



秦岭锐齿栎林土壤酶活性与化学计量比变化特征及其影响因素

解梦怡^{1,2} 冯秀秀^{1,2} 马寰菲^{1,2} 胡 汗^{1,2} 王洁莹^{1,2} 郭垚鑫³ 任成杰⁴ 王 俊^{1,2}
赵发珠^{1,2*}

¹陕西省地表系统与环境承载力重点实验室, 西安 710127; ²西北大学城市与环境学院, 西安 710127; ³西北大学生命科学学院, 西安 710127; ⁴西北农林科技大学农学院, 陕西杨凌 712100

摘 要 研究微尺度海拔梯度土壤酶活性与化学计量学比值的动态变化及驱动因素对于探讨生态系统养分循环过程具有重要意义。该研究以秦岭太白山6个海拔(分别为1 308、1 403、1 503、1 603、1 694和1 803 m)的锐齿栎(*Quercus aliena* var. *acuteserrata*)林作为研究对象, 测定锐齿栎叶片、凋落物、细根和土壤的碳(C)、氮(N)、磷(P)含量以及碱性磷酸酶(AKP)、 β -1,4-葡萄糖苷酶(β G)、纤维二糖水解酶(CBH)、木糖苷酶(β X)与 β -N-乙酰氨基葡萄糖苷酶(NAG)的活性, 探究不同海拔植物、土壤、酶含量如何变化及驱动土壤酶活性变化的主要因子。结果表明: 5种土壤酶活性在海拔梯度上表现出不同的变化趋势, CBH和 β G活性随海拔升高整体呈先增后减趋势, β X与之相反; NAG与AKP活性在1 408–1 694 m呈下降趋势, 在1 803 m处有所升高; 土壤总体酶活性随海拔上升整体表现为降低趋势。相关性分析表明, 土壤酶活性及其化学计量比不同程度上受到植物和土壤C、N、P资源及土壤水热条件等的调控, 其中与土壤有机碳含量的相关性较高, 土壤有机碳含量可被认为是锐齿栎林中影响土壤酶活性变化的主要因子。总之, 土壤酶活性及化学计量比在微尺度海拔梯度上具有差异性, 且受到植物和土壤C、N、P资源的综合影响。

关键词 生态化学计量比; 土壤酶活性; 养分循环; 海拔梯度; 锐齿栎林

解梦怡, 冯秀秀, 马寰菲, 胡汗, 王洁莹, 郭垚鑫, 任成杰, 王俊, 赵发珠 (2020). 秦岭锐齿栎林土壤酶活性与化学计量比变化特征及其影响因素. 植物生态学报, 44, 885–894. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0358

Characteristics of soil enzyme activities and stoichiometry and its influencing factors in *Quercus aliena* var. *acuteserrata* forests in the Qinling Mountains

XIE Meng-Yi^{1,2}, FENG Xiu-Xiu^{1,2}, MA Huan-Fei^{1,2}, HU Han^{1,2}, WANG Jie-Ying^{1,2}, GUO Yao-Xin³, REN Cheng-Jie⁴, WANG Jun^{1,2}, and ZHAO Fa-Zhu^{1,2*}

¹Shaanxi Key Laboratory of Earth Surface System and Environmental Carrying Capacity, Xi'an 710127, China; ²College of Urban and Environment Science, Northwest University, Xi'an 710127, China; ³College of Life Sciences, Northwest University, Xi'an 710127, China; and ⁴College of Agronomy, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China

Abstract

Aims The dynamics and driving factors of soil enzyme activities and stoichiometry in the micro-scale elevation gradient is of great significance in the study of nutrient cycling processes.

Methods In the present study, the *Quercus aliena* var. *acuteserrata* forest belts at the elevation of 1 308, 1 403, 1 503, 1 603, 1 694 and 1 803 m in Taibai Mountain were sampled to determine the contents of carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) in leaves, litters, roots and soils, and the activities of alkaline phosphatase (AKP), β -1,4-glucosidase (β G), cellobiohydrolase (CBH), β -1,4-xylosidase (β X) and β -1,4-N-acetylglucosaminidase (NAG).

Important findings Our results showed that altitude had a great impact on the activities of five soil enzymes. CBH and β G increased first and then decreased with the altitude, while β X showed the opposite trend. The NAG and AKP activity showed a downward trend from 1 408 to 1 694 m and increased with elevation since 1 803 m. The total enzyme activity index exhibited a decreasing trend with altitudes increases. The correlation analysis

收稿日期Received: 2019-12-23 接受日期Accepted: 2020-04-23

基金项目: 国家自然科学基金(41601578)和中国博士后特别资助(2018T111089)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (41601578), and the China Postdoctoral Science Foundation (2018T111089).

* 通信作者Corresponding author (zhaofazhu@nwnu.edu.cn)

results indicated that soil enzyme activities and their stoichiometry were controlled by plant, soil C, N, P resources, and soil water and heat conditions. Among these factors, the content of soil organic carbon had high correlation with these parameters and was the main factor affecting the change of soil enzyme activities in the *Quercus aliena* var. *acuteserrata* forest. In short, the soil enzyme activities and stoichiometry were different along the micro-scale elevation gradient, affected by the C, N, and P resources of plant and soil.

Key words ecological stoichiometry; soil enzyme activity; nutrient cycle; elevation gradient; *Quercus aliena* var. *acuteserrata* forest

Xie MY, Feng XX, Ma HF, Hu H, Wang JY, Guo YX, Ren CJ, Wang J, Zhao FZ (2020). Characteristics of soil enzyme activities and stoichiometry and its influencing factors in *Quercus aliena* var. *acuteserrata* forests in the Qinling Mountains. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 885–894. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0358

森林作为陆地生态系统的主体, 有着丰富的碳氮储量及复杂的物质循环过程, 因此在全球生物地球化学循环过程中扮演着关键角色(刘顺等, 2017)。微生物是森林土壤碳(C)、氮(N)、磷(P)库转化的根本动力, 其对有机碳的分解需要经过胞外酶的解聚作用, 微生物胞外酶对大分子有机质的解聚是土壤有机碳库分解的限制性环节(Xu *et al.*, 2017)。因此, 森林生态系统中土壤胞外酶活性及其化学计量比是近年来的研究热点(Xu *et al.*, 2015; 杨瑞等, 2016)。

目前, 国内外学者对森林土壤胞外酶活性的研究已经积累了一定基础(Lucas-Borja *et al.*, 2012; 郭志明等, 2017), 但有关森林海拔梯度上土壤胞外酶的研究结果并无统一定论。如在西班牙昆卡山的温带森林(海拔960–1 670 m)(Lucas-Borja *et al.*, 2012)和中国武夷山的亚热带森林(海拔650和1 850 m)(聂阳意等, 2018)的研究发现, 土壤酶活性随海拔升高而增加。但是, Hofmann等(2016)在奥地利阿尔卑斯山3种植被类型和曹瑞等(2016)在高山峡谷区5种植被类型中发现土壤酶活性随海拔升高而下降。究其原因, 可能是海拔尺度的不同造成了研究结果的差异。以往研究中, 研究的是不同海拔高度上的多种植被类型海拔范围, 本研究相对于以往研究的海拔范围, 海拔梯度变化中植被类型相同, 因此将其称为微尺度海拔梯度, 而将涉及多个植被类型的海拔尺度定义为长尺度海拔梯度。因为海拔梯度的变化不仅会引起温度、降水的变化, 更重要的是会造成植被类型的差异, 而植被类型可通过凋落物及根系分泌物对土壤微生物群落产生影响(Bach *et al.*, 2010; 王莹等, 2010), 进而直接影响胞外酶的活性。此外长尺度海拔不同植被类型也会间接影响森林土壤的理化性质, 如pH、有机质含量和土壤结构等, 这也是引起土壤酶活性发生改变的重要因素(杨瑞等, 2016)。因此通过控制植被类型变量, 在微海拔

尺度上探究土壤酶活性与化学计量比的变化及其影响因素, 对于我们深入理解和认识森林生态系统生物地球化学循环过程具有重要意义。

秦岭是中国南北气候天然的分界线, 是重要的森林生态区, 其主峰太白山位居秦岭北坡中段, 自上而下有着复杂且完整的植被垂直带谱, 现已成为了解森林生态系统物质循环的热点研究区域(杨瑞等, 2016)。锐齿栎林(*Quercus aliena* var. *acuteserrata* forest)作为秦岭地区落叶乔木的代表类型, 广泛分布于太白山1 000–2 000 m海拔间, 多形成单优群落, 可为我们在微海拔尺度同一植被类型研究土壤胞外酶活性及化学计量比提供天然的试验平台(赵永华等, 2003)。因此, 本研究选取太白山6个海拔高度(分别为1 308、1 403、1 503、1 603、1 694和1 803 m)的锐齿栎林作为研究对象, 探究微尺度不同海拔土壤酶活性及其化学计量比的动态变化与关键驱动因子, 我们假设: (1)微尺度海拔梯度土壤酶活性及其化学计量存在显著差异, 且酶的C:N和N:P变化趋势基本一致; (2)微海拔尺度土壤酶活性的变化受植物-土壤理化特性影响显著, 尤其是土壤有机碳(SOC)含量。本研究可为认识森林生态系统养分循环及资源限制状况提供新的视角, 有助于完善森林生态系统土壤酶化学计量特征的理论研究体系, 以期为太白山不同海拔高度上锐齿栎林长期发展和管理提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究地点位于秦岭北麓太白山(107.37°–107.85° E, 33.82°–34.08° N), 该地区属于温带季风气候, 气候垂直变化明显, 光照不足, 年平均气温13 °C, 年无霜期140天左右, 降水年际变化较小, 但年内分配不均, 平均年降水量为694.2 mm (主要

集中在7–9月), 植被类型丰富, 垂直地带性明显。我们选取海拔梯度上锐齿栎林带(海拔1 308–1 803 m)作为研究对象, 研究区内土壤类型均为灰棕壤(唐志尧等, 2004)。

1.2 样品采集

2018年7月在太白山锐齿栎林带中(海拔1 308–1 803 m)选择地形、地貌、坡向、坡度等基本一致的标准样地(100 m海拔为间隔), 采集锐齿栎林带土壤、叶片、凋落物和细根样品。锐齿栎林作为该林带优势物种, 其相对优势度和土壤特性如表1所示。每个林带中设置3个20 m × 20 m样方(3个重复), 共18个, 各样方间距离均大于20 m。在每个样方内随机选择5株锐齿栎(姜沛沛等, 2017), 根据不同高度(低、中、高)、不同方位(东、南、西、北)采集完全成熟的叶片, 用于后续叶片C、N、P含量的测定。同时, 在每个样方内按照对角线法设置3个1 m × 1 m小样方, 收集锐齿栎树木的凋落物, 将每个样方中3个小样方的凋落物样品混合均匀作为一个样品, 用于后续凋落物C、N、P含量的测定。细根及土壤样品的采集: 按照“S”形5点取样, 在每个样方内分别采集0–10 cm土壤及直径约为2 mm的新鲜细根, 将其分别混合为一个样品。土壤样品过2 mm筛, 剔除残留细根、石块等杂物。接着, 将混合后的土壤样品一分为二, 一部分用自封袋装好常温带回实验室并自然风干, 用于后续土壤理化性质的测定; 另一部分土壤冷藏带回并尽快放入冰箱保存, 用于后续土壤酶活性的测定。采样的同时使用环刀测定土壤容重。

1.3 植物及土壤样品测定

将采集到的植物叶片、凋落物及根样品 65 °C 烘干至恒质量, 经植物粉碎机磨碎, 过60目筛保存

于样品瓶中, 被用于测定C、N、P等养分元素的含量。所有植物(叶片、凋落物、细根)样品中C、N采用EA3000元素分析仪(Euro Vector, Pavia, Italy)测定, P采用H₂SO₄-H₂O₂消煮法制备浸提液后用紫外分光光度计比色法测定。

土壤含水量(SMC)采用铝盒烘干法测定, 用质量含水量表示(%); 土壤容重(BD)采用环刀法进行测定(g·cm⁻³); 土壤pH用酸度计测定(土水质量比1:2.5); SOC、全氮(TN)含量采用EA3000元素分析仪测定; 土壤全磷(TP)含量用酸溶-钼锑抗比色法测定。

1.4 土壤酶活性测定

土壤酶活性参照Qi等(2016)的方法, 测定水解酶类: 碱性磷酸酶(AKP)、β-1,4-葡萄糖苷酶(βG)、纤维二糖水解酶(CBH)、木糖苷酶(βX)以及β-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶(NAG)。取1 g鲜土加入到125 mL去离子水中振荡2 h (25 °C, 180 r·min⁻¹)制成悬浊液, 取200 μL悬浊液加入到96孔微孔板中, 每个样品有6个重复(200 μL样品悬浊液+ 50 μL 200 μmol·L⁻¹底物), 6个阴性对照(200 μL去离子水+ 50 μL 200 μmol·L⁻¹底物)和6个空白(200 μL样品悬浊液+ 50 μL去离子水)作为对照, 再加以6个淬灭标准(200 μL样品悬浊液+ 50 μL 10 μmol·L⁻¹标准液)及参考标准(200 μL去离子水+ 50 μL 10 μmol·L⁻¹标准液)进行校正。微孔板在25 °C黑暗条件下培育4 h后向每个微孔中加入10 μL 0.5 mol·L⁻¹的NaOH溶液使其停止反应。用Synergy H₄多功能酶标仪(Molecular Devices, San Jose, USA)测定荧光值, 荧光激发光和检测光波长分别在365和450 nm处, 酶活性以每小时每克干物质产生底物的摩尔数(nmol·g⁻¹·h⁻¹)来表示。

土壤酶活性计算公式为:

表1 锐齿栎林带不同海拔高度采样点主要特征(平均值±标准误差)

Table 1 Main characteristics of the sampling sites at different altitude of the *Quercus aliena* var. *acuteserrata* forest (mean ± SE)

海拔 Altitude (m)	纬度 Latitude (N)	经度 Longitude (E)	锐齿栎优势度 ¹⁾ (as % of total basal area) ¹⁾	pH	土壤温度 ST (°C)	土壤容重 BD (g·cm ⁻³)	土壤含水量 SMC (%)
1 308	34.08°	107.70°	0.79	5.32 ± 0.04 ^{bc}	16.81 ± 0.03 ^a	1.15 ± 0.08 ^a	22.96 ± 0.75 ^c
1 408	34.08°	107.69°	0.72	5.28 ± 0.01 ^{bc}	16.60 ± 0.02 ^b	1.00 ± 0.06 ^a	28.94 ± 1.52 ^b
1 503	34.08°	107.69°	0.81	5.57 ± 0.03 ^{ab}	16.50 ± 0.01 ^b	1.11 ± 0.03 ^a	21.97 ± 1.03 ^c
1 603	34.07°	107.69°	0.68	5.71 ± 0.03 ^a	16.24 ± 0.03 ^c	1.01 ± 0.07 ^a	26.85 ± 0.74 ^b
1 694	34.07°	107.69°	0.74	5.06 ± 0.04 ^c	16.01 ± 0.05 ^d	1.01 ± 0.09 ^a	44.93 ± 1.43 ^a
1 803	34.06°	107.70°	0.62	4.19 ± 0.22 ^d	15.84 ± 0.04 ^c	1.06 ± 0.09 ^a	23.32 ± 0.59 ^c

1)锐齿栎种群胸高断面面积占总断面面积的百分比。同列不同小写字母表示不同海拔间差异显著($p < 0.05$)。

1) The percentage of thoracic height fracture area in the total fracture area of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* population. BD, soil bulk density; SMC, soil moisture content; ST, soil temperature. Different lowercase letters within the same column mean significant differences among altitudes ($p < 0.05$).

$$A_b = F \times V / (eV_1t \times m) \quad (1)$$

$$F = (f - f_b) / q - f_s \quad (2)$$

$$e = f_r / (c_s V_2) \quad (3)$$

$$q = (f_q - f_b) / f_r \quad (4)$$

式中, A_b 为土壤样品的酶活性($\text{nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$); F 为校正后的样品荧光值; V 为土壤样品悬浊液的总体积(125 mL); V_1 为微孔板每孔中加入的样品悬浊液的体积(0.2 mL); t 为暗培养时间(4 h); m 为干土样的质量(1 g鲜土样换算成干土的结果); f 为酶标仪读取样品微孔的荧光值; f_b 为空白微孔的荧光值; q 为淬灭系数; f_s 为阴性对照微孔的荧光值; e 为荧光释放系数; f_r 为参考标准微孔的荧光值; c_s 为参考标准微孔的浓度($10 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$); V_2 为加入参考标准物的体积(0.05 mL); f_q 为淬灭标准微孔的荧光值。

1.5 数据处理

由于单个土壤酶只能反映一部分的酶活性信息,不能包括海拔上整体酶信息。因此我们借助土壤总体酶活性(TEI)(和文祥等, 2010)这个指标来评价不同海拔上土壤肥力水平的高低。

$$TEI = \sum_{i=1}^n EA_i / \overline{EA} \quad (5)$$

式中, i 表示第 i 种酶, n 表示酶种类总数, EA_i 表示第 i 种土壤酶活性的实测值, \overline{EA} 表示不同海拔上同一种土壤酶活性的平均值。

数据经过Excel 2016软件处理后,使用SPSS 19.0软件进行统计分析。采用单因素方差分析检验微尺度海拔对锐齿栎林植物、土壤C、N、P含量和土壤酶活性及其化学计量比是否具有显著影响,同时采用Duncan法检验组间差异的显著性($p < 0.05$),并选择Pearson相关系数分析生物与非生物因素(土壤含水量、pH、土壤温度、植物和土壤C:N:P)与土壤酶活性及其化学计量比的相关性,明确微尺度海拔土壤酶活性变化的主要影响因子。使用Origin 8.0软件绘图。

2 结果和分析

2.1 植物C、N、P含量及化学计量比随海拔高度的变化特征

叶片N、P与细根P含量和C:N随着海拔高度的上升先增后减,而凋落物C:N与细根N含量、C:P和N:P随海拔升高表现出先减后增的趋势(图1)。叶片C:N、C:P与凋落物C:P在海拔上升过程中具有整体

上升的趋势;叶片N:P与凋落物C、N含量和N:P在不同海拔间有显著差异($p < 0.05$),但无明显变化趋势。此外,海拔高度变化对叶片C、凋落物P与细根C含量均无显著影响($p > 0.05$)。

2.2 土壤C、N、P含量及化学计量比随海拔高度的变化特征

随海拔升高, SOC、TN、TP含量均呈现出先增加后减少的趋势(图2),其中,在海拔1 803 m处TN与TP含量均显著低于其他海拔高度($p < 0.05$)。土壤C:N随海拔高度升高具有上升趋势,而C:P与N:P在1 308–1 603 m和1 603–1 803 m两个海拔区间内均呈先减后增趋势。

2.3 土壤酶活性及化学计量比随海拔高度的变化特征

由图3可知,土壤CBH酶活性随海拔上升呈先增后减趋势,而 β X酶活性与之相反。 β G酶活性在1 308–1 694 m海拔间呈先升后降趋势,且各海拔高度间差异显著($p < 0.05$)。NAG和AKP酶活性在1 408–1 694 m呈下降趋势,在1 803 m处有所升高,其中AKP酶活性在1 694 m显著低于其他海拔($p < 0.05$)。除1 803 m外,土壤总体酶活性在各海拔高度间总体表现为降低趋势。与1 308 m相比,1 694 m土壤总体酶活性显著下降了63.92%。

土壤酶活性进行以e为底的对数转换后,得出 $\ln(\beta G): \ln(NAG)$ 平均为 0.99 ± 0.03 ,相应的C:P以 $\ln(\beta G): \ln(AKP)$ 表示,为 0.78 ± 0.02 (表2)。从这些指标来看,平均土壤酶C:N:P活性比约为1:1:0.8。 $\ln(\beta G): \ln(NAG)$ 在1 408–1 803 m区间内呈先上升后下降趋势,各海拔高度间差异显著; $\ln(\beta G): \ln(AKP)$ 与 $\ln(\beta G): \ln(NAG)$ 趋势基本相同,在1 603 m处显著高于其他海拔高度。 $\ln(NAG): \ln(AKP)$ 比值在1 408 m海拔显著高于其他海拔高度,与 $\ln(\beta G): \ln(AKP)$ 和 $\ln(\beta G): \ln(NAG)$ 趋势正好相反。

2.4 土壤酶活性及化学计量比与生物和非生物因素的相关性

相关性分析结果(表3)显示, $\ln(\beta G): \ln(NAG)$ 与土壤C:P呈显著负相关关系($p < 0.05$),与细根C:P显著正相关; $\ln(\beta G): \ln(AKP)$ 和 $\ln(NAG): \ln(AKP)$ 与SOC含量显著正相关($p < 0.05$)。此外, $\ln(\beta G): \ln(AKP)$ 与叶片P、凋落物N含量和N:P、TN含量呈现显著的正相关关系($p < 0.05$),与凋落物C:N显著负相关($p < 0.05$); $\ln(NAG): \ln(AKP)$ 与pH、叶片N含量、土

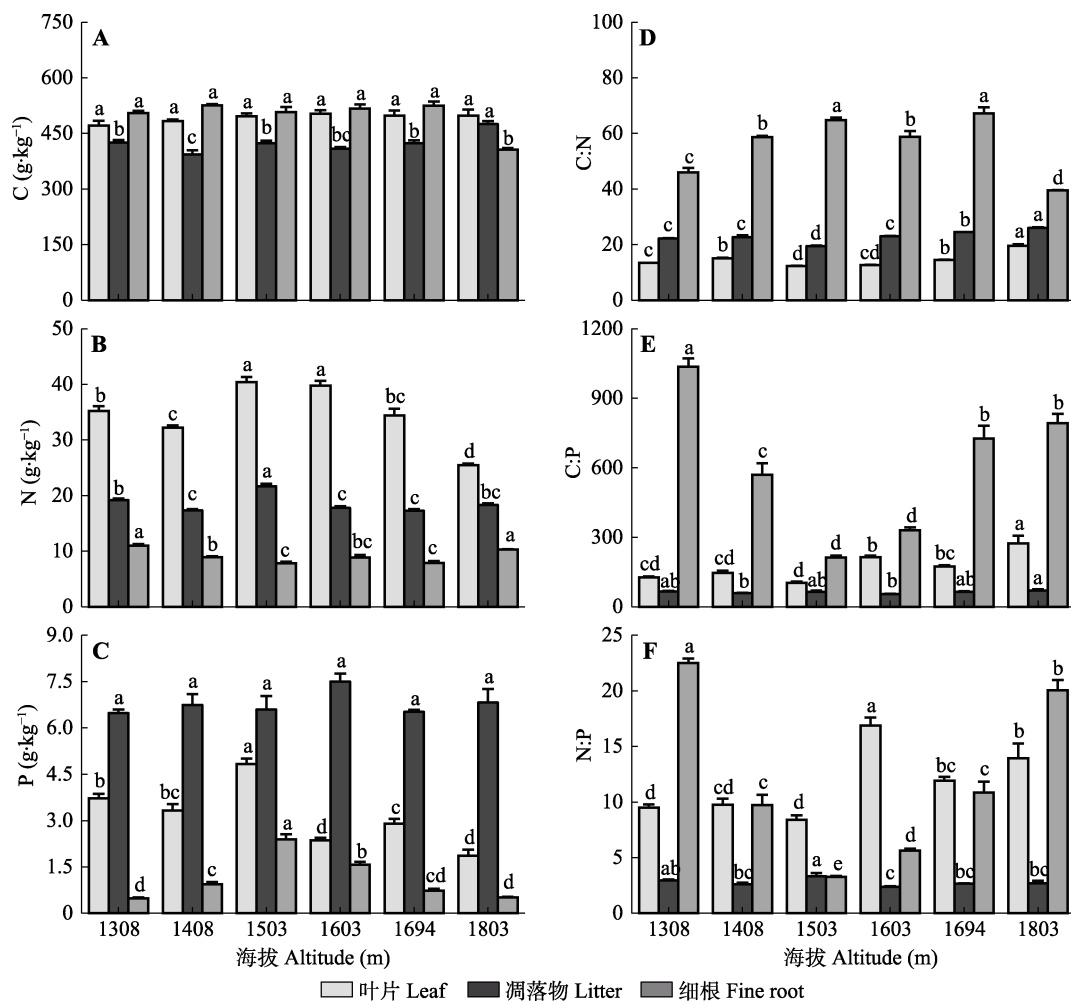


图1 秦岭植物碳(C)、氮(N)、磷(P)含量及其化学计量比随海拔变化特征(平均值 \pm 标准误差)。不同小写字母表示不同海拔高度间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 1 Altitudinal variation of plants carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P) content and stoichiometry characteristics in the Qinling Mountains (mean \pm SE). Different lowercase letters within the same column mean significant differences among different altitudes ($p < 0.05$).

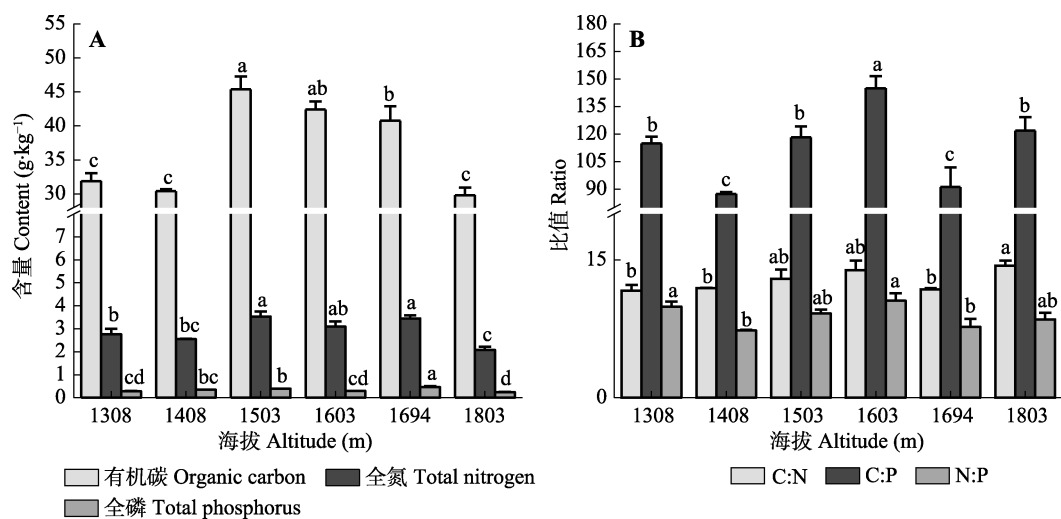


图2 秦岭土壤碳(C)、氮(N)、磷(P)含量及其化学计量比随海拔变化特征(平均值 \pm 标准误差)。不同小写字母表示不同海拔高度间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 2 Altitudinal variation of soils carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P) content and stoichiometric characteristics in the Qinling Mountains (mean \pm SE). Different lowercase letters within the same column mean significant differences among different altitudes ($p < 0.05$).

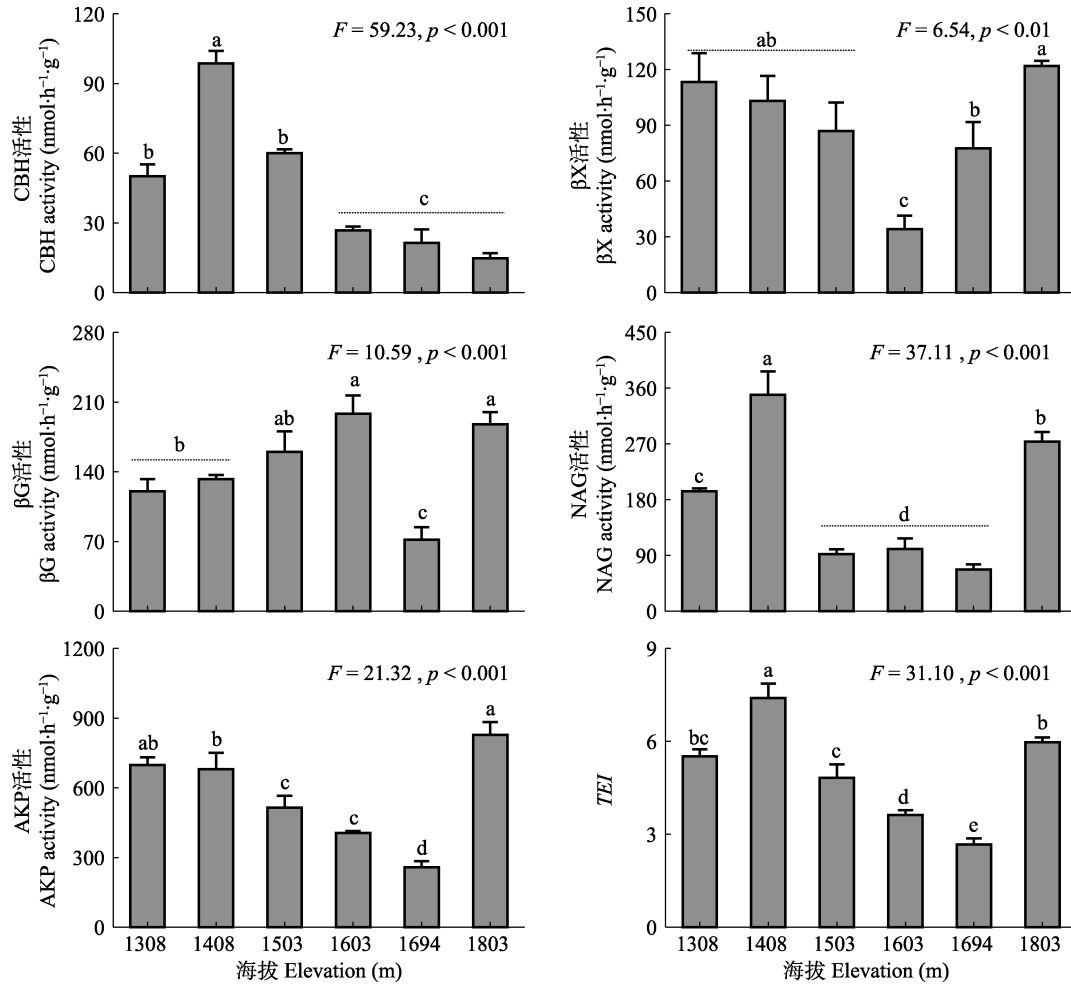


图3 秦岭土壤酶活性及总体酶活性沿海拔变化特征(平均值±标准误差)。不同小写字母表示不同海拔高度间差异显著($p < 0.05$)。AKP, 碱性磷酸酶; CBH, 纤维二糖水分解酶; NAG, β -N-乙酰氨基葡萄糖苷酶; β G, β -葡萄糖苷酶; β X, 木糖苷酶; TEI, 土壤总体酶活性。

Fig. 3 Altitudinal variation of soil enzyme activities and the total enzyme activity index in the Qinling Mountain (mean \pm SE). Different lowercase letters within the same column mean significant differences among different altitudes ($p < 0.05$). AKP, alkaline phosphatase; CBH, cellobiohydrolase; NAG, β -1,4-N-acetylglucosaminidase; β G, β -1,4-glucosidase; β X, β -1,4-xylosidase; TEI, total enzyme activity index.

表2 锐齿栎林土壤酶活性化学计量比沿海拔的变化特征(平均值±标准误差)

Table 2 Stoichiometry characteristics of soil enzyme activities in *Quercus aliena* var. *acuteserrata* forest along the elevation gradient (mean \pm SE)

	海拔 Altitude (m)						平均值 Mean
	1 308	1 408	1 503	1 603	1 694	1 803	
$\ln(\beta G):\ln(NAG)$	0.91 ± 0.02^{cd}	0.84 ± 0.02^d	1.12 ± 0.01^{ab}	1.16 ± 0.06^a	1.02 ± 0.07^{bc}	0.93 ± 0.01^{cd}	0.99 ± 0.03
$\ln(\beta G):\ln(AKP)$	0.73 ± 0.03^c	0.75 ± 0.03^{bc}	0.81 ± 0.02^b	0.88 ± 0.02^a	0.77 ± 0.03^{bc}	0.78 ± 0.01^{bc}	0.78 ± 0.02
$\ln(NAG):\ln(AKP)$	0.80 ± 0.00^{bc}	0.90 ± 0.02^a	0.73 ± 0.01^d	0.76 ± 0.03^{cd}	0.76 ± 0.03^{cd}	0.84 ± 0.01^b	0.80 ± 0.02

AKP, 碱性磷酸酶; CBH, 纤维二糖水分解酶; NAG, β -N-乙酰氨基葡萄糖苷酶; β G, β -葡萄糖苷酶。同列不同小写字母表示不同海拔高度间差异显著($p < 0.05$)。

AKP, alkaline phosphatase; CBH, cellobiohydrolase; NAG, β -1,4-N-acetylglucosaminidase; β G, β -1,4-glucosidase. Different lowercase letters within the same column mean significant differences among different altitudes ($p < 0.05$).

壤C:P显著正相关($p < 0.05$), 但与叶片C:N、细根C:P和N:P呈显著负相关关系($p < 0.05$)。除CBH和 β G外, β X、NAG、AKP均与pH和叶片N含量呈显著负相关关系($p < 0.05$), 与叶片C:N显著正相关($p < 0.05$); β X和AKP还与细根C:N、SOC含量显著负相关($p <$

0.05), 与细根N含量和N:P显著正相关($p < 0.05$)。CBH与ST、叶片P含量呈显著正相关关系($p < 0.05$), 与叶片C:P和N:P呈显著负相关关系($p < 0.05$)。然而 β G仅与土壤TP含量和C:P、SMC有显著相关关系($p < 0.05$), 植物特征对其影响较小。

表3 锐齿栎林土壤酶活性及化学计量比与生物和非生物因素的相关性系数

Table 3 Correlation coefficients of activities of soil enzymes and stoichiometry characteristics with abiotic factors and biotic factors in *Quercus aliena* var. *acuteserrata* forest

		酶 Enzyme							
		CBH	β X	β G	NAG	AKP	$\ln(\beta$ G): \ln (NAG)	$\ln(\beta$ G): \ln (AKP)	\ln (NAG): \ln (AKP)
叶片 Leaf	C	-0.33	-0.36	0.18	-0.26	-0.23	-0.36	0.02	0.31
	N	0.17	-0.62**	0.10	-0.74**	-0.59**	-0.45	0.44	0.72**
	P	0.57*	0.06	-0.18	-0.21	-0.09	0.06	0.59**	0.08
	C:N	-0.31	0.51*	0.04	0.62**	0.57*	0.28	-0.39	-0.55*
	C:P	-0.61**	-0.02	0.30	0.15	0.23	-0.14	-0.42	0.01
	N:P	-0.61**	-0.45	0.40	-0.24	-0.15	-0.43	-0.37	0.43
凋落物 Litter	C	-0.56*	0.30	0.15	0.03	0.41	0.04	0.09	-0.18
	N	0.18	0.09	0.22	-0.39	0.09	-0.20	0.75**	0.30
	P	-0.12	-0.39	0.32	-0.10	0.04	-0.38	-0.27	0.40
	C:N	-0.57*	0.13	-0.10	0.35	0.19	0.21	-0.57*	-0.39
	C:P	-0.24	0.45	-0.10	0.08	0.21	0.27	0.27	-0.35
	N:P	0.19	0.29	0.01	-0.19	0.05	0.08	0.66**	-0.01
细根 Fine root	C	0.42	-0.38	-0.33	-0.28	-0.57*	0.01	0.12	0.19
	N	0.01	0.50*	0.18	0.41	0.69**	0.17	-0.23	-0.32
	P	0.19	-0.39	0.37	-0.57*	-0.33	-0.49*	0.59*	0.72**
	C:N	0.15	-0.53*	-0.32	-0.45	-0.78**	-0.09	0.26	0.30
	C:P	-0.13	0.51*	-0.39	0.44	0.37	0.54*	-0.30	-0.70**
	N:P	-0.17	0.60**	-0.15	0.46	0.58*	0.44	-0.25	-0.62**
土壤 Soil	pH	0.41	-0.57*	-0.11	-0.44	-0.63**	-0.25	0.16	0.47*
	ST	0.78**	0.12	-0.08	0.07	0.16	0.07	0.16	-0.02
	SMC	-0.30	-0.18	-0.69**	-0.08	-0.66**	0.43	-0.13	-0.28
	SOC	-0.24	-0.59*	0.01	-0.82**	-0.72**	-0.30	0.54*	0.68**
	TN	-0.06	-0.36	-0.24	-0.67**	-0.69**	-0.01	0.61**	0.40
	TP	0.04	-0.19	-0.56*	-0.27	-0.67**	0.25	0.33	-0.06
	C:N	-0.38	-0.25	0.47	-0.13	0.11	-0.44	-0.20	0.37
	C:P	-0.38	-0.35	0.62**	-0.46	0.02	-0.55*	0.08	0.69**
	N:P	-0.19	-0.20	0.41	-0.45	-0.01	-0.33	0.25	0.54*

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$. AKP, 碱性磷酸酶; CBH, 纤维二糖水解酶; NAG, β -N-乙酰氨基葡萄糖苷酶; β G, β -葡萄糖苷酶; β X, 木糖苷酶。C, 碳; N, 氮; P, 磷; SMC, 土壤含水量; SOC, 土壤有机碳; ST, 土壤温度; TN, 全氮; TP, 全磷。

AKP, alkaline phosphatase; CBH, cellobiohydrolase; NAG, β -1,4-N-acetylglucosaminidase; β G, β -1,4-glucosidase; β X, β -1,4-xylosidase. C, carbon; N, nitrogen; P, phosphorus; SMC, soil moisture content; SOC, soil organic carbon; ST, soil temperature; TN, total nitrogen; TP, total phosphorus.

3 讨论

3.1 不同海拔高度上土壤酶含量及其化学计量比变化特征

本研究结果表明随着锐齿栎林带海拔高度的增加,除 β G外,与C、N相关的水解酶(β X、CBH、NAG)均有显著下降趋势,其中 β X在海拔1 603–1 803 m间有所上升。这与郭志明等(2017)在温带森林生态系统中的研究结果相反,主要是由研究的海拔尺度不同造成植被类型的差异导致(本研究海拔为1 300–1 800 m,该研究为675–1 306 m)。这是因为植被类型可通过植物根系的机械作用对土壤物理特性产生影响,同时借助根系分泌物和凋落物等变化对土壤微生物活性产生直接或间接的影响,进而导致

土壤酶活性的变化(Lucas *et al.*, 1993)。杨瑞等(2016)在秦岭不同典型林分的研究也认为不同植被类型可引起土壤酶活性变化的差异。此外,与P相关的AKP酶活性随海拔升高呈下降趋势,这与Xu等(2015)和Lei等(2017)的研究结果相似。有研究表明,微生物会为了满足资源相对贫瘠地区P的正常供应,而分泌更多的酶以满足其对P的需求(Olander & Vitousek, 2000; Wallenius *et al.*, 2011),本研究中AKP酶活性与土壤TP含量呈显著负相关关系(表3),与上述观点一致。在本研究中土壤AKP酶活性显著高于 β G和NAG酶活性,且在1 603 m的活性显著低于1 308 m,而1 603 m的 $\ln(\beta$ G): \ln (AKP)则显著高于1 308 m,说明相对于1 603 m土壤,1 308 m处土壤微生物对P的需求更大。

随海拔升高, $\ln(\beta\text{G}):\ln(\text{NAG})$ 和 $\ln(\beta\text{G}):\ln(\text{AKP})$ 具有先增后减趋势, 且低海拔处显著低于中高海拔。而殷爽等(2019)在海拔800–1 700 m的4种植被类型的研究发现随海拔升高, 胞外酶C:N和C:P表现出不同的变化趋势, 本研究结果与其不同。究其原因一方面是因为在不同植被类型中植物凋落物与根系分泌物差异较大(Bach *et al.*, 2010), 且多种影响因素之间紧密联系存在一个复杂的影响机制(Xu *et al.*, 2017), 综合起来会对土壤酶化学计量比产生不同的影响; 另一方面是由于在微海拔尺度上, 土壤理化性质相比于海拔因子或气候会对土壤酶活性有着更强烈的影响(斯贵才等, 2014)。本研究中SOC含量与土壤酶活性及其化学计量比有着较大的相关性也证实了这一点。总的来说, 土壤酶活性及其化学计量比会因为植物-土壤理化特性的影响在微尺度海拔梯度内表现出明显的变化特征。

3.2 驱动土壤酶活性和化学计量变化的因素

已有研究指出, 生物和非生物因子可通过调节微生物代谢作用对土壤酶活性及其化学计量比产生影响(Kardol *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2017)。相关分析结果表明土壤酶活性及其化学计量比受到植物和土壤理化特性的调控(表3), 其中SOC含量可被认为是土壤酶活性及其化学计量比的主要驱动因子。这与黄海莉等(2019)在青藏高原高寒草甸6个海拔上的研究结果一致。土壤养分可通过影响微生物和植物生长而间接作用于土壤酶, 使得不同的土壤养分和土壤酶活性间存在着不同程度的相关性(Koch *et al.*, 2007)。SOC作为土壤重要组成部分, 对土壤中物质循环以及微生物的生长繁殖起着重要作用, 可为酶发挥作用提供场所与适宜的条件, 因此较高的SOC含量可促进土壤酶的合成(谷晓楠等, 2017)。然而在本研究中, βX 、NAG和AKP均与SOC含量显著负相关, 与黄海莉等(2019)和郭志明等(2017)的研究结果相反, 我们认为导致这样结果的主要原因是锐齿栎林带土壤有机质丰富, 有机碳含量较高, 分解有机质的酶可能会产生负反馈效应, 减少用于合成酶的能量, 使养分更高效地用于微生物生长, 这就会限制养分的释放(Enrique *et al.*, 2008), 从而抑制土壤酶活性。此外, 在我们的研究中还发现植物和土壤C:N:P也对土壤酶活性及其化学计量比有着不同程度的影响(表3)。鉴于土壤酶主要来源于植物根系、土壤微生物分泌及凋落物降解的产物, 微生物对C、

N、P资源的分配会随着植物和土壤养分化学计量比的变化而改变, 这就导致了土壤酶化学计量比也能够受到植物和土壤化学计量比的影响(陶宝先等, 2010)。例如, βX 、NAG和AKP与叶片N含量呈显著负相关关系, 与叶片C:N呈显著正相关关系, $\ln(\text{NAG}):\ln(\text{AKP})$ 与两者的关系刚好相反(表3)。这与Xu等(2017)报道的结果不同。可能是由于土壤温度、水分、pH及一些未测量的因子如团聚体、活性有机碳氮等对土壤酶化学计量比起到间接的调控作用(Sinsabaugh & Follstad Shah, 2010; Ushio *et al.*, 2013)。

同时, 我们研究发现, 在6个土壤、植物养分组成差异较大的不同海拔同一植被类型中, 土壤酶活性的C:N:P被限制在一个相当窄的范围内(1:1:0.8); 在狭义范围内, 6个海拔间土壤酶活性的化学计量关系又表现出明显的差异。这些关系的变化受海拔上生物和非生物因子的制约。而我们对于微海拔尺度同一植被类型的研究发现, 相比于植物养分含量及土壤水热条件, SOC含量对酶活性及其化学计量比的影响更为强烈, 这与其他学者在较大海拔尺度上的研究有所不同。如, 曹瑞等(2016)对川西海拔1 563–3 994 m的高山峡谷区的5个不同植被类型的研究表明土壤含水量与其他环境因子是造成土壤酶活性及微生物量空间分异格局的主控因子; 谷晓楠等(2017)在长白山西坡海拔1 500–2 500 m间的4个典型高山-亚高山垂直带的研究同样指出土壤含水量、C:N和土壤温度是调控土壤酶活性在海拔梯度上发生变化的主要因子。这些恰好说明, 在减弱大海拔尺度所引起的多种因素的影响后, 土壤有机质含量将会对微海拔尺度上的土壤酶活性及其化学计量比起到主导作用。与马剑等(2019)对祁连山云杉(*Picea crassifolia*)林的研究结论一致。众所周知, 土壤酶是一个复合体, 土壤理化性质、水热条件、植被类型的差异都会引起其活性及其化学计量比的变化。海拔跨度越大, 所造成的生物和非生物因子差异越大, 就会导致大尺度与微尺度海拔梯度上研究结果的不同。

4 结论

综上所述, 本研究发现微尺度下不同海拔土壤酶活性及其化学计量比仍存在一定的空间差异性, 且受到植物和土壤C、N、P资源及土壤水热条件等

不同程度的调控, 其中SOC含量可被认为是土壤酶活性及其化学计量比的主要影响因子。这说明在消除不同植被类型的影响后, 土壤有机质含量对土壤中微生物活动及养分循环起到主要调控作用。本研究结果可为从微海拔角度研究土壤酶活性及其化学计量比的海拔效应及驱动因素提供科学依据, 也对实现优化森林生态系统的管理及其可持续发展具有重要的意义。

参考文献

- Bach LH, Grytnes JA, Halvorsen R, Ohlson M (2010). Tree influence on soil microbial community structure. *Soil Biology & Biochemistry*, 42, 1934–1943.
- Cao R, Wu FZ, Yang WQ, Xu ZF, Tan B, Wang B, Li J, Chang CH (2016). Effects of altitudes on soil microbial biomass and enzyme activity in alpine-gorge regions. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 27, 1257–1264. [曹瑞, 吴福忠, 杨万勤, 徐振锋, 谭波, 王滨, 李俊, 常晨晖 (2016). 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*, 27, 1257–1264.]
- Enrique AG, Bruno C, Christopher A, Virgile C, Stéven C (2008). Effects of nitrogen availability on microbial activities, densities and functional diversities involved in the degradation of a Mediterranean evergreen oak litter (*Quercus ilex* L.). *Soil Biology & Biochemistry*, 40, 1654–1661.
- Gu XN, He HS, Tao Y, Jin YH, Zhang XY, Xu ZW, Wang YT, Song XX (2017). Soil microbial community structure, enzyme activities, and their influencing factors along different altitudes of Changbai Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 8374–8384. [谷晓楠, 贺红土, 陶岩, 靳英华, 张心昱, 徐志伟, 王钰婷, 宋祥霞 (2017). 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子. *生态学报*, 37, 8374–8384.]
- Guo ZM, Zhang XY, Li DD, Dong WT, Li ML (2017). Characteristics of soil organic carbon and related exo-enzyme activities at different altitudes in temperate forests. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 28, 2888–2896. [郭志明, 张心昱, 李丹丹, 董文亭, 李美玲 (2017). 温带森林不同海拔土壤有机碳及相关胞外酶活性特征. *应用生态学报*, 28, 2888–2896.]
- He WX, Tan XP, Wang XD, Tang M, Hao MD (2010). Study on total enzyme activity index in soils. *Acta Pedologica Sinica*, 47, 1232–1236. [和文祥, 谭向平, 王旭东, 唐明, 郝明德 (2010). 土壤总体酶活性指标的初步研究. *土壤学报*, 47, 1232–1236.]
- Hofmann K, Lamprecht A, Pauli H, Illmer P (2016). Distribution of prokaryotic abundance and microbial nutrient cycling across a high-alpine altitudinal gradient in the Austrian Central Alps is affected by vegetation, temperature, and soil nutrients. *Microbial Ecology*, 72, 704–716.
- Huang HL, Zong N, He NP, Tian J (2019). Characteristics of soil enzyme stoichiometry along an altitude gradient on Qinghai-Tibet Plateau alpine meadow, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 30, 3689–3696. [黄海莉, 宗宁, 何念鹏, 田静 (2019). 青藏高原高寒草甸不同海拔土壤酶化学计量特征. *应用生态学报*, 30, 3689–3696.]
- Jiang PP, Cao Y, Chen YM, Zhao YP (2017). N and P stoichiometric characteristics of leaves, litter, and soil for three dominant tree species in the Shaanxi Province. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 443–454. [姜沛沛, 曹扬, 陈云明, 赵一婷 (2017). 陕西省3种主要树种叶片、凋落物和土壤N、P化学计量特征. *生态学报*, 37, 443–454.]
- Kardol P, Cregger MA, Campy CE, Classen AT (2010). Soil ecosystem functioning under climate change: plant species and community effects. *Ecology*, 91, 767–781.
- Koch O, Tschirko D, Kandeler E (2007). Temperature sensitivity of microbial respiration, nitrogen mineralization, and potential soil enzyme activities in organic alpine soils. *Global Biogeochemical Cycles*, 21, GB4017. DOI: 10.1029/2007GB002983.
- Lei TZ, Si GC, Wang J, Zhang GX (2017). Microbial communities and associated enzyme activities in alpine wetlands with increasing altitude on the Tibetan Plateau. *Wetlands*, 37, 401–412.
- Liu S, Luo D, Liu QL, Zhang L, Yang HG, Shi ZM (2017). Carbon and nitrogen storage and distribution in different forest ecosystems in the subalpine of western Sichuan. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 1074–1083. [刘顺, 罗达, 刘千里, 张利, 杨洪国, 史作民 (2017). 川西亚高山不同森林生态系统碳氮储量及其分配格局. *生态学报*, 37, 1074–1083.]
- Lucas Y, Luizao FJ, Chauvel A, Rouiller J, Nahon D (1993). The relation between biological activity of the rain forest and mineral composition of soils. *Science*, 260, 521–523.
- Lucas-Borja ME, Candel Pérez D, López-Serrano FR, Andrés M, Bastida F (2012). Altitude-related factors but not *Pinus* community exert a dominant role over chemical and microbiological properties of a Mediterranean humid soil. *European Journal of Soil Science*, 63, 541–549.
- Ma J, Liu XD, Jin M, Zhao WJ, Cheng CX, Meng HJ, Wu XR (2019). Soil physicochemical properties and enzyme activities along the altitudinal gradients in *Picea crassifolia* of Qilian Mountains. *Journal of Soil and Water Conservation*, 33, 207–213. [马剑, 刘贤德, 金铭, 赵维俊, 成彩霞, 孟好军, 武秀荣 (2019). 祁连山青海云杉林土壤理化性质和酶活性海拔分布特征. *水土保持学报*, 33, 207–213.]
- Nie YY, Wang HH, Li XJ, Ren YB, Jin CS, Xu ZK, Lv MK, Xie JS (2018). Characteristics of soil organic carbon mineralization in low altitude and high altitude forests in Wuyi Mountains, southeastern China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 29, 748–756. [聂阳意, 王海华, 李晓杰, 任

DOI: 10.17521/cjpe.2019.0358

- 寅榜, 金昌善, 徐自坤, 吕茂奎, 谢锦升 (2018). 武夷山低海拔和高海拔森林土壤有机碳的矿化特征. *应用生态学报*, 29, 748–756.]
- Olander LP, Vitousek PM (2000). Regulation of soil phosphatase and chitinase activity by N and P availability. *Biogeochemistry*, 49, 175–191.
- Qi RM, Li J, Lin ZA, Li ZJ, Li YT, Yang XD, Zhang JJ, Zhao BQ (2016). Temperature effects on soil organic carbon, soil labile organic carbon fractions, and soil enzyme activities under long-term fertilization regimes. *Applied Soil Ecology*, 102, 36–45.
- Si GC, Yuan YL, Wang J, Xia YQ, Lei TZ, Zhang GX (2014). Microbial community and soil enzyme activities along an altitudinal gradient in Sejila Mountains. *Microbiology China*, 41, 2001–2011. [斯贵才, 袁艳丽, 王建, 夏燕青, 雷天柱, 张更新 (2014). 藏东南森林土壤微生物群落结构与土壤酶活性随海拔梯度的变化. *微生物学通报*, 41, 2001–2011.]
- Sinsabaugh RL, Follstad Shah JJ (2010). Integrating resource utilization and temperature in metabolic scaling of riverine bacterial production. *Ecology*, 91, 1455–1465.
- Tang ZY, Fang JY, Zhang L (2004). Patterns of woody plant species diversity along environmental gradients on Mt. Taibai, Qinling Mountains. *Biodiversity Science*, 12, 115–122. [唐志尧, 方精云, 张玲 (2004). 秦岭太白山木本植物物种多样性的梯度格局及环境解释. *生物多样性*, 12, 115–122.]
- Tao BX, Zhang JC, Yu YC, Cong RL (2010). Season variations of forest soil enzyme activities in the hilly region of southern Jiangsu Province. *Ecology and Environmental Sciences*, 19, 2349–2354. [陶宝先, 张金池, 俞元春, 丛日亮 (2010). 苏南丘陵地区森林土壤酶活性季节变化. *生态环境学报*, 19, 2349–2354.]
- Ushio M, Balser TC, Kitayama K (2013). Effects of condensed tannins in conifer leaves on the composition and activity of the soil microbial community in a tropical montane forest. *Plant and Soil*, 365, 157–170.
- Wallenius K, Rita H, Mikkonen A, Lappi K, Lindström K, Hartikainen H, Raateland A, Niemi RM (2011). Effects of land use on the level, variation and spatial structure of soil enzyme activities and bacterial communities. *Soil Biology & Biochemistry*, 43, 1464–1473.
- Wang Y, Wang YM, Chen LC (2010). Effects of forest vegetation change on soil microbial biomass carbon and enzyme activities in Huitong, Hunan Province. *Chinese Journal of Ecology*, 29, 905–909. [王莹, 王彦梅, 陈龙池 (2010). 湖南会同地区森林植被转变对土壤微生物生物量碳和酶活性的影响. *生态学杂志*, 29, 905–909.]
- Xu ZW, Yu GR, Zhang XY, Ge JP, He NP, Wang QF, Wang D (2015). 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*, 86, 19–29.
- Xu ZW, Yu GR, Zhang XY, He NP, Wang QF, Wang SZ, Wang RL, Zhao N, Jia YL, Wang CY (2017). Soil enzyme activity and stoichiometry in forest ecosystems along the North-South Transect in eastern China (NSTEC). *Soil Biology & Biochemistry*, 104, 152–163.
- Yang R, Liu S, Wang ZQ, Cao YC, Zhao YM, He WX, Geng ZC (2016). Relationships between the soil enzyme activity and soil nutrients in forest soils typical of the Qinling Mountain. *Acta Pedologica Sinica*, 53, 1037–1046. [杨瑞, 刘帅, 王紫泉, 曹永昌, 赵翊明, 和文祥, 耿增超 (2016). 秦岭山脉典型林分土壤酶活性与土壤养分关系的探讨. *土壤学报*, 53, 1037–1046.]
- Yin S, Wang CK, Jin Y, Zhou ZH (2019). Changes in soil-microbe-exoenzyme C:N:P stoichiometry along an altitudinal gradient in Mt. Datudingzi, Northeast China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 999–1009. [殷爽, 王传宽, 金鹰, 周正虎 (2019). 东北地区大秃顶子山土壤-微生物-胞外酶C:N:P化学计量特征沿海拔梯度的变化. *植物生态学报*, 43, 999–1009.]
- Zhao YH, Lei RD, Jia X, He XY, Chen W (2003). Quantitative analysis on sharp-tooth oak stands in Qinling Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 14, 2123–2128. [赵永华, 雷瑞德, 贾夏, 何兴元, 陈玮 (2003). 秦岭锐齿栎群落数量特征的研究. *应用生态学报*, 14, 2123–2128.]

责任编辑: 阎恩荣 编辑: 赵航