

DOI: 10.5846/stxb202001150124

王浩, 杨钰, 习丹, 丘清燕, 胡亚林. 易分解有机碳输入量对武夷山不同林型土壤激发效应的影响. 生态学报, 2020, 40(24): 9184-9194.

Wang H, Yang Y, Xi D, Qiu Q Y, Hu Y L. Impacts of labile organic carbon input on the priming effect of three forest soils in Wuyi Mountain. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(24): 9184-9194.

易分解有机碳输入量对武夷山不同林型土壤激发效应的影响

王浩, 杨钰, 习丹, 丘清燕*, 胡亚林

福建农林大学林学院森林生态稳定同位素研究中心, 福州 350002

摘要: 土壤有机碳库是陆地生态系统中最大的碳储量库, 其微小的变化也能使大气中 CO₂ 浓度发生巨大的改变, 植物来源碳的输入能通过激发效应促进或抑制土壤有机碳 (SOC) 的分解, 对 SOC 的动态平衡产生影响。以武夷山三个林型 (阔叶林、马尾松林、针阔混交林) 土壤为研究对象, 通过向土壤中添加不同量的 ¹³C 标记葡萄糖 (0、100、200、400 mg C/kg) 研究易分解有机碳输入量对不同林型土壤激发效应的影响, 并在此基础上探讨易分解有机碳输入量对土壤激发效应影响的作用机理。结果表明, 葡萄糖输入对土壤激发效应的影响与葡萄糖输入量和林型有关。葡萄糖的输入均抑制了三个林型 SOC 的分解 (即, 呈现负的激发效应)。阔叶林土壤和针阔混交林土壤激发效应强度随着葡萄糖输入量的增加而增加, 而马尾松林土壤的激发效应强度对葡萄糖输入量的响应并不明显。然而在马尾松林土壤中由葡萄糖所引起的激发效应强度显著高于其他两种林型土壤。研究结果表明, 易分解有机碳的输入可以抑制 SOC 的矿化, 形成负激发效应, 阔叶林土壤的激发效应强度与土壤可利用氮、葡萄糖添加量与微生物碳量比值有关, 而针阔混交林与马尾松林土壤的激发效应强度分别与土壤中的放线菌和真菌有关。

关键词: 激发效应; 易分解有机碳; 微生物群落组成; 土壤可利用氮; 森林类型

Impacts of labile organic carbon input on the priming effect of three forest soils in Wuyi Mountain

WANG Hao, YANG Yu, XI Dan, QIU Qingyan*, HU Yalin

Forest Ecology Stable Isotope Center, College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

Abstract: Soil organic carbon pool is the largest carbon pool in the terrestrial ecosystem, and thus its small change can result in a significant change in atmospheric CO₂ concentration. The input of plant-derived carbon can accelerate or mitigate the decomposition of soil organic carbon (SOC) through the priming effect, and eventually affect SOC balance. To investigate the impacts of labile organic carbon input on the priming effect and clarify the underlying mechanisms, a ¹³C labeling experiment with different amount of glucose inputs (0, 100, 200 and 400 mg C/kg) were carried out in this study. The experimental soils were collected from three different forest soils (the evergreen broadleaf forest, broadleaf and coniferous mixed forest, and *Pinus massoniana* forest) in Wuyi Mountain. The results showed that the impacts of glucose input on the priming effect were dependent on both the amount of glucose input and forest type. The input of glucose inhibited the decomposition of SOC in the three forest soils (i.e., a negative priming effect). The magnitude of the priming increased with increasing the input of glucose in the broad-leaved forest and coniferous and broad-leaved mixed forest, whereas the response of the priming magnitude to the glucose input was not significant in *Pinus massoniana* forest soil.

基金项目: 福建省科技厅自然科学基金项目 (2018J05047); 福建省教育厅中青年教育科研项目 (JAT170188); 中国科学院退化生态系统植被恢复与管理重点实验室开放基金项目 (Y821161001-DE2018025); 国家自然科学基金项目 (41703066)

收稿日期: 2020-01-15; 网络出版日期: 2020-11-05

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: qingyan_qiu@126.com

However, the priming effect in *Pinus massoniana* forest soil was significantly higher than that in the other two forest soils. The results indicated that the input of labile organic carbon could inhibit the mineralization of SOC and formed a negative excitation effect. The priming effect in broad-leaved forest soil was related to soil available N and the ratio of glucose application rate to microbial biomass carbon, while the priming effects in coniferous and broad-leaved mixed forest and *Pinus massoniana* forest soil were related to actinomycetes and fungi, respectively.

Key Words: priming effort; labile organic carbon; microbial community composition; soil available nitrogen content; forest type

土壤有机碳库(SOC)是陆地生态系统最大的碳库,其碳储量是植物碳库的5倍、大气碳库的4倍^[1]。土壤每年向大气排放(98±12) Pg C,相当于是森林砍伐和化石燃料等排放的10倍左右^[2]。因此,土壤有机碳库的微小变化也会导致大气CO₂浓度的巨大改变^[3-4]。过去数十年中,许多研究表明外源有机质的输入可以改变土壤有机碳的矿化速率,而这种改变可能导致加快或减缓土壤有机碳的矿化,即呈现正或负的土壤激发效应^[5-8]。虽然先前的大多数研究认为,土壤的激发效应是短暂的,只能持续几分钟或是几个小时^[5,9-10],但近期越来越多的研究则表明,即使添加的易分解有机物被完全分解后,激发效应仍可以持续数周甚至数月,并最终影响土壤碳平衡^[11-12]。因而,在研究土壤有机碳动态变化过程中,不能忽视外源易分解有机物对土壤激发效应的影响。

根系分泌物和植物凋落物是土壤的主要外源有机质的来源,在全球气候变暖和CO₂浓度升高的背景下,由植物凋落物或是根系分泌物释放的可溶性有机质将增多^[13-14],这就意味着输入土壤的易分解有机碳将增加,外源易分解有机物的增加可能会对土壤的激发效应产生影响。有部分研究认为,土壤有机碳的矿化随着易分解有机碳输入量的增加而增加,即随着输入量的增加土壤激发效应也随之增加^[15-16]。不过也有研究指出,土壤激发效应随着易分解有机物输入量的增加而减少^[17]或是外源碳输入量与土壤激发效应之间并无明显关系^[18]。还有些学者认为土壤激发效应与底物添加量之间存在阈值,即外源易分解有机物输入增加时激发效应增加,但外源有机物添加到一定量时激发效应就不再增加^[19-20]。综上所述,目前关于土壤的激发效应与易分解有机碳输入量增加之间到底存在怎样的关系尚不明确。探究易分解有机物输入量与其所引起的土壤激发效应之间的关系,对于预测外源易分解有机物输入对土壤碳动态和土壤碳平衡的影响具有重要意义。

虽然土壤激发效应是由易分解有机物诱导产生的,但是激发效应的强度受到土壤微生物群落组成、土壤养分状况的影响。有研究认为,在土壤激发过程中伴随着土壤微生物群落的转变。多数研究认为在易分解有机物添加初期主要促进了r-策略者(主要是细菌的生长)而后期主要是K-策略者(如真菌、放线菌等)^[21-22],有研究发现,葡萄糖添加前后土壤真菌群落数量有显著的区别,而细菌群落数量则不明显,即形成正激发效应^[23],也有研究发现易分解有机物输入抑制了SOC的矿化形成负激发效应,但影响负激发效应的因素与土壤微生物无明显关系,而是由于影响了微生物代谢导致的^[20]。此外,土壤中的N素可以通过改变土壤C/N来影响土壤微生物的生长情况进而影响土壤激发效应。易分解有机物输入量的增加,可能造成微生物对氮源需求量的增加,而为了获取氮源微生物可能加快对原有有机碳的分解(即,呈现正的激发效应)。又或者是外源易分解有机物输入使得微生物出现氮限制,从而抑制了微生物的活性,降低了对原有SOC的分解(即,呈现负的激发效应)。由于不同林型土壤的养分状况以及微生物群落组成不同,因而不同林型对外源易分解有机物输入量增加的响应可能存在差异。研究易分解有机碳输入增加背景下不同林型土壤微生物群落组成以及土壤氮素含量变化有利于揭示土壤激发效应产生的机理。

综上所述,本研究拟提出以下科学问题:(1)外源易分解有机物输入量增加与土壤激发效应之间存在怎样的关系?(2)这种关系是否因林型而异?(3)易分解有机碳输入量增加下其引起土壤激发效应的作用机理是什么?针对以上科学问题,以武夷山不同森林类型(常绿阔叶林、混交林、马尾松林)土壤为研究对象,通过

向土壤中添加¹³C 标记葡萄糖来研究:(1)葡萄糖输入增加对土壤激发效应的影响;(2)不同林型对葡萄糖添加的响应是否存在差异;(3)葡萄糖添加对不同林型土壤激发效应影响的作用机理。研究结果有利于阐明易分解有机碳输入量与土壤激发效应的关系,揭示易分解有机碳输入量增加背景下土壤激发效应产生的机理,这对于预测外源易分解有机物输入对土壤碳动态和土壤碳平衡的影响具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 试验地概况与土壤样品采集

土壤样品采自福建省武夷山自然保护区(27°33′—27°54′N, 117°27′—117°51′E),该地区为亚热带季风气候,年平均气温约 12—13℃,年降水量在 2000 mm,年相对湿度高达 85%,雾日在 100 d 以上,土壤为黄红壤。武夷山高海拔使得山上植物与土壤的垂直带谱丰富。海拔由低到高的植被类型为落叶阔叶林、常绿阔叶林、针阔叶混交林、针叶林、中山苔藓矮曲林、中山草甸等。常绿阔叶林乔木层通常包含 2—3 个亚层,高度为 12—25 m。群落主要由壳斗科(*Fagaceae*)、山茶科(*Theaceae*)和樟科(*Lauraceae*)等构成,主要优势树种有甜槠(*Castanopsis eyrei*)、苦槠(*Castanopsis sclerophylla*)、青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*)、罗浮栲(*Castanopsis fabri*)和木荷(*Schima superba*)等;针阔混交林群落发育明显,乔木层高度从 8 m 到 20 m 以上不等,分为明显的 3 个亚层。乔木层物种主要有山茶科(*Theaceae*)、杉科(*Taxodiaceae*)、壳斗科(*Fagaceae*)和松科(*Pinaceae*)等树种组成,主要优势树种为杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、马尾松(*Pinus massoniana*)、栲树(*Castanopsis fargesii*)、乳源木莲(*Manglietia yuyuanensis*)等组成;针叶林乔木层主要有松科、杜鹃花科(*Ericaceae*)和禾本科(*Gramineae*)植物构成,主要优势种为马尾松(*Pinus massoniana*)、毛竹(*Phyllostachys heterocycla*)杉木(*Cunninghamia lanceolata*)和黄山松(*Pinus taiwanensis*)等^[24-25]。

本研究土壤样品采集于武夷山国家自然保护区的常绿阔叶林、马尾松林、针阔混交林,在三个林型分别设置 3 块 20 m×20 m 的样地,土壤采集时先去除表层凋落物然后在每个样地内用土钻按“S”型取 5 个点的表层(0—20 cm)土壤,并将同一林型的土壤混合均匀,剔除其明显的动植物残体、石砾等,并过 2 mm 筛。所有土壤样品分为两份,一份自然风干用于测定土壤基本理化性质,另一份放在 4℃ 冰箱用于培养试验。土壤理化性质如表 1 所示。

表 1 试验土壤基本理化性质

Table 1 Basic properties of the tested soils

森林类型 Forest type/cm	土层 Soil depth/cm	土壤 有机碳 SOC/%	总氮 TN/%	碳氮比 C/N	pH	铵态氮 NH ₄ ⁺ -N/ (mg/kg)	硝态氮 NO ₃ ⁻ -N/ (mg/kg)	微生物碳 MBC/ (mg/kg)	微生物氮 MBN/ (mg/kg)	微生物碳/ 微生物氮 MBC/MBN
阔叶林 Broadleaf Forest	0—20	4.10	0.21	19.80	4.80	75.21	11.05	463.30	28.14	16.46
混交林 Mixed Forest	0—20	2.88	0.17	16.57	4.85	59.30	12.62	220.18	35.22	6.25
马尾松 <i>Pinus massoniana</i> Forest	0—20	5.67	0.27	20.63	4.72	77.06	24.95	423.42	38.34	11.04

SOC:土壤有机碳 Soil organic carbon; TN:总氮 Total nitrogen; MBC:微生物碳 Microbial biomass carbon; MBN:微生物氮 Microbial biomass nitrogen

1.2 试验设计与方法

1.2.1 培养实验

称取相当于干土重的 40 g 的鲜土于 300 mL 的玻璃培养瓶中,用去离子水调节土壤水分含量到田间持水量的 60%。所有土壤均在 25℃ 下预培养 7 d,使土壤的微生物趋于稳定。在预培养结束之后,向土壤中添加¹³C 标记葡萄糖(99atom% ¹³C)。在本研究中,三种林型土壤分别设置 4 种浓度梯度的葡萄糖碳添加试验,4 个浓度梯度分别为 0、100、200、400 mg C/kg,每种梯度设置 3 个重复。葡萄糖以溶液的形式添加,在添加时用移液枪吸取 4 mL 的葡萄糖溶液将其均匀滴入土壤表面,对照组则添加等量的去离子水。为了检测土壤所释放

的二氧化碳,在培养瓶中放 20 mL 0.5 mol/L 的 NaOH 来吸收土壤所释放的 CO₂,并用橡胶塞将培养瓶塞紧。再用 3 个不放土壤的空瓶子作为空白,用于测定碱液吸收的空气中的 CO₂ 的量。在第一次添加相应溶液后的第 1、3、5、7、11、15、20、25、30、45、65、85 d 后取出 NaOH 溶液,然后在溶液中加入 0.5 mol/L 的 BaCl₂ 溶液形成沉淀,随后再用 0.5 mol/L 的 HCl 溶液滴定剩余的 NaOH 溶液。将上述沉淀装入离心管中以 1200 r/min 离心三次,每次 10 分钟,期间用纯水冲洗 BaCO₃ 沉淀,除去上清液后将沉淀在 50℃ 下烘干。采用同位素比值质谱仪(IRMS, Isoprime 100, UK)测定 BaCO₃ 沉淀中的 δ¹³C 同位素值,得到的该同位素值可用于计算葡萄糖来源 CO₂ 的排放。

1.2.2 测定方法

土壤 pH 用电位法测定(PhS-3C)。土壤矿质氮的测定采用 2 mol/L KCl 浸提 1 h 后用全自动间断化学分析仪(SmartChem)进行分析测试。土壤微生物生物量碳(MBC)和微生物生物量氮(MBN)采用氯仿熏蒸 K₂SO₄ 溶液浸提法,浸提液用总有机碳分析仪(TOC-L, CPH, Shimadzu, Japan)进行测定,土壤微生物量碳/氮(MBC/MBN)分别以熏蒸和未熏蒸提取液中碳/氮含量的差值除以转换系数 0.45 和 0.54 计算得到。土壤微生物群落结构采用磷脂脂肪酸(PLFA)方法测定,PLFA 的提取过程参考 Frostegård 等^[26]方法。取 5 g 土样于 50 mL 离心管中,加入 20 mL 的 0.2 mol/L 的 KOH 甲醇溶液,漩涡震荡 10 min 后在 37℃ 水浴锅中温育 1 h,使其充分酯化。加入 3 mL 的 1 mol/L 醋酸溶液用于中和溶液 pH 值。加入 10 mL 正己烷,漩涡震荡 10 min 使磷脂脂肪酸转移到有机相中,3000 r/min 离心 15 min。立即将上层澄清的正己烷转到干净的玻璃试管中,使其在氮气流下吹干,加入 1 mL 的正己烷:甲基叔丁基醚为 1:1 的溶液,充分溶解 3—5 min,获得的溶液过 0.22 μm 的有机滤头。所有试验样品均设 3 个重复。GC-MS 仪器分析分析采用 CP8944 柱,二阶程序升温,起始温度为 70℃,以 20℃/min 升至 170℃,维持 2 min,而后 5℃/min 升至 280℃,维持 5 min,最后以 40℃/min 升至最高温度 300℃,维持 1.5 min。气化室温度 250℃,检测器温度 300℃,载气为 H₂(2 mL/min)、尾气为 N₂(30 mL/min),柱前压 10.00 psi(1 psi=6.895 KPa);进样量 1 μL,进样分流比 100:1。

1.3 计算

1.3.1 不同处理土壤对 CO₂ 排放的贡献

$$\text{土壤排放的总 CO}_2 \text{ 中来自葡萄糖的比例 } f = \frac{\delta_i - \delta_{ck}}{\delta_p - \delta_{ck}} \quad (1)$$

式中, f 表示葡萄糖来源 CO₂ 排放占土壤总 CO₂ 排放的比例,其中 δ_p 表示葡萄糖的 δ¹³C 值, δ_{ck} 表示未添加葡萄糖土壤所得到的 BaCO₃ 沉淀的 δ¹³C 值, δ_i 表示添加葡萄糖土壤所得到的 BaCO₃ 沉淀的 δ¹³C 值。

$$\text{土壤有机碳来源 CO}_2 \text{ 的排放比例} = 1 - f \quad (2)$$

$$\text{土壤激发效应 } PE = [\text{CO}_2\text{-C}]_i - [\text{CO}_2\text{-C}]_{ck} \quad (3)$$

式中, $[\text{CO}_2\text{-C}]_i$ 表示葡萄糖处理下来自土壤有机碳矿化的 CO₂ 排放速率; $[\text{CO}_2\text{-C}]_{ck}$ 表示未添加葡萄糖的土壤的 CO₂ 排放速率;

$$\text{累积激发效应} = \sum_{i=1}^n (PE_i) \quad (4)$$

$$\text{土壤相对激发效应 } PE (\%) = \frac{[\text{CO}_2\text{-C}]_i - [\text{CO}_2\text{-C}]_{ck}}{[\text{CO}_2\text{-C}]_{ck}} \times 100 \quad (5)$$

1.4 统计分析

采用 SPSS 20 进行分析。用 One-way ANOVA 中 Duncan 检验法分析葡萄糖添加对不同森林土壤不同来源 CO₂ 排放、MBC、PLFAs 以及土壤可利用氮的影响。统计显著性水平设置为 $P < 0.05$ 。作图采用 Sigmaplot 12.5。

2 结果与分析

2.1 葡萄糖添加对土壤总 CO₂ 排放的影响

三个林型对葡萄糖添加的响应存在明显的差异,具体体现在葡萄糖添加显著提高了阔叶林土壤 CO₂ 的排放

量(增幅介于 29%—36%,图 1),并且 CO_2 排放量随着葡萄糖添加量的增加而增加,不过葡萄糖的三种添加梯度(100、200、400 mgC/kg)之间并无显著差异($P>0.05$);针阔混交林对葡萄糖添加的影响并不敏感,各处理间无显著性差异($P>0.05$);马尾松林在葡萄糖添加量为 200 mgC/kg 时具有最大的土壤累积 CO_2 排放量(37.86 mg/kg),显著高于对照组以及 100 mg C/kg 添加组,并且其引起的 CO_2 排在三种林型土壤中是最大的。

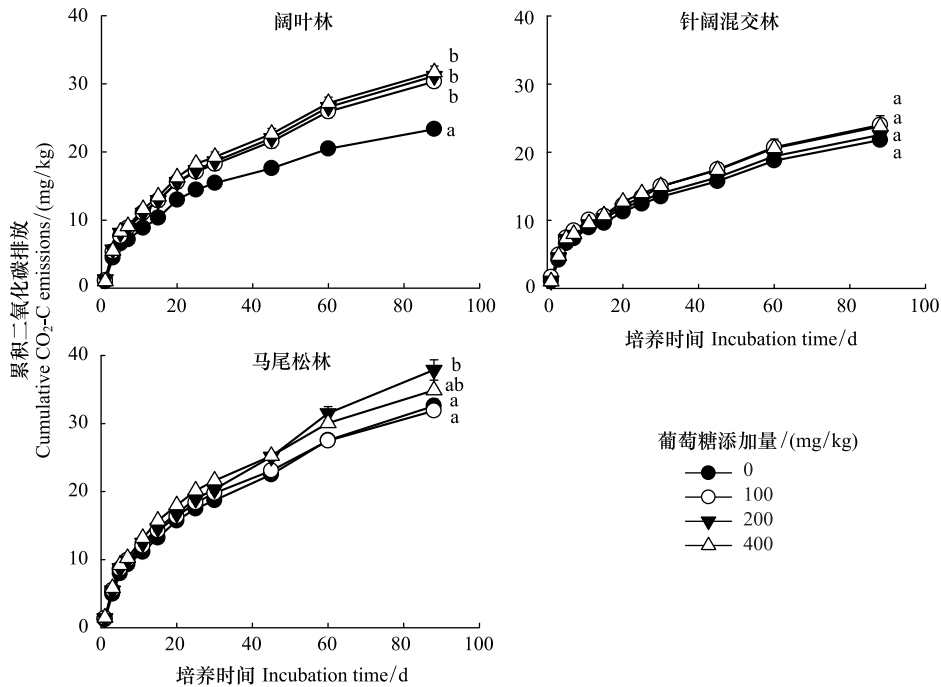


图 1 土壤累积 CO_2 排放动态(平均值 \pm 标准误, $n=3$)

Fig.1 Dynamics of cumulative CO_2 emission from different forest soils (Mean \pm SE, $n=3$)

不同小写字母表示同一林型各处理间在 $P<0.05$ 水平上差异显著

2.2 葡萄糖添加对土壤不同来源 CO_2 排放的影响及相对激发效应

葡萄糖的添加明显抑制了土壤有机碳的矿化,即呈现负的激发效应(图 2)。但是葡萄糖对土壤激发效应强度的影响因林型和添加量而异(图 2)。在阔叶林,土壤来源 CO_2 排放量随着葡萄糖添加量的增加而显著降低,在 100、200、400 mgC/kg 处理下降低了 25.8%、51.2%和 61.4%。在针阔混交林中,土壤有机碳矿化的减少量约为 35%—63.2%。在马尾松林中,葡萄糖的添加使土壤有机碳的矿化量降低了 63%左右,但是 100、200、400 mgC/kg 处理下对土壤有机碳矿化的影响并不明显。从图 3 得知,三种林型土壤的相对激发效应均为负值,且阔叶林土壤的相对激发效应随着葡萄糖添加量的增加而增强,差异达显著水平($P<0.05$);针阔混交林土壤在添加量为 200 mgC/kg 时相对激发效应是最弱,400 mgC/kg 添加量时最强;而马尾松林土壤的相对激发效应对葡萄糖添加量的响应并不敏感,但是在相同葡萄糖添加量下马尾松林引起的激发效应强度大于其他两个林型土壤。

葡萄糖来源 CO_2 排放在三个林型中也存在差异(图 2)。在阔叶林中,葡萄糖来源的 CO_2 排放量在添加量增加下占总排放量的 42.8%—71.5%,且随着葡萄糖添加量的增加而增加。在针阔混交林中,葡萄糖来源 CO_2 排放量在葡萄糖添加量为 200 mgC/kg 时最低,400 mgC/kg 时最高,葡萄糖添加量占总 CO_2 排放量的 37.1%—66.3%,在马尾松林中,在葡萄糖添加量为 200 mgC/kg 时葡萄糖来源 CO_2 排放量最大,并显著高于其他两种葡萄糖添加模式,在该林型中,葡萄糖来源 CO_2 占总 CO_2 排放量的 61.5%—67.1%。

2.3 葡萄糖添加对土壤微生物生物量碳以及葡萄糖添加占微生物碳量百分比的影响

不同葡萄糖输入量的添加对三种林型土壤的微生物生物量碳(MBC)没有造成差异,并且针阔混交林土

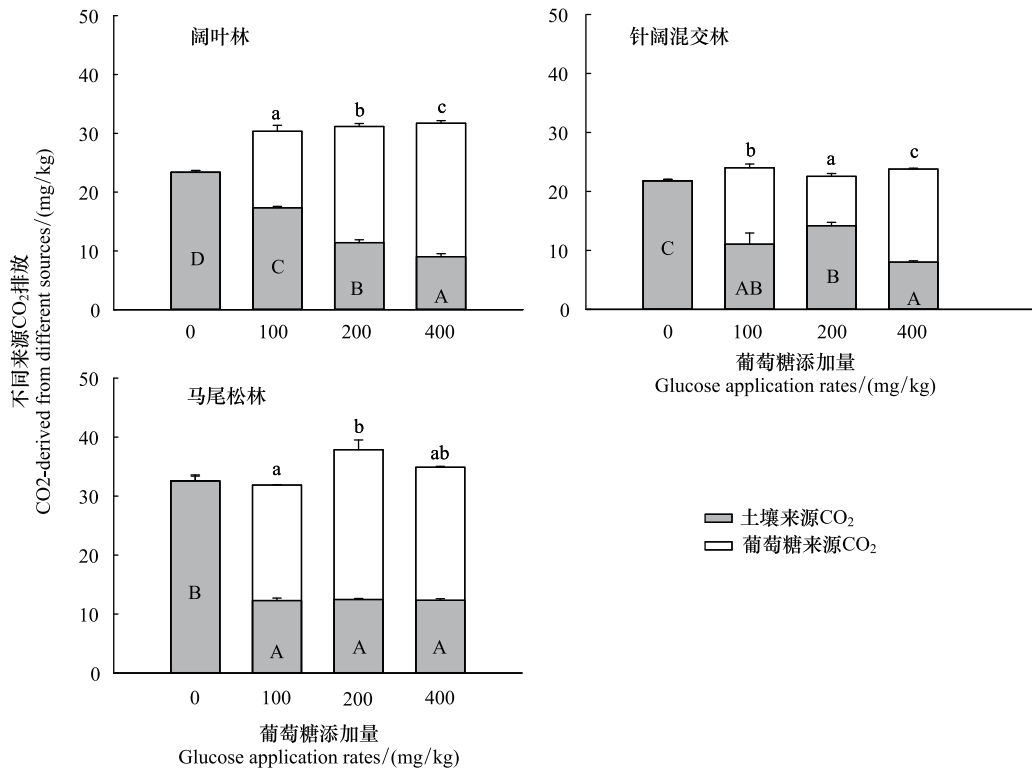


图 2 土壤与葡萄糖来源 CO₂ 排放量 (平均值±标准误, n=3)

Fig.2 CO₂-derived from soil and glucose mineralization (Mean±SE, n=3)

不同小写字母表示同一林型葡萄糖来源 CO₂ 排放在各处理间存在显著性差异 (P<0.05), 不同大写字母表示同一林型土壤来源 CO₂ 排放在各处理间存在显著性差异 (P<0.05)

壤中 MBC 低于阔叶林土壤和马尾松林土壤。葡萄糖添加量与土壤微生物碳量的比值在阔叶林中分别为 16%—75.8%; 在针阔混交林中为 32.9%—124.3%; 在马尾松林中为 19.3%—74.7% (图 5)。

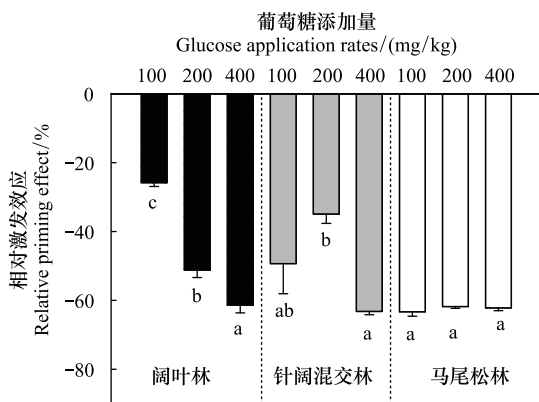


图 3 葡萄糖添加量对土壤相对激发效应的影响 (平均值±标准误, n=3)

Fig.3 Effect of the glucose application rate on the relative priming effect (Mean±SE, n=3)

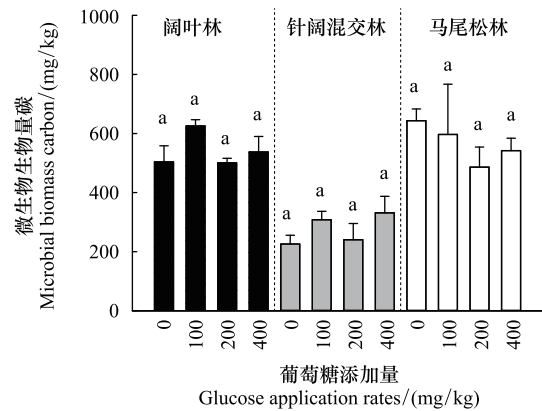


图 4 葡萄糖添加对土壤微生物生物量碳的影响 (平均值±标准误, n=3)

Fig.4 Effects of glucose application rates on MBC (Mean±SE, n=3)

2.4 葡萄糖添加对土壤 PLFAs 的影响

葡萄糖的添加在一定程度上提高了三个林型土壤总 PLFAs 和细菌的丰度, 以及真菌细菌比 (图 6)。虽

然在阔叶林土壤中上述这些指标随葡萄糖添加量的增加并未达到显著水平 ($P>0.05$), 但是存在增加的趋势; 在针阔混交林土壤中高葡萄糖添加量下 (400 mgC/kg) 使细菌、放线菌、细菌真菌比和总 PLFAs 的含量显著增加; 马尾松林土壤中 200 mgC/kg 添加量下提高了细菌的含量和细菌真菌的比值。

2.5 葡萄糖添加对土壤可利用氮的影响

葡萄糖的添加显著降低了土壤可利用氮的含量 (图 7)。这种降低在阔叶林和针阔混交林中最为明显。在阔叶林中, 可利用氮的减少量介于 6.8%—26.2%; 在针阔混交林中可利用氮含量降低了 4.4%—19.7%, 在马尾松林中高葡萄糖添加下减少了 13.3% 左右, 而其余三种处理的差异不显著 ($P>0.05$)。

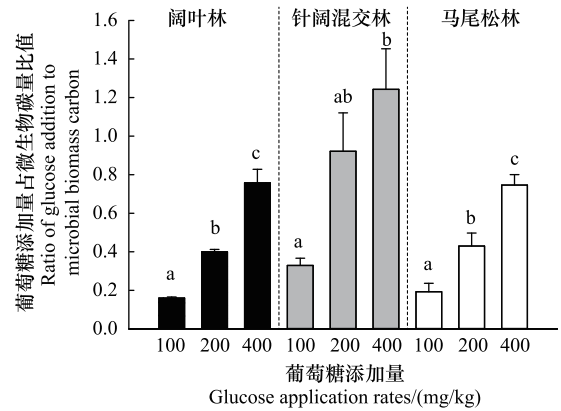


图 5 葡萄糖添加量占微生物碳量比值 (平均值±标准误, $n=3$)
 Fig.5 Ratio of the amount of the glucose addition to microbial biomass carbon (Mean±SE, $n=3$)

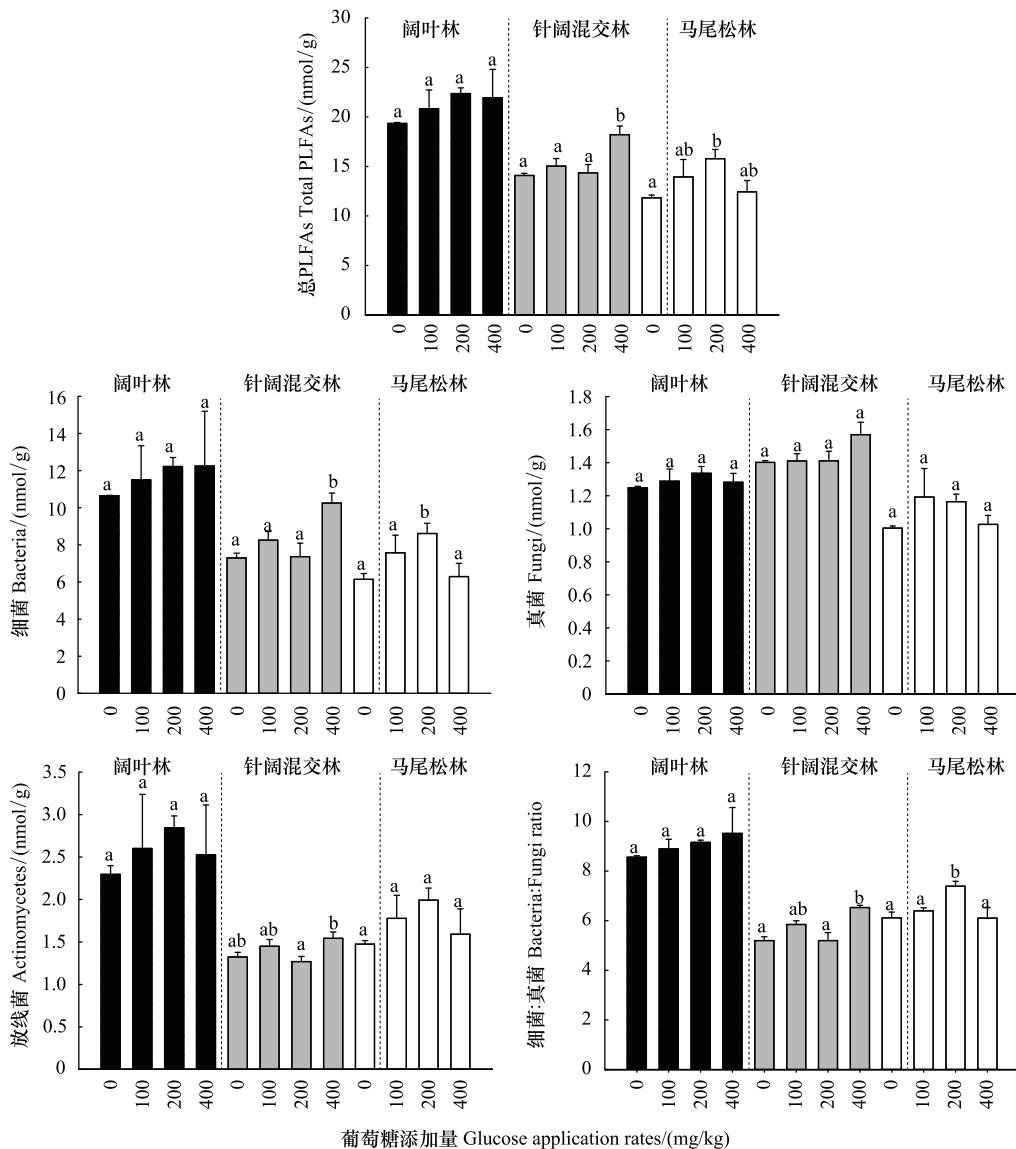


图 6 葡萄糖添加对土壤微生物磷酸脂酸 (PLFAs) 含量的影响 (平均值±标准误, $n=3$)

Fig.6 Effects of glucose application rates on microbial phosphate fatty acid (PLFAs) content (Mean±SE, $n=3$)

2.6 土壤相对激发效应与土壤生物化学指标的关系

从表 2 可以看出,土壤总 CO₂ 排放、土壤来源 CO₂、相对激发效应和葡萄糖添加量与微生物碳量之比受森林类型、葡萄糖添加量以及它们之间交互作用的影响。而微生物指标主要受林型的影响。

通过皮尔森相关分析,在阔叶林中土壤相对激发效应与土壤可利用氮量呈正相关关系,和葡萄糖添加量与微生物碳量之比呈负相关关系;在针阔混交林中土壤相对激发效应和放线菌呈负相关关系;在马尾松林中和真菌呈负相关关系(表 3)。

3 讨论

3.1 易分解有机碳输入量对不同林型土壤激发效应的影响

本研究中外源有机碳的添加显著抑制了土壤有机碳的矿化(图 3),形成负的激发效应,这与近年来大部分研究的结果不同,之前的研究对易分解有机碳的输入大多观察到的激发效应是正向的^[11,16]。两者结果的不同可能与本研究中外源易分解有机碳的输入量较高有关,进而使土壤微生物在外源有机质输入后优先利用了外源易分解有机质而减少了对原来土壤有机碳的利用^[27],形成负激发效应,如 De Graaff 等^[22]发现较高的外源有机碳输入下(21.7 mgC/g)土壤的激发效应为负向,并认为是外源有机碳输入量的增加使土壤微生物发生对底物选择性利用的结果。而 Luo 等^[17]认为森林土壤由于存在凋落层,因此有机质输入是常见的,就会使得兼性利用 SOC 和外源有机质的土壤微生物种类增加,因而输入外源易分解有机质后会进行底物选择利用。本研究中易分解有机碳的输入抑制了 SOC 的分解,并且随着输入量的增加葡萄糖来源 CO₂ 排放量也相应地增加,证明土壤微生物优先利用易分解有机碳,减少了对 SOC 的利用,从而出现负激发效应(图 2)。从底物的角度来说可能是葡萄糖作为易分解有机物相对于 SOC 可以更好被土壤微生物利用,并且之前的研究认为葡萄糖在其分解时的产物和土壤有机质通过黏合作用而降低了 SOC 的分解^[9]。

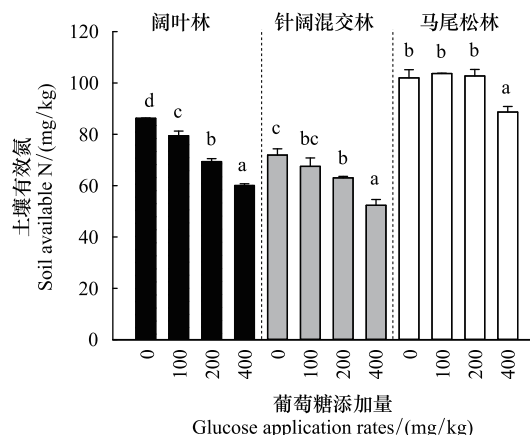


图 7 葡萄糖添加对土壤可利用氮变化(平均值±标准误, n=3)

Fig.7 Effects of glucose application rates on soil available N (Mean±SE, n=3)

表 2 双因素方差分析结果

Table 2 two-way ANOVA results

	林型 Forest type	葡萄糖 Glucose	林型×葡萄糖 Forest type × Glucose
总 CO ₂ 排放 Total CO ₂ emissions	202.06 **	20.66 **	8.29 **
土壤来源 CO ₂ Soil-derived CO ₂	26.86 **	304.13 **	25.65 **
相对激发效应 Relative priming effect	19.85 **	271.76 **	14.88 **
总磷酸脂肪酸 Total PLFAs	39.22 **	2.44	1.44
细菌 Bacteria	42.42 **	2.71	1.58
真菌 Fungi	27.02 **	1.06	1.32
放线菌 Actinomycetes	38.55 **	1.6	0.75
细菌真菌比 B: F	98.99 **	2.84	1.35
微生物碳 MBC	25.53 **	1.28	0.67
可利用氮 Soil available N	111.19 **	0.51	3.94 **
葡萄糖添加量与微生物生物量碳之比 Glucose application rates :MBC	18.57 **	83.09 **	3.58 **

数值为 F 值, * 与 ** 分别表示差异显著 (P<0.05) 与极显著 (P<0.01)

表 3 土壤相对激发效应与土壤生物化学指标之间的相关关系

Table 3 Relationships between the relative priming effect and soil biochemical indicators

林型 Forest type	阔叶林 BF Broadleaf forest	混交林 MF Broadleaf and coniferous mixed forest	马尾松林 PF <i>Pinus massoniana</i> forest
总磷酸脂肪酸 Total PLFAs	-0.091	-0.522	-0.461
细菌 <i>Bacteria</i>	-0.128	-0.503	-0.392
真菌 <i>Fungi</i>	0.083	-0.352	-0.714 *
放线菌 <i>Actinomycetes</i>	0.096	-0.743 *	-0.602
细菌真菌比 B:F	-0.237	-0.571	0.382
微生物碳 MBC	0.577	-0.349	0.306
可利用氮 Soil available N	0.926 **	-0.293	0.031
葡萄糖添加量/微生物生物量碳 Glucose application rates :MBC	-0.887 **	-0.293	-0.055

* 和 ** 分别表示在 $P < 0.05$ 与 $P < 0.01$ 差异显著; MBC: 微生物碳 Microbial biomass carbon; PLAs: 磷脂脂肪酸 Phospholipids fattyacids

3.2 微生物群落与土壤可利用氮对易分解有机碳输入增加下土壤激发效应的影响

微生物的生长和活性很大程度上依赖于底物的可利用程度,这两者通过激发效应影响了 SOM 的分解^[28]。而激发效应反映了两个种类的微生物(K-型微生物和 r-型微生物)在外源碳的输入下的竞争模式,在易分解有机物输入土壤的前期由细菌主导,后期真菌占主导作用^[21-22]。在本研究中易分解有机碳的输入引起的激发效应强度在不同林型土壤中存在差异,虽然之前研究发现土壤激发强度和外源有机碳输入量之间没有明确的线性关系^[18],但是 Blagodatskaya 和 Kuzyakov^[29] 研究发现,外源有机质总量对激发效应的影响更多取决于外源碳输入量和 MBC 的比例,当碳输入量少于 MBC 的 50% 时,激发效应强度随外源碳输入量线性增加,当碳输入量相当于 MBC 的 50%—200% 时,激发效应强度与碳输入量呈指数减少,当碳输入量大于 MBC 的 200% 时,对激发效应的影响不明显。通过测定 PLFAs(图 6)可得知易分解有机碳的输入对阔叶林土壤微生物群落没有影响,表明阔叶林土壤的微生物对易分解有机碳的输入响应不敏感。之前也有相似的研究发现,当易分解有机碳输入到土壤中虽然引起了激发效应但是土壤微生物群落组成并没有发生显著的变化,并且认为这是由于易分解有机碳的添加使土壤微生物代谢酶活性受到影响导致的^[20,22]。从外源有机碳占土壤微生物碳量的比来说,阔叶林土壤的外源易分解有机碳输入量占 MBC 量的 16%—76%,激发强度随着添加量的增加呈增加趋势,说明阔叶林土壤对外源易分解有机碳的添加更敏感,这一结果与张政等^[30] 研究的结果相似,他在研究三明格氏栲阔叶林发现,与碳含量较低的凋落物相比,碳含量较高的凋落物减缓了原有土壤有机碳的分解,即呈现负的激发效应。并且阔叶林土壤的可利用氮随着外源易分解有机碳的输入量增加而降低(图 7),说明影响阔叶林土壤激发效应强度的因素可能跟土壤养分有关,通过皮尔森分析我们证实了这一点(表 3),也就是说土壤养分越充足阔叶林土壤负激发强度越大。针阔混交林和马尾松林土壤分别与放线菌和真菌存在负相关关系(表 3),说明对于混交林和马尾松林土壤来说放线菌和真菌丰度越大,激发强度越小。这类 K-型微生物可兼性利用易分解和难分解碳源,因此放线菌和真菌丰度升高则会加速利用 SOC,使负激发效应降低。对于马尾松林土壤来说三种外源易分解有机碳的添加量对激发强度和土壤可利用氮的含量并无影响,可能是即使是最低输入量也已到达马尾松林土壤微生物利用碳的饱和值,进而减少了对 SOC 的利用^[11]。从氮的可利用性角度来说,有研究表明易分解有机碳输入土壤导致土壤中氮的固持,那么微生物则需要分解土壤中原有的有机质释放可利用氮来满足自身对氮养分的需求,而这一过程将加速土壤原有有机碳的矿化,形成正的激发效应^[31]。也有研究表明外源易分解碳输入土壤中如果土壤中的氮素缺乏,不能够维持土壤微生物生长所需要的碳氮化学计量比,则土壤微生物的活性将受到抑制,这将降低其对土壤原有有机碳的分解利用,即形成负的激发效应^[10]。从图 6 和图 7 中得知,随着葡萄糖添加量的增加土壤有效氮含量降低,而土壤微生物群落并未发生转变,表明土壤中的可利用氮并不是限制土壤微生物代谢的限制因素。对于微生物来说土壤中的氮素依旧能够满足其利用分解葡萄糖的需求,只有当土壤中的可利用氮低于某一个临界值

时,微生物才会通过矿化原有土壤有机质来获取氮源。

4 结论

外源易分解碳对不同林型土壤有机碳的矿化均有抑制作用,形成负激发效应。而且土壤激发效应强度与林型有关,其中阔叶林土壤的负激发效应强度随着外源易分解碳的添加量的增加而增强,针阔混交林土壤激发效应强度呈先增加后减小的趋势,马尾松林对易分解有机碳输入量的响应并不明显,但是激发效应强度大于其他两种林型土壤。阔叶林激发效应强度并非取决于土壤微生物的组成,而是取决于土壤可利用氮含量以及葡萄糖添加量与微生物碳量的比;针阔混交林受到放线菌的影响;而马尾松林土壤受真菌群落的影响。

参考文献 (References):

- [1] German D P, Chacon S S, Allison S D. Substrate concentration and enzyme allocation can affect rates of microbial decomposition. *Ecology*, 2011, 92(7): 1471-1480.
- [2] Bond-Lamberty B, Thomson A. Temperature-associated increases in the global soil respiration record. *Nature*, 2010, 464(7288): 579-582.
- [3] Heimann M, Reichstein M. Terrestrial ecosystem carbon dynamics and climate feedbacks. *Nature*, 2008, 451(7176): 289-292.
- [4] Kirschbaum M U F. Soil respiration under prolonged soil warming: are rate reductions caused by acclimation or substrate loss? *Global Change Biology*, 2004, 10(11): 1870-1877.
- [5] Nottingham A T, Griffiths H, Chamberlain P M, Stott A W, Tanner E V J. Soil priming by sugar and leaf-litter substrates: a link to microbial groups. *Applied Soil Ecology*, 2009, 42(3): 183-190.
- [6] 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.
- [7] Hamer U, Marschner B. Priming effects in different soil types induced by fructose, alanine, oxalic acid and catechol additions. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, 37(3): 445-454.
- [8] Zhang W D, Wang S L. Effects of NH_4^+ and NO_3^- on litter and soil organic carbon decomposition in a Chinese fir plantation forest in South China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 47: 116-122.
- [9] Dalenberg J W, Jager G. Priming effect of some organic additions to ^{14}C -labelled soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 1989, 21(3): 443-448.
- [10] Chen R R, Senbayram M, Blagodatsky S, Myachina O, Dittert K, Lin X G, Blagodatskaya E, Kuzyakov Y. Soil C and N availability determine the priming effect: microbial N mining and stoichiometric decomposition theories. *Global Change Biology*, 2014, 20(7): 2356-2367.
- [11] Wang H, Xu W H, Hu G Q, Dai W W, Jiang P, Bai E. The priming effect of soluble carbon inputs in organic and mineral soils from a temperate forest. *Oecologia*, 2015, 178(4): 1239-1250.
- [12] Fontaine S, Bardoux G, Abbadie L, Mariotti A. Carbon input to soil may decrease soil carbon content. *Ecology Letters*, 2004, 7(4): 314-320.
- [13] Cheng W X. Rhizosphere feedbacks in elevated CO_2 . *Tree Physiology*, 1999, 19(4/5): 313-320.
- [14] Raich J W, Russell A E, Kitayama K, Parton W J, Vitousek P M. Temperature influences carbon accumulation in moist tropical forests. *Ecology*, 2006, 87(1): 76-87.
- [15] Liu X J A, Sun J R, Mau R L, Finley B K, Compson Z G, Van Gestel N, Brown J R, Schwartz E, Dijkstra P, Hungate B A. Labile carbon input determines the direction and magnitude of the priming effect. *Applied Soil Ecology*, 2017, 109: 7-13.
- [16] Xiao C W, Guenet B, Zhou Y, Su J W, Janssens I A. Priming of soil organic matter decomposition scales linearly with microbial biomass response to litter input in steppe vegetation. *Oikos*, 2015, 124(5): 649-657.
- [17] Luo Z K, Wang E L, Smith C. Fresh carbon input differentially impacts soil carbon decomposition across natural and managed systems. *Ecology*, 2015, 96(10): 2806-2813.
- [18] Guenet B, Juarez S, Bardoux G, Abbadie L, Chenu C. Evidence that stable C is as vulnerable to priming effect as is more labile C in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 52: 43-48.
- [19] Guenet B, Neill C, Bardoux G, Abbadie L. Is there a linear relationship between priming effect intensity and the amount of organic matter input? *Applied Soil Ecology*, 2010, 46(3): 436-442.
- [20] Rousk J, Hill P W, Jones D L. Priming of the decomposition of ageing soil organic matter: concentration dependence and microbial control. *Functional Ecology*, 2015, 29(2): 285-296.
- [21] Fontaine S, Mariotti A, Abbadie L. The priming effect of organic matter: a question of microbial competition? *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, 35(6): 837-843.

- [22] De Graaff M A, Classen A T, Castro H F, Schadt C W. Labile soil carbon inputs mediate the soil microbial community composition and plant residue decomposition rates. *New Phytologist*, 2010, 188(4): 1055-1064.
- [23] Lemanski K, Scheu S. Incorporation of ^{13}C labelled glucose into soil microorganisms of grassland; effects of fertilizer addition and plant functional group composition. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 69: 38-45.
- [24] 刘信中, 方福生. 江西武夷山自然保护区科学考察集. 北京: 中国林业出版社, 2001.
- [25] 张艳艳. 武夷山自然保护区不同森林群落生态学特征的比较研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2008.
- [26] Frostegård Å, Tunlid A, Bååth E. Use and misuse of PLFA measurements in soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(8): 1621-1625.
- [27] Kuzyakov Y, Bol R. Sources and mechanisms of priming effect induced in two grassland soils amended with slurry and sugar. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(4): 747-758.
- [28] Blagodatsky S, Blagodatskaya E, Yuyukina T, Kuzyakov Y. Model of apparent and real priming effects: Linking microbial activity with soil organic matter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(8): 1275-1283.
- [29] Blagodatskaya E, Kuzyakov Y. Mechanisms of real and apparent priming effects and their dependence on soil microbial biomass and community structure: critical review. *Biology and Fertility of Soils*, 2008, 45(2): 115-131.
- [30] 张政, 蔡小真, 唐偲頔, 郭剑芬. 可溶性有机质输入对杉木人工林表层土壤有机碳矿化的激发效应. *生态学报*, 2017, 37(22): 7660-7667.
- [31] Qiu Q Y, Wu L F, Ouyang Z, Li B B, Xu Y Y, Wu S S, Gregorich E G. Priming effect of maize residue and urea N on soil organic matter changes with time. *Applied Soil Ecology*, 2016, 100: 65-74.