北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

穿透雨减少与氮添加耦合作用下毛竹林土壤磷组分转化机制

王博 王一 尤业明 贺明霞 童慧 苏仕权 黄雪蔓

Transformation mechanism of soil phosphorus fractions in *Phyllostachys edulis* forests under coupled effects of throughfall reduction and nitrogen addition

Wang Bo, Wang Yi, You Yeming, He Mingxia, Tong Hui, Su Shiquan, Huang Xueman

引用本文:
王博, 王一, 尤业明, 贺明霞, 童慧, 苏仕权, 黄雪蔓. 穿透雨减少与氮添加耦合作用下毛竹林土壤磷组分转化机制[J]. 北京林业大学学报, 2025, 47(5):100–109. doi: 10.12171/j.1000–1522.20240402
Wang Bo, Wang Yi, You Yeming, He Mingxia, Tong Hui, Su Shiquan, Huang Xueman. Transformation mechanism of soil phosphorus fractions in *Phyllostachys edulis* forests under coupled effects of throughfall reduction and nitrogen addition[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(5):100–109. doi: 10.12171/j.1000–1522.20240402

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240402

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

氮添加对3个油松种源幼苗生物量及其分配的影响

Effects of nitrogen addition on the seedling biomass and its allocation of three *Pinus tabuliformis* provenances

北京林业大学学报, 2017, 39(8): 50–59. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20160243

氮添加及接种处理对1年生樟子松苗木根系形态及养分含量的影响

Responses of root morphology and nutrient content of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* seedlings to nitrogen addition and inoculation treatments

北京林业大学学报, 2021, 43(4): 1–7. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200071

不同纬度毛竹物理力学性质的比较研究

Comparative study on physical mechanic properties of *Phyllostachys edulis* in different latitudes

北京林业大学学报, 2019, 41(4): 136–145. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20180245

氮磷添加和干旱对高寒草甸优势植物叶片化学计量的影响

Effects of nitrogen, phosphorus addition and drought on leaf stoichiometry in dominant species of alpine meadow

北京林业大学学报, 2020, 42(5): 115–123. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190469

文山典型亚热带森林土壤氮组分的海拔分布及其影响因子

Distribution of soil nitrogen components of Wenshan typical subtropical forests along an altitude gradient and its influencing factors in Yunnan Province of southwestern China

北京林业大学学报, 2020, 42(12): 63–73. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200252

天宝岩竹阔混交林毛竹及其伴生树种生态位的研究

Niche characteristics of *Phyllostachys edulis* and its associated tree species in Tianbaoyan bamboo and broadleaved mixed forest

北京林业大学学报, 2017, 39(7): 46–53. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20170061

DOI:10.12171/j.1000−1522.20240402

穿透雨减少与氮添加耦合作用下毛竹林土壤磷组分转化机制

王 博[1] 王 一[2,3] 尤业明[1] 贺明霞[1] 童 慧[1] 苏仕权[1] 黄雪蔓[1]
（1. 广西大学林学院，广西森林生态与保育重点实验室，广西高校亚热带人工林培育与利用重点实验室，广西 南宁 530004；2. 国际竹藤中心竹藤科学与技术重点实验室，北京 100102；3. 四川长宁竹林生态系统定位观测研究站，四川 宜宾 644000）

摘要:【目的】探究气候变化背景下毛竹林土壤磷循环的响应机制，以期为毛竹林养分管理及可持续经营提供理论依据。**【方法】**在亚热带毛竹林设置穿透雨减少（50% 穿透雨）和氮添加（100 kg/（hm^2·a））试验。采集土壤，并利用 Hedley 磷分级法、土壤化学性质分析和 96-荧光微孔板技术测定土壤磷组分、土壤理化性质和土壤酶活性。**【结果】**（1）穿透雨减少处理显著降低土壤无机磷（树脂芯磷、超声氢氧化钠无机磷、闭蓄态磷）和有机磷组分（氢氧化钠有机磷、盐酸有机磷）含量，但显著增加了碳酸氢钠有机磷含量。（2）氮添加显著降低土壤闭蓄态磷含量，但显著增加了碳酸氢钠无机磷含量。（3）除碳酸氢钠有机磷外，穿透雨减少和氮添加交互作用对土壤无机磷和有机磷组分均无显著影响。（4）冗余分析表明，土壤酸性磷酸酶、亮氨酸氨基肽酶活性和 pH 是影响土壤无机磷组分变异的主要影响因子，而土壤含水量是影响土壤有机磷组分变异的主要影响因子。**【结论】**毛竹林土壤磷组分对穿透雨减少的敏感性高于氮添加，二者通过调节酶活性与 pH 间接影响磷有效性。与 CK 相比，两种处理的酸性磷酸酶活性下降及酶矢量特征变化表明，土壤微生物磷限制得到缓解。气候变化背景下，毛竹林管理应优先调控水分条件，并谨慎评估氮沉降的长期效应。

关键词：毛竹；土壤磷组分；穿透雨减少；氮添加
中图分类号：S714；S795 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2025)05−0100−10
引文格式：王博，王一，尤业明，等. 穿透雨减少与氮添加耦合作用下毛竹林土壤磷组分转化机制［J］. 北京林业大学学报，2025，47(5)：100−109. Wang Bo, Wang Yi, You Yeming, et al. Transformation mechanism of soil phosphorus fractions in *Phyllostachys edulis* forests under coupled effects of throughfall reduction and nitrogen addition［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(5): 100−109.

Transformation mechanism of soil phosphorus fractions in *Phyllostachys edulis* forests under coupled effects of throughfall reduction and nitrogen addition

Wang Bo[1] Wang Yi[2,3] You Yeming[1] He Mingxia[1] Tong Hui[1] Su Shiquan[1] Huang Xueman[1]
(1. Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, Guangxi Colleges and Universities Key Laboratory for Cultivation and Utilization of Subtropical Forest Plantation, College of Forestry, Guangxi University, Nanning 530004, Guangxi, China;
2. International Bamboo and Rattan Centre, Key Laboratory of Bamboo and Rattan Science and Technology, Beijing 100102, China;
3. Changning Bamboo Forest Ecosystem Research Station, Yibin 644000, Sichuan, China)

Abstract: [**Objective**] To elucidate the response mechanisms of soil phosphorus cycling in *Phyllostachys edulis* forests under climate change, this study implemented simulated throughfall reduction and nitrogen addition treatments. We systematically analyzed the impacts of soil chemical properties, enzyme activities,

收稿日期: 2024−11−28 **修回日期:** 2025−01−25
基金项目: 国家自然科学基金项目（32101500），国家重点研发计划（2023YFE0105100-2）。
第一作者: 王博。主要研究方向：林业生态工程。Email: 2209392046@st.gxu.edu.cn 地址：530004 广西南宁市西乡塘区大学东路 100 号广西大学林学院。
责任作者: 黄雪蔓，博士，副教授。主要研究方向：森林生态学。Email: huangxm168168@163.com 地址：同上。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn；http://journal.bjfu.edu.cn

and their vector characteristics on phosphorus fraction transformations, aiming to establish a theoretical foundation for optimizing nutrient management and promoting sustainable silvicultural practices in *Phyllostachys edulis* ecosystems. [**Method**] A field experiment was conducted in a subtropical *Phyllostachys edulis* plantation, implementing two treatments: throughfall reduction (50% exclusion) and nitrogen addition (100 kg/(ha·year)). Soil samples were collected and subjected to: Hedley phosphorus fractionation to quantify labile, moderately labile, and recalcitrant phosphorus pools; soil chemical characterization including pH, organic matter, and cation exchange capacity; 96-well fluorometric microplate assays to determine extracellular enzyme activities (acid phosphatase, β-glucosidase, N-acetylglucosaminidase) and their stoichiometric vectors. [**Result**] (1) Throughfall reduction significantly decreased soil inorganic phosphorus (Resin-P, sonicated NaOH-Pi, Residual-P) and organic phosphorus fractions (NaOH-Po, HCl-Po), while markedly increasing sodium bicarbonate-extractable organic phosphorus ($NaHCO_3$-Po) content. (2) Nitrogen addition induced significant reductions in occluded-p but enhanced sodium bicarbonate-extractable inorganic phosphorus ($NaHCO_3$-Pi) concentrations. (3) Interactive effects between treatments showed no statistical significance on inorganic or organic P fractions except for $NaHCO_3$-Po. (4) Redundancy analysis (RDA) identified soil acid phosphatase (AP), leucine aminopeptidase (LAP) activities, and pH as key drivers of inorganic P variability, whereas soil moisture content primarily governed organic P fractionation patterns. [**Conclusion**] The sensitivity of soil phosphorus fractions to throughfall reduction exceeds that to nitrogen addition in *Phyllostachys edulis* forests, with both drivers indirectly modulating phosphorus availability via enzymatic activity and pH regulation. Observed declines in acid phosphatase activity and shifts in enzyme stoichiometric vectors under experimental treatments indicate alleviation of microbial phosphorus limitation. To address climate change impacts, we propose prioritizing hydrological regulation in bamboo forest management while prudently evaluating the legacy effects of nitrogen deposition on soil phosphorus dynamics.

Key words: *Phyllostachys edulis*; soil phosphorus fractions; throughfall reduction; nitrogen addition

人类活动诸如化石燃料燃烧和化学肥料过度使用使大气中含氮物质浓度增加，导致大气中氮沉降增加[1−2]。此外，降水格局的变化也导致近年来极端干旱事件频发[3]。氮沉降与干旱可通过改变植物微生物的养分和水分利用策略，进而改变生态系统结构和功能。然而，全球变化背景下多因子共现（如氮沉降与干旱协同作用）显著增加了生态系统响应预测的不确定性。氮沉降和干旱引起土壤养分和水分有效性变化，最终将影响植物和微生物的碳和养分循环过程[4−6]。以往的研究多集中开展模拟氮沉降或干旱单一因子控制试验，缺乏对交互效应的解析，限制了土壤养分动态与碳循环机制的理解[2, 7−8]。因此，通过野外模拟氮沉降与穿透雨减少（干旱）的交互试验，阐明二者对土壤养分状态的主效应及交互效应，对揭示森林生态系统应对气候变化的适应机制至关重要。

磷作为植物和微生物生长发育及繁殖所必需的养分[9]，是亚热带地区森林生态系统生产力的重要限制因素。土壤中的磷主要以有机磷和无机磷的形式存在，植物所能直接吸收利用磷只占据了小部分，这导致亚热带地区生态系统中普遍存在磷限制[10−11]。根据植物和微生物等对磷利用生物有效性的不同，将土壤磷分为易利用性磷、中等活性和难利用性磷等。曾泉鑫等[12]研究发现氮添加加剧了土壤磷限制作用，主要是因为氮添加降低了土壤中易分解态有机磷含量。这可能是因为氮和磷强烈的耦合作用促使在富氮情况下增加了微生物和植物对磷的吸收利用[13]。Zhang 等[14]通过为期 4 年的模拟干旱试验发现干旱条件下难利用性磷（盐酸无机磷）含量显著降低，而中等活性磷（氢氧化钠有机磷）含量增加。因此，土壤磷组分的多样性及其对环境变化响应的差异性，使得模拟干旱和氮沉降交互作用响应时存在更大的不确定性。

毛竹（*Phyllostachys edulis*）是我国亚热带地区一种极具代表性的植被类型[8]，因其生长速度快、生产周期短等特点，且具有优良的经济效益和生态功能，成为我国栽种面积最大的优良竹种[15]。然而，该地区近年来受西太平洋副热带高压影响，干旱事件频发且程度持续增加[16−17]，同时面临严重氮沉降胁迫[18−19]。目前，有关毛竹受穿透雨减少或氮沉降处理影响的研究多关注于竹笋和竹材的质量和产量以及竹林碳汇功能[20−22]。我国亚热带地区毛竹林土壤养分面临穿透雨减少和氮沉降交互作用的响应及其调控机制的影响尚缺乏研究。鉴于此，本研究依托

四川长宁毛竹林生态系统定位观测站，通过穿透雨减少和氮添加双因子控制试验，解析土壤磷组分对多因子共现的响应规律，揭示地下养分循环的气候适应机制，为毛竹林可持续管理提供理论支撑。

1 研究区概况与研究方法

1.1 试验区概况

研究区位于四川省宜宾市长宁县蜀南竹海景区（28°15′～28°47′N，104°44′～105°03′E）长宁竹林生态系统定位观测研究站，地处西南丛生竹、江南混合竹和西南高山竹分布区过渡带[8]。该区域属于典型的中亚热带湿润性季风气候，年均气温 18.3℃，年均降水量 1 141.7 mm[11]。该地区土壤类型以黄壤和紫色土为主，主要竹种包括毛竹、硬头黄竹（*Bambusa rigida*）、慈竹（*Neosinocalamus affinis*）和苦竹（*Pleioblastus amarus*），林下植被以混生红盖鳞毛蕨（*Dryopteris erythrosora*）、芒萁（*Dicranopteris dichoyoma*）和狗脊蕨（*Woodwardia japonica*）等灌木草本为主[23]。

1.2 样地设置

采用林内穿透雨减少（50% 穿透雨）和氮添加（100 kg/(hm^2·a)）双因素交互随机区组试验设计[10−11]，共设置 4 区组（区组间间距超过 100 m）。每个区组内设置 4 块 20 m × 20 m 的样地，每个样地内随机安排 1 种处理。4 种处理为对照处理（CK）、穿透雨减少处理（D）、氮添加处理（N）和 D×N 交互处理，每个处理 4 个重复，共计 16 块样地。减雨样地设施设计参考国际减雨样地通用标准[24]，氮添加的标准依据四川省大气氮沉降平均值（约 28.2 kg/(hm^2·a)），同时考虑到氮沉降逐年增加的速率，本研究按照高氮水平设置了 100 kg/(hm^2·a)的氮添加试验[25]。

1.3 土壤采集和处理

基于前期研究揭示的毛竹根系与土壤微生物对磷的竞争利用作用会显著影响土壤磷含量[8]，本研究通过原位微宇宙培养排除根系干扰。2021 年 8 月，在每个样地内随机选择 4 个采样点，用直径 5 cm 的钢管采集 0～15 cm 土层土壤，过 2 mm 筛去除植物根系、残体和碎石后，装入孔径为 1.45 mm 的微宇宙（长 15 cm，直径 5 cm）进行原位定植。1 年后将埋入土壤的微宇宙全部取出，置于装有干冰的保温箱里运输至实验室。将微宇宙内细根清洗干净后，置于 65 ℃ 烘箱中烘干至恒质量后称质量，计算细根生物量（fine root biomass，FRB）。土壤样品分为 3 部分处理：（1）105 ℃ 烘干测定土壤含水量（soil water content，SWC）；（2）风干后过 100 目筛，测定 pH、磷组分、总有机碳（soil organic carbon，SOC）及全氮（total nitrogen，TN）；（3）鲜土冷藏保存，用于硝态氮（NO_3^--N）、铵态氮（NH_4^+-N）及胞外酶活性测定。

1.4 土壤化学性质分析及酶活性测定

采用 pH 计（PHS-3C, INESA Inc., China）测定土壤 pH（水∶土 = 2.5∶1）。采用元素分析仪（ECS 4010 CHNSO，Costech Analytical Technologies Inc., USA）测定土壤 SOC 和 TN 含量。采用全自动化学分析仪（Smartchem 300, AMS-Alliance, Italy）测定土壤 NO_3^--N 和 NH_4^+-N 含量。采用酶标仪（LAMBDA 35，PerkinElmer，USA）结合 96 孔微平板法测定参与土壤碳氮磷循环相关酶活性（表 1），具体方法见王一等[26]。

1.5 土壤磷组分测定

采用 Tiessen 和 Moir 改进的 Hedley 连续提取法[27−30]测定土壤磷组分含量。称取 0.5 g 风干土，依次进行以下步骤。（1）加入 4 条阴离子交换树脂条和 0.5 mol/L 的 HCl，置换得到阴离子树脂磷（Resin-P）；（2）残渣加入 0.5 mol/L 的 $NaHCO_3$（pH = 8.5），浸提碳酸氢钠磷（$NaHCO_3$-P）；（3）残渣加入 0.1 mol/L 的 NaOH，浸提得到氢氧化钠磷（NaOH-P）；（4）残渣加入 0.1 mol/L 的 NaOH，结合超声处理，得到超声氢氧化钠磷（Sonic-P）；（5）残渣加入 1 mol/L 的 HCl，浸提盐酸磷（HCl-P）。以上每个提取步骤中加入 30 mL 的浸提液，并在 25℃ 连续振荡 16 h，然后 12 000 r/min 离心 10 min，经 0.45 μm 滤膜过滤，得到待测液。最后，用 $HClO_4$-H_2SO_4 在 380 ℃ 下消煮并测消煮残渣，得到闭蓄态磷（Residual-P）。

采用钼蓝比色法测定组分中的无机磷（Pi），全磷（Pt）采用 H_2SO_4 及 $K_2S_2O_8$ 氧化后测定，有机磷

表 1 土壤酶活性、功能和底物信息

Tab. 1 Soil enzyme activities, functions and substrate information

土壤酶	缩写	功能	底物
β-葡萄糖苷酶	BG	碳循环：水解纤维素转化为葡萄糖	4-MUB-b-D-glucoside
木糖苷酶	BX	碳循环：水解半纤维素	4-MUB-b-D-xyloside
纤维二糖水解酶	CB	碳循环：水解纤维素转化为二糖	4-MUB-b-D-cellobioside
亮氨酸氨基肽酶	LAP	氮循环：水解亮氨酸以及其他疏水氨基酸	L-Leucine- 7-amido- 4-methylcoumarin
乙酰氨基葡萄糖苷酶	NAG	氮循环：水解几丁质	4-MUB-N-acetyl-b-D-glucosaminide
酸性磷酸酶	AP	磷循环：水解有机磷转化为无机磷	4-MUB-phosphate

（Po）为 Pt 与 Pi 的差值。所有待测液通过酶标仪在 882 nm 波长下测定磷酸盐含量。

1.6　数据处理

根据 German 等[31]方法计算 BG、BX、CB、LAP、NAG 和 AP 活性，根据 Moorhead 等[32]和 Jing 等[33]方法进行土壤酶活性矢量分析，以明确土壤微生物受碳还是养分限制。其中，矢量长度（vector length，VL）表示土壤微生物碳和养分的相对限制，矢量角度（vector angle，VA）表示土壤微生物氮和磷的相对限制，VA > 45°表示受 P 限制，VA < 45°表示受 N 限制。

采用 R 语言 lme4 包，构建一般线性混合效应模型[34]，以穿透雨减少和氮添加作为固定效应，样地作为随机效应，检验二者主效应及交互作用对土壤化学性质、磷组分、酶活性及矢量特征的影响。以穿透雨减少处理为例，主效应计算公式如下。

$$T_{Di}=\left(\frac{I_D-I_{CK}}{I_{CK}}+\frac{I_{DN}-I_N}{I_N}\right)/2$$

式中：T_{Di} 为 D 对 i 的主效应，I_{CK}、I_D、I_N、I_{DN} 分别为 CK、D、N、D×N 处理的 i 值。CK 为对照，D 为穿透雨减少处理，N 为氮添加处理，D×N 为穿透雨减少和氮添加交互处理。i 为因变量，本文包括土壤化学性质、磷组分、酶活性及矢量特征等。

使用 R 语言“corrplot”包，进行 Pearson 相关分析，解析磷组分与土壤理化、酶活性指标的关联；采用 Canoco 5.0 软件将土壤磷组分作为响应变量，土壤酶活性、矢量特征和土壤基本理化性质作为解释变量做冗余分析。利用 Origin2024b 软件作图。

2　结果与分析

2.1　穿透雨减少和氮添加对土壤化学性质和细根生物量的影响

与对照相比，穿透雨减少处理（D）主效应导致 SOC、TN 和 SWC 含量分别下降 8.4%、12.1% 和 22.1%（图 1a、b、e），NO_3^--N 显著增加 30.9%（图 1c）；氮添加处理（N）主效应导致土壤 pH 显著下降 2.0%（图 1f），NO_3^--N 显著增加 27.8%（图 1c）；二者交互效应（D × N）导致 SOC 和 TN 含量分别下降 13.9% 和 21.9%（图 1a、b）。穿透雨减少处理主效应、氮添加处理主效应及二者交互效应对 NH_4^+-N 和 FRB 无显著影响（图 1d、h）。

2.2　穿透雨减少和氮添加对土壤酶活性及矢量特征的影响

与对照相比，穿透雨减少处理主效应导致亮氨酸氨基肽酶（LAP）、酸性磷酸酶（AP）和矢量角度（VA）分别下降 6.8%、35.0% 和 5.6%（图 2d、f、h），但对 β-葡萄糖苷酶（BG）、木糖苷酶（BX）、纤维二糖水解酶（CB）、乙酰氨基葡萄糖苷酶（NAG）和矢量长度（VL）无显著影响（图 2a、b、c、e、g）。氮添加处理主效应导致土壤 CB、NAG、AP 和 VA 分别显著下降 19.4%、23.7%、31.7% 和 2.9%（图 2c、e、f、h），但对 BG、BX、LAP 和 VL 无显著影响（图 2a、b、d、g）；二者交互效应（D × N）导致 BX、CB 和 VL 降低了 40.9%、40.3% 和 12.8%（图 2b、c、g），但对 BG、LAP、NAG、AP 和 VA 无显著影响（图 2a、d、e、f、h）。

2.3　穿透雨减少和氮添加对土壤磷组分的影响

在无机磷组分中，穿透雨减少处理主效应分别导致 Resin-P、Sonic-Pi 和 Residual-P 含量降低 49.0%、40.0% 和 18.5%（图 3a、d、f）；氮添加处理主效应导致 Residual-P 含量下降 22.5%（图 3f），$NaHCO_3$-Pi 含量增加 35.0%（图 3b）；二者交互效应对土壤无机磷组分影响均不显著。在有机磷组分中，穿透雨减少处理主效应导致 NaOH-Po 和 HCl-Po 分别下降 38.5% 和 61.9%（图 4b、d），$NaHCO_3$-Po 含量增加 99.6%（图 4a）；氮添加与穿透雨减少交互效应导致 $NaHCO_3$-Po 含量增加 154.7%（图 4a）。但氮添加处理主效应对有机磷组分无显著影响（图 4）。

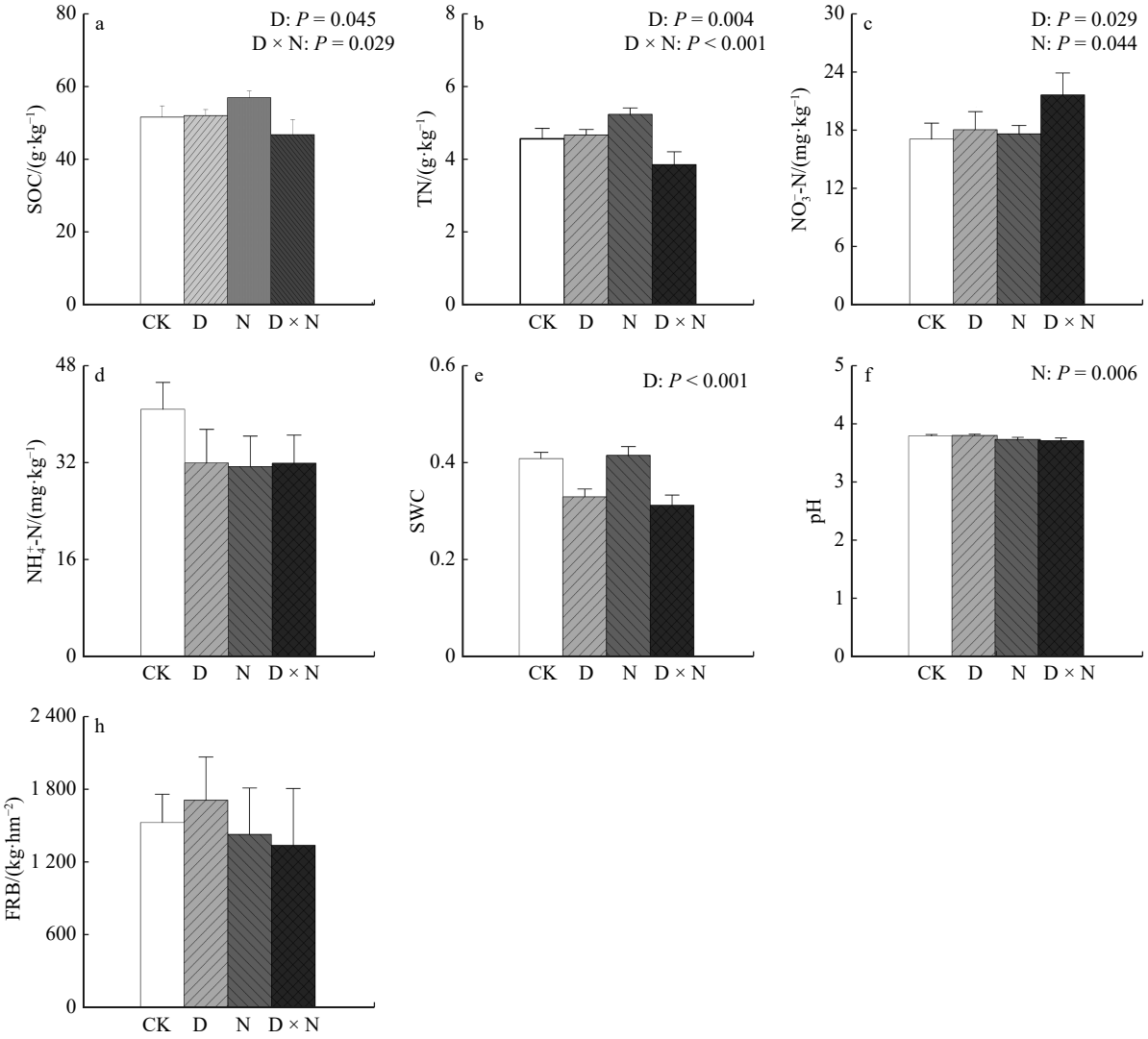
2.4　土壤化学性质、土壤酶活性及其矢量特征对土壤磷组分的影响

Pearson 相关分析结果表明，与土壤有机磷组分相比，土壤化学性质、土壤酶活性及其矢量特征对土壤无机磷组分的影响较大（图 5）。其中，LAP 与土壤无机磷组分均呈显著正相关关系，而参与土壤碳循环（BG、BX 和 CB）和磷循环（AP）相关酶活性均与中等活性无机磷组分（NaOH-Pi）和难利用性无机磷组分（Sonic-Pi 和 Residual-P）呈显著正相关关系，pH 与 Resin-P、HCl-Pi 和 Residual-P 呈显著正相关关系。与无机磷组分不同，土壤酶活性及其矢量特征对土壤有机磷组分的影响较小，但 SWC 与中等活性有机磷组分（NaOH-Po）和难利用性磷组分（HCl-Po）呈显著正相关关系。RDA 结果亦发现土壤化学性质、土壤酶活性及其矢量特征可解释土壤无机磷组分变异的 61.26%，但仅可解释土壤有机磷组分变异的 26.79%（图 6）。其中 LAP（F = 23.2，P < 0.01）、pH（F = 7.9，P < 0.01）、AP（F = 5.0，P < 0.05）是影响无机磷组分的主要因子（图 6a），而 SWC（F = 6.5，P < 0.01）是影响有机磷组分变异最显著的因子（图 6b）。

3　讨　　论

3.1　穿透雨减少对土壤磷组分的影响

穿透雨减少处理显著降低了土壤无机磷组分中易利用性磷（Resin-P）和难利用性磷组分（Sonic-Pi 和 Residual-P）含量（图 3a、d、f）。这主要是因为

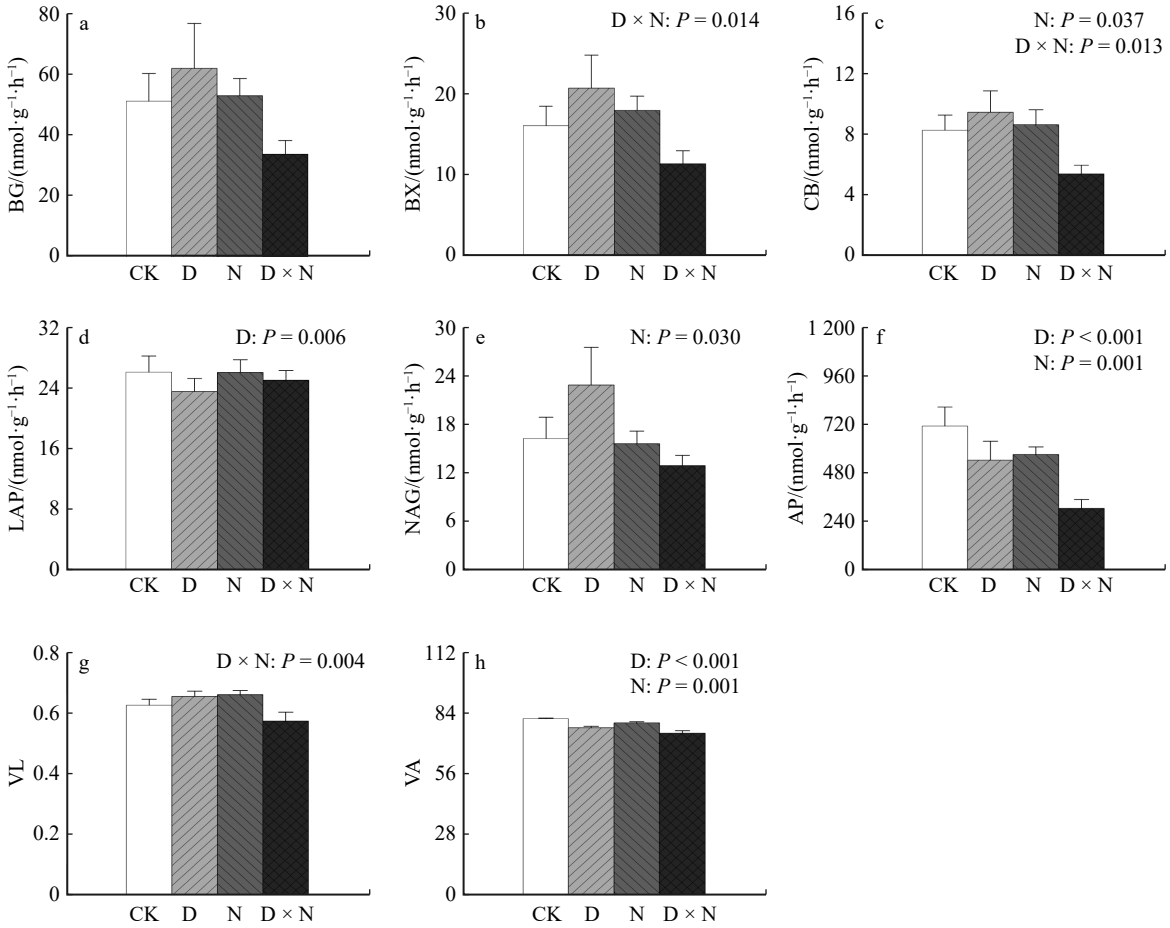


CK. 对照；D. 减雨处理；N. N 添加处理；D×N. 减雨与 N 添加交互。SOC. 土壤有机碳；TN. 土壤全氮；NO_3^--N. 硝态氮；NH_4^+-N. 铵态氮；SWC. 土壤含水量；pH. 土壤酸碱度；FRB. 细根生物量。下同。

图 1 穿透雨减少和氮添加及二者交互作用对土壤化学性质和细根生物量的影响

Fig. 1 Effects of throughfall reduction, nitrogen addition and their interactions on soil chemical properties and fine root biomass

穿透雨减少处理显著降低了酸性磷酸酶(LAP)和碱性磷酸酶(AP)活性(图 2d、f)，而 LAP 和 AP 均与 Resin-P、Sonic-Pi 和 Residual-P 显著正相关(图 5a)。这一结果与地中海橡树林研究[35]一致，模拟干旱显著降低了土壤 AP 活性，并通过抑制土壤中难分解态磷的水解催化过程[36]，使得土壤易利用性磷含量降低。此外，穿透雨减少处理显著增加了NO_3^--N(图 1c)，这可能是因为穿透雨减少处理降低了氮素淋溶作用[37]，导致NO_3^--N 在土壤中累积。LAP 通过水解亮氨酸及其他疏水氨基酸将土壤中的有机态氮转化为更易被植物和微生物利用的无机态氮[38]。但我们并未发现穿透雨减少处理下NH_4^+-N 累积，这可能是因为对NH_4^+-N 具有利用偏好性的毛竹根系强烈吸收利用土壤中的NH_4^+-N[39]，故毛竹细根生物量对穿透雨减少处理的中性响应决定了NH_4^+-N 无显著差异(图 1d、h)。与此同时，鉴于植物对氮和磷吸收利用具有强烈的耦合关系[13]，毛竹对NH_4^+-N 的吸收利用同时也会增加对土壤磷的吸收利用，这也可能进一步降低了土壤易利用性磷含量。我们亦发现穿透雨减少处理显著增加了土壤有机磷组分中易利用性磷组分($NaHCO_3$-Po)含量，但降低了中等活性磷组分(NaOH-Po)和难利用性磷组分(HCl-Po)含量(图 4a、b、d)。与 Zhang 等[14]研究结果相同，模拟干旱降低了土壤中 NaOH-Po 和 HCl-Po 含量。RDA 分析表明 SWC 是影响土壤有机磷组分变异的主要因子(图 6b)，这可能是因为土壤水分对 NaOH-Po 和 HCl-Po 的影响取决于土壤 pH[40]。在 pH 较高的碱性土壤中，NaOH-Po 和 HCl-Po 具有较高的稳定性，而在 pH 较低的酸性土壤中，NaOH-Po 和 HCl-Po 稳定性降低[14]。我们研究区的土壤 pH 位于 3.5 ~ 4.0 之间，故穿透雨减少处理通过降低 SWC 导致 NaOH-Po 和 HCl-Po 含量降低。我们还发现除了 SWC 外，



BG. β-葡萄糖苷酶; BX. 木糖苷酶; CB. 纤维二糖水解酶; LAP. 亮氨酸氨基肽酶; NAG. N-乙酰−葡萄糖苷酶; AP. 酸性磷酸酶; VL. 矢量长度; VA. 矢量角度。

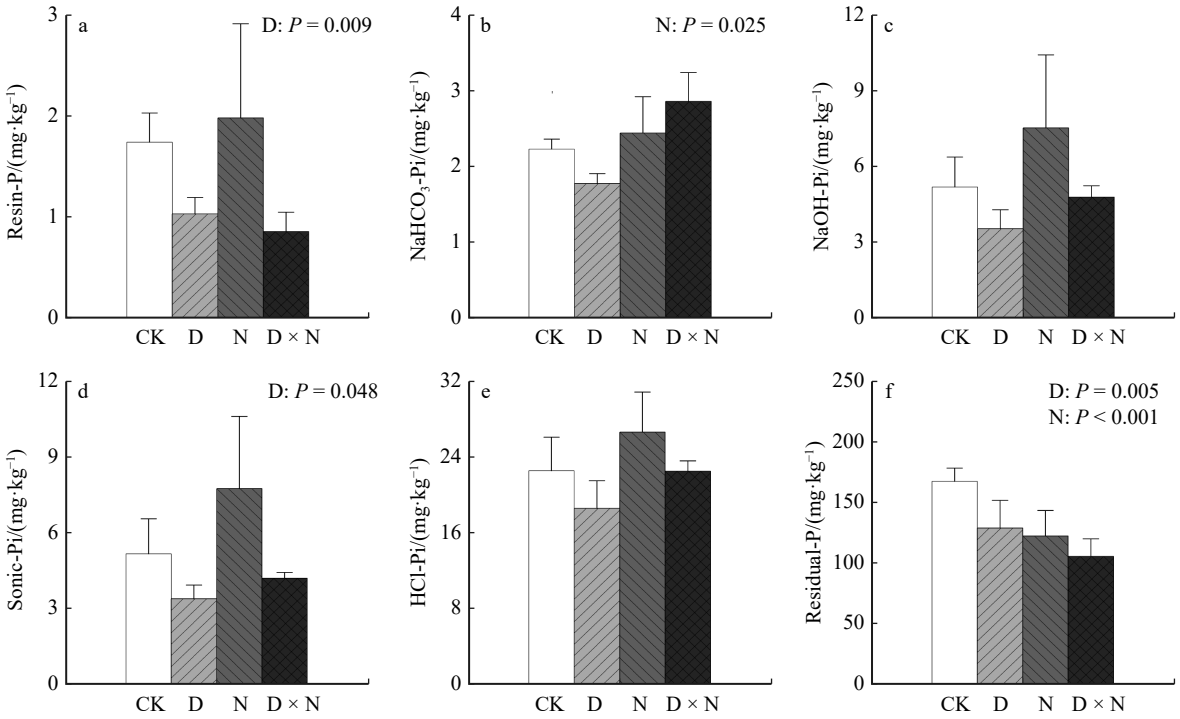
图 2　穿透雨减少和氮添加及二者交互作用对土壤酶活性及矢量特征的影响

Fig. 2　Effects of throughfall reduction, nitrogen addition and their interactions on soil enzyme activities and vector characteristics

NO_3^--N 与 $NaHCO_3$-Po 亦呈显著正相关(图 5b)，这可能是因为穿透雨减少处理导致NO_3^--N 在土壤中累积，降低了 LAP 催化土壤中有机氮向无机氮转化，进而降低了与之相关的植物对易利用性磷的吸收利用[15]，故 $NaHCO_3$-Po 含量显著增加。

3.2　氮添加对土壤磷组分的影响

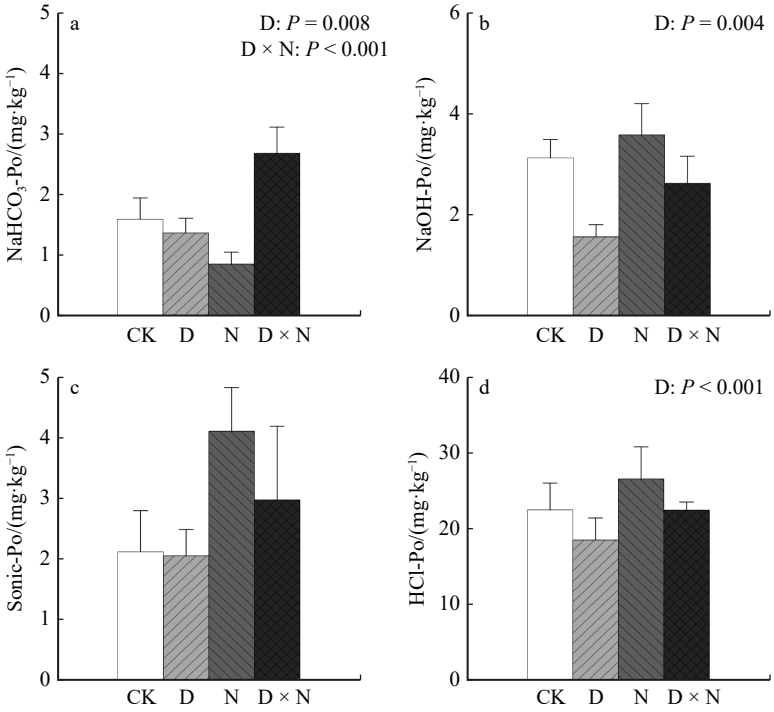
与穿透雨减少处理不同，氮添加处理对土壤无机磷组分和有机磷组分的影响相对较小(图 3、4)，且与土壤无机磷组分和有机磷组分对穿透雨减少处理的负响应不同，氮添加显著增加了土壤无机磷组分中易利用性磷($NaHCO_3$-Pi)含量，但降低了难利用性磷组分(Residual-P)含量(图 3b、f)，这主要是因为氮添加处理显著降低了土壤 pH(图 1f)。养分添加可以促进植物吸收利用，在该过程中植物根系会释放更多的质子(H^+)进入土壤溶液以维持土壤溶液的电荷平衡[41]，进而导致土壤 pH 降低。pH 降低可以大大提高磷酸钙的周转率，从而降低磷酸钙的含量[14]，并最终降低难利用性磷(Residual-P)的稳定性。反之，难利用性磷组分可分解转化成易利用性磷从而提高 $NaHCO_3$-Pi 含量，增加植物和微生物磷吸收速率。这与 Harrison[42]研究结果一致，酸化处理能够增强磷的释放，并增加土壤中易利用性磷的含量。氮添加处理显著降低了矢量角度(图 2h)，说明氮添加处理一定程度缓解了研究区土壤的磷限制作用。但矢量角度仍然大于 45°，这主要是因为研究区磷限制作用较为强烈[43]。一项在草原开展了 10 年的氮添加野外控制试验也发现，长期氮添加导致草原土壤酸化，促进难溶性无机磷组分向易溶性无机磷转化[44]。目前，我们开展 5 年的氮添加野外控制试验尚未对土壤的磷限制作用起到明显的改善作用。此外，我们发现易分解磷(Resin-P)在氮添加处理下并未显著增加(图 3a)，这可能是因为 Resin-P 比 $NaHCO_3$-Pi 更容易被植物和微生物吸收利用，并且更容易受土壤水分影响，这也进一步证明了穿透雨减少显著改变了易分解磷组分中的 Resin-P，而氮添加显著改变了易分解磷组分中的 $NaHCO_3$-Pi。与穿透雨减少处理不同，氮添加处理并未显著改变 SWC(图 1e)，因此，氮添加并未显著改变土壤易利用性磷组分($NaHCO_3$-Po)、中等活性磷组分(NaOH-Po)和难利用性磷组分(Sonic-Po 和 HCl-Po)(图 4)。



Resin-P. 阴离子树脂磷；$NaHCO_3$-Pi. 碳酸氢钠无机磷；NaOH-Pi. 氢氧化钠有机磷；Sonic-Pi. 超声氢氧化钠无机磷；HCl-Pi. 盐酸无机磷；Residual-P. 闭蓄态磷。

图 3 穿透雨减少和氮添加及二者交互作用对土壤无机磷组分的影响

Fig. 3 Effects of throughfall reduction, nitrogen addition and their interactions on soil inorganic phosphorus components



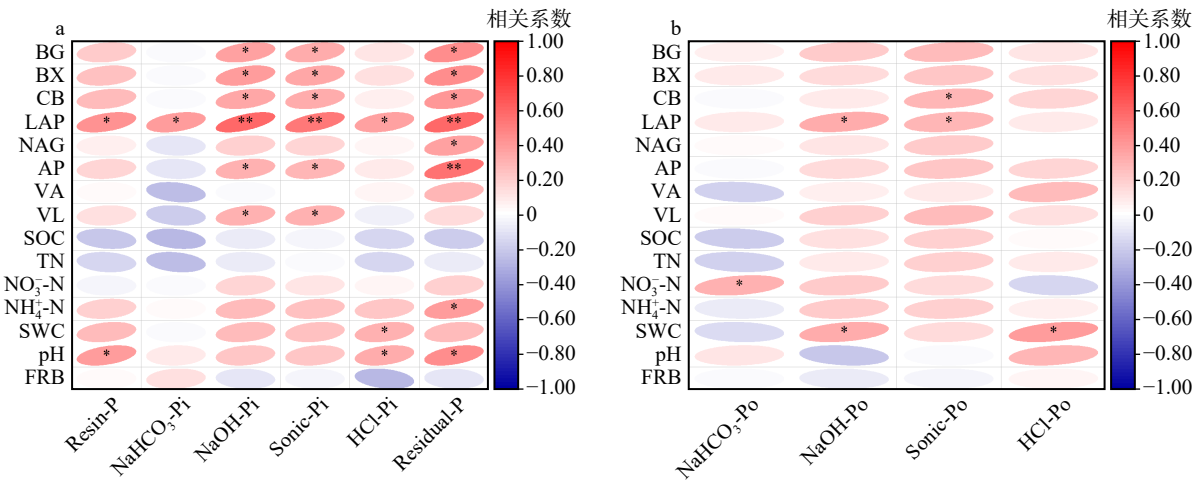
$NaHCO_3$-Po. 碳酸氢钠有机磷；NaOH-Po. 氢氧化钠有机磷；Sonic-Po. 超声氢氧化钠有机磷；HCl-Po. 盐酸有机磷。

图 4 穿透雨减少和氮添加及二者交互作用对土壤有机磷组分的影响

Fig. 4 Effects of throughfall reduction, nitrogen addition and their interactions on soil organic phosphorus components

3.3 穿透雨减少和氮添加交互作用对土壤磷组分的影响

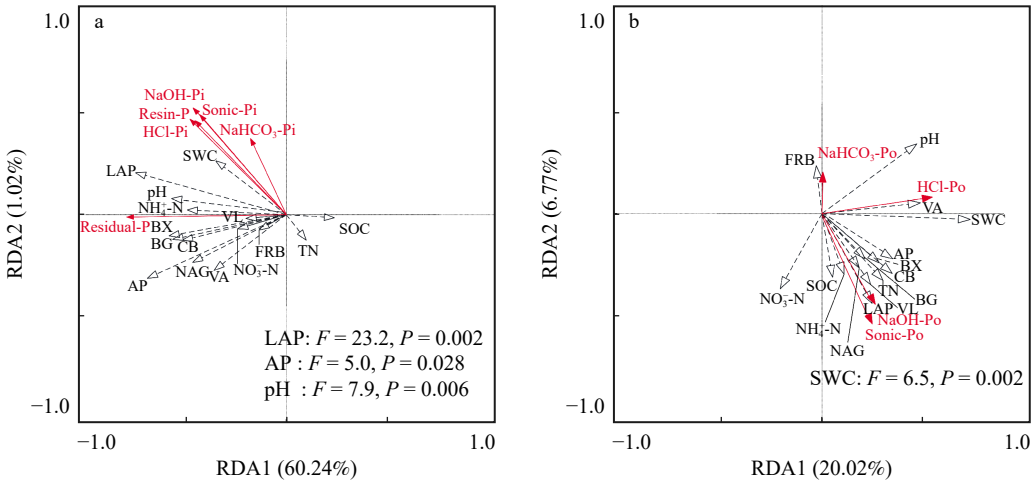
除 $NaHCO_3$-Po 外，穿透雨减少和氮添加处理对土壤无机磷和有机磷组分没有显著交互作用。这可能是因为氮添加处理缓解了穿透雨减少对 LAP 和 AP 的抑制作用，所以 LAP 和 AP 对穿透雨减少处理和氮添加处理交互作用的中性响应决定了二者在调控土壤无机磷组分的中性响应（图 2d、f）。而在有机



*和**分别表示在 0.05 和 0.01 水平上显著相关。

图 5　土壤无机磷(a)和有机磷(b)组分与土壤化学性质、酶活性及其矢量特征的相关关系

Fig. 5　Correlations between soil inorganic phosphorus (a) and organic phosphorus (b) components and soil chemical properties, enzyme activities, and their vector characteristics



红色实线表示土壤中各种磷组分。黑色虚线表示土壤酶活性、矢量特征和土壤理化性质。

图 6　土壤无机磷(a)和有机磷(b)组分与土壤酶活性和土壤理化性质的冗余分析

Fig. 6　Redundancy analysis of soil inorganic P (a) and organic P (b) components with soil enzyme activity and soil chemical properties

磷组分调控因子中，氮添加处理缓解了穿透雨减少处理对 SWC 的抑制作用[45]。我们还发现穿透雨减少处理和氮添加处理交互作用进一步增加了土壤 $NaHCO_3$-Po 含量(图 4a)，这主要是因为穿透雨减少处理和氮添加处理均增加了土壤NO_3^--N 含量，二者相互作用下放大了有效氮的影响[45−46]，NO_3^--N 累积会通过降低 LAP，减缓有机质分解，进而减少有机磷矿化，从而降低与氮吸收密切相关的植物对易利用性磷的利用，并最终导致土壤 $NaHCO_3$-Po 含量显著增加。

穿透雨减少处理降低了 Resin-P 含量，但增加了 $NaHCO_3$-Po 含量，且 $NaHCO_3$-Po 增加量高于 Resin-P 降低量，而氮添加增加了 $NaHCO_3$-Pi 含量。易利用性磷组分(Resin-P、$NaHCO_3$-Pi 和 $NaHCO_3$-Po)的多样性及其对穿透雨减少处理和氮添加处理响应的方向性(积极抑或是消极)增加了未来气候变化背景下植物和微生物对于土壤中磷利用的韧性。我们发现穿透雨减少处理和氮添加处理均显著降低了 VA，但二者交互作用并未显著改变 VA。Zhang 等[14, 47]等研究表明，穿透雨减少或者氮沉降处理下，磷酸钙向次生矿物和有机磷转化，并推动了土壤磷在不同组分间重新分配，是导致次生矿物相关磷积累的原因。这说明单一干旱或氮沉降可能缓解区域磷限制，但二者协同作用时因磷组分再分配达到新的平衡态，未能进一步改变磷限制强度。在磷组分转化机制方面，穿透雨减少处理显著降低了中等活性磷组分中的氢氧化钠提取态有机磷(NaOH-Po)，以及难利用性磷组分中的超声提取态无机磷(Sonic-Pi)、闭蓄态磷(Residual-P)和盐酸提取态有机磷(HCl-Po)。氮添加处理显著降低了 Residual-P 含

量。两种处理交互作用对上述磷组分均无显著影响。这可能是因为两种处理将更多的中等活性磷组分和难利用性磷组分转化为易利用性磷组分，进而缓解了研究区毛竹林土壤的磷限制作用。

4 结　　论

毛竹林土壤无机磷组分和有机磷组分对林内穿透雨减少处理的响应比对氮添加处理的响应更敏感。林内穿透雨减少和氮添加均一定程度缓解了研究区土壤磷限制作用。这主要是因为林内穿透雨减少促进了土壤中等活性有机磷组分、难利用性有机磷组分向易利用性磷组分转化，氮添加促进了土壤中难利用性无机磷组分向易利用性磷组分转化。研究结果有助于揭示未来干旱和氮沉降增加共现背景下毛竹林土壤磷组分的响应及其调控机制，为通过养分管理措施精准提升毛竹林生产力和生态系统稳定性提供理论依据。

参 考 文 献

[1] 杨振亚, 周本智, 陈庆标, 等. 干旱对杉木幼苗根系构型及非结构性碳水化合物的影响 [J]. 生态学报, 2018, 38(18): 6729−6740.
Yang Z Y, Zhou B Z, Chen Q B, et al. Effects of drought on root architecture and non-structural carbohydrate of *Cunninghamia lanceolata*[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(18): 6729−6740.

[2] 孙彩丽, 肖 列, 李 鹏, 等. 氮素添加和干旱胁迫下白羊草碳氮磷化学计量特征 [J]. 植物营养与肥料学报, 2017, 23(4): 1120−1127.
Sun C L, Xiao L, Li P, et al. Effects of nitrogen addition and drought stress on carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of *Bothriochloa ischaemum*[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2017, 23(4): 1120−1127.

[3] IPCC. The physical science basis contribution of working group [R]. Cambridge: Cambridge University Press, 2013.

[4] Vitousek P M, Aber J D, Howarth R W, et al. Human alteration of the global nitrogen cycle sources and consequences[J]. Ecological Applications, 1997, 7: 737−750.

[5] Lehmann J, Rillig M. Distinguishing variability from uncertainty[J]. Nature Climate Change, 2014, 4: 153.

[6] Davidson E A, Belk E, Boone R D, Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest[J]. Global Change Biology, 1998, 4: 217–227.

[7] Liu J X. Simulated effects of acidic solutions on element dynamics in monsoon evergreen broad-leaved forest at Dinghushan, China (Part 1): dynamics of K, Na, Ca, Mg and P[J]. Environmental Science and Pollution Research, 2007, 14: 123−129.

[8] 王一, 栾军伟, 刘世荣. 根系去除改变了毛竹林土壤酶活性对氮磷添加的响应 [J]. 生态学报, 2023, 43(16): 6515−6527.
Wang Y, Luan J W, Liu S R. Root exclusion changed the response of soil enzyme activity to the nitrogen and phosphorus addition in *Phyllostachys edulis* forest[J]. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(16): 6515−6527.

[9] Vincent A G, Schleucher J, Gr Bner G, et al. Changes in organic phosphorus composition in boreal forest humus soils: the role of iron and aluminium[J]. Biogeochemistry, 2012, 108(1−3): 485−499.

[10] Wang Y, Liu S R, Luan J W, et al. Nitrogen addition exacerbates the negative effect of throughfall reduction on soil respiration in a bamboo forest[J]. Forests, 2021, 12(6): 724.

[11] Wu X P, Liu S R, Luan J W, et al. Responses of water use in moso bamboo (*Phyllostachys heterocycla*) culms of different developmental stages to manipulative drought[J]. Forest Ecosystems, 2019, 6(1): 31.

[12] 曾泉鑫, 曾晓敏, 林开淼, 等. 亚热带毛竹林土壤磷组分和微生物对施氮的响应 [J]. 应用生态学报, 2020, 31(3): 753−760.
Zeng Q X, Zeng X M, Lin K M, et al. Response of soil phosphorus fractions and microorganisms to nitrogen application in subtropical moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) forests[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2020, 31(3): 753−760.

[13] Harpole W, Ngai J, Cleland E, et al. Nutrient co-limitation of primary producer communities[J]. Ecology Letters, 2011, 14(3): 261−270.

[14] Zhang H Z, Shi L L, Lu H B, et al. Drought promotes soil phosphorus transformation and reduces phosphorus bioavailability in a temperate forest[J]. Science of the Total Environment, 2020, 732: 139295.

[15] Li P H, Zhou G M, Du H Q, et al. Current and potential carbon stocks in moso bamboo forests in China[J]. Journal of Environmental Management, 2015, 156: 89−96.

[16] Mi N, Yu G, Wen X, et al. Use of ecosystem flux data and a simulation model to examine seasonal drought effects on a subtropical coniferous forest[J]. Asia Pacific Journal of Atmospheric Sciences, 2009, 45: 207−220.

[17] Dai A. Drought under global warming: a review. [J]. Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change, 2011, 2(1): 45−65.

[18] Yu G, Jia Y, He N, et al. Stabilization of atmospheric nitrogen deposition in China over the past decade[J]. Nature Geoscience, 2019, 12(6): 424−429.

[19] Janssens I A, Dieleman W, Luyssaert S, et al. Reduction of forest soil respiration in response to nitrogen deposition[J]. Nature Geoscience, 2010, 3(5): 315−322.

[20] 何奇江, 汪奎宏, 翁甫金, 等. 毛竹笋用林供水试验研究初报 [J]. 浙江林业科技, 2001, 21(5): 18−20.
He Q J, Wang K H, Weng F J, et al. Preliminary report on water supply experiments for bamboo shoot forests[J]. Zhejiang Forestry Science and Technology, 2001, 21(5): 18−20.

[21] 应叶青, 郭 璟, 魏建芬, 等. 干旱胁迫对毛竹幼苗生理特性的影响 [J]. 生态学杂志, 2011, 30(2): 262−266.
Ying Y Q, Guo J, Wei J F, et al. Effects of drought stress on the physiological characteristics of bamboo seedlings[J]. Ecology Journal, 2011, 30(2): 262−266.

[22] Song X, Peng C, Ciais P. Nitrogen addition increased CO_2 uptake more than non-CO_2 greenhouse gases emissions in a moso bamboo forest[J]. Science Advances, 2020, 6(12): eaaw5790.

[23] 杨 丽, 李 祎, 单博文, 等. 竹林土壤碳储量的空间变异分析: 以

四川长宁县为例 [J]. 生态学杂志, 2023, 42(4): 854−861.
Yang L, Li Y, Shan B W, et al, et al. Spatial variability analysis of soil carbon storage in bamboo forests: a case study of Changing County, Sichuan[J]. Journal of Ecology, 2023, 42(4): 854−861.

[24] Beier C, Beierkuhnlein C, Wohlgemuth T, et al. Precipitation manipulation experiments: challenges and recommendations for the future[J]. Ecology Letters, 2012, 15: 899−911.

[25] 吴溪玭. 毛竹液流密度与冠层生理特征对穿透雨减少与氮添加的响应 [D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2019.
Wu X P. Response of sap flow density and canopy physiological characteristics to reduced throughfall and nitrogen addition [D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2019.

[26] 王 一, 刘彦春, 刘世荣. 等 暖温带森林土壤酶活性对增温的响应及其环境解析 [J]. 林业科学研究, 2017, 30(1): 117−124.
Wang Y, Liu Y C, Liu S R, et al. Response of soil enzyme activities to warming in temperate forest soils and its environmental analysis[J]. Forest Research, 2017, 30(1): 117−124.

[27] Braun S, Thomas V F D, Quiring R, et al. Does nitrogen deposition increase forest production the role of phosphorus[J]. Environmental Pollution, 2010, 158: 2043−2052.

[28] 谢 欢, 张秋芳, 陈廷廷, 等. 氮添加促进丛枝菌根真菌和根系协作维持土壤磷有效性 [J]. 植物生态学报, 2022, 46(7): 811−822.
Xie H, Zhang Q F, Chen T T, et al. Nitrogen addition promotes the cooperation between arbuscular mycorrhizal fungi and roots in maintaining soil phosphorus availability[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2022, 46(7): 811−822.

[29] Tiessen H, Moir J O. Characterization of available P by sequential extraction[M]// Carter M R, Gregorich E G. Soil sampling and methods of analysis. Boca Raton: CRC Press, 2007: 293−306.

[30] Hedley M J, Stewart J W B, Chauhan B S. Changes in inorganic and organic soil phosphorus fractions induced by cultivation practices and by laboratory incubations[J]. Soil Science Society of America Journal, 1982, 46: 970−976.

[31] German D P, Weintraub M N, Grandy A S, et al. Optimization of hydrolytic and oxidative enzyme methods for ecosystem studies[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2011, 43(7): 1387−1397.

[32] Moorhead D L, Sinsabaugh R L, Hill B H, et al. Vector analysis of ecoenzyme activities reveal constraints on coupled C, N and P dynamics[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2016, 93: 1−7.

[33] Jing X, Chen X, Fang J Y, et al. Soil microbial carbon and nutrient constraints are driven more by climate and soil physicochemical properties than by nutrient addition in forest ecosystems[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2020, 141: 107657.

[34] Liu S, Ward S E, Wilby A, et al. Multiple targeted grassland restoration interventions enhance ecosystem service multifunctionality[J]. Nature Communications, 2025, 16: 3971.

[35] Sardans J, Peñuelas J. Drought decreases soil enzyme activity in a Mediterranean *Quercus ilex* L. forest[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2005, 37: 455−461.

[36] Li H, Yang L, Zhang X, et al. Effects of alkaline phosphatase on phosphorus release from different phosphorus forms in soil[J]. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 2016, 16(3): 728−741.

[37] 倪梦颖, 张秋芳, 高金涛, 等. 亚热带杉木人工林土壤胞外酶活性对隔离降雨的季节响应 [J]. 生态学报, 2018, 38(6): 2119−2127.
Ni M Y, Zhang Q F, Gao J T, et al. Seasonal response of extracellular enzyme activity to precipitation exclusion in a subtropical *Cunninghamia lanceolata* plantation[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(6): 2119−2127.

[38] Smith J, Johnson L. Seasonal variation in enzyme activities and temperature sensitivities in arctic tundra soils[J]. Environmental Soil Science, 2021, 34(2): 145−157.

[39] Zhang X, Li Y, Wang Z. Higher ammonium-to-nitrate ratio shapes distinct soil nitrifying community and favors the growth of moso bamboo in contrast to broadleaf tree species[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2023, 58(3): 234−245.

[40] Hou E, Lu X, Jiang L, et al. Quantifying soil phosphorus dynamics: a data assimilation approach[J]. Journal of Geophysical Research: Biogeosciences, 2019, 124: 2159−2173.

[41] Kunhikrishnan A, Thangarajan R, Bolan N S, et al. Functional relationships of soil acidification liming and greenhouse gas fluxAdv[J]. Advances in Agronomy, 2016, 139: 1−71.

[42] Harrison A F. Soil acidification and phosphorus availability: a review[J]. Plant and Soil, 1987, 98(1): 89−96.

[43] 王 一, 栾军伟, 陈 琛, 等. 毛竹林土壤呼吸及组分对氮磷添加的非对等响应 [J]. 林业科学, 2023, 59(7): 54−64.
Wang Y, Luan J W, Chen C, et al. Asymmetric response of soil respiration and its components to nirogen and phosphorus addition in *Phyllostachy edulis* forest[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2023, 59(7): 54−64.

[44] Wang R, Yang J, Liu H, et al. Nitrogen enrichment buffers phosphorus limitation by mobilizing mineral-bound soil phosphorus in grasslands[J]. Ecology, 2021, 103(3): e3616.

[45] 符义稳, 田大栓, 牛书丽, 等. 氮磷添加和干旱对高寒草甸优势植物叶片化学计量的影响 [J]. 北京林业大学学报, 2020, 42(5): 115−123.
Fu Y W, Tian D S, Niu S L, et al. The effects of nitrogen and phosphorus addition and drought on the leaf stoichiometry of dominant plants in alpine meadows[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2020, 42(5): 115−123.

[46] 李 聪, 陆 梅, 任玉连, 等. 文山典型亚热带森林土壤氮组分的海拔分布及其影响因子 [J]. 北京林业大学学报, 2020, 42(12): 63−73.
Li C, Lu M, Ren Y L, et al. Distribution of soil nitrogen components of Wenshan typical subtropical forests along an altitude gradient and its influencing factors in Yunnan Province of southwestern China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2020, 42(12): 63−73.

[47] Zhang H Z, Shi L L, Fu S L, et al. Effects of nitrogen deposition and increased precipitation on soil phosphorus dynamics in a temperate forest[J]. Geoderma, 2020, 380: 114650.

（责任编辑　孟　瑶
责任编委　孟　平）