

DOI: 10.20103/j.stxb.202301200129

胡一帆, 刘宣, 李宇, 熊仕臣, 张璐瑶, 李济宏, 袁春阳, 徐振锋, 游成铭, 谭波, 徐红伟, 徐琳. 华西雨屏区不同林龄柳杉人工林土壤磷组分特征. 生态学报, 2024, 44(2): 686-698.

Hu Y F, Liu X, Li Y, Xiong S C, Zhang L Y, Li J H, Yuan C Y, Xu Z F, You C M, Tan B, Xu H W, Xu L. Patterns of soil phosphorus fractions across a chronosequence of *Cryptomeria japonica* var. *sinensis* in rainy area of western China. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(2): 686-698.

华西雨屏区不同林龄柳杉人工林土壤磷组分特征

胡一帆^{1,2,3}, 刘 宣^{1,2,3}, 李 宇^{1,2,3}, 熊仕臣^{1,2,3}, 张璐瑶^{1,2,3}, 李济宏^{1,2,3}, 袁春阳^{1,2,3},
徐振锋^{1,2,3}, 游成铭^{1,2,3}, 谭 波^{1,2,3}, 徐红伟^{1,2,3}, 徐 琳^{1,2,3,*}

1 四川农业大学林学院, 长江上游林业生态工程四川省重点实验室, 成都 611130

2 长江上游森林资源保育与生态安全国家林业和草原局重点实验室, 成都 611130

3 华西雨屏区人工林生态系统研究长期科研基地, 成都 611130

摘要: 磷是限制陆地生态系统生产力的关键养分因子。当前尚不了解不同土壤磷组分随柳杉林龄增长如何变化, 及其与土壤微生物群落的关系。以华西雨屏区不同林龄(7年生幼龄林、13年生中龄林、24年生近熟林、33年生成熟林、53年生过熟林)柳杉(*Cryptomeria japonica* var. *sinensis*)人工林为研究对象, 采用 Hedley 磷素分级方法、磷脂脂肪酸分析法(PLFA)来探究不同林龄柳杉人工林土壤磷组分的分布模式及影响因子。结果表明: 不同林龄和土壤深度土壤磷各组分含量差异显著。随林龄增加, 可溶性磷和磷灰石含量逐渐减少, 残余态磷含量逐渐增加, 其余磷组分含量先增加后降低。除可溶性磷、浓盐酸提取态无机磷和残余态磷组分外, 其余土壤磷组分含量表现为上层(0—15 cm)高于下层(15—30 cm)。偏门特尔检验表明, 微生物群落与土壤磷组分之间存在显著关联。回归分析发现, 碳与有机磷比值和酸性磷酸酶活性呈正相关。冗余分析显示, pH、土壤有机碳、土壤含水量, 全氮和土壤容重是影响土壤磷组分变化的主导因子。研究显示, 造林初期的土壤磷组分快速积累, 在中龄林阶段达到最大值, 随着柳杉人工林林龄的增加, 土壤中磷的限制逐渐加强, 土壤磷组分含量在成熟林之后逐渐下降。这些结果可为柳杉人工林的培育及可持续经营管理提供科学依据。

关键词: 土壤磷组分; 林龄; 土壤深度; 柳杉人工林

Patterns of soil phosphorus fractions across a chronosequence of *Cryptomeria japonica* var. *sinensis* in rainy area of western China

HU Yifan^{1,2,3}, LIU Xuan^{1,2,3}, LI Yu^{1,2,3}, XIONG Shichen^{1,2,3}, ZHANG Luyao^{1,2,3}, LI Jihong^{1,2,3},
YUAN Chunyang^{1,2,3}, XU Zhenfeng^{1,2,3}, YOU Chengming^{1,2,3}, TAN Bo^{1,2,3}, XU Hongwei^{1,2,3}, XU Lin^{1,2,3,*}

1 Forestry Ecological Engineering in the Upper Reaches of the Yangtze River Key Laboratory of Sichuan Province, College of Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

2 National Forestry and Grassland Administration Key Laboratory of Forest Resources Conservation and Ecological Safety on the Upper Reaches of the Yangtze River, Chengdu 611130, China

3 Rainy Area of West China Plantation Ecosystem Permanent Scientific Research Base, Chengdu 611130, China

Abstract: Despite the abundant content of soil total phosphorus, it is a key limiting factor of primary productivity in most terrestrial ecosystems, owing to low weathering rate of parent materials, leaching and its strong affinity to soil minerals. Currently, it remains largely unknown about how soil phosphorus fraction changes with increasing stand age of *Cryptomeria japonica* var. *sinensis* and its relationship with soil microbial communities. This study aims to explore the variation patterns of

基金项目: 四川省自然科学基金项目(2023NSFSC1191); 国家自然科学基金项目(32071745); 四川省杰出青年科技人才项目(2020JDJQ0052); 四川省应用基础项目(2022NSFSC0083)

收稿日期: 2023-01-20; 网络出版日期: 2023-10-18

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xulin_lxy@sicau.edu.cn

soil phosphorus fractions in *C. japonica* plantations with different stand ages and soil depths, and to address the relationships between soil microbial communities and different soil phosphorus fractions. This study was conducted in rainy area of western China, soil samples from different stand ages of *C. japonica* plantations (7-year-old young forest, 13-year-old middle-aged forest, 24-year-old near-mature forest, 33-year-old mature forest and 53-year-old over-mature forest) were collected. Using Hedley's sequential P fractionation and phospholipid fatty acids (PLFA) methods, the above goals were achieved. The results showed that each fraction of soil P was significantly different among stand ages and soil depths. With the growth of *C. japonica*, the content of soluble organic phosphorus (Soluble P_i) and apatite phosphate (Dil.HCl- P_i) gradually decreased, and the content of residual phosphorus (Residual P) gradually increased, and the content of other phosphorus fractions showed increasing firstly and then decreasing trends. Except for the Soluble P_i , Conc.HCl- P_i and Residual P, all soil phosphorus fractions were significantly different regarding different soil depths. Under different stand ages, the contents of phosphorus fractions in 0—15 cm soil were significantly higher than those in 15—30 cm soil. Partial Mantel tests showed a significant association between soil microbial communities (represented by phospholipid fatty acids) and soil phosphorus fractions. Further regression analysis showed that soil organic C to total organic P ratio was positively correlated with acid phosphatase activity, which played an important role in obtaining available phosphorus in phosphorus-deficient soil. Redundancy analysis showed that pH, soil organic matter, soil water content, total nitrogen, and soil bulk density were the dominant factors affecting the changes of soil phosphorus fractions. In conclusion, the soil phosphorus fractions in the early stage of afforestation accumulated rapidly, reaching the maximum value in the middle-aged forest stage. With the increase of the stand age of willow fir plantations, a growing intensity of soil phosphorus deficiency was observed. The soil phosphorus fraction content gradually decreased after mature forest. This study provided theoretic bases for the cultivation and sustainable management of *C. japonica*.

Key Words: soil phosphorus fraction; stand age; soil depth; *Cryptomeria japonica* var. *sinensis* plantation

磷作为植物生长的重要营养物质之一^[1],是森林生态系统的初级生产力和功能的主要限制因子^[2]。土壤中,磷以多种无机和有机的形态存在,其中只有一小部分能被植物直接吸收利用^[3]。在热带和亚热带地区,高度风化的土壤中富含铝、铁等矿物和有机质,易与磷发生吸附,降低了磷的有效性^[4]。不同形态的磷具有不同的生态功能,在周转时间上存在显著差异^[5]。不稳定无机磷一般游离或吸附在土壤表面,可被生物快速利用^[6];与铁铝化合物相关的无机磷转化时间相对较长^[7];被次生矿物包裹的无机磷,通常被认为是植物不可利用的。有机磷库包括土壤微生物生物量和一系列难降解性的含磷有机质,是植物可利用磷的重要来源^[8]。因此,土壤中不仅全磷,其他各个磷组分的相对含量都是土壤磷生物有效性的决定因素^[9]。

土壤磷循环转化是一个复杂多变的生物地球化学过程,也是许多关键生态系统功能的基础^[10]。土壤中磷的动态很大程度上与植物和微生物相关^[11],植物可以通过分泌有机酸,磷酸酶等一系列生物过程来提高土壤磷的有效性,同时也将磷以凋落物的形式返还回土壤当中^[12]。土壤中的微生物一方面固定有效磷用于自身生存,另一方面通过溶解含磷矿物和矿化有机磷将有效磷释放于土壤中^[13]。此外,不同的微生物群落在利用土壤磷方面表现出不同的能力^[14]。随林木生长,林分小气候、林下植被、土壤理化性质,凋落物数量和质量以及微生物群落发生改变^[15-16]。因此,研究不同林龄的人工林如何影响土壤磷组分之间的变化关系及其转化机理,有助于深入了解该地区土壤磷的状况和动态,为有效管理人工林提供依据。

人工林正在成为全球森林产业中越来越重要的一部分^[17],我国现有人工林面积增长迅速^[18]。柳杉(*Cryptomeria japonica* var. *sinensis*)作为我国亚热带地区主要的造林树种之一,具有生长迅速,木材质地优良等特点^[19]。但由于造林初期仅片面追求经济效应,人工林面临着土壤肥力衰退,产量低下等一系列问题,森林的生态、经济效应都难以达到预期效果,如何全面精准提升柳杉人工林质量是当前亟需解决的现实问题。同时,我国森林土壤很大程度上受到磷的限制^[20],包括柳杉人工林^[21]。因此,深入了解柳杉人工林发育过程中

土壤磷组分特征及其调控因素,可为柳杉人工林土壤肥力维持与提升提供科学依据。本研究的主要科学问题是:(1)林龄如何影响柳杉人工林土壤磷限制状况、磷酸酶活性及磷的形态?(2)土壤磷的形态与土壤微生物具有什么样的关系?华西雨屏区是四川盆地西部边缘独特的自然地理区域,也是我国西南地区重要的生态屏障^[22]。洪雅林场位于华西雨屏区中心地带,以经营柳杉人工林为主,现有柳杉人工林近 5644 hm²。由于长期生产经营,林场拥有大片不同年龄的柳杉人工林。已有对柳杉人工林生产实践的研究主要关注其生产力,而对土壤退化等问题不够重视。认识不同生长阶段的土壤磷组分特征有助于理解生产经营活动与土壤磷养分之间关系,对合理管理柳杉人工林有着重要意义。鉴于此,本研究以华西雨屏区的洪雅林场 5 种林龄(7 a, 13 a, 24 a, 33 a, 53 a)柳杉人工林为研究对象,研究两个土壤深度下(0—15 cm, 15—30 cm)土壤磷组分随林龄变化特征,系统探索不同林龄柳杉人工林土壤磷的相对限制状况、土壤磷形态、磷酸酶活性及其与土壤微生物群落的关系。研究成果将为深入认知柳杉人工林土壤的磷素循环提供理论支持,以及对其科学经营管理具有重要的现实意义和广阔的应用前景。

1 材料和方法

1.1 研究地区自然地理概况

本实验在四川农业大学华西雨屏区人工林生态系统长期科研基地开展,该基地位于四川省眉山市洪雅县国有林场(29°43′—29°48′N, 103°09′—103°14′E)。该处海拔约 1200 m,属亚热带湿润气候,年日照 1006.1 h,年平均气温约 16.6℃,最冷月 1 月均温 6.1℃,最热月 7 月均温 25.3℃,年平均降雨量约 1400 mm。土壤类型为山地黄壤。林场内种植有人工纯林与混交林,主要造林树种为柳杉和杉木(*Cunninghamia lanceolata*)。本研究样地在洪雅林场玉屏山工区,该区柳杉人工林始建于 1960 年左右,并且其林龄序列完整,地形地貌、土壤类型、坡度、坡向,经营历史等条件相近。林下植物以岩蕨(*Woodsia ilvensis*)、寒莓(*Rubus buergeri*)、茶(*Camellia sinensis*)、黑足鳞毛蕨(*Dryopteris fuscipes*)、箭竹(*Fargesia spathacea*)为主^[23]。

1.2 样地选设

根据我国柳杉人工林林龄序列划分标准,于 2021 年 7 月在洪雅林场玉屏山工区选取了 5 个不同林龄柳杉人工林为研究对象,包括 7 年生的幼龄林(7 a)、13 年生的中龄林(13 a)、24 年生的近熟林(24 a)、33 年生的成熟林(33 a)、53 年生的过熟林(53 a)。其中,林龄 30 以上的为一代林,30 以下的为过熟林经砍伐后重新栽种的二代林。样地相邻分布,且地形、海拔,土壤条件等基本相同。每个林龄样地设置 3 个 20 m×20 m 标准样方,坡向相似,坡度均小于 30°。各林龄样地详细信息见文献^[23]。

1.3 样品采集

于 2021 年 7 月底采集土壤样品,先将地表的凋落物清理干净,在各样方内使用直径 5 cm 的土钻按照五点采样法梅花点法采集 5 钻的土壤样品(0—15 cm 和 15—30 cm),并将同一样方土壤样品均匀混合后装入自封袋,写上编号,共计 30 份。同时,在各样方挖取一个土壤剖面,用 100 cm³的环刀分别取 0—15 cm、15—30 cm 的原状土,用来测定土壤容重(BD)。

1.4 各指标测定方法

在实验室进行土壤样品处理,将采集的新鲜土壤筛选掉石子和根系后过 2 mm 的筛,磷脂脂肪酸(PLFA)分析参照 Buyer 和 Sasser^[24]所描述的方法,用于分析微生物生物量和群落组成。参考鲍士旦的《土壤农化分析》^[25],采用铝盒烘干法测定土壤含水量(SWC);然后将其余鲜土自然风干,一部分土壤样品采用电位法测定土壤 pH(土水比为 1:2.5);另一部分磨细过 0.149 mm 筛,采用凯氏定氮法测定土壤全氮(TN);磷酸苯二钠比色法测定土壤酸性磷酸酶活性(APA);重铬酸钾氧化-外加热法(容量法)测定土壤有机碳(SOC)含量。

土壤磷组分测定方法采用 Moir 和 Tiessen^[26]改良后的 Hedley 连续化学浸提法^[27],根据土壤磷对植物的生物有效性,将其分为 9 个组分,包括 3 个不稳定磷组分(Labile P):可溶性磷(Soluble P_i),碳酸氢钠提取态磷(NaHCO₃-P_i和 NaHCO₃-P_o);3 个中等不稳定磷组分(Moderately Labile P):氢氧化钠提取态磷(NaOH-P_i和

NaOH-P_o), 稀盐酸提取态磷(Dil.HCl-P_i); 3个非不稳定磷组分(Non-labile P): 浓盐酸提取态磷(Conc.HCl-P_i和 Conc.HCl-P_o), 残余态磷(Residual P)。具体方法为: 称取0.5 g 风干土样, 依次加入0.01 mol/L CaCl₂溶液、0.5 mol/L NaHCO₃溶液、0.1 mol/L NaOH 溶液、1 mol/L HCl 溶液和浓 HCl 浸提, 最后使用浓 H₂SO₄+H₂O₂对土样进行消煮。将每次加入试剂后获得的浸提液离心过滤, 所得的上清液用于测定该磷组分的含量。其中 CaCl₂溶液和稀 HCl 提取的上清液只测定了该组分的无机磷。而 NaHCO₃溶液, NaOH 溶液和浓 HCl 所提取的上清液一部分测定了该组分的无机磷, 另外一部分经过浓 H₂SO₄和过硫酸铵消解后用于测定该组分全磷。其有机磷含量为全磷和无机磷的差值。土壤全磷含量为所有磷组分总和, 待测样液采用蓝色钼酸盐-抗坏血酸法^[28]测定。

1.5 统计与分析

使用 R 软件(V4.2.1)^[29]进行统计分析。在进行统计分析前, 所有数据均使用 Shapiro-Wilkinson 检验进行正态性检验, 并使用 Levene 检验进行方差同质性检验。使用“vagan”包^[30]的“vif.cca”函数对环境因子进行方差膨胀因子(VIF)分析, 对于 VIF 值大于 10 的因子, 予以去除。使用单因素方差分析检验在不同林龄及不同土壤深度下土壤磷组分间的差异, 并采用最小显著差异(LSD)进行事后比较。在 R 中利用“ggpmisc”包^[31], 通过回归分析探讨林龄与土壤有机碳含量、全磷含量、C:P, C:P_o和土壤磷组分的关系, 以及酸性磷酸酶活性与土壤磷脂脂肪酸, 磷组分和 C:P_o的关系。使用“vegan”包分别进行了偏门特尔检验(partial Mantel test)和冗余分析(RDA), 前者用来确定磷脂脂肪酸与土壤磷组分之间的相关性, 后者用来建立了土壤磷组分与土壤理化性质之间的关系。

2 结果

2.1 土壤理化性质随林龄和土壤深度的变化规律

各项土壤理化指标在不同林龄和土壤深度下有显著差异(表 1, $P < 0.05$)。土壤有机碳含量, 全氮含量和土壤酸性磷酸酶活性分别在 6.78—97.53 g/kg, 0.44—3.99 g/kg 和 3.64—57.91 $\mu\text{mol h}^{-1} \text{g}^{-1}$ 之间。它们均随着林龄的增加表现出先升高后降低的趋势。土壤全磷含量在 0.16—0.43 g/kg 之间, 且在 7a 最低, 13a 最高。在不同土壤深度下, 0—15 cm 的土壤有机碳、全氮、全磷和酸性磷酸酶活性基本显著高于 15—30 cm ($P < 0.05$)。洪雅林场柳杉人工林土壤整体呈酸性, pH 范围在 4.05—4.85 之间, 并随着林龄增长显著降低 ($P < 0.05$)。

表 1 华西雨屏区柳杉人工林不同林龄和不同土壤深度下土壤理化性质以及磷酸酶活性

Table 1 Soil physical and chemical properties and phosphatase activity of *C. japonica* plantations at different stand ages and different soil depths in rainy area of western China

指标 Parameters	土壤深度 Soil depth/cm	林龄 Stand age/a				
		7	13	24	33	53
土壤有机碳 Soil organic carbon/(g/kg)	0—15	6.78±0.30c	55.72±0.96b	85.74±9.22ab	97.53±10.21a	82.28±2.66ab
	15—30	7.14±0.17c	29.47±0.56b	74.02±5.33a	66.55±5.89a	33.82±1.54b
全氮 Total nitrogen/(g/kg)	0—15	0.78±0.06b	1.59±0.11b	3.84±0.62a	3.99±0.31a	2.06±0.48b
	15—30	0.44±0.02c	1.52±0.18b	1.33±0.11b	2.72±0.22a	1.30±0.19c
全磷 Total phosphorus/(g/kg)	0—15	0.16±0.01c	0.43±0.01a	0.31±0.02b	0.32±0.01b	0.30±0.01b
	15—30	0.16±0.02c	0.36±0.01a	0.22±0.01b	0.24±0.01b	0.18±0.01c
酸性磷酸酶活性 Acid phosphatase activity/($\mu\text{mol h}^{-1} \text{g}^{-1}$)	0—15	13.96±0.62bc	9.60±1.26c	54.78±4.90a	57.91±2.99a	20.89±2.24b
	15—30	11.08±0.61c	12.30±1.15c	43.85±3.48a	19.14±1.92b	3.64±0.66c
pH	0—15	4.65±0.01a	4.30±0.04b	4.05±0.05d	4.06±0.04cd	4.19±0.07bc
	15—30	4.85±0.03a	4.62±0.02b	4.39±0.04c	4.53±0.03b	4.44±0.01c

不同小写字母表示相同土壤深度不同林龄间差异显著 ($P < 0.05$); 表中数据为平均值±标准误差 (Mean±SE)

2.2 土壤相对磷限制状况随林龄和土壤深度的变化模式

通过土壤有机碳与全磷(C:P)或有机磷(C:P_o)的比值量化土壤磷的相对限制状况。从图 1 可看出, 虽然

土壤全磷含量在林分发育前期变化较大,但随林龄增加变化并不显著。除土壤全磷含量外,土壤有机碳含量、碳比磷(C:P)与碳比有机磷(C:P_o),在两个土壤深度下均随林龄的增加呈现出先升高后降低的趋势。土壤有机碳含量和 C:P 在林分发育后期,不同土壤深度的差异逐渐显著:在 53a,0—15 cm 的土壤有机碳含量和 C:P 显著高于 15—30 cm。而 C:P_o 在林分发育中期差异显著,24a 的 C:P_o 在 15—30 cm 显著高于 0—15 cm。

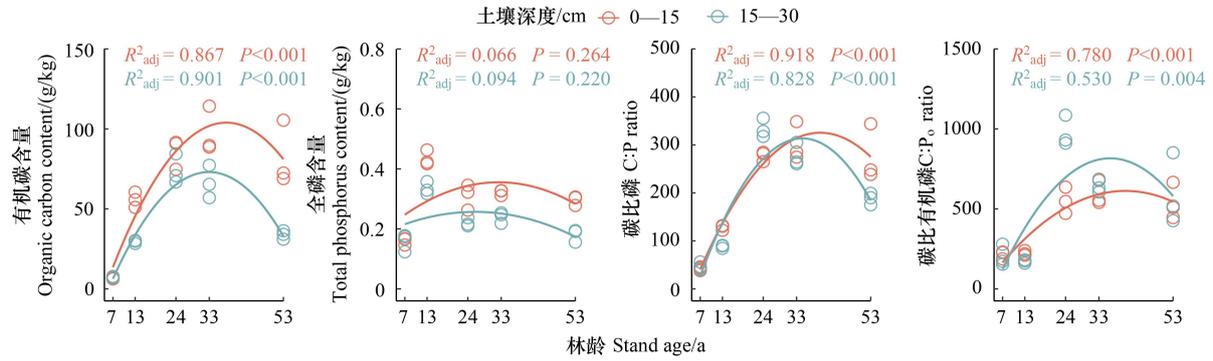


图 1 不同土壤深度下林龄与有机碳含量、全磷含量、碳比磷、碳比有机磷的关系

Fig.1 Relationship between stand age and organic carbon content, total phosphorus content, ratio of carbon to phosphorus, ratio of carbon to organic phosphorus at different soil depths

2.3 土壤磷组分随林龄和土壤深度的变化规律

不同林龄和土壤深度对土壤磷组分含量有显著影响,且不同土壤磷组分含量随林龄增加的变化存在差异(表 2)。不稳定磷组分是植物生长能够快速获得的磷源,但这些磷组分平均只占全磷的 7.29%。Soluble P_i 含

表 2 不同林龄和土壤深度的土壤磷组分含量

Table 2 The content of soil phosphorus fractions at different stand ages and soil depths

土壤磷组分 Soil phosphorus fractions	土壤深度 Soil depth/cm	林龄 Stand age/a				
		7	13	24	33	53
不稳定磷 Labile P	Soluble P _i 0—15	2.08±0.10a	1.53±0.27b	1.24±0.10b	0.61±0.11c	0.49±0.11c
	15—30	3.34±0.38a	1.52±0.40b	1.63±0.20b	0.39±0.00c	0.38±0.00c
	NaHCO ₃ -P _i 0—15	2.00±0.05c	6.63±1.09a	4.62±0.58ab	4.18±0.28bc	5.30±0.88ab
	15—30	1.89±0.19ab	2.42±0.18a	1.91±0.25ab	1.91±0.27ab	1.62±0.31b
	NaHCO ₃ -P _o 0—15	5.74±0.81b	27.48±2.61a	22.04±2.81a	23.05±1.08a	25.23±4.02a
	15—30	4.98±0.97d	17.22±1.20a	10.33±1.33bc	13.03±0.81b	7.27±0.66cd
中等不稳定磷 Moderately Labile P	NaOH-P _i 0—15	7.30±0.47c	39.16±0.84a	22.36±2.14b	24.89±0.96b	21.45±0.35b
	15—30	7.64±1.31c	26.11±2.49a	12.02±0.68c	16.72±1.31b	10.13±0.97c
	NaOH-P _o 0—15	21.06±1.79c	190.13±9.92a	106.8±15.75b	110.46±1.96b	112.55±7.68b
	15—30	22.29±5.04d	119.85±5.16a	50.45±7.20bc	73.93±4.41b	49.63±13.12c
	Dil.HCl-P _i 0—15	5.96±0.21b	10.22±0.24a	2.83±0.17c	3.26±0.55c	3.58±0.51c
	15—30	5.42±0.32ab	6.83±0.34a	4.07±1.35b	1.65±0.10c	1.24±0.29c
非不稳定磷 Non-labile P	Conc.HCl-P _i 0—15	42.77±3.59b	52.86±3.42a	50.8±2.30a	38.95±0.64b	29.9±0.46c
	15—30	40.08±6.11b	51.53±1.47a	54.44±2.65a	32.79±1.00bc	23.83±1.60c
	Conc.HCl-P _o 0—15	4.90±0.31c	32.43±2.15a	30.47±4.25a	31.37±1.91a	14.32±1.28b
	15—30	10.7±1.42c	35.3±2.86a	15.99±0.51b	16.49±1.14b	5.28±0.28d
Residual P	0—15	68.01±6.33c	73.83±0.97bc	69.00±2.77c	85.08±0.74a	83.33±0.79ab
	15—30	61.81±3.02c	74.13±0.33ab	70.34±0.67bc	82.81±3.99a	81.18±3.84a

Soluble P_i: 可溶性磷, NaHCO₃-P_i: 碳酸氢钠提取态无机磷, NaHCO₃-P_o: 碳酸氢钠提取态有机磷, NaOH-P_i: 氢氧化钠提取态无机磷, NaOH-P_o: 氢氧化钠提取态有机磷, Dil.HCl-P_i: 稀盐酸提取态无机磷, Conc.HCl-P_i: 浓盐酸提取态无机磷, Conc.HCl-P_o: 浓盐酸提取态有机磷, Residual P: 残余态磷

量与林龄呈极显著负相关($P < 0.001$), 在两个土壤深度下均随着林龄的增加而降低。NaHCO₃-P_i和 NaHCO₃-P_o含量与林龄不相关。中等不稳定磷组分中, NaOH-P_i和 NaOH-P_o含量与林龄无相关性。Dil.HCl-P_i含量与林龄显著相关($P < 0.05$), 随林龄的增加而降低。除 15—30 cm 的 Conc.HCl-P_o外, 非不稳定磷组分与林龄显著相关($P < 0.05$), 其中 Conc.HCl-P_i与 Conc.HCl-P_o含量随着林龄增加先升高后降低, Residual P 含量则随着林龄的增加而逐渐升高(图 2)。

除 Soluble P_i, Conc.HCl-P_i和 Residual P 外, 其余土壤磷组分含量在两个土壤深度下有明显不同。除 7a 外, 0—15 cm 的 NaHCO₃-P 与 NaOH-P 含量相较于 15—30 cm 均较高, 而 Conc.HCl-P_o含量在 24a 后, 0—15 cm 相较于 15—30 cm 均较高(图 2)。

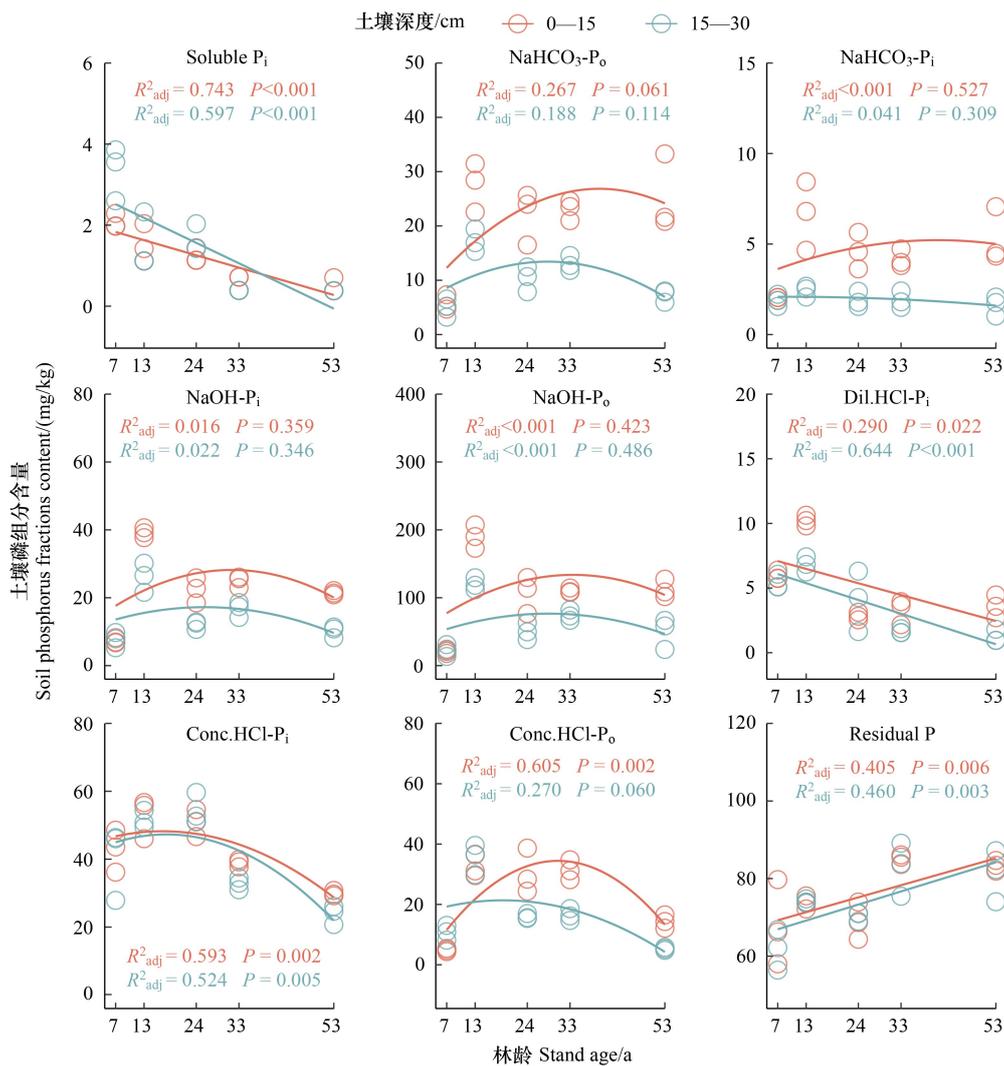


图 2 不同土壤深度下林龄与土壤磷组分含量的关系

Fig.2 The relationships between stand age and soil phosphorus fractions content at different soil depths

Soluble P_i: 可溶性磷; NaHCO₃-P_i: 碳酸氢钠提取态无机磷; NaHCO₃-P_o: 碳酸氢钠提取态有机磷; NaOH-P_i: 氢氧化钠提取态无机磷; NaOH-P_o: 氢氧化钠提取态有机磷; Dil.HCl-P_i: 稀盐酸提取态无机磷; Conc.HCl-P_i: 浓盐酸提取态无机磷; Conc.HCl-P_o: 浓盐酸提取态有机磷; Residual P: 残余态磷

2.4 土壤微生物群落与土壤磷组分关系

偏门特尔检验显示, 除 Soluble P_i, Conc.HCl-P_i和 Residual P 之外, 磷脂脂肪酸对其余土壤磷组分有强烈的相关性(图 3)。根据磷脂脂肪酸与土壤磷组分的关联强度可知, 细菌 PLFAs 和 F:B 与土壤磷组分的相关

性较大,其次是革兰氏阳性细菌 PLFAs 和革兰氏阴性细菌 PLFAs。从不同磷组分来看,NaHCO₃-P₀,NaOH-P₁和 NaOH-P₀与土壤微生物群落关联性较强,其次是 NaHCO₃-P₁,Dil.HCl-P₁和 Conc.HCl-P₀(图 3)。

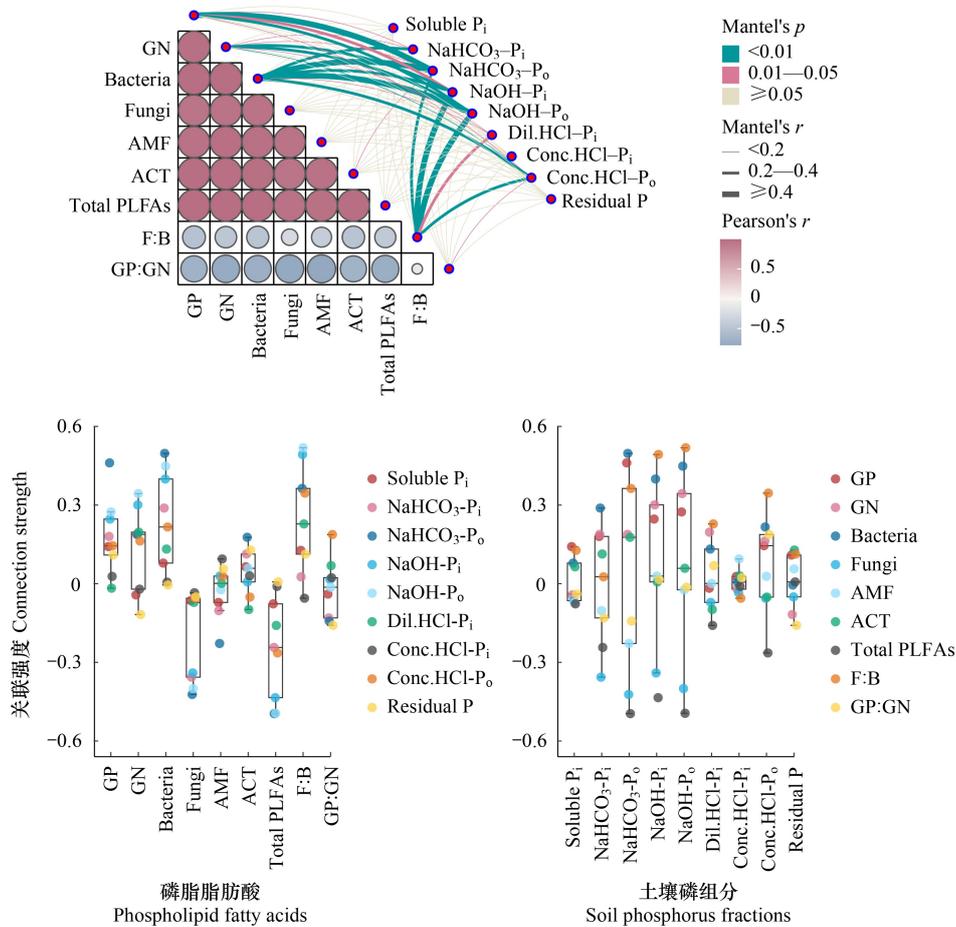


图 3 土壤磷脂脂肪酸与土壤磷组分的相关性分析和关联强度分析

Fig.3 Correlation analysis and connection strength analysis of soil phospholipid fatty acids and soil phosphorus fractions

GP: 革兰氏阳性细菌;GN: 革兰氏阴性细菌;Bacteria: 细菌;Fungi: 真菌;AMF: 丛枝菌根真菌;ACT: 放线菌;Total PLFAs: 磷脂脂肪酸总量;F:B: 真菌与细菌比值;GP:GN: 革兰氏阳性细菌与革兰氏阴性细菌比值

本研究发现,所有微生物类群的生物量均与酸性磷酸酶活性显著相关(图 4, $P < 0.01$)。在两个土壤深度下,土壤酸性磷酸酶活性均随 C:P₀增加而显著升高。然而,除 Dil.HCl-P₁外,并未观察到磷酸酶活性与具体磷组分的呈现显著相关(图 5)。

2.5 不同林龄柳杉人工林土壤磷组分的关键驱动因子

冗余分析显示(图 6),RDA 第一轴和第二轴共同解释了全部方差的 49.80%。pH、SOC 和 SWC 是影响土壤磷组分的主导因子,而 TN 和 BD 也是影响土壤磷组分的重要因素。其中,Residual P 除外的其余磷组分都与 SWC 和 TN 呈现正相关关系,与 pH 和 BD 呈现负相关关系;而 SOC 与 NaHCO₃-P、NaOH-P 以及 Conc.HCl-P₀都有较高的正相关,与其余磷组分基本不相关。土壤磷组分在 7 a 和 53 a 明显分离,说明 pH、SOC、SWC、TN 和 BD 对土壤磷组分的影响在不同林龄间存在差异。

3 讨论

3.1 土壤磷限制随林龄增加而加剧

林龄是驱动土壤理化性质变化的关键因素,土壤有机碳含量与林龄和土壤深度有显著关系。研究报道凋

落物的输入是影响有机碳含量变化的主要原因之一,随着林分的发育,凋落物的输入增加,有机碳含量升高^[32]。土壤全磷则表现出幼龄林到中龄林含量增高,中龄林到近熟林含量降低的规律,这与曹娟等研究结果一致^[33]。柳杉凋落物经过一年的分解,其质量残留率在 40%左右^[34],即不到两年时间即可完成分解。然而本研究发现,虽然土壤全磷含量在林分发育过程中有显著变化,但与林龄并没有显著相关性,Sharma 的研究结果也有类似发现^[35]。这是因为随林龄增加,生态系统磷愈发限制(图 1),凋落物归还的磷在较短时间内(如一经分解便立即)被植物生长再次吸收利用,不足以满足柳杉人工林在发育中后期对磷的需求^[36]。由于全磷含量随林龄增加变化并不显著,C:P 也相对增加,表明成熟柳杉人工林土壤磷相对幼龄林更为缺乏。

C:P_o是反映土壤磷限制状况的因子,根据其对磷的需求,植物和微生物可以通过合成酸性磷酸酶来矿化有机磷^[37]。当土壤中有足够的有效磷时,P_o矿化会相对减少,酸性磷酸酶活性受到抑制,P_o在土壤中积累。因此,当 C:P_o<100 时,可以认为土壤磷充足。相反,当土壤缺磷不利于植物生长时,植物和微生物会通过矿化 P_o来获取无机磷盐^[38]。相对于 C 矿化,P_o矿化增强,从而使得 C:P_o>200^[39]。土壤磷营养状况随林龄的变化可能反映了柳杉人工林在不同发育阶段对磷的需求。

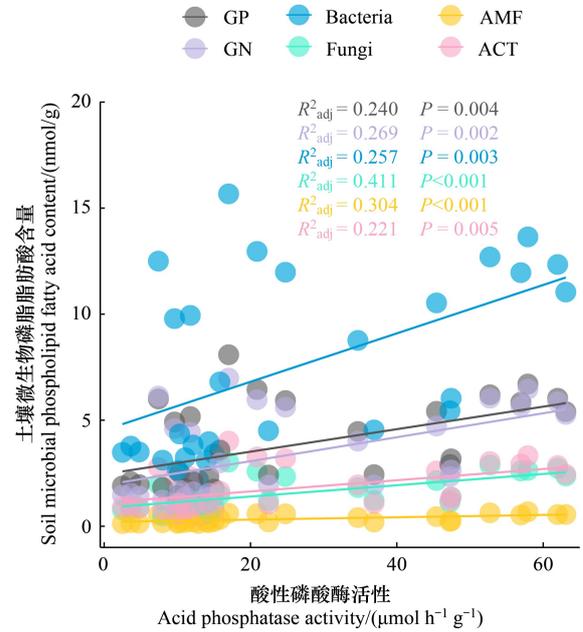


图 4 土壤微生物磷脂脂肪酸与酸性磷酸酶活性的关系
Fig. 4 Relationship between soil microbial phospholipid fatty acids and acid phosphatase activity

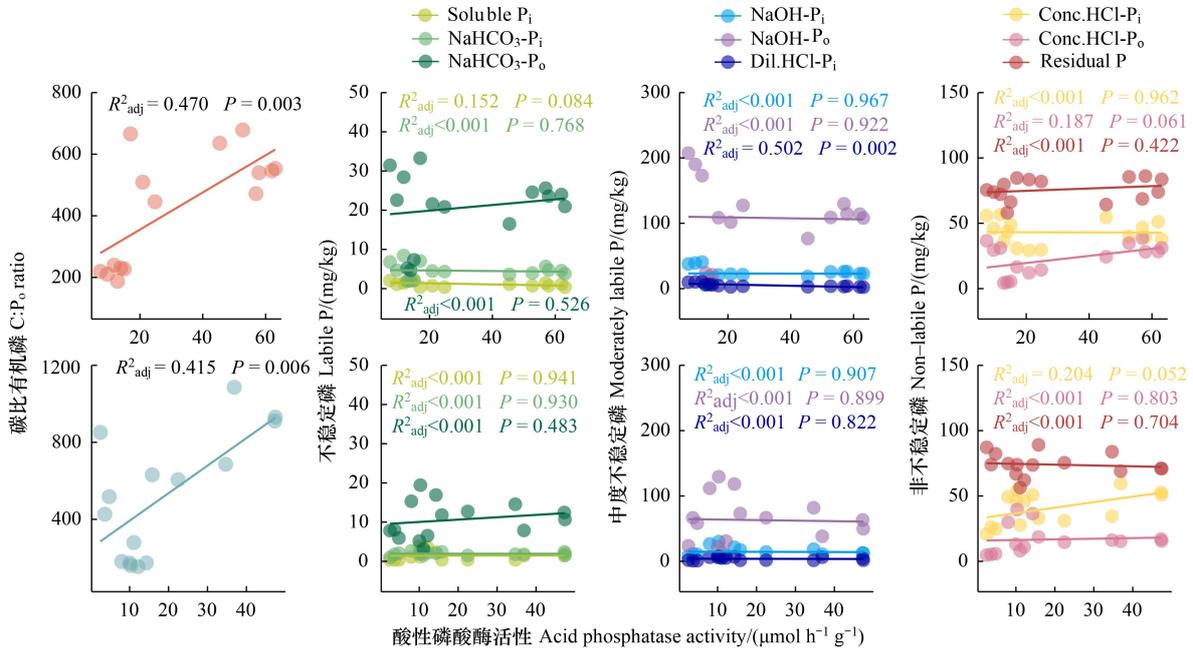


图 5 不同土壤深度下酸性磷酸酶活性与碳比有机磷以及土壤磷组分含量的关系

Fig.5 Relationship between acid phosphatase activity and carbon to organic phosphorus ratio and soil phosphorus fractions content at different soil depths

顶行为 0—15 cm 土壤深度,底行为 15—30 cm 土壤深度

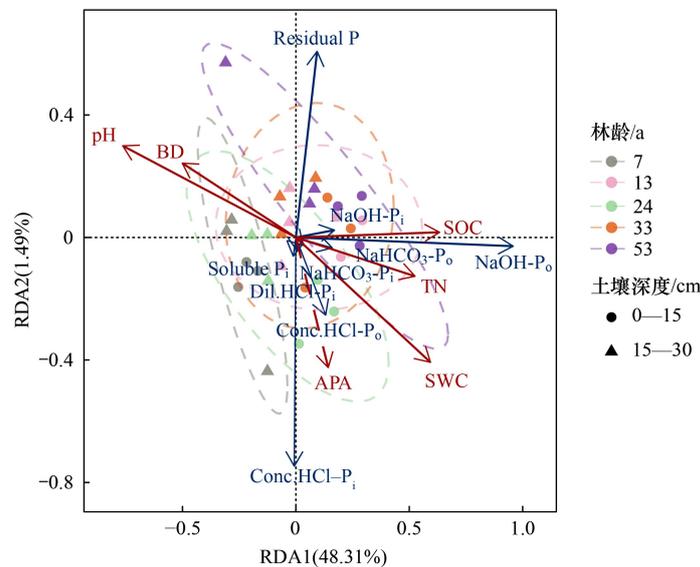


图6 不同林龄和不同土壤深度下土壤磷组分与土壤理化性质的冗余分析

Fig.6 Redundancy analysis of soil phosphorus fractions and soil physical and chemical properties under different stand ages and different soil depths

BD: 土壤容重; SOC: 土壤有机碳; TN: 全氮; APA: 酸性磷酸酶活性; SWC: 土壤含水量; 虚线表示不显著性因子

而洪雅林场柳杉人工林土壤 C:P_o 在 172—976 之间, 幼龄林到成熟林基本全部处于缺磷的状态。随着林分的发育, 大量柳杉生物量的合成导致人工林对磷的需求增加, 生态系统磷限制状况愈发严重。

3.2 不同磷组分随柳杉林龄具有多样的变异模式

Soluble P_i 主要以游离在土壤溶液中存在, 能够被植物直接利用。其含量几乎可以忽略不计, 约占全磷的 0.13%—2.22% (表 1, 表 2)。Soluble P_i 含量随着林龄的增长逐渐下降, 这是由于 Soluble P_i 能够快速被植物和微生物吸收利用, 随林龄增加, 柳杉生物量的合成大量消耗了 Soluble P_i。另一方面, Soluble P_i 易与次生矿物结合沉淀, 柳杉人工林发育过程中, 土壤 pH 的逐渐降低可能加速了这一沉淀过程^[40—41]。NaHCO₃-P 的获取可能由根系分泌物主导^[42], 能够快速转化被植物所利用。NaOH-P 为洪雅林场柳杉人工林主要土壤磷组分, 这可能与该地区土壤风化程度较高有关。土壤中的无机磷易与铝铁等矿物结合沉淀, 导致了与次生矿物相关磷 (NaOH-P) 的积累^[43—44]。NaHCO₃-P 与 NaOH-P 都可作为土壤生物有效磷的重要潜在来源。在林分发育中后期, NaHCO₃-P 与 NaOH-P 的含量处于相对平稳的状态, 这是为了维持土壤磷溶液的平衡, 以便在生物缺磷时用于缓冲。Dil.HCl-P_i 含量只占全磷的极小一部分, 植物和微生物释放的有机酸可能会促使其释放无机磷。Conc.HCl-P 通常被认为对植物不可用, 然而, 当土壤中的磷不足以供植物生长时, 其仍可作为重要的磷储备用于缓冲土壤溶液^[45]。随着柳杉人工林的发育, 土壤中的可溶性磷逐渐被消耗殆尽。在 24 a 后, C:P_o 显著上升, 表明植物需要更多的磷用于生长, 从而可能会通过解吸和矿化调用 Conc.HCl-P 来补充土壤溶液中的磷, 维持土壤磷溶液的平衡, 使 Conc.HCl-P 含量在 24a 后逐渐降低。Residual P 被认为是最顽固的磷组分, 其含量随着林龄的增加逐渐上升。这是由于土壤有效磷含量较低而促进了磷的生物循环, 因此在缺磷和富铁铝矿物的土壤中, 矿化或解吸作用释放的磷增加也可能有助于残余态磷的积累^[46—47]。其次, 随林龄增加, 一部分磷可能被高稳定的有机、无机物所固定, 从而提高了 Residual P 的含量。

7 a 柳杉人工林土壤磷组分含量在不同土壤深度下基本没有显著差异, 与凋落物输入量较少相关。除 Soluble P_i, Conc.HCl-P_i 和 Residual P 外, 所有土壤磷组分在不同土壤深度下均有明显差异。且在不同林龄下, 其含量随着土壤深度的加深而降低。原因是 0—15 cm 的土壤深度有相对较高的根系密度和土壤微生物活性, 从而使得凋落物在土壤表层的转化率较高^[48—50], 同时凋落物的输入会增加表层土壤有机磷的积累, 也会

提高部分无机磷组分含量^[51]。而 Soluble P_i能够快速被生物利用或者被次生矿物所沉淀,含量极低,导致其在土壤深度上没有显著差异^[52]。Conc.HCl-P_i作为生物几乎不可用的组分,高能键与矿物的强结合使其难以通过解吸释放,相对于通过矿化作用来获取的 Conc.HCl-P_i来说,其利用代价可能更高,因而在土壤深度上变化不显著^[9]。最难被生物利用的 Residual P 含量则在不同土壤深度下保持一致。

3.3 随林龄增加的磷限制驱动土壤微生物分泌更多酸性磷酸酶

微生物生物量和结构组成的改变会影响土壤磷的循环利用^[53]。偏门特尔检验发现,土壤革兰氏阳性细菌 PLFAs,革兰氏阴性细菌 PLFAs 和细菌 PLFAs 对土壤磷组分的独立影响高于其他微生物群落。是由于它们在 0—15 cm 土壤中丰度较高,在矿化有机磷方面起着主要作用。而真菌 PLFAs 和丛枝菌根真菌 PLFAs 的丰度较低,因而对土壤磷组分的独立贡献较小。同时,磷脂脂肪酸与有机磷(NaHCO₃-P_o, NaOH-P_o 和 Conc.HCl-P_o)和活性无机磷(NaHCO₃-P_i, NaOH-P_i 和 Dil.HCl-P_i)有着强烈的关联性。表明微生物能够一方面矿化有机磷来推动土壤磷组分的转化,一方面通过溶解活性无机磷来作为有效磷来源^[54]。

本研究中,所有土壤微生物生物量指标都与酸性磷酸酶活性显著相关,其中真菌和丛枝菌根真菌相较于其他微生物群落能解释更多酸性磷酸酶活性的变异($P < 0.001$),暗示其是酸性磷酸酶分泌的主要类群之一。多数研究表明,真菌和丛枝菌根真菌是提高植物磷吸收的主要因素,它们在凋落物分解和有机磷的调动中发挥了关键作用^[55]。此外,绝大部分土壤磷组分与酸性磷酸酶活性之间没有显著相关性,这是由于酸性磷酸酶对有机磷的矿化过程受到多种因素的控制,也是两者在时空上不同步。同时,碱性磷酸酶在土壤环境中对有机磷的矿化也起着重要作用^[56]。但从酸性磷酸酶活性与 C:P_o的相关性来看,随着 C:P_o的升高,土壤酸性磷酸酶活性也在上升,表明磷限制状况下,微生物群落会分泌更多的酶来获得更多的磷。

7 a 柳杉人工林凋落物归还量较少,加上植物对土壤中磷的吸收,导致土壤中各磷组分含量较低^[55]。13 a 柳杉人工林自然稀疏较为强烈,凋落物输入量相对 7 a 显著增高^[32, 57],而土壤中酸性磷酸酶活性与 7 a 处于同一水平,酶对有机磷的矿化能力较弱,使生物磷组分在土壤中大量积累,这也是造成 13 a 土壤磷组分相较于其余林龄含量最高的原因。7 a 与 13 a 的 C:P_o和酸性磷酸酶活性都维持在一个相对平衡的状态,而随着柳杉人工林逐渐成熟,植物对养分的需求逐渐增大,C:P_o也在 24 a 显著升高,由于 15—30 cm 的土壤缺少凋落物分解的磷补充,其 C:P_o近乎达到 976。土壤严重缺磷促使植物和微生物释放酸性磷酸酶来缓解磷的限制。同时,在 24 a 后,中等不稳定磷组分含量开始降低,其可能通过向不稳定磷组分的转化来补充土壤中磷的缺乏。柳杉人工林进入成熟之后,两个土壤深度下的 C:P_o维持在 500—600 之间,土壤始终处于缺磷状态,植物和微生物开始通过矿化和解吸非不稳定磷组分中的 Conc.HCl-P 组分来进一步获取有效磷。成熟后的柳杉人工林养分周转时间变长^[58],可能使得 53 a 酶活性降低。

3.4 土壤磷组分受到环境因子的影响

土壤中的磷处于动态平衡,不同组分之间的转换不仅受到植物和微生物等生物因素的影响,也与土壤的理化性质密切相关^[59-60]。RDA 分析表明,pH、土壤有机碳、土壤含水量,全氮和土壤容重显著影响了土壤磷组分的变化。其中,土壤有机碳,土壤含水量和土壤容重可以通过影响土壤微生物的活动进而影响土壤磷组分的转化^[61]。NaHCO₃-P 和 NaOH-P 与 pH 呈现负相关关系,与土壤有机碳和全氮呈现正相关关系。有研究表明,NaOH-P 含量随氮的沉积显著增加,是由于土壤中氮含量升高会刺激质子(H⁺)的产生,从而导致土壤酸化,同时也会刺激土壤中铁铝矿物的产生^[5]。随着林龄的增加,土壤 pH 逐渐降低,酸化土壤中富含的铁铝矿物和有机质易与磷结合,使 NaHCO₃-P 和 NaOH-P 含量升高。残余态磷作为最稳定的磷组分,不易受土壤理化性质变化的影响。

4 结论

本研究表明,洪雅林场柳杉人工林土壤磷组分主要以中等不稳定磷(NaOH-P)为主。随着林龄的增长,土壤中的可溶性磷(Soluble P_i)和磷灰石(Dil.HCl-P_i)含量逐渐降低。进入中龄林后,NaHCO₃-P 和 NaOH-P

含量都显著上升,大量积累的 NaOH-P_o可以缓解柳杉人工林生长过程中的需磷压力。Conc.HCl-P 含量在柳杉人工林进入成熟阶段后下降,用于缓解发育后期的磷限制。Residual P 则随着柳杉人工林发育逐渐积累。凋落物的输入使表层土壤有机磷组分含量较高,同时也增加了不稳定无机磷组分和中度不稳定无机磷组分的含量。随着土壤缺磷程度的增加,酸性磷酸酶活性上升,微生物通过矿化有机磷和溶解活性无机磷来补充有效磷,从而缓解植物生长的压力。pH、土壤有机碳、土壤含水量,全氮和土壤容重是影响土壤磷组分变化的主导因子。林龄的改变能通过影响植物凋落物的输入,微生物群落结构以及土壤理化性质,进而驱动土壤磷组分之间的转化,缓解土壤中磷限制。本研究为探讨柳杉人工林土壤磷组分随林龄的变化规律及影响机制提供数据基础,也为柳杉人工林有效管理土壤磷提供科学依据。

参考文献 (References):

- [1] Amari F, Voegborlo R B, Essuman E K, Agorku E S, Tettey C O, Kortei N K. Effects of soil depth and characteristics on phosphorus adsorption isotherms of different land utilization types. *Soil and Tillage Research*, 2021, 213: 105139.
- [2] Fu D G, Wu X N, Duan C Q, Chadwick D R, Jones D L. Response of soil phosphorus fractions and fluxes to different vegetation restoration types in a subtropical mountain ecosystem. *CATENA*, 2020, 193: 104663.
- [3] Helfenstein J, Jegminat J, McLaren T I, Frossard E. Soil solution phosphorus turnover: derivation, interpretation, and insights from a global compilation of isotope exchange kinetic studies. *Biogeosciences*, 2018, 15(1): 105-114.
- [4] Damian J M, Firmano R F, Cherubin M R, Pavinato P S, de Marchi Soares T, Paustian K, Cerri C E P. Changes in soil phosphorus pool induced by pastureland intensification and diversification in Brazil. *Science of the Total Environment*, 2020, 703: 135463.
- [5] Zhang H Z, Shi L L, Lu H B, Shao Y H, Liu S R, Fu S L. Drought promotes soil phosphorus transformation and reduces phosphorus bioavailability in a temperate forest. *Science of the Total Environment*, 2020, 732: 139295.
- [6] Johnson A H, Frizano J, Vann D R. Biogeochemical implications of labile phosphorus in forest soils determined by the Hedley fractionation procedure. *Oecologia*, 2003, 135(4): 487-499.
- [7] Yang X J, Post W. Phosphorus transformations as a function of pedogenesis: a synthesis of soil phosphorus data using Hedley fractionation method. *Biogeosciences*, 2011, 8(10): 2907-2916.
- [8] Rodrigues M, Pavinato P S, Withers P J A, Teles A P B, Herrera W F B. Legacy phosphorus and no tillage agriculture in tropical oxisols of the Brazilian savanna. *Science of the Total Environment*, 2016, 542: 1050-1061.
- [9] Yang L M, Yang Z J, Zhong X J, Xu C, Lin Y Y, Fan Y X, Wang M H, Chen G S, Yang Y S. Decreases in soil P availability are associated with soil organic P declines following forest conversion in subtropical China. *CATENA*, 2021, 205: 105459.
- [10] Li H X, Li Y X, Xu Y, Lu X Q. Biochar phosphorus fertilizer effects on soil phosphorus availability. *Chemosphere*, 2020, 244: 125471.
- [11] Lin V S, Rosnow J J, McGrady M Y, Smercina D N, Nuñez J R, Renslow R S, Moran J J. Non-destructive spatial analysis of phosphatase activity and total protein distribution in the rhizosphere using a root blotting method. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 146: 107820.
- [12] Trogisch S, He J S, Hector A, Scherer-Lorenzen M. Impact of species diversity, stand age and environmental factors on leaf litter decomposition in subtropical forests in China. *Plant and Soil*, 2016, 400(1): 337-350.
- [13] 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(12): 2231-2240.
- [14] Bünemann E K, Smernik R J, Marschner P, McNeill A M. Microbial synthesis of organic and condensed forms of phosphorus in acid and calcareous soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(4): 932-946.
- [15] Lucas-Borja M E, Hedo J, Cerdá A, Candel-Pérez D, Viñeola B. Unravelling the importance of forest age stand and forest structure driving microbiological soil properties, enzymatic activities and soil nutrients content in Mediterranean Spanish black pine (*Pinus nigra* Ar. ssp. *salzmannii*) Forest. *Science of the Total Environment*, 2016, 562: 145-154.
- [16] Odriozola I, Martinovic T, Bahnmann B D, Ryšánek D, Mašínová T, Sedlák P, Merunková K, Kohout P, Tomšovský M, Baldrian P. Stand age affects fungal community composition in a Central European temperate forest. *Fungal Ecology*, 2020, 48: 100985.
- [17] Baral H, Guariguata M R, Keenan R J. A proposed framework for assessing ecosystem goods and services from planted forests. *Ecosystem Services*, 2016, 22: 260-268.
- [18] 国家林业和草原局. 2018 年度中国林业和草原发展报告. 北京: 中国林业出版社, 2019.
- [19] 崔洁冰, 张萌, 张莹婷, 徐进. 低温胁迫对柳杉不同无性系的影响及抗寒性评价. *生物技术通报*, 2022, 38(3): 31-40.
- [20] Cui Y X, Bing H J, Moorhead D L, Delgado-Baquerizo M, Ye L P, Yu J L, Zhang S P, Wang X, Peng S S, Guo X, Zhu B, Chen J, Tan W F,

- Wang Y Q, Zhang X C, Fang L C. Ecoenzymatic stoichiometry reveals widespread soil phosphorus limitation to microbial metabolism across Chinese forests. *Communications Earth & Environment*, 2022, 3: 184.
- [21] 王伟平, 李绍才, 孙海龙, 缪宁, 马瑞, 陶文静, 杨皓. 杉木和柳杉人工林的土壤理化性质对比. *四川林业科技*, 2018, 39(5): 68-73.
- [22] 庄平, 高贤明. 华西雨屏带及其对我国生物多样性保育的意义. *生物多样性*, 2002, 10(3): 339-344.
- [23] Shen Y, Xiong S C, You C M, Zhang L, Li Y, Hong Z W, Hu Y F, Li J, Li H, Wang L X, Liu S N, Tan B, Xu Z F. Soil microbial biomass and community composition across a chronosequence of Chinese cedar plantations. *Forests*, 2023, 14(3): 470.
- [24] Buyer J S, Sasser M. High throughput phospholipid fatty acid analysis of soils. *Applied Soil Ecology*, 2012, 61: 127-130.
- [25] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [26] Moir J, Tiessen H. Characterization of available P by sequential extraction. *Soil Sampling and Methods of Analysis*, Second Edition. Boca Raton: CRC Press, 2007
- [27] 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.
- [28] 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.
- [29] Team R. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2022. <https://www.r-project.org>.
- [30] Oksanen J, Simpson G, Blanchet F, Kindt R, Legendre P, Minchin P, O'Hara R, Solymos P, Stevens M, Szocs E, Wagner H, Barbour M, Bedward M, Bolker B, Borcard D, Carvalho G, Chirico M, De Caceres M, Durand S, Evangelista H, FitzJohn R, Friendly M, Fumaux B, Hannigan G, Hill M, Lahti L, McGlenn D, Ouellette M, Ribeiro Cunha E, Smith T, Stier A, Ter Braak C, Weedon J. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.6-2, 2022. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- [31] Aphalo P. *ggpmisc: Miscellaneous Extensions to 'ggplot2'*. R package version 0.4.7, 2022. <https://CRAN.R-project.org/package=ggpmisc>.
- [32] He X X, Huang Y Z, Zhang Q C, Ye S, Wang S Q. Distribution of organic carbon fractions in soil aggregates in Chinese fir plantations with different stand ages. *Ecological Processes*, 2021, 10: 1-13.
- [33] 曹娟, 闫文德, 项文化, 谌小勇, 雷丕锋, 向建林. 湖南会同不同年龄杉木人工林土壤磷素特征. *生态学报*, 2014, 34(22): 6519-6527.
- [34] 马志良, 高顺, 杨万勤, 吴福忠, 谭波, 张玺涛. 亚热带常绿阔叶林 6 个常见树种凋落叶在不同降雨期的分解特征. *生态学报*, 2015, 35(22): 7553-7561.
- [35] Sharma G, Sharma R, Sharma E. Impact of stand age on soil C, N and P dynamics in a 40-year chronosequence of alder-cardamom agroforestry stands of the Sikkim Himalaya. *Pedobiologia*, 2009, 52(6): 401-414.
- [36] Fan H B, Wu J P, Liu W F, Yuan Y H, Hu L, Cai Q K. Linkages of plant and soil C:N:P stoichiometry and their relationships to forest growth in subtropical plantations. *Plant and Soil*, 2015, 392(1): 127-138.
- [37] 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.
- [38] Spohn M, Kuzyakov Y. Distribution of microbial- and root-derived phosphatase activities in the rhizosphere depending on P availability and C allocation-Coupling soil zymography with ¹⁴C imaging. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 67: 106-113.
- [39] Dieter D, Elsenbeer H, Turner B L. Phosphorus fractionation in lowland tropical rainforest soils in central Panama. *CATENA*, 2010, 82(2): 118-125.
- [40] Fraser T D, Lynch D H, Bent E, Entz M H, Dunfield K E. Soil bacterial *phoD* gene abundance and expression in response to applied phosphorus and long-term management. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 88: 137-147.
- [41] Arruda Coelho M J, Ruiz Diaz D, Hettiarachchi G M, Dubou Hansel F, Pavinato P S. Soil phosphorus fractions and legacy in a corn-soybean rotation on Mollisols in Kansas, USA. *Geoderma Regional*, 2019, 18: e00228.
- [42] Hinsinger P. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. *Plant and Soil*, 2001, 237(2): 173-195.
- [43] Brucker E, Spohn M. Formation of soil phosphorus fractions along a climate and vegetation gradient in the Coastal Cordillera of Chile. *CATENA*, 2019, 180: 203-211.
- [44] Helfenstein J, Pistocchi C, Oberson A, Tamburini F, Goll D, Frossard E. Estimates of mean residence times of phosphorus in commonly considered inorganic soil phosphorus pools. *Biogeosciences*, 2020, 17: 441-454.
- [45] Maharjan M, Maranguit D, Kuzyakov Y. Phosphorus fractions in subtropical soils depending on land use. *European Journal of Soil Biology*, 2018, 87: 17-24.
- [46] Izquierdo J E, Houlton B Z, van Huysen T L. Evidence for progressive phosphorus limitation over long-term ecosystem development: examination of

- a biogeochemical paradigm. *Plant and Soil*, 2013, 367(1): 135-147.
- [47] 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.
- [48] Kramer S, Marhan S, Haslwimmer H, Ruess L, Kandeler E. Temporal variation in surface and subsoil abundance and function of the soil microbial community in an arable soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 61: 76-85.
- [49] Soltangheisi A, de Moraes M T, Cherubin M R, Alvarez D O, de Souza L F, Bieluczyk W, Navroski D, Bettoni Teles A P, Pavinato P S, Martinelli L A, Tsai S M, de Camargo P B. Forest conversion to pasture affects soil phosphorus dynamics and nutritional status in Brazilian Amazon. *Soil and Tillage Research*, 2019, 194: 104330.
- [50] 邓钰婧, 李小雁, 胡霞, 吴秀臣, 王佩. 高寒草甸生态系统降雨事件对不同深度土壤碳释放的试验分析. *生态学报*, 2022, 42(8): 3315-3324.
- [51] Bol R, Julich D, Brdlin D, Siemens J, Kaiser K, Dippold M A, Spielvogel S, Zilla T, Mewes D, von Blanckenburg F, Puhmann H, Holzmann S, Weiler M, Amelung W, Lang F, Kuzyakov Y, Feger K H, Gottselig N, Klumpp E, Missong A, Winkelmann C, Uhlig D, Sohr J, von Wilpert K, Wu B, Hagedorn F. Dissolved and colloidal phosphorus fluxes in forest ecosystems—an almost blind spot in ecosystem research. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2016, 179(4): 425-438.
- [52] Ippolito J A, Blecker S W, Freeman C L, McCulley R L, Blair J M, Kelly E F. Phosphorus biogeochemistry across a precipitation gradient in grasslands of central North America. *Journal of Arid Environments*, 2010, 74(8): 954-961.
- [53] Wu T T, Liu W J, Wang D G, Zou Y K, Lin R, Yang Q, Gbokie T, Bughio M A, Li Q F, Wang J C. Organic management improves soil phosphorus availability and microbial properties in a tea plantation after land conversion from Longan (*Dimocarpus longan*). *Applied Soil Ecology*, 2020, 154: 103642.
- [54] DeLuca T H, Glanville H C, Harris M, Emmett B A, Pingree M R A, de Sosa L L, Cerdá-Moreno C, Jones D L. A novel biologically-based approach to evaluating soil phosphorus availability across complex landscapes. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 88: 110-119.
- [55] Wu H L, Xiang W H, Ouyang S, Forrester D I, Zhou B, Chen L X, Ge T D, Lei P F, Chen L A, Zeng Y L, Song X Z, Peñuelas J, Peng C H. Linkage between tree species richness and soil microbial diversity improves phosphorus bioavailability. *Functional Ecology*, 2019, 33(8): 1549-1560.
- [56] Li J B, Xie T, Zhu H, Zhou J, Li C N, Xiong W J, Xu L, Wu Y H, He Z L, Li X Z. Alkaline phosphatase activity mediates soil organic phosphorus mineralization in a subalpine forest ecosystem. *Geoderma*, 2021, 404: 115376.
- [57] 张喆, 黄永珍, 张超, 叶绍明, 王晟强. 不同林龄杉木人工林土壤团聚体磷素分布特征. *应用生态学报*, 2022, 33(4): 939-948.
- [58] 罗明霞, 胡宗达, 刘兴良, 李亚非, 胡璟, 欧定华, 吴德勇. 川西亚高山不同林龄粗枝云杉人工林土壤微生物生物量及酶活性. *生态学报*, 2021, 41(14): 5632-5642.
- [59] Condon L M, Newman S. Revisiting the fundamentals of phosphorus fractionation of sediments and soils. *Journal of Soils and Sediments*, 2011, 11(5): 830-840.
- [60] Xu X L, Mao X L, Van Zwieten L, Niazi N K, Lu K P, Bolan N S, Wang H L. Wetting-drying cycles during a rice-wheat crop rotation rapidly (im)mobilize recalcitrant soil phosphorus. *Journal of Soils and Sediments*, 2020, 20(11): 3921-3930.
- [61] Zhang H Z, Shi L L, Fu S L. Effects of nitrogen deposition and increased precipitation on soil phosphorus dynamics in a temperate forest. *Geoderma*, 2020, 380: 114650.