

# 黄土高原不同植被带人工刺槐林土壤氮磷转化酶动力学参数及其温度敏感性

赵子文<sup>1,2</sup> 王国梁<sup>1,3</sup> 吴阳<sup>4</sup> 陈文静<sup>4</sup> 李秧秧<sup>1,3\*</sup> 刘国彬<sup>1,3</sup> 薛蕙<sup>1,4</sup>

(<sup>1</sup>中国科学院水利部水土保持研究所, 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西杨凌 712100; <sup>2</sup>中国科学院大学, 北京 100049; <sup>3</sup>西北农林科技大学水土保持研究所, 陕西杨凌 712100; <sup>4</sup>西北农林科技大学林学院, 陕西杨凌 712100)

**摘要** 土壤酶是有机质降解的催化剂,其动力学特征是表征酶催化性能的重要指标,对评价土壤健康质量有重要作用。本研究选择黄土高原3种植被带下人工刺槐林土壤为对象,探讨了土壤酶动力学参数对温度变化的响应及其温度敏感性( $Q_{10}$ )的变化特征。结果表明:随着培养温度的升高,土壤丙氨酸转氨酶、亮氨酸氨基肽酶和碱性磷酸酶的潜在最大反应速率( $V_{\max}$ )和半饱和常数( $K_m$ )均呈线性增加,且 $V_{\max}$ 呈现出森林带>森林草原带>草原带的地带性规律。 $V_{\max}$ 的温度敏感性( $Q_{10(V_{\max})}$ )为1.14~1.62, $K_m$ 的温度敏感性( $Q_{10(K_m)}$ )为1.05~1.47,且两者在森林草原带的值均低于其他植被带。在低、高温区,不同土壤酶的 $Q_{10}$ 在各植被带间的变化也不尽相同。冗余分析显示, $Q_{10}$ 与环境变量尤其是土壤养分有显著的相关关系,这表明 $Q_{10}$ 可能还受到除温度以外其他环境因子的影响。

**关键词** 黄土高原; 植被带; 土壤酶动力学参数; 温度敏感性

**Kinetic parameters and temperature sensitivity of soil nitrogen and phosphorus transforming enzymes in *Robinia pseudoacacia* plantations under different vegetation zones on the Loess Plateau, China.** ZHAO Zi-wen<sup>1,2</sup>, WANG Guo-liang<sup>1,3</sup>, WU Yang<sup>4</sup>, CHEN Wen-jing<sup>4</sup>, LI Yang-yang<sup>1,3\*</sup>, LIU Guo-bin<sup>1,3</sup>, XUE Sha<sup>1,4</sup> (<sup>1</sup>State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, Shaanxi, China; <sup>2</sup>University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; <sup>3</sup>Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China; <sup>4</sup>College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China).

**Abstract:** Soil enzymes are catalysts for organic matter decomposition, the kinetic characteristics of which are important indicators of the catalytic performance of enzymes, with important role in evaluating soil health quality. We examined the responses of soil enzyme kinetic parameters to temperature change and the variation characteristics of their temperature sensitivity ( $Q_{10}$ ) in *Robinia pseudoacacia* plantation soil under three different vegetation zones on the Loess Plateau. The results showed that the potential maximum reaction rate ( $V_{\max}$ ) and the half-saturation constant ( $K_m$ ) of alanine transaminase (ALT), leucine aminopeptidase (LAP) and alkaline phosphatase (ALP) all increased linearly with the increasing incubation temperature. The zonal regularity of forest zone > forest-steppe zone > steppe zone was presented in  $V_{\max}$ . The temperature sensitivity of  $V_{\max}$  ( $Q_{10(V_{\max})}$ ) ranged from 1.14 to 1.62, and the temperature sensitivity of  $K_m$  ( $Q_{10(K_m)}$ ) ranged from 1.05 to 1.47, with both values being lower in forest-steppe zone than other vegetation zones. In low and high temperature regions, the variations of  $Q_{10}$  in different soil enzymes differed among vegetation zones. Results from redundancy analysis showed that  $Q_{10}$  had a significant correlation with envi-

本文由国家重点研发计划项目(2016YFC0501707)和国家自然科学基金项目(41771557)资助 This work was supported by the National Key R&D Program of China (2016YFC0501707) and the National Natural Science Foundation of China (41771557).

2019-12-30 Received, 2020-05-25 Accepted.

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yyli@ms.iswc.ac.cn

ronmental variables, especially soil nutrients, indicating that  $Q_{10}$  would be affected by other environmental factors besides temperature.

**Key words:** Loess Plateau; vegetation zone; soil enzyme kinetic parameter; temperature sensitivity.

土壤酶是生态系统的重要组成部分<sup>[1]</sup>,广泛参与土壤中一系列的生化反应<sup>[2]</sup>,是物质循环过程中的关键驱动力<sup>[3]</sup>。土壤酶活性及动力学特征是土壤酶学研究的重点,也是衡量土壤质量的重要指标<sup>[4]</sup>。通过研究土壤酶及其动力学特征表征土壤质量和养分供应能力,是评价生态恢复措施优劣的一种重要途径<sup>[5-6]</sup>。目前,关于土壤酶活性的研究多侧重于在底物充足和温度适宜条件下的潜在酶活性,不能了解酶催化反应的进程及影响因素<sup>[7-8]</sup>。相比之下,土壤酶动力学参数则可以表征不同温度条件下的酶活性,而 $Q_{10}$ 更能反映 $V_{max}$ 、 $K_m$ 以及 $V_{max}/K_m$ 对温度变化的敏感程度<sup>[7]</sup>,这也使得有关土壤酶动力学参数的研究成为近年来土壤酶学领域的热点之一<sup>[9-10]</sup>。

生态系统类型、土壤微生物群落和土壤中的微环境等因素导致土壤酶动力学参数值错综复杂,地域差异影响较大,造成探讨酶动力学参数与温度之间的关系时产生一些争议<sup>[10-13]</sup>。例如,German等<sup>[11]</sup>研究发现, $\beta$ -1,4葡萄糖苷酶( $\beta$ G)动力学参数 $V_{max}$ 和 $K_m$ 均随温度的升高而增加,而美国北方森林土壤 $\beta$ G的 $Q_{10(V_{max})}$ 比南方热带雨林低, $Q_{10(K_m)}$ 则正好相反。此外,Razavi等<sup>[14]</sup>研究表明, $V_{max}$ 会随培养温度的升高而不断增加,而 $K_m$ 对温度升高的响应则存在一个阈值(25℃), $Q_{10}$ 的整体趋势则降低。Wallenstein等<sup>[15]</sup>发现,土壤酶的温度敏感性存在季节变化,而温度是原位酶活性及其温度敏感性变化的主要因素。因此,由于气温、降水及土壤环境等外界条件的影响,不同地域的土壤酶动力学参数对温度变化的响应可能存在不同程度的差异。

黄土高原地区植被破坏和水土流失严重,是典型的生态脆弱区,而人工刺槐林是黄土高原地区主要的防护林之一<sup>[16]</sup>,选择人工刺槐林为对象研究黄土高原地区的生态恢复具有重要意义。目前研究主要集中在与碳循环相关的土壤酶上<sup>[11,14,17]</sup>,但是土壤氮磷转化酶在生态系统中同样起重要作用<sup>[8]</sup>。例如,丙氨酸转氨酶(ALT)和亮氨酸氨基肽酶(LAP)与氮的转化密切相关,其主要功能是水解土壤蛋白质形成氨基酸;磷酸酶(ALP)则能将磷酸脂类水解形成磷酸<sup>[9]</sup>。本研究选取3种氮磷转化酶,探讨其动力学参数对温度变化的响应,从区域尺度

研究土壤酶动力学参数对温度变化的响应及其温度敏感性特征,为深入了解土壤的生化过程与动态机理提供数据支持。

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 研究区概况

沿纬度于黄土高原地区,自北向南选取草原带(神木)、森林草原带(绥德、安塞)和森林带(淳化)为研究区(图1)。研究区内地形地貌多为黄土丘陵沟壑,平均海拔1100~1200 m,年均气温9~11℃,年降水量390~590 mm,属半湿润到半干旱过渡区;以温带大陆性季风气候为主,四季分明,区域性小气候明显,土壤以黄绵土和沙黄土为主,群落主要优势种为刺槐林(*Robinia pseudoacacia*),林下灌木以连翘(*Forsythia suspensa*)和黄刺玫(*Rosa xanthina*)等为主,草本植物以长芒草(*Stipa bungeana*)和披针叶苔草(*Carex lancifolia*)等为主。研究区基本概况见表1。

### 1.2 试验设计

土壤样品于2017年9月采集,沿纬度在草原带、森林草原带和森林带,选择生长年限近似(依次为38、35、36、36年)的人工刺槐林下土壤,根据坡度、坡向等相似的林地立地条件,选取具有代表性的3块20 m×10 m样方,样方之间间隔20 m。按“S”形随机取样,去除掉落物后,用土钻钻取0~20 cm

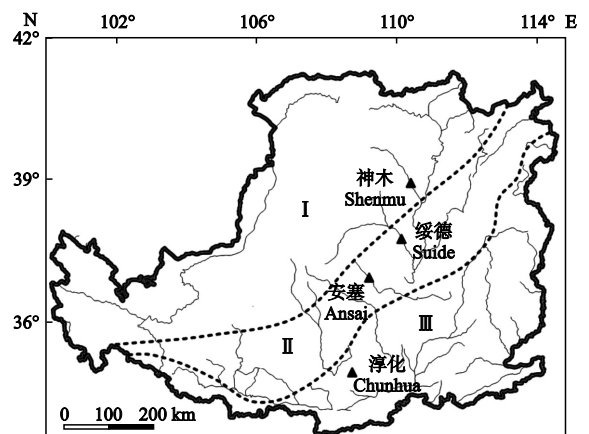


图1 样点地理位置<sup>[16]</sup>

Fig.1 Geographic location of sample sites<sup>[16]</sup>.

I: 草原带 Steppe zone; II: 森林草原带 Forest-steppe zone; III: 森林带 Forest zone. 下同 The same below.

表 1 研究区基本概况

Table 1 Basic introduction of the experimental areas

植被带 Vegetation zone	样地 Site	经纬度 Longitude and latitude	海拔 Altitude (m)	优势种 Dominant species	土壤类型 Soil type
草原带 Steppe zone	神木 Shenmu	38°44'46" N, 110°29'48" E	1204.4	刺槐 <i>Robinia pseudoacacia</i> 、黄刺玫 <i>Rosa xanthina</i>	风沙土 Aeolian sandy soil
森林草原带 Forest-steppe zone	绥德 Suide	37°25'19" N, 110°09'55" E	1178.3	刺槐 <i>Robinia pseudoacacia</i> 、长芒草 <i>Stipa bungeana</i>	黄绵土 Loessal soil
森林带 Forest zone	安塞 Ansai	36°44'25" N, 109°15'11" E	1110.9	刺槐 <i>Robinia pseudoacacia</i> 、长芒草 <i>Stipa bungeana</i>	黄绵土 Loessal soil
	淳化 Chunhua	35°24'27" N, 108°31'44" E	1276.5	刺槐 <i>Robinia pseudoacacia</i> 、连翘 <i>Forsythia suspensa</i>	黄绵土 Loessal soil

表 2 研究区土壤基本化学性质

Table 2 Basic chemical properties of soil in the experimental areas

植被带 Vegetation zone	pH	SOC (g · kg <sup>-1</sup> )	TN (g · kg <sup>-1</sup> )	TP (g · kg <sup>-1</sup> )	SOC/TN	SOC/TP	TN/TP
草原带 Steppe zone	8.42±0.01a	2.36±0.15b	0.51±0.01b	0.014±0.001b	4.6±0.2b	166±17a	36.1±3.1a
森林草原带 Forest-steppe zone	8.39±0.00a	3.17±0.14b	0.57±0.00a	0.018±0.001b	5.6±0.2b	174±3a	31.2±1.3a
森林带 Forest zone	8.17±0.01b	5.28±0.50a	0.52±0.01b	0.033±0.000a	10.3±1.2a	162±10a	16.5±3.1b

同列不同字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ ) Different letters in the same column meant significant difference at 0.05 level. SOC: 土壤有机碳 Soil organic carbon; TN: 全氮 Total nitrogen; TP: 全磷 Total phosphorus. 下同 The same below.

土层散土,每个样方内取 12 钻土样。将采得的新鲜土样剔除可见根和石砾后混合,过 2 mm 筛网后于 4 °C 冰箱保存。

### 1.3 测定项目与方法

**1.3.1 土壤基本化学性质测定** 土壤 pH 使用 pH 计对水土比为 2.5 : 1 的土壤悬浊液测得;土壤含水率采用烘干法测定;土壤有机碳 (SOC) 采用浓硫酸-重铬酸钾氧化法测定;土壤全氮 (TN) 采用凯氏定氮法测定;土壤全磷 (TP) 用 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-HClO<sub>4</sub> 消煮后于紫外分光光度计测定<sup>[18]</sup>。土壤基本化学性质见表 2。

**1.3.2 土壤酶动力学参数及其温度敏感性测定** 对采集的 3 种植被带共 12 个土样进行土壤酶动力学参数及其温度敏感性的测定,选择与生态系统养分循环联系密切的 3 种土壤酶:ALT、LAP 和 ALP,采用微孔板荧光法测定土壤酶活性<sup>[19]</sup>,每个温度下的底物浓度设置为:10、20、30、40、50、100 和 200 μmol · L<sup>-1</sup>,设置 0、5、10、15、20、25、30、35、40 °C 共 9 个温度梯度进行培养,总计 108 个样品。采用微孔多功能酶标仪,于 365 nm 处激发,450 nm 处检测荧光量。首先,称取 3 g 新鲜土样于结晶皿中,加入 125 mL Tris 缓冲液,缓冲液 pH 值用盐酸或氢氧化钠调节至与土样 pH 值相似。然后,向 96 微孔酶标板中依次加入 150 μL 土壤悬浊液和 50 μL 试验酶底物,并设置对照微孔。在黑暗避光条件下,置于上述培养温度的恒温培养箱中,ALP 培养 0.5 h 后测定,ALT 和 LAP 培养 2 h 后测定。土壤酶活性计算

方法参考刘霜等<sup>[20]</sup>。

根据米氏方程对酶活性和底物浓度进行曲线拟合,计算潜在最大反应速率 ( $V_{max}$ , nmol · g<sup>-1</sup> · h<sup>-1</sup>) 和半饱和常数 ( $K_m$ , μmol · L<sup>-1</sup>) 的值:

$$V = V_{max} [S] / (K_m + [S])$$

式中:  $V$  为酶促反应速率 (nmol · g<sup>-1</sup> · h<sup>-1</sup>);  $S$  为底物浓度 (μmol · L<sup>-1</sup>)<sup>[15]</sup>。

土壤酶动力学参数温度敏感性 ( $Q_{10}$ ) 计算公式:

$$Q_{10} = e^{Slope \times 10}$$

式中: Slope 为进行对数转换后的  $V_{max}$  或  $K_m$  与培养温度拟合线性回归方程的斜率<sup>[15]</sup>。

### 1.4 数据处理

采用 SPSS 23.0 软件对数据进行统计分析。采用单因素 (one-way ANOVA) 和 Duncan 法进行方差分析和多重比较 ( $\alpha = 0.05$ )。利用 Canoco 5.0 软件进行冗余分析 (RDA), 利用 Origin 2018 作图。图表中数据为平均值 ± 标准误。

## 2 结果与分析

### 2.1 土壤酶动力学参数及其温度敏感性

由图 2 可以看出,随着培养温度的升高,3 种植被带人工刺槐林土壤 ALT、LAP 和 ALP 的  $\ln V_{max}$  和  $\ln K_m$  均显著线性增加,且  $\ln V_{max}$  在总体水平上呈现森林带 > 森林草原带 > 草原带的规律。对于  $\ln (V_{max} / K_m)$ , ALT 和 LAP 显著线性增加,而 ALP 的  $\ln (V_{max} / K_m)$  同样呈线性增加,但与培养温度的线性关系不

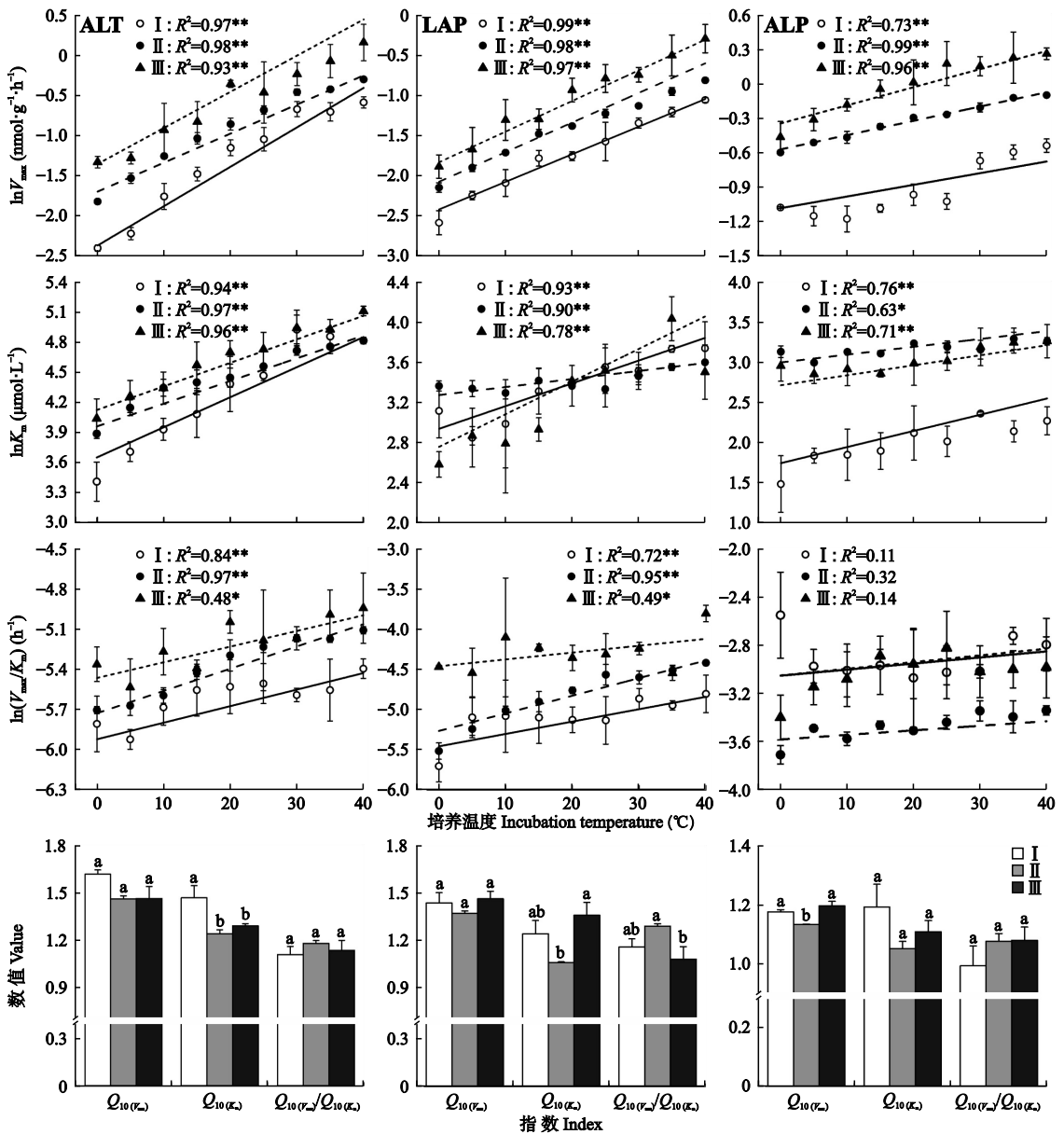


图2 不同植被带土壤酶动力学参数及其温度敏感性

Fig.2 Kinetic parameters and their temperature sensitivity of soil enzymes in different vegetation zones.

\*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$ . ALT: 丙氨酸转氨酶 Alanine transaminase; LAP: 亮氨酸氨基肽酶 Leucine aminopeptidase; ALP: 碱性磷酸酶 Alkaline phosphatase. 不同字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ ) Different letters meant significant difference at 0.05 level. 下同 The same below.

显著。

整体来看,森林草原带的土壤酶动力学参数温度敏感性  $Q_{10}(V_{max})$ 、 $Q_{10}(K_m)$  均低于草原带和森林带,但其  $Q_{10}(V_{max})/Q_{10}(K_m)$  处于较高水平。具体而言,ALT的  $Q_{10}(V_{max})$ 、 $Q_{10}(K_m)$  草原带最高,而LAP的  $Q_{10}(V_{max})$ 、 $Q_{10}(K_m)$  在森林带最高,且两者的  $Q_{10}(K_m)$  在不同植被带之间均达到显著差异水平。对于ALP,森林带的  $Q_{10}(V_{max})$  最高,而  $Q_{10}(K_m)$  最高值在草原带。

## 2.2 不同温度区土壤酶动力学参数温度敏感性特征

通过对低、高温区(0~20 °C、25~40 °C)土壤酶

动力学参数  $Q_{10}$  的计算结果观察可知(图3),在低温区,草原带土壤ALT的  $Q_{10}(V_{max})$  显著高于森林草原带和森林带;而  $Q_{10}(K_m)$  的趋势表现为草原带>森林带>森林草原带; $Q_{10}(V_{max})/Q_{10}(K_m)$  的趋势则有所不同,表现为森林草原带>草原带>森林带,  $Q_{10}(K_m)$  和  $Q_{10}(V_{max})/Q_{10}(K_m)$  在不同植被带之间差异均不显著。在高温区,  $Q_{10}(V_{max})$  和  $Q_{10}(K_m)$  的趋势均为森林带>草原带>森林草原带,森林带的  $Q_{10}(V_{max})/Q_{10}(K_m)$  最高,不同植被带之间差异均不显著。

土壤LAP酶动力学参数  $Q_{10}(V_{max})$  在低、高温区表现出相同的规律,森林带和草原带的  $Q_{10}(V_{max})$  均高

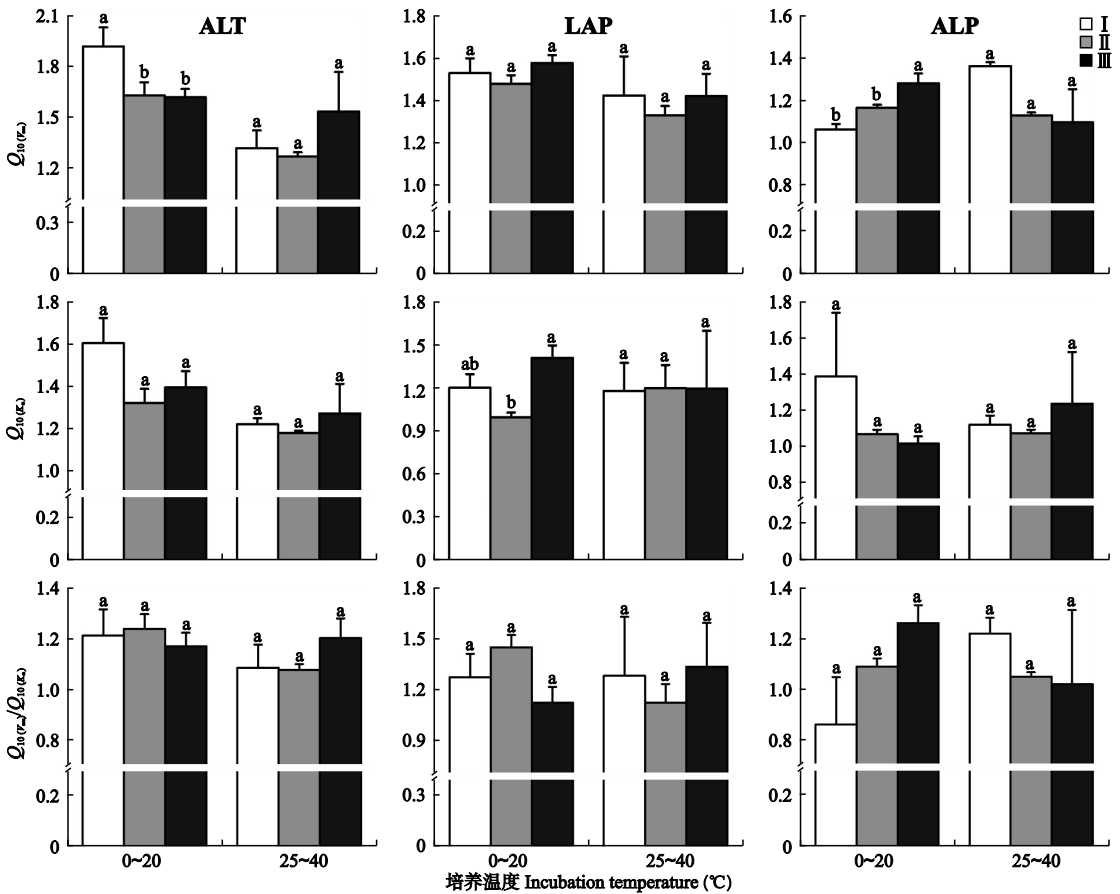


图 3 ALT、LAP 和 ALP 酶动力学参数的温度敏感性

Fig.3 Temperature sensitivity of kinetic parameters of ALT, LAP and ALP.

于森林草原带。 $Q_{10(K_m)}$ 与 $Q_{10(V_{max})}/Q_{10(K_m)}$ 的趋势正好相反:低温区 $Q_{10(K_m)}$ 表现为森林带>草原带>森林草原带,且森林带与森林草原带差异显著( $P < 0.05$ ),而 $Q_{10(V_{max})}/Q_{10(K_m)}$ 表现为森林草原带>草原带>森林带,差异不显著;高温区森林草原带的 $Q_{10(K_m)}$ 最高,而其 $Q_{10(V_{max})}/Q_{10(K_m)}$ 则为植被带中最低。

土壤 ALP 酶动力学参数 $Q_{10(V_{max})}$ 在低、高温区表现出“倒 V”字型的趋势:低温区,森林带>森林草原带>草原带,且森林带与草原带之间差异显著;而高温区的趋势表现为草原带>森林草原带>森林带,差异不显著。在低温区,草原带的 $Q_{10(K_m)}$ 为 3 种植被带中最高,而其 $Q_{10(V_{max})}/Q_{10(K_m)}$ 则为最低;与此相反的是,低温区森林带的 $Q_{10(K_m)}$ 最低,而其 $Q_{10(V_{max})}/Q_{10(K_m)}$ 为 3 种植被带中最高。高温区不同植被带之间土壤 ALP 酶动力学参数温度敏感性 $Q_{10}$ 差异均不显著。

### 2.3 $Q_{10}$ 的影响因素

冗余分析显示(图 4),环境变量很好地解释了

土壤酶动力学参数温度敏感性 $Q_{10}$ 的变化,总解释率为 78.5%。其中,轴 1 和轴 2 的解释率分别为 50.9%和 27.6%。 $Q_{10}$ 与环境因子尤其是土壤养分之间的相关性较强。其中,ALT、LAP 和 ALP 的 $Q_{10}$ 均与 TN 和 C:P 显著负相关。此外,LAP 的 $Q_{10}$ 与年

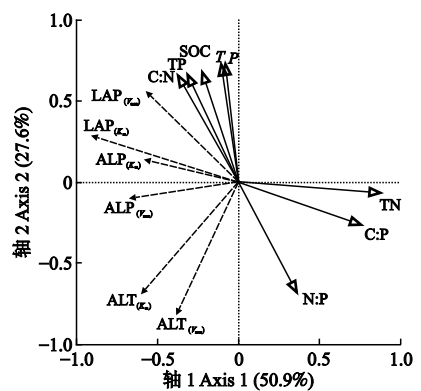


图 4 温度敏感性 $Q_{10}$ 和环境因子的冗余分析

Fig.4 Redundancy analysis of temperature sensitivity $Q_{10}$  with environmental factors.

T: 年均气温 Annual air temperature; P: 年降水量 Annual precipitation; SOC: 土壤有机碳 Soil organic carbon; TN: 全氮 Total nitrogen; TP: 全磷 Total phosphorus.

均气温、年降水量、SOC、TP 及 C : N 有较强的正相关,但未达到显著水平。

### 3 讨 论

#### 3.1 土壤酶动力学参数对温度的响应

土壤酶在生物地球化学循环过程中起着至关重要的作用<sup>[21]</sup>,土壤酶动力学参数  $V_{\max}$ 、 $K_m$  是表征土壤酶催化进程及酶与底物结合紧密程度的指标,可以为研究土壤中的养分循环提供重要参数<sup>[22]</sup>。本研究中,3种植被带人工刺槐林土壤 ALT、LAP 和 ALP 的  $V_{\max}$  均随培养温度的升高而显著增加,表明温度升高土壤酶活随之增强,与前人的研究结果一致<sup>[11,14]</sup>。这是因为温度升高会增加酶与底物的碰撞和分解的速度,使底物的转化更加彻底,从而产生较高的  $V_{\max}$  值<sup>[23]</sup>。另外,本研究还发现,3种土壤酶的  $V_{\max}$  均呈现出森林带>森林草原带>草原带的地带性规律,与沿纬度自南向北温度递减的规律相同,从区域宏观角度也说明了在一定范围内温度越高,土壤酶的  $V_{\max}$  越大。

$K_m$  反映酶对底物的亲和力,其值的增加反而意味着酶功能的降低<sup>[24]</sup>。通常来讲,温度升高会加快酶与底物的热运动和分解,进而使酶对底物的亲和力增强, $K_m$  值降低,但不同种类的酶对温度变化可能表现出不同的响应<sup>[11,23]</sup>。本研究中,与  $V_{\max}$  的趋势相同,3个植被带的土壤 LAP 的  $K_m$  同样随培养温度的升高而显著增加,这表明土壤酶与底物的亲和力在不断降低。Stone 等<sup>[25]</sup> 研究表明,温度的变化会改变土壤中有机化合物的吸附和解吸能力,温度升高会使附着在土壤颗粒上的其他与酶反应的物质的解吸附作用增强,从而降低了试验底物与酶的结合,导致  $K_m$  的增加。此外,草原带土壤 ALT 和 ALP 的  $K_m$  均低于森林带和森林草原带。这可能是由于草原带相比于森林带和森林草原带而言枯枝落叶等凋落物较少,导致土壤有机质含量较低,底物相对匮乏,因此植物根系和土壤微生物需要分泌与底物亲和力更高的酶来适应养分贫瘠的环境<sup>[13]</sup>,表现出  $K_m$  较低的状况。

$V_{\max}/K_m$  属于经典酶学的动力学参数,表示酶的催化效率<sup>[7]</sup>。本研究中,随培养温度升高,3种土壤酶的  $V_{\max}/K_m$  均不断升高,不同植被带之间没有明显的差异。土壤酶催化效率的变化最终归结于是受  $V_{\max}$  还是  $K_m$  的主导作用,本研究中土壤酶的  $V_{\max}/K_m$  受  $V_{\max}$  主导作用更强,因此在酶与底物结合程度降低的情况下,催化效率依然增加。另外,土壤酶的

$V_{\max}/K_m$  也可能受  $K_m$  的限制。温度升高使酶的吸附作用增强,固定在土壤颗粒表面的酶分子相比游离态与底物的接触能力受限,与底物的结合程度也就相对降低,较高的  $K_m$  抵消了  $V_{\max}$  的升高,因而导致酶催化效率降低<sup>[26-27]</sup>。因此, $V_{\max}$  和  $K_m$  对温度响应机制的差异是导致酶的催化效率呈现出不同趋势的主要原因。

#### 3.2 土壤酶动力学参数的温度敏感性特征

不同植被带之间的冷热气候条件和土壤养分含量等母质环境存在一定差异,而这些生态环境因子的差异可能会对土壤酶动力学参数的温度敏感性产生不同程度的影响。在本研究中,草原带  $Q_{10(V_{\max})}$ 、 $Q_{10(K_m)}$  值比森林草原带的更高,说明气候寒冷的土壤比气候温暖的土壤酶对温度的响应更加敏感,此结果与前人研究的结果相同<sup>[11,28]</sup>。由于土壤酶蛋白质结构的差异,冷适应酶往往具有较低的最佳适应温度和更大的物理灵活性<sup>[29]</sup>,因此相比于热适应酶而言,冷适应酶对温度升高会更加敏感<sup>[28]</sup>。然而,研究还发现,森林草原带土壤酶  $Q_{10(V_{\max})}$ 、 $Q_{10(K_m)}$  值反而比森林带更低,这表明在区域尺度上土壤酶对温度的适应可能存在一个“最佳状态”。无论是气候条件还是土壤条件,相比其他2个植被带,森林草原带为土壤酶提供了更加适宜的生态环境,因此土壤酶的功能也就更加稳定,对温度的敏感性更低。同时,这也反映出温度并不是影响  $Q_{10}$  的唯一因素,降水量、植被类型及土壤养分等因素同样会对  $Q_{10}$  产生影响<sup>[30]</sup>。冗余分析显示, $Q_{10}$  与环境因子尤其是土壤养分之间有显著的相关关系,这进一步印证了上述结论。

通过对培养温度进行划分低温区(0~20℃)和高温区(25~40℃)研究发现,土壤 ALP 酶动力学参数  $Q_{10(V_{\max})}$  在低温区呈现草原带>森林草原带>森林带的规律,而在高温区的规律则恰好相反,这与前人的研究结果相似<sup>[14,28]</sup>,表明森林带的热适应酶在低温区更加敏感,而草原带冷适应酶对高温区更加敏感。这可能与土壤中的微生物群落对环境的适应性策略有关:外界温度的变化导致土壤微生物分泌了更多的同工酶(结构不同但功能相同的酶)<sup>[29]</sup>,因此长期处于冷环境的土壤微生物面对温度的升高分泌了更多与底物亲和力较高的同工酶,使得土壤酶促反应更加剧烈;而长期生活在较高土壤温度环境中的微生物对低温的响应同样如此,从而表现出冷适应酶对高温区敏感,而热适应酶对低温区敏感的结果。另外,不同土壤酶动力学参数的温度敏感性

$Q_{10}$ 在低、高温区对温度的响应也有所不同,甚至截然相反。例如,一些土壤酶动力学参数温度敏感性 $Q_{10}$ 值在低温区草原带最高,而在高温区森林带最高,其中就包括 ALT 的  $Q_{10(V_{max})}$  和  $Q_{10(K_m)}$ ,以及 ALP 的  $Q_{10(K_m)}$ 。上述结果体现出了  $Q_{10}$  影响因素的多维性和复杂性<sup>[25,30]</sup>,因此,在利用土壤酶及其动力学特征评价土壤健康和质量时,要综合考虑环境因素所产生的影响,从而做出更准确的评估。

#### 参考文献

- [1] Dick RP, Sandor JA, Eash NS. Soil enzyme-activities after 1500 years of terrace agriculture in the Colca Valley, Peru. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 1994, **50**: 123–131
- [2] Hill BH, Elonen CM, Seifert LR, et al. Microbial enzyme stoichiometry and nutrient limitation in US streams and rivers. *Ecological Indicators*, 2012, **18**: 540–551
- [3] Sardans J, Peñuelas 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. *Applied Soil Ecology*, 2008, **39**: 223–235
- [4] Perucci P, Casucci C, Dumontet S. An improved method to evaluate the *o*-diphenol oxidase activity of soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2000, **32**: 1927–1933
- [5] 和文祥,朱铭莪. 陕西土壤脲酶与土壤肥力关系研究. II. 土壤脲酶的动力学特征. *土壤学报*, 1997, **34**(1): 42–52 [He W-X, Zhu M-E. Study of relation between urease and fertility of soils in Shanxi. II. Soil urease kinetic characteristics. *Acta Pedologica Sinica*, 1997, **34**(1): 42–52]
- [6] 张玉兰,陈利军,刘桂芬,等. 土壤水解酶类催化动力学研究进展. *应用生态学报*, 2003, **14**(12): 2326–2332 [Zhang Y-L, Chen L-J, Liu G-F, et al. Research advance in catalytic kinetics of soil hydrolase. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, **14**(12): 2326–2332]
- [7] Moscatelli MC, Lagomarsino A, Garzillo AMV, et al.  $\beta$ -Glucosidase kinetic parameters as indicators of soil quality under conventional and organic cropping systems applying two analytical approaches. *Ecological Indicators*, 2012, **13**: 322–327
- [8] Ma XM, Razavi BS, Holz M, et al. Warming increases hotspot areas of enzyme activity and shortens the duration of hot moments in the root-detritusphere. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, **107**: 226–233
- [9] Barta J, Slajsova P, Tahovska K, et al. Different temperature sensitivity and kinetics of soil enzymes indicate seasonal shifts in C, N and P nutrient stoichiometry in acid forest soil. *Biogeochemistry*, 2014, **117**: 525–537
- [10] Menichetti L, Reyes Ortigoza AL, Garcia N, et al. Thermal sensitivity of enzyme activity in tropical soils assessed by the  $Q_{10}$  and equilibrium model. *Biology and Fertility of Soils*, 2015, **51**: 299–310
- [11] German DP, Marcelo KRB, Stone MM, et al. The Michaelis-Menten kinetics of soil extracellular enzymes in response to temperature: A cross-latitudinal study. *Global Change Biology*, 2012, **18**: 1468–1479
- [12] Hui DF, Mayes MA, Wang GS. Kinetic parameters of phosphatase: A quantitative synthesis. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, **65**: 105–113
- [13] Chen H, Tian HQ. Does a general temperature-dependent  $Q_{10}$  model of soil respiration exist at biome and global scale? *Journal of Integrative Plant Biology*, 2005, **47**: 1288–1302
- [14] Razavi BS, Liu SB, Kuzyakov Y. Hot experience for cold-adapted microorganisms: Temperature sensitivity of soil enzymes. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, **105**: 236–243
- [15] Wallenstein MD, Mcmahon SK, Schimel JP. Seasonal variation in enzyme activities and temperature sensitivities in Arctic tundra soils. *Global Change Biology*, 2009, **15**: 1631–1639
- [16] 瞿晴,徐红伟,吴旋,等. 黄土高原不同植被带人工刺槐林土壤团聚体稳定性及其化学计量特征. *环境科学*, 2019, **40**(6): 2904–2911 [Qu Q, Xu H-W, Wu X, et al. Soil aggregate stability and its stoichiometric characteristics in *Robinia pseudoacacia* forest within different vegetation zones on the Loess Plateau, China. *Environmental Science*, 2019, **40**(6): 2904–2911]
- [17] 王文锋,李春花,黄绍文,等. 不同施肥模式对设施菜田土壤酶活性的影响. *应用生态学报*, 2016, **27**(3): 873–882 [Wang W-F, Li C-H, Huang S-W, et al. Effects of different fertilization patterns on soil enzyme activities in greenhouse vegetable field. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2016, **27**(3): 873–882]
- [18] 鲍士旦. 土壤农化分析. 第三版. 北京: 中国农业出版社, 2000 [Bao S-D. Soil and Agricultural Chemistry Analysis. 3rd Ed. Beijing: China Agriculture Press, 2000]
- [19] Marx MC, Kandeler E, Wood M, et al. Exploring the enzymatic landscape: Distribution and kinetics of hydrolytic enzymes in soil particle-size fractions. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, **37**: 35–48
- [20] 刘霜,张心昱,杨洋,等. 温度对温带和亚热带森林土壤有机碳矿化速率及酶动力学参数的影响. *应用生态学报*, 2018, **29**(2): 433–440 [Liu S, Zhang X-Y, Yang Y, et al. Effects of temperature on soil organic carbon mineralization rate and enzyme kinetic parameters in temperate and subtropical forests. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, **29**(2): 433–440]
- [21] Stone MM, Deforest JL, Plante AF. Changes in extracellular enzyme activity and microbial community structure with soil depth at the Luquillo Critical Zone Observatory. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, **75**: 237–247
- [22] Burns RG, Deforest JL, Marxsen J, et al. Soil enzymes in a changing environment: Current knowledge and future directions. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, **58**: 216–234

- [23] Machmuller MB, Mohan JE, Minucci JM, *et al.* Season, but not experimental warming, affects the activity and temperature sensitivity of extracellular enzymes. *Biogeochemistry*, 2016, **131**: 255–265
- [24] German DP, Weintraub MN, Grandy AS, *et al.* Optimization of hydrolytic and oxidative enzyme methods for ecosystem studies. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, **43**: 1387–1397
- [25] Stone MM, Weiss MS, Goodale CL, *et al.* Temperature sensitivity of soil enzyme kinetics under N-fertilization in two temperate forests. *Global Change Biology*, 2012, **18**: 1173–1184
- [26] Allison SD. Soil minerals and humic acids alter enzyme stability: Implications for ecosystem processes. *Biogeochemistry*, 2006, **81**: 361–373
- [27] Allison SD, Wallenstein MD, Bradford MA. Soil-carbon response to warming dependent on microbial physiology. *Nature Geoscience*, 2010, **3**: 336–340
- [28] Somero GN. Adaptation of enzymes to temperature: Searching for basic “strategies”. *Comparative Biochemistry and Physiology B-Biochemistry and Molecular Biology*, 2004, **139**: 321–333
- [29] Davidson EA, Janssens IA, Luo YQ. On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: Moving beyond  $Q_{10}$ . *Global Change Biology*, 2006, **12**: 154–164
- [30] 樊金娟, 李丹丹, 张心昱, 等. 北方温带森林不同海拔梯度土壤碳矿化速率及酶动力学参数温度敏感性. *应用生态学报*, 2016, **27**(1): 17–24 [Fan J-J, Li D-D, Zhang X-Y, *et al.* Temperature sensitivity of soil organic carbon mineralization and  $\beta$ -glucosidase enzyme kinetics in the northern temperate forests at different altitudes, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2016, **27**(1): 17–24]

作者简介 赵子文, 男, 1996 年生, 硕士研究生。主要从事土壤微生物生态研究。E-mail: zhaozw18@163.com

责任编辑 孙 菊

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



赵子文, 王国梁, 吴阳, 等. 黄土高原不同植被带人工刺槐林土壤氮磷转化酶动力学参数及其温度敏感性. *应用生态学报*, 2020, **31**(8): 2515–2522

Zhao Z-W, Wang G-L, Wu Y, *et al.* Kinetic parameters and temperature sensitivity of soil nitrogen and phosphorus transforming enzymes in *Robinia pseudoacacia* plantations under different vegetation zones on the Loess Plateau, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, **31**(8): 2515–2522