

DOI: 10.5846/stxb201805071014

曾晓敏, 范跃新, 林开森, 赵盼盼, 袁萍, 周嘉聪, 张秋芳, 程蕾, 徐建国, 陈岳民. 亚热带不同海拔黄山松林土壤磷组分及微生物特征. 生态学报, 2018, 38(18): - .

Zeng X M, Fan Y X, Lin K M, Zhao P P, Yuan P, Zhou J C, Zhang Q F, Cheng L, Xu J G, Chen Y M. Characteristics of soil phosphorus fractions and microbial communities in *Pinus taiwanensis* Hayata forests at different altitudes in a subtropical region of China. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(18): - .

亚热带不同海拔黄山松林土壤磷组分及微生物特征

曾晓敏^{1,2}, 范跃新^{1,2}, 林开森^{2,3}, 赵盼盼^{1,2}, 袁萍^{1,2}, 周嘉聪^{1,2}, 张秋芳^{1,2},
程蕾^{1,2}, 徐建国³, 陈岳民^{1,2,*}

1 福建师范大学地理研究所, 福州 350007

2 福建师范大学湿润亚热带生态地理过程教育部重点实验室, 福州 350007

3 福建戴云山国家级自然保护区管理局, 泉州 362500

摘要:磷是亚热带地区植物生长必需的养分元素之一, 海拔梯度可能会改变土壤-植物-微生物系统并影响土壤磷形态及有效性。了解不同海拔土壤磷组分状况, 对维持山地森林生态系统可持续发展具有重要的意义。以戴云山地区不同海拔梯度(1300 m 和 1600 m) 黄山松林为研究对象, 分析了土壤(A 层和 B 层) 磷组分、微生物群落特征和磷酸酶活性。结果显示: 海拔显著影响黄山松林土壤磷组分, 与海拔 1300 m 相比, 海拔 1600 m 处土壤总磷含量减少了 48.4%—49.8%, 且各磷组分(易分解态磷、中等易分解态磷和难分解态磷) 含量也显著降低, A 层土壤的降低程度分别为 45.7%、58.6% 和 38.7%, B 层为 82.6%、59.9% 和 31.1%。海拔对土壤微生物群落特征和酶活性亦有显著影响, 各类微生物群落和总微生物磷脂脂肪酸含量(PLFAs), 以及磷酸双酯酶(PD) 活性均表现为海拔 1600 m < 1300 m, 但酸性磷酸单酯酶(ACP) 活性呈相反的趋势。冗余分析(RDA) 表明, 土壤磷组分主要受有机碳(SOC) 调控, 且 SOC 与有机磷组分(NaHCO₃-Po 和 NaOH-Po) 呈显著正相关; 磷酸酶和外生菌根真菌(EMF) 也是影响土壤磷组分变化的重要因素。研究表明, 土壤有机质含量和微生物群落结构及功能的变化可能是不同海拔黄山松林土壤磷有效性的关键调控因素。

关键词:海拔; 磷组分; 磷酸酶; 微生物群落

Characteristics of soil phosphorus fractions and microbial communities in *Pinus taiwanensis* Hayata forests at different altitudes in a subtropical region of China

ZENG Xiaomin^{1,2}, FAN Yuexin^{1,2}, LIN Kaimiao^{2,3}, ZHAO Panpan^{1,2}, YUAN Ping^{1,2}, ZHOU Jiacong^{1,2}, ZHANG Qiufang^{1,2}, CHENG Lei^{1,2}, XU Jianguo³, CHEN Yuehmin^{1,2,*}

1 Institute of Geography, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

2 Key Laboratory for Humid Subtropical Eco-geographical Processes of the Ministry of Education, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

3 Daiyun Mountain National Nature Reserve Administration Bureau, Quanzhou 362500, China

Abstract: Phosphorus (P) is an essential nutrient for plant growth in subtropical forest soils. Altitude gradient might modify the soil-plant-microorganisms system and affect P forms and availability. Therefore, it is critical to understand the characteristics of soil P fractions at different altitudes for maintaining the sustainable development of mountain forest ecosystems. Soils were analyzed for P fractions, microbial community composition, and activities of acid phosphomonoesterase (ACP) and phosphodiesterase (PD) in *Pinus taiwanensis* Hayata forests at different altitudes (1300 and 1600 m) in Daiyun Mountain. The results revealed that the altitudinal gradient studied had a significant effect on soil P

基金项目:福建省科技厅项目(2016R1032-2); 国家自然科学基金(31670620); 海峡联合基金项目(U1505233)

收稿日期:2018-05-07; **修订日期:**2018-06-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ymchen@fjnu.edu.cn

factions. Soil total P content decreased by 48.4—49.8% at 1600 m compared to 1300 m altitude. All P fractions of labile P, moderately labile P, and non-labile P also significantly decreased by 45.7%, 58.6%, and 38.7% in the A horizon, and by 82.6%, 59.9%, and 31.1% in the B horizon, respectively. Furthermore, significant changes occurred between 1300 and 1600 m above sea level, as the soil at higher altitudes showed lower activities of phosphodiesterase and phospholipid fatty acids (PLFAs) of all microbial communities than those of the soil at lower altitudes. Conversely, activities of acid phosphomonoesterase showed an increasing trend. Redundancy analysis (RDA) indicated that the changes in P fractions were mainly driven by soil organic carbon (SOC); moreover, soil organic P (NaHCO₃-Po and NaOH-Po) was positively correlated with SOC. In addition, phosphatase and ectomycorrhizal fungi (EMF) were important factors affecting changes in P fractions of the soil. Our study indicated that altitude had an effect on the accumulation of soil organic matter and microbial community composition and function, which affected soil P availability and cycling.

Key Words: altitude; phosphorus fraction; phosphatase; microbial community

磷(P)是植物生长必需的养分元素之一,且在土壤中以无机和有机的形态存在^[1]。而在不同的时间尺度上各形态土壤磷对植物的有效性存在差异,可划分为易分解态磷、中等易分解态磷和难分解态磷等组分^[2-3]。其中,易分解态磷和难分解态磷被认为是植物有效磷的源或汇^[4]。亚热带森林生态系统通常会受到磷限制^[5],较难分解态磷可以通过物理化学和生物等过程释放到土壤溶液中供植物吸收利用^[4],因此其他P组分的补充尤为重要^[6]。Hedley等^[2]连续浸提的化学方法已被广泛用来测定土壤磷组分,进而了解土壤磷的有效性和动态及其对环境因子的响应^[7]。因此,了解亚热带地区森林土壤磷组分状况,有助于表征生态系统的养分供应能力和维持系统的可持续发展。

我国亚热带地区山地广泛分布,海拔梯度变化会导致区域小气候、土壤性质等发生显著变化^[8],从而影响土壤剖面发育^[9]、微生物活性^[10]、土壤有机质动态^[11]以及养分循环^[12]等。已有研究发现海拔梯度显著影响土壤磷有效性,如意大利中部山毛榉林土壤有效磷含量随海拔升高而增加^[1],然而在中国建瓯市毛竹林中的研究则得到相反的结果^[13]。因此,目前对于森林生态系统土壤磷随海拔梯度变化的规律尚无统一论,并且对土壤磷组分受海拔梯度的影响缺乏细致深入的研究。此外,Zhou等^[14]研究表明,土壤pH、有机质和植物生物量是调控土壤磷组分变化的主要驱动因素,土壤pH值降低和凋落物数量的增加均有利于土壤易分解态磷含量的增加。而De等^[1]认为不同海拔土壤磷组分差异主要受磷酸酶活性和微生物群落特征的影响,与磷循环相关的磷酸酶活性和微生物群落数量的增加,能够促进有机磷的矿化从而增加土壤磷的有效性。Fan等^[5]也发现亚热带地区土壤磷的固定很强,外生菌根和酸性磷酸酶能够驱动有机磷的分解以满足植物对磷的需求,表明在亚热带森林土壤中微生物可能扮演着重要的角色。因此,不同海拔土壤磷组分变化的主要驱动机制有待于进一步研究,尤其需要关注微生物对土壤磷组分的驱动作用。

有研究表明,土壤磷组分不仅受到pH、有机质和铁铝氧化物等非生物因素的影响,动物、植物等生物因素也起着重要的作用^[15]。其中,土壤微生物是磷矿化和固定的重要介质,微生物群落及酶活性均影响土壤磷的数量和质量^[3]。亚热带地区土壤磷对植物体的供应主要依赖于有机磷的矿化,而细菌以及与植物根系相关的丛枝菌根真菌和外生菌根真菌可以通过分泌有机酸、酚类化合物、质子和酶等来加速土壤有机磷的矿化^[5]。此外,土壤磷酸酶活性也会影响磷矿化^[3]。并且该地区土壤pH普遍偏低,酸性磷酸单酯酶(ACP)和双酯酶(PD)占主导^[15],在维持和控制亚热带森林土壤磷周转速率中起着关键的作用^[16]。虽然,近年来海拔梯度对土壤微生物影响的研究持续增加^[8],但山地森林生态系统中土壤磷组分与土壤理化性质、微生物特性之间的关系尚未知晓^[3]。

黄山松(*Pinus taiwanensis* Hayata)是中国亚热带山区重要的生态恢复树种,也是优良的用材树种^[17]。戴云山山脉是中国最大的黄山松种质基因基地,保存着大陆分布最南端、面积最大(超过6000 hm²)、保存最完好的原生性黄山松林群落^[18]。且黄山松分布在海拔1000 m以上^[17],具有较好的海拔梯度分布特征,是研究

土壤磷组分随海拔变化的理想场所。了解不同海拔黄山松林土壤磷形态和有效性的空间分布特征,探究海拔对土壤磷组分的影响,阐明磷组分与微生物及其他土壤属性之间的关系,旨在为维持亚热带黄山松林可持续发展提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验地设在福建省德化县赤水镇境内的戴云山国家级自然保护区(25°38'07"—25°43'40" N, 118°05'22"—118°20'15" E),位于南亚热带与中亚热带的过渡带,气候类型为海洋季风气候。年平均气温约 15.6—19.5 °C;年平均降水量 1700—2000 mm,主要集中在 3—9 月;年平均日照时数 1875.4 h,无霜期 260 d,年平均雾日达 220 d^[15]。

1.2 试验设计

在保护区内沿海拔 1600 m 和 1300 m 选择树龄和立地条件相近的黄山松纯林,林下植被相似,林下灌木层优势树种以肿节少穗竹(*Oligostachyum oedogonatum*)为主,伴生有钝齿冬青(*Llex crenata* Thunb.)、鹿角杜鹃(*Rhododendron latoucheae*)、窄基红褐柃(*Eurya rubiginosa* var. *attenuata*)和短尾越桔(*Vaccinium carlesii*)等;草本层以里白(*Hicriopteris glauca*)为主,伴生有德化假卫茅(*Microtropis dehuaensis*)、藜芦(*Veratrum nigrum*)、狗脊蕨(*Woodwardia japonica*)和黑莎草(*Gahnia tristis*)等,土壤均为花岗岩发育的黄壤。其中,海拔 1600 m 黄山松林(25°42'50" N, 118°06'36" E),平均气温 15.30°C,林分密度为 1514 株/hm²,郁闭度为 0.50,平均树高 3.66 m,平均胸径 8.24 cm;海拔 1300 m 黄山松林(25°41'57" N, 118°06'43" E),平均气温 17.15°C,林分密度为 750 株/hm²,郁闭度为 0.65,平均树高 10.19 m,平均胸径 17.23 cm。于 2017 年 5 月,每个海拔高度设置 20 m×20 m 的样地,每个样地随机布设 5 个 2 m×2 m 样方,每个样方按照“S”型设置 5 个点混合取样。去除地表凋落物,按土壤的发生层划分为淋溶层(A 层)和淀积层(B 层)。将土样迅速带回实验室后,挑出根系和石砾,过 2 mm 土筛后分为两部分,一部分 4 °C 低温储存,测定微生物群落特征和磷酸酶活性;另一部分自然风干,测定土壤化学性质和磷组分。

1.3 测定方法

土壤 pH 通过玻璃电极 pH 计(STARTER 300, OHAUS, 美国)测定,水土比为 2.5:1;土壤含水率的测定采用烘干法;土壤有机碳(SOC)、总氮(TN)用碳氮元素分析仪(Elementar Vario EL III, Elementar, 德国)测定;土壤铵态氮(NH₄⁺-N)和硝态氮(NO₃⁻-N)用 2 mol/L KCl 进行浸提,连续流动分析仪(Skalar san++, Skalar, 荷兰)测定^[19]。

土壤磷组分采用 Hedley 连续浸提法^[2,20]:取 0.5 g 过 100 目土筛的土,逐级加入阴离子树脂膜、0.5 mol/L NaHCO₃、0.1 mol/L NaOH、1 mol/L HCl 提取出土壤中稳定性由弱到强的各级土壤磷组分,最后用浓硫酸和高氯酸高温消煮测定出残留在土壤中的磷。根据 Maranguit 等^[6]的划分方法,主要的磷组分包括:(1)易分解态磷(Resin-Pi、NaHCO₃-Pi 和 NaHCO₃-Po),即生物容易获取的磷组分;(2)中等易分解态磷(NaOH-Pi 和 NaOH-Po),即比较难溶性的磷组分,与长期磷转化有关;(3)难分解态磷(HCl-P 和 Residual-P),难以被植物吸收利用的磷组分,其中 HCl-P 在本研究中无法测定出来。总磷为 6 种磷组分含量之和。

土壤微生物群落特征参照 Bossio 和 Scow^[21]的方法测定其磷脂脂肪酸含量(PLFAs),即微生物 PLFAs。称取相当于 8 g 干重的新鲜土壤,试剂氯仿:甲醇:磷酸缓冲液体积比为 1:2:0.8,甲醇:甲苯为 1:1,氢氧化钾的浓度为 0.2 mol/L,经过浸提、分馏、甲酯化、酯基转移,以酯化 C19:0 为内标,用气相色谱仪(Hewlett-Packard 6890, 美国)进行测定。采用 MIDI 软件系统分析 PLFA 各组分含量,单个脂肪酸种类用 nmol/g 干土表示,每种脂肪酸的浓度基于碳内标 19:0 的浓度来计算。本研究中,土壤总微生物数量以 i14:0、a15:0、i15:0、i16:0、a17:0、i17:0、16:1ω7c、cy17:0、18:1ω7c、cy19:0、16:1ω9c、18:1ω5c、18:1ω9c、18:2ω6c、16:1ω5c、10Me16:0、10Me17:0 和 10Me18:0 加和指示;真菌为 18:1ω9c 和 18:2ω6c 加和指示;细菌则是 i14:0、a15:0、i15:0、i16:

0、a17:0、i17:0、16:1 ω 7c、cy17:0、18:1 ω 7c、cy19:0、16:1 ω 9c、18:1 ω 5c 加和指示;丛枝菌根真菌和外生菌根真菌分别用 16:1 ω 5c 和 18:2 ω 6c 指示^[5]。其中,海拔 1600 m 处 B 层土壤中 AMF 和 EMF 均因丰度极低而无法测定出数值。

土壤磷酸酶活性参照 Saiya-Cork 和 Tian 等^[22-23]的方法提取和培养:取 1 g 新鲜土壤,酸性磷酸单酯酶(ACP)和磷酸双酯酶(PD)分别用 125 mL 50 mmol/L 的醋酸盐缓冲液(pH=5)和 100 mL 50 mmol/L 的 THAM-硫酸缓冲液(pH=8)提取,用磁力搅拌器搅拌 5 min 使其均质化,用移液器取 200 mL 移于 96 孔微孔板。用伞形酮(MUB)作为底物标示水解酶活性。ACP 和 PD 的底物分别为 4-甲基伞形酮磷酸酯(MUP)和 bis-4-甲基伞形酮磷酸酯(bis-MUP)。微平板置于暗环境下 20℃ 恒温培养 4 h 后,用多功能酶标仪(SpectraMax M5, Molecular Devices, 美国)测定。

1.4 数据处理

用 Excel 2013 和 SPSS 21.0 软件对数据进行处理。采用独立样本 T 检验分析不同海拔土壤理化性质、微生物 PLFAs、磷酸酶活性和磷组分含量的差异显著性。采用 Canoco 5.0 软件,以 6 种土壤磷组分为响应变量,以土壤基本理化性质、微生物 PLFAs 和磷酸酶活性为解释变量做冗余分析(RDA);绘图由 Origin 9.1 软件完成。

2 结果与分析

2.1 土壤基本理化性质

不同海拔黄山松林的土壤理化性质差异显著(表 1)。在 A 层土壤中,海拔 1600 m 处的土壤温度、SOC、TN 和 NO₃-N 含量均显著低于海拔 1300 m 处($P < 0.05$)。B 层土壤中,与海拔 1300 m 相比,海拔 1600 m 处的 pH、M、SOC、TN、NH₄⁺-N 和 NO₃⁻-N 均显著降低($P < 0.05$)。

表 1 不同海拔黄山松林土壤基本理化性质

Table 1 Basic physicochemical characteristic of soils in *Pinus taiwanensis* Hayata forests at different altitudes

土层 Soil horizon	海拔 Altitude/m	土壤温度 Soil temperature/℃	pH	含水率 M/%	有机碳 SOC/ (g/kg)	总氮 TN/ (g/kg)	铵态氮 NH ₄ ⁺ -N/ (mg/kg)	硝态氮 NO ₃ ⁻ -N/ (mg/kg)
A 层	1600	13.68b	4.10a	51.35a	41.19b	2.69b	31.51a	0.47b
	1300	14.18a	4.26a	65.56a	99.07a	5.30a	30.88a	0.96a
B 层	1600	12.10a	4.47b	27.19b	5.26b	0.64b	6.07b	0.31b
	1300	12.38a	4.60a	38.20a	34.88a	2.07a	9.04a	0.58a

不同小写字母表示不同海拔间差异显著($P < 0.05$)。M:含水率, Moisture; SOC:有机碳, Soil organic carbon; TN:总氮, Total nitrogen

2.2 土壤磷组分

与海拔 1300 m 相比,海拔 1600 m 处黄山松林土壤总磷含量显著降低($P < 0.05$) (表 2)。除 A 层土壤中的 Resin-P 外,其他土壤磷组分含量均呈现海拔 1600 m < 1300 m 的特征。各土壤磷组分中, Resin-P、NaHCO₃-Pi、NaHCO₃-Po 含量及其占总磷的比例较低,其中 NaHCO₃-Po 在易分解态磷组分中占主导;NaOH-Po 也是中等易分解态磷的主要组分,在 A 层土壤中尤为显著;难分解态磷组分(Residual-P)占总磷比例最高,在海拔 1600 m 和 1300 m 处分别约为 52.8%和 42.0%。

2.3 土壤微生物群落特征和磷酸酶活性

不同海拔黄山松林土壤微生物群落特征具有显著差异(图 1)。相比海拔 1300 m,海拔 1600 m 处两个土层的总微生物量(TPLFA)显著降低($P < 0.05$)。此外,海拔 1600 m 处土壤中细菌(Bacteria)、真菌(Fungi)、丛枝菌根真菌(AMF)和外生菌根真菌(EMF)的 PLFAs 含量均显著低于 1300 m 处($P < 0.05$)。

土壤磷酸酶活性在不同海拔黄山松林间存在显著差异(图 2)。海拔 1600 m 处所有土层的酸性磷酸单酯酶(ACP)活性高于海拔 1300 m 处,其中 B 层土壤中未达到显著差异;而与海拔 1300 m 相比,海拔 1600 m 处

两个土层中的磷酸双酯酶(PD)活性均显著降低($P < 0.05$)。

表 2 不同海拔黄山松林土壤磷组分 (mg/kg)

Table 2 Phosphorus fractions of soils in *Pinus taiwanensis* Hayata forests at different altitudes

土层 Soil horizon	海拔 Altitude/m	易分解态磷			中等易分解态磷		难分解态磷 Residual-P	总磷 TP
		Resin-P	NaHCO ₃ -Pi	NaHCO ₃ -Po	NaOH-Pi	NaOH-Po		
A 层	1600	9.00a (5.3%)	2.27b (1.3%)	17.08b (9.9%)	19.10b (11.0%)	52.54b (30.3%)	73.00b (42.1%)	172.99b
	1300	3.80b (1.1%)	11.87a (3.4%)	36.55a (10.7%)	56.18a (16.3%)	117.07a (34.0%)	119.00a (34.4%)	344.47a
B 层	1600	nd (0%)	nd (0%)	3.43b (2.9%)	22.10b (18.7%)	17.22b (15.1%)	78.00b (63.4%)	120.75b
	1300	0.60 (0.3%)	3.71 (1.6%)	15.37a (6.6%)	42.59a (18.4%)	55.49a (23.5%)	113.20a (49.6%)	233.96a

不同小写字母表示不同海拔间差异显著($P < 0.05$); nd 表示无法测定出数值; 括号内数值为各磷组分占总磷的比例

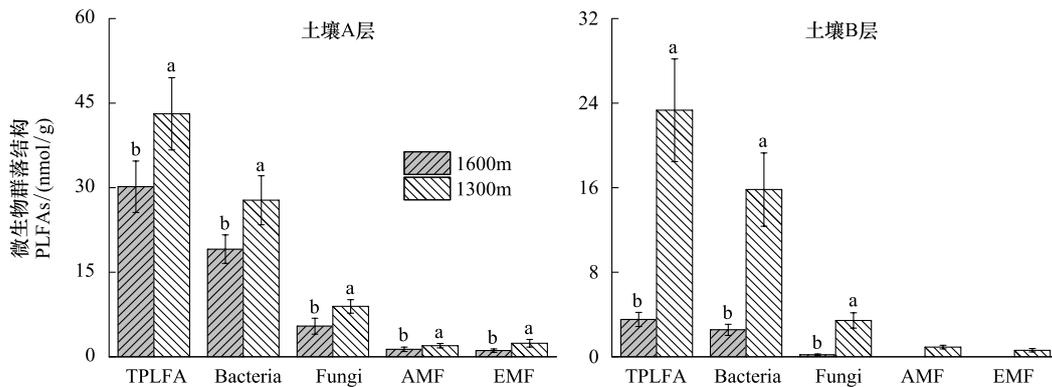


图 1 不同海拔黄山松林土壤微生物群落特征 (A: 土壤 A 层; B: 土壤 B 层)

Fig.1 The Characteristics of soil microbial community in *Pinus taiwanensis* Hayata forests at different altitudes (A: the A horizon; B: the B horizon)

不同小写字母表示不同海拔间差异显著 ($P < 0.05$); AMF: 丛枝菌根真菌, Arbuscular mycorrhizal fungi; EMF: 外生菌根真菌, Ectomycorrhizal fungi

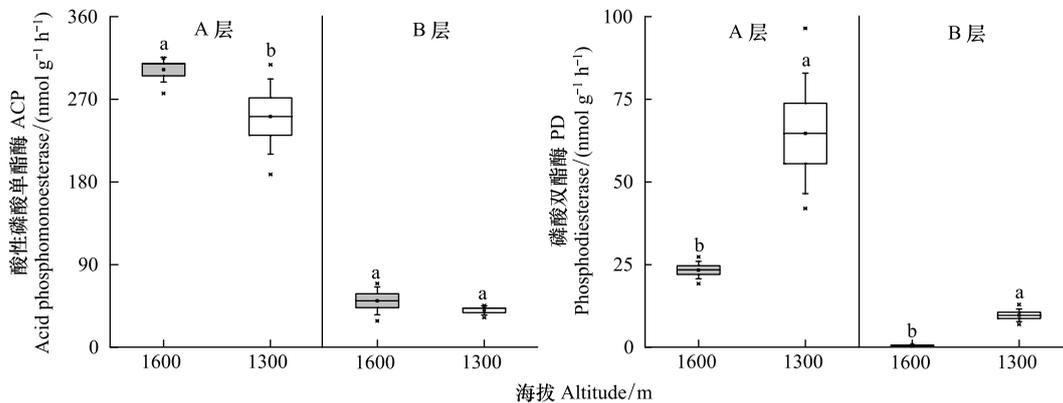


图 2 不同海拔黄山松林土壤磷酸酶活性

Fig.2 Soil phosphatase activity in *Pinus taiwanensis* Hayata forests at different altitudes

不同小写字母表示不同海拔间差异显著 ($P < 0.05$). ACP: 酸性磷酸单酯酶, Acid phosphomonoesterase; PD: 磷酸双酯酶, Phosphodiesterase

2.4 土壤磷组分与环境因子的相关性

RDA 分析显示,环境因子解释了土壤磷组分变异的 82.3%,第一轴和第二轴分别解释了变量的 71.2%和

11.1%。其中,土壤 SOC 作用最明显,解释了土壤磷组分变化的 66.9% ($P=0.002$),且与有机磷($\text{NaHCO}_3\text{-Po}$ 和 NaOH-Po)呈显著正相关;此外,ACP 与 Resin-P, EMF 与 $\text{NaHCO}_3\text{-Pi}$ 等具有显著的正相关性。

3 讨论

3.1 不同海拔黄山松林土壤理化性质的变化

与海拔 1300 m 相比,海拔 1600 m 处土壤 SOC、TN 和 $\text{NO}_3\text{-N}$ 含量显著降低(表 1)。其中,较高海拔地区土壤 SOC 含量下降,其他研究也发现类似结果,并认为主要与其植物生物量减少有关^[24]。但也有不同的研究结果,如 De 等^[1]研究发现较高海拔地区存在 SOC、TN 积累的情况,主要是由于随海拔升高导致温度下降,从而显著降低土壤有机质释放速率,抑制了土壤碳氮的释放过程^[13]。此外,土壤 SOC 含量还会随海拔升高而呈现单峰响应或不变的特征^[25],其主要原因并非是气候或地形因素,而是取决于不同海拔地区受植物群落影响的有机质含量^[24]。本研究中,海拔 1600 m 处土壤 SOC、TN 和 $\text{NO}_3\text{-N}$ 含量显著低于 1300 m 处,其主要原因可能是长期的凋落物归还和林下植被生长状况。一方面由于地表植被枯枝落叶层是土壤有机质的主要来源^[26],在海拔 1600 m 处黄山松生长受到养分限制生长矮小,地表凋落物量减少,归还到土壤中的碳氮含量随之降低^[27];另外,植物生物量会随着海拔升高而降低^[28],地上植被稀少也会增加降水带来的土壤养分淋失的风险。

3.2 不同海拔黄山松林土壤磷组分的变化

本研究中,黄山松林土壤磷含量呈现海拔 1600 m < 1300 m 处的特征(表 2),且不同土壤磷组分对海拔梯度的响应程度存在差异。其中,易分解态磷含量在较高海拔地区显著降低,这与热带森林^[29]和寒带苔原^[30]生态系统的研究结果相似。一方面是由于在高度风化的酸性土壤中,有机磷是易分解态磷的重要来源^[31]。随着海拔升高温度下降,有机磷的分解速率随之减小^[14],导致海拔 1600 m 处土壤磷的有效性降低。另一方面,与海拔 1300 m 相比,海拔 1600 m 处黄山松林凋落物输入的减少,可能导致归还到土壤中的有效磷含量降低^[32]。中等易分解态磷含量及其占总磷的比例均在海拔 1600 m 处减少,可能主要归因于微生物矿化作用和凋落物量。由于该磷组分在酸性土壤中主要吸附于铝和铁氧化物^[2,23]。较高海拔地区细菌、真菌含量下降会导致有机磷的矿化作用减弱,减少了铁、铝氧化物吸附所固定的无机磷含量^[31]。另外,由于较高海拔地区凋落物量减少,导致土壤保留 NaOH-Po 组分的能力降低^[33],中等易分解态磷含量和比例随之减少。难分解态磷组分在海拔 1600 m 处其含量减少但比例增加,可能与土壤风化强度和微生物转换磷组分的能力有关。有研究表明,该组分较难被植物所直接利用,但可以通过解吸、风化和矿化等过程转换为有效磷组分^[6]。随海拔升高,温度下降且植被生长状况较差,土壤风化程度减弱,难分解态磷含量随之降低^[14]。并且较高海拔地区真菌和菌根真菌含量较低,对磷的矿化能力下降,难分解态磷难以转化成可以被植物吸收利用的组分^[34],故其比例有所增加。上述结果表明,较高海拔黄山松林具有较低的土壤磷有效性和供应能力。

3.3 不同海拔黄山松林土壤微生物群落特征和磷酸酶活性的变化

微生物特性对环境的响应通常会比土壤理化性质更快、更敏感^[35],因此常被用作评估土壤质量的指标^[36],并且研究土壤微生物群落特征和酶活性有利于了解土壤养分循环过程的变化。本研究中,海拔 1600 m 处两个土层的总 PLFAs 量与细菌、真菌、AMF 和 EMF 的 PLFAs 含量均显著低于 1300 m 处(图 1)。这与其他研究结果不同,如 Chang 等^[8]在台湾中部毛竹林的研究发现,细菌、真菌、放线菌和 AMF 丰度均随海拔升高而

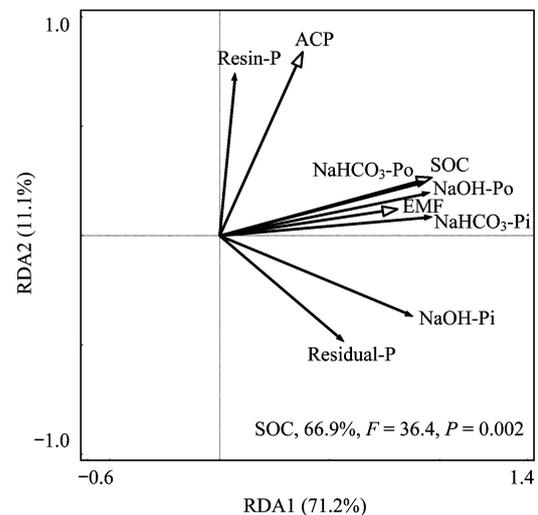


图 3 不同海拔黄山松林土壤磷组分差异的冗余分析图
Fig.3 Redundancy analysis (RDA) of soil phosphorus fractions in *Pinus taiwanensis* Hayata forests at different altitudes

增加;而 Lin 等^[37]发现竹林土壤细菌群落丰度随海拔升高呈驼峰式特征。虽然微生物群落特征对海拔梯度的响应有所不同,但土壤 SOC 是其主要的因子^[38]。已有研究表明,土壤微生物总 PLFAs 量和细菌、真菌 PLFAs 含量均与 SOC 含量呈正相关关系^[8],土壤养分含量对微生物群落起着重要的作用,并被认为是决定土壤微生物生存、物种组成和代谢的关键因素之一^[39]。海拔 1600 m 处 SOC 含量减少,微生物所需养分受到限制,从而影响微生物 PLFAs 含量^[31]。这表明了微生物群落对较高海拔地区养分受限的响应。

磷酸酶的生成主要是受生物体对磷的需求和底物有效性的影响^[40-41]。本研究中,ACP 活性呈现海拔 1600 m > 1300 m 处的特征(图 2),与已有的研究结果相似^[8]。这可能是由于海拔 1600 m 处受到磷限制更为严重,植物为满足自身对磷的需求,必须分泌出更多的 ACP 来获取有效磷^[42]。而 PD 活性在海拔 1600 m 处显著降低(图 2),可能主要归因于底物有效性和微生物活性的差异。一方面,海拔 1600 m 处土壤 SOC 和 TN 含量显著降低,难以为微生物提供充足的底物从而限制了磷酸酶的合成^[43]。另一方面,随着海拔升高温度下降,土壤微生物活性也随之降低,从而导致养分周转速率的降低^[35]。由于 PD 主要来源于微生物^[44],其活性与微生物活性密切相关,故导致 PD 活性在较高海拔地区降低。此外,ACP 和 PD 活性随海拔呈现出相反的变化趋势,进一步表明不同海拔可能是不同的磷酸酶在起着主要作用,如在较高海拔地区以 ACP 为主,而在较低海拔则是 PD。

3.4 土壤有机碳和微生物群落结构及功能对磷组分的影响

RDA 分析表明,SOC 是影响土壤磷组分的主要因子,且与有机磷组分($\text{NaHCO}_3\text{-Po}$ 和 NaOH-Po)呈显著正相关(图 3)。有研究表明,SOC 积累与土壤磷有效性的增加有关^[6]。Hou 等^[45]指出土壤 SOC 积累会导致土壤有机磷组分含量及其占总磷的比例增加。而有机磷是有效磷的主要来源^[31],故 SOC 积累能够提高土壤磷的有效性,突出了 SOC 在维持亚热带生态系统土壤磷有效性方面的潜在重要性。并且,磷酸酶在有机磷矿化的过程中起着关键的作用^[15]。Zhang 等^[46]研究表明,增加土壤磷酸酶活性是亚热带森林生态系统对磷限制的适应机制。SOC 含量的增加也有利于磷酸酶的生成,从而促进土壤有机磷的矿化^[11],增加土壤有效磷含量。而在有机磷矿化的过程中,首先是土壤有机双酯磷组分被 PD 水解,之后由磷酸单酯酶将单酯有机磷水解为无机磷^[47],表明 PD 在矿化过程可能起着更为重要的作用^[15]。此外,EMF 也会影响土壤磷组分变化。Fan 等^[5]对属于外生树种的米楮天然林进行研究发现,EMF 在亚热带森林土壤磷组分转换中扮演重要角色。本文中所研究的黄山松也属于外生树种^[48],EMF 能够与植物根系形成菌根共生体,扩大接触土壤的表面

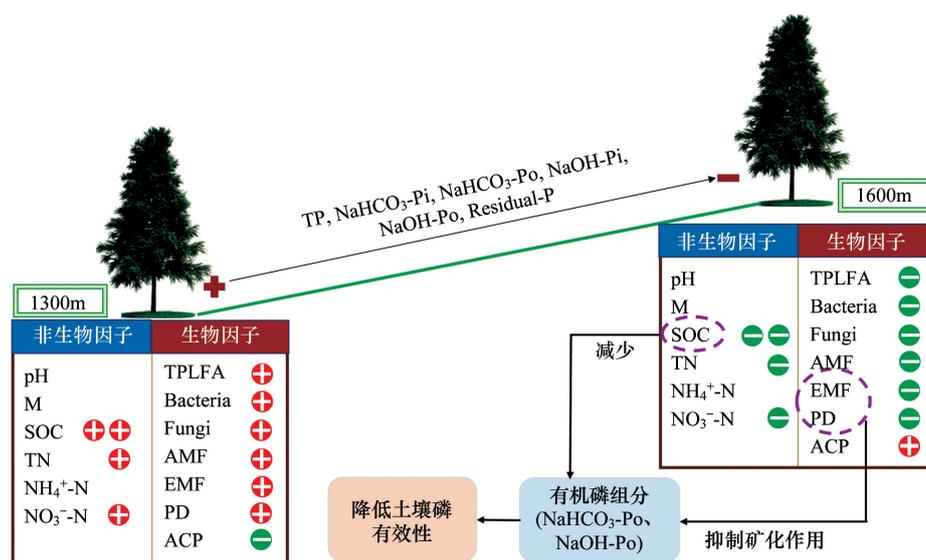


图 4 不同海拔黄山松林土壤磷组分差异的概念图

Fig.4 Conceptual diagram of soil phosphorus fractions in *Pinus taiwanensis* Hayata forests at different altitudes

“+”为含量增加;“-”为含量减少

积^[49]。同时,还会分泌低分子量的有机酸,将较难分解的磷组分转化为更易分解的组分,从而提高土壤磷的有效性^[5],表明土壤磷组分受与磷循环有关的微生物过程的影响。

综上,不同海拔黄山松林土壤磷组分存在显著差异是土壤理化性质和微生物共同作用的结果(图4)。较高海拔地区的黄山松林缺乏土壤SOC的积累,导致了有机磷含量和及其占总磷的比例减少,同时也降低了磷酸双酯酶活性和外生菌根真菌含量,进而抑制了有机磷的矿化,降低了土壤磷的有效性。

4 结论

与海拔1300 m相比,海拔1600 m处黄山松林土壤SOC、TN和NO₃⁻-N含量,以及各类微生物群落、总微生物磷脂脂肪酸含量和PD活性均显著降低;而ACP活性则显著增加。不同海拔土壤磷组分存在显著差异,海拔1600 m处土壤总磷和各磷组分(易分解态磷、中等易分解和难分解态磷)含量显著低于海拔1300 m处,表明较高海拔地区黄山松林具有较低的土壤磷有效性和供应能力。此外,土壤SOC是影响土壤磷组分的主要因素,且与有机磷组分呈显著正相关;磷酸酶和EMF也会影响土壤磷组分变化。总之,海拔影响着土壤有机质含量和微生物群落结构及功能,从而影响土壤磷的有效性和循环。因此,与海拔相关的土壤理化性质和微生物特性的变化可能是较高海拔地区土壤磷有效性降低的主要原因。

参考文献(References):

- [1] De Feudis M, Cardelli V, Massaccesi L, Bol R, Willbold S, Cocco S, Corti G, Agnelli A. Effect of beech (*Fagus sylvatica* L.) rhizosphere on phosphorous availability in soils at different altitudes (Central Italy). *Geoderma*, 2016, 276: 53-63.
- [2] 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. *Soil Science Society of America Journal*, 1982, 46(5): 970-976.
- [3] Wang J C, Ren C Q, Cheng H T, Zou Y K, Bughio M A, Li Q F. Conversion of rainforest into agroforestry and monoculture plantation in China: Consequences for soil phosphorus forms and microbial community. *Science of the Total Environment*, 2017, 595: 769-778.
- [4] Costa M G, Gama-Rodrigues A C, De Moraes Gonçalves J L, Gama-Rodrigues E F, Da Silva Sales M V, Aleixo S. Labile and non-labile fractions of phosphorus and its transformations in soil under Eucalyptus Plantations, Brazil. *Forests*, 2016, 7(1): 15.
- [5] Fan Y X, Lin F, Yang L M, Zhong X J, Wang M H, Zhou J C, Chen Y M, Yang Y S. Decreased soil organic P fraction associated with ectomycorrhizal fungal activity to meet increased P demand under N application in a subtropical forest ecosystem. *Biology and Fertility of Soils*, 2018, 54(1): 149-161.
- [6] Maranguit D, Guillaume T, Kuzyakov Y. Land-use change affects phosphorus fractions in highly weathered tropical soils. *CATENA*, 2017, 149: 385-393.
- [7] Yang X, Post W M. Phosphorus transformations as a function of pedogenesis: a synthesis of soil phosphorus data using Hedley fractionation method. *Biogeosciences*, 2011, 8(10): 2907-2916.
- [8] Chang E H, Chen T H, Tian G L, Chiu C Y. The effect of altitudinal gradient on soil microbial community activity and structure in moso bamboo plantations. *Applied Soil Ecology*, 2016, 98: 213-220.
- [9] Riebe C S, Kirchner J W, Finkel R C. Sharp decrease in long-term chemical weathering rates along an altitudinal transect. *Earth and Planetary Science Letters*, 2004, 218(3/4): 421-434.
- [10] Devi N B, Yadava P S. Seasonal dynamics in soil microbial biomass C, N and P in a mixed-oak forest ecosystem of Manipur, North-east India. *Applied Soil Ecology*, 2006, 31(3): 220-227.
- [11] Brevik E C. The potential impact of climate change on soil properties and processes and corresponding influence on food security. *Agriculture*, 2013, 3(3): 398-417.
- [12] Zhang G N, Chen Z H, Zhang A M, Chen L J, Wu Z J. Influence of climate warming and nitrogen deposition on soil phosphorus composition and phosphorus availability in a temperate grassland, China. *Journal of Arid Land*, 2014, 6(2): 156-163.
- [13] Ji H B, Zhuang S Y, Zhu Z L, Zhong Z K. Soil organic carbon pool and its chemical composition in *Phyllostachy pubescens* forests at Two Altitudes in Jian-ou City, China. *PLoS One*, 2015, 10(12): e0146029.
- [14] Zhou J, Wu Y H, Bing H J, Yang Z J, Wang J P, Sun H Y, Sun S Q, Luo J. Variations in soil phosphorus biogeochemistry across six vegetation types along an altitudinal gradient in SW China. *CATENA*, 2016, 142: 102-111.
- [15] 曾晓敏, 范跃新, 林开森, 袁萍, 赵盼盼, 陈怡然, 徐建国, 陈岳民. 亚热带不同植被类型土壤磷组分特征及其影响因素. *应用生态学报*,

- 2018, doi: 10.13287/j.1001-9332.201807.019.
- [16] Vance C P, Uhde - Stone C, Allan D L. Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. *New Phytologist*, 2003, 157(3): 423-447.
- [17] 张文超. 戴云山国家级自然保护区黄山松群落生态学研究. 厦门: 厦门大学, 2011.
- [18] 刘金福, 朱德煌, 兰思仁, 洪伟, 郑世群, 何中声, 徐道炜. 戴云山黄山松群落与环境的关联. *生态学报*, 2013, 33(18): 5731-5736.
- [19] Carter M R. *Soil Sampling and Methods of Analysis*. Florida: CRC Press, 1993.
- [20] Tiessen H, Moir J O. Characterization of available P by sequential extraction//Carter M R, ed. *Soil Sampling and Methods of Analysis*. Canadian: Lewis Press, 1993: 75-86.
- [21] Bossio D A, Scow K M. Impacts of carbon and flooding on soil microbial communities: phospholipid fatty acid profiles and substrate utilization patterns. *Microbial Ecology*, 1998, 35(3/4): 265-278.
- [22] Saiya-Cork K R, Sinsabaugh R L, Zak D R. The effects of long term nitrogen deposition on extracellular enzyme activity in an *Acer saccharum* forest soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, 34(9): 1309-1315.
- [23] Tian J H, Wei K, Condron L M, Chen Z H, Xu Z W, Chen L J. Impact of land use and nutrient addition on phosphatase activities and their relationships with organic phosphorus turnover in semi-arid grassland soils. *Biology and Fertility of Soils*, 2016, 52(5): 675-683.
- [24] Garcia-Pausas J, Casals P, Camarero L, Huguet C, Sebastià M T, Thompson R, Romanyà J. Soil organic carbon storage in mountain grasslands of the Pyrenees: effects of climate and topography. *Biogeochemistry*, 2007, 82(3): 279-289.
- [25] Britton A J, Helliwell R C, Lilly A, Dawson L, Fisher J M, Coull M, Ross J. An integrated assessment of ecosystem carbon pools and fluxes across an oceanic alpine toposequence. *Plant and Soil*, 2011, 345(1/2): 287-302.
- [26] 李丹维, 王紫泉, 田海霞, 和文祥, 耿增超. 太白山不同海拔土壤碳、氮、磷含量及生态化学计量特征. *土壤学报*, 2017, 54(1): 160-170.
- [27] Lu S W, Liu C P. Patterns of litterfall and nutrient return at different altitudes in evergreen hardwood forests of Central Taiwan. *Annals of Forest Science*, 2012, 69(8): 877-886.
- [28] Zianis D, Mencuccini M. Aboveground net primary productivity of a beech (*Fagus moesiaca*) forest: a case study of Naousa forest, northern Greece. *Tree Physiology*, 2005, 25(6): 713-722.
- [29] Soethe N, Lehmann J, Engels C. Nutrient availability at different altitudes in a tropical montane forest in Ecuador. *Journal of Tropical Ecology*, 2008, 24(4): 397-406.
- [30] Vincent A G, Sundqvist M K, Wardle D A, Giesler R. Bioavailable soil phosphorus decreases with increasing elevation in a subarctic tundra landscape. *PLoS One*, 2014, 9(3): e92942.
- [31] 任常琦, 王进闯, 程汉亭, 邹雨坤, 李勤奋. 不同林龄橡胶 (*Hevea brasiliensis*) 林土壤微生物群落和磷组分的变化. *生态学报*, 2017, 37(23): 7983-7993.
- [32] Chimdi A, Esala M, Ylivainio K. Sequential fractionation patterns of soil phosphorus collected from different land use systems of Dire Dawa District, West Shawa Zone, Ethiopia. *American-Eurasian Journal of Scientific Research*, 2014, 9(3): 51-57.
- [33] Zamuner E C, Picone L I, Echeverria H E. Organic and inorganic phosphorus in Mollisol soil under different tillage practices. *Soil and Tillage Research*, 2008, 99(2): 131-138.
- [34] Zhang L, Wang M X, Li H, Yuan L, Huang J G, Penfold C. Mobilization of inorganic phosphorus from soils by ectomycorrhizal Fungi. *Pedosphere*, 2014, 24(5): 683-689.
- [35] Sun D S, Bi Q F, Li K J, Dai P B, Yu Y, Zhou W W, Lv T, Liu X P, Zhu J, Zhang Q C, Jin C W, Lu L L, Lin X Y. Significance of temperature and water availability for soil phosphorus transformation and microbial community composition as affected by fertilizer sources. *Biology and Fertility of Soils*, 2018, 54(2): 229-241.
- [36] Sharma S K, Ramesh A, Sharma M P, Joshi O P, Govaerts B, Steenwerth K L, Karlen D L. Microbial community structure and diversity as indicators for evaluating soil quality//Lichtfouse E, ed. *Biodiversity, Biofuels, Agroforestry and Conservation Agriculture*. Dordrecht: Springer, 2010: 317-358.
- [37] Lin Y T, Whitman W B, Coleman D C, Shi S Y, Tang S L, Chiu C Y. Changes of soil bacterial communities in bamboo plantations at different elevations. *FEMS Microbiology Ecology*, 2015, 91(5): fiv033.
- [38] Wang J T, Cao P, Hu H W, Li J, Han L L, Zhang L M, Zheng Y M, He J Z. Altitudinal distribution patterns of soil bacterial and archaeal communities along Mt. Shegyla on the Tibetan Plateau. *Microbial Ecology*, 2015, 69(1): 135-145.
- [39] Zhang H Z, Shi L L, Wen D Z, Yu K L. Soil potential labile but not occluded phosphorus forms increase with forest succession. *Biology and Fertility of Soils*, 2016, 52(1): 41-51.
- [40] Sinsabaugh R L, Shah J J F. Ecoenzymatic stoichiometry and ecological theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2012, 43: 313-343.

- [41] Hou E Q, Chen C R, Wen D Z, Liu X. Phosphatase activity in relation to key litter and soil properties in mature subtropical forests in China. *Science of the Total Environment*, 2015, 516-516: 83-91.
- [42] Richardson A E, Simpson R J. Soil microorganisms mediating phosphorus availability update on microbial phosphorus. *Plant Physiology*, 2011, 156(3): 989-996.
- [43] Stutter M I, Shand C A, George T S, Blackwell M S A, Dixon L, Bol R, MacKay R L, Richardson A E, Condon L M, Haygarth P M. Land use and soil factors affecting accumulation of phosphorus species in temperate soils. *Geoderma*, 2015, 257-258: 29-39.
- [44] Katsalirou E, Deng S P, Gerakis A, Nofziger D L. Long-term management effects on soil P, microbial biomass P, and phosphatase activities in prairie soils. *European Journal of Soil Biology*, 2016, 76: 61-69.
- [45] Hou E Q, Chen C R, Wen D Z, Liu X. Relationships of phosphorus fractions to organic carbon content in surface soils in mature subtropical forests, Dinghushan, China. *Soil Research*, 2014, 52(1): 55-63.
- [46] Zhang X Y, Yang Y, Zhang C, Niu S L, Yang H, Yu G R, Wang H M, Blagodatskaya E, Kuzyakov Y, Tian D S, Tang Y Q, Liu S, Sun X M. Contrasting responses of phosphatase kinetic parameters to nitrogen and phosphorus additions in forest soils. *Functional Ecology*, 2018, 32(1): 106-116.
- [47] Turner B L, Haygarth P M. Phosphatase activity in temperate pasture soils: Potential regulation of labile organic phosphorus turnover by phosphodiesterase activity. *Science of the Total Environment*, 2005, 344(1/3): 27-36.
- [48] Haug I, Weber R, Oberwinkler F, Tschern J. The mycorrhizal status of Taiwanese trees and the description of some ectomycorrhizal types. *Trees*, 1994, 8(5): 237-253.
- [49] Rosling A, Midgley M G, Cheeke T, Urbina H, Fransson P, Phillips R P. Phosphorus cycling in deciduous forest soil differs between stands dominated by ecto- and arbuscular mycorrhizal trees. *New Phytologist*, 2016, 209(3): 1184-1195.