DOI: 10.5846/stxb201905171016

胡汗,马寰菲,白红英,郭垚鑫,任成杰,赵发珠.秦岭太白山不同林带土壤微生物呼吸速率及其影响因素.生态学报,2021,41(1):135-148. Hu H, Ma H F, Bai H Y, Guo Y X, Ren C J, Zhao F Z.The soil microbial respiration rate and its influencing factors in different forest belts of Taibai Mountain, Qinling Mountains.Acta Ecologica Sinica,2021,41(1):135-148.

秦岭太白山不同林带土壤微生物呼吸速率及其影响 因素

胡 汗^{1,2},马寰菲^{1,2},白红英²,郭垚鑫³,任成杰⁴,赵发珠^{1,2,*}

1 陕西省地表系统与环境承载力重点实验室,西安 710127

2 西北大学城市与环境学院,西安 710127

3 西北大学生命科学学院,西安 710127

4 西北农林科技大学,杨凌 712100

摘要:为探究森林土壤微生物呼吸对温度的敏感性及其影响因素,在太白山选取典型的4个不同海拔的林带(锐齿栎林、辽东栎林、红桦林、牛皮桦林)的0—10 cm 表层土壤为对象,分别在15、25、35 ℃下进行控温培养实验并测量其土壤呼吸速率、微生物量和胞外酶活性等指标。结果表明:1)在1—20 d与20—72 d时的微生物呼吸速率分别呈现波动下降趋势与缓慢下降趋势,相比于其初始速率平均下降了68%与90%;表明高温在短期内促进土壤呼吸;2)太白山地区土壤温度敏感系数(*Q*₁₀)随温度的升高而降低;3)在培养过程中,出现15℃和25℃下微生物量先增多后减少,35℃下微生物量一直减少的现象,并且胞外酶是影响土壤微生物呼吸的重要因素,其中*BG*(β-葡萄糖苷酶)是胞外酶中最重要的影响因子;4)培养72 d以后,*BG*已无法为微生物生长繁殖提供充足的碳,在25℃和35℃下,由*BX*(β-木糖苷酶)提供的碳已成为微生物生长繁殖的重要碳源之一。在15℃和25℃下,N 是培养前期限制土壤呼吸的因素,C 是后期限制因素;在35℃下,N 一直是限制土壤呼吸的因素。在15℃和35℃下,土壤呼吸不存在P 限制;在25℃的培养前期,P 是限制土壤呼吸的因子,而在培养后期不存在P 限制。本研究结果阐明抑制土壤碳排放的关键在于抑制土壤微生物呼吸,揭示了在胞外酶驱动下的土壤碳循环特征,为准确预测全球未来气候变化的趋势提供理论基础。

关键词:土壤微生物呼吸;林带;温度;胞外酶;控温培养

The soil microbial respiration rate and its influencing factors in different forest belts of Taibai Mountain, Qinling Mountains

HU Han^{1,2}, MA Huanfei^{1,2}, BAI Hongying², GUO Yaoxin³, REN Chengjie⁴, ZHAO Fazhu^{1,2,*}

1 Shaanxi Key Laboratory of Earth Surface System and Environmental Carrying Capacity, Northwest University, Xi'an 710127, China

2 College of Urban and Environmental Sciences, Northwest University, Xi'an 710127, China

3 College of Life Sciences, Northwest University, Xi'an 710127, China

4 College of Agronomy, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, China

Abstract: Soil microbial respiration is a major source of CO_2 efflux to the atmosphere from forest ecosystems and plays a decisive role in predicting future global climate change. A typical temperate forest ecosystem, the Taibai Mountain contains a mosaic of stands with various attitudes. The objective of the present study was to investigate the trends and influencing factors of microbial respiration in temperate forest soils without external carbon input. In the Taibai Mountain, 0–10 cm

基金项目:国家自然科学基金青年基金(41601578);中国博士后特别资助(2018T111089);森林生态系统可持续经营教育部重点实验室(东北林 业大学)开发基金(KFJJ2019ZD01)

收稿日期:2019-05-17; 网络出版日期:2020-11-20

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: zhaofazhu@ nwu.edu.cn

http://www.ecologica.cn

topsoil of typical forest belts of different altitudes (*Quercus aliena var. acuteserrata*, *Q. liaotungensis*, *Betula albosinensis*, and *B. albosinensis var. septentrionalis*) were sampled and incubated at 15 °C, 25 °C, and 35 °C. The microbial respiration rate showed a fluctuating downward trend and a slowly decreasing trend at Days 1—20 and Days 20—72, with a 68% and 90% decrease compared to the initial rate, respectively. Thus, high temperature promoted soil respiration in the short term whereas it retarded soil respiration in the long term. The temperature sensitivity index (Q_{10}) of the soil in the Taibai Mountain decreased with warming. Microbial biomass increased initially and then decreased during the incubation at 15 °C and 25 °C, whereas it decreased throughout the incubation at 35 °C. Furthermore, *BG* (β -1,4-glucosidase) was the most important extracellular enzyme affecting microbial respiration. After 72 days of incubation, *BG* failed to provide adequate carbon for microbial growth and reproduction. At 25 °C and 35 °C, the carbon provided by *BX* (β -1,4-xylosidase) became one of the most important carbon sources for microbial growth and reproduction. At 15 °C and 25 °C, N was the limiting factor of soil respiration throughout the incubation At 15 °C and 35 °C, there was no P limitation for soil respiration for soil respiration throughout the incubation. At 15 °C and 35 °C, there was no P limitation for soil respiration; however, P was a limiting factor for soil respiration during the key to limiting soil carbon emissions is to retard soil microbial respiration, with extracellular enzyme significantly influencing soil microbial respiration.

Key Words: soil microbial respiration; forest type; temperature; extracellular enzyme; temperature-controlled incubation

土壤呼吸(*R_s*)是陆地生态系统碳循环的重要环节,也是土壤碳库向大气输出碳的主要途径^[1]。通过土壤呼吸,土壤每年向大气排放的碳达到 68—98 Pg^[2],大约是全球化石燃料燃烧所排放的碳的 10 倍^[3]。而森林土壤作为陆地生态系统中最大的有机碳库(约 800—1200 Pg C),其含量约占全球土壤碳库的 40%^[4-5],大约是大气碳库的 1.2 倍,植被碳库的 2 倍,在全球的碳循环中起到关键作用^[6-7]。因此,即使森林的土壤呼吸发生微小的变化,都会对大气中 CO₂含量和全球的碳平衡产生重大影响^[8-9]。降低森林土壤的有机碳排放,增加其固碳能力无疑是研究者目前面对的重要课题^[10-11]。

土壤呼吸主要由微生物呼吸和根系呼吸产生^[12]。研究表明,根系呼吸提供的 CO,在土壤呼吸中占 30%—50%^[13],但是由于抑制根系呼吸会导致植被冠层光合作用的减弱^[14],并且微生物呼吸对温度等环境因 子的变化更为敏感,因此降低土壤的碳排放的关键在于抑制土壤微生物呼吸。微生物作为土壤中最活跃的部 分,其呼吸作用具有非常明显的时间与空间上的差异性[15]。较多研究结果表明微生物呼吸是由土壤温度、土 壤湿度、土壤类型等诸多因素的共同控制^[16-17]。例如, Stielstra^[18]认为土壤温度和湿度是影响微生物呼吸的 重要因子;Liu^[19]的研究表明土壤中微生物群落结构的差异会影响微生物呼吸的大小。并且 Sinsabaugh^[20]的 研究证实微生物所分泌的胞外酶是影响微生物呼吸的一个重要因素。但是胞外酶种类繁多,性质迥异,不同 类型的胞外酶只能催化其特定的底物水解^[21],并且酶活性对温度的敏感性较高,温度对酶活性的影响也会辐 射到微生物呼吸上^[22]。例如,β-N-乙酰氨基葡萄糖酶(β-N-Acetyl-glucosaminidas,简称 NAG)是用于催化几丁 质水解的末端反应,而在15—35℃上其活性持续增加,从而几丁质在35℃时会得到最充分的水解;而β-葡 萄糖苷酶(β-glucosidase,简称 BG)则用于催化结构性的葡萄聚糖水解的末端反应,其活性在 25 ℃相对较高, 从而葡萄聚糖在 25 ℃时水解较为充分^[23]。尽管目前对于微生物呼吸变化及其影响因素在众多生态系统已 有所研究报导^[24-25],然而在森林生态系统中关于胞外酶变化引起的微生物呼吸及控制温度等气候因子后对 于微生物呼吸大小的研究鲜见。因此,通过对不同植被带的土壤进行长期室内培养,阐明土壤微生物呼吸在 温度上的变化规律及其调控因子,探究不同温度下胞外酶对土壤微生物呼吸的潜在影响,从而揭示在胞外酶 驱动下的土壤碳循环特征,为准确预测全球未来气候变化趋势提供理论基础。

太白山作为秦岭的主峰,是我国南北气候分界线,也是长江与黄河两大水系的分水岭。太白山生物多样性丰富、植被固碳功能潜力巨大,是我国森林生态系统的典型代表,为开展森林土壤呼吸的研究提供天然的实

验平台^[26];同时太白山拥有着完整的植被带梯度,特别是海拔1500—2800 m 的土壤均为灰棕壤,这也为研究 土壤呼吸的空间异质性提供有利条件^[27]。本研究选取太白山北坡的不同海拔梯度的植被带(锐齿栎林 Quercus aliena var. acuteserrata、辽东栎林 Quercus liaotungensis、红桦林 Betula albo-sinensis、牛皮桦 Betula albosinensisvar.septen-trionalis)的0—10 cm 表层土壤,在不同的温度下(15、25、35)分别进行恒温恒湿培养,本研究 目标是(1)阐明土壤微生物呼吸在温度上的变化规律及其调控因子;(2)土壤微生物量、胞外酶在不同温度下 随着培养时间的变化趋势;(3)探究在不同温度下胞外酶和微生物量对土壤微生物呼吸的潜在影响。

2 材料与方法

2.1 研究区概况以及土壤取样

研究地位于陕西省秦岭腹地太白山(107°22′—107°51′E,33°49′—34°05′N)。太白山是秦岭的最高峰,最高海拔 3771.2 m,属于温带季风气候,植被类型丰富,具有完整的植被垂直带谱,年平均温度 13 ℃,北坡年平均降雨量 694.2 mm,主要集中在夏季^[27]。我们选取4个沿海拔梯度分布完整、林带明显的不同典型垂直植被林带,分别是属于落叶阔叶林带的锐齿栎(1800 m 以下)和辽东栎(1800—2200 m)与属于落叶小叶林带的红桦林(2200—2500 m)和牛皮桦林(2500—2700 m),且该样地土壤类型均为以灰棕壤为主^[26]。

于 2018 年 7 月在太白山北坡选取锐齿栎林、辽东栎林、红桦林、牛皮桦林植被带上地形、地貌、坡度、坡向 基本一致的典型样地(表1)。在每个海拔高度设置 3 个 25 m×25 m 的地块,每个地块位于其优势乔木种附 近。具体取样步骤如下:在每一块地的弃土层被清除后,用内径 5 cm 的螺旋钻采集 10 个"S"形相同深度 (0—10 cm)的土样,然后将 10 个复样均匀混合,组成一个土样。在 4 个海拔高度共采集了 12 个土壤样本,每 个样本通过 2 mm 的筛网,以清除植物根系和其他碎片。每次使用螺旋钻后,用无菌纸擦去螺旋钻和筛网上 的残留物,以避免样品污染。取完所有样品后,将每个土壤样品分为 4 个部分:第一部分土壤样品立即送至实 验室测定土壤湿度;第二部分存储在带冰袋的便携式培养箱中,然后送至实验室,调节至其原始湿度后,在 RXM-280A 培养箱中以其原位海拔的温度进行预培养;第三部分储存在 4 ℃冰箱中进行微生物生物量分析; 剩余部分在室温下风干,以确定土壤的基本理化性质。

海拔 Altitude/m	林带 Vegetation types	经度 Longitude	纬度 Latitude	温度 Temperature/℃	рН	容重 Bulk density/ (g/cm ³)	含水率 Water content/%	总有机碳 Total organic carbon/ (g/kg)	总有机氮 Total organic nitrogen/ (g/kg)
1503	锐齿栎林	107°41′31″E	34°4′32″N	16.5	5.57	1.113	18.67	42.04	3.53
1915	辽东栎林	107°41′39″E	34°3′30″N	15.5	5.69	0.823	32.00	42.63	5.83
2405	红桦林	107°42′21″E	34°2′51″N	13.8	5.48	0.717	38.67	58.11	4.68
2600	牛皮桦林	107°42′43″E	34°2′45″N	12.8	6.02	0.753	45.33	59.80	4.59

表 1 取样地土壤理化性质 Table 1 Soil physical and chemical properties of the sampled soil

2.2 土壤微生物呼吸及其相关环境因子的测定

将土壤在 RXM-280A 培养箱中以土壤各自的原位海拔的温度(表1)进行预培养7d,然后将土壤以500g 一份,每个林带称取18份,共72份,置于培养瓶中。将其均分为3组,调节至60%田间持水量,分别置于15、 25、35℃下的 RXM-280A 培养箱进行培养,每个林带每组有6份,包括测量瓶与取样瓶(3组重复)。使用 Li-8100 碳通量测量仪在8点—10点测量土壤呼吸,于1—20d每天测量一次,于20—47d每3天测量1次,于 47—72d每5天测量1次。

在1d、20d和72d从取样瓶中取出土壤,测量相关环境因子指标。土壤湿度是通过对在105℃下干燥 至恒定质量的土壤样品进行称重来测定的;土壤温度通过便携式温度探针测定;土壤 pH 值是使用 Metrohm702 自动酸碱滴定仪在 1:2.5 土壤:水悬浮液以电位法测定;采用环刀法测定土壤容重;使用氯仿熏 蒸-K₂SO₄提取和过硫酸钾消化法估算土壤微生物量碳、氮、磷(MBC、MBN、MBP);采用微孔板荧光法测 量土壤中 β-N-乙酰氨基葡萄糖酶(β-N-Acetyl-glucosaminidase, EC 3.2.1.52, NAG)、β-葡萄糖苷酶(β-glucosidase, EC 3.2.1.21, *BG*)、β-木糖苷酶(β-D-xyloside xylohydrolase, EC 3.2.1.37, *BX*)、纤维二糖水解酶 (Cellobiohydrolase, EC 3.2.1.91, CBH)、酸性磷酸酶(Acid phosphatase, EC 3.1.3.2, ACP)、亮氨酸氨基肽酶 (Leucine arylamidase, LAP)的活性。

2.3 数据分析

微生物量与胞外酶在不同培养时间下的差异性是通过单因素方差分析(One-way ANOVA)所得。在不同 温度下的土壤呼吸与微生物量和胞外酶的相关性是采取逐步回归方程进行分析。以上分析均在 SPSS 中 完成。

为了探究微生物呼吸对变暖的响应,我们使用以下方程式计算*Q*₁₀的值,它表示温度升高10℃,微生物呼吸速率的相对变化的比例^[28]:

$$Q_{10} = \left(\frac{C_h}{C_l}\right)^{\frac{10}{T_h - T_l}}$$

式中, C_h 和 C_l 分别表示在高温(T_h)和在低温(T_l)时微生物累积呼吸量。

为了探索不同林带的土壤微生物在不同温度下,随着培养时间的增长,如何调节元素利用效率,我们使用 以下方程式计算了 TerN 和 TerP,它将测定的胞外酶活性和微生物量联系起来以阐明土壤当前的养分 限制^[29-31]:

$$TerN = \left(\frac{BG}{LAP + NAG} \times \frac{MBC}{MBN}\right) / e^{n_0}$$
$$TerP = \left(\frac{BG}{ACP} \times \frac{MBC}{MBP}\right) / e^{n_0}$$

式中,BG表示 β-葡萄糖苷酶的酶活性,LAP 表示亮氨酸氨基肽酶的酶活性,NAG 表示 β-N-乙酰氨基葡萄糖 酶的酶活性,ACP 表示酸性磷酸酶的酶活性,MBC、MBN、MBP 分别表示微生物量碳、微生物量氮、微生物量磷 的量。 n_0 表示 ln BG 对 ln (NAG+LAP)的标准主轴回归分析(Standardized major axis,SMA)所得的方程的截 距, p_0 表示 ln BG 对 ln ACP 的标准主轴回归分析所得的方程的截距。标准主轴回归分析是在 Rstudio 中完成。

3 结果讨论

3.1 不同海拔与温度对土壤微生物呼吸的影响

如图 1 所示,在不同的温度与海拔下,土壤微生物呼吸速率随着培养时间的增加而减少,呼吸累积量随着 培养时间的增加而增大。微生物呼吸的初始速率在四个林带上无显著性差异;在不同的温度上出现显著性差 异(P<0.05),微生物初始呼吸速率出现 35 C>25 C>15 C的现象。在 1—20 d 期间,微生物呼吸速率处于波 动状态,并在波动中快速下降;在 20—72 d 期间,微生物呼吸速率随着培养时间缓慢下降,然后趋于平稳。在 20 d 与 72 d 时的微生物呼吸速率相比于初始值平均下降了 68%与 90%。锐齿栎林、辽东栎林和红桦林在 46 d 的时候出现在 15 C与 25 C下微生物呼吸速率相等的现象,而牛皮桦林是在 49 d 时出现;红桦林与牛皮桦 林出现 25 C和 35 C下的微生物呼吸速率相等的现象的时间是 53 d,锐齿栎林在 58 d 时出现,辽东栎林未出 现该现象。从相同的温度看,四个林带的 72 d 的呼吸累积量都出现 35 C>25 C>15 C的现象,从相同的林带 看,15 C与 25 C的 72 d 的呼吸累积量无显著性差异,35 C上出现显著性差异(P<0.05),呼吸累积量出现 35 C>25 C>15 C的现象。



1期

由表 2 可知,在相同的海拔中,*T*₁*Q*₁₀(*T*₁表示 15 ℃与 25 ℃的温差)与 *T*₂*Q*₁₀(*T*₂表示 25 ℃与 35 ℃的温 差)存在显著性差异(*P*<0.05),出现 *T*₂*Q*₁₀<*T*₁*Q*₁₀的现象。*Q*₁₀在相同的温度梯度中,不同海拔上无显著性差 异。*T*₁*Q*₁₀的平均值是 2.39,*T*₂*Q*₁₀的平均值是 2.17。

Table 2	Soil microbial respiratory tem	perature sensitivity coefficie	ent Q10 of four different veg	getation types
林带	锐齿栎林	辽东栎林	红桦林	牛皮桦林
Vegetation Types	QVA	QW	BA	BAV
$T_1 Q_{10}$	2.21	2.34	2.41	2.59
$T_2 Q_{10}$	1.98	2.14	2.06	2.50

表 2 4 个不同林带土壤微生物呼吸温度敏感系数 Q_{10}

QVA: 锐齿栎林 Quercus aliena var. Acuteserrata; QW: 辽东栎林 Q. liaotungensis BA: 红桦林 Betula albosinensis; BAV: 牛皮桦林 B. albosinensis var. septentrionalis; T_1 指 15 ℃与 25 ℃的温差, T_2 指 25 ℃与 35 ℃的温差

3.2 土壤理化性质与胞外酶在不同培养时间的差异

由表 3 可知,4 个不同林带的土壤经过 15、25、35℃条件下 72 d 的培养,其有机碳相较于初始土壤有机碳 含量,平均下降了 8.34%、9.09%、10.50%,其中牛皮桦林下降最明显;其全氮相较于初始土壤全氮含量,平均 下降了 25.41%、27.24%、33.14%;全磷基本没有变化;速效磷与其初始值相比,平均下降了 30.35%、33.94%、 38.06%。

Table 3 Changes of soil basic indexes in different vegetation types before and after incubation					
林带	指标	培养前	培养 72	d 以后 After 72 days of i	neubation
Vegetation types	indexes	Before incubation	15°C	25°C	35°C
锐齿栎林 QVA	有机碳 SOC/(g/kg)	42.04	39.08	38.79	37.84
	全氮 TN/(g/kg)	3.53	2.67	2.56	2.33
	全磷 TP/(g/kg)	0.41	0.40	0.40	0.38
	速效磷 AP/(mg/kg)	750.20	565.12	552.35	539.75
辽东栎林 QW	有机碳 SOC/(g/kg)	42.63	38.95	38.69	38.07
	全氮 TN/(g/kg)	5.83	4.28	4.21	3.97
	全磷 TP/(g/kg)	0.32	0.31	0.33	0.32
	速效磷 AP/(mg/kg)	556.40	439.67	427.16	410.88
红桦林 BA	有机碳 SOC/(g/kg)	58.11	53.69	53.07	52.75
	全氮 TN/(g/kg)	4.68	3.47	3.39	3.10
	全磷 TP/(g/kg)	0.39	0.39	0.37	0.38
	速效磷 AP/(mg/kg)	296.4	228.9	222.2	215.7
牛皮桦林 BAV	有机碳 SOC/(g/kg)	59.80	53.78	53.44	52.60
	全氮 TN/(g/kg)	4.59	3.45	3.39	3.08
	全磷 TP/(g/kg)	0.31	0.30	0.30	0.29
	速效磷 AP/(mg/kg)	181.3	137.5	134.2	130.2

表 3 不同林带土壤基础指标在培养前后的变化

QVA: 锐齿栎林 Quercus aliena var. Acuteserrata; QW: 辽东栎林 Q. liaotungensis; BA: 红桦林 Betula albosinensis; BAV: 牛皮桦林 B. albosinensis var. Septentrionalis

随着培养时间的增加,MBC、MBN和 MBP 在 15 ℃时出现单峰趋势(先增加后下降),而在 25 ℃下,除去 锐齿栎林与辽东栎林的 MBN,其余也均呈现单峰趋势。在 35 ℃下,锐齿栎林和辽东栎林的 MBC、MBP 和牛 皮桦的 MBP 外,其余均表现为下降趋势。

与 MBC 初始值相比较,20 d 的 MBC 在 15 ℃与 25 ℃下平均上升 101.8%、38.9%,而在 35℃下平均下降 3.8%;72 d 的 MBC 在三个温度下都处于下降状态,温度由低到高分别下平均下降 47.9%、56.9%、54.4%。与 MBN 初始值相比较,20 d 的 MBN 在 15 ℃与 25 ℃下平均上升 41.3%、15.9%,而在 35 ℃下平均下降 25.9%;

141

72 d的 MBN 在 15 ℃、25 ℃和 35 ℃下,各自平均下降 53.3%、49.6%、57.3%。与 MBP 初始值相比较,20 d 的 MBP 在 15 ℃与 25 ℃下平均上升 117.9%、50.1%,而在 35 ℃下平均下降 1.6%;72 d 的 MBP 在 15 ℃、25 ℃和 35 ℃下,各自平均下降 58.4%、54.7%、62.2%。(图 2)



图 2 不同培养阶段中不同林带的土壤微生物量碳氮



QVA: 锐齿栎林 Quercus aliena var. Acuteserrata; QW: 辽东栎林 Q. liaotungensis; BA: 红桦林 Betula albosinensis; BAV: 牛皮桦林 B. albosinensis var. Septentrionalis; 不同字母表示不同培养时间,同一培养温度差异显著,P<0.05

在相同培养时间和相同温度下,不同的胞外酶活性也表现出不同的趋势。在 20 d 时,6 种胞外酶在 15 ℃下,相比较于其各自的初始值在 1.22—6.99 倍之间;在 25 ℃下,各林带平均增长了 1.26—19.3 倍;而 35 ℃下, 其最大增幅达 40.49 倍,最小增幅有-23.2%;其中,NAG、LAP、ACP 增幅比较明显。而 72 d 的 6 种胞外酶相 比较于其各自的初始值,在 15 ℃下分别平均增长了 1.55—6.82 倍;而在 25 ℃与 35 ℃时,6 种胞外酶的增幅 在 1.06—6.57 倍之间。在整个培养过程中,NAG 的增幅最大,CBH 的增幅最小(图 3)。

3.3 微生物量与胞外酶对微生物呼吸的影响

由表4可知,在15℃下,MBP 对微生物呼吸速率极显著相关(P<0.01),BG 对其显著相关(P<0.05)。在 25℃下,微生物呼吸速率的最大影响因子是 MBP(P<0.01),其次是 BG(P<0.05)。在35℃下,BG 与 MBC 同 时对微生物呼吸有极显著影响(P<0.01),MBP 也存在显著相关(P<0.05)。在锐齿栎林和辽东栎林中,BG 对 微生物呼吸速率极显著相关(P<0.01),其中 BX 对锐齿栎林的微生物呼吸速率也存在显著相关(P<0.05)。



图 3 不同培养阶段中不同林带的土壤中的胞外酶活性



QVA: 锐齿栎林 Quercus aliena var. Acuteserrata; QW: 辽东栎林 Q. liaotungensis; BA: 红桦林 Betula albosinensis; BAV: 牛皮桦林 B. albosinensis var. Septentrionalis; 不同字母表示不同培养时间,同一培养温度差异显著, P<0.05

而在红桦林与牛皮桦林中,ACP 是对微生物呼吸速率的唯一极显著影响因子(P<0.01)。

由表 5、表 6 可知,随着培养时间的延长,TerN 在 15℃和 25℃下存在先增加后下降的趋势,在 35℃下呈现 持续上升的趋势;TerP 在 15℃下出现持续上升的趋势,在 25℃下出现先上升后下降的趋势,在 35℃下出现先

下降后上升的趋势。

Table 4 Stepwise regression equation of microbial biomass and extracellular enzyme activity on soil microbial respiration					
温度/℃ Temperature	回归方程 Regression equation	R^2	<i>P</i> <0.01	<i>P</i> <0.05	
15	$R = -1.472 \ BG + 37.626 \ MBP + 87.100$	0.857	MBP	BG	
25	R = -3.120 BG + 95.985 MBP + 34.602	0.826	MBP	BG	
35	R = -1.655 BG + 3.400 MBC + 651.631 MBP - 288.840	0.972	MBC BG	MBP	
林带 Temperature	回归方程 Regression equation	R^2	<i>P</i> <0.01	P<0.05	
锐齿栎林	$R = -31.406 \ BG - 11.768 \ BX + 1362.109$	0.504	BG	BX	
辽东栎林	$R = -2.164 \ BG + 1191.957$	0.576	BG	—	
红桦林	R = -2.919 ACP+1564.668	0.860	ACP	—	
牛皮桦林	R = -3.863 ACP + 1637.262	0.851	ACP	_	

表 4 微生物量和胞外酶活性对土壤微生物呼吸的逐步回归方程

MBC: 微生物量碳 Microbial biomass carbon; MBN: 微生物量氮 Microbial biomass nitrogen; MBP: 微生物量磷 Microbial biomass phosphorous; BG: β-葡萄糖苷酶 β-glucosidase; BX: β-木糖苷酶 β-D-xyloside xylohydrolase; NAG: β-N-乙酰氨基葡萄糖 β-N-Acetyl-glucosaminidase; LAP: 亮氨 酸氨基肽酶 Leucine arylamidase; CBH: 纤维二糖水解酶 Cellobiohydrolase; ACP: 酸性磷酸酶 Acid phosphatase; MBN、CBH、NAG、LAP 在 4 个林 带和三个温度下中均为无显著相关性(P>0.05)

Table	Table 5 Standardized major axis analysis of soil enzyme activity relationshipss at different temperatures				
培养时间/d Incubation time	温度/℃ Temperature	标准主轴方程 Standardized major axis equation	R^2	Р	
1	_	$\ln BG \!=\! -0.6374 \ln (\rm NAG \!+ \rm LAP) + 7.9064$	0.2629	0.088	
		$\ln BG = 0.357 \ln ACP + 2.861$	0.0981	0.319	
20	15	$\ln BG\!=\!1.7476$ ln (NAG+LAP)–5.4003	0.7502	< 0.001	
		$\ln BG = 0.592 \ln ACP + 1.9957$	0.1223	0.265	
	25	$\ln BG \!=\! 0.9944 \ln (\mathrm{NAG} \!+\! \mathrm{LAP}) \!-\! 0.3625$	0.5620	0.004	
		$\ln BG = 1.1367 \ln ACP - 1.2780$	0.4933	0.010	
	35	$\ln BG \!=\! 0.6254 \ln (NAG \!+\! LAP) \!+\! 1.8372$	0.3995	0.027	
		$\ln BG = 0.2865 \ln ACP + 4.3036$	0.2007	0.144	
72	15	ln $BG=0.9924$ ln (NAG+LAP)+0.3835	0.7237	< 0.001	
		ln $BG=0.7309$ ln ACP+1.7645	0.1853	0.162	
	25	ln $BG=0.5159$ ln (NAG+LAP)+2.5744	0.5615	0.005	
		$\ln BG = -0.0508 \ln ACP + 5.9390$	0.2705	0.083	
	35	ln $BG=0.6970$ ln (NAG+LAP)+1.8041	0.3079	0.061	
		$\ln BG = 0.3716 \ln ACP + 3.4567$	0.2194	0.124	

表 5 不同温度下土壤酶活性关系的标准化主轴分析

BG: β-葡萄糖苷酶 β-glucosidase; NAG: β-N-乙酰氨基葡萄糖 β-N-Acetyl-glucosaminidase; LAP: 亮氨酸氨基肽酶 Leucine arylamidase; ACP: 酸性磷酸酶 Acid phosphatase

4 讨论

4.1 土壤呼吸、土壤理化性质与 Q10在不同林带与温度上的差异性

本研究发现,高温在短期内会促进土壤微生物呼吸,但是在长期培养会减缓土壤微生物呼吸。大量研究 发现^[32-34],在自然培养过程中,增温在短期内会促进土壤呼吸。但是在长期增温实验中,土壤呼吸出现了不 同的趋势,如 Melillo 对美国 Harward 森林的土壤实验中出现在增温在前 6 年促进土壤呼吸,在后 4 年抑制土 壤呼吸的现象^[35];而他在美国 Corvallis 原始森林的实验中发现增温一直在促进土壤呼吸^[36]。在本实验中, 出现高温培养与低温培养的土壤呼吸速率相等的现象是在 50 d 左右出现,相比于 Melillo 的实验时间有极大 的提前,可能主要原因是本实验为恒温恒湿且无外源碳的输入情况下进行的,碳被消耗无法得到补充,而上述 实验是处于自然界中的增温培养实验,有大量的外源碳输入,次要原因是研究区样地与上述实验的培养地存 在极大的空间上的差异。土壤有机碳、全氮、速效磷在培养 72 d 以后都出现了明显的下降趋势,并且出现了 高温培养比低温培养下降幅度更大的现象,这与土壤呼吸速率的趋势相符合,出现该现象可能的原因是高温 使得土壤酶处于较高的活性,加速了对土壤中氮磷元素的吸收以供微生物生长繁殖,因此土壤有机碳中被分 解以供给其能量^[36]。有研究认为^[37-38],土壤中的碳有不同的存在形式,不稳定的有机碳与比较稳定的碳化合 物在转化的过程中都会在酶的作用下成小分子碳(如葡糖糖多糖等),从而被微生物吸收利用产生 CO₂。高 温使大量活性较高、不稳定的大分子有机碳在培养前期被消耗,所以表现出高温在前期促进土壤呼吸。而随 着培养时间的增加,土壤中的易被分解的组分被消耗,难可化的组分不断累积,反而使高温培养的土壤中活性 碳与惰性碳的比值不如低温培养,从而表现出高温会在长期减缓土壤呼吸速率。而对于不同林带而言,土壤 呼吸速率无显著性差异(P>0.05)。而根据施政^[39]与刘贤德^[40]等观点,在自然中温度的变化是土壤呼吸速率 在空间上的变化的唯一的显著的主导因子。由于本研究已经控制温度,消除了温度变化的影响,所以上述现 象,与施政等研究结果并不矛盾。土壤全磷在经过 72 d 的培养之后含量几乎不变,可能是由于磷元素只是在 土壤中作不同磷组分之间的转化,并没有以气体的形式散失。

培养时间/d Incubation time	温度/℃ Temperature	锐齿栎林 OVA	辽东栎林 OW	红桦林 BA	牛皮桦林 BAV
TerN	I	C C	C C		
1	_	0.0016	0.0021	0.0020	0.0014
20	15	1050.2231	1179.6027	1062.2733	662.0137
	25	6.9587	10.7899	8.3748	3.8175
	35	0.8026	0.5789	0.8523	0.5778
72	15	7.0915	9.6830	3.9629	5.9121
	25	0.2848	0.3063	0.5792	0.1882
	35	1.2697	1.4956	1.3346	0.7889
TerP					
1	—	2.6163	4.2690	4.9319	9.4333
20	15	4.4649	13.1494	13.5424	14.2875
	25	107.3488	381.3664	419.0316	408.4372
	35	1.9600	3.0318	3.6541	2.7202
72	15	16.2632	65.8621	29.4785	43.4083
	25	0.1280	0.2373	0.4670	0.2485
	35	2.0590	4.5087	4.1379	7.3717

表 6 不同温度下不同林带的不同培养时间时间的 TerN 和 TerP

albosinensis var. Septentrionalis; TerN 指土壤微生物 C:N 的元素阈值; TerP 指土壤微生物 C:P 的元素阈值

较多对温带或亚热带的土壤的研究认为, Q_{10} 随着温度的升高而降低^[41-42],这与本研究的实验结果相符合;也有研究认为, Q_{10} 随着温度的升高而升高,这些研究大部分出自与高纬度地区^[43];还有研究认为, Q_{10} 与温度的变化无明显影响^[44],出现差异的现象可能是与土壤类型、凋落物的输入或者微生物群落的差异有关。在本研究中, $T_1Q_{10} = T_2Q_{10}$ 的平均值分别是 2.39 和 2.17,符合 Raich^[45]在全球文献综述中报道的中值(2.40),也在 Coucheney E^[46]和 Xu Z^[47]等人在现场和实验室测量的 Q_{10} 值的范围之内。但是本研究中的 Q_{10} 可能会被高估,因为根据 Zhu^[48]等人的观点:恒定温度下的 Q_{10} 值高于日变化温度。而且在长期培养过程中,由于缺乏新鲜的碳输入,土壤微生物群落组成发生了变化。在培养过程中土壤中不稳定碳的耗竭增加了有机碳的惰性,从而导致基于 C 质温假设的 Q_{10} 值增加。尽管如此, Q_{10} 也不是恒定的^[49],有些研究可以表明通过使用周期性

变化的温度可以克服恒温的缺点^[50-51]。因此,未来在评价土壤微生物呼吸的 Q₁₀时,应采用周期性变化的温 度进行实验。

4.2 微生物量与胞外酶对土壤呼吸的影响

本研究发现,土壤微生物呼吸的变化受到微生物量与胞外酶的影响,而微生物与胞外酶在不同的培养时 间与不同温度上有明显差异。MBC、MBN 与 MBP 在 15℃与 25℃培养过程中出现单峰趋势(先增加后降低), 增加的原因可能是1-20 d 微生物利用土壤中的养分进行生长繁殖,降低的原因可能在20-72 d 中土壤中养 分在持续不断的消耗,导致微生物大量死亡或休眠。Anderson^[52]认为呼吸反映了整个微生物群落的活性,包 括休眠和未休眠状态的微生物群体。土壤中微生物大部分处于休眠状态,只有一小部分对呼吸有贡献。而我 们的结果表明在 35℃中, MBC、MBN 与 MBP 在培养过程中出现下降趋势, 可能是由于土壤微生物不能适应高 温的环境,大量的微生物在培养开始的前20d就已经逐渐死亡或进入了休眠状态。

有研究认为[38],土壤中的碳可以分为3个部分,最活跃的碳的代表成分是不稳定或可溶解的碳化合物 (糖或氨基酸):比较稳定的碳的代表成分是非木质化的纤维素和半纤维素:稳定的碳的代表成分是木质素。 一般木质素需要成百上千年才能被完全分解^[53],所以本实验未将木质素视为可以被微生物分解利用的碳源, 而不稳定或可溶性碳化合物基本不需要酶就可以直接被为微生物利用,所以酶主要影响的是以纤维素和半纤 维素为代表的不能直接被微生物利用但是可以在酶作用下被分解为可被微生物利用的碳源。

通过表 4 可以看出, BG 是影响土壤呼吸最显著的胞外酶。而 ACP 在红桦林与牛皮桦林中对微生物呼吸 极显著相关,可能的原因是红桦林和牛皮桦林的土壤速效磷过少。BG和 CBH 参与了对土壤中纤维素的降 解,CBH 主要用于将纤维素水解成纤维二糖,BG 作用于已经被 CBH 分解后的有机物(如纤维二糖),将其水 解成微生物可用碳源(如葡萄糖多糖)^[54]。在 15℃与 25℃下,BG 的活性随着培养时间的增加而增加,而 MBC 呈现单峰趋势;在35℃时,BG出现单峰趋势,与 MBC 的持续下降的趋势并不符合。换言之,在微生物量 碳减少的情况下,BG的活性仍然在增加,说明了在72 d时,由 BG 分解纤维素所得的碳已经成为不满足微生 物生长繁殖所需。木聚糖(半纤维素的构成)是一种较难分解的碳源,主要由 BX 参与进行分解^[54]。在本研 究中,BX 在15℃下出现持续上升趋势,说明了在15℃下由 BX 分解半纤维素所得的碳已经成为不满足微生物 生长繁殖所需;而在 25℃和 35℃下,在 72 d 与 20 d 相比较,BX 没有明显的变化,说明了在 25℃和 35℃中,72 d 时由 BX 分解半纤维素所得的碳已经成为微生物重要的碳源之一。

Sinsabaugh 等人曾提出 Metabolic Theory of Ecology 理论, 微生物可以通过释放过量元素和调节其生理能 力(如元素利用效率)来保留限制元素,从而更好的将其生物量与环境资源想匹配[55-56]。微生物代谢从净养 分固定(养分限制)到净养分矿化(能量限制)的转换可以用阈值元素比(Ter)来描述,Ter值偏高代表着更高 的能量利用效率,Ter 值偏低代表着更高的养分利用效率^[20]。NAG 与 LAP 参与了土壤的 N 循环,NAG 在甲 壳质和其他 b-1,4-连接的葡萄糖胺聚合物的降解中起着重要作用,类似于 BG 在纤维素降解中的作用,而 LAP 作用于多肽 N 末端的亮氨酸和其他疏水氨基酸^[57-58]。TerN 在 15℃和 25℃下存在变化非常明显的先增 加后下降的趋势,表明了在15℃和25℃的培养过程中,氮的利用效率先下降后上升。即在培养前期,N是限 制土壤微生物生长的因素,而在后期微生物可以用的 N 比 C 更为富余。而在 35℃下,TerN 一直在上升且变 化范围较大,说明 N 的利用效率在一直下降,即可认为土壤一直处于 N 限制中。而且 TerN(20 d)/TerN(1 d) 远大于 TerN(72 d)/TerN(20 d),说明了土壤中大部分易吸收、易分解的 N 在 1—20 d 里已经被利用,出现该 现象可能的原因是 NAG 作为 N 分解的终端酶之一,在 35℃下已具备很高的活性^[59]。ACP 参与了土壤的 P 循环,主要参与了磷酸多糖与磷酸酯的水解,为微生物提供可利用的磷源^[60]。TerP 虽然在 15℃下出现持续 上升的趋势,但是变化范围较小,3个时间段的 TerP 比较接近,TerP(20 d)/TerP(1 d)稍小于 TerP(72 d)/ TerP(20d),说明了土壤中的 P 是在逐渐的、平缓的被 ACP 所分解,因此可以认为不存在 P 限制;TerP 在 25℃下出现先上升后下降的趋势,且变化范围较大,即可以认为在培养前期,P 是限制土壤微生物生长的因 素, 而在后期 P 相较于 C 有较多富余, 出现该现象可能的原因是 25℃下微生物量更大, 需要吸收更多的 P 来 维持其生长繁殖;TerP 在 35℃下出现先下降后上升的趋势,而且 TerP(72 d)与 TerP(1 d)相差不大,表明 P 一直不是限制微生物生长的因素,且 20 d 时有明显的富余,出现该现象可能的原因是 ACP 在 35℃下已具备 很高的活性^[61],可以为微生物生长繁殖提供足够的 P。在本研究中,由于室内培养和野外系统之间的环境存 在较大差异,可能会出现测量出的微生物量偏高和酶活性偏低^[30],在一定程度上降低了关于不同温度下影响 土壤呼吸的因素讨论的效力。其原因可能是由于室内培养保持了合适且恒定的温度与湿度,使得土壤微生物 迅速生长繁殖,加快了土壤有机碳的消耗。并且由于目标土壤不存在与外界的能量、养分的交流,因此在随着 培养时间的延长,室内培养相较于野外培养存在着土壤微生物种群的变化更迭更加频繁的问题^[62]。

5 结论

(1) 在无碳源输入的恒温恒湿培养中,高温在短期内会促进土壤微生物呼吸,而在长期会减缓土壤微生物呼吸。对于太白山(温带森林)的土壤而言, Q10随着温度的升高而降低。

(2)在培养过程中,土壤有机碳和全氮一直减少,15 ℃和25 ℃下微生物量先增多后减少,35 ℃下微生物量一直减少,BG 是影响土壤呼吸最显著的胞外酶。

(3) 培养 72 d 以后,由 BG 所分解的碳已不能满足微生物生长繁殖所需;在 25℃和 35℃下,由 BX 所分解的碳已成为生物生长繁殖重要碳源之一。

(4)在15℃和25℃下,N是培养前期限制土壤呼吸的因素,C是后期限制因素;在35℃下,N一直是限制 土壤呼吸的因素。

(5)在15℃和35℃下,土壤呼吸不存在 P 限制;在25℃的培养前期,P 是限制土壤呼吸的因子,而在培养 后期不存在 P 限制。

参考文献(References):

- [1] Jovani-Sancho A J, Cummins T, Byrne K A. Soil respiration partitioning in afforested temperate peatlands. Biogeochemistry, 2018, 141(1): 1-21.
- [2] Bond-Lamberty B, Thomson A. Temperature-associated increases in the global soil respiration record. Nature, 2010, 464(7288): 579-582.
- [3] Zhu B, Cheng W X. Rhizosphere priming effect increases the temperature sensitivity of soil organic matter decomposition. Global Change Biology, 2011, 17(6): 2172-2183.
- [4] Fontaine S, Barot S. Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. Nature, 2007, 450(7167): 277-280.
- [5] Bai X J, Wang B R, Zeng Q C, Zhang H X. Response of forest species to C:N:P in the plant-litter-soil system and stoichiometric homeostasis of plant tissues during afforestation on the Loess Plateau, China. CATENA, 2019, 183: 104186.
- [6] Bailey V L, Bond-Lamberty B, DeAngelis K, Grandy A S, Hawkes C V, Heckman K, Lajtha K, Phillips R P, Sulman B N, Todd-Brown K E O, Wallenstein M D. Soil carbon cycling proxies: understanding their critical role in predicting climate change feedbacks. Global Change Biology, 2018, 24(3): 895-905.
- [7] Wen Z G, Chen C, Ai N, Bai W N, Zhang W T, Wang Y H. Environmental impact of carbon cross-media metabolism in waste management: a case study of municipal solid waste treatment systems in China. Science of the total Environment, 2019, 674: 512-523.
- [8] Davidson E A, Trumbore S E, Amundson R. Biogeochemistry: soil warming and organic carbon content. Nature, 2000, 408(6814): 789-790.
- [9] 陈涵兮,海龙,黄利民,毛正荣,柴彦君.坡向对毛竹林土壤养分及其生态化学计量特征的影响.应用生态学报,2019,30(9): 2915-2922.
- [10] Neff J C, Townsend A R, Gleixner G, Lehman S J, Turnbull J, Bowman W D. Variable effects of nitrogen additions on the stability and turnover of soil carbon. Nature, 2002, 419(6910): 915-917.
- [11] 宫立,刘国华,李宗善,叶鑫,王浩.川西卧龙岷江冷杉林土壤有机碳组分与氮素关系随海拔梯度的变化特征.生态学报,2017,37 (14):4696-4705.
- [12] 徐嘉晖,孙颖,高雷. 土壤有机碳稳定性影响因素的研究进展. 中国生态农业学报, 2018, 26(2): 222-230.
- [13] 韩广轩,周广胜.土壤呼吸作用时空动态变化及其影响机制研究与展望.植物生态学报,2009,01:202-210.
- [14] 魏书精,罗碧珍,魏书威,孙龙,文正敏,胡海清.森林生态系统土壤呼吸测定方法研究进展.生态环境学报,2014,23(3):504-514.
- [15] Song W C, Tong X J, Zhang J S, Meng P, Li J. How a root-microbial system regulates the response of soil respiration to temperature and moisture in a plantation. Polish Journal of Environmental Studies, 2018, 27(6): 2749-2756.

- [16] Dacal M, Bradford M A, Plaza C, Maestre F T, García-Palacios P. Soil microbial respiration adapts to ambient temperature in global drylands. Nature Ecology & Evolution, 2019, 3(2): 232-238.
- [17] Richter A, Huallacháin D Ó, Doyle E, Clipson N, Van Leeuwen J P, Heuvelink G B, Creamer R E. Linking diagnostic features to soil microbial biomass and respiration in agricultural grassland soil: a large-scale study in Ireland. European Journal of Soil Science, 2018, 69(3): 414-428.
- [18] Stielstra C M, Lohse K A, Chorover J, McIntosh J C, Barron-Gafford G A, Perdrial J N, Litvak M, Barnard H R, Brooks P D. Climatic and landscape influences on soil moisture are primary determinants of soil carbon fluxes in seasonally snow-covered forest ecosystems. Biogeochemistry, 2015, 123(3): 447-465.
- [19] Liu Q L, Tang J C, Liu X M, Song B R, Zhen M N, Ashbolt N J. Vertical response of microbial community and degrading genes to petroleum hydrocarbon contamination in saline alkaline soil. Journal of Environmental Sciences, 2019, 81: 80-92.
- [20] Sinsabaugh R L, Shah J J F. Ecoenzymatic stoichiometry and ecological theory. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2012, 43: 313-343.
- [21] Stemmer M. Multiple-substrate enzyme assays: a useful approach for profiling enzyme activity in soils? Soil Biology and Biochemistry, 2004, 36 (3): 519-527.
- [22] 李艳,谭文峰,陈义,吴春艳,唐旭,计小江.酶/蛋白质与土壤组分界面作用的研究进展.农业环境科学学报,2018,037(2):205-214.
- [23] 孙宝玉,韩广轩.模拟增温对土壤呼吸影响机制的研究进展与展望.应用生态学报, 2016, 27(10): 3394-3402.
- [24] ZHAO P, PUMPANEN J, KANG S Z. Spatio-temporal variability and controls of soil respiration in a furrow-irrigated vineyard. Soil and Tillage Research, 2020, 196: 104424.
- [25] 徐大良,彭练红,刘浩,邓新,魏运许,张维峰. 南秦岭北缘淅川地区泥盆纪地层的物源及构造背景. 地球科学, 2018, 43(7): 2234-2248.
- [26] 钟娇娇,陈杰,陈倩,姬柳婷,康冰.秦岭山地天然次生林群落 MRT 数量分类、CCA 排序及多样性垂直格局. 生态学报, 2019, 39(1): 277-285.
- [27] 李丹维,王紫泉,田海霞,和文祥,耿增超.太白山不同海拔土壤碳、氮、磷含量及生态化学计量特征.土壤学报,2017,54(1):160-170.
- [28] Wang Q K, Zhao X C, Chen L C, Yang Q P, Chen S, Zhang W D. Global synthesis of temperature sensitivity of soil organic carbon decomposition: latitudinal patterns and mechanisms. Functional Ecology, 2019, 33(3): 514-523.
- [29] Yuan X B, Niu D C, Gherardi L A, Liu Y B, Wang Y, Elser J J, Fu H. Linkages of stoichiometric imbalances to soil microbial respiration with increasing nitrogen addition: evidence from a long-term grassland experiment. Soil Biology and Biochemistry, 2019, 138: 107580.
- [30] Sinsabaugh R L, Hill B H, Shah J J F. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment. Nature, 2009, 462(7274): 795-798.
- [31] Müller M, Oelmann Y, Schickhoff U, Böhner J, Scholten T. Himalayan treeline soil and foliar C:N:P stoichiometry indicate nutrient shortage with elevation. Geoderma, 2017, 291: 21-32.
- [32] Xia J, Han Y, Zhang Z, Zhang Z, Wan S. Effects of diurnal warming on soil respiration are not equal to the summed effects of day and night warming in a temperate steppe. Biogeosciences, 2009, 6(8): 1361-1370.
- [33] Schindlbacher A, Wunderlich S, Borken W, Kitzler B, Zechmeister-Boltenstern S, Jandl R. Soil respiration under climate change: prolonged summer drought offsets soil warming effects. Global Change Biology, 2012, 18(7): 2270-2279.
- [34] Wang X, Nakatsubo T, Nakane K. Impacts of elevated CO₂ and temperature on soil respiration in warm temperate evergreen Quercus glauca stands: an open-top chamber experiment. Ecological Research, 2012, 27(3): 595-602.
- [35] Melillo J M, Steudler P A, Aber J D, Newkirk K, Lux H, Bowles F P, Catricala C, Magill A, Ahrens T, Morrisseau S. Soil warming and carboncycle feedbacks to the climate system. Science, 2002, 298(5601): 2173-2176.
- [36] 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, 2001, 108(23): 9508-9512.
- [37] Liang J Y, Li D J, Shi Z, Tiedje J M, Zhou J Z, Schuur E A G. Konstantinidis K T, Luo Y Q. Methods for estimating temperature sensitivity of soil organic matter based on incubation data: a comparative evaluation. Soil Biology and Biochemistry, 2015, 80: 127-135.
- [38] Adair E C, Parton W J, Del Grosso S J, Silver W L, Harmon M E, Hall S A, Burke I C, Hart S C. Simple three-pool model accurately describes patterns of long-term litter decomposition in diverse climates. Global Change Biology, 2008, 14(11): 2636-2660.
- [39] 施政, 汪家社, 何容, 方燕鸿, 徐自坤, 权伟, 张增信, 阮宏华. 武夷山不同海拔土壤呼吸及其主要调控因子. 生态学杂志, 2008, 27 (4): 563-568.
- [40] 刘贤德,车宗玺,金铭,敬文茂,罗龙发,马钰.祁连山不同海拔梯度和放牧强度土壤呼吸变化特征.干旱区研究,2009,26(1):8-13.
- [41] Qi Y, Xu M, Wu J G. Temperature sensitivity of soil respiration and its effects on ecosystem carbon budget: nonlinearity begets surprise. Ecological

Modelling, 2002, 153(1/2): 131-142.

- [42] Tjoelker M G, Oleksyn J, Reich P B. Modelling respiration of vegetation: evidence for a general temperature-dependent Q₁₀. Global Change Biology, 2001, 7(2): 223-230.
- [43] Mikan C J, Schimel J P, Doyle A P. Temperature controls of microbial respiration in arctic tundra soils above and below freezing. Soil Biology and Biochemistry, 2002, 34(11): 1785-1795.
- [44] Bekku Y S, Nakatsubo T, Kume A, Adachi M, Koizumi H. Effect of warming on the temperature dependence of soil respiration rate in arctic, temperate and tropical soils. Applied Soil Ecology, 2003, 22(3): 205-210.
- [45] Raich J W, Schlesinger W H. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. Tellus B: Chemical and Physical Meteorology, 1992, 44(2): 81-99.
- [46] Coucheney E, Strömgren M, Lerch T Z, Herrmann A M. Long-term fertilization of a boreal Norway spruce forest increases the temperature sensitivity of soil organic carbon mineralization. Ecology and Evolution, 2013, 3(16): 5177-5188.
- [47] Xu F Z, Tang S S, Xiong L, Yang W Q, Yin H J, Tu L H, Wu F Z, Chen L H, Tan B. Temperature sensitivity of soil respiration in China's forest ecosystems: patterns and controls. Applied Soil Ecology, 2015, 93: 105-110.
- [48] Zhu B, Cheng W X. Constant and diurnally-varying temperature regimes lead to different temperature sensitivities of soil organic carbon decomposition. Soil Biology and Biochemistry, 2011, 43(4): 866-869.
- [49] Wang Q K, Liu S G, Wang Y P, Tian P, Sun T. Influences of N deposition on soil microbial respiration and its temperature sensitivity depend on N type in a temperate forest. Agricultural and Forest Meteorology, 2018, 260-261: 240-246.
- [50] Liu Y, He N P, Zhu J X, Xu L, Yu G R, Niu S L, Sun X M, Wen X F. Regional variation in the temperature sensitivity of soil organic matter decomposition in China's forests and grasslands. Global Change Biology, 2017, 23(8): 3393-3402.
- [51] Wang Q K, Liu S G, Tian P. Carbon quality and soil microbial property control the latitudinal pattern in temperature sensitivity of soil microbial respiration across Chinese forest ecosystems. Global Change Biology, 2018, 24(7); 2841-2849.
- [52] Anderson T H, Domsch K H. Maintenance carbon requirements of actively-metabolizing microbial populations under *in situ* conditions. Soil Biology and Biochemistry, 1985, 17(2): 197-203.
- [53] Song N, Xu H C, Yan Z S, Yang T, Wang C H, Jiang H L. Improved lignin degradation through distinct microbial community in subsurface sediments of one eutrophic lake. Renewable Energy, 2019, 138: 861-869.
- [54] Sinsabaugh R L, Turner B L, Talbot J M, Waring B G, Powers J S, Kuske C R, Moorhead D L, Shah J J F. Stoichiometry of microbial carbon use efficiency in soils. Ecological Monographs, 2016, 86(2): 172-189.
- [55] Sinsabaugh R L, Manzoni S, Moorhead D L, Richter A. Carbon use efficiency of microbial communities: stoichiometry, methodology and modelling. Ecology Letters, 2013, 16(7): 930-939.
- [56] Mooshammer M, Wanek W, Zechmeister-Boltenstern S, Richter A. Stoichiometric imbalances between terrestrial decomposer communities and their resources: mechanisms and implications of microbial adaptations to their resources. Frontiers in Microbiology, 2014, 5: 22.
- [57] Sinsabaugh R L, Gallo M E, Lauber C, Waldrop M P, Zak D R. Extracellular enzyme activities and soil organic matter dynamics for northern hardwood forests receiving simulated nitrogen deposition. Biogeochemistry, 2005, 75(2): 201-215.
- [58] Lin S, Wang S X, S Y L, Yang W H, Zhu S W, Ni W Z. Variations in eco-enzymatic stoichiometric and microbial characteristics in paddy soil as affected by long-term integrated organic-inorganic fertilization. PLoS One, 2017, 12(12): e0189908.
- [59] 沈丹杰,陈玥希,孙辉.川西高寒土壤酶的动力学及热力学特征研究.土壤,2017,49(6):1146-1152.
- [60] 巩庆利, 翟丙年, 郑伟, 刘杰, 郑朝霞, 赵志远, 李紫燕, 王朝辉. 渭北旱地苹果园生草覆盖下不同肥料配施对土壤养分和酶活性的影响. 应用生态学报, 2018, 29(1): 205-212.
- [61] 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.
- [62] Liu Y, He N P, Xu L, Tian J, Gao Y, Zheng S, Wang Q, Wen X F, Xu X L, Yakov K. A new incubation and measurement approach to estimate the temperature response of soil organic matter decomposition. Soil Biology and Biochemistry, 2019, 138: 107596.