

DOI: 10.5846/stxb202007241944

王全成, 郑勇, 宋鸽, 金圣圣, 贺纪正. 亚热带次级森林演替过程中模拟氮磷沉降对土壤微生物生物量及土壤养分的影响. 生态学报, 2021, 41(15): 6245-6256.

Wang Q C, Zheng Y, Song G, Jin S S, He J Z. Impacts of simulated nitrogen and phosphorus depositions on soil microbial biomass and soil nutrients along two secondary succession stages in a subtropical forest. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(15): 6245-6256.

亚热带次级森林演替过程中模拟氮磷沉降对土壤微生物生物量及土壤养分的影响

王全成^{1,2}, 郑勇^{1,2,*}, 宋鸽^{1,2}, 金圣圣^{1,2}, 贺纪正^{1,2}

1 福建师范大学湿润亚热带山地生态国家重点实验室培育基地, 福州 350007

2 福建师范大学地理科学学院, 福州 350007

摘要: 氮(N)沉降深刻影响着森林生态系统的生物多样性、生产力和稳定性。亚热带地区森林土壤磷(P)的有效性较低, N沉降将更突显P的限制作用。N、P输入对亚热带次级森林土壤的影响是否依赖于森林演替阶段知之甚少。选取两种不同演替年龄阶段(年轻林:<40 a; 老年林:>85 a)的亚热带常绿阔叶林, 设置模拟N和/或P沉降($10 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$) 4个处理(Ctrl、N、P、NP), 连续处理4.5年后采集表层、次表层和下底层(0—15、15—30、30—60 cm)土壤样品, 综合分析了土壤微生物生物量碳(MBC)氮(MBN)和多种土壤养分含量。结果表明, MBC、MBN及土壤养分含量均随土壤深度增加而降低。N添加对两种演替阶段森林土壤中MBC和MBN均无显著影响。施P相关处理(P和NP)对年轻林表层土壤MBC和MBN无显著影响, 但显著增加了老年林表层土壤MBC和MBN ($P < 0.05$), 表明老年林可能比年轻林更易受P限制。N添加显著增加了两种演替森林表层土壤可溶性有机氮(DON)、氨态氮($\text{NH}_4^+\text{-N}$)和硝态氮($\text{NO}_3^-\text{-N}$)的含量 ($P < 0.05$); P相关处理(P和NP)显著增加两种演替阶段表层和次表层土壤速效磷(AP)以及表层土壤全磷(TP)的含量 ($P < 0.05$)。土壤MBC和MBN与土壤中各养分指标(可溶性有机碳DOC、DON、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 、AP、全碳TC、全氮TN和TP)呈显著正相关关系, 土壤TC、TN和DOC是影响土壤微生物生物量的主要因子。研究可为评估和揭示未来全球环境变化背景下不同演替林龄亚热带森林的土肥潜力及土壤质量的演变提供一定的科学理论依据。

关键词: 氮沉降; 磷添加; 森林演替; 土壤微生物生物量; 土壤养分

Impacts of simulated nitrogen and phosphorus depositions on soil microbial biomass and soil nutrients along two secondary succession stages in a subtropical forest

WANG Quancheng^{1,2}, ZHENG Yong^{1,2,*}, SONG Ge^{1,2}, JIN Shengsheng^{1,2}, HE Jizheng^{1,2}

1 State Key Laboratory for Subtropical Mountain Ecology of the Ministry of Science and Technology and Fujian Province, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

2 School of Geographical Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

Abstract: Subtropical forest as one of the most typical forest ecosystems in China has rich species diversity of plants, animals and microorganisms. Global environmental changes can influence biodiversity and ecological function in the subtropical region. For example, atmospheric nitrogen (N) deposition profoundly affects the biodiversity, productivity and stability of forest ecosystems. Phosphorus (P) availability in subtropical forest soil is generally low, resulting in more exacerbated P limitation under N deposition scenarios. Soil microbes play key roles in organic matter decomposition and

基金项目: 国家自然科学基金项目(31570499, 31971447)

收稿日期: 2020-07-24; 网络出版日期: 2021-05-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhengy@fjnu.edu.cn

biogeochemical N and P cycling in soils and regulating forest succession. However, the effects of N and P inputs on forest soil characteristics at different succession stages remain largely unknown. A simulated N and/or P deposition experiments ($10 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$, N addition (N), P addition (P), NP, and Control (without NP addition)) were conducted in a Chinese subtropical forest with two different succession stages (young forest <40 and old forest >85 a) since 2015. Soil samples were collected from three soil layers (0—15, 15—30, 30—60 cm) under four N and/or P addition treatments of two forest succession stages in June 2019. Soil microbial biomass carbon (MBC) and nitrogen (MBN), and soil nutrients content were determined through the CHCl_3 fumigation extraction and chemical analysis methods, respectively. The results indicated that soil MBC, MBN, and nutrients decreased with increasing soil depth regardless of the forest succession stages. Nitrogen addition had a minor effect on soil microbial biomass. Although no significant P addition effect was observed in the surface soil of young forest, P alone and NP additions significantly increased MBC and MBN in surface soil samples collected from the old forest ($P < 0.05$), indicating that old forest would be more susceptible to P limitation than young forest. Soil dissolved organic nitrogen (DON), $\text{NH}_4^+\text{-N}$, and $\text{NO}_3^-\text{-N}$ in the surface soils of the old and young forests were significantly increased under N addition conditions ($P < 0.05$). Moreover, P and NP additions significantly increased available P (AP) in the surface and subsurface soils, and total P (TP) content in the surface soil of the two forest succession stages ($P < 0.05$). Significant positive correlations between soil microbial biomass with soil nutrients were observed in this study. Soil total carbon (TC), total nitrogen (TN) and dissolved organic carbon (DOC) were identified as main factors influencing soil microbial biomass. This study provided basic data for revealing the response of forest soil qualities at different succession stages under future global environmental change scenarios.

Key Words: nitrogen deposition; phosphorus addition; forest succession; soil microbial biomass; soil nutrient

氮(N)和磷(P)是陆地生态系统限制植物生长的主要养分因子,在植物的生长、发育和繁殖等过程中起着关键的作用,影响着生态系统的生产力和生态过程^[1]。由于大量的化石燃料燃烧、含N化肥使用及畜牧业的发展等,使得大量活性N进入大气^[2],含N化合物随后通过降水(尘)方式返回地表,形成大气N沉降。目前我国已成为全球三大N沉降集中区域之一,尤其在东部地区更为严重,其N沉降速率已达 $50\text{—}55 \text{ kg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ^[3]。大气N沉降会增加土壤中N素有效性,促进植物生长。同时,热带和亚热带森林土壤风化严重,大部分P与铝和铁络合物相结合,导致土壤P素不易被利用^[4],而N沉降会进一步降低土壤P的有效性。养分有效性会改变土壤微生物的活性,进而影响微生物对有机质的分解以及土壤养分的数量和迁移^[5]。毋庸置疑,N、P沉降显著改变了土壤性状和微生物特征,而目前关于N、P沉降对土壤性状和微生物特征影响的研究多集中在表层(0—15 cm 或 0—20 cm)土壤。例如,张秀兰等^[6]在亚热带杉木人工林研究发现低水平N、P添加显著提高0—5 cm土壤水溶性有机碳含量。Yang等^[7]针对东北落叶松的研究发现N添加降低了0—10 cm土壤无机P的有效性、微生物量磷和酸性磷酸酶的活性。此外,以往多数N、P添加研究在同一林分开展^[8],鲜有研究比较不同森林演替阶段土壤特性对N、P添加的响应。考虑到不同森林演替阶段对土壤N、P的需求不同^[9],因此在N、P沉降背景下,对森林生态系统不同演替阶段土壤微生物特性的研究具有重要的意义。

土壤微生物是生态系统物质循环的主要驱动者,在土壤有机质周转及N、P养分转化的过程中扮演着重要角色,其生物量约占土壤总有机碳的1%—5%,尽管其库容小,但周转速度快,是土壤有机质中最活跃的部分^[10-11]。森林土壤养分是供给植物生长发育所必需的营养来源^[12]。可溶性有机碳(DOC)和氮(DON)是微生物和植物生长过程中重要的物质和能量来源,在土壤生态系统C、N循环过程中具有重要作用^[13]。速效N($\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$)是微生物通过矿化作用将土壤中有有机N转化而来的无机N,可供植物直接吸收利用^[14]。土壤速效磷(AP)主要来源于有机P的矿化,可以被植物和微生物直接利用^[15]。土壤C、N和P等是土壤微生物和植物所需要的物质和能量的重要来源^[16]。土壤微生物和土壤养分是评价土壤肥力的重要指标,对维持森林生态系统可持续发展具有重要的意义。

亚热带常绿阔叶林在我国南方广泛分布,约占国土面积的1/4,同时也是世界主要森林植被类型之一^[17]。

浙江古田山国家级自然保护区地处中亚热带,是国际生物多样性保护的热点地区^[18],其地带性植被是以老龄常绿阔叶林为核心,周围分布次生常绿阔叶林^[19],为比较研究亚热带次生常绿阔叶林提供了天然实验样地。本研究以亚热带年轻和老年常绿阔叶林土壤为研究对象,以人工定量施肥模拟 N、P 沉降实验,探讨亚热带次级森林不同演替阶段土壤微生物生物量以及八种主要的土壤养分指标等对 N、P 沉降的响应;分析土壤微生物生物量与养分之间的相关性。一般认为,N 沉降对大多数生态系统土壤微生物生物量的影响呈负效应^[20],且可能加剧亚热带地区土壤中 P 的限制作用^[21]。因此假设:(1) N 沉降会减少土壤微生物生物量;(2) N、P 沉降对土壤微生物量的影响在不同森林演替阶段存在一定差别;(3) N、P 沉降同时发生时,P 的影响更大。本文试图从土壤微生物生物量和土壤养分的角度揭示亚热带次级森林生态系统演替过程中对 N、P 输入的响应,为全面评估外源 N、P 输入对亚热带森林土壤的影响提供基础数据;这将对未来全球环境变化背景下,如何保护我国的亚热带森林资源、实现干扰生态系统的植被恢复与重建等具有重要的理论和实践意义。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究地点位于浙江省衢州市开化县的古田山国家级自然保护区(29°10'19.4"—29°17'41.4"N, 118°03'49.7"—118°11'12.2"E)。该区域受季风影响大,属我国中亚热带湿润季风气候区。年均温为 15.3℃,最冷 1 月平均温 4.1℃,最热 7 月平均温 27.6℃,无霜期达到 250 d。年均降雨量为 1964 mm,年均降水天数约 143 d,相对湿度为 92.4%。研究区基岩由花岗岩和片麻岩组成,土壤质地均由砂质壤土和粉质壤土组成^[22],土壤类型为红壤,呈酸性。本区属典型的亚热带常绿阔叶林植被类型,优势树种为甜槠(*Castanopsis eyrei*)、木荷(*Schima superba*)、短柄枹(*Quercus serrata*)、石栎(*Lithocarpus glaber*)和欆木(*Loropetalum chinese*)等^[23]。

1.2 试验设计

依托中德国际合作项目(BEF—China)于 2008 年建立的亚热带不同次级森林演替阶段的比较研究样地(Comparative Study Plots, CSPs),针对年轻(<40 a)和老年(>85 a)两种演替阶段森林(两种类型林地的林分存在一定差异,但是优势种基本相同),每个演替阶段选择 4 处样方地点(重复),共 8 个 CSP 的样方(海拔为 251—620 m)。该 8 个样方作为我们 N、P 添加实验的不施肥对照(Ctrl);并且在选定的 8 处对照样方地点周围,分别新建了另外 3 个样地(30 m×30 m,中间 20 m×20 m 为核心区;样方间距大于 20 m),进行施肥处理,即氮添加(N)、磷添加(P)、氮磷添加(NP)。每种森林演替设置 4 个施肥处理(Ctrl, N, P, NP),每个处理 4 个重复,总计 32 个样方。氮的施用量为 10 g m⁻² a⁻¹,以尿素即 CO(NH₂)₂ 的形式添加;磷的施用量为 10 g m⁻² a⁻¹,以重钙磷肥(Ca(H₂PO₄)₂·H₂O, TSP)的形式添加。施肥方式为均匀地撒到样地内,每年频率为 3 月、7 月共两次,每次施肥量为全年的一半,试验始于 2015 年 3 月。

1.3 取样与指标测定方法

土壤样品采集于 2019 年 6 月。在每个样方的核心区(20 m×20 m)随机选取 10 个取样点,取样时先移除地表的枯枝落叶,然后用直径为 3.5 cm 的土钻,分别取表层(0—15 cm)、次表层(15—30 cm)和下底层(30—60 cm)三个土层,相同土层土壤混匀,分取约 500 g 装袋,冰袋保鲜条件下带回实验室。挑去碎石及可见的根系,过 2 mm 筛后土壤样品分为两份:一份置于 4℃ 冰箱冷藏,用于土壤速效养分、MBC 及 MBN 的测定;另一份自然风干后,过 100 目,用于土壤 TC、TN 和 TP 等指标的测定。

土壤 TC 和 TN 用碳氮元素分析仪(Elementar Vario EL III, Elementar, Germany)测定;土壤 DOC 和 DON 的测定如下^[24]:称取 5.0 g 鲜土,加入 20 mL 去离子水,振荡,过滤(0.45 μm),滤液中 DOC 用总有机碳分析仪(TOC—VCPH/CPN, Shimadzu, Japan)测定;滤液中的可溶性 TN、NH₄⁺-N 和 NO₃⁻-N 用连续流动分析仪(SAN++, Skalar, Netherlands)测定, DON 的计算公式为: DON = TN - NH₄⁺-N - NO₃⁻-N。NH₄⁺-N 和 NO₃⁻-N 用 2 mol/L 的 KCl 溶液浸提 5.0 g 鲜土,按水土比 4:1 浸提,上清液用连续流动分析仪测定^[25]。土壤 TP 采用 HClO₄-H₂SO₄法测定,样品经过消煮分解后,过滤(0.45 μm),随后利用连续流动分析仪测定。速效磷(AP)用

M3 溶液(乙酸、浓硝酸、硝酸铵、氟化铵和 EDTA)浸提(10:1),上清液用连续流动分析仪测定^[26]。MBC 和 MBN 用熏蒸-K₂SO₄法^[27]浸提后,用总有机碳分析仪测定滤液中总有机碳含量;用连续流动分析仪测定 TN 含量,用熏蒸和未熏蒸土样之差除以系数 $K_C = 0.45$ 和 $K_N = 0.54$,即得土壤 MBC 和 MBN 含量。

1.4 数据处理

运用 Excel 2019、SPSS25 结合 R 语言(R 3.0.2)对获取的数据进行整理和统计分析。采用多因素方差分析检测 N 添加、P 添加,演替阶段(林龄),土层,及其交互作用对微生物生物量及土壤养分的影响;采用单因素方差分析(One-way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)分别进行各试验处理间差异显著性检验及多重比较;采用独立样本 T 检验对相同施肥处理下同一土层样品各参数在年轻林和老年林之间进行差异显著性检验。利用线性模型分析土壤 MBC 和 MBN 与土壤养分(DOC、DON、NH₄⁺-N、NO₃⁻-N、AP、TC、TN 和 TP)之间的相关关系。利用 vegan 软件包中的‘rda’函数对土壤 MBC 和 MBN 进行冗余分析(RDA),以比较演替阶段、施肥及土层对土壤微生物生物量的影响;利用‘envfit’函数分析土壤养分因子对微生物生物量的影响。

2 研究结果

2.1 N、P 添加对年轻林和老年林不同土层土壤 MBC 和 MBN 的影响

研究结果表明,N 添加对 MBC 和 MBN 无显著影响,但 P 添加显著影响土壤 MBN,森林演替阶段显著影响土壤 MBC,不同土层之间 MBC 和 MBN 均存在显著性差异(表 1)。有些土壤因子之间存在显著的交互作用,例如,N 添加与 P 添加两因子、演替阶段和土层两因子、以及 N 添加、P 添加和土层三因子交互显著影响土壤 MBN。P 添加和土层两因子,以及 P 添加、演替阶段和土层三因子之间交互作用对土壤 MBC 和 MBN 均具有显著性影响(表 1)。

表 1 土壤微生物生物量碳(MBC)和氮(MBN)及养分的四因素方差分析(F 值)

Table 1 Four-way ANOVA (F values) of soil microbial biomass carbon (MBC), nitrogen (MBN) and related soil nutrients

因素 Factors	微生物 生物量碳 MBC	微生物 生物量氮 MBN	可溶性 有机碳 DOC	可溶性 有机氮 DON	铵态氮 NH ₄ ⁺ -N	硝态氮 NO ₃ ⁻ -N	速效磷 AP	全碳 TC	全氮 TN	全磷 TP
氮 N	0.07	1.05	0.41	24.5 ***	30.3 ***	97.9 ***	0.00	0.28	0.10	1.44
磷 P	1.61	9.82 **	0.11	49.5 ***	38.7 ***	14.9 ***	285 ***	2.69	1.19	79.7 ***
林龄 Age	7.89 **	3.26	0.81	6.06 **	8.47 ***	20.0 ***	3.55	1.97	2.56	2.63
土层 Soil layer	102 ***	358 ***	87.3 ***	214 ***	57.7 ***	26.8 ***	227 ***	191 ***	136 ***	97.0 ***
氮×磷 N×P	1.96	5.55 *	0.96	25.2 ***	14.6 ***	11.9 ***	0.01	0.20	1.11	0.05
氮×林龄 N×Age	0.30	0.02	0.15	0.78	0.71	1.30	7.28 **	0.17	0.10	1.48
氮×土层 N×Soil layer	0.17	1.25	1.11	0.71	5.19 ***	7.84 ***	0.04	0.41	0.06	0.79
磷×林龄 P×Age	3.07	3.64	0.00	22.7 ***	4.38 *	9.00 **	3.23	0.19	0.19	1.05
磷×土层 P×Soil layer	5.95 **	6.23 **	0.25	23.9 ***	15.0 ***	4.26 *	225 ***	0.38	0.66	68.3 ***
林龄×土层 Age×Soil layer	0.74	7.27 ***	0.81	15.4 ***	8.80 ***	11.9 ***	0.78	0.32	0.38	0.97
氮×磷×林龄 N×P×Age	1.09	0.11	0.00	1.46	0.02	7.39 **	7.75 **	0.67	0.29	0.64
氮×磷×土层 N×P×Soil layer	0.36	3.54 *	1.43	8.84 ***	5.96 ***	6.12 **	0.03	1.04	0.68	0.25
氮×林龄×土层 N×Age×Soil layer	1.08	0.05	0.38	0.34	0.52	2.11	7.76 ***	0.52	0.97	0.69
磷×林龄×土层 P×Age×Soil layer	3.34 *	7.03 **	0.06	19.5 ***	3.41 *	1.87	0.80	0.54	0.28	0.70
氮×磷×林龄×土层 N×P×Age×Soil layer	0.02	0.22	0.04	3.88 *	0.36	2.20	7.62 ***	0.11	0.17	0.72

MBC:微生物生物量碳 Microbial biomass carbon;MBN:微生物生物量氮 Microbial biomass nitrogen;DOC:可溶性有机碳 Dissolved organic carbon;DON:可溶性有机氮 Dissolved organic nitrogen;NH₄⁺-N:铵态氮 Ammonium nitrogen;NO₃⁻-N:硝态氮 Nitrate nitrogen;AP:速效磷 Available phosphorus;TC:全碳 Total carbon;TN:全氮 Total nitrogen;TP:全磷 Total phosphorus;N:氮添加 Nitrogen addition;P:磷添加 Phosphorus addition;*, $P < 0.05$;**, $P < 0.01$;***, $P < 0.001$;n=4

两种演替阶段的各施肥处理下土壤 MBC 和 MBN 均随着土壤深度增加而降低(图 1)。与不施肥 Ctrl 相比,N 和 P 添加处理对年轻林土壤 MBC 含量无显著影响,但 P 和 NP 添加后,年轻林次表层土壤 MBN 含量较对照分别增加 32% 和 24% ($P<0.05$);同时,P 和 NP 添加后,老年林表层土壤 MBC 含量分别增加 69% 和 56%,次表层土壤中 MBC 分别增加 78% 和 75% ($P<0.05$),表层土壤 MBN 含量分别增加 86% 和 76% ($P<0.05$)。与年轻林相比,在 NP 添加处理下,老年林表层和次表层土壤 MBC 含量分别增加 36% 和 46% ($P<0.05$);在 Ctrl 和 N 添加处理下,老年林表层土壤中 MBN 含量分别降低 36% 和 32% ($P<0.05$)。

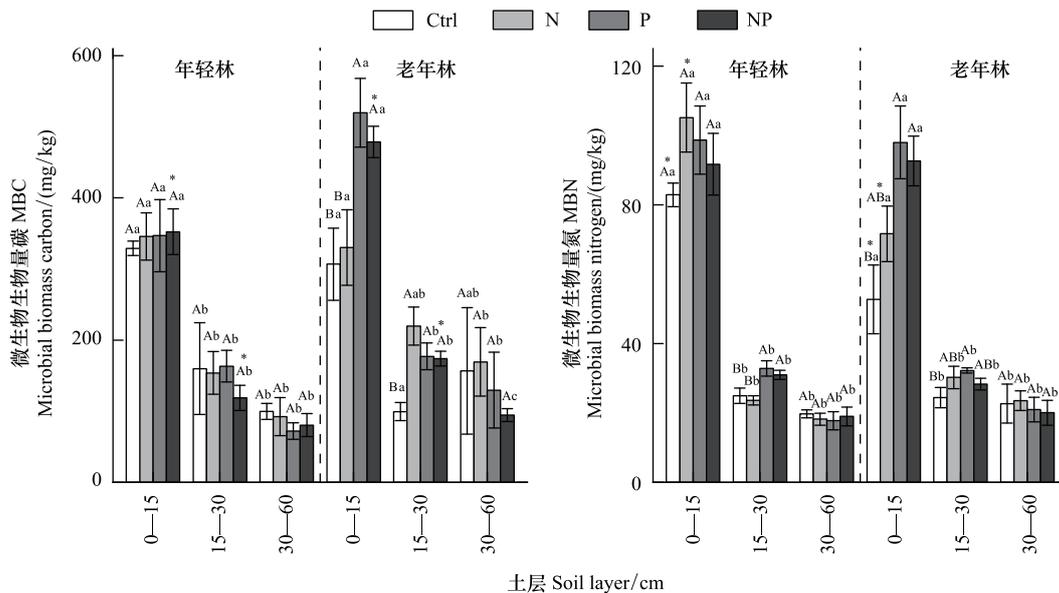


图 1 氮、磷添加对亚热带森林年轻林和老年林不同土层土壤微生物生物量碳(MBC)和氮(MBN)的影响

Fig.1 Effects of nitrogen and/or phosphorus additions on soil microbial biomass carbon (MBC) and nitrogen (MBN) of different soil layers at young and old succession stages in a subtropical forest

Ctrl: 对照 Control; N: 氮添加 Nitrogen addition; P: 磷添加 Phosphorus addition; NP: 氮磷添加 Nitrogen and phosphorus addition; 不同大写字母表示同一林地相同土层不同施肥处理之间差异显著; 不同小写字母表示相同施肥处理下; 不同土层之间差异显著 ($P<0.05$), 数值表示为平均值 \pm 标准误 ($n=4$), * 表示相同施肥处理下同一土层在年轻林和老年林之间存在显著性差异 ($P<0.05$)

2.2 N、P 添加对年轻林和老年林不同土层土壤主要养分含量的影响

N 添加、P 添加及演替阶段均显著影响森林土壤 DON、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 含量; P 添加显著影响土壤 AP 和 TP 含量; 而土层因子对各土壤养分指标均影响显著(表 1)。实验因子之间对土壤养分具有显著的交互作用, 例如, N 添加和 P 添加两因子, P 添加和演替阶段两因子, P 添加和演替阶段分别与土层两因子, 以及 N 添加、P 添加和土层三因子等交互作用, 均显著影响土壤中 DON、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的含量。N 添加和土层两因子交互显著影响 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$; P 添加、演替阶段和土层三因子交互显著影响土壤 DON 和 $\text{NH}_4^+\text{-N}$; N 添加、P 添加和演替阶段三者之间及 N 添加、P 添加、演替阶段和土层四者之间对土壤 DON 和 AP 均存在显著性交互作用。N 添加和演替阶段两因子及 N 添加、演替阶段和土层三因子交互显著影响土壤 AP; P 添加和土层两因子交互显著影响土壤中 AP 和 TP 含量(表 1)。

两种森林演替阶段(林龄)内各施肥处理下土壤养分均随着土壤深度增加而降低(图 2)。与不施肥 Ctrl 相比, N 添加处理显著增加了年轻林各土层土壤中 DON、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 含量, 且 N 添加显著增加了老年林表层土壤 DON、表层和下底层 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 以及各土层 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 含量; 其中 N 添加后年轻林和老年林表层土壤可溶性有机氮(DON)含量分别增加 1.7 倍和 1.6 倍、氨态氮($\text{NH}_4^+\text{-N}$)含量分别增加 3.2 倍和 1.9 倍以及硝态氮($\text{NO}_3^-\text{-N}$)含量分别增加 24 倍和 4.6 倍($P<0.05$)。尽管 P 添加对年轻林 DON、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 无显著影响,

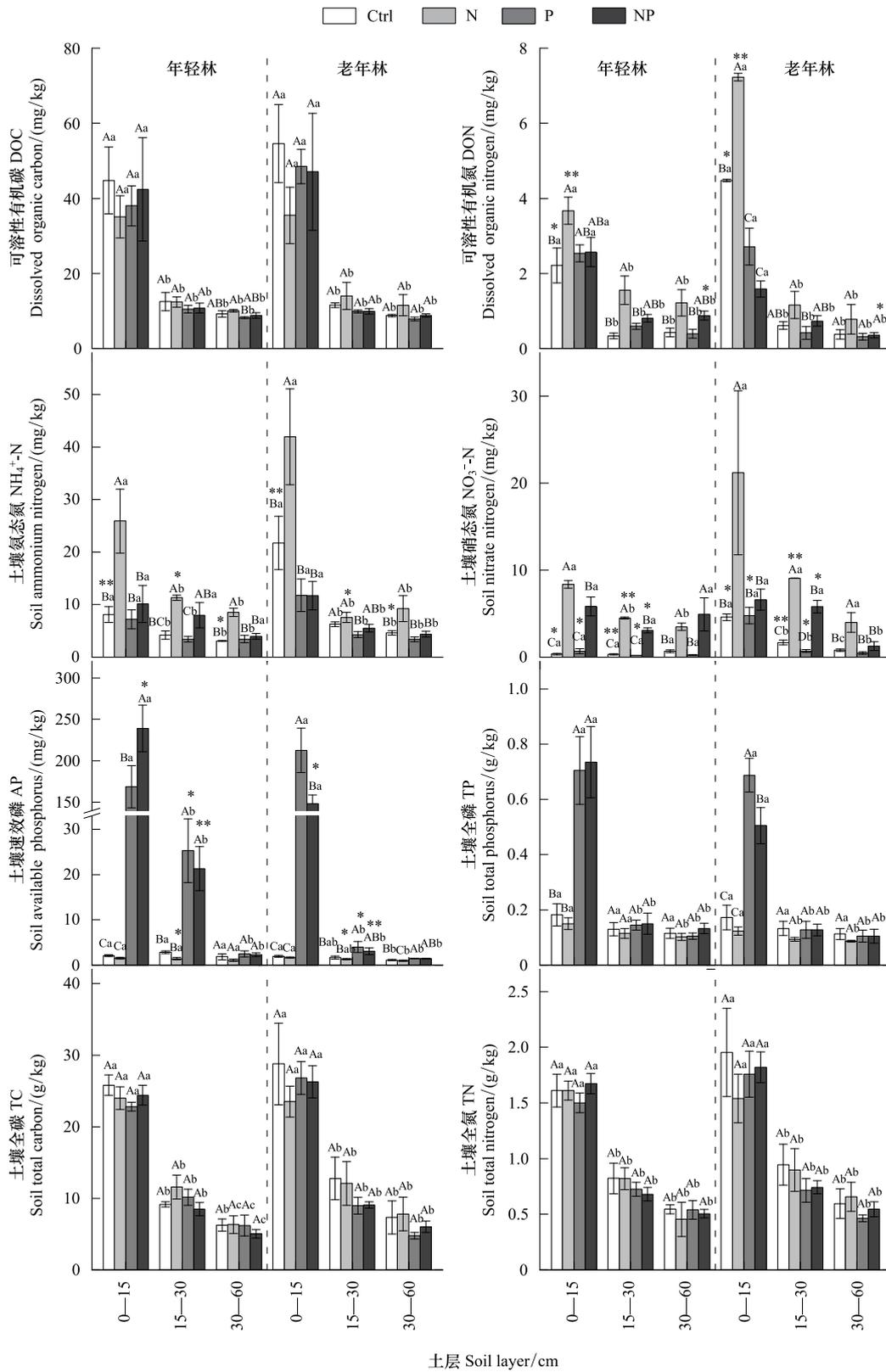


图2 氮、磷添加对亚热带森林年轻林和老年林不同土层土壤养分的影响

Fig.2 Effects of nitrogen and/or phosphorus additions on soil nutrients of different soil layers at young and old succession stages in a subtropical forest

不同大写字母表示同一林地相同土层不同施肥处理之间差异显著;不同小写字母表示相同施肥处理下;不同土层之间差异显著 ($P < 0.05$);星号 (*) 表示相同施肥处理下同一土层在年轻林和老年林之间存在显著性差异, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

但老年林表层土壤 DON、次表层土壤 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 含量分别降低了 39%、32% 和 58% ($P < 0.05$, 图 2)。P 和 NP 添加后,年轻林表层土壤 AP 分别增加 82 倍和 116 倍,次表层土壤 AP 分别增加 8.8 倍和 7.4 倍,以及表层土壤 TP 分别增加 3.9 倍和 4.0 倍。P 和 NP 添加后,老年林表层土壤 AP 分别增加 109 倍和 76 倍,次表层土壤 AP 分别增加 2.4 倍和 1.8 倍,以及表层土壤 TP 分别增加 4.0 倍 2.9 倍($P < 0.05$, 图 2)。N 和 P 添加处理对两种演替阶段各土层土壤中 DOC、TC 和 TN 均无显著影响(图 2)。

在不施肥 Ctrl 中,老年林表层土壤 DON、表层和下底层土壤 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 以及表层和次表层土壤 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 含量均显著高于年轻林对应的土层($P < 0.05$, 图 2)。在 N 添加处理中,与年轻林相比,老年林表层土壤 DON 和次表层土壤 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 含量分别增加 97% 和 102% ($P < 0.05$, 图 2)。在 P 添加处理中,与年轻林相比,老年林的表层和次表层土壤 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 分别增加 7.0 倍和 3.5 倍($P < 0.05$, 图 2)。在 NP 添加处理中,与年轻林相比,老年林的下底层土壤 DON 含量、表层和次表层土壤中 AP 含量分别降低 60%、38% 和 86%,而次表层土壤 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 含量增加 88% ($P < 0.05$, 图 2)。此外,土壤 DOC、TC、TN 和 TP 含量在老年林和年轻林之间差异不显著(图 2)。

2.3 不同森林演替阶段土壤 MBC 和 MBN 与养分的相关性分析

综合土壤 MBC 和 MBN 数据通过 RDA 分析发现,年轻林和老年林不同演替阶段土壤中微生物生物量存在显著性差异($P < 0.05$);在各 N、P 添加处理间差异不显著(图 3)。进一步分析发现,土壤微生物生物量在各土层间存在显著性差异($P < 0.05$, 图 3)。运用‘envfit’分析表明,土壤微生物生物量与八种土壤养分(即 DOC、DON、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 、AP、TC、TN 和 TP)均有显著正相关关系,相对而言,土壤 TC、TN 和 DOC 是其中主要的影响因子($R^2 > 0.50$, 图 3)。

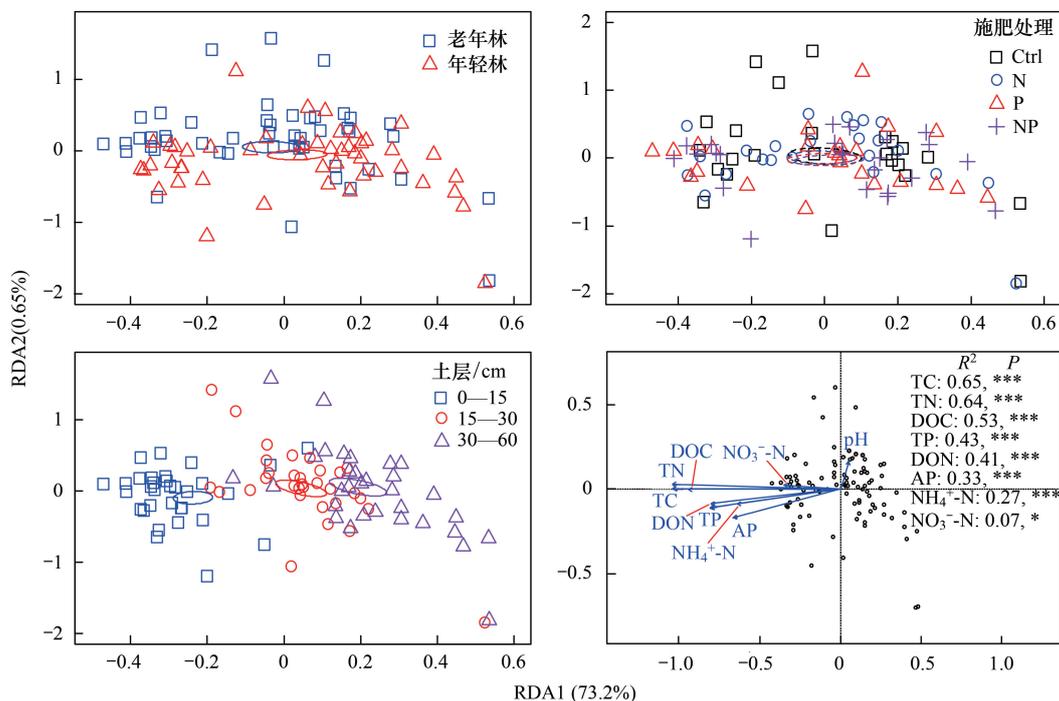


图 3 基于土壤微生物生物量碳(MBC)和氮(MBN)的冗余分析

Fig.3 Impacts of forest succession stages, fertilization, and soil layer on soil microbial biomass carbon (MBC) and nitrogen (MBN) through the Redundancy analysis (RDA)

相关性分析表明,年轻林土壤 MBC 和 MBN 与土壤养分(除 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 外)均显著正相关($P < 0.05$, 图 4),且 TC、TN、DOC 和 DON 是土壤微生物生物量的主要控制因子($R^2 > 0.5$, 图 4)。老年林土壤 MBC 和 MBN 与八种土壤养分均有显著正相关关系,且土壤 TC、TN、TP、DOC 和 AP 是土壤微生物生物量的主要控制因子($R^2 > 0.5$, 图 4)。相比较年轻林,在老年林中 AP 和 TP 两个参数与土壤微生物生物量的相关性更强(R^2 更大)。

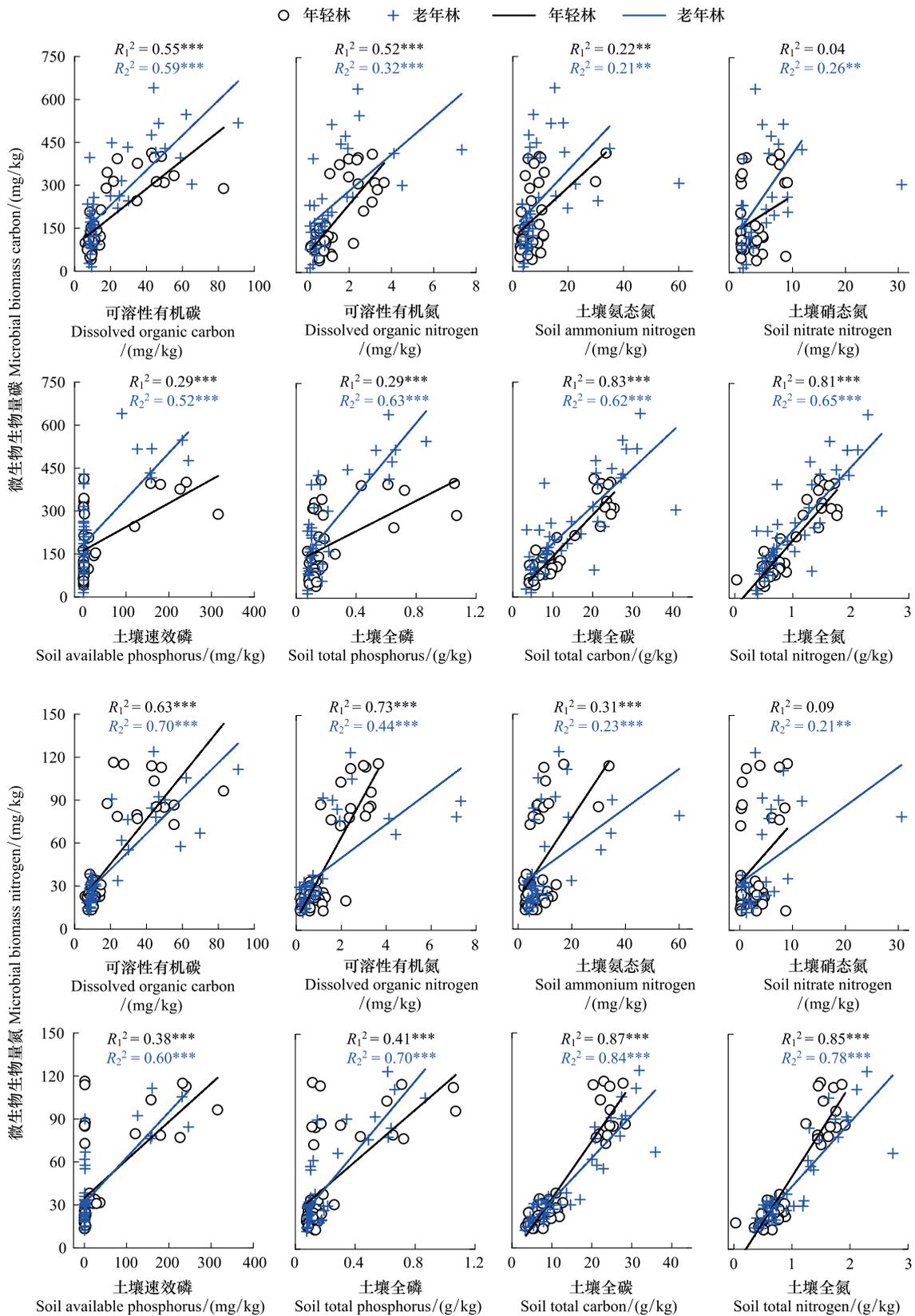


图4 不同森林演替阶段土壤养分与MBC和MBN的相关性分析

Fig.4 Correlation analysis of soil microbial biomass carbon and nitrogen and soil nutrients at two succession stages of young and old forest

R_1^2 (黑色) 和 R_2^2 (蓝色) 分别代表年轻林和老年林, 星号 (*) 表示具有显著性相关关系, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$; $n = 48$

3 讨论

3.1 亚热带次级森林演替过程中土壤 MBC 和 MBN 对 N、P 添加的响应

土壤微生物生物量是微生物在土壤中发挥功能的物质载体,在陆地生态系统土壤 C、N 循环中发挥着至关重要的作用^[28],同时由于其周转速度快、灵敏度高,可以直接或间接地反映土壤肥力状况和土壤环境质量的微小变化^[29]。在两种演替阶段森林中,不施肥对照及各 N、P 添加处理下土壤 MBC 和 MBN 均随着土壤深度增加而降低,表明土壤微生物通常在表层土壤中数量最多、因而生物量最高。亚热带森林地表积聚的大量凋落物,为表层土壤微生物提供了丰富营养物质,更有利于微生物的生存和生长^[30]。

N 添加对两种演替阶段亚热带森林土壤微生物生物量均无显著影响,不支持假设 1。与其他养分因子相比,速效 N 与 MBC、MBN 相关性较弱,从而导致 N 添加对土壤微生物生物量无显著影响。类似地,Tian 等^[31]在温带地区研究发现 N 添加对 MBC 和 MBN 均无显著影响;同样在亚热带,N 添加对松树林和混交林土壤 MBC 无显著影响^[32]。通常认为 N 添加会降低土壤中微生物生物量^[20],类似地,Wu 等^[33]研究发现较高 N 添加减少中亚热带森林土壤微生物生物量。但也研究表明 N 添加对森林土壤微生物生物量存在正效应,类似地,Cusack 等^[34]研究发现 N 添加提高热带森林土壤微生物生物量;以上研究结果不一致的原因可能是森林土壤微生物生物量对 N 沉降的响应存在气候带和植被类型之间的差异,且依赖于养分输入的剂量^[35]。与假设 2 一致,研究发现养分添加处理对土壤微生物生物量的影响依赖于森林演替阶段,P 和 NP 添加显著增加了老年林表层和次表层土壤微生物生物量。Liu 等^[36]在南亚热带鼎湖山地区不同演替阶段森林研究发现,P 添加显著增加老龄林土壤微生物生物量,但对种植年限较短的松林和混交林土壤微生物生物量无显著影响。这可能是由于森林土壤 P 素主要源自矿物的风化作用,一般认为森林生态系统在演替后期 P 素相对匮乏^[37],即老年林可能比年轻林更易受 P 限制,P 添加增加了老年林土壤速效 P 的含量(图 2),促进了微生物生长,进而增加微生物生物量。考虑到 N 添加对土壤微生物生物量的影响较小,因此 NP 处理对老年林土壤微生物生物量的正效应主要由 P 添加贡献,支持我们的假设 3。

3.2 亚热带次级森林演替过程中土壤养分对 N、P 添加的响应

土壤 C、N 和 P 含量是土壤肥力的基础并决定养分的有效性,在土壤的物质循环和能量流动,以及多元素平衡中起着关键作用^[38]。两种演替森林中,各施肥处理下土壤养分含量均随着土壤深度增加而降低。森林的凋落物归还土壤,为表层土壤提供了丰富的 C 源和大量可利用有机物质,随着土层深度增加,下底层土壤养分只能靠上层降解产物的浸透和根细分泌物及其产物^[39],显然中下底层土壤养分理应低于表层土壤。

N、P 添加对两种演替阶段土壤 TC,可能是 TC 对外界干扰的响应相对不敏感,在短时间内变化不显著。类似地,Ma 等^[40]在海南岛热带森林的研究发现,N、P 添加对土壤 SOC 含量无显著影响。Tang 等^[41]在初级和次级热带山地森林研究发现 N 添加对土壤 DOC 含量没有显著影响,与本研究一致,可能由于 N 添加对土壤微生物没有显著影响,导致微生物对土壤 SOC 的分解无显著变化。热带亚热带地区土壤高度风化,大部分的 P 被铁铝氧化物所固定,导致土壤 P 的有效性低^[4],一般认为 P 是限制森林生产力的重要因素^[42]。有研究发现,外源性 P 输入可以增强微生物的活性,加速热带缺 P 土壤的 C 矿化,有利于促进土壤 SOC 的分解^[43],增加土壤 DOC 含量。例如 Mori 等^[44]在泰国热带雨林研究发现 P 添加显著增加土壤 DOC 含量。然而,Cleveland 等^[45]在热带森林研究发现 P 添加通过增加 P 含量从而降低可溶性有机质(DOM)中 C/P 比,反过来,DOM 中 P 含量的提升,促进了微生物对 DOM 的矿化,从而减少土壤中 DOC 的含量。本区域可能是二者综合导致 P 添加对土壤 DOC 没有显著影响,有待进一步研究加以验证。虽然 N、P 添加和演替阶段对土壤 TC 和 DOC 没有显著影响,但 TC 和 DOC 仍然是土壤养分的重要组成部分,也是影响土壤微生物生物量的关键因子。

研究发现,N、P 添加对土壤 TN 无显著性影响,但是 N 添加显著增加了两种演替阶段土壤 DON、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 含量,而 P 添加降低老年林土壤 DON、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 含量。Li 等^[46]在南亚热带次生林的研究发

现,N、P 添加对表层土壤 TN 含量没有显著影响,与本研究一致。类似地,Bejarano 等^[47]在热带森林研究发现 N 添加增加土壤 NH_4^+ -N 和 NO_3^- -N 含量,这主要是由于 N 添加提高了土壤速效 N 的水平,同时促进土壤 N 的矿化和硝化速率,进而提高了土壤 NH_4^+ -N 和 NO_3^- -N 的含量^[48]。Jiang 等^[49]研究发现,P 添加降低热带山地雨林土壤 NH_4^+ -N 和 NO_3^- -N 含量,支持本研究结果,可能的原因是 P 添加提高老年林土壤微生物生物量,使微生物在同化 P 的过程中增加了对可利用 N 的消耗。对比两种不同森林演替阶段,老年林中各施肥处理下 DON、 NH_4^+ -N 和 NO_3^- -N 含量均高于年轻林相应的施肥处理,说明森林演替在生态系统土壤肥力发展变化中作用明显,随着演替时间的增加,有利于土壤养分的积累^[50]。

P 和 NP 添加显著增加了两种森林演替阶段表层和次表层土壤 AP 以及表层土壤 TP 的含量。类似地,Lin 等^[51]在亚热带天然常绿阔叶林研究发现,P 添加增加土壤 AP 含量,促进了微生物的生长繁殖。Wang 等^[52]在鼎湖山季风常绿阔叶林研究发现,P 和 NP 添加显著增加土壤 TP 和 AP 含量,与本文研究一致。对比两种不同森林演替阶段,在施 NP 处理中,老年林表层和次表层土壤 AP 含量显著低于年轻林,可能是老年林土壤 MBC 高于年轻林,对 AP 的需求与利用高于年轻林;同时,NP 养分添加对年轻林土壤 MBC 没有显著影响,但提高了老年林土壤 MBC(图 1),增加了老年林对 AP 的需求,从而降低了老年林土壤中 AP 含量。

3.3 亚热带次级森林演替过程中土壤微生物生物量与土壤养分的相关性

土壤微生物生物量与土壤养分之间的关系十分密切,土壤微生物生物量是土壤养分的供给源和储备库^[53],而土壤养分含量则可以直接地影响土壤微生物生物量。土壤微生物生物量与 8 种土壤养分均有显著的正相关关系,且 TC、TN 和 DOC 是土壤微生物生物量的主要控制因子。类似地,Jia 等^[54]在黄土高原次生森林演替中发现土壤 MBC 和 MBN 均与土壤 SOC 和 TN 含量显著正相关;杨宁等^[55]研究发现土壤 MBC 和 MBN 均与 SOC、TN、AN 和 TP 呈显著正相关,该研究结果与本研究相一致,说明土壤微生物生物量可在一定程度上反映土壤养分状况^[56]。同时,土壤养分是微生物生长过程中重要的营养元素和能量来源,提高土壤养分含量也可以提高微生物活性并增加其生物量。在八种土壤养分因子中,年轻林土壤 TC、TN、DOC 和 DON 是土壤微生物生物量的主要控制因子;老年林土壤中更为重要的主控因子则为 TC、TN、TP 和 DOC。这些养分因子(如 TC、TN、DOC)或许更能敏感地反映土壤微生物生物量的变化,未来应该优先关注这些相对更为重要的因子。

4 结论

处在亚热带森林不同演替阶段的年轻林(<40 a)和老年林(>85 a)对土壤磷(P)的需求不同,P 输入和 NP 输入有利于增加老年林土壤微生物生物量,缓解老年林土壤中的 P 素限制。N、P 输入有利于增加了两种演替阶段土壤速效态 N 和 P (DON、 NH_4^+ -N、 NO_3^- -N 和 AP)的含量,有利于提高土壤肥力。土壤微生物生物量与土壤养分之间呈显著正相关关系,相对于其它养分,AP 和 TP 与老年林土壤微生物生物量相关性更强。N、P 输入对土壤 TC 含量无显著影响,但是 TC 却是表征土壤微生物生物量的重要指标之一,推测随着 N、P 添加实验处理时间的增加,土壤微生物死亡残体及代谢产物(例如微生物残体碳)可能会发生相应的变化,是否会影响到微生物残体碳对 SOC 的贡献等问题,需要更为长期的实验来回答。本研究可为全面评估和揭示未来全球环境变化条件下亚热带森林不同演替阶段的土肥潜力及土壤质量的演变提供基础数据。

参考文献 (References):

- [1] Elser J J, Bracken M E S, Cleland E E, Gruner D S, Harpole W S, Hillebrand H, Ngai J T, Seabloom E W, Shurin J B, Smith J E. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 2007, 10 (12): 1135-1142.
- [2] Pinder R W, Davidson E A, Goodale C L, Greaver T L, Herrick J D, Liu L L. Climate change impacts of US reactive nitrogen. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(20): 7671-7675.
- [3] Jia Y L, Yu G R, Gao Y N, He N P, Wang Q F, Jiao C C, Zuo Y. Global inorganic nitrogen dry deposition inferred from ground- and space-based measurements. *Scientific Reports*, 2016, 6(1): 19810.

- [4] Vitousek P M, Porder S, Houlton B Z, Chadwick O A. Terrestrial phosphorus limitation; mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications*, 2010, 20(1): 5-15.
- [5] Koyama A, Wallenstein M D, Simpson R T, Moore J C. Carbon-degrading enzyme activities stimulated by increased nutrient availability in arctic tundra soils. *PLoS One*, 2013, 8(10): e77212.
- [6] 张秀兰, 王方超, 方向民, 何平, 张宇飞, 陈伏生, 王辉民. 亚热带杉木林土壤有机碳及其活性组分对氮磷添加的响应. *应用生态学报*, 2017, 28(2): 449-455.
- [7] Yang K, Zhu J J, Gu J C, Yu L Z, Wang Z Q. Changes in soil phosphorus fractions after 9 years of continuous nitrogen addition in a *Larix gmelinii* plantation. *Annals of Forest Science*, 2015, 72(4): 435-442.
- [8] 刘玉槐, 严员英, 张艳杰, 严月, 赵玉皓, 徐燕, 陈伏生, 葛泰达, 鲁顺保. 不同温度条件下亚热带森林土壤矿化对氮磷添加的响应. *生态学报*, 2017, 37(23): 7994-8004.
- [9] 王晶晶, 樊伟, 崔珺, 许崇华, 王泽夫, 徐小牛. 氮磷添加对亚热带常绿阔叶林土壤微生物群落特征的影响. *生态学报*, 2017, 37(24): 8361-8373.
- [10] Jenkinson D S, Brookes P C, Powlson D S. Measuring soil microbial biomass. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36(1): 5-7.
- [11] 李宗明, 沈菊培, 张丽梅, 刘国平, 白文明, 贺纪正. 模拟氮沉降对于旱半干旱温带草原土壤细菌群落结构的影响. *环境科学*, 2018, 39(12): 5665-5671.
- [12] 张星杰, 刘景辉, 李立军, 段宇坤, 王智功, 苏顺和. 保护性耕作方式下土壤养分、微生物及酶活性研究. *土壤通报*, 2009, 40(3): 542-546.
- [13] Lu S B, Chen C R, Zhou X Q, Xu Z H, Bacon G, Rui Y C, Guo X M. Responses of soil dissolved organic matter to long-term plantations of three coniferous tree species. *Geoderma*, 2012, 170: 136-143.
- [14] 栾军伟, 向成华, 骆宗诗, 宫渊波. 森林土壤呼吸研究进展. *应用生态学报*, 2006, 17(12): 2451-2456.
- [15] 李银, 曾曙才, 黄文娟. 模拟氮沉降对鼎湖山森林土壤酸性磷酸单酯酶活性和有效磷含量的影响. *应用生态学报*, 2011, 22(3): 631-636.
- [16] 马永跃, 王维奇. 闽江河口区稻田土壤和植物的 C、N、P 含量及其生态化学计量比. *亚热带农业研究*, 2011, 7(3): 182-187.
- [17] Jin Y, Russo S E, Yu M J. Effects of light and topography on regeneration and coexistence of evergreen and deciduous tree species in a Chinese subtropical forest. *Journal of Ecology*, 2018, 106(4): 1634-1645.
- [18] Huang J H, Chen B, Liu C R, Lai J S, Zhang J L, Ma K P. Identifying hotspots of endemic woody seed plant diversity in China. *Diversity and Distributions*, 2012, 18(7): 673-688.
- [19] 张田田, 王璇, 任海保, 余建平, 金毅, 钱海源, 宋小友, 马克平, 于明坚. 浙江古田山次生与老龄常绿阔叶林群落特征的比较. *生物多样性*, 2019, 27(10): 1069-1080.
- [20] Treseder K K. Nitrogen additions and microbial biomass: a meta-analysis of ecosystem studies. *Ecology Letters*, 2008, 11(10): 1111-1120.
- [21] 陈美领, 陈浩, 毛庆功, 朱晓敏, 莫江明. 氮沉降对森林土壤磷循环的影响. *生态学报*, 2016, 36(16): 4965-4976.
- [22] Huang Y Y, Ma Y L, Zhao K, Niklaus P A, Schmid B, He J S. Positive effects of tree species diversity on litterfall quantity and quality along a secondary successional chronosequence in a subtropical forest. *Journal of Plant Ecology*, 2017, 10(1): 28-35.
- [23] Bruelheide H, Böhnke M, Both S, Fang T, Assmann T, Baruffol M, Bauhus J, Buscot F, Chen X Y, Ding B Y, Durka W, Erfmeier A, Fischer M, Geibler C, Guo D L, Guo L D, Härdtle W, He J S, Hector A, Kröber W, Kühn P, Lang A C, Nadrowski K, Pei K Q, Scherer-Lorenzen M, Shi X Z, Scholten T, Schuldt A, Trogisch S, von Oheimb G, Welk E, Wirth C, Wu Y T, Yang X F, Zeng X Q, Zhou H Z, Ma K P, Schmid B. Community assembly during secondary forest succession in a Chinese subtropical forest. *Ecological Monographs*, 2011, 81(1): 25-41.
- [24] Jones D L, Willett V B. Experimental evaluation of methods to quantify dissolved organic nitrogen (DON) and dissolved organic carbon (DOC) in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(5): 991-999.
- [25] Huang Z Q, Wan X H, He Z M, Yu Z P, Wang M H, Hu Z H, Yang Y S. Soil microbial biomass, community composition and soil nitrogen cycling in relation to tree species in subtropical China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 62: 68-75.
- [26] Carter M R. *Soil Sampling and Methods of Analysis*. Florida: CRC Press, 1993.
- [27] Joergensen R G. The fumigation-extraction method to estimate soil microbial biomass; calibration of the k_{EC} value. *Soil Biology and Biochemistry*, 1996, 28(1): 25-31.
- [28] Torres I F, Bastida F, Hernández T, Bombach P, Richnow H H, García C. The role of lignin and cellulose in the carbon-cycling of degraded soils under semiarid climate and their relation to microbial biomass. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 75: 152-160.
- [29] Zhou X Q, Chen C R, Wang Y F, Xu Z H, Duan J C, Hao Y B, Smaill S. Soil extractable carbon and nitrogen, microbial biomass and microbial metabolic activity in response to warming and increased precipitation in a semiarid Inner Mongolian grassland. *Geoderma*, 2013, 206: 24-31.
- [30] 王风芹, 田丽青, 宋安东, 桑玉强, 张劲松, 高峻. 华北刺槐林与自然恢复植被土壤微生物量碳、氮含量四季动态. *林业科学*, 2015, 51(3): 16-24.
- [31] Tian D, Jiang L, Ma S H, Fang W J, Schmid B, Xu L C, Zhu J X, Li P, Losapio G, Jing X, Zheng C Y, Shen H H, Xu X N, Zhu B, Fang J Y. Effects of nitrogen deposition on soil microbial communities in temperate and subtropical forests in China. *Science of the Total Environment*, 2017, 607-608: 1367-1375.
- [32] Tian D, Du E Z, Jiang L, Ma S H, Zeng W J, Zou A L, Feng C Y, Xu L C, Xing A J, Wang W, Zheng C Y, Ji C J, Shen H H, Fang J Y. Responses of forest ecosystems to increasing N deposition in China: a critical review. *Environmental Pollution*, 2018, 243: 75-86.
- [33] Wu J P, Liu W F, Fan H B, Huang G M, Wan S Z, Yuan Y H, Ji C F. Asynchronous responses of soil microbial community and understory plant

- community to simulated nitrogen deposition in a subtropical forest. *Ecology and Evolution*, 2013, 3(11): 3895-3905.
- [34] Cusack D F, Silver W L, Torn M S, Burton S D, Firestone M K. Changes in microbial community characteristics and soil organic matter with nitrogen additions in two tropical forests. *Ecology*, 2011, 92(3): 621-632.
- [35] 郑勇, 贺纪正. 森林土壤微生物对干旱和氮沉降的响应. *应用生态学报*, 2020, 31(7): 2464-2472.
- [36] Liu L, Gundersen P, Zhang T, Mo J M. Effects of phosphorus addition on soil microbial biomass and community composition in three forest types in tropical China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 44(1): 31-38.
- [37] Verhoeven J T A, Koerselman W, Meuleman A F M. Nitrogen- or phosphorus-limited growth in herbaceous, wet vegetation: relations with atmospheric inputs and management regimes. *Trends in Ecology & Evolution*, 1996, 11(12): 494-497.
- [38] Ågren G I. Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2008, 39: 153-170.
- [39] Goberna M, Sánchez J, Pascual J A, García C. Surface and subsurface organic carbon, microbial biomass and activity in a forest soil sequence. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(8): 2233-2243.
- [40] Ma S H, Chen G P, Tian D, Du E Z, Xiao W, Jiang L, Zhou Z, Zhu J L, He H B, Zhu B, Fang J Y. Effects of seven-year nitrogen and phosphorus additions on soil microbial community structures and residues in a tropical forest in Hainan Island, China. *Geoderma*, 2020, 361: 114034.
- [41] Tang W G, Chen D X, Phillips O L, Liu X, Zhou Z, Li Y D, Xi D, Zhu F F, Fang J Y, Zhang L M, Lin M X, Wu J H, Fang Y T. Effects of long-term increased N deposition on tropical montane forest soil N₂ and N₂O emissions. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 126: 194-203.
- [42] Cleveland C C, Townsend A R, Taylor P, Alvarez-Clare S, Bustamante M M C, Chuyong G, Dobrowski S Z, Grierson P, Harms K E, Houlton B Z, Marklein A, Parton W, Porder S, Reed S C, Sierra C A, Silver W L, Tanner E V J, Wieder W R. Relationships among net primary productivity, nutrients and climate in tropical rain forest: a pan-tropical analysis. *Ecology Letters*, 2011, 14(9): 939-947.
- [43] Cleveland C C, Townsend A R, Schmidt S K. Phosphorus limitation of microbial processes in moist tropical forests: evidence from short-term laboratory incubations and field studies. *Ecosystems*, 2002, 5(7): 680-691.
- [44] Mori T, Wachrinrat C, Staporn D, Meunpong P, Suebsai W, Matsubara K, Boonsri K, Lumban W, Kuawong M, Phukdee T, Srifai J, Boonman K. Contrastive effects of inorganic phosphorus addition on soil microbial respiration and microbial biomass in tropical monoculture tree plantation soils in Thailand. *Agriculture and Natural Resources*, 2016, 50(5): 327-330.
- [45] Cleveland C C, Reed S C, Townsend A R. Nutrient regulation of organic matter decomposition in a tropical rain forest. *Ecology*, 2006, 87(2): 492-503.
- [46] Li J, Li Z A, Wang F M, Zou B, Chen Y, Zhao J, Mo Q F, Li Y W, Li X B, Xia H P. Effects of nitrogen and phosphorus addition on soil microbial community in a secondary tropical forest of China. *Biology and Fertility of Soils*, 2015, 51(2): 207-215.
- [47] Bejarano M, Etchevers J D, Ruíz-Suárez G, Campo J. The effects of increased N input on soil C and N dynamics in seasonally dry tropical forests: an experimental approach. *Applied Soil Ecology*, 2014, 73: 105-115.
- [48] Wang C, Butterbach-Bahl K, He N, Wang Q, Xing X, Han X. Nitrogen addition and mowing affect microbial nitrogen transformations in a C4 grassland in northern China. *European Journal of Soil Science*, 2015, 66(3): 485-495.
- [49] Jiang L, Tian D, Ma S H, Zhou X L, Xu L C, Zhu J X, Jing X, Zheng C Y, Shen H H, Zhou Z, Li Y D, Zhu B, Fang J Y. The response of tree growth to nitrogen and phosphorus additions in a tropical montane rainforest. *Science of the Total Environment*, 2018, 618: 1064-1070.
- [50] 康冰, 刘世荣, 蔡道雄, 卢立华, 何日明, 高妍夏, 迪玮峙. 南亚热带不同植被恢复模式下土壤理化性质. *应用生态学报*, 2010, 21(10): 2479-2486.
- [51] Lin C F, Lin W S, Chen S L, Peng J Q, Guo J F, Yang Y S. Phosphorus addition accelerates fine root decomposition by stimulating extracellular enzyme activity in a subtropical natural evergreen broad-leaved forest. *European Journal of Forest Research*, 2019, 138(6): 917-928.
- [52] Wang H, Liu S R, Zhang X, Mao Q G, Li X Z, You Y M, Wang J X, Zheng M H, Zhang W, Lu X K, Mo J M. Nitrogen addition reduces soil bacterial richness, while phosphorus addition alters community composition in an old-growth N-rich tropical forest in southern China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 127: 22-30.
- [53] Gregorich E G, Liang B C, Drury C F, Mackenzie A F, McGill W B. Elucidation of the source and turnover of water soluble and microbial biomass carbon in agricultural soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2000, 32(5): 581-587.
- [54] Jia G M, Cao J, Wang C Y, Wang G. Microbial biomass and nutrients in soil at the different stages of secondary forest succession in Ziulin, Northwest China. *Forest Ecology and Management*, 2005, 217(1): 117-125.
- [55] 杨宁, 邹冬生, 杨满元, 付美云, 雷玉兰, 林仲桂, 赵林峰. 衡阳紫色土丘陵坡地恢复过程中土壤微生物生物量与土壤养分演变. *林业科学*, 2014, 50(12): 144-150.
- [56] 胡嵩, 张颖, 史荣久, 韩斯琴, 李慧, 徐慧. 长白山原始红松林次生演替过程中土壤微生物生物量和酶活性变化. *应用生态学报*, 2013, 24(2): 366-372.