

DOI: 10.5846/stxb202004120866

董学德,高鹏,李腾,张佳辰,董金伟,许景伟,匡兴建.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,2021,41(6):2315-2325.
Dong X D, Gao P, Li T, Zhang J C, Dong J W, Xu J W, Dun X J. Effects of soil microbial community on the litter decomposition in mixed *Quercus acutissima* Carruth. and *Robinia pseudoacacia* L. forest. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(6): 2315-2325.

土壤微生物群落对麻栎-刺槐混交林凋落物分解的影响

董学德¹, 高 鹏^{1,*}, 李 腾¹, 张佳辰¹, 董金伟¹, 许景伟², 匡兴建²

1 山东农业大学林学院, 泰山森林生态系统国家定位观测研究站, 泰安 271018

2 山东省林业科学研究院, 济南 250014

摘要:以麻栎-刺槐混交林和麻栎纯林为研究对象,采用野外定点采样、室内分析与高通量测序的方法,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:(1)麻栎-刺槐混交林凋落物的分解速率高于麻栎纯林。两种林分凋落物有机碳(TOC)、全氮(TN)发生释放,全磷(TP)发生积累-释放的过程。(2)两种林分土壤细菌优势类群为放线菌门(Acidobacteria)、变形菌门(Proteobacteria)、酸杆菌门(Actinobacteria)和疣微菌门(Verrucomicrobia),土壤真菌优势类群为担子菌门(Basidiomycota)、子囊菌门(Ascomycota)和被孢霉门(Moritierellomycota)。(3)凋落物分解过程中,麻栎-刺槐混交林土壤微生物菌群丰富度指数和菌群多样性指数变化范围小于麻栎纯林。(4)凋落物分解速率与土壤细菌菌群丰富度指数和菌群多样性指数呈显著正相关,与土壤真菌菌群丰富度指数呈显著正相关。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,研究结果为深入开展混交林土壤微生物多样性对凋落物分解的影响研究提供理论依据。

关键词:混交林;凋落物分解动态;土壤微生物;菌群丰富度指数;菌群多样性指数

Effects of soil microbial community on the litter decomposition in mixed *Quercus acutissima* Carruth. and *Robinia pseudoacacia* L. forest

DONG Xuede¹, GAO Peng^{1,*}, LI Teng¹, ZHANG Jiachen¹, DONG Jinwei¹, XU Jingwei², DUN Xingjian²

1 Forestry College of Shandong Agricultural University, Shandong Mountain Tai Forest Ecosystem National Positioning Observation Research Station, Tai'an 271018, China

2 Shandong Academy of Forestry, Jinan 250014, China

Abstract: Forest ecosystems are an important part of the terrestrial ecosystem. In forest ecosystems, the plants transmit carbon, nitrogen, phosphorus and other nutrients to the soil in the form of litter. Soil microorganisms, as the main decomposers of litter, affect the energy flow and material circulation of forest ecosystems. This paper took the mixed *Quercus acutissima* Carruth. and *Robinia pseudoacacia* L. forest (QR), as well as pure *Quercus acutissima* Carruth forest (QAC) as research objects. The field fixed-point sampling, indoor analysis, and high-throughput sequencing methods were used to study the characteristics of soil microbial diversity and their effects on the litter decomposition rate. The results were as follows: (1) The litter decomposition rate of QR was higher than that of QAC, the litter decomposition rate of QR was 0.70, and the litter decomposition rate of QAC was 0.62. During the litter decomposition of the two forest stands (QR and QAC), total organic carbon (TOC) and total nitrogen (TN) were released, but total phosphorus (TP) was accumulated first and then released. (2) The two forest stands had the same dominant soil microbial communities, the dominant soil

基金项目:山东省农业科技资金(林业科技创新)(2019LY006);山东泰山森林生态系统国家定位观测研究站监测补助项目(2018-LYPT-DW-053)

收稿日期:2020-04-12; 网络出版日期:2021-01-15

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gaopengy@163.com

bacterial communities were Actiobacteria, Proteobacteria, Actinobacteria and Verrucomicrobia, and the dominant soil fungi communities were Basidiomycota, Ascomycota and Mortierierellomycota. (3) During the litter decomposition of the two forest stands, the variation range of the soil microbial community richness index and diversity index of QR was smaller than that of QAC. The bacterial community richness index (Chao1 index and ACE index) and community diversity index (Shannon index and Simpson index) of QR and QAC showed a trend of first increasing and then decreasing. The fungal community richness index of QR showed a trend of first decreasing and then increasing, and the fungal community diversity index showed a gradually decreasing trend. The fungal community richness index of QAC showed a gradually decreasing trend, and the fungal community diversity index showed a trend of first decreasing and then increasing. (4) The litter decomposition rate was significantly positively correlated with the soil bacterial community richness index and diversity index, while significantly positively correlated with the soil fungal community richness index. The soil microbial community had an important influence on the litter decomposition rate of QR and QAC. The research results are helpful to understand the relationship between the litter decomposition rate and soil microbial communities in mixed forests, and provide theoretical basis for the research of the influence of soil microbial diversity on litter decomposition in mixed forests.

Key Words: mixed forest; litter decomposition dynamics; soil microorganisms; community abundance index; community diversity index

森林凋落物分解是一个由生物因素和非生物因素引起的物理、化学性质的变化^[1-2]。影响凋落物分解的因素主要包括凋落物质量、气候因素等非生物因素和生物因素,其中,生物因素是影响凋落物分解的主导因子,非生物因素一部分是通过影响生物因素发挥作用^[3]。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^[4]。土壤微生物多样性是指生命体在遗传、种类和生态系统层次上的变化,代表着微生物群落的稳定性。在凋落物分解过程中,土壤微生物群落会对外界环境的变化迅速作出响应,微生物多样性也会发生变化,进而影响凋落物的分解速率^[5]。因此,关于土壤微生物群落多样性对森林凋落物分解过程的影响机制研究受到人们普遍关注^[1,6]。

近些年,许多学者针对凋落物质量和环境因素对凋落物分解速率的影响进行了较为全面的研究^[7-8]。但是,土壤微生物作为影响凋落物分解的关键因子尚缺少系统的研究,混交林土壤微生物多样性与凋落物分解速率的关系尚不明确。山东泰安市黄前流域是国家级水土流失重点治理区,麻栎林及其刺槐混交林是该区域重要的生态造林类型。开展麻栎-刺槐混交林凋落物分解过程中土壤微生物群落多样性变化特征及其对分解速率的影响的研究,可为该区域生态修复树种选择和综合评价提供重要理论依据。因此,以麻栎-刺槐混交林和麻栎纯林为研究对象,采用野外定点采样、室内分析和高通量测序相结合的方法,对麻栎-刺槐混交林和麻栎纯林凋落物分解过程中,土壤细菌、真菌群落多样性特征及其对凋落物分解速率的影响进行研究,有助于深入了解混交林凋落物分解速率与土壤微生物群落的关系。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于山东泰安市黄前流域(117°04'—117°22'E, 36°17'—36°27'N),属于黄河下游大汶河流域,是国家级水土流失重点治理区,总面积 292.2 km²,海拔 310—950 m,平均海拔 530 m。属暖温带大陆性半湿润季风气候,年平均气温为 18.5℃,年平均降水量 758 mm,75%的降水集中在 6—9 月,无霜期 197 d,≥10℃的活动积温 3819℃,多年平均日照时数 2640 h,土壤类型为棕壤(表 1)。研究区位于国家级重点生态防护林区,森林覆盖率为 96%,植被类型为暖温带落叶阔叶林,主要树种为麻栎(*Quercus acutissima* Carruth.)、刺槐(*Robinia pseudoacacia* L.)、赤松(*Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.)、日本落叶松(*Larix kaempferi*(Lamb.)Carr)等。

表 1 研究区标准地基本状况

Table 1 Basic situation of the standard area in the study area

林分 Stands	坡度 Slop/ (°)	坡向 Slop direction	土壤 pH Soil pH	树龄 Tree age/ a	土壤类型 Soil type	凋落物厚度 Litter thickness/ cm	密度 Density/ (株/hm ²)	土壤 有机碳 Soil TOC/ (g/kg)	土壤全氮 Soil TN/ (g/kg)	土壤全磷 Soil TP/ (g/kg)
麻栎-刺槐混交林 Mixed <i>Quercus acutissima</i> Carruth. and <i>Robinia</i> <i>pseudoacacia</i> L. forest	23.8	西南	4.5	30	棕壤	21.5	612	12.2±0.3	2.4±0.2	0.5±0.1
麻栎纯林 Pure <i>Quercus acutissima</i> Carruth forest	24.5	西南	4.8	30	棕壤	27.2	625	19.6±0.4	1.2±0.1	0.4±0.1

TOC: 有机碳 Total organic carbon; TN: 全氮 Total nitrogen; TP: 全磷 Total phosphorus

1.2 研究方法

1.2.1 凋落物采样

于 2019 年 4 月,选择立地条件相近的麻栎-刺槐林混交林和麻栎纯林林地,在每个林地随机设置 3 个 20 m×20 m 的标准样地,并在每个标准样地随机设置 3 个 2 m×2 m 采样样方。采样时为保证凋落物的新鲜程度一致,只收集样方内现存在的尚未分解的完整凋落叶和树枝(树枝数量极少且为细枝)作为试验样品。将试验样品带回实验室,剔除其中的泥土等杂质,并将树枝剪成 5 cm 左右,置于室内风干,然后在 85℃ 下烘干至恒重。将凋落叶和树枝混合均匀后称取 16 g(精确到 0.001 g)烘干的原状样品,装入带有编号的分解袋(孔径 0.2 mm,规格为 16 cm×26 cm)中。取上述麻栎-刺槐和麻栎凋落物,测定凋落物初始 TOC、TN、TP 浓度。2019 年 5 月将麻栎-刺槐混合凋落物(混合比例为:麻栎:刺槐=12:4)置于麻栎-刺槐混交林采样样方内,麻栎凋落物置于麻栎纯林采样样方内,用竹签固定,让其在自然条件下分解。在凋落物分解 30、60、90、120、150、180、210、240 d 时,在各个采样样方内随机取 3 个分解袋,带回实验室,将凋落物烘干、称重,测定分解速率;然后,用粉碎机粉碎,过 0.149 mm 筛子,测定 TOC、TN、TP 浓度。

1.2.2 土壤微生物测定样品采样

土壤微生物测定样品的采样时间为凋落物初次放置及分解 120、240 d 时,采样点位于凋落物采样样方内。在每个采样样方内,采用五点取样法取 0—20 cm 的土壤混合均匀后装于试管,立即放于液氮内保存。每次采样麻栎-刺槐混交林和麻栎纯林各得 9 个(每种林分包括 3 块标准样地,每块标准样地包括 3 个采样区域)土壤样本,用于测定土壤细菌和真菌群落结构。

1.2.3 样品测定

凋落物:TOC 浓度测定采用 K₂Cr₂O₇容量法—外加热法;TN 浓度测定采用半微量开氏法消煮法;TP 浓度测定采用钼锑抗比色法测定^[9]。

土壤微生物:采用 CTAB 方法对样本的基因组 DNA 进行提取,之后利用琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 的纯度和浓度。土壤细菌多样性的检测:引物扩增区域为 16S V3-V4;引物名称及序列:341F: CCTACGGGRBGCASCAG;806R:GGACTACNNGGATCTAAT^[10]。土壤真菌多样性检测:引物扩增区域为 ITS1;引物名称及序列:ITS5-1737F:GGAAGTAAAAGTCGTAACAAGG;ITS2-2043R:GCTGCGTTCTTCATCGA TGC^[11]。PCR 扩增体系:2 * taq PCR mix:25.0 μL,Primer F (10 μM):1.0 μL,Primer FR(10 μM):1.0 μL,gDNA:2.5 μL,H₂O:8.0 μL。PCR 反应程序为:95℃ 预变性 5 min,34 个循环(94℃,1 min;57℃,45 s;72℃,1 min);72℃,10 min;16℃,5 min^[10]。使用 New England Biolabs 公司的 Phusion® High-Fidelity PCR Master Mix with GC Buffer 和高效高保真酶进行 PCR。产物纯化试剂盒使用的是 Thermo Scientific 公司 GeneJET 胶回收试剂盒。使用 Thermofisher 公司的 Ion Plus Fragment Library Kit 48 rxns 文库试剂盒进行文库的构建,构建好的文库经过 Qubit 定量和文库检测合格后,使用 Thermofisher 的 Ion S5TMXL 进行上机测序。

1.3 数据处理与分析

凋落物质量残留率:凋落物分解一段时间后剩余的质量与凋落物初始质量比值^[12],即:

$$RM = M_t / M_0 \times 100\%$$

式中, RM 为凋落物质量残留率(%); M_t 为凋落物分解 t 时刻的质量(g); M_0 为凋落物的初始质量(g)。

凋落物分解的 Olson 模型:凋落物分解是一个动态过程,凋落物质量残留量与分解时间存在负指数函数关系^[13],即:

$$M_t / M_0 = a e^{-kt}$$

式中, a 为修正参数; k 为凋落物分解速率; t 为凋落物分解时间(a)。凋落物分解 50% ($t_{50\%}$) 和分解 95% ($t_{95\%}$) 所需的时间分别为:

$$t_{50\%} = -\ln 0.5 / k$$

$$t_{95\%} = -\ln 0.05 / k$$

凋落物元素释放率:凋落物分解一段时间内释放的元素量与凋落物初始元素含量比值的百分数,即:

$$E = [(E_0 - E_t) / E_0] \times 100\%$$

式中, E 为凋落物元素释放率(%); E_t 为凋落物分解 t 时刻凋落物质量与元素浓度的乘积(g); E_0 为凋落物的初始质量与元素浓度的乘积(g)。当百分数大于 0 时,说明凋落物中的元素发生了净释放;当百分数小于 0 时,说明凋落物中的元素发生了净积累^[14]。

土壤微生物 Alpha 多样性:微生物菌群 Alpha 多样性可以分为菌群丰富度指数(Community richness index)和菌群多样性指数(Community diversity index)。菌群丰富度指数主要包括 Chao1 和 ACE,用于评估群落中含有的微生物物种总数,菌群多样性指数主要包括 Simpson 和 Shannon,用于评估微生物的多样性^[15]。

使用 Uparse 软件对所有样品的全部有效数据在 97% 相似度水平下进行聚类,获得 Operational Taxonomic Units (OTU),统计各个土壤样品每个 OTU 中的丰度信息。使用 Qiime 1.9.1 软件计算两种林分土壤细菌、真菌群落的 Alpha 多样性指数值。使用 R 3.5.1 进行数据分析,麻栎-刺槐混交林和麻栎纯林分解过程中土壤微生物优势类群间的差异采用单因素方差分析;采用 T 检验分析微生物菌群丰富度指数和菌群多样性指数值在麻栎-刺槐混交林和麻栎纯林之间的差异;对麻栎-刺槐混交林和麻栎纯林凋落物的分解速率与土壤微生物菌群丰富度指数和菌群多样性指数值之间的相关性进行 Spearman 相关分析。其余相关图的制作使用 R 3.5.1 的“ggplot2”包完成。

2 结果与分析

2.1 麻栎-刺槐混交林和麻栎纯林凋落物分解动态特征

在凋落物分解期间(2019 年 5 月至 2020 年 1 月),麻栎-刺槐混交林和麻栎纯林凋落物质量损失量均表现出先增加后减小的趋势(图 1)。麻栎-刺槐混交林凋落物质量损失量在 0—90 d 逐渐增大,此后逐渐降低,累积质量损失 6.32 g;麻栎纯林凋落物质量损失在 0—120 d 逐渐增大,120 d 后逐渐降低,累积质量损失 6.21 g。麻栎-刺槐混交林凋落物质量损失量在 0—150 d 高于麻栎纯林凋落物质量损失量,此后低于麻栎纯林。

麻栎-刺槐混交林和麻栎纯林凋落物质量残留率与分解时间符合 Olson 负指数模型(图 2)。麻栎-刺槐混交林凋落物分解速率高于麻栎纯林的,麻栎-刺槐混交林凋落物分解速率 0.70,分解 240 d 后质量残留率为 60.2%,分解 50% 所需时间为 0.99 a,分解 95% 所需时间为 4.28a;麻栎纯林凋落物分解速率 0.62,分解 240 d 后质量残留率 62.8%,分解 50% 所需时间为 1.12 a,分解 95% 所需时间为 4.83 a。

在凋落物分解过程中,凋落物的 TOC、TN、TP 浓度在麻栎-刺槐混交林和麻栎纯林之间存在差异(图 3)。麻栎-刺槐混交林凋落物 TOC 浓度低于麻栎纯林的,麻栎纯林平均 TOC 浓度是麻栎-刺槐混交林的 1.2 倍,并且两种林分 TOC 浓度总体呈波动降低的趋势(图 3)。麻栎-刺槐混交林凋落物 TN 浓度高于麻栎纯林的,麻栎-刺槐混交林凋落物平均 TN 浓度是麻栎纯林的 1.2 倍,两种林分 TN 浓度总体呈波动升高趋势(图 3)。麻

栎-刺槐混交林凋落物 TP 浓度高于麻栎纯林的,麻栎-刺槐混交林凋落物 TP 浓度是麻栎纯林的 1.1 倍,两种林分 TP 浓度在 0—120 d 逐渐升高,此后至 240 d 逐渐降低(图 3)。

在凋落物分解 240 d 后,麻栎-刺槐混交林和麻栎纯林凋落物 TOC、TN、TP 均发生净释放,且麻栎-刺槐混交林释放率高于麻栎纯林(表 2)。麻栎-刺槐混交林和麻栎纯林凋落物 TOC 释放率表现为逐渐增大的趋势,在分解第 240 d 时释放率达到最大值,分别为 47.4%和 46.3%。TN 释放率在麻栎-刺槐混交林凋落物中表现为逐渐增加的趋势,在 240 d 达到最大值,为 26.3%;TN 释放率在麻栎纯林凋落物中表现为先增加后减小的趋势,在 120 d 时达到最大值,为 22.8%。TP 在麻栎-刺槐混交林和麻栎纯林凋落物中表现出先积累后释放的趋势,麻栎-刺槐混交林发生积累的时间比麻栎纯林的长,并且均在 240 d 时达到最大值。

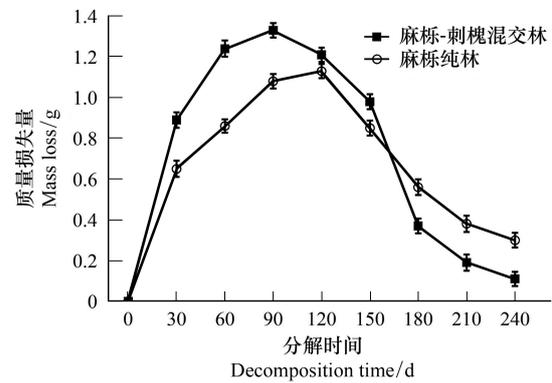


图 1 麻栎-刺槐混交林和麻栎纯林凋落物分解过程中的质量损失动态变化

Fig.1 Dynamics changes of mass loss during litter decomposition of QR and QAC

图中数据为平均值±标准差(n=3)

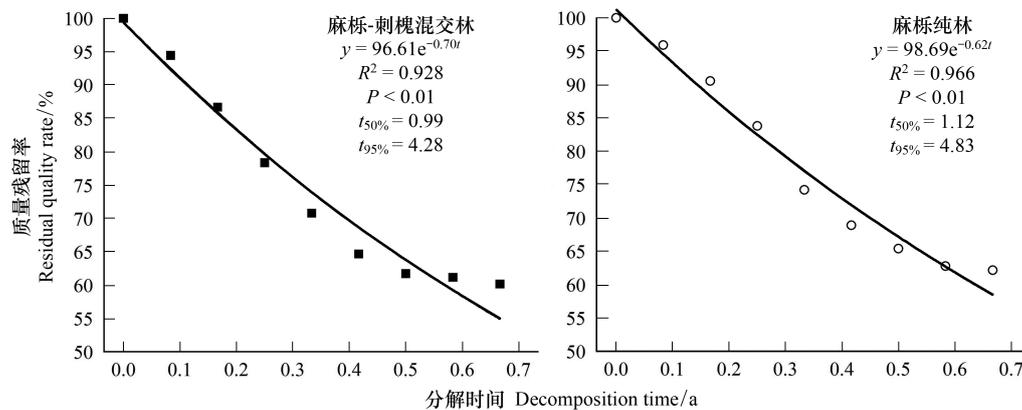


图 2 麻栎-刺槐混交林和麻栎纯林凋落物残留率与时间的 Olson 负指数回归关系

Fig.2 Olson negative index regression relation between litter residues and time of QR and QAC

表 2 麻栎-刺槐混交林和麻栎纯林凋落物分解过程中 TOC、TN、TP 释放率变化特征(平均值±标准差)

Table 2 The release rate of TOC, TN and TP during the litter decomposition of QR and QAC (Mean±SD)

分解时间 Times/d	麻栎-刺槐混交林 Mixed <i>Quercus acutissima</i> Carruth. and <i>Robinia pseudoacacia</i> L. forest			麻栎纯林 Pure <i>Quercus acutissima</i> Carruth forest		
	TOC/%	TN/%	TP/%	TOC/%	TN/%	TP/%
0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0
60	26.4±1.5	12.0±1.6	-17.0±1.2	21.5±1.5	14.9±1.4	-11.8±1.7
120	36.3±1.4	20.3±1.6	0.10±1.1	32.6±1.4	22.8±1.6	-19.2±1.3
180	45.9±1.3	20.4±1.4	45.1±1.7	43.0±1.4	20.7±1.1	32.1±1.5
240	47.4±1.7	26.2±1.3	60.7±1.6	46.3±1.9	20.3±1.3	48.6±1.5

2.2 麻栎-刺槐混交林和麻栎纯林凋落物分解过程中土壤微生物群落变化特征

土壤微生物群落结构的变化主要是优势类群的变化引起的^[16],因此,本试验只对土壤细菌和真菌优势类

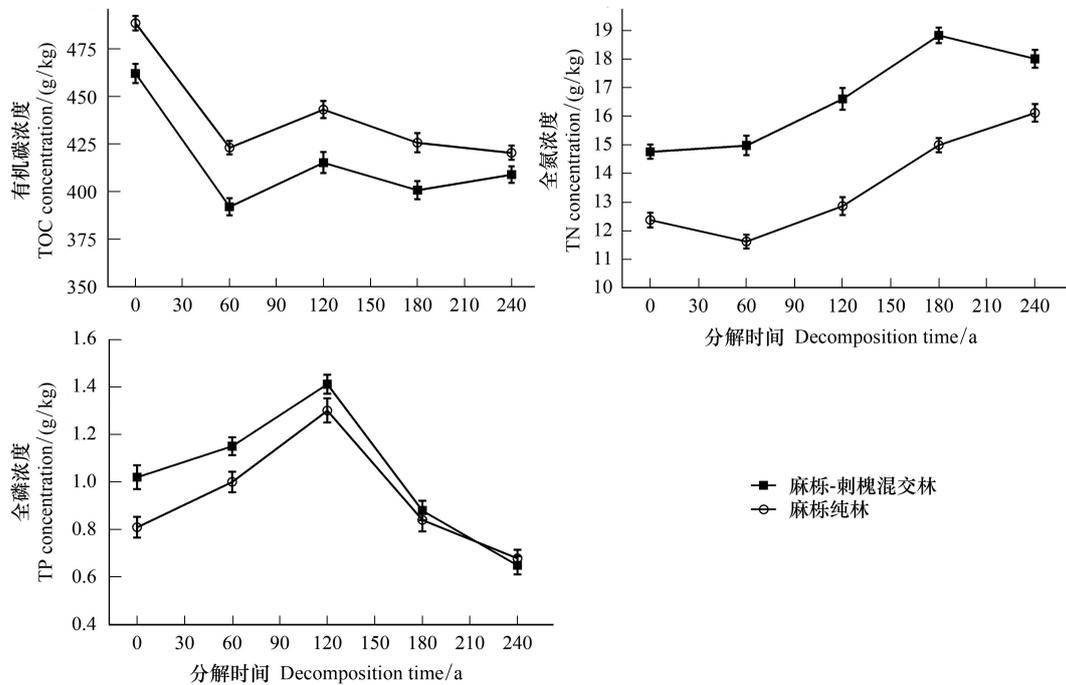


图3 麻栎-刺槐混交林和麻栎纯林凋落物分解过程中 TOC、TN、TP 浓度变化特征

Fig.3 Dynamics of TOC, TN and TP concentrations during litter decomposition of QR and QAC

图中数据为平均值±标准差($n=3$)

群进行重点分析。在麻栎-刺槐混交林和麻栎纯林凋落物的分解过程中,土壤细菌优势类群为放线菌门(Acidobacteria)、变形菌门(Proteobacteria)、酸杆菌门(Actinobacteria)和疣微菌门(Verrucomicrobia)(图4)。两种林分四种细菌优势类群相对含量之间存在显著差异($P<0.05$),放线菌门的相对含量显著高于变形菌门、酸杆菌门和疣微菌门。土壤细菌优势类群的相对含量在麻栎-刺槐混交林和麻栎纯林之间存在显著差异($P<0.05$),麻栎-刺槐混交林的放线菌门、变形菌门和疣微菌门的相对含量高于麻栎纯林,酸杆菌门相对含量低于麻栎纯林。土壤真菌优势类群为担子菌门(Basidiomycota)、子囊菌门(Ascomycota)和被孢霉门(Moritierellomycota)(图4)。两种林分3种真菌优势类群相对含量之间存在显著差异,担子菌门的相对含量显著高于子囊菌门和被孢霉门($P<0.05$)。土壤真菌优势类群的相对含量在麻栎-刺槐混交林和麻栎纯林间存在显著差异($P<0.05$)。麻栎-刺槐混交林中担子菌门的相对含量高于麻栎纯林的,两种林分土壤担子菌门的相对含量为70.4%—85.1%和41.9%—64.2%;麻栎-刺槐混交林土壤子囊菌门的相对含量显著低于麻栎纯林的($P<0.05$),两种林分土壤子囊菌门的相对含量为6.6%—8.0%和24.5%—29.8%;麻栎-刺槐混交林被孢霉门的相对含量显著高于麻栎纯林,其土壤被孢霉门的相对含量为1.4%—2.8%和1.5%—3.9%。

在麻栎-刺槐混交林凋落物分解过程中,微生物菌群丰富度指数和菌群多样性指数发生显著变化(表3)。细菌菌群丰富度指数(Chao1指数和ACE指数)呈现先增大后减小的趋势,在分解120 d时达到最大值,在分解240 d时显著降低。细菌菌群多样性指数(Shannon指数和Simpson指数)均呈先增大后减小的趋势,在分解240 d时显著降低。真菌菌群丰富度指数呈先减小后增大的趋势,在初次放置时达到最大值,此时显著高于凋落物初分解120、240 d时,分解中期达到最小值。真菌菌群多样性指数呈逐渐减小的趋势,但在不同分解时间差异不显著。

在麻栎纯林凋落物分解过程中,微生物菌群丰富度指数和菌群多样性指数发生显著变化(表3)。细菌菌群丰富度指数呈先增加后减小的趋势,不同分解时间存在显著差异,在分解120 d时达到最大值,分解240 d时达到最小值。细菌菌群多样性指数呈先增大后减小的趋势,在分解240 d时显著降低。真菌丰富度指数呈

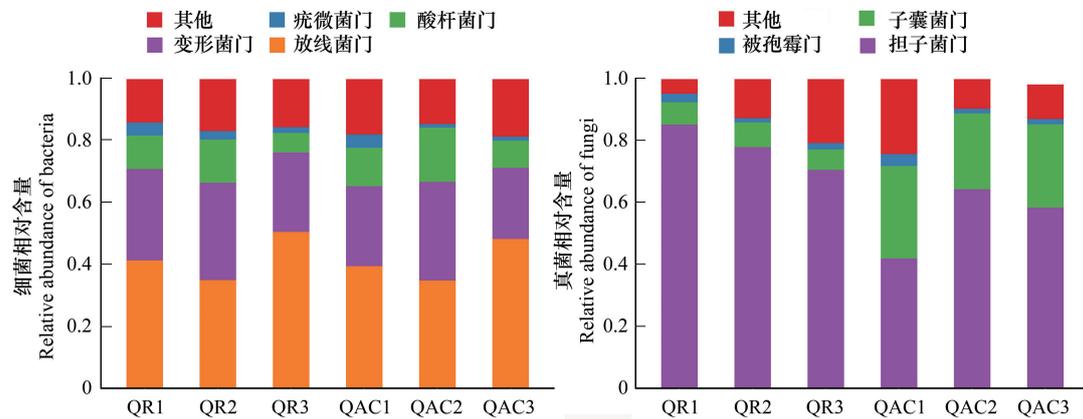


图4 麻栎-刺槐混交林和麻栎纯林凋落物分解过程中土壤细菌和真菌优势类群相对含量变化

Fig.4 Relative content changes of soil bacterial and fungal dominant communities during litter decomposition of QR and QAC

QR;麻栎-刺槐混交林 Mixed *Quercus acutissima* Carruth. and *Robinia pseudoacacia* L. forest; QAC;麻栎纯林 Pure *Quercus acutissima* Carruth forest; QR1、QR2、QR3 分别代表麻栎-刺槐混交林凋落物初次放置、分解 120、240 d 时土壤微生物取样,QAC1、QAC2、QAC3 分别代表麻栎纯林凋落物初次放置、分解 120、240 d 时土壤微生物取样;图中数据为样本平均值($n=3$)

逐渐减小的趋势,凋落物初次放置时显著高于分解 120、240 d,在分解 240 d 时达到最小值。真菌多样性指数呈先减小后增加的趋势,凋落物初次放置时显著高于分解 120、240 d。

麻栎-刺槐混交林土壤微生物菌群丰富度指数和菌群多样性指数变化范围小于麻栎纯林(表 3)。麻栎-刺槐混交林细菌 Chao1 和 ACE 指数的最大值是最小值的 2.2 倍和 2.1 倍,麻栎纯林细菌 Chao1 和 ACE 指数最大值是最小值的 3.0 倍和 2.9 倍;麻栎-刺槐混交林细菌 Shannon 和 Simpson 指数的最大值是最小值的 1.1 倍和 1.0 倍,麻栎纯林细菌 Shannon 和 Simpson 指数最大值是最小值的 1.3 倍和 1.0 倍。麻栎-刺槐混交林真菌 Chao1 和 ACE 指数最大值均是最小值的 1.1 倍,麻栎纯林真菌 Chao1 和 ACE 最大值均是最小值的 1.5 倍;麻栎-刺槐混交林真菌 Shannon 和 Simpson 指数最大值是最小值的 1.1 倍和 1.0 倍,麻栎纯林细菌 Shannon 和 Simpson 指数最大值是最小值的 1.3 倍和 1.1 倍。

表 3 麻栎-刺槐混交林和麻栎纯林土壤细菌、真菌菌群丰富度指数和多样性指数(平均值 \pm 标准差)

Table 3 Soil bacterial and fungal community richness index and community diversity index of QR and QAC (Mean \pm SD)

林分 Stands	微生物 群落 Domain	时间 Time/d	菌群丰富度指数 Community richness index		菌群多样性指数 Community diversity index	
			Chao1	ACE	Shannon	Simpson
			麻栎-刺槐混交林 Mixed <i>Quercus acutissima</i> Carruth. and <i>Robinia</i> <i>pseudoacacia</i> L. forest	细菌	0	1407.6 \pm 70.2A
		120	1468.4 \pm 96.7A	1440.2 \pm 92.5A	8.3 \pm 0.2A	0.994 \pm 0.002A
		240	674.3 \pm 47.7B	676.3 \pm 48.0B	7.5 \pm 0.1B	0.987 \pm 0.002B
	真菌	0	479.4 \pm 48.9a	480.3 \pm 32.1a	5.7 \pm 0.1a	0.950 \pm 0.006a
		120	416.7 \pm 59.0b	420.4 \pm 68.1b	5.2 \pm 0.3a	0.924 \pm 0.025a
		240	424.7 \pm 48.6b	428.9 \pm 52.6b	5.1 \pm 0.5a	0.922 \pm 0.022a
麻栎纯林 Pure <i>Quercus acutissima</i> Carruth forest	细菌	0	1341.1 \pm 80.9B	1272.7 \pm 90.0B	8.0 \pm 0.1A	0.990 \pm 0.001A
		120	1561.5 \pm 87.7A	1537.5 \pm 96.4A	8.2 \pm 0.2A	0.991 \pm 0.001A
		240	526.9 \pm 74.1C	532.3 \pm 70.1C	6.5 \pm 0.4B	0.962 \pm 0.010B
	真菌	0	541.7 \pm 22.5a	538.9 \pm 49.8a	6.0 \pm 0.6a	0.949 \pm 0.025a
		120	373.1 \pm 60.9b	384.2 \pm 67.9b	4.0 \pm 0.7b	0.789 \pm 0.010b
		240	364.6 \pm 54.5b	371.4 \pm 53.9b	4.8 \pm 0.3b	0.892 \pm 0.026b

麻栎-刺槐混交林和麻栎纯林细菌(真菌)同一指数在不同分解时间的差异用不同大写(小写)字母表示

2.3 麻栎-刺槐混交林和麻栎纯林凋落物分解速率与土壤微生物多样性的关系

试验观测时间为2019年5月—2020年1月。为研究两种林分凋落物分解速率与土壤微生物多样性的关系,以2019年5—7月,2019年8—10月,2019年11月到2020年1月的凋落物月平均质量损失量分别代表3次土壤微生物取样时凋落物的分解速率,然后与土壤微生物菌群丰富度指数、菌群多样性指数值之间进行Spearman相关分析。结果表明,两种林分凋落物分解速率与细菌菌群丰富度指数(Chao1和ACE指数)呈显著正相关,与细菌菌群多样性指数(Shannon和Simpson指数)呈显著正相关(表4)。两种林分凋落物分解速率与真菌菌群丰富度指数(Chao1和ACE指数)呈显著正相关,与真菌菌群多样性指数(Shannon和Simpson指数)呈正相关但未达到显著水平。

表4 麻栎-刺槐混交林和麻栎纯林凋落物分解速率与土壤微生物菌群丰富度指数、多样性指数的相关系数

Table 4 Correlation coefficient between litter decomposition rate and soil microbial community richness and community diversity index of QR and QAC

微生物群落 Domain	α多样性指数 Alpha diversity index	分解速率 Decomposition rate		
		麻栎-刺槐混交林 Mixed <i>Quercus acutissima</i> Carruth. and <i>Robinia pseudoacacia</i> L. forest	麻栎纯林 Pure <i>Quercus acutissima</i> Carruth forest	
细菌 Bacteria	菌群丰富度指数	Chao1	0.90 **	0.97 **
		ACE	0.86 **	0.98 *
	菌群多样性指数	Shannon	0.78 **	0.93 **
		Simpson	0.69 *	0.88 *
真菌 Fungi	菌群丰富度指数	Chao1	0.29 *	0.40 *
		ACE	0.10	0.35 *
	菌群多样性指数	Shannon	0.11	0.13
		Simpson	0.25	0.09

* 表示显著水平在0.05上相关,**表示显著水平在0.01上相关

3 讨论

3.1 麻栎-刺槐混交林和麻栎纯林凋落物分解过程中元素迁移特征

在凋落物分解过程中会伴随着元素含量的变化,这与凋落物类型、分解环境、分解时间以及元素本身的特点有关^[17-18]。碳是组成植物干物质的重要元素,凋落物分解后,碳一部分会被植物根系吸收后重新利用,一部分会固定在土壤团聚体中^[19]。本研究发现,在凋落物分解过程中,麻栎-刺槐混交林和麻栎纯林凋落物的TOC浓度整体呈现出下降的趋势(图3),而且TOC残留率小于100%(表2)。这是因为在凋落物分解初期,由于可溶性物质的淋溶作用,凋落物TOC含量会迅速减少;随分解的进行,大分子有机物逐渐降解为小分子有机物,并被微生物和土壤动物等吸收转换,凋落物TOC含量继续减少,所以TOC在整个分解过程中表现出净释放^[20]。

氮是植物氨基酸、蛋白质、核酸的重要组成元素,凋落物中的氮元素通过土壤微生物的氨化和硝化作用转化成可被植物吸收的 NH_4^+ 和 NO_3^- ,引起凋落物TN含量发生变化^[21]。在本研究中,麻栎-刺槐混交林和麻栎纯林凋落物TN浓度随分解的进行表现出增加的趋势(图3),但是TN含量表现为净释放(表2)。凋落物TN的释放或积累与凋落物中TN浓度有关,在TN浓度满足微生物生长时表现为净释放,反之,表现为净积累^[22]。本研究中,麻栎-刺槐混交林凋落物TN平均浓度为16.6 g/kg,麻栎纯林凋落物TN平均浓度为13.6 g/kg,两种林分的凋落物TN浓度均高于全球平均水平10.9 g/kg^[23],认为凋落物TN浓度处于较高水平,可以满足微生物正常生长、发育、繁殖的需求,微生物物会不断分解凋落物中的含氮有机物,所以TN表现为净释放^[20]。

磷是组成植物遗传物质的重要元素,磷的释放和积累对维持植物正常的生长代谢具有重要意义^[24]。本

研究发现,凋落物分解过程中,麻栎-刺槐混交林和麻栎纯林凋落物 TP 浓度表现出先升高后降低的趋势(图 3),TP 在前期表现出净积累的过程中,随后表现出净释放的过程(表 2)。这是因为在凋落物分解前期 TP 浓度较低,还不能被微生物利用,所以会发生暂时的性积累。随着分解的进行,凋落物内部结构发生变化,TP 浓度逐渐升高,此时凋落物内的 TP 在微生物作用下被矿化,再表现出 TP 净释放^[20,25]。

研究发现,麻栎-刺槐混交林凋落物 TOC、TN、TP 释放率高于麻栎纯林(表 2)。这是因为混交林与纯林相比,凋落物的分解环境往往会发生改变,使混交林土壤微生物群落具有较高的代谢强度和丰富度导致的^[26]。李英花等^[27]对落叶松人工混交林凋落物分解过程进一步进行了研究,发现落叶松和红松混交林对凋落物养分释放表现出促进作用,这与本研究研究结果一致,她认为混交林对凋落物养分释放的影响与树种组成和凋落物混合比例有关。因此,在今后的研究中应加大不同混交树种及混交比例对凋落物养分释放影响的研究。

3.2 麻栎-刺槐混交林和麻栎纯林土壤微生物多样性变化分析

森林生态系统会因林分结构、凋落物性质、季节更替产生差异,这些差异可能会对土壤细菌和真菌群落多样性产生影响^[28]。表征土壤微生物多样性常用的指标有菌群丰富度指数(Chao1 和 ACE)和菌群多样性指数(Shannon 和 Simpson)^[29]。在麻栎-刺槐混交林和麻栎纯林凋落物分解过程中,土壤微生物菌群丰富度指数和菌群多样性指数发生显著变化。土壤温度的差异可能是导致土壤微生物群落结构变化最重要的原因^[30]。本试验土壤微生物三次采样时间分别为 2019 年 5 月,2019 年 9 月和 2020 年 1 月,土壤温度在 2019 年 9 月最高,2020 年 1 月最低。一般来说,每种微生物都有其生存的最适合温度,土壤温度的变化会影响微生物的生长、繁殖过程,进而影响菌群丰富度和多样性^[31]。有研究表明,温度在 3—25℃ 范围内,温度升高后会使部分微生物群落代谢低温时不能代谢的物质,增强微生物活性、菌群丰富度和多样性^[32]。另外,低温可能会降低微生物膜脂质流动性,导致细胞内液冰冻、细胞破裂和死亡,从而降低微生物多样性^[33]。研究发现,麻栎-刺槐混交林土壤微生物菌群丰富度指数和菌群多样性指数变化范围小于麻栎纯林,这可能是混交林能为土壤微生物生长提供更加稳定的微生态环境引起的。王凌云等^[34]对枫香-木荷混交林和马尾松纯林土壤微生态环境差异进行了研究,发现枫香-木荷混交林对改善土壤微生物生存环境的改善效果更明显。黄雅丽等^[35]研究认为混交林能从宏观上改变植被类型和林内植被群落,也从微观上改变土壤微生物群落,使混交林较纯林更加稳定,进而为微生物生长提供一个稳定的微生态环境。

3.3 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的影响

森林生态系统中,凋落物分解虽然受多种因子影响,但多是土壤微生物作用下对诸多生态因子综合效应的反应^[3]。在土壤微生物群落中,细菌数量最大,种类最多,许多群落具有分解凋落物木质素、半纤维素和纤维素的能力,细菌菌群丰富度和菌群多样性会对凋落物的分解进程产生影响^[36]。研究发现,凋落物分解速率与土壤细菌菌群丰富度指数和多样性指数呈显著正相关(表 4),表明高的细菌丰富度和多样性对凋落物分解具有促进作用。许多学者对凋落物分解速率与细菌群落多样性的关系进行了研究,得出了类似的结论。李俊等^[37]对方枝柏和康定柳凋落物分解进行了研究,发现凋落物分解速率与细菌菌群丰富度呈正相关。路颖等^[16]在研究泰山 4 种优势造林树种凋落物分解对细菌群落结构的影响时,发现凋落物分解速率与细菌菌群多样性指数具有很大的相关性。土壤真菌是土壤微生物的另一大类,本研究中麻栎-刺槐混交林和麻栎纯林凋落物的分解速率与真菌菌群丰富度指数呈显著正相关,表明真菌菌群丰富度影响凋落物的分解速率。真菌的营养方式为分解吸收式,在凋落物分解过程中能够产生大量促进凋落物分解的酶,进而有效促进凋落物的分解^[38]。

混交林作为一种常见的营林类型,能够改善森林群落结构,增强森林生态服务功能,会对凋落物有机碳、全氮、全磷以及土壤温度、土壤水分等方面产生一些独特的变化,这会对土壤微生物多样性产生影响,进而会影响凋落物的分解速率^[39-40]。大多数研究认为,混交林与纯林相比,往往能增加环境异质性和为微生物提供多样性的食物,从而增加土壤微生物多样性,提高凋落物分解速率^[41]。但 Hooper 等^[42]研究发现,一些凋落物混合会与微生物发生拮抗作用,降低微生物多样性,对分解起抑制作用。而 Nielsen 等^[43]研究发现,混交林对

土壤微生物多样性并无直接影响,对分解速率的影响不明显。研究发现,麻栎-刺槐混交林凋落物分解速率高于麻栎纯林,这可能与凋落物质量差异引起的土壤微生物菌群丰富度和多样性的差异有关。一般认为,当初始 C/N 高于 30 时,随 C/N 的增高,氮元素会成为限制性因素,凋落物的微生物分解过程因受抑制而减慢^[44]。本研究中,凋落物初始 C/N 在麻栎-刺槐混交林中为 31.3,麻栎纯林中为 39.5,麻栎-刺槐混交林较低的 C/N 会为微生物生长和繁殖创造有利条件,增加土壤微生物多样性^[45]。与麻栎纯林相比,麻栎-刺槐混交林可溶性氮源种类及含量更加丰富,能为土壤微生物提供较为丰富和多样的食物,增加土壤微生物多样性,提高凋落物分解速率^[46]。

4 结论

两种林分土壤微生物优势类群相同,细菌优势类群为放线菌门、变形菌门、酸杆菌门和疣微菌门,真菌优势类群为担子菌门、子囊菌门和被孢霉门。凋落物分解过程中,麻栎-刺槐混交林土壤微生物菌群丰富度指数和菌群多样性指数变化范围小于麻栎纯林。

麻栎-刺槐混交林凋落物分解速率高于麻栎纯林,土壤微生物多样性对凋落物分解速率具有重要影响。凋落物分解速率与土壤细菌菌群丰富度指数和菌群多样性指数呈显著正相关,与土壤真菌菌群丰富度指数呈显著正相关。

参考文献 (References):

- [1] Na Y, Koide R T. Microbial activity, microarthropods and the phenomenon of positive, non-additive decomposition of mixed litter. *Pedobiologia*, 2019, 76: 150570.
- [2] Bani A, Pioli S, Ventura M, Panzacchi P, Borruso L, Tognetti R, Tonon G, Brusetti L. The role of microbial community in the decomposition of leaf litter and deadwood. *Applied Soil Ecology*, 2018, 126: 75-84.
- [3] 李学斌, 陈林, 吴秀玲, 宋乃平, 李昕. 荒漠草原 4 种典型植物群落枯落物分解速率及影响因素. *生态学报*, 2015, 35(12): 4105-4114.
- [4] 胡凯, 陶建平, 何丹妮, 黄科, 王微. 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*, 2019, 30(6): 1993-2001.
- [5] 牛小云, 孙晓梅, 陈东升, 张守攻. 辽东山区不同林龄日本落叶松人工林土壤微生物、养分及酶活性. *应用生态学报*, 2015, 26(9): 2663-2672.
- [6] 李姗姗, 王正文, 杨俊杰. 凋落物分解过程中土壤微生物群落的变化. *生物多样性*, 2016, 24(2): 195-204.
- [7] 孟盈盈, 张黎明, 远勇帅, 贾璇, 程桦, 皇甫超河. 土壤水分含量和凋落物特性对陌上菅细根和叶片凋落物分解的影响. *环境科学研究*, 2020, doi: 10.13198/j.issn.1001-6929.2020.05.17.
- [8] 闫鹏飞, 展鹏飞, 肖德荣, 王焱, 余瑞, 刘振亚, 王行. 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*, 2019, 43(2): 107-118.
- [9] 鲍士旦. *土壤农化分析*. 北京: 中国农业出版社, 2008: 213-218.
- [10] Berg J, Brandt K K, Al-Soud W A, Holm P E, Hansen L H, Sørensen S J, Nybroe O. Selection for Cu-tolerant bacterial communities with altered composition, but unaltered richness, via long-term Cu exposure. *Applied and Environmental Microbiology*, 2012, 78(20): 7438-7446.
- [11] Zhao S, Liu D Y, Ling N, Chen F D, Fang W M, Shen Q R. Bio-organic fertilizer application significantly reduces the *Fusarium oxysporum* population and alters the composition of fungi communities of watermelon *Fusarium wilt* rhizosphere soil. *Biology and Fertility of Soils*, 2014, 50(5): 765-774.
- [12] Gao J, Kang F F, Li T Y, Song X S, Zhao W H, Yu X W, Han H R. Assessing the effect of leaf litter diversity on the decomposition and associated diversity of fungal assemblages. *Forests*, 2015, 6(7): 2371-2386.
- [13] Olson J S. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 1963, 44(2): 322-331.
- [14] 龙健, 赵畅, 张明江, 吴劲楠, 吴求生, 黄博聪, 张菊梅. 不同坡向凋落物分解对土壤微生物群落的影响. *生态学报*, 2019, 39(8): 2696-2704.
- [15] Du C, Geng Z C, Wang Q, Zhang T T, He W X, Hou L, Wang Y L. Variations in bacterial and fungal communities through soil depth profiles in a *Betula albosinensis* forest. *Journal of Microbiology*, 2017, 55(9): 684-693.
- [16] 路颖, 李坤, 梁强, 李传荣, 张彩虹. 泰山 4 种优势造林树种叶片凋落物分解对凋落物内细菌群落结构的影响. *生态学报*, 2019, 39(9): 3175-3186.
- [17] 刘璐, 赵常明, 徐文婷, 申国珍, 谢宗强. 神农架常绿阔叶混交林凋落物养分特征. *生态学报*, 2019, 39(20): 7611-7620.
- [18] 李强, 周道玮, 陈笑莹. 地上枯落物的累积、分解及其在陆地生态系统中的作用. *生态学报*, 2014, 34(14): 3807-3819.
- [19] Sun J N, Gao P, Li C, Wang R J, Niu X, Wang B. Ecological stoichiometry characteristics of the leaf-litter-soil continuum of *Quercus acutissima*

- Carr. and *Pinus densiflora* Sieb. in Northern China. *Environmental Earth Sciences*, 2019, 78(1): 20.
- [20] Wu Q Q. Effects of snow depth manipulation on the releases of carbon, nitrogen and phosphorus from the foliar litter of two temperate tree species. *Science of the Total Environment*, 2018, 643: 1357-1365.
- [21] 王雪梅, 闫帮国, 赵广, 史亮涛, 刘刚才, 方海东. 云南元谋不同海拔土壤微生物对车桑子碳、氮、磷化学计量特征及土壤特性的影响. *植物生态学报*, 2017, 41(3): 311-324.
- [22] Parton W, Silver W L, Burke I C, Grassens L, Harmon M E, Currie W S, King J Y, Adair E C, Brandt L A, Hart S C, Fasth B. Global-scale similarities in nitrogen release patterns during long-term decomposition. *Science*, 2007, 315(5810): 361-364.
- [23] Kang H Z, Xin Z J, Berg B, Burgess P J, Liu Q L, Liu Z C, Li Z H, Liu C J. Global pattern of leaf litter nitrogen and phosphorus in woody plants. *Annals of Forest Science*, 2010, 67(8): 811.
- [24] 李海涛, 于贵瑞, 李家永, 梁涛, 陈永瑞. 井冈山森林凋落物分解动态及磷、钾释放速率. *应用生态学报*, 2007, 18(2): 233-240.
- [25] Berg B, McClaugherty C. *Plant Litter: Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration*. Berlin Heidelberg: Springer, 2003.
- [26] 陈法霖, 郑华, 阳柏苏, 欧阳志云, 张凯, 肖焱, 屠乃美. 中亚热带几种针、阔叶树种凋落物混合分解对土壤微生物群落碳代谢多样性的影响. *生态学报*, 2011, 31(11): 3027-3035.
- [27] 李英花, 周莉, 吴健, 周旺明, 代力民, 卢正茂, 黄利亚. 辽东落叶松人工混交林凋落物混合分解特征. *生态学杂志*, 2017, 36(11): 3049-3055.
- [28] Ren C J, Zhao F Z, Shi Z, Chen J, Han X H, Yang G H, Feng Y Z, Ren G X. Differential responses of soil microbial biomass and carbon-degrading enzyme activities to altered precipitation. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 115: 1-10.
- [29] 秦燕燕, 李金花, 王刚, 李文金. 添加豆科植物对弃耕地土壤微生物多样性的影响. *兰州大学学报(自然科学版)*, 2009, 45(03): 55-60.
- [30] Freedman Z, Zak D R. Soil bacterial communities are shaped by temporal and environmental filtering: evidence from a long-term chronosequence. *Environmental Microbiology*, 2015, 17(9): 3208-3218.
- [31] Ramirez K S, Craine J M, Fierer N. Consistent effects of nitrogen amendments on soil microbial communities and processes across biomes. *Global Change Biology*, 2012, 18(6): 1918-1927.
- [32] Sierra C A, Trumbore S E, Davidson E A, Vicca S, Janssens I. Sensitivity of decomposition rates of soil organic matter with respect to simultaneous changes in temperature and moisture. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 2015, 7(1): 335-356.
- [33] Yergeau E, Kowalchuk G A. Responses of Antarctic soil microbial communities and associated functions to temperature and freeze-thaw cycle frequency. *Environmental Microbiology*, 2008, 10(9): 2223-2235.
- [34] 王凌云, 喻荣岗, 万佳蕾, 徐爱珍, 杨洁. 马尾松纯林与枫香木荷混交林土壤微生态环境差异分析. *中南林业科技大学学报*, 2015, 35(12): 82-86.
- [35] 黄雅丽, 田琪, 秦光华, 安然, 马风云, 敬如岩, 陈博杰. 黄河三角洲刺槐白蜡混交对土壤细菌群落结构及多样性的影响. *生态学报*, 2018, 38(11): 3859-3867.
- [36] López-Mondéjar R, Zühlke D, Becher D, Riedel K, Baldrian P. Cellulose and hemicellulose decomposition by forest soil bacteria proceeds by the action of structurally variable enzymatic systems. *Scientific Reports*, 2016, 6(1): 25279.
- [37] 李俊, 吴福忠, 杨万勤, 谭波, 彭艳, 王滨, 常晨晖. 高山草甸冬季凋落物分解过程中土壤动物对微生物群落结构的影响. *应用与环境生物学报*, 2016, 22(1): 27-34.
- [38] Zeng Q C, Dong Y H, An S S. Bacterial community responses to soils along a latitudinal and vegetation gradient on the Loess Plateau, China. *PLoS One*, 2016, 11(4): e0152894.
- [39] 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.
- [40] An S S, Cheng Y, Huang Y M, Liu D. Effects of revegetation on soil microbial biomass, enzyme activities, and nutrient cycling on the loess plateau in China. *Restoration Ecology*, 2013, 21(5): 600-607.
- [41] 严海元, 辜夕容, 申鸿. 森林凋落物的微生物分解. *生态学杂志*, 2010, 29(9): 1827-1835.
- [42] Hooper D U, Brown V K, Brussaard L, Dangerfield J M, Wall D H, Wardle D A, Coleman D C, Giller K E, Lavelle P, Van der Putten W H, De Ruiter P C, Rusek J, Silver W L, Tiedje J M, Wolters V, Bignell D E. Interactions between aboveground and belowground biodiversity in terrestrial ecosystems: patterns, mechanisms, and feedbacks: we assess the evidence for correlation between aboveground and belowground diversity and conclude that a variety of mechanisms could lead to positive, negative, or no relationship—depending on the strength and type of interactions among species. *BioScience*, 2000, 50(12): 1049-1061.
- [43] Nielsen U N, Osler G H R, Campbell C D, Neilson R, Burslem D F R P, van der Wal R. The enigma of soil animal species diversity revisited: the role of small-scale heterogeneity. *PLoS One*, 2010, 5(7): e11567.
- [44] 郭绪虎, 肖德荣, 田昆, 余红忠. 滇西北高原纳帕海湿地湖滨带优势植物生物量及其凋落物分解. *生态学报*, 2013, 33(5): 1425-1432.
- [44] 邓娇娇, 周永斌, 殷有, 张淞著, 朱文旭. 油松和蒙古栎混交对土壤微生物群落功能多样性的影响. *生态学杂志*, 2017, 36(11): 3028-3035.
- [46] 张新厚, 宫超. 湿地挺水植物凋落物立枯分解研究进展. *生态环境学报*, 2013, 22(4): 712-717.