DOI: 10.5846/stxb202008072054

林惠瑛, 元晓春, 周嘉聪, 曾泉鑫, 孙俊, 程蕾, 林开森, 徐建国, 程栋梁, 陈岳民. 海拔梯度变化对武夷山黄山松林土壤磷组分和有效性的影响. 生态 学报, 2021, 41 (14): 5611-5621.

Lin H Y, Yuan X C, Zhou J C, Zeng Q X, Sun J, Cheng L, Lin K M, Xu J G, Cheng D L, Chen Y M.Effects of different elevational gradients on soil phosphorus fractions and availab ility in *Pinus taiwanensis* forest on Wuyi Mountain. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(14):5611-5621.

海拔梯度变化对武夷山黄山松林土壤磷组分和有效性 的影响

林惠瑛^{1,2},元晓春^{1,2},周嘉聪^{1,2},曾泉鑫^{1,2},孙 俊^{1,2},程 蕾^{1,2},林开森^{2,3},徐建国³, 程栋梁^{1,2},陈岳民^{1,2,*}

1 福建师范大学地理科学学院, 福州 350007

2湿润亚热带山地生态国家重点实验室培训基地,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:土壤磷(P)是植物生长必需的养分元素,也是亚热带森林生产力的主要限制元素。目前,关于不同海拔土壤 P 组分和 P 有效性的变化规律尚无统一定论,其原因主要是忽略了植被类型变化导致的 P 组分和 P 有效性对海拔的响应更为复杂。因 此,以武夷山不同海拔黄山松林为研究对象,通过测定土壤环境因素、理化性质、微生物生物量(SMB)、酸性磷酸单酯酶(ACP) 和磷酸双酯酶(PD)活性以及土壤 P 组分,探究土壤 P 组分和 P 有效性的变化及其影响因素。结果表明,随海拔降低,速效 P 含量显著增加,而易分解 P、中等易分解 P、难利用 P 和总磷含量显著减少。冗余分析结果表明,微生物生物量磷和微生物生物 量氮是影响土壤 P 组分和 P 有效性变化的关键因素。研究表明,随海拔降低,黄山松林土壤微生物通过提高 ACP、PD 活性和 降低 SMB 含量的能量分配策略,促进更多较难分解 P 组分的矿化,从而提高速效 P 含量,以满足微生物对 P 的需求。因此,在 低海拔地区,微生物通过能量分配策略获取更多有效 P,可能有利于提高武夷山黄山松林土壤速效 P 的供应,但从长期来看,可 能使 P 矿化速率提高和 P 损耗增加,导致 P 库的储备不足,不利于土壤 P 素养分的可持续供应。

关键词:海拔梯度;磷组分;微生物生物量磷;酸性磷酸酶;能量分配策略

Effects of different elevational gradients on soil phosphorus fractions and availab ility in *Pinus taiwanensis* forest on Wuyi Mountain

LIN Huiying^{1,2}, YUAN Xiaochun^{1,2}, ZHOU Jiacong^{1,2}, ZENG Quanxin^{1,2}, SUN Jun^{1,2}, CHENG Lei^{1,2}, LIN Kaimiao^{2,3}, XU Jianguo³, CHENG Dongliang^{1,2}, CHEN Yuemin^{1,2,*}

1 School of Geographical Science, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

2 Cultivation Base of State Key Laboratory of Humid Subtropical Mountain Ecology, Fuzhou 350007, China

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

Abstract: Soil phosphorus (P) is an essential nutrient for plant growth and a major limiting element for productivity in subtropical forests. Currently, there is no unified conclusion on the change of soil P fractions and P availability at different elevations, primarily because the response of P fractions and availability at different elevational gradients caused by the change in vegetation types is complex. This study analyzed *Pinus taiwanensis* forest in Wuyi Mountain with different elevational gradients to explore the transformation and availability of soil P fractions and its influencing factors. We examined the soil environmental factors, physicochemical properties, microbial biomass (SMB), acidic

基金项目:国家自然科学基金项目(31670620);福建省自然科学基金项目(2020J01142)

收稿日期:2020-08-07; 网络出版日期:2021-05-13

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

phosphomonoesterase (ACP), phosphodiesterase (PD) levels, and soil P fractions. The results showed that the content of soluble P increased significantly with the decrease of elevation, while the content of labile P, moderately labile P, occluded P, and total phosphorus noticeably decreased. Redundancy analysis showed that microbial biomass phosphorus (MBP) and nitrogen (MBN) were the determining factors affecting soil P fractions. Our findings suggested that with a decrease in elevation, soil microorganisms promoted the transformation of P fractions. This occurred mainly through their energy allocation strategy, which increased the activities of ACP and PD and decreased SMB content; soil microorganisms in turn accelerates the mineralization of non-labile P, thereby increasing the content of soluble P that meets microbial demand. As a result, due to the relative lack of P element in lower altitudes, microorganism can obtain more available P through energy allocation strategy, which could help increase the supply of soil soluble P in *Pinus taiwanensis* forest of Wuyi Mountain. However, it may lead to an insufficient P reserve pool over the long term, which may have an adverse effect on the sustainable supply of soil P.

Key Words: elevational gradient; phosphorus fractions; microbial biomass phosphorus; acid phosphatase; energy allocation strategy

磷(P)是植物生长最重要的养分元素之一,基于全球范围的研究表明,在自然陆地生态系统中地上植物 生产普遍受到 P 的限制^[1]。其中,P 限制现象除了在热带地区广泛存在之外,还常常发生在亚热带地区^[1-2]。 土壤中的 P 以不同的形态存在,根据其溶解度和生物有效性的不同,可划分为速效 P、易分解态 P、中等易分 解态 P 和难利用 P 等组分^[3]。P 限制程度和 P 有效性的变化因气候带和地区的差异而不同,受温度^[4]、水 分^[5]、土壤 pH^[6]和微生物活性^[7]等因素的影响。因此,了解亚热带森林土壤 P 组分状况是预测环境变化(如 气候变化)如何影响 P 循环和 P 有效性的重要前提^[8]。海拔梯度作为一种自然地理变化,会导致温度、水分、 土壤特性、微生物活性等因素的改变^[9],是探究土壤 P 组分和 P 有效性如何响应环境变化的重要平台。

目前,关于不同海拔的土壤 P 组分以及 P 有效性的变化规律尚无统一定论。在中国福建戴云山的研究 中,随海拔降低,土壤各 P 组分和 P 有效性增加^[10];而在意大利中部山毛榉林则得出相反的结果^[11]。此外, 海拔梯度的变化可能改变植被类型,通过植物的地下过程间接改变土壤 P 组分。Vincent 等^[12]研究发现,北 极苔原地区土壤 P 组分的海拔变化一方面是由于不同植被类型对磷的吸附能力不同,另一方面因为不同植 被导致土壤性质改变,从而影响 P 组分的变化。在中国贡嘎山的研究中也发现,不同海拔植被类型的差异导 致土壤 pH 的改变,从而影响土壤 P 组分的海拔分布模式^[13]。由此可见,海拔梯度上植被类型的变化可能会 造成土壤 P 组分对海拔的响应更为复杂。因此,控制植被类型变量,探究土壤 P 组分和 P 有效性对海拔梯度 的响应,有利于更好理解山地森林生态系统中土壤养分循环的过程。

武夷山国家级自然保护区拥有全球同纬度现存面积最广、保存最完整的亚热带森林生态系统^[14],是亚热带东南大陆海拔梯度最大的区域,也是当前研究的热点区域。黄山松(*Pinus taiwanensis*)又称台湾松,是我国亚热带山区的主要建群种,也是武夷山绿化和用材的重要优良树种,且主要分布于武夷山海拔 1100 m 以上, 具有良好的海拔梯度分布特征^[15],是探究土壤 P 组分和 P 有效性对海拔梯度响应的理想平台。因此,本研究 以不同海拔黄山松林为研究对象,探究土壤 P 组分和 P 有效性的变化,以期为预测土壤 P 循环对环境变化的 响应提供理论依据,也为探究亚热带山地森林生态系统中土壤养分循环以及武夷山森林保护区可持续发展提 供科学依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

试验区位于江西省武夷山国家级自然保护区(27°48′11″—28°00′35″ N,117°39′30″—117°55′47″ E),海拔 350—2161 m,属于亚热带季风气候。年均气温 14.2 ℃,年均降水量 2583 mm,年均湿度 84%,年均蒸发量 778 mm,年均无霜期 231 d^[14,16]。

1.2 试验设计

2014年10月,根据江西武夷山国家级自然保护区内黄山松的实际生长及分布情况,依据随机性和独立 性的样地选取原则,在海拔 1200—2000 m 之间,每 200 m 为 1 个间隔设置了 5 个海拔梯度(其中包括 2000、 1800、1600、1400、1200 m),并且在每个海拔梯度设置了 3 个 20 m×20 m 的样方,样方之间设有 10 m 以上的隔 离带,共计15个样方^[16]。之后,对样地内胸径≥5 cm的乔木进行胸径和树高的测量,样地基本情况详见 表1。试验区土壤主要以山地黄壤为主。

2019 年7月在每个样方以"S"型5点取样法采样,先去除表面凋落物,然后采集表层土壤(0-10 cm)混 合均匀,放入保温箱带回实验室,去除石砾、碎屑以及植物根系后测定土壤磷酸酶活性,一部分土壤过2 mm 筛后测定土壤微生物生物量,另取一部分自然风干后测定土壤性质。

Table 1	ble 1 The basic characteristics of <i>Pinus taiwanensis</i> forest at different elevations						
	2000 m	1800 m	1600 m	1400 m	1200 m		
郁闭度 Canopy closure	0.50±0.03c	$0.60 \pm 0.05 \mathrm{b}$	0.90±0.33a	0.86±0.02a	0.87±0.03a		
密度 Density/(株/hm ²)	$525.00 \pm 160.73 c$	417.29±130.98c	$1533.36 \pm 370.90 \mathrm{b}$	1991.12±256.73a	$717.25 \pm 65.08c$		
平均胸径/cm Average diameter at breast high	$13.17 \pm 0.66 \mathrm{b}$	14.84±0.69b	$14.53 \pm 0.40 \mathrm{b}$	$14.25{\pm}0.36\mathrm{b}$	23.99±0.79a		
平均树高 Average height/m	$4.76 \pm 0.14 e$	$6.22 \pm 0.20 \mathrm{d}$	$10.49 \pm 0.16c$	$13.29 \pm 0.23 \mathrm{b}$	16.19±0.46a		

表1 不同海拔黄山松林样地基本情况

1.3 测定项目与方法

土壤环境因素和理化性质的测定:土壤温度(ST)采用温度传感器(Model SK-250WP, Sato,日本)测定。 用玻璃电极 pH 计(STARTER 300, Ohaus, 美国)测定土壤 pH, 土水比为 1:2.5。土壤含水率(SM)用烘干法测 定。土壤总有机碳(SOC)和总氮(TN)用碳氮元素分析仪(Elementar Vario EL III, Elementar, 德国)测定。矿 质氮用2 mol/L KCl 浸提,用连续流动分析仪(Skalar san++,Skalar,荷兰)测定滤液中的铵态氮(NH⁺₄-N)和硝 态氮(NO₃⁻N)含量^[17]。可溶性有机碳(DOC)和可溶性有机氮(DON)用去离子水浸提(土水比1:4),用总有 机碳分析仪(TOC-VCPH/CPN, Shimadzu, 日本)测定 DOC 含量, 用连续流动分析仪测定 DON 含量^[18]。

微生物生物量(SMB)的测定:微生物生物量碳(MBC)和微生物生物量氮(MBN)采用氯仿熏蒸-硫酸钾浸 提法^[19], MBP 采用氯仿熏蒸-NaHCO, 浸提法^[20-21], 用总有机碳分析仪测定提取液中的总有机碳含量, 用连续 流动分析仪测定总氮和磷酸盐含量,计算公式为:

$$MBC = \Delta E_{\rm c} / K_{\rm c} \tag{1}$$

$$MBN = \Delta E_N / K_N$$
⁽²⁾

$$MBP = \Delta E_{\rm P} / K_{\rm P} / K_{\rm b} \tag{3}$$

式中, ΔE_{c} 为熏蒸与未熏蒸土壤总C含量的差值; K_{c} 为MBC的浸提系数(0.45); ΔE_{N} 为熏蒸与未熏蒸土壤总N 含量的差值; K_N 为 MBN 的浸提系数(0.54); ΔE_P 为熏蒸与未熏蒸土壤总 P 含量的差值; K_P 为 MBP 的浸提系数 (0.40); K_b为添加 KH₂PO₄后的 P 回收率^[22]。

酸性磷酸酶活性的测定:参照 Saiya-Cork^[23]和 Tian 等^[24]的方法测定酸性磷酸单酯酶(ACP)和磷酸双酯 酶(PD)。分别取1g新鲜土壤,分别用125 mL 50 mmol/L 的醋酸盐缓冲液(pH=5)和100 mL 50 m mol/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)作为标准液标示水解酶活性。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。

土壤 P 组分的测定:采用 Hedley^[25]连续浸提法,用连续流动分析仪测定。参照 Fan 等^[26]和 Hou 等^[3]的 方法,依据各 P 组分的溶解度和生物有效性不同,划分为(1)速效 P 包括树脂膜提取 P(Resin-Pi),是可被植 物直接吸收利用的无机磷;(2)易分解 P 包括 NaHCO₃提取 P(NaHCO₃-Pi 和 NaHCO₃-Po);(3)中等易分解 P 包括 NaOH 提取 P(NaOH-Pi 和 NaOH-Po);(4) 难利用 P 包括 NaOH 浸提并经超声处理提取的 P(NaOHu-Pi 和 NaOHu-Po),HCl 提取 P(HCl-Pi)以及浓硫酸、高氯酸消解的残余 P(Residual-P)。土壤总 P(TP)为所有 P 组分之和。

1.4 数据处理

采用 SPSS 21.0 软件对数据进行统计分析。利用单因素方差分析检验海拔梯度对土壤基本理化性质、微 生物生物量、酸性磷酸酶活性以及 P 组分的影响,使用最小显著性差异法(LSD 法,α=0.05)来比较不同海拔 间的差异。用 Pearson 法对土壤基本理化性质与酸性磷酸酶活性和微生物生物量进行相关性分析。以土壤 基本理化性质、微生物生物量和酸性磷酸酶活性为环境因子,以各 P 组分含量为物种因子,利用 Canaco 5.0 软 件进行冗余分析。利用 Origin 9.1 软件制图。

2 结果与分析

2.1 土壤环境因素和理化性质

除了 DON 外,不同海拔黄山松林土壤的基本理化性质存在显著差异(表 2)。ST 随海拔降低而升高,且 在各海拔之间具有显著差异。随海拔降低,土壤 pH、SM 总体呈降低趋势,且在海拔 1200 m 和 1400 m 处较 低。SOC、TN、NH⁴₄-N、NO³₃N、DOC、DON 含量随海拔升高呈现先增加后降低趋势,其中 SOC、TN 在海拔 2000 m 和 1800 m 高于海拔 1400 m 和 1200 m,而 DOC、DON 则相反。

Table 2 Soil environmental factors and physicochemical properties of <i>Pinus taiwanensis forest</i> at different elevations						
	2000 m	1800 m	1600 m	1400 m	1200 m	Р
ST/°C	$17.48 \pm 0.42 d$	$18.59{\pm}0.08\mathrm{d}$	19.79±0.16c	$20.86{\pm}0.04{\rm b}$	22.88±0.21a	< 0.001
рН	4.34±0.17a	4.41±0.01a	$4.06{\pm}0.10{\rm bc}$	$4.09{\pm}0.01{\rm b}$	3.88±0.16c	0.001
SM/%	94.95±0.01a	$58.72{\pm}0.09{\rm c}$	$72.15{\pm}0.09{\rm b}$	$60.36 \pm 0.20c$	$52.42 \pm 0.04 c$	< 0.001
SOC/(g/kg)	58.93±9.38ab	$42.97{\pm}6.40{\rm c}$	71.48±5.17a	$41.61 \pm 1.30c$	$48.69{\pm}9.82{\rm c}$	0.002
TN/(g/kg)	4.94±0.74a	$3.68 \pm 0.58 \mathrm{b}$	4.91±0.80a	$2.73{\pm}0.07{\rm b}$	$3.52 \pm 0.71 \mathrm{b}$	0.007
$NH_4^+-N/(mg/kg)$	$21.95{\pm}1.84\mathrm{b}$	$11.21 \pm 1.46c$	33.96±0.62a	$20.19{\pm}4.91\mathrm{b}$	$14.05 \pm 3.41 \mathrm{c}$	< 0.001
$NO_3^-N/(mg/kg)$	3.51 ± 1.62 ab	2.92±0.79ab	4.35±0.29a	$0.93 \pm 0.22 \mathrm{b}$	1.21 ± 0.44 b	0.002
DOC/(mg/kg)	$131.14 \pm 13.37 c$	$115.02 \pm 27.87 c$	239.85±9.83a	$178.58 \pm 13.94 \mathrm{b}$	$136.29 \pm 21.78 \mathrm{b}$	< 0.001
DON/(mg/kg)	9.34±2.56c	$8.38{\pm}1.44{\rm c}$	15.91±2.90a	13.34±4.34a	$10.70 \pm 2.68 \mathrm{b}$	0.058

表 2 不同海拔黄山松林土壤环境因素和理化性质

表中数据为平均值±标准差,同一行不同小写字母表示不同海拔间差异显著(P<0.05);ST:土壤温度 Soil temperature; pH:酸碱度;SM: 土壤含水率 Soil moisture;SOC:总有机碳 Soil organic carbon;TN:总氮 Total nitrogen;NH₄⁴-N: 铵态氮;NO₃⁵-N: 硝态氮;DOC: 可溶性有机碳 Dissolved organic carton;DON:可溶性有机氮 Dissolved organic nitrogen

2.2 土壤微生物生物量和酸性磷酸酶活性

随着海拔降低,MBC、MBN、MBP 含量总体呈降低的趋势,其中 MBP 在海拔 2000、1800 m 和 1600 m 显著 高于海拔 1400 m 和 1200 m。MBC/MBN 在海拔 1400 m 最低,MBC/MBP 在海拔 1200 m 最高,MBN/MBP 在 海拔 2000、1800 m 和 1600 m 显著低于海拔 1400 m 和 1200 m(图 1)。

PD、ACP 随海拔降低呈先增加后降低趋势,在海拔 1400 m 最高,海拔 1600、1200 m 次之。同样地,PD/MBC、ACP/MBC 随海拔降低也呈现先增后降趋势,且在海拔 1400 m 最高,海拔 1200 m 次之(图 2)。

2.3 酸性磷酸酶活性和微生物生物量与环境因子的相关系数

PD、ACP 均与 ST、DOC 和 DON 呈显著正相关; MBC、MBN、MBP 与 ST 呈负相关, 而与 SOC、TN 呈正相关; MBC、MBN 与 SM 呈显著正相关(表 3)。





Fig.1 Changes of microbial biomass and its stoichiometric ratio of soil in *Pinus taiwanensis* forest at different elevations 图中数据为平均值±标准差,同一行不同小写字母表示不同海拔间差异显著(*P*<0.05); MBC: 微生物生物量碳 Microbial biomass carbon; MBN: 微生物生物量 氮 Microbial biomass nitrogen; MBP: 微生物生物量 磷; Microbial biomass phosphorus. SMB: 微生物生物量 Microbial biomass





Fig.2 Changes of soil acid phosphatase activities and mass-specific enzyme activities at different elevations

图中数据为平均值±标准差,同一行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:酸性磷酸双酯酶 acid phosphodiesterase; MBC: 微生物生物量碳 Microbial biomass carbon

Table 3	Correlation coefficient between	acid phosphatase acti	vities and microbial biom	ass and physicochemic	al properties of soil
指标 Index	PD	ACP	MBC	MBN	MBP
ST	0.562 *	0.539 *	-0.511	-0.735 **	-0.743 **
pН	-0.521 *	-0.419	0.264	0.510	0.648 **
SM	-0.125	-0.156	0.534 *	0.888 **	0.405
SOC	-0.081	0.006	0.691 **	0.398	0.59 **
TN	-0.423	-0.353	0.813 **	0.654 **	0.693 **
$\rm NH_4^+$ -N	0.367	0.480	0.417	0.232	0.260
NO_3^N	-0.431	-0.288	0.630 *	0.481	0.802 **
DOC	0.545 *	0.678 **	0.146	-0.170	0.042
DON	0.572 *	0.608 *	0.044	-0.083	-0.161

表 3 酸性磷酸酶活性和微生物生物量与土壤基本性质的相关系数

ACP: 酸性磷酸单酯酶 acid phosphomonoesterase; PD: 酸性磷酸双酯酶 acid phosphodiesterase; MBP: 微生物生物量磷 Microbial biomass phosphorus; MBN: 微生物生物量氮 Microbial biomass nitrogen; MBC: 微生物生物量碳 Microbial biomass carbon; ST: 土壤温度 Soil temperature; pH: 酸碱度; SM: 土壤含水率 Soil moisture; SOC: 总有机碳 Soil organic carbon; TN: 总氮 Total nitrogen; NH⁴₄-N: 铵态氮; NO⁻₃-N: 硝态氮; DOC: 可溶 性有机碳 Dissolved organic carton; DON: 可溶性有机氮 Dissolved organic nitrogen. * *P*<0.05; * * *P*<0.01. -表示 pearson 相关系数为负值

between acid phosphetese activities and microbial biomass and

2.4 土壤磷组分

不同海拔土壤 P 组分存在显著差异(表4)。速效 P 含量随海拔降低而增加,且其含量在海拔 2000、1800 m 和 1600 m 显著低于海拔 1400 m 和 1200 m。相反,易分解 P、中等易分解 P、难利用 P 和总 P 含量随海拔降低而减少,且在海拔 2000、1800 m 和 1600 m 显著高于海拔 1400 m 和 1200 m。

Table 4 Changes of phosphorus fractions content in <i>Prints tatwanensis</i> forest at different elevations						
	2000 m	1800 m	1600 m	1400 m	1200 m	Р
速效 P Soluble phosphorus	$4.60\pm0.46\mathrm{b}$	$4.00{\pm}1.05\mathrm{b}$	$4.50 \pm 0.60 \mathrm{b}$	7.20±1.08a	7.00±1.35a	0.005
易分解 P Labile phosphorus	34.20±2.70a	$25.80{\pm}4.96{\rm b}$	29.25±2.25a	$14.10 \pm 3.41 \mathrm{c}$	$16.20 \pm 3.25 c$	< 0.001
中等易分解 P Moderately labile phosphorus	129.30±17.76a	$83.70 \pm 17.57 \mathrm{b}$	$99.45 \pm 13.05 \mathrm{b}$	45.90±8.59)c	53.40±8.51c	< 0.001
难利用 P Occluded phosphorus	348.17±7.27a	184.63±0.55b	$172.00 \pm 19.67 \mathrm{b}$	$121.50 \pm 11.01 d$	147.80±5.80c	< 0.001
总 P Total phosphorus	516.27±27.75a	298.13±23.31b	$305.23{\pm}1.96\mathrm{b}$	188.70±23.17c	$224.40{\pm}16.83{\rm c}$	< 0.001

表4 不同海拔黄山松林各磷组分含量的变化/(mg/kg)

 Cable 4
 Changes of phosphorus fractions content in Pinus taiwanensis forest at different elevations

表中数据为平均值±标准差,同一行不同小写字母表示不同海拔间差异显著(P<0.05)

2.5 土壤磷组分与环境因子的相关性

以土壤 P 组分作为响应变量,土壤基本性质、酸性磷酸酶活性和微生物生物量作为环境解释因子,对不同海拔土壤 P 组分进行冗余分析(图 3)。分析显示,不同海拔样点按照一定的规律进行聚类,其中较高海拔(2000、1800 m 和 1600 m)和较低海拔(1400 m 和 1200 m)分别处于第 1 轴的正负两侧,说明海拔梯度下环境解释因子的变化影响了 P 组分的变化。环境因子解释了土壤 P 组分变异的 92.19%,第 1 轴和第 2 轴分别解释了变量的 86.51%和 5.68%。其中,MBP 解释了土壤 P 组分变化的 60.5%,且与易分解 P、中等易分解 P 呈显著正相关,与速效 P 呈显著负相关。MBN 解释了 P 组分变化的 24.1%,且与难利用 P、TP 呈显著正相关。

3 讨论

3.1 海拔梯度变化对土壤性质的影响

土壤 SOC、TN 在维持陆地生态系统土壤 P 有效性中具有重要作用^[27],其分解和矿化受到温度、水分等因素的调控^[28]。本研究中,土壤 SOC、TN 含量随海拔降低而呈减少趋势,这与 De 等^[11]和 Chang 等^[28]的研究结果一致,主要是由于温度升高和水分减少,引起土壤 SOC、TN 矿化速率增加,导致 SOC、TN 含量减少。然而,在本研究中,随海拔降低,黄山松林郁闭度、林分密度、平均胸径和树高具有增加的趋势,这表明其凋落物归还数量也会增加。尽管如此,郑媛等^[29]的研究发现本研究区低海拔的凋落物分解速率更高,这意味着低海拔处具有更高的 C 周转速率,即 C 输入与输出增加,这可能是受到温度的调控。DOC、DON 主要来源于土壤有机质、凋落物和细根残体的分解等^[30],本研究低海拔处相对较高的 DOC、DON 含量也进一步表明低海拔由于较高的温度加速其 C 周转。有研究表明,亚热带森林越低的土壤 pH 使有机质的溶解性越高,从而有利于增加 DOC、DON 含量^[31]。相比较高海拔地区,本研究中较低海拔地区温度较高和土壤 pH 较低,有利于土壤有机质、凋落物等的分解和矿化,从而提高 DOC、DON 含量。

3.2 海拔梯度变化对土壤微生物生物量和酸性磷酸酶活性的影响

微生物生物量(SMB)是土壤养分循环的重要组成部分,参与养分元素 C、N、P 的矿化和固定^[9]。He 等^[32]关于全球 meta 分析的研究表明,热带和亚热带地区土壤 SMB 随海拔降低而减少,且 SMB 与 SOC 呈正相 关,并指出 SOC 是预测全球 SMB 海拔梯度模式的重要指标。本研究中,随海拔降低,MBC、MBN、MBP 含量呈 减少趋势,且 MBC、MBN、MBP 与 SOC 和 TN 呈显著正相关,表明较低海拔土壤 SOC、TN 含量较少是导致其减 少的重要原因。微生物生物量化学计量比是评估土壤生态系统营养限制的重要指标^[33]。本研究中,MBP 在 较低海拔显著低于较高海拔,而 MBC/MBP 和 MBN/MBP 在较低海拔显著高于较高海拔,这表明较低海拔土 Δ

∻







Fig.3 Redundancy analysis on changes of soil phosphorus fractions in Pinus taiwanensis forest at different elevations

ST: 土壤温度 Soil temperature; pH: 酸碱度; SOC: 总有机碳 Soil organic carbon; TN: 总氮 Total nitrogen; ACP: 酸性磷酸单酯酶 acid phosphomonoesterase; PD: 酸性磷酸双酯酶 acid phosphodiesterase; MBP: 微生物生物量磷 Microbial biomass phosphorus; MBN: 微生物生物量 氮 Microbial biomass nitrogen; TP: 总磷 Total phosphorus

壤微生物中的 P 素相对缺乏,微生物对 P 的需求较高^[34]。因此,较低海拔土壤微生物通过提高 ACP 、PD 活性以满足其对 P 素的需求(图 2)。

磷酸酶在调控和维持土壤 P 的周转中起着关键作用^[35]。由于本地区土壤类型以酸性土壤为主,pH 普遍 较低,因此,占主导地位的磷酸酶主要包括酸性磷酸单酯酶(ACP)和酸性磷酸双酯酶(PD)^[35]。底物有效性 和生物体对磷的需求是影响磷酸酶生成的关键因素^[35-36]。本研究中 ACP、PD 与 DOC、DON 呈显著正相关,较 低海拔处 DOC、DON 含量较高,为微生物提供更多的有效养分,有利于生物体合成更多 ACP、PD。此外,温度 也是影响酶活性的重要因素^[37],本研究较低海拔处温度较高,养分的周转速率较高,生物对 P 的需求增加,微 生物通过提高 APC、PD 活性以获取 P。有研究表明,微生物通过优先分配能量和分泌胞外酶以获取最限制其 生长的资源,会导致 SMB 的降低^[38]。酶活性/MBC 的比值可以用于解释微生物对酶生产的能量分配^[39]。本 研究中,较低海拔处 ACP/MBC、PD/MBC 较高,这主要是由于该地区微生物对 P 的需求较高。因此,微生物 通过自身能量分配策略,将更多的能量用于合成 ACP、PD,以获取有效 P,而降低对 SMB 的投入。

3.3 海拔梯度变化对土壤磷组分的影响及其调控因素

Hou 等^[40]基于全球范围的研究表明,气候可以通过影响主要土壤性质(如土壤 pH、SOC 含量等)、植物和 微生物活性等因素进而影响土壤 P 组分和 P 有效性。本研究中,土壤 TP 含量随海拔降低呈减少的趋势,且 在较低海拔显著低于较高海拔,与 Hou 等^[40]和 Zhou 等^[13]的研究结果类似。土壤 TP 和 P 有效性通常随温度 的增加而降低,这主要由于温度的增加提高了土壤风化程度以及原生矿物磷、有机磷和有机碳的矿化^[13,40]。本研究中,较低海拔处温度较高,土壤 pH 较低,土壤 P 更容易被风化损耗,从而使 TP 含量减少^[41]。另一方 面,较低海拔处 SOC、TN 的减少表明 SOC 的矿化可能增强,从而不利于土壤 TP 含量和 P 有效性的提高^[27]。

1.0

此外,在本研究中,随海拔降低,黄山松林郁闭度、林分密度、平均胸径和树高具有增加的趋势(表1),较高的 植被生物量可能会导致凋落物量增加。然而,这与土壤P含量的海拔变化趋势并不一致,因此凋落物数量可 能不是影响土壤中P含量的主要因素。本团队先前的研究^[29]表明,黄山松叶片对于P的重吸收随海拔降低 而减少,高海拔黄山松的重吸收能力高于低海拔,因此凋落物P含量也并不是影响土壤中P含量的主要因 素。综合以上结果表明,植被凋落物并非是影响土壤P含量的主要因素。土壤微生物通过分泌酸性磷酸酶 等物质促进P的矿化,加速无机磷的分解和活化,从而提高土壤P有效性^[42]。速效P作为可以被植物直接 吸收利用的无机磷^[3],本研究中速效P含量在较低海拔显著高于较高海拔,这与热带森林^[43]和寒带苔原地 区^[12]的研究结果相似,而易分解P、中等易分解P、难利用P则相反。这是由于较低海拔微生物分泌较多的 ACP、PD,使更多较难分解的P组分矿化为无机磷^[7],从而增加速效P含量,而易分解P、中等易分解P、难利 用P含量减少。此外,易分解P、中等易分解P含量在海拔较低处显著降低,很可能还受到MBP减少的影响。 由于 MBP 是土壤潜在有效P库的重要组成部分^[44],因此易分解P、中等易分解P表现出与 MBP 相同的 趋势。

本研究结果表明,MBP 和 MBN 是影响土壤 P 组分的主要因素。Bing 等^[45]研究表明,MBP 在土壤 P 循环 和植物 P 供应中发挥重要作用,当土壤 P 素供应不足时,MBP 的周转能够补充土壤溶液中的 P,并有利于植 物对 P 素的吸收和利用。本研究中,MBP 在较低海拔处显著降低,与易分解 P、中等易分解 P 呈显著正相关, 表明 MBP 作为土壤 P 的活性形式,固持在微生物体内,是土壤有效 P 潜在的供给源和储备库^[46],较低海拔处 较高的温度促进了微生物对土壤 P 的转化,提高速效 P 含量。然而,从长期来看,可能会导致 P 库的储备不 足,从而对较低海拔地区土壤 P 素养分的可持续供应产生不利影响。此外,本研究中 MBN 含量的海拔变化 呈现出与 MBP 相同的趋势,且与 TP、难分解 P 具有显著正相关关系,表明 MBN 在 P 组分的转化中具有重要 作用。由于微生物合成胞外酶时对 N 的需求较高,MBN 含量会影响胞外酶的合成^[47]。微生物通过降低 MBN 含量和增加 N 有效性,能够促进土壤酸性磷酸酶的合成^[48]。因此,较低海拔土壤微生物对 P 的需求较高, MBN 可能通过 ACP、PD 的合成间接影响土壤 P 组分的转化,而 MBP 可直接参与 P 组分的转化。此外,MBC 作为 SMB 的重要组成部分,其在海拔梯度上也表现出与 MBN、MBP 相同的趋势。综上所述,随海拔降低,黄 山松林土壤微生物通过提高 ACP、PD 活性和降低 SMB 含量的能量分配策略,促进土壤 P 组分的转化,从而提 高土壤 P 有效性(图 4)。



图 4 海拔梯度变化对黄山松林土壤磷组分和有效性的影响的概念图(红色"↑"表示增加;蓝色"↓"表示降低)

Fig.4 Conceptual diagram of the effects of elevations on soil phosphorus fractions and availability in Pinus taiwanensis forest

4 结论

随海拔降低,速效 P 含量显著增加,而易分解 P、中等易分解 P、难利用 P 和 TP 含量显著减少。MBP 和 MBN 是影响土壤 P 组分和有效性的主要因素。在低海拔地区,微生物通过提高 ACP、PD 活性和降低 SMB 含量的能量分配策略,促进更多较难分解 P 组分的转化,从而提高速效 P 含量,增加 P 有效性,以满足微生物对 P 的需求。因此,在低海拔地区,微生物通过能量分配策略获取更多有效 P,可能有助于提高武夷山黄山松林 土壤速效 P 的供给,但从长远来看,可能会增加 P 矿化速率和 P 损耗率,导致 P 库的储备不足,从而不利于土 壤 P 素养分的可持续供应。此外,微生物及其胞外酶的产生在 P 组分的转化中具有重要的作用,而酸性磷酸酶的主要来源是真菌^[49],真菌群落对海拔梯度变化的响应将会影响土壤 P 组分转化的过程^[50]。因此,未来 还需进一步探究真菌群落结构与功能之间的联系,以了解微生物在调节山地生态系统土壤 P 组分和有效性的关键过程和机制。

参考文献(References):

- [1] Hou E Q, Luo Y Q, Kuang Y W, Chen C R, Lu X K, Jiang L F, Luo X Z, Wen D Z. Global meta-analysis shows pervasive phosphorus limitation of aboveground plant production in natural terrestrial ecosystems. Nature Communications, 2020, 11: 637.
- [2] Huang L M, Jia X X, Zhang G L, Shao M A. Soil organic phosphorus transformation during ecosystem development: a review. Plant and Soil, 2017, 417(1/2): 17-42.
- [3] Hou E Q, Chen C R, Kuang Y W, Zhang Y G, Heenan M, Wen D Z. A structural equation model analysis of phosphorus transformations in global unfertilized and uncultivated soils. Global Biogeochemical Cycles, 2016, 30(9): 1300-1309.
- [4] Lie Z Y, Lin W, Huang W J, Fang X, Huang C M, Wu T, Chu G W, Liu S Z, Meng Z, Zhou G Y, Liu J X. Warming changes soil N and P supplies in model tropical forests. Biology and Fertility of Soils, 2019, 55(7): 751-763.
- [5] Sardans J, Peñuelas J, Estiarte M. Warming and drought alter soil phosphatase activity and soil P availability in a Mediterranean shrubland. Plant and Soil, 2006, 289(1/2): 227-238.
- [6] Hou E Q, Wen D Z, Kuang Y W, Cong J, Chen C R, He X J, Heenan M, Lu H, Zhang Y G. Soil pH predominantly controls the forms of organic phosphorus in topsoils under natural broadleaved forests along a 2500 km latitudinal gradient. Geoderma, 2018, 315: 65-74.
- [7] 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.
- [8] Reed S C, Yang X J, Thornton P E. Incorporating phosphorus cycling into global modeling efforts: a worthwhile, tractable endeavor. New Phytologist, 2015, 208(2): 324-329.
- [9] He X J, Hou E Q, Liu Y, Wen D Z. Altitudinal patterns and controls of plant and soil nutrient concentrations and stoichiometry in subtropical China. Scientific Reports, 2016, 6: 24261.
- [10] 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):6570-6579.
- [11] De F 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.
- [12] 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.
- [13] 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.
- [14] 聂阳意,王海华,李晓杰,任寅榜,金昌善,徐自坤,吕茂奎,谢锦升.武夷山低海拔和高海拔森林土壤有机碳的矿化特征.应用生态学报,2018,29(3):748-756.
- [15] 封磊,洪伟,吴承祯,宋萍,兰思仁.武夷山黄山松群落物种多样性与种群空间格局的研究.中国生态农业学报,2004,12(3):16-18.
- [16] 周永姣,程林,王满堂,朱国洁,钟全林,郭炳桥,程栋梁.武夷山不同海拔黄山松细根性状季节变化.生态学报,2019,39(12): 4530-4539.
- [17] Huang Z Q, Wan X H, He Z M, Yu Z P, Wang M H, Hu Z H, Yang Y S. Soil microbial biomass, community composition and soil nitrogen

cycling in relation to tree species in subtropical China. Soil Biology and Biochemistry, 2013, 62: 68-75.

- [18] Jones D L, Willett V B. Experimental evaluation of methods to quantify dissolved organic nitrogen (DON) and dissolved organic carbon (DOC) in soil. Soil Biology and Biochemistry, 2006, 38(5): 991-999.
- [19] Vance E D, Brookes P C, Jenkinson D S. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. Soil Biology and Biochemistry, 1987, 19 (6): 703-707.
- [20] Juma N G, Tabatabai M A. Comparison of kinetic and thermodynamic parameters of phosphomonoesterases of soils and of corn and soybean roots. Soil Biology and Biochemistry, 1988, 20(4): 533-539.
- [21] 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, 29(7): 2156-2162.
- [22] Murphy J, Riley J P. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. Analytica Chimica Acta, 1962, 27: 31-36.
- [23] 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.
- [24] 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.
- [25] 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.
- [26] Fan Y X, Zhong X J, Lin F, Liu C C, Yang L M, Wang M H, Chen G S, Chen Y, Yang Y S. Responses of soil phosphorus fractions after nitrogen addition in a subtropical forest ecosystem: insights from decreased Fe and Al oxides and increased plant roots. Geoderma, 2019, 337: 246-255.
- [27] 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.
- [28] 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.
- [29] 郑媛. 武夷山黄山松凋落物分解的研究[D]. 福州: 福建师范大学, 2017.
- [30] 赵盼盼,周嘉聪,林开森,林伟盛,袁萍,曾晓敏,苏莹,徐建国,陈岳民,杨玉盛.不同海拔对福建戴云山黄山松林土壤微生物生物量 和土壤酶活性的影响.生态学报,2019,39(8):2676-2686.
- [31] 肖好燕,刘宝,余再鹏,万晓华,桑昌鹏,周富伟,黄志群.亚热带典型林分对表层和深层土壤可溶性有机碳、氮的影响.应用生态学报, 2016,27(4):1031-1038.
- [32] He X J, Hou E Q, Veen G F, Ellwood M D F, Dijkstra P, Sui X H, Zhang S, Wen D Z, Chu C J. Soil microbial biomass increases along elevational gradients in the tropics and subtropics but not elsewhere. Global Ecology and Biogeography, 2020, 29(2): 345-354.
- [33] 曾泉鑫,曾晓敏,林开森,张秋芳,程蕾,周嘉聪,林巧玉,陈岳民,徐建国.亚热带毛竹林土壤磷组分和微生物对施氮的响应.应用生态学报,2020,31(3):753-760.
- [34] Machmuller M B, Mohan J E, Minucci J M, Phillips C A, Wurzburger N. Season, but not experimental warming, affects the activity and temperature sensitivity of extracellular enzymes. Biogeochemistry, 2016, 131(3): 255-265.
- [35] 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, 515-516; 83-91.
- [36] Sinsabaugh R L, Shah J J F. Ecoenzymatic stoichiometry and ecological theory. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2012, 43 (1): 313-343.
- [37] Meng C, Tian D S, Zeng H, Li Z L, Chen H Y H, Niu S L. Global meta-analysis on the responses of soil extracellular enzyme activities to warming. Science of the Total Environment, 2020, 705: 135992.
- [38] Čapek P, Starke R, Hofmockel K S, Bond-Lamberty B, Hess N. Apparent temperature sensitivity of soil respiration can result from temperature driven changes in microbial biomass. Soil Biology and Biochemistry, 2019, 135: 286-293.
- [39] Dong C C, Wang W, Liu H Y, Xu X T, Zeng H. Temperate grassland shifted from nitrogen to phosphorus limitation induced by degradation and nitrogen deposition: Evidence from soil extracellular enzyme stoichiometry. Ecological Indicators, 2019, 101: 453-464.
- [40] Hou E Q, Chen C R, Luo Y Q, Zhou G Y, Kuang Y W, Zhang Y G, Heenan M, Lu X K, Wen D Z. Effects of climate on soil phosphorus cycle and availability in natural terrestrial ecosystems. Global Change Biology, 2018, 24(8): 3344-3356.
- [41] Dixon J L, Chadwick O A, Vitousek P M. Climate-driven thresholds for chemical weathering in postglacial soils of New Zealand. Journal of Geophysical Research: Earth Surface, 2016, 121(9): 1619-1634.

- [42] Richardson A E, Simpson R J. Soil microorganisms mediating phosphorus availability update on microbial phosphorus. Plant Physiology, 2011, 156 (3): 989-996.
- [43] 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.
- [44] 贝昭贤, 张秋芳, 郑蔚, 杨柳明, 陈岳民, 杨玉盛. 模拟增温对中亚热带杉木人工林土壤磷有效性的影响. 生态学报, 2018, 38(3): 1106-1113.
- [45] Bing H J, Wu Y H, Zhou J, Sun H Y, Luo J, Wang J P, Yu D. Stoichiometric variation of carbon, nitrogen, and phosphorus in soils and its implication for nutrient limitation in alpine ecosystem of Eastern Tibetan Plateau. Journal of Soils and Sediments, 2016, 16(2): 405-416.
- [46] Achat D L, Morel C, Bakker M R, Augusto L, Pellerin S, Gallet-Budynek A, Gonzalez M. Assessing turnover of microbial biomass phosphorus: combination of an isotopic dilution method with a mass balance model. Soil Biology and Biochemistry, 2010, 42: 2231-2240.
- [47] Malik A A, Puissant J, Goodall T, Allison S D, Griffiths R I. Soil microbial communities with greater investment in resource acquisition have lower growth yield. Soil Biology and Biochemistry, 2019, 132: 36-39.
- [48] Nottingham A T, Turner B L, Whitaker J, Ostle N J, McNamara N P, Bardgett R D, Salinas N, Meir P. Soil microbial nutrient constraints along a tropical forest elevation gradient: a belowground test of a biogeochemical paradigm, Biogeosciences, 2015, 12(20): 6071-6083.
- [49] 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.
- [50] Cui Y X, Bing H J, Fang L C, Wu Y H, Yu J L, Shen G T, Jiang M, Wang X, Zhang X C. Diversity patterns of the rhizosphere and bulk soil microbial communities along an altitudinal gradient in an alpine ecosystem of the eastern Tibetan Plateau. Geoderma, 2019, 338: 118-127.