DOI: 10.5846/stxb202107021759

王文秀, 栾军伟, 王一, 杨怀, 赵阳, 李丝雨, 梁昌强, 孔祥河, 刘世荣. 模拟干旱和磷添加对热带低地雨林叶凋落物分解的影响. 生态学报, 2022, 42 (15):6160-6174.

Wang W X, Luan J W, Wang Y, Yang H, Zhao Y, Li S Y, Liang C Q, Kong X H, Liu S R.Effects of simulated drought and phosphorus addition on leaf litter decomposition in a lowland tropical rainforest. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(15):6160-6174.

模拟干旱和磷添加对热带低地雨林叶凋落物分解的 影响

王文秀1,栾军伟1,王 一1,杨 怀1,赵 阳1,李丝雨1,梁昌强3,孔祥河3,刘世荣2,*

1 国际竹藤中心, 竹藤科学与技术重点实验室, 北京 100102

2 中国林业科学研究院森林生态环境与自然保护研究所,国家林业和草原局森林生态环境重点实验室,北京 100091

3海南甘什岭自然保护区, 三亚 572014

摘要:调落物是植物在其生长发育过程中新陈代谢的产物,是土壤有机质输入的重要途径,调落物分解是生态系统养分循环的 关键过程之一。在全球气候变化背景下,热带地区干旱事件发生的频率和强度均在增加,同时,普遍认为热带地区受磷(P)限 制,所以探讨干旱胁迫和土壤磷可用性对热带地区叶凋落物分解的影响及两者是否存在交互效应十分必要,有助于了解干旱对 该区叶凋落物分解的影响机制以及是否受土壤磷调控。依据植物多度、碳固持类型、叶质地,以海南三亚甘什岭热带低地雨林 的4个树种叶凋落物(铁凌 Hopea exalata、白茶树 Koilodepas bainanense、黑叶谷木 Memecylon nigrescens、山油柑 Acronychia pedunculata)为实验材料,依托 2019年在该区建成的热带低地雨林模拟穿透雨减少、磷(P)添加双因素交互控制实验平台,包括 干旱(D-50%穿透雨)、P添加(P+50Kg Phm⁻²a⁻¹)、模拟干旱×P添加(DP-50%穿透雨×+50Kg Phm⁻²a⁻¹)、对照(CK)4个处 理,且4种处理随机分布于3个区组,即设置了3个重复。使用常规的凋落物分解袋法探究实验处理对4个树种叶凋落物的分 解系数、碳(C)、氮(N)元素动态变化的影响。结果表明:不同树种的叶凋落物因基质质量不同分解存在差异。模拟干旱处理 对叶凋落物 C、N 损失产生抑制作用,但是对不同树种叶凋落物的抑制作用不同,原因是干旱处理通过抑制土壤分解者活动、减 弱凋落物的物理破碎作用,间接抑制凋落物分解,并且由于高质量(含N量高)凋落物受微生物分解者影响较大,所以该凋落物 分解受干旱抑制程度较大;P添加处理对叶凋落物C损失存在促进作用、N损失存在抑制作用,原因是土壤中P含量的升高,提 高了微生物分解高 C 物质的能力,以及当土壤中 P 含量较高时,间接抑制微生物通过分解凋落物获取养分或者促进微生物优 先完成自身生长代谢需要而不是合成分解凋落物所需要的酶,导致叶凋落物 N 损失下降;模拟干旱与 P 添加处理存在显著交 互效应,P添加处理缓解或反转了干旱胁迫对叶凋落物分解的抑制作用。以上结果表明,不同基质质量的凋落物分解存在差 异,对干旱胁迫的响应不同;在叶凋落物分解过程中,P添加促进C损失、抑制N损失;此外,在热带低地雨林,土壤中P可用性 变化可调节干旱对凋落物分解的影响。

关键词:干旱;凋落物分解;热带低地雨林;磷添加;化学计量特征

Effects of simulated drought and phosphorus addition on leaf litter decomposition in a lowland tropical rainforest

WANG Wenxiu¹, LUAN Junwei¹, WANG Yi¹, YANG Huai¹, ZHAO Yang¹, LI Siyu¹, LIANG Changqiang³, KONG Xianghe³, LIU Shirong^{2,*}

1 Key Laboratory of Bamboo and Rattan Science and Technology, International Centre for Bamboo and Rattan, Beijing 100102, China

2 Key Laboratory of Forest Ecology and Environment, National Forestry and Grassland Administration, Institute of Forest Ecology, Environment and Nature

基金项目:中央公益性科研院所基本科研业务费学科发展项目(1632019006,1632021023,1632018004);国家重点研发计划项目 (2018YFC0507301)

收稿日期:2021-07-02; 网络出版日期:2022-04-07

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: liusr@caf.ac.cn

Conservation, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

3 Hainan Ganzha Ridge Natural Reserve, Sanya 572041, China

Abstract: Litter is the products of plant metabolism during its growth and development, and is an important way of soil organic matter inputting. Litter decomposition is one of the key processes of ecosystem nutrient cycles. Under the background of global climate change, the frequency and intensity of drought events in tropical areas are both increasing. Meanwhile, it is generally believed that the tropical systems are soil phosphorus (P) limited. Therefore, it is necessary to explore the effects of drought stress and soil P availability on leaf litter decomposition and figure out whether there is an interaction between drought stress and soil P availability in tropical forests, which would be helpful to understand the way that drought stress affects leaf litter decomposition and reveal whether it is regulated by soil P availability or not. Here we conducted a leaf litter decomposition experiment on the floor of a lowland tropical rainforest in Ganzha Ridge, Sanya, Hainan Province. The forest was treated by a two-factor interactive control experiment of throughfall reduction and P addition which was established in 2019. We selected four type of tree species leaf litter, i.e., Hopea exalata, Koilodepas bainanense, Memecylon nigrescens and Acronychia pedunculata, based on dominance, carbon allocation type and leaf texture. The experiment included four treatments, i.e., the simulated drought (D, 50% throughfall reduction), P addition (P, 50Kg P $hm^{-2}a^{-1}$), simulated drought × P addition (DP, 50% throughfall reduction × 50Kg P $hm^{-2}a^{-1}$) and control (CK). All treatments were randomly distributed in each one of the three blocks which were made three replicates. By employing litterbag method, we investigated the variations of decomposition constants, litter carbon (C) and nitrogen (N) losses of four-tree species under the four treatments. Our results showed that the four-tree species litter with different litter qualities decomposed differently, and the simulated drought inhibited litter C and N losses of the four-tree species differently, by weakening litter physical fragmentation indirectly and the activities of soil decomposers. Also, the simulated drought decreased four-tree species litter decomposition constants differently, because leaf litter with high quality was much more affected by simulated drought which is more easily decomposed by microorganisms. P addition treatment promoted litter C loss and restrained litter N loss, because increasing soil P availability improved soil microorganisms' ability to decompose high-carbon materials and made microorganisms preferring to take use of the nutrient to grow and metabolize rather than use them to produce enzyme related to decomposing litter. There was a significant interaction between the simulated drought and P addition on decomposition that P addition alleviated or reversed the inhibition of simulated drought on litter decomposition. The results suggest that four-tree species leaf litter with different qualities decompose and response to simulated drought differently; P addition would accelerate litter C loss and inhibit litter N loss; Soil P availability could regulate the effects of simulated drought on leaf litter decomposition in lowland tropical rainforest.

Key Words: drought; litter decomposition; lowland tropical rainforest; phosphorus addition; stoichiometric characteristic

森林凋落物是森林植物在其生长发育过程中新陈代谢的产物,在森林生态系统养分循环中起着重要作用^[1]。通过凋落物的分解作用,有机物质从地上植被转移进入森林土壤,逐步把养分归还给土壤^[1-2],向大气释放 CO₂,为植物和微生物提供养分^[3-4]。凋落物分解过程受自身基质质量^[5-6]、环境气候条件^[7]、土壤理化性质^[8]、分解者群落调控^[9]。并且,在已有关于凋落物分解研究中,不同功能型(常绿\落叶树种、固氮\非固氮树种、叶质地分解难易程度)植物的叶片基质质量存在差别^[10-11],落叶树种、固氮树种叶凋落物相比于常绿树种、非固氮树种叶凋落物分解较快^[11-12]。凋落物分解是生态系统中碳(C)、氮(N)、磷(P)等营养元素循环的重要环节,是生物圈与大气圈之间C、N 流通的重要环节^[13-15]。

温室气体排放的增加所导致的全球范围内温度升高、水文循环改变成为科学界的共识^[16],影响地区包括 热带地区^[17-18],并且有研究学者指出未来气候变化可能导致极端干旱事件发生的频度、强度增加^[16,19]。热 带雨林在水分胁迫条件下,会变得非常脆弱,地上生物量减少^[20-21]、树木死亡率升高^[22-23]。有研究学者在亚 马逊地区开展减雨试验,连续 4a 时间减少了 60%的雨水,得出树木死亡率增加^[24]、冠层含水量减少^[25]、地上 净初级生产量减少^[26]的结论。 气候变化从许多方面对凋落物分解产生影响,其中水分条件的变化是影响凋落物分解的重要方面之一。因为降水量减少,会削弱雨水对凋落物的破碎、淋溶作用^[27];其次,土壤生物的丰富度与活性受土壤含水量调控,间接使凋落物分解与营养元素释放受影响^[28];此外,降水量的减少在一定范围内会使植被生产效率降低,进而导致凋落物生产量降低^[29]。干旱胁迫降低凋落物的分解速率这一观点被许多研究支持,比如 Willcock 等人^[30]研究表明,降雨量减少会显著抑制土壤生物活性,从而抑制凋落物分解;有大量研究表明凋落物分解 速率和降雨量正相关,水分不足会降低凋落物分解速率^[30-31];干旱处理减慢了凋落物分解速率,并且改变了 混合凋落物间的相互作用^[32]。所以,气候变化可能通过降雨量减少、干旱胁迫影响凋落物分解^[33]。甚至,气候变化导致的干旱事件会改变森林凋落物的分解过程,增加对森林生态系统 C 收支预测的不确定性^[34]。

热带、亚热带地区,土壤显酸性,土壤中的 P 元素易与铁铝氧化物发生结合反应,并且 P 主要来源于矿石的淋溶,所以土壤中 P 元素有限;同时土壤中的 P 元素极易随着雨水的淋溶、冲刷作用流失,因此普遍认为热带地区受 P 限制^[35]。并且有研究证实,P 的可获得性确实限制了热带地区的净初级生产力^[35]、凋落物分解^[36-39]。有研究学者指出,P 添加可提高植物地下生物量的累积^[40];也有研究学者指出,在土壤中添加 P,对于凋落物的分解速率没有显著影响,但是抑制了 N 损失^[41];在土壤 N 含量高、P 含量低的热带森林生态系统中,P 添加可促进叶凋落物分解^[37-38],但也有研究得出相反结论,在 Costa Rich、Brazil 的热带生态系统实验中,认为 P 添加对叶凋落物分解过程中的质量损失没有较大作用^[42-43]。目前,土壤中 P 元素可用性是否调控干旱胁迫对热带森林凋落物分解的影响并不清楚。

基于以上研究背景,本文提出如下研究假设:模拟干旱处理使试验样地的土壤含水量降低,减慢了叶凋落物分解过程中生物、化学反应速率,抑制了参与凋落物分解的分解者的活性,抑制了凋落物分解;P添加处理增加了土壤中P元素的可获得性,可能改变土壤微生物群落结构,尤其是真菌群落,进而可能影响凋落物分解速率;基于上述原因,本文推测土壤中水分含量降低与P可利用性提高可能存在交互作用,土壤中P可利用性增加可在一定程度上缓解土壤水分含量下降对叶凋落物分解的抑制作用。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本实验研究地位于海南省三亚市甘什岭省级自然保护区,国家林草局海南三亚竹藤伴生林生态系统定位 观测研究站。该区属于热带低地雨林,地理坐标是 109°34′E—109°42′E,18°20′N—18°21′N。地貌是低山丘 陵,年平均日照时数大约为 2563.0h,年均温 25.4℃,每年有明显干湿两季,旱季时间为当年 10 月至明年 5 月, 除此之外均为雨季时间,平均年降水量约为 1800mm,属热带海洋性季风气候。土壤母质为花岗岩,属粗砂粘 红壤,砂砾含量大,部分区域土层贫瘠,雨水冲刷导致岩层裸露率高,部分区域达到 70%以上,平均林冠高度 为 9.7—12.1m,部分区域至 15m 以上,差异较大,郁闭度 0.6—0.9,区域内群落结构复杂,植被种类丰富^[44]。 乔木层主要有铁凌(Hopea reticulate)、青皮(Vatica mangachapoi)、阿芳(Alphonsea monogyna)、琼楠柿 (Diospyros howii)、崖柿(Diospyros chunii)等;草本植物主要有高秆珍珠茅(Scleria elata)和益智(Alpinia oxyphylla);藤本植物主要有多叶花椒(Zanthoxylum multijugum)、清香藤(Jasminum lanceolarium)、锡叶藤 (Tetracera asiatica)等^[45]。

Table 1 Physical and chemical characters of soil in study site								
碳/% Carbon	氮/% Nitrogen	рН	土壤颗粒组成/% Soil partical composition/			土壤孔隙度/% Soil porosity/		土壤容重/%
			砂砾 (0.05—2mm)	粉粒 (0.002—0.05mm)	黏粒 (<0.002mm)	毛管	非毛管	Soil bulk density
1.25±0.07	0.11±0.09	4.83±0.08	54.01±4.05	42.84±3.71	3.15±0.36	37.55±1.69	5.57±0.46	1.37±0.02

表 1 实验样地土壤理化性质

数据为平均值±标准误

1.2 实验设计

依托海南三亚竹藤伴生林生态系统定位观测研究站的长期穿透雨减少与 P 添加双因素交互控制实验平 台,共3个区组,每个区组由4个40m×40m的样地组成,并采取4种不同的处理,分别为穿透雨减少(模拟干 旱)(D,50%穿透雨减少)处理、P 添加(P,50Kg P hm⁻²a⁻¹)处理、模拟干旱×P 添加(DP,50%穿透雨减少× 50Kg P hm⁻²a⁻¹)处理、对照(CK)样地。每块样地四周铺设 PVC 软板,阻止样地内外的水分交换。穿透雨减 少采用不锈钢管结合 PEP 透光膜在林冠下离地表约 2m 处建立拦截架,拦截 50%的林内穿透雨、导入排水槽 排出样地:P 添加采取人工撒施 Ca(H,PO₄), · H₂O(TSP)于地表, 施 P 强度为 50Kg P hm⁻²a⁻¹, 从 2019 年 7 月开始,起初施 P 频率为1次/2 月,2020 年后稳定在1次/4 月(施 P 频率降低,总量不变)。本实验根据样地 内各树种多度、碳固持类型、叶质地,选取4个相对密度较高树种的叶凋落物为研究对象,分别为铁凌(Hopea exalata)、白茶树(Koilodepas bainanense)、黑叶谷木(Memecylon nigrescens)、山油柑(Acronychia pedunculata), 2019 年 10 月收集铁凌、白茶树、黑叶谷木、山油柑叶凋落物,将收集的叶凋落物于 70℃下烘干 24h,用于测定 4种叶凋落物初始化学成分含量与野外分解试验布设。本研究采用尼龙网分解袋,大小为 20cm×30cm,网孔 1mm×1mm,每个分解袋中装 8g 叶凋落物(4个树种×4个处理×6个重复×4次回收=384袋)。于 2019 年 11 月,将全部叶凋落物分解袋随机布置于样地地表,分解袋回收时间分别为 2020 年 1 月、5 月、6 月、8 月(取样 时间受疫情影响),对应分解时间分别为57d、178d、230d、273d。每次回收,每个树种叶凋落物4个处理下分 别取6袋(每个样地分别取2袋),取样后将分解袋中的杂物泥沙处理干净,于70℃烘干24h,称量、粉碎、测定 C、N 含量。

表 2 4 种凋落物树种性质

Table 2 Four-tree species characters						
树种 Species	功能型 Functional type	叶质地 Texture	相对密度/% Relative density			
铁凌 Hopea exalata	落叶树种	革质	12.70			
白茶树 Koilodepas bainanense	常绿树种	纸质	2.88			
黑叶谷木 Memecylon nigrescens	落叶树种	纸质	2.00			
山油柑 Acronychia pedunculata	常绿树种	革质	1.32			

表 3 4 种叶凋落物化学成分含量

Table 5 The chemical content of four-tree species leaf fitter							
树种 Species	碳/% Carbon	氮/% Nitrogen	磷/(g/Kg) Phosphorus	木质素/(g/g) Lignin	C/N		
铁凌 Hopea exalata	52.30±0.13a	1.86±0.02c	$0.94 \pm 0.01 \mathrm{b}$	$15.16 \pm 0.13 \mathrm{b}$	$28.26{\pm}0.24\mathrm{b}$		
白茶树 Koilodepas bainanense	$47.86{\pm}0.20{\rm b}$	2.51±0.03a	0.13±0.01a	15.38±0.08a	$19.11{\pm}0.16\mathrm{d}$		
黑叶谷木 Memecylon nigrescens	$47.39{\pm}0.15\mathrm{b}$	$1.35{\pm}0.01{\rm d}$	$0.05{\pm}0.002{\rm b}$	$14.35{\pm}0.10\mathrm{b}$	35.24±0.13a		
山油柑 Acronychia pedunculata	$46.28{\pm}0.03{\rm c}$	$2.01{\pm}0.02{\rm b}$	0.15±0.01a	$14.27{\pm}0.12\mathrm{b}$	$22.97{\pm}0.20{\rm c}$		

数据为平均值±标准误;同列中不同小写字母代表差异显著(P<0.05)

1.3 凋落物化学成分测定

调落物总C含量的测定:元素分析仪(ECS 4010 CHNSO, Costech, Italy)。

调落物总N含量的测定:元素分析仪(ECS 4010 CHNSO, Costech, Italy)。

凋落物初始全 P 含量的测定:硫酸-高氯酸法消煮(300℃,3h),采用钼锑钪比色法通过化学元素分析仪 (Smartchem 300, AMS-Alliance, Italy)。

凋落物初始木质素含量的测定:重量法(GB/T 35818/2018)。

1.4 叶凋落物质量残存率、分解系数以及养分损失率计算

质量残留率 $M_t(\%)$:

$$M_{\iota} = \frac{M_T}{M_0} \times 100\%$$

 $\frac{M_T}{M_0} = e^{-kt}$

分解系数 k(a⁻¹)^[46]:

C、N 损失率 $C_L, N_L(\%)$: $C_L = [(M_0 \times C_0) - M_T \times C_T] / (M_0 \times C_0) \times 100\%$; $N_L = [(M_0 \times N_0) - M_T \times N_T] / (M_0 \times N_0) \times 100\%$

式中, M_t 表示分解 t 时间后凋落物残余质量占初始质量的比例(%); M_r 表示分解 t 时间后凋落物残余质量 (g); M_0 表示凋落物初始质量(g);t 表示分解时间(a);k 表示分解系数(a^{-1}); C_0 、 C_r 表示凋落物初始 C 含量、 回收时剩余 C 含量(%); N_0 、 N_r 表示凋落物初始 N 含量、回收时剩余 N 含量(%)。

1.5 数据分析

使用 SPSS 22.0 软件进行统计分析,用单因素方差分析(One-way ANOVA),比较 4 种叶凋落物初始化学 性质之间的差异是否显著;用一般线性模型(General Linear model),分析凋落物基质质量、分解时间、模拟干 旱、磷添加对凋落物分解系数、C、N 损失的影响;用线性回归分析(Linear regression analysis),分析叶凋落物分 解系数、C、N 损失与初始化学组分含量的关系;用双因素方差分析(Two-way ANOVA),检验模拟干旱、P 添加 处理分别对 4 个树种叶凋落物分解系数、C、N 损失的影响。作图软件使用 Origin 2018。

2 结果与分析

2.1 基质质量对叶凋落物分解的影响

凋落物基质质量对叶凋落物分解系数、C、N损失率均有显著影响(P<0.001;P<0.001;P<0.001)(表4), 表现为白茶树叶凋落物的分解系数大于其它3个树种叶凋落物的分解系数,白茶树叶凋落物的C损失率大于

Table 4 The	effects of species, si	imulated drough	t, P-addition,	decay time of	n leaf litter dec	omposition	
		碳损失率		氮损失率		分解系数 k	
影响因子		C loss rate		N loss rate		Decomposition constant	
Influence factors	df	F	Р	F	Р	F	Р
	N	3	80	3	80		86
树种 Species	3	480.76	< 0.001 ***	462.35	< 0.001 ***	58.02	< 0.001 ***
干旱 Drought	1	25.66	< 0.001 ***	29.34	< 0.001 ***	0.572	0.452
磷添加 P-addition	1	0.74	0.391	0.21	0.649	4.75	0.033 *
分解时间 Decay time	3	146.27	< 0.001 ***	120.06	< 0.001 ***	-	-
干旱×磷添加 Drought×P-addition	1	1.50	0.222	4.21	0.041 *	4.46	0.038 *
干旱×树种 Drought×Species	3	3.122	0.026 *	0.04	0.990	1.71	0.174
干旱×分解时间 Drought×Decay ti	me 3	1.39	0.245	5.74	0.001 ***	-	-
磷添加×树种 P-addition×Species	3	1.72	0.164	0.31	0.816	4.15	0.009 **
磷添加×分解时间 P-addition×Decay time	3	1.23	0.298	0.54	0.659	-	-
树种×分解时间 Species×Decay time	9	18.85	< 0.001 ****	21.078	< 0.001 ***	-	-
干旱×树种×分解时间 Drought×Species×Decay time	9	0.570	0.822	1.85	0.059	-	-
干旱×磷添加×分解时间 Drought×P-addition×Decay time	3	2.36	0.071	2.91	0.035 *	-	_
磷添加×树种×分解时间 P-addition×Species×Decay time	9	0.97	0.468	1.92	0.049 *	-	-
干旱×磷添加×树种 Drought×P-addition×Species	3	0.42	0.740	1.99	0.115	2.32	0.083
干旱×磷添加×树种×分解时间 Drought×P-addition×Species×Deca	y time 9	1.76	0.075	2.703	0.005 **	-	-

表 4 树种、模拟干旱、磷添加、分解时间及交互作用对叶凋落物分解的影响

* * * , P < 0.001; * * , P < 0.01; * , P < 0.05

其它3个树种叶凋落物的C损失率,N损失率由大到小依次为白茶树、山油柑、铁凌、黑叶谷木(图1)。并且, 叶凋落物分解系数、C、N损失率与凋落物初始N含量、C/N比存在显著正线性相关、负线性相关关系,比如, 初始N含量较高、C/N比较低的白茶树叶凋落物分解较快,C、N损失率较高(图2)。





2.2 模拟干旱处理对叶凋落物分解的影响

4 个树种叶凋落物分解过程中的分解系数,模拟干旱处理使铁凌叶凋落物分解系数显著降低了 11%(P=0.012),但对其它树种叶凋落物无显著影响(图 3)。

4 个树种叶凋落物的 C 含量,分解 57d 后,模拟干旱处理使白茶树叶凋落物的 C 损失率下降了 14.46% (P=0.042)(图 4);分解 178d 后,模拟干旱处理使白茶树叶凋落物 C 损失率显著下降了 12.24%(P=0.044) (图 5);分解 230d 后,模拟干旱处理使白茶树叶凋落物 C 损失率显著上升了 0.6%(P=0.033)(图 6);分解 273d 后,模拟干旱处理对铁凌、白茶树叶凋落物 C 损失率有显著影响,分别使铁凌叶凋落物 C 损失率显著下降了 21.65%(P=0.050),使白茶树叶凋落物 C 损失率显著下降了 13.72%(P=0.010)(图 7)。并且模拟干旱处理对叶凋落物 C 损失率的影响同时还与叶凋落物的树种有关(P=0.026)(表 4)。

模拟干旱处理对叶凋落物 N 损失率均产生显著影响(P<0.001)(表4)。4 个树种叶凋落物的 N 含量,分 解 57d 后,模拟干旱处理对 4 个树种叶凋落物 N 损失均产生显著影响,分别使铁凌叶凋落物 N 损失率下降了 806.62%(P=0.003);使白茶树叶凋落物 N 损失率下降了 64.93%(P=0.022);使黑叶谷木叶凋落物 N 损失率 上升了 15.13%(P=0.046);使山油柑叶凋落物 N 损失率下降了 195.34%(P=0.015)(图 4);分解 178d 后,模 拟干旱处理使山油柑叶凋落物 N 损失率显著下降了 108.69%(P=0.024)(图 5);分解 230d 后,模拟干旱处理 使黑叶谷木叶凋落物 N 损失率显著下降 245.74%(P=0.001)(图 6);分解 273d 后,模拟干旱处理使白茶树叶 凋落物 N 损失率显著下降了 11.95%(P=0.005)(图 7)。





2.3 磷添加处理对叶凋落物分解的影响

P 添加处理对叶凋落物分解系数存在显著影响,使叶凋落物分解系数升高 0.64%(表 4; P=0.033),但该 影响与叶凋落物树种无关(表 4; 图 3)。

4 个树种的叶凋落物 C 含量,分解 57d 后,P 添加处理使铁凌叶凋落物 C 损失率增加 183.42%(P=0.004) (图 4);分解 178d 后,P 添加处理对 4 个树种叶凋落物 C 损失率均不产生显著影响(图 5);分解 230d 后,P 添 加处理对 4 个树种叶凋落物 C 损失率均不产生显著影响(图 6);分解 273d 后,P 添加处理对 4 个树种叶凋落 物 C 损失率均无显著影响(图 7)。

4 个树种的叶凋落物 N 含量,分解 57d 后,P 添加处理对 4 个树种叶凋落物 N 损失率均无显著影响 (图 4);分解 178d 后,P 添加处理使黑叶谷木叶凋落物 N 损失率显著下降了 58.62%(P=0.039)(图 5);分解 230d 后,P 添加处理对 4 个树种叶凋落物 N 损失率均不产生显著影响(图 6);分解 273d 后,P 添加处理对 4 个树种叶凋落物 N 损失率均无显著影响(图 7)。

2.4 模拟干旱与磷添加处理对叶凋落物分解的交互效应

模拟干旱与 P 添加处理叶凋落物分解系数产生显著交互效应,在仅模拟干旱处理下未对叶凋落物分解 系数产生显著影响,但当模拟干旱、P 添加处理同时存在时,使叶凋落物分解系数降低了 18.74%(表 4, P = 0.038),且交互效应与叶凋落物树种无关(表 4; 图 3)。

4个树种的叶凋落物 C 含量,分解 57d 后,模拟干旱与 P 添加处理对 4 个树种均未产生显著交互效应





(图 4);分解 178d 后,模拟干旱与 P 添加处理对 4 个树种叶凋落物 C 损失率均不产生显著交互效应(图 5); 分解 230d 后,模拟干旱与 P 添加处理对白茶树叶凋落物 C 损失率产生显著交互效应,在仅模拟干旱处理下, 白茶树叶凋落物 C 损失率增加 0.06%(*P*=0.033),但当模拟干旱与 P 添加同时作用时,C 损失率显著下降了 31.95%(*P*=0.028)(图 6);分解 273d 后,模拟干旱与 P 添加处理对 4 个树种叶凋落物 C 损失率均无显著交互 效应(图 7)。

4 个树种的叶凋落物 N 含量,分解 57d 后,模拟干旱与 P 添加处理对黑叶谷木叶凋落物 N 损失率有显著 交互效应,在仅模拟干旱处理下,黑叶谷木叶凋落物 N 损失率增加 15.13%(*P*=0.046),但当模拟干旱与 P 添 加同时作用时,N 损失率下降了 138.6%(*P*=0.023)(图 4);分解 178d 后,模拟干旱与 P 添加处理对 4 个树种 叶凋落物均不产生显著交互效应(图 5);分解 230d 后,模拟干旱与 P 添加处理对白茶树、山油柑叶凋落物 N 损失率存在显著交互效应,在仅模拟干旱处理下,未对白茶树、山油柑叶凋落物产生显著影响,但当模拟干旱 与 P 添加处理同时作用时,白茶树叶凋落物 N 损失率显著下降了 17.44%(*P*=0.008),山油柑叶凋落物 N 损 失率显著上升了 8.35%(*P*=0.010)(图 6);分解 273d 后,模拟干旱与 P 添加处理对 4 个树种叶凋落物均无显 著交互效应(图 7)。

3 讨论

凋落物分解系数、C、N损失与凋落物基质质量紧密相关^[41]。在本试验中,分解结束时,白茶树叶凋落物 较其它三种叶凋落物分解剩余质量最少、C、N损失率最高,这可能因为白茶树叶凋落物初始N含量最高、C\N 比最低。这与一些研究学者的结论相似,凋落物分解速率与初始N含量呈极显著正相关,是控制分解速率最 主要的因素^[47];N含量高、C\N比低的凋落物满足土壤微生物养分需要,更易被微生物分解^[48]。

本研究中,模拟干旱处理对叶凋落物分解的影响表现为抑制作用,使铁凌叶凋落物分解系数下降 11%, 使铁凌、白茶树叶凋落物 C 损失率下降,使铁凌、白茶树、黑叶谷木、山油柑叶凋落物 N 损失率下降。与前人



图 4 分解 57d 后,4 种叶凋落物的碳、氮损失率 Fig.4 C, and N loss of four-tree species leaf litter, after decaying 57 days

研究结果一致,Salamanca 等人在温带森林开展有关降雨量变化对凋落物分解影响的研究中发现,降雨量对凋落物分解的控制主要是通过雨水的淋溶作用与微生物、动物群落活动,并且根据土壤呼吸、微生物生物量数据可知,降雨量减少降低微生物、动物群落丰富度与活性,间接抑制凋落物分解^[49]。同时,在本试验中,模拟干旱处理对4个树种叶凋落物的抑制作用存在差异,可能因为不同树种叶凋落物的基质质量不同。这与前人的研究结果一致,Sanaullah 等人表明不同的凋落物分解中基质质量会调控干旱胁迫对分解的影响^[50],原因可能是在分解过程中,微生物分解者更倾向于分解质量较高(初始N含量较高)的凋落物,所以当包括干旱在内的非生物条件限制微生物分解者的活性时,该种凋落物分解受抑制程度最大^[50]。

本研究中,P 添加处理对叶凋落物分解产生影响,但对 C、N 损失产生影响不同,促进 C 损失但抑制 N 损失,比如使铁凌叶凋落物 C 损失率升高,使黑叶谷木 N 损失率下降。原因可能是土壤中 P 含量的升高,促进 微生物分解高 C 物质的能力;N 和 P 均是植物生长过程中重要的限制因素,相互独立又相互影响^[51-52],所以 土壤中 P 含量的升高可能会影响凋落物分解中的 N 元素变化。首先,在本研究中,P 添加处理对铁凌叶凋落



图 5 分解 178d 后,4 种叶凋落物的碳、氮损失率 Fig.5 C, and N loss of four-tree species leaf litter, after decaying 178 days

物的 C 损失有促进作用,这与一些研究结果相似。有研究表明提高土壤中的 P 含量对凋落物分解有促进作用,土壤中较高的 P 含量可提高微生物群落与胞外酶活性^[53],进而提高微生物分解高 C 物质的能力,比如木质素、纤维素^[53-56],所以促进凋落物中 C 释放。其次,在本研究中,P 添加处理对黑叶谷木叶凋落物 N 损失有抑制作用,曾有研究学者表明,比如 P 添加对凋落物分解产生抑制作用或无明显作用^[43, 54, 57-59],原因可能是 P 添加抑制了微生物的 P 矿化作用^[60],当 P 添加时微生物就有了足够的 P,不必要通过分解凋落物等有机物来获取 P^[58],所以抑制了微生物分解者对凋落物的分解,但是抑制微生物 P 矿化这一说法很少被承认^[61];还有研究学者认为 P 添加对凋落物分解的抑制作用因为土壤中 P 含量的增加提高了微生物利用 C 的能力,但是微生物利用 C 完成自身生长代谢需要,而不是用于合成凋落物分解所需的酶^[62-63]。同时也有研究学者认为 P 添加对凋落物分解 N 损失存在促进作用,土壤中 P 的可获得性影响着土壤微生物的丰富度与活性,比如氨氧化古菌,进而增加了硝化反应速率,促进了微生物分解者从凋落物中获取 N^[64]。不同研究关于 P 添加对凋落物分解的影响结论不同,原因可能是 P 添加处理时的药品剂量不够大、对样地的处理时间不够长或者



图 6 分解 230d 后,4 种叶凋落物的碳、氮损失率 Fig.6 C, and N loss of four-tree species leaf litter, after decaying 230 days

P 限制不是研究地区凋落物分解的主要影响因子^[38],也有研究学者认为高浓度的 P 添加处理可能对 P 限制地区的凋落物分解有抑制作用^[58]。试验过程中,施 P 频率发生变化,但施 P 总量没有变化,并且 P 元素在土壤中属于缓释,所以本试验不将施 P 频率改变作为影响分解结果的主要因子。

本试验中,模拟干旱×P添加处理对叶凋落物分解产生了显著的交互效应。P添加缓解甚至反转了干旱处理对叶凋落物分解过程中 C、N 损失率的作用,说明了降水量与土壤 P 含量均是该地区的影响因子,以及提高土壤中 P 的可用性,可改变干旱胁迫的影响。前人的研究中也得到相似观点,比如有研究学者关于水分条件、P 限制哪个是温带农作物生产量的主要限制因子实验中得出,在水分胁迫条件下,P 添加使植物对干旱胁迫的耐受能力更强,产生更多的生物量^[65]。有研究表明 P 添加与水分胁迫的交互作用与土地类型有关,在中度干旱的条件下,P 添加有助于在黑土中生长的植物产生更多的生物量,但在砂土中不存在促进作用^[66]。也有研究得到相反结论,比如有研究学者表明,干旱胁迫与 P 添加同时存在情况下,并未对土壤呼吸产生显著



图 7 分解 273d 后,4 种叶凋落物的碳、氮损失率



交互效应^[67]。原因可能在于研究地区环境因素不同,土壤中 P 的可用性对不同生态系统类型的限制程度不同,或者 P 添加处理的浓度与时间不同,所以处理产生的效果不同。有研究指出,干旱处理与营养元素添加均是影响土壤与微生物呼吸等活动、物种丰富度的影响因子,但是他们之间的交互作用机制仍不清晰;干旱对土壤及微生物的影响作用强于 P 添加的作用,干旱抑制了土壤的呼吸作用,使土壤微生物群落中的多样性降低;但是,干旱与磷添加同时作用时,土壤呼吸未被抑制,土壤微生物群落中丰富度仍发生变化^[67]。在本试验中,干旱与 P 添加对凋落物分解的影响机制,本研究猜测可能是,干旱抑制了土壤中参加分解的微生物的活性与丰富度,但是土壤中 P 可利用性的提高,促进了一些微生物的活性与丰富度,所以二者存在交互作用。但是,干旱与 P 添加哪个影响因子的作用更强,在本试验中,无法得出。

4 结论

本研究验证了不同树种叶凋落物因质量不同,分解存在差异;干旱胁迫抑制叶凋落物分解,但对不同树种 叶凋落物的影响存在差异;土壤中 P 含量的升高会促进叶凋落物的 C 损失、抑制叶凋落物的 N 损失;提高土 壤中 P 的可获得性在一定程度上可缓解干旱胁迫对凋落物分解的抑制。综合本试验与以往研究,模拟干旱、 P 添加处理对叶凋落物分解的影响结果,可能与研究地土壤理化性质、凋落物基质质量、施 P 浓度、时间相关。 在本试验中,也有一些不足希望在以后的试验中有所改进,比如在实验设计中,应对减雨处理与 P 添加处理 的土壤水分含量与 P 含量进行监控,检验处理是否在试验中产生效果;并且减雨处理与 P 添加处理可以设定 一些梯度,更加细致的讨论土壤水分与不同程度的 P 可利用性对叶凋落物分解等生态过程的影响程度;微生 物分解是凋落物分解过程中的一个重要途径,所以关于凋落物分解的研究离不开与微生物相关的实验,在未 来除关注凋落物分解过程中的养分元素变化外,还需要关注微生物的变化。

参考文献(References):

- [1] 郭剑芬,杨玉盛,陈光水,林鹏,谢锦升.森林凋落物分解研究进展.林业科学,2006,42(4):93-100.
- [2] Jonard M, Andre F, Ponette Q. Tree species mediated effects on leaf litter dynamics in pure and mixed stands of oak and beech. Canadian Journal of Forest Research, 2008, 38(3): 528-538.
- [3] Yang Y S, Guo J F, Chen G S, Xie J S, Cai L P, Lin P. Litterfall, nutrient return, and leaf-litter decomposition in four plantations compared with a natural forest in subtropical China. Annals of Forest Science, 2004, 61(5): 465-476.
- [4] Garcia-Pausas J, Casals P, Romanyà J. Litter decomposition and faunal activity in Mediterranean forest soils: effects of N content and the moss layer. Soil Biology and Biochemistry, 2004, 36(6): 989-997.
- [5] McClaugherty C A, Berg B. Cellulose, lignin and nitrogen concentrations as rate regulating factors in late stages of forest litter decomposition. Pedobiologia, 1987, 30(2): 101-112.
- [6] Aber J D, Melillo J M, McClaugherty C A. Predicting long-term patterns of mass loss, nitrogen dynamics, and soil organic matter formation from initial fine litter chemistry in temperate forest ecosystems. Canadian Journal of Botany, 1990, 68(10): 2201-2208.
- [7] Meentemeyer V. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. Ecology, 1978, 59(3): 465-472.
- [8] Vesterdal L. Influence of soil type on mass loss and nutrient release from decomposing foliage litter of beech and Norway spruce. Canadian Journal of Forest Research, 1999,29(1): 95-105.
- [9] Luan J W, Liu S R, Li S Y, Whalen J K, Wang Y, Wang J X, Liu Y C, Dong W, Chang S X. Functional diversity of decomposers modulates litter decomposition affected by plant invasion along a climate gradient. Journal of Ecology, 2021, 109(3): 1236-1249.
- [10] Handa I T, Aerts R, Berendse F, Berg M P, Bruder A, Butenschoen O, Chauvet E, Gessner M O, Jabiol J, Makkonen M, Mckie B G, Malmqvist B, Peeters E T H M, Scheu S, Schmid B, van Ruijven J, Vos V C A, Hättenschwiler S. Consequences of biodiversity loss for litter decomposition across biomes. Nature, 2014, 509(7499): 218-221.
- [11] Cornwell W K, Cornelissen J H C, Amatangelo K, Dorrepaal E, Eviner V T, Godoy O, Hobbie S E, Hoorens B, Kurokawa H, Pérez-Harguindeguy N, Quested H M, Santiago L S, Wardle D A, Wright I J, Aerts R, Allison S D, Van Bodegom P, Brovkin V, Chatain A, Callaghan T V, Díaz S, Garnier E, Gurvich D E, Kazakou E, Klein J A, Read J, Reich P B, Soudzilovskaia N A, Vaieretti M V, Westoby M. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. Ecology Letter, 2008, 11(10): 1065-1071.
- [12] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1997, 94(25): 13730-13734.
- [13] Colloff M. Communities and ecosystems: linking the above-ground and below-ground components. Austral Ecology, 2004, 29(3): 358-359.
- [14] Parton W, Silver W L, Burke I C, Grassens L, Harmon M E, Currie W S, King J Y, Adair E C, Brandt L A, Hart S C, Fasth B. Global-scale similarities in nitrogen release patterns during long-term decomposition. Science, 2007, 315(5814): 361-364.
- [15] Usher M B. The biology of soil: a community and ecosystem approach. Soil Use and Management, 2006, 22(3): 323-323.
- [16] Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt K, Tignor M, Miller H. Climate Change 2007: the physical science basis: contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. New York: Cambridge University Press, 2007. viii, 996.
- [17] Seidel D J, Fu Q, Randel W J, Reichler T J. Widening of the tropical belt in a changing climate. Nature Geoscience, 2008, 1(1): 21-24.
- [18] Lu J, Deser C, Reichler T. Cause of the widening of the tropical belt since 1958. Geophysical Research Letters, 2009, 36(3): L03803.
- [19] Sterl A, Severijns C, Dijkstra H, Hazeleger W, van Oldenborgh G J, van den Broeke M, Burgers G, van den Hurk B, van Leeuwen P J, van Velthoven P. When can we expect extremely high surface temperatures?. Geophysical Research Letters, 2008, 35(14): L14703.
- [20] Rolim S G, Jesus R M, Nascimento H E M, do Couto H T Z, Chambers J Q. Biomass change in an Atlantic tropical moist forest: the ENSO effect

in permanent sample plots over a 22-year period. Oecologia, $2005,\,142(2)\,;\,238\text{-}246.$

- [21] Phillips O L, Aragão L E O C, Lewis S L, Fisher J B, Lloyd J, López-Gonzalez G, Malhi Y, Monteagudo A, Peacock J, Quesada C A, Heijden G V D, Almeida S, Amaral I, Arroyo L, Aymard G, Baker T R, Bánki O, Blanc L, Bonal D, Brando P, Chave J, Oliveira A C A D, Cardozo N D, Czimczik C I, Feldpausch T R, Freitas M A, Gloor E, Higuchi N, Jiménez E, Lloyd G, Meir P, Mendoza C, Morel A, Neill D A, Nepstad D, Patiño S, Peñuela M C, Prieto A, Ramírez F, Schwarz M, Silva J, Silveira M, Thomas A S, Steege H T, Stropp J, Vásquez R, Zelazowski P, Dávila E A, Andelman S, Andrade A, Chao K J, Erwin T, Fiore A D, Euridice H C, Keeling H, Killeen T J, Laurance W F, Cruz A P, Pitman N C A, Vargas P N, Ramírez-Angulo H, Rudas A, Salamão R, Silva N, Terborgh J, Torres-Lezama A. Drought sensitivity of the Amazon Rainforest. Science, 2009, 323(5919): 1344-1347.
- [22] Williamson G B, Laurance W F, Oliveira A A, Delamônica P, Gascon C, Lovejoy T E, Pohl L. Amazonian tree mortality during the 1997 El Niño drought. Conservation Biology, 2000, 14(5): 1538-1542.
- [23] Phillips O L, van der Heijden G, Lewis S L, López-Gonzúlez G, Aragão L E O C, Lloyd J, Malhi Y, Monteagudo A, Almeida S, Dúvila E A, Amaral I, Andelman S, Andrade A, Arroyo L, Aymard G, Baker T R, Blanc L, Bonal D, de Oliveira Á C A, Chao K J, Cardozo N D, da Costa L, Feldpausch T R, Fisher J B, Fyllas N M, Freitas M A, Galbraith D, Gloor E, Higuchi N, Honorio E, Jiménez E, Keeling H, Killeen T J, Lovett J C, Meir P, Mendoza C, Morel A, Vargas P N, Patiño S, Peh K S H, Cruz A P, Prieto A, Quesada C A, Ramírez F, Ramírez H, Rudas A, Salamão R, Schwarz M, Silva J, Silveira M, Slik J W F, Sonké B, Thomas A S, Stropp J, Taplin J R D, Vásquez R, Vilanova E. Droughtmortality relationships for tropical forests. New Phytologist, 2010, 187(3): 631-646.
- [24] Nepstad D C, Tohver I M, Ray D, Moutinho P, Cardinot G. Mortality of large trees and lianas following experimental drought in an Amazon forest. Ecology, 2007, 88(9): 2259-2269.
- [25] Asner G P, Nepstad D, Cardinot G, Ray D. Drought stress and carbon uptake in an Amazon forest measured with spaceborne imaging spectroscopy. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2004, 101(16): 6039-6044.
- [26] Nepstad D C, Moutinho P, Dias-Filho M B, Davidson E, Cardinot G, Markewitz D, Figueiredo R, Vianna N, Chambers J, Ray D, Guerreiros J B, Lefebvre P, Sternberg L, Moreira M, Barros L, Ishida F Y, Tohlver I, Belk E, Kalif K, Schwalbe K. The effects of partial throughfall exclusion on canopy processes, aboveground production, and biogeochemistry of an Amazon forest. Journal of Geophysical Research Atmospheres, 2002, 107(D20): 8085.
- [27] Cornelissen J H C, Van Bodegom P M, Aerts R, Callaghan T V, Van Logtestijn R S P, Alatalo J, Chapin F S, Gerdol R, Gudmundsson J, Gwynn-Jones D, Hartley A E, Hik D S, Hofgaard A, Jónsdóttir I S, Karlsson S, Klein J A, Laundre J, Magnusson B, Michelsen A, Molau U, Onipchenko V G, Quested H M, Sandvik S M, Schmidt I K, Shaver G R, Solheim B, Soudzilovsskaia N A, Stenström A, Tolvanen A, Totland Ø, Wada N, Welker J M, Zhao X Q. Global negative vegetation feedback to climate warming responses of leaf litter decomposition rates in cold biomes. Ecology Letters, 2007, 10(7): 619-627.
- [28] Smith J L, Paul E A. The significance of soil microbial biomass estimations//Bollag J M, ed. Soil Biochemistry. New York: Marcel Dekke, 1990: 357-396.
- [29] Lingenfeld Er M, Newbery D M. On the detection of dynamic responses in a drought-perturbed tropical rainforest in Borneo. Plant Ecology, 2009, 201: 267.
- [30] Willcock J, Magan N. Impact of environmental factors on fungal respiration and dry matter losses in wheat straw. Journal of Stored Products Research, 2000, 37(1): 35-45.
- [31] Wieder W R, Cleveland C C, Townsend A R. Controls over leaf litter decomposition in wet tropical forests. Ecology, 2009, 90(12): 3333-3341.
- [32] Xie T T, Shan L S, Su P X. Drought conditions alter litter decomposition and nutrient release of litter types in an agroforestry system of China. Ecology and Evolution, 2020, 10(15): 8018-8029.
- [33] Wilhite D A, Glantz M H. Understanding the drought phenomenon: the role of definitions. Water International, 1985, 10(3): 111-120.
- [34] 郑俊强,郭瑞红,李东升,李东,李金功,朱保坤,韩士杰.氮沉降和干旱对阔叶红松林凋落物分解的影响.北京林业大学学报,2016, 38(4):21-28.
- [35] 林成芳,彭建勤,洪慧滨,杨智杰,杨玉盛.氮、磷养分有效性对森林凋落物分解的影响研究进展.生态学报,2017,37(1):54-62.
- [36] Vitousek P M, Farrington H. Nutrient limitation and soil development: experimental test of a biogeochemical theory. Biogeochemistry, 1997, 37 (1): 63-75.
- [37] Ostertag R. Effects of nitrogen and phosphorus availability on fine-root dynamics in Hawaiian Montane forests. Ecology, 2001, 82(2): 485-499.
- [38] Hobbie S E. Interactions between litter lignin and nitrogenitter lignin and soil nitrogen availability during leaf litter decomposition in a Hawaiian Montane Forest. Ecosystems, 2000, 3(5): 484-494.
- [39] 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.
- [40] 詹书侠,郑书霞,王扬,白永飞. 羊草地上-地下功能性状对氮磷施肥梯度的响应及关联. 植物生态学报, 2016, 40(1): 36-47.
- [41] van HuysenT L, Perakis S S, Harmon M E. Decomposition drives convergence of forest litter nutrient stoichiometry following phosphorus addition. Plant and Soil, 2016, 406(1/2): 1-14.
- [42] Mcgroddy M E, Silver W L, de Oliveira R C Jr. The effect of phosphorus availability on decomposition dynamics in a seasonal lowland Amazonian forest. Ecosystems, 2004, 7(2): 172-179.

15 期

- [43] 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.
- [44] 漆良华,梁昌强,毛超,秦新生,范少辉,杜文闻,孔祥河.海南岛甘什岭热带低地次生雨林物种组成与地理成分.生态学杂志,2014, 33(4):922-929.
- [45] 胡璇,徐瑞晶,漆良华,彭超,丁霞,程昌锦.海南岛甘什岭热带低地雨林植物组成与地理成分.热带作物学报,2017,38(7): 1243-1252.
- [46] Olson J S. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. Ecology, 1963, 44(2): 322-331.
- [47] 宋新章,江洪,余树全,马元丹,周国模,窦荣鹏,郭培培.中亚热带森林群落不同演替阶段优势种凋落物分解试验.应用生态学报, 2009,20(3):537-542.
- [48] Xuluc-Tolosa F J, Vester H F M, Ramirez-Marcial N, Castellanos-Albores J, Lawrence D. Leaf litter decomposition of tree species in three successional phases of tropical dry secondary forest in Campeche, Mexico. Forest Ecology and Management, 2003,174(1/3): 401-412.
- [49] Salamanca E F, Kaneko N, Katagiri S. Rainfall manipulation effects on litter decomposition and the microbial biomass of the forest floor. Applied Soil Ecology, 2003, 22(3): 271-281.
- [50] Sanaullah M, Rumpel C, Charrier X, Chabbi A. How does drought stress influence the decomposition of plant litter with contrasting quality in a grassland ecosystem?. Plant and Soil, 2012, 352(1/2): 277-288.
- [51] Han W X, Fang J Y, Guo D L, Zhang Y. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. New Phytologist, 2005, 168(2): 377-385.
- [52] 曾昭霞,王克林,刘孝利,曾馥平,宋同清,彭晚霞,张浩,杜虎.桂西北喀斯特森林植物-凋落物-土壤生态化学计量特征.植物生态学报,2015,39(7):682-693.
- [53] Xiao W, Chen X, Jing X, Zhu B. A meta-analysis of soil extracellular enzyme activities in response to global change. Soil Biology and Biochemistry, 2018, 123: 21-32.
- [54] Shi Y C, Ziadi N, Hamel C, Bélanger G, Abdi D, Lajeunesse J, Lafond J, Lalande R, Shang J L. Soil microbial biomass, activity and community structure as affected by mineral phosphorus fertilization in grasslands. Applied Soil Ecology, 2020, 146: 103391.
- [55] Hobbie S E. Temperature and plant species control over litter decomposition in Alaskan Tundra. Ecological Monographs, 1996, 66(4): 503-522.
- [56] Burns R G, Deforest J L, Marxsen J, Sinsabaugh R L, Stromberger M E, Wallenstein M D, Weintraub M N, Zoppini A. Soil enzymes in a changing environment; current knowledge and future directions. Soil Biology and Biochemistry, 2013, 58; 216-234.
- [57] McGroddy M E, Daufresne T, Hedin L O. Scaling of C:N:P stoichiometry in forests worldwide: implications of terrestrial redfield-type ratios. Ecology, 2004, 85(9): 2390-2401.
- [58] Chen H, Dong S F, Liu L, Ma C, Zhang T, Zhu X M, Mo J M. Effects of experimental nitrogen and phosphorus addition on litter decomposition in an old-growth tropical forest. Plos One, 2013, 8(12): e84101.
- [59] Barantal S, Schimann H, Fromin N, Hättenschwiler S. Nutrient and carbon limitation on decomposition in an Amazonian moist forest. Ecosystems, 2012, 15(7): 1039-1052.
- [60] Moorhead D L, Sinsabaugh R L. A theoretical model of litter decay and microbial interaction. Ecological Monographs, 2006, 76(2): 151-174.
- [61] Craine J M, Morrow C, Fierer N. Microbial nitrogen limitation increases decomposition. Ecology, 2007, 88(8): 2105-2113.
- [62] Olander L P, Vitousek P M. Regulation of soil phosphatase and chitinase activityby N and P availability. Biogeochemistry, 2000, 49(2): 175-191.
- [63] Marklein A R, Houlton B Z. Nitrogen inputs accelerate phosphorus cycling rates across a wide variety of terrestrial ecosystems. New Phytologist, 2012, 193(3): 696-704.
- [64] Rejmánková E, Sirová D. Wetland macrophyte decomposition under different nutrient conditions: relationships between decomposition rate, enzyme activities and microbial biomass. Soil Biology and Biochemistry, 2007, 39(2): 526-538.
- [65] Saneoka H, Fujita K, Ogata S. Effect of phosphorus fertilizer on drought tolerance in warm season forage crops. Japanese Journal of Grassland Science, 1989, 35(2): 116-126.
- [66] Graciano C, Guiamét J J, Goya J F. Impact of nitrogen and phosphorus fertilization on drought responses in *Eucalyptus grandis* seedlings. Forest Ecology and Management, 2005, 212(1/3): 40-49.
- [67] Preece C, Farré-Armengol G, Peñuelas J. Drought is a stronger driver of soil respiration and microbial communities than nitrogen or phosphorus addition in two mediterranean tree species. Science of The Total Environment, 2020, 735: 139554.