

DOI:10.13275/j.cnki.lykxyj.2020.06.021

# 滇东南典型常绿阔叶林土壤酶活性的 海拔梯度特征

李 聪<sup>1</sup>, 吕晶花<sup>1</sup>, 陆 梅<sup>1\*</sup>, 任玉连<sup>3</sup>, 杜 凡<sup>2</sup>,  
陶 海<sup>1</sup>, 杨罗平<sup>1</sup>, 王东旭<sup>1</sup>

(1. 西南林业大学生态与环境学院, 云南 昆明 650224; 2. 西南林业大学林学院, 云南 昆明 650224;  
3. 贵州大学生命科学学院, 贵州 贵阳 550025)

**摘要:** [目的] 探究滇东南文山国家级自然保护区土壤酶活性沿海拔的变化规律, 为理解“海拔-水热-植被-土壤”间相互耦合对土壤酶活性影响的过程与机制提供数据支撑。[方法] 以不同海拔典型植被类型(亚热带季风常绿阔叶林、半湿润常绿阔叶林及湿性常绿阔叶林)为研究对象, 研究不同森林类型土壤酶活性沿海拔及土层变化特征, 采用前向选择法、蒙特卡洛检验与冗余分析, 分析水热、植被及土壤理化性质沿海拔梯度变化对土壤酶活性的影响。[结果] (1) 土壤酶活性随海拔升高呈显著不同的变化规律 ( $P < 0.05$ ), 土壤过氧化氢酶、脲酶和蔗糖酶的活性呈增加趋势, 而土壤酸性磷酸酶活性呈先下降后上升的趋势。随着土层深度增加, 土壤酶活性均逐渐降低; (2) 水热条件、植物多样性及土壤理化性质沿海拔梯度呈显著不同的变化规律。年均降水量随海拔升高呈增加趋势, 植物多样性、年均气温和土壤温度呈下降趋势。随着海拔升高, 土壤含水量、总有机碳、全氮、全钾、速效氮和速效钾含量呈上升趋势, 土壤全磷和速效磷呈先下降后上升趋势, 土壤容重和 pH 呈降低趋势; 随着土层深度增加, 土壤含水量、总有机碳、全氮、全磷、全钾、速效氮、速效磷和速效钾含量呈降低趋势, 而土壤容重和 pH 呈上升趋势; (3) 冗余分析表明, 水热条件、植物及土壤理化性质与土壤酶活性有不同程度的相关性, 其对土壤酶活性变化的重要性大小排序为: 总有机碳 > 全氮 > 容重 > 速效钾 > pH > 含水量 > 速效氮 > 全钾 > 有效磷 > 全磷 > Pielou 指数 > 年均降水量 > 年均气温 > 土壤温度 > Simpson 指数 > Margalef index 指数 > Shannon-Wiener 指数。[结论] 海拔梯度变化引起文山国家级自然保护区内水热条件、植物多样性及土壤理化性质的显著改变, 进而调控森林土壤酶活性沿海拔及土层垂直分布的变化, 其中, 土壤含水量、pH、容重、总有机碳及氮、磷、钾均能较好地解释土壤酶活性的海拔梯度差异。

**关键词:** 海拔梯度; 土壤酶活性; 冗余分析; 环境因子; 文山国家级自然保护区

**中图分类号:** S718.5; S714

**文献标志码:** A

**文章编号:** 1001-1498(2020)06-0170-10

土壤酶是一类主要来源于土壤中动植物体、微生物体的细胞分泌物释放的生物催化剂<sup>[1]</sup>, 它不仅在土壤养分循环及能量代谢方面扮演重要的角色, 而且是评价土壤肥力、土壤质量和健康状况的一个

重要生物学指标<sup>[2]</sup>。土壤酶活性的时空变化受植被类型<sup>[3]</sup>、土壤生物<sup>[4]</sup>、土壤水热条件<sup>[5]</sup>及土壤养分<sup>[6]</sup>等生物与非生物因素的共同调控。研究表明, 海拔变化会引起区域小气候、植被群落和土壤理化

收稿日期: 2020-05-03 修回日期: 2020-09-10

基金项目: 国家自然科学基金地区科学基金项目“氮沉降增加对纳帕海退化草甸蚂蚁巢穴碳排放的影响机制”(42067011); 云南省应用基础研究面上项目“氮沉降对纳帕海高原不同退化草甸土壤 CO<sub>2</sub> 排放的影响”(202001AT070113); 云南省应用基础研究面上项目“高原湿地纳帕海不同水位梯度土壤微生物特性研究”(2013FB053); 西南林业大学博士启动基金“高原湿地纳帕海不同退化阶段土壤细菌特征研究”(111901); 西畴县高等植物与植被类型多样性调查与评估(2166095); 云南省高校优势特色重点学科(05000511311)

\* 通讯作者: 陆梅, 女, 博士, 副教授. 主要研究方向: 湿地生态及土壤微生物生态. 电话: 15825291001. E-mail: lumeizx@126.com

性质等环境因子的梯度效应, 进而显著影响土壤酶活性<sup>[7-8]</sup>。任玉连等<sup>[9]</sup>研究发现, 随着海拔梯度变化, 植物群落组成、凋落物性质、微气候及土壤理化性质等环境因子均发生相应改变。姚兰等<sup>[10]</sup>认为, 森林植被类型能够直接或间接地改变土壤活性有机碳/氮组分及含量, 从而显著影响土壤酶活性。因此, 土壤酶活性能够对海拔引起的气候、植被类型和土壤理化性质等环境因子变化做出响应。然而, 调控不同区域土壤酶活性的主导因子可能存在一定差异性, 使土壤酶活性对微气候、植被与土壤沿海拔梯度变化的响应存在地区差异。因此, 开展不同地理区域森林土壤酶活性的海拔梯度变化及影响机制研究, 不仅有助于理解环境因子变化对森林土壤酶活性及土壤生态学过程的作用机制, 而且有助于探明森林土壤对全球变化响应的大小、方向与过程。

云南文山国家级自然保护区地处典型南亚热带季风气候区, 森林植被群落结构随海拔升高变化明显, 且不同海拔植被带的水热条件、群落多样性及土壤理化性质存在显著的空间异质性, 是研究亚热带不同海拔梯度森林植被与土壤相互作用的理想场地。因此, 本研究选择文山自然保护区3个不同海拔的典型植被类型(亚热带季风常绿阔叶林、半湿润常绿阔叶林和湿性常绿阔叶林)为研究对象, 研究土壤酶活性随海拔变化的规律及其影响因素, 进

而阐明土壤酶活性对海拔高度变化的响应特征, 为理解该保护区不同海拔“水热-植被-土壤”之间相互作用对土壤酶活性影响的生态学过程及机制提供理论与数据支撑。

## 1 研究区概况

文山国家级自然保护区(23°21'00"~23°24'00" N, 104°41'00"~104°41'00" E)地处滇东南低纬度高原, 属中山山原地貌。该区位于南亚热带季风湿润气候区, 具气温高、雨量多及湿度大等特点。保护区地势起伏平缓, 相对高差 683 m。年均温差沿海拔升高由 21.1℃ 降至 12.4℃, 年均降水量由 1 050 mm 增至 1 630 mm, 沿海拔自下而上形成了亚热带季风常绿阔叶林、半湿润常绿阔叶林、湿性常绿阔叶林、苔藓常绿阔叶林及山顶苔藓矮林的天然植被垂直分布景观和森林生态系统<sup>[11]</sup>。

## 2 研究方法

### 2.1 样地设置

选取文山自然保护区内3个不同海拔的典型植被带, 即亚热带季风常绿阔叶林(ME)、半湿润常绿阔叶林(SE)和湿性常绿阔叶林(HE)。每个植被带随机布设3个重复样地, 样地大小 30 m × 30 m (间距约 > 200 m)。样地基本情况详见表 1。

表 1 样地基本情况

Table 1 The basic situation of the sample plots

植被 Vegetation	海拔 Altitude/m	纬度(N) Latitude	经度(E) Longitude	优势植物 Dominant plant	郁闭度 Canopy density	土壤类型 Soil type
ME	1 480	23°21'51"	104°46'23"	窄叶锥( <i>Castanopsis choboensis</i> Hickel et A. Camus)、滇润楠( <i>Machilus nanmu</i> (Oliver)Hemsley)、瓦山锥( <i>Castanopsis ceratocantha</i> Rehd. et Wils.)、罗浮锥( <i>Castanopsis fabri</i> Hance)、截果石栎( <i>Lithocarpus truncatus</i> (King ex J. D. Hooker) Rehder et E. H. Wilson)	0.75	黄红壤 Yellow-red soil
SE	1 660	23°22'27"	104°42'35"	木荷( <i>Schima superba</i> Gardn. et Champ.)、方竹( <i>Chimonobambusa quadrangularis</i> (Fenzi)Makino)青冈( <i>Cyclobalanopsis glauca</i> (Thunberg) Oersted)	0.85	黄壤 Yellow soil
HE	1 760	23°21'3"	104°41'25"	栎类( <i>Quercus</i> Linn.)、玉山竹( <i>Yushania niitakayamensis</i> (Hayata) Keng f.)	0.95	黄壤 Yellow soil

注: ME = 亚热带季风常绿阔叶林, SE = 半湿润常绿阔叶林, HE = 湿性常绿阔叶林, 图1、表2、3相同。

Notes: ME = Subtropical monsoon evergreen broad-leaved forest, SE = Sub-humid evergreen broad-leaved forest, HE = Humid evergreen broad-leaved forest, the same as figure1, table2 and table3.

2018年10月, 按照上述每个植被类型的3个重复样地, 在每个样地中采用对角线法选取3个1 m × 1 m 取样点, 除去地表覆盖的凋落物, 挖掘宽 1 m、深 0.8 m 的土壤剖面, 沿土层自上而下分

层采样(0~10、10~20、20~30、30~40、40~50cm), 剔除石砾、根系等杂物后, 用四分法取适量土壤装入无菌自封袋中, 低温带回实验室。将各土壤样品进行如下处理: 约 200 g 用于土壤含水量测定; 约

1 kg 冷藏于冰箱中, 于 2 周内测定土壤酶活性; 约 1 kg 置于室内自然风干、磨细过筛, 用于测定土壤基本性质。各植被带内 3 个重复样方测定的均值作为各植被类型土壤酶活性和理化性质指标。

## 2.2 土壤理化指标测定

气温与降水量数据来源于《云南文山自然保护区综合科学考察报告》<sup>[11]</sup>。土壤理化指标测定参照中华人民共和国土壤检测方法林业行业系列标准<sup>[12]</sup>。土壤含水量采用烘干法; 土壤容重采用环刀法; 土壤 pH 值采用(水土比 1:2.5)电位法; 总有机碳采用重铬酸钾氧化-外加热法; 全氮采用半微量凯氏定氮法; 土壤全磷采用酸溶-钼锑抗比色法; 速效磷采用氟化铵-盐酸浸提比色法; 速效氮采用碱解-扩散法; 全钾采用碱溶-火焰光度计法; 速效钾采用乙酸铵浸提-火焰光度计法。每个土壤样品至少重复测定 3 次, 取平均值。土壤温度采用地温计测定。

## 2.3 土壤酶活性测定

土壤酶活性测定方法参照《土壤酶及其研究方法》<sup>[13]</sup>。过氧化氢酶(Cat)采用  $\text{KMnO}_4$  滴定法, 以  $1 \text{ g} \cdot \text{h}^{-1}$  土壤消耗  $0.1 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ KMnO}_4$  的毫升数表示  $\text{H}_2\text{O}_2$  酶活性; 脲酶(Ure)采用苯酚-次氯酸钠比色法, 以培养 1 d 后 1 g 土壤中生成  $\text{NH}_3\text{-N}$  的毫克数表示脲酶活性; 蔗糖酶(Suc)采用 3, 5-二硝基水杨酸比色法, 以培养 1 d 后 1 g 土壤中生成葡萄糖的毫克数表示蔗糖酶活性; 酸性磷酸酶(Acp)采用磷酸苯二钠比色法, 以  $1 \text{ g} \cdot \text{h}^{-1}$  土壤中释放的酚毫克数表示磷酸酶活性。每个土壤样品至少测定 3 次, 取平均值。

## 2.4 植物多样性

植被多样性指数采用如下测度<sup>[14]</sup>, 其计算公式

如下:

Margalef 丰富度指数 ( $R$ ):  $R = (S - 1)/\ln N$

Shannon-Wiener 多样性指数 ( $H$ ):

$$H = -\sum(P_i \ln P_i)$$

Simpson 多样性指数 ( $D$ ):  $D = 1 - \sum(P_i/N)^2$

Pielou 均匀度指 ( $J$ ):  $J = H/\ln S$

式中:  $P_i = N_i/N$ , 即某个物种的相对多度;  $N_i$  为种  $i$  的株数;  $S$  为种  $i$  所在样方的所有物种的总株数<sup>[15]</sup>。

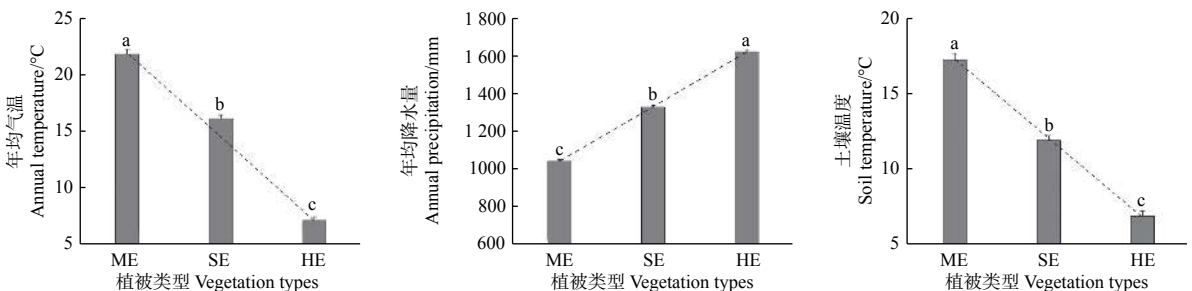
## 2.5 数据处理

采用 Microsoft Excel 2013 对实验数据预处理、数据统计和作图; 采用单因素方差分析 (One-way Anova) 对各环境因子 (水热条件和植物多样性、土壤理化性质) 进行多重比较和差异性分析。采用前向选择法对各环境因子进行约束性分析, 然后使用蒙特卡洛检验对环境因子进行重要性排序; 根据重要性排序的结果, 筛选出对酶活性具有显著影响的环境因子, 采用 Canoco 5.0 中的 T-value 双序图进行单一因子检验, 明确其与各酶活性的关系, 若某个土壤酶活性指标的箭头连线落入或者穿过黑色圈表示呈显著正相关, 落入或穿过白色圈为显著负相关<sup>[16]</sup>。

## 3 结果与分析

### 3.1 不同海拔植被带水热条件及物种多样性特征

图 1 表明: 不同植被带年均气温、年均降水量及土壤温度沿海拔梯度的变化差异显著 ( $P < 0.05$ ), 其中, 年均气温和土壤温度随海拔升高而降低, 即亚热带季风常绿阔叶林 > 半湿润常绿阔叶林 > 湿性常绿阔叶林, 年均降水量随海拔升高而增加, 即亚热带季风常绿阔叶林 < 半湿润常绿阔叶



注: 图中不同小写字母表示不同海拔植被间的水热条件差异显著 ( $P < 0.05$ )。下同。

Note: Different letters indicates significant differences ( $P < 0.05$ ) in hydrothermal conditions among vegetation at different altitudes. The same below.

图 1 不同植被带水热条件的海拔变化特征

Fig. 1 The hydrothermal conditions of different vegetation zones at different altitudes

林 < 湿性常绿阔叶林。

表 2 表明: 不同植被带 Margalef ( $R$ )、Shannon-Wiener( $H$ )、Simpson( $D$ ) 和 Pielou( $J$ ) 指数沿海拔梯度的变化趋势不同,  $R$ 、 $H$  和  $J$  指数均随海拔升高而减少, 其中, 3 个植被带的  $R$ 、 $H$  指数

差异显著 ( $P < 0.05$ ), 亚热带季风常绿阔叶林和半湿润常绿阔叶林的  $J$  指数差异不显著 ( $P > 0.05$ );  $D$  指数沿海拔升高而增加, 且 3 个植被带间差异显著 ( $P < 0.05$ )。

表 2 不同海拔样地植物多样性指数

Table 2 The diversity index of plant communities at different altitudes

植被 Vegetation	丰富度指数( $R$ ) Margalef index	香农-威纳指数( $H$ ) Shannon-Wiener index	辛普森指数( $D$ ) Simpson index	均匀度指数( $J$ ) Pielou index
ME	12.71 ± 1.22 a	3.26 ± 0.35 a	0.81 ± 0.08 c	1.13 ± 0.10 a
SE	11.67 ± 0.74 b	2.68 ± 0.22 b	1.57 ± 0.10 b	1.08 ± 0.08 a
HE	10.68 ± 0.55 c	2.29 ± 0.17 c	1.88 ± 0.12 a	0.85 ± 0.04 b

注: 图中不同小写字母表示不同海拔植被间的多样性指数差异显著 ( $P < 0.05$ )。下同。

Notes: Different letters indicates significant differences ( $P < 0.05$ ) in diversity index among vegetation at different altitudes. The same below.

### 3.2 不同海拔植被带土壤理化性质特征

3.2.1 土壤理化性质沿植被带变化 由表 3 可知: 各海拔植被带土壤理化性质沿海拔梯度呈不同变化

规律, 且差异显著 ( $P < 0.05$ ); 土壤容重和 pH 值分别随海拔升高而降低; 土壤含水量、总有机碳、全氮、全钾、速效氮和速效钾随海拔升高而增

表 3 不同海拔植被带土壤理化性质特征

Table 3 Soil physicochemical properties of vegetation zones at different altitudes

植被 Vegetation	土层深度 Soil depth/ cm	土壤含水量 Moisture content/ %	容重 Bulk density/ ( $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$ )	pH	总有机碳 Organic carbon/ ( $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ )	全氮 Total nitrogen/ ( $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ )	全磷 Total phosphorus/ ( $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ )	全钾 Total potassium/ ( $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ )	速效氮 Available nitroge/ ( $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ )	速效磷 Available phosphorus/ ( $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ )	速效钾 Available potassium/ ( $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ )
ME	0~10	46.0 Ac	1.17 Ea	4.75Ea	78 Ac	1.23 Ac	1.88 Ab	20.9 Ac	294 Ac	5.60 Ab	347 Ac
	10~20	36.5 Bc	1.29 Da	4.85Da	43 Bc	0.83 Bc	1.61 Bb	19.1 Bc	203 Bc	4.64 Bb	266 Bc
	20~30	31.7 Cc	1.47 Ca	4.92Ca	28 Cc	0.61 Cc	1.27 Cb	18.1 Cc	181 Cc	3.72 Cb	183 Cc
	30~40	25.7 Dc	1.60 Ba	5.38Ba	18 Dc	0.45 Dc	0.74 Db	17.2 Dc	138 Dc	3.09 Db	164 Dc
	40~50	18.1 Ec	1.62 Aa	5.79Aa	12 Ec	0.34 Ec	0.64 Eb	14.4 Dc	103 Ec	2.77 Eb	117 Ec
	均值	31.6 c	1.43 a	5.14 a	36 c	0.69 c	1.23 b	17.9 d	184 c	3.96 b	215 c
SE	0~10	55.3 Ab	0.96 Eb	3.72Eb	100 Ab	2.03 Ab	1.01 Ac	40.8 Ab	400 Ab	4.09 Ac	456 Ab
	10~20	43.4 Bb	1.08 Db	4.58Db	72 Bb	1.28 Bb	0.82 Bc	36.8 Bb	278 Bb	3.66 Bc	330 Bb
	20~30	37.3 Cb	1.16 Cb	4.64Cb	53 Cb	1.07 Cb	0.58 Cc	34.0 Cb	226 Cb	2.72 Cc	237 Cb
	30~40	33.2 Db	1.28 Bb	4.69Bb	47 Db	0.93 Db	0.36 Dc	27.4 Db	179 Db	1.98 Dc	217 Db
	40~50	28.9 Eb	1.31 Ab	4.96Ab	39 Eb	0.70 Eb	0.30 Ec	24.0 Eb	157 Eb	1.23 Ec	178 Eb
	均值	39.6 b	1.16 b	4.52 b	62 b	1.20 b	0.61 c	32.6 b	248 b	2.74 c	284 b
HE	0~10	66.8 Aa	0.78 Ec	3.58Ec	142 Aa	3.16 Aa	2.67 Aa	47.0 Aa	538 Aa	14.3 Aa	619 Aa
	10~20	49.0 Ba	0.83 Dc	3.99Dc	115 Ba	2.35 Ba	2.36 Ba	42.7 Ba	394 Ba	11.5 Ba	418 Ba
	20~30	46.0 Ca	0.98 Cc	4.30Cc	85 Ca	1.49 Ca	2.00 Ca	40.1 Ca	275 Ca	7.34 Ca	317 Ca
	30~40	41.9 Da	1.10 Bc	4.37Bc	72 Da	1.32 Da	1.73 Da	37.3 Da	226 Da	5.56 Da	273 Da
	40~50	38.4 Ea	1.18 Ac	4.61Ac	54 Ea	0.97 Ea	1.44 Ea	34.8 Ea	197 Ea	4.53 Ea	213 Ea
	均值	48.4 a	0.97 c	4.17 c	94 a	1.86 a	2.04 a	40.4 a	326 a	8.64 a	368 a

注: 不同小写字母表示土层不同海拔植被带间差异显著 ( $P < 0.05$ ); 不同大写字母表示不同土层同一海拔植被带间差异显著 ( $P < 0.05$ ), 图 2 同。

Notes: Different lower-case letters indicates a significant differences ( $P < 0.05$ ) among vegetation zones at different altitudes in the same soil layer, different capital letters indicates a significant differences ( $P < 0.05$ ) among the same altitudinal vegetation zones in different soil layers, the same as figure 2.

加,土壤全磷和速效磷随海拔升高先降低后增加。湿性常绿阔叶林土壤含水量、总有机碳、全氮、全磷、全钾、速效氮、速效磷和速效钾的含量分别是亚热带季风常绿林的1.53、2.61、2.70、1.66、2.26、1.77、2.18、1.71倍。

**3.2.2 土壤理化性质的垂直变化** 各植被带土壤理化性质沿土层深度呈现不同变化规律,且差异显著( $P < 0.05$ ) (表3)。土壤含水量、总有机碳、全氮、全磷、全钾、速效氮、速效磷和速效钾的含量均表现为随土层加深而减小,0~10 cm最大,40~50 cm最小;与0~10 cm相比,40~50 cm的上述各指标,亚热带季风常绿阔叶林分别减小27.9%、66 g·kg<sup>-1</sup>、0.89 g·kg<sup>-1</sup>、1.24 g·kg<sup>-1</sup>、6.5 g·kg<sup>-1</sup>、191 mg·kg<sup>-1</sup>、2.83 mg·kg<sup>-1</sup>、230 mg·kg<sup>-1</sup>,半湿润常绿

阔叶林分别减小26.4%、61 g·kg<sup>-1</sup>、1.33 g·kg<sup>-1</sup>、0.71 g·kg<sup>-1</sup>、16.8 g·kg<sup>-1</sup>、243 mg·kg<sup>-1</sup>、2.86 mg·kg<sup>-1</sup>、278 mg·kg<sup>-1</sup>,湿性常绿阔叶林分别减小28.4%、88 g·kg<sup>-1</sup>、2.19 g·kg<sup>-1</sup>、1.23 g·kg<sup>-1</sup>、12.2 g·kg<sup>-1</sup>、341 mg·kg<sup>-1</sup>、9.77 mg·kg<sup>-1</sup>、406 mg·kg<sup>-1</sup>。土壤容重和pH值均表现为随土层加深而增加,40~50 cm最大,0~10 cm最小。

### 3.3 不同海拔植被带土壤酶活性特征

**3.3.1 不同植被带土壤酶活性的比较** 土壤脲酶、过氧化氢酶和蔗糖酶活性在不同海拔植被带间差异显著( $P < 0.05$ ),且随海拔上升呈增大趋势(图2)。脲酶、过氧化氢酶和蔗糖酶活性均为湿性常绿阔叶林 > 半湿润常绿阔叶林 > 亚热带季风常绿阔叶林。

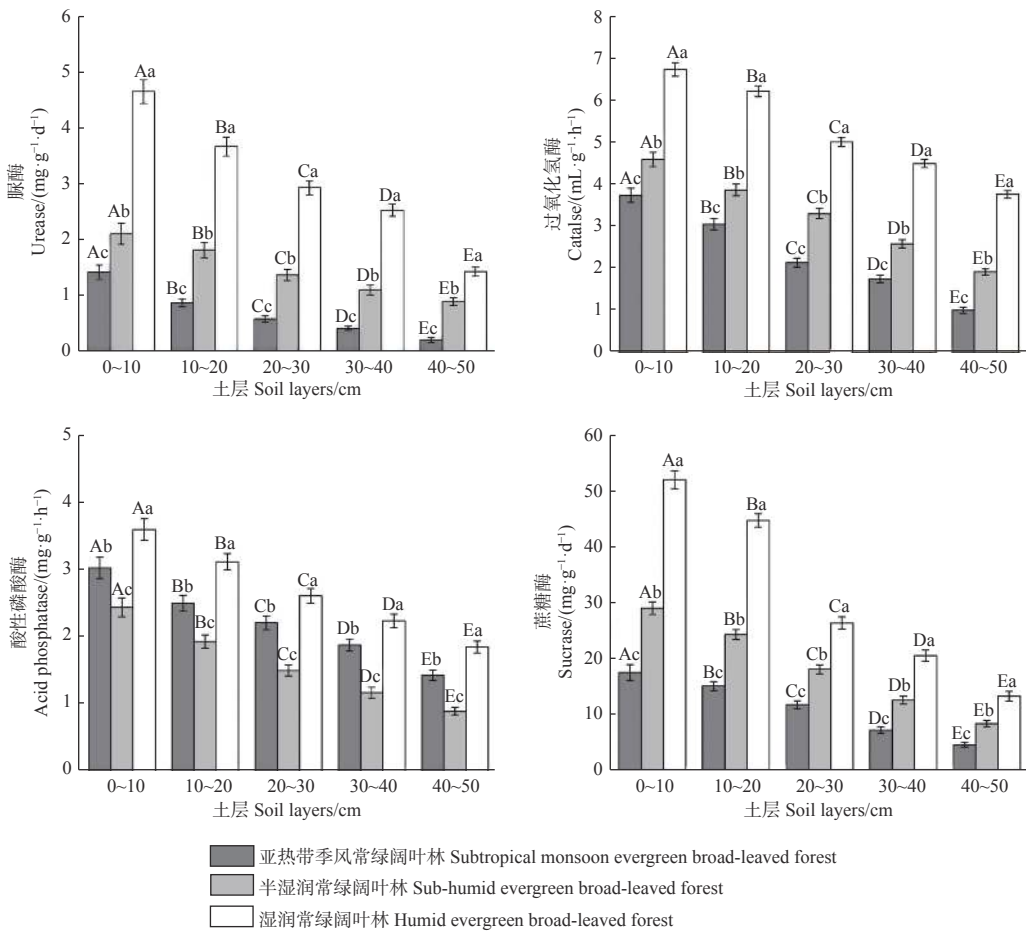


图2 不同海拔植被带土壤酶活性变化

Fig. 2 Soil enzyme activities of different vegetation zones at different altitudes

不同海拔植被带酸性磷酸酶活性差异显著( $P < 0.05$ ),且随海拔上升呈先减小后增大趋势(图2),其活性表现为湿性常绿阔叶林 > 亚热带季风常绿阔

叶林 > 半湿润常绿阔叶林。

**3.3.2 土壤酶活性随土层的变化** 土壤酶活性沿剖面的变化均差异显著( $P < 0.05$ ),且随土层加深

而降低, 表现为 0~10 cm 土层最高, 40~50 cm 土层最低。土壤脲酶、过氧化氢酶、酸性磷酸酶、蔗糖酶其活性呈现: 0~10>10~20>20~30>30~40>40~50 cm。同土层的酶活性沿海拔上升呈显著不同的变化 ( $P < 0.05$ ), 土壤过氧化氢酶、脲酶和蔗糖酶活性沿海拔升高呈增加趋势, 酸性磷酸酶活性呈先降低后增加趋势。同一植被带下, 土壤酶活性均随土层加深逐渐降低 (图 2)。

### 3.4 土壤酶与环境因子的相关关系

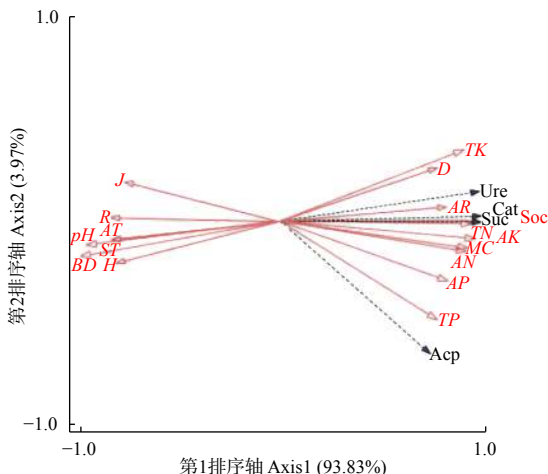
3.4.1 环境因子对土壤酶活性的冗余 (RDA) 排序 水热条件、植物多样性、土壤理化性质等环境因子对 4 种土壤酶活性在第 1 排序轴解释量为 93.83%, 第 2 排序轴解释量为 3.97%, 即前 2 轴对酶活性特征解释值为 97.80%。表明前 2 轴能较好的解释土壤酶活性与环境因子的关系, 并且主要由第 1 排序轴决定。第 1、第 2 排序轴中, 水热条件和植物多样性因子与土壤酶活性的相关系数分别为 0.999 和 0.998, 进一步反映出土壤酶活性与环境因子关系密切。

从土壤酶活性与环境因子的二维排序图 (图 3) 可知: 土壤全钾 (TK)、pH 和容重 (BD) 的箭头连线较长, 能较好解释土壤酶活性的差异, 其中, Margalef ( $R$ )、Shannon-Wiener ( $H$ )、Pielou 指数 ( $J$ ) 及年均气温 ( $AT$ )、土壤温度 ( $ST$ ) 与过氧化氢酶 (Cat)、脲酶 (Ure)、蔗糖酶 (Suc)

和酸性磷酸酶 (Acp) 夹角较大 ( $> 90^\circ$ ), 呈显著负相关 ( $P < 0.05$ ); Simpson 指数 ( $D$ )、土壤全钾 (TK)、速效钾 (AK)、含水量 (MC)、速效氮 (AN)、速效磷 (AP) 与上述 4 个酶夹角较小 ( $< 90^\circ$ ), 呈显著正相关, 其中, 过氧化氢酶、蔗糖酶与总有机碳 (SOC) 和全氮 (TN) 夹角最小, 脲酶与年均降水量 (AR) 夹角最小, 酸性磷酸酶与全磷 (TP) 夹角最小, 表明总有机碳和全氮对过氧化氢酶、蔗糖酶存在极显著正效应 ( $P < 0.01$ ), 年均降水量对脲酶存在极显著正效应, 全磷对酸性磷酸酶存在极显著正效应, 而 4 种酶活性与 pH 和容重 (BD) 夹角最大, 说明 4 种酶活性与 pH 和容重存在显著负效应。

综上所述: 不同环境因子对土壤酶活性的影响差异较大。使用蒙特卡罗检验对 17 个因子进行大小排序得出: 总有机碳 (SOC) > 全氮 (TN) > 容重 (BD) > 速效钾 (AK) > pH > 含水量 (MC) > 速效氮 (AN) > 全钾 (TK) > 有效磷 (AP) > 全磷 (TP) > Pielou 指数 ( $J$ ) > 年均降水量 (AR) > 年均气温 (AT) > 土壤温度 (ST) > Simpson 指数 ( $D$ ) > Margalef index 指数 ( $R$ ) > Shannon-Wiener 指数 ( $H$ )。相关分析显示: 各环境因子对土壤酶活性均影响显著 ( $P < 0.05$ )。

3.4.2 单一因子对酶活性的影响 根据蒙特卡罗检验排序的大小, 使用 T-value 双序图筛选出对土壤酶活性有显著影响的 12 个环境因子进行深入分析, 以明确酶活性与主要环境因子的关系。由图 4a、b、d 可知: 脲酶 (Ure)、过氧化氢酶 (Cat)、蔗糖酶 (Suc) 和酸性磷酸酶 (Acp) 的箭头均穿过了黑圈, 说明土壤总有机碳 (SOC)、全氮 (TN) 速效钾 (AK) 与上述 4 个酶均呈显著正相关, 对各酶活性影响较大。由图 4f~h、l 可知: 过氧化氢酶、脲酶、蔗糖酶的箭头穿过了黑圈, 说明土壤含水量 (MC)、速效氮 (AN)、全钾 (TK) 和年降水量 (AR) 和上述 3 个酶均呈显著正相关, 对 3 个酶活性变化起促进作用。由图 4c、e、k 可知: 脲酶、过氧化氢酶和蔗糖酶的箭头均穿过了白圈, 说明容重 (BD)、pH 和 Pielou 指数 ( $J$ ) 与脲酶、过氧化氢酶和蔗糖酶呈显著负相关, 并对 3 个酶反向变化的影响较明显。由图 4i、j 可知: 酸性磷酸酶箭头完全落入了黑圈, 说明速效磷 (AP) 和全磷 (TP) 与酸性磷酸酶呈极显著正相关, 表明速效磷和全磷是影响酸性磷酸酶的正向变化主要因子。由图 4c、l 可知, 酸

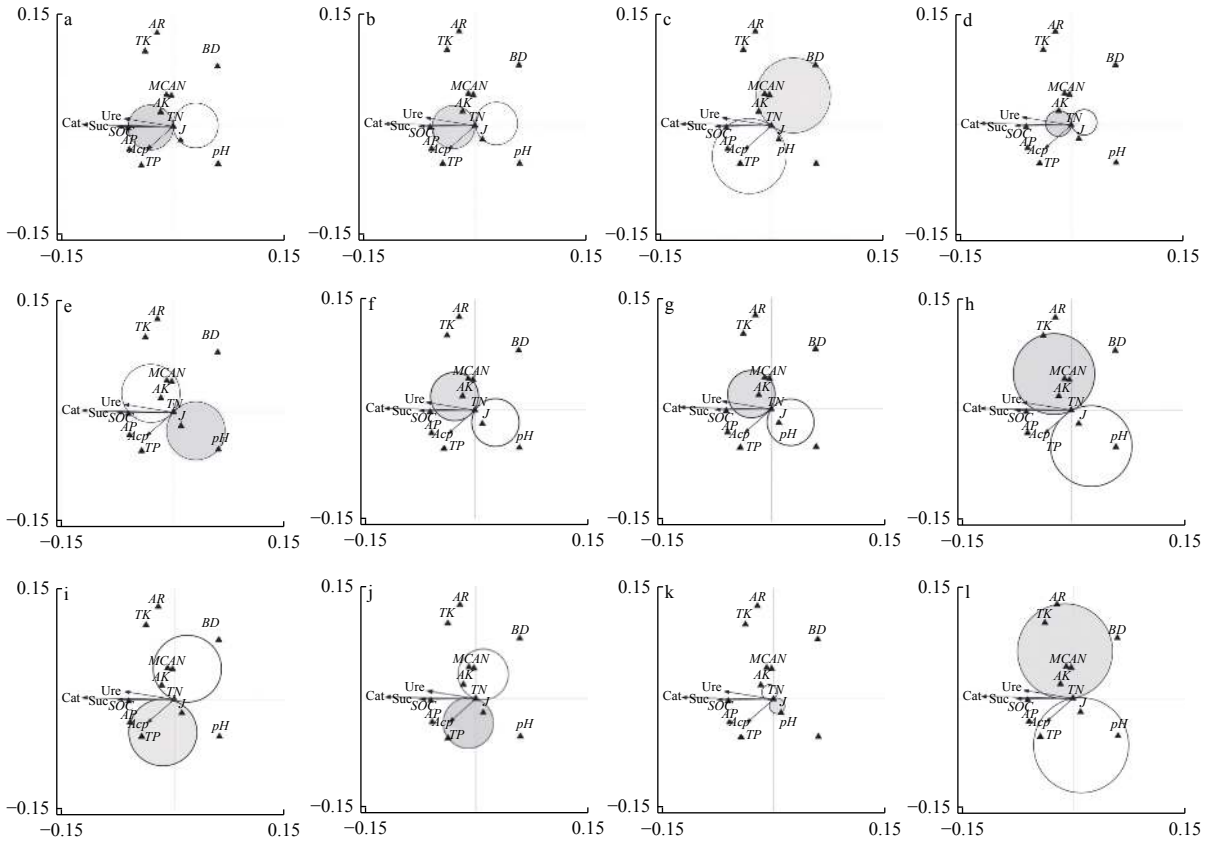


注: x 轴值表示环境变量对第 1 排序轴的解释值; y 轴值表示环境变量对第 2 排序轴的解释值。

Notes: The x-axis value represents the environmental variable's interpretation values to the first sorting axis; the y-axis value represents the environmental variable's interpretation values to the second sorting axis.

图 3 土壤酶活性与环境因子的冗余度分析

Fig. 3 Redundancy analysis of soil enzyme activity and environmental factors



注：图中纵横坐标数值表示单一因子排序对酶活性特征影响的范围，其中，a 表示总有机碳 (SOC), b 表示全氮 (TN), c 表示容重 (BD), d 表示速效钾 (AK), e 表示 pH, f 表示含水量 (MC), g 表示速效氮 (AN), h 表示全钾 (TK), i 表示速效磷 (AP), j 表示全磷 (TP), k 表示 Pielou 指数 (J), l 表示年均降水量 (AR)。

Notes: The values of abscissa and ordinate indicate the influence ranges that single factor sequencing on enzyme activities. a = Soil organic carbon (SOC), b = Total nitrogen (TN), c = Bulk density (BD), d = Available potassium (AK), e = pH, f = Moist content (MC), g = Available nitrogen (AN), h = Total potassium (TK), i = Available phosphorus (AP), j = Total phosphorus (TP), k = Pielou index (J), l = Annual precipitation (AR).

图 4 单一环境因子对酶活性特征影响的检验结果

Fig. 4 The test results of single environmental factor influencing characteristics of soil enzyme activities

性磷酸酶箭头完全落入白圈，说明容重 (BD) 和年均降水量 (AR) 与酸性磷酸酶呈极显著负相关，表明年均降水量和土壤容重对酸性磷酸酶反向变化的影响最明显。

## 4 讨论

### 4.1 不同植被带土壤酶活性沿海拔的变化

高原山区垂直气候沿海拔梯度的变化，能够引起植被类型、凋落物输入质与量、土壤微生物及理化性质的显著改变，从而形成土壤酶的结构及活性在不同海拔高度的显著差异性<sup>[17]</sup>。本研究中，土壤过氧化氢酶、脲酶及蔗糖酶的活性均随海拔升高呈显著增强的趋势，且湿性常绿阔叶林的最大。湿性常绿阔叶林郁闭度最大，凋落物输入量大，根系及分泌物较多、腐殖质层较厚，导致土壤碳、氮及磷

等养分含量的显著增加，其分解中释放的土壤有机质、养分元素可以为酶促反应提供良好的基质<sup>[18]</sup>。土壤过氧化氢酶与蔗糖酶随海拔的增加，能够促进土壤有机物的转变与积累<sup>[19]</sup>，土壤脲酶的增加能够分解土壤中的尿素，提高土壤的供氮能力<sup>[20]</sup>。因此，土壤酶活性随海拔的增加可能促进高海拔样地土壤养分循环、土壤生物活动、植物生长及群落演替。

土壤酸性磷酸酶参与土壤磷循环和代谢，其活性的高低能够反映土壤磷的生物转换方向及强度<sup>[21]</sup>。本研究中，土壤酸性磷酸酶活性随海拔升高呈先减小后增强的变化趋势，这与任玉连等<sup>[9]</sup>研究结果不同，这可能与不同地区土壤空间异质性有关。半湿润常绿阔叶林土壤磷含量显著低于亚热带季风常绿阔叶林和湿性常绿阔叶林，表明受到的磷

限制程度低于其它 2 种植被带, 无需微生物分泌更多的磷酸酶来维持速效磷供给<sup>[22]</sup>。因此, 土壤酸性磷酸酶活性沿海拔的变化反映了植物生长需求及土壤供磷水平之间的平衡关系。

不同植被带相同土层酶活性随海拔上升呈增加趋势。一方面, 随着海拔上升, 同一土层容重变小, 根系分布逐渐增多, 植物根系分泌物的增加促进土壤微生物的代谢产酶能力<sup>[23]</sup>; 另一方面, 相同土层酶活性的海拔变化规律与养分元素一致, 表明高海拔植被带土壤剖面的水热条件和肥力状况良好, 促进了土壤酶活性。在土壤层次上, 由于受生物、淋溶等共同作用, 使土壤中养分物质在不断地进行交换, 导致各土层间土壤理化性质的显著差异<sup>[24]</sup>, 从而对土壤酶活性的垂直分布造成影响。研究发现, 各海拔植被带下 4 种土壤酶活性沿土层逐渐减小, 这与土壤含水量和土壤碳、氮和磷等养分含量垂直变化趋势相一致。因此, 不同海拔土壤酶活性垂直变化与土壤微生物及土壤养分沿土层分布密切相关。

#### 4.2 不同海拔水热条件及植物多样性对土壤酶活性的影响

海拔是重要的山地地形因子之一, 海拔的变化会引起水热条件的梯度变化<sup>[25]</sup>, Zuccarini 等<sup>[26]</sup>研究发现, 土壤水分会对酶活性产生显著的影响, 升温时只有伴随充足的水分条件才能增加土壤酶活性。本研究发现, 降水量和土壤含水量对脲酶、过氧化氢酶和蔗糖酶存在显著正向影响, 但降水量的增多会对酸性磷酸酶产生显著负效应。这与酶的底物变化有关, 水分沿海拔的增加能够促进凋落物分解和高分子化合物形成<sup>[27]</sup>, 积累的有机质增加了土壤脲酶、过氧化氢酶和蔗糖酶的反应底物, 但大量降雨加剧了土壤磷素的淋溶作用, 导致研究区整体处于低磷状态(全磷均值为  $1.29 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ ), 使磷酸酶对磷的底物利用率较低。前人研究表明<sup>[28-29]</sup>, 温度可直接或间接影响酶活性, 适宜的温度对酶活性具有促进作用。本研究“环境因子对酶活性影响的排序”表明, 土壤温度对酶活性总体解释性较弱, 低海拔植被带较高的土壤温度未能显著影响到土壤酶的活性。可能由于文山低海拔植被带日照时间长, 强光合作用促进植被呼吸速率<sup>[30]</sup>, 导致生境热量循环加快, 刺激了微生物对土壤碳氮等酶促底物的分解速率, 进而限制低海拔植被带土壤酶活性。

植被多样性不仅影响着森林群落结构组成, 还

对土壤基质及养分库起稳定作用<sup>[31]</sup>, 从而引起土壤酶活性对植被多样性的变化做出响应。本研究中, 植被多样性沿海拔梯度对土壤酶活性产生不同程度的负向影响, 其中, 均匀度指数最明显, 这与杨秉珣等<sup>[32]</sup>研究结果相似。保护区主要以典型亚热带阔叶林为主, 群落组成差异较小, 均匀度指数对群落分布的影响较其他指数强, 随着海拔上升, 植被由草本、灌木群落向乔木群落进行演替, 地表覆盖物和地下根系腐解物逐渐增多, 伴随着低温环境, 微生物的呼吸作用和分解能力受到抑制, 土壤养分物质以积累为主<sup>[33]</sup>, 从而使土壤酶的底物和活性随海拔上升均有不同程度的增加。

#### 4.3 不同海拔植被带土壤理化性质对土壤酶活性的影响

土壤理化性质影响着土壤酶的活性及稳定性<sup>[34]</sup>, 但不同土壤理化因子对土壤酶活性影响程度有差别。土壤有机质和矿质元素是土壤中酶促底物的主要供源, 是土壤酶的载体<sup>[35]</sup>。本研究中, 土壤有机质和矿质元素(氮、磷、钾)对土壤各酶活性存在显著的正效应, 其中, 总有机碳和全氮最明显, 表明土壤养分沿海拔的增加促进了样地酶活性, 这与许全等<sup>[36]</sup>研究结果相似。

土壤 pH 能够决定土壤有机分子功能基团的离子化, 影响酶和底物的构象<sup>[28]</sup>, 本研究发现, 土壤 pH 与各个酶活性呈显著负相关, 表明土壤酶活性随土壤 pH 的升高而降低, 这与 Sinsabaugh 等<sup>[37]</sup>等研究结果不同, 这可能是由土壤的空间异质性, 造成土壤 pH 和酶活性的关系不同所致。土壤容重通过改变土壤紧实度来影响土壤水分条件、空气组成和热量状况, 进而调控土壤酶活性<sup>[38]</sup>。研究表明, 土壤容重与各酶活性呈显著负相关, 表明土壤酶活性随土壤容重增加而降低, 这与吕瑞恒等<sup>[6]</sup>和马剑等<sup>[7]</sup>研究结果相似。

土壤理化性质的海拔差异对土壤酶活性分布规律产生重要影响, 土壤酶活性的增强, 则能够改变土壤理化性质, 有利于土壤养分元素的积累, 促进植物生长及群落演替<sup>[39]</sup>。因此, 文山国家级自然保护区“海拔高度-植被群落-土壤理化性质-土壤酶”之间存在复杂的耦联关系。

## 5 结论

不同植被带土壤酶活性沿海拔梯度呈现不同的变化特征, 较高海拔的湿性常绿阔叶林土壤酶活性



显著高于较低海拔的亚热带季风常绿阔叶林与半湿润常绿阔叶林群落。土壤过氧化氢酶、脲酶和蔗糖酶活性随海拔升高呈增加趋势, 而土壤酸性磷酸酶活性则呈先下降后上升的趋势。不同海拔植被带各土壤酶活性均随土层加深而降低。

冗余分析和单一因子检验表明, 各环境因子对酶活性具有不同的影响。土壤有机质和矿质元素(氮、磷、钾)是调控土壤酶活性变化的主要因子; 容重和 pH 与土壤酶活性呈显著负相关, 表明较低的容重和 pH 可能有利于提高土壤酶的活性; 植被多样性和水热条件的海拔差异是驱动酶活性变化的重要因子。

### 参考文献:

- [1] 胡琛, 贺云龙, 黄金莲, 等. 神农架4种典型针叶人工林土壤酶活性及其生态化学计量特征[J]. 林业科学研究, 2020, 33(4): 143-150.
- [2] 李明珠, 廖强, 董远鹏, 等. 铜胁迫下磺胺噻唑对土壤呼吸及酶活性影响分析[J]. 农业环境科学学报, 2019, 38(9): 2121-2128.
- [3] 王玉琴, 尹亚丽, 李世雄. 不同退化程度高寒草甸土壤理化性质及酶活性分析[J]. 生态环境学报, 2019, 28(6): 1108-1116.
- [4] 蔡琼, 丁贵杰. 黔中地区一、二代马尾松人工林土壤微生物数量及生物活性研究[J]. 林业科学研究, 2013, 26(2): 247-251.
- [5] 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.
- [6] 吕瑞恒, 周正立, 于军, 等. 和田河上游不同植物群落土壤理化性质及酶活性分析[J]. 林业科学研究, 2016, 29(1): 117-123.
- [7] 马剑, 刘贤德, 金铭, 等. 祁连山青海云杉林土壤理化性质和酶活性海拔分布特征[J]. 水土保持学报, 2019, 33(2): 207-213.
- [8] 曹瑞, 吴福忠, 杨万勤, 等. 海拔对高山峡谷区土壤微生物生物量和酶活性的影响[J]. 应用生态学报, 2016, 27(4): 1257-1264.
- [9] 任玉连, 陆梅, 曹乾斌, 等. 南滚河自然保护区森林土壤酶活性对海拔升高的响应[J]. 林业科学, 2020, 56(4): 22-34.
- [10] 姚兰, 张焕朝, 胡立煌, 等. 黄山不同海拔植被带土壤活性有机碳、氮及其与酶活性的关系[J]. 浙江农林大学学报, 2019, 36(6): 1069-1076.
- [11] 杨宇明, 田昆, 和世钧, 等. 云南文山自然保护区综合科学考察报告[M]. 北京: 科学出版社, 2008.
- [12] 国家林业局. LY1275—1999森林土壤分析方法[S]. 北京: 中国标准出版社, 2000.
- [13] 关松荫. 土壤酶及其研究法[M]. 北京: 农业出版社, 1986.
- [14] 程真, 周光益, 吴仲民, 等. 南岭南坡中段不同群落林下幼树的生物多样性及分布[J]. 林业科学研究, 2015, 28(4): 543-550.
- [15] 孙冬婧, 温远光, 罗应华, 等. 近自然化改造对杉木人工林物种多样性的影响[J]. 林业科学研究, 2015, 28(2): 202-208.
- [16] 周恒, 周会程, 肖海龙, 等. 三江源不同海拔高寒草原表层土壤酶活性特征[J]. 草原与草坪, 2019, 39(5): 20-30.
- [17] 任玉连, 陆梅, 曹乾斌, 等. 南滚河国家级自然保护区典型植被类型土壤有机碳及全氮储量的空间分特征[J]. 北京林业大学学报,

- 2019, 41(11): 104-115.
- [18] 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): 43-47.
- [19] 刘瑞丰, 李新平, 李素俭, 等. 商洛地区土壤蔗糖酶及过氧化氢酶与土壤养分的关系研究[J]. 干旱地区农业研究, 2011, 29(5): 182-185.
- [20] 阮长林. 长白山森林土壤脲酶活性和微生物有效性及降解特性研究[D]. 陕西西安: 长安大学, 2017.
- [21] 宋贤冲, 陈晓鸣, 郭丽梅, 等. 猫儿山不同海拔典型植被带土壤酶活性变化特征[J]. 基因组学与应用生物学, 2016, 35(12): 3545-3551.
- [22] 曾晓敏, 高金涛, 范跃新, 等. 中亚热带森林转换对土壤磷积累的影响[J/OL]. 生态学报, 2018, 38(13): 1-8.
- [23] 胡凯, 陶建平, 何丹妮, 等. 林下植物根系对森林凋落物分解过程中微生物及酶活性的影响[J]. 应用生态学报, 2019, 30(6): 1993-2001.
- [24] 魏强, 凌雷, 王多锋, 等. 不同海拔甘肃兴隆山主要森林群落的土壤理化性质[J]. 西北林学院学报, 2019, 34(4): 26-35.
- [25] 杨万勤, 王开运. 森林土壤酶的研究进展[J]. 林业科学, 2004, 40(2): 152-159.
- [26] Zuccarini P, Asensio D, Romà Ogaya, *et al.* Effects of seasonal and decadal warming on soil enzymatic activity in a P-deficient Mediterranean shrubland[J]. *Global Change Biology*, 2020, 26(6): 3698-3714.
- [27] 张莎莎, 李爱琴, 王会荣, 等. 不同海拔杉木人工林土壤碳氮磷生态化学计量特征[J]. 生态环境学报, 2020, 29(1): 97-104.
- [28] 刘捷豹, 陈光水, 郭剑芬, 等. 森林土壤酶对环境变化的响应研究进展[J]. 生态学报, 2017, 37(1): 110-117.
- [29] Wei L, Bahar S R, Wang W Q, *et al.* Labile carbon matters more than temperature for enzyme activity in paddy soil[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 135: 134-143.
- [30] 高军. 天山北坡植被净初级生产力时空分布特征及影响因素分析[D]. 新疆石河子: 石河子大学, 2019.
- [31] Bagchi R, Gallery R E, Gripenberg S, *et al.* Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition[J]. *Nature*, 2014, 506(7486): 85-88.
- [32] 杨秉珣, 刘泉, 王彬. 嘉陵江流域不同类型植被多样性与土壤养分和酶活性的关系[J]. 水土保持研究, 2016, 23(6): 45-51, 58.
- [33] 金章利, 刘高鹏, 周明涛, 等. 喀斯特山地草地群落多样性海拔特征及土壤理化性质特征[J]. 生态环境学报, 2019, 28(4): 661-668.
- [34] 曹婷婷, 郭振. 森林土壤酶活性与土壤质量相关性探究[J]. 生物化工, 2019, 5(6): 144-146.
- [35] 刘晓星, 吕光辉, 杨晓东, 等. 艾比湖流域5种土壤类型的酶活性和理化性质[J]. 干旱区研究, 2012, 29(4): 579-585.
- [36] 许全, 杨怀, 杨秋, 等. 尖峰岭热带山地雨林雨季土壤的酶活性特征及其影响因子[J]. 热带生物学报, 2019, 10(4): 387-395.
- [37] 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.
- [38] 万忠梅, 宋长春. 土壤酶活性对生态环境的响应研究进展[J]. 土壤通报, 2009, 40(4): 951-956.
- [39] 解美勤. 高山垫状植物正相互作用对土壤酶活性的影响[D]. 甘肃兰州: 兰州大学, 2019.

# Variations of Soil Enzyme Activity in Typical Evergreen Broadleaved Forests Along Altitude Gradient in Southeast Yunnan

LI Cong<sup>1</sup>, LV Jing-hua<sup>1</sup>, LU Mei<sup>1</sup>, REN Yu-lian<sup>3</sup>, DU Fan<sup>2</sup>,  
TAO Hai<sup>1</sup>, YANG Luo-ping<sup>1</sup>, WANG Dong-xu<sup>1</sup>

(1. College of Ecology and Environment, Southwest Forestry University, Kunming 650224, Yunnan, China;

2. College of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming 650224, Yunnan, China;

3. College of life sciences, Guizhou University, Guiyang 550025, Guizhou, China)

**Abstract:** [Objective] To study the change of soil enzyme activities along altitude gradient in the Wenshan National Nature Reserve of Southeast Yunnan, and provide data for understanding the influencing process and mechanism of inter-connections among hydrothermal conditions, vegetations and soil physicochemical properties on soil enzyme activities. [Method] Three typical vegetation types (i.e., subtropical monsoon evergreen broadleaved forest, sub-humid evergreen broadleaved forest, humid evergreen broadleaved forest) along altitude gradient were chosen to study the changes of soil enzyme activities of these forests along altitude gradient and soil layers. The methods of forward selection, Monte Carlo permutation test, and redundancy analysis were used to analyze the effects of hydrothermal, vegetations and soil properties on soil enzyme activities along altitude gradient. [Result] (1) The soil enzyme activities varied with altitude gradient ( $P < 0.05$ ). The activities of soil catalase, urease, sucrase increased, while the activities of soil acid phosphatase increased at first and then decreased. The soil enzyme activities decreased along with soil profiles. (2) The hydrothermal conditions, plant diversity, and soil properties followed different change patterns along altitude gradient. With the increase of altitudes, the annual precipitation increased, but plant diversity, annual temperature, and soil temperature decreased; the values of soil moisture content, soil organic carbon, total nitrogen, total potassium, available nitrogen and potassium increased, the total phosphorus and available phosphorus decreased at first and then increased; the soil bulk density and pH decreased significantly. Along with the soil profiles, the soil moisture content, soil organic carbon, total nitrogen, total phosphorus and potassium, and available nitrogen, phosphorus, potassium decreased, while the soil bulk density and pH increased. (3) The changes of hydrothermal conditions, vegetations and soil properties along altitude gradient had different degree of correlations with soil enzyme activities. Their importance was ranked as soil organic carbon > total nitrogen > bulk density > available potassium > pH > moisture content > available nitrogen > total potassium > available phosphorus > total phosphorus > Pielou index > annual precipitation > annual temperature > soil temperature > Simpson index > Margalef index > Shannon-wiener index. [Conclusion] Altitude will significantly alter the distribution of hydrothermal conditions, plant diversity, and physicochemical properties in Wenshan National Nature Reserve. This thus regulates the alteration of soil enzyme activities along altitude gradient and the soil layers. Soil moisture content, pH, bulk density, organic carbon, nitrogen, phosphorus, and potassium can explain the changes of soil enzyme activities along the altitude gradient.

**Keywords:** altitudinal gradient; soil enzyme activities; redundancy analysis; environmental factors; Wenshan National Nature Reserve

(责任编辑: 徐玉秀)