



生态学杂志
Chinese Journal of Ecology
ISSN 1000-4890, CN 21-1148/Q

《生态学杂志》网络首发论文

题目： 氮添加加剧了海南岛尖峰岭热带山地雨林次生林植物生长的磷限制
作者： 游慧敏, 查苏娜, 吴桂林, 陈德祥, 张涛, 旷远文, 吴建辉, 周璋
收稿日期： 2022-12-11
网络首发日期： 2023-11-03
引用格式： 游慧敏, 查苏娜, 吴桂林, 陈德祥, 张涛, 旷远文, 吴建辉, 周璋. 氮添加加剧了海南岛尖峰岭热带山地雨林次生林植物生长的磷限制[J/OL]. 生态学杂志. <https://link.cnki.net/urlid/21.1148.Q.20231103.1334.004>



网络首发：在编辑部工作流程中，稿件从录用到出版要经历录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿等阶段。录用定稿指内容已经确定，且通过同行评议、主编终审同意刊用的稿件。排版定稿指录用定稿按照期刊特定版式（包括网络呈现版式）排版后的稿件，可暂不确定出版年、卷、期和页码。整期汇编定稿指出版年、卷、期、页码均已确定的印刷或数字出版的整期汇编稿件。录用定稿网络首发稿件内容必须符合《出版管理条例》和《期刊出版管理规定》的有关规定；学术研究成果具有创新性、科学性和先进性，符合编辑部对刊文的录用要求，不存在学术不端行为及其他侵权行为；稿件内容应基本符合国家有关书刊编辑、出版的技术标准，正确使用和统一规范语言文字、符号、数字、外文字母、法定计量单位及地图标注等。为确保录用定稿网络首发的严肃性，录用定稿一经发布，不得修改论文题目、作者、机构名称和学术内容，只可基于编辑规范进行少量文字的修改。

出版确认：纸质期刊编辑部通过与《中国学术期刊（光盘版）》电子杂志社有限公司签约，在《中国学术期刊（网络版）》出版传播平台上创办与纸质期刊内容一致的网络版，以单篇或整期出版形式，在印刷出版之前刊发论文的录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿。因为《中国学术期刊（网络版）》是国家新闻出版广电总局批准的网络连续型出版物（ISSN 2096-4188, CN 11-6037/Z），所以签约期刊的网络版上网络首发论文视为正式出版。

氮添加加剧了海南岛尖峰岭热带山地雨林次生林植物生长的磷限制

游慧敏^{1,2} 查苏娜¹ 吴桂林¹ 陈德祥¹ 张涛³ 旷远文⁴ 吴建辉¹ 周璋¹

(¹中国林业科学研究院热带林业研究所海南尖峰岭森林生态系统国家野外科学观测研究站, 广州 510520; ²南京林业大学, 南京 210037; ³中国林业科学研究院热带林业研究所试验站, 海南尖峰 572542; ⁴中国科学院华南植物园, 广州 510520)

摘要 人类活动改变了生态系统中氮(N)和磷(P)的有效性, 正深刻影响着生态系统的养分循环。本研究以海南尖峰岭热带山地雨林原始林和次生林为对象, 通过11年野外氮(N)、磷(P)和氮+磷(NP)添加实验, 量化氮、磷添加对土壤和植物叶片N、P含量的影响, 探讨热带森林的养分限制格局。结果显示: (1) N添加对原始林和次生林土壤和叶片N、P含量均无显著影响; P和NP添加显著增大了原始林和次生林土壤有效P含量, 而对叶片N、P含量无显著影响; (2) 自然条件下原始林和次生林叶片N:P均超过16, P与NP添加均显著降低了两种林型叶片N:P; N添加显著增大次生林叶片N:P, 而对原始林叶片N:P影响不显著; (3) 次生林中土壤有效N和土壤有效P呈显著负相关, 原始林中两者关系不显著, 而两种林型中叶片N:P均与土壤有效P呈显著负相关。上述研究结果表明: 尖峰岭热带山地雨林原始林和次生林植物生长均受P限制, P添加可以有效缓解P限制; N添加加剧了热带山地雨林次生林的P限制作用。该研究为增进全球变化背景下的生态系统养分限制格局的了解提供重要的参考依据。

关键词 氮添加; 磷添加; 热带雨林; 营养元素限制; 氮磷比

Nitrogen addition exacerbated phosphorus limitation of plant growth in a secondary tropical montane rainforest of Hainan. YOU Huimin^{1,2}, CHA Suna¹, WU Guilin¹, CHEN Dexiang¹, ZHANG Tao³, KUANG Yuanwen⁴, WU Jianhui¹, ZHOU Zhang^{1*} (¹ *Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Jianfengling Long-term Research Station of Tropical Forest Ecosystem, Guangzhou 510520, China*; ² *Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China*; ³ *Experimental Station of Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Jianfeng 572542, Hainan, China*; ⁴ *South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510520, China*).

Abstract: Human activities have changed the availability of nitrogen (N) and phosphorus (P) in soil, which potentially affects nutrient cycling of ecosystems. To explore the nutrient limitation status of different forest types, we evaluated the response of soil and plant community foliar N and P contents to N, P and NP addition in an 11-year continuous fertilization experiment in both primary and secondary montane rainforests. We found that (1) N addition had no significant effect on soil and foliar N and P contents in primary and secondary forests. In contrast, P addition

中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(CAFYBB2020ZE002)、国家自然科学基金(31872701, 41773071, 41771040)、国家林业局“尖峰岭生态定位站运行补助”计划、科技部“海南尖峰岭森林生态系统国家野外科学观测研究站”后补助经费资助。

收稿日期: 2022-12-11 接受日期: 2023-10-17

*通信作者 E-mail: zhouzhang315@126.com

significantly increased soil available P contents but had no effect on foliar N and P contents in both forests. (2) Foliar N:P ratios were higher than 16 in both forests in CK treatment. Foliar N:P significantly decreased after P and NP additions in both forests. N addition significantly increased foliar N:P of the secondary forest, but had no effect on foliar N:P in the primary forests. (3) Soil available N and available P significantly correlated in secondary forest, but showed non-significant relationship in primary forest. In contrast, there was a significant negative correlation between foliar N:P and soil available P in both forests. In summary, our findings indicate that phosphorus is the limiting factor for plant growth in tropical mountain rainforests. P addition could effectively alleviate P restriction. In addition, N addition aggravated P limitation in the secondary forest but not in the primary forest. This study provides an important reference for the nutrient limitation pattern of ecosystems in the context of global change.

Key words: nitrogen addition; phosphorus addition; tropical rainforest; nutrient limitation; N:P ratio.

氮 (N) 和磷 (P) 是植物生长的必需元素, 其动态变化将影响植物生长, 甚至改变生态系统的结构和功能 (Zalamea *et al.*, 2016; Vitousek *et al.*, 2010; Wright, 2019; Du *et al.*, 2020; Hou *et al.*, 2020)。N 沉降的加剧和 P 肥的大量使用加速了有效 N 和 P 进入生态系统, 深刻影响着生态系统的养分循环过程 (Galloway *et al.*, 2008; Liu *et al.*, 2013; Pan *et al.*, 2021)。热带森林作为陆地生态系统的关键类型, 在应对全球变化中扮演重要角色, 因此探究 N、P 添加下热带森林植物的 N 和 P 养分状况动态响应是当前全球变化背景下生态系统生态学研究的热点问题。

通常认为热带地区植物生长主要受 P 限制而非 N 限制。因为热带地区有大量的生物固 N (Zheng *et al.*, 2019), 而 P 容易被土壤吸附随侵蚀流失, 还易与铁和铝离子结合被固定, 植物可吸收利用的 P 减少, 导致生长受限 (Walker *et al.*, 1976; Devau *et al.*, 2009)。然而, 最近一项基于全球 48 个热带森林养分添加的研究表明, 热带地区也存在 N 限制 (Wright, 2019)。一些研究认为, 由于热带地区容易遭受台风 (飓风)、强降雨等自然干扰事件, 以及森林砍伐和农业开垦等人为干扰事件, 热带森林受强干扰后形成的次生林中, 氮元素更容易以气态氮形式或淋洗作用损失掉, 导致热带森林次生林可能出现 N 限制 (Davidson *et al.*, 2004; Davidson *et al.*, 2007)。Nagy 等 (2017) 研究发现, 亚马逊热带次生林在采伐后的前几十年里主要受到 N 限制。陈小花等 (2021) 对海南黎母山热带次生林的研究发现, N 元素也是植物生长的限制因子。因此, 热带森林植物生长的养分限制问题仍然有待进一步的了解。

以往研究表明, 在 P 或 N 受限的生态系统中, P 或 N 添加会显著增加植物叶片 P 含量或 N 含量, 缓解植物生长时的 P 或 N 限制 (Aber *et al.*, 1998; Carate-Tandalla *et al.*, 2018); 在 N 富有的生态系统中, P 添加或 N 添加一般不会对植物叶片 N 含量产生明显影响, 但会增加叶片 P 含量 (Carate-Tandalla *et al.*, 2018; Mao *et al.*, 2021), N 添加可能还会进一步导致植物营养元素的不平衡, 增加植物对 P 元素的需求, 进而加重植物生长的 P 限制 (Harpole *et al.*, 2011; Mao *et al.*, 2021)。然而, 前人在 N 添加对 N 丰富的热带森林养分限制方面的研究结果不一致。例如: Mao 等 (2021) 对原始林的研究结果显示, N 添加对叶片 P 含量和叶片 N:P 没有影响, 而 Liu 等 (2015) 对次生林的研究则发现 N 添加会加重次生林 P 限制。上述不同结果可能受林分类型不同以及生境等的差异影响所致。热带森林原始林和次生林土壤微生物群落结构不同使土壤养分含量存在差异 (Ma *et al.*, 2021), 可能促使两种林型的植物具备不同的养分利用策略。因此, 亟需进一步了解 N、P 添加对不同森林类型养分限制状况的影响, 以便更好地理解热带森林生态系统养分循环。

虽然热带森林养分限制方面做了较多的研究,但基本只对单一的原始林或次生林进行研究,对于同时开展原始林和次生林对 N、P 添加响应的对比研究缺乏。本研究选择海南尖峰岭的原始林和次生林为研究对象,在已进行 11 年 N、P 添加实验样地内,通过测定土壤与植物群落优势种叶片 N、P 含量,分析原始林和次生林植物生长对长期 N、P 添加的响应,阐明 N、P 添加对不同热带森林类型养分限制状况的影响。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区域位于尖峰岭国家森林公园内(18°23'N—18°52'N, 108°46'E—109°02'E),该区域地处海南岛西南部,受海陆和地形的影响,其属于典型的热带季风气候,干湿两季明显。本研究位于尖峰岭海拔 750~850 m 处的热带山地雨林原始林和次生林固定样地,该研究样地年降水量 2449 mm,年蒸发量 1249 mm,年平均风速(1.2 m s⁻¹),相对湿度 88.8%,土壤为砖红壤(周璋等,2009)。该区域优势科主要为壳斗科(Fagaceae)、樟科(Lauraceae)、茜草科(Rubiaceae)、桃金娘科(Myrtaceae)。

1.2 研究方法

1.2.1 实验设计 N、P 添加实验样地始建于 2010 年 10 月,在原始林和次生林各设置 3 个区组,每个区组设置 4 个处理,分别为对照 CK(0 kg N hm⁻² a⁻¹+0 kg P hm⁻² a⁻¹)、N(50 kg N hm⁻² a⁻¹), P(50 kg P hm⁻² a⁻¹), N+P(50 kg N hm⁻² a⁻¹+50 kg P hm⁻² a⁻¹),共 24 个样地,每个样地大小为 20 m×20 m,样地间距为 10 m,氮肥选用 NH₄NO₃,磷肥选用 Ca(H₂PO₄)₂,将 NH₄NO₃和 Ca(H₂PO₄)₂溶解于 30 L 的水中,通过喷雾器加压均匀地喷洒于样地上,每月一次,为消除水分对处理组的影响,在对照组喷洒等量的水。

1.2.2 样品采集 利用样地每木检尺的群落调查数据,计算出每一个树种的胸高断面积,选取排名前 12 的优势树种(附表)为研究对象,这 12 个树种的胸高断面积相对于林分水平胸高断面积占比高达 70%~90%,能够较好地反映林分的生长水平。于 2021 年 10—11 月,利用高枝剪采集冠层阳生、成熟且健康的叶片,每个目标树种采集 20 片,装入做好标记的自封袋内。土壤样品采用五点采样法,挖去表层的枯枝落叶,采集 0~10 cm 的表层土壤,装入做好标记的自封袋内。林分基本特征见表 1。

表 1 林分基本特征(平均值±标准误)

Table 1 Basic characteristics of stands (mean±SE)

样地号 Plot	胸径 DBH (cm)	树高 Tree height (m)	采样树种胸高断面积 Selected species' BA (cm ²)	样地总胸高断面积 Plot total BA (cm ²)	比值 Ratio (%)	
原始林 Primary forest	CK	15.32±1.12	18.7±1.86	12175.79±3494.28	14673.11±3742.07	83.0
	N	14.85±0.99	19.3±1.10	16682.54±1079.52	19305.46±1742.96	86.4
	P	15.76±0.95	19.3±1.06	11190.35±2241.39	14984.09±1854.92	74.7
	NP	15.25±1.02	17.5±0.89	18048.82±3631.63	20758.29±2445.49	86.9
次生林 Secondary forest	CK	14.93±0.71	17.7±0.60	14819.21±1229.88	19476.72±1908.28	76.1
	N	15.38±0.71	17.1±0.20	18456.46±1849.48	23593.70±1186.33	78.2
	P	15.33±0.75	17.8±1.22	11186.28±1908.39	15741.83±1657.45	71.1
	NP	14.47±0.76	18.6±1.59	15226.47±717.85	20674.54±1282.06	73.6

注:表中比值为采样树种胸高断面积与样地总胸高断面积之比。

Note: The ratio in the table is the ratio of the breast height sectional area of the sampled tree species to the total breast height sectional area of the plot.

1.2.3 样品测定 将新鲜叶片表面灰尘擦拭干净,装入信封,置于 70 °C 烘箱中烘 72 h 至恒重。将烘干后的样品磨成粉末,用于测定植物叶片全 N、全 P。将土壤样品去除活根后过 60 目(0.25 mm)筛,自然风干后用于测定土壤 pH、全 N、全 P、有效 N 和有效 P。叶片和土壤全 N、全 P 含量分别用元素分析仪和硫酸消煮-钼锑抗比色法测定(张淑民,1988);将

土壤按质量 1:2.5 溶于水测定其 pH (季天委, 2020); 土壤有效 P 和土壤有效 N 含量分别用盐酸-氟化铵提取-钼锑抗比色法和碱解扩散法测定 (苏伟波等, 2016)。

1.2.4 数据计算与分析 为了反映每个物种在群落中的相对贡献, 本研究采用加权平均法计算群落叶片 N、P 含量:

$$E_{com} = \sum E_i \times \frac{B_i}{B_{com}}$$

式中: E_{com} 为植物群落的 N、P 含量; E_i 为物种 i 的 N、P 含量; B_i 为物种 i 的胸高断面积; B_{com} 为群落的胸高断面积 (Zhang *et al.*, 2018)。

利用 Shapiro-Wilk 法检验数据正态性。不同施肥处理间的显著性差异用单因素方差分析 (One-way ANOVA), 最小显著差异法 (LSD) 进行多重比较; 线性回归分析不同森林类型叶片 N、P 含量和 N:P 与土壤有效 N、P 的关系; 所有分析均在 SPSS 26.0 软件中进行, 制图采用 Origin 2021。

2 结果与分析

2.1 N、P 添加对原始林和次生林土壤理化性质的影响

N、P 和 NP 添加对原始林和次生林土壤全 N、有效 N 及 pH 均无显著性影响 (表 2), 同时, N 添加对两种森林土壤全 P 也无显著性影响; 但 P 和 NP 添加均增大了原始林和次生林土壤全 P 含量, 且在次生林达显著性水平。N 添加对原始林和次生林土壤有效 P 含量无显著影响; 而 P 和 NP 添加显著增大了土壤有效 P 含量, 且原始林中 NP 添加下的土壤有效 P 显著低于 P 添加处理 (表 2)。

表 2 0-10 cm 土壤在不同处理下的 pH 及 N、P 含量 (平均值±标准误)

Table 2 pH, N and P contents of 0-10 cm soil under different treatments (mean±SE)

森林类型	处理	全氮	全磷	有效氮	有效磷	pH
Forest type	Treatment	Total N (g kg ⁻¹)	Total P (g kg ⁻¹)	Available N (g kg ⁻¹)	Available P (mg kg ⁻¹)	
原始林 Primary forest	CK	1.55±0.16	0.14±0.02	0.14±0.02	2.48±0.65c	4.78±0.13
	N	1.67±0.36	0.14±0.03	0.17±0.02	2.54±0.90c	4.73±0.13
	P	1.50±0.25	0.22±0.02	0.14±0.02	12.03±1.48a	4.82±0.09
	NP	1.71±0.20	0.19±0.03	0.16±0.02	6.23±0.44b	4.68±0.06
次生林 Secondary forest	CK	1.85±0.07	0.15±0.02ab	0.18±0.01	1.65±0.21b	4.50±0.14
	N	1.68±0.11	0.13±0.02b	0.18±0.02	1.84±0.27b	4.39±0.09
	P	1.49±0.12	0.19±0.01a	0.15±0.01	7.11±1.88a	4.46±0.07
	NP	1.70±0.04	0.20±0.02a	0.16±0.01	8.30±1.10a	4.42±0.09

注: 不同字母表示同一森林类型不同处理间的显著性差异 ($P<0.05$)。样本数 $N=24$

Note: Different letters indicate significant differences among different treatments of the same forest type ($P<0.05$). Number of samples $N=24$

2.2 N、P 添加对原始林和次生林叶片 N、P 含量和 N:P 的影响

原始林和次生林叶片 N、P 含量变化范围分别为 13.01~16.24、0.49~0.62、12.49~14.09、0.43~0.52 mg g⁻¹, N、P 和 NP 添加对两种森林类型叶片 N、P 含量均未产生显著性影响。原始林和次生林叶片 N:P 变化范围分别为 21.97~30.03、24.29~32.46。与 CK 相比, N 添加对原始林叶片 N:P 无显著影响, 但却显著增大了次生林叶片 N:P; 而 P 和 NP 添加对原始林和次生林叶片 N:P 的影响一致, 均显著降低了两种森林类型叶片 N:P (图 1)。

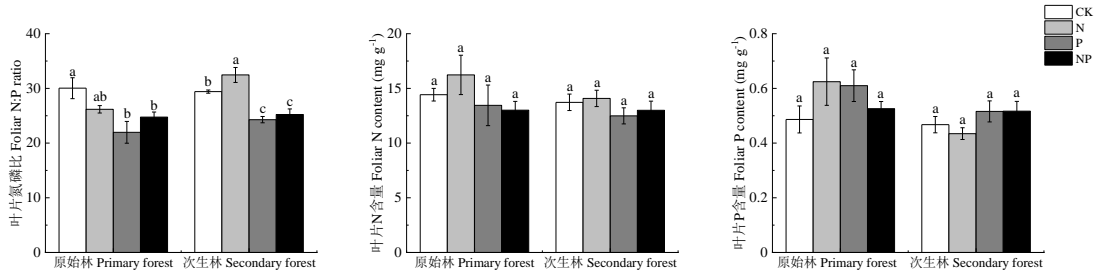


图1 N、P添加对不同森林类型叶片N、P含量和N:P的影响

Fig. 1 Effects of N and P addition on foliar N and P concentrations and N:P ratios of different forest types

注：不同字母表示同一林型不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

Note: Different letters indicate significant differences among different treatments of the same forest type ($P < 0.05$).

2.3 原始林和次生林叶片N:P与土壤有效N、有效P的关系

原始林土壤有效N与土壤有效P无显著相关关系，但次生林中两者显著负相关。原始林和次生林的土壤有效N与叶片N:P均无显著相关性，而原始林和次生林的土壤有效P与叶片N:P均存在极显著负相关关系（图2）。

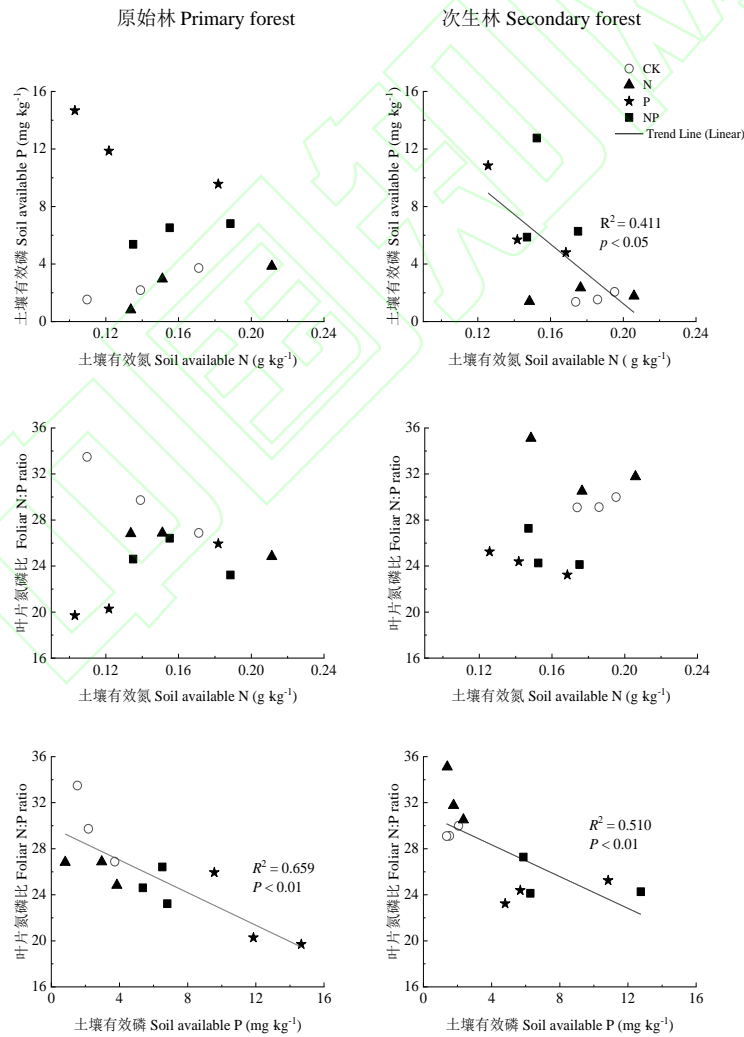


图2 不同森林类型土壤有效N、土壤有效P及叶片N:P的关系

Fig. 2 Relationship between soil available nitrogen, soil available phosphorus and foliar N:P ratios in different forest types

3 讨论

3.1 原始林和次生林叶片 N 含量对 N、P 添加的响应

原始林和次生林对照样地叶片 N 含量分别为 14.42 和 13.73 mg g⁻¹，均低于全球 (20.1 mg g⁻¹) 和全国 (18.6 mg g⁻¹) 的植物叶片 N 含量 (Reich *et al.*, 2004; Han *et al.*, 2005)。已有研究表明，植物叶片 N 含量随年平均气温和降水量增加而降低，由于本研究区处于年平均气温和年降雨量较高的热带雨林，故植物叶片 N 含量相对偏低 (Tang *et al.*, 2018; Mao *et al.*, 2020)。N、P 和 NP 添加均未对原始林和次生林叶片 N 含量产生显著性影响，这与在巴拿马为期 13 年的 N、P 添加实验结果一致 (Mayor *et al.*, 2014)。可能由于海南热带山地雨林降雨量充沛 (年降水量 2449 mm)，实验添加 N 肥中的土壤硝态 N 淋溶流失严重，因此，N 添加未显著增加土壤有效 N 含量 (表 2)；此外，在 N 富集的热带森林里，植物没有额外的 N 储存压力，N 和 P 添加并不会刺激植物吸收 N，因此 N、P 添加不会对植物 N 含量产生显著影响 (Mao *et al.*, 2018)。Mao 等 (2021) 也发现，在 N 饱和的热带森林里，植物 N 含量一直处于最佳水平，N 和 P 添加不会增加植物叶片 N 含量。另外，其他资源 (如钾、钙、镁元素) 的限制也可能阻碍了植物对 N 元素的需求，导致 N 添加对植物叶片 N 含量无影响。例如，在巴拿马热带森林里的养分添加实验结果表明，添加钾 (K) 元素会刺激树木幼苗生长而添加 N 元素无影响 (Wright *et al.*, 2018)。

3.2 原始林和次生林叶片 P 含量对 N、P 添加的响应

原始林和次生林对照样地叶片 P 含量分别为 0.49 和 0.47 mg g⁻¹，均低于全球 (1.99 mg g⁻¹) 和全国 (1.21 mg g⁻¹) 的植物叶片 P 含量 (Reich *et al.*, 2004; Han *et al.*, 2005)。这与本研究所处的热带地区较低的土壤有效 P 含量 (表 2)、较快的养分周转速率以及较强的淋溶作用等环境特点相适应 (Reich *et al.*, 2004; Tang *et al.*, 2018)。研究表明，植物具有一定的内稳机制，限制性大的元素在植物体内具有更高的稳态，以便植物能更好地适应环境变化 (Michaels, 2003)。本研究中，N、P 添加未显著增加原始林和次生林叶片 P 含量，但 P 添加却显著增加了原始林和次生林土壤有效 P 含量 (表 2)，该结果验证了限制性元素稳定性假说 (田地等, 2021)。同时，也表明了植物对 P 的吸收相对保守，并没有因为土壤有效 P 含量显著增加而大量吸收来增加自身组织 P 含量，植物对 P 的吸收并非“奢侈吸收” (田地等, 2021)。此外，P 添加没有显著增加叶片 P 含量的内在原因可能是由于树枝和根可以作为营养库，维持叶片中的氮磷平衡，调节植物 P 元素的分布 (Mao *et al.*, 2021)。因此，未来还需对根和枝的养分变化做进一步研究，以便更好地理解植物对养分添加的响应。

3.3 原始林和次生林叶片 N:P 对 N、P 添加的响应

N:P 阈值假说可以用来判定植物群落养分限制类型，植物 N:P>16 时，植物生长受 P 限制；植物 14<N:P<16 时，植物生长受 N 和 P 共同限制或不受它们限制；植物 N:P<14 时，植物生长受 N 限制 (Koerselman *et al.*, 1996)。本研究中，原始林和次生林对照样地叶片 N:P 均大于 16，说明尖峰岭热带山地雨林植物群落生长主要受 P 限制。P 和 NP 添加显著降低了原始林和次生林的叶片 N:P，表明 P 添加可以缓解植物生长的 P 限制，且 NP 添加中 P 添加的作用大于 N 添加。这与以往热带地区的研究结果一致，P 添加会增加叶片 P 含量，从而降低叶片 N:P 缓解 P 限制 (Carate-Tandalla *et al.*, 2018)。原始林和次生林土壤有效 N 与叶片 N:P 不存在相关关系，而原始林和次生林中的土壤有效 P 与叶片 N:P 存在显著负相关关系，该结果与以往的研究结果一致 (莫其锋等, 2015)，表明海南热带雨林土壤 P 元素的有效性是叶片 N:P 变化的主要驱动因子。

N 添加对原始林叶片 N:P 无显著性影响，但却显著增大了次生林叶片 N:P，表明 N 添加不会加重原始林的 P 限制，但会加重次生林的 P 限制。两种森林类型对 N 添加的响应不一致，可能是由于随着森林演替进程的不同，土壤微生物类群也会随之发生变化，导致土壤酶活性对养分添加的响应有所差异，从而影响植物生长 (Chen *et al.*, 2016, 2019, 2021)。在

次生林中,由于N添加可能增加了次生林土壤磷酸酶活性,刺激植物生长(Wang *et al.*, 2018; Zheng *et al.*, 2018),植物P获取能力增强,促进植物吸收土壤有效P,且次生林植物生长速率快,对养分需求高(Wright, 2019),使得次生林土壤有效N与土壤有效P呈显著负相关(图2),因此长期N添加会导致土壤有效P减少,降低叶片P含量增大叶片N:P,从而加重次生林植物的P限制。而相比于次生林,原始林生长速率较慢,对土壤养分需求较低(Martin *et al.*, 2013; Wright, 2019),因此土壤有效N与土壤有效P未呈显著相关关系(图2),N添加下叶片N:P未显著升高。以往研究表明,长期N添加导致土壤酸化也是植物P限制加剧的机制之一,这种酸化会使土壤磷酸盐离子与铝和铁结合从而降低土壤P的有效性加重植物P限制(Devau *et al.*, 2009),而本研究中N添加并未加剧土壤酸化(表2)。因此,导致次生林P限制加重的原因主要是N添加打破了土壤N和P的平衡。由于植物自身养分吸收利用的特殊性以及各器官间的协调性和相互作用,下一步应结合植物细根的化学计量特征、细根生物量和微生物养分利用特性等指标开展研究,以全面了解养分添加对养分限制状况的影响。

4 结论

尖峰岭热带山地雨林植物群落生长的养分限制因子是P元素,P添加可以有效缓解原始林和次生林植物生长的P限制。不同森林类型对N添加的响应不一致,N添加会加重次生林P限制,而对原始林没有影响。该研究有助于理解全球变化背景下热带雨林生态系统养分循环过程。

致谢 感谢北京大学在施肥样地的维护、采样及实验过程中给予的大力支持和帮助,感谢谢喜金、钟永旺、彭儒明等人在野外采样中的辛苦付出,感谢汤文广等老师对本研究的悉心指导,以及何韦均、董佳乐、王平等同学在实验和文章撰写过程中给予的无私帮助,感谢海南热带雨林国家公园管理局尖峰岭分局的大力支持和配合。

参考文献

- 陈小花,陈宗铸,吴庭天,等. 2021. 海南岛不同林分植物叶片-土壤生态化学计量特征. 林业与环境科学, **37**(5): 102-108.
- 季天委. 2020. 肥料和土壤酸碱度测定方法探讨. 浙江农业科学, **61**(4): 746-748.
- 田地,严正兵,方精云. 2021. 植物生态化学计量特征及其主要假说. 植物生态学报, **45**(7): 682-713.
- 莫其锋,陈瑶,王法明,等. 2015. 华南热带森林两种林下植物氮磷比对氮磷添加的响应. 应用与环境生物学报, **21**(5): 919-925.
- 苏伟波,杨张青,张玉民. 2016. 2种检测方法对土壤中氮、磷、钾测定结果的相关性对比研究. 中国农学通报, **32**(7): 135-139.
- 周璋,李意德,林明献,等. 2009. 海南岛尖峰岭热带山地雨林区26年的气候变化特征——光、水和风因子. 生态学报, **29**(3): 1112-1120.
- 张淑民. 1988. 植物氮、磷、钾联合测定的快速消煮法. 北京农业大学学报, (3): 295-300.
- Aber J, McDowell W, Nadelhoffer K, *et al.* 1998. Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems: Hypotheses revisited. *Bioscience*, **48**: 921-934.
- Carate-Tandalla D, Camenzind T, Leuschner C, *et al.* 2018. Contrasting species responses to continued nitrogen and phosphorus addition in tropical montane forest tree seedlings. *Biotropica*, **50**: 234-245.
- Chen J, Feng K, Hannula SE, *et al.* 2021. Interkingdom plant-microbial ecological networks under selective and clear cutting of tropical rainforest. *Forest Ecology and Management*, **491**: 119182.
- Chen J, Rui YX, Zhou X, *et al.* 2016. Determinants of the biodiversity patterns of ammonia-oxidizing archaea community in two contrasting forest stands. *Journal of Soils and Sediments*, **16**: 878-888.
- Chen J, Seven J, Zilla T, *et al.* 2019. Microbial C:N:P stoichiometry and turnover depend on nutrients availability in soil: ¹⁴C, ¹⁵N and ³³P triple labelling study. *Soil Biology & Biochemistry*, **131**: 206-216.
- Davidson EA, Carvalho CJR, Vieira ICG, *et al.* 2004. Nitrogen and phosphorus limitation of biomass growth in a tropical secondary forest. *Ecological Applications*, **14**: S150-S163.
- Davidson EA, Carvalho CJR, Figueira AM, *et al.* 2007. Recuperation of nitrogen cycling in Amazonian forests following agricultural abandonment. *Nature*, **447**: 995-998.
- Devau N, Lecadre E, Hinsinger P, *et al.* 2009. Soil pH controls the environmental availability of phosphorus: Experimental and mechanistic modelling approaches. *Applied Geochemistry*, **24**: 2163-2174.
- Du EZ, Terrer C, Pellegrini AFA, *et al.* 2020. Global patterns of terrestrial nitrogen and phosphorus limitation. *Nature Geoscience*, **13**: 221-226.

- Galloway JN, Townsend AR, Erisman JW, *et al.* 2008. Transformation of the nitrogen cycle: Recent trends, questions, and potential solutions. *Science*, **320**: 889-892.
- Han WX, Fang JY, Guo DL, *et al.* 2005. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, **168**: 377-385.
- Harpole WS, Ngai JT, Cleland EE, *et al.* 2011. Nutrient co-limitation of primary producer communities. *Ecology Letters*, **14**: 852-862.
- Hou EQ, Luo YQ, Kuang YW, *et al.* 2020. Global meta-analysis shows pervasive phosphorus limitation of aboveground plant production in natural terrestrial ecosystems. *Nature Communications*, **11**: 637.
- Koerselman W, Meuleman AFM. 1996. The vegetation N:P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, **33**: 1441-1450.
- Liu L, Gundersen P, Zhang W, *et al.* 2015. Effects of nitrogen and phosphorus additions on soil microbial biomass and community structure in two reforested tropical forests. *Scientific Reports*, **5**: 14378.
- Liu XJ, Zhang Y, Han WX, *et al.* 2013. Enhanced nitrogen deposition over China. *Nature*, **494**: 459-462.
- Ma SH, Chen GP, Tang WG, *et al.* 2021. Inconsistent responses of soil microbial community structure and enzyme activity to nitrogen and phosphorus additions in two tropical forests. *Plant and Soil*, **460**: 453-468.
- Mao JH, Mao QG, Zheng MH, *et al.* 2020. Responses of foliar nutrient status and stoichiometry to nitrogen addition in different ecosystems: A meta-analysis. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences*, **125**: 5347.
- Mao QG, Chen H, Wang C, *et al.* 2021. Effect of long-term nitrogen and phosphorus additions on understory plant nutrients in a primary tropical forest. *Forests*, **12**: 803.
- Mao QG, Lu XK, Mo H, *et al.* 2018. Effects of simulated N deposition on foliar nutrient status, N metabolism and photosynthetic capacity of three dominant understory plant species in a mature tropical forest. *Science of the Total Environment*, **610**: 555-562.
- Martin PA, Newton AC, Bullock JM. 2013. Carbon pools recover more quickly than plant biodiversity in tropical secondary forests. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **280**: 2236.
- Mayor JR, Wright SJ, Turner BL. 2014. Species-specific responses of foliar nutrients to long-term nitrogen and phosphorus additions in a lowland tropical forest. *Journal of Ecology*, **102**: 36-44.
- Michaels AF. 2003. Ecological stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere. *Science*, **300**: 906-907.
- Nagy RC, Rastetter EB, Neill C, *et al.* 2017. Nutrient limitation in tropical secondary forests following different management practices. *Ecological Applications*, **27**: 734-755.
- Pan YP, Liu B, Cao J, *et al.* 2021. Enhanced atmospheric phosphorus deposition in Asia and Europe in the past two decades. *Atmospheric and Oceanic Science Letters*, **14**: 10-14.
- Reich PB, Oleksyn J. 2004. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **101**: 11001-11006.
- Tang ZY, Xu WT, Zhou GY, *et al.* 2018. Patterns of plant carbon, nitrogen, and phosphorus concentration in relation to productivity in China's terrestrial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **115**: 4033-4038.
- Treseder KK, Vitousek PM. 2001. Effects of soil nutrient availability on investment in acquisition of N and P in Hawaiian rain forests. *Ecology*, **82**: 946-954.
- Vitousek PM, Porder S, Houlton BZ, *et al.* 2010. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications*, **20**: 5-15.
- Walker TW, Syers JK. 1976. Fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma*, **15**: 1-19.
- Wang C, Lu XK, Mori T, *et al.* 2018. Responses of soil microbial community to continuous experimental nitrogen additions for 13 years in a nitrogen-rich tropical forest. *Soil Biology & Biochemistry*, **121**: 103-112.
- Wright SJ, Turner BL; Sheldrake M, *et al.* 2018. Plant responses to fertilization experiments in lowland, species-rich, tropical forests. *Ecology*, **99**: 1129-1138.
- Wright SJ. 2019. Plant responses to nutrient addition experiments conducted in tropical forests. *Ecological Monographs*, **89**: 1382.
- Zalamea PC, Turner BL, Winter K, *et al.* 2016. Seedling growth responses to phosphorus reflect adult distribution patterns of tropical trees. *New Phytologist*, **212**: 400-408.
- Zhang JH, Zhao N, Liu CC, *et al.* 2018. C:N:P stoichiometry in China's forests: From organs to ecosystems. *Functional Ecology*, **32**: 50-60.
- Zheng MH, Zhang W, Luo YQ, *et al.* 2018. Stoichiometry controls asymbiotic nitrogen fixation and its response to nitrogen inputs in a nitrogen-saturated forest. *Ecology*, **99**: 2037-2046.
- Zheng MH, Zhou ZH, Luo YQ, *et al.* 2019. Global pattern and controls of biological nitrogen fixation under nutrient enrichment: A meta-analysis. *Global Change Biology*, **25**: 3018-3030.

作者简介 游慧敏, 女, 1998年生, 硕士研究生, 主要研究方向为全球变化与热带森林。
E-mail: 1484918139@qq.com

责任编辑 张敏