#### DOI: 10.5846/stxb201606301312

唐黎,林永慧,何兴兵.杉木和香樟酸雨酸解底物的分解格局.生态学报,2017,37(18):6038-6052. Tang L, Lin Y H, He X B.The patterns of responses of litter decomposition of *Cunninghamia* needles and *Cinnamomum* leaves to substrate acidolysis.Acta Ecologica Sinica,2017,37(18):6038-6052.

# 杉木和香樟酸雨酸解底物的分解格局

唐 黎<sup>1,2</sup>,林永慧<sup>1,2</sup>,何兴兵<sup>1,2,\*</sup>

1 吉首大学生物资源与环境科学学院,吉首 416000 2 吉首大学生态旅游湖南省重点实验室,张家界 427000

摘要:采用调落物分解袋法,选取湘西地区两种人工林优势树种(香樟和杉木)的凋落叶作为分解材料,分析了两种凋落叶经酸 解处理后凋落物分解及其微生物活性的变化。结果表明:酸解处理过程会使两种凋落叶损失一定的质量,随着酸解强度的增加 质量损失增加,且酸解处理对香樟凋落物质量损失的影响较杉木凋落物大。不同物种凋落物对酸解强度的差异性反应产生了 后续分解过程的差异格局:酸雨酸解作用的增强抑制了杉木凋落物分解过程中包括真菌生物量以及纤维素酶与木质素酶在内 的微生物活性;而对于香樟凋落物分解过程,微生物活性对酸雨酸解的响应因变量不同、分解期不同而存在差异性。两物种凋 落物的总失重率、木质素和纤维素分解率对酸解作用的响应及其在不同分解期的表现也存在差异性:对于杉木凋落物,在分解 前期其失重率表现为 T1>T2>T3,而在后期随酸解强度的增大而升高,即 T3>T2/T1;香樟凋落物在分解的前期(T1<T2<T3)与后 期(T1>T2>T3)情况则正好与杉木凋落物相反。总之,酸雨酸解凋落物不仅使底物有机组成发生了变化,在一定程度上导致凋 落物物理结构紧密程度改变,而且也可能相应地改变了凋落物定殖微生物群落,这些复合影响从不同程度上决定了凋落物分解 及其微生物活性对凋落物底物酸解的响应。

关键词:底物酸解;木质素;纤维素;真菌生物量;酶活性

# The patterns of responses of litter decomposition of *Cunninghamia* needles and *Cinnamomum* leaves to substrate acidolysis

TANG Li<sup>1,2</sup>, LIN Yonghui<sup>1,2</sup>, HE Xingbing<sup>1,2,\*</sup>

1 College of Biology and Environmental Sciences, Jishou University, Jishou 416000, China

2 Key Laboratory for Ecotourism of Hunan Province, Jishou University, Zhangjiajie 427000, China

Abstract: To test the effect of substrate acidolysis on litter decomposition of *Cunninghamia lanceolata* needles and *Cinnamomum camphora* leaves, we conducted a field experiment in western Hu' nan Province, China. In general, the results showed that mass loss of litter was stimulated by substrate acidolysis, and increased with the magnitude of acidolysis. Moreover, the effect of acidolysis on *C. camphora* litter was stronger than that on *C. lanceolata* litter. We found that acidolysis may affect the degradation of *C. lanceolata* litter through inhibition of microbial activities, including fungal biomass and cellulolytic and ligninolytic enzymes. However, for *C. camphora* litter, the responses of microbial activities to acidolysis during decomposition depended on the measured variables and decomposition stages. The responses of total mass loss, lignin loss, and cellulose loss of degrading litter decomposition). Regarding the litter of *C. lanceolata*, the mass loss declined with the strengthening of substrate acidolysis (T1 > T2 > T3) at the early stage of decomposition, whereas it

**基金项目:**国家自然科学基金项目(31360135,31560205,41501335);湖南省战略性新兴产业科技攻关项目(2014GK1062);生态旅游湖南省重点 实验室开放基金项目(JDSTLY1517)

收稿日期:2016-06-30; 网络出版日期:2017-04-25

\* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: hexb@jsu.edu.cn,hexb2004@163.com

improved with increasing acidolysis (T3 > T2/T1) at the late stage of decomposition. For the litter of *C. camphora*, the opposite was the case at each stage of the decomposition process. Thus, litter substrate acidolysis not only altered organic chemical components and physical compactness, but also altered the microbial community during the processes of litter decomposition. These combined effects, at different levels, determined the responses of litter decomposition and associated microbial activities to substrate acidolysis of litter.

#### Key Words: substrate acidolysis; lignin; cellulose; fungal biomass; enzyme activity

随着工业迅速发展,酸雨呈持续增长的趋势,酸雨导致的环境酸化及危害已成为当今世界备受关注的重 大环境问题之一<sup>[1]</sup>。酸雨又称为酸沉降,是指 pH 小于 5.6 的降水,其主要由 H<sup>+</sup>、SO<sub>\*</sub>、NO<sub>\*</sub>和 NH<sup>4+</sup>等组成<sup>[2]</sup>。 以我国南方地区为中心的亚洲酸雨区是继欧美之后的世界第三大酸雨区<sup>[3,4]</sup>。中国的酸雨主要因大量燃烧 含硫量高的煤而形成,多为硫酸型酸雨<sup>[5]</sup>;此外,日益增多的各种机动车排放尾气也是形成酸雨的重要原 因<sup>[6-7]</sup>。本研究地湖南湘西吉首市是相对较轻的酸雨区,但随着未来工业发展以及汽车保有量的增加,其酸 雨强度在未来有加剧的趋势。酸雨是对土壤影响最为严重的环境干扰因素之一<sup>[8-9]</sup>,其对陆地生态系统的影 响很大程度上也是通过土壤引起的。酸雨可引起森林生态系统的退化,它不仅直接损伤植物,而且会降低土 壤的缓冲能力以及供给植物生长的养分有效性<sup>[10]</sup>。长期的酸沉降对生态系统物质流动和能量循环会产生相 当大的影响,继而会导致土壤酸化、养分流失<sup>[11]</sup>以及区域生态系统碳平衡的改变<sup>[12]</sup>。

森林凋落物是全球重要的 C 库,其分解过程会极大地影响陆地生态系统及大气碳平衡<sup>[13]</sup>,该分解过程每 年以 CO<sub>2</sub>形式释放到大气中的碳约为 8.5×10<sup>11</sup> t<sup>[14]</sup>。另外,凋落物分解过程也伴随着养分的释放,它是森林植 物生命活动所需养分的一个重要来源。相关研究表明,森林每年通过凋落物分解归还土壤的总氮量占森林生 长所需总氮量的 70%—80%,总磷量占 65%—80%,总钾量占 30%—40%<sup>[15]</sup>。凋落物的分解过程极其复杂, 主要通过淋溶、破碎以及生化反应过程而发生<sup>[16-17]</sup>,并受多种因素的综合影响,包括凋落物自身物理化学性 质<sup>[18-19]</sup>、分解者群落的种类组成<sup>[20-22]</sup>以及环境因素如土壤和气候等<sup>[23-25]</sup>。土壤因素是控制凋落分解最为复 杂同时也是最为关键的环境因素之一,土壤是一个开放的系统,也是凋落物分解的重要载体,其最容易受到外 界干扰的影响,土壤环境的改变也必然影响到凋落物分解的全过程<sup>[26]</sup>。

近年来,有少量关于酸雨对土壤凋落物分解的研究,有些研究显示酸雨抑制了凋落物分解,如 Wang 等<sup>[27-28]</sup>研究表明酸雨会降低土壤生物量和土壤酶活性从而抑制凋落物分解,Dangles 等<sup>[29]</sup>也认为酸雨中的 H<sup>+</sup>导致土壤酸化影响了土壤微生物活性从而降低了其对凋落物分解的能力。另外,酸雨中含有的氮素可能 会影响微生物的活性进而会影响凋落物分解,Jiang 等<sup>[30]</sup>报道了低浓度的氮素会刺激真菌生长,进而促进低 木质素含量凋落物的分解。酸雨除了对土壤微生物活性产生影响外,其酸解作用可能会使分解底物中的多糖 类物质分解而减少,从而会改变底物的化学组分,进而可能会影响到后续的分解过程<sup>[31-32]</sup>。本研究中选取亚 热带地区具有代表性的人工林优势树种杉木(*Cunninghamia lanceolata*)和香樟(*Cinnamomun camphora*)凋落 中为材料,通过模拟凋落物底物酸解,研究后续凋落物分解过程,以检验以下 3 个假设:1)凋落物底物酸解导 致了后续野外分解过程的加速,因为酸解过程导致凋落物基质中的部分易分解物质流失以及底物结构松散进 一步加剧凋落物的分解;2)香樟相对于杉木的响应可能更为复杂,凋落物种的易降解和难降解组分的差异影 响了分解过程对底物酸解的响应,香樟凋落叶中易降解组分比例较杉木凋落叶高,而杉木凋落物中的难降解 组分含量较香樟凋落叶高;3)分解过程中微生物活性因底物酸解强度的差异而产生不同的响应,这主要是因 为凋落物酸解使底物化学组成发生了变化,因而对后定殖微生物群落也产生了影响,从而可能会改变相应的 微生物活性。这些假设的检验将有助于人们对未来环境变化特别是酸沉降增强条件下区域碳平衡的预测提 供更加准确的科学依据。

#### 1 材料与方法

#### 1.1 研究样地概况

实验样地位于湖南湘西吉首市郊区,土壤生态系统具有一定的酸化特征。该地区处于亚热带季风湿润气候区,年均气温为16—17℃,最热月(6月)和最冷月(1月)平均温度为29.2℃和5.2°C;年均相对湿度为80%,年均降水量为1400—1800 mm(雨季多发生在5月份)。土壤为石灰岩母质发育的红壤,其理化性质见表1。样地分别为吉首大学后山香樟(*C. camphora*)人工林(28°15′N, 109°40′E;平均海拔254 m, 面积约1500 m<sup>2</sup>)和乾州郊区杉木(*C. lanceolata*)人工林(28°17′N, 109°43′E;平均海拔258 m, 面积约1000 m<sup>2</sup>),两个样地之间距离约为5 km。香樟是亚热带常绿阔叶林的生态绿化优势种之一,其凋落叶具有高纤维素低木质素的特征("高品质"凋落物);杉木是中国南方各省区的主要速生用材树种之一,其凋落叶具有低纤维素高木质素的特征("低品质"凋落物)。

	Table 1 Soil bac	kground contents of Cuni	ninghamia lanceola	ta and Cunnamomum ca	mphora forests	
森林类型 Forest types	土壤层 Layers	土壤密度 Soil particle density/ (mg/cm <sup>3</sup> )	含水率 Water content/ (g/g)	有效磷 Available phosphorus/ (mg/kg)	有机质 Organic matter/ (g/kg)	рН
杉木 C. lanceolata	腐殖质层	$0.49 \pm 0.01$	41.69±1.49	18.39±0.24	15.4±1.2	4.78±0.01
	黄壤层	$0.74 \pm 0.04$	$23.59 \pm 3.94$	2.09±0.37	10.7±1.3	$5.29 \pm 0.01$
香樟 C. camphora	腐殖质层	$0.57 \pm 0.03$	49.69±1.45	4.12±0.19	30.1±3.9	6.16±0.02
	黄壤层	$0.73 \pm 0.03$	24.78±5.03	2.89±0.32	19.5±3.3	5.78±0.10
府砖岳巳(0 5	) 基摘目(5 1)					

表 1	杉木和香樟ノ	<b>人工林的土</b> 均	<b> </b>
-----	--------	----------------	----------

腐殖质层(0-5 cm),黄壤层(5-10 cm)

#### 1.2 凋落物研究试验

### 1.2.1 实验设计

2014年5月初在香樟和杉木人工林两样地分别收集香樟与杉木新鲜凋落叶带回实验室,于40℃烘箱中 干燥至恒重备用。

试验地湘西吉首市酸雨主要为硫酸型,酸液中H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>:HNO<sub>3</sub>按3.2:1(摩尔浓度比,南方地区酸雨的大致比例)进行配比作为原酸液,然后用蒸馏水稀释成 pH 5.6、4.8、4.0 的3种酸雨溶液。用上述3种不同酸度的酸液对凋落叶浸泡48h后,再用无菌水洗净后作为3种酸解后的分解底物材料,分别为T1(pH 5.6:作为对照, 湘西吉首市酸雨酸度较小,可作为背景酸雨处理)、T2(pH 4.8:中度酸解)、T3(pH 4.0:重度酸解)3种处理。

采用网袋法进行凋落物分解实验,将干重5g的凋落叶用上述方法处理过后装入分解袋(尼龙网袋大小为20 cm×20 cm,孔径1 mm),于6月放置于样地,分解试验期为1a,共放置分解袋96袋(3 种浓度酸液酸解处理后的凋落叶×2 物种×2 个抽样期×8 重复)。香樟和杉木分解底物分别放置自身林型下分解,每个林型放置3 种浓度酸液酸解处理后的凋落叶,每种酸解处理后的凋落物袋随机(尽量均匀)分配到3 个样方土壤有机层,样方面积为4 m<sup>2</sup>,样方之间间距约为10 m 左右,样方尽量设置于平坦且高度差别不大的地段。于 2014年 12 月和 2015 年 6 月各取样 1 次,每次取样 48 袋。

1.2.2 测定指标与方法

每个抽样期抽取的样品保存于4℃冰箱,取其中3袋用于测定干湿重,剩余5袋样品用作微生物活性测定。

干湿重的测定:将取回的样品仔细清理凋落物表面的沙粒及根系,进行湿重称量,然后于 40 ℃烘干至恒 重,再称量每袋样品中凋落物干重<sup>[33]</sup>。菌丝量的测定:称取 0.5 g 凋落物,用已灭菌的解剖剪剪碎放入研钵 中,加入 5 mL 冷的蒸馏水研磨 5 min 制成匀浆,用蒸馏水定容到 100 mL,取 5 mL 上述液体稀释 8 倍;再取 3 mL 稀释液注入到带有微孔滤膜的过滤器中,过滤后取滤膜,放置在载玻片上,盖上盖玻片,在显微镜(BA 210T)下观察并测量每个视野中的菌丝长度<sup>[34]</sup>,真菌生物量表示为 m/g 凋落物干重;凋落物分解释放 CO<sub>2</sub>量测 定:称取 0.5 g 凋落物置于灭菌的离心管,再放进装有 10 mL 0.5 mol/L NaOH 溶液的无菌三角瓶中并将其瓶 口密封于 25 ℃黑暗条件下培养 48 h,然后用 0.05 mol/L HCl 进行滴定,其结果表示为 µmol 凋落物干重 g<sup>-1</sup> h<sup>-1[33]</sup>。纤维素和木质素含量的测定采用 Van Soest 和 Wine<sup>[35]</sup>的方法测定,称取适量烘干恒重的凋落叶用粉 碎机打成细粉末过 80 目的网筛,取 0.04 g 过筛后的粉末加入 0.5 mol/L H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-reagent 溶液(2% 十六烷基三甲 基溴化铵)水浴加热 1 h,之后残渣用无菌水洗净过滤至滤液 pH 接近中性,剩余物再加入适量丙酮浸洗得到 较纯的酸性洗涤纤维(ADF);然后在装有 ADF 管中加入 72 % H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>反应 24 h 得到纯木质素的含量,ADF 含 量与木质素含量之差就是纤维素含量。

凋落物分解酶活性采用先提取粗酶液后用紫外可见分光光度计(T6-新世纪)测定酶活性的方法:称取1.5 g 用 30 mL 0.2 mol/L pH 4.8 的醋酸缓冲溶液研磨 2 min,然后在 4 ℃下 4000 r/min 转速离心 10 min 取上清液 作为纤维素酶(包括 C<sub>1</sub>酶、Cx 酶、 $\beta$ -葡萄糖苷酶)酶提液;称取 0.5 g 凋落物,用 15 mL 0.02 mol/L pH 6.9 的磷酸缓冲溶液研磨 2 min,然后在 4 ℃下 4000 r/min 转速离心 10 min 取上清液作为提取  $\alpha$ -淀粉酶酶提液;取 0.5 g 凋落物,用 15 mL 0.2 mol/L pH 4.8 的醋酸缓冲溶液研磨提取 2 min,4 ℃下 4000 r/min 转速下离心 10 min 取上清液作为 $\beta$ -淀粉酶酶提液;纤维素酶和淀粉酶活性分析均采用二硝基水杨酸法测定<sup>[36-38]</sup>。木质素酶(包括漆酶和过氧化物酶):1.0 g 凋落物加 30 mL 0.02 mol/L pH 5.0 的醋酸缓冲溶液研磨 2 min,4 ℃下 4000 r/min 转速离心 10 min 取上清液作为酶提液,其酶活性分析用邻联甲苯胺法测定<sup>[39]</sup>。酶活性表示为 µmol 干重 凋落物 g<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>。

#### 1.3 数据处理

采用 Microsoft Excel 2003 软件对实验数据进行统计作图,数据表示为平均值±标准误。为确定随机因素 对各变量处理效应的影响,采用混合效应模型(Mixed-model ANOVA,SPSS16.0)对时间动态和样方的随机效 应进行分析,如果固定效应或交互作用显著,则分别对前、后两时期不同处理之间的变量进行方差分析(采用 Duncan 多重比较法分析两两之间的差异性,显著性水平设定为α=0.05)。方差分析之前要进行方差齐性分 析,方差如果不齐要进行数据转换(失重率数据采用反正弦转换、微生物活性数据采用对数转换。为深入探 讨酸雨酸解底物对后续凋落物分解过程的影响,运用 R 程序(3.2.2)进行影响因素与变量之间的主成分分析 (Principal Component Analysis, PCA)<sup>[40]</sup>。

#### 2 结果与分析

## 2.1 酸雨酸解底物对凋落物失重率和有机组分的影响

杉木和香樟凋落物经不同酸雨酸解处理48h后引起的失重损失情况如表2所示。两个树种凋落物的质量损失率均随着酸解强度的加强呈递增趋势,香樟凋落物的质量损失率显著大于杉木凋落物。

		信日中97日的改革10八十日30月	
Table 2	Effects of acid rain acidolysis of substra	te on mass loss of C. lanceolata an	nd C. camphora litters
树种 Tree species	$_{ m pH}$	初始重量/g Initial mass	质量损失率/% Mass loss (% of the initial)
杉木	5.6	5	2.3±0.05
C. lanceolata	4.8	5	$2.5 \pm 0.06$
Y	4.0	5	$3.0 \pm 0.34$
香樟	5.6	5	$6.0 \pm 0.39$
C. camphora	4.8	5	7.3±0.41
	4.0	5	7.4±0.05

#### 表 2 酸雨酸解底物对杉木和香樟凋落物质量损失率的影响

混合线性模型分析结果表明,在考虑样方随机效应(随机效应显著)的前提下,两个凋落物种的失重率、 纤维素降解率和木质素降解率在分解前、后期不同处理间仍表现出差异显著,交互作用也表现显著(表 3—

37 卷

表 6, P<0.05), 经酸雨酸解后的两种植物凋落物经过为期一年的野外分解, 每个抽样期的失重率及凋落有机 化学组分的变化如图 1 所示。杉木和香樟凋落物分解(2014 年 6 月—2014 年 12 月为分解前期, 2015 年 1 月—2015 年 6 月为分解后期) 对酸解处理的响应在两个抽样期均不相同,这可能与凋落物植物种的基质质量 有关。对于杉木凋落物, 在分解前期其失重率(已扣除分解前的酸解质量损失)随着酸解强度的加强而降低 (P<0.05):T1(pH 5.6,(44.2±0.8)%) > T2(pH 4.8,(40.1±0.7)%) > T3(pH 4.0,(35.2±0.7)%); 而在分解后 期, 与 T1、T2 相比, T3(pH 4.0)却显著增加了杉木凋落的失重率(图 1, P<0.05), 失重率为(10.3±0.2)%。而 对于香樟凋落物, 两个抽样期凋落物失重率对酸解的响应趋势也相反, 在分解前期香樟凋落物的失重率随着 酸解增强呈递增趋势:T3(pH 4.0,(61.0±1.3)%) > T2(pH 4.8,(53.5±0.1)%) > T1(pH 5.6,(47.7±1.3)%) (P<0.05); 而在分解后期, 香樟凋落物的失重率却随着酸解增强呈递减趋势:T1(pH 5.6,(39.0±1.1)%) > T2 (pH 4.8,(34.1±0.4)%) > T3(pH 4.0,(18.3±0.5)%)(图 1, P<0.05)。



**图 1** 酸雨酸解底物对杉木和香樟凋落物分解的失重率、木质素和纤维素降解率的影响(T1: pH 5.6 酸解底物, T2: pH 4.8 酸解底物, T3: pH 4.0 酸解底物)

Fig.1 Effects of substrate acidolysis on mass loss, lignin loss and cellulose loss of *Cunninghamia lanceolata* and *Cunnamomum camphora* (Control: pH 5.6, T1; moderate acidolysis: pH 4.8, T2; severe acidolysis: pH 4.0, T3)

木质素和纤维素是凋落物基质的有机组成部分,其含量的变化可能会影响到凋落物分解的整个过程。杉 木和香樟凋落物的初始木质素含量分别为49%、31.25%,初始纤维素含量分别为29.58%、46.13%。两物种凋 落物木质素与纤维素降解率对酸解处理的响应在各分解期均表现出差异。对于杉木凋落物,分解前、后期两 种主要有机组分对酸解的响应趋势与总失重率基本一致(图1);对于香樟凋落物而言,其木质素降解率对酸 解的响应与失重率趋势一致(图1,P<0.05),而纤维素降解率则不同,在前、后两个时期均表现为:T2处理下

达到最大值(图1,P<0.05)。

2.2 酸雨酸解底物对凋落物分解 CO<sub>2</sub>释放率和菌丝量的影响

混合线性模型分析结果显示两个凋落物种的 CO<sub>2</sub>释放率在不同时期、不同处理间差异没有统计学意义 (P>0.05),因而没有进一步对各分解期进行方差分析;而响应变量真菌生物量在考虑样方随机效应的前提 下,不同测量时间、不同处理间差异具有统计学意义,且交互作用显著(表 3—表 6,P<0.05)。真菌菌丝量是 微生物活性的一个重要指标,其大小常用于判定真菌的生长繁殖状况,其对酸解的响应在一定程度上也反映 了真菌对底物的利用程度。对于杉木凋落物,酸解处理增强抑制了后续分解过程中真菌菌丝量,在分解前期, T2 和 T3 处理下菌丝量与 T1 处理((2127.7±51)m/g 干重凋落物)相比,分别减少了 7.8%和 46.3%;而在分解 后期,T2 和 T3 处理下菌丝量较 T1 处理((7478.7±17)m/g 干重凋落物)分别减少了 58.4%和 74.1%(图 2)。 而对于香樟凋落物,其菌丝量在分解前期呈现出与杉木凋落物相反的趋势,即 T3 处理下的菌丝量略微高于 T2 和 T1 处理;而在分解后期,T2 处理下的菌丝量则显著高于 T1 和 T3 处理(图 2,P<0.05)。



图 2 酸解处理对杉木和香樟凋落物分解前期和后期真菌生物量的影响

Fig.2 The effects of acidolysis treatments on fungal biomass in degrading litters of *C. lanceolata* and *C. camphora* at the former and the later stages of litter decomposition

2.3 酸雨酸解底物对凋落物分解酶活性的影响

在考虑样方随机效应的前提下,固定效应分析结果表明,分解前、后期不同处理间六种降解酶的差异具有统计学意义(P<0.05),且交互作用显著(表 3—表 6),因此需对各分解期各酶活性在不同处理之间的差异显著性进行分析。

图 3 和图 4 分别表示为杉木和香樟两种凋落物酸雨酸解后在分解过程中纤维素分解酶、淀粉酶和木质素 分解酶的变化情况,在分解前、后期各种分解酶对酸雨酸解底物的响应格局不同。

纤维素是凋落物的主要有机组分之一,其主要降解酶包括β-葡萄糖苷酶、C1 酶和 Cx 酶。从图 3 可以看 出,对于杉木凋落物,酸雨酸解增强显著降低了纤维素降解酶活性,其中β-葡萄糖苷酶和 Cx 酶的这种趋势在 分解前期更为明显(图 3,P<0.05),而 C1 酶活性被抑制的趋势在分解后期更为显著(图 3,P<0.05)。而对于 香樟凋落物,纤维素降解酶活性对酸解底物的响应相对较为复杂,酸解强度增强显著提高了β-葡萄糖苷酶活 性,且在 T3 处理下最为显著(图 4,P<0.05);而底物酸解增强却降低了前、后两时期 C1 酶活性(图 4,P< 0.05),Cx 酶活性在分解前期显著受抑制,而在后期中度处理下酶活性最高(图 4,P<0.05)。

》淀粉酶(包括α-淀粉酶和β-淀粉酶)是对凋落物中的淀粉进行水解的酶,一般满足于先锋分解者以及机 会主义分解者的生长代谢需求。α-淀粉酶在本研究中未被检测到,可能是酸性环境下抑制了该酶的表达,而 β-淀粉酶在不同底物不同分解期表现出对底物酸解的不同反应。对于杉木凋落物,在前、后分解期酸解强度 增加使β-淀粉酶酶活性显著受到了抑制(图 3, P<0.05),T1 处理下酶活性在分解前期和分解后期分别为 (7.1±0.2) μmol 干重凋落物 g<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>和(5.6±0.1) μmol 干重凋落物 g<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>,与T1 处理相比在分解前期 β-淀粉 酶在T2和T3处理下分别下降了5.9%和27.1%,而在分解后期β-淀粉酶在T2和T3处理下分别下降了30.6%和

	貳化物酶 roxidase	Р	<0.01	<0.01	7 <0.01	<0.01				<b>貳化物</b> 酶 roxidase	1.4	<0.05	
	Pe 章	F	2062	49.3	0960	2.2				Pe ≢		v	
	霉 case	Р	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01				酶 case	83	.05	•
	漆 Lac	F	7760	1091	624.4	510				漆 Lac	0.8	<0>	
	分酶 Jase	_ d	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01				分酶 lase	1	<b>35</b>	U,
	β-淀糁 β-Amy	F	42130	165.7	592.4	255				β-淀∜ β-amy	0.0	<0.0	~~·
	动 dase	- 	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01		540	613	苷酶 dase		•	
a litters	β-葡萄 糖苷酸 3-Glucosi	F	9320 <	> 9.66	3260 <	54.1 <		olata litt		-葡萄糖 3-glucosi	0.55	<0.05	
tnceolat	e f	<u>_</u>	0.01 2	0.01 1	0.01 1	0.01 1		lanco	· murce	$e^{thyl}$		4	0
الله من المراجع على المراجع ال 1986 - 1986 من المراجع ا	Cx 購 arboxyme cellulas	F	720 <	45 <1	600 <	3.3 <∣		吉果 ent of /		Cx 職 urboxyme cellulas	1.52	<0.05	
分析结 <del>月</del> eatment			.01 16	.01 1	.01 11	.05 10		的分析结 treatm		60 16			
`致应的. olysis tr	C1 酶 xo-1,4-f		0> 6	2 <0	0> 0	4 <0		机效应f	icitudity of	C1 腾 co-1,4-β lucanase	2.0	<0.05	
b 理 国 定 ate acid		- -	01 39	18 8.	01 10	01 6.		e样方随	ben and a	Ĕ			
客雨 あり v substr	2释放率 2 release	Р	6 <0.(	0.11	6 <0.(	s <0.(	•	亲物处理 for sub		2释放率 2 release	5.5	<0.05	
杉 木 酸 角 Trects fou	C C C	F	1 822.	1 2.6	1 205.	10.8		木酸解/ m effect		c CO			
表3.; fixed ef	生物量 ungal omass	<i>d</i> -,	<0.0	<0.0>	<0.0	<0.0>		∈4 枪; trando		生物量 I biomas	601.7	0.05	
test of	黄质内试	Ч	1841	227.2	353.1	106.1		at of nlo		真菌 Funga	79	V	
ř.	降解率 n loss	Р	<0.01	<0.05	<0.01	<0.01		The te		降解率 n loss	41	.05	
Table	木质素 Ligni	F	1988	4.195	1324	11.665		ahle 4		木质素 Ligni	×.	~0	
× O	降解率 se loss	d	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01		E		袶解率 se loss	5	05	
K	纤维素h Cellulos	F	569.7	10.2	297.4	12.9				纤维素I Cellulos	30.	<0.	
	i%∔ ss	_ d	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01				条 oss		5	
Y	失重? Mass 1	F	8122	9.3	3633	49.2				失重 <sup>。</sup> Mass 1	1.26	<0.0	
				t		e					tes		
	变异源 Sources		截距 Intercept	处理 Treatmen	时间 Time	处理×时间 Treatment×Tim				参数 Parameters	估计值 Estima	显著度 P	

	比物酶 vidase	Р	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01			化物酶 vidase	72	.05	
	过氧( Perov	F	12030	1845	7208	1275			过氧( Perov	3.	~0	
	事	Р	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01			酶 case	27	.05	
	上ac 茶	F	3398	527	920.1	283.1			淼 Lac	1.	<0>	
	粉 酶 tylase	Р	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01			粉 酶 ylase	48	.05	
	β-流 β-An	F	4553	75	959.4	163.1			β-流 β-am	5	<0>	~~~
ters	-葡萄 手背酶 ucosidase	Р	0.01	2 <0.01	89 <0.01	<0.01	Litters		萄糖苷酶 ucosidase	2.38	0.05	
ohora lit	B-Gir ﷺ ₿	F	1 14080	1 510.2	1 526.88	1 18.8	amphora	1	β-葡 β-glı		Ş	6
吉果 ent of C. <i>cam</i>	Cx 酶 Carboxymethy cellulase	F $P$	38680 <0.01	73.3 <0.01	4474 <0.01	129 <0.01	r结果 trment of C. c		Cx 腾 Carboxymethyl cellulase	1.38	<0.05	
定效应的分析结 idolysis treatm	C1 酶 Exo-1,4-β- glucanase	F P	5100 <0.01	092 <0.01	5740 <0.01	78.1 <0.01	適机效应的分本 action/visit trea		C1 酶 Exo-1,4-β-g lucanase	0.2	<0.05	
解底物处理固7 or substrate aci	)2释放率 D2 release		.6 <0.01 12	8 0.464 1	.3 <0.01 86	6 0.57 7	底物处理样方F Gur substrate		02释放率 12 release 1	11.2	<0.05	
表5 香樟酸 林 of fixed effects f	真菌生物量 CO Fungal CO biomass CO	F P F	.123 <0.01 731	7.2 <0.01 0.	944 <0.01 76	33.7 <0.01 0.	表 6 香樟酸解 表 10 香樟酸解		真菌生物量 C <sup>0</sup> ungal biomass C <sup>0</sup>	114207.4	<0.05	
Table 5 The te	木质素降解率 Lignin loss	F P	9869 <0.01 4	6.5 <0.01 1	279.7 <0.01 1	385.5 <0.01 3	ble 6 The test o		木质素降解率 Lignin loss Fi	3.98	<0.05	
NR.	纤维素降解率 Cellulose loss	F P	12280 <0.01	29.9 <0.01	5280 <0.01	16.6 <0.01	Ē		纤维素降解率 Cellulose loss	3.17	<0.05	
	失重率 Mass loss	F P	14080 <0.01	16.3 <0.01	1136 <0.01	183.4 <0.01			失重率 Mass loss	2.32	<0.05	
	变异源 Sources		截距 Intercept	处理 Treatment	时间 Time	处理×时间 Treatment×Time			参数 Parameters	估计值 Estimates	显著度 P	

6045

3.4%;对于香樟凋落物, $\beta$ -淀粉酶对酸雨酸解的响应在两个分解期不同,在分解前期 T3 处理下 $\beta$ -淀粉酶达到 最大值(51.8±1.5) $\mu$ mol 干重凋落物 g<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>,而在分解后期 T2 处理下的 $\beta$ -淀粉酶显著高于 T1 和 T3 处理(图 4,P<0.05)。

木质素在凋落物分解过程中与失重率紧密相关,经常被看作是凋落物分解的关键因素之一,其主要降解 酶包括漆酶和过氧化物酶。对于两物种凋落物,在两个分解期底物酸解增强均显著抑制了漆酶酶活性(图 3 和图 4,*P*<0.05);而对于过氧化物酶两物种凋落物在不同分解期对酸解处理的响应表现不同,杉木凋落物在 分解前、后两时期 T2 和 T3 处理中均显著提高了过氧化物酶活性(图 3,*P*<0.05),而香樟凋落物在两个时期均 在 T2 处理下达到最大值(图 4,*P*<0.05)。



图 3 酸解底物对杉木凋落物分解前期和后期酶活性的影响

Fig.3 The effects of acidolysis treatments on enzyme activities in degrading litters of *C. lanceolata* litters at the former and the later stages of litter decomposition

2.4 PCA 分析

为进一步探讨酸雨酸解底物对凋落物分解过程中变量与影响因素之间的关系,采用 PCA 分析法进行相关分析,前两轴能够解释总方差比例均在 85%以上。

杉木凋落物在分解前期和分解后期,PC1分别解释了70.56%和69.01%的总方差,而PC2分别解释了19.86%和23.79%的总方差。在分解前期(图5),大多数变量(除了漆酶、过氧化物酶以及纤维素失重率)受T1、T2处理影响较大,也即是相对较低pH酸解处理后的杉木凋落物底物更有利于这些变量的表达;在分解后期(图5),纤维素分解酶、漆酶、木质素失重率以及真菌生物量受T1处理影响较大,而CO<sub>2</sub>释放量、总失重率和纤维素失重率等受T3处理影响较大。

对于香樟凋落物,在分解前期和分解后期,PC1分别解释了 62.59%和 62.24%的总方差,而 PC2 分别解释 了 32.6%和 27.22%的总方差。在分解前期,纤维素酶(如 C1 酶和 Cx 酶)和漆酶受 T1 处理影响较大,而菌丝 量、CO<sub>2</sub>释放量、过氧化物酶以及纤维素失重率受 T2 处理联系较为密切,总失重率、木质素失重率、β-葡萄糖苷





Fig.4 The effects of acidolysis treatments on enzyme activities in degrading litters of *C. camphora* litters at the former and the later stages of litter decomposition

酶、β-淀粉酶等则与 T3 处理联系较为密切(图 6);在分解后期,大多数变量与 T1、T2 处理联系比较紧密,而β-葡萄糖苷酶和 CO<sub>2</sub>释放率则受 T3 处理影响较大(图 6)。





Fig.5 Principal component analysis (PCA) of mass loss and microbial activities in degrading C. lanceolata litters



Fig.6 Principal component analysis of mass loss and microbial activities in degrading C. camphora litters

#### 3 讨论

3.1 凋落物分解及其季节性表现与酸雨酸解底物的关系

凋落物在分解过程中受环境条件、分解者群落和凋落物基质质量等多种因素的制约。在小尺度下,凋落 物基质质量是分解过程的主导因素<sup>[41-43]</sup>,不同植物种的凋落物基质质量因化学组分不同而使其分解速率也 具有一定的差异。杉木凋落物属于"低品质"凋落物,木质素、单宁等难被微生物降解物质含量较大<sup>[44]</sup>,其叶 片角质层发达且多为厚革质,因此一方面具有保护性的外层可能会阻止微生物分解者的侵入,另一方面即使 分解者侵入组织内部也还要面对难分解的木质素等拮抗性物质;而香樟凋落物属于"高品质"凋落物,其木质 素含量相对较低,叶的比表面积较大且易破碎,这有利于微生物聚集其上进行分解<sup>[45,46]</sup>。这种物理及化学结 构组成上的差异导致了两种凋落物基质质量的不同,因此也就可能引起两植物种凋落物的分解速率的差异。

然而,外界干扰,如酸雨作用,可能会扩大或缩小原有的差异格局。在分解过程开始之前,杉木与香樟凋 落物经不同模拟酸液 48 h 酸解后,其质量损失大约 2.3%—3.0%(杉木)和 6.0%—7.4%(香樟),尽管各酸解 强度之间差异不大,但质量损失比率随酸解强度增加的趋势依然明显。酸解作用的实质是凋落物中易分解有 机组分的水解过程,因此酸度增强会使易分解有机物水解作用加强,从而表现出质量损失比率增加。因此,在 野外情况下,酸解作用可直接扩大含易分解有机质多的香樟凋落物与含难分解有机质多的杉木凋落物之间的 质量损失差异。另外,酸解作用在不同程度上导致了凋落物理化结构的松散,酸度越强有机组分理化结构越 松散。因此酸解越强使"高品质"香樟凋落物损失更多的有机组分而使理化结构上较"低品质"杉木凋落物变 得更加松散,而使香樟凋落物机械强度更低,对于真菌特别是丝状真菌的机械穿刺过程更加容易,从而进一步 扩大了两种凋落物之间的质量损失差异。Throop 等<sup>[47]</sup>研究也发现外界因素导致的凋落物自身理化结构的改 变会强化雨水淋溶过程以及增加基质底物的可降解性,从而会进一步加速凋落物分解。但是这一作用对香樟 凋落物的影响似乎只表现在分解过程的前期阶段,而在分解后期总失重的差异格局却明显相反(PCA 分析的 结果也显示相似的关系),这也许是因为酸解作用越强使前期分解越快而使后期可利用有效底物减少,难分 解成份相对含量增加<sup>[48]</sup>。另外也由于基质化学性质的变化使其定殖的微生物分解者的分解效能也会发生改 变<sup>[49-30]</sup>,这些综合效应有可能使强酸解处理组在分解后期分解速率较弱酸解处理组低。

而对于杉木凋落物的分解过程,其对酸解作用的响应却与香樟凋落物完全相反,即是随酸解的增强杉木 凋落物在分解前期质量损失率降低,而在分解后期质量损失率略有升高(相似的关系可以从 PCA 分析结果中 观察到)。这是因为,酸解作用的增强会增加杉木凋落物中可溶性物质损失更多,结果在分解阶段初期也由 于杉木凋落物高含量木质素的包裹使微生物可快速利用的有效营养就更少,导致微生物生长迟缓,从而可能 延迟了前期的分解过程,而在分解后期强酸解处理下的剩余有机质含量较高且能够适应低营养基质的分解者 开始逐渐定殖,使强酸解处理凋落物在后期失重率表现出增加趋势。在野外实际情况下,酸雨酸解作用可伴 随凋落物分解的全过程,其对基质中的可溶性有机组分会随着降雨的发生而不断流失,相对于实验模拟处理 野外实际情况可能更加长效,营养流失可能也更加严重<sup>[51-52]</sup>。

3.2 凋落物木质素与纤维素分解与底物酸解的关系

木质素和纤维素是凋落物的主要组分,其中木质素由结构复杂、多样、稳定的无定型三维体型大分子构成,且能与纤维素、蛋白质等大分子物质结合形成类似"屏障"的结构,是凋落物中最难被微生物分解的复合物<sup>[53]</sup>,而纤维素是由葡萄糖组成的大分子多糖,结构相对简单,降解速率较快<sup>[54]</sup>,两者的生物降解是维持生态系统碳平衡必不可少的过程之一<sup>[55]</sup>。

凋落物分解过程中,木质素和纤维素降解可能会受到分解阶段以及所处的环境因素的影响。本研究中, 有机组份差别较大的香樟与杉木凋落物它们的木质素和纤维素的降解率在分解的前、后时期存在显著差异, 分解前期(6—12月份)表现出较分解后期明显大的降解率。一方面,由于分解初期由于较多易利用的糖、淀 粉的存在使得微生物分解者能够共代谢分解木质素与纤维素,在酸解作用下术质纤维结构更加疏松使木质 素、纤维素在初期更多机会与分解者接触,而可能更有利于分解;另一方面该分解期初始阶段刚好处于湿热的 6—9月份,良好的水热条件有利于微生物聚集在凋落物表面并分泌胞外酶酶解木质素和纤维素,将大分子的 木质素和纤维素分别降解成分子量较小的芳香族与单糖类物质并进行氧化分解进入微生物代谢途径<sup>[56]</sup>。另 外,季节性的降雨对凋落物的淋溶不断冲刷掉凋落物基质表面覆盖的腐殖质使新鲜的木质素和纤维素基质不 断暴露出来增加了与微生物分解接触的机会,从而也会加快两组份的分解速率。然而,随着凋落物分解过程 的推进,在凋落物分解后期(12—6月份),可利用的共代谢基质以及所处的水热条件均不利于两组份的降 解<sup>[45]</sup>,而且酸解效应在后期可能会极大消弱甚至会消失,因此两者的分解速率明显低于前期。

木质素与纤维素在凋落物中的相对含量特别是木质素的含量经常会影响自身的降解速率乃至整个凋落物的分解速率<sup>[57]</sup>,本研究中两种植物凋落物木质素含量的不同也可能引起了两物种凋落物有机组份分解速率以及失重率的差异。另外,两物种凋落物木质素和纤维素的分解对酸解作用的响应无论在分解前期还是分解后期均与凋落物总失重率基本相同,特别是木质素分解对酸解作用的响应格局与失重率几乎完全一致, PCA分析也显示了相似的结果,这也表明了两种凋落物中木质素对分解过程具有决定性作用,很多关于凋落物分解的研究也得出了类似的结论<sup>[49,57]</sup>。

3.3 凋落物分解过程中 CO2释放率和菌丝量的变化及其与底物酸解的关系

微生物是森林凋落物分解的主要分解者,凋落物分解过程中的 CO<sub>2</sub>释放率、菌丝量的变化在一定程度上 反映了微生物的代谢与生长动态。在分解前期,真菌菌丝量与 CO<sub>2</sub>释放率在 PCA 分析中表现出明显的相关 性,这显示在前期真菌贡献了较大的分解作用。前期相对较低的菌丝量显示,真菌在分解前期在分解酶的分 泌方面投资较多,而在菌丝生长方面投资较少<sup>[58-59]</sup>。在分解后期真菌在生长量方面表现突出,说明与前期相 比在分解者群落中真菌比例可能增大,以应对底物在分解后期越来越多累积的难分解的木质素<sup>[60-61]</sup>。

大多数情况下,杉木凋落物的菌丝量对底物酸解的反应随酸解强度增加而呈现出显著下降的趋势,但对 于香樟凋落物的菌丝量对酸解在 T2 处理下达到最大值的响应,这可能是因为底物酸解后的基质化学组分以 及其上定殖的微生物群落应该解释了两种凋落物对酸解的差异性反应。PCA 分析显示杉木凋落物 CO<sub>2</sub>释放 率对酸解的反应与总失重率密切相关,说明微生物呼吸代谢作用是引起杉木凋落物分解的主要驱动力,其对 酸解的反应机制与总失重率相同。而对于香樟凋落物 CO<sub>2</sub>释放率在分解的整个阶段与总失重率的关联性则 不强,这可能主要是因为香樟林中较多的小型动物可能贡献了一定的分解作用,这些小型动物参与的过程机 制需要深入研究。 3.4 凋落物分解过程中碳有关的分解酶活性与底物酸解的关系

微生物是凋落物分解的主要贡献者,其分泌的胞外酶作为参与凋落物分解最为重要的生物活性物质,与 凋落物的分解直接相关<sup>[52]</sup>。微生物通过产生并优化分配碳、氮、磷循环相关酶类特别是与碳循环相关的酶促 进凋落物分解<sup>[62]</sup>。

凋落物中的纤维素具有水不溶性且分子量较大,不能直接被微生物利用。而在凋落物分解过程中腐生真 菌产生的纤维素分解酶(β-葡萄糖苷酶、Cx 酶、C1 酶等)能先将纤维素水解成小分子碳水化合物<sup>[63]</sup>,然后作 为能量物质被微生物吸收利用<sup>[64]</sup>。在两个分解时期,大多数情况下酸解底物降低了两种凋落物的纤维素降 解酶活性,这主要可能与酸解改变凋落物基质有关。在酸解过程中由凋落物中的可溶性糖类、淀粉以及自由 性纤维素等物质会发生水解,因此酸解越强微生物可直接利用的有效底物就越少,结果相应的纤维素分解酶 活性可能就越低。

在分解前期,两种凋落物的β-淀粉酶活性对酸解的反应均与失重率一致,PCA分析结果也显示该时期凋 落物失重率与β-淀粉酶活性的关系密切。对于杉木,未分解凋落物中的淀粉含量相对较低,酸解越强,使凋 落物中的易分解的淀粉越少,因此使后续分解过程有机组分中低的淀粉相对含量使β-淀粉酶活性就越低。 而对于香樟,情况正好相反,酸解越强使底物中更多含量的有效营养释放出来,相应地提高了淀粉酶的活 性<sup>[65]</sup>。而在分解后期,两种凋落物中淀粉酶对酸解的反应变得有些复杂,这可能是由于前期的底物组分的影 响随着分解的进行越来越小,而代之环境因子以及微生物群落的变化可能影响了淀粉酶的活性。

漆酶和过氧化物酶主要参与拮抗性化合物木质素的分解,在杉木凋落物的整个分解期以及香樟的分解后 期,漆酶均显示出与木质素失重率较强的相关性,这表明漆酶对木质素的分解起了重要的作用。而过氧化物 酶仅在香樟的分解后期与木质素失重有密切的相关性,显示了过氧化物酶对底物的选择性可能较高。在多数 情况下,两种凋落物分解过程中漆酶随酸解强度增加而酶活性下降,这与木质素分解率对酸解的反应并不完 全一致,说明漆酶活性并不仅仅由底物诱导决定,凋落物定殖的微生物组成极大可能也参与决定了漆酶对酸 解的响应过程<sup>[66]</sup>。对于过氧化物酶,杉木凋落物分解前期酸解强度增强提高了酶活性,而对香樟中等酸解强 度的凋落物的分解过程中酶活性达到了最高,这显示出过氧化物酶对酶解响应的复杂机理,可能涉及到了底 物与微生物组成等多重因素的复合影响。

#### 4 结论

(1)不同植物种的凋落物分解对底物酸解的响应不同,相同植物种的凋落物分解对底物酸解的响应随分 解期不同而存在差异。在分解前期,杉木凋落物失重率随酸解强度的增加而下降,而在分解后期失重率随酸 解强度的增加而升高;而对于香樟凋落物在两个分解期失重率对酸解的响应则完全相反。相似地,包括木质 素与纤维素的有机组分分解也出现了类似的反应。有机组分特别是木质素对酸解的响应与总失重率一致,显 示出木质素在决定凋落物分解过程中的重要性。尽管木质素本身对酸解的直接作用可能并不会产生任何响 应,但是凋落物在经历酸解后的木质素在外表面与外界环境的接触程度可能会决定凋落物分解过程的整体表 现,这一机理过程需在今后的研究工作中进一步探索。

(2)分解过程中微生物活性对酸雨酸解的响应也因凋落物植物种类以及分解期的不同而表现出差异。 在大多数情况下,酸雨酸解作用的增强抑制了杉木凋落物分解过程中包括真菌菌丝量、纤维素酶以及木质素 酶在内的微生物活性;而对于香樟凋落物分解过程,微生物活性对酸雨酸解的响应因变量不同、分解期不同而 存在差异性。对于杉木凋落物分解过程,酸解后的底物基质质量可能更多地决定了凋落物分解对酸解的响 应,而对于香樟凋落物分解过程,基质质量与分解过程中微生物组成可能共同影响了分解过程对酸解的响应, 对相应的不同分解过程的微生物群落组成还需进一步分析。

#### 参考文献(References):

[1] Tian W J, Wang L J, Li D, Li F S. Leachability of phenanthrene from soil under acid rain and its relationship with dissolved organic matter.

Environmental Earth Sciences, 2015, 73(7): 3675-3681.

- [2] 谢绍东,郝吉明.中国酸沉降临界负荷区划.环境科学,1998,19(1):13-17.
- [3] Zhang J E, Ouyang Y, Ling D J. Impacts of simulated acid rain on cation leaching from the Latosol in south China. Chemosphere, 2007, 67(11): 2131-2137.
- [4] Ling D J, Huang Q C, Ouyang Y. Impacts of simulated acid rain on soil enzyme activities in a latosol. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2010, 73(8): 1914-1918.
- [5] 王文兴, 徐鹏举. 中国大气降水化学研究进展. 化学进展, 2009, 21(2/3): 266-281.
- [6] 中华人民共和国环境保护部. 2014年中国环境状况公报. 北京:环境保护部, 2015.
- [7] 张龚,曾光明,蒋益民,刘鸿亮.湖南省酸雨变化特征、现状及成因分析.环境科学研究,2003,16(5):14-17.
- [8] Ouyang X J, Zhou G Y, Huang Z L, Liu J X, Zhang D Q, Li J. Effect of simulated acid rain on potential carbon and nitrogen mineralization in forest soils. Pedosphere, 2008, 18(4): 503-514.
- [9] 吴建平,梁国华,熊鑫,褚国伟,周国逸,张德强.鼎湖山季风常绿阔叶林土壤微生物量碳和有机碳对模拟酸雨的响应.生态学报, 2015,35(20):6686-6693.
- [10] Scheu S, Wolters V. Influence of fragmentation and bioturbation on the decomposition of <sup>14</sup>C-labelled beech leaf litter. Soil Biology and Biochemistry, 1991, 23(11): 1029-1034.
- [11] Wang L, Chen Z, Shang H, Wang J, Zhang P Y. Impact of simulated acid rain on soil microbial community function in Masson pine seedlings. Electronic Journal of Biotechnology, 2014, 17(5): 199-203.
- [12] Wang R L, Staehelin C, Dayan F E, Song Y Y, Su Y J, Zeng R S. Simulated acid rain accelerates litter decomposition and enhances the allelopathic potential of the invasive plant Wedelia trilobata (creeping daisy). Weed Science, 2012, 60(3): 462-467.
- [13] Saura-Mas S, Estiarte M, Peñuelas J, Lloret F. Effects of climate change on leaf litter decomposition across post-fire plant regenerative groups. Environmental and Experimental Botany, 2012, 77: 274-282.
- [14] Hudson H L. Fungal Saprophytism. 2nd ed. London, UK: Edward Arnold, 1980: 21-22.
- [15] Archives E, Gholz H L, Fisher R F, Prichett W L. Nutrient dynamics in slash pine plantation ecosystems. Ecology, 1985, 66(3): 647-659.
- [16] 刘强, 彭少麟. 植物凋落物生态学. 北京: 科学出版社, 2010: 4-45.
- [17] Frouz J, Špaldoňová A, Lhotáková Z, Cajthaml T. Major mechanisms contributing to the macrofauna-mediated slow down of litter decomposition. Soil Biology and Biochemistry, 2015, 91: 23-31.
- [18] Bengtsson J, Janion C, Chown S L, Leinaas H P. Litter decomposition in fynbos vegetation, South Africa. Soil Biology and Biochemistry, 2012, 47: 100-105.
- [19] Godoy O, Castro-Díez P, Van Logtestijn R S P, Cornelissen J H C, Valladares F. Leaf litter traits of invasive species slow down decomposition compared to Spanish natives: a broad phylogenetic comparison. Oecologia, 2010, 162(3): 781-790.
- [20] 李姗姗,王正文,杨俊杰. 凋落物分解过程中土壤微生物群落的变化. 生物多样性, 2016, 24(2): 195-204.
- [21] Carvalho F, Pascoal C, Cússio F, Sousa R. Direct and indirect effects of an invasive omnivore crayfish on leaf litter decomposition. Science of the Total Environment, 2016, 541: 714-720.
- [22] Gingerich R T, Panaccione D G, Anderson J T. The role of fungi and invertebrates in litter decomposition in mitigated and reference wetlands. Limnologica-Ecology and Management of Inland Waters, 2015, 54: 23-32.
- [23] Ainley L B, Bishop M J. Relationships between estuarine modification and leaf litter decomposition vary with latitude. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2015, 164: 244-252.
- [24] Berg B, Kjønaas O J, Johansson M B, Erhagen B, Åkerblom S. Late stage pine litter decomposition: relationship to litter N, Mn, and acid unhydrolyzable residue (AUR) concentrations and climatic factors. Forest Ecology and Management, 2015, 358: 41-47.
- [25] Almagro M, Maestre F T, Martínez-López J, Valencia E, Rey A. Climate change may reduce litter decomposition while enhancing the contribution of photodegradation in dry perennial Mediterranean grasslands. Soil Biology and Biochemistry, 2015, 90: 214-223.
- [26] Moore T R, Trofymow J A, Prescott C E, Titus B D, CIDET Working Group. Nature and nurture in the dynamics of C, N and P during litter decomposition in Canadian forests. Plant and Soil, 2011, 339(1/2): 163-175.
- [27] Wang C Y, Guo P, Han G M, Feng X G, Zhang P, Tian X J. Effect of simulated acid rain on the litter decomposition of *Quercus acutissima* and *Pinus massoniana in* forest soil microcosms and the relationship with soil enzyme activities. Science of the Total Environment, 2010, 408(13): 2706-2713.
- [28] Lit Y N, Wang C Y, Jia Y Y, Wang W W, Ma X, Du J J, Pu G Z, Tian X J. Effects of sulfuric, nitric, and mixed acid rain on litter decomposition, soil microbial biomass, and enzyme activities in subtropical forests of China. Applied Soil Ecology, 2014, 79: 1-9.
- [29] Dangles O, Gessner M O, Guerold F, Chauvet E. Impacts of stream acidification on litter breakdown: implications for assessing ecosystem functioning. Journal of Applied Ecology, 2004, 41(2): 365-378.
- [30] Jiang Y F, Yin X Q, Wang F B. The influence of litter mixing on decomposition and soil fauna assemblages in a *Pinus koraiensis* mixed broad-leaved forest of the Changbai Mountains, China. European Journal of Soil Biology, 2013, 55: 28-39.
- [31] Hossain M Z, Okubo A, Sugiyama S I. Effects of grassland species on decomposition of litter and soil microbial communities. Ecological Research, 2010, 25(2): 255-264.
- [32] Talbot J M, Treseder K K. Interactions among lignin, cellulose, and nitrogen drive litter chemistry-decay relationships. Ecology, 2012, 93(2): 345-354.

- [33] Fioretto A, Papa S, Sorrentino G, Fuggi A. Decomposition of *Cistus incanus* leaf litter in a Mediterranean maquis ecosystem: mass loss, microbial enzyme activities and nutrient changes. Soil Biology and Biochemistry, 2001, 33(3): 311-321.
- [34] Harguindeguy N P, Blundo C M, Gurvich D E, Díaz S, Cuevas E. More than the sum of its parts? Assessing litter heterogeneity effects on the decomposition of litter mixtures through leaf chemistry. Plant and Soil, 2008, 303(1/2): 151-159.
- [35] Van Soest P J, Wine R H. Determination of lignin and cellulose in acid detergent fiber with permanganate. Journal of the Association of Official Agriculture Chemistry, 1968, 51(4): 780-785.
- [36] Ghose T K. Measurement of cellulase activities. Pure and Applied Chemistry, 1987, 59(2): 257-268.
- [37] Bernfeld P. Enzymes of starch degradation and synthesis. Advances in Enzymology and Related Subjects of Biochemistry, 1951, 12: 379-428.
- $[\,38\,]$   $\,$  Bernfeld P. Amylases,  $\alpha$  and  $\beta.$  Methods in Enzymology, 1955, 1: 149-158.
- [39] Ander P, Eriksson K E. The importance of phenol oxidase activity in lignin degradation by the white-rot fungus Sporotrichum pulverulentum. Archives of Microbiology, 1976, 109(1/2): 1-8.
- [40] Lin Y H, He X B, Ma T W, Han G M, Xing C G. Priority colonization of *cinnamomum camphora* litter by endophytes affects decomposition rate, fungal community and microbial activities under field conditions. Pedobiologia, 2015, 58(5/6): 177-185.
- [41] 毕京东,李玉霖,宁志英,赵学勇.科尔沁沙地优势植物叶凋落物分解及碳矿化——凋落物质量的影响.中国沙漠,2016,36(1):85-92.
- [42] Berg B. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils. Forest Ecology and Management, 2000, 133(1/2): 13-22.
- [43] 葛绪广. 凤眼莲凋落物和残体及其对水环境的影响[D]. 南京: 南京师范大学, 2006.
- [44] Austin A T, Ballaré C L. Dual role of lignin in plant litter decomposition in terrestrial ecosystems. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107(10): 4618-4622.
- [45] 郭培培, 江洪, 余树全, 马元丹, 窦荣鹏, 宋新章. 亚热带 6 种针叶和阔叶树种凋落叶分解比较. 应用与环境生物学报, 2009, 15(5): 655-659.
- [46] 王文君,杨万勤,谭波,刘瑞龙,吴福忠.四川盆地亚热带常绿阔叶林不同物候期凋落物分解与土壤动物群落结构的关系.生态学报, 2013,33(18):5737-5750.
- [47] Throop H L, Archer S R. Resolving the dryland decomposition conundrum: some new perspectives on potential drivers//Lüttge U, Beyschlag W, Büdel B, Francis D, eds. Progress in Botany. Berlin Heidelberg; Springer, 2009, 70; 171-194.
- [48] 王相娥,薛立,谢腾芳. 凋落物分解研究综述. 土壤通报, 2009, 40(6): 1473-1478.
- [49] 马志良,高顺,杨万勤,吴福忠.亚热带常绿阔叶林区凋落叶木质素和纤维素在不同雨热季节的降解特征.生态学杂志,2015,34(1): 122-129.
- [50] Pucheta E, Llanos M, Meglioli C, Gaviorno M, Ruiz M, Parera C. Litter decomposition in a sandy Monte desert of western Argentina: influences of vegetation patches and summer rainfall. Austral Ecology, 2006, 31(7): 808-816.
- [51] 王晶苑, 张心昱, 温学发, 王绍强, 王辉民. 氮沉降对森林土壤有机质和凋落物分解的影响及其微生物学机制. 生态学报, 2013, 33(5): 1337-1346.
- [52] 季晓燕, 江洪, 洪江华, 马元丹. 模拟酸雨对亚热带三个树种凋落叶分解速率及分解酶活性的影响. 环境科学学报, 2013, 33(7): 2027-2035.
- [53] Brown M E, Chang M C Y. Exploring bacterial lignin degradation. Current Opinion in Chemical Biology, 2014, 19: 1-7.
- [54] 邓仁菊,杨万勤,张健,吴福忠.季节性冻融期间亚高山森林凋落物的质量变化.生态学报,2010,30(3):830-835.
- [55] Fioretto A, Di Nardo C, Papa S, Fuggi A. Lignin and cellulose degradation and nitrogen dynamics during decomposition of three leaf litter species in a Mediterranean ecosystem. Soil Biology and Biochemistry, 2005, 37(6): 1083-1091.
- [56] Bugg T D H, Ahmad M, Hardiman E M, Singh R. The emerging role for bacteria in lignin degradation and bio-product formation. Current Opinion in Biotechnology, 2011, 22(3): 394-400.
- [57] Berg B, McClaugherty C. Plant Litter: decomposition, humus formation, carbon Sequestration. 2nd ed. Berlin: Springer-Verlag, 2008: 77-78.
- [58] 杨万勤,邓仁菊,张健.森林凋落物分解及其对全球气候变化的响应.应用生态学报,2007,18(12):2889-2895.
- [59] 吴庆标、王效科、欧阳志云. 活性有机碳含量在凋落物分解过程中的作用. 生态环境, 2006, 15(6): 1295-1299.
- [60] Wardle D A, Bardgett R D, Klironomos J N, Setälä H, Van der Putten W H, Wall D H. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. Science, 2004, 304(5677): 1629-1633.
- [61] Andersson M, Kjøller A, Struwe S. Microbial enzyme activities in leaf litter, humus and mineral soil layers of European forests. Soil Biology and Biochemistry, 2004, 36(10): 1527-1537.
- [62] Waring B G. Exploring relationships between enzyme activities and leaf litter decomposition in a wet tropical forest. Soil Biology and Biochemistry, 2013, 64: 89-95.
- [63] 陈亚梅,和润莲,邓长春,刘洋,杨万勤,张健.川西高山林线交错带凋落物纤维素分解酶活性研究.植物生态学报,2014,38(4): 334-342.
- [64] Cortez J, Garnier E, Pérez-Harguindeguy N, Debussche M, Gillon D. Plant traits, litter quality and decomposition in a Mediterranean old-field succession. Plant and Soil, 2007, 296(1/2): 19-34.
- [65] Hannula S E, de Boer W, Baldrian P, van Veen J A. Effect of genetic modification of potato starch on decomposition of leaves and tubers and on fungal decomposer communities. Soil Biology and Biochemistry, 2013, 58: 88-98.
- [66] 张瑞清,孙振钧,王冲,袁堂玉.西双版纳热带雨林凋落叶分解的生态过程.Ⅲ.酶活性动态.植物生态学报,2008,32(3):622-631.