

DOI: 10.5846/stxb201708181492

张星星, 杨柳明, 陈忠, 李一清, 林燕语, 郑宪志, 楚海燕, 杨玉盛. 中亚热带不同母质和森林类型土壤生态酶化学计量特征. 生态学报, 2018, 38(16): - .

Zhang X X, Yang L M, Chen Z, Li Y Q, Lin Y Y, Zheng X Z, Chu H Y, Yang Y S. Patterns of ecoenzymatic stoichiometry on types of forest soils from different parent materials in subtropical areas. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(16): - .

中亚热带不同母质和森林类型土壤生态酶化学计量特征

张星星^{1,2}, 杨柳明^{1,2,*}, 陈忠^{1,2}, 李一清^{1,2,3}, 林燕语^{1,2}, 郑宪志^{1,2}, 楚海燕^{1,2}, 杨玉盛^{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育基地, 福州 350007

3 夏威夷大学希罗分校农林和自然资源管理学院, 希罗 96720

摘要: 土壤生态酶化学计量比作为衡量土壤微生物能量和养分资源限制状况的重要指标, 是当前生态学领域研究的热点之一, 然而关于土壤母质和森林类型在调控土壤生态酶化学计量比中所扮演的角色及作用机制尚不明确。分别以砂岩和花岗岩发育的米槠林和杉木林土壤为研究对象, 通过测定土壤物理化学性质、微生物量碳、氮和磷及土壤酶活性, 探讨不同母岩发育的米槠林和杉木林土壤生态酶化学计量特征。结果显示, 花岗岩发育的土壤酸性磷酸酶活性 (AP) 显著高于砂岩发育的土壤, $\beta\text{G}:\text{AP}$ 和 $\text{NAG}:\text{AP}$ 的值显著低于砂岩发育的土壤。其中, 花岗岩发育的米槠林土壤 $\beta\text{G}:\text{AP}$ 和 $\text{NAG}:\text{AP}$ 的值都显著高于杉木林, 砂岩发育的土壤 $\beta\text{G}:\text{AP}$ 和 $\text{NAG}:\text{AP}$ 的值在两个林分间呈相反的结果。结果表明土壤生态酶化学计量比能够反映不同森林土壤之间磷养分限制强度, 花岗岩比砂岩土壤受磷养分限制更严重。相关分析表明, 土壤酶活性及生态酶化学计量比与土壤生物因子和非生物因子密切相关, 而冗余分析发现土壤 pH、总磷 (TP) 和微生物量碳 (MBC) 分别解释土壤酶活性和生态酶化学计量比变异的 56.9%、27.9% 和 12.3%。未来森林经营及管理应考虑土壤母质和森林类型差异对区域森林土壤养分循环的影响。

关键词: 母质; 森林类型; 土壤生态酶化学计量; 土壤酶活性; 土壤养分

Patterns of ecoenzymatic stoichiometry on types of forest soils from different parent materials in subtropical areas

ZHANG Xingxing^{1,2}, YANG Liuming^{1,2,*}, CHEN Zhong^{1,2}, LI Yiqing^{1,2,3}, LIN Yanyu^{1,2}, ZHENG Xianzhi^{1,2}, CHU Haiyan^{1,2}, YANG Yusheng^{1,2}

1 School of Geographical Science, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

2 Cultivation Base, State Key Laboratory of Humid Subtropical Mountain Ecology, Fuzhou 350007, China

3 College of Agriculture, Forestry and Natural Resource Management, University of Hawaii, Hilo, HI 96720, USA

Abstract: The stoichiometry of ecoenzymatic activity can be used as an important indicator to measure the energy of soil microbes and soil nutrient resource constraints, and is one of the hotspot issues in the field of ecology. However, the role and mechanism of soil parent material and forest types in regulating the stoichiometry of ecoenzymatic activity is uncertain. In this study, we investigated the variations in soil properties, microbial biomass carbon, nitrogen, phosphorus, and soil enzyme activity in the soils of a *Castanopsis carlesii* and *Cunninghamia lanceolata* forest developed from two kinds of parent

基金项目: 国家自然科学基金 (31300523, 31600433)

收稿日期: 2017-08-18; 网络出版日期: 2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yanglm2007@aliyun.com

materials (sandstone and granite). These study sites were expected to reveal the patterns of ecoenzymatic stoichiometry on two types of forest soils developed from different parent materials in subtropical areas. The results showed that soil acid phosphatase activity (AP) was significantly higher in granite plots than in sandstone plots, and the values of $\beta\text{G}:\text{AP}$ and $\text{NAG}:\text{AP}$ in granite plots were significant lower than that of sandstone plots. In granite plots, the values of $\beta\text{G}:\text{AP}$ and $\text{NAG}:\text{AP}$ were significantly higher in *Castanopsis carlesii* forest than *Cunninghamia lanceolata* forest, and in sandstone the values of $\beta\text{G}:\text{AP}$ and $\text{NAG}:\text{AP}$ were significant higher in *Cunninghamia lanceolata* forest than *Castanopsis carlesii* forest. In addition, the correlation analysis suggested that soil enzyme activity and the stoichiometry of ecoenzymatic activity were controlled by soil abiotic factors and biotic factors, and redundancy analysis (RDA) showed that soil pH, total phosphorus (TP), and microbial biomass carbon (MBC) accounted for the variation in soil enzyme activity and ecoenzymatic stoichiometry by 56.9%, 27.9%, and 12.3%, respectively. In summary, the ecoenzymatic stoichiometry could reflect the limitation of phosphorus in different forests, and they were more serious in granite than in sandstone. Thus, we suggested that the soil parent material and forest type should be considered as the important factors in forest management in the future.

Key Words: parent material; forest type; soil ecoenzymatic stoichiometry; soil enzyme activity; soil nutrient

土壤微生物和植物分泌的胞外酶是土壤有机质分解的关键媒介,是细胞代谢的产物,其活性与产量和碳底物及氮、磷养分有效性密切相关^[1-2]。通常认为,微生物用于获取碳、氮、磷的主要胞外酶比值($\beta\text{G}:\text{NAG}:\text{AP}$),即生态酶化学计量比,能够反映微生物群落的新陈代谢及养分需求与环境中养分有效性之间的生物地球化学平衡模式,这可以用来衡量土壤微生物能量和养分资源限制状况^[3-4]。

现有研究表明,多种生物因子和非生物因子都能够影响土壤生态酶化学计量比。气候通过调节土壤微生物的生长速率和养分有效性从而改变土壤生态酶化学计量比^[5-6],并且土壤生态酶化学计量比亦受土壤养分状态、pH^[7]、土壤 C:N:P 以及土壤质地^[8]等非生物因子的影响;例如 Peng 等在中国北方温带草原研究发现土壤养分有效性主要影响了土壤生态酶化学计量^[2]。此外,其亦可能受生物因子的影响,如地上生物量^[9]、根生物量^[10]以及微生物生物量化学计量比^[11]的影响,Allison 等研究亦表明微生物量 C:N:P 比值不同的微生物群落能够通过分泌特定的胞外酶从复杂的基质中获取限制性养分,从而改变土壤生态酶化学计量比^[12]。虽然,生物和非生物因子对土壤生态酶化学计量比的影响已经受到关注,但是各种因子对土壤生态酶化学计量比影响的贡献比例仍不明确。

土壤母质和森林类型都是影响森林土壤养分有效性的重要因素。土壤母质决定土壤养分的初始供应,并且影响土壤对养分的保持能力^[13],如赵汝东等^[14]研究发现花岗岩发育的马尾松人工林土壤养分、生化强度、磷酸酶活性等较砂岩发育的土壤高。而森林类型则通过不同凋落物输入改变土壤养分的有效性和循环。如杨玉盛^[15]研究表明天然常绿阔叶林转变为杉木人工林,土壤 C、N、P 等养分流失及生产力下降,这主要是由于天然林转变成人工林后,凋落物数量显著降低的结果。关于土壤母质和森林类型对土壤养分的影响已有大量报道,然而这两种因素将如何通过调控土壤生物和非生物因子,从而对土壤生态酶化学计量特征产生影响仍需要深入研究。因此,本研究分别选取了砂岩和花岗岩土壤的米槠林和杉木林为研究对象,测定了土壤的物理化学性质、微生物生物量碳、氮和磷以及酶活性,研究母岩和森林类型对土壤酶活性及生态酶化学计量特征的影响,有助于完善土壤生态酶化学计量比的理论研究体系,为认识区域土壤微生物能量和养分资源限制状况提供新的视角。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

试验区位于格氏栲自然保护区(26°11'N, 117°28'E)和金丝湾森林公园陈大林业采育场(26°19'N, 117°36'E),两者在直线距离上不超过 30 km,在行政区划上二者都属于福建省三明市。三明市区域内,平均海波

300 m, 平均坡度 25°—35°, 其属中亚热带季风气候, 具有冬冷夏热、雨热同季的特点, 多年平均气温 20.1℃, 年降水量 1670 mm, 年均蒸发量 1585 mm, 相对湿度 81%, 其中格氏栲自然保护区土壤以砂岩发育的红壤为主, 金丝湾公园陈大林业采育场土壤以花岗岩发育的红壤为主。

本研究分别选取了格氏栲自然保护区和金丝湾森林公园陈大林业采育场的米槠林和杉木林。其中格氏栲自然保护区的米槠林约 200 年没有受到人为的干扰, 建群树种为米槠, 而米槠 (*Castanopsis carlesii*), 格氏栲 (*Castanopsis kawakamii*), 杜英 (*Elaeocarpus decipiens*), 木荷 (*Schima superba*) 等为主要树种。杉木林是经过米槠林皆伐、火烧等形成的人工纯林, 而杜茎山 (*Maesa japonica*), 毛冬青 (*Ilex pubescens*), 华山姜 (*Alpinia chinensis*) 等为主要林下植被。金丝湾森林公园陈大林业采育场的米槠林约 50 年没有受到人为干扰, 建群树种为米槠, 其中米槠 (*Castanopsis carlesii*)、闽粤栲 (*Castanopsis fissa*)、黄丹木姜子 (*Litsea elongata*)、新木姜子 (*Neolitsea aurata*)、木荚红豆 (*Ormosia xylocarpa*) 等为主要树种。杉木林是经过米槠林皆伐、火烧等形成的人工纯林, 狗骨柴 (*Tricalysia dubia*)、毛冬青 (*Ilex pubescens*)、芒萁 (*Dicranopteris dichotoma*) 等为主要林下植被。

1.2 研究方法

1.2.1 土壤采集

土壤样品于 2016 年 3 月分别在三明格氏栲自然保护区和金丝湾公园陈大林业采育场的米槠林和杉木林 4 个样地中采集 (每个样地有 3 个 20 m×20 m 的样方)。在每个样方中用土钻按样方“S”型随机取 15—20 个点, 并在 0—10 cm 土层取样。每个样方的土壤混合均匀后放入便携式冰盒中并立即带回实验室。去除土壤中可见的根及石砾等, 分为两部分, 一部分储存在 4℃ 冰箱中, 用于土壤酶活性的检测, 另外一部分土样过 2 mm 的筛后再分为 2 部分, 一部分储存在 4℃ 冰箱中, 用于土壤微生物量的检测, 其余土样风干后, 用于其他基本理化性质的分析。

1.2.2 土壤理化性质的测定

土壤有机碳和全氮采用碳氮元素分析仪 (Elementar Vario EL III) 测定; 土壤总磷采用 $\text{HClO}_4\text{-H}_2\text{SO}_4$ 消煮-钼锑抗比色法提取后, 用连续流动分析仪 (Skalar san++, Skalar, 荷兰) 测定; 土壤质地采用激光粒度仪 (MasterSizer 2000, Malvern, England) 测定。

1.2.3 土壤微生物量的测定

土壤微生物量采用氯仿熏蒸-浸提法^[16-17], 称取两份 5 g 过 2 mm 筛的鲜土, 分别作为熏蒸和未熏蒸处理。微生物量碳、氮 (MBC、MBN) 用 0.5 mol/L K_2SO_4 溶液浸提, 其中 4:1 的水土比, 震荡离心后, 其上清液过 0.45 μm 滤膜抽滤。浸提液分别用总有机碳分析仪 (TOC-VCPH/CPN, Shimadzu, 日本) 测定微生物量碳, 使用连续流动分析仪 (San++, Skalar, 荷兰) 测定微生物量氮。土壤微生物量磷 (MBP) 用 0.5 mol/L NaHCO_3 溶液浸提, 其中 4:1 的水土比, 震荡离心后, 其上清液过滤纸后, 用连续流动分析仪 (San++, Skalar, 荷兰) 测定微生物量磷。微生物量碳、氮、磷的计算公式分别如下:

$$\text{MBC} = \Delta E_C / k_C; \text{MBN} = \Delta E_N / k_N; \text{MBP} = \Delta E_P / k_P$$

式中, ΔE_C 为熏蒸和未熏蒸的土壤有机碳含量的差值, k_C 为转换系数 0.38; ΔE_N 为熏蒸和未熏蒸土壤有机氮含量的差值, k_N 为转换系数 0.45; ΔE_P 为熏蒸和未熏蒸为土壤磷含量的差值, k_P 为转换系数 0.4。

1.2.4 土壤生态酶活性测定

参照 Saiya-Cork 等^[18]研究方法测定 3 种水解酶的活性 (AP、 βG 和 NAG), 用伞形酮 (MUB) 做标示底物, 称取 1 g 土壤放于含有 125 mL 50 mmol/L、pH 值为 5.0 的醋酸缓冲液的广口瓶中, 用磁力搅拌器搅拌 5 分钟使其均质化。搅拌后将悬浮液用移液器取 200 μL 到 96 孔微孔板。微孔板在黑暗中 20℃ 孵育 4 h 后, 向每个微孔板中加入 10 μL 1 mol/L NaOH 溶液使其反应停止, 用多功能酶标仪 (Synergy H4, 美国) 测定水解酶的荧光度。各种酶缩写及所用底物见下表 1。

1.3 数据统计

因为亮氨酸氨基肽酶的含量 (LAP) 通常较低, 本文根据 Turner 等^[19]的研究方法, 将分解几丁质的 $\beta\text{-N-}$

乙酰氨基葡萄糖苷酶(β -N-acetylglucosaminidase NAG)的氮相关酶作为氮循环的特征酶进行计算。C:N 酶活性的比值,通过 β G:NAG 进行计算,C:P 酶活性的比值,通过 β G:AP 进行计算,N:P 酶活性的比值,通过NAG:AP 进行计算。用 Excel 2013 软件对数据进行处理后,用 SPSS 19.0 和 Canoco Software 5.0 软件对数据进行分析,主要由 Origin 9.0 进行绘图。不同母岩发育的土壤生物及非生物因子属性的差异使用单因素方差分析(One-way ANOVA),米楮林和杉木林土壤酶活性和生态酶化学计量比的差异采用独立样本 T 检验,母质、森林类型及母质和森林类型的交互作用对酶活性及生态酶化学计量比的影响采用双因素方差分析(two-way ANOVA),影响酶活性的环境因素均采用 Pearson 相关分析和冗余分析(RDA)来分析。

表 1 土壤酶活性的种类、缩写和所用底物

Table 1 The abbreviations, type and substrates of soil enzyme

酶 Enzyme	缩写 Abbreviation	底物 Substrate
β -葡萄糖苷酶 β -glucosidase	β G	4-MUB-B-D-glucoside
β -N-乙酰氨基葡萄糖苷酶 β -N-acetylglucosaminidase	NAG	4-MUB-N-acetyl-B-D-glucosaminide
酸性磷酸酶 Acid phosphatase	AP	4-MUB-phosphate

2 结果与分析

2.1 不同森林类型土壤非生物因子和生物因子属性

土壤母质和森林类型均影响土壤非生物及生物因子(表 2)。总体上,花岗岩发育的土壤 pH、砂粒均高于砂岩发育的土壤,与此相反,TP、TN、粉粒和粘粒低于砂岩发育的土壤。其中,砂岩发育的土壤米楮林 SOC、TN、TP、MBC、MBN 和 MBP 的含量均高于杉木林,花岗岩发育的土壤则表现出相反的趋势,即米楮林 SOC、TN、TP、MBC、MBN 和 MBP 的含量均低于杉木林,结果表明土壤 pH、TP 及质地组成可能主要取决于土壤母质,而 SOC、TN 和其它生物因子主要是土壤母质和林分类型共同作用的结果。

表 2 不同森林类型土壤非生物因子和生物因子的含量

Table 2 The Content of edaphic abiotic factors and biotic factors in different forest types

处理 Deal with	指标 Index	砂岩 Sandstone		花岗岩 Granite	
		米楮林 <i>Castanopsis carlesii</i>	杉木林 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	米楮林 <i>Castanopsis carlesii</i>	杉木林 <i>Cunninghamia lanceolata</i>
非生物因素 Abiotic factors	有机碳/(g/kg)	29.17±0.72a	17.65±0.22b	14.97±0.33c	17.85±0.17b
	全氮/(g/kg)	1.74±0.04a	1.28±0.03b	1.03±0.02d	1.16±0.01c
	全磷/(g/kg)	0.20±0.01a	0.18±0.00b	0.1±0.01d	0.11±0.00c
	碳氮比 C:N	16.74±0.08a	13.84±0.44d	14.56±0.06c	15.34±0.08b
	碳磷比 C:P	143.6±4.87a	100.41±1.65b	153.27±9.93a	156.94±6.95a
	氮磷比 N:P	8.58±0.25b	7.26±0.12c	10.53±0.64a	10.23±0.4a
	pH	3.97±0.08c	4.01±0.01c	4.45±0.01b	4.67±0.03a
	砂粒 Sand	46.98±9.58b	42.38±2.82b	68.35±2.71a	53.75±2.3b
	粉粒 Silt	42.29±7.63a	44.93±2.01a	24.21±2.04c	34.95±1.81b
	粘粒 Clay	10.74±1.95a	12.69±0.72a	7.45±0.67b	11.30±0.49a
生物因素 Biotic factors	微生物生物量碳/(mg/kg)	460.12±21.42a	131.54±5.06c	264.89±14.79b	248.73±26.14b
	微生物生物量氮/(mg/kg)	24.02±3.86a	10.24±1.65b	13.12±3.26b	13.46±1.49b
	微生物生物量磷/(mg/kg)	4.89±0.13a	2.49±0.15c	3.61±0.14b	2.60±0.12c
	微生物生物量碳氮比 MBC:MBN	19.61±4.31a	13.05±2.02a	20.81±3.89a	18.49±0.57a
	微生物生物量碳磷比 MBC:MBP	94.31±6.95a	52.88±4.05c	73.59±6.89b	95.60±10.17a
	微生物生物量氮磷比 MBN:MBP	4.91±0.66a	4.14±0.94a	3.67±1.07a	5.18±0.65a

表中数值为平均值±标准差,同行不同小写字母表示相同指标不同林分间的差异显著($P < 0.05$)

2.2 土壤母质和森林类型对土壤酶活性的影响

土壤母质和森林类型显著影响土壤 AP、 β G 和 NAG 3 种土壤酶活性(图 1),并且母质和森林类型存在交

互作用(表3)。AP、βG 和 NAG 3 种酶活性的变化范围分别为 77.04—257.52、12.73—59.42、33.52—86.30 nmol g⁻¹ h⁻¹,其中砂岩发育的土壤,米楮林 βG 和 NAG 活性显著低于杉木林,而 AP 的活性则高于杉木林,花岗岩发育的土壤 βG、NAG 和 AP 活性显著高于杉木林。此外,砂岩发育的土壤 AP 活性显著低于花岗岩发育的土壤,说明相对于砂岩发育的土壤,花岗岩发育的土壤中微生物受磷养分限制的强度更大,而土壤母质对 βG 和 NAG 活性影响则因林分类型的不同而不同。

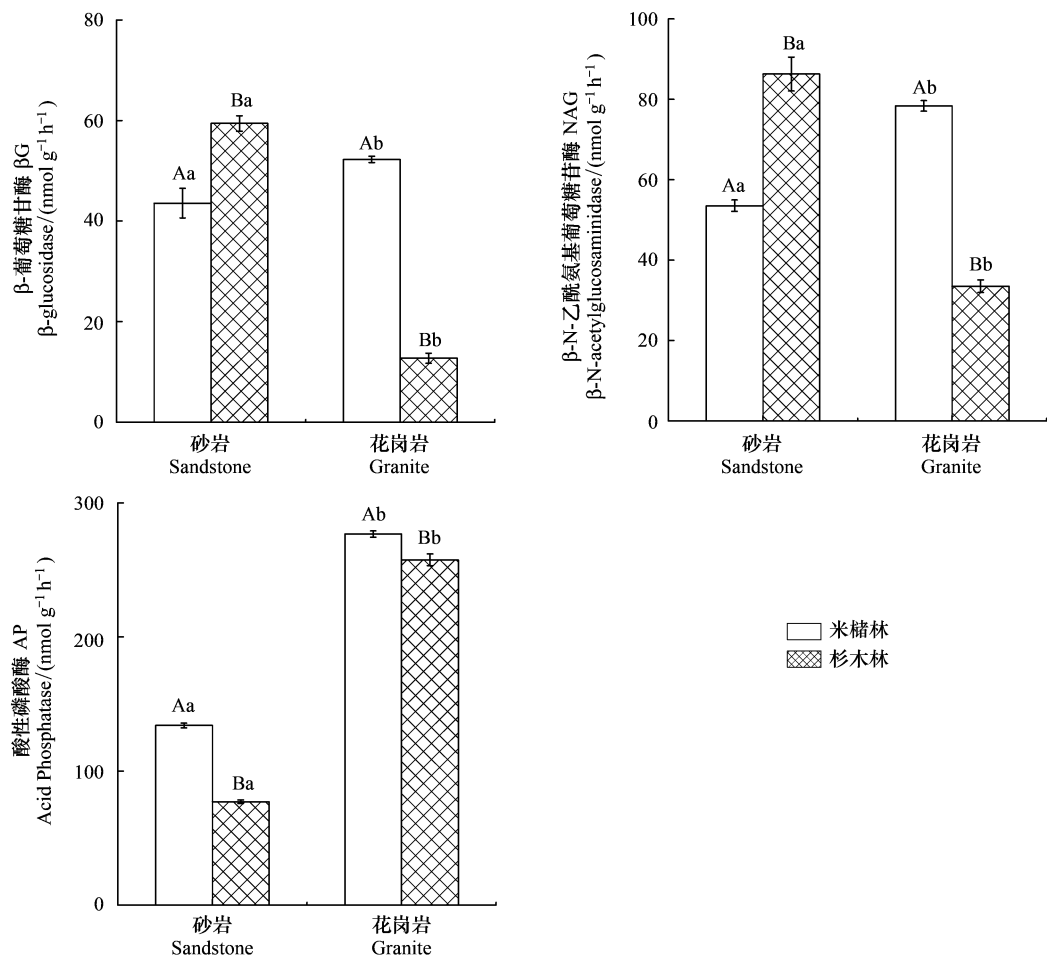


图1 不同森林类型土壤酶活性的含量

Fig.1 Thecontent of soil enzyme activity in different forest types

图中数值为平均值±标准差,不同大写字母表示同一母岩,不同森林类型间差异显著,不同小写字母表示同一森林类型,不同母岩间差异显著($P<0.05$)

表3 母质、森林类型及其交互作用对土壤酶活性和生态酶的化学计量比影响的双因素方差分析

Table 3 Two-way ANOVA table of effect of parent material, forest types and their interaction on soil enzyme activity and ecoenzymatic stoichiometry

指标 Index	P 值 P- value		
	母质 Parentmaterial	森林类型 Forest types	母质×森林类型 Parentmaterial×Forest types
β-葡萄糖苷酶 β-glucosidase	<0.001	<0.001	<0.001
β-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶 β-N-acetylglucosaminidase	<0.001	0.003	<0.001
酸性磷酸酶 Acid phosphatase	<0.001	<0.001	<0.001
BG:NAG	<0.001	<0.001	0.002
BG:AP	<0.001	<0.001	<0.001
NAG:AP	<0.001	<0.001	<0.001

2.3 土壤母质和森林类型对土壤生态酶化学计量比的影响

土壤母质和森林类型亦显著影响土壤生态酶化学计量比(图2),并且母质和森林类型存在交互作用(表3)。 $\beta\text{G}:\text{NAG}$ 、 $\beta\text{G}:\text{AP}$ 和 $\text{NAG}:\text{AP}$ 的变化范围分别为 0.38—0.81、0.05—0.77、0.13—1.12,其中砂岩发育的土壤,米槭林 $\beta\text{G}:\text{AP}$ 和 $\text{NAG}:\text{AP}$ 显著低于杉木林,而 $\beta\text{G}:\text{NAG}$ 则显著高于杉木林。花岗岩发育的土壤,米槭林 $\beta\text{G}:\text{NAG}$ 、 $\beta\text{G}:\text{AP}$ 和 $\text{NAG}:\text{AP}$ 都显著高于杉木林,并且砂岩发育的土壤 $\beta\text{G}:\text{AP}$ 和 $\text{NAG}:\text{AP}$ 都显著高于花岗岩发育的土壤。

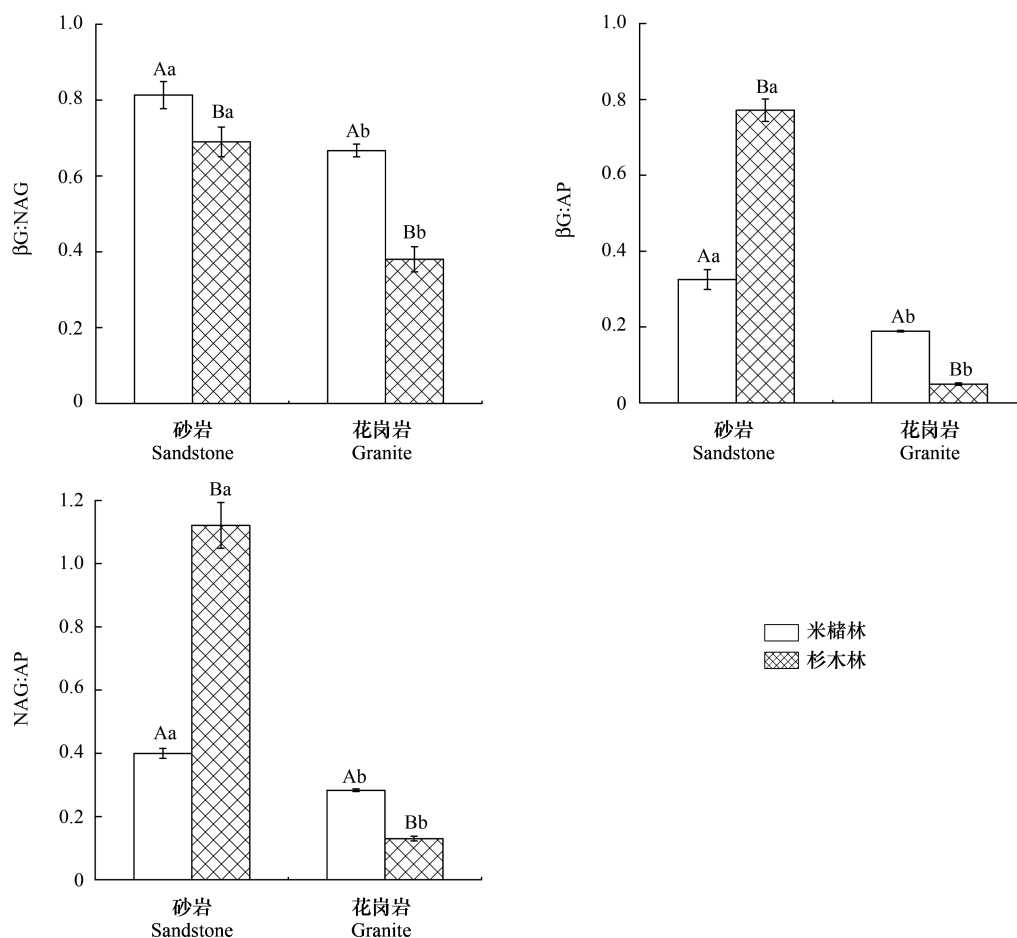


图2 不同森林类型土壤生态酶化学计量比

Fig.2 The variation of soil ecoenzymatic stoichiometry ratios in different forest types

$\beta\text{G}:\text{NAG}$:碳氮酶活性比, β -glucosidase: β -N-acetylglucosaminidase; $\beta\text{G}:\text{AP}$:碳磷酶活性比, β -glucosidase:Acid phosphatase; $\text{NAG}:\text{AP}$:氮磷酶活性比, β -N-acetylglucosaminidase:Acid phosphatase;不同大写字母表示同一母岩不同森林类型间的差异显著,不同小写字母表示同一森林类型不同母岩间的差异显著 ($P < 0.05$)

2.4 土壤生态酶化学计量比与土壤非生物和生物因子的相关性

以土壤酶活性和生态酶化学计量比为响应变量,以生物因子和非生物因子为解释变量进行 RDA 分析,第一轴解释了变量的 77.87%,第二轴解释了变量的 19.96%,并且土壤 pH、TP 和 MBC 分别解释土壤酶活性和生态酶化学计量比的 56.9%、27.9%和 12.3%(图3),此外,从 RDA 分析可知,土壤酶活性和生态酶化学计量比可以明显的将四种林分类型区分开。相关性分析结果表明,土壤 $\beta\text{G}:\text{AP}$ 和 $\text{NAG}:\text{AP}$ 与 $\text{C}:\text{P}$ 、 $\text{N}:\text{P}$ 、 $\text{MBC}:\text{MBP}$ 、 $\text{MBC}:\text{MBN}$ 以及砂粒呈显著的负相关关系,土壤 $\beta\text{G}:\text{NAG}$ 、 $\beta\text{G}:\text{AP}$ 和 $\text{NAG}:\text{AP}$ 与 pH 呈显著的负相关关系,TP 与土壤 $\beta\text{G}:\text{NAG}$ 、 $\beta\text{G}:\text{AP}$ 呈显著的正相关关系(表4)。

表 4 土壤酶活性、生态酶化学计量比与非生物和生物因子的相关性系数

Table 4 Correlation coefficients of activities of soil enzymes, ecoenzymatic stoichiometry with abiotic factors and biotic factors										
酶 Enzyme	非生物因子 Abiotic factors									
	SOC	TN	TP	C : N	C : P	N : P	pH	砂粒 Sand	粉粒 Silt	粘粒 Clay
βG	-0.038	0.080	0.358	-0.407	-0.632 *	-0.532	-0.704 *	-0.058	0.102	-0.127
NAG	-0.338	-0.217	0.119	-0.648 *	-0.651 *	-0.445	-0.491	0.020	0.004	-0.113
AP	-0.454	-0.609 *	-0.885 **	0.054	0.843 **	0.963 **	0.891 **	0.812 **	-0.837 **	-0.659 *
βG : NAG	0.540	0.604 *	0.670 *	0.200	-0.358	-0.491	-0.866 **	-0.154	0.226	-0.149
βG : AP	0.041	0.219	0.613 *	-0.462	-0.958 **	-0.904 **	-0.775 **	-0.595 *	0.610 *	0.496
NAG : AP	-0.058	0.122	0.536	-0.539	-0.967 **	-0.881 **	-0.697 *	-0.590 *	0.596 *	0.529

酶 Enzyme	生物因子 Biotic factors					
	MBC	MBN	MBP	MBC : MBN	MBC : MBP	MBN : MBP
βG	-0.179	-0.111	0.171	-0.236	-0.729 **	-0.522
NAG	-0.446	-0.389	-0.102	-0.285	-0.853 **	-0.616 *
AP	0.081	-0.117	-0.051	0.567	0.444	-0.026
βG : NAG	0.414	0.458	0.677 *	-0.007	-0.254	-0.229
βG : AP	-0.427	-0.243	-0.202	-0.627 *	-0.769 **	-0.246
NAG : AP	-0.525	-0.342	-0.308	-0.654 *	-0.807 **	-0.271

* : $P < 0.05$; ** : $P < 0.01$

3 讨论

3.1 土壤生态酶化学计量比特征与养分限制

土壤 βG:NAG:AP 对数转换后的比值为 1:1.14:1.42,与全球生态系统 1:1:1 的比值相偏离,其中 βG:AP 平均值为 0.33,低于全球水平 0.62^[7],而 NAG:AP 平均值为 0.48,与全球水平 0.44^[7] 相接近,说明相对于土壤碳底物有效性来说,本区域土壤微生物可能存在一定的磷限制,这与大多数的研究一致,认为热带亚热带地区磷是生态系统生产力的限制因子^[20]。Cleveland 等^[21]在热带施磷实验的结果发现,施磷显著提高土壤呼吸,并且大多数的研究表明酸性磷酸酶(AP)的活性与环境中磷的有效性呈负相关的关系^[12]。相关研究发现,施用磷肥可以使土壤中磷的含量增高,而酸性磷酸酶的活性则降低^[22]。一般来说,当微生物存在磷限制时,微生物就会分泌更多的磷酸酶促进土壤有机磷矿化,缓解自身的磷限制,微生物分泌的磷酸酶增多,土壤 βG:AP、NAG:AP 的值则降低。

由于土壤酶活性受土壤碳底物和养分的影响,且 C、N、P 相关的酶活性之间存在权衡关系,因此土壤生态酶化学计量比存在空间的异质性^[23-24]。本研究发现土壤 AP 的活性显著高于 βG、NAG 的活性,并且砂岩发育的土壤 AP 的活性显著低于花岗岩发育的土壤,而砂岩发育的土壤 βG:AP、NAG:AP 则显著高于花岗岩发育的土壤,说明相对于砂岩发育的土壤,花岗岩发育的土壤微生物受磷养分限制的程度更严重,不同母岩发育的土壤,其磷素含量存在一定的差异^[25],因此,在一

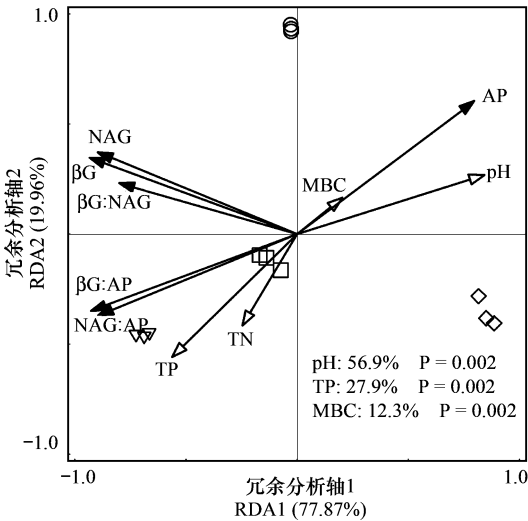


图 3 土壤酶活性和生态酶化学计量比与非生物及生物因子的冗余分析

Fig.3 Redundancy analysis (RDA) of soil enzyme activity, ecoenzymatic stoichiometry ratios, abiotic factors and biotic factors

□:砂岩米楮林, *Castanopsis carlesii* developed from sandstone; ▽:砂岩杉木林, *Cunninghamia lanceolata* developed from sandstone; ○:花岗岩米楮林, *Castanopsis carlesii* developed from granite; ◇:花岗岩杉木林, *Cunninghamia lanceolata* developed from granite

定程度上母质可能是影响土壤磷有效性的关键因子。然而土壤微生物磷养分限制的程度除受母质类型的影响,亦与林分类型密切相关。从花岗岩发育的土壤上来看,本研究发现米楮林 $\beta\text{G}:\text{AP}$ 和 $\text{NAG}:\text{AP}$ 的值都显著高于杉木林,同时米楮林 βG 和 NAG 的活性也显著高于杉木林,这表明在花岗岩发育的土壤上,相对于米楮林,杉木林土壤微生物可能存在磷限制更严重,在碳、磷含量差异不显著的情况下,这可能主要是由于花岗岩发育的杉木林土壤粘粒含量较米楮林高所导致(表 2),一般认为土壤粘粒含量越高,土壤对磷吸附能力越强,土壤供磷能力则越弱。但是砂岩发育的土壤则存在相反的趋势, $\beta\text{G}:\text{AP}$ 和 $\text{NAG}:\text{AP}$ 的值都显著低于杉木林,说明相对于砂岩发育的杉木林土壤,米楮林土壤微生物可能存在磷限制更严重,这主要是由于砂岩发育的米楮林土壤微生物可利用的碳底物和氮养分含量显著高于杉木林(表 2)。

3.2 非生物和生物因子对生态酶化学计量比的影响

土壤非生物和生物因子通过调节微生物代谢作用,影响土壤酶活性和生态酶化学计量比。冗余分析结果表明土壤 pH、总磷(TP)和微生物量碳(MBC)分别解释土壤酶活性和生态酶化学计量比变异的 56.9%、27.9% 和 12.3%,说明土壤非生物因子对土壤酶活性和生态酶化学计量比的影响强于生物因子,这与 Peng 等^[2]在我国不同气候带温带草原及 Bowles 等^[26]在美国加利福尼亚不同管理强度的农业土壤中的研究结果相一致。此外,本研究结果表明土壤 pH 值是影响土壤生态酶化学计量比的主要因素,并且 Pearson 相关分析结果发现土壤 $\beta\text{G}:\text{AP}$ 和 $\text{NAG}:\text{AP}$ 与 pH 呈显著的负相关关系,说明 pH 值较大时, $\beta\text{G}:\text{AP}$ 和 $\text{NAG}:\text{AP}$ 的值越小,酸性磷酸酶活性相对增高,土壤受到磷养分的限制越严重,这与 Xu^[24]等对我国不同区域森林土壤的研究结果及 Sinsabaugh^[7]等全球尺度的 Meta 分析的结果相一致,其可能原因是土壤 pH 通过影响土壤微生物生物量和群落组成、酶的空间构象以及酶与土壤颗粒之间的结合状态,从而调控土壤酶活性和生态酶化学计量比^[27]。

土壤酶活性及生态酶化学计量比还受土壤总磷(TP)、C:P 及 N:P 的影响,相关关系分析结果表明 $\beta\text{G}:\text{AP}$ 和 $\text{NAG}:\text{AP}$ 分别与 C:P、N:P 呈极显著的负相关关系(表 4),并且 $\beta\text{G}:\text{AP}$ 与土壤总磷呈显著正相关关系,说明土壤生态酶化学计量比亦受土壤养分化学计量比和土壤养分含量的影响,本结果与 Xu 等^[24]和 peng 等^[2]的研究相一致,其可能原因是土壤酶主要来源于土壤微生物、植物根系分泌、植物降解的产物以及动物残体^[28],而微生物生物量化学计量比随土壤和植物组织养分化学计量比的改变而改变,因此土壤生态酶计量比亦能够受土壤养分化学计量比的影响,可以反映土壤养分限制状况^[24]。

综上所述,土壤母质可能主要通过影响土壤 pH 和 TP 含量而调控土壤酶活性和生态酶化学计量比。一般认为对于全磷含量相差不大的酸性土壤,pH 值越高,有效磷含量就越高,而土壤酸性磷酸酶活性则相对更低,但是本研究中土壤 pH 较高的花岗岩发育土壤磷酸酶活性显著高于砂岩,其可能原因是来自母质风化的土壤总磷含量低于砂岩,微生物可利用磷含量相对较低。森林类型则通过调控土壤 C:P 和 N:P 调控土壤酶活性和生态化学计量比,其可能原因是不同林分类型的森林凋落物数量和质量的不同,导致土壤有机碳数量和质量、C:P 及 N:P 不同,从而改变土壤微生物可以利用 C、N、P 等底物和养分的数量和质量,影响土壤酶活性和生态酶化学计量比。

4 结论

本研究发现中亚热带地区存在着一定的磷养分限制,花岗岩发育的土壤磷养分限制的强度较砂岩发育的土壤严重,并且砂岩发育的米楮林土壤磷养分限制比杉木林严重,而花岗岩发育的米楮林和杉木林土壤则表现出相反的趋势,因而磷养分限制强度因森林类型和土壤母质的不同而不同。统计分析表明土壤母质可能主要通过影响土壤 pH、土壤全磷含量,调控土壤酶活性和生态酶化学计量比,而森林类型可能主要通过改变土壤 C:P 和 N:P 影响土壤酶活性和生态酶化学计量比,因而本研究建议,未来森林经营及管理应考虑土壤母质和森林类型差异对区域森林土壤养分循环的影响。

参考文献(References):

- [1] Sinsabaugh R L, Hill B H, Shah J J F. Eoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment. *Nature*, 2009,

- 462(7274): 795-798.
- [2] Peng X, Wang W. Stoichiometry of soil extracellular enzyme activity along a climatic transect in temperate grasslands of northern China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 98: 74-84.
- [3] Hill B H, Elonen C M, Seifert L R, May A A, Tarquinio E. Microbial enzyme stoichiometry and nutrient limitation in US streams and rivers. *Ecological Indicator*, 2012, 18(4): 540-551.
- [4] Sinsabaugh R L, Shah J J F. Ecoenzymatic Stoichiometry and ecological theory. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 2012, 43(1): 313-343.
- [5] 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.
- [6] Waring B G, Weintraub S R, Sinsabaugh R L. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial nutrient acquisition in tropical soils. *Biogeochemistry*, 2014, 117(1): 101-113.
- [7] 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 T, 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.
- [8] Alvarez R, Lavado R S. Climate, organic matter and clay content relationships in the Pampa and Chaco soils, Argentina. *Geoderma*, 1998, 83(97): 127-141.
- [9] Zhao F, Xu B, Yang X C, Jin Y X, Li J, Xia L, Chen S, Ma H. Remote sensing estimates of grassland aboveground biomass based on MODIS Net Primary Productivity (NPP): a case study in the Xilingol grassland of northern China. *Remote Sensing*, 2014, 6(6): 5368-5386.
- [10] Edwards K A, Jefferies R L. Inter-annual and seasonal dynamics of soil microbial biomass and nutrients in wet and dry low-Arctic sedge meadows. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 57(3): 83-90.
- [11] Cleveland CC, Liptzin D. C : N : P stoichiometry in soil: is there a "Redfield ratio" for the microbial biomass?. *Biogeochemistry*, 2007, 85(3): 235-252.
- [12] Allison S D, Vitousek P M. Responses of extracellular enzymes to simple and complex nutrient inputs. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, 37(5): 937-944.
- [13] Anderson D W. The Effect of Parent material and soil development on nutrient cycling in temperate ecosystems. *Biogeochemistry*, 1988, 5(1): 71-97.
- [14] 赵汝东, 樊剑波, 何园球, 宋春丽, 屠人凤, 谭炳昌. 不同母岩区马尾松人工林土壤酶活性及微生物学性质研究. *生态环境学报*, 2011, 20(2): 253-258.
- [15] 杨玉盛. 杉木林可持续经营的研究. 北京: 中国林业出版社, 1998.
- [16] Vance E D, Brookes P C, Jenkinson D S. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry*, 1987, 19(19): 703-707.
- [17] Brookes P C, Powlson D S, Jenkinson D S. Measurement of microbial biomass phosphorus in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 1982, 14(4): 319-329.
- [18] 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.
- [19] Turner B L, Wright S J. The response of microbial biomass and hydrolytic enzymes to a decade of nitrogen, phosphorus, and potassium addition in a lowland tropical rain forest. *Biogeochemistry*, 2014, 117(1): 115-130.
- [20] 陈建会, 邹晓明, 杨效东. 热带亚热带常绿阔叶林维持酸性土壤有效磷水平的磷转化过程. *生态学报*, 2006, 26(7): 2294-2300.
- [21] Cleveland CC, Townsend A R. Nutrient additions to a tropical rain forest drive substantial soil carbon dioxide losses to the atmosphere. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103(27): 10316-10321.
- [22] Wang S X, Liang X Q, Chen Y X, Luo Q X, Liang W S, Li S, Huang C L, Li Z Z, Wan L L, Li W, Shao X X. Phosphorus loss potential and phosphatase activity under phosphorus fertilization in long-term paddy wetland agroecosystems. *Soil Science Society of America Journal*, 2012, 76(1): 161-167.
- [23] Gusewell S, Freeman C. Enzyme activity during N- and P-limited decomposition of wetland plant litter. *Bulletin of the Geobotanical Institute Eth*, 2003, 69: 95-106.
- [24] Xu Z W, Yu G R, Zhang X Y, He N P, Wang Q F, Wang S Z, Wang R L, Zhao N, Jia Y L, Wang C Y. Soil enzyme activity and stoichiometry in forest ecosystems along the North-South Transect in eastern China (NSTEC). *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 104: 152-163.
- [25] 欧勇胜, 张世熔, 余琼, 李婷, 舒建英, 李娟. 横断山北部生态脆弱区土壤磷素空间分布特征. *生态学报*, 2005, 25(10): 2776-2781.
- [26] Bowles T, Acosta-Martínez V, Calderón F, Jackson L. Soil enzyme activities, microbial communities, and carbon and nitrogen availability in organic agroecosystems across an intensively-managed agricultural landscape. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 68: 252-262.
- [27] 王涵, 王果, 黄颖颖, 陈璟, 陈妹妹. pH 变化对酸性土壤酶活性的影响. *生态环境学报*, 2008, 17(6): 2401-2406.
- [28] 曹慧, 孙辉, 杨浩, 孙波, 赵其国. 土壤酶活性及其对土壤质量的指示研究进展. *应用与环境生物学报*, 2003, 9(1): 105-109.