气氮沉降对各类森林生态系统的结构和功能造成了不同程度的影响^[8]。国外一些生态学家已开展了一些关于氮沉降增加对森林生态系统结构和功能影响的研究, 如欧洲的氮饱和 (NITREX-Nitrogen saturation experiments) 项目认为其森林氮饱和的临界负荷的

收稿日期: 2005-12-02 接受日期: 2006-04-19

基金项目: 国家自然科学基金项目 (项目号 30270208) 和中国科学院知识创新工程重大项目 (项目号 KSCX2-SW-133) 资助

* 通讯作者 Corresponding author

最小值为 $10 \text{ kg N hm}^{-2}\text{a}^{-1}$ [9], 但目前中欧森林大气氮输入为 $25\text{--}60 \text{ kg N hm}^{-2}\text{a}^{-1}$, 大大超过了森林的年需要量 [10]。在北美, 某些森林地区大气氮沉降量也达到了 $40 \text{ kg N hm}^{-2}\text{a}^{-1}$ [11-12]。过剩的氮沉降将增加 NH_4^+ 的硝化和 NO_3^- 的淋失, 加速土壤的酸化, 影响树木的生长以及生态系统的功能和生物多样性, 甚至严重威胁到生态系统的功能和结构, 对森林产生危害作用 [1, 13-15]。

森林凋落物是森林生态系统的重要组成部分。凋落物分解与森林生态系统中主要养分元素(C、N、P等)的循环密切相关, 是森林生态系统中的物质转化过程之一 [16-18]。植物体的营养主要通过凋落物形式回归到土壤, 然后, 在微生物分解的作用下再成为植物可吸收的营养, 这是森林生态系统营养循环的重要环节。国内外有关氮沉降增加对凋落物分解速率的影响的研究结论不一: 有增加分解率的 [19-23], 降低分解率的 [19, 24-25] 和没有明显影响的 [20, 27]。影响凋落物分解速率的一系列物理和化学因素中, 土壤酶是土壤生物化学过程的积极参与者, 在森林生态系统物质循环和能量流动过程中扮演着重要的角色, 它主要来源于土壤微生物和植物根系的分泌物及动植物残体分解释放过程 [29]。土壤酶的活性改变对凋落物的分解起到了重要的作用。国内外近期一些研究表明, 土壤中对凋落物分解起到关键作用的几种酶的活性对氮沉降增加存在着潜在的响应, 森林生态系统通过改变土壤酶的活性影响着凋落物有机质中重要物质的分解速率, 并且与凋落物和土层内部的物质与能量循环及全球碳循环和全球变化密切相关。因此, 研究氮沉降增加对凋落物分解酶活性的影响, 对于了解森林生态系统的碳流过程及研究生态系统碳源与碳汇的议题均具有重要的意义。本文综述了近年来国内外氮沉降增加对凋落物分解酶活性的影响研究及其机理、凋落物分解酶活性变化的生态学意义以及土壤酶活性的研究方法, 以求能够提高人们对凋落物分解和营养元素循环规律的了解和更好地预测森林生态系统对氮沉降增加条件的响应, 为今后开展该方面的研究、森林管理、环境保护以及为生态系统可持续发展等提供参考。

1 凋落物分解的影响因素及分解酶的作用

凋落物的分解包括淋洗作用、机械破碎、土壤

动物的消化、微生物对化合物的酶解以及有机物和矿质化合物向土壤的转化等过程 [32]。这些过程的综合决定了凋落物分解的快慢及其化学过程。影响凋落物分解速率的原因包括森林生态系统类型、凋落物种类、环境条件、土壤微生物活性和土壤酶的活性等 [19, 20, 23, 27-28]。不同的森林生态系统、森林凋落物种类和环境条件, 凋落物分解速度不同, 如一些凋落物大部分分解只要几个月的时间, 而有的却要几年 [30]。不同气候条件下或不同的分解阶段, 影响凋落物分解各因子的重要性也可能不同。研究表明, 环境因子、凋落物性质和分解者群落组成与结构等是影响森林凋落物分解的主要因素 [23, 27-28]。在全球和区域尺度上, 气候条件是决定性因素; 在局部范围内, 凋落物质量是主导因子; 在凋落物质量因子中, C、N比和木质素含量被认为是最重要的指标 [31]。综合分析上述原因, 凋落物的彻底降解最终是在凋落物和土壤中的酶系统的综合作用下完成的, 即凋落物分解的快慢程度直接决定于土壤中分解凋落物的酶的活性。如凋落物中的主要成份纤维素和木质素都是在土壤中相应的纤维素酶和木质素酶的作用下分解转换的。因此, 森林凋落物分解酶活性的升高有利于凋落物和土壤有机质的分解、转换和养分元素的释放, 有利于加速森林土壤营养物质的循环和能量的流动。

2 森林凋落物分解酶的分类

森林中凋落物分解酶的底物主要由碳、氮、磷三种元素组成。碳主要存在于多糖(纤维素)、芳香族化合物(木质素)和脂肪族化合物中。氮主要存在于氨基化合物、缩氨酸和非缩氨基化合物中 [34]。磷主要存在于单酯和多酯中 [35]。因此根据凋落物底物营养成分的不同, 凋落物分解酶可分为四大类: 1) 纤维素分解酶类: 如内纤维素酶、纤维素水解酶和 β -葡萄糖苷酶等 [36]; 2) 木质素分解酶类: 如多酚氧化酶和过氧化酶 [37]; 3) 蛋白水解酶类: 如内蛋白酶、氨基肽酶、羧肽酶、脱氨酶和脲酶等; 4) 磷酸酶类: 如磷酸单酯酶和磷酸二酯酶 [38]。

3 氮沉降增加对凋落物分解酶活性的影响

氮沉降增加对不同的森林生态系统土壤凋落

物分解酶活性的影响不同,同一森林生态系统不同的氮沉降程度对土壤酶的活性亦有差异。因此,比较分析凋落物分解酶活性对氮沉降增加的潜在响应,有助于解释氮沉降增加条件下凋落物分解速率受到的影响。

3.1 纤维素分解酶

已有研究表明,氮沉降增加导致纤维素酶活性的增强,从而加速了易分解的纤维素类物质的降解^[19,24]。Fog等^[24]观察到,高水平的无机氮条件能显著提升高纤维素含量的凋落物分解的速率。Carreiro等^[19]与 Saiya-Cork等^[40]分别对北美纽约混交落叶林和密歇根硬木森林的研究表明,在多花来木(*Cornus florida*)、红花槭(*Acer rubrum*)、红槲栎(*Quercus rubra*)和糖槭(*Acer saccharum*)的凋落物分解过程中,氮沉降增加能够提高纤维素酶的活性。Sinsabaugh等^[22]报道,北半球温带森林地表凋落物中的有机质的主要成分是纤维素,而分解这些纤维素的酶活性通常受氮限制,这表明不同的纤维素酶(β -葡萄糖苷酶、内纤维素酶、外纤维素酶)的活性将会随着氮的可利用性的提高而增强。同样在欧洲的氮饱和项目(NITREX-Nitrogen Saturation Experiments)中也得到类似的结果。如Boxman等^[41]和Andersson等^[42]报道,在凋落物分解的早期,氮的输入有助于提高纤维素酶的活性,从而加速凋落物和有机质的降解。因而,有学者认为通过提高纤维素降解酶活性来提高纤维素含量高的凋落物的分解速率,是氮沉降增加对凋落物降解影响的主要途径之一^[22]。

然而,近期也有少数研究表明,氮沉降增加对纤维素酶的活性影响不明显,甚至产生抑制作用。Andersson等^[42]报道氮沉降增加对凋落物层的纤维素酶活性的影响不明显;DeForest等^[43]在北美密歇根地区以4种硬木林为实验对象,经过了8a的模拟氮沉降试验,观察到氮沉降增加明显抑制 β -葡萄糖苷酶的活性,因而减少了凋落物中纤维素的降解。对于纤维素酶活性受氮沉降增加而抑制的情况,DeForest等^[43]解释的原因是氮沉降增加抑制了产生木质素酶的白腐真菌的生长,从而抑制了木质素酶的活性,因为木质素起到保护植物组织免于降解的作用,所以木质素分解的减少导致其他异养微生物代谢所需利用的碳源的减少,故而抑制了产生

纤维素酶的微生物的生长,结果造成了纤维素酶活性的降低。今后,我们还需要进一步研究才能就氮沉降对纤维素酶在全球不同纬度地区的影响做出普遍性的结论。

3.2 木质素分解酶

木质素是森林凋落物中有机碳的另一种存在形式,分解木质素的酶主要有多酚氧化酶和过氧化物酶。多酚氧化酶能够氧化酚类化合物中的苯环,过氧化物酶能够氧化木质素大分子得到简单的酚类^[44]。近年来的研究普遍认为,氮沉降增加能抑制木质素酶的活性。Fog等^[24]认为高水平的无机氮条件抑制高木质素含量的凋落物分解的速率。Carreiro等^[19]与 Sinsabaugh等^[22]也报道,过量氮沉降会导致木质素酶和多酚氧化酶的活性降低。Berg等^[45]在凋落物分解研究中发现,氮沉降增加明显降低凋落物尤其是后期的分解速率。这可能是由于一方面,氮沉降增加抑制了产生木质素酶的白腐真菌的活性,使之减少了木质素酶的产量;另一方面,分解前期,凋落物中的大量纤维素成分被快速降解,但随着凋落物分解和施氮时间的延长,木质素酶活性受到的抑制作用要大于纤维素酶活性受到的促进作用,于是凋落物分解后期的速率明显减慢^[24,25,45-46]。DeForest等^[43]在北美密歇根地区用8a时间以4种硬木林为实验对象,认为氮沉降增加对多酚氧化酶和过氧化物酶的抑制作用分别为54%和18%。

然而,也有一些研究报道氮沉降增加促进木质素酶活性。Waldrop等^[47]在三种北方温带森林,即,艾氏栎(*Quercus emoryi*)/美洲白橡(*Quercus alba*) (BOWO),糖槭(*Acer saccharum*)/红槲栎(*Quercus rubra*) (SMRO),糖槭(*Acer saccharum*)/椴木(Tiliaceae) (SMBW)发现施氮1a后,在BOWO生态系统,高水平的氮沉降对多酚氧化酶和过氧化物酶的活性产生抑制作用,相反,在SMRO和SMBW生态系统,氮沉降增加则趋向于增加多酚氧化酶和过氧化物酶活性。除了以上对北半球温带地区的研究外,还有学者在热带森林的研究中得到了类似的结果,如Hobbie^[27]报道在热带夏威夷森林中,氮沉降增加不是抑制木质素酶的活性,而是促进了木质素的分解。比较上述氮沉降增加对木质素酶活性的两种截然不同的结果,Waldrop和Hobbie等^[27,47]分析后得出的一种原因是在SMBW生态系统中土壤

中的氮通过提高有机质中芳香族化合物的分解率刺激并增加了土壤中过氧化物酶的活性,而在 BOWO 生态系统中则是正好相反的结论;另一种原因则是 Fog 等^[24]提出的在部分生态系统中随着氮沉降增加多酚氧化酶的活性会增加,这主要是由于不同生态系统中土壤微生物群落组成的不同,尤其是群落中产生木质素酶的真菌的组成差异,虽然多数情况下木质素酶活性是随着氮沉降增加而受到抑制,但是正是由于这种少数情况的存在,今后对土壤微生物群落结构组成的研究需要深入,该领域可能会成为氮沉降增加对土壤微生物影响研究的发展趋势之一;最后一种原因则可能是在强调氮沉降增加对土壤酶活性影响的同时,土壤中丰富的碳亦起到重要的作用,例如在热带地区的研究表明凋落物分解酶活性的变化由于碳限制而不是由于氮的限制^[27]。因此在今后的研究中,除了要深入掌握土壤中氮循环的意义,也要重新审视碳循环起的作用,尤其是碳的降解和固持过程中的微生物机理方面的研究,作者正在从事氮沉降增加条件下鼎湖山主要森林土壤中能被直接被土壤微生物所利用的可溶性有机碳含量的研究工作。

3.3 蛋白水解酶—脲酶

脲酶是一种中性酶,它能分解有机物质,通过水解生成 NH_3 和 CO_2 。其中 NH_3 是林木氮素营养的直接来源,因此,脲酶的活性可以代表土壤氮素情况^[48]。氮循环过程中的蛋白质和缩氨酸底物的转化通常用脲酶的活性来表示^[9],因此在讨论蛋白酶类一节中,本文主要集中在脲酶活性的变化。Bandick 等^[49]对酥油草和三叶草的轮作系统以及小麦休耕地进行仅施无机氮肥实验,结果土壤中脲酶的活性增加。目前,在土壤中脲酶活性与氮沉降关系方面的报道,国内外并不多见。赵林森^[50]对杨槐混交林进行研究,结果表明脲酶活性与土壤有机质含量、全氮和碱解氮呈显著正相关。许景伟等^[51]对不同类型的黑松混交林的研究发现,脲酶与有机质和碱解氮密切相关。然而, Saiya-Cork 等^[40]报道北美密歇根的温带森林的氮沉降增加实验中,氮沉降增加使土壤中脲酶活性增加了 14%。脲酶活性的增加预示着土壤中的氮总矿化率加快。而 Zogg 等^[52]报道,经过 5 a 的氮沉降增加处理,这些地区的净氮矿化或根组织的氮浓度没有显著的变化。此外, Ajwa 等^[53]对美国

堪萨斯州曼哈顿地区南部草原的研究发现,氮沉降增加使土壤脲酶活性降低 15%,这可能是由于在该实验条件下,植物生长和微生物固化吸收了土壤中大量的无机氮,而土壤中无机氮浓度与脲酶活性呈负相关关系,因此造成脲酶活性降低。

3.4 磷酸酶

磷酸酶能促进土壤中有有机磷化合物水解,生成能被植物吸收利用的无机态磷。一般情况下土壤磷酸酶活性高低决定了土壤有效磷水平,因此,磷酸酶的活性可以影响土壤中的有机磷的转化并且反映土壤受到磷元素限制的程度^[54-56]。孙翠玲等^[57]对杨树混交林地的研究表明,土壤磷酸酶活性与土壤中全氮和碱解氮的含量呈正相关。Saiya-Cork 等^[40]认为随着北美密歇根的温带森林氮沉降的增加,土壤中磷酸酶的活性亦明显增加。Carreiro 等^[19]在对凋落物分解过程中微生物酶活性变化的研究表明,氮沉降增加可提高凋落物分解过程中土壤磷酸酶的活性。Johnson 等^[59]对北威尔士的草原生态系统的研究也表明氮的增加会提高土壤磷酸酶的活性。因此, Sinsabaugh 等^[22]提出,氮饱和条件下,土壤磷酸酶的活性获得提升。综上所述,氮沉降增加能够使土壤磷酸酶活性提高,使含磷的有机物更有效地分解,土壤中磷元素的可利用性将大大增加。

4 氮沉降对凋落物分解酶活性影响

氮沉降增加对森林凋落物分解酶活性的影响效果不同,其原因目前可从以下三方面来解释:1) 外加氮的有效性;2) 凋落物底物组分差异;3) 土壤微生物群落结构的改变。

4.1 外加氮有效性

由于不同森林生态系统的营养限制元素不同,因此造成了不同生态系统中的酶活性对氮沉降增加的响应也有差异。Sinsabaugh 等^[22]对美国纽约州的三种阔叶林生态系统的氮沉降增加对凋落物分解速率影响进行了研究,发现在山茱萸林,氮沉降增加缓解了环境对氮元素的限制,促使纤维素酶的活性增强,凋落物的分解加快。而在橡木林,环境却受到磷元素的限制,因此凋落物分解酶对氮沉降增加的反应不敏感,活性也没有明显变化。Hobbie^[20]对夏威夷地区热带森林凋落物分解与氮沉降有效性

的研究得出如下结论:该地区生态系统受碳元素的限制而不受氮的限制,因此,氮沉降增加不影响木质素酶的活性,木质素的分解亦不受氮的影响。同时,Berg等^[33]认为,大气氮沉降增加加剧了微生物降解过程中对碳的限制,木质素降解的受阻也加剧了凋落物分解后期的能量缺乏,因此导致了整体微生物活性的降低。可见,所研究的生态系统受何种营养元素限制将直接影响着氮沉降增加对凋落物分解酶活性的作用效果。

4.2 森林凋落物底物的组分差异

在凋落物分解早期,新鲜凋落物中含有大量易被分解的纤维素类化合物,因此氮沉降增加刺激了纤维素分解酶类的活性,但在凋落物分解的后期,大气中沉降的氮将促使凋落物分解过程中的木质素和酚类物质发生聚合反应^[26],形成结构稳定而且不易降解的物质,导致凋落物中不易被降解的木质素类化合物含量提高,同时,含氮化合物也能够与土壤中的芳族化合物发生作用,产生难分解的腐殖化合物,因此凋落物分解酶的活性逐渐受到抑制,降低了凋落物的分解速率。Sinsabaugh等^[22]在凋落物分解速率与酶活性的研究中,用木质纤维素指数(lignocellulose index, LCI)衡量酶分解植物纤维的程度,证明凋落物中木质纤维素含量越高,酶对木质素和多酚类物质的氧化活性越低。因此,部分学者认为在森林凋落物分解的晚期和有大量木质素的土壤腐殖质层中,氮沉降增加对分解酶的活性产生抑制作用^[42]。

4.3 土壤微生物的群落结构变化

土壤酶活性和土壤微生物的组成和活性密切相关,酶活性又是土壤微生物活性的一个重要指标,因此,土壤中微生物的群落组成和结构的变化直接影响凋落物分解酶的活性^[27,59]。Söderström、Berg和Fog等^[24,45,60]于80年代提出假说:氮沉降增加对木质素酶产生的抑制作用是通过白腐担子菌群落结构的变化而产生的。Miller和Lodge^[61]亦支持这一假说,认为,氮沉降增加抑制了担子菌的生长。有些学者通过培养实验也得到同样的结论^[37,62]。因此,有学者认为过量的氮沉降增加抑制了土壤中白腐真菌的活性和生长,从而减少了木质素酶的释放,导致凋落物降解速率下降^[43]。但目前对土壤微生物与土壤酶活性的研究多来自白腐真菌,仅通过这

些有限的研究还不能完全说明微生物群落变化对土壤酶活性影响的普遍规律,因为土壤中存在多种重要的微生物并且它们之间存在错综复杂的关系^[37]。比如白腐真菌并不是唯一有氧化酶活性的有机体,而且其它的有机体对氮的响应亦未必一致,如有些软的腐生菌在氮增加时,对木质素的降解速率反而加快^[63]。Carreiro等^[19]也观察到,橡树凋落物分解率和氧化酶活性随氮沉降增加而下降,随之造成土壤真菌生物量和微生物量减少,但是山茱萸的凋落物分解率和氧化酶活性则随氮沉降增加而增加。可见,土壤微生物组成和土壤酶活性的关系还不十分清楚,有待深入研究。

5 凋落物分解酶活性变化的生态学意义

目前,一些研究结果表明,虽然氮沉降增加能加快易分解的凋落物降解,但对木质素分解酶的活性却有强烈的抑制作用。木质素酶的活性受到了氮沉降增加的限制,致使木质素成分含量高的凋落物分解速率减慢,导致土壤中有有机碳的累积,从而增加森林土壤的固碳能力^[43]。Deforest等^[65]在美国密歇根进行氮沉降实验表明,凋落物中的多酚氧化酶和土壤中的过氧化物酶的活性分别降低了54%和18%,致使木质素不能完全分解。由于过氧化物酶能够将木质素大分子氧化成结构相对简单的酚类,多酚氧化酶能够氧化酚类物质中的苯环^[44],所以,这两种酶类活性的降低,将会导致土壤中可溶性酚类物质的增加,从而提升了土壤中可溶性有机碳的含量^[43]。Magill等^[25]在北美Harverd森林长期氮沉降增加研究中也发现,氮沉降增加引起凋落物分解速率减慢,土壤中的有机物累积,进而提出大气氮沉降增加是北半球温带森林生态系统成为全球碳汇的主要原因之一。可见,凋落物分解酶活性的降低对全球生态变化具有重要的意义。

6 土壤酶活性的研究方法

Wood于1898年首次在土壤中检测出过氧化氢酶活性,自此,科学家们开始了对土壤酶的研究^[67]。20世纪50年代以前为土壤酶学的奠定时期,有40余种土壤酶被检测出来,土壤酶活性的研究方法和理论得到了发展^[67]。20世纪50-80年代中期为土壤酶学迅速发展的时期。随着生物化学和土壤

生物学的发展,土壤酶的检测技术和方法不断改进,土壤酶学的理论和体系逐渐完善^[67]。20世纪80年代中期以后为土壤酶学与林学、生态学、农学和环境科学等学科相互渗透的时期,土壤酶学的研究已经超越了经典土壤学的研究范畴,几乎渗透到所有陆地生态系统的研究中。近年来,发展了许多新的土壤酶的检测技术,如用土壤酶活性测试盒在野外测定土壤酶活性^[58];用荧光微型板酶检测技术来研究土壤酶多样性^[66]。另外,超声波降解法,凝胶电泳技术和超速离心技术等也被应用于土壤酶活性的测定^[59]。PCR技术、DNA技术和RAPD技术已被广泛应用于探讨土壤生物多样性与土壤酶的关系;同位素示踪技术^[67]亦被用于土壤酶对物质循环的作用和植物对土壤酶的研究中。总之,土壤酶学的研究范围和领域还会进一步的扩展,研究方法会更加完善,从而为研究氮沉降和凋落物分解酶活性的关系提供新的机遇。

7 问题和展望

氮沉降和凋落物分解酶活性的关系十分复杂,它是生态系统自我调节过程中的一个环节。关于氮沉降对森林凋落物酶活性影响的研究起步较晚,酶活性变化对整个生态系统的更多作用还需要进一步探讨。

7.1 研究结果的地域性和局限性

迄今,氮沉降增加对凋落物分解酶活性影响的研究仅集中在受污染严重的北美和欧洲森林,多数以温带针叶林和硬木林为研究对象,这就使研究结果具有一定的地域性和局限性,热带亚热带地区森林类型比较复杂,森林的氮状况也各不相同,热带森林生态系统中的氮循环与温带地区存在差别,因此亚热带、热带地区的各种森林类型的凋落物分解酶活性对氮沉降的响应及其机理是未来研究方向之一。我国目前已经成为世界上第三大氮沉降区,但在氮沉降增加对森林生态系统影响方面的研究才刚刚起步,仅在鼎湖山地区进行过森林模拟氮沉降实验^[68-71]。今后应尽快深入开展这方面的研究,为在全球变化条件下保护我国的森林资源和进行科学管理提供理论依据。

7.2 酶活性与生态系统的联系

氮沉降增加不仅对森林土壤酶系统产生影响,

亦对森林植被、土壤动物、土壤微生物、土壤氮素转换和温室气体排放等诸多方面产生影响。仅研究氮沉降增加对森林凋落物分解酶系统的影响是远远不够的,因此,未来的研究工作需要更多的将土壤酶活性的变化与其它部分整合起来,不仅要研究氮沉降增加对森林凋落物分解酶活性的影响,同时还要对产生酶的土壤微生物及森林凋落物对氮沉降响应机理整合进行研究,找出彼此之间的共同规律,进一步了解整个森林生态系统对氮沉降响应的规律。

7.3 应与解决生态环境问题相结合

由于相关学科所取得的进步及当今人类所面临的生态环境挑战,土壤酶学研究正面临着前所未有的发展机遇和挑战。大气氮沉降、酸沉降、重金属和农药等各种污染物进入了土壤生态系统,都需要应用酶技术进行生物修复。全球气候变化,尤其是温室气体的排放造成的温室效应同样可以通过土壤酶系统进行调节。氮沉降的持续增加会对农林业生产实践产生负面作用,土壤酶活性的变化能够对土壤的理化性质以及土壤有机质含量和营养元素循环造成影响。因此,了解土壤酶系统对大气氮沉降的响应有利于更有成效地开展生产。

参考文献

- [1] Vitousek P M, Aber J D, Howarth R W, et al. Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences [J]. *Ecol Appl*, 1997, 7 (3):737-750.
- [2] Galloway J N, Cowling E B. Reactive nitrogen and the world: 200 years of change [J]. *Ambiology*, 2002, 31:64-71.
- [3] Wright R F, Rasmussen L. Introduction to the NITREX and EXMAN projects [J]. *For Ecol Manag*, 1998, 101:1-7.
- [4] Binkley D, Son Y, Valentine D W. Do forest receive occult inputs of nitrogen? [J] *Ecosystems*, 2000, 3:321-331.
- [5] Van Breemen N, Van Dijk H. Ecosystem effects of atmospheric deposition of nitrogen in the Netherlands [J]. *Environ Pollut*, 1988, 54:249-274.
- [6] Magill A H, Aber J D, Hendricks J J, et al. Biogeochemical response of forest ecosystems to simulated chronic nitrogen deposition [J]. *Ecol Appl*, 1997, 7:402-415.
- [7] Matson P A, Lohse K A, Hall S J. The globalization of nitrogen deposition: consequences for terrestrial ecosystems [J]. *Ambiology*, 2002, 31:113-119.
- [8] Fenn M E, Poth M A, Aber J D, et al. Nitrogen excess in North American ecosystems: Predisposing factors, ecosystem responses, and management strategies [J]. *Ecol Appl*, 1998, 8 (3):706-733.

- [9] Wright R F, Roflofs J G M, Bredemeire M, et al. NITREX: responses of coniferous forest ecosystems to experimentally changed deposition of nitrogen [J]. *For Ecol Manag*, 1995, 71: 163–169.
- [10] Kazda M. Indications of unbalanced nitrogen of Norway spruce status [J]. *Plant Soil*, 1990, 128:97–101.
- [11] Lovett G M, Reiners W A, Olsen R K. Cloud droplet deposition in subalpine balsam fir forests: Hydrological and chemical inputs [J]. *Science*, 1982, 218:1303–1304.
- [12] Parker G G. Throughfall and stemflow in the forest nutrient cycle [J]. *Adv Ecol Res*, 1983, 13:57–133.
- [13] Lovett G M, Lindberg S E. Atmospheric deposition and canopy interactions of nitrogen in forests [J]. *Can For Res*, 1993, 23: 1603–1616.
- [14] Ulrich B. The history and possible causes of forest decline in central Europe, with particular attention to the German situation [J]. *Environ Rev*, 1995, 3:262–276.
- [15] Fenn M E, Poth M A, Johnson D W. Evidence for nitrogen saturation in the San Bernardino Mountains in Southern California [J]. *For Ecol Manag*, 1996, 82:211–230.
- [16] Attiwill P M, Adams M A. Nutrient cycling in forests [J]. *New Phytol*, 1993, 124:561–582.
- [17] Sinsabaugh R L, Antibus R K, Linkins A E, et al. Wood decomposition: nitrogen and phosphorus dynamics in relation to extracellular enzyme activity [J]. *Ecology*, 1993, 74:1586–1594.
- [18] Setälä H, Huhta V. Soil fauna increase *Betula pendula* growth: laboratory experiments with coniferous forest floor [J]. *Ecology*, 1991, 72:665–671.
- [19] Carreiro M M, Sinsabaugh R L, Repert D A, et al. Microbial enzyme shifts explain litter decay responses to simulated nitrogen deposition [J]. *Ecology*, 2000, 81:2359–2365.
- [20] Hobbie S E, Vitousek P M. Nutrient limitation of decomposition in Hawaiian forests [J]. *Ecology*, 2000, 81:1867–1877.
- [21] O'Connell A M. Decomposition and nutrient content of litter in a fertilized eucalypt forest [J]. *Biol Fert Soil*, 1994, 17:159–166.
- [22] Sinsabaugh R L, Carreiro M M, Repert D A. Allocation of extracellular enzymatic activity in relation to litter decomposition, N deposition, and mass loss [J]. *Biogeochemistry*, 2002, 60:1–24.
- [23] Mo J M, Brown S, Xue J H, et al. Response of litter decomposition to simulated N deposition in disturbed, rehabilitated and mature forests in subtropical China [J]. *Plant Soil*, 2006 (in press)
- [24] Fog K. The effect of added nitrogen on the rate of decomposition of organic matter [J]. *Biol Rev*, 1988, 63:433–462.
- [25] Magill A H, Aber J D. Long term effects of experimental nitrogen addition on foliar litter decay and humus formation in forest ecosystems [J]. *Plant Soil*, 1998, 203:301–311.
- [26] Kondo R, Imori T, Imamura H, et al. Polymerization of DHP and depolymerization of DHP-glucoside by lignin oxidizing enzymes [J]. *Biotechnology*, 1990, 13:181–188.
- [27] Hobbie S E. Interactions between litter lignin and soil nitrogen availability during leaf litter decomposition in a Hawaiian montane forest [J]. *Ecosystems*, 2000, 3:484–494.
- [28] Moorhead D L, Sinsabaugh R L, Linkins A E, et al. Decomposition processes: Modelling approaches and applications [J]. *Sci Total Environ*, 1996, 183:137–149.
- [29] Kiss S, Pasca D, Dragan-Bulardan M, et al. *Enzymology of Disturbed Soils* [M]. Amsterdam: Elsevier, 1998, 1–34.
- [30] Salamanca E F, Kaneko N, Katagiri S, et al. Nutrient dynamics and lignocellulose degradation in decomposing *Quercus serrata* leaf litter [J]. *Ecol Res*, 1998, 13(2):199–213.
- [31] Peng S L (彭少麟), Liu Q (刘强). The dynamics of forest litter and its responses to global warming [J]. *Acta Ecol Sin (生态学报)*, 2002, 22(9):1534–1544. (in Chinese)
- [32] Wood T G. Field investigations on the decomposition of leaves of *Eucalyptus delegatensis* in relation to environmental factors [J]. *Pedobiology*, 1991, 14:343–371.
- [33] Berg B. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils [J]. *For Ecol Manag*, 2000, 133:13–22.
- [34] Knicker H, Lüdemann H D, Haider K. Incorporation studies of NH_4^+ during incubation of organic residues by ^{15}N -CPMAS-NMR-spectroscopy [J]. *Europ Soil Sci*, 1997, 48: 431–441.
- [35] Dalal R C. Soil organic phosphorus [J]. *Adv Agron*, 1977, 29:83–113.
- [36] Sinsabaugh R L, Antibus R K, Linkins A E, et al. Wood decomposition over a first-order watershed: mass loss as a function of lignocellulase activity [J]. *Soil Biol Biochem*, 1992, 24:743–749.
- [37] Kirk T K, Ferrell R L. Enzymatic “combustion”: the microbial degradation of lignin [J]. *Annu Rev Microbiol*, 1987, 41:465–505.
- [38] Dalal R C. Soil organic phosphorus [J]. *Adv Agron*, 1977, 29:83–113.
- [39] Ladd J N, Butler J H A. Short-term assays of soil proteolytic enzyme activities using proteins and peptide derivatives as substrates [J]. *Soil Biol Biochem*, 1972, 4:19–30.
- [40] Saiya-Cork K R, Sinsabaugh R L, Zak D R. Effects of long term nitrogen deposition on extracellular enzyme activity in an *Acer saccharum* forest soil [J]. *Soil Biol Biochem*, 2002, 34:1309–1315.
- [41] Boxman A W, Blanck K, Btandrud T E, et al. Vegetation and soil biota response to experimentally changed nitrogen inputs in coniferous forest ecosystems of the NITREX project [J]. *For Ecol Manag*, 1998, 101:65–79.
- [42] Andersson M, Kj  ller A, Struwe S. Microbial enzyme activities in leaf litter, humus and mineral soil layers of European forests [J]. *Soil Biol Biochem*, 2004, 36:1527–1537.
- [43] Deforest J L, Zak D R., Pregitzer K S, et al. Atmospheric nitrate deposition and the microbial degradation of cellobiose and vanillin in a northern hardwood forest [J]. *Soil Biol Biochem*, 2004, 36:965–971.
- [44] Tien M, Kirk T K. Lignin-degrading enzyme from the hymeno-

- mycete *Phanerochaete chrysosporium* Burbs [J]. *Science*, 1983, 221:661–663.
- [45] Berg B. Nutrient release from litter and humus in coniferous forest soils [J]. *Scandinavian For Res*, 1986, 1:359–369.
- [46] Frey S D, Knorr M, Parrent J L, et al. Chronic nitrogen enrichment affects the structure and function of the soil microbial community in temperate hardwood and pine forests [J]. *For Ecol Manag*, 2004, 196:159–171.
- [47] Waldrop M P, Zak D R, Sinsabaugh R L, et al. Nitrogen deposition modifies soil carbon storage through changes in microbial enzymatic activity [J]. *Ecol Appl*, 2004, 14(4):1172–1177.
- [48] Zhang M(张猛), Zhang J(张健). Advance in research on microbe and enzyme activity in forestry soil [J]. *J Sichuan Agri Univ (四川大学学报)*, 2003, 21(4):347–351. (in Chinese)
- [49] Bandick A K, Dick R P. Field management effects on soil enzyme activities [J]. *Soil Biol Biochem*, 1999, 31:1471–1479.
- [50] Zhao L S(赵林森), Wang J L(王几龄). Research on relations between growth effect and soil enzyme activities and soil nutrient factors in mixed poplar and black locust plantation [J]. *J Beijing For Univ (北京林业大学学报)*, 1995, 17(4):1–7. (in Chinese)
- [51] Xu J W(许景伟), Wang W D(王卫东), Li C(李成). The correlation among soil microorganism, enzyme and soil nutrient in different types of mixed stands of *Pinus thunbergii* [J]. *Beijing For Univ (北京林业大学学报)*, 2000, 22(1):51–55. (in Chinese)
- [52] Zogg G P, Zak D R, Burton A J, et al. Microbial immobilization and the retention of anthropogenic nitrate in a northern hardwood forest [J]. *Ecology*, 2000, 81:1858–1866.
- [53] Ajwa H A, Dell C J, Rice C W. Changes in enzyme activities and microbial biomass of tallgrass prairie soil as related to burning and nitrogen fertilization [J]. *Soil Biol Biochem*, 1999, 31:769–777.
- [54] Xu Q F(徐秋芳), Zhu Z J(朱志建), Yu Y B(俞益斌). Study on enzymatic activities of soil under different types of vegetation [J]. *Zhejiang For Sci Tech (浙江林业科技)*, 2003, 23(4):9–11. (in Chinese)
- [55] Johnson D, Leake J R, Lee J A, et al. Changes in soil microbial biomass and microbial activities in response to 7 years pollutant nitrogen deposition on a heathland and two grasslands [J]. *Environ Pollut*, 1998, 103:239–250.
- [56] Turner B L, Baxter R, Whitton B A. Seasonal phosphatase activity in three characteristic soils of the English uplands polluted by long-term atmospheric nitrogen deposition [J]. *Environ Pollut*, 2002, 120(2):313–317.
- [57] Sun C L(孙翠玲), Guo Y W(郭玉文), Tong C R(佟超然), et al. A study on the soil microbes and soil enzyme activities in various poplar mixed stands [J]. *Sci Silv Sin (林业科学)*, 1997, 33(6):488–496. (in Chinese)
- [58] Vepsäläinen M, Kukkonen S, Vestberg M, et al. Application of soil enzyme activity test kit in a field experiment [J]. *Soil Biol Biochem*, 2001, 33(12):1665–1672(8).
- [59] Keyser P, Kirk T, Zeikus J G. Ligninolytic enzyme system of *Phanerochaete chrysosporium*: synthesized in the absence of lignin in response to nitrogen starvation [J]. *J Bacteriol*, 1978, 135: 790–797.
- [60] Söderström B, Bååth E, Lundgren B. Decrease in soil microbial activity and biomasses owing to nitrogen amendments [J]. *Can Microbiol*, 1983, 29:1500–1506.
- [61] Miller R M, Lodge D J. Fungal responses to disturbance: Agriculture and forestry [J]. *Mycota*, 1997, 4:65–84.
- [62] Blanchette R A. Delignification by wood-decay fungi [J]. *Ann Rev Phytopath*, 1991, 29:381–398.
- [63] Wallenstein M D. Effects of nitrogen fertilization on soil microbial communities, Geophysical Research Abstracts [J]. *Europ Geophys Soc*, 2003, 5:13087.
- [64] Mo J M(莫江明), Xue J H(薛璟花), Fang Y T(方运霆). Litter decomposition and its responses to simulated N deposition for the major plants of Dinghushan forests in subtropical China [J]. *Acta Ecol Sin (生态学报)*, 2004, 24(7):1413–1420. (in Chinese)
- [65] Deforest J L, Zak D R, Pregitzer K S, et al. Atmospheric nitrate deposition, microbial community composition, and enzyme activity in Northern Hardwood forests [J]. *Soil Sci Soc Amer*, 2004, 68:132–138.
- [66] Marx M C, Wood M, Jarvis S C. A microplate fluorimetric assay for the study of enzyme diversity in soils [J]. *Soil Biol Biochem*, 2001, 33:1633–1640.
- [67] Yang W Q(杨万勤), Wang K Y(王开运). Advances in forest soil enzymology [J]. *Sci Silv Sin (林业科学)*, 2004, 40 (2):152–159. (in Chinese)
- [68] Xue J H(薛璟花), Mo J M(莫江明), Li J(李炯), et al. Effects of nitrogen deposition on soil microorganism [J]. *Ecol Environ (生态环境)*, 2005, 14(5):777–782. (in Chinese)
- [69] Fang Y T(方运霆), Mo J M(莫江明), Jiang Y Q(江远清), et al. Acidity and inorganic nitrogen concentrations in soil solution in short-term response to N addition in subtropical forests [J]. *J Trop Subtrop Bot (热带亚热带植物学报)*, 2005, 13(2):123–129. (in Chinese)
- [70] Fang Y T(方运霆), Mo J M(莫江明), Zhong G Y(周国逸), et al. The responses of diameter at breast height (DBH) to nitrogen deposition of forest in Dinghu mountain [J]. *J Trop Subtrop Bot (热带亚热带植物学报)*, 2005, 13(3):198–204. (in Chinese)
- [71] Xue J H(薛璟花), Mo J M(莫江明), Li J(李炯), et al. Effects of nitrogen deposition on ectomycorrhizal fungi [J]. *Acta Ecol Sin (生态学报)*, 2004, 24(8):1785–1792. (in Chinese)