

DOI: 10.20103/j.stxb.202401180150

李文珊, 孙诗瑶, 王焱, 王行. 土壤基质影响下叶凋落物际细菌群落特征及其与分解速率的关联性. 生态学报, 2024, 44(17): 7673-7687.

Li W S, Sun S Y, Wang Y, Wang H. Characteristics of bacterial communities in the leaf detritusphere under the influence of soil and their association with decomposition rates. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(17): 7673-7687.

土壤基质影响下叶凋落物际细菌群落特征及其与分解速率的关联性

李文珊^{1,2,3}, 孙诗瑶^{1,2,3}, 王 焱^{1,2,3}, 王 行^{1,2,3,*}

1 西南林业大学云南省高原湿地保护修复与生态服务重点实验室, 昆明 650224

2 西南林业大学国家高原湿地研究中心/湿地学院, 昆明 650224

3 滇池湖泊生态系统云南省野外科学观测研究站, 昆明 650228

摘要:植物凋落物在土壤有机质形成过程中扮演重要角色,在局域尺度上其分解速率与土壤生境密切相关。不同土壤基质下的凋落物分解快慢不同,进而影响土壤碳周转及养分利用效率。与叶凋落物分解密切相关的微生物群落主要来源于叶凋落物际,这些微生物群落在土壤养分循环和有机物分解过程中发挥着至关重要的作用,然而目前关于叶凋落物际中微生物群落动态变化的研究还相对较少。研究以喜旱莲子草 (*Alternanthera philoxeroides*) 的叶凋落物为研究对象,通过高通量测序研究不同土壤(有机土、铁铝土、冲积土)和分解阶段(30%、60%、90%)下叶凋落物际细菌群落的动态变化及其对凋落物分解的影响。结果表明:随着分解的进行,叶凋落物际细菌群落多样性逐渐升高,并且群落多样性水平越高(Alpha 多样性:有机土>冲积土>铁铝土),其分解速率越快(k :有机土>冲积土>铁铝土)。研究进一步发现,叶凋落物际细菌群落组成变化受土壤类型和分解阶段显著影响($P<0.001$),但前者作用效应更大。具体而言,不同土壤基质下的叶凋落物际优势菌不同,有机土和冲积土基质中均由变形菌门(Proteobacteria)主导(分别占 55.33% 和 53.10%),铁铝土基质中则以放线菌门(Actinobacteriota)为主(占比为 63.95%)。受分解阶段影响,不同土壤基质下叶凋落物际各优势菌门的平均相对丰度在分解后期均有所下降,而以绿弯菌门(Chloroflexi)为代表的寡营养菌(oligotrophic taxa)在分解后期显著增加($P<0.05$),与分解前期相比增加了 5.66—413.80 倍。此外,在不同土壤中,叶凋落物际细菌群落构建均受确定性过程影响,其共现网络复杂度在冲积土、有机土、铁铝土中依次降低,变形菌门和放线菌门在整个叶凋落物际细菌群落的构建和维持中扮演着关键角色。研究揭示了不同土壤基质调控叶凋落物际细菌群落组成及多样性进而影响凋落物分解过程,这为深入理解叶凋落物际细菌群落在生态系统养分循环过程中的关键作用提供了数据支撑。

关键词:凋落物分解;叶凋落物际微生物;微生物多样性;土壤质地

Characteristics of bacterial communities in the leaf detritusphere under the influence of soil and their association with decomposition rates

LI Wenshan^{1,2,3}, SUN Shiyao^{1,2,3}, WANG Yi^{1,2,3}, WANG Hang^{1,2,3,*}

1 Yunnan Key Laboratory of Plateau Wetland Conservation, Restoration and Ecological Services, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

2 National Plateau Wetlands Research Center/College of Wetlands, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

3 Dianchi Lake Ecosystem Observation and Research Station of Yunnan Province, Kunming 650228, China

Abstract: Plant litter plays a pivotal role in the formation of soil organic matter, with its decomposition rate closely associated with the soil habitat at local scale. The pace of litter decomposition varies across different soils, consequently

基金项目:国家自然科学基金项目(32160311);云南省科技厅科技计划项目(202301BD070001-009);云南省教育厅科学研究基金项目(2023Y0727)

收稿日期:2024-01-18; **网络出版日期:**2024-06-26

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hwang17@163.com

influencing soil carbon turnover and nutrient utilization efficiency. The microbial communities closely associated with leaf litter decomposition primarily originate from the leaf detritusphere. These microbial communities play a crucial role in the soil nutrient cycling and the decomposition of organic matter. However, current research on the dynamic changes in microbial communities within the leaf detritusphere is relatively limited. This research focused on the leaf litter of *Alternanthera philoxeroides*, examining the dynamic changes in the bacterial communities of the leaf detritusphere across different soils (Histosols, Ferralosols, and Alluvial soil) and decomposition stages (30%, 60%, and 90%) through high-throughput sequencing. The results indicated that as decomposition progressed, the diversity of bacterial communities in the leaf detritusphere gradually increased, and higher levels of community diversity (Alpha diversity: Histosols > Alluvial soil > Ferralosols) correlated with faster decomposition rates (k : Histosols > Alluvial soil > Ferralosols). The study further revealed that changes in the composition of bacterial communities in the leaf detritusphere were significantly affected by both soil type and decomposition stage, with the former exerting a greater influence ($P < 0.001$). Specifically, the dominant bacteria in the leaf detritusphere varied with soil, with Proteobacteria leading in both Histosols and Alluvial soil (55.33% and 53.10%, respectively), while Actinobacteriota predominated in Ferralosols (63.95%). Influenced by the decomposition stage, the average relative abundance of each dominant phylum within the leaf detritusphere across different soils decreased in the later stages of decomposition. Conversely, oligotrophic taxa, represented by Chloroflexi, significantly increased in the later stages of decomposition ($P < 0.05$), with increases ranging from 5.66 to 413.80 times compared to the early stages of decomposition. Moreover, in various soils, the assembly of bacterial communities in the leaf detritusphere was influenced by deterministic processes, with the complexity of their co-occurrence networks decreasing in the order of Alluvial soil, Histosols, Ferralosols. Proteobacteria and Actinobacteriota played key roles in the construction and maintenance of the entire leaf detritusphere bacterial community. This study reveals how different soils regulate the composition and diversity of bacterial communities in the leaf detritusphere, thereby influencing the decomposition process of litter. It provides data support for a deeper understanding of the key role played by bacterial communities in the leaf detritusphere in the nutrient cycling process of ecosystems.

Key Words: litter decomposition; leaf detritusphere microbes; microbial diversity; soil texture

凋落物作为土壤有机质形成的重要来源之一,其分解过程与土壤生境密切相关^[1-2]。当土壤有机质含量较低时,凋落物自身的基质质量是影响其分解速率的主要因素,但随着土壤有机质含量的升高,不同类型凋落物间分解速率的差异会逐步降低^[3-4],这表明土壤基质对凋落物分解产生显著影响。对于同一种凋落物而言,不同土壤基质会显著改变凋落物分解速率及土壤有机质的形成模式,如与富沙土壤和森林地表土相比,富含粘土的土壤能为微生物提供更有利的条件以加速凋落物分解^[5]。

凋落物分解过程主要由微生物群落驱动^[6-7]。研究发现,当凋落物开始分解时,其周围土壤中的一些微生物类群被富集到叶凋落物际^[8]中参与分解^[9]。与土壤微生物群落组成不同^[10],叶凋落物际微生物群落作为连接土壤和凋落物分解过程的关键生物因子^[11],其在影响凋落物分解、调节土壤有机质循环和促进养分再利用等方面发挥重要作用^[12-13]。研究表明,叶凋落物际微生物群落的多样性与凋落物的分解过程密切相关^[14-16],并且不同类型的微生物在各分解阶段发挥特定作用,表现出阶段性演替特征^[17-18],这种演替集中反映了微生物群落对环境变化(如凋落物分解过程的养分变化)的适应能力^[19]。当前的研究主要考虑了不同土壤基质下土壤微生物对凋落物分解的影响,忽略了叶凋落物际微生物的作用;而真正参与凋落物分解的微生物群落是通过凋落物选择和富集作用而依附于叶片上的凋落物际微生物。因此,明确叶凋落物际细菌群落在分解过程中的动态演替,有助于更好地理解其在凋落物养分循环中的关键作用。由于不同土壤基质孕育了各异的土壤微生物群落,关于这些微生物如何被叶凋落物筛选并形成特定的叶凋落物际微生物群落以及它们如何影响凋落物分解,亟需进一步探究。

喜旱莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)作为水陆两栖草本植物,具有较强的生态适应性策略^[20],能够在多种土壤立地条件下生长,包括水陆交错带的有机土、河岸的砂壤土、农田边际壤土以及干旱贫瘠的土壤等^[21–25],具有广泛的适生性;这为探索不同土壤基质下的凋落物分解过程及揭示叶凋落物际微生物群落演替的一般性规律提供了重要视角。为此,本研究以喜旱莲子草叶凋落物为研究对象,探究不同土壤基质(有机土、铁铝土、冲积土)下叶凋落物在3个分解阶段(30%、60%和90%)中细菌群落的演替过程及其对叶凋落物分解的影响,旨在解决以下问题:(1)不同土壤基质下,叶凋落物的分解速率如何变化?(2)叶凋落物际细菌群落组成及多样性特征在不同土壤基质下有何异同?随着凋落物分解的进行,叶凋落物际细菌群落如何动态演替?(3)土壤基质和凋落物分解阶段如何影响叶凋落物际细菌群落组成,进而调控凋落物分解速率?凋落物在分解过程中能选择性富集土壤微生物形成叶凋落物际微生物群落并直接参与分解过程,据此假设:不同土壤基质通过调控叶凋落物际细菌群落演替进而影响凋落物分解速率。

1 材料与方法

1.1 样品采集与前处理

喜旱莲子草通常生长在壤土和砂土等土壤中,因此采集了喜旱莲子草适生地三种代表性土壤(有机土、铁铝土和冲积土)开展研究(表1)。采集土壤前先去凋落物层,再将土壤装入封口袋中运输至实验室。采集的土壤中一部分用于测定土壤含水率和田间持水率,另一部分放于牛皮纸上风干并分别用2mm筛子去除土壤中大块杂物用于后续培养实验。

为了深入理解这些土壤的地质和生态背景,我们按照中国土壤分类系统(GB/T 17296)对所采集的3种土壤进行分类:有机土(Histosols,即泥炭化主导的土壤)、铁铝土(Ferralsols,即由中度富铁铝风化作用形成的红壤)和冲积土(Alluvial soil,即河流冲积区域的砂土)。同时,为了更好地明确土壤的物理特性,使用全自动激光粒度仪(日本HORIBA LA—960S)测定了3种土壤的土壤粒径,并根据测试结果按目前国际常用的美国土壤质地分类标准,将其划分为粉土(有机土)、粉砂质粘壤土(铁铝土)和砂壤土(冲积土),如图1所示。

在云南滇池湖滨带,在喜旱莲子草成片生长的样地中收集健康和大小相似的成熟叶片,用剪刀去除叶柄后装入封口袋并立即送回实验室,暂存于4℃冰箱中。为了确保样本的一致性、防止原叶际微生物和内生菌等对本实验的干扰,按照苏晓华等^[26]发明的专利方法,去除所采叶片的叶际微生物和内生菌,具体的步骤为:在无菌操作台上,先将叶片放于75%酒精中浸泡3min进行初步消毒,随后使用无菌水冲洗3次。接着,使用10%次氯酸钠溶液浸泡10min,再次用无菌水清洗3遍,以除去叶际微生物;最后,使用抗生素溶液(200mg/L两性霉素与100mg/L硫酸链霉素混合)在避光条件下浸泡12h,随后使用无菌水清洗3遍,以去除叶片内生菌。为验证灭菌效果,分别取250μL处理后叶片的冲洗液,涂布于牛肉膏蛋白胨培养基和孟加拉红培养基上(每种培养基6个重复),并设置2个空白对照组(无涂布冲洗液)。所有培养皿被放置于无菌塑料袋中,并置于30℃的培养箱中培养14天。经过培养期,全部培养皿中均无细菌及真菌生长。

1.2 实验设计

在无菌操作台中,称取无菌组培瓶(直径为120mm,高为150mm)重量并记录;随后向每个无菌组培瓶中装入已过筛土壤100g(精度至0.01g),共设置63个组培瓶(3种土壤×3个分解阶段×7个重复),其中9个组培瓶用于测定凋落物分解率,其余用于叶凋落物际细菌群落的测定。随后,调节每个组培瓶中的土壤水分至田间持水量,使用孔径为0.22μm的透气膜封闭瓶口,并放置于培养箱中于恒定环境下(25℃,湿度60%,避光)培养3周,以构建稳定的土壤微生物群落。

表1 三种土壤的采样点坐标

Table 1 Coordinates of sampling points for three soils		
土壤类型 Soil types	采样地 Sampling site	坐标 Coordinate
有机土 Histosols	云南省昆明市	24°41'N, 102°38'E
铁铝土 Ferralosols	云南省昆明市	25°4'N, 102°46'E
冲积土 Alluvial soil	云南省昆明市	24°41'N, 102°37'E

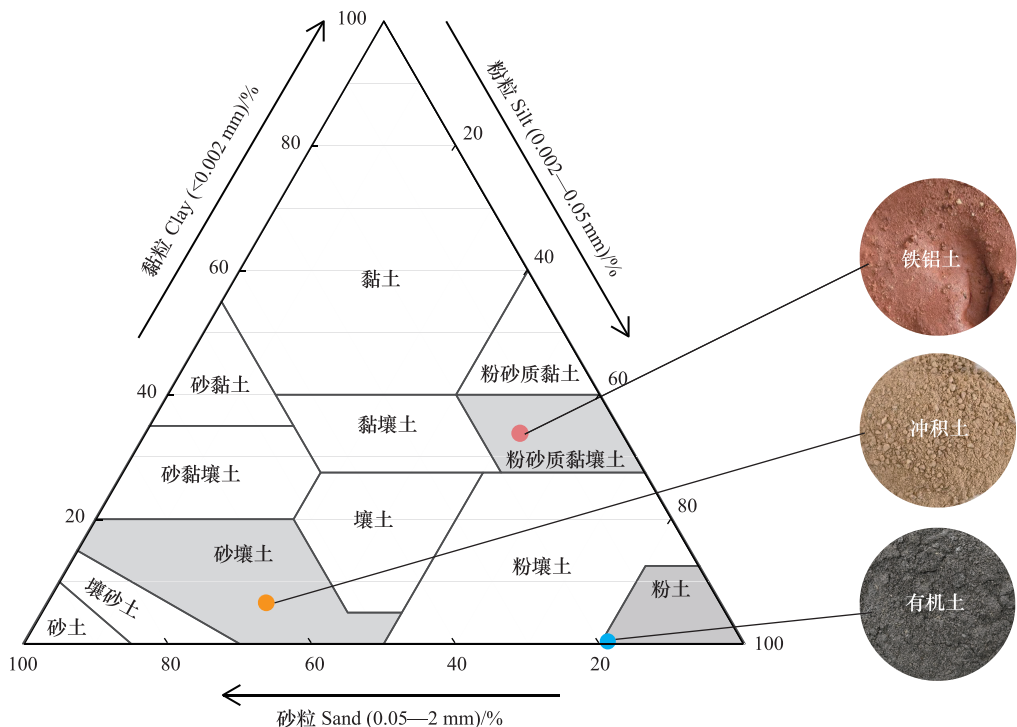


图 1 三种土壤的质地特征

Fig.1 Texture of three soils

土壤预培养 3 周后,在无菌操作台中将无菌且经冷冻干燥的叶片(0.06g)放入 5cm×5cm 凋落物袋(网孔大小:200 目)中,并将其埋入以上经预培养的组培瓶土壤中(埋深 5mm)。整个实验设置在恒定环境下(25℃,60%湿度,避光)培养,实验过程定期加水(每周补充 1 次无菌蒸馏水),使土壤水分始终维持在田间持水量。

以往的研究通常根据季节或特定时间间隔划分凋落物分解阶段^[9, 27–28],较少采用基于凋落物分解的质量损失百分比的分类方法;强调后者的分类方式在生态学上具有重要意义,因为凋落物所处的环境差异(如不同的处理方法)导致其中各种有机物质的分解时间长短不一,对应的微生物群落也存在差异。因此,采用质量损失百分比划分的方法能够为研究提供更精准的时间标尺,以反映凋落物分解过程中微生物群落的演替情况。本研究采用了质量损失百分比来精确标定凋落物分解过程中微生物群落的演替,并将其细分为 3 个阶段:Stage I (分解前期,质量损失 30%)、Stage II (分解中期,质量损失 60%)和 Stage III (分解后期,质量损失 90%)。通过预实验的统计分析,我们确定了达到这些阶段所需的时间,并据此优化了取样精度。取样时,我们首先使用灭菌后的镊子去除凋落物上的土壤,随后将凋落物样品存放于 2mL 冻存管中并置于–80℃冻库以便后续的 DNA 提取。

1.3 叶凋落物际细菌群落的 DNA 提取

本研究使用 E.Z.N.A. Soil DNA Kit(Omega Bio-Tek, Norcross, GA, USA)试剂盒,从凋落物样本中提取微生物 DNA,并使用凝胶电泳(1%琼脂糖凝胶,1×TAE 缓冲液,100V,电泳 20min)检测 DNA 的浓度和质量。细菌群落结构研究采用 16S rRNA 中 V4 区的常用引物 515F(上游引物)5'-barcode-GTGYCAGCMGCCGCGGTAA-3'和 806R(下游引物)5'-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3'进行 PCR 扩增(扩增条件:在 94℃下进行 4min;在 94℃下进行 30s,在 55℃下进行 30s,在 72℃下进行 1min,上述三步骤进行 25 个循环,最后在 72℃保持 10min。扩增产物经 2%琼脂糖凝胶电泳后进行核酸纯化),其中条形码(barcode)是为了区分每个样本所设置的序列(共 8 个碱基),在后期的序列处理中会被去除。该扩增子文库参照标准流程采用 Illumina Novaseq 6000 测序

平台完成文库构建并进行上机测序。以上所有扩增子片段测序均由上海凌恩生物科技有限公司完成。测序数据的处理则使用 QIIME2 (2023.2) 中的 DADA2 管道^[29]进行序列的质控和去噪并聚类为扩增子序列变体 (ASV)。16S 的物种注释使用 Silva138 数据库^[30]。所有样本均稀释至相同的测序深度 (序列数为 18701) 用于后续分析。

1.4 数据分析方法

将已测定的土壤粒径指标 (黏粒、粉粒、砂粒) 导入 R 中并利用 soiltexture 包和 ggtern 包^[31]制作土壤质地三元图。利用 Olson^[32]的指数衰减模型计算凋落物分解速率 k 。细菌群落的 Alpha 多样性指数使用 vegan 包和 Picante 包^[33]分析。利用 R 中 ggscatter 包统计细菌群落 Shannon 多样性指标与凋落物分解速率 (k) 的 Spearman 相关性。细菌群落的物种堆积柱状图和平均相对丰度前 6 名 (菌门、菌属) 的环形柱状图均由 ggplot2 绘制。基于 Bray-Curtis 距离的 NMDS 差异分析评估不同土壤基质和凋落物分解阶段下叶凋落物细菌群落的差异性, 该分析用到 R 中 vegan 包的 metaMDS 函数, 并使用 ggplot2 绘图。为统计不同土壤基质下各分解阶段的差异微生物, 使用 edgeR 包统计不同物种在各分组中的丰度富集情况, 并使用 ggtern 包绘制三元图。研究进一步以土壤基质类型和凋落物分解阶段作为自变量, 分别将叶凋落物细菌群落的 Shannon 多样性指数、NMDS1 轴数据作为因变量, 进行双因素方差分析; 在分析之前使用 R 中的 QQ-plot 和 Bartlett 检验数据正态性和方差齐性, 随后使用 aov 函数和 HH 包进行绘图。细菌群落的共现网络分析及关键物种划分均使用 ggClusterNet 包^[34]统计, 并用 Gephi 和 iTOL 绘图。中性模型的分析使用 Hmisc、minpack.lm、stats4 和 grid 包拟合了不同物种的出现频率与其相对丰度的关系, 并进行图形绘制。以上使用的 R 版本均为 4.2.3。

2 结果与分析

2.1 不同土壤基质下调落物分解阶段划分及凋落物分解速率差异

凋落物分解结果 (图 2) 显示, 凋落物分解快慢受土壤基质类型影响。具体而言, 有机土、铁铝土和冲积土基质下调落物到达分解后期 (分解 90%) 所需时间分别为 84 天、156 天和 128 天。此外, 叶凋落物 3 个分解阶段的分解趋势不同, Stage I 的分解速度最快 (分解 30% 需用时 5—6 天), Stage II 及 Stage III 的分解速度逐渐减缓。凋落物分解速率方面, 有机土基质下的凋落物分解速率最快 ($k = 8.294$), 其次是冲积土基质 ($k = 5.813$), 而铁铝土基质下的凋落物分解速率最慢 ($k = 4.173$)。

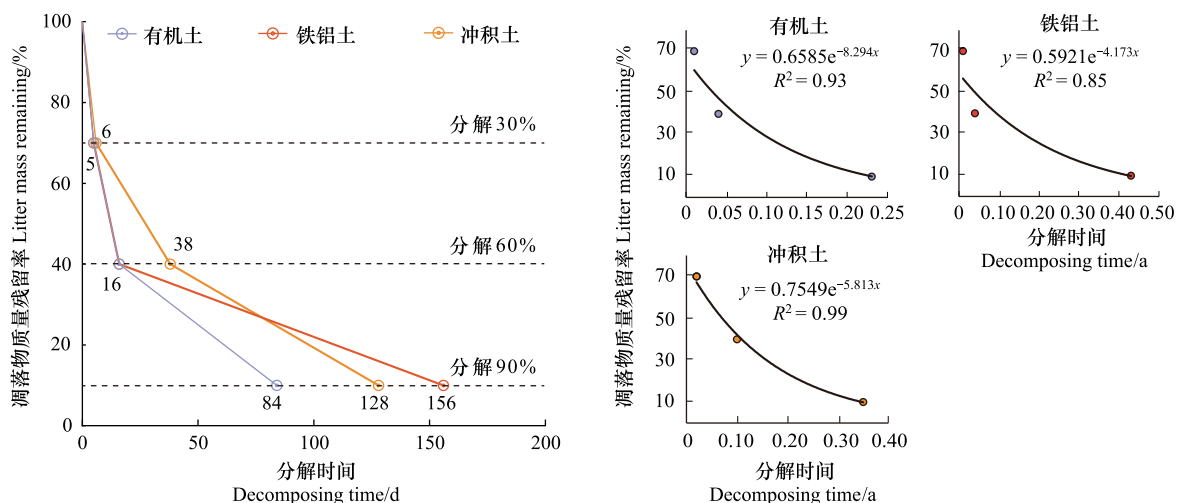


图 2 三种土壤基质下叶凋落物分解质量残留率变化及指数衰减模型图

Fig.2 Changes in leaf litter decomposition mass residue rates and index decay in three soils

凋落物分解的指数衰减模型图中 R^2 越接近 1, 表示该趋势线与数据的拟合度越高

2.2 不同土壤基质下叶凋落物际细菌群落多样性及物种组成

不同土壤基质下的叶凋落物际细菌群落 Alpha 多样性(观测物种数、Shannon 多样性和 Faith's PD)均随分解逐渐增加,并且有机土基质下的叶凋落物际细菌群落 Shannon 多样性在每个分解阶段中均高于铁铝土和冲积土基质(分别约为铁铝土和冲积土的 2.49 倍与 1.33 倍),铁铝土基质下的叶凋落物际细菌群落多样性最低,物种数最少(图 3)。三种土壤基质下的叶凋落物际细菌群落多样性与凋落物分解速率(k)之间存在极显著的正相关关系($r=0.69, P<0.001$)。

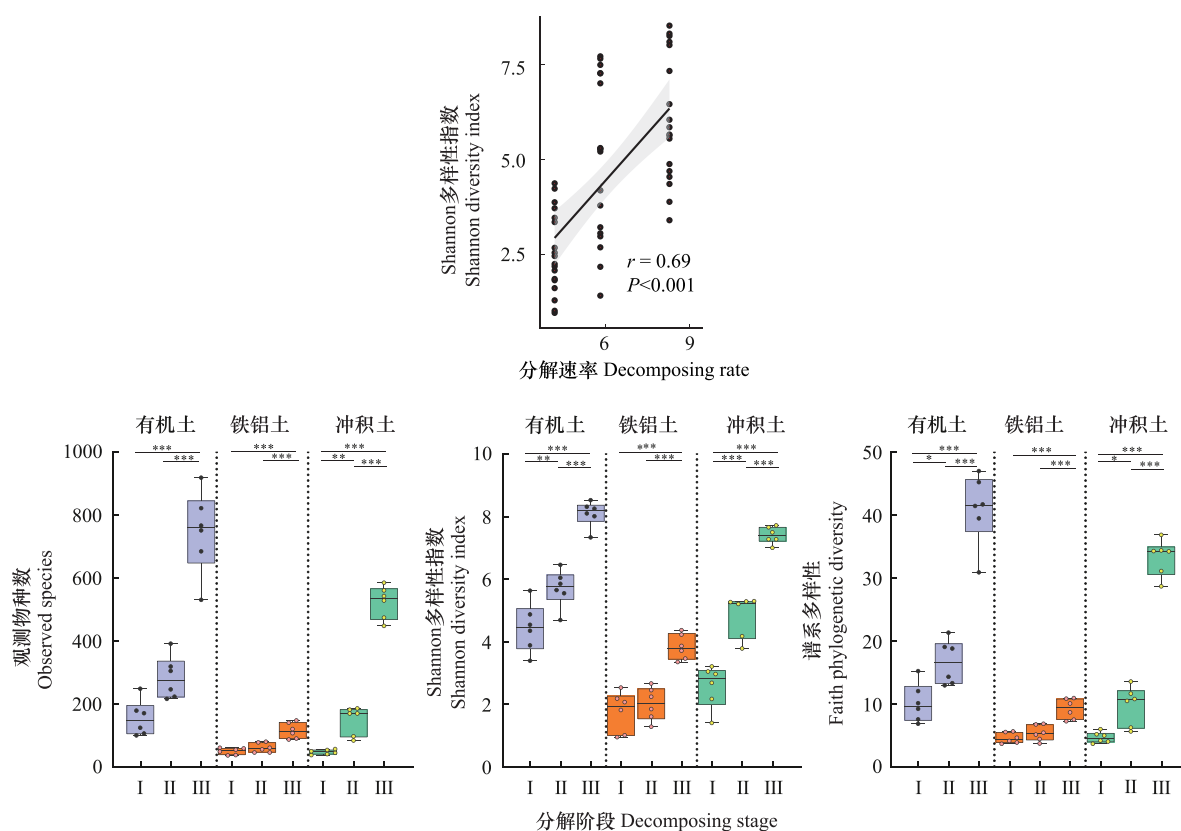


图 3 各土壤基质下叶凋落物际细菌群落的 Alpha 多样性及其与分解速率的相关性

Fig.3 Alpha diversity of leaf detritusphere bacterial communities in different soils and its correlation with decomposition rate

* 表示 $P<0.05$, ** 表示 $P<0.01$, *** 表示 $P<0.001$; r 为 Spearman 相关系数, $r<0$ 表示负相关关系, $r>0$ 表示正相关关系; 图中阴影区域为斜率 95% 的置信区间

在不同土壤基质中,叶凋落物际细菌群落在门水平表现出明显差异(图 4、图 5)。门水平下,有机土和冲积土基质中的叶凋落物际主要优势细菌门均为变形菌门(Proteobacteria),其平均相对丰度占比分别为 55.33% 和 53.10%;而铁铝土基质下的叶凋落物际主要为放线菌门(Actinobacteriota),其平均相对丰度占比为 63.95%。具体而言,随着分解进行,有机土基质中叶凋落物际变形菌门的平均相对丰度显著减少($P<0.05$,分解后期减少到前期的 32.26%)。与有机土和冲积土基质不同,铁铝土基质下叶凋落物际变形菌门的平均相对丰度逐渐增加(分解后期的平均相对丰度是分解初期的 1.93 倍)。在凋落物分解中期,有机土、铁铝土和冲积土基质下叶凋落物际的放线菌门(Actinobacteriota)平均相对丰度均显著上升($P<0.05$),分别增长至总群落的 6.14%、8.724% 和 12.86%,其中冲积土基质下的增幅最大(增加到原来的 26.05 倍)。在凋落物分解后期,有机土、铁铝土和冲积土基质下叶凋落物际的绿弯菌门(Chloroflexi)平均相对丰度均显著增加($P<0.05$),分别增加了 5.66 倍、244.56 倍和 413.80 倍。

在属水平上,三种土壤基质中叶凋落物际细菌群落包含了贪铜菌属(*Cupriavidus*)和拟无枝酸菌属(*Amycolatopsis*)等主要菌属(图 4、图 5)。具体而言,有机土和冲积土基质下,叶凋落物际优势细菌属均为贪

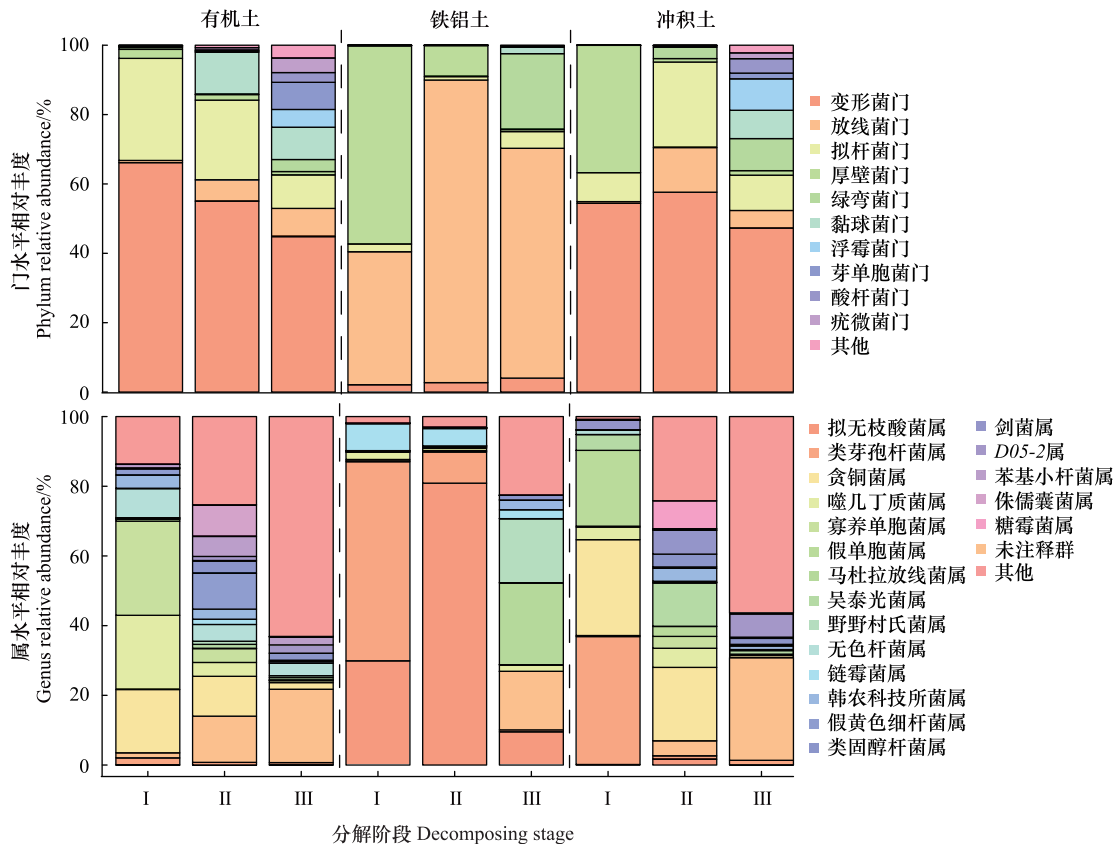


图4 不同土壤基质中叶凋落物际各分解阶段的细菌群落组成变化

Fig.4 Changes in leaf detritusphere bacterial community composition at different stages of decomposition in different soils

I: 分解前期; II: 分解中期; III: 分解后期; 图中分别展示了不同土壤基质中叶凋落物际细菌群落的平均相对丰度排名前 10 的优势菌门和排名前 20 的菌属, 分别占总群落丰度的 99.23% 和 76.54%, 其余归类为其他

铜菌属 (*Cupriavidus*), 其平均相对丰度均随分解显著下降 ($P < 0.05$), 分解后期分别下降了 89.56% 和 97.14%。在铁铝土基质下, 叶凋落物际细菌群落的优势菌属为拟无枝酸菌属 (*Amycolatopsis*), 其平均相对丰度在分解后期显著降低 ($P < 0.05$), 分解期间共下降了 68%。

2.3 不同土壤基质下叶凋落物际细菌群落不同分解阶段的差异

NMDS 的分析结果 (图 6) 显示, 在每种土壤基质中凋落物分解的 3 个阶段均表现为组间差异大于组内差异。所有样本的 NMDS 及各组别差异分析表明, 不同土壤基质之间、不同分解阶段之间均存在显著差异 ($P < 0.05$), 但总叶凋落物际细菌群落在不同分解阶段差异程度并不大 ($R = 0.33$)。不同土壤基质下, 凋落物各分解阶段中特有物种的数量存在差异 (图 6), 总体而言, 凋落物分解后期会富集更多特有的物种。在铁铝土基质下凋落物分解后期所富集特有物种的数量在 3 种土壤基质中最低 (28 种), 而同分解时期下, 冲积土基质下凋落物富集的特有物种数量最高 (达 241 种)。

Shannon 多样性与土壤基质和分解阶段的双因素方差分析 (图 7) 结果表明, 对于不同土壤类型而言, 有机土基质比冲积土、铁铝土基质更能促进叶凋落物际细菌群落 Shannon 多样性上升。相比于不同分解阶段之间的差异 ($F = 171.724, P < 0.001$, 偏 $\eta^2 = 0.884$), 土壤基质之间的 Shannon 多样性差异在统计上更为显著 ($F = 177.678, P < 0.001$, 偏 $\eta^2 = 0.888$); 这表明土壤基质对细菌群落多样性有更强烈的影响。此外, 土壤基质类型与分解阶段的交互效应显著 ($P < 0.001$), 表明土壤基质和分解阶段复合影响了叶凋落物际细菌群落结构。进一步的方差分析 (图 7) 结果表明, 土壤基质和分解阶段对 NMDS1 轴的影响均显著 ($P < 0.001$)。与分解阶段相比 ($F = 121.922, P < 0.001$, 偏 $\eta^2 = 0.844$), 土壤基质对 NMDS1 轴的影响更大 ($F = 1173.579, P < 0.001$, 偏 $\eta^2 =$

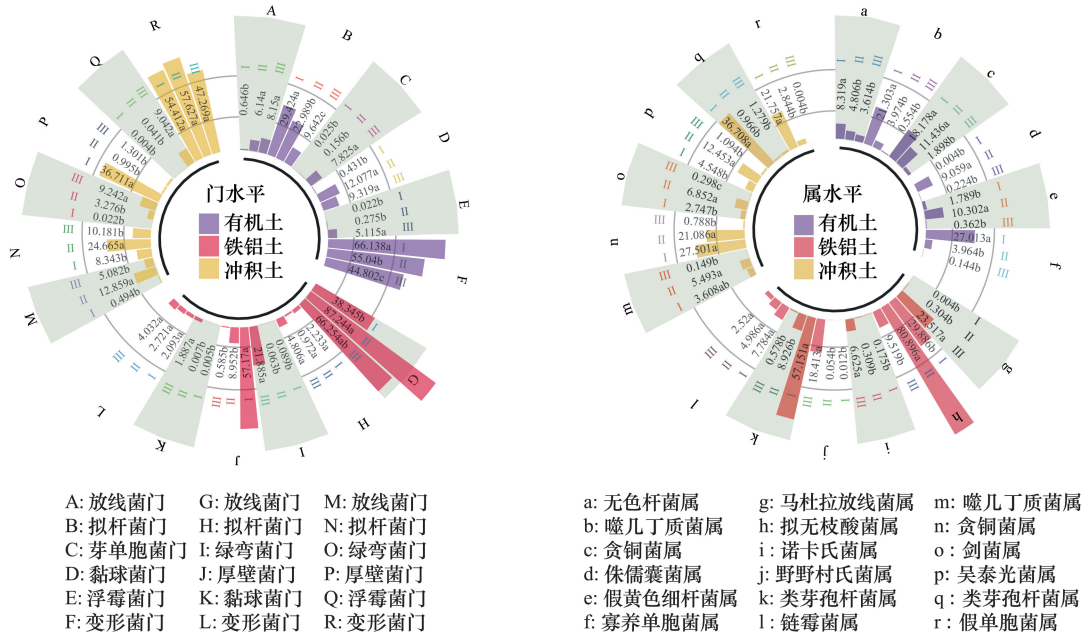


图 5 不同土壤基质中叶凋落物际细菌群落前 6 个优势菌门/菌属的平均相对丰度

Fig.5 Average relative abundance of the top six dominant bacterial phyla/genera in the leaf detritosphere microbial communities across different soils

图中展示了有机土、铁铝土和冲积土基质下的叶凋落物际细菌群落的前 6 个优势菌门/菌属,分别占各自总菌门/总菌属丰度的 92.74%/42.31%、99.78%/83.89%和 93.86%/50.06%。所列数值代表叶凋落物际各菌门/菌属在相应分解阶段中的平均相对丰度百分比,其中,叶凋落物际各菌门/菌属在 3 个分解阶段中的相对丰度变化差异用字母标注,字母不同表明差异显著 ($P<0.05$);灰绿色背景用于区分不同组别

0.981),强调了土壤基质的重要作用。这些发现均表明,不同土壤基质对叶凋落物际细菌群落的影响较分解阶段更显著 ($P<0.001$)。

2.4 叶凋落物际细菌群落的共现网络及群落构建模式

为了探索不同土壤基质中叶凋落物际细菌群落的一般共生模式,构建了三种土壤基质下的叶凋落物际细菌群落共现网络(图 8)。三种土壤基质下叶凋落物际细菌群落共现网络存在差异(表 2),冲积土基质下的网络复杂度最高(49147),微生物间的相互作用强度最大(164.65);铁铝土基质下的网络复杂度最低(11624),微生物间的相互作用强度弱(39.60)。

表 2 不同土壤基质下叶凋落物际细菌群落网络分析的主要参数

Table 2 The main parameters of leaf detritosphere bacterial community network analysis under various soils

网络分析	类型	边数	节点数	平均度	平均路径长度
Network analysis	Type	Edges	Nodes	Average degree	Average path length
土壤类型	有机土	31595	599	105.49	1.49
	铁铝土	11624	587	39.60	3.14
	冲积土	49147	597	164.65	1.32

此表展示了不同土壤基质下相对丰度排名前 600 的细菌网络分析参数

三种土壤基质下叶凋落物际细菌群落的共现网络中,变形菌门(Proteobacteria)和放线菌门(Actinobacteriota)均在关键类群中占主导地位(图 8);其中,有机土和冲积土基质下叶凋落物际共有关键细菌类群还包含了拟杆菌门(Bacteroidota),而铁铝土基质下则包含了酸杆菌门(Acidobacteriota)。

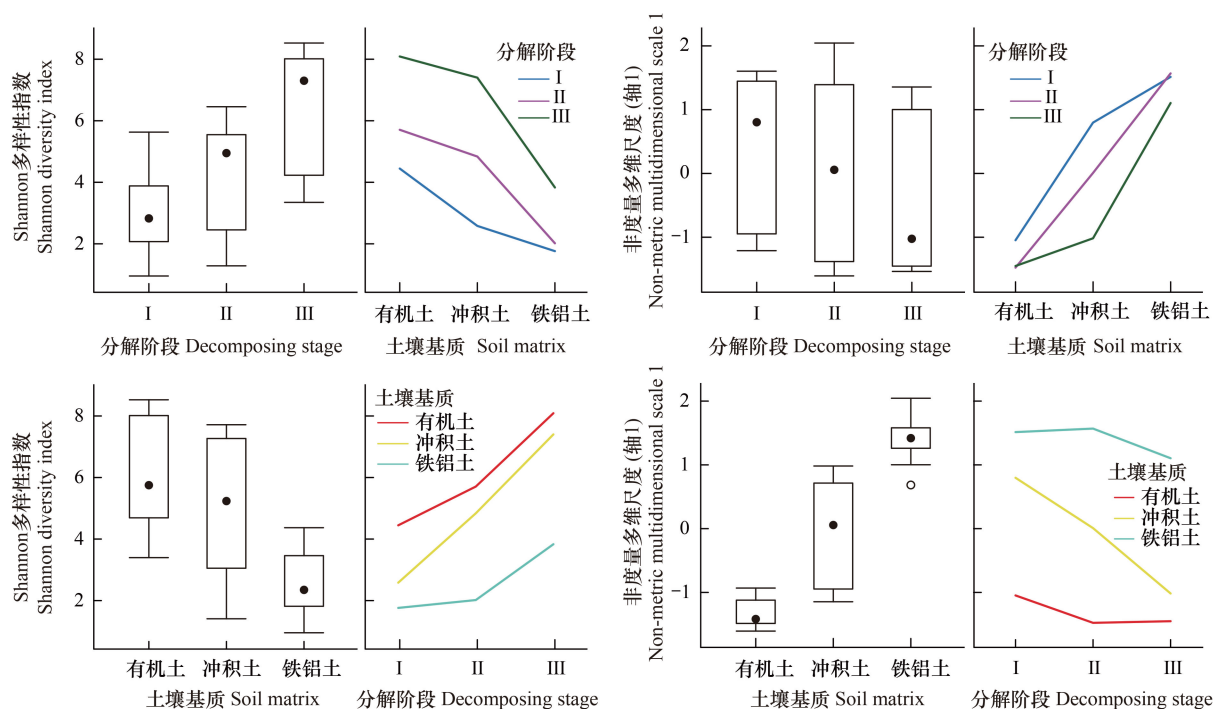


图7 不同土壤基质和分解阶段下叶凋落物际细菌群落的双因素方差分析

Fig.7 Two-way ANOVA of leaf detritusphere bacterial communities under different soils and stages of decomposition

线图呈现了各因素的主效应,折线图则展示各因素之间的交互效应

中性模型结果(图9)表明,叶凋落物际细菌群落在有机土、铁铝土和冲积土基质中受随机性过程影响依次呈下降趋势:有机土($R^2=0.387$)、铁铝土($R^2=0.156$)、冲积土($R^2=0.075$),即在有机质含量较高的土壤中,叶凋落物际细菌群落构建更容易受到随机过程的影响。

3 讨论

探讨不同土壤立地条件下叶凋落物际微生物群落多样性、结构组成及其与凋落物分解速率之间的关系,对于揭示生态系统中凋落物养分循环机制至关重要。本研究发现,不同土壤基质下叶凋落物际细菌群落多样性与凋落物分解速率呈极显著的正相关关系($P<0.001$)。而凋落物在分解过程中所形成的叶凋落物际微生物群落主要来源于土壤微生物库^[35],表明土壤基质会通过土壤微生物群落影响叶凋落物际微生物群落组成进而调控凋落物分解速率。有机土基质中富含有机质,能为微生物生长提供丰富的底物^[36],导致其叶凋落物际微生物具有较高的多样性及网络复杂度(图3、表2),从而加快凋落物分解速率($k=8.294$)。经河流流水搬运并沉积在河床较平缓地带的土壤(冲积土)含有丰富的细菌群落^[37],在这种土壤基质下,叶凋落物际细菌群落也呈现出较高的多样性和网络复杂度(图3、表2),特别是在凋落物分解后期,其多样性显著增加($P<0.001$)。铁铝土基质下叶凋落物际细菌群落多样性和网络复杂度较其他两种土壤基质低,该土壤基质下的凋落物分解速率最慢(156天分解90%),这可能是铁铝土具有较高的酸度和低的养分含量,且本身离子交换能力较低^[38],导致该土壤中的微生物群落可能较其他两种土壤不同;例如革兰氏阳性菌对这种土壤环境的耐受力普遍较弱^[39],土壤中直接参与凋落物分解的微生物类型偏少。

土壤基质类型直接影响叶凋落物际细菌群落的优势种组成(图4、图5)。有机土和冲积土基质下,叶凋落物际的优势细菌门均为变形菌门,而铁铝土基质下的叶凋落物际则由放线菌门主导。这些优势菌门均属于快速生长的富营养菌/r策略菌^[40—41],它们通过利用易分解的碳源(糖类和蛋白质等),为自身提供能量和营养物质^[42—43]。在本研究中,随着叶凋落物分解的进行,叶凋落物际细菌群落的多样性显著增加($P<0.001$),

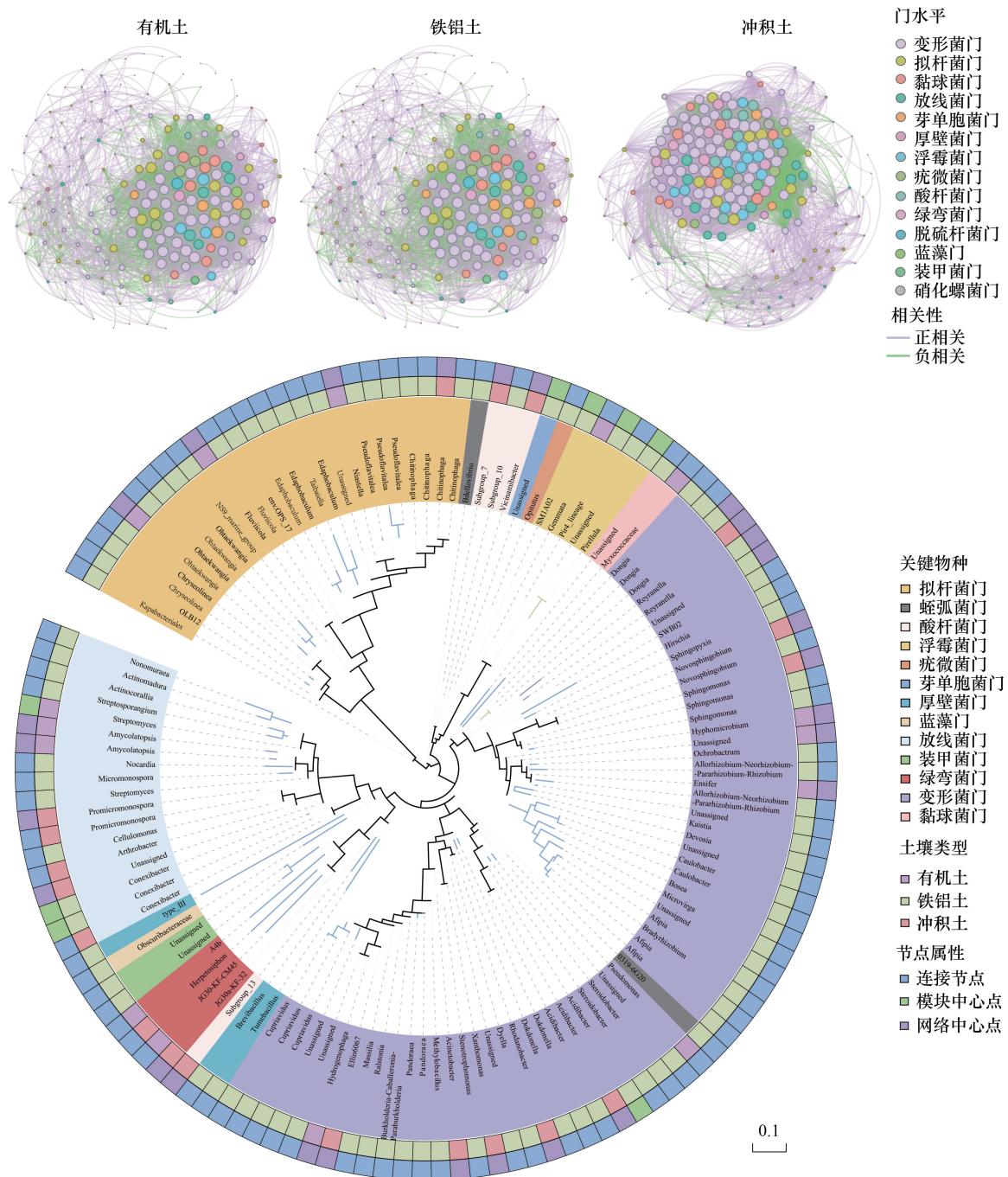


图8 不同土壤基质中叶凋落物际细菌群落的共现网络分析及关键类群

Fig.8 Co-occurrence network analysis and keystone species of leaf detritusphere bacterial communities across various soils

不同土壤基质下叶凋落物际细菌群落的共现网络分析展示了相对丰度排名为前 200 且 Spearman 相关系数阈值 ($r_{\text{threshold}}$) 为 0.6 ($P < 0.05$) 的物种;网络节点根据门水平分类着色;网络节点大小与每个 ASV 的度中心性成正比

同时,细菌群落的结构组成也经历了显著的动态变化。在凋落物分解初期,来自于土壤的细菌在凋落物上将迅速增长^[44],不同土壤基质下的叶凋落物际细菌群落主要表现为由少数优势菌主导,这与其他研究结果一致^[9, 28]。在凋落物分解后期,K 策略者(如绿弯菌门)的相对丰度在分解后期呈显著增加($P < 0.05$)。这可能是凋落物上的易分解物质(如氮磷等)随分解逐渐减少^[45],叶凋落物际细菌群落面临更难降解的有机物,如纤维素、半纤维素和木质素等^[46—49],而 K 策略者通常具有较强的适应能力,能够在资源较为稀缺的环境中生

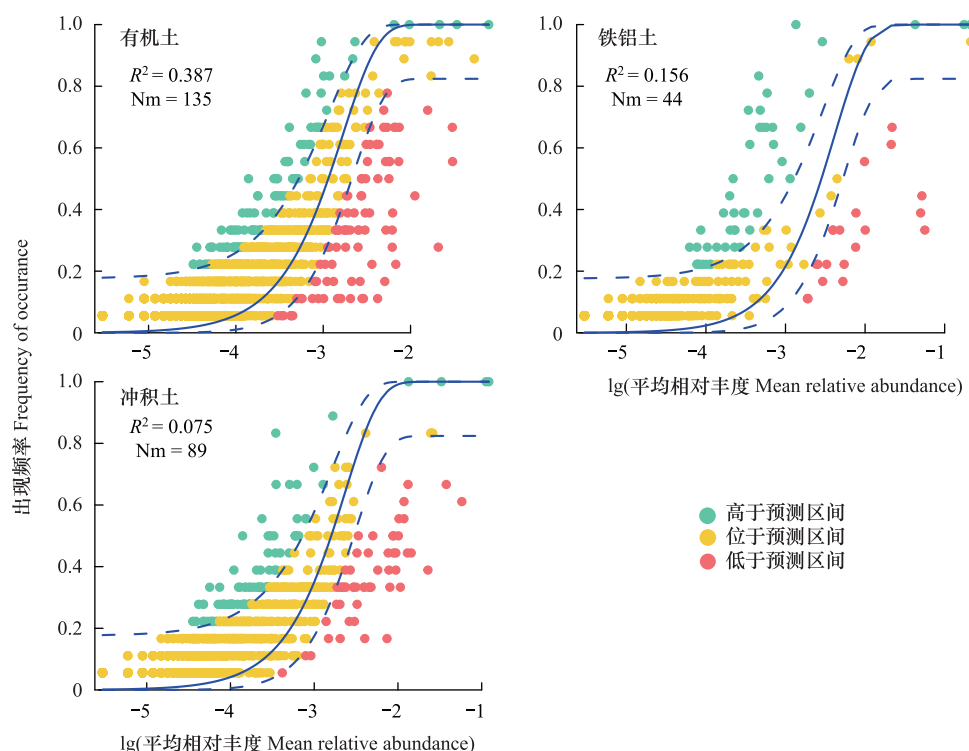


图9 不同土壤基质下叶凋落物际细菌群落的中性模型分析

Fig.9 Neutral model analysis of leaf detritusphere bacterial communities under different soils

图中蓝色实线表示中性群落模型的最适拟合值,蓝色虚线代表模型的95%置信区间(通过1000次bootstrap获得估计); R^2 表示模型的整体拟合优度,其值越高(越接近于1)表明细菌群落的构建受随机性过程的影响越大,受确定性过程的影响越小; Nm 是元群落规模(N)与迁移率(m)的乘积,用于量化群落之间扩散的估计

存,并且它们可能具备分解复杂有机物的酶系统^[50–51],其产生的胞外酶能将大分子有机物分解成可溶性的小分子(有机酸和氨基酸等),从而为细菌群落提供能量^[52]。这些变化表明,随着凋落物分解,叶凋落物际细菌群落的演替与资源可用性的变化密切相关。

生态学过程是由确定性过程(环境过滤和各种生物相互作用)和随机过程(包括环境随机波动和生物随机漂变)相互作用的结果^[53]。有研究发现在养分(如有机质含量、磷含量)较高的土壤中,土壤细菌群落的随机化程度更高,而在养分较低的土壤中,土壤细菌群落则更多受到确定性过程的影响^[54–55]。本研究中,有机土、铁铝土和冲积土基质中的叶凋落物际细菌群落受到随机性过程的影响依次降低(图9),这表明土壤基质的特性(如有机质含量、矿物成分等)也可能影响叶凋落物际细菌群落的生态学过程。在全球尺度上,气候条件和土壤类型的差异将显著影响土壤立地条件,进而在植物叶凋落物分解过程中影响叶凋落物际微生物群落,并调控凋落物分解过程;如增温会提高与碳分解相关的土壤微生物丰度^[56],并通过影响叶凋落物际微生物组成以促进凋落物分解^[57]。局域尺度上的非生物环境因素(土壤pH和土壤湿度等)也将对微生物群落的结构和多样性产生重要影响^[58];例如干旱会降低叶凋落物际微生物群落多样性,从而减缓凋落物分解速率^[59]。进一步探究这些环境因素如何作用于叶凋落物际微生物群落,以及它们如何促进/减缓凋落物分解,对于理解叶凋落物际微生物在养分循环和碳储存中的作用至关重要。

4 结论

本文探究了叶凋落物际细菌群落在不同土壤基质(有机土、铁铝土、冲积土)和不同分解阶段(30%、60%、90%)下的多样性及结构组成特征,以及这些变化对凋落物分解的影响。结果发现,喜旱莲子草叶凋落物的分

解速率在不同土壤基质下具有明显差异(分解速率:有机土>冲积土>铁铝土)。随着分解的进行,叶凋落物际细菌群落多样性在不同分解阶段中依次增加,并且群落多样性越高,凋落物分解速率越快;这表明土壤基质通过调控叶凋落物际微生物群落多样性影响凋落物分解。此外,特定的叶凋落物际细菌(变形菌门和放线菌门)主导了凋落物的分解过程,并且以绿弯菌门为代表的寡营养菌在分解后期显著增加,这些发现将有助于通过调控叶凋落物际微生物群落来促进叶凋落物分解,从而提高土壤养分利用效率。未来研究应重点关注叶凋落物际微生物的功能、生态位特征及其相互作用,并将研究范围从实验室扩展到自然环境,进一步揭示它们在促进生态系统养分循环过程中的关键作用。

参考文献(References):

- [1] Li H L, Yang Y, Crabbe M J C, Chen H K. The characteristics of dissolved organic matter and soil microbial communities in the soils of *Larix principis-rupprechtii* Mayr. plantations in the Qinling Mountains, China. *Sustainability*, 2022, 14(19): 11968.
- [2] Prescott C E, Vesterdal L. Decomposition and transformations along the continuum from litter to soil organic matter in forest soils. *Forest Ecology and Management*, 2021, 498: 119522.
- [3] 王进. 土壤基质与凋落物分解互作效应的研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2014.
- [4] Giweta M. Role of litter production and its decomposition, and factors affecting the processes in a tropical forest ecosystem: a review. *Journal of Ecology and Environment*, 2020, 44(1): 11.
- [5] Angst G, Pokorn J, Mueller C W, Prater I, Preusser S, Kandeler E, Meador T, Straková P, Hájek T, Van Buiten G. Soil texture affects the coupling of litter decomposition and soil organic matter formation. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 159: 108302.
- [6] Xu M P, Lu X Q, Xu Y D, Zhong Z K, Zhang W, Ren C J, Han X H, Yang G H, Feng Y Z. Dynamics of bacterial community in litter and soil along a chronosequence of *Robinia pseudoacacia* plantations. *The Science of the Total Environment*, 2020, 703: 135613.
- [7] Purahong W, Wubet T, Lentendu G, Schlöter M, Pecyna M J, Kapturska D, Hofrichter M, Krüger D, Buscot F. Life in leaf litter: novel insights into community dynamics of bacteria and fungi during litter decomposition. *Molecular Ecology*, 2016, 25(16): 4059-4074.
- [8] Ingwersen J, Poll C, Streck T, Kandeler E. Micro-scale modelling of carbon turnover driven by microbial succession at a biogeochemical interface. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(4): 864-878.
- [9] Zheng H P, Yang T J, Bao Y Z, He P P, Yang K M, Mei X L, Wei Z, Xu Y C, Shen Q R, Banerjee S. Network analysis and subsequent culturing reveal keystone taxa involved in microbial litter decomposition dynamics. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 157: 108230.
- [10] Ritter C D, Zizka A, Roger F, Tuomisto H, Barnes C, Nilsson R H, Antonelli A. High-throughput metabarcoding reveals the effect of physicochemical soil properties on soil and litter biodiversity and community turnover across *Amazonia*. *PeerJ*, 2018, 6: e5661.
- [11] Zhang H X, Huang Y M, An S S, Zeng Q C, Wang B R, Bai X J, Huang Q. Decay stages and meteorological factors affect microbial community during leaf litter *in situ* decomposition. *Soil Ecology Letters*, 2023, 5(3): 220160.
- [12] Qi L L, Yuan J, Zhang W J, Liu H Y, Li Z P, Bol R, Zhang S X. Metagenomics reveals the underestimated role of bacteria in the decomposition of downed logs in forest ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, 187: 109185.
- [13] 杨阳, 王宝荣, 窦艳星, 薛志娟, 孙慧, 王云强, 梁超, 安韶山. 植物源和微生物源土壤有机碳转化与稳定研究进展. *应用生态学报*, 2024, 35(1): 111-123.
- [14] Tláškal V, Voříšková J, Baldrian P. Bacterial succession on decomposing leaf litter exhibits a specific occurrence pattern of cellulolytic taxa and potential decomposers of fungal mycelia. *FEMS Microbiology Ecology*, 2016, 92(11): fiw177.
- [15] Zhao B Y, Xing P, Wu Q L. Interactions between bacteria and fungi in macrophyte leaf litter decomposition. *Environmental Microbiology*, 2021, 23(2): 1130-1144.
- [16] 董学德, 高鹏, 李腾, 张佳辰, 董金伟, 许景伟, 陶兴建. 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.
- [17] Bonanomi G, De Filippis F, Cesarano G, La Stora A, Zotti M, Mazzoleni S, Incerti G. Linking bacterial and eukaryotic microbiota to litter chemistry: combining next generation sequencing with ¹³C CPMAS NMR spectroscopy. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 129: 110-121.
- [18] Kimeklis A K, Gladkov G V, Orlova O V, Afonin A M, Gribchenko E S, Aksenova T S, Kichko A A, Pinaev A G, Andronov E E. The succession of the cellulolytic microbial community from the soil during oat straw decomposition. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(7): 6342.
- [19] Maillard F, Colin Y, Viotti C, Buée M, Brunner I, Brabcová V, Kohout P, Baldrian P, Kennedy P G. A cryptically diverse microbial community drives organic matter decomposition in forests. *Applied Soil Ecology*, 2024, 193: 105148.

- [20] 韩翠敏, 奚道国, 郭文兵, 白冰, 李燕萍, 胡安安, 游文华. 异质性资源条件下克隆整合对两种生态型喜旱莲子草的影响. 植物学研究, 2020, 9(4): 354-361.
- [21] 余国梁, 李政, 李健, 管桂萍, 杨华. 喜旱莲子草生物防治研究进展. 湖南生态科学学报, 2020, 7(4): 62-67.
- [22] Yang C D, Yang X L, Zhang X, Zhou C Y, Zhang F, Wang X E, Wang Q F. Anatomical structures of alligator weed (*Alternanthera philoxeroides*) suggest it is well adapted to the aquatic-terrestrial transition zone. *Flora*, 2019, 253: 27-34.
- [23] Hu X, Arif M, Ding D D, Li J J, He X R, Li C X. Invasive plants and species richness impact litter decomposition in riparian zones. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 955656.
- [24] 王坤, 杨继, 陈家宽. 不同土壤水分和养分条件下喜旱莲子草与同属种生长状况的比较研究. 生物多样性, 2010, 18(6): 615-621.
- [25] 高建明, 张世清, 陈河龙, 刘巧莲, 易克贤. 喜旱莲子草的利用现状及展望. 热带生物学报, 2014, 5(4): 405-408.
- [26] 苏晓华, 张冰玉, 丁昌俊, 褚延广. 一种同时去除植物组织培养时外植体表面和内生菌的方法. 中国, CN106171997B. 2018-11-06
- [27] Zhang X X, Wang L J, Zhou W X, Hu W, Hu J W, Hu M. Changes in litter traits induced by vegetation restoration accelerate litter decomposition in *Robinia pseudoacacia* plantations. *Land Degradation & Development*, 2022, 33(1): 179-192.
- [28] Gołębiewski M, Tarasek A, Sikora M, Deja-Sikora E, Tretyn A, Niklińska M. Rapid microbial community changes during initial stages of pine litter decomposition. *Microbial Ecology*, 2019, 77(1): 56-75.
- [29] Callahan B J, McMurdie P J, Rosen M J, Han A W, Johnson A J A, Holmes S P. DADA2: high-resolution sample inference from Illumina amplicon data. *Nature Methods*, 2016, 13: 581-583.
- [30] Yilmaz P, Parfrey L W, Yarza P, Gerken J, Priesse E, Quast C, Schweer T, Peplies J, Ludwig W, Glöckner F O. The SILVA and “all-species living tree project (LTP)” taxonomic frameworks. *Nucleic Acids Research*, 2014, 42(Database issue): D643-D648.
- [31] Hamilton N E, Ferry M. ggtern: ternary diagrams using ggplot2. *Journal of Statistical Software*, 2018, 87(Code Snippet 3): 1-17
- [32] Olson J S. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 1963, 44(2): 322-331.
- [33] Kembel S W, Cowan P D, Helmus M R, Cornwell W K, Morlon H, Ackerly D D, Blomberg S P, Webb C O. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 2010, 26(11): 1463-1464.
- [34] Wen T, Xie P H, Yang S D, Niu G Q, Liu X Y, Ding Z X, Xue C, Liu Y X, Shen Q R, Yuan J. ggClusterNet: an R package for microbiome network analysis and modularity-based multiple network layouts. *iMeta*, 2022, 1(3): e32.
- [35] Daebeler A, Petrová E, Kinz E, Grausenburger S, Berthold H, Sandén T, Angel R. Pairing litter decomposition with microbial community structures using the Tea Bag Index (TBI). *Soil*, 2022, 8(1): 163-176.
- [36] Angst G, Mueller K E, Nierop K G J, Simpson M J. Plant- or microbial-derived? A review on the molecular composition of stabilized soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 156: 108189.
- [37] Wu Y Y, Zhou S B, Li Y, Niu L H, Wang L Q. Climate and local environment co-mediate the taxonomic and functional diversity of bacteria and Archaea in the Qinghai-Tibet Plateau Rivers. *The Science of the Total Environment*, 2024, 912: 168968.
- [38] Bruand A. Social insects behind the microgranular structure of Ferralsols: Consequences for their physical fertility when cultivated. *Pedosphere*, 2023, 33: 10.1016/j.pedsph.2023.1012.1011.
- [39] 黄荣珍, 王金平, 朱丽琴, 黄国敏, 申思佳, 李燕燕, 万鸿宇, 吴昊泽. 杉木人工林土壤微团聚体中铁铝氧化物与微生物的分布及其关系. 水土保持通报, 2022, 42(1): 1-9.
- [40] Wang C Y, Wang S, Wu B D, Wei M, Rong X S, Li Y, Du D L. Ecological restoration treatments enhanced plant and soil microbial diversity in the degraded alpine steppe in Northern Tibet. *Land Degradation & Development*, 2021, 32(2): 723-737.
- [41] Zhang W, Liu W C, Xu M P, Deng J, Han X H, Yang G H, Feng Y Z, Ren G X. Response of forest growth to C: N: P stoichiometry in plants and soils during *Robinia pseudoacacia* afforestation on the Loess Plateau, China. *Geoderma*, 2019, 337: 280-289.
- [42] Zeng Q C, Liu Y, Zhang H X, An S S. Fast bacterial succession associated with the decomposition of *Quercus wutaishanica* litter on the Loess Plateau. *Biogeochemistry*, 2019, 144(2): 119-131.
- [43] Kroeger M E, Rae DeVan M, Thompson J, Johansen R, Gallegos-Graves L V, Lopez D, Runde A, Yoshida T, Munsky B, Sevanto S, Albright M B N, Dunbar J. Microbial community composition controls carbon flux across litter types in early phase of litter decomposition. *Environmental Microbiology*, 2021, 23(11): 6676-6693.
- [44] Wei X Y, Wu F Z, Heděnc P, Yue K, Peng Y, Yang J, Zhang X Y, Ni X Y. Changes in soil faunal density and microbial community under altered litter input in forests and grasslands. *Fundamental Research*, 2022, 2(6): 954-963.
- [45] 秦立厚, 刘琪璟, 孙震, 徐振招, 斯庆毕力格. 长白山阔叶红松林主要树种凋落叶分解速率及其与叶性状的关系. 生态学报, 2022, 42(14): 5894-5905.
- [46] 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: 25279.

- [47] Merino C, Kuzyakov Y, Godoy K, Jofré I, Nújara F, Matus F. Iron-reducing bacteria decompose lignin by electron transfer from soil organic matter. *The Science of the Total Environment*, 2021, 761: 143194.
- [48] 李勋, 崔宁洁, 张艳, 覃宇, 张健. 马尾松与乡土阔叶树种凋落叶纤维素、总酚以及缩合单宁降解的混合效应. *生态环境学报*, 2022, 31(9): 1813-1822.
- [49] He M, Zhao R D, Tian Q X, Huang L, Wang X G, Liu F. Predominant effects of litter chemistry on lignin degradation in the early stage of leaf litter decomposition. *Plant and Soil*, 2019, 442(1): 453-469.
- [50] Yang Y, Dou Y X, Wang B R, Xue Z J, Wang Y Q, An S S, Chang S X. Deciphering factors driving soil microbial life-history strategies in restored grasslands. *iMeta*, 2023, 2(1): e66.
- [51] Li H, Yang S, Semenov M V, Yao F, Ye J, Bu R C, Ma R A, Lin J J, Kurganova I, Wang X G, Deng Y, Kravchenko I, Jiang Y, Kuzyakov Y. Temperature sensitivity of SOM decomposition is linked with a K-selected microbial community. *Global Change Biology*, 2021, 27(12): 2763-2779.
- [52] 刘静聪, 方金玉, 朱军莉. 细菌生物被膜基质的研究进展. *微生物学报*, 2022, 62(1): 47-56.
- [53] 牛克昌, 储诚进, 王志恒. 动态生态位: 构建群落生态学理论的新框架. *中国科学: 生命科学*, 2022, 52(3): 403-417.
- [54] Feng Y Z, Guo Z Y, Zhong L H, Zhao F, Zhang J B, Lin X G. Balanced fertilization decreases environmental filtering on soil bacterial community assemblage in North China. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 2376.
- [55] Feng Y Z, Chen R R, Stegen J C, Guo Z Y, Zhang J W, Li Z P, Lin X G. Two key features influencing community assembly processes at regional scale: initial state and degree of change in environmental conditions. *Molecular Ecology*, 2018, 27(24): 5238-5251.
- [56] Feng J J, Wang C, Lei J S, Yang Y F, Yan Q Y, Zhou X S, Tao X Y, Ning D L, Yuan M M, Qin Y J, Shi Z J, Guo X, He Z L, Van Nostrand J D, Wu L Y, Bracho-Garillo R G, Penton C R, Cole J R, Konstantinidis K T, Luo Y Q, Schuur E A G, Tiedje J M, Zhou J Z. Warming-induced permafrost thaw exacerbates tundra soil carbon decomposition mediated by microbial community. *Microbiome*, 2020, 8(1): 3.
- [57] 闫鹏飞, 展鹏飞, 肖德荣, 王隼, 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.
- [58] Philippot L, Chenu C, Kappler A, Rillig M C, Fierer N. The interplay between microbial communities and soil properties. *Nature Reviews Microbiology*, 2024, 22: 226-239.
- [59] Matulich K L, Weihe C, Allison S D, Amend A S, Berlemont R, Goulden M L, Kimball S, Martiny A C, Martiny J B H. Temporal variation overshadows the response of leaf litter microbial communities to simulated global change. *The ISME Journal*, 2015, 9(11): 2477-2489.