DOI: 10.20103/j.stxb.202405081034

陶玉兰,刘新颖,赵学超,王清奎.不同外源碳输入对两种杉木林土壤有机碳分解激发效应的影响.生态学报,2025,45(6):2698-2709. Tao Y L,Liu X Y,Zhao X C, Wang Q K.Effects of different exogenous carbon inputs on the soil organic carbon decomposition and priming effect in two Chinese fir forests.Acta Ecologica Sinica,2025,45(6):2698-2709.

不同外源碳输入对两种杉木林土壤有机碳分解激发效 应的影响

陶玉兰^{1,2},刘新颖^{1,2},赵学超^{1,2},王清奎^{1,2,*}

1 安徽农业大学,林木资源培育安徽省重点实验室,合肥 230036 2 安徽农业大学林学与园林学院,合肥 230036

摘要:有机碳分解是陆地生态系统土壤碳循环的重要过程,外源碳输入可以通过调控微生物的群落结构与活性来影响土壤有机碳的分解,即激发效应。然而,外源碳的质量及添加方式对土壤激发效应的影响及其对土壤性质的响应尚不清楚。为此,采集了低高两种养分含量的杉木人工土壤作为研究对象,向其输入¹³C标记的杉木凋落叶和葡萄糖。杉木凋落叶的添加分为两种方式;完整叶片覆于土表(IL)和叶片粉碎后均匀加入土中(CL)。通过室内培养120d,测定土壤释放CO₂的量及其¹³C值,并分析土壤养分和微生物群落结构。结果表明:(1)添加完整杉木叶产生负激发效应,而添加葡萄糖则相反。它们产生的土壤累积激发碳差异显著且效应强度受到土壤养分的显著调控,在低养分土壤中分别为-1.22 mg C/g SOC 和 4.80 mg C/g SOC,在高养分 土壤的为-1.73 mg C/g SOC和 1.56 mg C/g SOC。(2)与 IL 相比,CL 处理下土壤累积激发碳为正激发(2.21 mg C/g SOC),而在高养分土壤中呈负激发(-1.72 mg C/g SOC)。(3)与 CK 相比,外源碳输入后土壤碳氢磷三类酶活性在两林地中均显著增加。 (4)在两种土壤中,土壤细菌含量在 IL 与 CL 处理之间均差异显著(P<0.01),其中在低养分土壤中 CL 处理下土壤细菌含量比 IL 处理高 27.0%,而在高养分土壤中仅增加了 19.2%。(5)土壤累积激发碳与土壤氮酶活性呈正相关,与细菌呈负相关。综上可知,外源碳的质量及添加方式影响了土壤有机碳的分解过程且受到土壤性质的调控,尤其是土壤微生物群落组成和酶活性,该研究成果为亚热带杉木林土壤有机碳的管理提供了理论支撑。

关键词:杉木林;土壤有机碳分解;激发效应;土壤性质;微生物群落组成

Effects of different exogenous carbon inputs on the soil organic carbon decomposition and priming effect in two Chinese fir forests

TAO Yulan^{1,2}, LIU Xinying^{1,2}, ZHAO Xuechao^{1,2}, WANG Qingkui^{1,2,*}

1 Anhui Provincical Key Laboratory of Forest Resources and Silviculture, Hefei 230036, China

2 School of Forestry and Landscape Architecture, Anhui Agricultural University, Hefei 230036, China

Abstract: Soil organic carbon decomposition is one of the key processes in soil carbon cycling, and regulated by input of exogenous carbon through influencing microbial community composition and enzyme activity, which is defined as priming effect. However, how the quality and input method of exogenous carbon influences priming effect in forest soils with different fertility remains unclear. In this study, two soils with different properties (poor and fertile) from Chinese fir forests were collected as rearch subjects, and ¹³C-labeled Chinese fir litter and glucose solution were added. The Chinese fir litter was added to the soils using two methods: placing intact litter on soil surface (IL) and uniformly mixing litter powder into soil (CL). The amount of CO, released from the soil and its ¹³C isotopic value were measured during 120-day incubation, and

基金项目:国家自然科学基金(32171752)

收稿日期:2024-05-08; 网络出版日期:2024-12-20

^{*} 通讯作者 Corresponding author.E-mail: wqkui@163.com

soil nutrient content and microbial community structure were also measured. The results showed that: (1) the input of intact litter resulted in a negative priming effect, while glucose addition induced the positive priming effect. They had significant impact on the cumulative primed carbon and the intensity of the effect is signally regulated by soil nutrients. As the same time, the cumulative primed carbon by intact litter addition and glucose addition were -1.22 mg C/g SOC and 4.80 mg C/g SOC in poor soil, respectively, and were -1.73 mg C/g SOC and 1.56 mg C/g SOC in fertile soil. (2) Compared to placing intact litter on soil surface, mixing litter powder into the soil caused positive priming effect (2.21 mg C/g SOC) in poor soil, but negative priming effect (-1.72 mg C/g SOC) in fertile soil. (3) Compared with the control treatment, exogenous carbon input significantly increased soil carbon – acquiring enzyme (36.1%), nitrogen – acquiring enzyme (88.6%) and phosphorus–acquiring enzyme (21.4%) in both Chinese fir forests. (4) Soil bacterial biomass significantly differed between two addition methods of litter in both soils (P < 0.01), with biomass being 27.0% greater under litter powder addition than intact litter addition in poor soil and 19.2% greater in fertile soil. (5) Cumulative primed carbon was positively correlated with soil enzyme activity related to nitrogen cycling, and negatively correlated with soil bacteria biomass. In summary, the quality and addition method of exogenous organic carbon affects the priming, which is regulated by soil property, especially microbial community composition and enzyme activity. These results provide theoretical support for managing soil organic carbon in subtropical Chinese fir forests.

Key Words: Chinese fir forest; soil organic carbon decomposition; priming effect; soil property; microbial community composition

土壤是陆地生态系统中最大的碳库,其陆地表层以下1m深的有机碳储量为1500 Pg^[1],是植物和大气碳 库的2—3倍。每年土壤与大气间的碳交换量达到(98±12) Pg C/a^[2],占到大气碳库的十分之一。森林生态 系统是陆地生态系统最重要的组成成分,其土壤碳储量占全球碳库的70%^[3]。因此,土壤有机碳(Soil organic carbon,SOC)的微小变化都可能对全球大气二氧化碳(CO₂)浓度和气候变化产生显著影响。此外,凋落物等 外源碳作为森林SOC 的重要来源,其输入也会影响原有SOC 的分解,即产生激发效应。激发效应的发生会导 致外源碳输入对碳循环过程的影响变得更复杂,使得CO₂增加380%或减少50%不等^[4]。因此,研究外源碳对 SOC 分解与激发效应的影响,对于定量描述地-气系统的碳交换量变化至关重要。

激发效应作为调控 SOC 分解的一个重要过程,其方向和强度主要受到外源碳质量和土壤性质两方面的 影响^[5]。其中,外源碳的质量主要包括易分解成分(如碳、氮、磷)和难分解有机物(如木质素、单宁和多酚)等 物质的含量与比例值^[6]。而植物凋落物作为 C:N 和木质素: N 更高的低质量有机物,目前通常采用的是凋落 物粉碎后均匀加入土壤的方法进行室内培养研究^[7],但这种添加方式下的凋落物与自然实际状态有很大差 别,可能导致产生的激发效应与实际不符。还有些研究采用的是粉碎凋落物覆于土表的方式来探究其对激发 效应的影响^[8—9],但在自然环境中,凋落物由于本身含有多种难降解物质且受到各种物理因素的影响,难以迅 速完全分解,可能仍会以较完整形态来影响 SOC 分解,所以这种添加方式亦有较大的局限性。由此可知,不 同添加方式下同一植物凋落物对 SOC 分解激发效应的影响是否存在差异还尚不明确,亟需进一步研究。此 外,研究表明葡萄糖添加到土壤中通常会产生正激发效应^[10],而植物凋落叶的激发效应强度相对较弱,且方 向易受到多种因素影响,并未表现出一致性^[11-12]。鉴于上述研究,本实验特别选取葡萄糖和完整杉木叶进行 对比分析,以期更准确地模拟自然环境中不同质量外源碳对土壤激发效应的影响。其次,土壤性质的差异也 是导致外源碳激发效应强度和方向不一致的重要原因之一^[13]。研究显示,土壤养分含量增强可能会降低激 发效应强度^[14],但并非总是如此^[15-16],其复杂性需更深入的研究。因此,探究葡萄糖和完整杉木叶输入土壤 后对 SOC 分解激发效应的差异及其在不同性质土壤下的变化,具有重要的科学意义。

为此,本研究以安徽金寨马鬃岭两个林地的杉木人工林土壤为研究对象,利用¹³C标记的杉木凋落叶和 葡萄糖作为外源碳进行室内培养实验,测定土壤 CO2量及其¹³C值,以期定量分析不同质量外源碳及其添加方 式对两种杉木林 SOC 分解及其激发效应、微生物群落功能与土壤理化性质的影响和机理。这将为预测亚热带地区森林 SOC 未来的动态变化和碳库储量提供理论依据,进而为治理和恢复杉木人工林土壤质量提供实践指导。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究样地位于安徽六安金寨县的马鬃岭国有林场(115°22′—115°50′E,31°06′—31°20′N)。该地区属于 亚热带与暖温带过渡区,气候类型为湿润季风气候,年平均气温为13.3℃,年降水量约为1510 mm,相对湿度 为80%。本实验选取了两处土壤养分含量差别较大的杉木(*Cunninghamia lanceolata*)人工林地土壤,其中低 养分土壤(Poor soil,Ps)的质地为砂壤土,而高养分土壤(Fertile soil,Fs)的质地为壤土,皆偏酸性(表1)。两 个林地内的杉木平均胸径分别为19.48 cm 和17.58 cm,平均树高分别为13.16 m 和11.58 m,林分密度分别为 1022 株/hm²和2104 株/hm²。

Table 1 Basic properties of soil in two Chinese fir plantation plots (means±SD)						
	杉木人	工林地				
土壤性质	Chinese fir artificial plantations		土壤性质	Chinese fir artificial plantations		
Soil properties	低养分土壤 Ps	高养分土壤 Fs	Soil properties	低养分土壤 Ps	高养分土壤 Fs	
	Poor soil	Fertile soil		Poor soil	Fertile soil	
土壤有机碳 SOC/(g/kg)	15.08±1.02a	$30.65 \pm 0.86 \mathrm{b}$	交换性钠离子 eNa ⁺ /(mg/kg)	7.81±0.72a	$16.01 \pm 1.23 \mathrm{b}$	
全氮 TN/(g/kg)	1.00±0.11a	$2.21 \pm 0.05 \mathrm{b}$	交换性镁离子 eMg ²⁺ /(mg/kg)	61.37±2.49a	$141.29{\pm}3.46\mathrm{b}$	
土壤碳氮比 soil C:N	15.27±0.98a	$13.88 \pm 0.11 \mathrm{b}$	рН	5.34±0.10a	5.38±0.16a	
可溶性有机碳 DOC/(mg/kg)	$85.30 \pm 6.40a$	$230.28{\pm}4.84\mathrm{b}$	砂粒 Sand/%	79.99±0.58a	$41.08{\pm}0.96{\rm b}$	
¹³ C 同位素值 δ ¹³ C/‰	-23.21 ± 0.27	-23.87±0.11	粉粒 Silt/%	13.11±0.72a	$48.76{\pm}0.56{\rm b}$	
交换性钾离子 eK ⁺ /(mg/kg)	1.38±1.73a	$17.13 \pm 0.75 \mathrm{b}$	粘粒 Clay/%	6.91±0.19a	$12.21{\pm}0.54\mathrm{b}$	
交换性钙离子 eCa ²⁺ /(mg/kg)	99.17±4.70a	$143.11 \pm 7.96 \mathrm{b}$				

表1 两个杉木人工林样地土壤的基本性质(平均值±标准差)

同一行数据后面的不同字母表示显著差异(P<0.05); SOC: Soil organic carbon; TN: Total nitrogen; DOC: Dissolved organic carbon; δ^{13} C: ¹³C isotope value; eK⁺: Exchangeable potassium ion; eCa²⁺: Exchangeable calcium ion; eNa⁺: Exchangeable sodium ion; eMg²⁺: Exchangeable magnesium ion; pH: potential of hydrogen; Sand; Sand particles; Silt: Silt particles; Clay: Clay particles

1.2 供试土壤与杉木凋落叶

去除地表枯枝落叶等物质后,在两个杉木林地分别选取4个20m×20m的样方。每个样方内采用"S"型 取样法选择10点使用直径为5 cm的土钻在0—20 cm处采取土壤,然后每个样方内的土壤均匀混合成一个 土壤样品装入无菌自封袋带回室内。在实验室内去除土壤中肉眼可见的凋落物碎屑、根系和砾石后,过2 mm 筛网并混合均匀,其中一部分土样保存在4℃下用于培养,另一部分土样在室内风干用于测定理化性质 (表1),最后剩余的土样保存在-20℃下用以测定可溶性有机碳(Dissolved organic carbon,DOC)。

供试凋落叶采用¹³C 脉冲标记法对 1 年生杉木幼苗进行 10 个月的标记。杉木凋落叶的全碳含量为 470.78 g/kg,全氮含量为 15.76 g/kg,C:N 为 29.85,木质素:N 为 8.13,δ¹³C 值为 121‰,总酚、单宁、可溶性糖 以及淀粉的含量分别为 83.79、58.21、43.72 mg/g 和 20.44 mg/g。

采用比重法测定土壤质地;利用 pH 计测定土壤 pH 值(土水比为1:2.5);使用 EA3000 元素分析仪测定土 壤和杉木叶的有机碳量和全氮^[17];采用同位素质谱仪(Thermo Scientific Delta V Advantage,Germany)测定土 壤和杉木叶的δ¹³C 值;土壤交换性盐基离子钾(eK⁺)、钙(eCa²⁺)、钠(eNa⁺)、镁(eMg²⁺)采用乙酸铵浸提-火焰 光度计法测定。植物木质素含量采用乙酰溴-分光光度法测定;总酚用福林酚法测定;单宁含量用浓 HCI-香 草醛法测定;使用蒽酮比色法测定杉木叶的可溶性糖和淀粉含量。用 CleverChem 全自动间断化学分析仪测 定土壤铵态氮(NH⁴₄-N)^[18]。用硫酸钾-氯仿熏蒸浸提法测定 DOC^[19]。 1.3 实验设计与土壤培养

首先,将120g(干重)的新鲜土壤放入1L梅森瓶中,并在25℃下预培养5d,以恢复土壤微生物的功能与活性。接着选取两种性质土壤,每种土壤设置4个处理:对照(CK)、完整¹³C标记杉木凋落叶覆于土表(IL)、粉碎¹³C标记杉木凋落叶均匀加入土中(CL)以及¹³C标记葡萄糖溶液(GL)。每个处理设置4个重复。 杉木凋落叶和葡萄糖的添加量为SOC含量的2%^[20],其中完整叶片直接放在土壤表面,而粉碎后的叶片需均匀混合到土壤中,葡萄糖溶液则需均匀喷洒在土壤表面。在培养期间,含水量保持在田间持水量的60%。每次进行气体收集前,先用无CO₂空气置换培养瓶内气体,为后续培养提供洁净的有氧环境。然后,关闭阀门放入培养箱内避光密闭一段时间,用注射器收集气体进行测定。本实验分别在培养的第1、3、5、7、10、14、21、 28、35、42、49、63、77、91、105、120天采集气体,并使用CO₂同位素分析仪(Picarro,G2131-I,USA)测定气体中的CO₂浓度和δ¹³C值。在培养过程中为保持土壤含水量一致,定期喷施蒸馏水。

1.4 微生物群落组成与酶活性的测定

利用磷脂脂肪酸(PLFA)分析法对土壤微生物群落丰度进行测定并分析^[21]。称取3g冻干土加入20mL (氯仿:甲醇:柠檬酸=1:2:0.8)缓冲液高速混合2h并离心5min,然后提取两次并将上清液混合,用氮吹仪37 ℃吹至1mL;再分别用氯仿、丙酮和甲醇洗脱,从氢氧化硅柱中分离出中性脂、糖脂和磷脂。利用0.2mol/L 的KOH甲醇溶液甲基化磷脂以形成脂肪酸甲酯。最后使用配有MIDI Sherlock 微生物鉴定系统的气相色谱 仪(Agilent 6890N,USA)测定结果。其中,革兰氏阳性细菌(G+)包括i14:0、i15:0、a15:0、i16:0、a16:0、i17:0、 a17:0、i18:0、a19:0、10Me16:0、10Me17:0、10Me18:0,其中10Me16:0、10Me17:0和10Me18:0还可归类为放 线菌(ACT),革兰氏阴性细菌(G-)包括 cy17:0、cy19:0、16:1ω7、17:1ω8、18:1ω7。真菌(F)包括 16:1ω5c、 18:1ω9c、18:2ω6c、18:3ω6。PLFA 的总量(TB)是将所有鉴定出的脂肪酸相加计算得出的,真菌与细菌 PLFA 的比值(F:B)以及革兰氏阳性菌与阴性菌 PLFA 之比(G+:G-)用来代表这些类群的相对丰富度^[22]。

选取与土壤碳氮磷循环相关的五种微生物胞外酶,其中β-1,4 葡萄糖苷酶和木聚糖酶这两种酶与碳循环 有关; N-乙酸胺基葡萄糖苷酶和亮氨酸氨基肽酶与氮循环相关;磷酸酶则与磷的转化相关。参照 German 等^[23]和 Razavi 等人^[24]的方法:使用 96 孔酶标板荧光分析法,采用与4-甲基伞形酮(MUF)或 7-氨基-4-甲基 香豆素(AMC)相关的各种底物,带有荧光性的 MUF 或 AMC 材料被释放。使用酶标仪检测荧光,并利用标准 曲线进行定量,量化土壤酶活性。

酶活性的米氏 Michaelis-Menten 动力学参数采用方程确定:

$$V = V_{\max}[S] / (K_m + [S])$$
⁽¹⁾

式中,V表示反应速率, V_{max} 是酶活性的最大速率; K_m 是半饱和常数,即在 $1/2 V_{max}$ 时底物的浓度,酶与底物亲和力越高则 K_m 越小,S则是底物的浓度。

1.5 数据计算与统计分析

土壤有机碳排放速率、累积排放量和累积激发量的计算公式如下:

$$R = \frac{(C \times 1.964) \times V \times M \times 273.15 \times 1000}{22.4 \times (273.15 + T) \times W \times t \times W_{\text{SOC}}}$$
(2)

式中,*R*为土壤碳排放速率(μ g C g⁻¹SOC d⁻¹);*C* 为测得的 CO₂浓度(mg/m³);*V* 为瓶内总气体体积(m³);*T* 为 培养温度($^{\circ}$ C);*M* 为 C 相对原子质量(12 g/mol);*W* 为土壤干重(g),*t* 为培养时间(d);*W*_{soc}为每千克干土重 的 SOC 含量(g)。

$$CR = \sum_{i=1}^{n=16} \frac{R_i + R_{i+1}}{2 \times 1000} \times T$$
(3)

式中, *CR* 为有机碳累积排放量(mg C/g SOC); R_i 为第 i次 CO₂排放速率(μ g C g⁻¹SOC d⁻¹); T 为相邻 2 次测定 时间间隔(d); n 为气体样品采样次数。

$$PE = C_T - C_{CK} \tag{4}$$

http://www.ecologica.cn

式中, PE 为有机碳累积激发量(mg C/g SOC); C_r 为添加外源碳处理下 SOC 产生 CO₂-C 的累积量 (mg C/g SOC); C_{ck} 为未添加外源碳的相同土壤中 SOC 产生 CO₂-C 的量(mg C/g SOC)。

使用 SPSS 26.0 软件和 R 语言对实验数据进行统计分析。采用单因素分析和独立 T 检验分析了不同样 地土壤理化性质和微生物群落组成与酶活性的差异。采用双因素以及独立样本非参数检验法对 SOC 排放速 率、累积排放量和累积激发效应进行分析。

2 结果与分析

2.1 外源碳的质量和添加方式对土壤 DOC 和铵态氮含量的影响

120 d 培养结束后,两块林地之间的土壤碳氮含量具有显著差异(P<0.001)。土壤 DOC 和铵态氮在 Fs 中的含量皆显著高于 Ps。与 CK 相比,GL 处理显著增加了 Fs 中的 DOC 含量。在两种林地土壤中,IL 处理下的土壤 NH⁴₄-N 含量显著高于 CL 处理下的。与 GL 相比,IL 处理下的土壤 DOC 和 NH⁴₄-N 含量仅在 Fs 中表现出显著降低(图 1)。







CK:对照; IL: ¹³C标记完整杉木凋落叶覆于土表; CL: ¹³C标记粉碎杉木凋落叶均匀加入土中; GL: ¹³C标记葡萄糖; L: 土壤性质; Tr: 外源碳添加; L×Tr: 土壤性质与外源碳的交互作用; ns: 无显著性; 柱上小写字母(abc)表示同一林地不同处理之间差异显著(P<0.05),而大写字母(ABC)表示不同林地之间差异显著(P<0.05); 误差棒表示平均值的标准差(n=4)

2.2 外源碳的质量和添加方式对 SOC 分解及其激发效应的影响

两个林地的 SOC 排放速率在最初的 3—7 d 内达到最大值,然后随着培养时间增加逐渐下降,最终趋于平稳。土壤性质、外源碳和时间梯度显著影响着源于土壤的 CO₂排放速率,但土壤性质和外源碳的交互作用并不显著。其中,低养分土壤不同处理下源于土壤的 CO₂排放速率以及土壤累积排放量皆显著高于 Fs。与 CK 相比,培养 120 d 后,两个林地 GL 处理下的土壤 CR 显著增加,而 IL 处理下的则显著降低。同时,CL 处理下的 CR 高于 IL 处理,但仅在 Ps 中表现出显著差异(图 2)。

土壤性质和外源碳添加会对土壤累积激发效应产生极显著影响(P<0.001),且大致表现为 Ps 的 PE 大于 Fs (图 3)。在低养分土壤 CL 处理和高养分土壤 GL 处理下的 PE 都呈现出先负激发后转变为正激发的现象,且负激发效应大致出现在培养早期阶段(<35 d)。120 d 培养结束时,低养分土壤中 IL 和 GL 处理下的累积激发量分别为-1.22 mg C/g SOC 和 4.80 mg C/g SOC,而高养分土壤的则为-1.73 mg C/g SOC 和1.56 mg C/g SOC。与 IL 相比,GL 处理下的土壤累积激发量在两个林地中显著增加。其中葡萄糖添加后促进了 SOC 分解产生正激发,而输入完整杉木叶后则会抑制分解导致负激发。随着土壤养分增强,使得葡萄糖引起的正激发强度降低了 67.5%,而完整杉木叶诱导的负激发强度增加了 29.5%。此外,Ps 内 CL 处理下土壤累积激发量相较于 IL

处理显著增加并呈现正激发效应(2.21 mg C/g SOC),而在 Fs 中二者的差异并不显著且表现为负激发效应(-1.72 mg C/g SOC)。



图 2 不同外源碳添加后的源于土壤的 CO₂排放速率和累积排放量

Fig.2 CO₂ emission rate and cumulative emissions from soil after different exogenous carbon additions T: 时间处理; 实线为低养分土壤(Ps,Poor soil),虚线为高养分土壤(Fs,Fertile soil)





2.3 外源碳的质量和添加方式对激发效应的影响机理

从土壤微生物组成来看,土壤 G+、G-、细菌(B)和 TB 的含量仅受到土壤性质与外源碳的显著影响,同时 在两个林地中皆表现为 Ps 小于 Fs(表 2 和图 4)。与 CK 相比,两林地土壤的 B 和 TB 仅在 CL 处理下显著增 加。同时,IL 与 CL 处理之间的土壤 B 含量在两个林地中皆有明显差异(P<0.01),其中在 Ps 中 CL 处理下的 B 含量相较于 IL 处理增加了 27.0%,而在 Fs 中仅增加了 19.2%。此外,与 CK 相比,Ps 的 G+:G-不受外源碳 的影响,而高养分土壤 GL 处理下的 G+:G-显著升高(P<0.05)。由主成分分析(Principal component analysis, PCA)可知,前两个排序轴解释了 89.5%的土壤微生物组成变异(图 5)。其中,第一主成分轴的解释变异量为 75.5%,其正方向得分较高的有 G+、厚壁菌(Fir)、B、ACT 以及 G-等,由此可以反映出土壤细菌组分对 PC1 的 影响更为显著,而第二主成分轴的解释变异量为 14.0%,其正方向得分较高的有 F:B、F、子囊菌(Asc)、接合菌 (Zyg)等,这说明影响 PC2 的主要是土壤真菌组分。此外,在微生物组成上各处理组之间并无显著差异,但随 着土壤性质的不同在 PC1 轴上显示出相反贡献。



图 4 外源碳添加对土壤微生物组成的影响



ACT: 放线菌 Actinobacteria; G+: 革兰氏阳性细菌 Gram positive bacteria; G-: 革兰氏阴性细菌 Gram negative bacteria; F: 真菌 Fungi; B:细菌 Bacteria; TB: 微生物总量 Total microbial content

	Table 2	Effects of soil	properties and	exogenous	carbon	addition of	n microbial	community	composition
--	---------	-----------------	----------------	-----------	--------	-------------	-------------	-----------	-------------

	*		
变量 Variable	土壤性质 L Soil properties <i>P</i> 值	外源碳添加 Tr Exogenous carbon addition <i>P</i> 值	土壤性质与外源碳的交互作用 L×Tr P值
放线菌 ACT/(nmol/g)	< 0.001	ns	ns
革兰氏阳性细菌 G+/(nmol/g)	< 0.001	< 0.05	ns
革兰氏阴性细菌 G-/(nmol/g)	< 0.001	< 0.05	ns
真菌 F/(nmol/g)	< 0.001	< 0.001	ns
细菌 B/(nmol/g)	< 0.001	< 0.001	ns
真菌: 细菌 F:B	< 0.001	< 0.05	ns
革兰氏阳性细菌: 革兰氏阴性细菌 G+:G-	< 0.001	ns	ns
总微生物生物量 TB/(nmol/g)	< 0.001	< 0.001	ns

G+:G-: ratio of Gram positive bacteria to Gram negative bacteria; F:B: ratio of Fungal to Bacterial

培养 120 d 后,两个林地在不同外源碳处理下的土壤碳氮磷三类酶活性皆显著高于 CK 组,表明外源碳能 够有效提升土壤酶活性,并在 120 d 后仍能保持显著差异(图 6)。除 Ps 中土壤磷酶(SPE)活性在 IL 和 CL 之 间无显著差异外,其他皆表现出显著差异(P<0.05),但变化趋势不同。与 IL 相比,Ps 中 CL 处理下的土壤碳 酶(SCE)活性显著降低而土壤氮酶(SNE)活性显著增加,至于 Fs 中的土壤碳氮磷三类酶活性均显著增加,分 别增加了 1.27、2.29 倍和 1.21 倍。此外,低养分土壤 IL 处理下的 SCE 活性相较于 GL 处理显著增加,而在 Fs 中呈现相反结果。另外,与 GL 相比,IL 处理下的 SPE 活性显著升高但 SNE 活性呈显著降低。



图 5 不同处理土壤微生物磷脂脂肪酸的主成分分析 Fig.5 Principal component analysis of soil microbial PLFAs relative to treatment

Asc: 子囊菌 Ascomycota; AMF: 丛枝菌根真菌 Arbuscular mycorrhizal fungi; Zyg: 接合菌 Zygom ycetes; Fir: 厚壁菌 Firmicutes

将培养后的土壤碳氮磷成分、土壤酶活性和微生物 PLFA 与土壤累积激发效应做相关性分析(图7),结 果显示:土壤累积激发效应与土壤氮酶呈显著正相关,与土壤细菌、革兰氏阳性细菌和革兰氏阴性细菌呈极显 著负相关,与土壤可溶性有机碳、微生物总量、真菌以及革兰氏阳性细菌与阴性细菌比呈显著负相关。此外, 通过随机森林模型对其影响因子进行重要性排序可知,此模型能够解释 73.5%的方差,有较好的拟合度 (图8)。结果显示:土壤氮酶是土壤激发效应最重要的影响因子,其次是土壤碳酶、磷酶以及细菌。

3 讨论

3.1 凋落叶添加方式对土壤激发效应的影响

植物凋落物作为生态系统碳库的重要组成部分,其输入变化直接影响着 SOC 的形成和分解,使土壤产生 正向或负向的激发效应,从而改变土壤理化性质,提高土壤微生物的数量^[25]与活性,进一步影响土壤碳循环 过程。本研究发现,两个林地土壤的累积排放量在 IL 处理下均显著降低,产生负激发效应。这说明以完整覆 于土表添加杉木叶的方式能够有效抑制 SOC 的分解。此外,在 Ps 中将杉木叶粉碎均匀加入土中后会在培养 早期诱导土壤产生负激发效应,随后转变为正激发效应(图 3)。而在 Fs 的整个培养期内均产生负激发效应。 与 CK 相比,IL 和 CL 处理显著提高了两种土壤中的碳氮磷酶活性,其中 CL 处理下的 SCE 活性在 Ps 中显著 低于 IL 处理,而在 Fs 中则相反(图 6)。这可能是由于:(1)微生物群落对外源碳的利用策略和偏好随时间和 源碳复杂性而变化。通常细菌(r-策略者)在培养早期(前一个月左右)快速分解易分解有机物,而真菌





(K-策略者)在后期阶段(超过5个月)才开始占据主导,分解更难分解的有机组分和 SOC^[26-27]。此外,真菌 在土壤中大约需要 4—5个月进行周转,而在凋落叶上仅需 20—70 d^[28-29]。(2)相较于 IL 处理,CL 处理增大 了杉木叶的单位质量表面积^[8],提高了其与土壤的接触反应面积,从而加速了凋落叶中可溶性有机化合物的 浸出,使其在培养早期被微生物完全分解^[30],减少了对 SOC 的矿化,即产生负激发效应。(3)杉木凋落叶养 分贫乏(尤其是氮含量偏低)且难分解化合物含量高,使其 C:N 较高,不利于微生物生长与活动^[31]。因此,为 继续分解杉木叶中的难分解组分,需驱动微生物过程,以至于其在培养后期对氮的需求增加^[32]。其中,Fs 的 土壤 C:N 小于 Ps,说明 Fs 中有机氮含量相对较高,微生物在分解有机物时可以更充分利用氮源,增加微生物 活性,维持负激发效应。相反,Ps 中土壤含氮量和 SCE 活性较低,无法较快分解杉木叶中的难分解物质为土 壤微生物提供养分和能量,从而刺激微生物活性增加,促进原有 SOC 的分解,产生正激发效应。

3.2 外源碳质量对土壤激发效应的影响

一般来说,微生物对外源碳的响应是土壤激发效应的主要驱动力^[33],且与外源碳质量密切相关^[34]。本 实验发现,无论是葡萄糖还是杉木叶添加后,土壤的 CO₂排放速率和 CR 均随土壤养分增强而显著降低 (图 2)。其中,添加葡萄糖所引起得正激发强度会随之降低,而添加完整杉木叶后所诱导的负激发效强度则 相对提高(图 3)。不同外源碳输入下 SNE 活性也会随着土壤养分的增强而显著降低(图 6)。这说明不同质 量外源碳对 SOC 分解激发效应的影响受到土壤性质的显著调控,其可能通过降低 SNE 活性来减缓 SOC 分解 以降低激发效应的强度。相比凋落叶这类富含纤维素等较难分解的有机物质,葡萄糖属于简单化合物,C:N 比值更低,更易被微生物分解利用^[33,35]。在本研究中,添加葡萄糖培养 120 d 后的土壤 CR 均大于添加完整



图 7 相关性分析 Fig.7 Correlation analysis

PE:累积激发效应 Cumulative priming effect; DOC:可溶性有机碳 Dissolved organic carbon; NH⁴₄-N: 铵态氮 Ammonium nitrogen; SCE: 土壤 碳酶 Soil carbonase; SNE: 土壤氮酶 Soil nitrogenase; SPE: 土壤磷酶 Soil Phosphatase; TB: 微生物总量 Total microbial content; F: 真菌 Fungi; B: 细菌 Bacteria; G+: 革兰氏阳性细菌 Gram positive bacteria; G-: 革兰氏阴性细菌 Gram negative bacteria; F:B: 真菌细菌比 Ratio of Fungal to Bacterial; G+:G-: 革兰氏阳性细菌与革兰氏阴性细菌比 ratio of Gram positive bacteria to Gram negative bacteria; **P*<0.05, ***P*<0.01, ****P*<0.001; 图中圆的颜色表示正负相关性,红色正相关,蓝色负相关

杉木叶,且两者的效应方向相反(图2,图3)。这表明: (1)葡萄糖诱导的正激发效应可能是由"微生物共代谢 理论('Co-metabolism' theory)"导致的^[36]。当土壤有 效氮素较低时,低浓度葡萄糖输入土壤后会在短时间被 微生物吸收,导致土壤氮的固持。在这种情况下,微生 物需要增加自身活性,通过分解原有 SOC 释放氮素来 满足自身对氮的需求,从而形成正的激发效应。(2)根 据"化学计量分解理论 (Stoichiometric decomposition theory)"可知,微生物对碳和氮的需求是有一定比例关 系的,即C:N。在土壤中,微生物通常需要一定比例的 碳和氮来维持自身生长代谢的正常进行。完整杉木叶 作为 C:N 更高的外源碳, 当其输入到有效氮素较低的 土壤时,土壤微生物可能会面临 C:N 不匹配的情况,即 碳源过剩而氮源不足。这会导致微生物(r-策略者)更 容易利用外源碳的同时面临土壤氮素限制,从而抑制了 K-策略者的生长代谢活动,产生负激发效应^[37-38]。



图 8 基于随机森林模型得出的主要影响因子对土壤激发效应的 重要性

Fig.8 Importance of main factors on soil priming effect by the random forest

%IncMES:均方误差的增量 Increase in Mean Squared Error (%); *** P<0.001

本实验还可以看出,葡萄糖和杉木叶添加后的土壤 微生物群落内均以细菌为主导。在 PCA 中,不同外源碳添加下微生物群落结构变异的 PLFA 大部分表征为 细菌(图 5)。除此之外,土壤累积激发效应与 SNE 活性呈正相关,与土壤 B、G+和 G-有显著负相关,而与 F

6期

呈负相关(图7)。同时 SNE 活性和 B 也是影响土壤累积激发效应的主要因子(图8)。这表明土壤细菌和氮酶活性均在土壤激发效应中起着关键作用,进一步支持了上述观点。

4 结论

在该研究中通过比较了完整覆于土表和粉碎均匀加入土中两种添加方式下的杉木叶对两种性质较大的 土壤的有机碳分解激发效应的影响,发现杉木叶的添加方式确实影响了激发效应的强度,并受土壤性质的调 控。在养分含量较高的土壤中以这两种方式添加杉木叶均产生了负激发效应,而在养分含量较低的土壤中以 完整覆于土表的方式添加杉木叶也产生了负激发效应,但以粉碎均匀加入土中方式添加下的则产生了正激发 效应。这表明,已有的采用粉碎植物残体的研究可能高估了外源碳对 SOC 分解的促进作用。此外,本研究还 发现向土壤中添加葡萄糖会产生正激发效应,而完整杉木叶则导致负激发效应。这说明不同外源碳对激发效 应的作用显著依赖于其本身质量,且效应方向不受土壤性质的影响。该结果进一步证实,采用完整杉木叶作 为碳源能更准确地反映不同质量外源碳对 SOC 分解激发效应的影响。因此,为深入探究外源碳质量及添加 方式对 SOC 分解激发效应的影响,未来应在自然条件下开展长期观测实验,并对 PLFA 进行¹³C 标记以充分 考虑外源碳输入对土壤微生物群落的影响。

参考文献(References):

- [1] 潘根兴,李恋卿,张旭辉,代静玉,周运超,张平究.中国土壤有机碳库量与农业土壤碳固定动态的若干问题.地球科学进展,2003,18(4): 609-618.
- [2] Bond-Lamberty B, Thomson A. Temperature-associated increases in the global soil respiration record. Nature, 2010, 464(7288): 579-582.
- [3] 秦建华,姜志林.森林在大气碳平衡中的作用.世界林业研究,1997,10(4):18-25.
- [4] Chen L Y, Liu L, Qin S Q, Yang G B, Fang K, Zhu B, Kuzyakov Y, Chen P D, Xu Y P, Yang Y H. Regulation of priming effect by soil organic matter stability over a broad geographic scale. Nature Communications, 2019, 10(1): 5112.
- [5] 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.
- [6] 郭剑芬,杨玉盛,陈光水,林鹏,谢锦升.森林凋落物分解研究进展.林业科学,2006,42(4):93-100.
- [7] Qiu Q Y, Wang H, Zhang Q F, Said Mgelwa A, Zhu B, Hu Y L. Negative priming effect from tree leaf and root residues with contrasting chemical composition. Geoderma, 2022, 427: 116118.
- [8] 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.
- [9] 陈甜,元方慧,张琳梅,胡亚林.不同化学性质叶凋落物添加对土壤有机碳矿化及激发效应的影响.应用生态学报,2022,33(10): 2602-2610.
- [10] 袁淑芬,汪思龙,张伟东. 外源有机碳和温度对土壤有机碳分解的影响. 土壤通报,2015,46(4): 916-922.
- [11] 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.
- [12] 卢晓蓉,尹艳,冯竞仙,马红亮,高人,尹云锋. 杉木凋落物及其生物质炭对土壤原有有机碳矿化的影响. 土壤学报,2020,57(4):943-953.
- [13] Zhang W D, Wang X F, Wang S L. Addition of external organic carbon and native soil organic carbon decomposition: a meta-analysis. PLoS One, 2013,8(2): e54779.
- [14] 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.
- [15] 刘本娟,谢祖彬,刘琦,王晓洁,林志斌,卑其成,蔺兴武,刘钢,朱建国. 生物质炭引起的土壤碳激发效应与土壤理化特性的相关性. 土壤, 2021,53(2): 343-353.
- [16] Cross A, Sohi S P. The priming potential of biochar products in relation to labile carbon contents and soil organic matter status. Soil Biology and Biochemistry, 2011, 43(10): 2127-2134.
- [17] 王亚婷. 元素分析仪同时测定土壤中的全氮和总碳. 城市地质,2022,17(2): 249-254.
- [18] 赵跃. 全自动间断化学分析仪测定水质中氨氮含量. 齐鲁石油化工,2019,47(3): 220-223.
- [19] Vance E D, Brookes P C, Jenkinson D S. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. Soil Biology and Biochemistry, 1987, 19(6):

703-707.

- [20] 吴晓霞,元晓春,梅孔灿,刘苑苑,陈文伟,陈岳民. 不同凋落叶和磷添加对亚热带马尾松土壤有机碳氮组分的影响. 安徽农业科学,2023, 51(24):104-110.
- [21] Wang Q K, He T X, Wang S L, Liu L. Carbon input manipulation affects soil respiration and microbial community composition in a subtropical coniferous forest. Agricultural and Forest Meteorology, 2013, 178-179: 152-160.
- [22] Joergensen R G. Phospholipid fatty acids in soil-drawbacks and future prospects. Biology and Fertility of Soils, 2022, 58(1): 1-6.
- [23] German D P, Weintraub M N, Grandy A S, Lauber C L, Rinkes Z L, Allison S D. Optimization of hydrolytic and oxidative enzyme methods for ecosystem studies. Soil Biology and Biochemistry, 2011, 43(7): 1387-1397.
- [24] Razavi B S, Blagodatskaya E, Kuzyakov Y. Nonlinear temperature sensitivity of enzyme kinetics explains canceling effect-a case study on loamy haplic Luvisol. Frontiers in Microbiology, 2015, 6: 1126.
- [25] Li Y Q, Xu M, Sun O J, Cui W C. Effects of root and litter exclusion on soil CO₂ efflux and microbial biomass in wet tropical forests. Soil Biology and Biochemistry, 2004, 36(12): 2111-2114.
- [26] 丘清燕,姚快乐,刘骏,葛志强,许文斌,刘红晓,胡亚林.易分解有机碳对不同恢复年限森林土壤激发效应的影响.生态学报,2019,39 (13):4855-4864.
- [27] Moore-Kucera J, Dick R P. Application of ¹³C-labeled litter and root materials for *in situ* decomposition studies using phospholipid fatty acids. Soil Biology and Biochemistry, 2008, 40(10): 2485-2493.
- [28] Kuehn K A, Lemke M J, Suberkropp K, Wetzel R G. Microbial biomass and production associated with decaying leaf litter of the emergent macrophyte Juncus effusus. Limnology and Oceanography, 2000, 45(4): 862-870.
- [29] Rousk J, Bååth E. Fungal and bacterial growth in soil with plant materials of different C/N ratios. FEMS Microbiology Ecology, 2007, 62(3): 258-267.
- [30] Paul E A. The nature and dynamics of soil organic matter: plant inputs, microbial transformations, and organic matter stabilization. Soil Biology and Biochemistry, 2016, 98: 109-126.
- [31] 杨承栋. 我国人工林土壤有机质的量和质下降是制约林木生长的关键因子. 林业科学,2016,52(12): 1-12.
- [32] Shahzad T, Chenu C, Genet P, Barot S, Perveen N, Mougin C, Fontaine S. Contribution of exudates, arbuscular mycorrhizal fungi and litter depositions to the rhizosphere priming effect induced by grassland species. Soil Biology and Biochemistry, 2015, 80: 146-155.
- [33] Lin Q, De Vrieze J, Fang X Y, Li L J, Li X Z. Labile carbon feedstocks trigger a priming effect in anaerobic digestion: an insight into microbial mechanisms. Bioresource Technology, 2022, 344: 126243.
- [34] Lyu M k, Nie Y Y, Giardina C P, Vadeboncoeur M A, Ren Y B, Fu Z Q, Wang M H, Jin C S, Liu X M, Xie J S. Litter quality and site characteristics interact to affect the response of priming effect to temperature in subtropical forests. Functional Ecology, 2019, 33(11): 2226-2238.
- [35] Zhou J, Qiao N, Zhu T B, Pang R, Sun Y, Zhou X Q, Xu X L. Native soil labile organic matter influences soil priming effects. Applied Soil Ecology, 2023, 182: 104732.
- [36] 武姣娜,魏晓东,李霞,张金飞,谢寅峰. 植物氮素利用效率的研究进展. 植物生理学报,2018,54(9): 1401-1408.
- [37] 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.
- [38] 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.