

# 泰山4种优势造林树种细根分解对细菌群落结构的影响

路颖 李坤 倪瑞强 梁强 李传荣 张彩虹\*

国家林业局泰山森林生态系统定位研究站, 山东泰安 271018; 黄河下游森林培育国家林业局重点实验室, 山东泰安 271018

**摘要** 为了理解细菌群落结构和多样性对森林生态系统细根凋落物分解的影响, 该研究以泰山4种主要优势造林树种刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、麻栎(*Quercus acutissima*)、油松(*Pinus tabulaeformis*)和赤松(*Pinus densiflora*)为研究对象, 采用凋落物分解袋法及Illumina Miseq测序平台对细菌16S rDNA V4–V5区扩增产物进行双端测序, 分析了4种树种细根分解对细菌群落结构及多样性的影响。结果表明: (1) 4种植物细根分解速率差异显著, 阔叶树种分解速率显著高于针叶树种, 表现为刺槐>麻栎>油松>赤松。(2) 4个树种细菌序列操作分类单元(OTU)、观测到的物种数、Ace指数和系统发育多样性之间差异显著, 且阔叶树种刺槐和麻栎显著低于针叶树种赤松和油松。4种细根分解的细菌群落结构存在极显著差异。细根初始碳(C)含量、木质素:氮(N)和C:N对细菌群落结构的影响较大。(3) 细菌群落相对丰度在5%以上的优势类群是变形菌门、放线菌门、拟杆菌门、酸杆菌门, 且变形菌门、酸杆菌门在4个树种之间差异显著, 特别是阔叶树种变形菌门显著高于针叶树种。在纲水平上,  $\alpha$ -变形菌纲、 $\beta$ -变形菌纲、 $\gamma$ -变形菌纲、不明放线菌纲、鞘脂杆菌纲为主要的优势纲, 其中 $\alpha$ -变形菌纲、不明放线菌纲在4个树种之间差异显著。(4) Pearson相关性分析表明, 细菌优势门和纲相对丰度受到凋落物初始化学性质的影响, 特别是变形菌门和 $\alpha$ -变形菌纲; 变形菌门和 $\alpha$ -变形菌纲相对丰度与细根分解速率显著正相关。冗余分析结果也显示, 细根初始N、磷(P)含量和木质素含量对细菌群落结构的影响较大。研究结果有助于理解细菌群落结构和多样性对森林生态系统细根凋落物分解的影响。

**关键词** 分解; 细根; 细菌群落; 多样性

路颖, 李坤, 倪瑞强, 梁强, 李传荣, 张彩虹 (2018). 泰山4种优势造林树种细根分解对细菌群落结构的影响. 植物生态学报, 42, 1200–1210. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0120

## Effects of fine root decomposition on bacterial community structure of four dominated tree species in Mount Taishan, China

LU Ying, LI Kun, NI Rui-Qiang, LIANG Qiang, LI Chuan-Rong, and ZHANG Cai-Hong\*

Taishan Forest Ecosystem Research Station of the State Forestry Administration, Tai'an, Shandong 271018, China; and Key Laboratory of State Forestry Administration for Silviculture of the Lower Yellow River, Tai'an, Shandong 271018, China

### Abstract

**Aims** Microorganisms play a crucial role in the litter decomposition process in terrestrial ecosystems. Understanding the independent and interactive relationship between fine root decomposition and bacteria community related to substrate characteristics can help to predict the consequences of changes on ecosystem function. Therefore, the aim of this study was to identify fine roots' influences on rhizosphere microbial structure and diversity.

**Methods** The decomposition of root litters of four dominant tree species of Mount Taishan (*Robinia pseudoacacia* (RP), *Quercus acutissima* (QA), *Pinus tabulaeformis* (PT) and *Pinus densiflora* (PD)) was tested in a Yaoxiang Forest Farm. Using Illumina high-throughput sequencing of 16S rRNA genes, bacterial community composition was determined. Composition, diversity and relative abundance of bacteria were calculated for per fine root litter.

**Important findings** (1) Fine root litter decomposition differed significantly among different root types. There was no difference in decomposition rate between broad-leaved species and conifer species. In all species, fine roots of RP and QA were more strongly decomposed than that of PT and PD, and these differences were significant (RP > QA > PT > PD). (2) The number of observed species, operational taxonomic units, Ace index and phylogenetic diversity in broad-leaved species were significantly lower than that in coniferous species. Bacterial

收稿日期Received: 2018-05-21 接受日期Accepted: 2018-10-31

基金项目: 国家自然科学基金(31500362和31570705)、山东省联合专项(ZR2014CL005)和山东省“双一流”奖补资金(SYL2017XTTD03)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31500362 and 31570705), the Joint Special Project of Shandong Province (ZR2014CL005), and the Funds of Shandong “Double Tops” Program (SYL2017XTTD03).

\* 通信作者Corresponding author (zhangcaihong78@163.com)

logenetic diversity in broad-leaved species were significantly lower than that in coniferous species. Bacterial community structure differed significantly among four species for root decomposition. Initial carbon (C), lignin:nitrogen (N) and C:N in fine root had a great influence on the bacterial community structure. (3) At the phylum level, a total of 4 phyla were dominant (>5% across all species). Based on the average relative abundance, the most abundant phyla were Proteobacteria, Actinomyces, Bacteroidetes and Acidobacteria. Proteobacteria's and Acidobacteria's abundance were significantly different among the four species. Particularly, the Proteobacteria of broad-leaved species was significantly higher than that of coniferous species. At the class level, a wide range of classes dominated. Based on the average relative abundance, the most abundance classes were Alphaproteobacteria, Betaproteobacteria, Gammaproteobacteria, unidentified-Actinobacteria and Sphingobacteriia. Alphaproteobacteria and unidentified-Actinobacteria had significant differences among the four species. (4) Pearson correlation analysis showed that the relative abundance of dominant phylum and class was affected by the initial properties of root litter, especially the Proteobacteria and Alphaproteobacteria. In addition, there was a significant positive correlation between fine root decomposition rate and relative abundance of Proteobacteria and Alphaproteobacteria. Redundancy analysis (RDA) also demonstrated that the initial properties of fine root litter (initial N, P, C:N) had significant effects on the structures of bacterial community. These results can improve understanding the links between fine root litter decomposition and functional microbial communities.

**Key words** decomposition; fine root; bacterial community; diversity

Lu Y, Li K, Ni RQ, Liang Q, Li CR, Zhang CH (2018). Effects of fine root decomposition on bacterial community structure of four dominated tree species in Mount Taishan, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 1200–1210. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0120

森林凋落物的累积和分解是森林生态系统养分循环的重要环节,是光合作用固定碳(C)返回到大气的主要途径(Coûteaux *et al.*, 1995),并且维持生态系统中养分循环过程,为土壤动物、微生物提供食物来源,为植物生长提供必要的养分(张彩虹等, 2011),长期以来受到研究者的广泛关注(张彩虹等, 2011; Gui *et al.*, 2017; 罗永清等, 2017)。近10年,对森林叶片凋落物分解的研究大量涌现(Chapman & Koch, 2007; Wymore *et al.*, 2018),但是,根系分解往往被忽略。相比于对地上组织分解的研究,特殊的位置导致对根系凋落物的研究相对滞后,但是植物根系周转迅速,特别是细根,其周转速度更快,约占总净初级生产量的33% (罗永清等, 2017; Shen *et al.*, 2017),且根系凋落物数量庞大,其更新过程可产生5倍于地上凋落物的凋落量(Grier *et al.*, 1981)。可见,对根系凋落物分解的研究对整个森林生态系统土壤有机质的形成和养分循环至关重要。

凋落物形成后,通过物理过程、非生物化学过程、生物过程进行分解,前人的研究发现,在大的空间尺度上,气候条件在控制凋落物分解中起更加显著的作用(Meentemeyer, 1978; Tuomi *et al.*, 2009);在小尺度上,凋落物质量(如氮(N)含量、C:N、木质素含量等)和微生物群落组成是主要的影响因素(Taylor *et al.*, 1989; Wymore *et al.*, 2018)。近年来,研究表明微生物能代谢和转化叶片C形成微生物生物

量(Gessner *et al.*, 1999),在凋落物分解过程中发挥着不可替代的作用(Sun *et al.*, 2017)。关于凋落物分解过程中微生物的研究主要集中在土壤微生物群落结构(Sun *et al.*, 2017),而对分解过程中凋落物中微生物群落结构的研究涉及较少(张明锦等, 2015)。在土壤环境中细菌是数量最大、种类最多的微生物,其生物学特性各异,功能多样,繁殖迅速,对土壤肥力的形成、植物营养的转化有极其重要的作用(Kennedy, 1999; 丁新景等, 2017)。早期的研究结果显示,细菌对凋落物分解的作用方式与真菌有明显差别,在分解的初始阶段主要是真菌起作用,而分解后期主要是耐受能力更强的细菌起作用(Wardle *et al.*, 2004; Chapman & Koch, 2007)。随后基于荧光定量PCR的研究表明,细菌在凋落物分解早期同样具有重要作用,前期的研究低估了细菌在凋落物分解中的作用(Adam *et al.*, 2013; 张明锦等, 2015)。且前人的结论主要是基于叶片凋落物基质,而对于根系分解过程中微生物群落结构的变化尚未见报道。

长期以来,由于受技术条件的限制,对微生物的研究结果不能真实、全面地反映各生态系统中微生物群落多样性和结构及微生物不同类型所起的作用,特别是在凋落物分解过程中(荣丽等, 2009)。高通量测序技术打破了原有技术的局限,无需分离单一菌株,直接在基因水平上挖掘环境中的微生物信息,具有成本低、通量高、信息丰富等优点。近年

来,已经广泛用于不同生态系统微生物群落结构的测定,如空气(孙翠丽等,2017)、土壤(丁新景等,2017; Sun *et al.*, 2017)、水域(Zhao *et al.*, 2017)等。但是高通量测序技术在凋落物分解的研究中应用相对较少,特别是细根分解中的应用更少。因此,本研究采用高通量测序技术,研究了泰山4种优势造林树种细根分解过程中细菌群落组成,对比分析了4个树种细菌优势种群、细菌多样性的差异,同时揭示了细根分解速率与初始化学性质和细菌群落结构之间的相关关系,为研究细根凋落物分解的微生物控制机制提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区概况

研究地点位于泰山药乡林场的森林生态系统观测研究站(117.08–117.15° E, 36.28°–36.33° N)。该地属于暖温带大陆性季风气候,年平均气温18.5 °C,年降水量758 mm,主要集中在6–9月。中低山丘陵地貌,主要土壤类型为中性至酸性棕壤,土层较薄,厚度为20–30 cm。地带性植被类型为暖温带落叶阔叶林,目前森林覆盖率达81.57%,植被覆盖率达90%以上。主要森林类型为油松(*Pinus tabulaeformis*)林、侧柏(*Platycladus orientalis*)林、赤松(*Pinus densiflora*)林、刺槐(*Robinia pseudoacacia*)林、麻栎(*Quercus acutissima*)林。

### 1.2 研究方法

#### 1.2.1 试验设计及样品分析

样品收集:本项目采用泰山站附近4种主要树种的细根作为分解的材料。为了保证后期分解试验的顺利开展,在试验开始之前收集刺槐(RP)、麻栎(QA)、赤松(PD)和油松(PT)的细根。对于根分解,采用直径小于2 mm的细根,因为刚凋落的根很难从已经分解一段时间的根中分离,所以采用活根进行试验。目前,国际上大量根分解研究已经采用活根进行试验(McLaren & Turkington, 2010)。细根的采样于2015年8月植物生长旺盛的季节进行,4种树种选择代表性的植株,采用挖根法收集直径小于2 mm的细根,采样后去除表层的土壤。将收集到的细根置于室内风干备用。取小部分样品在65 °C烘箱内烘干至恒质量,分解底物风干质量:烘干质量得到换算系数(计算含水量)。并测定初始样品的C、N、P和木质素含量。

试验布设及取样:采用通用的凋落物袋的方法。凋落物袋的大小为15 cm × 15 cm (网孔大小为1 mm × 1 mm),每个凋落物袋中装入风干的样品6 g。2016年7月,采用随机区组设计将分解袋布设于6个重复的试验区内,小区大小为10 m × 10 m,相邻小区设置5 m × 5 m的隔离带,每个小区每个树种各放1袋。将样品置于地下15 cm深处,方法是将铁锹以45°倾角插入土壤中,将土壤撬开(尽量不破坏土壤结构),然后将凋落物分解袋沿裂缝滑入土壤中。试验持续时间为一年,2017年7月取样。取样时,每个小区中每种树种取1袋,清除凋落物表面黏附的土壤和长入的杂草。其中3袋重复样品标记后立即存于液氮中,用于测定微生物细菌群落。另外的3袋重复样品在实验室内去除其中的杂质,65 °C烘干至恒质量,然后称质量,并测定其灰分含量,用于矫正干质量。

#### 1.2.2 样品DNA提取和测序

采用CTAB方法对样本基因组DNA进行提取(Hultman *et al.*, 2015),具体操作为:吸取1 000 μL CTAB裂解液至2.0 mL EP管里,加入20 μL溶菌酶,将适量的样品加入裂解液中,65 °C水浴,期间颠倒混匀数次,以使样品充分裂解。离心取950 μL上清液,加入与上清液等体积的酚(pH值8.0):氯仿:异戊醇(体积比25:24:1),颠倒混匀,12 000 r·min<sup>-1</sup>离心10 min。取上清液,加入等体积的氯仿:异戊醇(体积比24:1),颠倒混匀,12 000 r·min<sup>-1</sup>离心10 min。吸取上清液至1.5 mL离心管里,加入上清液3/4体积的异丙醇,上下摇晃,-20 °C沉淀60 min,然后12 000 r·min<sup>-1</sup>离心10 min,倒出液体。用1 mL 75%乙醇洗涤2次,剩余的少量液体再次离心收集,然后用枪头吸出,超净工作台吹干。加入51 μL ddH<sub>2</sub>O溶解DNA样品。加1 μL RNase A消化RNA,37 °C放置15 min。之后用琼脂糖凝胶电泳检测DNA纯度和浓度,取适量样品于离心管中,用无菌水稀释样品至1 ng·μL<sup>-1</sup>。以稀释后的基因组DNA为模板,利用带条码(Barcode)的特定引物515F(5'-GTGCCAGCMGCCGCGGTAA-3')与907R(5'-CCGTCAATTCCTTTGAGTTT-3')扩增其V4–V5区基因片段。反应体系为30 μL,其中含15 μL Phusion Master Mix (2×), 3 μL Primer (2 μmol·L<sup>-1</sup>), 10 μL基因组DNA (1 ng·μL<sup>-1</sup>), 2 μL H<sub>2</sub>O。PCR反应程序为:98 °C预变性1 min; 30个循环包括(98 °C, 10 s; 50 °C, 30 s;

72 °C, 30 s); 72 °C延伸5 min。扩增产物用1.5%的琼脂糖凝胶电泳验证大小并回收纯化, 凝胶回收采用试剂盒GeneJET (Thermo Scientific), 按照说明书操作。纯化结束后的目的片段用Biodrop核酸检测仪 (Biochrom, Cambridge, UK)测定浓度和质量。相同处理样品的纯化产物进行等质量混合, 均匀混合后送至北京诺禾致源测序公司, 利用Illumina Miseq平台进行测序。

### 1.2.3 养分测定

凋落物中C、N含量采用元素分析仪(ECS4010, Costech, Firenze, Italy), P含量采用酸溶-钼锑抗比色法测定, 木质素含量采用逐步提取和质量分析法(GB/T 2677.8-1994, GB/T 10337-2008)。

### 1.3 数据处理

根据Barcode序列和PCR扩增引物序列从下机数据中拆分出各样品数据, 截去Barcode和引物序列后使用FLASH (V1.2.7, <http://ccb.jhu.edu/software/FLASH/>)对每个样品的reads进行拼接, 得到的拼接序列为原始Tags数据(Raw Tags); 拼接得到的Raw Tags, 需要经过严格的过滤处理得到高质量的Tags数据(Clean Tags)。利用Uparse软件(Uparse v7.0.1001)对所有样品的全部有效数据进行聚类, 默认以97%的一致性将序列聚类成为操作分类单元(OTU), 同时依据其算法原则, 筛选OTU中出现频数最高的序列作为OTU的代表序列。各样品的有效序列数量分别为: 刺槐73 723、61 362、36 056, 麻栎: 58 700、54 741、35 181, 赤松: 57 842、70 613、51 230, 油松: 58 831、50 694、47 499。计算 $\alpha$ 多样性指数之前进行抽平处理, 即每个样品随机抽取相同的序列数(本文为最小有效序列数)进行后续计算。利用Mothur软件(Version 1.35.1)计算样品的 $\alpha$ 多样性指数, 反映不同树种根系凋落物分解过程中细菌群落的丰度和多样性, 包括Chao1指数、Ace指数、Coverage指数、系统发育多样性值和Shannon指数。利

用R软件(Version3.5.1)完成群落结构分析, 其中采用非度量多维尺度(Nonmetric Multidimensional Scaling, NMDS)分析细根分解时细菌群落结构的差异, 用ANOSIM非参数检验分析各处理间的差异显著性, 并采用冗余分析(RDA)探讨细菌群落结构与细根初始化学性质之间的关系。运用SPSS 17.0软件进行统计分析, 采用单因素方差分析比较4种细根凋落物各初始化学元素含量、分解速率( $k$ )、细根分解一年后各树种细菌多样性之间的差异显著性以及主要细菌优势类群相对丰度在4种树种之间的差异显著性; 采用Pearson相关分析确定细菌群落优势门和纲相对丰度、细根初始化学性质和细根分解速率之间的相关性。

## 2 结果和分析

### 2.1 不同物种细根分解过程的差异

从表1可以看出, 选择的4种细根凋落物初始化学性质之间存在显著差异, 特别是针叶树种和阔叶树种之间差别较大。C含量、C:N、木质素含量表现出针叶树种(赤松、油松)显著高于阔叶树种(刺槐、麻栎)( $p < 0.05$ ); N含量、P含量、N:P针叶树种显著低于阔叶树种( $p < 0.05$ ), 表现为赤松<油松<麻栎<刺槐。

泰山4种主要优势造林树种细根分解速率之间差异极显著( $p = 0.001$ )。图1可见, 阔叶树种分解速率显著高于针叶树种( $p < 0.05$ ), 分解快慢表现为刺槐>麻栎>油松>赤松。两种针叶树种的细根分解速率之间差异不显著( $p > 0.05$ ), 两种阔叶树种的细根分解速率之间差异也不显著( $p > 0.05$ )。

### 2.2 细根分解对细菌 $\alpha$ 多样性的影响

从表2可以看出, 细根分解一年后微生物基因序列的覆盖率(指文库检测到的微生物种群在环境样品所有微生物中所占的比例)均达到97%以上, 说明所测定序列可以充分反映样本细菌群落的种类和

表1 泰山4个树种细根凋落物初始化学元素含量的差异(平均值 $\pm$ 标准误差,  $n = 3$ )  
Table 1 Differences in initial element contents of fine root litter (mean  $\pm$  SE,  $n = 3$ )

树种 Species	C (%)	N (%)	P (%)	C:N	N:P	木质素 Lignin (%)
RP	48.77 $\pm$ 0.33 <sup>c</sup>	3.36 $\pm$ 0.002 <sup>a</sup>	0.53 $\pm$ 0.05 <sup>a</sup>	14.51 $\pm$ 0.09 <sup>d</sup>	6.36 $\pm$ 0.34 <sup>a</sup>	29.59 $\pm$ 0.47 <sup>c</sup>
QA	46.39 $\pm$ 0.17 <sup>d</sup>	1.08 $\pm$ 0.008 <sup>b</sup>	0.46 $\pm$ 0.01 <sup>a</sup>	43.02 $\pm$ 0.17 <sup>c</sup>	2.34 $\pm$ 0.05 <sup>b</sup>	33.78 $\pm$ 0.60 <sup>b</sup>
PD	54.65 $\pm$ 0.17 <sup>a</sup>	0.38 $\pm$ 0.009 <sup>d</sup>	0.39 $\pm$ 0.03 <sup>b</sup>	142.48 $\pm$ 3.72 <sup>a</sup>	1.00 $\pm$ 0.07 <sup>c</sup>	38.34 $\pm$ 0.30 <sup>a</sup>
PT	49.96 $\pm$ 0.13 <sup>b</sup>	0.85 $\pm$ 0.004 <sup>c</sup>	0.41 $\pm$ 0.03 <sup>b</sup>	59.04 $\pm$ 0.19 <sup>b</sup>	2.10 $\pm$ 0.14 <sup>b</sup>	37.78 $\pm$ 0.15 <sup>a</sup>

PD, 赤松; PT, 油松; QA, 麻栎; RP, 刺槐。不同小写字母代表不同树种之间差异显著( $p < 0.05$ )。

PD, *Pinus densiflora*; PT, *Pinus tabulaeformis*; QA, *Quercus acutissima*; RP, *Robinia pseudoacacia*. Different lowercase letters represent significant differences among different species ( $p < 0.05$ ).

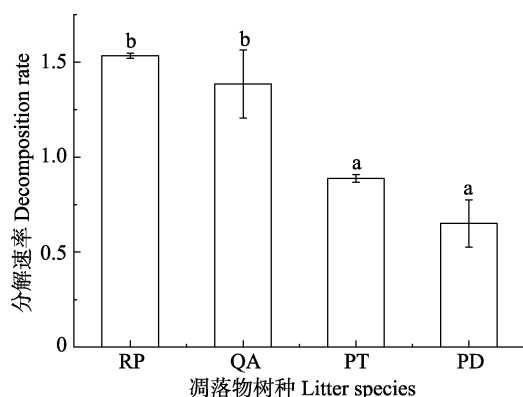


图1 泰山4种植物分解速率之间的差异(平均值±标准误差)。PD, 赤松; PT, 油松; QA, 麻栎; RP, 刺槐。不同小写字母代表不同树种之间差异显著( $p < 0.05$ )。

Fig. 1 Difference in decomposition rate among four litter species (mean ± SE) in Mount Taishan. PD, *Pinus densiflora*; PT, *Pinus tabulaeformis*; QA, *Quercus acutissima*; RP, *Robinia pseudoacacia*. Different lowercase letters represent significant differences among different species ( $p < 0.05$ ).

结构。4个树种细根分解一年后细菌丰富度(OTU、观测到的物种数(指由OTU比对数据库得出的物种的数量)和Ace)和系统发育多样性之间有显著差异( $p < 0.05$ ), 且阔叶树种刺槐和麻栎显著低于针叶树种赤松和油松。

从表3可见, 初始凋落物C含量与细菌群落α多样性指数的相关性最大, 能解释物种数78.1% ( $p = 0.004$ ), Chao1 73.7% ( $p = 0.006$ ), Ace 76.4% ( $p = 0.005$ ), 系统发育多样性68.7% ( $p = 0.011$ )的变异。

表2 细根分解一年后泰山细菌多样性统计分析(平均值±标准误差,  $n = 3$ )

Table 2 Statistical analysis of bacterial diversity in Mount Taishan after one year of fine root decomposition (mean ± SE,  $n = 3$ )

树种 Species	物种数 NO. of observed species	覆盖率Coverage (%)	Chao1指数 Chao1 index	Ace指数 Ace index	系统发育多样性 Phylogenetic diversity	Shannon-Wiener指数 Shannon-Wiener index
RP	2 149 ± 71 <sup>a</sup>	98.6 ± 0.1 <sup>b</sup>	3 088.0 ± 140.4 <sup>ab</sup>	3 062.2 ± 143.5 <sup>ab</sup>	159.2 ± 4.2 <sup>a</sup>	8.38 ± 0.59 <sup>a</sup>
QA	1 970 ± 120 <sup>a</sup>	97.7 ± 0.2 <sup>a</sup>	2 824.2 ± 88.5 <sup>a</sup>	2 843.8 ± 62.0 <sup>a</sup>	147.8 ± 7.6 <sup>a</sup>	8.14 ± 0.16 <sup>a</sup>
PD	2 759 ± 25 <sup>b</sup>	98.3 ± 0.2 <sup>ab</sup>	3 544.7 ± 50.3 <sup>c</sup>	3 530.6 ± 34.3 <sup>c</sup>	198.6 ± 5.1 <sup>b</sup>	8.81 ± 0.35 <sup>b</sup>
PT	2 568 ± 39 <sup>b</sup>	97.6 ± 0.2 <sup>a</sup>	3 395.0 ± 2.2 <sup>bc</sup>	3 341.9 ± 68.4 <sup>bc</sup>	193.1 ± 3.2 <sup>b</sup>	8.88 ± 0.18 <sup>b</sup>

PD, 赤松; PT, 油松; QA, 麻栎; RP, 刺槐。不同小写字母代表不同树种之间差异显著( $p < 0.05$ )。

PD, *Pinus densiflora*; PT, *Pinus tabulaeformis*; QA, *Quercus acutissima*; RP, *Robinia pseudoacacia*. Different lowercase letters represent significant differences among different species ( $p < 0.05$ ).

表3 分解一年后细菌α多样性与凋落物初始化学性质之间的相关分析

Table 3 Correlation analysis between bacterial α diversity and the initial properties of litter after one year of decomposition

	C (%)	N (%)	P (%)	C:N	N:P	木质素 Lignin (%)
物种数 NO. Of observed species	0.884**	-0.541	0.679*	0.790*	-0.496	0.726*
覆盖率 Coverage (%)	0.331	0.437	-0.482	0.126	0.517	-0.344
Chao1指数 Chao1 index	0.858**	-0.413	0.608	0.706*	-0.377	0.642
Ace指数 Ace index	0.874**	-0.446	0.593	0.748*	-0.405	0.661*
系统发育多样性 Phylogenetic diversity	0.829*	-0.547	0.744*	0.730*	-0.515	0.749*
Shannon-Wiener指数 Shannon-Wiener index	0.552	-0.292	0.491	0.378	-0.246	0.418

表中数字代表相关系数; \*\*,  $p < 0.01$ ; \*,  $p < 0.05$ 。

The numbers in the table represent the correlation coefficient. \*\*,  $p < 0.01$ ; \*,  $p < 0.05$ .

## 2.3 细根分解对细菌β多样性的影响

细菌群落的NMDS分析结果(图2)显示, 4个树种明显分布在不同的象限, 表明细菌群落结构有明显差异。ANOSIM非参数检验分析结果也显示, 4个树种细根分解的细菌群落结构存在极显著差异( $r = 0.7006$ ;  $p = 0.001$ )。细菌群落结构与细根初始化学性质之间的RDA结果显示, 细根初始C含量、木质素:N和C:N对细菌群落结构的影响较大。麻栎凋落物内细菌群落结构与初始P含量相关性最大, 刺槐和赤松细菌群落结构与初始木质素:N和C:N相关性最大(图3)。

## 2.4 细菌优势类群丰度

高通量测序的结果显示所有样品一共获得656 472条有效序列, 其中最少的样品序列为35 181条, 最多的样品序列为73 723条(平均序列条数为54 706条)。这些序列的97.2%可以分类到不同的细菌门类, 2.8%分类到古菌门类, 隶属于34门, 87纲, 121目, 242科, 403属, 216种。本研究将着重从门水平和纲水平对不同树种样品的细菌群落进行统计分析。在门水平上, 细根凋落物分解中细菌类群多集中于变形菌门(*Proteobacteria*, 63.3%)、放线菌门(*Actinobacteria*, 14.1%)、拟杆菌门(*Bacteroidetes*, 7.0%)、酸杆菌门(*Acidobacteria*, 6.9%), 它们的平均相对丰度大于5%, 其中变形菌门占绝对优势。此外

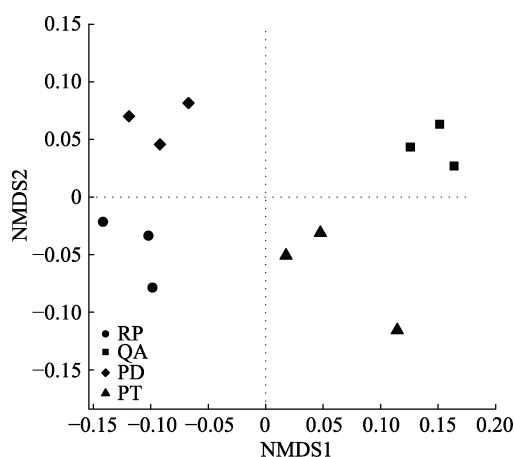


图2 细根分解一年后泰山细菌群落结构的非度量多维尺度分析(NMDS)排序图。PD, 赤松; PT, 油松; QA, 麻栎; RP, 刺槐。

Fig. 2 Nonmetric Multidimensional Scaling (NMDs) ordination diagram of bacterial community structure in root litter after one year of decomposition in Mount Taishan. PD, *Pinus densiflora*; PT, *Pinus tabulaeformis*; QA, *Quercus acutissima*; RP, *Robinia pseudoacacia*.

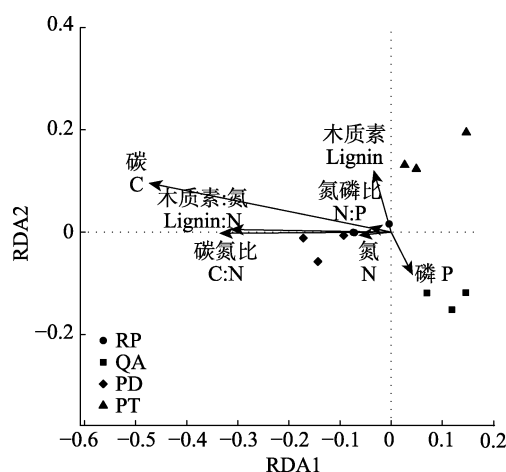


图3 细菌群落结构与细根初始化学性质的冗余分析(RDA)。PD, 赤松; PT, 油松; QA, 麻栎; RP, 刺槐。

Fig. 3 Redundancy analysis (RDA) based on bacterial community structure and the initial properties of fine root litter. PD, *Pinus densiflora*; PT, *Pinus tabulaeformis*; QA, *Quercus acutissima*; RP, *Robinia pseudoacacia*.

还发现了相对丰度小于5%的其他30个稀有门类, 未命名的门类占0.4%, 此外, 阔叶树种刺槐和麻栎细根中变形菌门的相对丰度要大于针叶树种赤松和油松。在纲水平上, 平均相对丰度大于5%的类群为 $\alpha$ -变形菌纲(*Alphaproteobacteria*, 33.1%)、 $\beta$ -变形菌纲(*Beta-proteobacteria*, 14.8%)、 $\gamma$ -变形菌纲(*Gammaproteobacteria*, 12.8%)、不明放线菌纲(*unidentified-Actinobacteria*, 9.3%)、鞘脂杆菌纲(*Sphingobacteria*, 6.1%)。

在门的水平上, 刺槐和麻栎根分解一年后相对丰度最大的变形菌门的丰度显著高于赤松和油松( $p < 0.05$ ), 麻栎和赤松的酸杆菌门的相对丰度显著高于刺槐和油松( $p < 0.05$ )(图4B); 在纲水平上, 相对丰度最大的是 $\alpha$ -变形菌纲, 其在刺槐中最大, 显著高于其他3个树种( $p < 0.05$ ), 赤松的不明放线菌纲的相对丰度显著高于其他3个树种( $p < 0.05$ )(图4A)。

## 2.5 细根分解一年后细菌优势类群相对丰度、凋落物初始化学性质和分解速率的关系

从表4可见, 细根分解一年后凋落物内变形菌门相对丰度与凋落物初始P含量、凋落物分解速率呈显著正相关( $p < 0.05$ ), 与凋落物初始C:N呈显著负相关关系( $p < 0.05$ ), 与其他指标没有显著的相关性( $p > 0.05$ )。放线菌门相对丰度仅仅与凋落物初始P含量呈显著负相关( $p < 0.05$ )。拟杆菌门和酸杆菌门相对丰度与凋落物初始化学指标、凋落物分解速率均无显著相关性( $p > 0.05$ )。此外, 凋落物分解速率与凋落物初始各指标均存在显著相关性, 其中与初始C含量、木质素含量和C/N比呈极显著负相关关系( $p < 0.01$ ), 与初始N含量、P含量和N:P呈显著正相关关系( $p < 0.05$ )。

从表5可见, 细根分解一年后凋落物内 $\alpha$ -变形菌纲相对丰度与凋落物初始N含量呈极显著正相关关系( $p < 0.01$ ), 与初始N:P、凋落物分解速率呈显著正相关关系( $p < 0.05$ ), 与初始木质素含量、C:N呈显著负相关关系( $p < 0.05$ )。 $\beta$ -变形菌纲、 $\gamma$ -变形菌纲和鞘脂杆菌纲相对丰富与凋落物初始化学指标、凋落物分解速率均无显著相关性( $p > 0.05$ )。不明放线菌纲相对丰度与凋落物初始C含量呈极显著正相关关系( $p < 0.01$ ), 与初始C:N呈显著正相关关系( $p < 0.05$ )。

对细根分解一年后细菌优势门水平上群落组成和细根初始化学因子进行冗余分析(RDA)。排序图的前两轴解释了细根凋落物内细菌群落变异程度的93.2%, 由此可知, 排序轴的前两轴能够真实地反应环境因子对细菌群落的影响程度。由图5可见, 细根初始N、P含量和木质素含量对细菌群落结构的影响较大。变形菌门与细根初始P含量相关性最大, 放线菌门与细根初始木质素含量相关性最大。这也与表4结果一致。



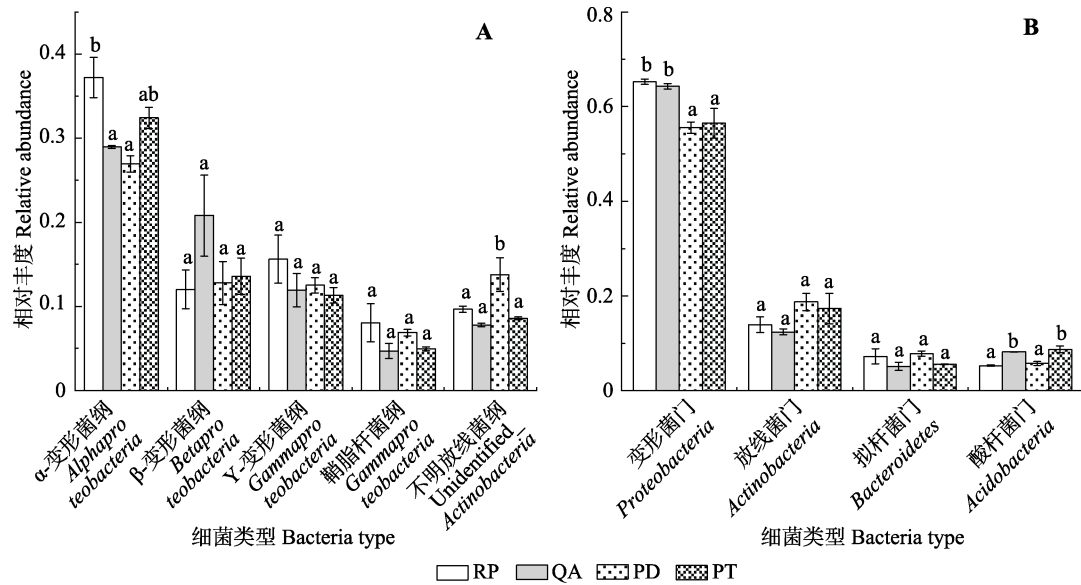


图4 泰山4个树种之间主要细菌优势类群相对丰度的差异(平均值±标准误差)。A, 优势纲。B, 优势门。PD, 赤松; PT, 油松; QA, 麻栎; RP, 刺槐。不同小写字母表示同一细菌类群不同树种的显著性差异, 相同字母表示无显著性差异。  
Fig. 4 Differences in relative abundances of major bacterial dominant groups among the four species in Mount Taishan(mean ± SE). A, Dominant classes. B, Dominant phyla. PD, *Pinus densiflora*; PT, *Pinus tabulaeformis*; QA, *Quercus acutissima*; RP, *Robinia pseudoacacia*. Different lowercase letters indicate the significant differences in different species of the same bacterial group, while the same letter indicates no significant difference.

表4 细菌优势门相对丰度与细根分解速率、凋落物初始化学性质之间的相关分析

Table 4 Correlation analysis among the bacterial dominant phylum, the decomposition rate of fine roots, and the initial properties of litter

优势门 Dominant phylum	C (%)	N (%)	P (%)	木质素 Lignin (%)	C:N	N:P	分解速率 Decomposition rate
变形菌门 <i>Proteobacteria</i>	-0.64	0.57	0.77*	-0.63	-0.69*	0.52	0.71*
放线菌门 <i>Actinobacteria</i>	0.61	-0.32	-0.69*	0.48	0.50	-0.25	-0.62
拟杆菌门 <i>Bacteroidetes</i>	0.60	0.09	0.09	0.09	0.43	0.03	-0.36
酸杆菌门 <i>Acidobacteria</i>	-0.46	-0.48	-0.57	0.35	-0.16	-0.42	0.03
分解速率 Decomposition rate	-0.76**	0.74**	0.67*	-0.90**	-0.82**	0.74**	1.00

表中数字代表相关系数; \*\*,  $p < 0.01$ ; \*,  $p < 0.05$ 。

The numbers in the table represent the correlation coefficient. \*\*,  $p < 0.01$ ; \*,  $p < 0.05$

表5 细菌优势纲相对丰度与细根分解速率、凋落物初始化学性质之间的相关分析

Table 5 Correlation analysis among the decomposition rate of fine roots and bacterial dominant class and the initial properties of litter

优势纲 Dominant class	C (%)	N (%)	P (%)	木质素 Lignin (%)	C:N	N:P	分解速率 Decomposition rate
$\alpha$ -变形菌纲 <i>Alphaproteobacteria</i>	-0.33	0.79**	0.56	-0.71*	-0.73*	0.84**	0.63*
$\beta$ -变形菌纲 <i>Betaproteobacteria</i>	-0.42	-0.18	0.09	-0.00	-0.11	-0.21	0.19
$\gamma$ -变形菌纲 <i>Gammaproteobacteria</i>	-0.08	0.49	0.47	-0.37	-0.25	0.43	0.24
不明放线菌纲 <i>unidentified-Actinobacteria</i>	0.84**	-0.25	-0.53	0.37	0.73*	-0.25	-0.61
鞘脂杆菌纲 <i>Sphingobacteriia</i>	0.20	0.40	0.49	-0.23	-0.00	0.30	0.05

表中数字代表相关系数; \*\*,  $p < 0.01$ ; \*,  $p < 0.05$ 。

The numbers in the table represent the correlation coefficient. \*\*,  $p < 0.01$ ; \*,  $p < 0.05$ .

### 3 讨论

研究表明细根分解后期主要是耐受能力更强的细菌起作用(Wardle *et al.*, 2004; Chapman & Koch, 2007)。4种细根分解一年后的细菌群落多样性水平

较高, 且存在显著差异(表2)。张明锦等(2015)对马尾松林叶凋落物分解一年时的细菌群落研究结果显示, 不同树种的Shannon-Wiener指数处于1–4之间, 明显低于我们的结果。一方面, 可能是因为分解组织性质差异, 导致两者养分有效性存在差异, 特别是

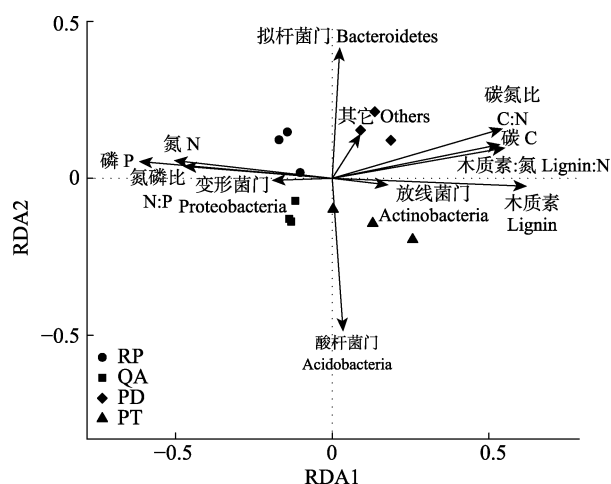


图5 细菌优势门与细根初始化学性质的冗余分析(RDA)。PD, 赤松; PT, 油松; QA, 麻栎; RP, 刺槐。

Fig. 5 Redundancy analysis (RDA) based on dominant bacterial phylum and the initial properties of fine root litter. PD, *Pinus densiflora*; PT, *Pinus tabulaeformis*; QA, *Quercus acutissima*; RP, *Robinia pseudoacacia*.

P含量(马尾松针叶为0.045%), 显著低于我们的研究结果(表1), 底物有效性较差, 所能支持的微生物类群及数量相对较少(Taylor *et al.*, 1989)。其次, 我们的研究针对细根凋落物, 分解组织放置于土壤15 cm处, 而该研究针对叶凋落物放置于土壤表面, 这就造成分解环境的差异, 土壤环境变化较小, 湿度较大, 这都有利于微生物生长。叶片凋落物分解的研究结果发现针叶凋落物内细菌多样性低于阔叶凋落物(张明锦等, 2015), 我们对细根凋落物的分解结果刚好与其相反, 阔叶树种(刺槐和麻栎)根系分解中细菌群落多样性显著低于针叶树种(赤松和油松)(表2)。细菌主要是通过分解凋落物而获取C和N(张明锦等, 2015), 阔叶树种根系分解速度较快(图1), 分解一年后, 养分释放速度快, 可溶性物质含量减少多, 能支持的微生物类群及数量相对较少(Taylor *et al.*, 1989)。另外, 可能的原因是刺槐和麻栎的优势菌群变形菌门的丰度显著高于油松和赤松(图4), 其对资源的消耗增加, 细菌群落竞争加剧, 使得其他细菌丰度降低, 细菌多样性较低(丁新景等, 2017)。ANOSIM非参数检验结果也显示阔叶树种与针叶树种细根分解的细菌群落结构之间存在极显著差异( $r = 0.7981$ ;  $p = 0.002$ ), 我们的结果(图4)与之一致。这也可能是导致阔叶树种根分解速率与针叶树种根分解速率存在差异的重要原因(图1)。分解者的活动和凋落物分解速度很大程度上依赖于凋落物质量(Wymore *et al.*, 2018)。阔叶树种细根分解

速率显著高于针叶树种( $p < 0.05$ ), 分解快慢表现为刺槐>麻栎>油松>赤松(图1)。细根分解速率与初始C含量、木质素含量和C:N显著负相关, 与初始N含量、P含量和N:P显著正相关(表4), 这与前人的研究结果一致(Coûteaux *et al.*, 1995; McLaren & Turkington, 2010; Zhao *et al.*, 2017)。阔叶树种初始凋落物质量显著高于针叶树种(表1), 有利于加速打开细菌能量通道, 促进变形菌门的生长(Sauvadet *et al.*, 2016)。这有利于加速凋落物分解过程中的C、N循环(Kerstens *et al.*, 2006)和分解速率(表4)。分解一年后, 变形菌门、放线菌门、拟杆菌门和酸杆菌门是主要的优势细菌门, 尤其是变形菌门平均占整个细菌群落的63.3%。前人的结果显示, 变形菌门、酸杆菌门和放线菌门是最丰富和活跃的分解者(Gui *et al.*, 2017), 在北方和温带森林, 这些细菌门在土壤有机层丰富度最大(Zhang *et al.*, 2014), 且其中大多数细菌能降解凋落物中难分解的C (Barret *et al.*, 2011)。变形菌门被认为是一类富营养菌, 在分解中占优势(Sun *et al.*, 2017), 是土壤中最常见和最丰富的细菌(Gui *et al.*, 2017)。阔叶树凋落物产生的富营养生境有利于其变形菌门的生长, 导致阔叶树种根分解的变形菌门显著高于针叶树种(图4B)。P是DNA复制和转录的重要元素, P限制将直接影响细菌群落的生长(Elser *et al.*, 2003)。N元素的缺乏会对微生物的生长及活性产生负面影响(Taylor *et al.*, 1989), 当细根分解过程中木质素含量高且土壤中可利用N、P含量不足时, 分解微生物的多样性将会下降(Chigineva *et al.*, 2009)。分解一年后, 变形菌门相对丰度与细根初始P含量呈显著正相关, 与N含量正相关关系(表4; 图5), 这也与变形菌门需要富营养来满足其需求相一致。放线菌门的细菌具有细丝状的菌丝, 这些菌丝拥有较强的次生代谢功能, 在有机质分解中起重要作用(Větrovský & Baldrian, 2015)。放线菌门相对丰度与初始P含量呈显著负相关关系(表4), 放线菌纲相对丰度与初始C:N呈显著正相关关系(表5), 这与Urbanová (2015)的研究一致。放线菌门大部分属于腐生菌, 部分细菌种群具有分解木质素和纤维素的能力(Zhao *et al.*, 2016), 但是我们的结果并未发现放线菌门(表4)、放线菌纲(表5)与木质素具有相关性, 可能是降解木质素的种群相对丰度较低导致的。但是, 放线菌门相对丰度与分解速率之间并没有明显的相关性(表4), 可能是



由于其相对丰度远低于变形菌门(图4)。拟杆菌门的细菌能破坏复杂的生物大分子, 因此其与木质纤维素凋落物的分解相关(Lydell *et al.*, 2004)。前人的研究表明, 拟杆菌门的相对丰度在阔叶树种凋落物中比在针叶树种凋落物中高(Sun *et al.*, 2017), 我们的结果(图4B)与之不一致。可能的原因是, 该研究通过模拟实验关注凋落物添加后土壤内细菌的变化, 而我们的研究着眼于凋落物内细菌的变化。酸杆菌门被认为是寡营养和嗜酸的细菌, 能生长在复杂的聚合物中, 包括植物半纤维素或纤维素和真菌壳(Eichorst *et al.*, 2011)。酸杆菌门在寡营养环境下丰度较高(Jones *et al.*, 2009), 有研究发现酸杆菌门的丰度与土壤有机碳含量和pH值呈显著负相关关系(Jones *et al.*, 2009), 但是, Fierer等(2007)的研究表明土壤酸杆菌相对丰度与土壤有机碳含量和土壤C:N呈显著正相关关系, 而我们并未发现细根分解物内酸杆菌相对丰度与初始化学性质之间具有明显的相关性(表4)。这可能是因为研究对象的差异, 该研究主要针对土壤酸杆菌, 而我们的研究涉及细根凋落物内酸杆菌, 两个研究对象养分有效性不同, 从而导致所能支持的微生物类群和数量的差异(Taylor *et al.*, 1989)。其次, 我们的研究主要是在固定站点, 样品量少, 这也可能是一个主要原因。在纲水平上,  $\alpha$ -变形菌纲、 $\beta$ -变形菌纲、 $\gamma$ -变形菌纲、不明放线菌纲、鞘脂杆菌纲丰度较高, 且 $\alpha$ -变形菌纲和不明放线菌纲在不同树种之间差异显著(图4A,  $p < 0.05$ )。张明锦(2016)的结果显示 $\alpha$ -变形菌纲在不同的根系中差异显著, 我们的结果与之一致。刺槐内 $\alpha$ -变形菌纲的丰度显著高于其他3个树种(图4A),  $\alpha$ -变形菌纲相对丰度与初始N含量呈显著正相关关系(表5)。研究显示,  $\alpha$ -变形菌包括大量参与C、N循环的细菌, 以及与植物共生的细菌(如根瘤菌属)(Soares *et al.*, 2006)。这也是豆科植物刺槐根系凋落物内 $\alpha$ -变形菌纲相对丰度显著高于其他3个树种(图4A),  $\alpha$ -变形菌纲相对丰度与凋落物分解速率呈显著正相关关系(表5)的原因。 $\gamma$ -变形菌中绝大多数为假单胞菌(*Pseudomonas*), 其具有很强的分解能力, 增殖速度快。 $\beta$ -变形菌包括很多好氧或兼性细菌, 通常其降解能力可变。鞘脂杆菌纲有利于凋落物中纤维素的降解, 放线菌纲能促使凋落物迅速腐烂, 是几丁质和木质素分解的重要参与者(Zhao *et al.*, 2016),  $\gamma$ -变形菌纲中的某些种群在磷元素释放中具有重要作用

(Zhao *et al.*, 2016), 这些菌群对生态系统C、N循环有重要的作用。Zhao等(2016)的研究结果显示, 川西亚高山森林叶凋落物分解过程中细菌群落以 $\gamma$ -变形菌纲、鞘脂杆菌纲和黄杆菌纲为主要类群。我们的结果与之存在差异, 主要原因可能是: 1)凋落物基质不同: 我们的研究是细根分解, 而该研究是针对叶片凋落物; 2)分解微环境存在差异: 该研究所处环境是亚高山地区, 且分解置于土壤表面, 而我们的实验在暖温带地区, 且放置于土壤中; 3)测定微生物的手段不同。该研究采用PCR-DGGE, 而我们采用高通量测序技术。

**致谢** 感谢泰山森林生态系统定位研究站提供野外基础支持。

## 参考文献

- Adam SW, Zacchaeus GC, Cindy ML (2013). Contrasting rRNA gene abundance patterns for aquatic fungi and bacteria in response to leaf-litter chemistry. *Freshwater Science*, 32, 663–672.
- Barret M, Morrissey JP, O’Gara F (2011). Functional genomics analysis of plant growth-promoting rhizobacterial traits involved in rhizosphere competence. *Biology and Fertility of Soils*, 47, 729–743.
- Chapman SK, Koch GW (2007). What type of diversity yields synergy during mixed litter decomposition in a natural forest ecosystem? *Plant and Soil*, 299, 153–162.
- Chigineva NI, Aleksandrova AV, Tiunov AV (2009). The addition of labile carbon alters litter fungal communities and decreases litter decomposition rates. *Applied Soil Ecology*, 42, 264–270.
- Coûteaux M, Bottner P, Berg B (1995). Litter decomposition, climate and litter quality. *Tree*, 10, 63–66.
- Ding XJ, Jing RY, Huang YL, Chen BJ, Ma FY (2017). Bacterial structure and diversity in rhizosphere and non-rhizosphere of *Robinia pseudoacacia* in the Yellow River Delta. *Acta Pedologica Sinica*, 54, 1293–1302. [丁新景, 敬如岩, 黄雅丽, 陈博杰, 马风云 (2017). 黄河三角洲刺槐根际与非根际细菌结构及多样性. *土壤学报*, 54, 1293–1302.]
- Eichorst SA, Kuske CR, Schmidt TM (2011). Influence of plant polymers on the distribution and cultivation of bacteria in the phylum Acidobacteria. *Applied and Environmental Microbiology*, 77, 586–596.
- Elser JJ, Acharya K, Kyle M (2003). Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota. *Ecology Letters*, 6, 936–943.
- Fierer N, Bradford MA, Jackson RB (2007). Toward an ecological classification of soil bacteria. *Ecology*, 88, 1354–1364.

- Gessner MO, Chauvet E, Dobson M (1999). A perspective on leaf litter breakdown in streams. *Oikos*, 85, 377–384.
- Grier CC (1981). Biomass distribution and above- and below-ground production in young and mature *Abies amabilis* zone ecosystems of the Washington Cascades. *Canadian Journal of Forest Research*, 11, 155–167.
- Gui H, Purahong W, Hyde KD, Xu JC, Mortimer PE (2017). The arbuscular mycorrhizal fungus *Funneliformis mosseae* alters bacterial communities in subtropical forest soils during litter decomposition. *Frontiers in Microbiology*, 8, 1–11.
- Hultman J, Waldrop MP, Mackelprang R, David MM, McFarland J, Blazewicz SJ, Harden J, Turetsky MR, McGuire AD, Shah MB, VerBerkmoes NC, Lee LH, Mavrommatis K, Jansson JK. (2015). Multi-omics of permafrost, active layer and thermokarst bog soil microbiomes. *Nature*, 521, 208–212.
- Jones RT, Robeson MS, Lauber CL, Hamady M, Knight R, Fierer N (2009). A comprehensive survey of soil acidobacterial diversity using pyrosequencing and clone library analyses. *The ISME Journal*, 3, 442–453.
- Kennedy AC (1999). Bacterial diversity in agroecosystems. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 74(1–3), 65–76.
- Kerstens K, De Vos P, Gillis M, Swings J, Vandamme P, Stackebrandt E (2006). Introduction to the *Proteobacteria*. *The Prokaryotes*, 5(3), 4–37.
- Luo YQ, Zhao XY, Wang T, Li YQ, Zuo XA, Ding JP (2017). Plant root decomposition and its responses to biotic and abiotic factors. *Acta Prataculturae Sinica*, 26(2), 197–207. [罗永清, 赵学勇, 王涛, 李玉强, 左小安, 丁杰萍 (2017). 植物根系分解及其对生物和非生物因素的响应机理研究进展. 草业学报, 26(2), 197–207.]
- Lydell C, Dowell L, Sikaroodi M, Gillevet P, Emerson (2004). A population survey of members of the phylum Bacteroidetes isolated from salt marsh sediments along the east coast of the United States. *Microbial Ecology*, 48, 263–273.
- McLaren JR, Turkington R (2010). Plant functional group identity differentially affects leaf and root decomposition. *Global Change Biology*, 16, 3075–3084.
- Meentemeyer V (1978). Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology*, 59, 465–472.
- Rong L, Li XW, Zhu TH, Zhang J, Yuan WY, Wang Q (2009). Varieties of soil microorganisms decomposing *Betula luminifera* fine roots and *Hemarthria compressa* roots. *Acta Prataculturae Sinica*, 18(4), 117–124. [荣丽, 李贤伟, 朱天辉, 张健, 袁渭阳, 王巧 (2009). 光皮桦细根与扁穗牛鞭草根分解的土壤微生物数量及优势类群. 草业学报, 18(4), 117–124.]
- Sauvadet M, Chauvat M, Cluzeau D, Maron PA, Villenave C, Bertrand I (2016). The dynamics of soil micro-food web structure and functions vary according to litter quality. *Soil Biology & Biochemistry*, 95, 262–274.
- Shen YF, Wang N, Cheng RM, Xiao WF, Yang S, Guo Y, Lei L, Zeng LX, Wang XR (2017). Characteristics of fine roots of *Pinus massoniana* in the Three Gorges Reservoir Area, China. *Forests*, 8(6), 1–13.
- Soares RA, Roesch LFW, Zantatta G, De Oliveira Camargo FA, Passaglia LMP (2006). Occurrence and distribution of nitrogen fixing bacterial community associated with oat (*Avena sativa*) assessed by molecular and microbiological techniques. *Applied Soil Ecology*, 33, 221–234.
- Sun CL, Zhang G, Cheng RJ, Zhu LQ, Ding JB, Chang WS (2017). Microbial community structure and diversity of sheepfold atmosphere by 16S rRNA high-throughput sequencing. *Acta Veterinaria et Zootechnica Sinica*, 48, 1314–1322. [孙翠丽, 张阁, 程汝佳, 朱良全, 丁家波, 常维山 (2017). 16S rRNA高通量测序方法检测羊圈空气微生物群落结构及多样性. 畜牧兽医学报, 48, 1314–1322.]
- Sun H, Wang QX, Liu N, Li L, Zhang CG, Liu ZB, Zhang YY (2017). Effects of different leaf litters on the physico-chemical properties and bacterial communities in *Panax ginseng*-growing soil. *Applied Soil Ecology*, 111, 17–24.
- Taylor BR, Parkinson D, Parsons WFJ (1989). Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rates: A microcosm test. *Ecology*, 70, 97–104.
- Tuomi M, Thum T, Jarvinen H, Fronzek S, Berg B, Harmon M, Trofymow JA, Sevanto S, Liski J (2009). Leaf litter decomposition—Estimates of global variability based on Yasso07 model. *Ecological Modeling*, 220, 3362–3371.
- Urbanová M, Šnajdr J, Baldrian P (2015). Composition of fungal and bacterial communities in forest litter and soil is largely determined by dominant trees. *Soil Biology & Biochemistry*, 84, 53–64.
- Větrovský T, Baldrian P (2015). An in-depth analysis of actinobacterial communities shows their high diversity in grassland soils along a gradient of mixed heavy metal contamination. *Biology and Fertility of Soils*, 51, 827–837.
- Wardle DA, Bardgett RD, Klironomos JN, Setälä H, van der Putten WH, Wall DH (2004). Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 304, 1629–1633.
- Wymore AS, Salpas E, Casaburi G, Liu CM, Price LB, Hungate BA, McDowell WH, Marks JC (2018). Effects of plant species on stream bacterial communities via leachate from leaf litter. *Hydrobiologia*, 807, 131–144.
- Zhang CH, Zhang LM, Liu XR, Xin XP, Li SG (2011). Root tissue and shoot litter decomposition of dominant species *Stipa baicalensis* in Hulun Buir meadow steppe of Inner Mongolia, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 1156–1166. [张彩虹, 张雷明, 刘杏认, 辛晓平, 李胜功 (2011). 呼伦贝尔草甸草原优势种贝加尔针茅根系组织和地上部分凋落物的分解. 植物生态学报, 35, 1156–1166.]

- Zhang MJ (2016). *Effects of Forest Gap Disturbance on Microbial Biomass and Bacterial Community Structure in the Process of Foliar Litter Decomposition*. Master degree dissertation, Sichuan Agricultural University, Chengdu. [张明锦 (2016). 林窗干扰对凋落叶分解过程中微生物生物量和细菌群落结构的影响. 硕士论文, 四川农业大学, 成都.]
- Zhang MJ, Zhang J, Ji TW, Liu H, Li X, Zhang Y, Yang WQ, Chen LH (2015). Influence of forest gap on bacterial community structure and diversity during litter decomposition. *Ecology and Environment Sciences*, 24, 1287–1294. [张明锦, 张健, 纪托未, 刘华, 李勋, 张艳, 杨万勤, 陈良华 (2015). 林窗对凋落物分解过程中细菌群落结构和多样性的影响. 生态环境学报, 24, 1287–1294.]
- Zhang YG, Cong J, Lu H, Yang CY, Yang YF, Zhou JZ, Li DQ (2014). An integrated study to analyze soil microbial community structure and metabolic potential in two forest types. *PLOS ONE*, 9, e93773. DOI: 10.1371/journal.pone.0093773.
- Zhao BY, Xing P, Wu QL (2017). Microbes participated in macrophyte leaf litters decomposition in freshwater habitat. *FEMS Microbiology Ecology*, 93, fix108. DOI: 10.1093/femsec/fix108.
- Zhao YY, Wu FZ, Yang WQ, Tan B, He W (2016). Variations in bacterial communities during Foliar litter decomposition in the winter and growing seasons in an alpine forest of the eastern Tibetan Plateau. *Canadian Journal of Microbiology*, 62, 1–14.
- 责任编辑: 罗天祥 责任编辑: 李 敏



扫码加入读者圈  
听语音, 看问答