不同植物来源可溶性有机质对亚热带森林土壤酶活性的影响

梅孔灿^{1,2} 程 蕾^{1,2} 张秋芳^{1,2} 林开森^{2,3} 周嘉聪^{1,2} 曾泉鑫^{1,2} 吴 玥^{1,2}
徐建国³ 周锦容^{1,2} 陈岳民^{1,2*}

¹福建师范大学地理科学学院, 福州 350007; ²湿润亚热带山地生态国家重点实验室培训基地, 福州 350007; ³福建戴云山国家级自然保护区管理局, 福建泉州 362500

摘 要 探究不同植物来源可溶性有机质(DOM)进入土壤后对酶活性的影响, 可以为降水淋溶下亚热带地区不同森林生态系统土壤碳循环提供科学依据。该研究提取杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、木荷(*Schima superba*)和楠木(*Phoebe zherman*) 3种植物鲜叶中的DOM分别输入杉木人工林土壤中, 以等量的去离子水添加为对照, 进行25天的室内培养。培养结束后测定土壤理化性质、微生物生物量和酶活性等指标。结果表明: 与对照处理(CT)相比, 添加3种叶片DOM后, 土壤总有机碳(SOC)、总氮(TN)含量和碳氮比均无显著变化。杉木叶片DOM添加处理(CL)的TN含量显著低于木荷叶片DOM添加处理(SL)和楠木叶片DOM添加处理(PL), 碳氮比显著高于SL和PL。3种叶片DOM输入整体上提高了土壤溶解有机碳(DOC)和溶解有机氮(DON)的含量。叶片DOM输入后土壤微生物生物量碳(MBC)含量无显著变化, 然而CL和SL的土壤微生物生物量氮(MBN)含量分别比CT降低了50.9%和51.1%, PL的MBN含量比CT提高了54.0%。与CT相比, 不同植物来源DOM输入后, β -葡萄糖苷酶(β G)、纤维素水解酶(CBH)和过氧化物酶(PEO) 3种酶活性均显著上升, 而多酚氧化酶(PPO)活性则显著下降; 此外, β G和CBH活性均表现出CL > SL > PL的特征。相关性分析的结果表明, 添加叶片DOM 3种处理的SOC、TN、MBN含量和 β G、CBH活性都与所输入DOM的DOC含量和腐殖化指数(HIX)显著相关, 此外, 土壤MBN含量和PPO活性与输入叶片DOM的pH呈正相关关系。冗余分析(RDA)结果表明, 叶片DOM输入后引起土壤酶活性变化的关键因子是DON和DOC含量。总体来说, 不同植物来源DOM性质的差异会影响土壤碳循环水解酶的活性, 而叶片DOM输入后增加了土壤碳和氮的有效性, 引起4种碳循环酶的不同响应。

关键词 可溶性有机质; 土壤酶; 土壤养分有效性; 新鲜叶片; 亚热带森林

梅孔灿, 程蕾, 张秋芳, 林开森, 周嘉聪, 曾泉鑫, 吴玥, 徐建国, 周锦容, 陈岳民 (2020). 不同植物来源可溶性有机质对亚热带森林土壤酶活性的影响. 植物生态学报, 44, 1273–1284. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0097

Effects of dissolved organic matter from different plant sources on soil enzyme activities in subtropical forests

MEI Kong-Can^{1,2}, CHENG Lei^{1,2}, ZHANG Qiu-Fang^{1,2}, LIN Kai-Miao^{2,3}, ZHOU Jia-Cong^{1,2}, ZENG Quan-Xin^{1,2}, WU Yue^{1,2}, XU Jian-Guo³, ZHOU Jin-Rong^{1,2}, and CHEN Yue-Min^{1,2*}

¹School of Geographical Science, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China; ²Cultivation Base of State Key Laboratory of Humid Subtropical Mountain Ecology, Fuzhou 350007, China; and ³Daiyun Mountain National Nature Reserve Administration Bureau, Quanzhou, Fujian 362500, China

Abstract

Aims This study aims to explore the effects of dissolved organic matter (DOM) from different plant sources on subtropical forest soil enzyme activities in order to provide a scientific basis for soil carbon cycling under rainfall leaching conditions in different forest ecosystems of subtropical areas.

Methods Three kinds of DOM, extracted from the fresh leaves of *Cunninghamia lanceolata*, *Schima superba*, and *Phoebe zherman*, were added to the soils of *C. lanceolata* plantation. Soil treated with deionized water of the same amount as the DOM solution served as the control. Incubation of treated and control soils was conducted for 25 days in the laboratory. The physical and chemical properties, microbial biomass, and enzyme activities of the soils were determined after incubation.

收稿日期Received: 2020-04-07 接受日期Accepted: 2020-07-07

基金项目: 国家自然科学基金(31670620)和福建省大学生创新创业训练计划(S201910394028)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31670620), and the Fujian Provincial Training Program of Innovation and Entrepreneurship for Undergraduates (S201910394028).

* 通信作者Corresponding author (ymchen@fjnu.edu.cn)

Important findings The results showed that, compared with the control treatment (CT), soil total organic carbon (SOC) content, soil total nitrogen (TN) content, and carbon-nitrogen ratio had no significant changes after adding DOM. However, the TN of treatment with added *C. lanceolata* leaf DOM (CL) was significantly lower than that of treatments with added *S. superb* leaf DOM (SL) and *P. zherman* leaf DOM (PL), and the carbon-nitrogen ratio in CL was significantly higher than that in SL and PL. The three treatments with added DOM increased soil dissolved organic carbon (DOC) content and dissolved organic nitrogen (DON) content overall. There was no significant change in soil microbial biomass carbon (MBC) content after all three DOM inputs, while the microbial biomass nitrogen (MBN) content in CL and SL treatments was reduced by 50.9% and 51.1%, respectively, compared to CT. However, MBN content in PL treatment was increased by 54.0% than CT. DOM input significantly increased the activities of β -glucosidase, cellobiohydrolase, and peroxidase in comparison with CT, but significantly decreased the activity of polyphenol oxidase. In addition, both β -glucosidase and cellobiohydrolase activities showed the following characteristics: CL > SL > PL. The results of correlation analysis showed that the contents of SOC, TN and MBN and the activities of β -glucosidase and cellobiohydrolase of the treatments with DOM were significantly correlated with the DOC content and humification index (HIX) of added DOM. In addition, soil MBN content and polyphenol oxidase activity were positively correlated with the pH value of added DOM. The results of redundancy analysis (RDA) showed that the key factors causing the change in soil enzyme activities after DOM input were DON and DOC content. In general, differences in the properties of DOM obtained from different plant sources affect the activities of soil carbon-acquisition hydrolase. DOM input increases the availability of soil carbon and nitrogen, and elicits different responses from the four carbon-acquisition enzymes. This study provides a theoretical basis for exploring the process of carbon cycling in the rain-rich subtropical forest ecosystem.

Key words dissolved organic matter; soil enzyme; soil nutrient availability; fresh leaves; subtropical forest

Mei KC, Cheng L, Zhang QF, Lin KM, Zhou JC, Zeng QX, Wu Y, Xu JG, Zhou JR, Chen YM (2020). Effects of dissolved organic matter from different plant sources on soil enzyme activities in subtropical forests. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 1273–1284. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0097

土壤酶主要由土壤微生物分泌而来, 在土壤有机质(SOM)分解和养分矿化中起着关键的作用(Kotroczó *et al.*, 2014; Jiang *et al.*, 2019)。反过来, 土壤碳和养分有效性的变化也会对土壤酶活性产生强烈影响(Chen *et al.*, 2017; 高雨秋等, 2019)。已有多项研究表明土壤中溶解有机碳(DOC)的含量与土壤酶活性呈正相关关系(Peterson *et al.*, 2013; 周嘉聪等, 2017)。此外, 由于土壤中各元素之间存在耦合关系(Soussana & Lemaire, 2014), 养分获取酶的活性和酶促底物之间的联系还依赖于其他元素含量的高低, 如氮有效性较高会刺激碳获取酶的活性来分解SOM (Sinsabaugh, 2010)。根据微生物资源分配理论, 土壤养分含量和酶活性之间也可能呈负相关关系, 即随着养分有效性的增加, 微生物获取该养分的难度降低, 所需的相关获取酶的活性也相应降低(Sinsabaugh, 2010; Fang *et al.*, 2018)。由此可见, 土壤酶活性和养分之间关系的研究结果尚未达成共识, 这可能与外源碳和养分输入的差异有关。

可溶性有机质(DOM)被定义为能通过 $0.45\ \mu\text{m}$ 筛孔且能溶解于水、酸或碱溶液的不同大小和结构

的有机分子混合物(Kalbitz *et al.*, 2000)。我国南方地区森林广布, 碳汇量占中国总量的65%以上(Piao *et al.*, 2009), 受季风气候的影响, 该地区降水丰富, 因此森林长期受到淋溶作用, 源自植物叶片的DOM随降水输入到土壤中(Fan *et al.*, 2020), 如Guo等(2005)的研究表明, 热带亚热带地区森林穿透雨中DOC通量范围一般为 $97\text{--}232\ \text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, 并有研究指出这是SOM中活性碳库的重要来源(Gauthier *et al.*, 2010)。同时, 进入土壤中的DOM也为土壤微生物生长和分解过程提供了底物和能量来源(Boddy *et al.*, 2007), 这可能会进一步影响与土壤底物密切相关的获取酶活性。而不同植物来源的DOM化学组成和性质差异较大(纪宇骥等, 2018), 如阔叶树的DOC含量高于针叶树(Wieder *et al.*, 2008)。此外, 根据康根丽等(2014)的研究, 米楮(*Castanopsis carlesii*)林淋溶产出的DOM比杉木(*Cunninghamia lanceolata*)林更有利于土壤氮的积累, 纪宇骥等(2018)的研究发现S策略树种叶片DOM可能更有利于土壤维持土壤肥力, 而Fan等(2020)的研究中两种土壤氧化酶的活性对米楮和杉木叶片DOM的输入

产生了不同响应。因此我们推测不同植物来源的DOM可能会对林下土壤养分循环及酶活性产生不同影响。

杉木是我国南方特有的速生用材树种, 其种植面积已经达到 $12 \times 10^6 \text{ hm}^2$, 占世界人工林面积的6.5% (Chen *et al.*, 2013)。而木荷(*Schima superba*) (作为生物防火树种) 和楠木(*Phoebe bournei*) (珍贵树种) 常被用为杉木的混交树种, 这3种树种是亚热带地区常见的重要树种(林开敏等, 2010)。此外, 本团队前期调查发现, 3种树种间叶片DOM性质差异显著, 如杉木叶片DOC含量显著高于木荷和楠木。为了探究不同植物来源的DOM输入对土壤酶活性的影响, 本研究以这3种不同性质的植物叶片为对象, 通过去离子水浸提DOM。为排除野外条件下土壤微环境的干扰, 采用室内培养方式, 在培养25天后测定土壤理化性质、微生物生物量及酶活性, 以期更好地了解不同类型森林生态系统的碳和养分循环问题, 为亚热带森林管理提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 供试材料

2017年5月, 选择大小相近的一年生杉木、木荷、楠木幼苗各30株进行盆栽种植。于2018年4月收集植株新鲜叶片, 以水/叶质量比10:1的比例将完整叶片和去离子水加入离心管中振荡离心, 用 $0.45 \mu\text{m}$ 玻璃纤维滤膜抽滤, 提取鲜叶中DOM (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013)。取部分浸提的DOM通过总有机碳分析仪(TOC-VCPH/CPN, Shimadzu, Kyoto, Japan)测定其中的DOC含量; 用连续流动分析仪(Skalar san++, Skalar, Breda, the Netherlands)测定滤液中的 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 含量, 对滤液中总可溶性氮(TDN)含量的测定采用过硫酸钾氧化法, 即通过流动分析仪注入硼酸缓冲液和过硫酸钾溶液与滤液混合并进行加热、加压与消解, 将滤液中的有机氮与

铵态氮氧化为硝态氮, 通过测定硝态氮含量来确定溶液中TDN的含量(Jones & Willett, 2006)。溶解有机氮(DON)含量通过TDN与无机氮含量的差值计算, 计算公式为: $\text{DON含量} = \text{TDN含量} - \text{NH}_4^+\text{-N含量} - \text{NO}_3^-\text{-N含量}$ 。取部分浸提的DOM测定腐殖化指数(HIX), 首先通过日立F7000仪器(Hitachi, Tokyo, Japan)获得荧光发射光谱, 发射波长 λ_{em} 是300–480 nm, 狭缝宽10 nm, 扫描速度 $2400 \text{ nm} \cdot \text{min}^{-1}$, 然后计算发射光谱中 $\Sigma 435\text{--}480 \text{ nm}$ 区域(类腐殖酸物质)与 $\Sigma 300\text{--}345 \text{ nm}$ 区域(类溶解性微生物代谢产物)峰面积比值即可获得HIX (Kalbitz *et al.*, 1999)。HIX越高, DOM的分子组成越复杂, 缩合芳环、大分子化合物等腐殖质含量越高(Miano & Senesi, 1992)。通过表1可以发现, 3种不同植物来源的DOM性质差异显著。

试验所用土壤采自福建省泉州市戴云山自然保护区($25.63^\circ\text{--}25.72^\circ \text{ N}$, $118.08^\circ\text{--}118.33^\circ \text{ E}$), 该地区属于典型的亚热带海洋性季风气候。年平均气温 $15.6\text{--}19.5^\circ \text{ C}$, 其中最冷月1月气温 $6.5\text{--}10.5^\circ \text{ C}$, 最热月7月气温 $23.0\text{--}27.5^\circ \text{ C}$; 年降水量为 $1700\text{--}2000 \text{ mm}$ (主要集中在3–9月); 雾日平均达 $220 \text{ d} \cdot \text{a}^{-1}$ (Song *et al.*, 2017)。土壤为红壤, 2018年4月在杉木人工林随机选择多个样点, 先去除表面凋落物, 然后用直径为5 cm的土钻多点取样混合, 迅速将采集的土壤带回实验室处理, 剔除碎石及可见动植物残体, 过2 mm筛后混匀, 一部分风干、研磨, 测定土壤本底理化性质, 一部分 4° C 保存用于培养试验。供试土壤有机碳(SOC)含量为 $76.65 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, 全氮(TN)含量为 $4.82 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, 碳氮比为15.89, pH为4.55, DOC含量为 $102.98 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, DON含量为 $10.48 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。

1.2 实验设计

本研究共有4个处理, 分别包括对照处理(CT)、输入杉木叶片DOM处理(CL)、输入木荷叶片DOM处理(SL)和输入楠木叶片DOM处理(PL), 每个处理

表1 不同植物叶片及其可溶性有机质(DOM)的性质(平均值 $\pm$ 标准偏差)

Table 1 Characterizations of leaves and dissolved organic matter (DOM) from different plant sources (mean $\pm$ SD)

DOM来源 DOM from different plant sources	溶解有机碳含量 Dissolved organic carbon content ($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)	溶解有机氮含量 Dissolved organic nitrogen content ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	腐殖化指数 Humification index	酸碱度 pH
杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	19.32 ± 0.90^a	7.63 ± 1.44^b	0.27 ± 0.02^c	5.44 ± 0.11^b
木荷 <i>Schima superba</i>	12.77 ± 2.86^b	26.10 ± 2.11^a	1.67 ± 0.55^b	5.28 ± 0.03^c
楠木 <i>Phoebe zherman</i>	6.95 ± 0.45^c	11.20 ± 2.72^b	4.36 ± 0.59^a	5.76 ± 0.02^a
<i>p</i>	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01

同一列不同小写字母表示不同叶片DOM的性质差异显著($p < 0.05$)。

Different lowercase letters in the same column indicate significant differences among different properties of DOM extracted from different leaves ($p < 0.05$).

DOI: 10.17521/cjpe.2020.0097

3个重复。具体方法是取干质量为100 g的过筛鲜土放入500 mL培养瓶中,为了使土壤内部环境趋于稳定,于25 °C的培养箱中进行15天预培养。根据团队前期对不同林分降水量和林内穿透雨量的调查结果,并结合培养所需的土壤质量,在培养瓶中分别加入4 mL杉木、木荷和楠木3种新鲜叶片所提取的DOM溶液(万菁娟等, 2016),在对照处理中加入等量去离子水。为确保微生物过程不受水分限制(Lyu *et al.*, 2018),将含水率调节至田间饱和持水量的60%,瓶口覆盖封口膜以防止水分流失过快。培养过程中,每隔3天对土壤水分进行校正,25天后进行破坏性取样。

1.3 指标测定方法

1.3.1 土壤基本理化性质的测定

SOC和TN含量用土壤碳氮元素分析仪(Elementar Vario MAX, Elementar, Hanau, Germany)测定;土壤pH的测定采用电位法,以土/水质量比1:2.5的比例用蒸馏水浸提,然后振荡20 min,静置30 min,用PHS-3B型pH计测定;土壤DOC和DON含量以土/水质量比1:4的比例用去离子水浸提,振荡离心后,经0.45 μm滤膜抽滤,测定方式与上述叶片DOC和DON含量相同。

1.3.2 土壤微生物相关指标的测定

土壤微生物生物量:微生物生物量碳(MBC)和微生物生物量氮(MBN)采用氯仿熏蒸法浸提(Vance *et al.*, 1987; Inubushi *et al.*, 1991),分别称取5 g鲜土,做熏蒸和未熏蒸处理。用20 mL 0.5 mol·L⁻¹ K₂SO₄溶液浸提,振荡、离心、过滤,将浸提液收集到样品杯,其中,MBC浸提液用总有机碳分析仪测定,MBN浸提液采用连续流动分析仪测定。

土壤MBC含量(B_c)计算公式:

$$B_c = \Delta E_c / k_c \quad (1)$$

式中, ΔE_c 为熏蒸与未熏蒸土壤SOC含量的差值, k_c 为MBC的浸提系数,为0.45。

土壤MBN含量(B_N)计算公式:

$$B_N = \Delta E_N / k_N \quad (2)$$

式中, ΔE_N 为熏蒸与未熏蒸土壤TN含量的差值, k_N 为MBN的浸提系数,为0.54。

土壤酶活性测定:参照Saiya-Cork等(2002)的方法测定包括纤维素水解酶(CBH)、β-葡萄糖苷酶(βG)两种水解纤维素的水解酶活性,以及酚氧化酶(PPO)和过氧化物酶(PEO)两种降解木质素的氧化酶活性,这4种酶均和碳循环相关。具体方法如下:取1 g新鲜土壤,加入125 mL的醋酸盐缓冲液(50 mmol·L⁻¹, pH = 5),用磁力搅拌器搅拌5 min使其均质化,待溶液澄清后用移液器取200 μL移于96孔微孔板。用伞形酮(MUB)作为标示底物测定水解酶活性,用L-二羟苯丙氨酸(DOPA)为底物标示氧化酶活性。微平板置于暗环境下经过20 °C恒温培养后,用多功能酶标仪(SpectraMax M5, Molecular Devices, Sunnyvale, USA)在365 nm激发和450 nm发射条件下分别测定水解酶的荧光度和氧化酶的吸光度(Saiya-Cork *et al.*, 2002)。4种与碳循环相关土壤酶的缩写、底物和功能如表2所示。

1.4 数据分析

实验获取数据采用Microsoft Excel 2016软件处理后,用SPSS 22.0软件对数据进行统计分析。在进行统计之前,对方差的正态性和齐次性进行了检验,并在需要时对数据进行对数转换。采用单因素方差分析和最小显著性差异法对不同处理间的理化性质和微生物指标进行差异显著性检验。采用Pearson分析法对DOM添加后的土壤理化性质、微生物生物量和酶活性与叶片DOM性质进行相关性分析。采用Canoco 5.0软件以土壤基本理化性质及微生物生物量为解释变量做冗余分析(RDA)。利用Origin 9.0软件做图。图表中数据为平均值±标准偏差。处理间差异的显著水平为 $p < 0.05$ 。

表2 与碳循环相关的4种土壤酶的缩写、底物和功能

Table 2 Substrates and functions of four soil enzymes related to carbon cycling

土壤酶 Soil enzyme	缩写 Abbreviation	底物 Substrate	功能 Function
β-葡萄糖苷酶 β-glucosidase	βG	4-MUB-β-D-glucoside	水解纤维素 Hydrolyze cellulose
纤维素水解酶 Cellulohydrolase	CBH	4-MUB-β-D-cellobioside	水解纤维素 Hydrolyze cellulose
过氧化物酶 Peroxidase	PEO	L-dihydroxyphenylalanine	降解木质素 Degrade lignin
多酚氧化酶 Polyphenol oxidase	PPO	L-dihydroxyphenylalanine	降解木质素 Degrade lignin

两种氧化酶都是以L-DOPA为底物,但测定过氧化物酶的微孔板中会额外加入10 μL 0.3%的H₂O₂。
The activities of two oxidative enzymes were determined with L-dihydroxyphenylalanine as the substrate, but 10 μL of 0.3% H₂O₂ were added to each well of the microplates prepared for Peroxidase measurement.

2 结果

2.1 土壤基本理化性质

与CT相比, CL和SL处理有降低SOC和TN含量的趋势但并未达到显著水平。CL的TN含量显著低于PL (表3)。添加DOM 3种处理的碳氮比与CT均无显著差异。SL和PL的碳氮比分别较CL显著低了1.1和1.2 (表3)。此外, 与CT相比, CL和SL的土壤pH显著上升(表3)。3种植物来源DOM输入整体上提高了土壤DOC和DON含量, 其中SL处理对DOC含量变化的影响最大, 比CT中DOC含量提高了3.7倍, CL对土壤DON含量变化的影响最大, 比CT土壤DON含量提高了4.0倍(表3)。

2.2 土壤微生物生物量

与CT相比, 3种叶片DOM输入后土壤中的MBC含量均无显著变化, 但显著改变了MBN含量。其中CL和SL的MBN含量分别比CT显著降低了50.9%和51.1%, 而PL的MBN含量比CT显著提高了54.0%

(图1)。3种叶片DOM添加处理间, CL与SL的MBN含量无显著差异, 而PL的MBN含量显著高于其他两种处理。

2.3 土壤酶活性

与CT相比, 3种叶片DOM添加后, β G、CBH和PEO 3种酶活性均显著上升, PPO活性则呈下降趋势。而3种叶片DOM添加对 β G、CBH和PEO 3种酶活性的促进作用在CL中表现最为明显, 且 β G和CBH活性均表现出CL > SL > PL的特征(图2)。尽管叶片DOM添加后PEO的活性显著提高, 但在3种叶片DOM添加处理间无显著差异。叶片DOM添加后PPO活性显著降低且在3种处理间差异显著, 表现为PL > CL > SL (图2)。

2.4 土壤理化性质、微生物生物量和酶活性与叶片DOM性质的相关性分析

通过对3种植物来源DOM添加处理下土壤理化性质、微生物生物量和酶活性与叶片DOM性质间的相关分析发现, 添加DOM后土壤中的SOC、TN和

表3 可溶性有机质(DOM)输入对土壤理化性质的影响(平均值 $\pm$ 标准偏差)

Table 3 Effects of dissolved organic matter (DOM) addition on physicochemical properties of the soil (mean $\pm$ SD)

处理 Treatment	土壤总有机碳含量 Total soil organic carbon content (g·kg ⁻¹)	总氮含量 Total soil nitrogen content (g·kg ⁻¹)	碳氮比 C:N	酸碱度 pH	溶解有机碳含量 Dissolved organic carbon content (mg·kg ⁻¹)	溶解有机氮含量 Dissolved organic nitrogen content (mg·kg ⁻¹)
CT	75.96 $\pm$ 0.14 ^a	4.72 $\pm$ 0.13 ^{ab}	16.11 $\pm$ 0.45 ^{ab}	4.49 $\pm$ 0.02 ^b	32.65 $\pm$ 12.20 ^b	5.39 $\pm$ 1.32 ^b
CL	70.94 $\pm$ 2.17 ^a	4.26 $\pm$ 0.23 ^b	16.69 $\pm$ 0.72 ^a	4.70 $\pm$ 0.12 ^a	139.02 $\pm$ 24.90 ^a	26.95 $\pm$ 8.65 ^a
SL	70.55 $\pm$ 1.77 ^a	4.53 $\pm$ 0.10 ^{ab}	15.58 $\pm$ 0.07 ^b	4.72 $\pm$ 0.09 ^a	154.06 $\pm$ 56.81 ^a	9.42 $\pm$ 1.44 ^b
PL	75.63 $\pm$ 5.22 ^a	4.89 $\pm$ 0.40 ^a	15.48 $\pm$ 0.31 ^b	4.59 $\pm$ 0.12 ^{ab}	110.24 $\pm$ 20.41 ^a	6.51 $\pm$ 1.78 ^b
<i>p</i>	0.10	0.06	0.04	0.06	0.01	<0.01

同一列不同小写字母表示不同处理间差异显著($p < 0.05$)。CL, 输入杉木叶片DOM处理; CT, 对照处理; PL, 输入楠木叶片DOM处理; SL, 输入木荷叶片DOM处理。

Different lowercase letters in the same column indicate significant difference among different treatments ($p < 0.05$). CL, *Cunninghamia lanceolata* leaf DOM addition treatment; CT, control treatment; PL, *Phoebe zherman* leaf DOM addition treatment; SL, *Schima superba* leaf DOM addition treatment.

图1 可溶性有机质(DOM)输入对土壤微生物生物量的影响(平均值 $\pm$ 标准偏差)。不同小写字母表示不同处理间差异显著($p < 0.05$)。CL, 输入杉木叶片DOM处理; CT, 对照处理; PL, 输入楠木叶片DOM处理; SL, 输入木荷叶片DOM处理。

Fig. 1 Effects of dissolved organic matter (DOM) addition on soil microbial biomass (mean $\pm$ SD). Different lowercase letters indicate significant difference among different treatments ($p < 0.05$). CL, *Cunninghamia lanceolata* leaf DOM addition treatment; CT, control treatment; PL, *Phoebe zherman* leaf DOM addition treatment; SL, *Schima superba* leaf DOM addition treatment.

MBN含量均与输入的叶片DOC含量呈负相关关系, 与叶片DOM的HIX呈正相关关系, 而土壤DON含量和两种水解酶(β G和CBH)活性均与输入的叶片DOM中DOC含量显著负相关, 与叶片DOM的HIX显著正相关(表4)。此外, 土壤MBN含量和PPO活性与输入叶片DOM的pH呈正相关关系, PPO活性还与输入的叶片DON含量显著负相关。

2.5 土壤酶活性和环境变量的关系

以4种土壤酶活性作为响应变量, 以土壤理化性质和微生物量为解释变量进行RDA (图3), 结果发现不同处理酶活性差异显著。第一轴解释了变量的78.3%, 第二轴解释了8.0%。其中土壤DON和DOC含量对酶活性变异的解释度最高, 分别解释了土壤酶活性变异的60.4%和19.3%。土壤DON

图2 可溶性有机质(DOM)输入对土壤酶活性的影响(平均值 $\pm$ 标准偏差)。图中不同小写字母表示不同处理间差异显著($p < 0.05$)。CL, 输入杉木叶片DOM处理; CT, 对照处理; PL, 输入楠木叶片DOM处理; SL, 输入木荷叶片DOM处理。
Fig. 2 Effects of dissolved organic matter (DOM) addition on soil enzyme activities (mean $\pm$ SD). Different lowercase letters indicate significant difference among different treatments ($p < 0.05$). CL, *Cunninghamia lanceolata* leaf DOM addition treatment; CT, control treatment; PL, *Phoebe zherman* leaf DOM addition treatment; SL, *Schima superba* leaf DOM addition treatment.

表4 土壤理化性质、微生物生物量和酶活性与叶片可溶性有机质(DOM)性质的相关性分析
Table 4 Correlation analysis of soil physical and chemical properties, microbial biomass and enzyme activities with properties of dissolved organic matter (DOM) of fresh leaves

DOM性质 DOM property	土壤理化性质 Soil physical and chemical properties						微生物生物量 Microbial biomass		土壤酶活性 Soil enzyme activities			
	SOC	TN	C:N	pH	DOC	DON	MBC	MBN	β G	CBH	PEO	PPO
L-DOC	-0.79*	-0.73*	0.69*	0.59	0.12	0.83**	0.14	-0.78*	0.87**	0.94**	-0.10	-0.25
L-DON	-0.15	0.16	-0.52	0.14	0.16	-0.46	-0.25	-0.27	-0.51	-0.30	-0.20	-0.84**
L-HIX	0.81**	0.79*	-0.69*	-0.59	-0.52	-0.76*	0.04	0.90**	-0.86*	-0.93*	-0.08	0.44
L-pH	0.52	0.65	-0.14	-0.47	-0.39	-0.19	0.14	0.86**	-0.34	-0.54	0.09	0.88**

DOC, 土壤溶解有机碳含量; DON, 土壤溶解有机氮含量; MBC, 微生物生物量碳含量; MBN, 微生物生物量氮含量; SOC, 土壤总有机碳含量; TN, 土壤总氮含量。BG, β -葡萄糖苷酶; CBH, 纤维素水解酶; PEO, 过氧化物酶; PPO, 多酚氧化酶。L-DOC, 叶片DOM的可溶性有机碳含量; L-DON, 叶片DOM的可溶性有机氮含量; L-HIX, 叶片DOM的腐殖化指数; L-pH, 叶片DOM的pH。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$ 。
DOC, soil dissolved organic carbon content; DON, soil dissolved organic nitrogen content; MBC, microbial biomass carbon content; MBN, microbial biomass nitrogen content; SOC, total soil organic carbon content; TN, total soil nitrogen content. BG, β -glucosidase; CBH, cellulohydrolase; PEO, peroxidase; PPO, polyphenol oxidase. L-DOC, dissolved organic carbon content of the added leaf DOM; L-DON, dissolved organic nitrogen content of the added leaf DOM; L-HIX, humification index of the added leaf DOM; L-pH, pH values of the added leaf DOM. *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

图3 可溶性有机质(DOM)输入对土壤酶活性影响的冗余分析。CL, 输入杉木叶片DOM处理; CT, 对照处理; PL, 输入楠木叶片DOM处理; SL, 输入木荷叶片DOM处理。 β G, β -葡萄糖苷酶; CBH, 纤维素水解酶; PEO, 过氧化物酶; PPO, 多酚氧化酶。DOC, 土壤溶解有机碳含量; DON, 土壤溶解有机氮含量; MBN, 微生物生物量氮含量; SOC, 土壤总有机碳含量。图中实线箭头表示物种因子, 虚线箭头表示环境因子。图右下角变量注释表示对土壤酶活性变化有显著影响的环境因子的相应解释比例。

Fig. 3 Redundant analysis of the effect of dissolved organic matter (DOM) input on soil enzyme activities. CL, *Cunninghamia lanceolata* leaf DOM addition treatment; CT, control treatment; PL, *Phoebe zherman* leaf DOM addition treatment; SL, *Schima superba* leaf DOM addition treatment. β G, β -glucosidase; CBH, cellulolytic enzymes; PEO, peroxidase; PPO, polyphenol oxidase. DOC, soil dissolved organic carbon content; DON, soil dissolved organic nitrogen content; MBN, microbial biomass nitrogen content; SOC, total soil organic carbon content. The solid arrows represent species factors and the dotted arrows represent environmental factors. The notes of variables in lower right corner of the picture represent the corresponding proportion of environmental factors that have a significant effect on changes in soil enzyme activities.

和DOC含量与第一轴呈正相关关系, 土壤MBN和SOC含量与第一轴呈负相关关系。从图中还可以发现, 土壤DON含量与 β G和CBH活性呈正相关关系, 土壤DOC含量与PEO活性呈正相关关系, 与PPO活性呈负相关关系。

3 讨论

3.1 土壤理化性质对不同植物来源DOM输入的响应

土壤SOC和TN含量的变化对森林生态系统主要功能、组成和发展方向具有重要影响(Zhou *et al.*, 2018)。本研究发现, 杉木和木荷叶片DOM输入后SOC和TN含量降低(表3), 但是土壤DOC和DON浓度升高, 这可能是因为外源DOM输入刺激了土壤有机质的分解(Fontaine *et al.*, 2007), 产生了激发效

应, 使SOC和TN转化为DOC和DON或以气体的形式释放到外界。相反, 楠木叶片DOM输入后土壤TN含量略有上升, 这可能与所添加的楠木叶片DOM中的DOC含量较低, *HIX*较高(表1)有关。输入的叶片DOC含量较低, 微生物可利用的碳源相对较少; *HIX*越高表示DOM成分越复杂(Miano & Senesi, 1992; Du *et al.*, 2016), 因此楠木叶片DOM较难被微生物利用与分解。相关性分析中DOM添加处理下SOC和TN含量与输入的叶片DOM中DOC含量和*HIX*显著相关(表4)也进一步支持了这一说法。

土壤DOC含量与微生物活性存在紧密的联系, 它既是微生物新陈代谢的产物又是微生物可以利用的底物(王娇月等, 2011), 而DON则是土壤氮中最活跃的成分, 可以直接或间接被植物和微生物吸收利用, 被很多学者视为土壤有效养分的一部分(Näsholm *et al.*, 1998; 周建斌等, 2005; 李亚林等, 2020)。本研究中, 不同植物来源DOM输入提高了土壤DOC和DON含量(表3), 这可能与DOM添加后土壤pH的升高(表3)有关, 因为土壤pH升高会提高SOM的可溶性(Curtin *et al.*, 1998)。但是3种叶片DOM输入后土壤DOC含量并无显著差异, 而DON含量表现为CL > SL > PL, 这可能与输入的叶片DOM中DOC含量和*HIX*相关(表4)。杉木叶片DOM中的DOC含量最高且*HIX*最低, 表明添加杉木叶片DOM将输入更多的易分解碳源, 可能很快被利用和消耗, 因而CL的土壤DOC含量与SL和PL并无显著差异; 而另一方面短期内输入较多的易分解碳可能导致养分失衡, 微生物为满足养分计量平衡将分泌更多的胞外酶获取氮, 使CL处理的DON含量显著提高。

3.2 土壤微生物生物量对不同植物来源DOM输入的响应

土壤微生物生物量是土壤活性有机质中的重要部分, 通过参与碳和养分的循环维持土壤健康的基本功能, 在生态系统的可持续性中发挥关键作用(Singh & Gupta, 2018)。本研究中叶片DOM添加对MBC含量无显著影响(图1), 与Chen等(2019)的研究中养分添加对MBC含量无显著影响的结果相一致。有研究指出, 当外界环境改变时, 微生物会通过重新分配获取资源的机制(即重新分配酶)而不是增长数量来适应环境压力(Schimel *et al.*, 2007), 因此微生物总量可能不变, 进而导致MBC含量无明显变

化。Allison等(2010)也认为, 标准化土壤酶活性的增加反映了微生物对酶生产的资源分配, 可能并不是其生长导致的。MBN是土壤氮的一个重要储备库, 在土壤氮循环与转化过程中起着重要的调节作用(张成霞和南志标, 2010)。本研究中, 与CT相比, CL和SL中MBN含量显著下降, PL中MBN含量显著上升(图1)。根据资源分配理论(Sinsabaugh, 2010), 较多的可利用碳源进入土壤后可能会刺激土壤微生物对氮的需求, 而本研究中杉木和木荷叶片DOC含量相比楠木较高(表1)且更易分解(*HIX*较低), 此时土壤微生物可能会调整取食策略, 以牺牲微生物的生长为代价生产更多与氮循环相关的胞外酶, 进而导致CL和SL中MBN含量降低。而PL中所添加的叶片DOC含量相对较低(表1), 可能并未导致微生物对氮需求的改变, 因而呈现出不同的趋势。

3.3 土壤酶活性对不同植物来源DOM输入的反应

由于土壤酶活性控制着土壤中的碳和养分循环, 因此近年来土壤酶活性受到了广泛的关注(Luo *et al.*, 2018; Zheng *et al.*, 2018)。一般来说, 酶的生产是能源密集型的; 土壤微生物在缺乏可利用资源的情况下只能以牺牲微生物的生长和代谢为代价生产酶, 因此, 资源的有效性往往与获取酶的活性呈负相关关系(Jing *et al.*, 2017; Zhu *et al.*, 2018)。但本研究中, 叶片DOM输入后胞外酶(除PPO外)活性提高(图2), 这主要是因为3种植物来源DOM输入后土壤DOC和DON含量的升高不同程度地为土壤微生物提供了可利用碳源和养分, 进而刺激了微生物的活性, 产生更多的胞外酶(除PPO外)。在土壤有机质分解过程中, 含量较高的纤维素被优先分解, 因此纤维素酶活性较高, 在纤维素分解过程中, 葡萄糖二聚体和一些纤维素低聚糖被 β -葡萄糖苷酶水解为葡萄糖(Šnajdr *et al.*, 2008), 因此本研究中叶片DOM添加后CBH与 β G这两种酶的活性均显著上升。而不同植物来源DOM添加处理中, β G和CBH活性均表现为CL > SL > PL, 这和叶片DOC含量呈显著正相关关系, 与叶片DOM的*HIX*呈显著负相关关系(表4), 即随着所添加的叶片DOM中DOC含量的增多与*HIX*的降低, 两种碳循环相关的水解酶(β G和CBH)活性随之上升。这表明不同植物来源DOM的质量和数量会影响这两种水解酶活性, 可能导致森林土壤碳矿化的差异。杉木叶片DOM中较高的DOC含量为微生物带来更多的能量来源, 较低的*HIX*表明杉木叶片

DOM中易分解成分高于木荷和楠木, 因此CL处理两种碳循环相关的水解酶(CBH和 β G)活性高于SL和PL, 说明杉木林土壤碳的周转速率可能大于木荷和楠木。

土壤PEO主要将酚类和胺类氧化为醌类, 可反映土壤的腐殖化状态, 而土壤PPO是一种非特异性酶, 能分解木质素和腐殖酸等难降解聚合物(Sinsabaugh, 2010)。土壤微生物产生PEO和PPO的目的较为多样, 包括个体生长和解毒酚类物质、获取碳资源等, 其活性是多种生态过程的综合结果(Sinsabaugh, 2010)。而本研究3种叶片DOM在质和量上均存在显著差异, 其影响也是多方面的, 因此难以量化叶片DOM与两种氧化酶之间的关系。叶片DOM添加后土壤PEO活性虽显著提高, 但在3种叶片DOM添加处理间无显著差异, 这可能与叶片DOM输入后土壤DOC含量显著提升但在3种叶片DOM添加处理间差异不明显(表3)有关。叶片DOM输入后土壤PPO活性显著降低(图2), 这与大多数学者的研究结果(Wang *et al.*, 2015; Xiao *et al.*, 2018)一致。一方面因为叶片DOM输入引起正激发效应, 促进土壤有机质分解, SOC和TN含量降低(表3), 导致酶促反应底物减少, 抑制了PPO活性; 另一方面可能是因为叶片DOM输入提高了土壤有效养分含量, 抑制了寡营养型的真菌的生长, 从而降低了PPO活性(Ågren *et al.*, 2001)。而3种叶片DOM添加处理间PPO活性的显著差异, 可能与不同植物来源DOM添加改变了微生物群落结构有关, 这还需要进一步的研究。

3.4 影响土壤酶活性的关键驱动因子

Allison和Vitousek (2005)发现添加纤维素与其他盐基离子显著提高了 β G活性, 添加胶原蛋白和其他盐基离子显著增加了甘氨酸氨基肽酶活性, 指出酶促反应底物特性和浓度的变化是影响酶活性的重要因素。根据资源分配理论, 土壤酶的生产是微生物的一种取食策略, 底物浓度的高低意味着其获取资源的难易程度, 微生物在生产土壤酶时会权衡资源配置, 尽可能降低生产成本(Sinsabaugh, 2010)。本研究通过RDA可知, 土壤DON和DOC含量是影响酶活性的关键因子, 并且与两种水解酶(β G和CBH)和PEO活性呈正相关关系(图3)。鲍勇等(2018)对亚热带不同森林类型土壤的研究表明TN和DON含量是影响表层土壤酶活性的关键因素。Sinsabaugh

等(2002)在温带森林的研究中发现, 纤维素酶的活性随着氮可利用性的提高而增强, 本研究结果与之一致。森林土壤微生物群落中担子菌较多, 它们具有较高的酶生产能力, 对氮的有效性敏感(Sinsabaugh, 2010), 而氮有效性的变化可能会改变微生物群落组成, 如较高的氮有效性可能会促进富营养型微生物的生长, 从而刺激纤维素酶活性, 提高不稳定有机物的降解(Sinsabaugh *et al.*, 2002)。从底物供应来看, 叶片DOM添加后提高了土壤DON含量, 刺激了水解酶的活性, 这反映出底物对酶活性的促进作用。因此土壤DON含量对森林土壤酶活性的影响很大。本研究中土壤DOC含量也是影响酶活性的关键因子之一。倪梦颖等(2018)研究杉木人工林土壤酶活性的季节变化时发现, 无论是干季还是湿季, 土壤DOC含量均是影响酶活性的关键因子。当短时间内输入大量可利用碳源时, 会刺激微生物产生更多的胞外酶加速对顽固SOC的分解(Wang *et al.*, 2014), 这可以用于解释土壤DOC含量与PEO活性的正相关关系。但RDA结果还表明土壤DOC含量与PPO活性呈负相关关系, 魏翠翠等(2018)的研究中发现凋落物添加降低了土壤PPO活性, 这可能是因为PPO主要分解木质素和腐殖酸等难降解聚合物, 而新鲜底物的输入提高了土壤碳和氮的有效性, 抑制PPO的活性。

本研究通过室内培养控制试验可排除温度、降水等环境因素干扰, 有效探究不同植物来源DOM输入对杉木人工林土壤酶活性的影响, 但森林生态系统中降水淋溶和DOM输入是长期的过程, 酶活性的响应可能也与时间效应有关, 因此需要更长时间的观测。

4 结论

本研究通过3种不同植物来源DOM输入的室内培养实验发现, 叶片DOM输入提高了土壤底物有效性, 改变了土壤MBN的含量, 但对MBC含量无显著影响。不同植物来源DOM输入后, β G和CBH活性显著上升且均表现为CL > SL > PL, 这与所输入叶片DOM中的DOC含量和HIX显著相关, 表明不同植物来源DOM的性质会影响碳循环水解酶的活性; 叶片DOM输入也改变了PPO和PEO的活性, 然而由于两种氧化酶生态过程的复杂性导致其与叶片DOM的关系难以量化。此外, 叶片DOM进入土壤后

引起的土壤DOC和DON含量的变化是影响酶活性的关键驱动因子。本研究为解决降水淋溶下的亚热带地区不同森林生态系统土壤碳循环问题提供了科学依据。

致谢 感谢福建师范大学地理科学学院刘苑苑、谢欢和林惠瑛在后期培养试验工作中给予的帮助。

参考文献

- Ågren GI, Bosatta E, Magill AH (2001). Combining theory and experiment to understand effects of inorganic nitrogen on litter decomposition. *Oecologia*, 128, 94–98.
- Allison SD, Vitousek PM (2005). Responses of extracellular enzymes to simple and complex nutrient inputs. *Soil Biology & Biochemistry*, 37, 937–944.
- Allison SD, Weintraub MN, Gartner TB, Waldrop MP (2010). Evolutionary-economic principles as regulators of soil enzyme production and ecosystem function//Shukla G, Varma A. *Soil Enzymology*. Springer, Berlin, Germany. 229–243.
- Bao Y, Gao Y, Zeng XM, Yuan P, Si YT, Chen YM, Chen YY (2018). Relationships between carbon and nitrogen contents and enzyme activities in soil of three typical subtropical forests in China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 508–516. [鲍勇, 高颖, 曾晓敏, 袁萍, 司友涛, 陈岳民, 陈滢伊 (2018). 中亚热带3种典型森林土壤碳氮含量和酶活性的关系. *植物生态学报*, 42, 508–516.]
- Boddy E, Hill PW, Farrar J, Jones DL (2007). Fast turnover of low molecular weight components of the dissolved organic carbon pool of temperate grassland field soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 39, 827–835.
- Chen GS, Yang ZJ, Gao R, Xie JS, Guo JF, Huang ZQ, Yang YS (2013). Carbon storage in a chronosequence of Chinese fir plantations in southern China. *Forest Ecology and Management*, 300, 68–76.
- Chen J, Luo YQ, Li JW, Zhou XH, Cao JJ, Wang RW, Wang YQ, Shelton S, Jin Z, Walker LM, Feng ZZ, Niu SL, Feng WT, Jian SY, Zhou LY (2017). Costimulation of soil glycosidase activity and soil respiration by nitrogen addition. *Global Change Biology*, 23, 1328–1337.
- Chen X, Hao B, Jing X, He JS, Ma W, Zhu B (2019). Minor responses of soil microbial biomass, community structure and enzyme activities to nitrogen and phosphorus addition in three grassland ecosystems. *Plant and Soil*, 444, 21–37.
- Curtin D, Campbell CA, Jalil A (1998). Effects of acidity on mineralization: pH-dependence of organic matter mineralization in weakly acidic soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 30, 57–64.
- Du YX, Zhang YY, Chen FZ, Chang YG, Liu ZW (2016). Photochemical reactivities of dissolved organic matter (DOM)

- in a sub-alpine lake revealed by EEM-PARAFAC: an insight into the fate of allochthonous DOM in alpine lakes affected by climate change. *Science of the Total Environment*, 568, 216–225.
- Fan YX, Zhong XJ, Lin TC, Lyu MK, Wang MH, Hu WF, Yang ZJ, Chen GS, Guo JF, Yang YS (2020). Effects of nitrogen addition on DOM-induced soil priming effects in a subtropical plantation forest and a natural forest. *Biology and Fertility of Soils*, 56, 205–216.
- Fang Y, Nazaries L, Singh BK, Singh BP (2018). Microbial mechanisms of carbon priming effects revealed during the interaction of crop residue and nutrient inputs in contrasting soils. *Global Change Biology*, 24, 2775–2790.
- Fontaine S, Barot S, Barré P, Bdioui N, Mary B, Rumpel C (2007). Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. *Nature*, 450, 277–280.
- Gao YQ, Dai XQ, Wang JL, Fu XL, Kou L, Wang HM (2019). Characteristics of soil enzymes stoichiometry in rhizosphere of understory vegetation in subtropical forest plantations. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 258–272. [高雨秋, 戴晓琴, 王建雷, 付晓莉, 寇亮, 王辉民 (2019). 亚热带人工林下植被根际土壤酶化学计量特征. 植物生态学报, 43, 258–272.]
- Gauthier A, Amiotte-Suchet P, Nelson PN, Lévêque J, Zeller B, Hénault C (2010). Dynamics of the water extractable organic carbon pool during mineralisation in soils from a Douglas fir plantation and an oak-beech forest—An incubation experiment. *Plant and Soil*, 330, 465–479.
- Guo JF, Yang YS, Chen GS, Lin P (2005). Dissolved organic carbon and nitrogen in precipitation, throughfall and stem-flow from *Schima superba* and *Cunninghamia lanceolata* plantations in subtropical China. *Journal of Forestry Research*, 16, 19–22.
- Inubushi K, Brookes PC, Jenkinson DS (1991). Soil microbial biomass C, N and ninhydrin-N in aerobic and anaerobic soils measured by the fumigation-extraction method. *Soil Biology & Biochemistry*, 23, 737–741.
- Ji YH, Zhang QF, Zhou JC, You ZT, Xu PC, Lin WS, Chen YM, Yang YS (2018). Spectral characteristics and quantities of dissolved organic matter released from leaves with competitive and stress-tolerant ecological strategies in a subtropical region. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 3998–4007. [纪宇骥, 张秋芳, 周嘉聪, 游章浩, 徐鹏程, 林伟盛, 陈岳民, 杨玉盛 (2018). 亚热带地区竞争型和忍耐型树种叶片可溶性有机质数量及光谱学特征. 生态学报, 38, 3998–4007.]
- Jiang Y, Lei Y, Qin W, Korpelainen H, Li C (2019). Revealing microbial processes and nutrient limitation in soil through coenzymatic stoichiometry and glomalin-related soil proteins in a retreating glacier forefield. *Geoderma*, 338, 313–324.
- Jing X, Chen X, Tang M, Ding ZJ, Jiang L, Li P, Ma SH, Tian D, Xu LC, Zhu JX, Ji CJ, Shen HH, Zheng CY, Fang JY, Zhu B (2017). Nitrogen deposition has minor effect on soil extracellular enzyme activities in six Chinese forests. *Science of the Total Environment*, 607–608, 806–815.
- Jones DL, Willett VB (2006). Experimental evaluation of methods to quantify dissolved organic nitrogen (DON) and dissolved organic carbon (DOC) in soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 38, 991–999.
- Kalbitz K, Geyer W, Geyer S (1999). Spectroscopic properties of dissolved humic substances—A reflection of land use history in a fen area. *Biogeochemistry*, 47, 219–238.
- Kalbitz K, Solinger S, Park JH, Michalzik B, Matzner E (2000). Controls on the dynamics of dissolved organic matter in soils: a review. *Soil Science*, 165, 277–304.
- Kang GL, Gao R, Yang YS, Chen GS, Yang ZJ, Si YT (2014). Quantities and qualities of leaf-leached DOM of four species in a secondary *Castanopsis carlesii* forest. *Journal of Subtropical Resources and Environment*, 9, 30–37. [康根丽, 高人, 杨玉盛, 陈光水, 杨智杰, 司友涛 (2014). 米楮次生林内4种植物叶片DOM的数量和质量特征. 亚热带资源与环境学报, 9, 30–37.]
- Kotrocó Z, Veres Z, Fekete I, Krakomperger Z, Tóth JA, Lajtha K, Tóthmérész B (2014). Soil enzyme activity in response to long-term organic matter manipulation. *Soil Biology & Biochemistry*, 70, 237–243.
- Li YL, Zhang XB, Ren FL, Sun N, Xu M, Xu MG (2020). A meta-analysis of long-term fertilization impact on soil dissolved organic carbon and nitrogen across Chinese cropland. *Scientia Agricultura Sinica*, 53, 1224–1233. [李亚林, 张旭博, 任凤玲, 孙楠, 徐梦, 徐明岗 (2020). 长期施肥对中国农田土壤溶解性有机碳氮含量影响的整合分析. 中国农业科学, 53, 1224–1233.]
- Lin KM, Zhang ZQ, Ye FM, Lin Y, Li QS (2010). Dynamic analysis of decomposition characteristics and content change of nutrient elements of leaf litter of *Cunninghamia lanceolata*, *Phoebe bournei* and *Schima superba* under *C. lanceolata* artificial forest. *Journal of Plant Resources and Environment*, 19(2), 34–39. [林开敏, 章志琴, 叶发茂, 林艳, 李卿叁 (2010). 杉木人工林下杉木、楠木和木荷叶凋落物分解特征及营养元素含量变化的动态分析. 植物资源与环境学报, 19(2), 34–39.]
- Luo G, Li L, Friman VP, Guo J, Guo S, Shen Q, Ling N (2018). Organic amendments increase crop yields by improving microbe-mediated soil functioning of agroecosystems: a meta-analysis. *Soil Biology & Biochemistry*, 124, 105–115.
- Lyu M, Xie J, Vadeboncoeur MA, Wang M, Qiu X, Ren Y, Jiang M, Yang Y, Kuzyakov Y (2018). Simulated leaf litter addition causes opposite priming effects on natural forest and plantation soils. *Biology and Fertility of Soils*, 54, 925–934.
- Miano TM, Senesi N (1992). Synchronous excitation fluorescence

- spectroscopy applied to soil humic substances chemistry. *Science of the Total Environment*, 117, 41–51.
- Näsholm T, Ekblad A, Nordin A, Giesler R, Höglberg M, Höglberg P (1998). Boreal forest plants take up organic nitrogen. *Nature*, 392, 914–916.
- Ni MY, Zhang QF, Gao JT, Zheng Y, Zhou JC, Chen YM, Yang YS (2018). Seasonal response of extracellular enzyme activity to precipitation exclusion in a subtropical *Cunninghamia lanceolata* plantation. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 2119–2127. [倪梦颖, 张秋芳, 高金涛, 郑永, 周嘉聪, 陈岳民, 杨玉盛 (2018). 亚热带杉木人工林土壤胞外酶活性对隔离降雨的季节响应. *生态学报*, 38, 2119–2127.]
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE, Urcelay C, Veneklaas EJ, Reich PB, Poorter L, Wright IJ, *et al.* (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167–234.
- Peterson ME, Curtin D, Thomas S, Clough TJ, Meenken ED (2013). Denitrification in vadose zone material amended with dissolved organic matter from topsoil and subsoil. *Soil Biology & Biochemistry*, 61, 96–104.
- Piao S, Fang J, Ciais P, Peylin P, Huang Y, Sitch S, Wang T (2009). The carbon balance of terrestrial ecosystems in China. *Nature*, 458, 1009–1013.
- Saiya-Cork KR, Sinsabaugh RL, Zak DR (2002). The effects of long term nitrogen deposition on extracellular enzyme activity in an *Acer saccharum* forest soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 34, 1309–1315.
- Schimel J, Balser TC, Wallenstein M (2007). Microbial stress response physiology and its implications for ecosystem function. *Ecology*, 88, 1386–1394.
- Singh JS, Gupta VK (2018). Soil microbial biomass: a key soil driver in management of ecosystem functioning. *Science of the Total Environment*, 634, 497–500.
- Sinsabaugh RL (2010). Phenol oxidase, peroxidase and organic matter dynamics of soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 42, 391–404.
- Sinsabaugh RL, Carreiro MM, Repert DA (2002). Allocation of extracellular enzymatic activity in relation to litter composition, N deposition, and mass loss. *Biogeochemistry*, 60, 1–24.
- Šnajdr J, Valášková V, Merhautová V, Herinková J, Cajthaml T, Baldrian P (2008). Spatial variability of enzyme activities and microbial biomass in the upper layers of *Quercus petraea* forest soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 40, 2068–2075.
- Song XZ, Chen XF, Zhou GM, Jiang H, Peng CH (2017). Observed high and persistent carbon uptake by Moso bamboo forests and its response to environmental drivers. *Agricultural and Forest Meteorology*, 247, 467–475.
- Soussana JF, Lemaire G (2014). Coupling carbon and nitrogen cycles for environmentally sustainable intensification of grasslands and crop-livestock systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 190, 9–17.
- Vance ED, Brookes PC, Jenkinson DS (1987). An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology & Biochemistry*, 19, 703–707.
- Wan JJ, Guo JF, Ji SR, Ren WL, Yang YS (2016). Effects of dissolved organic matter input on soil CO₂ emission and microbial community composition in a subtropical forest. *Scientia Silvae Sinicae*, 52(2), 106–113. [万菁娟, 郭剑芬, 纪淑蓉, 任卫岭, 杨玉盛 (2016). 可溶性有机物输入对亚热带森林土壤CO₂排放及微生物群落的影响. *林业科学*, 52(2), 106–113.]
- Wang JY, Song CC, Wang XW, Wang LL (2011). Progress in the study of effect of freeze-thaw processes on the organic carbon pool and microorganisms in soils. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 33, 442–452. [王娇月, 宋长春, 王宪伟, 王丽丽 (2011). 冻融作用对土壤有机碳库及微生物的影响研究进展. *冰川冻土*, 33, 442–452.]
- Wang QK, Wang SL, He TX, Liu L, Wu JB (2014). Response of organic carbon mineralization and microbial community to leaf litter and nutrient additions in subtropical forest soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 71, 13–20.
- Wang XB, Song DL, Liang GQ, Zhang Q, Ai C, Zhou W (2015). Maize biochar addition rate influences soil enzyme activity and microbial community composition in a fluvo-aquic soil. *Applied Soil Ecology*, 96, 265–272.
- Wei CC, Liu XF, Lin CF, Li XF, Li Y, Zheng YX (2018). Response of soil enzyme activities to litter input changes in two secondary *Castanopsis carlessii* forests in subtropical China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 692–702. [魏翠翠, 刘小飞, 林成芳, 李先锋, 李艳, 郑裕雄 (2018). 凋落物输入改变对亚热带两种米槠次生林土壤酶活性的影响. *植物生态学报*, 42, 692–702.]
- Wieder WR, Cleveland CC, Townsend AR (2008). Tropical tree species composition affects the oxidation of dissolved organic matter from litter. *Biogeochemistry*, 88, 127–138.
- Xiao W, Chen X, Jing X, Zhu B (2018). A meta-analysis of soil extracellular enzyme activities in response to global change. *Soil Biology & Biochemistry*, 123, 21–32.
- Zhang CX, Nan ZB (2010). Research progress of soil microbial biomass in China. *Pratacultural Science*, 27, 50–57. [张成霞, 南志标 (2010). 土壤微生物生物量的研究进展. *草业科学*, 27, 50–57.]
- Zheng HF, Liu Y, Zhang J, Chen YM, Yang L, Li HJ, Wang LF (2018). Factors influencing soil enzyme activity in China's forest ecosystems. *Plant Ecology*, 219, 31–44.
- Zhou JB, Chen ZJ, Zheng XF (2005). Soluble organic nitrogen in soil and its roles in the supply and transformation of N. *Chinese Journal of Soil Science*, 36, 244–248. [周建斌, 陈竹君, 郑险峰 (2005). 土壤可溶性有机氮及其在氮素

供应及转化中的作用. 土壤通报, 36, 244–248.]

Zhou JC, Liu XF, Zheng Y, Ji YH, Li XF, Xu PC, Chen YM, Yang YS (2017). Effects of nitrogen deposition on soil microbial biomass and enzyme activities in *Castanopsis carlesii* natural forests in subtropical regions. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 127–135. [周嘉聪, 刘小飞, 郑永, 纪宇骅, 李先锋, 徐鹏程, 陈岳民, 杨玉盛 (2017). 氮沉降对中亚热带米槠天然林微生物生物量及酶活性的影响. 生态学报, 37, 127–135.]

Zhou Y, Boutton TW, Wu XB (2018). Soil phosphorus does

not keep pace with soil carbon and nitrogen accumulation following woody encroachment. *Global Change Biology*, 24, 1992–2007.

Zhu ZK, Ge T, Luo Y, Liu SL, Xu XL, Tong CL, Shibistova O, Guggenberger G, Wu JS (2018). Microbial stoichiometric flexibility regulates rice straw mineralization and its priming effect in paddy soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 121, 67–76.

责任编辑: 冯晓娟 编辑: 赵航