

DOI: 10.11766/trxb202507040325

CSTR: 32215.14.trxb202507040325

杨庆润, 刘凯, 许玉芝, 冯欣玉, 孙琳. 基于碳底物复杂性的土壤激发效应机制解析与预测[J]. 土壤学报, 2026, 63 (4): 1256–1268.

YANG Qingrun, LIU Kai, XU Yuzhi, FENG Xinyu, SUN Lin. Analysis and Prediction of Soil Priming Effect Mechanism Based on the Complexity of Carbon Substrates[J]. Acta Pedologica Sinica, 2026, 63 (4): 1256–1268.

基于碳底物复杂性的土壤激发效应机制解析与预测*

杨庆润^{1, 2}, 刘 凯^{1, 2†}, 许玉芝^{1, 2}, 冯欣玉^{1, 2}, 孙 琳^{1, 2}

(1. 山东理工大学资源与环境工程学院, 山东淄博 255000; 2. 淄博市农业水土环境污染控制重点实验室, 山东淄博 255000)

摘 要: 土壤激发效应 (Priming effect, PE) 是调控土壤有机碳动态的关键过程, 但其机制复杂且具有底物依赖性, 限制了模型预测的准确性。为厘清其调控机制, 基于全球 2 122 组观测数据, 结合 Meta 分析、基于过程的模型分析、敏感性检验以及随机森林等方法, 系统解析了不同碳底物条件下 PE 的机制、动态过程及其主控因子。结果表明: 1) 简单与复杂碳输入均诱发了显著的正 PE, 但强度在生态系统间差异明显, 即农田的 PE 强度 (约 65%) 显著高于森林生态系统 (约 33%), 多变量分析揭示这种差异主要源于气候、土壤理化性质与微生物群落结构特征沿环境梯度的耦合变异。2) 激发路径具有显著的底物特异性。简单碳输入主要通过微生物触发效应诱导产生强烈的正向表观 PE; 而复杂碳输入则主要通过底物优先利用机制抑制了原有土壤有机质分解, 并产生负的真实 PE。3) 基于过程模型的结果进一步表明, PE 的动态过程受底物质量控制, 简单碳输入呈现“持续正向型”与“瞬态型”两类模式, 而复杂碳输入则以“高表观-负真实型”模式为主, 参数敏感性分析表明, 该模式主要受微生物维持代谢的制约, 反映了微生物在不同底物条件下的能量分配策略差异。4) 此外, PE 的主控因子具有层级分化特征, 表观 PE 主要受微生物生物量碳与土壤碳氮比驱动; 真实 PE 的主控因子则依赖于底物类型, 在简单碳情景下以土壤有机碳含量与 pH 为主导, 而在复杂碳情景下则转为以土壤碳氮比与外源碳添加量为主导。本研究通过解析不同碳底物输入条件下的 PE 控制机制, 为土壤有机碳的准确预测和全球气候变化背景下的土壤碳平衡评估提供科学支撑。

关键词: 激发效应; 碳底物; 模型模拟; Meta 分析

中图分类号: S153 **文献标志码:** A

Deciphering and Predicting the Soil Priming Effects Driven by Carbon Substrate Complexity

YANG Qingrun^{1, 2}, LIU Kai^{1, 2†}, XU Yuzhi^{1, 2}, FENG Xinyu^{1, 2}, SUN Lin^{1, 2}

(1. College of Resources and Environmental Engineering, Shandong University of Technology, Zibo, Shandong 255000, China; 2. Zibo Key Laboratory of Agricultural Soil and Water Environmental Pollution Control, Zibo, Shandong 255000, China)

Abstract: [Objective] The priming effect (PE) is a key process in regulating soil organic carbon dynamics, but its mechanism is complex and substrate dependent, which limits the accuracy of model predictions. Therefore, it is necessary to clarify its

* 山东省自然科学基金项目 (ZR2021QD073) 资助 Supported by the Natural Science Foundation of Shandong Province, China (No. ZR2021QD073)

† 通讯作者 Corresponding author, E-mail: kliu@sdut.edu.cn

作者简介: 杨庆润 (2000—), 男, 山东济南人, 硕士研究生, 主要研究方向为土壤碳循环。E-mail: 316595072@qq.com

收稿日期: 2025-07-04; 收到修改稿日期: 2026-03-13; 网络首发日期 (www.cnki.net): 2026-04-20

regulatory mechanism. 【Method】 This study is based on 2 122 sets of global observational data, combined with meta-analysis, process-based model analysis, sensitivity testing, and random forest methods, to systematically analyze the mechanism, dynamic process, and main controlling factors of PE under different carbon substrate conditions. 【Result】 The results show that: 1) Both simple and complex carbon inputs induce significant positive PE, but the intensity varies significantly among ecosystems, with farmland PE intensity (about 65%) significantly higher than forest ecosystems (about 33%). Multivariate analysis reveals that this difference is mainly due to the coupled variation of climate, soil physicochemical properties, and microbial community structure characteristics along environmental gradients. 2) The priming pathway exhibits significant substrate specificity. Simple carbon input mainly induces strong positive PE through microbial triggering effects, while complex carbon input mainly inhibits the decomposition of native soil organic matter and generates negative real PE through the substrate priority utilization mechanism. 3) The results based on the process model further indicate that the dynamic process of PE is controlled by substrate quality. Simple carbon inputs exhibit two patterns: “continuous positive” and “transient”, while complex carbon input is dominated by a “high apparent-negative real” pattern. Also, parameter sensitivity analysis shows that this model is mainly constrained by microbial maintenance metabolism, reflecting the differences in energy allocation strategies of microorganisms under different substrate conditions. 4) Besides, the main controlling factors of PE have hierarchical differentiation characteristics, and the apparent PE is mainly driven by microbial biomass carbon and soil carbon-to-nitrogen ratio. Moreover, the main controlling factors of real PE depend on substrate type. In simple carbon scenarios, soil organic carbon content and pH are dominant, while in complex carbon scenarios, the governing factors shift to soil carbon-to-nitrogen ratio and exogenous carbon addition. 【Conclusion】 By elucidating the controlling mechanisms of PE under different carbon substrate input conditions, this study provides evidence for the accurate prediction of soil organic carbon and the assessment of soil carbon balance in the context of global climate change.

Key words: Priming effect; Carbon substrate; Model simulation; Meta-analysis

土壤有机质在土壤肥力、生态系统功能的维持和气候调节中起着重要作用。土壤作为陆地生态系统中最大的碳库，其有机碳（SOC）储层的微小变化也会显著影响大气中的二氧化碳（CO₂）^[1]。添加外源碳而引起的加速或减缓土壤有机质分解的现象即激发效应（Priming effect, PE）^[2]，被认为是影响土壤作为大气 CO₂ 来源的重要驱动因素，也是全球碳循环的关键组成部分。外源碳的添加加速土壤有机质分解的过程被称为正 PE，反之被称为负 PE。PE 可进一步表征为表观 PE 和真实 PE 两部分。表观 PE 是指微生物代谢激活或微生物生物量的周转所引起的 CO₂ 变化^[3]，与土壤有机质的周转无关。新鲜有机物的输入引发的微生物演替会导致各种先前休眠的微生物激活，并对添加的有机碳产生特异性反应。而由于共代谢等机制以及更高的酶产量，微生物的加速活动会引起土壤原有 SOC 的分解，这被称为真实 PE^[4]，表观和真实 PE 均受微生物的调控。

目前，诸多学者对表观和真实 PE 的机制进行了研究。有机碳的添加会触发微生物代谢加速，导

致表观 PE，这是由短期内的触发效应^[5]（几小时内）及碳库替代^[6]（几天或几周）机制造成的。因此，更高的微生物生物量周转并不一定导致更高的土壤有机质周转，但却会产生表观 PE。相反，当活跃的微生物耗尽易分解的有机物，并分泌胞外酶来提取营养物质分解 SOC 时，就会产生真实 PE^[5, 7]，影响真实 PE 的机制主要有底物优先利用^[2]、共代谢^[3, 6]、r/K 策略者竞争^[8]及养分挖掘^[9]等。总体而言，土壤 PE 是一种复杂的现象，受多种因素调控，例如，不同外源碳的类型和质量以及土壤的物理化学性质和微生物特性。杨昕等^[10]研究表明，原始秸秆和热解秸秆对土壤原有有机碳矿化的影响表现为前者具有持续的正 PE，而后者则表现出负 PE。原始秸秆的持续正 PE 主要归因于其提高土壤中细菌和真菌丰度及增加微生物生物量的能力。尽管 Blagodatskaya 和 Kuzyakov^[6]早在 2008 年就提出区分表观和真实 PE 的重要性，但直至今日，除同位素示踪法外仍然缺乏其他有效的方法来实现，这在预测 SOC 动态及其对气候变化的反馈方面造成了很大的阻碍。因此，开发有效的试验方法来区分表观和真实 PE，对于准

确评估 PE 对土壤碳库的影响至关重要。

鉴于此, 基于全球 2 122 组实测数据, 本研究通过 Meta 分析、基于过程的模型模拟、敏感性检验与随机森林等方法, 揭示了不同碳底物调控下 PE 的控制机理、动态过程及影响因素。研究结果有助于阐明表观和真实 PE 的内在机制, 并为提升土壤有机碳预测精度、科学评估全球气候变化下的土壤碳平衡奠定理论基础。

1 材料与方法

1.1 数据收集

本研究在中国知网 (CNKI) 和 Web of Science 数据库中, 以“土壤激发效应”(soil priming effect)、“分解/矿化”(decomposition/mineralization) 和“碳输入”(carbon input) 作为联合关键词, 搜索 2000 年 1 月至 2025 年 8 月公开发表的文献。为满足有机碳分解模型的构建, 筛选条件如下: 1) 文献应同时提供微生物生物量碳 (MBC)、可溶性有机碳 (DOC)、SOC 的初始数据以及外源碳的添加量; 2) 文献应报告在对照和外源碳添加处理下总的累积 CO₂ 释放量, 以及外源碳的累积 CO₂ 释放量或累积的 PE; 3) 除是否添加外源碳外, 对照和处理组所有其他实验条件均相同; 4) 外源碳添加的模式是单一的 (即排除多次或连续的外源碳添加实验); 5) 试验数据应包含标准差 (SD) 或标准误 (SE)。基于以上标准, 筛选获得 89 篇有效文献, 共 1 226 组实验数据。其中, 添加简单外源碳数据 52 条, 共 544 组。添加复杂外源碳数据 64 条, 共 682 组。原始数据从文献表格中获取, 或者使用 GetData Graph Digitizer 软件 (<http://www.getdata-graph-digitizer.com>) 从文献图形中获取。附加信息包括实验地点 (经纬度、海拔)、温度 (Temperature)、水分 (Moisture)、pH、全氮 (TN)、土壤碳氮比 (C/N) 和黏粒含量 (Clay)。

1.2 模型结构

模型分为三个模块, 即不添加外源碳的模块 (图 1a)、添加复杂外源碳的模块 (图 1b) 以及添加简单外源碳的模块 (图 1c)。简单外源碳是指易于分解的小分子化合物 (如葡萄糖和氨基酸), 而复杂外源碳是指微生物分解相对较慢的植物材料或其热解产物 (如秸秆、叶片和根系残体)^[11]。该模型假

设: (1) 有机物在微生物利用之前被分解为 DOC; (2) 各种来源的 SOC 被微生物特异性分解。模型中不添加外源碳的模块描述了三种有机碳库, 包括来源于原有 SOC 和 DOC (^UC-DOC; U 代表未标记的碳) 及 MBC (MB_U)。除了上述三个碳库外, 添加复杂外源碳的模块还包括另外三个碳库: ¹³C 标记的有机碳、DOC (¹³C-DOC) 以及 MBC (MB_M; M 代表被标记的碳)。该模块表示培养开始时, 添加至土壤中的 ¹³C 标记的复杂外源碳首先被分解为 ¹³C-DOC, 并产生 ¹³C-CO₂, ¹³C-DOC 被 MB_M 直接吸收。在添加简单外源碳的模块中, 另外包括 ¹³C 标记的简单有机碳 (DOC) 以及 MBC。该模块表示, 在培养开始时, 使用 ¹³C 标记 DOC 库, ¹³C-DOC 被 MB_M 直接吸收。

在添加复杂外源碳的模块中, 有机碳按顺序分解, 其中, 有机碳先被分解为 DOC, 并由微生物生物量和分解速率常数控制, 如下所示:

$$\frac{dSOC}{dt} = -k_1 \times MB \quad (1)$$

$$\frac{dComplex-^{13}C}{dt} = -k_3 \times MB \quad (2)$$

式 (1) 和式 (2) 中, $\frac{dSOC}{dt}$ 为 SOC 随时间的变化率; $\frac{dComplex-^{13}C}{dt}$ 为复杂外源碳随时间的变化率; MB 为初始微生物生物量; k_1 和 k_3 分别表示原有 SOC 和复杂外源碳的碳分解速率常数。

微生物生物量的增加受 DOC 的数量和效率因子 Y_2 的调节。在该模型中, 假设效率因子 Y_2 和 DOC 分解速率常数 k_2 对于两种微生物种群均相同^[12], 外源碳来源的微生物生物量随时间的变化率 ($\frac{dMB_M}{dt}$) 如下:

$$\frac{dMB_M}{dt} = k_2 \times Y_2 \times (^{13}C-DOC) \times ACT \times MB - m \times ACT \times MB \quad (3)$$

式 (3) 中, m 为决定微生物维持呼吸的维持系数, ACT 为微生物活性状态参数, ACT × MB 表示微生物生物量的活跃部分。

此外, 微生物维持呼吸 (Mnt) 和来自原有 SOC 的 CO₂ (NSC) 的计算如下:

$$\frac{dMnt}{dt} = m \times ACT \times MB \quad (4)$$

$$\frac{dACT}{dt} = k_2 \times \left({}^{13}\text{C-DOC} \right) + \left({}^{\text{U}}\text{C-DOC} \right) \times \left(\frac{\left({}^{13}\text{C-DOC} \right) + \left({}^{\text{U}}\text{C-DOC} \right)}{\left({}^{13}\text{C-DOC} \right) + \left({}^{\text{U}}\text{C-DOC} \right) + k_4} - ACT \right) \quad (6)$$

式 (6) 中, ACT 的范围为 $0 < ACT < 1$, k_4 为微生物活性的抑制常数。

真实和表观 PE 百分比根据 Blagodatskaya 等^[13] 计算:

$$\text{真实PE} = \frac{NSC_A - NSC_0}{NSC_0} \quad (7)$$

$$\text{表观PE} = \frac{Mnt_A - Mnt_0}{Mnt_0} \quad (8)$$

式 (7) 和式 (8) 中, NSC_A 和 NSC_0 分别代表在添加和不添加外源碳的情况下来自原有 SOC 的累积 CO₂ 释放量, Mnt_A 和 Mnt_0 分别代表在添加和不添加外源碳的情况下来自微生物维持呼吸的 CO₂ 释放量。

在添加简单外源碳的模块中, 外源碳随时间的变化率 ($\frac{d\text{simple-}^{13}\text{C}}{dt}$) 为:

$$\frac{d\text{simple-}^{13}\text{C}}{dt} = \frac{d^{13}\text{C-DOC}}{dt} = -k_2 \left(\left({}^{13}\text{C-DOC} \right) + \left({}^{\text{U}}\text{C-DOC} \right) \right) \times MB \times ACT \quad (9)$$

¹³C 标记的 CO₂ (¹³C-CO₂) 的计算如下:

$$\frac{d^{13}\text{C-CO}_2}{dt} = (1 - Y_2) \times k_2 \times \left({}^{13}\text{C-DOC} \right) \times ACT \times MB + m \times ACT \times MB_M \quad (10)$$

除了以上两处, 其他处的计算与添加复杂外源碳的模块相同。

$$\frac{dNSC}{dt} = (1 - Y_1) \times k_1 \times MB \quad (5)$$

式 (5) 中, Y_1 为 SOC 的分解效率系数。

微生物活性状态参数 ACT 用 Michaelis Menten 方程表示:

1.3 Meta 分析

Meta 分析的筛选条件除了 1) 外, 其他条件与上述模型筛选条件相同, 筛选获得 127 篇文献, 共 2 122 条数据, 此外, 收集了磷脂脂肪酸 (PLFA) 表征的真菌和细菌生物量及其比值共 338 条数据, 所有数据按生态系统类型 (农田、森林和草地) 和外源有机碳的类型 (简单和复杂) 进行分类。采用自然对数响应比 (lnRR) 来评估外源有机碳添加对土壤碳动态的影响^[14], lnRR > 0 表示外源有机碳输入加速了原有 SOC 的分解 (即正 PE)。lnRR 的计算如下:

$$\ln RR = \ln \frac{X_t}{X_c} \quad (11)$$

式中, X_c 、 X_t 分别为对照组和处理组中 SOC 来源的累积 CO₂ 释放量的平均值。

lnRR 的方差 (v) 计算如下^[14]:

$$v \ln RR = \frac{S_t^2}{X_t^2 N_t} + \frac{S_c^2}{X_c^2 N_c} \quad (12)$$

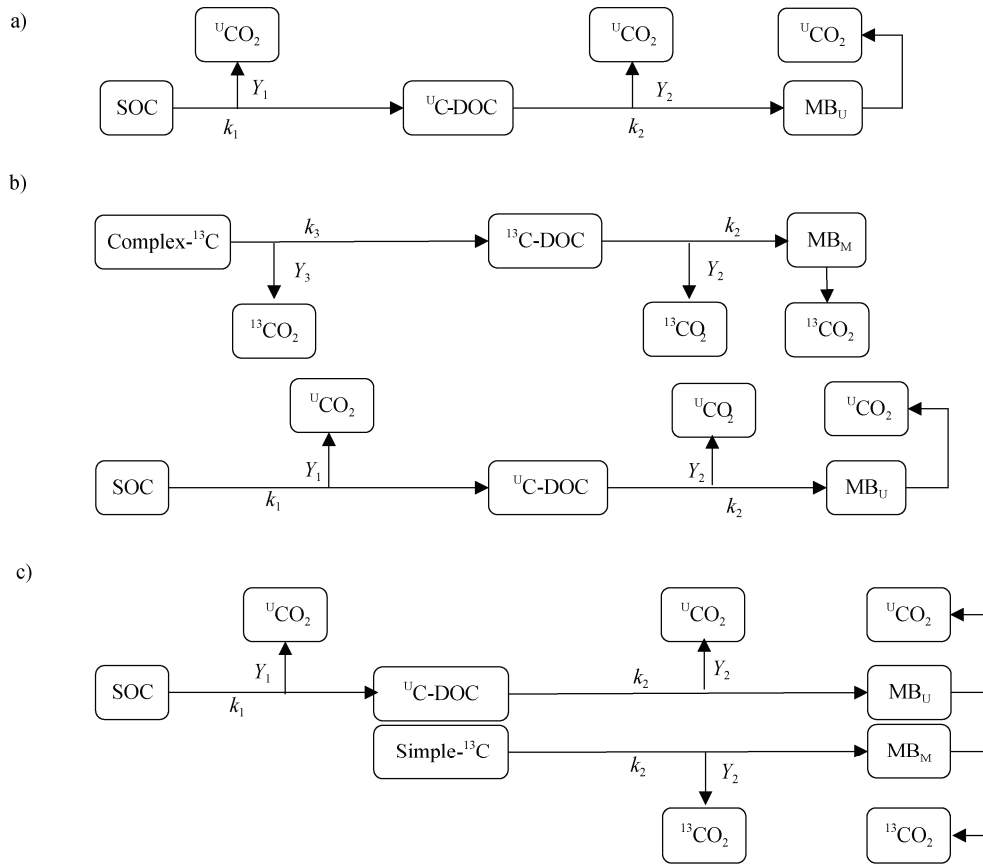
式中, S_t^2 和 S_c^2 分别为处理组与对照组的标准差, N_t 和 N_c 分别为处理组与对照组的样本量。

为了方便解释, 本研究将 PE 的总体效应量转化为相对于对照的百分比变化 (P)^[14], 计算如下:

$$P/\% = \left(e^{\ln RR} - 1 \right) \times 100 \quad (13)$$

1.4 数据处理与分析

本研究的数据处理采用 Excel 2016 完成; 模型构建、Meta 分析、相关性分析、随机森林模型以及绘图均是通过 R 软件 (版本 4.4.3) 完成。



注：SOC，土壤有机碳；^uC-DOC，未标记的可溶性碳；¹³C-DOC，外源碳来源的可溶性碳；^uCO₂，未标记的二氧化碳；¹³C-CO₂，外源碳来源的二氧化碳；MB_u，未标记的微生物生物量；MB_M，外源碳来源的微生物生物量；Complex-¹³C，复杂外源碳；Simple-¹³C，简单外源碳； k_1 ，SOC的分解速率常数； Y_1 ，SOC的分解效率系数； k_2 ，DOC和简单外源碳的分解速率常数； Y_2 ，DOC和简单外源碳的分解效率系数； k_3 ，复杂外源碳的分解速率常数； Y_3 ，复杂外源碳的分解效率系数。下同。Note: SOC, soil organic carbon; ^uC-DOC, unlabeled dissolved organic carbon; ¹³C-DOC, dissolved organic carbon derived from exogenous carbon sources; ^uCO₂, unlabeled carbon dioxide; ¹³C-CO₂, carbon dioxide derived from exogenous carbon sources; MB_u, unlabeled microbial biomass; MB_M, microbial biomass derived from exogenous carbon sources; Complex-¹³C, complex exogenous carbon; Simple-¹³C, simple exogenous carbon; k_1 , decomposition rate constant of soil organic carbon; Y_1 , decomposition efficiency coefficient of soil organic carbon; k_2 , decomposition rate constant of dissolved organic carbon and simple exogenous carbon; Y_2 , decomposition efficiency coefficient of dissolved organic carbon and simple exogenous carbon; k_3 , decomposition rate constant of complex exogenous carbon; Y_3 , decomposition efficiency coefficient of complex exogenous carbon. The same below.

图1 土壤有机碳分解模型 (a. 不添加外源碳, b. 添加复杂外源碳, c. 添加简单外源碳)

Fig. 1 Decomposition model of soil organic carbon (a. without the addition of exogenous carbon, b. with the addition of complex exogenous carbon, and c. with the addition of simple exogenous carbon)

2 结果

2.1 不同类型外源碳输入及不同生态系统下的 PE

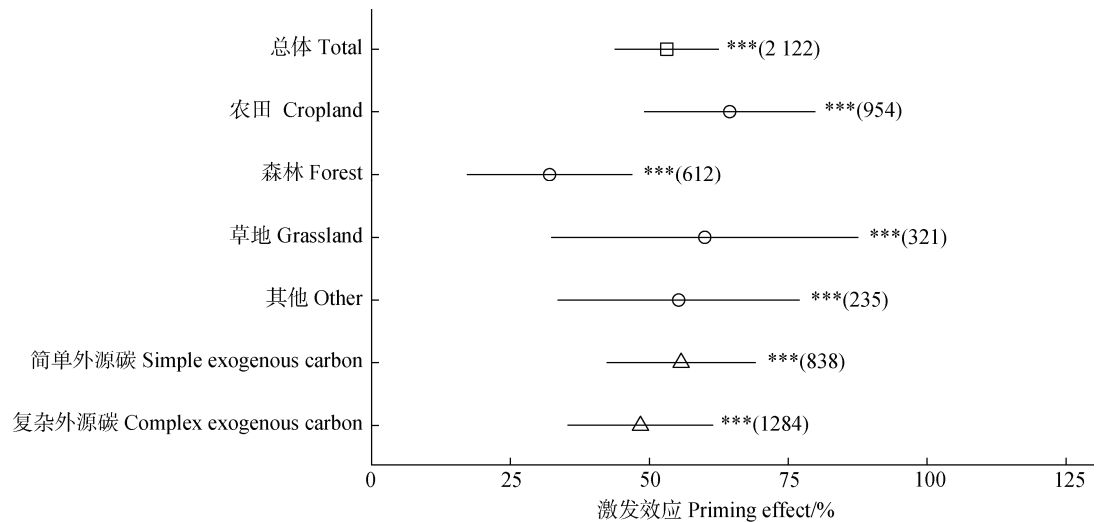
如图2所示，外源碳的输入显著增加了53.12%的土壤有机碳分解，即正PE ($P < 0.001$)。不同生态系统的PE大小存在差异，其中，农田生态系统

中的PE最高，为64.46%。草地与其他生态系统次之，分别为59.98%和55.28%。森林生态系统的PE最低，为32.03% ($P < 0.001$)。简单外源碳引起的PE高于复杂外源碳，分别为55.72%和48.39% ($P < 0.001$)。

基于气候因子、土壤理化性质及微生物群落特征的主成分分析(PCA)结果显示，前两个主成分(PC1与PC2)累计解释了59.30%的总体变异(图3a)。其

中, PC1 (解释率 34.59%) 的变异主要源于 SOC、TN、C/N (正向载荷) 与年均温 (MAT)、年降雨量 (MAP) (负向载荷), 反映了土壤养分与气候因子的

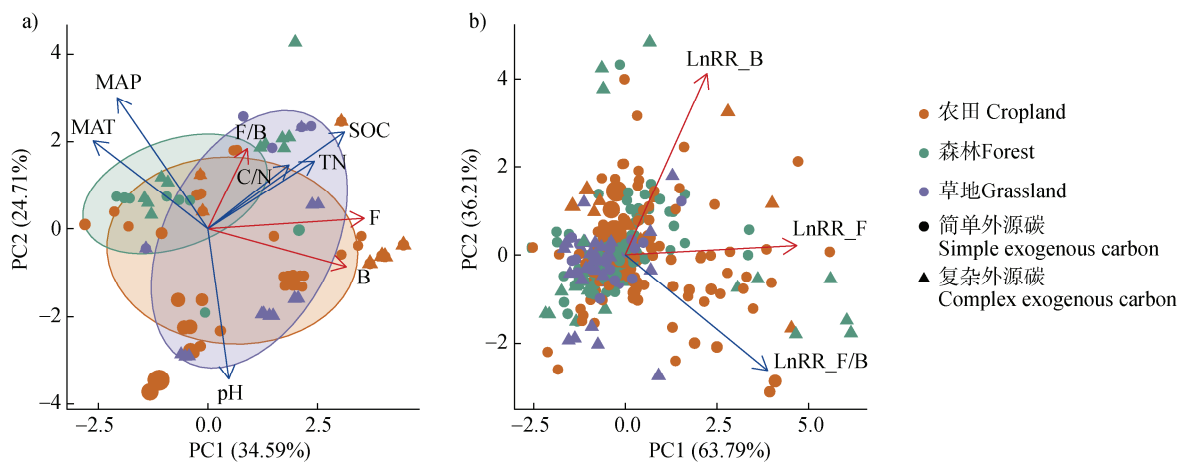
梯度变化; PC2 (解释率 24.71%) 则主要受土壤 pH (负向载荷) 与真菌/细菌 PLFA 比值的驱动。在排序空间内, PLFA 表征的真菌、细菌丰度及其比值的向



注: 误差线表示 95% 置信区间, 误差线右侧给出了相应的显著性标记, 括号内数据为样本量, ***表示 $P < 0.001$ 。Note: The error bars represent the 95% confidence interval, with corresponding significance markers provided on the right side of the error bars. The data in parentheses indicate the sample size, and *** indicates $P < 0.001$.

图 2 不同类型生态系统和外源碳对激发效应 (PE) 百分比变化的比较

Fig. 2 Comparison of percentage changes in priming effect (PE) of different types of ecosystems and exogenous carbon



注: PC1, 第一主成分; PC2, 第二主成分; MAT, 年均温; MAP, 年降水量; C/N, 土壤碳氮比; TN, 全氮; SOC, 土壤有机碳; B, 细菌生物量; F, 真菌生物量; F/B, 真菌细菌比值; LnRR_F, 真菌对数响应比; LnRR_B, 细菌对数响应比; LnRR_F/B, 真菌细菌比值对数响应比。下同。Note: PC1, the first principal component; PC2, the second principal component; MAT, mean annual temperature; MAP, mean annual precipitation; C/N, carbon to nitrogen ratio in soil; TN, total nitrogen; SOC, soil organic carbon; B, bacterial biomass; F, fungal biomass; F/B, ratio of fungi to bacteria; LnRR_F, logarithmic response ratio of fungi; LnRR_B, logarithmic response ratio of bacteria; LnRR_F/B, logarithmic response ratio of the ratio of fungi to bacteria. The same below.

图 3 不同生态系统土壤环境因子、微生物群落结构及其对外源碳响应的多变量格局

Fig. 3 Multivariate patterns of soil environmental factors, microbial community structure, and their response to exogenous carbon in different ecosystems

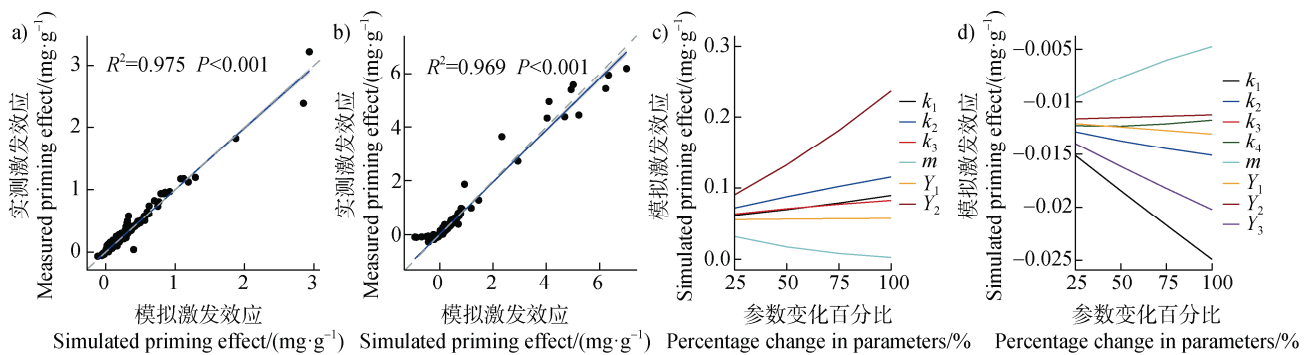
量方向与上述环境因子向量呈现显著的共线性。不同生态系统样点在 PC1-PC2 平面上呈现清晰的分离格局：森林样点主要分布于 PC2 正向区域,对应较低的土壤 pH 与较高的真菌/细菌比值;农田样点则主要集中于 PC2 负向区域,对应较高的土壤 pH 及细菌优势特征;草地样点则介于二者之间。

针对微生物对外源碳响应($\ln RR$)的 PCA 表明,第一主成分(PC1)解释了 63.79%的变异,是主要变异轴(图 3b)。外源碳输入后的真菌响应($\ln RR_F$)与细菌响应($\ln RR_B$)向量均指向 PC1 轴的正方向,表明该轴表征了微生物群落整体的响应强度。在样点分布上,农田生态系统样点在 PC1 轴正方向上的

分布范围显著宽于森林与草地生态系统,而森林样点多聚集于原点或 PC1 负向区域。这表明,农田土壤微生物群落对外源碳输入的响应幅度整体高于森林和草地生态系统。

2.2 不同类型外源碳输入下的模型验证与敏感性

对有机碳分解模型中得到的累计 PE 模拟值和文献中的实测值进行了验证,在添加简单外源碳和复杂外源碳处理下,模拟结果分别解释了累计 PE 实测值 97.5%和 96.9%的变化($P < 0.001$)(图 4a~图 4b),模型性能良好。此外,对校准后的模型参数进行了敏感性分析,简单外源碳添加下,PE 对于参数 Y_2 和 m 最为敏感(图 4c)。在复杂外源碳添加下,PE 对于参数 k_1 和 m 最为敏感(图 4d)。



注: m , 微生物维持呼吸系数; k_4 , 微生物活性抑制常数。Note: m , microbial maintenance respiration coefficient; k_4 , microbial activity inhibition constant.

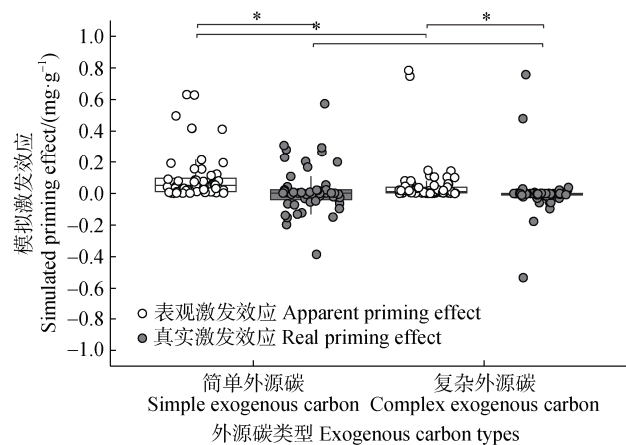
图 4 不同类型碳(a和c.简单碳, b.和d.复杂碳)输入下的模型验证与敏感性分析

Fig. 4 Model validation and sensitivity analysis under different types of carbon inputs (a. and c. simple carbon, b. and d. complex carbon)

2.3 不同类型外源碳输入下的表现与真实 PE

不同类型的外源碳输入引起的表现与真实 PE 存在差异性(图 5)。简单外源碳添加下累计的表现与真实 PE 的中位数分别为 0.052 2 和 0.002 74 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ (以 C 计,下同),复杂外源碳添加下累计的表现与真实 PE 的中位数分别为 0.013 1 和 -0.001 02 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。

模型模拟了不同类型外源碳输入下表现与真实 PE 的动态变化,简单外源碳诱导的 PE 模式主要有两种,分别为“持续正向型”和“瞬态型”(图 6a,图 6b)。“持续正向型”表现为表观 PE 在短期内迅速增加后快速衰减,而真实 PE 不断增强。“瞬态型”则表现为表观 PE 与真实 PE 前期短暂稳定后迅速衰退,后期真实 PE 转为负值。复杂外源碳诱导的 PE 主要为“高表观-负真实型”(图 6c),表现为表观 PE 缓慢衰减后维持较高水平,负真实 PE 不断增强。



注: *表示在 0.05 水平上显著。下同。Note: * indicates significance at the 0.05 level. The same below.

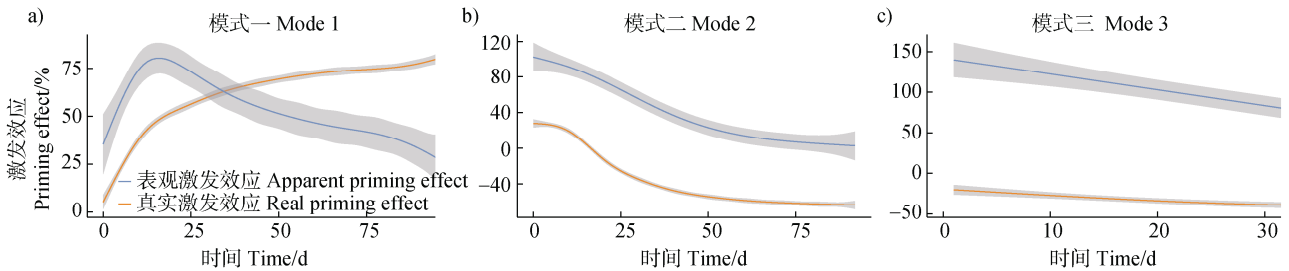
图 5 简单外源碳及复杂外源碳添加下的表现与真实 PE

Fig. 5 The apparent and real PE under the addition of simple exogenous carbon and complex exogenous carbon

2.4 不同类型外源碳输入下表观与真实 PE 的影响因素

对基于有机碳分解模型所获得的数据集进行了相关性分析,如图 7a 所示:在添加简单外源碳处理下,累计的表观 PE 与 C/N、MBC、SOC、TN 和外源碳添

加量保持正相关性,与温度保持负相关性 ($P < 0.01$),而真实 PE 与 pH、SOC、DOC 和 TN 保持正相关性 ($P < 0.05$)。在添加复杂外源碳处理下,累计的表观 PE 与 MBC 呈正相关,与 SOC 呈负相关,而真实 PE 与温度呈负相关 ($P < 0.05$) (图 7b)。



注:图 a) 和图 b) 分别代表简单碳输入下的“持续正向型”和“瞬态型”模式,图 c) 代表复杂碳输入下的“高表观-负真实型”模式。Note: Figure a) and Figure b) respectively represent the “sustained positive” and “transient” modes under simple carbon input, while Figure c) represents the “high apparent-negative real” mode under complex carbon input.

图 6 不同类型外源碳添加下的表观与真实 PE 时间动态模式

Fig. 6 Time dynamic patterns of apparent and real PE under different types of exogenous carbon addition

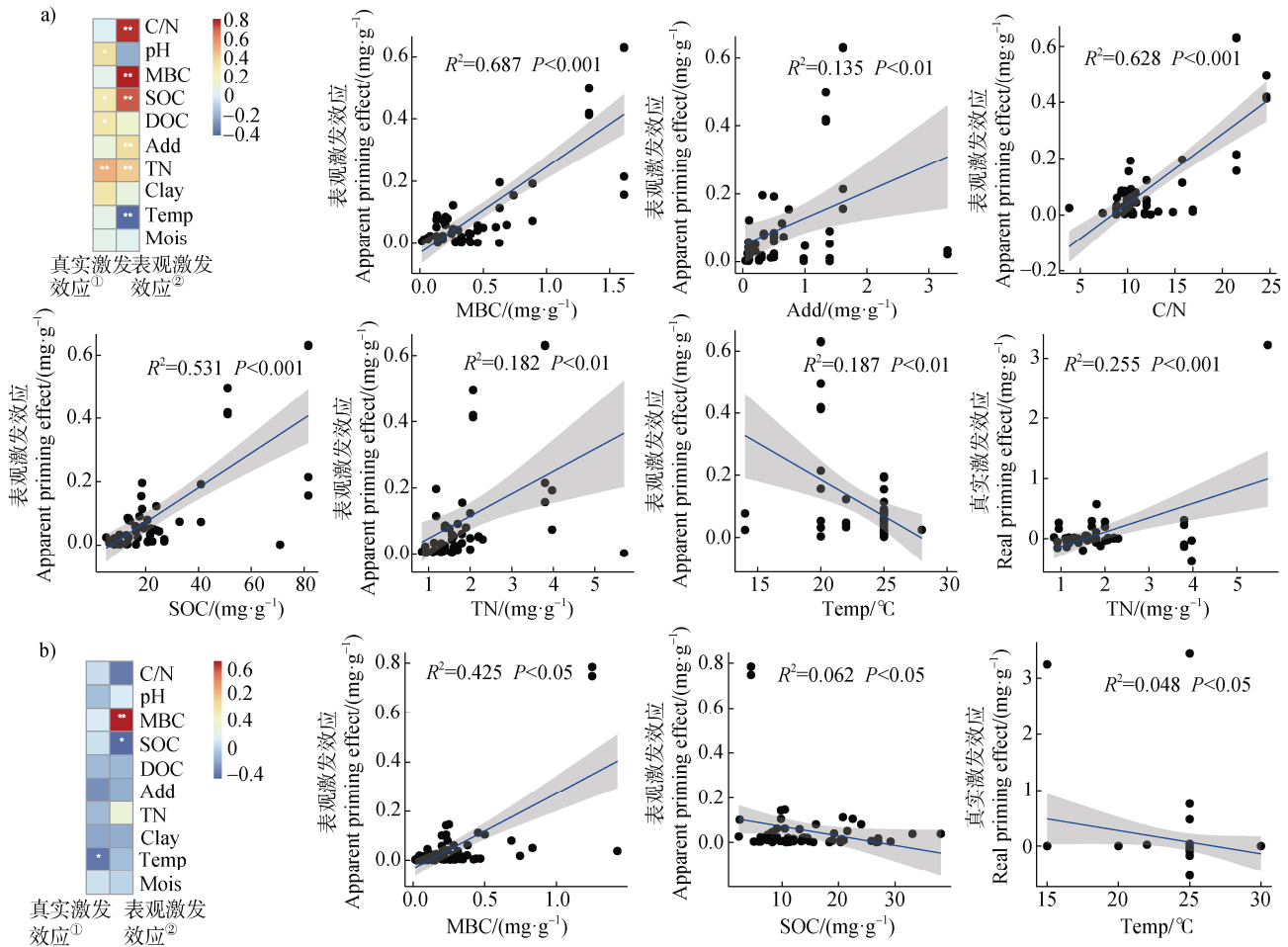
为进一步揭示上述变量在表观与真实 PE 中的相对重要性,本研究进行了随机森林模型重要性分析。在简单外源碳添加下,对于表观 PE 而言,影响其最重要的因素主要为 MBC、土壤碳氮比及外源碳添加量(图 8a) ($P < 0.01$),SOC 与 pH 是影响真实 PE 的较显著因素,其次还包括外源碳添加量(图 8b)。在复杂外源碳添加条件下,土壤碳氮比与外源碳添加量是影响表观及真实 PE 的两个较为重要的因素(图 8c, 图 8d)。

3 讨论

3.1 碳底物复杂性驱动的土壤激发效应的不同控制机制

研究表明,尽管不同类型的外源碳输入在全球尺度上引起的平均 PE 强度相似,但其内在机制与驱动过程存在显著差异。总体而言,无论是简单还是复杂碳输入,均能促进原有土壤有机碳的分解(图 2),但整体 PE 在不同生态系统中的表现强度不同,其中,森林土壤中的 PE 约为 33%,显著低于集约化农田(约 65%)及其他生态系统。PCA 结果(图 3a)表明,在气候因子以及不同土壤理化因子的驱动下,不同生态系统呈现出显著的分异格局。与此同时,基于 PLFA 表征的土壤真菌、细菌

丰度及其比值与上述环境梯度的变化方向高度一致(图 3),表明微生物群落结构特征随气候与土壤理化条件的变化呈系统性分异。进一步地,针对微生物响应的 PCA 分析结果表明,外源碳输入诱导的真菌和细菌群落结构的变化构成了变异的主要维度,且农田生态系统的响应强度显著高于森林生态系统(图 3b),这表明生态系统间的差异可能主要源于土壤理化性质与微生物群落结构的差异^[15]。此外,农田土壤中较低的 SOC 含量、有限的微生物数量以及较弱的胞外酶活性,使得外源有机碳的输入能够显著刺激微生物活性,促进胞外酶分泌,加速原有 SOC 分解,从而产生较高的正 PE^[16]。与此同时,本研究将外源有机碳按照结构复杂性分为简单碳和复杂碳两类,以研究其质量差异对 PE 的影响。结果(图 2)显示,简单碳输入引起的 PE 高于复杂碳输入,主要原因在于 r 策略微生物偏好利用能量可用性更高的不稳定底物(如葡萄糖或苹果酸)^[17],这些底物能被迅速吸收,并打破微生物的休眠状态,从而更强烈地刺激原有 SOC 分解过程。此外,区分表观 PE 与真实 PE 对于揭示这种底物特异性效应同样至关重要。研究发现,简单与复杂碳输入诱导了截然不同的激发路径,简单碳(如葡萄糖)输入引起的是强烈的表观 PE(图 5),这并非源于土壤原有有机质的分解,而是土壤微生物生物量的快速激活与



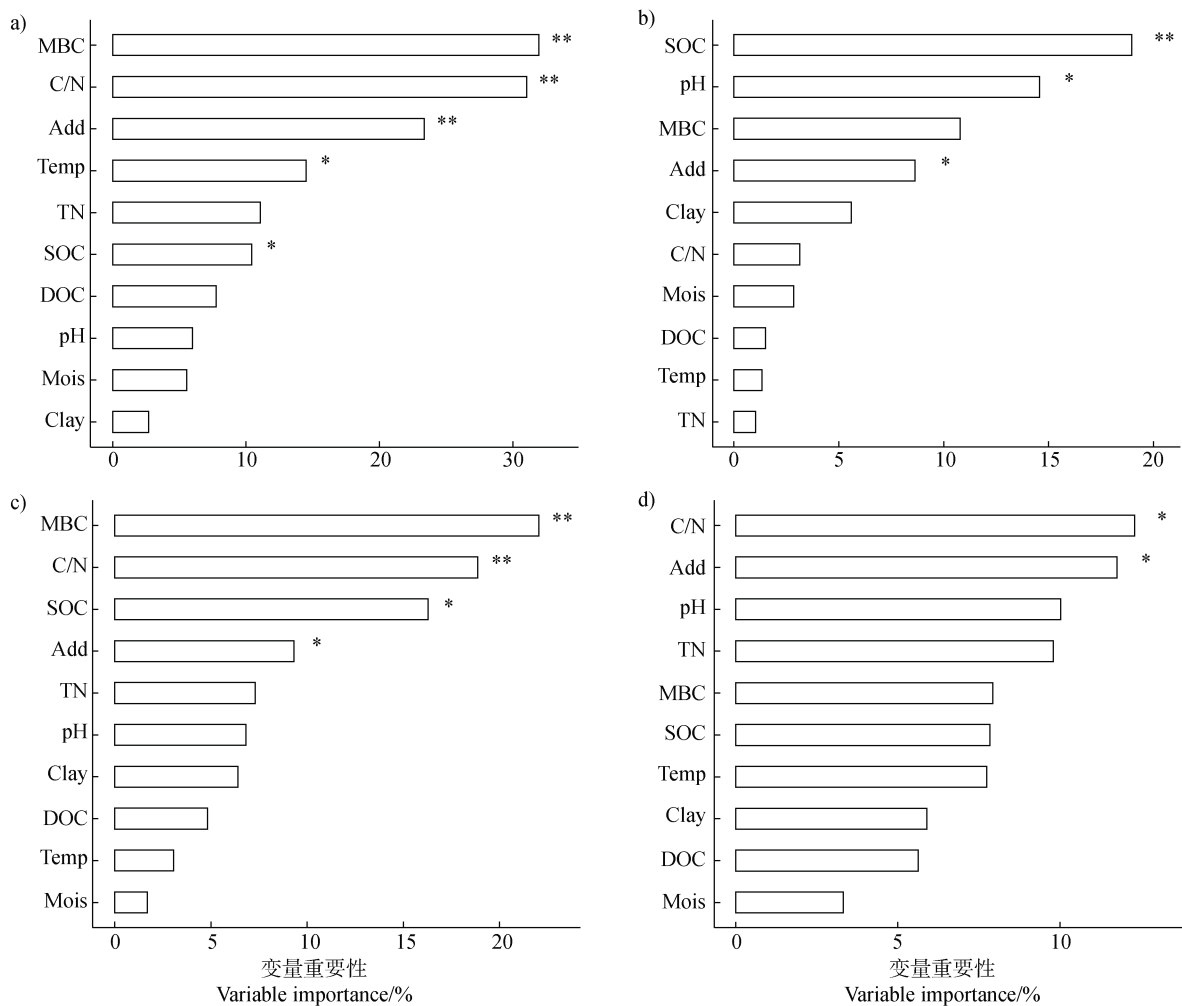
注: **表示在 0.01 水平上显著。MBC, 微生物生物量碳; DOC, 可溶性有机碳; Add, 外源碳添加量; Clay, 黏粒含量; Temp, 温度; Mois, 水分。下同。Note: ** indicates significance at the 0.01 level. MBC, microbial biomass carbon; DOC, dissolved organic carbon; Add, exogenous carbon addition; Clay, clay content; Temp, temperature; Mois, moisture. The same below. ① Real priming effect; ② Apparent priming effect.

图 7 简单外源碳 (a) 和复杂外源碳 (b) 添加下表观及真实 PE 与土壤理化性质、外源碳添加量和环境因子的相关性
Fig. 7 The correlation between apparent and real PE and soil physicochemical properties, exogenous carbon addition amount, and environmental factors under the addition of simple exogenous carbon (a) and complex exogenous carbon (b)

周转^[18]。该发现与“微生物触发效应”相一致,即少量易分解底物便可触发休眠微生物产生不成比例的呼吸响应^[6, 19]。与此相反,复杂外源碳(如秸秆碳或植物残体等)输入引起的表观 PE 较弱,但一致地抑制了原有土壤有机质的分解,表现为负的真实 PE (图 5),这可能是“底物优先利用”机制导致的,即微生物优先投入能量分解外源复杂碳底物,如秸秆或植物残体中的易分解或可溶性有机碳,从而减少了对原有土壤有机质的分解^[18]。

PE 的机制差异还体现在其主控因子的不同,并且这种差异与底物类型密切相关。对于简单碳输入,

表观 PE 与 MBC、C:N 比及 SOC 含量呈显著正相关,而与温度呈负相关(图 7a),这表明其呼吸增量主要源于微生物由休眠向活化的快速转变与随后的微生物生物量周转,这与“触发效应与碳库替代”假说相一致。相比之下,真实 PE 与 TN 及 pH 等背景约束因子的相关性更为显著(图 7a),这表明原有 SOC 分解的增强更可能是由氮素供给与酸碱环境共同限制微生物养分获取,进而促使微生物加强对含氮有机质的分解,以缓解化学计量限制,该过程符合“微生物氮挖掘”假说的机制^[20]。在复杂碳输入下,PE 的主控因子发生了显著变化。尽管其表



注：图 a) 和图 b) 分别为简单外源碳添加下的表观及真实 PE 重要性排序，图 c) 和图 d) 分别为复杂外源碳添加下的表观及真实 PE 重要性排序。Note: Figures a) and b) show the importance ranking of apparent and real PE under simple exogenous carbon addition, respectively. Figures c) and d) show the importance ranking of apparent and real PE under complex exogenous carbon addition, respectively.

图 8 不同类型外源碳输入下表观及真实 PE 的随机森林模型重要性分析

Fig. 8 Importance analysis of the random forest model for apparent and real PE under different types of exogenous carbon inputs

观 PE 随 MBC 增加而增强，却随 SOC 升高而减弱（图 7b），反映出复杂底物分解产生的呼吸增量对微生物生物量的依赖更强，且在 SOC 较高的土壤中相对受限。与此同时，复杂碳输入下真实 PE 与温度呈负相关（图 7b），表明升温条件下外源底物更易满足微生物的代谢需求，从而增强了其对原有 SOC 分解的替代效应^[21]。上述结果表明，简单碳与复杂碳驱动的 PE 对环境因子的响应模式存在本质区别。碳底物复杂性通过重塑微生物代谢资源分配及养分限制状况，驱动激发效应调控机制的显著分异。具体而言，简单碳输入倾向于以“触发效应-碳库替代”主导表观 PE，并激发“氮挖掘”机制以增强真实

PE；相比之下，复杂碳输入则促使微生物转向“底物优先利用”策略从而抑制真实 PE，且该过程受到温度的显著调控。

3.2 底物复杂性驱动的激发效应动态与微生物策略

基于过程模型表征的微生物过程（图 6）表明，PE 的动态演化特征与底物可利用性及其质量密切相关，其动态过程可能反映了不同微生物功能群落的演替与代谢策略差异^[22]。简单碳输入可诱导多样化的 PE 轨迹，主要表现为“持续正向型”和“瞬态型”两种模式（图 6a，图 6b）。前者表现为表观 PE 在初期迅速达到峰值后下降，而真实 PE 持续增强，反映了微生物由快速激活阶段向“养分挖掘”

阶段的转变^[22]。后者则表现为表观与真实 PE 短暂稳定后迅速衰退（特别是真实 PE 转为负值），这说明微生物在消耗完分解底物后，通过调节代谢活动维持稳态，从而抑制原有土壤有机质的分解，该转变过程可能受养分有效性和碳输入速率的调控作用^[23]。敏感性分析的结果表明，简单碳输入条件下的正 PE 对微生物碳利用效率和可溶性有机碳吸收速率最为敏感（图 4c），表明微生物对土壤易分解碳的吸收与转化效率是驱动激发级联效应的核心环节。而复杂碳输入则表现为“高表观-负真实型”的单一模式（图 6c），其显著的表现 PE 反映了微生物在合成胞外酶和分解复杂聚合物过程中的高能量代价^[3]，同时持续的负真实 PE 则揭示了其能量分配策略向“底物优先利用”的转变。模型的敏感性分析进一步证实，在复杂碳输入条件下，负 PE 对原有土壤有机质的分解速率和微生物维持代谢代价最为敏感（图 4d），这说明微生物在分解复杂底物时的高能量投入弱化了其对原有有机质的分解能力。总体而言，参数层面的敏感性分析结果进一步印证了 PE 的动态过程主要受底物质量所决定的微生物能量分配策略主导。

3.3 PE 主控因子的模型化表征及其对全球土壤有机碳预测的启示

本研究的随机森林结果（图 8）进一步表明，PE 的主控因子具有明确的层级分化特征，能够明确区分主导微生物周转与主导原有土壤有机质分解的关键变量。对于表征微生物周转过程的表观 PE，MBC 和土壤碳氮比在不同底物复杂性条件下均为较重要的预测指标（图 8a，图 8c）。而对于表征原有土壤有机质分解的真实 PE，其主控因子则呈现出显著的环境依赖性。在简单碳输入条件下主要受土壤有机碳含量和土壤 pH 的调控（图 8b），在复杂碳输入条件下则以土壤碳氮比和碳添加量为主要因子（图 8d）。上述结果表明，表观 PE 更受微生物生理特征及代谢策略的影响，而真实 PE 则同时受到土壤理化性质及底物添加量的共同制约^[18]。与此同时，PE 对温度的响应较传统的升温加速分解假说更为复杂。PE 随温度升高而减弱，尤其在易分解碳输入条件下更为明显（图 7a），该趋势可能与底物快速耗竭或微生物碳利用效率下降有关。温度对 PE 的影响可能不仅取决于碳底物的性质与可利用性，还可能受微生物生理适应与养分限制的共同调控^[24]。

此外，表观和真实 PE 均受外源碳添加量的显著影响（图 8），这表明外源碳添加量为调控土壤激发效应的核心驱动因子。当添加量较低时，少量外源碳迅速激活土壤微生物活性，通过“触发效应”和“碳库替代”机制显著增强表观 PE，且微生物通过“氮挖掘”机制加速推动原有有机质分解，使真实 PE 呈正向增强趋势。当外源碳添加量较高时，微生物代谢节奏放缓，且周转速度减慢，导致表观 PE 下降。而对于真实 PE，微生物通过优先利用外源碳中的易分解部分进行生长，减少了对原有有机质的分解，导致真实 PE 强度降低甚至转为负向。且过量的外源碳可能导致微生物启动“微生物残体再循环”机制，通过分解微生物残体获取养分，同时减少有机质的矿化，引起真实 PE 减弱^[3, 18]。

为进一步提高全球土壤有机碳预测的可靠性以及更准确地表征土壤有机碳与气候变化之间的反馈过程，未来的土壤碳模型需要在两个方面加以改进。一是在模型结构中要明确区分表观 PE 与真实 PE 过程，并表征其各自的主控因子；二是要在参数化方案中区分不同有机质组分，如易分解组分与稳定组分的温度敏感性差异。已有研究表明，即使仅引入简化的 PE 函数，也可显著提高全球土壤碳储量的预测准确性^[25]。因此，将土壤 PE 的控制机制纳入土壤有机碳的预测模型，将进一步降低模型预测的不确定性，并为全球气候变化背景下的土壤碳平衡评估提供可靠的科学支撑。

4 结 论

本研究通过全球数据整合与基于过程的模型分析发现，尽管外源碳输入总体促进了土壤碳周转，但其 PE 的强度与方向在不同生态系统间存在显著分异，即农田生态系统的 PE 强度普遍高于森林，这揭示了土壤理化性质与微生物群落结构特征的耦合差异对 PE 的重要调节作用。模型模拟与参数敏感性分析进一步揭示了底物复杂性驱动 PE 变异的内在机制，即简单底物倾向于诱导以微生物快速活化为特征的表现 PE，并通过“氮挖掘”机制增强真实 PE，而复杂底物则主要表现为“高表观-负真实”模式，其真实 PE 对微生物维持代谢的显著敏感性证实了“底物优先利用”策略下的能量权衡机制。多变量分析表明，表观 PE 的变异主要受微生物生

物量及生理特征约束，而真实 PE 则更受原有有机碳含量、pH 及底物供给的环境限制。未来的土壤碳模型应在结构上区分这两个过程，并在参数中引入底物质量分层与温度敏感性差异，从而提高全球土壤有机碳动态的预测准确性。

参考文献 (References)

- [1] Ren C J, Mo F, Zhou Z H, et al. The global biogeography of soil priming effect intensity[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2022, 31 (8): 1679—1687.
- [2] Kuzyakov Y, Friedel J K, Stahr K. Review of mechanisms and quantification of priming effects[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2000, 32(11/12): 1485—1498.
- [3] Blagodatsky S, Blagodatskaya E, Yuyukina T, et al. Model of apparent and real priming effects: Linking microbial activity with soil organic matter decomposition[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2010, 42 (8): 1275—1283.
- [4] Chari N R, Taylor B N. Soil organic matter formation and loss are mediated by root exudates in a temperate forest[J]. *Nature Geoscience*, 2022, 15(12): 1011—1016.
- [5] Mondini C, Cayuela M L, Sanchez-Monedero M A, et al. Soil microbial biomass activation by trace amounts of readily available substrate[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2006, 42 (6): 542—549.
- [6] Blagodatskaya E, Kuzyakov Y. Mechanisms of real and apparent priming effects and their dependence on soil microbial biomass and community structure: Critical review[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2008, 45 (2): 115—131.
- [7] Zhu Z K, Zhou J, Shahbaz M, et al. Microorganisms maintain C: N stoichiometric balance by regulating the priming effect in long-term fertilized soils[J]. *Applied Soil Ecology*, 2021, 167: 104033.
- [8] Yang Z Y, Sha Y, Kumar A, et al. Degradable microplastics induce more soil organic carbon loss via priming effects: A viewpoint[J]. *Plant and Soil*, 2025, 511 (1): 99—102.
- [9] Gaudel G, Xing L, Raseduzzaman M, et al. Soil microbes, carbon, nitrogen, and the carbon to nitrogen ratio indicate priming effects across terrestrial ecosystems[J]. *Journal of Soils and Sediments*, 2024, 24 (1): 307—322.
- [10] Yang X, Zhu J, Ren T, et al. The influence of straw treatment methods on straw mineralization and priming effects in soil[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2025, 62 (6): 1755—1765. [杨昕, 朱俊, 任涛, 等. 秸秆预处理方式对秸秆在土壤中矿化和激发效应的影响[J]. *土壤学报*, 2025, 62 (6): 1755—1765.]
- [11] Luo Z K, Wang E L, Sun O J. A meta-analysis of the temporal dynamics of priming soil carbon decomposition by fresh carbon inputs across ecosystems[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2016, 101: 96—103.
- [12] Ingwersen J, Poll C, Streck T, et al. Micro-scale modelling of carbon turnover driven by microbial succession at a biogeochemical interface[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2008, 40 (4): 864—878.
- [13] Blagodatskaya E V, Blagodatsky S A, Anderson T H, et al. Priming effects in Chernozem induced by glucose and N in relation to microbial growth strategies[J]. *Applied Soil Ecology*, 2007, 37 (1/2): 95—105.
- [14] Liang K, Zhu X C, Wang J G, et al. Advances in biochar amelioration of red soil acidity: A meta-analysis[J]. *Soils*, 2025, 57 (6): 1387—1396. [梁坤, 朱绪超, 王建国, 等. 基于 Meta 分析的生物质炭改良红壤酸度研究[J]. *土壤*, 2025, 57 (6): 1387—1396.]
- [15] Liu B J, Xie Z B, Liu Q, et al. Correlation between biochar-induced carbon priming effect in soils and soil physicochemical properties[J]. *Soils*, 2021, 53 (2): 343—353. [刘本娟, 谢祖彬, 刘琦, 等. 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[J]. *土壤*, 2021, 53 (2): 343—353.]
- [16] Feng J G, Tang M, Zhu B. Soil priming effect and its responses to nutrient addition along a tropical forest elevation gradient[J]. *Global Change Biology*, 2021, 27 (12): 2793—2806.
- [17] Aye N S, Butterly C R, Sale P W G, et al. Interactive effects of initial pH and nitrogen status on soil organic carbon priming by glucose and lignocellulose[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2018, 123: 33—44.
- [18] Qin W K, Feng J G, Hu Y L, et al. Mechanisms and influencing factors of soil priming effect: A review[J]. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 2024, 60 (5): 957—970. [秦文宽, 冯继广, 胡云龙, 等. 土壤激发效应的机制及影响因素研究进展[J]. *北京大学学报 (自然科学版)*, 2024, 60 (5): 957—970.]
- [19] Huang C X, Yao Z Y, Wang T, et al. Effects of different carbon-nitrogen ratios of substrate addition on the priming effect of purple soil and its regulation mechanism[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2025, 62 (3): 825—835. [黄川雄, 姚致远, 汪涛, 等. 不同碳氮比物料添加对紫色土激发效应的影响及其调控机制[J]. *土壤学报*, 2025, 62 (3): 825—835.]
- [20] Chang Q, Liu Z P, Zhang T Y, et al. Soil priming effect in the organic and mineral layers regulated by nitrogen mining mechanism in a temperate forest[J]. *Land Degradation & Development*, 2024, 35 (16): 4961—4971.
- [21] Lin J J, Lan G X, Yang Z Y, et al. Priming effects by cellulose inputs decrease with warming regardless of the decomposition stages of soil carbon pools[J]. *Plant and Soil*, 2025, 512 (1): 75—88.

- [22] Tian Q X, Zhao R D, Lin Q L, et al. Distinctive mechanisms of soil priming in different stages and its response to nitrogen addition along a temperate forest elevation gradient[J]. *Soil Ecology Letters*, 2025, 7(4): 250340.
- [23] Chen Y C, Li W P, You Y, et al. Soil properties and substrate quality determine the priming of soil organic carbon during vegetation succession[J]. *Plant and Soil*, 2022, 471(1): 559—575.
- [24] Xu S W, Delgado-Baquerizo M, Kuzyakov Y, et al. Positive soil priming effects are the rule at a global scale[J]. *Global Change Biology*, 2024, 30(9): e17502.
- [25] Luo Z K, Baldock J, Wang E L. Modelling the dynamic physical protection of soil organic carbon: Insights into carbon predictions and explanation of the priming effect[J]. *Global Change Biology*, 2017, 23(12): 5273—5283.

(责任编辑: 陈荣府)