

中亚热带3种典型森林土壤碳氮含量和酶活性的关系

鲍勇 高颖 曾晓敏 袁萍 司友涛* 陈岳民 陈滢伊

福建师范大学地理科学学院, 福州 350007; 福建师范大学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 森林类型更替是影响生态系统有机质循环的重要因素, 它对森林生态系统的生产力、碳吸存和养分保持功能有影响。然而关于中亚热带不同森林类型对土壤碳氮含量和酶活性的影响及土壤碳氮含量和酶活性之间的关系鲜有报道。该文研究了福建省三明市3种典型亚热带森林——米槠(*Castanopsis carlesii*)天然次生林(SF)、米槠人工促进天然更新林(AR)、马尾松(*Pinus massoniana*)人工林(PM)的淋溶层(A层)土壤碳氮含量和土壤微生物酶活性的关系。结果表明: 在3种森林类型表层土壤中, 可溶性有机质中可溶性有机碳、可溶性有机氮(DON)、荧光发射光谱腐殖化指数的趋势均为SF > AR > PM, 芳香化指数大小为PM > AR > SF; SF和AR的 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 显著高于PM, $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 在3种林分中的含量低且差异不明显, 造成这种差异的原因是树种差异和人为干扰程度不同。PM的 β -葡萄糖苷酶活性显著低于SF和AR; 纤维素水解酶活性大小为AR > SF > PM; PM多酚氧化酶显著高于SF和AR, 3种林分过氧化物酶无显著差异。AR的 β -N-乙酰氨基葡萄糖苷酶(NAG)显著高于其他两种林分。冗余分析显示土壤总氮和DON是驱动淋溶层土壤酶活性的主要环境因子。总之, 土壤总氮含量与NAG活性呈正相关关系, 并且可溶性有机氮可能是氮循环中的重要一环; 土壤微生物优先利用易分解碳; 且碳氮养分循环之间存在一定的耦合关系。氮提高了与土壤碳相关的水解酶活性, 从而可促进碳周转。

关键词 森林类型; 可溶性有机质; 碳氮养分; 酶活性; 土壤碳氮循环

鲍勇, 高颖, 曾晓敏, 袁萍, 司友涛, 陈岳民, 陈滢伊 (2018). 中亚热带3种典型森林土壤碳氮含量和酶活性的关系. 植物生态学报, 42, 508–516. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0311

Relationships between carbon and nitrogen contents and enzyme activities in soil of three typical subtropical forests in China

BAO Yong, GAO Ying, ZENG Xiao-Min, YUAN Ping, SI You-Tao*, CHEN Yue-Min, and CHEN Ying-Yi

School of Geography Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China; and State Key Laboratory of Sub-tropical Mountain Ecology (Founded by Ministry of Science and Technology and Fujian Province), Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

Abstract

Aims Forest conversion is an important factor affecting the ecosystem organic matter cycle, and has an impact on the productivity of forest ecosystems, carbon sequestration and nutrient conservation. This study aims to provide more scientific evidence for better understanding the mechanism of different forest types regulating forest soil carbon and nitrogen cycling in the context of forest conversion.

Methods The study site is located in Sanming City, Fujian Province, in subtropical China. Soil samples in the A horizon from an artificial-assisted natural regeneration forest of *Castanopsis carlesii* (AR), a natural secondary forest of *C. carlesii* (SF) and a plantation of *Pinus massoniana* (PM) sites were collected in November, 2016. We investigated the contents of soil organic carbon, soil organic nitrogen, soil dissolved organic matter (DOM), $\text{NH}_4^+\text{-N}$ and $\text{NO}_3^-\text{-N}$. The spectroscopic characteristics of soil DOM were also measured by means of ultraviolet absorbance and fluorescence emission spectroscopic techniques. The activity of five kinds of enzymes related to carbon and nitrogen cycle were determined to decipher their relationships with soil properties.

Important findings The results showed that, due to different tree species and man-made disturbance, the contents of dissolved organic carbon (DOC), DON, humification index of fluorescence emission spectrum were all in the order SF > AR > PM, whereas the aromatization index was in the order PM > AR > SF. $\text{NH}_4^+\text{-N}$ were

收稿日期Received: 2017-11-29 接受日期Accepted: 2018-03-15

基金项目: 国家自然科学基金(31570606)和福建省自然科学基金(2015J01120)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31570606), and the Natural Science Foundation of Fujian Province (2015J01120).

* 通信作者Corresponding author (yt.si@fjnu.edu.cn)

significantly richer for SF and AR than for PM, while NO_3^- -N content was low and similar across the three stands. The β -glucosidase activity of PM was significantly lower than that of SF and AR. The activities of cellulolytic enzyme were in sequence of AR > SF > PM. The activities of polyphenol oxidase enzyme in PM was significantly higher than in SF and AR. There was no significant difference in the type of forest peroxidase. The activity of β -N-acetylglucosaminidase of AR was significantly higher than those of the other two kinds of stands. The redundancy analysis indicates that total nitrogen (TN) and DON are the major environmental factors driving soil enzyme activity. Soil total nitrogen content and NAG activity were positively correlated, and DON may be an important component of the N cycle. Soil microorganisms prefer to use readily decomposable carbon; and there is a certain coupling relationship between carbon and nitrogen cycles. Higher soil N contents would increase the C-related hydrolytic enzyme activity, thereby promoting carbon turnover.

Key words forest type; dissolved organic matter; carbon and nitrogen nutrients; enzyme activity; soil carbon and nitrogen cycle

Bao Y, Gao Y, Zeng XM, Yuan P, Si YT, Chen YM, Chen YY (2018). Relationships between carbon and nitrogen contents and enzyme activities in soil of three typical subtropical forests in China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 508–516. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0311

森林生态系统是陆地生态系统最主要的碳库(Houghton, 2007), 作为全球碳循环的重要组成部分, 在全球碳循环中扮演着重要角色(Sedjo, 1992; Jobbágy & Jackson, 2000)。森林类型更替会改变地上植被群落组成, 以及细根和凋落物向土壤的有机质输入, 使输入土壤的可溶性有机质(DOM)数量和质量发生变化。土壤DOM作为土壤养分中十分活跃的组分, 虽只占土壤养分库的一小部分, 却极易被微生物利用, 影响微生物的生长代谢(Zhao *et al.*, 2003), 从而改变土壤的养分环境。土壤微生物需要从土壤中获取能量和养分来满足自身的生长代谢, 从而参与到土壤碳氮的生物化学循环过程中。土壤环境一旦改变, 微生物活性也会随之改变, 其活性主要体现在胞外酶上, 它对土壤有机质进行矿化分解被认为是养分循环的关键环节。酶是有机质分解、周转和矿化的主要生物催化剂(Burns, 1982; Frankenberger & Dick, 1983)。研究发现随着土壤有机质的积累, 生态系统的生产力越来越依赖于胞外酶的矿化分解作用(Waldrop & Firestone, 2004; Condon *et al.*, 2005; Parfitt *et al.*, 2005)。

酶活性的大小可以指示微生物养分需求和土壤养分供给之间的关系。大多数研究表明, 土壤养分含量和酶活性之间呈负相关关系, 即随着无机或有机形式的营养物质的增加, 微生物获取该营养物质的难度降低, 所需的相关催化酶的活性也相应降低(Allison & Vitousek, 2005; Burns *et al.*, 2013)。然而, Debosz等(1999)的研究表明输入有机物使纤维素酶活性增强; Taylor等(2002)的研究结果也显示, 酶活性与土壤有机质之间存在显著的正相关关系。因此

生态系统养分含量与酶活性之间的明确关系目前还没有定论。同时, 由于土壤中各元素之间存在耦合关系, 养分有效性和酶活性之间还依赖于其他元素含量的高低, 含量相对高的元素可能会促进胞外酶对另一种元素的分解利用, 例如氮的有效性将会影响碳分解酶的活性, 进而改变凋落物及土壤有机质的分解速率(Sinsabaugh, 2010)。

目前, 关于森林土壤酶的研究主要集中在欧洲和北美洲的北方森林或温带森林, 以外源养分添加对酶的影响居多, 对亚热带不同森林类型中内源养分与酶的关系研究较少(莫江明等, 2004)。我国中亚热带地区, 由于雨水充沛, 森林群落种类丰富, 土壤可溶性养分多, 森林在生态过程中的作用比温带更大, 是全球同纬度地带上的“绿洲”, 有着旺盛的能量转化和物质循环的能力, 以及极强的生物生产力与生态效应, 是全球碳氮循环的重要组成部分(吴波波等, 2014)。在过去几十年中, 我国中亚热带地区发生着剧烈的森林类型更替, 大面积的天然常绿阔叶林经过强烈人为干扰后, 转变为次生林和人工林, 但这种人为干扰对森林生态系统的生产力、碳吸存和养分保持功能所产生的影响至今并不清楚, 森林类型更替后各林分类型中土壤碳氮养分和酶活性之间有何关系和变化也不清楚。本文选取典型的米槠(*Castanopsis carlesii*)天然次生林、米槠人工促进天然更新林、马尾松(*Pinus massoniana*)人工林为研究对象, 探索不同森林类型土壤碳氮含量和土壤酶活性之间的关系, 为中亚热带陆地土壤碳、氮等物质循环提供科学依据, 为森林经营方式的合理调整及未来森林更新方式的选择提供科学参考。

1 材料和方法

1.1 研究样地概况

研究地区位于福建三明森林生态系统与全球变化野外观测研究站陈大观测点(26.32° N, 117.60° E), 地处武夷山东南, 戴云山脉西北。地貌以低山丘陵为主, 山地平均坡度25°–35°, 属中亚热带海洋季风气候, 年平均气温19.1 °C, 年降水量1 749 mm, 年蒸发量1 585 mm, 相对湿度81%, 全年无霜期达300天。区域内地带性植被为常绿阔叶林, 亦分布有一定面积的针阔混交林和针叶林(胥超等, 2017)。

该试验样地主要包括3种典型的亚热带森林类型——米槠天然次生林(SF)、米槠人工促进天然更新林(AR)和马尾松人工林(PM), 即为试验的3个处理, 每个处理设3个重复。3种森林类型的林龄相近, 且具有相同的立地条件, 在转换之前均为米槠天然林(200年左右未受干扰)。其中, SF由米槠天然林经过择伐后封山育林再经过自然次生演替形成, 海拔330 m, 坡度40°, 形成时间40年, 林分密度为3 788 株·hm⁻², 平均树高10.8 m, 平均胸径12.2 cm, 土壤容重1.16 g·cm⁻³。主要树种有米槠、闽粤栲(*Castanopsis fissa*)等。AR为采伐时保留林下幼树, 采伐后保留剩余物, 并沿水平带平铺堆积残留的枝桠、树梢等以促其腐烂形成的人工促进更新林, 海拔335 m, 坡度38°, 形成时间40年, 林分密度为2 158 株·hm⁻², 平均树高13.7 m, 平均胸径16.8 cm, 土壤容重1.21 g·cm⁻³。其主要树种有米槠、东南野桐(*Malloys lianus*)等。PM为皆伐后, 经火烧、挖穴造林和幼林抚育营造的人工纯林, 林冠单层, 海拔313 m, 坡度38°, 形成时间41年, 林分密度为1 500 株·hm⁻², 平均树高18.3 m, 平均胸径18.3 cm, 土壤容重1.33 g·cm⁻³。林下植被覆盖度约为90%, 灌木较少, 以芒萁(*Dicranopteris pedata*)、芒(*Miscanthus sinensis*)和蕨(*Pteridium aquilinum*)等草本植物为主。

1.2 土壤样品采集和处理

2016年11月进行采样。每块样地按照“S”形随机设定5个取样点, 去除表面凋落物后采集淋溶层(A层), 将土样混合均匀。土样低温保鲜运回实验室进行分析, 一部分去除砾石、植物根系过2 mm筛后4 °C 储存, 用于土壤养分(DOM)、铵态氮(NH₄⁺-N)和硝态氮(NO₃⁻-N)和土壤理化性质(pH值、含水率、土壤总有机碳(SOC)和土壤总氮(TN))的测定; 另一部分保存在-20 °C 冷藏, 用于后续的微生物酶活性试验。

1.3 土壤基本理化性质的测定

土壤有机碳及全氮用碳氮元素分析仪(Elementar Vario EL III, Elementar, German)测定, pH值用CHN868型pH计测定, 水土体积质量比为2.5:1。采用烘干法测定质量含水率。

1.4 土壤铵态氮和硝态氮浓度测定

采用KCl溶液浸提法(苏涛等, 2005), 取5 g过2 mm筛的鲜土于离心管中, 加入20 mL 2.0 mol·L⁻¹ KCl溶液, 振荡30 min后离心30 min (4 000 r·min⁻¹), 用0.45 μm滤膜过滤, 使用连续流动分析仪(San++, Skalar, Breda, the Netherlands)测定滤液中的土壤NH₄⁺-N和NO₃⁻-N浓度。

1.5 DOM提取与可溶性有机碳(DOC)、可溶性有机氮(DON)浓度测定

样品DOM采用水浸提法(Wu *et al.*, 2010), 取15 g过2 mm筛的鲜土于离心管中, 加入去离子水(水土体积质量比2:1), 振荡30 min后离心10 min (4 000 r·min⁻¹), 用0.45 μm滤膜过滤, 滤液中的有机物即为DOM。采用有机碳分析仪(TOC-VCPH, Shimadzu, Kyoto, Japan)测定样品DOC浓度, 使用连续流动分析仪测定DON浓度。

1.6 光谱分析测定

用紫外-可见光分光光度计(UV-2450, Shimadzu, Kyoto, Japan)测定254 nm的吸光度值。利用待测液254 nm处吸收值(SUVA)分析其芳香化程度和疏水特性(Akagi *et al.*, 2007), 计算芳香化指数(AI)(Saadi *et al.*, 2006): $AI = (UV_{254}/C) \times 100$

式中: UV₂₅₄为254 nm的吸光度值(cm⁻¹); C为DOC浓度(mg·L⁻¹)。

用F-7000荧光分光光度计(Hitachi, Tokyo, Japan)测定样品的荧光发射光谱, 测定方法及参数设定参照文献(刘翥等, 2014)。荧光发射光谱腐殖化指数(HIX_{em})为荧光发射光谱中波长435–480 nm与波长300–345 nm的面积比(Kalbitz *et al.*, 1999; Zsolnay *et al.*, 1999)。为提高灵敏度, 荧光光谱测定前使用2 mol·L⁻¹ HCl将所有待测液的pH值调成2 (Akagi *et al.*, 2007)。HIX_{em}可用来表征DOM的腐殖化程度, HIX_{em}越大, 说明DOM中分子构成越复杂, π-π共轭体系越大, 腐殖类物质如缩合芳环和大分子化合物的含量越高(Bu *et al.*, 2010)。

1.7 酶活性的测定

参照Saiya-Cork (2002)的方法, 提取和培养土

壤中5种与碳、氮循环相关的水解酶和氧化酶。方法如下: 取1 g新鲜土壤, 用125 mL 50 mmol·L⁻¹的醋酸盐缓冲液(pH = 5)提取, 用磁力搅拌器搅拌5 min使其均质化, 用移液器取200 μL移于96孔微孔板。用伞形酮(MUB)作为底物标示水解酶活性, 用L-二羟苯丙氨酸(DOPA)为底物标示氧化酶活性。微平板置于暗环境下经过20 °C恒温培养后, 用多功能酶标仪(SpectraMax M5, Molecular Devices, Sunnyvale, USA)测定其荧光度(水解酶)或吸光度(氧化酶)。底物以碳为主的多糖(纤维素)、芳香族化合物(木质素)和脂肪族化合物, 其分解酶主要为纤维素水解酶类(β-葡萄糖苷酶(βG)和纤维素水解酶(CBH)和木质素分解酶类多酚氧化酶(PHO)和过氧化物酶(PEO))。底物为以氮为主的氨基化合物、缩氨酸和非缩氨基化合物, 其分解酶为β-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶(NAG) (Knicker *et al.*, 1981)。5种土壤酶的名称、缩写、功能及所用标定底物见表1。各种酶都通过预实验确定获得最大酶活性所需要的底物浓度和培养时间。

1.8 数据分析

用Excel 2013和SPSS 21.0软件对数据进行处理。采用单因素方差分析和最小显著差异法(LSD)检验不同林型土壤理化性质、碳氮养分含量和酶活性的差异显著性, 显著性水平设定为 $p = 0.05$; 采用Canoco Software 5.0软件, 以土壤酶活性为响应变量, 同时以土壤养分以及土壤基本理化性质为解释变量做冗余分析(RDA)。用Origin 9.0软件绘图。

2 结果

2.1 各林分类型土壤基本理化性质和有效养分

由表2可知, 土壤pH值在4.55–4.79之间, 不同林分类型间差异均不显著。AR含水率显著高于其他两种林分。PM土壤有机碳含量显著低于其他两种林

分类型。3种林分类型全氮含量差异显著, 表现为AR > SF > PM; SF和AR的土壤C/N显著高于PM ($p < 0.05$)。

SF和AR的NH₄⁺-N含量显著高于PM, 且AR最高; 3种林分中NO₃⁻-N无显著差异。SF和AR土壤DOC浓度分别是PM的3.3和2.9倍, 差异达到显著水平($p < 0.05$); SF土壤DON浓度最高, 为8.80 mg·kg⁻¹, 但与其他两种林分差异不显著。

2.2 各林分土壤DOM芳香化和腐殖化指标

如图1所示, SF的AI显著低于AR和PM ($p < 0.05$)。AR和PM分别是SF的1.87和2.19倍。SF的HIX_{em}显著高于AR和PM ($p < 0.05$), 分别是AR和PM的1.30和1.49倍。AR与PM的HIX_{em}无显著差异。

2.3 不同林分的土壤酶活性

PM的βG活性显著低于SF和AR ($p < 0.05$); 3种林分CBH活性差异显著, 表现为AR > SF > PM; PM的PHO活性显著高于SF和AR ($p < 0.05$), 3种林分PEO活性无显著差异(表3)。AR的NAG活性显著高于其他两种林分($p < 0.05$)。

2.4 土壤酶活性变化的RDA分析

以5种土壤酶活性为响应变量, 以土壤理化性质和有效养分为解释变量, 对3种森林类型A层土壤酶活性进行冗余分析, 从而探究土壤理化性质、有效养分和微生物胞外酶活性之间的相关关系。我们只选择了贡献率达到显著水平的两个解释变量。如图2所示, 3种林分土壤酶活性在第一轴上可以较明显地区分开来, 第一轴主要由βG、CBH和PHO 3种酶控制, 第一轴可以解释酶活性总变异的74.63%, 影响这3种酶的主要因素是TN。第二轴主要由NAG酶控制, 解释了其酶活性总变异的9.74%。TN和DON分别解释了土壤酶活性变化的71.2% ($p = 0.002$)和13.2% ($p = 0.012$)。TN与βG、CBH、NAG

表1 土壤酶的名称、缩写、功能及底物

Table 1 The abbreviations, function and substrates of soil enzyme

酶 Enzyme	缩写 Abbreviation	功能 Function	底物 Substrate
β-葡萄糖苷酶 β-glucosidase	βG	分解易降解碳 Decomposition of labile carbon	4-甲基伞形酮-β-D-葡萄糖苷 4-methylumbelliferyl-β-D-glucoside
纤维素水解酶 Cellulose hydrolysis	CBH	分解易降解碳 Decomposition of labile carbon	4-甲基伞形酮-β-D-纤维素二糖苷 4-methylumbelliferyl-β-D-cellobioside
β-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶 β-N-acetylglucosaminidase	NAG	分解氮 Hydrolyze nitrogen	4-甲基伞形酮-2-乙酰氨基-2-脱氧-β-D-吡喃葡萄糖苷 4-methylumbelliferyl-N-acetyl-β-D-glucosaminide
多酚氧化酶 Phenol oxidase	PHO	分解难降解碳 Decomposition of recalcitrant carbon	二羟基苯 L-dihydroxyphenylalanine
过氧化物酶 Peroxidase	PEO	分解难降解碳 Decomposition of recalcitrant carbon	二羟基苯 L-dihydroxyphenylalanine

表2 不同林分类型的主要土壤理化性质和有效养分(平均值±标准偏差, $n = 3$)

Table 2 Main soil physical and chemical properties and soil available nutrients in different forest types (mean ± SD, $n = 3$)

林分类型 Forest type	pH	含水率 Moisture (%)	土壤总有机碳 Total soil organic carbon (g·kg ⁻¹)	全氮 Total nitrogen (g·kg ⁻¹)	C:N	NH ₄ ⁺ -N (mg·kg ⁻¹)	NO ₃ ⁻ -N (mg·kg ⁻¹)	可溶性有机碳 Dissolved organic carbon (mg·kg ⁻¹)	可溶性有机氮 Dissolved organic nitrogen (mg·kg ⁻¹)
SF	4.72 ± 0.18 ^a	27.24 ± 1.42 ^b	41.69 ± 1.46 ^a	2.43 ± 0.11 ^b	17.20 ± 0.50 ^a	80.17 ± 5.10 ^a	7.67 ± 1.93 ^a	87.47 ± 29.59 ^a	8.80 ± 2.28 ^a
AR	4.79 ± 0.10 ^a	35.02 ± 0.56 ^a	45.82 ± 5.64 ^a	2.89 ± 0.16 ^a	15.80 ± 1.03 ^a	92.40 ± 3.76 ^a	4.83 ± 2.80 ^a	76.98 ± 12.55 ^a	6.68 ± 2.28 ^a
PM	4.63 ± 0.06 ^a	28.79 ± 2.49 ^b	25.16 ± 0.52 ^b	1.83 ± 0.04 ^c	13.73 ± 0.59 ^b	54.47 ± 11.28 ^b	6.50 ± 0.24 ^a	26.55 ± 6.44 ^b	5.84 ± 1.46 ^a

SF, 米槠天然次生林; AR, 米槠人工促进天然更新林; PM, 马尾松人工林。不同小写字母表示不同林分间差异显著($p < 0.05$)。

SF, natural secondary forest of *Castanopsis carlesii*; AR, artificial-assisted natural regeneration forest of *Castanopsis carlesii*; PM, plantation of *Pinus massoniana*. Different lowercase letters indicate significant difference among different stands ($p < 0.05$).

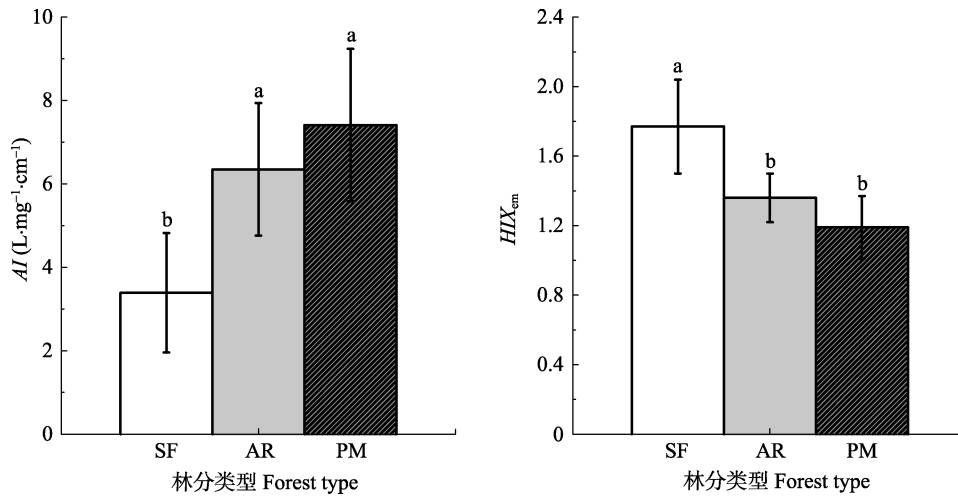


图1 不同林分土壤的芳香化指数(AI)和荧光发射光谱腐殖化指数(HIX_{em})(平均值±标准偏差, $n = 3$)。SF, 米槠天然次生林; AR, 米槠人工促进天然更新林; PM, 马尾松人工林。不同小写字母表示不同林分间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 1 Aromatic index (AI) and humification index emission mode (HIX_{em}) in different forests (mean ± SD, $n = 3$). SF, natural secondary forest of *Castanopsis carlesii*; AR, artificial-assisted natural regeneration forest of *Castanopsis carlesii*; PM, plantation of *Pinus massoniana*. Different lowercase letters indicate significant difference among different stands ($p < 0.05$).

表3 不同林分类型的土壤酶活性(平均值±标准偏差, $n = 3$)

Table 3 Soil enzyme activities in different forest types (mean ± SD, $n = 3$)

林分类型 Forest type	βG (nmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	CBH (nmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	NAG (nmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	PHO (μmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	PEO (μmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹)
SF	38.93 ± 7.44 ^a	1.41 ± 0.29 ^b	36.42 ± 7.68 ^b	0.53 ± 0.37 ^b	14.61 ± 3.86 ^a
AR	36.93 ± 6.72 ^a	3.49 ± 0.59 ^a	76.98 ± 20.43 ^a	0.25 ± 0.11 ^b	13.48 ± 3.74 ^a
PM	23.86 ± 5.12 ^b	0.48 ± 0.16 ^c	38.94 ± 8.09 ^b	3.92 ± 0.52 ^a	20.70 ± 3.83 ^a

SF, 米槠天然次生林; AR, 米槠人工促进天然更新林; PM, 马尾松人工林。不同小写字母表示不同林分间差异显著($p < 0.05$)。

SF, natural secondary forest of *Castanopsis carlesii*; AR, artificial-assisted natural regeneration forest of *Castanopsis carlesii*; PM, plantation of *Pinus massoniana*. Different lowercase letters indicate significant difference among different stands ($p < 0.05$).

呈正相关关系; DON与βG呈正相关关系, 且βG与PEO, 以及CBH与PHO之间都是显著负相关关系。

3 讨论

3.1 不同森林类型对土壤碳氮含量的影响

植被对土壤物理、化学和生物学过程有重要影响(杨万勤和王开运, 2004), 地上凋落物和植物根系是土壤主要的有机养分供应者和养分归还者。本研

究中SOC、TN含量大小顺序为AR > SF > PM, 这一方面是由于阔叶林凋落物量高于针叶林, 针叶林马尾松凋落物中含有相对较多难以分解的化合物, 而米槠凋落物中含有较多易分解的化合物(万晓华等, 2014), 另一方面是因为造林初期炼山等因素使马尾松人工林有机质流失较多; 3种林分中PM的SOC、TN、NH₄⁺-N、DOC、DON浓度低于SF和AR, 在相同立地条件下森林类型更替后的针叶人工林土壤肥

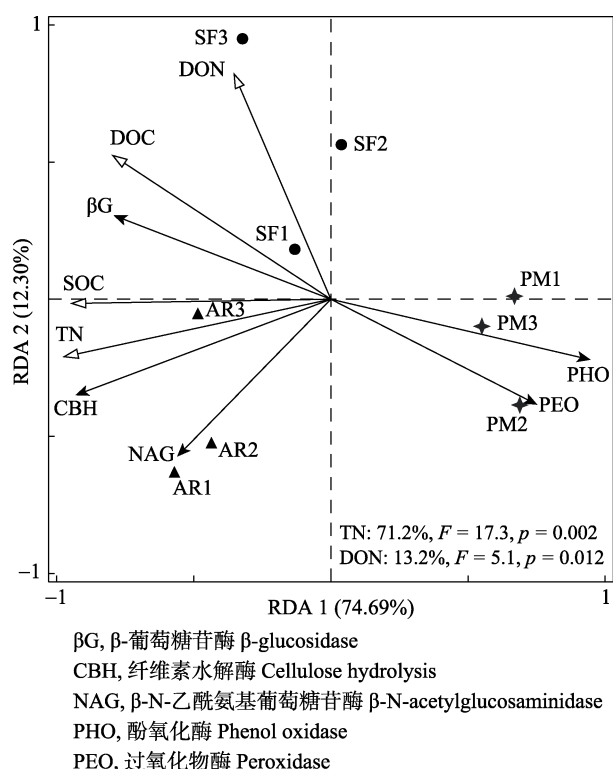


图2 不同林分土壤环境因子对土壤酶活性影响的冗余分析(RDA)。SF1、SF2、SF3表示米槠次生林样地的3个平行重复; AR1、AR2、AR3表示米槠人工促进天然更新林样地的3个平行重复; PM1、PM2、PM3表示马尾松人工林样地的3个平行重复; DON,可溶性有机氮; DOC,可溶性有机碳; SOC,土壤有机碳; TN,总氮。图右下角变量注释表示对土壤酶变化有显著影响作用的环境因子的相应解释比例。

Fig. 2 Redundancy analysis (RDA) of the effect of soil environmental factors on soil enzyme activity in different forest types. SF1, SF2, SF3 represent three parallel replicates of the secondary broadleaved forests of *Castanopsis carlesii* plot; AR1, AR2, AR3 represent three parallel replicates of the Human-assisted naturally regenerated forests of *Castanopsis carlesii* plot; PM1, PM2, PM3 represent three parallel replicates representing the Human-assisted naturally regenerated forests of *Pinus massoniana* plots of *Pinus massoniana* plantation. DON, dissolved organic nitrogen; DOC, dissolved organic carbon; SOC, soil organic carbon; TN, total nitrogen. The notes of variables in lower right corner of the plot represents the corresponding proportion of environmental factors that have a significant effect on soil enzyme changes.

力很难恢复。氮是植物重要的营养元素(张文鹏等, 2016; 赵宏魁等, 2016), $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 均为水溶性, 可被植物直接吸收利用(孟盈等, 2001)。本研究3种林分土壤 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的含量与土壤TN的含量趋势一致, SF和AR的显著高于PM, 且AR最高; 这很可能说明了 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 主要来自于土壤TN的矿化。 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 在3种林分中含量无显著差异且都较低, 一是因为植物偏向吸收 $\text{NH}_4^+\text{-N}$, 土壤对 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 几乎不吸附(葛晓改等, 2012), 易于从土壤尤其是阴离子交换能力差

的土壤淋溶流失; 二是因为低的土壤pH值对硝化细菌的生长具有抑制作用(Keeney, 1980), 使硝化作用减弱从而使 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 含量降低。同时硝态氮也会通过反硝化作用变为易挥发的气体而减少(莫江明等, 2004)。

DOM主要来源于新近凋落物、土壤腐殖质及根系分泌物(Camino-Serrano *et al.*, 2014), 所以树种对DOM具有显著影响(万菁娟等, 2016)。在本研究中, DOC、DON的变化趋势均为 $\text{SF} > \text{AR} > \text{PM}$, 其中PM的DOC含量显著低于SF和AR (表3), 这是由于PM属于针叶林, 而SF和AR属于阔叶林。康根丽等(2014b)研究发现, 阔叶树叶凋落物产生的DOC、DON浓度高于针叶树叶。*AI*可以指示DOM中芳香类化合物的多少, 而 HIX_{em} 可以用来表征DOM的腐殖化程度; 本研究中3种林分土壤DOM的 AI 和 HIX_{em} 的趋势相反。作者所在的森林土壤有机质课题组以前的研究发现马尾松凋落物中含有相对较多难以分解的、疏水性芳香族化合物, 而米槠凋落物中含有较多易分解的、亲水性低分子量化合物(万晓华等, 2014), 所以SF和AR土壤为微生物提供了更多的可利用能量和养分, HIX_{em} 也高。SF和AR的建群树种虽然都是米槠, 但前者的林下植被较多, 而林下植被如芒萁往往会释放 AI 较低的DOM (康根丽等, 2014a), 所以SF土壤DOM的 AI 最低, 更有利于微生物的分解。

3.2 不同森林类型对酶活性的影响及关键驱动因子

作为催化土壤中众多生化反应的主要载体, 土壤酶活性会受到一系列理化因子及生物因子的影响。凋落物和根系的改变会引起土壤养分的变化(Bending *et al.*, 2002; 王春阳等, 2011), 所以森林类型对酶的活性有着重要的影响。

在本研究涉及的5种酶之中, 活性最高的是NAG, 说明了N转化在亚热带森林土壤中的重要性。AR土壤NAG活性显著高于SF和PM ($p < 0.05$), NAG活性顺序与土壤TN和 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的趋势一致, 这很可能说明了NAG是催化TN矿化为 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的关键酶。同时NAG活性与土壤含水率显著正相关($p < 0.05$), 这与大多研究结果(Sardans & Peñuelas, 2005; A'Bear *et al.*, 2014)类似。

研究中SF和AR土壤中 βG 和CBH两种酶活性较PM高, 而PM土壤中PEO和PHO活性高于SF和AR。这是因为阔叶树土壤中易分解碳多, 促进了微生物

对易分解碳的利用;这体现了底物与酶活性之间的正相关关系。针叶树种凋落物中木质素、粗纤维、多酚类等难溶性物质含量较高,导致凋落物难以分解,对土壤有机碳的影响较弱(Zhao *et al.*, 2003)。PM土壤易分解的有机碳较少,难分解的碳相对较多,所以PEO和PHO的活性就高;这与PM中AI高于SF和AR, DOC含量和 HIX_{em} 低于SF和AR的结果吻合。这与前人研究结果一致:从天然阔叶林到人工林的转化增加了土壤中PHO的活性,但降低了CBH的活性(Sardans & Peñuelas, 2005)。通过相关性分析, C/N与PHO呈正相关关系,与其他酶没有显著关系,而微生物中真菌在偏酸性和高C/N的土壤中比例较大(Hogberg *et al.*, 2007),真菌可利用较难分解的碳源。另外,本研究发现 β G和PEO,以及CBH和PHO之间都是显著负相关关系,且PHO和PEO活性小于 β G和CBH,这说明微生物利用有机碳往往有一定的选择性,更倾向于利用易分解的有机质。

RDA显示TN和DON是3种森林类型表层土壤酶活性的主要影响因子,并且TN与NAG呈显著正相关关系(图2),这再次反映了底物与酶活性之间的正相关关系。中亚热带是N饱和区,森林土壤的N相对富集(Lu *et al.*, 2013),N在本地区发挥着养分利用的引领作用。有研究结果证实土壤DOM周转是元素循环的主要途径(Currie *et al.*, 1996),DON是微生物最易利用的有机氮源,从而刺激相关酶的活性,所以DON对森林表层土壤酶的影响很大。在N循环过程中土壤固态氮可能要先转变为DON后才能被微生物利用分解成 NH_4^+-N 和 $NO_3^- -N$ 。同时3种林分DON没有显著差异,但是 NH_4^+-N 有显著差异,这很可能说明了DON到 NH_4^+-N 的矿化速率较快,这与NAG活性最高相一致。虽然是氮饱和区,但土壤氮转化酶活性仍然较高,说明土壤可利用性氮不足。土壤氮转化酶活性越高土壤中可利用性氮越缺乏。有可能是微生物自身对氮的需求较大;也有可能是微生物为了得到更多的碳或其他营养元素,而通过分解土壤有机氮,为植物提供更多氮素,促进植物的生长,从而固定更多的碳输入土壤,导致土壤中的易分解有机碳也增多,最终满足微生物的需求(Kuzyakov & Xu, 2013),TN与 β G、CBH之间也是显著正相关关系,说明N也提高了与土壤C循环相关的酶活性,这与Jian等(2016)的研究结果一致。有研究表明碳循环酶潜在活性随着无机氮可用性增加而增加,而氮循

环酶的活性随着碳可用性的增加而增加(Allison *et al.*, 2007)。氮是微生物新陈代谢的重要养分,当氮含量升高时,微生物也需要同化吸收更多的碳,使微生物C/N保持相对稳定。

4 结论

在本研究涉及的3种森林土壤中,氮是影响A层土壤酶活性的主要因子,TN、NAG和 NH_4^+-N 三者趋势一致,反映了底物对酶活性的促进作用;DON可能是微生物矿化分解土壤氮的重要一环。同时微生物对碳的利用有一定的选择性,更倾向于利用易分解的有机碳;阔叶林土壤易分解碳多,所以 β G和CBH活性较高,相反,针叶林土壤PHO和PEO活性较高。在氮的引领下,3种林分碳循环相关的水解酶活性也提高,说明碳氮养分循环之间存在一定的耦合关系。在不同森林类型下,季节差异和微生物群落变化也会影响土壤碳氮含量和酶活性(刘捷豹等, 2017),因此,在本研究样地还需对季节动态和微生物做进一步研究,以便更好地探究土壤碳氮含量、酶活性和微生物群落之间的联系,从而为揭示森林类型更替后不同林分对土壤碳氮吸存的影响机制提供基础科学依据。

致谢 感谢福建师范大学地理科学学院彭园珍、林燕语、刘兰英及杨柳明老师在实验过程中提供帮助。

参考文献

- A'Bear AD, Jones TH, Kandeler E (2014). Interactive effects of temperature and soil moisture on fungal-mediated wood decomposition and extracellular enzyme activity. *Soil Biology and Biochemistry*, 70, 151–158.
- Akagi J, Ádám Z, Bastida F (2007). Quantity and spectroscopic properties of soil dissolved organic matter (DOM) as a function of soil sample treatments: Air-drying and pre-incubation. *Chemosphere*, 69, 1040–1046.
- Allison SD, Vitousek PM (2005). Responses of extracellular enzymes to simple and complex nutrient inputs. *Soil Biology and Biochemistry*, 37, 937–944.
- Allison VJ, Condon LM, Peltzer DA (2007). Changes in enzyme activities and soil microbial community composition along carbon and nutrient gradients at the Franz Josef chronosequence, New Zealand. *Soil Biology and Biochemistry*, 39, 1770–1781.
- Bending GD, Turner MK, Jones JE (2002). Interactions between crop residue and soil organic matter quality and the functional diversity of soil microbial communities. *Soil*

- Biology and Biochemistry*, 34, 1073–1082.
- Bu XL, Wang LM, Ma WB (2010). Spectroscopic characterization of hot-water extractable organic matter from soils under four different vegetation types along an elevation gradient in the Wuyi Mountains. *Geoderma*, 159, 139–146.
- Burns RG (1982). Enzyme activity in soil-location and a possible role in microbial ecology. *Soil Biology and Biochemistry*, 14, 423–427.
- Burns RG, Deforest JL, Marxsen J (2013). Soil enzymes in a changing environment: Current knowledge and future directions. *Soil Biology and Biochemistry*, 58, 216–234.
- Camino-Serrano M, Gielen B, Luyssaert S (2014). Linking variability in soil solution dissolved organic carbon to climate, soil type, and vegetation type. *Global Biogeochemical Cycles*, 28, 497–509.
- Condon LM, Tiessen H, Turner BL (2005). Interactions of organic phosphorus in terrestrial ecosystems. *Uspekhi Mat Nauk*, 38, 205–206.
- Currie WS, Aber JD, McDowell WH, Boone RD, Magill AH (1996). Vertical transport of dissolved organic C and N under long-term N amendments in pine and hardwood forests. *Biogeochemistry*, 35, 471–505.
- Debosz K, Rasmussen PH, Pedersen AR (1999). Temporal variations in microbial biomass C and cellulolytic enzyme activity in arable soils: Effects of organic matter input. *Applied Soil Ecology*, 13, 209–218.
- Frankenberger WT, Dick WA (1983). Relationships between enzyme activities and microbial growth and activity indices in soil. *Soil Science Society of America Journal*, 47, 945–951.
- Ge XG, Xiao WF, Zeng LX (2012). Relationships between soil nutrient contents and soil enzyme activities in *Pinus massoniana* stands with different ages in Three Gorges Reservoir Area. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 23, 445–451. [葛晓改, 肖文发, 曾立雄 (2012). 三峡库区不同林龄马尾松土壤养分与酶活性的关系. 应用生态学报, 23, 445–451.]
- Hogberg M, Hogberg P, Myrold D (2007). Is microbial community composition in boreal forest soils determined by pH, C-to-N ratio, the trees, or all three? *Oecologia*, 150, 590–601.
- Houghton RA (2007). Balancing the global carbon budget. *Annual Review of Earth & Planetary Sciences*, 35, 313–347.
- Jian S, Li J, Chen J (2016). Soil extracellular enzyme activities, soil carbon and nitrogen storage under nitrogen fertilization: A meta-analysis. *Soil Biology and Biochemistry*, 101, 32–43.
- Jobbágy EG, Jackson RB (2000). The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications*, 10, 423–436.
- Kalbitz K, Geyer W, Geyer S (1999). Spectroscopic properties of dissolved humic substances—A reflection of land use history in a fen area. *Biogeochemistry*, 47, 219–238.
- Kang GL, Yang YS, Si YT (2014a). Soluble and spectral characteristics of DOM in leaching solution from leaves and litter-fall of *Pinus massoniana* and *Dicranopteris dichotoma*. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 22, 357–366. [康根丽, 杨玉盛, 司友涛 (2014a). 马尾松与芒萁鲜叶及凋落物水溶性有机物的溶解特征和光谱学特征. 热带亚热带植物学报, 22, 357–366.]
- Kang GL, Yang YS, Si YT (2014b). Quantities and spectral characteristics of DOM released from leaf and litterfall in *Castanopsis carlesii* forest and *Cunninghamia lanceolata* plantation. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 1946–1955. [康根丽, 杨玉盛, 司友涛 (2014b). 米槠人促更新林与杉木人工林叶片及凋落物溶解性有机物的数量和光谱学特征. 生态学报, 34, 1946–1955.]
- Keeney DR (1980). Prediction of soil nitrogen availability in forest ecosystems: A literature review. *Forest Science*, 26, 159–171.
- Knicker H, Lüdemann HD, Haider K (1981). Incorporation studies of NH_4^+ during incubation of organic residues by ^{15}N -CPMAS-NMR-spectroscopy. *European Journal of Soil Science*, 48, 431–441.
- Kuzyakov Y, Xu X (2013). Competition between roots and microorganisms for nitrogen: Mechanisms and ecological relevance. *New Phytologist*, 198, 656–669.
- Liu JB, Chen GS, Guo JF, Yang ZJ, Li YQ, Lin CF, Yang YS (2017). Advances in research on the responses of forest soil enzymes to environmental change. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 110–117. [刘捷豹, 陈光水, 郭剑芬, 杨智杰, 李一清, 林成芳, 杨玉盛 (2017). 森林土壤酶对环境变化的响应研究进展. 生态学报, 37, 110–117.]
- Lu X, Gilliam FS, Yu G, Li L (2013). Long-term nitrogen addition decreases carbon leaching in nitrogen-rich forest ecosystems. *Biogeosciences Discussions*, 10, 3931–3941.
- Liu Z, Yang YS, Zhu JM, Si YT, Xie JS, Yang ZJ (2014). Comparative study on quantities and spectroscopic characteristics of soil dissolved organic matter between two economic forests in subtropical China. *Journal of Soil & Water Conservation*, 28(5), 170–175. [刘翥, 杨玉盛, 朱锦懋, 司友涛, 谢锦升, 杨智杰 (2014). 中亚热带2种经济林土壤可溶性有机质数量与光谱学特征比较. 水土保持学报, 28(5), 170–175.]
- Meng Y, Xue JY, Sha LQ, Tang JW (2001). Variations of soil $\text{NH}_4^+\text{-N}$, $\text{NO}_3^-\text{-N}$ and N mineralization under different forests in Xishuangbanna, Southwest China. *Acta Phytotologica Sinica*, 25, 99–104. [孟盈, 薛敬意, 沙丽清, 唐建维 (2001). 西双版纳不同热带森林下土壤铵态氮和硝态氮动态研究. 植物生态学报, 25, 99–104.]
- Mo JM, Xue JH, Fang YT (2004). Litter decomposition and its responses to simulated N deposition for the major plants of Dinghushan forests in subtropical China. *Acta Ecologica Sinica*, 24, 1413–1420. [莫江明, 薛璟花, 方运霆

- (2004). 鼎湖山主要森林植物凋落物分解及其对N沉降的响应. *生态学报*, 24, 1413–1420.]
- Parfitt RL, Ross DJ, Coomes DA (2005). N and P in New Zealand soil chronosequences and relationships with foliar N and P. *Biogeochemistry*, 75, 305–328.
- Saadi I, Borisover M, Armon R, Laor Y (2006). Monitoring of effluent DOM biodegradation using fluorescence, UV and DOC measurements. *Chemosphere*, 63, 530–539.
- Saiya-Cork KR, Sinsabaugh RL, Zak DR (2002). The effects of long term nitrogen deposition on extracellular enzyme activity in an *Acer saccharum* forest soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 34, 1309–1315.
- Sardans J, Peñuelas J (2005). Drought decreases soil enzyme activity in a Mediterranean *Quercus ilex* L. forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 37, 455–461.
- Sedjo RA (1992). Temperate forest ecosystems in the global carbon cycle. *AMBIO*, 21(4), 274–277.
- Sinsabaugh RL (2010). Phenol oxidase, peroxidase and organic matter dynamics of soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 42, 391–404.
- Su T, Si MR, Wang CH (2005). Effects of pretreatment, shaking and conserving method and extracting solution on results for soil mineral nitrogen. *Journal of Agro-Environment Science*, 24, 1238–1242. [苏涛, 司美茹, 王朝辉 (2005). 土壤矿质氮分析方法的影响因素研究. *农业环境科学学报*, 24, 1238–1242.]
- Taylor JP, Wilson B, Mills MS (2002). Comparison of microbial numbers and enzymatic activities in surface soils and subsoils using various techniques. *Soil Biology and Biochemistry*, 34, 387–401.
- Waldrop MP, Firestone MK (2004). Microbial community utilization of recalcitrant and simple carbon compounds: Impact of oak-woodland plant communities. *Oecologia*, 138, 275–284.
- Wan JJ, Guo JF, Ji SR (2016). Effects of dissolved organic matter input on soil CO₂ emission and microbial community composition in a subtropical forest. *Scientia Silvae Sinicae*, 52(2), 106–113. [万菁娟, 郭剑芬, 纪淑蓉 (2016). 可溶性有机物输入对亚热带森林土壤CO₂排放及微生物群落的影响. *林业科学*, 52(2), 106–113.]
- Wan XH, Huang ZQ, He ZM (2014). Effects of tree species transfer on soil dissolved organic matter pools in a reforested Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) woodland. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25, 12–18. [万晓华, 黄志群, 何宗明 (2014). 杉木采伐迹地造林树种转变对土壤可溶性有机质的影响. *应用生态学报*, 25, 12–18.]
- Wang CY, Zhou JB, Xia ZM (2011). Effects of mixed plant residues from the loess plateau on microbial biomass carbon and nitrogen in soil. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 2139–2147. [王春阳, 周建斌, 夏志敏 (2011). 黄土高原区不同植物凋落物搭配对土壤微生物量碳、氮的影响. *生态学报*, 31, 2139–2147.]
- Wu BB, Guo JF, Wu JJ (2014). Effects of logging residues on surface soil biochemical properties and enzymatic activity. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 1645–1653. [吴波波, 郭剑芬, 吴君君 (2014). 采伐剩余物对林地表层土壤生化特性和酶活性的影响. *生态学报*, 34, 1645–1653.]
- Wu JS, Jiang PK, Chang SX (2010). Dissolved soil organic carbon and nitrogen were affected by conversion of native forests to plantations in subtropical China. *Canadian Journal of Soil Science*, 90, 27–36.
- Xu C, Lin CF, Liu XF, Xiong DC, Lin WS, Chen SD, Xie JS, Yang YS (2017). Effects of forest conversion on concentrations and fluxes of dissolved organic carbon in runoff. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 84–92. [胥超, 林成芳, 刘小飞, 熊德成, 林伟盛, 陈仕东, 谢锦升, 杨玉盛 (2017). 森林类型更替对地表径流可溶性有机碳输出浓度和通量的影响. *生态学报*, 37, 84–92.]
- Yang WQ, Wang KY (2004). Advances in forest soil enzymology. *Scientia Silvae Sinicae*, 40(2), 152–159. [杨万勤, 王开运 (2004). 森林土壤酶的研究进展. *林业科学*, 40(2), 152–159.]
- Zhang WP, Si XL, Wang WY, Gao TP, Xu DH (2016). Effects of short-term nitrogen and silicon addition on above-ground biomass and biodiversity of alpine meadow of the Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Pratacultural Science*, 33, 38–45. [张文鹏, 司晓林, 王文银, 高天鹏, 徐当会 (2016). 氮硅添加对高寒草甸生物量和多样性的影响——以青藏高原为例. *草业科学*, 33, 38–45.]
- Zhao HK, Ma Z, Zhang CH, Lei ZL, Yao BQ, Zhou HK (2016). The reproductive allocation of *Avena sativa* under different planting densities and nitrogen addition treatments. *Pratacultural Science*, 33, 249–258. [赵宏魁, 马真, 张春辉, 雷占兰, 姚步青, 周华坤 (2016). 种植密度和施氮水平对燕麦生物量分配的影响. *草业科学*, 33, 249–258.]
- Zhao JS, Zhang XD, Yuan X (2003). Characteristics and environmental significance of soil dissolved organic matter. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 14, 126–130.
- Zsolnay A, Baigar E, Jimenez M (1999). Differentiating with fluorescence spectroscopy the sources of dissolved organic matter in soils subjected to drying. *Chemosphere*, 38, 45–50.

责任编辑: 李意德 责任编辑: 王 蔚



扫码加入读者圈
听语音, 看问答