

# 不同林分土壤养分、微生物与酶活性的研究\*

薛立<sup>1</sup> 邝立刚<sup>2</sup> 陈红跃<sup>1</sup> 谭绍满<sup>1</sup>

(1 华南农业大学林学院, 广州 510642)

(2 山西省林业科学研究院, 太原 030012)

**摘要** 研究了尾叶桉、马占相思、柚木、落羽杉纯林及黎蒴栲和湿地松、红荷和湿地松、黎蒴栲和加勒比松针阔混交林的土壤养分含量、微生物数量和酶活性。结果表明: 与马尾松纯林相比, 马占相思、柚木、落羽杉纯林及针阔混交林能显著增加有机质和土壤养分, 而尾叶桉纯林的效果随养分种类而异。黎蒴栲×湿地松混交林地及尾叶桉林地的微生物数量小于马尾松纯林地, 其余林地的微生物数量大于后者。除了尾叶桉林地和马占相思林地外, 其他林地的酶活性大于马尾松纯林地。总的来看, 尾叶桉纯林改良土壤效果不佳, 其他 6 种人工林可以提高土壤肥力, 防止地力衰退。

**关键词** 纯林, 混交林, 土壤养分, 土壤微生物, 酶活性

中图分类号 S714

土壤养分、微生物和酶是森林生态系统的重要组成成分。土壤养分含量直接影响林木的生长, 土壤微生物通过分解动植物残体而参与森林生态系统的能量流动和物质循环, 影响着树木的生长发育, 是土壤肥力的重要指标之一<sup>[1,2]</sup>, 而土壤酶参与土壤的许多重要的生物化学过程和物质循环, 可以客观地反映土壤肥力状况<sup>[3-6]</sup>。所以, 研究人工林的土壤养分、微生物和酶活性对于为合理利用土壤, 营造最佳生态效益的林分, 防止地力衰退和改善生态环境具有重大意义。马尾松广泛分布于我国南方, 是我国的主要用材树种之一。但是马尾松纯林抗病虫能力差, 易引起地力衰退。营造适宜的阔叶纯林或混交林能恢复和提高林地生产力。1973 年以来, 华南农业大学森林培育教研室对由马尾松构成的华南农业大学实验林进行改造, 改种了尾叶桉、柚木、马占相思、红荷、黎蒴栲、湿地松、加勒比松和落羽杉等树种。现在对以上树种组成的 7 种人工纯林和混交林的土壤养分含量、微生物数量和酶活性进行分析, 并与原有的马尾松纯林对比, 评价这些人工林对土壤肥力的影响, 从营林的角度探讨如何合理利用森林土壤资源, 维护地力, 提高人工林生产力。

## 1 材料与与方法

### 1.1 试验样地

调查地位于广州市天河区, 东经 113°18', 北纬 23°06', 属于南亚热带季风气候, 温暖多雨, 夏长冬短。年均温、最冷月(1 月)和最热月(8 月)月均温分别为 21.8℃, 13.3℃和 28.1℃。年降雨量 1 714.4 mm, 4~9 月的降雨量占年降雨量的 82%。年平均相对湿度 79%。试验林营造前, 调查地原有的亚热带季风常绿阔叶林受严重破坏而变为马尾松(*Pinus massoniana*)纯林。试验林地为低矮丘陵, 海拔约 40 米, 土壤为花岗岩发育而成的低丘赤红壤, 土层深厚。

马尾松纯林长期生长引起土壤肥力下降, 同时松毛虫害严重, 因而大部分马尾松纯林被砍伐, 于 1973 年改种柚木(*Tectona grandis*)、落羽杉(*Taxodium distichum*)、湿地松(*Pinus elliotii*)和加勒比松(*Pinus caribaea*)纯林, 1980 年栽植尾叶桉(*Eucalyptus urophylla*)纯林, 1988 年栽植马占相思(*Acacia mangium*)纯林。按照树种的生物学特性, 将落羽杉林栽植在潮湿的山冲, 而其他林分营造于缓坡上。1975 年间伐加勒比松林株数的 2/3, 引进黎蒴栲, 形成黎蒴栲与加勒比松混交林(混交比例为 一行湿地松, 二行黎蒴栲)。1982 年间伐湿地松林株数的 2/3, 分别引进黎蒴栲和红荷, 形成黎蒴栲与湿地松混交林(混交比例

\* 国家教委留学回国人员科研启动基金项目([1999]363)资助

收稿日期: 2001-03-20; 收到修改稿日期: 2002-02-25

为—行湿地松, 二行黎蒴栲) 及红荷与湿地松混交林( 混交比例为—行湿地松, 二行红荷)。随着林木的生长, 红荷与湿地松混交林及黎蒴栲与加勒比松混交林中树种间的种间矛盾激化, 湿地松及加勒比松数量急剧减少。试验林的基本特征见表 1。

表 1 试验林的基本特征  
Table 1 The characteristics of the experimental stands

林分 Stands	树种 Species	林龄 Age (year)	密度 Density (trees $\text{hm}^{-2}$ )	郁闭度 Canopy degree	平均胸径 DBH (cm)	平均树高 Mean tree height (m)
马尾松纯林	马尾松		1100	0.6	9.0	8.3
尾叶桉林	尾叶桉	19	1500	0.8	16.0	15.6
马占相思林	马占相思	11	2505	0.8	15.9	14.0
柚木林	柚木	26	500	0.9	20.0	11.0
落羽杉林	落羽杉	26	2400	0.9	15.1	12.0
黎蒴栲 × 湿地松混交林	黎蒴栲	17	1605	0.9	8.1	8.6
	湿地松	26	2100		10.9	8.8
红荷 × 湿地松混交林	红荷	17	1305	0.9	13.9	8.2
	湿地松	26	105		10.1	7.3
黎蒴栲 × 加勒比松混交林	黎蒴栲	17	1305	0.9	9.1	13.2
	加勒比松	26	105		14.0	14.1

## 1.2 测定方法

1999 年 7 月在以上林分的土壤中用常规方法采取 0~ 40 cm 处的土样, 带回实验室分析。

将水土以 2.5:1 混合后用 pH 计测土壤 pH; 有机质用重铬酸钾容量法测定; 全 N 用半微量凯氏法测定; 用氢氧化钠碱熔法将土壤样品熔融后提取待测液, 用钼蓝比色法测全 P, 火焰光度计测全 K; 碱解 N 用碱解扩散法测定; 用 0.5 mol L<sup>-1</sup> 的碳酸氢钠提取土壤样品后, 用钼蓝比色法测速效 P; 用 1 mol L<sup>-1</sup> 的中性醋酸钠提取土壤样品后, 用火焰光度计测速效 K<sup>[7]</sup>。

土壤微生物计数用稀释平板法<sup>[8]</sup>。

纤维素分解酶用硫代硫酸钠滴定法测定; 过氧化氢酶用高锰酸钾滴定法测定; 脲酶用扩散法测定<sup>[6]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 土壤 pH 值和养分

几种阔叶纯林土壤的 pH 值大于针叶纯林和混交林(表 2)。针叶纯林和针阔混交林中的针叶树种凋落叶的灰分少, 含树脂、单宁等酸性物质, 引起土壤酸性增加。

除了尾叶桉林地外, 其余林地的有机质和全 N 含量比原有的马尾松纯林地大幅增加。各林地的土壤全 P 含量均有增加。除了柚木林地、马占相思林地和黎蒴栲 × 加勒比松混交林地外, 其余林地的全 K 含量比马尾松疏林地有所增加。

与马尾松纯林地相比, 各林地的碱解 N、速效 P 和速效 K 含量均大幅增加, 其中尾叶桉林地的增幅最小。尽管各林地的速效 K 含量大幅增加, 仍然低于临界值<sup>[9]</sup>。速效 K 含量低的原因可能与土壤全 K 含量低及广州雨量大, 林地土壤酸性强, 造成 K 离子被淋失有关。

### 2.2 土壤微生物

各林地的土壤微生物和酶活性列于表 3。各林地细菌数量为柚木林地 > 落羽杉林地 > 马占相思林地 > 黎蒴栲 × 加勒比松混交林地 > 红荷 × 湿地松混交林地 > 尾叶桉林地 > 黎蒴栲 × 湿地松混交林地。除了黎蒴栲 × 湿地松混交林地和尾叶桉林地外, 各林地的细菌数量均大于马尾松林地。黎蒴栲 × 湿地

松混交林地酸性强,而细菌对酸性敏感,因此该林地细菌数量少。尾叶桉林地的各养分含量在7种林分中是最低的(表2),而这些养分是细菌生长所必需的,因此造成尾叶桉林地的细菌数量少;柚木林地的速效P含量在各林地中最高,细菌数量最大;落羽杉林地养分丰富,碱解N和速效K含量位于各林地之首,细菌数量仅次于柚木林地。除了引起土壤养分贫乏的阔叶林尾叶桉<sup>[10]</sup>和位于养分丰富的山冲的针叶林落羽杉外,阔叶纯林地的细菌数量高于针阔混交林地。

表2 土壤化学性质

Table 2 The chemical properties of soil

林分 Stands	pH	有机质 Organic matter (g kg <sup>-1</sup> )	全 N Total N (g kg <sup>-1</sup> )	全 P Total P (g kg <sup>-1</sup> )	全 K Total K (g kg <sup>-1</sup> )	碱解 N Alkali- hydrolyzable N (mg kg <sup>-1</sup> )	速效 P Rapidly available P (mg kg <sup>-1</sup> )	速效 K Rapidly available K (mg kg <sup>-1</sup> )
马尾松纯林	4.42	5.40	0.60	0.20	5.90	12.50	0.50	2.50
尾叶桉林	5.72	4.05	0.27	0.34	6.36	52.92	2.2	11.4
马占相思林	4.86	17.39	0.89	0.55	2.77	88.20	7.8	23.8
柚木林	5.54	18.29	0.93	1.15	2.11	101.43	22.5	21.4
落羽杉林	4.67	32.49	1.52	0.99	8.66	135.98	5.0	26.3
黎蒴栲×湿地松混交林	4.25	22.89	1.13	0.36	9.84	84.53	5.6	17.6
红荷×湿地松混交林	4.46	19.71	0.73	0.50	6.47	99.23	4.5	17.8
黎蒴栲×加勒比松混交林	4.39	18.39	0.85	0.42	3.40	78.65	5.8	13.2

表3 土壤微生物和酶活性

Table 3 Soil microorganism and enzyme activity

林分 Stands	微生物 Microorganism (10 <sup>4</sup> 个 g <sup>-1</sup> 干土)	细菌 Bacteria (10 <sup>4</sup> 个 g <sup>-1</sup> 干土)	真菌 Fungi (10 <sup>4</sup> 个 g <sup>-1</sup> 干土)	放线菌 Actinomycetes (10 <sup>4</sup> 个 g <sup>-1</sup> 干土)	脲酶 Urease (NH <sub>3</sub> -N ml kg <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup> )	过氧化氢酶 Catalase (0.1 mol L <sup>-1</sup> KMnO <sub>4</sub> ml kg <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	纤维素分解酶 Cellulytic enzyme (0.1 mol L <sup>-1</sup> Na <sub>2</sub> S <sub>2</sub> O <sub>3</sub> ml kg <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup> )
马尾松纯林	23.05	19.2	2.98	0.87	48.92	4.5	6.8
尾叶桉林	17.58	17.1	0.15	0.33	27.1	1.6	2.3
马占相思林	103.05	98.6	0.39	4.06	296.1	4.3	4.0
柚木林	297.08	290.7	0.39	5.99	255.6	4.6	9.7
落羽杉林	145.28	142.5	0.69	2.09	352.7	10.6	17.6
黎蒴栲×湿地松混交林	16.31	13.5	0.84	1.97	246.1	5.7	13.4
红荷×湿地松混交林	24.25	23.4	0.41	0.44	129.4	5.8	21.8
黎蒴栲×加勒比松林	47.35	45.1	1.77	0.48	157.8	6.0	14.6

各林地真菌数量均低于马尾松林地,大小顺序为黎蒴栲×加勒比松混交林地>黎蒴栲×湿地松混交林地>落羽杉林地>红荷×湿地松混交林地>马占相思林地、柚木林地>尾叶桉林地,呈现针阔混交林地和针林地大于阔叶纯林地的倾向。与阔叶树种相比,针叶树种的凋落物难分解,而真菌能分解纤维

素、半纤维素和木质素等难分解物质<sup>[11, 12]</sup>, 因而在分解中起着较大的作用。黎蒴栲×加勒比松混交林地的真菌数量达尾叶桉林地的 12 倍。

放线菌数量为柚木林地>马占相思林地>落羽杉林地>黎蒴栲×湿地松混交林地>黎蒴栲×加勒比松混交林地>红荷×湿地松混交林地>尾叶桉林地。除了尾叶桉林地外,放线菌数量呈现阔叶纯林地大于针阔混交林地和针叶纯林地的倾向。柚木林地的放线菌数量达尾叶桉林地的 18 倍。马尾松林地的放线菌数量大于尾叶桉林地、红荷×湿地松混交林地和黎蒴栲×加勒比松混交林地,小于其他林地。

针阔混交林地真菌所占微生物总量的比例大于阔叶纯林地。除了黎蒴栲×湿地松混交林地外,阔叶纯林地放线菌所占微生物总量的比例大于针阔混交林地和针叶纯林地。由于各试验林地细菌占微生物数量的 82% 以上,微生物数量的排列顺序与细菌相同,呈现阔叶纯林地大于针阔混交林地的倾向。

养分对土壤微生物数量有一定影响<sup>[13, 14]</sup>。一般来说各林地中柚木林地、落羽杉林地和马占相思林地的养分含量高,其微生物数量位也较大;尾叶桉林地的养分含量最低,其微生物数量也最少。除了养分外,pH 影响细菌和放线菌数量。细菌生存适宜的 pH 为中性 and 微碱性,放线菌在酸性强的土壤中生长不良。尾叶桉林地 pH 较高,其细菌和放线菌数量少主要是养分含量过低所致。其余林地的细菌和放线菌数量可能与 pH 有一定关系。除了尾叶桉林地外,阔叶纯林地的 pH 大于针阔混交林地,与其细菌和放线菌数量大于后者一致。很多真菌对 pH 不敏感,在酸性土壤中能良好生长<sup>[15]</sup>。由于酸性土壤中细菌和放线菌生长受限制,减少了对养分的竞争,有利于真菌数量增加。因而 pH 较小的针阔混交林地和针叶纯林地的真菌数量大于 pH 较大的阔叶纯林地。

### 2.3 土壤酶活性

土壤酶催化土壤中的一切生物化学反应,对土壤肥力有重要影响。脲酶催化尿素水解成氨,可以用来表征土壤中有机态氮的转化状况。脲酶活性呈现落羽杉林地>马占相思林地>柚木林地>黎蒴栲×湿地松混交林地>黎蒴栲×加勒比松混交林地>红荷×湿地松混交林地>尾叶桉林地。

过氧化氢酶能酶促水解过氧化氢,其活性与土壤的微生物数量和活性有关,也与植物根系有关,可以用来表征土壤的生化活性。过氧化氢酶活性为落羽杉林地>黎蒴栲×加勒比松混交林地>红荷×湿地松混交林地>黎蒴栲×湿地松混交林地>柚木林地>马占相思林地>尾叶桉林地。落羽杉林地的过氧化氢酶活性大于针阔混交林地,而针阔混交林林地的过氧化氢酶活性大于阔叶纯林地。

纤维素分解酶是表征土壤碳素循环速度的重要指标。纤维素分解酶活性为红荷×湿地松混交林地>落羽杉林地>黎蒴栲×加勒比松混交林地>黎蒴栲×湿地松混交林地>柚木林地>马占相思林地>尾叶桉林地。针阔混交林林地的纤维素分解酶活性大于阔叶纯林地,这与针阔混交林地中有针叶树种凋落物有关。针叶树种的枯枝落叶中木质素含量高,因而纤维素分解酶活跃。

除了尾叶桉林地和马占相思林地外,其他林地的酶活性大于马尾松纯林地。

由上分析可见,土壤养分与土壤微生物数量和土壤酶活性有密切关系<sup>[13, 14, 16-19]</sup>。落羽杉林地位于山冲,这种地形有利于养分的积聚。土壤有机质含量高,微生物数量大,脲酶、过氧化氢酶和纤维素分解酶活性强,生物化学反应强烈,促进了养分的释放,使其土壤中速效养分较多,其土壤综合肥力各林地中最高的,同时反映出落羽杉适合在南亚热带的潮湿山冲中生长。

除了全 K 外,柚木纯林地的有机质、养分含量、微生物数量和酶活性比马尾松纯林地大幅提高,其养分含量和微生物数量在各林地中较高,其土壤综合肥力仅次于落羽杉林地,表明柚木纯林有利于提高土壤肥力,同时柚木木材价格昂贵,经济效益高,应该大力推广种植。

黎蒴栲×湿地松混交林地和红荷×湿地松混交林地的有机质、养分含量和酶活性比马尾松纯林地明显增加,但是红荷×湿地松混交林地的微生物数量仅略高于马尾松纯林地,而黎蒴栲×湿地松混交林地的微生物数量低于马尾松纯林地,这可能是由于黎蒴栲×湿地松混交林地的 pH 低,导致其细菌数量偏少。2 种湿地松混交林中的阔叶树种黎蒴栲和红荷凋落枝叶多,易于分解,有利于增加土壤有机质,加快养分循环,提高了土壤肥力,是理想的混交林类型,其林地综合肥力在各林地中居中。由于伴生树种黎蒴栲和红荷生长快,为了避免对主要树种湿地松造成不良影响,需要控制其在混交林中的比例,并分别在 6~7 年生和 10 年生之前砍伐黎蒴栲和红荷,由树桩产生的萌条继续伴生湿地松。

除了全K外,马占相思林地和黎蒴栲×加勒比松混交林地的有机质、养分含量、微生物数量和酶活性比马尾松纯林地有一定程度的增加,其林地综合肥力在各林地中居中下。由于这2种林分能提高土壤肥力,可以推广种植。对于黎蒴栲×加勒比松混交林中的混交树种黎蒴栲宜在6~7年生之前砍伐,以免影响主要树种加勒比松的生长。

除了全K外,尾叶桉林地的有机质、各养分含量和酶活性是7个林地中最低的,微生物数量小,其有机质和全N含量低于马尾松纯林地,其林地综合肥力在各林地中最低。证明了尾叶桉纯林改良土壤效果不佳,甚至引起地力衰退<sup>[20]</sup>。马占相思生长快,落叶丰富,能固氮和改良土壤,木材却难销。二者构成的混交林既可维持地力,改善环境,又可获得较大的木材收益<sup>[21]</sup>,值得提倡和发展。

### 3 结论

与马尾松纯林相比,落羽杉纯林、柚木纯林、马占相思纯林及黎蒴栲×湿地松混交林、黎蒴栲×加勒比松混交林、红荷×湿地松混交林显著增加了有机质和土壤养分,而尾叶桉林地的有机质和全N含量低于马尾松纯林地,它的其余养分含量高于后者。

除了黎蒴栲×湿地松混交林地酸性强及尾叶桉林地的养分含量低分别造成其细菌数量小于马尾松纯林地外,其余林地的细菌数量大于后者。由于细菌是微生物总量的主要组成者,各林地微生物数量呈现与细菌数量相同的大小顺序。

脲酶、过氧化氢酶和纤维素分解酶的活性随人工林类型的不同而有明显差异。7种林地中,尾叶桉林地的3种酶活性最低,且小于马尾松纯林地。马占相思林地的脲酶活性大于马尾松纯林地,过氧化氢酶活性与后者相近,纤维素分解酶活性小于后者。其余林地的3种酶活性大于马尾松纯林地。

总的来看,除了尾叶桉纯林外,其他6种人工林可以提高土壤肥力,防止地力衰退。

在南亚热带的低矮丘陵上种植柚木纯林和马占相思×尾叶桉阔叶混交林、黎蒴栲×湿地松、红荷×湿地松、黎蒴栲×加勒比松针阔混交林,以及在潮湿的山冲中营造落羽杉纯林既能获得较大的经济效益,也能防止地力衰退和改善生态环境。

### 参考文献

1. 徐英宝,陈红跃. 马尾松黎蒴栲混交林土壤肥力水平的研究. 见:王宏志,等. 中国南方混交林研究. 北京: 中国林业出版社, 1993. 235~ 241
2. 焦如珍,杨承栋,屠星南,等. 杉木人工林不同发育阶段林下植被、土壤微生物、酶活性及养分的变化. 林业科学研究, 1997, 10(4): 373~ 379
3. 郑文教,王良睦,林鹏. 福建和溪亚热带雨林土壤活性的研究. 生态学杂志, 1995, 14(2): 16~ 20
4. 张鼎华,陈由强. 森林土壤酶与土壤肥力. 林业科技通讯, 1987, (4): 1~ 3
5. 陈峻,李传涵. 杉木幼林地土壤酶活性与土壤肥力. 林业科学研究, 1993, 6(3): 321~ 326
6. 关松荫等编著. 土壤酶及其研究法. 北京: 农业出版社, 1986
7. 中国科学院南京土壤研究所编. 土壤理化分析. 上海: 上海科学技术出版社, 1978
8. 中国科学院南京土壤研究所微生物室. 土壤微生物研究法. 北京: 科学出版社, 1985
9. 陈焕伟,张凤荣,刘黎明编著. 土壤资源调查. 北京: 中国农业大学出版社, 1997
10. 曾天勋,刘有美,傅冠和. 雷州短轮伐期桉树生态系统研究. 北京: 中国林业出版社, 1995. 1~ 12
11. 许光辉,郑洪元,张德生. 长白山北坡自然保护区森林土壤微生物生态分布及其生化特性的研究. 生态学报, 1984, 4(3): 207~ 223
12. 张萍. 西双版纳次生林土壤微生物生态分布及其生化特性的研究. 生态学杂志, 1995, 14(1): 21~ 26
13. 孙翠玲,郭玉文,佟超然. 杨树混交林地土壤微生物与酶活性的变异研究. 林业科学, 1997, 33(6): 488~ 496
14. 许景伟,王卫东,李成. 不同类型黑松混交林土壤微生物、酶及其与土壤养分关系的研究. 北京林业大学学报, 2000, 22(1): 51~ 55
15. M. 亚历山大著. 广西农学院农业微生物学教研组译. 土壤微生物学导论. 北京: 科学出版社, 1983. 34
16. 周礼恺,张志明,陈恩凤. 黑土的酶活性. 土壤学报, 1981, 18(2): 158~ 164
17. 郑洪元,张得生,周维新,等. 森林有机残体分解与土壤酶活性. 土壤通报, 1983, 14(1): 36~ 39
18. 张鼎华,陈由强. 森林土壤酶与土壤肥力. 林业科技通讯, 1987, (4): 1~ 3

19. 於忠祥, 汪维云, 沙宗珩. 合肥郊区菜园土土壤酶活性研究. 土壤通报, 1996, 27(4): 179~ 181
20. 徐燕千, 张宏达, 曾天勋编著. 广东森林. 广州: 广东科学技术出版社, 1990
21. 沈国舫, 翟明普编. 混交林研究. 北京: 中国林业出版社, 1997

## SOIL NUTRIENTS, MICROORGANISMS AND ENZYME ACTIVITIES OF DIFFERENT STANDS

Xue Li<sup>1</sup> Kuang Li-gang<sup>2</sup> Chen Hong-yue<sup>1</sup> Tan Shao-man<sup>1</sup>

(1 College of Forestry, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

(2 Shanxi Forest Science Research Institute, Taiyuan 030012, China)

### Summary

The nutrient concentrations, microorganisms and enzyme activities of soil in pure *Eucalyptus urophylla*, *Acacia mangium*, *Tectona grandis*, *Taxodium distichum* stands and in mixed stands of *Castanopsis fissa* and *Pinus elliotii*, *Schima wallichii* and *Pinus elliotii*, *Castanopsis fissa* and *Pinus caribaea* were studied. The results show that compared with *P. massoniana* stand, *A. mangium*, *T. grandis*, *T. distichum* stands and mixed stands with conifer and broadleaf tree could increase organic matter content and improve the nutrient status of soil, whereas the effect of *E. urophylla* changed with nutrient type. The microorganism amount of *P. massoniana* stand soil was bigger than those of mixed stand soil of *C. fissa* and *P. elliotii* and pure stand soil of *E. urophylla*, but it was smaller than those of other stand soils. Except for *E. urophylla* stand soil and *A. mangium* stand soil, the enzyme activities of other stand soils were bigger than those of *P. massoniana* stand soil. In a word, *E. urophylla* was not good at improving soil fertility, whereas other stands could improve soil fertility.

**Key words** Pure stand, Mixed stand, Nutrient, Microorganism, Enzyme activity