

黄土丘陵区不同林型土壤碳氮磷转化 相关酶活性及动力学特征

马园园, 肖列, 闵旭旭, 杜丹丹, 宇文佩瑶

(西安理工大学 省部共建西北旱区生态水利国家重点实验室, 陕西 西安 710048)

摘要: [目的] 分析黄土丘陵区典型林型土壤相对酶活性和动力学参数变化规律, 揭示土壤酶活性特征变化的驱动因素, 为区域人工林建设和改良提供理论依据。[方法] 以黄土丘陵区针叶林(油松)、阔叶林(麻栎)、混交林(油松—麻栎混交林)3种人工林为研究对象, 通过野外采样和室内培养, 分析不同林型土壤理化性质和与碳氮磷转化相关的 β -1,4-葡糖苷酶(BG)、N-乙酰氨基- β -葡萄糖苷酶(NAG)、亮氨酸酶(LAP)和碱性磷酸酶(ALP)的单位有机碳酶活性及动力学参数[最大反应速率(V_{max})、米氏常数(K_m)、催化效率(K_{cat})]。[结果] ①土壤容重(BD)、pH值, BG, LAP和ALP这3种酶的单位有机碳酶活性均随土层深度增加而增加, 含水率(SWC)和有机碳(SOC)含量随土层深度增加呈减小趋势。pH值表现为针叶林最大, 铵态氮(NH_4^+-N)、总磷(TP)含量在林型上均表现为: 阔叶林>混交林>针叶林。②土壤平均(综合)酶活性和动力学参数 K_{cat} 均表现为: 混交林>针叶林>阔叶林。动力学参数 K_m 值在不同林型间表现为: 混交林<针叶林<阔叶林。③与碳氮磷转化相关4种酶的单位有机碳酶活性均与 NH_4^+-N 、硝态氮($NO_3^- -N$)、速效磷(AP)、SOC含量存在极显著负相关, BG, NAG和ALP的单位有机碳酶活性与pH值呈极显著正相关。冗余分析结果表明, 针叶林和阔叶林中SOC含量对酶促反应特征参数有极显著影响($p < 0.01$), 而影响混交林土壤相对酶活性及动力学参数的关键因素为SOC含量($p < 0.01$)和TP含量($p < 0.05$)。[结论] 黄土丘陵区混交林的单位有机碳酶活性和 K_{cat} 高于针叶林、阔叶林, 说明混交林土壤酶催化能力高于针叶林、阔叶林, 未来在进行人工造林时可以优先考虑混交林来改善土壤质量。

关键词: 不同林型; 相对酶活性; 动力学参数; 黄土丘陵区

文献标识码: A

文章编号: 1000-288X(2024)05-0271-09

中图分类号: S714.5

文献参数: 马园园, 肖列, 闵旭旭, 等. 黄土丘陵区不同林型土壤碳氮磷转化相关酶活性及动力学特征[J]. 水土保持通报, 2024, 44(5): 271-279. DOI: 10.13961/j.cnki.stbctb.2024.05.029; Ma Yuanyuan, Xiao Lie, Min Xuxu, et al. Soil carbon, nitrogen and phosphorus transformation-linked enzyme activities and kinetic characteristics of different forest types in loess hilly region [J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2024, 44(5): 271-279.

Soil Carbon, Nitrogen and Phosphorus Transformation-Linked Enzyme Activities and Kinetic Characteristics of Different Forest Types in Loess Hilly Region

Ma Yuanyuan, Xiao Lie, Min Xuxu, Du Dandan, Yuwen Peiyao

(State Key Laboratory of Eco-hydraulics in Northwest

Arid Region, Xi'an University of Technology, Xi'an, Shaanxi 710048, China)

Abstract: [Objective] The relative enzyme activity and kinetic parameters of typical forest soil in loess hilly region were analyzed and the driving factors of soil enzyme activity characteristics were revealed in order to provide theoretical basis for the construction and improvement of regional artificial forests. [Methods] Coniferous forest (*Pinus tabulaeformis*), broad-leaved forest (*Quercus acutissima*), and mixed forest (*P. tabulaeformis* *Q. acutissima* mixed forest) in loess hilly region were selected as the research objects. Through field soil sampling and laboratory incubation analysis, soil physical and chemical properties and

收稿日期: 2024-03-03

修回日期: 2024-05-20

资助项目: 国家自然科学基金项目“侵蚀—沉积作用下坝系流域土壤有机碳稳定性及其源汇效应研究”(42377350); 陕西省教育厅协同创新中心项目“煤气化渣综合利用关键技术研究”(22JY043)

第一作者: 马园园(1998—), 女(汉族), 陕西省白水县人, 硕士研究生, 研究方向为生态环境修复。Email: 1440898587@qq.com。

通信作者: 肖列(1987—), 男(汉族), 河北省保定市人, 博士, 副教授, 主要从事土壤微生物生态研究。Email: xiaolie@xaut.edu.cn。

specific soil carbon, nitrogen, phosphorus transformation-linked enzyme activities [β -1,4-Glucosidase (BG), N-acetyl- β -glucosaminidase (NAG)], L-leucine aminopeptidase (LAP), and alkaline phosphatase (ALP) and their kinetic parameters [maximum reaction rate (V_{\max}), Michaelis constant (K_m), and catalytic efficiency (K_{cat})] were measured. [Results] ① The soil bulk density (BD), pH value, and enzyme activities of BG, LAP, and ALP per unit of organic carbon all increased with soil depth; however, the soil water content (SWC) and soil organic carbon (SOC) content decreased with soil depth. The highest pH value was in the coniferous forest, and the ammonium nitrogen (NH_4^+ -N) and total phosphorus (TP) contents were in the order of broad-leaved forest > mixed forest > coniferous forest. ② The average (comprehensive) soil enzyme activities and K_{cat} value were in the order of mixed forest > coniferous forest > broad-leaved forest. The K_m value were in the order of mixed forest > coniferous forest > broad-leaved forest. ③ The specific activities of the four enzymes related to carbon, nitrogen, and phosphorus transformation were significantly negatively correlated with NH_4^+ -N, nitrate nitrogen (NO_3^- -N), available phosphorus (AP), and SOC content, whereas the specific activities of BG, NAG, and ALP per unit of organic carbon were significantly positively correlated with pH value. Redundancy analysis showed that SOC content had significant influence on enzymatic reaction parameters in both coniferous forest and broad-leaved forest ($p < 0.01$). The main factors affecting the specific enzyme activities and kinetic parameters in mixed forest were SOC ($p < 0.01$) and TP ($p < 0.05$) content. [Conclusion] The soil enzyme activities per unit of organic carbon and K_{cat} of mixed forest were higher than those of coniferous forest and broad-leaved forest in loess hill region, indicating that the enzyme catalytic ability in mixed forest was higher than those in coniferous forest and broad-leaved forest. Therefore, mixed forest should be given priority consideration in artificial afforestation to improve soil quality.

Keywords: different forest types; relative enzyme activity; dynamic parameters; loess hill region

黄土丘陵区沟壑分布广泛, 土质疏松, 水土流失严重, 生态环境脆弱^[1]。人工林建设是控制水土流失, 修复退化生态系统, 提高土壤质量的有效措施^[2]。林分类型对土壤物理化学性质和微生物群落构成有显著不同的影响, 从而影响土壤质量修复的效果。土壤酶是生态系统的重要组成部分, 广泛参与土壤中一系列生化反应, 是土壤营养元素循环的重要驱动力。土壤酶活性及其动力学参数是土壤酶学研究的热点领域, 其对环境变化具有高敏感性, 可作为土壤质量和健康评价的重要指标^[3]。目前关于土壤酶的研究主要集中于参与土壤碳氮磷元素循环相关的酶, 来反映土壤养分供应水平和肥力状况。因此, 研究土壤酶活性及动力学性质对于评价不同林分类型条件下土壤质量状况极为重要。

土壤酶能实现植物营养元素和有机物循环转化, 其强弱在一定程度上反映了林木的生长发育状况及植物吸收利用营养元素的情况^[4]。土壤酶活性与林地生态系统的健康存在着密切的关系, 对于不同林分土壤酶活性研究可以很好地监测林区的土壤质量^[5]。土壤酶活性可以表示为绝对酶活性和相对酶活性(单位有机碳酶活性)^[6]。土壤绝对酶活性, 是在单位土壤质量的基础上来表示酶活性, 土壤相对酶活性是在单位土壤有机碳的基础上来表示酶活性^[7]。林分是

土壤养分、酶活性的重要影响因素^[8]。近年来, 有许多关于不同林分间土壤绝对酶活性的研究^[9-10], 结果表明针阔混交林土壤酶活性大于人工纯林。也有研究表明不同林分下土壤酶的活性不同, 且土壤酶活性基本变化规律为: 常绿阔叶林 > 针阔混交林, 混交林 > 针叶纯林^[4]。事实上, 土壤相对酶活性可以将土壤酶活性的变化与土壤有机质或微生物生物量等生化因子剥离开来, 能更好地反映土壤酶的催化能力^[11]。邓雪梅等^[12]研究发现杉木林相对酶活性显著高于楠竹林地, 楠竹林地相对酶活性高于马尾松林地。土壤酶动力学参数主要包括最大反应速率(V_{\max})、米氏常数(K_m)、催化效率(V_{\max}/K_m)。土壤酶动力学参数不但表明土壤酶含量的高低, 而且反映酶与底物结合的紧密程度及其作用过程, 对探索土壤酶存在状态以及各种因素对酶催化反应不同阶段的影响有重要意义^[13-14]。有研究^[3, 15]表明不同海拔高度的土壤酶动力学参数 V_{\max} 和 K_m 均随培养温度升高而增加。刘肖肖等^[16]研究发现脲酶和过氧化氢酶的 V_{\max} , V_{\max}/K_m 都随土层深度的增加而减小。也有研究^[17]表明, 与未添加氮的对照组相比, 氮添加使 β -1, 4-葡萄糖苷酶、脲酶的 V_{\max} 值逐渐增大。然而, 目前关于不同林分类型土壤酶的研究主要集中在绝对酶活性上, 对纯林和混交林土壤相对酶活性及动力学参数变化特征

的研究还不够深入。因此,本研究以黄土丘陵区针叶林(油松)、阔叶林(麻栎)、混交林(油松—麻栎混交林)3种人工林为研究对象,通过研究不同林型土壤理化性质和与碳氮磷转化相关的 β -1,4-葡糖苷酶(BG)、N-乙酰氨基- β -葡萄糖苷酶(NAG)、亮氨酸酶(LAP)和碱性磷酸酶(ALP)的单位有机碳酶活性及动力学参数 V_{\max} 、 K_m 、 V_{\max}/K_m ,分析黄土丘陵区典型林型土壤相对酶活性和动力学参数变化规律,揭示土壤酶活性特征变化的驱动因素,为区域人工林建设和改良提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 试验地概况

研究区位于延安市黄陵县双龙国有生态试验林场,地处黄土高原南部,地理坐标为东经 $108^{\circ}45'32''$ — $109^{\circ}1'21''$,北纬 $35^{\circ}33'7''$ — $35^{\circ}49'30''$,海拔分布区间为 $900\sim 1\,400\text{ m}$ 。林区多年平均气温为 $3.42\sim 11.90\text{ }^{\circ}\text{C}$,夏季温度偏低,持续时间短,年平均降雨量为 609.5 mm ,年蒸发量为 $1\,202\text{ mm}$,相对湿度 $60\%\sim 71\%$,无霜期 $190\sim 225\text{ d}$,流域呈现暖温带大陆性季风气候。该生态试验林场以针叶林、阔叶林和针阔混交林3种人工林为主,林分郁闭度大。乔木林包括以下优势树种:油松,麻栎,白桦以及硬阔类树种,水曲柳,刺槐等。油松和栎类面积分别占乔木林面积的 19.04% 和 78.04% 。

1.2 土壤样品采集

2023年4月(春季)于该林场的3种人工林地进行采样,分别为针叶林(油松)、阔叶林(麻栎)和混交林(油松—麻栎混交林)。每种林型样地设置4个 $10\text{ m}\times 10\text{ m}$ 的样方,相邻样方间隔 $>10\text{ m}$ (表1)。采用五点采样法,垂直方向取腐殖质土层(由半分解有机物质和土壤组成的混合物),用直径 2 cm 的土钻采集 $0\sim 10\text{ cm}$, $10\sim 20\text{ cm}$ 土样并剔除根系残体。将采集的新鲜样品都通过 2 mm 筛后运回实验室,一部分放置于 $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ 冰箱冷藏保存供酶活性测定;另一部分风干过 1 mm 和 0.15 mm 土筛供土壤理化性质的测定。

表 1 研究样地概况

Table 1 General situation of experimental sites

林型	林分	海拔/m	树龄/a	坡度/ $^{\circ}$
针叶林	油松	1 100~1 120	29	11.3
阔叶林	麻栎	1 120~1 140	28	10.6
混交林	油松—麻栎混交林	1 120~1 140	29	17.6

1.3 测定指标及方法

(1) 土壤理化指标测定。土壤容重(BD)采用环

刀法;土壤含水率(SWC)采用 $105\text{ }^{\circ}\text{C}$ 烘干法;土壤pH值采用pH计测定(水土比为 $2.5:1$);土壤有机碳(SOC)采用浓硫酸—重铬酸钾氧化法测定^[18];土壤铵态氮(NH_4^+-N)、硝态氮(NO_3^--N)、土壤全磷(TP)和速效磷(AP)采用全自动间断分析仪测定(SmartchemH140, Italy)。

(2) 土壤绝对酶活性测定。 β -葡萄糖苷酶(BG)、N-乙酰氨基- β -葡萄糖苷酶(NAG)、亮氨酸酶(LAP)和碱性磷酸酶(ALP)采用荧光分析法^[19]测定。分别使用7-氨基-4-甲基香豆素(AMC)和4-甲基伞形酮(MUB)作为标准物质,在 $25\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时测定酶底物浓度为 $200\text{ }\mu\text{mol/L}$ 的酶活性。具体方法:称取 3 g 新鲜土样于结晶皿中,加入 125 ml 的Tris缓冲液,在磁力搅拌器下高速震荡 1 min 左右形成均一悬浊液后使用移液枪向96微孔酶标板加样,然后在黑暗避光条件下置于 $25\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的恒温培养箱中培养,BG和NAG培养 4 h ,LAP和ALP培养 2 h 。最后采用多功能酶标仪以激发波长为 365 nm 和发射波长为 450 nm 检测荧光值并计算酶活性,所得出的即为土壤绝对酶活性。

单位有机碳酶活性:

$$\text{SOCE} = \frac{A_b}{\text{SOC}} \quad (1)$$

式中:SOCE表示单位有机碳酶活性 $[\text{nmol}/(\text{g}\cdot\text{h})]$; A_b 为土壤绝对酶活性 $[\text{nmol}/(\text{g}\cdot\text{h})]$; SOC为土壤有机碳含量 (g/kg) 。

(3) 平均(综合)酶活性^[20]。

$$\text{GME} = \sqrt[4]{\text{BG} + \text{NAG} + \text{LAP} + \text{ALP}} \quad (2)$$

(4) 土壤酶动力学参数测定。采用96微孔板荧光法测定 $25\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时BG,NAG,LAP和ALP在不同底物浓度($10,50,100,200,300,500\text{ }\mu\text{mol/L}$)下的土壤酶活性,并计算得出单位有机碳酶活性。采用Origin 2018软件对土壤相对酶活性和底物浓度进行米氏方程双曲线拟合,得出土壤酶动力学参数 V_{\max} 和 K_m :

$$V = \frac{V_{\max} \times [S]}{K_m + [S]} \quad (3)$$

式中: V 为酶促反应速率 $[\text{nmol}/(\text{g}\cdot\text{h})]$; S 为底物浓度 $(\mu\text{mol/L})$; V_{\max} 为最大反应速率 $[\text{nmol}/(\text{g}\cdot\text{h})]$; K_m 为米氏常数 $(\mu\text{mol/L})$ 。

土壤酶催化效率:

$$K_{\text{cat}} = \frac{V_{\max}}{K_m} \quad (4)$$

式中: K_{cat} 为土壤酶催化效率 $(1/10^3\text{ h})$ 。

1.4 数据处理

将所测定的结果表示为平均值±标准差。采用

SPSS 软件对不同土层深度和不同林型的土壤理化性质和相对酶活性进行单因素方差分析,同时,对单位有机碳酶活性和土壤化学指标做相关性分析。利用 Canoco 5.0 进行冗余分析(RDA),分析土壤化学指标、酶活性和酶动力学参数之间的关系。利用 Origin 2018 软件作图。

2 结果与分析

2.1 不同林型土壤理化性质特征

不同林型和土层深度的土壤理化性质见表 2,土壤容重(BD)和 pH 值随土层深度加深而增加,含水率 SWC 和 SOC 随土层深度增加呈减小趋势。针叶林 pH 值最大,且腐殖质层的 pH 值显著高于阔叶

林,是阔叶林的 1.09 倍。 NH_4^+-N 含量在林型上整体表现为:阔叶林>混交林>针叶林,阔叶林腐殖质和 10—20 cm 土层的 NH_4^+-N 含量均显著高于针叶林,较针叶林增加了 63.39%和 23.77%。混交林 10—20 cm 土层 NO_3^--N 含量显著高于阔叶林,是阔叶林含量的 1.59 倍。AP 含量在腐殖质和 0—10 cm 土层均表现为阔叶林最大,10—20 cm 土层 AP 含量最小,显著低于混交林和针叶林。TP 含量在林型上表现为:阔叶林>混交林>针叶林,最大值为 0.91 g/kg。其中,阔叶林腐殖质层 TP 含量显著高于针叶林,是针叶林含量的 1.32 倍。阔叶林和混交林的腐殖质层 SOC 含量显著高于针叶林,分别是针叶林的 1.08, 1.05 倍。

表 2 不同林型土壤基本理化性质

Table 2 Basic physical and chemical properties of soil in different forest types

林型/ 土层深度	BD/ ($\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$)	SWC/%	pH 值	$\text{NH}_4^+-\text{N}/$ ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	$\text{NO}_3^--\text{N}/$ ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	AP/ ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	TP/ ($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)	SOC/ ($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)
Z-F	—	—	6.00±0.20 ^{Aa}	17.92±1.27 ^{Ba}	20.79±5.71 ^{Aa}	30.98±3.60 ^{Aa}	0.69±0.06 ^{Ba}	116.87±24.1 ^{Ba}
Z-10	0.92±0.08 ^A	37.92±2.31 ^A	6.33±0.26 ^{Aa}	9.48±0.97 ^{Ab}	10.83±3.69 ^{Ab}	18.09±4.04 ^{Ab}	0.75±0.07 ^{Aa}	23.29±4.78 ^{Ab}
Z-20	1.27±0.06 ^A	24.63±1.80 ^A	6.34±0.26 ^{Aa}	7.74±0.27 ^{Bc}	8.58±0.98 ^{ABb}	19.05±3.17 ^{Ab}	0.37±0.06 ^{Ab}	9.81±0.74 ^{Ab}
K-F	—	—	5.50±0.13 ^{Bb}	29.28±7.75 ^{Aa}	22.19±5.96 ^{Aa}	34.53±8.98 ^{Aa}	0.91±0.07 ^{Aa}	125.91±35.07 ^{Aa}
K-10	1.14±0.14 ^A	40.05±7.81 ^A	6.24±0.16 ^{Aa}	9.67±1.44 ^{Ab}	8.78±1.89 ^{Ab}	22.21±5.59 ^{ABb}	0.81±0.04 ^{ABb}	20.40±4.83 ^{Ab}
K-20	1.38±0.07 ^A	24.79±0.94 ^A	6.30±0.31 ^{Aa}	9.58±1.04 ^{Ab}	7.54±1.22 ^{Bb}	14.68±5.77 ^{Ab}	0.55±0.03 ^{Ab}	12.06±2.65 ^{Ab}
H-F	—	—	5.70±0.15 ^{ABa}	22.08±6.18 ^{ABa}	14.25±1.88 ^{Ba}	32.51±3.40 ^{Aa}	0.81±0.05 ^{ABa}	122.55±13.75 ^{ABa}
H-10	0.94±0.18 ^A	37.46±1.81 ^A	6.18±0.36 ^{Aa}	8.12±1.26 ^{Ab}	7.86±1.16 ^{Ab}	17.53±4.57 ^{Ab}	0.77±0.03 ^{Aa}	17.99±4.50 ^{Ab}
H-20	1.32±0.08 ^A	22.09±2.87 ^A	6.20±0.43 ^{Aa}	8.85±0.94 ^{ABb}	11.99±3.40 ^{ABb}	19.66±4.31 ^{Ab}	0.43±0.02 ^{Ab}	12.26±2.16 ^{Ab}

注:Z为针叶林;K为阔叶林;H为混交林;F为腐殖质层;10为0—10 cm土层;20为10—20 cm土层。不同大写字母表示变量在相同土层深度不同林型上差异显著($p < 0.05$),不同小写字母表示变量在相同林型不同土层深度上差异显著($p < 0.05$)。

2.2 不同林型单位有机碳酶活性特征

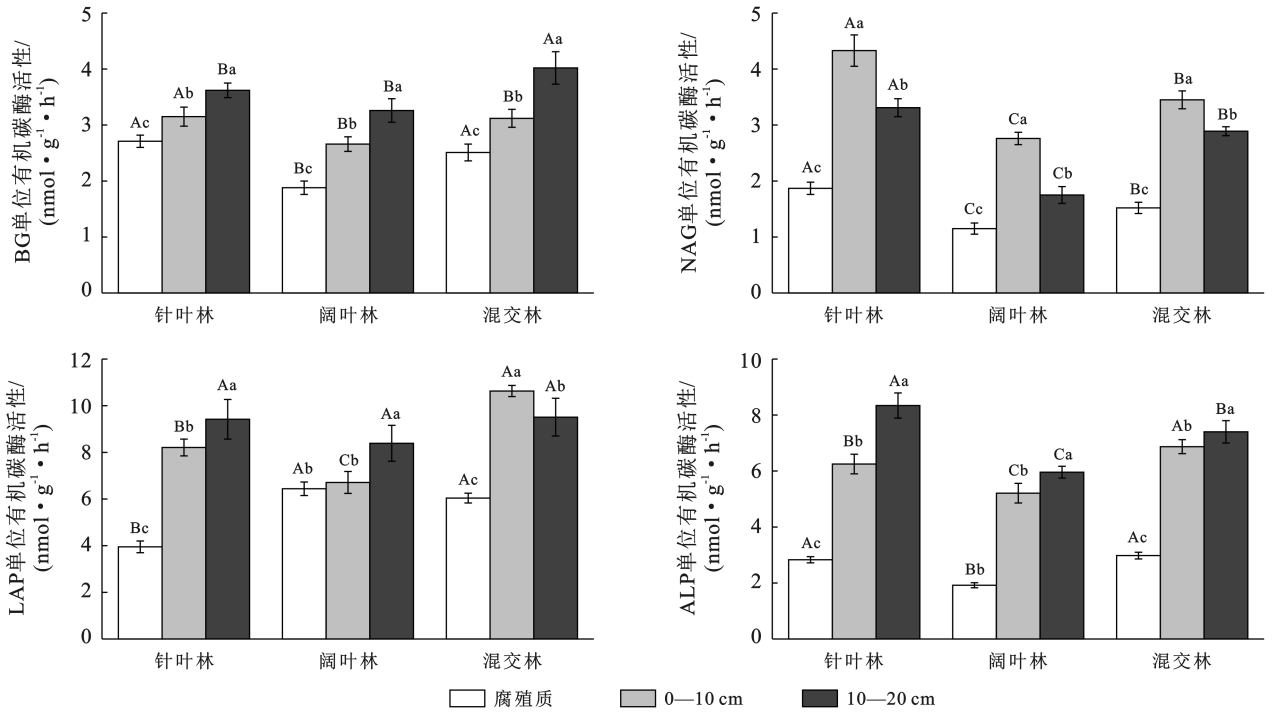
4种酶的同林型不同土层深度间均存在显著性差异,BG,LAP和ALP的单位有机碳酶活性在土层深度上整体表现为:10—20 cm>0—10 cm>腐殖质,NAG表现为0—10 cm土层最大,腐殖质层最小。4种酶中LAP单位有机碳酶活性相对最大,最大值为10.63 nmol/($\text{g} \cdot \text{h}$)(图1)。从林型看,平均(综合)酶活性总体表现为:混交林[2.80 nmol/($\text{g} \cdot \text{h}$),以SOC计]>针叶林[2.77 nmol/($\text{g} \cdot \text{h}$),以SOC计]>阔叶林[2.63 nmol/($\text{g} \cdot \text{h}$),以SOC计]。

BG腐殖质和0—10 cm土层针叶林和混交林的相对酶活性均显著高于阔叶林,10—20 cm土层表现为混交林显著高于针叶林和阔叶林,分别是针叶林和阔叶林的1.11和1.23倍。NAG单位有机碳酶活性同土层深度不同林型间均存在显著差异,且都表现为:针叶林>混交林>阔叶林。LAP单位有机碳酶活性腐殖质层阔叶林和混交林显著大于针叶林,分别是针叶林的1.63和1.53倍,0—10 cm土层不同林型

间差异显著,表现为:混交林>针叶林>阔叶林。从林型看,ALP的腐殖质和0—10 cm土层均表现为:混交林>针叶林>阔叶林,10—20 cm土层不同林型间差异显著,表现为:针叶林>混交林>阔叶林,分别是阔叶林的1.40,1.24倍(图1)。

2.3 不同林型土壤酶动力学参数特征

如表3所示,不同林型BG的 V_{max} 表现为随土层深度加深而减小。整体来看,不同林型间阔叶林的 K_m 值大于针叶林大于混交林,3种林型不同酶的 K_m 值总体表现为随土层深度加深而减小。催化效率 K_{cat} 在林型上整体表现为:混交林>针叶林>阔叶林,且 K_{cat} 随土层深度加深而增加。4种酶的催化效率 K_{cat} 大小表现为:LAP>ALP>BG>NAG。混交林BG的 K_{cat} 分别是针叶林和阔叶林的0.59~1.59倍、1.22~1.59倍;NAG的 K_{cat} 是针叶林和阔叶林的0.70~0.93倍,1.44~1.82倍;LAP的 K_{cat} 是针叶林和阔叶林的1.12~1.62倍,0.97~1.59倍;ALP的 K_{cat} 是针叶林和阔叶林的1.00~1.31倍,1.18~1.49倍。



注:BG 为 β -1,4-葡萄糖苷酶;NAG 为 N-乙酰氨基- β -葡萄糖苷酶,LAP 为亮氨酸酶;ALP 为碱性磷酸酶。下同。

图 1 BG,NAG,LAP 和 ALP 在不同林型的单位有机碳酶活性

Fig.1 Unit organic carbon enzyme activity of BG, NAG ,LAP and ALP in different forest types

表 3 不同林型土壤酶的动力学参数

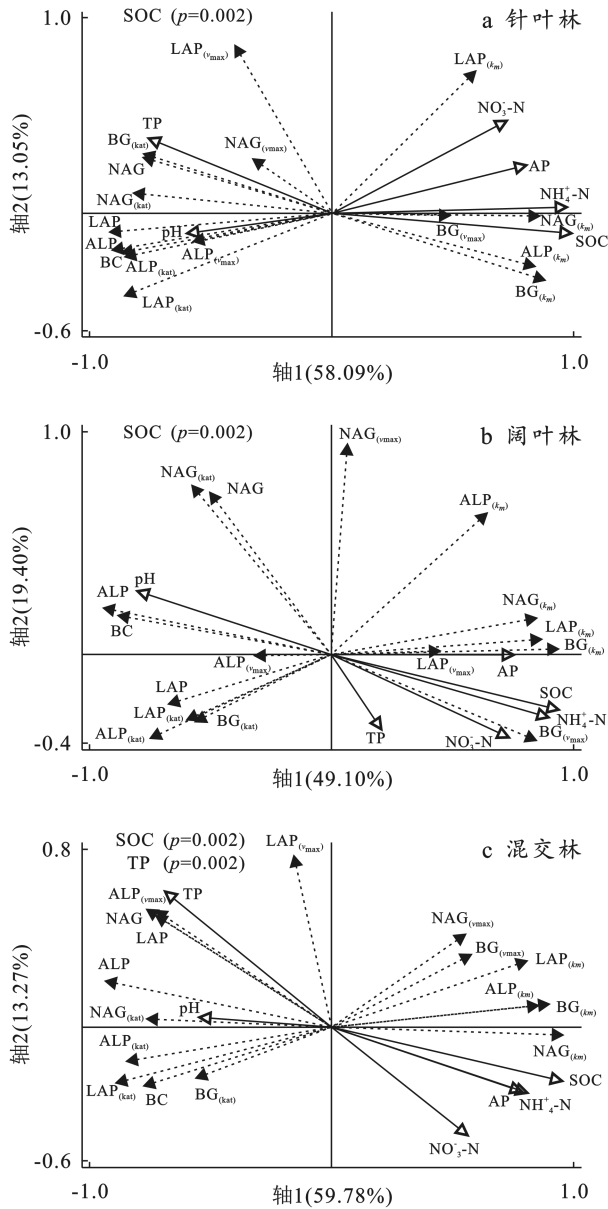
林型	土层深度/ cm	$V_{max}/(nmol \cdot g^{-1} \cdot h^{-1})$				$K_m/(\mu mol \cdot L^{-1})$				$K_{cat}(10^{-3} h^{-1})$			
		BG	NAG	LAP	ALP	BG	NAG	LAP	ALP	BG	NAG	LAP	ALP
针叶林	腐殖质	8.54	6.40	12.24	8.42	436.51	446.07	348.28	425.61	0.026	0.014	0.034	0.033
	0—10	6.68	12.89	19.74	11.97	122.20	263.63	242.98	161.66	0.058	0.047	0.088	0.082
	10—20	6.07	6.66	13.79	19.28	93.95	169.01	74.75	133.04	0.066	0.043	0.187	0.158
阔叶林	腐殖质	11.15	3.93	16.42	7.56	653.02	483.02	314.98	455.47	0.018	0.009	0.054	0.025
	0—10	4.37	9.36	15.59	12.48	203.09	328.78	215.40	430.73	0.022	0.028	0.070	0.065
	10—20	3.72	2.94	12.56	8.46	105.93	132.26	77.13	52.18	0.036	0.022	0.215	0.176
混交林	腐殖质	9.52	6.46	13.29	6.07	443.00	506.59	243.84	195.14	0.022	0.013	0.055	0.033
	0—10	7.42	6.70	17.34	12.35	244.56	208.40	165.77	129.73	0.034	0.033	0.111	0.097
	10—20	5.62	3.09	13.44	11.09	64.73	76.08	63.91	55.86	0.105	0.040	0.209	0.207

2.4 不同林型土壤化学性质与酶活性及动力学参数分析

如图 2 的冗余分析结果所示。对图 2a 针叶林来说,轴 1 和轴 2 分别解释了土壤相对酶活性和动力学参数的变化的 58.09%和 13.05%,SOC 对酶促反应特征参数有极显著影响 ($p < 0.01$)。其中,SOC 与 NH_4^+ -N, NO_3^- -N, AP, $BG_{(V_{max})}$, $BG_{(K_m)}$, $NAG_{(K_m)}$, $ALP_{(K_m)}$, $LAP_{(K_m)}$ 存在正相关关系,与 pH 值和 TP 呈负相关;影响阔叶林(图 2b)土壤相对酶活性及动力学参数的关键参数是 SOC ($p < 0.01$),其总解释率为 68.5%,其中 SOC 与 NH_4^+ -N, NO_3^- -N, AP, TP, $BG_{(V_{max})}$, $BG_{(K_m)}$, $NAG_{(K_m)}$, $LAP_{(K_m)}$, $ALP_{(K_m)}$ 呈正相关关系,与 pH 值呈负相关。

影响混交林土壤相对酶活性及动力学参数的关键参数包括 SOC ($p < 0.01$)和 TP ($p < 0.05$),轴 1 和轴 2 分别解释了土壤相对酶活性和动力学参数的变化的 59.78%和 13.27%,其中 SOC 与 NH_4^+ -N, NO_3^- -N, AP, $BG_{(V_{max})}$, $NAG_{(V_{max})}$, $BG_{(K_m)}$, $NAG_{(K_m)}$, $LAP_{(K_m)}$, $ALP_{(K_m)}$ 呈正相关关系,与 pH 值和 TP 呈负相关(图 2c)。

相关性分析(表 4)表明,BG,NAG 和 ALP 这 3 种酶的单位有机碳酶活性与 pH 呈极显著正相关关系,与碳氮磷转化相关 4 种酶的单位有机碳酶活性均与 NH_4^+ -N, NO_3^- -N, AP, SOC 极显著负相关,BG 和 ALP 与 TP 呈极显著负相关关系,LAP 单位有机碳酶活性与 TP 显著负相关。



注: * 表示在 $p < 0.05$ 水平显著相关; ** 表示在 $p < 0.01$ 水平极显著相关。下同。

图 2 不同林型土壤化学指标与酶促反应特征的冗余分析
Fig.2 Redundancy analysis of soil chemical indexes and enzymatic reaction characteristics in different forest types

表 4 单位有机碳酶活性和土壤化学指标的相关性分析

Table 4 Correlations analysis of unit organic carbon enzyme activity and soil chemical index

酶活性	土壤化学性质					
	pH 值	NH_4^+-N	NO_3^--N	AP	TP	SOC
BG	0.469 **	-0.688 **	-0.479 **	-0.569 **	-0.636 **	-0.686 **
NAG	0.512 **	-0.671 **	-0.501 **	-0.544 **	-0.240	-0.666 **
LAP	0.304	-0.564 **	-0.595 **	-0.585 **	-0.342 *	-0.730 **
ALP	0.570 **	-0.794 **	-0.643 **	-0.694 **	-0.610 **	-0.873 **

3.2 不同林型土壤酶活性和动力学参数特征及其影响因素

K_m 值表征反应复合物中酶与底物的亲和力,其

3 讨论

3.1 不同林型土壤理化性质及酶活性变化特征

不同林型土壤容重和土壤 pH 值随土层深度加深而增加,含水率 SWC 和 SOC 随土层深度增加呈减小趋势,这与以往研究的结果一致^[21]。pH 值表现为针叶林最大,其原因可能是,针叶凋落物在分解过程中产生的有机酸会增强土壤酸性^[22]。刘昊等^[23]研究发现阔叶林的 TP 含量大于混交林大于针叶林,这与本研究保持一致。有研究^[8-9]表明,不同林型的土壤酶活性表现为:混交林较高,其次是阔叶林、针叶林,这与本研究混交林酶活性大于纯林的结论一致。王健等^[24]研究表明,混交林土壤中细菌、真菌和微生物的总量均高于纯林,同时混交林的固氮菌、磷细菌和钾细菌数量较多,会增大微生物的酶活性和丰富度。代力民等^[25]研究指出,阔叶林的凋落物分解速率快于针叶林,微生物数量和酶活性相应地也会高于针叶林。这与本研究针叶林单位有机碳酶活性大于阔叶林结果相反。由表 4 可知,不同酶活性均与 SOC 呈极显著负相关关系,本研究中针叶林单位有机碳酶活性大于阔叶林的原因可能是由于单位有机碳酶活性是土壤酶活性与 SOC 的比值,而阔叶林腐殖质、10—20 cm 土层的 SOC 含量分别是针叶林的 1.08 和 1.23 倍,所以阔叶林的单位有机碳酶活性小于针叶林。BG, LAP, ALP 这 3 种酶的单位有机碳酶活性整体随土层深度加深而增加,这与以往研究相同^[26]。其主要原因可能是由于尽管大多数土壤绝对酶活性随土层深度加深土壤酶活性呈变小趋势^[27-28],但 SOC 随土层的减小速率高于土壤酶活性的减小速率,使得单位有机碳酶活性整体随土层深度加深而增加。本研究结果表明,单位有机碳酶活性与土壤养分因素密切相关,pH 值、硝态氮、铵态氮、速效磷、有机碳是影响土壤单位有机碳酶活性的关键环境因素。以往许多研究表明,土壤微生物数量、酶活性与土壤养分之间有良好的相关性^[29-30],与本研究结果相似。

值越小,说明酶与底物的亲和力越大^[31]。不同林型的 K_m 值整体表现为:混交林 < 针叶林 < 阔叶林,即混交林的不同酶与底物的亲和力更强,这与王乐乐

等^[32]研究结果保持一致。 K_{cat} 值是衡量酶催化能力的重要指标,其值越高意味着酶催化效率越高。3种林型的催化效率 K_{cat} 整体表现为混交林>针叶林>阔叶林,意味着混交林的催化效率高于针叶林,阔叶林的催化效率最低,这与樊金娟等^[15]研究结果保持一致。3种林型不同酶的催化效率与pH值都呈正相关关系(图2),pH值随土层深度加深而增加(表2),其原因可能是与碳氮磷循环相关的转化酶在土壤pH值接近中性时比较活跃,催化效率会越高。有研究表明不同林型的土壤脲酶、过氧化物酶的 K_{cat} 随土层深度的增加而降低^[33]。而本研究3种林型不同酶的催化效率总体表现为随土层深度加深而增加,也就是腐殖质层不同酶催化效率最低,10—20 cm土层不同酶催化效率最高。可能是由于不同酶的相对酶活性与土壤酶的动力学参数 K_{cat} 存在正相关关系(图2),而在图1中,除NAG外,基本表现为10—20 cm土层的相对酶活性最大,腐殖质层土壤相对酶活性最小,这与土壤酶催化效率保持一致。冗余分析结果表明,针叶林和阔叶林中,SOC均对酶促反应特征参数有极显著影响($p < 0.01$),影响混交林土壤相对酶活性及动力学参数的关键参数包括SOC($p < 0.01$)和TP($p < 0.05$),这与以往研究呈现类似的规律^[21]。

4 结论

本研究以黄土丘陵区针叶林(油松)、阔叶林(麻栎)、混交林(油松—麻栎混交林)3种人工林为研究对象,通过研究土壤理化性质和与碳氮磷循环相关的单位有机碳酶活性及动力学参数可以得出如下结论。

(1) 土壤容重BD和pH值随土层深度加深而增加,含水率SWC和SOC随土层深度增加呈减小趋势。pH值表现为针叶林最大, NH_4^+-N ,TP含量在林型上均表现为阔叶林>混交林>针叶林。

(2) 不同酶的各土层深度间均存在显著性差异,BG,LAP和ALP的单位有机碳酶活性在土层深度上整体表现为:10—20 cm>0—10 cm>腐殖质。平均(综合)酶活性总体表现为混交林>针叶林>阔叶林,分别是阔叶林的1.06和1.05倍。与碳氮磷转化相关4种酶单位有机碳酶活性均与 NH_4^+-N , NO_3^--N ,AP,SOC存在极显著负相关,BG,NAG和ALP的单位有机碳酶活性与pH呈极显著正相关。

(3) 动力学参数 K_m 值在不同林型间整体表现为:混交林<针叶林<阔叶林,催化效率 K_{cat} 整体表现为混交林>针叶林>阔叶林,这与相对酶活性的变化规律保持一致。冗余分析表明,针叶林和阔叶林中,SOC均对酶促反应特征参数有极显著影响($p < 0.01$),

影响混交林土壤相对酶活性及动力学参数的关键参数包括SOC($p < 0.01$)和TP($p < 0.05$)。

参考文献(References)

- [1] 王改兰,段建南,贾宁凤,等.长期施肥对黄土丘陵区土壤理化性质的影响[J].水土保持学报,2006,20(4):82-85. Wang Gailan, Duan Jiannan, Jia Ningfeng, et al. Effects of long-term fertilization on soil physical and chemical property in loess hilly area [J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2006,20(4):82-85.
- [2] 张华渝,王克勤,宋娅丽.滇中尖山河流域不同土地利用类型土壤抗蚀性[J].水土保持学报,2019,33(5):50-57. Zhang Huayu, Wang Keqin, Song Yali. Soil erosion resistance under different land use types in Jianshan River watershed in middle Yunnan Province [J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2019,33(5):50-57.
- [3] 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[J].应用生态学报,2020,31(8):2515-2522. Zhao Ziwen, Wang Guoliang, Wu Yang, et al. Kinetic parameters and temperature sensitivity of soil nitrogen and phosphorus transforming enzymes in *Robinia pseud-acacia* plantations under different vegetation zones on the Loess Plateau, China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2020,31(8):2515-2522.
- [4] 毛钟警,王冠玉,周远和,等.林地土壤微生物分布规律及其与土壤酶的相关性研究进展[J].广东农业科学,2012,39(12):60-62. Mao Zhongjing, Wang Guanyu, Zhou Yuanhe, et al. Progress on the distribution regularity of soil microorganism in forestry and the relationship with soil enzymes [J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2012, 39(12): 60-62.
- [5] 曹永昌.秦岭山地典型林分下的土壤生物学特征研究[D].陕西 杨凌:西北农林科技大学,2015. Cao Yongchang. A study on soil biological characteristics under typical forest stands in the Qinling Mountains [D]. Yangling, Shaanxi: Northwest A&F University, 2016.
- [6] Ma Wenjun, Li Jian, Gao Ying, et al. Responses of soil extracellular enzyme activities and microbial community properties to interaction between nitrogen addition and increased precipitation in a semi-arid grassland ecosystem [J]. Science of the Total Environment, 2020,703: 134691.
- [7] 周玮,王应飞,李玲.黔中岩溶区不同土层厚度土壤碳、氮、磷含量及其转化酶的活性[J].贵州农业科学,2017,45(3):76-79. Zhou Wei, Wang Yingfei, Li Ling. Carbon, nitrogen

- and phosphorus content and invertase activity in soil with different soil thickness in karst area of central Guizhou [J]. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2017, 45(3):76-79.
- [8] 薛立, 邝立刚, 陈红跃, 等. 不同林分土壤养分、微生物与酶活性的研究[J]. *土壤学报*, 2003, 40(2):280-285.
Xue Li, Kuang Ligang, Chen Hongyue, et al. Soil nutrients, microorganisms and enzyme activities of different stands [J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2003, 40(2):280-285.
- [9] 曹向文, 赵洋毅, 熊好琴, 等. 滇东喀斯特石漠化地区不同植被模式土壤酶活性与有机碳[J]. *东北林业大学学报*, 2015, 43(11):79-83.
Cao Xiangwen, Zhao Yangyi, Xiong Haoqin, et al. Soil enzymes and organic carbon under different vegetation models in rocky-desertification areas of karst in eastern part of Yunnan Province [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2015, 43(11):79-83.
- [10] 马洁. 喀斯特山地不同类型人工林群落特征与稳定性综合评价[D]. 江苏 南京: 南京林业大学, 2021.
Ma Jie. Comprehensive evaluation of community characteristics and stability of different types of plantations in karst mountainous areas [D]. Nanjing, Jiangsu: Nanjing Forestry University, 2021.
- [11] Liu Xiao, Guo Kangli, Huang Lin, et al. Responses of absolute and specific enzyme activity to consecutive application of composted sewage sludge in a Fluventic Ustochrept [J]. *PLoS One*, 2017, 12(5):e0177796.
- [12] 邓雪梅, 辜夕容, 刘颖旋, 等. 缙云山林地土壤纤维素分解菌及酶活性研究[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2017, 45(1):83-89.
Deng Xuemei, Gu Xirong, Liu Yingni, et al. Cellulolytic bacteria and enzyme activities in forest soil of Jinyun Mountain [J]. *Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition)*, 2017, 45(1):83-89.
- [13] 杨翠萍, 马勇刚. 塔里木河上游连作棉田土壤脲酶动力学特征与环境因子的相关分析[J]. *水土保持研究*, 2018, 25(2):131-136.
Yang Cuiping, Ma Yonggang. Kinetic characteristics of urease in alar reclamation region of the upper reaches of Tarim River [J]. *Research of Soil and Water Conservation*, 2018, 25(2):131-136.
- [14] 沈丹杰, 陈玥希, 孙辉, 等. 川西高寒土壤酶的动力学及热力学特征研究[J]. *土壤*, 2017, 49(6):1146-1152.
Shen Danjie, Chen Yuexi, Sun Hui, et al. Enzyme kinetics and thermodynamics of alpine soil in Western Sichuan Province [J]. *Soils*, 2017, 49(6):1146-1152.
- [15] 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[J]. *应用生态学报*, 2016, 27(1):17-24.
- Fan Jinjuan, Li Dandan, Zhang Xinyu, et al. Temperature sensitivity of soil organic carbon mineralization and β -glucosidase enzyme kinetics in the northern temperate forests at different altitudes, China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2016, 27(1):17-24.
- [16] 刘肖肖, 戴伟, 戴奥娜. 北京山地 4 种阔叶林土壤酶活性及动力学特征[J]. *浙江农林大学学报*, 2018, 35(5):794-801.
Liu Xiaoxiao, Dai Wei, Dai Aona. Soil enzyme activity and their kinetics in broadleaf forests of Beijing mountainous areas [J]. *Journal of Zhejiang A & F University*, 2018, 35(5):794-801.
- [17] 董清馨, 张心昱, 王辉民, 等. 氮添加对杉木林土壤有机碳矿化速率及酶动力学参数温度敏感性的影响[J]. *生态学报*, 2018, 38(18):6502-6510.
Dong Qingxin, Zhang Xinyu, Wang Huimin, et al. Effects of nitrogen additions on the temperature sensitivities of soil organic carbon mineralization rates and enzyme kinetic parameters in Chinese fir plantations [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(18):6502-6510.
- [18] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
Bao Shidan. *Soil Agrochemical Analysis* [M]. 3rd. Beijing: China Agricultural Press, 2000.
- [19] Chen Hao, Li Dejun, Xiao Kongcao, et al. Soil microbial processes and resource limitation in karst and non-karst forests [J]. *Functional Ecology*, 2018, 32(5):1400-1409.
- [20] 赵萌. 堆肥污泥施用对土壤酶动力学及热力学特征的影响[D]. 陕西 西安: 西安理工大学, 2023.
Zhao Meng. Effects of sludge composting on soil enzyme dynamics and thermodynamic characteristics [D]. Xi'an, Shaanxi: Xi'an University of Technology, 2023.
- [21] 王冰, 张鹏杰, 张秋良. 不同林型兴安落叶松林土壤理化特征[J]. *西北林学院学报*, 2021, 36(6):65-71.
Wang Bing, Zhang Pengjie, Zhang Qiuliang. Soil physicochemical characteristics of *Larix gmelinii* forest with different forest types [J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2021, 36(6):65-71.
- [22] 于宁楼. 九龙山不同森林类型立地长期生产力研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2001.
Yu Ninglou. A study on long-term site productivity of different forest types in Jiulongshan Mountain [D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2021.
- [23] 刘昊, 杨董琳. 不同森林类型林地土壤质量评价[J]. *山东农业大学学报(自然科学版)*, 2021, 52(4):607-614.

- Liu Hao, Yang Donglin. Evaluation for soil quality of forest land in different forest types [J]. Journal of Shandong Agricultural University (Natural Science Edition), 2021, 52(4): 607-614.
- [24] 王健, 刘作新. 油松刺槐混交林土壤生物学特性研究[J]. 干旱区研究, 2004, 21(4): 348-352.
- Wang Jian, Liu Zuoxin. Study on the biological properties of soil under the mixed forests of *Pinus tabulaeformis* carr. and *Robinia pseudoacacia* L. [J]. Arid Zone Research, 2004, 21(4): 348-352.
- [25] 代力民, 徐振邦, 张扬建, 等. 红松针叶的凋落及其分解速率研究[J]. 生态学报, 2001, 21(8): 1296-1300.
- Dai Limin, Xu Zhenbang, Zhang Yangjian, et al. Study on decomposition rate and fall of *Pinus koraiensis* needle [J]. Acta Ecologica Sinica, 2001, 21(8): 1296-1300.
- [26] 杜璨, 王强, 耿增超. 秦岭辛家山不同林分土壤酶活性的季节性分布特征[J]. 陕西农业科学, 2020, 66(4): 41-50.
- Du Can, Wang Qiang, Geng Zengchao. Seasonal distribution characteristics of soil enzyme activity in different forest stands of Xinjiashan in Qinling Mountains [J]. Shaanxi Journal of Agricultural Sciences, 2020, 66(4): 41-50.
- [27] 王良梅, 罗琳琳, 郑聚锋. 苏北不同代次和林龄杨树人工林土壤酶活性季节变化特征[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2014, 38(4): 45-50.
- Wang Genmei, Luo Linlin, Zheng Jufeng. Seasonal dynamics characteristics of soil enzyme activities of poplar plantation with different stand ages and rotations [J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2014, 38(4): 45-50.
- [28] 裴丙, 朱龙飞, 冯志培, 等. 太行山南麓5个林龄侧柏人工林土壤酶活性季节变化[J]. 水土保持研究, 2018, 25(2): 170-175.
- Pei Bing, Zhu Longfei, Feng Zhipei, et al. Seasonal dynamics of soil enzyme activities under five different ages of *Platycladus orientalis* artificial forest in the southern Taihang Mountains [J]. Research of Soil and Water Conservation, 2018, 25(2): 170-175.
- [29] 贾丹, 王琪瑶, 李云红, 等. 小兴安岭红松林土壤理化性质及酶活性的研究[J]. 林业科技, 2023, 48(3): 23-26.
- Jia Dan, Wang Qiyao, Li Yunhong, et al. Study on soil physicochemical property and soil enzyme activity of *Pinus koraiensis* forest in Xiaoxing'an mountains [J]. Forestry Science & Technology, 2023, 48(3): 23-26.
- [30] 王梅, 晏梓然, 赵子文, 等. 黄土高原植被演替过程中相对土壤酶活性的变化特征[J]. 水土保持学报, 2021, 35(5): 181-187.
- Wang Mei, Yan Ziran, Zhao Ziwen, et al. Variation characteristics of specific soil enzyme activities during vegetation succession on the Loess Plateau [J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2021, 35(5): 181-187.
- [31] 邱莉萍, 王益权, 刘军, 等. 旱地长期培肥土壤脲酶和碱性磷酸酶动力学及热力学特征研究[J]. 植物营养与肥料学报, 2007, 13(6): 1028-1034.
- Qiu Liping, Wang Yiquan, Liu Jun, et al. The dynamic and thermodynamic characteristics of soil reactions catalyzed by soil enzymes under long-term fertilization in Loess Plateau [J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2007, 13(6): 1028-1034.
- [32] 王乐乐, 戴伟, 聂立水, 等. 北京山地不同阔叶林型下土壤脲酶动力学与热力学特征[J]. 土壤通报, 2010, 41(2): 314-319.
- Wang Lele, Dai Wei, Nie Lishui, et al. Kinetic and thermodynamic properties of urease in different broad-leaved forest soils in Beijing Mountain Area [J]. Chinese Journal of Soil Science, 2010, 41(2): 314-319.
- [33] 于海霞, 戴伟, 夏良放, 等. 亚热带不同人工林对土壤酶活性及其动力学特征的影响[J]. 北京林业大学学报, 2007, 29(1): 114-118.
- Yu Haixia, Dai Wei, Xia Liangfang, et al. Effects of different plantations on the activity of soil enzymes and their kinetic characteristics in subtropical zone [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2007, 29(1): 114-118.