

叶际微生物对马尾松凋落针叶分解的影响

郑 炆^{1,2} 孙学广^{1,2*} 熊洋阳² 袁贵云^{1,2} 丁贵杰^{1,2}

¹贵州大学贵州省森林资源与环境研究中心/贵州省高原山地林木培育重点实验室, 贵阳 550025; ²贵州大学林学院, 贵阳 550025

摘 要 叶际微生物作为最先定殖在凋落叶上的微生物类群, 可能直接参与凋落叶的分解。为验证此猜想, 该研究通过扩增子高通量测序技术和室内分解实验, 探究了马尾松(*Pinus massoniana*)叶际微生物多样性及叶际微生物对马尾松凋落物的分解影响。结果表明: (1)马尾松的叶际存在着丰富而多样的微生物群体, 针叶在凋亡后, 叶际微生物群落发生变化。成熟针叶、凋落针叶、分解层针叶共有大量可操作分类单元(OTUs)。(2)马尾松针叶分解过程可分为两个阶段: 快速分解期(前8个月)和缓慢分解期(8个月以后)。衰老针叶(刚凋落但未接触土壤)叶际微生物可直接参与马尾松凋落针叶分解, 且分解速率表现为叶际微生物+土壤微生物处理>叶际微生物处理>土壤微生物处理。在马尾松针叶分解过程中叶际微生物与土壤微生物存在协同作用。(3)凋落针叶分解速率与木质素和纤维素分解速率呈极显著正相关关系, 但与木质素和纤维素分解酶活性无显著相关关系。木质素分解酶——多酚氧化酶与过氧化物酶活性极显著负相关, 纤维素分解酶—— β 葡萄糖苷酶活性与纤维二糖苷酶活性则呈极显著正相关关系。综上, 该研究结果表明叶际微生物可直接参与凋落针叶的分解, 且其对马尾松凋落针叶分解速率的影响高于土壤微生物, 这为进一步阐明马尾松凋落针叶的分解机理和后续分解过程中发挥主要作用的核心微生物组的发掘提供了理论依据。

关键词 马尾松; 凋落物; 叶际微生物; 土壤微生物; 分解

郑炆, 孙学广, 熊洋阳, 袁贵云, 丁贵杰 (2023). 叶际微生物对马尾松凋落针叶分解的影响. 植物生态学报, 47, 687-698. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0124

Effects of phyllospheric microorganisms on litter decomposition of *Pinus massoniana*

ZHENG Yang^{1,2}, SUN Xue-Guang^{1,2*}, XIONG Yang-Yang², YUAN Gui-Yun^{1,2}, and DING Gui-Jie^{1,2}

¹Guizhou Provincial Forest Resources and Environment Research Center/Guizhou Provincial Key Laboratory of Plateau Mountain Forest Cultivation, Guizhou University, Guiyang 550025, China; and ²College of Forestry, Guizhou University, Guiyang 550025, China

Abstract

Aims As the first colonizer of leaf litters, the phyllospheric microbes may directly participate in the decomposition of litters.

Methods To test this hypothesis, the diversity of phyllospheric microbes and their effects in needle litter decomposition of *Pinus massoniana* were investigated by employing high-throughput amplicon sequencing techniques and indoor decomposition experiments.

Important findings (1) There are abundant and diverse microbial communities in the phyllospheric microbes of *P. massoniana*, and the microbial communities changed rapidly along with needle senescence. A large number of shared operational taxonomic units were detected among samples of mature needles, litter needles, and decomposing needles. (2) The decomposition process of *P. massoniana* needles can be divided into two stages: the rapid decomposition period (the first 8 months) and the slow decomposition period (after 8 months). Phyllospheric microbes of the senesced needles (fallen but not in contact with the soil) could decompose needle litters, and the decomposition rates exhibited the trend of phyllospheric microbes + soil microbes treatment > phyllospheric microbes treatment > soil microorganism treatment. There are synergistic effects between phyllospheric microbes and soil microbes during the decomposition of *P. massoniana* needles. (3) The decomposition rate of needle litters was significantly positively correlated with those of lignin and cellulose, while not correlated with the activity of lignin or cellulose decomposing enzymes. For ligninolytic enzymes, the activity of polyphenol oxidase had a significantly negative correlation with peroxidase activity. Meanwhile, activity of ligninolytic enzyme β -glucosidase had a significantly positive correlation with cellobiohydrolase activity. In conclusion, the present

收稿日期Received: 2022-04-08 接受日期Accepted: 2022-06-09

基金项目: 贵州省科技计划项目([2018]5261)和国家自然科学基金(31971572和31500090)。Supported by the Science and Technology Project of Guizhou Province ([2018]5261) and the National Natural Science Foundation of China (31971572 and 31500090).

* 通信作者Corresponding author (xgsun@gzu.edu.cn)

results indicate that the phyllospheric microbes can directly participate in the decomposition of needle litters, and its effect on the decomposition rate of needle litters of *P. massoniana* is superior to that of the soil microbes. These results have advanced the litter decomposition theory and provided theoretical foundation for further investigation into the core microbiome participating in litter decomposition.

Key words *Pinus massoniana*; litters; phyllospheric microbes; soil microbes; decomposition

Zheng Y, Sun XG, Xiong YY, Yuan GY, Ding GJ (2023). Effects of phyllospheric microorganisms on litter decomposition of *Pinus massoniana*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 47, 687-698. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0124

凋落物是森林生态系统的重要组成部分,凋落物的分解可为植物生长、微生物代谢提供营养物质与能量来源(Wang *et al.*, 2017),有研究(曾锋等, 2010)表明,全球温度升高和凋落物碳的变化息息相关,所以,凋落物的分解问题也引起了人们的大量关注。早在1876年,就有德国学者对凋落物的产生原因和它们的化学组成展开了深入研究,并得出结论:凋落物在养分循环中占据了十分重要的作用(林波等, 2004; 凌华等, 2009)。20世纪80年代后关于凋落物分解过程中木质素的促分解作用、多种营养元素的分解释放等问题有了大量研究(Berg & Ekbohm, 1991),且研究对象也逐渐从多种凋落物转移到单种凋落物。微生物是凋落物分解过程中的重要驱动因子(闫鹏飞等, 2019)。微生物与凋落物分解之间的关系是凋落物研究领域的热点(宋影等, 2014)。而凋落物叶际微生物所呈现的不同数量、群落组成及功能代谢特征,导致人们对凋落物分解过程的微生物机制认知不足。尤其是马尾松(*Pinus massoniana*)叶际微生物的研究还鲜有报道,马尾松叶际微生物的多样性及功能尚不明确。对微生物在凋落物分解中所扮演的角色还没有达成普遍共识(黄锦学等, 2010; 陈亚梅等, 2015)。对森林凋落物的分解特征进行研究,有助于全面认识陆地生态系统养分循环的过程及方式,深入揭示森林生态系统结构和功能及改善森林土壤肥力。

传统意义上认为土壤微生物在凋落物的分解过程中发挥了主要作用。土壤微生物作为连接植物和土壤的重要生物因子,不仅能通过产生各种酶水解和氧化凋落物,而且能够进行氨化、硝化、固氮等过程,改变凋落物的结构和化学组成(胡凯等, 2019)。董学德等(2021)以麻栎(*Quercus acutissima*)-刺槐(*Robinia pseudoacacia*)混交林和麻栎纯林为研究对象,对凋落物分解过程中土壤微生物菌群多样性特征及其对凋落物分解速率的影响进行了研究。结果表明:土壤微生物群落对麻栎-刺槐混交林和

麻栎纯林凋落物分解速率具有重要影响。孟盈盈等(2021)以陌上营(*Carex thunbergii*)为研究对象,分析叶片凋落物和细根在不同土壤水分含量下的分解动态。结果表明:湿地水位变化条件下,土壤水分含量对细根和叶片凋落物分解具有不同的影响,土壤水分含量的增加促进了叶片凋落物的分解,但对细根的分解产生了抑制作用。

近些年有关叶际微生物的研究成果表明,作为最先定殖在凋落物上的微生物,叶际微生物可能在凋落物的分解中发挥了重要功能。叶际微生物,即寄生或附生于植物叶表面和叶内部的微生物(Peñuelas & Terradas, 2014),广义的叶际微生物还包括凋落叶(尚未接触土壤)所携带的微生物(Sadaka & Ponge, 2003)。通过分离培养的方法, Sadaka和Ponge (2003)发现*Quercus rotundifolia*的部分叶际真菌可以在凋落叶上定殖并伴随凋落叶的分解过程发生变化; Voříšková和Baldrian (2013)发现叶际真菌是参与凋落叶快速分解阶段的最主要的微生物类群;运用高通量测序技术, Tláskal等(2016)发现*Quercus petraea*叶际细菌群落中的部分物种可以在凋落叶中定殖,并可能参与凋落叶的分解。Lindahl和Boberg (2008)发现松柏类植物的凋落叶叶际真菌能在落叶初期从老化菌丝体中转移氮营养来克服氮缺乏,从而促进自身生长。然而,将叶际微生物群落作为整体,叶际微生物对凋落叶的分解能力还是未知的。

马尾松作为我国长江以南地区荒山造林的主要树种(张腾, 2016),其适应性极强,在荒山治理、改善环境等方面具有重要作用。凋落针叶作为马尾松林最主要的凋落物来源(李海燕, 2019),其质量与分解速度对马尾松林生产力维持至关重要。基于叶际微生物在凋落物分解中可能发挥重要功能,我们推测马尾松叶际微生物(凋落针叶叶际微生物)在凋落针叶分解过程中可能同样发挥重要功能。基于此,本研究通过高通量测序等方法,探究了马尾松叶际微生物多样性特征,比较不同处理与不同分解时期

下马尾松凋落针叶的分解特征, 动态监测各分解阶段的相关指标, 以期验证叶际微生物对马尾松凋落针叶的分解能力。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

本研究样地位于贵州省黔南州龙里县国有林场25年生马尾松纯林(26.47° N, 107.01° E)。样地平均海拔997 m, 土壤以黄壤为主: pH 4.4, 有机质含量21.46 g·kg⁻¹, 总氮含量0.68 g·kg⁻¹, 有效氮含量62.20 mg·kg⁻¹, 总磷含量0.11 g·kg⁻¹, 有效磷含量0.86 mg·kg⁻¹, 有效钾含量62.70 mg·kg⁻¹ (李敏等, 2016)。该区域属亚热带湿润季风气候, 年平均气温13.6–19.6 °C, 年降水量1 028.6–1 432.9 mm。

1.2 样品及土壤采集

凋落物样品采集: 于2019年12月, 在样地内设置4个20 m × 20 m的样方, 样方间距50 m以上。在样地内分别布设20个1 m × 1 m的凋落物收集网(1 mm孔径的尼龙网), 收集网距地面40 cm, 由木桩支撑四角, 防止凋落针叶与土壤接触, 使用凋落物收集网收集7天内凋落的针叶(大约2 kg)带回实验室, 将其剪成5 cm长片段。取100 g针叶(每个样品20 g, 5个重复) 80 °C烘干至恒质量后进行干质量换算, 另取部分未烘干针叶进行针叶形态观察。

微生物多样性样品采集: 根据周政贤(2001)的研究结果, 速生期马尾松的针叶生物量集中在第5到8盘的2–3年生枝条, 为使采集的样品更具代表性, 从树冠中部(树冠底部向上2 m左右)收集针叶。具体采集过程为: 在样地内随机选取15株马尾松, 间距10 m以上。使用高枝剪(15 m)采集马尾松针叶, 按不同方位采集, 每株采集约10 g健康成熟针叶(NM)(剔除已枯死但并未凋落针叶), 将采集的针叶每5株混为1个样品。用凋落物收集网收集7天内凋落的针叶(L), 并同时采集林地地表分解层针叶(F), 各采集15份, 每5份混合作为一个样品。

土壤采样: 于样地内设置4个20 m × 20 m的样方, 以马尾松林地表层土壤(0–10 cm)为土壤样品, 采用多点混样法进行土壤采集。采样前小心除去地表枯落物, 将所有土样充分混合均匀, 放入密封袋, 运回实验室, 立即去除动植物残体和石砾等杂质。

1.3 凋落物室内分解实验

在20 °C (马尾松生长季的平均温度)、空气相

对湿度80%条件下于培养箱内进行室内分解实验(暗培养), 设置叶际微生物+土壤微生物(N+S); 叶际微生物+灭菌土壤微生物(N+SS); 灭菌叶际微生物+土壤微生物(SN+S) 3个处理。根据实验设置的不同, 对土壤微生物进行如下处理: 对N + SS的待用土壤进行高压蒸汽灭菌。对SN + S和N + S待用土壤不进行处理。对凋落针叶进行如下处理: 对SN + S待用针叶进行高压蒸汽灭菌; 对N + SS和N + S待用针叶不进行处理。分解实验使用方形组培瓶(120 mm × 120 mm × 120 mm)进行, 在无菌组培瓶中装入直径10 cm高5 cm的马尾松纯林表层土(添加无菌水调整含水量至70%田间持水量), 随后均匀覆盖5 g马尾松针叶。

每处理各40瓶, 根据水分损耗情况(不考虑凋落物分解过程中由于微生物的代谢导致的有机物质质量损失, 该质量损失相对于培养瓶体系的整体质量而言可忽略不计), 每月向培养瓶内补充无菌水1次(于超净台内用无菌注射器注入)。

1.4 凋落物分解测定

在实验开始后的第2、4、8、12个月每处理分别随机取样测定凋落物分解情况。测试指标包括凋落针叶形态, 质量损失情况, 纤维素、木质素含量, 胞外酶活性。

(1)针叶形态特征观测: 随机挑取几根松针, 剪成1 cm长的片段后用导电胶带粘贴在样品台上, 用离子溅射仪(MSP-mini, 上海普金电气科技有限公司, 上海)镀金1 min。扫描电子显微镜(SEM) (TM 4000 plus, Hitachi, Tokyo, Japan)观测条件为: 低真空, 15 kV, 背散射电子成像。

(2)针叶质量损失率测定: 定期对组培瓶内针叶进行取样(实验开始后2、4、8、12个月), 取约1 g鲜针叶, 刷去表面附着土壤, 称针叶鲜质量。烘干, 计算含水率, 换算针叶总干质量, 进一步换算针叶质量损失率(Olson, 1963)。凋落针叶质量损失率由以下公式计算: 凋落针叶质量损失率(%) = $X_t/X_0 \times 100\%$ 。X₀为凋落针叶初始干质量, X_t为分解t时间后针叶质量损失量。

(3)纤维素、木质素含量测定: 分别采用Solarbio纤维素(CLL)含量检测试剂盒和Solarbio木质素含量检测试剂盒测定针叶纤维素和木质素含量, 并换算纤维素和木质素质量损失率(春敏莉等, 2009)。凋落针叶纤维素及木质素质量损失率由以下公式计算:

凋落针叶纤维素和木质素损失率(%) = $x_t/x_0 \times 100\%$ 。 x_0 为凋落针叶初始纤维素或木质素含量, x_t 为分解 t 时间后针叶纤维素或木质素质量损失量。

(4)胞外酶活性测定: 采用Solarbio多酚氧化酶(PPO)含量检测试剂盒、Solarbio过氧化酶(POD)含量检测试剂盒、Solarbio β -葡萄糖苷酶(β -GC)含量检测试剂盒、Solarbio纤维二糖苷酶(C1)含量检测试剂盒测定针叶多酚氧化酶、过氧化物酶、 β -葡萄糖苷酶、纤维二糖苷酶活性。

1.5 微生物多样性分析

采用PowerSoil DNA isolation kit试剂盒提取叶表微生物收集物的DNA, 分别使用带DNA片段的515F + 907R和ITS5 + ITS2引物对细菌16S V4-V5区和真菌ITS1区序列进行扩增纯化, 并构建文库。基于novaseq 6000平台对原来的数据进行了拼接、质控和嵌入式过滤等操作, 获得适用于随时检测和处理的有效数据进行高通量测序分析。使用Upase软件以97%的频率一致性把有效的数据序列集合聚类为最邻近的可操作分类单元(OTUs), 筛选OTUs中出现频率最高的数据序列作为OTUs的一个代表。

物种注释: 对OTUs序列进行物种注释, 基于MUSCLE软件对细菌和真菌进行快速多序列比对, 获得所有OTUs代表序列的系统发生关系, 并在各分类水平统计各样本的群落组成, 最后以样本中数据量最少的为标准对各样本的数据进行均一化处理。

多样性分析: 基于Qiime软件进行OTUs数、Chao1、香农-威纳多样性指数(Shannon-Wiener diversity index)等 α 多样性指数和加权UniFrac距离(weighted Unifrac distance)计算, 并构建非加权配对算数平均法(UPGMA)样本聚类树; 使用R 2.15.3软件绘制叶表微生物的测定物种指数稀释曲线, 进行 α 多样性指数组间差异分析。

1.6 数据处理

采用Excel 2016对所有数据进行整理汇总, 利用SPSS 23.0软件对数据进行方差分析及相关性分析, 数据间的显著性分析采用最小显著性差异法(LSD) ($p < 0.05$)。

2 结果和分析

2.1 马尾松叶际微生物多样性

2.1.1 细菌多样性

通过对Reads拼接、质控、去嵌合体, 共得到

536 490条有效序列。以97%的一致性将序列聚类成为OTUs, 去除低频序列后494 712条序列共聚类成2 468个OTUs。通过与数据库Silva 132比对, 进行物种注释, 并对不同分类层级统计发现: 注释到界水平的比例为100.00%, 门水平为99.69%, 纲水平为98.21%, 目水平为97.42%, 科水平为48.77%, 属水平为19.07%, 种水平为9.42%。

在目水平上, 成熟针叶叶际细菌优势目主要为木霉菌目(*Streptophyta*) (80.82%)、立克次氏体目(*Rickettsiales*) (12.93%)和根瘤菌目(*Rhizobiales*) (2.15%); 凋落针叶叶际细菌优势目为根瘤菌目(28.31%)、木霉菌目(18.91%)和*Chlorophyta* (14.82%); 分解层针叶叶际细菌优势目为根瘤菌目(13.34%)、放线菌目(*Actinomycetales*) (9.18%)和*Rhodospirillales* (8.46%) (图1)。从物种组成来看, 3类样品有大量(523)共有的OTUs (图2)。

2.1.2 真菌多样性

通过对Reads拼接、质控、去嵌合体, 共得到468 752条有效序列。以97%的一致性将序列聚类成为OTUs, 去除低频序列后461 014条序列共聚类成1 555个OTUs。通过与数据库UNITE比对, 进行物种注释, 并对不同分类层级统计发现: 能够注释到界水平的比例为100.00%, 门水平为81.19%, 纲水平为75.84%, 目水平为74.00%, 科水平为59.85%, 属水平为46.50%, 种水平为31.06%。

在目水平上, 成熟针叶叶际真菌优势目主要为刺盾炱目(*Chaetothyriales*) (27.49%)、煤炱目(*Capnodoiales*) (6.04%)和*Russulales* (1.37%); 凋落针叶叶际真菌优势目为煤炱目(18.15%)、刺盾炱目(14.59%)和格孢腔菌目(*Pleosporales*) (11.79%); 分解层针叶叶际真菌优势目为伞菌目(*Agaricales*) (30.73%)、*Russulales* (20.75%)、阿太菌目(*Atheliales*) (14.40%) (图1)。从物种组成来看, 3类样品有大量(377)共有的OTUs (图2)。

2.2 马尾松凋落针叶形态

随分解时间的延长, 各处理下调落针叶表面定殖的微生物逐渐增多, 针叶表面逐步分解, 其内部细胞结构趋于破碎化(图3)。以叶际微生物+土壤微生物(N+S)处理为例, 在2个月时, 针叶外表面发现大量微生物定殖(图3A, 3E), 在4-8个月, 针叶表面定殖微生物不断增多并伴随形态持续破损(图3B、3C、3F、3G), 在12个月时, 针叶表面及内部均被大

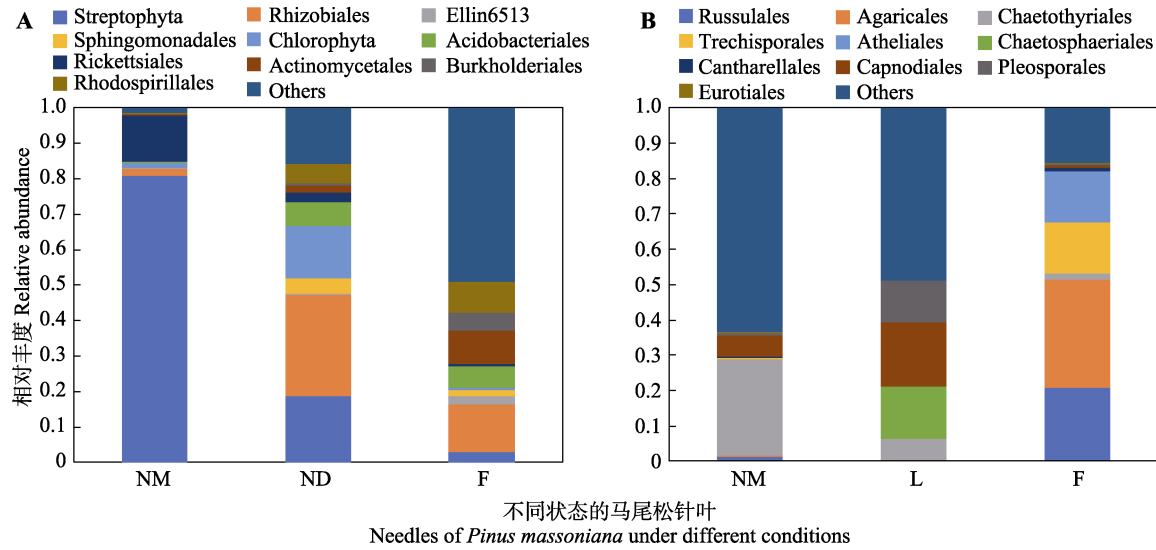


图1 细菌(A)及真菌(B)优势目在不同马尾松针叶样品中的分布情况。F、L、NM分别表示分解层针叶、凋落针叶和成熟针叶。
Fig. 1 Distribution of dominant orders of bacteria (A) and fungi (B) in different needle samples of *Pinus massoniana*. F, L, NM represent the needles of decomposition layer, litter, mature, respectively.

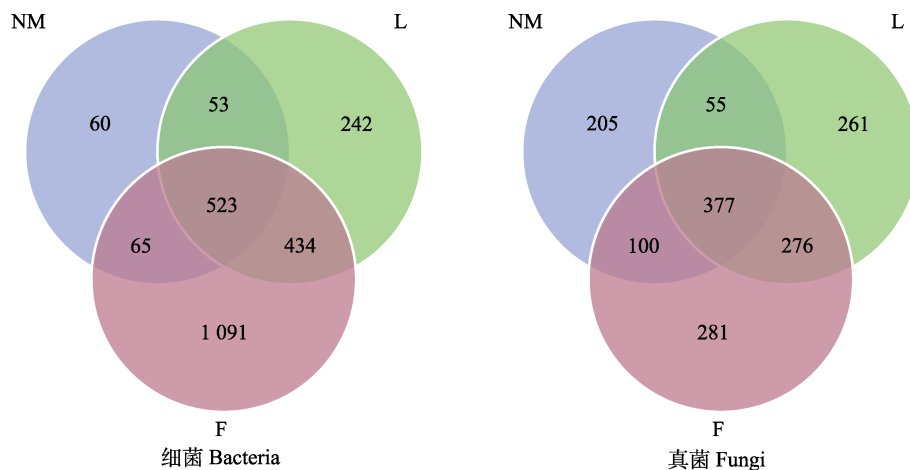


图2 马尾松凋落针叶(L)、成熟针叶(NM)和分解层针叶(F)的韦恩图。数字代表可操作运算分类单元数。
Fig. 2 Venn diagram of littered needles (L), mature needles (NM), and decomposed needles (F) of *Pinus massoniana*. Arabic numbers represent the number of operational taxonomic units.

量微生物分解, 细胞壁出现严重破损, 细胞边界已无法分辨(图3H)。整体来看, N+S处理下针叶分解最快, 在8个月时针叶表面已明显被侵蚀, 针叶内部细胞难以分辨; 相较而言, 叶际微生物(N+SS)处理在8个月(图3G1), 土壤微生物(SN+S)处理在12个月(图3H2)时针叶内部细胞仍清晰可见, 同时这两个处理的针叶表面也仅在12个月时有明显侵蚀痕迹。

2.3 不同处理下马尾松凋落针叶的分解情况

整体而言, 随培养时间的延长, 各处理下调落针叶质量损失均呈现由快转慢的趋势(图4)。在培养

的前8个月, 凋落针叶质量损失较快, 各处理不同时间点间质量损失率差异显著; 8个月后, 凋落针叶质量损失减缓, 各处理8个月与12个月间质量损失均无显著差异。不同处理下调落针叶质量损失存在差异。在培养2个月时, 3个处理间凋落物的质量损失率无显著差异; 第4个月时SN+S处理相较于其他两个处理, 凋落针叶质量损失显著降低; 培养8个月时SN+S处理和N+SS相较于N+S处理, 凋落针叶质量损失率显著降低; 培养12个月时SN+S处理相较于其他两个处理, 凋落针叶质量损失率显著降低。

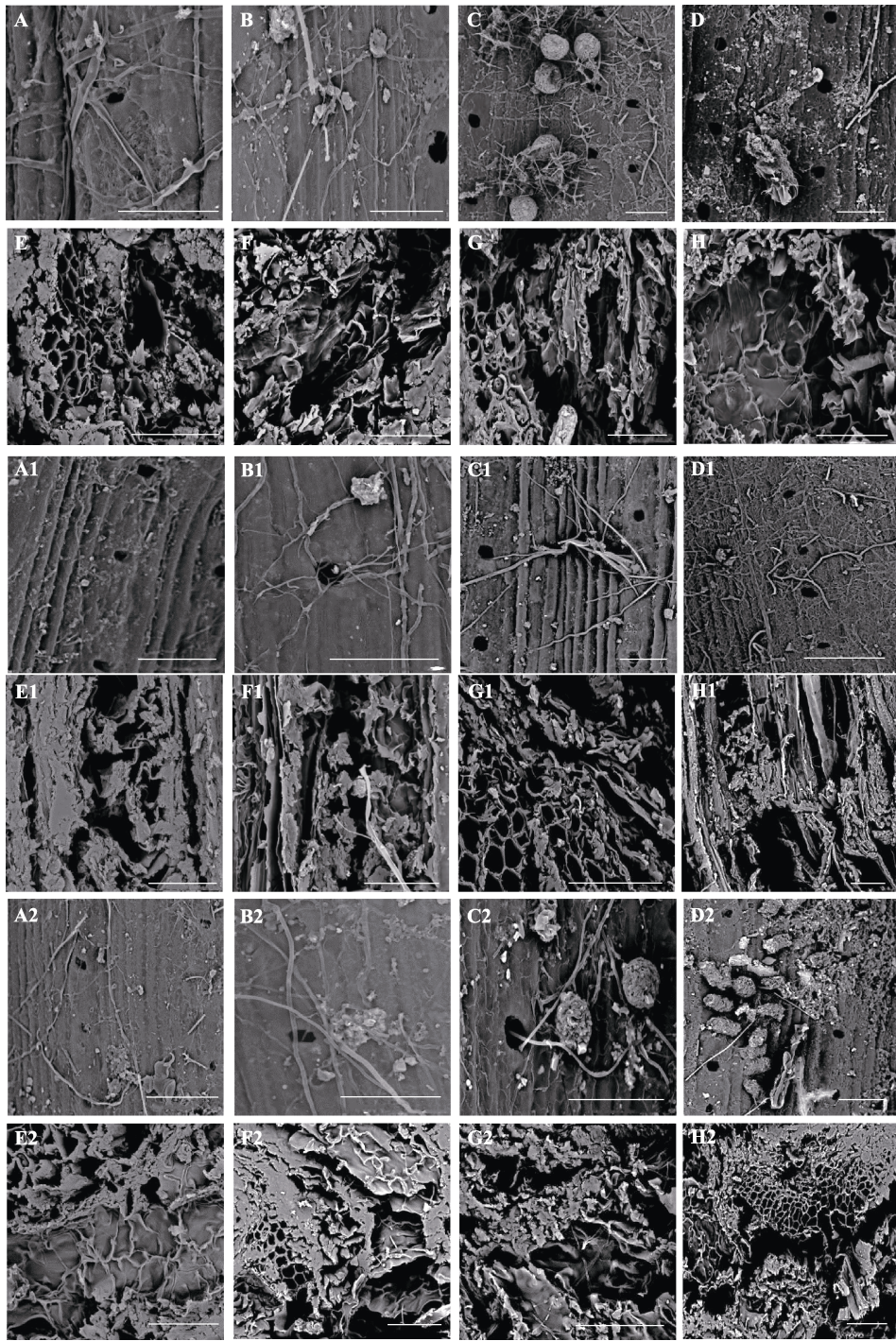


图3 不同分解时期马尾松针叶形态。图A–D分别代表N+S处理下第2、4、8、12个月时针叶的外部形态，图E–H分别代表N+S处理下第2、4、8、12个月时针叶的解剖结构；图A1–D1分别代表N+SS处理下第2、4、8、12个月时针叶的外部形态，图E1–H1分别代表N+SS处理下第2、4、8、12个月时针叶的解剖结构；图A2–D2分别代表SN+S处理下第2、4、8、12个月时针叶的外部形态，图E2–H2代表SN+S处理下第2、4、8、12个月时针叶的解剖结构。N+S、N+SS、SN+S分别表示叶际微生物+土壤微生物、叶际微生物和土壤微生物3种处理。比例尺= 50 μm 。

Fig. 3 Morphological changes of *Pinus massoniana* needles at different decomposition stages. A–D show the surface morphologies of needles in N+S treatment after 2, 4, 8 and 12 months, respectively. E–H show the anatomical structures of needles in N+S treatment after 2, 4, 8 and 12 months, respectively; A1–D1 show the surface morphologies of needles in N+SS treatment after 2, 4, 8 and 12 months, respectively. E1–H1 show the anatomical structures of needles in N+SS treatment after 2, 4, 8 and 12 months, respectively; A2–D2 show the surface morphologies of needles in SN+S treatment after 2, 4, 8 and 12 months, respectively. E2–H2 show the anatomical structures of needles in SN+S treatment after 2, 4, 8 and 12 months, respectively. N+S, N+SS, SN+S represent the phyllospheric microbes + soil microbes treatment, the phyllospheric microbes treatment and the soil microorganism treatment, respectively. Scale bars = 50 μm .

不同处理下调落针叶木质素质量损失存在较大差异。随培养时间延长, N+SS和SN+S处理下木质素质量损失均呈现先慢后快趋势, 其中, N+SS处理在培养的前2个月分解较慢, 随后分解速率加快, 在2至12个月内无明显下降趋势; SN+S处理在培养的前4个月分解较慢, 随后分解速率加快, 8个月以后分解速率再次放缓。相较而言, N+S处理下木质素分解速率最高, 且在培养的第8个月及第12个月其质量损失率显著高于其他处理。

随培养时间的延长, 不同处理下调落针叶纤维素质量损失均呈现先快后慢的趋势, 且不同处理间差异较小。整体来看, N+S处理下纤维素分解速率最快, 在12个月时其纤维素质量损失率均显著高于其他处理。

2.4 马尾松凋落针叶酶活性

整体而言, 3个处理下, 随培养时间的延长, 马尾松凋落针叶多酚氧化酶活性在整个分解期内先呈现出波动性上升(0–8个月)后下降(8–12个月)的趋势, 在分解8个月时达到最高峰值, 且此阶段3个处理下调落针叶多酚氧化酶活性均显著高于其他各分解时期, 在整个分解期(除第4个月外)内3个处理间多酚氧化酶活性无显著差异(图5)。过氧化物酶活性则与多酚氧化酶活性的变化趋势相反, 在整个分解期内呈先现波动性下降(0–8个月)后上升(8–12个月)的趋势; N+S处理下马尾松凋落针叶过氧化物酶活性高

于N+SS和SN+S处理, 且分解4个月时显著(图5)。

从第4个月开始, N+SS处理的马尾松凋落针叶β葡萄糖苷酶活性均高于其他2个处理(图5); 整个分解期内, N+SS处理马尾松凋落针叶纤维素二糖苷酶活性均显著高于N+S和SN+S处理, 整体表现为N+SS > N+S > SN+S (图5)。

相关分析结果表明, 凋落物针叶质量损失率与木质素质量损失率、纤维素质量损失率分别呈极显著正相关关系, 木质素质量损失率与纤维素质量损失率也呈极显著正相关关系, 多酚氧化酶活性与过氧化物酶活性、β葡萄糖苷酶活性分别呈极显著负相关关系, 过氧化物酶活性与β葡萄糖苷酶活性呈极显著正相关关系, β葡萄糖苷酶活性与纤维二糖苷酶活性呈极显著正相关关系, 纤维二糖苷酶活性与纤维素质量损失率呈显著负相关关系(表1)。

3 讨论

微生物多样性分析结果显示马尾松叶际微生物有较高的物种多样性, 整体来看, 细菌的多样性高于真菌, 这与其他人的研究结果(Bailey *et al.*, 2006)一致。成熟针叶与凋落针叶(衰亡针叶)叶际微生物组成差异较大, 这可能与生活态针叶与衰亡针叶微环境不同有关(叶际微生物从生活态针叶可直接获取的有机物相对有限) (Osono, 2002; Yao *et al.*, 2019)。值得注意的是, 成熟针叶、凋落针叶和分解

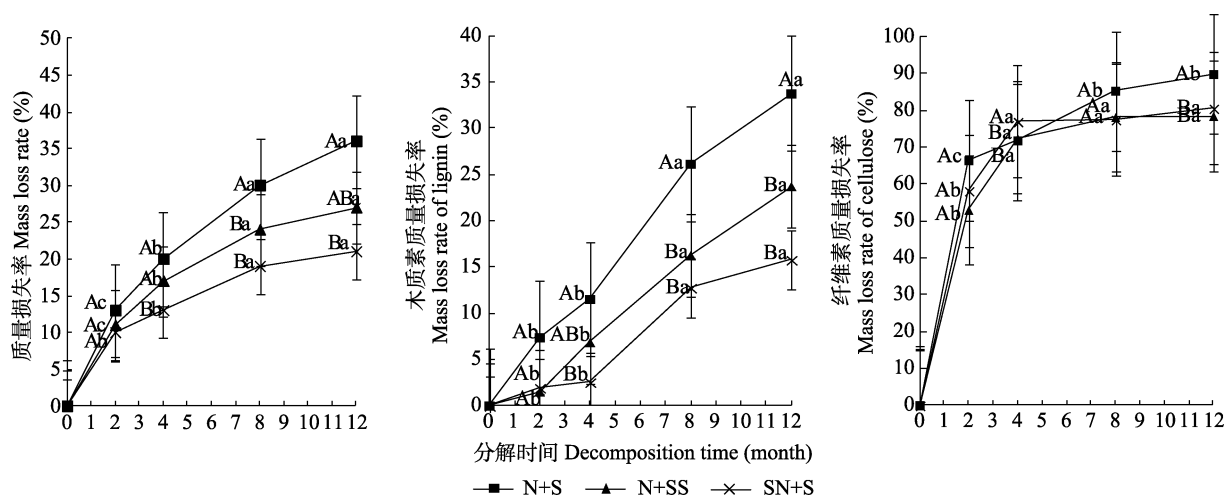


图4 不同处理下马尾松凋落针叶的分解情况(平均值±标准差)。N+S、N+SS、SN+S分别表示叶际微生物+土壤微生物、叶际微生物和土壤微生物3种处理。不同大写字母代表同一时间不同组间差异显著($p < 0.05$), 不同小写字母表示不同时间组内差异显著($p < 0.05$)

Fig. 4 Decomposition of *Pinus massoniana* leaf litter under different treatments (mean \pm SD). N+S, N+SS, SN+S represent the phyllospheric microbes + soil microbes treatment, the phyllospheric microbes treatment and the soil microorganism treatment, respectively. Different uppercase letters represent significant differences among different treatments at the same time point, and different lowercase letters represent significant differences among the same treatment at different time points ($p < 0.05$).

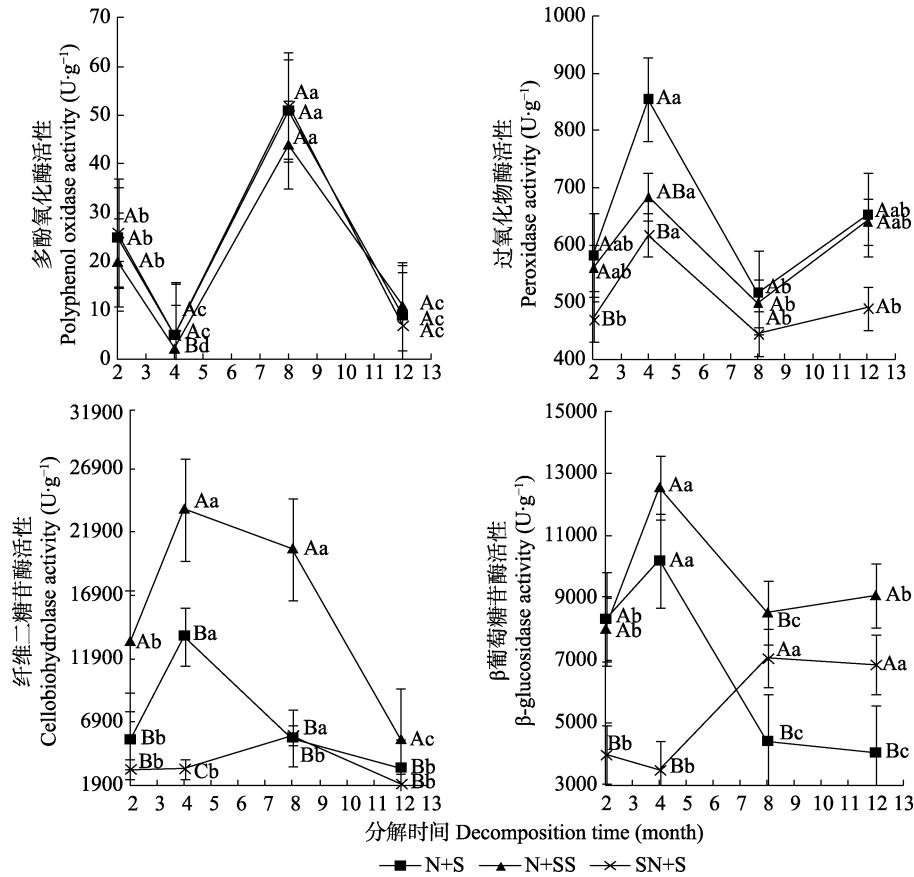


图5 马尾松凋落针叶酶活性(平均值±标准差)。N+S、N+SS、SN+S分别表示叶际微生物+土壤微生物、叶际微生物和土壤微生物3种处理。不同大写字母为同一时间不同组间差异显著($p < 0.05$), 不同小写字母表示不同时间组内差异显著($p < 0.05$)

Fig. 5 Enzyme activity of *Pinus massoniana* leaf litter (mean \pm SD). N+S, N+SS and SN+S represent treatment groups of phyllospheric microorganisms + soil microorganisms, phyllospheric microorganisms and soil microorganisms, respectively. Different uppercase letters represent significant differences among different treatments at the same time point, and different lowercase letters represent significant differences among the same treatment at different time points ($p < 0.05$).

表1 马尾松凋落针叶不同指标相关性分析

Table 1 Correlation analysis of different indicators of *Pinus massoniana* leaf litter

	针叶质量损失率 Mass loss rate of needles	多酚氧化酶活性 Polyphenol oxidase activity	过氧化物酶活性 Peroxidase activity	β葡萄糖苷酶活性 β glucosidase activity	纤维二糖苷酶活性 Fibrodiosidase activity	木质素质量损失率 Mass loss rate of lignin	纤维素质量损失率 Mass loss rate of cellulose
针叶质量损失率 Mass loss rate of needles	1.000						
多酚氧化酶活性 Polyphenol oxidase activity	0.051	1.000					
过氧化物酶活性 Peroxidase activity	-0.013	-0.368**	1.000				
β葡萄糖苷酶活性 β glucosidase activity	-0.089	-0.354**	0.314**	1.000			
纤维二糖苷酶活性 Fibrodiosidase activity	-0.107	-0.016	0.148	0.462**	1.000		
木质素质量损失率 Mass loss rate of lignin	0.868**	0.094	-0.025	-0.077	-0.187	1.000	
纤维素质量损失率 Mass loss rate of cellulose	0.455**	0.060	0.114	-0.145	-0.208*	0.442**	1.000

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

层针叶含有大量共有OTUs, 这些共有OTUs可能均来源于成熟针叶叶际微生物群落且可能具有重要生态功能, 如调控马尾松生长, 参与马尾松凋落针叶分解等(Sun *et al.*, 2021)。

已有研究陆续从多种植物叶际分离到具有木质素或纤维素分解功能的微生物, 并在纯培养条件下验证了这些微生物对凋落物的分解功能(Crawford, 1978)。有研究表明, 植物叶内生真菌可参与凋落叶的分解过程(Müller *et al.*, 2001), 部分内生真菌被证明具有分解木质素和高分子碳水化合物的能力(Osono & Takeda, 2001)。陈晏等(2010)发现外源施加叶内生真菌可明显加快茅苍术(*Atractylodes lancea*)凋落物中纤维素和木质素的降解。本研究中检测到的叶际微生物(特别是优势类群, 如变形菌门(Proteobacteria)细菌及担子菌门(Basidiomycota)真菌)可能同样具备凋落叶的分解功能。事实上, 已有研究发现, 在日本落叶松(*Larix kaempferi*)枯落叶(松针)分解过程中, 质量损失率的变化主要由担子菌引起, 担子菌能使木质素、碳水化合物产生不同比例的损失(Osono *et al.*, 2003)。而变形菌门则是凋落物分解中的优势细菌类群(Delmotte *et al.*, 2009), 该微生物类群代谢类型多样, 在叶际具有甲基营养、硝化、固氮和不产氧光合作用等多种功能(Watanabe *et al.*, 2016), 很可能这类微生物在凋落叶分解中同样发挥重要功能。

各处理中, 以N+S处理的分解速率最快, 表明在凋落物分解方面叶际微生物与土壤微生物存在协同效应, 这验证了Austin等(2014)的猜想。很可能在叶际和土壤中参与分解凋落针叶的微生物类群不同且在功能上存在互补关系。另外, 由于叶际微生物的代谢适应过程, 即由共生、附生转为腐生需要时间(杨宽等, 2021), 另外土壤微生物对凋落针叶的定殖也需要时间(庾琴等, 2008), 因而N+SS处理及SN+S处理凋落针叶分解速率相对较慢。同时, 针叶扫描电镜观测结果也同样显示N+S处理下针叶细胞壁分解最快。作为纤维素和木质素的主要来源, 细胞壁的分解会使扫描电镜下细胞间界限不清, 难以分辨, 表明凋落物形态变化对凋落物的分解程度有一定的指示作用, 这与前人的研究结论(Dresbøll & Magid, 2006; 田晓堃, 2020)一致。

马尾松凋落针叶的分解过程可划分为快速分解期(前8个月)和缓慢分解期(8个月以后) 2个阶段, 这

与陆晓辉(2017)的研究结果一致。作为凋落针叶的主要成分, 木质素和纤维素的分解速率与凋落针叶的质量损失直接相关。整体来看, 纤维素分解速率快于木质素, 在8个月时超过80%的纤维素已分解(N+S处理), 后续凋落针叶质量损失主要源于木质素的分解, 因而凋落针叶分解过程进入缓慢分解期。木质素和纤维素的分解主要受胞外酶活性的控制(Sinsabaugh *et al.*, 1991)。陈明蓉等(2020)的研究表明, 在凋落物分解前期, 内生真菌定殖可提高过氧化物酶活性, 在本研究中, 过氧化物酶在前期的活性较高, 很可能与内生真菌的定殖有关。在本研究中, 木质素分解酶——多酚氧化酶活性与过氧化物酶活性变化呈相反趋势, 这可能与两者在多酚类化合物分解中存在时序性有关(胡凯等, 2021)。整体来看, 这两种酶的活性相对不高且在不同处理间差异不大, 这与木质素难以分解(张雨鉴等, 2020; 郭绮雯等, 2021)且木质素分解微生物在土壤和叶际环境中均有分布有关(Sun *et al.*, 2021)。另外, 这两种酶的活性与木质素分解率无显著相关关系。事实上, 胞外酶活性仅能部分决定凋落物的分解速率(Allison & Vitousek, 2004)。作为纤维素分解的起始酶, 纤维二糖苷酶活性变化与纤维素的分解率极显著相关, 这与以往的研究结果(孙思琦, 2020; 许从峰等, 2020; 王明, 2021; 杨梦雅等, 2021)相同。整体来看, 3个处理中, SN+S处理下纤维素分解酶—— β 葡萄糖苷酶和纤维二糖苷酶的活性变化相对滞后, 这可能受土壤微生物对凋落针叶的定殖及代谢适应需要时间有关(朱蔚娜等, 2021; 李勋等, 2022; 张磊等, 2022)。

4 结论

本研究发现马尾松针叶在凋落后其携带的叶际微生物群落发生改变, 且成熟针叶、凋落针叶、分解层针叶共有大量OTUs, 室内分解实验进一步验证了马尾松叶际微生物(衰亡针叶叶际微生物)可直接参与凋落针叶的分解, 且在凋落针叶的分解过程中叶际微生物与土壤微生物有协同作用。这些结果对进一步阐明凋落物的分解机制及后续发掘马尾松核心微生物组有重要指导意义。

参考文献

Allison SD, Vitousek PM (2004). Extracellular enzyme activities and carbon chemistry as drivers of tropical plant

DOI: 10.17521/cjpe.2022.0124

- litter decomposition. *Biotropica*, 36, 285-296.
- Austin AT, Vivanco L, González-Arzac A, Pérez LI (2014). There's no place like home? An exploration of the mechanisms behind plant litter-decomposer affinity in terrestrial ecosystems. *New Phytologist*, 204, 307-314
- Bailey MJ, Lilley AK, Timms-Wilson TM, Spencer-Phillips PTN (2006). *Microbial Ecology of Aerial Plant Surfaces*. CABI, Wallingford.
- Berg B, Ekbohm G (1991). Litter mass-loss rates and decomposition patterns in some needle and leaf litter types. Long-term decomposition in a Scots pine forest. VII. *Canadian Journal of Botany*, 69, 1449-1456.
- Chen MR, Lin YH, He XB, Han GM (2020). Effects of colonization by endophytic fungi of *Cunninghamia lanceolata* leaves on litter decomposition and associating microbial activities. *Microbiology China*, 47, 1404-1417. [陈明蓉, 林永慧, 何兴兵, 韩国民 (2020). 杉木叶片内生真菌定殖对凋落物分解及其微生物活性的影响. 微生物学通报, 47, 1404-1417.]
- Chen Y, Dai CC, Wang XX, Zhang B, Ju Q (2010). Effects of endophytic fungus (*Phomopsis* sp.) on decomposition of plant (*Atractylodes lancea* (Thunb) DC.) litters and activity of degrading enzymes in soil. *Acta Pedologica Sinica*, 47, 537-544. [陈晏, 戴传超, 王兴祥, 张波, 鞠群 (2010). 施加内生真菌拟茎点霉(*Phomopsis* sp.)对茅苍术凋落物降解及土壤降解酶活性的影响. 土壤学报, 47, 537-544.]
- Chen YM, He RL, Deng CC, Yang WQ, Zhang J, Yang L, Liu Y (2015). Litter decomposition and lignocellulose enzyme activities of *Actinotrichum hookeri* and *Cystopteris montana* in alpine timberline ecotone of Western Sichuan, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 26, 3251-3258. [陈亚梅, 和润莲, 邓长春, 杨万勤, 张健, 杨林, 刘洋 (2015). 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. 应用生态学报, 26, 3251-3258.]
- Chun ML, Xie ZQ, Zhao CM, Fan DY, Xu XW, Ping L (2009). Litter production and nutrient characteristics of *Abies fargesii* natural forest in Shennongjia nature reserve, Hubei, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 492-498. [春敏莉, 谢宗强, 赵常明, 樊大勇, 徐新武, 平亮 (2009). 神农架巴山冷杉天然林凋落量及养分特征. 植物生态学报, 33, 492-498.]
- Crawford DL (1978). Lignocellulose decomposition by selected streptomyces strains. *Applied and Environmental Microbiology*, 35, 1041-1045.
- Delmotte N, Knief C, Chaffron S, Innerebner G, Roschitzki B, Schlappbach R, von Mering C, Vorholt JA (2009). Community proteogenomics reveals insights into the physiology of phyllosphere bacteria. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 16428-16433.
- Dong XD, Gao P, Li T, Zhang JC, Dong JW, Xu JW, Dun XJ (2021). Effects of soil microbial community on the litter decomposition in mixed *Quercus acutissima* Carruth. and *Robinia pseudoacacia* L. forest. *Acta Ecologica Sinica*, 41, 2315-2325. [董学德, 高鹏, 李腾, 张佳辰, 董金伟, 许景伟, 匡兴建 (2021). 土壤微生物群落对麻栎-刺槐混交林凋落物分解的影响. 生态学报, 41, 2315-2325.]
- Dresbøll DB, Magid J (2006). Structural changes of plant residues during decomposition in a compost environment. *Bioresource Technology*, 97, 973-981.
- Guo QW, Duan WB, Liu YP, Chen LX, Li CZ, Yu YY, Li SR, Li YF (2021). Effects of litter addition and simulated nitrogen and phosphorus deposition on lignin degradation and carbon release from Korean pine litter. *Acta Ecologica Sinica*, 41, 6621-6632. [郭绮雯, 段文标, 刘玉萍, 陈立新, 李常准, 于颖颖, 李少然, 李亦菲 (2021). 凋落物添加和模拟氮磷沉降对红松凋落物木质素降解和碳释放的影响. 生态学报, 41, 6621-6632.]
- Hu K, Li Q, Zhang ZF, Wang W (2021). Research progress of litter decomposition enzyme. *Northern Horticulture*, (13), 134-140. [胡凯, 李倩, 张中发, 王微 (2021). 凋落物分解酶的研究进展. 北方园艺, (13), 134-140.]
- Hu K, Tao JP, He DN, Huang K, Wang W (2019). Effects of root growth on dynamics of microbes and enzyme activities during litter decomposition. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 30, 1993-2001. [胡凯, 陶建平, 何丹妮, 黄科, 王微 (2019). 林下植物根系对森林凋落物分解过程中微生物及酶活性的影响. 应用生态学报, 30, 1993-2001.]
- Huang JX, Huang LM, Lin ZC, Chen GS (2010). Controlling factors of litter decomposition rate in China's forests. *Journal of Subtropical Resources and Environment*, 5(3), 56-63. [黄锦学, 黄李梅, 林智超, 陈光水 (2010). 中国森林凋落物分解速率影响因素分析. 亚热带资源与环境学报, 5(3), 56-63.]
- Li HY (2019). *Effects of Litter on Soil Nutrients and Microorganisms in a Pure Old-Growth Pinus massoniana Plantation and Its Un-even Mixed Plantation*. Master degree dissertation, Guangxi University, Nanning. [李海燕 (2019). 凋落物对过熟马尾松纯林及混交林土壤养分与微生物的影响. 硕士学位论文, 广西大学, 南宁.]
- Li M, Ding GJ, Sun XG, Luo XM, Zhang RB (2016). Plant diversity and soil enzyme activity in 4 typical communities of *Pinus massoniana* in Guizhou. *Journal of Forest and Environment*, 36, 434-441. [李敏, 丁贵杰, 孙学广, 罗晓蔓, 张仁波 (2016). 贵州马尾松群落植物多样性与土壤酶活性. 森林与环境学报, 36, 434-441.]
- Li X, Zhang Y, Song SM, Zhou Y, Zhang J (2022). Effects of mixed leaf litter on nitrogen and phosphorus release in *Pinus massoniana* and native broad-leaved tree species. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 28, 308-318. [李勋, 张艳, 宋思梦, 周扬, 张健 (2022).

- 马尾松与乡土阔叶树种凋落叶分解氮磷释放的混合效应. 应用与环境生物学报, 28, 308-318.]
- Lin B, Liu Q, Wu Y, He H (2004). Advances in the studies of forest litter. *Chinese Journal of Ecology*, 23, 60-64. [林波, 刘庆, 吴彦, 何海 (2004). 森林凋落物研究进展. 生态学杂志, 23, 60-64.]
- Lindahl B, Boberg J (2008). Distribution and function of litter basidiomycetes in coniferous forests//Boddy L, Frankland JC, van West P. *Ecology of Saprotrophic Basidiomycetes*. Academic Press, Boston, USA.
- Ling H, Chen GS, Chen ZQ (2009). Controlling factors of litterfall in China's forests. *Journal of Subtropical Resources and Environment*, 4(4), 66-71. [凌华, 陈光水, 陈志勤 (2009). 中国森林凋落量的影响因素. 亚热带资源与环境学报, 4(4), 66-71.]
- Lu XH (2017). *Litter Characteristics and Pine Needle Decomposition Process and the Impact of Control Measures on Its Decomposition Under the Pinus massoniana Forests*. PhD dissertation, Guizhou University, Guiyang. [陆晓辉 (2017). 马尾松凋落物特性及松针分解过程与调控研究. 博士学位论文, 贵州大学, 贵阳.]
- Meng YY, Zhang LM, Yuan YS, Jia X, Cheng H, Huangfu CH (2021). Effects of soil moisture content and litter quality on decomposition of *Carex thunbergii* fine roots and leaf litter. *Research of Environmental Sciences*, 34, 707-714. [孟盈盈, 张黎明, 远勇帅, 贾璇, 程桦, 皇甫超河 (2021). 土壤水分含量和凋落物特性对陌上苔细根和叶片凋落物分解的影响. 环境科学研究, 34, 707-714.]
- Müller MM, Valjakka R, Suokko A, Hantula J (2001). Diversity of endophytic fungi of single Norway spruce needles and their role as pioneer decomposers. *Molecular Ecology*, 10, 1801-1810.
- Olson JS (1963). Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 44, 322-331.
- Osono T (2002). Phyllosphere fungi on leaf litter of *Fagus crenata*: occurrence, colonization, and succession. *Canadian Journal of Botany*, 80, 460-469.
- Osono T, Fukasawa Y, Takeda H (2003). Roles of diverse fungi in larch needle-litter decomposition. *Mycologia*, 95, 820-826.
- Osono T, Takeda H (2001). Effects of organic chemical quality and mineral nitrogen addition on lignin and holocellulose decomposition of beech leaf litter by *Xylaria* sp. *European Journal of Soil Biology*, 37, 17-23.
- Peñuelas J, Terradas J (2014). The foliar microbiome. *Trends in Plant Science*, 19, 278-280.
- Sadaka N, Ponge JF (2003). Fungal colonization of phyllosphere and litter of *Quercus rotundifolia* Lam. in a holm oak forest (High Atlas, Morocco). *Biology and Fertility of Soils*, 39, 30-36.
- Sinsabaugh RL, Antibus RK, Linkins AE (1991). An enzymic approach to the analysis of microbial activity during plant litter decomposition. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 34, 43-54.
- Song Y, Gu XR, Yan HY, Mao WT, Wu XL, Wan YX (2014). Dynamics of microbes and enzyme activities during litter decomposition of *Pinus massoniana* forest in mid-subtropical area. *Environmental Science*, 35, 1151-1158. [宋影, 辜夕容, 严海元, 毛文韬, 吴雪莲, 万宇轩 (2014). 中亚热带马尾松林凋落物分解过程中的微生物与酶活性动态. 环境科学, 35, 1151-1158.]
- Sun SQ (2020). *A Study on Three Forest Fuel-Beds Degradation Accelerated by Efficient Cellulose-Degrading Fungi in Maoer Mountain*. PhD dissertation, Northeast Forestry University, Harbin. [孙思琦 (2020). 纤维素高效降解菌对帽儿山三种人工林地表可燃物降解研究. 博士学位论文, 东北林业大学, 哈尔滨.]
- Sun XG, Zheng Y, Xu G, Guo QQ, Tan JH, Ding GJ (2021). Fungal diversity within the phyllosphere of *Pinus massoniana* and the possible involvement of phyllospheric fungi in litter decomposition. *Fungal Biology*, 125, 785-795.
- Tian XK (2020). *Effects of Soil Fauna and Microbe in the Litter Decomposition Process of Four Subtropical Forests*. PhD dissertation, Chinese Academy of Forestry, Beijing. [田晓堃 (2020). 亚热带四种森林凋落物分解过程中土壤动物与微生物的影响. 博士学位论文, 中国林业科学研究院, 北京.]
- Tláškal V, Voříšková J, Baldrian P (2016). Bacterial succession on decomposing leaf litter exhibits a specific occurrence pattern of cellulolytic taxa and potential decomposers of fungal mycelia. *FEMS Microbiology Ecology*, 92, fiw177. DOI: 10.1093/femsec/iw177.
- Voříšková J, Baldrian P (2013). Fungal community on decomposing leaf litter undergoes rapid successional changes. *The ISME Journal*, 7, 477-486.
- Wang M (2021). *Screening of Cellulose Degradation Bacteria in Inner Mongolia Grasslands and Its Ethanol Fermentation from Corn Stalk*. Master degree dissertation, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu. [王明 (2021). 内蒙古草原纤维素分解菌的筛选及秸秆乙醇发酵. 硕士学位论文, 扬州大学, 江苏扬州.]
- Wang X, Xu ZW, Lü XT, Wang RZ, Cai JP, Yang S, Li MH, Jiang Y (2017). Responses of litter decomposition and nutrient release rate to water and nitrogen addition differed among three plant species dominated in a semi-arid grassland. *Plant and Soil*, 418, 241-253.
- Watanabe K, Kohzu A, Suda W, Yamamura S, Takamatsu T, Takenaka A, Koshikawa MK, Hayashi S, Watanabe M (2016). Microbial nitrification in throughfall of a Japanese cedar associated with Archaea from the tree canopy. *SpringerPlus*, 5, 1596. DOI: 10.1186/s40064-016-3286-y.

- Xu CF, Zhang FZ, Zhang W, Shen GN, Yuan Y, Yan L, Wang WD (2020). Synthetic microbial consortia for lignocellulosic biomass conversion. *Microbiology China*, 47, 3431-3441. [许从峰, 张方政, 张伟, 申贵男, 袁媛, 晏磊, 王伟东 (2020). 合成微生物群落用于木质纤维素生物质转化的研究进展. *微生物学通报*, 47, 3431-3441.]
- Yan PF, Zhan PF, Xiao DR, Wang Y, Yu R, Liu ZY, Wang H (2019). Effects of simulated warming and decomposition interface on the litter decomposition rate of *Zizania latifolia* and its phyllospheric microbial community structure and function. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 107-118. [闫鹏飞, 展鹏飞, 肖德荣, 王焱, 余瑞, 刘振亚, 王行 (2019). 模拟增温及分解界面对茭草凋落物分解速率及叶际微生物结构和功能的影响. *植物生态学报*, 43, 107-118.]
- Yang K, Wang HL, Ye KH, Wang P, Meng GY, Luo C, Guo LW (2021). Advances in research on phyllosphere microorganisms and their interaction with plants. *Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science)*, 36, 155-164. [杨宽, 王慧玲, 叶坤浩, 王佩, 孟广云, 罗成, 郭力维 (2021). 叶际微生物及与植物互作的研究进展. *云南农业大学学报(自然科学)*, 36, 155-164.]
- Yang MY, Yan FF, Yan MC, Wang H, Piao RZ, Cui ZJ, Zhao HY (2021). Decomposition characteristics of corn stover by microbial consortium PLC-8 with lignocellulose-degradation at low temperature. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 23(1), 73-81. [杨梦雅, 闫非凡, 闫美超, 王贺, 朴仁哲, 崔宗均, 赵洪颜 (2021). 低温木质纤维素分解复合菌系PLC-8对玉米秸秆的分解特性. *中国农业科技导报*, 23(1), 73-81.]
- Yao H, Sun X, He C, Maitra P, Li XC, Guo LD (2019). Phyllosphere epiphytic and endophytic fungal community and network structures differ in a tropical mangrove ecosystem. *Microbiome*, 7, 57. DOI: 10.1186/s40168-019-0671-0.
- Yu Q, Zhou Y, Qiao XW, Qin S, Wang J, Zhu JS (2008). Acetamiprid degradation by microbes of the soil and phyllosphere. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 28, 132-137. [庾琴, 周育, 乔雄梧, 秦曙, 王静, 朱九生 (2008). 土壤和叶际微生物对啉虫脒的降解作用. *环境科学学报*, 28, 132-137.]
- Zeng F, Qiu ZJ, Xu XY (2010). Review on forest litter decomposition. *Ecology and Environmental Sciences*, 19, 239-243. [曾锋, 邱治军, 许秀玉 (2010). 森林凋落物分解研究进展. *生态环境学报*, 19, 239-243.]
- Zhang L, Jia SX, Li XL, Lu YM, Lin WS, Guo JF (2022). Effects of litter and root inputs changes on soil phosphorus fractions in a subtropical natural forest of *Castanopsis carlesii*. *Acta Ecologica Sinica*, 42, 656-666. [张磊, 贾淑娴, 李啸灵, 陆宇明, 林伟盛, 郭剑芬 (2022). 亚热带米槠天然林凋落物和根系输入变化对土壤磷组分的影响. *生态学报*, 42, 656-666.]
- Zhang T (2016). *Allelopathic Effect of Masson Pine (Pinus massoniana Lamb.) and Chinese Fir (Cunninghamia lanceolata (Lamb.) Hook.) on Target Plants*. Master degree dissertation, Zhejiang University, Hangzhou. [张腾 (2016). 马尾松和杉木对植物的化感作用研究. 硕士学位论文, 浙江大学, 杭州.]
- Zhang YJ, Wang KQ, Song YL, Zheng XR, Pan Y, Su MB, Li XL (2020). Response of litter decomposition of zonal vegetation to simulated nitrogen deposition in central Yunnan, China. *Acta Ecologica Sinica*, 40, 8274-8286. [张雨鉴, 王克勤, 宋娅丽, 郑兴蕊, 潘禹, 苏孟白, 李晓龙 (2020). 滇中亚高山地带性植被凋落物分解对模拟氮沉降的响应. *生态学报*, 40, 8274-8286.]
- Zhou ZX (2001). *Chinese Masson Pine*. China Forestry Publishing House, Beijing. [周政贤 (2001). 中国马尾松. 中国林业出版社, 北京.]
- Zhu WN, Zhang GL, Zhang PJ, Zhang QQ, Ren JT, Xu BY, Qing H (2021). Decomposition characteristics of leaf litters and roots of six main plant species and their relationships with functional traits in *Stipa grandis* steppe. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 606-616. [朱蔚娜, 张国龙, 张璞进, 张迁迁, 任瑾涛, 徐步云, 清华 (2021). 大针茅草原6种主要植物叶凋落物和根系分解特征与功能性状的关系. *植物生态学报*, 45, 606-616.]

责任编辑: 程 磊 责任编辑: 李 敏