

DOI: 10.20103/j.stxb.202411262902

周佳宇, 林雨辰, 付佳睿, 王海湘, 施曼, 曹婷婷, 王志康, 李全, 宋新章. 亚热带典型人工林土壤磷组分特征及其影响因素研究. 生态学报, 2025, 45 (13): - .

Zhou J Y, Lin Y C, Fu J R, Wang H X, Shi M, Cao T T, Wang Z K, Li Q, Song X Z. Characteristics of soil phosphorus fractions and their influencing factors in typical subtropical plantations. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45 (13): - .

亚热带典型人工林土壤磷组分特征及其影响因素研究

周佳宇^{1,2}, 林雨辰^{1,2}, 付佳睿^{1,2}, 王海湘³, 施曼^{1,2}, 曹婷婷^{1,2}, 王志康^{1,2}, 李全^{1,2,*}, 宋新章^{1,2}

1 浙江农林大学森林食物资源挖掘与利用全国重点实验室, 杭州 311300

2 浙江农林大学竹业科学与技术教育部重点实验室, 杭州 311300

3 贺州学院, 贺州 542800

摘要: 深入了解土壤磷组分特征及其影响因素, 对提升亚热带森林生态系统生产力意义重大。然而, 当前在运用统一标准量化不同人工林不同深度土壤磷组分的研究方面有所欠缺, 且对于土壤磷组分转化的驱动因素, 特别是微生物因素, 认知尚不明晰。本研究以杉木 (*Cunninghamia lanceolata*)、桉树 (*Eucalyptus robusta*)、毛竹 (*Phyllostachys edulis*) 和马尾松 (*Pinus massoniana*) 四种人工林为对象, 利用改进的 Hedley 磷分级方法, 系统测定表层 (0—20 cm)、中层 (20—40 cm) 和深层 (40—60 cm) 土壤的磷组分的空间分异规律。结合荧光定量 PCR 技术解析土壤解磷微生物的基因表达特征, 同步测定土壤理化性质参数, 从微生物视角揭示典型人工林生态系统不同土层磷素形态转化的生物地球化学机制。四种人工林土壤磷组分中以闭蓄态磷和有机磷为主, 比例超过 70.0%, 且表层土壤中不同磷组分含量、微生物量碳、微生物量氮、微生物量磷和 *phoX* 基因拷贝数均高于深层。毛竹林在各土层的有效磷含量 (5.6—40.3 mg/kg) 和次生矿物磷含量 (8.7—57.5 mg/kg) 及其在总磷中的比例 (有效磷占比: 3.9%—6.7%; 次生矿物磷: 3.3%—9.9%) 均显著高于其他三种人工林 ($P < 0.05$)。杉木林的原生矿物磷含量 (表层: 23.4 mg/kg; 中层: 17.5 mg/kg; 深层: 17.0 mg/kg) 最高, 桉树林的闭蓄态磷含量 (表层: 632.2 mg/kg; 中层: 585.7 mg/kg; 深层: 535.2 mg/kg) 最高, 而马尾松林的有效磷含量 (表层: 8.8 mg/kg; 中层: 6.9 mg/kg; 深层: 6.8 mg/kg) 最低。微生物量磷和 *phoX* 基因对土壤磷组分有显著影响, 酸性磷酸酶和 *phoC* 基因是决定有效磷含量的重要因素。这些结果表明毛竹林土壤的磷供给能力明显优于杉木、桉树和马尾松林。土壤深度是影响磷组分的关键因素。因此, 建议针对不同人工林实施差异化管理, 并重视土壤深度对磷循环的调控作用。

关键词: 土壤磷组分; 人工林; 解磷微生物; 土壤深度; 酶活性

Characteristics of soil phosphorus fractions and their influencing factors in typical subtropical plantations

ZHOU Jiayu^{1,2}, LIN Yuchen^{1,2}, FU Jiarui^{1,2}, WANG Haixiang³, SHI Man^{1,2}, CAO Tingting^{1,2}, WANG Zhikang^{1,2}, LI Quan^{1,2,*}, SONG Xinzhong^{1,2}

1 National Key Laboratory for Development and Utilization of Forest Food Resources, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, China

2 Key Laboratory of Bamboo Science and Technology of Ministry of Education, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, China

3 Hezhou University, Hezhou 542800, China

Abstract: A comprehensive understanding of the characteristics of soil phosphorus (P) fractions and their driving factors is essential for enhancing the productivity of subtropical forest ecosystems. However, standardized quantification of soil P

基金项目: 国家自然科学基金项目 (32125027, 32401344); 浙江省自然科学基金资助项目 (LQ23C160006); 浙江农林大学人才启动项目 (2022LFR006)

收稿日期: 2024-11-26; 网络出版日期: 2025-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: quanli@zafu.edu.cn

fractions across different layers in diverse plantation types remains limited. Additionally, the drivers of soil P fraction transformations, particularly microbial factors, are poorly understood. This study investigated four representative plantation ecosystems, including Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*), Eucalyptus (*Eucalyptus robusta*), Moso bamboo (*Phyllostachys edulis*), and Masson pine (*Pinus massoniana*). Utilizing a modified Hedley P fractionation scheme, we systematically analyzed the spatial differentiation patterns of soil P fractions across three soil layers: surface (0–20 cm), intermediate (20–40 cm), and deep (40–60 cm). Combined with quantitative real-time PCR (qPCR) to characterize functional gene expression profiles of soil microbial communities and comprehensive measurements of soil physicochemical properties, this research elucidates the biogeochemical mechanisms driven by microbial activity that govern P transformation in distinct soil horizons of plantation ecosystems. Occluded P and organic P dominated soil P fractions (> 70.0% across all four plantations), with surface soils exhibiting significantly higher P fractions, microbial biomass carbon, microbial biomass nitrogen, microbial biomass P, and copy numbers of the *phoX* gene compared to deep soils. Moso bamboo plantations exhibited higher contents of available P (5.6–40.3 mg/kg) and secondary mineral P (8.7–57.5 mg/kg) and higher proportions (proportion of available P: 3.9%–6.7%; proportion of secondary mineral P: 3.3%–9.9%) in each soil layer compared to other plantations ($P < 0.05$). Chinese fir plantations exhibited the highest content of primary mineral P (surface layer: 23.4 mg/kg; middle layer: 17.5 mg/kg; deep layer: 17.0 mg/kg), while eucalyptus plantations showed the highest content of occluded P (surface layer: 632.2 mg/kg; middle layer: 585.7 mg/kg; deep layer: 535.2 mg/kg), and Masson pine plantations showed the lowest content of available P (surface layer: 8.8 mg/kg; middle layer: 6.9 mg/kg; deep layer: 6.8 mg/kg). Microbial biomass P and the *phoX* gene significantly affected soil P fractions, acid P activity and the *phoC* gene were significantly correlated with soil available P ($P < 0.05$). These results indicated that the soil P supply capacity in Moso bamboo plantations was significantly superior to that in Chinese fir, eucalyptus, and Masson pine plantations. Soil layer merged as a key factor affecting soil P fractions. We thus recommend implementing species-specific management practices for different plantations and prioritizing the soil layer as a regulatory role in regulating P cycle.

Key Words: soil phosphorus components; plantation; phosphorus-solubilizing microorganisms; soil layer; enzyme activity

磷是植物生长必需的营养元素,主要来源于土壤,但土壤中植物可利用的有效磷含量有限^[1],这限制了陆地生态系统的生产力^[2]。土壤磷的供应能力依赖于土壤磷形态及其转化过程^[3]。目前磷组分的研究大部分采用改进的 Hedley 磷分级方法^[4–6]:(1)有效磷:游离或吸附在土壤表面的无机磷,可被植物直接吸收利用;(2)有机磷:存在于植物和微生物等有机物中的磷,经矿化作用后可转化为植物可利用的磷;(3)次生矿物磷:与土壤中的铁铝氧化物相结合的磷形态,转化过程较为缓慢,植物对其利用率较低;(4)原生矿物磷:磷灰石等含磷的原生矿物,风化后可被植物吸收利用;(5)闭蓄态磷:涵盖除上述类别之外的所有磷形式,如残留磷,这类磷溶解度低,通常难以被植物利用。因此,土壤不同磷组分的相对含量是决定土壤磷生物有效性的关键因素。

土壤磷组分的转化是一个复杂且动态变化的生物地球化学过程,受多种因素的综合影响^[7–8]。早期研究普遍认为,土壤 pH 值、铁铝氧化物等非生物因素是驱动土壤磷转化的关键因素^[8–10]。但近期研究发现,微生物在土壤磷循环与调控中发挥着基础性作用^[11]。微生物介导的土壤磷转化,主要与有机磷矿化功能基因(*phoC* 和 *phoX*)以及无机磷溶解功能基因(*pqqC*)有关^[12–14]。其中,*phoC* 基因编码酸性磷酸酶^[12],*phoX* 基因则是调控编码碱性磷酸酶的关键基因^[13],二者在土壤有机磷矿化过程中起着重要作用;*pqqC* 基因参与葡萄糖酸的分泌^[14],在磷素循环中发挥关键作用。Zeng 等^[11]的研究表明,毛竹林主要通过增加有机磷矿化基因的表达,促进有机磷矿化,提高有效磷活性,以应对氮磷失衡的问题。另有研究指出,生态恢复后,矿山退化土地中有效磷水平的提升,主要得益于无机磷增溶基因表达增强^[15]。由此可见,微生物可能通过激活不同的功能基因,在不同土壤环境中调节无机磷和有机磷的活化。然而,目前基于原位实验对于亚热带和热带人工林

中参与磷转化的微生物功能基因的变化特征的认识仍较为有限。

人工林是我国森林资源中的重要组成部分,其面积达到了 13.14 亿亩,占我国森林面积的 27.0%,在木材生产、增强森林碳汇、减缓气候变化以及提高生物多样性等方面发挥着重要作用^[16-17]。然而,在亚热带人工林的经营中,磷已成为制约生产力和质量提升的主要因素^[2,18]。这一现象归因于该地区土壤的高度风化、强酸性和富含铁铝氧化物,这些特性导致磷的有效性低^[18]。在中国亚热带地区,杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、桉树(*Eucalyptus robusta*)和马尾松(*Pinus massoniana*)是主要的人工林树种,它们的种植面积位居国内人工林面积的前五位^[19]。此外,毛竹林(*Phyllostachys edulis*)占我国竹林总面积的 69.78%^[20]。深入研究上述人工林的土壤磷组分及其影响因素,对于提升人工林质量具有重要意义。已有研究探讨了人工林土壤磷组分及其影响因素,发现其土壤的磷素含量发生变化且向有效磷的转化困难^[20-25]。然而,现有研究多集中于表层土壤,且方法学不统一,限制了对土壤磷组分的全面理解。土壤深度对土壤理化性质和解磷微生物特性有显著影响,进而影响土壤磷组分特征^[26]。因此,对同一区域不同林分类型和不同土壤深度的磷组分及其解磷微生物等影响因素进行深入研究显得尤为迫切。

基于此,本研究选取亚热带地区四种主要人工林类型—杉木、桉树、毛竹和马尾松作为研究对象。利用改进的 Hedley 磷分级法,分析不同林分和深度的土壤磷组分、化学性质及微生物特征的差异。研究旨在揭示林分类型和土壤深度对磷组分的影响及其调控机制,为亚热带森林土壤磷循环提供理论基础,并为该地的人工林可持续管理提供科学的指导。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究实验样地位于我国广西壮族自治区贺州市平桂区(24.27°N—24.45°N, 111.28°E—111.56°E)。该区域属于亚热带季风气候,年均降雨量 1558 mm,年均气温为 19.9 °C,年均日照时数为 1549.1 h。土壤类型为红壤。幼龄林(0—20 年生)阶段的杉木、桉树、毛竹和马尾松人工林样地,均于 2000—2005 年期间由原生常绿阔叶林改造而成,且立地条件基本一致。受劳动力成本攀升与竹木市场价格下行影响,研究样地已连续三年未有施肥等集约经营措施,林分概况见图 1。

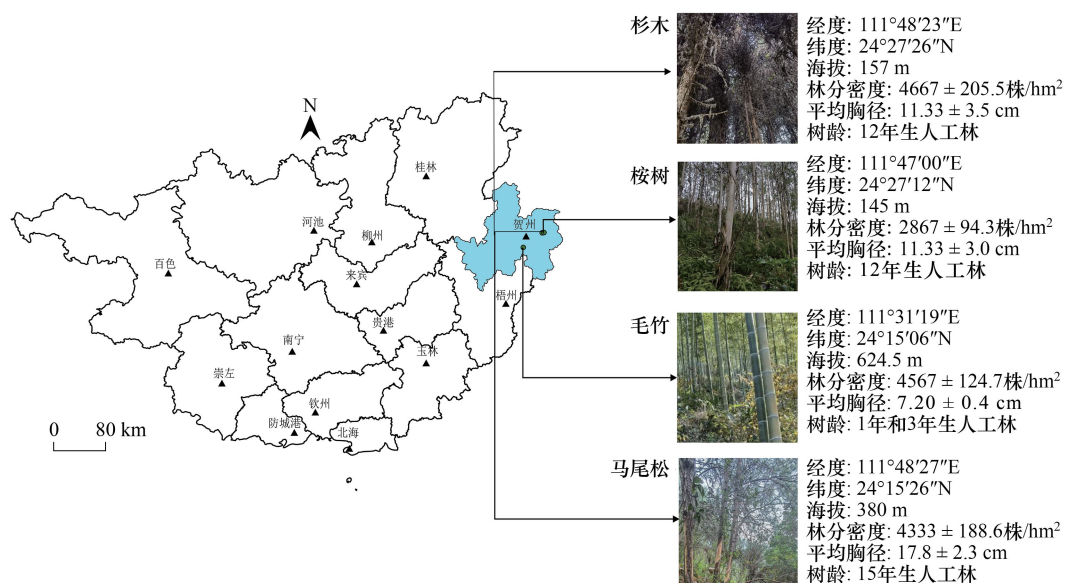


图 1 样地基本概况

Fig.1 Sites description

1.2 样地布置和样品采集

2021 年 11 月,在杉木、桉树、毛竹和马尾松林中各设立 3 个 10 m×10 m 样地,共计 12 个。每个样地随机选取 5 个样点,并去除其表层的凋落物,使用土钻(直径=3.5 cm)钻取 0—20 cm、20—40 cm 和 40—60 cm 的土壤样品。样品混合后带回实验室,经 2 mm 土壤筛,剔除土壤样品中的根系、石块后,分为三部分:一部分 -80 ℃ 保存用于 DNA 提取和磷循环功能基因的测定;一部分 4 ℃ 保存用于微生物量碳氮磷测定;最后一部分风干后测定土壤磷组分和化学性质。

1.3 土壤化学性质和磷组分

土壤 pH 使用 pH 计(FE20, 梅特勒-托莱多,瑞士)测定,水土比为 2.5:1。土壤有机碳和总氮含量采用元素分析仪(Analyzer Vario ELIV, 德国)测定。有效氮用碱解扩散法测定^[27]。游离态铁铝氧化物采用连二亚硫酸钠-柠檬酸钠-重碳酸钠浸提^[28],然后用电感耦合等离子体发射光谱仪(Optima 8000, PerkinElmer, 美国)测定。

土壤磷组分采用改进的 Hedley 磷素分级方法测定^[4]。具体而言,依次使用去离子水、0.5 mol/L NaHCO₃ 溶液、0.1 mol/L NaOH 溶液、1 mol/L HCl 溶液、浓盐酸和混酸(浓硫酸、硝酸和高氯酸),分别对土壤中的 H₂O-P、NaHCO₃-Pi、NaHCO₃-Po、NaOH-Pi、NaOH-Po、HCl-Pi、浓 HCl-Pi、浓 HCl-Po 和残留磷进行提取,详细步骤见图 2。根据磷组分的性质将其分为:(1)有效磷:H₂O-P 和 NaHCO₃-Pi;(2)有机磷:NaHCO₃-Po 和 NaOH-Po;(3)次生矿物磷:NaOH-Pi;(4)原生矿物磷:HCl-Pi;(5)闭蓄态磷:浓 HCl-Pi、浓 HCl-Po 和残留磷。

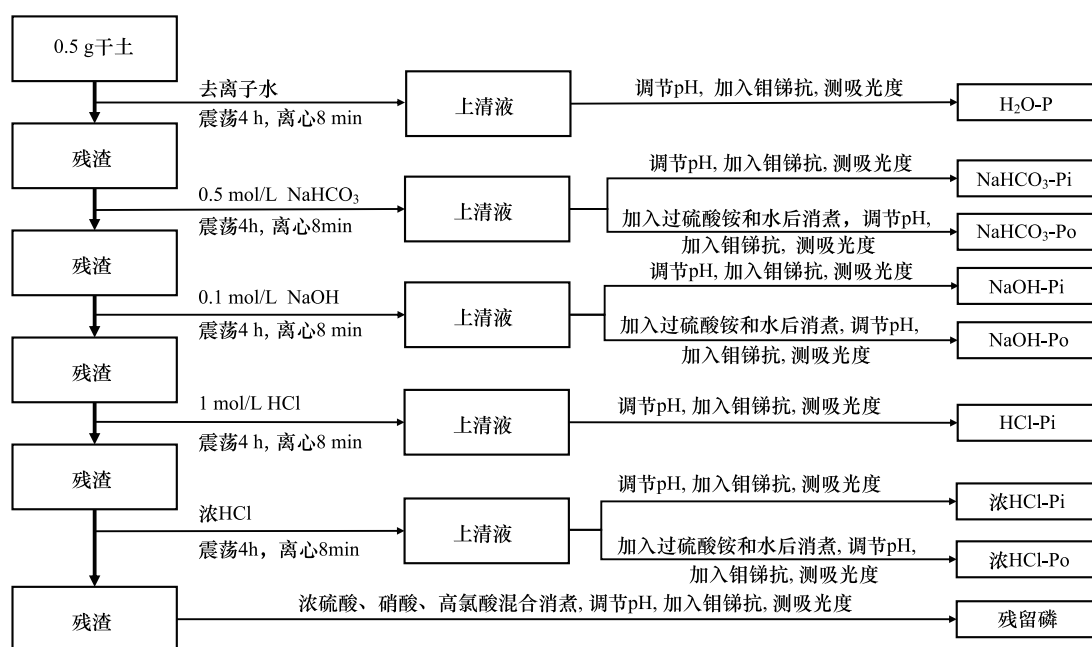


图 2 土壤磷组分测定方法

Fig.2 Methods for the determination of soil phosphorus fractions

1.4 土壤微生物量和酶活性

土壤微生物量碳氮采用氯仿熏蒸浸提法测定^[29],用 0.5 mol/L K₂SO₄溶液浸提,用总有机碳分析仪(TOC-VCPN Analyzer, 日本岛津)测定。微生物量磷用氯仿熏蒸-NaHCO₃浸提后,用连续流动分析仪测定磷酸根含量。土壤酸性和碱性磷酸酶采用对硝基苯酚底物比色法测定^[30]。

1.5 土壤 DNA 提取和解磷功能基因荧光定量 PCR

采用试剂盒 Fast DNA® SPIN Kit for soil (MP Biomedicals) 从 0.5 g 新鲜土壤样品中采集土壤微生物 DNA。使用 Bio-Rad CFX96 (Bio-Rad Laboratories, Hercules, CA, USA) 对解磷相关功能基因(*phoC*、*phoX* 和

pqqC) 进行定量分析^[12-14]。使用 SYBR Premix Ex Taq™ (Tli RNaseH Plus) qPCR 试剂盒 (Takara Bio, 大连, 中国) 在 20 μ L 反应混合物中扩增基因。每个解磷功能基因的引物和操作步骤详见表 1, 每种样品定量 3 次, 扩增效率为 97.9%—107.3%。对含有标记基因的质粒进行连续稀释, 建立标准曲线, 10^3 — 10^9 个基因拷贝数。

表 1 *phoC*、*phoX* 和 *pqqC* 荧光定量 PCR 的体系和程序
Table 1 *phoC*, *phoX* and *pqqC* Real-time PCR system and procedure

名称 Functional genes	体系 System	程序 Procedure	引物 Primers	拟合曲线 R^2	功能 Function	引用 References
<i>phoC</i>	20 μ L 体系, PCR Mix 10 μ L, 引物 0.4 μ L, DNA 1 μ L, ddH ₂ O 8.2 μ L	预变性 95 $^{\circ}$ C 3min, 变性 95 $^{\circ}$ C 30s, 退火 58 $^{\circ}$ C 30s, 延 伸 58 $^{\circ}$ C 30s, 完成 45 个循 环, 最终延伸 72 $^{\circ}$ C 10min	CGGCTCCTATCCGTCCGG CAACATCGCTTTGCCAGTG	0.999	编码酸性磷 酸酶	[12]
<i>phoX</i>	25 μ L 体系, PCR Mix 10 μ L, 引物 0.5 μ L, DNA 2 μ L, ddH ₂ O 12 μ L	预变性 95 $^{\circ}$ C 5min, 变性 95 $^{\circ}$ C 30s, 退火 60 $^{\circ}$ C 30s, 延 伸 72 $^{\circ}$ C 30s, 完成 35 个循 环, 最终延伸 72 $^{\circ}$ C 10min	CAGTTCGGBTWCAACAACGA CGGCCCAGSGCRGTGYGYTT	0.998	编码碱性单 脂酶	[13]
<i>pqqC</i>	20 μ L 体系, PCR Mix 10 μ L, 引物 0.4 μ L, DNA 1 μ L, ddH ₂ O 8.2 μ L	预变性 96 $^{\circ}$ C 10min, 变性 96 $^{\circ}$ C 30s, 退火 63 $^{\circ}$ C 30s, 延 伸 72 $^{\circ}$ C 60s, 完成 30 个循 环, 最终延伸 72 $^{\circ}$ C 10min	CAGGGCTGGGTGCGCAACC CATGGCATCGAGCATGCTCC	0.995	编码葡萄 糖酶	[14]

1.6 统计分析

所有数据进行了方差齐性和正态分布检验, 如有必要对相应的数据进行了转换。利用单因素方差分析并结合最小显著性差异检验对不同人工林处理或不同土层的土壤磷组分、化学性质、微生物特征和解磷功能微生物基因丰度进行差异性分析 ($P < 0.05$)。利用可重复双因素方差分析分析林分类型、土层深度及其复合作用对磷组分、化学性质、微生物特征和解磷功能微生物基因丰度的影响。Spearman 相关性分析土壤磷组分与化学性质、微生物特征和解磷功能微生物基因丰度之间的相关性。利用随机森林模型探究土壤化学性质、微生物特征和解磷功能微生物基因丰度对磷组分变化影响的相对重要性。利用偏最小二乘路径模型分析土壤化学性质、微生物特征、解磷功能微生物基因丰度与磷组分的直接和间接关系。所有统计分析均使用 IBM SPSS Statistics 22 (IBM Corp., Armonk, NY, USA) 和 R v4.3.1 (R Core Team, 2018) 进行。

2 结果与分析

2.1 土壤磷组分

如图 3 所示, 四种人工林不同土层的有效磷、有机磷、次生矿物磷、原生矿物磷、闭蓄态磷和总磷的含量范围分别在 5.6—40.3 mg/kg、13.1—107.5 mg/kg、8.7—57.5 mg/kg、3.6—25.1 mg/kg、323.8—679.4 mg/kg 和 411.7—764.5 mg/kg (图 3)。所有土层均以闭蓄态磷和有机磷为主, 其中闭蓄态磷占总磷的比重为 68.0%—90.4%, 有机磷占比 2.5%—18.3% (图 4)。桉树和毛竹林所有土层的总磷含量高于杉木和马尾松 (图 3), 杉木和桉树所有土层的闭蓄态磷含量及其占比高于毛竹和马尾松 (图 3 和 4)。毛竹林在不同土层中有效磷和次生矿物磷含量及其占总磷的比重均显著高于其他三种人工林 ($P < 0.05$, 图 3 和 4)。毛竹和马尾松林不同土层的有机磷含量及其占比显著高于杉木和桉树林 ($P < 0.05$, 图 3 和 4)。不同土层的原生矿物磷含量及其占比显示, 杉木 > 桉树 > 马尾松 > 毛竹 ($P < 0.05$, 图 3 和 4)。四种人工林表层土壤的有效磷和有机磷含量及其占比显著高于中层和深层土壤 ($P < 0.05$, 图 3 和 4)。可重复双因素方差分析表明林分类型、土层深度及其复合作用均显著影响了土壤有效磷、有机磷、次生矿物磷和原生矿物磷的含量及其占总磷的比重 ($P < 0.05$, 表 2)。

2.2 土壤化学性质

如图 5 所示, 毛竹林表层的有机碳、总氮和有效氮含量显著高于其他三种人工林 ($P < 0.05$)。桉树林中层的有机氮和深层的游离态铁铝氧化物含量显著低于其他三种人工林 ($P < 0.05$)。四种人工林表层土壤的 pH

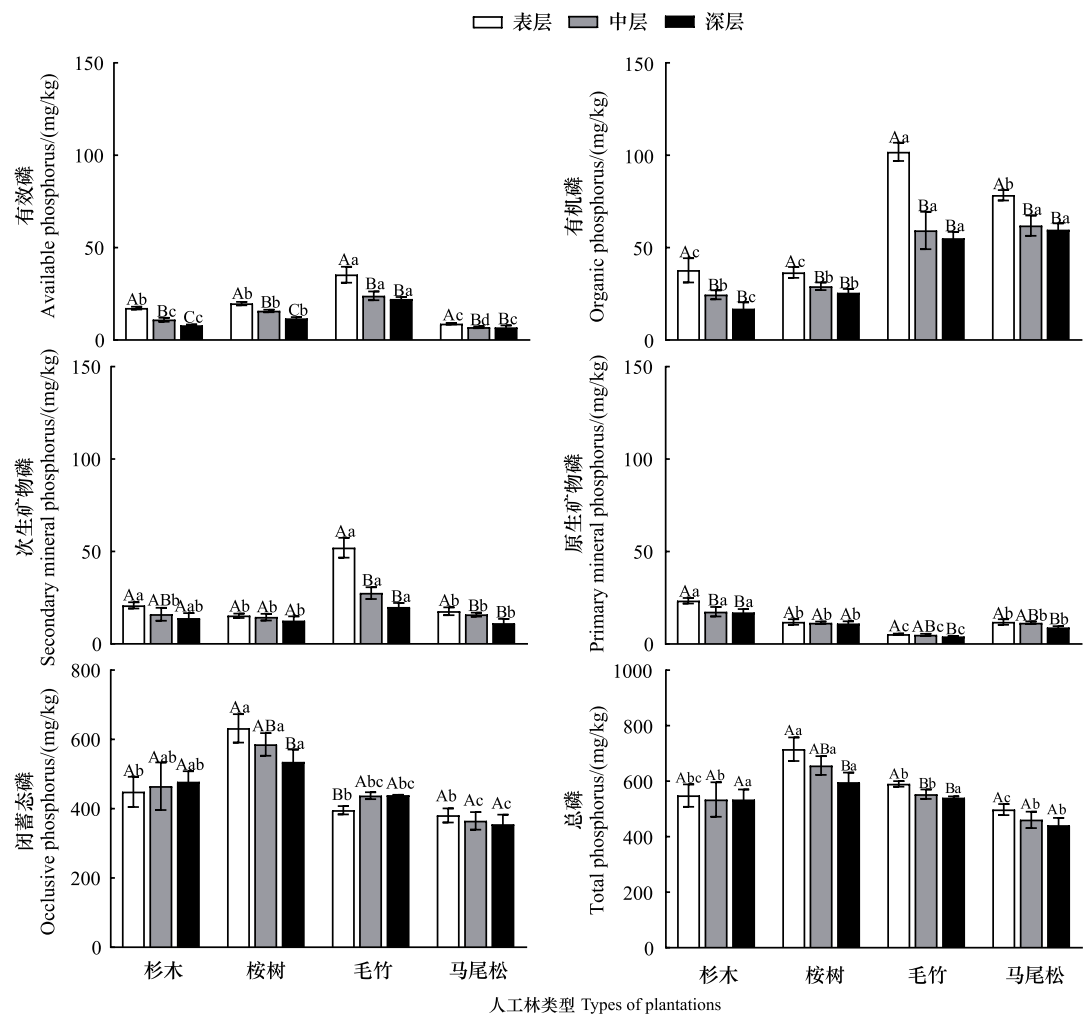


图3 四种人工林中不同土层磷组分含量

Fig.3 Phosphorus fraction contents across different soil layers in the four types of plantations

不同的大写字母代表同一人工林不同土层间存在显著差异 ($P<0.05$) ;不同的小写字母代表同一土层不同人工林间存在显著差异 ($P<0.05$)

和游离态铁铝氧化物含量以及中层和深层有机碳和总氮含量无显著差异 ($P>0.05$)。四种人工林表层的有效氮、总氮和有效氮含量显著高于中层和深层 ($P<0.05$) ,pH 无显著差异。毛竹、杉木和马尾松林深层游离态铁铝氧化物含量显著高于表层和中层 ($P<0.05$)。可重复双因素方差分析表明林分类型、土层深度及其复合作用均显著影响了土壤总氮、有效氮和游离态铁铝氧化物含量 ($P<0.05$,表 2)。

表 2 人工林类型和土层深度及其复合作用对土壤磷组分、化学性质和微生物特征的影响

Table 2 Effects of plantation types and soil layer and their combined effects on soil phosphorus fractions, chemical properties, and microbial traits

土壤化学性质和微生物特征 Soil chemical properties and microbial traits	人工林类型 Types of plantations		土层深度 Soil layer		人工林类型 Types of plantations× 土层深度 Soil layer	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
有效磷 Available phosphorus	220.327	<0.001	35.674	<0.001	11.286	0.004
有机磷 Organic phosphorus	400.697	<0.001	135.254	<0.001	13.816	<0.001
次生矿物磷 Secondary mineral phosphorus	191.521	<0.001	29.831	<0.001	14.647	<0.001
原生矿物磷 Primary mineral phosphorus	255.114	<0.001	20.392	<0.001	3.907	0.007
闭蓄态磷 Occlusive phosphorus	94.987	<0.001	0.685	0.514	4.306	0.004
总磷 Total phosphorus	49.453	<0.001	9.942	0.001	1.318	0.288

续表

土壤化学性质和微生物特征 Soil chemical properties and microbial traits	人工林类型 Types of plantations		土层深度 Soil layer		人工林类型 Types of plantations× 土层深度 Soil layer	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
有效磷/总磷 Available phosphorus/Total phosphorus	282.004	<0.001	67.693	<0.001	8.713	<0.001
有机磷/总磷 Organic phosphorus/Total phosphorus	238.835	<0.001	43.223	<0.001	7.293	<0.001
次生矿物磷/总磷 Secondary mineral phosphorus/Total phosphorus	70.089	<0.001	33.54	<0.001	13.635	<0.001
原生矿物磷/总磷 Primary mineral phosphorus/Total phosphorus	115.657	<0.001	3.733	0.039	2.893	0.029
闭蓄态磷/总磷 Occlusive phosphorus/Total phosphorus	153.164	<0.001	67.152	<0.001	12.477	<0.001
pH	6.117	0.003	0.101	0.904	0.516	0.790
有效氮 Available nitrogen	57.193	<0.001	35.769	<0.001	4.844	0.002
总氮 Total nitrogen	34.666	<0.001	26.099	<0.001	3.063	0.023
游离态铁铝氧化物 Free Iron-Aluminum Oxides	7.508	0.01	5.539	<0.001	3.168	0.02
有机碳 Organic carbon	29.588	<0.001	23.469	0.11	1.476	0.228
酸性磷酸酶 Acid phosphatase activity	127.687	<0.001	0.125	0.883	3.847	0.008
碱性磷酸酶 Alkaline phosphatase activity	42.480	<0.001	4.818	0.017	1.127	0.376
<i>phoC</i> 基因拷贝数 <i>phoC</i> gene copy numbers	235.290	<0.001	9.564	0.001	3.017	0.024
<i>phoX</i> 基因拷贝数 <i>phoX</i> gene copy numbers	59.405	<0.001	6.772	0.005	9.616	<0.001
<i>pqqC</i> 基因拷贝数 <i>pqqC</i> gene copy numbers	495.463	<0.001	11.613	0.021	16.258	<0.001
微生物量碳 Microbial biomass carbon	73.855	<0.001	49.671	<0.001	1.236	0.323
微生物量氮 Microbial biomass nitrogen	20.575	<0.001	95.845	<0.001	3.554	0.012
微生物量磷 Microbial biomass phosphorus	2.778	0.057	399.732	<0.001	7.337	0.003

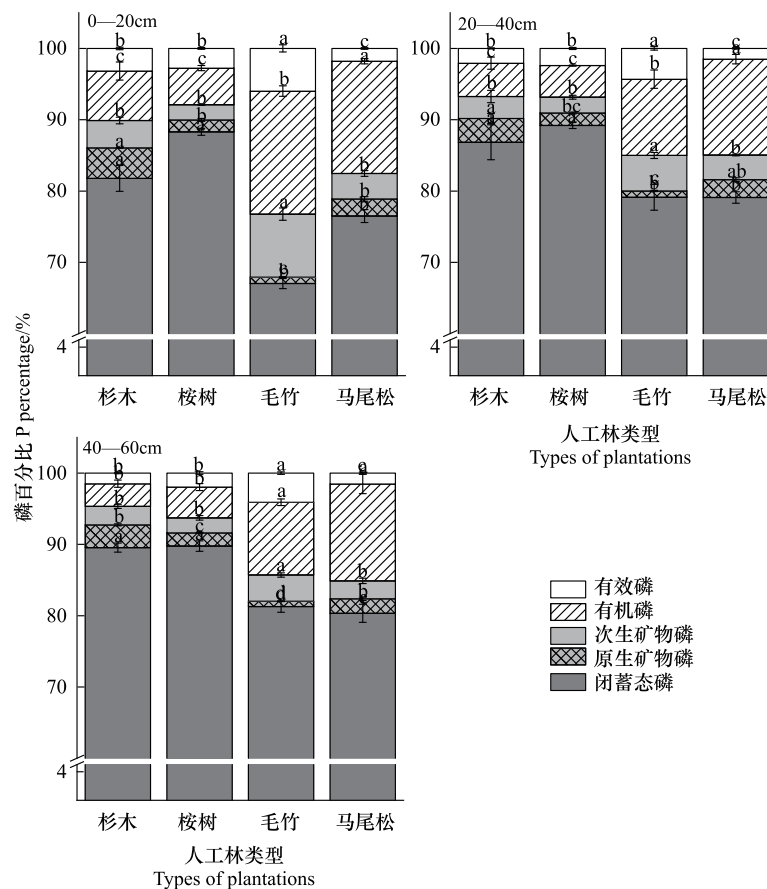


图 4 四种人工林中不同土层磷组分占总磷的比重

Fig.4 Proportions of soil phosphorus fractions in total phosphorus across different soil layers in four plantations

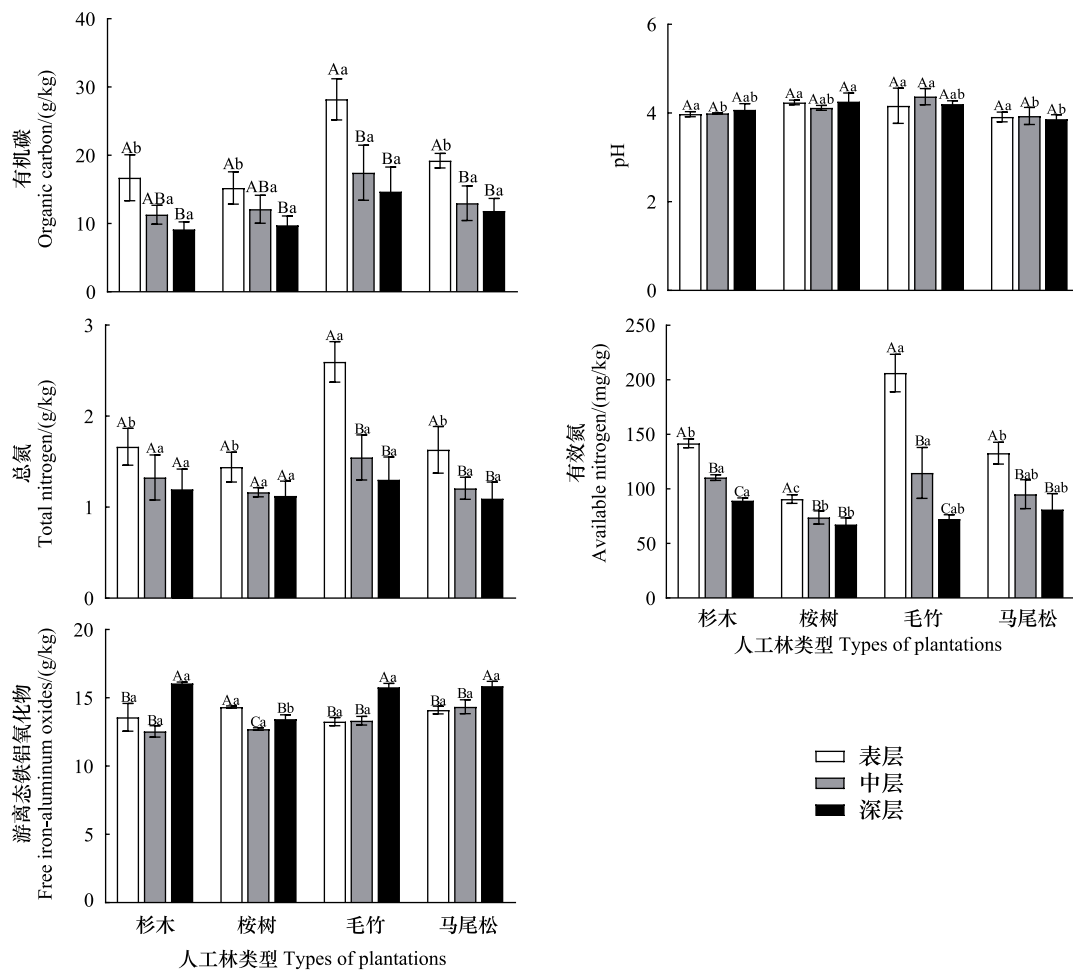


图 5 四种人工林中不同土层的化学性质

Fig.5 Chemical properties across different soil layers in the four types of plantations

2.3 土壤微生物特征

如图 6 所示,毛竹林不同土层的微生物量碳、微生物量氮、酸性磷酸酶和碱性磷酸酶活性以及表层的微生物量磷显著高于其他三种人工林 ($P < 0.05$)。毛竹和杉木林不同土层 *phoC* 基因拷贝数显著高于马尾松和桉树林 ($P < 0.05$)。桉树林表层的 *phoX* 基因拷贝数显著高于其他三种人工林 ($P < 0.05$)。对于 *pqqC* 基因拷贝数,杉木林所有土层显著大于其他三种人工林 ($P < 0.05$)。四种人工林表层微生物量碳、微生物量氮、微生物量磷和 *phoX* 基因拷贝数均显著大于深层 ($P < 0.05$),而酸性和碱性磷酸酶活性在不同土层之间无显著差异。林分类型、土层深度及其复合作用显著影响了土壤微生物量氮、微生物量磷、酸性磷酸酶活性、*phoX* 和 *pqqC* 基因拷贝数 ($P < 0.05$, 表 2)。

2.4 土壤磷组分与生物和非生物因素的关系

如图 7 示,土壤有效磷、有机磷和次生矿物磷均与有机碳、总氮、酸性磷酸酶、碱性磷酸酶、微生物量碳、微生物量氮和微生物量磷呈显著正相关 ($P < 0.05$)。有效磷和次生矿物磷与 *phoC* 基因拷贝数存在显著正相关关系 ($P < 0.05$)。有效磷与 pH、*phoX* 基因拷贝数呈显著正相关,与游离态铁铝氧化物呈显著负相关 ($P < 0.05$)。有机磷、次生矿物磷均与有效氮呈显著正相关 ($P < 0.05$)。次生矿物磷与 *pqqC* 基因拷贝数呈显著正相关 ($P < 0.05$)。原生矿物磷与酸性磷酸酶、碱性磷酸酶和微生物量氮呈显著负相关 ($P < 0.05$)。随机森林模型分析显示,酸性磷酸酶和 *phoC* 基因拷贝数是决定有效磷含量的主要因素。微生物量磷及酸性/碱性磷酸酶活性对有机磷含量有重要影响。*pqqC* 基因拷贝数则是影响原生矿物磷和闭蓄态磷含量的重要因素 (图 7)。

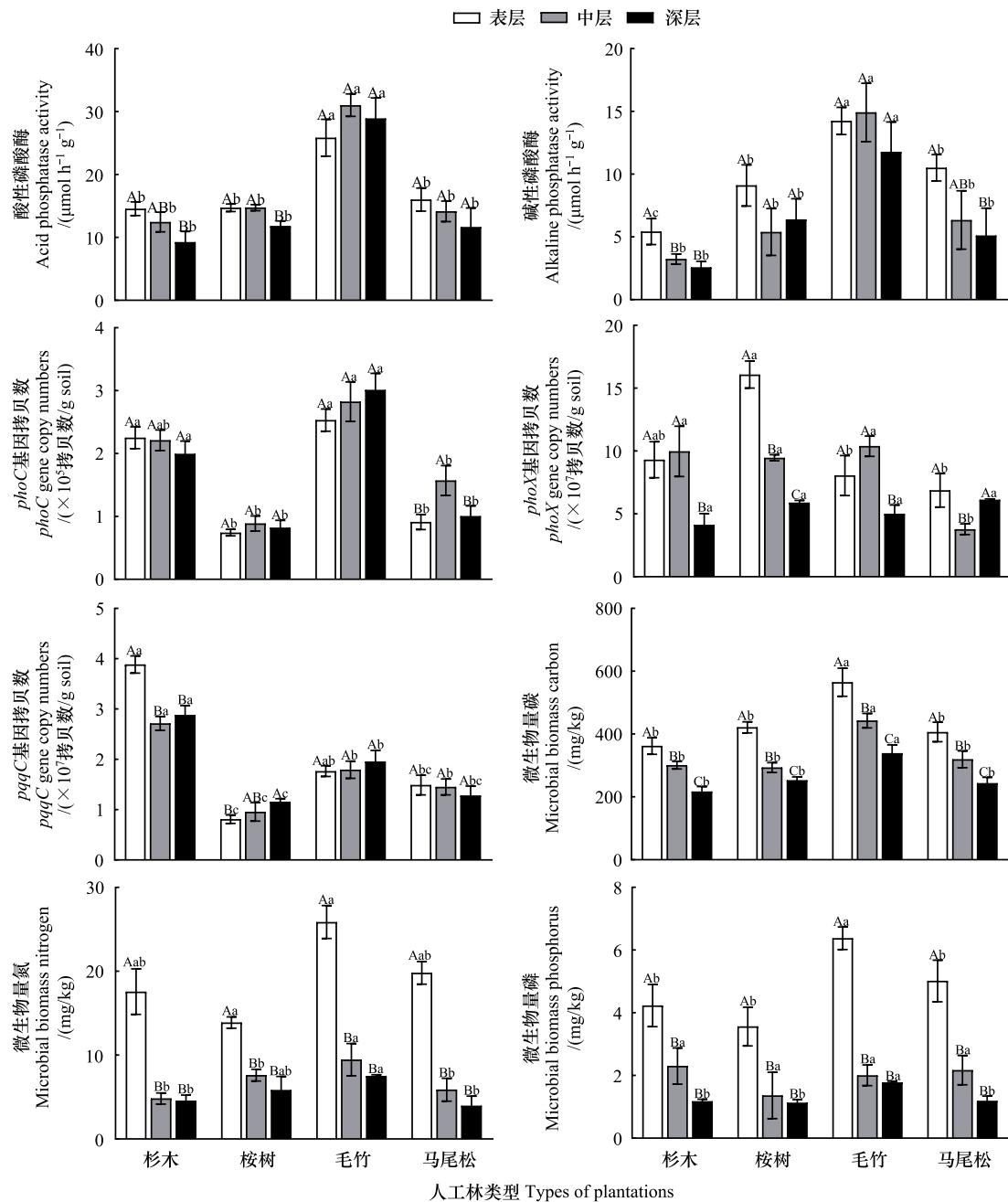


图 6 四种人工林不同土层微生物特性

Fig.6 Microbial traits across different soil layers in the four types of plantations

偏最小二乘路径模型分析也表明林分类型和土层深度通过改变土壤化学性质和微生物特征影响磷组分 (图 8)。

3 讨论

3.1 林分类型对土壤磷组分的影响

本研究发现桉树和毛竹林 (阔叶林) 的土壤总磷含量在不同土层均高于杉木和马尾松林 (针叶林) (图 3)。这一现象与 Hou 等^[31] 及肖华翠等^[32] 的研究结果一致, 即亚热带阔叶林土壤中的总磷含量显著高于针叶林。这可能是由于亚热带阔叶林的凋落物量及其磷含量较高, 加之较快的凋落物分解速率, 使得阔叶林土壤

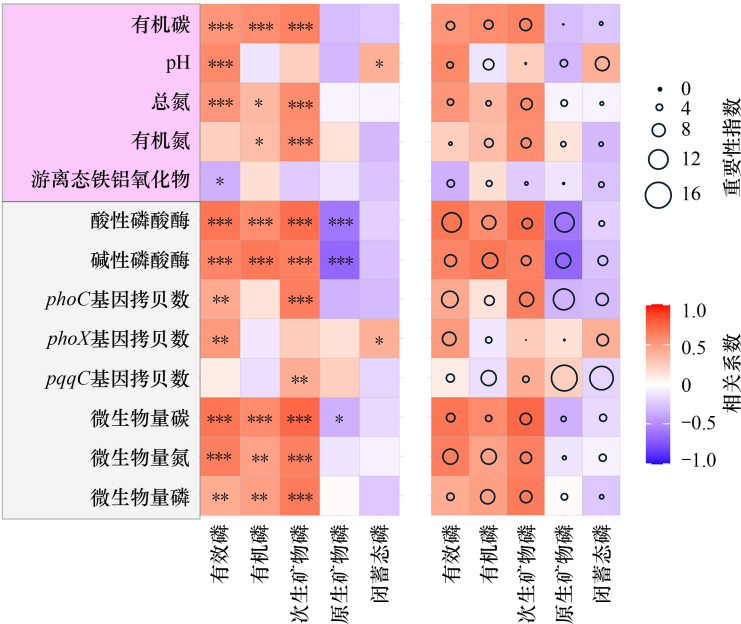


图 7 土壤磷组分与土壤化学性质、微生物特征的相关性和相对重要度

Fig.7 Correlation and relative importance of soil phosphorus composition with soil chemical properties and microbial traits
蓝色代表负相关关系,红色代表正相关关系;圆圈的大小代表重要性大小; *: $P<0.05$; **: $P<0.01$; ***: $P<0.001$

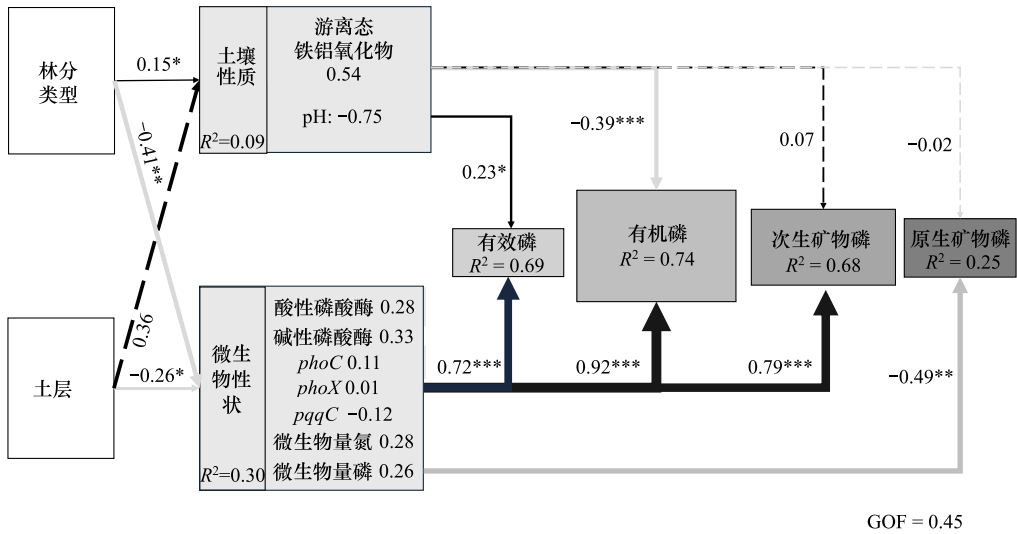


图 8 偏最小二乘路径模型分析不同林分类型不同土层下土壤化学性质和土壤微生物特征对磷组分的影响

Fig.8 Partial least squares path modeling the major pathways of the influence of soil chemistry and microbial characteristics on P fractions under different planation types and soil layers
黑色与灰色箭头分别表示正向与负向关系;虚线与实线代表不显著和显著的关系;箭头的数字表示标准化的路径系数,变量的数字表示载荷

能够获得更多的磷,从而提高了土壤总磷含量^[33—34]。此外,研究还发现,四种人工林土壤磷组分在各土层均以闭蓄态磷为主,这与亚热带地区高温高湿的气候条件有关,在此环境下,磷多被铁铝氧化物固定,难以被植物和微生物利用^[2]。

毛竹林在不同土层的土壤中,有效磷、有机磷和次生矿物磷的含量及其在总磷中所占比例均显著高于杉

木、桉树和马尾松林(图3和4),而原生矿物磷和闭蓄态磷的含量则呈现相反趋势。这一现象与Zeng等^[11]的研究结果相似,表明毛竹林相较于其他人工林,具有更强的磷活化能力,从而提升了磷的供应能力。土壤磷组分的变化受植物和微生物活动的共同调控^[35—36]。毛竹的高效磷活化能力可能与其特有的鞭根系统密切相关,其地下生物量占总生物量的30%—50%,远超其他人工林类型^[37],能够释放大量分泌物(如有机酸等),增强与微生物的相互作用,提高解磷微生物的活性,加速土壤磷组分的转化。在本研究中,毛竹林土壤的微生物生物量磷、*phoC*基因拷贝数以及酸性磷酸酶和碱性磷酸酶活性均显著高于其他三种人工林(图6),并与有效磷、有机磷和次生矿物磷的含量呈显著正相关(图7),这一结果在一定程度上支持了上述观点。此外,铁铝氧化物与土壤有效磷存在显著负相关关系^[38],毛竹林土壤中游离态铁铝氧化物含量低,从而导致其有效磷含量高。

马尾松林土壤中的有机磷含量及其在总磷中所占比例均高于杉木和桉树(图3和4),这与叶钰倩等^[24]的研究结果一致,即有机磷在马尾松林土壤中占据了较大比重。这一现象可能与马尾松林土壤中较高的微生物量磷有关(图6),且微生物量磷与有机磷含量之间存在显著的正相关关系(图7和8)。相比之下,马尾松林的有效磷含量及其比重显著低于其他三种人工林(图3),这可能与较低的解磷微生物活性有关,导致有机磷向有效磷转化的速率减缓。本研究还发现,马尾松林中*phoX*基因的拷贝数低于其他三种林分(图6),且与有效磷含量呈正相关(图7),这在一定程度上支持了上述观点。此外,马尾松人工林土壤pH值较低,铁铝氧化物含量较高(图5),这些因素可能严重限制了土壤中有效磷的转化^[39—40]。

杉木和桉树林土壤中有有效磷、有机磷和次生矿物磷的含量及其在总磷中所占比例相似,但在四种人工林中,杉木土壤的原生矿物磷含量与次生矿物磷含量相似(图3)。这与康自佳^[41]的在9年生杉木林的研究结论一致,但与洪宣生等^[42]在31年生杉木林土壤中观察到的次生矿物磷含量高的结果不一致。这种差异可能与杉木林的年龄有关,但具体原因仍有待深入探究。Meyer等^[14]的研究表明,*pqqC*基因是参与溶解磷酸钙盐微生物的标记基因,在原生矿物磷的分解过程中发挥关键作用。本研究发现,杉木林土壤中*pqqC*基因的拷贝数最高(图6),这暗示杉木林土壤中有有效磷的来源可能主要是通过解磷微生物转化的原生矿物磷。另一方面,桉树林土壤中闭蓄态磷的含量及其在总磷中的占比在四种人工林中最高(图3和4),与郑威等^[23]在桉树林中观察到的土壤磷组分以闭蓄态磷为主的结果一致。

3.2 土层深度对土壤磷组分的影响

本研究揭示了亚热带四种人工林土壤磷组分随土层深度变化的规律。本研究发现,表层土壤的磷组分含量普遍高于中层和深层土壤,特别是在有效磷和有机磷方面,这种差异在统计上具有显著性。这一现象与郑威等^[23]在桉树、马尾松和红椎人工林中的观察结果相一致,即土壤磷组分随深度增加而减少。首先,植物凋落物和根系主要集中于表层土壤^[43],导致植物磷输入随土壤深度增加而减少,进而影响土壤磷组分,特别是有机磷的含量。此外,微生物作为土壤磷的重要来源^[44—45]。我们的结果发现在表层土壤中的生物量磷显著高于中层和深层土壤(图6),这一差异可能促进了表层土壤中总磷和有机磷的积累。表层土壤中的解磷微生物数量和活性较高,加速了有机磷向有效磷的转化,从而提高了表层土壤中有有效磷含量。相关性分析也表明表层土壤中酸性磷酸酶、碱性磷酸酶和*phoX*基因的拷贝数高于中层和深层土壤,且与有效磷成显著正相关关系,从而支持了上述观点。相较于深层土壤,表层土壤的pH值以及铁铝氧化物含量较低,这使得表层土壤中的有效磷含量较高。此外,本研究仅聚焦于游离态铁铝氧化物,未对其他形态的氧化物进行测定,这可能导致铝氧化物对不同磷组分的影响表现得相对较弱。鉴于此,在后续研究中,需进一步探究其他形态的铁铝氧化物与磷组分之间的关系。综上所述,土层深度是影响磷组分分布的重要因素,而微生物活性在磷循环中发挥着重要作用。

4 结论

本研究分析了亚热带人工林类型和土层深度对土壤磷组分的影响及其调控机制。结果表明,亚热带人工

林土壤磷组分主要为闭蓄态磷和有机磷。毛竹林土壤中的有效磷、有机磷和次生矿物磷含量及其占比均显著高于其他三种人工林,显示出较强的磷供给能力。表层土壤的磷组分含量普遍高于中层和深层,揭示了土层深度对磷组分分布的影响。土壤微生物的数量和活性是影响磷组分转化的关键因素。由于植物生物量和微生物群落结构在磷循环中起着重要作用,因此,未来研究应进一步探讨人工林生物量和微生物群落结构对土壤磷组分转化的影响。此外,针对不同类型的人工林应该调整经营策略,对于有机磷含量较高的毛竹和马尾松林,可以施加促进有机磷矿化的微生物菌剂,从而保证磷的有效性;对于杉木和桉树林,建议通过施加肥料和微生物菌剂结合的方式,从而保证磷的有效性。

参考文献 (References):

- [1] Bünnemann E K, Oberson A, Liebisch F, Keller F, Annaheim K E, Huguenin-Elie O, Frossard E. Rapid microbial phosphorus immobilization dominates gross phosphorus fluxes in a grassland soil with low inorganic phosphorus availability. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 51: 84-95.
- [2] Hou E Q, Luo Y Q, Kuang Y W, Chen C R, Lu X K, Jiang L F, Luo X Z, Wen D Z. Global meta-analysis shows pervasive phosphorus limitation of aboveground plant production in natural terrestrial ecosystems. *Nature Communications*, 2020, 11(1): 637.
- [3] 冶康康, 俄胜哲, 陈政宇, 袁金华, 路港滨, 张鹏, 刘雅娜, 赵天鑫, 王钰轩. 土壤中磷的存在形态及分级方法研究进展. *中国农学通报*, 2023, 39(1): 96-102.
- [4] Moir J, Tiessen H. Characterization of available P by sequential extraction//*Soil Sampling and Methods of Analysis*, Second Edition. Boca Raton: CRC Press, 2007.
- [5] Tian J, Ge F, Zhang D Y, Deng S Q, Liu X W. Roles of phosphate solubilizing microorganisms from managing soil phosphorus deficiency to mediating biogeochemical P cycle. *Biology*, 2021, 10(2): 158.
- [6] Hou E Q, Chen C R, Kuang Y W, Zhang Y G, Heenan M, Wen D Z. A structural equation model analysis of phosphorus transformations in global unfertilized and uncultivated soils. *Global Biogeochemical Cycles*, 2016, 30(9): 1300-1309.
- [7] Harrison A F. Labile organic phosphorus mineralization in relationship to soil properties. *Soil Biology and Biochemistry*, 1982, 14(4): 343-351.
- [8] Hou E Q, Chen C R, Luo Y Q, Zhou G Y, Kuang Y W, Zhang Y G, Heenan M, Lu X K, Wen D Z. Effects of climate on soil phosphorus cycle and availability in natural terrestrial ecosystems. *Global Change Biology*, 2018, 24(8): 3344-3356.
- [9] Deng Q, Hui D F, Dennis S, Reddy K C. Responses of terrestrial ecosystem phosphorus cycling to nitrogen addition: a meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 2017, 26(6): 713-728.
- [10] Wang R Z, Yang J J, Liu H Y, Sardans J, Zhang Y H, Wang X B, Wei C Z, Lü X T, Dijkstra F A, Jiang Y, Han X G, Peñuelas J. Nitrogen enrichment buffers phosphorus limitation by mobilizing mineral-bound soil phosphorus in grasslands. *Ecology*, 2022, 103(3): e3616.
- [11] Zeng Q X, Peñuelas J, Sardans J, Zhang Q F, Zhou J C, Yue K, Chen Y, Yang Y S, Fan Y X. Keystone bacterial functional module activates P-mineralizing genes to enhance enzymatic hydrolysis of organic P in a subtropical forest soil with 5-year N addition. *Soil Biology and Biochemistry*, 2024, 192: 109383.
- [12] Fraser T D, Lynch D H, Gaiero J, Khosla K, Dunfield K E. Quantification of bacterial non-specific acid (phoC) and alkaline (phoD) phosphatase genes in bulk and rhizosphere soil from organically managed soybean fields. *Applied Soil Ecology*, 2017, 111: 48-56.
- [13] Ragot S A, Kertész M A, Mészáros É, Frossard E, Bünnemann E K. Soil phoD and phoX alkaline phosphatase gene diversity responds to multiple environmental factors. *FEMS Microbiology Ecology*, 2017, 93(1): fiw212.
- [14] Meyer J B, Frapoli M, Keel C, Maurhofer M. Pyrroloquinoline quinone biosynthesis gene pqqC, a novel molecular marker for studying the phylogeny and diversity of phosphate-solubilizing pseudomonads. *Applied and Environmental Microbiology*, 2011, 77(20): 7345-7354.
- [15] Liang J L, Liu J, Jia P, Yang T T, Zeng Q W, Zhang S C, Liao B, Shu W S, Li J T. Novel phosphate-solubilizing bacteria enhance soil phosphorus cycling following ecological restoration of land degraded by mining. *The ISME Journal*, 2020, 14(6): 1600-1613.
- [16] 中国常驻联合国粮农机构代表处. FAO 发布《2020 年世界粮食及农业统计年鉴》. 世界农业, 2020.
- [17] 营宁红, 赵海兰, 刘珉. 我国森林资源增长驱动因素及潜力分析——基于第九次全国森林资源清查结果. *林草政策研究*, 2022, 2(3): 64-71.
- [18] 曾晓敏, 范跃新, 林开森, 袁萍, 赵盼盼, 陈怡然, 徐建国, 陈岳民. 亚热带不同植被类型土壤磷组分特征及其影响因素. *应用生态学报*, 2018, 29(7): 2156-2162.
- [19] Liu S R, Wu S R, Wang H. Managing planted forests for multiple uses under a changing environment in China. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 2014, 44(Suppl 1): S3.
- [20] 国家林业和草原局. 2021 中国林草生态综合监测评价报告. 北京: 中国林业出版社, 2023.

- [21] 夏国威, 吴云杰, 朱四喜. 人工林长期生产力维护研究进展. 温带林业研究, 2018, 1(1): 42-47.
- [22] 陈嘉琪, 赵光宇, 李仰龙, 董玉红, 厚凌宇, 焦如珍. 杉木人工林土壤磷素形态及含量的林龄变化. 林业科学, 2022, 58(5): 10-17.
- [23] 郑威, 李晨曦, 谭玲, 明安刚, 何友均, 覃林. 南亚热带桉树人工林与典型乡土树种人工林土壤磷组分及磷吸附特性比较. 土壤, 2020, 52(5): 1017-1024.
- [24] 叶钰倩, 赵家豪, 刘畅, 关庆伟. 间伐对马尾松人工林根际土壤磷组分的影响. 生态学杂志, 2018, 37(5): 1364-1370.
- [25] Ni Y Y, Xiao W F, Liu J F, Jian Z J, Li M H, Xu J, Lei L, Zhu J H, Li Q, Zeng L X, Cherubini P. Radial growth-climate correlations of *Pinus massoniana* in natural and planted forest stands along a latitudinal gradient in subtropical Central China. Agricultural and Forest Meteorology, 2023, 334: 109422.
- [26] Liu D, Huang Y M, An S S, Sun H Y, Bhople P, Chen Z W. Soil physicochemical and microbial characteristics of contrasting land-use types along soil depth gradients. Catena, 2018, 162: 345-353.
- [27] 李金彦. 土壤水解性氮的测定(碱解扩散法). 农业科技与信息, 2010, 7(10): 15.
- [28] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2000.
- [29] Vance E D, Brookes P C, Jenkinson D S. Microbial biomass measurements in forest soils: The use of the chloroform fumigation-incubation method in strongly acid soils. Soil Biology and Biochemistry, 1987, 19(6): 697-702.
- [30] Verchot L V, Borelli T. Application of Para-nitrophenol (pNP) enzyme assays in degraded tropical soils. Soil Biology and Biochemistry, 2005, 37(4): 625-633.
- [31] Hou E Q, Chen C R, Wen D Z, Liu X. Relationships of phosphorus fractions to organic carbon content in surface soils in mature subtropical forests, Dinghushan, China. Soil Research, 2014, 52(1): 55-63.
- [32] 肖华翠, 李靖雯, 夏允, 杨柳明, 林燕语, 范跃新. 中亚热带不同母质发育森林土壤磷组分特征及其影响因素. 应用生态学报, 2021, 32(1): 16-22.
- [33] 翁轰, 李志安, 屠梦照, 姚文华. 鼎湖山森林凋落物量及营养元素含量研究. 植物生态学与地植物学学报, 1993, 17(4): 299-304.
- [34] 郑路, 卢立华. 我国森林地表凋落物现存量及养分特征. 西北林学院学报, 2012, 27(1): 63-69.
- [35] 曾晓敏, 范跃新, 林开森, 赵盼盼, 袁萍, 周嘉聪, 张秋芳, 程蕾, 徐建国, 陈岳民. 亚热带不同海拔黄山松林土壤磷组分及微生物特征. 生态学报, 2018, 38(18): 6570-6579.
- [36] 陶冬雪, 高英志. 土壤解磷微生物促进植物磷素吸收策略研究进展. 生态学报, 2023, 43(11): 4390-4399.
- [37] Song X Z, Peng C H, Ciais P, Li Q, Xiang W H, Xiao W F, Zhou G M, Deng L. Nitrogen addition increased CO₂ uptake more than non-CO₂ greenhouse gases emissions in a Moso bamboo forest. Science Advances, 2020, 6(12): eaaw5790.
- [38] 王涛, 万晓华, 王磊, 邹秉章, 王思荣, 黄志群. 杉木采伐迹地营造阔叶树对不同层次土壤磷组分和有效性的影响. 应用生态学报, 2020, 31(4): 1088-1096.
- [39] 王永壮, 陈欣, 史奕. 农田土壤中磷素有效性及影响因素. 应用生态学报, 2013, 24(1): 260-268.
- [40] 陈美领, 陈浩, 毛庆功, 朱晓敏, 莫江明. 氮沉降对森林土壤磷循环的影响. 生态学报, 2016, 36(16): 4965-4976.
- [41] 康自佳. 亚热带四种森林凋落叶调控土壤磷组分变化. 福建: 福建师范大学, 2023.
- [42] 洪宣生, 王宗星, 徐清福, 邱勇斌, 成向荣. 杉木+闽楠复层林土壤氮磷组分及微生物性状随林龄变化特征. 应用生态学报, 2024, 35(3): 622-630.
- [43] Luo W Q, Ni M, Wang Y S, Lan R X, Eissenstat D M, Cahill J F, Li B H, Chu C J. Limited evidence of vertical fine-root segregation in a subtropical forest. New Phytologist, 2021, 231(6): 2308-2318.
- [44] 崔纪超, 毛艳玲, 杨智杰, 邱敬, 李又芳, 刘留辉. 土壤微生物生物量磷研究进展. 亚热带资源与环境学报, 2008, 3(4): 80-89.
- [45] 李炎龙, 季荣博, 吴云, 秦泽峰, 彭懿, 盖京苹, 冯固. 我国北方3种典型土壤-作物体系中微生物量磷库特征. 生态学报, 2022, 42(8): 3325-3332.