

基于器官和碳氮比差异的闽楠凋落物输入对土壤激发效应的影响及机理*

毛紫溪, 甘子莹, 谢江涛, 丘清燕[†], 胡亚林

(福建农林大学林学院, 福州 350002)

摘要: 凋落物质量是调控土壤激发效应强度与方向的关键因素。然而, 当前同一植物不同器官或是同一器官不同碳氮比(C/N)凋落物输入是否对土壤激发效应产生差异化影响, 及其潜在作用机制仍不清楚。为此, 以 ¹³C 标记闽楠(*Phoebe bournei*) 幼苗为研究材料, 通过施肥与不施肥处理获取低、高 C/N 比的叶、茎和根凋落物, 探讨其对土壤激发效应的影响, 并结合土壤微生物生物量碳氮、关键酶活性及有效氮(铵态氮+硝态氮)等指标解析其调控机制。结果表明, 经过 180 d 培养, 高、低 C/N 比叶及低 C/N 比根添加均抑制了土壤有机碳(SOC)矿化, 矿化量分别减少 11.09%、9.05%和 8.07%, 诱导明显的负激发效应, 其余处理并未引起明显的激发效应。闽楠同一器官不同 C/N 比的影响主要集中在培养前 8 d, 表现为高 C/N 比凋落物较低 C/N 比凋落物诱发更强的负激发效应。这是由于高 C/N 比凋落物输入导致微生物固持, 降低土壤有效氮, 抑制微生物活性, 从而减少 SOC 分解。培养后期, 不同 C/N 比凋落物对微生物生物量碳及碳代谢相关酶活性的影响不显著, 因而 C/N 比对土壤激发效应的影响随之减弱。不同器官凋落物中, 叶凋落物引起的负激发强于根凋落物。叶添加引起的负激发效应强度随时间推移减弱, 根添加则持续诱导负激发, 茎添加引起的激发效应在正负间波动, 累积效应未引起 SOC 分解显著变化。综上, 闽楠凋落物输入对土壤激发效应的影响因器官而异, C/N 比的影响主要集中在分解初期。叶凋落物主要通过降低土壤有效氮而抑制微生物活性, 减少 SOC 分解; 低 C/N 比根则因木质素含量高、可利用性低, 使微生物受碳限制, 进而减少 SOC 分解。

关键词: 激发效应; 凋落物质量; 碳氮比; 土壤有机碳矿化; 闽楠(*Phoebe bournei*)

中图分类号: S153.6 文献标志码: A

Effects and Mechanisms of *Phoebe bournei* Litter Input on Soil Priming Effect Based on Organ and Carbon to Nitrogen Ratio Differences

MAO Zixi, GAN Ziying, XIE Jiangtao, QIU Qingyan[†], HU Yalin

(College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China)

Abstract: 【Objective】 Litter quality is a key factor regulating the intensity and direction of the soil priming effect. However, it remains unclear whether inputs of litter from different organs of the same plant or litter with different carbon to nitrogen ratios (C/N) from the same organ differentially impact soil priming effect, as well as the

*国家自然科学基金项目(32471829)资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 32471829)

[†]通讯作者 Corresponding author, E-mail: qingyan_qiu@126.com.

作者简介: 毛紫溪(2001—), 女, 云南曲靖人, 硕士研究生, 研究方向为森林土壤碳循环。E-mail: ziximao@163.com

收稿日期: 2025-07-20; 收到修改稿日期: 2025-12-25; 网络首发日期(www.cnki.net):

underlying mechanisms. 【Method】 To address this gap, ^{13}C -labeled seedlings of *Phoebe bournei* were used as study materials. Through fertilized and non-fertilized treatments, leaf, stem, and root tissues with low and high C/N ratios were obtained to investigate the effects of litter inputs with different C/N ratios on soil priming. Soil microbial biomass, enzyme activity, and soil available nitrogen contents ($\text{NH}_4^+\text{-N}$ and $\text{NO}_3^-\text{-N}$) were measured concurrently to elucidate the underlying mechanisms. 【Result】 After 180 days of incubation, the addition of high and low C/N ratio leaf litter and low C/N ratio root litter inhibited the mineralization of soil organic carbon (SOC) by about 11.09%, 9.05% and 8.07%, respectively, inducing a significant negative priming effect. However, the other treatments did not cause significant priming effects. The influence of different C/N ratios in the same organ of *Phoebe bournei* on soil priming effect was primarily observed within the first 8 days of incubation, with high C/N ratio litter inducing a stronger negative priming effect than low C/N ratio litter. The reason is that high C/N ratio litter input caused microbial nitrogen (N) immobilization, reducing soil available N content, which led to N limitation and suppressed microbial activity, thereby decreasing SOC decomposition. In the later stages of incubation, the effects of different C/N ratio litter on soil microbial biomass carbon and carbon metabolism-related enzyme activities were not significant, so the influence of C/N ratio on soil priming gradually diminished. Among different plant organs, leaf litter induced a stronger negative priming effect than root litter. Specifically, the negative priming effect induced by leaf addition weakened over time, while root addition continuously induced a negative priming effect. Stem addition caused a priming effect that fluctuated between positive and negative, but the cumulative effect offset, resulting in no significant change in SOC decomposition. 【Conclusion】 The impact of *Phoebe bournei* litter input on soil priming effect varied significantly among organs, whereas the influence of litter C/N ratio on soil priming effect was mainly concentrated in the early stages of litter decomposition. The main mechanism by which leaf litter induced a negative priming effect was through reducing soil available nitrogen, which inhibited microbial activity, thereby decreasing SOC decomposition. In contrast, the negative priming effect induced by low C/N ratio roots was because their high lignin content and low bioavailability, causing C limitation for microorganisms during decomposition, leading to reduced SOC decomposition.

Key words: Priming effect; Litter quality; Carbon to nitrogen ratio; Soil organic carbon mineralization; *Phoebe bournei*

土壤有机碳 (SOC) 库堪称全球最大的碳库, 其有机碳储量远远超越了植被与大气碳储量的总和, 在陆地生态系统的碳循环过程中占据着举足轻重的核心地位^[1]。即便是土壤有机碳库出现极其细微的变化, 也有可能对大气中的二氧化碳 (CO_2) 浓度产生极为显著的影响^[2]。SOC 的动态变化过程主要取决于凋落物所带来的碳输入和自身矿化作用所导致的碳输出这两者之间的平衡^[3]。凋落物作为 SOC 的关键来源之一, 能够通过正向或负向的激发效应, 对 SOC 的分解过程产生促进或者抑制作用, 进而深刻地影响土壤碳平衡^[4]。

在众多影响因素之中, 凋落物质量被视为关键因素之一^[5], 其常用评价指标为碳氮比 (C/N)。目前, 有关凋落物 C/N 比与激发效应之间关系的研究结论存在显著分歧。部分研究显示, 低 C/N 比凋落物更易引发强烈的正激发效应^[6-8], 原因在于其可为微生物提供优质碳源和氮源, 提高微生物生物量, 促进胞外酶分泌, 从而加速原有 SOC 的分解^[8-9]。然而, 也有研究指出, 高 C/N 比的凋落物可诱发更强的负激发效应^[10], 这可能是由于凋落物中易分解碳源消耗后, 低质量凋落物将变得更难分解^[11], 微生物需投入更多能量以降解这些难分解组分, 从而减少用于 SOC 分解的能量^[12]。此外, 还有研究表明, 凋落物 C/N 比与激发效应之间并不存在显著的关联性^[4, 13], 而凋落物的酸不溶性组分、木质素、单宁、木质素-酚类复合物^[14]或矿质养分含量与激发效应关系密切^[11]。产生上述争议的一个重要原因在于不同研究中对凋落物 C/N 比差异的评估方式不同。例如, 部分研究通过比较不同植物种类体现 C/N 比差异, 另一些则采用不同器官表示 C/N 比差异^[15]。由于不同植物种类乃至

同一植物不同器官在化学组分上存在较大差异,难以准确判定激发效应的差异究竟是源于凋落物 C/N 本身,还是植物种类或是器官类型不同。为排除这些干扰,有必要从同种植物的同一器官入手,探究凋落物 C/N 比对土壤激发效应的具体影响。明确该关系,将有助于更准确预测不同植物种类或是不同器官凋落物输入对 SOC 动态的影响。

目前研究中关于激发效应的主要假说有:“微生物掘氮”假说、“共代谢”假说、“底物优先利用”假说和“化学计量比”假说等^[15-17]。由于凋落物自身化学组成极为复杂,在其分解的不同阶段所引起的土壤激发效应作用机制可能存在明显的变化。例如,在凋落物添加初期,由于凋落物带来了大量的 C 源和 N 源,可能促进微生物优先利用底物,导致负激发效应。而且低 C/N 比凋落物输入引起的负激发效应强度可能强于高 C/N 比凋落物。然而,随着分解的进行,凋落物中较易分解的部分被分解完后,剩下难分解的凋落物,微生物在分解时可能需要通过矿化原有土壤有机质中的氮来满足自身代谢需要(即,微生物掘氮假说),因而就“从微生物掘氮”假说而言,是否意味着在分解的中后期高 C/N 比凋落物较低 C/N 比凋落物能诱导更强的正激发效应呢?但是如果就“化学计量比”假说而言,低 C/N 比凋落物可能与微生物 C/N 比更为接近,从而更有利于提高微生物的活性,增加对原有 SOC 的分解,那这是否意味着低 C/N 比凋落物较高 C/N 比凋落物能诱导更强的激发效应呢?由于目前有关不同 C/N 比凋落物添加后随着凋落物分解的进行,其诱导的激发效应是否存在明显的阶段性变化及各阶段激发效应的作用机制仍不清楚,而且对于凋落物引起的激发效应,凋落物 C/N 比对激发效应的影响是否在分解的不同阶段均起作用还是仅局限于分解的某个阶段仍有待进一步研究。

闽楠(*Phoebe bournei*)是我国南方重要珍稀阔叶树种,在区域生态平衡与生物多样性维持中作用重大。有研究发现,闽楠人工林年凋落物量约为 $6.80 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ ^[18],而且不同林龄闽楠凋落物的 C/N 比介于 20~50,其是土壤有机碳的一个重要来源。因此,明确闽楠不同器官不同 C/N 比对土壤激发效应的影响及机理,对评估闽楠林固碳能力与生态价值意义重大。鉴于此,本研究以高、低 C/N 比的 ^{13}C 标记闽楠叶、茎、根为研究对象,将其添加至土壤中,探究其输入对土壤激发效应强度与方向的影响,并结合土壤微生物生物量、酶活性及有效氮含量等指标,阐明凋落物质量对土壤激发效应的作用机理。

1 材料与方法

1.1 土壤样品采集

本研究土壤样品采自福建省武夷山国家级自然保护区($27^{\circ}33' - 27^{\circ}54' \text{ N}$, $117^{\circ}27' - 117^{\circ}54' \text{ E}$)。该区域属于中亚热带季风气候,年均降水量 $1\,486 \sim 2\,150 \text{ mm}$,年均气温 $8^{\circ}\text{C} \sim 18^{\circ}\text{C}$ 。土壤以红壤和黄壤为主。供试土壤取自针阔混交林,主要植被包括黄山松(*Pinus hwangshanensis*)、闽楠(*Phoebe bournei*)、甜槠(*Castanopsis eyrei*)和青冈(*Quercus glauca*)等。在土壤样品采集过程中,首先在林地内布设 3 个 $20 \text{ m} \times 20 \text{ m}$ 的样方,样方间距 10 m 以保证空间独立性。在每个样方内沿“Z”字形路径均匀设置 5 个采样点,使用土钻采集 $0 \sim 20 \text{ cm}$ 深度的土壤样品。将采集到的土壤混合均匀,剔除可见的动植物残体与石砾,过 2 mm 筛。筛分后的土样按实验需求分装:一份立即用于土壤基本理化性质测定,另一份保存于 4°C 恒温冰箱中备用,用于后续培养实验。供试土壤的 SOC 与全氮含量分别为 $8.89 \pm 0.63 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 和 $1.68 \pm 0.04 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$;土壤硝态氮和铵态氮含量分别为 $6.53 \pm 0.10 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 和 $2.71 \pm 0.11 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$;微生物生物量碳氮含量分别为 $469.36 \pm 34.19 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 和 $157.85 \pm 13.12 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$;土壤 pH 为 5.15 ± 0.02 ,土壤碳自然丰度: -25.78% 。

1.2 ^{13}C 标记植物

选用一年生闽楠幼苗,分 3 批进行连续脉冲标记。幼苗置于 $1.4 \text{ m} \times 1.4 \text{ m} \times 1.8 \text{ m}$ 的标记

箱里, 箱内温度设为 25 °C, 箱内 CO₂ 浓度通过风扇混匀, 并保持在 785.71±19.64 mg·m⁻³。标记时, 将 10 g 普通 Na₂CO₃ 和 2 g Na₂¹³CO₃ 溶于 250 mL 去离子水中, 滴入装有 1 L 1 mol·L⁻¹ HCl 的反应容器中。幼苗长大后, 适当增加试剂用量。每批植物每两周标记 1 次, 每次连续标记 3 d, 共标记 15 次, 3 批共标记 45 次, 标记时长持续 8 个月^[19]。标记期间设置两组处理: 施肥组和不施肥组。施肥组于标记期间施加两次含氮复合肥 (首次 50 mg·plant⁻¹, 第二次 60 mg·plant⁻¹), 单株总施氮量为 16.5 mg·plant⁻¹。每次施肥将复合肥溶于 10 mL 去离子水中, 滴入土壤。不施肥的加等量去离子水。标记结束后, 收集根、茎、叶, 洗净后 60 °C 烘干、研磨, 测定全碳 (TC)、全氮 (TN)、C/N 比、δ¹³C、纤维素和木质素含量 (表 1)。从表 1 可知, 闽楠凋落物 C/N 比在 14~31, 施肥明显降低了各器官的 C/N 比, 达到了在同一器官构建不同 C/N 比处理的实验目的。

表 1 施肥对闽楠根、茎、叶基本化学组成的影响

Table 1 Effects of fertilization on the basic chemical properties of roots, stems and leaves of *Phoebe bournei*

器官	处理	碳	氮	碳氮比	纤维素	木质素
Organ	Treatment	C / (g·kg ⁻¹)	N / (g·kg ⁻¹)	C/N ratio	Cellulose / (g·kg ⁻¹)	Lignin / (g·kg ⁻¹)
根	未施肥 ^①	454.0±3.5c	21.93±0.9b	20.85±0.92c	1.84±0.10ab	183.3±1.6ab
Root	施肥 ^②	454.1±3.6c	30.80±1.1a	14.82±0.56d	1.53±0.13b	193.4±9.8a
茎	未施肥 ^①	492.6±4.1a	15.80±0.7c	31.43±1.46a	1.93±0.17a	182.8±2.5ab
Stem	施肥 ^②	488.3±2.2a	21.74±1.0b	22.65±1.02c	1.96±0.04a	181.6±2.5ab
叶	未施肥 ^①	474.9±2.3b	17.80±1.4c	27.24±1.82b	1.91±0.09ab	168.6±7.4b
Leaf	施肥 ^②	468.5±2.1b	24.24±0.6b	19.37±0.49c	1.70±0.03ab	182.8±3.9ab

注: 同一列中不同小写字母表示不同处理间存在显著差异 ($P < 0.05$)。Note: Different lowercase letters in the same column indicate there are significant differences among different treatments ($P < 0.05$). ①Unfertilized, ②Fertilized.

1.3 试验设计

本研究共设置 7 个处理, 每个处理 4 个重复, 包括: 高 C/N 比叶 (LH)、低 C/N 比叶 (LL)、高 C/N 比茎 (SH)、低 C/N 比茎 (SL)、高 C/N 比根 (RH)、低 C/N 比根 (RL), 以及不添加凋落物的对照 (CK)。室内培养方法如下: 称取相当于 100 g 风干土的新鲜土壤置于 500 mL 培养瓶, 调节土壤含水量至田间持水量的 50%, 于 25 °C±0.5 °C 黑暗条件下预培养 15 d, 以稳定微生物活性并消除采样扰动。预培养后, 按设计分别添加粉碎的闽楠根、茎、叶凋落物, 添加的碳量为 SOC 的 4%^[19], 在添加时将凋落物与土壤充分混合, 并将含水量调至田间持水量的 60%。对照组除不添加凋落物外, 其他操作相同。每个培养瓶中放入装有 20 mL 1 mol·L⁻¹ NaOH 溶液的小瓶, 用于吸收土壤产生的 CO₂。在培养的第 1、3、5、8、11、16、21、28、35、45、55、70、85、105、125、150、180 天更换 NaOH 溶液。另设 4 个无土壤的空白瓶以校准背景 CO₂ 吸收。取出的 NaOH 溶液瓶中添加已知浓度的 SrCl₂, 以生成 SrCO₃ 沉淀, 随后再加入酚酞指示剂。用 0.5 mol·L⁻¹ 的 HCl 滴定剩余 NaOH, 据此计算土壤所产生的 CO₂。SrCO₃ 沉淀经离心过滤后用于测定 ¹³C 值^[20]。培养期间, 每 5 天称量一次培养瓶并补充去离子水, 以维持土壤水分含量稳定。

1.4 土壤有机碳来源与凋落物来源 CO₂ 的区分

土壤累积 CO₂ 排放、土壤有机碳来源与凋落物来源 CO₂ 计算公式如下:

$$C_T = \sum_{i=1}^n C_i \quad (1)$$

$$C_L = C_T \times \frac{\delta_T - \delta_S}{\delta_L - \delta_S} \quad (2)$$

$$C_S = C_T - C_L \quad (3)$$

式中, C_T 表示 180 d 培养期间土壤 CO₂ 排放总量, mg·kg⁻¹ (以 C 计, 下同); C_i 表示第 i

次 NaOH 取样时其所吸收的 CO_2 量, $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$; n 为 NaOH 取样次数; C_L 表示凋落物来源排放的 CO_2 量, $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$; C_S 表示土壤有机碳来源排放的 CO_2 量, $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$; δ_T 表示添加凋落物的土壤排放 CO_2 的 $\delta^{13}\text{C}$ 值; δ_L 表示凋落物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值; δ_S 表示未添加凋落物土壤自身释放 CO_2 的 $\delta^{13}\text{C}$ 值。

土壤激发效应及累积激发效应的计算如下:

$$\text{PE}_i = (\text{CO}_2 - C_L)_i - (\text{CO}_2 - C_S)_i \quad (4)$$

$$\text{PE}_T = \sum_{i=1}^n \text{PE}_i \quad (5)$$

式中, PE_i 表示第 i 次取样的土壤激发效应, $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$; $(\text{CO}_2 - C_L)_i$ 表示第 i 次取样时添加凋落物处理下来自 SOC 矿化的 CO_2 的排放, 而 $(\text{CO}_2 - C_S)_i$ 表示第 i 次取样时未添加凋落物处理下来自土壤的 CO_2 的排放。 PE_T 表示整个培养期间累积激发效应, $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。

1.5 土壤破坏性取样与测试分析

于培养第 8、28、70、125 和 180 天进行破坏性取样, 每次取样同步测定以下核心指标: 土壤微生物生物量碳 (MBC)、土壤微生物生物量氮 (MBN)、凋落物来源微生物生物量碳 (^{13}C -MBC)、土壤有效氮 (NO_3^- -N 和 NH_4^+ -N 之和) 含量, 以及土壤 β -葡萄糖苷酶、纤维素酶、 β -1, 4-N-乙酰基葡萄糖苷酶 (NAG)、酚氧化酶和过氧化物酶的活性以及土壤全碳含量和 $\delta^{13}\text{C}$ 值。土壤 MBC 和 MBN 的测定采用氯仿熏蒸法^[21]。熏蒸之后, 使用 $0.5 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 K_2SO_4 溶液进行浸提, 浸提液经振荡、过滤、离心后, 利用总有机碳分析仪 (Shimadzu TOC, Kyoto, 日本) 进行测定。MBC 和 MBN 的计算分别将熏蒸和未熏蒸浸提液中 C、N 的差值除以转换系数 0.45 和 0.54。土壤全碳和全氮 (TN) 含量、 ^{13}C -MBC 以及 $\delta^{13}\text{C}$ 通过元素分析仪 (Elementar Variocube, 德国) 与稳定同位素质谱仪 (Isoprime 100 Isotope Ratio Mass Spectrometer, 德国) 联用仪进行测定。土壤 NO_3^- -N 和 NH_4^+ -N 的含量则是先用 $2 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 KCl 溶液浸提, 再使用全自动间断化学分析仪 (SmartChem200, AMS, 意大利) 进行测定。土壤 β -葡萄糖苷酶、纤维素酶、 β -1, 4-N-乙酰基葡萄糖苷酶、酚氧化酶和过氧化物酶的活性, 采用双抗体夹心法测定^[22]。

1.6 数据统计分析

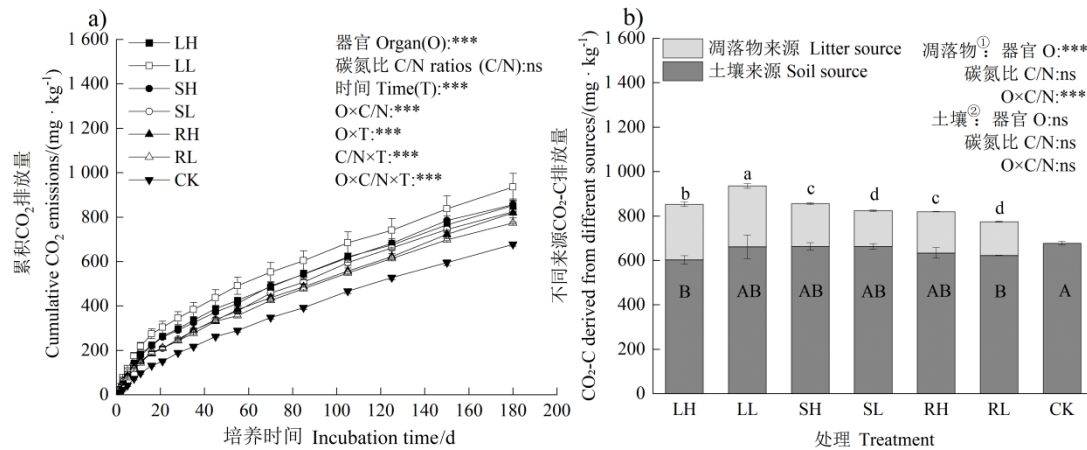
采用 SPSS 26.0 软件对数据进行统计分析。运用重复测量方差分析法分析凋落物器官、凋落物 C/N 比、采样时间及其交互作用对土壤总 CO_2 排放、凋落物与土壤来源 CO_2 排放、激发效应、凋落物矿化率、MBC、MBN、 ^{13}C -MBC、土壤有效氮和土壤酶活性的影响。采用皮尔逊 (Pearson) 相关分析检验激发速率与凋落物、土壤生化指标间的关联。通过线性回归和随机森林模型评估 5 个破坏性采样期内各指标对土壤激发效应影响的重要性变化。绘图使用 Origin pro 2024。

2 结果

2.1 不同碳氮比凋落物对土壤累积 CO_2 与不同来源 CO_2 排放的影响

由图 1a 可知, 闽楠叶、茎、根添加后土壤 CO_2 累积排放分别为 893.6、839.4 和 796.3 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, 较对照组分别提高 32.07%、24.05%、17.67%。不同 C/N 比对土壤 CO_2 累积排放无显著影响。

凋落物添加处理下仅有 LH 和 RL 处理的土壤来源的 CO_2 -C 排放量显著低于对照, 其余组间无显著差异。土壤来源的 CO_2 -C 排放量是凋落物来源的 2.40 倍~4.11 倍 (图 1b)。凋落物矿化率受器官的影响显著, 由大到小依次为: 叶 (34.10%)、茎 (23.42%)、根 (22.34%)。而 C/N 比对凋落物矿化的影响不显著。



注：不同大写字母表示土壤源 CO₂ 排放在不同处理下存在显著差异 ($P < 0.05$)，不同小写字母表示凋落物源 CO₂ 排放不同处理下存在显著差异 ($P < 0.05$)。数值为平均值±标准误， $n = 4$ 。LH：高 C/N 比叶；LL：低 C/N 比叶；SH：高 C/N 比茎；SL：低 C/N 比茎；RH：高 C/N 比根；RL：低 C/N 比根；CK：对照组。***、**和*分别表示因子对该指标在 $P < 0.001$ 、 $P < 0.01$ 和 $P < 0.05$ 条件下有显著影响；ns 表示因子对该指标的影响不显著，下同。Note: Different capital letters indicate soil-derived CO₂ emissions were significantly different under different treatments ($P < 0.05$). Different lowercase letters indicate litter-derived CO₂ emissions were significantly different under different treatments ($P < 0.05$). Values represent the means ± SE, $n = 4$. LH and LL represent high and low C/N ratio leaves; SH and SL represent high and low C/N ratio stems; RH and RL represent high and low C/N ratio roots; CK: control treatment. ***, ** and * represent the factor has significant effect on the index at $P < 0.001$, $P < 0.01$ and $P < 0.05$, respectively. ns represents no significant effect. The same below. ①Litter, ②Soil.

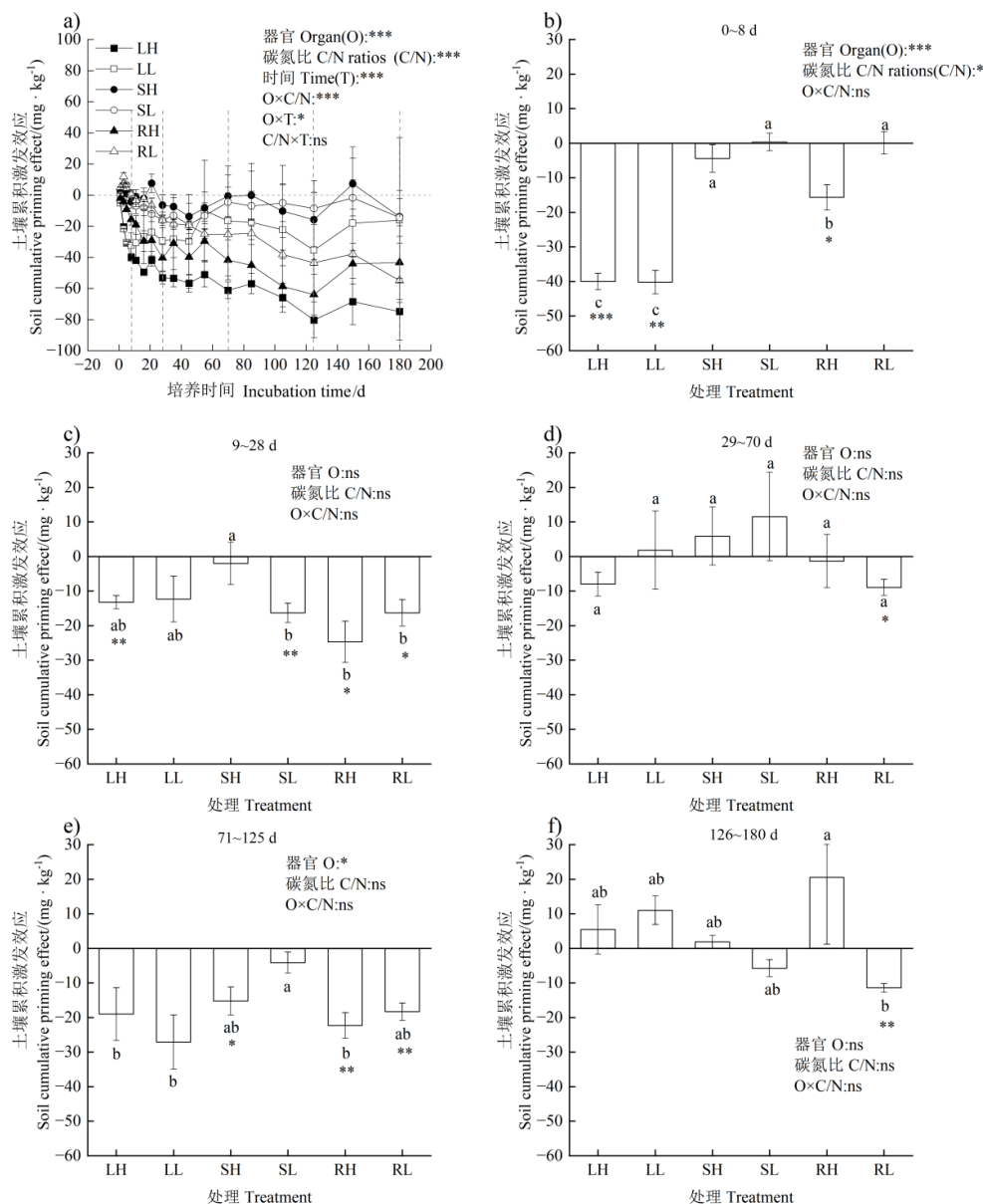
图 1 不同处理间土壤累积 CO₂ 排放动态 (a) 及土壤与凋落物来源 CO₂ 排放 (b)

Fig. 1 Dynamics of soil cumulative CO₂ emissions (a) and soil- and litter-derived CO₂ emissions (b) under different treatments

2.2 不同碳氮比凋落物对土壤激发效应的影响

培养期间，器官、C/N 比和时间对土壤累积激发效应动态变化均有极显著影响（图 2a）。各处理激发效应变化较为复杂：叶凋落物添加初期（前 28 d）诱导负激发效应，随后逐渐减弱；根凋落物添加在培养期内均表现为负激发效应；茎凋落物则在不同阶段呈现正负交替。就 180 d 的土壤累积激发效应而言，叶（LH 和 LL）和低 C/N 比根添加引起负激发效应，具体强度分别为 -74.87、-66.85、-54.92 mg·kg⁻¹，使 SOC 的矿化分别降低 11.09%、9.05%和 8.07%。茎凋落物处理由于正负效应相抵，对 SOC 的分解无显著影响。其余处理未表现出明显的激发效应。

虽然就整个培养期间而言，土壤累积激发动态变化比较复杂，但是结合土壤破坏性取样，可将其分为 0~8 d、9~28 d、29~70 d、71~125 d、126~180 d 的 5 个阶段进行分析，结果表明，不同阶段土壤累积激发效应受器官、C/N 比影响程度各异。早期（0~8 d）激发效应显著受凋落物 C/N 比影响，而后续阶段 C/N 比影响不显著（图 2b~图 2f）。且分阶段均以负激发效应为主。



注：

柱形图中*和**分别表示激发效应与 0 之间的差异在 $P < 0.05$ 和 $P < 0.01$ 水平上显著。柱形图上不同小写字母表示处理间存在显著差异 ($P < 0.05$)。下同。Note: * and ** on the columns represent that the differences between the priming effect and 0 were significant at $P < 0.05$ and $P < 0.01$, respectively. Different lowercase letters in the columns indicate that there are significant differences among the treatments at $P < 0.05$. The same below.

图 2 培养 180 d 土壤累积激发效应动态 (a) 以及不同采样时期的累积激发效应 (b~f)

Fig. 2 Dynamics of soil cumulative priming effect over 180 days of incubation (a), and the cumulative priming effect during different sampling periods (b-f)

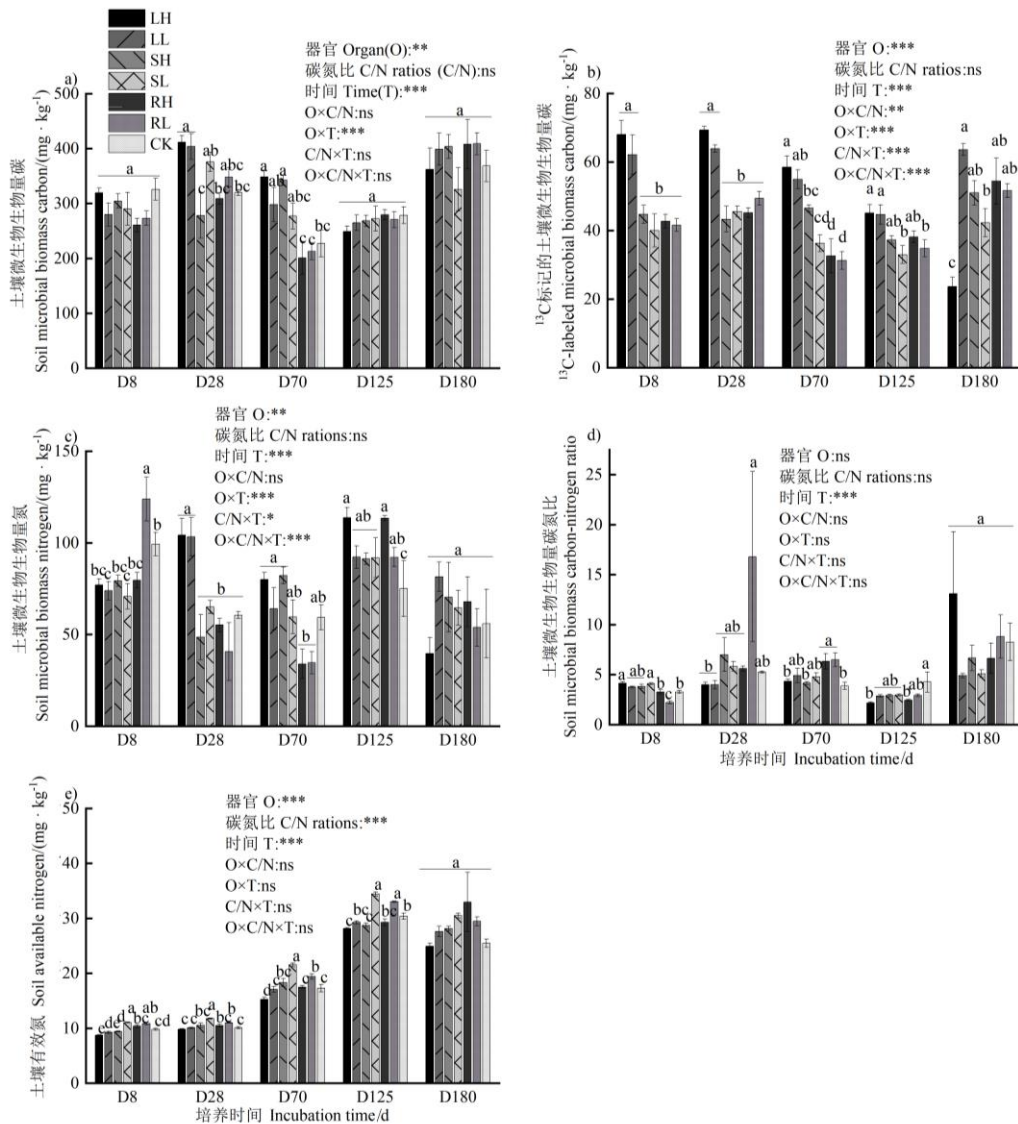
2.3 不同碳氮比凋落物对土壤微生物生物量和有效氮的影响

培养期间土壤 MBC 含量整体呈现先增后降再增的趋势 (图 3a)。且各器官间差异显著, 具体表现为: 叶 ($334.0 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) 高于茎 ($314.1 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) 和根 ($297.5 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)。土壤 ^{13}C -MBC 含量同样以叶最高: 叶 ($55.43 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) 高于根 ($42.24 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) 和茎 ($42.05 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)。C/N 比对土壤 MBC 与 ^{13}C -MBC 均无显著影响 (图 3b)。

土壤 MBN 含量整体呈先减后增再减的趋势 (图 3c), 器官间差异显著, 主要表现为叶 ($83.05 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) 高于茎 ($72.44 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) 和根 ($69.63 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)。且不受 C/N 比影响。

微生物碳氮比在各处理间整体无显著差异（图 3d）。

土壤有效氮含量整体呈上升的趋势（图 3e），受器官、C/N 比及时间影响显著。根（20.48 mg·kg⁻¹）与茎（20.47 mg·kg⁻¹）处理的有效氮含量高于叶（18.05 mg·kg⁻¹）处理，低 C/N 比下土壤有效氮含量显著高于高 C/N 比（180 d 除外）。



注：平均值±标准误， $n = 4$ 。柱形图中*和**分别表示激发效应与 0 之间的差异在 $P < 0.05$ 和 $P < 0.01$ 水平上显著。柱形图上不同小写字母表示处理间存在显著差异 ($P < 0.05$)。下同。Note: Mean $\pm$ SE, $n = 4$. * and ** on the columns represent that the differences between the priming effect and 0 were significant at $P < 0.05$ and $P < 0.01$, respectively. Different lowercase letters in the columns indicate that there are significant differences among the treatments at $P < 0.05$. The same below.

图 3 不同碳氮比凋落物对土壤微生物生物量和土壤有效氮的影响

Fig. 3 Effects of litter with different C/N ratios on soil microbial biomass and soil available nitrogen content

2.4 不同碳氮比凋落物对土壤酶活性的影响

在整个培养期内，土壤 β -葡萄糖苷酶活性整体呈小幅上升（图 4a），而土壤 β -1, 4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶（NAG 酶）和过氧化物酶活性保持相对稳定（图 4c 和图 4e）。三者均不受器官和 C/N 比影响。土壤纤维素酶和土壤酚氧化酶活性整体呈小幅增加趋势（图 4b 和图 4d），且均受器官、C/N 比和采样时间的影响，在不同器官间酚氧化酶活性表现为：根（3 810 $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ ）高于茎（3 700 $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ ），茎高于叶（3 550 $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ ），

纤维素酶活性间存在显著差异,依次为:根($84\ \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$)高于茎($83\ \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$)和叶($81\ \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$)。低 C/N 比条件下两种酶的活性均显著高于高 C/N 比。

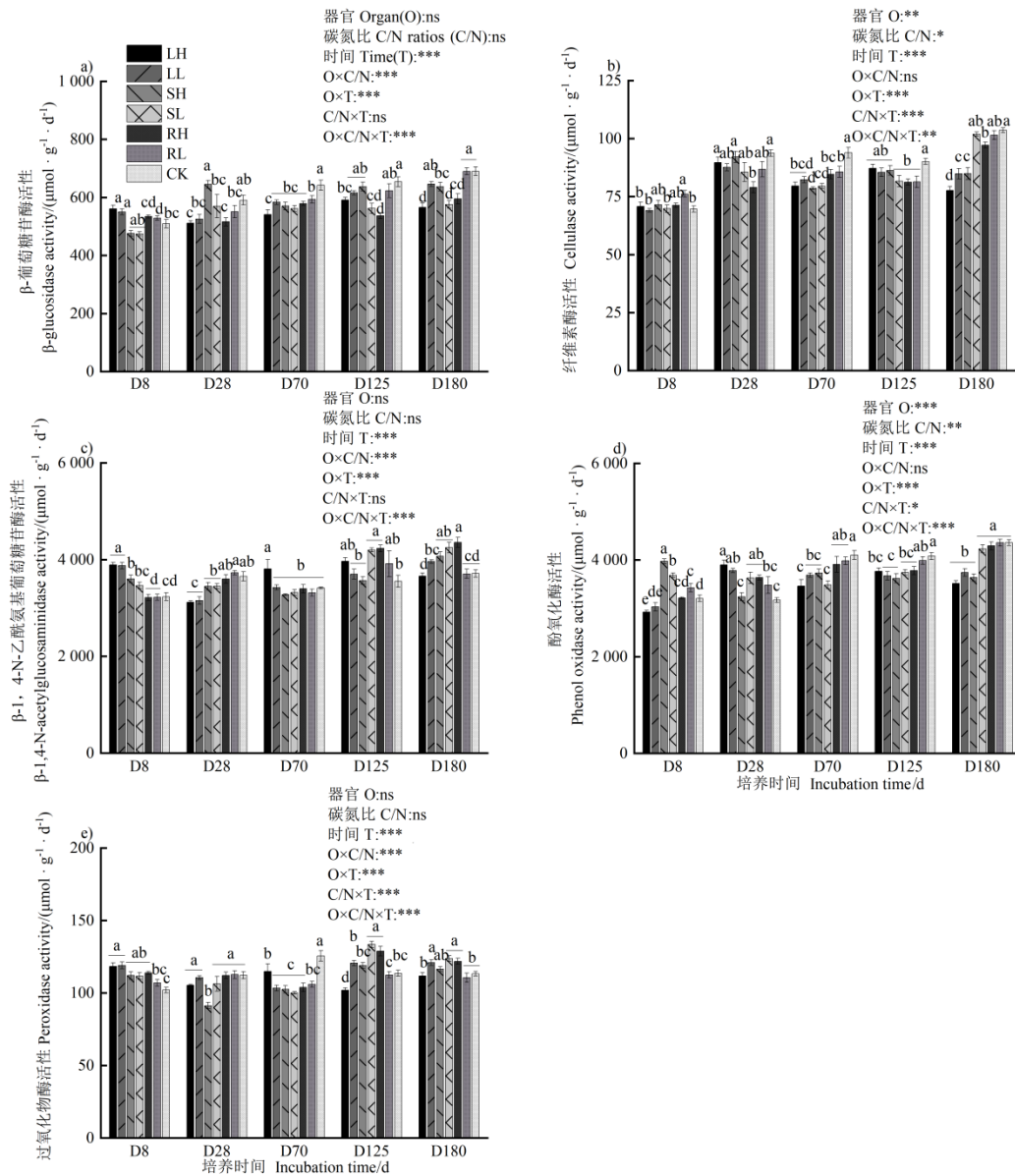
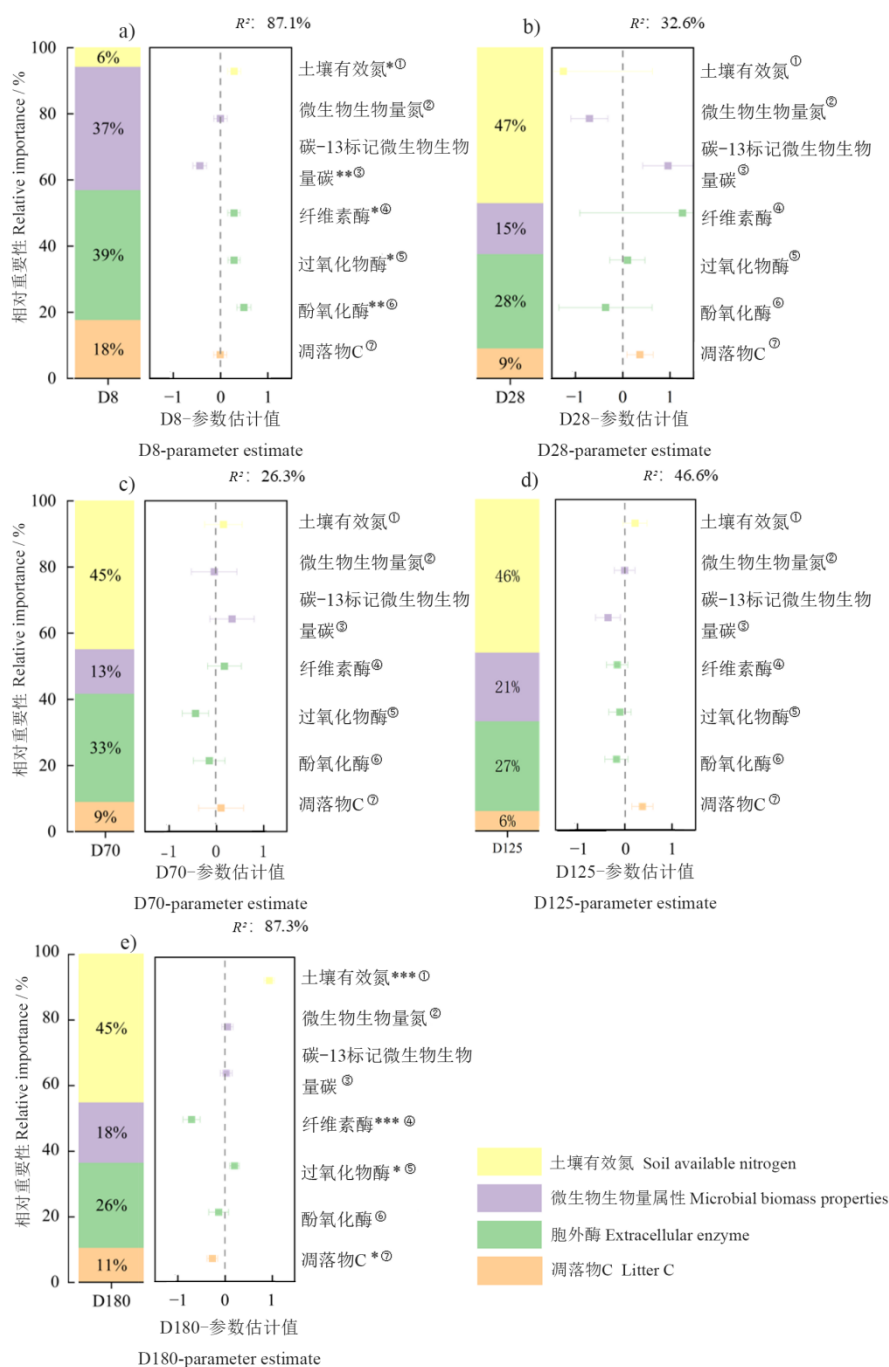


图 4 不同碳氮比凋落物对土壤胞外酶活性的影响

Fig. 4 Effects of litter with different C/N ratios on soil extracellular enzyme activity

2.5 不同碳氮比凋落物对土壤激发效应影响的作用机理

培养期间,凋落物性质、土壤微生物量、胞外酶活性及土壤有效氮共同解释不同培养阶段土壤激发效应变异的 26.3%~87.3% (图 5)。在培养早期 (D8), 微生物生物量与酶活性对激发效应起主要调控作用, $^{13}\text{C}\text{-MBC}$ 与激发效应呈负相关, 而纤维素酶、过氧化物酶及酚氧化酶与激发效应呈正相关。微生物生物量与酶活性共同解释培养初期 76% 的激发效应变异。随着培养进行, 微生物生物量与酶活性对土壤激发效应的影响逐渐减弱, 而土壤有效氮的影响逐渐增强, 其解释率由初期的 6% 升至中后期的 45%~47%。



注：森林图显示线性模型中解释变量的标准化回归系数±标准误。Note: The forest plot shows the standardized regression coefficients ± standard errors of the explanatory variables in the linear model. ①Soil available nitrogen;②Microbial biomass nitrogen;③¹³C-labeled microbial biomass carbon;④Cellulase;⑤Peroxidase;⑥Phenol oxidase;⑦Litter carbon.

图 5 凋落物化学组成、土壤微生物生物量、胞外酶活性和土壤有效氮对不同阶段土壤激发效应影响的相对重要性

Fig. 5 Relative importance of litter chemical properties, soil microbial biomass, extracellular enzyme activity and soil available nitrogen on soil priming effect at different stages

3 讨论

3.1 器官类型和碳氮比差异对土壤累积 CO₂ 排放与凋落物分解的影响

本研究发现, 闽楠叶、茎、根凋落物的输入均显著提高土壤累积 CO₂ 排放量, 其中叶凋落物对总 CO₂ 排放的促进作用显著强于茎和根 (图 1a)。该差异源于各器官化学组成的不同: 叶中易分解有机物含量高, 更易被微生物利用, 其 ¹³C-MBC 值也最高 (图 3b); 根则富含难分解结构性碳, 且木质素含量高而 N 含量低, 导致微生物分解受 N 限制, 速度较慢^[23]; 茎以难降解木质素为主, 微生物利用效率低^[24]。

凋落物质量是影响 SOC 分解的关键因素之一^[5]。但本研究中, 土壤累积 CO₂ 排放并未受到凋落物 C/N 比的显著影响 (图 1a), 与部分已有研究结果不同。例如, 有研究认为低 C/N 比的凋落物可提升微生物活性, 促进 CO₂ 排放^[25]。也有研究指出, 高 C/N 比条件下微生物对外源碳的利用效率下降, 导致更多碳通过呼吸释放^[26]。本研究未观察到 C/N 比的显著影响, 可能原因包括: 凋落物 C/N 比范围较窄 (14.82~31.43), 相较于其他研究的宽梯度 (16~147), 其作用易被掩盖; 此外, 在亚热带磷限制土壤中, 凋落物 C/P 比、N/P 比等化学属性的调控作用可能远超 C/N 比。尽管本研究未测定凋落物磷含量, 但已有研究强调 C/P 比、N/P 比和木质素/氮比对 CO₂ 排放的调控作用较 C/N 比更为显著^[27-28]。此外, 凋落物分解确实对激发效应产生影响, 二者呈显著负相关, 但该影响主要在分解初期 (0~8 d), 后续阶段则不显著 (图 2b)。

3.2 器官类型和碳氮比差异对土壤激发效应的影响及作用机理

本研究发现, 闽楠叶与根的添加会抑制 SOC 矿化, 诱导负激发效应 (图 2b~图 2f)。其中, 叶诱导的负激发效应强度随时间减弱, 而根的负激发效应在中后期与叶相当; 茎的激发效应在培养期间正负波动, 最终对原有 SOC 分解无明显影响。叶凋落物因富含易分解碳, 初期显著提高微生物活性和对底物的利用 (¹³C-MBC 较高, 图 3b), 但其较高 C/N 比导致微生物氮固持, 降低土壤有效氮 (图 3e), 从而抑制微生物活性和 SOC 分解, 形成较强的负激发。随培养进行, 微生物通过分泌 NAG 酶来缓解 N 限制, 负激发效应逐渐减弱。根凋落物的碳可利用性较低 (分解速率与 ¹³C-MBC 较低, 图 3b), 使微生物主要受碳限制, 活性降低, 因此持续表现出负激发。茎凋落物的 C/N 比高于叶, 前期 (9~28 d) 同样引起氮限制和负激发; 培养中后期 (29~70 d) 土壤有效氮增加 (图 3e), 微生物活性 (如, 酚氧化酶) 增强, 部分阶段出现正激发效应, 最终累积效应不显著。总体而言, 凋落物不同器官可诱导差异化激发效应。在森林生态系统中根和茎凋落物输入量占比显著 (根 48%、茎 11%)^[29], 其影响不可忽视。

凋落物 C/N 比对激发效应的影响具有明显的时间依赖性, 主要集中在培养初期 (0~8 d), 随后影响逐渐减弱 (图 2b~图 2f)。初期高 C/N 比引起的负激发效应强于低 C/N 比 (图 2b), 与前人研究^[10]一致。这主要是因为初期易分解碳的输入促进了 R 策略微生物的快速繁殖与 CO₂ 释放 (图 1a), 导致 C 源快速消耗。R 策略者对 N 需求较高, 而高 C/N 比凋落物加剧了 C、N 失衡, 使土壤有效氮含量骤降, 抑制微生物活性 (如酚氧化酶和纤维素酶活性, 图 4b~图 4d) 及其对原有 SOC 的分解。此外, 培养初期土壤有效氮含量、酚氧化酶和纤维素酶活性均与激发效应呈正相关关系 (图 5), 高 C/N 比处理下这些指标的降低伴随着负激发效应增强, 而低 C/N 比处理下这些指标较高, 故负激发效应较弱。随着培养进行, 易分解碳消耗, 碳源转为难分解类型, K 策略者相对丰度提升。由于 K 策略者对氮需求较低且能利用难分解碳, 土壤有效氮含量逐步回升 (图 3e), 碳氮失衡缓解, 凋落物 C/N 比的调控作用随之减弱^[30]。至培养中后期 (8~180 d) 不同 C/N 比处理间的土壤微生物生物量碳及碳代谢相关酶活性无显著差异 (图 3), 故 C/N 比对激发效应不再产生

显著影响。

本研究表明,凋落物 C/N 比对土壤激发效应的影响主要集中在分解的前期 (0~8 d)。这可能是部分研究未发现凋落物 C/N 比对土壤激发效应有显著影响的原因之一^[31-32]:多数实验的培养周期较长,在分析时又常将整个培养期内的累积激发与 C/N 比关联,而未分阶段分析其动态变化,从而可能掩盖其在特定阶段的作用。此外,也有研究指出,凋落物的其他化学性质(如,酸不溶组分、木质素、单宁、木质素/氮比,以及 K、Ca、Mg 等矿质养分含量)也在调控土壤激发效应中发挥重要作用^[11, 33]。然而,目前仍少有研究分阶段探究凋落物化学组成的影响。因此,在凋落物分解的不同阶段,究竟哪些化学组分主导了土壤激发效应的调控,仍需进一步深入研究。

4 结 论

闽楠高、低 C/N 比叶和低 C/N 比根输入分别使 SOC 的矿化降低 11.09%、9.05%和 8.07%。凋落物叶添加引起的负激发效应随着培养时间的推移而逐渐减弱,根添加在培养期均保持显著负激发,茎的效应则正负波动,累积影响不显著。不同凋落物诱导负激发效应的机制存在差异:凋落叶主要通过降低土壤有效氮、抑制微生物活性来减少 SOC 分解,且效应强于根系;低 C/N 比根则因木质素含量高,可利用性低,使微生物受碳限制,从而抑制 SOC 分解。凋落物 C/N 比的影响主要集中在分解初期,高 C/N 比凋落物诱发的负激发效应更强。这是由于高 C/N 比凋落物输入显著降低土壤有效氮,加剧微生物氮限制,从而更强地抑制其活性与 SOC 的分解。综上,凋落物器官类型和 C/N 比均影响土壤激发效应,且 C/N 比的作用随分解阶段而变化。

参考文献 (References)

- [1] Fu H R, Chen H, Ma Z B, et al. Fungal Necromass carbon dominates global soil organic carbon storage [J]. *Global Change Biology*, 2025, 31(8): e70413.
- [2] Huang X Y, Li Y W, Yu S Q, et al. Nitrogen deposition mitigates long-term phosphorus input-induced stimulative effects on soil respiration in a tropical forest [J]. *Geoderma*, 2025, 453: 117142.
- [3] Averill C, Hawkes C V. Ectomycorrhizal fungi slow soil carbon cycling[J]. *Ecology Letters*, 2016, 19(8): 937-947.
- [4] Guenet B, Neill C, Bardoux G, et al. Is there a linear relationship between priming effect intensity and the amount of organic matter input?[J]. *Applied Soil Ecology*, 2010, 46(3): 436-442.
- [5] Kuzyakov Y. Review: Factors affecting rhizosphere priming effects[J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2002, 165(4): 382-396.
- [6] Li Y F, Wang Z J, Shi W L, et al. Litter quality modifies soil organic carbon mineralization in an ecological restoration area[J]. *Land Degradation & Development*, 2023, 34(6): 1806-1819.
- [7] Wang X H, Li S, Zhu B, et al. Long-term nitrogen deposition inhibits soil priming effects by enhancing phosphorus limitation in a subtropical forest[J]. *Global Change Biology*, 2023, 29(14): 4081-4093.
- [8] Cai P X, Wang H X, Zhao Z H, et al. Effects of straw addition on soil priming effects under different tillage and straw return modes [J]. *Plants*, 2024, 13(22): 3188.
- [9] Sauvadet M, Lashermes G, Alavoine G, et al. High carbon use efficiency and low priming effect promote soil C stabilization under reduced tillage[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2018, 123: 64-73.
- [10] Zhang Q F, Cheng L, Feng J G, et al. Nitrogen addition stimulates priming effect in a subtropical forest soil[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2021, 160: 108339.
- [11] Chao L, Liu Y Y, Freschet G T, et al. Litter carbon and nutrient chemistry control the magnitude of soil priming effect[J]. *Functional Ecology*, 2019, 33 (5): 876-888.

- [12] 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.
- [13] Ågren G I, Hyvönen R, Berglund S L, et al. Estimating the critical N: C from litter decomposition data and its relation to soil organic matter stoichiometry[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2013, 67: 312-318.
- [14] Shahbaz M, Kumar A, Kuzyakov Y, et al. Interactive priming effect of labile carbon and crop residues on SOM depends on residue decomposition stage: Three-source partitioning to evaluate mechanisms[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2018, 126: 179-190.
- [15] Fanin N, Alavoine G, Bertrand I. Temporal dynamics of litter quality, soil properties and microbial strategies as main drivers of the priming effect[J]. *Geoderma*, 2020, 377: 114576.
- [16] Yuan H Z, He Z, Zhang L P, et al. In situ simultaneous measuring method for the determination of key processes of soil organic carbon cycling: Soil microbial respiration using laser spectrometry[J]. *Analytical Science Advances*, 2024, 5(1/2): 2300054.
- [17] Kuzyakov Y, Bol R. Sources and mechanisms of priming effect induced in two grassland soils amended with slurry and sugar[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2006, 38(4): 747-758.
- [18] Zheng J X, Yang Z J, Ling H, et al. Litterfall production and its monthly dynamics of *Phoebe bournei* plantation[J]. *Journal of Fujian Normal University (Natural Science Edition)*, 2011, 27(1): 88-92.[郑金兴, 杨智杰, 凌华, 等. 楠木人工林凋落物的产量与月动态[J]. *福建师范大学学报(自然科学版)*, 2011, 27(1): 88-92.]
- [19] Gan Z Y. Effects of C:N stoichiometry of plant litter on soil carbon balance[D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2023.[甘子莹. 植物凋落物碳氮化学计量比对土壤碳平衡的影响[D]. 福州: 福建农林大学, 2023.]
- [20] Gan Z Y, Wang H, Ding C, et al. Effects of dissolved organic matter derived from different plant and tissues in a subtropical forest on soil priming effect and the underlying mechanisms[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2022, 46(7): 797-810.[甘子莹, 王浩, 丁驰, 等. 亚热带森林不同植物及器官来源的可溶性有机质输入对土壤激发效应的影响及其作用机理[J]. *植物生态学报*, 2022, 46(7): 797-810.]
- [21] Ankit D, Prakash D, Sheoran S, et al. Different cropping systems impact soil health by improving soil biological activities and total organic carbon content[J]. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 2024, 70(1): 1-24.
- [22] Song Y Y, Mei W K, Li M T, et al. Soil water content and RubisCO activity control the carbon storage in soil under different land uses in Sanjiang Plain, China[J]. *Catena*, 2024, 243: 108211.
- [23] Bonanomi G, Idbella M, Zotti M, et al. Decomposition and temperature sensitivity of fine root and leaf litter of 43 Mediterranean species[J]. *Plant and Soil*, 2021, 464(1/2): 453-465.
- [24] Nazar M, Tian J P, Wang X, et al. Biological delignification and anaerobic fermentation of wheat straw: A promising approach for sustainable utilization of crop straw bioresources[J]. *Industrial Crops and Products*, 2025, 227: 120839.
- [25] Li T, Miao S J, Yu J, et al. The influence of litter C/N ratios on soil organic carbon mineralization[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2024, 33(11): 1686-1695.[李天, 苗淑杰, 余洁, 等. 凋落物 C/N 对土壤有机碳矿化的影响[J]. *生态环境学报*, 2024, 33(11): 1686-1695.]
- [26] Wang Y, Tu H, Zheng J, et al. The response of forest C: N:P stoichiometry to nitrogen deposition and underlying mechanisms: A review [J]. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2025, 25(4): 10192-10206.
- [27] Lin D M, Dou P P, Yang G R, et al. Home-field advantage of litter decomposition differs between leaves and fine roots[J]. *New Phytologist*, 2020, 227(4): 995-1000.
- [28] Liu X, Tou C Y, Zhou J J, et al. Plant litter decomposition is regulated by its phosphorus content in the short term and soil enzymes in the long term[J]. *Geoderma*, 2025, 457: 117283.
- [29] Delory B M, Callaway R M, Semchenko M. A trait-based framework linking the soil metabolome to plant-soil feedbacks [J]. *New Phytologist*, 2024, 241(5): 1910-1921.
- [30] Qin Z K, Nie Y X, Ming A G, et al. Tree species mixing promotes surface soil organic carbon accumulation in mid-age and stability in old-growth forests [J]. *Plant and Soil*, 2025, 512 (1/2): 711-730.

- [31] Qin J J, Chen N, Scriber II K E, et al. Carbon emissions and priming effects derived from crop residues and their responses to nitrogen inputs[J]. *Global Change Biology*, 2024, 30(1): e17115.
- [32] Sun Z L, Liu S G, Zhang T A, et al. Priming of soil organic carbon decomposition induced by exogenous organic carbon input: A meta-analysis[J]. *Plant and Soil*, 2019, 443(1/2): 463-471.
- [33] Qiu Q Y, Wang H, Zhang Q F, et al. Negative priming effect from tree leaf and root residues with contrasting chemical composition[J]. *Geoderma*, 2022, 427: 116118.

（责任编辑：陈荣府）