



长期氮磷添加对热带季风次生林地上凋落物产量与分解速率的影响

李应文, 陈碧云, 余世钦, 李泳兴, 邹碧, 庄萍, 李志安, 李慧, 王法明

引用本文:

李应文, 陈碧云, 余世钦, 等. 长期氮磷添加对热带季风次生林地上凋落物产量与分解速率的影响[J]. 热带亚热带植物学报, 2026, 34(1): 11–20.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4976>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

3种作物(莴笋、茄子、小白菜)对香樟凋落叶化感作用的生理响应

Physiological Responses of Three Crops (Lettuce, Eggplant and Pakchoi) to Allelopathy of *Cinnamomum camphora* Litter Leaves
热带亚热带植物学报. 2021, 29(1): 41–49 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4229>

不同林龄尾巨桉人工林凋落物和土壤C、N、P化学计量特征

Ecological Stoichiometric Characteristics of Carbon, Nitrogen and Phosphorus in Litter and Soil of *Eucalyptus urophylla* × *E. grandis* Plantation at Different Forest Ages
热带亚热带植物学报. 2017, 25(2): 127–135 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3665>

沿海拔梯度武夷山3种典型森林凋落物及养分归还动态

Dynamics of Litterfall and Nutrient Return in Three Typical Forests of Wuyi Mountain along Altitudinal Gradient
热带亚热带植物学报. 2020, 28(4): 394–402 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4146>

雷州半岛桉树人工林凋落物量和养分循环研究

Litterfall and Nutrient Cycling of *Eucalyptus* Plantation with Different Ages on Leizhou Peninsula
热带亚热带植物学报. 2019, 27(4): 359–366 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3986>

氮磷添加对华南地区2种人工林土壤氮磷循环酶活性的影响

Effects of Long-term Nitrogen and Phosphorus Additions on Soil Enzyme Activities Related N and P Cycle in Two Plantations in South China
热带亚热带植物学报. 2021, 29(3): 244–250 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4293>

向下翻页，浏览PDF全文

长期氮磷添加对热带季风次生林地上凋落物产量与分解速率的影响

李应文¹, 陈碧云², 余世钦³, 李泳兴¹, 邹碧¹, 庄萍¹, 李志安¹, 李慧⁴, 王法明^{1*}

(1. 中国科学院华南植物园, 广州 510650; 2. 华南师范大学附属中学, 广州 510630; 3. 广东省科学院生态环境与土壤研究所, 华南土壤污染控制与修复国家地方联合工程研究中心, 广东省农业环境综合治理重点实验室, 广州 510650; 4. 广东生态工程职业学院, 广州 510520)

摘要: 季风次生林是华南热带地区重要的生态系统, 其凋落物产量与分解速率对长期氮(N)磷(P)添加的响应少见报道。该文报道了华南热带季风次生林长期 NP 添加实验样地 12 a 地上凋落物产量与 4 a 分解速率。试验设置了 2 因素(N 添加与 P 添加) 2 水平(添加与不添加), 包含对照、单独添加 N、单独添加 P 和同时添加 NP 共 4 个处理。结果表明, 12 a 间 4 个处理的地上凋落物总产量依次为(11544±1115)、(12649±1087)、(13694±1456)和(11761±712) g/m²。P 添加显著提高了凋落物产量, N 添加具有增加凋落物产量的趋势, N 与 P 添加有显著交互作用, NP 添加效应不随年份与季节变化。4 a 间 4 个处理的分解速率常数依次为(1.44±0.07)、(1.76±0.09)、(2.10±0.10)和(1.81±0.08)。P 添加显著影响凋落物分解速率, N 添加无显著作用, N 与 P 添加不存在显著交互作用。长期 P 添加显著提高该生态系统的地上凋落物产量, 长期 N 添加影响较弱, N 与 P 添加有显著交互作用, NP 添加效应不随处理时间与干湿季变化。地上凋落物分解主要受 P 限制, 对 N 添加无响应。该研究揭示了长期 NP 添加对热带季风次生林地上凋落物产量与分解的影响, 有助于理解该生态系统对养分有效性增加的长期响应机制。

关键词: 氮沉降; 磷限制; 凋落物分解; 碳循环; 土壤

doi: 10.11926/jtsb.4976

CSTR: 32235.14.jtsb.4976

Impacts of Long-term Nitrogen and/or Phosphorus Additions on Litterfall Production and Decomposition Rates in a Tropical Monsoon Secondary Forest

LI Yingwen¹, CHEN Biyun², YU Shiqin³, LI Yongxing¹, ZOU Bi¹, ZHUANG Ping¹, LI Zhian¹, LI Hui⁴, WANG Faming^{1*}

(1. South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. The Affiliated High School of South China Normal University, Guangzhou 510630, China; 3. Institute of Eco-environmental and Soil Sciences, Guangdong Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 4. Guangdong Eco-Engineering Polytechnic, Guangzhou 510520, China)

Abstract: Monsoon secondary forests are important ecosystems in tropical South China, but reports on their long-term response to nitrogen (N) and phosphorus (P) addition in terms of litter production and decomposition rates

收稿日期: 2024-10-15 接受日期: 2025-03-24

基金项目: 国家自然科学基金项目(U2106209, 32171594, 32301398, 42007230, 42201057); 国家重点研发计划项目(2023YFE0113100, 2023YFF1304500, 2021YFC3100400); 广东省重点领域研究计划项目(2022B1111230001); 中国科学院青年团队项目(YSBR-037); 广东省基础和应用基础研究项目(2021B1515020011); 中国科学院青促会项目(2021347); “一带一路”国家和国际科学组织联盟项目(ANSO-CR-KP-2022-11); 广东省应用植物学重点实验室项目(2023B1212060046); 中国科学院华南植物园项目(QNXM-01)资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. U2106209, 32171594, 32301398, 42007230, 42201057), the National Key Research and Development Program of China (Grant No. 2023YFE0113100, 2023YFF1304500, 2021YFC3100400), the Key Technologies R&D Program of Guangdong (Grant No. 2022B1111230001), the Project for Young Scientists of CAS (Grant No. YSBR-037), the Project for Basic and Applied Basic Research in Guangdong (Grant No. 2021B1515020011), the Project of Youth Innovation Promotion Association of CAS (Grant No. 2021347), the Project of Alliance of National and International Science Organizations for the Belt and Road Regions (Grant No. ANSO-CR-KP-2022-11), the Project of Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Botany (Grant No. 2023B1212060046), and the Project of South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences (Grant No. QNXM-01).

作者简介: 李应文(1989 年生), 男, 硕士, 工程师, 主要从事生态恢复与土壤改良研究。E-mail: liyw@scbg.ac.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangfm@scbg.ac.cn

are scarce. This paper presents the results of a 12-year study on aboveground litter production and a 4-year study on decomposition rates in a long-term NP addition experiment in a tropical monsoon secondary forest in South China. The experiment employed a two-factor (N addition and P addition) and two-level (addition and no addition) design, including control, N-only addition, P-only addition, and combined NP addition treatments. The results showed that over 12 years, the total aboveground litter production for the four treatments was (11544 ± 1115) , (12649 ± 1087) , (13694 ± 1456) , and (11761 ± 712) g/m², respectively. P addition significantly increased litter production, while N addition showed a trend of increasing litter production. There was a significant interaction between N and P addition, and the effects of NP addition did not vary with year or season. During the 4-year decomposition rate study, the decomposition rate constants for the four treatments were (1.44 ± 0.07) , (1.76 ± 0.09) , (2.10 ± 0.10) , and (1.81 ± 0.08) , respectively. P addition significantly affected litter decomposition rates, while N addition had no significant effect, and there was no significant interaction between N and P addition. Long-term P addition significantly increased aboveground litter production in this ecosystem, while long-term N addition had a weak effect. There was a significant interaction between N and P addition, and the effects of NP addition did not change with treatment duration or dry/wet seasons. Aboveground litter decomposition was mainly limited by P, with no response to increased N availability. Therefore, it was suggested that the effects of long-term NP addition on aboveground litter production and decomposition in tropical monsoon secondary forests, contributing to the understanding of long-term response mechanisms of this ecosystem to increased nutrient availability.

Key words: Nitrogen deposition; Phosphorus limitation; Litter decomposition; Carbon cycle; Soil

氮(N)、磷(P)元素是细胞结构和酶的重要组成部分,其可利用性的增加对生态系统产生深远的影响^[1]。热带和亚热带森林通常是N饱和但受P限制的生态系统^[2]。研究表明,热带和亚热带地区的大气N沉降量在过去几十年中显著增加,预计在未来这一趋势将持续上升^[3]。在华南热带亚热带地区,N沉降率已经达到 $30 \sim 73$ kg/(hm²·a)^[4]。N沉降可能直接对生态系统产生负面影响,并进一步加剧系统的P限制。近年来,可利用N和P增加对热带亚热带森林生态系统的影响受到众多学者的关注,成为研究热点。

森林地上凋落物通过其分解过程和物理存在,对维持森林土壤的肥力、结构和生物多样性以及整体生态系统的健康和稳定发挥着至关重要的作用。地上凋落物的产量与分解是地上凋落物影响生态系统能量传递与物质循环的主要过程^[5]。这两个过程受到诸多因素的影响,处于稳态中的生态系统,其长期凋落物产量一般与系统生产力正相关^[6-7]。一般认为,热带亚热带森林是富N或N饱和系统,额外的N输入对地上凋落物产量的影响较小^[8]。N添加对该类热带亚热带森林地上凋落物分解速率的影响也较小^[9]。在富N或N饱和生态系统中,额外N的添加可能会进一步提高生态系统C与P限制,降低土壤pH值及微生物活性^[10],因此高浓度

或长期的N添加会抑制凋落物分解^[11]。相比于N,一般认为热带亚热带森林是P缺乏的生态系统。P添加能通过缓解或解除植物生长发育的P限制,从而提高凋落物产量^[12]。P添加为凋落物层与土壤中的微生物提供额外的P供应,降低凋落物层整体N:P^[13],因而能提高凋落物分解速率。前人^[14-16]研究均表明热带森林地上凋落物分解速率在添加P后显著提高。

热带亚热带森林生态系统凋落物产量与分解速率对NP添加响应的研究已有不少。这些研究大多在湿润地区的成熟林中展开。然而,由于凋落物产量与分解还受到生态系统的气候背景、树种、林龄、受干扰情况的影响^[17],因此仍有不少研究结果不符合上述一般规律^[18]。中国华南地区部分热带亚热带森林处于季风区^[19],干湿季节交替明显^[20];且大部分地区是未成熟的次生林,其凋落物产量与分解对NP添加的响应可能存在干湿季差异等。同时,生态系统对NP添加的响应在不同时间段可能是不同的。随添加持续,一方面,系统NP水平可能会逐步增加;另一方面,系统的响应可能随添加的时间经历从量变到质变的转换^[21]。然而,许多NP添加实验的持续时间仅为1~3 a,因此,非常有必要进行长时间的研究,以了解生态系统凋落物产量与分解对长期NP添加的影响。

本研究基于中国科学院热带海岸生态系统小良研究站热带季风次生林 NP 长期添加试验样地, 研究了不同 NP 添加处理条件下, 12 a 的地上凋落物产量和 4 a 的地表凋落物现存量的动态变化, 并据此估算了地表凋落物的分解速率, 时间跨度较长, 对深入理解长期 NP 有效性增加对热带季风次生林生态系统的影响具有重要的意义。

1 材料和方法

1.1 研究地概况

本研究在广东省西南部中国科学院热带海岸生态系统小良研究站的热带次生混交林中进行(21° 27' N, 110° 54' E)。该地气候为热带季风气候, 年均气温 23 °C, 年均降水量约 1 500 mm。当地气候具有显著的干湿季节性交替特征, 4 月—10 月为湿季, 降水量占年总量 70%以上; 11 月至次年 3 月为干季。土壤为由高度风化的花岗岩形成的砖红壤, pH 值约为 4, 总 N 约 2.71 g/kg, 有效 P 约 4.10 mg/kg^[16]。该样地最初于 1959 年作为桉树人工林建立, 于 1964 年至 1975 年间先后引入了 312 种植物^[22]。目前森林群落的多样性和结构复杂性具有次生热带森林的典型特征^[23]。

1.2 试验设计

本研究样地于 2009 年 8 月建立, 属于 2 因素[N 添加(+N)与 P 添加(+P)] 2 水平(施加与不施加)的随机区组实验^[24], 设置了 4 个处理: 对照(N₀P₀)、只添加 N (N₁P₀)、只添加 P (N₀P₁)和同时添加 NP (N₁P₁)。这 4 个处理被随机分配到 6 个重复区组内的 4 个 10 m×10 m 的样地中。从 2009 年 9 月开始, 每 2 个月等量添加相当于 100 kg/(hm²·a)的无机 N 和无机 P。每次操作时, 将 476.6 g NH₄NO₃ (相当于 166.6 g N)和/或 808.0 g NaH₂PO₄ (相当于 166.6 g P)溶解在 30 L 地下水(井水)中, 并使用背负式喷雾器喷洒到相应的地块上; 每个对照地块则以同样方式喷洒 30 L 地下水。所添加 N 和 P 的量与邻近热带森林中类似实验相近^[25]。

1.3 调查指标

1.3.1 地上凋落物产量

2012 年 1 月, 在每个样地中随机选点设置大小 1 m×1 m, 离地 1.2 m 的正方形凋落物收集网框。凋落物网网孔 1 mm, 中间放置小石头使凋落物集中于网中央。从 2012 年 3 月开始至 2023 年 12 月间,

每月月底对框中的叶、枝、花、果凋落物进行收集, 烘干称重, 得当月地上凋落物产量。期间, 2014 年 12 月、2017 年 8 月—12 月没有采集, 故共采样 136 次。每年 12 个月收集烘干所得的地上凋落物干重相加得到当年地上凋落物产量。当年湿季地上凋落物产量由当年 4 月—10 月 7 个月的地上凋落物产量相加而得; 当年干季地上凋落物产量则由当年 11 月—12 月及次年 1 月—3 月 5 个月的地上凋落物产量相加获得。

1.3.2 地表凋落物现存量

从 2020 年 1 月开始至 2023 年 10 月间, 每 3 个月进行 1 次, 采用随机法, 在每个样地中随机选取 3 个小样方, 用 30 cm×30 cm 的正方形塑料框圈定, 对框内的所有叶、枝、花、果凋落物进行收集, 烘干称重, 得地表凋落物现存量。期间, 2021 年第 3 季度, 2022 年第 4 季度没有采集, 故共采样 14 次。

1.3.3 地表凋落物分解速率估算

每年地表凋落物分解速率常数的估算^[26]: $1/k = \text{地表凋落物现存量} / \text{地上凋落物产量}$, 其中, $1/k$ 为该生态系统地表凋落物的存留时间, k 为凋落物分解速率常数, 地表凋落物现存量的值为该年 4 次均值, 地上凋落物产量为该年 12 次采样均值。

1.4 数据统计与分析

每个样地当年地上凋落物产量、当年湿季地上凋落物产量或当年干季地上凋落物产量作为 1 个重复值进行统计分析。采用混合线性模型检验整个研究期间处理对地上凋落物产量的影响。最初的模型为了全面检验处理、处理时长和干湿季差异对凋落物产量的影响, 将+N、+P、年份和干湿季做主效应, 区组做随机效应, 并考虑了 4 个主效应间的交互作用。随后, 基于似然比检验, 并参考 AIC 值对模型进行优化, 得到较优模型。对于每年处理间凋落物年产量、湿季产量和干季产量的差异, 同样使用线性混合模型进行检验。这一模型中, +N 与 +P 为主效应, 区组为随机效应。混合线性模型检验在 R 语言 (4.4.0)^[27]的 lme4 包^[28]中进行, 似然比检验和 AIC 值计算在 stat 包^[27]中进行, 使用 car 包^[29]对固定效应的显著性进行检验, 再用 emmeans 包^[27]将 4 个处理进行事后两两比较。整个研究期间处理间地表凋落物现存量 and 凋落物分解速率常数差异的检验方式与地上凋落物产量相似。显著性水平设定为 $\alpha=0.050$, 当 $P<0.050$ 时, 认为差异具有统计学显著性。

2 结果和分析

2.1 凋落物产量

以+N、+P、干湿季和年份，以及它们之间的交互作用为固定效应的线性混合模型检验结果表明，+N 有增加改变地上凋落物产量的趋势，但不显著；+P 对地上凋落物产量产生显著影响；且+N 与+P 存在显著交互作用(表 1)。地上凋落物产量的年际变化不显著，但存在显著的干湿季差异。无论是+N 或+P，其对地上凋落物产量的影响不随年份和季节而变化。

从这 12 a 的变化趋势看(2012—2023 年)，不同处理的地上凋落物总产量、湿季产量和干季产量呈现小幅度波动。与 N₀P₀ 相比，N₀P₁ 在各年都能提高地上凋落物产量，但各年差异不显著(图 1)。这一增幅，除 2014 年和 2023 年外，其他年份均大于 10%，多年增幅的平均值为 20.8%；且湿季和干季均有此种趋势。与 N₀P₀ 相比，N₁P₀ 亦有提高地上

凋落物产量的趋势，多年平均值为 10.9%；但增幅较小，各年差异均不显著。N₁P₁ 对地上凋落物产量的影响无明显趋势，相比于 N₀P₀，增幅为-12.7%~15.7%，各年差异均不显著。

12 a 间，4 个处理 N₀P₀、N₁P₀、N₀P₁ 和 N₁P₁ 收集的地上凋落物总量分别为 11 544、12 649、13 694 和 11 761 g/m²(图 2)。与 N₀P₀ 相比，N₁P₀ 和 N₀P₁ 分别显著提高了 12 a 凋落物总产量的 9.6%和 18.6%；N₀P₁ 的凋落物总产量比 N₁P₁ 显著高 16.4%。在湿季，N₀P₀、N₁P₀、N₀P₁ 和 N₁P₁ 4 个处理的地上凋落物总量为 6 522.8、7 372.7、7 707.0 和 6 751.5 g/m²。与 N₀P₀ 相比，N₁P₀ 和 N₀P₁ 显著提高了凋落物产量的 13.0%和 18.1%，N₁P₁ 对凋落物产量无显著影响；N₀P₁ 处理的凋落物产量也显著高于 N₁P₁。干季的 4 个处理的地上凋落物总量依次为 3 276.9、3 327.9、4 032.6 和 3 101.7 g/m²。与 N₀P₀ 相比，N₁P₁ 显著降低了凋落物产量的 23.1%；N₁P₁ 的凋落物总产量也显著低于 N₀P₁。

表 1 线性混合模型检验结果(P 值)

Table 1 Results (Pvalue) of linear mixed models

固定效应 Fixed effects	凋落物产量 Litterfall production	凋落物现存量 Litterfall stock	凋落物分解速率常数 Litter decomposition rate constants
+N	0.179	0.410	0.204
+P	0.011	0.517	0.012
干湿季	0.046	—	—
年份	0.199	0.431	—
+N×+P	0.006	0.575	0.087
+N×干湿季	0.773	—	—
+P×干湿季	0.815	—	—
+N×年份	0.996	0.410	—
+P×年份	0.997	0.517	—
干湿季×年份	<0.001	—	—
+N×+P×干湿季	0.535	—	—
+N×+P×年份	0.999	0.575	—
+N×干湿季×年份	0.958	—	—
+P×干湿季×年份	0.949	—	—
+N×+P×干湿季×年份	0.891	—	—

+N: N 添加；+P: P 添加；—: 模型中不包括该效应。

+N: N addition; +P: P addition; —: The effect was not included in the model.

2.2 地表凋落物现存量

以+N、+P 和年份及其交互作用作为固定效应的线性混合模型检验结果表明，+N 和+P 对地表凋落物现存量没有显著影响，两者之间也不存在显著的交互作用(表 1)。同时，地表凋落物现存量在这 4 a 中变化不显著。+N 和+P 对地表凋落物现存量的影

响均不随时间而发生显著变化。

从 2020—2023 年 4 a 的变化趋势看，不同处理的地表凋落物现存量呈现一定变动，但幅度较小(图 3)。N₀P₀ 地表凋落物现存量 4 a 的波动范围为 591.2~744.6 g/m²，N₁P₀ 为 581.5~699.6 g/m²，N₀P₁ 为 494.6~624.6 g/m²，N₁P₁ 为 521.0~628.6 g/m²。

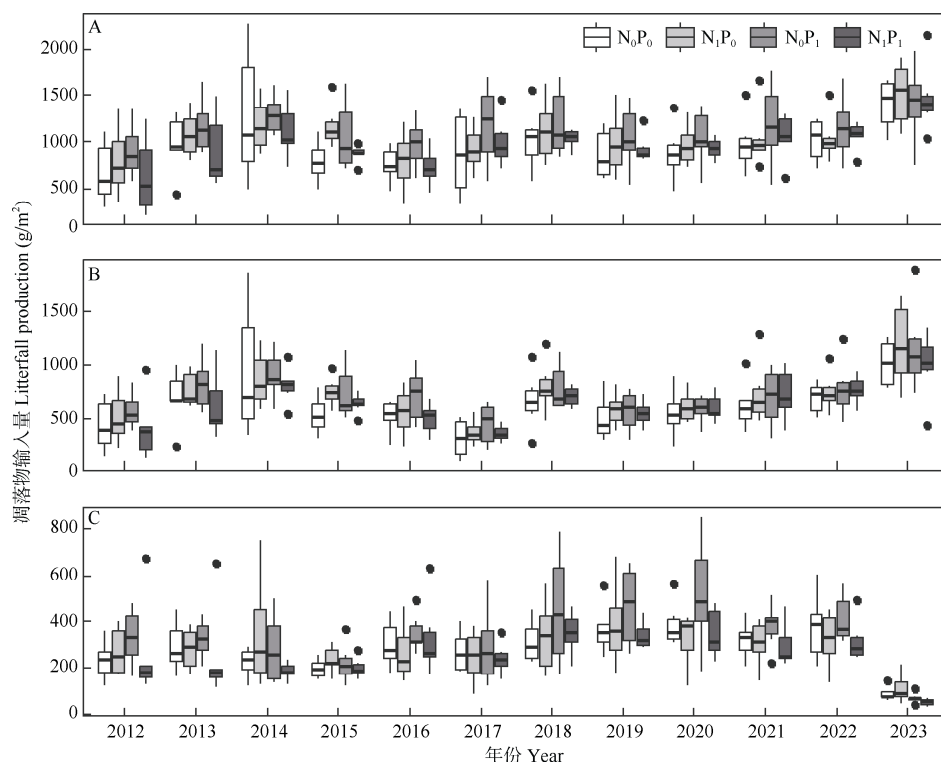


图1 2012—2023年4个处理的地上凋落物产量。A: 年总量; B: 湿季(4月—10月); C: 干季(11月至次年3月); N_0P_0 : 对照; N_1P_0 : 只添加N; N_0P_1 : 只添加P; N_1P_1 : 同时添加NP。任一年4个处理间的差异均不显著。2023年干季产量仅包含当年11月—12月。下同

Fig. 1 Annual aboveground litterfall production from 2012 to 2023. A: Annual total; B: Wet season (April to October); C: Dry season (November to March). N_0P_0 : Control; N_1P_0 : N addition only; N_0P_1 : P addition only; N_1P_1 : Co-addition of N and P. There were no significant differences among four treatments in any year. The litterfall production for dry season of 2023 included only litterfall collected during November to December of that year. The same below

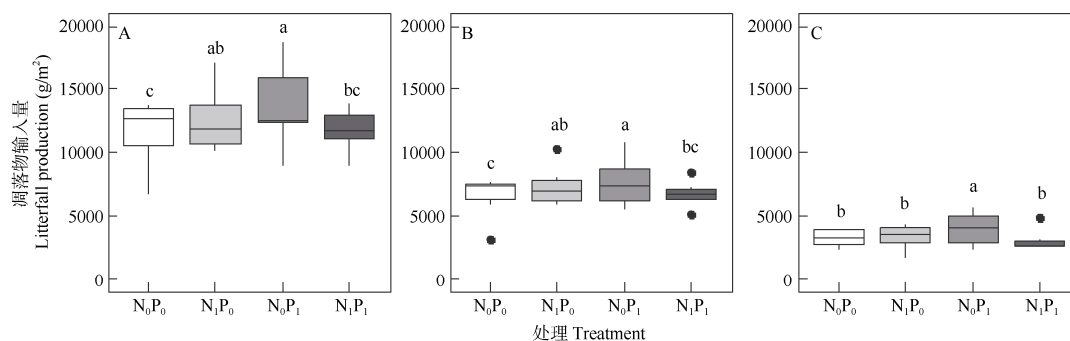


图2 2012—2023年间4个处理的地上凋落物累积总产量。柱上不同字母表示差异显著($P < 0.05$)。下同

Fig. 2 Total aboveground litterfall production from 2012 to 2023. Different letters upon column indicate significant differences at 0.05 level. The same below

与 N_0P_0 相比,其他处理对地表凋落物现存量影响各年不一。 N_1P_0 比 N_0P_0 高-20.3%~16.5%,均值为2.2%; N_0P_1 高-25.3%~5.7%,均值为-8.3%; N_1P_1 高-22.0%~6.3%,均值为-5.8%。与 N_0P_0 相比,3个处理对地表凋落物现存量的影响在2022年达到最大,均达到-20%以上,主要与2022年 N_0P_0 的凋落物现存量较高(744.6 g/m^2)有关。其他3个年份,4个处理地表凋落物现存量的差异不大。在2020—

2023年的任一年中,处理间的差异均不显著。

4 a 间, N_0P_0 、 N_1P_0 、 N_0P_1 和 N_1P_1 4个处理的地表凋落物现存量的多年平均值依次为 611.1 、 635.1 、 586.7 和 573.1 g/m^2 (图4)。 N_1P_1 的地表凋落物现存量显著低于 N_0P_0 ,而其他处理间差异不显著。

2.3 地表凋落物分解速率

以+N和+P以及它们的交互作用为固定效应的线性混合模型检验结果表明,+N对凋落物分解速

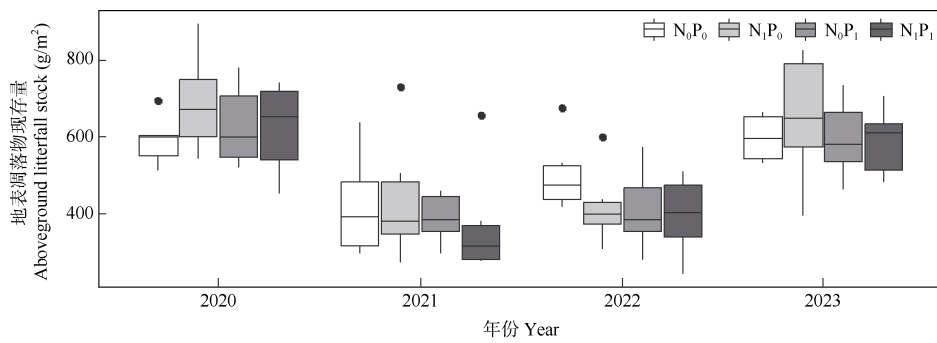


图 3 2020—2023 年地表凋落物现存量

Fig. 3 Aboveground litterfall stock from 2020 to 2023

率没有显著影响, +P 显著的改变凋落物分解速率, 且+N 与+P 可能存在着交互作用(表 1)。

4 个处理 N_0P_0 、 N_1P_0 、 N_0P_1 和 N_1P_1 的地表凋落物分解速率常数 k 依次为 (1.44 ± 0.07) 、 (1.76 ± 0.09) 、

(2.10 ± 0.10) 和 (1.81 ± 0.08) (图 5)。 N_0P_1 的地表凋落物分解速率比 N_0P_0 显著高 45.8%。相比 N_0P_0 , N_1P_0 和 N_1P_1 处理的地表凋落物分解速率分别提高了 22.2% 和 25.7%, 但未达显著水平。

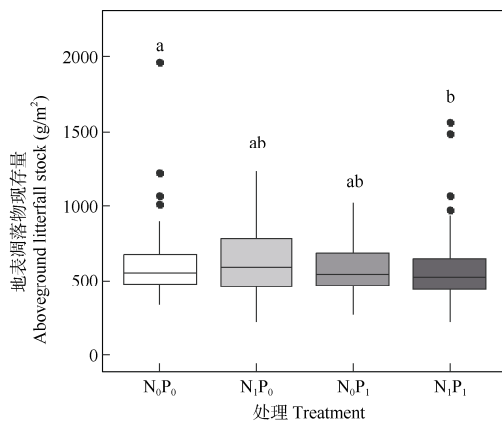


图 4 2012—2023 年地上凋落物平均现存量

Fig. 4 Average aboveground litterfall stock from 2020 to 2023

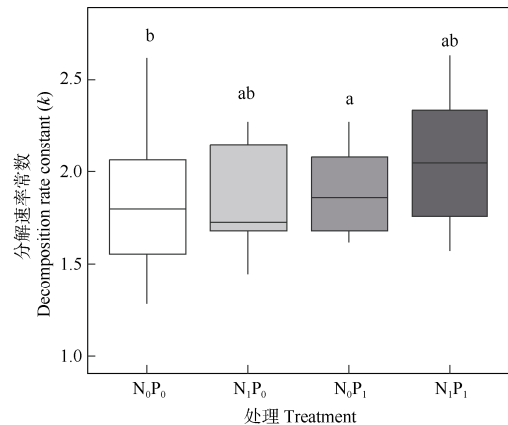


图 5 4 个处理的凋落物分解速率常数

Fig. 5 Aboveground litter decomposition rate constants of 4 treatments

3 讨论和结论

3.1 NP 添加对凋落物产量与分解速率的影响

一般认为, 热带森林是富 N 或 N 饱和生态系统, 添加 N 不改变或抑制凋落物产量^[30]。然而, LeBauer 等^[31]的研究认为 N 限制陆地生态系统生产力是全球普遍存在的。有研究表明额外的 N 添加确实能够提高热带森林生态系统的凋落物产量^[32], 与本研究结果相似。N 添加通常被认为会抑制热带富 N 或 N 饱和森林凋落物的分解^[11]。本研究表明, 长达十几年的 N 添加并没有对地表凋落物的分解产生抑制作用。N 添加对凋落物分解的抑制作用通常通过酸化土壤和进一步提高微生物分解者的 C 和 P 限制实现^[10]。该样地以往的研究表明, N 添加对土壤 pH^[33]

和分解者群落与多样性^[34]的影响都比较小。有趣的是, Zhao 等^[35]在本样地采用凋落物袋法, 利用 5 种乔木优势种叶片进行分解实验表明, N 添加抑制了凋落物分解。另一些研究表明, 在热带地区的桉树人工林^[36]和次生林^[37]中, N 添加能够提高凋落物的分解速率, 这可能与研究的生态系统、凋落物类型、方法等方面的差异有关。本研究结果倾向于支持 N 添加对凋落物分解有较小的促进作用。在报道 N 添加能够促进热带森林凋落物生产与分解的研究中, 其共同特征是研究样地生态系统处于发展期或暴露于较频繁的干扰中, 这类生态系统对 N 需求仍比较高^[38]。本研究所在地是离居民点较近的热带次生林, 其植物群落处于发展阶段, 受到干扰较多, 可能并非富 N 或 N 饱和系统, 对 N 的需求较大。因

此, 额外的 N 添加提高了研究样地森林植被的生产力, 从而提高了地上凋落物的产量; 对微生物分解者的作用较微弱偏积极, 从而一定程度上促进了地表的凋落物分解。

热带地区土壤高度风化, 土壤 P 含量低, 植被生产力受 P 限制^[39]。植被生产力是影响凋落物产量的重要因素^[6-7]。虽然热带次生林植物在低 P 情况下仍能维持正常的光合速率^[40], 但 P 添加一般能够缓解热带森林生产力的 P 限制, 从而提高凋落物产量^[12]。与植被生产力类似, 分解者的代谢活动也受到 P 的限制^[41]。P 是微生物细胞膜、细胞核等细胞结构的重要组成元素, 因此 P 缺乏对微生物代谢过程影响较大。对热带湿润森林的土培实验表明微生物利用土壤有机质受到 P 的限制^[42]。Ehlers 等^[43]的研究表明, 虽然热带森林土壤微生物的代谢活动受多种元素共同限制, 但 P 添加对微生物代谢的促进作用是最明显的。不少研究均表明 P 添加能促进热带森林凋落物分解^[44]。对同一样地的研究表明, P 添加能够促进枯死木的分解^[16], 还可能提高土壤异养呼吸的速率^[45], 这说明研究样地分解者的代谢活动确实受 P 限制。与热带其它森林类似, 次生季风林森林土壤是高度风化的, 生态系统处于缺 P 的状态, 因此, P 添加对凋落物产量与分解均起促进作用。

N 添加与 P 添加对凋落物产量的影响具有显著的交互作用, 但对凋落物分解的影响没有显著交互作用。由于 N 添加与 P 添加均能提高凋落物产量, 因此 N 与 P 同时添加预期将产生最大效果。然而, NP 同时添加对地上凋落物产量的影响很小。相比之下, N 与 P 对凋落物产量的影响存在某种交互作用。N 与 P 对生物体代谢的交互作用根植于细胞基础代谢过程, 如酶与 RNA 的链锁过程^[46]。在此样地中, Fanin 等^[47]对土壤生物群落及 Chen 等^[48]对凋落物分解的研究均报道了类似的 NP 交互作用, 其具体机制有待进一步研究。

3.2 NP 添加的季节性与年际差异

N 添加对凋落物产量的影响存在季节性差异, 而 P 添加没有。研究地气候具有明显的干湿季交替特征。干湿季间不同的降水与气温条件是影响热带森林养分循环等生态学过程的重要因素^[20]。不少研究表明, 此类生态系统的生态学过程对 NP 添加的响应具有干湿季差异^[49]。一般认为热带森林生产力受 P 限制严重于 N^[50]。但对多个低地热带森林 NP

施肥实验的分析表明, 热带森林生态系统的 P 限制并不强于 N, P 添加与 N 添加对凋落物产量的影响是相似的^[32]。本研究中, 与 N 添加相比, P 添加对热带次生季风林的影响不随干湿季发生变化, 一定程度上支持热带森林地上生产力的 P 限制强于 N 这一理论。同时, 本研究结果强调研究者需要重视本地区森林对 NP 添加响应的季节性差异, 从而深化对热带季风次生林生态系统 NP 响应机制的认识。

NP 添加对凋落物产量和凋落物分解速率的影响在年际间没有明显的变化。长期施肥实验表明, 生态系统对养分添加的响应可能随时间发生变化^[51]。初期, 生态系统的生产力可能明显提升, 但随着时间推移, 这种效应可能会减弱或出现饱和现象^[52-53]。这种现象可能是由于长期 N 添加改变了土壤微生物群落结构或者影响了酶活性。年际间的气候变化, 如降水量和温度的波动, 也可能影响 NP 添加的效果。在干旱年份, 额外的养分可能无法被植物充分利用, 而在适宜生长的年份, 养分添加的效果可能更为显著。这一点在长期 N 添加样地的研究中得到了证实, 如鼎湖山、长白山、大小兴安岭等地区的研究^[54]。此外, 长期养分添加可能导致土壤性质的改变, 如 pH 值的变化或微生物群落的转变, 这些因素都可能影响养分添加的长期效应。在本研究中, 观察到长达 12 a 的 NP 添加效应并未显示出显著的年际变化。这种现象可能反映了研究地点生态系统的高度稳定性^[55]。然而, 多重因素可能共同导致这一结果。首先, 生态系统固有的缓冲能力可能在一定程度上抵消了外部养分输入的影响^[55]。其次, 生态系统的响应可能受到多重限制因子的调节, 不仅仅局限于 N 和 P, 还与温度和其它养分交互作用有紧密联系^[56]。此外, 植物可能通过调整养分再吸收和利用效率来适应长期养分添加^[57]。不同植物物种对养分添加的响应可能存在差异, 这种异质性可能在群落水平上相互抵消, 导致整体效应不明显, 这在一些热带森林研究中得到了证实^[58]。尽管试验持续了 12 a, 但某些生态过程可能需要更长的时间才能显现, 这强调了继续进行长期生态学研究的重要性。最后, 年际气候变化等其他环境因素可能掩盖了 NP 添加的效应^[56]。总的来说, 本研究突显了生态系统对养分添加响应的复杂性, 并为未来研究提供了重要的方向, 包括考虑更多的环境因素、延长试验时间, 以及采用更精细的测量方法来揭示潜在的长期变化。

综上,本研究揭示了 P 有效性是热带季风次生林地上凋落物产量和分解的主要限制因子,而单独添加 N 能提高地上凋落物产量,倾向于促进凋落物的分解。相比而言, P 的限制作用强于 N,这也可从两者对凋落物产量与分解速率改变的程度,以及效应的干湿季差异看出。N 添加和 P 添加之间存在显著的交互作用,这表明 2 种元素在生态系统功能中的协同作用不容忽视,因此,在研究和管理热带季风次生林生态系统时,需要同时考虑 N 和 P 的动态变化及其相互影响。本研究用长期实验结果证实, N 添加和 P 添加对凋落物产量的影响在 12 a 的试验期内保持相对稳定,没有随时间显著变化,从而揭示了热带季风次生林对 NP 添加的长期响应模式,为预测和管理这类生态系统在持续 NP 输入下的变化提供了科学依据。尽管凋落物产量在干湿季节表现出明显差异,但 N 和 P 添加的效应在不同季节间基本保持一致。这表明, NP 添加对凋落物动态的影响具有季节稳定性,同时也强调了在评估 NP 添加对热带季风次生林影响时,需要考虑季节性变化因素,以全面理解生态系统对养分增加的响应机制。

参考文献

- [1] LU X K, VITOUSEK P M, MAO Q G, et al. Nitrogen deposition accelerates soil carbon sequestration in tropical forests [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2021, 118(16): e2020790118. doi: 10.1073/pnas.2020790118.
- [2] ABER J, MCDOWELL W, NADELHOFFER K, et al. Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems: Hypotheses revisited [J]. *BioScience*, 1998, 48(11): 921–934. doi: 10.2307/1313296.
- [3] GALLOWAY J N, DENTENER F J, CAPONE D G, et al. Nitrogen cycles: Past, present, and future [J]. *Biogeochemistry*, 2004, 70(2): 153–226. doi: 10.1007/s10533-004-0370-0.
- [4] FANG Y T, YOH M, KOBAYASHI K, et al. Nitrogen deposition and forest nitrogen cycling along an urban-rural transect in southern China [J]. *Glob Change Biol*, 2011, 17(2): 872–885. doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02283.x.
- [5] GIWETA M. Role of litter production and its decomposition, and factors affecting the processes in a tropical forest ecosystem: A review [J]. *J Ecol Environ*, 2020, 44(1): 11. doi: 10.1186/s41610-020-0151-2.
- [6] MATTHEWS E. Global litter production, pools, and turnover times: Estimates from measurement data and regression models [J]. *J Geophys Res Atmos*, 1997, 102(D15): 18771–18800. doi: 10.1029/97JD02956.
- [7] BRAY J R, GORHAM E. Litter production in forests of the world [J]. *Adv Ecol Res*, 1964, 2: 101–157. doi: 10.1016/S0065-2504(08)60331-1.
- [8] LU X, MO J, GILLIAM F S, et al. Effects of experimental nitrogen additions on plant diversity in tropical forests of contrasting disturbance regimes in southern China [J]. *Environ Poll*, 2011, 159(10): 2228–2235. doi: 10.1016/j.envpol.2010.10.037.
- [9] BARANTAL S, SCHIMANN H, FROMIN N, et al. Nutrient and carbon limitation on decomposition in an Amazonian moist forest [J]. *Ecosystems*, 2012, 15(7): 1039–1052. doi: 10.1007/s10021-012-9564-9.
- [10] MATSON P A, MCDOWELL W H, TOWNSEND A R, et al. The globalization of N deposition: Ecosystem consequences in tropical environments [J]. *Biogeochemistry*, 1999, 46(1): 67–83. doi: 10.1023/A:1006152112852.
- [11] KNORR M, FREY S D, CURTIS P S. Nitrogen additions and litter decomposition: A meta-analysis [J]. *Ecology*, 2005, 86(12): 3252–3257. doi: 10.1890/05-0150.
- [12] QUINTO-MOSQUERA H, CORDOBA-MORENO L, MINOTTAMORENO M. Effects of soil fertilization on litter production in tropical rainforests of biogeographic Choco, Colombia [J]. *Bosque*, 2019, 40(3): 315–322. doi: 10.4067/S0717-92002019000300315.
- [13] CUNHA H F V, ANDERSEN K M, LUGLI L F, et al. Direct evidence for phosphorus limitation on Amazon forest productivity [J]. *Nature*, 2022, 608(7923): 558–562. doi: 10.1038/s41586-022-05085-2.
- [14] VITOUSEK P M, PORDER S, HOULTON B Z, et al. Terrestrial phosphorus limitation: Mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions [J]. *Ecol Appl*, 2010, 20(1): 5–15. doi: 10.1890/08-0127.1.
- [15] HOBBS S E, VITOUSEK P M. Nutrient limitation of decomposition in Hawaiian forests [J]. *Ecology*, 2000, 81(7): 1867–1877. doi: 10.1890/0012-9658(2000)081[1867:NLODIH]2.0.CO;2.
- [16] CHEN Y, SAYER E J, LI Z A, et al. Nutrient limitation of woody debris decomposition in a tropical forest: Contrasting effects of N and P addition [J]. *Funct Ecol*, 2016, 30(2): 295–304. doi: 10.1111/1365-2435.12471.
- [17] BERG B, MCCLAUGHERTY C. *Plant Litter: Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration* [M]. 3rd ed. Berlin: Springer, 2014: 57–84. doi: 10.1007/978-3-642-38821-7.
- [18] MCGRODDY M E, SILVER W L, OLIVEIRA R C D. The effect of phosphorus availability on decomposition dynamics in a seasonal lowland Amazonian forest [J]. *Ecosystems*, 2004, 7(2): 172–179. doi: 10.1007/s10021-003-0208-y.
- [19] DIRZO R, YOUNG H S, MOONEY H A, et al. *Seasonally Dry Tropical Forests* [M]. Washington, DC: Island Press, 2011. doi: 10.

- 5822/978-1-61091-021-7.
- [20] LODGE D J, MCDOWELL W H, MCSWINEY C P. The importance of nutrient pulses in tropical forests [J]. *Trends Ecol Evol*, 1994, 9(10): 384–387. doi: 10.1016/0169-5347(94)90060-4.
- [21] LU X K, VITOUSEK P M, MAO Q G, et al. Plant acclimation to long-term high nitrogen deposition in an N-rich tropical forest [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2018, 115(20): 5187–5192. doi: 10.1073/pnas.1720771115.
- [22] MAO D M, MIN Y W, YU L L, et al. Effect of afforestation on microbial biomass and activity in soils of tropical China [J]. *Soil Biol Biochem*, 1992, 24(9): 865–872. doi: 10.1016/0038-0717(92)90007-K.
- [23] YU Z Y, PENG S L. *Ecological Studies on Vegetation Rehabilitation of Tropical and Subtropical Degraded Ecosystems* [M]. Guangzhou: Guangdong Science & Technology Press, 1996. [余作岳, 彭少麟. 热带亚热带退化生态系统植被恢复生态学研究 [M]. 广州: 广东科技出版社, 1996.]
- [24] WANG F M, LI J, WANG X L, et al. Nitrogen and phosphorus addition impact soil N₂O emission in a secondary tropical forest of South China [J]. *Sci Rep*, 2014, 4(1): 5615. doi: 10.1038/srep05615.
- [25] LIU L, GUNDERSEN P, ZHANG T, et al. Effects of phosphorus addition on soil microbial biomass and community composition in three forest types in tropical China [J]. *Soil Biol Biochem*, 2012, 44(1): 31–38. doi: 10.1016/j.soilbio.2011.08.017.
- [26] CHAPIN F S, MATSON P A, VITOUSEK P M. Decomposition and ecosystem carbon budgets [M]// CHAPIN F S, MATSON P A, VITOUSEK P M. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. New York: Springer, 2011: 183–228. doi: 10.1007/978-1-4419-9504-9_7.
- [27] R Core Team. *R: A Language and Environment for Statistical Computing* [M]. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing; 2021.
- [28] BATES D, MÄCHLER M, BOLKER B, et al. Fitting linear mixed-effects models using lme4 [J]. *J Stat Soft*, 2015, 67(1): 1–48. doi: 10.18637/jss.v067.i01.
- [29] FOX J, WEISBERG S. *An R Companion to Applied Regression* [M]. 3rd ed. Sage: Thousand Oaks CA, 2018.
- [30] WRIGHT S J, YAVITT J B, WURZBURGER N, et al. Potassium, phosphorus, or nitrogen limit root allocation, tree growth, or litter production in a lowland tropical forest [J]. *Ecology*, 2011, 92(8): 1616–1625. doi: 10.1890/10-1558.1.
- [31] LEBAUER D S, TRESEDER K K. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed [J]. *Ecology*, 2008, 89(2): 371–379. doi: 10.1890/06-2057.1.
- [32] WRIGHT S J, TURNER B L, YAVITT J B, et al. Plant responses to fertilization experiments in lowland, species-rich, tropical forests [J]. *Ecology*, 2018, 99(5): 1129–1138. doi: 10.1002/ecy.2193.
- [33] ZOU X B, JIANG X Y, CHEN C T, et al. Phosphorus rather than nitrogen addition changed soil cyanobacterial community in a tropical secondary forest of south China [J]. *Forests*, 2023, 14(11): 2216. doi: 10.3390/f14112216.
- [34] LI J, LI Z A, WANG F M, et al. Effects of nitrogen and phosphorus addition on soil microbial community in a secondary tropical forest of China [J]. *Biol Fertil Soils*, 2015, 51(2): 207–215. doi: 10.1007/s00374-014-0964-1.
- [35] ZHAO J, WANG F M, LI J, et al. Effects of experimental nitrogen and/or phosphorus additions on soil nematode communities in a secondary tropical forest [J]. *Soil Biol Biochem*, 2014, 75: 1–10. doi: 10.1016/j.soilbio.2014.03.019.
- [36] ZHU X M, CHEN H, ZHANG W, et al. Effects of nitrogen addition on litter decomposition and nutrient release in two tropical plantations with N₂-fixing vs. non-N₂-fixing tree species [J]. *Plant Soil*, 2016, 399(1): 61–74. doi: 10.1007/s11104-015-2676-1.
- [37] MO J M, BROWN S, XUE J H, et al. Response of litter decomposition to simulated N deposition in disturbed, rehabilitated and mature forests in subtropical China [J]. *Plant Soil*, 2006, 282(1/2): 135–151. doi: 10.1007/s11104-005-5446-7.
- [38] BHASKAR R, PORDER S, BALVANERA P, et al. Ecological and evolutionary variation in community nitrogen use traits during tropical dry forest secondary succession [J]. *Ecology*, 2016, 97(5): 1194–1206. doi: 10.1890/15-1162.1.
- [39] HOU E Q, LUO Y Q, KUANG Y W, et al. Global meta-analysis shows pervasive phosphorus limitation of aboveground plant production in natural terrestrial ecosystems [J]. *Nat Commun*, 2020, 11(1): 637. doi: 10.1038/s41467-020-14492-w.
- [40] MO Q F, LI Z A, SAYER E J, et al. Foliar phosphorus fractions reveal how tropical plants maintain photosynthetic rates despite low soil phosphorus availability [J]. *Funct Ecol*, 2019, 33(3): 503–513. doi: 10.1111/1365-2435.13252.
- [41] MORI T, LU X K, AOYAGI R, et al. Reconsidering the phosphorus limitation of soil microbial activity in tropical forests [J]. *Funct Ecol*, 2018, 32(5): 1145–1154. doi: 10.1111/1365-2435.13043.
- [42] 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 [J]. *Ecosystems*, 2002, 5(7): 0680–0691. doi: 10.1007/s10021-002-0202-9.
- [43] EHLERS K, BAKKEN L R, FROSTEGÅRD Å, et al. Phosphorus limitation in a Ferralsol: Impact on microbial activity and cell internal P pools [J]. *Soil Biol Biochem*, 2010, 42(4): 558–566. doi: 10.1016/j.

- soilbio.2009.11.025.
- [44] KASPARI M, GARCIA M N, HARMS K E, et al. Multiple nutrients limit litterfall and decomposition in a tropical forest [J]. *Ecol Lett*, 2008, 11(1): 35–43. doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01124.x.
- [45] LI Y W. Effects of nitrogen and phosphorus addition on soil carbon processes in a tropical forest [D]. Guangzhou: South China Agricultural University, 2019. [李应文. 氮磷添加对热带森林土壤有机碳主要过程的影响 [D]. 广州: 华南农业大学, 2019. doi: 10.27152/d.cnki.ghanu.2019.000892.]
- [46] RAVEN J A. Interactions between nitrogen and phosphorus metabolism [M]// PLAXTON W C, LAMBERS H. *Annual Plant Reviews*, Volume 48. Hoboken: John Wiley & Sons, 2015: 187–214. doi: 10.1002/9781119312994.apr0522.
- [47] FANIN N, HÄTTENSCHWILER S, SCHIMANN H, et al. Interactive effects of C, N and P fertilization on soil microbial community structure and function in an Amazonian rain forest [J]. *Funct Ecol*, 2015, 29(1): 140–150. doi: 10.1111/1365-2435.12329.
- [48] CHEN H, DONG S F, LIU L, et al. Effects of experimental nitrogen and phosphorus addition on litter decomposition in an old-growth tropical forest [J]. *PLoS One*, 2013, 8(12): e84101. doi: 10.1371/journal.pone.0084101.
- [49] SAYER E J, JOSEPH WRIGHT S, TANNER E V J, et al. Variable responses of lowland tropical forest nutrient status to fertilization and litter manipulation [J]. *Ecosystems*, 2012, 15(3): 387–400. doi: 10.1007/s10021-011-9516-9.
- [50] ALVAREZ-CLARE S, MACK M C, BROOKS M. A direct test of nitrogen and phosphorus limitation to net primary productivity in a lowland tropical wet forest [J]. *Ecology*, 2013, 94(7): 1540–1551. doi: 10.1890/12-2128.1.
- [51] BÁEZ S, FARGIONE J, MOORE D I, et al. Atmospheric nitrogen deposition in the northern Chihuahuan desert: Temporal trends and potential consequences [J]. *J Arid Environ*, 2007, 68(4): 640–651. doi: 10.1016/j.jaridenv.2006.06.011.
- [52] LU X K, MO J M, ZHANG W, et al. Effects of simulated atmospheric nitrogen deposition on forest ecosystems in China: An overview [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2019, 27(5): 500–522. [鲁显楷, 莫江明, 张伟, 等. 模拟大气氮沉降对中国森林生态系统影响的研究进展 [J]. 热带亚热带植物学报, 2019, 27(5): 500–522. doi: 10.11926/jtsb.4113.]
- [53] GONG S W, GUO R, ZHANG T, et al. Warming and nitrogen addition increase litter decomposition in a temperate meadow ecosystem [J]. *PLoS One*, 2015, 10(3): e0116013. doi: 10.1371/journal.pone.0116013.
- [54] LU X F, GUO J Y, WANG B, et al. Effects of nitrogen addition on plant above- and below-ground biomass allocation in terrestrial ecosystems in China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2024, 44(4): 1313–1323. [陆啸飞, 郭洁芸, 王斌, 等. 氮添加对中国陆地植被地上-地下生物量分配的影响 [J]. 生态学报, 2024, 44(4): 1313–1323. doi: 10.20103/j.stxb.202208222404.]
- [55] FANG Z, YU H L, LI C H, et al. Long-term phosphorus addition alters plant community composition but not ecosystem stability of a nitrogen-enriched desert steppe [J]. *Sci Total Environ*, 2023, 879: 163033. doi: 10.1016/j.scitotenv.2023.163033.
- [56] DEMARCO J, MACK M C, BRET-HARTE M S, et al. Long-term experimental warming and nutrient additions increase productivity in tall deciduous shrub tundra [J]. *Ecosphere*, 2014, 5(6): art72. doi: 10.1890/ES13-00281.1.
- [57] XING A J, SHEN H H, XU L C, et al. Linking nutrient resorption stoichiometry with plant growth under long-term nitrogen addition [J]. *For Ecosyst*, 2024, 11: 100221. doi: 10.1016/j.fecs.2024.100221.
- [58] MO Q F, WANG W J, LAMBERS H, et al. Response of foliar mineral nutrients to long-term nitrogen and phosphorus addition in a tropical forest [J]. *Funct Ecol*, 2021, 35(10): 2329–2341. doi: 10.1111/1365-2435.13896.