

DOI: 10.5846/stxb202005081149

费裕翀, 叶义全, 郑宏, 路锦, 游云飞, 黄樱, 陈爱玲, 曹光球. 外源氮素调控 C/N 比对杉木林凋落叶细菌群落结构的影响. 生态学报, 2021, 41(5): 2011-2023.

Fei Y C, Ye Y Q, Zheng H, Lu J, You Y F, Huang Y, Chen A L, Cao G Q. Effects of C/N ratio under the control of exogenous nitrogen on the bacterial community structure in litters of *Cunninghamia lanceolata* plantation under different undergrowth vegetation management measures. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(5): 2011-2023.

外源氮素调控 C/N 比对杉木林凋落叶细菌群落结构的影响

费裕翀¹, 叶义全^{1, 2}, 郑宏³, 路锦¹, 游云飞³, 黄樱¹, 陈爱玲^{2, 4}, 曹光球^{1, 2, *}

1 福建农林大学林学院, 福州 350002

2 国家林业和草原杉木工程技术研究中心, 福州 350002

3 福建省洋口国有林场, 南平 353211

4 福建农林大学资源与环境学院, 福州 350002

摘要:为探究不同 C/N 比对杉木凋落叶分解特性的影响,通过添加外源氮,采用分解袋法,分析林下植被保留和林下植被去除 2 种林分中不同 C/N 比值的杉木凋落叶分解 300 d 时细菌群落结构差异。研究显示:一定范围内,初始 C/N 比降低有利于杉木凋落叶分解和细菌群落多样性提升,过低的 C/N 比则具有抑制作用;相比于林下植被去除,林下植被保留管理措施更有利于杉木凋落叶的分解,且细菌群落多样性更高,但当初始 C/N 比值为 20.3 时,杉木凋落叶分解所受的抑制作用更为明显;在门水平上,变形菌门、放线菌门和浮霉菌门为杉木凋落叶中主要优势种群;在属水平上,慢生根瘤菌属、嗜酸栖热菌属和 *Singulisphaera* 属在杉木凋落叶中相对丰度较高;不同处理间的杉木凋落叶细菌群落结构具有显著差异,变形菌门、放线菌门和酸杆菌门等细菌门中的多类细菌相对丰度差异显著;在门分类水平上,杉木凋落叶 C/N 比值与主要细菌种群相对丰度的相关性最高,C/P 比值与杉木凋落叶细菌群落结构变异的相关性最高;在属水平上,杉木凋落叶全碳含量、C/N 比值和全钾含量与主要细菌种群相对丰度的相关性最高,全钾含量与杉木凋落叶细菌群落结构变异的相关性最高。结果表明初始 C/N 比的降低改变了杉木凋落叶细菌群落结构,进而作用于杉木凋落叶的分解。

关键词:杉木;凋落叶;C/N 比;林下植被管理;细菌群落结构

Effects of C/N ratio under the control of exogenous nitrogen on the bacterial community structure in litters of *Cunninghamia lanceolata* plantation under different undergrowth vegetation management measures

FEI Yuchong¹, YE Yiquan^{1, 2}, ZHENG Hong³, LU Jin¹, YOU Yunfei³, HUANG Ying¹, CHEN Ailin^{2, 4}, CAO Guangqiu^{1, 2, *}

1 College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

2 Chinese Fir Engineering Technology Research Center, National Forestry and Grassland Administration, Fuzhou 350002, China

3 Fujian Yangkou State-owned Forest Farm, Nanping 353211, China

4 College of Resources and Environment, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

Abstract: To study the effects of different C/N ratios on the decomposition characteristic of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*, CL) litters, in this study, the CL litters with different C/N ratios by adding exogenous nitrogen were placed in

基金项目:国家重点研发计划项目(2016YFD0600301);福建省科技厅引导性项目(2018N0001)

收稿日期:2020-05-08; **修订日期:**2020-07-30

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: cncgq@126.com

the CL plantation with two management measures including undergrowth vegetation preservation and undergrowth vegetation removal by decomposition bag method, and its bacterial community structure was determined at 300 days. The results are as follows: within a certain range, the reduction of initial C/N ratio was beneficial to the decomposition and the improvement of bacterial community diversity of CL litters, while the excessively low initial C/N ratio had an inhibitory effect. Compared with undergrowth vegetation removal, the undergrowth vegetation preservation was more beneficial to the decomposition and the improvement of bacterial community diversity of CL litters, but the inhibition effect of the initial C/N ratio of 20.3 on the decomposition of CL litters was more obvious in the undergrowth vegetation preservation plantation. At the level of phylum, Proteobacteria, Actinomycetes and Planctomycetes were the main dominant species in CL litters; On the genus level, the relative abundance of *Bradyrhizobium*, *Acidothermus* and *Singulisphaera* were high in the CL litters. The bacterial community structure among CL litters with different treatments, as well as the relative abundance of various bacteria belonging to Proteobacteria, Actinomycetes and Acidobacteria and so on, were significantly different. At the level of phylum classification, the correlation between the C/N ratio of CL litters and the relative abundance of major bacterial populations was the highest, and the correlation between the C/P ratio and the structural variation of bacterial communities was the highest; At the level of genus classification, the correlation between total carbon content, C/N ratio and total potassium content of CL litters and relative abundance of major bacterial populations was the highest, and the correlation between total potassium content and the structural variation of bacterial communities was the highest. The reduction of the initial C/N ratio changed the bacterial community structure of CL litters, thus affecting the decomposition of CL litters.

Key Words: Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*); litters; C/N ratio; management of undergrowth vegetation; bacterial community structure

杉木(*Cunninghamia lanceolata*)是我国南方重要的速生用材树种之一,据第八次全国森林资源清查数据表明,我国杉木人工林种植面积为 $17 \times 10^7 \text{ hm}^2$,种植面积及蓄积面积分别占人工林总面积的 24% 和 28%,在我国森林系统中占据了重要地位^[1-2]。随着林业集约生产水平的提高,杉木人工林获得速生、丰产的同时,其地力下降现象已成为我国杉木人工林可持续经营的主要障碍。

凋落物的分解作为森林生态系统物质循环和能量流动的主要途径,是森林土壤养分的重要来源,加强有关杉木凋落物分解特性的研究对于杉木人工林地力的维持与提升具有重要意义。大量学者认为杉木凋落物中木质素含量较高和氮含量贫乏是导致其分解周期较长以及杉木人工林养分周转较慢的重要原因^[3],并倾向于将 C/N 比作为评判杉木凋落物底物质量和预测其分解速率的重要指标^[4]。相关学者提出在凋落物分解过程中存在着某一 C/N 比临界值^[5-6],当凋落物自身 C/N 比值高于这一临界值时,氮元素无法满足微生物分解活动的需要,阻碍了胞外酶的分泌,使得凋落物分解缓慢,这也是底物质量较差的凋落物在分解初期常常出现养分富集现象的根本原因^[7]。目前有关通过外源氮添加改善杉木凋落物底物质量的研究已有较多报道^[3-4],但此类研究并未总结外源氮添加背景下,C/N 比的改变影响杉木凋落物分解的现有规律,杉木凋落物分解的内在机理仍有较大研究价值。

凋落物的分解包括淋洗作用、机械破碎、土壤动物的消化、微生物对化合物的酶解等过程,但凋落物的彻底降解则是在土壤微生物酶解作用下完成^[8-9],可以认为凋落物分解是基于细胞水平,细菌、真菌和放线菌等分解者共同参与,对凋落物中有机物质进行酶解和矿化的过程。长期以来的研究普遍认为相比于细菌,真菌在森林凋落物的分解过程中起着更为重要的作用,然而细菌作为土壤微生物中数量最高的群体,虽然对于新鲜凋落物的分解能力较弱,但细菌能够以不同于其他微生物的作用方式改变着凋落物的物理结构和化学组成,促进真菌的定殖和土壤动物的摄食^[10-11]。此外相比于真菌,细菌对于角质及其他芳香族化合物具有更强的分解能力^[12],在针叶类凋落物的分解过程中尤为重要。微生物快速的细胞分裂一方面需要大量富氮的 RNA,外源氮的输入在一定程度上增加了环境中氮的有效性,提升了微生物自身对于酶合成的能力^[13];而另

一方面外源氮过量输入可能造成环境中的氮超过土壤微生物所需的阈值,对其生命活动产生抑制作用^[14],并使得纤维素、木质素与酚类物质等有机碳化合物产生聚合反应,形成结构稳定,难以被微生物所利用的有机物质^[15]。因此不同外源氮输入量能够直接或间接影响微生物结构与功能,进而影响森林凋落物的分解。

杉木人工林生态系统由于林分结构单一,普遍存在如固氮菌、纤维素分解菌以及氨化细菌等功能性微生物类群和数量退化的问题^[16],而林下植被的发育演替对于人工林土壤微生物群落的多样性和结构具有显著影响^[17]。通过对林下植被的抚育改善土壤微生物多样性和群落结构,提升人工林养分周转速率的内在微生物机制目前较少有人关注。本课题组前期研究发现,不同林下植被管理措施间的杉木人工林土壤理化性质和微生物群落结构均存在着较大差异^[17-18]。通过测定不同林下植被管理措施杉木人工林中的凋落物微生物群落结构可能更有助于深入探究 C/N 比调控杉木凋落物分解的内在机制。有鉴于此,本研究以林下植被保留和林下植被去除 2 种林下植被管理措施下的杉木人工林为研究林分,通过施入外源氮改变杉木凋落叶的初始 C/N 比,观测其不同林分中分解 300 d 时的细菌群落结构差异,探讨杉木凋落叶分解的内在 C/N 比值机理,从而进一步加深对杉木人工林生态系统物质循环与反馈的认识。

1 研究地区与研究方法

1.1 试验材料来源

为保证杉木凋落叶养分含量基本一致,试验材料取自福建省洋口国有林场南山管护站杉木中龄林树体宿留枯死枝。将杉木凋落叶从收集的杉木枯死枝剥离后,带回试验室自然风干后备用。经测定,杉木凋落叶初始全氮含量为 8.1 mg/g,全碳含量为 482.5 mg/g,全磷含量为 0.3 mg/g,C/N 比值为 60.9,C/P 比值为 1393.2,N/P 比值为 23.9,全钾含量为 2.9 mg/g,全钙含量为 4.2 mg/g,全镁含量为 1.3 mg/g,全锰含量为 1.2 mg/g。

1.2 研究区概况

研究区位于福建省南平市顺昌县洋口国有林场南山管护站(117°92'—118°64'E,26°87'—27°13'N),系武夷山脉南部,属低山丘陵区,光照充足,雨量充沛,夏季高温多雨,冬季温和湿润,属于中亚热带季风湿润气候。日照时数为 1668—1972 h,无霜期 254—305 d,年平均气温为 18.6℃,极端最高气温 41.4℃,极端最低气温 -5.8℃,地区年降水量 1600—1900 mm,年平均蒸发量为 1308—1587 mm,相对湿度平均值为 78%—82%。海拔 252—339 m,平均坡度 26—32°。土壤为山地红壤,土层深度 100 cm 以上,土壤较肥沃。

1.3 试验设计

2018 年 10 月在福建省洋口国有林场南元管护站,根据海拔、坡度、坡向等立地条件基本一致的原则,选择林下植被保留和林下植被去除共 2 种林下植被管理措施下的杉木人工林。2 种林分造林时间均为 1984 年,种苗来源为杉木第 1 代种子园的优良家系壮苗,初植密度为 2505 株/hm²,1997 年进行抚育间伐,间伐强度约为 50%,保留株数为 1187 株/hm²。间伐后的杉木人工林采取近自然化管理,使林下植被自然演化,减少人为干扰。林下植被保留林分采取近自然化管理至今,林分密度为 958 株/hm²,平均树高 22.7 m,平均胸径 31.9 cm,林下灌木层主要为粗叶榕(*Ficus hirta*)、杜茎山(*Maesa japonica*)、大叶紫珠(*Callicarpa kochiana*)和木荷(*Schima superba*)等,草本主要为薄盖短肠蕨(*Allantodia hachijoensi*)、金毛狗(*Cibotium barometz*)、观音莲座蕨(*Angiopteris fokiensis* Hieron)和江南短肠蕨(*Allantodia metteniana*)等,草本层生物量 6.7 t/hm²,林下植被总盖度 92%;林下植被去除林分自 2012 年 7 月起,每年进行 1 次林下植被清理,林下灌木清除采用割灌机,林下草本采用镰刀手工割除,林分密度为 983 株/hm²,平均树高 22.3 m,平均胸径 30.2 cm。2018 年 11 月在 2 种林分下分别设置 3 个 20 m×20 m 样地,并在样地的 4 个角均打下水泥桩以作标记。不同林分类型土壤理化性质见表 1。

参考相关文献^[19-20],本研究共设置具有不同 C/N 比的 4 类杉木凋落叶:C/N 比值 60.9(记做 CK);C/N 比值 40.6(记做 N1,约为杉木凋落叶 C/N 原始值的 2/3);C/N 比值 30.5(记做 N2,约为杉木凋落叶 C/N 原始值的 1/2);C/N 比值 20.3(记做 N3,约为杉木凋落叶 C/N 原始值的 1/3),各处理重复 4 次。准确称取各样

品所需的 (10.000 ± 0.005) g 杉木凋落叶,将其整齐、紧凑地平铺于牛皮纸上。选取 NaNO_3 作为氮源,根据前期预实验以溶液形式将不同浓度的 NaNO_3 溶液均匀喷施于叶面,待其风干后测定 C/N 比值,重复几次,直至各处理样品的杉木凋落叶 C/N 比达到实验要求。将各处理的杉木凋落叶样品分别装入网眼 0.5 mm、大小为 20 cm×20 cm 的尼龙分解袋中,于 2018 年 12 月分别放置于林下植被保留和林下植被去除共 2 种杉木人工林的 3 个预设样地内。放置时去除地表凋落物层,每个分解袋之间间隔 50 cm,贴上标签,用竹钉固定四角在地表,保证分解袋紧贴表层土壤。每种处理分解袋纵向放置,处理间设置 3 m 的缓冲带。

表 1 样地的土壤理化性质(0—20 cm)

Table 1 Soil physical and chemical properties of sample plots (0—20 cm)

管理措施 Management measure	容重 Bulk density/ (g/cm ³)	含水率 Moisture content/%	有机质 Organic matter/(g/kg)	全氮 Total N/(g/kg)	全磷 Total P/(g/kg)	全钾 Total K/(g/kg)
UP	1.21 a	25.4 a	32.7 a	1.62 a	0.48 a	13.7 a
UR	1.24 a	24.7 a	29.8 b	1.58 b	0.54 a	11.5 b

UP, 林下植被保留 Undergrowth vegetation preservation; UR, 林下植被去除 Undergrowth vegetation removal; 同列不同的小写字母代表不同林下植被管理措施之间存在显著差异($P < 0.05$)

分解袋放置 300 d 后进行取样,每个样地每个处理各取 4 袋,取样时戴一次性手套,每个分解袋均单独装入自封袋中,其中 3 袋用刷子清除凋落叶所附着的沙土和植物根系等杂质,于烘箱中 80 °C 烘干至恒质量,称重后用粉碎机研磨过 0.25 mm 筛,用于测定凋落叶化学性质。各处理杉木凋落叶化学性质见表 2。另 1 袋置于小型便携冰柜中带回试验室,用经酒精消毒的剪刀将凋落叶剪碎装入自封袋置于-80 °C 冰箱中保存,用于微生物群落多样性的测定。

表 2 凋落叶分解 300 d 后化学性质($n=3$)Table 2 Chemical properties of litters after decomposition for 300 days ($n=3$)

管理措施 Management measure	处理 Treatment	全碳 Total C/ (g/kg)	全氮 Total N/ (g/kg)	全磷 Total P/ (g/kg)	全钾 Total K/ (g/kg)	全钙 Total Ca/ (g/kg)	全镁 Total Mg/ (g/kg)	全锰 Total Mn/ (g/kg)
UP	CK	455.7 Aa	19.0 Aa	0.50 Aa	0.92 Ba	4.2 Aa	0.88 Aa	1.8 Aa
	N1	423.3 Aa	17.0 Bb	0.41 Ab	0.85 Aa	3.5 Ab	0.80 Bab	1.1 Ab
	N2	423.2 Aa	19.4 Aa	0.39 Ab	1.12 Aa	3.7 Aab	0.78 Ab	1.1 Ab
	N3	371.4 Ab	17.3 Ab	0.40 Ab	1.22 Aa	3.6 Aab	0.78 Aab	1.2 Aab
UR	CK	391.5 Ba	18.0 Ba	0.46 Aa	0.99 Aa	4.2 Ba	0.91 Aa	1.3 Bab
	N1	436.1 Aa	19.2 Aa	0.43 Aa	0.77 Aa	3.7 Aa	0.86 Aab	1.0 Ab
	N2	372.1 Ba	14.4 Bb	0.37 Ab	0.95 Ba	3.4 Ab	0.81 Aab	0.9 Bb
	N3	441.1 Aa	17.8 Aab	0.46 Aa	0.87 Aa	3.7 Ba	0.79 Ab	1.3 Aa

不同大写字母表示相同处理在不同林下植被管理措施之间差异显著,不同小写字母表示在相同林下植被管理措施下不同处理之间差异显著($P < 0.05$)

1.4 杉木凋落叶干质量剩余率和化学性质测定

干质量计算公式为 $y = 1 - (W_0 - W_t) / W_0 \times 100\%$ $y = 1 - (W_0 - W_t) / W_0 \times 100\%$, W_0 为凋落叶分解初始干质量(g), W_t 为分解 t 时间后剩余的凋落叶干质量。全氮和全碳含量采用全自动碳氮分析仪 (Elemental Analyzer Vario ELIII, 德国) 测定。全磷含量测定采用碱熔-钼锑抗比色法,全钾含量测定采用碱熔-火焰光度法,全钙和全镁含量测定采用 EDTA 络合滴定法,全锰含量测定采用原子吸收分光光度法,以上分析方法参考文献^[21]。

1.5 杉木凋落叶细菌群落结构及多样性测定

采用 Mobio 公司的 PowerSoil DNA Isolation Kit 微生物总 DNA 提取试剂盒提取杉木凋落叶总 DNA。对提

取后的 DNA 产物经琼脂糖凝胶电泳进行检测,合格 DNA 稀释至 1 ng/ μ L 保存于-80 ℃用于 PCR 扩增。采用带有 barcode 的特异引物扩增 16S rRNA 的 V3+V4 区,引物序列为 341F:CCTACGGGNGGCWGCAG 和 806R:GGACTACHVGGGTATCTAAT。PCR 反应体系:2.5 μ L 细菌模板 DNA(5 ng/ μ L),上游引物和下游引物各 5 μ L(引物浓度 1 μ mol/ μ L),12.5 μ L 2 $\times$ KAPA HiFi HotStart ReadyMix。扩增程序为:95 ℃预变性 2 min,随后 98 ℃变性 10 s,62 ℃退火 30 s,68 ℃延伸 30 s,共 27 个循环后 68 ℃延伸 10 min。对扩增产物切胶回收,使用 QuantiFluor™ 荧光计进行定量。将纯化的扩增产物进行等量混合,连接测序接头,使用 New England Biolabs 公司的 NEB Next® Ultra™ DNA Library Prep Kit for Illumina 建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 Hiseq2500(Illumina, San Diego, CA, USA)的 PE250 模式上机测序。

1.6 数据处理

使用 FLASH 软件对原始数据进行质量过滤和双端序列的拼接,得到有效数据^[22]。采用 Uparse 软件,对相似度 $\geq 97\%$ 的序列归为 1 个操作分类单元即 OTU(Operational taxonomic unit)^[23]并利用 Greengene 数据库进行物种注释。运用 Qiime 软件对所得优质序列进行 OTU 聚类 and 物种分类分析,对 OTUs 进行丰度、多样性指数等分析。运用 R 软件进行聚类分析、典范对应分析和方差分解分析。运用 Lefse 1.0 软件对组间差异进行分析。运用 SPSS 23.0 统计软件进行方差分析及 Person 相关性分析,使用由 Origin 10.5 和 Excel 2016 软件处理进行作图。

2 结果与分析

2.1 分解 300 d 后杉木凋落叶干质量剩余率

由表 3 可知,外源氮的输入对于杉木凋落叶的分解具有低促高抑的作用。除 N3 处理,林下植被保留林分下的杉木凋落叶干质量剩余率均低于林下植被去除林分,可见林下植被保留管理措施更有利于杉木凋落叶的分解。但相比于林下植被去除林分,过低的初始 C/N 比对于林下植被保留林分中杉木凋落叶分解的抑制作用则更为明显。

表 3 杉木凋落叶分解 300 d 后干质量剩余率/%

Table 3 Residual dry mass ratio of litters after decomposition for 300 d

管理措施 Management measure	CK	N1	N2	N3
UP	52.9Ab	51.6Ab	52.9Ab	63.0Aa
UR	55.7Aa	55.6Aa	55.9Aa	61.1Aa

2.2 杉木凋落叶细菌多样性指数

去除掉低质量的序列后,样本平均序列条数为 92549,将所有序列按 97% 的相似度进行 OTU 分类,所得的 OTU 总数为 86427 个,平均每个样品的 OTU 数目是 3601 个,结合表 4 中的 Goods_coverage 指数,可认为测序深度增加已不影响物种多样性,测序量足够,虽仍有少量微生物种群未被发现,但所得数据已基本反映凋杉木落叶中微生物群落结构组成,置信度较高。由表 4 可知,外源氮的输入对于杉木凋落叶细菌群落的 Shannon 指数、Simpson 指数、Chao1 指数和 Ace 指数普遍具有低促高抑的效应,一定范围内初始 C/N 比的降低有利于提升杉木凋落叶细菌群落多样性。就林分差异而言,林下植被保留林分中杉木凋落叶细菌群落的 Shannon 指数、Simpson 指数、Chao1 指数和 Ace 指数均高于林下植被去除林分中相同处理,表明林下植被保留林分中杉木凋落叶细菌群落多样性指数高于林下植被去除林分。但方差分析表明,不同处理间杉木凋落叶的 Shannon 指数、Simpson 指数、Chao1 指数和 Ace 指数差异普遍未达显著水平,不同初始 C/N 比对同一地区同一树种凋落叶的细菌群落多样性影响较小。

2.3 杉木凋落叶细菌聚类分析

基于 OTU 列表的物种丰度信息,开展聚类(PCoA, Principal co-ordinates analysis),利用降维的思想研究样

本的组成距离关系,分析结果中,样品组成越相似,反映在 PCoA 图中的距离越近。如图 1 所示,林下植被保留林分中除 N1 处理下的杉木凋落叶各样品的聚集效应较差,其他处理下的各样品聚集效应较好,其中 CK 和 N3 处理下的杉木凋落叶样品细菌群落结构具有聚集效应,而与 N2 处理下的样品围绕第一主成分基本分开,表明两者间细菌群落结构相近,与 N2 处理细菌群落结构差异较大。林下植被去除林分中各处理下的杉木凋落叶聚集效应总体较好,除 N1 和 N2 处理下的杉木凋落叶样品细菌群落结构具有聚集效应,两者间细菌群落结构相近,其他处理下的样品则总体呈分离效应,各处理间细菌群落结构差异较大。采用 Anosim 检验(表 5)对组间细菌群落相似度进行非参数检验,结果表明各处理间细菌群落结构普遍存在显著差异。

表 4 杉木凋落叶细菌群落多样性指数

Table 4 Diversity indexes of bacterial community of *Cunninghamia lanceolata* litter

管理措施 Management measure	处理 Treatment	Shannon	Simpson	Chao1	Ace	Goods_coverage
UP	CK	9.3 Aa	0.994 Aa	4836.4 Aa	4903.6 Aa	0.98 Aa
	N1	9.7 Aa	0.991 Aa	4931.0 Aa	5064.7 Aa	0.95 Aa
	N2	9.4 Aa	0.995 Aa	4653.3 Aa	4809.5 Aa	0.98 Aa
	N3	9.2 Aa	0.996 Aa	4738.0 Aa	4895.5 Aa	0.98 Aa
UR	CK	9.3 Aa	0.995 Aa	4264.3 Aa	4373.1 Aa	0.98 Aa
	N1	9.5 Aa	0.995 Aa	4880.5 Ba	5109.0 Aa	0.98 1Aa
	N2	9.2 Aa	0.993 Aa	4555.7 Aa	4719.1 Aa	0.98 Aa
	N3	9.2 Aa	0.992 Aa	4407.9 Aa	4519.8 Aa	0.98 Aa

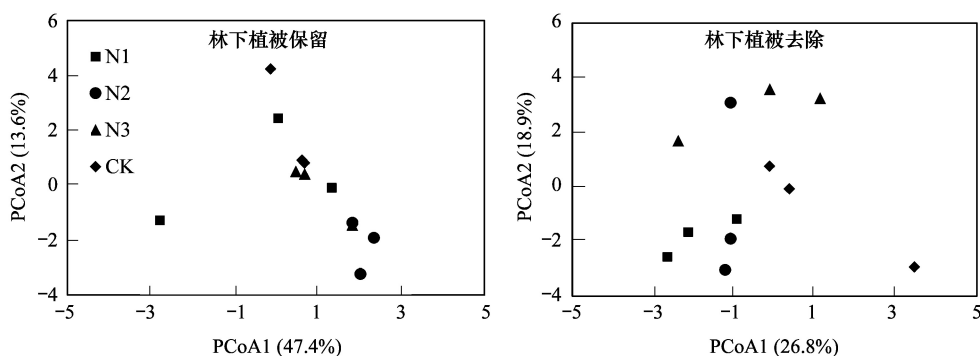


图 1 杉木凋落叶细菌群落聚类图

Fig. 1 Clustering of bacterial community of *Cunninghamia lanceolata* litters

表 5 组间细菌群落结构差异 Anosim 显著性检验

Table 5 Anosim significance test of bacterial community structure difference between groups

管理措施 Management measure	CK-N1	CK-N2	CK-N3	N1-N2	N1-N3	N2-N3
UP	-0.296	0.482	0.444	0.556	0.259	0.185
UR	0.256	0.096	0.370	-0.296	0.482	-0.222

表中数值为 R 值, 介于 $(-1, 1)$ 之间, R -value 大于 0, 说明组间差异显著, R -value 小于 0, 说明组内差异大于组间差异

2.4 杉木凋落叶细菌群落结构

由图 2 可知,在细菌门分类水平上相对丰度前十的细菌种群为:变形菌门(Proteobacteria)、放线菌门(Actinobacteria)、浮霉菌门(Planctomycetes)、酸杆菌门(Acidobacteria)、拟杆菌门(Bacteroidetes)、绿弯菌门(Chloroflexi)、疣微菌门(Verrucomicrobia)、芽单胞菌门(Gemmatimonadetes)、装甲菌门(Armatimonadetes)和厚壁菌门(Firmicutes)。变形菌门、放线菌门和浮霉菌门的相对丰度在各样品中均大于 10%,为主要优势种群,

其中林下植被保留林分中杉木凋落叶的放线菌、绿弯菌和芽单胞菌相对丰度均高于林下植被去除林分中相同处理,浮霉菌则相反。由图 3 可知,在细菌属分类水平上相对丰度前十的细菌种群为:慢生根瘤菌属(*Bradyrhizobium*)、嗜酸栖热菌属(*Acidothermus*)、*Singulisphaera* 属、出芽菌属(*Gemmata*)、鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*)、类诺卡氏菌属(*Nocardioide*)、*Jatrophihabitans* 属、游动放线菌属(*Actinoplanes*)、假诺卡氏菌属(*Pseudonocardia*)和动孢囊菌属(*Kineosporia*)。就林分差异而言,林下植被保留林分中杉木凋落叶 *Singulisphaera* 属和 *Jatrophihabitans* 属的相对丰度总体低于林下植被去除林分中相同处理。

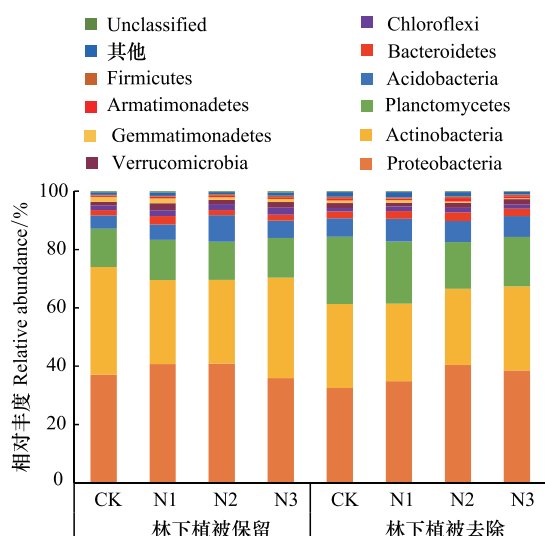


图 2 杉木凋落叶细菌群落物种分布堆叠图(门)

Fig. 2 Stacking diagram of species distribution of bacterial community of *Cunninghamia lanceolata* litters (Phylum)

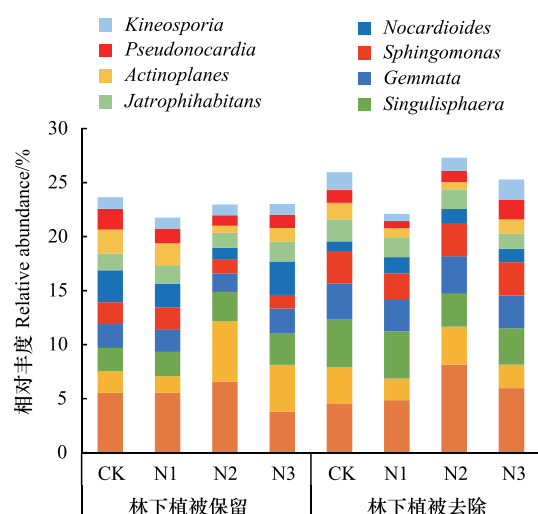


图 3 杉木凋落叶细菌群落物种分布堆叠图(属)

Fig. 3 Stacking diagram of species distribution of bacterial community of *Cunninghamia lanceolata* litters (Genus)

为进一步探究各处理下的杉木凋落叶具有指示作用的微生物种群,本研究通过 LEFse 分析组间种群差异,以 LDA 柱状图(默认阈值:LDA>2)以及进化分支图进行显示。由图 4 可知,林下保留林分中 N3 处理下的杉木凋落叶无显著差异细菌种群;CK 处理下相对丰度显著较高的细菌种群数最多,主要为变形菌门中的多类细菌,如伯克氏菌属(*Paucimonas*)、*Kaistia* 属、玫瑰球菌属(*Roseococcus*)、*Methylophaga* 属、*Aetherobacter* 属等,此外蓝细菌门(Cyanobacteria)、放线菌门以及拟杆菌门中同样存在多类细菌种群相对丰度显著较高;与 CK 处理相似,N1 处理下相对丰度显著较高的细菌种群同样主要为变形菌和放线菌门中的多类细菌,如红假单胞菌属(*Rhodopseudomonas*)、*Rhizobiale* 属,小月菌属(*Microlunatus*)和中村氏菌属(*Nakamurella*)等;N2 处理下相对丰度显著较高的细菌种群仅有酸杆菌门中的 *Terracidiphilus* 属。

由图 5 可知,林下植被去除林分中,CK 处理下的杉木凋落叶无显著差异细菌种群;N1 处理下相对丰度显著较高的细菌种群为链球菌属(*Streptococcus*)和 *Rhodopila_globiformis*,分别从属于厚壁菌门和变形菌门的红球状菌属(*Rhodopila*);N2 处理下相对丰度显著较高的细菌种群为 *Phytoplasma_sp_RYL_GD* 和 *Saccharibacteria* 门,*Phytoplasma_sp_RYL_GD* 从属于放线菌门沼杆菌属(*Patulibacter*);N3 处理下相对丰度显著较高的细菌种群为 *Acidobacteriaceae_bacterium_SK_11*,*Acidobacteriaceae_bacterium_SK_11* 从属于酸杆菌门 *Acidicapsa* 属。

2.5 杉木凋落叶化学性质与细菌多样性指数的相关分析

由表 6 可知,杉木凋落叶 C/P 比值与 Chao1 指数和 Ace 指数呈显著正相关;钾含量与 Chao1 指数和 Ace 指数和呈显著负相关,与 Goods_coverage 指数呈显著正相关;钙含量与 Shannon 指数和 Simpson 指数呈极显著正相关;镁含量与 Ace 指数呈显著正相关,与 Goods_coverage 指数呈显著负相关;锰含量与 Chao1 指数和 Ace 指数呈显著负相关。

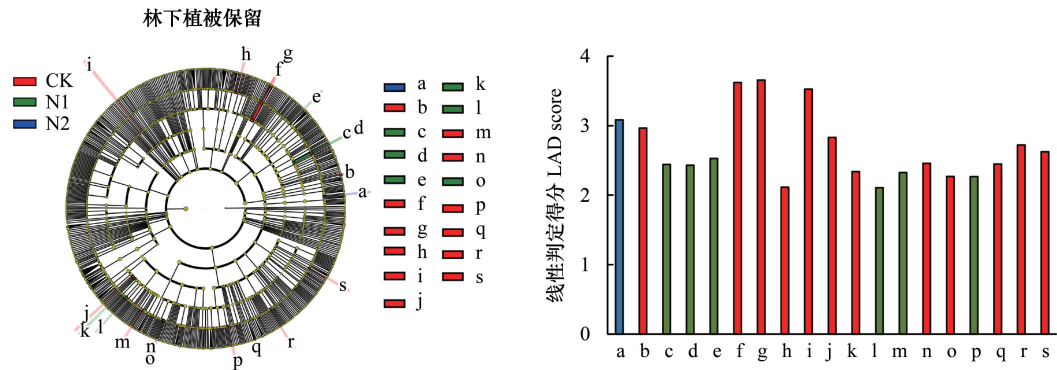


图 4 林下植被保留措施下基于分类等级树的组间细菌种群差异展示图

Fig. 4 A diagram of bacterial population differences between groups based on taxonomic tree under undergrowth vegetation preservation A, *Terracidiphilus*; b, *Hevea_brasiliensis_phytoplasma*; c, 中村氏菌属 *Nakamurella*; d, 中村氏菌科 *Nakamurellaceae*; e, 小月菌属 *Microclunatus*; f, *Solirubrobacter*; g, *Solirubrobacteraceae*; h, 纤维素降解菌属 *Chryseolinea*; i, *Vampirovibrionales*; j, A0839; k, BCf3_20; l, 红假单胞菌属 *Rhodopseudomonas*; m, *Kaistia*; n, 玫瑰球菌属 *Roseococcus*; o, 玫瑰单胞菌属 *Roseomonas*; p, 伯克氏菌属 *Paucimonas*; q, *Bdellovibrio_sp_ETB*; r, *Aetherobacter*; s, *Methylophaga*

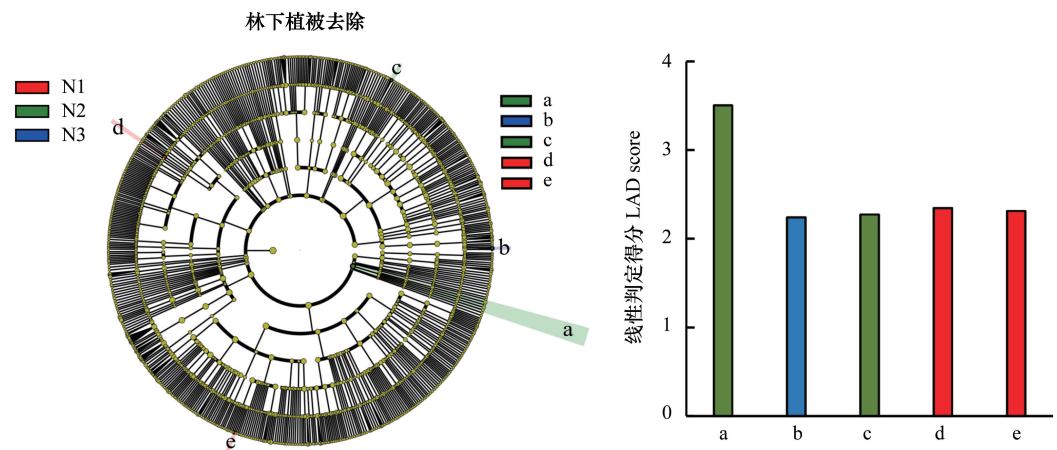


图 5 林下植被去除措施下基于分类等级树的组间细菌种群差异展示图

Fig. 5 A diagram of bacterial population differences between groups based on taxonomic tree under undergrowth vegetation removal A, *Saccharibacteria*; b, *Acidobacteriaceae_bacterium_SK_11*; c, *Phytoplasma_sp_RYL_GD*; d, 链球菌属 *Streptococcus*; e, *Rhodopila_globiformis*

表 6 杉木人工林凋落叶化学性质与细菌群落多样性的相关性

指数 Index	TC	TN	TP	C/N	C/P	N/P	TK	TCa	TMg	TMn
Shannon	-0.011	-0.212	0.023	-0.009	-0.014	-0.019	-0.101	0.476 **	0.127	-0.036
Simpson	-0.044	-0.066	0.106	-0.139	-0.091	0.020	0.029	0.413 **	0.132	0.001
Chao1	0.167	0.051	-0.095	-0.024	0.333 *	0.236	-0.323 *	0.084	0.265	-0.355 *
Ace	0.193	0.066	-0.088	0.015	0.350 *	0.235	-0.359 *	0.129	0.318 *	-0.355 *
Goods_coverage	-0.243	-0.105	-0.007	0.017	-0.281	-0.177	0.322 *	-0.006	-0.342 *	0.201

TC, 全碳 Total carbon; TN, 全氮 Total nitrogen; TP, 全磷 Total phosphorus; C/N, 碳氮比 C/N ratio; C/P, 碳磷比 C/P ratio; N/P, 氮磷比 N/P ratio; TK, 全钾 Total potassium; TCa, 全钙 Total calcium; TMg, 全镁 Total magnesium; TMn, 全锰 Total manganese, * $P<0.05$, ** $P<0.01$

2.6 杉木凋落叶化学性质与主要细菌种群相对丰度的相关分析

由图 6 可知,在门分类水平,变形菌相对丰度与杉木凋落叶全氮含量呈显著负相关,与 C/N 比值呈极显

著正相关,与 C/P 比值呈显著正相关;放线菌相对丰度与全氮含量呈显著负相关,与 C/N 和 C/P 比值呈极显著负相关;浮霉菌相对丰度与全镁含量呈显著正相关;酸杆菌相对丰度与 N/P 比值呈显著正相关;拟杆菌门相对丰度与全碳含量、C/N 比值和 C/P 比值呈极显著正相关,与全氮含量和全钾含量呈显著负相关;绿弯菌相对丰度与全镁含量呈显著负相关;疣微菌相对丰度与全碳含量和 C/N 比值呈显著正相关;芽单胞菌相对丰度与全锰含量呈显著正相关;装甲菌相对丰度与全氮含量呈极显著负相关,与 C/N 比值呈显著正相关。可见在门分类水平,杉木凋落叶 C/N 比值与主要细菌种群相对丰度的相关性最高。

在属分类水平,嗜酸栖热菌相对丰度与杉木凋落叶全碳含量和 C/N 比值呈极显著负相关,与全氮含量呈显著正相关,与全钾含量呈显著正相关;*Singulisphaera* 属相对丰度与全镁含量呈极显著正相关;鞘氨醇单胞菌相对丰度与全碳含量和 C/N 比值呈极显著正相关,与全氮含量和呈显著负相关,与全钾含量呈极显著负相关;*Jatrophihabitans* 属相对丰度与全碳含量呈极显著负相关,与 C/N 和 C/P 比值呈显著负相关,与全镁含量呈极显著正相关;游动放线菌相对丰度与全锰含量呈显著正相关;沼杆菌相对丰度与全碳含量和 C/N 比值呈显著正相关,与全钾含量呈显著负相关;*Acidicapsa* 属相对丰度与全镁含量呈显著正相关;*Terracidiphilus* 属相对丰度与全碳含量呈显著负相关,与 C/N 比值呈极显著负相关,与全钾含量呈极显著正相关;红球状菌相对丰度与 N/P 比值呈显著正相关;蛭弧菌(*Bdellovibrio*)相对丰度与全碳含量和 C/N 比值呈极显著正相关,与 C/P 和 N/P 比值呈显著正相关,与全钾含量呈显著负相关;中村氏菌相对丰度与全钾含量呈显著负相关;小月菌属相对丰度与杉木凋落叶全锰含量呈显著正相关;*Aetherobacter* 属相对丰度与全磷含量呈显著正相关,与全锰含量呈极显著正相关。可见在属分类水平,杉木凋落叶全碳含量、C/N 比值和全钾含量与主要细菌种群相对丰度的相关性最高。

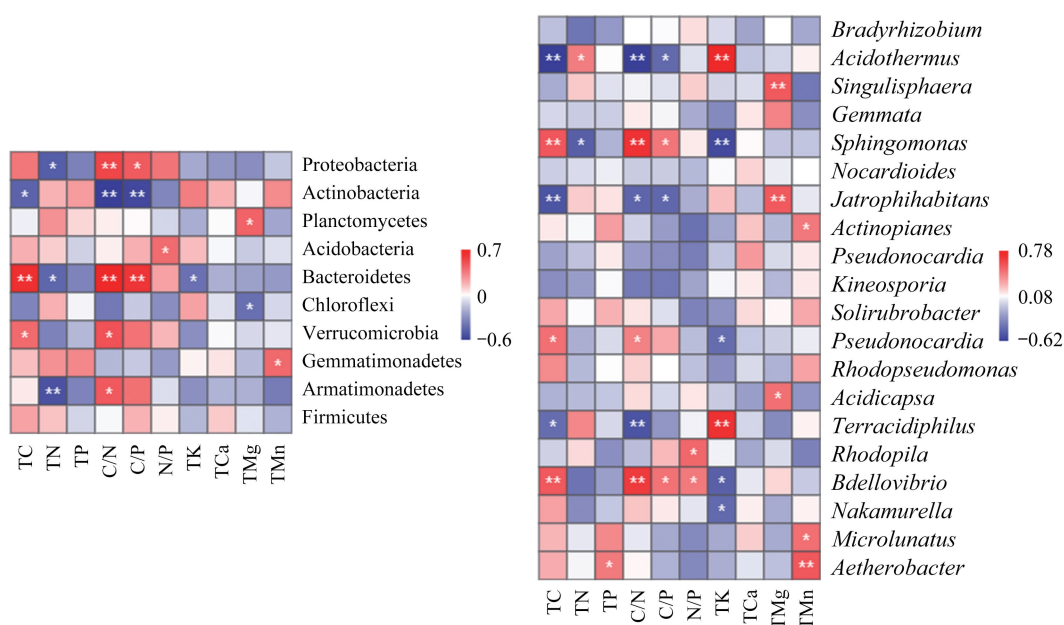


图 6 杉木凋落叶化学性质与主要细菌种群相关性热图

Fig. 7 Heat map of correlation between main bacterial population and chemical properties of *Cunninghamia lanceolata* litters

TC, 全碳 Total carbon; TN, 全氮 Total nitrogen; TP, 全磷 Total phosphorus; C/N, 碳氮比 C/N ratio; C/P, 碳磷比 C/P ratio; N/P, 氮磷比 N/P ratio; TK, 全钾 Total potassium; TCa, 全钙 Total calcium; TMg, 全镁 Total magnesium; TMn, 全锰 Total manganese, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

2.7 杉木凋落叶细菌群落结构影响因子分析

本研究使用了典范对应分析(CCA, Canonical correspondence analysis)和方差分解分析(VPA, Variance partitioning analysis)研究杉木凋落叶化学性质与细菌群落之间关系。由图 7 可知,在门分类水平上第一主坐

标轴解释了细菌群落结构 30.7% 的变异,第二主坐标解释了 23.9% 的变异,除全钙含量外,其余指标与杉木凋落叶细菌群落结构变异均具有较高的相关性,全碳含量、全氮含量、C/N 比值、C/P 比值、N/P 比值、全钾含量、全镁含量和全锰含量对门分类水平上细菌群落结构变异的解释度分别为:9.8%、6.2%、2.2%、20.9%、17.2%、4.8%、3.6%、3.5% 和 1.8%。属分类水平上,第一主坐标轴解释了细菌群落结构 44.1% 的变异,第二主坐标解释了 31.3% 的变异,其中杉木凋落叶全碳含量、全氮含量、C/N 比值、C/P 比值、全钾含量和全镁含量与杉木凋落叶细菌群落结构变异的相关性较高,以上指标对属分类水平上细菌群落结构变异的解释度分别为:11.0%、7.5%、12.8%、5.1%、16.1% 和 0.3%。

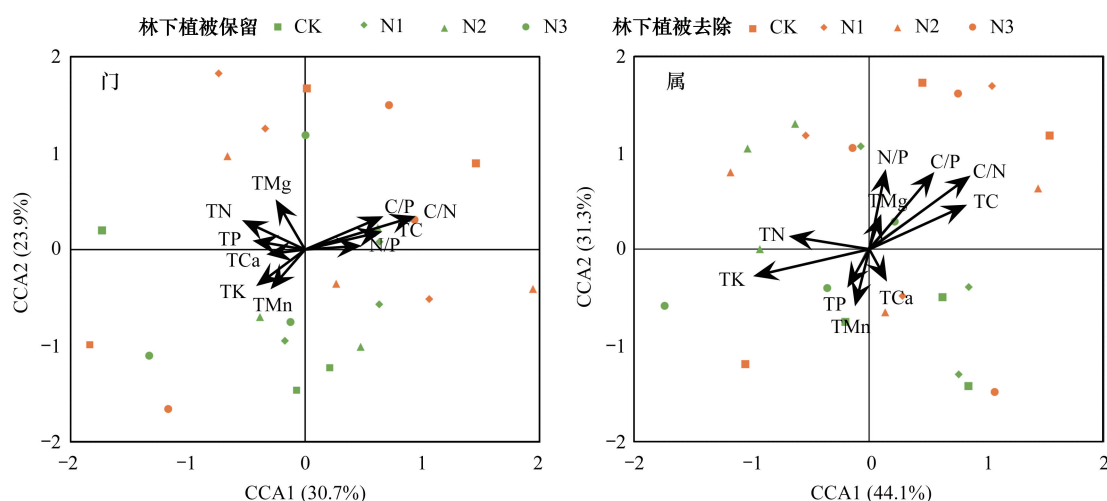


图7 杉木凋落叶细菌种群典范对应分析

Fig. 7 Canonical correspondence analysis of bacterial community of *Cunninghamia lanceolata* litters

3 讨论

3.1 不同初始 C/N 比杉木凋落叶分解 300 d 后细菌多样性和群落结构的差异

受底物质量限制,杉木凋落物分解缓慢,周转期普遍需要 4—5 年^[24],本研究表明一定范围内,初始 C/N 比的降低有利于杉木凋落叶的分解。由于固氮菌与纤维素分解菌存在着互生关系,后者为前者提供丰富的碳源,前者为后者提供氮元素^[25],可见本研究中适量的外源氮输入能够提升凋落物质量水平,满足了分解者生命活动所需的氮,从而加速了杉木凋落叶的分解。相关学者认为相比于真菌,细菌在凋落物分解后期起着更为主要的作用^[26-27],但本研究 Anosim 检验显示,具有不同初始 C/N 比值的杉木凋落叶在分解 300 d 时细菌群落结构已然具有明显差异。分解 300 d 时,变形菌门、放线菌门和浮霉菌门的相对丰度在各处理杉木凋落叶中相对丰度均大于 10%,为主要优势种群,这与相关研究结果基本一致^[28]。变形菌门和放线菌门是森林凋落物分解转化的主要种群,2 门细菌中多类细菌种群属于腐生菌,参与纤维素和木质素的分解^[29-30],LEFse 分析表明,变形菌门和放线菌门中多类细菌种群相对丰度在不同处理间的杉木凋落叶中具有显著差异,且两者相对丰度与杉木凋落叶 C/N 比值具有显著相关关系。这可能表明变形菌门和放线菌门是杉木凋落叶在外源氮素调控下所影响的重要细菌门类,杉木凋落叶的初始 C/N 比影响着变形菌门和放线菌门的生长繁殖,进而作用于杉木凋落叶分解。值得注意的是本研究结果表明,外源氮的输入对于杉木凋落叶中变形菌门相对丰度具有低促高抑的作用,相关性分析则表明变形菌相对丰度与 C/N 比呈极显著正相关,而相关研究认为变形菌门是一类富营养型菌^[28]。可见当 C/N 比过低时将导致其相对丰度的降低,这同样可能是 N3 处理下的杉木凋落叶干质量剩余率较高的重要原因。根据本课题组对该试验林分的土壤细菌的研究结果发现^[17],相比于该林分土壤,杉木凋落叶中的浮霉菌门、拟杆菌门、装甲菌门相对丰度显著上升,产生该差异的原因可能是由于

取样时间的不同所导致,但更有可能是该几门细菌直接或协同其他微生物种群参与了对杉木凋落叶的分解。细菌作为异养生物,由于其分解利用所喜好的有机化合物类型的差异,相比于土壤,参与纤维素和木质素分解的细菌种群可能在杉木凋落叶中大量聚集生长,相对丰度明显上升。而已有研究证实浮霉菌门和装甲菌门具有降解多环芳烃类化合物的作用,促进有机碳的矿化^[31-32],拟杆菌门则具有直接参与木质纤维素的降解^[33]。在属分类水平上,也同样证实慢生根瘤菌属、嗜酸栖热菌属、出芽菌属和鞘氨醇单胞菌属等多类细菌为土壤中参与碳氮循环的重要细菌种群^[34-37]。由于不同的树种凋落物中所含碳源类型的不同,稳定的林分环境驱使着土壤微生物集群定向进化,形成所谓的主场效应^[28],故而杉木凋落叶实际上起到了细菌的培养基质的作用,基本可认定以上细菌是该地区杉木人工林生态系统主导凋落物分解的主要细菌种群。

外源氮的输入对于杉木凋落叶细菌群落多样性具有低促高抑的效应,外源氮的输入为细菌提供了富营养生境,有利于杉木凋落叶的细菌群落多样性的提升。但当 C/N 比过低时,将使得某些专性细菌大量繁殖,致使杉木凋落叶细菌群落结构多样性下降。例如 LEFse 分析中就发现林下植被去除林分中 N3 处理下的杉木凋落叶中酸杆菌门中的 *Acidobacteriaceae_bacterium_SK_11*,以及林下植被保留林分中 N2 处理下的酸杆菌门的 *Terracidiphilus* 属的相对丰度显著上升。酸杆菌属嗜酸性细菌^[38],这可能指示着外源氮的过量输入导致细菌所处生境酸化,不利于其他细菌种群生存繁殖。就林分差异而言,林下植被保留林分中杉木凋落叶细菌群落的多样性指数均高于林下植被去除林分中相同处理。Benizri 等^[39]研究表明,微生物多样性与林内物种多样性呈显著正相关,杉木人工林群落结构单一,丰富多样的林下植被使得杉木人工林森林生态系统食物网趋于复杂,环境趋于异质化,并有利于土壤中养分的积累,细菌种群也随之增多。由于研究普遍认为,微生物种群多样性的提高有利于提升林分抗逆性和养分周转能力^[16],故而林下植被保留管理措施可能更有利于杉木人工林凋落物的分解。但值得注意的是,相比于林下植被去除林分,过低的初始 C/N 比对于林下植被保留林分中杉木凋落叶分解的抑制作用更为明显,这可能与外源氮对于杉木凋落叶分解的调控作用受林分环境影响有关。与林下植被去除林分相比,林下植被保留林分中土壤氮含量较高,环境中氮的含量更易超过土壤微生物所需的阈值,细菌种群多样性下降,进而导致分解速率变缓。

杉木人工林目前面临着土壤质量下降、生产力降低、连栽更新障碍等困境,如何认识杉木人工林土壤中的微生物差异和功能并在经营管理中加以利用就显得尤为重要。未来有必要采用功能基因组学技术在获取微生物群落结构信息的同时,对其中有机碳降解以及氮磷循环等功能基因的多样性和结构进行研究,从而对外源氮素调控下杉木凋落叶内在的微生物分解机制有着更进一步的研究。此外,由于杉木凋落叶周转期较长,加之不同的微生物种群对于凋落物中碳源选择能力的差异,不同分解阶段微生物群落结构有所不同,杉木凋落叶中的微生物群落结构有待进一步的跟踪测定。

3.2 细菌群落多样性与杉木凋落叶化学性质的关系

相关性分析表明在门和属分类水平,均发现杉木凋落叶 C/N 比与主要细菌种群相对丰度的相关性最为紧密,表明对于细菌多类种群而言,适宜的碳氮计量比例对其具有重要意义。而钙元素和镁元素含量与杉木凋落叶细菌群落多样性具有显著相关性,表明除了碳、氮、磷以外,钙、镁等元素同样是影响细菌群落多样性的重要因子,其含量的提高可为更多的细菌生长提供有利的环境条件。典范对应分析和方差分解分析表明,在林分水平杉木凋落叶 C/P 比值和 N/P 比值对细菌群落结构分布变异具有较高解释度,在属分类水平杉木凋落叶钾含量对细菌群落结构分布变异具有较高解释度。驱动生态系统碳循环过程中微生物的分解活动需要多种化学元素以及适应的养分计量比例,而磷元素和钾元素同样在其中发挥了重要作用^[40-41]。通过对该林分土壤细菌群落结构的进行测定,结果也同样表明土壤全磷含量对细菌群落结构影响显著^[17],本研究区地处亚热带,土壤多呈酸性反应,淋溶作用强烈,磷元素和钾元素相对耗竭,在碳源和氮源充沛的条件下,两者可能是该生态系统中影响杉木凋落叶细菌群落结构差异更为重要的限制因子。此外较多细菌种群相对丰度与镁元素和锰元素含量呈显著正相关,如 *Singulisphaera* 属、*Jatrophihabitans* 属、小月菌属和 *Aetherobacter* 属等。由于亚热带地区高温多雨易造成土壤中镁和锰的淋溶的缺乏,尤其主导木质素分解的锰过氧化物酶本身就是

一类需要锰元素参与合成的土壤胞外酶,而相关研究表明大约需要 25 种化学元素才能驱动整个生态系统碳循环过程中的树木生长、分解、微生物繁殖^[42],在未来的研究中其他中微量元素在凋落物分解过程中的重要作用应加以重视。同时本研究发现,凋落物的分解速率不仅受底物质量的限制,与所在分解环境也密切相关,在设计试验方案时对林分环境,尤其是表层土壤中的化学元素含量需加以考量。

4 结论

本研究采用高通量测序技术,对不同林分环境中,不同 C/N 比杉木凋落叶分解 300 d 时细菌群落结构进行测定,揭示了杉木人工林养分周转的内在微生物机理。结果表明变形菌门、放线菌门和浮霉菌门为本研究区分解杉木凋落叶主要细菌种群,杉木凋落叶初始 C/N 比值降低改变了变形菌门、放线菌门和酸杆菌门等细菌门中的多类细菌的相对丰度,进而调控了杉木凋落叶的分解。林下植被保留措施下的杉木人工林杉木凋落叶细菌群落多样性更高,更有利于杉木凋落叶的分解。

参考文献 (References):

- [1] 陈春林, 周国英, 吴毅, 李红军, 马琳. 湖南黄丰桥林场杉木速生丰产林健康评价. 生态学杂志, 2012, 31(11): 2872-2876.
- [2] 国家林业局. 中国林业统计年鉴-2012. 北京: 中国林业出版社, 2013: 30-45.
- [3] 樊后保, 刘文飞, 杨跃霖, 张子文, 曹汉洋, 徐雷. 杉木人工林凋落物分解对氮沉降增加的响应. 北京林业大学学报, 2008, 30(2): 8-13.
- [4] 沈芳芳, 刘文飞, 吴建平, 袁颖红, 樊后保, 赵楠. 杉木人工林凋落物分解对氮沉降的响应. 生态学报, 2019, 39(21): 8078-8090.
- [5] Bengtsson J, Janion C, Chown S L, Leinaas H P. Litter decomposition in fynbos vegetation, south Africa. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 47: 100-105.
- [6] Li L J, Zeng D H, Yu Z Y, Fan Z P, Yang D, Liu Y X. Impact of litter quality and soil nutrient availability on leaf decomposition rate in a semi-arid grassland of northeast China. *Journal of Arid Environments*, 2011, 75(9): 787-792.
- [7] 宋新章, 江洪, 张慧玲, 余树全, 周国模, 马元丹, Chang S X. 全球环境变化对森林凋落物分解的影响. 生态学报, 2008, 28(9): 4414-4423.
- [8] 李志安, 邹碧, 丁永祯, 曹裕松. 森林凋落物分解重要影响因子及其研究进展. 生态学杂志, 2004, 23(6): 77-83.
- [9] Loranger G, Ponge J F, Imbert D, Lavelle P. Leaf decomposition in two semi-evergreen tropical forests: influence of litter quality. *Biology and Fertility of Soils*, 2002, 35(4): 247-252.
- [10] Findlay S, Tank J, Dye S, Valett H M, Mulholland P J, McDowell W H, Johnson S L, Hamilton S K, Edmonds J, Dodds W K, Bowden W B. A cross-system comparison of bacterial and fungal biomass in detritus pools of headwater streams. *Microbial Ecology*, 2002, 43(1): 55-66.
- [11] Gulis V, Suberkropp K. Effect of inorganic nutrients on relative contributions of fungi and bacteria to carbon flow from submerged decomposing leaf litter. *Microbial Ecology*, 2003, 45(1): 11-19.
- [12] Wright M S, Covich A P. Relative importance of bacteria and fungi in a tropical headwater stream: leaf decomposition and invertebrate feeding preference. *Microbial Ecology*, 2005, 49(4): 536-546.
- [13] 方华军, 程淑兰, 于贵瑞, 王永生, 徐敏杰, 党旭升, 李林森, 王磊, 李晓玉, 司高月. 森林土壤氧化亚氮排放对大气氮沉降增加的响应研究进展. 土壤学报, 2015, 52(2): 262-271.
- [14] Zechmeister-Boltenstern S, Michel K, Pfeffer M. Soil microbial community structure in European forests in relation to forest type and atmospheric nitrogen deposition. *Plant and Soil*, 2011, 343(1/2): 37-50.
- [15] DeForest J L, Zak D R, Pregitzer K S, Burton A J. Atmospheric nitrate deposition and the microbial degradation of cellobiose and vanillin in a northern hardwood forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36(6): 965-971.
- [16] 李延茂, 胡庆春, 汪思龙, 王书锦. 森林生态系统中土壤微生物的作用与应用. 应用生态学报, 2004, 15(10): 1943-1946.
- [17] 费裕舫, 吴庆锥, 路锦, 季春杉, 郑宏, 曹世江, 林开敏, 曹光球. 林下植被管理措施对杉木大径材林土壤细菌群落结构的影响. 应用生态学报, 2020, 31(2): 407-416.
- [18] 费裕舫, 吴庆锥, 张筱, 路锦, 季春杉, 林开敏, 曹世江, 林思祖, 曹光球. 不同林下植被管理措施对杉木大径材培育林土壤特性与出材量的影响. 应用与环境生物学报, 2020, 26(3): 626-634.
- [19] 项文化, 闫文德, 田大伦, 雷丕铎, 方晰. 外加氮源及与林下植物叶混合对杉木林针叶分解和养分释放的影响. 林业科学, 2005, 41(6): 1-6.

- [20] Waldrop M P, Zak D R, Sinsabaugh R L, Gallo M, Lauber C. Nitrogen deposition modifies soil carbon storage through changes in microbial enzymatic activity. *Ecological Applications*, 2004, 14(4): 1172-1177.
- [21] 中华人民共和国林业行业标准. 森林土壤分析方法. 北京: 中国标准出版社, 1999: 24-165.
- [22] Schloss P D, Westcott S L, Ryabin T, Hall J R, Hartmann M, Hollister E B, Lesniewski R A, Oakley B B, Parks D H, Robinson C J, Sahl J W, Stres B, Thallinger G G, Van Horn D J, Weber C F. Introducing mothur: open-source, platform-independent, community-supported software for describing and comparing microbial communities. *Applied and Environmental Microbiology*, 2009, 75(23): 7537-7541.
- [23] Chen W, Cheng Y M, Zhang C, Zhang S W, Zhao H Y. MS-Clust: a Multi-Seeds based Clustering algorithm for microbiome profiling using 16S rRNA sequence. *Journal of Microbiological Methods*, 2013, 94(3): 347-355.
- [24] 夏丽丹, 张虹, 杨靖宇, 于姣姣, 周垂帆. 杉木凋落物土壤生态功能研究进展. *世界林业研究*, 2019, 32(2): 7-12.
- [25] 梁晓兰, 潘开文, 王进闯. 花椒(*Zanthoxylum bungeanum*)凋落物分解过程中酚酸的释放及其浸提液对土壤化学性质的影响. *生态学报*, 2008, 28(10): 4676-4684.
- [26] Chapman S K, Koch G W. What type of diversity yields synergy during mixed litter decomposition in a natural forest ecosystem. *Plant and Soil*, 2007, 299(1/2): 153-162.
- [27] Wardle D A, Bardgett R D, Klironomos J N, Setälä H, Van Der Putten W H, Wall D H. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 2004, 304(5677): 1629-1633.
- [28] 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.
- [29] 孙海, 王秋霞, 张春阁, 李乐, 刘政波, 刘宁, 邵财, 张亚玉, 严珺, 李跃雄. 不同树叶凋落物对人参土壤理化性质及微生物群落结构的影响. *生态学报*, 2018, 38(10): 3603-3615.
- [30] Crawford D L. Lignocellulose decomposition by selected *Streptomyces* strains. *Applied and Environmental Microbiology*, 1978, 35(6): 1041-1045.
- [31] 赵星程. 厌氧污泥中微生物降解褐煤产甲烷的初步探究[D]. 天津: 天津理工大学, 2019.
- [32] 丁鹏元, 初里冰, 张楠, 王星, 王建龙. O 池溶解氧水平对石化废水 A/O 工艺污染物去除效果和污泥微生物群落的影响. *环境科学*, 2015, 36(2): 604-611.
- [33] Lydell C, Dowell L, Sikaroodi M, Gillevet P, Emerson D. A population survey of members of the phylum Bacteroidetes isolated from salt marsh sediments along the east coast of the United States. *Microbial Ecology*, 2004, 48(2): 263-273.
- [34] 禹飞, 梁俊峰, 史静龙, 王胜坤, 陆俊钡. 林冠受损对小坑林场土壤固碳微生物群落结构的影响. *微生物学通报*, 2017, 44(10): 2297-2306.
- [35] 张媚, 林马水, 曹秀秀, 赵树民, 蒋达青, 王冰璇, 汪石莹, 樊炎迪, 郭明, 林海萍. 不同经营模式山核桃林地土壤 pH 值、养分与细菌多样性的差异. *生物多样性*, 2018, 26(6): 611-619.
- [36] 罗蓉. 黄土高原油松人工林参与土壤氮循环功能微生物群落结构研究[D]. 咸阳: 西北农林科技大学, 2018.
- [37] 嵇晗瑞. 基于磷添加毛竹根际土壤细菌及溶磷细菌种群多样性研究[D]. 南昌: 江西农业大学, 2018.
- [38] Sul W J, Asuming-Brempong S, Wang Q, Tourlousse D M, Penton C R, Deng Y, Rodrigues J L M, Adiku S G K, Jones J W, Zhou J Z, Cole J R, Tiedje J M. Tropical agricultural land management influences on soil microbial communities through its effect on soil organic carbon. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 65: 33-38.
- [39] Benizri E, Amiaud B. Relationship between plants and soil microbial communities in fertilized grasslands. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, 37(11): 2055-2064.
- [40] 陈瑶, 王法明, 莫其锋, 李钦禄, 邹碧, 李应文, 李晓波, 吴靖滔, 李志安. 氮磷添加对华南热带森林尾叶桉木质残体分解和养分动态的影响. *应用与环境生物学报*, 2015, 21(4): 747-753.
- [41] 郭剑芬, 杨玉盛, 陈光水, 林鹏, 谢锦升. 森林凋落物分解研究进展. *林业科学*, 2006, 42(4): 93-100.
- [42] Sterner R W, Elser J J. *Ecological Stoichiometry: the Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton: Princeton University Press, 2002.