

DOI: 10.5846/stxb201505040908

杨洋, 王继富, 张心昱, 李丹丹, 王辉民, 陈伏生, 孙晓敏, 温学发. 凋落物和林下植被对杉木林土壤碳氮水解酶活性影响机制. 生态学报, 2016, 36(24): - .

Yang Y, Wang J F, Zhang X Y, Li D D, Wang H M, Chen F S, Sun X M, Wen X F. Mechanism of litter and understory vegetation effects on soil carbon and nitrogen hydrolase activities in Chinese fir forests. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(24): - .

凋落物和林下植被对杉木林土壤碳氮水解酶活性影响机制

杨 洋^{1,2}, 王继富¹, 张心昱^{2,*}, 李丹丹^{2,3}, 王辉民², 陈伏生⁴, 孙晓敏², 温学发²

1 哈尔滨师范大学地理科学学院, 哈尔滨 150025

2 中国科学院地理科学与资源研究所生态系统网络观测与模拟重点实验室, 北京 100101

3 沈阳农业大学生物科学技术学院, 沈阳 110866

4 江西农业大学江西省竹子种质资源与利用重点实验室, 南昌 330045

摘要:凋落物和林下植被在森林生态系统土壤碳、氮循环过程中发挥重要作用, 目前关于亚热带杉木人工林凋落物和林下植被对土壤碳氮水解酶活性影响机制还不清楚。本研究在亚热带杉木人工林设立去除凋落物+去除林下植被(LR+UR)、去除凋落物+保留林下植被(LR+U)、凋落物加倍+保留林下植被(LD+U)、凋落物加倍+割倒林下植被归还(LD+UC)处理。通过研究各处理对土壤环境因子(土壤温度(ST)、土壤含水量(SWC)、土壤酸度(pH)、硝态氮(NO_3^- -N)、氨态氮(NH_4^+ -N)、溶解性有机碳(DOC))和土壤碳氮水解酶(β -1,4-葡萄糖苷酶(βG)和 β -1,4-N-乙酰葡萄糖氨糖苷酶(NAG))活性的影响, 揭示凋落物和林下植被对杉木林土壤碳氮水解酶活性影响机制。结果表明: (1)通过比较 LR+U 和 LD+U 处理发现, 短期内添加凋落物有增加土壤 pH、 NH_4^+ -N 含量和提高 βG 、NAG 活性的趋势, 但未达到显著水平($P>0.05$); (2)LR+UR 与 LR+U 处理间的比较发现, 去除林下植被有降低 SWC、pH、 NH_4^+ -N 含量、NAG 活性的趋势, 并显著降低了土壤 DOC 含量和 βG 活性($P<0.05$); (3)将 LR+UR 分别与 LD+U、LD+UC 处理进行比较表明, 添加凋落物同时保留林下植被显著增加了 SWC、pH、DOC 和 NH_4^+ -N 含量, 并增强了 βG 和 NAG 活性($P<0.05$), 而且林下植被割倒归还比林下植被正常生长更有利于土壤 βG 、NAG 活性的提高和 SWC、DOC 含量的增加, 但是对 ST 和 NO_3^- -N 含量没有显著影响($P>0.05$); (4)土壤水解酶活性与 SWC、DOC 表现为极显著正相关关系($P<0.01$)。总之, 凋落物和林下植被影响碳氮水解酶的机制, 主要是通过调节 SWC、增加 DOC 含量, 影响 βG 、NAG 活性; βG 、NAG 活性增强也会加快土壤有机质(SOM)分解, 增加土壤 DOC 含量。

关键词:凋落物; 林下植被; 杉木林; 土壤环境因子; β -1,4-葡萄糖苷酶; β -1,4-N-乙酰葡萄糖氨糖苷酶

Mechanism of litter and understory vegetation effects on soil carbon and nitrogen hydrolase activities in Chinese fir forests

YANG Yang^{1,2}, WANG Jifu¹, ZHANG Xinyu^{2,*}, LI Dandan^{2,3}, WANG Huimin², CHEN Fusheng⁴, SUN Xiaomin², WEN Xuefa²

1 College of Geographic Science, Harbin Normal University, Harbin 150025, China

2 Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

3 Biological Science and Technology, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China

4 Jiangxi Provincial Key Laboratory for Bamboo Germplasm Resources and Utilization, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China

基金项目:国家重点基础研究发展计划(2012CB416903); 国家自然科学基金项目(31130009, 31290222, 41571251, 41071332)

收稿日期:2015-05-04; **网络出版日期:**2015-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhangxy@igsrr.ac.cn

Abstract: Litter and understory vegetation play important roles in soil carbon and nitrogen cycles in forest ecosystems. However, the mechanism of the effects of litter and understory vegetation on soil carbon and nitrogen hydrolase activities remains unclear in subtropical Chinese fir forests. In this study, four different litter and understory treatments (litter and understory vegetation removal (LR+UR), litter removed but understory vegetation intact (LR+U), litter doubled and understory vegetation intact (LD+U), litter doubled and understory vegetation clipped but left *in situ* (LD+UC)) were established in subtropical Chinese fir plantations. We studied the effects of litter and understory vegetation on soil environmental factors (soil temperature (ST), soil moisture (SWC), soil acidity (pH), soil nitrate nitrogen (NO_3^- -N), ammonia nitrogen (NH_4^+ -N), and dissolved organic carbon (DOC)) and soil carbon and nitrogen hydrolases (β -1, 4-glucosidase (βG) and β -1, 4-N-acetyl-glucosaminidase (NAG)) activities in order to reveal the mechanism of the effects of litter and understory vegetation on soil carbon and nitrogen hydrolase activities. The results showed that: (1) litter addition increased soil pH, NH_4^+ -N content, and hydrolase activities compared to the LR+U and LD+U treatments, although the effects were not significant ($P > 0.05$). (2) A comparison of the LR+UR and LR+U treatments showed that understory clipping significantly decreased the DOC content and βG activity ($P < 0.05$) and tended to reduce SWC, pH, NH_4^+ -N, and NAG activity. (3) Litter addition with intact understory significantly increased SWC, pH, DOC, and NH_4^+ -N content, and enhanced βG and NAG activities ($P < 0.05$). The understory clipping *in situ* treatment was even more effective at increasing βG activity, NAG activity, SWC, and DOC than the understory unclipped treatment. However, neither LD+U nor LD+UC treatment had a significant influence on ST and NO_3^- -N content compared to the LR+UR treatment. (4) Soil βG and NAG activities had significant positive correlations with SWC and DOC contents ($P < 0.01$). In conclusion, litter and understory vegetation affected βG and NAG activities by regulating SWC and increasing DOC content. The enhancement of βG and NAG activities may in turn increase DOC content by stimulating decomposition of soil organic matter.

Key Words: litter; understory; Chinese fir; soil environmental factors; β -1, 4-glucosidase activity; β -1, 4-N-acetyl-glucosaminidase activity

土壤微生物常被比作土壤有机质(SOM)中碳、氮等养分元素循环的“转化器”,是控制 SOM 周转的重要因子^[1]。微生物不同酶活性可以反映微生物对土壤中不同底物的分解强度^[2],因而被作为表征 SOM 中碳、氮分解的敏感指标^[3-4]。

森林凋落物和林下植被是森林生态系统的重要组成部分。凋落物作为森林 SOM 的主要来源^[5],为土壤微生物提供反应底物和栖息地^[6]。凋落物通过微生物分解将植物吸收利用的养分重新释放到环境中,参与土壤碳氮及其他养分的循环过程,在森林生态系统中起重要作用^[7-8]。林下植被的种类和数量会影响土壤根际分泌物的数量和多样性^[9],从而改变 SOM 含量,在维持生物多样性和土壤小气候、生态系统养分循环等方面扮演重要角色^[10]。森林凋落物和林下植被通过改变土壤酶活性影响土壤内部的物质与能量循环^[2]。改变地表凋落物和林下植被的数量将会引起土壤质量以及微生物活性的变化。

目前,国内关于凋落物对土壤酶活性影响的研究主要以改变凋落物种类或凋落物组成为主^[5],而林下植被对森林土壤的影响主要集中于寒带和温带森林^[11]。已有研究发现,添加凋落物会增强^[12]或不影响^[13-15]土壤酶活性,大部分去除凋落物处理降低了土壤酶活性^[12-15]。关于林下植被对土壤酶活性的研究较少,在亚热带高山针叶林中去林下植被导致微生物数量下降因而降低土壤酶活性^[16],在温带樟子松人工林去除林下植被对酶活性没有影响^[9]。出现这种不一致性的原因可能是气候条件、森林和土壤类型、样地大小、处理时间长短等因素的差异^[6, 8]。有研究指出,土壤水解酶活性与土壤温度(ST)、土壤含水量(SWC)、土壤酸度(pH)以及土壤碳和养分含量有关,但是相关程度因不同生态系统而异^[17]。凋落物和林下植被处理引起土壤物理、化学、生物性质变化,从而导致酶活性的改变^[12]。凋落物和林下植被管理措施对杉木林土壤碳氮水解酶活性影响机制还不清楚。

人类活动对森林凋落物和林下植被的管理有明显影响。过去,在发展中国家,凋落物和林下植被常被作为燃料移出森林生态系统^[18-19]。目前,为减少林下植被与森林竞争养分、便于幼苗萌发、防止火灾等,清理凋落物和林下植被成为很多国家森林生态系统管理的重要措施^[6,20]。杉木(*Cunninghamia lanceolata*)是我国亚热带种植最广泛的速生丰产树种,占地面积为 9.11×10^6 ha,占我国人工林面积的 18%^[21]。然而营造杉木纯林和重复连栽会造成林地土壤质量下降^[22]。清理凋落物和割除林下植被的经营措施也可能加剧杉木林土壤质量退化。本研究选取杉木二代人工林,通过添加和去除凋落物、去除林下植被处理,研究凋落物和林下植被对杉木林土壤环境因子和酶活性影响,揭示凋落物和林下植被对杉木林土壤碳氮水解酶活性影响机制。由于凋落物和林下植被添加增加了土壤水解酶反应底物含量,我们假设添加凋落物和保留林下植被有利于增强土壤碳氮水解酶活性,其影响机制主要是由于底物含量的增加。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验样地位于江西省泰和县中国科学院千烟洲生态试验站(115°03'29.9"E, 26°44'29.1"N)。该地属于红壤丘陵区,亚热带季风气候,年平均气温约为 17.8 °C,年降水量为 1471.2 mm。

2013 年 1 月在杉木林样地中设置 6 个 30m×30m 样地,随机排列。每个样地中设置 4 个 15 m×15 m 样方,总计 24 个样方。为了研究凋落物、林下植被的作用,我们采用生态学上人为扩大处理量的方法,其中凋落物采用加倍处理,以期在较短时间内开展生态学尺度上的机理研究。设置 4 个处理:去除凋落物+去除林下植被(LR+UR)、去除凋落物+保留林下植被(LR+U)、凋落物加倍+保留林下植被(LD+U)、凋落物加倍+割倒林下植被并归还还原样地(LD+UC)(图 1)。每个处理 6 个重复。在试验设立初期,对杉木林枯枝进行了清理,此后每个月对样地进行维护:(a) LR+UR:清除样方内的凋落物,将样方内的林下植被割倒并移除样方。(b) LR+U:仅清除样方内的凋落物,样方内的林下植被不做处理。(c) LD+U:将从去除凋落物样地收集的凋落物均匀洒在样方内,林下植被不做处理。(d) LD+UC:将从去除凋落物样地收集的凋落物均匀洒在样方内,将样方内的林下植被割倒后均匀洒在样方内。由于杉木林凋落物具有枝、叶同时凋落的特征,在处理期间每月凋落物量较少,每月 1 次维护可以保证凋落物处理效果。在每月维护中,重点是在相关样地中进行草本、灌木的相关处理。杉木林凋落物量大约为 1020 kg/hm²/a,林下植被量大约为 6236 kg/hm²。其中,通过比较 LR+U 和 LD+U 处理研究凋落物对土壤的影响;通过比较 LR+UR 和 LR+U 处理研究林下植被对土壤的影响;通过比较 LR+UR 和 LD+U、LD+UC 研究凋落物和林下植被的共同作用对土壤的影响,其中通过比较 LD+U 和 LD+UC 研究林下植被正常生长与林下植被割倒归还对土壤影响。

1.2 样品采集与分析

土壤样品分别采集于 2014 年 4 月、7 月、11 月。用土钻在每个样方中随机取 5 个 0~10cm 土壤样品,混合,过 2 mm 筛装入塑料袋内,冷藏箱保存,运回实验室后 4 °C 保存。土壤硝态氮(NO₃⁻-N)和氨态氮(NH₄⁺-N)的测定采用 1mol/L KCl 溶液浸提,连续流动分析仪(Bran Luebbe, AA3)测定;土壤溶解性有机碳(DOC)采用超纯水浸提,总有机碳分析仪(Elementar, Liquid II)测定;ST 采用地温计测定 10cm 温度;SWC 采用铝盒烘干法测定;土壤 pH 采用 pH 计法测定^[23]。

土壤酶活性分析采用微孔板荧光法^[4]。β-1,4-葡萄糖苷酶(βG)活性的测定以 4-甲基伞形酮酰-β-D-吡喃葡萄糖苷(4-MUB-β-D-glucoside)为底物,β-1,4-N-乙酰葡萄糖氨糖苷酶(NAG)以 4-甲基伞形酮酰-乙酰基-β-D-氨基葡萄糖苷(4-MUB-N-acetyl-β-D-glucosaminide)为底物,使用多功能酶标仪(Synergy H4, BioTek)测定。

1.3 数据处理

数据为平均值±标准误(n=6)。采用双因素方差分析和 Duncan 多重比较,进行不同处理和采样时间对土壤环境因子、酶活性影响的显著性检验,显著水平 $P < 0.05$;利用主成分分析(PCA)评价各处理对土壤环境因子和碳氮水解酶活性的影响,用 SPSS 17.0(Chicago, IL, USA)分析。利用 Canoco 4.5 软件冗余分析

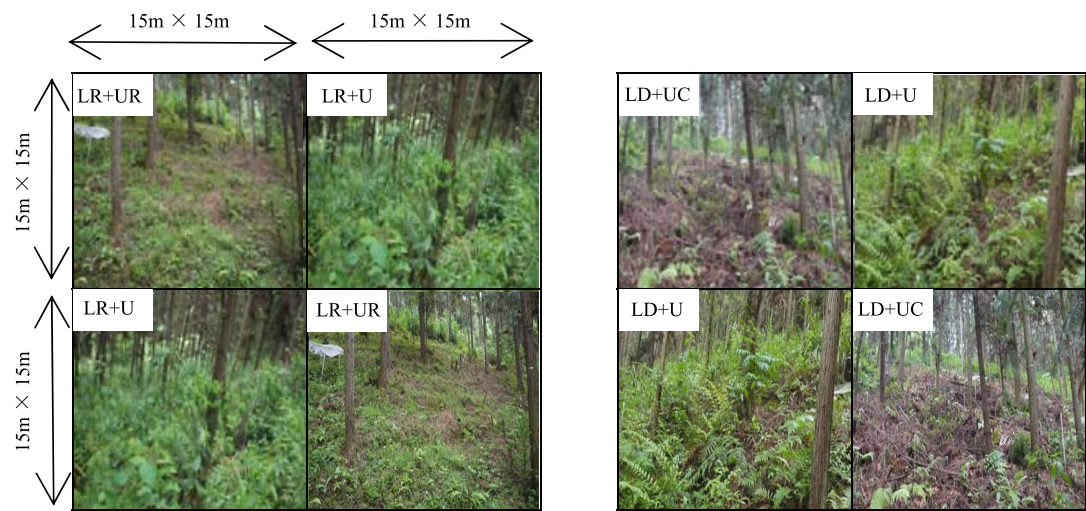


图1 不同凋落物和林下植被处理

Fig.1 Different litter and understory treatments

去除凋落物+去除林下植被(LR+UR)、去除凋落物+保留林下植被(LR+U)、凋落物加倍+保留林下植被(LD+U)、凋落物加倍+割倒林下植被归还原地(LD+UC)

(Redundancy analysis, RDA)评价酶活性与土壤环境因子的相关性。利用 SigmaPlot 10.0 软件进行统计绘图。

2 结果分析

2.1 凋落物和林下植被对土壤环境因子影响

各处理对 ST 没有显著性影响(表 1)。除了 LD+UC 处理比 LR+UR 显著增加了 10%($P<0.05$)外,其他处理 SWC 之间没有显著性差异(表 2)。LD+U 和 LD+UC 处理的土壤 pH 分别比 LR+UR 显著增加了 0.15 和 0.16($P<0.05$)。ST、SWC 和 pH 都存在明显的季节变化($P<0.01$)(表 1),ST 为:7 月>4 月>11 月,SWC 和 pH: 11 月>7 月>4 月(表 3)。

表 1 凋落物和林下植被处理和采样时间对土壤环境因子和碳氮水解酶活性影响的双因素方差分析

Table 1 Two-way ANOVA of litter and understory treatments and sampling times on the soil environmental factors and the carbon and nitrogen hydrolase activities

因素 Factors	ST	SWC	pH	NO ₃ ⁻ -N	NH ₄ ⁺ -N	DOC	βG	NAG
处理 Treatment	0.41	0.07	0.04 *	0.82	0.09	0.00 **	0.00 **	0.00 **
采样时间 Sampling time	0.00 **	0.00 **	0.00 **	0.00 **	0.00 *	0.00 **	0.00 **	0.00 **

注:表中数值为双因素方差分析的 P 值。其中,* 表示处理在 $P<0.05$ 水平上的显著性差异; ** 表示处理在 $P<0.01$ 水平上的显著性差异。ST:土壤温度 oil temperature;SWC:土壤含水量 soil moisture;pH:土壤酸度 soil acidity;DOC:土壤溶解性碳 dissolved organic carbon;NO₃⁻-N:硝态氮 nitrate nitrogen; NH₄⁺-N: 铵态氮 ammonium nitrogen; βG: β- 1, 4-葡萄糖苷酶 4-glucosidase; NAG: β- 1, 4-N-乙酰葡萄糖氨糖苷酶 4-N-acetyl-glucosaminidase

各处理对土壤 NO₃⁻-N 含量影响不显著(表 1)。LD+U 和 LD+UC 处理使土壤 NH₄⁺-N 含量比 LR+UR 处理显著增加了 26%和 30%($P<0.05$)(表 2)。处理对 DOC 含量有极显著影响($P<0.01$)(表 1)。DOC 含量为 LD+UC>LD+U> LR+U>LR+UR,LR+U、LD+U 和 LD+UC 处理分别比 LR+UR 增加了 16—38%($P<0.05$)(表 2)。土壤 NO₃⁻-N、NH₄⁺-N、DOC 含量具有明显的季节变化趋势(表 1):NO₃⁻-N 含量为 7 月>4 月>11 月,NH₄⁺-N 含量为 11 月>4 月>7 月,DOC 含量为 7 月>11 月>4 月(表 3)。

2.2 凋落物和林下植被对土壤碳氮水解酶活性的影响

各处理对土壤 βG、NAG 酶活性影响极显著(表 1)。βG、NAG 活性都表现为 LD+UC>LD+U>LR+U>LR+

UR, LR+U、LD+U 和 LD+UC 处理的 β G 活性分别比 LR+UR 增强了 46%、63% 和 85% ($P<0.05$), NAG 活性比 LR+UR 增强了 26%、43% 和 106% ($P<0.05$)。 β G 和 NAG 活性都具有明显的季节动态(表 1), 均表现为 11 月 > 7 月 > 4 月 ($P<0.05$) (图 2)。

表 2 凋落物和林下植被处理对土壤环境因子的影响

Table 2 Effects of litter and understory treatments on the soil environmental factors

处理 Treatment	ST/°C	SWC/%	pH	NO ₃ ⁻ -N/ (mg/kg)	NH ₄ ⁺ -N/ (mg/kg)	DOC/ (mg/kg)
LR+UR	20.4±0.08a	18.7±0.51b	4.7±0.05b	9.6±0.63a	7.4±0.60b	25±1.03c
LR+U	20.5±0.08a	19.8±0.51ab	4.8±0.05ab	10.4±0.63a	8.9±0.64ab	29±1.11b
LD+U	20.3±0.08a	19.7±0.51ab	4.9±0.05a	10.1±0.61a	9.2±0.62a	30±1.03b
LD+UC	20.5±0.08a	20.67±0.51a	4.9±0.05a	10.2±0.63a	9.4±0.62a	35±1.07a

去除凋落物+去除林下植被 litter and understory vegetation removal (LR+UR); 去除凋落物+保留林下植被 litter removal but understory vegetation intact (LR+U); 凋落物加倍+保留林下植被 litter doubled and understory vegetation intact (LD+U); 凋落物加倍+割倒林下植被归还原样地 litter doubled and understory vegetation clipped but left *in situ* (LD+UC); 表中数值为平均值±标准误, 每列不同小写字母表示不同处理之间差异显著 ($P<0.05$)

表 3 采样时间对土壤环境因子的影响

Table 3 Effects of sampling times on the soil environmental factors

采样时间 Sampling time	ST/°C	SWC/%	pH	NO ₃ ⁻ -N/ (mg/kg)	NH ₄ ⁺ -N/ (mg/kg)	DOC/ (mg/kg)
四月 April	19.3±0.07b	15.4±0.45b	4.7±0.04c	9.6±0.54b	7.6±0.54b	24±0.94c
七月 July	25.9±0.07a	21.7±0.45a	4.8±0.04b	11.8±0.55a	6.1±0.55c	37±0.94a
十一月 November	16.2±0.07c	21.9±0.45a	5.0±0.04a	8.7±0.54b	12.4±0.54a	28±0.87b

2.3 主成分分析(PCA)

土壤环境因子和碳氮水解酶活性 PCA 表明, 第一主成分(PC1) 和第二主成分(PC2) 分别解释了变量总方差的 36.1% 和 27.7%。凋落物和林下植被对土壤环境因子和碳氮水解酶活性的影响沿着 PC1 和 PC2 轴表现出明显的变化。LD+UC 处理在 PC1 和 PC2 轴上明显区分于土壤环境因子和碳氮水解酶活性数值较低的 LR+UR、LR+U 处理(图 3)。其中, PC1 主要与 β G($r=0.95$)、NAG($r=0.91$)、SWC($r=0.88$) 相关; PC2 与 ST($r=0.86$)、NO₃⁻-N($r=0.74$)、DOC($r=0.64$)、NH₄⁺-N($r=-0.62$) 相关。

2.4 冗余分析(RDA)

土壤碳氮水解酶活性与土壤环境因子 RDA 结果显示, 第一标准轴(RD1) 和第二标准轴(RD2) 分别解释水解酶变量的 74.1% 和 0.9% (图 4)。其中土壤碳氮水解酶活性与 SWC、DOC 呈极显著正相关 ($P<0.01$), 与 ST、pH、NO₃⁻-N 和 NH₄⁺-N 相关性不显著 ($P>0.05$)。

3 讨论

土壤酶与土壤环境之间是相互作用的。土壤酶是土壤分解过程的主要驱动者, 非生物因素通过改变微生物活动或者群落结构间接影响土壤酶活性^[17], 而土壤碳周转和养分循环又依赖于土壤酶^[12]。地表凋落物和林下植被的数量变化会通过改变养分有效性和微生物种群组成, 调节土壤酶活性及其分配模式^[12]。

与假设一致, 本研究中凋落物添加有增加土壤 β G、NAG 活性的趋势, 但是未达到显著水平。 β G、NAG 活性与土壤 SWC、DOC 含量相关。凋落物处理对 SWC、DOC 含量影响不明显, 因而没有显著改变碳氮水解酶活性。这可能与野外杉木林样地土壤异质性较高有关。细根周转和根际分泌物为土壤提供不稳定的有机化合物, 与树根相连的菌根也会产生胞外酶^[14], 林下植被去除后直接引起植物生物量损失和不稳定性碳输入减少^[24]。 β G 在纤维素降解过程中发挥重要作用^[13], 参与土壤碳循环。本研究中, 去除林下植被降低了土壤 β G 活性, 可能和处理中 DOC 含量下降有关。已有研究通过切根试验发现根际分泌物有增加 SOM 和提高酶

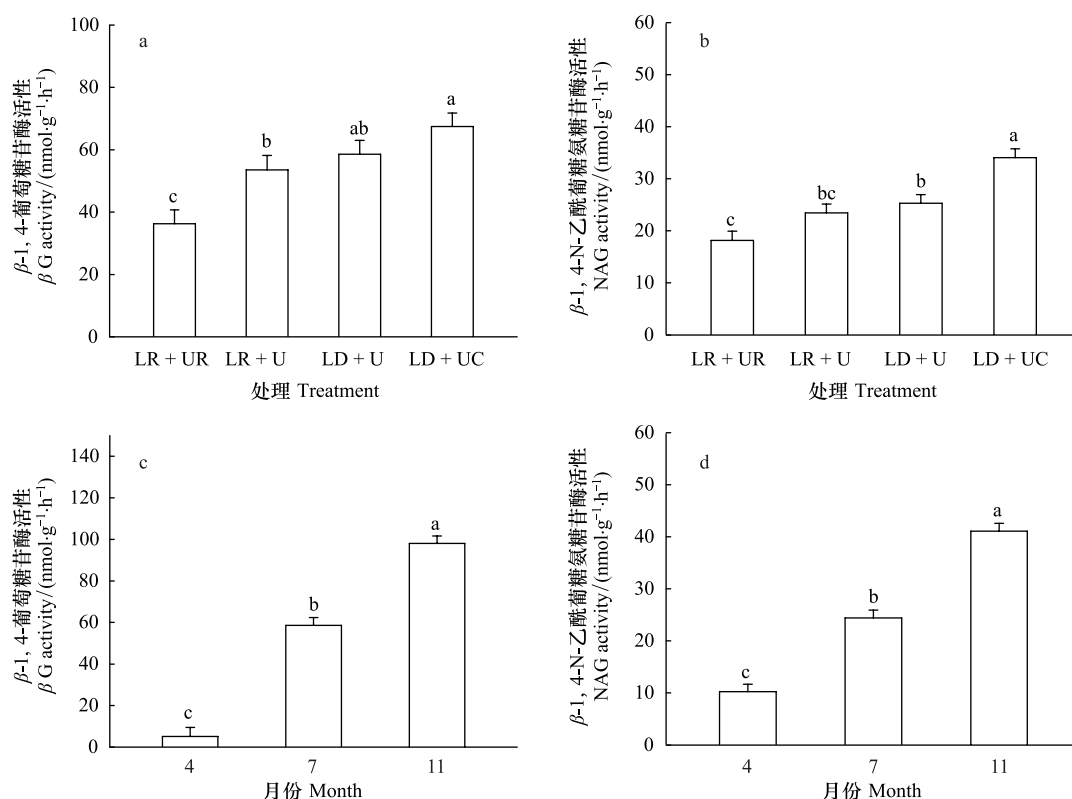


图2 凋落物和林下植被处理及采样时间对土壤 β -1,4-葡萄糖苷酶 (β G) 和 β -1,4-N-乙酰葡萄糖苷酶 (NAG) 活性的影响

Fig.2 Effects of litter and understory treatments and sampling time on soil β -1,4-glucosidase (β G) activity and soil β -1,4-N-acetylglucosaminidase (NAG) activity

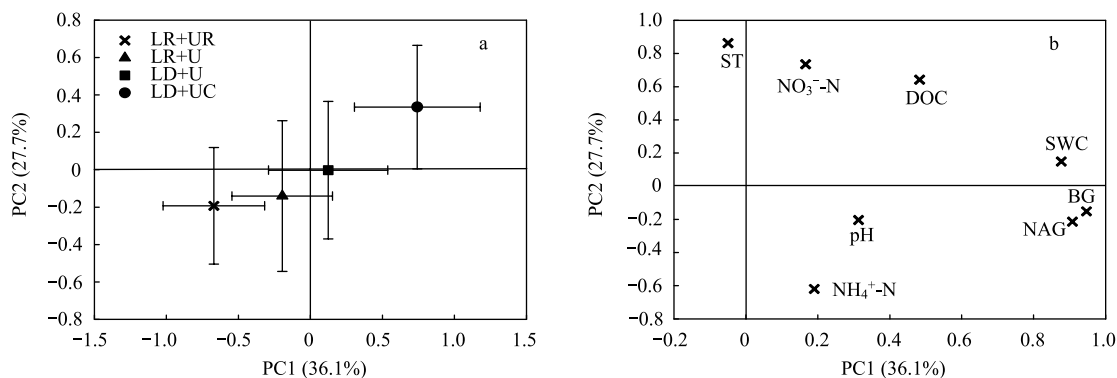


图3 土壤碳氮水解酶与土壤环境因子的主成分分析

Fig.3 Principal component analysis of soil carbon and nitrogen hydrolase activities and soil environmental factors

(a) 不同凋落物和林下植被处理的得分; 误差棒代表平均值 $\pm$ 标准误; (b) 各土壤碳氮水解酶与土壤环境因子的载荷值

活性的作用^[5,24-25]。本研究发现凋落物和林下植被的共同作用对土壤环境因子和水解酶活性影响显著,并且林下植被割倒归还比林下植被正常生长更有利于土壤 NAG、 β G 活性的增加。导致这种现象的原因可能是林下植被割倒后,植物对土壤水分和养分的吸收减少;另一方面地上和地下部分林下植被残体同时分解提供的碳源大于根系输入。林下植被割倒归还处理中较高的 SWC、DOC 含量与 NAG、 β G 活性最大相一致,表明凋落物和林下植被对土壤碳氮水解酶活性的影响机制是通过提高 SWC、DOC 来增强土壤 NAG、 β G 活性。有研究指出,林下植被的存在有利于凋落物的分解,从而增加了凋落物对土壤肥力和养分循环的影响^[20]。但是本研究发现林下植被对土壤速效养分和水解酶的影响大于凋落物,表明土壤微生物活性对根系活性具有高度依

赖性^[14]。Schmidt 等^[1]认为土壤有机碳多来自植物根系,地上凋落物输入对土壤碳储量的影响有限。Wang 等^[26]也发现根系碳输入对土壤微生物种群结构的影响大于凋落物输入。这可能从侧面反映了土壤碳和养分与微生物活性之间的内在关系。

土壤环境因子会影响土壤胞外酶活性,这与我们的假设不完全一致。本研究中 SWC 与酶活性呈正相关,表明凋落物和林下植被通过影响土壤水分,进而影响 β G、NAG 活性。Rutigliano 等^[27]也发现微生物活性主要受到 SWC 变化的影响。这是因为 SWC 会影响土壤基质和酶的扩散速率^[17]。与 Kotroczo 等^[14]的结果一致,本研究未发现土壤酶活性与 ST 之间的相互关系。Kivlin 等^[17]指出在区域尺度范围内,SWC 对酶活性的影响要大于 ST 的影响。亚热带森林碳循环快,土壤可溶性碳和养分在凋落物分解初期从有机层向土壤快速传输,因而 DOC 被认为与酶活性具有显著相关性^[12],这与本研究结果一致,反映出凋落物和保留林下植被增

强土壤碳氮水解酶活性的影响机制与底物 DOC 含量的增加有关。有研究表明,作为衡量酶活性的重要指标,土壤有机碳与酶活性具有相关性^[28]。Hudson^[29]发现土壤碳含量会改变酶活性,是因为碳含量增加提高了 SWC。土壤 DOC 与水解酶活性呈正相关,可能是由于碳输入增加通过激发效应促进微生物对 SOM 的分解,增加 DOC 含量^[30],反过来 DOC 含量增加为土壤微生物提供更多可利用的底物,导致酶活性增强^[17]。Sinsabaugh 等^[28]在全球尺度对来自 40 个生态系统的土壤酶活性数据进行 meta 分析,发现所测定的酶活性都与土壤 pH 值相关。大多数水解酶活性最适 $\text{pH} \approx 5$ ^[17]。虽然在本研究中各处理之间土壤 pH 出现了显著性差异,但是酶活性和土壤 pH 值没有相关性,这可能是因为土壤 pH 处于水解酶的最适 pH 范围之内,且变化范围较小,因而没有显著影响酶活性。

本研究中,凋落物、林下植被处理样地 β G 和 NAG 活性均有明显的季节动态,这可能受试验区降水和土壤 pH 的季节性变化影响。土壤酶活性虽然与土壤 pH 之间没有相关性,但是两者具有相同的季节变化趋势。有研究发现胞外酶活性的季节性变化与碳和养分的有效性一致,植物也可能刺激生长季胞外酶的产生^[17]。此外,凋落物输入量的季节变化也会导致酶活性的季节变动^[14]。

“保留凋落物、保留林下植被”还是“去除凋落物、去除林下植被”,是目前森林管理上两种截然不同的选择。从我们初步研究结果可以看出,凋落物、林下植被对杉木林土壤环境因子、土壤碳氮水解酶活性都有很好的改善作用。因此,保留凋落物、保留林下植被是接近林业实际的正确选择。本研究为生态学机理研究,可以为林业生产实践提供部分建议,但不完全等同于生产实践处理。为了进一步证明在林业生产实践管理的作用,本样地在从 2015 年起补充了“保留凋落物,保留林下植被”处理,为未来凋落物、林下植被在杉木林管理研究方面提供野外平台。

4 结论

不同凋落物和林下植被处理下的土壤环境因子与 β G、NAG 活性存在显著的季节变化。短期内,添加凋落物有增加土壤 pH、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 含量和提高 β G、NAG 活性的趋势;去除林下植被显著降低了土壤 DOC 含量和 β G 活性;添加凋落物同时保留林下植被有利于增强 β G、NAG 活性,并且林下植被割倒后归还比林下植被正常生长的效果更显著。土壤水解酶活性与 SWC、DOC 含量呈极显著正相关。研究结果表明,作为土壤碳的重

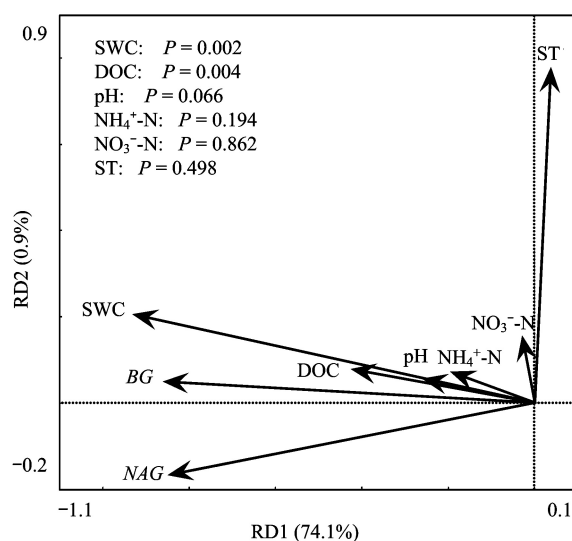


图 4 土壤碳氮水解酶与土壤环境因子冗余分析

Fig. 4 Redundancy analysis of the soil carbon and nitrogen hydrolase activities and soil environmental factors

要来源,凋落物和林下植被对酶活性的影响机制,主要是通过调节 SWC 等土壤环境因子、控制土壤碳和养分的积累,从而影响土壤碳氮水解酶活性。

致谢:感谢中国科学院千烟洲生态试验站对本研究野外工作的支持和帮助!

参考文献 (References):

- [1] Schmidt M W I, Torn M S, Abiven S, Dittmar T, Guggenberger G, Janssens I A, Kleber M, Kögel-Knabner I, Lehmann J, Manning D A, Nannipieri P, Rasse D P, Weiner S, Trumbore S E. Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nature*, 2011, 478(7367): 49-56.
- [2] Cusack D F, Silver W L, Torn M S, Burton S D, Firestone M K. Changes in microbial community characteristics and soil organic matter with nitrogen additions in two tropical forests. *Ecology*, 2011, 92(3): 621-632.
- [3] Burns R G, DeForest J L, Marxsen J, Sinsabaugh R L, Stromberger M E, Wallenstein M D, Weintraub M N, Zoppini A. Soil enzymes in a changing environment: current knowledge and future directions. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 58: 216-234.
- [4] Saiya-Cork K R, Sinsabaugh R L, Zak D R. The effects of long term nitrogen deposition on extracellular enzyme activity in an *Acer saccharum* forest soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, 34(9): 1309-1315.
- [5] 刘星, 王娜, 赵博, 张青, 赵秀海. 改变碳输入对太岳山油松林土壤酶活性的影响. *应用与环境生物学报*, 2014, 20(4): 655-661.
- [6] Sayer E J. Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological Reviews*, 2006, 81(1): 1-31.
- [7] Yan W D, Chen X Y, Tian D L, Peng Y Y, Wang G J, Zheng W. Impacts of changed litter inputs on soil CO₂ efflux in three forest types in central south China. *Chinese Science Bulletin*, 2013, 58(7): 750-757.
- [8] Vitousek P M, Sanford J L Jr. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1986, 17(1): 137-167.
- [9] 林贵刚, 赵琼, 赵蕾, 李慧超, 曾德慧. 林下植被去除与氮添加对樟子松人工林土壤化学性质和生物学性质的影响. *应用生态学报*, 2012, 23(5): 1188-1194.
- [10] Zhao J, Wan S Z, Fu S L, Wang X L, Wang M, Liang C F, Chen Y Q, Zhu X L. Effects of understory removal and nitrogen fertilization on soil microbial communities in *Eucalyptus* plantations. *Forest Ecology and Management*, 2013, 310: 80-86.
- [11] Wang F M, Zou B, Li H F, Li Z A. The effect of understory removal on microclimate and soil properties in two subtropical lumber plantations. *Journal of Forest Research*, 2014, 19(1): 238-243.
- [12] Weintraub S R, Wieder W R, Cleveland C C, Townsend A R. Organic matter inputs shift soil enzyme activity and allocation patterns in a wet tropical forest. *Biogeochemistry*, 2013, 114(1/3): 313-326.
- [13] Veres Z, Kotrocó Z, Fekete I, Tóth J A, Lajtha K, Townsend K, Tóthmérész B. Soil extracellular enzyme activities are sensitive indicators of detrital inputs and carbon availability. *Applied Soil Ecology*, 2015, 92: 18-23.
- [14] Kotrocó Z, Veres Z, Fekete I, Krakomperger Z, Tóth J A, Lajtha K, Tóthmérész B. Soil enzyme activity in response to long-term organic matter manipulation. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 70: 237-243.
- [15] Fekete I, Varga C, Kotrocó Z, Tóth J A, Várbró G. The relation between various detritus inputs and soil enzyme activities in a Central European deciduous forest. *Geoderma*, 2011, 167-68: 15-21.
- [16] 黄玉梅, 杨万勤, 张健, 卢昌泰, 刘旭, 王伟, 郭伟, 张丹桔. 川西亚高山针叶林土壤微生物及酶对林下植物去除的响应. *生态学报*, 2014, 34(15): 4183-4192.
- [17] Kivlin S N, Treseder K K. Soil extracellular enzyme activities correspond with abiotic factors more than fungal community composition. *Biogeochemistry*, 2014, 117(1): 23-37.
- [18] Mo H M, Brown S, Peng S L, Kong G H. Nitrogen availability in disturbed, rehabilitated and mature forests of tropical China. *Forest Ecology and Management*, 2003, 175(1/3): 573-583.
- [19] Zhang G L, Jiang H, Niu G D, Liu X W, Peng S L. Simulating the dynamics of carbon and nitrogen in litter-removed pine forest. *Ecological Modelling*, 2006, 195(3/4): 363-376.
- [20] Xiong Y M, Xia H P, Li Z A, Cai X A, Fu S L. Impacts of litter and understory removal on soil properties in a subtropical *Acacia mangium* plantation in China. *Plant and Soil*, 2008, 304(1/2): 179-188.
- [21] Huang Z Q, He Z M, Wan X H, Wan X H, Hu Z H, Fan S H, Yang Y S. Harvest residue management effects on tree growth and ecosystem carbon in a Chinese fir plantation in subtropical China. *Plant and Soil*, 2013, 364(1/2): 303-314.
- [22] 陈楚莹, 张家武, 周崇莲, 郑鸿元. 改善杉木人工林的林地质量和提高生产力的研究. *应用生态学报*, 1990, 1(2): 97-106.

- [23] 中国生态系统研究网络科学委员会. 陆地生态系统土壤观测规范. 北京: 中国环境科学出版社, 2005.
- [24] Matsushima M, Chang S X. Effects of understory removal, N fertilization, and litter layer removal on soil N cycling in a 13-year-old white spruce plantation infested with Canada bluejoint grass. *Plant and Soil*, 2007, 292(1/2): 243-258.
- [25] Fekete I, Kotroczó Z, Varga C, Nagy P T, Várbíró G, Bowden R D, Tóth J A, Lajtha K. Alterations in forest detritus inputs influence soil carbon concentration and soil respiration in a Central-European deciduous forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 74: 106-114.
- [26] Wang Q K, He T X, Wang S L, Liu L. Carbon input manipulation affects soil respiration and microbial community composition in a subtropical coniferous forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2013, 178-179: 152-160.
- [27] Rutigliano F A, Castald S, D'Ascoli R, Papa S, Carfora A, Marzaioli R, Fioretto A. Soil activities related to nitrogen cycle under three plant cover types in Mediterranean environment. *Applied Soil Ecology*. 2009, 43(1): 40-46.
- [28] Sinsabaugh R L, Lauber C L, Weintraub M N, Ahmed B, Allison S D, Crenshaw C, Contosta A R, Cusack D, Frey S, Gallo M E, Gartner T B, Hobbie S E, Holland K, Keeler B L, Powers J S, Stursova M, Takacs-Vesbach C, Waldrop M P, Wallenstein M D, Zak D R, Zeglin L H. Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale. *Ecology Letters*, 2008, 11(11): 1252-1264.
- [29] Hudson B D. Soil organic matter and available water capacity. *Journal of Soil & Water Conservation*, 1994, 49(2): 189-194.
- [30] Xu S, Liu L, Sayer E J. Variability of aboveground litter inputs alters soil physicochemical and biological processes: a meta-analysis of litterfall-manipulation experiments. *Biogeosciences Discussions*, 2013, 10(3): 5245-5272.