

欧梦菲, 刘艳艳, 黄忻婷, 李志良, 裴广廷, 孙兆林, 张建兵, 李忠国, 苏宏新, 韦海勇, 巢林. 南亚热带山地森林不同海拔土壤胞外酶活性及其化学计量特征[J]. 土壤学报, 2026,

OU Mengfei, LIU Yanyan, HUANG Xinting, LI Zhiliang, PEI Guangting, SUN Zhaolin, ZHANG Jianbing, LI Zhongguo, SU Hongxin, WEI Haiyong, CHAO Lin. Soil Extracellular Enzyme Activity and Stoichiometry Along an Elevation Gradient in Southern Subtropical Mountainous Forests [J]. Acta Pedologica Sinica, 2026,

南亚热带山地森林不同海拔土壤胞外酶活性及其化学计量特征^{*}

欧梦菲¹, 刘艳艳¹, 黄忻婷¹, 李志良¹, 裴广廷¹, 孙兆林^{2, 3},
张建兵¹, 李忠国⁴, 苏宏新⁵, 韦海勇⁶, 巢林^{1, 7†}

(1. 北部湾环境演变与资源利用教育部重点实验室, 广西地表过程与智能模拟重点实验室, 南宁师范大学地理科学与规划学院, 南宁 530001; 2. 广西壮族自治区林业科学研究院, 南宁 530002; 3. 广西漓江源森林生态系统国家定位观测研究站, 桂林兴安漓江源森林生态系统广西野外科学观测研究站, 广西桂林 541316; 4. 中国林业科学研究院热带林业实验中心, 广西友谊关森林生态系统国家定位观测研究站, 广西凭祥 532600; 5. 生态环境部生态质量综合监测站广西金钟山站(森林), 广西百色 533400; 6. 广西金钟山黑颈长尾雉国家级自然保护区管理中心, 广西百色 533000; 7. 湖南会同森林生态系统国家野外科学观测研究站, 湖南会同 418307)

摘要: 探究土壤胞外酶活性沿海拔梯度的分布规律及其调控因素, 对于理解微生物养分限制和代谢过程至关重要, 并有助于预测土壤生物地球化学循环对全球变化的响应。然而, 目前关于土壤胞外酶活性及其化学计量特征的海拔格局及其驱动机制的认识仍然有限。以广西金钟山黑颈长尾雉国家级自然保护区不同海拔梯度土壤为研究对象, 探究土壤理化性质、胞外酶活性及微生物养分限制的海拔分布格局, 分析影响微生物胞外酶活性及其化学计量的驱动因素。结果表明, (1) 随着海拔的升高, 土壤含水量、土壤养分含量、化学计量比及微生物生物量均增加, 但土壤容重、pH 和有效磷含量随海拔的增加而降低。(2) 碳氮降解相关的 β -葡萄糖苷酶 (BG)、N-乙酰氨基葡萄糖苷酶 (NAG)、亮氨酸氨基肽酶 (LAP) 的活性随海拔增加无明显变化规律, 但酸性磷酸酶 (ACP) 先增后减, 呈单峰型变化。酶矢量分析显示, 中高海拔 (1 429~1 691 m) 矢量长度较大, 微生物受碳限制增强; 而矢量角度均大于 45°, 表明不同海拔的土壤微生物普遍受到磷元素限制。(3) 与全球尺度和中国区域土壤酶活性数据对比发现, 地处东部湿润区向西部半湿润半干旱区过渡带的金钟山土壤碳、氮、磷降解相关酶活性整体偏低, 土壤微生物受氮和磷限制相对更严重; 相较于湿润区土壤碳、氮、磷循环酶活性更低, 但与干旱区相比, 碳、磷循环酶活性相对更高。(4) 曼特尔 (Mantel) 检验发现, 土壤胞外酶活性及其化学计量与土壤含水量、硝态氮、微生物生物量氮含量等密切相关。冗余分析 (RDA) 表明, 硝态氮和微生物生物量磷是影响土壤酶活性及其化学计量最重要的因子。

(5) 偏最小二乘法路径模型 (PLS-PM) 发现, 土壤物理性质和微生物生物量对土壤酶活性造成直接影响, 土壤物理性质、化学性质及微生物生物量对酶化学计量造成直接影响。综上, 海拔主要通过影响土壤理化性质和微生物生物量进而影响土壤胞外酶活性及其化学计量。该研究结果有助于全球气候变化背景下山地

*国家自然科学基金项目(32560340, 32160252)、广西自然科学基金项目(2026GXNSFAA00641103)资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (Nos. 32560340 and 32160252), the Natural Science Foundation of Guangxi, China (No. 2026GXNSFAA00641103)

† 通讯作者 Corresponding author, Email: chaolin@nnu.edu.cn

作者简介: 欧梦菲 (2002—), 女, 广西兴业人, 硕士研究生, 主要从事生态地理学研究。E-mail: 2054275909@qq.com

收稿日期: 2025-11-07; 收到修改稿日期: 2026-05-15; 网络首发日期 (www.cnki.net):

森林生态系统土壤胞外酶活性及其化学计量特征对海拔响应机制的理解。

关键词: 土壤微生物; 酶计量矢量模型; 养分限制; 海拔梯度; 山地生态系统

中图分类号: S714 文献标志码: A

Soil Extracellular Enzyme Activity and Stoichiometry Along an Elevation Gradient in Southern Subtropical Mountainous Forests

OU Mengfei¹, LIU Yanyan¹, HUANG Xinting¹, LI Zhiliang¹, PEI Guangting¹, SUN Zhaolin^{2,3}, ZHANG Jianbing¹, LI Zhongguo⁴, SU Hongxin⁵, WEI Haiyong⁶, CHAO Lin^{1,7†}

(1. Key Laboratory of Environment Change and Resources Use in Beibu Gulf, Ministry of Education, Guangxi Key Laboratory of Earth Surface Processes and Intelligent Simulation, School of Geography and Planning, Nanning Normal University, Nanning 530001, China; 2. Guangxi Forestry Research Institute, Nanning 530002, China; 3. Guangxi Lijiangyuan Forest Ecosystem Research Station, Lijiangyuan Forest Ecosystem Observation and Research Station of Guangxi, Guilin, Guangxi 541316, China; 4. Experimental Center of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Guangxi Youyiguan Forest Ecosystem Research Station, Pingxiang, Guangxi 532600, China; 5. Guangxi Jinzhongshan Forest Station of Ecological Quality Comprehensive Monitoring Station, Ministry of Ecology and Environment, Baise, Guangxi 533400, China; 6. Guangxi Jinzhongshan Syrmaticus Humiae National Nature Reserve Management Center, Baise, Guangxi 533000, China; 7. Huitong National Research Station of Forest Ecosystem, Huitong, Hunan 418307, China)

Abstract: 【Objective】 Determining the patterns of regulatory factors of soil extracellular enzyme activity along elevational gradients is critical for understanding microbial nutrient limitation and metabolic processes. This contributes to predicting the responses of soil biogeochemical cycles to global change. However, knowledge of the elevational patterns in soil extracellular enzyme activity and their stoichiometry, as well as their drivers, remains limited. 【Method】 Soil samples (0-10 cm) were collected from different elevation gradients on Jinzhongshan Mountain in Guangxi, China. These samples were used to investigate the elevational patterns of soil physical and chemical properties, extracellular enzyme activities, and microbial nutrient limitations. Also, the major factors influencing microbial extracellular enzyme activities and their stoichiometry were evaluated. 【Result】 The results indicate that (1) soil water content (SWC), soil nutrient content, stoichiometric ratios, and microbial biomass content increased with increasing elevation. However, soil bulk density (BD), pH, and available phosphorus (AP) content decreased with increasing elevation. (2) The activities of carbon and nitrogen degradation-related enzymes, including β -glucosidase (BG), N-acetylamino glucosidase (NAG), and leucine aminopeptidase (LAP), exhibited no clear pattern with increasing elevational gradient. In contrast, acid phosphatase (ACP) activity initially increased, then decreased along with elevation, presenting a unimodal pattern. Vector analysis of ecoenzyme activities revealed that vector lengths were larger at middle and high elevations (1 429-1 691 m), suggesting an enhanced carbon limitation for soil microorganisms. Additionally, all vector angles were greater than 45° , indicating a widespread phosphorus limitation for soil microbes in the study region. (3) Compared with soil enzyme activity data at the global scale and in Chinese regions, soil enzyme activities related to carbon, nitrogen, and phosphorus cycling in Jinzhongshan, which is located in the transition zone from the eastern humid region to the western semi-humid and semi-arid region, were generally low. This suggested that soil microorganisms in this area were subject to relatively greater N and P limitations. Furthermore, compared to soils in humid regions, the activities of C-, N-, and P-cycling enzymes were lower, whereas the activities of enzymes associated with C and P cycling were relatively higher when compared with arid regions. (4) Mantel test results indicated that soil extracellular enzyme activity and their stoichiometry were significantly correlated with SWC, NO_3^- -N, and microbial biomass nitrogen (MBN). Redundancy analysis (RDA) revealed that NO_3^- -N and microbial biomass phosphorus (MBP) were the key factors driving variations in

soil extracellular enzyme activities, whereas soil enzyme stoichiometry was primarily regulated by NO_3^- -N, total phosphorus (TP), C:N, and MBP. (5) Partial least squares path modeling (PLS-PM) demonstrated that soil physical properties and microbial biomass directly influenced soil extracellular enzyme activities, whereas soil physicochemical properties together with microbial biomass exerted direct effects on enzyme stoichiometry.

【Conclusion】 Elevation affected extracellular enzyme activities mainly through regulating soil physical properties and microbial biomass, but indirectly modulated enzyme stoichiometry via altering soil physicochemical properties and microbial biomass. These findings contribute to enhancing the mechanistic understanding of how soil extracellular enzyme activities and their stoichiometric patterns respond to elevation gradients in mountain forest ecosystems under global climate change.

Key words: Soil microorganisms; Enzyme vector model; Nutrient limitation; Elevation gradient; Mountain ecosystem

土壤胞外酶主要是土壤微生物、植物根系和动植物残体腐解分泌至土壤中并发挥催化作用的生物活性物质^[1], 是土壤生物地球化学过程的积极推动者。土壤微生物作为生物地球化学循环过程的关键引擎, 通过分泌各种胞外酶将土壤中动植物残体和木质素、纤维素等大分子有机化合物分解为氨基酸、单糖等易于被植物和微生物吸收利用的小分子物质, 从而实现生态系统碳 (C)、氮 (N)、磷 (P) 等营养元素的循环利用, 在维系与支撑陆地生态系统众多生态过程中发挥着不可替代的作用^[2]。土壤胞外酶活性不仅能表征微生物的养分需求与代谢水平, 还可通过其动态变化反映土壤理化性质、微生物状态对环境变化的响应过程, 因此被广泛用作评估土壤养分循环和微生物活性的指标^[3]。酶化学计量是指土壤 C (如 β -葡萄糖苷酶, BG)、N (如 *N*-乙酰氨基葡萄糖苷酶, NAG)、P (如酸性磷酸酶, ACP) 获取相关酶活性的比值, 能够确定微生物在能量和养分 (如 C、N、P) 获取过程中的资源分配, 是反映微生物功能变化的重要指标^[4]。因此, 探究土壤胞外酶活性及其化学计量特征对于了解土壤微生物的养分限制状况和土壤生物地球化学循环过程具有重要意义^[5]。

土壤胞外酶活性及其化学计量受到气候条件、土壤性质、植被类型和微生物群落等诸多生物和非生物因素的共同影响与调控^[6]。山地生态系统的气候和环境条件沿着海拔梯度逐渐变化, 为探究植物-土壤-微生物交互作用如何影响土壤酶活性及其化学计量提供了天然实验平台^[6]。然而, 土壤胞外酶活性和微生物养分限制随海拔变化表现出不一致的分布模式。研究表明, 随着海拔梯度的增加, 土壤 C、N、P 降解相关酶活性均显著降低^[7], 也有研究显示, 土壤 C、N、P 相关酶活性随海拔的增加而增加^[8], 或土壤 C 和 N 获取相关的酶活性随海拔的升高无显著变化^[9]。此外, 土壤微生物养分限制状况随海拔的变化也存在不确定性, 诸如随着海拔升高, 土壤微生物 N 限制显著增强^[10], 也有研究表明, 高海拔地区土壤微生物受到更为强烈的 P 限制^[11], 还有研究显示, 高山生态系统土壤微生物受 C 和 P 的共同限制, 但不受 N 的限制^[12]。不同区域或气候带下环境条件存在差异, 环境条件也会随着海拔的变化而改变, 从而为土壤微生物创造了复杂多样的生境条件, 这可能是造成不同海拔土壤胞外酶活性和养分限制差异和不确定性的重要原因。因此, 在特定区域进一步深入探究土壤胞外酶活性和微生物养分限制对海拔的响应机制尤为重要。

山地生态系统具有浓缩的环境梯度和异质化的生境, 对气候变化表现出高度敏感性, 研究山地生态系统土壤微生物酶活性及其化学计量的海拔分布格局, 对于理解全球变化背景下土壤微生物资源限制对养分循环的影响至关重要^[13]。广西金钟山黑颈长尾雉国家级自然保护区地处云贵高原与广西丘陵过渡带, 是桂西黔南石灰岩生物多样性保护优先区域的核心腹地, 位于亚热带东部湿润区向西部半湿润半干旱区过渡带, 不仅是黑颈长尾雉 (*Syrmaticus humiae*) 的庇护所, 还是丰富的物种基因库, 但生态系统脆弱性较高, 对环境变化十分敏感。目前该研究区域开展的科学研究工作很少, 且主要聚焦于植被群落调查^[14]、昆虫与鸟类多样

性^[15]、动植物资源保护与利用^[16]等，而对于植物-土壤-微生物相互作用及其生态环境效应相关研究十分匮乏。因此，开展植物-土壤-微生物相互作用及其生态效应相关研究，对未来气候变化背景下有效地构建与维护区域生态安全具有深远意义。随着海拔的升高，植被类型和土壤性质存在显著的空间异质性，为探究土壤胞外酶活性及其化学计量沿海拔梯度的变化及其驱动因素提供了得天独厚的自然条件。鉴于此，本研究选取广西金钟山黑颈长尾雉国家级自然保护区 10 个不同海拔梯度下的土壤为对象，测定土壤理化性质、微生物生物量、胞外酶活性等指标，拟解决以下科学问题：1) 南亚热带山地森林土壤胞外酶活性及其化学计量特征沿海拔梯度的分布格局是什么？2) 形成该分布格局的主要驱动因素是什么？旨在阐明海拔对土壤胞外酶活性及其化学计量的影响，揭示其沿海拔梯度变化的潜在机制，为进一步认识环境变化背景下山地森林生态系统土壤微生物养分限制和代谢过程的响应机制提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

研究样地位于广西金钟山黑颈长尾雉国家级自然保护区，地理坐标为 24°32′44″—24°43′07″N，104°46′13″—105°00′46″E（图 1），海拔 670~1 818 m，总面积 20 924.4 hm²。属南亚热带季风气候区，受西南季风和来自云南高原焚风的影响，具有干湿季节分明的特点，雨热同期，年均温 18.3℃；最冷月为 1 月，最暖月为 7 月；霜期短，年日照时数 1 569 h；年降水量 1 200 mm，约 80% 以上的降水集中在 5—9 月。土壤质地坚硬且呈垂直分布，海拔 700~1 100 m 为黄红壤，海拔 1 100~1 800 m 为山地黄壤。金钟山属亚热带常绿阔叶林西部半湿润区，具有南亚热带常绿阔叶林东部湿润区向西部半湿润区过渡的特点。植被类型由低海拔区向高海拔区依次为沟谷落叶阔叶林（海拔 1 000 m 以下）、沟谷常绿阔叶林（海拔 1 000~1 200 m）、常绿落叶阔叶混交林和落叶阔叶林（海拔 1 000~1 500 m）及山地常绿阔叶林和山地苔藓矮林（海拔 1 500 m 以上）。

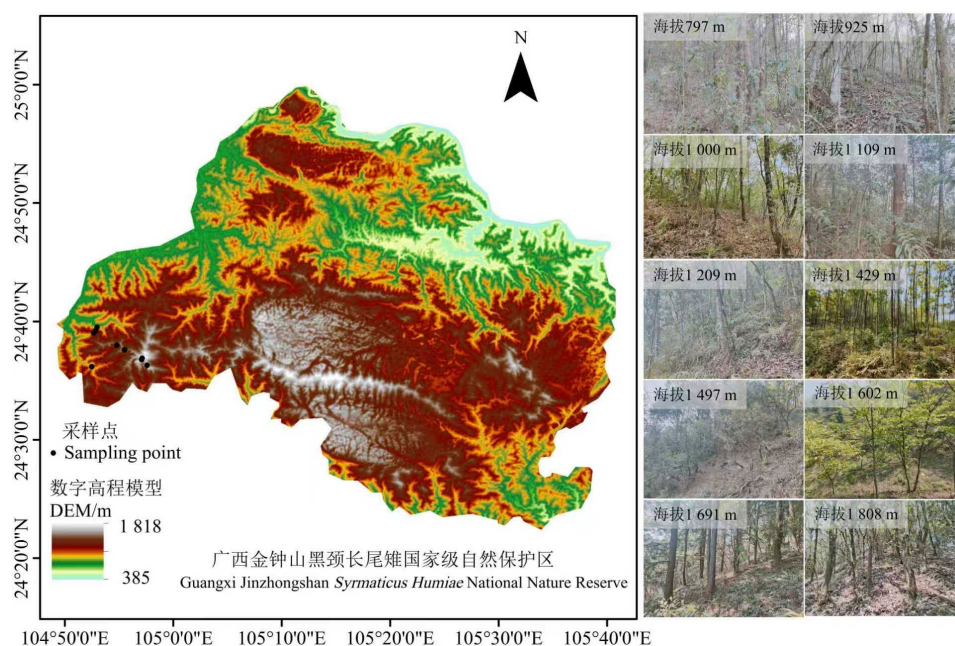


图 1 研究区域与样地概况

Fig. 1 Location of the study sites comprising ten elevational gradients

1.2 试验设计与样品采集

2023年7月选择连续晴朗天气(日均温27℃)进行土壤样品采集,以沿海拔梯度上植被群落不同树种组成为依据,在金钟山保护区由低海拔至高海拔选取10个海拔梯度作为样点,每个海拔设置3块大小为20 m×20 m的样方,共30个样方,各样点海拔、经纬度、树种组成等信息见表1,其中海拔1602 m为油桐经济林,农户在经营管理过程中使用化肥和农药等干扰措施。通常3—5月份施加氮磷复合肥,具体为幼苗期(小于等于3年)施肥量为每株100 g,结果期(大于3年)施肥量为每株250 g,除草剂以草甘膦为主。在每个样方内按照“S”形取样法选取15个采样点,去除采样点地表枯枝落叶后,用直径5 cm的土钻采集表层0~10 cm的土壤样品。每个样方土壤样品混合后装入自封袋,置于保温箱带回实验室后,剔除可见的根系、石粒等植物残体和杂质,过2 mm筛后分成两部分,一部分样品自然风干后进行研磨,用于测定土壤理化性质,另一部分样品置于4℃冰箱中保存,用于测定土壤微生物生物量和胞外酶活性。

表1 不同海拔样地特征

Table 1 Characteristics of the sample plot at different elevations

样地 Site	坐标 Coordinate	海拔 Elevation/m	主要树种组成 Tree species composition
1	104.8824°E, 24.6584°N	797	马尾松 <i>Pinus massoniana</i>
2	104.8745°E, 24.6027°N	925	木荷 <i>Schima superba</i> 、山槐 <i>Albizia kalkora</i> 、盐麸木 <i>Rhus chinensis</i> 、大果榕 <i>Ficus auriculata</i>
3	104.8746°E, 24.6027°N	1 000	细叶云南松 <i>Pinus yunnanensis</i> var. <i>tenuifolia</i> 、文山润楠 <i>Machilus wenshanensis</i> 、枫香 <i>Liquidambar formosana</i> 、青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>
4	104.8806°E, 24.6532°N	1 109	杨梅 <i>Myrica rubra</i> 、栓皮栎 <i>Quercus variabilis</i> 、木荷、细叶云南松、青冈、文山润楠
5	104.8773°E, 24.6499°N	1 209	高山锥 <i>Castanopsis delavayi</i> 、白栎 <i>Quercus fabri</i> 、西桦 <i>Betula alnoides</i> 、楹树 <i>Albizia chinensis</i> 、木荷
6	104.9130°E, 24.6332°N	1 429	南酸枣 <i>Choerospondias axillaris</i> 、亮叶桦 <i>Betula luminifera</i> 、赤杨叶 <i>Alniphyllum fortunei</i> 、毛竹 <i>Phyllostachys edulis</i> 、白栎、木荷
7	104.9254°E, 24.6266°N	1 497	铁坚油杉 <i>Keteleeria davidiana</i> 、白栎、细叶云南松、青冈
8	104.9599°E, 24.6048°N	1 602	油桐 <i>Vernicia fordii</i>
9	104.9514°E, 24.6128°N	1 691	杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i> 、山核桃 <i>Carya cathayensis</i> 、高山锥、白栎、油桐
10	104.9524°E, 24.6145°N	1 808	木姜子 <i>Litsea pungens</i> 、珍珠花 <i>Lyonia ovalifolia</i> 、杉木、高山锥、白栎

1.3 土壤基本理化性质测定

土壤含水量(SWC)采用铝盒测定,在105℃条件下烘干至恒重,计算得出;土壤容重(BD)使用环刀取样,在105℃条件下烘干至恒重,称重得出;土壤pH采用电位法测定(1:2.5 土水质量比浸提液);土壤可溶性有机碳(DOC)采用TOC分析仪(TOC-V CPHShimadzu,日本)测定;土壤全碳(TC)和全氮(TN)使用元素分析(ElementarVario, Hanau,德国)测定;全磷(TP)采用钼锑抗比色法测定;全钾(TK)采用火焰光度法测定;铵态氮(NH₄⁺-N)和硝态氮(NO₃⁻-N)含量采用氯化钾溶液浸提,有效磷(AP)采用氟化铵-盐酸溶液浸提,使用流动注射分析仪(AA3, BRAN+LUEBBE, Norderstedt,德国)测定[5]。

1.4 土壤微生物生物量测定

土壤微生物生物量碳 (MBC) 和土壤微生物生物量氮 (MBN) 用氯仿熏蒸—硫酸钾浸提法提取, 采用有机碳自动分析仪 (TOC-VCPH/CPN, 日本) 测定 MBC, 采用连续流动分析仪 (Skalar san++, 荷兰) 测定 MBN。土壤微生物生物量磷 (MBP) 用氯仿熏蒸—碳酸氢钠浸提法提取, 用连续流动分析仪测定。

$$MBC = \Delta E_C / K_C \quad (1)$$

$$MBN = \Delta E_N / K_N \quad (2)$$

$$MBP = \Delta E_P / K_P \quad (3)$$

式中, ΔE_C 、 ΔE_N 和 ΔE_P 分别为熏蒸和未熏蒸土样浸提液 TC、TN 和 TP 的差值, K_C (0.45)、 K_N (0.54) 和 K_P (0.40) 为转换系数^[17]。

1.5 土壤酶活性测定

β -葡萄糖苷酶 (BG)、*N*-乙酰氨基葡萄糖苷酶 (NAG)、亮氨酸氨基肽酶 (LAP)、酸性磷酸酶 (ACP) 和多酚氧化酶 (POX) 均采用微孔板荧光法测定: 称取 1 g 新鲜土壤, 加入 125 mL 50 mmol·L⁻¹ 的醋酸盐缓冲液 (pH = 5), 在 25 °C 恒温摇床上振荡 2 h 以制备土壤悬浊液, 吸取 1 mL 悬浊液于离心管中, 摇匀后即待测定样品。随后, 在 25 °C 恒温培养箱中黑暗条件下培养 4 h, 培养结束加入浓度为 1 mol·L⁻¹ 的 NaOH 终止反应。最后, 在 96 孔微孔板上分别加入 200 μ L 土壤悬浮液和 50 μ L 荧光底物溶液, 测定每种酶的总潜在活性^[18]。酶活性单位用每小时每克干土产生的酶的摩尔质量 (nmol) 来表征。

1.6 数据处理

本研究中的土壤酶化学计量比 C:N、C:P、N:P (E_{CN} 、 E_{CP} 、 E_{NP}) 采用以下公式进行计算:

$$E_{CN} = \ln BG / \ln(NAG + LAP) \quad (4)$$

$$E_{CP} = \ln BG / \ln ACP \quad (5)$$

$$E_{NP} = \ln(NAG + LAP) / \ln ACP \quad (6)$$

式中, E_{CN} 为土壤酶化学计量碳氮比, E_{CP} 为土壤酶化学计量碳磷比, E_{NP} 为土壤酶化学计量氮磷比。

本研究采用矢量长度 (Vector length, **VL**)、矢量角度 (Vector angle, **VA**) 和 C 质量指数 (CQI) 来表征不同海拔高度土壤微生物的养分限制状况, 计算公式如下:

$$VL = (x^2 + y^2)^{1/2} \quad (7)$$

$$VA = \text{Degrees}(\text{ATAN2}(y, x)) \quad (8)$$

$$CQI = \ln POX / (\ln POX + \ln BG) \quad (9)$$

式中, x 为 E_{CN} , y 为 E_{CP} , **VL** 代表土壤微生物 C 限制程度, 其数值与限制程度呈正比关系; **VA** 代表土壤微生物 N/P 限制程度, **VA** 大于和小于 45° 分别表示受到土壤微生物 P 和 N 限制的相对程度。碳质量指数 (CQI) 是评估土壤顽固碳百分比的有效指标, \ln (POX) 与 \ln (BG) 分别表示难、易分解碳的相对丰度。

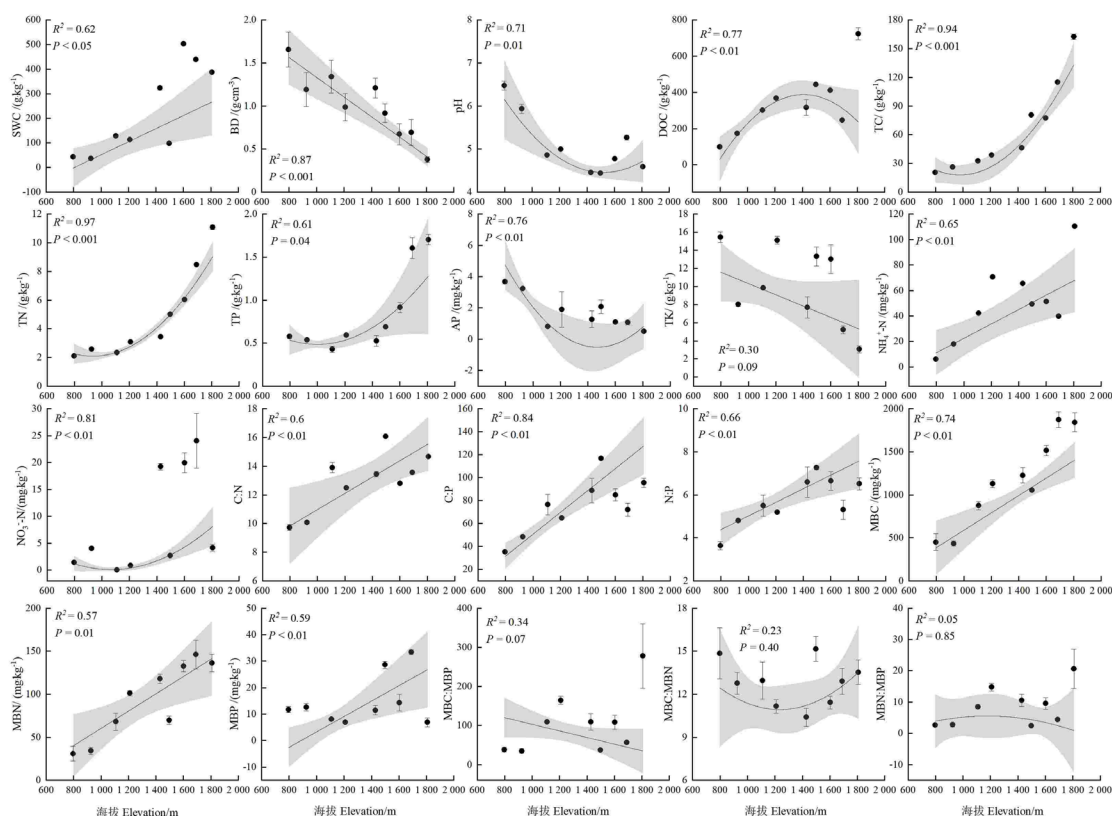
所有统计分析均在 SPSS 21.0 中进行, 利用单因素方差分析 (ANOVA) 和图基检验 (Turkey HSD) 检验分析不同海拔之间土壤理化性质、胞外酶活性及化学计量特征等指标的差异性 ($\alpha=0.05$)。采用独立样本 t 检验将本研究不同海拔土壤酶活性与全球尺度^[19]和中国

区域研究^[20]土壤碳、氮、磷降解相关酶活性数据进行比较 ($\alpha=0.05$)；运用回归分析、曼特尔 (Mantel) 检验和冗余分析 (RDA) 探究不同海拔土壤理化性质与土壤胞外酶活性及其化学计量特征的相关关系，并识别土壤酶活性及其化学计量的显著影响因子。采用偏最小二乘法路径模型 (PLS-PM) 揭示海拔、土壤因素、微生物生物量对土壤酶活性及酶化学计量的直接和间接影响。运用基于 Bray-Curtis 距离的非度量多维尺度分析 (NMDS) 探明不同海拔对土壤理化性质、酶活性及其化学计量的影响。RDA 分析在 Canoco 5.0 软件中完成，用 R4.3.3 和 Origin 2021 软件绘图。

2 结果

2.1 不同海拔梯度土壤理化性质及微生物生物量

不同海拔梯度下的土壤理化性质、微生物生物量均存在显著差异 ($P < 0.001$)。SWC、TC、TN、TP、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 、MBC、MBN、MBP 随海拔的升高整体上呈现出增加的趋势 (图 2)，SWC 含量在海拔 1602 m 处最高；TC、TN、TP、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 含量在海拔 1808 m 处最高； $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 、MBC、MBN、MBP 含量在海拔 1691 m 处最高。BD、pH、AP 随海拔的升高整体上呈现出降低的趋势，pH 在海拔 1497 m 处最低，BD、AP 含量在海拔 1808 m 处最低。DOC 随海拔的升高呈现出先增加而后降低的趋势。此外，不同海拔土壤化学计量比也存在显著差异 ($P < 0.001$)。C:N、C:P、N:P 随海拔的升高而呈增加趋势，MBC、MBN、MBP 化学计量比随海拔的升高均无显著性变化。



注: SWC, 土壤含水量; BD, 土壤容重; DOC, 可溶性有机碳; TC, 全碳; TN, 全氮; TP, 全磷; AP, 有效磷; TK, 全钾; $\text{NH}_4^+\text{-N}$, 铵态氮; $\text{NO}_3^-\text{-N}$, 硝态氮; C:N, 土壤碳氮比; C:P, 土壤碳磷比; N:P, 土壤氮磷比; MBC, 微生物生物量碳; MBN, 微生物生物量氮; MBP, 微生物生物量磷; MBC:MBP, 微生物生物量碳磷比; MBC:MBN, 微生物生物量碳氮比; MBN:MBP, 微生物生物量氮磷比。下同。Note: SWC, soil water content; BD, soil bulk density; DOC, dissolved organic carbon; TC, total

carbon, TN; total nitrogen, TP; total phosphorus, AP, available phosphorus; TK, total potassium; $\text{NH}_4^+\text{-N}$, ammonium nitrogen; $\text{NO}_3^-\text{-N}$, nitrate nitrogen; C:N, soil carbon to nitrogen ratio; C:P, soil carbon to phosphorus ratio; N:P, soil nitrogen to phosphorus ratio; MBC, microbial biomass carbon; MBN, microbial biomass nitrogen; MBP, microbial biomass phosphorus; MBC:MBP, microbial biomass carbon to phosphorus ratio; MBC:MBN, microbial biomass carbon to nitrogen ratio; MBN:MBP, microbial biomass nitrogen to phosphorus ratio. The same below.

图2 土壤理化性质、微生物生物量随海拔变化特征

Fig. 2 Soil physicochemical properties and microbial biomass along the elevation gradient

2.2 不同海拔梯度土壤酶活性及其化学计量特征

海拔对土壤酶活性及酶化学计量比均具有显著影响 ($P < 0.001$, 表2)。土壤 BG、NAG、LAP 活性随海拔升高无明显的变化规律, 土壤 ACP 活性随海拔的升高呈现出单峰型变化, 峰值出现在海拔 1 497 m ($320.5 \text{ nmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$), 土壤 POX 活性随海拔升高呈现出先降后升的变化趋势。此外, 在海拔 1 497 m 处, 土壤 BG、NAG 和 ACP 活性显著高于其他海拔; 而在海拔 1 602 m 处, 土壤碳、氮、磷相关的酶活性则显著低于其他海拔。 E_{CN} 随海拔的升高整体上呈现出先升后降的变化趋势, E_{NP} 随海拔的升高呈现出先降后升的变化趋势, E_{CP} 和 CQI 随海拔增加无明显变化规律。 t 检验结果表明, 广西金钟山不同海拔土壤碳降解酶活性 ($\text{BG} = 106.4 \text{ nmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) 显著低于全球平均水平 ($\text{BG} = 387.1 \text{ nmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) [19], 但要显著高于中国区域尺度 ($\text{BG} = 46.46 \text{ nmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) [20]; 不同海拔土壤氮、磷降解相关酶活性 ($\text{NAG} = 46.40 \text{ nmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$, $\text{LAP} = 14.69 \text{ nmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$, $\text{ACP} = 238.8 \text{ nmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) 均显著低于全球 ($\text{NAG} = 254.88 \text{ nmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$, $\text{LAP} = 93.28 \text{ nmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$, $\text{ACP} = 418.06 \text{ nmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) 和中国区域尺度平均水平 ($\text{NAG} = 92.80 \text{ nmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$, $\text{LAP} = 33.29 \text{ nmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$, $\text{ACP} = 473.88 \text{ nmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) [19-20]; 相较于中国区域水平 ($E_{\text{CN}} = 0.83$, $E_{\text{CP}} = 0.59$) [20], 金钟山不同海拔土壤 E_{CN} (1.16) 和 E_{CP} (0.85) 显著更高。

表2 不同海拔梯度土壤酶活性及其化学计量特征

Table 2 Soil enzyme activities and enzymatic stoichiometry along the elevation gradient

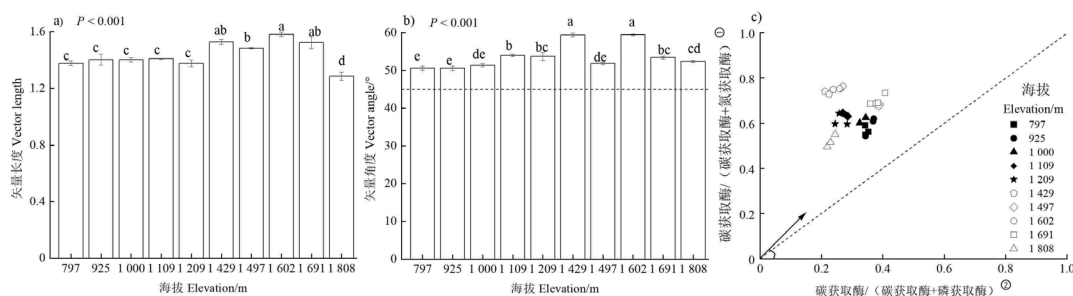
海拔 Elevation/m	土壤酶活性 Soil enzyme activity/($\text{nmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$)				
	BG	NAG	LAP	ACP	POX
797	86.77±0.57de	53.07±3.28cd	13.24±0.22d	164.0±1.45c	188.1±1.78bc
925	111.1±5.5bc	53.66±2.19cd	23.6±1.74a	196.3±3.09c	220.8±2.63ab
1 000	124.0±1.74b	65.94±2.71b	15.31±0.42cd	244.3±4.11b	188.1±3.15bc
1 109	103.8±3.01c	44.99±1.61cde	13.73±0.32d	271.6±12.74b	169.8±2.33cd
1 209	99.05±3.41cd	43.06±3.45de	19.8±0.26b	280.1±12.44ab	139.6±4.84d
1 429	77.35±1.82ef	18.27±1.11f	8.99±0.38e	267.1±5.97b	193.4±3.69bc
1 497	199.6±1.46a	79.88±1.26a	13.34±0.91d	320.5±7.91a	209.7±7.73ab
1 602	69.43±1.56g	13.86±0.65f	8.62±0.28e	194.2±5.55c	136.9±9.25d
1 691	113.4±4.84bc	35.01±2.77e	12.94±0.55d	183.2±13.87c	246.9±18.47a
1 808	80.01±3.3ef	56.28±1.84bc	17.36±0.45c	266.6±2.45b	241.5±3.01a
均值 ^①	106.4±11.84	46.40±6.49	14.69±1.49	238.8±16.63	193.5±12.48
全球尺度 ^②	387.1±105.2*	254.9±67.53**	93.28±24.31*	418.1±63.21*	—
中国区域 ^③	46.46±8.42***	92.80±27.46	33.29±6.11**	473.9±56.65**	154.5±26.73

海拔 Elevation/m	土壤酶化学计量 Soil enzyme stoichiometry			
	E_{CN}	E_{CP}	E_{NP}	CQI
797	1.16	0.85	0.59	0.83
925	1.16	0.85	0.59	0.83
1 000	1.16	0.85	0.59	0.83
1 109	1.16	0.85	0.59	0.83
1 209	1.16	0.85	0.59	0.83
1 429	1.16	0.85	0.59	0.83
1 497	1.16	0.85	0.59	0.83
1 602	1.16	0.85	0.59	0.83
1 691	1.16	0.85	0.59	0.83
1 808	1.16	0.85	0.59	0.83
均值 ^①	1.16	0.85	0.59	0.83
全球尺度 ^②	0.83	0.59	0.59	0.83
中国区域 ^③	1.16	0.85	0.59	0.83

797	1.07±0.01ef	0.88±0c	0.82±0.01a	0.54±0.00bc
925	1.08±0.02def	0.89±0.01abc	0.82±0.01a	0.53±0.00cd
1 000	1.10±0.01cde	0.88±0.00bc	0.8±0.01ab	0.52±0.00e
1 109	1.14±0.00cd	0.83±0.00d	0.73±0.01d	0.53±0.00de
1 209	1.11±0.02cde	0.82±0.01de	0.73±0.02cd	0.52±0.00e
1 429	1.32±0.01a	0.78±0.01f	0.59±0.01e	0.55±0.00ab
1 497	1.17±0.00bc	0.92±0.00a	0.79±0.00ab	0.50±0.00f
1 602	1.36±0.01a	0.80±0.00def	0.59±0.00e	0.54±0.00bcd
1 691	1.22±0.02f	0.91±0.01ab	0.74±0.01cd	0.54±0.00bc
1 808	1.02±0.02f	0.78±0.01ef	0.77±0.00bc	0.56±0.00a
均值 ^①	1.16±0.04	0.85±0.02	0.74±0.03	0.53±0.01
全球尺度 ^②	—	—	—	—
中国区域 ^③	0.83±0.02***	0.59±0.02***	0.72±0.03	0.56±0.01*

注: BG, β -葡萄糖苷酶; NAG, N-乙酰氨基葡萄糖苷酶; LAP, 亮氨酸氨基肽酶; ACP, 酸性磷酸酶; POX, 多酚氧化酶; E_{CN} , 土壤胞外酶 C : N; E_{CP} , 土壤胞外酶 C:P; E_{NP} , 土壤胞外酶 N:P; CQI, 碳质量指数。本研究均值与全球尺度或中国区域研究进行比较, *、**和***表示分别在 0.05、0.01 和 0.001 水平上显著差异; 不同小写字母表示不同海拔间土壤胞外酶活性及其化学计量特征差异显著 ($P < 0.05$)。下同。全球尺度和中国区域的数据分别来源于 Sinsabaugh 等^[19]和 Zhou 等^[20]。Note: BG, β -glucosaminidase; NAG, N-acetylglucosaminidase; LAP, leucine aminopeptidase; ACP, acid phosphatase; POX, Polyphenol oxidase; E_{CN} , extracellular enzymes C to extracellular enzymes N ratio; E_{CP} , extracellular enzymes C to extracellular enzymes P ratio; E_{NP} , extracellular enzymes N to extracellular enzymes P ratio; CQI, Carbon mass index. The mean values of this study are compared with those from global-scale or regional studies conducted in China. *, **, and *** denote significant differences at 0.05, 0.01, and 0.001 levels, respectively. Different lowercase letters indicate significant differences in extracellular enzyme activity and its stoichiometric characteristics among soils at different elevations ($P < 0.05$). The same below. ①Mean; ②Global scale; ③China scale. The data of global scale and China scale were derived from Sinsabaugh et al^[19] and Zhou et al^[20], respectively.

酶化学计量研究显示, 不同海拔矢量长度和矢量角度存在显著差异 ($P < 0.001$)。矢量长度介于 1.29~1.58 之间 (图 3a), 1 429 m、1 497 m、1 602 m 和 1 691 m 这 4 个海拔下矢量长度显著高于其他海拔, 说明相较于其他海拔, 土壤微生物受到更为严重的碳限制。10 个海拔梯度矢量角度均大于 45° (图 3b), 且不同海拔土壤所有数据点均位于 1:1 线上方 (图 3c), 表明不同海拔土壤微生物均受到较为严重的磷限制, 其中海拔 1 429 m 和 1 602 m 矢量角度要显著高于其他海拔梯度, 说明土壤微生物受到更为强烈的磷元素限制。



注: 不同小写字母表示矢量长度和矢量角度不同海拔间在 0.05 水平上差异显著。Note: Different lowercase letters indicate significant differences in vector length and vector angle among different elevations at the 0.05 level. ①Carbon and nitrogen acquisition enzyme ratio is $BG / (BG + NAG + LAP)$; ②Carbon and phosphorus acquisition enzyme ratio is $BG / (BG + ACP)$.

图 3 土壤胞外酶化学计量特征 (a. 矢量长度; b. 矢量角度; c. 土壤碳氮获取酶与碳磷获取酶相对比例)
Fig. 3 Extracellular enzymatic stoichiometry traits (a. vector length; b. vector angles; c. the relative proportions of C to P versus

C to N acquisition)

非度量多维尺度 (NMDS) 的应力系数 (Stress) 值小于 0.05 (图 4), 进一步表明不同海拔土壤理化性质、酶活性及其化学计量特征差异显著, 这与图 2 和表 2 的数据差异性分析结果一致。

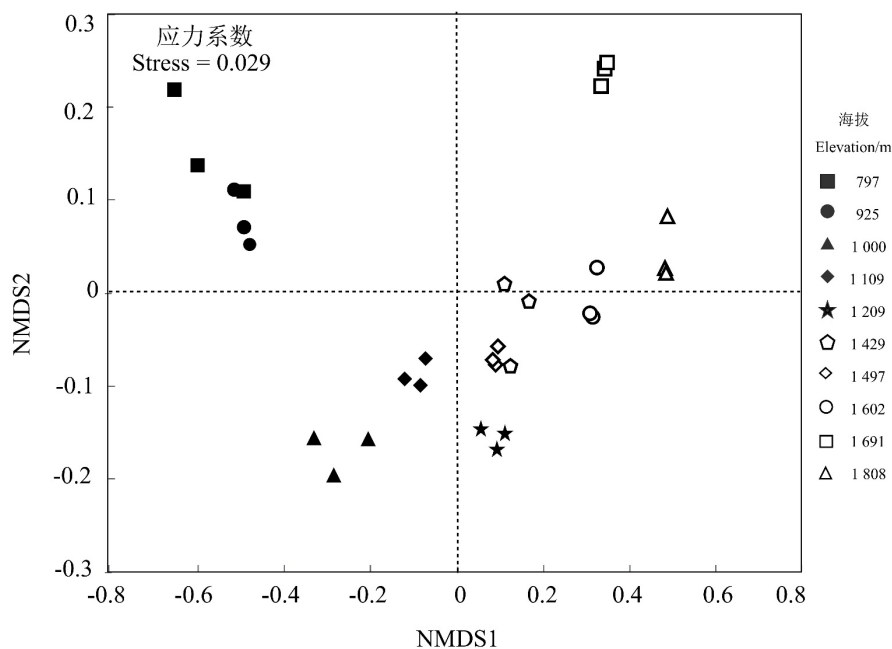


图 4 不同海拔梯度土壤理化性质、酶活性及其化学计量的非度量多维尺度分析 (NMDS)

Fig.4 Non-metric multidimensional scale (NMDS) analysis for the different elevation gradients on soil physicochemical, soil enzyme activities, and enzymatic stoichiometry

2.3 土壤酶活性及其化学计量与土壤环境因子之间的关系

Mantel 检验结果表明, 不同海拔土壤理化性质与土壤酶活性、酶化学计量、矢量角度和矢量长度密切相关(图 5)。诸如, 土壤酶活性及其化学计量、矢量长度和矢量角度均与 SWC、 NO_3^- -N、MBN 等显著相关 ($P < 0.05$)。RDA 分析结果显示, 土壤环境因子可以解释不同海拔土壤酶活性变异的 70.78%, 第一轴和第二轴分别解释了变量的 48.97%和 21.81%, 其中 NO_3^- -N、MBP、pH、TK 分别解释土壤酶活性的 24.9%、18.1%、16.7%、16.1% (图 6a)。土壤环境因子可以解释土壤酶化学计量比特征变异的 98.18%, 第一轴和第二轴分别解释了变量的 72.15%和 26.03%, 其中 NO_3^- -N、MBP、C:N、TP 是土壤酶化学计量的显著影响因子, 分别解释了土壤酶化学计量比的 23.6%、18.6%、14.9%、11.1% (图 6b)。

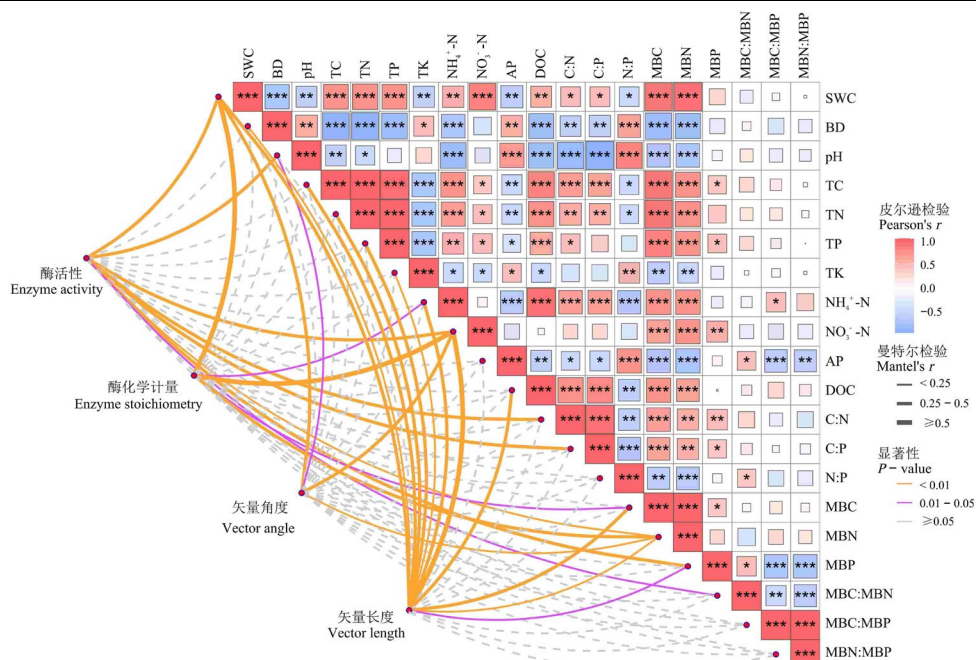
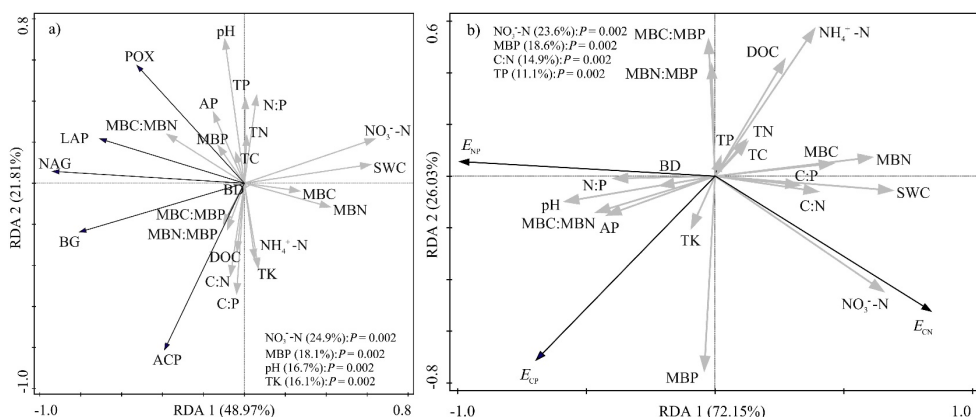


图5 土壤酶活性及其化学计量特征与土壤性质的相关性热图

Fig.5 Matrix Pearson coefficient between soil properties and soil extracellular enzyme activity and their stoichiometry

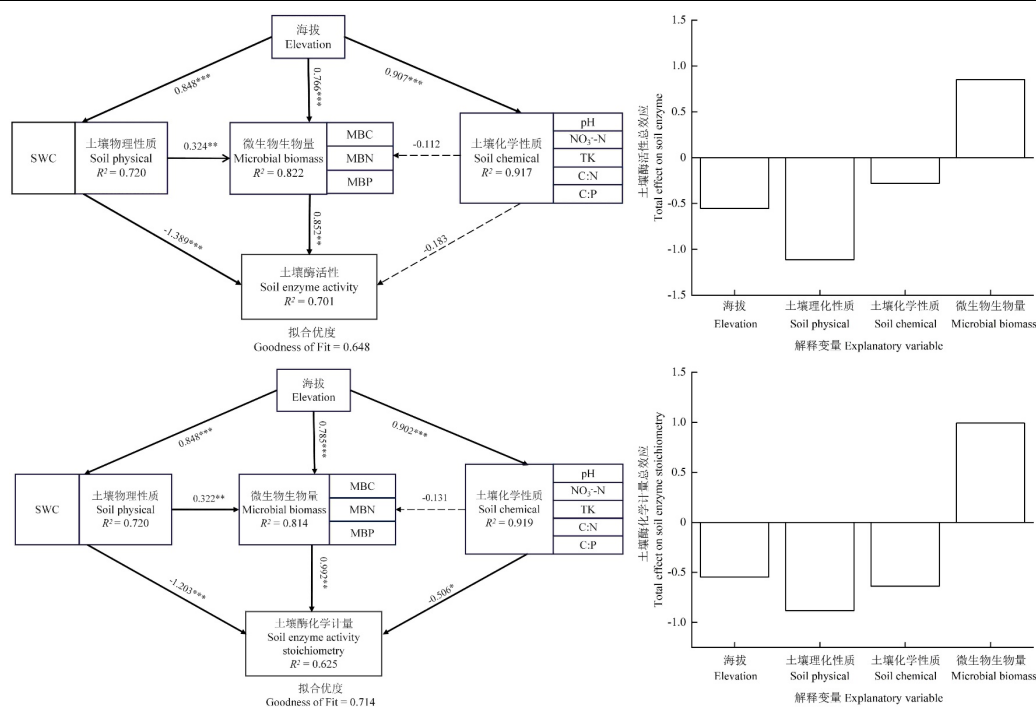


注：灰色箭头表示自变量，即土壤理化性质、微生物生物量，黑色箭头表示因变量，即土壤酶活性、酶化学计量特征。图中的数值表示土壤环境因子的解释率。 Note: Grey arrows indicate independent variables, namely soil physicochemical properties and microbial biomass; Black arrows indicate dependent variables, namely soil enzyme activity and enzyme stoichiometric characteristics. The values in the figure indicate the explanation rates of soil environmental factors.

图6 不同海拔梯度土壤酶活性 (a) 及其化学计量特征 (b) 的冗余分析 (RDA)

Fig.6 Redundancy analysis (RDA) of soil enzyme activity (a) and their stoichiometry(b) at different elevation gradients

偏最小二乘法路径模型结果 (图 7) 表明, 土壤酶活性模型拟合优度 (goodness-of-fit, GOF) 为 0.648, 其中, 海拔升高正向影响土壤物理性质 (路径系数为 0.848^{***})、土壤化学性质 (路径系数为 0.907^{***}) 和微生物生物量 (路径系数为 0.766^{***}); 土壤物理性质的增加负向影响土壤酶活性 (路径系数为 -1.389^{***}), 微生物生物量的增加正向影响土壤酶活性 (路径系数为 0.852^{**}) (图 7a)。此外, 土壤酶化学计量 GOF 为 0.714, 其中, 海拔升高正向影响土壤物理性质 (路径系数为 0.848^{***})、土壤化学性质 (路径系数为 0.902^{***}) 和微生物生物量 (路径系数为 0.785^{***}); 土壤物理性质 (路径系数为 -1.203^{***}) 和土壤化学性质 (路径系数为 -0.506^{*}) 的增加负向影响土壤酶化学计量比, 微生物生物量 (路径系数为 0.992^{**}) 的增加正向影响土壤酶化学计量比 (图 7b)。土壤物理性质对土壤酶活性具有最大影响 (总效应为 -1.113), 微生物生物量对土壤酶化学计量比具有最大影响 (总效应为 0.992)。



注：实线表示具有显著影响，虚线代表无显著影响，箭头旁边的数字表示标准化路径系数， R^2 表示模型解释的因变量的方。Note: Solid and dashed arrows represent positive and negative effects, respectively, and the numbers on the arrows represent standardized path coefficients. R^2 indicates the explained variance.

图 7 基于偏最小二乘路径模型的海拔调节土壤酶活性 (a) 及其计量 (b) 的级联关系及标准总效应
Fig.7 Cascade relationship and standard total effect of elevation regulating soil enzyme activity (a) and their stoichiometry (b) based on partial least squares path model

3 讨论

3.1 海拔对土壤理化性质的影响

本研究发现,海拔对土壤理化性质、养分含量及其化学计量特征均具有显著影响(表 2),其中,SWC 随着海拔的升高呈上升趋势,这可能是受到土壤容重因子的作用。容重小的土壤,疏松多孔,通透性强,有利于土壤水分的渗入和储存。本研究中,土壤容重沿海拔梯度逐渐降低(图 2),且与 SWC 呈显著负相关(图 5),也印证了二者的调控关系。与此同时,高海拔地区较高的 SWC 会加速钙、镁等盐基阳离子的淋溶迁移^[21],加上高海拔地区受低温限制,土壤中累积的未分解物质经转化生成含酸性官能团物质,从而降低土壤 pH^[22],正是本研究区土壤 pH 随海拔升高而降低(图 2)的重要原因。由于 P 元素的有效性对 pH 变化非常敏感,pH 降至 6 时,P 的有效性下降 70%,这与低 pH 土壤中铁、铝离子活性增加并与磷酸盐形成沉淀密切相关^[23]。由此可见,本研究中土壤 AP 含量随海拔升高而降低,可能与土壤 pH 随海拔升高而降低有关(图 2),土壤 pH 与 AP 含量呈显著正相关(图 5)也提供数据支撑。此外,本研究发现土壤 TC、TN 与 TP 含量均随海拔升高呈上升趋势(图 2)。这主要是因为高海拔低温环境土壤有机质周转速率降低,有利于土壤碳、氮的积累^[24]。此外,高海拔低温不仅抑制矿物风化和有机质分解,减少 P 元素的来源,还造成 P 有效性和植物 P 吸收效率的降低^[17],进而促使土壤 TP 含量随海拔升高而增加。

3.2 土壤胞外酶活性及其化学计量对海拔的响应

与全球尺度和中国区域主要森林类型土壤酶活性数据对比发现, 南亚热带山地森林生态系统土壤碳、氮、磷相关酶活性整体偏低, 但相较于碳而言, 广西金钟山森林生态系统氮、磷限制更为明显(表 2), 也反映出该区域生物地球化学循环相较于全球或中国区域尺度更慢。由于受来自云南高原焚风的影响, 广西金钟山森林植被类型的组成和东部大不相同, 具有亚热带常绿阔叶林东部湿润区向西部半湿润半干旱区过渡的特点, 复杂的地形和多样的气候势必会深刻影响植物-土壤-微生物之间的相互作用以及土壤酶的生态功能。与典型湿润区(如福建省武夷山)相比, 广西金钟山不同海拔土壤碳、氮、磷循环相关酶活性明显低于福建武夷山($BG = 379.8 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, $NAG = 225.7 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, $LAP = 47.50 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, $ACP = 4727 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)^[25], 相较于典型干旱区(如宁夏贺兰山, $BG = 68.60 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, $NAG = 25.76 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, $LAP = 35.82 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)^[26]碳循环酶活性更高, 氮循环酶活性相近。对于磷循环酶, 干旱区贺兰山不同海拔碱性磷酸酶活性($82.80 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)要明显低于金钟山不同海拔土壤酸性磷酸酶活性^[26]。这表明地处东部湿润区向西部半湿润半干旱区过渡带的广西金钟山, 相较于湿润区土壤碳、氮、磷循环酶活性更低, 但与干旱区相比, 碳、磷循环酶活性相对更高, 这可能与干湿气候区降水量的差异密切相关。本研究金钟山年均降水量(1200 mm)要明显低于湿润区武夷山年均降水量(1500 mm), 远高于干旱区贺兰山年均降水量(209 mm), 与金钟山不同海拔土壤含水量($215 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)明显低于湿润区武夷山($856 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$), 但高于干旱区贺兰山的土壤含水量($95 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)相对应^[25-26], 这在一定程度上符合前人基于全球数据整合的结果, 即降水量的增加使得土壤氮和磷降解酶活性分别提高了 26% 和 13%, 但降水量减少对土壤碳和氮降解酶活性影响较小^[27]。

尽管海拔对 C、N、P 降解酶活性均具有显著影响, 但是与 C、N 循环相关的 BG、NAG、LAP 酶活性随海拔升高无显著变化规律(表 2), 与前人相关研究结果^[8]不一致, 表明山地生态系统的多样性与复杂性。C、N 酶活性随海拔变化无明显的规律, 一方面可能是因为不同植被群落对土壤微生物的作用, 如前人^[28]研究发现, LAP 酶活性受到植物多样性和丰富度的影响, 诸如随着草本植物丰富度的增加而降低。土壤酶主要来源于植物根系、微生物分泌和凋落物降解产物, 本研究中不同海拔植被群落物种组成不同(表 1), 当植被群落物种组成改变时, 微生物 C、N 和 P 资源的分配会随着植物根系分泌物和凋落物数量和质量的改变而改变, 土壤酶活性及其化学计量也受到不同过程的影响^[29], 如有研究表明, 土壤磷酸酶活性随着树种丰富度的增加而增强^[30], 凋落物碳含量和根系氮含量是影响土壤酶活性最为重要的因子^[31]。本研究中海拔 797 m 的马尾松林和 1602 m 的油桐经济林土壤酸性磷酸酶活性整体上显著低于树种丰富度高的其他海拔(表 2)也符合该结果。另一方面, 可能是由于不同区域海拔梯度水热条件对土壤酶活性的影响程度小于植被群落或土壤性质。因为不同海拔植被群落组成的差异性创造了独特的微生境, 缓冲或掩盖了海拔梯度上温度和水分条件变化对土壤酶活性的影响。资源分配理论指出, 土壤微生物受到某一资源限制时, 土壤胞外酶会相应增加, 以满足其营养需求, 当资源不受限制时减少相应酶的产生^[26]。本研究中, 有效磷含量随海拔升高递减(图 2), 并且 ACP 酶活性随海拔升高呈现出单峰模式(表 2), 表明中低海拔处土壤 ACP 酶活性的增加是对 P 资源短缺的响应。此外, 随着海拔上升, POX 酶活性出现先下降后上升的趋势(表 2), 与 Pan 等^[18]在青藏高原发现 POX 酶活性随海拔上升变化不显著的研究结果不同。土壤 POX 酶活性在海拔 1691 m 和 1808 m 处最高(表 2), 其原因可能是高山锥、白栎、杉木等凋落物质量低, 富含木质素等难分解物质, 另一方面, 高海拔的低温条件进一步限制其分解, 微生物需分泌更多的氧化酶才能降解凋落物中的木质素、酚类化合物等^[32]。

本研究土壤 E_{CP} (0.85) 和 E_{NP} (0.74) 均高于全球陆地生态系统的平均值 E_{CP} (0.62) 和 E_{NP} (0.44)^[27], 表明金钟山土壤 ACP 酶活性处于较低的水平。根据资源配置理论, 当该地区存在 P 限制时, 微生物在响应海拔梯度下底物质量和养分供应的变化时, 会在 C、N 和

P 养分获取中进行权衡, 倾向于对 P 酶投资的增加^[26]。酶矢量角度分析发现, 不同海拔梯度 VA 均大于 45°, 且在海拔 1 429 m 和 1 602 m 处最高 (图 3), 表明海拔 1 429 m 和 1 602 m 处微生物受 P 限制的程度更高, 其原因可能是: 1) 海拔 1 429 m 处以南酸枣、亮叶桦、赤杨叶等阳性先锋树种为主, 生长速度快、适应性强, 可能加剧植物和微生物对土壤 P 等养分元素的竞争, 而土壤中的 P 主要由岩石经风化衍生而来, 岩石风化过程缓慢, 土壤 P 由于持续损耗难以得到补充而成为主要的限制元素^[17]; 2) 本研究中海拔 1 602 m 处为油桐经济林, 经营管理过程中的施肥措施可能会加重土壤微生物氮与磷比例的失衡, 进一步加剧土壤微生物 P 限制。

3.3 土壤胞外酶活性及其化学计量的驱动因素

土壤胞外酶活性通常与环境条件如海拔、土壤、气候、植被等密切相关^[6], 是表征土壤质量和土壤生物活性的重要指标。研究表明: 青藏高原东部不同海拔土壤中的 TN 含量是影响土壤酶活性的关键因子^[18]; 内蒙古奥克里堆山不同海拔土壤容重和 pH 是土壤胞外酶活性的主要影响因子^[8]; 广东南岭山地不同海拔土壤酶活性受 SWC、TOC 和 TN 的调控^[33]; 西北干旱区贺兰山不同海拔土壤中 SWC、pH、养分含量是土壤酶活性的主要影响因素^[26]。本研究通过 Mantel 检验发现, 土壤胞外酶活性及其化学计量与 SWC、NO₃⁻-N、MBN 含量密切相关 (图 5)。RDA 分析结果 (图 6) 进一步显示: 土壤胞外酶活性主要受 NO₃⁻-N、MBP、pH、TK (贡献率大于 75%) 的调控, 酶化学计量主要受 NO₃⁻-N、MBP、TP、C:N (贡献率大于 68%) 的调控, 与前人的研究结果^[26]略有差异, 可能是由于研究区域独特的气候条件、植被类型、土壤质地等因素共同作用的结果, 诸如本研究地处亚热带常绿阔叶林东部湿润区向西部半湿润区过渡带, 土壤微生物受 P 元素限制强烈, 可能是 MBP 成为土壤酶活性及其化学计量调控因子的重要原因。

土壤理化性质随海拔的改变会影响微生物的生长和代谢活动, 进而影响胞外酶的合成与分泌。本研究中, NO₃⁻-N 可解释土壤酶活性及化学计量特征变异的 24.9% (图 6), 说明土壤 N 作为微生物生长的 N 源对酶的合成与分泌产生重要影响。TK、TP 也是影响土壤酶活性及酶化学计量比的重要因子 (图 6), 与滇东南典型常绿阔叶林 TK、TP 是酶活性及其化学计量变化的关键影响因子^[34]一致。磷、钾通过促进微生物生长来提高土壤微生物生物量, 加速土壤微生物合成各种酶, 进而影响土壤酶活性。MBP 是本研究土壤酶活性和酶计量变化的主要调控因素之一 (图 6)。酶化学矢量分析 (图 3) 证实本研究地区存在 P 限制, 有效 P 含量随海拔升高而下降, 缺磷现象加剧。MBP 作为土壤活性磷库的关键组分, 周转速率高, 能够将储存在微生物体内的有机磷释放出来, 而本研究中 MBP 随着海拔升高而增加 (图 2), 在一定程度上可对土壤中有效磷的不足进行补充与供给^[17]。PLS-PM 模型分析 (图 7) 显示, 海拔通过影响微生物生物量进而对土壤酶化学计量产生影响, 也证明了上述观点。pH 是驱动不同海拔微生物空间变异的重要限制因素, 不仅可通过改变土壤养分有效性和微生物代谢活动直接影响土壤酶活性^[20]; 还可通过影响微生物群落组成与结构, 改变其营养需求和不同酶的分配, 从而调控土壤酶化学计量。本研究偏最小二乘法路径分析 (图 7) 也表明海拔是通过影响土壤 pH 等化学性质进而间接调控土壤酶化学计量。

4 结论

本研究发现, 亚热带山地森林土壤微生物受到磷元素限制, 磷降解酶活性随海拔梯度增加呈单峰模式变化。土壤 NO₃⁻-N 和 MBP 是不同海拔土壤胞外酶活性及其化学计量最重要的驱动因素。海拔主要通过影响土壤物理性质和微生物生物量进而影响胞外酶活性, 通过影响土壤物理性质、化学性质及微生物生物量间接调控酶化学计量。综上, 本研究结果为南

亚热带山地生态系统海拔如何通过介导土壤理化性质和微生物生物量来驱动土壤酶活性及其化学计量提供重要见解。然而,本研究基于雨季采样得出的结论,是否适应于旱季尚有待于进一步验证,未来研究需考虑土壤酶活性的季节动态,补充植物群落物种丰富度和多样性、微生物群落组成和结构等数据,以进一步深入探讨不同海拔植物-土壤-微生物及其交互作用对土壤酶活性及其化学计量特征的影响机制。此外,土壤原位酶谱技术作为一种新兴技术,在土壤酶学领域极具应用潜力,在野外原位条件下探索不同海拔山地生态系统土壤碳、氮、磷获取相关酶活性的时空分布及其驱动因子,对于理解植物-土壤-微生物相互作用以及土壤酶在生态系统中功能至关重要,将是值得深入挖掘的研究方向。

参考文献 (References)

- [1] Sinsabaugh R L, Follstad Shah J J. Ecoenzymatic stoichiometry and ecological theory[J]. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2012, 43(1): 313-343.
- [2] Zhao X L, Xie P L, Zhang X Q, et al. Characteristics of different aged plantations of *Ormosia hosiei* with regards to soil microbial biomass and enzymatic activities[J]. Journal of Forestry Research, 2024, 35(1): 119.
- [3] Subinuer W B L, Yin X Y, Feng J Y, et al. The spatiotemporal variation characteristics of soil enzyme activity in alpine meadow after adding yak dung[J/OL]. Acta Pedologica Sinica, 2026, DOI:10.11766/trxb202501160033. [苏比努尔·吾布力, 尹晓月, 冯晶莹, 等. 牦牛粪添加对高寒草甸土壤酶活性的时空变化特征[J/OL]. 土壤学报, 2026, DOI:10.11766/trxb202501160033]
- [4] Abay P, Gong L, Luo Y, et al. Soil extracellular enzyme stoichiometry reveals the nutrient limitations in soil microbial metabolism under different carbon input manipulations[J]. Science of the Total Environment, 2024, 913: 169793.
- [5] Chao L, Ou M F, Wei X X, et al. Effect of stand age on soil extracellular enzyme activity and stoichiometry in Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantations in southern subtropical China[J]. Environmental Science, 2025, 46(11): 7033-7042. [巢林, 欧梦菲, 魏昕昕, 等. 南亚热带不同林龄杉木人工林土壤酶活性及酶化学计量特征[J]. 环境科学, 2025, 46(11): 7033-7042.]
- [6] Yang T H, Li X J, Hu B, et al. Climate and soil properties shape latitudinal patterns of soil extracellular enzyme activity and stoichiometry: Evidence from Southwest China[J]. Applied Soil Ecology, 2024, 197: 105319.
- [7] Ren C J, Zhou Z H, Guo Y X, et al. Contrasting patterns of microbial community and enzyme activity between rhizosphere and bulk soil along an elevation gradient[J]. Catena, 2021, 196: 104921.
- [8] Shan C F, Wang M W, Yang Y C, et al. Microbial carbon and nitrogen limitation in *Larix gmelinii* forests along an altitudinal gradient: Evidence from ecoenzymatic stoichiometry and vector analysis[J]. Applied Soil Ecology, 2024, 195: 105257.
- [9] Feng J, Zeng X M, Zhang Q G, et al. Soil microbial trait-based strategies drive metabolic efficiency along an altitude gradient[J]. ISME Communications, 2021, 1: 71.
- [10] Zhang S H, Pan Y, Zhou Z H, et al. Resource limitation and modeled microbial metabolism along an elevation gradient[J]. Catena, 2022, 209: 105807.
- [11] He X, Feng Q H, Zhang P P, et al. Altitudinal patterns of nutrient limiting characteristics of *Abies fargesii* var. *faxoniana* forest based on leaf and soil enzyme stoichiometry in western Sichuan, China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2023, 47(12): 1646-1657. [何茜, 冯秋红, 张佩佩, 等. 基于叶片和土壤酶化学计量的川西亚高山岷江冷杉林养分限制海拔变化规律[J]. 植物生态学报, 2023, 47(12): 1646-1657.]
- [12] Cui Y X, Bing H J, Fang L C, et al. Diversity patterns of the rhizosphere and bulk soil microbial communities along an altitudinal gradient in an Alpine ecosystem of the eastern Tibetan Plateau[J]. Geoderma, 2019, 338: 118-127.
- [13] Zhang D D, Wu B Y, Li J S, et al. Soil microbial relative resource limitation exhibited contrasting seasonal patterns along an elevational gradient in Yulong Snow Mountain[J]. Functional Ecology, 2023, 37(5): 1328-1338.
- [14] Yang Y Z, Meng Z J, Su H X, et al. Relationship between forest gap characteristics and woody species diversity in a subtropical forest in Jinzhong Mountain[J]. Chinese Journal of Ecology, 2024, 43(3): 675-681. [杨元征, 蒙洲菊, 苏宏新, 等. 金钟山亚

- 热带森林林窗特征与木本植物多样性的关系[J]. 生态学杂志, 2024, 43(3): 675-681.]
- [15] Cheng D, Chen Z L, Zhou S Y. An analysis on the ant fauna of Jinzhongshan nature reserve in Guangxi, China[J]. Journal of Guangxi Normal University (Natural Science Edition), 2015, 33(3): 129-137. [程丹, 陈志林, 周善义. 广西金钟山自然保护区蚂蚁昆虫区系分析[J]. 广西师范大学学报(自然科学版), 2015, 33(3): 129-137.]
- [16] Liu H M, Liu X M, Wang C Z, et al. Assessment and conservation strategy on habitat suitability of *Syrmaticus humiae* in Jinzhongshan National Nature Reserve[J]. Journal of Geo-Information Science, 2016, 18(4): 526-536. [刘慧明, 刘晓曼, 王昌佐, 等. 金钟山国家级自然保护区黑颈长尾雉生境适宜性评价[J]. 地球信息科学学报, 2016, 18(4): 526-536.]
- [17] Lin H Y, Zhou J C, Zeng Q X, et al. Soil enzyme stoichiometry revealed the changes of soil microbial carbon and phosphorus limitation along an elevational gradient in a *Pinus taiwanensis* forest of Wuyi Mountains, Southeast China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2022, 33(1): 33-41. [林惠瑛, 周嘉聪, 曾泉鑫, 等. 土壤酶计量揭示了武夷山黄山松林土壤微生物沿海拔梯度的碳磷限制变化[J]. 应用生态学报, 2022, 33(1): 33-41.]
- [18] Pan Y X, Li X R, Wang Z R, et al. Soil extracellular enzymes characteristics and their controlling factors along the elevation gradient in Qinghai-Tibet Plateau, China[J]. Applied Soil Ecology, 2023, 188: 104862.
- [19] 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.
- [20] Zhou L H, Liu S S, Shen H H, et al. Soil extracellular enzyme activity and stoichiometry in China's forests[J]. Functional Ecology, 2020, 34(7): 1461-1471.
- [21] Yang H L, Yao B, Su Y Z, et al. Distribution pattern of soil physical and chemical properties of plantation forest in northern agro-pastoral ecotone[J]. Journal of Desert Research, 2024, 44(2): 283-294. [杨红玲, 姚博, 苏永中, 等. 北方农牧交错带人工林土壤理化性质分布格局[J]. 中国沙漠, 2024, 44(2): 283-294.]
- [22] Luo W S, Tang Q Y, Cai H D, et al. Variation of forest soil nutrients with altitude gradient in Dayao Mountains of Guangxi[J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2025, 45(5): 91-102, 244. [罗蔚生, 唐秋月, 蔡会德, 等. 广西大瑶山森林土壤养分随海拔梯度的变化[J]. 水土保持通报, 2025, 45(5): 91-102, 244.]
- [23] Zhang A L, Li X Y, Wu S X, et al. Spatial pattern of C: N: P stoichiometry characteristics of Alpine grassland in the Altunshan Nature Reserve at North Qinghai-Tibet Plateau[J]. Catena, 2021, 207: 105691.
- [24] Wan R P, Tang J D, He B, et al. Effects of constructing mixed forests on extracellular enzyme activities and stoichiometry in soil after clear-cutting of *Eucalyptus grandis*[J]. Acta Pedologica Sinica, 2025, 62(6): 1888-1901. [万仁平, 唐剑东, 何博, 等. 巨桉皆伐迹地营造混交林对土壤胞外酶及化学计量的影响[J]. 土壤学报, 2025, 62(6): 1888-1901.]
- [25] Li X J. Variations of soil extracellular enzymes activity along an elevation gradient in Wuyishan National Park[D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2023. [李香瑾. 武夷山沿海拔梯度土壤胞外酶活性的变化[D]. 南京: 南京林业大学, 2023.]
- [26] Wan H Y, Chen L, Pang D B, et al. Soil enzyme activities and their stoichiometry at different altitudes in Helan Mountains, Northwest China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2021, 32(9): 3045-3052. [万红云, 陈林, 庞丹波, 等. 贺兰山不同海拔土壤酶活性及其化学计量特征[J]. 应用生态学报, 2021, 32(9): 3045-3052.]
- [27] Li J W, Wu J Z, Yu J Y, et al. Soil enzyme activity and stoichiometry in response to precipitation changes in terrestrial ecosystems[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2024, 191: 109321.
- [28] Ivashchenko K, Sushko S, Selezneva A, et al. Soil microbial activity along an altitudinal gradient: Vegetation as a main driver beyond topographic and edaphic factors[J]. Applied Soil Ecology, 2021, 168: 104197.
- [29] Liu G C, Wang H, Yan G Y, et al. Soil enzyme activities and microbial nutrient limitation during the secondary succession of boreal forests[J]. Catena, 2023, 230: 107268.
- [30] Chen X L, Chen H Y H, Chang S X. Meta-analysis shows that plant mixtures increase soil phosphorus availability and plant productivity in diverse ecosystems[J]. Nature Ecology & Evolution, 2022, 6(8): 1112-1121.
- [31] Wan X H, Yu Z P, Wang M J, et al. Litter and root traits control soil microbial composition and enzyme activities in 28 common subtropical tree species[J]. Journal of Ecology, 2022, 110(12): 3012-3022.
- [32] Yan Z W, Gao J Y, Zhang X L, et al. Effects of different water treatments on soil enzyme activities in paddy fields in Central

- China[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2022, 41(1): 91-98. [鄢紫薇, 高璟贇, 张秀玲, 等. 不同水分处理对华中地区稻田土壤酶活性的影响[J]. *农业环境科学学报*, 2022, 41(1): 91-98.]
- [33] Huang W J, Liu C, Liu Y, et al. Soil ecological stoichiometry and its influencing factors at different elevations in Nanling Mountains[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2023, 32(1): 80-89. [黄伟佳, 刘春, 刘岳, 等. 南岭山地不同海拔土壤生态化学计量特征及影响因素[J]. *生态环境学报*, 2023, 32(1): 80-89.]
- [34] Li C, Lv J H, Lu M, et al. Variations of soil enzyme activity in typical evergreen broadleaved forests along altitude gradient in southeast Yunnan[J]. *Forest Research*, 2020, 33(6): 170-179. [李聪, 吕晶花, 陆梅, 等. 滇东南典型常绿阔叶林土壤酶活性的海拔梯度特征[J]. *林业科学研究*, 2020, 33(6): 170-179.]

(责任编辑: 陈荣府)