

DOI: 10.5846/stxb201803150517

张雨雪, 胡伟芳, 罗敏, 仝川, 黄佳芳. 闽江口秋茄凋落叶分解碳、氮和磷元素动态特征与水解酶活性研究. 生态学报, 2019, 39(12): - .
Zhang Y X, Hu W F, Luo M, Tong C, Huang J F. Carbon, nitrogen, and phosphorus dynamics and hydrolytic enzyme activities during foliar litter decomposition of *Kandelia obovata* in a mangrove population of the Min River estuary. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(12): - .

闽江口秋茄凋落叶分解碳、氮和磷元素动态特征与水解酶活性研究

张雨雪^{1,2,4}, 胡伟芳^{1,2,4}, 罗敏^{4,5}, 仝川^{1,2,3,4,5}, 黄佳芳^{1,2,3,4,5,*}

1 福建师范大学地理研究所, 福州 350007

2 福建师范大学地理科学学院, 福州 350007

3 福建师范大学湿润亚热带生态地理过程教育部重点实验室, 福州 350007

4 福建师范大学亚热带湿地研究中心, 福州 350007

5 国家林业和草原局福建闽江河口湿地生态系统定位观测研究站, 福州 350007

摘要:凋落物水解酶活性和环境要素对凋落物的分解有重要影响。为研究秋茄凋落叶分解过程中碳(C)、氮(N)、磷(P)元素动态特征及水解酶活性变化,采用凋落物分解袋法,以闽江口粗芦岛红树林湿地 20 年生秋茄(*Kandelia obovata*)为研究对象,探讨秋茄凋落叶在秋茄(主场)和互花米草(*Spartina alterniflora* Loisel.)(客场)生境分解的差异。结果表明:①整个分解期间,主场生境秋茄凋落叶累计质量损失率显著高于客场生境($P<0.05$),两生境下累计质量损失率和分解速率随分解时间变化差异性明显($P<0.01$)。主客场生境对比下,凋落叶 C、N、P 含量及其化学计量比没有显著性差异($P>0.05$),但均随分解时间推移发生显著性变化($P<0.01$)。②凋落物累计质量损失率与 TC 含量、C/N、酸性磷酸酶(AP)活性呈显著负相关关系($P<0.01$)、与 TN 显著正相关($P<0.01$),分解速率与 TP 呈显著正相关关系($P<0.01$)。③AP 活性与凋落物 C、N、P 含量及 C/N、C/P 显著相关($P<0.05$),与土壤温度呈显著正相关关系($P<0.01$)。β-葡萄糖苷酶(βG)和 β-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶(NAG)均与 N/P 呈显著正相关关系($P<0.01$)、与土壤电导率负相关关系明显($P<0.05$),纤维素水解酶(CBH)与 TC 呈显著正相关关系($P<0.05$)。说明秋茄凋落叶的分解与部分水解酶活性和自身养分含量相关,并受到土壤环境因子的影响较大;凋落物分解过程中,水解酶活性会受到分解底物和土壤环境因子环境限制。

关键词:凋落叶分解;秋茄;元素动态;水解酶活性;闽江河口

Carbon, nitrogen, and phosphorus dynamics and hydrolytic enzyme activities during foliar litter decomposition of *Kandelia obovata* in a mangrove population of the Min River estuary

ZHANG Yuxue^{1,2,4}, HU Weifang^{1,2,4}, LUO Min^{4,5}, TONG Chuan^{1,2,3,4,5}, HUANG Jiafang^{1,2,3,4,5,*}

1 Institute of Geography, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

2 School of Geographical Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

3 Key Laboratory of Humid Sub-tropical Eco-geographical Process of Ministry of Education, Fuzhou 350007, China

4 Research Centre of Wetlands in Subtropical Region, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

5 Wetland Ecosystem Research Station of Minjiang River Estuary, State Administration of Forestry and Grassland, Fuzhou 350007, China

Abstract: Hydrolytic enzyme activities and environmental factors play important roles in litter decomposition. To better understand the changes in carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) dynamics and hydrolytic enzyme activities

基金项目:国家自然科学基金青年项目(41601102);福建省科技厅省属公益类科研专项(2015R1101029-7)

收稿日期:2018-03-15; 网络出版日期:2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wahugeo@fjnu.edu.cn

during litter decomposition of *Kandelia obovata*, the difference in decomposition between *K. obovata* population (local field) and *Spartina alterniflora* Loisel. population (away field) was measured; *K. obovata* population aged 20 years located in Culu Island of the Min River estuary was used. The results of the litter bag test revealed the following. 1) The accumulative mass loss rate in the local field was significantly higher than that in the away field throughout decomposition ($P < 0.05$), whereas the accumulative mass loss rate and decomposition rate exhibited significant difference with decomposition time ($P < 0.01$). In contrast, the total carbon content (TC), total nitrogen content (TN), total phosphorus content (TP), and stoichiometry were comparable between the local field and away field ($P > 0.05$), but exhibited significant difference with decomposition time ($P < 0.01$). 2) The accumulative mass loss rate negatively correlated with the TC content, carbon/nitrogen ratio (C/N), and acid phosphatase (AP) activity ($P < 0.01$), whereas they exhibited a significant positive correlation with the TN content ($P < 0.01$). The decomposition rate positively correlated with the TP content ($P < 0.01$). 3) The activity of AP correlated with the TC, TN, and TP content, C/N ratio, and carbon/phosphorus ratio, whereas it positively correlated with soil temperature ($P < 0.01$). The activity of β -1,4-glucosidase and β -1,4-N-acetylglucosaminidase showed a significant positive correlation with the nitrogen/phosphorus ratio ($P < 0.01$), whereas they negatively correlated with soil electrical conductivity ($P < 0.05$). Cellobiohydrolase activity positively correlated with the TC content. The foliar litter decomposition of *K. obovata* correlated with the activity of some hydrolases and the content of nutrients. It was also significantly affected by soil environmental factors. The activity of hydrolase was affected by substrate concentration and soil environmental factors during litter decomposition.

Key Words: foliar litter decomposition; *Kandelia obovata*; element dynamics; hydrolytic enzyme activity; Min River estuary

红树林是高生物量的生态系统,具有高初级生产力和固碳能力^[1]。红树林生态系统固定的碳主要集中在其根部与土壤,而凋落物的分解是其土壤固碳的一个重要环节^[2-3]。凋落物分解也是生态系统养分循环的关键过程,能够促使元素从落叶转移到土壤^[4],并为植物自身的生长发育所利用,因此,凋落物分解成为红树林生态系统研究的一个重要方面^[5-8]。植物碳(C)、氮(N)、磷(P)元素含量是衡量生态系统过程的重要元素指标,其含量及化学计量比变化可以反映湿地元素交换过程和植物群落的生态功能,红树林凋落物分解过程中的C、N、P含量及其化学计量特征已成为当前研究的热点^[9-11]。

凋落物酶主要来源于土壤微生物的活动、植物根系分泌物和动植物残体腐解过程,可作为土壤微生物活性的敏感指示物^[12]。酶活性对凋落物的分解起着重要作用,国内外对凋落物分解过程中的酶活性进行了大量研究,有研究表明纤维素水解酶活性存在明显的季节性差异,随着分解过程的进行而发生变化,与凋落物中纤维素含量呈负相关关系^[13-14],在分解前期,纤维素酶活性显著高于分解后期^[15],凋落物含水率和溶解性有机碳含量也对水解酶活性有显著影响^[16-17]。此外,生物聚合物的酶促降解往往是在几类酶的协同相互作用下进行的,然而,生态学通常仅研究催化生成C、N和P产物末端反应的酶的活性^[18],对于酶活性与C、N、P含量及生态化学计量特征动态变化的关系需要更深入的研究。Luo等^[19]通过模拟无机氮增加探究对红树林沉积物酸性磷酸酶和 β -N-乙酰氨基葡萄糖苷酶活性的影响,研究发现随着无机氮含量的增加,酸性磷酸酶的活性有所增强, β -N-乙酰氨基葡萄糖苷酶的活性降低。国内外对于红树林湿地凋落物分解过程中酶活性与C、N、P含量关系的研究较少^[19-20],有关红树林凋落物分解过程中的凋落物酶活性及C、N、P含量及其生态化学计量特征的影响机制尚不清楚,红树林凋落物分解过程中的凋落物酶活性变化与C、N、P含量及其化学计量特征的相互关系都是值得探讨的问题。

凋落物在原位环境(主场)中要比在其他生境(客场)中分解的快^[21-24],这一现象即凋落物分解的“主场效应”,已有学者在陆地森林、潮间带盐沼等生态系统对该环节进行了深入的研究^[25-28]。外来物种的生物入侵会改变湿地生态系统的凋落物分解动态^[29-30],其次入侵物种在一定程度上使当地凋落物分解会受到“主场

效应”(HFA)和“客场效应”的影响,但目前针对红树林湿地这方面的研究较少^[31-33]。互花米草(*Spartina alterniflora* Loisel.)是广泛分布于我国滨海湿地的入侵种^[34],在热带、亚热带地区大量入侵红树林湿地^[35],这形成了红树林凋落物分解的“客场”环境,值得开展相关研究探讨其对红树林凋落物分解的影响。

本研究以闽江口粗芦岛秋茄(*Kandelia obovata*)红树林为研究对象,重点对比分析秋茄凋落物原位分解(主场)及其在毗邻红树林的互花米草湿地(客场)分解过程中,凋落叶C、N、P含量和凋落物层 β -葡萄糖苷酶(β -1,4-glucosidase)(β G)、纤维素水解酶(Cellobiohydrolase)(CBH)、 β -N-乙酰氨基葡萄糖苷酶(β -1,4-N-acetylglucosaminidase)(NAG)和酸性磷酸酶(Acid phosphatase)(AP)四种水解酶活性的动态特征。以期深入了解红树林凋落物分解进程中质量变化及养分可利用状态,并揭示互花米草入侵形成的客场环境对红树林凋落物分解营养元素动态变化及其酶活性的影响。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于福建省连江县粗芦岛塘下村附近的人工种植20年树龄秋茄林(119°38'02"E, 26°08'27"N)(图1),平均海拔4 m。位于闽江河口北岸,年平均气温19.7°C,年平均降水量1346 mm,属于典型半日潮潮汐^[36],由岸向海的方向依次分布着秋茄和外来入侵物种互花米草,两种群落均平行于岸边呈带状分布,群落内均为单一物种,为实验的主客场研究条件提供了天然场地,秋茄群落平均株高为(3.8±1.5) m,胸径(3.7±0.1) cm,冠幅为(0.9±0.1) m,群落密度约23500株/hm²。

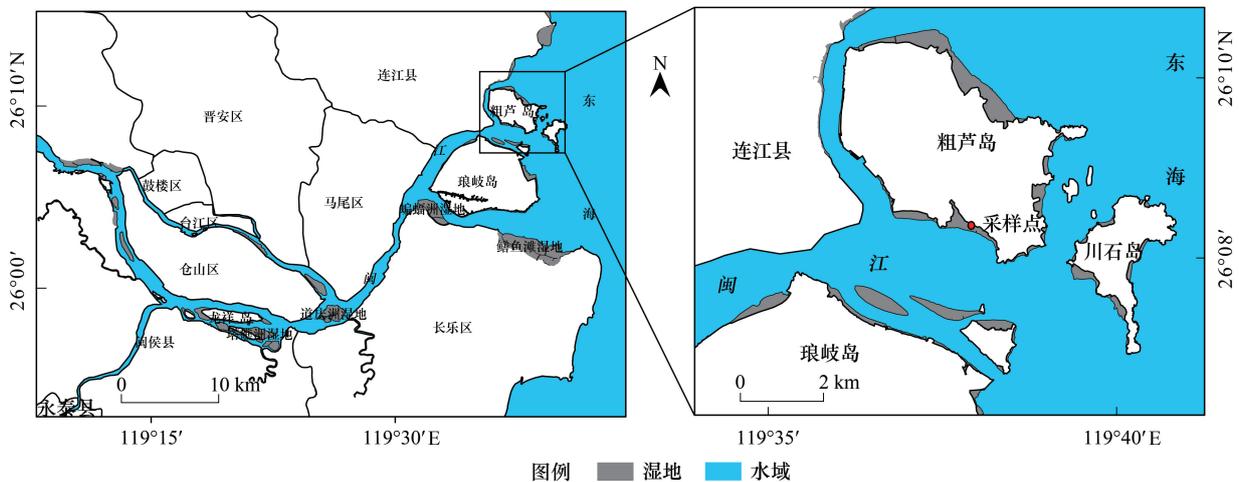


图1 研究区地理位置

Fig.1 Location of the study area

1.2 实验设计

在秋茄占绝对优势的样地(主场生境)的内部选取3个与堤坝平行的凋落物分解袋投放样点(A、B和C),A-B-C三者连线与堤坝平行,为防止人为踩踏,每个采样点布设10 m×10 m的样方并用尼龙绳对边界进行围隔,样方边界间隔1 m依次排开,每个样方中心位置设置1个固定桩,即每个固定桩依次间隔为11 m,投放样品时将分解袋系于固定桩底部,防止遗失。为避开秋茄林与互花米草样地之间的过渡地带,在距离秋茄群落带边缘约10 m的距离,互花米草占绝对优势地段(客场生境)选取3个采样点,分别用a、b和c表示并作为重复,a-b-c三者连线与堤坝平行,并且保持A-a连线、B-b连线和C-c连线分别与堤坝保持垂直分布(图2)。实验样地位于河口潮间带,潮汐为正规半日潮,每日有两次涨潮淹没实验样地,实验期间海水盐度平均为10.6±0.4。

2017年3月,在实验样地小心摘取即将掉落的新鲜黄熟秋茄叶片,立即带回实验室清除表面附着杂物并

用蒸馏水润洗,擦干叶子表面的水分,将叶子混匀。称取鲜重约 20 g 的样品均匀平铺于 20 cm×20 cm 尼龙网分解袋(孔径 1 mm²)并封好^[37]。

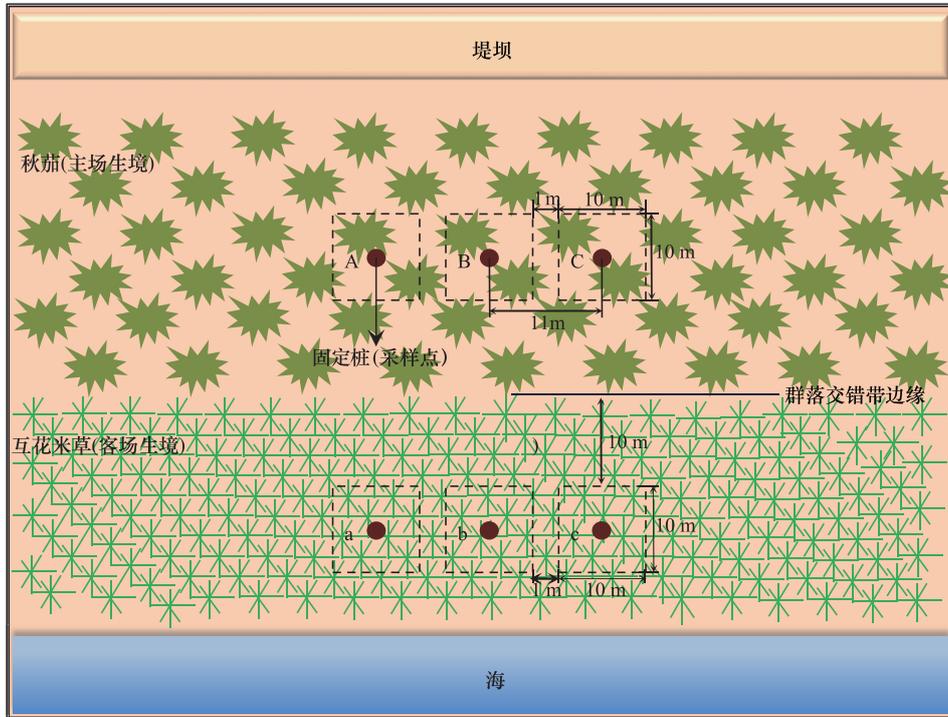


图 2 野外采样实验设计图示

Fig.2 Graphic design of field sampling experiment

初始样品不予投放并直接带回实验室进行相关指标测定,于 2017 年 3 月 30 日投放其他凋落物分解袋样品。在秋茄(主场生境)和互花米草(客场生境)投放样点中用 PVC 管做固定桩,用尼龙绳将分解袋系于固定桩,并将分解袋均匀平铺于土壤表面。每个样点中投放 14 个分解袋(2 个备用),每次分别采集 2 个分解袋,分别用于酶活性与凋落叶自身性质测定,共 6 次野外采样。同时,在秋茄样地和互花米草样地 1 号固定桩基部分别用尼龙绳系一个纽扣式温度记录器(iButton DS1923-F5, Maxim Integrated Products, USA)并与分解袋一同平置于泥地表面记录群落在凋落叶整个分解时期土壤表面的温度,温度记录器放置位置应避免阳光直射,每两小时记录一次土壤温度,并计算分解期各阶段日平均土壤温度(图 3)。

1.3 样品采集与处理

分别在分解袋投放后的第 7 天、第 16 天、第 29 天、第 60 天、第 90 天和第 120 天进行采样。在每个投放样点采集 2 个凋落物分解袋,采集的凋落物分解袋放入自封袋封好,将要测定酶活性的分解袋放入装有冰袋的小冰箱保存防止在运送途中酶的活性受温度影响发生剧烈变化,带回实验室处理。采集样品的同时对每个采样点测定土壤温度和电导率等土壤理化性质指标。

用于测定水解酶活性的样品要保持新鲜,取部分样品剪碎成 1 cm²左右的碎片于 4℃ 冰箱保存用于测定酶活性。其余样品同初始样品一起带回实验室清除表面的泥和杂物,用蒸馏水润洗干净并用纸巾擦拭除去凋落物表面水分,称量,之后于 75℃ 烘箱烘干至恒重用于测定干重、含水率和 C、N、P 元素含量,秋茄凋落叶初始干重、含水率及 C、N、P 含量见表 1。

1.4 测定方法

采样的实时土壤温度和土壤电导率使用 2265FS 便携式电导计(Spectrum Technologies Inc, USA)测定,凋落物总碳(TC)和总氮(TN)使用碳氮元素分析仪(Vario EL III, 德国)测定,凋落物 TP 的测定采用 HClO₄-H₂SO₄消煮后使用连续流动分析仪(SKALAR San++, the Netherlands)测定,凋落物酶活性的测定采用多功能

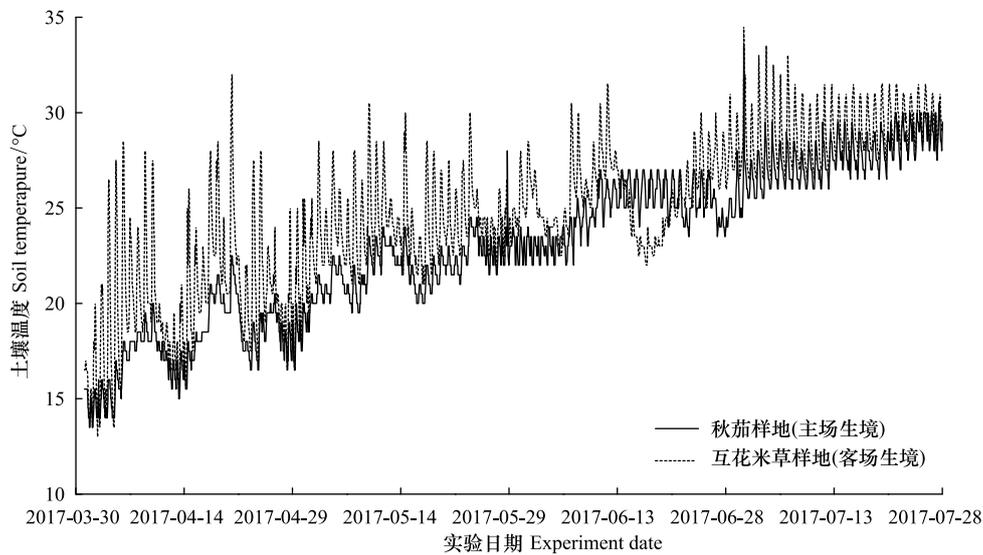


图3 2017年3月30日至2017年7月28日秋茄(主场)和互花米草(客场)两样地土壤表层温度动态

Fig.3 Dynamic changes of soil surface temperature in habitat of *Kandelia obovata* (Local field) and *Spartina alterniflora* Loisel. (Away field) from 2017-3-30 to 2017-7-28

酶标仪(SynergyH4,美国)进行检测。

表1 秋茄凋落叶初始干重、含水率和C、N、P含量(平均值±标准误差, N=3)

Table 1 The initial dry weight, moisture, C, N, P content of leaf litter in *Kandelia obovata* mangroves (Mean±SE, N=3)

物种 Species	初始干重 Initial dry mass/g	含水率 Initial moisture/%	总碳 TC Total carbon/ (g/kg)	总氮 TN Total nitrogen/ (g/kg)	总磷 TP Total phosphorus/ (g/kg)
秋茄 <i>Kandelia obovata</i>	5.5±0.2	0.7±0.0	471.3±6.5	6.6±0.5	1.1±0.2

1.5 数据处理与分析

凋落物叶片分解过程中累计质量损失率^[38]计算如下:

$$W_D = (1 - M_t / M_0) \times 100\% \quad (1)$$

式中, W_D 为 t 时刻凋落叶干物质累计质量损失率(%), M_t 为分解 t 时刻剩余干物质质量(g), M_0 为凋落叶初始时刻干物质质量(g)。

凋落物分解速率常数采用 Olson 的指数衰减模型^[39]来描述,即

$$M_t / M_0 = e^{-kt} \quad (2)$$

式中, k 为分解速率常数(d^{-1}), M_t 和 M_0 与(1)式意义相同, t 为分解时间(d)。

采用 Excel 2013 对原始数据进行处理, Origin 9.0 软件进行绘图。利用 SPASS 20.0 中成对样本 T 检验 (Paired-Samples T) 比较整个分解期间主客场之间凋落物叶片含水率和土壤环境因子的差异性特征; 重复测量方差分析研究主客场生境和分解时间及其交互作用下调落叶累计质量损失率、分解速率和 C、N、P 含量及其化学计量的差异; 利用单因素方差分析比较主客场生境之间和不同分解阶段水解酶活性的差异; 凋落物叶片累计质量损失率、分解速率和酶活性及其影响因素的相关性采用 Pearson 相关性分析法进行分析。图中误差均为标准误差 (Mean±SE)。

2 结果与分析

2.1 凋落物分解过程中凋落叶性质与环境因子变化特征

从表 2 可以看出, 秋茄凋落叶整个分解过程中, 主场生境和客场生境凋落叶含水率无显著性差异 ($P >$

0.05), 客场生境土壤温度显著高于主场生境 ($P < 0.05$), 主场生境土壤电导率显著高于客场生境 ($P < 0.05$)。

表 2 分解过程中主客场生境下调落叶含水率与土壤环境因子特征 ($N=18$)

Table 2 Leaf litter moisture and soil environmental factors during decomposition of local field and away field ($N=18$)

处理 Treatment	凋落叶含水率 Leaf litter moisture/%	土壤温度 Soil temperature/°C	土壤电导率 Soil electrical conductivity/ (mS/cm)
主场生境 Local field	74.6±1.8A	22.3±1.2B	5.0±0.6A
客场生境 Away field	71.4±1.7A	24.0±0.9A	3.6±0.5B

不同大写字母表示相同指标不同生境条件下差异显著 ($P < 0.05$)

2.2 凋落物叶片分解过程中累计质量损失率及分解速率特征

由图 4 可知, 整个分解期内, 主场生境和客场生境秋茄凋落叶质量损失率差异性显著 ($P < 0.05$), 半分解期分别为 ($t_{0.5} = 80.35d$) 和 ($t_{0.5} = 95.33d$) (表 3), 且累计质量损失率和分解速率均随着分解时间的变化表现出显著性差异 ($P < 0.01$), 但主客场条件与分解时间的交互作用对二者影响未达到显著性水平 ($P > 0.05$)。

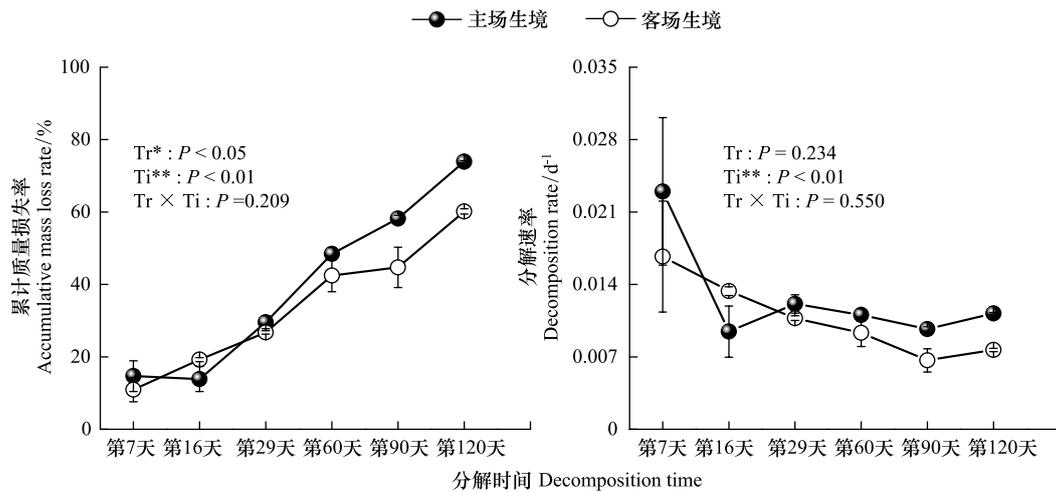


图 4 秋茄凋落物叶片在主客场生境下的累计质量损失与分解速率 ($N=3$)

Fig.4 Accumulative mass loss and decomposition rate of leaf litter at habitat of local field and away field ($N=3$)

图中字母缩写表示如下, Tr: 处理(主场和客场)的影响 Effect of treatment; Ti: 分解时间影响 Time effect; $Tr \times Ti$: 时间和处理交互作用影响 The combination effect of time and treatment; * significant at the level of $P = 0.05$; ** significant at the level of $P = 0.01$

表 3 凋落叶累计质量损失率 (y) 的自然对数与分解天数 (t) 的回归方程及相应参数

Table 3 Equations and parameters of natural logarithm of leaf litter accumulative mass loss (y) regressed on decomposition days (t)

处理 Treatment	方程 Equations	R^2	P	$t_{0.5}$
主场生境 Local field	$\ln(y) = 2.787 + 0.014t$	0.870	$P < 0.001$	80.35
客场生境 Away field	$\ln(y) = 2.482 + 0.015t$	0.714	$P < 0.001$	95.33

2.3 凋落物分解过程中 C、N、P 含量及化学计量比特征

由图 5 可知, 整个分解过程期间, 主客场生境下 C、N、P 含量及化学计量比都随分解时间变化表现出显著性差异 ($P < 0.01$), 但主客场生境及其与时间的交互作用对 C、N、P 含量及化学计量比的影响均不显著 ($P > 0.05$)。秋茄凋落叶 TC 含量呈先升高后降低的趋势, 主客场 TC 含量最高值均出现在分解的第 16 天, 分别为 (507.4 ± 1.1) g/kg 和 (496.5 ± 1.5) g/kg, 主场生境 TN 含量呈不断升高的趋势, 最高值出现在第 120 天为 (12.8 ± 0.2) g/kg, 客场生境 TN 含量呈波动上升的趋势最高值出现在第 90 天为 (12.1 ± 0.0) g/kg。TP 含量呈先下降后升高的趋势, 主客场 TP 含量最低值均出现在分解的第 29 天, 分别为 (0.6 ± 0.1) g/kg 和 (0.5 ± 0.0)

g/kg。主客场生境秋茄凋落叶 C/N 随分解时间显著降低 ($P < 0.01$), C/P 和 N/P 总体上呈先升高后降低的趋势。

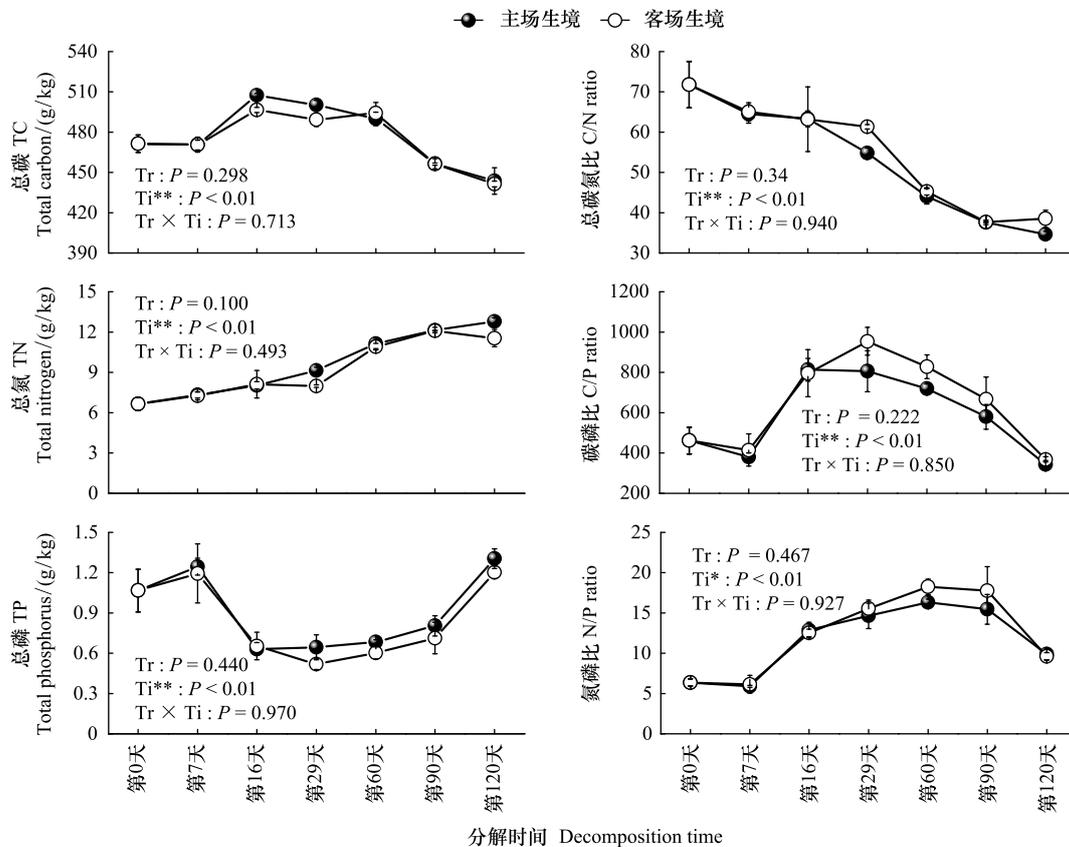


图 5 主客场环境条件下秋茄凋落物叶片分解过程中总碳 (TC)、总氮 (TN)、总磷 (TP) 含量及其化学计量比的变化 (平均值 \pm 标准误差, $N = 3$)

Fig.5 Changes of total carbon (TC), total nitrogen (TN) and total phosphorus (TP) contents and stoichiometry during the leaf decomposition of *Kandelia obovata* at habitat of local field and away field (mean \pm SE, $N = 3$)

2.4 凋落物分解过程中水解酶活性特征

由图 6 可知,整个分解过程期间,除了 NAG 在第 60 天的活性客场显著高于主场 ($P < 0.05$),其他时间四种酶活性主客场之间均无显著性差异 ($P > 0.05$)。主客场生境下, β G 活性在第 60 天达到最高值,除第 90 天以外,均显著高于其他时间 ($P < 0.05$) 分别为 (61.8 ± 10.5) $\text{nmol h}^{-1} \text{g}^{-1}$ 和 (121.3 ± 25.4) $\text{nmol h}^{-1} \text{g}^{-1}$; 第 60 天 NAG 活性均显著高于其他时间 ($P < 0.05$) 分别为 (30.9 ± 6.0) $\text{nmol h}^{-1} \text{g}^{-1}$ 和 (67.4 ± 10.5) $\text{nmol h}^{-1} \text{g}^{-1}$ 。主场生境下,第 120 天 AP 活性最高,除第 60 和 90 天外,显著高于其他时间 ($P < 0.05$) 为 (78.2 ± 24.7) $\text{nmol h}^{-1} \text{g}^{-1}$ 。客场生境下,AP 活性在第 60 天最高,除第 120 天以外,显著高于其他时间 ($P < 0.05$) 为 (89.0 ± 31.5) $\text{nmol h}^{-1} \text{g}^{-1}$, CBH 酶活性在第 120 天显著低于其他时间 ($P < 0.05$) 为 (2.5 ± 0.9) $\text{nmol h}^{-1} \text{g}^{-1}$ 。

2.5 凋落叶分解及其影响因子的相关性分析

由表 4 可知,秋茄凋落叶累计质量损失率与 AP、TC、C/N 呈显著性负相关关系 ($P < 0.01$),与凋落叶含水率显著负相关 ($P < 0.05$),与 TN 和土壤温度显著正相关 ($P < 0.01$),与 N/P 和土壤电导率呈显著正相关关系 ($P < 0.05$)。分解速率与 TN、N/P 和土壤温度显著负相关 ($P < 0.01$),与 β G 显著负相关 ($P < 0.05$),与 C/N 显著性正相关 ($P < 0.01$),与 TP 呈显著正相关关系 ($P < 0.05$)。

2.6 水解酶活性与凋落叶 C、N、P 含量特征的相关性分析

由表 5 可知, β G 与 N/P 具有显著正相关关系 ($P < 0.01$),与土壤电导率呈显著负相关关系 ($P < 0.05$),AP

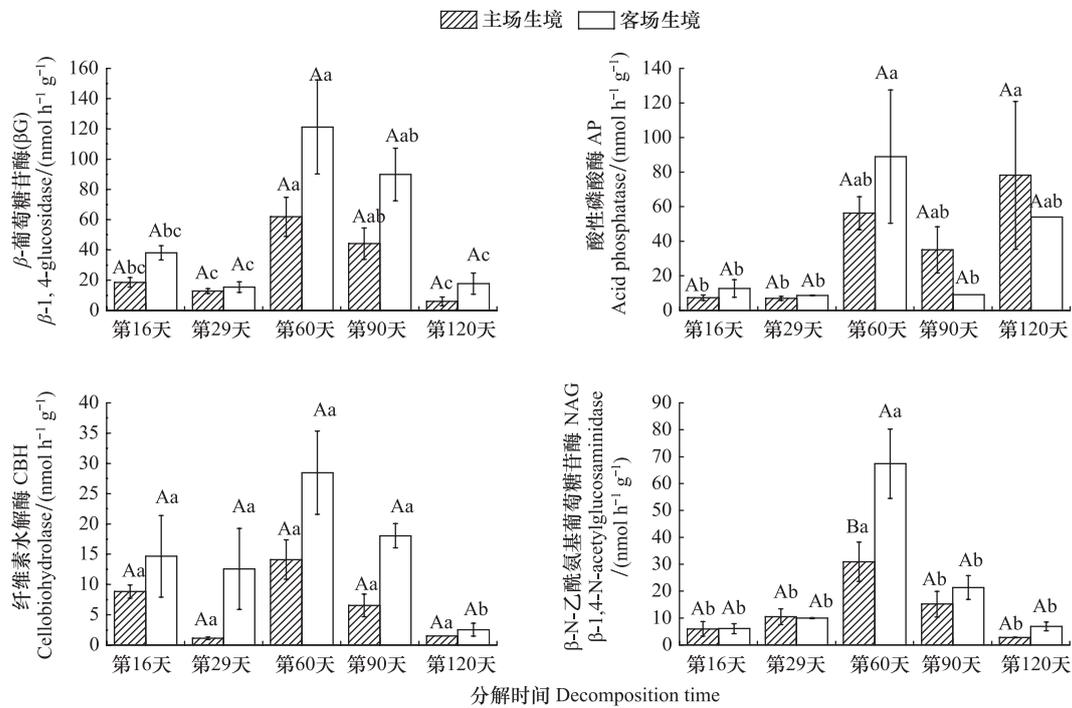


图 6 四种水解酶活性动态变化(平均值±标准误差, $N=3$)

Fig.6 Dynamic changes of four hydrolase activities (mean±SE, $N=3$)

不同大写字母表示同一时间秋茄凋落物叶片在不同生境下水解酶活性差异显著($P<0.05$),不同小写字母表示同一生境条件下秋茄凋落物叶片在不同时间水解酶活性差异显著($P<0.05$)

与 C/N 呈显著负相关($P<0.01$)、与 TC 显著负相关($P<0.05$)、与 TN 和土壤温度具有显著正相关关系($P<0.01$)、与 TP 显著正相关($P<0.05$),CBH 与 TC 呈显著正相关关系($P<0.05$)、与土壤电导率显著负相关($P<0.05$);NAG 与 N/P 呈现显著正相关关系($P<0.01$)。

表 4 凋落叶累计质量损失和分解速率及其影响因子相关性分析

Table 4 Correlation analysis of leaf litter accumulative mass loss rate and decomposition rate with its impact factors

因子 Parameters	累计质量损失率 Cumulative mass loss rate	分解速率 Decomposition rate
β-葡萄糖苷酶(βG) β-1,4-glucosidase	-0.031	-0.406 *
酸性磷酸酶(AP) Acid phosphatase	-0.503 **	-0.106
纤维素水解酶(CBH) Cellobiohydrolase	-0.321	-0.175
β-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶(NAG) β-1,4-N-acetylglucosaminidase	0.019	-0.278
凋落叶总碳含量(TC) Litter total carbon content	-0.596 **	0.072
凋落叶总氮含量(TN) Litter total nitrogen content	0.914 **	-0.450 **
凋落叶总磷含量(TP) Litter total phosphorus content	0.16	0.316 *
凋落叶碳氮比(C/N) Carbon/nitrogen ratio	-0.913 **	0.402 **
凋落叶碳磷比(C/P) Carbon/phosphorus ratio	-0.266	-0.265
凋落叶氮磷比(N/P) Nitrogen /phosphorus ratio	0.288 *	-0.488 **
土壤温度 Soil temperature	0.874 **	-0.468 **
土壤电导率 Soil electrical conductivity	0.364 *	0.036
凋落叶含水率 Leaf litter moisture	-0.288 *	0.271

$N=15$, * 在 $P<0.05$ 水平(双侧)上显著相关, ** 在 $P<0.01$ 水平(双侧)上显著相关

表 5 秋茄凋落叶片水解酶活性及其影响因子的相关性分析

Table 5 Correlation analysis of hydrolytic enzyme activities with its impact factors

因子 Parameters	β -葡萄糖苷酶 (β G) β -1,4-glucosidase	酸性磷酸酶 (AP) Acid phosphatase	纤维素水解酶 (CBH) Cellobiohydrolase	β -N-乙酰氨基 葡萄糖苷酶(NAG) β -1,4-N- acetylglucosaminidase
凋落叶总碳含量(TC) Litter total carbon content	0.037	-0.308 *	0.321 *	0.174
凋落叶总氮含量(TN) Litter total nitrogen content	0.237	0.483 **	-0.005	0.173
凋落叶总磷含量(TP) Litter total phosphorus content	-0.265	0.421 *	-0.242	-0.297
凋落叶碳氮比(C/N) Carbon/nitrogen ratio	-0.222	-0.465 **	0.006	-0.162
凋落叶碳磷比(C/P) Carbon/phosphorus ratio	0.123	-0.380 *	0.125	0.218
凋落叶氮磷比(N/P) Nitrogen/phosphorus ratio	0.481 **	-0.09	0.242	0.523 **
土壤温度 Soil temperature	0.113	0.532 **	-0.201	0.043
土壤电导率 Soil electrical conductivity	-0.418 *	0.302	-0.396 *	-0.288

$N=15$, * 在 $P<0.05$ 水平(双侧)上显著相关, ** 在 $P<0.01$ 水平(双侧)上显著相关

3 讨论

3.1 凋落叶分解的影响因素

本研究中凋落物分解速率随分解的进行显著减慢($P<0.05$),这与以往研究结果相一致^[40],这是因为分解初期,易分解的有机物质被微生物吸收利用后,不易被分解的大分子有机质相对增加^[41],而随着分解的进行,凋落物量也会减少,使得酶促反应的底物减少,分解速率也逐渐减慢^[42],也有研究发现凋落物中的木质素等难分解物质会阻碍酶作用于底物,影响酶促反应的发生,从而导致凋落物分解速率减慢^[43],凋落物在分解过程中除了将养分归还于土壤,也会产生影响凋落物酶活性的次生代谢产物而抑制凋落物水解酶的活性,从而降低凋落物分解速率^[44],对热带森林酶活性与凋落物分解之间的关系研究发现,酶活性能解释凋落物分解速率变异的 35%,但由于影响酶活性的因素较多,因此酶活性对凋落物分解速率的影响也可能并非是直接的^[45-46]。此外由于红树林湿地周期性的潮汐涨落会加速凋落物的淋溶过程,在分解前期加剧了凋落叶可溶性物质的损失,而物理分解也会导致凋落叶的分解进程加快^[47],野外环境状况复杂多变,不乏偶然性因素对个别分解袋中凋落叶分解造成影响,不同分解袋中凋落叶的性质的差异也可能对实验造成影响,这些因素都可能是导致主场生境下第 16 天的累计质量损失率低于第 7 天的原因,但这并不能影响主客场生境下凋落物分解累计质量损失率变化的总体趋势。影响凋落物分解速率的原因复杂多样,因此对于影响红树林凋落物的分解还有待于更深入的研究。酸性磷酸酶活性在分解前期发挥着主要作用,与累计质量损失率呈显著负相关关系^[48-49],与本研究结果相同(表 4),这是由于凋落物中 P 含量相对于 C、N 含量很低,微生物需要合成大量的酸性磷酸酶来获取自身所需要的 P 元素以维持分解的进行^[46]。

本研究结果表明,凋落物 C/N 与累计质量损失率呈显著负相关关系($P<0.01$),与分解速率呈显著正相关关系($P<0.01$),以往研究结果表明随着凋落物的分解,C/N 逐渐降低,难分解的物质相对增加,分解速率减慢^[50],这与本研究结论相同(图 4,图 5)。凋落物 P 含量是影响凋落物分解速率的重要营养元素,但有关方面的研究较为少见^[51-52],本研究发现凋落物 P 含量与分解速率具有显著正相关关系($P<0.05$),这可能由于 P 含量的升高为酸性磷酸酶提供了更多的底物,使其活性增强,加快了分解速率,有关红树林凋落物 P 含量对分解速率的影响机制有待于进一步研究。在凋落物分解过程中,凋落物叶片累计质量损失率与 N、P 浓度一般存在正相关关系,这是由于凋落物质量损失速度比营养释放速度快^[53],这与本研究结果一致。多数研究表明

凋落物分解速率与凋落物初始 N 含量呈正相关、与初始 C/N 呈负相关关系^[54-55],而本研究中,随着分解的进行难分解物质相对增多,分解速率逐渐降低,而凋落物淋溶等物理破碎作用快于凋落叶营养释放的速度,因此 N 含量逐渐升高,C/N 呈现降低的趋势。

以往研究表明凋落物在主场生境的分解往往快于客场生境^[21-24],这与本研究结果相一致。造成这种主客场效应的差别可能与淋溶作用相关,秋茄凋落叶整个分解过程中,主场生境下的土壤温度显著低于客场生境($P<0.05$) (表 2),秋茄环境中植物郁蔽程度高,土壤温度较低,凋落物叶片水分蒸发慢,淋溶作用较强,而互花米草样地,植物株高较矮,土壤温度较高,凋落物叶片水分蒸发较快,淋溶作用减弱,这可能是造成主场生境凋落叶质量损失率显著高于客场生境($P<0.05$)的原因。温度通过影响凋落物酶的活性进而影响凋落物的分解,温度升高可提升酶的活性,加快分解速率^[56],但本研究发现秋茄凋落叶分解速率与土壤温度呈负相关关系($P<0.01$),这可能与食碎屑的小型无脊椎动物的数量和种类有关^[57]。

为了更深入探讨主场效应对凋落物分解的影响,本研究以电导率表征盐度^[58],探讨土壤电导率对凋落物分解的影响。结果表明,主场生境下的土壤电导率显著大于客场($P<0.05$) (表 2),但土壤电导率与分解速率不具有显著性相关关系($P>0.05$) (表 4),说明本研究中主客场土壤电导率的差异不是造成主客场分解速率的差异的原因。以往研究表明盐度与凋落物分解速率呈负相关关系,高盐度会抑制微生物和水解酶的活性,导致分解速率变慢^[59],这与本研究结果不同,可能由于野外环境下红树林凋落物分解速率受到多种因素的综合作用,单一的影响因素并不足以揭示其分解机制,因此有关盐度对红树林凋落物分解的影响机制还需进一步进行定量研究。

3.2 凋落叶酶活性的影响因素

水解酶是凋落物分解的重要参与者,随着凋落物的分解进程,分解底物发生变化,凋落物酶得活性也会随之发生变化^[44]。Keeler 等^[43]研究表明凋落物中 N 含量的增加会提高 CBH 的活性,有利于高纤维素凋落物的分解,这与本研究结果一致,分解前期的第 0—60 天之间,随着凋落物叶片 N 含量的增加,CBH 的活性也有所提高,凋落物酶活性也会受到底物的影响,纤维素酶活性一般在分解中期活性最高^[60],本研究中分解的第 60 天 CBH 活性最高,CBH 主要在分解前中期发挥作用,随着天然大分子纤维素的水解消耗,底物数量减少,其活性也随之降低^[48]。本研究结果表明,凋落物 TC 含量与 CBH 呈显著正相关关系($P<0.05$) (表 5),相关研究表明纤维素酶会受到 C 含量的限制^[16],在凋落物分解初期,可溶性含 C 物质含量较高,首先被分解,在分解中期可溶性物质被分解完全,纤维素等多糖类含 C 物质相对增加,也会导致纤维素酶活性的提高^[61],这与本研究结果一致。

多数研究结果表明氮沉降可以提高土壤 AP 活性^[62-63],对比土壤 AP 活性与土壤碳氮含量的密切关系,本研究发现,AP 的活性与凋落叶 TN 含量存在显著正相关关系($P<0.05$),与 C/N 呈现显著负相关关系($P<0.05$),这与上述研究结果一致。本研究结果表明 AP 活性与凋落叶 P 含量具有显著正相关关系($P<0.05$),这是因为凋落物中 P 含量的提高促使微生物合成更多的磷酸酶来维持分解的进行^[45]。

凋落物分解过程酶活性的变化跟凋落物自身化学组成有关^[14,64]。有研究表明,凋落物分解前期, βG 活性主要受凋落物 N、P 含量的影响显著,随着 N 的可利用程度而随之提高^[15,65]。本研究中 βG 与 N/P 呈现显著正相关关系($P<0.05$),这与上述研究结果相似。

酶活性常常受到温度、水分等环境因子的影响^[14,66-67]。Criquet^[67-68]等人对橡树凋落物分解过程的磷酸酶活性的年动态、变化规律及其受生物和非生物因素控制的机制进行了研究,结果表明降雨量是控制许多酶产量和活性的最重要因素,AP 的活性与凋落物的含水率有关。也有研究发现,土壤含水率与 AP 活性呈显著的正相关关系^[69]。对比土壤含水率与 AP 的活性关系,本研究发现 AP 的活性与凋落物叶片含水率关系并不显著($P>0.05$),但与土壤温度有显著正相关关系($P<0.01$),说明本研究中土壤温度的差异相对于叶片含水率对 AP 的活性起主导作用。本研究发现土壤电导率与 βG 和 CBH 均具有显著负相关关系($P<0.05$),较高的盐度会抑制水解酶的活性^[59],但盐度和温度控制条件下红树林凋落物酶活性的影响机制仍需进一步研究。

4 结论

秋茄(主场)与互花米草(客场)生境条件的差异对秋茄凋落叶累计质量损失率影响显著,影响秋茄凋落叶分解的因素有分解过程中水解酶活性、凋落叶自身元素动态的变化以及土壤环境因子;主客场条件下,凋落叶的累计质量损失率及分解速率均随分解时间的变化表现出显著性差异。主客场生境对比下,水解酶活性、凋落叶碳、氮、磷含量及其化学计量比无显著性差异,但随着分解的进行均呈现出显著性差异;水解酶活性与凋落叶元素含量及土壤环境因子之间具有显著相关关系。

参考文献 (References):

- [1] Alongi D M. Carbon sequestration in mangrove forests. *Carbon Management*, 2012, 3(3): 313-322.
- [2] Liu X, Xiong Y M, Liao B W. Relative contributions of leaf litter and fine roots to soil organic matter accumulation in mangrove forests. *Plant and Soil*, 2017, 421(1/2): 493-503.
- [3] Chanda A, Akhand A, Manna S, Das S, Mukhopadhyay A, Das I, Hazra S, Choudhury S B, Rao K H, Dadhwal V K. Mangrove associates versus true mangroves: a comparative analysis of leaf litter decomposition in Sundarban. *Wetlands Ecology and Management*, 2016, 24(3): 293-315.
- [4] Numbere A O, Camilo G R. Mangrove leaf litter decomposition under mangrove forest stands with different levels of pollution in the Niger River Delta, Nigeria. *African Journal of Ecology*, 2017, 55(2): 162-167.
- [5] Hegazy A K. Perspectives on survival, phenology, litter fall and decomposition, and caloric content of *Avicennia marina* in the Arabian Gulf region. *Journal of Arid Environments*, 1998, 40(4): 417-429.
- [6] Silva C A R, Lacerda L D, Ovalle A R, Rezende C E. The dynamics of heavy metals through litterfall and decomposition in a red mangrove forest. *Mangroves and Salt Marshes*, 1998, 2(3): 149-157.
- [7] Fernando S M C, Bandeira S O. Litter fall and decomposition of mangrove species *Avicennia marina* and *Rhizophora mucronata* in Maputo Bay, Mozambique. *Western Indian Ocean Journal of Marine Science*, 2009, 8(2): 173-183.
- [8] Lima R G, Colpo K D. Leaf-litter decomposition of the mangrove species *Avicennia schaueriana*, *Laguncularia racemosa* and *Rhizophora mangle*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2014, 94(2): 233-239.
- [9] Keuskamp J A, Hefting M M, Dingemans B J J, Verhoeven J T A, Feller I C. Effects of nutrient enrichment on mangrove leaf litter decomposition. *Science of the Total Environment*, 2015, 508: 402-410.
- [10] Ramos E Silva C A, Oliveira S R, Rêgo R D P, Mozeto A A. Dynamics of phosphorus and nitrogen through litterfall and decomposition in a tropical mangrove forest. *Marine Environmental Research*, 2007, 64(4): 524-534.
- [11] Dick T M, Osunkoya O O. Influence of tidal restriction floodgates on decomposition of mangrove litter. *Aquatic Botany*, 2000, 68(3): 273-280.
- [12] Caldwell B A. Enzyme activities as a component of soil biodiversity: a review. *Pedobiologia*, 2005, 49(6): 637-644.
- [13] Kshatriya S, Sharma G D, Mishra R R. Enzyme activities related to litter decomposition in forests of different age and altitude in North East India. *Soil Biology and Biochemistry*, 1992, 24(3): 265-270.
- [14] Fioretto A, Papa S, Curcio E, Sorrentino G, Fuggi A. Enzyme dynamics on decomposing leaf litter of *Cistus incanus* and *Myrtus communis* in a Mediterranean ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry*, 2000, 32(13): 1847-1855.
- [15] 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.
- [16] 杨洋, 王继富, 张心昱, 李丹丹, 王辉民, 陈伏生, 孙晓敏, 温学发. 凋落物和林下植被对杉木林土壤碳氮水解酶活性的影响机制. *生态学报*, 2016, 36(24): 8102-8110.
- [17] 陈亚梅, 和润莲, 刘洋, 张健, 邓长春, 宋小艳, 杨林, 刘军伟. 川西高山林线交错带凋落叶分解初期转化酶特征. *生态学报*, 2016, 36(13): 4099-4108.
- [18] Sinsabaugh R L, Hill B H, Shah J J F. Coenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment. *Nature*, 2009, 462(7274): 795-798.
- [19] Luo L, Meng H, Wu R N, Gu J D. Impact of nitrogen pollution/deposition on extracellular enzyme activity, microbial abundance and carbon storage in coastal mangrove sediment. *Chemosphere*, 2017, 177: 275-283.
- [20] Wang C Y, Lü Y N, Wang L, Liu X Y, Tian X J. Insights into seasonal variation of litter decomposition and related soil degradative enzyme activities in subtropical forest in China. *Journal of Forestry Research*, 2013, 24(4): 683-689.
- [21] Ayres E, Steltzer H, Berg S, Wall D H. Soil biota accelerate decomposition in high-elevation forests by specializing in the breakdown of litter

- produced by the plant species above them. *Journal of Ecology*, 2009, 97(5): 901-912.
- [22] Gholz H L, Wedin D A, Smitherman S M, Harmon M E, Parton W J. Long-term dynamics of pine and hardwood litter in contrasting environments: toward a global model of decomposition. *Global Change Biology*, 2000, 6(7): 751-765.
- [23] Vivanco L, Austin A T. Tree species identity alters forest litter decomposition through long-term plant and soil interactions in Patagonia, Argentina. *Journal of Ecology*, 2008, 96(4): 727-736.
- [24] Strickland M S, Osburn E, Lauber C, Fierer N, Bradford M A. Litter quality is in the eye of the beholder: initial decomposition rates as a function of inoculum characteristics. *Functional Ecology*, 2009, 23(3): 627-636.
- [25] Yu Z P, Huang Z Q, Wang M H, Liu R Q, Zheng L J, Wan X H, Hu Z H, Davis M R, Lin T C. Nitrogen addition enhances home-field advantage during litter decomposition in subtropical forest plantations. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 90: 188-196.
- [26] Liao C Z, Luo Y Q, Fang C M, Chen J K, Li B. Litter pool sizes, decomposition, and nitrogen dynamics in *Spartina alterniflora*-invaded and native coastal marshlands of the Yangtze Estuary. *Oecologia*, 2008, 156(3): 589-600.
- [27] Ashton I W, Hyatt L A, Howe K M, Gurevitch J, Lerdau M T. Invasive species accelerate decomposition and litter nitrogen loss in a mixed deciduous forest. *Ecological Applications*, 2005, 15(4): 1263-1272.
- [28] Rothstein D E, Vitousek P M, Simmons B L. An exotic tree alters decomposition and nutrient cycling in a Hawaiian montane forest. *Ecosystems*, 2004, 7(8): 805-814.
- [29] Grosholz E. Ecological and evolutionary consequences of coastal invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 2002, 17(1): 22-27.
- [30] Zedler J B, Kercher S. Causes and consequences of invasive plants in wetlands: opportunities, opportunists, and outcomes. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2004, 23(5): 431-452.
- [31] Zhou H. Effects of leaf litter addition on meiofaunal colonization of azoic sediments in a subtropical mangrove in Hong Kong. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2001, 256(1): 99-121.
- [32] Fourqurean J W, Schrlau J E. Changes in nutrient content and stable isotope ratios of C and N during decomposition of seagrasses and mangrove leaves along a nutrient availability gradient in Florida Bay, USA. *Chemistry and Ecology*, 2003, 19(5): 373-390.
- [33] 陈卉. 中国两种亚热带红树林生态系统的碳固定、凋落物分解及其同化过程[D]. 厦门: 厦门大学, 2013.
- [34] Lu J B, Zhang Y. Spatial distribution of an invasive plant *Spartina alterniflora* and its potential as biofuels in China. *Ecological Engineering*, 2013, 52: 175-181.
- [35] Zhang Y H, Huang G M, Wang W Q, Chen L Z, Lin G H. Interactions between mangroves and exotic *Spartina* in an anthropogenically disturbed estuary in southern China. *Ecology*, 2012, 93(3): 588-597.
- [36] 郑彩红, 曾从盛, 陈志强, 林茂昌. 闽江河口区湿地景观格局演变研究. *湿地科学*, 2006, 4(1): 29-35.
- [37] Ramos E, Silva C A, Da Silva A P, De Oliveira S R. Concentration, stock and transport rate of heavy metals in a tropical red mangrove, Natal, Brazil. *Marine Chemistry*, 2006, 99(1/4): 2-11.
- [38] 邓仁菊, 杨万勤, 冯瑞芳, 胡建利, 秦嘉励, 熊雪晶. 季节性冻融期间亚高山森林凋落物的质量损失及元素释放. *生态学报*, 2009, 29(10): 5730-5735.
- [39] Olson J S. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 1963, 44(2): 322-331.
- [40] 季晓燕, 江洪, 洪江华, 马元丹. 亚热带3种树种凋落叶厚度对其分解速率及酶活性的影响. *生态学报*, 2013, 33(6): 1731-1739.
- [41] López E S, Pardo I, Felpeto N. Seasonal differences in green leaf breakdown and nutrient content of deciduous and evergreen tree species and grass in a granitic headwater stream. *Hydrobiologia*, 2001, 464(1/3): 51-61.
- [42] 王光军, 田大伦, 闫文德, 朱凡, 李树战. 去除和添加凋落物对枫香(*Liquidambar formosana*)和樟树(*Cinnamomum camphora*)林土壤呼吸的影响. *生态学报*, 2009, 29(2): 643-652.
- [43] Allison S D, Vitousek P M. Extracellular enzyme activities and carbon chemistry as drivers of tropical plant litter decomposition. *Biotropica*, 2010, 36(3): 285-296.
- [44] 葛晓敏, 吴麟, 唐罗忠. 森林凋落物分解与酶的相互关系研究进展. *世界林业研究*, 2013, 26(1): 43-47.
- [45] Sinsabaugh R L, Moorhead D L. Resource allocation to extracellular enzyme production: a model for nitrogen and phosphorus control of litter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, 1994, 26(10): 1305-1311.
- [46] 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.
- [47] Graça M A S, Bärlocher F, Gessner M O. *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide*. Dordrecht: Springer, 2005: 604-604.
- [48] 宋影, 严海元, 周倩, 辜夕容, 申鸿. 缙云山马尾松与榿树叶凋落物单独及混合分解过程中的微生物与酶活性动态//第十届中国林业青年学术论坛论文集. 南京: 中国林学会, 2012: 1-8.
- [49] 宋影, 辜夕容, 严海元, 毛文韬, 吴雪莲, 万宇轩. 中亚热带马尾松林凋落物分解过程中的微生物与酶活性动态. *环境科学*, 2014, 35

- (3): 1151-1158.
- [50] Aerts R. Nitrogen partitioning between resorption and decomposition pathways: a trade-off between nitrogen use efficiency and litter decomposability? *Oikos*, 1997, 80(3): 603-606.
- [51] Vitousek P M, Turner D R, Parton W J, Sanford R L. Litter decomposition on the Mauna Loa environmental matrix, Hawai'i: patterns, mechanisms, and models. *Ecology*, 1994, 75(2): 418-429.
- [52] 李雪峰, 韩士杰, 郭忠玲, 郑兴波, 宋国正, 李考学. 红松阔叶林内凋落物表层与底层红松枝叶的分解动态. *北京林业大学学报*, 2006, 28(3): 8-13.
- [53] 李志安, 邹碧, 丁永祯, 曹裕松. 森林凋落物分解重要影响因子及其研究进展. *生态学杂志*, 2004, 23(6): 77-83.
- [54] 赵月彩, 杨玉盛, 陈光水, 钟羨芳. 福建万木林自然保护区米楮和杉木凋落叶混合分解研究. *亚热带资源与环境学报*, 2009, 4(2): 53-59.
- [55] Sariyildiz T, Anderson J M. Interactions between litter quality, decomposition and soil fertility: a laboratory study. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, 35(3): 391-399.
- [56] 宋新章, 江洪, 张慧玲, 余树全, 周国模, 马元丹, Chang S X. 全球环境变化对森林凋落物分解的影响. *生态学报*, 2008, 28(9): 4414-4423.
- [57] Gantes P, Marano A V, Rigacci L. Changes in the decomposition process associated with the invasion of *Gleditsia triacanthos* (honey locust) in pampean streams (Buenos Aires, Argentina). *Journal of Freshwater Ecology*, 2011, 26(4): 481-494.
- [58] 谭立山, 杨平, 何露露, 黄佳芳, 胡智强, 仝川. 闽江口短叶荇菜+芦苇沼泽湿地大、小潮日土壤间隙水溶解性 CH_4 与 CO_2 浓度日动态. *环境科学*, 2017, 38(1): 52-59.
- [59] Rejmánková E, Houdková K. Wetland plant decomposition under different nutrient conditions: what is more important, litter quality or site quality?. *Biogeochemistry*, 2006, 80(3): 245-262.
- [60] Fioretto A, Papa S, Pellegrino A, Fuggi A. Decomposition dynamics of *Myrtus communis* and *Quercus ilex* leaf litter: Mass loss, microbial activity and quality change. *Applied Soil Ecology*, 2007, 36(1): 32-40.
- [61] Alarcón-Gutiérrez E, Floch C, Ziarelli F, Albrecht R, Le Petit J, Augur C, Criquet S. Characterization of a Mediterranean litter by ^{13}C CPMAS NMR: relationships between litter depth, enzyme activities and temperature. *European Journal of Soil Science*, 2010, 59(3): 486-495.
- [62] Enowashu E, Poll C, Lamersdorf N, Kandeler E. Microbial biomass and enzyme activities under reduced nitrogen deposition in a spruce forest soil. *Applied Soil Ecology*, 2009, 43(1): 11-21.
- [63] Saiya-Cork K R, Sinsabaugh R L, Zak D R. The effects of long term nitrogen deposition on extracellular enzyme activity in an *Acer saccharum* forest soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, 34(9): 1309-1315.
- [64] Wittmann C, Kähkönen M A, Ilvesniemi H, Kurola J, Salkinoja-Salonen M S. Areal activities and stratification of hydrolytic enzymes involved in the biochemical cycles of carbon, nitrogen, sulphur and phosphorus in podsolized boreal forest soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36(3): 425-433.
- [65] 王晖, 莫江明, 薛璟花, 方运霆, 李炯. 氮沉降增加对森林凋落物分解酶活性的影响. *热带亚热带植物学报*, 2006, 14(6): 539-546.
- [66] Baldrian P, Větrovský T, Cajthaml T, Dobiášová P, Petránková M, Šnajdr J, Eichlerová I. Estimation of fungal biomass in forest litter and soil. *Fungal Ecology*, 2013, 6(1): 1-11.
- [67] Criquet S, Ferre E, Farnet A M, Le Petit J. Annual dynamics of phosphatase activities in an evergreen oak litter: influence of biotic and abiotic factors. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36(7): 1111-1118.
- [68] Criquet S, Tagger S, Vogt G, Le Petit J. Endoglucanase and β -glycosidase activities in an evergreen oak litter: annual variation and regulating factors. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, 34(8): 1111-1120.
- [69] Keeler B L, Hobbie S E, Kellogg L E. Effects of long-term nitrogen addition on microbial enzyme activity in eight forested and grassland sites: implications for litter and soil organic matter decomposition. *Ecosystems*, 2009, 12(1): 1-15.