

DOI: 10.5846/stxb202008142124

向君, 樊利华, 张楠楠, 吴淑兰, 郭敏, 周星梅, 王彦杰. 施磷对干旱胁迫下箭竹根际土壤养分及微生物群落的影响. 生态学报, 2021, 41(23): 9422-9431.

Xiang J, Fan L H, Zhang N N, Wu S L, Zhou X M, Guo M, Wang Y J. Effects of phosphorus application on soil nutrients and soil microbial community in rhizosphere of *Fargesia* under drought stress. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(23): 9422-9431.

施磷对干旱胁迫下箭竹根际土壤养分及微生物群落的影响

向 君¹, 樊利华², 张楠楠², 吴淑兰¹, 郭 敏¹, 周星梅², 王彦杰^{1,*}

1 四川师范大学, 生命科学学院, 成都 610100

2 中国科学院成都生物研究所, 中国科学院山地生态恢复与生物资源利用重点实验室, 生态恢复与生物多样性保育四川省重点实验室, 成都 610041

摘要:以箭竹及其根际土壤作为研究对象, 采用两因素随机区组实验, 设置 2 种水分处理(正常浇水和干旱胁迫)和 2 种施磷量处理(施磷和不施磷), 探究施磷对干旱胁迫下箭竹根际土壤养分及微生物群落结构和多样性的影响。结果表明:(1)干旱胁迫显著降低了箭竹根际土壤中微生物量碳、可溶性有机氮和有效磷的含量, 虽对箭竹根际土壤微生物群落的多样性无显著影响, 但显著降低了箭竹根际土壤中总 PLFA (phospholipid fatty acid contents) 的含量和真菌、细菌、革兰氏阳性菌与革兰氏阴性菌的 PLFA 含量以及革兰氏阳性菌/革兰氏阴性菌的 PLFA 比值, 显著改变了箭竹根际土壤微生物群落结构, 结果显著降低了箭竹的生物量。(2)施磷显著增加了受旱箭竹根际土壤中微生物量碳和有效磷的含量, 虽大体上对受旱箭竹根际土壤微生物群落的多样性无显著影响, 但显著增加了受旱箭竹根际土壤中总 PLFA 和真菌 PLFA 的含量, 并在一定程度上增加了细菌、革兰氏阳性菌、革兰氏阴性菌和放线菌的 PLFA 含量以及革兰氏阳性菌/革兰氏阴性菌和真菌/细菌的 PLFA 比值, 也在一定程度上改善了受旱箭竹根际土壤微生物群落结构, 从而改善受旱箭竹的生长。(3)主成分分析表明, 干旱对箭竹根际土壤微生物群落结构的影响显著, 而施磷的影响不明显。(4)相关分析发现, 箭竹根际土壤微生物群落结构与箭竹根际土壤微生物量碳、可溶性有机氮及箭竹生物量呈显著正相关。综上, 干旱降低了箭竹根际土壤养分含量和微生物生物量, 改变了箭竹根际土壤微生物群落结构, 抑制了箭竹的生长; 施磷能增加受旱箭竹根际土壤养分含量和微生物生物量, 改善受旱箭竹根际土壤微生物群落结构, 进而改善受旱箭竹的生长。

关键词:干旱胁迫; 根际; 施磷; 土壤养分; 土壤微生物群落; 磷脂脂肪酸; 箭竹

Effects of phosphorus application on soil nutrients and soil microbial community in rhizosphere of *Fargesia* under drought stress

XIANG Jun¹, FAN Lihua², ZHANG Nannan², WU Shulan¹, GUO Min¹, ZHOU Xingmei², WANG Yanjie^{1,*}

1 College of Life Science, Sichuan Normal University, Chengdu 610100, China

2 Key Laboratory of Ecological Restoration and Bioresource Utilization & Ecological Restoration and Biodiversity Conservation Key Laboratory of Sichuan Province, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

Abstract: To explore the effects of phosphorus application on the soil nutrients and the structure and diversity of soil microbial community in rhizosphere of *Fargesia* response to drought stress, *Fargesia* and its rhizosphere soil were used as experimental materials, and a completely randomized design with two factors of two watering (well-watered and water-stressed) and two P regimes (with and without P fertilization) was arranged. The results showed that: (1) Drought stress

基金项目:第二次青藏高原综合科学考察研究(2019QZKK0303);国家自然科学基金面上项目(31470621)

收稿日期:2020-08-14; 网络出版日期:2021-07-23

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wyjilwm2015@163.com

significantly reduced the contents of soil microbial biomass carbon, soil dissolved organic nitrogen and soil available phosphorus in rhizosphere of *Fargesia*, though it had no significant impact on soil microbial community diversity in rhizosphere of *Fargesia*, obviously decreased the total PLFA contents (phospholipid fatty acid contents), the PLFA contents of fungi, bacteria, Gram-positive bacteria and Gram-negative bacteria and it also decreased the PLFA ratios of Gram-positive bacteria/Gram-negative bacteria and fungi/bacteria, which significantly changed soil microbial community structure in rhizosphere of *Fargesia* and resultantly reduced the biomass of *Fargesia*. (2) Phosphorus application significantly increased the contents of soil microbial biomass carbon and soil available phosphorus in rhizosphere of *Fargesia*, it had no significant effect on soil microbial community diversity in rhizosphere of *Fargesia*, but significantly increased the contents of the total PLFA and fungi PLFA in rhizosphere of *Fargesia*. To a certain extent, it enhanced the PLFA contents of bacteria, Gram-positive bacteria, Gram-negative bacteria and actinomycetes and it also increased the PLFA ratios of Gram-positive bacteria/Gram-negative bacteria and fungi/bacteria. To some extent, it improved soil microbial community structure in the rhizosphere of *Fargesia*, and then improved the growth of droughty *Fargesia*. (3) The principal component analysis showed that drought had a significant impact on soil microbial community structure in rhizosphere of *Fargesia*, but phosphorus application had not. (4) Correlation analysis indicated that rhizosphere soil microbial community structure of *Fargesia* was significantly and positively correlated with rhizosphere soil microbial biomass carbon, rhizosphere soil dissolved organic nitrogen and biomass of *Fargesia*. In summary, drought reduced soil nutrients and soil microbial biomasses in rhizosphere of *Fargesia*, changed soil microbial community structure, and thus inhibited the growth of *Fargesia*; phosphorus application could enhance soil nutrients and soil microbial biomasses in rhizosphere of droughty *Fargesia*, improve soil microbial community structure in rhizosphere of droughty *Fargesia*, and then improve the growth of droughty *Fargesia*.

Key Words: drought stress; rhizosphere; phosphorus application; soil nutrients; soil microbial community; phospholipid fatty acid; *Fargesia*

随着全球气候变暖,干旱等极端天气气候事件发生的频率及强度不断加剧,影响范围不断扩大^[1]。目前,干旱地区已经占据陆地表面 41% 以上的面积^[2],而我国干旱半干旱区占地面积达到了我国陆地面积的 50%^[3],并且开始向湿润区发展^[4-5]。干旱作为一种最为严重的非生物胁迫因子,极大地制约了植物的生长发育、生产力大小及自然更新^[6]。

根际是指离根轴表面数毫米范围之内的、在物理、化学和生物学性质上不同于土体的微环境,在植物生长和发育中起着关键作用^[7-8]。根际作为构建植物与土壤交流沟通的桥梁是植物遭受胁迫时优先作出响应的区域,易受到多种因素的干扰而发生变化,如根际土壤微生物数量和结构、根际土壤养分、根际土壤酶活性等发生改变,从而影响植物生长发育、抗逆性和养分的高效利用^[7-9]。在全球气候变化背景下,根际作为土壤-根系-微生物相互作用的微域环境已是植物生理学、土壤学、微生物学、生态学等多学科的研究热点。

土壤养分是由土壤提供给植物生长所必需的营养元素。其中,根际土壤养分与植物养分吸收利用的关系较原土体更为直接,有着重要的生态学意义。根际土壤养分动态除反映根-土养分供求间的关系,也反映着环境条件的影响,对环境变化表现出极敏感性^[10]。当土壤环境发生变化时,根际土壤养分的有效性也会随之发生很大的变化^[11],水分是影响根际土壤养分转化和有效性最重要的环境因子。然而,以往有关植物根际土壤养分的研究多集中在正常环境条件下,对干旱胁迫下的研究仍相对较少。在全球气候变化日益严峻的形势下,有关干旱胁迫对植物根际土壤养分影响的研究也受到研究者的高度关注。

被称作植物“第二套基因组”的根际微生物是土壤生态系统中最活跃且不可或缺的重要组成部分,担负着土壤结构的形成、有机质与矿物质的分解、固氮和固碳等重任,在促进土壤质量及植物生长发育等方面发挥着重要作用^[12-13]。此外,根际微生物对土壤环境变化也有很强的敏感性,即使土壤水分、土壤温度等环境因

子发生的微小变化,微生物也能精准且快速地做出反应,能敏感地预警陆地生态系统发生的微小变化^[14-15]。因此,在全球气候变化背景下根际微生物研究越来越受到关注。因磷脂是绝大多数生物细胞膜的重要组分,具有较高的生物学种属特性及结构多样性的磷脂脂肪酸(PLFA)是磷脂的主要成分^[16],因此可用 PLFA 生物标记法来进行土壤微生物群落结构特征的分析研究^[17]。

磷是植物生长发育不可或缺的大量元素之一,植物主要从土壤磷库中获得磷素^[18]。通常,植物对土壤磷素的利用率普遍较低^[19-20],在土壤干旱时情况尤为严重^[21],这会影响植物的光合作用、呼吸作用及生物合成等生理活动,进而影响植物的生长发育,这势必会影响植物的根际环境^[22-23]。施磷可改变受旱植物根系生长、养分吸收等生命活动,从而提高植物对于干旱环境的适应能力^[24-25]。然而,却很少有从根际微环境角度进行磷素提高植物抗旱性机制的探究。

箭竹(*Fargesia*)不仅是国宝大熊猫的主食竹,也是亚高山森林生态系统下层最重要的优势种群^[26],在亚高山森林生态系统的水土保持、水源涵养、群落更新等生态功能方面发挥着重要的作用^[27]。箭竹作为浅根系的植物,对水分需求较高,极易受干旱胁迫的影响。在干旱胁迫下,箭竹会出现出笋少或不出笋以及竹叶脱落甚至提早开花死亡的现象;加之,干旱与箭竹极快的生长速率会导致土壤中有效磷匮乏,这将抑制箭竹的后续繁殖更新甚至会引引起箭竹的开花死亡,进而对大熊猫的生存造成威胁^[28-29]。据预测,未来不断加剧的全球气候变化将导致箭竹的分布区域减少^[30-31]。然而,有关箭竹根际土壤养分及根际微生物群落对干旱响应及磷素调控研究却鲜见报道。

那么,干旱胁迫对箭竹根际土壤的养分和微生物群落有何影响?施磷又是如何改变受旱箭竹根际土壤养分及微生物群落来改善受旱箭竹的生长?针对上述问题,本研究从箭竹根际土壤养分及微生物群落角度出发,探究箭竹对干旱的生态适应性及磷素调控机理,可为未来气候变化下大熊猫栖息地内箭竹林可持续经营与保护提供理论依据与技术参考。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验设置于中国科学院成都生物所茂县生态站(103°53' E, 31°40' N),该站位于青藏高原东部边缘与四川盆地的过渡地带,海拔 1820 m,年平均温度 8.6 °C,年平均降水 919.5 mm,年平均蒸发量 1322 mm,年平均日照 1139.8 h,年无霜期 200 d,全年干燥度 1.64—1.74。

1.2 实验材料与实验设计

本试验选取缺苞箭竹(*Fargesia denudata* Yi)及其根际土壤为研究材料。选取种子繁殖、生长健壮及长势相对一致的缺苞箭竹标准株(母株年龄 2 a, 3—4 g 隆分株/标准株),移栽于体积约 50 L、内装 70 kg 土(取自试验点附近海拔 1800 m 次生林下、过筛混匀)的塑料花盆中,每盆栽植 1 个标准株。然后,将移栽好的植株放置于中国科学院茂县山地生态系统定位研究站上半受控(只遮雨水)的遮阳棚内进行日常管理。管理条件为:昼/夜温度为 13—33 °C/8—15 °C,空气相对湿度 40%—85%。

实验共设置 4 个处理,分别是:正常浇水处理,80%—85%土壤相对含水量(Well-watered, -P);干旱胁迫处理,30%—35%土壤相对含水量(Water-stressed, -P);正常浇水+施磷处理(Well-watered, +P);干旱胁迫+施磷处理(Water-stressed, +P),每个处理 3 个重复,每个重复 6 盆。处理 45 d,每隔 15 d 施磷 1 次,共施用 3 次,每盆共施过磷酸钙(P_2O_5 含量为 16%) 18 g,施用量根据竹林土壤有效磷最大流失浓度确定。第一次施磷结束后,开始利用称重法进行干旱胁迫处理,每 3 d 浇 1 次水,补充因蒸散而损失的水分,使每个处理的土壤含水量维持在设定的水平。

实验处理结束后,植物样品分为地上部分与地下部分,将样品分装于牛皮袋中,带回实验室,用于箭竹生物量的测定。土壤样品采用“抖根法”收集根际土,将采集的根际土分为两份,一份置于-80°C 超低温冰箱,用于土壤微生物磷脂脂肪酸(PLFA)的测定;一份风干研磨后,用于土壤理化性质的测定。

1.3 研究方法

土壤养分及箭竹生物量的测定:土壤总碳含量使用元素分析仪分析(Elementar vario MACRO),土壤有机碳、可溶性碳和可溶性有机氮利用 TOC 分析仪分析(Multi-N/C 2100),土壤微生物量碳采用氯仿熏蒸浸提法测定^[32],有效磷采用碳酸氢钠-钼锑抗比色法测定^[33],植物生物量采用称重法进行测定。

土壤微生物 PLFAs 采用修正的 Al-Karaki GN 法^[34]测定,采用末端分枝且饱和的 PLFAs(i14:0、i15:0、a15:0、i16:0、i17:0 与 a17:0)表征革兰氏阳性细菌(G^+ bacteria);采用单一不饱和以及环丙基饱和的 PLFAs(16:1 ω 7c、18:1 ω 7c、cy17:0 与 cy19:0)表征革兰氏阴性细菌(G^- bacteria);采用 18:2 ω 6, 9c 和 18:1 ω ,9c 表征真菌(fungi);采用含甲基的、中链分枝且饱和的 PLFAs(10Me17:0 与 10Me18:0)表征放线菌(actinobacteria);其余的 PLFAs 包括 14:0、16:0、17:0 和 18:0 也用于土壤微生物群落组成的分析。总 PLFAs 含量用于表示土样总微生物量;总细菌 PLFAs 含量为革兰氏阳性细菌与革兰氏阴性细菌的 PLFAs 含量之和^[35-36]。

1.4 数据分析

利用微生物 PLFAs 数据,计算 Shannon-Wiener 多样性指数(H)^[37]、Pielou 均匀度指数(J)^[38]、Margalf 丰度指数(M)^[39]和 Simpson 优势度指数(λ)^[40]。

$$H = - \sum_{i=0}^S P_i (\ln P_i)$$

$$J = H / \ln S$$

$$M = (S-1) / \ln N$$

$$\lambda = \sum_{i=0}^s (P_i)^2$$

式中, $P_i = n_i / N$, N 为 PLFAs 总含量, n_i 为每种 PLFAs 含量, S 为 PLFAs 种类数。

采用单因素方差分析(One-way ANOVA)检验不同处理间植株生物量、根际土壤养分及根际土壤微生物群落结构与多样性的差异显著性(LSD 法, $P < 0.05$);采用基于欧式距离的主成分分析法(PCA)及 Bray-Curtis 距离的置换多因素方差分析(Adonis)对不同处理间根际土壤微生物群落结构变异进行分析及显著性检验;采用 Person 法分析根际土壤微生物群落结构与根际土壤养分和植株生物量的相关性。所有数据均为平均值 \pm 标准误。所有数据处理均采用 Excel 2016 软件、SPSS 24 软件以及 R 2.5.6。图形绘制采用 Origin 9.0 软件和 R 2.5.6 中的 ggplot2 包。

2 结果与分析

2.1 施磷对干旱胁迫下箭竹根际土壤养分及箭竹生物量的影响

如表 1 所示,无论施磷与否,干旱胁迫均显著低了箭竹根际土壤中微生物量碳、可溶性有机氮、有效磷的含量及箭竹地上、地下生物量($P < 0.05$),依次分别降低了 30.62%、28.00%、43.48%、27.37%和 14.98%,但对箭竹根际土壤中总碳、有机碳和可溶性有机碳的含量无显著影响。无论干旱与否,施磷均能显著增加箭竹根际土壤中微生物量碳、有效磷的含量以及箭竹地上生物量、地下生物量,其中箭竹根际土壤中有效磷的含量增加最明显($P < 0.05$),比正常水分和干旱胁迫下的未施磷处理组分别增加了 97.49%和 316.14%,但对箭竹根际土壤中总碳、有机碳、可溶性有机碳和可溶性有机氮的含量均无显著影响。

2.2 施磷对干旱胁迫下箭竹根际土壤微生物群落结构的影响

如图 1 所示,无论施磷与否,干旱胁迫显著降低了箭竹根际土壤中总 PLFA、真菌 PLFA、细菌 PLFA、革兰氏阳性菌 PLFA 的含量($P < 0.05$);然而,干旱胁迫只显著降低了施磷处理下箭竹根际土壤放线菌 PLFA 含量,对未施磷处理下的无显著影响;相反地,干旱胁迫只显著降低了未施磷处理下箭竹革兰氏阴性菌 PLFA 含量($P < 0.05$),对施磷处理下的无显著影响。施磷虽对正常水分处理下箭竹根际土壤微生物各类群的 PLFA 含量无显著影响,但显著增加了受旱箭竹根际土壤中总 PLFA 和真菌 PLFA 的含量($P < 0.05$),且一定程度地增

加了受旱箭竹根际土壤中细菌、革兰氏阳性菌、革兰氏阴性菌和放线菌的 PLFA 含量,但均增加的不显著;无论干旱与否,施磷轻微增加了箭竹根际土壤中革兰氏阳性菌/革兰氏阴性菌和真菌/细菌的 PLFA 比值,比未施磷处理的分别增加了 8.55% 和 18.87%。

表 1 施磷对干旱胁迫下箭竹根际土壤养分及箭竹生物量的影响

Table 1 The effect of phosphorus application on soil nutrients in rhizosphere and biomass of *Fargesia* under drought stress

分析指标 Analysis index	正常水分 Well-watered		干旱胁迫 Water-stressed	
	-P	+P	-P	+P
TC/(mg/kg)	35.21±0.27a	34.99±0.24a	34.43±0.38a	34.34±0.31a
TOC/(mg/kg)	29.70±1.13a	31.28±0.19a	29.14±1.08a	30.48±0.06a
DOC/(mg/kg)	209.68±6.28a	219.29±6.24a	202.73±9.82a	215.08±1.27a
MBC/(mg/kg)	168.76±9.68b	208.97±7.40a	117.08±3.27d	138.84±2.00c
DON/(mg/kg)	54.66±2.11a	58.85±1.39a	39.35±0.18b	42.98±1.94b
AP/(mg/kg)	10.74±0.24c	21.21±0.34b	6.07±0.43d	25.26±0.80a
AB/(g/株)	68.67±5.38ab	76.56±2.86a	49.87±2.41c	63.51±2.58b
UB/(g/株)	76.95±3.49b	90.46±1.75a	65.42±3.45c	74.50±1.83b

-P: 未施磷处理 Without P fertilization; +P: 施磷处理 With P fertilization; TC: 总碳 Total carbon; TOC: 有机碳 Total organic carbon; DOC: 可溶性有机碳 Dissolved organic carbon; MBC: 微生物量碳 Microbial biomass carbon; DON: 可溶性有机氮 Dissolved organic nitrogen; AP: 有效磷 Available phosphorus; AB: 地上生物量 Aboveground biomass; UB: 地下生物量 Underground biomass; 不同小写字母代表同一采样期不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)

2.3 施磷对干旱胁迫下箭竹根际土壤微生物群落多样性的影响

表 2 对表征土壤微生物多样性的 Shannon-Wiener 指数 (Shannon-Wiener index)、均匀度指数 (index)、丰富度指数 (Margalef index) 及 Simpson 优势度指数 (Simpson index) 进行分析表明, 无论施磷与否, 干旱胁迫对箭竹根际土壤微生物的 Shannon-Wiener 指数、Pielou 指数、Margalef 指数及 Simpson 优势度指数均无显著影响; 施磷只显著增加了正常水分下箭竹根际土壤微生物丰富度指数, 而对于干旱胁迫下箭竹根际土壤的这些微生物多样性指数均无显著影响。

表 2 施磷对干旱胁迫下箭竹根际土壤微生物群落多样性的影响

Table 2 Effect of phosphorus application on soil microbial community diversity in rhizosphere of *Fargesia* under drought stress

土壤微生物 Alpha 多样性 Alpha diversity of soil microbial community	正常水分 Well-watered		干旱胁迫 Water-stressed	
	-P	+P	-P	+P
Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index	3.08±0.00a	3.08±0.01a	2.75±0.23a	2.87±0.22a
均匀度指数 Pielou index	0.85±0.00a	0.84±0.00a	0.77±0.06a	0.79±0.06a
丰富度指数 Margalef index	10.58±0.17b	11.63±0.26a	10.70±0.36ab	10.81±0.38ab
Simpson 优势度指数 Simpson index	0.94±0.00a	0.94±0.00a	0.95±0.01a	0.95±0.01a

不同小写字母代表同一采样期不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)

2.4 施磷对干旱胁迫下箭竹根际土壤微生物群落结构的影响

由图 2 可知, 就不同处理间箭竹根际土壤微生物群落结构变异而言, 第一主成分 (PC1) 解释了变异的 76.78%, 第二主成分 (PC2) 解释了变异的 11.98%, PC1 和 PC2 共同解释了总变异的 88.76%, 这可以全面反映不同处理下箭竹根际土壤微生物群落结构特征。PC1 基本上能把正常水分处理和干旱处理区分开, 而 PC2 不能把未施磷处理和施磷处理的区分开。进一步通过基于 Bray-Curtis 距离的置换多因素方差分析 (Adonis) 表明, 无论施磷与否, 干旱使箭竹根际土壤微生物群落结构发生了较为显著的改变 ($F = 12.836, R^2 = 0.562, P = 0.004$); 而无论干旱与否, 施磷虽使箭竹根际土壤微生物群落结构发生改变, 但变化不明显 ($F = 3.138, R^2 = 0.239, P = 0.098$)。由此可见, 干旱和施磷对箭竹根际土壤微生物群落结构均有不同程度的影响, 但干旱胁迫的影响较为显著。

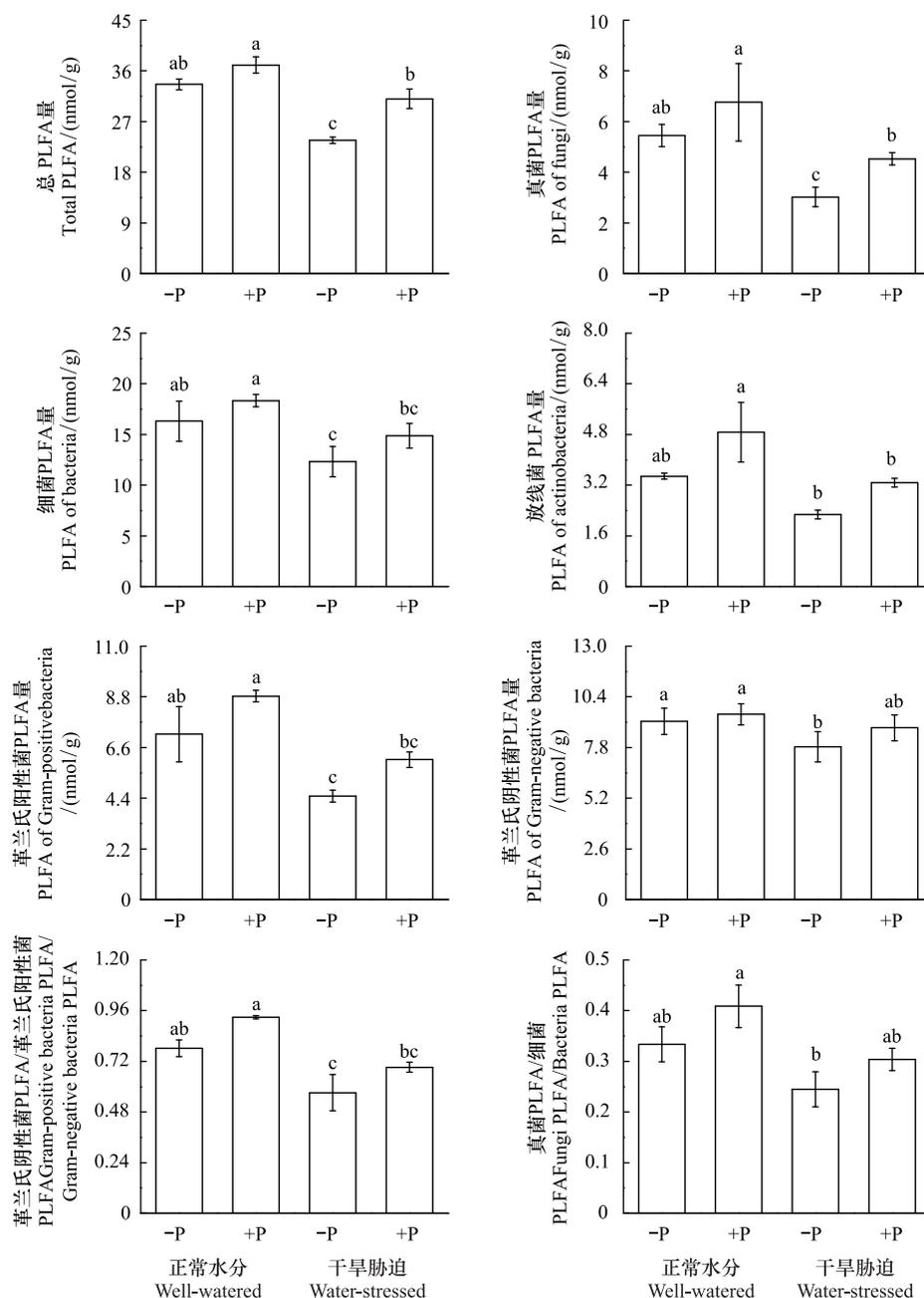


图1 施磷对干旱胁迫下箭竹根际土壤微生物群落结构的影响

Fig.1 The effect of phosphorus application on soil microbial community structure in rhizosphere of *Fargesia* under drought stress

不同小写字母代表同一采样期不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)

2.5 箭竹根际土壤微生物群落结构与箭竹根际土壤养分和箭竹生物量的相关性分析

由表3可知,在箭竹根际土壤中,总碳(TC)与革兰氏阳性菌(G^+)和细菌(B)的PLFA含量呈显著正相关,可溶性有机碳(DOC)与革兰氏阳性菌/革兰氏阴性菌(G^+/G^-)比值呈显著正相关。此外,箭竹地上生物量(AB)、箭竹根际土壤微生物量碳(MBC)和可溶性有机氮(DOC)均与箭竹根际土壤总PLFA(TP)、革兰氏阳性菌(G^+)PLFA、革兰氏阴性菌(G^-)PLFA、真菌(F)PLFA、细菌(B)PLFA和放线菌(A)PLFA的含量以及真菌/细菌(F/B)和 G^+/G^- 呈显著正相关。除箭竹根际土壤革兰氏阴性菌(G^-)PLFA含量以外,箭竹地下生物量与箭竹根际土壤中其它几种微生物PLFA的含量均呈显著正相关。

3 讨论

3.1 施磷对干旱胁迫下箭竹根际土壤养分及箭竹生物量的影响

根际土壤养分的转化、迁移及作物对养分的吸收等过程,均会受到根际环境条件的影响^[41]。其中,土壤碳氮循环是植物和土壤系统之间传递土壤养分最关键的过程,它也毫不例外地会受干旱影响^[42-43]。可溶性有机碳、微生物量碳、可溶性有机氮等土壤活性养分因直接参与土壤生物化学转化过程,而极易受土壤水分等因素的影响,因此常作为土壤碳库和氮库对气候响应的敏感性与真实性评价指标^[44-45]。此外,干旱胁迫会显著降低土壤磷素的有效性^[46]。土壤有效磷是植物吸收磷素的直接形态,是表征土壤磷素供磷能力的重要指标^[47]。目前,关于根际土壤养分对干旱的响应已在小麦、紫花苜蓿、核桃、黑麦草和刺槐等植物上进行了研究,但结果不尽相同,表现为同一土壤养分指标在不同植物的根际研究中呈增高、降低或没有影响^[48-51]。在本研究中,干旱胁迫显著降低了箭竹根际土壤中微生物量碳、可溶性有机氮及有效磷的含量;同时,也降低了箭竹的生物量。干旱胁迫对植物根际养分影响的研究结果存在一定差异,这可能与受试植物种类或干旱胁迫的时间和强度的不同有关^[8]。一些研究表明,施磷不仅能增加植物根际土壤中有机碳含量,也能有效缓减土壤有效磷的缺乏,从而改善植物的生长^[52-54]。本研究表明,无论干旱与否,施磷虽对箭竹根际土壤中总碳、有机碳、可溶性有机碳和可溶性有机氮的含量无显著影响,但均能显著增加箭竹根际土壤中微生物量碳和有效磷的含量,这不仅有利于促进正常条件下箭竹的生长,也有利于改善干旱胁迫下箭竹的生长(表1)。

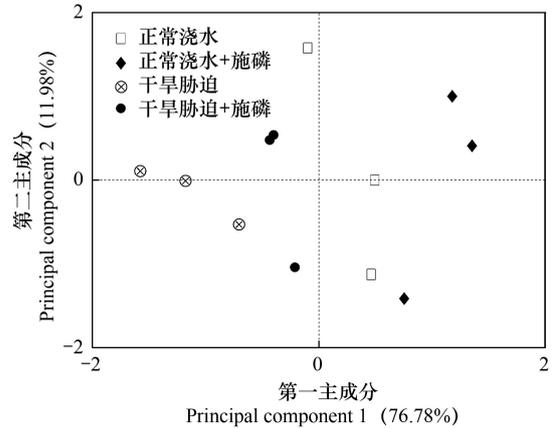


图2 施磷对干旱胁迫下箭竹根际土壤微生物群落结构影响的主成分分析

Fig.2 Principal component analysis of the effect of phosphorus application on soil microbial community structure in rhizosphere of *Fargesia* under drought stress

表3 箭竹根际土壤微生物群落结构与箭竹根际土壤养分和箭竹生物量的相关性分析

Table 3 Correlation analysis of rhizosphere soil microbial community structure with rhizosphere soil nutrients and biomass of *Fargesia*.

项目 Projects	TC	TOC	DOC	MBC	DON	AP	AB	UB
G+	0.581 *	0.426	0.473	0.932 **	0.874 **	0.44	0.705 *	0.682 *
G-	0.545	0.207	0.246	0.759 **	0.765 **	0.423	0.643 *	0.54
G+/G-	0.548	0.499	0.582 *	0.900 **	0.817 **	0.43	0.666 *	0.657 *
TP	0.33	0.48	0.39	0.906 **	0.814 **	0.57	0.718 **	0.765 **
F	0.38	0.46	0.36	0.897 **	0.848 **	0.47	0.777 **	0.795 **
B	0.588 *	0.37	0.41	0.906 **	0.867 **	0.45	0.708 **	0.658 *
A	0.26	0.50	0.42	0.724 **	0.630 *	0.47	0.604 *	0.778 **
F/B	0.16	0.454	0.318	0.684 *	0.654 *	0.42	0.695 *	0.726 **

G⁺: 革兰氏阳性菌 Gram-positive bacteria; G⁻: 革兰氏阴性菌 Gram-negative bacteria; G⁺/G⁻: 革兰氏阳性菌/革兰氏阴性菌 Gram-positive bacteria/Gram-negative bacteria; TP: 总 PLFA Total PLFA; F: 真菌 Fungi; B: 细菌 Bacteria; A: 放线菌 Actinomycete; F/B: 真菌/细菌 Fungal/bacteria; * 表示 $P < 0.05$; ** 表示 $P < 0.01$

3.2 施磷对干旱胁迫下箭竹根际土壤微生物群落的影响

根际土壤微生物是土壤生态系统中最活跃的分解者,它在土壤养分循环中扮演着重要角色,对土壤环境变化十分敏感^[55-56]。当土壤发生干旱时,根际土壤微生物群落结构、生物量和活性等也会发生改变,这将直接改变根际微环境中物质的转化和流通^[57]。本研究发现,干旱胁迫虽对箭竹根际土壤微生物群落多样性无

显著影响,但显著降低了箭竹根际土壤总 PLFA 及真菌、细菌、革兰氏阳性菌、革兰氏阴性菌的 PLFA 的含量及革兰氏阳性菌/革兰氏阴性菌的 PLFA 比值,表明干旱胁迫显著降低了箭竹根际土壤微生物的生物量,明显改变了箭竹根际土壤微生物群落结构,且主成分与置换多因素方差的分析也进一步证实了干旱胁迫对箭竹根际土壤微生物群落结构影响显著,这可能是因为:(1)干旱胁迫引起了根际土壤微生物发生渗透胁迫,进而导致微生物的细胞裂解或死亡^[58],(2)干旱胁迫降低了植物的光合作用,使得可被微生物利用的碳源发生改变^[59-60],这与在白羊草上的研究结果相似^[61]。此外,我们进一步相关性分析表明,箭竹根际土壤中真菌、细菌、革兰氏菌、放线菌的 PLFA 含量、总 PLFA 含量以及革兰氏阳性菌/革兰氏阴性菌和真菌/细菌的 PLFA 比值与箭竹地上生物量、箭竹根际土壤微生物量碳和可溶性有机氮的含量均呈显著正相关,这可能因为:(1)植株生长茂盛,向地下部分输送的有机物较多,使根际土壤微生物活动和数量增加^[62];(2)微生物量碳是微生物体元素之一,微生物数量越大,微生物量碳就越大;(3)可溶性有机氮作为微生物较容易利用的溶解性有机质,促进微生物的生长,影响着微生物群落结构^[63]。

施磷不仅影响着土壤微生物群落的生物量及结构,也可提高土壤微生物对环境胁迫的耐受力^[64-65]。本研究发现,无论干旱与否,施磷虽对箭竹根际土壤微生物群落多样性大体上无显著影响,但显著增加了受旱箭竹根际土壤中总 PLFA 和真菌 PLFA 的含量,且在一定程度上也增加了受旱箭竹根际土壤中细菌、革兰氏阴性菌、革兰氏阳性菌和放线菌的 PLFA 含量,这与施磷增加了受旱箭竹根际土壤微生物量碳的含量密切相关(表 1),相关性分析也证实箭竹根际土壤中这些微生物的 PLFA 含量与箭竹根际土壤微生物量碳的含量变化呈显著正相关;然而,箭竹根际土壤微生物的这些指标与箭竹根际土壤有效磷的含量无显著相关性,这可能是施磷通过调节土壤碳循环和化学性质,间接影响土壤微生物的原因,且也有研究表明土壤微生物对有机磷的矿化作用是基于对碳源的需求而非磷素本身^[66-67]。一些研究表明,与革兰氏阴性菌相比,革兰氏阳性菌更具有竞争力,也更能适应干旱胁迫^[68];也有研究发现干旱胁迫下,细菌稳定性差,而真菌可塑性强,更能适应水分波动^[69-70]。本研究发现,施磷使两种水分条件下箭竹根际土壤革兰氏阳性菌/革兰氏阴性菌及真菌/细菌的 PLFA 比值均有所增加,这有利于箭竹对干旱的适应。由此可见,施磷可在一定程度上缓解干旱对箭竹根际土壤微生物群落的不利影响,但相对于干旱胁迫,施磷对箭竹根际土壤微生物群落结构的影响较小,且主成分分析也能证实。

4 结论

(1)干旱胁迫显著降低了箭竹根际土壤中微生物量碳、可溶性有机氮和有效磷的含量,虽对箭竹根际土壤中微生物多样性无显著影响,但显著降低了微生物的生物量,显著改变了微生物群落的结构,且显著降低了箭竹的生物量。

(2)施磷显著增加了受旱箭竹根际土壤中微生物量碳和有效磷的含量,虽大体上对受旱箭竹根际土壤微生物群落多样性无显著影响,但可在一定程度上改善微生物的生物量及群落结构,并改善受旱箭竹的生长。

(3)干旱对箭竹根际土壤微生物群落结构的影响显著,而施磷对其影响相对较小。

(4)箭竹根际土壤微生物群落结构与箭竹生物量及箭竹根际土壤中微生物量碳和可溶性有机氮密切相关。

参考文献 (References):

- [1] IPCC. Special report on global warming of 1.5 °C [M]. UK: Cambridge University Press, 2018.
- [2] Mahajan S, Tuteja N. Cold, salinity and drought stresses: an overview. Archives of Biochemistry and Biophysics, 2005, 444(2): 139-158.
- [3] 杨阳, 申双和, 马绎皓, 王润元, 赵鸿. 干旱对作物生长的影响机制及抗旱技术的研究进展. 科技通报, 2020, 36(1): 8-15.
- [4] 尹晗, 李耀辉. 我国西南干旱研究最新进展综述. 干旱气象, 2013, 31(1): 182-193.
- [5] Hartmann H, Moura C F, Anderegg W R L, Ruehr N K, Salmon Y, Allen C D, Arndt S K, Breshears D D, Davi H, Galbraith D, Ruthrof K X, Wunder J, Adams H D, Bloemen J, Cailleret M, Cobb R, Gessler A, Grams T E E, Jansen S, Kautz M, Lloret F, O'Brien M. Research frontiers for improving our understanding of drought-induced tree and forest mortality. New Phytologist, 2018, 218(1): 15-28.

- [6] Sicher R C, Timlin D, Bailey B. Responses of growth and primary metabolism of water-stressed barley roots to rehydration. *Journal of Plant Physiology*, 2012, 169(7): 686-695.
- [7] 陈智裕, 马静, 赖华燕, 马祥庆, 吴鹏飞. 植物根系对根际微环境扰动机制研究进展. *生态学杂志*, 2017, 36(2): 524-529.
- [8] Hryniewicz K, Baum C. The potential of rhizosphere microorganisms to promote the plant growth in disturbed soils//Malik A, Grohmann E, eds. *Environmental Protection Strategies for Sustainable*. Dordrecht: Springer, 2012: 35-64.
- [9] 樊利华, 周星梅, 吴淑兰, 向君, 钟晓燕, 唐雪滋, 王彦杰. 干旱胁迫对植物根际环境影响的研究进展. *应用与环境生物学报*, 2019, 25(5): 1244-1251.
- [10] Pieters A J, Paul M J, Lawlor D W. Low sink demand limits photosynthesis under P_i deficiency. *Journal of Experimental Botany*, 2001, 52(358): 1083-1091.
- [11] 曾祥福, 欧阳西荣. 作物根际养分的影响因子及对作物生长发育的影响. *作物研究*, 2011, 25(4): 414-419.
- [12] 吴林坤, 林向民, 林文雄. 根系分泌物介导下植物-土壤-微生物互作关系研究进展与展望. *植物生态学报*, 2014, 38(3): 298-310.
- [13] Nihorimbere V, Ongena M, Smargiassi M, Thonart P. Beneficial effect of the rhizosphere microbial community for plant growth and health. *Biotechnology, Agronomy, Society and Environment*, 2011, 15(2): 327-337.
- [14] Schloter M, Dilly O, Munch J C. Indicators for evaluating soil quality. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2003, 98(1/3): 255-262.
- [15] 韦应莉, 曹文侠, 李建宏, 张爱梅, 李小龙. 不同放牧与围封高寒灌丛草地土壤微生物群落结构 PLFA 分析. *生态学报*, 2018, 38(13): 4897-4908.
- [16] Vestal J R, White D C. Lipid analysis in microbial ecology: quantitative approaches to the study of microbial communities. *BioScience*, 1989, 39(8): 535-541.
- [17] Maire N, Borcard D, Laczkó E, Matthey W. Organic matter cycling in grassland soils of the Swiss Jura mountains: biodiversity and strategies of the living communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 1999, 31(9): 1281-1293.
- [18] 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.
- [19] Suriyagoda L D B, Ryan M H, Renton M, Lambers H. Above-and below-ground interactions of grass and pasture legume species when grown together under drought and low phosphorus availability. *Plant and Soil*, 2011, 348(1/2): 281-297.
- [20] Jaleh D. Annual review of plant physiology and plant molecular biology. *Soil Science*, 1989, 147(5): 385-385.
- [21] 关军锋, 李广敏. 施磷对限水灌溉小麦根冠及产量的影响研究. *中国生态农业学报*, 2004, 12(4): 102-105.
- [22] Burman U, Garg B K, Kathju S. Interactive effects of thiourea and phosphorus on clusterbean under water stress. *Biologia Plantarum*, 2004, 48(1): 61-65.
- [23] Singh V, Pallaghy C K, Singh D. Phosphorus nutrition and tolerance of cotton to water stress; I. Seed cotton yield and leaf morphology. *Field Crops Research*, 2006, 96(2/3): 191-198.
- [24] Gutiérrez-Boem F H, Thomas G W. Leaf area development in soybean as affected by phosphorus nutrition and water deficit. *Journal of Plant Nutrition*, 2001, 24(11): 1711-1729.
- [25] Cortina J, Vilagrosa A, Trubat R. The role of nutrients for improving seedling quality in drylands. *New Forests*, 2013, 44(5): 719-732.
- [26] 冯斌. 林冠遮阴与海拔对大熊猫主食竹生长发育、适口性和营养成分的影响——以缺苞箭竹(*Fargesia denudate*)为例[D]. 雅安: 四川农业大学, 2016.
- [27] 刘庆, 吴宁, 陈庆恒. 亚高山退化针叶林生态系统的非平衡性探讨及其研究动态. *世界科技研究与发展*, 2000, (S1): 58-63.
- [28] 刘成刚. 四川箭竹不同光保护途径与碳氮代谢对干旱胁迫的响应及磷素调控[D]. 北京: 中国科学院大学, 2014.
- [29] 周世强, 黄金燕. 大熊猫主食竹种的研究与进展. *世界竹藤通讯*, 2005, 3(1): 1-6.
- [30] 晏婷婷, 冉江洪, 赵晨皓, 钟雪, 梁敏仪. 气候变化对邛崃山系大熊猫主食竹和栖息地分布的影响. *生态学报*, 2017, 37(7): 2360-2367.
- [31] Tuanmu M N, Viña A, Winkler J A, Li Yu, Xu W H, Ouyang Z Y, Liu J G. Climate-change impacts on understory bamboo species and giant pandas in China's Qinling Mountains. *Nature Climate Change*, 2013, 3(3): 249-253.
- [32] 林启美, 吴玉光, 刘焕龙. 熏蒸法测定土壤微生物量碳的改进. *生态学杂志*, 1999, 18(2): 63-66.
- [33] 张宁, 姜云军, 郭秀平, 李星, 刘庆学, 王敬功. 碳酸氢钠浸提-基体分离-电感耦合等离子体质谱法测定石灰性土壤中有效磷. *理化检验-化学分册*, 2019, 55(2): 214-217.
- [34] Al-Karaki G N, Al-Karaki R B, Al-Karaki C Y. Phosphorus nutrition and water stress effects on proline accumulation in sorghum and bean. *Journal of Plant Physiology*, 1996, 148(6): 745-751.
- [35] Bååth E, Anderson T H. Comparison of soil fungal/bacterial ratios in a pH gradient using physiological and PLFA-based techniques. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, 35(7): 955-963.
- [36] Kaiser C, Koranda M, Kitzler B, Fuchslueger L, Schnecker J, Schweiger P, Rasche F, Zechmeister-Boltenstern S, Sessitsch A, Richter A. Belowground carbon allocation by trees drives seasonal patterns of extracellular enzyme activities by altering microbial community composition in a beech forest soil. *New Phytologist*, 2010, 187(3): 843-858.
- [37] Shannon C E, Weaver W. The mathematical theory of communication. *Physics Today*, 1950, 3(9): 31-32.
- [38] Pielou E C. The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology*, 1966, 13: 131-144.
- [39] 郭梨锦, 曹凑贵, 张枝盛, 刘天奇, 李成芳. 耕作方式和秸秆还田对稻田表层土壤微生物群落的短期影响. *农业环境科学学报*, 2013, 32

- (8): 1577-1584.
- [40] Belcher P R. Measurement of myocardial contractility. *Journal of Cardiothoracic and Vascular Anesthesia*, 1997, 11(6): 812-812.
- [41] Deng Q, Cheng X L, Bowatte S, Newton P C D, Zhang Q F. Rhizospheric carbon-nitrogen interactions in a mixed-species pasture after 13 years of elevated CO₂. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2016, 235: 134-141.
- [42] Sanaullah M, Blagodatskaya E, Chabbi A, Rumpel C, Kuzyakov Y. Drought effects on microbial biomass and enzyme activities in the rhizosphere of grasses depend on plant community composition. *Applied Soil Ecology*, 2011, 48(1): 38-44.
- [43] 汪业勛, 赵士洞, 牛栋. 陆地土壤碳循环的研究动态. *生态学杂志*, 1999, 18(5): 29-35.
- [44] 李菊梅, 王朝辉, 李生秀. 有机质、全氮和可矿化氮在反映土壤供氮能力方面的意义. *土壤学报*, 2003, 40(2): 232-238.
- [45] Neff J C, Chapin III F S, Vitousek P M. Breaks in the cycle: dissolved organic nitrogen in terrestrial ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2003, 1(4): 205-211.
- [46] Sardans J, Peñuelas J. Increasing drought decreases phosphorus availability in an evergreen Mediterranean forest. *Plant and Soil*, 2004, 267(1): 367-377.
- [47] 贾兴永, 李菊梅. 土壤磷有效性及其与土壤性质关系的研究. *中国土壤与肥料*, 2011, (6): 76-82.
- [48] 薛冉. 生长早期小麦根际土壤养分及微生物对不同水分供应模式响应及其机制的研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2017.
- [49] 贾宇, 徐炳成, 李凤民, 王晓凌. 半干旱黄土丘陵区苜蓿人工草地土壤磷素有效性及对生产力的响应. *生态学报*, 2007, 27(1): 42-47.
- [50] 刘方春, 邢尚军, 马海林, 杜振宇, 马丙尧. 干旱生境中接种根际促生细菌对核桃根际土壤生物学特征的影响. *应用生态学报*, 2014, 25(5): 1475-1482.
- [51] 周来良. 干旱对根际土壤酶、氮磷钾及根部有机酸的影响[D]. 重庆: 西南大学, 2009.
- [52] 马垒, 赵文慧, 郭志彬, 王道中, 赵炳梓. 长期不同磷肥施用量对砂姜黑土真菌多样性、群落组成和种间关系的影响. *生态学报*, 2019, 39(11): 4158-4167.
- [53] 杨畅, 张树兰, 杨学云. 长期施肥对壤土冬小麦产量及土壤养分的影响. *土壤通报*, 2018, 49(2): 402-408.
- [54] Ashkevari A S, Hoseinzadeh S H, Miransari M. Effects of different nitrogen, phosphorus, potassium rates on the quality and quantity of citrus plants, variety Thomson novel under rainfed and irrigated conditions. *Journal of Plant Nutrition*, 2013, 36(9): 1412-1423.
- [55] Eisenhauer N, Scheu S, Jousset A. Bacterial diversity stabilizes community productivity. *PLoS One*, 2012, 7(3): e34517.
- [56] Philippot L, Raaijmakers J M, Lemanceau P, van der Putten W H. Going back to the roots: the microbial ecology of the rhizosphere. *Nature Reviews Microbiology*, 2013, 11(11): 789-799.
- [57] Lambers H, Mougél C, Jaillard B, Hinsinger P. Plant-microbe-soil interactions in the rhizosphere: an evolutionary perspective. *Plant and Soil*, 2009, 321(1/2): 83-115.
- [58] Turner B L, Driessen J P, Haygarth P M, Mckelvie I D. Potential contribution of lysed bacterial cells to phosphorus solubilisation in two rewetted Australian pasture soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, 35(1): 187-189.
- [59] 黄化刚, 吕立新, 张艳茗, 姜壮, 申燕, 安千里. 微生物帮助烟草抗旱的机理及其应用. *应用生态学报*, 2017, 28(9): 3099-3110.
- [60] Liu C G, Wang Y J, Pan K W, Jin Y Q, Liang J, Li W, Zhang L. Photosynthetic carbon and nitrogen metabolism and the relationship between their metabolites and lipid peroxidation in dwarf bamboo (*Fargesia rufa* Yi) during drought and subsequent recovery. *Trees*, 2015, 29(6): 1633-1647.
- [61] 肖列. CO₂浓度升高、干旱胁迫和施氮对白羊草生长和根际微生物的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2015.
- [62] 聂园园, 周贵尧, 邵钧炯, 周灵燕, 刘瑞强, 翟德莘, 周旭辉. 模拟干旱对亚热带森林土壤微生物生物量及群落结构的影响. *复旦学报: 自然科学版*, 2017, 56(1): 97-105.
- [63] 赵盼盼, 周嘉聪, 林开森, 张秋芳, 袁萍, 曾晓敏, 苏莹, 徐建国, 陈岳民, 杨玉盛. 海拔梯度变化对中亚热带黄山松土壤微生物生物量和群落结构的影响. *生态学报*, 2019, 39(6): 2215-2225.
- [64] Nielsen U N, Prior S, Delroy B, Walker J K M, Ellsworth D S, Powell J R. Response of belowground communities to short-term phosphorus addition in a phosphorus-limited woodland. *Plant and Soil*, 2015, 391(1/2): 321-331.
- [65] 唐宏亮, 郭秋换, 张春潮, 段霄霄. 磷供应对玉米根际微生物碳源利用和功能多样性的影响. *中国生态农业学报*, 2015, 23(10): 1312-1319.
- [66] Huang J S, Hu B, Qi K B, Chen W J, Pang X Y, Bao W K, Tian G L. Effects of phosphorus addition on soil microbial biomass and community composition in a subalpine spruce plantation. *European Journal of Soil Biology*, 2016, 72: 35-41.
- [67] Heuck C, Weig A, Spohn M. Soil microbial biomass C:N:P stoichiometry and microbial use of organic phosphorus. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 85: 119-129.
- [68] Chodak M, Gołębiewski M, Morawska-Płoskonka J, Kuduk K, Niklińska M. Soil chemical properties affect the reaction of forest soil bacteria to drought and rewetting stress. *Annals of Microbiology*, 2015, 65(3): 1627-1637.
- [69] de Vries F, Griffiths R I, Bailey M, Craig H, Girlanda M, Gweon, H S, Hallin S, Kaisermann A, Keith A M, Kretschmar M, Lemanceau P, Lumini E, Mason K E, Oliver A, Ostle N, Prosser J I, Thion C, Thomson B, Bardgett R D. Soil bacterial networks are less stable under drought than fungal networks. *Nature Communications*, 2018, 9: 3033.
- [70] Kaisermann A, Maron P A, Beaumelle L, Lata J C. Fungal communities are more sensitive indicators to non-extreme soil moisture variations than bacterial communities. *Applied Soil Ecology*, 2015, 86: 158-164.