

顾国海,李梦莎. 滨海不同湿地类型土壤微生物功能多样性[J]. 江苏农业科学,2018,46(24):355-358.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2018.24.091

滨海不同湿地类型土壤微生物功能多样性

顾国海¹, 李梦莎²

(1. 苏州农业职业技术学院, 江苏苏州 215008; 2. 黑龙江省科学院自然与生态研究所, 黑龙江哈尔滨 150040)

摘要:为全面了解滨海不同类型湿地土壤微生物群落多样性的变化特征,由陆地向海洋,分别选取滨海芦苇湿地、碱蓬滩湿地、互花米草湿地这3个不同类型湿地为研究对象,采用 Biolog-ECO 微平板法,分析土壤微生物功能多样性在不同类型湿地的变化规律和特点。结果表明,从 Shannon 指数来看,芦苇湿地与碱蓬湿地的差异显著,而与互花米草湿地差异不显著。3种湿地的平均颜色变化率(AWCD)均随培养时间延长而增加。其中,芦苇湿地土壤微生物代谢活性最强,碱蓬湿地次之,互花米草湿地最弱;Shannon 和 McIntosh 多样性指数变化也呈现出与 AWCD 一致的规律,说明随着湿地从陆地到海洋的演替,土壤微生物活性及多样性呈现下降趋势。土壤微生物对六大类碳源利用强度存在差异,各湿地间土壤微生物对碳水化合物类碳源利用率最高,为优势碳源;主成分分析表明,不同湿地类型的土壤微生物在碳源利用上有明显的空间分异。土壤微生物功能多样性在不同湿地类型间的差异主要体现在对碳水化合物类、氨基酸类和酚酸类碳源的利用上,其中碳水化合物类尤为突出。总体而言,湿地植被组成与土壤养分的变化是影响滨海湿地土壤微生物组成和功能活性的重要因素。

关键词:滨海湿地; Biolog-ECO 微平板法; 土壤微生物; 功能多样性; 湿地类型

中图分类号: S154.3 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2018)24-0355-04

土壤微生物是生态系统中的重要组成部分之一^[1],是土壤元素循环与转化的主要动力之一^[2-3],在生态系统功能以及全球生态系统地球化学循环中发挥着重要的作用^[4-5]。土壤微生物群落多样性反映了土壤微生物群落组成和结构的变化^[6],而通过对土壤微生物群落组成和结构变化进行分析,能够为解决生态系统功能的变化,制定保护和合理利用湿地资源的措施提供理论基础^[7-9]。因此,研究土壤微生物群落结构及其功能多样性,对评价土壤质量、生态系统功能和土壤元素循环具有重要意义^[10-11]。

滨海湿地是我国重要的湿地之一,具有显著的区域特性。本试验选择3个典型的湿地类型-芦苇湿地、碱蓬湿地、互花米草湿地分别设立样地,采集表层0~20 cm的土壤,采用 Biolog-ECO 微平板检测法分析土壤微生物群落功能多样性的变化规律,探讨其差异的形成机制,以期全面了解和评价滨海湿地土壤微生物的分布特点。研究结果将为进一步阐明滨海不同类型湿地土壤微生物分布特征提供理论基础,为滨海湿地生态系统保护与管理提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本试验样地位于江苏省盐城国家级自然保护区内。总面积约为247 260 hm²,其中核心区面积22 596 hm²,缓冲区面

积56 742 hm²,试验区面积167 922 hm²。保护区位于江苏省盐城市境内,范围在119°53'45"~121°18'12"E,32°48'47"~34°29'28"N之间。保护区地处暖温带与北亚热带过渡地带,主要受海洋与大陆性气候影响,年平均气温为13.7~14.6℃,年平均降水量1 000 mm,雨量集中在夏季,冬天多干旱。夏季(3月至8月份)凉爽,冬季(9月至次年2月)温暖。

1.2 试验设计

在实验站内选择3个20 m×20 m代表样地,分别为芦苇湿地(LW)、碱蓬湿地(JP)以及互花米草湿地(MC)。于2014年8月采集土壤样品,用直径为4 cm的土钻按混合采样法采集0~20 cm土层,每个土样由5个采集点的土壤混合,混匀后用四分法取适量于封口袋中,用冰盒带回实验室。采集的土样一部分保存在4℃条件下,用于分析土壤微生物群落功能多样性;另一部分风干、磨细,过100目筛用于测定土壤理化性质(表1)。

1.3 试验方法

本试验采用 Biolog-ECO 微平板法对不同类型滨海湿地土壤微生物功能多样性进行分析。具体方法参照 Classen 等的方法^[11]。首先土壤样品在25℃活化24 h,称取约10 g烘干土的新鲜土样加入内有90 mL灭菌生理盐水的三角瓶中,加无菌棉花塞后,将三角瓶在旋涡振荡器上震荡1 min,然后置于冰水浴中1 min,反复3次。静置2 min后按逐步稀释法,依次稀释为10⁻²和10⁻³的土壤悬浮液。用八通道移液器向 ECO 板每孔中加入10⁻³的土壤悬浮液,接种量为150 μL,将接种好的微孔板放在(25±1)℃下连续培养13 d,每隔24 h用酶标仪测定590 nm处的吸光度。

土壤 pH 值测定时水土比为2.5 mL:1 g;土壤含水率采用烘干法测定;土壤有机碳利用碳氮分析仪测定(耶拿-2100S,德国耶拿分析仪器股份公司);土壤中全氮采用半微

收稿日期:2016-10-11

基金项目:黑龙江省科学院青年创新基金(编号:ZRS201501)。

作者简介:顾国海(1978—),男,江苏盐城人,硕士,农艺师,主要从事植物繁育生态研究。Tel:(0512)66098567;E-mail:guguohai123@yeah.net。

通信作者:李梦莎,硕士,助理研究员,主要从事植物生理生态学研究。Tel:(0451)86050152;E-mail:lms19861004@163.com。

表 1 不同湿地类型下的土壤理化性质

样地类型	pH 值	有机碳含量 (g/kg)	全氮含量 (g/kg)	铵态氮含量 (mg/kg)	硝态氮含量 (mg/kg)	土壤含水量 (%)
LW	5.71 ± 0.02b	48.51 ± 0.10c	2.43 ± 0.01c	21.27 ± 0.16b	5.23 ± 0.03b	73 ± 0.11a
JP	5.54 ± 0.01c	44.23 ± 0.14b	2.62 ± 0.01b	19.31 ± 0.36c	4.83 ± 0.05c	84 ± 0.05a
MC	5.43 ± 0.01a	43.42 ± 0.12a	2.37 ± 0.02a	18.27 ± 0.52a	4.65 ± 0.02a	98 ± 0.07c

注:同列数据后不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$)。LW、JP、MC 分别代表芦苇湿地、碱蓬湿地、互花米草湿地。表 2 同。

量凯氏定氮法测定;硝态氮采用酚二磺酸比色法测定;铵态氮采用氯化钾浸提-靛酚蓝比色法测定。

1.4 数据处理

微生物代谢强度采用平均颜色变化率(average well color development,简称 AWCD)来描述,是利用单一碳源能力的重要指标。采用 Biolog 微平板培养 168 h 的数据进行数据统计,此时即使生长较慢的微生物也已参与碳源的代谢过程,因此能较全面地反映微生物群落的信息。采用 Shannon 多样性指数、Simpson 多样性指数和 McIntosh 多样性指数来表征土壤微生物群落代谢功能多样性。

平均颜色变化率^[12-14]: $AWCD = \sum (C_i - R)/31$;

Shannon 多样性指数^[15-16]: $H = P_i \ln P_i$;

Simpson 多样性指数^[16]: $D = 1 - \sum (P_i)^2$;

McIntosh 多样性指数^[17]: $U = \sqrt{\sum n_i^2}$ 。

式中: C_i 为第 i 个碳源孔吸光度; R 为对照孔吸光度,若 $C_i - R \leq 0$,计为 0; n_i 是第 i 孔的相对吸光度; P_i 为 n_i 与整个平板相对吸光度总和的比率。

采用 SPSS 19.0 软件进行主成分分析(PCA)和单因素方差分析(one-way ANOVA),用 S-N-K 法进行差异显著性检验,显著性水平设为 $\alpha = 0.05$;绘图采用 Sigmaplot 12.5 软件。

2 结果与分析

2.1 土壤微生物对碳源利用的动力学特征

从图 1 可以看出,培养期间 AWCD 随着培养时间的延长而升高,其中,24~168 h 期间 AWCD 值快速增加,说明微生物不断适应 ECO 板各孔的环境,处于对数生长期,大量碳源被利用,此时微生物代谢活性旺盛;随着培养时间的进一步延长,168 h 以后土壤微生物缓慢步入稳定期。比较不同湿地类型土壤微生物群落 AWCD 发现,芦苇湿地 > 碱蓬湿地 > 互花米草湿地,说明随着陆-海湿地类型的改变土壤微生物碳代谢活性逐渐降低。

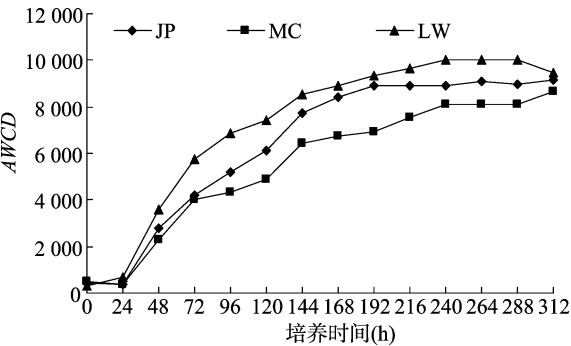


图 1 不同类型湿地土壤微生物平均颜色变化率

2.2 土壤微生物群落多样性指数分析

土壤微生物群落对不同碳源的利用情况可以用多样性指

数表示。表 2 中显示了土壤微生物在培养 168 h 时的 Shannon、Simpson 和 McIntosh 多样性指数,可在数量特征上相对反映土壤微生物群落物种组成和个体数量分布的情况。结果显示,在 3 个类型的湿地中,随着由陆-海湿地类型的转变,土壤微生物 Shannon 多样性指数和 McIntosh 多样性指数均表现为下降趋势。其中,芦苇湿地的土壤微生物 Shannon 指数和 McIntosh 指数均最高,碱蓬湿地次之,互花米草湿地最低,从 Shannon 指数来看,芦苇湿地仅与碱蓬湿地差异显著,而与互花米草湿地差异不显著;从 McIntosh 指数来看,芦苇湿地仅与互花米草湿地差异显著,与碱蓬湿地差异不显著。而不同类型湿地的 Simpson 指数间差异不显著。

表 2 土壤微生物群落多样性指数

类型	Shannon 多样性指	Simpson 多样性指数	McIntosh 多样性指数
LW	3.06 ± 0.04a	0.96 ± 0.00a	60.53 ± 2.94b
JP	3.01 ± 0.07b	0.95 ± 0.00a	58.23 ± 4.66ab
MC	2.89 ± 0.04ab	0.95 ± 0.00a	54.24 ± 3.57a

2.3 土壤微生物群落对不同类型碳源的利用强度

Biolog-ECO 板中含有 31 种碳源,包括碳水化合物类(10 种)、氨基酸类(6 种)、羧酸类(7 种)、多聚物(4 种)、酚酸类(2 种)和胺类(2 种)。由图 2 可知,不同类型湿地土壤微生物群落对不同类型碳源的利用强度明显不同,植被类型是影响不同碳源利用强度的重要因素。随着湿地植被类型的变化,滨海湿地对不同类型碳源的利用强度呈现出不同的趋势。其中,芦苇湿地对于碳水化合物类、氨基酸类、多聚物的利用率最大;碱蓬湿地对碳水类利用率最大;互花米草湿地对多聚物类利用强度最大。整体来看,土壤微生物对碳水化合物类利用最多,其次是氨基酸类和多聚物,对羧酸类、酚酸类、胺类的利用则相对较少,可见滨海湿地土壤微生物比较偏好的碳源类型为碳水化合物类、氨基酸类和多聚物。

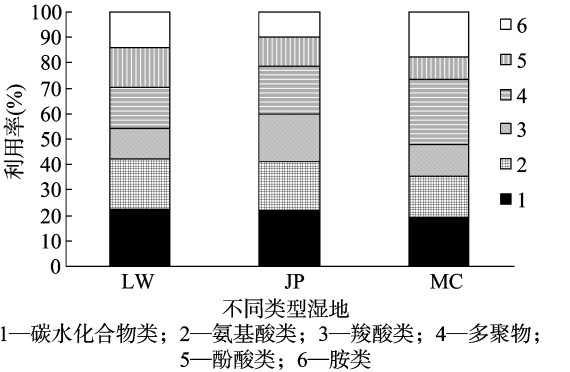


图 2 不同类型湿地土壤微生物群落对不同碳源的利用强度

2.4 不同类型湿地土壤微生物群落功能主成分分析

对培养 168 h 的 AWCD 值进行微生物群落功能主成分分

析(principal component analysis,简称 PCA),其中第一主成分(PC₁)和第二主成分(PC₂)的方差贡献率分别为 82.18% 和 10.82%,累积方差贡献率为 93.00%,说明 PC₁ 和 PC₂ 是微生物群落碳源利用变异的主要来源,可以解释变异的绝大部分信息。从图 3 可以看出,不同类型湿地土壤微生物群落在碳源利用上有明显的空间分异,而且在 PC₁ 和 PC₂ 上的得分系数均有明显差异,可见土壤微生物群落碳代谢特征受到不同湿地类型的明显影响。在 PC₂ 轴上,各样地土壤微生物碳源利用的主成分分析得分排序为互花米草湿地>碱蓬湿地>芦苇湿地,与 AWCD 值和多样性指数的分析结果一致,总体呈现随不同湿地类型的改变碳源利用活性呈现下降的趋势。不同类型湿地土壤微生物群落明显分为 3 簇。

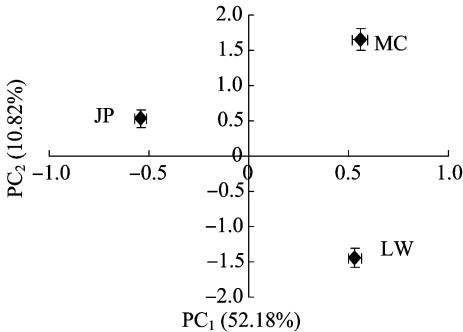


图3 不同类型湿地土壤微生物群落功能主成分分析

按照相关性系数绝对值大于 0.85 的标准对 PC₁ 和 PC₂ 进行分析,从表 3 可以看出,与 PC₁ 具有较高相关性的碳源有 13 种,其中碳水化合物类 6 种、氨基酸类 1 种、羧酸类 3 种、多聚物 1 种、酚酸类 2 种;与 PC₂ 具有较高相关性的碳源有 6 种,包括碳水类 1 种、氨基酸类 2 种、羧酸类 2 种、胺类 1 种。综合 PC₁ 和 PC₂ 结果可知,不同类型湿地中对土壤微生物群落代谢功能起作用的主要碳源类型为碳水化合物类、氨基酸类和羧酸类,不同类型湿地的差异主要体现在对碳水化合物类、氨基酸类和羧酸类碳源的利用上,其中碳水化合物类最为突出。

2.5 土壤微生物代谢特性与土壤理化性质相关性分析

将土壤有机碳含量、全氮含量、硝态氮含量、铵态氮含量、含水率和 pH 值与土壤微生物群落多样性指数进行相关性分析。由表 4 可知,Shannon 多样性指数与 pH 值呈正相关关系,而与有机碳含量呈负相关关系;Simpson 多样性指数与有机碳含量呈负相关关系;McIntosh 多样性指数与全氮含量正相关;微生物的代谢活性(用 AWCD 表示)与 pH 值、有机碳含量和全氮含量正相关。

3 讨论

土壤微生物群落多样性是反映土壤肥力、土壤环境变化过程的重要指标之一,可以很好地揭示不同生态系统在微生物上的功能差异,在生态系统功能中具有重要的意义。在本研究中,随着培养时间的延长,AWCD 值逐渐上升,且随着芦苇湿地-碱蓬湿地-互花米草湿地的变化,AWCD 值呈现下降趋势,这与郑华等研究不同森林土壤微生物群落多样性变化的结果一致^[18]。说明土壤养分的差异是影响土壤微生物功能活性的主要因素之一。

Shannon 多样性指数、Simpson 多样性指数和 McIntosh 多

表 3 31 种碳源与 PC₁、PC₂ 的相关系数

类别	碳源类型	载荷值	
		PC ₁	PC ₂
碳水化合物类	β -甲基-D-葡萄糖苷	0.810	-0.342
	D-半乳糖酸- γ -内脂	0.800	-0.473
	D-木糖	0.978	0.059
	i-赤藓糖醇	-0.942	-0.305
	D-甘露醇	-0.863	0.269
	N-乙酰-D-葡萄糖胺	0.828	0.373
	D-纤维二糖	0.866	0.248
	α -D-葡萄糖-1-磷酸	-0.567	0.917
	α -D-乳糖	0.913	0.439
	D,L- α -磷酸甘油	-0.903	-0.329
氨基酸类	L-精氨酸	0.897	0.574
	L-天门冬酰胺	-0.798	0.598
	L-苯基丙氨酸	0.255	0.975
	L-丝氨酸	0.543	-0.847
	L-苏氨酸	-0.829	0.384
	甘氨酸-L-谷氨酸	0.101	0.984
羧酸类	丙酮酸甲酯	0.325	0.922
	D-半乳糖醛酸	-0.923	0.459
	γ -羟丁酸	-0.791	-0.641
	D-葡萄糖胺酸	-0.157	0.956
	衣康酸	0.879	0.354
	α -丁酮酸	0.912	0.423
	D-苹果酸	-0.532	0.823
多聚物类	吐温 40	-0.921	0.252
	吐温 80	0.832	0.515
	α -环式糊精	0.609	0.765
	肝糖	-0.678	0.745
酚酸类	2-羟基苯甲酸	-0.968	-0.125
	4-羟基苯甲酸	0.923	0.289
胺类	苯乙胺	-0.421	0.943
	腐胺	-0.781	0.652

表 4 土壤微生物多样性指数与理化性质的相关性

理化性质	Shannon 多样性指数	Simpson 多样性指数	McIntosh 多样性指数	AWCD
pH 值	0.793 *	-0.327	0.349	0.812 *
有机碳	-0.775 *	-0.721 *	0.261	0.863 *
全氮	-0.481	-0.014	0.893 *	0.754 *
铵态氮	-0.608	0.317	0.450	0.476
硝态氮	-0.533	-0.539	0.224	0.311
含水率	0.297	0.045	0.551	0.557

注: * 表示在 0.05 水平上相关性显著。

样性指数分别表征土壤中微生物群落的丰富度、优势度以及均匀度^[6]。在 3 个不同湿地类型中,芦苇湿地与碱蓬湿地 Shannon 多样性指数差异显著;芦苇湿地与互花米草湿地 McIntosh 多样性指数差异显著。这说明土壤理化性质影响了微生物的群落结构组成,这与很多研究的结果^[19-20]一致。也就是说,土壤理化性质对土壤微生物的活性以及结构都具有重要的影响。

土壤微生物群落对不同类型碳源的利用强度存在一定的差异,3 个不同湿地类型中,土壤微生物对碳水化合物类的利用率最高,为优势碳源,主要包括 β -甲基-D-葡萄糖苷、D-半乳糖酸- γ -内脂、D-木糖、N-乙酰-D-葡萄糖

胺、*D*-纤维二糖、 α -*D*-乳糖;3 个不同湿地类型微生物功能多样性的差异主要体现在对碳水化合物类、氨基酸类和羧酸类碳源的利用上,这与左平等的研究结论^[21],即不同生境条件下土壤微生物对碳源的利用率有所不同,不同湿地土壤微生物功能上的差别是由各微生物群落对碳源的总体利用率产生的差别^[21]。本研究发现,互花米草湿地胺类的利用效率也占到了 20% 以上,且对碳源的利用率具有很强的选择性,这说明在淹水环境中土壤微生物的多样性比较低,对碳源的利用具有选择性;而芦苇湿地和碱蓬湿地土壤微生物对碳源的利用率比较均衡。这说明土壤微生物所表现出的对碳源利用的不一致性是受到植物多样性和土壤性质的影响,受到多因素控制。

由土壤微生物对 31 种碳源的利用主成分分析得知,3 个不同湿地类型的土壤微生物对碳源的利用特征差异比较明显,这一点可能和样地的生境特征有一定的关系。随着湿地类型的变化,湿地的物种多样性发生了变化,因此作为主要输入碳源的凋落物的组成和含量发生了比较明显的变化,进而使土壤微生物代谢特征发生一定的改变,使其对碳源利用的种类和强度均发生变化。左平等指出,地上植物的多样性会通过凋落物的差异对土壤微生物功能代谢产生重要影响^[21-22]。此外,通过对土壤微生物的多样性指数和 *AWCD* 值进行主成分分析,3 个不同湿地类型明显出现分化,更有力地证明了湿地条件下物种多样性的组成会对土壤微生物的组成和功能活性产生重要的影响。

综上所述,不同类型湿地土壤微生物群落代谢特征具有较为明显的地带性差异。不同类型湿地由于其生境的差异,导致土壤理化以及植物群落组成发生了变化,这些是影响土壤微生物代谢活性的主要因素。由于 Biolog-Eco 微平板技术的局限性,仅采用此技术很难完整地反映不同滨海湿地土壤微生物群落功能多样性的变化规律。目前随着其他技术手段的快速发展,结合多种微生物学研究方法,如磷酸脂肪酸 (phospholipid fatty acid, 简称 PLFA) 谱图分析法和分子生物学技术 (如宏基因组技术),将完整了解盐城滨海湿地微生物群落结构和功能等信息提供很好的方法。

参考文献:

- [1] Wang S, Fu B J, Gao G Y, et al. Responses of soil moisture in different land cover types to rainfall events in a revegetation catchment area of the Loess Plateau, China[J]. *Catena*, 2013, 101(3): 122-128.
- [2] Nurulita Y, Adetutu E M, Kadali K K, et al. The assessment of the impact of oil palm and rubber plantations on the biotic and abiotic properties of tropical peat swamp soil in Indonesia[J]. *International Journal of Agricultural Sustainability*, 2015, 13(2): 150-166.
- [3] Papanikolaou N, Britton A J, Helliwell R C, et al. Nitrogen deposition, vegetation burning and climate warming act independently on microbial community structure and enzyme activity associated with decomposing litter in low-alpine heath[J]. *Global Change Biology*, 2010, 16(11): 3120-3132.
- [4] Li J J, Zhou X M, Yan J X, et al. Effects of regenerating vegetation on soil enzyme activity and microbial structure in reclaimed soils on a surface coal mine site[J]. *Applied Soil Ecology*, 2015(87): 56-62.
- [5] 于树,汪景宽,李双昇. 应用 PLFA 方法分析长期不同施肥处理对玉米地土壤微生物群落结构的影响[J]. *生态学报*, 2008, 28(9): 4221-4227.
- [6] 王光华,刘俊杰,齐晓宁,等. Biolog 和 PCR-DGGE 技术解析施肥对德惠黑土细菌群落结构和功能的影响[J]. *生态学报*, 2008, 28(1): 220-226.
- [7] 张海涵,唐明,陈辉,等. 不同生态条件下油松 (*Pinus tabulaeformis*) 菌根根际土壤微生物群落[J]. *生态学报*, 2007, 27(12): 5463-5470.
- [8] 郝晓晖,胡荣桂,吴金水,等. 长期施肥对稻田土壤有机氮、微生物生物量及功能多样性的影响[J]. *应用生态学报*, 2010, 21(6): 1477-1484.
- [9] 范瑞英,杨小燕,王恩姮,等. 黑土区不同林龄落叶松人工林土壤微生物群落功能多样性的对比研究[J]. *北京林业大学学报*, 2013, 35(2): 63-68.
- [10] Dong D, Zhang D P, Liu W C, et al. Diversity analysis of bacterial community from permafrost soil of Mo-He in China[J]. *Indian Journal of Microbiology*, 2014, 54(1): 111-113.
- [11] Classen A T, Boyle S I, Haskins K E, et al. Community-level physiological profiles of bacteria and fungi: plate type and incubation temperature influences on contrasting soils[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2003, 44(3): 319-328.
- [12] Liao M, Xie X M, Peng Y, et al. Characteristics of soil microbial community functional and structure diversity with coverage of *Solidago canadensis* L[J]. *Journal of Central South University*, 2013(20): 749-756.
- [13] Jin Z, Ji F Y, Xu X, et al. Microbial and metabolic characterization of a denitrifying phosphorus-uptake/side stream phosphorus removal system for treating domestic sewage[J]. *Biodegradation*, 2014, 25(6): 777-786.
- [14] Velasco A G, Probanza A, Mañero F J G, et al. Effect of fire and retardant on soil microbial activity and functional diversity in a Mediterranean pasture[J]. *Geoderma*. 2009, 153(1): 186-193.
- [15] Kong W D, Zhu Y G, Fu B J, et al. Effect of long-term application of chemical fertilizers on microbial biomass and functional diversity of a black soil[J]. *Pedosphere*, 2008, 18(6): 801-808.
- [16] 林瑞余,戎红,周军建,等. 苗期化感水稻对根际土壤微生物群落及其功能多样性的影响[J]. *生态学报*, 2007, 27(9): 3644-3654.
- [17] Xie X M, Liao M, Ma A L, et al. Effects of contamination of single and combined cadmium and mercury on the soil microbial community structural diversity and functional diversity[J]. *Chinese Journal of Geochemistry*, 2011, 30(3): 366-374.
- [18] 郑华,陈法霖,欧阳志云,等. 不同森林土壤微生物群落对 Biolog-GN 板碳源的利用[J]. *环境科学*, 2007, 28(5): 1126-1130.
- [19] 郑智,刘琛,傅庆林,等. 盐分和水对滨海盐土微生物组成及多样性的影响[J]. *浙江农业学报*, 2015, 27(2): 240-248.
- [20] 余悦. 黄河三角洲原生演替中土壤微生物多样性及其与土壤理化性质关系[D]. 济南: 山东大学, 2012: 94-96.
- [21] 左平,欧志吉,姜启昊,等. 江苏盐城原生滨海湿地土壤中的微生物群落功能多样性分析[J]. *南京大学学报(自然科学版)*, 2014, 50(5): 715-722.
- [22] 陈志芳. 戴云山不同森林类型土壤微生物群落多样性特征的研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2014: 50-54.