

DOI: 10.5846/stxb202003030396

曹瑞, 杨万勤, 袁吉, 李晗, 谭波. 马尾松人工林土壤有机层和矿质土壤层酶活性随雨旱季的变化. 生态学报, 2022, 42(19): 8031-8040.

Cao R, Yang W Q, Yuan J, Li H, Tan B. Changes of soil enzyme activities in soil organic layer and mineral soil layer in the Masson pine plantation with critical periods. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(19): 8031-8040.

马尾松人工林土壤有机层和矿质土壤层酶活性随雨旱季的变化

曹 瑞¹, 杨万勤^{1,*}, 袁 吉², 李 晗², 谭 波²

¹ 台州学院生命科学学院, 台州 318000

² 四川农业大学生态林业研究所, 成都 611130

摘要: 土壤酶活性随雨旱季的变化特征对于深入理解人工林土壤物质循环具有重要意义。2014 年 6 月至 2017 年 4 月, 采用原位土柱培养方法, 研究了长江上游低山丘陵区的马尾松人工林土壤有机层和矿质土壤层转化酶、脲酶和酸性磷酸酶活性随关键时期(雨季初期; 雨季中期; 雨季末期; 旱季初期; 旱季末期)的变化特征。结果表明: 土壤有机层和矿质土壤层酶活性随关键时期的变化显著, 总体表现为雨季高于旱季。土壤有机层转化酶和脲酶活性呈现逐年降低的趋势; 矿质土壤层酸性磷酸酶活性呈现逐年增加的趋势。土壤有机层转化酶和酸性磷酸酶活性显著高于矿质土壤层。土壤有机层三种酶活性年际变化幅度及随关键时期的变化幅度均高于矿质土壤层。偏最小二乘分析(PLS)表明, 土壤含水量、微生物量和底物含量对土壤酶活性具有显著影响, 但其影响大小强烈取决于土壤层次和酶的种类。可见, 马尾松人工林土壤有机层酶活性对环境因子变化的响应更敏感, 而且驱动土壤有机层和矿质土壤层酶活性动态的主导因子也存在差异。

关键词: 土壤酶活性; 季节动态; 年际变化; 马尾松人工林

Changes of soil enzyme activities in soil organic layer and mineral soil layer in the Masson pine plantation with critical periods

CAO Rui¹, YANG Wanqin^{1,*}, YUAN Ji², LI Han², TAN Bo²

¹ School of Life Science, Taizhou University, Taizhou 318000, China

² Institute of Ecology and Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

Abstract: Soil enzymes act as crucial roles not only in participating in carbon and nutrient cycles, but also in indicating soil productivity and environment change. As a result, understanding the changes of soil enzyme activity can provide with key scientific basis for managing soil. Yet, little attention has been given to the differential responses of enzyme activity in soil organic layer (OL) and mineral soil layer (ML) to the seasonal fluctuations of environmental factors. An in-situ soil core incubation experiment was therefore conducted in the Masson pine (*Pinus massoniana*) plantation in the hilly area at the upper reaches of the Yangtze River. The activities of soil invertase, urease and acid phosphatase in both OL and ML were measured at early rainy season (ERS), mid rainy season (MRS), late rainy season (LRS), early dry season (EDS), and late dry season (LDS) from June, 2014 to April, 2017. The soil enzyme activities in both two layers changed significantly with the critical periods, and on the whole, the activities of the measured enzymes in the rainy season were higher than those in the dry season. The activities of invertase and urease in the OL decreased significantly with incubation year, while soil acid phosphatase activity in mineral soil layer increased with incubation year. The activities of invertase and

基金项目: 国家重点研发计划项目(2017YFC0503906); 国家自然科学基金项目(32071554)

收稿日期: 2020-03-03; **网络出版日期:** 2022-05-24

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

acid phosphatase in the OL were significantly higher than those in the ML. The fluctuation ranges of all soil enzyme activities in the OL were higher than those in the ML. Partial least squares (PLS) analysis showed that soil moisture, microbial biomass, and substrate content had significant effects on soil enzyme activities, and their size of effects were strongly depended on the soil layer and enzyme type. Briefly, the responses of enzyme activities in the OL to periodically environmental fluctuation are more sensitive than those in the ML, and the dominant factors driving the dynamics of enzyme activities in the OL differ from those in the ML, implying that well managed soil organic layer in the plantation is a key to maintain and improve soil productivity.

Key Words: soil enzyme activity; seasonal dynamics; interannual changes; Masson pine plantation

土壤酶是土壤生物化学过程的积极参与者,既能将大分子物质降解为小分子物质,又能参与腐殖质的形成,在植物残体分解、土壤有机质形成和养分转化等方面发挥着重要的作用^[1],是土壤生产力维持与提高的关键。同时,土壤酶能敏感地响应生物与非生物环境因子的轻微变化,其活性变化能综合反映土壤生物化学过程对气候变化、土壤理化性质和土壤生物群落的响应^[2-3]。然而,已有的相关研究更多地集中在矿质土壤层,而土壤有机层酶活性动态的研究相对较少^[4-5]。土壤有机层是指累积在土壤表面未分解到完全分解的有机残余物质,是土壤与植被之间进行物质转换和能量交换最为活跃的生态界面之一,在土壤有机碳固定、物质循环和养分有效性等方面具有十分重要的作用^[6]。有研究表明,土壤有机层酶活性显著高于矿质土壤层^[7-9],由于土壤有机层直接暴露在地表,其受到环境因子波动的直接影响更强烈。因此,土壤有机层酶活性对周期性环境变化的响应可能更敏感,其响应机制也可能不同于矿质土壤层,但相关机制尚待深入研究。

迄今,土壤酶活性的季节性变化已有大量研究报道^[10-13],并认为土壤温度和湿度是驱动土壤酶活性季节性变化的关键因子^[12,14-15]。例如,Puissant 等^[16]研究表明,降雨减少和增温降低了土壤含水量,抑制土壤微生物生物量,导致夏季土壤酶活性的降低。Kang 等^[17]研究发现,春季较高的土壤脱氢酶和脲酶活性以及秋季较高的磷酸酶和芳基硫酸酯酶活性是由林地土壤温度和养分有效性决定的。但近期的一些研究则表明,驱动土壤酶活性变化的关键因素是土壤基质质量和 pH^[18-21]。这些不确定性可能是因为性质迥异的土层(例如土壤有机层和矿质土壤层)对环境因子的响应存在较大差异,也可能是土壤酶活性对降水等环境因子的响应很敏感,仅仅关注土壤酶活性的季节或者月动态不能反映酶活性的环境敏感性。理论上,土壤有机层和矿质土壤层可能具有明显不同的微生物、水热和养分有效性动态,从而使土壤酶活性对季节性环境因子变化的响应存在分异,进而影响土壤生物地球化学循环。因此,深入研究土壤有机层和矿质土壤层酶活性随关键时期的变化,有助于识别主导酶活性动态的关键因子,有利于理解土壤生物化学循环对环境变化的潜在响应。

长江上游低山丘陵区属于典型的亚热带季风气候,降雨季节和干旱季节明显,全年降水主要集中在夏秋两季,具有极为明显的雨热同期现象^[22]。马尾松(*Pinus massoniana*)是本区的主要造林树种,在林业生产和生态建设中具有举足轻重的地位^[23]。因此,深入研究马尾松人工林土壤酶活性随关键时期的变化特征及其主要驱动因子,可为马尾松人工林可持续经营与管理提供科学依据。然而,已有的土壤酶活性研究更多关注矿质土壤层,有关土壤有机层和矿质土壤层的酶活性随不同关键时期环境因子变化的变化尚缺乏深入研究。为此,本文以长江上游低山丘陵区的宜宾高县马尾松人工林为研究对象,采用原位土柱培养法,同步研究了土壤有机层和矿质土壤层中与碳氮磷循环密切相关的转化酶、脲酶和酸性磷酸酶活性随关键时期的变化特征,揭示驱动土壤有机层和矿质土壤层酶活性动态的关键因子。

1 材料与方法

1.1 样地设置

研究区域位于宜宾市高县境内(104°32′—104°33′E,28°34′—28°35′N),地处长江上游低山丘陵区,地貌以低山丘陵为主,海拔高度 400—500 m。气候类型属亚热带湿润季风气候,雨热同期特征明显,年平均温度

约为 18℃,最高月均温(7 月)为 36.8℃,最低月均温(1 月)为 7.8℃,年降水量 850—1200 mm,相对集中于 5—10 月^[24]。

研究样地布设于来复镇毛巔坳林区的马尾松人工林,其主要伴生树种为香樟(*Cinnamomum camphora*),林下灌木主要是梨叶悬钩子(*Rubus pirifolius*)、枹栎(*Quercus serrate*)、油樟(*Cinnamomum longepaniculatum*)等。林下草本植物主要包括金星蕨(*Parathelypteris glanduligera*)、芒(*Miscanthus sinensis*)、芒萁(*Dicranopteris dichotoma*)等。土壤为黄壤,基本特性详见表 1。

表 1 土壤有机层和矿质土壤层土壤基本特性
Table 1 Soil properties in soil organic layer and mineral soil layer

土层 Soil layer	酸碱度 pH	有机碳 SOC/ (g/kg)	全氮 TN/ (g/kg)	全磷 TP/ (g/kg)	微生物量碳 MBC/ (mg/kg)	微生物量氮 MBN/ (mg/kg)	细菌 TB/ (nmol/g)	真菌 TF/ (nmol/g)	革兰氏阳 性菌 GP/ (nmol/g)	革兰氏阴 性菌 GN/ (nmol/g)
土壤有机层 Soil organic layer	3.8	84.4	3.5	0.4	419.8	5.9	37.7	1.2	12.2	9.2
矿质土壤层 Mineral soil layer	4.3	38.1	1.8	0.3	211.1	3.3	20.8	0.6	9.0	4.9

SOC:土壤有机碳 Soil organic carbon;TN:全氮 Total nitrogen;TP:全磷 Total phosphorus;MBC:土壤微生物量碳 Microbial biomass carbon;MBN:土壤微生物量氮 Microbial biomass nitrogen;TB:细菌 PLFAs 含量 Bacteria PLFAs;TF:真菌 PLFAs 含量 Fungi PLFAs;GP:革兰氏阳性菌 PLFAs 含量 Garm-positive bacteria PLFAs;GN:革兰氏阴性菌 PLFAs 含量 Garm-negative bacteria PLFAs

1.2 实验设计

在研究样地内选择 3 个间距约为 100 m、长宽为 10 m、面积为 100 m²,且坡度、坡向和地表植被类型相似的平行样方。在去除地表新鲜凋落物和地表植被后,采用直径 11 cm、高 30 cm 的 PVC 管垂直打入土壤采集具有完整土壤有机层和矿质土壤层的土柱。在不破坏柱内土壤结构的情况下取出土柱,立即使用 0.2 mm 的尼龙网布封住土柱上下两端,随后将保持相对完好的土柱集中培养在同一样地中环境条件一致的地方,以避免森林环境异质性对土柱内土壤酶活性的影响。2013 年 9 月样地布设完毕,待实验干扰降低后,于 2014 年 6 月开始采集样品,持续三年。实验期间,根据高县多年降水资料和研究团队前期研究结果为参考^[22,25],并结合我国农历 24 节气,将采样时间确定为雨季早期(Early rainy season,ERS,6 月 6 日)、雨季中期(Mid rainy season,MRS,10 月 8 日)、雨季末期(Late rainy season,LRS,12 月 6 日)、旱季早期(Early dry season,EDS,3 月 5 日)和旱季末期(Late dry season,LDS,4 月 5 日)等 5 个关键时期。

1.3 土壤采集与测定

依照实验设计,确保采样时间误差不超过正负一周的前提下,在每个样方随机采集 3 根土柱并按土壤有机层和矿质土壤层分别混合,每次采集 6 份土壤样品(2 土层×3 样方)。土壤样品通过低温保存箱迅速带回实验室,过 2 mm 分样筛后,一部分风干密封保存,一部分用自封袋密封保存于 4℃ 冰箱测定土壤酶活性。

土壤酶活性测定参照关松荫的研究方法进行改进^[26]。转化酶活性采用 3,5-二硝基水杨酸比色法测定,用 1g 干土在 37℃ 下 24h 水解产生葡萄糖的毫克数表示;脲酶活性采用靛酚蓝比色法测定,用 1g 干土在 37℃ 下 24h 水解产生铵氮的毫克数表示;酸性磷酸酶活性采用比色法测定,用 1g 干土在 37℃ 恒温培养条件下,24h 释放的苯酚量来计算。

土壤微生物生物量碳和氮采用改进的氯仿熏蒸-K₂SO₄浸提方法测定^[27];土壤微生物磷脂脂肪酸含量通过对总脂质进行单相萃取后测定^[28]。土壤 pH(土水比为 1:2.5)采用 pH 计测定。土壤有机碳含量采用重铬酸钾加热法测定,全氮含量采用凯氏定氮法测定,全磷含量采用钼锑抗比色法测定^[29]。此外,土壤含水量通过称取 10g 新鲜土样烘干至恒重,用水分重量占 1g 干土的百分比来表示;土壤温度采用埋设纽扣式温度记录器(DS1923-F5 iButton,Maxim Integrated Products, Inc., Sunnyvale, CA, USA)每 2h 记录一次。

1.4 数据处理与统计分析

通过 SPSS 20.0 软件,采用重复测量方差分析(Repeated Measures ANOVA)检验关键时期、年际、土层及其

相互作用对土壤酶活性影响的显著性。基于 R(4.0.2),通过 ggpubr 软件包,采用单因素方差分析(One-way ANOVA)对土壤酶活性不同关键时期的差异显著性进行检验($P=0.05$)。通过 SIMCA 14.1 软件,采用偏最小二乘法(PLS)评估环境因子对土壤有机层和矿质土壤层酶活性的影响程度和相对重要性。采用 ggplot2 软件包进行作图。

2 结果与分析

2.1 环境因子随关键时期和年份的变化特征

研究期间,三年的平均降雨量为 944.36 mm,降雨主要集中在 5—10 月,最低的月降水量为 7.6 mm,最高的月降水量为 282.7 mm;年际间的降雨量无显著差异,但月份之间和季节之间的变化明显。三年的大气相对湿度平均值为 81.57%,并无明显的季节差异(图 1)。观测样地的土壤温度与大气温度变化相一致,夏季较高,冬季较低。同时,土壤有机层温度波动幅度明显高于矿质土壤层(图 1)。土壤含水量均呈下降趋势,且土壤有机层下降幅度显著大于矿质土壤层(图 1)。

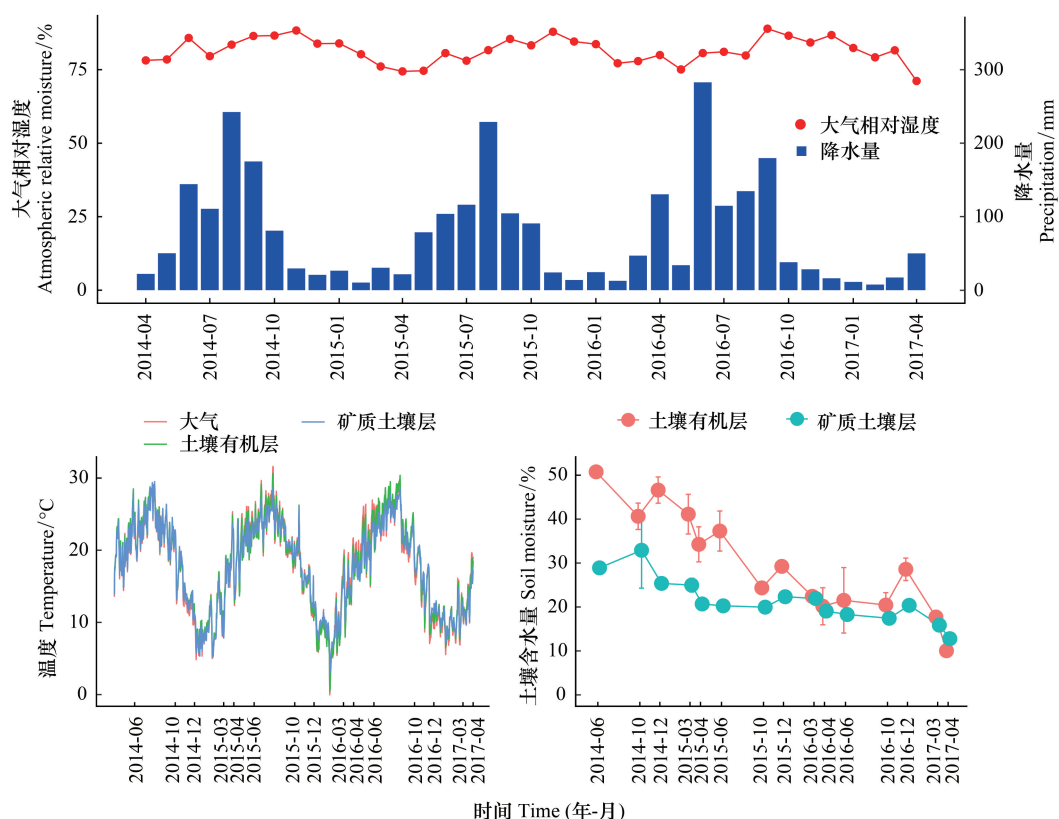


图 1 马尾松人工林观测样地的土壤温湿度和大气温湿度动态

Fig.1 Dynamics of temperature and moisture in both air and soil in the observational plots of Masson pine plantation

2.2 土壤转化酶活性动态

关键时期、年际、土层及其相互作用均对土壤转化酶活性产生了显著影响(表 2)。除第一年外,土壤有机层和矿质土壤层的转化酶活性随关键时期发生了显著变化,其差异显著性取决于培养时间和土层(图 2)。土壤有机层转化酶活性在雨季初期(ERS)显著最高,在旱季末期(LDS)显著最低;而矿质土壤层中,第二个培养年的转化酶活性在雨季初期(ERS)和旱季末期(LDS)显著高于其他关键时期,第三个培养年的转化酶活性在雨季初期(ERS)显著最低(图 2)。土壤有机层的转化酶活性显著高于矿质土壤层,且随培养年际的增加表现出明显的降低趋势(图 2)。

表 2 关键时期、年际、土层及其相互作用对土壤酶活性影响的重复测量方差分析

Table 2 Repeated measures ANOVA results for the responses of soil enzyme activities to the critical period, year, soil layer and their interactions

	转化酶 Invertase	脲酶 Urease	酸性磷酸酶 Acid phosphatase		转化酶 Invertase	脲酶 Urease	酸性磷酸酶 Acid phosphatase
关键时期 Critical period, C	17.45 ***	134.24 ***	52.38 ***	关键时期×土层 C×L	16.68 ***	20.65 ***	18.39 ***
年际 Year, Y	286.93 ***	231.00 ***	164.37 ***	年际×土层 Y×L	215.44 ***	93.81 ***	114.65 ***
土层 Layer, L	2212.19 ***	22.58 ***	1733.12 ***	关键时期×年际×土层 C×Y×L	7.34 ***	24.25 ***	4.41 **
关键时期×年际 C×Y	12.35 ***	48.02 ***	26.24 ***				

* $P<0.05$; ** $P<0.01$; *** $P<0.001$

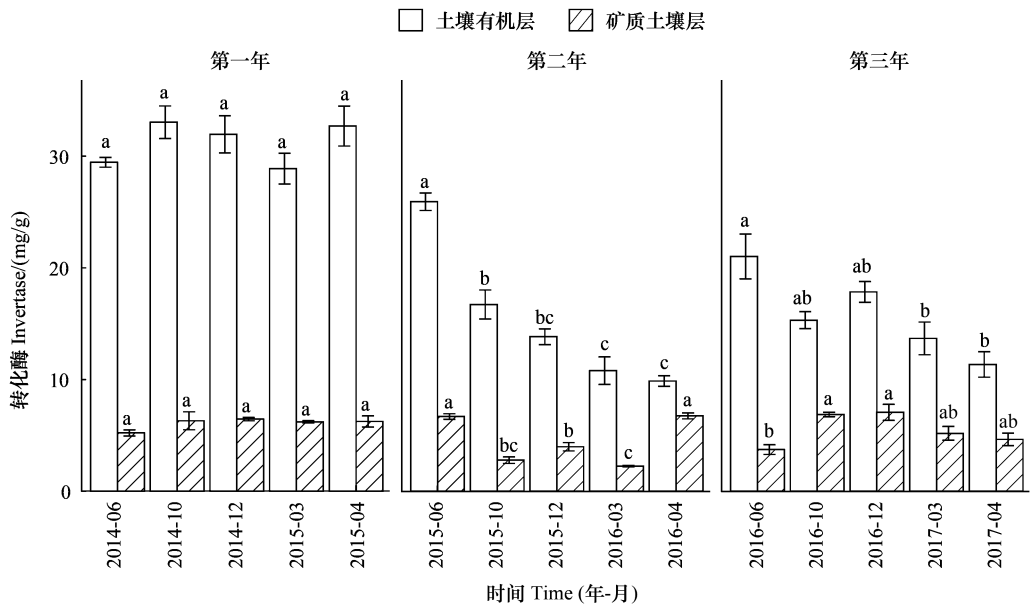


图 2 土壤有机层和矿质土壤层转化酶活性随关键时期的变化

Fig.2 Change of invertase activities in both soil organic layer and mineral soil layer with critical periods

不同字母表示各关键时期在同一年际和土层的差异显著 ($P<0.05$)

2.3 土壤脲酶活性动态

关键时期、年际、土层及其相互作用均对土壤脲酶活性产生了显著影响(表 2)。土壤有机层和矿质土壤层的脲酶活性随关键时期均发生了显著的变化,其变化趋势也基本一致(图 3)。第一个培养年中,土壤有机层和矿质土壤层脲酶活性在雨季初期(MRS)和雨季末期(LRS)显著高于其他关键时期;第二个培养年中,两层土壤脲酶活性在雨季末期(LRS)显著最高;第三个培养年中,土壤脲酶活性在旱季初期(EDS)显著最低(图 3)。土壤有机层和矿质土壤层脲酶活性在第一年显著最高,随培养年际增加有显著降低的变化趋势(图 3)。

2.4 土壤酸性磷酸酶动态

关键时期、年际、土层及其相互作用均显著影响了土壤酸性磷酸酶活性(表 2)。除第三年的矿质土壤层外,土壤酸性磷酸酶活性随关键时期均有显著变化(图 4)。第一个培养年中,土壤有机层和矿质土壤层酸性磷酸酶活性均在雨季中期(MRS)显著最高;第二个培养年中,土壤有机层和矿质土壤层酸性磷酸酶活性的显著最低值分别出现在旱季末期(LDS)和雨季初期(ERS);第三个培养年中雨季中期(MRS)和雨季末期(LRS)的土壤有机层酸性磷酸酶活性显著高于其他时期(图 4)。土壤有机层酸性磷酸酶活性随培养年际增加无显

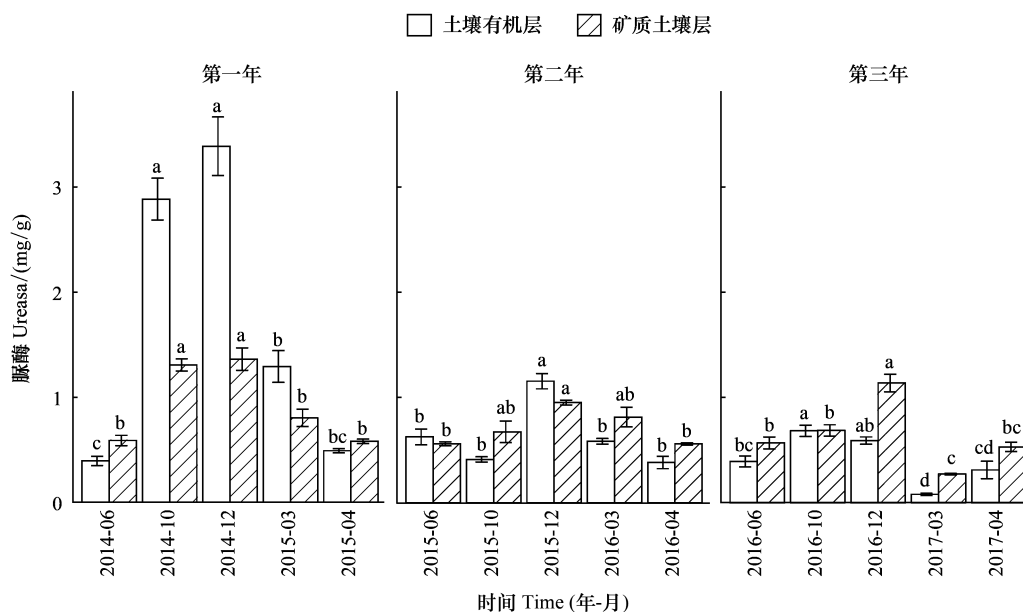


图3 土壤有机层和矿质土壤层脲酶活性随关键时期的变化

Fig.3 Change of urease activities in both soil organic layer and mineral soil layer with critical periods

著变化,而矿质土壤层有显著增加的趋势(图4)。土壤有机层酸性磷酸酶活性总体上显著高于矿质土壤层,土壤有机层酸性磷酸酶活性的变化幅度也略大于矿质土壤层(图4)。

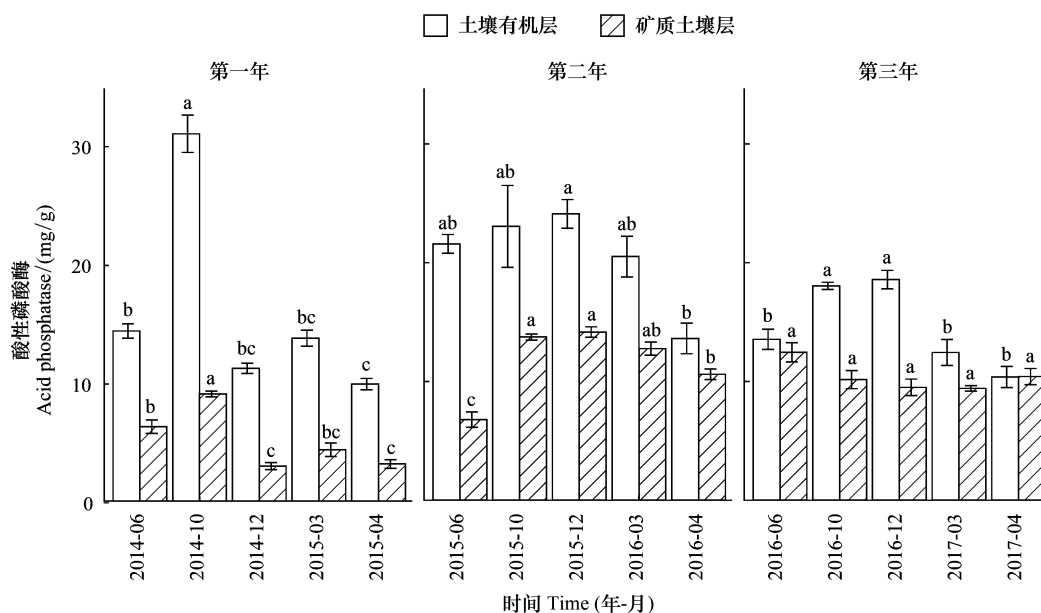


图4 土壤有机层和矿质土壤层酸性磷酸酶活性随关键时期的变化

Fig.4 Change of acid phosphatase activities in both soil organic layer and mineral soil layer with critical periods

2.5 土壤酶活性动态的驱动因子

土壤含水量、有机碳和全氮对土壤有机层转化酶活性具有显著的积极影响,土壤全磷则具有显著的消极影响($P<0.05$) (图5)。而在矿质土壤层中,土壤微生物量碳、真菌含量、革兰氏阴性菌含量、有机碳和革兰氏阳性菌含量对土壤转化酶具有显著的积极影响($P<0.01$),土壤全磷则具有显著的消极影响($P<0.05$) (图5)。

土壤含水量、微生物量氮、真菌含量、微生物量碳和革兰氏阳性菌含量对土壤有机层脲酶活性具有显著的正向调节作用($P<0.05$),土壤全磷则具有显著的负向调节作用($P<0.01$)(图 5)。土壤含水量、真菌含量、有机碳和微生物量氮对矿质土壤层脲酶活性具有显著的积极影响,土壤全磷则具有显著的负向调节作用($P<0.01$)(图 5)。土壤微生物量氮、降水量、土壤温度、大气温度和有机碳对土壤有机层酸性磷酸酶活性具有显著的正效应($P<0.01$),而在矿质土壤层中,土壤全磷、酸碱度和微生物量氮对其具有显著的正效应($P<0.01$)(图 5)。此外,研究结果还表明,土壤含水量和土壤微生物量碳分别是土壤有机层和矿质土壤层转化酶活性最重要的影响因素;土壤有机层和矿质土壤层脲酶活性最重要的影响因素均为土壤含水量;土壤微生物量氮和全磷分别是土壤有机层和矿质土壤层酸性磷酸酶活性最重要的影响因素。

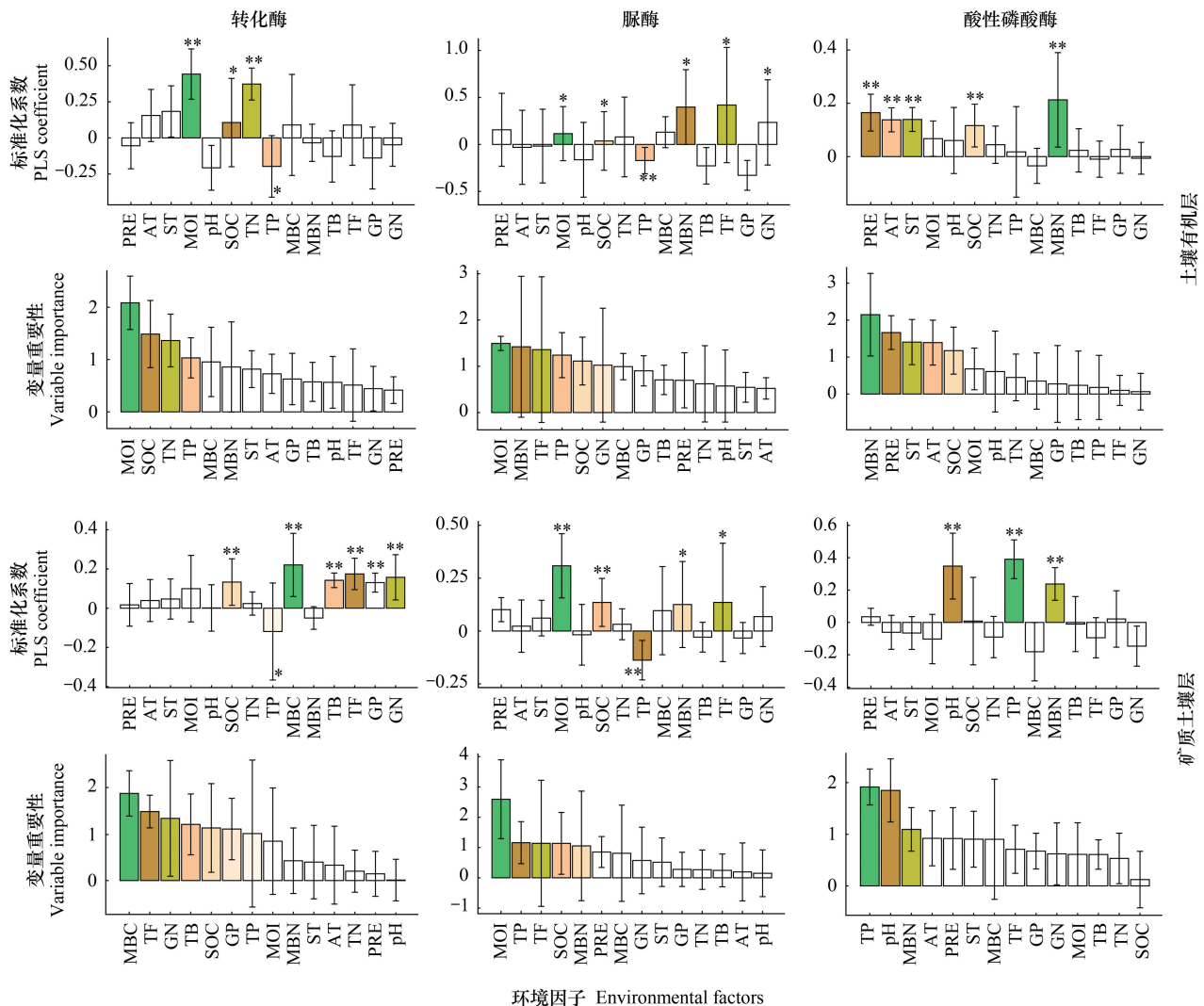


图 5 环境因子对土壤有机层和矿质土壤层酶活性影响的偏最小二乘法(PLS)分析结果

Fig.5 Results of partial least squares (PLS) analysis testing for the effects of environmental factors on the soil enzyme activity in soil organic layer and mineral soil layer

偏最小二乘法标准化系数显示了每个环境因子对土壤酶活性的影响方向和大小,大于 1 的变量重要性表示其影响显著;PRE:降水量 Precipitation; AT:大气均温 Mean air temperature; ST:土壤均温 Mean soil temperature; MOI:土壤含水量 Soil moisture; SOC:土壤有机碳 Soil organic carbon; TN:全氮 Total nitrogen; TP:全磷 Total phosphorus; MBC:土壤微生物量碳 Microbial biomass carbon; MBN:土壤微生物量氮 Microbial biomass nitrogen; TB:细菌 PLFAs 含量 Bacteria PLFAs; TF:真菌 PLFAs 含量 Fungi PLFAs; GP:革兰氏阳性菌 PLFAs 含量 Gram-positive bacteria PLFAs; GN:革兰氏阴性菌 PLFAs 含量 Gram-negative bacteria PLFAs

3 讨论

土壤酶活性是环境变化的敏感生物学指标,受到环境因子的综合调控^[2];因而环境因子的季节性差异通常会导致土壤酶活性的季节性变化^[13,30-31]。本研究表明,土壤有机层和矿质土壤层酶活性均随关键时期显著变化,总体上表现为雨季大于旱季。这与 Fan 等^[32]的研究结果基本一致,他们的研究发现除脲酶以外,转化酶、酸性磷酸酶和纤维素酶等五种酶在雨季活性高于旱季,并认为湿度的增加刺激了微生物和植物根部分泌土壤酶。同时,有研究表明,土壤含水量是主导季节性降水明显区域土壤酶活性动态的关键因子^[33-34]。本研究中,多种环境因子对土壤酶活性具有显著影响,但土壤含水量和微生物生物量是驱动土壤酶活性随关键时期发生变化的最关键因素。这主要归因于潮湿的环境有利于微生物的生理活动^[35-36],提高微生物同化的效率并延长微生物的活动周期^[37],导致较高的微生物生物量分泌更多的酶^[38-40];反之,干旱则会显著抑制土壤酶的活性^[41-42]。本研究中,马尾松人工林位于亚热带季风区,具有较为明显的干湿季交替特征,易引起土壤含水量和微生物生物量的剧烈变化,最终导致不同关键时期土壤酶活性的剧烈变化。

与此同时,土壤有机层转化酶和脲酶活性随培养年限的增加均有显著降低的趋势。可能的原因是:土柱培养期间,去除新鲜凋落物减少了有机质输入,并改变了土壤水热条件、底物有效性和微生物量,从而降低了相关土壤酶活性^[43-45]。一方面,去除新鲜凋落物增加了土壤有机层水分蒸发,显著降低了土壤含水量,从而强化了土壤含水量对土壤酶活性的正向调节作用。另一方面,去除新鲜凋落物阻断了土壤碳氮的主要来源,致使土壤转化酶和脲酶活性受底物限制而显著降低^[46]。然而,不同于土壤有机层转化酶的变化特征,矿质土壤层转化酶活性随年际的变化幅度相对稳定。这主要是由于矿质土壤层土壤含水量、有机碳及养分含量显著低于土壤有机层,限制了土壤微生物分泌土壤酶^[31,47],使土壤酶活性长期维持在较低水平。同时,矿质土壤层生化特性对环境变化的响应比土壤有机层更迟钝^[6],使其具有较强的稳定性并导致土壤酶活性的变化幅度明显小于土壤有机层。此外,本研究表明,矿质土壤层酸性磷酸酶活性随培养年限的增加呈现出增加趋势,且土壤全磷是其变化最主要调控因素。这可能是因为酸性磷酸酶主要参与土壤磷的生物化学过程,而土壤磷元素主要受母岩和土壤淋溶过程的影响^[24,48-49]。

总体而言,土壤酶活性随关键时期和年际的变化受到土壤层次和酶种类的控制,主要与环境因子对土壤酶活性的影响程度的显著差异有关。偏最小二乘分析结果表明,土壤含水量、微生物量和底物含量对土壤酶活性具有显著影响。其中,土壤含水量和土壤微生物量碳分别是土壤有机层和矿质土壤层转化酶活性最重要的影响因素;土壤有机层和矿质土壤层脲酶活性最重要的影响因素均为土壤含水量;土壤微生物量氮和全磷分别是土壤有机层和矿质土壤层酸性磷酸酶活性最重要的影响因素。此外,土壤微生物各类群仅在矿质土壤层对土壤转化酶活性具有显著的正效应,这与土壤微生物各类群组成与多数土壤酶具有显著相关性的研究结果并不完全一致^[50-51]。推测土壤微生物类群对土壤酶的调控作用可能被土壤水分或总生物量等因子限制,但相关机制有待进一步研究。同时,本研究没有发现温度对土壤酶活性的显著影响,也与温度显著影响土壤酶活性的研究结果不一致^[52-53],这可能是因为亚热带地区土壤酶活性的温度敏感性较低^[54]。值得注意的是,本研究只发现土壤 pH 与矿质土壤层酸性磷酸酶活性显著相关,这与土壤 pH 是影响土壤酶活性的重要因素的研究结果不一致^[55-57]。这可能是因为微环境尺度上土壤 pH 季节和年际变化小,为土壤酶提供了相对稳定的酸碱环境,对土壤酶活性的影响被削弱;另一方面是因为土壤 pH 是土壤酶活性空间分异的主要驱动因子^[4],其对土壤酶活性空间分布的影响要强于对时间动态的影响。

4 结论

马尾松人工林土壤酶活性随关键时期和年际的变化显著,其变化幅度和差异显著性受土壤层次和酶的种类的限制。土壤有机层转化酶和酸性磷酸酶活性显著高于矿质土壤层。土壤有机层三种酶活性随关键时期的变化幅度和随年际的变化幅度均高于矿质土壤层。土壤含水量、土壤微生物量和底物含量是马尾松人工林

土壤酶活性的主要调控因子。其中,土壤含水量和土壤微生物量碳分别是土壤有机层和矿质土壤层转化酶活性最重要的影响因素;土壤有机层和矿质土壤层脲酶活性最重要的影响因素均为土壤含水量;土壤微生物量氮和全磷分别是土壤有机层和矿质土壤层酸性磷酸酶活性最重要的影响因素。

参考文献 (References):

- [1] 杨万勤, 张健, 胡庭兴, 孙辉. 森林土壤生态学. 成都: 四川科学技术出版社, 2006.
- [2] 杨万勤, 王开运. 森林土壤酶的研究进展. 林业科学, 2004, 40(2): 152-159.
- [3] Burns R G, DeForest J L, Marxsen J, Sinsabaugh R L, Stromberger M E, Wallenstein M D, Weintraub M N, Zoppini A. Soil enzymes in a changing environment: current knowledge and future directions. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 58: 216-234.
- [4] 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.
- [5] 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.
- [6] 冯瑞芳, 杨万勤, 张健. 森林土壤有机层生化特性及其对气候变化的响应研究进展. 应用与环境生物学报, 2006, 12(5): 734-739.
- [7] Lee S H, Jang I, Chae N, Choi T, Kang H. Organic layer serves as a hotspot of microbial activity and abundance in arctic tundra soils. *Microbial Ecology*, 2013, 65(2): 405-414.
- [8] López R, Burgos P, Hermoso J M, Hormaza J I, González-Fernández J J. Long term changes in soil properties and enzyme activities after almond shell mulching in avocado organic production. *Soil and Tillage Research*, 2014, 143: 155-163.
- [9] 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.
- [10] 朱海强, 李艳红, 李发东. 艾比湖湿地典型植物群落土壤酶活性季节变化特征. 应用生态学报, 2017, 28(4): 1145-1154.
- [11] 张丽, 吴福忠, 徐振锋, 谭波, 刘洋, 杨玉莲, 王奥, 杨万勤. 川西高山森林不同时期土壤转化酶和脲酶活性对模拟气候变暖的响应. 生态学报, 2017, 37(16): 5352-5360.
- [12] Wan X H, Li X, Sang C P, Xu Z H, Huang Z Q. Effect of organic matter manipulation on the seasonal variations in microbial composition and enzyme activities in a subtropical forest of China. *Journal of Soils and Sediments*, 2019, 19(5): 2231-2239.
- [13] Midgley M G, Phillips R P. Spatio-temporal heterogeneity in extracellular enzyme activities tracks variation in saprotrophic fungal biomass in a temperate hardwood forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 138: 107600.
- [14] Akinyemi D S, Zhu Y K, Zhao M Y, Zhang P J, Shen H H, Fang J Y. Response of soil extracellular enzyme activity to experimental precipitation in a shrub-encroached grassland in Inner Mongolia. *Global Ecology and Conservation*, 2020, 23: e01175.
- [15] Machmuller M B, Mohan J E, Minucci J M, Phillips C A, Wurzbarger N. Season, but not experimental warming, affects the activity and temperature sensitivity of extracellular enzymes. *Biogeochemistry*, 2016, 131(3): 255-265.
- [16] Puissant J, Jasse V E J, Mills R T E, Robroek B J M, Gavazov K, De Danieli S, Spiegelberger T, Griffiths R I, Buttler A, Brun J J, Cécillon L. Seasonality alters drivers of soil enzyme activity in subalpine grassland soil undergoing climate change. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 124: 266-274.
- [17] Kang H, Kang S, Lee D. Variations of soil enzyme activities in a temperate forest soil. *Ecological Research*, 2009, 24(5): 1137-1143.
- [18] Banerjee S, Bora S, Thrall P H, Richardson A E. Soil C and N as causal factors of spatial variation in extracellular enzyme activity across grassland-woodland ecotones. *Applied Soil Ecology*, 2016, 105: 1-8.
- [19] Loeppmann S, Blagodatskaya E, Pausch J, Kuzyakov Y. Substrate quality affects kinetics and catalytic efficiency of exo-enzymes in rhizosphere and detritusphere. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 92: 111-118.
- [20] Truong C, Gabbarini L A, Corrales A, Mujic A B, Escobar J M, Moretto A, Smith M E. Ectomycorrhizal fungi and soil enzymes exhibit contrasting patterns along elevation gradients in southern Patagonia. *New Phytologist*, 2019, 222(4): 1936-1950.
- [21] Xu Z W, Zhang T Y, Wang S Z, Wang Z C. Soil pH and C/N ratio determines spatial variations in soil microbial communities and enzymatic activities of the agricultural ecosystems in Northeast China: Jilin Province case. *Applied Soil Ecology*, 2020, 155: 103629.
- [22] 王滨, 吴福忠, 杨万勤, 李俊, 彭艳, 曹瑞. 四川盆地亚热带常绿阔叶林表层土壤氮截留与淋溶流失特征. 水土保持学报, 2015, 29(6): 45-52.
- [23] 谭波, 吴福忠, 杨万勤, 张健, 徐振锋, 刘洋, 苟小林. 不同林龄马尾松人工林土壤节肢动物群落结构. 应用生态学报, 2013, 24(4): 1118-1124.
- [24] 王滨, 吴福忠, 杨万勤, 李俊, 彭艳, 曹瑞. 四川盆地桉楠和马尾松人工林土壤磷截留及淋溶流失特征. 环境科学学报, 2016, 36(4): 1375-1382.
- [25] 王文君, 杨万勤, 谭波, 刘瑞龙, 吴福忠. 四川盆地亚热带常绿阔叶林不同物候期凋落物分解与土壤动物群落结构的关系. 生态学报, 2013, 33(18): 5737-5750.
- [26] 关松荫. 土壤酶及其研究法. 北京: 农业出版社, 1986.
- [27] 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.
- [28] 常晨晖, 吴福忠, 杨万勤, 谭波, 李晗, 肖洒, 苟小林, 何丽娜. 川西高山森林倒木不同分解阶段的微生物群落变化特征. 应用与环境生物学报, 2014, 20(6): 978-985.

- [29] 鲍士旦. 土壤农化分析(第三版). 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [30] Dasila K, Pandey A, Samant S S, Pande V. Endophytes associated with Himalayan silver birch (*Betula utilis* D. Don) roots in relation to season and soil parameters. *Applied Soil Ecology*, 2020, 149: 103513.
- [31] 裴丙, 朱龙飞, 冯志培, 姜钰蒙, 杨喜田, 孔玉华. 太行山南麓 5 个林龄侧柏人工林土壤酶活性季节变化. *水土保持研究*, 2018, 25(2): 170-175, 182-182.
- [32] Fan Z Z, Lu S Y, Liu S, Li Z R, Hong J X, Zhou J X, Peng X W. The effects of vegetation restoration strategies and seasons on soil enzyme activities in the Karst landscapes of Yunnan, southwest China. *Journal of Forestry Research*, 2020, 31(5): 1949-1957.
- [33] 张素彦, 蒋红志, 王扬, 张艳杰, 鲁顺保, 白永飞. 凋落物去除和添加处理对典型草原生态系统碳通量的影响. *植物生态学报*, 2018, 42(3): 349-360.
- [34] Deutsch E S, Bork E W, Willms W D. Soil moisture and plant growth responses to litter and defoliation impacts in Parkland grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2010, 135(1/2): 1-9.
- [35] Ma K, Zhang Y, Tang S X, Liu J G. Spatial distribution of soil organic carbon in the Zoige alpine wetland, northeastern Qinghai - Tibet Plateau. *CATENA*, 2016, 144: 102-108.
- [36] Xiao D R, Zhang Y, Zhan P F, Liu Z Y, Tian K, Yuan X Z, Wang H. Rooting by Tibetan pigs diminishes carbon stocks in alpine meadows by decreasing soil moisture. *Plant and Soil*, 2021, 459(1/2): 37-48.
- [37] Xu X F, Schimel J P, Thornton P E, Song X, Yuan F M, Goswami S. Substrate and environmental controls on microbial assimilation of soil organic carbon: a framework for Earth system models. *Ecology Letters*, 2014, 17(5): 547-555.
- [38] 杨佳佳, 安韶山, 张宏, 陈亚南, 党廷辉, 焦菊英. 黄土丘陵区小流域侵蚀环境对土壤微生物量及酶活性的影响. *生态学报*, 2015, 35(17): 5666-5674.
- [39] 邱月, 刘平, 魏忠平, 范俊岗, 邢献予, 李仁平, 宋岩, 马成才. 渤海泥质海岸四种典型防护林对土壤微生物生物量、酶活性及土壤养分的影响. *土壤通报*, 2017, 48(5): 1119-1125.
- [40] 白雪娟, 曾全超, 安韶山, 张海鑫, 王宝荣. 子午岭人工林土壤微生物生物量及酶活性. *应用生态学报*, 2018, 29(8): 2695-2704.
- [41] Steinweg J M, Dukes J S, Wallenstein M D. Modeling the effects of temperature and moisture on soil enzyme activity: linking laboratory assays to continuous field data. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 55: 85-92.
- [42] Steinweg J M, Dukes J S, Paul E A, Wallenstein M D. Microbial responses to multi-factor climate change: effects on soil enzymes. *Frontiers in Microbiology*, 2013, 4: 146.
- [43] 桑昌鹏, 万晓华, 余再鹏, 王民煌, 林宇, 黄志群. 凋落物和根系去除对滨海沙地土壤微生物群落组成和功能的影响. *应用生态学报*, 2017, 28(4): 1184-1196.
- [44] 魏翠翠, 刘小飞, 林成芳, 李先锋, 李艳, 郑裕雄. 凋落物输入改变对亚热带两种米楮次生林土壤酶活性的影响. *植物生态学报*, 2018, 42(6): 692-702.
- [45] 杨洋, 王继富, 张心昱, 李丹丹, 王辉民, 陈伏生, 孙晓敏, 温学发. 凋落物和林下植被对杉木林土壤碳氮水解酶活性的影响机制. *生态学报*, 2016, 36(24): 8102-8110.
- [46] Brzostek E R, Finzi A C. Seasonal variation in the temperature sensitivity of proteolytic enzyme activity in temperate forest soils. *Journal of Geophysical Research*, 2012, 117: G01018.
- [47] 陶宝先, 张金池, 愈元春, 丛日亮. 苏南丘陵地区森林土壤酶活性季节变化. *生态环境学报*, 2010, 19(10): 2349-2354.
- [48] 段春燕, 何成新, 徐广平, 黄玉清, 罗亚进, 滕秋梅, 张德楠, 周龙武. 桂北不同林龄桉树人工林土壤养分及生物学特性. *热带作物学报*, 2019, 40(6): 1213-1222.
- [49] Araújo A S F, Cesarz S, Leite L F C, Borges C D, Tsai S M, Eisenhauer N. Soil microbial properties and temporal stability in degraded and restored lands of Northeast Brazil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 66: 175-181.
- [50] Zhang L H, Song L P, Xu G, Chen P, Sun J N, Shao H B. Seasonal dynamics of rhizosphere soil microbial abundances and enzyme activities under different vegetation types in the Coastal Zone, Shandong, China. *CLEAN-Soil, Air, Water*, 2014, 42(8): 1115-1120.
- [51] 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. *FEMS Microbiology Ecology*, 2016, 92(3): fiv008.
- [52] Qi R M, Li J, Lin Z A, Li Z J, Li Y T, Yang X D, Zhang J J, Zhao B Q. Temperature effects on soil organic carbon, soil labile organic carbon fractions, and soil enzyme activities under long-term fertilization regimes. *Applied Soil Ecology*, 2016, 102: 36-45.
- [53] 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.
- [54] 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.
- [55] 刘捷豹, 陈光水, 郭剑芬, 杨智杰, 李一清, 林成芳, 杨玉盛. 森林土壤酶对环境变化的响应研究进展. *生态学报*, 2017, 37(1): 110-117.
- [56] Sinsabaugh R L, Lauber C L, Weintraub M N, Ahmed B, Allison S D, Crenshaw C L, 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.
- [57] Dick W A, Cheng L, Wang P. Soil acid and alkaline phosphatase activity as pH adjustment indicators. *Soil Biology and Biochemistry*, 2000, 32(13): 1915-1919.