

程严, 列志旻, 刘旭军, 李旭, 吴婷, 褚国伟, 孟泽, 刘菊秀. 增温对南亚热带针阔叶混交林凋落物分解酶活性的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2021, 27 (4): 923-929

Cheng Y, Lie ZY, Liu XJ, Li X, Wu T, Chu GW, Meng Z, Liu JX. Effect of warming on litter decomposition enzyme activity in a southern subtropical coniferous and broad-leaf mixed forest [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2021, 27 (4): 923-929

增温对南亚热带针阔叶混交林凋落物分解酶活性的影响

程严^{1,2} 列志旻^{1,2} 刘旭军^{1,2} 李旭¹ 吴婷^{1,2} 褚国伟¹ 孟泽¹ 刘菊秀¹✉

¹中国科学院华南植物园, 中国科学院退化生态系统植被恢复与管理重点实验室 广州 510650

²中国科学院大学 北京 100049

摘要 凋落物分解酶可以催化凋落物分解并且影响其分解速率, 在生态系统物质循环和能量流动过程中发挥着重要作用. 采用海拔梯度改变而导致增温的方式探究南亚热带针阔叶混交林凋落物层6种分解酶活性对增温的响应特征及其影响因子. 结果表明, 湿季增温使酸性磷酸酶 (AP) 和纤维二糖酶 (CBH) 活性分别降低了36.08%和29.01%, 干季增温使AP增加了49.90%, 而 β 葡萄糖苷酶 (BG) 活性降低了21.07%, 乙酰氨基葡萄糖苷酶 (NAG)、多酚氧化酶 (PPO) 和过氧化物酶 (POD) 没有受到增温的影响. 增温对凋落物碳 (C)、氮 (N)、磷 (P) 含量和微生物生物量碳 (MBC)、微生物生物量氮 (MBN)、微生物生物量磷 (MBP) 没有显著影响. 季节变化显著影响了凋落物N含量、C:N、N:P和MBC ($P < 0.05$), 增温和干湿季交互作用显著影响凋落物C:P ($P < 0.05$). 冗余分析表明不同季节凋落物MBC和凋落物N:P的变化是影响增温背景下南亚热带针阔叶混交林凋落物分解酶活性的主导因子. 综上, 在气候变暖的情况下, 凋落物分解酶活性的变化可能有助于缓解养分对微生物的限制, 形成新的养分利用模式来应对气候变化. (图4 表4 参43)

关键词 增温; 凋落物质量; 凋落物微生物生物量; 凋落物分解酶活性; 干湿季节变化; 南亚热带

Effect of warming on litter decomposition enzyme activity in a southern subtropical coniferous and broad-leaf mixed forest

CHENG Yan^{1,2}, LIE Zhiyang^{1,2}, LIU Xujun^{1,2}, LI Xu¹, WU Ting^{1,2}, CHU Guowei¹, MENG Ze¹ & LIU Juxiu^{1,2}✉

¹ CAS Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China

² University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 610041, China

Abstract Litter decomposition enzymes can catalyze the decomposition of litter and affect the rate of litter decomposition, and play an important role in the material cycle and energy flow in forest ecosystems. A field warming experiment was conducted by translocating coniferous and broad-leaf mixed forest ecosystems from altitude of 300 m to 30 m in subtropical southern China. Six enzyme activities of litter, litter microbial biomass, and litter elements were then investigated. The results showed that the activities of acid phosphatase (AP) and cellobiohydrolase (CBH) were decreased by 36.08% and 29.01%, respectively, due to warming during the wet season. In the dry season, warming decreased the activity of β -glucosidase (BG) by 21.07%, whereas warming increased that of AP by 49.9%. The activities of β -1,4-N-acetylglucosaminidase (NAG), polyphenol oxidase (PPO), and peroxidase (POD) were not affected by warming. Warming had no significant effects on the C, N, P, microbial biomass C (MBC), microbial biomass N (MBN), and microbial biomass P (MBP) content of litter; however, seasonal changes significantly influenced the N, C:N, N:P, and MBC content of litter. The interactions between warming and season significantly affected the litter C:P ratio. Redundancy analysis showed that changes in litter MBC and N:P in different seasons were the main factors affecting the activities of litter decomposition enzymes in coniferous and broad-leaf mixed forest. Changes in litter enzyme activities would mitigate nutrient limitation to microbes and form new nutrient use patterns in response to climate warming.

Keywords warming; litter quality; litter microbial biomass; litter decomposition enzyme activity; dry and wet seasonal changes; southern subtropical

收稿日期 Received: 2020-10-15 接受日期 Accepted: 2021-01-22

广东省重点领域研发计划项目 (2020B1111530004)、广州市民生科技攻关项目 (201903010021) 和国家自然科学基金项目 (41977287, 31961143023, 41825020) 资助 Supported by the Key R&D Program of Guangdong Province (2020B1111530004), the Science and Technology Program of Guangzhou City (201903010021), and the National Natural Science Foundation of China (41977287, 31961143023, 41825020)

✉ 通讯作者 Corresponding author (E-mail: ljxiu@scbg.ac.cn)

土地利用和化石燃料的大量燃烧等人类活动引起全球温室气体急剧增加,全球气温较工业革命以前已经升高约1 °C。如果以目前的速度持续下去,全球升温幅度可能在2030年至2052年间达到1.5 °C^[1-2]。全球变暖已经改变并将持续改变着生态系统的结构和功能^[3-6]。凋落物分解作为生态系统碳(C)和矿质营养的关键通量过程之一,对维持生态系统的初级生产力至关重要^[7]。凋落物的分解是在凋落物微生物和凋落物分解酶的综合作用下进行的,其分解速率主要取决于凋落物分解酶的活性^[8]。凋落物的分解过程有多种酶参与,凋落物分解酶的底物主要包括C、N和P这3种元素。分解初期,主要是与C循环有关的 β 葡萄糖苷酶(BG)、纤维二糖酶(CBH)发挥作用,分解后期主要是多酚氧化酶(PPO)和过氧化氢酶(POD)等对一些难分解的化合物如角质、木质素等进行分解。此外,与N循环有关的分解酶主要是乙酰氨基葡萄糖苷酶(NAG),与P有关的分解酶主要是酸性磷酸酶(AP)^[9]。分解酶活性高低通常受温度的调控,一定程度上,温度升高可以提高酶活性^[10],但也有研究报道,凋落物分解过程中温度与分解酶活性呈负相关关系^[11]。此外,许多研究表明,不同的酶对季节变化引起的温度差异的敏感性不同。例如,对冷杉林和马尾松林的研究发现凋落物分解酶活性明显受季节动态变化的影响,干季氧化酶活性较高^[12-13],在未来气候变暖的情况下,凋落物分解酶活性的动态变化可能会对生态系统养分循环造成强烈影响。

南亚热带森林地处北回归线附近,植被演替历史悠久,森林类型多样。除阔叶林和针叶林之外,针阔叶混交林是南亚热带地区的重要森林类型,其结构复杂,物种多样,植被和土壤C积累较高,对维持森林生态系统稳定具有重要作用。目前,关于南亚热带针阔叶混交林的研究主要集中在植被群落、植物生理、土壤理化性质以及凋落物分解速率等方面^[14],而有关凋落物分解过程中酶活性的变化鲜见报道。热带亚热带地区雨热同期,养分周转速率较快,凋落物完全分解约需两年时间,凋落物分解是生态系统养分归还的重要途径,其分解过程是在分解酶的催化作用下完成,温度影响凋落物分解酶的活性,从而影响凋落物分解速率。基于此,我们选择具有典型代表性的南亚热带针阔叶混交林为研究对象,采用海拔梯度改变而导致增温的方式探究南亚热带针阔叶混交林凋落物层6种分解酶活性对增温的响应特征及其影响因子,对揭示凋落物分解机制具有重要意义,可为预测该地区植被演化及其未来生境下的变化特征提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究样地位于广东省肇庆市鼎湖山森林生态系统定位研究站,地理坐标为112°30'39"-112°33'41"E, 23°09'21"-23°11'30"N,属亚热带季风性气候,年均温21.4 °C,最冷月(1月)和最热月(7月)的平均气温分别为12.6 °C和28 °C,年平均相对湿度为80.3%,年均降水量为1927 mm,80%的降雨量集中在4-9月。针阔叶混交林(以下简称混交林)是我国南亚热带针叶林向地带性常绿阔叶林演替的中间林分类型,为我国南亚热带地区主要森林类型,在鼎湖山主要分布于约海拔300 m。混交林的土壤类型为赤红壤,土层厚40-80 cm,土壤pH值为4.6,表土层有机质含量为4.3%。

1.2 实验设计

2012年5月,通过土壤移位和植物移植的方法,利用海拔梯度产生的温度差在海拔300 m(对照组)和30 m(增温

组)构建模拟针阔叶混交林。在每个海拔选定地点的空旷区域(坡度和坡向一致,约30 m × 30 m)建造3个3 m(长) × 3 m(宽) × 0.8 m(深)的开顶箱(open top chamber, OTC),所有OTC均暴露在自然光和降雨条件下。每个OTC地下部位四周及底部铺上水泥和瓷砖,以防止水或其他元素从周围土壤中横向或垂直转移,顶部和底部各留1个出水孔连接PVC管,用来收集地表水和地下水。土壤按照对应层次(0-20、20-40和40-70 cm)从300 m的混交林收集,分层混匀后按照土壤对应层次进行每个OTC内的土壤填埋。从海拔300 m的混交林中挖取约1年生的6个树种的树苗,驯化后随机种植于OTC内,每个树种6个重复。这6个树种分别是红枝蒲桃(*Syzygium rehderianum*)、短序润楠(*Machilus breviflora*)、红椎(*Castanopsis hystrix*)、木荷(*Schima superba*)、马尾松(*Pinus massoniana*)和山血丹(*Ardisia lindleyana*),这些树种均是常绿树种。在每个OTC中随机布置4个30 cm × 30 cm的塑料凋落物框用于收集凋落物。使用HMP155A温度探头观测大气温度和湿度,OTC中土壤剖面5 cm处的温度每小时自动记录,使用CS616(Campbell Scientific, Lincoln, USA)监测5 cm深度的土壤体积含水量。从2013年5月开始,Campbell Scientific(Logan, UT, USA) CR 1000数据记录器每小时记录一次数据^[15-16]。

1.3 植物凋落物的收集

2018年6和12月分别从每个OTC的4个凋落物框中收集6种树种的凋落物样品,混合成1个分析样品。采集的凋落物带回实验室剪成约0.5 cm × 0.5 cm后分成2份,一份置于烘箱65 °C烘干至恒重,随后研磨过100目筛后用于测定其C、N和P含量;另一份保存在4 °C冰箱内,用于测定凋落物微生物量碳(MBC)、微生物量氮(MBN)、微生物量磷(MBP)以及4种水解酶[磷酸酶(AP)、 β 葡萄糖苷酶(BG)、纤维二糖酶(CBH)、乙酰氨基葡萄糖苷酶(NAG)]和2种氧化酶[过氧化物酶(POD)、多酚氧化酶(PPO)]。

1.4 指标测定方法

凋落物C含量采用重铬酸钾外加热法测定。凋落物N含量采用凯氏定氮法测定。凋落物P含量采用比色法测定。凋落物MBC、MBN和MBP采用氯仿熏蒸浸提法(FE)测定^[17-18]。凋落物分解酶活性使用比色法测定,使用对硝基苯酚(p-NP)的底物衍生物测量酶的活性(Tabatabai 1994)^[19]。

1.5 数据分析和统计分析

采用单因素方差分析检验不同处理间凋落物养分和微生物量以及各种酶活性的差异,采用双因素方差(two-way ANOVA)分析不同处理、季节变化及其相互作用对凋落物分解酶活性、质量及微生物生物量的影响(C、N、P, C:N、C:P、N:P, MBC、MBN、MBP, BG、CBH、NAG、POD和PPO),利用Pearson相关性分析不同因子间的关系,采用Canoco 5.0软件,以酶活性为响应变量,以环境因子为解释变量做冗余分析(RDA),表中数据均为平均值±标准差,数据统计分析的显著性水平设为0.05。

2 结果与分析

2.1 增温对大气温度、土壤温度、土壤体积含水量及凋落物理化性质的影响

2018年1月至12月,增温处理的OTC年平均气温是21.47 °C,对照处理的年平均气温是20.99 °C,增幅为0.48 °C(图1a, $P < 0.05$)。增温和对照的OTC土壤平均温度(0-5 cm)分别为22.26 °C和21.36 °C,增温处理使土壤平均温度升高了

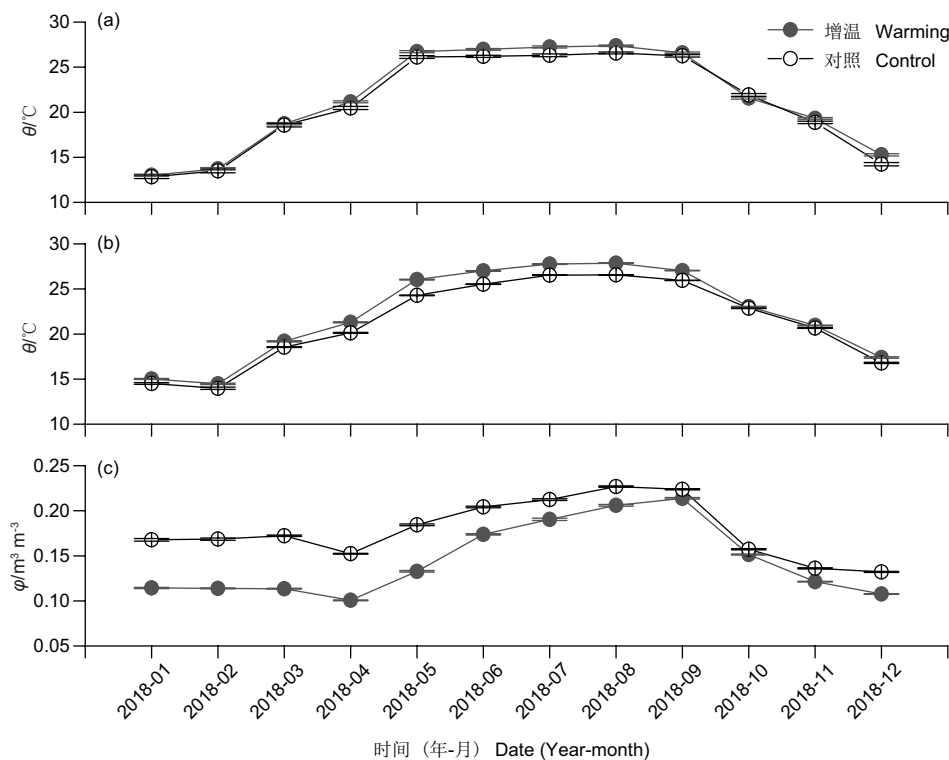


图1 2018年1月至12月对照和增温样地的大气温度(a)、土壤温度(b)和土壤体积含水量(c) at 5 cm depth in the control and warming sites from January 2018 to December 2018.

表1 凋落物基本理化性质

Table 1 Physical and chemical properties of the litter

季节 Season	变量 Variable	C	N	P	C:N	C:P	N:P
湿季 Wet season	对照 Control	535.40 ± 11.99a	10.82 ± 1.72a	0.22 ± 0.01a	50.38 ± 8.63a	2445.07 ± 117.63a	49.61 ± 9.56a
	增温 Warming	526.08 ± 6.28a	9.92 ± 0.82a	0.24 ± 0.02a	53.27 ± 4.16a	2212.18 ± 187.95a	41.52 ± 0.98a
干季 Dry season	对照 Control	492.66 ± 7.58a	8.73 ± 1.22a	0.32 ± 0.06a	57.30 ± 9.00a	1595.57 ± 289.80a	27.83 ± 2.84a
	增温 Warming	496.07 ± 14.94a	6.86 ± 1.60a	0.21 ± 0.07a	74.56 ± 14.81a	2473.82 ± 636.21a	32.98 ± 4.01a

不同小写字母表示在0.05水平上显著差异。
Different lowercase letters indicate significant differences at the 0.05 level.

0.89 °C (图1b, $P < 0.05$)。增温和对照的OTC平均土壤体积含水量(0-5 cm)分别为14.50%和17.82%，增温处理显著降低了土壤体积含水量3.30% (图1c, $P < 0.05$)。

与对照相比，增温对凋落物C、N和P含量及其化学计量比均没有显著影响。在湿季，凋落物C、N含量、C:P和N:P对增温的响应均表现出降低趋势；在干季，增温条件下凋落物N含量、P含量呈降低趋势，而凋落物C:N、C:P和N:P在增温条件下均呈增加趋势(表1)。

2.2 增温对凋落物分解酶活性的影响

单因素方差分析表明，增温条件下4种水解酶AP、BG、CBH和NAG活性在湿季均有降低趋势，其中AP和CBH达到显著水平，酶活性分别降低了36.08%和29.01% ($P < 0.05$)，而在干季AP活性在增温条件下极显著增加(增加了49.9%, $P < 0.01$)，BG、CBH和NAG活性没有表现出明显的季节差异，增温条件下其活性均呈降低趋势，其中BG活性在干季显著降低(降低了21.07%, $P < 0.05$) (图2)。此外，双因素方差分析表明，增温和干湿季节变化交互作用显著影响AP和PPO的活性 ($P < 0.05$)，干湿季节变化极显著影响4种水解酶和2种氧化酶活性，而且季节变化对酶活性的影响大于增温对酶活性

的影响(表2)。

2.3 增温对凋落物微生物生物量的影响

与对照相比，增温对凋落物MBC、MBN和MBP含量均没有显著影响。在湿季，凋落物MBC含量、MBC:MBP以及MBN:MBP对增温的响应表现出降低趋势，凋落物MBN和MBP含量以及MBC:MBN呈增加趋势；而在干季，增温条件下凋落物MBP含量和MBC:MBP呈降低趋势，MBC含量、MBN

表2 增温和干湿季节变化及其交互作用对凋落物分解酶活性影响的方差分析

Table 2 Variance analysis of warming, season and their interactions on enzyme activities of the litter

变量 Variable	增温 Warming		季节 Season		增温×季节 Warming×季节	
	F	P	F	P	F	P
AP	25.083	< 0.001	85.112	< 0.001	148.494	< 0.001
BG	8.050	0.008	75.029	< 0.001	0.948	0.338
CBH	3.446	0.073	23.049	< 0.001	0.520	0.476
NAG	0.297	0.590	85.356	< 0.001	0.116	0.735
PPO	0.987	0.328	97.802	< 0.001	4.198	0.049
POD	0.215	0.646	16.348	< 0.001	0.475	0.496

加粗字体表示在0.05水平上差异显著。
Bold fonts indicate significant differences at the 0.05 level.

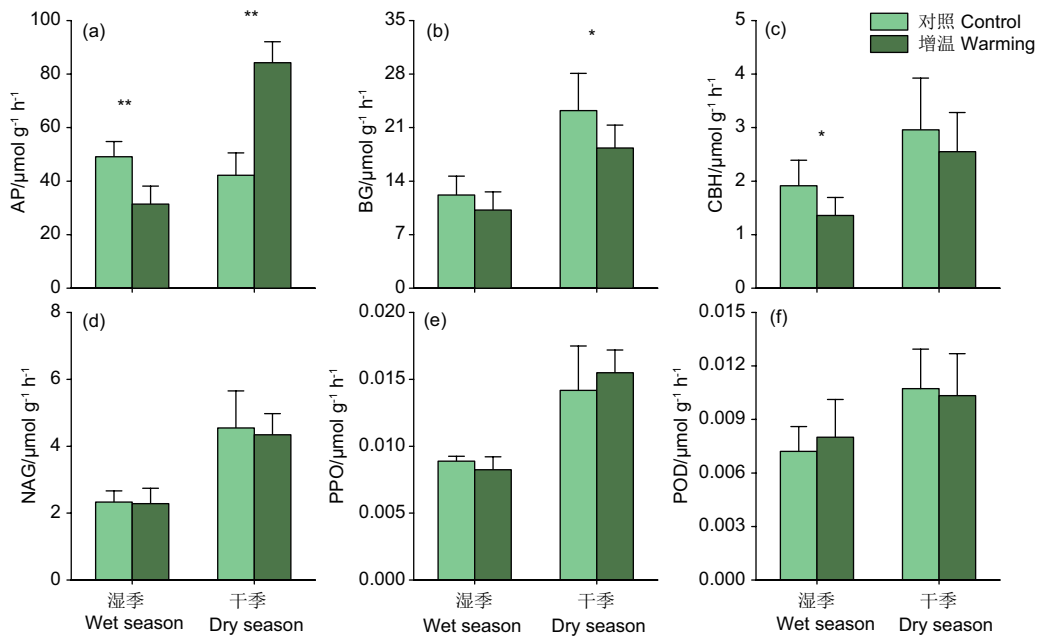


图2 湿季和干季增温对6种凋落物酶活性(以p-NP计,干土)的影响。AP: 磷酸酶; BG: β 葡萄糖苷酶; CBH: 纤维二糖酶; NAG: 乙酰氨基葡萄糖苷酶; PPO: 多酚氧化酶; POD: 过氧化物酶。*表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

Fig. 2 Effects of warming on six enzyme activities (p-NP, in dry soil) of litters in the wet and dry seasons. AP: Acid phosphatase; BG: β -Glucosidase; CBH: Cellobiohydrolase; NAG: β -1,4-N-Acetylglucosaminidase; PPO: Polyphenol oxidase; POD: Peroxidase. * indicate significant differences between treatments ($P < 0.05$).

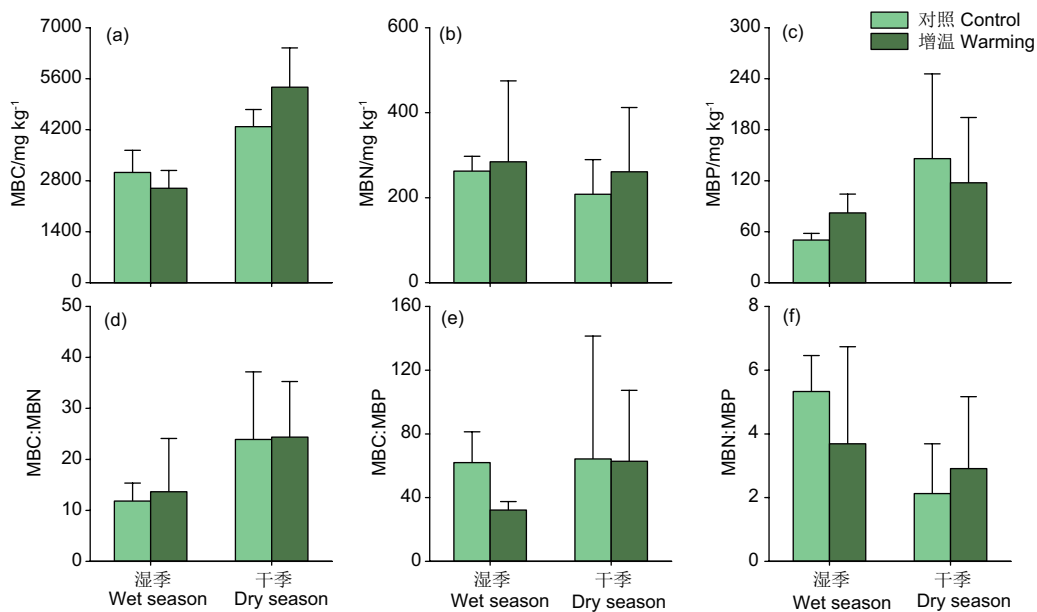


图3 湿季和干季增温对凋落物微生物生物量C、N、P及其化学计量的影响。MBC: 微生物生物量碳; MBN: 微生物生物量氮; MBP: 微生物生物量磷。

Fig. 3 Effects of warming on litter microbial biomass C, N, P and their stoichiometry in wet and dry seasons. MBC: Microbial biomass carbon; MBN: Microbial biomass nitrogen; MBP: Microbial biomass phosphorus.

含量、MBC:MBN以及MBN:MBP在增温条件下均呈增加趋势(图3)。此外,双因素方差分析表明,增温对凋落物质量、微生物生物量及其化学计量比均没有影响,干湿季节变化显著影响凋落物C、N含量和凋落物C:N、N:P以及凋落物MBC,而增温和干湿季交互作用显著影响凋落物C:P,但对凋落物微生物生物量没有显著影响(表3)。

2.4 凋落物质量、凋落物微生物生物量与酶活性的相关关系

对凋落物质量和6种酶活性进行相关分析,从表3可以看出凋落物C含量与BG、NAG和PPO显著负相关,凋落物N含

量与AP显著负相关,凋落物P含量与POD显著正相关;凋落物C:N与AP显著正相关,凋落物C:P与POD显著负相关,凋落物N:P与BG、CBH、NAG和PPO显著负相关。对凋落物微生物生物量和6种酶活性进行相关分析,发现MBC与AP、BG、CBH、NAG和PPO显著正相关,MBN与6种酶无显著相关关系,MBP与BG、CBH和POD显著正相关;MBN:MBP与POD显著负相关(表4)。

冗余分析(RDA)表明所有影响酶活性的环境因子变量中,MBC和N:P与凋落物分解酶显著相关,这2个环境因子是影响凋落物分解酶活性的主导因子。由图4可知,RDA第1轴和

表3 增温和季节变化及其两者交互作用对凋落物和微生物生物量C、N、P及其化学计量比影响的方差分析
Table 3 Variance analysis of warming, season and their interactions on litter and microbial biomass C, N, P and their stoichiometric ratios

参数 Parameter	增温 Warming		季节 Season		增温×季节 Warming×season	
	F	P	F	P	F	P
C	0.227	0.647	34.230	0.000	1.047	0.336
N	2.986	0.122	10.354	0.012	0.360	0.565
P	2.345	0.164	1.610	0.240	5.031	0.055
C:N	3.109	0.116	6.086	0.039	1.582	0.244
C:P	2.323	0.166	1.927	0.202	6.886	0.030
N:P	0.224	0.649	23.689	0.001	4.514	0.066
MBC	0.640	0.447	24.561	0.001	3.509	0.098
MBN	0.253	0.628	0.275	0.614	0.044	0.839
MBP	0.002	0.963	3.160	0.113	0.666	0.438
MBC:MBN	0.037	0.852	3.738	0.089	0.014	0.908
MBC:MBP	0.350	0.570	0.393	0.548	0.289	0.605
MBN:MBP	0.122	0.736	2.633	0.143	0.977	0.352

加粗字体表示在0.05水平上差异显著。

Bold fonts indicate significant differences at the 0.05 level.

表4 凋落物C、N、P与微生物生物量C、N、P及其化学计量与6种凋落物分解酶的相关关系

Table 4 Correlations among litter C, N, P and microbial biomass C, N, P and their stoichiometry and six litter enzymes

参数 Parameter	AP	BG	CBH	NAG	PPO	POD
C	-0.357	-0.694*	-0.538	-0.762**	-0.817*	-0.575
N	-0.605*	-0.452	-0.354	-0.497	-0.536	-0.182
P	-0.325	0.556	0.543	0.543	0.349	0.606*
C:N	0.698*	0.329	0.249	0.350	0.449	0.050
C:P	0.370	-0.483	-0.439	-0.471	-0.272	-0.583*
N:P	-0.231	-0.767**	-0.661*	-0.789**	-0.678*	-0.610*
MBC	0.772**	0.643*	0.590*	0.641*	0.727**	0.434
MBN	0.016	-0.100	-0.114	-0.253	0.038	-0.084
MBP	0.139	0.703*	0.620*	0.560	0.552	0.683*
MBC:MBN	0.319	0.319	0.299	0.498	0.283	0.244
MBC:MBP	0.205	-0.028	-0.044	0.077	0.058	-0.285
MBN:MBP	-0.141	-0.555	-0.485	-0.553	-0.332	-0.616*

*表示处理间差异显著 (P < 0.05)。

* indicate significant differences between the treatments (P < 0.05).

第2轴分别解释了变量的73.50%和4.70%，MBC对凋落物分解酶的影响最大，解释了凋落物分解酶活性变化的58.10%，其次是凋落物N:P，解释了凋落物分解酶活性变化的14.40%。

3 讨论

3.1 增温对南亚热带混交林凋落物分解酶活性的影响

凋落物分解酶活性的高低可以决定凋落物分解的快慢，能够反映生态环境的敏感变化。凋落物分解酶活性受温度和水分等的影响^[20-21]。在一定范围内，微生物活性和酶活性随着温度和湿度的增加而增加^[22]。以往研究表明微生物活性和微生物胞外酶活性对温度和湿度的变化比其对养分更敏感^[23-24]。此外，由于酶活性还与凋落物养分和微生物特性等密切相关^[25-28]，温度升高会逐渐降低底物的利用率，随后会抑制微生物对相关养分的获取，进而降低酶活性^[29]。本研究中，凋落物AP、BG和CBH活性受到增温的显著影响，其中干季凋落物AP活性在增温条件下显著增加(图2)，可能是增温刺激微生物合成更多的酶，凋落物分解效率增加以维持足够的营养供应水平^[20, 30]。增温条件下凋落物BG活性降低(图2)，推测原因是由于温度升高造成凋落物养分发生变化，使C可用性

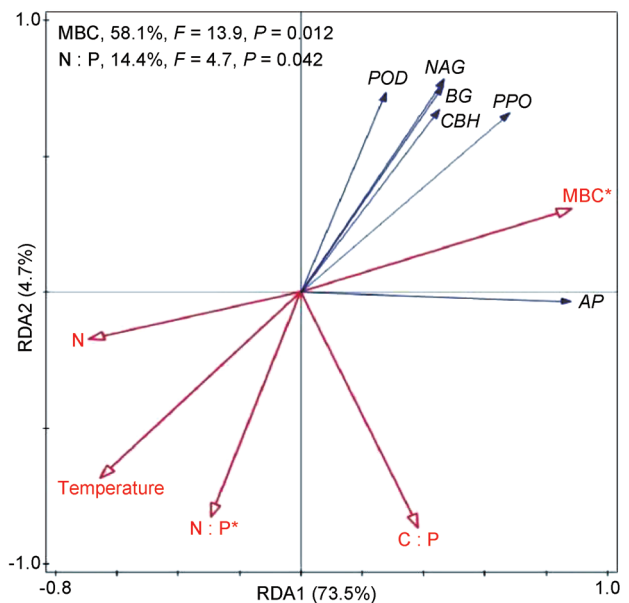


图4 环境因子与凋落物分解酶活性的冗余分析。*表示处理间差异显著 (P < 0.05)。

Fig. 4 Redundant analysis of environmental factors and litter decomposition enzyme activity. * indicate significant differences between the treatments (P < 0.05).

超过N可用性，从而导致BG活性下降^[31]。从表4可以看出碳获取酶BG、CBH活性与凋落物MBC显著正相关(表4)，湿季增温条件下凋落物MBC含量降低，凋落物分解酶活性也可能随之降低。研究表明碳获取酶的活性对增温的响应与微生物生物量呈正相关^[29]，酶活性降低也可能是增温降低了凋落物中真菌与细菌的相对丰度比^[31]，因为细菌和真菌与微生物生物量碳氮有很强的相关性，其相对丰度比在粗略水平上可以看作微生物碳氮比^[32]。

研究发现凋落物分解酶活性对增温的响应受到季节变化的影响。凋落物质量和微生物生物量受干湿季的影响显著，而酶活性与凋落物质量和微生物特性等密切相关，因此增温条件下酶活性也可能会出现季节变化^[33]。南亚热带地区在干、湿季节降雨量差异明显，因而可能直接影响凋落物层水分含量，水分改变又会直接影响微生物活性和微生物胞外酶活性^[34]。总体来看，与湿季相比，6种凋落物分解酶在干季的活性更高，这与Baldrian等(2013)的研究结果^[35]相反，可能是由于湿季降雨量的显著增加，一定程度上抑制了微生物的活性，从而使酶的产生减少。

AP是唯一在增温的响应中表现出特异性显著变化的酶，不仅受增温的显著影响，而且表现出明显的季节差异。AP活性在湿季显著降低了36.08% (P < 0.05)，而干季活性极显著增加了49.9% (P < 0.01)，干季采样于12月份，此时温度在一年中处于较低水平，胞外酶在较低温度下降解底物的效率较低^[36]，增温可能会促进微生物增加酶的产生来弥补干季酶效率的下降^[37]，也可能是增温引起的土壤水分降低刺激微生物分泌酸性磷酸酶，以补偿磷在较干旱土壤中的扩散限制^[38]。此外，亚热带森林的土壤一般高度酸化，阳离子含量低，再加上高度风化以及磷经常会和铁或铝的氧化物络合形成闭态的磷而不能被植物所利用，植物和土壤磷含量一般较低^[17]，微生物会向外分泌磷酸酶促进其获取磷，因此磷缺乏生态系统的土壤和凋落物往往具有较高的磷酸酶活性^[39-40]。

研究样地位于南亚热带地区，干湿季分明，温度和降雨差

异显著, 湿季比干季温度高12 °C左右, 此外80%的降雨量集中在湿季, 干湿季节变化引起的水分和温度差异显著影响凋落物C、N、C:N和MBC, 而增温对凋落物质量和微生物生物量没有显著影响, 酶活性与凋落物质量和微生物特性等密切相关, 因而酶活性受干湿季变化的影响可能更为明显. RDA分析结果显示MBC和N:P是影响南亚热带混交林凋落物分解酶活性的关键因子, 表明凋落物分解酶活性的变化是由生物化学过程和微生物过程共同作用的结果. 由表4可知, 4种水解酶与PPO均与MBC呈显著正相关关系, 说明微生物生物量的变化可能是引起该地区凋落物层分解酶活性变化的主要原因. 贾艳艳等(2017)研究发现微生物生物量和酶活性之间存在显著正相关关系^[41], 而王一等(2017)发现酶活性与MBC呈负相关关系^[33], You等(2014)研究发现MBC正向调控碳水解酶活性, 负向影响碳氧化酶活性^[42]. 微生物生物量与酶活性具有密不可分的联系, 在一定程度上, 酶的来源和活性由微生物的

种类和数量决定, 酶主要来源于微生物和动植物残体, 凋落物层的腐殖质养分含量充足, 能够提供微生物生长和产生酶所需的营养物质^[43].

4 结论

本研究发现干湿季节变化对凋落物分解酶的影响大于增温效应, 与传统研究不同; 本研究中干季的6种酶活高于湿季, 这主要与干季MBC高于湿季有关. 此外, 与湿季相比, 干季较高的凋落物C:N和较低的凋落物N含量可能与凋落物质量或凋落物含水率有关, 这说明凋落物在干季仍潜在维持较高的分解速率, 有利于凋落物养分归还土壤从而促进养分循环. 本研究仅仅分析了一年的干、湿季凋落物分解酶对增温的响应, 今后还需要进行更加长期的观测, 以深入探究全球气候变暖条件下凋落物的生物地球化学循环过程.

参考文献 [References]

- 1 丁一汇, 王会军. 近百年中国气候变化科学问题的新认识[J]. 科学通报, 2016, **61** (10): 1029-1041 [Ding YH, Wang HJ. Newly acquired knowledge on the scientific issues related to climate change over the recent 100 years in China [J]. *Chin Sci Bull*, 2016, **61** (10): 1029-1041]
- 2 Masson-Delmotte V, Zhai P, Pörtner HO, Roberts D, Skea J, Shukla PR, Pirani A, Moufouma-Okia W, Péan C, Pidcock R, Connors S, Matthews JBR, Chen Y, Zhou X, Gomis MI, Lonnoy E, Maycock T, Tignor M, Waterfield T. Global warming of 1.5 °C. An IPCC special report on the impacts of global warming of 1.5 °C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty [C]/IPCC. Summary for Policymakers. Cambridge: Cambridge University Press, 2018
- 3 Yang HJ, Wu MY, Liu WX, Zhang Z, Zhang NL, Wan SQ. Community structure and composition in response to climate change in a temperate steppe [J]. *Glob Chang Biol*, 2011, **17** (1): 452-465
- 4 Oreskes N. The scientific consensus on climate change [J]. *Science*, 2004, **306** (5702): 1686-1686
- 5 Peng SL, Liu Q. The dynamics of forest litter and its responses to global warming [J]. *Acta Ecol Sin*, 2002, **22** (9): 1534-1544
- 6 Chen H, Mark EH, Tian HQ. Effects of global change on litter decomposition in terrestrial ecosystems [J]. *Acta Ecol Sin*, 2001, **21** (9): 1549-1563
- 7 Sayer EJ. Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems [J]. *Biol Rev*, 2006, **81**: 1-31
- 8 王晖, 莫江明, 薛璟花, 方运霆, 李炯. 氮沉降增加对森林凋落物分解酶活性的影响[J]. 热带亚热带植物学报, 2006, **14** (6): 539-546 [Wang H, Mo JM, Xue JH, Fang YT, Li J. Effects of elevated Nitrogen deposition on the activities of enzymes in forest litter decomposition [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2006, **14** (6): 539-546]
- 9 葛晓敏, 吴麟, 唐罗忠. 森林凋落物分解与酶的相互关系研究进展[J]. 世界林业研究, 2013, **26** (1): 44-47 [Ge XM, Wu L, Tang LZ. Review on research progress of relationships between enzyme and litter decomposition [J]. *World For Res*, 2013, **26** (1): 44-47]
- 10 杨林. 凋落物分解中酶活性影响因素研究[J]. 生物化工, 2020, **6** (5): 151-153 [Yang L. Enzyme activity in litter decomposition [J]. *Biol Chem Eng*, 2020, **6** (5): 151-153]
- 11 冯瑞芳, 刘伟伟, 郭可馨, 蓝丽英, 谌亚, 刘静如, 谭波. 土壤节肢动物对箭竹凋落叶分解过程中酶活性的影响[J]. 生态学杂志, 2020, **39** (6): 775-785 [Feng RF, Liu YW, Guo KX, Lan LY, Chen Y, Liu JR, Tan B. Effects of soil arthropod on enzyme activities during leaf litter decomposition of bamboo (*Fargesia spathacea*) [J]. *Chin J Ecol*, 2020, **39** (3): 775-785]
- 12 葛晓敏, 肖文发, 曾立雄, 黄志霖, 周本智. 三峡库区马尾松林土壤-凋落物层酶活性对凋落物分解的影响[J]. 生态学报, 2014, **34** (9): 2228-2237 [Ge XG, Xiao WF, Zeng LX, Huang ZL, Zhou BZ. Effect of soil-litter layer enzyme activities on litter decomposition in *Pinus massoniana* plantation in Three Gorges Reservoir Area [J]. *Acta Ecol Sin*, 2014, **34** (9): 2228-2237]
- 13 陈哲. 果园凋落物分解对土壤生态酶化学计量特征的影响[D]. 武汉: 华中农业大学, 2019 [Chen Z. Effects of orchard litter decomposition on the stoichiometry characteristics of soil eco-enzymes [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2019]
- 14 刘双娥. 模拟增温对木荷和短序润楠凋落物分解的影响[D]. 北京: 中国科学院大学, 2016 [Liu SE. Effects of simulated warming on *Schima superba* and *Machilus breviflora* litter decomposition [D]. Beijing: Chinese Academy of Sciences, 2016]
- 15 刘菊秀, 李跃林, 刘世忠, 李义勇, 褚国伟, 孟泽, 张德强. 气温上升对模拟森林生态系统影响实验的介绍[J]. 植物生态学报, 2013, **37** (6): 558-565 [Liu JX, Li YL, Liu SZ, Li YY, Chu GW, Meng Z, Zhang DQ. An introduction to an experimental design for studying effects of air temperature rise on model forest ecosystems [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2013, **37** (6): 558-565]
- 16 Li YY, Zhou GY, Liu JX. Different growth and physiological responses of six subtropical tree species to warming [J]. *Front Plant Sci*, 2017, **8**: 1511

- 17 刘蕾. 氮磷添加对鼎湖山森林土壤微生物的影响[D]. 北京: 中国科学院大学, 2011 [Liu L. Responses of soil microbes to the experimental N and P additions in Dinghushan forests [D]. Beijing: Chinese Academy of Sciences, 2011]
- 18 张鹏, 田兴军, 何兴兵, 宋富强, 任利利. 亚热带森林凋落物层土壤酶活性的季节动态[J]. 生态环境学报, 2007, **16** (3): 1024-1029 [Zhang P, Tian XJ, He XB, Song FQ, Ren LL. Enzyme activities in litter, fragmentation and humus layers of subtropical forests [J]. *Ecol Environ*, 2007, **16** (3): 1024-1029]
- 19 Lie ZY, Lin W, Huang WJ, Fang X, Huang CM, Wu T, Chu GW, Liu SZ, Meng Z, Zhou GY, Liu JX. Warming changes soil N and P supplies in model tropical forests [J]. *Biol Fertil Soils*, 2019, **55**: 751-763
- 20 Sardans J, Penuelas J, Estiarte M. Changes in soil enzymes related to C and N cycle and in soil C and N content under prolonged warming and drought in a Mediterranean shrubland [J]. *Appl Soil Ecol*, 2008, **39**: 223-235
- 21 Xu ZF, Hu R, Xiong P, Wan CA, Cao G, Liu Q. Initial soil responses to experimental warming in two contrasting forest ecosystems, Eastern Tibetan Plateau, China: nutrient availabilities, microbial properties and enzyme activities [J]. *Appl Soil Ecol*, 2010, **46**: 291-299
- 22 Kivlin SN, Treseder KK. Soil extracellular enzyme activities correspond with abiotic factors more than fungal community composition [J]. *Biogeochemistry*, 2014, **117** (1): 23-37
- 23 Serna-Chavez HM, Fierer N, van Bodegom PM. Global drivers and patterns of microbial abundance in soil [J]. *Glob Ecol Biogeogr*, 2013, **22**: 1162-1172
- 24 Suseela, V, Tharayil, N, Xing, BS, Dukes, JS. Labile compounds in plant litter reduce the sensitivity of decomposition to warming and altered precipitation [J]. *New Phytol*, 2013, **200**: 122-133
- 25 Stone MM, Weiss MS, Goodale CL, Adams MB, Fernandez IJ, German DP, Allison SD. Temperature sensitivity of soil enzyme kinetics under N fertilization in two temperate forests [J]. *Glob Chang Biol*, 2012, **18**: 1173-1184
- 26 Zhou XQ, Chen CR, Wang YF, Xu ZH, Han HYH, Li LH, Wan SQ. Warming and increased precipitation have differential effects on soil extracellular enzyme activities in a temperate grassland [J]. *Sci Total Environ*, 2013, **444**: 552-558
- 27 Wallenstein MD, McMahon SK, Schimel JP. Seasonal variation in enzyme activities and temperature sensitivities in Arctic tundra soils [J]. *Glob Chang Biol*, 2009, **15**: 1631-1639
- 28 Stark S, Mannisto MK, Eskelinen A. Nutrient availability and pH jointly constrain microbial extracellular enzyme activities in nutrient-poor tundra soils [J]. *Plant Soil*, 2014, **383**: 373-385
- 29 Meng C, Tian DS, Zeng H, Li ZL, Chen HYH, Niu SL. Global meta-analysis on the responses of soil extracellular enzyme activities to warming [J]. *Sci Total Environ*, 2020, **705**: 135992
- 30 Sardans J, Penuelas J, Estiarte M. Changes in soil enzymes related to C and N cycle and in soil C and N content under prolonged warming and drought in a Mediterranean shrubland [J]. *Appl Soil Ecol*, 2008, **39**: 223-235
- 31 McDaniel MD, Kaye JP, Kaye MW. Increased temperature and precipitation had limited effects on soil extracellular enzyme activities in a post-harvest forest [J]. *Soil Biol Biochem*, 2013, **56**: 90-98
- 32 Yao H, Bowman D, Shi W. Seasonal variations of soil microbial biomass and activity in warm-and cool-season turfgrass systems [J]. *Soil Biol Biochem*, 2011, **43** (7): 1536-1543
- 33 王一, 刘彦春, 刘世荣. 暖温带森林土壤酶活性对增温的响应及其环境解析[J]. 林业科学研究, 2017, **30** (1): 117-124 [Wang Y, Liu YC, Liu SR. Response of soil enzyme activities to soil warming and explanation of environmental factors in warm -temperate oak forest [J]. *For Res*, 2017, **30** (1): 117-124]
- 34 Ren CJ, Zhao FZ, Shi Z, Chen J, Han XH, Yang GH, Feng YZ, Ren GX. Differential responses of soil microbial biomass and carbon-degrading enzyme activities to altered precipitation [J]. *Soil Biol Biochem*, 2017, **115**: 1-10
- 35 Baldrian P, Šnajdr J, Merhautová V, Dobiášová P, Cajthaml T, Valášková V. Responses of the extracellular enzyme activities in hardwood forest to soil temperature and seasonality and the potential effects of climate change [J]. *Soil Biol Biochem*, 2013, **56**: 60-68
- 36 Koch O, Tscherko D, Kandeler E. Temperature sensitivity of microbial respiration, nitrogen mineralization, and potential soil enzyme activities in organic alpine soils [J]. *Glob Biogeochem Cycle*, 2007, **21** (4): GB4017
- 37 Bell TH, Klironomos JN, Henry HAL. Seasonal response of extracellular enzyme activity and microbial biomass to warming and nitrogen addition [J]. *Soil Sci Soc Am J*, 2010, **74**: 820-828
- 38 Allison, SD, Wallenstein, MD, Bradford, MA. Soil-carbon response to warming dependent on microbial physiology [J]. *Nat Geosci*, 2010, **3**: 336-340
- 39 Sardans J, Peñuelas J, Estiarte M. Warming and drought alter soil phosphatase activity and soil P availability in a Mediterranean shrubland [J]. *Plant Soil*, 2006, **289** (1-2): 227-238
- 40 Huang W, Liu J, Zhou G, Zhang D, Deng Q. Effects of precipitation on soil acid phosphatase activity in three successional forests in southern China [J]. *Biogeosciences*, 2011, **8**: 1901-1910
- 41 贾艳艳, 杜小凤, 王伟中, 孔祥仕, 田兴军. 钠添加对亚热带森林凋落物分解及其微生物活性的影响[J]. 东北林业大学学报, 2017, **45** (11): 39-44 [Jia YY, Du XF, Wang WZ, Kong XS, Tian XJ. Effects of sodium addition on litter decomposition and soil microbial activities in subtropical forests [J]. *J NE For Univ*, 2017, **45** (11): 39-44]
- 42 You YM, Wang J, Huang XM, Tang ZX, Liu SR, Sun OJ. Relating microbial community structure to functioning in forest soil organic carbon transformation and turnover [J]. *Ecol Evol*, 2014, **4** (5): 633-647
- 43 张雅茜, 方晰, 洗应男, 王振鹏, 项文化. 亚热带区4种林地土壤微生物量碳氮磷及酶活性特征[J]. 生态学报, 2019, **39** (14): 5326-5338 [Zhang YQ, Fang X, Xian YN, Wang ZP, Xiang WH. Characteristics of soil microbial biomass carbon, nitrogen, phosphorus and enzyme activity in four subtropical forests [J]. *Acta Ecol Sin*, 2019, **39** (14): 5326-5338]