

亚热带天然林转变为毛竹林和茶园对土壤胞外酶活性的影响

张海阔, 张宝刚, 周钟昱, 梁佳辉, 吴家森, 吕玉龙, 解宏图, 蔡延江

引用本文:

张海阔, 张宝刚, 周钟昱, 梁佳辉, 吴家森, 吕玉龙, 解宏图, 蔡延江. 亚热带天然林转变为毛竹林和茶园对土壤胞外酶活性的影响[J]. 农业环境科学学报, 2022, 41(4): 826–833.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11654/jaes.2021-0932>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

高温与降雨对不同茶龄土壤碳氮养分及胞外酶活性的影响

李茜, 赵杏, 杨京平, 钟一铭, 王小鹏

农业环境科学学报. 2017, 36(3): 557–565 <https://doi.org/10.11654/jaes.2016-1287>

猪粪炭对茶园土壤硝化过程及微生物酶活性的影响

何莉莉, 黄佳佳, 刘玉学, 吕豪豪, 汪玉瑛, 杨生茂

农业环境科学学报. 2020, 39(12): 2824–2832 <https://doi.org/10.11654/jaes.2020-0696>

咸水灌溉棉田休耕期土壤胞外酶活性和微生物多样性研究

梁悦萍, 李科江, 张俊鹏, 王广帅, 高阳, 孙景生, 段爱旺

农业环境科学学报. 2018, 37(4): 732–740 <https://doi.org/10.11654/jaes.2017-1514>

氮肥深施对免耕稻田土壤有机质化学特性和胞外酶活性的影响

樊代佳, 李成芳, 曹凑贵

农业环境科学学报. 2021, 40(3): 621–630 <https://doi.org/10.11654/jaes.2020-1125>

土地利用方式变化对白浆土微生物生物量碳及代谢特征的影响

朱珂, 王蕊, 李刚, 修伟明, 王晶, 李冰, 王丽丽, 刘惠芬, 赵建宁, 杨殿林

农业环境科学学报. 2018, 37(10): 2194–2201 <https://doi.org/10.11654/jaes.2017-1566>



关注微信公众号, 获得更多资讯信息

张海阔, 张宝刚, 周钟昱, 等. 亚热带天然林转变为毛竹林和茶园对土壤胞外酶活性的影响[J]. 农业环境科学学报, 2022, 41(4): 826–833.

ZHANG H K, ZHANG B G, ZHOU Z Y, et al. Effects of converting natural forests to Moso bamboo and tea plantations on soil extracellular enzyme activity in subtropical China[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2022, 41(4): 826–833.



开放科学 OSID

亚热带天然林转变为毛竹林和茶园 对土壤胞外酶活性的影响

张海阔^{1,2}, 张宝刚^{1,2}, 周钟昱^{1,3}, 梁佳辉^{1,2}, 吴家森^{1,2}, 吕玉龙⁴, 解宏图⁵, 蔡延江^{1,2*}

(1. 浙江农林大学省部共建亚热带森林培育国家重点实验室, 杭州 311300; 2. 浙江农林大学环境与资源学院, 杭州 311300; 3. 浙江农林大学林业与生物技术学院, 杭州 311300; 4. 安吉县自然资源和规划局, 浙江 安吉 313300; 5. 中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016)

摘要:为揭示我国亚热带地区天然林转变为毛竹林和茶园后土壤胞外酶活性(Extracellular enzyme activities, EEAs)的变异特征及关键驱动因子,以浙江省安吉县的天然林土壤及天然林转变的粗放经营毛竹林和集约经营茶园土壤为研究对象,测定了土壤EEAs及若干环境因子参数,通过冗余分析等分析方法筛选出了影响土壤EEAs的关键驱动因子。结果表明:与天然林相比,粗放经营毛竹林和集约经营茶园土壤酸性磷酸酶(Acid phosphatase, ACP)活性均显著降低,酚氧化酶(Phenol oxidase, POX)活性均显著升高;粗放经营毛竹林土壤亮氨酸氨基肽酶(Leucine aminopeptidase, LAP)活性显著升高;集约经营茶园土壤 β -葡萄糖苷酶(β -1,4-glucosidase, BG)、纤维二糖水解酶(Cellobiohydrolase, CBH)、N-乙酰- β -D-氨基葡萄糖苷酶(β -1,4-N-acetyl-glucosaminidase, NAG)活性均显著降低。由以上结果可推知,与天然林相比,茶园土壤氮、磷养分相对充足,毛竹林土壤的磷限制有所缓解,茶园和毛竹林土壤中微生物以惰性碳作为主要的能量来源。此外,冗余分析表明,土壤pH在环境因子中的贡献率最高,是土壤总体EEAs变化的关键驱动因子。综上所述,相比天然林,转变后的粗放经营毛竹林和集约经营茶园土壤EEAs发生了明显变化,土壤pH作为关键驱动因子解释了亚热带地区天然林转变为毛竹林和茶园后土壤总体EEAs的改变。

关键词:土壤胞外酶活性;关键驱动因子;天然林;毛竹林;茶园;土地利用变化

中图分类号:S795.7;S571.1;S714 文献标志码:A 文章编号:1672-2043(2022)04-0826-08 doi:10.11654/jaes.2021-0932

Effects of converting natural forests to Moso bamboo and tea plantations on soil extracellular enzyme activity in subtropical China

ZHANG Haikuo^{1,2}, ZHANG Baogang^{1,2}, ZHOU Zhongyu^{1,3}, LIANG Jiahui^{1,2}, WU Jiasen^{1,2}, LÜ Yulong⁴, XIE Hongtu⁵, CAI Yanjiang^{1,2*}

(1. State Key Laboratory of Subtropical Silviculture, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, China; 2. College of Environmental and Resource Sciences, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, China; 3. College of Forestry and Biotechnology, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, China; 4. Planning and Natural Resources Bureau of Anji County, Anji 313300, China; 5. Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China)

Abstract: Converting natural forests into Moso bamboo and tea plantations may significantly alter the soil extracellular enzyme activities (EEAs) in subtropical regions. This study assessed soil EEAs and environmental factors in natural forests, as well as the areas that were

收稿日期:2021-08-18 录用日期:2021-10-14

作者简介:张海阔(1995—),男,内蒙古赤峰人,硕士研究生,主要从事土壤碳氮生物地球化学循环研究。E-mail: hkzhang@zafu.edu.cn

*通信作者:蔡延江 E-mail: yjcai@zafu.edu.cn

基金项目:国家自然科学基金项目(41877088, 41950410570);浙江农林大学科研发展基金项目(2018FR005, 2018FR006)

Project supported: The National Natural Science Foundation of China(41877088, 41950410570); The Research and Development Fund of Zhejiang A&F University(2018FR005, 2018FR006)

converted into extensively managed Moso bamboo and tea plantations in Anji County, Zhejiang Province, China. To elucidate changes in the characteristics and mechanisms of EEAs after changes in land-use, and key factors that control the behavior of soil EEAs, redundancy analysis (RDA) and Spearman rank correlation analysis were performed. The results showed that the activity of soil acid phosphatase (ACP) decreased significantly, and soil phenol oxidase (POX) activity increased significantly in Moso bamboo and tea plantations, when compared to their activity in natural forests. Additionally, converting natural forests into Moso bamboo plantations significantly increased the activity of soil leucine aminopeptidase (LAP), while their conversion into tea plantations significantly decreased the activity of soil β -1, 4,-glucosidase (BG), cellobiohydrolase (CBH), and β -1,4-N-acetyl-glucosaminidase (NAG). The available nitrogen and phosphorus in the soil were more abundant in tea plantations, while soil phosphorus limitation was alleviated in Moso bamboo plantations; the primary energy source for soil microorganisms in both tea and Moso bamboo plantations was recalcitrant carbon. In addition, RDA showed that the soil pH was the main governing factor for variations in the soil's total EEAs. Therefore, converting natural forests into plantations of Moso bamboo and tea significantly changes the total soil EEAs, and soil pH is the main factor governing the variation in total EEAs of the soil.

Keywords: soil extracellular enzyme activity; key driving factor; natural forest; Moso bamboo plantation; tea plantation; land-use change

土壤胞外酶是一种来源于土壤微生物、植物根系或死亡动植物残体且具有催化作用的蛋白质,其在土壤中主要以游离态或矿物结合态等形式存在^[1-2]。土壤胞外酶参与土壤物质循环的关键步骤,可以催化有机质的分解和矿化,直至有机质分解产物可以被微生物同化利用^[3]。土壤胞外酶活性(Extracellular enzyme activities, EEAs)对环境变化或人类活动所引起的土壤扰动响应灵敏,因此,EEAs常被视为土壤生态系统生物地球化学过程发生改变的敏感指标^[4-5]。土壤中多种胞外酶对物质循环存在功能分化,即多种不同的酶可催化同一种物质或同一种酶可催化土壤中多种物质的分解^[6]。在若干种土壤胞外酶中,与碳循环相关的 β -葡萄糖苷酶(β -1,4-glucosidase, BG)、纤维二糖水解酶(Cellobiohydrolase, CBH)、 β -木糖苷酶(β -1,4-xylosidase, BX)、酚氧化酶(Phenol oxidase, POX)和过氧化物酶(Peroxidase, PER),与氮循环相关的N-乙酰- β -D-氨基葡萄糖苷酶(β -1,4-N-acetyl-glucosaminidase, NAG)、亮氨酸氨基肽酶(Leucine aminopeptidase, LAP),以及与磷循环相关的土壤酸性磷酸酶(Acid phosphatase, ACP)得到了广泛研究。

人类活动的加剧正在破坏着越来越多的天然林,在1980年至1990年间,人们受经济收益和粮食需求的驱使而大规模砍伐森林,仅全世界热带地区就有83%的新增农业用地是由天然林直接改造而来^[7-8]。将天然林转变为人工林或种植园的现象在我国热带及亚热带地区也频繁发生^[9-12]。由天然林转变而来的人工林或种植园常伴随着施肥、耕作、林下植被去除等集约经营措施,这些管理措施会通过影响pH、含水量、有机质积累、底物有效性和微生物生物量等土壤性质而影响土壤EEAs^[13-16]。例如,在中国亚热带的四川洪雅林场,将天然林转变为杉木人工林后,由于

底物有效性的降低,土壤BG和NAG的活性均显著降低^[17];在中国亚热带的浙北地区,将天然常绿阔叶林转变为集约经营的毛竹人工林后,土壤ACP、脲酶和蛋白酶的活性受施肥和林下植被去除等影响均显著降低^[18];在印度热带的Hathinala地区,将天然林转变为木豆种植园等农用地后,由于化肥的施用而降低了土壤ACP活性^[19]。此外,土壤EEAs还受到多种生物因素和非生物因素的调控^[20],众多研究者的研究结果也不尽相同^[17,21-22]。因此,深入探究由天然林转变为不同人工林或种植园后土壤EEAs的变异特征及其关键驱动因子,具有十分重要的意义。

综上所述,大量研究均证实天然林转变为农业用地可显著影响土壤的EEAs,由于天然林转变为农业用地后大都采用了不同的经营管理措施,这些管理措施可直接改变土壤环境因子,土壤环境因子的改变又直接关系到土壤EEAs的变化。例如天然林转变为集约经营的毛竹人工林后的经营措施是通过改变土壤活性氮、磷的含量而间接改变土壤氮、磷获取酶的活性^[18];天然林转变为杉木人工林的措施则是通过改变土壤微生物群落结构间接降低土壤碳、氮获取酶的活性^[17]。位于中国亚热带地区的浙江省拥有丰富的天然林资源^[23],从20世纪末至21世纪初期将天然林转变为人工林或种植园的现象时有发生。天然林转变后的人工林或种植园多采用粗放经营或集约经营等管理措施,这极有可能显著改变土壤的环境因子,进而影响土壤EEAs的活性。相比天然林,这一地区的人工林或种植园土壤EEAs发生了怎样的变化?起关键驱动作用的土壤环境因子是什么?这些问题还亟待进一步探究。为此,本研究选取浙江省安吉县的自然林土壤及由天然林转变的毛竹林和茶园土壤作为研究对象,分析探讨了土壤EEAs的变化特征及其与

土壤环境因子的关系,以期为进一步明确土壤酶学特征对天然林转变为不同类型人工林或种植园后的响应机制提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区域位于浙江省安吉县梅溪镇(30°41′~30°42′ N, 119°46′~119°47′ E),该区域属亚热带海洋性季风气候,四季分明,雨热同期,雨季为每年的5—6月,年平均气温 15.1 ℃,年降水量 1 286 mm,无霜期 228 d,土壤属酸性红壤,原生植被为以苦槠(*Cas-tanopsis sclerophylla*)、木荷(*Schima superba*)、青冈(*Cy-clobalanopsis glauca*)等为优势种的天然常绿阔叶林(Evergreen broad-leaved forests, EBFs)。

1.2 土壤样品采集与分析

于2019年4—6月对研究区域进行了多次实地踏勘,在结合当地政府部门提供的相关资料后,选取相同海拔、坡向的EBFs及其邻近的EBFs转变约15~20 a的粗放经营毛竹林(Moso bamboo plantations, MBPs)和转变约20 a的集约经营(每年10月平均施用400 kg·hm⁻²的复合肥, N:P₂O₅:K₂O=15:15:15,且茶树修剪枝叶还田)茶园(Tea plantations, TPs)为研究对象,各设置3块样地,每块样地面积约20 m×20 m。于2019年7月在每块样地中根据五点取样法采集0~20 cm的土壤样品,土样过2 mm筛后混合成一份样品。将土壤样品置于4 ℃便携式冰箱中迅速带回实验室并分成两份,一份自然风干用于测定土壤基本理化性质,另一份保存在4 ℃冰箱中用于测定土壤生化指标。

土壤容重(BD)采用环刀法测定;pH(水土比2.5:1)利用METTLER TOLEDO® Seven Compact型pH计(METTLER TOLEDO, USA)测定;土壤有机碳(SOC)采用外加热重铬酸钾氧化-容量法测定;全氮(TN)采

用半微量凯氏定氮法测定;全磷(TP)采用高氯酸-硫酸-钼锑抗比色法测定;有效磷(AP)采用盐酸-氟化铵-钼锑抗比色法测定^[24];微生物生物量碳(MBC)和微生物生物量氮(MBN)采用氯仿熏蒸直接提取法测定^[25]。土壤EEAs采用改进后的微孔板荧光法测定^[26]。各种酶的名称、缩写、作用及特定底物见表1。分别以4-甲基伞形酮(4-methylumbelliferyl, 4-MUB)和L-二羟苯丙氨酸(Levodopa, L-DOPA)作为测定水解酶(其中LAP用7-Amino-4-methylcoumarin)和氧化酶活性的标准对照物质。取1.5 g新鲜土壤放入125 mL醋酸钠缓冲液(pH 5.0)中,以磁力搅拌器匀质1 min后,用八通道移液器分别3次吸取200 μL土壤浆液注入96孔板内作为样品组,样品组的第1~3列额外再分别加入50 μL的醋酸钠缓冲液、标准对照物质和特定底物;此外,再分别3次吸取200 μL醋酸钠缓冲液注入96孔板内作为对照组,对照组的第1~3列也额外分别加入50 μL的醋酸钠缓冲液、标准对照物质和特定底物。加液完毕后,将96孔板经25 ℃恒温培养后用Biotek® Synergy H1型酶标仪(Biotek, USA)读取荧光值或吸光值,其中水解酶在365 nm激发光和450 nm发射光下读取,氧化酶在460 nm吸收光下读取。

1.3 数据处理与分析

试验数据利用Excel 2016进行预处理,包括计算平均值和标准误差(SE)等,文中所有天然林、茶园和毛竹林数据皆为3个样地的平均值。在检验数据的正态性和方差齐性后,采用SPSS 18.0软件的单因素方差分析(One-way ANOVA)及最小显著差异法(LSD)确定3种土地利用类型间测定指标的显著差异性($P<0.05$ 为差异显著),采用Spearman相关系数对土壤环境因子和土壤EEAs进行相关性分析。采用R语言vegan包^[27]、rdacca.hp包^[28]和ggplot2包进行冗余

表1 土壤酶的名称、缩写、作用及特定底物

Table 1 Names, abbreviations, functions and substrates of the soil extracellular enzymes

酶 Enzyme	缩写 Abbreviation	作用 Function	底物 Substrate
β-葡萄糖苷酶 β-1,4-glucosidase	BG	降解纤维素	4-MUB-β-D-葡萄糖苷
β-木糖苷酶 β-1,4-xylosidase	BX	降解半纤维素	4-MUB-β-D-木糖苷
纤维二糖水解酶 Cellobiohydrolase	CBH	降解纤维素	4-MUB-β-D-纤维二糖苷
亮氨酸氨基肽酶 Leucine aminopeptidase	LAP	降解蛋白质	L-亮氨酸-7-氨基-4-盐酸甲基香豆素
N-乙酰-β-D-氨基葡萄糖苷酶 β-1,4-N-acetyl-glucosaminidase	NAG	降解几丁质	4-MUB-乙酰氨基葡萄糖苷
酸性磷酸酶 Acid phosphatase	ACP	降解磷酸单酯	4-MUB-磷酸酯
酚氧化酶 Phenol oxidase	POX	降解木质素及酚类	L-二羟苯丙氨酸
过氧化物酶 Peroxidase	PER	降解木质素及酚类	L-二羟苯丙氨酸

分析(RDA)并绘图。

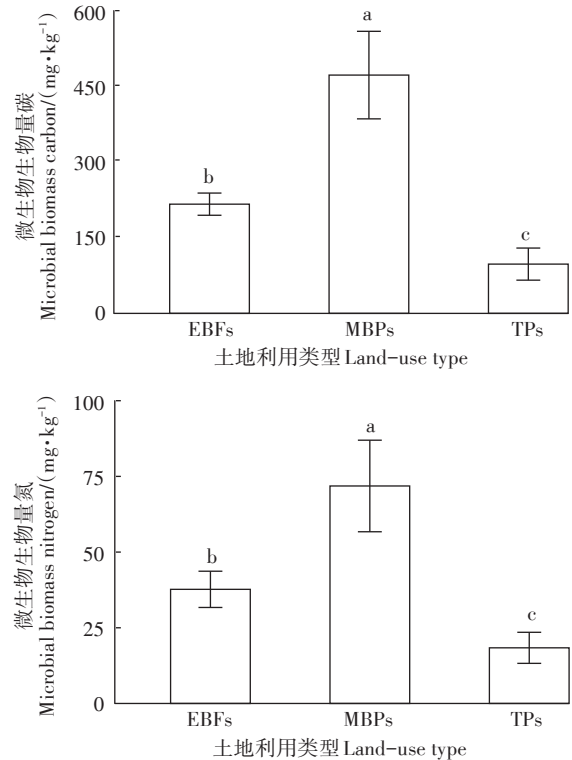
2 结果与分析

2.1 研究区土壤基础理化性质及微生物学性质

天然常绿阔叶林转变为茶园和毛竹林后,土壤BD未发生显著改变(表2)。与天然林土壤相比,毛竹林土壤pH显著升高($P<0.05$),而茶园土壤pH略有降低,但未达到显著水平。天然林转变为毛竹林后SOC含量略有升高但未达到显著水平,而转变为茶园后SOC含量显著降低了31.6%($P<0.05$)。土壤TN和TP含量在3种土地利用类型间无显著差异。天然林转变为茶园和毛竹林后,土壤C/N有所下降,但未呈现出显著差异;毛竹林土壤C/P未出现显著变化,而茶园土壤C/P显著降低了41.2%($P<0.05$);毛竹林和茶园土壤N/P略有升高,但均未达到显著水平。天然常绿阔叶林转变为毛竹林后,土壤MBC和MBN含量分别显著增加了118.2%和90.6%($P<0.05$),转变为茶园后,MBC和MBN含量却分别显著降低了54.9%和51.2%(图1, $P<0.05$),而MBC/MBN在3种土地利用类型间无显著差异。

2.2 研究区土壤EEAs的特征

天然林和两种人工林的土壤EEAs结果如表3所示。天然林转变的毛竹林中,土壤LAP、POX活性分别显著增加了385%和84.4%($P<0.05$),土壤ACP活性显著降低了58.9%($P<0.05$),其余EEAs均未发生显著变化;在由天然林转变的茶园中,除土壤BX、LAP及PER活性未出现显著变化外,BG、CBH、NAG



不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)
Different lowercase letters indicate significant differences among treatments ($P<0.05$)

图1 研究区土壤微生物生物量碳、氮含量

Figure 1 Soil microbial biomass carbon and nitrogen concentrations in study area

和ACP的活性均显著降低($P<0.05$),相比天然林分别降低了29.9%、51.8%、63.9%和36.6%,而POX活性显著升高了82.9%($P<0.05$)。

2.3 土壤环境因子与土壤EEAs的关系

Spearman相关性分析结果表明(表4),土壤pH与LAP活性呈极显著正相关($P<0.01$);土壤SOC含量与BG、CBH、NAG和LAP活性均呈极显著正相关($P<0.01$);土壤AP含量与LAP活性、C/N与POX活性均呈显著负相关($P<0.05$);土壤C/P与CBH和NAG活性呈显著正相关($P<0.05$),与LAP活性呈极显著正相关($P<0.01$);土壤N/P与LAP活性呈显著正相关($P<0.05$),但与PER活性呈显著负相关($P<0.05$);土壤MBC和MBN均与BG、CBH、NAG和LAP活性呈极显著正相关($P<0.01$)。

为了进一步筛选出影响土壤总体EEAs的关键环境因子,将土壤环境因子BD、pH、SOC、TN、TP、AP、C/N、C/P、N/P、MBC、MBN和MBC/MBN作为解释变量,将土壤EEAs作为响应变量进行冗余分析。结果发现,RDA的前两轴分别解释了土壤EEAs变化的88.03%

表2 研究区土壤理化性质

Table 2 Soil physicochemical properties in study area

项目 Item	EBFs	MBPs	TPs
BD/(g·cm ⁻³)	1.52±0.06a	1.23±0.11a	1.17±0.12a
pH(H ₂ O)	4.33±0.03b	4.64±0.07a	4.25±0.05b
SOC/(g·kg ⁻¹)	21.56±3.21a	23.61±2.01a	14.74±2.37b
TN/(g·kg ⁻¹)	1.04±0.04a	1.67±0.26a	1.44±0.18a
TP/(g·kg ⁻¹)	0.15±0.01a	0.19±0.03a	0.20±0.03a
AP/(mg·kg ⁻¹)	1.30±0.32b	1.50±0.25b	2.33±0.43a
C/N	19.10±3.96a	14.74±2.13a	10.29±1.52a
C/P	129.13±19.52a	129.84±12.09a	75.99±16.73b
N/P	6.94±0.71a	8.97±0.76a	7.24±0.50a
MBC/MBN	6.03±1.25a	6.64±0.59a	5.11±0.24a

注:不同小写字母代表不同土地利用类型间差异显著($P<0.05$)。下同。

Note: Different letters indicate difference between land-use type at the $P<0.05$ level. The same below.

表 3 不同土地利用类型土壤胞外酶活性(均值±标准误)

Table 3 Soil extracellular enzymes activity in three land-use types (Mean±SE)

酶 Enzyme	EBFs	MBPs	TPs
BG/(nmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	63.88±5.05a	60.20±10.10a	44.81±3.50b
BX/(nmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	45.97±6.28a	32.80±8.92a	39.09±0.31a
CBH/(nmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	19.73±3.07a	32.16±9.24a	9.51±1.57b
LAP/(nmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	2.97±0.36b	14.41±3.41a	1.64±0.18b
NAG/(nmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	34.82±6.27a	43.65±8.32a	12.57±2.94b
ACP/(nmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	645.89±40.60a	265.51±45.20b	409.71±50.90b
POX/(μmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	2.70±0.30b	4.98±0.88a	4.94±0.53a
PER/(μmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	4.40±0.52a	4.65±0.70a	4.87±0.36a

表 4 土壤胞外酶活性和土壤环境因子的关系

Table 4 Correlations between soil extracellular enzyme activities and the environment factors

	BG	BX	CBH	NAG	LAP	ACP	POX	PER
BD								
pH					0.746**			
SOC	0.600**		0.739**	0.793**	0.689**			
TN								
TP								
AP					-0.604*			
C/N							-0.543*	
C/P			0.604*	0.596*	0.650**			
N/P					0.631*			-0.544*
MBC	0.642**		0.814**	0.753**	0.828**			
MBN	0.754**		0.864**	0.846**	0.861**			
MBC/MBN								

注:表内数字为 Spearman 相关系数;*表示 $P<0.05$; **表示 $P<0.01$ 。
Note: The number in table means the Spearman correlation coefficient; * means $P<0.05$; ** means $P<0.01$.

(RDA1)和 6.53%(RDA2),其中土壤 pH 是影响土壤总体 EEAs 的关键驱动因子(图 2)。

3 讨论

3.1 土壤 EEAs 的变化特征

土壤碳转化过程中有机质的降解主要由土壤生物分泌的胞外酶催化实现。本研究发现天然林转变为毛竹林和茶园后,土壤活性碳及惰性碳获取酶的活性分别产生了不同的响应。天然林转变为粗放经营的毛竹林后,除土壤 POX 活性显著增加外,土壤活性碳获取酶 BG、BX、CBH 以及惰性碳获取酶 PER 的活性均未发生显著变化,这与 LIN 等^[29]在相邻区域发现天然林转变为集约经营毛竹人工林后土壤 BG、CBH 活性均显著降低的结果不同。造成这种差异的可能原因是集约经营毛竹林氮肥的施用会抑制土壤微生物活性^[30],而本研究中粗放经营毛竹林土壤 EEAs 并

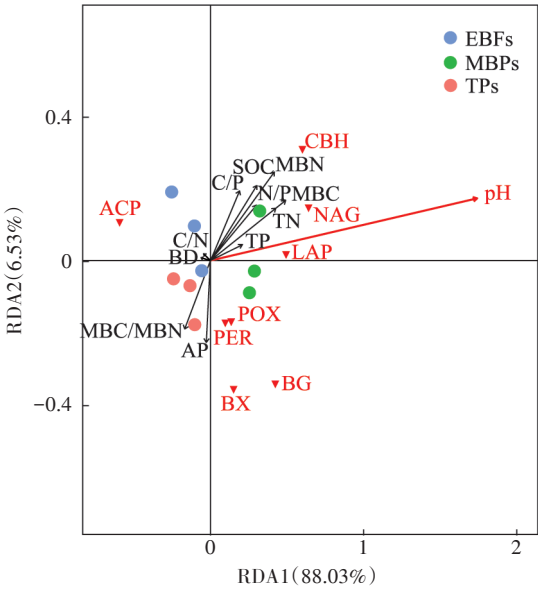


图 2 环境因子与土壤 EEAs 的冗余分析(RDA)
Figure 2 Redundancy analysis(RDA) of relationship between soil extracellular enzyme activities with soil environment factors

不会受到施肥的抑制。与毛竹人工林不同,天然林转变为集约经营的茶园后,伴随SOC和MBC含量的降低,土壤BG和CBH活性均显著下降,这可能是因为茶园长期施肥刺激了有机碳的矿化分解,进而使活性有机碳含量降低,由于底物量的减少,微生物分泌活性碳获取酶的量也随之减少,此外,茶园土壤生态系统特殊的物质循环模式造成了土壤酸化和铝离子积累,这也会使土壤微生物丰度和活性下降,从而导致EEAs的降低^[31-32]。土壤POX与木质素降解有关,其能将土壤腐殖质中的芳香族化合物氧化成醌,再与土壤中的蛋白质、氨基酸、糖类等反应生成有机质^[2]。在本研究中,天然林转变为毛竹林和茶园后,土壤POX活性均显著升高,这可能是由于天然林与毛竹林、茶园相比拥有更多的凋落物^[33],充足的养分供应使微生物为了降低制造酶的成本而减少了相关酶的生产,但在凋落物较少的毛竹林和茶园土壤中,微生物为了保障养分的供给不得不生产更多的POX以从顽固性碳库中获取能量^[34]。

土壤氮素作为土壤肥力中比较活跃的元素,在生物地球化学循环中具有举足轻重的地位,植物在生长过程中需从土壤获取大量的氮素养分,而这些氮素营养的获取也与土壤的酶促作用有关。本研究中,天然林转变的粗放经营毛竹人工林相比天然林土壤,LAP活性显著增加,NAG活性略有增加但未达到显著水平;而天然林转变的集约经营茶园相比天然林,土壤NAG活性和LAP活性分别降低了63.9%和44.8%,根据资源配置理论可解释为茶园土壤施肥增加了氮素等养分的输入,充足的氮素使微生物或植物根系等不需要分泌更多的氮素获取酶,因此降低了茶园土壤中NAG和LAP的活性^[35-36]。此外,氮获取酶活性的降低也可能预示着茶园土壤微生物依靠有机氮矿化来获取氮素养分的活动减少,氮肥成为茶园土壤微生物的主要氮素养分来源。

土壤ACP是主要的磷素获取酶^[37],在本研究涉及到的6种水解酶中,其活性最高,这在一定程度上反映出研究区域可能存在较强的磷限制。天然林转变为毛竹林和茶园后土壤ACP的活性都出现了显著降低,这可能与亚热带森林酸性土壤磷固定效应强,存在磷限制有关^[38]。天然林土壤微生物在磷素供给不充足的情况下会增加土壤磷获取酶的生产,以满足其对磷素养分的需求^[39-40],而施肥使茶园土壤磷素供给充足(茶园土壤AP含量显著高于天然林土壤),土壤微生物无需分泌更多的磷获取酶,从而造成了与天然

林相比,毛竹林和茶园土壤ACP活性显著降低,且土壤有机磷的矿化过程可能也不活跃。

3.2 土壤EEAs变化的关键驱动因子分析

土壤EEAs特征受环境因子的驱动。BG和CBH调节土壤纤维素的降解,尤其是BG参与纤维素解聚的最后一步,其被认为是最重要的碳获取酶^[41-42]。本研究中土壤SOC与BG活性显著相关,这与前人研究结果一致^[43],同时也说明了研究区内纤维素在土壤有机质输入中有较大的贡献。NAG与LAP是重要的氮获取酶,其分别影响甲壳素和蛋白质的降解,土壤NAG活性会因为SOC含量及土壤微生物量的降低而受到抑制^[44],在本研究中,NAG与SOC、MBC和MBN有显著的相关性;此外,土壤LAP活性与pH、SOC、AP、C/P、N/P、MBC和MBN均具有显著的相关性,这说明LAP活性相较其他土壤胞外酶更容易受到环境变化的影响。土壤C/N与EEAs关系密切,土壤EEAs受制于养分有效性及其化学计量比^[43],本研究发现土壤C/N是POX活性的主要驱动因子(表4),且ZHANG等^[22]的研究也进一步支持了这一结果,即较低的C/N会使土壤氧化酶的活性增加。

本研究还通过将所有土壤环境因子作为解释变量,所有EEAs作为响应变量进行RDA,以筛选出土地利用变化后造成土壤总体EEAs变异的关键环境驱动因子。RDA结果表明(图2),土壤pH是造成总体EEAs变异的唯一显著影响因子。值得注意的是,与RDA结果不同,Spearman相关性分析显示pH仅与LAP活性显著相关,这是由于RDA与经典相关性分析的原理和目的均不相同,从RDA可得知土地利用变化后土壤pH对整体EEAs变异的解释度,而从Spearman相关性分析得到的却是pH与单个土壤EEAs的相关性,所以两种分析可能会出现不同的结果。此外,以往研究也发现,土壤pH是影响EEAs的重要因素,例如ZHANG等^[22]采用RDA发现中国亚热带地区林地转变为农田后,土壤pH显著解释了6种碳获取酶的总变异;TURNER等^[45]采集了29个英国低地牧场土壤样品,发现土壤pH可能通过影响土壤中占优势的生物类群来对磷酸酶活性造成影响。土壤pH与胞外酶在土壤溶液中的稳定性紧密相关,其可通过改变土壤微生物群落结构和酶的空间结构而改变土壤胞外酶的催化活性^[45-46]。土壤pH对EEAs的影响机制较为复杂,本研究中土壤EEAs总变异对pH的响应机制还需在未来采用扩增子测序、功能基因定量或代谢组学等方法做更深入地探究。

4 结论

(1)相比天然林,粗放经营的毛竹人工林土壤活性碳获取酶、NAG和PER活性均无显著差异;此外,毛竹林土壤的LAP和POX活性显著高于天然林,ACP活性显著低于天然林。

(2)相比天然林,集约经营茶园土壤BX、LAP和PER活性均无显著差异;此外,茶园土壤的POX活性显著高于天然林,BG、CBH、NAG和ACP活性显著低于天然林。

(3)冗余分析发现,粗放经营毛竹林、集约经营茶园和天然林间土壤总体EEAs存在明显差异,在影响土壤总体EEAs的一系列环境因子中,土壤pH的贡献最大。因此,在土地利用变化背景下,土壤pH可在一定程度上解释亚热带地区由天然林转变的粗放经营毛竹人工林和集约经营茶园中土壤总体EEAs的变异规律。

参考文献:

- [1] NANNIPIERI P, KANDELER E, RUGGIERO P. Enzyme activities and microbiological and biochemical processes in soil[M]//BURNS R, DICK R. Enzymes in the environment, New York: Marcel Dekker, 2002.
- [2] BURNS R G, DEFOREST J L, MARXSEN J, et al. Soil enzymes in a changing environment: Current knowledge and future directions[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 58: 216–234.
- [3] SCHIMEL J, BECERRA C A, BLANKINSHIP J. Estimating decay dynamics for enzyme activities in soils from different ecosystems[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 114: 5–11.
- [4] NANNIPIERI P, TRASAR-CEPEDA C, DICK R P. Soil enzyme activity: A brief history and biochemistry as a basis for appropriate interpretations and meta-analysis[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2018, 54: 11–19.
- [5] GAMBOA A M, GALICIA L. Differential influence of land use/cover change on topsoil carbon and microbial activity in low-latitude temperate forests[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2011, 142(3/4): 280–290.
- [6] XU G, LONG Z, REN P, et al. Differential responses of soil hydrolytic and oxidative enzyme activities to the natural forest conversion[J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 716: 136414.
- [7] GIBBS H, RUESCH A, ACHARD F, et al. Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(38): 16732–16737.
- [8] GHAZOUL J, BURIVALOVA Z, GARCIA-ULLOA J, et al. Conceptualizing forest degradation[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2015, 30(10): 622–632.
- [9] SHENG H, YANG Y, YANG Z, et al. The dynamic response of soil respiration to land-use changes in subtropical China[J]. *Global Change Biology*, 2010, 16(3): 1107–1121.
- [10] BALASUBRAMANIAN D, ZHANG Y, GRACE J, et al. Soil organic matter as affected by the conversion of natural tropical rainforest to monoculture rubber plantations under acricferralsols[J]. *Catena*, 2020, 195: 104753.
- [11] WANG J, ZOU Y, DI G, et al. Conversion to agroforestry and monoculture plantation is detrimental to the soil carbon and nitrogen cycles and microbial communities of a rainforest[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 147: 107849.
- [12] ZHENG N, YU Y, WANG J, et al. The conversion of subtropical forest to tea plantation changes the fungal community and the contribution of fungi to N₂O production[J]. *Environmental Pollution*, 2020, 265: 115106.
- [13] 赵楚, 盛茂银, 白义鑫, 等. 喀斯特石漠化地区不同土地利用类型土壤氮磷有效性及其环境影响因子[J]. *应用生态学报*, 2021, 32(4): 1383–1392. ZHAO C, SHENG M Y, BAI Y X, et al. Soil available nitrogen and phosphorus contents and the environmental impact factors across different land use types in typical karst rocky desertification area, southwest China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, 32(4): 1383–1392.
- [14] ADAMCZYK B, KILPELÄINEN P, KITUNEN V, et al. Potential activities of enzymes involved in N, C, P and S cycling in boreal forest soil under different tree species[J]. *Pedobiologia*, 2014, 57(2): 97–102.
- [15] LOPEZ-AIZPUN M, ARANGO-MORA C, SANTAMARIA C, et al. Atmospheric ammonia concentration modulates soil enzyme and microbial activity in an oak forest affecting soil microbial biomass[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 116: 378–387.
- [16] CHEN J, ELSGAARD L, VAN GROENIGEN K J, et al. Soil carbon loss with warming: New evidence from carbon-degrading enzymes[J]. *Global Change Biology*, 2020, 26: 1944–1952.
- [17] XU G, LIU Y, LONG Z, et al. Effects of exotic plantation forests on soil edaphon and organic matter fractions[J]. *Science of the Total Environment*, 2018, 626: 59–68.
- [18] CAI X, LIN Z, PENTTIENEN P, et al. Effects of conversion from a natural evergreen broadleaf forest to a moso bamboo plantation on the soil nutrient pools, microbial biomass and enzyme activities in a subtropical area[J]. *Forest Ecology and Management*, 2018, 422: 161–171.
- [19] SINGH A K, JIANG X J, YANG B, et al. Biological indicators affected by land use change, soil resource availability and seasonality in dry tropics[J]. *Ecological Indicators*, 2020, 115: 106369.
- [20] SINSABAUGH R L, HILL B H, FOLLSTAD-SHAH J J. Eoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment[J]. *Nature*, 2009, 462(7274): 795–798.
- [21] LUO X, HOU E, ZHANG L, et al. Effects of forest conversion on carbon-degrading enzyme activities in subtropical China[J]. *Science of the Total Environment*, 2019, 696: 133968.
- [22] ZHANG Q, FENG J, WU J, et al. Variations in carbon-decomposition enzyme activities respond differently to land use change in central China[J]. *Land Degradation & Development*, 2019, 30(4): 459–469.
- [23] WANG X H, KENT M, FANG X F. Evergreen broad-leaved forest in

- eastern China: Its ecology and conservation and the importance of re-sprouting in forest restoration[J]. *Forest Ecology and Management*, 2007, 245(1/2/3):76–87.
- [24] 鲁如坤:土壤农业化学分析方法[M]. 北京:中国农业科技出版社, 2000. LU R K. Analytical methods for soil and agro-chemistry[M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2000.
- [25] VANCE E D, BROOKES P C, JENKINSON D S. An extraction method for measuring soil microbial biomass C[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1987, 19(6):703–707.
- [26] GERMAN D P, WEINTRAUB M N, GRANDY A S, et al. Optimization of hydrolytic and oxidative enzyme methods for ecosystem studies [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(7):1387–1397.
- [27] OKSANEN J, BLANCHET F G, KINDT R, et al. Vegan: Community ecology package. R package version 2. 5–4[EB/OL]. (2017–10–18) [2021–03–15]. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan/>.
- [28] LAI J, ZOU Y, ZHANG J, et al. Generalizing hierarchical and variation partitioning in multiple regression and canonical analyses using the rdacca.hp R package[J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 2022: 1–7.
- [29] LIN Z, LI Y, TANG C, et al. Converting natural evergreen broadleaf forests to intensively managed moso bamboo plantations affects the pool size and stability of soil organic carbon and enzyme activities[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2018, 54(4):467–480.
- [30] TRESEDER K K. Nitrogen additions and microbial biomass: A meta-analysis of ecosystem studies[J]. *Ecology Letters*, 2008, 11(10):1111–1120.
- [31] HAN W, KEMMITT S J, BROOKES P C. Soil microbial biomass and activity in Chinese tea gardens of varying stand age and productivity [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, 39(7):1468–1478.
- [32] PANSOMBAT K, KANAZAWA S, HORIGUCHI T. Microbial ecology in tea soils[J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2012, 43(2):317–327.
- [33] CHENG X, YANG Y, LI M, et al. The impact of agricultural land use changes on soil organic carbon dynamics in the Danjiangkou reservoir area of China[J]. *Plant and Soil*, 2012, 366(1/2):415–424.
- [34] CHEN R, SENBAYRAM M, BLAGODATSKY S, et al. Soil C and N availability determine the priming effect: Microbial N mining and stoichiometric decomposition theories[J]. *Global Change Biology*, 2014, 20(7):2356–2367.
- [35] ALLISON S D, CZIMCZIK C I, TRESEDER K K. Microbial activity and soil respiration under nitrogen addition in Alaskan boreal forest [J]. *Global Change Biology*, 2008, 14(5):1156–1168.
- [36] KEELER B L, HOBBIE S E, KELLOGG L E. Effects of long-term nitrogen addition on microbial enzyme activity in eight forested and grassland sites: Implications for litter and soil organic matter decomposition[J]. *Ecosystems*, 2008, 12(1):1–15.
- [37] CHEN L, ZHANG C, DUAN W. Temporal variations in phosphorus fractions and phosphatase activities in rhizosphere and bulk soil during the development of Larix-plantation[J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2016, 179(1):67–77.
- [38] WANG Y P, LAW R M, PAK B. A global model of carbon, nitrogen and phosphorus cycles for the terrestrial biosphere[J]. *Biogeosciences*, 2010, 7(7):2261–2282.
- [39] SINSABAUGH R L, MOORHEAD D. Resource allocation to extracellular enzyme production: A model for nitrogen and phosphorus control of litter decomposition[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1994, 26: 1305–1311.
- [40] SINSABAUGH R L, ANTIBUS R K, LINKINS A E, et al. Wood decomposition: Nitrogen and phosphorus dynamics in relation to extracellular enzyme activity[J]. *Ecology*, 1993, 74(5):1586–1593.
- [41] SINSABAUGH R L, FOLLSTAD-SHAH J J. Ecoenzymatic stoichiometry of recalcitrant organic matter decomposition: The growth rate hypothesis in reverse[J]. *Biogeochemistry*, 2011, 102:31–43.
- [42] NANNIPIRI P, ASCHER-JENULL J, CECCHERINI M T, et al. Microbial diversity and soil functions[J]. *European Journal of Soil Science*, 2017, 68:12–26.
- [43] 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.
- [44] WARING B G, WEINTRAUB S R, SINSABAUGH R L. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial nutrient acquisition in tropical soils[J]. *Biogeochemistry*, 2014, 117(1):101–113.
- [45] TURNER B L, HAYGARTH P M. Phosphatase activity in temperate pasture soils: Potential regulation of labile organic phosphorus turnover by phosphodiesterase activity[J]. *Science of the Total Environment*, 2005, 344(1):27–36.
- [46] FRANKENBERGER W T, JOHANSON J B. Effect of pH on enzyme stability in soils[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1982, 14(5):433–437.

(责任编辑:李丹)