

DOI: 10.5846/stxb201909231984

彭子洋, 刘卫星, 田瑞, 杨森, 王静, 黄俊胜, 杨雅舒, 刘玲莉. 海拔和坡向对唐古拉山土壤胞外酶活性的影响. 生态学报, 2021, 41(19): 7659-7668.
Peng Z Y, Liu W X, Tian R, Yang S, Wang J, Huang J S, Yang Y S, Liu L L. Effects of altitude and aspect on soil extracellular enzyme activities in Tanggula Mountain. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(19): 7659-7668.

海拔和坡向对唐古拉山土壤胞外酶活性的影响

彭子洋^{1,2}, 刘卫星^{1,*}, 田 瑞³, 杨 森^{1,2}, 王 静⁴, 黄俊胜¹, 杨雅舒⁵, 刘玲莉^{1,2}

1 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093

2 中国科学院大学, 北京 100049

3 兰州大学, 兰州 730000

4 河北大学, 保定 071002

5 山东农业大学, 泰安 271018

摘要: 土壤胞外酶能够将大分子有机质分解成可以被微生物利用的小分子化合物, 在土壤有机质分解与转化过程中起着重要的作用。因此, 土壤中酶促反应往往成为陆地生态系统中土壤有机质分解的限速步骤。然而, 土壤酶活性的地理分布格局, 尤其是其随着不同海拔和坡向的分布特征和驱动机制, 仍不明确。为探讨土壤胞外酶的空间分布特征及影响因素, 我们沿海拔梯度 (2980—5120 m) 在青藏高原唐古拉山的南北坡选取了 6 个样点, 测定了参与碳、氮、磷循环的 6 种水解酶的活性和土壤理化性质, 并结合植被和气象数据进行分析。结果显示, 随海拔梯度的升高, 年均温度 (MAT)、土壤碳氮比 (C:N) 降低, 年均降水量 (MAP)、紫外线辐射 (UV)、归一化植被指数 (NDVI)、土壤碳含量 (TC)、土壤氮含量 (TN) 升高; 南坡的 MAP、UV、NDVI、TC、TN 显著高于北坡, 而 C:N 显著低于北坡。不同类型的土壤胞外酶对海拔和坡向的响应不同, 碳获取酶 α -葡萄糖苷酶 (AG)、 β -葡萄糖苷酶 (BG)、 β -木糖苷酶 (BX), 以及氮获取酶 N-乙酰-氨基葡萄糖苷酶 (NAG) 活性均随海拔梯度的升高而升高, 且都在南坡显著高于北坡; 磷获取酶酸性磷酸酶 (AP) 和氮获取酶亮氨酸氨基肽酶 (LAP) 活性在不同海拔和坡向的分布上并没有显著差异。模型平均和相对重要性分析表明, NDVI、RB 和 TC 是驱动碳获取酶 (AG、BG、BX) 活性随海拔梯度和坡向分布格局的主要因子; NDVI 是驱动参与氮获取酶 (NAG) 活性变化的主要因子。我们的研究表明, 不同海拔和坡向上植被和土壤特征的差异驱动了土壤胞外酶活性的空间分布, 从而可能对碳循环和养分循环产生不同的影响, 为预测土壤胞外酶的空间地理格局提供了科学依据。

关键词: 海拔; 坡向; 胞外酶活性; 青藏高原; 土壤碳含量

Effects of altitude and aspect on soil extracellular enzyme activities in Tanggula Mountain

PENG Ziyang^{1,2}, LIU Weixing^{1,*}, TIAN Rui³, YANG Sen^{1,2}, WANG Jing⁴, HUANG Junsheng¹, YANG Yashu⁵, LIU Lingli^{1,2}

1 State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

3 Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

4 Hebei University, Baoding 071002, China

5 Shandong Agricultural University, Taian 271018, China

Abstract: Soil extracellular enzymes play a key role in the degradation and turnover of soil organic matter since they

基金项目: 国家重点基础研究发展计划 (2019YFA0607302); 中国科学院战略性先导科技专项 (A 类) (XDA23080301, XDA26010303); 国家自然科学基金面上项目 (31770530)

收稿日期: 2019-09-23; **网络出版日期:** 2021-06-30

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lwxsx@ibcas.ac.cn

depolymerize large organic matter into low molecular compounds assimilated by microbes. Enzymatic reactions are the rate-limiting steps in soil organic matter decomposition and have profound impacts on biogeochemical cycle in terrestrial ecosystems. However, we know little about the spatial distribution of soil enzyme activities and the underlying mechanisms. To explore the spatial distribution and the driving factors of soil extracellular enzymes along the altitude and aspect, we selected six sites along the altitude gradients on the windward and leeward slopes of the Tanggula Mountains in the Qinghai-Tibet Plateau, respectively. We measured six types soil extracellular enzymes activities which involved in carbon, nitrogen and phosphorus cycles of soil, soil moisture (SM), soil carbon content (TC), and soil nitrogen content (TN). We investigated plant root biomass (RB), obtained normalized difference vegetation index (NDVI) as aboveground biomass index, mean annual temperature (MAT), mean annual precipitation (MAP), and ultraviolet radiation (UV) as climate factors. The results showed that MAT, and C:N decreased, whereas MAP, UV, NDVI, TC, TN increased along the increasing altitude. MAP, UV, NDVI, TC, and TN were significantly higher, while C:N were lower on the windward slope than those on the leeward slope. The specific extracellular enzymes differed in their activity responses to altitudes and aspects. Specifically, the activities of C-acquiring exoenzymes α -glucosidase (AG), β -glucosidase (BG), β -xylosidase (BX), and N-acquiring exoenzyme N-acetyl-glucosaminidase (NAG) all increased along increasing altitude gradient. In addition, the activities of AG, BG, BX, and NAG were significantly higher on the windward slope than on the leeward slope. However, neither altitude nor aspect had significant effects on P-acquiring exoenzymes acid phosphatase (AP) and N-acquiring exoenzymes leucine aminopeptidase (LAP). Our further analysis of model average and relative importance suggested that the NDVI, RB and TC were the main factors driving the changes in activities of C-acquiring exoenzymes (AG, BG, BX) along altitude gradient and aspect. However, the changes in activities of N-acquiring exoenzymes (NAG) was predominantly only driven by NDVI. Overall, this finding indicate that climate and soil characteristics drive the spatial distribution of various extracellular enzyme activity in soils at different altitudes and aspects, regulating carbon and nitrogen cycling. This study provides justification for the prediction of the spatial patterns of soil extracellular enzyme activities.

Key Words: altitude; aspect; soil extracellular enzyme activity; Tanggula Mountain; soil carbon content

土壤胞外酶是土壤有机质的降解、转化和矿化的媒介^[1],能够将大分子有机质分解成可以被微生物利用的小分子物质^[2],是分解过程中重要的限速因子,在陆地生态系统生物地球化学循环中起着重要的作用。土壤胞外酶活性会受到气候(温度、降水、太阳辐射)、地理(地形、土壤)、生物(植物、微生物)等多种因素的影响,但各因子对胞外酶活性的影响尚未得到统一结论。由于长期的动植物残体积累,青藏高原具有巨大的碳库储量,且该区域具有丰富的山脉,气候、地理、生物等环境变化幅度大,生态系统脆弱,对环境变化十分敏感,因此选取该区域中典型的山地生态系统,研究其土壤胞外酶活性沿海拔和坡向变化的空间分布格局及调控因素,对于解析该区域土壤碳循环对气候变化的响应具有重要意义。

海拔和坡向的改变可能不会对微生物和土壤胞外酶活性产生直接影响^[3],但是二者的变化会改变温度、降水、光照等环境因子^[4-5]。在阿尔卑斯山脉和念青唐古拉山进行的多个研究表明,土壤酶活性随海拔梯度的升高而降低^[6-9]。根据阿伦尼乌斯(Arrhenius)公式,温度是影响酶活性的重要因子,低温可减少酶与底物碰撞的次数,降低酶的反应速率,因此一些研究认为低温可能是导致高海拔地区土壤酶活性较低的主要原因。同时海拔梯度和坡向的不同也改变了土壤水分和光照^[10],从而影响土壤酶活性。不同生态系统中土壤胞外酶活性对土壤湿度的响应不同^[6,11-12]。在土壤水分较高苔原、草甸生态系统中,过高的土壤湿度所导致的厌氧环境通常会抑制土壤酶活性^[13];而在干旱半干旱草地生态系统中,较高的水分有利于底物和酶的扩散,提高底物的可接触性,土壤湿度的增加会提高土壤胞外酶的活性^[14-16]。因此,不同海拔和坡向间气候条件的差异可能对土壤酶活性产生不同影响。

海拔和坡向的改变还可能通过影响植被生长和微生物碳源,间接影响土壤微生物^[3]和土壤酶活性,进而

调控土壤碳循环和养分循环^[17-19],有研究发现,空气温度、光合有效辐射、土壤温度、含水量、土壤碳氮含量、水溶性酚等微气候和土壤性状在南北坡均具有显著差异,南坡的土壤有机质、微生物量和土壤胞外酶活性均高于北坡^[20]。但同时也有研究发现,受土壤发育的影响,北坡具有更高的土壤有机碳和微生物量,使得土壤胞外酶活性高于南坡^[21]。植物凋落物及根际分泌物是土壤碳的主要来源,土壤碳和土壤养分作为土壤胞外酶作用的底物,其含量与组成也会影响胞外酶活性^[22]。米氏方程表明,酶活性会随底物浓度的升高而升高,并最终达到饱和。大量研究也发现, β -葡萄糖苷酶(BG)、纤维二糖水解酶(CBH)、N-乙酰-氨基葡萄糖苷酶(NAG)活性随土壤碳、氮含量的增加而增加^[3]。较高的土壤养分有利于植物和微生物的生长,从而产生更多的土壤水解酶。植物生物量和群落结构的改变也会影响微生物群落结构和功能,进而影响土壤酶活性^[23]。由此可见,目前的研究对土壤胞外酶活性沿海拔梯度的垂直分布格局以及不同坡面的水平分布格局并无统一一定论,海拔和坡向对土壤胞外酶活性的影响及其主要驱动因子仍需进一步研究。

青藏高原碳库储量巨大,山脉资源丰富,生态系统脆弱,对环境变化十分敏感。唐古拉山是青藏高原的典型山脉,具有很强的垂直地带性^[24],生物、非生物环境条件沿海拔梯度的变化显著^[25]。同时,唐古拉山还阻碍了印度季风向欧亚大陆的传播,形成强烈的雨影效应^[26],显著改变了两侧坡面的气候条件^[27]。为了探究唐古拉山南北坡土壤胞外酶活性沿海拔梯度的分布格局及其主要驱动因素,进一步理解青藏高原土壤有机质周转过程,我们沿唐古拉山南北坡不同海拔梯度(2980—5120 m)各选取了3个点,测定土壤胞外酶潜在活性、土壤理化性质等指标,拟解决以下科学问题:1)唐古拉山土壤胞外酶潜在活性沿海拔和坡向的分布规律;2)形成该分布格局的主要驱动因子是什么?

1 材料和方法

1.1 研究区概况

为探究海拔和坡向对土壤胞外酶活性的影响,本研究沿唐古拉山脉的南坡(91.02—91.7°E,30.42—32.38°N,海拔4250—5120 m)和北坡(92.6—97.68°E,34.38—36.23°N,海拔2980—4830 m)各选取了3个点进行了取样(表1)。取样区域植被类型为高寒草原草地^[28],辐射强烈,温度随海拔和纬度的升高而降低,日较差大,季节差异明显。降水主要受西南季风控制,自东南向西北方向逐渐减少;降水季节分配极不均匀,雨季和旱季分异明显。

表 1 研究样地基本地形和气候特征

Table 1 Basic topography and climatic characteristics of the study sites

地点 Site	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔 Altitude/m	坡向 Aspect	年平均温度 MAT/ ℃	年平均降水 MAP/ mm	紫外线辐射强度 UV/(W/m ²)	归一化植被指数 NDVI
1	30.42	91.02	4250	南坡	4.24	501.88	244.56	0.25
2	31.38	91.95	4460	南坡	0.23	355.88	238.23	0.23
3	32.38	91.70	5120	南坡	-3.02	470.86	245.40	0.2
4	36.03	97.62	2980	北坡	6.22	290.18	214.67	0.11
5	36.23	97.68	3390	北坡	6.99	253.68	213.35	0.07
6	34.38	92.60	4830	北坡	-3.44	304.78	229.04	0.16

MAT:年平均温度 Mean annual temperature; MAP:年平均降水 Mean annual precipitation; UV:紫外线辐射强度 Ultraviolet radiation; NDVI:归一化植被指数 Normalized Difference Vegetation Index

1.2 样品采集

青藏高原的植被生产力在每年的8月达到最大值,此时的土壤微生物活性最强,能够更好地表征土壤酶活性最大潜力。因此,我们于2016年8月沿唐古拉山脉不同海拔和坡向进行土壤样品采集和植被调查,在每个海拔梯度随机选取3个1m×1m的样方,每个样方内随机选择1个采样点,用直径9 cm的土钻采集0—5 cm混合土壤样品,一共采集18个新鲜土样。所取得的新鲜土样采用2 mm筛去除粗根系和石子,混合均匀后置

于冷藏箱内迅速运回实验室分为两份,一份储藏在 -80°C 条件下用于土壤胞外酶活性和水分的测定,另外一份风干后用于土壤理化性状的测定。过筛后的根系也置于便携式冷藏箱内,随土壤一起寄回实验室,清洗后 60°C 烘干 48 h 至恒重,称取干重并换算成 0—5 cm 单位面积的根系生物量(Root biomass, RB)。

1.3 样品测定

样品前处理:在实验室测定前首先剔除了土壤样品中的细根及可见的凋落物碎屑。

土壤含水量:称取一定质量 m_1 的土壤样品鲜样在 105°C 条件下烘干 48h 至恒重,然后称量样品干重 m_2 , 土壤含水量(Soil Moisture, SM) = $(m_1 - m_2) / m_2 \times 100\%$ 。

土壤碳(TC)、氮(TN)含量测定:采用燃烧法测定土壤 C、N 含量。土壤于避光通风处风干后研磨粉碎,混合均匀后用元素分析仪(Vario EL III, Elementar, Germany)测定土壤 C、N 含量。

土壤胞外酶活性:本研究测定 6 种常见土壤胞外酶潜在活性,其中碳获取酶有 3 种,分别是 α -葡萄糖苷酶(α -D-Glucosidase, AG)、 β -葡萄糖苷酶(β -D-Glucosidase, BG)、 β -木糖苷酶(β -Xylosidase, BX);氮获取酶有两种,分别是亮氨酸氨基肽酶(Leucine Aminopeptidase, LAP)、N-乙酰-氨基葡萄糖苷酶(N-Acetyl- β -D-Glucosaminidase, NAG);磷获取酶为酸性磷酸酶(Acid Phosphatase, AP)(表 2)。土壤胞外酶活性采用 96 微孔酶标板荧光分析法^[29],使用多功能酶标仪(SynergyH1, BioTek, United States)进行测定。具体方法如下:称取 0.3000g 新鲜土壤样品于离心管中,加入 60mL 马来酸钠缓冲液($\text{pH}=6$),超声细胞粉碎机超声 2 min,制备成土壤悬浊液。按顺序将 125 μL AG、BG、BX、AP、LAP、NAG 6 种胞外酶对应的底物、7-氨基-4-甲基香豆素(7-Amino-4-methylcoumarin, AMC)标准物、4-甲基伞形酮(4-Methylumbelliferone, MUB)标准物、超纯水分别加入 96 孔酶标版的相应孔洞中;将 125 μL 缓冲液、土壤悬浊液分别加入对照板和样品板的相应孔洞中; 25°C 避光培养 4 h 后,在 360 nm 波长处激发,460 nm 波长发射的条件下测定荧光。

表 2 6 种土壤胞外酶种类

Table 2 The names, substrates, concentrations and functions of the examined soil extracellular enzymes

酶 Enzyme	底物 Substrate	浓度/ $(\mu\text{mol/L})$ Concentration	功能 Function
α -葡萄糖苷酶 AG	4-甲基伞形酮- α -D-葡萄糖苷	500	C 获取酶
β -葡萄糖苷酶 BG	4-甲基伞形酮- β -D-葡萄糖苷	1000	
β -木糖苷酶 BX	4-甲基伞形酮- β -D-木吡喃糖苷	1000	
酸性磷酸酶 AP	4-甲基伞形酮-磷酸酯	2000	P 获取酶
亮氨酸氨基肽酶 LAP	L-亮氨酸-7-酰胺基-4-甲基香豆素盐酸盐	500	N 获取酶
N-乙酰-氨基葡萄糖苷酶 NAG	4-甲基伞形酮-N-乙酰基- β -D-氨基葡萄糖	1000	

AG: α -葡萄糖苷酶 α -D-Glucosidase; BG: β -葡萄糖苷酶 β -D-Glucosidase; BX: β -木糖苷酶 β -Xylosidase; AP: 酸性磷酸酶 Acid Phosphatase; LAP: 亮氨酸氨基肽酶 Leucine Aminopeptidase; NAG: N-乙酰-氨基葡萄糖苷酶 N-acetyl- β -D-Glucosaminidase

1.4 数据计算与处理

1.4.1 气象及植被数据来源

年均温(MAT)、年均降水(MAP)、紫外线辐射(UV)数据来自于中国区域地面气象要素数据集(China Meteorological Forcing Dataset)2016 年的数据,该数据的空间分辨率为 $0.01^{\circ} \times 0.01^{\circ}$ ^[30-31]。归一化植被指数(NDVI)数据来源于中分辨率成像光谱仪(MODIS)数据中 MOD13C1 Collection 6 的每月 NDVI 数据,其空间分辨率为 $0.25^{\circ} \times 0.25^{\circ}$ ^[32]。为保证结果的准确性与可信度,只采用质量较好的数据用于后续分析。

1.4.2 土壤胞外酶活性计算公式

$$\text{EEA}(\text{nmol g}^{-1} \text{h}^{-1}) = \frac{\text{NFU}}{\varepsilon \times V_H \times T \times \frac{m_S}{V_B}} \quad (1)$$

式中,EEA 为胞外酶活性,单位: $\text{nmol g}^{-1} \text{h}^{-1}$; NFU 为单位净荧光值; ε 为发射系数(Emission Coefficient),单

位:Fluorescence/nmol; V_H 为土壤悬浊液体积,单位:mL; T 为培养时间,单位:h; m_s 为土壤重量,单位:g; V_B 为用于制备土壤悬浊液的缓冲液体积,单位:mL。

其中:

$$NFU = \left(\frac{F_A - F_{HC}}{Q} \right) - F_{SC} \tag{2}$$

$$Q = \frac{F_Q}{F_S} \tag{3}$$

$$\varepsilon = \frac{F_S}{C_s \times V_s} \tag{4}$$

式中,NFU 为单位净荧光值; F_A 为样品板(底物+土壤悬浊液)的荧光值; F_{HC} 为样品对照(土壤悬浊液+缓冲液)的荧光值; F_{SC} 为底物对照(底物+缓冲液)的荧光值; Q 为淬灭系数; F_Q 为土壤悬浊液+标准物的荧光值; F_S 为缓冲液+标准物的荧光值; ε 为发射系数,单位:Fluorescence/nmol; C_s 为标准物浓度,单位:nmol/mL; V_s 为标准物体积,单位:mL。

1.4.3 数据处理方法

本研究采用二因素方差分析(Two-Way ANOVA)来比较海拔、坡向及其交互作用对根生物量、土壤湿度、土壤碳、土壤氮和 6 种土壤胞外酶活性的影响,显著性水平为 $P<0.05$ 。

本研究采用基于 Step-AIC 的模型参数筛选,并通过广义线性混合模型的方法分析地形(海拔)、气象(MAT、MAP、UV)、生物(NDVI、RB)、土壤(TC、TN、SM、C:N)等因子对土壤胞外酶活性的作用大小。将各潜在解释因子标准化后,通过比较方差膨胀系数(VIF)检验全模型因子之间是否存在多重共线性,发现 MAT、MAP、UV、TN 具有较高的 VIF,故将此 4 种潜在解释因子从全模型中去除,保留了 VIF<10 的海拔、NDVI、RB、TC、C:N、SM 6 种潜在解释因子。对该 6 种潜在解释因子构建的多模型进行筛选时,通过 R 语言 MuMin 包中的“dredge”函数基于 $\Delta AIC \leq 10$ 的所有模型进行模型平均^[33]。

以上统计分析均使用 R 语言(R version 3.5.3)实现,用到的包为 MASS、lme4、car、MuMIn。

2 结果

2.1 气候、植被和土壤性状沿海拔和坡向的分布

不同海拔梯度的生物、非生物因子环境具有显著差异(表 3、图 1)。随海拔梯度的升高,MAP、UV、NDVI、RB、SM、TC、TN 均显著升高($P<0.05$),而 MAT、C:N 随海拔升高而降低($P<0.05$)。

南坡和北坡的气候、植被和土壤性状也具有显著差别(表 3、图 1)。实验区域内南坡的 MAP、UV、TC、TN 均极显著高于北坡($P<0.001$),分别是北坡的 1.6、1.1、2.5、4.7 倍;但北坡的 MAT、C:N 高于南坡。

NDVI 在南坡随海拔升高而下降,但在北坡随海拔升高而升高;RB 在南坡随海拔升高而升高,在北坡没有显著变化趋势;SM 在南北坡没有显著差异,分别随海拔升高而升高。

2.2 6 种土壤胞外酶活性沿海拔和坡向的分布

唐古拉山不同海拔 AG、BG、BX、AP、LAP、NAG 6 种胞外酶活性在 120—3000 nmol g⁻¹ h⁻¹ 之间(图 2)。碳获取酶 AG、BG、BX 活性和氮获取酶 NAG 活性随海拔的升高而升高($P<0.05$);其他胞外酶与海拔并无显著相关关系。

南坡的 6 种胞外酶活性在 200—3000 nmol g⁻¹ h⁻¹ 之间,北坡的 6 种酶活性在 120—1600 nmol g⁻¹ h⁻¹ 之

表 3 海拔、坡向及其交互作用对环境因子的影响

Table 3 The effects of altitudes and aspects on the environment factors

	MAT	MAP	UV
海拔 Altitude	6.38e ⁻⁹ ***	0.0006***	2.45e ⁻¹⁰ ***
坡向 Aspect	0.005**	0.002**	6.74e ⁻⁸ ***
海拔×坡向 Altitude×Aspect	0.199	0.994	0.087

*, $P<0.05$; **, $P<0.01$; ***, $P<0.001$;表中数值表征二因素方差分析的 P 值

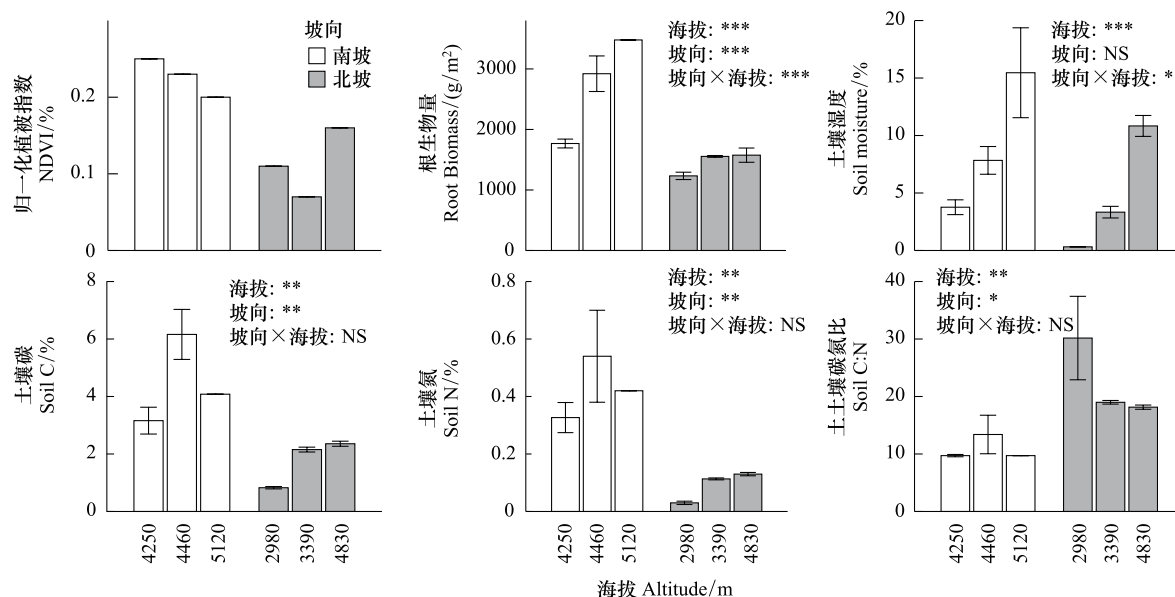


图1 归一化植被指数、根生物量、土壤湿度、土壤碳、土壤氮、碳氮比沿海拔和坡向的分布

Fig.1 Distribution of NDVI, root biomass, soil moisture, soil carbon, soil nitrogen, C: N along altitudes and aspects

白色柱子表征南坡,灰色柱子表征北坡;海拔、坡向及其交互作用对根生物量、土壤湿度、土壤碳、土壤氮、土壤碳氮比的二因素方差分析结果在每张图的右上角标出($n=3$); **, $P<0.01$; ***, $P<0.001$; NS, None Significant

间。碳获取酶 AG、BG、BX 和氮获取酶 NAG 活性在南坡要显著高于北坡的酶活性($P<0.01$)。磷获取酶 AP 和氮获取酶 LAP 活性在南北坡没有显著差异(图 2)。

2.3 土壤胞外酶活性与气候、植被、土壤理化性质的关系

不同海拔和坡向的气候、植被、土壤等理化性质具有显著差异,驱动不同土壤胞外酶活性变化的因子也不同。模型平均的结果表明,TC 是影响碳获取酶 AG、BG、BX 酶活性变化的主要驱动因子之一,对 AG、BG、BX 酶活性具有正效应(图 3)。NDVI 和 RB 对碳获取酶 BG、BX 酶活性也具有正效应,是驱动 BG、BX 酶活性变化的因子(图 3)。NDVI 是磷获取酶 AP 活性和氮获取酶 NAG 活性变异最重要的驱动因子(图 3)。海拔、NDVI、RB、TC、C: N、SM 对氮获取酶 LAP 酶活性并没有显著的作用(图 3)。

3 讨论

(1) 海拔梯度和坡向对碳循环土壤胞外酶分布的影响

海拔梯度和坡向差异导致的温度、降水、光照^[34]等气候因子的变化可能会使土壤胞外酶活性随海拔高度和坡向呈现出一定的空间分布格局^[14-15, 35]。阿伦尼乌斯公式表明,在一定范围内,温度与酶活性成正相关。随着海拔梯度的升高和北坡光照的减少,温度降低^[10],土壤酶活性降低。与此假设相反,我们的研究结果表明,碳获取酶 AG、BG、BX 酶活性随海拔升高而升高,且在南坡的酶活性显著高于北坡。AG、BG、BX 主要参与木糖、纤维素等物质的分解^[36],Siles 等人认为这几种胞外酶活性与海拔成正相关可能是因为随海拔升高,底物浓度上升对土壤酶活性的促进作用抵消了低温造成的负效应^[9]。我们的研究支持了这一观点。本研究中,TC 随海拔升高而升高,且 AG、BG、BX 酶活性与 TC 显著相关。分析发现,TC 是影响 AG、BG、BX 酶活性最主要的因子(图 3)。该分析结果与前人的研究一致^[37-38],随海拔的升高,温度可能成为地上植被生长的主要限制因子,使得 NDVI 在南坡随海拔升高而下降。地下根生物量则可能更多受到 SM 的影响,在高寒草地系统中,水分是一个重要的限制因子,随海拔升高,土壤水分增加,缓解了水分对植物的限制作用,促进了根系的生长^[39-40],同时高海拔的低温又限制了解,有利于碳储量的升高。而南坡的光照和水分条件均强于北

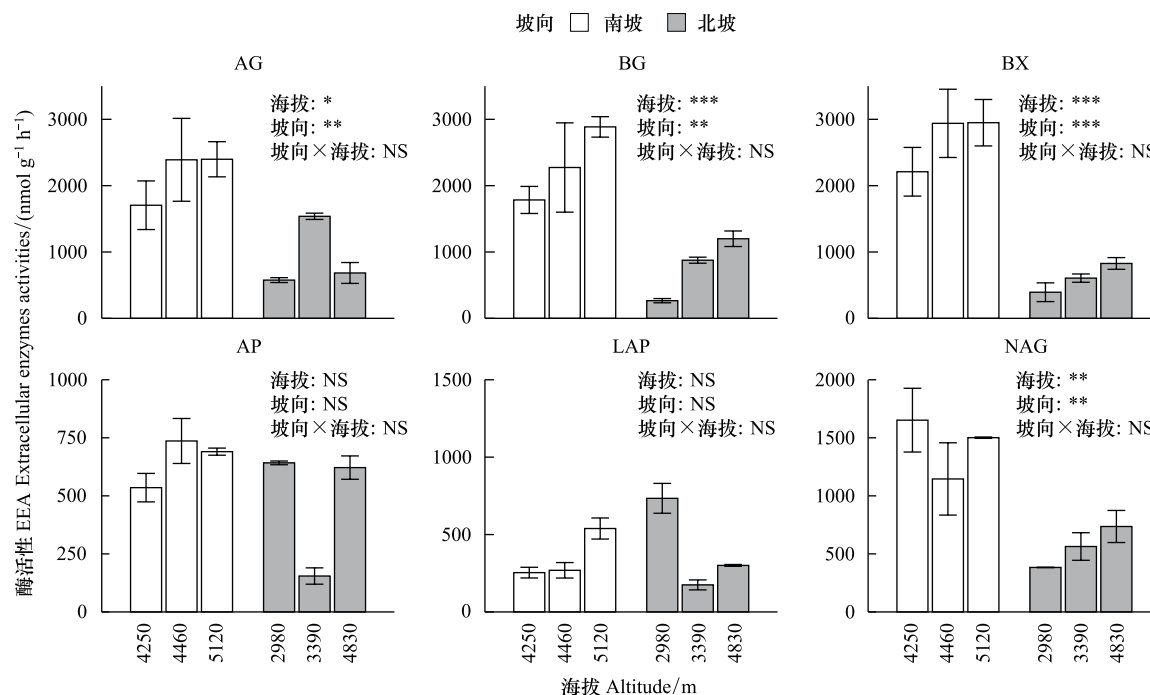


图2 6种土壤胞外酶活性沿海拔和坡向分布特征

Fig.2 The activities of AG, BG, BX, AP, LAP and NAG in six plots along the altitudes and aspects

图中分别为 AG、BG、BX、AP、LAP、NAG 沿海拔和坡向分布图;白色柱子表征南坡胞外酶活性,灰色柱子表征北坡胞外酶活性($n=3$);海拔、坡向及其交互作用对 AG、BG、BX、AP、LAP、NAG 的二因素方差分析结果在每张图的右上角标出;AG: α -葡萄糖苷酶 α -D-Glucosidase; BG: β -葡萄糖苷酶 β -D-Glucosidase; BX: β -木糖苷酶 β -Xylosidase; AP: 酸性磷酸酶 Acid Phosphatase; LAP: 亮氨酸氨基肽酶 Leucine Aminopeptidase; NAG: N-乙酰-氨基葡萄糖苷酶 N-acetyl- β -D-Glucosaminidase; **, $P<0.01$; ***, $P<0.001$; NS, None Significant

坡,使得南坡 NDVI 和 RB 均高于北坡。而较高的 NDVI 和 RB 能够促进凋落物和根际分泌物向土壤的输入^[41],TC 升高,增加了酶作用的底物浓度,从而促进了土壤胞外酶活性^[42-43]。

(2) 海拔梯度和坡向对氮、磷循环土壤胞外酶分布的影响

NAG 主要参与分解土壤中的几丁质,被认为是主要的 N 素获取酶之一^[44]。分析结果表明,NDVI 是驱动氮获取酶 NAG 酶活性随海拔梯度和坡向的分布格局最主要的因子。NDVI 的提高表征了植物会向土壤输入更多的新鲜凋落物,一方面,新鲜凋落物的输入增加了 NAG 的作用底物,底物的增加可刺激酶促反应速率^[16, 42-43];另一方面,凋落物的输入也促进了微生物的生长,使得微生物分泌出更多胞外酶,提高酶活性^[36, 45]。LAP 也是氮获取酶,但是在海拔和坡向上并无显著规律,可能是因为微生物群落改变或微生物对环境的适应维持了 LAP 活性的稳定^[46]。

AP 作用于土壤中的有机酸,将其分解为植物、微生物可利用的无机磷^[47]。磷获取酶 AP 在不同海拔和坡向上的分布并没有显著的规律性,但模型平均结果表明 NDVI 对 AP 有显著影响,这可能是因为 3390 m 处,受水热条件或营养元素等因子的影响,NDVI 和 AP 均远低于其他五个样地。而其他五个样地的 AP 活性无显著差异,这可能与该地区氮磷含量和分布有关。AP 的合成需要大量的氮元素^[48],虽然在采样区域内氮分布随海拔和坡向变化存在差异,但是由于采样区域生态系统受氮限制,该差异可能并不足以引起 AP 活性变化;其次,因土壤总氮含量和变化并不能表征土壤有效氮含量和变化,需进一步分析该区域内有效氮含量与 AP 活性的关系;此外,AP 活性与土壤磷含量成反比,当生态系统处于磷限制时,微生物会分泌大量 AP 来获取更多的磷,AP 活性升高^[37],但磷可能不是采样区域的主要限制因子,所以 AP 活性沿海拔梯度和坡向未存在显著差异。

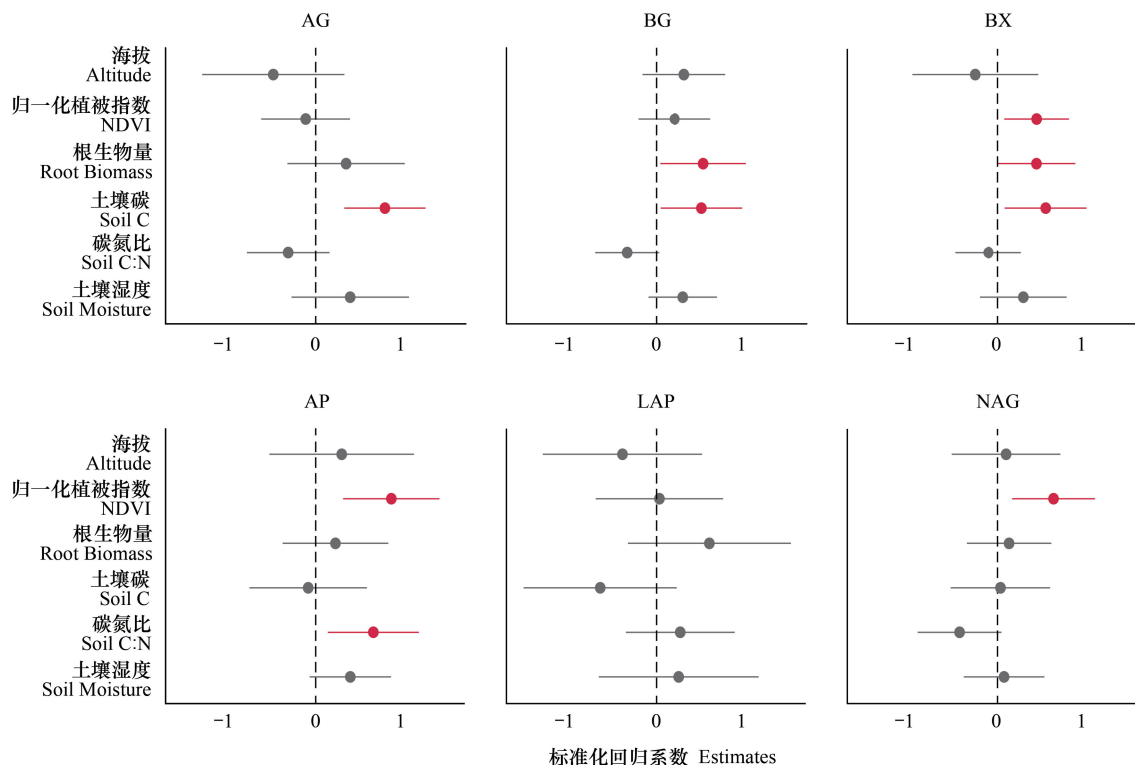


图3 海拔、归一化植被指数、根生物量、土壤碳、土壤碳氮比、土壤湿度对土壤胞外酶 AG、BG、BX、AP、LAP 和 NAG 活性分布的影响
 Fig.3 The effect of altitude, MAP, SM, TC, C: N on the activities of soil extracellular enzymes AG, BG, BX, AP, LAP and NAG
 图中显示了模型预测变量的平均参数估计(标准化回归系数)和相关的 95%置信区间($n = 3$)

4 结论

本研究探讨了参与碳、氮、磷循环的土壤胞外酶活性沿唐古拉山不同海拔和坡向的分布格局及其主要驱动因子。研究发现受到 TC 含量的驱动,碳获取酶 AG、BG、BX 活性沿海拔梯度升高,且南坡的活性高于北坡的活性;氮获取酶 NAG 活性在南坡也高于北坡,主要受 NDVI 的调控;而磷获取酶胞外酶 AP 和氮获取酶另一种胞外酶 LAP 活性在不同海拔梯度和坡向上并未表现出显著差异,可能需要进一步的研究。本研究结果表明,参与碳、氮循环的土壤胞外酶活性在唐古拉山南北坡不同海拔梯度上具有较大差异,可能会影响未来全球变化条件下本区域碳循环和营养循环过程,为预测土壤胞外酶的空间地理格局提供了科学依据。

参考文献 (References):

- [1] Sinsabaugh R L. Phenol oxidase, peroxidase and organic matter dynamics of soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(3): 391-404.
- [2] Miralles I, Ortega R, Sánchez-Marañón M, Leirós M C, Trasar-Cepeda C, Gil-Sotres F. Biochemical properties of range and forest soils in mediterranean mountain environments. *Biology and Fertility of Soils*, 2006, 43(6): 721-729.
- [3] 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.
- [4] Barbosa W R, Romero R E, De Souza Júnior V S, Cooper M, Sartor L R, de Moya Partiti C S, de Oliveira Jorge F, Cohen R, de Jesus S L, Ferreira T O. Effects of slope orientation on pedogenesis of altimontane soils from the Brazilian Semi-Arid Region (Baturité Massif, Ceará). *Environmental Earth Sciences*, 2015, 73(7): 3731-3743.
- [5] Carletti P, Vendramin E, Pizzeghello D, Concheri G, Zanella A, Nardi S, Squartini A. Soil humic compounds and microbial communities in six spruce forests as function of parent material, slope aspect and stand age. *Plant and Soil*, 2009, 315(1/2): 47-65.
- [6] Bragazza L, Parisod J, Buttler A, Bardgett R D. Biogeochemical plant - soil microbe feedback in response to climate warming in peatlands. *Nature*

- Climate Change, 2013, 3(3): 273-277.
- [7] Wang X X, Dong S K, Gao Q Z, Zhou H K, Liu S L, Su X K, Li Y Y. Effects of short-term and long-term warming on soil nutrients, microbial biomass and enzyme activities in an alpine meadow on the Qinghai-Tibet Plateau of China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 76: 140-142.
- [8] Schinner F. Soil microbial activities and litter decomposition related to altitude. *Plant and Soil*, 1982, 65(1): 87-94.
- [9] Siles J A, Cajthaml T, Minerbi S, Margesin R. Effect of altitude and season on microbial activity, abundance and community structure in alpine forest soils. *Federation of European Microbiological Societies Microbiology Ecology*, 2016, 92(3): fiw008.
- [10] 刘旻霞, 王刚. 高寒草甸植物群落多样性及土壤因子对坡向的响应. *生态学杂志*, 2013, 32(2): 259-265.
- [11] Brockett B F T, Prescott C E, Grayston S J. Soil moisture is the major factor influencing microbial community structure and enzyme activities across seven biogeoclimatic zones in western Canada. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 44(1): 9-20.
- [12] Brzostek E R, Blair J M, Dukes J S, Frey S D, Hobbie S E, Melillo J M, Mitchell R J, Pendall E, Reich P B, Shaver G R, Stefanski A, Tjoelker M G, Finzi A C. The effect of experimental warming and precipitation change on proteolytic enzyme activity: positive feedbacks to nitrogen availability are not universal. *Global Change Biology*, 2012, 18(8): 2617-2625.
- [13] Margesin R, Jud M, Tschierko D, Schinner F. Microbial communities and activities in alpine and subalpine soils. *Federation of European Microbiological Societies Microbiology Ecology*, 2009, 67(2): 208-218.
- [14] Baker N R, Allison S D. Ultraviolet photodegradation facilitates microbial litter decomposition in a mediterranean climate. *Ecology*, 2015, 96(7): 1994-2003.
- [15] Baker N R, Allison S D. Extracellular enzyme kinetics and thermodynamics along a climate gradient in southern california. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 114: 82-92.
- [16] Dungait J A J, Hopkins D W, Gregory A S, Whitmore A P. Soil organic matter turnover is governed by accessibility not recalcitrance. *Global Change Biology*, 2012, 18(6): 1781-1796.
- [17] Egli M, Sartori G, Mirabella A, Favilli F, Giaccai D, Delbos E. Effect of North and South exposure on organic matter in high alpine soils. *Geoderma*, 2009, 149(1/2): 124-136.
- [18] Ascher J, Sartori G, Graefe U, Thornton B, Ceccherini M T, Pietramellara G, Egli M. Are humus forms, mesofauna and microflora in subalpine forest soils sensitive to thermal conditions? *Biology and Fertility of Soils*, 2012, 48(6): 709-725.
- [19] Singh D, Takahashi K, Kim M, Chun J, Adams J M. A hump-backed trend in bacterial diversity with elevation on Mount Fuji, Japan. *Microbial Ecology*, 2012, 63(2): 429-437.
- [20] Sidari M, Ronzello G, Vecchio G, Muscolo A. Influence of slope aspects on soil chemical and biochemical properties in a *Pinus laricio* forest ecosystem of aspromonte (Southern Italy). *European Journal of Soil Biology*, 2008, 44(4): 364-372.
- [21] Nahidan S, Nourbakhsh F, Mosaddeghi M R. Variation of soil microbial biomass C and hydrolytic enzyme activities in a rangeland ecosystem: are slope aspect and position effective? *Archives of Agronomy and Soil Science*, 2015, 61(6): 797-811.
- [22] German D P, Chacon S S, Allison S D. Substrate concentration and enzyme allocation can affect rates of microbial decomposition. *Ecology*, 2011, 92(7): 1471-1480.
- [23] Steinauer K, Tilman D, Wragg P D, Cesarz S, Cowles J M, Pritsch K, Reich P B, Weisser W W, Eisenhauer N. Plant diversity effects on soil microbial functions and enzymes are stronger than warming in a grassland experiment. *Ecology*, 2015, 96(1): 99-112.
- [24] 卢书炜, 张良, 任建德, 张彦启, 白国典. 青藏高原冈底斯岩浆弧的分带性及其地质意义. *地质通报*, 2004, 23(9-10): 1023-1032.
- [25] Steinberger Y, Vishnevetsky S, Barness G, Lavee H. Effects of topoclimatic gradient on soil dehydrogenase activity in a judean desert ecosystem. *Arid Soil Research and Rehabilitation*, 1998, 12(4): 387-393.
- [26] Nicholson S E. Rain shadow//Herschey R W, Fairbridge R W, eds. *Encyclopedia of Hydrology and Lakes*. Dordrecht: Springer, 1998.
- [27] Smith R B. The influence of mountains on the atmosphere. *Advances in Geophysics*, 1979, 21: 87-230.
- [28] 杨元和, 朴世龙. 青藏高原草地植被覆盖变化及其与气候因子的关系. *植物生态学报*, 2006, 30(1): 1-8.
- [29] German D P, Marcelo K R B, Stone M M, Allison S D. The michaelis-menten kinetics of soil extracellular enzymes in response to temperature: a cross-latitudinal study. *Global Change Biology*, 2012, 18(4): 1468-1479.
- [30] Kun Yang, Jie He, Wenjun Tang, Jun Qin, CCK Cheng. On downward shortwave and longwave radiations over high altitude regions: Observation and modeling in the Tibetan Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2010, 150, 38-46.
- [31] Chen Y Y, Yang K, He J, Qin J, Shi J C, Du J Y, He Q. Improving land surface temperature modeling for dry land of China. *Journal of Geophysical Research Atmospheres*, 2011, 116, D20104.
- [32] Cornelissen J H C, Van Bodegom P M, Aerts R, Callaghan T V, van Logtestijn R S P, Alatalo J, Chapin F S, Gerdol R, Gudmundsson J, Gwynn-Jones D, Hartley A E, Hik D S, Hofgaard A, Jónsdóttir S, Karlsson S, Klein J A, Laundre J, Magnusson B, Michelsen A, Molau U, Onipchenko V G, Qested H M, Sandvik S M, Schmidt I K, Shaver G R, Solheim B, Soudzilovskaia N A, Stenström A, Tolvanen Anne, Totland

- Ø, Wada N, Welker J M, Zhao X Q, Team M O L. Global negative vegetation feedback to climate warming responses of leaf litter decomposition rates in cold biomes. *Ecology Letters*, 2007, 10(7): 619-627.
- [33] Grueber C E, Nakagawa S, Laws R J, Jamieson I G. Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *Journal of Evolutionary Biology*, 2011, 24(4): 699-711.
- [34] Blumthaler M. Factors, trends and scenarios of UV radiation in arctic-alpine environments//Ørbæk J B, Kallenborn R, Tombre I, Hegseth E N, Falk-Petersen S, Hoel A H, eds. *Arctic Alpine Ecosystems and People in a Changing Environment*. Berlin, Heidelberg: Springer, 2007, 81-193.
- [35] Li G L, Kim S, Han S H, Chang H N, Du D L, Son Y. Precipitation affects soil microbial and extracellular enzymatic responses to warming. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 120: 212-221.
- [36] Allison S D, McGuire K L, Treseder K K. Resistance of microbial and soil properties to warming treatment seven years after boreal fire. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(10): 1872-1878.
- [37] Kitayama K. The activities of soil and root acid phosphatase in the nine tropical rain forests that differ in phosphorus availability on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant and Soil*, 2013, 367(1/2): 215-224.
- [38] 赛牙热木·哈力甫, 艾克拜尔·伊拉洪, 宋瑞清, 可不都赛买提·乃合买提, 米日尼沙·买买提明, 迪里努尔·艾力. 察布查尔草原土壤酶活性垂直分布及土壤理化性质相关性研究. *草业学报*, 2018, 27(3): 116-125.
- [39] 李鸿儒, 王继和, 蒋志荣, 纪永福. 白刺沙包发育过程的土壤水分与根系生物量的关系. *甘肃农业大学学报*, 2010, 45(6): 133-138.
- [40] Zhou Z C, Shanguan Z P. Vertical distribution of fine roots in relation to soil factors in *Pinus tabulaeformis* carr. forest of the Loess Plateau of China. *Plant and Soil*, 2007, 291(1/2): 119-129.
- [41] Freeman C, Fenner N, Ostle N J, Kang H, Dowrick D J, Reynolds B, Lock M A, Sleep D, Hughes S, Hudson J. Export of dissolved organic carbon from peatlands under elevated carbon dioxide levels. *Nature*, 2004, 430(6996): 195-198.
- [42] Weintraub S R, Wieder W R, Cleveland C C, Townsend A R. Organic matter inputs shift soil enzyme activity and allocation patterns in a wet tropical forest. *Biogeochemistry*, 2013, 114(1/3): 313-326.
- [43] Geisseler D, Horwath W R, Scow K M. Soil moisture and plant residue addition interact in their effect on extracellular enzyme activity. *Pedobiologia*, 2011, 54(2): 71-78.
- [44] 谷晓楠, 贺红土, 陶岩, 靳英华, 张心昱, 徐志伟, 王钰婷, 宋祥霞. 长白山土壤微生物群落结构及酶活性随海拔的分布特征与影响因素. *生态学报*, 2017, 37(24): 8374-8384.
- [45] 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.
- [46] 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.
- [47] Allison S D, Romero-Olivares A L, Lu Y, Taylor J W, Treseder K K. Temperature sensitivities of extracellular enzyme Vmax and Km across thermal environments. *Global Change Biology*, 2018, 24: 2884-2897.
- [48] Dick R P, Rasmussen P E, Kerle E A. Influence of long-term residue management on soil enzyme activities in relation to soil chemical properties of a wheat-fallow system. *Biology and Fertility of Soils*, 1988, 6(2): 159-164.