

DOI: 10.5846/stxb201908041644

曹聪,阮超越,任寅榜,张世良,熊小玲,李晓杰,吕茂奎,谢锦升.模拟增温对武夷山不同海拔森林表层土壤碳氮及酶活性的影响.生态学报,2020,40(15):5347-5356.

Cao C, Ruan C Y, Ren Y B, Zhang S L, Xiong X L, Li X J, Lyu M K, Xie J S. Effects of stimulating warming on surface soil carbon, nitrogen and its enzyme activities across a subtropical elevation gradient in Wuyi Mountain, China. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(15): 5347-5356.

模拟增温对武夷山不同海拔森林表层土壤碳氮及酶活性的影响

曹 聪^{1,2}, 阮超越^{1,2}, 任寅榜^{1,2}, 张世良^{1,2}, 熊小玲^{1,2}, 李晓杰^{1,2}, 吕茂奎^{1,2}, 谢锦升^{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

摘要: 为了解亚热带森林土壤碳氮及酶活性对气候变暖的响应, 以武夷山不同海拔的三种典型森林群落土壤为研究对象, 采用把高海拔土柱置换到低海拔的方式模拟增温, 探究模拟增温对土壤碳、氮、磷循环相关酶活性及土壤理化性质的影响。结果表明: 土柱置换后海拔梯度上土壤温度平均增加 2℃。土柱置换模拟增温导致高海拔(1400 m)土壤有机碳下降幅度最大; 不同海拔土壤铵态氮、硝态氮、微生物生物量碳均呈下降趋势, 仅高海拔达到显著水平。土柱置换对各海拔土壤水解酶活性影响较大, 而对氧化酶活性没有显著影响。相反, 土柱置换增温增加了各海拔土壤归一化酶活性, 且高海拔土壤归一化酶活性对增温的响应程度比低海拔更大。冗余分析结果发现, 土壤有机碳、可溶性有机碳、土壤温度和含水率是影响土壤酶活性变化最重要的因子。本研究表明模拟增温对高海拔土壤碳氮循环过程影响较大, 其机制主要是通过提高微生物活性和分泌酶的能力来影响土壤碳氮循环过程。

关键词: 亚热带; 海拔梯度; 土柱置换; 土壤酶活性

Effects of stimulating warming on surface soil carbon, nitrogen and its enzyme activities across a subtropical elevation gradient in Wuyi Mountain, China

CAO Cong^{1,2}, RUAN Chaoyue^{1,2}, REN Yinbang^{1,2}, ZHANG Shiliang^{1,2}, XIONG Xiaoling^{1,2}, LI Xiaojie^{1,2}, LYU Maokui^{1,2}, XIE Jinsheng^{1,2,*}

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

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

Abstract: To understand how soil carbon and nitrogen as well as enzyme activities response to climate in subtropical forests. Here, three typical forest community soils at different elevations of Wuyi Mountain were selected. The effects of stimulated warming on soil carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P) cycling related enzyme activity and physicochemical characteristics of soils were studied through translocating high altitude soil core to low altitude one. The results showed that the soil temperature increased by 2℃ on altitude gradient. The soil-translocation experiment showed that soil organic carbon (SOC) decreased most at high altitude (1400 m). The soil ammonium, nitrate, microbial biomass showed a decreasing trend at different altitudes, but the significant effect was observed at high altitudes alone. The elevation gradient and warming treatment were found to have a significant effect on soil hydrolase at all elevations in the soil-translocation

基金项目: 国家重点研发计划项目(2016YFD0600204); 国家自然科学基金项目(U1405231)

收稿日期: 2019-08-04; **网络出版日期:** 2020-05-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jshxie@163.com

experiment, but had no significant effect on peroxidase and phenol oxidase. On the contrary, the soil-translocation experiment was proved to have increases on soil specific enzyme activity at all elevations, and the soil specific enzyme activity at high elevations was more sensitive to temperature increase than that at low elevations. Redundancy analysis (RDA) showed that soil organic carbon, dissolved organic carbon, soil temperature and moisture content were the most important factors affecting the change of soil enzyme activity. In conclusion, this study showed that the stimulating warming had a greater impact on the carbon and nitrogen cycling process in soil at high elevations, mainly by improving microbial activity and enzyme secretion ability.

Key Words: subtropics; elevation gradient; soil-translocation; soil enzyme activity

土壤生物化学过程是陆地生态系统功能的基础,而酶的催化过程是驱动这些过程的重要环节^[1]。一般而言,土壤酶主要来源于微生物、植物根系及土壤动物的分泌释放^[2],通过酶促反应打破土壤有机质的复杂结构,将复杂化合物转化为简单化合物以供微生物分解利用^[3]。土壤酶直接参与土壤物质循环和能量流动,包括各种有机质的分解与合成、土壤养分的固定与释放,调控着土壤碳、氮、磷的周转速率,是土壤生态系统代谢的重要动力^[4],可以作为衡量生态系统土壤质量变化的敏感指标^[5]。

全球变暖对陆地生态系统土壤生态过程产生深刻的影响。温度作为影响土壤酶活性的重要环境因子^[6],增温引起土壤物理、化学过程发生改变,从而影响土壤酶的产生和活性。目前关于模拟气候变暖对土壤酶活性的影响尚无统一论,主要是因为土壤的复杂性、区域气候条件以及增温方式的不同;其中气候变暖对不同海拔土壤酶活性的影响研究尤为缺乏。沿海拔梯度并非简单反应温度的变化,水分、土壤养分、凋落物数量与质量、植物根系和土壤微生物生物量等随之发生变化,而这些变化又会造成区域小气候、土壤性质与养分等垂直地带上的差异^[7]。曹瑞等^[8]在川西高山峡谷区 5 个不同植被带研究发现随海拔升高有机层土壤酶活性呈现出先增加后减少再增加的变化特点,土壤有机碳、全氮和含水量显著影响酶的活性。有研究提出相反的观点,随海拔升高,与 C、N 循环相关水解酶 β -葡萄糖苷酶(β G)、纤维素水解酶(CBH)、乙酰氨基葡萄糖苷酶(NAG)均有下降趋势,且微生物生物量磷和 C/N 是驱动 A 层土壤酶活性变化的主要因子^[2]。秦纪洪等^[9]认为土壤温度升高影响土壤中各种化学反应和土壤溶液离子组成,土壤养分有效性的增加提高了土壤微生物量,从而提高了土壤酶活性。因此,不同海拔增温导致土壤酶活性变化的主要驱动机制有待于进一步研究。

土柱置换实验能同时改变湿热和土壤通量,对土壤物理干扰较小,并同步小气候状况,能更真实有效地模拟全球变暖的增温机制^[10]。热带亚热带森林是陆地生态系统生产力最大的生态系统,其对气候变暖的响应将直接影响气候变化的进程。亚热带山地森林不同海拔土柱置换,土壤温度、含水量等环境因子改变下的土壤酶活性将如何变化?高海拔土壤酶活性是否会比低海拔更敏感?针对这个科学问题,本研究以亚热带森林土壤为对象,通过不同海拔土柱置换模拟增温,研究不同海拔森林土壤酶活性对温度变化的响应,以深入理解气候变化背景下微生物因素在调控土壤碳、氮、磷循环过程中的作用。

1 研究区域与研究方法

1.1 研究区域概况

样地位于福建省武夷山自然保护区(117°27'—117°51'E, 27°33'—27°53'N),该保护区是全球同纬度带保存最完整、面积最大的典型中亚热带原生性森林生态系统。该区属中山地貌,地势起伏较大,平均海拔 1200 m。年平均气温 18℃,年均降水量 2500 mm 左右,年均相对湿度 78%—84%^[11]。区内土壤类型主要为红壤、黄红壤、黄壤和山地草甸土,母岩以火山岩和粗晶花岗岩为主^[12]。

1.2 样地设置

于 2016 年 10 月,选取武夷山四个不同海拔高度(1400 m 的针叶林(CF)、1000m 的针阔混交林(CBF)、

600 m 的阔叶林(EBF)、200 m 的阔叶林(EBF))坡向、坡度和坡位基本一致的三种典型森林群落作为实验样地。在各海拔的每个样地内随机选取 4 个 20 m×20 m 样方,在每个样方内采集土柱并按样方分别编号。为保证土柱能取到完整的土壤样品,采用高 20 cm、内径 20 cm 的 PVC 管柱进行采样。依次将 1400 m 的土柱移至 1000 m、1000 m 的土柱移至 600 m,600 m 的土柱移至 200 m。各海拔梯度分为原位土柱(*In situ*)和置换土柱(*translocated*)两个处理,每个处理 4 个重复。

1.3 样品采集及测定

于 2017 年 8 月中旬进行土壤样品采集。在每个样方内取出破坏性取样土柱,取 0—5 cm 土层,混匀后装入样品袋并放至便携式冷藏箱内保存,带回实验室。去除土壤中的石块、根系后,一部分立即用于土壤酶活性测定。另一部分过 2 mm 土壤筛,少量风干后过 0.149 mm 土壤筛用于土壤理化性质测定^[13];另外一部分贮藏

在 4℃ 的冰箱,用于土壤微生物生物量碳、可溶性有机碳和矿质氮的测定。

土壤温度和含水率分别采用电子温度计(SK-250WP, Sato Keiryoki, Kanda, Japan)和时域反射仪(TDR300, Spectrum, Aurora, USA)测量。土壤有机碳(SOC)和全氮(TN)含量采用土壤碳氮元素分析仪(Elementar Vario EL III, Germany)测定。土壤微生物碳、氮(MBC、MBN)采用氯仿熏蒸硫酸钾浸提法^[14],用总有机碳分析仪(TOC-VCPH, Shimadzu, Kyoto, Japan)测定微生物生物量碳,用连续流动分析仪(Skalar San++, Holland)测定微生物生物量氮。可溶性有机碳、氮(DOC、DON)含量采用去离子水浸提^[15],用总有机碳分析仪测定 DOC 含量,用连续流动分析仪测定 DON 含量。土壤矿质氮使用氯化钾浸提法,采用连续流动分析仪测定 NH₄⁺和 NO₃⁻。

土壤酶活性采用荧光分析法^[16],用伞形酮(MUB)作为标示底物来测定 4 种水解酶活性:酸性磷酸酶(ACP)、β-葡萄糖苷酶(βG)、纤维素水解酶(CBH)、乙酰氨基葡萄糖苷酶(NAG),采用 L-二羟苯丙氨酸(DOPA)为底物来测定 2 种氧化酶活性:酚氧化酶(PHO)、过氧化物酶(PEO),用多功能酶标仪(Synergy H4)测定,各种酶的缩写,所用底物和功能见表 1。

表 1 研究选取的胞外酶相应的底物及功能
Table 1 Related substrates and functions of extracellular enzymes in this study

酶 Enzyme	缩写 Abbreviation	底物 Substrate	功能 Enzyme function
β-葡萄糖苷酶 β-1,4-glucosidase	βG	4-MUB-β-D-glucoside	活性碳循环:从纤维素中释放葡萄糖
纤维素水解酶 Cellobiohydrolase	CBH	4-MUB-β-D-cellobioside	活性碳循环:降解纤维素得到纤维二糖
β-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶 β-1,4-N-acetylglucosaminidase	NAG	4-MUB-N-acetyl-β-D-glucosaminide	氮获得酶:降解几丁质
酸性磷酸酶 Acid phosphatase	AP	4-MUB-phosphate	磷获得酶:产生游离磷酸盐用于生物摄取
酚氧化酶 Phenol oxidase	PHO	L-DOPA	惰性碳循环:降解难分解物质
过氧化物酶 Peroxidase	PEO	L-DOPA	惰性碳循环:降解难分解物质

1.4 数据处理

本研究土壤中土壤归一化酶活性为土壤酶活性与土壤微生物碳的比值^[17]。所有数据用 Excel 处理后,采用 SPSS 19.0 软件进行统计分析,运用配对样本 *t* 检验的方法进行同一海拔不同处理间差异的显著性检验,独立样本 *t* 检验方法进行同一处理不同海拔间差异的显著性检验(α=0.05);采用 Canoco 5.0 软件进行土壤酶活性与环境因子的冗余分析;相关图表均用 Origin 9.0 软件完成。

2 结果与分析

2.1 不同海拔森林土柱置换对土壤理化性质的影响

土柱置换后,低(600 m)、中(1000 m)、高(1400 m)海拔土壤年均温分别升高了 2.15℃、1.96℃和 2.21℃。原位土柱土壤含水率在海拔 1400 m 处显著高于 1000 m(*P*<0.05)和 600 m(*P*<0.01),土柱置换后,600 m 和

1400 m 土壤含水率较原位土柱显著下降 ($P<0.05$), 分别达 25.32% 和 20.84%。

土柱置换使各海拔土壤 NH_4^+ 含量下降, 其中在海拔 1000 m 和 1400 m 达到显著水平 ($P<0.05$); 原位土柱土壤 NO_3^- 含量在海拔 1400 m 与 1000 m 处显著高于 600 m ($P<0.05$), 土柱置换后, 海拔 1400 m 处 NO_3^- 含量显著降低 ($P<0.05$), 其他海拔未发生显著变化; 各海拔原位土柱 DOC 和 DON 含量均在海拔 1000 m 处最高、600 m 处最低, 土柱置换后, 各海拔梯度土壤 DOC 含量均降低, 海拔 1400 m 土壤 DON 在土柱置换后显著降低 ($P<0.05$), 其余海拔无显著变化。各海拔原位土柱土壤 MBC 和 MBN 含量均为 1400 m 显著高于 600 m ($P<0.01$) 和 1000 m ($P<0.05$), 土柱置换后, 海拔 1000 m 和 1400 m 的 MBC 含量显著降低 ($P<0.01$), 海拔 600 m 处无显著变化。土柱置换后, 各海拔土壤 pH、SOC、TN、MBN、DOC 均无显著变化 (表 2)。

表 2 不同海拔土柱置换土壤理化性质

Table 2 Physicochemical characteristics of soil-translocation at different altitudes

海拔 Elevation/m 处理 Treatment	600(EBF)		1000(CBF)		1400(CF)	
	原位土柱 In situ	置换土柱 Translocated	原位土柱 In situ	置换土柱 Translocated	原位土柱 In situ	置换土柱 Translocated
酸碱性 pH	5.12±0.06Aa	4.98±0.05Aa	4.61±0.04Ab	4.69±0.11Ab	4.45±0.11Ab	4.57±0.07Ab
含水率 WC/%	15.39±0.62Ab	11.10±0.35Bb	16.60±0.38Ab	16.31±0.63Aa	21.44±1.18Aa	16.02±0.52Ba
土壤有机碳 SOC/(g/kg)	29.79±3.77Ab	24.75±3.62Ab	68.39±8.68Aa	74.06±7.89Aa	64.33±6.43Aa	50.69±6.56Aa
可溶性有机碳 DOC/(mg/kg)	114.74±18.08Ab	94.31±8.11Ab	323.55±26.43Aa	258.26±21.34Aa	268.66±17.28Aa	245.34±25.54Aa
可溶性有机氮 DON/(mg/kg)	18.48±2.16Ab	16.50±1.51Ab	43.87±3.06Aa	46.09±6.74Aa	36.03±4.95Aa	19.75±1.81Bb
总氮 TN/(g/kg)	1.99±0.22Aa	1.69±0.20Ab	2.87±0.40Aa	3.80±0.66Aa	3.30±0.73Aa	3.43±0.46Aa
碳氮比 C/N	14.88±0.30Ab	14.48±0.48Ab	19.55±0.54Aa	19.24±0.54Aa	15.53±0.54Ab	14.84±0.17Ab
硝态氮 NO_3^- /(mg/kg)	5.89±1.01Ab	3.67±1.28Ab	12.36±0.40Aa	10.72±2.70Aa	14.38±3.43Aa	4.59±0.63Bb
铵态氮 NH_4^+ /(mg/kg)	26.50±1.35Ab	23.99±0.83Ab	76.47±16.62Aa	46.49±7.63Ba	41.41±4.99Ab	29.99±2.19Bb
微生物生物量碳 MBC/(mg/kg)	468.29±96.00Ab	454.74±138.47Ab	1183.81±184.64Ab	516.22±41.01Bb	2224.72±310.27Aa	1778.45±60.51Ba
微生物生物量氮 MBN/(mg/kg)	76.22±6.64Ab	54.90±5.75Ab	106.10±10.40Ab	110.86±7.45Aa	187.81±25.25Aa	124.93±11.82Aa

大写字母表征相同海拔不同处理间的相互比较, 小写字母表征同一处理不同海拔间的相互比较, 相同字母差异不显著, 不同字母则有显著差异 ($P<0.05$); EBF: 常绿阔叶林, Evergreen broadleaved forest; CBF: 针阔混交林, Coniferous and broadleaved mixed forest; CF: 针叶林, Coniferous forest; WC: 含水率, Water content; SOC: 土壤有机碳, Soil organic carbon; DOC: 可溶性有机碳, Dissolved organic carbon; DON: 可溶性有机氮, Dissolved organic nitrogen; TN: 总氮, Total nitrogen; C/N: 碳氮比, Carbon/Nitrogen; MBC: 微生物生物量碳, Microbial biomass carbon; MBN: 微生物生物量氮, Microbial biomass nitrogen

2.2 不同海拔森林土柱置换对土壤酶活性的影响

各海拔土柱置换对土壤水解酶和氧化酶产生了不同的影响。土柱置换后, 4 种水解酶 (酸性磷酸酶 (ACP)、 β -葡萄糖苷酶 (β G)、纤维素水解酶 (CBH)、乙酰氨基葡萄糖苷酶 (NAG)) 活性在海拔 1400 m 置换到 1000 m 后增加, 在海拔 1000 m 置换到 600 m 后降低, 而从海拔 600 m 置换到 200 m 后变化不显著。所有海拔的土柱置换增温处理对过氧化氢酶和酚氧化物酶没有显著影响。由此可见, 土柱置换对各海拔土壤水解酶活性影响较大, 而对氧化酶活性没有显著影响。

在考察酶活性的研究中, 将酶活性归一化到微生物生物量, 可以更好的建立微生物和土壤酶活性之间的联系, 反映出微生物分泌酶的能力。本研究中土柱置换普遍增加了土壤归一化酶活性。土柱置换后, 水解酶归一化酶活性除海拔 600 m 处 NAG 归一化酶活性下降, 其余水解酶活性均呈上升趋势。其中海拔 1400 m 处 β G 归一化酶活性、1000 m 处 ACP 归一化酶活性以及 1000 m 和 1400 m 处 NAG 归一化酶活性达到显著水平 ($P<0.05$); 氧化酶归一化酶活性在土柱置换后同样呈上升趋势, 其中 1000 m 处 PHO、PEO 归一化酶活性达显著水平 ($P<0.05$), 而在海拔 600 m 处, 土柱置换增温对六种归一化酶活性均无显著影响, 说明高海拔土壤归

一化酶活性对增温响应比低海拔的更敏感(图 1,图 2)。

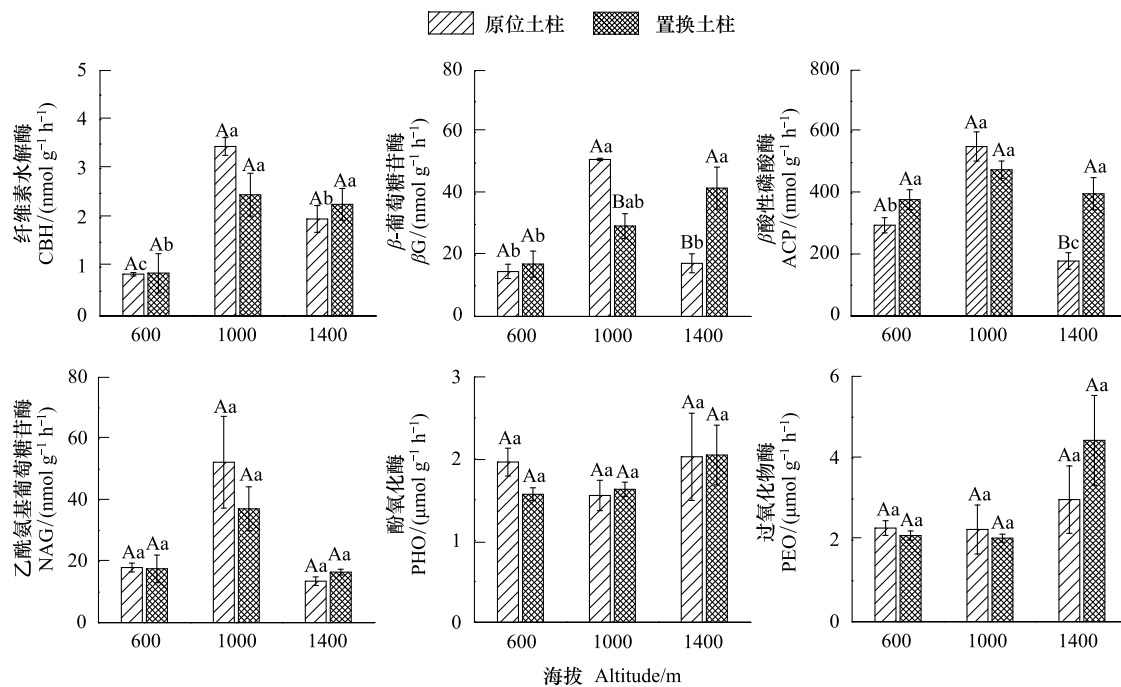


图 1 土柱置换土壤酶活性

Fig.1 Soil enzyme activities of soil-translocation

大写字母表征相同海拔不同处理间的相互比较,小写字母表征同一处理不同海拔间的相互比较,相同字母差异不显著,不同字母则有显著差异 ($P < 0.05$); CBH: 纤维素水解酶, Cellobiohydrolase; βG: β-葡萄糖苷酶, β-1,4-glucosidase; ACP: 酸性磷酸酶, Acid phosphatase; NAG: β-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶, β-1,4-N-acetylglucosaminidase; PHO: 酚氧化酶, Phenol Oxidase; PEO: 过氧化物酶, Peroxidase

2.3 不同海拔森林土柱置换对土壤酶活性影响的 RDA 分析

以土壤酶活性为响应变量,土壤基本理化性质作为环境解释变量,并结合不同海拔土柱置换处理样点,对土壤酶活性进行冗余分析。选取的环境变量对三个海拔土柱置换后土壤酶活性变化的解释度分别为 90.69%、83.17% 和 87.47%,表明选取的环境变量可以有效解释土壤酶活性的变化。在海拔 600 m 处, SOC 是土柱置换后土壤酶活性变化最主要的解释变量,解释了土壤酶活性变化的 36.4%。DOC 对海拔 1000 m 处土柱置换土壤酶活性的影响较大,分别解释了酶活性变化的 37.8%、19.0% 和 18.0%。Ts 和 WC 是海拔 1400 m 处土柱置换土壤酶活性变化的主要解释变量,分别解释土壤酶活性变化的 55.5% 和 18.4%。

不同海拔土柱置换同样使土壤归一化酶活性发生明显变化。RDA 分析结果显示,环境变量对三个海拔土柱置换后土壤归一化酶活性变化的解释度分别为 97.27%、96.54% 和 90.86%,说明土壤环境因子的差异对土壤归一化酶活性的变异发挥了重要的作用。其中,土壤温度的作用最为明显,其解释了海拔 1000 m 土壤归一化酶活性变化的 46.8% 和海拔 1400 m 土壤归一化酶活性变化的 70.8%。C/N 对海拔 600 m 处土柱置换土壤归一化酶活性的影响较大,解释了变化的 44.4%。DOC 解释了海拔 1000 m 土壤归一化酶活性的 31.2% (图 3)。

3 讨论

3.1 不同海拔森林土壤碳氮对土柱置换模拟增温的响应

土壤有机碳的含量主要取决于有机质的输入和分解速率,受气候条件、土壤水分和养分状况、植被残体归还量以及人为扰动等因素影响。然而,有机质分解速率更多与微生物数量、土壤温度和水分等有关^[18]。本研

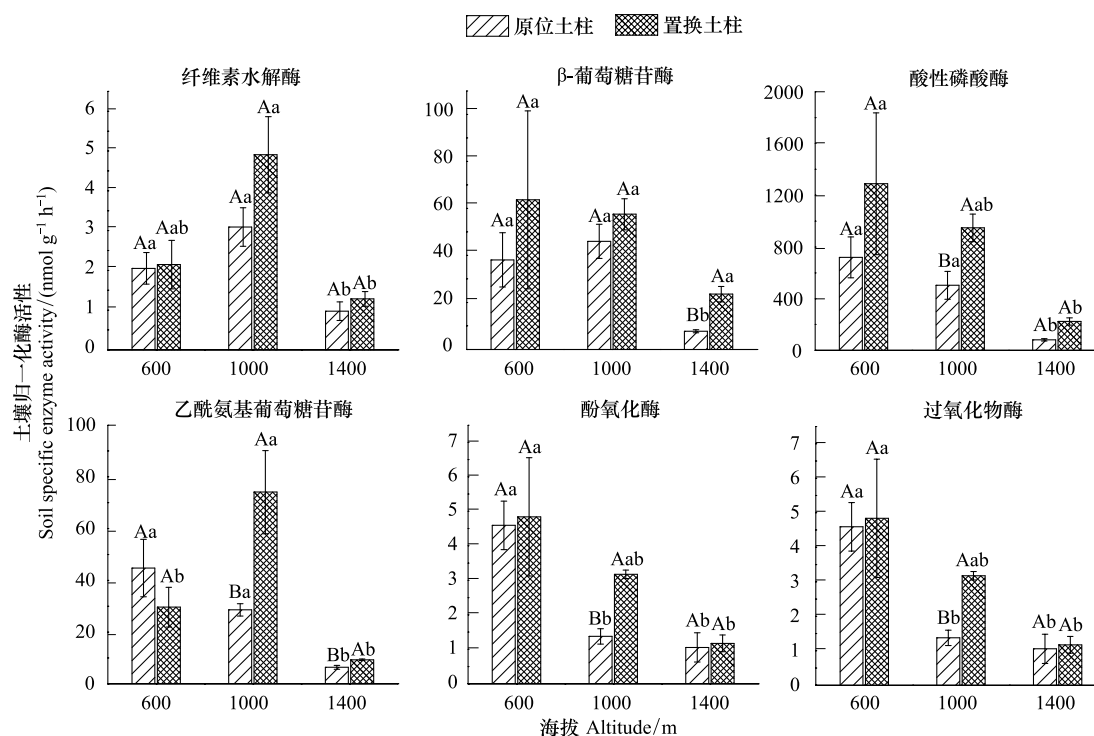


图2 土柱置换土壤归一化酶活性

Fig 2 Soil specific enzyme activities of soil-translocation

大写字母表征相同海拔不同处理间的相互比较,小写字母表征同一处理不同海拔间的相互比较,相同字母差异不显著,不同字母则有显著差异 ($P < 0.05$)

究中土壤 SOC 含量在从海拔 1400 m 处置换到 1000 m 后下降幅度最大,达 21.2 %。高海拔地区由于低温使得 SOC 分解缓慢从而产生积累。从海拔 1400 m 置换到海拔 1000 m 后土壤温度升高加快了土壤有机碳的分解速率,导致碳含量降低^[19]。这一结果与我们土壤呼吸的结果一致,1400 m 土柱移植到 1000 m 海拔后土壤呼吸显著增加^[20]。土壤有机质含量是影响土壤微生物量的一个重要因素^[21],有机碳控制土壤的物质循环和能量传递,为微生物群落提供了营养物质和能量来源。已有的研究表明,土壤微生物量和土壤总有机碳量有较好的正相关关系,有机碳越高,土壤微生物量就越大^[22]。本研究中,1400 m 土柱置换到 1000 m 后,土壤中 SOC 含量呈下降趋势,可能是导致该海拔土壤 MBC 和 MBN 含量下降的原因。同时,土壤微生物利用碳源转变为 MBC 的效率降低,从而使 1400 m 土柱移植到 1000 m 后土壤呼吸显著增加。

多数研究认为,增温会提高土壤有机氮矿化速率和净硝化速率^[23]。然而在本研究土柱置换模拟增温后,土壤 NH_4^+ 和 NO_3^- 含量均呈下降趋势。可能的原因是:(1) 1400 m 土柱置换后,含水率显著低于原位土柱,抑制了硝化细菌的活性,阻碍氮素的硝化速率,而造成 NO_3^- 含量显著下降。宗宁和石培礼^[24]利用控制实验研究了季节非对称增温对氮循环的影响,结果发现增温会加剧土壤中氮素的流失,在生长季节,土壤氮素周转速率受土壤水分的调控,增温引起的土壤含水率降低会抑制土壤氮周转速率。(2) Rinna 等^[25]在芬兰亚北极苔原区 10 年的增温研究发现,土壤 NH_4^+ 含量显著降低,即增温可能导致细根生物量增加,大量土壤氮素被植物吸收利用,从而减弱增温对土壤有效氮的促进作用。任寅榜^[20]在武夷山对各海拔地下根系生物量的调查研究后亦发现,海拔 1000 m 处地下细根生物量丰富,约为 1575.2 g/m²,显著高于海拔 1400 m 处,也印证了这一观点。

3.2 不同海拔森林土壤酶活性对土柱置换模拟增温的响应

本研究结果显示,不同海拔土柱置换对土壤酶活性的影响表现出非一致性增加。与 C、N、P 相关的水解

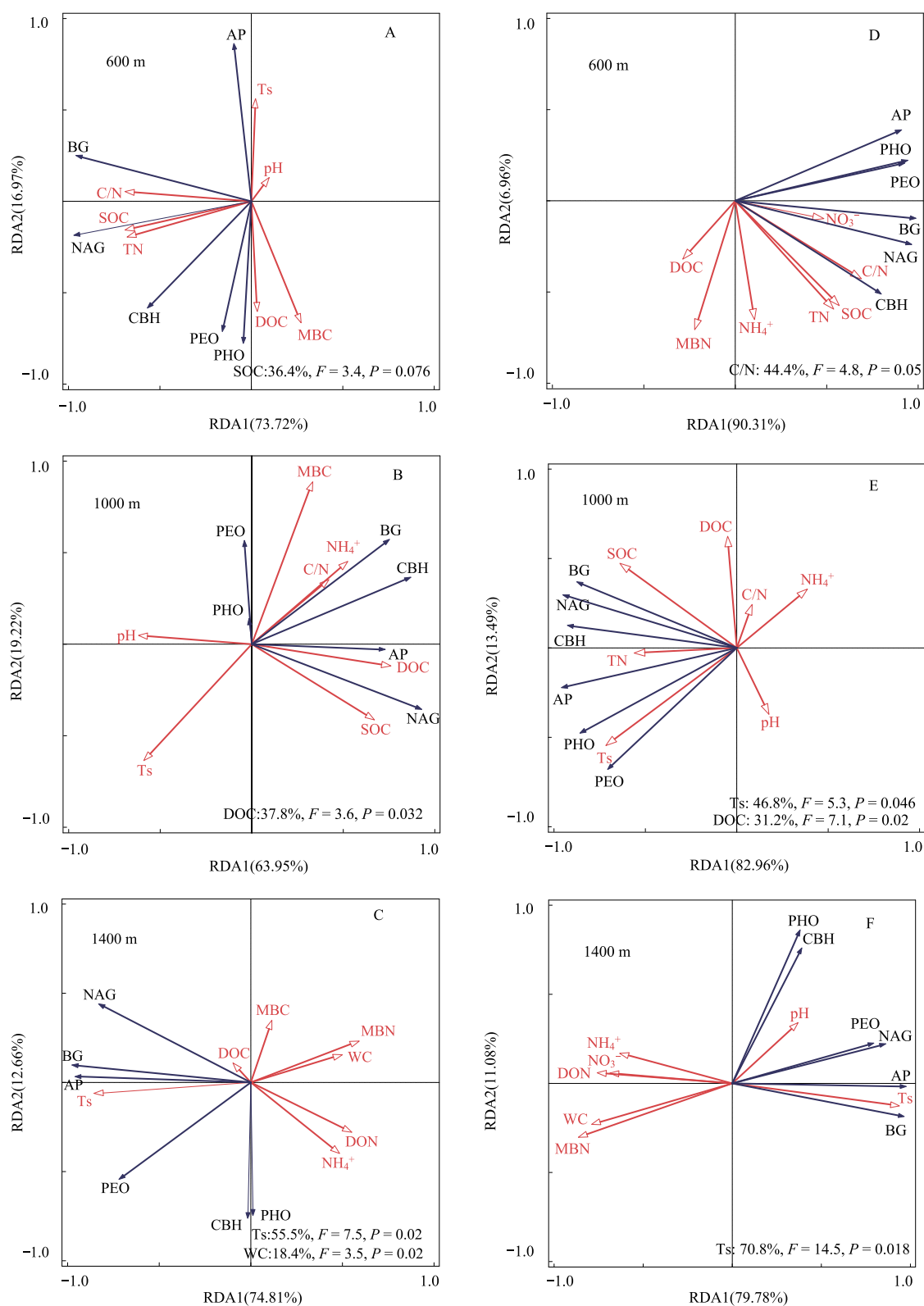


图3 土壤酶活性(A、B、C)、土壤归一化酶活性(D、E、F)与环境因子的冗余分析

Fig.3 Redundancy analysis of soil enzyme activity(A、B、C)/soil specific enzyme activity(D、E、F) and environment factors

CBH:纤维素水解酶; β G: β -葡萄糖酶; ACP:酸性磷酸酶; NAG: β -N-乙酰氨基葡萄糖苷酶; PHO:酚氧化酶; PEO: 过氧化物酶; WC: 含水率; Ts: 土壤温度; SOC:土壤有机碳; DOC:可溶性有机碳; DON: 可溶性有机氮; TN:总氮; C/N:碳氮比; MBC:微生物生物量碳; MBN:微生物生物量氮

酶活性(β G、CBH、NAG、ACP)均在海拔 1400 m 置换到海拔 1000 m 后增加,在海拔 1000 m 置换到海拔 600 m 后降低,而在海拔 600 m 置换到海拔 200 m 后变化不显著。其中 β G 酶活性在海拔 1400 m 置换到 1000 m 后显著增加,即碳、氮获得酶的活性增加,这说明高海拔地区土柱置换后土壤中碳氮含量损失,而土壤中的微生物为了自身需求,通过提高碳、氮获得酶的活性来参与 C、N 循环。因此,尽管模拟增温降低了土壤微生物生物量,但微生物可以通过提高自身的活性增强对土壤有机质的分解获取养分。同时, β G 酶活性在海拔 1000 m 置换到 600 m 后显著降低,土壤养分状况是影响土壤水解酶活性的重要因子^[26],可利用养分为水解酶生产提供能量。因此,在土壤养分含量高的地方,土壤水解酶活性也高^[27]。本研究土柱置换后,海拔 600 m 处 NH_4^+ 含量显著低于原位土柱,下降幅度达 39.2%,可能是导致 β G 酶活性降低的主要原因。此外,土柱置换使海拔 1400 m 处与 P 相关的 ACP 酶活性显著增加,Zhou 等^[28]在北方温带草原增温研究结果与本研究一致。微生物为了满足资源相对贫瘠地区磷素的正常供应,通过增加 ACP 酶的分泌,得到更多的有效磷。模拟增温对过氧化氢酶和酚氧化物酶没有显著影响,可能是因为不同土壤酶来自不同的土壤微生物或动物群落,造成它们对温度响应不同。

本研究结果显示,土柱置换增温提高了各海拔土壤归一化酶活性。且高海拔 1000 m 和 1400 m 处土壤归一化酶活性对增温的响应更敏感。土柱置换增加了土壤温度,使土柱内微生物活性增强,土壤微生物的生长和代谢速度加快,微生物为了满足自身生长需求,单位微生物量会产生更多的酶以提高对土壤养分的利用^[29],所以增温处理对归一化酶活性表现出促进作用。

3.3 不同海拔森林土柱置换土壤酶活性变化的关键驱动因子

驱动土壤酶活性对气候变化做出响应的生态因子十分复杂。不同的生态系统,由于时间和空间的异质性,各种生态因子复杂的综合作用以及关键生态因子的主导作用是动态变化的。本研究结果显示,土壤 SOC、DOC、土壤温度和土壤含水率分别是驱动不同海拔土壤酶活性变化的主导因子。大部分酶为蛋白质,对温度敏感,增温会直接影响土壤酶活性^[30]。本研究发现土柱置换增温后,六种酶活性和归一化酶活性均在高海拔 1400 m 处增加。秦纪洪等^[9]认为增温一方面通过影响酶动力学性质直接影响酶活性,另一方面还可以通过影响土壤微生物生物量和群落结构等间接影响酶活性^[31]。另外,土壤温度升高影响土壤中各种化学反应和土壤溶液离子组成,土壤养分有效性的改变也间接影响土壤酶活性^[32]。本研究中,土柱置换增温后各海拔土壤 NH_4^+ 和 NO_3^- 含量均呈下降趋势,增温增强了微生物和植物间的养分竞争,导致微生物生长受到氮限制,因此微生物需要矿化土壤有机质来获得 NH_4^+ 和 NO_3^- ^[33]。而该过程所需要的能量主要通过微生物分解土壤有机碳获得^[34]。因此,在土壤有机质较丰富的表层土壤,增温促进了海拔 600 m 处参与土壤有机碳分解的土壤酶 β G、CBH 的活性,为微生物获得养分提供能量。不仅如此,土壤含水率在调节微生物对土壤增温响应的过程发挥重要作用。海拔 1400 m 处土壤含水率降低 25.27%,限制了酶和底物的扩散^[35],微生物通过提高土壤酶活性来补偿增温引起的水分限制^[36],从而使海拔 1400 m 六种土壤酶活性均增加。土壤溶解性有机碳既是土壤生物化学过程的产物,又是土壤微生物生长、分解有机碳的重要能源^[37]。DOC 在刺激微生物生长方面具有重要作用,从而影响到微生物的酶产生。各海拔土柱置换后,土壤 DOC 含量均呈降低趋势,表明土柱置换后,土壤的可溶性物质随着环境因子的改变而流失。同时,海拔 1000 m 处土壤酶活性除 PHO 外均呈下降趋势。Bowles 等^[38]的研究同样发现,氮循环中酶活性会随碳可利用率的增加而增加,DOC 作为土壤微生物重要的碳源,其在酶活性的变化中也起到关键的作用。

土壤 C/N、土壤温度是驱动不同海拔土壤归一化酶活性的主导因子。土壤 C、N 作为土壤中的重要元素,可以改变土壤的透气性、温度以及土壤结构,为植物生长输送养分,同时影响土壤微生物活性与强度,与土壤酶活性密切相关。土壤 C/N 越低越有利于微生物对有机质的分解,有机碳的积累与矿化程度高^[39],因此可以解释 C/N 是决定本地区归一化酶活性的关键因子。土壤 C/N 的差异主要取决于地上地下凋落物输入和微生物的分解,那么不同森林生态系统凋落物质量的差异可能决定着土壤有机碳循环过程对气候变暖的响应程度的分异性。

4 结论

总体来说,土柱置换模拟增温对高海拔土壤碳氮循环过程影响较大;参与 C、N 循环的土壤酶对高海拔地区模拟增温表现较为敏感和积极,即增温提高了微生物的活性和分泌酶的能力以克服土壤中出现的养分损失。这将对土壤养分供应能力产生一定的影响,直接影响该地区的森林群落生产力,进而对陆地生态系统产生较为深远的影响。

参考文献 (References):

- [1] 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.
- [2] 赵盼盼,周嘉聪,林开森,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): 2676-2686.
- [3] 王一,刘彦春,刘世荣. 暖温带森林土壤酶活性对增温的响应及其环境解析. 林业科学研究, 2017, 30(1):117-124.
- [4] 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.
- [5] Sardans J, Peñuelas J, Estiarte M. Warming and drought alter soil phosphatase activity and soil P availability in a Mediterranean shrubland. Plant and Soil, 2006, 289(1/2):227-238.
- [6] Rustad L E, Campbell J L, Marion G M, Norby R J, Mitchell M J, Hartley A E, Cornelissen J H C, Gurevitch J, Gcte-NEWS. A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. Oecologia, 2000, 126(4): 543-562.
- [7] Gaston K J. Global patterns in biodiversity. Nature, 2000, 405(6783):220-227.
- [8] 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.
- [9] 秦纪洪,张文宣,王琴,孙辉. 亚高山森林土壤酶活性的温度敏感性特征. 土壤学报, 2013, 50(6):1241-1245.
- [10] Zhang P, Nie M, Li B, Wu J H. The transfer and allocation of newly fixed C by invasive *Spartina alterniflora* and native *Phragmites australis* to soil microbiota. Soil Biology and Biochemistry, 2017, 113: 231-239.
- [11] 宋朝枢. 福建武夷山自然保护区概况. 野生动物保护与利用, 1980,(1):11-13.
- [12] 朱鹤健,林振盛,陈珍皋,谭炳华,郭成达. 武夷山土壤垂直分布和特征. 武夷科学, 1982, 2: 152-164.
- [13] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科技出版社, 1999.
- [14] 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.
- [15] Jones D L, Willett V B. Experimental evaluation of methods to quantify dissolved organic nitrogen (DON) and dissolved organic carbon (DOC) in soil. Soil Biology and Biochemistry, 2006, 38(5): 991-999.
- [16] 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.
- [17] Stone M M, DeForest J L, Plante A F. Changes in extracellular enzyme activity and microbial community structure with soil depth at the Luquillo Critical Zone Observatory. Soil Biology and Biochemistry, 2014, 75: 237-247.
- [18] Zhu B, Wang X P, Fang J Y, Piao S L, Shen H H, Zhao S Q, Peng C H. Altitudinal changes in carbon storage of temperate forests on Mt Changbai, Northeast China. Journal of Plant Research, 2010, 123(4):439-452.
- [19] 丁雪丽,韩晓增,乔云发,李禄军,李娜,宋显军. 农田土壤有机碳固存的主要影响因子及其稳定机制. 土壤通报, 2012, 43(3): 737-744.
- [20] 任寅榜. 沿武夷山海拔梯度土壤置换对异养呼吸的影响[D]. 福州: 福建师范大学, 2018: 10-11.
- [21] Lovell R D, Jarvis S C, Bardgett R D. Bardgett. Soil microbial biomass and activity in long-term grassland: Effects of management changes. Soil Biology and Biochemistry, 1995, 27(7): 969-975.
- [22] 刘秉儒. 贺兰山东坡典型植物群落土壤微生物量碳、氮沿海拔梯度的变化特征. 生态环境学报, 2010, 19(4): 883-888.
- [23] 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.
- [24] 宗宁,石培礼. 模拟增温对西藏高原高寒草甸土壤供氮潜力的影响. 生态学报, 2019, 39(12): 4356-4365.
- [25] Rinnan R, Stark S, Tolvanen A. Responses of vegetation and soil microbial communities to warming and simulated herbivory in a subarctic heath. Journal of Ecology, 2009, 97(4):788-800.

- [26] 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.
- [27] 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.
- [28] 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.
- [29] Turner B L. Variation in pH optima of hydrolytic enzyme activities in tropical rain forest soils. *Applied and Environmental Microbiology*, 2010, 76(19): 6485-6493.
- [30] Kang H, Lee D. Inhibition of Extracellular Enzyme Activities in a Forest Soil by Additions of Inorganic Nitrogen. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 2005, 36(15/16):2129-2135.
- [31] Fan Y X, Lin F, Yang L M, Zhong X J, Ming M H, Zhou J C, Chen Y, Yang Y S. Decreased soil organic P fraction associated with ectomycorrhizal fungal activity to meet increased P demand under N application in a subtropical forest ecosystem. *Biology and Fertility of Soils*, 2018, 54(1):149-161.
- [32] Kang H, Kim S Y, Fenner N, Freeman C. Shifts of soil enzyme activities in wetlands exposed to elevated CO₂. *Science of the Total Environment*, 2005, 337(1/3): 207-212.
- [33] Zhang Q F, Xie J S, Lyu M, Xiong D C, Wang J, Chen Y, Li Y Q, Wang M K, Yang Y S. Short-term effects of soil warming and nitrogen addition on the N:P stoichiometry of *Cunninghamia lanceolata* in subtropical regions. *Plant and Soil*, 2017, 411(1): 395-407.
- [34] Bell T H, Henry H A L. Fine scale variability in soil extracellular enzyme activity is insensitive to rain events and temperature in a mesic system. *Pedobiologia*, 2011, 54(2): 141-146.
- [35] Liu W X, Zhang Z, Wan S Q. Predominant role of water in regulating soil and microbial respiration and their responses to climate change in a semiarid grassland. *Global Change Biology*, 2009, 15(1): 184-195.
- [36] Carlyle C N, Fraser L H, Turkington R. Tracking soil temperature and moisture in a multi-factor climate experiment in temperate grassland: do climate manipulation methods produce their intended effects? *Ecosystems*, 2011, 14(3): 489-502.
- [37] 周晓宇, 张称意, 郭广芬. 气候变化对森林土壤有机碳贮藏影响的研究进展. *应用生态学报*, 2010, 21(7):1867-1874.
- [38] Bowles T M, Acosta-Martínez V, Calderón F, Jackson L E. 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.
- [39] 窦晶鑫, 刘景双, 王洋, 赵光影. 三江平原草甸湿地土壤有机碳矿化对 C/N 的响应. *地理科学*, 2009, 29(5): 773-778.