

DOI: 10.5846/stxb202202270452

叶晓丹, 刘世荣, 栾军伟, 王晖, 王 一, 张宇, 马金豪. 树种丰富度和组成对南亚热带人工林土壤植物源碳保存及有机碳稳定性的影响. 生态学报, 2023, 43(12): 4974-4983.

Ye X D, Liu S R, Luan J W, Wang H, Wang Y, Zhang Y, Ma J H. Effects of tree species richness and composition on the conservation of plant-derived carbon and soil organic carbon stability in southern subtropical plantations. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(12): 4974-4983.

树种丰富度和组成对南亚热带人工林土壤植物源碳保存及有机碳稳定性的影响

叶晓丹^{1,2}, 刘世荣^{2,*}, 栾军伟¹, 王 晖², 王 一¹, 张 宇¹, 马金豪¹

1 国际竹藤中心竹藤资源与环境研究所, 国家林业和草原局/北京市共建竹藤科学与技术重点实验室, 北京 100102

2 国家林业和草原局森林生态与环境重点实验室, 中国林业科学院森林生态环境与自然保护研究所, 北京 100091

摘要:混交造林能显著提高森林生产力和土壤碳储量。然而,不同树种丰富度和组成如何影响土壤中植物源碳保存和有机碳稳定性仍不清楚。以南亚热带不同树种组配的人工林生态系统为研究对象,采用角质-叶源和木栓质-根源生物标志物研究树种丰富度和组成变化对土壤中叶和根源碳保存和降解的影响,并量化了它们对土壤有机碳稳定性的贡献。结果表明,树种丰富度增加,木栓质含量显著增加,但对角质含量无显著影响。相比之下,不同树种组成显著影响角质含量,但对木栓质含量无显著影响。土壤 pH 和含水量主要影响角质含量,而土壤全氮和真菌/细菌丰度显著影响木栓质含量。角质和木栓质的降解参数 $\omega\text{-C}_{16}/\Sigma\text{C}_{16}$ 和 $\omega\text{-C}_{18}/\Sigma\text{C}_{18}$ 与树种丰富度和树种组成均无关,主要受土壤 pH、铵态氮、碳氮比的显著影响。结构方程模型结果表明角质组分对土壤有机碳稳定性指标易氧化有机碳与总有机碳比值(EOC/SOC)具有直接正效应,而木栓质组分对 EOC/SOC 具有直接负效应。树种丰富度可以通过增加细根生物量和真菌/细菌丰度促进土壤中根源碳组分的保存,从而提高土壤有机碳稳定性。本研究结果为亚热带人工林选择合适树种组配来提高土壤碳固持功能提供了理论依据。

关键词:树种丰富度和组成;土壤有机碳;稳定性;角质;木栓质

Effects of tree species richness and composition on the conservation of plant-derived carbon and soil organic carbon stability in southern subtropical plantations

YE Xiaodan^{1,2}, LIU Shirong^{2,*}, LUAN Junwei¹, WANG Hui², WANG Yi¹, ZHANG Yu¹, MA Jinhao¹

1 Institute of Resources and Environment, International Centre for Bamboo and Rattan, Key Laboratory of National Forestry and Grassland Administration/Beijing for Bamboo & Rattan Science and Technology, Beijing 100102, China

2 Key Laboratory of Forest Ecology and Environment of National Forestry and Grassland Administration, Ecology and Conservation Institute, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

Abstract: Mixed-species afforestation can significantly enhance forest productivity and soil carbon stocks. However, the effects of tree species richness and composition on soil plant-derived carbon and soil organic carbon (SOC) stability are poorly understood. In this study, a manipulative experiment designed with a gradient of tree species diversity in southern subtropical China was conducted to investigate the effects of tree species richness and composition on the preservation and degradation of leaf- and root-derived carbon components in soils and quantify their contributions to SOC stability by using cutin-leaf derived and suberin-root derived biomarkers. The results showed that tree species richness significantly increased the suberin content, but had no effect on cutin content. By comparison, tree species composition significantly influenced the

基金项目:国家自然科学基金重点项目(31930078);“十四五”国家重点研发计划项目(2021YFD2200405)

收稿日期:2022-02-27; 网络出版日期:2023-02-10

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liusr@caf.ac.cn

cutin content, but had no effect on the suberin content. Soil pH and water content mainly affected the cutin content, while soil total nitrogen and fungal/bacterial abundance ratio significantly affected the suberin content. The degradation parameters $\omega\text{-C}_{16}/\sum\text{C}_{16}$ and $\omega\text{-C}_{18}/\sum\text{C}_{18}$ for cutin and suberin were independent of tree species richness and composition, but were significantly influenced by soil pH, ammonium-nitrogen, and the ratio of carbon to nitrogen. Structural equation modeling indicated a direct and positive effect of cutin components on the stability of SOC indicated by the ratio of easily oxidized carbon to SOC (EOC/SOC) and a direct and negative effect of suberin components on EOC/SOC. Tree species richness increased root-derived carbon in soil by enhancing fine root biomass and fungal/bacterial abundance ratio, thus promoting the SOC stability. These results provide a theoretical basis for enhancing soil carbon sequestration through an appropriate silvicultural selection of tree species in subtropical plantations.

Key Words: tree species richness and composition; soil organic carbon; stability; cutin; suberin

全球每年约有 60Gt 的碳以地上凋落物和地下根系沉积物的形式从植物转移到土壤中,成为土壤有机碳的主要来源^[1]。树种可以通过改变地上和地下植物碳资源分配从而导致土壤有机碳固存状态发生变化^[2-3]。然而,由于化学组成和分解模式不同,叶和根凋落物输入对土壤有机碳稳定性的相对贡献仍然存在争议^[4-5]。一般认为,土壤有机碳的长期固持主要取决于地上部分的植物凋落物^[6]。土壤表层凋落物所产生的碳可以通过可溶性有机碳或颗粒性有机碳的淋溶而进入矿质层^[7],其贡献约占土壤碳总量的 30%—50%^[8]。然而,植物有很大一部分光合碳被分配到地下根系^[9-10]。根系凋落物的质量较低,含有大量的次生化合物,如木质素或多酚类物质,可能会阻碍微生物对凋落物分解,有利于土壤碳积累^[11-12]。因此,植物根系被认为在稳定土壤有机碳库中可能比叶凋落物起更重要的作用。

由于叶和根源碳难以区分,在土壤中的分布及影响因素目前仍不清楚。角质和木栓质均是难分解的脂肪族聚合物,主要存在于植物组织中,其主要功能是为了防止水分流失^[13]。研究表明,角质是植物叶片角质层的主要成分,而木栓质是根的特异性物质^[13-14]。因此,角质和木栓质通常被认为是研究土壤中叶和根源碳输入、积累和降解过程的有效生物标志物。先前的研究已经证明了角质和木栓质在区分森林土壤地上地下植物组织对有机质输入方面的潜力^[15-16]。Spielvogel 等^[17]发现角质化合物对土壤有机质贡献不依赖于树种,而木栓质分布却受到树种的显著影响,表明角质和木栓质的积累可能由不同的因素调节。随着全球变化背景下植被和碳分配的改变,理解叶和根源碳的分布规律及其影响机制有助于制定适宜的森林经营措施来增加土壤有机碳库的稳定性。

我国南方亚热带地区人工林面积和蓄积量居全国之首,是我国陆地碳汇潜力的主要来源。人工造林对陆地生态系统碳汇贡献较大^[18]。然而,人工林作为一种受人为调控的生态系统,在经营实践中有不同的树种配置模式,树种间由于其功能性状、生态位和生理特性等一系列差异,产生不同的竞争或协同效应^[19-20],直接或间接影响人工林生态系统土壤碳的分配和稳定性。

本研究以人工林生态系统碳汇功能提升的国家需求为目标,从南亚热带人工林经营实际出发,选择 8 种在该区域生长良好的乡土树种开展不同树种丰富度和组成配置,利用角质-叶源和木栓质-根源生物标志物示踪叶和根源碳的保存和降解规律,定量辨析叶和根源碳组分对土壤有机碳稳定性的贡献,旨在揭示树种丰富度和组成变化对土壤植物源碳和有机碳稳定性的影响机制,为人工林质量与碳固持功能提升提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况和实验设计

本研究在中国广西壮族自治区凭祥市中国林业科学研究院热带林业实验中心的人工林试验示范基地进行(21°57'47"—22°19'27"N, 106°39'50"—106°59'30"E)。该区地处南亚热带季风气候区域的西南部,属湿润半湿润气候区,平均海拔约 350 m,年平均降雨量约 1200—1500mm,年蒸发量 1261—1388mm,年平均气温

20.5—21.7 °C。该地区地貌类型主要以低山丘陵为主,土壤类型主要为红壤和砖红壤。

本研究试验区为马尾松采伐迹地,2014 年选取了马尾松 (*Pinus massoniana* Lamb.)、红锥 (*Castanopsis hystrix* Miq.)、格木 (*Erythrophloeum fordii* Oliv.)、米老排 (*Mytilaria laosensis*)、火力楠 (*Michelia macelurei* Dandy.)、降香黄檀 (*Dalbergia odorifera* T. Chen)、灰木莲 (*Magnolia sumatrana* var. *glauca* (Blume) Figlar & Noot.) 和土沉香 (*Aquilaria sinensis* (Lour.) Spreng.) 8 种主要乡土树种进行不同树种丰富度梯度(1、2、4、6 个树种)造林,共有 17 组树种配置处理,每种处理设置 4 组重复,共计 68 个小区。空间配置为 1:1 等比例行状混交,株行距均为 2 m×2 m。树种丰富度和组成、样地大小以及林分生长状况等基本信息详见表 1。

表 1 人工林树种多样性梯度控制样地基本信息^[21]

Table 1 Detail information of experimental plantations designed with a gradient of tree species diversity

树种丰富度 Tree species richness	面积 Area/hm ²	树种组成 Tree species composition	简写 Abbreviation	胸径 DBH/cm	树高 Tree height/m
1	0.27—0.67	马尾松	P	8.9±0.6	5.8±0.2
1	0.29—0.44	格木	E	5.0±0.5	3.8±0.3
1	0.37—0.43	红锥	C	5.6±0.4	5.3±0.2
1	0.23—0.98	米老排	L	7.9±0.6	7.4±0.4
2	0.24—1.01	马尾松-红锥	PC	7.7±0.2	5.5±0.1
2	0.4—1.65	马尾松-格木	PE	7.3±0.2	4.7±0.1
2	0.34—0.72	米老排-格木	LE	6.3±0.5	5.5±0.4
2	0.53—0.79	红锥-降香黄檀	CD	4.6±0.2	4.5±0.3
2	0.38—0.69	火力楠-灰木莲	MS	5.1±0.6	4.2±0.4
4	0.27—0.51	马尾松-红锥-土沉香-火力楠	PCAM	6.1±0.4	4.6±0.3
4	0.3—0.57	马尾松-红锥-格木-降香黄檀	PCED	6.8±0.1	4.7±0.2
4	0.23—1.22	红锥-米老排-火力楠-灰木莲	CLMS	7.6±0.6	6.5±0.3
4	0.39—0.94	红锥-米老排-格木-降香黄檀	CLED	6.0±0.3	4.9±0.2
4	0.27—1.19	红锥-火力楠-米老排-格木	CMLE	6.2±0.1	5.3±0.2
6	0.33—0.83	马尾松-红锥-火力楠-米老排-土沉香-灰木莲	PCMLAS	7.0±0.4	5.3±0.3
6	0.36—0.8	马尾松-红锥-火力楠-米老排-格木-降香黄檀	PCMLED	6.0±0.1	4.8±0.1
6	0.44—0.89	马尾松-红锥-格木-火力楠-米老排-灰木莲	PCEMLS	6.9±0.4	5.1±0.1

DBH: 胸径 Diameter at breast height

1.2 样品采集

在每个小区内布置 1 个 20 m×20 m 的固定样方。用不锈钢土钻在样方内随机钻取 16 个直径为 7 cm 的土芯,取土深度为矿质土壤层 0—5 cm,将 16 个土芯均匀混合为一个复合样品装入密封袋中保存。样品带回实验室后过 2 mm 孔径筛以除去碎石和动植物残体等杂质。新鲜土样用于土壤微生物 DNA 提取和硝态氮 (NO₃⁻-N)、铵态氮 (NH₄⁺-N)、含水量测定;风干土用于结合态脂类提取和土壤有机碳 (SOC)、易氧化碳 (EOC)、全氮 (TN) 和 pH 值测定。采用环刀 ($v=100\text{cm}^3$) 挖取原状土壤,用于测定土壤容重。

在每个固定样方中,沿对角线设置 5 个 1 m×1 m 小样方,用于收集地表凋落物。采用连续土钻法测定细根生物量,根据颜色、质地和形状仔细挑选直径小于 2 mm 的活体细根。上述收集的叶凋落物和细根于 105 °C 杀青 30 min,65 °C 烘干至恒重,称重并推算单位面积叶凋落物和细根生物量。所有样品均于 2019 年 8 月收集完毕。

1.3 土壤和植物样品测定

采用元素分析仪 (ECS 4024 CHNSO Classic Analyzer, Italy) 测定土壤和植物样品中的 SOC 和 TN。土壤 pH 值采用雷磁 PHS-3C 型 pH 计测定,水土比为 2.5:1。采用 2 mol/L 氯化钾溶液从新鲜土壤中提取 NO₃⁻-N 和 NH₄⁺-N,由全自动化学分析仪 (Smartchem300, AMS, Italy) 测定。土壤含水量采用 105 °C 烘干法测定。

EOC 含量采用 333 mmol/L 高锰酸钾氧化法测定^[22]。EOC 在土壤中周转速度较快,是土壤有机质动态变化的敏感性指标。其含量与 SOC 的比值越高,说明土壤碳活性越高,稳定性越差^[23]。

1.4 土壤 DNA 提取和荧光定量 PCR 分析

使用 MIO-BIO Power Soil DNA Isolation Kit 试剂盒提取土壤样本中的微生物基因组,提取方法按照试剂盒说明书进行。利用 1.2% 琼脂糖凝胶电泳对提取基因组 DNA 完整性和质量进行检测。选用 16S rRNA 的 V4—V5 区序列,ITS1 DNA 序列分别作为土壤样品中细菌和真菌微生物群落的目标基因,进行 PCR (polymerase chain reaction) 扩增。采用 FTC-3000 TM real-time PCR 仪进行实时荧光定量,测定细菌和真菌基因的拷贝数。16S rRNA 的 V4—V5 区序列特异引物为 515F (5'-GTGCCAGCMGCCGCGGTAA-3') 和 926R (5'-CCGTC AATTCMTTGTGAGTTT-3')。ITS1 DNA 序列的特异引物为 ITS1F (5'-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA-3') 和 ITS1R (5'-GCTGCGTTCTTCATCGATGC-3')。

1.5 结合态脂类的提取和测定

称取约 5g 经有机溶剂萃取后的风干土与 20 mL 1 mol/L 的氢氧化钾甲醇水溶液 (80%, 体积分数) 在具有聚四氟乙烯内衬的水热反应釜中于 100 °C 加热 3 h, 随后用 30 mL 二氯甲烷甲醇混合溶液 (50%, 体积分数) 超声处理三次, 离心后将上清液合并, 加入一定量十九烷酸内标物, 用 6 mol/L 盐酸酸化至 pH 约为 1。随后用 30 mL 二氯甲烷溶液萃取三次, 然后经旋转蒸发浓缩干燥, 再加入 10 mL 甲醇盐酸混合试剂 (95%, 体积分数), 于 70 °C 加热 14 h 进行甲基化反应。甲基化产物用 15 mL 正己烷二氯甲烷混合溶液 (80%, 体积分数) 萃取三次后加入 1g 无水硫酸钠 (Na₂SO₄) 除去残留水分, 并进行旋转蒸发浓缩, 氮吹至干燥。

将萃取物溶于二氯甲烷甲醇溶液 (50%, 体积分数) 中, 加入 90 μL 双(三甲基甲硅烷基)三氟乙酰胺 (BSTFA)、10 μL 吡啶, 于 70 °C 衍生化 1 h, 反应结束后冷却, 加入正己烷稀释定容。采用气相色谱质谱联用仪 (GC-MS, Agilent 6890N-Agilent 5973) 对结合态脂类进行分离和鉴定。气相色谱仪配置的毛细管色谱柱为 DB-5 (柱长为 30 m, 柱内径为 0.25 mm, 膜厚度为 0.25 μm), 进样口温度设定为 280 °C, 色谱柱升温程序设置如下: 初始温度 65 °C, 保持 2 min, 以 6 °C/min 的升温速率升至 115 °C, 然后以 4 °C/min 的升温速率升至 300 °C, 保持 15 min。使用氦气作为载气, 设置流速为 1.0 mL/min。采用 Agilent 7683 自动进样器以 2:1 的分流比进样。离子源温度为 230 °C, 四级杆温度为 150 °C, 质谱仪以 70 eV 电离能在 EI 模式下运行, 质量扫描范围为 50—650 Da。通过 NIST02 和 NIST04 数据库解释质谱碎裂模式来鉴定化合物。

1.6 结合态脂类相关参数

角质化合物主要包含 C₁₄ 或 C₁₅ 羟基烷酸, C₁₆ 单/双羟基烷酸和含有酯结合的环氧基团; 木栓质衍生化合物包括长链羟基烷酸 (C₂₀—C₂₆) 和 α, ω-烷二酸, 9, 10-环-α, ω-C₁₈ 二酸^[4]。ω-C₁₆/ΣC₁₆ 和 ω-C₁₈/ΣC₁₈ 被分别作为评价角质和木栓质降解程度的指标, 其中, ΣC₁₆ 主要包括 ω-羟基 C₁₆ 酸, α, ω-C₁₆ 二酸和含有 C₁₆ 的中间取代烷酸, ΣC₁₈ 包含与 C₁₈ 相同类型的酸^[24]。ω-C₁₆/ΣC₁₆ 和 ω-C₁₈/ΣC₁₈ 随角质和木栓质降解程度的增加而增加^[13]。

1.7 统计分析

采用单因素方差分析检验树种丰富度和树种组成对角质和木栓质含量、降解参数的影响。使用 LSD 进行多重比较检验。采用 Pearson 相关分析角质和木栓质含量、降解参数和 EOC/SOC 间的关系。利用逐步回归方法分析并筛选影响角质和木栓质含量的主要因子。以上数据分析均在 SPSS 24.0 完成。利用 R 语言 vegan 包对土壤角质和木栓质降解参数与环境因子进行距离冗余分析 (Distance-based redundancy analysis, db-RDA), 并筛选主要解释变量。采用结构方程模型定量分析了影响土壤有机碳稳定性的生物和非生物因素。结构方程模型拟合度通过卡方检验 (P)、比较拟合指数 (CFI) 和近似均方根误差 (RMSEA) 进行评估。当 P > 0.05, CFI > 0.9 和 RMSEA < 0.1 时, 认为模型拟合是可行的。各项统计在 P < 0.05 水平上分析, 所有作图均在 Origin 2019b 中完成。

2 结果与分析

2.1 树种丰富度和树种组成对角质和木栓质含量的影响

如图 1 所示,土壤角质含量范围为 8.95—33.11 μg/g,木栓质含量范围为 8.66—32.31 μg/g。树种丰富度显著增加了土壤中木栓质的含量,但对角质含量无显著影响。此外,不同树种及组成显著影响了角质含量,但对木栓质含量无显著影响。多元逐步回归分析表明角质含量与土壤含水量和 pH 值密切相关,而木栓质含量与树种丰富度、TN、真菌/细菌丰度密切相关(表 2)。

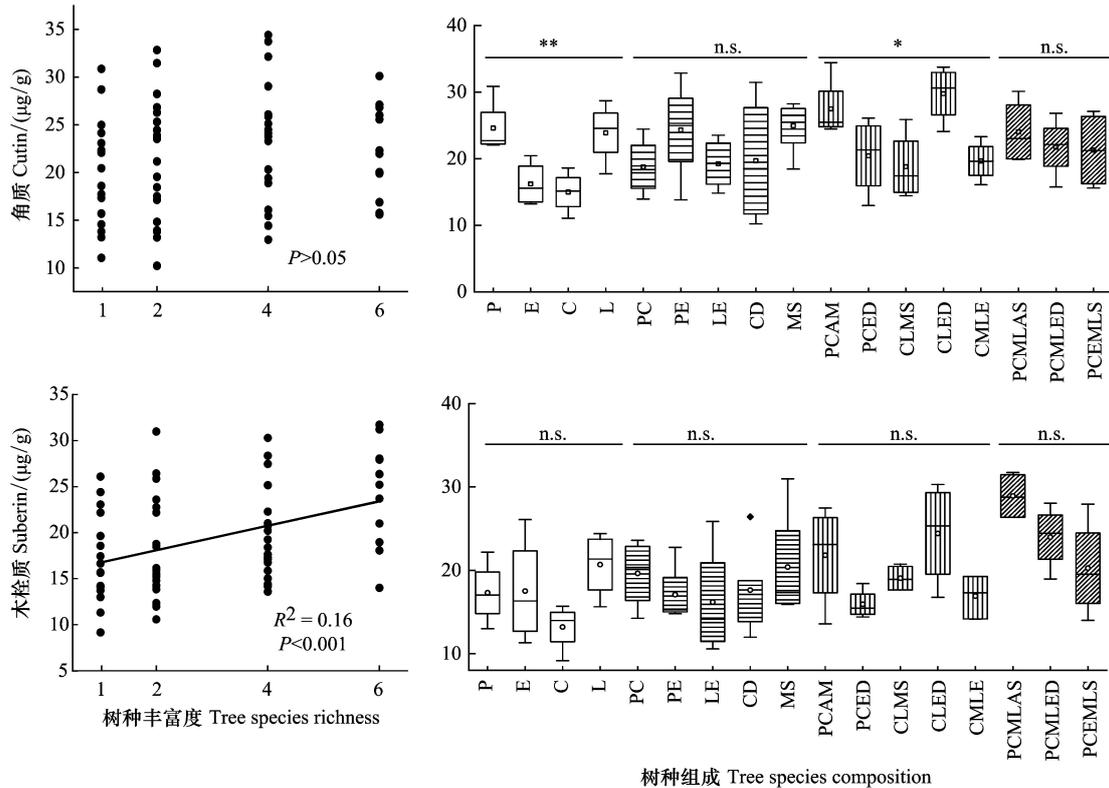


图 1 树种丰富度和组成对角质和木栓质含量的影响

Fig.1 Effects of tree species richness and composition on contents of cutin and suberin

* : P<0.05; * * : P<0.01; n.s. : P>0.05

表 2 角质和木栓质含量与环境变量的多元逐步回归分析的标准化回归系数

变量 Variable	标准化回归系数 Standardized regression coefficient					R ²	P
	树种丰富度 Tree species richness	土壤含水量 Soil moisture	pH	全氮 Total nitrogen	真菌/细菌丰度 Fungi/bacteria abundance		
角质 Cutin	n.s.	0.239	-0.346	n.s.	n.s.	0.181	<0.001
木栓质 Suberin	0.399	n.s.	n.s.	0.255	0.275	0.266	<0.001

2.2 树种丰富度和树种组成对角质和木栓质降解参数的影响

角质和木栓质降解参数 $\omega\text{-C}_{16}/\Sigma\text{C}_{16}$ 和 $\omega\text{-C}_{18}/\Sigma\text{C}_{18}$ 范围分别为 0.19—0.22 和 0.09—0.11。树种丰富度对 $\omega\text{-C}_{16}/\Sigma\text{C}_{16}$ 和 $\omega\text{-C}_{18}/\Sigma\text{C}_{18}$ 均无显著影响。在同一树种丰富度条件下,不同树种组成对 $\omega\text{-C}_{16}/\Sigma\text{C}_{16}$ 和 $\omega\text{-C}_{18}/\Sigma\text{C}_{18}$ 也均无显著影响(图 2)。对 $\omega\text{-C}_{16}/\Sigma\text{C}_{16}$ 和 $\omega\text{-C}_{18}/\Sigma\text{C}_{18}$ 和环境因子进行 RDA 分析,结果发现土壤 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、pH 和 C/N 是影响 $\omega\text{-C}_{16}/\Sigma\text{C}_{16}$ 和 $\omega\text{-C}_{18}/\Sigma\text{C}_{18}$ 的主要因素,解释率分别为 15%、12%和 8%(图 3)。

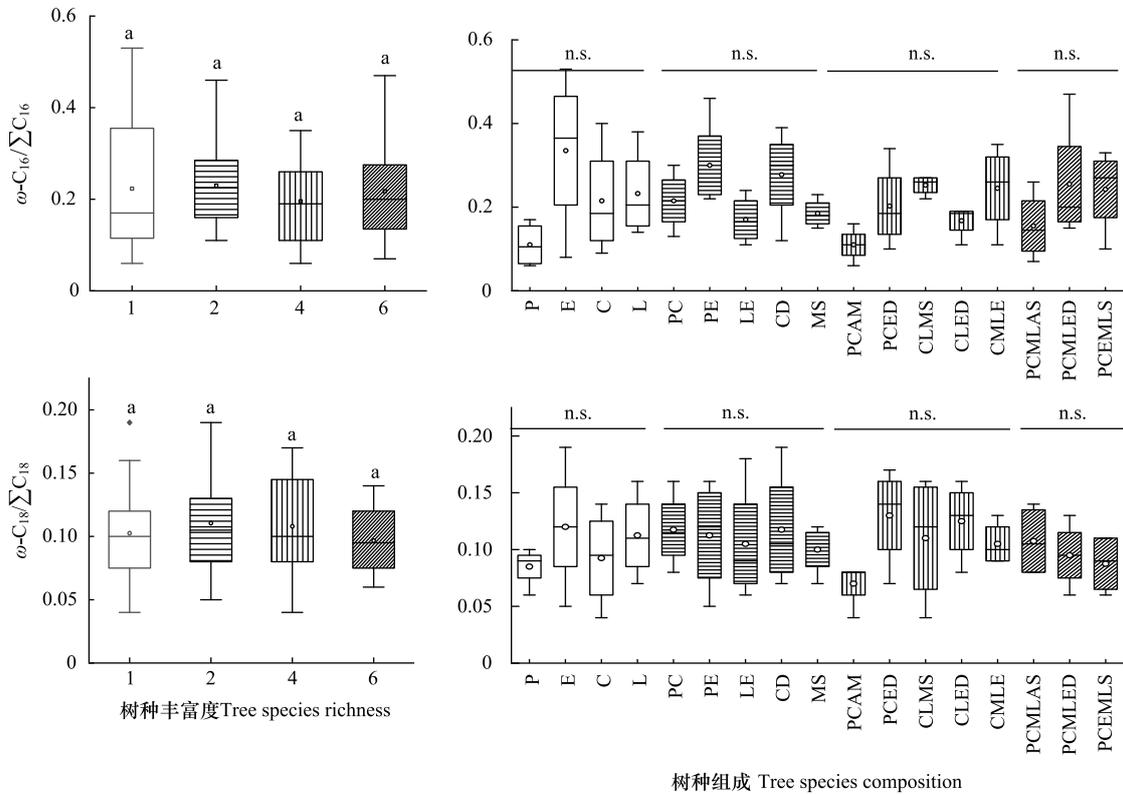


图 2 树种丰富度和组成对象质和木栓质降解参数的影响

Fig.2 Effects of tree species richness and composition on the degradation parameters of cutin and suberin

2.3 角质、木栓质与土壤有机碳稳定性的关系

线性回归结果表明,角质含量和木栓质含量显著正相关,角质降解参数 $\omega-C_{16}/\sum C_{16}$ 和木栓质降解参数 $\omega-C_{18}/\sum C_{18}$ 间呈正相关(图 4)。此外,木栓质含量与 EOC/SOC 显著负相关,而角质含量与 EOC/SOC 间具有正相关趋势(图 4)。结构方程模型结果如图 5 所示,经验证该模型拟合良好,总解释率为 27.5%。模型结果表明角质和木栓质含量对 EOC/SOC 具有直接影响,标准化效应分别为 0.14 和 -0.36。树种丰富度对 EOC/SOC 具有间接影响,标准化效应为 -0.15。此外,土壤 pH、含水量和细根生物量对 EOC/SOC 具有正效应,氮有效性 (TN, NH_4^+-N , $NO_3^- -N$) 和真菌/细菌丰度对 EOC/SOC 具有负效应。

3 讨论

3.1 树种丰富度和树种组成对象质和木栓质保存和降解的影响

土壤中角质和木栓质特异性单体丰度是表征叶和根源碳输入对土壤有机碳贡献的潜在指标^[15]。树种配置引起的植物凋落物输入、土壤特性及分解者丰度和性质变化会导致土壤中叶和根植物源碳组分保存和降解的差异^[25-26]。本研究中,树种丰富度与木栓质含量的显著正相关关系,表明树种多样性高的林分有利于土壤

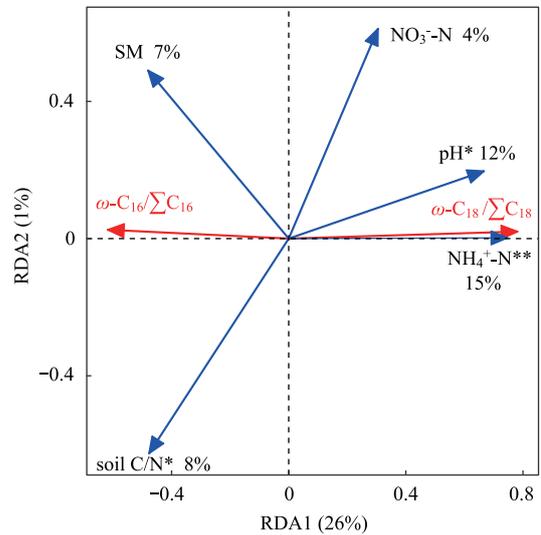


图 3 $\omega-C_{16}/\sum C_{16}$ 和 $\omega-C_{18}/\sum C_{18}$ 与环境变量的 RDA 分析
Fig.3 RDA analysis of $\omega-C_{16}/\sum C_{16}$ and $\omega-C_{18}/\sum C_{18}$ with environmental variables

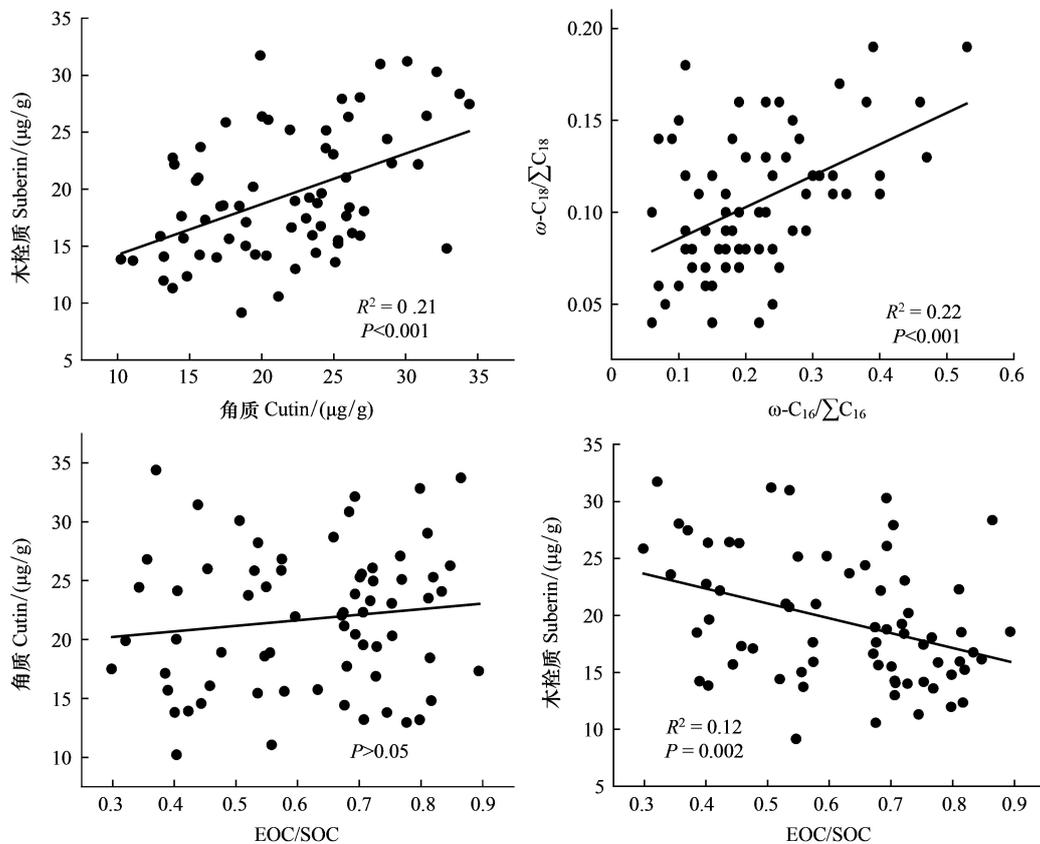


图4 角质、木栓质与 EOC/SOC 的关系

Fig.4 Relationships between cutin, suberin and EOC/SOC

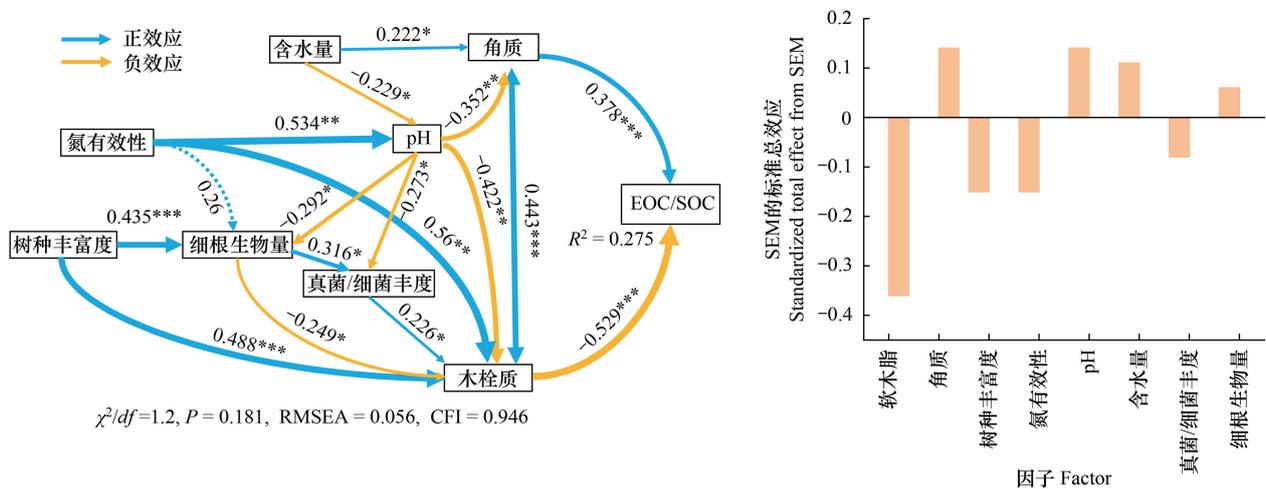


图5 EOC/SOC 与生物与非生物因子的级联关系及各变量的标准化效应

Fig.5 Cascading relationships of EOC/SOC with biotic and abiotic variables and the standardized total effects of variables

蓝色和黄色箭头分别代表正效应和负效应;虚线表示模型中不显著路径;箭头的宽度与关系的强度成正比,箭头旁边的数字是标准化的路径系数;*: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$

中根源碳的保存。这主要是因为树种多样性促进了细根生物量的增加,导致更高的根和(或)根系分泌物输入^[27]。与这个推论一致的是,本研究发现树种丰富度和细根生物量间存在正相关关系($r = 0.43, P < 0.001$)。有研究表明细根生物量的增加有利于微生物优势群落从细菌转变为真菌^[28]。本研究也发现细根生物量与真

菌/细菌丰度间存在显著的正相关关系($r=0.362, P=0.002$)。真菌/细菌丰度被证明是影响木栓质保存的关键因子(表 2)。相比之下,角质含量更容易受树种组成的显著影响(图 1),这一结果表明叶源碳和根源碳对树种变化呈现出不同的响应模式。Crow 等^[29]也发现叶和根源碳组分在不同林分间的保存具有显著差异。

角质和木栓质的固持很大程度上取决于脂类与其环境之间复杂的相互作用(例如土壤 pH 值、质地、有机质含量、含水量)^[4,30]。本研究中土壤 pH 对角质含量具有显著负效应(表 2),表明较低的 pH 值下角质的保存能力更强。Dai 等^[31]也发现酸性土壤能提高植物源脂类组分的相对丰度。酸性条件会使矿物表面羟基质子化,增强对有机化合物的吸附力^[32]或者抑制微生物酶活性,减缓脂类的分解^[33]。另外,较低的 pH 可能同时也有利于木栓质的积累,因为 pH 与真菌/细菌丰度显著负相关($r=-0.325, P=0.007$)。此外,角质浓度还受到土壤含水量的显著影响(表 2)。有研究表明水分是凋落物分解的强预测因子^[34],潮湿的条件通常伴随着凋落物更快的分解^[35]、更高的土壤呼吸^[36]和微生物活性^[37],可能会导致更多叶源碳输入到土壤中,具有抗性的角质层衍生脂肪族化合物被滞留在土壤中。相比之下,水分对木栓质浓度的影响并不显著,这可能是由于木栓质的保存更多地依赖土壤养分而非水分条件。本研究中土壤氮含量对木栓质浓度具有积极影响。这与 Xia 等^[38]研究一致,他们发现氮素增加显著影响了细根分解速率,但对叶凋落物分解影响很小。

本研究中,树种丰富度和树种组成对角质和木栓质降解参数 $\omega-C_{16}/\sum C_{16}$ 和 $\omega-C_{18}/\sum C_{18}$ 均未呈现显著影响(图 2),表明角质和木栓质在土壤中均具有较高的稳定性。这是由于角质和木栓质具有复杂的化学结构,可以通过酯或醚键与土壤大分子相连,导致其具有更高的抗性来抵御微生物降解^[15,33],并且这种复杂的结构还可以防止它们在土壤中淋溶和(或)向下迁移^[17]。RDA 分析结果表明 pH、 NH_4^+-N 与 $\omega-C_{16}/\sum C_{16}$ 负相关,而与 $\omega-C_{18}/\sum C_{18}$ 正相关; C/N 与 $\omega-C_{16}/\sum C_{16}$ 正相关,而与 $\omega-C_{18}/\sum C_{18}$ 负相关,表明高氮和低 pH 的土壤环境能缓解根源碳组分分解,但能促进叶源碳的生物降解。以上结果表明,树种本身并不能控制土壤中角质和木栓质的降解,可能主要是通过改变土壤特性等环境因子来调控这些化合物的稳定。

3.2 根和叶源植物碳组分对土壤有机碳稳定性的贡献

全面评价树种配置对土壤碳固持的影响需要了解地上、地下碳输入对土壤有机碳稳定性的贡献。本研究发现 EOC/SOC 与木栓质含量呈显著负相关(图 4),表明根源碳的保存能显著提高土壤有机碳稳定性。这与 Berhongaray^[39]和 Austin 等^[40]的观点一致,他们认为根源碳输入在稳定土壤碳库中具有重要作用。根组织较高的化学抗性被认为是根源碳贡献土壤碳稳定性的主要原因^[12]。相比于叶凋落物,细根中含有高浓度的植物结构组分和不易分解的顽固性化合物(如单宁、木质素等)、较慢的分解速度和周转速率,导致其在土壤中停留的时间相对更长^[10]。此外,根系与土壤矿物接触更加密切,根毛、相关菌根和细根中所含有的碳比其他形式输入的碳更容易与土壤颗粒产生物理化学相互作用而优先稳定在土壤中^[41]。例如,根系产生的化合物例如有机酸、芳香类等能迅速通过阳离子键吸附到矿物表面,从而降低其生物利用效率^[42-43]。根及根际可以诱导微生物形成胞外聚合物,促进土壤在根系周围的聚集和包膜^[44]。虽然目前本研究中没有涉及有机矿物和团聚体保护机制,但根系化学组分与土壤颗粒复杂的相互作用也可能是一种潜在的稳定机制,因为根衍生化合物在矿物和团聚体中能更好地保存^[15-17]。

本研究观察到角质对 EOC/SOC 的显著负效应(图 4),表明叶源植物碳的积累会引起有机质矿化失稳。叶凋落物含有更多的不稳定化合物,如纤维素和多糖等,这些不稳定化合物可能是有机质矿化的有效底物^[45]。Wang 等^[46]发现输入的新鲜凋落物作为微生物合成降解顽固性有机碳的胞外酶的能量来源,能刺激土壤微生物更好的生长,从而引发正激发效应,加速有机质的矿化。根据共代谢理论,木质素含量较低的叶凋落物提供大量易降解的有机碳供微生物利用导致出现更大的激发效应,能够分解更高抗性的化合物^[46]。此外,叶凋落物输入增加会破坏团聚体内的物理保护,使得植物残体的比例降低,正激发效应加剧^[47]。

值得注意的是,本研究中角质与木栓质含量、 $\omega-C_{16}/\sum C_{16}$ 与 $\omega-C_{18}/\sum C_{18}$ 间显著正相关(图 4),表明叶和根的保存和降解过程可能存在一致性。该结果与先前的研究相似^[48]。Freschet 等^[49]认为叶和根遵循一致的资源利用策略,并且植物器官的功能性状是协调的。这可能会导致不同化学特性的叶凋落物和细根保存和降

解过程高度耦合。因此,考虑地上和地下植物源化合物的保存和降解对于深入理解未来树种多样性变化下土壤有机碳的稳定性机制非常重要。

4 结论

研究发现,树种丰富度和组成变化对根源碳和叶源碳的保存影响具有差异性。叶和根源碳组分的降解与树种丰富度和组成无关,主要受到土壤 pH、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、C/N 的显著影响。土壤中根源碳组分的积累对有机碳稳定性具有积极影响,而叶源碳组分的积累不利于土壤碳稳定性。树种丰富度主要通过调节细根生物量和微生物群落结构促进土壤中根源碳组分的保存来稳定土壤有机碳库。本研究从分子水平揭示了根源碳组分在控制森林土壤有机碳稳定性中的重要性,并强调了评估不同植物来源碳组分保存和降解的必要性,这有助于理解树种变化条件下土壤有机碳的稳定机制。

参考文献(References):

- [1] Pausch J, Kuzyakov Y. Carbon input by roots into the soil: quantification of rhizodeposition from root to ecosystem scale. *Global Change Biology*, 2018, 24(1): 1-12.
- [2] 刘宣,肖洒,朱鹏,杜婷,李济宏,洪宗文,袁春阳,兰婷,李晗,谭波,徐振锋,张健,游成铭. 亚热带同质园不同人工林的生物量和林下植被多样性差异. *浙江农林大学学报*, 2022, 39(4): 717-726.
- [3] Mensah S, Veldtman R, Assogbadjo A E, Kakaï R G, Seifert T. Tree species diversity promotes aboveground carbon storage through functional diversity and functional dominance. *Ecology and Evolution*, 2016, 6(20): 7546-7557.
- [4] Ma T, Dai G H, Zhu S S, Chen D M, Chen L T, Lü X T, Wang X B, Zhu J T, Zhang Y J, Ma W H, He J S, Bai Y F, Han X G, Feng X J. Distribution and preservation of root- and shoot-derived carbon components in soils across the Chinese-Mongolian grasslands. *Journal of Geophysical Research*, 2019, 124(2): 420-431.
- [5] 洪小敏,魏强,李梦娇,余坦蔚,严强,胡亚林. 亚热带典型森林地上和地下凋落物输入对土壤新老有机碳动态平衡的影响. *应用生态学报*, 2021, 32(3): 825-835.
- [6] 付淑月,王天秀,张清月,杨改河. 刺槐林凋落物输入量变化对土壤有机碳的影响. *西北农林科技大学学报:自然科学版*, 2021, 49(6): 18-26.
- [7] Montané F, Romanyà J, Rovira P, Casals P. Aboveground litter quality changes may drive soil organic carbon increase after shrub encroachment into mountain grasslands. *Plant and Soil*, 2010, 337(1/2): 151-165.
- [8] Clemmensen K E, Bahr A, Ovaskainen O, Dahlberg A, Ekblad A, Wallander H, Stenlid J, Finlay R D, Wardle D A, Lindahl B D. Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. *Science*, 2013, 339(6127): 1615-1618.
- [9] Brassard B W, Chen H Y H, Bergeron Y, Paré D. Differences in fine root productivity between mixed- and single-species stands. *Functional Ecology*, 2011, 25(1): 238-246.
- [10] Freschet G T, Cornwell W K, Wardle D A, Elumeeva T G, Liu W D, Jackson B G, Onipchenko V G, Soudzilovskaia N A, Tao J P, Cornelissen J H C. Linking litter decomposition of above- and below-ground organs to plant-soil feedbacks worldwide. *Journal of Ecology*, 2013, 101(4): 943-952.
- [11] Kätterer T, Bolinder M A, Andrén O, Kirchmann H, Menichetti L. Roots contribute more to refractory soil organic matter than above-ground crop residues, as revealed by a long-term field experiment. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2011, 141(1/2): 184-192.
- [12] Xia M X, Talhelm A F, Pregitzer K S. Fine roots are the dominant source of recalcitrant plant litter in sugar maple-dominated northern hardwood forests. *New Phytologist*, 2015, 208(3): 715-726.
- [13] 万晓华,黄志群. 植物标志物在森林土壤碳循环研究中的应用. *土壤学报*, 2013, 50(6): 1207-1215.
- [14] 冯晓娟,王依云,刘婷,贾娟,戴国华,马田,刘宗广. 生物标志物及其在生态系统研究中的应用. *植物生态学报*, 2020, 44(4): 384-394.
- [15] Mueller K E, Polissar P J, Oleksyn J, Freeman K H. Differentiating temperate tree species and their organs using lipid biomarkers in leaves, roots and soil. *Organic Geochemistry*, 2012, 52: 130-141.
- [16] Andreetta A, Dignac M F, Carnicelli S. Biological and physico-chemical processes influence cutin and suberin biomarker distribution in two Mediterranean forest soil profiles. *Biogeochemistry*, 2013, 112(1/3): 41-58.
- [17] Spielvogel S, Prietzel J, Leide J, Riedel M, Zemke J, Kögel-Knabner I. Distribution of cutin and suberin biomarkers under forest trees with different root systems. *Plant and Soil*, 2014, 381(1/2): 95-110.
- [18] Deng L, Shanguan Z P. Afforestation drives soil carbon and nitrogen changes in China. *Land Degradation & Development*, 2017, 28(1): 151-165.
- [19] Jacob A, Hertel D, Leuschner C. Diversity and species identity effects on fine root productivity and turnover in a species-rich temperate broad-leaved forest. *Functional Plant Biology*, 2014, 41(7): 678-689.
- [20] Williams L J, Paquette A, Cavender-Bares J, Messier C, Reich P B. Spatial complementarity in tree crowns explains overyielding in species mixtures. *Nature Ecology & Evolution*, 2017, 1(4): 63.

- [21] 胡佳佳, 王晖, 刘世荣, 王健, 宋战超, 李朝英, 明安刚, 陈海. 树种及多样性组配对南亚热带人工林早期树木生长的影响. 应用生态学报, 2022, 33(6): 1511-1517.
- [22] 马少杰, 李正才, 王斌, 刘荣杰, 格日乐图, 王刚. 不同经营类型毛竹林土壤活性有机碳的差异. 生态学报, 2012, 32(8): 2603-2611.
- [23] Yang Y J, Liu S R, Schindlbacher A, Wang J X, Li Z Q, Wang H, Ming A G, Lu L H, Li Z Y. Topsoil organic carbon increases but its stability declines after five years of reduced throughfall. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 156: 108221.
- [24] Huang Z Q, Clinton P W, Davis M R. Post-harvest residue management effects on recalcitrant carbon pools and plant biomarkers within the soil heavy fraction in *Pinus radiata* plantations. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(2): 404-412.
- [25] Mueller K E, Eissenstat D M, Hobbie S E, Oleksyn J, Jagodzinski A M, Reich P B, Chadwick O A, Chorover J. Tree species effects on coupled cycles of carbon, nitrogen, and acidity in mineral soils at a common garden experiment. *Biogeochemistry*, 2012, 111(1/3): 601-614.
- [26] Wang J J, Bowden R D, Lajtha K, Washko S E, Wurzbacher S J, Simpson M J. Long-term nitrogen addition suppresses microbial degradation, enhances soil carbon storage, and alters the molecular composition of soil organic matter. *Biogeochemistry*, 2019, 142(2): 299-313.
- [27] Lang'at J K, Kirui B K Y, Skov M W, Kairo J M, Mencuccini M, Huxham M. Species mixing boosts root yield in mangrove trees. *Oecologia*, 2013, 172(1): 271-278.
- [28] Zhou G Y, Zhou X H, Liu R Q, Du Z G, Zhou L Y, Li S S, Liu H Y, Shao J J, Wang J W, Nie Y Y, Gao J, Wang M H, Zhang M Y, Wang X H, Bai H. Soil fungi and fine root biomass mediate drought-induced reductions in soil respiration. *Functional Ecology*, 2020, 34(12): 2634-2643.
- [29] Crow S E, Lajtha K, Filley T R, Swanston C W, Bowden R D, Caldwell B A. Sources of plant-derived carbon and stability of organic matter in soil: implications for global change. *Global Change Biology*, 2009, 15(8): 2003-2019.
- [30] Zhu S S, Dai G H, Ma T, Chen L T, Lü X T, Wang X B, Zhu J T, Zhang Y J, Bai Y F, Han X G, He J S, Feng X J. Distribution of lignin phenols in comparison with plant-derived lipids in the alpine versus temperate grassland soils. *Plant and Soil*, 2019, 439(1/2): 325-338.
- [31] Dai G H, Zhu S S, Cai Y, Zhu E X, Jia Y F, Ji C J, Tang Z Y, Fang J Y, Feng X J. Plant-derived lipids play a crucial role in forest soil carbon accumulation. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 168: 108645.
- [32] Berhe A A, Kleber M. Erosion, deposition, and the persistence of soil organic matter: mechanistic considerations and problems with terminology. *Earth Surface Processes and Landforms*, 2013, 38(8): 908-912.
- [33] Nierop K G J, Naafs D F W, Verstraten J M. Occurrence and distribution of ester-bound lipids in Dutch coastal dune soils along a pH gradient. *Organic Geochemistry*, 2003, 34(6): 719-729.
- [34] Cusack D F, Chou W W, Yang W H, Harmon M E, Silver W L, The Lidet Team. Controls on long-term root and leaf litter decomposition in neotropical forests. *Global Change Biology*, 2009, 15(5): 1339-1355.
- [35] Jonsson M, Wardle D A. Context dependency of litter-mixing effects on decomposition and nutrient release across a long-term chronosequence. *Oikos*, 2008, 117(11): 1674-1682.
- [36] Liu L L, Wang X, Lajeunesse M J, Miao G F, Piao S H, Wan S Q, Wu Y X, Wang Z H, Yang S, Li P, Deng M F. A cross-biome synthesis of soil respiration and its determinants under simulated precipitation changes. *Global Change Biology*, 2016, 22(4): 1394-1405.
- [37] Hobbie S E, Oleksyn J, Eissenstat D M, Reich P B. Fine root decomposition rates do not mirror those of leaf litter among temperate tree species. *Oecologia*, 2010, 162(2): 505-513.
- [38] Xia M X, Talhelm A F, Pregitzer K S. Long-term simulated atmospheric nitrogen deposition alters leaf and fine root decomposition. *Ecosystems*, 2018, 21(1): 1-14.
- [39] Berhongaray G, Cotrufo F M, Janssens I A, Ceulemans R. Below-ground carbon inputs contribute more than above-ground inputs to soil carbon accrual in a bioenergy poplar plantation. *Plant and Soil*, 2019, 434(1/2): 363-378.
- [40] Austin E E, Wickings K, McDaniel M D, Robertson G P, Grandy A S. Cover crop root contributions to soil carbon in a no-till corn bioenergy cropping system. *GCB Bioenergy*, 2017, 9(7): 1252-1263.
- [41] Menichetti L, Ekblad A, Kätterer T. Contribution of roots and amendments to soil carbon accumulation within the soil profile in a long-term field experiment in Sweden. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2015, 200: 79-87.
- [42] Kramer M G, Sanderman J, Chadwick O A, Chorover J, Vitousek P M. Long-term carbon storage through retention of dissolved aromatic acids by reactive particles in soil. *Global Change Biology*, 2012, 18(8): 2594-2605.
- [43] Jilling A, Keiluweit M, Contosta A R, Frey S, Schimel J, Schneck J, Smith R G, Tiemann L, Grandy A S. Minerals in the rhizosphere: overlooked mediators of soil nitrogen availability to plants and microbes. *Biogeochemistry*, 2018, 139(2): 103-122.
- [44] Bengtson P, Barker J, Grayston S J. Evidence of a strong coupling between root exudation, C and N availability, and stimulated SOM decomposition caused by rhizosphere priming effects. *Ecology and Evolution*, 2012, 2(8): 1843-1852.
- [45] Fontaine S, Barot S, Barré P, Bdioui N, Mary B, Rumpel C. Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. *Nature*, 2007, 450(7167): 277-280.
- [46] Wang H, Boutton T W, Xu W H, Hu G Q, Jiang P, Bai E. Quality of fresh organic matter affects priming of soil organic matter and substrate utilization patterns of microbes. *Scientific Reports*, 2015, 5: 10102.
- [47] Shahbaz M, Kuzyakov Y, Heitkamp F. Decrease of soil organic matter stabilization with increasing inputs: mechanisms and controls. *Geoderma*, 2017, 304: 76-82.
- [48] Wang H, Liu S R, Mo J M. Correlation between leaf litter and fine root decomposition among subtropical tree species. *Plant and Soil*, 2010, 335(1/2): 289-298.
- [49] Freschet G T, Cornelissen J H C, van Logtestijn R S P, Aerts R. Evidence of the 'plant economics spectrum' in a subarctic flora. *Journal of Ecology*, 2010, 98(2): 362-373.