DOI: 10.5846/stxb201805111043

赵盼盼,周嘉聪,林开淼,林伟盛,袁萍,曾晓敏,苏莹,徐建国,陈岳民,杨玉盛.不同海拔对福建戴云山黄山松林土壤微生物生物量和土壤酶活性的影响.生态学报,2019,39(8): - .

Zhao P P, Zhou J C, Lin K M, Lin W S, Yuan P, Zeng X M, Su Y, Xu J G, Chen Y H, Yang Y S.Effects of different altitudes on soil microbial biomass and enzyme activities in *Pinus taiwanensis* forests on Daiyun Mountain, Fujian Province.Acta Ecologica Sinica,2019,39(8): - .

# 不同海拔对福建戴云山黄山松林土壤微生物生物量和土壤酶活性的影响

赵盼盼[1,2],周嘉聪[1,2],林开淼[1,3],林伟盛[1,2],袁 萍[1,2],曾晓敏[1,2],苏 莹[1,2],徐建国[3],陈岳民[1,2,*],杨玉盛[1,2]

1 福建师范大学湿润亚热带生态地理过程教育部重点实验室, 福州 350007

2 福建师范大学地理研究所, 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**:温度、水分等多种环境因子随海拔梯度发生变化,会直接或间接影响土壤微生物生物量、群落结构以及土壤酶活性。然而关于中亚热带地区山地森林生态系统土壤酶活性变化响应的研究还是相对匮乏。戴云山山脉是中国最大的黄山松种质基因基地,本研究以中亚热带戴云山 1300 m (L)、1450 m(M)、1600 m(H)的黄山松(*Pinus taiwanensis*)为研究对象,探究不同海拔下土壤微生物生物量和土壤酶活性如何变化及驱动土壤酶活性变化的主要的环境因子。结果表明:海拔梯度对 B 层土壤的酶活性影响整体较小,在 A 层土壤中,随海拔升高,纤维素水解酶(β-葡糖苷酶(βG)、纤维素水解酶(CBH))显著降低,因此使土壤可溶性碳(DOC)和微生物生物量碳(MBC)随海拔升高有下降趋势。尽管酸性磷酸酶活性(ACP)随海拔升高显著增加,然而有效磷(AP)无显著变化。此外随海拔升高,微生物生物量氮(MBN)、微生物生物量磷(MBP)显著降低。冗余分析(RDA)结果发现,MBP 和碳/氮比(C/N)是影响 A 层中土壤酶活性变化最重要的因子,而在 B 层中,土壤含水量(WC)和 MBP 对土壤酶活性起主要作用。研究表明,磷限制的亚热带地区,无机磷很容易被铁铝固定,MBP 可以对土壤中的有效磷进行补充,成为影响本地区酶活性的主要因素。随海拔海拔降低,土壤有机碳、氮分解相关酶活性较高,从而加速了土壤碳、氮周转。因此,探究不同海拔梯度酶活性变化为预测中亚热带亚山地森林生态系统土壤碳、氮、磷养分循环提供了重要的理论依据,也为戴云山自然保护区黄山松林管理提供一定的科学依据。

**关键词**:海拔;酶活性;微生物生物量

# Effects of different altitudes on soil microbial biomass and enzyme activities in *Pinus taiwanensis* forests on Daiyun Mountain, Fujian Province

ZHAO Panpan[1,2], ZHOU Jiacong[1,2], LIN Kaimiao[1,3], LIN Weisheng[1,2], YUAN Ping[1,2], ZENG Xiaomin[1,2], SU Ying[1,2], XU Jianguo[3], CHEN Yuehmin[1,2,*], YANG Yusheng[1,2]

1 *Key Laboratory for Humid Subtropical Eco-geographical Processes of the Ministry of Education, Fujian Normal University, Fuzhou* 350007, *China*

2 *Institute of Geography, Fujian Normal University, Fuzhou* 350007, *China*

3 *Daiyun Mountain National Nature Reserve Administration Bureau, Quanzhou* 362500, *China*

**Abstract**: Temperature, moisture, and other environmental factors change with altitude, which directly or indirectly can affect soil microbial biomass, community structure, and soil enzyme activity. However, research on the response of soil

**基金项目**:国家自然科学基金(31670620); 海峡联合基金项目(U1505233)

**收稿日期**:2018-05-11; **网络出版日期**:2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: ymchen@fjnu.edu.cn

enzyme activities in the alpine forest ecosystems of the subtropical regions is relatively limited. Daiyun Mountain is the largest *Pinus taiwanensis* germplasm resource in China. In the present study, *Pinus taiwanensis* at altitudes of 1300 m(L), 1450 m(M), and 1600 m(H) in the mid-subtropical Daiyun Mountain was used to study changes in soil microbial biomass and soil enzyme activities at different altitudes. The results showed that the effect of different altitudes on enzyme activity was generally weak in the B horizon, and cellulolytic enzymes activities (e.g., β-glucosidase (βG) and cellulolytic enzyme (CBH)) decreased significantly with increasing altitude in the A horizon, thus resulting in a decrease in soil soluble carbon (DOC) and microbial biomass carbon (MBC) with increasing altitudes. Although acid phosphatase activity (ACP) increased significantly with altitudes, there was no significant change in available phosphorus (AP) levels. In addition, microbial biomass nitrogen (MBN) and microbial biomass phosphorus (MBP) decreased significantly with increasing altitude. Redundancy analysis (RDA) showed that MBP and carbon/nitrogen (C/N) ratio were the most important factors determining soil enzyme activity in the A horizon, whereas soil water content (WC) and MBP levels played a major role in determining soil enzyme activity in the B horizon. This study showed that. in the phosphorus-limited subtropical region, inorganic phosphorus is easily fixed by iron and aluminum. MBP, can supplement available phosphorus in soil and become a major factor affecting enzyme activity in this area. Soil organic carbon and nitrogen decomposition related enzyme activities increased as decreasing altitude, which accelerated the turnover of soil carbon and nitrogen. Therefore, exploration of changes in enzyme activity at different altitudes provides a scientific basis for predicting soil carbon, nitrogen, and phosphorus cycling in mid-subtropical subalpine forest ecosystems, which provides a scientific basis for the management of *Pinus taiwanensis* forests in Daiyunshan Nature Reserve.

**Key Words**: altitudes; soil enzyme activities; soil microbial biomass

海拔梯度作为一种自然地理变化,会导致温度、光照、水分等多种环境因子的变化,进而直接或间接影响土壤微生物生物量、群落结构以及土壤酶活性[1-2]。其中土壤微生物生物量和土壤酶在碳源碳汇动态及通量变化、土壤养分转化和循环过程中具有不可代替的作用,是土壤生态系统代谢的重要动力[3]。土壤酶是催化土壤有机物质分解的蛋白质,主要来源于微生物、植物根系及动物的分泌释放。它常参与土壤中有机物质转化的全过程,直接或间接影响着土壤一系列的生物化学反应[4-5],对生态系统的物质循环产生重要影响[6-7]。

目前关于不同海拔梯度对森林土壤酶活性的影响并无统一定论。许多研究结果表明,随海拔梯度增加土壤酶活性下降,如 Lei 等人[8]研究发现,多酚氧化酶、过氧化物酶、门冬酰胺酶、蛋白酶、脲酶和碱性磷酸酶活性均随海拔梯度增加而下降;斯贵才等[9]在念青唐古拉山沼泽(4325—4956 m)也得出一致结论。这是因为土壤温度往往是影响土壤酶活性的重要环境因子[10],土壤温度上升影响土壤酶的动力学,从而影响土壤酶活性,增温后土壤酶活性显著增加[11-12]。但海拔梯度并非简单地反映温度的变化,随着海拔梯度许多环境因子会同时发生变化[13],如光照、水分、温度、土壤养分、凋落物质量、植物根系等[14],而这些变化又会造成区域小气候、土壤理化性质、植被类型等垂直地带性上的差异[2]。曹瑞等[15]在川西海拔 1563—3994 m 的高山峡谷区 5 个不同植被带(干旱河谷、干旱河谷山地森林交错带、亚高山针叶林、高山森林和高山草甸)研究发现随海拔升高有机层土壤中土壤蔗糖酶、脲酶及 ACP 酶活性呈现出先增加后减少再增加的变化特点。然而金裕华等[16]在武夷山不同海拔 4 个典型植被带(常绿阔叶林、针叶林、亚高山矮林以及高山草甸)研究发现土壤酶活性随海拔升高总体上呈上升趋势。不同海拔上不同植物类型所产生的凋落物及根系分泌物性状差异较大,在输入土壤中容易对微生物群落结构、功能及其多样性产生影响[17],进而影响土壤酶活性。因此,植被类型的差异可能会复杂化酶活性对海拔梯度的响应。本研究通过控制植被类型变量,探究土壤酶活性对海拔的响应,这对未来全球变化大背景下,森林土壤生态过程(如养分循环)具有积极指示作用。

黄山松(*Pinus taiwanensis*)又称台湾松,常绿针叶乔木,分布于中国东南部,是高山地绿化和用材的优良树种[18],也是亚热带地区的主要建群种。戴云山山脉是东南地区重要的生物多样性的基因库,也是中国最大

的黄山松种质基因基地[19],现已成为研究的热点区域[20-22]。因此,本研究以不同海拔黄山松林为研究对象,探究不同海拔对中亚热带黄山松森林土壤微生物生物量和土壤胞外酶酶活性有何影响及驱动酶活性变化的关键环境因子,以期为戴云山不同海拔梯度上黄山松林长期发展和管理提供科学依据。

## 1　试验区与试验设计

样地位于福建省泉州市戴云山自然保护区(25°38′—25°43′N,118°05′—118°05′E),该保护区地处中亚热带向南亚热带的过渡区域,是中国单位面积生物多样性程度最高的自然保护区之一。气候类型为亚热带海洋性季风气候,具有冬冷夏热,水热同期,湿润多雨等特点。年平均气温 20℃,年降水量达 1700—2000 mm,年平均相对湿度 80%[23]。2017 年 5 月,选取戴云山 3 个海拔 1300 m(L)、1450 m(M)、1600 m(H)样地条件基本相近的黄山松纯林,于每个海拔梯度设置 20 m×20 m 的标准样地,每个标准样地的主要优势树种均为黄山松,林内其他乔木较少,林下植被相似,L、M 海拔和 H 海拔相比灌木较多,林下灌木层优势树种以肿节少穗竹(*Oligostachyum oedogonatum*)为主,伴生有钝齿冬青(*Llex crenata Thunb*)、鹿角杜鹃(*Rhododendron latoucheae*)、窄基红褐柃(*Eurya rubiginosa var. attenuata*)和短尾越桔(*Vaccinium carlesii*)等;草本层以里白(*Hicriopteris glauca*)为主,伴生有德化假卫茅(*Microtropis dehuaensis*)、藜芦(*Veratrum nigrum*)、狗脊蕨(*Woodwardia japonica*)和黑莎草(*Gahnia tristis*)等,土壤均为花岗岩发育的黄壤。样地基本情况详见表 1。

**表 1　不同海拔土壤样地基本情况**

**Table 1　Summary of site characteristics along the elevation gradient**

| 样地名称 Site name | 海拔 Altitude/m | 经纬度 Longitude and latitude | 平均气温 Mean annual temp/℃ | 郁闭度 Crown density | 平均胸径 Mean diameter at breast height/cm | 平均树高 Mean height of tree /m | 林分密度 Stand density/(株/hm²) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| L | 1300 | 118°6′43″E　25°41′57″N | 17.15 | 0.65 | 17.23 | 10.19 | 750 |
| M | 1450 | 118°6′31″E　25°42′13″N | 16.20 | 0.60 | 12.05 | 10.83 | 2805 |
| H | 1600 | 118°6′36″E　25°42′50″N | 15.50 | 0.50 | 8.24 | 3.66 | 1514 |

L:海拔 1300m; M: 海拔 1450m; H:海拔 1600m

## 2　研究方法

### 2.1　土壤样品采集

在每个标准样地内随机布设 5 个 2 m×2 m 小样区,去除表面凋落物,每个小样区采用“S”型混合采样方法设置 5 个点混合取样,按土壤的发生层划分为淋溶层(A 层),取土深度约为 10 cm;淀积层(B 层),取土深度约为 10—25 cm。将采集的土壤样品迅速带回实验室保鲜。去除可见根系、石粒等及动植物残体后,将土壤过 2 mm 筛。然后将土样用四分法分为两部分,一部分鲜土用于土壤速效养分、含水率、土壤微生物生物量和土壤酶活性的测定;另一部分土壤室内自然风干后过 0.149 mm 筛,用于测定土壤总氮磷等基本理化指标。

### 2.2　土壤理化性质测定方法

土壤总碳、总氮用碳氮元素分析仪(Elementar Vario EL III,Elementar,德国)测定。总磷采用 $HClO_4$-$H_2SO_4$法[24]消解后,通过 0.45 μm 玻璃纤维过滤器(Q/IEF J01-1997,上海),并用连续流动分析仪(Skalar san++,Skalar,荷兰)测定。土壤 pH 通过玻璃电极 pH 计(STARTER 300,OHAUS,美国)测定,水土比为 2.5:1。土壤温度采用手持式长柄温度计(SK-250WP,SK Stoto,日本)测定。

### 2.3　土壤可溶性养分

土壤可溶性有机碳(DOC,dissolved organic carbon)和可溶性有机氮(DON,dissolved organic nitrogen),用去离子水为浸提液(水土比为 4:1),振荡离心后,经 0.45 μm 滤膜抽滤,用总有机碳分析仪(TOC-VCPH/CPN,日本)测定滤液中 DOC 含量,用连续流动分析仪(Skalar san++,荷兰)测定 DON 含量。以 2 mol/LKCL 为浸提

液,振荡离心后过滤,用连续流动分析仪(Skalar san++,荷兰)测定滤液中的土壤铵态氮($NH_4^+$-N)和硝态氮($NO_3^-$-N)含量。有效磷由 M3 浸提液[25]提取,并用 Skalar san++连续流动分析仪测定。

2.4 土壤微生物生物量碳、氮、磷测定

微生物生物量碳(MBC)和微生物生物量氮(MBN)采用氯仿熏蒸-$K_2SO_4$浸提法[25],最后用总有机碳分析仪(TOC-VCPH/CPN,日本)测定提取液中 MBC,用连续流动分析仪(Skalar san++,荷兰)测定 MBN。MBC 计算公式:$B_C = \Delta E_C / k_C$,式中:$\Delta E_C$为熏蒸与未熏蒸土壤有机碳含量的差值,$k_C$为转换系数,取值 0.45。MBN 计算公式:$B_N = \Delta E_N / k_N$,式中:$\Delta E_N$为熏蒸与未熏蒸土壤有机氮含量的差值,$k_N$为转换系数,取值 0.54。土壤微生物生物量磷(MBP)采用氯仿熏蒸-$NaHCO_3$浸提法[26],计算公式为:$B_P = \Delta E_P / k_P$,转换系数 $k_P$取值 0.40。

**2.5** 土壤酶活性测定

土壤酶活性参照 Saiya-Cork 和 Sinsabaugh[27]的方法提取和培养土壤中 6 种与碳、氮、磷循环相关的水解酶和氧化酶。用伞形酮(MUB)作为底物标示水解酶活性,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℃ 恒温培养,水解酶和氧化酶分别培养 4 h 和 18 h,用多功能酶标仪(SpectraMax M5,美国)测定其荧光度(水解酶)或吸光度(氧化酶)。6 种土壤酶的名称、缩写、编号、功能及所用标定底物见表 2。各种酶都通过预实验确定获得最大酶活性所需要的底物浓度和培养时间。

**表 2 土壤酶活性的种类、缩写、类型和所用底物**

**Table 2 The abbreviations, type and substrates of soil enzyme**

| 酶 Enzyme | 缩写 Abbreviation | 类型 Type | 底物 Substrate |
|---|---|---|---|
| β-葡萄糖苷酶 | βG | C-targeting hydrolytic | 4-MUB-β-D-glucoside |
| 纤维素水解酶 | CBH | C-targeting hydrolytic | 4-MUB-β-D-cellobioside |
| 多酚氧化酶 | PHO | C-targeting oxidase | L-DOPA |
| 过氧化物酶 | PEO | C-targeting oxidase | L-DOPA |
| β-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶(几丁质降解酶) | NAG | N-targeting hydrolytic | 4-MUB-N-acetyl-β-D-glucosaminide |
| 酸性磷酸酶 | ACP | P-targeting hydrolytic | 4-MUB-phosphate |

**2.6** 数据处理

数据经过 Microsoft Excel 2013 软件处理后,采用 SPSS 21.0 统计软件对不同海拔土壤各指标进行统计分析。采用单因素方差分析(one-way ANOVA)检验不同海拔处理之间土壤理化性质,土壤微生物生物量及土壤酶活性的差异显著性(Duncan 法,$\alpha = 0.05$);用双因素方差分析(two-way ANOVA)比较分析海拔和土层下土壤理化性质,土壤微生物生物量及土壤酶活性的差异显著性(Duncan 法,$\alpha = 0.05$)。采用 Canoco Software 5.0 软件以土壤理化性质及微生物生物量为解释变量,以土壤酶活性作为物种变量做冗余分析(Redundancy Analysis,RDA);绘图由 Origin 9.0 软件完成。

## 3 结果与分析

**3.1** 不同海拔对土壤理化性质的影响

在 A 层土壤中,随海拔升高,土壤含水量、土壤温度、土壤总碳含量、总氮和 C/N 均具有下降的趋势,尤其在 L 和 H 海拔之间具有显著差异($P<0.05$)(表 3)。随着海拔的升高,pH 呈现出下降的趋势,但未达到显著水平。在 B 层土壤中,海拔变化对 pH 和土壤温度无显著影响,但海拔升高显著降低土壤含水量、总碳、总氮、总磷和 C/N($P<0.05$)。

$NO_3^-$-N 含量在 A 和 B 两层均呈现出随海拔升高而下降的趋势。和 L 海拔相比,H 海拔 $NO_3^-$-N 含量下降幅度分别达 51.14%和 45.99%。随海拔升高,A 层土壤中 $NH_4^+$-N 含量无显著变化,而 B 层土壤中 $NH_4^+$-N 含量显著下降($P<0.05$)(表 3)。A 层土壤中 DOC 和 DON 含量最低值均出现在 M 海拔地区,呈现出一个先降后

升的趋势(表 3)。此外,海拔变化对土壤中的 AP 均无显著影响(表 3)。双因素方差分析表明海拔对土壤含水量、土壤温度、总碳、总氮、总磷、C/N、$NO_3^-$-N、$NH_4^+$-N、DOC 和 DON 具有极显著影响($P$<0.01),土层对所有的土壤理化性质均有极显著影响($P$<0.001),并且海拔×土层对总磷、C/N、DOC 和 DON 有显著的交互作用($P$<0.01)。

**表 3　不同海拔黄山松林土壤基本理化性质**

**Table 3　Basic physicochemical characteristic of soils in *Pinus taiwanensis Hayata* ecosystems at different altitudes**

| 土层 Soil layer<br>样地 Site | A 层 A horizon | | | B 层 B horizon | | | Two-way ANOVA | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | L | M | H | L | M | H | AE | HE | AE×HE |
| 酸碱性 pH | 4.26 a | 4.21 a | 4.10 a | 4.60 a | 4.59 ab | 4.47 b | ns | *** | ns |
| 土壤温度 Soil temperature/℃ | 14.18 a | 13.88 ab | 13.68 b | 12.38 a | 12.18 a | 12.10 a | ** | *** | ns |
| 含水率 WC/% | 65.56 a | 59.64 ab | 51.35 b | 38.20 a | 28.94 b | 27.19 b | ** | *** | ns |
| 总碳 TC/(g/kg) | 99.07 a | 81.58 a | 41.19 b | 34.88 a | 21.45 b | 5.26 c | *** | *** | ns |
| 总氮 TN/(g/kg) | 5.29 a | 4.64 a | 2.69 b | 2.07 a | 1.46 b | 0.64 c | *** | *** | ns |
| 总磷 TP/(g/kg) | 0.36 a | 0.38 a | 0.17 b | 0.23 a | 0.17 b | 0.13 c | *** | *** | ** |
| 碳氮比 C/N | 18.79 a | 17.23 a | 15.34 b | 16.86 a | 14.64 b | 8.68 c | *** | *** | *** |
| 有效磷 AP/(mg/kg) | 4.98 a | 6.20 a | 6.40 a | 1.62 a | 1.75 ab | 1.36 b | ns | *** | ns |
| 铵态氮 $NH_4^+$-N/(mg/kg) | 30.88 a | 28.31 a | 31.51 a | 9.04 a | 8.01 ab | 6.07 b | ns | *** | ns |
| 硝态氮 $NO_3^-$-N/(mg/kg) | 0.96 a | 0.64 b | 0.47 b | 0.58 a | 0.29 b | 0.31 b | *** | *** | ns |
| 可溶性有机碳 DOC/(mg/kg) | 626.00 a | 374.07 b | 527.81 ab | 96.31 a | 53.09 b | 76.56 ab | ** | *** | * |
| 可溶性有机氮 DON/(mg/kg) | 25.30 a | 16.02 b | 29.02 a | 2.19 b | 1.80 b | 3.39 a | *** | *** | ** |

A 层:淋溶层,B 层:淀积层.AE:海拔 Altitude effect; HE:土层 Horizon effect; AE×HE: 海拔和土层交互作用 interaction effect of altitude and horizon. 表中数据为平均值(标准差)($n$=5), 同一行不同小写字母表示同一土层不同海拔间差异显著($P$<0.05). ns, 表示无显著性影响; *, **, *** 分别代表 $P$<0.05, $P$<0.01, $P$<0.001. WC:含水率, Water content; TC:总碳, Total carbon; TN:总氮, Total nitrogen; TP:总磷, Total phosphorus; AP:有效磷, Available phosphorus; $NH_4^+$-N:铵态氮, Ammonium nitrogen; $NO_3^-$-N:硝态氮, Nitrate nitrogen; DOC:可溶性有机碳, Dissolved organic carbon; DON:可溶性有机氮, Dissolved organic nitrogen

### 3.2　不同海拔对微生物生物量的影响

土壤微生物生物量在不同海拔之间呈现出相同的变化趋势。除 A 层的 MBC 含量外,A 和 B 层土壤中 MBC、MBN、MBP 的含量随海拔升高均呈显著下降($P$<0.05,图 1)。海拔和土层对 MBC、MBN、MBP 均有显著影响($P$<0.05),此外海拔×土层只对 MBP 有显著的交互作用($P$<0.05)。

### 3.3　不同海拔对土壤酶活性的影响

整体而言,不同海拔梯度对 A 层土壤的酶活性影响显著,对 B 层土壤的酶活性影响整体较小(表 4)。随海拔升高 A 层土壤中 βG 和 CBH 活性显著下降($P$<0.05),和 L 海拔相比,H 海拔 βG 和 CBH 活性下降幅度分别达 36.87%和 42.79%,而 ACP 酶活性显著增加($P$<0.05),此外 PEO 酶活性在 L 海拔最低,而海拔效应对 NAG 无影响。B 层土壤中,M 海拔 βG、PEO、NAG 活性最小;而 CBH 和 ACP 酶活性随海拔梯度则无显著变化。海拔变化对 4 种水解酶和两种氧化酶活性均有显著影响,其中对 βG 和 PEO 达到极显著影响($P$<0.001)。除 PHO 以外,土层对其他酶均有极显著影响($P$<0.001)。海拔×土层对 6 种酶均有显著的交互作用($P$<0.05)。

### 3.4　土壤酶活性变化的 RDA 分析

以土壤酶活性作为响应变量,土壤理化性质和土壤微生物生物量作为环境解释变量,并结合不同海拔处理样点,分别对 A、B 两层土壤的酶活性进行冗余分析。

如图 2 所示,不同海拔梯度都按照一定的规律进行了很好的聚类,说明海拔显著影响了土壤酶活性。图 2 中共解释了 A 层土壤酶活性变异程度的 79.95%。其中 MBP 与第一轴呈明显正相关,解释了 A 层土壤酶变异的 47.40%,C/N 解释了该土层土壤酶变异的 12.50%,说明二者对 A 层土壤酶活性起着重要的作用。图 2 中共解释了 B 层土壤酶活性变异程度的 66.33%。而 MBP 和 WC 是解释度最高的 2 个环境因子,其中 WC 于

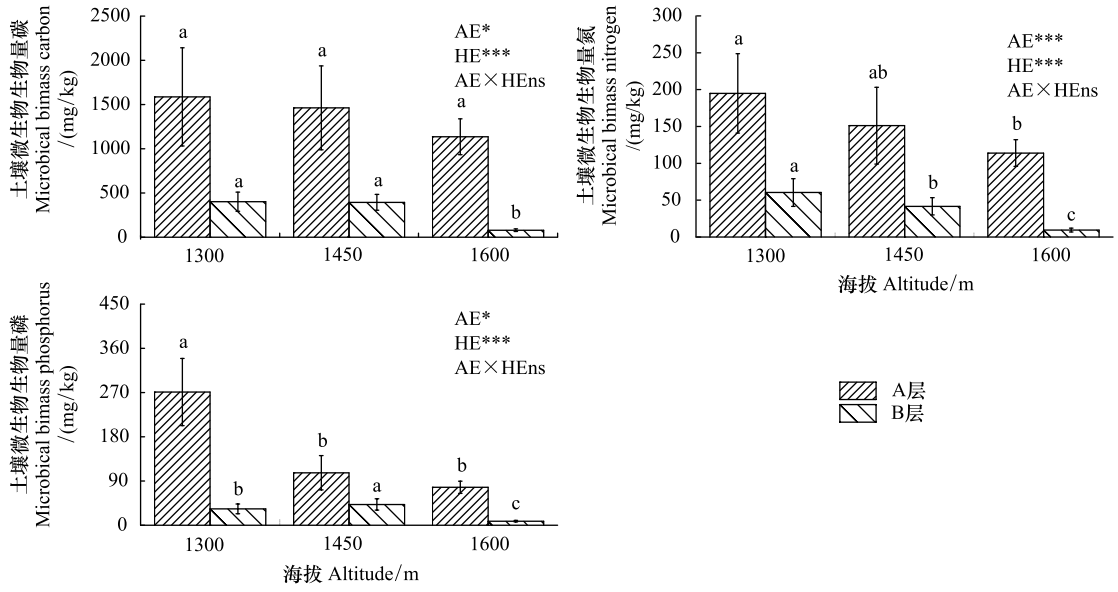


**图 1 不同海拔对土壤微生物生物量的影响**

**Fig.1 Effects of different altitudes on soil microbial biomass**

AE:海拔 Altitude effect;HE:土层 Horizon effect;AE×HE:海拔和土层交互作用 interaction effect of altitude and horizon. 表中数据为平均值±标准差(n=5),不同小写字母表示不同海拔相同土层之间差异显著($P$<0.05). ns, 表示无显著性影响;*, **, *** 分别代表 $P$<0.05, $P$<0.01, $P$<0.001

第一轴呈明显正相关,解释了 B 土层土壤酶变异的 27.80%,MBP 解释了 27.10%,说明两者对 B 层土壤酶活性起重要作用。

**表 4 不同海拔下土壤酶活性的变化**

**Table 4 Change of soil enzyme activities in different altitudes**

| 土层 Depth | 样地 Site | 酶 Enzyme(氧化酶 μmol $g^{-1}$ $h^{-1}$/水解酶 nmol $g^{-1}$ $h^{-1}$) | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | βG | CBH | PEO | PHO | NAG | ACP |
| A 层 A horizon | L | 62.70±10.83 a | 6.31±1.93 a | 0.72±0.11 b | 1.76±0.52 b | 27.41±8.46 a | 251.16±52.84 b |
| | M | 36.80±8.54 b | 4.76±1.06 ab | 8.91±1.49 a | 2.63±0.48 a | 28.22±4.27 a | 272.99±70.91 b |
| | H | 39.58±5.38 b | 3.61±1.16 b | 8.69±1.61 a | 1.31±0.33 c | 23.78±2.28 a | 401.55±113.62 a |
| B 层 B horizon | L | 12.48±4.25 a | 1.82±0.71 a | 11.06±3.33 a | 1.63±0.20 b | 14.71±3.14 a | 40.17±5.60 a |
| | M | 5.59±1.08 b | 1.11±0.34 a | 7.94±1.85 b | 1.72±0.27 b | 6.49±1.84 b | 28.08±3.05 a |
| | H | 7.03±0.24ab | 2.32±0.64 a | 11.49±2.57 a | 2.94±0.74 a | 10.87±3.60 a | 32.02±6.39 a |
| Two-way ANOVA | AE | *** | * | *** | ** | * | ** |
| | HE | *** | *** | *** | ns | *** | *** |
| | AE×HE | *** | ** | *** | *** | ** | ** |

AE:海拔, Altitude effect; HE:土层, Horizon effect; AE×HE:海拔和土层交互作用, Interaction effect of altitude and horizon. 表中数据为平均值±标准差($n$=5), 同一列不同小写字母表示同一土层不同海拔间差异显著. ns, 表示无显著性影响;*, **, *** 分别代表 $P$<0.05, $P$<0.01, $P$<0.001. βG: β-葡萄糖苷酶, β-1,4-glucosidase; CBH: 纤维素水解酶, Cellobiohydrolase; PHO: 多酚氧化酶, Polyphenol oxidase; PEO: 过氧化物酶, Peroxidase; NAG: β-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶; ACP: 酸性磷酸酶, Acid phosphatase

## 4 讨论

### 4.1 不同海拔下土壤理化性质变化

N、P 均是植物生长所必需的大量营养元素,在植物生长、发育和繁殖等过程中有着重要的作用。和 L 海拔相比,H 海拔地区 TN 和 TP 养分含量显著较低,因为 H 海拔黄山松植株矮小,凋落物归还量较少,同时植被

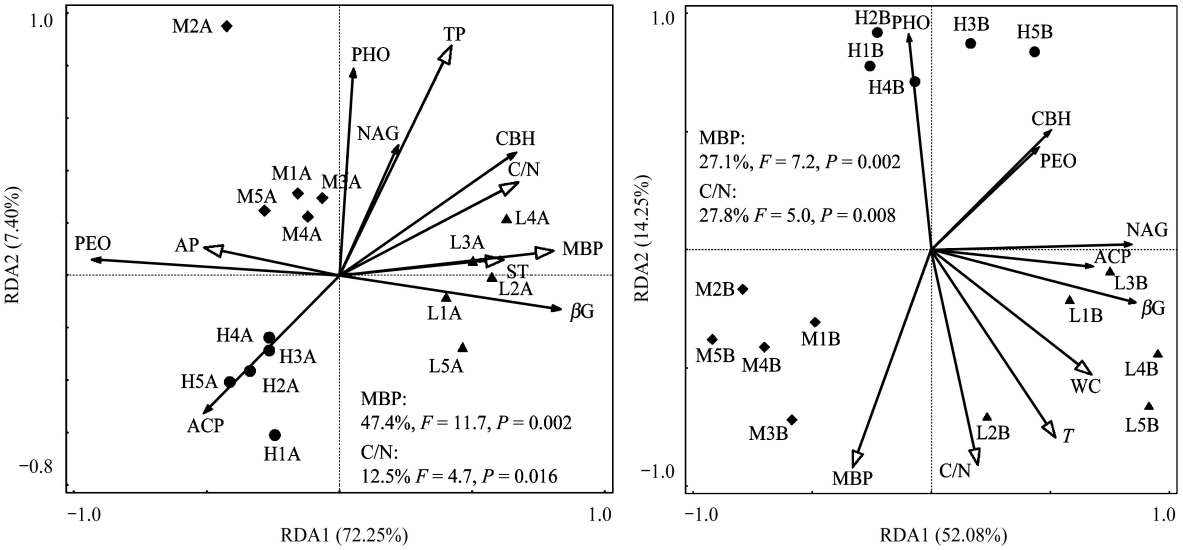


**图 2　不同海拔对 A 层和 B 层土壤酶活性影响的冗余分析**

**Fig.2　Correlations of soil enzyme activities in A and B horizons to soil properties as determined by redundancy analysis** (RDA)

LA/B:1300 m 海拔 A/B 层; MA/B:1450 m 海拔 A/B 层; HA/B:1600 m 海拔 A/B 层. MBP:微生物生物量磷, Microbial biomass phosphorus; TP:总磷, Total phosphorus; AP:有效磷, Available phosphorus; WC:含水率, Water content; C/N:碳/氮, Carbon/nitrogen

的稀疏增加土壤养分淋失的风险。本研究发现,$NH_4^+$-N 是本地区有效氮的主要形式,这和 Zhang 等[28]的研究结果一致。主要原因是 $NH_4^+$-N 可能被粘土矿物和有机胶体吸收固定,$NO_3^-$-N 易受到降水量变化的影响,比 $NH_4^+$-N 更容易随降水淋溶。随海拔升高 $NH_4^+$-N 无显著变化,$NO_3^-$-N 含量显著下降(表 3),这与赵盼盼等[29]在亚热带杉木增温样地、Zhang 等[28]在温带松嫩草原地区和 Melillo 等[30]在温带森林研究结论一致,可能是因为在 L 海拔地区温度较高,温度上升能显著提高土壤有机氮矿化速率和净硝化速率[31-32],而在 H 海拔地区土壤温度和土壤含水量相对较低,抑制了硝化细菌活性,阻碍氮素的硝化速率,而造成 $NO_3^-$-N 的含量显著下降。A 层土壤中 ACP 酶的活性随海拔升高而增强(表 4),使更多的有机磷矿化为无机磷,释放到土壤中,但土壤中的无机磷主要与铁、铝、钙氧化物以结晶和非结晶形式存在联系,这种磷占热带地区总磷含量的很大比例,且大部分不能被植物吸收利用[33-34],导致不同海拔梯度下 AP 并无显著变化(表 3)。DOC 既是微生物新陈代谢的产物又是微生物可利用的底物[35]。本研究发现,土壤纤维素水解酶活性随海拔升高呈下降趋势,一定程度上意味着微生物活性也有所下降,使得 DOC 随海拔升高整体呈现一个下降趋势。此外由于 L 海拔地区土壤含水量较高,湿季降水增多提高了土壤有效碳库量和土壤微生物活性[36],进而促进微生物新陈代谢产物 DOC 含量增加。

### 4.2　不同海拔下土壤微生物生物量的变化

土壤微生物生物量是土壤微生物发挥作用的重要基础,由于其周转快、灵敏度高,可以反映土壤肥力和土壤环境质量的微小变化[37]。可以作为非稳定性有机碳的指示器[38-39],是生态系统重要的活性炭库和养分库,对水热环境条件变化敏感[40-41]。本研究发现 MBC、MBN 和 MBP 含量都随海拔升高呈下降趋势,这与 Hamilton 和 Frank[42]研究结果相似。L 地区土壤温度较高,提高土壤温度能够促进根系生长[43],增加根系分泌物,微生物生物量随之增加,另一方面土壤温度升高促进了微生物繁殖,提高了微生物活性,使微生物分解有机质作用加强,因此增加了微生物生物量。还有研究表明,土壤有机质含量是影响土壤微生物量的重要因素[44-45],胡宗达等[46]研究发现,MBC、MBN 与 SOC 和 TN 含量间存在良好的正相关关系。本研究 H 海拔的 A 层 TC 和 TN 含量相比于 L 海拔较低,这也可能导致该海拔下 A 层土壤 MBC 和 MBN 含量最低的原因。A 和 B 两层微生物生物量总体变化趋势一致。曹瑞等[15]在海拔 1563—3994 m 的川西高山峡谷区得出类似的结果,研究也表明矿质层中 MBC、MBN 的总体变化趋势与有机层基本一致。

**4.3** 土壤酶活性对不同海拔的响应

土壤酶常作为微生物代谢的指标,在生态系统养分循环中起着重要的作用[47]。βG 和 CBH 酶是纤维素水解酶类,它们的活性与纤维素分解的快慢密切相关。其中 βG 酶是土壤有机碳变化的重要指标,被认为是土壤中主要的碳素获得酶之一[48]。PEO 和 PHO 酶是木质素降解酶类,它们是土壤中主要的木质素降解酶[49]。NAG 酶主要参与分解土壤中的几丁质,被认为是主要的 N 素获得酶之一[48]。ACP 酶活性的高低影响土壤有机磷的矿化,是酸性土壤中最重要的磷素获得酶[48]。

随海拔梯度升高,A 层土壤中,与 C、N 相关水解酶(βG、CBH、NAG)均有下降趋势,其中 βG、CBH 达到显著降低,土壤养分状况是土壤水解酶活性的重要影响因子[50],并且在土壤养分含量高的地方,土壤水解酶活性也高[51]。因为可利用养分为土壤微生物和土壤水解酶生产供应能量[52]。因此本研究中 C、N 水解酶的活性与 DOC、$NO_3^-$-N 等速效 C、N 养分含量成正相关。此外随海拔升高与 P 相关的 ACP 酶活性显著增加,这和陈双林等[53]在福建漳州不同海拔毛竹林研究结果一致。土壤磷素是植物生长最重要的营养元素之一[54],也是热带和亚热带森林生产力的主要限制因素[55-57]。为了满足资源相对贫瘠地区磷素的正常供应,通过增加 ACP 酶活性,产生出更多的有效磷,通过生物固持和吸收等多种方式被黄山松所利用,因此有效磷随海拔升高并无下降。而随海拔下降 PHO 出现先上升后下降的趋势,这种结果可能表明山地生态系统的复杂性。在 B 层土壤中,不同海拔梯度对 C、N、P 相关的水解酶活性(CBH、ACP、NAG)并无显著影响,由于深层土壤微生物活性较低,受土壤温度的影响不显著,也可能与底层土壤有机质含量及养分有效性较低有关。和 L 海拔地区相比,H 海拔地区与 C 相关的木质素降解酶的活性均有上升趋势,其中 PHO 酶活性达到显著水平,这与 Lei 等人[8]研究结果相同,因此 L 海拔地区中更多木质素和水溶性酚酸类化合物可能被木质素降解酶降解,从而降低碳储存[58]。

**4.4** 驱动土壤酶活性变化的关键因子

已有研究表明,土壤酶活性主要是受温度、水分[59]、微生物生物量[60]、pH 和养分有效性[61]、真菌/细菌比[62-63]以及地上优势种植物种类[64]的影响。在本研究中发现 MBP 和 C/N 是驱动 A 层土壤酶活性变化的主要因子,WC 和 MBP 是驱动 B 层土壤酶活性变化的主要因子,MBP 均是驱动两层土壤酶活性变化的重要因子。有研究者通过微生物-酶模型表明土壤微生物生物量在土壤 C、N 周转中起重要作用[65]。Gao 等[66]研究表明养分相对缺少的环境下,MBC 等养分的状况是决定酶活性强弱的主导因素。而本地区是磷限制地区,随海拔升高,磷素含量显著下降,缺磷现象加剧,MBP 常作为磷的一种有效库,具有决定作用,可以对土壤中的有效磷进行补充,因此这可以解释 MBP 是决定本地区酶活性的关键因子。另外 C/N 也是影响 A 层土壤酶活性的重要因子,随海拔升高,C/N 显著下降,与参与 C、N 循环相关的 βG,NAG,CBH 呈现正相关关系,有研究表明土壤 C/N 较低时有机质具有较快的矿化作用[67],H 海拔地区 C/N 较低,表明该海拔梯度内有机质分解的速度较快,因而 H 海拔地区 A 层土壤的有效氮和 DON 含量较高。海拔是一个综合性的环境因素,亚热带山地受到复杂地形因子的影响,温度等因子共同影响土壤养分循环及微生物活动。

WC 和 MBP 是驱动 B 层土壤酶活性变化的主要因子。本研究发现随海拔升高,土壤 WC 显著降低,其与 βG,CBH,NAG 之间有很强的正相关关系。A′Bear 等人[68]研究也得出类似的结果,含水量增加,土壤胞外酶酶活性也随之增加,这可能是因为酶的流动性随含水量增加而增加,使酶与底物有效接触面积增大,酶活性随之增加。此外,水分是影响土壤微生物量的重要生态因素,缺水情况下微生物的繁殖会受到抑制,从而限制了酶活性。Hackl 等人[69]也发现土壤水分是土壤酶活性变化的重要驱动因素。因此,在养分有效性较低的 B 层土壤,水分比养分对微生物功能的约束作用更为突出。随海拔降低,提高了土壤总碳、总氮、$NO_3^-$-N、DOC 等含量和微生物生物量,促进了土壤有机碳、氮分解的相关酶活性,从而加速了土壤碳、氮周转。因此,探究不同海拔梯度酶活性变化为预测中亚热带亚山地森林生态系统土壤碳、氮、磷养分循环提供了一定的科学依据。

**参考文献(References):**

[1] Fierer N, McCain C M, Meir P, Zimmermann M, Rapp J M, Silman M R, Knight R. Microbes do not follow the elevational diversity patterns of

plants and animals. Ecology, 2011, 92(4): 797-804.

[2] Gaston K J. Global patterns in biodiversity. Nature, 2000, 405(6783): 220-227.

[3] 卫云燕, 尹华军, 刘庆, 黎云祥. 气候变暖背景下森林土壤碳循环研究进展. 应用与环境生物学报, 2009, 15(6): 888-894.

[4] 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 Indicators, 2012, 18: 540-551.

[5] Shackle V, Freeman C, Reynolds B. Exogenous enzyme supplements to promote treatment efficiency in constructed wetlands. Science of the Total Environment, 2006, 361(1/3): 18-24.

[6] Rutigliano F A, Castaldi 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.

[7] Freeman C, Liska G, Ostle N J, Lock M A, Hughes S, Reynolds B, Hudson J. Enzymes and biogeochemical cycling in wetlands during a simulated drought. Biogeochemistry, 1997, 39(2): 177-187.

[8] Lei T Z, Si G C, Wang J, Zhang G X. Microbial communities and associated enzyme activities in alpine wetlands with increasing altitude on the Tibetan Plateau. Wetlands, 2017, 37(3): 401-412.

[9] 斯贵才, 王建, 夏燕青, 袁艳丽, 张更新, 雷天柱. 念青唐古拉山沼泽土壤微生物群落和酶活性随海拔变化特征. 湿地科学, 2014, 12(3): 340-348.

[10] Kiss S, Pasca D, Dragan-Bularda M. Enzymology of Disturbed Soils, Volume 26. Amsterdam: Elsevier Science, 1998: 1367-1368.

[11] Allison S D, Treseder K K. Warming and drying suppress microbial activity and carbon cycling in boreal forest soils. Global Change Biology, 2008, 14(12): 2898-2909.

[12] 王学娟, 周玉梅, 江肖洁, 韩士杰. 增温对长白山苔原土壤微生物群落结构的影响. 生态学报, 2014, 34(20): 5706-5713.

[13] 张地, 张育新, 曲来叶, 张霜, 马克明. 海拔对辽东栎林地土壤微生物群落的影响. 应用生态学报, 2012, 23(8): 2041-2048.

[14] Wang S J, Ruan H H, Wang B. Effects of soil microarthropods on plant litter decomposition across an elevation gradient in the Wuyi Mountains. Soil Biology and Biochemistry, 2009, 41(5): 891-897.

[15] 曹瑞, 吴福忠, 杨万勤, 徐振锋, 谭波, 王滨, 李俊, 常晨晖. 海拔对高山峡谷区土壤微生物生物量和酶活性的影响. 应用生态学报, 2016, 27(4): 1257-1264.

[16] 金裕华, 汪家社, 李黎光, 阮宏华, 徐自坤, 韩凌云. 武夷山不同海拔典型植被带土壤酶活性特征. 生态学杂志, 2011, 30(9): 1955-1961.

[17] van de Voorde T F J, van der Putten W H, Bezemer T M. Intra- and interspecific plant-soil interactions, soil legacies and priority effects during old-field succession. Journal of Ecology, 2011, 99(4): 945-953.

[18] Li Z J, Taylor J E, Hou C L. An unusual *Lophodermium* species on needles of *Pinus taiwanensis* from China. Mycological Progress, 2016, 15(12): 1229-1237.

[19] 祁丽霞, 刘金福, 黄嘉航, 苏松锦, 洪伟, 唐蓉, 周姗姗. 戴云山黄山松、马尾松针叶抗氧化酶活性的海拔梯度分布格局. 福建农林大学学报: 自然科学版, 2016, 45(1): 35-41.

[20] 付达靓, 刘金福, 黄志森, 洪伟, 郑世群, 代立春. 戴云山国家级自然保护区罗浮栲群落特征. 福建林学院学报, 2009, 29(2): 131-134.

[21] 刘金福, 黄志森, 付达靓, 洪伟, 郑世群, 陈金英, 吴则焰. 戴云山罗浮栲群落维管植物组成及其地理成分研究. 植物科学学报, 2010, 28(1): 27-33.

[22] 郑世群, 刘金福, 黄志森, 郑新娟, 洪伟, 徐道炜, 吴则焰, 何中声. 戴云山罗浮栲林主要乔木树种营养生态位研究. 热带亚热带植物学报, 2012, 20(2): 177-183.

[23] 袁磊, 李文周, 陈文伟, 张金波, 蔡祖聪. 戴云山国家级自然保护区大气氮沉降特点. 环境科学, 2016, 37(11): 4142-4146.

[24] Carter M R. Soil Sampling and Methods of Analysis. Florida: The Chemical Rubber Company Press, 1993.

[25] Vance E D, Brookes P C, Jenkinson D S. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. Soil Biology and Biochemistry, 1987, 19(6): 703-707.

[26] 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.

[27] 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.

[28] Zhang N Y, Guo R, Song P, Guo J X, Gao Y Z. Effects of warming and nitrogen deposition on the coupling mechanism between soil nitrogen and phosphorus in Songnen Meadow Steppe, northeastern China. Soil Biology and Biochemistry, 2013, 65: 96-104.

[29] 赵盼盼, 高金涛, 郑蔚, 贝昭贤, 刘志江, 熊德成, 叶旺敏, 曾晓敏, 袁萍, 杨舟然, 陈岳民, 杨玉盛. 短期增温对中亚热带杉木人工幼林土壤氮磷耦合作用的影响. 生态学报, 2018, 38(8): 2829-2837.

[30] Melillo J M, Butler S, Johnson J, Mohan J, Steudler P, Lux H, Burrows E, Bowles F, Smith R, Scott L, Vario C, Hill T, Burton A, Zhou YM, Tang J. Soil warming, carbon-nitrogen interactions, and forest carbon budgets. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2011, 108(23): 9508-9512.

[31] Kaye J P, Binkley D, Rhoades C. Stable soil nitrogen accumulation and flexible organic matter stoichiometry during primary floodplain succession. Biogeochemistry, 2003, 63(1): 1-22.

[32] 高建梅, 董丽媛, 胡古, 沙丽清. 哀牢山中山湿性常绿阔叶林土壤氮转化的海拔效应. 生态学杂志, 2011, 30(10): 2149-2154.

[33] Fontes M P F, Weed S B. Phosphate adsorption by clays from Brazilian Oxisols: relationships with specific surface area and mineralogy. Geoderma, 1996, 72(1/2): 37-51.

[34] Gama-Rodrigues A C, Sales M V S, Silva P S D, Comerford N B, Cropper W P, Gama-Rodrigues E F. An exploratory analysis of phosphorus transformations in tropical soils using structural equation modeling. Biogeochemistry, 2014, 118(1/3): 453-469.

[35] 王娇月, 宋长春, 王宪伟, 王丽丽. 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, 2011, 33(2): 442-452.

[36] 李忠佩, 张桃林, 陈碧云. 可溶性有机碳的含量动态及其与土壤有机碳矿化的关系. 土壤学报, 2004, 41(4): 544-552.

[37] 胡嵩, 张颖, 史荣久, 韩斯琴, 李慧, 徐慧. 长白山原始红松林次生演替过程中土壤微生物生物量和酶活性变化. 应用生态学报, 2013, 24(2): 366-372.

[38] Rui Y C, Wang S P, Xu Z H, Wang Y F, Chen C R, Zhou X Q, Kang X M, Lu S B, Hu Y G, Lin Q Y, Luo C Y. Warming and grazing affect soil labile carbon and nitrogen pools differently in an alpine meadow of the Qinghai-Tibet Plateau in China. Journal of Soils and Sediments, 2011, 11(6): 903-914.

[39] Zhou X Q, Chen C R, Wang Y F, Xu Z H, Hu Z Y, Cui X Y, Hao Y B. Effects of warming and increased precipitation on soil carbon mineralization in an Inner Mongolian grassland after 6 years of treatments. Biology and Fertility of Soils, 2012, 48(7): 859-866.

[40] Edwards K A, McCulloch J, Kershaw G P, Jefferies R L. Soil microbial and nutrient dynamics in a wet Arctic sedge meadow in late winter and early spring. Soil Biology and Biochemistry, 2006, 38(9): 2843-2851.

[41] 杨玉莲, 吴福忠, 何振华, 徐振锋, 刘洋, 杨万勤, 谭波. 雪被去除对川西高山冷杉林冬季土壤微生物生物量碳氮和可培养微生物数量的影响. 应用生态学报, 2012, 23(7): 1809-1816.

[42] Hamilton III E W, Frank D A. Can plants stimulate soil microbes and their own nutrient supply? Evidence from a grazing tolerant grass. Ecology, 2001, 82(9): 2397-2402.

[43] Uselman S M, Qualls R G, Thomas R B. Effects of increased atmospheric $CO_2$, temperature, and soil N availability on root exudation of dissolved organic carbon by a N-fixing tree (*Robinia pseudoacacia* L.). Plant and Soil, 2000, 222(1/2): 191-202.

[44] Powlson D S, Prookes P C, Christensen B T. Measurement of soil microbial biomass provides an early indication of changes in total soil organic matter due to straw incorporation. Soil Biology and Biochemistry, 1987, 19(2): 159-164.

[45] Lovell R D, Jarvis S C, Bardgett R D. Soil microbial biomass and activity in long-term grassland: effects of management changes. Soil Biology and Biochemistry, 1995, 27(7): 969-975.

[46] 胡宗达, 刘世荣, 史作民, 刘兴良, 何飞. 川滇高山栎林土壤氮素和微生物量碳氮随海拔变化的特征. 林业科学研究, 2012, 25(3): 261-268.

[47] 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.

[48] Zhou X Q, Chen C R, Wang Y F, Xu Z H, Han H Y, Li L H, Wan S Q. Warming and increased precipitation have differential effects on soil extracellular enzyme activities in a temperate grassland. Science of the Total Environment, 2013, 444: 552-558.

[49] Sinsabaugh R L. Phenol oxidase, peroxidase and organic matter dynamics of soil. Soil Biology and Biochemistry, 2010, 42(3): 391-404.

[50] Xu Z W, Yu G R, Zhang X Y, Ge J P, He N P, Wang Q F, Wang D. The variations in soil microbial communities, enzyme activities and their relationships with soil organic matter decomposition along the northern slope of Changbai Mountain. Applied Soil Ecology, 2015, 86: 19-29.

[51] Wallenius K, Rita H, Mikkonen A, Lappi K, Lindström K, Hartikainen H, Raateland A, Niemi R M. Effects of land use on the level, variation and spatial structure of soil enzyme activities and bacterial communities. Soil Biology and Biochemistry, 2011, 43(7): 1464-1473.

[52] 郭志明, 张心昱, 李丹丹, 董文亭, 李美玲. 温带森林不同海拔土壤有机碳及相关胞外酶活性特征. 应用生态学报, 2017, 28(9): 2888-2896.

[53] 陈双林, 郭子武, 杨清平. 毛竹林土壤酶活性变化的海拔效应. 生态学杂志, 2010, 29(3): 529-533.

[54] Vincent A G, Schleucher J, Gröbner G, Vestergren J, Persson P, Jansson M, Giesler R. Changes in organic phosphorus composition in boreal forest humus soils: the role of iron and aluminium. Biogeochemistry, 2012, 108(1/3): 485-499.

[55] Ågren G I, Wetterstedt J Å M, Billberger M F K. Nutrient limitation on terrestrial plant growth—modeling the interaction between nitrogen and phosphorus. New Phytologist, 2012, 194(4): 953-960.

[56] Gnankambary Z, Ilstedt U, Nyberg G, Hien V, Malmer A. Nitrogen and phosphorus limitation of soil microbial respiration in two tropical agroforestry parklands in the South-Sudanese zone of Burkina Faso: the effects of tree canopy and fertilization. Soil Biology and Biochemistry, 2008, 40(2): 350-359.

[57] Hu B, Yang B, Pang X Y, Bao W K, Tian G L. Responses of soil phosphorus fractions to gap size in a reforested spruce forest. Geoderma, 2016, 279: 61-69.

[58] Fenner N, Freeman C, Reynolds B. Hydrological effects on the diversity of phenolic degrading bacteria in a peatland: implications for carbon cycling. Soil Biology and Biochemistry, 2005, 37(7): 1277-1287.

[59] Sardans J, Peñuelas J, Estiarte M. 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, 2008, 39(2): 223-235.

[60] Bell T H, Klironomos J N, Henry H A L. Seasonal responses of extracellular enzyme activity and microbial biomass to warming and nitrogen addition. Soil Science Society of America Journal, 2010, 74(3): 820-828.

[61] Stark S, Männistö M K, Eskelinen A. Nutrient availability and pH jointly constrain microbial extracellular enzyme activities in nutrient-poor tundra soils. Plant and Soil, 2014, 383(1/2): 373-385.

[62] Frey S D, Drijber R, Smith H, Melillo J. Microbial biomass, functional capacity, and community structure after 12 years of soil warming. Soil Biology and Biochemistry, 2008, 40(11): 2904-2907.

[63] Zhang W, Parker K M, Luo Y, Wan S, Wallace L L, Hu S. Soil microbial responses to experimental warming and clipping in a tallgrass prairie. Global Change Biology, 2005, 11(2): 266-277.

[64] Kardol P, Cregger M A, Campany C E, Classen A T. Soil ecosystem functioning under climate change: plant species and community effects. Ecology, 2010, 91(3): 767-781.

[65] Campbell J L, Mitchell M J, Groffman P M, Christenson L M, Hardy J P. Winter in northeastern North America: a critical period for ecological processes. Frontiers in Ecology and the Environment, 2005, 3(6): 314-322.

[66] Gao J T, Wang E X, Ren W L, Liu X F, Chen Y, Shi Y W, Yang Y S. Effects of simulated climate change on soil microbial biomass and enzyme activities in young Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) in subtropical China. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(4): 272-278.

[67] 王绍强, 于贵瑞. 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征. 生态学报, 2008, 28(8): 3937-3947.

[68] A′Bear A D, Jones T H, Kandeler E, Boddy L. Interactive effects of temperature and soil moisture on fungal-mediated wood decomposition and extracellular enzyme activity. Soil Biology and Biochemistry, 2014, 70: 151-158.

[69] Hackl E, Pfeffer M, Donat C, Bachmann G, Zechmeister-Boltenstern S. Composition of the microbial communities in the mineral soil under different types of natural forest. Soil Biology and Biochemistry, 2005, 37(4): 661-671.