

土壤有机碳分解激发效应的研究进展

冯 玥, 邢亚娟*

黑龙江大学, 现代农业与生态环境学院, 黑龙江 哈尔滨
Email: *xinyajuan@163.com

收稿日期: 2021年4月11日; 录用日期: 2021年5月12日; 发布日期: 2021年5月19日

摘要

土壤碳库是陆地生态系统中最重要以及最大的碳库, 在全球碳循环中的作用非常重要。添加外源有机碳可以影响土壤原有有机碳矿化, 从而导致正激发效应或者负激发效应的产生, 进而影响土壤的碳库。本文对激发效应的影响因素以及激发效应产生的机理进行了总结说明, 并且为今后的研究内容以及方向提出了建议。

关键词

土壤有机碳, 激发效应, 外源有机碳, 影响因素

Priming Effects of Soil Organic Carbon Decomposition: A Review

Yue Feng, Yajuan Xing*

College of Modern Agriculture and Ecological Environment, Heilongjiang University, Harbin Heilongjiang
Email: *xinyajuan@163.com

Received: Apr. 11th, 2021; accepted: May 12th, 2021; published: May 19th, 2021

Abstract

Soil carbon pool is the most important and largest carbon pool in terrestrial ecosystems, and it plays a very important role in the global carbon cycle. The addition of exogenous organic carbon can affect the mineralization of the original organic carbon in the soil, leading to positive or negative priming effect, which in turn affect the soil carbon pool. This article summarizes the influencing factors of the priming effect and the mechanism of the priming effect, and provides suggestions for the content and direction of future research.

*通讯作者。

Keywords

Soil Organic Carbon, Priming Effect, Exogenous Organic Carbon, Influence Factors

Copyright © 2021 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

土壤有机碳(Soil organic carbon, SOC)是陆地碳库的重要组成部分，在全球碳循环中有着极其重要的作用[1]。从全球角度来看，土壤中储存的有机碳约是大气碳库的 3.3 倍、是陆地生物量的 4.5 倍[2]。由于陆地生态系统中储存了大量的有机碳，所以有机碳的微小变化都会明显的影响大气中温室气体的浓度，进而导致全球气候发生一定程度的改变[3]。因此，土壤碳库的动态变化已经成为国内外研究的焦点。

土壤有机碳的多少以及动态变化主要由土壤本身的有机质分解以及外源有机质的添加(例如植被的残留、作物残体和人为施肥等)与输出之间的平衡决定。当向土壤中添加外源有机质后，会加速土壤有机碳的分解速率。1926 年，Löhnis 把绿肥添加到土壤后，发现了新鲜有机质的加入可以促进土壤中氮矿化这一有趣的现象[4]。随后，Bingemann 等人(1953)把这个现象命名为“激发效应”[5]。随后 20 年时间里，激发效应这一现象一直没有引起学者广泛的关注，直到 20 世纪 60 年代，随着稳定同位素技术的发展与应用，学者在实验中利用同位素标记方法又发现了此现象，才引起足够的重视。直到 2000 年，激发效应(Priming effect, PE)被定义为外源有机质添加到土壤中可以加速土壤有机碳的分解速度[6]，并且在所有的生态系统中都可以观察到该现象。本文通过分析影响土壤有机碳激发效应的各种因素以及激发效应产生的机理，帮助我们更好的理解激发效应，为以后进一步的深入研究提供理论依据。

2. 影响激发效应的因素

2.1. 施肥

2.1.1. 施氮肥

Wang 等向有机氮、无机氮以及混合处理的土壤中添加葡萄糖，发现氮添加抑制了土壤激发效应[7]。Li 等探究了三种施氮水平土壤的激发效应也发现了相同的结果，不施氮时，激发效应最强[8]。但是，Tian 等观察到有机氮添加降低了激发效应，但是无机氮和混合处理对激发效应没有显著的影响[9]。然而，朱依凡等研究结果发现，氮添加对土壤有机碳的分解在不同时期其强度也有所不同，前期促进激发效应，而后期对激发效应起抑制作用[10]。

2.1.2. 施复合肥

Lain 等研究发现瑞典北部森林土壤加入氮肥和磷肥时，单独添加不会对土壤呼吸产生影响，但是当同时添加可刺激土壤的呼吸。还发现同时添加氮和磷会减弱激发效应[11]。马欣等研究了不施肥、单施化肥、秸秆还田 + 化肥这 3 种施肥处理对稻田耕层土壤有机碳矿化及其激发效应的影响，发现长期施肥降低了稻田耕层土壤中原有有机碳累积分解率，这有利于增强稻田耕层土壤中碳的固持。此外，还观察到秸秆还田加化肥效果更加明显[12]。李奕霏通过对宁乡县土壤进行添加秸秆有机肥、有机无机配施、无机化肥和不施肥等处理，研究发现长期施肥的土壤产生正激发效应的持续时间较短但是强度较大，随后迅速减弱，负激发效应逐渐增强[13]。

2.2. 外源有机质

2.2.1. 外源有机质的数量

Wang 等研究发现单次添加葡萄糖比重复添加葡萄糖能使土壤产生更大的激发效应[7]。Peng 等人研究发现随着葡萄糖添加量的增加，激发效应的强度也随之增加[9]。丘清燕等人通过向不同深度的土壤中添加不同数量的¹³C 标记的葡萄糖，也发现相同的现象，对于表层土壤来说，激发效应的强度随着葡萄糖添加数量的增加而增加[14]。

2.2.2. 外源有机质的种类

Andrew 等通过向土壤中添加玉米凋落叶和蔗糖，发现添加切碎的玉米凋落叶比磨碎的玉米凋落叶引发的激发效应低，但是这两种形式都比添加蔗糖后的激发效应低[15]。Zhang 等研究发现，添加葡萄糖和单宁均可以使土壤产生正的激发效应，而草酸的添加引起了负激发效应[16]。苗淑杰等对添加玉米秸秆的土壤研究中发现玉米秸秆的添加抑制了土壤有机质的激发效应，而加入的玉米秸秆并没有全部的分解，从而使土壤有机碳含量因玉米秸秆的添加而升高[17]。

2.3. 环境因子

2.3.1. 温度

陈立新等发现，培养温度为 25℃ 和 35℃ 时，混合添加椴树和枫桦枯叶混合组成的阔叶枯叶的激发效应比红松枯叶的激发效应大。培养温度为 30℃ 时，添加红松枯叶的激发效应比混合添加的激发效应大[18]。李艾蒙比较了 18℃ 和 25℃ 下的激发效应，发现 18℃ 培养条件下棕壤累积激发效应程度高于 25℃，其中低肥棕壤的总体变化大于高肥棕壤[19]。Sangeeta 等研究认为，土壤有机碳的激发效应在淋溶土中，23℃ 时最强，在变性土中，23℃ 时较弱，这表明温度在不同土壤类型中具有不同的正激发效应。小麦残渣引起的土壤有机碳大小和土壤有机碳分解的温度敏感性随着土壤类型(淋溶土 > 变性土)和培养条件(温度和时间)而明显改变[20]。

2.3.2. 水分

张雪雯等研究发现，相对于 100% 最大田间持水量处理的土壤，干湿交替(2 天湿处理 + 10 天自然通风处理)的土壤能够促进凋落物的分解。培养初期凋落物分解速率比培养后期高。干湿交替对湿地土壤温室气体排放通量都有明显的影响。三种水分处理下土壤排放量都随时间增加而逐渐降低，且添加凋落物后排放量明显增加[21]。戴闪闪研究了东北农田黑土在添加玉米秸秆后的土壤有机碳分解和激发效应，发现不同水分对土壤有机质分解具有明显的影响。在未添加秸秆的土壤中，65% 田间持水量的条件下土壤有机质分解量高于在 45% 田间持水量的条件下的土壤有机质分解量[22]。

3. 激发效应产生的机理

3.1. 共代谢理论

大量添加易分解的有机质会激活并且增加土壤微生物的生物量。外源有机质也可以作为能量来源促进微生物合成能够分解顽固土壤有机质的胞外酶，促进了土壤有机质的分解[23]。Chen 等得出添加蔗糖会加速微生物的生长，增加葡萄糖苷酶和纤维二糖水解酶的活性，降低木聚糖酶和亮氨酸氨基肽酶的活性[24]。Tian 等通过添加¹³C 标记的葡萄糖发现土壤碳和氮的有效性与微生物的活性有关，在葡萄糖和养分添加的情况下，微生物活性的变化影响了土壤有机碳的分解和激发效应[25]。丘清燕等通过实验发现葡萄糖的添加并没有对表层土壤(0~20 cm)微生物的一些指标产生影响，但是对深层土壤(30~40 cm)的一些微生物指标是有影响的[26]。

3.2. 微生物氮开采假说

微生物氮开采是一些微生物利用易分解的外源有机质分解难降解的有机质以获取氮的过程[27]。由于顽固的碳的分解产生很少或不产生净能量,因此一些微生物会通过高碳成本的方式来获得土壤中难分解的氮,这种能力改变了微生物分解的群落水平的化学计量[28]。例如,微生物氮的开采导致了以下的预测:生态系统中碳的储量会随着氮有效性的增加而增加。因为针对氮的顽固性,碳的开采将会受到抑制,这可能解释了随着氮的添加而观察到土壤中碳的分解下降[29] [30]。

3.3. 底物优先利用假说

当向土壤中添加外源有机质之后,它的可利用性比土壤中已有的有机质要高很多,微生物群落最活跃的部分(*r*-策略微生物)更加偏向利用新添加的外源有机质,进而产生负激发效应。这种改变通常被称为“底物优先利用”,这会暂时减少大多数惰性有机质的分解[31] [32]。王浩等人通过向武夷山不同林型土壤中添加外源碳之后,发现外源碳的添加抑制了土壤有机碳的分解,产生负的激发效应。得出结论,由于外源易分解有机碳的添加量较高,进而使土壤微生物在外源有机碳添加后优先利用了添加的有机碳而减少了对土壤原有有机碳的利用[33]。Evangelia 等人研究也发现相同的结论,微生物群落会优先利用添加的有机质[34]。

3.4. 微生物活化

向土壤中添加新鲜的外源有机质会刺激微生物代谢并使微生物生物量增加。根据微生物活化模型,最初,由于底物的添加,微生物的生长代谢受到影响,但是随着外源有机质被消耗利用殆尽,微生物会转而利用土壤中原有的有机质[32] [35] [36]。一些研究也证实了这一观点。Cheng 等人研究发现微生物生物量的周转随着根系分泌物的增加而增加,并且与根际激发效应呈正相关关系[25]。Liu 等人研究发现,当外源有机质的添加量较高的时候,微生物生物量的周转速率也较高[37]。

3.5. 碳氮化学计量理论

如果外源有机质碳和氮的添加满足微生物生长代谢,即当该输入对应于碳和氮的化学计量比例时,微生物的活性最高,土壤有机碳的分解速率最大。根据化学计量模型,激发效应的大小依赖于碳和氮的平衡[6] [22]。Drake 等人研究解释了氮添加促进土壤有机碳分解,氮添加使得外源有机质的碳氮比更加适合微生物的生长代谢的需要,从而使微生物的活性增强,土壤有机碳的分解速率也更快[38]。

3.6. 微生物群落结构变化

当新鲜的外源有机质添加到土壤中,正在休眠的微生物被激活,并且外源有机质的添加增加了先前处于饥饿状态的微生物种群的活性和生长,一旦新鲜有机质的供应充足,微生物群落结构就会发生很大的变化[39]。我们认为土壤微生物是激发效应的驱动者,因此微生物群落的大小和组成能改变土壤有机碳的分解,并且影响激发效应[40]。Wang 等的研究表明外源有机质的添加刺激了微生物活性,降低了细菌与真菌的比例,从而对真菌有更好的促进作用[41]。Rousk 等研究不同葡萄糖添加量对土壤激发效应的影响时发现,土壤微生物生物量碳的变化并不明显,而且较高的葡萄糖添加量对土壤细菌的生长起一定的抑制作用,但却发现促进真菌的生长[42]。丘清燕等研究也发现了相同的现象[26]。

3.7. 饥饿生存生活方式

微生物对土壤养分缺乏的反应,是一种以饥饿生存的生活方式,是自然界中微生物的正常生理状态[43]。饥饿生存生活方式的一个主要方面是大量处于低活跃状态的微生物对添加的外源物质做出迅速的反

应[44]。在任何时刻，有些微生物是处于活跃状态的，有些微生物是处于休眠状态的，也有些微生物处于停滞状态。即使微生物在较低的活跃状态，也维持着使用任何外源物质所必须的生化机制[45]。Liu 等人的研究证明了这一个观点[46]。

4. 问题与展望

综上所述，土壤有机碳库是陆地生态系统中最大的碳库，它的微小的变化就可以对大气中 CO₂ 的浓度产生影响。添加外源有机质可以通过影响激发效应进而影响土壤有机碳的分解，对有机碳的动态平衡产生一定的影响。目前关于土壤有机碳的激发效应的研究已经取得了一定的进展。但是仍然有一些不足需要我们继续深入的研究：1) 目前，我们尚不清楚哪一个机理是影响土壤激发效应的主要因素；2) 以后的研究有必要找到外源有机质添加数量的临界阈值，以便于以后更好的研究激发效应；3) 影响激发效应的因素(例如：施肥、外源有机质的量)与激发效应的单独和相互的作用；4) 需要更加细致的了解土壤微生物是如何对激发效应产生影响的；5) 现在大部分的研究都针对实验室内培养，而缺少一些野外原位实验的研究。

参考文献

- [1] 陈春梅, 谢祖彬, 朱建国. 土壤有机碳激发效应研究进展[J]. 土壤, 2006(4): 359-365.
- [2] Lal, R. (2004) Soil Carbon Sequestration Impacts on Global Climate Change and Food Security. *Science*, **304**, 1623-1627. <https://doi.org/10.1126/science.1097396>
- [3] Zhang, Y., Zhao, Y.C., Shi, X.Z., Lu, X.X., Yu, D.S., Wang, H.J., et al. (2008) Variation of Soil Organic Carbon Estimates in Mountain Regions: A Case Study from Southwest China. *Geoderma*, **146**, 449-456. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2008.06.015>
- [4] Löhnnis, F. (1926) Nitrogen Availability of Green Manures. *Soil Science*, **22**, 253-290. <https://doi.org/10.1097/00010694-192610000-00001>
- [5] Bingeman, C.W., Varner, J.E. and Martin, W.P. (1953) The Effect of the Addition of Organic Materials on the Decomposition of an Organic Soil. *Soil Science Society of America Journal*, **17**, 34-38. <https://doi.org/10.2136/sssaj1953.03615995001700010008x>
- [6] Kuzyakov, Y., Friedel, J.K. and Stahr, K. (2000) Review of Mechanisms and Quantification of Priming Effects. *Soil Biology & Biochemistry*, **32**, 1485-1498. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00084-5](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00084-5)
- [7] Wang, Q.K., Chen, L.C., Yang, Q.P., Sun, T. and Li, C.M. (2019) Different Effects of Single versus Repeated Additions of Glucose on the Soil Organic Carbon Turnover in a Temperate Forest Receiving Long-Term N Addition. *Geoderma*, **341**, 59-67. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2019.01.032>
- [8] 李悦, 聂成, 邵蕊, 杜薇, 刘颖慧. 中国半干旱草原施氮梯度下的土壤激发效应[J]. 资源与生态学报: 英文版, 2019, 10(2): 147-154. <https://doi.org/10.5814/j.issn.1674-764x.2019.02.005>
- [9] Tian, P., Liu, S., Wang, Q., Sun, T. and Blagodatskaya, E. (2019) Organic N Deposition Favours Soil C Sequestration by Decreasing Priming Effect. *Plant and Soil*, **445**, 439-451. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-04331-3>
- [10] 朱依凡, 孙兆林, 王清奎. 生物炭和氮添加对亚热带常绿阔叶林土壤有机碳分解与平衡的影响[J]. 生态学杂志, 2020, 39(9): 2851-2859.
- [11] Hartley, I.P., Hopkins, D.W., Sommerkorn, M. and Wookey, P.A. (2010) The Response of Organic Matter Mineralisation to Nutrient and Substrate Additions in Sub-Arctic Soils. *Soil Biology & Biochemistry*, **42**, 92-100. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.10.004>
- [12] 马欣, 魏亮, 唐美玲, 徐福利, 祝贞科, 葛体达, 等. 长期不同施肥对稻田土壤有机碳矿化及激发效应的影响[J]. 环境科学, 2018, 39(12): 5680-5686.
- [13] 李奕霏. 长期施肥处理下不同深层稻田土壤有机碳周转特征[D]: [硕士学位论文]. 长沙: 中南林业科技大学, 2019.
- [14] 丘清燕, 杨钰, 王浩, 胡亚林. 易分解有机碳输入量对武夷山常绿阔叶林不同土层深度土壤激发效应的影响[J]. 生态学杂志, 2020, 39(4): 1153-1163.
- [15] Nottingham, A.T., Griffiths, H., Chamberlain, P.M., Stott, A.W. and Tanner, E.V.J. (2009) Soil Priming by Sugar and

- Leaf-Litter Substrates: A Link to Microbial Groups. *Applied Soil Ecology*, **42**, 183-190.
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2009.03.003>
- [16] Zhang, Z., Wang, W., Qi, J., Zhang, H., Tao, F. and Zhang, R. (2019) Priming Effects of Soil Organic Matter Decomposition with Addition of Different Carbon Substrates. *Journal of Soils and Sediments*, **19**, 1171-1178.
<https://doi.org/10.1007/s11368-018-2103-3>
- [17] 苗淑杰, 乔云发, 王文涛, 施雨涵. 添加玉米秸秆对黄棕壤有机质的激发效应[J]. 土壤, 2019, 51(3): 622-626.
- [18] 陈立新, 李刚, 刘云超, 段文标, 孙双红, 李帆帆, 等. 外源有机物与温度耦合作用对红松阔叶混交林土壤有机碳的激发效应[J]. 林业科学研究, 2017, 30(5): 797-804.
- [19] 李艾蒙, 李慧, 裴久渤, 谢柠桧, 刘雨薇, 汪景宽. 玉米秸秆施用对棕壤有机碳激发效应及温度敏感性的影响[J]. 农业环境科学学报, 2019, 38(12): 2788-2796.
- [20] Lenka, S., Trivedi, P., Singh, B., Pal Singh, B., Pendall, E., Bass, A., et al. (2019) Effect of Crop Residue Addition on Soil Organic Carbon Priming as Influenced by Temperature and Soil Properties. *Geoderma*, **347**, 70-79.
<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2019.03.039>
- [21] 张雪雯. 干湿交替对若尔盖湿地枯落物和土壤有机质分解的影响[D]: [硕士学位论文]. 北京: 北京林业大学, 2014.
- [22] 戴闪闪. 玉米秸秆添加对黑土有机碳矿化的影响[D]: [硕士学位论文]. 北京: 中国科学院大学(中国科学院东北地理与农业生态研究所), 2018.
- [23] Blagodatskaya, E.V., Blagodatsky, S.A., Anderson, T.H. and Kuzyakov, Y. (2007) Priming Effects in Chernozem Induced by Glucose and N in Relation to Microbial Growth Strategies. *Applied Soil Ecology*, **37**, 95-105.
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2007.05.002>
- [24] Chen, R., Senbayram, M., Blagodatsky, S., Myachina, O., Ditttert, K., Lin, X., 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. <https://doi.org/10.1111/gcb.12475>
- [25] Tian, Q., Yang, X., Wang, X., Liao, C., Li, Q., Wang, M., 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. <https://doi.org/10.1007/s10533-016-0198-4>
- [26] 丘清燕, 姚快乐, 刘骏, 葛志强, 许文斌, 刘红晓, 等. 易分解有机碳对不同恢复年限森林土壤激发效应的影响[J]. 生态学报, 2019, 39(13): 4855-4864.
- [27] Fontaine, S. and Barot, S. (2005) Size and Functional Diversity of Microbe Populations Control Plant Persistence and Long-Term Soil Carbon Accumulation. *Ecology Letters*, **8**, 1075-1087.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00813.x>
- [28] Craine, J.M., Morrow, C. and Fierer, N. (2007) Microbial Nitrogen Limitation Increases Decomposition. *Ecology*, **88**, 2105-2113. <https://doi.org/10.1890/06-1847.1>
- [29] Wang, W.J., Baldock, J.A., Dalal, R.C. and Moody, P.W. (2004) Decomposition Dynamics of Plant Materials in Relation to Nitrogen Availability and Biochemistry Determined by NMR and Wet-Chemical Analysis. *Soil Biology and Biochemistry*, **36**, 2045-2058. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.05.023>
- [30] Hagedorn, F., Spinnler, D. and Siegwolf, R. (2003) Increased N Deposition Retards Mineralization of Old Soil Organic Matter. *Soil Biology and Biochemistry*, **35**, 1683-1692. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2003.08.015>
- [31] Cheng, W. (1999) Rhizosphere Feedbacks in Elevated CO₂. *Tree Physiology*, **19**, 313-320.
<https://doi.org/10.1093/treephys/19.4-5.313>
- [32] Kuzyakov, Y. and Bol, R. (2005) Sources and Mechanisms of Priming Effect Induced in Two Grassland Soils Amended with Slurry and Sugar. *Soil Biology and Biochemistry*, **38**, 747-758.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.06.025>
- [33] 王浩, 杨钰, 习丹, 丘清燕, 胡亚林. 易分解有机碳输入量对武夷山不同林型土壤激发效应的影响[J]. 生态学报, 2020, 40(24): 9184-9194.
- [34] Gontikaki, E., Thornton, B., Huvenne, V.A.I. and Witte, U. (2013) Negative Priming Effect on Organic Matter Mineralisation in NE Atlantic Slope Sediments. *PLoS ONE*, **8**, e67722. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0067722>
- [35] Sallih, Z. and Bottner, P. (1988) Effect of Wheat (*Triticum aestivum*) Roots on Mineralization Rates of Soil Organic Matter. *Biology and Fertility of Soils*, **7**, 67-70. <https://doi.org/10.1007/BF00260735>
- [36] Nobili, M.D., Contin, M., Mondini, C. and Brookes, P.C. (2001) Soil Microbial Biomass Is Triggered into Activity by Trace Amounts of Substrate. *Soil Biology and Biochemistry*, **33**, 1163-1170.
[https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(01\)00020-7](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(01)00020-7)

-
- [37] Liu, X.J.A., Finley, B.K., Mau, R.L., Schwartz, E., Dijkstra, P., Bowker, M.A., *et al.* (2020) The Soil Priming Effect: Consistent Across Ecosystems, Elusive Mechanisms. *Soil Biology & Biochemistry*, **140**, Article ID: 107617. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.107617>
 - [38] Drake, J.E., Darby, B.A., Giasson, M.A., Kramer, M.A., Phillips, R.P. and Finzi, A.C. (2013) Stoichiometry Constrains Microbial Response to Root Exudation-Insights from a Model and a Field Experiment in a Temperate Forest. *Biogeosciences*, **10**, 821-838. <https://doi.org/10.5194/bg-10-821-2013>
 - [39] Fontaine, S., Mariotti, A. and Abbadie, L. (2003) The Priming Effect of Organic Matter: A Question of Microbial Competition? *Soil Biology and Biochemistry*, **35**, 837-843. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(03\)00123-8](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00123-8)
 - [40] Fontaine, S., Henault, C., Aamor, A., Bdioui, N., Bloor, J.M.G., Maire, V., *et al.* (2011) Fungi Mediate Long Term Sequestration of Carbon and Nitrogen in Soil through Their Priming Effect. *Soil Biology & Biochemistry*, **43**, 86-96. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.09.017>
 - [41] Wang, Q., Wang, S., He, T., Liu, L. and Wu, J. (2014) Response of Organic Carbon Mineralization and Microbial Community to Leaf Litter and Nutrient Additions in Subtropical Forest Soils. *Soil Biology & Biochemistry*, **71**, 13-20. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.01.004>
 - [42] Rousk, J., Hill, P.W. and Jones, D.L. (2015) Priming of the Decomposition of Ageing Soil Organic Matter: Concentration Dependence and Microbial Control. *Functional Ecology*, **29**, 285-296. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12377>
 - [43] 黄文昭, 赵秀兰, 朱建国, 谢祖彬, 朱春梧. 土壤碳库激发效应研究[J]. 土壤通报, 2007(1): 149-154.
 - [44] White, D.C. (1995) Chemical Ecology: Possible Linkage between Macro- and Microbial Ecology. *Oikos*, **74**, 177-184. <https://doi.org/10.2307/3545646>
 - [45] Hobbie, J.E. and Hobbie, E.A. (2013) Microbes in Nature Are Limited by Carbon and Energy: The Starving-Survival Lifestyle in Soil and Consequences for Estimating Microbial Rates. *Frontiers in Microbiology*, **4**, Article No. 324. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2013.00324>
 - [46] Liu, X.J.A., Sun, J., Mau, R.L., Finley, B.K., Compson, Z.G., van Gestel, N., *et al.* (2017) Labile Carbon Input Determines the Direction and Magnitude of the Priming Effect. *Applied Soil Ecology*, **109**, 7-13. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.10.002>