

不同演替阶段森林土壤酶动态研究进展

王 浩, 王庆贵*

黑龙江大学现代农业与生态环境学院, 黑龙江 哈尔滨
Email: *qgwang1970@163.com

收稿日期: 2020年12月30日; 录用日期: 2021年2月15日; 发布日期: 2021年2月22日

摘 要

土壤酶作为森林生态系统的重要组成部分之一, 主要来自于微生物, 森林土壤酶活性是评价土壤质量和土壤生物群落的指标, 而酶活性作为反映土壤生态系统功能的敏感指标, 会随着土壤养分状况的改变而迅速发生变化。同时土壤酶的活性具有巨大潜力, 可以对土壤进行独特的综合生物学评估以及评价土壤生物的健康状况, 但目前对于不同演替阶段的土壤酶动态的研究相对较少。主要对不同演替阶段进行了研究, 讨论了演替前期、演替中期以及演替后期相关土壤酶, 例如 β -葡萄糖苷酶(β -glucosidase, BG)、纤维素酶(Cellulase, CBH)、N-乙酰- β -氨基葡萄糖苷酶(β -N-acetyl-glucosaminidase, NAG)、亮氨酸氨基肽酶(Leucine amino peptidase, LAP)、酸性磷酸酶(Acid phosphatase, AP)、碱性磷酸酶(Alkaline phosphatase, ALP)等酶活性的变化, 探究其变化的原因, 以期为北方森林不同演替阶段土壤酶的研究提供支持。

关键词

演替阶段, 土壤酶活性, 北方森林, 研究进展

Research Progress of Forest Soil Enzyme Dynamics in Different Succession Stages

Hao Wang, Qinggui Wang*

College of Modern Agriculture and Ecological Environment, Heilongjiang University, Harbin Heilongjiang
Email: *qgwang1970@163.com

Received: Dec. 30th, 2020; accepted: Feb. 15th, 2021; published: Feb. 22nd, 2021

*通讯作者。

Abstract

Soil enzymes are considered to be one of the important components of forest ecosystem, mainly from microorganisms. Forest soil enzyme activity is used as an index to evaluate soil quality and soil biological community. The enzyme activity is used as a sensitive indicator reflecting the function of the soil ecosystem, and it will change rapidly as the soil nutrient status changes. At the same time, the activity of soil enzymes has great potential, which can carry out unique comprehensive biological assessment of soil and evaluate the health of soil organisms. However, there are relatively few studies on soil enzyme dynamics at different successional stages. This paper mainly studies the different succession stages, discusses the related soil enzymes in the early, middle and late succession, for example, the changes of β -glucosidase (BG), cellulase (CBH), N-acetyl- β -glucosidase (NAG), leucine aminopeptidase (LAP), acid phosphatase (AP), alkaline phosphatase (ALP), etc. to explore the reasons for the changes in order to provide support for the study of soil enzymes in different successional stages of northern forests.

Keywords

Succession Stages, Soil Enzyme Activity, Boreal Forest, Research Progress

Copyright © 2021 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

目前, 由于自然因素以及人为因素对森林生态系统的干扰, 由低级群落向高级群落的演替过程出现的次数越来越多[1], 而土壤酶活性作为评价森林土壤的重要指标, 必然也会发生变化, 因此研究土壤酶活性与演替阶段的响应机制有重要的意义。迄今为止, 人们在各类土壤中已经研究和发现了 50 多种不同的酶[2], 这些土壤酶在土壤有机质的分解和形成过程中起着重要作用, 人们通常认为土壤酶在很大程度上起源于土壤微生物, 有研究表明大约有 4% 的土壤微生物将土壤酶分泌到土壤中[3], 同时植物和土壤动物也是土壤酶的来源之一[4]。

森林土壤酶活性是影响土壤新陈代谢的重要条件, 也是生态系统物质循环和能量流动的重要参与者。土壤中的养分循环包括一系列的生化反应, 而大部分的生化反应都需要酶进行催化, 因此土壤酶活性适合作为土壤活性的指示标准[5]。土壤酶对生态系统有机质的循环也起到至关重要的作用, 尤其是对碳(C)、氮(N)、磷(P)等物质循环的影响[6], 同时土壤酶在改变土壤肥力方面也有着重要的作用[7]。通过总结文献资料发现不同演替阶段的相关酶(BG、CBH、AP、NAG、LAP、ALP), 由于酶的种类和其相关有机质的不同, 使其在不同演替阶段的作用及其变化也不尽相同[8] [9] [10], 同时也会因研究地点不同而产生不同的变化。

Mathew E. Dornbusch [11]在 2007 年研究发现, 在以草地为基础的实验中, 在无任何人为干扰因素的情况下, 凋落物的增加会导致土壤酶活性受到影响, 可能是由于凋落物的增加导致土壤中的有机质含量增加, 使森林土壤生态系统中的 C、N、P 利用能力都得到了显著提高, 进而土壤酶活性也随之增加, Jun Zeng [12]和 Agata Novara [13]的实验也证明了这一点, Joseph E. Kennelman 也通过实验证明[14], 在受火灾因素干扰后发生的演替, 随着演替阶段的进行, 土壤酶活性和土壤有机质含量逐渐增加, 与自然演替

进行研究的结果相似。

本研究通过利用空间代替时间的方法, 分析在不同演替阶段的背景下, 与 C、N、P 相关的土壤酶活性如何发生变化, 说明土壤酶对环境变化的适应性, 探讨不同演替阶段土壤酶活性变化的原因, 从而说明生态系统对全球变化的响应机制。

2. 不同演替阶段的相关酶

土壤中存在各种土壤酶, 人们也一直在研究土壤中的细胞外酶活性(EEA), 目的是充分了解分解养分循环的生物化学以及生态系统对全球变化和其他干扰的响应机制[15]。土壤作为生态系统的重要组成部分之一, 其中包含着多种具有不同功能的土壤酶。而这些土壤酶又催化土壤有机质中含碳(C)、氮(N)和磷(P)化合物的水解[16]。随着演替进程的不断发生, 不同演替阶段植物种类组成、有机质含量、环境因子等因素均发生相应变化, EEA 也会发生相应的变化。

在不同演替阶段中, 通常需要测定的酶有 β -葡萄糖苷酶(BG)、纤维素酶(CBH)、N-乙酰- β -氨基葡萄糖苷酶(NAG)、亮氨酸氨基肽酶(LAP)、酸性磷酸酶(AP)、碱性磷酸酶(ALP), BG 和 CBH 是与碳(C)循环相关的酶, NAG 和 LAP 是与氮(N)循环相关的酶, AP 和 ALP 是与磷(P)循环相关的酶[17], 都是生态系统中代表物质循环的标志物。

2.1. 演替前期相关酶

β -葡萄糖苷酶参与催化植物残体中存在的各种 β -葡萄糖苷的水解和生物降解, 是土壤微生物生长和活动的碳源, 在土壤微生物的糖类代谢方面具有重要生理功能, 应用敏感的 C 循环酶活性(如 BG)对土壤功能的土壤质量评估活性或 C 循环酶活性起作用[18]。纤维素酶协同分解 β -1, 4-连接的葡萄糖分子组成的线性多糖, 为改善土壤性质和肥力提供了碳源[19]。根据 HAN W 等人在 2010 年的研究发现纤维素酶可以加速土壤中纤维素的分解, 是提高土壤肥力的一种有效途径[20], 是表征土壤肥力的主要参数。

2.2. 演替中期相关酶

N-乙酰- β -氨基葡萄糖苷酶(NAG)是一种从甲壳低聚糖的末端非还原端水解 N-乙酰基- β -氨基葡萄糖(NAG)残基的酶[21], 由土壤中的微生物分泌, 由于土壤中的有机磷不能被植物直接吸收利用, 从而成为陆地生态系统限制成分。酸性磷酸酶(AP)是一种将有机磷化合物水解并转化为不同形态的无机磷的酶, 可催化磷脂或磷酸酐的水解, 其活性的高低直接影响有机磷的分解转化及其生物有效性[22], 是评价土壤磷素生物转化方向与强度的指标, 受到土壤碳、氮含量、有效磷含量和 PH 显著影响。

2.3. 演替后期相关酶

亮氨酸氨基肽酶(LAP)主要的作用是促进蛋白质和多肽分解为寡肽和氨基酸[23], 由土壤微生物分泌, 与森林生态系统中的 N 循环密切相关。碱性磷酸酶(ALP)是一种将有机磷化合物水解并转化为不同形态的无机磷的酶, 同时这些无机磷可被植物吸收, 因此 AP 和 ALP 的酶活性常被用作评估土壤微生物整体活性的参数[24]。

3. 不同演替阶段的变化因素

近年来, 森林土壤对不同干扰时间的响应趋势越来越受到人们的关注[25]。由草原向森林的自然过渡是近几十年来最明显的环境变化之一, 特别是在因地貌、土壤和气候条件不利而受限制的地区[26], 在进行演替的过程中, 土壤酶活性会受到生物和非生物因素的影响, 这些影响因素在不同演替阶段有着不同的变化, 对土壤酶活性也有着不同的影响。时间序列法经常用来评估森林演替过程中发生的变化, 因为

几十年甚至几个世纪的直接测量是不可能的[27], 所以我们通常采用以空间代替时间的研究方法, 随着演替的进行, 群落的多样性和丰富度随演替进程而增加, 植物物种数量逐渐增加, 群落结构趋于复杂, 物种丰富度显著增加, 并逐渐趋于稳定[28]。在由低级群落向顶级群落发展的过程中, 植物的生物量也随之增加, 植物生物量可以通过影响凋落物、根生物量和土壤有机碳来影响土壤碳(C)库[29]。

3.1. 不同演替阶段中土壤有机质的变化

根据 A.I. Kuznetsova [30]实验表明, 随着演替的进行土壤中的凋落物逐渐增加, 在演替后期凋落物中的碳积累较高, 相应的会影响土壤中与碳循环相关的土壤酶活性发生变化。变化的原因是由于演替后期森林生态系统稳定性更高, 多样性更高, 植物物种以及凋落物增加。通过分析和了解不同演替阶段的森林结构和生长动态, 有助于了解生态系统的演替和恢复, 对森林生态系统的恢复有重要的意义, Man CHENG [31]等在 2015 年通过实验得出, 在植被演替的过程中, 土壤中的有机碳、全氮和速效磷均随时间的增加而增加, 这是由于随着演替的进展, 植被越来越丰富, 通过光合作用固定碳以及随后通过落叶层和根周转将碳转移到土壤导致土壤碳的积累, 从而导致了土壤中有机碳含量的增加。Lilit Movsesyan [32]通过研究退耕还林后的不同恢复时间发现了相似的结果, BG 和 CBH 活性随时间的延长而增加, 我们用从农田到天然森林的植物凋落物中有机化合物的多样性和顽固性的增加来解释这种增加。

3.2. 不同演替阶段中微生物群落的变化

根据 Yushu Tang [33]等的研究证明, 土壤酶活性可以指示微生物的活性, 与土壤微生物的生长发育关系密切。在植被演替过程中, 与碳代谢相关的土壤酶活性, 如 β -葡萄糖苷酶等, 其活性的变化趋势与土壤微生物呼吸作用相似, 随着演替的进行大体呈正相关, 这可能是由于在演替的过程中土壤有机碳的积累能力逐渐增强, 土壤水分和有关元素含量随演替的进行发生变化, 从而改变了土壤中的微生物群落造成的。对北方森林演替[34]过程进行研究, 结果表明, 随着演替的进行先锋树种逐渐消失, 顶级树种占据主导地位, 整个生态系统逐渐趋于稳定, 土壤中的微生物群落也随之稳定, 而大多土壤酶由微生物分泌, 因此土壤酶活性逐渐增加并趋于稳定。

但是由于森林生态系统的复杂性、可变性和所涉及的干扰事件以及植物演替是一个长期动态过程的事实, 不可能在很短的时间中彻底了解其变化机制, 我们需要更长期、更深入的研究以了解其内在响应机制。

4. 土壤酶活性对不同演替阶段的响应

土壤酶活性会受到多种因素的干扰, 包括非生物因素(温度、水分、pH 等) [35] [36]、生物因素(输入土壤中有机的含量、微生物的群落组成等) [37]以及人为因素(火灾、砍伐等), 尤其是人为因素[38]使生态系统受到破坏后致使森林中演替序列的重新发生, 改变了整个生态系统的物质循环, 而土壤酶活性作为评估土壤功能的重要参数, 研究其活性如何发生变化是重中之重。本文主要从演替前期、演替中期和演替后期分析在演替过程中土壤酶活性如何发生变化。

4.1. 土壤酶活性对演替前期指示作用的研究

Wallenstein *et al.* [39]等通过研究草丛土壤、灌木有机土壤和灌木矿物土壤发现, β -葡萄糖苷酶潜在活性在冬季末趋于最大, 夏季却没有明显增加, 这表明土壤酶库在冬季结束时比夏季对温度更敏感。李茜等也通过对退化演替草地土壤的研究得出, 随着演替的发生, 植物的丰富度和微生物生物量逐渐降低, 纤维素酶(CBH)在土壤表层(0~10 cm)活性高于 10~20 cm 的活性, 这是由于土壤表层中含有的有机物含量较高, 同时纤维素酶还与土壤中的速效磷、铵态氮、碱解氮、全碳和有机碳呈正相关, 说明土壤酶活性

与土壤养分存在相互协同作用。

KATJA [40]等对多年生草地进行研究发现,随着植物多样性的增加,土壤微生物量和参与碳、氮(BG、CBH)循环的一些酶活性显著增加,这可能是由于植物多样性的增加持续降低了微生物量特异性酶活性,改变土壤微生物对养分添加的反应,这表明植物多样性改变了养分限制或微生物群落组成。C. Tabard [41]等通过研究温带湿润区的草地土壤,得出 β -葡萄糖苷酶等酶活性和底物的水解速率随酶和土壤的不同而变化,有机质含量少的土壤在所有温度和酶中表现出最低的酶活性,有机质含量相似的土壤表现出相似的酶活性,说明在演替前期土壤中的有机质是影响酶活性的主要因素,同时还得出温度对酶的影响更多的取决于酶的类型,而不是土壤的特性。

Yao 等通过对酸性和碱性两个草坪系统进行研究发现,在碱性土壤中,纤维素酶(CBH)和 β -葡萄糖苷酶(BG)活性较低,这可能是由于碱性土壤中高浓度的可溶性酚类物质抑制了水解酶的活性,从而限制了溶解有机碳的分解,导致其在碱性土壤中的积累,同时刈草能使土壤纤维素酶(CBH)和 β -葡萄糖苷酶活性提高 20%左右。

在演替前期的生态系统中,土壤中的有机质含量和植物的丰富度相对较低,是影响相关土壤酶活性的主要因素,但不是绝对的,酶活性与土壤酶的类型和实验地点的不同也有一定的关系,因此土壤酶活性更深一步的变化及其对演替前期的潜在响应机制还需要进一步的研究。

4.2. 土壤酶活性对演替中期指示作用的研究

J. Sardanas [42]等通过研究气候变暖和干旱对灌木丛中土壤酶活性的影响得出结论,增温增加了土壤酶的活性,气候变暖降低了土壤中 NH_4^+ 的浓度,干旱增加了土壤中的碳储量,这说明气候变暖和干旱对土壤酶活性的影响是直接影响土壤温度及含水量而不是土壤有机质含量和营养质量的变化。María T [43]也得出了与之相似的结论,C循环对干旱的敏感性比对气候变暖的敏感性更高。Fernando 等[44]在2011年通过对由草地过渡到灌木生态系统的研究发现,无维管植物的灌木土壤中,酸性磷酸酶(AP)的含量较低,说明灌木的加入并没有降低草地中的土壤酶活性,由于在演替前期中,植物的丰富度相对单一,在过渡到以灌木为主的演替中期的过程中,随着植物物种的不断出现,土壤中的有机质含量不断增加,导致其酶活性也相对提高。

Hu 的实验表明,不同的灌木类型对土壤酶活性有一定的影响,并且不同土层的季节变化中夏季雨季的酶活性高于其他季节,原因可能是,灌木相对于裸地,土壤表层中凋落物的含量增加导致土壤表层中的有机质含量增加,进而使土壤表层的土壤酶活性高于中层和下层,而温度对土壤酶的影响,也符合生长季节的温度变化。而根据 M.T. Domí Noguez 实验表明酸性磷酸酶(AP)和 N-乙酰- β -氨基葡萄糖苷酶(NAG)活性受背景土壤条件(PH 值和有机质含量)的影响要大于植被发育的影响[45]。在演替中期,灌木可以诱导土壤养分的空间异质性。与演替前期相比,灌木的出现提高了土壤中的养分和相关酶的活性,改善了土壤性质[46],在生态系统退化地区的土壤恢复中发挥着重要的作用。

随着演替的进行,演替中期相对于前期植物的丰富度不断提高,土壤中有机质的含量不断提高,与之相关的酶活性也相对得到了提高,因此土壤有机质可能是影响不同演替阶段酶活性的重要因素,当然这还需要我们进行更长期的观察和更深入的研究。

4.3. 土壤酶活性对演替后期指示作用的研究

Yuqing Geng [47]等研究淹水对演替后期的影响发现,随着淹水频率的降低,碱性磷酸酶的活性显著增加,而在长期淹水的研究区内,亮氨酸氨肽酶活性显著高于遭受中度淹水或罕见洪水的研究区,而 $\text{NO}_3\text{-N}$ 抑制亮氨酸氨肽酶的活性[48]。在有相关限制元素(N 元素)的演替后期阶段中增氮显著提高了

N-乙酰-氨基葡萄糖苷酶, 而对亮氨酸氨基肽酶没有影响[49], 这说明土壤有机氮矿化与土壤细胞外 N-获取酶有关。根据 Bangguo Yan 等研究表明, 在植被恢复的演替过程中, 演替后期土壤酶活性显著高于演替前期。相对于演替前期, 演替后期的亮氨酸氨基肽酶提高了 45%, 原因可能是演替后期土壤中总碳和总氮的浓度相对于演替前期是升高的, 导致与氮循环相关的亮氨酸氨基肽酶活性得到了提高, 说明酶活性可能与土壤中 C、N、P 浓度密切相关[50]。

David J. Burke 等通过对北方阔叶林进行研究发现, 丛植菌根(AM)群落不随季节变化, 依据皮尔逊相关分析的相关系数临界值确定其显著性, p 值分别为-0.315 和-0.458, 因此与植物获取土壤资源特别是土壤氮(N)、磷(P)显著相关, 与参与氮循环的亮氨酸氨基肽酶相关系数 p 值为 0.490, 呈显著正相关[51]。这也说明了土壤酶活性与相关有机质的浓度相关, 对于北方森林火灾之后的演替[52], 随着演替的进行, N-获取酶(LAP)和 P-获取酶(ALP)活性逐渐增加[52] [53], 凋落物的分解速率逐渐增加, 可能是由于土壤担子菌的相对丰度随火烧后显著下降, 而担子菌在火灾后的减少可能归因于外生菌根真菌的减少, 火灾后真菌菌丝长度的缩短与胞外酶活性的降低有关, 随着时间的不断延长, 真菌菌丝长度恢复到原来的长度, 酶活性也逐渐恢复。

Bing Wang [54]等研究了黄土高原退耕还林后的土壤性质的变化, 退耕还林后大部分地区已经恢复到草地, 其他地区恢复到针叶、阔叶以及针阔混交的林地, 在土壤酶活性方面, 碱性磷酸酶(ALP)活性增加, 同时还发现, 恢复土壤中的有机质含量相对较低。这可能是由于土壤中每单位有机碳的酶活性高, 有助于分解有机碳, 从而减少土壤中的有机物[55]。

5. 结论与展望

土壤酶活性作为土壤健康的生物学指标具有很大的潜力, 提供了由外部管理或环境因素引起的土壤生物学和生物化学的综合指标, 在整个生态系统中的物质和能量循环中有着不可或缺的作用。在全球气候变化的大背景下, 环境因素(有机质含量、森林的类型等)和人为因素(砍伐、火烧等)都会导致演替的发生并造成土壤酶活性的变化。在演替进行的过程中, 由低级群落向高级群落进行演替, 土壤中凋落物和有机质的含量是不断变化的, 土壤中的 C、N、P-相关酶的活性与有机质的含量有显著的相关性。不同演替阶段森林土壤酶是研究在演替的各个阶段森林生态系统物质和能量循环的重要手段, 同时也能表征土壤中的养分循环包括生物化学、化学和物理化学反应, 作为评价森林土壤的重要指标。

就目前的研究来看, 关于农田系统发生演替的土壤酶研究相对较多, 而关于北方森林不同演替阶段土壤酶的研究相对较少, 单一一个演替阶段的研究较多, 从演替前期到演替后期的一个长期的发展过程没有一个系统的总结与研究, 这就需要我们在今后的研究中侧重以下几个问题: 1) 在完整的演替过程中, 土壤酶活性与不同演替阶段之间的耦合机制, 同时注意不同研究地点之间变化的联系 2) 森林土壤酶如何在整个演替过程中调控森林生态系统中的 C、N、P 等有机质的循环过程以及有机质的含量变化; 3) 全球气候变化的大背景下, 在整个演替过程中, 各种影响土壤酶的变化因子间的交互作用机制。我们在今后的研究中应考虑多种因素的交互作用对土壤酶活性的影响, 同时应关注不同演替阶段这个长期的研究过程, 可能更能说明一些问题。

参考文献

- [1] Isermann, M. (2011) Patterns in Species Diversity during Succession of Coastal Dunes. *Journal of Coastal Research*, 27, 661-671. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-09-00040.1>
- [2] Mori, T., Wang, S., Zhang, W. and Mo, J. (2019) A Potential Source of Soil Ecoenzymes: From the Phyllosphere to Soil via Throughfall. *Applied Soil Ecology*, 139, 25-28. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.02.004>
- [3] Stone, M.M., DeForest, J.L. and Plante, A.F. (2014) Changes in Extracellular Enzyme Activity and Microbial Com-

- munity Structure with soil Depth at the Luquillo Critical Zone Observatory. *Soil Biology and Biochemistry*, **75**, 237-247. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.04.017>
- [4] Sinsabaugh, R.L. and Follstad Shah, J.J. (2012) Ecoenzymatic Stoichiometry and Ecological Theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **43**, 313-343. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-071112-124414>
- [5] Han, J.W., Jung, J.J., Hyun, S.H., Park, H. and Park, W.J. (2012) Effects of Nutritional Input and Diesel Contamination on Soil Enzyme Activities and Microbial Communities in Antarctic Soils. *Journal of Microbiology*, **50**, 916-924. <https://doi.org/10.1007/s12275-012-2636-x>
- [6] Alkorta, I., Aizpurua, A., Riga, P., Albizu, I., Amézaga, I. and Garbisu, C. (2003) Soil Enzyme Activities as Biological Indicators of Soil Health. *Reviews on Environmental Health*, **18**, 65-73. <https://doi.org/10.1515/REVEH.2003.18.1.65>
- [7] Luo, L., Meng, H. and Gu, J.-D. (2017) Microbial Extracellular Enzymes in Biogeochemical Cycling of Ecosystems. *Journal of Environmental Management*, **197**, 539-549. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2017.04.023>
- [8] Makoi, J.H.J.R. and Ndakidemi, P.A. (2008) Selected Soil Enzymes: Examples of Their Potential Roles in the Ecosystem. *African Journal of Biotechnology*, **7**, 181-191.
- [9] Yang, J.-K., Zhang, J.-J., Yu, H.-Y., Cheng, J.-W. and Miao, L.-H. (2013) Community Composition and Cellulase Activity of Cellulolytic Bacteria from Forest Soils Planted with Broad-Leaved Deciduous and Evergreen Trees. *Applied Microbiology and Biotechnology*, **98**, 1449-1458. <https://doi.org/10.1007/s00253-013-5130-4>
- [10] Kitayama, K. (2013) The Activities of Soil and Root Acid Phosphatase in the Nine Tropical Rain Forests That Differ in Phosphorus Availability on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant and Soil*, **367**, 215-224. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1624-1>
- [11] Mathieu, C., Hagmann, D., Krumins, J. and Goodey, N. (2014) Leucine-Aminopeptidase Activities in Heavy-Metal Contaminated Soils from Brownfields of Liberty State Park (583.6). *FASEB Journal*, **28**, 583.6. https://doi.org/10.1096/fasebj.28.1_supplement.583.6
- [12] Dornbush, M.E. (2007) Grasses, Litter, and Their Interaction Affect Microbial Biomass and Soil Enzyme Activity. *Soil Biology and Biochemistry*, **39**, 2241-2249. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.03.018>
- [13] Zeng, J., Wang, X.X., Lou, K., Eusufzai, M. K., Zhang, T., Lin, Q., *et al.* (2014) Primary Succession of Soil Enzyme Activity and Heterotrophic Microbial Communities along the Chronosequence of Tianshan Mountains No. 1 Glacier, China. *Antonie van Leeuwenhoek*, **107**, 453-466. <https://doi.org/10.1007/s10482-014-0343-9>
- [14] Knelman, J.E., Graham, E.B., Trahan, N.A., Schmidt, S.K. and Nemergut, D.R. (2015) Fire Severity Shapes Plant Colonization Effects on Bacterial Community Structure, Microbial Biomass, and Soil Enzyme Activity in Secondary Succession of a Burned Forest. *Soil Biology and Biochemistry*, **90**, 161-168. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.08.004>
- [15] Novara, A., Gristina, L., La Mantia, T. and Rühl, J. (2013) Carbon Dynamics of Soil Organic Matter in Bulk Soil and Aggregate Fraction during Secondary Succession in a Mediterranean Environment. *Geoderma*, **193-194**, 213-221. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2012.08.036>
- [16] Sinsabaugh, R.L., Lauber, C.L., Weintraub, M.N., Ahmed, B., Allison, S.D., Crenshaw, C., *et al.* (2008) Stoichiometry of Soil Enzyme Activity at Global Scale. *Ecology Letters*, **11**, 1252-1264. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01245.x>
- [17] Bowles, T.M., Acosta-Martínez, V., Calderón, F. and Jackson, L.E. (2014) Soil Enzyme Activities, Microbial Communities, and Carbon and Nitrogen Availability in Organic Agroecosystems across an Intensively-Managed Agricultural Landscape. *Soil Biology and Biochemistry*, **68**, 252-262. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.10.004>
- [18] Stott, D.E., Andrews, S.S., Liebig, M.A., Wienhold, B.J. and Karlen, D.L. (2010) Evaluation of β -Glucosidase Activity as a Soil Quality Indicator for the Soil Management Assessment Framework. *Soil Science Society of America Journal*, **74**, 107-119. <https://doi.org/10.2136/sssaj2009.0029>
- [19] Picart, P., Diaz, P. and Pastor, F.I.J. (2007) Cellulases from Two *Penicillium* sp. Strains Isolated from Subtropical Forest Soil: Production and Characterization. *Letters in Applied Microbiology*, **45**, 108-113. <https://doi.org/10.1111/j.1472-765X.2007.02148.x>
- [20] Han, W. and He, M. (2010). The Application of Exogenous Cellulase to Improve Soil Fertility and Plant Growth Due to Acceleration of Straw Decomposition. *Bioresource Technology*, **101**, 3724-3731. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2009.12.104>
- [21] Parham, J.A. and Deng, S.P. (2000) Detection, Quantification and Characterization of β -Glucosaminidase Activity in Soil. *Soil Biology and Biochemistry*, **32**, 1183-1190. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00034-1](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00034-1)
- [22] 李莹飞, 耿玉清, 周红娟, 杨英. 基于不同方法测定土壤酸性磷酸酶活性的比较[J]. 中国生态农业学报, 2016, 24(1): 98-104. <http://dx.chinadot.cn/10.13930/j.cnki.cjea.150496>
- [23] Ainsworth, A.M. and Goulder, R. (2000) Downstream Change in Leucine Aminopeptidase Activity and Leucine Assi-

- milation by Epilithic Microbiota along the River Swale, Northern England. *Science of The Total Environment*, **251-252**, 191-204. [https://doi.org/10.1016/S0048-9697\(00\)00382-X](https://doi.org/10.1016/S0048-9697(00)00382-X)
- [24] Mounissamy, V.C., Kundu, S., Selladurai, R., Saha, J.K., Biswas, A.K., Adhikari, T. and Patra, A.K. (2017) Effect of Soil Amendments on Microbial Resilience Capacity of Acid Soil under Copper Stress. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, **99**, 625-632. <https://doi.org/10.1007/s00128-017-2173-8>
- [25] Yu, H., Qi, W., Liu, C., Yang, L., Wang, L., Lv, T. and Peng, J. (2019) Different Stages of Aquatic Vegetation Succession Driven by Environmental Disturbance in the Last 38 Years. *Water*, **11**, 1412. <https://doi.org/10.3390/w11071412>
- [26] Ferlan, M., Alberti, G., Eler, K., Batič, F., Peressotti, A., Miglietta, F., et al. (2011) Comparing Carbon Fluxes between Different Stages of Secondary Succession of a Karst Grassland. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **140**, 199-207. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2010.12.003>
- [27] Kuznetsova, A.I., Lukina, N.V., Tikhonova, E.V., Gornov, A.V., Gornova, M.V., Smirnov, V. E., et al. (2019) Carbon Stock in Sandy and Loamy Soils of Coniferous-Broadleaved Forests at Different Succession Stages. *Eurasian Soil Science*, **52**, 756-768. <https://doi.org/10.1134/S1064229319070081>
- [28] Devine, S., Markewitz, D., Hendrix, P. and Coleman, D. (2014) Soil Aggregates and Associated Organic Matter under Conventional Tillage, No-Tillage, and Forest Succession after Three Decades. *PLoS ONE*, **9**, e84988. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084988>
- [29] Luo, J., Chen, Y., Wu, Y., Shi, P., She, J. and Zhou, P. (2012) Temporal-Spatial Variation and Controls of Soil Respiration in Different Primary Succession Stages on Glacier Forehead in Gongga Mountain, China. *PLoS ONE*, **7**, e42354. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0042354>
- [30] Guo, W., Wang, X., Kang, X., Zhang, Q., Meng, J., Zhang, M. and Ji, L. (2017) Structure and Regeneration Dynamics of Three Forest Types at Different Succession Stages of Spruce—Fir Mixed Forest in Changbai Mountain, Northeastern China. *Journal of Mountain Science*, **14**, 1814-1826. <https://doi.org/10.1007/s11629-016-4181-2>
- [31] Cheng, M. and An, S.S (2014) Responses of Soil Nitrogen, Phosphorous and Organic Matter to Vegetation Succession on the Loess Plateau of China. *Journal of Arid Land*, **7**, 216-223. <https://doi.org/10.1007/s40333-014-0043-3>
- [32] Ovsepyan, L., Kurganova, I., de Gerenyu, V.L. and Kuzyakov, Y. (2020) Conversion of Cropland to Natural Vegetation Boosts Microbial and Enzyme Activities in Soil. *Science of the Total Environment*, **743**, Article ID: 140829. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140829>
- [33] Tang, Y.S., Wang, L., Jia, J.W., Li, Y.L., Zhang, W.Q., Wang, H.L., et al. (2011) Variability of Soil Microbial Respiration under Different Vegetation Succession Stages in Jiuduansha Wetland. *Desalination and Water Treatment*, **32**, 277-283. <https://doi.org/10.5004/dwt.2011.2711>
- [34] Masyagina, O.V., Evgrafova, S.Y., Titov, S.V. and Prokushkin, A.S. (2015) Dynamics of Soil Respiration at Different Stages of Pyrogenic Restoration Succession with Different-Aged Burns in Evenkia as an Example. *Russian Journal of Ecology*, **46**, 27-35. <https://doi.org/10.1134/S1067413615010117>
- [35] Yao, H.Y., Bowman, D., Rufty, T. and Shi, W. (2009) Interactions between N Fertilization, Grass Clipping Addition and pH in Turf Ecosystems: Implications for Soil Enzyme Activities and Organic Matter Decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, **41**, 1425-1432. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.03.020>
- [36] A'Bear, A.D., Jones, T.H., Kandeler, E. and Boddy, L. (2014) Interactive Effects of Temperature and Soil Moisture on Fungal-Mediated Wood Decomposition and Extracellular Enzyme Activity. *Soil Biology and Biochemistry*, **70**, 151-158. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.12.017>
- [37] 周礼恺, 张志明, 曹承绵. 土壤酶活性的总体在评价土壤肥力水平中的作用[J]. 土壤学报, 1983, 20(4): 413-418.
- [38] 刘水. 土壤酶活性影响因子综述[J]. 北京农业, 2014(21): 249.
- [39] Wallenstein, M.D., McMahon, S.K. and Schimel, J.P. (2009). Seasonal Variation in Enzyme Activities and Temperature Sensitivities in Arctic Tundra Soils. *Global Change Biology*, **15**, 1631-1639. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01819.x>
- [40] Steinauer, K., Tilman, D., Wragg, P.D., Cesarz, S., Cowles, J.M., Pritsch, K., et al. (2015) Plant Diversity Effects on Soil Microbial Functions and Enzymes Are Stronger than Warming in a Grassland Experiment. *Ecology*, **96**, 99-112. <https://doi.org/10.1890/14-0088.1>
- [41] Trasar-Cepeda, C., Gil-Sotres, F. and Leirós, M.C. (2007) Thermodynamic Parameters of Enzymes in Grassland Soils from Galicia, NW Spain. *Soil Biology and Biochemistry*, **39**, 311-319. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.08.002>
- [42] Sardans, J., Peñuelas, J. and Estiarte, M. (2008) Changes in Soil Enzymes Related to C and N Cycle and in Soil C and N Content under Prolonged Warming and Drought in a Mediterranean Shrubland. *Applied Soil Ecology*, **39**, 223-235. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2007.12.011>
- [43] Domínguez, M.T., Holthof, E., Smith, A.R., Koller, E. and Emmett, B.A. (2017) Contrasting Response of Summer Soil Respiration and Enzyme Activities to Long-Term Warming and Drought in a Wet Shrubland (NE Wales, UK). *Applied*

- Soil Ecology*, **110**, 151-155. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.11.003>
- [44] Maestre, F.T., Puche, M.D., Guerrero, C. and Escudero, A. (2011) Shrub Encroachment Does Not Reduce the Activity of Some Soil Enzymes in Mediterranean Semiarid Grasslands. *Soil Biology and Biochemistry*, **43**, 1746-1749. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.04.023>
- [45] Domínguez, M.T., Madejón, E., López-Garrido, R., Marañón, T. and Murillo, J.M. (2016) Shrubs for the Remediation of Contaminated Mediterranean Areas: Is the Nurse Effect Mediated by Increases in Soil Enzyme Activities? *Ecological Engineering*, **97**, 577-581. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2016.10.059>
- [46] Hu, R., Wang, X., Zhang, Y., Shi, W., Jin, Y. and Chen, N. (2016) Insight into the Influence of Sand-Stabilizing Shrubs on Soil Enzyme Activity in a Temperate Desert. *CATENA*, **137**, 526-535. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2015.10.022>
- [47] Geng, Y.Q., Wang, D.M. and Yang, W.B. (2017) Effects of Different Inundation Periods on Soil Enzyme Activity in Riparian Zones in Lijiang. *CATENA*, **149**, 19-27. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2016.08.004>
- [48] Wang, J.P., Huang, S.Y., He, Q.Q., Bing, H.J., Chen, X., Zhang, X.F., *et al.* (2019) Microplate Fluorimetric Assay of Soil Leucine Aminopeptidase Activity: Alkalization Is Not Needed before Fluorescence Reading. *Biology and Fertility of Soils*, **56**, 281-285. <https://doi.org/10.1007/s00374-019-01419-x>
- [49] Chen, H., Li, D.J., Zhao, J., Xiao, K.C. and Wang, K.L. (2018) Effects of Nitrogen Addition on Activities of Soil Nitrogen Acquisition Enzymes: A Meta-Analysis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **252**, 126-131. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.09.032>
- [50] Yan, B., Wang, X., Sun, Y., Fan, B., Shi, L. and Liu, G. (2020) Vegetation Rehabilitation Increases Soil Enzyme Activities in Degraded Land via Carbon Supply and Nitrogen Retention. *European Journal of Soil Biology*, **98**, Article ID: 103186. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2020.103186>
- [51] Burke, D.J., Weintraub, M.N., Hewins, C.R. and Kalisz, S. (2011) Relationship between Soil Enzyme Activities, Nutrient Cycling and Soil Fungal Communities in a Northern Hardwood Forest. *Soil Biology and Biochemistry*, **43**, 795-803. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.12.014>
- [52] Holden, S.R., Gutierrez, A. and Treseder, K.K. (2012) Changes in Soil Fungal Communities, Extracellular Enzyme Activities, and Litter Decomposition Across a Fire Chronosequence in Alaskan Boreal Forests. *Ecosystems*, **16**, 34-46. <https://doi.org/10.1007/s10021-012-9594-3>
- [53] Salazar, S., Sánchez, L.E., Alvarez, J., Valverde, A., Galindo, P., Igual, J. M., *et al.* (2011) Correlation among Soil Enzyme Activities under Different Forest System Management Practices. *Ecological Engineering*, **37**, 1123-1131. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2011.02.007>
- [54] Wang, B., Xue, S., Liu, G.B., Zhang, G.H., Li, G. and Ren, Z.P. (2012) Changes in Soil Nutrient and Enzyme Activities under Different Vegetations in the Loess Plateau Area, Northwest China. *CATENA*, **92**, 186-195. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2011.12.004>
- [55] Elfstrand, S., Hedlund, K. and Mårtensson, A. (2007) Soil Enzyme Activities, Microbial Community Composition and Function after 47 Years of Continuous Green Manuring. *Applied Soil Ecology*, **35**, 610-621. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2006.09.011>