

DOI: 10.5846/stxb201905080935

李丽娟, 谢婷婷, 张松林, 袁中勋, 刘明辉, 李昌晓. 三峡库区消落带 4 种适生植物根际与非根际土壤养分与酶活性特征研究. 生态学报, 2020, 40(21): 7611-7620.

Li L J, Xie T T, Zhang S L, Yuan Z X, Liu M H, Li C X. Characteristics of nutrient content and enzyme activity in the rhizosphere and bulk soils of four suitable plant species in the hydro-fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(21): 7611-7620.

三峡库区消落带 4 种适生植物根际与非根际土壤养分与酶活性特征研究

李丽娟, 谢婷婷, 张松林, 袁中勋, 刘明辉, 李昌晓*

三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆市三峡库区植物生态与资源重点实验室, 西南大学生命科学学院, 重庆 400715

摘要: 三峡库区消落带植被修复过程中, 物种的更替对库区土壤的地球化学循环产生潜在影响。以三峡库区忠县石宝寨汝溪河消落带植被修复示范基地 165—170 m 海拔段人工种植狗牙根、牛鞭草、落羽杉以及立柳根际与非根际土为试验对象, 探究其根际与非根际土壤的养分含量及酶活性差异, 以阐明不同物种的生长适应性及其根际养分利用策略, 比较不同物种对库区土壤的营养改良作用。结果表明: (1) 三峡库区消落带 4 种适生植物根系活动导致根际与非根际土壤养分因子以及土壤酶活性产生差异, 不同物种的栽植均在一定程度上使库区土壤营养条件得以改善; (2) 碳、氮两种元素在 4 种适生植物根际土壤中发生不同程度的富集, 但磷素与钾素在不同物种根际与非根际土壤之间的变化不一致; (3) 蔗糖酶、脲酶以及酸性磷酸酶在 4 种适生植物根际土中均表现出一定程度的根际正效应 ($R/S > 1$), 且狗牙根对 3 种土壤酶的根际活化效果最为明显, 其根际效应分别高达 2.39、1.89 和 2.7; (4) 在植物根系的调控下, 根际土中有机质与氮素、磷素以及钾素的相关性更为显著, 而非根际土壤中, 仅钾素与有效氮、有效磷呈显著负相关, 其余各土壤养分因子之间均无显著相关性; (5) 与落羽杉和立柳两木本植物相比, 狗牙根与牛鞭草两草本植物根际具有更为合理的养分调节模式, 对库区土壤的改良效果更好。

关键词: 根际效应; 土壤养分; 土壤酶; 三峡库区消落带

Characteristics of nutrient content and enzyme activity in the rhizosphere and bulk soils of four suitable plant species in the hydro-fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir

LI Lijuan, XIE Tingting, ZHANG Songlin, YUAN Zhongxun, LIU Minghui, LI Changxiao*

Key Laboratory of Eco-environment in Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education), Chongqing Key Laboratory of Plant Ecology and Resources Research in Three Gorges Reservoir Region, School of Life Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China

Abstract: Species replacement has a potential impact on the soil geochemical cycle in the process of vegetation restoration in the hydro-fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir. In this study, the rhizosphere and bulk soils of *Cynodon dactylon*, *Hemarthria altissima*, *Taxodium distichum*, and *Salix matsudana* were collected between 165—170 m elevation in the vegetation restoration demonstration base of Ruxi River to clarify the growth adaptability and nutritional utilization strategies of these four suitable plant species within a more precise rhizosphere range. We would like to compare soil amelioration effect by exploring the differences of nutrient contents and enzyme activities between rhizosphere and bulk soils. The results showed that: (1) root activities of four suitable plant species in the hydro-fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir resulted in differences in soil nutrient contents and soil enzyme activities between rhizosphere and bulk soils. The soil nutrient conditions were improved to a certain extent by planting. (2) Carbon and nitrogen were enriched in different

基金项目: 重庆市建设科技项目 (城科字 2019 第 1-4-2); 重庆市科技兴林首席专家团队项目 (TD2019-2); 中央林业改革发展资金科技推广示范项目 (渝林科推 2017-12); 国家国际科技合作专项 (2015DFA90900)

收稿日期: 2019-05-08; 修订日期: 2020-05-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lichangx@swu.edu.cn

degrees in rhizosphere soils, but the changes of phosphorus and potassium in rhizosphere and bulk soils of different species were not consistent. (3) Sucrase, urease and acid phosphatase showed different degrees of positive rhizosphere effect ($R/S > 1$) in four suitable plants, and *C. dactylon* had the most obvious activation effects on three soil enzymes in the rhizosphere, with the values of rhizosphere effect were as high as 2.39, 1.89 and 2.7, respectively. (4) The correlation between organic matter, nitrogen, phosphorus and potassium was more significant with the regulation of plant roots in the rhizosphere, however, only potassium had negative correlation with available nitrogen and phosphorus significantly. There was no significant correlation among other soil nutrient factors in the bulk soil. (5) Compared with *T. distichum* and *S. matsudana*, *C. dactylon* and *H. altissima* had more reasonable nutrient regulation patterns in rhizosphere and had better effects on soil improvement in the reservoir.

Key Words: rhizosphere effect; soil nutrients; soil enzymes; hydro-fluctuation zone of the Three Gorges reservoir

植物通过根系与实生土壤之间形成密切的相互联系,土壤为植物提供生长所需要的营养物质,同时植物根系的穿插与分泌也在一定程度上起到对土壤的塑造作用^[1]。尤其是在根际环境中,植物根系的伸展对土壤团聚体的稳定性、疏水性以及孔隙度造成影响^[2],同时,植物细根通过根际沉积(根分泌物、裂解物、粘液以及细胞与皮层组织脱落物等)将碳、氮以及一些分子物质转移至土壤中,诱发根际效应,导致土壤 pH 值、氧含量、营养以及酶活性等发生改变,进而造成根际与原土体物理、化学和生物特性上的差异^[3]。然而,受植物根系形态(根毛)、代谢以及土壤特性(质地、含水量、有机质含量等)的影响,特定生境中不同植物对于根际土壤矿质营养循环的影响仍有争论^[4]。尤其是在具有独特水文特征的三峡库区消落带,长时间、高强度的反季节淹水加之脆弱的岩溶地理条件使库区土壤结构破坏,养分流失严重,呈现出较高的异质性与生态脆弱性^[5-6]。而植被重建过程中,适生植物的栽植能够有效地固持水土,固定并吸收大量的营养物质,缓解氮、磷元素流入水体,进而对库区水环境安全起到重要保护作用^[7-8]。因此,从根际微领域出发探究适生植物根系诱导的土壤营养截留效应,对消落带土壤修复工作的开展具有重要指导意义。

目前,国内外对植物根际的研究大量涉及土壤改良、重金属修复、园林绿化、农业作物增产等多方面^[9-14]。而在库岸带生境中,现有的研究一方面从不同植被类型、水文变化、土层深度以及土地利用方式等^[15-16]角度探究土壤生态系统的动态变化,认为周期性的干湿交替过程通过影响土壤颗粒分形特征^[17]、植物输入、氧化还原条件^[18]、酶释放^[19]、以及元素赋存形态等调控土壤碳、氮、磷等元素的储存与矿化^[20]。另一方面,研究者对库岸带常见野生耐水淹植物实生土壤中微生物种质资源进行调查^[21],以期库区有益菌种筛选奠定基础,但对于消落带典型植物根系—土壤界面营养循环最活跃的微环境特征的研究仍较为匮乏。同时,以往的研究表明,以距根表 1 cm 作为根际范围在一定程度上忽略了空间变化对土壤养分的抵消效应^[22-23],且由于微生物在根区的梯度变化,土壤酶的根际研究范围应缩小到 1—3.5 mm^[24-25]。为了有效地表征植物根系在根际系统中的调控作用,本研究在更精确的根际范围内比较三峡库区不同适生植物根际与非根际土壤养分及酶活特征,以揭示其逆境生长适应性与养分利用策略。同时,考虑到相比木本植物,草本植物单位土壤体积内具有更大的根系密度与根毛数量^[26],因此推测,狗牙根与牛鞭草两草本植物将诱导更为强烈的根际效应,实现更为有效的土壤改良。

1 试验地概况

本研究选取重庆市忠县共和村汝溪河消落带植被修复示范基地(107°32'—108°14'E, 30°03'—30°35'N)为试验样地。该区域属于亚热带东南季风区,年积温 5787℃,年均温 18.2℃,无霜期 341 d,日照时数 1327.5 h,日照率 29%,太阳总辐射能 3.5×10^5 J/cm²,年降水量 1200 mm,相对湿度 80%,四季分明,雨量充沛,日照充足。该地区为典型的丘陵地貌,坡度 20—25°,主要的土壤类型为石灰性紫色土,土壤熟化程度较低。由于库区特有的水文变化,消落带内水土流失以及土壤侵蚀较为严重,土壤异质性强^[27]。

本研究选取多年生草本植物狗牙根(*Cynodon dactylon*)、扁穗牛鞭草(*Hemarthria altissima*)以及多年生木

本植物立柳(*Salix matsudana*)、落羽杉(*Taxodium distichum*)为实验材料。实验所选取的木本与草本植物均为人工栽植于重庆市三峡库区忠县石宝寨共和村汝溪河消落带植被修复示范基地海拔 165—175 m。立柳与落羽杉栽植时为大小规格基本一致的两年实生幼树,行间距为 1 m×1 m,在历经 6 年的反复水淹后仍生长健壮。同时,在修复基地内栽植狗牙根与牛鞭草。多年的野外调查结果发现,这两种多年生草本植物在消落带出露期迅速恢复生长,快速占据一定空间生态位,为消落带植被恢复的优良草本^[28]。

2 研究方法

2.1 样品采集

于 2018 年 7 月 31 日,即消落带植物恢复生长的旺盛期进行样品采集。根据库区样地内 4 种适生植物的生长分布状况,选择在样地内中央区海拔段内划定 S 形取样带。草本类型下,在 S 形样带内随机设置 3 块 1 m×1 m 样方,每个样方之间间隔 10 m 以上。每个样方内按梅花形设置 5 个(15 cm×15 cm×20 cm)重复取样土块,参考 Riley 和 Barber 的抖落法^[29-30]采集根际土壤,轻轻抖落掉与根系松散结合的土壤,四分法收集,作为非根际土样。同时,将植物根系及与之较为紧密结合的土壤(距离根围 0—4 mm)装袋,作为根际土样。木本类型下,在同一海拔区域随机选取 3 株长势较为一致(株高、基径以及冠幅相近)的植株进行破坏性取样。木本根际土样的采集采用完整土块法^[31-32],清除树周围土壤表面可见的石头和植物残留物,用平板利铲沿树干东、南、西、北 4 个方向分别挖掘 4 个土芯剖面(长 20 cm,宽 20 cm,高 20 cm),切断剖面壁的树根,防止根系折断,分离整个土芯及其内部根系,收集附着于根围 0—4 mm 的根际土壤,同时四分法收集土芯土壤(根外土样)作为对照。4 个方向的根样与土样混合后装入冷冻泡沫箱运回实验室,分别用于土壤营养元素含量和土壤酶活性分析。

2.2 测定方法

根际与非根际土壤样品分为两部分,一部分土壤样品自然条件风干,研磨过筛,用于土壤理化性质的测定,另一部分土壤样品于 4℃ 储藏,用于土壤酶活性测定。

2.2.1 土壤养分的测定

土壤 pH 值采用电极电位法测定(1:2.5 土水比浸提液);土壤有机质(Soil organic matter, SOC)采用重铬酸钾外加热法测定;土壤全氮(Total nitrogen, TN)含量采用元素分析仪(Elementar Vario EL, Germany)测定;用碱解-扩散法测定土壤碱解氮(Alkali hydrolyzed nitrogen, AN)含量;土壤全磷(Total phosphorus, TP)、速效磷(Available phosphorus, AP)含量测定采用钼锑抗比色法;全钾(Total potassium, TK)、速效钾(Available potassium, AK)含量的测定采用电感耦合等离子体发射光谱法(ICP-OES, Thermo Fisher iCAP 6300, UK)^[9,33-34]。

2.2.2 土壤酶活性的测定

脲酶(Urease, URE)活性采用苯酚钠比色法测定,以 1 g 土壤于 37℃ 恒温培养 24 h 生成的 NH₃-N 的质量(mg)表示;蔗糖酶(Invertase, INV)活性采用 3,5-二硝基水杨酸比色法测定,以 1 g 土壤 37℃ 恒温培养 24 h 后生成 1 g 的葡萄糖质量(mg)表示;酸性磷酸酶(Acid phosphatase, ACP)活性测定采用磷酸苯二钠比色法,以 24 h 后 1 g 土壤中释放出酚的质量(mg)表示。每个样品 3 个重复,并设无基质对照和无土对照^[35-36]。

2.3 数据处理

采用 SPSS 24.0 进行单因素方差分析(Oneway ANOVA)比较不同物种间根际与非根际各指标的差异;多重比较采用 Duncan 法;*F* 检验后通过配对样本 *t*-检验进行根际与非根际之间差异性分析;Pearson 相关分析讨论土壤理化因子与土壤酶活性之间的相关性,用 Origin 8.5 绘图。根际效应采用“根土比”(R/S=根际土/非根际土)表示^[37]。

3 结果与分析

3.1 不同适生植物根际与非根际土壤养分布特征

狗牙根与立柳根际呈现出显著的酸化现象($P<0.05$),而牛鞭草与落羽杉根际与非根际土 pH 值并无显著

差异 ($P>0.05$)。狗牙根与牛鞭草两草本植物根际与非根际土壤的 pH 值均显著高于落羽杉和立柳。4 个物种根际土壤中的有机质含量均表现出富集现象。其中,两草本植物根际与非根际土壤之间有机质含量具有显著差异 ($P<0.05$),而落羽杉与立柳土壤有机质的根际正效应并不明显 ($P>0.05$)。狗牙根根际有机质的含量显著高于其余 3 个物种,分别高出 52.3%、96.5%、69.8%;落羽杉非根际土有机质含量显著低于狗牙根与立柳,而与牛鞭草无显著差异 (图 1)。

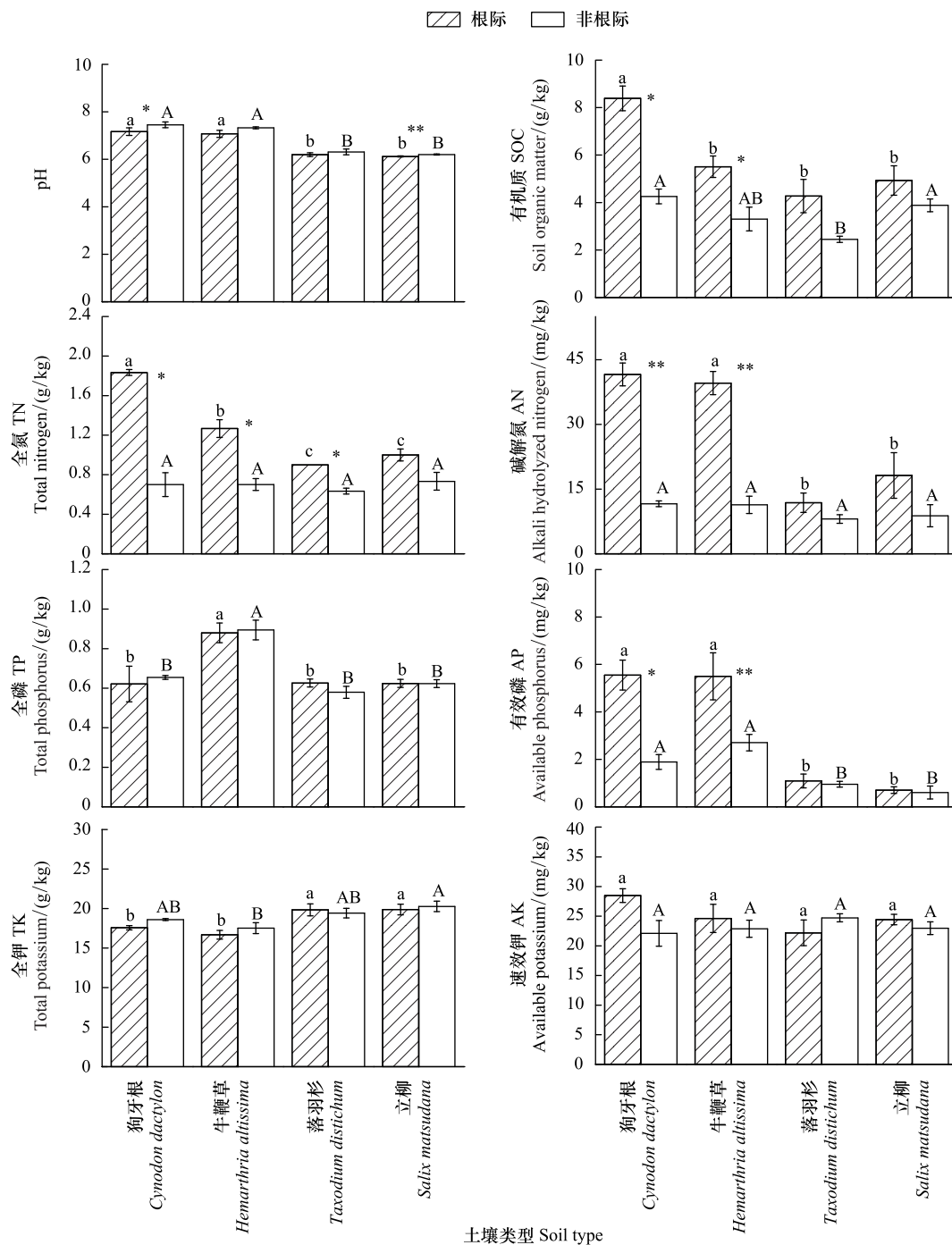


图 1 不同物种根际与非根际土壤 pH 值以及养分含量

Fig.1 pH values and nutrient contents in the rhizosphere and bulk soils of different plant species

不同小写字母表示不同物种根际土之间差异显著 ($P<0.05$),不同大写字母表示不同物种非根际土之间差异显著 ($P<0.05$); * 表示同一物种根际与非根际之间差异显著 ($P<0.05$); ** 表示同一物种根际与非根际之间差异极显著 ($P<0.01$); SOC: 土壤有机质 Soil organic matter; TN: 全氮 Total nitrogen; AN: 碱解氮 Alkali hydrolyzed nitrogen; TP: 全磷 Total phosphorus; AP: 速效磷 Available phosphorus; TK: 全钾 Total potassium; AK: 速效钾 Available potassium

4 个物种根际中均存在一定程度氮素聚集,且 TN 与 AN 含量在库区 4 种适生植物根际与非根际土中的变化趋势较为一致。其中,狗牙根、牛鞭草以及落羽杉 TN 的根际效应达到显著水平($P<0.05$),狗牙根与牛鞭草 AN 的根际效应达到极显著水平($P<0.01$)。狗牙根根际土 TN 含量显著高于其余 3 个物种,AN 含量与牛鞭草无显著差异($P>0.05$),但显著高于两木本植物。与此同时,落羽杉与立柳根际土的 TN 和 AN 含量均无显著差异;4 个物种间非根际土的氮素含量均无显著差异(图 1)。

磷素在 4 个物种根际与非根际土含量的变化并不一致,且这种变化均未达到显著水平。虽然 4 个物种对于 TP 的根际效应均没有达到显著水平($P>0.05$),但牛鞭草根际与非根际的 TP 含量显著高于其他 3 个物种($P<0.05$),且其他 3 个物种间根际与非根际土的 TP 含量均无显著差异。4 个物种根际表现出对 AP 不同程度的活化效应,其中,狗牙根根际与非根际土 AP 含量的差异达到显著水平($P<0.05$),牛鞭草根际与非根际土 AP 含量的差异达到极显著水平($P<0.01$)。而立柳与落羽杉根际与非根际土中 AP 含量分别均无显著差异。且两草本植物根际与非根际中 AP 的含量均显著高于两木本(图 1)。

4 个物种根际与非根际土的供钾能力均有所不同,TK 在狗牙根、牛鞭草、落羽杉以及立柳根际与非根际土之间的差异分别均不显著($P>0.05$)。但落羽杉与立柳根际土中 TK 含量显著高于狗牙根和牛鞭草;狗牙根、落羽杉以及立柳非根际土壤 TK 含量相互之间均无显著差异,其中,立柳非根际 TK 含量显著高于牛鞭草。AK 含量在 4 个物种根际与非根际土壤之间的变化均不显著($P>0.05$),且 4 个物种之间根际与非根际土的 AK 含量均无显著差异(图 1)。

3.2 不同适生植物根际与非根际土壤酶活性特征

如表 1 所示,狗牙根、牛鞭草、落羽杉以及立柳 4 个物种根际土蔗糖酶活性均显著大于非根际土($P<0.05$)。狗牙根与牛鞭草根际土蔗糖酶活性无显著差异,但两者均显著高于落羽杉和立柳,且立柳根际土蔗糖酶活性显著低于落羽杉,然而各物种间非根际土的蔗糖酶活性却均无显著差异($P>0.05$)。狗牙根与立柳根际与非根际土之间脲酶活性的差异分别达到显著水平($P<0.05$),而牛鞭草与落羽杉根际中脲酶活性则并未表现出差异($P>0.05$)。狗牙根根际土脲酶活性显著高于其余 3 个物种,而牛鞭草与落羽杉根际土脲酶活性无显著差异;狗牙根、牛鞭草与落羽杉非根际土脲酶活性也无显著差异,但均显著低于立柳。狗牙根、牛鞭草以及立柳根际与非根际土酸性磷酸酶活性的差异分别均达到了显著性水平($P<0.05$)。牛鞭草根际土磷酸酶的活性显著高于狗牙根,且两者均显著高于两木本植物,但落羽杉与立柳根际土酸性磷酸酶活性之间则无显著差异($P>0.05$)。同时,各物种非根际土壤间酸性磷酸酶活性均无显著差异。

表 1 不同物种根际与非根际土壤酶活性特征(平均值±标准误)

Table 1 Characteristics of soil enzyme activities in rhizosphere and bulk soils of different plant species (Mean±SE, $n=3$)

物种 Species	项目 Item	蔗糖酶 INV/(mg g ⁻¹ d ⁻¹)	脲酶 URE/(mg g ⁻¹ d ⁻¹)	酸性磷酸酶 ACP/(mg g ⁻¹ d ⁻¹)
狗牙根 <i>C. dactylon</i>	根际 R	12.43±0.50a	0.83±0.03a	0.56±0.05b
	非根际 S	5.20±1.45A	0.35±0.03B	0.21±0.04A
	根际效应 R/S	2.39 *	1.89 *	2.7 *
牛鞭草 <i>H. altissima</i>	根际 R	13.00±0.11a	0.35±0.01c	0.68±0.02a
	非根际 S	7.58±0.82A	0.34±0.02B	0.38±0.08A
	根际效应 R/S	1.72 *	1.03	1.79 *
落羽杉 <i>T. distichum</i>	根际 R	9.57±0.40b	0.41±0.03c	0.35±0.04c
	非根际 S	6.46±0.14A	0.35±0.04B	0.29±0.08A
	根际效应 R/S	1.48 *	1.17	1.1
立柳 <i>S. matsudana</i>	根际 R	6.60±0.18c	0.64±0.06b	0.43±0.02c
	非根际 S	5.15±0.16A	0.51±0.04A	0.29±0.00A
	根际效应 R/S	1.28 *	1.25 *	1.48 *

不同小写字母表示不同物种根际之间差异显著($P<0.05$),不同大写字母表示不同物种非根际之间差异显著($P<0.05$);*表示同一物种根际与非根际差异显著($P<0.05$);R:根际 Rhizosphere;S:非根际 Soil;R/S,根际与非根际土壤酶活性的比值,R/S>1,则表现为根际正效应;INV:蔗糖酶 Invertase;URE:脲酶 Urease;ACP:酸性磷酸酶 Acid phosphatase

3.3 不同适生植物根际与非根际土壤养分因子与土壤酶的相关性分析

如表 2 所示,库区消落带适生植物根际 pH 值与 SOC 呈显著正相关($P<0.05$),与 TN、AN、AP、蔗糖酶、酸性磷酸酶呈极显著正相关($P<0.01$),而与 TK 呈极显著负相关。SOC 与 TN 呈极显著正相关,与 AN、AP、AK 呈显著正相关,但与 TK 呈显著负相关。TN 与 AN、AP、AK 呈极显著正相关,与蔗糖酶、脲酶呈显著正相关,但与 TK 呈显著负相关。AN 与 TN、AP、蔗糖酶以及酸性磷酸酶呈极显著正相关,与脲酶呈显著正相关,但与 TK 含量呈显著负相关。AP 与 TN、蔗糖酶以及酸性磷酸酶呈极显著正相关,与 AK 呈显著正相关,而与 TK 含量呈极显著负相关。蔗糖酶与 TN、酸性磷酸酶呈显著正相关;酸性磷酸酶与 TK 呈极显著负相关。

而在库区消落带适生植物非根际土壤环境中,pH 值与 AP 呈极显著正相关($P<0.01$),但与 TK 呈显著负相关($P<0.05$)。TP 与 AP 呈极显著正相关,而与 TK 呈显著负相关。AN 与 AK 呈显著负相关。除此之外,其余各因子之间均无显著相关性($P>0.05$;表 3)。

表 2 库区消落带 4 种适生植物根际土壤养分因子及土壤酶相关性分析

Table 2 Correlation analysis of nutrient contents and soil enzymes in rhizosphere soils of four suitable plant species

相关系数 Correlation	pH 值 pH value	有机碳 SOC	全氮 TN	全磷 TP	全钾 TK	碱解氮 AN	有效磷 AP	速效钾 AK	蔗糖酶 INV	脲酶 URE	酸性磷酸酶 ACP
pH	1	0.633 *	0.765 **	0.366	-0.783 **	0.894 **	0.797 **	0.426	0.823 **	0.184	0.760 * *
有机碳 SOC		1	0.912 **	-0.011	-0.612 *	0.577 *	0.662 *	0.694 *	0.504	0.570	0.380
全氮 TN			1	0.04	-0.606 *	0.780 **	0.800 **	0.756 **	0.648 *	0.613 *	0.521
全磷 TP				1	-0.407	0.374	0.383	-0.221	0.517	-0.575	0.449
全钾 TK					1	-0.679 *	-0.856 **	-0.525	-0.737 **	0.084	-0.825 **
碱解氮 AN						1	0.833 **	0.478	0.735 **	0.576 *	0.804 **
有效磷 AP							1	0.657 *	0.860 **	0.126	0.807 **
速效钾 AK								1	0.272	0.264	0.389
蔗糖酶 INV									1	-0.106	0.687 *
脲酶 URE										1	-0.033
酸性磷酸酶 ACP											1

* * 和 * 分别表示具有极显著相关($P<0.01$)和显著相关($P<0.05$);SOC:土壤有机质 Soil organic matter;TN:全氮 Total nitrogen;AN:碱解氮 Alkali hydrolyzed nitrogen;TP:全磷 Total phosphorus;AP:速效磷 Available phosphorus;TK:全钾 Total potassium;AK:速效钾 Available potassium

表 3 库区消落带 4 种适生植物非根际土壤养分因子及土壤酶相关性分析

Table 3 Correlation analysis of nutrient factors and soil enzymes in bulk soils of four suitable plant species

相关系数 Correlation	pH	有机碳 SOC	全氮 TN	全磷 TP	全钾 TK	碱解氮 AN	有效磷 AP	速效钾 AK	蔗糖酶 INV	脲酶 URE	酸性磷酸酶 ACP
pH	1	0.376	0.153	0.573	-0.691 *	0.506	0.810 **	-0.134	0.155	-0.493	0.021
有机碳 SOC		1	0.422	0.107	0.015	0.019	0.303	-0.039	-0.362	0.280	-0.253
全氮 TN			1	0.180	-0.352	-0.125	0.228	0.226	0.182	0.270	0.352
全磷 TP				1	-0.586 *	0.266	0.767 **	-0.102	0.339	-0.288	0.547
全钾 TK					1	-0.235	-0.706 *	0.054	-0.422	0.489	-0.284
碱解氮 AN						1	0.175	-0.656 *	0.034	0.230	-0.073
有效磷 AP							1	0.027	0.427	-0.445	0.176
速效钾 AK								1	-0.060	0.130	0.292
蔗糖酶 Inv									1	-0.246	0.320
脲酶 URE										1	0.212
酸性磷酸酶 ACP											1

4 讨论

4.1 三峡库区消落带不同适生植物土壤养分根际效应比较分析

三峡库区季节性干湿交替导致消落带植物群落发生变化,不同植物根系的穿插与分泌直接影响库区土壤

的结构与性质^[38]。研究发现,碳、氮两种元素在库区 4 种适生植物根际均发生不同程度的富集,说明这 4 种植物根际的生化过程相对非根际更旺盛,碳、氮的相对转化更活跃。与此同时,我们发现两草本植物对 SOC、AN 以及 AP 的根际截留效应均显著高于两木本植物,其原因除了不同植物根系代谢差异导致的根际营养化学特征变化外,还可能与不同物种根系在深度小于 20 cm 的浅土层中的分布状况(如根系密度、根毛的数量与长度等)密切相关^[39]。狗牙根与牛鞭草两草本植物非根际土壤中 SOC 的含量相比落羽杉也发生显著累积,这可能是由于库区冬季高强度水淹造成大量的植物残体,植物残体的分解大幅度增加了土壤 SOC 的含量^[40],而落羽杉与草本植物之间显著的个体差异,加上落羽杉活跃的恢复生长导致其对 SOC 的需求与消耗相对较高。另外,两草本植物根际土壤全氮以及碱解氮的含量也显著高于落羽杉与立柳,这可能是植物根系释放碳源促使微生物活性提升并产生大量胞外酶^[41],进而改变了根际土壤氮的固定和释放平衡所致^[42]。本研究中 4 个物种根际 SOC 含量与氮素含量一致的变化趋势也间接证明了这一点。

植物根系所诱导的土壤 pH 变化决定着根际环境中各矿质营养的生物与化学有效性^[43]。相关研究表明,水淹在一定程度上增加了库区土壤的匀质性,且水淹结束后土壤的酸碱度趋于中性,但不同物种生长调节过程中的分泌物(如有机酸等)塑造了其各自的小环境^[38]。本研究发现(图 1),狗牙根与立柳根际的酸化效应(R/S)大于其余两种植物,造成这种现象的原因除了不同植物间遗传特性与代谢机理的差异所导致的阴阳离子吸收不平衡外,还可能与植物同土壤中速效养分含量的适应性有关^[44]。为了维持根际有效的营养循环,一些植物在长期的适应过程中形成了通过根分泌有机酸,降低根际 pH 值以溶解与螯合更多的养分的适应机制^[45]。本研究中两木本植物根际 pH 值均显著低于两草本植物,但其根际供磷水平并没有上升(两草本植物根际土壤有效磷含量显著高于两木本植物,图 1),可能是因为两木本植物并不存在这种主动适应机制,其根际土的酸化可能仅是由于根系呼吸分泌 CO₂ 和 H⁺ 所引起的^[46],这与图 1 中落羽杉与立柳非根际土壤 pH 值在酸性磷酸酶活性的最适范围内(4.5—6.5)^[47],无需再通过酸化根际增加磷的有效性相一致。另外,据相关研究显示,禾本科植物对氮肥形态的反应很敏感,狗牙根与牛鞭草根际土 pH 值相对木本植物较高,还可能与草本植物对硝态氮的吸收有关^[48],但本研究还未涉及各物种实生土壤中不同形态氮含量的测定,因此这一猜想还有需进一步实验证实。土壤中的钾主要为矿物结合态,只有极少数 AK 可以被植物直接吸收利用。本研究中,4 个物种根际与非根际的钾素含量均无显著差异,这与 Ma 等^[36]、杨承栋和焦如珍^[41]。两木本植物根际全钾的含量高于两草本植物,但其有效钾含量却与两草本植物根际土无显著差异,这可能与土壤 pH 值引起的电荷量变化有关,钾元素主要依靠静电力吸附于土壤扩散层,而吸附量除受本身浓度外,还受土壤的电化学性质决定^[49]。相比两草本植物,落羽杉与立柳根际土壤的 pH 值显著较低,使得土壤中正电荷量显著增加,从而降低了土壤对其他阳离子的吸附,以致降低土壤钾素的生物有效性。同时,这也在一定程度上说明了狗牙根与牛鞭草更强的钾素获取能力。

4.2 库区不同适生植物土壤酶根际效应比较分析

土壤酶通过影响土壤养分的有效性进而调控植物对养分的吸收与利用,检测土壤酶活性,能够更好地了解土壤中复杂有机质的分解以及简单物质的再合成,从而判断土壤肥力的演变趋势^[50]。库区土壤三种循环功能酶的活性受到多种因素的综合影响,考虑到取样时正值库区夏季高温期,土壤蒸发量较大,且取样近日库区未曾有过降雨,因此,土壤的含水量可能作为消落带土壤酶活性变化的限制因素之一,且较高的土温抑制微生物的生长,也可能会影响土壤酶的释放^[51]。除水热条件外,土壤中微量元素的变化也可能起到土壤酶的激活或抑制作用,如李跃林等人的研究证明锌对脲酶具有一定抑制作用,而锰则对其则产生促进作用^[52]。同时,根际土壤酶的活性变化更能反映植物根系对根际养分循环的调控作用^[53]。本研究中,蔗糖酶、脲酶以及酸性磷酸酶在 4 种适生植物中均表现出一定程度的根际正效应(R/S>1),说明 4 种适生植物均可以通过根系分泌改善根际环境中矿质元素(碳、氮、磷)的转化与分解。而不同物种间根际效应均有所差异,这与植物自身的根系结构、生理特性以及根际中微生物对植物的反馈密切相关^[54]。蔗糖酶是一种重要的转化酶,其活性间接反映了土壤有机质积累与分解转化的规律,影响着土壤的熟化程度与肥力状况,是土壤质量评价的重要

因子之一。脲酶与土壤氮素有效性密切相关,其活性常用于表征土壤有机氮的矿化强度。而酸性磷酸酶是植物应对低磷环境以获取有效磷素的重要媒介^[55]。本研究中狗牙根根际对三种土壤酶的活化效果最为明显,根际效应分别高达 2.39、1.89 和 2.7,而其他 3 个物种对三种酶活的根际效应均在 1.03—1.79 之间(表 1),且狗牙根根际有机质、碱解氮、有效磷以及速效钾的含量在 4 个物种中均呈现最高,这直接说明库区 4 种适生植物中,狗牙根根系调控的生化过程更为旺盛,能够分泌更多的酶类物质进入土壤中,且狗牙根在生长过程中的凋落物以及分解残体积累也更为丰富,这也在很大程度上解释了为何近年来狗牙根在库区消落带逐渐占据更多生态位,种群密度逐步扩增,且分布范围越来越广泛的现象,同时也阐明了狗牙根作为库区先锋适生种的优势性^[56]。除此之外,牛鞭草根际土壤蔗糖酶与酸性磷酸酶活性均显著高于两木本植物,但其根际土壤脲酶活性却显著低于立柳,而与落羽杉无显著差异。Aulakh 等^[57]的研究结果显示,在植物的生长周期中,为缓解根部土壤的化学计量限制,植物根系分泌有机物的种类可能会发生一定变化(如由有机酸变为糖类物质),因此,牛鞭草根际土壤中相对较低的脲酶活性可能与微生物代谢能源改变影响脲酶的释放与活力有关。

4.3 库区适生植物根际与非根际土壤养分含量与土壤酶的相关性分析

根际环境中,受根系分泌物种类与数量的影响,植物根际养分形态的转化过程复杂且强烈^[58]。本研究中库区适生植物根际中碳、氮、磷、钾 4 种元素的活化机制间存在相互作用以维持均衡的营养配比。如表 2 所示,植物根际 SOC 与 pH 值、TN、AN、AP、AK 呈显著正相关,且这些养分指标均与 TK 呈显著或极显著负相关,说明随着植物根际有机质的矿化,氮、磷、钾等养分以一定的速率不断地释放出来。AP 与 pH 值呈显著正相关,说明库区适生植物并不存在通过酸化根际而增加土壤磷素有效性的主动适应机制,这与陈永亮等人在研究中提及的落叶松等植物根际 pH 的变化不受供磷水平的影响相一致^[59]。另外,根际土壤中 AP 与 TP 的含量没有表现出显著相关性而与酸性磷酸酶呈极显著正相关,说明根际全磷含量增高并不能引起根际有效磷的显著增高,而更多是通过增强根际酸性磷酸酶的活性引起的,这也在一定程度上验证了前人的研究,库区适生植物凋落物以及根系分泌所归还的磷元素足以维持植物的生长,库区消落带 165—170 m 海拔区域土壤并不存在磷素限制^[60]。三种水解酶中,根际土蔗糖酶与酸性磷酸酶呈显著正相关,在 Stone 等^[61]对土壤营养资源分配理论研究的基础上,我们猜想可能是植物根系对复杂氮(如蛋白质等)的分泌引发根际土壤微生物一定程度上的碳限制,植物和微生物通过增加蔗糖酶活性来缓解这种限制,同时酸性磷酸酶的活性增强以维持植物与根际微生物对土壤碳、氮、磷营养元素化学计量的需求。

然而,在非根际土壤环境中,土壤酶的活性受植物根系影响较小,主要由土壤微生物分泌,以催化土壤中复杂有机物的转化与分解,这也导致了非根际与根际土壤较为明显的土壤特性差异。本研究中,非根际环境中各元素间有效性的转化过程影响较小,且非根际土壤蔗糖酶、脲酶以及酸性磷酸酶与各土壤养分因子的相关性不显著,只有钾素与氮、磷的活化机制间存在相互干扰,这可能与三峡库区特有的水文节律有关,这种特殊的水文节律使得土壤酶活性与土壤养分循环和能量转化关系更为复杂多变。同时,在进行单一物种非根际土壤养分含量与土壤酶相关性分析后,我们发现将 4 个物种异质性的非根际土壤统一分析在一定程度上减弱了各土壤因子之间的相关性。

5 结论

综上所述,三峡库区消落带 4 种适生植物根系活动导致其根际土碳、氮等养分活性特征与非根际土差异显著,说明 4 种适生植物根际效应均能有效提升库区消落带土壤中的碳、氮循环。同时,不同物种的栽植均通过不同的方式提高了对根际土壤养分的有效利用,以提高自身对库区土壤环境的适应性。相比而言,两草本植物根际具有更为合理的养分调节模式,实现了更为有效的营养分配与供应,尤其是狗牙根的生长更有助于库区土壤碳、氮、磷的固定与保持,对提升库区消落带土壤生态服务功能具有重要价值,同时在一定程度上缓解了库区水体的氮、磷负荷,适宜在消落带大面积推广应用。

参考文献 (References):

- [1] Kulmatiski A, Beard K H, Stevens J R, Cobbold S M. Plant-soil feedbacks: a meta-analytical review. *Ecology Letters*, 2008, 11(9): 980-992.
- [2] Gould I J, Quinton J N, Weigelt A, De Deyn G B, Bardgett R D. Plant diversity and root traits benefit physical properties key to soil function in grasslands. *Ecology Letters*, 2016, 19(9): 1140-1149.
- [3] Bulgarelli D, Schlaeppi K, Spaepen S, Ver Loren van Themaat E, Schulze-Lefert P. Structure and functions of the bacterial microbiota of plants. *Annual Review of Plant Biology*, 2012, 64: 807-838.
- [4] Neumann G, Römheld V. Chapter 14-Rhizosphere chemistry in relation to plant nutrition//Marschner P, ed. *Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants*. London: Academic Press, 2012: 347-368.
- [5] 彭月, 王健力, 魏虹. 三峡库区重庆段不同土壤类型土壤侵蚀景观异质性分析. *水土保持研究*, 2009, 16(5): 7-12.
- [6] 樊大勇, 熊高明, 张爱英, 刘曦, 谢宗强, 李兆佳. 三峡库区水位调度对消落带生态修复中物种筛选实践的影响. *植物生态学报*, 2015, 39(4): 416-432.
- [7] Wang Y J, Chen F Q, Zhang M, Wu Y, Chen S H. Characteristics of soil nutrient and spatial distribution on riparian zone restored by different vegetation restoration methods at Wanzhou section in the Three Gorges Reservoir Area, China. *Journal of Agricultural Resources and Environment*, 2016, 33(2): 127-133.
- [8] Yang F, Wang Y, Chan Z L. Review of environmental conditions in the water level fluctuation zone: Perspectives on riparian vegetation engineering in the Three Gorges Reservoir. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 2015, 18(2): 240-249.
- [9] 刘翔, 袁渭阳, 李贤伟, 荣丽, 杨渺, 李德会, 王巧. 不同草本层三倍体毛白杨根际与非根际土壤化学特性及其对 C/N 的影响. *水土保持研究*, 2008, 15(2): 107-110, 116-116.
- [10] Chen L, Brookes P C, Xu J M, Zhang J B, Zhang C Z, Zhou X Y, Luo Y. Structural and functional differentiation of the root-associated bacterial microbiomes of perennial ryegrass. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 98: 1-10.
- [11] 赵小亮, 刘新虎, 贺江舟, 万传星, 龚明福, 张利莉. 棉花根系分泌物对土壤速效养分和酶活性及微生物数量的影响. *西北植物学报*, 2009, 29(7): 1426-1431.
- [12] Luo J P, Tao Q, Wu K R, Li J X, Qian J, Liang Y C, Yang X E, Li T Q. Structural and functional variability in root-associated bacterial microbiomes of Cd/Zn hyperaccumulator *Sedum alfredii*. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2017, 101(21): 7961-7976.
- [13] 江福英. 湿地植物对磷与重金属去除的根际效应及机理研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2017.
- [14] Guo M X, Gong Z Q, Miao R H, Su D, Li X J, Jia C Y, Zhuang J. The influence of root exudates of maize and soybean on polycyclic aromatic hydrocarbons degradation and soil bacterial community structure. *Ecological Engineering*, 2017, 99: 22-30.
- [15] 范立红, 朱建华, 李奇, 冯源, 肖文发. 三峡库区土地利用/覆被变化对碳储量的影响. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2018, 42(4): 53-60.
- [16] Zhong R H, Hu J M, Bao Y H, Wang F, He X B. Soil nutrients in relation to vertical roots distribution in the riparian zone of Three Gorges Reservoir, China. *Journal of Mountain Science*, 2018, 15(7): 1498-1509.
- [17] 陶俊, 何丙辉, 李天阳, 湛芸, 徐小军, 孙文艳. 三峡库区 4 种不同草本植物根际土壤的颗粒分形特征. *水土保持学报*, 2013, 27(6): 35-40.
- [18] Kim H, Bae H S, Reddy K R, Ogram A. Distributions, abundances and activities of microbes associated with the nitrogen cycle in riparian and stream sediments of a river tributary. *Water Research*, 2016, 106: 51-61.
- [19] Avazpoor Z, Moradi M, Basiri R, Mirzaei J, Taghizadeh-Mehrjardi R, Kerry R. Soil enzyme activity variations in riparian forests in relation to plant species and soil depth. *Arabian Journal of Geosciences*, 2019, 12(23): 708.
- [20] 王晓峰, 刘婷婷, 龚小杰, 袁兴中, 刘欢, 孔维苇. 三峡库区消落带典型植物根际土壤磷形态特征研究. *生态学报*, 2020, 40(4). [2020-02-25]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.2031.Q.20191120.1536.110.html>.
- [21] 罗协. 三峡库区消落带常见野生植物 AM 真菌多样性研究[D]. 重庆: 西南大学, 2015.
- [22] Dessureault-Rompré J, Nowack B, Schulin R, Luster J. Spatial and temporal variation in organic acid anion exudation and nutrient anion uptake in the rhizosphere of *Lupinus albus* L. *Plant and Soil*, 2007, 301(1/2): 123-134.
- [23] 张彦东, 白尚斌, 王政权, 王庆成. 落叶松根际土壤磷的有效性研究. *应用生态学报*, 2001, 12(1): 31-34.
- [24] Ge T D, Wei X M, Razavi B S, Zhu Z K, Hu Y J, Kuzyakov Y, Jones D L, Wu J S. Stability and dynamics of enzyme activity patterns in the rice rhizosphere: effects of plant growth and temperature. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 113: 108-115.
- [25] Zhang X C, Dippold M A, Kuzyakov Y, Razavi B S. Spatial pattern of enzyme activities depends on root exudate composition. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 133: 83-93.
- [26] Wu S H, Huang B H, Huang C L, Li G, Liao P C. The aboveground vegetation type and underground soil property mediate the divergence of soil microbiomes and the biological interactions. *Microbial Ecology*, 2018, 75(2): 434-446.
- [27] 张虹. 三峡重庆库区消落区基本特征与生态功能分析. *长江流域资源与环境*, 2008, 17(3): 374-378.
- [28] 郭燕, 杨邵, 沈雅飞, 肖文发, 程瑞梅. 三峡库区消落带现存草本植物组成与生态位. *应用生态学报*, 2018, 29(11): 3559-3568.
- [29] Riley D, Barber S A. Salt accumulation at the soybean (*Glycine max*. (L.) Merr.) root-soil interface. *Soil Science Society of America Journal*, 1970, 34(1): 154-155.
- [30] Riley D, Barber S A. Bicarbonate accumulation and pH changes at the soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) root-soil interface. *Soil Science Society of America Journal*, 1969, 33(6): 905-908.
- [31] Gittel N R, Castro H F, Kerley M, Yang Z M, Pelletier D A, Podar M, Karpinets T, Uberbacher E, Tuskan G A, Vilgalys R, Doktycz M J,

- Schadt C W. Distinct microbial communities within the endosphere and rhizosphere of *Populus deltoides* roots across contrasting soil types. *Applied and Environmental Microbiology*, 2011, 77(17): 5934-5944.
- [32] Shakya M, Gottel N, Castro H, Yang Z K, Gunter L, Labbé J, Muchero W, Bonito G, Vilgalys R, Tuskan G, Podar M, Schadt C W. A multifactor analysis of fungal and bacterial community structure in the root microbiome of mature *Populus deltoides* trees. *PLoS One*, 2013, 8(10): e76382.
- [33] 全国农业技术推广服务中心. 土壤分析技术规范(第二版). 北京: 中国农业出版社, 2006: 36-73.
- [34] 张学利, 杨树军, 刘亚萍, 刘淑玲. 章古台固沙林主要树种根际土壤性质研究. *中国沙漠*, 2004, 24(1): 72-76.
- [35] Geng Y Q, Wang D M, Yang W B. Effects of different inundation periods on soil enzyme activity in riparian zones in Lijiang. *CATENA*, 2017, 149: 19-27.
- [36] Ma X M, Liu Y, Zarebanadkouki M, Razavi B S, Blagodatskaya E, Kuzyakov Y. Spatiotemporal patterns of enzyme activities in the rhizosphere: effects of plant growth and root morphology. *Biology and Fertility of Soils*, 2018, 54(7): 819-828.
- [37] Henry S, Texier S, Hallet S, Bru D, Dambreville C, Chèneby D, Bizouard F, Germon J C, Philippot L. Disentangling the rhizosphere effect on nitrate reducers and denitrifiers: insight into the role of root exudates. *Environmental Microbiology*, 2008, 10(11): 3082-3092.
- [38] 黄茹, 黄林, 李杰, 何光洪. 三峡库区不同植被恢复措施下土壤养分评价. *云南农业大学学报: 自然科学*, 2016, 31(2): 328-334.
- [39] Jobbagy E G, Jackson R B. The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications*, 2000, 10(2): 423-436.
- [40] Jia G M, Zhang B L, Niu J T, Wang L M, Chen F Q. Soil labile organic carbon fractions in rhizosphere soil in citrus plantations in the Three Gorges Reservoir Area. *Agroforestry Systems*, 2015, 89(6): 1097-1105.
- [41] 杨承栋, 焦如珍. 杉木人工林根际土壤性质变化的研究. *林业科学*, 1999, 35(6): 2-9.
- [42] Muruganandam S, Israel D W, Robarge W P. Activities of nitrogen-mineralization enzymes associated with soil aggregate size fractions of three tillage systems. *Soil Science Society of America Journal*, 2009, 73(3): 751-759.
- [43] Blossfeld S, Gansert D, Thiele B, Kuhn A J, Lösch R. The dynamics of oxygen concentration, pH value, and organic acids in the rhizosphere of *Juncus spp.* *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(6): 1186-1197.
- [44] Šantrůčková H, Kubešová J, Šantrůček J, Kaštovská E, Rejmánková E. The effect of P enrichment on exudate quantity and bioavailability—a comparison of two macrophyte species. *Wetlands*, 2016, 36(5): 789-798.
- [45] Bagayoko M, Alvey S, Neumann G, Buerkert A. Root-induced increases in soil pH and nutrient availability to field-grown cereals and legumes on acid sandy soils of Sudano-Sahelian West Africa. *Plant and Soil*, 2000, 225(1/2): 117-127.
- [46] 潘小承, 胡海波, 白尚斌, 王楠. 马尾松根际 pH 变化及对土壤磷有效性的影响. *新农业*, 2018, (9): 4-7.
- [47] Stark S, Männistö M K, Eskelinen A. Nutrient availability and pH jointly constrain microbial extracellular enzyme activities in nutrient-poor tundra soils. *Plant and Soil*, 2014, 383(1/2): 373-385.
- [48] 邹春琴, 杨志福. 氮素形态对春小麦根际 pH 与磷素营养状况的影响. *土壤通报*, 1994, 25(4): 175-177.
- [49] 韩天富. 酸化红壤施石灰后根际土壤钾素转化特征与机制[D]. 北京: 中国农业科学院, 2017.
- [50] Igalavithana A D, Farooq M, Kim K H, Lee Y H, Qayyum M F, Al-Wabel M I, Lee S S, Ok Y S. Determining soil quality in urban agricultural regions by soil enzyme-based index. *Environmental Geochemistry and Health*, 2017, 39(6): 1531-1544.
- [51] Gianfreda L. Enzymes of importance to rhizosphere processes. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2015, 15(2): 283-306.
- [52] 李跃林, 彭少麟, 李志辉, 任海, 李志安. 桉树人工林地土壤酶活性与微量元素含量的关系. *应用生态学报*, 2003, 14(3): 345-348.
- [53] 沈震, 武玉荷, 党鹏, 刘金良, 赵忠. 黄土高原丘陵沟壑区 2 种起源油松林更新苗根际土壤酶活性和养分含量比较研究. *西北林学院学报*, 2019, 34(1): 19-24, 76-76.
- [54] 邱权, 李吉跃, 王军辉, 王宁, 孙奎, 何茜, 苏艳, 潘昕. 西宁南山 4 种灌木根际和非根际土壤微生物、酶活性和养分特征. *生态学报*, 2014, 34(24): 7411-7420.
- [55] 殷全玉, 郭夏丽, 赵铭钦, 王岩. 延边地区三种类型植烟土壤酶活力、速效养分根际效应研究. *土壤*, 2012, 44(6): 960-965.
- [56] 夏智勇. 重庆三峡水库消落带植物分布特征与群落物种多样性研究[D]. 重庆: 西南大学, 2011.
- [57] Aulakh M S, Wassmann R, Bueno C, Kreuzwieser J, Rennenberg H. Characterization of root exudates at different growth stages of ten rice (*Oryza sativa* L.) cultivars. *Plant Biology*, 2001, 3(2): 139-148.
- [58] 吉艳芝, 冯万忠, 陈立新, 段文标, 张笑归. 落叶松混交林根际与非根际土壤养分、微生物和酶活性特征. *生态环境*, 2008, 17(1): 339-343.
- [59] 陈永亮, 韩士杰, 周玉梅, 邹春静, 张军辉. 胡桃楸、落叶松纯林及其混交林根际土壤有效磷特性的研究. *应用生态学报*, 2002, 13(7): 790-794.
- [60] 杨文航, 任庆水, 秦红, 宋虹, 袁中勋, 李昌晓. 三峡库区消落带不同海拔狗牙根草地土壤微生物生物量碳氮磷含量特征. *草业学报*, 2018, 27(2): 57-68.
- [61] Stone M M, Plante A F, Casper B B. Plant and nutrient controls on microbial functional characteristics in a tropical Oxisol. *Plant and Soil*, 2013, 373(1/2): 893-905.