

东祁连山高寒草甸土壤酶活性及其化学计量特征对
海拔和坡向的响应

李 强¹, 漆 昊¹, 何国兴¹, 张德罡¹, 韩天虎², 孙 斌², 潘冬荣², 柳小妮¹

(1.甘肃农业大学草业学院,草业生态系统教育部重点实验室,兰州 730070;2.甘肃省草原技术推广总站,兰州 730000)

摘要: 研究高寒草甸微尺度海拔和坡向下土壤酶活性及其化学计量特征的变化对于探讨草地生态系统养分循环过程具有重要的生态学意义。以东祁连山高寒草甸为研究对象,分析了 7 个海拔(2 800,3 000,3 200,3 400,3 600,3 800,4 000 m)和 2 个坡向(阴坡、阳坡)高寒草甸的土壤酶活性、化学计量特征变化规律及其与土壤理化因子之间的关系。结果表明:海拔和坡向的交互效应对土壤亮氨酸氨基肽酶(LAP)、 β -葡萄糖苷酶(BG)、多酚氧化酶(PPO)和过氧化物酶(POD)酶活性、 $\ln BG/\ln(NAG+LAP)$ 、 $\ln BG/\ln AP$ 和 $\ln(NAG+LAP)/\ln AP$ 有显著影响;LAP、AP、BG、POD、 $\ln BG/\ln(NAG+LAP)$ 、 $\ln BG/\ln(NAG+LAP)$ 随海拔的升高呈先升高后降低, β -1,4-乙酰基氨基葡萄糖苷酶(NAG)和 PPO 随海拔升高而降低;同一海拔,阳坡土壤 AP、BG、POD、PPO 酶活性低于阴坡,阳坡土壤 NAG 酶活性高于阴坡,海拔 3 800 m 以下阳坡 LAP 酶活性低于阴坡,除海拔 3 000 m 和 4 000 m 外的其他海拔阳坡的土壤 $\ln BG/\ln(NAG+LAP)$ 高于阴坡,海拔 3 000~3 400 m 的土壤 $\ln BG/\ln AP$ 和海拔 3 000~3 600 m 的土壤 $\ln(NAG+LAP)/\ln AP$ 在阳坡低于阴坡。相关分析发现,土壤酶活性及其化学计量特征不同程度受土壤 C、N、P 资源及土壤水分条件等的调控,土壤含水量和有机碳是影响土壤酶活性的主要因子。综上,土壤酶活性及其化学计量特征在微尺度海拔和坡向上具有差异性,且受土壤 C、N、P 资源及土壤水分条件的综合影响,以土壤含水量和有机碳尤为突出。

关键词: 高寒草甸; 海拔; 坡向; 酶化学计量特征

中图分类号: S154.2 **文献标识码:** A **文章编号:** 1009-2242(2022)04-0357-08

DOI: 10.13870/j.cnki.stbcxb.2022.04.044

Response of Soil Enzymes Activities and Their Stoichiometric Characteristics to
Altitude and Aspect of Alpine Meadow in Eastern Qilian Mountains

LI Qiang¹, QI Hao¹, HE Guoxing¹, ZHANG Degang¹, HAN Tianhu²,
SUN Bin², PAN Donrong², LIU Xiaoni¹

(1.College of Grassland Science, Gansu Agricultural University, Key Laboratory of Grassland Ecosystem of the
Ministry of Education, Lanzhou 730070; 2.Grassland Technology Extension Station of Gansu Province, Lanzhou 730000)

Abstract: Studying the dynamic changes of soil enzyme activities and its stoichiometric characteristics at the micro-scale altitude and aspect of alpine meadows has important ecological significance for exploring the nutrient cycling process of grassland ecosystems. The alpine meadows in eastern Qilian Mountain was taken as the research object, and the changes of soil enzyme activities and its stoichiometric characteristics in seven altitudes and two aspects of alpine meadows, and their relationships with soil physical and chemical factors were analyzed. The results showed that the interactive effects of altitude and aspect had significant effects on soil LAP, BG, PPO, POD, $\ln BG/\ln(NAG+LAP)$, $\ln BG/\ln AP$ and $\ln(NAG+LAP)/\ln AP$. The LAP, AP, BG, POD, $\ln BG/\ln(NAG+LAP)$ and $\ln BG/\ln(NAG+LAP)$ first increased and then decreased with the increasing altitudes, while NAG and PPO decreased with the increasing altitudes. At the same altitude, The AP, BG, POD and PPO in the sunny aspect were lower than those in the shady aspect, and NAG in the sunny aspect were higher than that in the shady aspect, and LAP in sunny aspect under 3 800 m were lower

than that in the shady aspect, and $\ln BG/\ln(NAG+LAP)$ in sunny aspect except 3 000 and 4 000 m were higher than that in the shady aspect, and $\ln BG/\ln AP$ in sunny aspect under 3 000 to 4 000 m and $\ln(NAG+LAP)/\ln AP$ in sunny aspect under 3 000 to 3 600 m were lower than that in the shady aspect. Correlation analysis found that, soil enzyme activity and its stoichiometric characteristics were regulated by soil C, N, P resources and soil moisture conditions to varying degrees, and soil moisture and SOC were the main factors affecting soil enzymes activities. In conclusion, soil enzymes activities and their stoichiometric characteristics were different in micro-scale elevations and slope directions, and were affected by soil C, N, P resources and soil moisture conditions, especially soil water content and SOC.

Keywords: alpine meadow; altitude; aspect; enzyme stoichiometry

草地作为陆地生态系统中最大的生态系统,有着丰富的碳氮储量及完备复杂的物质循环过程,在全球生物地球化学循环中扮演着重要的角色^[1-2]。在草地生态系统中,微生物是土壤碳氮磷转化的根本动力,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^[3]。同时,土壤胞外酶活性驱动着土壤有机质分解和养分循环,并能够快速响应植物、土壤微生物和土壤养分的变化,是理解生态系统土壤—植物驱动机制的关键^[4]。因此,草地生态系统中土壤酶活性是近些年来研究的热点^[3-5]。土壤酶化学计量特征被认为是能够反映微生物与环境间相对资源限制,也可以反映微生物获取碳氮磷养分资源的能力,体现微生物生物量与土壤有机质组成之间的平衡^[6-8],如 Sinsabaugh 等^[9]首次提出利用生态酶活性化学计量指标研究微生物代谢限制,即土壤酶 C/N、C/P 和 N/P 比的全球平均值分别为 1.41、0.62 和 0.44,土壤酶化学计量特征偏离全球均值时表示存在一定程度的养分限制。基于资源配置理论,发生养分限制时,微生物可以通过产生胞外酶以获取和平衡限制性养分^[8]。有研究^[10]表明,土壤酶活性及其化学计量比受多种因子的影响,主要包括生物因子和非生物因子,如土壤养分、水热条件、pH、微生物生物量等。

目前关于土壤酶活性和及其化学计量特征的地理模式已得到广泛研究,但大多数研究^[11-12]集中在纬度梯度方面,关于不同海拔和坡向下土壤酶活性和化学计量特征的研究相对较少。海拔和坡向作为山地生态系统主要的地形因素,是决定山地生境差异的主导因子,通过气候和土壤理化性质等的变化直接或间接影响土壤胞外酶活性及其酶化学计量特征^[12]。山地生态系统因其独特的环境和地质特征而具有重要的生态功能,因此,对不同海拔和坡向的研究不仅有利于山地生态理论的形成,还可以预测未来气候变化对山地植被、土壤养分和生物学特征造成的影响^[12]。

祁连山位于青藏高原、黄土高原和蒙古高原的交

错带,是我国西北重要的生态安全屏障,也是全球气候变化最敏感和生态脆弱区之一^[13-14]。高寒草甸是祁连山的主要草地类型之一,是高寒区主要的畜牧业生产基地,对祁连山地区的生态系统稳定性起着举足轻重的作用^[15]。目前,针对祁连山高寒草甸在海拔和坡向变化过程中土壤胞外酶活性及其化学计量特征的研究鲜见报道。因此,本文选取东祁连山高寒草甸 7 个海拔(2 800,3 000,3 200,3 400,3 600,3 800,4 000 m)和 2 个坡向(阴坡、阳坡)的土壤作为研究对象,研究土壤酶及其化学计量特征沿海拔和坡向的变化规律,分析了影响其变化的关键因子。本研究结果有助于理解气候变化背景下土壤酶活性及其化学计量特征对海拔和坡向的响应,为不同海拔和坡向土壤生态酶化学计量体系的进一步完善提供数据支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验地位于甘肃省东祁连山金强河流域(102°26′31″—102°55′01″E,37°07′23″—37°17′53″N)。海拔 2 600~4 300 m,年均气温 -0.1~0.6 ℃,全年≥0 ℃的积温为 1 360 ℃,降水量 446 mm,主要集中在 7—9 月,年均蒸发量 1 483~1 614 mm,气候寒冷潮湿,水热同期,平均相对湿度 55%,年日照时间 2 600 h^[16]。草地类型为高寒草甸类,土壤类型为亚高山草甸土、山地黑钙土和山地草甸土,土壤含水量为 50%~80%,土壤 pH 6.94~8.17。

1.2 样地设置与样品采集

2020 年 7—8 月在东祁连山金强河流域选取 7 个不同海拔(2 800,3 000,3 200,3 400,3 600,3 800,4 000 m),同一海拔设置 2 个坡向(阳坡、阴坡)样地,每个样地各选取 3 个 10 m×10 m 的采样区域(表 1)。

每个采样区域按对角线设 3 个 50 cm×50 cm 的样方,即 3 个重复。草样刈割后,采集表层 0—30 cm 土样,取 2 份土壤样品:一份采用环刀取土壤样品测定土壤容重和含水量,另一份测定土壤养分,同时采样鲜土保存在 -20 ℃用于测定土壤酶活性,采样时间为 8 月 2—7 日。

表 1 不同海拔和坡向高寒草甸样地基本信息

海拔/m	坡向	经纬度	优势植物	植被盖度/%
2800	阳坡	102°54′39″E,37°08′48″N	狗娃花(<i>Heteropappus hispidus</i> (Thunb.) Less.)、线叶嵩草(<i>Kobresia capillifolia</i> Clarke)、冷蒿(<i>Artemisia frigida</i> Willd.)	40~45
	阴坡	102°55′01″E,37°07′23″N	线叶嵩草(<i>Kobresia capillifolia</i> Clarke)、委陵菜(<i>Potentilla</i> spp. L.)、扁蓿豆(<i>Pocockia Ruthenia</i> L.)	60~65
3000	阳坡	102°46′59″E,37°12′36″N	线叶嵩草(<i>Kobresia capillifolia</i> Clarke)、甘肃棘豆(<i>Oxytropis kansuensis</i> Bunge)、冷蒿(<i>Artemisia frigida</i> Willd.)	65~70
	阴坡	102°48′20″E,37°10′14″N	珠芽蓼(<i>Polygonum viviparum</i> L.)、线叶嵩草(<i>Kobresia capillifolia</i> Clarke)、甘肃棘豆(<i>Oxytropis kansuensis</i> Bunge)、	80~85
3200	阳坡	102°44′39″E,37°13′39″N	线叶嵩草(<i>Kobresia capillifolia</i> Clarke)、扁蓿豆(<i>Melissitus ruthenicus</i> L.)、黄花蒿(<i>Artemisia annua</i> L.)	75~80
	阴坡	102°43′59″E,37°11′26″N	珠芽蓼(<i>Polygonum viviparum</i> L.)、线叶嵩草(<i>Kobresia capillifolia</i> Clarke)、扁蓿豆(<i>Melissitus ruthenicus</i> L.)	90~95
3400	阳坡	102°31′42″E,37°15′54″N	线叶嵩草(<i>Kobresia capillifolia</i> Clarke)、珠芽蓼(<i>Polygonum viviparum</i> L.)、扁蓿豆(<i>Melissitus ruthenicus</i> L.)	70~75
	阴坡	102°37′35″E,37°13′09″N	线叶嵩草(<i>Kobresia capillifolia</i> Clarke)、草地早熟禾(<i>Poa annua</i> L.)、珠芽蓼(<i>Polygonum viviparum</i> L.)	75~80
3600	阳坡	102°27′44″E,37°16′47″N	珠芽蓼(<i>Polygonum viviparum</i> L.)、委陵菜(<i>Potentilla</i> spp. L.)、香青(<i>Anaphalis lactea</i> L.)、	65~70
	阴坡	102°34′38″E,37°13′03″N	矮生嵩草(<i>Kobresia humilus</i>)、委陵菜(<i>Potentilla</i> spp. L.)、珠芽蓼(<i>Polygonum viviparum</i> L.)	75~75
3800	阳坡	102°25′52″E,37°17′38″N	矮生嵩草(<i>Kobresia humilus</i>)、珠芽蓼(<i>Polygonum viviparum</i> L.)、凤毛菊(<i>Saussurea</i> spp. L.)	55~60
	阴坡	102°32′45″E,37°12′57″N	矮生嵩草(<i>Kobresia humilus</i>)、委陵菜(<i>Potentilla</i> spp. L.)、珠芽蓼(<i>Polygonum viviparum</i> L.)	60~65
4000	阳坡	102°26′30″E,37°17′54″N	红景天(<i>Rholiola rosea</i> L.)、矮生嵩草(<i>Kobresia humilus</i>)、阔叶蓼(<i>Polygonum viviparum</i> L.)	20~25
	阴坡	102°32′18″E,37°06′07″N	红景天(<i>Rholiola rosea</i> L.)、矮生嵩草(<i>Kobresia humilus</i>)	15~20

1.3 样品测定

土壤容重和含水率分别采用环刀烘干法测定^[16],土壤 pH 采用酸度计测定^[16]。土壤有机碳(SOC)采用全自动碳分析仪测定(Multi N/C 2100S/1, Analytik Jena AG, Germany)^[16],土壤全氮采用凯氏定氮法测定^[16],土壤全磷采用钼锑抗比色法测定^[16]。

土壤 β—葡萄糖苷酶(BG)、酸性磷酸酶(AP)、亮氨酸氨基肽酶(LAP)、β—1,4—乙酰基氨基葡萄糖苷酶(NAG)、多酚氧化酶(PPO)和过氧化物酶(POD)活性测定方法为:取保存在-20℃下的原始土壤样品,过 100 目筛子,采用 Sinsabaugh 等^[17]和 Allison 等^[18]的酶标板法并做部分修改。具体测定步骤为:精确称取 3.00 g 土壤样品置于 50 mL 带盖的三角瓶中,向三角瓶加入 20 mL 醋酸钠缓冲溶液(50 mmol,pH 为 5.5),放置在磁力搅拌机(转速为 650 r/min)上搅拌 5 min,即可得到的混合溶液为粗酶液。设置粗酶液对照组、

底物对照组和样品测量组。粗酶液对照组:100 μL 粗酶液+130 μL 醋酸缓冲液;底物对照组:130 μL 底物+100 μL 醋酸缓冲液;样品测量组:100 μL 粗酶液+130 μL 底物;各土壤酶的底物见表 2,过氧化物酶的酶标板还需加入 20 μL 0.3% H₂O₂,多酚氧化酶的酶标板还需加入 20 μL 20 mmol 乙二胺四乙酸(EDTA);然后将酶标版放置在恒温箱 37℃暗室进行培养,各土壤酶的培养时间见表 2。培养结束后,BG、AP、LAP、NAG 的酶标板加 20 μL NaOH(1 mol/L)以终止反应。过氧化物酶、多酚氧化酶活性通过测量各自在 DNM—9602 型酶标仪 450,410 nm 处的最大吸光度来量化,BG、AP、LAP、NAG 土壤酶在 405 nm 处测定,单位表达为 mg/(g·h)。

1.4 数据处理

采用 Excel 2007 进行数据整理和绘图。在 SPSS 21.0 软件中用单因素方差分析、T 检验分析、

交互效应分析和相关性分析。用 $\ln\text{BG}/\ln(\text{NAG} + \text{LAP})$ 表示土壤 C/N 酶活性比, $\ln\text{BG}/\ln\text{AP}$ 表示土壤 C/P 酶活性比, $\ln(\text{NAG} + \text{LAP})/\ln\text{AP}$ 表示土壤 N/P 酶活性比。

表 2 土壤酶测定的底物和培养时间

土壤酶	缩写	底物	培养时间/h	功能
β-葡萄糖苷酶	BG	5 mmol pNP-β-glucopyranoside	1	水解纤维素二糖, 释放葡萄糖
酸性磷酸酶	AP	5 mmol pNP-phosphate	1	水解磷酸多糖和磷脂
亮氨酸氨基肽酶	LAP	5 mmol L-leucine-4-Nitroaniline	2	水解蛋白质和多肽
β-1,4-乙酰基氨基葡萄糖苷酶	NAG	2 mmol pNP-β-N-acetylglucosaminide	4	水解低聚糖, 释放 N-乙酰基氨基葡萄糖
多酚氧化酶	PPO	50 mmol pyrogallol	2	将芳香族化合物氧化为醌
过氧化物酶	POD	50 mmol EDTA	2	以氧化氢为电子受体的氧化还原酶

注: pNP 为对硝基苯酚; EDTA 为乙二胺四乙酸。

2 结果与分析

2.1 不同海拔和坡向高寒草甸土壤理化特性

海拔和坡向的交互效应对土壤容重、含水量、pH、有机碳、全氮、全磷、C/N、C/P 和 N/P 具有显著影响($p<0.05$)(图 1)。土壤容重在阳坡和阴坡随海拔的升高呈先降低后升高趋势, 同一海拔阴坡土壤容重均低于阳坡土壤容重; 土壤含水量在阳坡和阴坡随海拔的升高呈先升高后降低趋势, 同一海拔阴坡土壤含水量均高于阳坡土壤含水量。随海拔的升高, 阳坡土壤 pH 呈先升高后降低再升高趋势, 而阴坡呈先降低后升高趋势; 同一海拔除海拔 2 800 m 外, 阳坡土壤 pH 均高于阴坡土壤 pH。土壤有机碳在阳坡和阴坡随海拔的升高呈先升高后降低趋势; 同一海拔, 海拔 3 200 m 以下阴坡土壤有机碳均高于阳坡土壤有机碳, 海拔 3 200 m 以上阳坡土壤有机碳均高于阴坡土壤有机碳。土壤全氮随海拔和坡向的变化规律与土壤有机碳类似。土壤全磷在阳坡和阴坡随海拔的升高呈先降低后升高趋势, 同一海拔除海拔 4 000 m 外, 阳坡土壤全磷均高于阴坡土壤全磷。不同海拔和坡向的高寒草甸土壤 C/N 为 14.55~38.13, 土壤 C/N 在阳坡和阴坡随海拔的升高呈先降低后升高趋势; 同一海拔, 海拔 3 200 m 以上阳坡土壤 C/N 均高于阴坡土壤 C/N, 海拔 3 200 m 以下阳坡土壤 C/N 均低于阴坡土壤 C/N。不同海拔和坡向的高寒草甸土壤 C/P 处于 12.61~87.94, 阳坡和阴坡土壤 C/P 随海拔的升高呈先升高后降低趋势, 同一海拔除海拔 4 000 m 外, 阳坡土壤 C/P 均低于阴坡土壤 C/P。不同海拔和坡向的高寒草甸土壤 N/P 为 0.58~4.48, 土壤 N/P 的变化规律与 C/P 类似。

2.2 不同海拔和坡向高寒草甸土壤酶活性

海拔和坡向的交互效应对土壤 LAP、BG、PPO 和 POD 酶活性有显著影响($p<0.05$), 对 AP 和 NAG 酶活性无显著影响($p>0.05$)(图 2)。

土壤 LAP 酶活性在阳坡和阴坡随海拔梯度的升

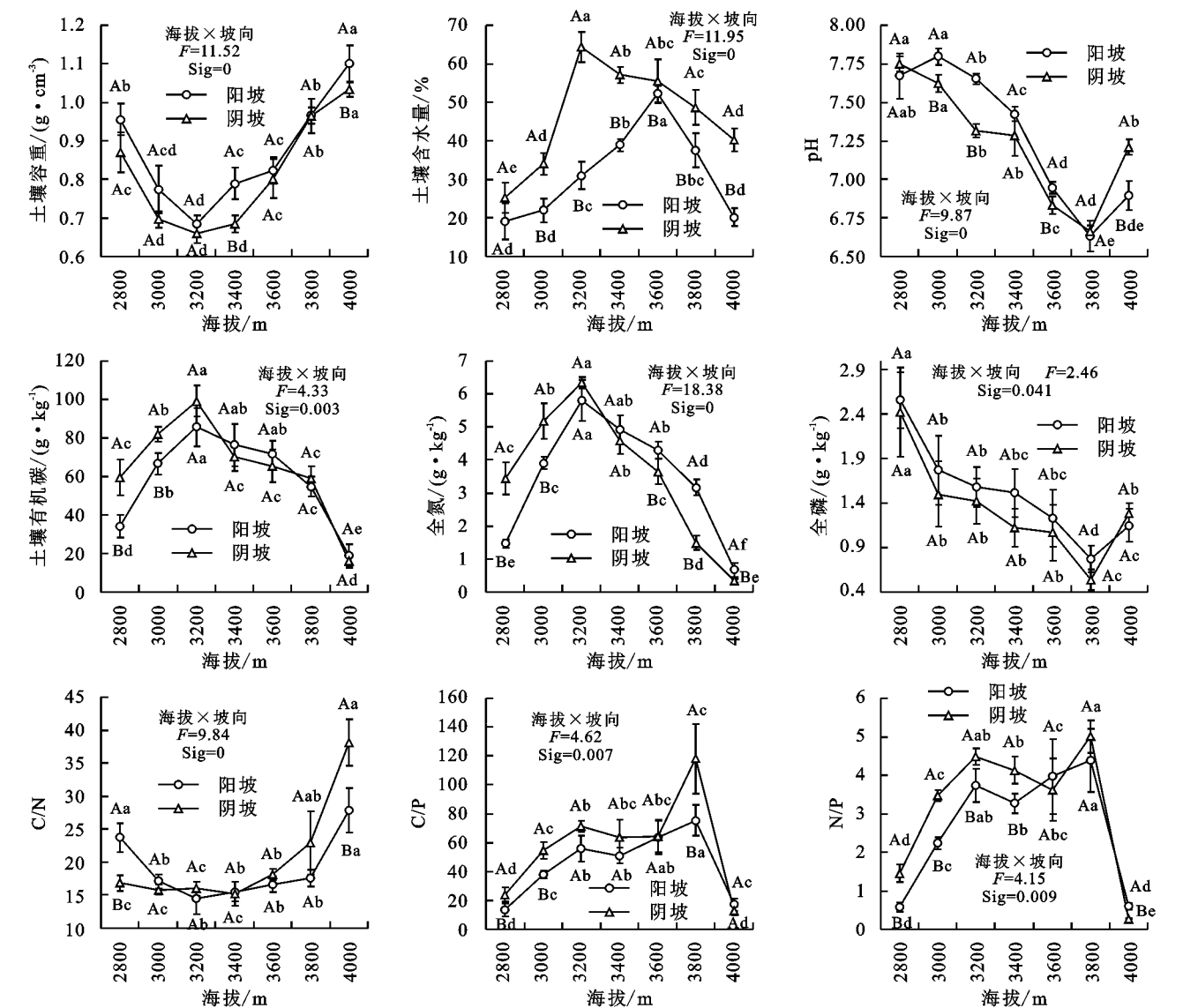
高呈先升高后降低趋势(图 2a), 分别在海拔 3 800 m 和海拔 3 200 m 达最大值(5.34 mg/(g·24 h)和7.30 mg/(g·24 h)); 同一海拔, 海拔 3 800 m 以下阳坡 LAP 酶活性低于阴坡, 海拔 3 800 m 以上阳坡 LAP 酶活性高于阴坡, 且海拔 3 000, 3 200, 3 400, 3 600, 3 800 m 的阳坡与阴坡土壤 LAP 酶活性均差异显著($p<0.05$)。土壤 AP 酶活性在阳坡和阴坡随海拔梯度的升高呈先升高后降低趋势(图 2b), 分别在海拔 3 200 m 达最大值(5.21, 7.43 mg/(g·24 h)); 同一海拔, 阳坡土壤 AP 酶活性低于阴坡, 且海拔 3 000, 3 200, 3 600, 3 800 m 的阳坡与阴坡土壤 AP 酶活性均差异显著($p<0.05$)。

土壤 BG 酶活性在阳坡和阴坡随海拔梯度的升高呈先升高后降低趋势(图 2c), 阳坡在海拔 3 600 m 达最大值(2.48 mg/(g·24 h)), 阴坡在海拔 3 200 m 达最大值(3.15 mg/(g·24 h)); 同一海拔, 除海拔 3 600 m 外, 其他海拔阳坡的土壤 BG 酶活性低于阴坡土壤 BG 酶活性, 且海拔 3 000, 3 200, 3 600 m 的阳坡与阴坡土壤 BG 酶活性均差异显著($p<0.05$)。土壤 NAG 酶活性在阳坡和阴坡随海拔梯度的升高而降低(图 2e); 同一海拔, 阳坡土壤 NAG 酶活性高于阴坡, 且海拔 2 800, 3 000, 3 400, 3 600 m 的阳坡与阴坡土壤 NAG 酶活性均差异显著($p<0.05$)。

土壤 POD 酶活性在阳坡和阴坡随海拔梯度的升高呈先升高后降低趋势(图 2d), 阳坡在海拔 3 800 m 达最大值(2.98 mg/(g·24 h)), 阴坡在海拔 3 200 m 达最大值(8.79 mg/(g·24 h)); 同一海拔, 除海拔 3 800 m 外, 其他海拔阳坡的土壤 POD 酶活性低于阴坡, 且海拔 2 800, 3 000, 3 200, 3 400 m 的阳坡与阴坡土壤 POD 酶活性均差异显著($p<0.05$)。土壤 PPO 酶活性在阳坡和阴坡随海拔的升高而降低(图 2f); 同一海拔, 阳坡土壤 PPO 酶活性低于阴坡, 且海拔 2 800, 3 200, 3 400, 3 800 m 的阳坡与阴坡土壤 PPO 酶活性均差异显著($p<0.05$)。

2.3 不同海拔和坡向土壤酶化学计量特征

LAP)、lnBG/lnAP 和 ln(NAG+LAP)/lnAP 有显著影响($p<0.05$)(图 3)。



注: 不同小写字母表示同一坡向不同海拔之间差异显著($p<0.05$); 不同大写字母表示同一海拔不同坡向之间差异显著($p<0.05$); F 和 Sig 表示海拔和坡向交互作用的显著性, 当 $Sig<0.05$, 即交互效应差异显著; 当 $Sig<0.01$, 即交互效应极显著。下同。

图 1 不同海拔和坡向高寒草甸土壤理化性质

土壤 lnBG/ln(NAG+LAP) 在阳坡和阴坡随海拔梯度的升高呈先升高后降低(图 3a), 阳坡在海拔 3 600 m 达最大值(1.55), 阴坡在海拔 3 000 m 达最大值(0.89); 同一海拔, 除海拔 3 000, 4 000 m 外, 其他海拔阳坡的土壤 lnBG/ln(NAG+LAP) 高于阴坡, 且除海拔 2 800 m 外的其他海拔阳坡与阴坡土壤 lnBG/ln(NAG+LAP) 均差异显著($p<0.05$)。不同海拔和坡向高寒草甸土壤 lnBG/lnAP 的变化规律与土壤 lnBG/ln(NAG+LAP) 类似(图 3b)。土壤 ln(NAG+LAP)/lnAP 在阳坡随海拔的升高呈先降低后升高再降低趋势(图 3c), 阴坡呈先升高后降低趋势, 阳坡和阴坡的最大值出现在海拔 3 800 m (3.94) 和 3 600 m (1.49) 处; 同一海拔, 除海拔 2 800, 3 800, 4 000 m 外, 其他海拔阳坡的土壤 ln(NAG+LAP)/lnAP 低于阴坡, 且阳坡与阴坡土壤 ln(NAG+LAP)/lnAP 均差异显著($p<0.05$)。

2.4 土壤理化性质与土壤酶及其化学计量比的关系

相关性分析(表 3)发现, 土壤 NAG 酶与土壤 pH、有机碳、全磷呈极显著正相关($p<0.01$), 与土壤含水量呈极显著负相关($p<0.01$); LAP 酶与土壤含水量、有机碳、C/P、N/P 呈极显著正相关($p<0.01$), 与 pH、全磷呈极显著负相关($p<0.01$); BG 酶与土壤含水量、有机碳、全氮、N/P 呈极显著正相关($p<0.01$), 与 C/P 呈显著正相关($P<0.05$), 与土壤容重呈极显著负相关($p<0.01$), 与 C/N 呈显著负相关($p<0.05$); AP 酶与土壤含水量、有机碳、全氮、C/P、N/P 呈极显著正相关($p<0.01$), 与全磷呈极显著负相关($p<0.01$); PPO 酶与 pH、有机碳、全磷呈极

显著正相关($p<0.01$);POD 酶与土壤含水量、有机碳、全氮、N/P 呈极显著正相关($p<0.01$),与 C/P 呈显著正相关($p<0.05$),与土壤容重呈极显著负相关($p<0.01$);酶 $\ln\text{BG}/\ln(\text{NAG}+\text{LAP})$ 与有机碳、全

氮呈显著正相关($p<0.05$),与土壤容重、C/N 呈显著负相关($p<0.05$);酶 $\ln(\text{NAG}+\text{LAP})/\ln\text{AP}$ 与土壤容重呈极显著负相关($p<0.01$),与 pH、SOC、TN、TP 呈极显著负相关($p<0.01$)。

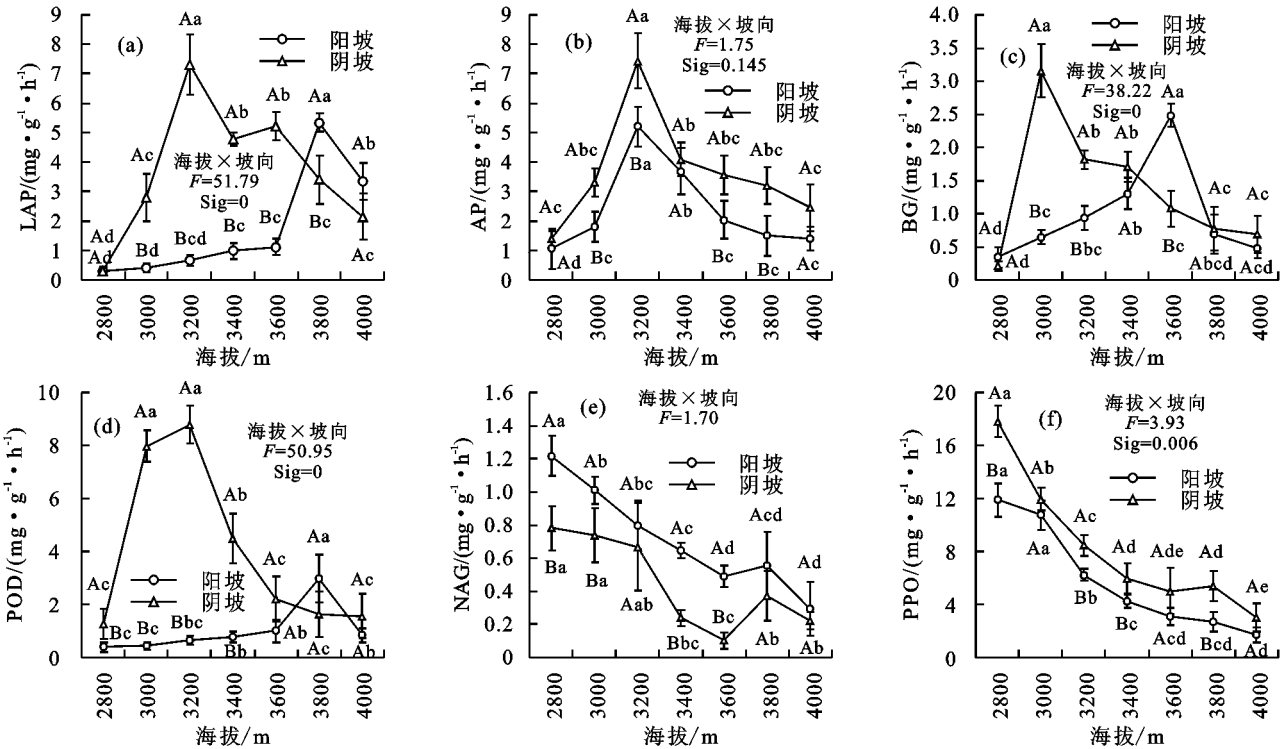


图 2 不同海拔和坡向高寒草甸土壤酶活性变化特征

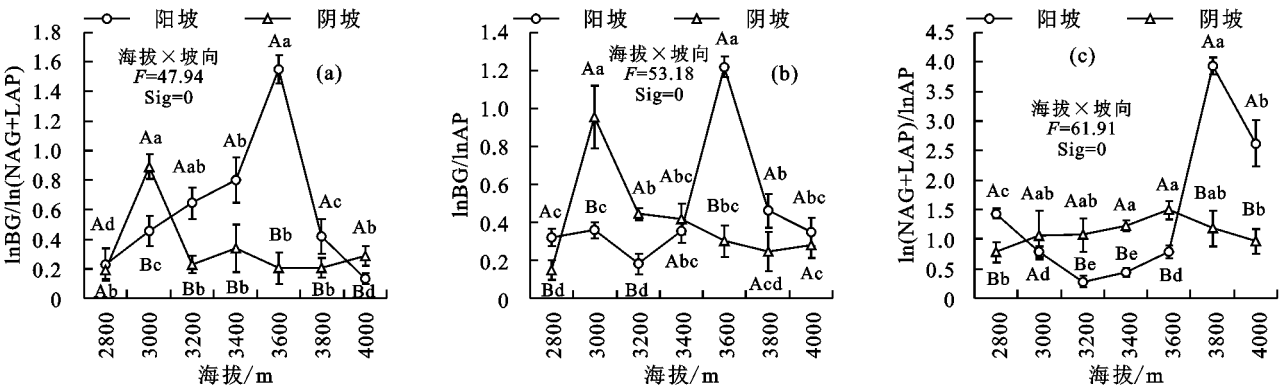


图 3 不同海拔和坡向高寒草甸土壤酶化学计量特征

表 3 土壤理化性质与酶活性及其化学计量特征之间的相关性分析

项目	NAG	LAP	BG	AP	PPO	POD	$\ln\text{BG}/\ln(\text{NAG}+\text{LAP})$	$\ln\text{BG}/\ln\text{AP}$	$\ln(\text{NAG}+\text{LAP})/\ln\text{AP}$
SBD	-0.136	-0.096	-0.532 **	-0.597	-0.263	-0.469 **	-0.367 *	-0.261	0.473 **
SWC	-0.471 **	0.698 **	0.517 **	0.675 **	-0.302	0.536 **	0.095	0.206	-0.130
pH	0.716 **	-0.543 **	0.037	0.102	0.750 **	0.040	0.022	-0.154	-0.617 **
SOC	0.260 **	0.236 **	0.599 **	0.724 **	0.264 **	0.528 **	0.323 *	0.212	-0.420 **
TN	0.260	0.181	0.600 **	0.683 **	0.240	0.515 **	0.387 *	0.249	-0.392 *
TP	0.762 **	-0.501 **	-0.133	-0.393 **	0.763 **	-0.105	-0.124	-0.218	-0.415 **
C/N	-0.211	-0.023	-0.332 *	-0.264	-0.254	-0.228	-0.390 *	-0.278	0.122
C/P	-0.181	0.497 **	0.372 *	0.470 **	-0.201	0.342 *	0.092	0.102	0.024
N/P	-0.131	0.502 **	0.518 **	0.582 **	-0.169	0.449 **	0.253	0.232	-0.019

注:SBD为土壤容重;SWC为土壤含水量;SOC为有机碳;TN为全氮;TP为全磷;*表示在0.05水平上显著相关;**表示在0.01水平上显著相关。

3 讨论

3.1 土壤酶活性及其化学计量特征沿海拔和坡向的变化特征

土壤酶是评价土壤质量和微生物活性的重要指标^[18-19]。在不同生境中,产酶生物对土壤酶合成中的资源分配调整,增加对生境限制土壤养分元素的分派,以平衡C、N、P等元素的组成,优化养分利用^[8]。本研究中,参与C代谢的酶为BG活性随着海拔的升高先升高后降低,同一海拔BG在海拔3 400 m以下阳坡小于阴坡;参与N代谢的酶为NAG活性随着海拔升高而降低,LAP活性随海拔升高先升高后降低,同一海拔阳坡土壤NAG活性均高于阴坡土壤NAG活性,而阳坡LAP酶活性低于阴坡LAP酶活性。基于Michaelis-Menten理论,胞外酶的活性取决于底物的可利用性^[17],NAG与LAP底物差异,微生物群落的策略也随之改变,即海拔2 800~3 000 m的土壤更加趋向于产生NAG的微生物,而海拔3 200~3 400 m的土壤更加趋向于产生LAP的微生物,高海拔区域主要是气温限制微生物活性;其次,NAG与LAP在相同海拔不同坡向上的差异,也说明LAP酶活在土壤温度较低环境下活性更高,也可能是海拔和坡向引起的土壤微环境、凋落物、植被组成差异改变微生物群落^[20],导致NAG和LAP的差异性。本研究中,参与P循环的土壤AP酶随海拔的升高呈先升高后降低趋势,同一海拔阳坡AP酶活性低于阴坡AP酶活性,这与孙毅等^[21]和马寰菲等^[22]研究结果部分类似,其主要原因可能是研究区域海拔和气候因子的差异造成的。同时,本研究发现,PPO活性随海拔的升高而降低,POD活性随海拔的升高呈先升高后降低趋势,主要是由于随着海拔梯度的升高,土壤温度逐渐降低,在一定程度上降低土壤酶的活性^[23];相关研究^[3]发现,土壤酶活性与土壤含水量呈正相关,这可能是导致POD活性先升高后降低的主要原因所在,即土壤温度和水分共同影响土壤酶活性。本研究中,同一海拔梯度时,阳坡PPO酶活性低于阴坡PPO酶活性,而PPO活性因海拔的不同阴阳坡高低各异,由于坡向对土壤水热进一步进行分配,水热的差异导致土壤酶活性的差异性,即土壤温湿度对土壤酶活性的影响是两者的综合作用,不同海拔和坡向土壤状况产生不同的水热状况组合,导致土壤酶活性的差异性^[24]。

本研究发现,土壤 $\ln\text{BG}/\ln(\text{NAG}+\text{LAP})$ 、 $\ln\text{BG}/\ln(\text{NAG}+\text{LAP})$ 随海拔的升高呈先升高后降低趋势,同一海拔,除海拔3 000,4 000 m外,其他海拔阳坡的土壤 $\ln\text{BG}/\ln(\text{NAG}+\text{LAP})$ 高于阴坡土壤 $\ln\text{BG}/\ln(\text{NAG}+$

$\text{LAP})$,海拔3 000~3 400 m的土壤 $\ln\text{BG}/\ln\text{AP}$ 和海拔3 000~3 600 m的土壤 $\ln(\text{NAG}+\text{LAP})/\ln\text{AP}$ 在阳坡低于阴坡,即土壤酶化学计量特征随海拔和坡向存在显著差异性,且呈规律性变化。与全球平均土壤酶C:N(1.41)、土壤酶C:P(0.62)、和土壤酶N:P(0.44)相比^[9],基本呈土壤 $\ln\text{BG}/\ln(\text{NAG}+\text{LAP})<1.41$, $\ln\text{BG}/\ln\text{AP}<0.62$,而土壤 $\ln(\text{NAG}+\text{LAP})/\ln\text{AP}>0.44$,这反映出研究区土壤氮的分解酶活性相对较高,即该区域缺乏氮素。本研究结果也符合生态经济学的“最优配置”理论,即微生物的资源分配策略是倾向分泌更多与匮乏的某种养分相关的水解酶,以满足自身养分需求^[3]。

3.2 土壤酶及其化学计量特征的驱动因素

相关研究^[25]发现,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。本研究中相关分析发现,土壤酶活性及其化学计量特征不同程度受土壤C、N、P资源及土壤水分条件等的调控,土壤含水量和有机碳是影响土壤酶活性和酶化学计量特征的主要因子,这与黄海莉等^[3]在青藏高原高寒草甸和解梦怡等^[25]在秦岭锐齿栎林的研究结果一致。土壤有机碳作为土壤的重要组成部分,对土壤中物质循环和土壤微生物生活具有重要的作用,可为酶发挥作用提供场所与适宜的条件,即高有机碳含量可促进土壤酶的合成^[26]。土壤水分是土壤物质循环和能量流动的动力所在,黄海莉等^[3]研究发现,各种酶促反应的进行离不开土壤水分,土壤干燥会抑制土壤酶活性。本研究发现,土壤有机碳与NAG、LAP、BG、AP、PPO和POD呈显著正相关,与 $\ln\text{BG}/\ln(\text{NAG}+\text{LAP})$ 呈显著负相关;土壤含水量与NAG活性呈极显著负相关,与LAP、BG、AP和POD呈极显著正相关,即土壤含水量和有机碳是影响土壤酶活性及其化学计量特征的重要因素。

海拔和坡向等地形因子的变化,通过改变土壤水分和养分含量,间接调控土壤酶活性及其化学计量特征;同时,土壤酶依据不同生境下土壤养分含量和水分条件,平衡养分循环,保证高寒草地生态系统的物质循环和能量流动。因此,基于土壤酶化学计量特征理论,应该依据海拔和坡向差异性合理管理高寒草甸,促进高寒生态系统的可持续发展。

4 结论

微尺度下不同海拔和坡向高寒草甸土壤酶活性及其化学计量特征存在显著的空间差异性,且不同程度地受土壤C、N、P资源及土壤水分条件等的调控,而土壤含水量和有机碳是影响土壤酶活性的主要影

响因子。研究结果可从地形因子角度研究土壤酶活性及其化学计量特征的海拔和坡向效应及驱动因素提供科学依据,也对实现优化高寒草地生态系统的管理和可持续发展具有重要的意义。

参考文献:

- [1] 高鸿宾.中国草原[M].北京:中国农业出版社,2012:1-2.
- [2] 刘顺,罗达,刘千里,等.川西亚高山不同森林生态系统碳氮储量及其分配格局[J].生态学报,2017,37(4):1074-1083.
- [3] 黄海莉,宗宁,何念鹏,等.青藏高原高寒草甸不同海拔土壤酶化学计量特征[J].应用生态学报,2019,30(11):3689-3696.
- [4] 米琦,王毅,秦小静,等.青藏高原高寒草甸不同围栏年限土壤酶化学计量特征[J].草地学报,2021,29(1):33-41.
- [5] Lei T Z, Si G C, Wang J, et al. Microbial communities and associated enzyme activities in alpine wetlands with increasing altitude on the Tibetan Plateau[J].Wetlands, 2017,37(3):401-412.
- [6] Cui Y X, Fang L C, Guo X B, et al. Natural grassland as the optimal pattern of vegetation restoration in arid and semi-arid regions: Evidence from nutrient limitation of soil microbes[J].Science of the Total Environment, 2019,648:388-397.
- [7] 许森平,任成杰,张伟,等.土壤微生物生物量碳氮磷与土壤酶化学计量对气候变化的响应机制[J].应用生态学报,2018,29(7):2445-2454.
- [8] 万红云,陈林,庞丹波,等.贺兰山不同海拔土壤酶活性及其化学计量特征[J].应用生态学报,2021,32(9):3045-3052.
- [9] Sinsabaugh R L, Hill B H, Follstad S J J. Eoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment[J].Nature,2009,462:795-798.
- [10] Peng X Q, Wang W. Stoichiometry of soil extracellular enzyme activity along a climatic transect in temperate grasslands of northern China[J].Soil Biology and Biochemistry,2016,98:74-84.
- [11] Gonzalez J M, Portillo M C, Pineiro-Vidal M. Latitude dependent underestimation of microbial extracellular enzyme activity in soils[J].International Journal of Environmental Science and Technology,2015,12:2427-2434.
- [12] Margesin R, Jud M, Tschierko D, et al. Microbial communities and activities in alpine and subalpine soils[J].FEMS Microbiology Ecology,2009,67(2):208-218.
- [13] 李强,柳小妮,张德罡,等.祁连山自然保护区不同草地类型地上生物量和土壤微量元素特征分析[J].草原与草坪,2021,41(3):48-56.
- [14] Li Q, Yang J Y, Liu X N, et al. Soil fertility evaluation and spatial distribution of grasslands in Qilian Mountains Nature Reserve of eastern Qinghai-Tibetan Plateau[J].Peer J,2021,9:e10986.
- [15] Fang Y P, Zhao C, Ding Y J, et al. Impacts of snow disaster on meat production and adaptation: An empirical analysis in the yellow river source region[J].Sustainability Science,2016,11(2):249-260.
- [16] 中国科学院南京土壤研究所物理研究室.土壤物理性质测定法[M].北京:科学出版社,1987.
- [17] Sinsabaugh R L, Lauber C L, Weintraub M N, et al. Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale[J].Ecology Letters,2008,11(11):1252-1264.
- [18] Allison S D, Jastrow J D. Activities of extracellular enzymes in physically isolated fractions of restored grassland soils[J].Soil Biology and Biochemistry,2006,38(11):3245-3256.
- [19] Steffens M, Kolbl A, Kogel-Knabner I. Alteration of soil organic matter pools and aggregation in semi-arid steppe topsoils as driven by organic matter input[J].European Journal of Soil Science,2010,60:198-212.
- [20] Domínguez M T, Holthof E, Smith A R, et al. Contrasting response of summer soil respiration and enzyme activities to long-term warming and drought in a wet shrubland (NE Wales, UK)[J].Applied Soil Ecology,2016,110:151-155.
- [21] 孙毅,和润莲,何光熊,等.滇西并流河谷区土壤酶活性化学计量学特征与环境因子的关系[J].应用生态学报,2021,32(4):1269-1278.
- [22] 马寰菲,胡汗,李益,等.秦岭不同海拔土壤团聚体稳定性及其与土壤酶活性的耦合关系[J].环境科学,2021,42(9):4510-4519.
- [23] Jin K, Sleutel S, Buchan D, et al. Changes of soil enzyme activities under different tillage practices in the Chinese Loess Plateau[J].Soil and Tillage Research, 2009,104(1):115-120.
- [24] 申佳艳,李小英,袁勇,等.纳板河自然保护区土壤酶对不同海拔、坡向的响应[J].水土保持研究,2018,25(1):111-119,125.
- [25] 解梦怡,冯秀秀,马寰菲,等.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[J].植物生态学报,2020,44(8):885-894.
- [26] 谷晓楠,贺红土,陶岩,等.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[J].生态学报,2017,37(24):8374-8384.