

土壤有机碳矿化激发效应的微生物机制研究进展

魏圆云^{1,2,3} 崔丽娟^{1,2} 张曼胤^{1,2,3*} 潘旭^{1,2}

(¹中国林业科学研究院湿地研究所, 北京 100091; ²湿地生态功能与恢复北京市重点实验室, 北京 100091; ³河北衡水湖湿地生态系统国家定位观测研究站, 河北衡水 053000)

摘要 激发效应是外源易分解有机质输入在短时期内改变原有土壤有机碳矿化过程的自然现象,是联系土壤有机碳收支过程之间的关键环节,对于土壤有机碳库的积累和稳定具有重要意义。土壤微生物对外源有机质输入的响应是形成激发效应的内在驱动力。外源有机质促进或抑制土壤有机碳矿化的微生物机制主要包括:外源有机质促进多种类群微生物及其分泌胞外酶的协同作用,外源有机质驱使特定类群微生物加强对受限资源的利用,外源有机质的化学计量特征导致微生物对适宜分解底物的选择性利用。对于激发效应现象更符合哪一种理论的解释,以及何种类群微生物主导了激发效应过程,目前尚未形成普遍共识。外源有机质总量、化学组成和碳氮比以及温度、水分等环境因子,都可通过影响微生物对外源有机质和土壤有机质的利用从而作用于激发效应。针对现有研究存在的争议与不足,今后需利用新兴技术手段进一步明确不同微生物类群在激发效应过程中的作用,并从外源有机质化学计量特征与微生物需求之间均衡关系的角度展开研究,以期促成激发效应研究与生态化学计量学相关理论的融合与发展。

关键词 激发效应; 土壤有机碳矿化; r型微生物; K型微生物; 生态化学计量

Research advances in microbial mechanisms underlying priming effect of soil organic carbon mineralization. WEI Yuan-yun^{1,2,3}, CUI Li-juan^{1,2}, ZHANG Man-yin^{1,2,3*}, PAN Xu^{1,2} (¹*Institute of Wetland Research, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China*; ²*Beijing Key Laboratory of Wetland Services and Restoration, Beijing 100091, China*; ³*National Ecosystem Research Station of Hengshui Wetland, Hengshui 053000, Hebei, China*).

Abstract: Priming effect (PE) is defined as the changes of soil organic carbon mineralization after the inputs of external labile organic matter in short term. The PE is a natural phenomenon that occurs in various terrestrial ecosystems and plays an important role in soil carbon cycling. The responses of soil microbes to the inputs of external labile organic matter are the internal drivers for PE. The microbial mechanisms of PE included: (1) co-metabolism of a group of microorganisms and extracellular enzymes in the presence of labile organic matter; (2) labile organic matter provides energy for the special microorganisms to degrade recalcitrant organic matter under nutrient constraint; (3) microorganisms preferentially utilize the readily degradable substrates which match their stoichiometric demands. There is no consensus on those mechanisms and on the dominant soil microbes in the PE. Besides, the decomposition of soil organic matter and external organic matter is affected by the quantity and quality of external organic matter, all of which may influence PE. Soil temperature and moisture also affect the PE, but their importance may be less than external organic matter. In view of the existing controversy and deficiency about the PE studies, we propose that future research should adopt new methods to further clarify the contributions of various microbes to the PE, and should focus on the imbalance between microbial demand and external organic matter in order to promote the integration and development of the PE studies and the theory of ecological stoichiometry.

Key words: priming effect; soil organic carbon mineralization; r-strategist microorganisms; K-strategist microorganisms; ecological stoichiometry.

外源易分解有机质输入在短时期内改变原有土壤有机碳矿化过程的现象称为激发效应(priming effect, PE),是森林、草原、农田、湿地、苔原等各类型生态系统都普遍发生的自然现象(Kuzyakov *et al.*, 2000; Guenet *et al.*, 2010a)。土壤有机碳库的变化取决于输入与输出之间的平衡,在一定生态系统中表现为净初级生产力与土壤有机质分解之间的平衡(郑聚锋等, 2011)。全球变化同时作用于土壤有机碳的输入和输出过程,有可能打破二者之间原有的平衡,将导致土壤有机碳库的净损失,从而加剧大气CO₂浓度升高和气候变化(徐小锋等, 2007; Heimann *et al.*, 2008)。而土壤有机碳矿化存在激发效应则意味着,土壤有机碳输入的改变,如植物净生产力提高和植物群落演替所导致的凋落物和根系分泌物在数量和质量上的变化(王清奎, 2011),也将深刻作用于土壤有机碳矿化过程,使土壤有机碳库的变化具有更大不确定性(Bradford *et al.*, 2016)。阐明激发效应的发生机制将有助于深入理解土壤碳循环过程及其对全球变化的反馈,对于完善陆地生态系统碳收支模型、预测未来气候变化具有重要意义(孙悦等, 2014)。

土壤微生物是陆地生态系统的主要分解者,土壤有机碳矿化是土壤微生物为获取化学能量和营养物质,满足自身新陈代谢和生长增殖等生物过程需求的结果(杨钙仁等, 2005)。外源易分解有机质输入增加了土壤微生物可利用的能量来源,从而作用于土壤有机质分解过程,土壤微生物对外源有机质输入的响应是形成激发效应的内在驱动力(Kuzyakov, 2010)。近十几年来,随着¹³C稳定同位素标记技术的成熟和普及,国内外研究者围绕激发效应的微生物机制及其影响因素开展了广泛研究,但至今仍未达成普遍共识。目前研究的争议主要在于:(1)不同微生物类群对激发效应的贡献有何差异?何种类群微生物主导了激发效应?(2)不同微生物类群对外源有机质的利用偏好和竞争能力怎样影响其对激发效应的贡献?(3)外源有机质和环境因子的变化将如何通过影响微生物对外源有机质和土壤有机质的利用而作用于激发效应?本文就上述问题对现有研究进行了总结归纳,旨在为对土壤有机碳矿化激发效应的进一步深入研究提供参考。

1 不同微生物类群对激发效应的贡献

根据土壤微生物自身生物特性及其对碳源的利

用情况,可将土壤微生物划分为r型微生物和K型微生物,其中r型微生物生长较快,一般专性利用易分解碳源,K型微生物生长较慢,可兼性利用易分解碳源和难分解碳源,激发效应反映了两类微生物在外源有机质输入下的竞争关系(Fontaine *et al.*, 2003)。根据土壤碳排放的来源又可将激发效应进一步区分为表观激发效应(apparent PE)和真实激发效应(real PE),其中表观激发效应是由于微生物利用外源有机质提高代谢水平和生物量周转速率而形成的,真实激发效应才是土壤有机质分解过程的实际变化。Blagodatskaya等(2008)提出,r型微生物对激发效应的贡献主要在于表观激发效应,真实激发效应则由K型微生物主导。

传统上对于激发效应的发生机制主要有两种解释(Guenet *et al.*, 2010a; Kuzyakov, 2010):一种解释为r型微生物利用易分解有机碳作为碳源合成胞外酶或提供次生代谢产物,使土壤有机质中的难分解组分分解聚合,促进K型微生物对难分解有机碳的利用,从而形成激发效应,称为“协同代谢”(co-metabolism)机制;另一种解释为当外部输入易分解的碳源后,微生物利用这部分碳源生长代谢,将受到氮元素的限制,此时需分解较难利用但C:N较低的土壤有机质,以利用其中的氮元素满足自身需要,称为“氮矿化”(N mining)机制(图1)。

目前,“协同代谢”机制和“N矿化”机制在不同研究中都得到了一定程度的证实,两种机制可能同时存在,并在不同的条件分别表现为优势。Chen等(2014)研究发现,在单独的外源有机碳输入下,激发效应过程中微生物群落整体的生长速率逐渐下降,推测K型微生物在氮元素限制条件下对激发效应的贡献较大,而在外源碳氮共同输入下,r型和K型微生物都对激发效应具有一定贡献,并且土壤中葡萄糖酶、纤维素酶、几丁质酶等酶的活性显著增强。Bernard等(2007)应用¹³C-DNA技术证实,快速利用外源易分解有机质的微生物主要为β-变形菌(β-Proteobacteria)和γ-变形菌(γ-Proteobacteria),都属于典型的r型微生物,而放线菌(Actinobacteria)和芽单胞菌(Gemmatimonadetes)等K型微生物专性利用土壤有机质,同时也有一些K型微生物,如分枝杆菌(Mycobacteria)和酸杆菌(Acidobacteria)等兼性利用外源易分解有机质和土壤有机质,与“协同代谢”机制的解释较为一致。但在Li等(2017)研究中,单独的外源碳输入使微生物总生物量和细菌生

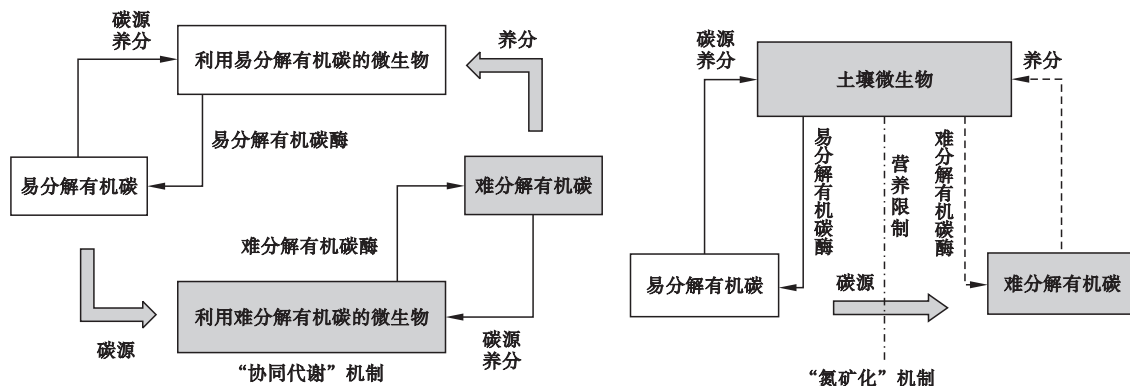


图1 “协同代谢”机制和“氮矿化”机制概念模型

Fig.1 The conceptual models illustrating co-metabolism and N mining mechanisms

物量下降,真菌生物量提高,并形成了正向激发效应,外源碳氮共同输入使真菌生物量增加的幅度减少,激发效应转为负向,更倾向于“氮矿化”机制。

微生物群落演替与激发效应变化趋势之间的联系,是“协同代谢”机制与“氮矿化”机制这两种理论在对于激发效应发生机制解释上最明显的分歧。许多研究发现,在外源易分解有机质输入的初始阶段,r型微生物取得竞争优势,微生物生物量提高但多样性下降(Mau *et al.*, 2015),外源碳被细菌利用的比例较高(Wang *et al.*, 2015a)。当外源有机质被利用耗尽后,将发生微生物群落演替,真菌/细菌比提高(de Graaff *et al.*, 2010; Wang *et al.*, 2016),细菌群落中喜富营养的变形菌(*Proteobacteria*)和厚壁菌(*Firmicutes*)相对丰度降低(Pascaul *et al.*, 2013),微生物群落整体的比生长速率下降(廖畅等, 2016),表明K型微生物逐渐取得了竞争优势。在这一过程中也往往观测到激发效应由负向转为正向(Blagodatskaya *et al.*, 2014; Mau *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2015a),较符合“协同代谢”机制的解释。与之相反,根据“氮矿化”机制,利用外源有机质的主要微生物类群应为K型微生物。Fabian等(2017)研究证实,外源碳在磷脂脂肪酸(phospholipid fatty acids, PLFAs)为18:2 ω 6的微生物类群中富集程度可达其他微生物类群的10倍以上,这一类群的微生物为真菌,属于典型的K型微生物。Fontaine等(2011)对微生物生物量的研究发现,外源有机质输入后细菌无显著变化,真菌先增加后减少,并在短期内出现了特定功能类群,真菌减少的时间与外源有机质耗尽的时间相吻合。也有研究发现,K型微生物也可发生对分解底物的选择性利用,同时r型微生物对外源有机质利用较少,说明K型微生物在外源有机质

输入下取得竞争优势,并产生了负向激发效应(Creamer *et al.*, 2015)。

随着生态化学计量学的发展,也有不少研究者试图从土壤微生物碳氮计量特征与需求的角度阐释激发效应的发生机制。在全球范围内,普遍存在分解底物C:N与分解速率的负相关关系(Manzoni *et al.*, 2008),化学计量分解理论(stoichiometric decomposition theory)认为,分解者与分解底物之间C:N的不匹配可使分解过程受到限制,而与分解者C:N需求符合程度较高的分解底物将更容易被分解利用(Hessen *et al.*, 2004)。低C:N的有机质输入后,更有可能促成土壤微生物对分解底物的选择性利用(preferential utilization),从而削弱微生物对土壤有机质的分解(Craigne *et al.*, 2007)。这种负向激发效应的形成过程,与“氮矿化”机制的解释相符(Chen *et al.*, 2014)。生态化学计量控制(stoichiometric constraints)理论则提出,微生物利用分解底物合成自身物质时具有相对稳定的化学计量需求,超出其需求比例的过量资源将以矿化的形式浪费,因而外源碳输入将促进土壤碳矿化而抑制氮矿化,反之氮输入将抑制土壤碳矿化而促进氮矿化(Buchkowski *et al.*, 2015)。然而,按照“氮矿化”机制,外源有机质输入下土壤碳矿化增强属于土壤氮矿化的附带作用(Kuzyakov, 2010),土壤碳、氮矿化应同时增强,二者的解释又是相悖的。Rousk等(2016)研究证实,凋落物输入后抑制了土壤碳矿化而促进了土壤氮矿化,同时真菌/细菌比提高,单独来看,土壤碳矿化受抑制符合选择性利用机制的解释,而土壤氮矿化增强符合“氮矿化”机制的解释,但土壤碳、氮矿化过程是不可割裂的,可能是微生物在减弱土壤有机碳矿化的同时加强了对土壤有机质中富含氮元素组分

的利用。

另有一些研究发现,外源有机质输入一段时间后真菌/细菌比并无显著变化,外源碳也没有在特定微生物类群中富集(Nottingham *et al.*, 2009; Reinsch *et al.*, 2013),这与化学计量分解理论和“氮矿化”机制的解释都不相符。Rousk 等(2016)指出,细菌或真菌占优势的土壤微生物群落对外源有机质的利用并无显著差异,低 C:N 的分解底物甚至促进了真菌的竞争优势,因而土壤有机碳矿化的差异与真菌/细菌比不相关。此外,对土壤微生物高通量测序的结果表明,只有约 10% 的微生物类群会响应外源有机质的输入(Whitman *et al.*, 2016),也可能是导致这一现象的原因。

2 外源有机质影响激发效应的微生物机制

2.1 外源有机质总量对激发效应的影响

外源有机质总量直接影响了其向土壤有机质所输入的有机碳数量,提高外源有机质的总量,可为土壤微生物带来更多可利用的碳源,但并不会简单地导致激发效应增强。Paterson 等(2013)在 $0.4 \sim 8 \text{ mg C} \cdot \text{g}^{-1}$ 的外源有机质输入水平上,和 Wang 等(2015b)在 $0.03 \sim 1.6 \text{ mg C} \cdot \text{g}^{-1}$ 的外源有机质输入水平上,都发现激发效应随碳输入量增加而增长,但增长趋势是非线性的,可能是碳输入量达到了微生物的饱和碳利用能力。Guenet 等(2012)比较了按 $0.5 \text{ mg C} \cdot \text{g}^{-1}$ 和 $5 \text{ mg C} \cdot \text{g}^{-1}$ 输入秸秆所产生的激发效应,发现二者无显著差异。de Graaff 等(2010)设计了 $0.7 \sim 21.7 \text{ mg C} \cdot \text{g}^{-1}$ 的外源有机质输入梯度,发现在较低碳输入水平下表现为正向激发效应,在中等碳输入水平下激发效应不显著,在较高碳输入水平下激发效应转为负向,推测外源碳输入量增加促进了微生物对分解底物的选择性利用。

Zhang 等(2013)通过对 22 项研究 520 个实验数据进行整合分析发现,外源有机质的总量对激发效应具有显著影响,在碳输入量大于土壤有机碳含量 4% 的研究中,其激发效应强度显著高于碳输入量少于土壤有机碳含量 4% 的研究。Luo 等(2015)比较了多种类型生态系统中外源有机质总量对激发效应的影响,发现在农田和草地生态系统中激发效应与碳输入量正相关,而在森林生态系统中激发效应与碳输入量负相关。Luo 等(2015)对此解释为,森林生态系统中土壤表层往往存在凋落物层,土壤不缺乏新鲜有机质的输入,能够兼性利用土壤有机

质和外源有机质的微生物类群较为丰富,当遇到易分解的外源有机质后容易发生选择性利用,而农田和草地生态系统中新鲜有机质的输入相对较少,土壤微生物对外源有机质更为敏感。

Blagodatskaya 等(2008)指出,外源有机质总量对激发效应的影响不是由绝对碳输入量决定的,而更多取决于碳输入量和土壤微生物生物量碳(microbial biomass carbon, MBC)之间的比例关系,当碳输入量少于 MBC 的 50% 时,激发效应强度随外源碳输入量线性增长,当碳输入量相当于 MBC 的 50%~200% 时,激发效应强度与碳输入量呈负指数相关,进一步增加碳输入量则对激发效应影响较小。碳输入量可能存在形成激发效应的最小阈值和导致微生物碳利用能力饱和的最大阈值。因而,此后多数研究认为,外源有机质的碳输入量相当于 MBC 的 50%~200% 较为适宜,碳输入量过高或过低都可能使研究结果产生偏差。Tian 等(2016)按 MBC 的 10%、50%、100%、200% 添加外源有机质,发现激发效应随碳输入量增加非线性增长。但 Liu 等(2017)对 4 种土壤在 $0.1 \sim 1.6 \text{ mg C} \cdot \text{g}^{-1}$ 的外源有机质输入水平上的研究发现,碳输入量与激发效应存在线性的正相关关系,且其相关度比碳输入量占 MBC 比例与激发效应的相关度更高。Xiao 等(2015)在野外环境中按 $60 \sim 480 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 添加外源有机质,发现微生物生物量和真菌/细菌比都随碳输入量提高而上升,激发效应强度随微生物生物量线性增长。

2.2 外源有机质化学组成对激发效应的影响

输入土壤的外源有机质以凋落物、死亡根和根系分泌物为主(Crow *et al.*, 2009),也包括地表径流所携带的可溶性有机质等(张政等, 2017)。这些外源有机质的化学组成复杂多样,如凋落物主要由糖类、酚类、纤维素、半纤维素和木质素等构成(Aerts *et al.*, 1997),根系分泌物主要包括有机酸、糖类、酚类和氨基酸等(陈龙池等, 2002)。化学组成的差异导致了有机碳化学稳定性上的差别,并影响了微生物对其的利用偏好。糖类、糖类等氧烷基碳多为不稳定、易分解的碳组分,有利于 r 型微生物的快速利用,而富含脂肪类物质的烷基碳和木质素等芳香族碳则表现为相对稳定不易分解,往往需要特定功能类群的 K 型微生物才能分解利用(刘世荣等, 2011)。

由于易分解碳组分更容易被微生物利用,一般认为,易分解碳组分比难分解碳组分所引发的激发

效应更为强烈 (Blagodatskaya *et al.*, 2008)。然而,近年来研究发现,这一现象可能只适用于激发效应过程的早期。Miao 等(2016)向土壤施加了由凋落物萃取的可溶性有机质和非极性有机质,发现二者都产生了正向的激发效应,但激发效应的强度并无显著差异,可溶性有机质所引发的激发效应主要出现在其输入后的 15 天内,此后逐渐消退,而非极性有机质产生的激发效应持续时间较长。Jagadamma 等(2014)比较了葡萄糖、淀粉、肉桂酸和硬脂酸输入对土壤有机碳矿化的激发效应,发现肉桂酸和硬脂酸比葡萄糖和淀粉所产生的激发效应滞后,但在培养后期肉桂酸和硬脂酸显著提高了土壤中真菌的丰度,从而促进了激发效应。此外,肉桂酸等难分解碳组分与土壤有机质中的芳香族结构存在一定相似性,微生物在利用此类难分解碳组分时所形成的胞外酶也可能促进了土壤有机质的分解。

除微生物利用的难易程度外,化学组成的差异使单位质量有机碳所携带的能量也有所不同。Di Lonardo 等(2017)使用葡萄糖、纤维二糖和香草酸比较了在相同碳输入量以及相同能量水平下的激发效应。由于微生物需要从分解底物中获取更多的能量以补偿其分泌酶时的消耗,所以在相同碳输入量下,提供能量较多的葡萄糖和纤维二糖所产生的激发效应比提供能量较少的香草酸更为强烈。而在相同能量水平的碳输入下,香草酸导致的激发效应和微生物量增长都为最高。对微生物 16S rDNA 的分析发现,葡萄糖、纤维二糖和香草酸都促进了相似细菌类群的增殖,表明同一细菌类群可分泌多种类型的酶以利用不同外源有机质。Mason-Jones 等(2017)为证实外源有机质所携带能量对激发效应的影响,选择使用与葡萄糖具有相似化学结构和生理特性但不可被微生物直接代谢利用的 3-O-甲基-D-葡萄糖进行研究,结果发现 3-O-甲基-D-葡萄糖所形成的激发效应显著高于普通葡萄糖,说明当微生物代谢水平提高后,能量限制也可能驱使微生物加强对土壤有机质的分解利用。

2.3 外源有机质碳氮比对激发效应的影响

在全球尺度上,土壤微生物 C : N : P 为 60 : 7 : 1, 土壤 C : N : P 为 186 : 13 : 1 (Cleveland *et al.*, 2007),此后也有研究估计全球土壤微生物 C : N : P 为 42 : 6 : 1, 土壤 C : N : P 为 287 : 17 : 1 (Xu *et al.*, 2013)。同时,土壤微生物的碳利用效率多为 40% ~ 60% (Manzoni *et al.*, 2012),所以一般认为,

C : N 在 15 : 1 ~ 25 : 1 的分解底物对土壤微生物较为适宜 (Fontaine *et al.*, 2011; Chen *et al.*, 2014; Li *et al.*, 2017; Li *et al.*, 2018)。这一比例也与土壤平均 C : N 相符合,反映了土壤微生物对土壤环境的长期适应机制,而外源有机质的 C : N 往往高于土壤微生物的适宜范围,如凋落物的 C : N 平均为 71 : 1 (Mooshammer *et al.*, 2014)。根据化学计量分解理论,分解底物 C : N 是影响微生物对其分解能力的重要原因之一,分解底物 C : N 与微生物需求相均衡将有利于 r 型微生物取得竞争优势, C : N 较高的分解底物更适宜 K 型微生物 (Emsens *et al.*, 2016)。因此猜想,外源有机质碳氮比对激发效应的影响应取决于其与微生物的需求是否均衡。

但对目前表层土壤激发效应研究结果的分析,似乎并不支持上述假设,外源有机质碳氮比影响激发效应的规律性并不明显:与单独外源有机碳输入产生的激发效应相比,外源碳氮比对微生物需求适宜、较高、较低都可抑制激发效应(表 1)。对于不同质量的外源有机质,除微生物群落结构变化外 (Ng *et al.*, 2014),微生物还存在调整自身及胞外酶化学计量特征 (Sinsabaugh *et al.*, 2010; Frainer *et al.*, 2016)、改变碳利用效率等适应机制 (Sinsabaugh *et al.*, 2016),有可能导致不同碳氮比的外源有机质对激发效应的影响趋同,但目前仍缺乏有力证据。

在现有研究中,外源碳氮共同输入对激发效应的促进作用多发生在外源碳输入量较低的情况下(表 1)。外源有机质的碳氮比与碳输入量对激发效应的交互影响尚不十分清楚。Guenet 等(2010b)发现,在外源 C : N 为 20 时激发效应随碳输入量增加线性增长,激发效应占土壤碳矿化总量的比例有所下降,在外源 C : N 为 30 和 44 时激发效应随碳输入量的增长趋势不明显。Qiao 等(2016)研究表明,在外源 C : N 为 20 时,按土壤有机碳含量 0.3%、1.2%、4.8% 添加的外源有机质所形成的激发效应强度十分接近,而在同一碳输入量下不同碳氮比之间激发效应的差异,甚至大于不同碳输入量下激发效应的差异。

与表层土相比,外源碳氮共同输入对激发效应的促进作用更多见于对深层土壤的研究 (Wang *et al.*, 2014; Tian *et al.*, 2016; Meyer *et al.*, 2018)。Tian 等(2016)认为,表层土中有机碳和氮含量较高,微生物分解土壤有机质即可满足其对氮元素的需求,碳氮共同输入将削弱氮矿化从而抑制激发效应,而

表 1 外源有机质碳氮比对激发效应的影响
Table 1 Influence of external organic matter C:N ratios on priming effect

研究地点	生态系统 类型	土壤 C (mg · g ⁻¹)	土壤 C:N	外源 C (mg · g ⁻¹)	外源 C:N	培养时间 (d)	激发效应 方向 ^a	激发效应 方向 ^b	激发效应 变化 ^c	参考文献
澳大利亚	农田	31.2	15.7	1	2	7	+	+	-	Chowdhury <i>et al.</i> , 2014
	农田	31.2	15.7	0.1	0.2	7	+	+	+	
巴拿马	热带雨林	28.1	14	3	9	14	+	+	-	Nottingham <i>et al.</i> , 2015
	热带雨林	40	11.4	3	9	14	+	+	0	
	热带雨林	36.6	12	3	9	14	+	+	0	
	热带雨林	73.4	11.4	3	9	14	+	+	-	
	热带雨林	104	11.5	3	9	14	+	+	0	
德国	农田	14.7	15	0.5	4.5	9	+	+	+	Chen <i>et al.</i> , 2014
	农田	14.7	15	2.5	22.5	9	+	+	0	
法国	农田	18.4	9.7	0.9	15	60	+	+	-	Dimassi <i>et al.</i> , 2014
法国	草地	32	9.5	1	15	26	+	+	0	Fontaine <i>et al.</i> , 2011
	草地	32	9.5	1	15	161	+	+	-	
荷兰	草地	34.3	19.9	0.1	15	30	+	+	+	Di Lonardo <i>et al.</i> , 2017
科特迪瓦	热带稀树草原	10.5	17	0.5	10	70	+	+	-	Fontaine <i>et al.</i> , 2004
美国,佛罗里达	亚热带森林	33.8	31.3	0.4	200	60	+	+	-	McKinley <i>et al.</i> , 2016
美国,加利福尼亚	农田	9.6	12.2	2.1	23	42	+	+	-	Li <i>et al.</i> , 2018
	草地	19.4	7.5	2.1	23	42	+	-	-	
印度尼西亚	热带雨林	18.8	12.5	6	20	30	+	+	0	Meyer <i>et al.</i> , 2018
中国,湖南,武陵山	亚热带森林	105.5	13.4	1.4	7	30	+	+	-	Tian <i>et al.</i> , 2016
中国,江西,千烟洲	亚热带森林	18.2	-	1.1	25	10	+	-	-	Li <i>et al.</i> , 2017
	亚热带森林	18.2	-	1.1	25	10	+	-	-	
中国,山东,禹城	农田	9.1	10.5	1.7	40	35	+	+	0	Qiu <i>et al.</i> , 2016
	农田	9.1	10.5	1.7	40	250	+	-	-	

a) 单独外源碳输入下的激发效应方向;b) 外源碳氮共同输入下的激发效应方向;c) 外源碳氮共同输入与单独外源碳输入相比激发效应的变化,“+”为促进,“-”为抑制,“0”为无显著影响。

深层土中氮含量较低,碳氮共同输入改善了分解底物的化学计量特征,更有利于微生物利用而促进了激发效应。因而土壤有机质自身氮含量和碳氮比也将影响外源有机质碳氮比对激发效应的作用。

3 环境因子影响激发效应的微生物机制

3.1 温度对激发效应的影响

温度是影响土壤有机碳矿化的重要环境因子,温度升高可以加快化学反应速率、提高酶活性,并影响微生物的活性、生物量、多样性和群落结构等,多数研究表明土壤有机碳矿化速率会随温度升高而提高(吴建国等,2008)。目前对激发效应的研究却没有发现类似的规律,更多表现为对温度变化的不敏感。袁淑芬等(2015)提出,在温暖环境下,土壤胞外酶活性已在分解土壤有机质的过程中处于较佳状态,此时通过激发效应使土壤有机碳矿化速率进一步增加的幅度将十分有限。在 Zhang 等(2013)的整合分析中,当培养温度为<20 ℃、20~25 ℃和>25 ℃时,激发效应强度分别为 38.4%、- 0.17% 和 88.2%,其中培养温度在 20~25 ℃的研究结果之间

差异很大,受不同研究中外源有机质和土壤有机质等其他因素的影响更大,而培养温度>25 ℃的数据量过小,对研究结果的可靠性尚存疑虑。

温度升高也可导致微生物投入更多能量以维持自身代谢而减缓生长,表现为碳利用效率的下降。Ghee 等(2013)比较了 15~30 ℃下的激发效应,以及 Hopkins 等(2014)比较了 5~25 ℃下的激发效应,都发现不同温度下激发效应的强度并无显著差异,微生物对外源有机质的利用效率也没有显著变化,表明限制了激发效应强度的并非温度,而更多取决于外源有机质。He 等(2016)发现,当外源有机质的氮碳比较低时,5~30 ℃下的土壤有机碳矿化速率并无显著差异,而具有较高氮碳比的外源有机质输入后解除了氮元素对微生物生长的限制作用,因此土壤有机碳矿化速率的 Q_{10} 系数与外源氮碳比呈指数相关。Li 等(2017)研究也认为,与外源碳氮比相比,温度对激发效应的影响相对较小。另一方面根据“协同代谢”机制,土壤有机碳矿化的温度敏感性增强也可能是由于外源有机质输入促使微生物产生了更多胞外酶,从而提高对土壤有机质的分解

潜力,当温度升高后这种分解潜力得到表现(Zhu *et al.*, 2011)。

目前研究温度对激发效应的影响多通过控制培养温度,而对原位土壤温度长期变化如何影响激发效应的研究相对较少。Jia 等(2017)在青藏高原高寒草地,使用红外加热器使表层土壤温度平均升高 2 °C,发现加热促进了土壤微生物对易分解有机碳的利用,加热 2 年后导致土壤中可溶性有机碳含量下降,输入的外源有机质可能被微生物用以弥补土壤有机质中易分解碳组分的不足,从而削弱了激发效应。Mau 等(2018)则沿海拔梯度移植原状土柱,模拟了约 3 °C 的增温水平,发现移植后碳、氮含量提高的土壤其激发效应显著提高,而移植后碳、氮含量下降的土壤其激发效应并无显著变化。

3.2 水分对激发效应的影响

土壤水分是土壤中一系列生物化学反应的介质,同时也影响土壤气体交换及土壤微生物活性、群落结构等。土壤水分过少会限制有机质和矿质元素的溶解性,而土壤水分过多易形成淹水厌氧环境,将抑制好氧微生物和多种氧化酶的活性,都不利于微生物分解利用土壤有机质。一般认为,土壤含水量相当于最大持水量的 40%~80%时,微生物对土壤有机质的分解能力最佳(沈菊培等,2011)。这种土壤水分对微生物的适宜性可能也作用于激发效应。Wang 等(2016)比较了土壤含水量相当于最大持水量 44%、69% 和 95% 下的激发效应,发现不同土壤含水量下微生物群落结构以及外源碳在微生物类群中的富集程度相差不大,中等土壤含水量下的激发效应和微生物生物量显著较高,土壤含水量还改变了土壤碳排放中源于土壤有机质和外源有机质的比例。Geisseler 等(2011)发现,在不同土壤含水量下外源有机质输入都提高了土壤酶活性,尽管低土壤含水量下酶活性甚至更高,但土壤有机碳矿化速率和微生物生物量都在土壤含水量为 55% 最大持水量时最高。Chen 等(2015)对微生物 16S rDNA 的分析结果显示,在土壤含水量相当于最大持水量 25% 和 55% 的条件下,输入外源有机质后的细菌群落结构存在显著差异,低土壤含水量可能限制了 r 型微生物对外源有机质的利用。也有研究指出, K 型微生物往往比 r 型微生物更能够耐受干旱,而外源有机质输入促进了 r 型微生物生长,导致微生物群落整体对低土壤含水量的抵抗力下降(Ng *et al.*, 2015)。

近年来也有研究认为,土壤淹水过程有助于打破土壤团聚体结构,增加了土壤有机质与分解者的接触面积,从而促进土壤有机碳矿化过程(Marín-Spiotta *et al.*, 2014)。Miao 等(2016)研究发现,土壤含水量达到 100% 最大持水量时的激发效应显著高于 30% 和 60% 最大持水量下的激发效应。Guenet 等(2014)对源自森林、草原、农田和裸地 4 类生态系统的土壤进行了淹水以及施加葡萄糖和硝酸铵处理,以模拟因土壤侵蚀而输入水生生态系统的陆源有机质,发现淹水处理下外源有机质输入产生了正向激发效应,使土壤有机碳矿化速率平均提高 12%,而淹水处理本身则使土壤有机碳矿化速率平均提高 63%,比外源有机质的作用更为强烈,并且除森林生态系统外碳氮共同输入都促进了激发效应。Guenet 等(2014)认为,外源有机质输入之所以可能通过“氮矿化”机制产生激发效应,是由于高度异质性的土壤有机质形成了许多相对独立的小生境,外源有机质输入导致了局部能量过多而养分不足,而土壤淹水使分解底物混合均匀,输入的外源碳氮得到了充分的利用,从而促进了激发效应。

4 问题与展望

综上所述,现有研究阐释了 r 型微生物和 K 型微生物对土壤有机碳矿化激发效应的贡献及其可能的作用途径,进而对激发效应的发生机制形成了“协同代谢”机制和“氮矿化”机制两种主流解释。但在一系列关键科学问题上不同研究往往得到相互矛盾的结论,尚缺乏较完善的理论能够将现有研究成果统一起来。未来研究所面临的挑战主要有以下几个方面:

(1) 利用¹³C-PLFA 技术可以分析微生物生物量和群落结构的变化,并追踪外源有机碳在不同微生物类群中的富集程度,但尚不能证实利用外源有机质与改变土壤有机质分解的微生物是否属于同一类群,微生物生物量变化及群落演替与激发效应过程之间的关联也缺乏机理上的证据,需要综合应用同位素多重标记和稳定同位素探测技术,以及高通量测序等新兴技术手段,进一步明确不同微生物类群在激发效应过程中的作用。

(2) 根据化学计量分解理论,分解底物的化学计量特征与分解者需求均衡与否,在一定程度上决定了分解底物被分解者利用的难易程度以及分解者对分解底物的利用偏好。然而,现有研究中外源有

机质化学计量特征对激发效应的影响仍具有很大的不确定性,有待于同类研究数量的进一步丰富,以期发现普适性规律,并融合生态化学计量学相关理论,完善对激发效应发生机制的解释。

(3)全球每年输入内陆水域的陆源有机质约有1.9~2.1 Pg C,相当于全球NPP的4%(Cole *et al.*, 2007; Raymond *et al.*, 2013),使之成为发生激发效应的“热点”区域,但对水生环境下激发效应的研究还十分薄弱(Guenet *et al.*, 2010a; 2014)。水生环境下土壤有机质的分解条件和分解者类群都与陆生环境存在较大差异,目前已知的激发效应发生机制是否适用尚不清楚,有待于进一步开展涉及土壤生态学和水生生态学等多学科知识的综合研究。

参考文献

- 陈龙池, 廖利平, 汪思龙, 等. 2002. 根系分泌物生态学研究. 生态学杂志, **21**(6): 57-62.
- 廖畅, 田秋香, 汪东亚, 等. 2016. 外源碳输入对中亚热带森林深层土壤碳矿化和微生物决策群落的影响. 应用生态学报, **27**(9): 2848-2854.
- 刘世荣, 王晖, 栾军伟. 2011. 中国森林土壤碳储量与土壤碳过程研究进展. 生态学报, **31**(19): 5437-5448.
- 沈菊培, 贺纪正. 2011. 微生物介导的碳氮循环过程对全球气候变化的响应. 生态学报, **31**(11): 2957-2967.
- 孙悦, 徐兴良, Kuzyakov Y. 2014. 根际激发效应的发生机制及其生态重要性. 植物生态学报, **38**(1): 62-75.
- 王清奎. 2011. 碳输入方式对森林土壤碳库和碳循环的影响研究进展. 应用生态学报, **22**(4): 1075-1081.
- 吴建国, 吕佳佳. 2008. 土壤有机碳和氮分解对温度变化的响应机制. 生态学杂志, **27**(9): 1601-1611.
- 徐小锋, 田汉勤, 万师强. 2007. 气候变暖对陆地生态系统碳循环的影响. 植物生态学报, **31**(2): 175-188.
- 杨钙仁, 童成立, 张文菊, 等. 2005. 陆地碳循环中的微生物分解作用及其影响因素. 土壤通报, **36**(4): 605-609.
- 袁淑芬, 汪思龙, 张伟东. 2015. 外源有机碳和温度对土壤有机碳分解的影响. 土壤通报, **46**(4): 916-922.
- 张政, 蔡小真, 唐偲頔, 等. 2017. 可溶性有机质输入对杉木人工林表层土壤有机碳矿化的激发效应. 生态学报, **37**(22): 7660-7667.
- 郑聚锋, 程琨, 潘根兴, 等. 2011. 关于中国土壤碳库及固碳潜力研究的若干问题. 科学通报, **56**(26): 2162-2173.
- Aerts R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: A triangular relationship. *Oikos*, **79**: 439-449.
- Bernard L, Mougél C, Maron PA, *et al.* 2007. Dynamics and identification of soil microbial populations actively assimilating carbon from ¹³C-labelled wheat residue as estimated by DNA- and RNA-SIP techniques. *Environmental Microbiology*, **9**: 752-764.
- Blagodatskaya E, Khomyakov N, Myachina O, *et al.* 2014. Microbial interactions affect sources of priming induced by cellulose. *Soil Biology and Biochemistry*, **74**: 39-49.
- Blagodatskaya E, Kuzyakov Y. 2008. Mechanisms of real and apparent priming effects and their dependence on soil microbial biomass and community structure: Critical review. *Biology and Fertility of Soils*, **45**: 115-131.
- Bradford MA, Wieder WR, Bonan GB, *et al.* 2016. Managing uncertainty in soil carbon feedbacks to climate change. *Nature Climate Change*, **6**: 751-758.
- Buchkowski RW, Schmitz OJ, Bradford MA. 2015. Microbial stoichiometry overrides biomass as a regulator of soil carbon and nitrogen cycling. *Ecology*, **96**: 1139-1149.
- Chen L, Zhang J, Zhao B, *et al.* 2015. Bacterial community structure in maize stubble-amended soils with different moisture levels estimated by bar-coded pyrosequencing. *Applied Soil Ecology*, **86**: 62-70.
- Chen R, Senbayram M, Blagodatsky S, *et al.* 2014. Soil C and N availability determine the priming effect: Microbial N mining and stoichiometric decomposition theories. *Global Change Biology*, **20**: 2356-2367.
- Chowdhury S, Farrell M, Bolan N. 2014. Priming of soil organic carbon by malic acid addition is differentially affected by nutrient availability. *Soil Biology and Biochemistry*, **77**: 158-169.
- Cleveland CC, Liptzin D. 2007. C : N : P stoichiometry in soil: Is there a “Redfield ratio” for the microbial biomass. *Biogeochemistry*, **85**: 235-252.
- Cole JJ, Prairie YT, Caraco NF, *et al.* 2007. Plumbing the global carbon cycle: Integrating inland waters into the terrestrial carbon budget. *Ecosystems*, **10**: 172-185.
- Craine JM, Morrow C, Fierer N. 2007. Microbial nitrogen limitation increases decomposition. *Ecology*, **88**: 2105-2113.
- Creamer CA, de Menezes AB, Krulle S, *et al.* 2015. Microbial community structure mediates response of soil C decomposition to litter addition and warming. *Soil Biology and Biochemistry*, **80**: 175-188.
- Crow SE, Lajtha K, Filley TR, *et al.* 2009. Sources of plant-derived carbon and stability of organic matter in soil: Implications for global change. *Global Change Biology*, **15**: 2003-2019.
- de Graaff MA, Classen AT, Castro HF, *et al.* 2010. Labile soil carbon inputs mediate the soil microbial community composition and plant residue decomposition rates. *New Phytologist*, **188**: 1055-1064.
- Di Lonardo DP, De Boer W, Klein Gunnewiek PJA, *et al.* 2017. Priming of soil organic matter: Chemical structure of added compounds is more important than the energy content. *Soil Biology and Biochemistry*, **108**: 41-54.
- Dimassi B, Mary B, Fontaine S, *et al.* 2014. Effect of nutrients availability and long-term tillage on priming effect and soil C mineralization. *Soil Biology and Biochemistry*, **78**: 332-339.
- Emsens WJ, Aggenbach CJ, Grootjans AP, *et al.* 2016. Eutrophication triggers contrasting multilevel feedbacks on litter accumulation and decomposition in fens. *Ecology*, **97**: 2680-2690.
- Fabian J, Zlatanovic S, Mutz M, *et al.* 2017. Fungal-bacterial

- dynamics and their contribution to terrigenous carbon turnover in relation to organic matter quality. *ISME Journal*, **11**: 415–425.
- Fontaine S, Bardoux G, Abbadie L, *et al.* 2004. Carbon input to soil may decrease soil carbon content. *Ecology Letters*, **7**: 314–320.
- Fontaine S, Henault C, Aamor A, *et al.* 2011. Fungi mediate long term sequestration of carbon and nitrogen in soil through their priming effect. *Soil Biology and Biochemistry*, **43**: 86–96.
- Fontaine S, Mariotti A, Abbadie L, *et al.* 2003. The priming effect of organic matter: A question of microbial competition. *Soil Biology and Biochemistry*, **35**: 837–843.
- Frainer A, Jabiol J, Gessner MO, *et al.* 2016. Stoichiometric imbalances between detritus and detritivores are related to shifts in ecosystem functioning. *Oikos*, **125**: 861–871.
- Geisseler D, Horwath WR, Scow KM. 2011. Soil moisture and plant residue addition interact in their effect on extracellular enzyme activity. *Pedobiologia*, **54**: 71–78.
- Ghee C, Neilson R, Hallett PD, *et al.* 2013. Priming of soil organic matter mineralisation is intrinsically insensitive to temperature. *Soil Biology and Biochemistry*, **66**: 20–28.
- Guenet B, Danger M, Abbadie L, *et al.* 2010a. Priming effect: Bridging the gap between terrestrial and aquatic ecology. *Ecology*, **91**: 2850–2861.
- Guenet B, Danger M, Harraut L, *et al.* 2014. Fast mineralization of land-born C in inland waters: First experimental evidences of aquatic priming effect. *Hydrobiologia*, **721**: 35–44.
- Guenet B, Juarez S, Bardoux G, *et al.* 2012. Evidence that stable C is as vulnerable to priming effect as is more labile C in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, **52**: 43–48.
- Guenet B, Neill C, Bardoux G, *et al.* 2010b. Is there a linear relationship between priming effect intensity and the amount of organic matter input. *Applied Soil Ecology*, **46**: 436–442.
- He N, Yu G. 2016. Stoichiometrical regulation of soil organic matter decomposition and its temperature sensitivity. *Ecology and Evolution*, **6**: 620–627.
- Heimann M, Reichstein M. 2008. Terrestrial ecosystem carbon dynamics and climate feedbacks. *Nature*, **451**: 289–292.
- Hessen DO, Ågren GI, Anderson TR, *et al.* 2004. Carbon sequestration in ecosystems: The role of stoichiometry. *Ecology*, **85**: 1179–1192.
- Hopkins FM, Filley TR, Gleixner G, *et al.* 2014. Increased belowground carbon inputs and warming promote loss of soil organic carbon through complementary microbial responses. *Soil Biology and Biochemistry*, **76**: 57–69.
- Jagadamma S, Mayes MA, Steinweg JM, *et al.* 2014. Substrate quality alters the microbial mineralization of added substrate and soil organic carbon. *Biogeosciences*, **11**: 4665–4678.
- Jia J, Feng X, He J, *et al.* 2017. Comparing microbial carbon sequestration and priming in the subsoil versus topsoil of a Qinghai-Tibetan alpine grassland. *Soil Biology and Biochemistry*, **104**: 141–151.
- Kuzyakov Y, Friedel JK, Stahr K. 2000. Review of mechanisms and quantification of priming effects. *Soil Biology and Biochemistry*, **32**: 1485–1498.
- Kuzyakov Y. 2010. Priming effects: Interactions between living and dead organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, **42**: 1363–1371.
- Li L, Zhu-Barker X, Ye R, *et al.* 2018. Soil microbial biomass size and soil carbon influence the priming effect from carbon inputs depending on nitrogen availability. *Soil Biology and Biochemistry*, **119**: 41–49.
- Li Q, Tian Y, Zhang X, *et al.* 2017. Labile carbon and nitrogen additions affect soil organic matter decomposition more strongly than temperature. *Applied Soil Ecology*, **114**: 152–160.
- Liu XJA, Sun J, Mau RL, *et al.* 2017. Labile carbon input determines the direction and magnitude of the priming effect. *Applied Soil Ecology*, **109**: 7–13.
- Luo Z, Wang E, Smith C. 2015. Fresh carbon input differentially impacts soil carbon decomposition across natural and managed systems. *Ecology*, **96**: 2806–2813.
- Manzoni S, Jackson RB, Trofymow JA, *et al.* 2008. The global stoichiometry of litter nitrogen mineralization. *Science*, **321**: 684–686.
- Manzoni S, Taylor P, Richter A, *et al.* 2012. Environmental and stoichiometric controls on microbial carbon-use efficiency in soils. *New Phytologist*, **196**: 79–91.
- Marín-Spiotta E, Gruley KE, Crawford J, *et al.* 2014. Paradigm shifts in soil organic matter research affect interpretations of aquatic carbon cycling: Transcending disciplinary and ecosystem boundaries. *Biogeochemistry*, **117**: 279–297.
- Mason-Jones K, Kuzyakov Y. 2017. “Non-metabolizable” glucose analogue shines new light on priming mechanisms: Triggering of microbial metabolism. *Soil Biology and Biochemistry*, **107**: 68–76.
- Mau RL, Dijkstra P, Schwartz E, *et al.* 2018. Warming induced changes in soil carbon and nitrogen influence priming responses in four ecosystems. *Applied Soil Ecology*, **124**: 110–116.
- Mau RL, Liu CM, Aziz M, *et al.* 2015. Linking soil bacterial biodiversity and soil carbon stability. *ISME Journal*, **9**: 1477–1480.
- Meyer N, Welp G, Rodionov A, *et al.* 2018. Nitrogen and phosphorus supply controls soil organic carbon mineralization in tropical topsoil and subsoil. *Soil Biology and Biochemistry*, **119**: 152–161.
- Miao S, Ye R, Qiao Y, *et al.* 2016. The solubility of carbon inputs affects the priming of soil organic matter. *Plant and Soil*, **410**: 129–138.
- Mooshammer M, Wanek W, Zechmeister-Boltenstern S, *et al.* 2014. Stoichiometric imbalances between terrestrial decomposer communities and their resources: Mechanisms and implications of microbial adaptations to their resources. *Frontiers in Microbiology*, **5**: 22.
- Ng EL, Patti AF, Rose MT, *et al.* 2014. Functional stoichiometry of soil microbial communities after amendment with stabilised organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*,

76: 170–178.

- Ng EL, Patti AF, Rose MT, *et al.* 2015. Do organic inputs alter resistance and resilience of soil microbial community to drying. *Soil Biology and Biochemistry*, **81**: 58–66.
- Nottingham AT, Griffiths H, Chamberlain PM, *et al.* 2009. Soil priming by sugar and leaf-litter substrates: A link to microbial groups. *Applied Soil Ecology*, **42**: 183–190.
- Nottingham AT, Turner BL, Stott AW, *et al.* 2015. Nitrogen and phosphorus constrain labile and stable carbon turnover in lowland tropical forest soils. *Soil Biology and Biochemistry*, **80**: 26–33.
- Pascual N, Ranjard L, Kaisermann A, *et al.* 2013. Stimulation of different functional groups of bacteria by various plant residues as a driver of soil priming effect. *Ecosystems*, **16**: 810–822.
- Paterson E, Sim A. 2013. Soil-specific response functions of organic matter mineralization to the availability of labile carbon. *Global Change Biology*, **19**: 1562–1571.
- Qiao N, Xu X, Hu Y, *et al.* 2016. Carbon and nitrogen additions induce distinct priming effects along an organic-matter decay continuum. *Scientific Reports*, **6**: 19865.
- Qiu Q, Wu L, Ouyang Z, *et al.* 2016. Priming effect of maize residue and urea N on soil organic matter changes with time. *Applied Soil Ecology*, **100**: 65–74.
- Raymond PA, Hartmann J, Lauerwald R, *et al.* 2013. Global carbon dioxide emissions from inland waters. *Nature*, **503**: 355–359.
- Reinsch S, Ambus P, Thornton B, *et al.* 2013. Impact of future climatic conditions on the potential for soil organic matter priming. *Soil Biology and Biochemistry*, **65**: 133–140.
- Rousk J, Frey SD. 2016. Revisiting the hypothesis that fungal-to-bacterial dominance characterizes turnover of soil organic matter and nutrients. *Ecological Monographs*, **85**: 457–472.
- Rousk K, Michelsen A, Rousk J. 2016. Microbial control of soil organic matter mineralization responses to labile carbon in subarctic climate change treatments. *Global Change Biology*, **22**: 4150–4161.
- Sinsabaugh RL, Follstad Shah JJ. 2010. Eoenzymatic stoichiometry of recalcitrant organic matter decomposition: The growth rate hypothesis in reverse. *Biogeochemistry*, **102**: 31–43.
- Sinsabaugh RL, Turner BL, Talbot JM, *et al.* 2016. Stoichiometry of microbial carbon use efficiency in soils. *Ecological Monographs*, **86**: 172–189.
- Tian Q, Yang X, Wang X, *et al.* 2016. Microbial community mediated response of organic carbon mineralization to labile carbon and nitrogen addition in topsoil and subsoil. *Biogeochemistry*, **128**: 125–139.
- Wang H, Boutton TW, Xu W, *et al.* 2015a. Quality of fresh organic matter affects priming of soil organic matter and substrate utilization patterns of microbes. *Scientific Reports*, **5**: 10102.
- Wang H, Xu W, Hu G, *et al.* 2015b. The priming effect of soluble carbon inputs in organic and mineral soils from a temperate forest. *Oecologia*, **178**: 1239–1250.
- Wang Q, Wang Y, Wang S, *et al.* 2014. Fresh carbon and nitrogen inputs alter organic carbon mineralization and microbial community in forest deep soil layers. *Soil Biology and Biochemistry*, **72**: 145–151.
- Wang Q, Zeng Z, Zhong M. 2016. Soil moisture alters the response of soil organic carbon mineralization to litter addition. *Ecosystems*, **19**: 450–460.
- Whitman T, Pepe-Ranney C, Enders A, *et al.* 2016. Dynamics of microbial community composition and soil organic carbon mineralization in soil following addition of pyrogenic and fresh organic matter. *ISME Journal*, **10**: 2918–2930.
- Xiao C, Guenet B, Zhou Y, *et al.* 2015. Priming of soil organic matter decomposition scales linearly with microbial biomass response to litter input in steppe vegetation. *Oikos*, **124**: 649–657.
- Xu X, Thornton PE, Post WM. 2013. A global analysis of soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus in terrestrial ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, **22**: 737–749.
- Zhang W, Wang X, Wang S. 2013. Addition of external organic carbon and native soil organic carbon decomposition: A meta-analysis. *PLoS ONE*, **8**: e54779.
- Zhu B, Cheng W. 2011. Rhizosphere priming effect increases the temperature sensitivity of soil organic matter decomposition. *Global Change Biology*, **17**: 2172–2183.

作者简介 魏圆云,男,1987年生,博士研究生,助理研究员,研究方向为土壤碳循环。E-mail: weiy40@126.com
责任编辑 魏中青
