

模拟酸沉降对南亚热带季风常绿阔叶林土壤微生物群落结构的长期影响

胡苑柳^{1,2} 陈国茵^{1,2} 陈静文^{1,2} 孙连伟^{1,2} 李健陵¹ 窦宁¹ 张德强¹ 邓琦^{1*}

¹中国科学院华南植物园, 广州 510650; ²中国科学院大学, 北京 100049

摘要 土壤微生物是生态系统重要的组成成分, 尤其是在土壤风化严重, 养分贫瘠的热带和南亚热带森林生态系统中, 微生物在植物养分的获取、碳循环以及土壤的形成等生态过程中的作用尤为重要。该研究基于鼎湖山南亚热带季风常绿阔叶林长期(10年)的野外模拟酸沉降实验平台, 探究了土壤微生物群落结构对土壤酸化的响应。结果表明, 酸沉降处理显著降低土壤pH(即加剧酸化)。土壤酸化对微生物生物量碳(C)含量的影响不大, 但改变了土壤微生物生物量氮(N)和磷(P)的含量, 导致表层土壤(0–10 cm)微生物生物量C:P和N:P显著提高, 表明土壤酸化可能加剧了微生物P限制。土壤酸化还显著改变了土壤微生物群落结构, 导致次表层土壤(10–20 cm)真菌:细菌显著增加。进一步分析表明, 土壤pH和土壤有效P含量是影响土壤微生物群落最为主要的两个因素。

关键词 土壤酸化; 微生物化学计量; 真菌:细菌; 磷限制

胡苑柳, 陈国茵, 陈静文, 孙连伟, 李健陵, 窦宁, 张德强, 邓琦 (2021). 模拟酸沉降对南亚热带季风常绿阔叶林土壤微生物群落结构的长期影响. 植物生态学报, 45, 00-00. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0217

Effects of long-term simulated acid rain on soil microbial community structure in a monsoon evergreen broad-leaved forest in southern China

HU Yuan-Liu^{1,2}, CHEN Guo-Yin^{1,2}, CHEN Jing-Wen^{1,2}, SUN Lian-Wei^{1,2}, LI Jian-Ling¹, DOU Ning¹, ZHANG De-Qiang¹, and DENG Qi^{1*}

¹South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; and ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract

Aims Soil microorganisms are an important component of terrestrial ecosystems and play a critical role in regulating multiple ecological processes such as nutrient acquisition, carbon cycle, and soil formation, especially in the tropical forests where soils are highly weathered with poor nutrients. The objective of this study was to examine the response of soil microbial community under long-term simulated acid rain (SAR) and investigate the most important factors influencing microbial community structure.

Methods Based on a long-term (10-year) field SAR experiment, we investigate the response of soil microbial community structure to soil acidification in the south subtropical monsoon evergreen broad-leaved forest of Dinghushan National Nature Reserve. Four levels of SAR treatments were set by adding the following amount of H^+ : 0 (CK), 9.6, 32 and 96 mol·hm⁻²·a⁻¹.

Important findings 1) The SAR treatment significantly reduced the pH value of soil (i.e., increased soil acidification). 2) Soil acidification did not significantly influence microbial carbon (C) content, but changed microbial nitrogen (N) and phosphorus (P) contents, leading to significant increases in microbial C:P and N:P in topsoil (0–10 cm). This result indicated that soil acidification might aggravate microbial P limitation. 3) Soil acidification also altered the microbial community structure and significantly increased the fungal/bacterial ratio in the subsoil (10–20 cm). Further analysis showed that soil pH and available P content were the most important factors affecting the soil microbial communities under the SAR treatment.

Key words soil acidification; microbial stoichiometry; fungal:bacterial; phosphorus limitation

收稿日期Received: 2020-06-29 接受日期Accepted: 2020-09-27

基金项目: 国家自然科学基金(31870461)和广东省“珠江人才计划”青年拔尖人才项目(2019QN01L763)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31870461), and the Young Top-Notch Talent Project in “Pearl River Talent Plan” of Guangdong, China (2019QN01L763).

* 通信作者Corresponding author (dengqi@scbg.ac.cn)

Hu YL, Chen GY, Chen JW, Sun LW, Li JL, Dou N, Zhang DQ, Deng Q (2021). Effects of long-term simulated acid rain on soil microbial community structure in a monsoon evergreen broad-leaved forest in southern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 00-00. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0217

自酸雨被列为国际性环境问题, 并引起普遍重视以来, 我国一直进行着大规模的酸雨监测和研究(Zhao *et al.*, 1988)。研究结果表明我国酸雨范围广, 对社会的经济发展和生态系统的功能影响逐年加剧, 带来了严重的经济和生态损失(Liu *et al.*, 2013)。目前我国已经成为继欧洲和北美之后的世界三大酸雨区之一, 并具有最大的强酸雨区($\text{pH} < 4.5$)。长江以南地区更是全球的酸雨中心(张新民等, 2010), 降雨酸化程度显著增加(Zhou *et al.*, 2019)。农业化肥的施用和化石燃料燃烧等人为排放的 SO_2 、 NO_x 和 NH_3 等污染物质的增加是近年来酸沉降加剧的主要原因(Liu *et al.*, 2013; Qiao *et al.*, 2015)。与此同时, 我国酸雨中的硫化物占比逐年减少(解淑艳等, 2012), NO_3^- 含量增加(Cui *et al.*, 2014), 亚热带地区的酸雨已转变为硫酸-硝酸混合型酸雨(王志春等, 2011; Jiang *et al.*, 2018; 郑珂等, 2019)。当 SO_2 和 NO_x 等大气主要的污染物长期以降雨、降尘等形式进入土壤溶液中时, 将不可避免地造成土壤的酸化(潘根兴, 1990; Zhu *et al.*, 2016; Jiang *et al.*, 2018)。土壤酸化的加剧往往会使生态系统变得更加脆弱, 并且通过抑制土壤微生物活性等影响土壤养分的循环(Liu *et al.*, 2017), 从而影响生态系统物种的多样性和生产力(Chen *et al.*, 2013)。

土壤微生物是土壤中最主要和活跃的生命形式(van der Heijden *et al.*, 2008), 并且作为各种土壤过程的重要参与者, 不仅在维持植物生产力和多样性以及生态系统功能等方面有着重要的作用(van der Heijden *et al.*, 1998; Wardle *et al.*, 2004), 其活性和群落组成还能够作为生态系统中各种土壤过程的重要指标(Bardgett & McAlister, 1999)。例如, 可用于表征土壤中微生物活性的土壤微生物生物量碳含量不仅是土壤中重要的活性有机碳库(Xu *et al.*, 2013), 并且由于具有相较于土壤有机质而言具有更快的周转速率和对环境变化更为敏感等特性使其成为了探究并预测当前全球变化背景下生态系统过程变化的重要指标(Spohn *et al.*, 2016)。微生物的化学计量比与环境中的养分状态存在很强的相关关系, 微生物生物量碳、氮和磷含量的比值对土壤中养分的限制种类及程度等也有很好的指示效果(Cleveland &

Liptzin, 2007)。此外, 由于不同微生物类群对环境变化的适应性存在差异, 随着土壤环境的变化, 其群落结构也会发生明显的改变(Kang *et al.*, 2018)。相反, 微生物群落结构揭示了微生物的生态功能差异(Guo *et al.*, 2019), 并能在很大程度上反映并决定其生境的理化性质和养分状况(Wardle *et al.*, 2004; Ziegler *et al.*, 2013)。细菌是土壤微生物群落中最活跃的组分, 体积小、生长迅速以及繁殖快等特性使其对养分质量具有较高的需求, 因此以细菌为主要微生物的土壤一般较为肥沃(Delgado-Baquerizo *et al.*, 2017)。真菌对环境的变化有着较高的适应性, 具有更强的养分获取能力。例如, 真菌的孢子和菌核等对环境有着较强的忍耐力, 而菌丝则可以保证其在养分贫瘠的环境下获取远处的养分(van der Heijden *et al.*, 1998)。随着土壤微生物群落组成的变化, 生态系统功能也会发生一定的变化(Wardle *et al.*, 2004)。以细菌为主要微生物的食物网一般具有较高的矿化速率, 养分周转效率较快, 而以真菌为主要微生物的食物网中养分的循环缓慢且高度保守(van der Heijden *et al.*, 2008)。因此, 土壤中真菌:细菌(F:B)变化作为微生物群落结构动态的指标, 也能够很好地反映生态系统中环境以及养分的变化情况, 具有重要的生态意义(Bardgett & McAlister, 1999; Wang *et al.*, 2019)。

土壤pH是影响土壤微生物活性和群落结构的重要因素(Högberg *et al.*, 2007)。酸雨则主要是通过加剧土壤的酸化以及影响土壤中的养分状态等直接改变土壤中的微生物的活动和群落组成(Wu *et al.*, 2016)。绝大多数土壤细菌较适应中性或弱酸性土壤, 而真菌则能够在更低的土壤pH中生存(Högberg *et al.*, 2007), 甚至随着土壤pH的下降, 真菌的活性可能增加, 降解作用呈现出增加的趋势, 有利于缓解土壤中的养分限制(Maltz *et al.*, 2019)。例如, Liu和Zhang (2019)研究表明, 土壤pH是导致土壤中微生物活性以及群落结构发生变化的决定因素; 酸雨可以显著改变土壤微生物生物量(Liu *et al.*, 2020), 导致F:B随着土壤pH的增加呈现出显著的下降趋势(Bååth & Anderson, 2003)。此外, 土壤pH还显著改变了土壤中的养分状态和含量(Hou *et al.*, 2018), 导

致了土壤微生物化学计量(Cleveland & Liptzin, 2007)和群落功能发生转变(Allison *et al.*, 2007)。基于此, 我们推测森林生态系统长期的模拟酸雨实验可能会通过加剧土壤的酸化程度以及影响土壤中的理化性质和养分状况等途径, 引起土壤中微生物活性的变化, 并通过改变微生物群落的组成, 尤其是F:B, 来适应土壤环境的变化, 从而维持地上部分的生产力。

热带森林是陆地生态系统中最重要碳库, 储存了近1/4的陆地碳, 并且每年能够吸收大量的CO₂ (Bonan, 2008)。但与此同时, 热带森林土壤较好的水热条件使得地质发育较为成熟, 土壤中养分十分贫瘠(Vitousek *et al.*, 2010)。而长期酸雨导致土壤酸化加剧, 养分流失愈发严重(Qiao *et al.*, 2015), 微生物活性和群落组成发生变化, 从而进一步影响了土壤中养分的循环, 进而导致植物多样性和生产力受到限制(Bouwman *et al.*, 2002)。目前, 由于受到野外条件的限制, 热带森林生态系统中微生物对土壤酸化响应的研究主要集中在比较自然状态下pH不同的土壤其微生物结构的差异(Hu *et al.*, 2019), 以及通过室内培养实验探究各个类群微生物对土壤响应的差异(Liu *et al.*, 2020), 而缺乏直接的长期原位控制实验。本研究通过模拟酸沉降实验探究土壤理化性质的变化如何影响土壤微生物活性及其群落结构, 有利于揭示土壤养分有效性的变化机制, 为未来气候变化背景下森林生态系统生物多样性稳定及其可持续经营提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究地点位于中国广东省肇庆市鼎湖山国家自然保护区内(112.50°–112.55° E, 23.15°–23.18° N), 处于亚热带湿润森林地区, 属于典型季风气候, 雨热同期, 年降水量为1 929 mm, 年平均气温21 °C。干湿季节交替明显, 其中4–9月为雨季, 降水量占年降水量的80%, 10月至次年3月为旱季(Lv *et al.*, 2014)。近20多年来, 研究区域降水pH均低于4.5, 酸雨成分主要为硫酸和硝酸混合, 土壤pH逐年下降(Jiang *et al.*, 2018)。

实验样地处于海拔高度为250–400 m的季风常绿阔叶林中, 土壤类型主要为赤红壤, 土壤高度酸化(梁国华等, 2015), 物种组成丰富, 群落结构复杂,

主要优势树种为锥(*Castanopsis chinensis*)、荷木(*Schima superba*)和黄果厚壳桂(*Cryptocarya concinna*)(Jiang *et al.*, 2018)。

1.2 样地设置及土壤样品采集

于2009年6月, 在鼎湖山季风常绿阔叶林内选取坡度和坡向接近的区域, 随机设置了12个10 m × 10 m的样方。每个样方四周用混凝土板材围起, 板材插入地表15 cm, 地上部分高出5 cm, 样方留出3 m的缓冲带。根据近年来本研究区域中酸雨成分的组成, 采用摩尔比为1:1的硝酸与硫酸的试剂与鼎湖山天然湖水调成混合液作为模拟酸雨的实验材料, 在每月月初和月中, 使用背式喷雾器人工在每个样方内均匀喷洒40 L不同pH的模拟酸雨。为了避免水量增加的干扰, 对照处理样方喷洒等量的天然湖水。因此, 本实验总共设置4个酸处理, 分别为对照(CK, pH约为4.5的天然湖水)、T1 (pH 4.0)、T2 (pH 3.5)和T3 (pH 3.0), 相当于额外添加H⁺量分别为0、9.6、32和96 mol·hm⁻²·a⁻¹, 每个处理有3个重复。我们期望通过添加额外不同的H⁺量达到土壤酸化的效果。

于2019年8月进行土壤的取样工作。将土壤表面的凋落物轻轻拨开, 使用直径2.5 cm的土钻分表层土壤(0–10 cm)和次表层土壤(10–20 cm)取样。根据森林植被的不均匀分布的特性选取了尽量远离树干的4个点, 避免倒木、动物巢穴等明显受到干扰的地方, 并在每个取样点附近又随机取了4柱土壤进行混合, 以避免取样点局部凹凸不平等的影响。收集的新鲜样品立刻放入4 °C保温箱中, 带回实验室后迅速储存于4 °C和–80 °C冰箱中, 土壤过2 mm筛后在两周内完成含水量、硝态氮、氨态氮含量和微生物相关指标测定, 其余指标在半年内完成测定。

1.3 土壤理化性质以及土壤微生物碳氮磷含量的测定

土壤含水量(SWC)采用烘干称质量法进行测定; 采用电极电位法测定土壤pH, 水土质量比为2.5:1; 采用重铬酸钾氧化-外加加热法测定土壤有机碳(SOC)含量; 土壤全氮(TN)含量采用消煮-靛酚蓝比色法进行测定; 土壤全磷(TP)含量采用消煮-钼锑抗比色法进行测定。

采用氯仿熏蒸-硫酸钾浸提法测定土壤微生物生物量碳(MBC)和氮(MBN)含量, 即测定氯仿熏蒸和未经过熏蒸时的土壤溶解性有机碳和TN含量的

差值, 得到微生物生物量碳氮含量(Kaiser *et al.*, 1992), 浸提液利用总有机碳分析仪(TOC-VCPH, 岛津香港有限公司, 香港, 中国)进行测定; 利用Bray-one ($\text{NH}_4\text{F-HCl}$)溶液浸提法测定经过氯仿熏蒸和未经过熏蒸时土壤磷含量的差值, 同时再测定1份添加已知含量的 KH_2PO_4 标准液的土壤浸提后的磷含量, 得到土壤对磷的吸附系数(Oberson *et al.*, 1997), 对土壤浸提液中磷浓度进行校正后计算出土壤微生物生物量磷含量, 浸提液利用ICP-AES (Optima 2000DV, PerkinElmer, Waltham, USA)进行测定。

1.4 土壤微生物群落组成测定

采用磷脂脂肪酸(PLFAs)法, 通过提取液提取, 分离, 提纯, 萃取出土壤样品中的磷脂, 与甲醇进行酯化反应形成脂肪酸甲酯后, 再用色谱法测定各种脂肪酸的含量。不同的PLFAs及其含量指示不同的微生物群落及其丰度(表1), 得到土壤中微生物群落组成(Frostegård *et al.*, 1993; Frostegård & Bååth, 1996)。

1.5 数据分析

采用方差分析并最小显著差异性(LSD)进行多

重比较($p < 0.05$), 分析模拟酸沉降后, 不同处理以及不同土层间土壤理化性质和主要微生物类群变化情况。采用主成分分析(PCA)比较PLFAs标记分类水平上相同土层不同处理间群落组成的差异, 并采用冗余分析(RDA)确定土壤性质对细菌群落组成的影响。运用R 3.5.2 (R Core Team, 2016)进行上述数据的处理分析和作图, 其中PCA与RDA主要使用了Vegan包中的函数(Oksanen *et al.*, 2018)。

2 结果

2.1 土壤理化性质

表层土壤pH在未经酸雨处理的样地中为 4.18 ± 0.03 , 并随着酸雨程度的加剧而逐渐下降, 依次为 4.05 ± 0.03 、 3.98 ± 0.06 和 3.90 ± 0.03 (表2)。次表层土壤pH显著高于表层土壤, 在模拟酸雨处理下具有相同的显著下降趋势。此外, SWC、土壤TP含量以及土壤N:P在两个土层中均出现了显著的下降趋势。土壤SOC、TN以及有效磷(AP)含量随着酸处理的加剧也出现了下降的趋势, 但并未达到显著水平。与之相反的是, 土壤AP以及土壤硝态氮含量均

表1 磷脂脂肪酸标记分类

Table 1 Identifier of phospholipid fatty acids

微生物类群 Microbial type	磷脂脂肪酸标志物 Phospholipid fatty acid signatures
细菌 Bacteria	
常见细菌 Common bacteria	12:0, 14:0, 15:0, 17:0, 20:0
革兰氏阳性菌 Gram-positive bacteria	16:0, 18:0, 16:0 2OH, a13:0, a15:0, a17:0, i13:0, i14:0, i15:0, i16:0
放线菌 Actinomycetes	10Me 16:0, 10Me 17:0, 10Me18:0, i17:0
革兰氏阴性菌 Gram-negative bacteria	14:1w5c, 16:1w7c, 18:1w7c, 18:1w9c, cy17:0, 10Me17:1w7c
真菌 Fungi	
常见真菌 Common fungi	18:1 w9c, 18:2w6c, 18:3 w3c
丛枝菌根真菌 Arbuscular mycorrhizal fungi	16:1w5c

表2 模拟酸沉降对南亚热带季风常绿阔叶林土壤理化性质的影响

Table 2 Soil properties in the four simulated acid rain treatments in a monsoon evergreen broad-leaved forest in southern China

土层 Soil layer (cm)	处理 Treatment	土壤pH Soil pH	含水量 SWC (%)	有机碳含量 SOC content ($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)	氨态氮含量 NH_4^+ content ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	硝态氮含量 NO_3^- content ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	总氮含量 TN content ($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)	有效磷含量 AP content ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	总磷含量 TP content ($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)	总氮:总磷 TC:TN
0–10	CK	4.18 ^a (0.03)	43.76 ^a (1.20)	35.25 (1.22)	1.36 (0.16)	15.85 ^a (1.02)	2.37 (0.01)	1.68 ^a (0.12)	0.24 ^a (0.01)	14.93 ^{bc} (0.25)
	T1	4.05 ^b (0.03)	41.68 ^a (1.14)	37.71 (2.60)	1.16 (0.25)	10.94 ^{ab} (0.90)	2.66 (0.13)	1.47 ^{ab} (0.15)	0.19 ^b (0.01)	14.11 ^c (0.40)
	T2	3.89 ^c (0.06)	35.42 ^b (1.15)	40.43 (3.90)	1.68 (0.24)	9.82 ^b (1.12)	2.50 (0.19)	0.95 ^b (0.16)	0.19 ^b (0.01)	16.00 ^{ab} (0.42)
	T3	3.90 ^c (0.03)	37.34 ^b (2.17)	41.26 (2.32)	1.94 (0.30)	12.55 ^{ab} (1.94)	2.44 (0.14)	1.20 ^{ab} (0.07)	0.16 ^c (0.01)	16.94 ^a (0.23)
10–20	CK	4.22 ^a (0.01)	36.31 ^a (0.85)	25.36 (0.93)	1.18 (0.14)	8.85 (0.61)	1.68 (0.06)	0.69 (0.05)	0.19 ^a (0.01)	15.13 ^b (0.31)
	T1	4.14 ^a (0.03)	36.19 ^a (0.89)	24.60 (1.98)	0.75 (0.09)	6.57 (0.66)	1.76 (0.11)	0.79 (0.12)	0.15 ^{bc} (0.01)	13.95 ^b (0.36)
	T2	3.98 ^b (0.04)	31.06 ^b (0.68)	26.64 (2.13)	1.58 (0.41)	6.87 (0.77)	1.83 (0.14)	0.47 (0.11)	0.16 ^b (0.01)	14.57 ^b (0.44)
	T3	4.03 ^b (0.02)	32.26 ^b (1.25)	28.66 (1.67)	1.56 (0.30)	7.31 (0.87)	1.74 (0.11)	0.72 (0.08)	0.13 ^c (0.01)	16.60 ^a (0.47)

表中数值为平均值(标准误)。CK, 对照, pH = 4.5; T1, pH = 4.0; T2, pH = 3.5; T3, pH = 3.0。不同小写字母表示相同土层不同处理下差异显著($p < 0.05$)。Data are mean (SE). CK, control, pH = 4.5; T1, pH = 4.0; T2, pH = 3.5; T3, pH = 3.0. AP, soil available phosphorus; SOC, soil organic carbon; SWC, soil water content; TC, soil total carbon; TN, soil total nitrogen; TP, soil total phosphorus. Different lowercase letters indicate significant difference between treatments in the same soil layer ($p < 0.05$).

在表层土壤中出现了先下降后上升的趋势, 在次表层土壤该趋势并不显著。

2.2 微生物生物量碳氮磷

土壤MBC、MBN和微生物生物量磷(MBP)含量均随土层深度的增加而显著下降($p < 0.001$), 但MBC含量在不同处理间并无显著差异, 其中表层MBC含量随土壤酸化依次为(401.12 ± 29.52), (430.90 ± 23.49), (363.37 ± 29.35)和(374.42 ± 29.35) $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ (图1)。在0–10 cm土层中, MBP含量显著下降, 而MBN含量也出现了不显著的下降趋势。在10–20 cm土层中MBN和MBP含量均表现出了显著的先增加后下降的趋势。土壤中微生物化学计量比值在不同处理下变化显著。在0–10 cm土层中微生物生物量C:P以及N:P随着土壤酸化显著增加。在10–20 cm土层中土壤微生物生物量C:N则出现了下降的趋势。

2.3 土壤微生物群落组成及其结构

土壤中活性微生物总量和各个类群的土壤微生物

物相对丰度均随着土壤酸化出现下降趋势, 但并不显著, 其中真菌相对丰度表现出了先增加后下降的趋势(表3)。此外, 在0–10 cm土壤中真菌和细菌相对丰度的比值(F:B)随着土壤酸化变化不大, 仅在 $\text{pH} = 3.5$ 的处理中显著增加; 而在10–20 cm土壤中F:B随着土壤酸化均显著增加, 并在不同处理中出现了显著的先增加后下降的趋势, F:B同样在 $\text{pH} = 3.5$ 的处理中到达最大值(表3)。进行PCA (图2)发现, 在0–10 cm土层中处理间土壤微生物群落结构呈现出显著差异($p < 0.05$), 而10–20 cm土层中微生物群落结构的差异并不显著($p = 0.818$)。

2.4 土壤理化性质与土壤微生物群落结构间的关系

将所有的土壤理化性质纳入RDA模型中发现, 在0–10 cm土层中(图3A), 除土壤铵态氮和硝态氮和TN含量以及土壤C:N外, 其他土壤理化性质均与微生物群落组成显著相关($p < 0.05$), 所有土壤性质解释了土壤微生物群落结构变化的40.8%。第一主

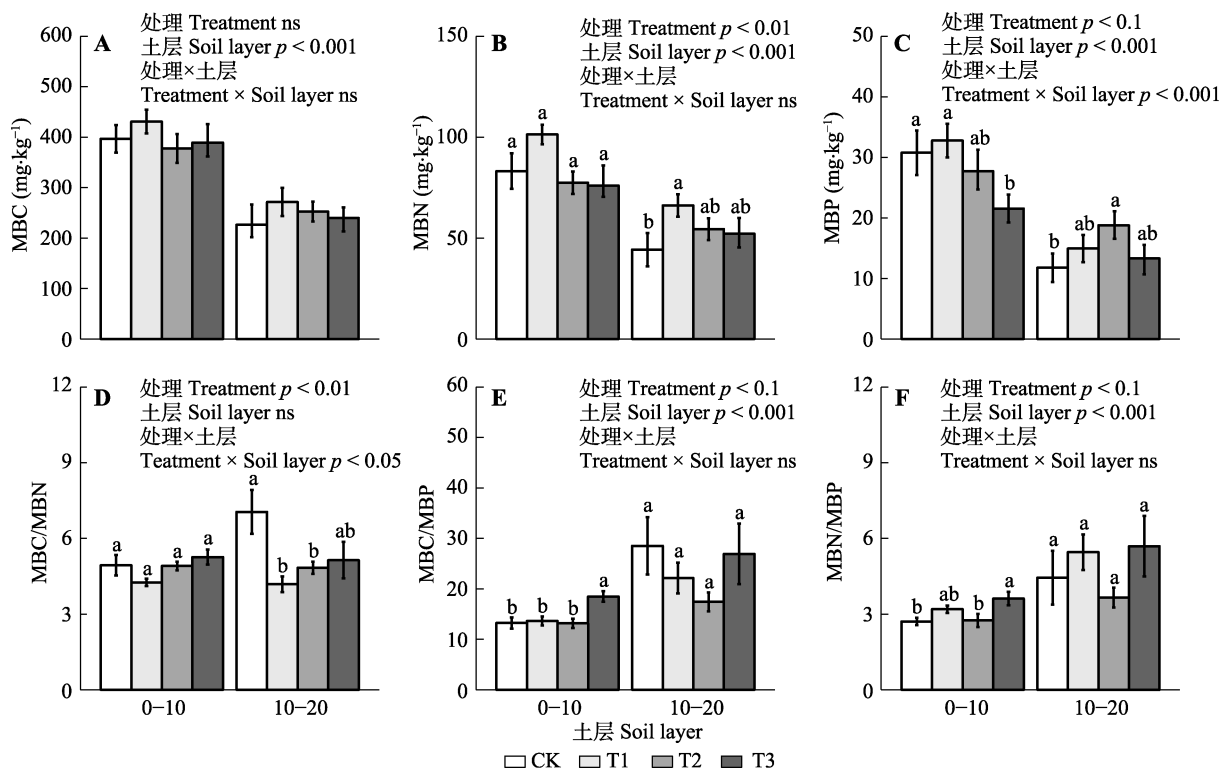


图1 模拟酸沉降对土壤微生物生物量碳(MBC)、氮(MBN)和磷(MBP)含量以及微生物化学计量比的影响(平均值 \pm 标准误)。CK, 对照, $\text{pH} = 4.5$; T1, $\text{pH} = 4.0$; T2, $\text{pH} = 3.5$; T3, $\text{pH} = 3.0$ 。不同小写字母表示相同土层不同处理下差异显著($p < 0.05$); ns表示不存在显著差异($p > 0.05$)。

Fig. 1 Effects of simulated acid rain treatments on soil microbial biomass carbon (MBC), nitrogen (MBN), phosphorus (MBP) content and microbial stoichiometric ratio (mean \pm SE). CK, control, $\text{pH} = 4.5$; T1, $\text{pH} = 4.0$; T2, $\text{pH} = 3.5$; T3, $\text{pH} = 3.0$. Different lowercase letters indicate significant difference between treatments in the same soil layer ($p < 0.05$); ns indicates no significant difference ($p > 0.05$).

表3 模拟酸沉降对土壤活性微生物总量以及各个类群微生物相对丰度的影响
Table 3 Effects of simulated acid rain treatments on the relative abundance of different microbial taxa

土层 Soil layer (cm)	处理 Treatment	总量 Total	细菌 B	革兰氏 阳性菌 G+	革兰氏 阴性菌 G-	放线菌 A	真菌 F	丛枝菌根 真菌 AMF	真菌:细菌 F:B	革兰氏阳性 菌:阴性菌 G+:G-
0-10	CK	34.07 (1.70)	29.74 (1.51)	24.29 (1.25)	4.15 (0.24)	6.52 (0.35)	4.33 (0.19)	1.05 (0.07)	0.15 ^b (0.01)	5.89 (0.18)
	T1	36.25 (1.76)	31.55 (1.57)	25.83 (1.31)	4.15 (0.19)	6.76 (0.34)	4.69 (0.23)	0.97 (0.06)	0.15 ^b (0.01)	6.21 (0.13)
	T2	31.54 (1.78)	26.76 (1.47)	21.87 (1.28)	3.60 (0.19)	5.68 (0.30)	4.77 (0.32)	0.89 (0.06)	0.18 ^a (0.01)	6.14 (0.32)
	T3	31.90 (2.70)	27.70 (2.31)	22.43 (1.87)	3.87 (0.37)	5.95 (0.49)	4.20 (0.40)	0.83 (0.07)	0.15 ^b (0.01)	5.92 (0.29)
10-20	CK	20.72 (1.58)	18.45 (1.37)	14.86 (1.14)	2.79 (0.18)	4.29 (0.31)	2.27 ^c (0.21)	0.51 ^b (0.05)	0.12 ^c (0.01)	5.30 (0.13)
	T1	26.38 (1.72)	23.09 (1.50)	18.53 (1.23)	3.46 (0.21)	5.03 (0.30)	3.29 ^{ab} (0.25)	0.60 ^{ab} (0.05)	0.14 ^b (0.01)	5.37 (0.26)
	T2	26.73 (1.29)	22.84 (1.07)	18.64 (0.90)	3.10 (0.21)	4.98 (0.24)	3.90 ^a (0.25)	0.69 ^a (0.03)	0.17 ^a (0.01)	6.16 (0.35)
	T3	22.86 (1.74)	19.94 (1.52)	15.91 (1.23)	3.02 (0.23)	4.29 (0.32)	2.92 ^{bc} (0.25)	0.54 ^{ab} (0.05)	0.15 ^b (0.01)	5.30 (0.21)

表中数值为平均值(标准误)。CK, 对照, pH = 4.5; T1, pH = 4.0; T2, pH = 3.5; T3, pH = 3.0。不同小写字母表示相同土层不同处理下差异显著($p < 0.05$)。Data are mean (SE). CK, control, pH = 4.5; T1, pH = 4.0; T2, pH = 3.5; T3, pH = 3.0. A, actinomycetes; AMF, arbuscular mycorrhizal fungi; B, bacteria; F, fungi; G+, gram-positive bacteria; G-, gram-negative bacteria. Different lowercase letters indicate significant difference between treatments in the same soil layer ($p < 0.05$).

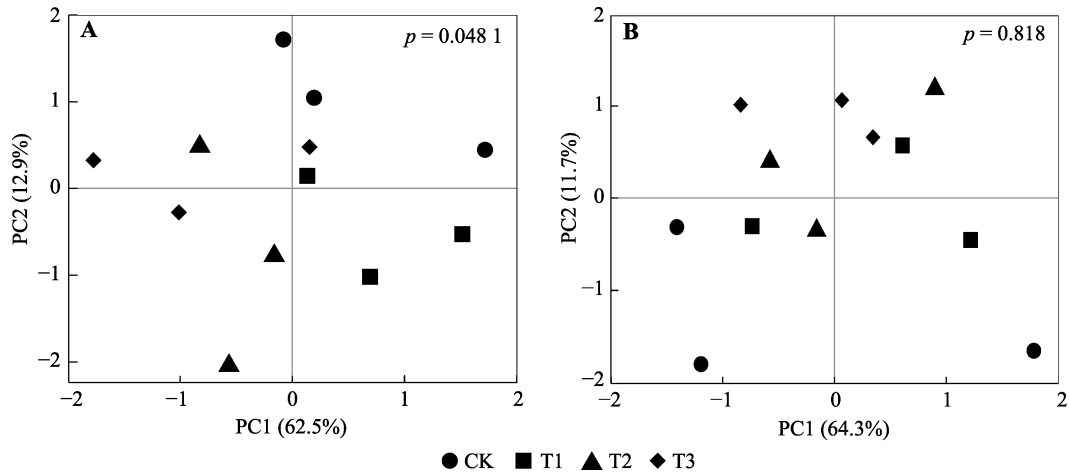
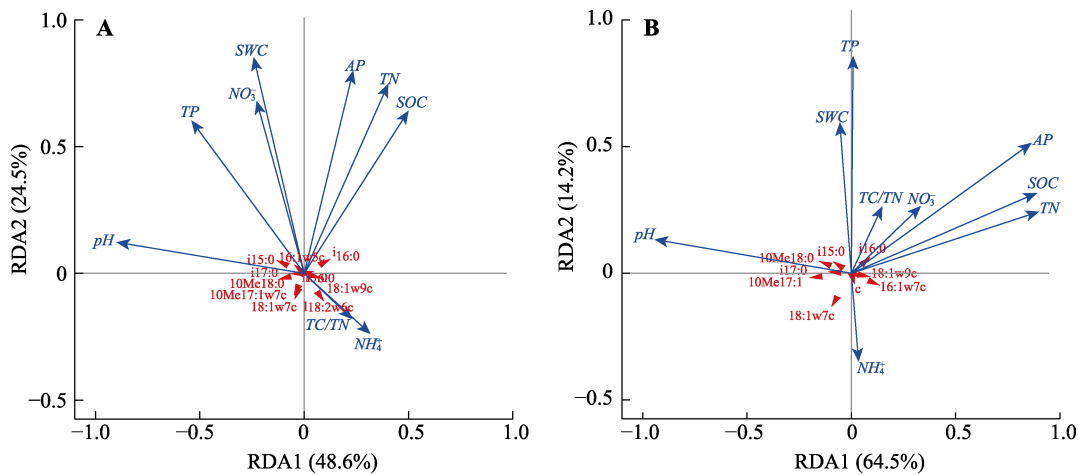


图2 0-10 (A)和10-20 cm (B)土层中土壤微生物群落结构的主成分分析(PCA)。CK, 对照, pH = 4.5; T1, pH = 4.0; T2, pH = 3.5; T3, pH = 3.0。

Fig. 2 Principal component analysis (PCA) of soil microbial community structure in soil layers 0-10 (A) and 10-20 cm (B). CK, control, pH = 4.5; T1, pH = 4.0; T2, pH = 3.5; T3, pH = 3.0.



TN和TP含量显著相关。第二主轴占全部解释方差的比例为24.5%, 与SWC、SOC、TN、TP、NO₃和AP含量显著相关。使用双终止准则前向选择解释变量, 得到最主要的环境因子pH、SWC、SOC和AP含量, 解释土壤微生物群落结构33.7%的变化。同样, 在10–20 cm土层中环境因子解释了土壤微生物群落结构变化的47.8%, 其中最主要的环境因子pH、AP和TP含量, 共解释了土壤微生物群落结构变化的41.8% (图3B)。

3 讨论

3.1 模拟酸沉降对微生物生物量及其化学计量的影响

本研究中, 长期的模拟酸沉降实验并未显著改变土壤中MBC含量(图1A), 这与本样地的早期结果(张慧玲等, 2018)一致。酸沉降对土壤微生物活性的影响取决于生态系统类型(Jansson & Hofmockel, 2020)。例如, 在副极地生态系统的长期模拟酸沉降实验中发现, 土壤酸化显著降低土壤MBC含量(Pennanen *et al.*, 1998), 而在中国温带森林生态系统的中性偏碱性土壤中, 酸雨并未显著改变土壤微生物生物量(Kwak *et al.*, 2018; Zheng *et al.*, 2018)。南亚热带室内模拟酸雨淋洗土柱的研究则发现, 在短期内含氮酸雨输入带来的“施肥效应”以及对土壤中有效性养分的活化等抵消了酸雨导致的负面效应, 反而会刺激土壤微生物的活性(Liu *et al.*, 2020)。此外, 在初始pH较低的森林土壤中, 微生物活性可能对外界酸的输入有着更高的抗性(Meng *et al.*, 2019), 而凋落物质量的差异等还使得针叶林中微生物对土壤pH的敏感程度远高于阔叶林(Lv *et al.*, 2014)。

不同于MBC含量, 土壤酸化可以显著降低MBN和MBP含量, 导致微生物生物量C:P和N:P显著升高(图1D、1F)。研究表明, 有机体与其生境有着相似的化学计量比值, 并且在高度风化、磷极度限制的热带森林生态系统中, 土壤微生物生物量N:P相较于植物更能够反映环境中的养分限制情况(Cleveland & Liptzin, 2007)。此外, 微生物生物量磷在土壤中通常有着很快的周转速率(Achat *et al.*, 2010), 是热带森林中土壤有效磷的重要来源(Johnson *et al.*, 2003), 因此微生物生物量C:P和N:P通常能够反映微生物调节土壤磷循环的能力(Richardson & Simpson, 2011)。在土壤酸化加剧的情况下, 微生

物生物量C:P和N:P的升高意味着土壤中微生物对磷的矿化作用可能加强, 对磷的固持减少, 土壤中磷储量下降, 这将进一步加剧未来土壤中磷的限制(李春越等, 2013)。

本研究的对象为南亚热带季风常绿阔叶林, 其土壤高度风化, 并且在长期受到不平衡氮磷沉降后, 植物生产力和土壤微生物活性的主要限制性养分由氮转为了磷(Mo *et al.*, 2008; Cleveland *et al.*, 2013; Deng *et al.*, 2017)。因此, 长达10年的酸沉降实验虽然显著改变了SWC、土壤硝态氮含量以及C:N (表2), 但这并未成为影响土壤微生物群落结构的主要因素(图3)。此外, 在酸化加剧背景下, 土壤AP、TP以及MBP含量均呈显著的下降趋势, 这意味着土壤酸化确实有可能导致热带森林磷限制的加剧, 从而减少微生物对磷的同化作用。

3.2 模拟酸沉降对微生物群落组成及结构的影响

在本研究中, 土壤酸化的加剧导致土壤微生物群落结构发生显著变化(图2A), 导致10–20 cm土壤中F/B显著增加(表3), 其中土壤pH是导致微生物群落结构发生变化的主要原因(图3)。这些发现与先前亚热带森林生态系统中的研究结果相符(Liu *et al.*, 2017; Li *et al.*, 2018), 即在一定的pH范围内外源酸的输入对细菌和真菌有着不同的影响(Meng *et al.*, 2019), 真菌对土壤pH的下降具有较强的适应性(Bååth & Anderson, 2003)。在亚热带阔叶落叶林中, Li等(2018)发现土壤酸化虽然对真菌和细菌均没有显著的影响, 但显著增加F/B。Liu等(2017)在亚热带人工林中则发现土壤酸化显著减少细菌的相对丰度, 但对真菌没有显著影响, 导致以细菌为主的微生物群落转变为以真菌为主的微生物群落。在北方森林生态系统中, 随着土壤pH的增加, 细菌相对丰度显著增加, 而真菌则在酸性土壤中表现出较高的活性(Högberg *et al.*, 2007)。湿地森林生态系统中, 模拟氮沉降导致土壤pH显著下降也会使得土壤微生物群落结构发生显著的变化(Li *et al.*, 2019)。而在土壤中性偏碱性的温带森林生态系统中, 两年的模拟酸雨处理导致土壤pH下降则并未显著改变土壤中的F:B (Zheng *et al.*, 2018)。通常认为, 真菌将过剩的H⁺储存在液泡中的能力及其异于细菌的细胞壁结构是真菌和细菌具有不同的最适pH范围的主要原因(Ware *et al.*, 1990)。因此相较于细菌, 真菌的最适pH范围更低且更广(Ware *et al.*, 1990), 更能够适应

未来的土壤酸化。

除土壤pH外, 土壤磷含量是导致本研究中土壤微生物群落结构发生变化的另一个主要原因(图3), 即土壤酸化导致的土壤磷限制加剧可能进一步促进土壤微生物群落向以真菌为主的微生物群落的转变(表2, 表3)。大量研究表明, 在土壤磷限制严重的热带森林生态系统中, 微生物真菌和细菌的比值显著高于农田和草地土壤, 且真菌丰度与土壤磷含量和C:N具有很强的相关关系(Lauber *et al.*, 2008), 而这可能主要是真菌在养分贫瘠环境中较高的适应性, 以及在酸性条件下对磷具有更强的获取能力所导致(DeForest & Scott, 2010; Jones & Oburger, 2011)。例如, 在磷有效性过低的情况下, 为了维持生长所需的足够养分, 植物将更多的光合作用产物投入地下, 通过增加其根系上菌根真菌的定殖以扩大土壤磷的获取范围和增加吸收面积, 增加对养分的获取能力(van der Heijden *et al.*, 1998; Wardle *et al.*, 2004), 或者通过养分的重吸收从而减少养分的消耗等途径适应养分贫瘠的土壤, 而这些变化最终也将导致土壤中微生物的群落结构发生改变(Strickland & Rousk, 2010)。此外, 在热带森林土壤纤维素分解过程的研究中发现, 真菌和细菌生长的限制性养分存在差异, 细菌由于较大的比表面积对磷脂的需求较高, 使得土壤磷含量的改变也可能进一步抑制了细菌的活性(Nottingham *et al.*, 2018)。不同的是, 温带森林生态系统中, 模拟酸沉降导致的微生物群落结构的变化主要是土壤中碳和氮的有效性改变所导致的(Killham *et al.*, 1983), 在氮有效性较低条件下, 氮的添加可以通过解除土壤中微生物的碳和氮的限制, 从而缓解氮添加导致的土壤pH下降对微生物生长和群落结构的影响(Treseder, 2008)。

研究还发现土壤理化性质和养分状态仅能部分解释土壤微生物群落的变化(两个土层分别为: 40.8%和47.8%), 这表明土壤酸化的加剧还可能通过其他途径影响地下部分的结构和功能, 如改变植物群落结构以及养分的输入等(Wardle *et al.*, 2004; Jansson & Hofmockel, 2020)。已有研究表明长期酸沉降对植被群落的生长和多样性有着重要的影响(Tomlinson, 2003; 刘可慧等, 2005), 而地上部分植物则可以通过改变根际周围环境以及进入到土壤中的凋落物数量和质量等对土壤酸化的适应性变化进一步改变地下部分的结构和功能, 从而直接或间接

影响着土壤微生物的活性和组成(Lambers *et al.*, 2009; Delgado-Baquerizo *et al.*, 2017)。例如, 优势树种不同的亚热带森林土壤中具有其特有的微生物群落结构和网络(Ma *et al.*, 2019), 林下灌层丰富度与土壤地下部分群落结构的丰富度也存在显著的正相关关系(杨君珑等, 2015)。在温带山地草原的研究中也发现, 植物群落组成的变化对该草原生态系统养分循环的影响, 是微生物群落结构重要的影响因子(Grayston *et al.*, 2001)。以前的研究发现, 亚热带森林生态系统对长期的气候变化缺乏抵抗能力(Zhou *et al.*, 2013)。邹顺等(2018)对本研究区域季风常绿阔叶林1 hm²永久样地过去近30年地上植被群落变化的调查发现, 其中灌木和小乔木树种个体数量显著增加, 而锥、木荷、黄果厚壳桂等优势乔木树种生物量大量减少。因此, 热带森林生态系统长期酸沉降是否会进一步影响植被的群落结构, 对地下部分的群落结构和功能将产生怎样的影响及其作用途径可能是接下来研究的重点。

4 结论

综上所述, 本研究基于长达10年的鼎湖山野外模拟酸沉降实验平台, 通过采集和分析鼎湖山南亚热带季风常绿阔叶林土壤理化性质在酸沉降加剧背景下的变化, 采用PLFAs方法探究土壤微生物活性及其群落结构对土壤酸化的响应。研究发现: (1)持续性的强酸输入导致土壤pH下降, SWC、土壤硝态氮、TP和AP含量也出现下降趋势; (2)土壤微生物活性未发生显著变化, 但MBP含量下降, F:B显著增加, 土壤微生物群落结构发生变化; (3)土壤pH以及土壤磷含量是微生物群落结构变化的主要因素。

致谢 感谢广州市科技计划项目(202002030335)和中国科学院华南植物园“百人计划”项目(Y761031001)的支持。

参考文献

- Achat DL, Morel C, Bakker MR, Augusto L, Pellerin S, Gallet-Budynek A, Gonzalez M (2010). Assessing turnover of microbial biomass phosphorus: combination of an isotopic dilution method with a mass balance model. *Soil Biology & Biochemistry*, 42, 2231-2240.
- Allison VJ, Condron LM, Peltzer DA, Richardson SJ, Turner BL (2007). Changes in enzyme activities and soil microbial community composition along carbon and nutrient

- gradients at the Franz Josef chronosequence, New Zealand. *Soil Biology & Biochemistry*, 39, 1770-1781.
- Bååth E, Anderson TH (2003). Comparison of soil fungal/bacterial ratios in a pH gradient using physiological and PLFA-based techniques. *Soil Biology & Biochemistry*, 35, 955-963.
- Bardgett RD, McAlister E (1999). The measurement of soil fungal:bacterial biomass ratios as an indicator of ecosystem self-regulation in temperate meadow grasslands. *Biology and Fertility of Soils*, 29, 282-290.
- Bonan GB (2008). Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 320, 1444-1449.
- Bouwman AF, van Vuuren DP, Derwent RG, Posch M (2002). A global analysis of acidification and eutrophication of terrestrial ecosystems. *Water, Air, and Soil Pollution*, 141, 349-382.
- Chen D, Lan Z, Bai X, Grace JB, Bai Y (2013). Evidence that acidification-induced declines in plant diversity and productivity are mediated by changes in below-ground communities and soil properties in a semi-arid steppe. *Journal of Ecology*, 101, 1322-1334.
- Cleveland CC, Houlton BZ, Smith WK, Marklein AR, Reed SC, Parton W, del Grosso SJ, Running SW (2013). Patterns of new versus recycled primary production in the terrestrial biosphere. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110, 12733-12737.
- Cleveland CC, Liptzin D (2007). C:N:P stoichiometry in soil: Is there a "Redfield ratio" for the microbial biomass? *Biogeochemistry*, 85, 235-252.
- Cui J, Zhou J, Peng Y, He YQ, Yang H, Mao JD (2014). Atmospheric wet deposition of nitrogen and sulfur to a typical red soil agroecosystem in Southeast China during the ten-year monsoon seasons (2003-2012). *Atmospheric Environment*, 82, 121-129.
- DeForest JL, Scott LG (2010). Available organic soil phosphorus has an important influence on microbial community composition. *Soil Science Society of America Journal*, 74, 2059-2066.
- Delgado-Baquerizo M, Reich PB, Khachane AN, Campbell CD, Thomas N, Freitag TE, Abu Al-Soud W, Sørensen S, Bardgett RD, Singh BK (2017). It is elemental: soil nutrient stoichiometry drives bacterial diversity. *Environmental Microbiology*, 19, 1176-1188.
- Deng Q, Hui DF, Dennis S, Dennis S, Reddy KC (2017). Responses of terrestrial ecosystem phosphorus cycling to nitrogen addition: a meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 26, 713-728.
- Frostegård A, Bååth E (1996). The use of phospholipid fatty acid analysis to estimate bacterial and fungal biomass in soil. *Biology and Fertility of Soils*, 22, 59-65.
- Frostegård A, Bååth E, Tunlio A (1993). Shifts in the structure of soil microbial communities in limed forests as revealed by phospholipid fatty acid analysis. *Soil Biology & Biochemistry*, 25, 723-730.
- Grayston SJ, Griffith GS, Mawdsley JL, Campbell CD, Bardgett RD (2001). Accounting for variability in soil microbial communities of temperate upland grassland ecosystems. *Soil Biology & Biochemistry*, 33, 533-551.
- Guo Q, Yan L, Korpelainen H, Niinemets Ü, Li C (2019). Plant-plant interactions and N fertilization shape soil bacterial and fungal communities. *Soil Biology & Biochemistry*, 128, 127-138.
- Högberg MN, Högberg P, Myrold DD (2007). Is microbial community composition in boreal forest soils determined by pH, C-to-N ratio, the trees, or all three? *Oecologia*, 150, 590-601.
- Hou E, Wen D, Kuang Y, Cong J, Chen C, He X, Heenan M, Lu H, Zhang Y (2018). Soil pH predominantly controls the forms of organic phosphorus in topsoils under natural broadleaved forests along a 2500 km latitudinal gradient. *Geoderma*, 315, 65-74.
- Hu L, Zi H, Wu P, Wang Y, Lerdau M, Wu X, Wang C (2019). Soil bacterial communities in grasslands revegetated using *Elymus nutans* are largely influenced by soil pH and total phosphorus across restoration time. *Land Degradation & Development*, 30, 2243-2256.
- Jansson JK, Hofmockel KS (2020). Soil microbiomes and climate change. *Nature Reviews Microbiology*, 18, 35-46.
- Jiang J, Wang YP, Yu MX, Cao NN, Yan JH (2018). Soil organic matter is important for acid buffering and reducing aluminum leaching from acidic forest soils. *Chemical Geology*, 501, 86-94.
- Johnson AH, Frizano J, Vann DR (2003). Biogeochemical implications of labile phosphorus in forest soils determined by the Hedley fractionation procedure. *Oecologia*, 135, 487-499.
- Jones DL, Oburger E (2011). *Phosphorus in Action: Biological Processes in Soil Phosphorus Cycling*. Springer, Berlin. 169-198.
- Kaiser EA, Mueller T, Joergensen RG, Insam H, Heinemeyer O (1992). Evaluation of methods to estimate the soil microbial biomass and the relationship with soil texture and organic matter. *Soil Biology & Biochemistry*, 24, 675-683.
- Kang HZ, Gao HH, Yu WJ, Yi Y, Wang Y, Ning ML (2018). Changes in soil microbial community structure and function after afforestation depend on species and age: case study in a subtropical alluvial island. *Science of the Total Environment*, 625, 1423-1432.
- Killham K, Firestone MK, Mc Coll JG (1983). Acid rain and soil microbial activity: effects and their mechanisms. *Journal of Environmental Quality*, 12, 133-137.
- Kwak JH, Naeth MA, Chang SX (2018). Microbial activities

- and gross nitrogen transformation unaffected by ten-year nitrogen and sulfur addition. *Soil Science Society of America Journal*, 82, 362-370.
- Lambers H, Mougel C, Jaillard B, Hinsinger P (2009). Plant-microbe-soil interactions in the rhizosphere: an evolutionary perspective. *Plant and Soil*, 321, 83-115.
- Lauber CL, Strickland MS, Bradford MA, Fierer N (2008). The influence of soil properties on the structure of bacterial and fungal communities across land-use types. *Soil Biology & Biochemistry*, 40, 2407-2415.
- Li CY, Wang Y, Brookes P, Dang TH, Wang WZ (2013). Effect of soil pH on soil microbial carbon phosphorus ratio. *Scientia Agricultura Sinica*, 46, 2709-2716. [李春越, 王益, Philip Brookes, 党廷辉, 王万忠 (2013). pH对土壤微生物C/P比的影响. *中国农业科学*, 46, 2709-2716.]
- Li W, Sheng H, Ekawati D, Jiang Y, Yang H (2019). Variations in the compositions of soil bacterial and fungal communities due to microhabitat effects induced by simulated nitrogen deposition of a bamboo forest in wetland. *Forests*, 10, 1098. DOI: 10.3390/f10121098.
- Li Y, Sun J, Tian D, Tian DS, Wang JS, Ha DL, Qu YX, Jing GW, Niu SL (2018). Soil acid cations induced reduction in soil respiration under nitrogen enrichment and soil acidification. *Science of the Total Environment*, 615, 1535-1546.
- Liang GH, Wu JP, Xiong X, Wu XY, Chu GW, Zhou GY, Zeng RS, Zhang DQ (2015). Responses of soil pH value and soil microbial biomass carbon and nitrogen to simulated acid rain in three successional subtropical forests at Dinghushan nature reserve. *Ecology and Environmental Sciences*, 24, 911-918. [梁国华, 吴建平, 熊鑫, 吴小映, 褚国伟, 周国逸, 曾任森, 张德强 (2015). 鼎湖山不同演替阶段森林土壤pH值和土壤微生物量碳氮对模拟酸雨的响应. *生态环境学报*, 24, 911-918.]
- Liu KH, Peng SL, Mo JM, Huang ZL, Fang YT (2005). The process and mechanism of rain deposition upon forest plants. *Ecology and Environment*, 14, 953-960. [刘可慧, 彭少麟, 莫江明, 黄忠良, 方运霆 (2005). 酸沉降对森林植物影响过程和机理. *生态环境*, 14, 953-960.]
- Liu X, Zhang B, Zhao WR, Wang L, Xie DJ, Huo WT, Wu YW, Zhang JC (2017). Comparative effects of sulfuric and nitric acid rain on litter decomposition and soil microbial community in subtropical plantation of Yangtze River Delta region. *Science of the Total Environment*, 601, 669-678.
- Liu XC, Zhang ST (2019). Nitrogen addition shapes soil enzyme activity patterns by changing pH rather than the composition of the plant and microbial communities in an alpine meadow soil. *Plant and Soil*, 440, 11-24.
- Liu XJ, Zhang Y, Han WX, Tang AH, Shen JL, Cui ZL, Vitousek P, Erisman JW, Goulding K, Christie P, Fangmeier A, Zhang FS (2013). Enhanced nitrogen deposition over China. *Nature*, 494, 459-462.
- Liu Z, Li D, Zhang J, Saleem M, Zhang Y, Ma R, He Y, Yang J, Xiang H, Wei H (2020). Effect of simulated acid rain on soil CO₂, CH₄ and N₂O emissions and microbial communities in an agricultural soil. *Geoderma*, 366, 114222. DOI: 10.1016/j.geoderma.2020.114222.
- Lv YN, Wang CY, Jia YY, Wang WW, Ma X, Du JJ, Pu GZ, Tian XJ (2014). Effects of sulfuric, nitric, and mixed acid rain on litter decomposition, soil microbial biomass, and enzyme activities in subtropical forests of China. *Applied Soil Ecology*, 79, 1-9.
- Ma H, Zou W, Yang J, Hogan JA, Xu H, Chen J (2019). Dominant tree species shape soil microbial community via regulating assembly processes in planted subtropical forests. *Forests*, 10, 978. DOI: 10.3390/f10110978.
- Maltz MR, Chen Z, Cao J, Arogyaswamy K, Shulman H, Aronson EL (2019). Inoculation with *Pisolithus tinctorius* may ameliorate acid rain impacts on soil microbial communities associated with *Pinus massoniana* seedlings. *Fungal Ecology*, 40, 50-61.
- Meng C, Tian DS, Zeng H, Li ZL, Yi CX, Niu SL (2019). Global soil acidification impacts on belowground processes. *Environmental Research Letters*, 14, 074003. DOI: 10.1088/1748-9326/ab239c.
- Mo J, Zhang W, Zhu W, Gundersen P, Fang Y, Li D, Wang H (2008). Nitrogen addition reduces soil respiration in a mature tropical forest in southern China. *Global Change Biology*, 14, 403-412.
- Nottingham AT, Hicks LC, Ccahuana AJQ, Salinas N, Bååth E, Meir P (2018). Nutrient limitations to bacterial and fungal growth during cellulose decomposition in tropical forest soils. *Biology and Fertility of Soils*, 54, 219-228.
- Oberson A, Friesen DK, Morel C, Tiessen H (1997). Determination of phosphorus released by chloroform fumigation from microbial biomass in high P sorbing tropical soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 29, 1579-1583.
- Oksanen JF, Blanchet G, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Szoecs E, Wagner H (2018). vegan: Community ecology package. R package version 2.5-2. [2020-03-06]. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Pan GX (1990). Soil chemical analysis on the process of soil acidification. *Journal of Ecology*, 9(6), 48-52. [潘根兴 (1990). 土壤酸化过程的土壤化学分析. *生态学杂志*, 9(6), 48-52.]
- Pennanen T, Fritze H, Vanhala P, Kiikkilä O, Neuvonen S, Bååth E (1998). Structure of a microbial community in soil after prolonged addition of low levels of simulated acid rain. *Applied and Environmental Microbiology*, 64, 2173-2180.
- Qiao X, Xiao W, Jaffe D, Kota SH, Ying Q, Tang Y (2015). Atmospheric wet deposition of sulfur and nitrogen in

- Jiuzhaigou National Nature Reserve, Sichuan Province, China. *Science of the Total Environment*, 511, 28-36.
- R Core Team (2016). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Richardson AE, Simpson RJ (2011). Soil microorganisms mediating phosphorus availability. *Plant Physiology*, 156, 989-996.
- Spohn M, Klaus K, Wanek W, Richter A (2016). Microbial carbon use efficiency and biomass turnover times depending on soil depth—Implications for carbon cycling. *Soil Biology & Biochemistry*, 96, 74-81.
- Strickland MS, Rousk J (2010). Considering fungal:bacterial dominance in soils—Methods, controls, and ecosystem implications. *Soil Biology & Biochemistry*, 42, 1385-1395.
- Tomlinson GH (2003). Acidic deposition, nutrient leaching and forest growth. *Biogeochemistry*, 65, 51-81.
- Treseder KK (2008). Nitrogen additions and microbial biomass: a meta-analysis of ecosystem studies. *Ecology Letters*, 11, 1111-1120.
- van der Heijden MGA, Bardgett RD, van Straalen NM (2008). The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11, 296-310.
- van der Heijden MGA, Klironomos JN, Ursic M, Moutoglis P, Streitwolf-Engel R, Boller T, Wiemken A, Sanders IR (1998). Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 396, 69-72.
- Vitousek PM, Porder S, Houlton BZ, Chadwick OA (2010). Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications*, 20, 5-15.
- Wang XL, Zhang WX, Shao YH, Zhao J, Zhou LX, Zou XM, Fu SL (2019). Fungi to bacteria ratio: historical misinterpretations and potential implications. *Acta Oecologica*, 95, 1-11.
- Wang ZC, Ding LY, Liu W, Zhi SQ (2011). Current status and causes of acid rain in Guangzhou. *Journal of Tropical Meteorology*, 27, 717-722. [王志春, 丁凌云, 刘尉, 植石群 (2011). 广州酸雨现状及影响因素分析. 热带气象学报, 27, 717-722.]
- Wardle DA, Bardgett RD, Klironomos JN, Setälä H, van der Putten WH, Wall DH (2004). Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 304, 1629-1633.
- Ware GW, Nigges HN, Bevenue A (1990). *Reviews of Environmental Contamination and Toxicology: Continuation of Residue Reviews*. Springer, New York.
- Wu JP, Liang GH, Hui DF, Deng Q, Xiong X, Qiu QY, Liu JX, Chu GW, Zhou GY, Zhang DQ (2016). Prolonged acid rain facilitates soil organic carbon accumulation in a mature forest in Southern China. *Science of the Total Environment*, 544, 94-102.
- Xie SY, Wang RB, Zheng HH (2012). Analysis on the acid rain from 2005 to 2011 in China. *Environmental Monitoring and Forewarning*, 4(5), 33-37. [解淑艳, 王瑞斌, 郑皓皓 (2012). 2005-2011年全国酸雨状况分析. 环境监控与预警, 4(5), 33-37.]
- Xu X, Thornton PE, Post WM (2013). A global analysis of soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus in terrestrial ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 737-749.
- Yang JL, Fu XL, Ma ZQ, Di YB, Liu QJ, Wang HM (2015). Characteristics of soil microbial community in five forest types in mid-subtropical China. *Research of Environmental Sciences*, 28, 720-727. [杨君珑, 付晓莉, 马泽清, 邸月宝, 刘琪璟, 王辉民 (2015). 中亚热带5种类型森林土壤微生物群落特征. 环境科学研究, 28, 720-727.]
- Zhang HL, Wu JP, Xiong X, Chu GW, Zhou GY, Zhang DQ (2018). Effects of simulated acid rain on soil labile organic carbon and carbon management index in subtropical forests of China. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 657-667. [张慧玲, 吴建平, 熊鑫, 褚国伟, 周国逸, 张德强 (2018). 亚热带森林土壤碳库稳定性与碳库管理指数对模拟酸雨的响应. 生态学报, 38, 657-667.]
- Zhang XM, Chai FH, Wang SL, Sun XZ, Han M (2010). Research progress of acid precipitation in China. *Research of Environmental Sciences*, 23, 527-532. [张新民, 柴发合, 王淑兰, 孙新章, 韩梅 (2010). 中国酸雨研究现状. 环境科学研究, 23, 527-532.]
- Zhao D, Xiong J, Xu Y, Chan WH (1988). Acid rain in southwestern China. *Atmospheric Environment*, 22, 349-358.
- Zheng K, Zhao TL, Zhang L, Zeng N, Zheng XB, Yang QJ (2019). Characteristics of wet deposition of sulfate and nitrate in three typical cities in China in 2001-2017. *Ecology and Environmental Sciences*, 28, 2390-2397. [郑珂, 赵天良, 张磊, 曾宁, 郑小波, 杨清健 (2019). 2001-2017年中国3个典型城市硫酸盐和硝酸盐湿沉降特征. 环境学报, 28, 2390-2397.]
- Zheng S, Bian HF, Quan Q, Xu L, Chen Z, He NP (2018). Effect of nitrogen and acid deposition on soil respiration in a temperate forest in China. *Geoderma*, 329, 82-90.
- Zhou GY, Peng CH, Li YL, Liu SZ, Zhang QM, Tang XL, Liu JX, Yan JH, Zhang DQ, Chu GW (2013). A climate change-induced threat to the ecological resilience of a subtropical monsoon evergreen broad-leaved forest in Southern China. *Global Change Biology*, 19, 1197-1210.
- Zhou XD, Xu ZF, Liu WJ, Wu Y, Zhao T, Jiang H, Zhang X, Zhang JY, Zhou L, Wang YC (2019). Chemical composition of precipitation in Shenzhen, a coastal mega-city in South China: influence of urbanization and anthropogenic activities on acidity and ionic composition. *Science of the Total Environment*, 662, 218-226.

- Zhu Q, de Vries W, Liu X, Zeng M, Hao T, Du E, Zhang F, Shen J (2016). The contribution of atmospheric deposition and forest harvesting to forest soil acidification in China since 1980. *Atmospheric Environment*, 146, 215-222.
- Ziegler SE, Billings SA, Lane CS, Li JW, Fogel ML (2013). Warming alters routing of labile and slower-turnover carbon through distinct microbial groups in boreal forest organic soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 60, 23-32.
- Zou S, Zhou GY, Zhang QM, Xu S, Xiong X, Xia YJ, Liu SZ, Meng Z, Chu GW (2018). Long-term (1992–2015) dynamics of community composition and structure in a monsoon evergreen broad-leaved forest in Dinghushan Biosphere Reserve. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 442-452. [邹顺, 周国逸, 张倩媚, 徐姗, 熊鑫, 夏艳菊, 刘世忠, 孟泽, 褚国伟 (2018). 1992–2015年鼎湖山季风常绿阔叶林群落结构动态. 植物生态学报, 42, 442-452.]
- 责任编辑: 韩文轩 编辑: 赵 航