DOI: 10.5846/stxb201302200278
王淼,曲来叶,马克明,李桂林,杨小丹.罕山土壤微生物群落组成对植被类型的响应.生态学报,2014,34(22):6640-6654.
Wang M, Qu L Y, Ma K M, Li G L, Yang X D.Response of soil microbial community composition to vegetation types.Acta Ecologica Sinica,2014,34(22):6640-6654.

罕山土壤微生物群落组成对植被类型的响应

王 淼[1,2],曲来叶[1,*],马克明[1],李桂林[3],杨小丹[4]
(1. 中国科学院生态环境研究中心城市与区域生态国家重点实验室,北京 100085;
2. 中国科学院大学,北京 100049; 3. 内蒙古赛罕乌拉国家自然保护区管理局,赤峰 025150;
4. 内蒙古赤峰市巴林右旗环境保护局, 赤峰 025150)

摘要:选取分布在中国东北部地区的阔叶林-针叶林-亚高山草甸这一明显的植被垂直带谱来研究植被类型对土壤微生物群落组成的影响。选取 5 种植被类型-山杨(*Populus davidiana*)(1250—1300 m),山杨(*P. davidiana*)与白桦(*Betula platyphylla*)的混交林(1370—1550 m),白桦(*B. platyphylla*)(1550—1720 m),落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)(1840—1890 m),亚高山草甸(1900—1951 m),采用磷脂脂肪酸(Phopholipid Fatty Acids, PLFAs)分析方法测定不同植被类型下的土壤微生物群落组成。分别采用主成分分析(Principal Components Analysis, PCA)以及冗余分析(Redundancy Analysis, RDA)来解释单种特征 PLFAs 的分异以及土壤理化指标与微生物 PLFAs 指标间的相关性。结果表明不同植被类型下土壤有机碳(SOC)对土壤微生物 PLFAs 总量,各类群(真菌(f)、细菌(b)、革兰氏阳性菌(G+)、革兰氏阴性菌(G-))生物量以及群落结构影响显著;土壤微生物 PLFAs 总量及各类群的生物量随土层加深总体上表现降低趋势,G+/G-和 f/b 分别随土层加深总体上表现升高趋势。不同植被类型下,阔叶混交林土壤 PLFAs 总量及各类群生物量总体上最高;针叶林比阔叶林下的 f/b 和 G+/G-高;亚高山草甸下低的 pH 值对有机碳的可利用性有一定的抑制作用,导致 f/b 和 G+/G-的值相对较高。总之,不同植被类型下 SOC 对土壤微生物群落组成的影响最为显著,而较低的 pH 对有机碳的可利用性有一定的抑制作用;真菌对植被类型的变化比细菌更敏感,而细菌更易受可利用性养分和 pH 变异的影响,这对预测不同林型下的土壤微生物群落组成有重要的启示作用。

关键词:磷脂脂肪酸(PLFAs); 土壤微生物群落; 植被; 土壤有机碳(SOC)

Response of soil microbial community composition to vegetation types

WANG Miao[1,2], QU Laiye[1,*], MA Keming[1], LI Guilin[3], YANG Xiaodan[4]
1 *State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-environmental Science, Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100085, *China*
2 *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100049, *China*
3 *SaihanWuLa National Nature Reserve Administration, Chifeng* 025150, *China*
4 *Barin Youqi Environmental Protection Agency, Chifeng* 025150, *China*

Abstract: There is no unifying conclusion among the considerable studies of soil microbial community composition under different vegetation types. We selected a distinct vertical vegetation distribution belt consisting of broad-leaved forests, coniferous forests, and subalpine meadows to study the effect of vegetation types on soil microbial community composition. Soil samples were collected at three different depths (0—5cm, 5—10cm, 10—20cm) from sites of five vegetation types. These sites were distinguished by their dominating vegetation: poplar (*Populus davidiana*) (1250—1300m), poplar (*P. davidiana*) mixed with birth (*Betula platyphylla*) (1370—1550m), birth (*B. platyphylla*) (1550—1720m), larch (*Larix principis-rupprechtii*) (1840—1890m) and subalpine meadow (1890—1951m). Soil microbial community

基金项目:国家自然科学基金(31170581, 30700639)
收稿日期:2013-02-20; **网络出版日期**:2014-03-17
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: lyqu@rcees.ac.cn

compositions under the various vegetation types were determined by phospholipid fatty acid (PLFA) analysis. Ordination of individual PLFA signatures and correlations among soil properties and soil microbial PLFA indicators were analyzed by principal components analysis (PCA) and redundancy analysis (RDA), respectively. The results indicated that total PLFA contents of soil microbial community, biomasses of four main microbial taxa (fungi (f), bacteria (b), gram-positive bacteria (G+), gram-negative bacteria (G-)), and microbial community structure were significantly affected ($P<0.05$) by soil organic carbon (SOC) under all vegetations; PLFA contents of total microbial community and main taxa generally decreased as soil depth increased, while G+/G-and f/b increased with soil depth. Among different vegetations, total PLFA contents and main taxa biomass under mixed broad-leaved forests were the highest; f/b and G+/G-under coniferous forests were higher than those under broad-leaved forests; the availability of SOC under subalpine meadows was constrained on some level by the low pH value, which led to a relatively high f/b and G+/G-. In conclusion, the effect of SOC on soil microbial community composition was the most significant of all soil parameters under all vegetation types, though the availability of SOC could be constrained by relatively low pH values on some level; fungi was more sensitive to the changes of vegetation types while bacteria was more sensitive to the variability of nutrient availability and pH. This conclusion could have a significant impact on forecasting soil microbial community composition under different vegetations.

Key Words: PLFAs, soil microbial community, vegetation, soil organic carbon

土壤微生物在养分循环中扮演着重要角色[1-3]。了解不同驱动因子对土壤微生物群落变化的相对影响力具有重要的生态学意义[4-5];为更好地解释植被演替过程[6-7]、人为干扰(放牧、火烧)[8-9]后及不同土地利用类型下[10]土壤微生物群落组成、植被组成及土壤性质之间的相互作用机制提供重要启示。土壤微生物群落的组成和功能随气候[11-12],土壤理化性质[13-14]和植被组成[15-16]而变化。

土壤是植被与土壤微生物相互作用的载体,因此,土壤理化性质会影响微生物群落组成[17-18]。由于植被与土壤相互影响的复杂性,目前对于各种因素对微生物不同类群的影响机制和效应还没有一致性的结论。总的来说,在同一气候区内,影响土壤微生物组成的众多理化性质中,土壤有机质、土壤含水量、pH 值、可利用性的 C 和 N 通常比较主要[15,19-21]。植物凋落物分解是陆地生态系统中养分和能量流动中的重要环节[22],通过向土壤中输入凋落物[23],枯死根[24]以及根系分泌物[25],为微生物生长提供养分,因此对土壤微生物的组成和活性有关键性影响。不同植物种的凋落物和根系分泌物中碳的质量有差异[26-27],可以显著影响土壤微生物组成[28]。Merila 等[6]通过研究阔叶林与针叶林下土壤微生物群落组成和功能的差异,发现碳源的可利用性与微生物群落密切相关,来源于凋落物和根系分泌物的有机质组分的差异对土壤微生物群落组成和植被演替过程影响很大。Brockett 等[12]通过研究区域性的气候梯度下七种林型的土壤微生物群落组成,表明土壤含水量对微生物的影响很大。土壤 pH 升高可以使土壤微生物群落由真菌主导型发展为细菌主导型[13-14]。真菌更适宜在高 C:N 土壤中生长,而细菌则相反[14,29],因此土壤 C:N 可以很好地预测土壤微生物群落[30];而土壤有机层中的可利用性 C 和 N 绝大部分来自植物凋落物分解过程释放的有机质[31]。

磷脂脂肪酸(PLFAs)分析方法最早由 Bligh and Dyer[32]提出,经过不断完善[33-34],已经被广泛用于微生物群落组成的测定。土壤中,PLFAs 的总量提供了微生物生物量的信息[33,35],而特征脂肪酸的组成则可反映微生物群落结构[34,36]。

本文以罕山阴坡连续分布的阔叶林—针叶林—亚高山草甸这一明显的植被垂直带谱为对象,研究植被类型变化对土壤微生物群落组成的影响,其中山杨(*Populus davidiana*)、白桦(*Betula platyphylla*)和落叶松(*Larix principis-rupprechtii*),均为中国东北部森林常见的优势树种。通过对阔叶林与针叶林、纯林与混交林、乔木与草本下主要土壤微生物类群-真菌(f)、细菌(b)、革兰氏阳性菌(G+)及革兰氏阴性菌(G-)的 PLFAs 在不同土层中分布与含量规律的研究,探讨土壤微生物群落结构对植被类型的响应以及影响土壤微生物群落结构的因素。

1 材料和方法

1.1 样地描述

研究区域位于内蒙古赛罕乌拉自然保护区(43°59′—44°27′N, 118°18′—118°55′E)东南部的第 2 高峰——罕山(海拔 1951 m)。该区年平均气温 2 ℃,7 月份最热,最高气温 29 ℃,年平均降水量达 400 mm,多集中在 6—8 月份,夏季降水历年平均在 300 m 左右,占全年降水量 70%—80%。植被类型在阴坡呈现明显的垂直分布,沿海拔由低到高优势种依次为山杨(*Populus davidiana*)(P)(海拔 1250—1300 m),白桦(*Betula platyphylla*)和山杨混交林(BP)(1370—1550 m),白桦(*B. platyphylla*)(B)(1550—1720 m),落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)(L)(1840—1890 m),亚高山草甸(SM)(1900—1951 m)。在林下灌丛植被中,虎榛子(*Ostryopsis davidiana*)灌丛分布最为广泛,多生于白桦林下缘与采伐迹地;在虎榛子灌丛上缘,小面积的兴安杜鹃(*Rhododendron dahuricum*)灌丛多分布在森林破坏后的地块中。落叶阔叶林下的土壤为典型的棕壤,针阔混交林下为灰色森林土,随海拔升高,山顶亚高山草甸植被下分布着山地黑土。样地的土壤理化性质如表 1 所示。

表 1 5 种植被类型下土壤理化性质(平均值±标准差,$n=3$)

Table 1 Soil chemical and physical properties under five vegetation types (mean±SD, $n=3$)

土壤性质 Soil Properties	土层深度/cm	P	BP	B	L	SM
TC/(g/kg)	0—5	117.12±12.56a	106.98±13.94a	80.23±9.82b	68.64±9.89b	81.89±12.12b
	5—10	94.85±6.37a	61.25±12.51b	56.66±14.04b	55.09±6.16b	77.09±7.84ab
	10—20	67.70±10.93a	64.95±13.68ab	48.43±6.63ab	53.37±3.44b	69.70±3.31a
TN/(g/kg)	0—5	8.64±0.70a	8.39±0.93a	6.41±0.73b	5.97±0.81b	7.04±0.80bc
	5—10	7.16±0.74a	5.19±1.01b	4.73±1.01b	4.98±0.51b	6.81±0.68a
	10—20	5.33±0.57a	5.50±1.23a	4.25±0.50a	4.88±0.34a	6.08±0.30a
AN/(g/kg)	0—5	0.38±0.55ab	0.38±0.03ab	0.33±0.03b	0.40±0.02a	0.47±0.06a
	5—10	0.41±0.01a	0.30±0.03b	0.32±0.02b	0.32±0.04b	0.38±0.03a
	10—20	0.33±0.04a	0.29±0.06a	0.26±0.02a	0.30±0.04a	0.37±0.01a
SOC/(g/kg)	0—5	97.06±9.41a	99.62±8.12a	66.57±7.43b	63.77±7.14b	71.44±8.29b
	5—10	84.08±5.89a	48.63±11.54b	46.92±13.33b	42.97±7.40b	60.32±7.07b
	10—20	60.59±10.01a	46.43±1.16b	39.94±6.09b	43.72±0.87b	56.34±3.65ab
C/N	0—5	11.22±0.28ab	11.90±0.38a	10.39±0.18b	10.75±1.09b	10.14±0.12c
	5—10	11.78±0.40a	9.90±4.36a	9.83±0.67a	8.76±2.13a	8.86±0.60a
	10—20	11.33±0.66a	8.66±1.54b	9.38±0.32b	8.98±0.68b	9.27±0.19b
SWC	0—5	0.74±0.04a	0.65±0.11a	0.63±0.05a	0.62±0.06a	0.96±0.15a
	5—10	0.48±0.02a	0.44±0.02bd	0.40±0.00d	0.52±0.02c	0.77±0.03a
	10—20	0.40±0.01b	0.39±0.01b	0.40±0.01b	0.45±0.01a	0.61±0.02a
pH	0—5	6.29±0.13a	6.03±0.25ab	5.94±0.26ab	5.87±0.06b	5.75±0.16b
	5—10	6.05±0.09a	5.83±0.18a	5.93±0.19a	5.84±0.01a	5.72±0.09a
	10—20	5.81±0.12a	5.82±0.20a	5.80±0.22a	5.78±0.05a	5.78±0.06a

P:山杨林;BP:白桦与山杨混交林;B:白桦林;L:落叶松林;SM:亚高山草甸; TC:总碳;TN:总氮;AN:有效氮;SOC:土壤有机碳;C/N=SOC/TN;SWC:土壤质量含水率;同一行中不同小写字母代表不同植被间差异显著

1.2 样品采集

2010 年 8 月,在上述五种植被类型下,分别随机选取 3 块 20 m×20 m 的样地;用直径为 5 cm 的土钻在每块样地的优势物种下分别随机采集 3 份 0—5 cm,5—10 cm,10—20 cm 土样,将每个土层的 3 份土样混合后作为一个样;每份土样分成两部分,一部分过 2 mm 筛后用于微生物磷脂脂肪酸(PLFAs)测定的土样保存于-80 ℃;另一部分土样用于土壤理化性质测定,样品过 2 mm 筛后自然风干。

1.3　研究方法

1.3.1　土壤微生物群落 PLFAs 测定

土壤微生物群落 PLFAs 采用 Bligh and Dyer[32] 和 Frostegård 等[33] 介绍的方法提取,将样品进到 GC-MS中测定。脂肪酸的命名规则如下:一般用总碳原子数:双键数 ω 烯键距甲基端的位置表示。后缀 c,t 分别表示双键两侧-H 键的顺式与反式,前缀 a,i 分别表示支链的异型和同型,环丙烷脂肪酸用 cy 表示[36-37]。特征磷脂脂肪酸的分类如表 2 所示。饱和脂肪酸/单不饱和脂肪酸(SATFA/MUFA)通常作为细菌群落中养分胁迫的指示者[19]。

表 2　特征磷脂脂肪酸(PLFAs)分类

Table 2　Classifications for PLFA signatures

磷脂脂肪酸分类 Classifications for PLFAs	特征磷脂脂肪酸 PLFA signitures	参考文献 References
SATFA	14:0,15:0,16:0,17:0,18:0,20:0,i15:0,a15:0,i16:0,i17:0,a17:0	[19,37]
MUFA	i15:1,15:1ω6c,i16:1,16:1ω9c,16:1ω7c,16:1ω5c,i17:1,17:1ω8c,18:1ω5c,18:1ω9	[19,37]
G+	i15:0,a15:0,i16:0,i17:0,a17:0	[38,39]
G-	15:1ω6c,16:1ω9c,16:1ω7c,17:1ω8c,18:1ω5c,15:0 3-OH,cy17:0,cy19:0	[38,40]
f	18:1ω9,18:2ω6,9	[41,42]
b	G+,G-,14:0,15:0,16:0,17:0,18:0,20:0,i15:1,i16:1,i17:1,16:1 2-OH	[36,42,43]

SATFA: 饱和脂肪酸 saturated fatty acids;MUFA:单不饱和脂肪酸 mono-unsaturated fatty acids;G+,革兰氏阳性菌;G-,革兰氏阴性菌;f,真菌;b,细菌

1.3.2　土壤理化性质测定

过 2 mm 筛后自然风干后的土壤参考《土壤农化分析》[44] 测定理化性质。土壤含水量(SWC)经 105 ℃连续烘干恒重后计算得出;pH 值用酸度计(土:水=1:2.5)测定;土壤有机碳(SOC)采用重铬酸钾氧化外加热法;土壤有效氮(AN)采用碱解扩散法;土壤总碳、总氮采用元素分析仪(Vario EL, Elementar, Ger)测定。不同植被类型下的土壤理化性质如附表所示。

1.4　数据分析

采用 SPSS13.0 (SPSS Institute Inc., 2002)进行简单统计分析。采用单因素方差分析(One-way ANOVA)检验不同植被,不同土层下土壤理化性质、土壤微生物量及土壤微生物群落 PLFAs 差异的显著性。

采用 CANOCO 软件(Canoco for Windows 4.5)对不同植被类型,不同土层中微生物群落的特征 PLFAs (mol%) 进行主成分分析(Principal Components Analysis, PCA)。对土壤理化性质、土壤微生物各类群 PLFAs 比例及土壤微生物量之间的关系进行冗余分析(Redundancy Analysis, RDA)。数据分析前进行 log 转换,通过蒙特卡罗显著性检验(Monte Carlo permutation test)筛选出对土壤微生物参数解释度呈现显著性($P<0.05$)的环境变量。

2　结果分析

2.1　土壤微生物群落 PLFAs 分析

利用 PCA 分析不同植被类型,不同土层中的土壤微生物群落 PLFAs 图谱(图 1—图 3)。如图 1a、图 2a、图 3a 所示,3 个土层中,PC1 和 PC2 对不同植被类型下 PLFAs(mol%)变异的总解释度均大于 80%,可以较全面地反映出 PLFAs(mol%)的变异信息,且 PC1 的解释度均远远高于 PC2;代表不同植被类型的点聚集程度不一致,表明不同植被类型下土壤微生物群落组成具有很大差异。特征 PLFAs (mol%)在 5 种植被类型下的分布如图 1b、图 2b、图 3b 所示,可以将单个特征 PLFAs 的坐标与植被类型对应起来。通过特征 PLFAs(mol%)与 PC1、PC2 的相关性分析(表 3)可以得出两个主成分轴上所包含的 PLFAs 信息。

图 1 中 0—5cm 土层中,BP 在 PC1 上的得分最高,其下土壤特征 PLFAs 中,i17:1、i15:0、i16:0、16:1ω7c 与 16:1ω5c 占的比重较高;L 与 PC1、PC2 均具有很高的相关性,15:0 3OH,a15:0,16:1 2OH,

18:1ω5c 和 cy17:0 为主要特征 PLFAs;P、SM、B 3 种植被聚集分布,在 PC2 上的得分较高,其下土壤特征 PLFAs 主要包括 20:4ω6c, 17:1ω8c, 17:0, 16:0, i17:0,15:0,14:0,a17:0,16:1ω7c。

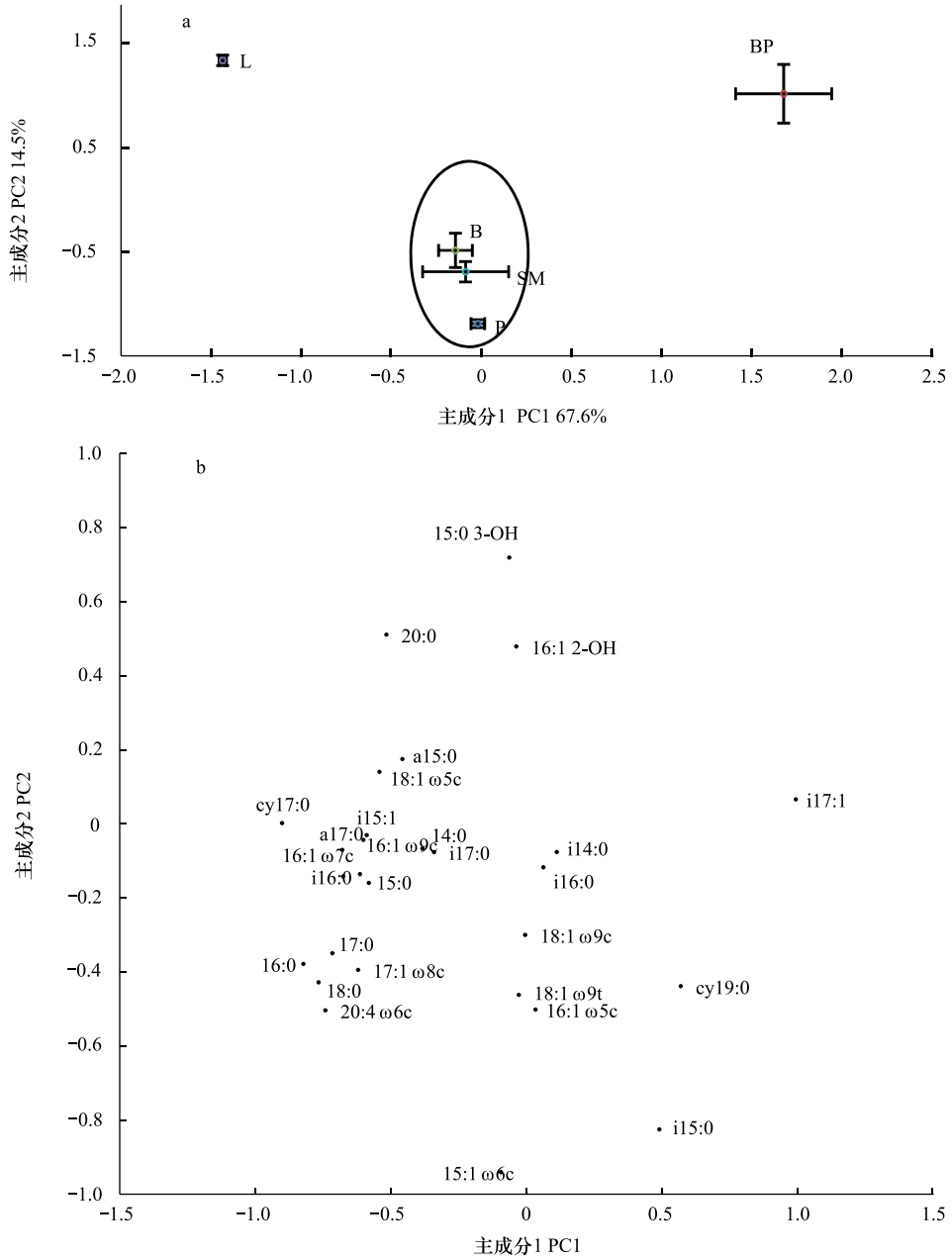

图 1 5 种植被类型下 0—5 cm 土层中土壤微生物 PLFAs(mol%)分布的 PCA 分析

Fig.1 PCA of soil microbial PLFAs(mol%) collected within 0—5 cm soil depth under five vegetation types

图 a 中误差线分别为 PC1、PC2 得分的标准差,$n=3$;a:不同土壤中的土壤微生物群落 PLFAs 图谱;b:特征 PLFAs 在 5 种植被类型下的分布

5—10 cm 土层中,5 种植被分布较分散,其下特征 PLFAs 分布差异大(图 2)。B 在 PC1 上的得分最高,其下 PLFAs 主要为 16:1 2OH, a15:0, 17:0, 20:4ω6c,20:0;SM 下 PLFAs 主要包括 i17:1,16:1ω7c,18:1ω9t,18:0,16:1ω5c,16:0,14:0,15:0;18:2ω6c,18:1ω9c,i15:0 及 cy17:0 在 L 下占比重很大;BP 下特征 PLFAs 主要包括 18:1ω5c 与 15:0 3OH;P 下主要为 16:0,18:0,15:0,i16:1,14:0,16:1ω5c。

10—20 cm 土层中,PC1 与 PC2 对 PLFAs(mol%)总变异的解释度在 3 个土层中最高(98.2%)(图 3)。BP 和 SM 在 PC1 下得分较高,但其下 PLFAs 种类较少,主要为 i17:1 和 a15:0;B 与 L 聚集分布,特征 PLFAs 主要为 16:1ω7c,16:1ω5c,16:0,15:0 3OH, cy17:0,18:2ω6c,18:1ω9c,18:1ω

5c,18:0;P 下主要为 i14:0,i17:0,i16:0,i16:1,　　i15:1,a17:0,i15:0。

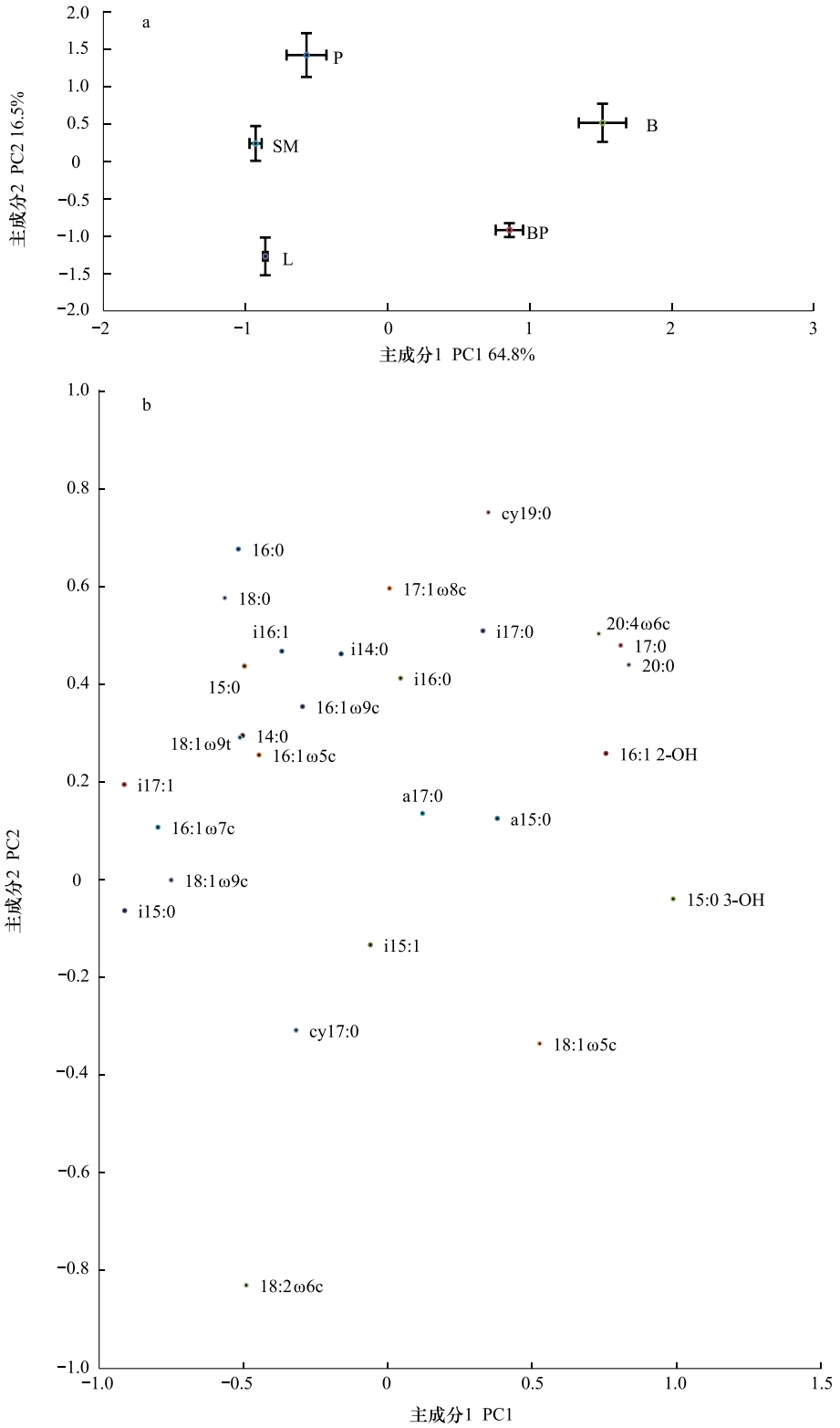

图 2　5 种植被类型下 5—10 cm 土层中土壤微生物 PLFAs（mol%）分布的 PCA 分析

Fig.2　PCA of soil microbial PLFAs(mol%) collected within 5—10 cm soil depth under five vegetation types

图 a 中误差线分别为 PC1、PC2 得分的标准差,$n=3$

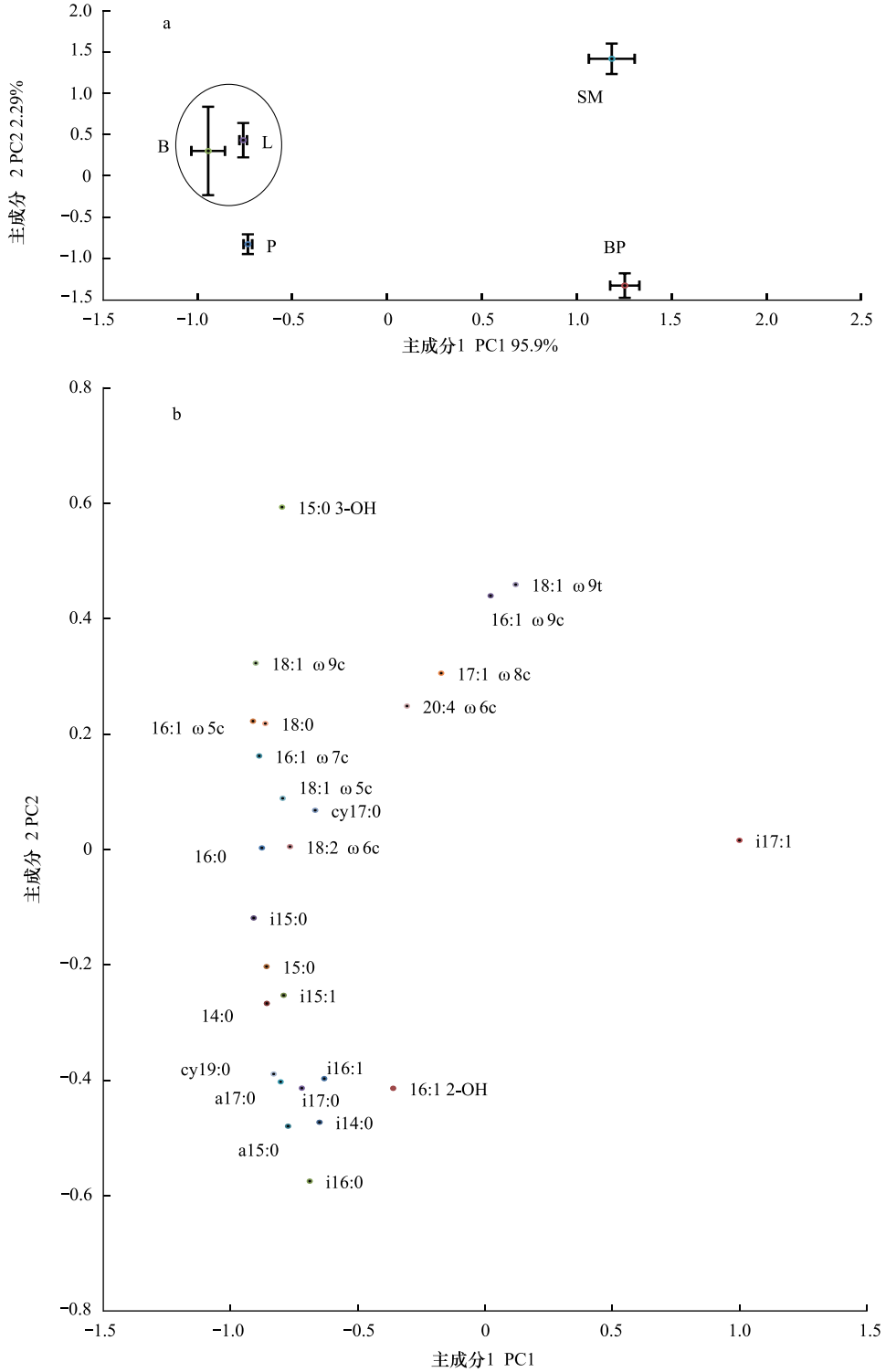

图 3 5 种植被类型下 10—20 cm 土层中土壤微生物 PLFAs（mol%）分布的 PCA 分析

Fig.3 PCA of soil microbial PLFAs (mol%) collected within 10—20 cm soil depth under five vegetation types

图 a 中误差线分别为 PC1、PC2 得分的标准差，$n=3$

对五种植被下 3 个土层中的微生物总量(PLFAs(T))及各类群 PLFAs(真菌(f)、细菌(b)、革兰氏阳性菌(G+)、革兰氏阴性菌(G-))浓度进行比较分析，结果如表 4 所示。PLFAs(T)和微生物各类群 PLFAs 浓度在 0—20cm 土层梯度上总体表现出降低趋势；但是，5—10 cm 和 10—20 cm 土层，PLFAs

(T)、G-和 f 分别在 B、L 和 SM 下表现出相反趋势。0—5 cm 和 5—10 cm 土层,PLFAs(T)和微生物各类群 PLFAs 浓度随植被类型的变化规律总体上一致。0—10 cm 土层,PLFAs(T)和各类群 PLFAs 浓度(除 f 外)在 BP 下均为最高,在其余 4 种植被下,PLFAs(T)和 b 随海拔升高而降低。10—20 cm 土层,PLFAs(T)和微生物各类群 PLFAs 浓度(除 b 外)在 P 下均最高;PLFAs(T)和 b 在 B 下均最低;G-和 f 分别在 L 和 BP 下最低。

表 3　5 种植被类型下 3 个土层中特征 PLFAs (mol%)与主成分 PC1 和 PC2 的相关性分析

Table 3　Correlation analyses of PLFA signatures (mol%) with PC1 and PC2 within three soil layers under five vegetation types

单种特征脂肪酸 Individual PLFA Signitrures	0—5 cm 土层 0—5 cm soil depth		5—10 cm 土层 5—10 cm soil depth		10—20 cm 土层 10—20 cm soil depth	
	列主成分 1 PC1	主成分 2 PC2	列主成分 1 PC1	主成分 2 PC2	列主成分 1 PC1	主成分 2 PC2
i14:0	0.466*	−0.064	−0.082	0.470*	0.726**	0.577**
14:0	0.825**	0.077	0.501**	0.471*	0.903**	0.159
i15:1	0.817**	−0.197	−0.197	−0.208	0.840**	0.284
15:1ω6c	0.224	0.885**	0	0	0	0
i15:0	−0.090	0.779**	0.896**	0.048	0.915**	−0.237
a15:0	0.440*	−0.504**	−0.437*	0.187	0.821**	−0.054
15:0	0.940**	0.084	0.427*	0.503**	0.889**	0.060
i16:1	0.942**	−0.003	0.427*	0.476*	0.708**	0.382
16:1 2OH	−0.380*	−0.330	−0.639**	0.376*	0.450	0.850**
i16:0	0.586**	0.097	−0.005	0.449*	0.768**	0.374
16:1ω9c	0.832**	−0.035	0.188	0.373	−0.133	−0.931**
16:1ω7c	0.885**	0.034	0.743**	0.219	0.848**	−0.392*
16:1ω5c	0.160	0.622**	0.512**	0.388*	0.857**	−0.434*
16:0	0.895**	0.185	0.486**	0.670**	0.861**	−0.033
i17:1	−0.679**	0.078	0.917**	0.163	−0.989**	0.098
15:0 3OH	0.271	−0.777**	−0.914**	−0.058	0.700**	−0.357
i17:0	0.803**	0.106	−0.315	0.640**	0.790**	0.464*
a17:0	0.869**	0.040	−0.184	0.379*	0.858**	0.238
17:1ω8c	0.849**	0.372	−0.014	0.669**	0.191	0.481*
cy17:0	0.865**	−0.193	0.324	−0.036	0.647**	−0.198
17:0	0.842**	0.283	−0.873**	0.457*	0	0
18:2ω6c	0	0	0.564**	−0.800**	0.731**	−0.171
18:1ω9c	−0.497**	0.338	0.848**	0.066	0.853**	−0.213
18:1ω9t	−0.014	0.437*	0.671**	0.287	−0.154	0.472*
18:1ω5c	0.765**	−0.373	−0.525**	−0.181	0.747**	−0.596**
18:0	0.918**	0.235	0.622**	0.608**	0.821**	−0.310
cy19:0	−0.583**	0.561**	−0.347	0.605**	0.872**	−0.117
20:4ω6c	0.862**	0.377*	−0.838**	0.417*	0.286	0.244
20:0	0.442*	−0.679**	−0.907**	0.390*	0	0

* $P<0.05$; ** $P<0.01$

根据特征 PLFAs 的分类(表 1),对各类 PLFAs 的比值在不同植被类型、不同土层间的差异进行分析(图 4)。可以看出,在 0—20 cm 土层梯度上,G+/G-在各植被类型(除 SM)下总体上表现出增大趋势。0—5 cm 土层中,G+/G-在 L 下最低,在其余四种植被下无显著性差异($P>0.05$);5—10 cm 土层中,G+/G-在 L 下最高,其次是 SM、P,在 BP 和 B 下无显著性差异;10—20 cm 土层中,G+/G-在 BP 和 L 下最高,其次是 P,在 B 和 SM 下无显著性差异。

表 4 五种植被类型下 3 个土层中各种微生物类群的 PLFAs 浓度（平均值(标准差,$n=3$))/(nmol/g 干土)

Table 4 PLFAs Concentration of different soil microbial groups at three soil depths under five vegetation types

微生物类群 Microbial Taxa	土层深度 Soil Depth/cm	P	BP	B	L	SM
PLFAs(T)	0—5	118.81(4.10)b	147.15(9.75)a	114.16(3.26)b	112.14(3.48)b	111.97(14.45)b
	5—10	81.08(13.85)a	91.21(3.06)a	61.69(3.22)b	57.16(1.41)bc	45.82(0.23)c
	10—20	71.54(5.17)a	67.63(0.55)a	45.00(4.54)c	51.69(2.06)b	70.45(3.57)a
G+	0—5	31.80(0.93)a	32.25(1.76)a	31.89(1.87)a	20.55(0.95)c	24.83(3.83)b
	5—10	23.18(3.10)a	23.05(1.04)a	17.16(0.98)b	16.32(0.34)b	12.71(0.22)c
	10—20	19.80(1.11)a	14.60(0.31)b	12.45(1.91)c	13.71(0.75)bc	11.67(0.98)c
G−	0—5	27.94(1.18)a	29.51(3.33)a	27.81(1.58)a	27.36(0.57)a	21.14(4.63)b
	5—10	17.33(3.23)b	20.84(0.58)a	17.66(1.00)b	2.90(0.10)d	7.59(0.19)c
	10—20	16.74(1.66)a	8.89(0.20)c	12.66(0.58)b	8.82(0.34)c	13.03(0.78)b
f	0—5	1.81(0.10)b	2.15(0.28)b	2.09(0.19)b	1.62(0.15)b	8.18(2.64)a
	5—10	6.12(1.75)b	7.92(0.55)a	3.87(0.14)c	7.00(0.08)ab	6.77(0.27)ab
	10—20	7.14(0.82)a	4.24(0.13)c	5.39(0.65)b	4.85(0.07)bc	5.09(0.51)bc
b	0—5	107.94(4.29)b	122.99 (7.28)a	104.03(2.90)b	82.74(3.08)c	82.05(12.17)c
	5—10	70.41(12.01)a	69.21(2.32)a	53.51(3.21)b	42.30(1.20)c	36.65(0.40)c
	10—20	59.93(4.38)a	61.02(0.61)a	37.44(4.04)b	38.36(1.57)b	63.40(2.98)a

PLFAs(T)：磷脂脂肪酸总量;同一行中不同小写字母代表不同植被间差异显著

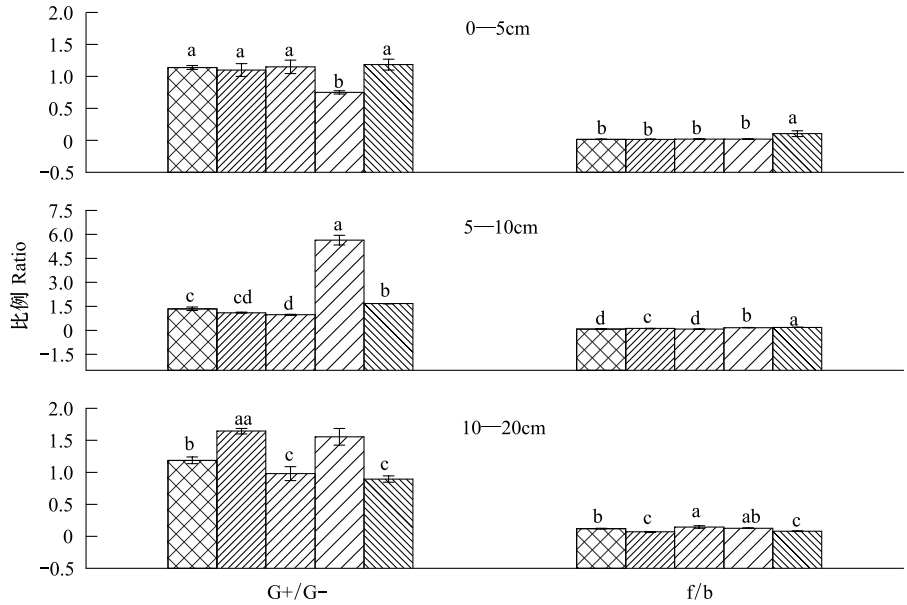

图 4 5 种植被类型下 3 个土层中 G+/G−与 f/b 比较（标准差,$n=3$）

Fig.4 Comparison of G+/G− and f/b within three soil layers under five vegetation types（SD,$n=3$）

G+/G−：革兰氏阳性菌/革兰氏阴性菌;f/b：真菌/细菌

0—20 cm 土层梯度上,f/b 在各植被类型(除 SM 外)下总体上表现出升高趋势。0—5 cm 土层中,f/b 在前 4 种植被下无显著差异,在 SM 下最高;5—10 cm 土层中,f/b 在 L 和 SM 下最高,P 与 B 下最低;10—20 cm 土层中,f/b 在 B 和 L 下最高,BP 与 SM 下最低。

0—10 cm 土层梯度上,SATFA/MUFA 在各植被类型下(除 P 外)表现出升高趋势(图 5);0—20 cm 土层梯度上,SATFA/MUFA 在 B 和 L 下表现出升高趋势,而在 SM 下表现出降低趋势。3 个土层中,SATFA/MUFA 均在 L 下最高,其次是 B 和 P;0—5cm 土层,SATFA/MUFA 在 BP 下最低;5—10 cm 和 10—20 cm 土层,SATFA/MUFA 在 SM 下最低。

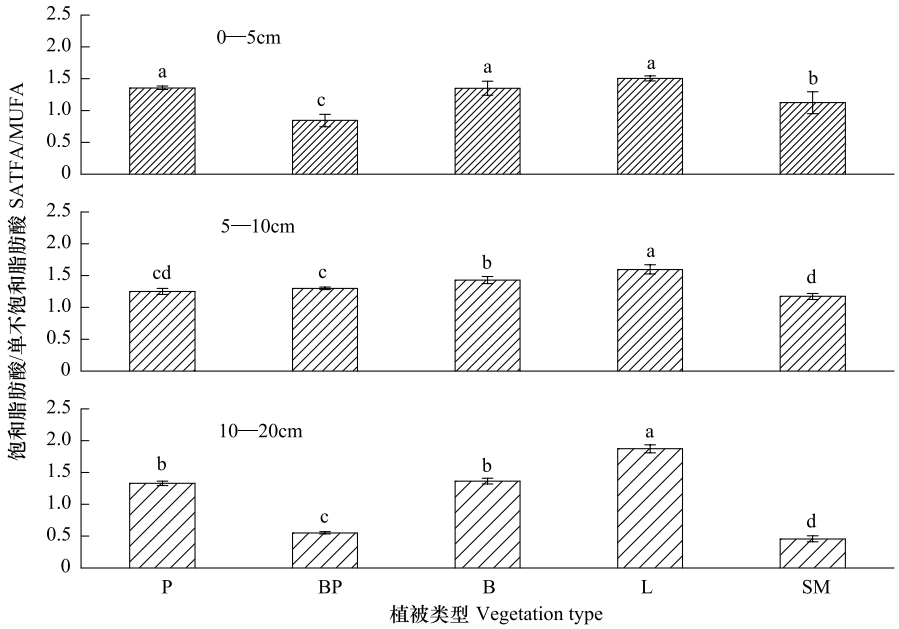

图 5　5 种植被类型下 3 个土层中 SATFA/MUFA 的比较（标准差,$n=3$）

Fig.5　Comparison of SATFA/MUFA within three soil layers under five vegetation types（SD, $n=3$）

SATFA/MUFA: 饱和脂肪酸/单不饱和脂肪酸 saturated fatty acids/mono-unsaturated fatty acids

2.2　土壤理化性质与土壤微生物群落组成的相关性分析

如图 6 所示,PC1 和 PC2 分别解释微生物群落组成变异的 39.3% 和 2.2%。土壤微生物各类群 PLFAs 浓度在 PC1 上的得分中,b(0.74)、G+(0.74)和 SATFA(0.74)最高,f(-0.44)最低;各类群 PLFAs 的比例在 PC1 上的得分由大到小依次为 f/b(-0.6)、G+/G-(-0.29)和 SATFA/MUFA(-1.1)。通过 Monte Carlo 置换检验,得出对微生物群落组成各参数变异的解释度具有显著性的土壤理化指标为土壤有机碳(SOC)($P=0.001$;$F=24.08$);由各环境因子的箭头长度和与 PC 轴的夹角可以看出,对微生物指标影响最高的是 SOC,其次是总碳(TC),影响最低的是 C/N。土壤微生物各类群 PLFAs(除 f 外)浓度均与各理化指标呈现正相关关系,其中,b、G+和 SATFA 与 SOC 的正相关关系最显著;f 与各理化指标(除有效氮(AN)外)均呈现负相关关系,其中,与 pH 的负相关关系最显著。土壤微生物各类群 PLFAs 的比例均与土壤理化指标呈现负相关关系;其中,f/b 受 SOC 和 pH 的影响最大;G+/G-和 SATFA/MUFA 受 SOC 和 TC 的影响最大。

表 5　土壤理化性质,植被类型与土层深度之间的相关性分析

Table 5　Correlation analyses for soil properties, vegetation types and soil depths

因子 Parameters	植被类型 Vegetation type	土层深度 Soil depth	TC	TN	AN	SOC	C/N	SWC	pH
植被类型 Vegetation type	1	0.000	−0.355*	−0.188	0.196	−0.365*	−0.424**	0.441**	−0.492**
土层深度 Soil depth		1	−0.547**	−0.560**	−0.527**	−0.585**	−0.325*	−0.609**	−0.366*
TC			1	0.977**	0.609**	0.926**	0.338*	0.546**	0.594**
TN				1	0.674**	0.889**	0.235	0.645**	0.521**
AN					1	0.631**	0.277	0.721**	0.187
SOC						1	0.644**	0.528**	0.577**
C/N							1	0.098	0.335*
SWC								1	0.060
pH									1

PLFAs(T): PLFAs 总量;TC: 总碳;TN: 总氮;SWC: 土壤含水量;SOC: 土壤有机碳;AN: 有效氮;C/N=SOC/AN; *$P<0.05$; **$P<0.01$

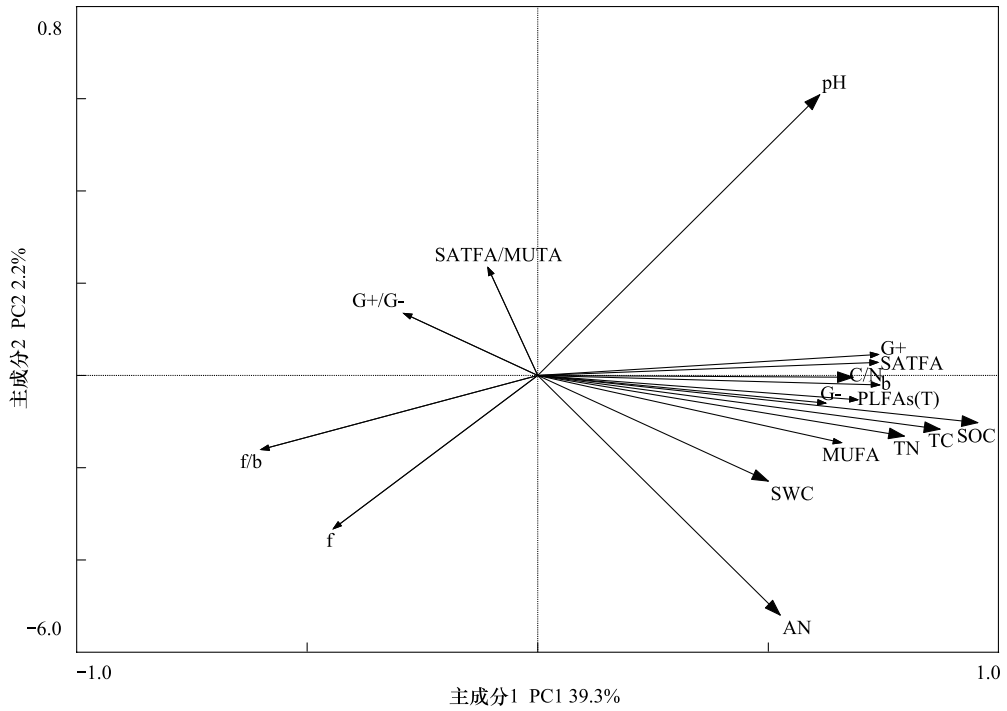

图 6 五种植被类型下土壤微生物群落组成与土壤理化性质的 RDA 分析

Fig.6 RDA analyses for soil microbial community composition and soil properties

PLFAs(T): PLFAs 总量;TC: 总碳;TN: 总氮;SWC: 土壤含水量;SOC: 土壤有机碳;AN: 有效氮;C/N=SOC/AN

3 讨论

PLFAs(T)和各类群(G+, G-, f, b)的 PLFAs 含量随土层加深总体上表现降低趋势(表 4),这与可利用性养分的含量随凋落物分解进程在土层梯度上不断降低[45-46]密切相关。微生物的特征 PLFAs 含量与养分的可利用性呈现正相关关系[6, 10,29,47],所以不同植被下土壤养分的可利用 C 和 N 的差异导致了微生物群落组成的变异[48-49]。Fierer 等[50]在平原和谷地的不同土层剖面上对土壤微生物群落组成变异的研究结果一致,随土层深度而降低的可利用性 C 含量与土层间的微生物组成差异有关[18,51]。

RDA 分析表明,SOC 对土壤微生物群落组成的影响最大(图 6),这与 Saetre 和 Baath[52]的观点一致,虽然不同树种对土壤湿度及下层植被的影响有差异,但植被对土壤微生物群落组成的影响主要来自植被向土壤中输入的不同质量的有机质[53]。对不同土层、不同植被类型下单种特征 PLFAs(mol%)的 PCA 分析(图 1—图 3)表明不同植被下 PLFAs 的种类及含量有显著差异[7, 15-16];源于不同植物的凋落物[54]或根系分泌物[55]释放的不同质量的碳[27]。3 个土层中,BP 在 PC1 的得分最高,表明其下土壤特征 PLFAs(mol%)对总变异的贡献最大。BP 由落叶阔叶林 B 和 P 组成,凋落物的多样性对基质的可利用性存在正效应[56],导致其下 PLFAs(T)在 0—10 cm 土层最高(表 4)。而 SM 下 0—10 cm 土层 PLFAs(T)表现出最低值,可能是 pH 较低降低了 C 的可利用性[57-58]。王欣[59]对燕山华北落叶松人工林叶凋落物分解特性的研究中表明,凋落叶中的 C/N 由大到小依次为落叶松、白桦、山杨,落叶松凋落物高浓度酚类物质和高 C:N[31,60]导致其向土壤中输入的可利用性养分较少[6,61](表 1)。

细菌和真菌共同组成了超过 90%的土壤微生物生物量[13,62],且细菌主要利用易分解有机质[63],所以细菌 PLFAs 含量与 PLFAs(T)的变化具有一致性,与 Pennanen 等[29]在芬兰 Hailuoto 岛的西海岸沿植被原生演替梯度的研究结果一致(图 6,表 4)。由于随土层加深 C 的可利用性降低[64],不利于细菌生长[65-66];另外,逐渐降低的 pH 值环境也不利于细菌生长[21,67]。f/b 在 4 种乔木林下(除 SM 外)均表现出随土层加深而升高的趋势(图 1—图 4),与养分梯度和 pH 值的变化一致(表 5)。落叶松下 f/b 的值高于 3 种阔叶林,这是由于针叶中的酚类物质含量

显著高于阔叶,限制了细菌的生长[65-66],而同时,落叶松根系中共生的菌根真菌也对 f/b 贡献很大[68];草本植物的根系大多在 0—10 cm 土层[50];而 pH 值在这层也最低,不利于细菌群落生长[13-14],所以草甸 f/b 在 0—10 cm 土层内的值最高。该区域的研究表明,植物通过根际沉积物的形式释放的 C 为根际微生物提供能量和结构物质的来源[69],pH 值对 f 和 b 均有较大影响。一些菌根真菌会与特定植物的根形成共生结构[70];因此真菌对植被类型的变化比细菌更敏感;而细菌对可利用性养分和 pH 值的变异更敏感。

G+和 G-是细菌的两大类群,G-比 G+在富营养环境中生长地更迅速[46],而 G+则对分解木质素和纤维素的贡献相对较大[71]。随土层加深凋落物中难分解的有机质比重增加,导致 G+的比重增加;可利用性养分随土层加深而继续降低,因此导致 G+/G-随土层梯度表现出升高趋势(除白桦林外)(图 4)。细根对水分和养分有很强的吸收作用[72-73],细根对养分的吸收促进了深层土壤中 G-的生长[74]。先锋树种的根系分布较浅,北方森林表层 30 cm 的土壤内细根约占 80%—90%,针叶林的细根总量小于阔叶林[75]。落叶松林 0—5 cm 土层中 G+/G-低于其他阔叶林,与总的有机质含量在落叶松最低有关(表 1),随土层加深针叶中高浓度酚类物质释放抑制 G-生长[71],导致 G+/G-在落叶松林下最高。而草甸下 G+/G-随土层梯度表现的先升高后降低趋势可能由于 5—10 cm 土层中易分解有机质降低及较低的 pH 值抑制了 G-[29, 36],而在 10—20 cm 土层 pH 及 SOC 同时升高促进了 G-的生长[57-58]。

MUFA 中大部分是 G-的特征 PLFAs[19],而 G+的特征 PLFAs 全部为 SATFA,因此 0—10 cm 土层梯度上,SATFA/MUFA 与 G+/G-的变化一致,随养分降低而升高[19,50,76]。由于混交林有机质种类丰富且含量高导致向土壤输入的可利用性养分多[77],而 SATFA/MUFA 通常在养分高的环境下较低[76],所以导致 0—5 cm 土层 SATFA/MUFA 在混交林下最低。而由于针叶中的可利用性养分含量相对较低及高浓度的酚类物质限制了 G-的生长[71, 78],因而 3 个土层中,SATFA/MUFA 在落叶松下均最高。0—20 cm 土层中,草甸下 SATFA/MUFA 与 G+/G-随土层梯度的变化一致,受 pH 值影响较大。

4　结论

本文在不同海拔五种植被类型下的研究发现土壤有机碳(SOC)对土壤微生物群落组成的影响最为显著。土壤微生物 PLFAs 总量及各类群(f, b, G+, G-)的生物量随土层加深总体上表现降低趋势,与土壤可利用性养分的降低有关。G+/G-和 f/b 分别随土层加深总体上表现升高趋势,均与可利用性养分的降低和 pH 值的升高有关。混交林 BP 凋落物种类丰富,向土壤输入的可利用性碳含量最高,因此其下土壤 PLFAs 总量及各类群生物量总体上最高;落叶松与阔叶林相比,由于针叶中含高浓度酚类物质,向土壤输入的可利用性碳含量低,因此 f/b 和 G+/G-值高;亚高山草甸下低的 pH 值影响了有机碳的可利用性,对 f/b 和 G+/G-影响显著。综上,不同植被类型下土壤微生物群落组成的差异显著,而较低的 pH 值对有机碳的可利用性有一定的抑制作用,这对预测不同林型下的土壤微生物群落组成有重要的启示作用。

References:

[1] Schimel J P, Bennett J. Nitrogen mineralization: Challenges of a changing paradigm. Ecology, 2004, 85(3): 591-602.

[2] Carney K M, Matson P A. Plant communities, soil microorganisms, and soil carbon cycling: Does altering the world belowground matter to ecosystem functioning? Ecosystems, 2005, 8(8): 928-940.

[3] Mitchell R J, Keith A M, Potts J M, Ross J, Reid E, Dawson L A. Overstory and understory vegetation interact to alter soil community composition and activity. Plant and Soil, 2012, 352(1-2): 65-84.

[4] Reynolds H L, Packer A, Bever J D, Clay K. Grassroots ecology: Plant-microbe-soil interactions as drivers of plant community structure and dynamics. Ecology, 2003, 84(9): 2281-2291.

[5] van der Heijden M G A, Bardgett R D, van Straalen N M. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. Ecology Letters, 2008, 11(3): 296-310.

[6] Merila P, Malmivaara-Lamsa M, Spetz P, Stark S, Vierikko K, Derome J, Fritze H. Soil organic matter quality as a link between microbial community structure and vegetation composition along a successional gradient in a boreal forest. Applied Soil Ecology, 2010, 46(2): 259-267.

[7] Mitchell R J, Hester A J, Campbell C D, Chapman S J, Cameron C M, Hewison R L, Potts J M. Is vegetation composition or soil

chemistry the best predictor of the soil microbial community? Plant and Soil, 2010, 333(1-2): 417-430.

[8] Hiltbrunner D, Schulze S, Hagedorn F, Schmidt M W I, Zimmmermann S. Cattle trampling alters soil properties and changes soil microbial communities in a Swiss sub-alpine pasture. Geoderma, 2012, 170(1-2): 369-377.

[9] White C, Tardif J C, Adkins A, Staniforth R. Functional diversity of microbial communities in the mixed boreal plain forest of central Canada. Soil Biology and Biochemistry, 2005, 37(7): 1359-1372.

[10] Lauber C L, Strickland M S, Bradford M A, Fierer N. The influence of soil properties on the structure of bacterial and fungal communities across land-use types. Soil Biology and Biochemistry, 2008, 40(9): 2407-2415.

[11] Morris S J, Boerner R E J. Spatial distribution of fungal and bacterial biomass in southern Ohio hardwood forest soils: scale dependency and landscape patterns. Soil Biology and Biochemistry, 1999, 31(6): 887-902.

[12] Brockett B F T, Prescott C E, Grayston S J. Soil moisture is the major factor influencing microbial community structure and enzyme activities across seven biogeoclimatic zones in western Canada. Soil Biology and Biochemistry, 2012, 44(1): 9-20.

[13] Bååth E, Anderson T H. Comparison of soil fungal/bacterial ratios in a pH gradient using physiological and PLFA-based techniques. Soil Biology and Biochemistry, 2003, 35(7): 955-963.

[14] Högberg M N, Högberg P, Myrold D D. Is microbial community composition in boreal forest soils determined by pH, C-to-N ratio, the trees, or all three? Oecologia, 2007, 150(4): 590-601.

[15] Grayston S J, Prescott C E. Microbial communities in forest floors under four tree species in coastal British Columbia. Soil Biology and Biochemistry, 2005, 37(6): 1157-1167.

[16] Ushio M, Wagai R, Balser T C, Kitayama K. Variations in the soil microbial community composition of a tropical montane forest ecosystem: Does tree species matter? Soil Biology and Biochemistry, 2008, 40(10): 2699-2702.

[17] Williamson W M, Wardle D A, Yeates G W. Changes in soil microbial and nematode communities during ecosystem decline across a long-term chronosequence. Soil Biology and Biochemistry, 2005, 37(7): 1289-1301.

[18] Boyle S A, Yarwood R R, Bottomley P J, Myrold D D. Bacterial and fungal contributions to soil nitrogen cycling under Douglas fir and red alder at two sites in Oregon. Soil Biology and Biochemistry, 2008, 40(2): 443-451.

[19] Bossio D A, Scow K M. Impacts of carbon and flooding on soil microbial communities: Phospholipid fatty acid profiles and substrate utilization patterns. Microbial Ecology, 1998, 35(3): 265-278.

[20] Drenovsky R E, Vo D, Graham K J, Scow K M. Soil water content and organic carbon availability are major determinants of soil microbial community composition. Microbial Ecology, 2004, 48(3): 424-430.

[21] Fierer N, Jackson R B. The diversity and biogeography of soil bacterial communities. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2006, 103(3): 626-631.

[22] Bardgett R D. The Biology of Soil: A Community and Ecosystem Approach. USA: Oxford University Press, 2005.

[23] Attiwill P M, Adams M A. Nutrient cycling in forests. New Phytologist, 1993, 124(4): 561-582.

[24] Silver W L, Miya R K. Global patterns in root decomposition: comparisons of climate and litter quality effects. Oecologia, 2001, 129(3): 407-419.

[25] Grayston S J, Vaughan D, Jones D. Rhizosphere carbon flow in trees, in comparison with annual plants: The importance of root exudation and its impact on microbial activity and nutrient availability. Applied Soil Ecology, 1997, 5(1): 29-56.

[26] Tilman D, Reich P B, Knops J, Wedin D, Mielke T, Lehman C. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. Science, 2001, 294(5543): 843-845.

[27] Langley J A, Hungate B A. Mycorrhizal controls on belowground litter quality. Ecology, 2003, 84(9): 2302-2312.

[28] Breulmann M, Schulz E, Weisshuhn K, Buscot F. Impact of the plant community composition on labile soil organic carbon, soil microbial activity and community structure in semi-natural grassland ecosystems of different productivity. Plant and Soil, 2012, 352(1-2): 253-265.

[29] Pennanen T, Strommer R, Markkola A, Fritze H. Microbial and plant community structure across a primary succession gradient. Scandinavian Journal of Forest Research, 2001, 16(1): 37-43.

[30] Fierer N, Strickland M S, Liptzin D, Bradford M A, Cleveland C C. Global patterns in belowground communities. Ecology Letters, 2009, 12(11): 1238-1249.

[31] Quideau S A, Chadwick O A, Benesi A, Graham R C, Anderson M A. A direct link between forest vegetation type and soil organic matter composition. Geoderma, 2001, 104(1-2): 41-60.

[32] Bligh E G, Dyer W J. Orange-red flesh in god and haddock. Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 1959, 16(4): 449-452.

[33] Frostegård A, Tunlid A, Bååth E. Microbial biomass measured as total lipid phosphate in soils of different organic content. Journal of Microbiological Methods, 1991, 14(3): 151-163.

[34] Tunlid A, White D C. Biochemical analysis of biomass, community structure, nutritional status, and metabolic activity of microbial communities in soil // Bollag J M, Stotzky G, eds. Soil Biochemistry. New York: Marcel Dekker, Inc, 1992, 7: 229-262.

[35] Joergensen R G, Emmerling C. Methods for evaluating human impact on soil microorganisms based on their activity, biomass,

and diversity in agricultural soils. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 2006, 169(3): 295-309.

[36] Frostegård Å, Bååth E, Tunlid A. Shifts in the structure of soil microbial communities in limed forests as revealed by phospholipid fatty-acid analysis. Soil Biology and Biochemistry, 1993, 25(6): 723-730.

[37] Zelles L. Fatty acid patterns of phospholipids and lipopolysaccharides in the characterisation of microbial communities in soil: a review. Biology and Fertility of Soils, 1999, 29(2): 111-129.

[38] Zelles L. Phospholipid fatty acid profiles in selected members of soil microbial communities. Chemosphere, 1997, 35(1-2): 275-294.

[39] Zak D R, Ringelberg D B, Pregitzer K S, Randlett D L, White D C, Curtis P S. Soil microbial communities beneath Populus grandidentata crown under elevated atmospheric CO_2. Ecological Applications, 1996, 6(1): 257-262.

[40] Joergensen R G, Potthoff M. Microbial reaction in activity, biomass, and community structure after long-term continuous mixing of a grassland soil. Soil Biology and Biochemistry, 2005, 37(7): 1249-1258.

[41] Harwood J L, Russell N J. Lipids in Plants and Microbes. London: George Allen and Unwin, 1984.

[42] Frostegård A, Bååth E. The use of phospholipid fatty acid analysis to estimate bacterial and fungal biomass in soil. Biology and Fertility of Soils, 1996, 22(1-2): 59-65.

[43] Liu B, Hu G P, Zheng X F, Zhang J F, Xie H A. Analysis on microbial diversity in the rhizosphere of rice by phospholipid fatty acid biomarkers. Chinese Journal of Rice Science, 2010, 24(3): 278-288.

[44] Lu R K. Soil Agricultural Chemistry Analysis. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2000.

[45] Steinweg J M, Plante A F, Conant R T, Paul E A, Tanaka D L. Patterns of substrate utilization during long-term incubations at different temperatures. Soil Biology and Biochemistry, 2008, 40(11): 2722-2728.

[46] Djukic I, Zehetner F, Watzinger A, Horacek M, Gerzabek M H. *In situ* carbon turnover dynamics and the role of soil microorganisms therein: a climate warming study in an Alpine ecosystem. Fems Microbiology Ecology, 2013, 83(1): 112-124.

[47] Zhang S X C F L, Zheng H. Response of soil microbial community structure to the leaf litter decomposition of three typical broadleaf species in mid-subtropical area, southern China. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(11): 3020-3026.

[48] Harrison K A, Bardgett R D. Influence of plant species and soil conditions on plant-soil feedback in mixed grassland communities. Journal of Ecology, 2010, 98(2): 384-395.

[49] Joergensen R, Wichern F. Quantitative assessment of the fungal contribution to microbial tissue in soil. Soil Biology and Biochemistry, 2008, 40(12): 2977-2991.

[50] Fierer N, Schimel J P, Holden P A. Variations in microbial community composition through two soil depth profiles. Soil Biology and Biochemistry, 2003, 35(1): 167-176.

[51] Ekelund F, Ronn R, Christensen S. Distribution with depth of protozoa, bacteria and fungi in soil profiles from three Danish forest sites. Soil Biology and Biochemistry, 2001, 33(4-5): 475-481.

[52] Saetre P, Baath E. Spatial variation and patterns of soil microbial community structure in a mixed spruce-birch stand. Soil Biology and Biochemistry, 2000, 32(7): 909-917.

[53] Tscherko D, Hammesfahr U, Zeltner G, Kandeler E, Bocker R. Plant succession and rhizosphere microbial communities in a recently deglaciated alpine terrain. Basic and Applied Ecology, 2005, 6(4): 367-383.

[54] Paterson E. Importance of rhizodeposition in the coupling of plant and microbial productivity. European Journal of Soil Science, 2003, 54(4): 741-750.

[55] Keith A M, Brooker R W, Osler G H R, Chapman S J, Burslem D F R P, van der Wal R. Strong impacts of belowground tree inputs on soil nematode trophic composition. Soil Biology and Biochemistry, 2009, 41(6): 1060-1065.

[56] Stephan A, Meyer A H, Schmid B. Plant diversity affects culturable soil bacteria in experimental grassland communities. Journal of Ecology, 2000, 88(6): 988-998.

[57] Anderson T H, Domsch K H. The metabolic quotient for CO_2 (qCO_2) as a specific activity parameter to assess the effects of environmental conditions, such as pH, on the microbial biomass of forest soils. Soil Biology and Biochemistry, 1993, 25(3): 393-395.

[58] Bååth E, Frostegård A, Pennanen T, Fritze H. Microbial Community structure and Ph response in relation to soil organic-matter quality in wood-ash fertilized, clear-cut or burned coniferous forest soils. Soil Biology and Biochemistry, 1995, 27(2): 229-240.

[59] Wang X. Studies on the Litter Decomposition Characteristie of Larix-Princicpis-Rupprechtii Mayr. Plantation in Yanshan Mountainous Regions [D]. Baoding: Hebei Agricultural University, 2012.

[60] Kanerva S, Kitunen V, Loponen J, Smolander A. Phenolic compounds and terpenes in soil organic horizon layers under silver birch, Norway spruce and Scots pine. Biology and Fertility of Soils, 2008, 44(4): 547-556.

[61] Kubartova A, Ranger J, Berthelin J, Beguiristain T. Diversity and decomposing ability of saprophytic fungi from temperate forest litter. Microbial Ecology, 2009, 58(1): 98-107.

[62] Rinnan R, Stark S, Tolvanen A. Responses of vegetation and soil microbial communities to warming and simulated herbivory in a subarctic heath. Journal of Ecology, 2009, 97(4): 788-800.

[63] Holtkamp R, Kardol P, van der Wal A, Dekker S C, van der Putten W H, de Ruiter P C. Soil food web structure during ecosystem development after land abandonment. Applied Soil Ecology, 2008, 39(1): 23-34.

[64] Trumbore S. Age of soil organic matter and soil respiration: Radiocarbon constraints on belowground C dynamics. Ecological Applications, 2000, 10(2): 399-411.

[65] Vauramo S, Setala H. Urban belowground food-web responses to plant community manipulation-Impacts on nutrient dynamics. Landscape and Urban Planning, 2010, 97(1): 1-10.

[66] Mitchell R J, Hester A J, Campbell C D, Chapman S J, Cameron C M, Hewison R L, Potts J M. Explaining the variation in the soil microbial community: do vegetation composition and soil chemistry explain the same or different parts of the microbial variation? Plant and Soil, 2012, 351(1-2): 355-362.

[67] Rousk J, Bååth E, Brookes P C, Lauber C L, Lozupone C, Caporaso J G, Knight R, Fierer N. Soil bacterial and fungal communities across a pH gradient in an arable soil. The Isme Journal, 2010, 4(10): 1340-1351.

[68] Yang X L, Yan W, Bao Y Y, Fan Y J, Jiang H Y. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in Dahurian larch forests in Da Hinggan Ling Mountains. Chinese Journal of Ecology, 2010, 29(3): 504-510.

[69] Yarwood S A, Myrold D D, Hogberg M N. Termination of belowground C allocation by trees alters soil fungal and bacterial communities in a boreal forest. Fems Microbiology Ecology, 2009, 70(1): 151-162.

[70] Heinemeyer A, Ridgway K P, Edwards E J, Benham D G, Young J P W, Fitter A H. Impact of soil warming and shading on colonization and community structure of arbuscular mycorrhizal fungi in roots of a native grassland community. Global Change Biology, 2004, 10(1): 52-64.

[71] Kelly J J, Favila E, Hundal L S, Marlin J C. Assessment of soil microbial communities in surface applied mixtures of Illinois River sediments and biosolids. Applied Soil Ecology, 2007, 36(2-3): 176-183.

[72] Rosenvald K, Kuznetsova T, Ostonen I, Truu M, Truu J, Uri V, Lohmus K. Rhizosphere effect and fine-root morphological adaptations in a chronosequence of silver birch stands on reclaimed oil shale post-mining areas. Ecological Engineering, 2011, 37(7): 1027-1034.

[73] Cui L J, Liang Z S, Han R L, Yang J W. Biomass, soil and root system distribution characteristics of seabuckthorn × poplar mixed forest. Scientia Silvae Sinicae, 2003, 39(6): 1-7.

[74] Treonis A M, Ostle N J, Stott A W, Primrose R, Grayston S J, Ineson P. Identification of groups of metabolically-active rhizosphere microorganisms by stable isotope probing of PLFAs. Soil Biology and Biochemistry, 2004, 36(3): 533-537.

[75] Peng S L, Hao Y R. The dynamics of forest root and its distribution during succession. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni, 2005, 44(5): 65-69.

[76] Lundquist E J, Scow K M, Jackson L E, Uesugi S L, Johnson C R. Rapid response of soil microbial communities from conventional, low input, and organic farming systems to a wet/dry cycle. Soil Biology and Biochemistry, 1999, 31(12): 1661-1675.

[77] Fontaine S, Mariotti A, Abbadie L. The priming effect of organic matter: a question of microbial competition? Soil Biology and Biochemistry, 2003, 35(6): 837-843.

[78] Han Q C, Ren H G, Liu J J. Contents and ratios of the decomposable and resistant plant material in the litters of main trees in Qingling Mountains. Journal of Northwest Forestry University, 2012, 27(5): 6-10.

参考文献:

[43] 刘波, 胡桂萍, 郑雪芳, 张建福, 谢华安. 利用磷脂脂肪酸(PLFAs)生物标记法分析水稻根际土壤微生物多样性. 中国水稻科学, 2010, 24(3): 278-288.

[44] 鲁如坤. 土壤农化分析. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.

[47] 张圣喜, 陈法霖, 郑华. 土壤微生物群落结构对中亚热带三种典型阔叶树种凋落物分解过程的响应. 生态学报, 2011, 31(11): 3020-3026.

[59] 王欣. 燕山山地华北落叶松人工林叶凋落物分解特性研究[D]. 保定: 河北农业大学, 2012.

[68] 杨秀丽, 闫伟, 包玉英, 樊永军, 姜海燕. 大兴安岭落叶松林丛枝菌根真菌多样性. 生态学杂志, 2010, 29(3): 504-510.

[73] 崔浪军, 梁宗锁, 韩蕊莲, 杨建伟. 沙棘、杨树混交林生物量、林地土壤特性及其根系分布特征研究. 林业科学, 2003, 39(6): 1-7.

[75] 彭少麟, 郝艳茹. 森林演替过程中根系分布的动态变化. 中山大学学报: 自然科学版, 2005, 44(5): 65-69.

[78] 韩其晟, 任宏刚, 刘建军. 秦岭主要森林凋落物中易分解和难分解植物残体含量及比值研究. 西北林学院学报, 2012, 27(5): 6-10.