马尾松与3种阔叶树混合凋落叶分解过程中 碳循环相关酶活性的变化特征

张 艳^{1,2}, 袁亚玲², 李 勋¹, 宋思梦¹, 周 扬¹, 张 健^{2,①}

(1. 四川民族学院 横断山区生态修复与特色产业培育研究中心, 四川 康定 626001;

2. 四川农业大学 生态林业工程重点实验室,四川 成都 611130)

摘要:对马尾松($Pinus\ massoniana\ Lamb.$)与阔叶树檫木[$Sassafras\ tzumu$ (Hemsl.) Hemsl.]、香樟[$Cinnamomum\ camphora$ (Linn.) Presl]和香椿[$Toona\ sinensis$ (A. Juss.) Roem.]的单一凋落叶及 31 种混合凋落叶分解 75、249、437 和 618 d 的纤维二糖水解酶 β -葡萄糖苷酶、多酚氧化酶和过氧化物酶活性进行比较,并对混合凋落叶分解过程中上述酶活性进行混合效应分析和多元线性逐步回归分析。结果表明:总体来看,随着分解时间延长,混合凋落叶的过氧化物酶活性先降低后升高再降低,最低值多出现在分解 249 d;其余酶活性则先降低后升高,最低值多出现在分解 249 或 437 d。多数混合凋落叶的酶活性低于单一马尾松凋落叶;2 个树种的混合凋落叶中,马尾松和香椿混合凋落叶的纤维二糖水解酶和 β -葡萄糖苷酶活性最高,但多酚氧化酶和过氧化物酶活性却最低;3 个树种的混合凋落叶中,马尾松、檫木和香樟混合凋落叶的纤维二糖水解酶和 β -葡萄糖苷酶、多酚氧化酶和过氧化物酶活性最低,但多酚氧化酶和过氧化物酶活性却最高。纤维二糖水解酶, β -葡萄糖苷酶、多酚氧化酶和过氧化物酶活性分别在质量比 6:1:1:2、6:1:2:1、6:3:1 和 8:2 的混合凋落叶中最高。实验期间,混合凋落叶的 4 种酶活性以加和效应为主,仅少部分混合凋落叶的酶活性表现为非加和效应。其中,酶活性在分解 75 d 表现为拮抗效应的混合凋落叶相对较多,而表现为协同效应的混合凋落叶相对较少。分析结果表明:混合凋落叶的初始质量及 pH 值和含水量对不同分解时间酶活性的影响存在明显差异,部分因子在不同分解时间对同一酶活性的影响甚至完全相反。研究结果显示:混合香椿凋落叶有利于提高纤维二糖水解酶和 β -葡萄糖苷酶活性,而混合檫木和香樟凋落叶有利于提高多酚氧化酶和过氧化物酶活性。马尾松与阔叶树凋落叶质量比 6:4 有利于混合凋落叶中碳循环相关酶活性的提高。

关键词:马尾松;阔叶树;混合凋落叶;酶活性;分解过程;混合效应

Variation characteristics of activities of carbon cycle-related enzymes of mixed leaf litters of *Pinus massoniana* and three broad-leaved tree species during decomposition period ZHANG Yan^{1,2}, YUAN Yaling², LI Xun¹, SONG Simeng¹, ZHOU Yang¹, ZHANG Jian^{2,⊕} (1. Research Center for Ecological Restoration and Characteristic Industry Cultivation in Hengduan Mountains Region, Sichuan Minzu College, Kangding 626001, China; 2. Key Laboratory of Forestry Ecological Engineering in Sichuan, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2022, 31(1): 29−41

Abstract: Activities of cellobiohydrolase, β -glucosidase, polyphenol oxidase and peroxidase of single leaf litters and 31 mixed leaf litters of *Pinus massoniana* Lamb. and broad-leaved tree species of *Sassafras tzumu* (Hemsl.) Hemsl., *Toona sinensis* (A. Juss.) Roem. and *Cinnamomum camphora* (Linn.) Presl at

收稿日期: 2021-06-10

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31370628);四川省科技支撑计划项目(12ZC0017);四川民族学院特色科研孵化项目(KBFH2103)作者简介: 张 艳(1989—),女,贵州黔西人,博士,讲师,主要从事人工林近自然改造和森林生态研究。

^①通信作者 E-mail: sicauzhangjian@ 163.com

引用格式: 张 艳, 袁亚玲, 李 勋, 等. 马尾松与 3 种阔叶树混合凋落叶分解过程中碳循环相关酶活性的变化特征[J]. 植物资源与环境学报, 2022, 31(1): 29-41.

decomposition of 75, 249, 437 and 618 d were compared, and mixed effect analysis and multiple linear stepwise regression analysis were performed on above enzyme activities during decomposition period of mixed leaf litters. The results show that, in general, with the elongation of decomposition time, peroxidase activity of mixed leaf litters first decreases and then increases and finally decreases, and the lowest value mostly appears at decomposition of 249 d, activities of other enzymes first decrease and then increase, and the lowest values mostly appear at decomposition of 249 or 437 d. Enzyme activities of most mixed leaf litters are lower than those of single leaf litters of P. massoniana; among mixed leaf litters of two tree species, activities of cellobiohydrolase and β -glucosidase of mixed leaf litters of P. massoniana and T. sinensis are the highest, but those of polyphenol oxidase and peroxidase are the lowest; among mixed leaf litters of three tree species, activities of cellobiohydrolase and β -glucosidase of mixed leaf litters of P. massoniana, S. tzumu and C. camphora are the lowest, but those of polyphenol oxidase and peroxidase are the highest. Activities of cellobiohydrolase, β -glucosidase, polyphenol oxidase and peroxidase of mixed leaf litters are the highest when mass ratios of 6:1:1:2:1:2:1:6:3:1and 8:2, respectively. During the experimental period, four enzyme activities of 31 test mixed leaf litters mainly show additive effect, only enzyme activities of a few mixed leaf litters show non-additive effect. In which, enzyme activities of many mixed leaf litters show antagonistic effect at decomposition of 75 d, while a few mixed leaf litters show synergistic effect. The analysis result shows that there are evident differences in effects of initial quality, pH value and water content of mixed leaf litters on enzyme activities at different decomposition times, and effects of some factors on the same enzyme activity at different decomposition times are even totally opposite. It is suggested that mixed with T. sinensis leaf litter is beneficial to elevate cellobiohydrolase and β -glucosidase activities, while mixed with S. tzumu and C. camphora leaf litters is beneficial to elevate polyphenol oxidase and peroxidase activities. The mass ratio of 6:4 of leaf litters of P. massoniana and broad-leaved trees is beneficial to elevate activities of carbon cycle-related enzymes in mixed leaf litters.

Key words: Pinus massoniana Lamb.; broad-leaved tree; mixed leaf litter; enzyme activity; decomposition period; mixed effect

马尾松(*Pinus massoniana* Lamb.)是中国第 5 大树种,为中国南方分布较为广泛的造林树种之一^[1-3]。然而,随着马尾松人工纯林林龄增大,林地的生态系统稳定性降低^[3,4]。造成这种现象的主要原因是单一树种在吸收土壤养分时具有长期选择性,且单一凋落物不利于养分归还^[5]。

凋落物是林地有机质的主要来源,是生态系统养分循环的基础^[6]。凋落物分解是一个由土壤和凋落物中酶系统共同调控的复杂生物化学过程^[7]。凋落物分解过程中的酶活性可反映凋落物中碳、氮、磷的释放水平^[8],以及微生物对相应养分的需求和获取状况^[9,10]。酶活性提高可促进凋落物的分解和养分释放,研究凋落物分解过程中酶活性的变化有助于了解凋落物分解在森林生态系统物质循环和能量流动中的作用,对森林土壤肥力提高有重要意义^[11]。

研究发现,凋落物的酶活性会随着凋落物多样性及分解过程中基质的变化而发生相应的变化^[12-15]。与单一凋落物相比,土壤脲酶、转化酶和脱氢酶活性在混合凋落物分解过程中显著提高^[16]。针叶树与阔叶树混合凋落物的分解速率和养分释放明显不同于

单一针叶树凋落物^[17-20],阔叶树凋落物中的养分可通过淋溶作用或"菌丝桥"转移,进而影响酶活性,促进凋落物的分解和养分释放^[21]。但也有研究发现针叶树与阔叶树的凋落物混合没有明显促进凋落物分解^[22]。进一步研究发现,不同树种组合和不同比例混合凋落物的分解效应存在明显差异^[23-26]。因此,研究针叶树与不同阔叶树种的混合凋落物及不同混合比例对凋落物分解过程中酶活性的混合效应,对于深入研究凋落物分解机制具有重要意义。

明确混交林中各树种混合凋落物分解对混交林物质循环的影响极其重要^[27,28]。一方面,混交林树种的种类和混栽比例可通过改变混交林凋落物的种类、数量和比例影响凋落物的分解速率^[29];另一方面,凋落物分解又通过碳循环改变林下土壤的理化性质,进而影响森林生态系统的生产力和生物量^[6]。在凋落物分解过程中,碳循环相关酶不仅调控分解速率,而且影响养分释放^[30,31]。因此,探究针叶树与阔叶树混合凋落物分解过程中碳循环相关酶活性对于深入了解混合凋落物的分解机制至关重要。

在作者所在研究团队前期工作的基础上[32],本

研究按照不同树种组成和混合比例,将马尾松与 3 种 乡土阔叶树檫木 [Sassafras tzumu (Hemsl.) Hemsl.]、香樟 [Cinnamomum camphora (Linn.) Presl] 和香椿 [Toona sinensis (A. Juss.) Roem.] 的凋落叶进行混合,分析了分解关键期(分解 75、249、437 和 618 d)碳循环相关酶(包括纤维二糖水解酶、β-葡萄糖苷酶、多酚氧化酶和过氧化物酶)活性的变化,并对混合凋落叶分解过程中上述酶活性进行混合效应分析,对混合凋落叶初始质量 [33] 及 pH 值和含水量(另文发表)与不同分解时间上述酶活性进行多元线性逐步回归分析,以期为将马尾松纯林改造成针阔混交林时伴生树种的筛选及合适混交比例的选择提供理论依据。

1 研究区概况和研究方法

1.1 研究区概况

实验林分在四川省都江堰市四川农业大学实验 基地(东经103°34′~103°36′、北纬31°01′~31°02′,海 拔720~850 m)内。该基地气候类型以亚热带季风 湿润气候为主,年均温 15.2 ℃,极端最高温 38 ℃,极 端最低温-10 ℃,年均降水量 1 243 mm,年均空气相 对湿度 81%, 无霜期 280 d。降水量和月均温均在每 年的7月份和8月份较高,在12月份至次年2月份 较低。土壤为黄壤,厚度80~110 cm,土壤酸碱度为 pH 4.5 至 pH 5.5。区内植被类型为亚热带常绿阔叶 林,植物种类较为丰富,林龄约39a,郁闭度约0.7。 乔木层主要有马尾松、杉木[Cunninghamia lanceolata (Lamb.) Hook.]和香樟等种类;灌木层盖度约 10%, 主要有十大功劳[Mahonia fortunei (Lindl.) Fedde]、 光叶海桐(Pittosporum glabratum Lindl.)、针刺悬钩子 (Rubus pungens Camb.)、野花椒 (Zanthoxylum simulans Hance)、胡枝子(Lespedeza bicolor Turcz.)和 欧洲蕨[Pteridium aguilinum (Linn.) Kuhn]等种类; 草本层盖度约 60%, 主要有麦冬[Ophiopogon japonicus (Linn. f.) Ker-Gawl.]、芒萁[Dicranopteris pedata (Houtt.) Nakaike]、山羽藓[Abietinella abietina (Hedw.) Fleisch.]、香附子 (Cyperus rotundus Linn.) 和蝴蝶花(Iris japonica Thunb.)等种类。

1.2 研究方法

1.2.1 实验设计 根据前人研究结果^[34]及中国混交 林主要树种与伴生树种的常用混交比例^[35]设置马尾 松与3种阔叶树凋落叶的混合比例,共设置35种凋 落叶组合,包括4种单一凋落叶(质量比10:0)和31 种混合凋落叶,混合凋落叶又分成一针一阔、一针两阔和一针三阔3种混合模式,其中,一针一阔混合模式设置3个质量比,分别为8:2、7:3和6:4;一针两阔混合模式设置6个质量比,分别为8:1:1、7:2:1、7:1:2、6:3:1、6:2:1和6:1:1:2。

于 2016 年 6 月上旬,在宜宾市高县的典型低山丘陵区收集新鲜马尾松(P)、檫木(S)、香樟(C)和香椿(T)的凋落叶,自然晾干,按照上述混合比例将不同树种的凋落叶进行混合,装入上、下层孔径分别为3.00 和 0.04 mm 的尼龙网袋(20 cm×25 cm)中,每组混合凋落叶的总质量均为 15 g。同年 8 月 28 日,在实验基地内选取 3 个面积 30 m×30 m 的典型样地(海拔、地形地貌、坡度、坡位、土壤类型和林分密度等条件基本相同),去除地表的枯枝落叶,将装有混合凋落叶的尼龙网袋平铺在地表(袋间距 2~5 cm),进行野外分解实验。凋落叶分解袋共 420 袋。

1.2.2 样品采集与保存 在凋落叶分解关键期,即分解75、249、437和618d,每个处理组随机选取3个尼龙网袋,置于冷藏箱中带回实验室进行分析。

1.2.3 酶活性测定 参考袁亚玲^[32]和 Allison 等^[36]的方法测定凋落叶中纤维二糖水解酶 β-葡萄糖苷酶、多酚氧化酶和过氧化物酶的活性,每个指标重复测定 3 次。1.2.4 混合效应分析 根据混合凋落叶分解过程中上述酶活性的相对混合效应(RME)评估混合效应类型。参照 Wardle 等^[37]的方法计算 RME 值。RME 值显著(P<0.05)大于 0 或显著小于 0 为非加和效应,RME 值不显著大于 0 或不显著小于 0 为加和效应。并且,RME 值显著大于 0 为是协同效应;RME 值显著小于 0 为拮抗效应。

1.3 数据处理及统计分析

采用 EXCEL 2021 和 SPSS 20.0 软件进行数据整理、计算和分析,采用单因素方差分析法和邓肯氏新复极差法对不同分解时间酶活性的差异进行分析,并采用重复测量方差分析(repeated measures analysis of variance)对混合凋落叶酶活性在不同树种组成和质量比间的差异进行分析。基于各混合凋落叶酶活性的 RME 值,采用配对 t 检验法进行混合效应分析。根据混合凋落叶的初始质量[33]及 pH 值和含水量,以碳含量为 x_1 、氮含量为 x_2 、磷含量为 x_3 、木质素含量为 x_4 、纤维素含量为 x_5 、总酚含量为 x_6 、缩合单宁含量为 x_7 、碳含量与氮含量的比值为 x_8 、木质素含量与

氮含量的比值为 x_9 、微生物量碳为 x_{10} 、微生物量氮为 x_{11} 、pH 值为 x_{12} 、含水量为 x_{13} ,以混合凋落叶的 4 种酶活性为 y,进行多元线性逐步回归分析。

2 结果和分析

2.1 不同凋落叶分解过程中碳循环相关酶活性差异

2.1.1 不同分解时间的差异 马尾松与 3 种阔叶树

混合凋落叶分解过程中碳循环相关酶活性的比较结果见表 1。由表 1 可见:随着分解时间延长,单一马尾松凋落叶的纤维二糖水解酶、β-葡萄糖苷酶、多酚氧化酶和过氧化物酶活性均先降低后升高,且均在分解 75 d 最高、在分解 249 d 最低。3 种单一阔叶树凋落叶的 4 种酶活性变化各异。纤维二糖水解酶活性在单一檫木凋落叶中先降低后升高,在分解 437 d 最低、在分解618d最高;在单一香樟凋落叶中持续升

表 1 马尾松与 3 种阔叶树混合凋落叶分解过程中碳循环相关酶活性的比较 $(\bar{X}\pm SD)^{1)}$ Table 1 Comparison on activities of carbon cycle-related enzymes of mixed leaf litters of *Pinus massoniana* Lamb. and three broad-leaved tree species during decomposition period $(\bar{X}\pm SD)^{1)}$

处理组 ²⁾ Treatment		计间纤维二糖水解 drolase activity at					酶活性/(μmol・ ifferent decomposit	
$\operatorname{group}^{2)}$	75 d	249 d	437 d	618 d	75 d	249 d	437 d	618 d
P	5.56±1.46a	0.72±0.23b	1.74±1.03b	2.95±0.74b	18.40±3.42a	3.89±0.39c	5.06±0.81c	11.45±2.77b
S	$1.17 \pm 0.05 \mathrm{b}$	$0.65 \pm 0.04 c$	$0.64 \pm 0.03 c$	$1.42 \pm 0.04 a$	$5.01 \pm 0.42 \mathrm{b}$	$4.35\!\pm\!1.10{\rm b}$	$2.24 \pm 0.12 \mathrm{c}$	$7.15 \pm 0.30a$
C	$0.61 \pm 0.02 \mathrm{c}$	$0.73 \pm 0.19 c$	$1.20 \pm 0.04 c$	1.58±0.09a	$7.57 \pm 0.34 \mathrm{b}$	$7.07 \pm 0.55 \mathrm{b}$	$1.85 \pm 0.15 e$	$9.33 \pm 0.25 a$
T	$0.84 \pm 0.04 \mathrm{b}$	1.19±0.18a	$0.63 \pm 0.05 \mathrm{b}$	1.32±0.11a	$8.07 \pm 0.46 \mathrm{b}$	$6.61\!\pm\!1.46\mathrm{b}$	$2.27 \pm 0.14 c$	$10.25 \pm 0.33a$
PT82	$2.13 \pm 0.50 \mathrm{b}$	$0.48 \pm 0.05 \mathrm{c}$	$1.70{\pm}0.82\mathrm{bc}$	$3.59\pm0.61a$	$18.30 \pm 3.34a$	$6.06{\pm}0.21{\rm bc}$	$5.29 \pm 1.93 \mathrm{c}$	$10.37\!\pm\!1.66{\rm b}$
PT73	$3.14 \pm 0.84a$	$1.14 \pm 0.26 \mathrm{b}$	$1.50 \pm 0.95 \mathrm{b}$	3.31±0.16a	24.52±4.10a	$9.69 \pm 0.70 \mathrm{b}$	$6.47 \pm 4.00 \mathrm{b}$	$9.19{\pm}0.68\mathrm{b}$
PT64	6.80±1.11a	$0.32 \pm 0.20 c$	$1.17 \pm 0.49 c$	$3.96 \pm 0.26 \mathrm{b}$	$30.05 \pm 4.82a$	$7.07 \pm 0.48 \mathrm{b}$	$6.98 \pm 2.29 \mathrm{b}$	$8.61 \pm 0.68 \mathrm{b}$
PS82	$1.19 \pm 0.15 \mathrm{b}$	$0.29 \pm 0.07 \mathrm{c}$	$3.30\pm0.31a$	$1.90 \pm 0.68 \mathrm{b}$	$6.80{\pm}1.63{\rm bc}$	$1.73 \pm 0.33 e$	12.77±4.11a	$8.59 \pm 2.21 ab$
PS73	$2.13\pm0.23a$	1.60 ± 0.54 a	1.82±0.11a	$0.81 \pm 0.24 \mathrm{b}$	$5.76 \pm 0.61 c$	$6.57 \pm 0.88 ab$	9.09±1.81a	$6.37 \pm 0.60 c$
PS64	$2.68 \pm 0.52a$	$0.98{\pm}0.10\mathrm{c}$	$1.42 \pm 0.33 \mathrm{b}$	$1.61 \pm 0.58 \mathrm{b}$	$6.78 \pm 0.44 a$	$6.07 \pm 0.50a$	$4.43 \pm 0.20a$	$8.81 \pm 4.05a$
PC82	$0.94 \pm 0.15 c$	$1.72 \pm 0.24 \mathrm{b}$	$2.20{\pm}0.21{ m b}$	2.94±0.52a	$4.77 \pm 0.76 \mathrm{b}$	$5.34 \pm 0.69 \mathrm{b}$	12.00±3.27a	11.26±0.45a
PC73	$0.95 \pm 0.06 \mathrm{b}$	$0.72 \pm 0.09 \mathrm{b}$	$0.77 \pm 0.53 \mathrm{b}$	3.51±1.41a	$5.87 \pm 1.09 \mathrm{b}$	$2.79 \pm 0.26 e$	$5.46 \pm 0.78 \mathrm{b}$	10.16 ± 1.54 a
PC64	$0.93 \pm 0.25 \mathrm{b}$	1.23 ± 0.26 b	$1.47 \pm 0.49 \mathrm{b}$	3.41±0.97a	$6.34 \pm 0.39 \mathrm{b}$	$5.45 \pm 0.41 \mathrm{b}$	$7.42 \pm 0.72 \mathrm{b}$	14.61±4.02a
PST811	$5.29 \pm 1.02a$	$1.47 \pm 0.48 c$	$0.94 \pm 0.36 c$	$3.25 \pm 0.13 b$	15.89±2.45a	$5.39 \pm 0.70c$	$7.71 \pm 0.66 c$	11.66±1.24b
PST721	5.59±1.41a	$0.73 \pm 0.11 \mathrm{b}$	5.03±1.31a	$2.36 \pm 0.19 \mathrm{b}$	17.79±3.52a	$3.95 \pm 0.08c$	13.14±2.11ab	$11.40 \pm 0.81 \mathrm{b}$
PST712	7.55±1.11a	$0.85 \pm 0.60 \mathrm{b}$	$1.59 \pm 0.28 \mathrm{b}$	$1.63 \pm 0.50 \mathrm{b}$	14.92±3.00a	$4.51 \pm 2.19c$	$5.78\!\pm\!1.97\mathrm{bc}$	$10.32 \pm 0.75 ab$
PST631	5.54±1.01a	$0.72 \pm 0.27 \mathrm{b}$	$0.72 \pm 0.03 \mathrm{b}$	$0.12 \pm 0.08 \mathrm{b}$	23.88±3.87a	$4.44 \pm 0.45 \mathrm{b}$	$6.69 \pm 0.74 \mathrm{b}$	$8.84 \pm 2.33 \mathrm{b}$
PST622	8.01±0.81a	$1.54 \pm 0.24 c$	$0.56 {\pm} 0.37 {\rm c}$	$3.41 \pm 0.89 \mathrm{b}$	20.65±1.16a	$7.35 \pm 1.80c$	$3.22 \pm 0.70 \mathrm{b}$	$13.61 \pm 2.16 d$
PST613	8.13±1.65a	$2.32 \pm 0.62 \mathrm{b}$	$2.25 \pm 0.73 \mathrm{b}$	$4.64 \pm 1.10 \mathrm{b}$	15.35±2.57a	$8.10{\pm}0.93{\rm bc}$	$6.45 \pm 0.55 c$	11.71±2.50ab
PSC811	$1.07 \pm 0.20 \mathrm{b}$	$0.65 \pm 0.16 \mathrm{b}$	1.17 ± 0.36 b	2.30±0.34a	15.90±1.88a	$8.91 \pm 0.30 \mathrm{b}$	$5.79 \pm 1.18c$	$7.94 \pm 0.93 bc$
PSC721	$2.43 \pm 0.41a$	$1.43 \pm 0.36 ab$	$0.38 {\pm} 0.30 {\rm b}$	2.05±0.69a	12.36±2.89a	$6.52 \pm 0.71 bc$	$2.81 \pm 1.55 c$	$8.85{\pm}1.95\mathrm{ab}$
PSC712	$1.98 \pm 0.20 \mathrm{b}$	$1.16 \pm 0.22 c$	$0.45 \pm 0.33 \mathrm{d}$	$2.65 \pm 0.34a$	11.79±2.00a	$5.20 \pm 1.26 \mathrm{b}$	$0.73 \pm 0.44 \mathrm{b}$	9.27±0.48a
PSC631	4.46±0.91a	1.52±0.64b	$1.69 \pm 0.49 \mathrm{b}$	$3.29 \pm 0.92 ab$	15.43±2.56a	$9.85{\pm}1.06{\rm bc}$	$6.71 \pm 1.39 c$	12.12±2.92ab
PSC622	$3.20 \pm 0.85a$	$1.67 \pm 0.22 b$	$0.95 \pm 0.08 \mathrm{b}$	$2.79 \pm 0.30a$	15.50±3.01a	$6.02{\pm}1.38\mathrm{bc}$	$2.17 \pm 2.35 \mathrm{e}$	$9.70 \pm 0.34 \mathrm{b}$
PSC613	$2.56 \pm 0.57 \mathrm{b}$	$1.86 \pm 0.15 \mathrm{b}$	$1.93 \pm 0.80 \mathrm{b}$	$4.40 \pm 0.95 a$	16.27±2.92a	$6.24 \pm 0.43 \mathrm{b}$	$4.01 \pm 0.98 \mathrm{b}$	15.12±2.36a
PCT811	$2.72 \pm 0.41 \mathrm{b}$	$1.94 \pm 0.56 \mathrm{b}$	$4.65 \pm 1.04a$	4.55±0.86a	14.09±1.58a	$7.98 \pm 1.65 \mathrm{b}$	11.86±1.97a	15.62±0.88a
PCT721	$1.82 \pm 0.21 \mathrm{b}$	$1.46 \pm 0.12 \mathrm{b}$	$4.28 \pm 1.59a$	$1.06 \pm 0.20 \mathrm{b}$	13.47±1.10a	$6.86 \pm 0.38 \mathrm{b}$	12.63±3.75a	$6.55 \pm 1.17 \mathrm{b}$
PCT712	$2.44 \pm 0.49 \mathrm{b}$	$1.12 \pm 0.38 b$	4.92±0.81a	$2.07 \pm 0.65 \mathrm{b}$	12.76±1.48a	$5.89 \pm 1.27 \mathrm{b}$	11.72±1.22a	10.13±1.99a
PCT631	4.50±1.15a	$0.72 \pm 0.41 \mathrm{b}$	$3.71 \pm 0.36a$	3.27±0.97a	26.77±5.08a	$4.30 \pm 1.33c$	$9.26{\pm}1.13\mathrm{bc}$	$13.45 \pm 2.48 \mathrm{b}$
PCT622	2.12±0.55a	2.58±0.23a	2.22±0.23a	1.89±0.90a	17.82±2.52a	$7.76 \pm 0.61 \mathrm{b}$	$10.31 \pm 2.47 \mathrm{b}$	$9.50 \pm 2.59 \mathrm{b}$
PCT613	$7.43 \pm 1.82a$	$1.10 \pm 0.31 \mathrm{b}$	$1.34 \pm 0.35 \mathrm{b}$	5.37±1.16a	24.82±3.31a	$5.50 \pm 0.31c$	$2.63 \pm 1.43 \mathrm{c}$	$15.36 \pm 0.95 \mathrm{b}$
PSCT7111	$6.35 \pm 0.94a$	$1.87 \pm 0.70 c$	$2.08 \pm 0.30 c$	$4.51 \pm 0.33 \mathrm{b}$	$17.84 \pm 0.72a$	$6.57 \pm 1.46 c$	5.77±0.98c	$14.30 \pm 0.89 \mathrm{b}$
PCST6211	5.36±0.75a	1.92±0.83b	$1.95 \pm 0.73 \mathrm{b}$	$2.86 \pm 0.55 \mathrm{b}$	12.26±2.37a	9.13±1.84ab	$5.07 \pm 2.77 \mathrm{b}$	9.20±0.94ab
PSCT6121	$8.40 \pm 1.93a$	$0.53 \pm 0.14 \mathrm{b}$	$0.59 \pm 0.64 \mathrm{b}$	$2.24 \pm 0.13 \mathrm{b}$	28.31±5.96a	$3.44 \pm 0.52 c$	$3.47 \pm 2.10 c$	13.01 ± 1.26 b
PSCT6112	$8.47 \pm 1.99a$	$0.97 \pm 0.30 \mathrm{b}$	$2.53 \pm 0.27 \mathrm{b}$	$3.40 \pm 0.57 \mathrm{b}$	18.89±4.95a	$3.97 \pm 1.36 \mathrm{b}$	$7.08 \pm 0.87 \mathrm{b}$	$6.73 \pm 0.40 \mathrm{b}$

续表1 Table 1 (Continued)

处理组 ²⁾ Treatment			i活性/(μmol・g ⁻ different decompo				海活性/(μmol·g ferent decomposition	
$\operatorname{group}^{2)}$	75 d	249 d	437 d	618 d	75 d	249 d	437 d	618 d
P	6.27±0.89a	$0.40 \pm 0.07 \mathrm{b}$	1.11±0.34b	1.70±0.60b	8.61±1.00a	0.48±0.04c	4.40±1.03b	5.20±0.63b
S	$1.40 \pm 0.24 a$	$0.36 \pm 0.09 c$	$0.93 \pm 0.16 \mathrm{b}$	$1.17{\pm}0.20\mathrm{ab}$	$1.49 \pm 0.06a$	$1.20 \pm 0.17 \mathrm{c}$	$1.44 \pm 0.07 ab$	$1.40{\pm}0.06\mathrm{ab}$
C	1.44±0.16a	$0.35 \pm 0.04 c$	$0.93 \pm 0.20 \mathrm{b}$	$1.18{\pm}0.17\mathrm{ab}$	$1.53\pm0.17a$	$1.15 \pm 0.19 \mathrm{b}$	$1.75 \pm 0.08a$	$1.55 \pm 0.10a$
T	$1.27 \pm 0.21a$	$0.39 \pm 0.04 \mathrm{b}$	$1.07 \pm 0.24a$	1.17±0.13a	$1.63\pm0.04a$	$1.35 \pm 0.33a$	$1.48 \pm 0.08 a$	$1.48 \pm 0.04a$
PT82	$2.53 \pm 0.73 a$	$0.75 \pm 0.10 \mathrm{b}$	$1.81{\pm}0.53\mathrm{ab}$	$1.86{\pm}0.51\mathrm{ab}$	$1.90 \pm 0.48 \mathrm{b}$	$1.22 \pm 0.28 \mathrm{b}$	13.63±3.29a	$3.95 \pm 1.06 \mathrm{b}$
PT73	$1.66{\pm}0.41\mathrm{ab}$	$0.61{\pm}0.03\mathrm{bc}$	$0.05 \pm 0.03 c$	$2.20 \pm 0.95 a$	$0.97 \pm 0.23 \mathrm{b}$	$0.96 \pm 0.08 \mathrm{b}$	$3.55 \pm 0.86a$	$2.97 \pm 0.66a$
PT64	$2.78 \pm 0.80 a$	$0.65 \pm 0.10 \mathrm{b}$	$1.66 \pm 0.25 \mathrm{b}$	$1.44 \pm 0.06 \mathrm{b}$	$2.89{\pm}0.97\mathrm{bc}$	$0.69 \pm 0.27 \mathrm{c}$	$3.84 \pm 1.55 ab$	$5.69 \pm 0.98a$
PS82	$1.90{\pm}0.30{\rm bc}$	$1.38 \pm 0.29 c$	$7.59 \pm 0.85 a$	$2.99 \pm 0.93 \mathrm{b}$	$6.78 \pm 1.36 \mathrm{b}$	$2.46\!\pm\!1.02\mathrm{c}$	11.57±1.87a	$9.99{\pm}2.10\mathrm{ab}$
PS73	$1.08 \pm 0.13 \mathrm{b}$	2.57±0.31a	$2.86 \pm 0.17a$	$1.37 \pm 0.25 \mathrm{b}$	$2.43 \pm 0.40 c$	$0.58 \pm 0.34 c$	$8.18 \pm 1.56 a$	$5.78 \pm 1.28a$
PS64	$1.15 \pm 0.10a$	$1.53\pm0.16a$	$1.25 \pm 0.18a$	$1.43 \pm 0.44a$	$2.32 \pm 0.49 c$	$1.10 \pm 0.14 \mathrm{d}$	$7.10\pm0.45a$	$5.05 \pm 0.65 \mathrm{b}$
PC82	$0.95 \pm 0.19 \mathrm{b}$	$2.39 \pm 0.45 ab$	$3.27 \pm 1.06a$	$2.63{\pm}0.98\mathrm{ab}$	$1.10 \pm 0.14 \mathrm{b}$	$1.42 \pm 0.22 \mathrm{b}$	6.11±1.95a	$6.88 \pm 1.26a$
PC73	$3.14 \pm 0.70 a$	$0.49 \pm 0.19 \mathrm{b}$	$2.63\pm0.39a$	$3.20 \pm 1.23a$	$3.34 \pm 0.28 \mathrm{b}$	$0.61 \pm 0.25 \mathrm{b}$	$10.34 \pm 3.24 a$	$7.72 \pm 0.62a$
PC64	$0.92 \pm 0.14 \mathrm{b}$	$0.98 \pm 0.35 \mathrm{b}$	$2.62 \pm 0.87a$	$1.95{\pm}0.27\mathrm{ab}$	$0.68 \pm 0.18 \mathrm{b}$	$0.91 \pm 0.18 \mathrm{b}$	$6.84 \pm 2.84 a$	$8.63 \pm 1.84a$
PST811	$2.10\pm0.48a$	$0.97{\pm}0.39\mathrm{ab}$	$0.78 \pm 0.53 \mathrm{b}$	$1.82{\pm}0.54\mathrm{ab}$	$3.10 \pm 0.59 \mathrm{b}$	$1.32 \pm 0.41 \mathrm{b}$	$8.68 \pm 2.07a$	$2.73 \pm 0.42 \mathrm{b}$
PST721	$1.14 \pm 0.19a$	0.22±0.11a	$1.66 \pm 1.00a$	$2.22 \pm 1.50a$	$2.99 \pm 0.54 \mathrm{b}$	$0.59 \pm 0.34 c$	$9.38 \pm 0.36a$	$2.89\!\pm\!1.50{\rm b}$
PST712	$0.84 \pm 0.19 { m ab}$	$0.75 \pm 0.25 \mathrm{b}$	$1.49 \pm 0.26a$	$0.58 \pm 0.44 \mathrm{b}$	$1.85 \pm 0.37 \mathrm{b}$	$1.56 \pm 0.42 \mathrm{b}$	$7.80 \pm 1.54 a$	$2.40 \pm 0.12 \mathrm{b}$
PST631	$3.19 \pm 0.62a$	$1.03 \pm 0.21 \mathrm{b}$	$1.25 \pm 0.33 \mathrm{b}$	$2.32 \pm 0.91 ab$	$4.26 \pm 0.59 \mathrm{b}$	$1.04 \pm 0.79 c$	$9.29 \pm 0.89 a$	$3.97 \pm 0.24 \mathrm{b}$
PST622	$3.94 \pm 0.76 a$	$0.63 \pm 0.27 \mathrm{b}$	$1.05 \pm 0.26 \mathrm{b}$	$3.51 \pm 1.15a$	$6.27 \pm 1.46 ab$	$1.15 \pm 0.17 c$	$4.48 \pm 0.87 \mathrm{b}$	$7.80 \pm 0.19 a$
PST613	$4.81 \pm 0.88a$	$0.31 \pm 0.18 \mathrm{b}$	$2.72\!\pm\!1.92\mathrm{ab}$	$1.70 \pm 0.52 \mathrm{b}$	$1.30 \pm 0.34 c$	$2.47{\pm}0.10{\rm bc}$	$3.60 \pm 0.69 \mathrm{b}$	$5.64 \pm 1.33a$
PSC811	$4.24\pm0.38a$	$2.17 \pm 0.11 \mathrm{b}$	$1.83 \pm 0.20 \mathrm{b}$	$2.70 \pm 0.83 \mathrm{b}$	$3.66 \pm 0.82 \mathrm{b}$	$1.40{\pm}0.24{\rm bc}$	$1.86{\pm}0.71{\rm bc}$	$8.98 \pm 1.23a$
PSC721	$3.49 \pm 0.97a$	$1.47{\pm}0.29{\rm bc}$	$0.51 \pm 0.20 c$	$2.23 \pm 0.39 ab$	$4.52 \pm 1.00 \mathrm{b}$	$0.40 \pm 0.11 c$	$7.92 \pm 0.36a$	$5.18 \pm 2.31 ab$
PSC712	$2.16 \pm 0.57 \mathrm{b}$	$3.74\pm0.07a$	$0.47 \pm 0.30 c$	$4.10\pm1.10a$	$2.66{\pm}0.58\mathrm{ab}$	$1.01 \pm 0.36 \mathrm{b}$	$4.52 \pm 1.38a$	$4.65 \pm 1.20a$
PSC631	$4.68{\pm}0.89\mathrm{ab}$	$1.89 \pm 0.67 \mathrm{b}$	$4.65{\pm}3.32\mathrm{ab}$	$7.20\pm0.29a$	$3.52 \pm 0.91 \mathrm{b}$	$0.60 \pm 0.07 c$	$7.86 \pm 1.04 a$	$6.99 \pm 1.44a$
PSC622	$1.72{\pm}0.45{\rm bc}$	$0.14{\pm}0.08\mathrm{c}$	$1.72{\pm}1.05{\rm bc}$	$2.94 \pm 0.72a$	$4.78 \pm 1.13 \mathrm{b}$	$0.57 \pm 0.24a$	$7.78 \pm 1.12a$	$6.30{\pm}0.86\mathrm{ab}$
PSC613	$1.68{\pm}0.35{\rm bc}$	$0.49 \pm 0.12 c$	$3.44 \pm 1.33 ab$	$4.05 \pm 1.37a$	$2.82{\pm}0.72\mathrm{ab}$	$1.55 \pm 0.32 \mathrm{b}$	$5.13\pm1.03a$	$3.64 \pm 1.54 ab$
PCT811	$2.22 \pm 0.60 a$	$2.98 \pm 0.59a$	$1.87 \pm 1.51a$	$2.10\pm0.19a$	$1.37 \pm 0.37a$	1.62±0.41a	$2.55 \pm 3.25 a$	$3.36 \pm 0.07a$
PCT721	$2.56\pm0.17a$	$2.54\pm0.48a$	$2.15\pm0.51a$	$0.27 \pm 0.01 \mathrm{b}$	$3.07 \pm 0.34a$	$1.28 \pm 0.09a$	$4.03\pm3.58a$	$3.23 \pm 0.52a$
PCT712	$1.51 \pm 0.31a$	$2.18\pm0.00a$	$2.18\pm1.33a$	$1.76 \pm 0.34a$	$2.90\pm0.73a$	$3.67 \pm 0.23a$	$3.43 \pm 1.02a$	$4.22 \pm 0.43 a$
PCT631	$2.92 \pm 0.77 a$	$0.61 \pm 0.40a$	$2.67 \pm 2.37a$	$2.22 \pm 1.77a$	$2.83 \pm 0.70a$	$0.41 \pm 0.24 \mathrm{b}$	$3.09 \pm 1.68a$	$3.66 \pm 0.84a$
PCT622	$2.77 \pm 0.55 a$	$1.43 \pm 0.56 \mathrm{b}$	$1.21 \pm 0.57 \mathrm{b}$	$1.11 \pm 0.31 b$	$3.18 \pm 0.68 \mathrm{b}$	$0.19 \pm 0.03 c$	6.12±1.58a	$5.25 \pm 1.59 ab$
PCT613	$1.74 \pm 0.44 \mathrm{b}$	$0.30 \pm 0.14 c$	$0.97{\pm}0.29{\rm bc}$	1.99±0.57a	$5.41 \pm 1.35a$	$2.27 \pm 0.54 ab$	$5.49 \pm 2.27a$	$1.09 \pm 0.41 \mathrm{b}$
PSCT7111	$2.15\pm0.39a$	$0.12 \pm 0.04 c$	$1.55{\pm}1.37{\rm bc}$	$1.93 \pm 0.35a$	$0.64 \pm 0.10 \mathrm{b}$	$1.47 \pm 0.70 \mathrm{b}$	$3.53 \pm 1.13a$	$4.34 \pm 1.08a$
PCST6211	$2.59\pm0.63a$	$0.44 \pm 0.56 \mathrm{b}$	$3.33 \pm 1.31a$	$2.81 \pm 0.85a$	$1.22 \pm 0.18 \mathrm{b}$	$2.71 \pm 0.67 \mathrm{c}$	$6.66 \pm 0.76 a$	$3.36 \pm 0.45 \mathrm{b}$
PSCT6121	1.87±0.51a	$0.62 \pm 0.01 \mathrm{b}$	$0.62 \pm 0.02 \mathrm{b}$	$1.00 \pm 0.03 \mathrm{b}$	$7.42 \pm 1.43a$	$0.31 \pm 0.18 \mathrm{b}$	$4.30\pm2.07a$	$5.47 \pm 0.73 a$
PSCT6112	4.11±0.32a	$1.00 \pm 0.09 \mathrm{b}$	$1.26 \pm 0.92 \mathrm{b}$	$1.83 \pm 0.95 \mathrm{b}$	$4.54 \pm 1.08a$	$1.90 \pm 0.44 \mathrm{b}$	$4.95 \pm 1.70a$	5.73±0.33a

¹⁾ 同行中不同小写字母表示酶活性在同一处理组不同分解时间间差异显著(P<0.05) Different lowercases in the same row indicate the significant (P<0.05) difference in enzyme activity of the same treatment group among different decomposition times.

高;在单一香椿凋落叶中先升高后降低再升高,在分解 437 d 最低、在分解 618 d 最高。β-葡萄糖苷酶活性在 3 种单一阔叶树凋落叶中均先降低后升高,且均在分解 437 d 最低、在分解 618 d 最高。多酚氧化酶活性在 3 种单一阔叶树凋落叶中也先降低后升高,且均在分解 75 d 最高、在分解 249 d 最低。过氧化物酶活性在 3 种单一阔叶树凋落叶中总体上表现为先降

低后升高并趋于稳定,且在单一檫木凋落叶和单一香椿凋落叶分解 75 d 最高、分解 249 d 最低,而在单一香樟凋落叶分解 437 d 最高、分解 249 d 最低。除单一香椿凋落叶的过氧化物酶活性外,3 种单一阔叶树凋落叶的纤维二糖水解酶、β-葡萄糖苷酶、多酚氧化酶和过氧化物酶活性的最高值与最低值的差异达到显著水平。

²⁾ P. 马尾松 *Pinus massoniana* Lamb.; S. 檫木 *Sassafras tzumu* (Hemsl.) Hemsl.; C. 香樟 *Cinnamomum camphora* (Linn.) Presl; T. 香椿 *Toona sinensis* (A. Juss.) Roem. 字母后面的数字表示不同树种凋落叶的质量比 The numbers behind letters represent the mass ratios of leaf litters of different tree species.

总体来看,随着分解时间延长,马尾松和香樟混 合凋落叶的纤维二糖水解酶和β-葡萄糖苷酶活性持 续升高,各混合凋落叶的过氧化物酶活性先降低后升 高再降低,而各混合凋落叶的其余酶活性却先降低后 升高。马尾松和香椿混合凋落叶(质量比6:4),马 尾松和檫木混合凋落叶(质量比7:3和6:4),马尾 松、檫木和香椿混合凋落叶(质量比8:1:1、 7:2:1,7:1:2,6:3:1,6:2:2 和 6:1:3),马 尾松、檫木和香樟混合凋落叶(质量比7:2:1、 6:3:1和6:2:2),马尾松、香樟和香椿混合凋落 叶(质量比6:3:1和6:1:3)以及马尾松、檫木、 香樟和香椿混合凋落叶(质量比7:1:1:1、 6:2:1:1,6:1:2:1和6:1:1:2)的纤维二糖 水解酶活性在分解 75 d 最高;其余混合凋落叶的纤 维二糖水解酶活性基本在分解 437 或 618 d 最高;多 数混合凋落叶的纤维二糖水解酶活性在分解 249 d 最低。马尾松和香椿混合凋落叶,马尾松、檫木和香 椿混合凋落叶,马尾松、檫木和香樟混合凋落叶,马尾 松、香樟和香椿混合凋落叶以及马尾松、檫木、香樟和 香椿混合凋落叶的β-葡萄糖苷酶活性基本在分解75 d 最高;其余混合凋落叶的β-葡萄糖苷酶活性在分 解 437 或 618 d 最高;多数混合凋落叶的β-葡萄糖苷 酶活性在分解 249 或 437 d 最低。马尾松和香椿混 合凋落叶(质量比8:2和6:4),马尾松、檫木和香 椿混合凋落叶(质量比8:1:1、6:3:1、6:2:2和 6:1:3),马尾松、檫木和香樟混合凋落叶(质量比 8:1:1和7:2:1),马尾松、香樟和香椿混合凋落叶 (质量比7:2:1、6:3:1和6:2:2)以及马尾松、檫木、香樟和香椿混合凋落叶(质量比7:1:1:1、6:1:2:1和6:1:1:2)的多酚氧化酶活性在分解75 d最高;其余混合凋落叶的多酚氧化酶活性基本在分解437或618 d最高;多数混合凋落叶的多酚氧化酶活性在分解249 d最低。除马尾松、檫木、香樟和香椿混合凋落叶(质量比6:1:2:1)外,其余混合凋落叶的过氧化物酶均在分解437或618 d最高;多数混合凋落叶的过氧化物酶活性在分解249 d最低。并且,各混合凋落叶的纤维二糖水解酶、β-葡萄糖苷酶、多酚氧化酶和过氧化物酶活性的最高值与最低值的差异基本上达到显著水平。

2.1.2 不同树种组成间的差异 基于表 1 的结果,对混合凋落叶分解过程中碳循环相关酶活性在不同树种组成间的差异进行统计,结果见表 2。由表 2 可见:纤维二糖水解酶活性在马尾松、檫木、香樟和香椿混合凋落叶中最高,多酚氧化酶活性在马尾松和椿混合凋落叶中最高,多酚氧化物酶活性在马尾松和榛木混合凋落叶中最高。4 种酶活性在单一马尾松凋落叶中较高,但在 3 种单一阔叶树凋落叶中较低。在 2 个树种的混合凋落叶中,马尾松和香椿混合凋落叶的纤维二糖水解酶和 β-葡萄糖苷酶活性最高,多酚氧化酶和过氧化物酶活性最低。在 3 个树种的混合凋落叶中,马尾松、檫木和香樟混合凋落叶的纤维二糖水解酶和 β-葡萄糖苷酶活性最低,但多酚氧化酶和过氧化物酶活性最高。马尾松、檫木和香

表 2 马尾松与 3 种阔叶树混合凋落叶分解过程中碳循环相关酶活性在不同树种组成间的差异 $(\bar{X}\pm SD)^{1)}$ Table 2 Differences in activities of carbon cycle-related enzymes of mixed leaf litters of *Pinus massoniana* Lamb. and three broad-leaved tree species during decomposition period among different tree species compositions $(\bar{X}\pm SD)^{1)}$

树种组成 Tree species composition	纤维二糖水解酶 活性/(μmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹) Cellobiohydrolase activity	β-葡萄糖苷酶 活性/(μmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹) β-glucosidase activity	多酚氧化酶 活性/(μmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹) Polyphenol oxidase activity	过氧化物酶 活性/(μmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹) Peroxidase activity
	2.75±0.51abc	9.70±0.99bc	2.37±0.17ab	4.67±0.36ab
檫木 Sassafras tzumu (S)	0.97±0.02e	4.69±0.42f	0.96±0.13c	1.38±0.06d
香樟 Cinnamomum camphora (C)	$1.03 \pm 0.08e$	$6.45 \pm 0.18 ef$	$0.98 \pm 0.13 c$	$1.50 \pm 0.10 d$
香椿 Toona sinensis (T)	$0.99 \pm 0.07 e$	$6.80 \pm 0.53 e$	$0.97 \pm 0.09 c$	$1.49 \pm 0.11 d$
PT	$2.44{\pm}0.51\mathrm{bcd}$	11.88±1.56a	$1.50{\pm}0.37{\rm bc}$	$3.52 \pm 1.47 be$
PS	$1.64{\pm}0.15\mathrm{de}$	$6.98 \pm 0.75 e$	2.26±0.90ab	$5.28 \pm 1.81a$
PC	$1.73{\pm}0.32\mathrm{de}$	$7.62 \pm 1.30 de$	$2.10 \pm 0.42 ab$	$4.55 \pm 1.09 ab$
PST	$3.09 \pm 0.87 ab$	$10.53 \pm 1.28 \mathrm{abc}$	$1.71{\pm}0.70\mathrm{abc}$	4.02 ± 0.74 abc
PSC	$2.00{\pm}0.66\mathrm{cd}$	$8.97{\pm}1.78\mathrm{cd}$	$2.66 \pm 1.04a$	$4.10{\pm}0.87\mathrm{abc}$
PCT	$2.89 \pm 0.71 ab$	$11.54 \pm 1.57 ab$	$1.85{\pm}0.56\mathrm{abc}$	$3.07 \pm 0.83c$
PSCT	$3.38 \pm 0.56a$	$10.32 \pm 1.90 abc$	$1.70{\pm}0.60\mathrm{abc}$	$3.66{\pm}0.88{\rm bc}$

¹⁾ 同列中不同小写字母表示酶活性在不同树种组成间差异显著(P<0.05) Different lowercases in the same column indicate the significant (P<0.05) difference in enzyme activity among different tree species compositions.

椿混合凋落叶,马尾松、香樟和香椿混合凋落叶以及 马尾松、檫木、香樟和香椿混合凋落叶的纤维二糖水 解酶和β-葡萄糖苷酶活性高于单一马尾松凋落叶; 马尾松和香椿混合凋落叶的纤维二糖水解酶活性低 于单一马尾松凋落叶,但β-葡萄糖苷酶活性却高于 单一马尾松凋落叶;其余混合凋落叶的纤维二糖水解 酶和β-葡萄糖苷酶活性低于单一马尾松凋落叶。除 马尾松、檫木和香樟混合凋落叶的多酚氧化酶活性以 及马尾松和檫木混合凋落叶的过氧化物酶活性外,其 余树种组成的混合凋落叶的多酚氧化酶和过氧化物 酶活性低于单一马尾松凋落叶。 2.1.3 不同质量比间的差异 基于表 1 的结果,对混合凋落叶分解过程中碳循环相关酶活性在不同质量比间的差异进行统计,结果见表 3。由表 3 可见:纤维二糖水解酶、β-葡萄糖苷酶、多酚氧化酶和过氧化物酶活性分别在质量比 6:1:1:2、6:1:2:1、6:3:1和8:2的马尾松和阔叶树混合凋落叶中最高。除质量比 6:1:2:1 的马尾松和阔叶树混合凋落叶中最落叶的多酚氧化酶活性低于单一凋落叶外,其余马尾松和阔叶树凋落叶质量比混合凋落叶的 4 种酶活性均高于单一凋落叶。

表 3 马尾松与 3 种阔叶树混合凋落叶分解过程中碳循环相关酶活性在不同质量比间的差异 $(\overline{X}\pm SD)^{1)}$ Table 3 Differences in activities of carbon cycle-related enzymes of mixed leaf litters of *Pinus massoniana* Lamb. and three broad-leaved tree species during decomposition period among different mass ratios $(\overline{X}\pm SD)^{1)}$

质量比 ²⁾ Mass ratio ²⁾	纤维二糖水解酶 活性/(µmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹) Cellobiohydrolase activity	β-葡萄糖苷酶 活性/(μmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹) β-glucosidase activity	多酚氧化酶 活性/(μmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹) Polyphenol oxidase activity	过氧化物酶 活性/(μmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹) Peroxidase activity
10:0	1.43±0.80d	6.91±1.90d	1.32±0.62ed	2.26±1.41d
8:2	$1.87 \pm 0.24 \mathrm{cd}$	$8.61 \pm 0.68 \mathrm{cd}$	2.51±0.72ab	5.58±1.81a
7:3	$1.78 \pm 0.39 \mathrm{cd}$	$8.49 \pm 0.68 \mathrm{cd}$	$1.82 \pm 0.57 $ bed	$3.95 \pm 1.54 bc$
6:4	$2.16 \pm 0.69 \text{bcd}$	$9.38 \pm 0.68 \text{bed}$	$1.53{\pm}0.29{\rm bcd}$	$3.81{\pm}0.76\mathrm{bcd}$
8:1:1	$2.50 \pm 0.93 \mathrm{bc}$	10.73 ± 0.68 abc	$2.15 \pm 0.62 abc$	$3.39{\pm}1.03{\rm bcd}$
7:2:1	$2.39 \pm 0.91 \text{bed}$	$9.70 \pm 0.68 abc$	$1.71 \pm 0.45 \text{bed}$	$3.79 \pm 1.00 \text{bcd}$
7:1:2	$2.37 \pm 0.61 \text{bed}$	$8.58 \pm 0.68 \mathrm{cd}$	$1.81 \pm 0.74 \mathrm{bcd}$	$3.39{\pm}0.38{\rm bcd}$
6:3:1	$2.52 \pm 0.62 bc$	11.81±0.68ab	$2.89 \pm 1.40a$	$3.96 \pm 1.11 bc$
6:2:2	$2.58 \pm 0.64 \text{bc}$	$10.30 \pm 0.68 abc$	$1.85{\pm}0.53{\rm bcd}$	$4.49 \pm 0.76 ab$
6:1:3	3.61±0.87a	$10.96 \pm 0.68 \mathrm{abc}$	2.02 ± 0.72 abed	$3.37{\pm}0.55{\rm bcd}$
7:1:1:1	$3.70 \pm 0.22a$	11.12±1.17abc	$1.44{\pm}0.27{\rm cd}$	$2.50 \pm 0.54 \mathrm{cd}$
6:2:1:1	3.02±0.12ab	$8.92{\pm}1.17\mathrm{cd}$	$2.29 \pm 0.46 abc$	$3.49 \pm 0.09 bcd$
6:1:2:1	$2.94 \pm 0.52 ab$	12.06±1.17a	$1.03 \pm 0.12 d$	4.38±0.13ab
6:1:1:2	$3.84 \pm 0.53a$	$9.17 \pm 1.17 \text{bed}$	$2.05 \pm 0.39 abc$	4.28±0.73ab

¹⁾ 同列中不同小写字母表示酶活性在不同质量比间差异显著(P<0.05) Different lowercases in the same column indicate the significant (P<0.05) difference in enzyme activity among different mass ratios.

2.2 混合凋落叶分解过程中碳循环相关酶活性的混合效应

从马尾松与 3 种阔叶树混合凋落叶分解过程中碳循环相关酶活性的相对混合效应(RME)统计结果(表 4)可见:实验期间,马尾松和 3 种阔叶树混合凋落叶的纤维二糖水解酶、β-葡萄糖苷酶、多酚氧化酶和过氧化物酶活性以加和效应为主,尤其是在分解437 和618 d,仅少部分混合凋落叶的酶活性表现为非加和效应。在分解75、249、437 和618 d,纤维二糖水解酶活性表现为非加和效应的混合凋落叶分别有11、8、1 和 4 种,其中,表现为拮抗效应的混合凋落叶分别有10、1、1 和 4 种,表现为协同效应的混合凋落叶分别有10、1、1 和 4 种,表现为协同效应的混合凋落

叶分别有 1、7、0 和 0 种;β-葡萄糖苷酶活性表现为非加和效应的混合凋落叶分别有 10、10、6 和 2 种,其中,表现为拮抗效应的混合凋落叶分别有 6、2、1 和 2 种,表现为协同效应的混合凋落叶分别有 4、8、5 和 0 种;多酚氧化酶活性表现为非加和效应的混合凋落叶分别有 22、1、1 和 3 种,其中,表现为拮抗效应的混合凋落叶分别有 22、1、1 和 1 种,表现为协同效应的混合凋落叶分别有 0、9、0 和 2 种;过氧化物酶活性表现为非加和效应的混合凋落叶分别有 19、7、3 和 4 种,其中,表现为拮抗效应的混合凋落叶分别有 19、1、0和 3 种,表现为协同效应的混合凋落叶分别有 19、1、0和 3 种,表现为协同效应的混合凋落叶分别有 0、6、3和 1 种。

²⁾不同树种凋落叶的质量比 The mass ratio of leaf litters of different tree species.

2.3 混合凋落叶分解过程中酶活性的多元线性逐步 回归分析

多元线性逐步回归分析结果(表 5)表明:马尾松与3种阔叶树混合凋落叶的初始质量及 pH 值和含水量对不同分解时间纤维二糖水解酶、β-葡萄糖苷酶、多酚氧化酶和过氧化物酶活性的影响存在明显差异,部分因子在不同分解时间对同一酶活性的影响完全相反。混合凋落叶分解过程中,碳含量、纤维素含量、总酚含量、缩合单宁含量和 pH 值抑制纤维二糖水解酶活性,而磷含量和含水量则促进纤维二糖水解酶活性;碳含量、纤维素含量和缩合单宁含量抑制β-葡萄糖苷酶活性,而木质素含量、微生物量碳、微

生物量氮和含水量则促进β-葡萄糖苷酶活性;磷含量、缩合单宁含量和 pH 值抑制多酚氧化酶活性,而碳含量、木质素含量、纤维素含量、缩合单宁含量、碳含量与氮含量的比值、微生物量碳和含水量则促进多酚氧化酶活性;磷含量、pH 值和含水量抑制过氧化物酶活性,而磷含量、木质素含量、纤维素含量、总酚含量、缩合单宁含量、微生物量碳和含水量则促进过氧化物酶活性。整个分解过程中,混合凋落叶的纤维二糖水解酶活性受到碳含量的抑制作用以及磷含量和微生物量碳的促进作用,β-葡萄糖苷酶活性受到缩含量的促进作用,多酚氧化酶活性受到磷含量的抑制作用和及磷含量的促进作用,多酚氧化酶活性受到磷含量的抑制作用和

表 4 马尾松与 3 种阔叶树混合凋落叶分解过程中碳循环相关酶活性的相对混合效应 (RME) 分析 ¹⁾
Table 4 Analysis on relative mixture effect (RME) of activities of carbon cycle-related enzymes of mixed leaf litters of *Pinus massoniana* Lamb. and three broad-leaved tree species during decomposition period ¹⁾

处理组 ²⁾ Treatment group ²⁾		不同分解时间纤维二糖水解酶活性的 RME 值 RME value of cellobiohydrolase activity at different decomposition times			不同分解时间 β-葡萄糖苷酶活性的 RME 值 RME value of β-glucosidase activity at different decomposition times			
	75 d	249 d	437 d	618 d	75 d	249 d	437 d	618 d
PT82	-53.69**	-37.64	15.85	44.38	11.94*	39.48	14.04	0.48
PT73	-24.27	31.66	0.48	41.98	60.90*	108.82*	50.99	-13.36
PT64	98.92	-65.60*	16.99	77.75	114.89	45.16	78.38	-19.35
PS82	-73.79**	-52.07	182.94	-29.67	-54.78*	-54.63*	195.39	-17.89
PS73	-48.32*	160.15	63.91	-66.88*	-59.43**	66.95	127.26	-35.73*
PS64	-27.34	51.02	34.86	-27.73	-45.78*	53.74	15.46	0.37
PC82	-78.67*	143.47*	68.29	11.92	-70.05**	18.32	166.91*	6.50
PC73	-75.45*	4.07	-47.51	55.35	-61.19**	-42.33*	34.98	0.88
PC64	-71.04	68.91*	9.84	45.37	-53.88*	5.74	104.08	38.21
PST811	25.49	89.26	-8.66	29.50	5.27	31.16	76.02	9.66
PST721	33.98	0.40	376.99	-1.90	22.85	-5.37	221.56	15.11
PST712	96.62	-1.40	32.04	-35.15*	5.86	-3.74	37.98	-1.59
PST631	59.98	1.45	-32.93	-94.01*	88.04	5.27	70.54**	-5.81
PST622	128.60	95.83	-35.88	45.91	56.11	71.50	-14.20	36.15
PST613	140.58*	168.46*	132.89	117.55	15.82	74.36	68.58	17.37
PSC811	-74.44**	2.68	-7.13	-11.51	4.36	111.28*	37.64	-22.09
PSC721	-40.60*	119.67	-60.57	-8.91	-14.05	52.38*	-36.80	-6.89
PSC712	-48.41*	63.29*	-73.91*	10.42	-16.40	15.15	-81.85**	-9.55
PSC631	19.74	131.56	62.66	47.88	16.05**	127.43 **	78.19	30.29
PSC622	-7.51	146.00	-19.22	24.02	19.85	32.95	-49.19	-0.92
PSC613	-26.22	164.53*	66.78	92.93	19.38	27.62*	10.99	53.53
PCT811	-38.51*	148.40*	302.34	85.22	-12.28	76.16	180.23	46.48
PCT721	-54.01**	95.69	268.69	-56.91**	-8.89	43.32*	204.91	-38.86*
PCT712	-37.77	34.71	294.19	-7.61	-14.23	22.51	185.46*	-0.66
PCT631	25.19	-2.72	190.97	51.51	88.62*	-15.59	143.25**	33.78
PCT622	-37.24	217.38**	80.04	-9.84	28.08	53.05*	168.99	-5.07
PCT613	121.78	28.21	25.38	142.50	82.06	10.45	-31.59	45.25
PSCT7111	40.05	127.18	65.40	70.78	9.27	33.98	27.05	26.51
PSCT6211	55.82	150.64	70.25	30.42	-4.65	98.38*	40.42	-6.08
PSCT6121	151.80	-26.91	-38.68	-1.20	116.60	-27.70	-1.41	26.00
PSCT6112	149.73	22.07	129.82	48.00	40.03	-15.04	84.17*	-33.72

续表4 Table 4 (Continued)

处理组 ²⁾ Treatment group ²⁾		不同分解时间多酚氧化酶活性的 RME 值 RME value of polyphenol oxidase activity at different decomposition times				不同分解时间过氧化物酶活性的 RME 值 RME value of peroxidase activity at different decomposition times			
	75 d	249 d	437 d	618 d	75 d	249 d	437 d	618 d	
PT82	-51.83*	92.94	88.37	27.75	-73.31**	84.22*	286.03	-11.33	
PT73	-65.11**	54.83	-95.91**	72.62	-85.05**	32.48	8.04	-25.08	
PT64	-36.30*	65.64	73.76	5.05	-48.71	-12.75	18.22	57.22	
PS82	-64.11**	248.55*	704.25	97.03	-6.50	297.06	214.57*	127.00	
PS73	-77.14**	559.46**	193.49	-2.33	-62.24**	-15.54	157.22	47.01	
PS64	-73.27**	295.39**	25.38	11.42	-58.87*	43.82	132.83	40.13	
PC82	-81.66**	528.13*	276.33	67.73	-84.43**	130.74*	80.34	55.67	
PC73	-33.66	32.70	179.45	130.23	-48.23	-10.35	189.27	92.11	
PC64	-78.62**	152.84	166.70	35.07	-88.12**	20.64	107.81	136.49	
PST811	-58.33*	137.76	-21.25	74.92**	-56.80**	110.48	128.11	-37.86*	
PST721	-75.73**	-40.41	100.58	31.16	-54.17**	-19.48	182.52	-24.01	
PST712	-82.36**	96.74	46.23	-51.08	-71.01**	113.12	144.80	-40.69**	
PST631	-23.54	165.99	30.11	50.38	-25.72	40.60	198.40**	8.07	
PST622	-6.03	58.47	-0.24	134.82	7.30	47.27	39.62*	112.71	
PST613	16.68	-23.70	116.99	24.49	-78.02**	207.52*	21.97	57.06	
PSC811	-19.13	462.05	89.44	103.63	-47.33	125.64*	-44.50	102.59*	
PSC721	-25.41	279.68	-40.16	59.34	-30.79*	-41.57	138.34	31.14	
PSC712	-53.04*	874.19**	-42.24	207.39	-59.23**	49.58	37.65	11.68	
PSC631	9.80	391.46	482.10	424.21	-38.32	-21.75	159.79	91.95	
PSC622	-58.86*	-63.80	48.98	98.13**	-14.19	-26.93	152.22	72.07	
PSC613	-60.16*	29.77	308.88	179.46	-51.32*	108.58	55.90	-0.28	
PCT811	-57.21*	684.16	141.35	44.91	-80.94**	154.09	-40.73	-23.80	
PCT721	-46.35*	549.35*	113.86	-80.69**	-52.09*	82.54**	4.23	-20.31	
PCT712	-67.16*	460.42*	92.67	28.10	-54.23*	411.01**	-0.96	3.28	
PCT631	-33.51*	50.36	114.60	60.83	-49.70	-48.20	-13.11	-1.71	
PCT622	-36.01*	283.15	15.17	-16.16	-45.32*	-76.06**	91.79	46.01	
PCT613	-57.39*	-25.23	1.29	43.29	-8.00	183.59	65.11	-70.62*	
PSCT7111	-58.81*	-72.43*	25.55	29.60	-91.00**	90.51	-6.67	-6.38	
PSCT6211	-38.73	21.65	264.67	119.39	-78.95**	256.57	117.28	-7.27	
PSCT6121	-55.21*	61.47*	-36.12	-27.62	31.24	-57.45	32.00	47.98	
PSCT6112	-3.63	157.11*	49.53	41.69	-19.53	138.58	67.29	57.07	

¹⁾ * : *P*<0.05; ** : *P*<0.01.

表 5 马尾松与 3 种阔叶树混合凋落叶分解过程中碳循环相关酶活性的多元线性逐步回归分析¹⁾
Table 5 Multiple linear stepwise regression analysis on activities of carbon cycle-related enzymes of mixed leaf litters of *Pinus massoniana* Lamb. and three broad-leaved tree species during decomposition period¹⁾

分解时间/d	纤维二糖水解酶活性(y ₁) Cellobiohydrolase ac	tivity (y1)	$β$ -葡萄糖苷酶活性 (y_2) $β$ -glucosidase activity (y_2)		
Decomposition time	回归方程 Regression equation	R^2	回归方程 Regression equation	R^2	
75	$y_1 = 142.717 - 0.277x_1 - 0.149x_5 - 0.076x_7 - 1.465x_{12}$	0.563**	$y_2 = 232.291 - 0.434x_1 - 0.171x_5 - 0.205x_7$	0.437**	
249	$y_1 = 3.142 - 0.042x_6$	0.047*	$y_2 = 201.645 - 0.385x_1 - 0.158x_5 - 0.176x_7 + 0.001x_{10} + 0.007x_{11}$	0.640*	
437	$y_1 = -2.960 + 0.086x_{13}$	0.309**	$y_2 = -19.509 + 0.033x_4 + 0.014x_{11} + 0.255x_{13}$	0.447**	
618	$y_1 = -2.161 + 5.661x_3 - 0.023x_7$	0.176**	$y_2 = 3.022 - 0.070x_7 + 0.152x_{13}$	0.159**	
整体 Integral	$y_1 = 13.868 - 0.033x_1 + 4.729x_3 + 0.001x_{10}$	0.136**	$y_2 = 1.360 + 15.512x_3 - 0.038x_7 - 0.001x_{10}$	0.160**	

²⁾ P: 马尾松 *Pinus massoniana* Lamb.; S: 檫木 *Sassafras tzumu* (Hemsl.) Hemsl.; C: 香樟 *Cinnamomum camphora* (Linn.) Presl; T: 香椿 *Toona sinensis* (A. Juss.) Roem. 字母后面的数字表示不同树种凋落叶的质量比 The numbers behind letters represent the mass ratios of leaf litters of different tree species.

续表5 Table 5 (Continued)

分解时间/d	多酚氧化酶活性(y3) Polyphenol oxidase activ	vity (y_3)	过氧化物酶活性 (y_4) Peroxidase activity (y_4)		
Decomposition time	回归方程 Regression equation	R^2	回归方程 Regression equation	R^2	
75	$y_3 = 3.040 - 0.026x_7$	0.085**	$y_4 = 9.515 + 0.027x_7 + 0.001x_{10} - 1.234x_{12} - 0.053x_{13}$	0.216**	
249	$y_3 = -17.684 + 0.023x_1 + 0.019x_4 + 0.022x_5 + 0.018x_{13}$	0.278**	$y_4 = 1.182 + 5.340x_3 + 0.039x_4 - 1.565x_{12} + 0.044x_{13}$	0.322**	
437	$y_3 = -5.531 + 0.029x_7 + 0.043x_8 + 0.001x_{10} + 0.051x_{13}$	0.213**	$y_4 = 12.703 - 15.429x_3 + 0.196x_6$	0.141**	
618	$y_3 = 15.724 - 11.042x_3 - 0.030x_7 + 0.001x_{10} - 0.633x_{12}$	0.256**	$y_4 = 10.591 + 0.033x_5 + 0.046x_7 - 2.017x_{12}$	0.195**	
整体 Integral	$y_3 = 7.110 - 4.468x_3 + 0.001x_{10}$	0.057**	$y_4 = 31.480 + 0.032x_7$	0.022**	

¹⁾ x₁: 碳含量 Carbon content; x₃: 磷含量 Phosphorus content; x₄: 木质素含量 Lignin content; x₅: 纤维素含量 Cellulose content; x₆: 总酚含量 Total phenols content; x₇: 缩合单宁含量 Condensed tannins content; x₈: 碳含量与氮含量的比值 Ratio of carbon content to nitrogen content; x₁₀: 微生物量碳 Microbial biomass carbon; x₁₁: 微生物量氮 Microbial biomass nitrogen; x₁₂: pH 值 pH value; x₁₃: 含水量 Water content. *: P<0.05; **· P<0.01.

微生物量碳的促进作用,过氧化物酶活性仅受到缩合单宁含量的促进作用。

3 讨论和结论

3.1 混合凋落叶分解过程中碳循环相关酶活性变化

马尾松针叶的木质素含量较高且比叶面积较 小[38],不利于微生物的生长和繁殖,林下凋落物的分 解能力相对较差,而阔叶树的叶片较大且质地柔软, 容易被生活在土壤中的动物咀嚼和粉碎,有助于微生 物的生长和繁殖。此外,针叶树通常具有一些化感物 质,将针叶树凋落物与阔叶树凋落物混合不但会降低 单位混合凋落物的化感物质浓度,而且能够为微生物 提供营养成分[39],提高相关酶的活性,有利于凋落物 的分解。本研究结果表明:总体来看,随着分解时间 延长,混合凋落叶的过氧化物酶活性表现为先降低后 升高再降低的变化趋势,混合凋落叶及单一凋落叶的 纤维二糖水解酶、B-葡萄糖苷酶和多酚氧化酶活性 则呈先降低后升高的变化趋势。过氧化物酶活性基 本在混合凋落叶分解 437 或 618 d 达到最高值,其余 3种酶活性则基本在混合凋落叶分解 75 d 达到最高 值。在分解早期,为了获得更多的养分,凋落叶中的 微生物大量分泌纤维二糖水解酶和β-葡萄糖苷酶, 使凋落叶中的易降解成分大量释放,致使2种酶活性 较高;随着分解进程的持续,凋落叶中的难降解成分 $(木质素等)占比逐渐升高,纤维二糖水解酶和<math>\beta$ -葡 萄糖苷酶活性随之逐渐降低;然而,随着分解进程的 继续,凋落叶的组织结构发生很大变化,部分难降解 成分逐步转化为易降解成分[6],同时因马尾松凋落 叶在分解后期出现纤维素分解菌群诱集过程[40],最 终导致纤维二糖水解酶和β-葡萄糖苷酶活性再次升 高。多酚氧化酶和过氧化物酶主要参与凋落物中难降解碳的分解过程^[19,41,42],因此,在马尾松与3种阔叶树混合凋落叶中难降解物质较多时(即分解后期),过氧化物酶和多酚氧化酶活性显著升高。然而,分解后期凋落叶基质质量降低,导致参与凋落叶分解的土壤动物数量下降,同时,分解后期较低的养分限制微生物分泌过氧化物酶,从而导致其活性降低。

值得注意的是,在分解 249~618 d,马尾松和香樟混合凋落叶的纤维二糖水解酶和 β-葡萄糖苷酶活性持续升高,推测造成此结果的原因是适量的香樟凋落叶为微生物的生长繁殖提供了稳定的环境^[43],并且,随着分解进程的持续,香樟叶片中养分的可利用性通过淋溶作用和土壤生物破碎作用被逐渐提高,这些均有利于混合凋落叶中纤维二糖水解酶和 β-葡萄糖苷酶活性升高。

3.2 树种组成对混合凋落叶分解过程中碳循环相关 酶活性的影响

凋落物分解可调控森林生态系统的物质循环和能量流动,酶在凋落物分解过程中发挥着重要的调控作用^[23]。与单一马尾松凋落叶相比,3种阔叶树的单一凋落叶碳循环相关酶活性显著降低,马尾松与3种阔叶树的混合凋落叶碳循环相关酶活性未显著升高。由于单一马尾松凋落叶的初始碳含量最高,且凋落物中不稳定和易被利用的含碳化合物可提高分解难降解化合物的酶活性^[10],导致单一马尾松凋落叶的碳循环相关酶活性高于单一阔叶树凋落叶。马尾松凋落叶与阔叶树凋落叶混合后,由于阔叶树凋落叶中含有更多的可溶性碳,导致混合凋落叶中碳的可利用性发生改变,进而提高相关酶的活性。本研究结果表明:不同树种组成对混合凋落叶的碳循环相关酶

活性有较大影响,例如,马尾松和香椿混合凋落叶的 纤维二糖水解酶和β-葡萄糖苷酶活性高于马尾松和 檫木混合凋落叶以及马尾松和香樟混合凋落叶,而马 尾松、檫木和香椿混合凋落叶以及马尾松、香樟和香 椿混合凋落叶的这2种酶活性则高于马尾松、檫木和 香樟混合凋落叶:多酚氧化酶和过氧化物酶活性则恰 好相反。纤维二糖水解酶活性在马尾松、檫木、香樟 和香椿混合凋落叶中最高,β-葡萄糖苷酶活性在马 尾松和香椿混合凋落叶中最高,多酚氧化酶活性在马 尾松、檫木和香樟混合凋落叶中最高,而过氧化物酶 活性在马尾松和檫木混合凋落叶中最高。可见,马尾 松与3种阔叶树混合凋落叶的碳循环相关酶活性虽 然没有较单一马尾松凋落叶显著提高,但混合香椿凋 落叶有利于纤维二糖水解酶和β-葡萄糖苷酶活性提 高,而混合檫木和香樟凋落叶有利于多酚氧化酶和过 氧化物酶活性提高。这主要归因于混合凋落叶的自 身特性:香椿凋落叶的养分含量最高,碳含量与氮含 量的比值和难降解成分含量最低[38],可为微生物提 供更多可利用的养分,有利于碳循环相关酶活性的提 高[44,45];香樟凋落叶厚且革质,不利于土壤动物破碎 及微生物的侵入和定植[46],而檫木凋落叶的木质素 含量较高,可抑制降解易分解成分的酶活性,而且难 降解成分可与蛋白质结合形成络合物,致使碳循环相 关酶活性降低[40]。

多元线性逐步回归分析结果表明:凋落叶中的难 分解物质(碳含量、纤维素含量和缩合单宁含量等) 可抑制纤维二糖水解酶和β-葡萄糖苷酶活性,并促 进多酚氧化酶和过氧化物酶活性。混合效应分析结 果表明:分解过程中,混合凋落叶的4种酶活性主要 表现为加和效应,少数混合凋落叶的酶活性表现为非 加和效应,并且,仅少部分混合凋落叶的酶活性在分 解 75 d 表现为拮抗效应,其中,多数混合凋落叶的多 酚氧化酶和过氧化物酶活性在分解 75 d 表现为拮抗 效应;分解249 d,酶活性表现为协同效应的混合凋落 叶增多,并以混有香椿和香樟的混合凋落叶为主。研 究发现:马尾松含有较多的树脂和木质素等较难分解 的成分[38],且在分解后会产生酸性成分,抑制微生物 的捕食和繁殖等活动[47],这可能是部分混合凋落叶 的酶活性在分解 75 d 表现为拮抗效应的主要原因。 随着分解时间的延续,阔叶树凋落叶中的养分不断释 放,有利于微生物生长,特别是混有香椿凋落叶的混 合凋落叶最为明显,而香樟凋落叶的养分可利用性在 淋溶作用及土壤动物破碎作用下逐渐提高,以致混有 香椿和香樟的部分混合凋落叶的酶活性表现为协同 效应。可见,凋落叶自身的化学和物理性质相互作 用,共同影响混合凋落叶分解过程中的酶活性^[48,49]。

3.3 凋落叶质量比对混合凋落叶分解过程中碳循环相关酶活性的影响

凋落叶的混合比例对混合凋落物的酶活性有一 定的影响,只有凋落叶混合比例合适才能显著促进混 合凋落叶的分解[49]。相关研究结果表明:碳循环相 关酶主要参与易分解有机质的分解过程,这些酶是凋 落物分解初期的重要指标[31]。总体来看,除过氧化 物酶活性在质量比8:2的马尾松和阔叶树混合凋落 叶中较高外,其余3种酶活性均在质量比6:4的马 尾松和阔叶树混合凋落叶中较高。这是因为阔叶树 凋落叶占比较大的混合凋落叶可为微生物生长和繁 殖提供更多可利用的养分,酶活性相应升高。廖利平 等[22]的研究结果也表明:阔叶树凋落叶占比较大 (30%以上)的混合凋落叶的分解速率明显加快,而 针叶树凋落叶占比较大(针叶树凋落叶与阔叶树凋 落叶质量比9:1和8:2)的混合凋落叶的分解速率 加快不明显。林开敏等[18]在研究杉木与楠木 (Phoebe zhennan S. Lee et F. N. Wei)混合凋落叶分解 时发现楠木凋落叶占比越大,混合凋落叶中 N 和 K 的释放越快。Zhang 等[50]研究马尾松与阔叶树凋落 叶混合分解过程中真菌多样性时发现,香椿凋落叶占 比达30%~40%的混合凋落叶的真菌多样性提高。 由此可见,针叶树和阔叶树凋落叶的混合比例对混合 凋落叶的分解具有重要的调控作用,阔叶树凋落叶占 比增加更有利于混合凋落叶的分解和酶活性的提高。

3.4 结论

综上所述,虽然马尾松与3种阔叶树凋落叶混合后没有显著促进碳循环相关酶活性,但酶活性在混合凋落叶分解过程中以及不同树种组成和质量比的混合凋落叶中均存在一定差异。总体来看,随着分解时间延长,混合凋落叶的纤维二糖水解酶、β-葡萄糖苷酶和多酚氧化酶活性先降低后升高,而过氧化物酶活性则先降低后升高再降低。混合香椿凋落叶有利于混合凋落叶中纤维二糖水解酶和β-葡萄糖苷酶活性的提高,而混合檫木和香樟凋落叶有利于多酚氧化酶和过氧化物酶活性的提高。马尾松与阔叶树凋落叶质量比6:4有利于混合凋落叶中碳循环相关酶活性的提高。

参考文献:

- [1] 安 宁, 丁贵杰, 谌红辉, 等. 马尾松高产脂优树选择及高产脂 林培育[J]. 贵州农业科学, 2015, 43(2): 118-122.
- [2] 李 勋,张丹桔,张 艳,等.林窗边缘效应对马尾松和香樟凋落叶分解的影响[J].应用与环境生物学报,2017,23(3):570-578
- [3] 王晓荣, 雷 蕾, 付 甜, 等. 抚育择伐对马尾松林凋落叶分解 速率和养分释放的短期影响[J]. 林业科学, 2020, 56(4): 12-21.
- [4] 李明军, 杜明凤, 聂朝俊. 马尾松人工林地力维护研究进展 [J]. 世界林业研究, 2014, 27(5): 31-36.
- [5] MI C H, LIU Z W, LI Q, et al. Effect of litter decomposition on soil polarization in three typical planted pure coniferous forests in Loess Plateau, China[J]. International Journal of Agriculture and Biology, 2013, 15: 687-693.
- [6] 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[J]. 世界林业研究, 2013, 26(1): 43-47.
- [7] 孔爱辉. 北京低山区栓皮栎和油松林土壤与凋落物酶活性的研究[D]. 北京: 北京林业大学水土保持学院, 2012: 1-49.
- [8] FIORETTO A, PAPA S, CURCIO E, et al. Enzyme dynamics on decomposing leaf litter of *Cistus incanus* and *Myrtus communis* in a Mediterranean ecosystem[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2000, 32. 1847–1855.
- [9] SINSABAUGH R L, LAUBER C L, WEINTRAUB M N, et al. Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale [J]. Ecology Letters, 2008, 11: 1252-1264.
- [10] WARING B G. Exploring relationships between enzyme activities and leaf litter decomposition in a wet tropical forest [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2013, 64: 89-95.
- [11] 张东来,毛子军,张 玲,等. 森林凋落物分解过程中酶活性研究进展[J]. 林业科学,2006,42(1):105-109.
- [12] SINSABAUGH R L, ANTIBUS R K, LINKINS A E. An enzymic approach to the analysis of microbial activity during plant litter decomposition [J]. Agriculture Ecosystems and Environment, 1991, 34: 43-54.
- [13] FIORETTO A, PAPA S, PELLEGRINO A, et al. Decomposition dynamics of *Myrtus communis* and *Quercus ilex* leaf litter; mass loss, microbial activity and quality change [J]. Applied Soil Ecology, 2007, 36: 32-40.
- [14] 陈亚梅,和润莲,邓长春,等.川西高山林线交错带凋落物纤维素分解酶活性研究[J].植物生态学报,2014,38(4):334-342.
- [15] 刘姝媛,胡浪云,储双双,等.3种林木凋落物分解特征及其对赤红壤酸度及养分含量的影响[J].植物资源与环境学报,2013,22(3);11-17.
- [16] HU Y L, WANG S L, ZENG D H. Effects of single Chinese fir and mixed leaf litters on soil chemical, microbial properties and soil enzyme activities [J]. Plant and Soil, 2006, 282; 379–386.
- [17] LUMMER D, SCHEU S, BUTENSCHOEN O. Connecting litter quality, microbial community and nitrogen transfer mechanisms in decomposing litter mixtures[J]. Oikos, 2012, 121: 1649-1655.
- [18] 林开敏,章志琴,曹光球,等.杉木与楠木叶凋落物混合分解

- 及其养分动态[J]. 生态学报, 2006, 26(8): 2732-2738.
- [19] 季晓燕, 江 洪, 洪江华, 等. 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[J]. 生态学报, 2013, 33(6): 1731-1739.
- [20] 吴 慧, 王树力, 郝玉琢, 等. 阿什河流域 6 种人工林叶片-凋落物-土壤系统的养分分配与利用格局[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2020, 44(5): 100-108.
- [21] 张 琴, 林天喜, 王贵春, 等. 红松、蒙古栎和色木槭凋落物混合分解研究[J]. 北京林业大学学报, 2014, 36(6): 106-111.
- [22] 廖利平, 马越强, 汪思龙, 等. 杉木与主要阔叶造林树种叶凋落物的混合分解[J]. 植物生态学报, 2000, 24(1): 27-33.
- [23] 李宜浓, 周晓梅, 张乃莉, 等. 陆地生态系统混合凋落物分解研究进展[J]. 生态学报, 2016, 36(16): 4977-4987.
- [24] ZHANG C H, LI S G, ZHANG L M, et al. Litter mixing significantly affects decomposition in the Hulun Buir meadow steppe of Inner Mongolia, China [J]. Journal of Plant Ecology, 2014, 7 (1): 59-67.
- [25] XIANG W, BAUHUS J. Does the addition of litter from N-fixing Acacia mearnsii accelerate leaf decomposition of Eucalyptus globulus? [J]. Australian Journal of Botany, 2007, 55: 576-583.
- [26] 周红娟, 耿玉清, 王 玲, 等. 油松人工林不同林窗位置凋落物酶活性的变化 [J]. 生态环境学报, 2016, 25(10): 1621-1628.
- [27] 张晓曦,刘 慧,王博雅,等.云杉与阔叶树种新鲜凋落叶混合分解特征[J].生态环境学报,2019,28(2):235-244.
- [28] 贾丙瑞. 凋落物分解及其影响机制[J]. 植物生态学报, 2019, 43(8): 648-657.
- [29] WU F, PENG C, YANG W, et al. Admixture of alder (Alnus formosana) litter can improve the decomposition of eucalyptus (Eucalyptus grandis) litter[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2014, 73; 115-121.
- [30] 王利彦,周国娜,朱新玉,等. 凋落物对土壤有机碳与微生物功能多样性的影响[J]. 生态学报, 2021, 41(7): 2709-2718.
- [31] 张瑞清, 孙振钧, 王 冲, 等. 西双版纳热带雨林凋落叶分解的生态过程. Ⅲ. 酶活性动态[J]. 植物生态学报, 2008, 32 (3): 622-631.
- [32] 袁亚玲. 马尾松与阔叶树种混合凋落叶分解的酶活性特征 [D]. 成都: 四川农业大学林学院, 2018: 1-53.
- [33] 张 艳,李 勋,宋思梦,等. 马尾松与乡土阔叶树种凋落叶混合分解过程中微生物生物量特征[J]. 生态环境学报, 2021, 30(4):681-690.
- [34] 吕树英. 关于营造混交林的几个基本观点[J]. 云南林业科技, 2001(1): 26-28.
- [35] 方升佐. 人工林培育: 进展与方法[M]. 北京: 中国林业出版 社, 2018: 355.
- [36] ALLISON S D, CZIMCZIK C I, TRESEDER K K. Microbial activity and soil respiration under nitrogen addition in Alaskan boreal forest[J]. Global Change Biology, 2008, 14: 1156-1168.
- [37] WARDLE D A, BONNER K I, NICHOLSON K S. Biodiversity and plant litter; experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function [J]. Oikos, 1997, 79; 247-258.

- [38] 李 勋. 马尾松与乡土阔叶树种凋落叶混合分解及土壤动物群落特征研究[D]. 成都:四川农业大学林学院, 2020:18.
- [39] GESSNER M O, SWAN C M, DANG C K, et al. Diversity meets decomposition [J]. Trends in Ecology and Evolution, 2010, 25 (6): 372-380.
- [40] APPEL H M. Phenolics in ecological interactions; the importance of oxidation [J]. Journal of Chemical Ecology, 1993, 19 (7); 1521-1552
- [41] 宋 影,辜夕容,严海元,等.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[J].环境科学,2014,35:
- [42] 刘珊杉,周文君,况露辉,等.亚热带常绿阔叶林土壤胞外酶活性对碳输入变化及增温的响应[J].植物生态学报,2020,44(12):1262-1272.
- [43] WARDLED A, NILSSON M C, ZACKRISSON O, et al. Determinants of litter mixing effects in a Swedish boreal forest[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2003, 35: 827-835.
- [44] POLYAKOVA O, BILLOR N. Impact of deciduous tree species on litter fall quality, decomposition rates and nutrient circulation in pine stands [J]. Forest Ecology and Management, 2007, 253:

- 11-18.
- [45] 骆 娟. 森林凋落物分解过程对土壤微生物影响研究综述[J]. 安徽农业科学, 2020, 48(5): 25-27, 31.
- [46] 张 艳,张丹桔,李 勋,等.马尾松人工林林窗边缘效应对樟和红椿凋落叶难降解物质分解的影响[J].应用生态学报,2016,27(4):1116-1124.
- [47] GUSTAFSON F G. Decomposition of the leaves of some forest trees under field conditions [J]. Plant Physiology, 1943, 18: 704-707.
- [48] ALLISON S D, VITOUSEK P M. Extracellular enzyme activities and carbon chemistry as drivers of tropical plant litter decomposition[J]. Biotropica, 2004, 36(3): 285-296.
- [49] 袁亚玲, 张丹桔, 张 艳, 等. 马尾松与阔叶树种凋落叶混合 分解初期的酶活性[J]. 应用与环境生物学报, 2018, 24(3): 508-517.
- [50] ZHANG Y, LI X, ZHANG D, et al. Characteristics of fungal community structure during the decomposition of mixed foliage litter from *Pinus massoniana* and broadleaved tree species in southwestern China [J]. Journal of Plant Ecology, 2020, 13: 574-588.

(责任编辑: 佟金凤)

《植物资源与环境学报》2021年审稿专家名单

《植物资源与环境学报》2021年审稿专家名单如下(按姓氏的汉语拼音排序):

毕润成 曹建国 常雅军 陈炳华 剑 陈世品 陈云明 程虎印 邓涛 丁小余 董存柱 董胜君 董仕勇 杜冬生 方升佐 方炎明 邓衍明 段爱国 房海灵 冯守千 高培军 葛之葳 耿文娟 郭海林 郭沛涌 郭巧生 郭 伟 郭晓思 胡春梅 胡光万 胡绵好 华建峰 金 华 黄新元 黄 元 贾晓东 姜正旺 金光泽 金孝锋 靳红梅 旷远文 李敦海 李国勇 李 恒 李家美 李 朗 李 梅 李 伟 李先琨 李新华 李 李 䶮 李英年 梁呈元 梁珆硕 廖文波 \overline{W} 林晗 刘金福 刘启新 刘维涛 刘晓静 刘 旭 刘艺平 刘志雄 龙春林 隆小华 卢传礼 陆长梅 马和平 马金双 马丽 马永鹏 买买提明·苏来曼 彭方仁 彭 涛 濮社班 强 胜 乔玉山 秦民坚 仇硕 阮成江 单贵莲 单宇 邵剑文 申卫收 生利霞 石 娟 石 莎 税玉民 宋春凤 宋希强 孙 健 孙 菁 孙小芹 唐晓清 田代科 田 敏 汪 仁 王长庭 王广东 王 晖 王金彦 王明奎 席梦利 王奇志 韦继光 韦 敏 闻志彬 翁庆北 向增旭 王瑞江 王树力 温 放 吴承祯 谢寅峰 曙 徐迎春 徐增莱 许岳飞 闫淑珍 杨劲峰 杨志玲 易绮斐 徐小牛 宣继萍 殷云龙 於朝广 於 虹 余小芳 于晓南 俞筱押 俞元春 袁干军 岳永杰 翟俊文 张春红 张大勇 张 Æ 张光富 张钦弟 张松贺 张国防 张计育 张 力 张 敉 张艳梅 张重义 赵宏波 赵志礼 郑玉红 周光益 周志春 周忠泽 朱灿灿 朱艳蕾 庄 萍

本刊对各位审稿专家的支持表示诚挚的感谢!