

长白山苔原生态系统土壤酶活性及微生物生物量对增温的响应*

王学娟^{1,2} 周玉梅^{3†} 王秀秀⁴ 江肖洁³ 韩士杰¹

(1 中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016)

(2 中国科学院大学, 北京 100049)

(3 上海应用技术学院生态技术与工程学院, 上海 201418)

(4 中国科学院长白山森林生态系统定位研究站, 吉林安图 133613)

摘要 采用开顶箱 (open-top chamber, OTC) 增温方法 ($+1.1 \sim 1.9^{\circ}\text{C}$), 研究了长白山苔原生态系统土壤酶活性、土壤微生物生物量、土壤微生物群落结构及土壤微生物呼吸对温度升高的响应。结果表明, 连续三个生长季 (6~9月) 增温, 没有明显地改变土壤蔗糖酶 (58.1 和 $45.9 \text{ mg g}^{-1} 24 \text{ h}^{-1}$) 和纤维素酶 (0.34 和 $0.26 \text{ mg g}^{-1} 72 \text{ h}^{-1}$) 的活性, 但土壤脲酶活性升高 80.1% (0.82 和 $0.46 \text{ mg g}^{-1} 24 \text{ h}^{-1}$), 过氧化氢酶活性也升高 10.1% (1.18 和 $1.07 \text{ ml KMnO}_4 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$)。增温与对照条件下土壤微生物生物量碳含量 (0.85 和 0.75 mg g^{-1})、氮 (0.07 和 0.06 mg g^{-1})、磷 (0.013 和 0.011 mg g^{-1}) 和土壤微生物呼吸 (6.1 和 $6.3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 无明显差异。相关分析表明, 土壤微生物生物量月际间明显的变化与土壤含水量及土壤有机质的相对变化有关。增温改变了土壤微生物的群落结构。增温并未引起与碳循环相关的酶活性、土壤微生物生物量和土壤微生物呼吸发生明显变化, 可能是短期增温及增温幅度不足以使土壤微生物活性产生明显的改变。

关键词 增温; 土壤微生物生物量; 土壤酶; 长白山苔原; 土壤微生物呼吸

中图分类号 S154.3 **文献标识码** A

由于化石燃料燃烧、土地利用方式改变及人类活动等的影响, 全球气候正经历明显变暖。IPCC 报告预测, 至 2100 年地表温度将会升高 $1.4 \sim 5.8^{\circ}\text{C}$ ^[1]。土壤是陆地生态系统的碳储存库, 变暖会增加土壤呼吸, 使土壤由原有的碳汇转变为碳源^[2-3], 打破碳平衡。例如 Rustad 等^[4]利用 meta-分析方法研究了 32 个站点土壤呼吸对增温的响应, 结果显示 2~9 年的增温使土壤呼吸升高了 20%。Bergner 等^[5]在阿拉斯加黑云杉林的研究结果也证明了这一点, 但土壤呼吸的增幅会随增温时间的延长而逐渐减小, 使得土壤呼吸速率下降至未增温前^[6-7], 这可能是由于土壤中底物的减少或者土壤呼吸对增温产生适应引起的。

温度是影响土壤微生物活性的重要因素, 土壤温度升高后会使微生物生物量、土壤微生物群落结

构与土壤酶活性发生变化^[8-10], 但土壤微生物的变化方向与尺度与处理时间和研究区域有关。在芬兰西北部的 Kilpisjärvi 样地进行增温处理, 在增温的第 9 年发现增温条件下的土壤微生物生物量碳、氮含量明显降低; 增温第 12 年的测定结果却显示增温与对照条件下的土壤微生物生物量碳、氮含量没有明显差异, 但土壤微生物群落结构发生变化, 其中革兰氏阳性细菌 (G^+) 含量降低^[10], 说明增温对土壤微生物群落结构与含量的影响并不总是一成不变的。Sowerby 等^[11]在欧洲四个国家 (丹麦、英国、荷兰和西班牙) 分别设置了四块样地, 通过 1~2 年的增温, 发现土壤微生物群落组成发生改变。

增温对土壤酶活性的影响还没有统一的定论, 不同酶活性对增温的响应也有所不同。例如在北方山地生态系统经过 2 年 (2006—2007 年) 的增温

* 国家自然科学基金项目(31170461)和中国科学院知识创新重要方向性项目(KZCX2-YW-JC404)资助

† 通讯作者, E-mail: zhousyumei73@126.com

作者简介: 王学娟(1988—), 女, 黑龙江齐齐哈尔市人, 硕士研究生, 主要从事全球变化及土壤微生物方面的研究工作。E-mail: wangxuejuan123456@163.com

收稿日期: 2013-03-12; 收到修改稿日期: 2013-05-21

(+1.2 °C)实验后发现,纤维素与几丁质降解酶(β-葡萄糖苷酶和N-乙酰氨基葡萄糖苷酶)的活性分别升高了15%和35%,而对甘氨酸氨肽酶和多酚氧化酶的活性则没有影响^[12]。Brzostek等^[13]对16个实验样地的样品进行的整合分析表明,土壤有机质层土壤蛋白水解酶活性在增温处理下升高了18%,但在矿质土壤中增温对蛋白水解酶活性无明显影响,说明土壤中养分含量会影响土壤酶对增温的响应。

全球变暖存在着明显的区域差异,北半球高纬度地区以及高海拔地区被称为是全球变暖的敏感区。长白山苔原海拔2 000 m以上,属于典型的高山苔原气候,本文以长白山苔原生态系统土壤为研究对象,探讨增温对土壤微生物生物量、土壤微生物呼吸及土壤酶活性的影响,有助于了解在全球变暖趋势下这一区域土壤微生物对温度的响应方式。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区域位于吉林长白山国家自然保护区苔原生态系统(128°03'12"E, 42°04'42"N, 海拔2 028 m),为苔原-冰缘型气候,常年低温,冬季严寒漫长,夏季温凉短暂,年均温-1.6 °C,最低温的1月与最热高温的7月平均温度分别为-24 °C和8.7 °C。年均降水量1 400~1 800 mm,降水量季节分配不均,主要集中在6—9月,约占全年降水量的70%左右,积雪时间达6个月以上,常年多风^[14-15]。苔原植被主要为越橘(*Vaccinium Vitis-Idaea*)、宽叶仙女木(*Dryas octopetala* var. *asiatica*)、苞叶杜鹃(*Rhododendron redowskianum*)、苔草(*Carex tris-tachya*)和倒根蓼(*Polygonum ochotense*)等。

1.2 试验方法

2010年6月,在长白山苔原带建立10个六角形开顶箱(高0.65 m,底面积为1 m²)用于增温。开顶箱(OTCs)增温的原理是:由于温室的阻挡作用,OTCs室内风速降低,空气湍流减弱,使热量不易散失,加之玻璃纤维被太阳辐射中红外线穿透的能力较好,所以室内温度升高。开顶箱内外安装自动控制系统,记录光合有效辐射、空气和土壤温湿度(HOBO Data Logger),每个箱临近位置设立相应面积的对照地,用线围起。生长季(6—9月),开顶箱系统使得箱内空气温度昼夜平均增加1.1 °C(13.4 °C和12.3 °C),箱内5 cm和10 cm处土壤温度在生

长季内平均增加1.9 °C(14.2 °C和12.3 °C)和1.7 °C(13.6 °C和11.9 °C)。土壤含水量与空气湿度平均增加0.02 m³ m⁻³(0.25 m³ m⁻³和0.23 m³ m⁻³)和1.1%(85.4%和84.3%)。

1.3 样品采集与分析

2012年7月9日、8月7日和9月5日分别采集开顶箱内与对照条件下0~20 cm土壤,分为三部分,一部分去除根系并迅速冷藏至-80°C下,然后进行冻干处理,另一部分用于土壤酶与土壤微生物生物量的测定,最后一部分进行风干处理,用于土壤理化性质的测定。

风干土壤的碳、氮、磷含量采用常规实验方法,土壤有机质测定方法采用重络酸钾氧化法,土壤全氮含量采用半微量凯氏定氮法,土壤全磷含量采用酸溶-钼锑抗比色法,土壤有效磷采用氟化铵提取钼锑抗比色法,土壤pH测定则采用电位法^[16]。土壤微生物生物量采用氯仿熏蒸法^[17]。

脲酶活性采用苯酚钠一次氯酸钠比色法,其活性以24 h后1 g土壤中NH₃-N的毫克数表示;蔗糖酶与纤维素酶活性采用3,5-二硝基水杨酸比色法,活性分别以24 h,1 g干土生成葡萄糖毫克数表示与72 h,1 g干土生成葡萄糖mg数表示;过氧化氢酶活性采用高锰酸钾滴定法,活性以每g干土1 h内消耗的0.1 mol L⁻¹KMnO₄体积数表示^[18]。

土壤微生物呼吸采用断根法测定。2011年6月,在开顶箱及对照条件下分别将3个内径为10 cm,长约30 cm的PVC管随机打入土壤中,切断根系,同时去除地上部分枝叶。2012年7月、8月、9月的上、中、下旬早晨9:00—12:00采用便携式光合测定仪(LI-6400; LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA)原位测定土壤微生物呼吸。土壤微生物呼吸速率由仪器自动计算输出。

冻干后的土壤样品使用磷脂脂肪酸(phospholipid fatty acid, PLFA)方法进行磷脂的分析。PLFA的提取方法参照相关文献[19]。根据现有的研究,以14:0、i15:0、a15:0、15:0、i16:0、16:0、16:1ω9、i17:0、cy17:0、17:0、18:0、cy19:0作为细菌源脂肪酸,真菌源脂肪酸为18:2ω6,9和C18:1ω9,以PLFA总量表示总微生物量。革兰氏阳性菌(G⁺)以i15:0、a15:0、i16:0、i17:0等支链脂肪酸(terminally branched saturated fatty acids, TBSAT)表示;革兰氏阴性菌(G⁻)以16:1ω9、18:1ω9等单烯不饱和脂肪酸(monounsaturated fatty acids, MONO)或环化脂肪酸(cyclopropyl fatty acids, CYCLO) cy17:0和

cy19:0 表示^[20]。

1.4 统计分析

采用 SPSS16.0 软件进行数据处理。以增温为主因子,对土壤呼吸,土壤酶活性、土壤微生物量进行重复测量方差分析,各月份增温对其的影响采用 LSD 法。对土壤微生物群落结构数据进行主成分分析。

2 结果与讨论

2.1 增温对土壤基本理化性质的影响

经过连续两个生长季增温处理,土壤 pH、有机质、全氮、全磷含量没有发生显著的变化,有效磷含量降低了 53.4% ($p < 0.05$) (表 1)。

表 1 增温与对照条件下土壤理化性质

Table 1 Basic properties of the soil in the open-top chambers and control plots

处理 Treatment	pH	有机质 (g kg ⁻¹)	全氮 (g kg ⁻¹)	全磷 (g kg ⁻¹)	有效磷 (mg kg ⁻¹)
增温 Warming	3.97 ± 0.20 a	105 ± 13 a	3.4 ± 0.3 a	0.44 ± 0.11 a	2.94 ± 0.76 a
对照 CK	3.96 ± 0.06 a	100 ± 12 a	3.3 ± 0.3 a	0.41 ± 0.02 a	6.31 ± 0.74 b

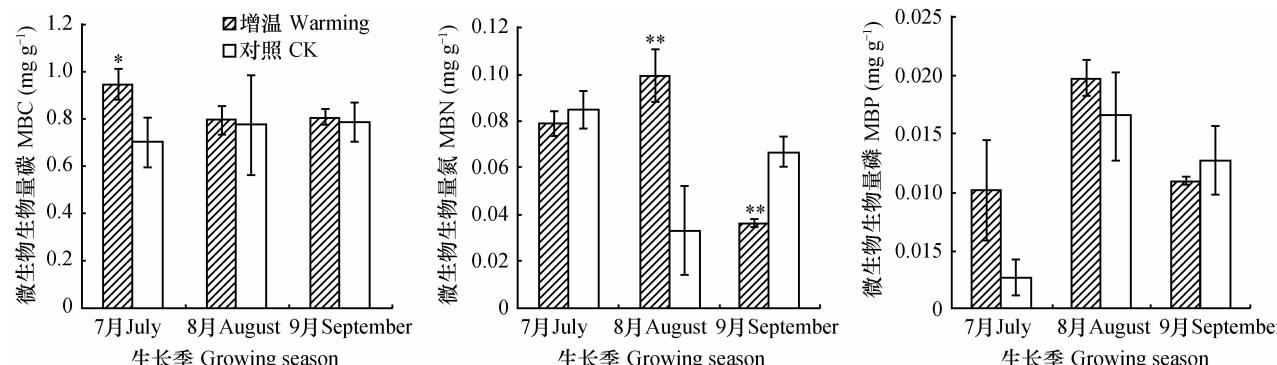
注:同列相同字母表示差异不显著($p > 0.05$) Note: The same letters in the same row indicate the difference is not significant at the level of 0.05

开顶箱增温三个生长季后,土壤有机质、全氮及全磷含量没有明显变化。与 2011 年土壤养分含量比较(未发表数据),增温条件下,土壤有机质和全氮含量明显下降。可能是由于 2011 年土壤微生物呼吸速率(未发表数据)加快使土壤养分含量降低。相关研究表明,土壤微生物可以通过改变群落结构与功能对温度升高产生反馈^[21],因此,土壤微生物群落结构的改变有可能使土壤有机质的分解加快,从而降低了土壤有机碳含量。

2.2 增温对土壤微生物生物量的影响

增温对土壤微生物生物量的影响因月份而差异,但在各月份表现不同(图 1)。7 月份,增温使土壤微生物生物量碳升高了 34.5% ($p < 0.05$),而在 8、9 月份,增温对微生物生物量碳没有明显影响($p > 0.05$)。8 月份,增温使微生物生物量氮增加

了 2 倍 ($p < 0.05$),而在 9 月份增温使微生物生物量氮降低了 45.5% ($p < 0.05$)。7 月份,增温使土壤微生物生物量磷升高了 2.8 倍,而在 8、9 月份无明显影响。重复测量方差分析表明,整个生长季增温未对土壤微生物生物量产生明显影响。研究结果与 Zhang^[22]、Schmidt^[23] 等的研究结果一致。例如 Zhang 等^[22] 在位于俄克拉荷马大学的诺曼校园附近的样地进行连续三年土壤增温 (+1.8℃),结果显示增温并未改变土壤微生物生物量碳、氮含量。Schmidt 等^[23] 在位于阿拉斯加的湿地苔原土壤进行 1~2℃ 的增温处理后,也发现土壤微生物生物量碳、磷对增温没有明显响应。土壤微生物对增温处理没有响应的原因可能是由于增温时间不够长,不足以使土壤微生物生物量对其产生反馈^[24],因此长期监测其动态变化是必要的。



注: * 和 ** 分别代表 $p < 0.05$ 和 $p < 0.01$ 的显著相关性, 下同 Note: * and ** stands for $p < 0.05$ and $p < 0.01$ of significant correlation, respectively. The same below

图 1 生长季增温对土壤微生物量碳、微生物量氮和微生物量磷的影响

Fig. 1 Effects of warming on the soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus during the growing seasons

对土壤微生物生物量与环境因子和土壤养分进行相关性分析(表2),结果表明,土壤微生物生物量碳、氮分别与土壤含水量和土壤有机质呈明显的正相关性,相关系数分别为0.403和0.563,因此月际间土壤微生物生物量的相对变化可能与土壤含水量和土壤有机质的变化相关。本研究中,增温条件下土壤含水量升高了 $0.02\text{ m}^3\text{m}^{-3}$ ($0.25\text{ m}^3\text{m}^{-3}$ 和 $0.23\text{ m}^3\text{m}^{-3}$),统计分析表明其差异不显著。增温条件下土壤含水量有所升高,可能是由于长白山苔原带降水多集中在6—9月份,开顶箱上部开口面积较底部面积小,因而影响了箱内土壤水分的蒸发,进而导致箱内土壤含水量较箱外高。

表2 土壤微生物生物量与环境因子和土壤养分的相关性分析

Table 2 Correlation analysis of soil microbial biomass with environmental factors and soil nutrients

	温度 Temperature	土壤含水量 Soil water content	土壤有机质 Soil organic matter
微生物生物量碳 MBC	0.282	0.403 *	0.077
微生物生物量氮 MBN	0.353	0.129	0.563 *
微生物生物量磷 MBP	0.151	0.241	0.026

注: * 代表 $p < 0.05$ 的显著相关性 Note: * stands for $p < 0.05$ of significant correlation

2.3 增温对土壤酶活性的影响

整个生长季,增温使土壤脲酶与过氧化氢酶活性分别升高80.1%(0.82 和 $0.46\text{ mg g}^{-1}24\text{ h}^{-1}$)与10.1%(1.18 和 $1.07\text{ ml KMnO}_4\text{ g}^{-1}\text{ h}^{-1}$),增温与对照条件下的土壤纤维素酶活性(0.34 和 $0.28\text{ mg g}^{-1}72\text{ h}^{-1}$)与蔗糖酶活性(58.1 和 $45.9\text{ mg g}^{-1}24\text{ h}^{-1}$)无明显差异($p > 0.05$,图2),除纤维素酶外,其他3种酶的活性均随采样时间的不同而有显著差异(图2)。结果与Bell等^[25]进行的增温研究一致。Bell等^[25]在加拿大伦敦地区的研究表明,增温对土壤水解酶(N-乙酰-葡萄糖苷酶、磷酸酶、 α -葡萄糖苷酶、 β -葡萄糖苷酶、纤维二糖水解酶和木糖苷酶)活性没有明显影响,但酶活性在月际间有明显的波动性。本研究中,增温幅度为 $1.7 \sim 1.9\text{ }^\circ\text{C}$,而自然状态下月份间温度变化幅度为 $0.2 \sim 3.7\text{ }^\circ\text{C}$,因此增温幅度相较于月份间自然温度变化较小,可能掩盖了土壤酶对增温的响应^[26]。此外,不同土壤酶对环境变化的敏感性不同,例如,Yergeau等^[27]对青藏高原进行连续3年的开顶箱增温后发现,高原的

沼泽草地过氧化氢酶和蔗糖酶对增温响应不明显,脲酶活性在增温后显著升高,而高山草地的过氧化氢酶活性对增温没有响应,但蔗糖酶活性升高,脲酶活性降低。因此,由于增温幅度与土壤酶温度敏感性不同,则可能产生一些土壤酶对增温响应而另一些土壤酶则没有响应的结果^[25,27]。

2.4 增温对土壤微生物群落结构与各微生物类群的影响

增温和对照条件下土壤磷脂脂肪酸种类相同,共25种(图3)。在7月份,表征各微生物类群的PLFA的含量在增温条件下均显著升高。在8月份,除 $17:0$ 和 $cy19:0$ 外,表征各微生物的PLFA的含量在增温条件下也显著升高。在9月份,增温与对照条件下,表征各微生物类群的PLFA的含量没有明显差异。增温与对照条件下土壤样品中含有磷脂脂肪酸进行主成分分析,均得到两个主成分,第一主成分的方差贡献率分别为84.5%、88.4%、59.8%,第二主成分分别为10.1%、9.1%、23.8%,总的方差贡献率分别达到94.6%、97.5%、83.6%,因此主成分一和主成分二基本可以反映研究区域微生物群落特征。如图4A1、B1、C1所示,在生长季各月份,真菌、细菌、 G^+ 和 G^- 的特征磷脂脂肪酸是主成分一的代表因子,个别表征微生物类群未知的磷脂脂肪酸是主成分二的代表因子,增温与对照土壤中所含有的磷脂脂肪酸分别在其各自的主成分一、主成分一和主成分二间出现了明显的分布差异,说明增温处理与对照土壤微生物群落结构差异显著。

增温使土壤细菌、真菌、 G^+ 、 G^- 与PLFA总量升高,真菌/细菌比值降低,但对 G^+/G^- 比值没有明显影响,增温对各微生物类群的影响在不同月份影响有所不同(表3)。本研究显示增温使土壤真菌、细菌含量显著升高,真菌/细菌比值降低,与Rinnan等^[26]经过15年 $1 \sim 2\text{ }^\circ\text{C}$ 的增温研究结果一致。但也有一些结果显示增温使真菌/细菌比升高或无明显变化,如Zhang等^[22]以高草草原为实验对象,经过3年 $2\text{ }^\circ\text{C}$ 的增温处理后发现增温使土壤真菌/细菌比值增加了20%~26%,而Schindlbacher等的研究则发现增温对土壤微生物的群落结构没有影响^[28-29]。由于增温可能引起土壤含水量发生改变,进而影响土壤微生物^[30]。本研究中的增温并未引起土壤含水量、养分含量的显著改变,因此,土壤酶活性与土壤微生物群落结构的改变是增温处理的直接效应,未受湿度影响或温湿度的交互作用。

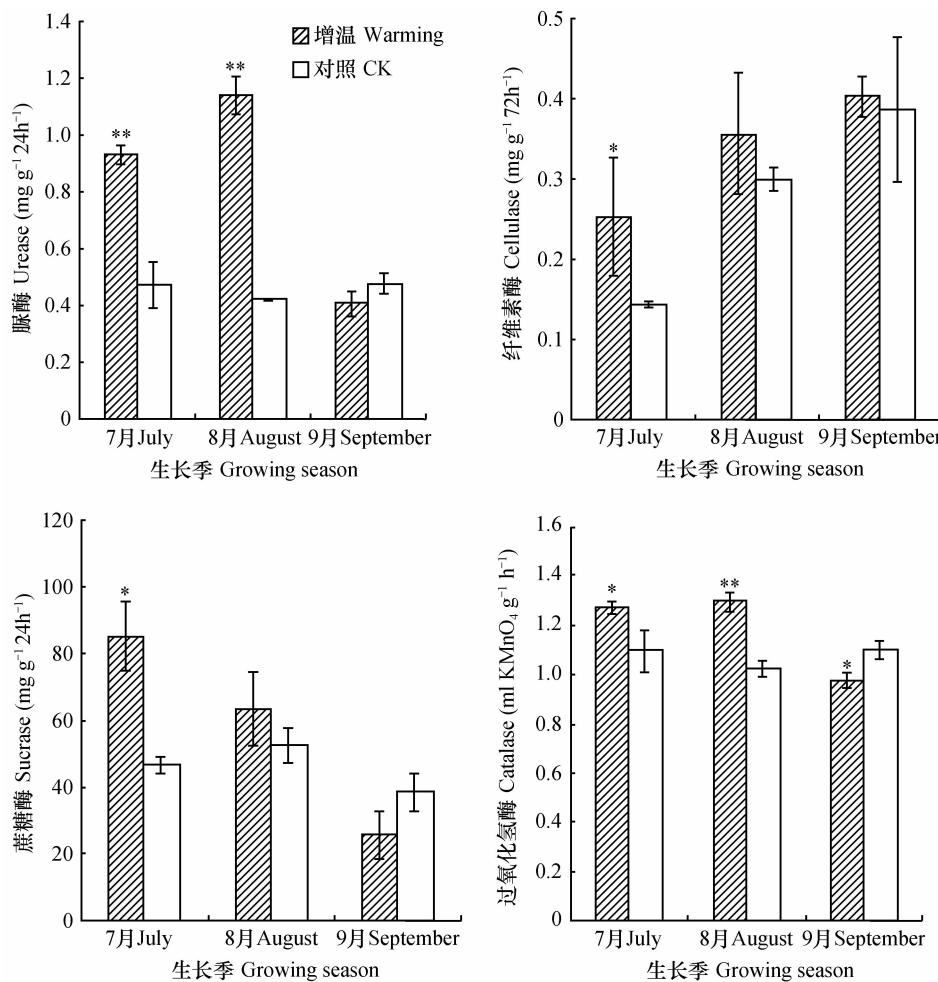


图 2 生长期增温对土壤脲酶、纤维素酶、蔗糖酶和过氧化氢酶活性的影响

Fig. 2 Effects of warming on activities of soil urease, cellulase, sucrase and catalase during the growing seasons

2.5 增温对土壤微生物呼吸的影响

整个生长季,增温未明显影响土壤微生物呼吸,但月际间土壤微生物呼吸有明显的差异(表3)。增温与对照条件下,微生物呼吸的最大值出现在7月份,分别为 9.86 和 $10.24 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,最小值出现在9月份,分别为 3.50 和 $3.06 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (图4)。Bradford等^[31]在美国哈佛森林土壤增温实验地进行研究发现,增温使土壤微生物呼吸下降。Mi-

kan等^[32]以美国阿拉斯加北部苔原生态系统为研究对象,也发现土壤微生物呼吸的敏感性随温度的升高而降低。这可能是由于土壤微生物量的减少^[31]、土壤微生物呼吸产生适应性^[33]或者底物限制^[34]引起的。本研究中,连续两个生长季增温,并未明显改变土壤微生物呼吸,与土壤纤维素酶与蔗糖酶活性变化结果一致,这可能与土壤微生物量、土壤有机质含量均无明显差异相关。

表 3 增温对土壤 PLFA 总量、细菌、真菌、革兰氏阳性细菌(G^+)、革兰氏阴性细菌(G^-)、真菌/细菌、 G^+/G^- 和土壤微生物呼吸影响的统计分析

Table 3 Statistic analysis of effects of warming on the amount of PLFAs (total, bacteria, fungal, GP and GN) and ratios of fungal/bacterial and GP/GN of soil, and soil microbial respiration across the growing seasons

	细菌 Bacteria	真菌 Fungal	G^+	G^-	真菌/细菌 F/B	G^+/G^-	PLFA 总量 Total amount of PLFA	微生物呼吸 Microbial respiration
增温处理 Warming	*	*	*	*	*	-	*	-
取样时间 Sampling time	**	**	**	**	**	-	**	* *

-, $p > 0.05$, *, $p < 0.05$, **, $p < 0.01$

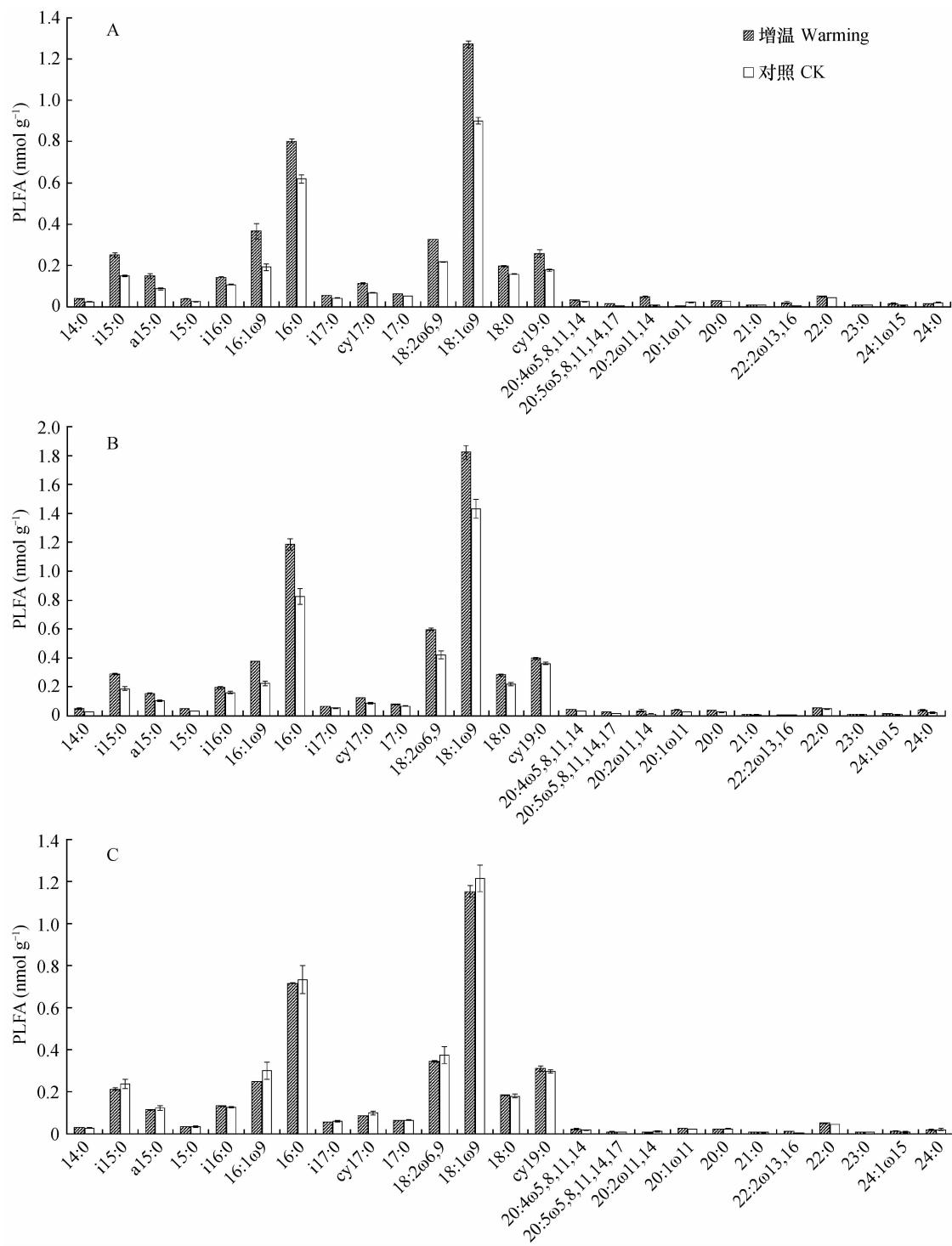
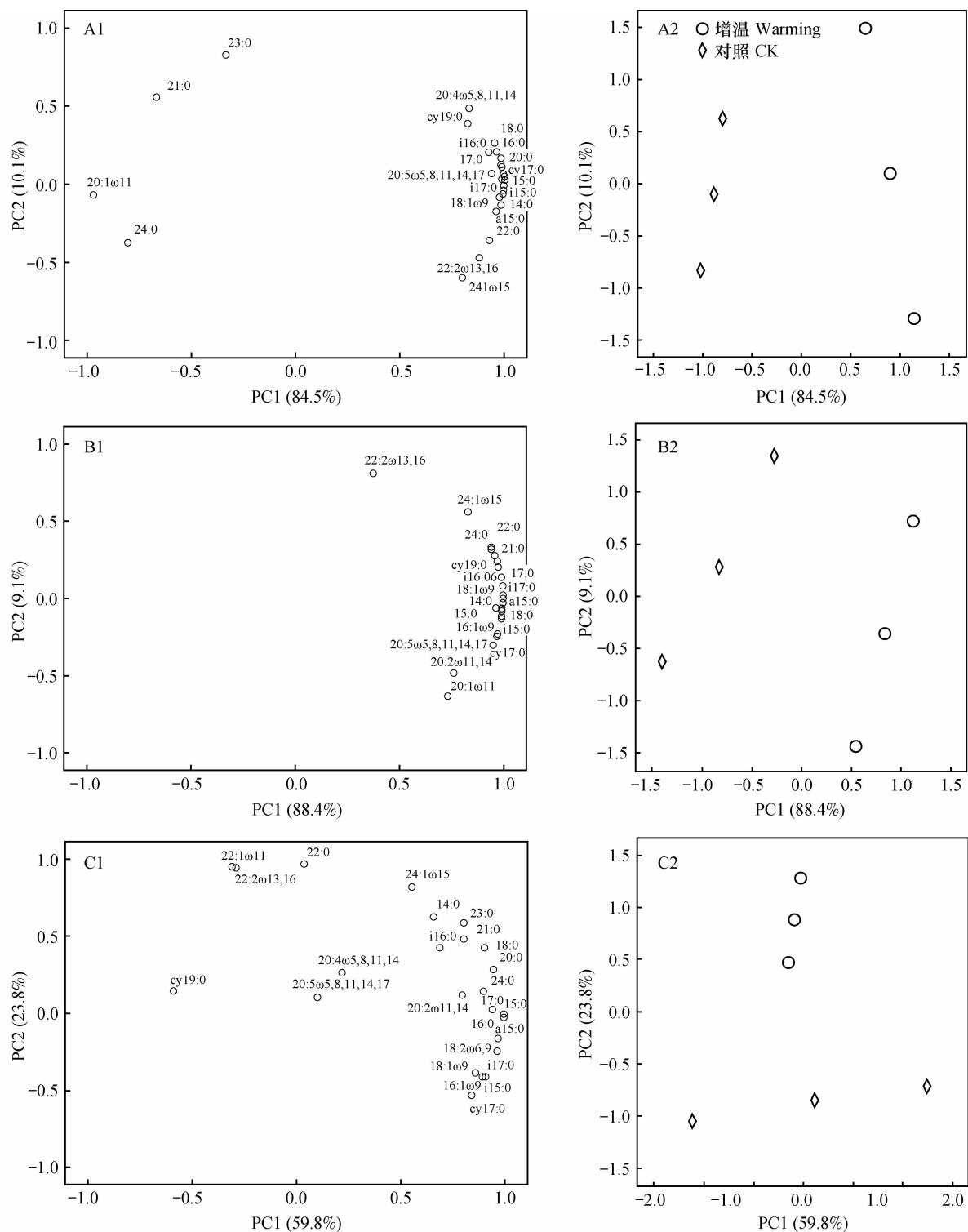


图 3 7月(A)、8月(B)、9月(C)增温与对照条件下土壤微生物PLFA图谱

Fig. 3 Soil microbial PLFA profiles in the open-top chambers and control plots in July (A), August (B) and September (C)



注: A1、B1、C1分别表示7、8、9月份单个磷脂脂肪酸的载荷值, A2、B2、C2分别表示7、8、9月份增温与对照土壤在主成分上的分布

Note: A1, B1 and C1 stands for individual PLFA loading value in July, August and September, respectively, and A2, B2 and C2 for all PLFAs signatures detected in the warming open-top chambers and the control plots in July, August and September, respectively on the principal component analysis (PCA) plot

图4 生长期增温与对照条件下土壤微生物PLFA图谱的主成分分析

Fig. 4 Principal components analysis of PLFA patterns of soil microbes in the open-top chambers and control plots during the growing seasons

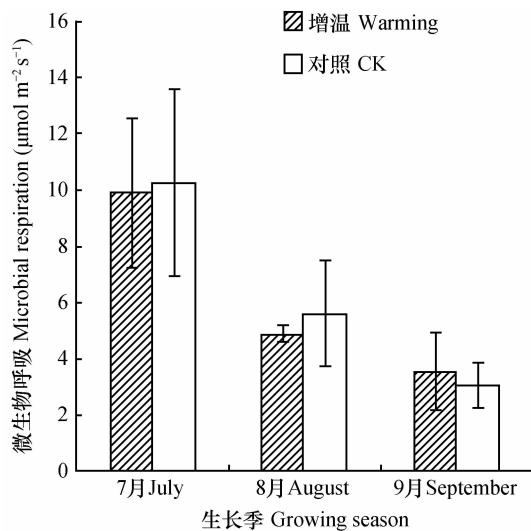


图5 生长期增温对土壤微生物呼吸的影响

Fig. 5 Effects of warming on soil microbial respiration during the growing seasons

3 结 论

土壤微生物在土壤碳循环中具有重要作用,温度是影响土壤微生物结构与功能的重要环境因子。本研究中,增温并未引起与碳循环相关酶活性和土壤微生物生物量的变化,与土壤微生物呼吸对增温的响应一致。可能是由于增温时间与增温幅度不足以使其对增温产生反馈,也可能是土壤微生物对增温条件产生适应性,因此,长期的定位监测是尤为必要的,后继的连续观察将有助于揭示土壤微生物对温度的长期响应模式。增温对土壤含水量及土壤养分含量也没有明显的影响,而土壤含水量及土壤养分含量对土壤微生物活性有重要影响。因此,在增温条件下,土壤微生物呼吸、土壤酶活性和土壤微生物生物量没有明显响应与土壤含水量及土壤养分含量没有明显变化相关。

参 考 文 献

- [1] IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). The physical science basis. Contribution of the working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change//Climate change 2007. Camebridge, UK: Cambridge University Press, 2007
- [2] Cox P M, Betts R A, Jones C D, et al. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature*, 2000, 408(6809): 184—187
- [3] Jones C D, Cox P, Huntingford C. Uncertainty in climate-carbon-cycle projections associated with the sensitivity of soil respiration to temperature. *Tellus*, 2003, 55(2): 642—648
- [4] Rustad L E, Campbell J L, Marion G M, et al. A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia*, 2001, 126(4): 543—562
- [5] Bergner B, Johnstone J, Treseder K K. Experimental warming and burn severity alter soil CO₂ flux and soil functional groups in a recently burned boreal forest. *Global Change Biology*, 2004, 10(12): 1996—2004
- [6] Oechel W C, Vourlitis G L, Hastings S J, et al. Acclimation of ecosystem CO₂ exchange in the Alaskan Arctic in response to decadal climate warming. *Nature*, 2000, 406(6799): 978—981
- [7] Eliasson P E, McMurtie R E, Pepper D A, et al. The response of heterotrophic CO₂ flux to soil warming. *Global Change Biology*, 2005, 11(1): 167—181
- [8] Liberloo M L, Tulva I, Raam O. Photosynthetic stimulation under long-term CO₂ enrichment and fertilization is sustained across a closed *Populus* canopy profile (EUROFACE). *New Phytologist*, 2007, 173(3): 537—549
- [9] Sheik C S, Beasley W H, Elshahed M S, et al. Effect of warming and drought on grassland microbial communities. *ISME Journal*, 2011, 5(10): 1692—1700
- [10] Rinnan R, Stark S, Tolvanen A, et al. Responses of vegetation and soil microbial communities to warming and simulated herbivory in a subarctic heath. *Journal of Ecology*, 2009, 97(4): 788—800
- [11] Sowerby A, Emmett B, Beier C, et al. Microbial community changes in heathland soil communities along a geographical gradient: Interaction with climate change manipulations. *Soil Biology & Biochemistry*, 2005, 37(10): 1805—1813
- [12] Allison S D, McGuire K L, Treseder K K. Resistance of microbial and soil properties to warming treatment seven years after boreal fire. *Soil Biology & Biochemistry*, 2010, 42(10): 1872—1878
- [13] Brzostek E R, Blair J M, Dukes J S, et al. The effect of experimental warming and precipitation change on proteolytic enzyme activity: Positive feedbacks to nitrogen availability are not universal. *Global Change Biology*, 2012, 18(8): 2617—2625
- [14] 黄锡畴, 李崇麟. 长白山高山苔原的景观生态分析. 地理学报, 1984, 39(3): 285—297. Huang X C, Li C H. An analysis on the ecology of alpine tundra landscape of Changbai Mountains (In Chinese). *Acta Geographica Sinica*, 1984, 39(3): 285—297
- [15] 白军红, 邓伟. 长白山苔原湿地资源及可持续利用研究. 山地学报, 2002, 20(2): 228—231. Bai J H, Deng W. Study on the tundra wetland resources in Changbai Mountain and their sustainable utilization (In Chinese). *Journal of Mountain Science*, 2002, 20(2): 228—231
- [16] 杜森, 高祥照. 土壤分析技术规范. 北京: 中国农业出版社, 2006. Du S, Gao X Z. Criterion of soil analysis technology (In Chinese). Beijing: China Agriculture Press, 2006
- [17] 吴金水, 林启美, 黄巧云, 等. 土壤微生物生物量测定方法及应用. 北京: 气象出版社, 2006. Wu J S, Lin Q M, Huang

- Q Y, et al. Measurement methods and application of soil microbial biomass (In Chinese). Beijing: Meteorological Press, 2006
- [18] 关松荫. 土壤酶及其研究方法. 北京: 农业出版社, 1986.
- Guan S Y. Soil enzyme and its research methods (In Chinese). Beijing: Agriculture Press, 1986
- [19] Frostegård A, Tunlid A, Bäath E. Phospholipid fatty acid composition, biomass, and activity of microbial communities from two soil types experimentally exposed to different heavy metals. *Applied and Environmental Microbiology*, 1993, 59 (11): 1605—1617
- [20] 齐鸿雁, 薛凯, 张洪勋. 磷脂脂肪酸谱图分析方法及其在微生物生态学领域的应用. *生态学报*, 2003, 23(8): 1576—1582. Qi H Y, Xue K, Zhang H X. Phospholipid fatty acid analysis and its applications in microbial ecology (In Chinese). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(8): 1576—1582
- [21] Nie M, Pendall E, Bell C, et al. Positive climate feedbacks of soil microbial communities in a semi-arid grassland. *Ecology Letter*, 2013, 16(2): 234—241
- [22] Zhang W, Parker K M, Luo Y, et al. Soil microbial responses to experimental warming and clipping in a tallgrass prairie. *Global Change Biology*, 2005, 11(2): 266—277
- [23] Schmidt I K, Jonasson S, Shaver G R, et al. Mineralization and distribution of nutrients in plants and microbes in four arctic ecosystems responses to warming. *Plant and Soil*, 2002, 242(1): 93—106
- [24] Fu G, Shen Z X, Zhang X Z. Response of soil microbial biomass to short-term experimental warming in alpine meadow on the Tibetan Plateau. *Applied Soil Ecology*, 2012, 61(SI): 158—160
- [25] Bell T H, Klironomos J N, Henry H A L, et al. Seasonal responses of extracellular enzyme activity and microbial biomass to warming and nitrogen addition. *Soil Science Society of America Journal*, 2010, 74(3): 820—828
- [26] Rinnan R, Michelsen A, Bäath E, et al. Fifteen years of climate change manipulations alter soil microbial communities in a subarctic heath ecosystem. *Global Change Biology*, 2007, 13(1): 28—39
- [27] Yergeau E, Bokhorst S, Kang S, et al. Shifts in soil microorganisms in response to warming are consistent across a range of Antarctic environments. *The ISME Journal*, 2012, 6(3): 692—702
- [28] Zhang N L, Xia J Y, Yu X J, et al. Soil microbial community changes and their linkages with ecosystem carbon exchange under asymmetrically diurnal warming. *Soil Biology & Biochemistry*, 2011, 43(10): 2053—2059
- [29] Schindlbacher A, Rodler A, Kuffner M, et al. Experimental warming effects on the microbial community of a temperate mountain forest soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 2011, 43(7): 1417—1425
- [30] Wan S Q, Norby R J, Ledford J, et al. Responses of soil respiration to elevated CO₂, air warming, and changing soil water availability in a model old-field grassland. *Global Change Biology*, 2007, 13(11): 2411—2424
- [31] Bradford M A, Davies C A, Frey S D, et al. Thermal adaptation of soil microbial respiration to elevated temperature. *Ecology Letter*, 2008, 11(12): 1316—1327
- [32] Mikan C J, Schimel J P, Doyle A P. Temperature controls of microbial respiration in arctic tundra soils above and below freezing. *Soil Biology & Biochemistry*, 2002, 34(11): 1785—1795
- [33] Davidson E A, Janssens I A. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, 2006, 440(7081): 165—173
- [34] Hartley I P, Heinemeyer A, Ineson P. Effects of three years of soil warming and shading on the rate of soil respiration: Substrate availability and not thermal acclimation mediates observed response. *Global Change Biology*, 2007, 13(8): 1761—1770

RESPONSES OF SOIL ENZYMES IN ACTIVITY AND SOIL MICROBES IN BIOMASS TO WARMING IN TUNDRA ECOSYSTEM ON CHANGBAI MOUNTAINS

Wang Xuejuan^{1,2} Zhou Yumei^{3†} Wang Xiuxiu⁴ Jiang Xiaojie³ Han Shijie¹

(1 Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China)

(2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

(3 School of Ecological Technology and Engineering, Shanghai Institute of Technology, Shanghai 201418, China)

(4 The Research Station of Changbai Mountain Forest Ecosystem, Chinese Academy of Sciences, Antu, Jilin 133613, China)

Abstract Soil microorganisms play an important role in soil carbon and nitrogen recycling. It is, therefore, necessary to study responses of soil microorganisms to warming for better understanding soil biological processes under global warming. The technique of open-top chambers (OTC) was used in an experiment to explore responses to warming (+1.1~1.9°C) of soil enzymes in activity and soil microbes in biomass, community structure and respiration in the soil of the tundra ecosystem on the Changbai Mountains. OTCs were established in June, 2010 and kept the temperature inside 1.1 to 1.9 °C higher than the air temperature around for three growing seasons consecutively. Results show that warming did not affect much the activities of soil sucrase (0.34 and 0.26 mg g⁻¹ 72 h⁻¹) or cellulase (58.1 and 45.9 mg g⁻¹ 24 h⁻¹),

but did increased the activity of soil urease (0.82 and $0.46 \text{ mg g}^{-1} 24 \text{ h}^{-1}$) by 80.1% and of soil catalase (1.18 and $1.07 \text{ ml KMnO}_4 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) by 10.1% . No significant difference was observed between warming OTCs and control plots in soil microbial biomass carbon (0.85 and 0.75 mg g^{-1}), microbial biomass nitrogen (0.07 and 0.06 mg g^{-1}), microbial biomass phosphorus (0.013 and 0.011 mg g^{-1}) and soil microbial respiration (6.1 and $6.3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Correlation analysis indicates that the significant monthly variation of soil microbial biomass was related to changes in soil water content and soil organic matter. Warming altered soil microbial community structure, but did not affect much carbon-recycling-related soil enzyme activites, soil microbial biomass and soil microbial respiration. Maybe the warming is not long enough in duration or not great enough in magnitude to significantly alter the activity of soil microbes.

Key words Warming; Soil microbial biomass; Soil enzyme; Changbai Mountain Tundra; Soil microbial respiration

(责任编辑:卢萍)