

# 川西高山林线交错带两种地被物分解的木质纤维素酶活性特征\*

陈亚梅 和润莲 邓长春 杨万勤 张健 杨林 刘洋\*\*

(四川农业大学生态林业研究所, 高山森林生态系统定位研究站, 长江上游生态安全协同创新中心, 成都 611130)

**摘要** 以川西高山林线交错带两种优势地被物锦丝藓和高山冷蕨为对象, 对针叶林和林线中锦丝藓植物残体及高山冷蕨凋落叶分解的质量损失和木质纤维素酶活性特征进行研究。结果表明: 锦丝藓和高山冷蕨的质量损失率在雪被期和生长季均表现为林线高于针叶林, 而酶活性整体上表现为针叶林显著高于林线。两种地被物不同季节的质量损失有显著差异, 雪被期林线和针叶林的锦丝藓质量损失率占全年的 69.8% 和 83.0%; 生长季林线和针叶林的高山冷蕨质量损失率分别占全年的 82.6% 和 83.4%。高山冷蕨凋落叶在生长季节快速分解, 与其生长季节末较高的纤维素酶活性相吻合, 说明纤维素和半纤维素的酶解作用可能是凋落物前期质量损失的主要原因。多元线性回归分析表明, 环境因子和凋落叶初始质量能共同解释酶活性变异的 45.8%~85.1%, 两种地被物分解过程中酶活性主要受到雪被期冻融循环的影响。

**关键词** 木质纤维素酶; 质量损失; 高山林线交错带; 锦丝藓; 高山冷蕨

**文章编号** 1001-9332(2015)11-3251-08 **中图分类号** S718.55 **文献标识码** A

**Litter decomposition and lignocellulose enzyme activities of *Actinothuidium hookeri* and *Cystopteris montana* in alpine timberline ecotone of western Sichuan, China.** CHEN Ya-mei, HE Run-lian, DENG Chang-chun, YANG Wan-qin, ZHANG Jian, YANG Lin, LIU Yang (Long-term Research Station of Alpine Forest Ecosystems, Institute of Ecology & Forestry, Sichuan Agricultural University, Collaborative Innovation Center of Ecological Security in the Upper Reaches of Yangtze River, Chengdu 611130, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2015, 26(11): 3251-3258.

**Abstract:** The mass loss and lignocellulose enzyme activities of *Actinothuidium hookeri* residues and *Cystopteris montana* leaf litter in coniferous forest and timberline of western Sichuan, China were investigated. The results showed that both the mass loss rates of *A. hookeri* and *C. Montana* in timberline were higher than those in coniferous forest, while enzyme activities in timberline were lower than those in coniferous forest which was contrast with the hypothesis. The mass loss of two ground covers had significant differences in different seasons. The mass loss rate of *A. hookeri* in snow-covered season accounted for 69.8% and 83.0% of the whole year's in timberline and coniferous forest, while that of *C. montana* in the growing season accounted for 82.6% and 83.4% of the whole year's in timberline and coniferous forest, respectively. *C. montana* leaf litter decayed faster in the growing season, which was consistent with its higher cellulase activity in the growing season. The result illustrated that the enzymatic hydrolysis of cellulose and hemicellulose might be the main driving force for the early stage of litter decomposition. Multiple linear regression analysis showed that environmental factors and initial litter quality could explain 45.8%–85.1% variation of enzyme activity. The enzyme activities of *A. hookeri* and *C. montana* in the process of decomposition were mainly affected by the freeze-thaw cycle in snow-covered season.

**Key words:** lignocellulose enzyme; mass loss; alpine timberline ecotone; *Actinothuidium hookeri*; *Cystopteris montana*.

\* 国家自然科学基金项目(31570605, 31200345)、国家“十二五”科技支撑计划项目(2011BAC09B05)和教育部博士点基金项目(20115103120003)资助。

\*\* 通讯作者. E-mail: sicauliuyang@163.com

2015-01-23 收稿, 2015-09-03 接受。

凋落物分解对于调节生态系统碳储量和养分循环具有至关重要的意义<sup>[1-2]</sup>.分解过程中产生的胞外酶对于凋落物的分解,特别是大分子聚合物纤维素、半纤维素和木质素的降解具有重要意义<sup>[3]</sup>.一般的,纤维素和半纤维素降解酶的催化机制是水解作用,而木质素降解酶的催化机制是氧化作用<sup>[4]</sup>.

高山林线交错带是高山植被发生急剧变化的地段<sup>[5]</sup>,也是山地森林最显著的生态界限<sup>[6]</sup>.由于高山林线交错带对气候变化具有较强的敏感性,监控这些敏感和脆弱的生态系统对反映气候变化有重要价值<sup>[7]</sup>.前期研究发现,苔藓和蕨是高山森林中典型的优势地被物种<sup>[8-9]</sup>,同时也是对环境变化具有高度敏感性的指示植物<sup>[10-11]</sup>.有研究表明,苔藓对于环境中水热条件的变化尤为敏感<sup>[12]</sup>.

全球变暖导致雪线和林线位置上升<sup>[13]</sup>,雪被面积缩小、雪被厚度降低<sup>[14]</sup>,一方面,水热条件的改变会直接影响到凋落物分解过程中淋溶作用和酶活性<sup>[15]</sup>,另一方面,林线的物种和凋落物质量会发生改变<sup>[16]</sup>,进一步影响凋落物的可分解性<sup>[15,17]</sup>.这使得全球气候变化情景下高山林线交错带的凋落物分解具有不确定性.高山林线交错带不同植被类型会对降雪进行二次分配,改变系统内的微环境如水分和温度等<sup>[18-19]</sup>,进而对凋落物分解过程产生影响.

地处青藏高原东缘和长江上游的川西林区分布着世界上海拔较高的高山林线交错带<sup>[7]</sup>.该区域林线上的土壤动物多样性较高<sup>[10]</sup>,并且林线上苔藓和蕨两种地被物分解过程中的土壤动物个体数和类群数高于高山草甸和暗针叶林<sup>[9]</sup>.林线上较高的动物多样性是否导致更高的凋落物分解速率和更高的凋落物分解酶活性?基于此,本文选择该区域对环境变化极具敏感性的2种优势地被物锦丝藓(*Actinohydium hookeri*)和高山冷蕨(*Cystopteris montana*)为研究对象,对其分布在高山林线及其下缘的针叶林不同生境中的凋落叶的质量损失率和分解酶活性特征进行研究,以期对深入理解凋落物分解过程提供基础数据.

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于四川省阿坝州理县米亚罗鹫鹑山(31°51'428'' N, 102°41'230'' E),地处青藏高原东缘,杂谷脑河上游,为重要的江河源区.鹫鹑山山体海拔3200~4800 m,该区域的高山林线位于暗针叶林和高山疏林灌丛交界处,大约在海拔4000 m的位

置且保存完好.该区域气候属于高寒气候,冬寒夏凉,1月平均温度-8℃,7月平均温度12.6℃,年降水量600~1100 mm,年蒸发量1000~1900 mm.冬季雪被期明显,从10月到次年4月,长达6~7个月.暗针叶林内阴冷潮湿,植被发育良好,主要景观为岷江冷杉(*Abies faxoniana*)-高山杜鹃(*Rhododendron lapponicum*)群落.疏林灌丛内优势灌木有红毛花楸(*Sorbus rufopilosa*)、柳叶忍冬(*Lonicera lanceolata*)、康定柳(*Salix paraplesia*)、越桔叶忍冬(*L. myrtilus*)、峨眉蔷薇(*Rosa omeiensis*)、大理杜鹃(*Rhododendron taliense*)等;优势草本主要有禾本科(*Gramineae*)、菊科(*Asteraceae*)、龙胆科(*Gentianaceae*)等植物.暗针叶林土壤类型为山地假灰化棕色针叶林土,疏林灌丛的土壤类型为高山草甸土<sup>[20]</sup>.

### 1.2 样地设置与样品采集

样地设置在米亚罗鹫鹑山林线交错带,采用GPS定位,沿垂直于等高线方向,根据锦丝藓和高山冷蕨在林线交错带的分布情况分别设置了2个海拔梯度(针叶林3900 m、林线4000 m),每个海拔梯度设置3个固定样方.锦丝藓和高山冷蕨是该区域的优势地被物,前期研究表明,林线地被物和苔藓层的厚度分别为2.5~6.0和1.5~3.5 cm,储量分别为8.59和2.27 t·hm<sup>-2</sup>,针叶林中地被物和苔藓层厚度分别为15~23和9~12 cm,储量分别为25.64和5.94 t·hm<sup>-2</sup><sup>[8]</sup>.2012年10月初,于高山林线交错带收集锦丝藓植物残体和高山冷蕨凋落叶.于烘箱中65℃烘干至恒量后,称取烘干凋落叶10 g装入凋落物袋(20 cm×20 cm,网孔大小为底部0.5 mm,表面层为1 mm)中.每个物种取3袋,磨碎供凋落叶初始基质质量分析.2012年10月底将凋落物袋放回林线交错带的固定样方中,每个物种每个固定样方放置12袋.凋落袋平铺于样地地表,各凋落袋间隔至少5 cm,共埋设72袋(2个植被类型×3个样方×6袋/次×2个物种).在不同植被类型下调落物袋中分别放置3个纽扣式温度记录器(iButton DS1923-F5, Maxim/Dallas Semiconductor, Sunnyvale, USA),每3 h监测一次分解温度.另外,在不同植被类型下每个样方中分别选取5个点,每个月定点测量雪被厚度.分别于2013年4月30日和11月7日收取凋落物袋,每次采样每个样方中每个物种随机采集6袋,采集时立即用封口袋封装,装入伴有冰袋的保鲜盒中,带回实验室.其中,3袋供质量损失率和凋落物质量的测定,另外3袋于4℃冰箱保存,供酶活性和含水率的测定.采样的同时读取温度数据,日平均分解温

表 1 锦丝藓植物残体和高山冷蕨凋落叶质量特性

Table 1 Quality characteristics of *Actinohuidium hookeri* residues and *Cystopteris moupinensis* leaf litter

物种 Species	时期 Period	交错带 Ecotone	全碳 Total C (g · kg <sup>-1</sup> )	纤维素 Cellulose (g · kg <sup>-1</sup> )	半纤维素 Hemicellulose (g · kg <sup>-1</sup> )	木质素 Lignin (g · kg <sup>-1</sup> )	总酚 Total phenol (g · kg <sup>-1</sup> )
锦丝藓 <i>A. hookeri</i>	初始质量 Initial quality		430.5±17.6	228.4±16.7	253.5±6.9	188.4±15.3	3.1±0.2
	雪被期末 End of snow-covered season	林线	412.5±11.0	187.8±1.0	338.4±19.7	278.8±11.0	2.8±0.5
		针叶林	431.6±17.3	187.6±22.4	290.5±16.3	219.2±19.8	2.7±0.3
	生长季末 End of growing season	林线	352.8±36.1	191.0±5.6	232.5±6.6	183.1±1.7	1.8±0.1
		针叶林	357.0±4.2	210.3±1.7	230.1±11.9	171.3±1.4	1.8±0.0
高山冷蕨 <i>C. moupinensis</i>	初始质量 Initial quality		449.9±9.6	173.6±8.7	192.8±5.5	102.6±13.3	23.3±0.3
	雪被期末 End of snow-covered season	林线	494.5±39.2	173.6±10.2	649.3±34.8	116.7±15.3	18.7±1.1
		针叶林	434.1±40.5	137.2±3.1	511.2±47.2	212.4±9.1	4.5±1.1
	生长季末 End of growing season	林线	351.0±11.3	116.7±7.3	390.7±6.6	315.9±3.7	2.1±0.1
		针叶林	386.6±17.9	116.3±5.9	360.8±4.8	300.1±3.6	1.7±0.1

度见图 1. 冻融循环次数的计算方法参考 Zhu 等<sup>[21]</sup>.

### 1.3 样品处理与测定

将凋落物袋中的泥土杂物和新生根系等去除, 放置于烘箱中 65 °C 烘干至恒量后, 称干质量, 计算出凋落叶的质量损失率. 凋落叶全碳含量采用重铬酸钾氧化-外加热法测定. 纤维素、木质素和半纤维素含量采用改进的范氏酸性洗涤纤维法测定<sup>[22]</sup>. 总酚的测定参考福林-酚法<sup>[23]</sup>. 凋落叶初始质量的测定结果见表 1.

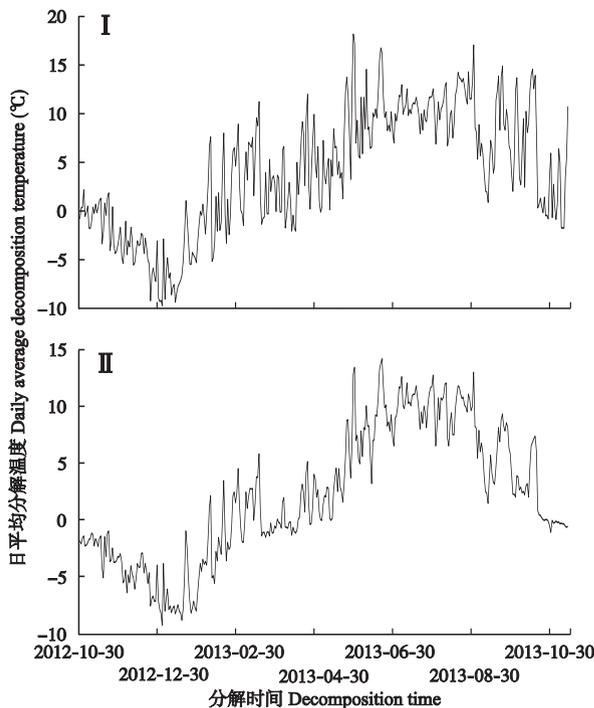


图 1 林线和针叶林的凋落叶分解的日平均温度

Fig. 1 Daily average decomposition temperature of leaf litter in timberline and coniferous forests.

I: 林线 Timberline; II: 针叶林 Coniferous forests. 下同 The same below.

取部分样品于烘箱中, 在 65 °C 烘干至恒量, 进行凋落物含水率的测定. 酶活性采用先提取后测定的方法. 粗酶液的制备参考张瑞清等<sup>[24]</sup> 修改的 Criquet 等<sup>[25]</sup> 的方法, 并做了部分修改: 称取 4.00~9.00 g 被剪碎的样品 (<0.5 mm) 于冰浴研钵中, 加入 20 mL 预冷 (4 °C, 12 h) 的提取液 (1 mol · L<sup>-1</sup> CaCl<sub>2</sub> 溶液, 其中含有 0.5 mL 吐温 80), 迅速研磨成匀浆, 转移至 50 mL 离心管中, 加入 0.40 g 预冷的交联聚乙烯吡咯烷酮 (PVPP), 摇动后放置过夜, 12000 ×g 4 °C 冷冻离心 20 min, 将上清液转移到预处理过的透析袋 (截留分子量为 10 kD) 中, 置于 2 mmol · L<sup>-1</sup> 的 Bis-Tris 缓冲液 (pH 6.0) 中, 在 4 °C 透析 48 h, 期间每 12 h 更换一次透析液. 将粗酶液转移到刻度为 15 mL 的试管中定容, 4 °C 保存备用.

漆酶、锰过氧化物酶和木质素过氧化物活性的测定参考 Fujii 等<sup>[26]</sup>. 分别使用丁香醛连氮、酚红和天青 B 作为底物, 用分光光度计测定. 内切葡聚糖苷酶的测定参考 Criquet<sup>[27]</sup>. 吸取 0.6 mL 含 2% 的羧甲基纤维素的醋酸盐缓冲液 (50 mmol · L<sup>-1</sup>, pH 6.0) 于 10 mL 刻度试管中, 加入 0.2 mL 酶液, 50 °C 水浴 1 h. 加入 0.5 mL DNS 还原剂, 沸水浴 5 min, 冷却至室温后定容到 10 mL. 于分光光度计 540 nm 处比色.

纤维二糖水解酶和 β-葡萄糖苷酶活性的测定参考 Valášková 等<sup>[28]</sup>. 分别用对硝基苯基二糖苷和对硝基苯基葡萄糖苷作为底物, 吸取 0.16 mL 醋酸钠-底物缓冲液 (1.2 mmol · L<sup>-1</sup>; 醋酸钠浓度 50 mmol · L<sup>-1</sup>, pH 5.0) 到酶标板单孔中, 再加入 0.04 mL 酶液, 40 °C 培养 40 min, 反应终止加入 0.1 mL 碳酸钠 (0.5 mol · L<sup>-1</sup>), 于酶标仪 400 nm 测定 (对硝基苯酚消光系数 11600 M<sup>-1</sup> · cm<sup>-1</sup>).

用木聚糖作为底物<sup>[29]</sup>, 内切-1,4-β-木聚糖酶活

性的测定:吸取 0.6 mL 含 2% 的木聚糖的醋酸盐缓冲液(50 mmol · L<sup>-1</sup>, pH 6.0)于 10 mL 刻度试管中,加入 0.2 mL 酶液,50 °C 水浴 1 h.加入 0.5 mL DNS 还原剂,沸水浴 5 min,冷却至室温后定容到 10 mL,于分光光度计 540 nm 处比色。

锰过氧化物酶以不加 Mn 作为对照,其余酶均以失活酶作为对照,重复 3 次.一个酶活力单位定义为每分钟形成 1 μmol 产物的酶量,表达为 U · g<sup>-1</sup> DM (μmol · min<sup>-1</sup> · g<sup>-1</sup> DM)。

#### 1.4 数据处理

采用 Excel 和 SPSS 17.0 软件对数据进行统计分析.对同一植被类型不同物种和同一物种不同植被类型的含水率、质量损失率和酶活性进行独立样本 *t* 检验.对同一植被类型同一物种不同分解时间的酶活性做配对样本 *t* 检验.采用 Pearson 相关性分析检验质量损失率和酶活性间的相关关系.用多元线性回归分析(逐步法)评价凋落叶初始质量和主要环境因子与酶活性的相关性.采用 SigmaPlot 10.0 软件作图.图表中数据为平均值±标准差。

## 2 结果与分析

### 2.1 环境因子和凋落叶质量

总体来看,林线的凋落叶日平均分解温度较针叶林的波动幅度大(图 1).雪被期和一年的平均分解温度和冻融循环次数均为林线高于针叶林,雪被厚度为针叶林高于林线(表 2).针叶林中 2 个物种的凋落叶含水率都显著高于林线,不同分解时间表现一致.锦丝藓植物残体在不同分解时间含水率都显著高于高山冷蕨(图 2)。

由表 1 可知,锦丝藓植物残体和高山冷蕨凋落

表 2 林线和针叶林的平均雪被厚度、凋落叶平均分解温度和冻融循环次数

Table 2 Average snow depth, average decomposition temperature of leaf litter and the frequency of freeze-thaw cycles in timberline and coniferous forests

分解时间 Decomposition time	交错带 Ecotone	平均雪被 厚度 Average snow depth (cm)	平均分解 温度 Average decomposition temperature (°C)	冻融循环 频次 Frequency of freeze- thaw cycle
雪被期 Snow-covered season	林线 Timberline	6.4	-0.5	270
	针叶林 Coniferous forest	7.2	-2.8	135
一年 A whole year	林线 Timberline	6.4	4.0	343
	针叶林 Coniferous forest	6.7	2.1	172

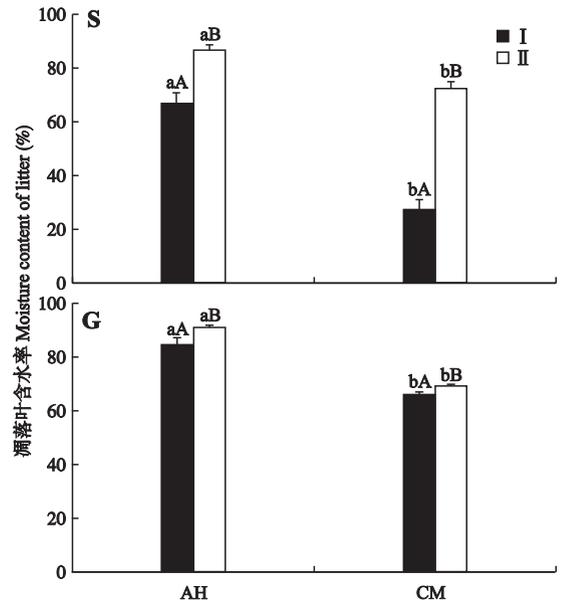


图 2 锦丝藓植物残体和高山冷蕨凋落叶含水率

Fig.2 Moisture contents of *Actinothuidium hookeri* residues and *Cystopteris moupinensis* leaf litter.

AH: 锦丝藓 *Actinothuidium hookeri*; CM: 高山冷蕨 *Cystopteris moupinensis*. S: 雪被期末 End of snow-covered season; G: 生长季末 End of growing season. 不同小写字母表示同一植被类型不同物种间差异显著,不同大写字母表示同一物种不同植被类型间差异显著. Different small letters indicated significant difference between different species in the same vegetation type, and different capital letters indicated significant difference between different vegetation types for the same species. 下同 The same below.

叶初始碳含量差异不显著,锦丝藓初始纤维素、木质素和半纤维素含量均显著高于高山冷蕨.高山冷蕨初始总酚含量显著高于锦丝藓.随着凋落叶的分解,锦丝藓碳含量降低,纤维素含量先降低后升高,半纤维素和木质素含量先升高后降低.高山冷蕨的纤维素含量随着分解逐渐降低,半纤维素含量先升高再降低,木质素含量随着分解而升高。

### 2.2 质量损失率和酶活性特征

锦丝藓和高山冷蕨的质量损失率均表现为林线高于针叶林(图 3).从分解时期来看,锦丝藓的质量损失主要集中在雪被期,高山冷蕨质量损失集中在生长季.雪被期林线和针叶林的锦丝藓质量损失率占全年的 69.8%和 83.0%;生长季林线和针叶林的高山冷蕨质量损失率分别占全年的 82.6%和 83.4%。

总体上,木质素分解酶和纤维素分解酶活性均表现为针叶林高于林线,部分达到显著水平(图 4 和图 5).纤维素酶活性在雪被期末均表现为锦丝藓高于高山冷蕨;生长季末,锦丝藓的纤维素酶活性低于高山冷蕨,部分达到显著水平。

同一植被类型同一物种不同分解时间的木质素分解酶活性差异不显著,仅雪被期末的锦丝藓锰过

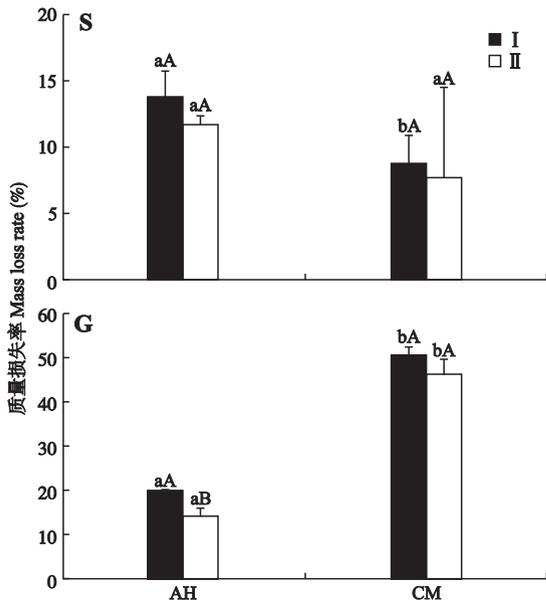


图3 锦丝藓植物残体和高山冷蕨凋落叶质量损失率  
Fig.3 Mass loss rates of *Actinothuidium hookeri* residues and *Cystopteris moupinensis* leaf litter.

氧化物酶活性显著高于生长季末,雪被期高山冷蕨木质素过氧化物酶活性显著低于生长季末。锦丝藓

2个植被类型下内切葡聚糖苷酶和内切-1,4- $\beta$ -木聚糖酶活性表现为雪被期末高于生长季末,林线锦丝藓的纤维二糖水解酶活性表现为生长季末显著高于雪被期末。总体来看,高山冷蕨在2个植被类型下内切葡聚糖苷酶、纤维二糖水解酶、 $\beta$ -葡萄糖苷酶和内切-1,4- $\beta$ -木聚糖酶活性为雪被期末显著低于生长季末。

酶活性与质量损失率的相关分析表明(表3),雪被期末,锦丝藓和高山冷蕨的质量损失率与酶活性之间相关性不显著。生长季末,纤维二糖水解酶、 $\beta$ -葡萄糖苷酶和内切木聚糖酶活性与质量损失率之间呈显著正相关,锰过氧化物酶与质量损失率之间呈显著负相关。

### 2.3 酶活性与环境因子和凋落叶初始质量的关系

环境因子和凋落叶初始质量共同解释酶活性变异的45.8%~85.1%。酶活性主要受到冻融循环频次、凋落叶含水率和平均雪被厚度等环境因子的影响。内切葡聚糖苷酶和纤维二糖水解酶除了受环境因子影响外,还分别与木质素和总酚含量显著相关(表4)。

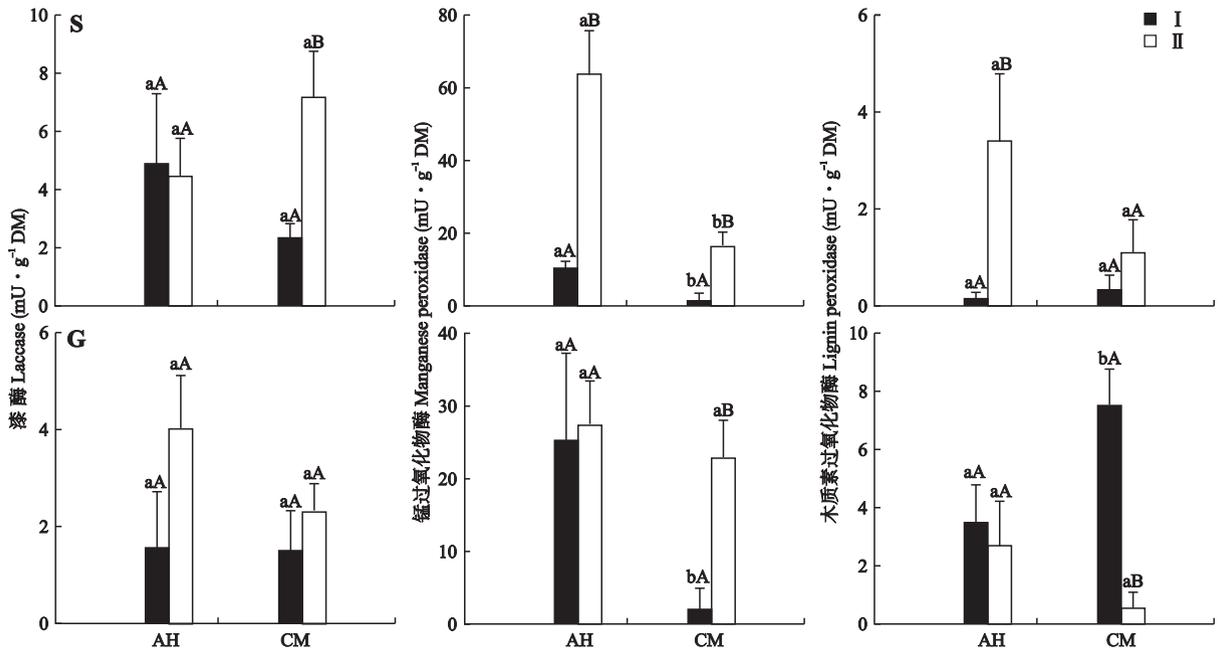


图4 林线和针叶林中的漆酶、锰过氧化物酶和木质素过氧化物酶活性  
Fig.4 Activities of laccase, manganese peroxidase, and lignin peroxidase in timberline and coniferous forests.

表3 质量损失率与酶活性的相关系数

Table 3 Correlation coefficients between mass loss rate and enzyme activities

	Lac	MnP	LiP	EG	CbH	$\beta$ G	EX
雪被期末 End of snow-covered season	0.040	0.197	0.049	0.394	0.098	0.070	0.207
生长季末 End of growing season	-0.451	-0.664*	0.284	0.242	0.801**	0.833**	0.963**

\*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$ . Lac: 漆酶 Laccase; MnP: 锰过氧化物酶 Manganese peroxidase; LiP: 木质素过氧化物酶 Lignin peroxidase; EG: 内切葡聚糖苷酶 Endo-1,4- $\beta$ -glucanase; CbH: 纤维二糖水解酶 Cellobiohydrolase;  $\beta$ G:  $\beta$ -葡萄糖苷酶 1,4- $\beta$ -glucosidase; EX: 内切木聚糖酶 Endo-1,4- $\beta$ -xylanase. 下同 The same below.

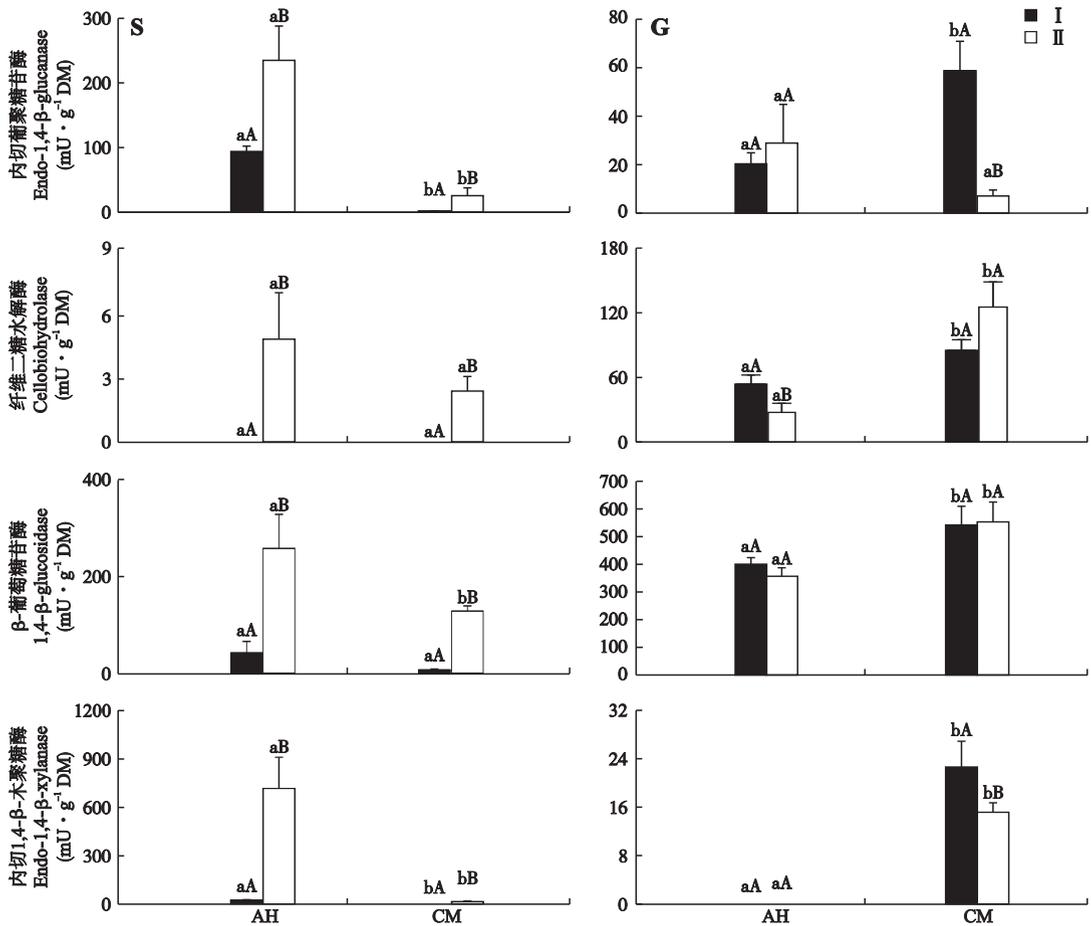


图5 林线和针叶林中内切葡聚糖苷酶、纤维二糖水分解酶、 $\beta$ -葡萄糖苷酶和内切-1,4- $\beta$ -木聚糖酶活性

**Fig.5** Activities of endo-1,4- $\beta$ -glucanase, cellobiohydrolase, 1,4- $\beta$ -glucosidase and endo-1,4- $\beta$ -xylanase in timberline and coniferous forests.

表4 酶活性与凋落叶初始质量和环境因子的多元线性回归方程

**Table 4** Regression equations of enzyme activities with initial litter quality variables and environmental factors

回归分析 Regression analysis	$R^2$
$Lac = 1.482 - 0.610AT + 0.035M$	0.569**
$MnP = -58.945 + 0.728M - 0.120FFTC$	0.602**
$LiP = -74.276 + 10.759SD + 0.022FFTC$	0.622**
$EG = -1152.246 + 8.301Li + 0.908FFTC + 131.990SD$	0.570**
$CbH = 2.244 - 0.315FFTC + 2.672TPh + 1.007M$	0.755**
$\beta G = -2870.130 + 512.867SD + 58.924AT - 1.325FFTC$	0.851**
$EX = -757.596 + 1.913FFTC + 5.923M$	0.458**

AT: 平均分解温度 Average decomposition temperature; FFTC: 冻融循环频次 Frequency of freeze-thaw cycles; M: 凋落叶含水率 Moisture of leaf litter; SD: 平均雪被厚度 Average snow depth; Li: 木质素 Lignin; TPh: 总酚 Total phenol.

### 3 讨论

高山林线交错带是全球高山地区普遍存在的植被过渡区<sup>[7]</sup>。不同植被类型对凋落物的分解速率、微生物数量和酶活性的影响有差异<sup>[30-32]</sup>。本研究中,

锦丝藓和高山冷蕨的质量损失率在雪被期和生长季均表现为林线高于针叶林,部分证实了本研究的假设;高山林线上凋落物的分解速率普遍更高。这与邓长春等<sup>[33]</sup>研究结果一致,即高山杜鹃(*R. lapponicum*)凋落叶分解在林线最高。这可能是由于林线剧烈的温度波动和频繁的冻融循环提高了凋落物的可分解性<sup>[34]</sup>,有利于凋落物的分解。此外,和润莲等<sup>[9]</sup>研究表明,林线的凋落物土壤动物个体数量最多,类群最丰富,使得林线凋落叶质量损失率高于针叶林。但从酶活性来看,与本研究的假设相反,木质素分解酶和纤维素分解酶活性整体上表现为针叶林高于林线(图4和图5)。这与齐泽民等<sup>[31]</sup>对高山林线土壤微生物和酶活性的研究结果不同,可能是因为凋落物相对于土壤层更容易受到外界环境的影响<sup>[35]</sup>。本文多元线性回归分析也证实了这一点,前期分解的酶活性主要受到环境因子的影响,尤其是冻融循环频次、含水率和雪被厚度能够显著影响酶活性(表4)。雪被通过调节温度和水分来控制凋落物的分

解<sup>[36]</sup>。有研究表明,纤维素酶和木聚糖酶的活性与含水率呈正相关<sup>[37]</sup>,含水率可通过影响微生物生物量进而改变酶活性<sup>[38]</sup>,本研究中,针叶林凋落叶更高的含水率可能是针叶林中酶活性更高的原因之一。针叶林中冻融循环次数更少、雪被更厚,较林线更稳定的环境更有利于微生物的增殖和酶活性的提高。由于本研究没有涉及微生物活性和微生物生物量,结合微生物和酶活性共同解释凋落物的分解过程及其影响机制将是下一步研究的重点。

冬季雪被覆盖和冻融作用可对凋落物分解产生显著影响<sup>[39]</sup>,凋落物的质量损失主要发生在分解的第一年冬季<sup>[40]</sup>。本研究中,锦丝藓质量损失主要发生在雪被期,高山冷蕨质量损失主要发生在生长季节,表明季节性雪被覆盖对凋落分解的作用因物种而异,这与 Gavazov<sup>[13]</sup> 研究结果一致。同一研究区域发现,高山杜鹃凋落叶的质量损失主要发生在生长季<sup>[33]</sup>,而冷杉和白桦冬季的质量损失为全年中凋落物分解的 64.5% 和 65.6%<sup>[39]</sup>。高山冷蕨纤维素分解酶和半纤维素分解酶活性在 2 个海拔均表现为生长季末高于雪被期,部分达到显著水平(图 5)。这可能与生长季节高山冷蕨快速失重有关,且高山冷蕨生长季节的质量损失可能主要来源于纤维素和半纤维素的分解。有研究表明,酚类物质可以与蛋白质相结合,可抑制凋落物中酶活性<sup>[40]</sup>,高山冷蕨较高的总酚含量可能是雪被期末纤维素酶活性较低的原因之一。

木质素纤维素分解酶活性可以作为凋落物质量损失率的指标之一<sup>[41]</sup>。本研究中,雪被期末质量损失率与酶活性相关性不显著。生长季末,锰过氧化物酶、纤维二糖水解酶、 $\beta$ -葡萄糖苷酶和内切木聚糖酶活性与质量损失率显著相关。这可能是由于凋落物分解的第一个雪被期,受到强烈的冻融作用影响,凋落物质量损失主要来源于凋落物水溶性和易分解化合物的快速淋失和降解<sup>[42]</sup>。例如,Allison 等<sup>[43]</sup> 研究发现,凋落物分解速率和与碳分解相关的酶活性相关性较弱,而与水溶性碳含量显著相关。随着凋落物的分解,凋落物的酶解作用特别是纤维素和半纤维素的酶解作用可能成为凋落物质量损失主要来源之一。

综上所述,高山林线凋落物质量损失率和酶活性对季节性雪被的响应因物种而异,与凋落叶基质质量有关。不同微环境差异显著影响了 2 种优势地被物的质量损失率和酶活性,表现为林线质量损失率高于针叶林,但林线酶活性低于针叶林。锦丝藓植物残体的大量损失发生在雪被期,而高山冷蕨凋落叶在生长季节快速分解,与生长季节末高山冷蕨较

高的纤维素酶活性高度一致。2 种地被物的分解和酶活性主要受到高山雪被期冻融循环的影响。随着高山生态系统雪被面积缩小和雪被厚度降低,冻融循环增加,一方面加快了凋落物的物理破碎,另一方面会降低凋落物分解过程中的酶活性。因此,预测气候变化对凋落物分解的影响仍然具有不确定性。今后需加强高山区域凋落物分解及其酶活性的研究,以便更清晰地认识全球气候变化情景下影响高山生态系统物质循环过程的机制。

## 参考文献

- [1] Swift MJ, Heal OW, Anderson JM. Decomposition in Terrestrial Ecosystems. Berkeley and Los Angeles: University of California Press, 1979
- [2] Berg B, McClaugherty C. Plant Litter: Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration. 2nd Ed. New York: Springer, 2008
- [3] Steffen KT, Cajthaml T, Šnajdr J, et al. Differential degradation of oak (*Quercus petraea*) leaf litter by litter-decomposing basidiomycetes. *Research in Microbiology*, 2007, **158**: 447-455
- [4] Chi Y-J (池玉杰), Yin H-W (伊洪伟). Lignin degradation mechanisms of ligninolytic enzyme system, manganese peroxidase, laccase and lignin peroxidase, produced by wood white rot fungi. *Mycosystema* (菌物学报), 2007, **26**(1): 153-160 (in Chinese)
- [5] Shi P-L (石培礼), Li W-H (李文华). Boundary form effects of timberline ecotone on colonization of woody plants and timberline dynamics in Changbai Mountain. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2000, **20**(4): 573-580 (in Chinese)
- [6] Holtmeier FK. Mountain Timberlines: Ecology, Patchiness, and Dynamics. New York: Springer, 2009
- [7] Liu Y (刘洋), Zhang J (张健), Yan B-G (闫帮国), et al. Seasonal dynamics in soil microbial biomass carbon and nitrogen and microbial quantity in a forest-alpine tundra ecotone, eastern Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2012, **36**(5): 382-392 (in Chinese)
- [8] Liu Y (刘洋), Zhang J (张健), Yang W-Q (杨万勤), et al. Ground cover reserves and water holding capacity of forest-grassland ecotone in natural recovery process in Western Sichuan. *Journal of Soil and Water Conservation* (水土保持学报), 2009, **23**(3): 173-178 (in Chinese)
- [9] He R-L (和润莲), Chen Y-M (陈亚梅), Deng C-C (邓长春), et al. Litter decomposition and soil faunal diversity of two understory plant debris in the alpine timberline ecotone of western Sichuan in a snow cover season. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2015, **26**(3): 723-731 (in Chinese)
- [10] Huang X (黄旭), Wen W-Q (文维全), Zhang J (张健), et al. Soil faunal diversity under typical alpine vegetations in West Sichuan. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2010, **21**(1): 181-190 (in Chinese)
- [11] Yi G-Z (易刚中). Indicating functions of ferns. *Bulletin of Biology* (生物学通报), 1986(2): 10 (in Chinese)
- [12] Toet S, Cornelissen JHC, Aerts R, et al. Moss responses to elevated CO<sub>2</sub> and variation in hydrology in a temperate lowland peatland. *Plant Ecology*, 2006, **182**:

- 27-40
- [13] Gavazov KS. Dynamics of alpine plant litter decomposition in a changing climate. *Plant and Soil*, 2010, **337**: 19-32
- [14] IPCC. Climate Change 2007: The Physical Science Basis: Working Group. I. Contribution to the Fourth Assessment Report of the IPCC. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2007
- [15] Xu Z-F (徐振锋), Yin H-J (尹华军), Zhao C-Z (赵春章), *et al.* A review of response of litter decomposition in terrestrial ecosystems to global warming. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2009, **33** (6): 1208-1219 (in Chinese)
- [16] Kappelle M, Van Vuuren MMI, Baas P. Effects of climate change on biodiversity: A review and identification of key research issues. *Biodiversity and Conservation*, 1999, **8**: 1383-1397
- [17] Cornelissen JHC. An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. *Journal of Ecology*, 1996, **84**: 573-582
- [18] Körner C. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Berlin: Springer, 2003
- [19] Sjögersten S, Wookey PA. Decomposition of mountain birch leaf litter at the forest-tundra ecotone in the Fennoscandian mountains in relation to climate and soil conditions. *Plant and Soil*, 2004, **262**: 215-227
- [20] Chen Y-M (陈亚梅), He R-L (和润莲), Deng C-C (邓长春), *et al.* Litter cellulolytic enzyme activities in alpine timberline ecotone of western Sichuan. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2014, **38** (4): 334-342 (in Chinese)
- [21] Zhu J, He X, Wu F, *et al.* Decomposition of *Abies faxoniana* litter varies with freeze-thaw stages and altitudes in subalpine/alpine forests of southwest China. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2012, **27**: 586-596
- [22] Vanderbilt KL, White CS, Hopkins O, *et al.* Aboveground decomposition in arid environments: Results of a long-term study in central New Mexico. *Journal of Arid Environments*, 2008, **72**: 696-709
- [23] Makkar HPS, Siddhuraju P, Becker K. *A Laboratory Manual on Quantification of Plant Secondary Metabolites*. Totowa, NJ: Humana Press, 2007
- [24] Zhang R-Q (张瑞清), Sun Z-J (孙振钧), Wang C (王冲), *et al.* Ecological process of leaf litter decomposition tropical rainforest in Xishuangbanna, SW China. III. Enzyme dynamics. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2008, **32** (3): 622-631 (in Chinese)
- [25] Criquet S, Tagger S, Vogt G, *et al.* Laccase activity of forest litter. *Soil Biology & Biochemistry*, 1999, **31**: 1239-1244
- [26] Fujii K, Uemura M, Hayakawa C, *et al.* Environmental control of lignin peroxidase, manganese peroxidase, and laccase activities in forest floor layers in humid Asia. *Soil Biology & Biochemistry*, 2013, **57**: 109-115
- [27] Criquet S. Measurement and characterization of cellulase activity in sclerophyllous forest litter. *Journal of Microbiological Methods*, 2002, **50**: 165-173
- [28] Valášková V, Šnajdr J, Bittner B, *et al.* Production of lignocellulose-degrading enzymes and degradation of leaf litter by saprotrophic basidiomycetes isolated from a *Quercus petraea* forest. *Soil Biology & Biochemistry*, 2007, **39**: 2651-2660
- [29] Valášková V, Baldrian P. Degradation of cellulose and hemicelluloses by the brown rot fungus *Piptoporus betulinus*-production of extracellular enzymes and characterization of the major cellulases. *Microbiology*, 2006, **152**: 3613-3622
- [30] Vivanco L, Austin AT. Tree species identity alters forest litter decomposition through long-term plant and soil interactions in Patagonia, Argentina. *Journal of Ecology*, 2008, **96**: 727-736
- [31] Qi Z-M (齐泽民), Wang K-Y (王开运), Zhang Y-B (张远彬), *et al.* The soil properties of the subalpine timberline ecotone and adjacent vegetations in western Sichuan. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2009, **29** (12): 6325-6332 (in Chinese)
- [32] Wallenstein MD, Hess AM, Lewis MR, *et al.* Decomposition of aspen leaf litter results in unique metabolomes when decomposed under different tree species. *Soil Biology & Biochemistry*, 2010, **42**: 484-490
- [33] Deng C-C (邓长春), Jiang X-M (蒋先敏), Liu Y (刘洋), *et al.* Litter decomposition of *Rhododendron lapponicum* in alpine timberline ecotone. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2015, **35** (6): 1769-1778 (in Chinese)
- [34] Taylor BR, Parkinson D. Does repeated freezing and thawing accelerate decay of leaf litter? *Soil Biology & Biochemistry*, 1988, **20**: 657-665
- [35] Prescott CE. Do rates of litter decomposition tell us anything we really need to know? *Forest Ecology & Management*, 2005, **220**: 66-74
- [36] Seastedt TR, Walker MD, Bryant DM. Controls on decomposition processes in alpine tundra// Bowman WD, Seastedt TR, eds. *Structure and Function of An Alpine Ecosystem: Niwot Ridge, Colorado*. New York: Oxford University Press, 2001
- [37] 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. *Applied Soil Ecology*, 2007, **36**: 32-40
- [38] Baldrian P, Merhautová V, Petránková M, *et al.* Distribution of microbial biomass and activity of extracellular enzymes in a hardwood forest soil reflect soil moisture content. *Applied Soil Ecology*, 2010, **46**: 177-182
- [39] Deng R-J (邓仁菊), Yang W-Q (杨万勤), Feng R-F (冯瑞芳), *et al.* Mass loss and element release of litter in the subalpine forest over one freeze-thaw season. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2009, **29** (10): 5730-5735 (in Chinese)
- [40] Appel HM. Phenolics in ecological interactions: The importance of oxidation. *Journal of Chemical Ecology*, 1993, **19**: 1521-1552
- [41] Sinsabaugh RL, Osgood MP, Findlay S. Enzymatic models for estimating decomposition rates of particulate detritus. *Journal of the North American Benthological Society*, 1994, **13**: 160-169
- [42] Deng C-C (邓长春), Chen Y-M (陈亚梅), He R-L (和润莲), *et al.* Leaching of dissolved organic carbon from decomposing litter during the snow cover period at an alpine timberline ecotone in western Sichuan, China. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2014, **33** (11): 2921-2929 (in Chinese)
- [43] Allison SD, Vitousek PM. Extracellular enzyme activities and carbon chemistry as drivers of tropical plant litter decomposition. *Biotropica*, 2004, **36**: 285-296

作者简介 陈亚梅,女,1990年生,博士研究生.主要从事高山森林生态研究. E-mail: 15283521805@163.com

责任编辑 孙菊