

亚热带米槠天然林不同深度土壤胞外酶活性对隔离降雨的响应

曹平丽^{1,2}, 孙思怡^{1,2}, 卢胜旭^{1,2}, 张锦新³, 刘小飞^{1,2}, 郭剑芬^{1,2}

(1.福建师范大学地理研究所,福州 350007;
2.福建师范大学湿润亚热带生态地理过程教育部重点实验室,福州 350007;3.闽江学院海洋学院,福州 350108)

摘要: 随着全球变暖的加剧,降雨格局也在发生变化,土壤酶是森林生态系统化学过程的重要参与者,能够快速反映土壤环境的变化。因此研究亚热带土壤胞外酶活性对降水变化的响应,可有效评估气候变化对土壤有机质分解、转化的影响。以福建三明格氏栲自然保护区内的米槠天然林为研究对象,设置对照(CT)、隔离 30%降雨(TE1)和隔离 60%降雨(TE2) 3 种处理,于 2020 年 9 月对不同土层(0—10,10—20,20—40,40—60 cm)土壤进行取样,研究 9 年的隔离降雨对不同土层土壤酶活性的影响。结果表明:不同程度隔离降雨后,4 个土层的 β -葡萄糖苷酶(β G)、 β -N-乙酰氨基葡萄糖苷酶(NAG)和酸性磷酸酶(AP)活性均呈下降趋势。与 CT 相比,TE2 处理 0—40 cm 土壤 AP、 β G 和 NAG 酶活性均显著降低($P<0.05$),40—60 cm 土壤 AP 酶活性在 TE1 和 TE2 处理中降低均较为显著。随着土层加深,3 种土壤胞外酶活性均逐渐降低。冗余分析(RDA)表明,在 0—10 cm 土壤中,土壤含水量(SWC)、总氮(TN)和可溶性有机碳(DOC)是调控土壤胞外酶活性的主要因素,10—20 cm 土壤胞外酶活性主要受控于可溶性有机碳(DOC)和铵态氮(NH_4^+-N),而可溶性有机氮(DON)和硝态氮(NO_3^--N)是调控 20—40 cm 土层土壤胞外酶活性的关键因素。在 40—60 cm 土壤中,碳磷比(C:P)主要影响着 3 种土壤胞外酶活性。可见,不同深度土壤胞外酶活性对降水减少的响应及调控因素不同。研究结果有助于进一步了解全球气候变化背景下亚热带森林土壤养分转化与循环机制。

关键词: 米槠天然林; 隔离降雨; 土壤深度; 胞外酶活性

中图分类号:S718.5 文献标识码:A 文章编号:1009-2242(2022)01-0205-07
DOI:10.13870/j.cnki.stbcbx.2022.01.027

Response of Soil Extracellular Enzymes Activities to Throughfall Exclusion at Different Depths in a Subtropical Natural *Castanopsis carlesii* Forest

CAO Pingli^{1,2}, SUN Siyi^{1,2}, LU Shengxu^{1,2}, ZHANG Jinxin³, LIU Xiaofei^{1,2}, GUO Jianfen^{1,2}

(1.Institute of Geography, Fujian Normal University, Fuzhou 350007;
2.Key Laboratory for Humid Subtropical Eco-geographical Processes of the Ministry of Education, Fujian Normal University, Fuzhou 350007; 3.Ocean College, Minjiang University, Fuzhou 350108)

Abstract: With the intensification of global warming, the rainfall pattern is also changing. Soil enzymes are the important participants in the chemical process of forest ecosystem and can quickly reflect the changes of soil environment. Therefore, studying the response of extracellular enzymes activities in subtropical soil to precipitation changes can effectively evaluate the impact of climate change on soil organic matter decomposition and transformation. In this study, the natural *Castanopsis carlesii* forest in *Castanopsis kawakamii* Nature Reserve of Sanming, Fujian Province was selected, and three treatments were set up, including control (CT), 30% of throughfall excluded (TE1) and 60% of throughfall excluded (TE2). In September 2020, soil samples of different soil layers (0—10, 10—20, 20—40, 40—60 cm) in each treatment were collected to study the effects of 9-year throughfall exclusion on soil enzymes activities. The results showed that the activities of β -glucosidase (β G), β -N-acetylglucosaminosidase (NAG) and acid phosphatase (AP) in the four soil layers decreased after throughfall exclusion. Compared with CT, the activities of AP, β G and NAG in 0—40 cm soil under TE2 treatment were significantly decreased ($P < 0.05$), and the activities of AP in 40—

收稿日期:2021-07-11
资助项目:福建省科技厅公益类重点项目(2019R1002-4);福建省高等学校新世纪优秀人才支持计划项目(J1-1253);国家自然科学基金项目(41977090)
第一作者:曹平丽(1997—),女,硕士研究生,主要从事亚热带森林碳氮循环研究。E-mail:cpl1552164082@163.com
通信作者:郭剑芬(1977—),女,教授,主要从事森林碳循环与全球变化研究。E-mail:jfguo@fjnu.edu.cn

60 cm soil under TE1 and TE2 treatments were also significantly decreased. With increasing soil layers, the activities of three extracellular enzymes decreased. Redundancy analysis (RDA) showed that soil moisture content (SWC), total nitrogen (TN) and soluble organic carbon (DOC) were the main factors regulating the activities of soil extracellular enzymes in 0—10 cm soil, while DOC and ammonium nitrogen ($\text{NH}_4^+ - \text{N}$) in 10—20 cm, and soluble organic nitrogen (DON) and nitrate nitrogen ($\text{NO}_3^- - \text{N}$) in 20—40 cm. In 40—60 cm soil, the C : P ratio mainly influenced the extracellular enzymes activities. In conclusion, the responses and regulatory factors of soil extracellular enzymes activities to the decrease of precipitation were different at different soil depths. The results of this study are helpful to further understand the mechanism of soil nutrient transformation and cycling in subtropical forests under global climate change.

Keywords: natural *Castanopsis carlesii* forest; throughfall exclusion; soil depth; extracellular enzyme activity

土壤胞外酶作为土壤微生物的代谢产物,通过降解大分子有机质,如纤维素、木质素等转化为微生物可以吸收的小分子有机质,推动着土壤微生物对有机质的分解和转化^[1],在土壤碳、氮、磷转化和循环过程中发挥着重要作用^[2]。因此,对土壤胞外酶活性的研究有助于从生物化学调控方面深入了解土壤碳、氮、磷的动态变化。

近年来降水格局改变日益加剧^[3],中纬度地区和亚热带地区平均降水量可能会减少,极端降雨事件发生的强度更大、频率更高^[4],这些变化将对陆地生态系统结构和功能产生重大影响。水分是影响微生物和酶活性的重要因素。降水减少可以通过影响土壤通气性、养分运移和底物有效性^[5],进而对土壤微生物种群、数量和酶活性产生影响^[6]。而土壤胞外酶作为指示土壤微生物功能的指标,在研究土壤微生物对气候变化响应中发挥着重要作用^[7]。至今已有大量关于降水变化影响土壤胞外酶活性的相关研究^[8-9],但主要关注表层(0—20 cm)土壤,对深层土壤(>20 cm)胞外酶活性的研究较缺乏。

深层土壤与表层土壤的环境因子存在较大差异,表层土壤和深层土壤有机质周转时间^[10]、微生物底物利用效率不同^[11-12]等都会导致表层与深层土壤酶活性具有不同的调控机制,进而对降水变化产生不同响应。Zuo 等^[9]研究表明,土壤中底物数量、微生物生物量和微生物活性随土层深度增加而降低,土壤胞外酶活性也会随土层深度增加而降低。此外,Zhou 等^[13]、Qin 等^[14]研究表明,单位微生物量酶活性并不会随土层深度而改变,甚至出现随土层深度增加而升高的情况。综上,以往对森林不同深度土壤酶活性变化的研究并没有得出一致的结论,特别是关于深层土壤酶活性对降水减少的响应仍了解甚少,导致在评估降水减少对不同土层土壤微生物分解有机质的影响上存在较大偏差。

我国湿润亚热带地区是全球同纬度少有的绿洲,分布着世界上面积最大的常绿阔叶林,在我国森林碳

吸存中发挥着重要作用^[15]。与全球其他区域相比,我国湿润亚热带全球环境变化具有明显的区域特色,森林生态系统对全球环境变化的响应可能与寒温带、温带等地区有很大区别。为此,本文以福建三明格氏栲自然保护区内的米楮天然林为研究对象,通过连续 9 年的模拟隔离降雨试验,探讨降雨减少对天然林不同土层土壤胞外酶活性的影响及主要调控因素,以期为全球气候变化背景下亚热带森林土壤养分转化与循环机制研究提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究在福建省东南部的格氏栲自然保护区进行(26°11'45"N,117°28'38"E),该地区为亚热带季风气候,年平均气温 19.4℃,年平均降水量 1 700 mm,降水主要集中在 3—7 月,年平均蒸发量 1 585 mm,相对湿度 81%,平均海拔 300 m。土壤为花岗岩发育的红壤^[16]。植被类型为常绿阔叶林,物种多样性极为丰富,米楮(*Castanopsis carlesii*)为乔木层建群种。

2011 年 10 月在研究区内设置长期隔离降雨试验样地,共 3 种处理:隔离 30%(TE1);隔离 60%(TE2)、对照(CT,无隔离)。本试验沿坡位设有 6 个重复,共 18 个 5 m×5 m 的小区。在隔离 30%和 60%处理的小区上方 1.5 m 处分别均匀安放 25 块和 50 块凹槽透明塑料板(0.06 m×5 m),通过塑料板分别隔离 30%和 60%的穿降雨进入样地。

1.2 研究方法

1.2.1 土壤样品采集 2020 年 9 月在各个小区内按照“S”形随机设置 5 个取样点,用土钻将土壤分层(0—10,10—20,20—40,40—60 cm)取回,将土壤充分混匀后挑除肉眼可见的石块和动植物残体,然后将土壤过 2 mm 筛后分为几部分,一部分置于 4℃冰箱内,用于测定土壤基本理化指标;另一部分保存于-20℃,用于土壤微生物指标测定;剩余部分自然风干,供测土壤有机碳、全氮、pH 等。

1.2.2 土壤基本理化性质的测定 带回实验室的土

壤进行理化性质分析。采用 pH 计测定土壤酸碱度(水土比为 2.5 : 1),土壤可溶性有机碳(dissolved organic carbon,DOC)、可溶性有机氮(dissolved organic nitrogen,DON)采用 20 mL 去离子水浸提 5 g 鲜土,振荡离心后用 0.45 μm 玻璃纤维滤膜抽滤,使用总有机碳分析仪(TOC—VCPH,日本)测定滤液中 DOC 浓度,采用连续流动分析仪(Skalar San+,+,荷兰)测定 DON 浓度。土壤铵态氮和硝态氮($\text{NH}_4^+—\text{N}$ 和 $\text{NO}_3^-—\text{N}$)测定以 20 mL 2 mol/L KCL 溶液浸提 5 g 鲜土,振荡离心后,过 0.45 μm 中速定量滤纸,使用连续流动分析仪(Skalar San++,荷兰)测定。此外,土壤有机碳(soil organic carbon,SOC)和全氮(total nitrogen,TN)用过 100 目风干土,采用土壤碳氮元素分析仪(Elemental Analyzer Vario ELIII,德国)测定。土壤总磷(total phosphorus,TP)采用 $\text{HClO}_4—\text{H}_2\text{SO}_4$ 消煮—钼锑抗比色法^[17]提取后,使用连续流动分析仪(Skalar San++,荷兰)测定。

1.2.3 土壤微生物量的测定 通过熏蒸—硫酸钾浸提法^[18]提取微生物生物量碳和微生物生物量氮(MBC 和 MBN),采用总有机碳分析仪(TOC—VCPH/CPN,日本)进行 MBC 测定,使用连续流动分析仪(Skalar San++,荷兰)进行 MBN 测定。计算公式为:

$$\text{MBC} = E_C / k_{EC} \qquad \text{MBN} = E_N / k_{EN}$$

式中: E_C 为熏蒸与未熏蒸土壤有机碳含量的差值(mg/kg); k_{EC} 为 MBC 的转换系数,取值 0.45; E_N 为熏蒸与未熏蒸土壤有机氮含量的差值(mg/kg); k_{EN} 为 MBN 的转换系数,取值 0.45^[18]。

1.2.4 土壤酶活性的测定 参照 Saiya-Cork 等^[19]方法测定 3 种水解酶的活性(βG 、NAG 和 AP),用伞形酮(MUB)做标示底物,称取 1 g 土壤放于含有 125 mL 50 mmol/L、pH 为 5.0 的醋酸缓冲液的广口瓶中,用磁力搅拌器搅拌 5 min,使其均质化。搅拌后将悬浮液用移液器取 200 μL 到 96 孔微孔板。微孔板在黑暗中 20 $^{\circ}\text{C}$ 孵育 4 h 后,向每个微孔板中加入 10 μL 、1 mol/L NaOH 溶液使其反应停止,用多功能酶标仪(Synergy H,美国)测定水解酶的荧光度。各种酶缩写及所用底物见表 1。

1.3 数据处理

本研究采用 SPSS 20.0 软件进行统计分析,采用 Origin 9.0、Canoco 5.0 和 AI 2020 软件进行数据处理和图形绘制。对所有的反应变量进行了正态分布检验和 F 检验来检验数据的正态分布和方差齐性;然后对同一深度不同处理和同一处理不同深度的土壤理化性质、土壤酶活性数据进行单因素方差分析

(One-Way ANOVA)并使用 LSD 进行多重比较,以确定不同处理或不同深度之间的差异($P < 0.05$)。此外,采用 CANOCO 5.0 软件,以土壤理化性质作为解释变量,不同土层土壤胞外酶活性作为响应变量进行冗余分析(RDA)。

表 1 土壤酶活性的种类、缩写和所用底物

酶	缩写	底物
β -葡萄糖苷酶	βG	4-MUB- β -D-glucoside
β -N-乙酰氨基葡萄糖苷酶	NAG	4-MUB-N-acetyl- β -D-glucosaminide
酸性磷酸酶	AP	4-MUB-phosphate

2 结果与分析

2.1 不同隔离降雨处理下不同深度土壤理化性质

TE2 显著降低了各深度土壤含水量($P < 0.05$)。0—10 cm 土层中,不同处理间 SOC、TN、TP、DOC、DON、 $\text{NH}_4^+—\text{N}$ 含量差异均不显著($P > 0.05$);但与 CT 相比,TE1 显著降低了该层 $\text{NO}_3^-—\text{N}$ 含量,TE2 使 MBC 含量显著减少。10—20 cm 土壤中,TE2 显著降低了 pH、TN、DOC、 $\text{NH}_4^+—\text{N}$ 含量。20—40 cm 土壤中,TE2 显著降低了土壤 pH、SOC、DOC 含量, $\text{NO}_3^-—\text{N}$ 含量在 TE1 和 TE2 中均显著减少。40—60 cm 土壤中,TE1 和 TE2 均显著降低了 TP 含量,但显著提高了 C : P 比值,DOC 含量在 TE1 中显著减少。随土层加深,各处理 SOC 含量显著降低(表 2)。

2.2 不同隔离降雨处理下不同深度土壤酶活性

与 CT 相比,TE1 和 TE2 均显著降低了 0—10 cm 土层 NAG(34.70%,42.41%)和 AP 酶(26.96%,35.62%)活性, βG 酶活性在 TE2 中显著降低,降幅为 34.24%。在 10—20、20—40 cm 土层中,TE2 显著降低了 βG (58.97%,65.56%)、NAG(76.44%,70.73%)和 AP(46.81%、36.25%)酶活性。在 40—60 cm 土层中,TE1 和 TE2 均使 AP 酶活性显著降低,降幅为 52.46%和 41.28%,但对 βG 和 NAG 酶活性的影响不显著(图 1)。

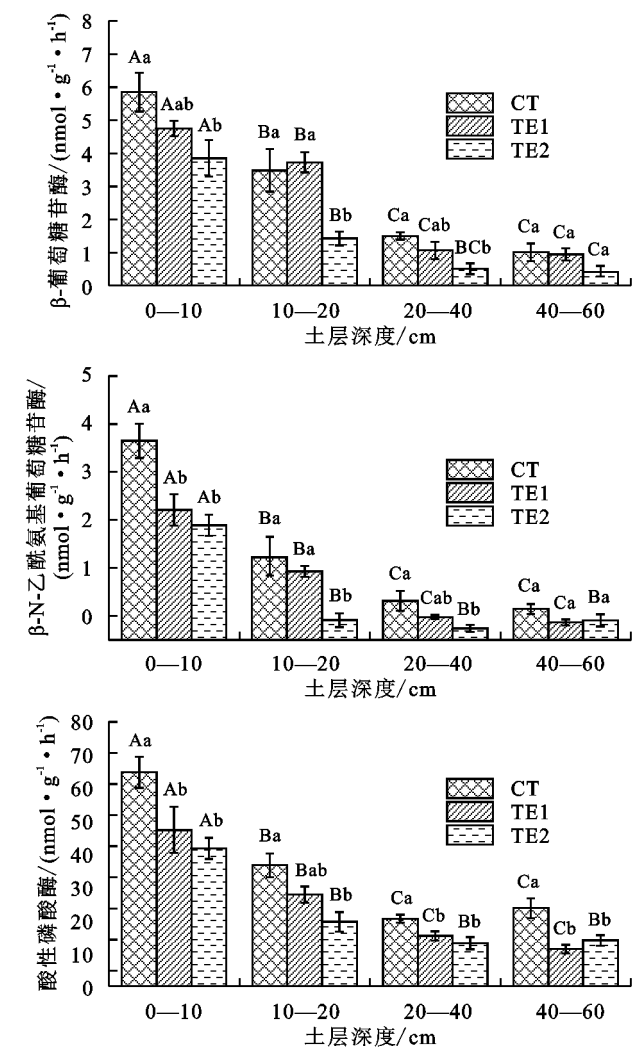
2.3 土壤酶活性与土壤理化性质的冗余分析

选取贡献值靠前的 4 个环境因子进行 RDA 分析,结果表明,在 0—10 cm 土层中,SWC、TN 和 DOC 与 3 种土壤酶活性呈显著正相关,分别解释了土壤酶活性变化的 38.1%,18.8%,13.7%。在 10—20 cm 土层中,DOC 和 $\text{NH}_4^+—\text{N}$ 与 3 种土壤酶活性呈显著正相关,分别解释了酶活性变化的 52.2%和 8.3%。在 20—40 cm 土层中,DON、和 $\text{NO}_3^-—\text{N}$ 与土壤酶活性呈显著正相关,分别解释了该层土壤酶活性变化的 24.7%和 15.2%。C : P 是 40—60 cm 土层土壤酶活性变化最主要的解释变量,解释了该层土壤酶活性变化的 19.8%(图 2)。

表 2 不同隔离降雨处理下不同深度土壤理化性质

项目	土层深度/cm	CT	TE1	TE2
pH	0—10	4.08±0.11Aa	4.13±0.07Aa	4.10±0.02Aa
	10—20	4.14±0.04Aa	4.12±0.06Aab	4.01±0.01Ab
	20—40	4.06±0.01Aa	4.15±0.03Ab	3.98±0.01Ac
	40—60	4.15±0.04Aa	4.15±0.03Aa	4.08±0.12Aa
土壤含水率(SWC)/%	0—10	31.02±1.73Aa	24.19±0.53Ab	20.84±1.50Ab
	10—20	24.37±0.90Ba	22.39±0.34Bab	19.25±1.49ABb
	20—40	22.10±0.66BCa	21.55±0.51BCa	17.91±1.19ABb
	40—60	20.83±0.68Ca	20.01±0.67Ca	16.36±1.26Bb
土壤有机碳(SOC)/(g·kg ⁻¹)	0—10	26.93±1.64Aa	23.63±2.26Aa	21.13±1.96Aa
	10—20	17.16±0.41Ba	15.52±0.86Bab	14.37±0.65Bab
	20—40	9.79±0.16Ca	9.64±0.07Ca	8.33±0.52Cb
	40—60	5.18±0.49Da	5.42±0.43Da	4.80±0.33Da
土壤总氮(TN)/(g·kg ⁻¹)	0—10	1.85±0.09Aa	1.73±0.11Aa	1.59±0.12Aa
	10—20	1.22±0.04Ba	1.19±0.02Ba	1.06±0.06Bb
	20—40	0.77±0.04Ca	0.84±0.02Ca	0.73±0.05Ca
	40—60	0.56±0.03Da	0.64±0.06Da	0.52±0.02Ca
总磷(TP)/(g·kg ⁻¹)	0—10	0.37±0.12Aa	0.27±0.004Aa	0.24±0.01Aa
	10—20	0.34±0.12Aa	0.23±0.005Ba	0.21±0.004Ba
	20—40	0.40±0.17Aa	0.21±0.004Ca	0.19±0.003BCa
	40—60	0.80±0.34Aa	0.18±0.01Db	0.18±0.01Cb
可溶性有机碳(DOC)/(mg·kg ⁻¹)	0—10	97.08±5.22Aa	91.42±6.92Aa	81.15±7.05Aa
	10—20	71.14±6.11Ba	52.25±1.76Bb	45.86±1.51Bb
	20—40	39.41±4.24Ca	33.29±1.56Cab	30.34±0.35Cb
	40—60	27.89±2.14Ca	22.06±1.41Db	25.02±1.79Cab
可溶性有机氮(DON)/(mg·kg ⁻¹)	0—10	3.38±0.18Aa	3.22±0.23Aa	3.77±0.23Aa
	10—20	4.42±0.11Ba	2.86±0.63Ab	4.37±0.13ABa
	20—40	5.23±0.11Ca	4.93±0.11Ba	4.91±0.10Ba
	40—60	5.32±0.13Ca	5.32±0.10Ba	4.79±0.48Ba
铵态氮(NH ₄ ⁺ —N)/(mg·kg ⁻¹)	0—10	7.01±1.28Aa	6.54±0.69Aa	5.34±0.43Aa
	10—20	5.06±0.41ABa	4.25±0.18Bab	4.07±0.19Bb
	20—40	3.13±0.04BCa	3.07±0.09Ca	3.40±0.23Ba
	40—60	2.85±0.20Ca	2.95±0.09Ca	3.22±0.32Ba
硝态氮(NO ₃ ⁻ —N)/(mg·kg ⁻¹)	0—10	2.92±0.57Aa	1.05±0.11Ab	2.86±0.34Aa
	10—20	2.10±0.49ABa	1.60±0.40Aa	1.69±0.38Ba
	20—40	2.14±0.32ABa	1.16±0.25Ab	0.97±0.26Bb
	40—60	0.97±0.21Ba	1.44±0.52Aa	0.98±0.34Ba
微生物生物量碳(MBC)/(mg·kg ⁻¹)	0—10	315.71±56.28Aa	287.98±40.43Aa	146.49±14.99Ab
	10—20	188.51±41.09Ba	132.09±32.55Ba	107.27±25.24ABa
	20—40	161.53±35.25BCa	90.75±25.03Ba	66.63±13.35ABa
	40—60	63.71±16.17Ca	47.44±18.74Ba	58.97±23.13Ba
微生物生物量氮(MBN)/(mg·kg ⁻¹)	0—10	30.25±1.04Aa	41.37±3.33Aab	43.48±5.67Ab
	10—20	22.56±1.80Ba	21.42±3.12Ba	20.77±4.77Ba
	20—40	14.73±2.57Ca	11.95±1.42Ca	9.43±1.41Ba
	40—60	11.22±1.52Ca	10.56±1.43Ca	10.89±1.87Ba
碳氮比(C:N)	0—10	14.50±0.28Aa	13.50±0.51Aa	14.58±0.38Aa
	10—20	14.07±0.19Aa	13.04±0.86ABa	13.68±0.33Aa
	20—40	12.86±0.58Ba	11.53±0.16Ba	11.59±1.01Ba
	40—60	9.20±0.33Ca	8.60±0.60Ca	9.20±0.34Ca
碳磷比(C:P)	0—10	95.01±17.81Aa	88.31±8.76Aa	97.34±10.63Aa
	10—20	69.48±14.27ABa	68.79±4.17Ba	69.31±2.13Ba
	20—40	39.94±9.87BCa	46.87±1.02Ca	43.96±3.16Ca
	40—60	10.98±3.06Ca	29.63±1.72Db	26.78±1.59Db

注:表中数据为平均值±标准差($n=5$);同行不同小写字母表示相同土层不同处理之间差异显著;不同大写字母表示相同处理不同土层之间差异显著($P<0.05$);CT 为对照;TE1 为隔离 30%的降雨;TE2 为隔离 60%的降雨。下同。



注:图柱上方不同小写字母表示相同土层不同处理之间差异显著($P < 0.05$);不同大写字母表示相同处理不同土层之间差异显著($P < 0.05$);酶活性单位表示单位质量土在固定底物浓度下单位时间酶的产生量($\text{nmol}/(\text{g} \cdot \text{h})$)。

图 1 不同隔离降雨处理不同深度土壤酶活性

3 讨论

本研究发现,TE1 和 TE2 均显著降低了 0—10 cm 土层土壤 AP 和 NAG 酶活性, β G 酶活性在 TE2 中显著降低(图 1),这与 Averill 等^[20]和 Manzoni 等^[21]研究结果一致。冗余分析表明,在 0—10 cm 土层中 SWC、TN 和 DOC 是影响土壤酶活性的关键因素(图 2)。其中 SWC 对土壤微生物和土壤养分周转十分重要,适宜的土壤含水量有利于形成一个良性的物质循环链^[22]。隔离 30% 和 60% 降水后导致土壤水分含量大大降低,不仅对土壤胞外酶活性具有直接影响,还会通过引起其他环境要素的变化对土壤胞外酶活性产生间接影响^[23]。土壤 DOC 含量与微生物活性存在紧密的联系,它既是微生物新陈代谢的产物又是微生物可以利用的底物^[24]。本研究,DOC 含量随着水分含量的减少逐渐降低,导致 MBC 含量也呈逐渐显著降低趋势,土壤中易于利用的碳养分含量减少,进而导致微生物活性减弱,抑制了土壤中 β G

酶的产生。Cusack^[25]研究表明,土壤有效氮在土壤酶活性变化中起着至关重要的作用;Gallo 等^[26]认为,碳氮磷捕获酶与土壤氮的有效性呈正相关关系,即碳氮磷捕获酶会随着有效氮(矿质氮)水平的变化而变化,而 TN 作为土壤中关键营养元素,其经微生物的矿化后会形成易被吸收的有效氮,调控土壤中有效氮的含量,因此, TN 是驱动酶活性变化关键因素^[23]。本研究 0—10 cm 土层中 TN 含量随降水减少逐渐降低,导致土壤中有效氮含量降低,易被吸收的养分含量减少,土壤中 NAG 酶活性减弱。此外,土壤有效氮作为土壤微生物的关键营养元素,其含量的减少在一定程度上降低了微生物分泌胞外酶的能力,抑制了 β G 和 AP 酶活性。

在 10—20 cm 土层中,与 CT 相比,TE2 中的 β G、NAG 和 AP 酶活性显著降低(图 1),土壤 DOC 和 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 则主要影响该层土壤胞外酶活性(图 2)。这是因为随着土层深度的加大,土壤自身水分含量减少,加之隔离 60% 降雨后土壤含水量不断降低,DOC 产生、扩散和运移减缓^[23],同时土壤 N 矿化能力受到限制, MBC 和 MBN 的含量也逐渐减少,影响微生物生长,从而分泌的 β G 和 NAG 酶减少。另外,有研究^[23]表明,降水减少后,植物和土壤微生物之间的养分竞争加剧,植物在竞争中获取了更多的营养物质,而土壤微生物能够获取的营养物质大大减少,限制了土壤微生物的生长活性,进而抑制微生物分泌胞外酶。

虽然 TE2 亦显著降低了 20—40 cm 土层 β G、NAG 和 AP 酶活性(图 1),但与前 2 个土层略有不同的是土壤 DON 和 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 含量显著影响该层土壤酶活性(图 2)。有研究^[24]表明,DON 是土壤微生物容易利用的有机氮,微生物为了得到更多碳源和其他营养元素,通过分解和矿化土壤有机氮,为土壤微生物提供更多氮素,促进微生物的生长,刺激相关酶的活性。在 N 循环过程中,一部分 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 是 DON 被微生物利用分解转化而成的^[24],在刺激 NAG 酶活性中发挥着关键作用。与 CT 相比,在隔离 60% 降水后,DON 含量减少, $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 含量也显著降低,导致 MBN 含量也减少,因此,TE2 处理下土壤微生物可利用氮源和养分大大减少,微生物的活性较弱,分泌的 NAG 酶含量相应减少。此外,20 cm 以下土层中的有机质大部分被团聚体包裹或与矿物形成复合体^[27],微生物可利用有机质含量减少,在一定程度上抑制了土壤 β G 和 AP 酶的分泌。

在 40—60 cm 土层,TE1 和 TE2 显著降低土壤 AP 酶活性,但对 β G 和 NAG 酶活性的影响不显著(图 1),这可能是因为随着土层的加深,根系减少,土壤微生物能够吸收利用的有效养分含量降低^[28],微生物活性弱,降水减少对土壤环境和胞外酶活性影响较小。本研究还发现,土壤 C:P 是 40—60 cm 土层酶活性变化的最主

要解释变量,与土壤酶活性呈显著负相关关系。土壤 C:P 是 P 有效性和养分诊断的指标^[29],随着降水的减少和土层的不断加深,C:P 不断升高,土壤受到强烈的磷限制,土壤中微生物所需的磷元素含量减少,微生物生长受到抑制,土壤 AP 酶含量显著降低。另

外,随着土层的加深,土壤水解酶含量越来越少,是因为水解酶在被分泌到土壤环境后可能被迅速降解,而参与分解难分解有机质的氧化酶主要固定在矿物表面,因而在环境中存在较长的时间^[30]。因此,深层土壤中的酶可能主要以氧化酶为主。

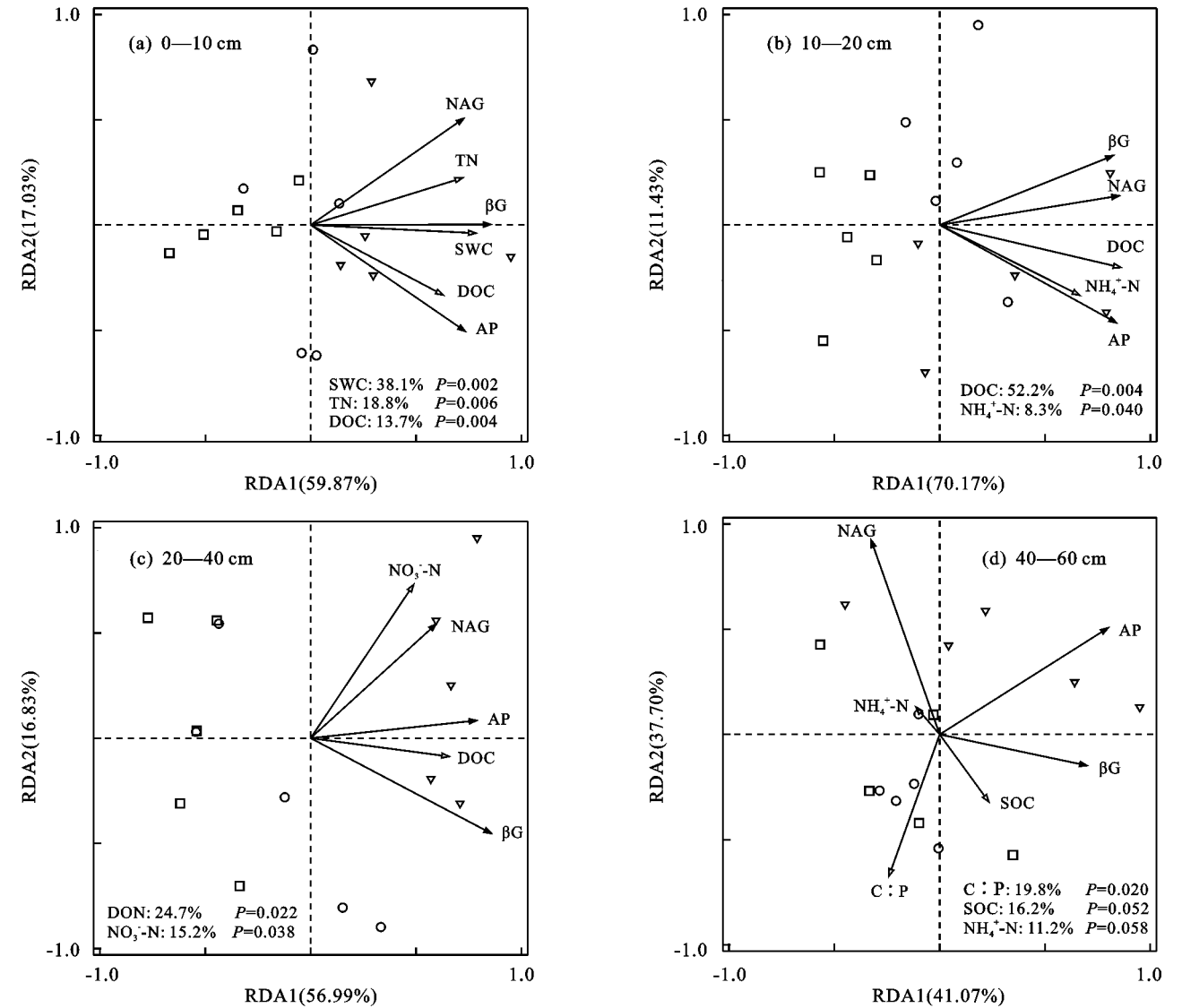


图 2 不同隔离降雨处理下不同深度土壤酶活性的冗余分析

有研究^[31]表明,在没有养分限制的条件下,微生物可能通过分泌更多的土壤胞外酶来补偿降水减少引起的水分限制,从而提高胞外酶活性。由于本研究样地隔离降雨处理年限长达 9 年,土壤含水量的不断减少在很大程度上影响了植物生长,大大降低土壤中植物来源的碳氮磷养分的输入,微生物分泌胞外酶能力受到养分减少的限制,进而抑制微生物分泌胞外酶。土壤胞外酶活性的降低可能不利于本研究区域土壤有机质的分解和转化,对土壤生态系统循环产生影响,这方面有待后续进一步研究。

4 结论

亚热带地区降水减少条件下,不同土层土壤基本理化性质和 β G、NAG、AP 酶活性均呈降低趋势。在

0—60 cm 土层中,与 CT 相比,隔离 30% 和 60% 降水使土壤 TN、DOC、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、DON 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 等养分元素含量减少,土壤中 MBC 和 MBN 含量也逐渐降低,导致土壤中微生物能够获取的养分来源减少,微生物活性减弱,进而抑制了土壤胞外酶活性。为进一步了解全球气候变化背景下亚热带森林土壤碳、氮、磷的转化与循环机制,应加强对降水变化条件下不同深度土壤微生物的研究。

参考文献:

[1] Deng Q, Chen X L, Hui D F, et al. Soil microbial community and its interaction with soil carbon and nitrogen dynamics following afforestation in central China [J]. Science of the Total Environment, 2016, 541: 230-237.
[2] 王理德,王方琳,郭春秀,等.土壤酶学研究进展[J].土

- 壤, 2016, 48(1): 12-21.
- [3] Babst F, Bouriaud O, Poulter B, et al. Twentieth century redistribution in climatic drivers of global tree growth [J]. *Science Advances*, 2019, 5(1): e4313.
- [4] Christopher B, Vicente R, Barros, et al. Climate change 2014-Impacts, adaptation and vulnerability: Regional aspects [M]. England: Cambridge University Press, 2014: 23-27.
- [5] Wang G S, Huang W J, Mayes M A, et al. Soil moisture drives microbial controls on carbon decomposition in two subtropical forests [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 130: 185-194.
- [6] 李仪. 降水减少和施氮对亚热带山地森林土壤有机碳含量和微生物群落的影响[D]. 武汉: 中国科学院大学, 2020.
- [7] Weedon J T, Aerts R, Kowalchuk G A, et al. Enzymology under global change: Organic nitrogen turnover in alpine and subarctic soils [J]. *Biochemical Society Transactions*, 2011, 39(1): 309-314.
- [8] Gomez E J, Delgado J A, Gonzalez J M. Influence of water availability and temperature on estimates of microbial extracellular enzyme activity [J]. *Peer J*, 2021, 9: e10994.
- [9] Zuo Y P, Li J P, Zeng H, et al. Vertical pattern and its driving factors in soil extracellular enzyme activity and stoichiometry along mountain grassland belts [J]. *Biogeochemistry*, 2018, 141(1): 23-39.
- [10] Hou Y H, Chen Y, Chen X, et al. Changes in soil organic matter stability with depth in two alpine ecosystems on the Tibetan Plateau [J]. *Geoderma*, 2019, 351: 153-162.
- [11] Zuo Y P, Zhang H J, Li J P, et al. The effect of soil depth on temperature sensitivity of extracellular enzyme activity decreased with elevation: Evidence from mountain grassland belts [J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 777: 136-146.
- [12] Chen J, Sinsabaugh R L. Linking microbial functional gene abundance and soil extracellular enzyme activity: Implications for soil carbon dynamics [J]. *Global Change Biology*, 2021, 27(7): 1322-1325.
- [13] Zhou L H, Liu S S, Shen H H, et al. Soil extracellular enzyme activity and stoichiometry in China's forests [J]. *Functional Ecology*, 2020, 34(7): 1461-1471.
- [14] Qin Q Q, Liu Y H. Changes in microbial communities at different soil depths through the first rainy season following severe wildfire in North China artificial *Pinus tabulaeformis* forest [J]. *Journal of Environmental Management*, 2021, 280: 111-865.
- [15] 吴波波, 郭剑芬, 吴君君, 等. 采伐剩余物对林地表层土壤生化特性和酶活性的影响[J]. *生态学报*, 2014, 34(7): 1645-1653.
- [16] 刘小飞, 陈仕东, 熊德成, 等. 高频观测的土壤异养呼吸昼夜变化[J]. *亚热带资源与环境学报*, 2014, 9(1): 92-94.
- [17] 张星星, 杨柳明, 陈忠, 等. 中亚热带不同母质和森林类型土壤生态酶化学计量特征[J]. *生态学报*, 2018, 38(16): 5828-5836.
- [18] Lützw M, Kögel-Knabner I, Ekschmitt K, et al. Stabilization of organic matter in temperate soils mechanisms and their relevance under different soil conditions: A review [J]. *European Journal of Soil Science*, 2006, 57(4): 426-445.
- [19] Saiya-Cork K R, Sinsabaugh R L, Zak D R. The effects of long-term nitrogen deposition on extracellular enzyme activity in an *Acer saccharum* forest soil [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, 34(9): 1309-1315.
- [20] Averill C, Waring B G, Hawkes C V. Historical precipitation predictably alters the shape and magnitude of microbial functional response to soil moisture [J]. *Global Change Biology*, 2016, 22(5): 1957-1964.
- [21] Manzoni S, Schimel J P, Porporato A. Responses of soil microbial communities to water stress: Results from a meta-analysis [J]. *Ecology*, 2012, 93(4): 930-938.
- [22] 杨新宇, 林笠, 李颖, 等. 青藏高原高寒草甸土壤物理性质及碳组分对增温和降水改变的响应[J]. *北京大学学报(自然科学版)*, 2017, 53(4): 765-774.
- [23] 江森华, 倪梦颖, 周嘉聪, 等. 增温和降雨减少对杉木幼林土壤酶活性的影响[J]. *生态学杂志*, 2018, 37(11): 3210-3219.
- [24] 鲍勇, 高颖, 曾晓敏, 等. 中亚热带 3 种典型森林土壤碳氮含量和酶活性的关系[J]. *植物生态学报*, 2018, 42(4): 508-516.
- [25] Cusack D F. Soil nitrogen levels are linked to decomposition enzyme activities along an urban-remote tropical forest gradient [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 57: 192-203.
- [26] Gallo M, Amonette R, Lauber C, et al. Microbial community structure and oxidative enzyme activity in nitrogen-amended north temperate forest soils [J]. *Microbial Ecology*, 2004, 48(2): 218-229.
- [27] Conant R T, Ryan M G, Ågren G I, et al. Temperature and soil organic matter decomposition rates-synthesis of current knowledge and a way forward [J]. *Global Change Biology*, 2011, 17(11): 3392-3404.
- [28] 张磊, 贾淑娴, 李啸灵, 等. 凋落物和根系输入对亚热带米楮天然林土壤有机碳组分的影响[J]. *水土保持学报*, 2021, 35(3): 244-251.
- [29] 孙思怡, 卢胜旭, 陆宇明, 等. 杉木林下套种阔叶树对土壤生态酶活性及其化学计量比的影响[J]. *林业科学研究*, 2021, 34(1): 106-113.
- [30] 郑蔚, 周嘉聪, 林伟盛, 等. 土壤增温对亚热带杉木幼树不同深度土壤微生物胞外酶活性的影响[J]. *应用生态学报*, 2019, 30(3): 832-840.
- [31] Allison S D, Wallenstein M D, Bradford M A. Soil-carbon response to warming dependent on microbial physiology [J]. *Nature Geoscience*, 2010, 3(5): 336-340.