

刘嘉琦, 刘春晖, 郭宸铭, 窦艳星, 王宝荣, 安韶山. 长期刺槐林种植增加了微生物残体碳而非植物残体碳对土壤有机碳的贡献[J]. 土壤学报, 2026,

LIU Jiaqi, LIU Chunhui, GUO Chenming, Dou Yanxing, WANG Baorong, AN Shaoshan. Long-term Planting of Robinia Forests Increased the Contribution of Microbial Residue Carbon Rather than Plant Residue Carbon to Soil Organic Carbon[J]. Acta Pedologica Sinica, 2026,

长期刺槐林种植增加了微生物残体碳而非植物残体碳对土壤有机碳的贡献*

刘嘉琦¹, 刘春晖², 郭宸铭¹, 窦艳星³, 王宝荣^{4†}, 安韶山^{1,5†}

(1.西北农林科技大学资源环境学院, 陕西杨凌 712100; 2.西北农林科技大学水土保持科学与工程学院, 陕西杨凌 712100; 3.西北农林科技大学林学院, 陕西杨凌 712100; 4.西北农林科技大学草原与草业学院, 陕西杨凌 712100; 5.西北农林科技大学水土保持与荒漠化整治全国重点实验室, 陕西杨凌 712100)

摘要: 通过分析不同林龄刺槐人工林土壤中植物与微生物残体碳的动态变化及其影响因素, 旨在为揭示人工林土壤有机碳(SOC)的积累过程与调控机制提供科学依据。以农田为对照, 选取黄土高原地区 10 a、15 a、20 a、35 a 和 50 a 林龄的刺槐人工林为研究对象, 分别测定表层(0~20 cm)和亚表层(20~40 cm)土壤中木质素酚与氨基糖的含量, 量化二者对 SOC 的贡献, 并结合林木特征、土壤化学性质及微生物生物量等指标, 分析刺槐人工林的固碳机制。结果表明: (1) 刺槐种植显著提高了表层土壤 SOC 含量, 但对亚表层影响不显著; 至 50 a 林龄时, 表层 SOC 较农田提高 93.5%。(2) 刺槐种植显著提高了表层土壤氨基糖及其单体含量, 在 35 a 时达峰值, 而亚表层土壤中含量变化不显著, 在 0.39~0.57 g·kg⁻¹ 之间波动。(3) 在表层土壤中, 刺槐林土壤中木质素酚含量显著高于农田土壤; 在亚表层土壤中, 刺槐人工林土壤的木质素酚含量处于较低水平, 且其含量随树龄增长未呈现明显波动, 始终维持在 0.1~0.3 g·kg⁻¹ 的范围内。(4) 在表层土壤中, 植物残体碳对 SOC 的相对贡献随林龄增加呈下降趋势, 介于 2.8%~12.5%, 而微生物残体碳的贡献更为突出, 介于 44.0%~53.0%。在亚表层土壤中, 植物残体碳与微生物残体碳的贡献范围分别为 8.9%~31.8%和 30.6%~65.0%。综上, 刺槐人工林恢复显著促进了土壤有机碳的积累, 但这种促进作用仅存在于表层土壤。微生物残体碳是刺槐林 SOC 构成的主要来源, 其贡献大于植物残体碳。

关键词: 土壤有机碳; 微生物残体碳; 植物残体碳; 植被恢复

中图分类号: S158.3

文献标志码: A

Long-term Planting of Robinia Forests Increased the Contribution of Microbial Residue Carbon Rather than Plant Residue Carbon to Soil Organic Carbon

LIU Jiaqi¹, LIU Chunhui², GUO Chenming¹, Dou Yanxing³, WANG Baorong^{4†}, AN Shaoshan^{1,5†}

(1.College of Natural Resources and Environment, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2.College of Soil and Water Conservation Science and Engineering, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 3.College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 4.College of Grassland Agriculture, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 5.State Key Laboratory of Soil and Water Conservation and Desertification

* 国家自然科学基金项目(42307440, 42507466)和中国博士后基金会项目(2023M732879)资助Supported by the National Natural Science Foundation of China (Nos. 42307440, 42507466) and China Postdoctoral Science Foundation (No. 2023M732879)

† 通讯作者Corresponding author, E-mail: wangbaorong92@163.com; shan@ms.iswc.ac.cn

作者简介: 刘嘉琦(2001—), 女, 山西吕梁人, 硕士研究生, 主要从事土壤生态的研究。Email: lj2804175854@163.com

收稿日期: 2025-09-01; 收到修改稿日期: 2026-07-09; 网络首发日期(www.cnki.net): 年-月-日

Abstract: 【Objective】 This study aimed to clarify the respective roles of plant- and microbial-derived residues in soil organic carbon (SOC) accumulation in *Robinia pseudoacacia* plantations by examining their dynamic changes across a chronosequence of stand ages. 【Method】 *Robinia pseudoacacia* plantations aged 10, 15, 20, 35, and 50 years on the Loess Plateau were selected as the study sites, with farmland included as the control. Lignin phenols and amino sugars were quantified in surface (0-20 cm) and subsurface (20-40 cm) soils to assess the contributions of plant- and microbial-derived residues to SOC. In addition, forest characteristics, soil chemical properties, and microbial biomass were analyzed to explore the potential mechanisms underlying carbon sequestration in these plantations. 【Result】 The results showed that: (1) the establishment of *R. pseudoacacia* plantations significantly increased SOC content in surface soils, whereas no significant change was observed in subsurface soils. After 50 years of afforestation, SOC content in the surface soil increased by 93.5% relative to farmland. (2) In surface soils, the contents of amino sugars and their monomers were significantly higher in *R. pseudoacacia* plantations than in farmland and peaked at a stand age of 35 years. By contrast, amino sugar contents in subsurface soils showed no significant variation, ranging from 0.39 to 0.57 g·kg⁻¹. (3) In surface soils, lignin phenol contents under *R. pseudoacacia* plantations were significantly higher than those in farmland soils. However, lignin phenol contents in subsurface soils remained relatively low and showed little variation with increasing stand age, ranging from 0.1 to 0.3 g·kg⁻¹. (4) In surface soils, the relative contribution of plant residue carbon to SOC decreased with stand age, ranging from 2.8%-12.5%. In contrast, microbial residue carbon made a substantially greater contribution, accounting for 44.0%-53.0% of SOC. In subsurface soils, the contributions of plant residue carbon and microbial residue carbon ranged from 8.9%-31.8% and 30.6%-65.0%, respectively. 【Conclusion】 Overall, the restoration of *R. pseudoacacia* plantations stimulated SOC accumulation, but this effect was largely confined to surface soils. Also, microbial residue carbon was the dominant source of SOC in these plantations and contributed more substantially than plant residue carbon.

Key words: Soil organic carbon; Microbial residue carbon; Plant residue carbon; Vegetation restoration

土壤碳库作为陆地生态系统中储量最大的碳库,在维持全球碳循环平衡、保障陆地生态系统生产力及缓解气候变化方面具有关键作用。森林生态系统因其巨大的生物量,为土壤碳库提供重要的碳输入,在全球碳循环中占据重要地位^[1]。然而,自20世纪以来,为了满足对木材产品和商业农业的需求,天然林以前所未有的速度消失,加速了土壤碳的流失^[2]。在此背景下,植被恢复已成为生态修复及维持森林土壤碳汇功能的重要途径。而黄土高原作为生态环境脆弱、水土流失严重的典型区域,实施生态修复尤为迫切。自20世纪90年代在黄土高原实施退耕还林(草)等生态修复工程以来,该区域部分农田逐渐被人工林地所替代,这使得该区域的植被类型和覆盖度均出现了极为显著的改变^[3-4]。据统计,在2000年至2020年内,黄土高原的植被覆盖度实现了大幅提升,从39%迅速增长至71%。大范围分布的人工刺槐林在区域土壤侵蚀防控、土壤肥力提升和有机碳固存方面发挥着重要作用,其种植后的土壤有机碳(Soil organic carbon, SOC)积累特征直接关系到黄土高原森林生态效益与碳汇功能的评估^[5]。

植物通过根、茎、叶等活体组织储存的有机碳约占陆地生态系统有机碳总量的20%~30%。植被恢复过程中,植物通过凋落物(如落叶、枯枝)向土壤输入大量有机物^[6-7]。同时,根系

在生长过程中的周转与死亡残留也成为土壤有机碳的重要来源^[8]。而微生物的调控作用在 SOC 的固定中也扮演关键角色：一方面，微生物通过分泌胞外酶分解植物残体^[9]，影响植物残体碳向 SOC 的转化效率；另一方面，微生物通过合成代谢形成微生物残体碳，直接补充 SOC 库。这两个过程的交互作用，会显著改变植物残体碳与微生物残体碳对 SOC 的贡献比例，进而影响 SOC 库的固碳能力^[10-11]。木质素酚和氨基糖通常作为生物标志物用于追踪植物源碳和微生物源碳在土壤中的积累^[11-12]。氨基糖是微生物细胞壁的重要成分，能在微生物死亡后与矿物结合并相对稳定地固存于土壤中，可为微生物残体的积累动态提供有效指示。土壤中常见的氨基糖包括氨基葡萄糖、氨基半乳糖、氨基甘露糖和胞壁酸，占土壤有机质含量的 2%~5%^[13]。木质素常用 CuO 氧化法提取木质素酚的单体表征，包括肉桂基、丁香基和香草基。木质素酚含量、不同单体间的比值既可以表征植物残体碳，也可以指示木质素的降解程度^[14]。在全球尺度上，有研究表明与草地相比，森林 SOC 中微生物残体的贡献较低，植物来源组分对森林 SOC 的贡献更为突出^[15]。He 等^[16]对中国东部 5 个纬度带森林土壤的研究指出，微生物残体（尤其是真菌残体）在 SOC 形成中发挥了较植物木质素更为重要的作用。由此可见，在刺槐人工林土壤中，植物与微生物残体对 SOC 积累的相对贡献仍不明确。这一认知空白不仅限制了对刺槐林“植物-微生物-土壤”系统碳循环耦合机制的深入理解，也为准确评估该类人工林生态系统的碳汇潜力带来挑战。

目前，针对天然林土壤有机碳（SOC）的研究已形成较为系统的认知。多项覆盖不同气候带的研究表明，天然林 SOC 含量与储量主要受林型、树种组成和林龄等关键因素调控^[17]。刘新颖等^[18]在温带天然林的研究中进一步指出，微生物残体碳对 SOC 的贡献高于植物残体碳，这一发现深化了对天然林碳库形成机制的理解。在人工林方面，已有研究揭示，刺槐人工林 SOC 含量随林龄增长呈现“先增后减”的趋势，该动态受植被凋落物输入与微生物分解转化之间的平衡调控^[19]。此外，由于表层土壤根系分布密集、凋落物输入量大，碳源转化效率较高，其 SOC 积累量显著高于深层土壤^[20]。然而，当前关于人工刺槐林 SOC 的研究多集中于其基本含量与分布特征，对于 SOC 积累过程的内在调控机制、关键影响因子的长期动态，以及植物与微生物残体碳对 SOC 贡献的差异等核心科学问题，仍缺乏系统性与机理层面的深入探索，存在明显的研究空白。基于上述问题，本研究提出以下科学假设：（1）刺槐林 SOC 含量随着林龄的增加而增加，且各林龄表层 SOC 均显著高于亚表层。（2）植物源碳和微生物残体碳随林龄增长而增加，且各林龄微生物残体碳对有机碳的贡献高于植物残体碳。阐明植物与微生物残体碳在 SOC 积累中的相对贡献，有助于揭示植被恢复背景下人工林碳汇功能的形成机制，为相关理论构建提供依据。同时，研究结果可为预测全球气候变化和不同土地管理措施下刺槐人工林土壤碳库的动态演变提供科学参考，从而为制定有针对性的生态系统碳管理策略、提升区域碳汇能力奠定理论基础。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

研究区位于中国黄土高原陕西省永寿槐平林场（34° 47′ —34° 51′ N，108° 05′ —108° 10′ E）。从 1958 年永寿县在永寿梁地区成立了国营槐平林场开始推行专业造林，同时作为“三北”防护林体系工程建设县之一，经过 60 多年的艰苦努力，永寿形成了 40 万亩刺槐林屏障，森林覆盖率达到 89.2%。研究样地内的大面积刺槐人工林多源于退耕还林工程实施后由原有农田转变而来，所有样地均发育于同一黄土母质，具备一致的成土背景与土地利用历史。该区属暖温带半干旱—半湿润大陆性季风气候，年均气温为 10.8℃，年均降水量为 605 mm，其中 7—9 月降水占全年降水的 60%以上，呈显著雨热同期特征。无霜期平均 210d。区域海拔介于 1 123~1 464 m 之间，地形以黄土丘陵与沟壑为主，坡度多在 10°~25°之间。土壤类型依据联合国粮农组织（FAO）分类标准为钙质初育土（Calcaric Regosol），发生学分类则为黄绵土。土壤质地以粉壤土为主，土层深厚，通透性良好，但结构性较差，易受水力侵蚀。该地区在长期植被恢复与人工林经营背景下，形成了以刺槐为建群种、林龄结构完整、立地条件可控的典型人工林生态系统，为研究刺槐林土壤碳循环与生态功能演变提供了理想的野外研究平台。

1.2 试验设计和样品采集

本研究于 2023 年 7 月开展，以连续耕作农田为对照，选取了林龄分别为 10 a、15 a、20 a、35 a 和 50 a 的刺槐纯林作为研究对象。在每个林龄阶段，设置 5 个植被状况基本一致的 50 m×50 m 样方作为野外重复，各样方间距不小于 1 km，以保障空间独立性和代表性。在每个样方内，沿“S”形路线选取 5 个采样点，分别采集 0~20 cm（表层）和 20~40 cm（亚表层）土层的土壤样品。将同一样方内相同土层的样品混合均匀，构成一个复合样本。所有采集的土壤样品立即存放于 4℃便携式冷藏箱中，并于 24 h 内运抵实验室。在实验室内，土壤样品经去除可见石砾和植物根系后，于通风条件下自然风干，过 2 mm 筛，保存用于后续理化分析。

1.3 样品指标测定

用 pH 计测定土壤 pH，水土比例为 5：1；硝态氮、铵态氮分别采用分光光度法和靛酚蓝比色法测定；土壤全氮采用凯氏定氮仪测定；土壤有机碳采用重铬酸钾外加热法测定；颗粒态有机碳和矿物结合态有机碳采用六偏磷酸钠分离法。

土壤中常见的 4 种氨基糖（氨基葡萄糖、氨基半乳糖、氨基甘露糖和胞壁酸）采用气相色谱法进行测定^[13]。干燥土样经 6 M 盐酸（10 mL）于 105℃水解 8h，冷却后加入 0.1 mL 肌醇（100 mg·mL⁻¹）作为内标 1，过滤并减压（52℃）浓缩至干，再溶于蒸馏水，调节 pH 至 6.6~6.8。离心后取上清液再次浓缩至干，残余物用 5 mL 无水甲醇溶解，离心去除盐分。氮气吹干后加 1 mL 蒸馏水，冷冻干燥。加入 0.1 mL 内标 2-甲基葡萄糖胺（100 mg·mL⁻¹）后，样品在 0.3 mL 衍生化试剂（盐酸羟胺与 4-二甲氨基吡啶溶入体积比为 4:1（v / v）的吡啶-甲醇混合液）中 80℃加热 30 min，转化为醛腈衍生物。冷却后加 1 mL 乙酸酐于 80℃乙酰化 60 min，加入 1.5 mL 二氯甲烷萃取，依次用 1 mL 盐酸和蒸馏水洗涤去除过量试剂。含氨基糖衍生物的二氯甲烷相经氮气吹干后，通过气相色谱质谱仪（GC-MS, Agilent）定量分析。主要测定胞壁酸和氨基葡萄糖，并按以下公式计算细菌和真菌的残体碳^[21]。

$$\text{细菌残体碳} = \text{胞壁酸} \times 31.3 \quad (1)$$

$$\text{真菌残体碳} = (\text{氨基葡萄糖} - 1.16 \times \text{胞壁酸}) \times 10.8 \quad (2)$$

$$\text{微生物残体碳} = \text{细菌残体碳} + \text{真菌残体碳} \quad (3)$$

木质素酚分为香草基、丁香基和肉桂基三类。土壤木质素单体分析采用 Otto 等^[22]建立

的碱性 CuO 氧化法。预处理步骤如下：干燥土样与六水合硫酸亚铁铵（100 mg）及 20 mL 经氮气吹扫的 2 mL NaOH 溶液共同置于聚四氟乙烯反应釜中反应，经 170 °C 加热 2 h。氧化产物中加入乙基香草醛作为替代标准品，用盐酸酸化至 pH 2，离心后以乙酸乙酯进行液-液萃取，取上清液，氮气流吹干浓缩。最后，木质素氧化产物与 N,O-双（三甲基硅基）三氟乙酰胺和吡啶在 60 °C 下反应 15 min，生成三甲基硅基衍生物后进行 GC-MS 测定。得到 8 种单体，分为三大类：香草基类单体（香草基酚）：香草醛（Vanillin）、香草酮（Aceto vanillone）、香草酸（Vanillic acid）；S 类单体（丁香基酚系列）：丁香醛（Syringaldehyde）、丁香酮（Acetosyringone）、丁香酸（Syringic acid）；C 类单体（肉桂基酚系列）：对-香豆酸（p-Coumaric acid）、阿魏酸（Ferulic acid）。木质素酚总量为香草基（V）、丁香基（S）和肉桂基（C）化合物之和。木质素降解程度通过香草基（(Ad/Al)v）和丁香基（(Ad/Al)s）酚类的酸醛比（Ac/Al）表征，该比值与木质素氧化程度呈正相关。（Ad/Al)v 和（Ad/Al)s 比值升高表明侧链氧化加剧，而 C/V 和 S/V 比值降低则反映微生物转化阶段的木质素降解程度增强^[23]。

$$\text{植物残体碳} = \frac{\left(\frac{V}{33.3\%} + \frac{S}{90\%} + C\right)}{3\%} \times 100\% \quad (4)$$

$$\text{微生物残体碳对有机碳的贡献} = \frac{\text{微生物残体碳}}{\text{土壤有机碳}} \times 100\% \quad (5)$$

$$\text{植物残体碳对有机碳的贡献} = \frac{\text{植物残体碳}}{\text{土壤有机碳}} \times 100\% \quad (6)$$

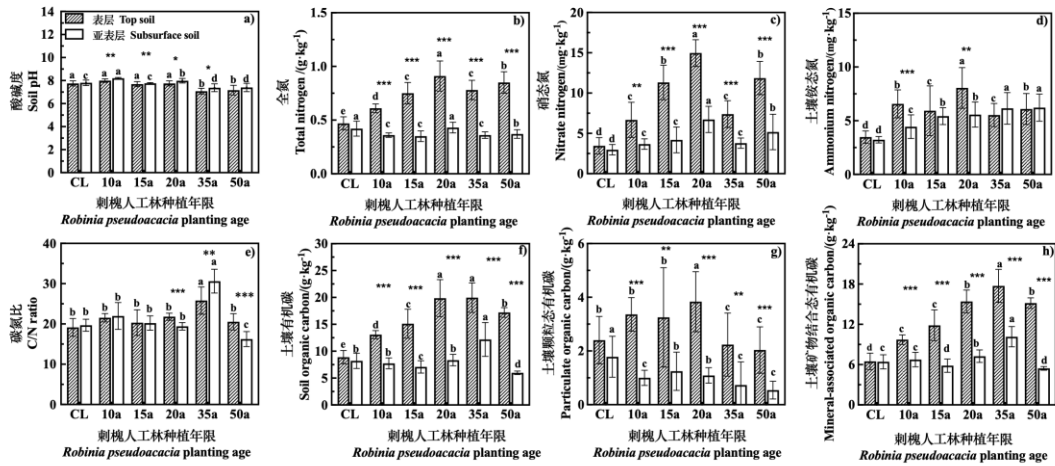
1.4 数据处理

数据采用 Excel 整理后导入 R 2024.12.0 软件，对分组变量进行标准化处理分析。各指标数据按林龄和土层分组，计算均值和标准差（SD）。在同一土层内，不同林龄处理之间采用单因素方差分析进行比较，并通过 Tukey 多重比较检验其差异显著性（ $P < 0.05$ ）；显著性结果以不同小写字母表示。在同一林龄下，表层与亚表层之间采用独立样本 t 检验分析差异。此外，运用 Pearson 相关分析法探究刺槐人工林土壤中氨基糖和木质素酚含量与各土壤因子之间的相关性。最终利用 ggplot2 绘制，以“均值 ± 标准差”展示结果。

2 结 果

2.1 植被恢复过程中土壤特性的变化

刺槐种植显著提高了表层（0~20 cm）土壤全氮（TN）、硝态氮（NO₃⁻-N）、铵态氮（NH₄⁺-N）、有机碳（SOC）和矿物结合态有机碳（MAOC）含量。在表层土壤中，20 a 的刺槐林土壤中 TN、NO₃⁻-N、NH₄⁺-N 含量最高，分别为 0.91 g·kg⁻¹、14.97 mg·kg⁻¹、8.05 mg·kg⁻¹。与农田相比，50 a 的刺槐人工林表层土壤 SOC 含量提升 93.5%，MAOC 含量提升 133.9%，而在亚表层（20~40 cm）土壤中，SOC、MAOC 及颗粒态有机碳（POC）的平均含量分别降低 27.1%、15.3% 和 69.6%，其中 50 a 时有机碳含量最低，为 5.99 g·kg⁻¹。不同土层间比较表明，表层土壤酸碱度总体低于亚表层，其中 10a、15a、20a 和 35a 样地达到显著水平。与之相反，表层土壤养分含量总体高于亚表层，尤其是 TN、NO₃⁻-N 和 SOC 表现较为明显。随着植被恢复年限的增加，刺槐林土壤中 TN、NO₃⁻-N 和 NH₄⁺-N 含量未呈现显著变化趋势（图 1）。



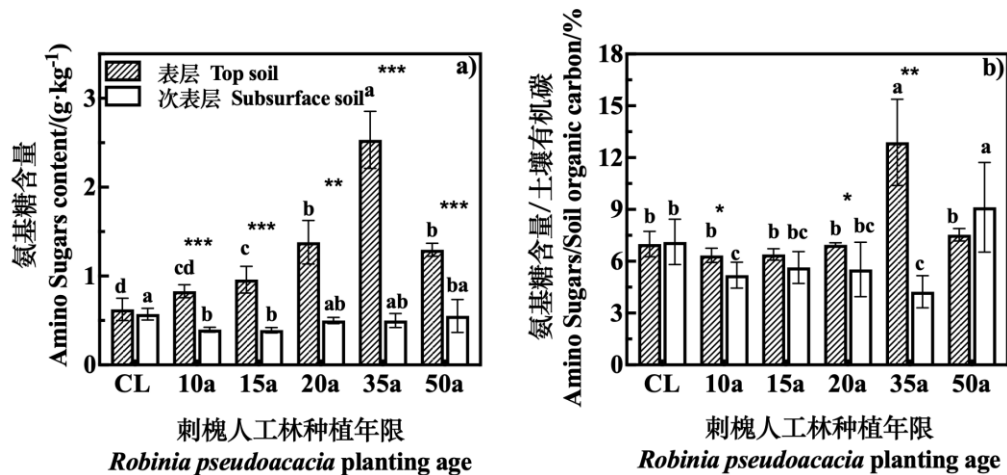
注：CL 表示玉米农田。不同小写字母表示同一土层不同树龄之间差异显著 ($P<0.05$)，星号表示同一处理下不同土层的差异显著，无标记则表示差异不显著 ($*P<0.05$, $**P<0.01$, $***P<0.001$)。误差线代表标准差 (SD)。下同。Note: CL stands for corn farmland. Different lowercase letters indicate significant differences between different tree ages in the same soil layer ($P<0.05$). Asterisks represent significant differences between soil layers within the same treatment; absence of asterisks denotes no significance ($*P<0.05$, $**P<0.01$, $***P<0.001$). The error bar represents the standard deviation (SD). The same below.

图 1 农田和不同树龄刺槐林土壤的化学性质

Fig.1 Soil chemical properties of farmland and *Robinia pseudoacacia* with different ages

2.2 土壤氨基糖及其单体含量

在表层土壤中，与农田相比，植被恢复显著提高了土壤氨基糖含量。在树龄 20 a 至 35 a 间，氨基糖含量呈现显著增长 ($P<0.05$)，在 35 a 达到 $2.53 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 的峰值，为农田土壤含量的 3 倍。尽管树龄 50 a 刺槐林土壤的氨基糖含量呈现下降趋势，但仍高于农田。在亚表层土壤中，各恢复阶段的氨基糖含量与农田相比并无显著差异，其含量在 $0.39\sim 0.57 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 之间波动。仅在树龄 50 a 时，相较于农田，氨基糖含量呈现出明显的提高(图 2a)。此外，氨基糖占土壤有机碳的百分比与总氨基糖的变化趋势相似 (图 2b)。



注：(a)、(b) 表示农田和不同树龄刺槐林土壤每千克土壤的氨基糖含量和占有有机碳的百分比。Note: (a) and (b) represent the amino sugar content per kilogram of soil and the percentage of organic carbon in farmland and acacia soil of different ages.

图 2 农田和不同树龄刺槐林土壤氨基糖含量

Fig.2 Amino sugar content in farmland and soil under *Robinia pseudoacacia* plantations of different ages

在表层土壤中，与农田相比，植被恢复后氨基葡萄糖、氨基半乳糖、胞壁酸和氨基甘露糖的含量均显著增加。在刺槐树龄为 35 a 时，这些组分的含量达到最高水平，分别为 $1.40 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、 $0.93 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、 $0.11 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 和 $0.089 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ （图 3）。然而，在树龄为 10 a 时，胞壁酸的含量仅次于树龄 35 a 时的含量，且高于树龄 15 a 和 20 a 时的含量。这与其他三种单体氨基糖的含量变化趋势有所不同。在亚表层土壤中，此类变化并不明显。相比之下，刺槐树龄的变化能够更有效地改变氨基葡萄糖与胞壁酸的比值。在表层和亚表层土壤中，该比值在树龄 10 a 时最低，其次是树龄 15 a 时，其数值分别为 3.47 和 5.09 ($P < 0.05$)（图 3f）。

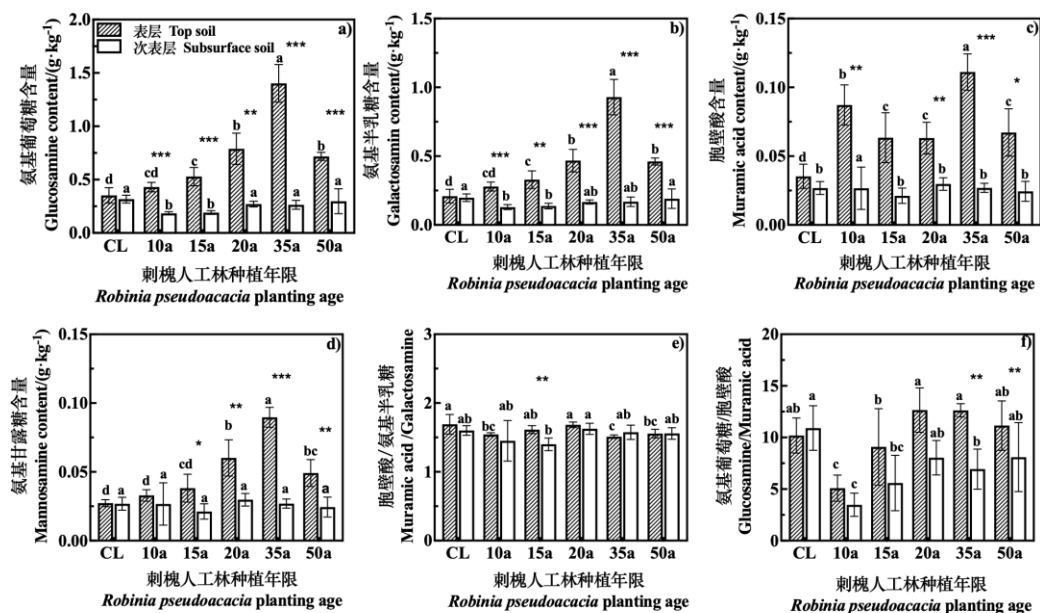


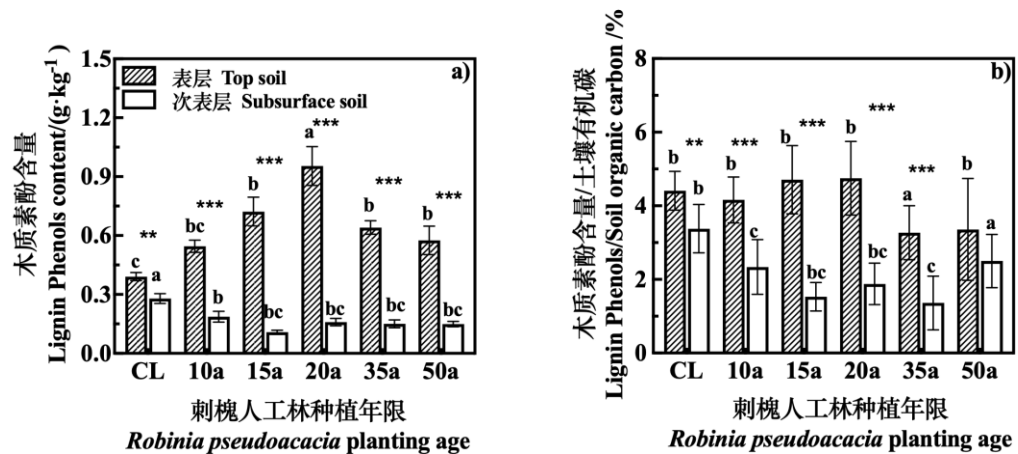
图 3 农田和不同树龄刺槐林土壤氨基糖单体含量

Fig.3 Amino sugar monomer content in farmland and soil of *Robinia pseudoacacia* plantations of different ages

2.3 土壤木质素酚及其单体含量

在表层土壤（0~20 cm）中，刺槐人工林土壤的木质素酚含量显著高于农田土壤。值得注意的是，在 35 a 与 50 a 林龄的样本中，经 SOC 标准化的木质素酚含量呈现显著下降趋势 ($P < 0.05$)，而未标准化含量则在 20 a 林龄时达到峰值。在亚表层土壤（20~40 cm）中，刺槐林土壤木质素酚含量整体处于较低水平，随林龄增长未出现显著波动，其含量始终维持在 $0.1 \sim 0.3 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 的范围内。综上所述，植被恢复显著促进了表层土壤中氨基糖和木质素酚的积累；而在亚表层土壤中，两者的含量变化均不显著，且氨基糖含量整体高于木质素酚。该结果为进一步揭示不同土层碳组分对植被恢复的响应差异提供了重要依据。

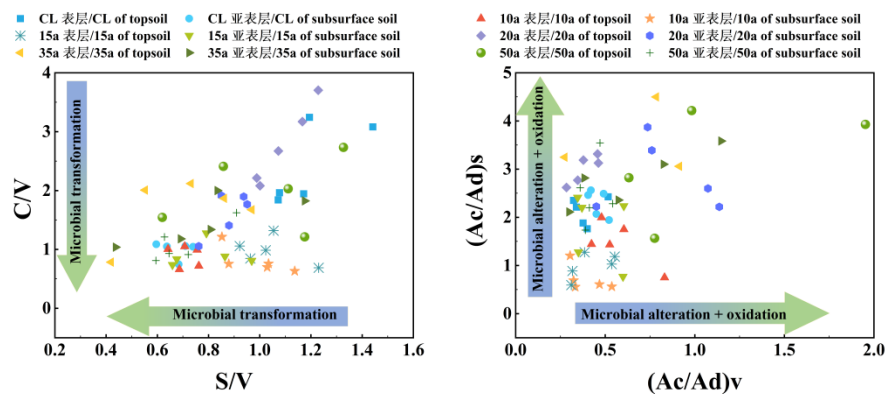
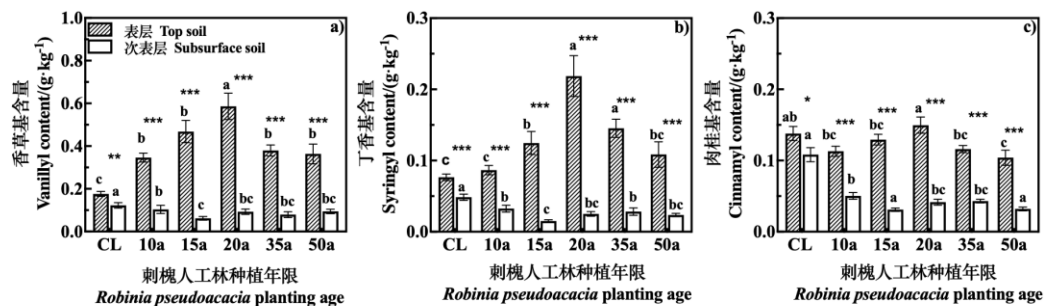
刺槐林土壤中香草基和丁香基含量高于农田土壤。表层土壤含量显著高于亚表层土壤。在表层土壤中，香草基与丁香基含量与总木质素酚含量趋势相似，在刺槐林恢复 20 a 时达到最高。在亚表层土壤中，其含量变化趋于稳定。在表层土壤中，肉桂基含量变化较为稳定，刺槐林恢复 10 a 到 20 a 时呈上升趋势，20 a 达到最高值，在 35 a、50 a 时平缓下降，刺槐林恢复 50 a 时含量最低，较农田土壤降低了 25%；在亚表层土壤中，农田土壤中肉桂基含量最高，随着刺槐林恢复年限增长，刺槐土壤中肉桂基含量趋于稳定，50 a 时含量最低，较农田土壤降低了 70%（图 4）。S/V 比值随林龄持续升高，C/V 比值持续降低，表层在 0.1~1.4 之间变化，大于亚表层，表明木质素微生物转化程度随林龄增长，表层更显著。(Ac/Ad) s、(Ac/Ad) v 比值随林龄显著升高，表层氧化作用强于亚表层，说明木质素氧化程度随林龄加剧，表层更突出（图 5）。



注：(a)、(b) 表示农田和不同树龄刺槐林土壤每千克土壤的木质素酚含量和占有有机碳的百分比。Note: (a) and (b) represent the content of lignin phenols per kilogram of soil and their proportion in soil organic carbon in farmland and *Robinia pseudoacacia* forests with different stand ages, respectively.

图 4 农田和不同树龄刺槐林土壤木质素酚含量

Fig.4 Lignin phenol content in farmland and soil of *Robinia pseudoacacia* of different ages



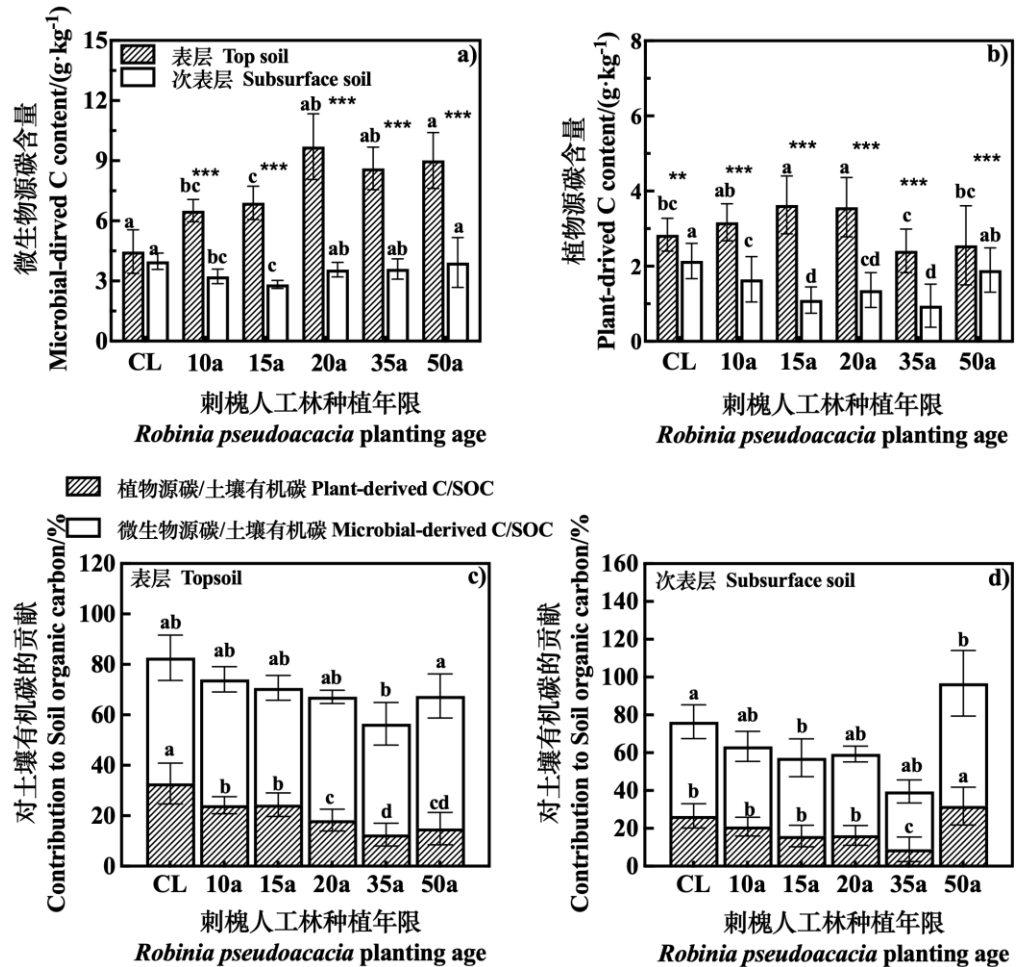
注：V: 香草基, S: 丁香基, C: 肉桂基。不同小写字母表示不同树龄间差异显著($P < 0.05$, $n = 5$)。C/V: 肉桂基与香草基之比、S/V: 丁香基与香草基之比, (Ac/Al)_s: (Ac/Al)_v: 丁香基和香草基的酸醛比。Note: V: Vanillyl phenols, S: Syringyl phenols, C: Cinnamyl phenols. Different lowercase letters indicate differences in tree age ($P < 0.05$, $n = 5$). C/V: the ratio of cinnamon and vanilla, S/V: clove and vanilla, (Ac/Al)_s: The syringyl/vanillyl ratio, (Ac/Al)_v: Syringyl/vanillyl (acid/aldehyde) ratio

图 5 农田和不同树龄刺槐林土壤木质素酚单体含量以及比值

Fig.5 The content of lignin phenol monomers in farmland and soil of *Robinia pseudoacacia* of different ages

2.4 土壤微生物残体碳和植物残体碳对有机碳积累的贡献

在碳源贡献方面，无论是表层还是亚表层土壤，植物源碳对有机碳的贡献均低于微生物残体碳。在表层土壤中，随林龄增加，植物源碳对 SOC 的贡献呈下降趋势，其占比依次为 32.8%、24.2%、24.4%、18.3%、12.5%和 14.9%；而微生物残体碳的贡献则分别为 49.8%、49.8%、46.3%、48.9%、44.0%和 53.0%，且随林龄无显著变化（图 6a）。在亚表层土壤中，植物源碳的贡献亦随林龄增加而降低，但在 50 a 时有所回升，且高于对照样地；其占比分别为 26.6%、20.9%、16.0%、16.3%、8.9%和 31.8%。微生物残体碳的贡献也呈现相似变化模式，占比分别为 49.8%、42.4%、41.4%、43.1%、30.6%和 65.0%（图 6b）。



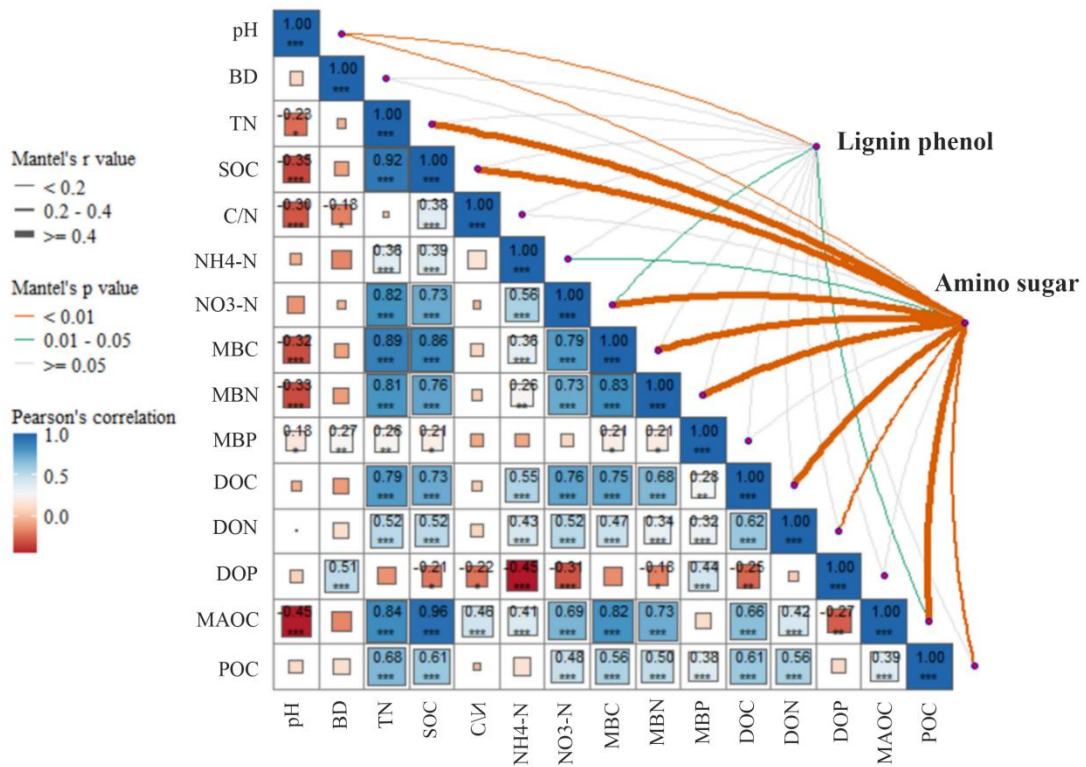
注：(a)、(b)表示玉米地和不同树龄刺槐土壤微生物残体碳和植物残体碳含量，(c)、(d)表示玉米地和不同树龄刺槐土壤微生物残体碳和植物残体碳对有机碳的贡献。Note: (a) and (b) represent the content of soil microbial residue carbon and plant residue carbon in farmland and tree with different ages, and (c) and (d) represent the contribution of soil microbial residue carbon and plant residue carbon to organic carbon in farmland and tree with different ages.

图 6 农田和不同树龄刺槐土壤植物残体碳和微生物残体碳含量及其对有机碳的贡献

Fig.6 Carbon content of plant residues and microbial residues in soil and their contribution to organic carbon in farmland and *Robinia pseudoacacia* plantations of different ages

根据 Pearson 相关性分析、Mantel 检验及网络关联分析结果，土壤理化性质、微生物生物量与有机碳组分及生物标志物之间存在显著的多维度关联（图 7）。Pearson 相关性分析表

明，TN 与 SOC 和 MAOC 均呈极强正相关；SOC 与 MBC 和 MBN 也呈强正相关，说明土壤碳氮库与微生物生物量之间存在紧密的协同关系。此外，pH 与 MAOC 呈显著负相关，反映酸性环境可能抑制矿物结合态有机碳的积累。Mantel 检验进一步显示，土壤性质与氨基糖含量之间存在极显著关联，结合相关性矩阵中 MBC、MBN、TN 和 SOC 的强相关特征，表明微生物生物量及土壤碳氮有效性是调控微生物源有机碳分布的关键驱动因素。



注：边宽对应相应距离相关的 Mantel's r 统计量，边颜色表示统计显著性。红色和蓝色分别表示两个变量之间的正相关和负相关，颜色越深，相关性越强。ns 表示无显著差异；*表示 $P<0.05$ ；**表示 $P<0.01$ ；***表示 $P<0.001$ 。BD：土壤容重，TN：土壤全氮，SOC：土壤有机碳，C/N：土壤碳氮比，MBC：微生物生物量碳，MBN：微生物生物量氮，MBP：微生物生物量磷，DOC：溶解态有机碳，DON：溶解态有机氮，DOP：溶解态有机磷，MAOC：矿物结合态有机碳，POC：颗粒态有机碳。Note: Edge width corresponds to the Mantel's r statistic associated with the respective distance, while edge color denotes statistical significance. Red and blue respectively represent positive and negative correlations between two variables, with color intensity increasing as the correlation strength grows. ns means there is no significant difference; * means $P<0.05$, ** means $P<0.01$, *** means $P<0.001$. BD: Soil bulk density, TN: Soil total nitrogen content, SOC: Soil organic carbon content, C/N: Soil carbon-to-nitrogen ratio, MBC: Microbial biomass carbon, MBN: Microbial biomass nitrogen, MBP: Microbial biomass phosphorus, DOC: Dissolved organic carbon, DON: Dissolved organic nitrogen, DOP: Dissolved organic phosphorus, MAOC: Mineral-bound organic carbon, POC: particulate organic carbon.

图 7 土壤属性与氨基糖和木质素含量的相关性

Fig.7 Correlation of soil properties with amino sugar and lignin phenol content

3 讨论

3.1 刺槐种植对土壤有机碳总量及生物标志物单体的影响

造林活动通过调控土壤有机碳 (SOC) 的输入与转化过程, 在退化生态系统的结构与功能恢复中具有重要作用^[1]。刺槐种植对 SOC 的影响表现出明显的土层异质性, 其提升效应主要集中在 0~20 cm 的表层土壤^[23-25]。在刺槐生长过程中, 地上生物量的持续积累为土壤提供了丰富的有机物料, 同时根系分泌物与残体的大量输入显著激发了表层土壤微生物的分解代谢活性, 从而通过生物化学转化途径有效促进了表层 SOC 的积累^[26]。在造林初期, 刺槐林木对土壤提供凋落物较少, 造林行为扰动造成土壤侵蚀增加^[27], 从而降低了 SOC 的固存。幼龄期刺槐林土壤有机碳含量显著低于农田, 表明 SOC 积累起始时间滞后于林分生长, 直至造林 15 年后, SOC 的累积效应才逐渐显现^[28]。在亚表层中, 50 年的刺槐土壤有机碳含量显著低于农田土壤和其他恢复年限的刺槐土壤, 这可能与刺槐树木老年退化有关。衰老树木的光合效率下降 15%~30%, 叶绿素含量降低、气孔导度减小, 导致碳水化合物合成不足, 生物量年增量从青年期的 5~10 t·hm⁻² 降至 2~5 t·hm⁻²^[29]。同时, 水分胁迫进一步恶化根系生长环境, 导致来自根系残留物与根瘤沉积的碳输入减少, 难以完全补偿因分解与矿化作用所引起的 SOC 损失^[30]。

随着 SOC 的累积, 其与土壤黏土矿物、铁铝氧化物的结合作用增强, 通过表面吸附、络合反应等机制推动 MAOC 含量逐步提升, 显著增强土壤碳库的稳定性^[31]。林龄达到 35 年时, 有机碳输入量与矿物结合能力处于较好的平衡状态。此时刺槐的根系生物量最大、分布范围最广。表层土壤中细根密集, 亚表层中则粗根数量增加, 根系对土壤结构的改善作用从表层延伸至亚表层^[32], 推动表层 MAOC 达到峰值。同时, 在根系生长过程中也会改善表层土壤结构, 增加土壤孔隙度和通气性, 有利于有机碳与矿物的结合^[33]。到 50 年时, 根系分泌物中容易与矿物吸附的小分子有机碳占比可能下降, 这类物质本可以通过与黏土矿物、铁铝氧化物形成氢键或配位键, 成为 MAOC 的核心来源^[34]。但是老龄林凋落物难分解组分, 如木质素中香草基和丁香基成分占比很高, 其分子结构复杂、与矿物结合位点少^[35], 难以有效转化为 MAOC, 导致碳源供给质量下降, 这种有机碳组成变化使得矿物难以与其有效结合。此时微生物胞外酶活性提升, 提高微生物碳利用效率并完善其对 MAOC 稳定组分的分解代谢途径, 进一步增强对 MAOC 的分解作用^[35]。在亚表层土壤中变化一致, 树龄 10 年、15 年时刺槐根系细根稀疏, 对土壤结构改善微弱, SOC、POC 和 MAOC 含量均很低。树龄 20 年和 35 年时, 刺槐根系扩展达峰值且微生物残体输入增加, 土壤结构改善、有机碳供应增强, 推动 MAOC 和 POC 含量上升。老年期刺槐根系衰退, 土壤有机碳供应匮乏, 导致两者含量显著降低。此外, 造林对土壤碳固存的长期效应还受到气候条件、微生物群落结构等因素的影响^[36]。未来研究需结合多尺度观测与模型模拟, 比如短期动态结合长期定位尺度监测土壤有机碳变化、多因子耦合模型等深入解析造林过程中土壤碳循环的关键调控机制。

刺槐种植对土壤碳库的影响不仅体现在 SOC 总量及组分上, 还反映在表征碳源属性的生物标志物单体动态中。氨基糖单体包括氨基葡萄糖、氨基半乳糖、氨基甘露糖和胞壁酸, 主要来源于微生物残体^[12]。在刺槐种植初期, 由于刺槐凋落物对土壤表层的输入激活了真菌活性, 氨基葡萄糖随真菌生物量增长而积累^[37]。而 35 年时, 刺槐凋落物等碳源输入维持稳定的高水平, 真菌及其他微生物对碳源的竞争加剧。适应能力弱或碳源需求单一的菌丝难以维持生长代谢而死亡, 优势真菌产生的新菌丝可高效利用碳源并繁殖, 对应真菌残体周转高峰期^[12,38]。林分衰老致凋落物质量下降, 使氨基葡萄糖含量降低, 亚表层因真菌少、残体输入弱, 其含量持续偏低。刺槐种植初期, 刺槐根系分泌物刺激细菌增殖, 促成胞壁酸短暂积累^[38]; 但随着林龄增长, 由于真菌竞争力强于细菌, 表层土壤逐渐“真菌化”^[39-40] (图 3e), 细菌残体周转受抑制, 胞壁酸在 35 年后持续降低。亚表层土壤细菌基数低, 其相关变化更为平缓。氨基半乳糖作为微生物细胞壁成分, 其分解需特定酶。刺槐种植中期, 表层微生物多样性高且分解菌活性强, 加速分解使其含量降至低谷; 35 年后微生物群落趋于稳定, 分解与合成再平衡, 含量回升。亚表层因酶活性低而分解滞后, 氨基半乳糖变化趋于稳定^[41]。

氨基甘露糖与微生物代谢产物转化相关,初期根系分泌物促进细菌合成氨基甘露糖,随着树龄增加,土壤 C/N 升高(表 1),细菌因偏好低 C/N 环境而代谢受抑,氨基甘露糖含量持续降低,体现细菌残体周转的“养分响应”特征^[42]。

植被恢复初期,刺槐快速生长并向表层土壤大量输入富含香草基、丁香基的新鲜凋落物以构建植物源碳库,使其含量提升,这既体现了碳输入量的增加,也反映了幼龄林通过高质量碳输入满足微生物快速代谢需求,为后续碳库转化奠定基础。而亚表层因凋落物垂直迁移效率低,碳输入匮乏,香草基和丁香基含量始终维持低水平,显示了土层间碳循环的异质性^[11]。刺槐进入老龄期后,植物受养分限制调控生长策略,导致凋落物木质素合成减少且两者输入量降低,该变化反映植物生长衰退特征,同时触发土壤碳循环连锁效应;植物碳输入质量与数量下降,直接导致依赖易分解碳源的微生物代谢活性减弱,进而降低植物残体碳转化效率,最终表现为两者含量与植物残体碳贡献同步降低^[43]。而亚表层因前期积累的香草基和丁香基多为经过初步分解的难降解组分,对植物输入变化的响应更迟缓,其含量波动相对平缓。相比之下,肉桂基含不饱和双键、苯环,具有独特的化学结构,对微生物分解酶的特异性要求更高^[44],使其在整个恢复周期中受林龄动态和微生物活性波动的影响极小。肉桂基含量的稳定特征不仅是自身化学属性的体现,更成为植物残体碳长期固存的标志,与香草基和丁香基作为短期碳输入标志的功能形成互补^[45]。造林初期,三者的动态分异清晰展现了植物源碳从“输入积累”到“固存稳定”的生态过程,为解析不同演替阶段土壤碳库的构建机制提供了更精细的功能视角,也揭示了植被—土壤—微生物系统在碳循环中的规律。

3.2 植被恢复下植物与微生物残体碳的积累及对 SOC 的贡献

植被恢复作为生态修复的核心策略,对土壤碳库的构建与稳定至关重要,可显著促进微生物残体碳和植物残体碳积累。植被恢复通过增加地上、地下生物量输入,为土壤碳库提供了丰富的物质基础^[43,46]。植物残体直接作为外源碳输入,其数量与质量随植被类型、生长阶段及凋落物分解速率而变化。本研究中,植被恢复后表层土壤木质素酚含量显著提升,反映植物残体碳积累增加,与植被覆盖度及凋落物量提升相关。同时,雨季降水会导致表层土壤含水量在短期内升至田间持水量以上,土壤孔隙中水分填充比例增加、空气占比降低,进一步在微尺度上形成厌氧微域^[47],厌氧环境下减缓残体分解,进一步促进植物残体碳固存。

植被恢复显著改善土壤微环境,且集中体现在表层土壤,地上植被通过提高表层土壤养分含量、改善通气性与持水性,为微生物生长繁殖创造有利条件^[48]。而底层土壤的微生物生长环境相对受限。尽管如此,植被恢复后,表层和亚表层刺槐土壤中氨基糖含量均显著上升,表层氨基糖含量从农田对照区的 $0.8 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 上升至 35 年时的 $2.53 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,亚表层从农田对照的 $0.38 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 上升至 50 年时的 $0.57 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,表明微生物残体碳积累增加,这与植物根系分泌物刺激微生物活性、优化微生物群落结构有关。微生物是土壤有机质转化的核心驱动力,其代谢活动将植物残体碳转化为微生物生物量碳,后者经细胞死亡裂解形成微生物残体碳^[49]。本研究发现表层土壤在 35 年时微生物残体碳对 SOC 的贡献达 48.9%,且推动 MAOC 含量升至峰值,较农田对照提升 133.9%,充分体现了微生物残体碳因具有较高的化学稳定性和与土壤矿物的强结合能力,成为土壤有机碳库的重要稳定组分^[50]。

微生物残体碳和植物残体碳的积累并非独立过程,二者在土壤中存在复杂的交互作用^[51]。微生物通过分解植物残体释放养分并合成自身生物量,而植物源碳的持续输入为微生物提供代谢底物,形成“植物—微生物—土壤”碳循环反馈机制^[10]。树龄对二者积累的影响存在差异:植物残体碳贡献随树龄增长而降低,可能与植物凋落物质量变化及分解速率加快有关;微生物残体碳贡献则相对稳定或呈上升趋势,反映其在长期植被恢复中对土壤碳固存的贡献逐渐增强。此外,土壤深度也显著影响碳积累模式,表层土壤因高生物活性与丰富的碳输入,两种碳源积累显著。而亚表层土壤中微生物残体碳和植物残体碳的变化相对平缓,这与深层土壤微生物活性低、碳分解速率慢有关^[51]。

植被恢复对植物和微生物残体碳积累的调控, 体现为二者对 SOC 贡献的动态变化, 反映了生态系统碳循环的复杂性与时间依赖性。植被恢复初期, 新鲜植物残体大量输入成为 SOC 的主要碳源, 其贡献占比偏高。随着恢复年限的延长, 刺槐林土壤群落结构逐渐稳定, 凋落物中木质素等难分解物质比例增加, 减缓植物残体碳的分解速率并降低其对 SOC 的贡献^[52]。同时, 初期丰富的植物碳源刺激微生物繁殖代谢, 推动微生物残体碳快速积累^[53]。树龄增长推动微生物群落结构与功能优化, 碳利用效率提升, 显著提高微生物残体碳对 SOC 的贡献占比^[54]。本研究发现亚表层土壤恢复 50 年时, 微生物残体碳贡献显著增至 65.0%, 表明长期植被恢复可通过增强微生物活动和改变碳转化路径重塑土壤碳库结构。这种动态变化受土壤深度、养分循环和环境因子的综合调控。表层微生物活性高, 植物-微生物交互作用频繁, 碳周转速率较快, 植物和微生物残体碳对 SOC 的贡献波动明显; 而底层土壤相对稳定的物理化学环境限制了微生物的活性和碳分解过程, 碳积累呈现滞后性和持续性^[55]。此外, 根系分泌物组成、酶活性及团聚体稳定性变化, 均影响两类残体碳的固存效率与持久性^[56-57]。

综上所述, 植被恢复通过调控植物-微生物相互作用及土壤环境条件, 促进了微生物残体碳与植物残体碳的协同积累, 从而显著增强了土壤碳固存潜力。然而, 本研究尚未系统监测植物凋落物与根系残体的直接输入量, 未来有必要加强对该方面的量化分析, 以明确不同植物碳输入途径对微生物代谢过程的具体调控机制。进一步结合微生物功能基因测序等技术, 深入解析刺槐人工林植物源碳输入对微生物群落结构演变及其残体碳形成的驱动机制, 从而丰富“植物-微生物”碳耦合过程中的关键理论。

4 结 论

随林龄增长, 刺槐人工林表层土壤中全氮、硝态氮、铵态氮及 SOC 含量均显著提升, 而亚表层土壤 SOC 含量较低且未呈现明显增加趋势。与农田相比, 刺槐林表层土壤中氨基糖、木质素及其单体含量均显著升高, 而亚表层土壤中氨基糖及其单体含量与农田无显著差异, 木质素酚含量整体较低且随林龄未发生明显波动。在碳源贡献方面, 表层土壤中植物源碳对 SOC 的贡献随林龄增加呈下降趋势(由 32.8%降至 14.9%), 而微生物残体碳的贡献相对稳定(44.0%~53.0%)。亚表层土壤中, 植物源碳贡献呈先降后升趋势(26.6%~31.8%), 微生物残体碳贡献亦呈现类似波动(30.6%~65.0%)。相关性分析表明, 土壤理化性质(如 pH、TN、NO₃⁻-N 和 NH₄⁺-N)与微生物生物量是调控植物与微生物残体碳积累的关键因子。土壤性质直接影响残体碳的分解速率与稳定性, 微生物生物量则通过分解植物残体和合成自身残体碳参与碳循环, 二者共同调控土壤中植物与微生物残体碳的积累动态。综上, 刺槐人工林的植被恢复有助于土壤有机碳的固存, 其中表层土壤对恢复过程的响应更为敏感, 且微生物残体碳的贡献总体高于植物源碳。

参考文献 (References)

- [1] Gao Y, He N P, Wang Y F. Characteristics of carbon sequestration by ecosystem and progress in its research[J]. *Journal of Natural Resources*, 2013, 28(7): 1264-1274. [高扬, 何念鹏, 汪亚峰. 生态系统固碳特征及其研究进展[J]. *自然资源学报*, 2013, 28(7): 1264-1274.]
- [2] Wang H H, Yue C, Mao Q Q, et al. Vegetation and species impacts on soil organic carbon sequestration following ecological restoration over the Loess Plateau, China[J]. *Geoderma*, 2020, 371: 114389.
- [3] Wang K B, Deng L, Ren Z P, et al. Dynamics of ecosystem carbon stocks during vegetation restoration on the Loess Plateau of China[J]. *Journal of Arid Land*, 2016, 8(2): 207-220.

- [4] Huang Y Z, Xin Z B, Ran L S, et al. Topsoil carbon sequestration of vegetation restoration on the Loess Plateau[J]. Ecological Engineering, 2022, 177: 106570.
- [5] Yang X, Li T C, Shao M A. Factors controlling deep-profile soil organic carbon and water storage following *Robinia pseudoacacia* afforestation of the Loess Plateau in China[J]. Forest Ecosystems, 2022, 9: 100079.
- [6] Du H B, Wang B T, Dawood M, et al. Root diameter-associated exudates drive the changes in rhizosphere microbial communities[J]. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 2025, 25(2): 2438-2450.
- [7] Zhao M L, Zhao J, Yuan J, et al. Root exudates drive soil-microbe-nutrient feedbacks in response to plant growth[J]. Plant, Cell & Environment, 2021, 44(2): 613-628.
- [8] Yang X, Wang B R, Fakher A, et al. Contribution of roots to soil organic carbon: From growth to decomposition experiment[J]. Catena, 2023, 231: 107317.
- [9] Wang J K, Xu Y D, Ding F, et al. Process of plant residue transforming into soil organic matter and mechanism of its stabilization: A review[J]. Acta Pedologica Sinica, 2019, 56(3): 528-540. [汪景宽, 徐英德, 丁凡, 等. 植物残体向土壤有机质转化过程及其稳定机制的研究进展[J]. 土壤学报, 2019, 56(3): 528-540.]
- [10] Liang C, Zhu X F. The soil Microbial Carbon Pump as a new concept for terrestrial carbon sequestration[J]. Science China Earth Sciences, 2021, 64(4): 545-558.
- [11] Wu L K, Lin X M, Lin W X. Advances and perspective in research on plant-soil-microbe interactions mediated by root exudates[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2014, 38(3): 298-310. [吴林坤, 林向民, 林文雄. 根系分泌物介导下植物-土壤-微生物互作关系研究进展与展望[J]. 植物生态学报, 2014, 38(3): 298-310.]
- [12] Joergensen R G. Amino sugars as specific indices for fungal and bacterial residues in soil[J]. Biology and Fertility of Soils, 2018, 54(5): 559-568.
- [13] Zhang X D, Amelung W. Gas chromatographic determination of muramic acid, glucosamine, mannosamine, and galactosamine in soils[J]. Soil Biology & Biochemistry, 1996, 28(9): 1201-1206.
- [14] Ma R T, Hu F N, Liu J F, et al. Shifts in soil nutrient concentrations and C: N: P stoichiometry during long-term natural vegetation restoration[J]. PeerJ, 2020, 8: e8382.
- [15] Zhao H, Zuo T, Diao J W, et al. Effects of different nitrogen sources on soil labile organic carbon, environmental factors and their interactions in temperate forests[J]. Environmental Science, 2026, (Online First/In Press): 1-11.[赵涵, 左甜, 刁静文, 等.不同氮源对温带森林土壤活性有机碳、环境因子的影响及其相互作用 [J]. 环境科学, 2026, (网络首发): 1-11].
- [16] He J H, Nie Y X, Tan X P, et al. Latitudinal patterns and drivers of plant lignin and microbial necromass accumulation in forest soils: Disentangling microbial and abiotic controls[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2024, 194: 109438.
- [17] Hu M J, Wang J L, Zhou Z X, et al. Nonlinear response of soil organic carbon sequestration to deadwood decomposition in a subtropical-temperate ecotonal forest[J]. Journal of Plant Ecology, 2025, 18 (2): rtaf006.[胡梦君, 王佳丽, 周振兴, 等.亚热带-暖温带过渡区森林土壤有机碳固存对倒木分解的非线性响应[J]. 植物生态学报, 2025, 18 (2): rtaf006.]
- [18] Liu X Y, Tao Y L, Wang Y P, et al. Changes in plant- and microbial-derived organic carbon in soils of three temperate mature forests[J]. Acta Pedologica Sinica, 2025, 62 (6): 1828-1838.[刘新颖, 陶玉兰, 王延平, 等.三种温带成熟林土壤植物源和微生物源有机碳的变化[J]. 土壤学报, 2025, 62 (6): 1828-1838.]
- [19] Whalen E D, Grandy A S, Sokol N W, et al. Clarifying the evidence for microbial- and plant-derived soil organic matter, and the path toward a more quantitative understanding[J]. Global Change Biology, 2022, 28(24): 7167-7185.
- [20] Takele L, Yang S Y, Chen Z M, et al. Contribution of microbial necromass to soil organic carbon in profile depths exhibited opposite patterns across ecosystems: A global meta-analysis[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2025, 207: 109842.

- [21] Hu H, Qian C, Xue K, et al. Reducing the uncertainty in estimating soil microbial-derived carbon storage[J]. PNAS, 2024, 121(35): e2401916121.
- [22] Otto A, Shunthirasingham C, Simpson M J. A comparison of plant and microbial biomarkers in grassland soils from the Prairie Ecozone of Canada[J]. Organic Geochemistry, 2005, 36(3): 425-448.
- [23] Ma T, Zhu S S, Wang Z H, et al. Divergent accumulation of microbial necromass and plant lignin components in grassland soils[J]. Nature Communications, 2018, 9: 3480.
- [24] Liang Y P, Li X, Zha T G, et al. Vegetation restoration alleviated the soil surface organic carbon redistribution in the hillslope scale on the Loess Plateau, China[J]. Frontiers in Environmental Science, 2021, 8: 614761.
- [25] Liang Y Y, Fang J B, Jia W J, et al. Changes in soil aggregate carbon components and responses to plant input during vegetation restoration in the Loess Plateau, China[J]. Plants, 2024, 13(17): 2455.
- [26] Panchal P, Preece C, Peñuelas J, et al. Soil carbon sequestration by root exudates[J]. Trends in Plant Science, 2022, 27(8): 749-757.
- [27] Yu J, Tian Y, Wang X L, et al. Integrated modeling of flow, soil erosion, and nutrient dynamics in a regional watershed: Assessing natural and human-induced impacts[J]. Water Resources Research, 2024, 60(9): e2024WR037531.
- [28] Laganière J, Angers D A, Paré D. Carbon accumulation in agricultural soils after afforestation: A meta-analysis[J]. Global Change Biology, 2010, 16(1): 439-453.
- [29] Juvany M, Müller M, Munné-Bosch S. Plant age-related changes in cytokinins, leaf growth and pigment accumulation in juvenile mastic trees[J]. Environmental and Experimental Botany, 2013, 87: 10-18.
- [30] Dijkstra F A, Zhu B, Cheng W X. Root effects on soil organic carbon: A double-edged sword[J]. New Phytologist, 2021, 230(1): 60-65.
- [31] Wu H H, Lu Y L, Du J, et al. The effects of mineral surfaces in red soils upon the sorption of naphthalene by humics[J]. Acta Petrologica et Mineralogica, 2007, 26(6): 539-543. [吴宏海, 卢燕莉, 杜娟, 等. 红壤中矿物表面对腐殖质吸附萘的影响[J]. 岩石矿物学杂志, 2007, 26(6): 539-543.]
- [32] Wang G R, Lin G G, Zhang Y S, et al. Shifts from an extensive to an intensive root nutrient-acquisition mode with stand development of three *Pinus* species[J]. Journal of Ecology, 2024, 112(4): 886-900.
- [33] Bölscher T, Cardon Z G, Garcia Arredondo M, et al. Vulnerability of mineral-organic associations in the rhizosphere[J]. Nature Communications, 2025, 16: 5527.
- [34] Zhang G D, Yang Z W, Yin F Z, et al. LC-MS guided discovery and biosynthetic pathway of coprisamides E-H, cinnamic acid-containing metabolites from the marine algae-derived *Streptomyces thermolineatus* NAK03196[J]. Journal of Natural Products, 2025, 88(3): 862-870.
- [35] Le Noë J, Matej S, Magerl A, et al. Modeling and empirical validation of long-term carbon sequestration in forests (France, 1850–2015)[J]. Global Change Biology, 2020, 26(4): 2421-2434.
- [36] Zhang B B, Lu Q, Lu X Q, et al. Effects of natural restoration on soil extracellular enzyme activities and their stoichiometric characteristics after clear-cutting of rubber plantations[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2025, 49(3): 1-12. [张贝贝, 鲁强, 卢晓强, 等. 自然恢复对橡胶林皆伐后土壤胞外酶活性及其化学计量变化特征的影响[J]. 南京林业大学学报 (自然科学版), 2025, 49(3): 1-12.]
- [37] Garcia K, Doidy J, Zimmermann S D, et al. Take a trip through the plant and fungal transportome of mycorrhiza[J]. Trends in Plant Science, 2016, 21(11): 937-950.
- [38] Whalen E D, Lounsbury N, Geyer K, et al. Root control of fungal communities and soil carbon stocks in a temperate forest[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2021, 161: 108390.
- [39] Cao Y F, Ding J Z, Li J, et al. Necromass-derived soil organic carbon and its drivers at the global scale[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2023, 181: 109025.

- [40] Yang Y L, Xie H T, Mao Z, et al. Fungi determine increased soil organic carbon more than bacteria through their necromass inputs in conservation tillage croplands[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2022, 167: 108587.
- [41] Yang Y, Wang B R, Dou Y X, et al. Advances in the research of transformation and stabilization of soil organic carbon from plant and microbe[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2024, 35(1): 111-123. [杨阳, 王宝荣, 窦艳星, 等. 植物源和微生物源土壤有机碳转化与稳定研究进展[J]. *应用生态学报*, 2024, 35(1): 111-123.]
- [42] Li Z, Kravchenko A N, Cupples A, et al. Composition and metabolism of microbial communities in soil pores[J]. *Nature Communications*, 2024, 15: 3578.
- [43] Sun S L. Study on lignin structural transformation and enzymatic saccharification during pretreatment [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2017.[孙少龙.预处理过程中木质素结构转变与酶解糖化相关研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2017.]
- [44] Wei X R, Li X Z, Jia X X, et al. Accumulation of soil organic carbon in aggregates after afforestation on abandoned farmland[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2013, 49(6): 637-646.
- [45] Korkanç S Y. Effects of afforestation on soil organic carbon and other soil properties[J]. *Catena*, 2014, 123: 62-69.
- [46] Deng L, Shangguan Z P. Afforestation drives soil carbon and nitrogen changes in China[J]. *Land Degradation & Development*, 2017, 28(1): 151-165.
- [47] Li J, Kang R H, Yu H M, et al. Effects of soil moisture on microbial processes of soil nitrogen gases production under anaerobic conditions[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, 32(6): 1989-1997. [李靳, 康荣华, 于浩明, 等. 土壤水分对土壤产生气态氮的厌氧微生物过程的影响[J]. *应用生态学报*, 2021, 32(6): 1989-1997.]
- [48] Yang X, Shao M A, Li T C, et al. Community characteristics and distribution patterns of soil fauna after vegetation restoration in the northern Loess Plateau[J]. *Ecological Indicators*, 2021, 122: 107236.
- [49] Wu H W, Cui H L, Fu C X, et al. Unveiling the crucial role of soil microorganisms in carbon cycling: A review[J]. *Science of the Total Environment*, 2024, 909: 168627.
- [50] Han B B, Yao Y Z, Wang Y N, et al. Microbial traits dictate soil necromass accumulation coefficient: A global synthesis[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2024, 33(1): 151-161.
- [51] Li H J, Wang B R, Zhou Y, et al. Soil organic carbon formation from plant and microbial residual carbon: Effects of home-field advantage and root litter quality[J]. *Catena*, 2025, 254: 108985.
- [52] Yang H Q, Xiang Y Q, Lü Q, et al. A comparative study on the soil fungal community structure across three mixed forests at the initial stage of afforestation[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2024, 44(8): 3360-3371. [杨慧琴, 向涌旗, 吕倩, 等. 3种混交林造林初期土壤真菌群落结构特征[J]. *生态学报*, 2024, 44(8): 3360-3371.]
- [53] Qiao M J, Sun R B, Wang Z X, et al. Legume rhizodeposition promotes nitrogen fixation by soil microbiota under crop diversification[J]. *Nature Communications*, 2024, 15: 2924.
- [54] Pei X J, Lei J J, Wang X D, et al. Accumulation of soil microbial necromass carbon and its contribution to soil organic carbon after vegetation restoration in the Tibetan Plateau[J]. *Global Ecology and Conservation*, 2024, 56: e03269.
- [55] Philippot L, Chenu C, Kappler A, et al. The interplay between microbial communities and soil properties[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2024, 22(4): 226-239.
- [56] Yan S B, Yin L M, Dijkstra F A, et al. Priming effect on soil carbon decomposition by root exudate surrogates: A meta-analysis[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2023, 178: 108955.
- [57] BÅ,onska E, Lasota J, Vasconcelos da Silva G R, et al. Soil organic matter stabilization and carbon-cycling enzyme activity are affected by land management[J]. *Annals of Forest Research*, 2020, 63(1): 71-86.

(责任编辑: 檀满枝)