

DOI: 10.20103/j.stxb.202309081947

翟淑君, 列志暘, 卢嘉华, 刘旭军, 刘德界, 周曙仡聃, 刘菊秀, 褚国伟, 叶茂友. 增温对南亚热带季风常绿阔叶林土壤有机碳及其组分的影响. 生态学报, 2024, 44(13): 5508-5518.

Zhai S J, Lie Z Y, Lu J H, Liu X J, Liu D J, Zhou S Y D, Liu J X, Chu G W, Ye M Y. Effects of warming on soil organic carbon and its fractions of evergreen broad-leaved forests in southern subtropical monsoon region. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(13): 5508-5518.

增温对南亚热带季风常绿阔叶林土壤有机碳及其组分的影响

翟淑君^{1,2}, 列志暘², 卢嘉华^{1,2}, 刘旭军², 刘德界², 周曙仡聃², 刘菊秀², 褚国伟², 叶茂友^{1,*}

1 仲恺农业工程学院资源与环境学院, 广州 510225

2 中国科学院华南植物园退化生态系统植被恢复与管理重点实验室, 广州 510650

摘要: 全球变暖是当前全球气候变化的主要现象, 影响着陆地生态系统的碳循环。森林土壤是陆地生态系统中最大的碳库, 森林土壤有机碳及其不同组分的积累受到气候变暖的影响, 许多研究普遍发现短期增温减少土壤有机碳及其活性碳组分, 但尚不清楚这种负效应在长期增温下是否仍存在和有机碳组分是否变化。以鼎湖山季风常绿阔叶林为研究对象, 采用红外辐射模拟增温, 探究长期增温对南亚热带森林土壤有机碳及其组分的影响。2017—2021 年的连续增温观测结果表明: 与对照相比, 在表层土壤中, 增温处理下土壤有机碳含量显著增加 4.5%, 其中土壤重组有机碳库显著降低 9.1%, 轻组有机碳库显著增加 9.8%, 易氧化有机碳含量显著增加 5.8%, 但微生物生物量碳、可溶性有机碳、惰性有机碳和络合态碳含量不变。增温持续时间显著影响土壤有机碳、微生物生物量碳、易氧化有机碳、可溶性有机碳、轻组有机碳库、重组有机碳库、惰性有机碳和络合态碳。增温处理与增温持续时间的交互作用显著影响微生物生物量碳、易氧化有机碳和重组有机碳库, 但对土壤有机碳、土壤可溶性有机碳、惰性有机碳、络合态碳和轻组有机碳库无显著影响。综上所述, 长期增温背景下南亚热带季风林的土壤有机碳因土壤活性有机碳组分的增加而增加, 使总有机碳增加的生物调控作用可能比矿物保护作用强, 但减少的惰性碳组分和增加的活性碳组分可能会使土壤有机碳稳定性下降。本研究结果探讨了南亚热带森林表层土壤有机碳及其组分对长期增温的响应, 与大多数研究所发现的短期增温使表层土壤有机碳含量减少形成对比, 结果可为预测未来该地区土壤碳库的变化特征提供科学依据和理论支持。
关键词: 增温; 土壤有机碳; 有机碳组分; 亚热带森林

Effects of warming on soil organic carbon and its fractions of evergreen broad-leaved forests in southern subtropical monsoon region

ZHAI Shujun^{1,2}, LIE Zhiyang², LU Jiahua^{1,2}, LIU Xujun², LIU Dejie², ZHOU Shuyidang², LIU Juxiu², CHU Guowei², YE Maoyou^{1,*}

1 College of Resources and Environment, Zhongkai University of Agriculture and Engineering, Guangzhou 510225, China

2 Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems, China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China

Abstract: Global warming is the main phenomenon of current global climate change, which affects the carbon cycle in terrestrial ecosystems. Forest soils are the largest carbon pool in terrestrial ecosystems. Climate warming often affects the accumulation of soil organic carbon (C) and its different fractions in forests. Declines in soil organic C and its active C

基金项目: 广州市科技计划项目 (2024A04J4587); 国家自然科学基金 (32101342); 广东省基础与应用基础研究基金联合基金-青年基金项目 (2021A1515110662)

收稿日期: 2023-09-08; **网络出版日期:** 2024-04-25

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhkmyye@zhku.edu.cn

fractions are often observed under short-term warming, but it is not clear whether this negative effect still persists and whether organic C fractions change under long-term warming. This study investigated the effects of long-term warming on the soil organic C and its fractions in the south subtropical forest by simulating warming with infrared radiation in a monsoonal evergreen broad-leaf forest in Dinghu Mountain, Guangdong province. The observation results of continuous warming from 2017 to 2021 showed that, as compared with the control, warming significantly increased soil organic C by 4.5%, decreased heavy organic C pools by 9.1%, increased light organic C pools by 9.8%, and easily oxidizable C by 5.8% in the surface layer of the soil. However, warming had no significant effect on the levels of microbial biomass C, dissolved organic C, recalcitrant organic C, and complex C. Duration of warming significantly affected soil organic C, microbial biomass C, easily oxidizable C, dissolved organic C, light organic C pools, heavy organic C pools, recalcitrant organic C, and complex C. The interaction between warming treatment and duration of warming significantly affected microbial biomass C, easily oxidizable C and heavy organic C pools, but did not significantly affect soil organic C, dissolved organic C, recalcitrant organic C, complex C and light organic C pools. In conclusion, soil organic C increased due to the increase in active organic C fractions in southern subtropical monsoon forests under long-term warming, and the bioregulatory effect leading the increase in soil organic C may be larger than the protective effect of minerals. However, the decreased inert C fractions and increased active C fractions may lead to a decrease in soil organic C stability. The results of this study explored the response of soil organic C and its fractions to the long-term warming in the surface layer of the southern subtropical forests, in contrast to most studies found that the short-term warming decreased soil organic C in topsoil, and the results may provide scientific basis and theoretical support for predicting the characteristics of the future changes in soil C pools in this region.

Key Words: warming; soil organic carbon; organic carbon fraction; subtropical forests

以全球变暖为主的气候变化环境问题一直备受关注,政府间气候变化专门委员会(IPCC)第六次评估报告指出,持续增加的温室气体排放将会加剧全球变暖;即使在低碳排放情境下,全球温室气体的积累将导致21世纪末全球平均气温增幅超过1.5℃,且可能难以将增幅控制在2℃以内^[1]。全球气候变暖影响着陆地生态系统的碳循环^[2]。森林土壤碳储量占陆地土壤碳储量的73%,是陆地生态系统中最大的碳库^[3]。土壤有机碳储量和土壤碳循环过程都对全球气候的微小变化极其敏感^[2]。因此,在日益严峻的全球变暖环境问题下,研究森林土壤碳循环对增温的响应具有重要意义。

综合土壤有机碳(soil organic carbon, SOC)的分类和测定方法,可将土壤有机碳从生物、物理、化学三方面进行分类。土壤有机碳的生物分组主要包括土壤微生物量碳(microbial biomass carbon, MBC)^[4],虽然只占土壤有机碳的1%—3%,但它是直接参与土壤生物化学转化和碳循环的组成部分^[5],对外界环境变化十分敏感,能够作为土壤有机碳变化的早期预测指标^[6]。土壤有机碳的物理分组因破坏性小而成为近年来研究土壤有机碳的主流分组方法之一^[7]。根据物理密度分组可分为轻组有机碳(light organic carbon, LOC)和重组有机碳(heavy organic carbon, HOC)。土壤 LOC 是土壤碳库的活性部分,易被土壤微生物转化分解与利用,是衡量土壤碳库质量的重要指标^[8];土壤 HOC 由土壤 LOC 分解后聚合形成,其结构复杂、分解缓慢,不易被分解矿化,是土壤有机碳的稳定部分,可用于指示评价土壤碳固存性能^[9]。最初土壤有机碳的化学分组以腐殖质类物质为主,腐殖质大多与矿物质结合后以有机—无机复合体形式存在于土壤中^[10]。目前化学分组主要以土壤碳组分在不同提取剂中的溶解性、氧化性和水解性的不同进行分类。总的来说,络合态碳、可溶性有机碳(dissolved organic carbon, DOC)、易氧化有机碳(easily oxidizable carbon, EOC)和惰性有机碳(recalcitrant organic carbon, ROC)均属于化学分组。络合态碳主要是指铁、铝等离子与部分有机碳的络合产物^[11],形成的离子键或者共价键可以保护土壤有机碳^[12]。土壤 DOC 对温度变化具有较高的敏感性,其动态变化能够反映土壤有机碳循环与平衡的趋势^[13]。土壤 EOC 周转时间较短,环境变化响应敏感,是微生物能量的主要来源^[7]。土壤 ROC 在土壤的稳定性相对较高,不易被微生物分解和植物利用^[14]。

Li 等^[15]在中国东南部武夷山进行的短期增温实验中指出,短期增温改变了微生物群落结构,增加了微生物的呼吸作用,进而促进土壤有机碳的矿化。同时,也有大量研究表明短期增温会促进土壤活性有机碳的分解^[16–17],而土壤惰性有机碳作为难分解、较稳定的土壤碳组分,有研究认为其对增温的响应同样很敏感^[18]。一些亚热带森林生态系统的增温实验研究结果表明土壤有机碳对增温的响应不变^[19–20]或减少^[21]。随着人们对气候变化关注的日益增多,虽然土壤碳库对气候变化响应的研究在不断增加,但由于气候变化的区域差异性和不同生态系统之间的空间异质性,未来的气候变化对亚热带森林土壤碳库的影响仍具有较大的未知性^[22–24]。气候变化对土壤碳库的影响也是一个长期且复杂的过程,短期增温研究无法完全代表森林土壤有机碳受气候变化的实际影响。目前全球已展开的长期增温实验主要集中在高纬度的温寒带和高海拔地区中,热带和亚热带地区较少^[25]。因此,从不同的土壤碳组分的视角,可以更好的研究和判断亚热带森林土壤有机碳库对长期增温的响应。

基于此,我们以亚热带森林季风常绿阔叶林为研究对象,采用红外辐射模拟增温,探究长期增温对亚热带森林土壤有机碳及其组分的影响,旨在为预测未来该地区土壤碳库的变化特征提供科学依据和为全球变暖对亚热带森林土壤碳库的影响研究提供理论支持。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究地位于广东省肇庆市鼎湖山生态系统定位研究站(112°30'39"—112°33'41"E,23°09'21"—23°11'30"N),属于亚热带季风性气候。年均温度 21.5℃,最冷月(1月)和最热月(7月)的平均气温分别为 13.9℃和 29.8℃,年降水量为 1900 mm,降水主要集中在 4—9 月。该地区的地带性植被为季风常绿阔叶林,优势树种主要有木荷(*Schima superba*)、红锥(*Syzygium rehderianum*)、红枝蒲桃(*Castanopsis hystrix*)、海南红豆(*Ormosia pinnata*)、短序润楠(*Machilus breviflora*)和九节(*Psychotria asiatica*) (表 1),土壤类型主要为赤红壤,主要粘粒矿物为伊利高岭石和蛭石,土层薄且多碎石块,土层厚 40—80 cm,土壤 pH 值为 4.6,表土层有机质含量为 4.3 g/kg^[26–27]。

表 1 2021 年树苗的基径和树高(平均值±标准误差)

Table 1 Basal diameter and tree height of 2021 saplings (mean±standard error)

| 树种 Tree species | 基径 Basal diameter/mm | | 树高 Tree height/cm | |
|---------------------------------|----------------------|------------|-------------------|-------------|
| | 对照 Control | 增温 Warming | 对照 Control | 增温 Warming |
| 木荷 <i>Schima superba</i> | 52.2±4.67 | 47.7±3.60 | 204.0±16.61 | 402.1±33.57 |
| 红锥 <i>Syzygium rehderianum</i> | 51.7±6.04 | 72.1±6.31 | 411.2±44.44 | 534.3±29.49 |
| 红枝蒲桃 <i>Castanopsis hystrix</i> | 51.9±7.27 | 39.9±3.53 | 470.9±40.76 | 459.1±26.16 |
| 海南红豆 <i>Ormosia pinnata</i> | 50.8±3.60 | 62.1±7.05 | 296.6±21.88 | 466.3±31.59 |
| 短序润楠 <i>Machilus breviflora</i> | 21.6±4.64 | 19.8±2.79 | 218.7±45.27 | 269.0±33.39 |
| 九节 <i>Psychotria asiatica</i> | 21.9±3.07 | 27.4±2.98 | 110.3±11.71 | 148.3±13.78 |

1.2 实验设计

2012 年 5 月,在海拔 30 m 处的季风常绿阔叶林选择一块空旷区域(约 30 m×30 m)建造 6 个 3 m(长)×3 m(宽)×0.8 m(深)的开顶箱(Open Top Chambers,OTC),3 个 OTC 作为对照,3 个 OTC 采用红外辐射装置进行增温。每个 OTC 地下部位四周及底部铺上水泥和瓷砖,以防止水或其他元素从周围土壤中横向转移,顶部和底部各建造 1 个出水孔连接 PVC 管,用来收集地表水和地下水。6 个 OTC 的土壤均分别分三层(0—20 cm、20—40 cm 和 40—70 cm)从季风常绿阔叶林的赤红壤中收集,分层混匀后按照土壤对应层次填埋每个 OTC。每个 OTC 样地内移植该林型的优势种(即木荷、红锥、红枝蒲桃、海南红豆、短序润楠和九节)各 6 棵,移植前均从季风常绿阔叶林选取年龄、基茎和树高一一致的树苗在样地旁驯化^[26]。

在每个开顶生长箱的土壤中,分 3 层(5 cm、20 cm 和 40 cm)安装热电偶式温度传感器(Campbell

Scientific 109, Lincoln, USA)和水分反射传感器(Campbell CS616, Lincoln, USA)连续监测土壤温度和土壤体积含水量,通过数据记录器(CR1000, Campbell, USA)每 10 min 记录 1 次并自动输出储存。每个样地各设一套地面气象观测系统,监测大气温度和湿度(HMP155A, Vaisala, Helsinki, Finland)。温度和湿度观测传感器架设在 2 m 高度,在高度为 3 m 的支架上安装辐射观测传感器,确保其感应面不受任何障碍物的影响,包括障碍物的影子不投射到辐射观测仪器的受光面上^[26-27]。

1.3 样品采集与分析

自 2017 年 6 月至 2021 年 12 月,分别于每年 6 月(代表湿季)和 12 月(代表干季)进行样地土壤样品采集。在各开顶箱内随机选取 5 个点,采用内径 3.5 cm 的土钻取 0—10 cm 土层的土壤样品,土壤混合后装入保鲜盒带回实验室预处理。样品预处理时,从每个土壤样品中手工拣出肉眼可见的动植物残体和石块后,过 2 mm 筛之后,将土壤样品分成两份:一份置于 4°C 冰箱冷藏,用于测定土壤含水量、可溶性有机碳、微生物生物量碳等;另一份于阴凉干燥通风处自然风干,用于测定土壤基本理化性质和有机碳组分。土壤有机碳(soil organic carbon, SOC)采用重铬酸钾氧化-浓硫酸外加热法测定。

微生物生物量碳(microbial biomass carbon, MBC)采用氯仿熏蒸法测定^[28]。称取两份 15 g 鲜土分别放入 100 mL 玻璃瓶中,置于避光的真空干燥器(干燥器瓷板上放有湿滤纸)中,一份用水洗氯仿熏蒸 24 h,另一份不进行熏蒸作为对照。分别加入 50 mL 0.5 mol/L K_2SO_4 , 震荡 1 h 后过滤,滤液用总有机碳分析仪(TOC-VCSH, Shimadzu, Japan)测定有机碳含量,求出土壤 MBC 含量。其中,转换 MBC 的转换系数为 0.45。

络合态碳测定采用焦磷酸钠浸提-重铬酸钾浓硫酸外加热法测定^[11]。称 0.5 g 过 100 目筛的干土于 50 mL 离心管中,加入 40 mL 0.1 mol/L 焦磷酸钠溶液(调节 pH 为 10)震荡 2 h 后进行离心,离心后取上清液,利用重铬酸钾-浓硫酸外加热法测定有机碳含量即络合态碳。

可溶性有机碳(dissolved organic carbon, DOC)采用 0.5 mol/L 硫酸钾溶液(K_2SO_4)浸提法测定^[29]。称取 10 g 风干土壤样品于 50 mL 离心管中,加 20 mL 浸提液,振荡后过滤,滤液通过水合碳氮仪,测出 DOC 含量。

易氧化有机碳(easily oxidizable carbon, EOC)采用高锰酸钾($KMnO_4$)氧化法测定^[30]。称取 2 g 鲜土样品于 50 mL 离心管中,加入 25 mL 浓度为 333 mmol/L 的高锰酸钾溶液,同时做空白对照,振荡后离心得到上清液,稀释后用分光光度计进行比色,测定其吸光率,根据标准曲线计算高锰酸钾消耗量,求出 EOC 含量。

惰性有机碳(recalcitrant organic carbon, ROC)采用 HCl 水解,之后采用重铬酸钾-浓硫酸外加热法测定^[31]。称取 2 g 土样于消煮管中,加入 5 mL 6 mol/L 的 HCl 溶液,115°C 消煮 16 h。冷却后移至离心管中,用去离子水洗至 pH 值呈中性,55°C 烘干,利用重铬酸钾-浓硫酸外加热法测定有机碳含量即 ROC。

轻组有机碳(light organic carbon, LOC)和重组有机碳(heavy organic carbon, HOC),采用密度为 1.7 g/cm³ 碘化钠溶液(NaI)分离提取,重铬酸钾-浓硫酸外加热法测定^[32]。称取 15 g 土样于离心管中,加入 50 mL 的 NaI 溶液摇匀,同时做空白对照,振荡后离心。将表面悬浮物通过微孔滤膜过滤,在离心管中加 50 mL NaI,重复 2—3 次直至没有可见的轻组物质。用 100 mL 0.01 mol/L 的 $CaCl_2$ 冲洗去除 NaI,另加去离子水冲洗。然后将滤纸上的轻组物质在 60°C 下烘干 12 h,获得土壤轻组物质。离心管中剩余部分用同样方法处理后,将滤纸上的物质在 60°C 下烘干 18 h,获得土壤重组物质。计算这些烘干样品质量占总土壤样品质量的比例后,再取出部分样品用于分析有机碳含量。根据计算的比例和有机碳含量,得到 LOC 和 HOC,计算轻组和重组有机碳库。轻组和重组有机碳库计算公式如下:

$$C_{LOC} = BD \times LOC \times D / 10$$

式中, C_{LOC} 代表轻组有机碳库(Mg/hm²), BD 代表土壤容重(g/cm³), LOC 代表轻组有机碳含量(g/kg), D 代表土层厚度(cm)。重组有机碳库(C_{HOC})也按此公式计算^[33]。

1.4 统计分析

文中所有数据运用 Microsoft Excel 2016 进行初步处理。数据分析之前,先检验数据的正态性和方差异质性。采用 SPSS 19.0 进行线性混合效应模型分析增温处理、增温持续时间及其两者交互作用对土壤有机碳及

其组分的差异显著性,处理方式为固定因子,样地和时间为随机因子。利用 Duncan 模型进行多重比较分析,通过 Pearson 相关系数分析温度与土壤有机碳及其组分之间的相关性,显著性水平设置为 $P < 0.05$ 。采用 Origin Pro 2022 软件进行作图。

2 结果

2.1 模拟增温对土壤温度与湿度的影响

2017 至 2021 年观测期间,样方中的土壤温度具有明显的季节动态,湿季(4—9 月)较高,干季(10 月—次年 3 月)较低。对照开顶箱土壤 0—10 cm 深度的年平均温度为 22.4℃,湿季平均温度为 26.4℃,干季平均温度为 18.4℃(表 2)。红外增温处理使土壤平均温度显著升高 0.6℃,湿季显著升高 0.3℃,干季显著升高 0.8℃($P < 0.05$)。

观测期间,样方中的土壤湿度也具有季节动态,湿季(4—9 月)较高,干季(10 月—次年 3 月)较低。对照开顶箱土壤 0—10 cm 深度的平均湿度为 14.32%,湿季平均湿度为 16.43%,干季平均湿度为 12.20%,红外增温处理对土壤平均湿度影响不显著($P > 0.05$)。

表 2 土壤 0—10 cm 温度和湿度(平均值±标准误差)
Table 2 Soil temperature and moisture at 0—10 cm depth (mean±standard error)

| 参数 Parameters | 时间 Date | 对照 Control | 增温 Warming | 参数 Parameters | 时间 Date | 对照 Control | 增温 Warming |
|----------------------------|------------|---------------|---------------|-------------------------|------------|---------------|---------------|
| 土壤温度 Soil temperature/℃ | 湿季 | 26.4±0.45 | 26.7±0.45 * | 土壤湿度 Soil moisture/% | 湿季 | 16.4±0.54 | 15.9±0.52 |
| | 干季 | 18.4±0.58 | 19.2±0.54 * | | 干季 | 12.2±0.49 | 11.5±0.46 |
| | 年平均 | 22.4±0.63 | 23.0±0.60 * | | 年平均 | 14.3±0.45 | 13.7±0.45 |

* 代表 $P < 0.05$

2.2 模拟增温对土壤总有机碳、微生物生物量碳和络合态碳的影响

2017—2021 年间的连续观测结果显示,长期增温显著增加 SOC 含量($P < 0.05$),与对照组相比显著增加了 4.5%,特别是 2021 年 12 月 SOC 含量显著增加了 17.6%。增温并未显著改变 MBC 和络合态碳含量($P > 0.05$)(图 1)。土壤 SOC、MBC 和络合态碳含量均随着增温持续时间的不同而显著变化($P < 0.01$)。增温处理与增温持续时间的交互作用显著影响土壤 MBC 含量($P < 0.05$),具体来看,2017 年 12 月的增温处理下的 MBC 含量比对照减少 19.8%,2020 年 6 月其含量比对照增加 22.5%。而增温处理与增温持续时间的交互作用对 SOC 和络合态碳无显著影响($P > 0.05$)(图 1)。

2.3 模拟增温对土壤轻组有机碳库和重组有机碳库的影响

2017—2021 年间的连续观测结果显示,长期增温显著增加 C_{LOC} ($P < 0.05$),与对照组相比显著增加了约 9.8%,增温持续时间对 C_{LOC} 有显著影响($P < 0.001$),而增温处理与增温持续时间的交互作用对 C_{LOC} 无显著影响($P > 0.05$)(图 2),但在 2018 年 6 月、2020 年 6 月和 2021 年 6 月增温处理下的 C_{LOC} 对比对照组显著增加了约 20.9%、39.0%和 29.5%。同时,长期增温处理显著增加了湿季的 C_{LOC} ($P < 0.05$),但对干季的 C_{LOC} 无显著影响($P > 0.05$)(图 2)。

长期增温显著减少 C_{HOC} ($P < 0.05$),与对照组相比显著降低了约 9.1%,增温持续时间对 C_{HOC} 有显著影响($P < 0.01$),同时,增温处理与增温持续时间的交互作用显著影响 C_{HOC} ($P < 0.05$)(图 2),具体来看,2019 年 12 月和 2020 年 6 月模拟增温处理下的 C_{HOC} 对比对照组显著降低了约 34.3%和 39.2%。

2.4 模拟增温对土壤可溶性有机碳、易氧化有机碳和惰性有机碳的影响

2017—2021 年间的连续观测结果显示,长期增温对土壤 DOC 和 ROC 含量均无显著影响($P > 0.05$),土壤 DOC 和 ROC 含量均随着增温持续时间的不同而显著变化($P < 0.001$),增温处理与增温持续时间之间的交互作用对土壤 DOC 和 ROC 含量均无显著影响($P > 0.05$)(图 3),但 2017 年 6 月增温处理下的 DOC 含量对比对照组显著降低了 10.6%,2021 年 6 月增温处理下的 ROC 含量对比对照组显著增加了约 25.1%。

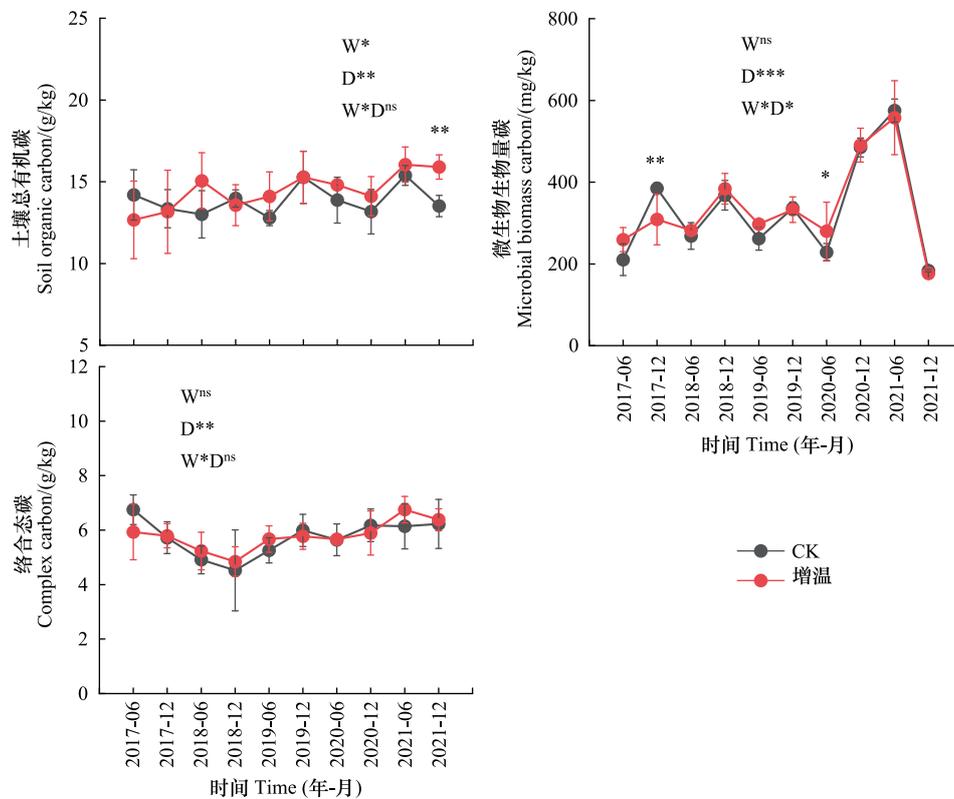


图 1 不同处理下 0—10 cm 土壤总有机碳、微生物生物量碳和络合态碳含量变化

Fig.1 Changes of soil organic carbon, microbial biomass carbon and complex carbon in 0—10 cm soil under different treatments

W 表示增温处理, D 表示增温持续时间; * 表示显著等级 (* 代表 $P < 0.05$, ** 代表 $P < 0.01$, *** 代表 $P < 0.001$)

而长期增温显著增加了土壤 EOC 含量 ($P < 0.05$), 与对照组相比显著增加了约 5.8%。土壤 EOC 含量随着增温持续时间的不同而显著变化 ($P < 0.001$), 在增温处理与增温持续时间的交互作用下, 交互作用同样显著影响了 EOC 含量 ($P < 0.01$) (图 3), 具体来看, 在 2019 年 6 月、2020 年 6 月和 2021 年 12 月增温处理下的 EOC 含量对比对照组显著增加了约 17.0%、12.4% 和 21.2%。

2.5 土壤有机碳及其组分之间的相关关系

Pearson 相关性分析 (表 3) 表明, SOC 与 EOC、ROC 和络合态碳均呈现显著正相关 ($P < 0.05$), 其中 SOC 与 ROC 相关系数为 0.61, 其相关系数大于 0.5, 达到了强程度相关。HOC 与 ROC 呈现显著正相关 ($P < 0.05$)。DOC 与 MBC、EOC 和络合态碳呈现显著正相关 ($P < 0.05$)。EOC 与络合态碳同样呈显著正相关关系 ($P < 0.05$), 其相关系数为 0.55, 表现为强程度相关。

表 3 土壤有机碳及其组分之间的相关关系

Table 3 Correlation between soil organic carbon and its components

| 参数 Parameters | 土壤 有机碳 | 微生物 量碳 | 络合 态碳 | 轻组有 机碳库 | 重组有 机碳库 | 可溶性 有机碳 | 易氧化 有机碳 | 惰性 有机碳 |
|-----------------------------------|-----------|-----------|----------|------------|------------|------------|------------|-----------|
| 土壤有机碳 Soil organic carbon | 1 | | | | | | | |
| 微生物量碳 Microbial biomass carbon | 0.201 | 1 | | | | | | |
| 络合态碳 Complex carbon | 0.498 ** | 0.098 | 1 | | | | | |
| 轻组有机碳库 Light organic carbon pool | 0.200 | 0.229 | -0.006 | 1 | | | | |
| 重组有机碳库 Heavy organic carbon pool | 0.133 | -0.192 | 0.126 | 0.138 | 1 | | | |
| 可溶性有机碳 Dissolved organic carbon | 0.067 | 0.322 * | 0.316 * | 0.064 | 0.079 | 1 | | |
| 易氧化有机碳 Easily oxidizable carbon | 0.417 ** | -0.004 | 0.551 ** | 0.142 | -0.095 | 0.293 * | 1 | |
| 惰性有机碳 Recalcitrant organic carbon | 0.612 ** | 0.062 | 0.237 | 0.202 | 0.390 ** | -0.059 | 0.006 | 1 |

数字代表相关系数, 数字前的正负代表正相关与负相关, * 表示显著等级 (* 代表 $P < 0.05$, ** 代表 $P < 0.01$)

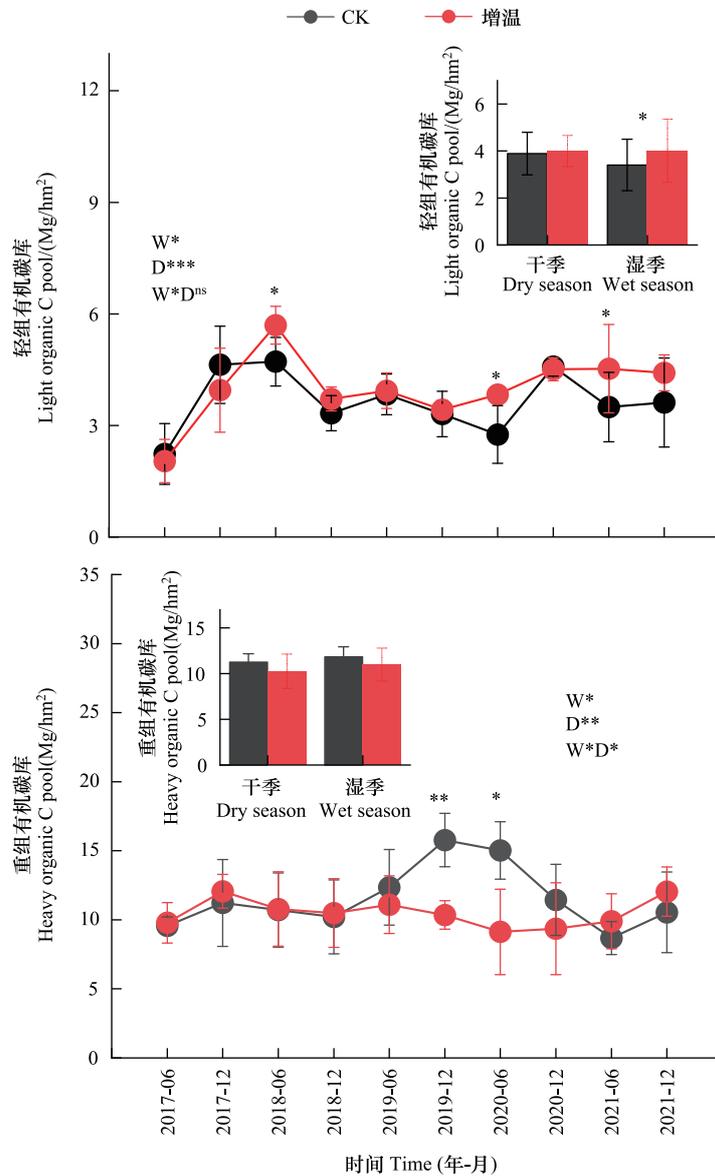


图2 不同处理下0—10 cm 轻组有机碳库和重组有机碳库变化

Fig.2 Changes of content of 0—10 cm light organic carbon pool and soil heavy organic carbon pool under different treatments

3 讨论

3.1 土壤总有机碳、微生物生物量碳和络合态碳对增温的响应

目前,大量寒带和温带生态系统的研究表明短期增温会使土壤 SOC 含量减少^[34–36],也有少数寒带和温带生态系统的研究表明土壤 SOC 含量对短期增温的响应不变^[37],仅有少量亚热带地区关于增温对 SOC 影响的研究基于短期观测^[20–21]。本研究中,长期增温显著增加了 SOC 含量。其原因可能是增温促进植物生长和增加凋落物量,从而增加植物对土壤的碳输入^[38],同时增温可能使根系凋落物与分泌物增加,使得土壤碳的输入增加^[39]。目前普遍研究认为生态系统对增温的响应可能会因更长的增温时间而适应^[40],而长期增温下的 SOC 的变化对增温也可能存在适应性^[41]。本研究中 SOC 增加集中出现在增温第 8 年(2020 年)后,这对 SOC 对长期增温响应可形成新的见解。

土壤 MBC 属于活性有机碳的重要组成部分,其含量的变化是土壤质量变化的敏感性指标^[42]。方熊等

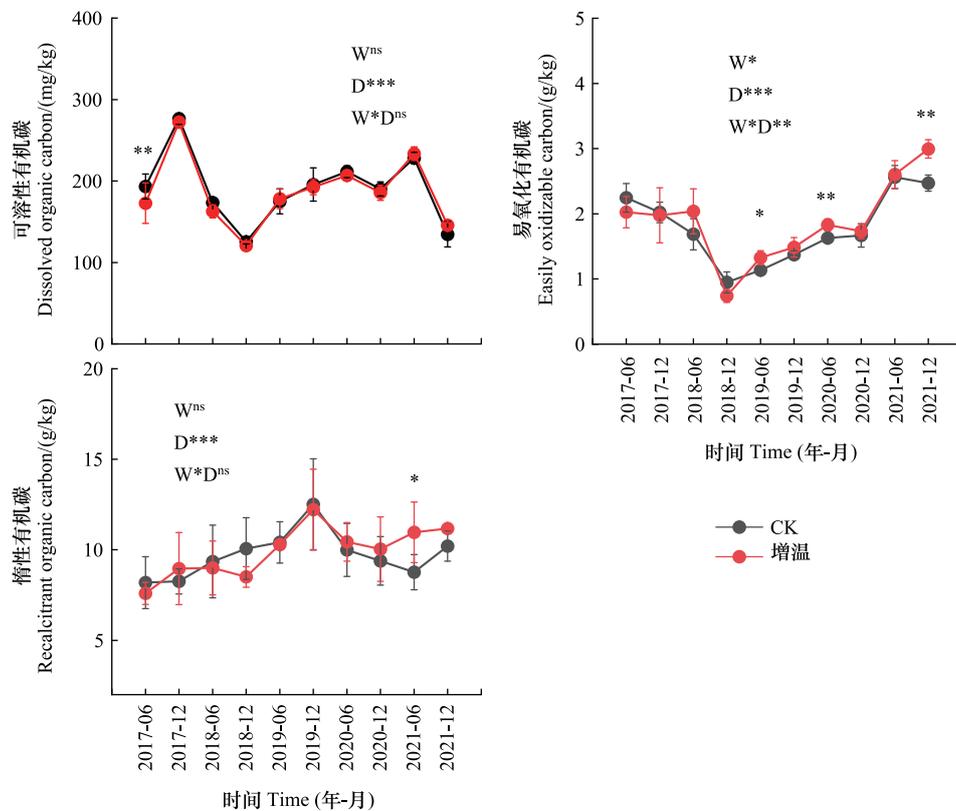


图3 不同处理下0—10 cm可溶性有机碳、易氧化有机碳和惰性有机碳含量变化

Fig.3 Changes of dissolve organic carbon, easily oxidized organic carbon and recalcitrant organic carbon in 0—10 cm soil under different treatments

人^[7]在鼎湖山亚热带山地常绿阔叶林里3年的监测研究中发现增温使土壤MBC含量下降,其原因是增温处理下土壤MBC分解相关酶活性的提高促进MBC的分解。而在本研究中,增温对MBC含量总体无显著影响。土壤MBC含量不变的原因可能是,增温可能加强土壤微生物酶活性,使得微生物代谢增强,生长加快^[43],但增温同时可能会使得异养呼吸速率增加,土壤微生物的生物周转加速,使碳矿化速率提高,促进土壤碳的分解,最终导致增温后MBC含量未发生显著变化。此外,增温后土壤DOC含量并未发生改变可能使得微生物易于吸收利用的有机碳源不变^[44],使MBC含量不变,DOC与MBC正相关可能说明这一点^[45]。

在亚热带湿润气候下,亚热带森林土壤中往往含有丰富的铁和铝离子,土壤中的铝和铁几乎所有结晶程度的矿物均能与SOC发生反应,从而对SOC的积累和其稳定性产生影响^[46]。在本研究中,增温对络合态碳含量无显著影响,这与Li等人^[47]结论相似,该结果可能反映增温条件下铁/铝氧化物对SOC的保护。此外,本实验中SOC含量与络合态碳呈现显著正相关关系,与朱豪等人^[48]的研究结果一致,而且Percival等人^[49]对新西兰的167个土壤样品研究中同样发现,SOC含量与络合态碳存在显著的线性关系。因此,随着增温时间的持续,未来络合态碳是否会随SOC增加仍需要更加长期的监测。

3.2 土壤轻组、重组有机碳库对增温的响应

本研究发现,增温显著增加了LOC含量(主要表现在湿季),显著减少了HOC含量。这与大多数研究结果认为增温减少土壤LOC^[50]或LOC不变^[7]不同。该研究样地前期发现长期增温促进植物生长和增加凋落物量^[38, 51—52],表明增温增加了向土壤中输入的碳,可能促进轻组有机碳库的积累^[53]。同时,前期研究还发现增温促进凋落物分解^[54],这可以解释轻组碳在土壤中的积累^[25]。LOC主要在湿季增加可能是由于湿季充足的降雨和增温加强植物的各项生理活性,植物光合速率和生产力提高而向土壤地下根系输出更多的有机

物^[55]。此外,LOC 的增加与 SOC 增加开始的时间一致,集中出现在增温第 8 年后,这说明长期增温下 LOC 是 SOC 增加的重要因素,为阐明 SOC 变化提供了重要支撑。

与 Song 等人^[56]发现 5 年增温对温带草原的 HOC 含量无显著影响不同,本研究中 HOC 显著降低的原因可能是在增温早期微生物消耗了一部分土壤活性碳后,微生物的群落组成和功能随之发生变化导致对难分解碳的利用增加^[7, 57]。Pold 等人^[58]研究结果也表明 20 年的增温增加了碳降解基因的真菌细菌比,这可能有助于增强对难分解碳的降解。

3.3 土壤易氧化有机碳、惰性有机碳对增温的响应

土壤 EOC 的周转时间短,环境变化响应敏感,其含量的变化对全球变化背景下土壤碳库稳定性及其动态具有重要意义^[59]。Liu 等^[60]在青藏高原东部山地林的研究中得到增温降低土壤 EOC 含量。而在本研究中,长期增温增加了土壤 EOC 含量,其原因可能是增温促使凋落物碳输入的增加(新碳输入增加)^[38],植物向土壤的碳输入增加以及微生物对于输入碳的分解速率加快,这种生物调控作用会促进土壤 EOC 的积累^[24]。这与本研究发现增温使土壤 LOC 含量增加一致。基于此,LOC 和 EOC 增加可能会提高季风林土壤的碳周转率,使土壤不稳定性有所提高^[61]。在时间尺度上,EOC 的增加集中在增温第 7 年(2019 年)后,与 LOC 和 SOC 开始增加的时间基本一致,说明长期增温使得活性有机碳比例增加,这与普遍短期增温研究认为活性有机碳下降相反。这反映长期增温下活性有机碳对 SOC 积累的重要生物调控作用^[52],因此未来需要关注长期增温下植物生长促进作用对土壤活性有机碳累积的影响。

有研究表明土壤 ROC 的化学结构比活性有机碳组分复杂,对增温的响应也比活性分更敏感^[62]。然而在本研究中,土壤 ROC 含量对增温的响应不显著,Belay 等人^[63]在美国南部大平原采用红外辐射增温的研究结果也表明增温对土壤 ROC 无显著影响;Li 等人^[47]在亚热带人工林的模拟增温实验中同样得到增温促进土壤活性碳的分解,但对土壤 ROC 无显著影响的结果。Melillo 等^[64]认为土壤有机碳的化学组分结构可以决定土壤有机碳组分的分解速率,而土壤 ROC 的化学组分是木质素等结构稳定,不易矿化的难分解物质,因此组成结构难分解的特征可能是 ROC 对增温响应无显著影响的原因^[20]。

4 结论

综上所述,9 年的模拟增温下促进了南亚热带季风林表层土壤总有机碳的积累,与普遍的短期增温发现表层有机碳下降不同。土壤总有机碳增加与 LOC 和 EOC 增加有关,总有机碳增加的生物调控作用可能比矿物保护作用强。此外,增温下 LOC 和 EOC 增加与 HOC 下降可能使得土壤有机碳稳定性下降,土壤有机碳周转率可能提高。本文研究结果将有助于我们进一步认识亚热带森林土壤对全球变暖的响应,可为预测未来该地区土壤碳库的变化特征提供科学依据。同时,未来应将土壤碳组分动态与土壤呼吸、养分循环结合起来,更好的揭示全球变暖对亚热带森林土壤有机碳的动态特征。

参考文献(References):

- [1] IPCC. Climate change 2022: Impacts, adaptation and vulnerability: working group II contribution to the sixth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge: Cambridge University Press: 3056.
- [2] 李玉强,赵哈林,赵学勇,张铜会,移小勇. 土壤温度和水分对不同类型沙丘土壤呼吸的影响. 干旱区资源与环境, 2006, 20(3): 154-158.
- [3] Sedjo R A. The carbon cycle and global forest ecosystem. Water, Air, & Soil Pollution, 1993, 70(1-4): 295-307.
- [4] 赵林林,吴志祥,孙瑞,杨川,符庆茂,谭正洪. 土壤有机碳分类与测定方法的研究概述. 热带农业工程, 2021, 45(3): 154-161.
- [5] Könönen M, Jauhiainen J, Straková P, Heinonsalo J, Laiho R, Kusin K, Limin S, Vasander H. Deforested and drained tropical peatland sites show poorer peat substrate quality and lower microbial biomass and activity than unmanaged swamp forest. Soil Biology and Biochemistry, 2018, 123: 229-241.
- [6] 方熊,刘菊秀,张德强,刘世忠,褚国伟,赵亮. 降水变化、氮添加对鼎湖山主要森林土壤有机碳矿化和土壤微生物碳的影响. 应用与环境生物学报, 2012, 18(4): 531-538.
- [7] 方熊. 增温对南亚热带山地常绿阔叶林土壤有机碳组分影响的微生物机制[D]. 北京:中国科学院大学, 2016.

- [8] 闫雷, 周丽婷, 孟庆峰, 李思莹, 戴建军, 张宇飞, 喇乐鹏. 有机物料还田对黑土有机碳及其组分的影响. 东北农业大学学报, 2020, 51(5): 40-46.
- [9] 胡佳, 吴琴, 陈正兴, 崔浩, 胡启武. 耕作年限对鄱阳湖围垦区稻田土壤有机碳组分的影响. 生态与农村环境学报, 2018, 34(3): 240-246.
- [10] 胡慧蓉, 马焕成, 罗承德, 胡庭兴. 森林土壤有机碳分组及其测定方法. 土壤通报, 2010, 41(4): 1018-1024.
- [11] 何群, 陈家坊. 土壤中游离铁和络合态铁的测定. 土壤, 1983, 15(6): 242-244.
- [12] 吴君君. 人工针叶林生态系统凋落物输入调控对土壤有机碳动态和稳定性的影响[D]. 北京: 中国科学院大学, 2017.
- [13] Kalbitz K, Schwesig D, Schmerwitz J, Kaiser K, Haumaier L, Glaser B, Ellerbrock R, Leinweber P. Changes in properties of soil-derived dissolved organic matter induced by biodegradation. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, 35(8): 1129-1142.
- [14] 余健, 房莉, 卞正富, 汪青, 俞元春. 土壤碳库构成研究进展. 生态学报, 2014, 34(17): 4829-4838.
- [15] Li X J, Xie J S, Zhang Q F, Lyu M K, Xiong X L, Liu X F, Lin T, Yang Y S. Substrate availability and soil microbes drive temperature sensitivity of soil organic carbon mineralization to warming along an elevation gradient in subtropical Asia. *Geoderma*, 2020, 364: 114198.
- [16] 马彩霞, 李洪杰, 郑海峰, 陈亚梅, 杨林, 王利峰, 张健, 刘洋. 川西高山林线土壤活性碳、氮对短期增温的响应. 应用生态学报, 2019, 30(03): 718-726.
- [17] Feng X J, Simpson A J, Wilson K P, Dudley Williams D, Simpson M J. Increased cuticular carbon sequestration and lignin oxidation in response to soilwarming. *Nature Geoscience*, 2008, 1: 836-839.
- [18] Wagai R, Kishimoto-Mo A W, Yonemura S, Shirato Y, Hiradate S, Yagasaki Y. Linking temperature sensitivity of soil organic matter decomposition to its molecular structure, accessibility, and microbial physiology. *Global Change Biology*, 2013, 19(4): 1114-1125.
- [19] Schneck J, Borken W, Schindlbacher A, Wanek W. Little effects on soil organic matter chemistry of density fractions after seven years of forest soil warming. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 103: 300-307.
- [20] 白皓宇. 增温对亚热带森林土壤有机碳及其组分变化的影响[D]. 福州: 福建师范大学, 2020.
- [21] Fang X, Zhou G Y, Qu C, Huang W J, Zhang D Q, Li Y L, Yi Z G, Liu J X. Translocating subtropical forest soils to a warmer region alters microbial communities and increases the decomposition of mineral-associated organic carbon. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 142: 107707.
- [22] Shi Z, Crowell S, Luo Y Q, Moore B 3rd. Model structures amplify uncertainty in predicted soil carbon responses to climate change. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 2171.
- [23] 王清奎. 碳输入方式对森林土壤碳库和碳循环的影响研究进展. 应用生态学报, 2011, 22(4): 1075-1081.
- [24] 王兴, 钟泽坤, 王佳懿, 简俊楠, 杨改河, 任成杰, 韩新辉. 黄土高原撂荒草地土壤碳库对两年增温增雨的响应. 土壤学报, 2023, 60(2): 523-534.
- [25] 黄锦学, 熊德成, 刘小飞, 杨智杰, 谢锦升, 杨玉盛. 增温对土壤有机碳矿化的影响研究综述. 生态学报, 2017, 37(1): 12-24.
- [26] 刘菊秀, 李跃林, 刘世忠, 李义勇, 褚国伟, 孟泽, 张德强. 气温上升对模拟森林生态系统影响实验的介绍. 植物生态学报, 2013, 37(6): 558-565.
- [27] Lie Z Y, Huang W J, Liu X J, Zhou G Y, Yan J H, Li Y L, Huang C M, Wu T, Fang X, Zhao M D, Liu S Z, Chu G W, Kadowaki K, Pan X P, Liu J X. Warming leads to more closed nitrogen cycling in nitrogen-rich tropical forests. *Global Change Biology*, 2021, 27(3): 664-674.
- [28] Calbrix R, Barray S, Chabrierie O, Fourrie L, Laval K. Impact of organic amendments on the dynamics of soil microbial biomass and bacterial communities in cultivated land. *Applied Soil Ecology*, 2007, 35(3): 511-522.
- [29] Xu X, Zhou Y, Ruan H H, Luo Y Q, Wang J S. Temperature sensitivity increases with soil organic carbon recalcitrance along an elevational gradient in the Wuyi Mountains, China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(10): 1811-1815.
- [30] Blair G J, Lefroy R, Lisle L. Soil carbon fractions based on their degree of oxidation, and the development of a carbon management index for agricultural systems. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1995, 46(7): 1459.
- [31] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [32] Janzen H H, Campbell C A, Brandt S A, Lafond G P, Townley-Smith L. Light-fraction organic matter in soils from long-term crop rotations. *Soil Science Society of America Journal*, 1992, 56(6): 1799-1806.
- [33] 李昌珍. 黄土丘陵区人工林土壤氮素积累、转化对土壤碳库的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2017.
- [34] Ding F, Huang Y, Sun W J, Jiang G F, Chen Y. Decomposition of organic carbon in fine soil particles is likely more sensitive to warming than in coarse particles: an incubation study with temperate grassland and forest soils in Northern China. *PLoS One*, 2014, 9(4): e95348.
- [35] Zou J L, Tobin B, Luo Y Q, Osborne B. Response of soil respiration and its components to experimental warming and water addition in a temperate Sitka spruce forest ecosystem. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2018, 260/261: 204-215.
- [36] Soong J L, Castanha C, Hicks Pries C E, Ofiti N, Porras R C, Riley W J, Schmidt M W I, Torn M S. Five years of whole-soil warming led to loss of subsoil carbon stocks and increased CO₂ efflux. *Science Advances*, 2021, 7(21): eabd1343.
- [37] Teramoto M, Liang N S, Ishida S, Zeng J Y. Long-term stimulatory warming effect on soil heterotrophic respiration in a cool-temperate broad-leaved deciduous forest in northern Japan. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2018, 123(4): 1161-1177.
- [38] Lie Z Y, Lin W, Huang W J, Fang X, Huang C M, Wu T, Chu G W, Liu S Z, Meng Z, Zhou G Y, Liu J X. Warming changes soil N and P supplies in model tropical forests. *Biology and Fertility of Soils*, 2019, 55(7): 751-763.
- [39] 李娜, 王根绪, 高永恒, 王俊峰, 柳林安. 模拟增温对长江源区高寒草甸土壤养分状况和生物学特性的影响研究. 土壤学报, 2010, 47

- (6): 1214-1224.
- [40] 李玉强, 陈云, 曹雯婕, 王旭洋, 牛亚毅. 全球变化对资源环境及生态系统影响的生态学理论基础. *应用生态学报*, 2022, 33(3): 603-612.
- [41] 潘新丽, 林波, 刘庆. 模拟增温对川西亚高山人工林土壤有机碳含量和土壤呼吸的影响. *应用生态学报*, 2008, 19(8): 1637-1643.
- [42] Plaza-Bonilla D, Álvaro-Fuentes J, Cantero-Martínez C. Identifying soil organic carbon fractions sensitive to agricultural management practices. *Soil and Tillage Research*, 2014, 139: 19-22.
- [43] 奚晶阳, 白炜, 尹鹏松, 刘永万. 模拟增温对长江源区高寒沼泽草甸土壤有机碳组分与植物生物量的影响研究. *生态科学*, 2019, 38(1): 92-101.
- [44] 李玲, 仇少君, 刘京涛, 刘庆, 陆兆华. 土壤溶解性有机碳在陆地生态系统碳循环中的作用. *应用生态学报*, 2012, 23(5): 1407-1414.
- [45] Zak D R, Grigal D F, Gleeson S, Tilman D. Carbon and nitrogen cycling during old-field succession: constraints on plant and microbial biomass. *Biogeochemistry*, 1990, 11(2): 111-129.
- [46] 张慧敏. 玉龙雪山沿海海拔梯度土壤有机碳储量及其稳定机制[D]. 昆明: 云南大学, 2021.
- [47] Li Y Q, Qing Y X, Lyu M K, Chen S D, Yang Z J, Lin C F, Yang Y S. Effects of artificial warming on different soil organic carbon and nitrogen pools in a subtropical plantation. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 124: 161-167.
- [48] 朱豪, 肖指柔, 明安刚, 滕金倩, 覃林. 中国南亚热带乡土针阔树种人工林土壤不同形态铁铝氧化物对有机碳含量的影响. *水土保持通报*, 2022, 42(5): 386-392.
- [49] Percival H J, Parfitt R L, Scott N A. Factors controlling soil carbon levels in New Zealand grasslands is clay content important? *Soil Science Society of America Journal*, 2000, 64(5): 1623-1630.
- [50] Chen Q Y, Niu B, Hu Y L, Luo T X, Zhang G X. Warming and increased precipitation indirectly affect the composition and turnover of labile-fraction soil organic matter by directly affecting vegetation and microorganisms. *Science of the Total Environment*, 2020, 714: 136787.
- [51] Lie Z Y, Zhou G Y, Huang W J, Kadowaki K, Tissue D T, Yan J H, Penuelas J, Sardans J, Li Y L, Liu S Z, Chu G W, Meng Z, He X H, Liu J X. Warming drives sustained plant phosphorus demand in a humid tropical forest. *Global Change Biology*, 2022, 28(13): 4085-4096.
- [52] Liu X J, Lie Z Y, Reich P, Zhou G Y, Yan J H, Huang W J, Wang Y P, Penuelas J, Tissue D, Zhao M D, Wu T, Wu D H, Xu W F, Li Y L, Tang X L, Zhou S Y D, Meng Z, Liu C J, Chu G W, Liu J X. Long-term warming increased carbon sequestration capacity in a humid subtropical forest. *Global Change Biology*, 2023, 30(1): e17072.
- [53] 刘东尧, 闫振华, 陈艺博, 杨琴, 贾绪存, 李鸿萍, 董鹏飞, 王群. 增温对玉米茎秆生长发育、抗倒性和产量的影响. *中国农业科学*, 2021, 54(17): 3609-3622.
- [54] Liu J X, Liu S G, Li Y Y, Liu S Z, Yin G C, Huang J, Xu Y, Zhou G Y. Warming effects on the decomposition of two litter species in model subtropical forests. *Plant & Soil*, 2017, 420: 277-287.
- [55] 马志良. 青藏高原东缘高寒灌丛根系分泌物碳氮输入对增温的响应. *生态环境学报*, 2020, 29(4): 643-649.
- [56] Song B, Niu S L, Zhang Z, Yang H J, Li L H, Wan S Q. Light and heavy fractions of soil organic matter in response to climate warming and increased precipitation in a temperate steppe. *Plos One*, 2012, 7(3): e33217.
- [57] Zhou S Y D, Lie Z Y, Liu X J, Zhu Y G, Penuelas J, Neilson R, Su X, Liu Z F, Chu G W, Meng Z, Yan J H, Liu J X. Distinct patterns of soil bacterial and fungal community assemblages in subtropical forest ecosystems under warming. *Global Change Biology*, 2023, 29(6): 1501-1513.
- [58] Pold G, Melillo J M, DeAngelis K M. Two decades of warming increases diversity of a potentially lignolytic bacterial community. *Frontiers in Microbiology*, 2015, 6: 480.
- [59] 王国兵, 赵小龙, 王明慧, 阮宏华, 徐长柏, 徐亚明. 苏北沿海土地利用变化对土壤易氧化碳含量的影响. *应用生态学报*, 2013, 24(4): 921-926.
- [60] Liu F R, Zhang Y M, Luo J X. The effects of experimental warming and CO₂ concentration doubling on soil organic carbon fractions of a montane coniferous forest on the eastern Qinghai-Tibetan Plateau. *European Journal of Forest Research*, 2018, 137(2): 211-221.
- [61] 陈雪莹. 增温对长白山苔原土有机碳库影响的实验研究[D]. 长春: 东北师范大学, 2022.
- [62] Lupascu M, Welker J M, Seibt U, Xu X, Velicogna I, Lindsey D S, Czimeczik C I. The amount and timing of precipitation control the magnitude, seasonality and sources (¹⁴C) of ecosystem respiration in a polar semi-desert, northwestern Greenland. *Biogeosciences*, 2014, 11(16): 4289-4304.
- [63] Belay-Tedla A, Zhou X H, Su B, Wan S Q, Luo Y Q. Labile, recalcitrant, and microbial carbon and nitrogen pools of a tallgrass prairie soil in the US Great Plains subjected to experimental warming and clipping. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(1): 110-116.
- [64] Melillo J M, Aber J D, Muratore J F. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology*, 1982, 63(3): 621-626.