

黄土高原植被演替过程中相对土壤酶活性的变化特征

王梅^{1,2}, 晏梓然⁴, 赵子文^{1,2}, 吴阳³, 陈文静³, 杨一笑³, 刘国彬^{1,2,3}, 薛菱^{1,2,3}

(1.中国科学院水利部水土保持研究所,黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室,
陕西 杨凌 712100;2.中国科学院大学,北京 100049;3.西北农林科技大学水土保持研究所,
陕西 杨凌 712100;4.西北农林科技大学资源与环境学院,陕西 杨凌 712100)

摘要:明确土壤相对酶活性在植被恢复过程中的变化特征及影响因素,对客观揭示植被次生演替过程中微生物活性变化特征具有重要意义。利用时空互代法,选取黄土丘陵区植被次生演替过程中农田、草地、灌木、先锋林和顶级群落 5 个阶段为研究对象,探讨了 β -1,4-葡萄糖苷酶(BG)、纤维二糖水解酶(CBH)、 β -木糖苷酶(BX)、N-乙酰- β -D-氨基葡萄糖苷酶(NAG)、亮氨酸氨基肽酶(LAP)、丙氨酸转氨酶(ALT)和碱性磷酸酶(AP)7 种酶活性变化特征及影响因素。结果表明:在植被次生演替过程中,单位土壤有机碳(SOC)、土壤 CBH、BX 和 NAG 酶活性伴随植被次生演替先显著升高后显著降低($P < 0.05$),并在先锋林阶段达到最高点;单位土壤微生物磷脂脂肪酸(PLFA)的 3 种酶活性呈现相反趋势,并在顶级群落阶段最高。相关性分析显示,单位 SOC 和 PLFA 土壤 CBH、BX 和 NAG 酶活性均与土壤 pH 显著负相关且与土壤 DOC 显著正相关($P < 0.05$);单位 SOC 和 PLFA 土壤相对酶活性分别与土壤生物因子显著的正相关和负相关($P < 0.05$)。冗余分析表明,土壤中磷含量和碳氮含量分别是单位 SOC 和单位 PLFA 土壤相对酶活性变化主要驱动因子。研究结果为进一步揭示次生演替过程中土壤养分循环和质量变化提供新的见解。

关键词:黄土丘陵区;植被演替;土壤微生物群落;土壤相对酶活性

中图分类号:S151.9

文献标识码:A

文章编号:1009-2242(2021)05-0181-07

DOI:10.13870/j.cnki.stbcxb.2021.05.025

Variation Characteristics of Specific Soil Enzyme Activities During Vegetation Succession on the Loess Plateau

WANG Mei^{1,2}, YAN Ziran⁴, ZHAO Ziwen^{1,2}, WU Yang³,

CHEN Wenjing³, YANG Yixiao³, LIU Guobin^{1,2,3}, XUE Sha^{1,2,3}

(1.State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau,

Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water

Resources, Yangling, Shaanxi 712100; 2.University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049;

3.Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100;

4.College of Natural Resources and Environment, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100)

Abstract: Clarifying the characteristics and influencing factors of specific soil enzyme activities in the process of vegetation restoration is of great significance to objectively revealing the change characteristics of microbial activity in the process of vegetation secondary succession. Based on the method of spatiotemporal interaction, this study selected five stages in the vegetation secondary succession process in the loess hilly region as the research objects, including farmland, grassland, shrubs, pioneer forests and top community stage, and discussed the change characteristics and influencing factors of specific soil enzyme activities of seven enzymes (β -1,4-glucose Glucosidase (BG), cellobio hydrolase (CBH), β -xylosidase (BX), N-acetyl- β -D-glucosaminidase (NAG), leucine amino peptide (LAP), alaninase transaminase (ALT)) and alkaline phosphatase (AP)). The results showed that in the process of vegetation secondary succession, unit soil organic carbon (SOC), soil CBH, BX and NAG activities increased significantly at first and then decreased significantly ($P < 0.05$), and it reached the highest point in the pioneer forest stage; while the activities of three enzymes per unit soil microbial phospholipid fatty acid (PLFA) showed opposite trends ($P < 0.05$),

收稿日期:2021-02-25

资助项目:陕西省自然科学基金研究计划项目(2021JC-50);国家自然科学基金项目(41771557)

第一作者:王梅(1996—),女,在读硕士研究生,主要从事流域生态管理研究。E-mail:wangmei182@163.com

通信作者:薛菱(1978—),男,博士,研究员,博士生导师,主要从事恢复生态研究。E-mail:xuesha100@163.com

and reached the highest level in the top community stage. Correlation analysis showed that soil CBH, BX and NAG enzyme activities per unit SOC and PLFA were significantly negatively correlated with soil pH and significantly positively correlated with soil DOC ($P < 0.05$); specific soil enzyme activity per unit SOC and PLFA were significantly positively correlated and negatively correlated with soil biological factors, respectively ($P < 0.05$). Redundancy analysis showed that the phosphorus content as well as the carbon and nitrogen content in the soil were the main driving factor for the change of specific enzyme activity per SOC and PLFA, respectively. This study provided new information for further revealing the soil nutrient cycling and quality changes during the secondary succession process.

Keywords: loess hilly area; vegetation succession; soil microbial community; soil specific enzyme activity

黄土高原因地质疏松,易被流水侵蚀,水土流失严重,生态系统脆弱^[1]。已有研究^[2-3]表明,植被恢复对减缓土地退化和恢复土壤质量有显著效果,明显改善土壤物理、化学和生物特性。土壤酶广泛地参与土壤中一系列的生化反应,因其活性对环境变化的高敏感性,可作为土壤质量和健康评价的重要指标^[4]。关于土壤酶的研究^[5]多以参与碳循环的 β -1,4-葡萄糖苷酶(BG)、纤维二糖水解酶(CBH)和 β -木糖苷酶(BX),参与氮循环的N-乙酰- β -D-氨基葡萄糖苷酶(NAG)、亮氨酸氨基肽酶(LAP)和丙氨酸转氨酶(ALT),参与磷循环的碱性磷酸酶(AP)为研究对象,因这些酶参与末端的催化反应,可反映土壤养分的代谢水平。因此,研究土壤酶活性对于植被演替(恢复)过程中土壤状况、生态环境效应评价极为重要。

一般来说,土壤酶活性可用绝对活性(单位土壤质量)或相对活性(单位土壤有机碳或微生物生物量碳)来表示^[6]。目前,已有大量关于土壤酶活性的研究^[6-7],但多集中于土壤绝对酶活性(即单位土壤质量),这并不能使土壤酶活性与土壤中有机质含量或微生物生物量等生化因子剥离开来^[8],受环境异质性的影响较大,不同环境下的可比性较差。因此,已有研究^[9]建议并提出利用土壤相对酶活性(即单位 SOC 或单位 MBC 等生化指标)表征土壤质量状况,这可能会更好地反映非曲直土壤酶的催化能力,也使得在不同环境下比较酶活性更有意义。由于不同生态系统的土壤微生物多样性、结构以及含量存在巨大差异,无论用绝对活性(单位土壤质量)或相对活性(单位土壤有机碳或微生物生物量碳)均不能客观地反映单位微生物土壤酶活性(个体数目水平上微生物活力)。因此,本研究引入土壤微生物磷脂脂肪酸(PLFA),试图通过单位 PLFA 下土壤酶活性大小,评价植被次生演替过程中土壤酶活性变化以及影响因素。利用时空互代法,选取黄土丘陵区植被次生演替过程中的农田、草地、灌木、先锋林和顶级群落 5 个阶段为研究对象,分析了不同演替阶段土壤化学性质、土壤微生物磷脂脂肪酸和土壤相对酶活性的变化以及各指标之间的相关关系,揭示植被次生演替过程中土壤相对

酶活性的变化特征和影响因素,以期为深入了解脆弱生境地区植被次生演替过程中土壤养分循环及调控机制提供帮助,并为该地区土壤质量监测和评估提供数据支持和理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于甘肃省合水县综合林场连家砭林场($35^{\circ}03' - 36^{\circ}37'N$, $108^{\circ}10' - 109^{\circ}18'E$),海拔 1 211 ~ 1 453 m,属温带大陆性气候,年平均气温 10 $^{\circ}C$,年平均降水量 587 mm,年无霜期 112 ~ 140 天。前人^[10]长期研究表明,弃耕约 100 年以后,山杨(*Populus davidiana* Dode)在该地区的覆盖率超过 70%,并在约 50 年后被辽东栎(*Quercus liaotungensis* Koidz.)所取代。该地区从农田、草地、灌木到最终形成次生林大约经过 150 年的时间^[11],在此过程中,草本植物有白羊草(*Bothriochloa ischaemun* (Linnaeus) Keng)、大披针薹草(*Carex lanceolata* Boott)和长芒草(*Stipa bungeana* Trin.);灌木有白刺花(*Sophora davidii* (Franch.) Skeels)、沙棘(*Hippophae rhamnoides* L.)和黄刺玫(*Rosa xanthina* Lindl.);先锋物种为山杨(*Populus davidiana* Dode)和白桦(*Betula platyphylla* Suk.);顶级群落为落叶阔叶林辽东栎(*Quercus liaotungensis* Koidz.)^[12]。

1.2 研究方法

1.2.1 试验设计与样品采集 通过文献查阅和实地调查,本研究选取 5 个植被次生演替阶段作为采样点,分别为:(1)农田阶段(S1,弃耕 0 年),主要种植作物为玉米(*Zea mays* L.);(2)草地阶段(S2,弃耕 30 年),主要物种为白羊草(*Bothriochloa ischaemun* (Linnaeus) Keng);(3)灌木阶段(S3,弃耕 60 年),主要物种是黄刺玫(*Rosa xanthina* Lindl.);(4)先锋林阶段(S4,弃耕 100 年),主要物种是山杨树(*Populus davidiana* Dode);(5)顶级群落阶段(S5,弃耕 160 年),主要物种为辽东栎(*Quercus liaotungensis* Koidz.)。

2017 年 9 月进行土壤样品的采集,农田和草地设置为 5 m $\times$ 5 m 的采样区,灌木设置为 10 m $\times$ 10

m 的采样区,林地设置 20 m×20 m 的采样区。每个演替阶段设置 4 个重复采样区,每个采样区内采用“S”形随机取样,利用 5 cm 直径的土钻取样 15 次,取样深度为 0—20 cm,去除可见根和石砾后混合,过 2 mm 筛网后迅速运回实验室并于 4 ℃ 冰箱保存。采取的土壤样品分成 3 部分:第 1 部分自然风干后用于土壤理化性质测定;第 2 部分于 4 ℃ 下保存,测定微生物生物量、溶解性有机质和土壤酶活性;第 3 部分于一 80 ℃ 保存,用于土壤微生物磷脂脂肪酸的测定。

1.2.2 土壤化学性质测定 土壤化学性质均采用常规分析方法^[13]。使用 pH 计对水土比为 2.5 : 1 的土

壤悬浊液测定土壤 pH;土壤有机碳(SOC)采用浓硫酸—重铬酸钾氧化法测定;土壤全氮(TN)采用凯氏定氮法测定;土壤全磷(TP)用 H₂SO₄—HClO₄ 消煮后于紫外分光光度计 700 nm 波长下测定;土壤溶解性有机碳(DOC)使用 TOC 分析仪(liqui TOC II, lementar, Germany)测定;土壤铵态氮(NH₄⁺—N)和硝态氮(NO₃[—]—N)经过 2 mol/L KCl 溶液浸提后,使用流动的分析仪测定,用两者之和表示土壤中有效氮(aN)含量;土壤有效磷(aP)含量使用 pH=8.5 的 0.5 mol/L NaHCO₃ 浸提,采用钼锑抗比色法测定。植被次生演替过程中土壤基本化学性质见表 1。

表 1 土壤基本化学性质

演替阶段	pH	SOC/ (g · kg ⁻¹)	TN/ (g · kg ⁻¹)	TP/ (g · kg ⁻¹)	DOC/ (mg · kg ⁻¹)	aN/ (mg · kg ⁻¹)	aP/ (mg · kg ⁻¹)
S1	7.7±0.07a	10.6±0.13d	1.1±0.02c	0.077±0.005a	56.0±1.51c	10.2±1.20a	9.5±1.15a
S2	7.5±0.07ab	12.8±0.25cd	1.3±0.06c	0.057±0.002b	60.3±2.06c	8.4±0.60a	1.8±0.08c
S3	7.3±0.06bc	16.4±0.37bc	1.6±0.06b	0.059±0.001b	70.2±2.52b	10.0±0.07a	2.2±0.12c
S4	7.1±0.08c	18.7±0.19b	1.7±0.02b	0.064±0b	78.4±3.35ab	9.4±0.10a	2.5±0.06bc
S5	7.2±0.03c	23.7±2.59a	1.9±0.15a	0.060±0b	86.0±3.17a	9.4±0.54a	4.4±0.61b

注:表中数据为平均值±标准差;同列不同小写字母表示不同演替阶段差异显著(P<0.05)。下同。

1.2.3 土壤微生物磷脂脂肪酸和土壤酶活性测定 土壤微生物磷脂脂肪酸(PLFA)参照 Bligh 等^[14]的改良方法对土壤微生物生物量和群落结构进行 PLFA 分析。具体方法为:用氯仿—甲醇—柠檬酸缓冲液(1 : 2 : 0.8)提取冻干土壤样品中的总脂质。将极性脂质与糖基脂质和中性脂质分离,经甲基化转化为脂肪酸甲酯,使用 Aligent 7890A 气相色谱仪测定,配备 MIDI Sherlock 微生物鉴定系统进行 PLFA 分析,最终统计有总 PLFA、细菌 PLFA、真菌 PLFA、革兰氏阳性菌(G⁺) PLFA 和革兰氏阴性菌(G⁻) PLFA。

本研究共测定与土壤碳氮磷循环过程紧密相关的 7 种土壤酶的活性,包括 β-1,4-葡萄糖苷酶(BG)、纤维二糖水解酶(CBH)、β-木糖苷酶(BX)、N-乙酰-β-D-氨基葡萄糖苷酶(NAG)、亮氨酸氨基肽酶(LAP)、丙氨酸酶转氨酶(ALT)、碱性磷酸酶(AP)。采用微孔板荧光法^[15]测定土壤酶活性:首先,称取 3 g 鲜土,加入 125 mL Tris 缓冲液并制备土壤悬浊液。然后,将 150 μL 悬浊液和 50 μL 相应底物加入 96 微孔酶标板,制备样品微孔。设置空白微孔(150 μL 悬浊液和 50 μL Tris 缓冲液)、标准微孔(150 μL Tris 缓冲液和 50 μL 4-甲基伞形酮或 7-氨基-4-甲基香豆素的标准物质)和阴性对照(150 μL Tris 缓冲液和 50 μL 底物),每个样品 8 个重复。所有样品放置在 25 ℃ 黑暗条件下分别培养 0.5 h(AP)、2 h(NAG、LAP 和 ALT)和 4 h(BG、CBH 和 BX)。培养结束后,使用微孔多功能酶标仪在 365 nm 处激发,在 450 nm 处检测样品荧光量。

本研究中共研究 2 种土壤相对酶活性,包括单位 SOC 土壤相对酶活性(nmol/(g · h · SOC))和单位 PLFA 土壤相对酶活性(nmol/(g · h · PLFA))。

1.3 数据处理

采用 SPSS 21.0 软件对数据进行统计分析。采用单因素方差分析法(one-way ANOVA)和 Duncan 法对土壤化学性质、PLFA 和土壤酶活性进行方差分析和多重比较(α=0.05);使用 Canoco 5.0 软件进行冗余分析(RDA);利用 Origin 2020 软件绘图。图标中数据均为平均值±标准差。

2 结果与分析

2.1 不同演替阶段土壤微生物 PLFA 的变化

在整个植被次生演替过程中,无论是总 PLFA,还是细菌、真菌、G⁺ 或 G⁻ PLFA,土壤微生物 PLFA 含量均在先锋林阶段呈现最高点,农田阶段为最低点(表 2)。其中,总 PLFA、细菌、真菌、G⁺ 和 G⁻ PLFA 随植被次生演替先显著增加后显著降低(P<0.05)。此外,真菌/细菌和 G⁺/G⁻ 均在农田阶段最低,而在顶级群落阶段最高。

植被次生演替过程中土壤相对酶活性的变化随植被次生演替的进行,与土壤中碳循环密切联系的单位 SOC 土壤 CBH 和 BX 酶活性均先显著增加后显著降低(P<0.05),并在先锋林阶段达到最大值,而单位 SOC 土壤 BG 酶活性没有显著变化(图 1);此外,与土壤中氮循环密切联系的单位 SOC 土壤 NAG 酶活性同样呈先显著增加后降低的变化趋势(P<

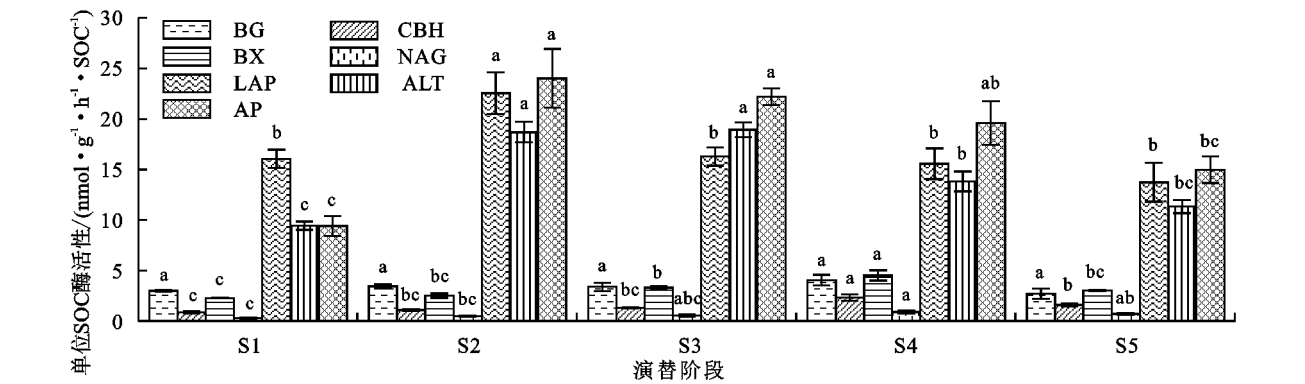
0.05),且在先锋林阶段达到最大值,表明随植被演替土壤微生物受 C、N 限制先增强后减弱。草地阶段的单位 SOC 土壤 LAP 和 ALT 酶活性显著高于其他演

替阶段($P<0.05$)。除农田阶段以外,单位 SOC 土壤 AP 酶活性随植被次生演替而逐渐降低,这说明随着植被次生演替,土壤磷限制得到缓解。

表 2 不同演替阶段土壤微生物 PLFA 含量

单位: nmol/g

演替阶段	总 PLFA	细菌 PLFA	真菌 PLFA	G ⁺ PLFA	G ⁻ PLFA	真菌/细菌	G ⁻ /G ⁺
S1	91.4±1.9c	80.6±2.4b	0.44±0.23c	18.2±0.5c	62.2±2.7b	0.006±0.003c	0.30±0.02c
S2	174.7±31.2ab	145.8±26.9ab	6.61±2.10ab	53.0±9.4b	85.2±15.9ab	0.041±0.007a	0.66±0.11ab
S3	143.1±7.7bc	122.7±6.1b	2.50±0.21bc	40.9±3.4bc	81.5±3.0ab	0.020±0.001b	0.50±0.03b
S4	248.1±31.6a	201.9±25.9a	8.33±1.81a	78.2±8.6a	115.2±14.2a	0.040±0.004a	0.69±0.03ab
S5	160.7±15.7bc	130.4±12.6b	5.58±0.55ab	60.1±7.4ab	68.9±5.4b	0.043±0.002a	0.86±0.06a



注:图柱上方不同小写字母表示不同演替阶段差异显著($P<0.05$)。下同。

图 1 次生演替过程中单位 SOC 土壤酶活性的变化

对于单位 PLFA 土壤相对酶活性,CBH、BX 和 NAG 有相似的变化趋势,酶活性均随演替阶段的进行而显著增加($P<0.05$),并在顶级群落阶段出现最高值(图 2)。然而,各演替阶段之间的 BG 和 LAP 酶活性没有显著差异($P>0.05$)。此外,单位 PLFA 土壤 ALT 和 AP 酶活性变化趋势相似,在农田阶段和先锋林阶段的酶活性较低,而在灌木阶段出现最高值。

2.2 土壤生化性质与土壤相对酶活性之间的相关性

相关性分析(表 3 和表 4)表明,土壤 pH 与单位 SOC 和单位 PLFA 土壤 CBH、BX 和 NAG 酶活性均有显著的负相关关系($P<0.05$)。土壤 SOC、TN 和

DOC 与单位 SOC 土壤 CBH 酶活性和单位 PLFA 土壤 CBH、BX 和 NAG 酶活性均呈极显著正相关($P<0.01$),而与单位 SOC 土壤 LAP 酶活性呈显著负相关($P<0.05$)。此外,土壤 TP 与单位 SOC 和单位 PLFA 土壤 ALT、AP 酶活性均呈显著负相关($P<0.05$),土壤 aP 与单位 SOC 土壤 ALT 和 AP 酶活性和单位 PLFA 土壤 AP 酶活性呈显著负相关($P<0.05$)。土壤微生物 PLFA(包括总细菌、真菌、G⁺和 G⁻ PLFA)与单位 SOC 土壤相对酶活性(CBH、BX 和 NAG)均有显著的正相关关系($P<0.05$),而与单位 PLFA 土壤相对酶活性(BG、LAP、ALT 和 AP 酶活性)均为显著负相关关系($P<0.05$)。

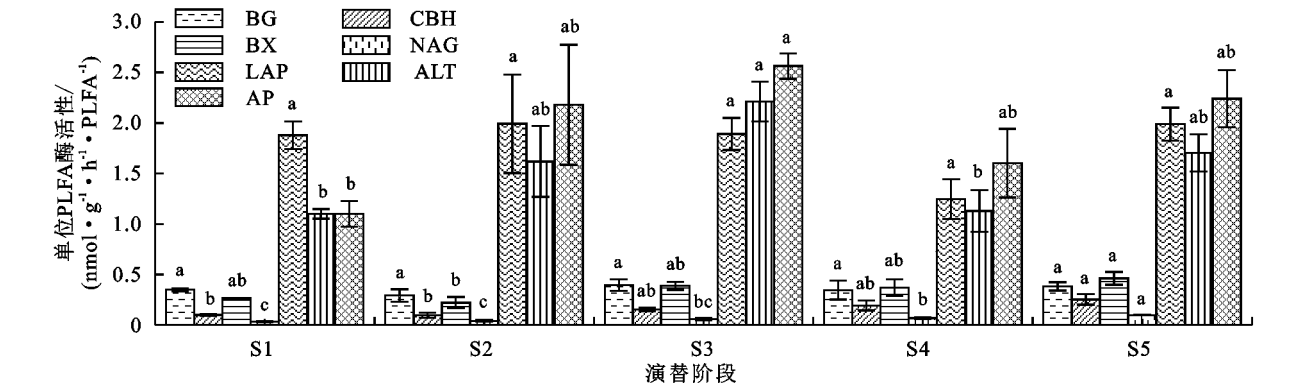


图 2 次生演替过程中单位 PLFA 土壤酶活性的变化

冗余分析(图 3 和图 4)表明,土壤生化性质对单位 SOC 土壤相对酶活性和单位 PLFA 土壤相对酶活性的解释率分别为 73.7%(轴 1 为 54.1%,轴 2 为

19.6%)和 79.1%(轴 1 为 64.6%,轴 2 为 14.5%)。其中,土壤 aP 和 TP 对单位 SOC 土壤相对酶活性的影响最高,解释率均超过 30%(分别为 38.5%和 32.2%)。

与上述结果不同,显著影响单位 PLFA 土壤相对酶活性变化的生化因子较多,但不包含土壤 aP 和 TP,解释率较高的分别有土壤 SOC(26.3%),G⁻ PLFA (24.6%),DOC(23.6%)和 TN(23.4%),其余显著影响因子还包括土壤 pH(20.5%)、细菌 PLFA(18.9%)和总 PLFA(17.4%)。

表 3 土壤生化性质与单位 SOC 土壤酶活性之间的相关性

指标	BG/SOC	CBH/SOC	BX/SOC	NAG/SOC	LAP/SOC	ALT/SOC	AP/SOC
pH	-0.265	-0.592**	-0.570**	-0.446*	0.358	-0.100	-0.236
SOC	-0.257	0.580**	0.397	0.371	-0.529*	-0.150	-0.038
TN	-0.233	0.566**	0.413	0.363	-0.555*	-0.102	-0.027
TP	-0.147	-0.259	-0.194	-0.228	-0.295	-0.647**	-0.726***
DOC	-0.224	0.588**	0.465*	0.475*	-0.467*	-0.148	0.078
aN	0.061	-0.059	0.108	0.084	-0.031	-0.132	-0.115
aP	-0.298	-0.277	-0.370	-0.424	-0.337	-0.711***	-0.779***
总 PLFA	0.161	0.494*	0.468*	0.711***	-0.051	0.130	0.192
细菌 PLFA	0.156	0.460*	0.438	0.698***	-0.030	0.140	0.186
真菌 PLFA	0.154	0.440	0.370	0.633**	0.020	0.130	0.193
G ⁺ PLFA	0.17	0.519*	0.477*	0.768***	-0.084	0.107	0.206
G ⁻ PLFA	0.114	0.365	0.365	0.577**	-0.033	0.139	0.133

注:显著关系用下划线表示;*表示 $P<0.05$; **表示 $P<0.01$; ***表示 $P<0.001$ 。下同。

表 4 土壤生化性质与单位 PLFA 土壤酶活性之间的相关性

指标	BG/PLFA	CBH/PLFA	BX/PLFA	NAG/PLFA	LAP/PLFA	ALT/PLFA	AP/PLFA
pH	-0.302	-0.537*	-0.516*	-0.607**	0.131	-0.234	-0.312
SOC	0.071	0.779***	0.646**	0.739***	-0.075	0.240	0.250
TN	0.065	0.739***	0.628**	0.680***	-0.137	0.250	0.236
TP	-0.128	-0.258	-0.202	-0.302	-0.231	-0.514*	-0.633**
DOC	0.020	0.633**	0.552*	0.713***	-0.100	0.169	0.276
aN	0.268	0.007	0.190	0.211	0.238	0.124	0.072
aP	0.010	-0.020	-0.043	-0.219	0.019	-0.306	-0.449*
总 PLFA	-0.529*	-0.090	-0.267	0.145	-0.727***	-0.486*	-0.373
细菌 PLFA	-0.552*	-0.131	-0.307	0.108	-0.737***	-0.499*	-0.397
真菌 PLFA	-0.480*	-0.035	-0.233	0.159	-0.622**	-0.442	-0.314
G ⁺ PLFA	-0.394	0.036	-0.129	0.354	-0.620**	-0.384	-0.248
G ⁻ PLFA	-0.622**	-0.247	-0.408	-0.080	-0.781***	-0.539*	-0.481*

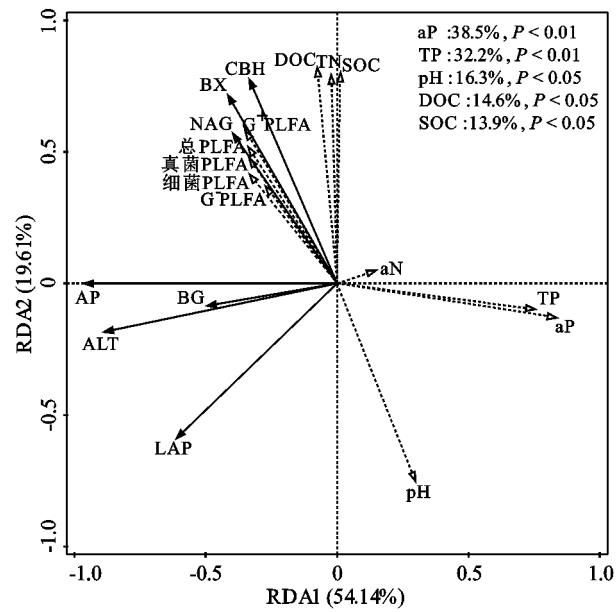


图 3 土壤生化性质与单位 SOC 土壤酶活性的冗余分析

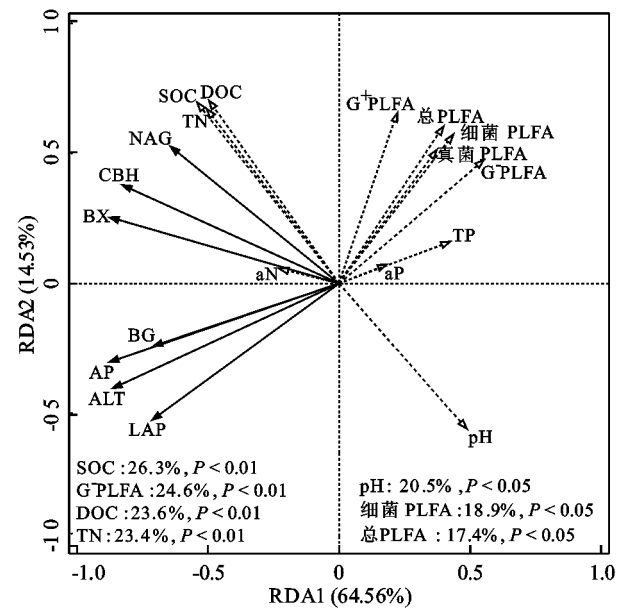


图 4 土壤生化性质与单位 PLFA 土壤酶活性的冗余分析

3 讨论

3.1 植被次生演替对土壤相对酶活性的影响

土壤酶活性是指具有催化有机质及其他有机化合物分解和转化能力的指标,可有效指示土壤质量和健康状况^[16]。已有研究^[17]表明,单位 SOC 土壤相对酶活性随植被次生演替而增加,表明具有自然更新的微生物产酶的增加。本研究表明,单位 SOC 土壤碳获取酶活性均呈先增后减趋势,且在先锋林阶段最高。这可能是由于随着次生演替的进行植被丰富度上升,土壤微生物数量显著增加,从而产生更多的土壤酶获取有机质以支撑密集的代谢活动^[12],而顶级群落阶段植被和土壤微生物群落更趋于稳定,因此土壤酶活性有所降低。此外,随植被次生演替土壤微生物 PLFA 含量同样呈先增加后降低的趋势,且在先锋林阶段最高(表 2),进一步印证了上述结论。然而,不同演替阶段单位 SOC 土壤氮获取酶活性的变化并不一致,单位 SOC 土壤 NAG 酶活性在演替后期更高,而单位 SOC 土壤 LAP 和 ALT 酶活性在演替前期更高(图 1),因为不同演替阶段,面对土壤微环境的变化,微生物群落可能分泌了更多的同工酶以满足自身的养分需求^[18]。除农田阶段外,单位 SOC 土壤 AP 酶活性随植被演替而逐渐降低(图 1),与土壤 aP 含量的变化趋势恰好相反(表 1),反映了演替前期土壤微生物群落主要受磷限制,而随土壤 aP 含量的增加,磷限制逐渐得到缓解。

已有研究^[6]表明,单位 SOC 和单位微生物生物量土壤相对酶活性能够表征微生物群落的代谢活动,在一定程度上可以反映酶的催化效率,可作为检测土壤微生物代谢状态和稳定酶活性变化的工具。本研究中,单位 PLFA 土壤 CBH、BX 和 NAG 酶活性均随次生演替的进行而显著增加(图 2),这与土壤 SOC、DOC 和 TN 的变化趋势相似(表 1),表明随着土壤有机质和养分的累积,土壤微生物的代谢活性也相应升高。但是,其他单位 PLFA 土壤相对酶活性在次生演替中也存在波动变化或无显著变化(图 2)。生态经济学中“最优配置”模型指出,土壤微生物倾向于将可利用资源投入限制性养分的获取^[19],因此次生演替过程中微生物养分需求的不一致性可能导致了上述结果的产生。此外,本研究中不同演替阶段土壤微生物群落组成存在显著差异,这可能也是单位 PLFA 土壤相对酶活性产生波动变化的重要原因之一。

3.2 土壤相对酶活性随植被次生演替变化的影响因素

植物种类的变化伴随土壤理化性质的改变,是引起土壤酶活性变化的主要原因之一^[9]。土壤酶活性

的变化同样与土壤生化性质紧密相关^[4,20],已有研究^[21]表明,土壤 pH、含水量、养分有效性以及土壤微生物 PLFA 含量都会在一定程度上影响土壤酶活性。与之前的研究^[20]相似,在本研究中,单位 SOC 和 PLFA 土壤相对酶活性(CBH、BX 和 NAG)均与土壤 pH 显著负相关(表 3 和表 4),表明在一定范围内,低的土壤 pH 似乎更适合土壤微生物代谢活动和酶的产生^[4]。此外,本研究发现,单位 SOC 和 PLFA 土壤相对酶活性与土壤微生物 PLFA 含量分别为显著正相关或负相关($P < 0.05$)。说明在土壤养分充足的情况下,微生物数量越多,土壤酶活性可能就越高;而在一定的底物浓度下,微生物数量的增多所产生的养分竞争反而会使酶的活性和效率下降^[22]。冗余分析(图 3 和图 4)表明,土壤 aP 和 TP 对单位 SOC 土壤相对酶活性的影响最大,而土壤 SOC、 G^- PLFA、DOC 和 TN 对单位 PLFA 土壤相对酶活性的解释率较高。其中,前者更多的体现在土壤 aP 和 TP 对单位 SOC 土壤 AP 酶活性的显著负相关($P < 0.05$),这与相关性分析的结果一致。根据“资源获取假说”,土壤微生物对限制性资源的获取更加投入^[23],因此负责获取土壤中磷元素的 AP 酶活性与土壤中磷含量呈负相关。此外,在植被次生演替过程中,大量的植被凋落物、根系分泌物和其他根际沉积物(如糖、酸和脱落根细胞等)进入土壤,促进了土壤 SOC 和 TN 的积累和微生物生物量的增加^[24],从而增加了土壤酶的产生和释放。

4 结论

整体上,随着植被次生演替,土壤单位相对酶活性呈下降趋势,土壤微生物代谢酶活性越来越弱。其中,单位 SOC 土壤 CBH、BX 和 NAG 酶活性先升高再降低,且在先锋林阶段最高,而单位 PLFA 土壤 CBH、BX 和 NAG 酶活性逐渐升高且在顶级群落阶段最高;除农田外,单位 SOC 的 AP 酶活性随植被次生演替逐渐降低,而单位 PLFA 的 AP 酶活性呈先增加后降低趋势。

单位 SOC 和 PLFA 土壤相对酶活性均与土壤 pH 显著负相关($P < 0.05$),而与土壤有机质和养分含量显著正相关关系($P < 0.05$);单位 SOC 土壤 CBH、BX 和 NAG 酶活性与土壤微生物 PLFA 显著正相关($P < 0.05$),单位 PLFA 土壤 BG、LAP、ALT 和 AP 酶活性与土壤微生物 PLFA 显著负相关($P < 0.05$);土壤有效磷与土壤单位 SOC 和 PLFA 的酶活性显著负相关($P < 0.05$)。

土壤磷元素(包括土壤 TP 和 aP)对单位 SOC 土

壤相对酶活性驱动作用更大,而单位 PLFA 土壤相对酶活性的主要驱动因子为土壤碳氮(包括土壤 SOC、DOC 和 TN)和土壤 pH,可见土壤酶活性的高低与土壤养分含量多少有关。

参考文献:

- [1] Jong R D, Bruin S D, Schaepman M, et al. Quantitative mapping of global land degradation using Earth observations[J]. *International Journal of Remote Sensing*, 2011, 32(21):6823-6853.
- [2] Nadal-Romero E, Cammeraat E, Perez-Cardie E, et al. Effects of secondary succession and afforestation practices on soil properties after cropland abandonment in humid Mediterranean mountain areas [J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2016, 228:91-100.
- [3] Van Hall R L, Cammeraat L H, Keesstra S D, et al. Impact of secondary vegetation succession on soil quality in a humid Mediterranean landscape [J]. *Catena*, 2017, 149:836-843.
- [4] 赵子文,王国梁,吴阳,等.黄土高原不同植被带人工刺槐林土壤氮磷转化酶动力学参数及其温度敏感性[J]. *应用生态学报*, 2020, 31(8):2515-2522.
- [5] Ma W J, Li J, Gao Y, et al. Responses of soil extracellular enzyme activities and microbial community properties to interaction between nitrogen addition and increased precipitation in a semi - arid grassland ecosystem[J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 703:e134691.
- [6] Raiesi F, Beheshti A. Soil specific enzyme activity shows more clearly soil responses to paddy rice cultivation than absolute enzyme activity in primary forests of northwest Iran[J]. *Applied Soil Ecology*, 2014, 75:63-70.
- [7] Zhang X Y, Dong W Y, Dai X Q, et al. Responses of absolute and specific soil enzyme activities to long term additions of organic and mineral fertilizer[J]. *Science of the Total Environment*, 2015, 536:59-67.
- [8] Yu P J, Tang X G, Zhang A C, et al. Responses of soil specific enzyme activities to short-term land use conversions in a salt-affected region, northeastern China[J]. *Science of the Total Environment*, 2019, 687:939-945.
- [9] Liu X, Guo K L, Huang L, et al. Responses of absolute and specific enzyme activity to consecutive application of composted sewage sludge in a Fluventic Ustochrept[J]. *PLoS One*, 2017, 12(5):e017776.
- [10] 邹厚远,刘国彬,王晗生.子午岭林区北部近 50 年植被的变化发展[J]. *西北植物学报*, 2002, 22(1):1-8.
- [11] Wang Y Q, Shao M A, Shao H B. A preliminary investigation of the dynamic characteristics of dried soil layers on the Loess Plateau of China[J]. *Journal of Hydrology*, 2010, 381(1/2):9-17.
- [12] Wang K B, Shao R X, Shangguan Z P. Changes in species richness and community productivity during succession on the Loess Plateau (China) [J]. *Polish Journal of Ecology*, 2010, 58(3):501-510.
- [13] 鲍士旦.土壤农化分析 [M]. 3 版.北京:中国农业出版社, 2000.
- [14] Bligh E G, Dyer W J. A rapid method of total lipid extraction and purification[J]. *Canadian Journal of Biochemistry and Physiology*, 1959, 37(8):911-917.
- [15] Marx M C, Kandeler E, Wood M, et al. Exploring the enzymatic landscape: Distribution and kinetics of hydrolytic enzymes in soil particle-size fractions[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, 37(1):35-48.
- [16] 蒲琴,胡玉福,何剑锋,等.植被恢复模式对川西北沙化草地土壤微生物量及酶活性研究[J]. *水土保持学报*, 2016, 30(4):323-328.
- [17] Medeiros E V, Duda G P, Rodrigues dos Santos L A, et al. Soil organic carbon, microbial biomass and enzyme activities responses to natural regeneration in a tropical dry region in Northeast Brazil [J]. *Catena*, 2017, 151:137-146.
- [18] Davidson E A, Janssens I A, Luo Y. On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: Moving beyond Q10[J]. *Global Change Biology*, 2006, 12(2):154-164.
- [19] Treseder K K and Vitousek P M. Effects of soil nutrient availability on investment in acquisition of N and P in Hawaiian rain forests[J]. *Ecology*, 2001, 82(4):946-954.
- [20] Cui Y X, Wang X, Zhang X C, et al. Soil moisture mediates microbial carbon and phosphorus metabolism during vegetation succession in a semiarid region[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 147:1-11.
- [21] 薛蕊,刘国彬,戴全厚,等.黄土丘陵区人工灌木林恢复过程中的土壤微生物生物量演变[J]. *应用生态学报*, 2008, 19(3):517-523.
- [22] 姜华,毕玉芬,朱栋斌,等.恢复措施对云南退化山地草甸土壤微生物和酶活性的影响[J]. *草地学报*, 2008, 16(3):256-261.
- [23] Xiao W, Chen X, Jing X, et al. A meta-analysis of soil extracellular enzyme activities in response to global change[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 123:21-32.
- [24] Kuzyakov Y, Raskatov A, Kaupenjohann M. Turnover and distribution of root exudates of *Zea mays* [J]. *Plant and Soil*, 2003, 254(1/2):317-327.