

DOI: 10.11766/trxb202101130025

梅孔灿, 陈岳民, 范跃新, 周嘉聪, 张秋芳, 程蕾, 曾泉鑫, 徐建国, 元晓春, 崔琚琰, 刘苑苑. 凋落叶和磷添加对马尾松林土壤碳激发效应的影响[J]. 土壤学报, 2022, 59(4): 1089–1099.

MEI Kongcan, CHEN Yuemin, FAN Yuexin, ZHOU Jiacong, ZHANG Qiufang, CHENG Lei, ZENG Quanzin, XU Jianguo, YUAN Xiaochun, CUI Juyan, LIU Yuanyuan. Effects of Litters and Phosphorus Addition on Soil Carbon Priming Effect in *Pinus massoniana* Forest [J]. Acta Pedologica Sinica, 2022, 59(4): 1089–1099.

凋落叶和磷添加对马尾松林土壤碳激发效应的影响*

梅孔灿^{1, 2}, 陈岳民^{1, 2}, 范跃新^{1, 2†}, 周嘉聪^{1, 2}, 张秋芳^{1, 2, 3}, 程蕾^{1, 2},
曾泉鑫^{1, 2}, 徐建国⁴, 元晓春^{1, 2}, 崔琚琰^{1, 2}, 刘苑苑^{1, 2}

(1. 福建师范大学地理科学学院, 福州 350007; 2. 湿润亚热带山地生态国家重点实验室培育基地, 福州 350007; 3. 北京大学生态研究中心, 北京大学城市与环境学院, 北京大学地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871; 4. 福建戴云山国家级自然保护区管理局, 福建泉州 362500)

摘要: 探究土壤有机碳 (SOC) 矿化的激发效应 (Priming effect, PE) 对了解森林土壤碳吸存具有重要意义。凋落叶输入是调节激发效应的重要因素, 其对激发效应的影响可能受到关键养分 (如磷) 的制约。在亚热带低磷土壤中, 凋落叶和磷添加如何影响森林土壤碳矿化和激发效应目前仍不清楚。以马尾松林土壤为研究对象, 探究三种凋落叶 (马尾松 (*Pinus massoniana*)、火力楠 (*Michelia macclurei*) 和枫香 (*Liquidambar formosana*)) 和磷 (KH_2PO_4) 添加对土壤激发效应, 土壤养分及微生物特性的影响。结果表明, 三种凋落叶添加均显著增加了 SOC 矿化, 产生了正激发效应, 且马尾松凋落叶诱导的激发效应强度最大, 火力楠凋落叶次之, 枫香凋落叶诱导的激发效应强度最弱。此外, 凋落叶添加整体降低了土壤无机氮 (铵态氮和硝态氮, IN) 的含量, 却增加了微生物生物量氮 (MBN) 和微生物生物量磷 (MBP) 的含量, 提高了 β -葡萄糖苷酶 (β -glucosidase, βG) 和酸性磷酸酶 (Acid phosphatase, ACP) 的活性。单独添加磷显著增加了 SOC 矿化, 且提高了土壤有效磷 (AP)、可溶性有机碳 (DOC) 和微生物生物量碳 (MBC)、MBN 和 MBP 的含量。而与单独添加凋落叶相比, 火力楠和枫香凋落叶与磷共同添加显著降低了土壤激发效应的强度和 ACP 的活性。回归分析结果表明, 累积激发效应与 AP、MBN 和 MBP 含量呈显著负相关, 与 ACP 活性呈显著正相关。综上, 凋落叶添加刺激了微生物生长, 产生了正激发效应, 且激发强度与凋落叶质量有关; 而磷添加可能会降低低质量凋落叶产生的土壤激发效应。

关键词: 激发效应; 土壤有机碳矿化; 凋落叶和磷添加; 土壤酶活性; 马尾松

中图分类号: S714.5 文献标志码: A

Effects of Litters and Phosphorus Addition on Soil Carbon Priming Effect in *Pinus massoniana* Forest

MEI Kongcan^{1, 2}, CHEN Yuemin^{1, 2}, FAN Yuexin^{1, 2†}, ZHOU Jiacong^{1, 2}, ZHANG Qiufang^{1, 2, 3}, CHENG Lei^{1, 2},

* 国家自然科学基金项目 (31670620, 41977090) 和福建省自然科学基金项目 (2019J01676) 资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (Nos. 31670620, 41977090) and the Natural Science Foundation of Fujian Province (No. 2019J01676)

† 通讯作者 Corresponding author, E-mail: yxfan@fjnu.edu.cn

作者简介: 梅孔灿 (1992—), 男, 河南信阳人, 硕士研究生, 主要从事森林土壤碳氮循环研究。E-mail: 1307526567@qq.com

收稿日期: 2021-01-11; 收到修改稿日期: 2021-05-07; 网络首发日期 (www.cnki.net): 2021-08-26

ZENG Quanxin^{1,2}, XU Jianguo⁴, YUAN Xiaochun^{1,2}, CUI Juyan^{1,2}, LIU Yuanyuan^{1,2}

(1. School of Geographical Science, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China; 2. Cultivation Base of State Key Laboratory of Humid Subtropical Mountain Ecology, Fuzhou 350007, China; 3. Institute of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871, China; 4. Daiyun Mountain National Nature Reserve Administration Bureau, Quanzhou, Fujian 362500, China)

Abstract: 【Objective】 Priming effect (PE) plays a critical role in the storage and turnover of soil organic carbon (SOC) in forest ecosystems. The intensity and direction of the priming effect, induced by litters, usually depend on the availability of limited nutrient (e.g., phosphorus, P), especially in subtropical highly weathered forest soils. However, how P and litters addition affect the soil priming effect in this region is not clear. This study aimed to investigate the effects of litter and phosphorus addition on SOC mineralization and priming effects in subtropical low-phosphorus soils and to provide a theoretical basis for the study of the carbon cycle in forest ecosystems in this region. 【Method】 Three kinds of ¹³C-labeled litters (*Pinus massoniana*, *Michelia macclurei* and *Liquidambar formosana*) and P (KH₂PO₄) were added to *P. massoniana* forest soil. The incubation of treated and control soils was conducted for 35 days in the laboratory. The physical and chemical properties, microbial properties and priming effect of the soils were determined after incubation. 【Result】 The results showed that the addition of the three kinds of litters significantly increased the soil native SOC mineralization, and produced a positive priming effect. The intensity of priming effect performance for *P. massoniana* > *M. macclurei* > *L. formosana*. In addition, litters addition decreased the content of soil inorganic nitrogen (nitrate and ammonium nitrogen, IN), but increased microbial biomass nitrogen (MBN), microbial biomass phosphorus (MBP), and β-glucosidase (βG) and acid phosphatase (ACP) activities. P addition alone significantly enhanced SOC mineralization, and the available phosphorus (AP), dissolved organic carbon (DOC), microbial biomass carbon (MBC), MBN, and MBP were also increased. Compared with the addition of litters alone treatment, the *M. macclurei* and *L. formosana* litters combined with P addition significantly reduced the priming effect and ACP activity. Linear regression analysis revealed that the cumulative priming effect was correlated negatively with soil AP, MBN and MBP content, whereas it was positively correlated with ACP activities. 【Conclusion】 The addition of litters stimulated microbial growth and as such promoted SOC mineralization and produced a positive priming effect. Also, the intensity of priming was mainly related to the quality of litters. Although P addition alone increased SOC mineralization, the influence of P added with litters on soil priming effect was dependent on the litter types; with low-quality litter having a lower soil priming effect.

Key words: Priming effect; Soil organic carbon mineralization; Litters and phosphorus addition; Soil enzyme activities; *Pinus massoniana*

土壤有机碳 (SOC) 矿化是陆地生态系统土壤碳排放的主要途径^[1]。在全球尺度上, SOC 矿化产生的 CO₂ 是人类活动碳排放量的 6 倍至 10 倍^[2], 土壤碳库的微小变化都可能显著改变大气 CO₂ 浓度, 进而影响全球气候变化^[3]。因此, 了解 SOC 矿化对探究陆地生态系统土壤碳的储存及周转具有重要意义。

研究表明, 凋落物输入会促进或抑制原有 SOC 矿化, 产生正或负激发效应 (Priming effect, PE)^[4]。且未来全球变化 (如气候变暖、CO₂ 增多) 可能会促进植物生长, 增加凋落叶归还量^[5]。凋落叶输入量的增加给土壤微生物生长提供了更多的碳源和能

量^[6], 改变微生物活性和功能, 从而影响激发效应的强度和方向^[7]。除数量外, 凋落物质量 (如 C/N 等) 亦会影响激发效应。通常高质量的凋落叶 (C/N 低) 更容易被土壤微生物利用^[8], 添加高质量凋落叶可能加快原有 SOC 矿化, 产生正激发效应^[9]。但也有研究表明, 供应低质量的凋落物 (C/N 高) 会使微生物矿化更多的土壤有机质 (SOM) 以满足对氮的需求, 产生正激发效应^[10]。因此, 凋落叶输入对土壤激发效应的影响及其机制有待进一步探索。

“计量比分解”原理和“微生物氮矿化”理论常被用作解释外源物质输入后改变 SOC 矿化和土壤激发效应的理论依据。其中, “计量比分解”强调土

壤微生物为保持养分计量比平衡,从而增加 SOM 矿化来获取限制性养分^[11];"微生物氮矿化"理论则认为微生物为了获取氮养分而增加对 SOM 的矿化^[12]。两者虽有差异,但均强调了限制性养分在调节土壤有机质分解过程中具有关键作用。在湿润亚热带地区,土壤风化严重且铁、铝氧化物含量高,导致土壤磷有效性较低,使得磷成为该区域内植被和土壤微生物生长的限制性养分^[13],因此,土壤磷有效性的变化可能会影响亚热带森林 SOC 的矿化过程。如部分研究发现,低磷土壤添加磷会促进^[14]、抑制^[15]或未显著改变^[16]SOC 矿化速率。此外,在温带森林^[17]和草原^[18]的研究表明,磷有效性会影响土壤碳矿化对外源碳添加的响应程度和模式。以上结果表明磷可能是影响 SOC 矿化和激发效应的关键因子,但目前仍不清楚在亚热带低磷土壤中,凋落叶和磷共同添加如何影响 SOC 矿化过程。

马尾松 (*Pinus massoniana*) 是一种重要的速生用材树种和造林先锋树种,广泛分布于我国热带亚热带 15 个省区^[19],种植面积约为 800 万 hm^2 ,占我国森林总面积的 3.6%^[20],在森林生态系统中占有重要地位。本课题组前期调查研究发现,马尾松、火力楠 (*Michelia macclurei*) 和枫香 (*Liquidambar formosana*) 凋落叶质量差异较大。因此,本研究以马尾松林下土壤为对象,通过室内培养试验,并结合碳同位素示踪技术,探究 ^{13}C 富集的不同质量凋落叶 (马尾松、火力楠和枫香) 和磷添加对亚热带低磷土壤碳矿化和激发效应的影响,以期为该区域森林生态系统碳循环研究提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

2018 年 6 月,选择大小相近的马尾松、火力楠和枫香幼苗进行盆栽种植,待生长稳定后,对三种树苗进行 ^{13}C 脉冲标记。选择天气晴好的上午,将盆栽转移至玻璃房中,同时使稀 HCl 和 ^{13}C 富集的 NaHCO_3 (99%) 在玻璃瓶中反应并通过管道将产生的 CO_2 泵入密封的玻璃房中。玻璃房中装有 2 个电风扇进行吹风,使气体混合均匀,每次标记持续时间约 3 h,标记流程如图 1 所示。每隔 15 d 左右标记一次,持续半年。标记完成后,收集新鲜叶片,进行杀青、烘干和研磨后,测定叶片全碳 (TC)、全氮 (TN)、全磷 (TP) 含量和碳同位素 ($\delta^{13}\text{C}$) 值 (测定方法见 1.3)。供试叶片性质如表 1 所示。

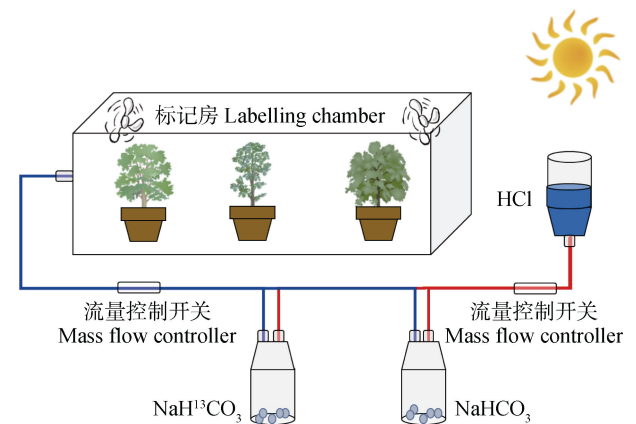


图 1 三种植物 ^{13}C 脉冲标记流程示意图

Fig. 1 Schematic diagram of ^{13}C pulse labeling process for three plants

表 1 供试凋落叶的基本性质

Table 1 Basic properties of the litters used in the experiment

凋落叶种类 Litter species	全碳 Total carbon / ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)	全氮 Total nitrogen / ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)	碳氮比 C/N	全磷 Total phosphorus / ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)	碳磷比 C/P	$\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$
马尾松 <i>P. massoniana</i>	458.4±9.8ab	12.07±0.41a	37.98±0.53c	2.03±0.00a	225.6±5.2c	332.3±4.3a
火力楠 <i>M. macclurei</i>	475.2±1.9a	10.38±0.25b	45.81±1.23b	0.96±0.02c	496.6±13.5a	281.7±24.1b
枫香 <i>L. formosana</i>	454.9±1.1b	9.44±0.14c	48.17±0.78a	1.41±0.01b	323.4±2.4b	339.2±13.1a
<i>P</i>	0.011	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.009

注:表中数值表示平均值±标准差。同列不同字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$)。下同。Note: The values in the table represent mean ± standard deviation. Different letters in the same column indicate significant difference at 0.05 level among treatments. The same below.

2019年6月于福建省泉州市戴云山自然保护区(25°38'—25°43' N, 118°05'—118°20' E)采集马尾松林表层土壤,该地区属中亚热带海洋季风气候,年平均气温17℃,年降水量为1700~2000 mm^[21],其地带性土壤以花岗岩发育的红壤为主。将采集的土壤带回实验室处理,剔除碎石及可见动植物残体,过2 mm筛后混匀,一部分风干、研磨,测定土壤理化性质,一部分4℃保存用于培养试验。供试土壤有机碳(SOC)80.04 g·kg⁻¹,全氮(TN)5.23 g·kg⁻¹,碳氮比15.30,全磷(TP)0.46 g·kg⁻¹,土壤pH 3.71,可溶性有机碳(DOC)398.8 mg·kg⁻¹,可溶性有机氮(DON)21.18 mg·kg⁻¹,铵态氮66.17 mg·kg⁻¹,硝态氮7.97 mg·kg⁻¹,有效磷(AP)4.95 mg·kg⁻¹。

1.2 实验设计

采用双因素实验设计,分别添加磷(KH₂PO₄)和不同植物(马尾松、火力楠、枫香)凋落叶。共设8个处理,包括对照(CK)、单独添加磷处理(P)、添加马尾松凋落叶处理(PM)、马尾松凋落叶和磷共同添加处理(PM+P)、添加火力楠凋落叶处理(MM)、火力楠凋落叶和磷共同添加处理(MM+P)、添加枫香凋落叶处理(LF)、枫香凋落叶和磷共同添加处理(LF+P),每个处理6个重复(3个重复用于测定土壤SOC矿化,3个重复用于测定其他土壤及微生物指标)。具体方法是取干重为100 g的过筛鲜土放入500 mL培养瓶中,于25℃的培养箱中进行15 d预培养使土壤内部环境趋于稳定。依据田间管理方式以P 30 mg·kg⁻¹干土的量添加KH₂PO₄^[22]。按照SOC的2%的比例进行凋落叶源碳的添加(即C 20 mg·g⁻¹ SOC),以刺激微生物活性^[23]。培养过程中将含水率调节至田间饱和持水量的60%,并且每隔3 d对土壤水分进行校正。在培养第0、1、2、4、6、9、14、22、28和35天抽取气体测定土壤CO₂排放和CO₂-C的δ¹³C等值计算原有SOC矿化和土壤激发效应,并且在培养35 d后进行破坏性取样,测定土壤化学性质、微生物生物量、酶活性等指标。

1.3 测定方法

植物叶片指标测定:用植物碳氮元素分析仪(Vario EL III,德国)测定叶片TC、TN含量;叶片¹³C同位素用稳定同位素质谱仪测定(MAT253;Finnigan MAT, Bremen,德国),碳同位素(δ¹³C)以千分比(‰)表示;植物样品经H₂SO₄-HClO₄消

解后,通过连续流动分析仪(Skalar san++,荷兰)测定TP含量。

土壤基本化学性质的测定:SOC和TN用土壤碳氮元素分析仪(Elementar Vario MAX,德国)测定。土壤TP经H₂SO₄-HClO₄消解后,通过连续流动分析仪(Skalar san++,荷兰)测定。土壤pH用pH计(STARTER 300,美国)测定。土壤DOC以土:水=1:4用去离子水浸提,震荡离心后,经0.45 μm滤膜抽滤,通过总有机碳分析仪(TOC-VCPH/CPN,日本)测定。土壤NH₄⁺-N和NO₃⁻-N以2 mol·L⁻¹的KCl浸提^[24],土壤AP以0.5 mol·L⁻¹ NaHCO₃提取^[25],用连续流动分析仪(Skalar san++,荷兰)测定。土壤无机氮(IN)为NH₄⁺-N和NO₃⁻-N之和。

土壤微生物生物量测定:微生物生物量碳(MBC)、微生物生物量氮(MBN)和微生物生物量磷(MBP)采用氯仿熏蒸法浸提^[26-27],通过总有机碳分析仪(TOC-VCPH/CPN,日本)和连续流动分析仪(Skalar san++,荷兰)测定。

土壤酶活性的测定:参照Saiya-Cork等^[28]的方法测定了β-葡萄糖苷酶(β-glucosidase, βG)和酸性磷酸酶(Acid phosphatase, ACP)两种水解酶活性。具体方法如下:取1 g新鲜土壤,加入125 mL的醋酸盐缓冲液(50 mmol·L⁻¹, pH=5),用磁力搅拌器搅拌5 min使其均质化,待溶液澄清后用移液器取200 μL移于96孔微孔板。用伞形酮(MUB)作为标示底物测定水解酶活性。微平板置于黑暗环境下经过20℃恒温培养后,用多功能酶标仪(SpectraMax M5, Molecular Devices,美国)在365 nm激发波长测定水解酶的荧光度。

土壤碳矿化和激发效应的测定及计算:每次采集气体时间均为上午9~11时,采集气体前通风0.5 h,用鼓风装置使培养瓶内气体与外界空气充分交换,随后抽取气体测定CO₂背景值,并于密封2 h后再抽取气体测定CO₂浓度,以培养2 h内CO₂浓度差值计算CO₂排放速率。使用气相色谱仪(GC-2014,日本)测定CO₂浓度。

土壤CO₂排放速率及累积CO₂排放量参考Lang等^[29]和Chao等^[9]的方法,其中CO₂-C排放速率R计算如下:

$$R = \frac{\Delta C}{\Delta t} \times \frac{273.15 \times M \times V}{(273.15 + t) \times 22.4 \times W}$$

式中, R 为碳矿化速率 ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$); $\frac{\Delta C}{\Delta t}$ 为单位时间内 CO_2 浓度的变化 ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$); V 为培养瓶体积 (L); M 为 C 相对原子质量 ($12\text{g}\cdot\text{mol}^{-1}$); 22.4 (L) 为 273.15K 下气体分子体积; W 为干土重; t 为培养温度 (25°C)。

累积 CO_2 -C 排放量 T 计算如下:

$$T = \sum \frac{R_i + R_{i+1}}{2} \times (t_{i+1} - t_i) \times 24$$

式中, T 为 CO_2 累积排放量 ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ 干土), R_i 和 R_{i+1} 为第 i 天和第 $i+1$ 天 CO_2 通量; $t_{i+1}-t_i$ 为第 i 天到第 $(i+1)$ 天之间的间隔时间 (d)。

用稳定同位素质谱仪 (MAT253; Finnigan MAT, Bremen, Germany) 测定 CO_2 -C 的同位素组成 ($\delta^{13}\text{C}$), 以区分 CO_2 -C 的不同来源 (土壤源碳和凋落叶源碳)。参考 Keith 等^[30]的方法, 两种碳源对 CO_2 -C 贡献的计算公式如下:

$$C_l = C_t \times (\delta_l - \delta_s) / (\delta_l - \delta_s)$$

$$C_s = C_t - C_l$$

式中, C_l 为凋落叶源 CO_2 排放; C_s 为原有 SOC 源 CO_2 排放; C_t 为土壤总 CO_2 排放; δ_l 为添加凋落叶或凋落叶和磷共同添加处理土壤 CO_2 -C 的 $\delta^{13}\text{C}$ 值; δ_s 为对照土壤 CO_2 -C 的 $\delta^{13}\text{C}$ 值; δ_l 为凋落叶的 $\delta^{13}\text{C}$ 值。

以凋落叶添加处理和凋落叶与磷共同添加处理中原有 SOC 源 CO_2 排放与对照土壤中的 SOC 矿化的 CO_2 排放之差计算激发效应 (PE)^[4]:

$$\text{PE} = C_s - C_{ct}$$

式中, C_{ct} 表示对照土壤的 SOC 源 CO_2 排放。

1.4 数据处理

使用单因素方差分析 (one-way ANOVA) 和双因素方差分析 (two-way ANOVA) 探究碳底物 (无凋落叶添加、马尾松凋落叶、火力楠凋落叶和枫香凋落叶添加) 和磷 (有无磷添加), 以及二者交互作用对土壤累积激发效应、DOC、IN、AP、微生物生物量和酶活性的影响。采用线性回归分析检验土壤

累积激发效应与土壤氮磷有效性、MBN、MBP 和两种酶活性的关系。 $P \leq 0.05$ 被认为差异显著。必要时对数据进行对数转换, 以改善正态分布, 减少异方差。所有统计分析均在 SPSS 22.0 软件中进行。使用 Origin 10.0 软件绘图。

2 结果

2.1 凋落叶和磷添加对土壤化学性质的影响

培养结束后, 凋落叶和磷单独添加或共同添加对 SOC、TN 和 pH 均无显著影响 (表 2)。无论是否添加凋落叶, 添加磷整体上提高了土壤 TP 的含量 ($P=0.004$), 且凋落叶和磷添加对 TP 的交互作用显著 ($P=0.043$)。与 CK 相比, 凋落叶添加整体上提高了土壤 DOC 含量 ($P=0.030$, 表 2), 但与单独添加火力楠和枫香凋落叶相比, 凋落叶与磷共同添加后土壤 DOC 含量显著降低 (凋落叶和磷的交互作用显著, $P<0.001$)。与 CK 相比, 凋落叶单独添加及凋落叶和磷共同添加均显著降低了土壤 IN 含量 ($P<0.001$), 且与单独添加凋落叶相比, 凋落叶和磷共同添加使土壤 IN 含量显著降低 (凋落叶和磷的交互作用显著, $P=0.011$)。单独添加磷、凋落叶和磷共同添加处理的 AP 含量均显著高于 CK ($P<0.001$)。

2.2 凋落叶和磷添加对土壤 CO_2 排放及激发效应的影响

培养初期, 与 CK 相比, 三种凋落叶添加后土壤 CO_2 排放速率均大幅度提升, 随后逐渐降低 (图 2)。培养初期, 磷添加也提高了土壤碳矿化速率, 并且在第 4 天达到最大值, 随后逐渐减弱并与 CK 趋于一致 (图 2)。与 CK 相比, 凋落叶和磷单独添加或共同添加均显著提高了土壤累积 CO_2 排放 (图 3a)。不同凋落叶添加处理的 SOC 矿化与累积 CO_2 排放量变化一致, 均为 $\text{PM} > \text{MM} > \text{LF}$ 。凋落叶源 CO_2 排放表现为 MM 显著高于 PM 和 LF (图 3a)。磷添加显著降低了火力楠和枫香凋落叶诱导的土壤 SOC 矿化, 但对三种凋落叶源 CO_2 排放均无显著影响 (图 3a)。

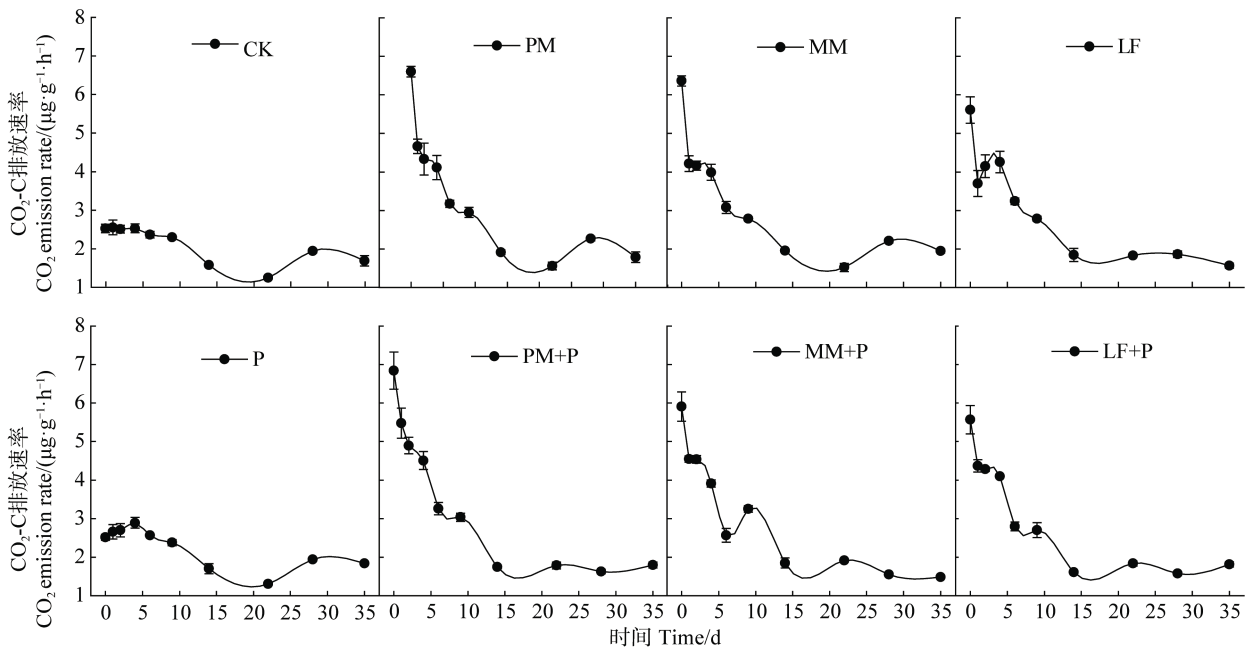
三种凋落叶添加均产生了强烈的正激发效应, 且激发效应强度因凋落物类型而异 ($P<0.001$), 表现为 PM 显著高于 MM 和 LF (图 3b)。磷添加未显著影响 PM 凋落叶添加产生的激发效应, 但显著降低了 MM 和 LF 添加产生的激发效应 ($P<0.01$, 图 3b)。

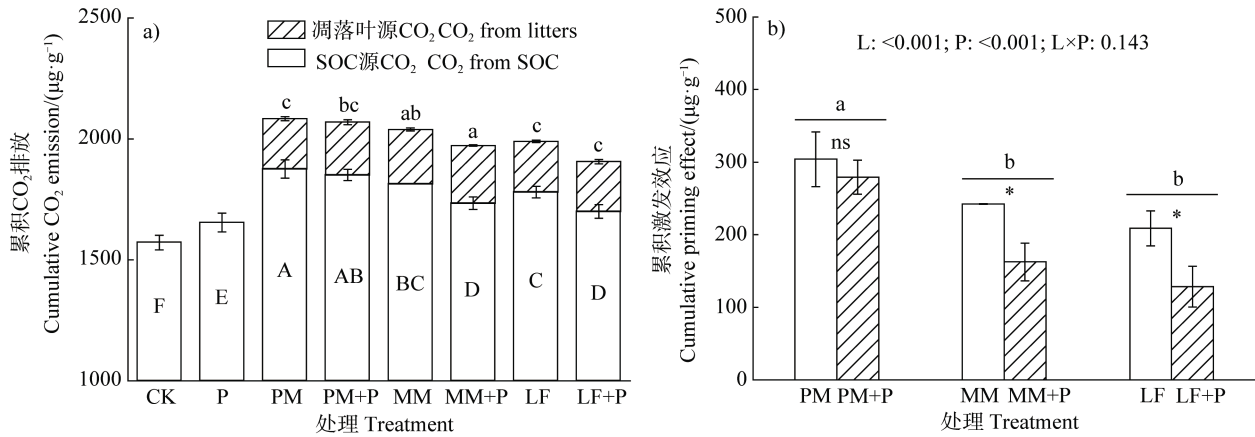
表 2 凋落叶和磷添加对土壤化学性质的影响

Table 2 Effects of litters and P addition on soil chemical properties

处理 Treatment	土壤有机碳 SOC /(g·kg ⁻¹)	全氮 TN /(g·kg ⁻¹)	全磷 TP /(g·kg ⁻¹)	可溶性有机碳 DOC /(mg·kg ⁻¹)	无机氮 IN /(mg·kg ⁻¹)	有效磷 AP /(mg·kg ⁻¹)	酸碱度 pH
CK	72.10±0.93	5.10±0.09	0.41±0.02c	238.1±6.2bc	163.0±0.9a	3.00±0.20a	3.66±0.01
PM	73.64±1.84	4.98±0.13	0.43±0.01bc	230.1±26.2c	142.3±0.8d	2.80±0.20a	3.66±0.01
MM	70.91±1.37	5.07±0.09	0.42±0.00bc	313.3±28.1a	149.8±2.3b	3.13±0.76a	3.68±0.01
LF	70.48±2.96	4.91±0.10	0.42±0.03bc	279.2±19.8ab	143.7±0.5cd	2.87±0.12a	3.66±0.00
P	72.97±1.68	5.01±0.10	0.46±0.02a	311.2±48.6a	163.6±1.6a	5.87±0.83b	3.66±0.01
PM+P	72.11±2.77	5.01±0.17	0.42±0.01bc	241.5±14.6bc	140.5±1.0de	6.47±0.76b	3.73±0.13
MM+P	71.71±3.27	5.14±0.16	0.44±0.01ab	242.7±7.5bc	145.8±1.9c	6.53±1.33b	3.67±0.00
LF+P	70.71±3.45	5.05±0.14	0.44±0.01ab	233.8±11.9c	138.1±1.8e	6.13±0.50b	3.67±0.01
P 值							
L	0.367	0.294	0.756	0.030	<0.001	0.771	0.539
P	0.925	0.512	0.004	0.437	<0.001	<0.001	0.392
L×P	0.816	0.492	0.043	<0.001	0.011	0.799	0.447

注: CK, 对照; PM, 马尾松凋落叶添加; MM, 火力楠凋落叶添加; LF, 枫香凋落叶添加; P, 磷添加; PM+P, 马尾松凋落叶和磷共同添加; MM+P, 火力楠凋落叶和磷共同添加; LF+P, 枫香凋落叶和磷共同添加。L, P 和 L×P 分别表示双因素分析中凋落叶添加、磷添加以及凋落叶和磷共同添加的主效应。下同。Note: CK, control; PM, *P. massoniana* litters addition; MM, *M. macclurei* litters addition; LF, *L. formosana* litters addition; P, P addition; PM+P, *P. massoniana* litters added together with P; MM+P, *M. macclurei* litters added together with P; LF+P, *L. formosana* litters added together with P. L, P and L×P respectively represent the main effects of litters addition, P addition and litters and P addition in the two-factor analysis. SOC, soil organic carbon; DOC, dissolved organic carbon; IN, inorganic nitrogen; AP, available phosphorus. The same below.

图 2 凋落叶和磷添加对土壤 CO₂ 排放速率的影响Fig. 2 Effects of litters and P addition on soil CO₂ emission rate



注：图 3a 中不同大写字母表示不同处理间 SOC 源 CO_2 排放差异显著 ($P < 0.05$)，不同小写字母表示不同凋落叶源 CO_2 排放差异显著 ($P < 0.05$)。图 3b 中 L, P 和 L×P 分别表示双因素分析中凋落叶添加，磷添加以及凋落叶和磷共同添加的主效应；不同小写字母表示不同凋落叶处理间差异显著 ($P < 0.05$)；* 和 ** 分别表示相同凋落叶底物情况下加磷与不加磷间差异显著 ($P < 0.05$) 和极显著 ($P < 0.01$)，ns 则表示差异不显著 ($P > 0.05$)。下同。Note: In fig. 3a, different capital letters indicate significant differences ($P < 0.05$) in CO_2 emissions from SOC sources among different treatments, and different lowercase letters indicate significant differences ($P < 0.05$) in CO_2 emissions from different litters sources. In fig. 3b, L, P and L×P represent the main effects of litters addition, P addition, and interaction between litters and P addition, respectively; different lowercase letters indicate significant differences ($P < 0.05$) in different litters treatments; * and ** respectively indicate significant ($P < 0.05$) and extremely significant ($P < 0.01$) differences between the addition of P and non-addition of P under the same litters substrate, “ns” indicate no significant differences ($P > 0.05$). The same below.

图 3 凋落叶和磷添加对土壤累积 CO_2 排放和激发效应的影响

Fig. 3 Effects of litters and P addition on soil cumulative CO_2 emission and priming effect

2.3 凋落叶和磷添加对土壤微生物生物量碳、氮和磷的影响

与 CK 相比，单独添加马尾松和火力楠凋落叶后 MBC 含量显著提高了 15.4% 和 12.5%，单独添加磷处理的 MBC 含量显著提高了 10.8% (表 3)。此外，与单独添加马尾松凋落叶相比，马尾松凋落叶与磷共同添加降低了 MBC 含量 (凋落叶和磷的交互作用显著, $P = 0.011$, 表 3)。培养结束后，与 CK 相比，凋落叶和磷添加均显著提高了 MBN 和 MBP 含量 ($P < 0.001$)，且火力楠凋落叶与磷共同添加后，MBN 含量要显著高于单独添加火力楠凋落叶和磷处理 (凋落叶和磷的交互作用显著, $P = 0.015$, 表 3)。

2.4 凋落叶和磷添加对土壤酶活性的影响

与 CK 相比，添加凋落叶整体上提高了 βG 和 ACP 活性，而单独添加磷对 βG 和 ACP 活性均没有显著影响 (图 4)。此外，与单独添加凋落叶相比，火力楠和枫香凋落叶与磷共同添加均显著降低了 ACP 的活性 (图 4b)。

2.5 土壤累积激发效应与土壤养分有效性及土壤酶活性的关系

线性回归分析结果表明 (图 5)，激发效应和土

壤 AP、MBN、MBP 含量均呈显著负相关，而与土壤 IN 含量无明显的相关关系。累积激发效应与土壤 ACP 活性呈显著正相关，而与 βG 活性的相关性不显著。

3 讨论

3.1 土壤激发效应与凋落叶输入和磷添加的关系

本研究中，三种凋落叶添加均显著提高了土壤 SOC 矿化 (图 3a)，产生了正激发效应 (图 3b)，与森林、农田土壤的大部分研究结果保持一致^[11, 31]。这可能是因为凋落叶输入带来的新鲜碳源刺激了微生物生长，微生物为满足自身生长需要，增加胞外酶的分泌以获取更多养分，从而促进 SOC 矿化，产生正激发效应。三种凋落叶累积激发效应表现为 $\text{PM} > \text{MM} > \text{LF}$ (图 3)，与所添加凋落叶的碳氮比 ($\text{PM} < \text{MM} < \text{LF}$, 表 1) 相对应，表明高质量凋落叶 (低 C/N) 添加可能导致更高的激发效应。Fanin 等^[32]的研究也表明高质量凋落叶添加会产生更强的激发效应，说明凋落物质量是影响土壤激发效应强度的关键因素之一。

已有研究发现, 在磷限制的生态系统中添加磷会影响土壤碳循环过程^[33]。本研究中磷添加促进了土壤碳矿化速率(图 2)和累积 CO₂ 排放量(图 3a), 这表明土壤微生物呼吸可能受磷的限制。Fang 等^[15]的研究表明磷添加改变了土壤微生物群落结构, 降低了碳循环酶活性, 抑制了碳矿化。

本研究磷添加并未降低土壤酶活性(图 4), 因此与 Fang 等的研究结果不同。此外, 磷添加未显著改变马尾松凋落叶诱导的激发效应, 但显著降低了火力楠和枫香凋落叶诱导的激发效应, 这表明磷添加可能会减少火力楠和枫香凋落叶输入导致的土壤碳损失。

表 3 凋落叶和磷添加对土壤微生物生物量碳、氮和磷的影响

Table 3 Effects of litters and P addition on soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus

处理 Treatment	微生物生物量碳	微生物生物量氮	微生物生物量磷
	MBC /(mg·kg ⁻¹)	MBN /(mg·kg ⁻¹)	MBP /(mg·kg ⁻¹)
CK	1 197±39c	111.0±16.8d	38.09±0.76d
PM	1 415±76a	167.4±9.3bc	42.95±0.92cd
MM	1 367±27ab	151.2±10.5c	47.31±0.536bc
LF	1 282±83bc	185.8±14.3ab	52.85±2.41b
P	1 341±76ab	152.3±10.0c	51.86±5.04b
PM+P	1 267±48bc	164.1±5.7c	51.73±1.50b
MM+P	1 292±23abc	187.2±6.9ab	49.11±2.47bc
LF+P	1 350±132ab	197.2±15.8a	62.87±6.78a
P 值			
L	0.355	<0.001	<0.001
P	0.926	<0.001	<0.001
L×P	0.011	0.015	0.089

Note: MBC, Microbial biomass carbon; MBN, Microbial biomass nitrogen; MBP, Microbial biomass phosphorus. The same below.

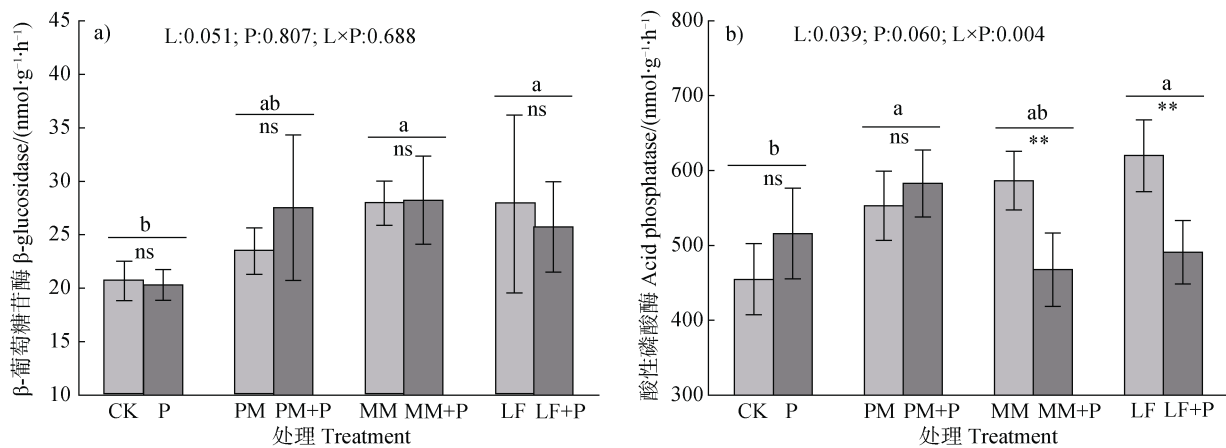
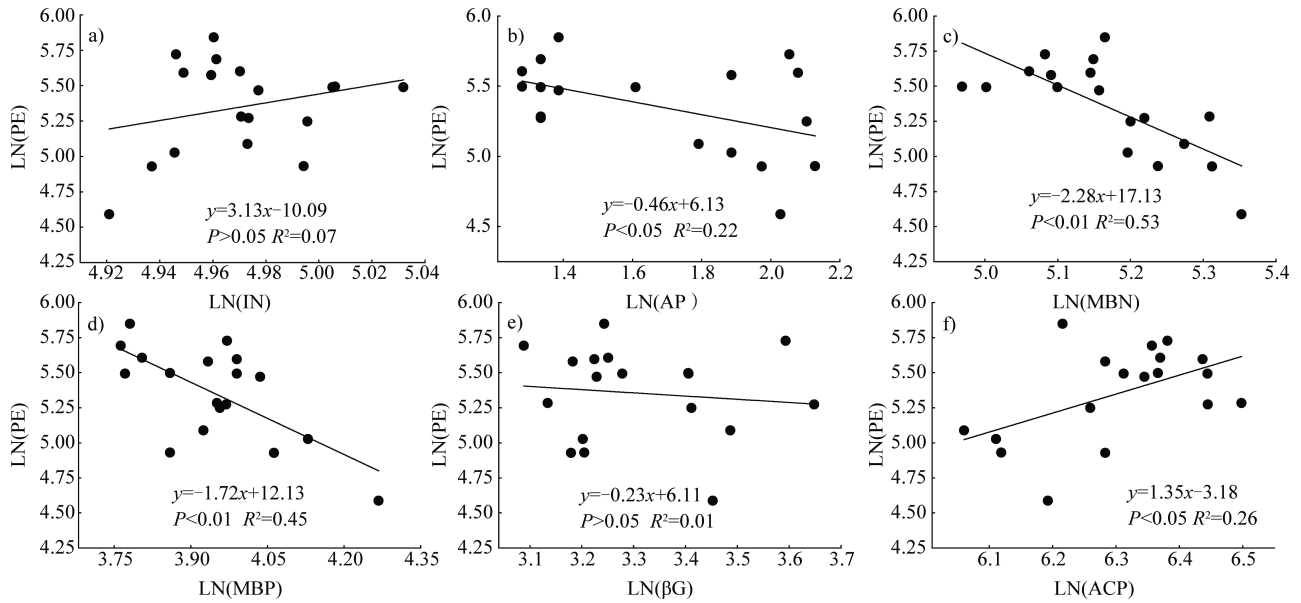


图 4 凋落叶和磷添加对土壤酶活性的影响

Fig. 4 Effects of litters and P addition on soil enzymes activities



注：PE，激发效应； β G， β -葡萄糖苷酶；ACP，酸性磷酸酶。Note: PE, priming effect; β G, β -glucosidase; ACP, Acid phosphatase.

图 5 土壤累积激发效应与土壤养分有效性及酶活性的关系（对原始数据进行自然对数转换）

Fig. 5 Relationships between soil cumulative priming effect and soil nutrient availability and enzymatic activities (The natural logarithmic transformation was performed on the original data)

3.2 凋落叶和磷添加影响 SOC 矿化和激发效应的机制

凋落叶输入导致的正激发效应可能与微生物的计量比分解有关。添加凋落叶后，土壤 MBC 含量增加（表 3），碳水解酶- β G 活性增强（图 4a），进而促进有机碳分解来获取生长所需的关键养分。同时，凋落叶添加后土壤 MBN 和 MBP 含量增加（表 3），表明微生物增加了氮和磷养分的吸收和同化，进一步说明凋落叶诱导的正激发效应可能与计量比分解有关。由于亚热带森林土壤具有独特的氮保持机制，处于相对氮饱和状态，而土壤磷成为限制性养分，因此微生物为分泌更多的磷酸酶（图 4b）来获取更多的磷，这也可能会影响土壤碳的分解，即“磷挖掘”理论^[34]。此外，不同凋落叶添加处理间激发效应强度的差异可能和凋落叶的质量（凋落叶碳氮比和碳磷比等）有关^[35]。添加高质量的外源碳更有利于微生物的生长^[36]，因此，与添加火力楠和枫香凋落叶相比，添加质量相对较高的马尾松凋落叶产生了更高的激发效应。

磷添加降低了火力楠和枫香凋落叶输入诱导的激发效应，而未改变马尾松凋落叶诱导的激发效应的强度（图 3b），这可能是凋落叶质量和磷有效性共同驱动的结果。通常认为在磷限制的土壤中添加

凋落叶，可能会进一步加剧磷限制^[17]，促使微生物分泌胞外酶，增加有机质矿化来获取养分；而磷添加会缓解微生物磷限制，减轻微生物因获取磷而产生的土壤有机质矿化。事实上，土壤磷有效性对土壤碳矿化的影响还可能与添加凋落叶的性质有关，因为凋落叶输入土壤后，不仅提高了土壤碳含量，同时也提高了氮、磷等养分含量。本研究中马尾松凋落叶 TP 含量显著高于火力楠和枫香凋落叶（表 1），微生物通过分解马尾松凋落叶可以获得更多的磷，降低了以磷挖掘为目的的有机质矿化，因此磷添加未显著改变马尾松凋落叶诱导的激发效应强度。此外，与单独添加凋落叶相比，马尾松凋落叶和磷共同添加未显著改变 ACP 活性，而火力楠、枫香凋落叶和磷共同添加导致 ACP 活性降低（图 4b），表明磷添加缓解了火力楠和枫香凋落叶输入后土壤微生物的磷限制。线性回归分析也表明土壤激发效应与 AP 和 MBP 含量呈显著负相关关系，而与 ACP 活性呈显著正相关关系（图 5），进一步说明凋落叶和磷添加诱导的激发效应可能与微生物对磷的需求和磷挖掘过程有关。

综上所述，凋落叶输入刺激了微生物的生长，微生物为满足养分计量平衡矿化有机质，促进有机质分解，产生正激发效应；而磷添加通过减轻微生物

物的磷挖掘作用,削弱凋落叶输入诱导的正激发效应的强度。研究结果为凋落叶和磷添加如何影响亚热带森林土壤碳激发效应提供了可能的解释,但特定微生物群落对土壤碳激发效应的贡献还需要进一步探究。

4 结 论

三种凋落叶添加均提高了 SOC 矿化速率与土壤累积碳矿化量,产生了正激发效应,且激发效应的强度与凋落叶质量有关,表现为 PM>MM>LF。磷添加促进了 SOC 的矿化,但降低了火力楠和枫香凋落叶诱导的激发效应的强度。未来气候变化条件下,凋落叶输入增多可能会导致土壤碳损失增加,而磷添加可能在短期内降低低质量凋落叶(如火力楠和枫香凋落叶)输入诱导的激发效应与碳损失,说明磷有效性是亚热带低磷森林土壤碳矿化的重要影响因素之一,区域碳循环预测模型应考虑磷的贡献。

致 谢 感谢福建师范大学地理科学学院李蕾和雷国良老师在同位素测定工作中给予的帮助。

参考文献 (References)

- [1] Zhao X X, Li Y L, Xie Z M, et al. Effects of nitrogen deposition and plant litter alteration on soil respiration in a semiarid grassland[J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 740: 139634.
- [2] Friedlingstein P, Jones M W, O'Sullivan M, et al. Global carbon budget 2019[J]. *Earth System Science Data*, 2019, 11 (4): 1783—1838.
- [3] Bond-Lamberty B, Thomson A. Temperature-associated increases in the global soil respiration record[J]. *Nature*, 2010, 464 (7288): 579—582.
- [4] 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.
- [5] Pegoraro E, Mauritz M, Bracho R, et al. Glucose addition increases the magnitude and decreases the age of soil respired carbon in a long-term permafrost incubation study[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2019, 129: 201—211.
- [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] Wang Q K, Tian P, Sun Z L, et al. Research on soil organic matter in forest ecosystems: Status and challenge[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2020, 39(11): 3829—3843. [王清奎, 田鹏, 孙兆林, 等. 森林土壤有机质研究的现状与挑战[J]. *生态学杂志*, 2020, 39(11): 3829—3843.]
- [8] Zhang B B, Wan X H, Yang J Q, et al. Effects of litters different in quality on soil microbial community structure in *Cunninghamia lanceolata* plantation[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2021, 58 (4): 1040—1049. [张冰冰, 万晓华, 杨军钱, 等. 不同凋落物质量对杉木人工林土壤微生物群落结构的影响[J]. *土壤学报*, 2021, 58 (4): 1040—1049.]
- [9] 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.
- [10] Lyu M K, Xie J S, Vadeboncoeur M A, et al. Simulated leaf litter addition causes opposite priming effects on natural forest and plantation soils[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2018, 54 (8): 925—934.
- [11] Fang Y Y, Nazaries L, Singh B K, et al. Microbial mechanisms of carbon priming effects revealed during the interaction of crop residue and nutrient inputs in contrasting soils[J]. *Global Change Biology*, 2018, 24 (7): 2775—2790.
- [12] Chen R R, Senbayram M, Blagodatsky S, et al. Soil C and N availability determine the priming effect: Microbial N mining and stoichiometric decomposition theories[J]. *Global Change Biology*, 2014, 20 (7): 2356—2367.
- [13] Zeng Q X, Zhang Q F, Lin K M, et al. Enzyme stoichiometry evidence revealed that five years nitrogen addition exacerbated the carbon and phosphorus limitation of soil microorganisms in a *Phyllostachys pubescens* forest[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, 32 (2): 521—528. [曾泉鑫, 张秋芳, 林开森, 等. 酶化学计量揭示 5 年氮添加加剧毛竹林土壤微生物碳磷限制[J]. *应用生态学报*, 2021, 32 (2): 521—528.]
- [14] Liu H M, Zhou G Y, Bai S H, et al. Differential response of soil respiration to nitrogen and phosphorus addition in a highly phosphorus-limited subtropical forest, China[J]. *Forest Ecology and Management*, 2019, 448: 499—508.
- [15] Fang X M, Zhang X L, Chen F S, et al. Phosphorus addition alters the response of soil organic carbon decomposition to nitrogen deposition in a subtropical forest[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2019, 133: 119—128.
- [16] Nie E Q, Zhang X Y, Zheng G D, et al. Effects of nitrogen and phosphorus additions on soil organic carbon and nitrogen mineralization and hydrolase kinetics in Chinese fir plantations[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38 (2): 615—623. [聂二旗, 张心昱, 郑国砥, 等. 氮磷添加对杉木林土壤碳氮矿化速率及酶动力学特征的

- 影响[J]. 生态学报, 2018, 38 (2): 615—623.]
- [17] Fisk M, Santangelo S, Minick K. Carbon mineralization is promoted by phosphorus and reduced by nitrogen addition in the organic horizon of northern hardwood forests[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2015, 81: 212—218.
- [18] Mehnaz K R, Corneo P E, Keitel C, et al. Carbon and phosphorus addition effects on microbial carbon use efficiency, soil organic matter priming, gross nitrogen mineralization and nitrous oxide emission from soil[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2019, 134: 175—186.
- [19] Liu S Z, Yin H F, Shen Y, et al. Effects of thinning intensity on species composition and diversity of undergrowth vegetation community in *Pinus massoniana* plantation at initial stage of thinning[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, 31 (9): 2866—2874. [刘思泽, 尹海锋, 沈逸, 等. 间伐强度对马尾松人工林间伐初期林下植被群落物种组成和多样性的影响[J]. 应用生态学报, 2020, 31 (9): 2866—2874.]
- [20] National Forestry and Grassland Administration. China Forest Resources Report (2014—2018) [M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2019. [国家林业和草原局. 中国森林资源报告—2014—2018[M]. 北京: 中国林业出版社, 2019.]
- [21] Song X Z, Chen X F, Zhou G M, et al. Observed high and persistent carbon uptake by Moso bamboo forests and its response to environmental drivers[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2017, 247: 467—475.
- [22] Zhu Z K, Ge T D, Luo Y, et al. Microbial stoichiometric flexibility regulates rice straw mineralization and its priming effect in paddy soil[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2018, 121: 67—76.
- [23] Qiao N, Wang J, Xu X L, et al. Priming alters soil carbon dynamics during forest succession[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2019, 55 (4): 339—350.
- [24] Carter M R. *Soil Sampling and Methods of Analysis*[M]. Florida: The Chemical Rubber Company Press, 1993.
- [25] Bao S D. *Soil and agricultural chemistry analysis*[M]. 3rd ed. Beijing: China Agriculture Press, 2000. [鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.]
- [26] Vance E D, Brookes P C, Jenkinson D S. An extraction method for measuring soil microbial biomass C[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 1987, 19 (6): 703—707.
- [27] Brookes P C, Powlson D S, Jenkinson D S. Measurement of microbial biomass phosphorus in soil[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 1982, 14 (4): 319—329.
- [28] Saiya-Cork K R, Sinsabaugh R L, Zak D R. The effects of long term nitrogen deposition on extracellular enzyme activity in an *Acer saccharum* forest soil[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2002, 34 (9): 1309—1315.
- [29] Lang M, Cai Z C, Chang S X. Effects of land use type and incubation temperature on greenhouse gas emissions from Chinese and Canadian soils[J]. *Journal of Soils and Sediments*, 2011, 11 (1): 15—24.
- [30] Keith A, Singh B, Singh B P. Interactive priming of biochar and labile organic matter mineralization in a smectite-rich soil[J]. *Environmental Science & Technology*, 2011, 45 (22): 9611—9618.
- [31] Lu X R, Yin Y, Feng J X, et al. Effects of Chinese fir litter and its biochar addition on mineralization of native soil organic carbon[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2020, 57 (4): 943—953. [卢晓蓉, 尹艳, 冯竞仙, 等. 杉木凋落物及其生物质炭对土壤原有有机碳矿化的影响[J]. 土壤学报, 2020, 57 (4): 943—953.]
- [32] 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.
- [33] Wang D D, Zhu Z K, Shahbaz M, et al. Split N and P addition decreases straw mineralization and the priming effect of a paddy soil: A 100-day incubation experiment[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2019, 55 (7): 701—712.
- [34] Nottingham A T, Hicks L C, Cahuana A J Q, et al. Nutrient limitations to bacterial and fungal growth during cellulose decomposition in tropical forest soils[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2018, 54 (2): 219—228.
- [35] Zhang Y J, Gan Z T, Li R J, et al. Litter production rates and soil moisture influences interannual variability in litter respiration in the semi-arid Loess Plateau, China[J]. *Journal of Arid Environments*, 2016, 125: 43—51.
- [36] Fan Y X, Zhong X J, Lin T C, et al. Effects of nitrogen addition on DOM-induced soil priming effects in a subtropical plantation forest and a natural forest[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2020, 56 (2): 205—216.

(责任编辑: 卢萍)