DOI: 10.20103/j.stxb.202406131377

孙宏洋,胡健,王志强,段东东,龚海洋,周俊,周青平.泥炭湿地土壤磷生物地球化学过程研究进展.生态学报,2025,45(9):4107-4119. Sun H Y, Hu J, Wang Z Q, Duan D D, Gong H Y, Zhou J, Zhou Q P.Advances in research on phosphorus biogeochemical processes in peatland soils. Acta Ecologica Sinica,2025,45(9):4107-4119.

泥炭湿地土壤磷生物地球化学过程研究进展

孙宏洋^{1,2}, 胡 健^{1,2,*}, 王志强^{1,2}, 段东东^{1,2}, 龚海洋^{1,2}, 周 俊³, 周青平^{1,2}

1 西南民族大学四川若尔盖高寒湿地生态系统国家野外科学观测研究站,成都 610225

2 西南民族大学草地资源学院,成都 610225

3 中国科学院、水利部成都山地灾害与环境研究所,成都 610213

摘要:磷(P)作为生物代谢活动的关键宏量元素,在生态系统中对碳(C)固定和有机 C 分解具有关键作用,其生物地球化学循环对泥炭湿地土壤中的 C 累积和释放至关重要。综述了泥炭土壤 P 领域的核心文献,聚焦于 P 的生物地球化学转化运移过程。通过系统梳理,对比分析了当前测定 P 形态的方法,揭示了这些方法的适用性和局限性。研究进一步揭示了泥炭土壤剖面中 P 的分布规律、无机 P 的有效化及有机 P 的矿化机制,深入探讨了物理化学效应、植物作用及微生物活动对泥炭土壤 P 形态转化的驱动与控制作用。研究结果显示,P 在泥炭湿地土壤中的生物地球化学循环区别于普通陆生土壤,其转化运移过程受到泥炭土壤特有环境特征主导。基于这些发现,提出了未来泥炭土壤 P 研究的两个前瞻性方向:一是探究泥炭土 P 生物地球化学转化运移过程的分子生物学机制,以深化对 P 循环微观过程的理解;二是研究泥炭土 P 形态和含量变化对 C 、N 累积和释放的影响机制,为揭示生态系统中元素循环的相互作用提供新视角。这些研究方向将为泥炭湿地的可持续管理和全球 C 循环的科学理解奠定更为坚实的理论基础。

关键词:泥炭土壤;磷形态;产酸基因;磷酸酶;酶锁;铁门;聚磷微生物

Advances in research on phosphorus biogeochemical processes in peatland soils

SUN Hongyang^{1,2}, HU Jian^{1,2,*}, WANG Zhiqiang^{1,2}, DUAN Dongdong^{1,2}, GONG Haiyang^{1,2}, ZHOU Jun³, ZHOU Qingping^{1,2}

1 Sichuan Zoige Alpine Wetland Ecosystem National Observation and Research Station, Southwest Minzu University, Chengdu 610225, China

2 College of Grassland Resources, Southwest Minzu University, Chengdu 610225, China

3 Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610213, China

Abstract: Phosphorus (P), a critical macronutrient for biological metabolic processes, plays an essential role in carbon (C) fixation and the decomposition of organic C within ecosystems. Its biogeochemical cycling is vital for C accumulation and release in peat wetland soils. This review synthesizes core literatures on P in peat soils, emphasizing the biogeochemical transformation and transport processes of P. Through a systematic analysis, we compare existing methods for determining P forms, highlighting their applicability and limitations. Our research further elucidates the distribution patterns of P within peat soil profiles, the mobilization of inorganic P, and the mineralization mechanisms of organic P, exploring the driving and controlling effects of physicochemical factors, plant influence, and microbial activity on the transformation of P forms in peat soils. The findings indicate that the biogeochemical cycling of P in peat wetland soils differs from that of common terrestrial soils, with its transformation and transport processes predominantly governed by the unique environmental characteristics of peat soils. Based on these insights, we propose two forward–looking directions for future research on P in

基金项目:国家自然科学基金项目(42271073);西南民族大学中央高校基本科研业务费专项资金项目(ZYN2024010);第二次青藏高原综合科学考察研究项目(2019QZKK0307);四川省科技项目(2024YFHZ0178)

收稿日期:2024-06-13; 网络出版日期:2025-03-04

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: jianhu@ swun.edu.cn

http://www.ecologica.cn

peat soils: firstly, exploring the molecular biological mechanisms underlying the biogeochemical transformation and transport of P in peat soils to deepen our understanding of the microscale processes involved in the P cycle; secondly, investigating the impact mechanisms of changes in P forms and content on C and N accumulation and release, providing a new perspective on the interactions between elemental cycles in ecosystems. These research directions will lay a more solid theoretical foundation for the sustainable management of peat wetlands and enhance scientific understanding of the global C cycle.

Key Words: peat soils; phosphorus forms; acid-producing genes; phosphatases; enzymatic latch; iron gates; polyphosphate accumulating microorganisms

湿地通常是指具有水生土壤的淹没区,其淹没深度不超过 6m 的陆地和水生系统之间的过渡地带^[1-3]。湿地与森林、海洋,并称为对人类生存和发展至关重要的三大生态系统^[4]。它的生态功能性多样且显著,包括净化水资源、维持区域水平衡、调节气候、封存大气碳(C)以及以多样的生境维护生物多样性。尤其,作为湿地中的 C 汇之宝,泥炭湿地土壤是在淹水环境下有机物长期累积形成的高有机质土壤,其封存的 C 相当于全球土壤 C 的三分之一左右(约 612Gt)^[5],对大气 C 平衡和气候调节至关重要。泥炭地储存着巨量 C、氮(N)、磷(P)的有机质,在生物地球化学循环中的作用也非常巨大。然而,剧烈的人为活动和全球气候变化,导致许多天然湿地发生退化和消失^[6]。自 20 世纪以来,许多泥炭湿地已经干涸,这些退化的泥炭湿地减弱或丧失了原有的生态功能,也从大气 C 汇转变为大气 C 源,加剧全球气候变化,这是目前人类面临的最紧要环境问题之一。

为了揭示泥炭湿地退化过程中有机质分解和温室气体排放机制,目前很多研究聚焦于 C、N 元素本身,忽略了 P 元素在 C、N 固定和有机质分解过程中的关键作用。这种关键作用主要表现在泥炭土壤发育过程中逐渐凸显的 P 限制。典型泥炭土壤发育过程是不断产生有机质净累积的过程,这个过程一方面会导致泥炭土 壤上层与矿质底层越来越隔离,从而使母质层矿物 P 难以供给上层泥炭土壤的生态过程 P 需求,相当于切断 了泥炭土壤 P 元素的最终来源,这是导致泥炭土壤逐渐受到 P 限制的根本原因之一;另一方面有机质累积过 程也是不断将大气 C、N 输入到泥炭土壤稀释 P 浓度的过程,例如对中国 119 块沼泽湿地土壤 C、N、P 计量学 数据统计显示^[7],泥炭土壤的 C/P、N/P 尤为大,稀释作用明显,凸显了泥炭土壤 P 的相对缺乏,并且泥炭土 壤长期处于微氧或缺氧环境,不利于有机磷(Po) 矿化释放有效 P,这是引起泥炭土壤逐渐发生 P 限制的又一 个重要原因。在泥炭土壤环境下,C、N 固定和有机质分解过程,离不开生物的能量和物质代谢过程驱动,而 泥炭土壤中日益缺乏的 P 又是这些生命过程必不可少的大量元素。以上这些因素势必导致 P 对泥炭土壤环 境中 C、N 固定和有机质分解的作用越来越关键。因此,研究泥炭土壤中 P 转化有助于深入揭示泥炭湿地退 化过程中驱动 C、N 元素生物地球化学过程的机理,为治理泥炭湿地退化和管理湿地生态系统提供新见解。 然而,目前面对泥炭湿地退化过程中有机质分解和温室气体排放的问题,很多研究集中于 C、N 本身,而很少 关注 P 元素的地球化学过程作用。

1 泥炭土磷形态研究方法及赋存特征

虽然泥炭土有别于普通土壤,它发育于陆地与水生生态系统之间的过渡地带,但作为众多土壤类型之一, 泥炭土具有陆地土壤中发现的所有无机磷(Pi)和Po形态。目前研究泥炭土P形态的方法主要基于P形态 连续提取法和³¹P核磁共振法。

目前 Hedley 连续提取法及其改进方法是较为普遍且合理的土壤磷形态连续提取法^[8],经过各种土壤类型的研究测试^[9],并且已被用于中东^[10]、中欧^[11]、东亚^[12]等区域的泥炭湿地土壤 P 的研究。基于改进后的 Hedley 连续提取法^[13],泥炭土壤 P 也与普通土壤一样,可以分为6 大 P 形态,按照有效性从高到低划分为:树

脂提取态 P(Resin-Pi)、碳酸氢钠提取态 P(NaHCO₃-Pi 和 NaHCO₃-Po)、氢氧化钠提取态 P(NaOH-Pi 和 NaOH-Po)、稀盐酸提取态 P(dil. HCl-Pi)、浓盐酸提取态 P(conc. HCl-Pi 和 conc. HCl -Po)以及残渣态磷 (Residual-P)。在未改进的 Hedley 方法中,微生物量 P 从碳酸氢钠提取态 P 中被专门划分出来作为一种形态,后来孙宏洋等^[14]的研究也证实微生物 P 与碳酸氢钠提取态 P 的紧密相关性。除了 Hedley 连续提取法,一些研究将 Chang-Jackson 提取法^[15]和蒋柏藩-顾益初提取法^[16]等以土壤无机 P 为主要对象的分级方法应用 到泥炭土 P 形态分析中。但基于这些方法的研究数据表明^[17-18],它们对泥炭土壤 P 的量化存在提取效率低 下、难以细分 Po 形态的缺点,因此将这些方法运用于有机质为主导的泥炭土壤是很值得商榷的。

尽管连续提取法及其改进方法已被运用于许多类型土壤的 P 形态分析,但是这些土壤大多是含无机矿 物丰富的土壤,可能不大适合运用于泥炭土壤,因为泥炭土壤含大量的有机质(通常>50%)而无机矿物含量 较少。从连续提取法的本质上讲,它主要运用不同浸提强度的无机溶剂溶解或解吸与土壤固相物质具有不同 结合程度的 P,尽管提取过程中会有一些有机 P 会附带发生化学水解,但该方法的本质更多的是强调打破土 壤固相物质不同强度的束缚而释放 P。以上这些使用无机试剂提取的方法,是针对土壤的非生物转化过程对 P 形态进行分级划分的。随着对土壤 P 有效化机制研究的深入,人们发现了生物过程对土壤 P 转化的重要 性。例如,植物或微生物分泌有机酸(而非无机酸)通过溶解或络合作用有效化 Pi,分泌磷酸酶通过水解作用 矿化 Po。根据这些生物过程, DeLuca 等^[19]提出更符合实际土壤释放出有效 P 过程的新方法——基于生物学 的 P 形态提取方法(Biologically based P extraction, BBP)。该方法已被运用于遍布英国的 7 大类共计 2614 个 土壤样,其中12%的土样为泥炭土。它基于自然界植物、微生物获取 P 的四种机制,相应地把土壤 P 划分为 四种 P 形态:1)CaCl,提取态 P; 2)柠檬酸提取态 P;3)磷酸酶提取态 P;4)盐酸提取态 P。很明显,BBP 方法 提取出的所有 P 与总 P 之间必然存在差值,暗示了不属于上述四种形态的 P 为生物难以获取的 P 形态。泥 炭土壤 P 一般以有机 P 为主要形式,该方法中只划分出一种有机 P 形态,所能提供的有机 P 信息有限,需要 结合专门分析有机 P 的方法才能对泥炭土壤有机 P 进行细致深入的研究。目前,可以专门用于土壤有机 P 分析的方法,较常用的为 Bowman-ColePo 分级法^[20]、酶水解分级法^[21]和核磁共振法^[22]。但是,这些方法也存 在缺陷^[23],例如 Bowman-Cole 法基于草地土壤开发,少有应用于泥炭土壤;酶水解分级法存在所采用的酶专 一性不高、酶种类单一、结果变化大、尚无认可度较高的标准操作流程等问题:而核磁共振法的固相版本存在 信噪比低难以准确量化 Po 的问题,其液相版本对样品的前处理容易导致 Po 水解和难以量化顽固态 Po 的缺 点。因此,这些方法对泥炭土壤 P 形态分级量化的准确性尚待进一步评估。

2 泥炭土壤剖面磷分布

泥炭土壤总 P 对泥炭地发育非常关键,受多种堆积成土因素的影响,在土壤剖面的分布格局多样。矿养型泥炭地转化为雨养型泥炭地时,泥炭地生态系统所含的总 P 量将在很大程度决定泥炭沼泽发育到稳定状态所需的时间^[24]。泥炭土是厌氧条件下部分腐烂、半分解的动植物残留物经过漫长时间堆积形成的^[25],不同于陆地矿质土壤层向下的发育方向,这一堆积过程导致泥炭土剖面层次背离成土母质向上发育,并且泥炭土壤处于高持水性和弱滤水性环境,各土层自主性强,元素向下迁移较弱^[26],使得其不同于陆生土壤剖面,泥炭土割面不同层次具有明显的历史环境影响烙印。因此,泥炭土壤剖面 P 分布深受气候、地形、水文、地质、植物和人类活动等成土历史过程的影响,这导致 P 元素在泥炭土壤剖面上多变的分布格局。

对于受到干扰较小的原生泥炭湿地,其土壤剖面 P 分布格局的形成遵循特定的内在规律。随着生物残体的长期累积,泥炭土壤逐渐增厚,表层与最底层的成土矿物母质在空间上变得愈发隔离^[24],甚至有学者认为泥炭土壤总 P 的供给不来源于原位土壤母质的矿物风化^[27],这一供 P 特点非常不同于陆生土壤。随着泥炭土壤发育增厚,这种隔离导致根系无法触及母质层,因此泥炭地植物的 P 供给主要来自土壤上层,而这里的有效 P 主要源于累积的生物有机残体,其中 Po 释放的有效 P 成为植物最主要的 P 源。由于 P 元素不像 C、N 那样拥有大量可迁移转化的大气源,加之泥炭湿地水动力弱,使得泥炭地土壤 P 在原位的生物小循环相

较于 C、N 元素更为封闭。这种封闭的 P 循环很少有外来 P 源补给,在环境条件稳定的情况下,植物将大气中的 C、N 转化为有机质并持续输入到泥炭土中,而有机质累积大于分解的特性导致整个泥炭土中 P 元素逐渐稀释,P 浓度通常处于低水平。例如,高度发育的泥炭地土壤 P 浓度接近 100 mg/kg^[25],远低于地壳中 P 的浓度(930—1070 mg/kg)^[28-29]。在这一过程中,P 逐渐成为植物生长的限制元素,影响固 C 过程,并可能导致植物从依赖土壤矿物 P 的维管束植物群落(如草本植物)转变为依赖大气沉降 P 的非维管束植物群落(如泥炭藓),从而使得 P 浓度的变化成为生产力较高的矿养型泥炭地向生产力较低的雨养型泥炭地转变的原因之一,这必然会塑造泥炭土壤剖面上 P 分布格局。

除了以上导致泥炭土壤 P 浓度稀释的过程外,植物对 P 的泵吸富集作用也在塑造泥炭地土壤剖面 P 分 布格局。这是因为泥炭地上只要还有植物生长,其活根分布区(根系长度可超过40厘米)到地面的土层由于 植物对有机残体 P 进行重吸收,产生泵吸富集作用会导致较下层土壤 P 浓度相对较低,而较上层中 P 相对聚 集,呈现升高趋势。虽然从长期来看,这种升高趋势的发展有限,因为植物对下层 P 的重吸收效率不可能达 到 100%^[30],但植物的这种"泵 P 效应"显然会对泥炭土壤剖面总 P 分布格局的塑造产生深远影响。因此,对 于不受环境剧变干扰、原生自主发育且有巨厚累积物的高度发育泥炭地,其土壤剖面从下至上总 P 分布趋势 表现为先降低后增加的格局。例如, Wang 等^[31]在加拿大对发育超过 8000 年的 Mer Bleue 泥炭地钻取了长度 超过 5m 的泥炭土芯进行元素测定,其数据表明该泥炭地经历了矿养泥炭地到雨养泥炭地的漫长发育过程, 土壤剖面从下至上 P 的累积趋势表现为先降低后增加的格局。然而,目前多数研究中泥炭土芯的长度小于 1m,只能部分看到这种分布趋势或呈现不明显的趋势。例如,Wang 等^[32]在长白山园池钻取了四种湿地的泥 炭土壤,由于土芯长度较短(长度0.35—0.45 m),结果显示其中三种湿地的 P 含量在土壤剖面上从下至上呈 现出明显的升高趋势,而不是完整的先降低后增加的分布格局,剩下一种湿地的 P 含量在土壤剖面上分布趋 势不明显。此外,当泥炭地受到外来干扰时,其土壤剖面上 P 分布格局会发生明显改变(表1)。在历史火灾 的干扰下,发育历史达2000年的泥炭土剖面从下至上P含量会呈现先降低,再保持稳定,然后到达最高,最后 下降的分布格局^[12]。被人为活动(排水、施肥)干扰的泥炭土,其土壤剖面 P 会呈现"上下低,中间高"的分布 格局^[33],也会呈现"表层高,下层低"的格局^[34]。

3 泥炭土壤 P 生物地球化学过程

3.1 无机 P 的有效化

泥炭土壤形成早期,由于泥炭土层较薄,位于底层的矿质土壤无机 P 是泥炭湿地生态系统土壤剖面 P 的 重要来源。这些矿质土壤中的无机矿物 P 可以通过以下作用机制被有效化:一是通过生物(如微生物)的呼 吸作用、硝化作用等过程产生质子,或由其它代谢过程产生有机酸,酸化土壤环境提高矿物 P 的溶解度(即酸 化增溶机制),尤其微生物吸收 NH₄ 后为了保持电荷平衡会释放 H^{+[41]};二是通过产生的有机酸基团和胞外 多糖等,螯合与 PO₄ 结合的钙、铁、铝等金属离子(即螯合释 P 机制),释放 P 到土壤溶液中从而使难被生物 利用的无机 P 有效化^[42]。目前已确认溶 P 微生物能分泌柠檬酸、草酸和琥珀酸等有机酸^[42],植物主要分泌 柠檬酸、苹果酸和富马酸等^[43]。在不同性质的泥炭土壤中,起主导作用的无机 P 有效化机制不同。通常,碱 性土壤环境下 P 主要与钙结合,例如四川若尔盖弱碱性泥炭土壤钙结合态 P 是铁铝结合态 P 的 4 倍以上,最 高可达 13 倍^[18];而在酸性土壤中 P 主要与铁、铝等结合而被固定^[44],例如,美国俄勒冈州上克拉马斯湖自然 状态下酸性泥炭土壤中铁铝结合态 P 是钙结合态 P 的 5 倍以上^[37]。因此,酸化增溶机制最可能在钙结合态 P 较多的碱性土壤环境起明显作用,而螯合释 P 机制在铁铝结合态 P 较多的酸性土壤中作用会较为明显。一 个典型的例子,在酸性土壤环境中植物根系在铝胁迫下分泌有机酸螯合铝离子缓解铝毒性^[45],同时也会减少 铝对 P 的固定而促进 P 的有效化。微生物和植物利用酸有效化 P 的能力,主要归结于它们的产酸基因。微 生物溶解无机 P 的代谢基础与编码吡咯喹啉醌(PQQ)和葡萄糖脱氢酶(GDH)的基因密切相关,GDH 调控了 周质空间的酸化过程,并介导了葡萄糖直接氧化途径。CDH催化葡萄糖产生酸的过程需要PQQ的协助,微

泥炭地研究 Peatland research	土芯深度/cm Core depth	干扰记录 Interference recording	总磷分布趋势 (从下层到上层) Total phosphorus trend (From lower level to upper level)	位置 Location	
[12]	57	火烧	降低-稳定-下降	中国大兴安岭 121°12'—127°0'E, 50°10'—53°33'N	
[35]	$\sim 45^{\Psi}$	n.d. [§]	升高-下降	Przedmoście 泥炭地 51°11′45.5″N, 16°40′42.7″ E	
	~ 70	n.d.	升高	奥德拉冰川退缩谷地 51°11′52.2″N, 16°40′58.8″ E	
	120	n.d.	升高-下降-升高	奥德拉冰川退缩谷地 51°11′47.9" N, 16°40′47.9″E	
[36]	40	火烧、伐木	降低	中国内蒙古 47°22.211′N, 120°39.128′E	
[32]	45	n.d.	升高	中国长白山园池 42°01′54″N, 128°26′02″E	
	40	n.d.	升高	中国长白山园池 42°01′52″N, 128°26′06″E	
	40	n.d.	升高	中国长白山园池 42°01′58″N, 128°26′10″E	
	35	n.d.	升高-降低	中国长白山园池 42°02′06″N, 128°26′03″E	
[37]	30	天然	无明显趋势	美国俄勒冈州 上克拉马斯湖盆地	
	30	排水后恢复	升高	同上	
[38]	40	耕作	无明显趋势	美国佛罗里达州大沼泽地农业区 26°39′N, 80°38′ W	
	40	未耕作	升高	同上	
[13]	40	排水	升高	德国特雷贝尔山谷 54°05′N, 12°44′E	
[39]	100	无干扰	升高	中国若尔盖湿地 102°25′—103°0′E, 33°30′—33°55′N	
	100	排水、放牧	升高	同上	
[40]	110	无干扰	升高	美国佛罗里达州蓝柏沼泽保护区 80°40′0″—80°50′0″W,27°40′0″—27°50′0′N	
	110	农业排放	升高	同上	
[34]	60—80	排水,重湿	升高	德国梅克伦堡-西波美拉尼亚	
[10]	110	排水	升高	约旦-阿拉瓦大裂谷的最北端的胡拉峡谷	
	150	排水	升高	同上	
	190	排水	升高	同上	
	90	排水	无明显趋势	同上	
	110	排水	升高	同上	

Table 1 Distribution trend of total phosphorus in peat soil profile

Ψ:符号"~"表示约等于;§:n.d.表示缺乏数据

生物合成 PQQ 过程涉及六个相关基因(pqqA、pqqB、pqqC、pqqD、pqqE、pqqF)^[46],而合成 GDH 的关键基因是 gcd^[47]。此外,学者们还识别出 gab-y 基因和 mMDH 基因与微生物分泌酸密切相关^[48-49]。这些基因可以作 为标志基因特异性地分析泥炭土溶 P 微生物群落动态,解析泥炭土壤无机 P 转化的驱动机制。在植物细胞 内,也存在一套丰富的遗传编码体系,专门负责有机酸合成酶的生成与调控。根据最新的京都基因与基因组 百科全书数据库(KEGG),其中两个关键的有机酸合成酶基因家族,在多种植物谱系中普遍存在且具有高度 保守性,即:编码柠檬酸合成酶基因 CS(KEGG Orthology ID: K01647)、苹果酸合成酶基因 aceB(KEGG Orthology ID: K01638)等在不同植物细胞内的表达和功能至关重要。它们编码的酶促反应产物——柠檬酸

和苹果酸,不仅深度参与了细胞内部诸如三羧酸循环、碳氮代谢及次生代谢途径等核心生理过程,而且作为根际分泌物的基础成分,对植物适应环境和影响土壤P转化具有重要功能。这些有机酸从细胞内向外界环境的有效转运亦需依赖于特定的转运蛋白基因的表达与作用。例如,水稻(Oryza sativa)中的 OsFRDL4 基因^[50] 被证实能够编码柠檬酸的跨膜转运体,而 MATE 基因家族成员则涉及苹果酸的胞间运输机制^[51]。然而,这些泌酸基因的代谢行为是否受到环境中有效P浓度的影响或调控,尚缺乏研究。此外,对于那些广泛分布于泥炭地生态系统并起主导作用的植物类群,如莎草科(Cyperaceae)、苔草属(Carex spp.)以及泥炭藓目(Sphagnales)植物等,关于它们如何通过特定基因编码合成并调控有机酸的产生与分泌的研究尚处于起步阶段,现有的知识库较为匮乏,亟待把元素生物地球化学深入结合分子生物学和生态学研究,从分子水平揭示泥炭土壤P地球化学过程的微观驱动机制。通过对这些优势植物群体内有机酸合成与分泌相关基因及其调控网络的系统解析,将有望填补人们在理解和预测全球变化背景下P元素影响泥炭地生态系统功能响应方面的理论空白。

3.2 有机 P 的矿化

泥炭土壤是有机质含量最高的土壤,有机质含量最低可达 30%^[52],最高可达 90%以上^[53],而泥炭土壤有 机 P 占总 P 的比例达到 50%—90%^[54-55],这表明有机 P 矿化释放的 P 有很大潜力成为泥炭土壤最主要的有 效 P 来源。早在 1958 年,泥炭土培养实验表明在室内温度下经过四个月,泥炭土中 5%—20%有机 P 发生矿 化释放出有效 P^[56],在这过程中磷酸酶是催化有机 P 矿化释放有效 P 的关键。

按照催化底物特异性,磷酸酶分为五个组别:磷酸单酯水解酶(EC 3.1.3)、磷酸二酯水解酶(EC 3.1.4)、 三磷酸单酯水解酶(EC 3.1.5)、作用于含磷酰基化合物的酶(EC 3.6.1),以及作用于 P—N 键的酶,如磷酰胺 酶(EC 3.9);根据其最佳活性所依赖的 pH,磷酸酶也可分为碱性、中性和酸性磷酸酶^[57]。

这些磷酸酶的分泌也是由不同基因调控,研究土壤微生物磷酸酶常用的标志基因有 phoA、phoD 和 phoC 基因。由于 phoA 和 phoD 基因的表达高度受到磷酸盐的调控^[58],因此在低 P 胁迫条件下它们编码产生更多的碱性磷酸酶提高有机 P 矿化速率。phoA 基因编码表达的碱性磷酸酶是水解磷酸单酯的同源二聚酶,被镁离子和锌离子激活^[59];而 phoD 编码表达的碱性磷酸酶是水解磷酸单酯和磷酸二酯的单体酶,被钙离子激活^[60]。除此之外,学者们也关注另一种碱性磷酸酶基因,即 phoX,该基因编码的碱性磷酸酶完全是一种磷酸单酯酶,需要铁离子和钙离子作为辅助因子进行激活才能发挥其功能^[61-62],也能在镁离子和铜离子条件下发挥一定功能^[63]。不同于 phoA 的碱性磷酸酶,锌、钴、锰和镍会不同程度抑制 phoX 碱性磷酸酶的活性^[63]。目前磷酸酶相关基因的研究集中于微生物菌株、植物及普通陆地土壤(如林地、草地和农田等),极大地促进了人们对 P 循环机制的认识。然而,作为有机 P 含量极高的土壤类型,无论在空间还是在时间尺度上 P 形态都存在巨大变异的泥炭土壤较为缺乏磷酸酶及相关基因的研究,阻碍了泥炭土壤 P 元素释放过程和分布格局内在机制的解析。

3.3 酶锁和铁门效应对 P 循环的控制

泥炭土壤中"酶锁"效应抑制有机 P 的矿化分解。泥炭地生态系统生物量的产生速率超过分解速率导致 净物质累积过程,是形成泥炭土壤的关键原因。这一累积过程的发生归因于泥炭土壤特殊环境,如缺氧、有效 营养元素低、低温和低 pH^[74-77]。这种特殊的土壤环境条件,尤其是缺氧条件降低了酚氧化酶活性,阻碍泥炭 土壤中酚类物质的分解^[78],造成泥炭土壤累积大量的酚类化合物,这些物质限制微生物代谢反应、减少微生 物的可利用营养,并且对磷酸酶等水解酶类具有显著的抑制作用^[79]。这种抑制酶活性,进而阻碍泥炭土壤有 机质分解、促进有机质积累的效应被称为"酶锁"效应^[76,80]。有机 P 作为有机质的重要组成部分,泥炭土壤中 的"酶锁"效应也会抑制有机 P 的矿化分解(图 1)。控制实验表明无酚类化合物处理的泥炭样品中的磷酸酶 活性显著高于有酚处理中的活性^[76]。由于酚氧化酶降解酚类化合物的过程中需要氧气参与^[78],因此认为影 响泥炭土壤磷酸酶"酶锁"效应的主要因素是氧气供给。但也有研究指出泥炭地 pH 和凋落物类型也是重要 的影响因素。土壤酚氧化酶活性最优 pH 值约为 8^[79],这意味着酸性泥炭土中"酶锁"效应会更显著。当两种 泥炭土壤的 pH 相近时, 凋落物类型会导致酚类物质差异, 通常木本植物凋落物会释放更多的酚类化合物^[79,81], 从而抑制磷酸酶活性, 加剧"酶锁"效应, 恶化泥炭土壤中有效 P 的可利用性。

Table 2 Main genes involved in soil prosphorus biogeochemical cycling and their functional products							
基因 Genes	涉及的功能产物 Functional products	参与的磷循环过程 Participated phosphorus cycling process	来源 Source	参考文献 References			
bpp	β-螺旋桨结构植酸酶	矿化有机磷	细菌	[64—65]			
phoD	碱性磷酸酶	矿化单酯磷	细菌	[66]			
phoA	碱性磷酸酶	矿化单酯磷	细菌	[67]			
phoX	碱性磷酸酶	矿化单酯磷	细菌	[67]			
OsPAP10c	酸性磷酸酶	矿化有机磷	植物	[68]			
atpap10	酸性磷酸酶	矿化有机磷	植物	[69]			
gcd	有机酸	溶解无机磷	细菌	[70]			
pqqA	有机酸	溶解无机磷	细菌	[46]			
pqqB	有机酸	溶解无机磷	细菌	[46,71]			
pqqC	有机酸	溶解无机磷	细菌	[46,71]			
pqqD	有机酸	溶解无机磷	细菌	[46,71]			
pqqE	有机酸	溶解无机磷	细菌	[46,72]			
pqqF	有机酸	溶解无机磷	细菌	[46,71]			
ppx	多聚磷酸盐水解酶	多聚磷酸盐水解	细菌	[73]			
ppk	多聚磷酸盐激酶	多聚磷酸盐合成	细菌	[73]			

表 2 参与土壤磷生物地球化学循环的主要基因及其涉及的功能产物

当水位下降, 泥炭土壤中氧气可利用性得到改善, "酶锁"效应对有机 P 等有机质元素的矿化释放的抑制 作用减弱, 但此时二价铁被氧化生成三价铁也能阻止有机 P 矿化, 这种作用被称为"铁门"效应。"铁门"效应 对有机 P 的控制主要表现在两个方面: 一方面当泥炭土壤环境被氧化因素主导时, 二价铁被氧化, 其生成的 活性三价铁(氢)氧化物与泥炭土壤中丰富的有机质发生吸附或共沉淀反应, 形成化学性稳定的复合物(Fe-OM)^[82], 而从 P 元素方面来讲,则形成稳定的有机质-铁-P 复合物(Organic Matter-Fe-P complexes)^[83], 从而 对有机 P 的矿化过程关上一道"铁门"。另一方面, 处于还原条件下的泥炭土壤中铁以二价铁为主, 二价铁能 提高磷酸酶活性^[84], 也就是说氧化条件下二价铁减少将会降低磷酸酶活性, 从而降低有机 P 矿化, 增强"铁 门"效应。

从以上论述可知,"酶锁"和"铁门"这两种效应在泥炭土壤不同还原氧化环境下,主导有机 P 的矿化过程 的抑制效应。即,在泥炭土壤处于还原环境时,主要是"酶锁"效应抑制有机 P 矿化;处于氧化环境时,主要是 "铁门"效应抑制有机 P 矿化。并且,这两种效应在不同类型的泥炭地发挥不同的作用。例如,在泥炭藓主导 的泥炭地中,氧气供给改善能提升酚氧化酶活性打破"酶锁",而在维管束植物(如莎草、灌木等)主导的泥炭 地中,氧气供给改善则会降低酚氧化酶和水解酶活性^[82]。基于此,徐志伟等^[79]得出结论:以泥炭藓为优势植 物群落的泥炭地,以"酶锁"机制占优势,而以维管束植物为优势群落的矿质泥炭地,则以"铁门"机制为主。 **3.4** 植物对泥炭土壤 P 的作用

植物对泥炭土壤 P 最明显的作用是根吸收 Pi 同化为 Po,为泥炭土壤 Po 的产生和累积提供关键来源。 控制实验表明艾蒿、水芹、苔草、益母草等湿地植物的体内 P 累积量可达 27—54 mg/株,并且根表面积与植物 P 质量浓度呈显著正相关^[85]。随着植物繁殖、生长、凋萎等生命过程的往复循环,泥炭土壤根层的 P 被根系 吸收转化为生物量,并以凋落物的方式输送到泥炭土表层,这种"泵吸"作用对泥炭土壤剖面 P 分布格局产生 重要影响。湿地植物不仅通过根系吸收和转化 P,而且可以通过根系的泌氧作用影响泥炭土壤 P 有效性。湿 地维管束植物的茎和根等器官一般具有通气组织,能够将氧运输到根部,这些氧的一部分被根部组织的有氧 呼吸消耗,另一部分在运输过程中沿根轴径向释放到根区土壤中,这种释放氧的过程被称为径向泌氧 (ROL),并且研究表明湿地植物根系每克干物质质量泌氧能力可达 19—368 mol/d^[86]。这些释放的氧能在泥炭土壤中形成一个好氧微区,极大地改变了根附近泥炭土壤氧化还原条件。一方面,微区中氧浓度的增加有利于酚类物质的氧化,打破泥炭土壤的"酶锁"效应,提高磷酸酶活性,促进有机 P 的矿化。另一方面,微区中还原性铁离子被氧化为三价铁,这强化了"铁门"效应固定有效 P 的作用,例如根系分泌的氧能使根表面产生一层特有的铁氧化物胶膜^[87],这为难溶性铁 P(Fe-P)的形成提供了条件。然而,根系分泌的氧在氧化亚铁离子时会产生 H⁺,植物根组织为了体内阴阳离子平衡,过量的 H⁺也被释放到根区降低土壤 pH,这不仅提高了无机 P 的溶解,也有利提高酸性磷酸酶活性。由于根系泌氧能力受到光照、温度影响显著^[88-89],极大程度上导致根区泥炭土壤有效 P 具有昼夜、季节等周期变化。







3.5 微生物对泥炭土壤 P 的作用

微生物是 P 迁移转化过程的关键驱动者,研究 P 的微生物作用机制是解析泥炭土壤 P 生物地球化学过 程必不可少的环节。一方面,从微生物本身的代谢活动产生的胞外分泌物角度看,泥炭土壤微生物也像陆地 土壤微生物一样,利用代谢过程产生的有机酸改变环境 pH,溶解矿物 P 以及分泌磷酸酶矿化 Po(上文已有论 述);另一方面,泥炭土壤或沉积物所处的淹水环境常发生氧化还原条件变化,而微生物影响或响应这种变化 的过程中驱动 P 迁移转化。在淹水还原条件下,微生物的异化铁还原代谢过程将三价铁还原为二价铁,直接 改变铁结合态 P 溶解度,释放出有效 P^[90]。例如,在对 Pi 为主要 P 形态的沼泽土壤的研究中发现厌氧条件 下铁还原可以使 P 通量是好氧条件下的三倍以上^[91]。在微生物的异化铁还原过程中,有机质(特别是有机 C)常作为电子供体被氧化为二氧化碳^[92],这暗示微生物的异化铁还原过程极有可能直接参与有机 P 矿化。 对自然沉积物中有机 P 和二价铁的监测数据分析发现在以有机质降解为驱动力的早期成岩过程中,三价铁 逐渐被还原为亚铁,同时伴随着有机 P 含量的降低,乐静全等^[93]认为这一现象揭示沉积物中铁的异化还原可 能促进有机 P 的降解转化,并进一步用控制实验证明铁的异化还原能促进有机 P 的去磷酸化(即 Po 矿化)。

通常,表层沉积物具有大量的、高活性的微生物,这些微生物细胞以核酸、磷酯、磷酸根等形态储存大量 P^[94],在泥炭土壤 P 循环起重要推动作用。微生物体本身就是一个活性的 P 库,即微生物量 P。微生物可以 将这些 P 被动或主动地向环境中释放。微生物被动释放有效 P 主要的途径是微生物死亡后细胞裂解,释放

4114

微生物量 P。在环境中导致微生物死亡的因素很多,比如噬菌体感染、pH 改变和干湿交替等,这些因素都会 有相当概率导致微生物细胞裂解从而向环境中释放大量高活性 P。以往研究表明热带泥炭土中微生物量 P 可以占到总 P 的 47%^[95]。这意味着微生物通过细胞裂解被动释放 P 可能是泥炭土 P 迁移转化的主要动力 之一。

微生物主动释放 P 的途径目前研究较深入的是微生物多聚磷酸化合物的水解释放。早在 20 世纪七十年 代,研究者就发现一类微生物具有合成多聚磷酸化合物以及将其水解,从而释放 P 的能力,这类微生物被称 为聚磷微生物(polyphosphate accumulating organisms)^[96]。目前聚磷微生物根据代谢途径差异通常分为三类: 第一类以 Candidatus Accumulibacter 为代表,该类聚磷菌典型的"聚 P—释 P"代谢途径为:在好氧环境中以氧 为电子受体分解体内的聚羟基烷酸酯(poly-β-hydroxyalkanoate, PHA)释放能量,用于将胞外的有效 P 吸收至 体内合成聚磷化合物并恢复糖原:当环境变为厌氧状态时,其体内的聚磷化合物解聚释放,并发生糖原分解, 为 PHA 的重新合成提供能量和还原当量^[97]。第二类以 Dechloromonas 菌为典型,它们的"聚 P—释 P"代谢途 径大体上相似于 Candidatus Accumulibacter,也会在厌氧条件下发生多聚磷酸化合物解聚释放,不同在于它们 在缺氧条件下,能以硝态氮而非氧气作为电子受体的代谢途径产生能量吸收 P,形成聚磷化合物^[98]。第三类 以 Tetrasphaera 菌为代表,它的"聚 P—释 P"代谢途径的特别之处在于,当处于厌氧环境中时能将葡萄糖、氨 基酸等有机物发酵降解并伴随 P 释放,而在好氧条件下它的聚磷化合物生成所需的能量代谢途径尚存在争 议[98]。这些聚磷微生物的共同之处在于,它们适应于"好氧—厌氧"频繁交替的环境,这意味着在湿地、消落 带和潮间带等频繁存在"好氧—厌氧"交替的环境中,聚磷微生物过程会使得好氧条件下环境中有效 P 降低, 而在厌氧条件环境中有效 P 升高,从而影响环境中有效 P 浓度。例如, Choo 等^[99] 对沿海泥炭地的原位调查 和控制实验研究表明在氧供给、温度等多种条件驱动下聚磷微生物影响底泥正磷酸根浓度,对泥炭地 P 通量 有调节作用。然而,目前对聚磷微生物的研究大多集中于人工污水除 P 系统水体及其底泥,而对天然泥炭湿 地中聚磷微生物的种群及其驱动 P 循环机制的研究较为缺乏。

4 展望

为了深入理解和量化泥炭土壤中 P 的循环过程,未来的研究需从多个维度进行拓展和深化。

首先,鉴于泥炭土壤与矿质土壤在成分和性质上的显著差异,现有的基于矿质土壤研发的 P 形态测定方 法应用于泥炭土壤时,其准确性和适用性有待进一步验证。因此,大样本量的对比评估是必要的,以校正或改 进现有方法,或开发专门针对泥炭土壤的 P 形态分级测量体系。这一体系中,可以探索基于酶水解机制的有 机 P 分级方法,但需注意提高酶的专一性和制定标准化的操作流程,以确保测定结果的准确性和稳定性。同 时,结合泥炭土壤的"好氧-厌氧"环境条件,也可以开发基于微生物间互作解 P 机制的新方法,以更准确地反 映泥炭土壤中 P 的形态和分布。

其次,泥炭湿地土壤的"好氧-厌氧"频繁交替环境变化以及伴随的"铁门"和"酶锁"效应,对 P 的迁移转 化过程具有重要影响。未来研究应致力于量化这两种效应在不同环境条件下的影响强度,并揭示其交互作用 机制。在此基础上,构建更为精确的模型,以预测 P 在泥炭湿地土壤中的时空分布及对环境波动的响应。

此外,微生物功能群在泥炭土壤 P 形态转化中扮演着重要角色。借助宏基因组学与代谢组学等生物分子组学技术,可以系统刻画特定环境条件下微生物群落的组成变化,鉴定、验证关键功能种群及其代谢途径。 这不仅有助于阐明微生物如何响应泥炭环境梯度变化并驱动 P 的矿化、固定、溶解及吸附过程,也是探索泥炭土 P 生物地球化学过程的分子生物学机制、深化理解泥炭土壤 P 循环微观过程的重要方向。

最后,考虑到泥炭土壤作为全球重要的有机 C 库,并且 P 作为泥炭土生态系统 C 转化的关键限制性因素。因此,未来研究还应探究泥炭土壤环境下有机 C 矿化分解以及自养生物固 C 过程中 P 元素的具体作用, 以揭示 P 形态和含量变化对 C、N 累积和释放的影响机制。这不仅有助于深入理解泥炭湿地土壤的 P 生物地 球化学过程,也为保护和管理泥炭湿地资源提供科学依据。

参考文献(References):

- [1] Veen P, Krutov A. Improving drainage water quality by constructing wetland ecosystems in the catchment area of the amu darya, Aral Sea Region// The Inter-Relationship Between Irrigation, Drainage and the Environment in the Aral Sea Basin. Dordrecht: Springer Netherlands, 1996; 101-111.
- [2] Li H L, Li T T, Sun W J, Zhang W, Zhang Q, Yu L J, Qin Z C, Guo B, Liu J, Zha X C. Degradation of wetlands on the Qinghai-Tibetan Plateau causing a loss in soil organic carbon in 1966-2016. Plant and Soil, 2021, 467(1): 253-265.
- [3] Skinner M. Wetland phosphorus dynamics and phosphorus removal potential. Water Environment Research, 2022, 94(10); e10799.
- [4] Jiang W G, Lv J X, Wang C C, Chen Z, Liu Y H. Marsh wetland degradation risk assessment and change analysis: A case study in the Zoige Plateau, China. Ecological Indicators, 2017, 82: 316-326.
- [5] Gaffney P P J, Tang Q H, Li Q W, Zhang R Y, Pan J X, Xu X M, Li Y, Niu S L. The impacts of land-use and climate change on the Zoige peatland carbon cycle: A review. WIREs Climate Change, 2024, 15(1): e862.
- [6] Jiang L, Wang H, Wang S G, Zhang W. Process analysis and mitigation strategies for wetland degradation caused by increasing agricultural water demand; an ecology-economy nexus perspective. Ecological Processes, 2023, 12(1); 40.
- [7] 张仲胜,吕宪国,薛振山,刘晓辉.中国湿地土壤碳氮磷生态化学计量学特征研究.土壤学报,2016,53(5):1160-1169.
- [8] 樊彦波,李晓秀,龚艳伟.不同复垦模式下改进后的 Hedley 磷分级的研究.首都师范大学学报:自然科学版, 2014, 35(3): 50-56.
- [9] Yang X, Post W M. Phosphorus transformations as a function of pedogenesis: a synthesis of soil phosphorus data using hedley fractionation method. Biogeosciences, 2011, 8(10): 2907-2916.
- [10] Litaor M I, Reichmann O, Auerswald K, Haim A, Shenker M. The geochemistry of phosphorus in peat soils of a semiarid altered wetland. Soil Science Society of America Journal, 2004, 68(6): 2078-2085.
- [11] Kruse J, Leinweber P. Phosphorus in sequentially extracted fen peat soils: a K-edge X-ray absorption near-edge structure (XANES) spectroscopy study. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 2008, 171(4): 613-620.
- [12] Li Y H, Han D X, Gao C Y, Liu H X, Cong J X, Yu X F, Wang G P. A 2000-year record of phosphorus forms and accumulation in peatland of the Greater Khingan Mountains in Northeast China: Paleoenvironmental implications. Quaternary International, 2020, 562: 27-34.
- [13] Moir J, Tiessen H. Characterization of available P by sequential extraction//Soil Sampling and Methods of Analysis, Second Edition. Boca Raton: CRC Press, 2007.
- [14] 孙宏洋,吴艳宏,李娜,周俊,邴海健.贡嘎山酸性土壤微生物量磷紧密关联碳酸氢钠提取态有机磷.山地学报,2017,35(5):709-716.
- [15] Chang S C, Jackson M L. Fractionation of soil phosphorus. Soil Science, 84(2): 133-144.
- [16] Jiang B F, Gu Y C. A suggested fractionation scheme of inorganic phosphorus in calcareous soils. Fertilizer Research, 1989, 20(3): 159-165.
- [17] Nieminen M, Penttilä T. Inorganic and organic phosphorus fractions in peat from drained mires in northern Finland. Silva Fennica, 2004, 38(3): 243-251..
- [18] Pu Y L, Luo Y J, Zhang S R, Li T, Yuan D G, Xu X X, Qian H Y, Wang G Y, Jia Y X, Li Y. Transformation of phosphorus forms and its regulation on phosphorus availability across differently degraded marsh soils. Land Degradation & Development, 2024, 35(1): 264-279.
- [19] 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.
- [20] Bowman R A, Cole C V. An exploratory method for fractionation of organic phosphorus from grassland soils. Soil Science, 125(2): 95-101.
- [21] Bünemann E K. Enzyme additions as a tool to assess the potential bioavailability of organically bound nutrients. Soil Biology and Biochemistry, 2008, 40(9): 2116-2129.
- [22] Newman R H, Tate K R. Soil phosphorus characterisation by 31 nuclear magnetic resonance. Communications in Soil Science and Plant Analysis, 1980, 11(9): 835-842.
- [23] 刘静,周俊,李孝龙,明月欣,孙宏洋.土壤有机磷形态与矿化速率分析方法研究进展.土壤通报,2023,54(5):1215-1225.
- [24] Walbridge M R, Navaratnam J A. Phosphorous in boreal peatlands//Boreal Peatland Ecosystems. Berlin Heidelberg: Springer, 2006; 231-258.
- [25] Cayci G, Baran A, Ozaytekin H, Kutuk C, Karaca S, Cicek N. Morphology, chemical properties, and radiocarbon dating of eutrophic peat in Turkey. Catena, 2011, 85(3): 215-220.
- [26] Inisheva L I. Peat soils: genesis and classification. Eurasian Soil Science, 2006, 39(7): 699-704.
- [27] Tipping E, Somerville C J, Luster J. The C: N: P: S stoichiometry of soil organic matter. Biogeochemistry, 2016, 130(1): 117-131.
- [28] 黎彤. 中国陆壳及其沉积层和上陆壳的化学元素丰度. 地球化学, 1994, 23(2): 140-145.
- [29] Alekseenko V, Alekseenko A. The abundances of chemical elements in urban soils. Journal of Geochemical Exploration, 2014, 147: 245-249.
- [30] Walbridge M R. Phosphorus availability in acid organic soils of the lower north Carolina coastal plain. Ecology, 1991, 72(6): 2083-2100.

- [31] Wang M, Moore T R, Talbot J, Richard P J H. The cascade of C: N: P stoichiometry in an ombrotrophic peatland: from plants to peat. Environmental Research Letters, 2014, 9(2): 024003.
- [32] Wang G P, Bao K S, Yu X F, Zhao H M, Lin Q X, Lu X G. Forms and accumulation of soil P in a subalpine peatland of Mt. Changbai in Northeast China. Catena, 2012, 92: 22-29.
- [33] Schlichting A, Leinweber P, Meissner R, Altermann M. Sequentially extracted phosphorus fractions in peat-derived soils. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 2002, 165(3): 290-298.
- [34] Negassa W, Michalik D, Klysubun W, Leinweber P. Phosphorus speciation in long-term drained and rewetted peatlands of northern Germany. Soil Systems, 2020, 4(1); 11.
- [35] Debicka M, Bogacz A, Kowalczyk K. Phosphorus behaviour and its basic indices under organic matter transformation in variable moisture conditions: a case study of fen organic soils in the Odra river valley, Poland. Agronomy, 2021, 11(10): 1997.
- [36] Wang G P, Yu X F, Bao K S, Xing W, Gao C Y, Lin Q X, Lu X G. Effect of fire on phosphorus forms in Sphagnum moss and peat soils of ombrotrophic bogs. Chemosphere, 2015, 119: 1329-1334.
- [37] Graham S A, Craft C B, McCormick P V, Aldous A. Forms and accumulation of soil P in natural and recently restored peatlands—Upper Klamath Lake, Oregon, USA. Wetlands, 2005, 25(3): 594-606.
- [38] Wright A L, Mylavarapu R S. Nutrient stratification in uncultivated and sugarcane-cultivated peatlands. Communications in Soil Science and Plant Analysis, 2010, 41(22): 2633-2643.
- [39] Luo H, Yu J, Li R, Gu J D, Luo L, Zhang Y, He Y, Xiao Y, Deng S, Zhang Y, Zhang S, Wang L, He J, Deng O, Lan T. Microbial biomass C:N:P as a better indicator than soil and ecoenzymatic C:N:P for microbial nutrient limitation and C dynamics in Zoige Plateau peatland soils. International biodeterioration & biodegradation, 2022, 175: 105492.
- [40] Fisher M M, Ramesh Reddy K, Turner B L, Keenan L W. Millennial-scale phosphorus transformations during diagenesis in a subtropical peatland. Soil Science Society of America Journal, 2014, 78(3): 1087-1096.
- [41] Brucker E, Kernchen S, Spohn M. Release of phosphorus and silicon from minerals by soil microorganisms depends on the availability of organic carbon. Soil Biology and Biochemistry, 2020, 143: 107737.
- [42] Rawat P, Das S, Shankhdhar D, Shankhdhar S C. Phosphate-solubilizing microorganisms: mechanism and their role in phosphate solubilization and uptake. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 2021, 21(1): 49-68.
- [43] Weisskopf L, Le Bayon R C, Kohler F, Page V, Jossi M, Gobat J M, Martinoia E, Aragno M. Spatio-temporal dynamics of bacterial communities associated with two plant species differing in organic acid secretion: A one-year microcosm study on lupin and wheat. Soil Biology and Biochemistry, 2008, 40(7): 1772-1780.
- [44] Zhu J, Li M, Whelan M. Phosphorus activators contribute to legacy phosphorus availability in agricultural soils: A review. Science of the Total Environment, 2018, 612: 522-537.
- [45] Brunner I, Sperisen C. Aluminum exclusion and aluminum tolerance in woody plants. Frontiers in Plant Science, 2013, 4: 172.
- [46] Li L, Jiao Z W, Hale L, Wu W L, Guo Y B. Disruption of gene pqqA or pqqB reduces plant growth promotion activity and biocontrol of crown gall disease by *Rahnella aquatilis* HX2. PLoS One, 2014, 9(12); e115010.
- [47] Sashidhar B, Podile A R. Mineral phosphate solubilization by rhizosphere bacteria and scope for manipulation of the direct oxidation pathway involving glucose dehydrogenase. Journal of Applied Microbiology, 2010, 109(1): 1-12.
- [48] Babu-Khan S, Yeo T C, Martin W L, Duron M R, Rogers R D, Goldstein A H. Cloning of a mineral phosphate-solubilizing gene from *Pseudomonas cepacia*. Applied and Environmental Microbiology, 1995, 61(3): 972-978.
- [49] 吕军.转基因烟草对土壤磷吸收利用的研究[D].大连:大连理工大学,2011.
- [50] Yokosho K, Yamaji N, Ma J F. An Al-inducible MATE gene is involved in external detoxification of Al in rice. The Plant Journal, 2011, 68(6): 1061-1069.
- [51] 李晶, 谢成建, 玉永雄, 杨星勇. 植物耐铝机制研究进展. 江苏农业科学, 2016, 44(12): 16-21.
- [52] Minasny B, Berglund Ö, Connolly J, Hedley C, de Vries F, Gimona A, Kempen B, Kidd D, Lilja H, Malone B, McBratney A, Roudier P, O' Rourke S, Rudiyanto, Padarian J, Poggio L, ten Caten A, Thompson D, Tuve C, Widyatmanti W. Digital mapping of peatlands-A critical review. Earth-Science Reviews, 2019, 196: 102870.
- [53] Craft C B, Richardson C J. Soil characteristics of the Everglades peatland//Everglades Experiments. New York, NY: Springer New York, 2008: 59-72.
- [54] Kaila A. Phosphorus in virgin peat soils. Agricultural and Food Science, 1956, 28(1): 142-167.
- [55] Li Y H, Gao C Y, Liu H X, Han D X, Cong J X, Li X, Wang G P. Distribution of phosphorus forms in surface soils of typical peatlands in northern Great Khingan Mountains and its potential to reconstruct paleo-vegetations. Journal of Environmental Management, 2022, 302: 114033.

- [56] Kaila A. Availability for plants of phosphorus in some virgin peat samples. Agricultural and Food Science, 1958, 30(1): 133-142.
- [57] Duarte B, Sleimi N, Caçador I. Sediment phosphorus speciation changes by extracellular enzymatic activity (EEA) of three phosphatase pHdependent isoforms. Marine Chemistry, 2022, 246: 104162.
- [58] Apel A K, Sola-Landa A, Rodríguez-García A, Martín J F. Phosphate control of phoA, phoC and phoD gene expression in *Streptomyces coelicolor* reveals significant differences in binding of PhoP to their promoter regions. Microbiology, 2007, 153(Pt 10): 3527-3537.
- [59] Boulanger R R, Kantrowitz E R. Characterization of a monomeric *Escherichia coli* alkaline phosphatase formed upon a single amino acid substitution. Journal of Biological Chemistry, 2003, 278(26): 23497-23501.
- [60] Kageyama H, Tripathi K, Rai A K, Cha-Um S, Waditee-Sirisattha R, Takabe T. An alkaline phosphatase/phosphodiesterase, PhoD, induced by salt stress and secreted out of the cells of *Aphanothece halophytica*, a halotolerant *Cyanobacterium*. Applied and Environmental Microbiology, 2011, 77(15): 5178-5183.
- [61] Rodriguez F, Lillington J, Johnson S, Timmel C R, Lea S M, Berks B C. Crystal structure of the Bacillus subtilis phosphodiesterase PhoD reveals an iron and calcium-containing active site. Journal of Biological Chemistry, 2014, 289(45): 30889-30899.
- [62] Yong S C, Roversi P, Lillington J, Rodriguez F, Krehenbrink M, Zeldin O B, Garman E F, Lea S M, Berks B C. A complex iron-calcium cofactor catalyzing phosphotransfer chemistry. Science, 2014, 345(6201): 1170-1173.
- [63] Kathuria S, Martiny A C. Prevalence of a calcium-based alkaline phosphatase associated with the marine *Cyanobacterium Prochlorococcus* and other ocean bacteria. Environmental Microbiology, 2011, 13(1): 74-83.
- [64] Cotta S R, Cavalcante Franco Dias A, Seldin L, Andreote F D, van Elsas J D. The diversity and abundance of phytase genes (β-propeller phytases) in bacterial communities of the maize rhizosphere. Letters in Applied Microbiology, 2016, 62(3): 264-268.
- [65] Huang H Q, Shi P J, Wang Y R, Luo H Y, Shao N, Wang G Z, Yang P L, Yao B. Diversity of beta-propeller phytase genes in the intestinal contents of grass carp provides insight into the release of major phosphorus from phytate in nature. Applied and Environmental Microbiology, 2009, 75(6): 1508-1516.
- [66] Ragot S A, Kertesz M A, Bünemann E K. phoD alkaline phosphatase gene diversity in soil. Applied and Environmental Microbiology, 2015, 81 (20): 7281-7289.
- [67] Sebastian M, Ammerman J W. The alkaline phosphatase PhoX is more widely distributed in marine bacteria than the classical PhoA. The ISME Journal, 2009, 3(5): 563-572.
- [68] Lu L H, Qiu W M, Gao W W, Tyerman S D, Shou H X, Wang C. OsPAP10c, a novel secreted acid phosphatase in rice, plays an important role in the utilization of external organic phosphorus. Plant, Cell & Environment, 2016, 39(10): 2247-2259.
- [69] Wang L S, Li Z, Qian W Q, Guo W L, Gao X, Huang L L, Wang H, Zhu H F, Wu J W, Wang D W, Liu D. The Arabidopsis purple acid phosphatase AtPAP10 is predominantly associated with the root surface and plays an important role in plant tolerance to phosphate limitation. Plant Physiology, 2011, 157(3): 1283-1299.
- [70] Li Y, Zhang J Q, Gong Z L, Xu W L, Mou Z S. *Gcd* gene diversity of quinoprotein glucose dehydrogenase in the sediment of Sancha Lake and its response to the environment. International Journal of Environmental Research and Public Health, 2018, 16(1): 1.
- [71] Meulenberg J J M, Sellink E, Riegman N H, Postma P W. Nucleotide sequence and structure of the *Klebsiella pneumoniae* pqq operon. Molecular and General Genetics MGG, 1992, 232(2): 284-294.
- [72] Guo Y B, Li J Y, Li L, Chen F, Wu W L, Wang J H, Wang H M. Mutations that disrupt either the pqq or the gdh gene of *Rahnella aquatilis* abolish the production of an antibacterial substance and result in reduced biological control of grapevine crown gall. Applied and Environmental Microbiology, 2009, 75(21): 6792-6803.
- [73] Zheng B X, Zhu Y G, Sardans J, Peñuelas J, Su J Q. QMEC: A tool for high-throughput quantitative assessment of microbial functional potential in C, N, P, and S biogeochemical cycling. Science China Life Sciences, 2018, 61(12): 1451-1462.
- [74] Gorham E. Northern peatlands: role in the carbon cycle and probable responses to climatic warming. Ecological Applications, 1991, 1(2): 182-195.
- [75] McLatchey G P, Reddy K R. Regulation of organic matter decomposition and nutrient release in a wetland soil. Journal of Environmental Quality, 1998, 27(5): 1268-1274.
- [76] Freeman C, Ostle N, Kang H. An enzymic 'latch' on a global carbon store. Nature, 2001, 409(6817): 149.
- [77] Laiho R. Decomposition in peatlands: Reconciling seemingly contrasting results on the impacts of lowered water levels. Soil Biology and Biochemistry, 2006, 38(8): 2011-2024.
- [78] Fenner N, Freeman C. Drought-induced carbon loss in peatlands. Nature Geoscience, 2011, 4: 895-900.
- [79] 徐志伟,辛沐蓉,王钰婷,刘莎莎,王升忠.水位影响泥炭沼泽土壤有机碳分解的生物化学机制研究进展.生态学报,2022,42(19): 7729-7739.

- [80] Li T, Bu Z J, Liu W Y, Zhang M Y, Peng C H, Zhu Q A, Shi S W, Wang M. Weakening of the 'enzymatic latch' mechanism following longterm fertilization in a minerotrophic peatland. Soil Biology and Biochemistry, 2019, 136: 107528.
- [81] Fenner N, Freeman C. Woody litter protects peat carbon stocks during drought. Nature Climate Change, 2020, 10: 363-369.
- [82] Wang Y Y, Wang H, He J S, Feng X J. Iron-mediated soil carbon response to water-table decline in an alpine wetland. Nature Communications, 2017, 8: 15972.
- [83] Gerke J. Humic (organic matter)-Al(Fe)-phosphate complexes. Soil Science, 2010, 175(9): 417-425.
- [84] Hall S J, Treffkorn J, Silver W L. Breaking the enzymatic latch: impacts of reducing conditions on hydrolytic enzyme activity in tropical forest soils. Ecology, 2014, 95(10): 2964-2973.
- [85] 李永进,汤玉喜,黎蕾,唐洁,杨艳.洞庭湖湿地植物根系氧化力对氮、磷去除的影响.东北林业大学学报,2020,48(7):40-44.
- [86] Wang Q, Hu Y B, Xie H J, Yang Z C. Constructed wetlands: a review on the role of radial oxygen loss in the rhizosphere by macrophytes. Water, 2018, 10(6): 678.
- [87] 李莹,张洲,杨高明,祖艳群,李博,陈建军.湿地植物根系泌氧能力和根表铁膜与根系吸收重金属的关系.生态环境学报,2022,31 (8):1657-1666.
- [88] 王文林,王国祥,万寅婧,夏劲,唐晓燕,陈昕,梁斌,庄巍.光照和生长阶段对菖蒲根系泌氧的影响.生态学报,2013,33(12): 3688-3696.
- [89] 刘依依,傅志强.水稻根系泌氧特性及其影响因素.作物研究,2014,28(3):312-315.
- [90] 朱晓艳,袁宇翔,宋长春,姜明.湿地土壤和沉积物异化铁还原过程研究进展.湿地科学,2020,18(1):122-128.
- [91] Lai D Y F, Lam K C. Phosphorus retention and release by sediments in the eutrophic Mai Po Marshes, Hong Kong. Marine Pollution Bulletin, 2008, 57(6-12): 349-356.
- [92] Yuan Y X, Ding C, Wu H T, Tian X, Luo M, Chang W Y, Qin L, Yang L, Zou Y C, Dong K K, Zhu X Y, Jiang M, Otte M L. Dissimilatory iron reduction contributes to anaerobic mineralization of sediment in a shallow transboundary lake. Fundamental Research, 2023, 3(6): 844-851.
- [93] 乐静全, 江伟欣, 潘伟杰, 钱毅光, 李思悦. 沉积物异化铁还原耦合植酸去磷酸化. 环境科学与技术, 2024, 47(2): 53-59.
- [94] Hupfer M, Glöss S, Schmieder P, Grossart H P. Methods for detection and quantification of polyphosphate and polyphosphate accumulating microorganisms in aquatic sediments. International Review of Hydrobiology, 2008, 93(1): 1-30.
- [95] Sjögersten S, Cheesman A W, Lopez O, Turner B L. Biogeochemical processes along a nutrient gradient in a tropical ombrotrophic peatland. Biogeochemistry, 2011, 104(1): 147-163.
- [96] Oehmen A, Lemos P C, Carvalho G, Yuan Z G, Keller J, Blackall L L, Reis M A M. Advances in enhanced biological phosphorus removal: from micro to macro scale. Water Research, 2007, 41(11): 2271-2300.
- [97] 李璐, 邵鸿渝, 黄继会, 倪敏, 黄勇, 潘杨. 聚磷菌发生代谢迁移的环境因子及机理分析. 中国环境科学, 2024, 44(5): 2642-2651.
- [98] Zhao W H, Bi X J, Peng Y Z, Bai M. Research advances of the phosphorus-accumulating organisms of candidatus accumulibacter, *Dechloromonas* and *Tetrasphaera*: metabolic mechanisms, applications and influencing factors. Chemosphere, 2022, 307: 135675.
- [99] Choo S, Dellwig O, Wäge-Recchioni J, Schulz-Vogt H N. Microbial-driven impact on aquatic phosphate fluxes in a coastal peatland. Marine Ecology Progress Series, 2022, 702: 19-38.