

吴艳宏, 罗朝逸, 王治国, 等. 贡嘎山冰川退缩区土壤-植物-微生物功能多样性对磷循环的协同作用[J]. 地球科学与环境学报, 2023, 45(3): 696-705.

WU Yan-hong, LUO Chao-yi, WANG Zhi-guo, et al. Synergistic Effects of Soil-plant-microbe Functional Diversity on Phosphorus Cycling in the Glacier Retreat Area of Gongga Mountain, China[J]. Journal of Earth Sciences and Environment, 2023, 45(3): 696-705.

DOI: 10.19814/j.jese.2022.12055

·《地球科学与环境学报》更名二十周年纪念专辑·

贡嘎山冰川退缩区土壤-植物-微生物功能多样性对磷循环的协同作用

吴艳宏¹, 罗朝逸^{1,2}, 王治国^{1,2}, 祝贺¹, 周俊¹, 邴海健¹

(1. 中国科学院、水利部成都山地灾害与环境研究所, 四川 成都 610299;

2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要:对于植物和土壤微生物来说,磷是重要的生命元素。土壤磷的生物有效性随成土过程发生改变,同时植物和土壤微生物通过调整自身养分利用策略,对土壤磷循环产生影响。基于冰川退缩迹地土壤和植被原生演替序列,探讨了土壤-植物-微生物功能多样性的磷循环协同作用过程,分析了贡嘎山海螺沟冰川退缩区 4 次冰碛物出露时间(1980、1970、1958、1930 年)退缩迹地上发育的土壤物理化学性质、磷形态和酶活性的演化规律。结果表明:①随着植被演替和土壤发育,海螺沟冰川退缩区土壤磷含量及其生物有效性发生明显改变;②成土作用初期,微生物促进了原生矿物磷的转化,并为早期植被发育提供养分;随着原生矿物磷释放量的减少,植物养分利用策略经历了由磷回收循环→简单获取→回收循环 3 个不同阶段;另外,随着植被演替,微生物更多地参与有机磷活化,提升了植物养分重吸收效率;③海螺沟冰川退缩区冰碛物磷的快速流失加剧了植物与微生物对磷的竞争。

关键词:生物地球化学;磷循环;植物-土壤反馈;养分重吸收;功能多样性;协同作用;贡嘎山
中图分类号:P593 文献标志码:A 文章编号:1672-6561(2023)03-0696-10

Synergistic Effects of Soil-plant-microbe Functional Diversity on Phosphorus Cycling in the Glacier Retreat Area of Gongga Mountain, China

WU Yan-hong¹, LUO Chao-yi^{1,2}, WANG Zhi-guo^{1,2}, ZHU He¹,
ZHOU Jun¹, BING Hai-jian¹

(1. Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610299, Sichuan, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Phosphorus is one of the important nutrient elements for plants and soil microbes. The bioavailability of soil phosphorus changes with the soil-forming process, and plants and soil microbes affect soil phosphorus cycling by adjusting their nutrient utilization strategies. The synergistic process of soil-plant-microbe functional diversity development and its impact on phosphorus cycling on the glacier retreat area were studied based on the vegetation primary

succession and soil development sequence; plants, soil physicochemical properties, and enzyme activities in the glacier retreat area of Hailuoguo, Gongga mountain at four moraine exposure times (1980, 1970, 1958, and 1930) were studied. The results show that ① soil phosphorus content and its bioavailability change obviously in the glacier retreat area of Hailuoguo with vegetation succession and soil development. ② At the early stage of soil development, microbes promote the transformation of primary mineral phosphorus and provide nutrients for the early vegetation development; with the amount of phosphorus released from primary mineral decreasing, the plant nutrient use strategy changes at three stages from the phosphorus recycling cycle to simple acquisition, and then to recycling cycle again; with the succession of vegetation, microbes participate more in mineralizing the organic phosphorus and improve the plant reabsorption rate. ③ The rapid loss of moraine phosphorus in the glacier retreat area of Hailuoguo intensifies the competition between plants and microbes for phosphorus. Rhizosphere soil phosphorus is significantly enriched at 58 years' site, and plant phosphorus reabsorption rate reaches its peak at late-soil development.

Key words: biogeochemistry; phosphorus cycling; plant-soil feedback; nutrient resorption; functional diversity; synergism; Gongga mountain

0 引言

植被原生演替进程与植物-土壤协同发育密切相关,植被生物量的提升很大程度上受限于土壤磷及其他养分元素^[1-2],土壤微生物则是植物-土壤相互作用的重要纽带^[3]。在森林生态系统中,植物生长所需的磷约有98%来自对叶片凋落物的磷素重吸收和土壤微生物的有机磷矿化两种方式^[4]。除植物自主吸收养分外,土壤活体微生物既是生物地球化学循环的驱动者,其微生物残体也是重要的反应底物^[5]。植物、微生物通过产生凋落物和分解凋落物等方式改变土壤生物和非生物学特性,如土壤微生物酶活性和土壤养分含量。植物对土壤特征的影响会使土壤对植物的养分供给能力发生改变,从而影响植物的环境适合度^[6]。受土壤养分供给能力影响的植物同时影响其共存的邻近植物^[7],进而推动植被群落演替,这一相互过程被称为植物-土壤反馈(Plant-soil Feedback, PSF)^[8],其可分为正反馈、中性反馈和负反馈。反馈过程可简要地分为植物优先影响土壤生物和非生物环境的第一阶段,以及土壤特性反作用于植物生长和发育的第二阶段^[9]。已有的研究表明,植物-微生物-矿物的相互作用可以受到氮素添加的影响而改变微生物碳利用效率,但是对磷素的相关研究相对匮乏^[10]。

植物-土壤反馈的第一阶段,植物根系在给土壤微生物提供生存所需要碳源的同时,通过分泌根系代谢物调节邻近土壤微生物功能,从而获得碳源以

外的其他养分^[11-13]。例如,在缺磷的养分胁迫下,植物分泌释放 β -葡萄糖苷酶诱导具有抗菌活性的东莨菪素的合成,以招募可缓解磷胁迫的特异性微生物^[14]。根际土壤微生物酶活性和土壤养分含量变化,可最直接表现植物-土壤反馈第一阶段土壤生物和非生物特征对植物作用的响应。

植物-土壤反馈的第二阶段,植物残体养分释放补充母岩风化的养分供给,影响植物的光合作用、生物量和竞争能力^[15-16]。植物养分重吸收是衰老组织中再活化养分重新分配到其他组织器官中的养分利用策略^[17]。植物在高效利用现有养分的同时,养分重吸收实现了对下一生长季植物叶片萌发和生长的养分储备^[18]。养分重吸收效率可直接反映现有植物对土壤环境养分有效性的依赖^[19]。

作为植物-土壤反馈重要纽带的土壤微生物,其自身代谢活动及与其他生物和非生物因素的相互作用能够调节土壤结构和养分循环,并通过参与有机残体分解和养分循环等重要生化过程来促进或抑制植物根部对营养物质的吸收,从而影响陆地植物养分的供给,最终改变植被演替进程^[20]。另外,植物在短期内对气候变化的适应主要由植物微生物群驱动,而长期适应则由微生物与其宿主之间的生态进化共同驱动^[21]。但植物-微生物在相近气候不同土壤发育阶段下的协同关系还不甚了解。

目前的植物-土壤反馈实验大多数利用盆栽实验实现^[22]。本文通过贡嘎山冰川退缩区4个不同出露时间(1980、1970、1958和1930年)冰碛物上土

壤发育和植被原生演替序列的原位采样分析,开展植物-土壤反馈研究,利用根际土壤微生物酶活性和酶化学计量比,探讨植物养分需求和土壤养分供给能力^[23],在此基础上探讨土壤-植物-微生物功能多样性对磷循环的协同作用,为理解冰川退缩区原始成土作用及早期生态学过程提供基础。

1 研究区概况及分析方法

1.1 研究区概况

贡嘎山纬度范围为 29°20'N~30°20'N,经度范围为 101°30'E~102°15'E,位于青藏高原东南缘,是我国地貌单元第一阶梯与第二阶梯交界处,主峰海拔为 7 556 m。贡嘎山地区夏季受东南季风和西南季风的共同影响,在冬季主要受青藏高原干冷西风的控制^[24]。海螺沟冰川退缩区位于贡嘎山东坡,周围年均气温为 4.2 °C,年降水量达到 1 947.4 mm,降雨主要集中在夏季。自小冰期结束以来,冰川持续退缩,在高差小于 100 m、长约 2 km、宽 50~200 m 的范围内堆积以花岗变质岩为主的不同时间的冰碛物;冰碛物在自然风化和生物作用下逐渐发育成土壤,形成土壤序列^[25];与此同时,冰川退缩区植被原生演替过程实现了从裸地到峨眉冷杉群落的发育。

1.2 样品采集及测试

2019年7月,课题组分别在贡嘎山海螺沟冰川退缩区灌丛带、针叶林带和针阔混交林带挖掘土壤剖面并分层采集土壤样品。按照冰碛物堆积时间^[25],采集冰碛物堆积于 1930、1958、1970 和 1980 年第 4 个土壤发育阶段(对应于土壤发育第 89 年、第 61 年、第 49 年和第 39 年)的植物根际(12 个)与非根际(12 个)土壤样品;对应于土壤采样点,根据植被演替状况,采集优势种沙棘(1980 年)和峨眉冷杉(1970、1958、1930 年)的新鲜叶片和衰老叶片(表 1)。另外,本研究中将土壤发育第 39 年至第 49 年确定为早期,第 49 年至第 61 年确定为中期,第 61 年至第 89 年确定为晚期。

植物总碳(TC)、总氮(TN)经 100 目筛后采用元素分析仪(Element Vario MACRO Cube,德国)测定。植物总磷(TP)使用 H₂O₂-HNO₃ 消解后采用 ICP-OES(Perkin Elmer Optima 8300)测定。土壤总有机碳(SOC)和总氮采用元素分析仪测定。土壤总磷经 HClO₄-H₂SO₄ 消解后采用连续流动式分析仪测定。土壤微生物量碳(MBC)、土壤微生物量氮(MBN)及土壤微生物量磷(MBP)分别采用熏蒸提取法和比色法测定^[26]。根据 Saiya-Cork 等提出

表 1 土壤及植物叶片采样情况

Table 1 Sampling Informations of Soil and Plant Leaf

采样对象	类别	采样重量/复次数	样本量	采样深度/cm	采样方法	待测指标
土壤	根际土壤	3	12	0~20	根筛法、五点取样法	土壤养分含量、土壤微生物量及酶活性
	非根际土壤	3	12	0~20	五点取样法	
植物叶片	新鲜叶片	3	12		破坏性取样法	植物养分含量
	衰老叶片	3	12	0~10	凋落物收集	

注:土壤和植物样品同时采集,其中土壤发育第 39 年的植物优势种为沙棘,其余土壤发育年龄的植物优势种为峨眉冷杉。

的方法^[27],测定得到与土壤碳、氮、磷矿化有关的酶:①β-葡萄糖苷酶(β-glucosaminidase, BG),底物是 p-nitrophenyl-B-D-glucoside(PNG);②β-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶(β-N-acetyl-glucosaminidase, NAG),底物是尿素;③酸性磷酸酶(Acid Phosphatase, AP),底物是 p-nitrophenyl-phosphate (PNP),pH 值为 6.5。

1.3 数据处理

(1)植物养分重吸收效率计算公式为

$$E_{PRE} = \left(\frac{N_g - N_s}{N_g} \times F_{MLCF} \right) \times 100\%$$

式中: E_{PRE} 为营养物质吸收效率; N_g 和 N_s 分别为新鲜叶片和衰老叶片中的养分含量(总磷); F_{MLCF} 为质量损失校正系数,用于校正 N_g 和 N_s 无偏的吸收值;沙棘和峨眉冷杉的平均校正系数分别为 0.762 和 0.745^[17]。

(2)酶化学计量矢量值计算公式为

$$x = \frac{A_{BG}}{A_{BG} + A_{AP}}$$

$$y = \frac{A_{BG}}{A_{BG} + A_{NAG}}$$

$$\theta_v = (\text{atan } 2(x, y))$$

式中: x 和 y 为酶化学计量矢量坐标; A_{BG} 为β-葡萄糖苷酶活性; A_{AP} 为酸性磷酸酶活性; A_{NAG} 为β-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶活性; θ_v 为矢量角度。

微生物代谢限制程度通过计算未转化的酶活比数据的矢量长度和酶活性角度来量化。矢量角度(Vector Angle)代表氮、磷限制程度。矢量角度大于 45°代表受磷限制,矢量角度小于 45°代表受氮限制。微生物受磷的限制程度随矢量角度的增大而增大;受氮限制程度随矢量角度的增大而减小^[28]。

土壤资源(TC : TN 或 TC : TP)与微生物量(MBC : MBN 或 MBC : MBP)的比率被用来表征

土壤资源和微生物之间的化学计量平衡。化学计量不平衡指数计算公式为

$$I_{(C:X) imbalance} = \frac{M_{(TC:TX)}}{M_{(MBC:MBX)}}$$

式中: $I_{(C:X) imbalance}$ 是C:N或C:P的不平衡指数; $M_{(TC:TX)}$ 是TC:TN或TC:TP的摩尔比值; $M_{(MBC:MBX)}$ 是MBC:MBN或MBC:MBP的摩尔比值^[29]。

1.4 统计分析

有必要对数据进行正态分布检验。对于差异性的比较,符合正态分布的采用单因素方差分析(One-way ANOVA, Duncan), $P < 0.05$ 即存在显著差异。对于土壤发育年龄与各植物-微生物-土壤磷循环特征之间的关系,采取二次拟合方法进行线性回归分析,并确定极值点。采用判定系数(R^2)和t检验对回归的拟合优度和参数进行检验,检验均在 $P < 0.05$ 水平上进行。利用路径分析方法来评

价植物-微生物-土壤磷循环特征之间的关系及影响,并使用Origin2017软件绘图。

2 结果分析

2.1 不同演替阶段土壤理化性质及磷含量

整体上,除总磷没有显著差异($P > 0.05$)外,根际土壤化学元素含量(质量分数,下同)显著高于非根际土壤(表2, $P < 0.05$)。在根际土壤中,随着土壤发育年龄的增加,土壤总有机碳和总氮先升高后降低再升高,总磷则表现为先升高后降低;土壤总有机碳和总磷分别在土壤发育第89年(1930年)显著达到最高平均值 393.83×10^{-3} 和最低平均值 822.81×10^{-3} ($P < 0.05$)。在非根际土壤中,随着土壤发育年龄的增加,土壤总有机碳和总氮先升高后降低再升高,总磷则表现为先升高后降低;土壤总有机碳、总氮和总磷在不同土壤发育年龄间均不显著($P > 0.05$)。

表2 不同发育年龄的土壤化学性质

Table 2 Chemical Properties of Soil at Different Development Years

参数	不同成土时间的根际土壤微生物				不同成土时间的非根际土壤微生物			
	第39年	第49年	第61年	第89年	第39年	第49年	第61年	第89年
总有机碳/ 10^{-3}	235.42±122.68 ^{Ab}	339.00±58.80 ^{Ab}	225.97±25.05 ^{Ab}	393.83±3.03 ^{Aa}	50.92±24.37 ^{Ba}	64.10±9.07 ^{Ba}	56.97±39.44 ^{Ba}	92.90±44.72 ^{Ba}
总氮/ 10^{-3}	13.38±7.73 ^{Aa}	19.60±5.33 ^{Aa}	12.13±0.61 ^{Aa}	15.90±0.62 ^{Aa}	2.73±1.46 ^{Ba}	4.00±0.70 ^{Ba}	3.83±3.03 ^{Ba}	5.37±3.54 ^{Ba}
总磷/ 10^{-3}	1 032.26±	1 098.49±	1 195.26±	822.81±	959.35±	982.84±	1 249.66±	954.17±
	213.17 ^{Ab}	84.20 ^{Aa}	39.29 ^{Aa}	5.72 ^{Ab}	65.96 ^{Aa}	211.71 ^{Aa}	182.58 ^{Aa}	143.72 ^{Aa}

注:表中数值为平均值±标准误差(数据量 $n=3$);不同大写字母表示同一土壤发育年龄、不同土壤类别之间的差异显著($P < 0.05$);不同小写字母表示同一土壤类别、不同土壤发育年龄之间的差异显著($P < 0.05$)。

2.2 不同演替阶段土壤微生物量、酶活性及磷限制

整体上,除土壤微生物量氮没有显著差异($P > 0.05$)外,根际土壤微生物量和酶活性显著高于非根际土壤(表3、4, $P < 0.05$)。在根际土壤中,随着土壤发育年龄的增加,土壤微生物量碳、微生物量氮和微生物量磷先升高后降低再升高;土壤 β -葡萄糖苷酶和 β -N-乙酰氨基葡萄糖苷酶活性变化不显著,但酸性磷酸酶活性随着土壤发育年龄的增加在第89年(1930年)达到最高平均值 $12\ 039.15 \mu\text{g PNP} \cdot (\text{g} \cdot \text{h})^{-1}$ ($P < 0.05$)。在非根际土壤中,随着土壤发育年龄的增加,土壤微生物量碳、微生物量氮和微生物量磷先升高后降低再升高;土壤 β -葡萄糖苷酶、 β -N-乙酰氨基葡萄糖苷酶和酸性磷酸酶活性变化不显著($P > 0.05$),随着土壤发育年龄的增加,土壤磷含量先降低后增加,其中土壤发育第49年(1970年)的根际土壤酶化学计量矢量角度达到最低平均值 64.35° ,非根际土壤酶化学计量矢量角度达到最低平均值 68.04° 。

2.3 不同演替阶段植物叶片化学组成及磷需求

整体上,除总磷有显著差异($P < 0.05$)外,新鲜叶片总碳、总氮与衰老叶片没有显著差异(表5, $P < 0.05$)。在新鲜叶片中,植物总碳在土壤发育第39年(1980年)迅速积累后稳定,植物总氮始终相对稳定,植物总磷则表现为先降低后升高;植物总碳和总磷分别在土壤发育第49年(1970年)显著达到最高平均值 487.55×10^{-3} 和最低平均值 1.46×10^{-3} 。在衰老叶片中,植物总碳和总氮在土壤发育第89年(1930年)和第49年(1970年)分别显著积累和释放,植物总磷则表现为先显著降低后升高($P < 0.05$)。随着土壤发育时间增加,磷重吸收效率先显著降低后增加,其中土壤发育第61年(1958年)的新鲜叶片磷重吸收效率达到最低值 37.12% 。

2.4 植物-微生物-土壤磷循环特征之间的关系

从图1可以看出,海螺沟冰川退缩区微生物群落与其土壤资源的碳、氮、磷元素不平衡指数在土壤发育第89年(1930年)显著上升,且总体上根际土

表3 不同发育年龄的土壤微生物酶活性

Table 3 Microbial Enzymatic Activity of Soil at Different Development Years

参数	不同成土时间的根际土壤微生物				不同成土时间的非根际土壤微生物			
	第39年	第49年	第61年	第89年	第39年	第49年	第61年	第89年
BG 浓度/ (μg)	2 783.60 \pm	3 012.72 \pm	2 639.57 \pm	2 539.34 \pm	564.78 \pm	513.51 \pm	441.44 \pm	496.66 \pm
PNP $\cdot (g \cdot h)^{-1}$	1 060.53 ^{Aa}	420.76 ^{Aa}	352.16 ^{Aa}	599.01 ^{Aa}	115.95 ^{Ba}	121.59 ^{Ba}	132.14 ^{Ba}	185.83 ^{Ba}
NAG 浓度/ (μg)	1 187.54 \pm	1 242.43 \pm	1 055.67 \pm	1 453.51 \pm	233.17 \pm	186.86 \pm	210.60 \pm	300.45 \pm
PNP $\cdot (g \cdot h)^{-1}$	491.82 ^{Aa}	316.69 ^{Aa}	195.04 ^{Aa}	464.92 ^{Aa}	66.78 ^{Ba}	82.98 ^{Ba}	171.22 ^{Ba}	155.71 ^{Ba}
AP 浓度/ (μg)	6 421.56 \pm	6 445.09 \pm	9 159.35 \pm	12 039.15 \pm	1 414.69 \pm	1 392.95 \pm	1 699.71 \pm	3 259.75 \pm
PNP $\cdot (g \cdot h)^{-1}$	2 289.98 ^{Ab}	1 027.09 ^{Ab}	3 065.93 ^{Ab}	911.88 ^{Aa}	358.13 ^{Ba}	509.92 ^{Ba}	634.88 ^{Ba}	1 610.16 ^{Ba}

注:表中数值为平均值 \pm 标准误差($n=3$);不同大写字母表示同一土壤发育年龄、不同土壤微生物类别之间的差异显著($P<0.05$);不同小写字母表示同一土壤微生物类别、不同土壤发育年限之间的差异显著($P<0.05$)。

表4 不同发育年龄的土壤微生物量

Table 4 Microbial Biomass of Soil at Different Development Years

参数	不同成土时间的根际土壤微生物				不同成土时间的非根际土壤微生物			
	第39年	第49年	第61年	第89年	第39年	第49年	第61年	第89年
MBC 含量/ 10^{-6}	1 501.93 \pm	2 024.64 \pm	1 729.88 \pm	1 671.67 \pm	347.46 \pm	661.23 \pm	186.52 \pm	444.90 \pm
	663.51 ^{Aa}	411.93 ^{Aa}	163.96 ^{Aa}	210.99 ^{Aa}	71.08 ^{Bbc}	190.60 ^{Ba}	60.10 ^{Bc}	150.08 ^{Bab}
MBN 含量/ 10^{-6}	25.45 \pm 12.30 ^{Aa}	52.34 \pm 45.20 ^{Aa}	47.22 \pm 14.88 ^{Aa}	61.67 \pm 13.73 ^{Ba}	54.89 \pm 35.87 ^{Aa}	96.05 \pm 48.38 ^{Ba}	34.13 \pm 15.08 ^{Aa}	84.38 \pm 6.78 ^{Aa}
MBP 含量/ 10^{-6}	95.72 \pm 39.70 ^{Ab}	143.71 \pm 42.89 ^{Ab}	117.80 \pm 30.39 ^{Ab}	217.85 \pm 30.23 ^{Aa}	16.31 \pm 3.70 ^{Bb}	25.42 \pm 8.76 ^{Bab}	20.53 \pm 13.76 ^{Bb}	46.52 \pm 16.02 ^{Ba}

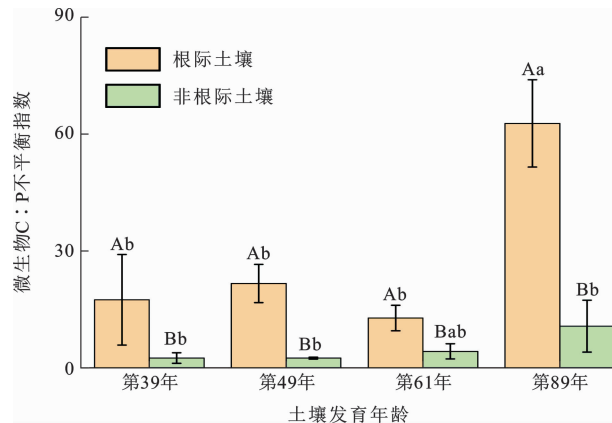
注:表中数值为平均值 \pm 标准误差($n=3$);不同大写字母表示同一土壤发育年龄、不同土壤的微生物类别之间的差异显著($P<0.05$);不同小写字母表示同一土壤微生物类别、不同土壤发育年龄之间的差异显著($P<0.05$)。

表5 不同土壤发育年龄时的植物叶片化学组成

Table 5 Chemical Properties of Plant Leaf in Different Development Years of Soil

参数	不同成土时间的鲜叶片				不同成土时间的衰老叶片			
	第39年	第49年	第61年	第89年	第39年	第49年	第61年	第89年
总碳/ 10^{-3}	455.52 \pm 8.32 ^{Ab}	487.55 \pm 7.46 ^{Aa}	486.50 \pm 2.75 ^{Aa}	481.62 \pm 2.67 ^{Aa}	460.88 \pm 13.29 ^{Ab}	457.83 \pm 15.78 ^{Ab}	452.89 \pm 16.61 ^{Ab}	491.4 \pm 11.71 ^{Aa}
总氮/ 10^{-3}	21.22 \pm 4.58 ^{Aa}	17.56 \pm 1.83 ^{Aa}	19.43 \pm 4.42 ^{Aa}	17.88 \pm 5.11 ^{Aa}	20.37 \pm 1.86 ^{Aa}	17.54 \pm 0.90 ^{Ab}	19.22 \pm 2.69 ^{Ab}	12.84 \pm 1.36 ^{Ac}
总磷/ 10^{-3}	2.45 \pm 0.12 ^{Aa}	1.46 \pm 0.06 ^{Ab}	1.57 \pm 0.12 ^{Ab}	1.59 \pm 0.17 ^{Ab}	1.27 \pm 0.09 ^{Ba}	1.07 \pm 0.08 ^{Bb}	1.32 \pm 0.22 ^{Aa}	0.89 \pm 0.08 ^{Bc}

注:表中数值为平均值 \pm 标准误差($n=3$);不同大写字母表示同一土壤发育年龄、不同类别之间的差异显著($P<0.05$);不同小写字母表示同一类别叶片、不同土壤发育年龄之间的差异显著($P<0.05$)。



不同大写字母表示同一土壤发育年龄、不同类别之间的差异显著($P<0.05$);不同小写字母表示同一类别叶片、不同土壤发育年龄之间的差异显著($P<0.05$)

图1 根际与非根际土壤微生物C:P不平衡指数直方图
Fig. 1 Histogram of Microbial C:P Imbalance Index for Rhizosphere and Non-rhizosphere Soil

壤微生物C:P不平衡要强于非根际土壤。图2展示了利用路径分析方法得到的各植物-微生物-土壤磷循环特征之间的直接影响(图2)。由图2可知,3种结构方程模型的拟合度较好,比较拟合指数(Comparative Fit Index, CFI)均高于0.9,且 $P>0.05$,说明整体模型的拟合优度较好。同时,各模型依据赤池信息量准则(Akaike Information Criterion, AIC)进行比较,选出最优模型,结果如图2(b)所示。

3 讨论

3.1 植物-微生物-土壤磷循环特征

全球171个样点的植物叶片磷重吸收效率表明,面积43%的陆地生态系统普遍受到磷有效供给的限制^[30]。在对磷资源的争夺中,一些树种甚至可以主动实现对宿主植物的“绞杀”^[31]。Song等研究

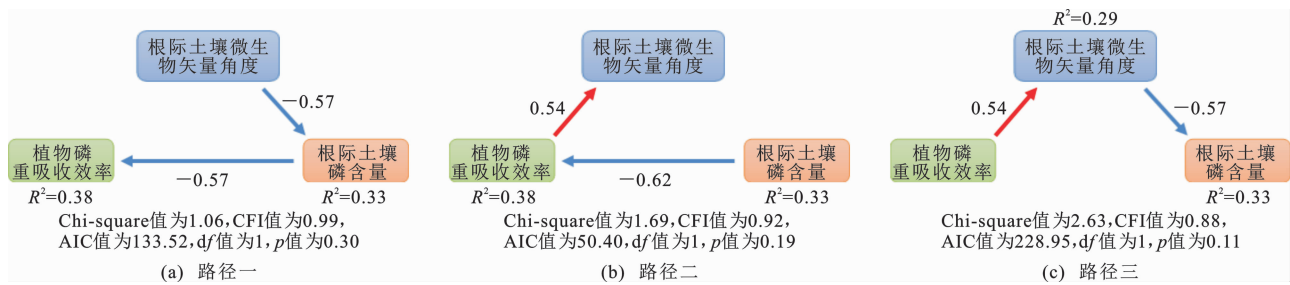
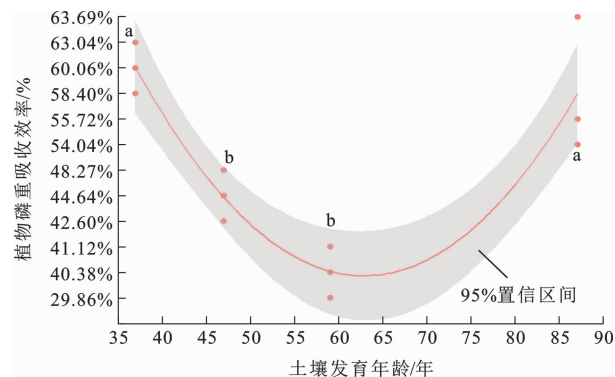


图2 土壤-植物-微生物磷循环的路径

Fig. 2 Pathways of Soil-plant-microbe Phosphorus Cycling

认为养分是驱动贡嘎山海螺沟冰川退缩区植被演替、植物群落发展更替的主要驱动力^[32]。海螺沟冰川退缩区在成土作用早期经历了以碳酸盐风化和硅酸盐风化为主的两个阶段^[19,33]。本研究中,植物叶片磷重吸收效率总体低于全球平均水平(64.9%)^[17],说明海螺沟冰川退缩区沙棘和峨眉冷杉对磷有较强的获取能力。通常来说,灌木和乔木在磷重吸收效率上不存在显著差异^[34],但在海螺沟冰川退缩区受土壤发育和土壤磷生物有效性变化的影响,峨眉冷杉对磷的重吸收效率与沙棘产生显著差异(图3)。根瘤植物沙棘磷重吸收效率与非根瘤植物相比较;菌根真菌植物峨眉冷杉依靠的外生菌根真菌的生物量优势推动演替进程^[35-36]。相比之下,峨眉冷杉因为比沙棘具有更大的生物量,养分需求及积累量必然更大^[37]。在更大的养分循环流中,沙棘在养分竞争中往往趋于劣势而逐渐退出。



不同小写字母表示不同土壤发育年龄下的植物磷重吸收效率的差异显著($P < 0.05$)

图3 不同演替阶段下植物磷重吸收效率分布

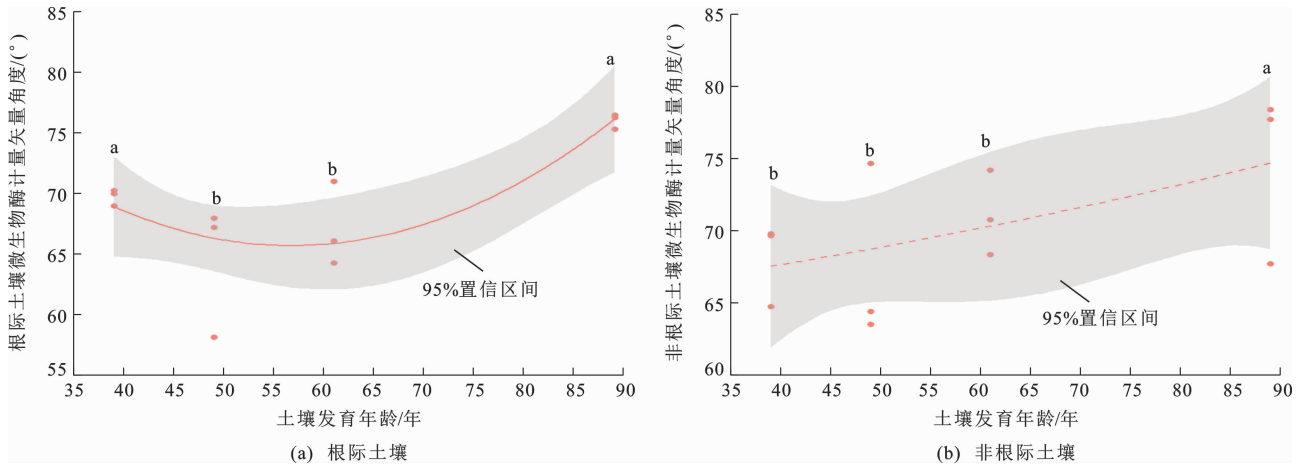
Fig. 3 Distribution of Phosphorus Reabsorption Efficiency of Plants at Different Succession Stages

另一方面,植物根际通过改变土壤有机碳和溶解性有机碳含量以及芳烃/脂肪族化合物比值来调控微生物群落的变化,从而达到缓解磷限制的目的^[38]。在土壤养分受限的情况下,微生物群落结构、胞外酶活性及其生物量的改变是微生物适应资

源不平衡的首要途径^[29,39]。本研究中,除酸性磷酸酶和土壤微生物量磷外,土壤酶活性及其微生物量并未随土壤发育年龄发生显著改变(表3、4)。这可能是因为贡嘎山高海拔地区土壤微生物代谢长期受到低温限制^[40]。峨眉冷杉酸性磷酸酶的产生可能与微生物持续性表达有关,这一特性与微生物量成正比^[41]。在土壤发育第89年(1930年),土壤微生物量磷显著升高。这是为应对土壤磷资源匮乏,微生物使磷以土壤微生物量磷的有机形式储存于体内。在微生物死亡后,将原本同化于体内的有机磷释放到土壤中,从而提高土壤有效磷含量^[42]。本研究中,根际土壤微生物酶化学计量矢量角度在土壤发育第39年至第89年均大于 45° ,说明森林生态系统土壤微生物量磷限制是普遍且长期存在的^[43]。在土壤发育第49年(1970年),土壤微生物量磷限制显著减小,这可能是因为随着植物群落演替,峨眉冷杉具有较强的磷养分获取能力,使土壤微生物量磷限制缓解;而在土壤发育第89年(1930年),土壤微生物量磷限制显著增加,这是因为磷资源的匮乏加剧,已不能由峨眉冷杉外生菌根真菌较强的磷获取能力所弥补(图4)。另外,根际土壤微生物量磷限制拟合情况与非根际土壤之间存在显著差异(图4),这并非完全是微生物群落差异导致的,而是与根际土壤微生物具有更加灵敏、高效的环境适应性有关^[40]。植物吸收导致土壤磷向根际迁移,使植物根际土壤形成较高磷含量。相比于根际土壤磷,非根际土壤磷的富集表现出明显的滞后性及异质性(图5)。这是“肥岛效应”导致的根际资源聚集现象。“肥岛效应”提高了根系吸收养分的效率,维持了资源的稳定供给,从而对植物生长和群落演替有着积极影响^[44-45]。

3.2 土壤发育过程中植物和微生物对磷循环的作用

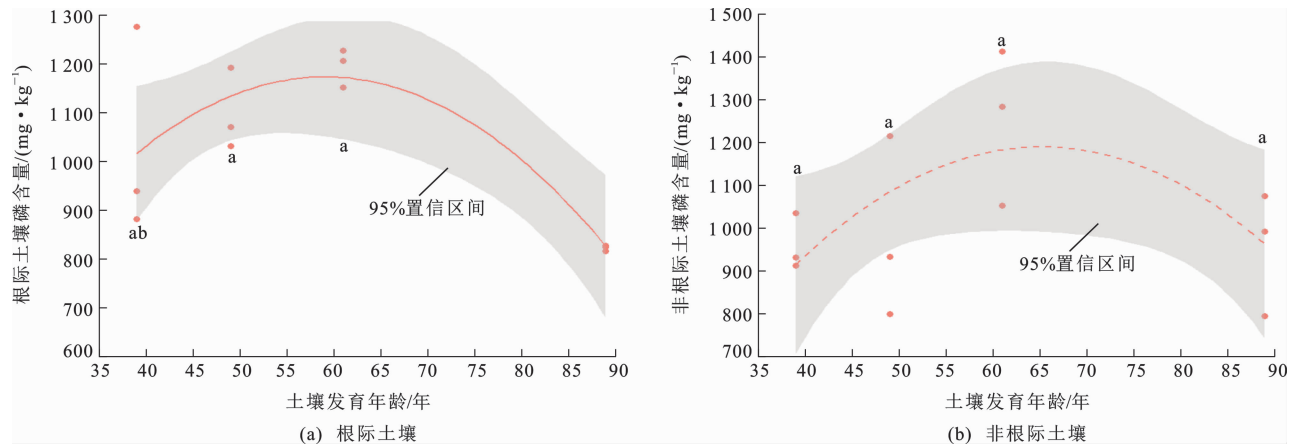
海螺沟冰川退缩区土壤发育过程中,根际土壤微生物酶化学计量矢量角度、磷含量和植物磷重吸收效率分别呈现正抛物线或反抛物线动态变化特



不同小写字母表示不同土壤发育年龄下的土壤微生物酶化学计量矢量角度的差异显著 ($P < 0.05$); 实线形式的线条表示拟合曲线显著 ($P < 0.05$), 虚线形式的线条表示拟合曲线不显著 ($P > 0.05$)

图4 不同演替阶段下根际与非根际土壤微生物的磷限制

Fig. 4 Phosphorus Restrictions of Rhizosphere and Non-rhizosphere Soil Microbes at Different Succession Stages



不同小写字母表示不同土壤发育年龄下的土壤磷含量的差异显著 ($P < 0.05$); 实线形式的线条表示拟合曲线显著 ($P < 0.05$), 虚线形式的线条表示拟合曲线不显著 ($P > 0.05$)

图5 不同演替阶段下根际与非根际土壤的磷含量分布

Fig. 5 Distributions of Phosphorus Contents in Rhizosphere and Non-rhizosphere Soils at Different Succession Stages

征, 显示了微生物、土壤和植物三者之间对磷循环的协同响应特征(图2)。另外, 根际土壤微生物酶化学计量矢量角度、磷含量和植物磷重吸收效率之间成负相关关系, 表明较低的微生物量磷限制将带动根际土壤磷的富集, 进而缓解植物的磷限制; 植物磷重吸收效率和根际土壤微生物酶化学计量矢量角度之间成正相关关系, 即植物磷限制的增强会促使根际土壤微生物量磷限制的增强(图2)。根际土壤微生物量磷限制最先在土壤发育第57年达到拐点, 根际土壤磷含量和植物磷重吸收效率分别在土壤发育第58年和第63年达到拐点, 表明根际土壤微生物相比于植物对于资源获取有更加快速的反应能力。植物磷养分利用策略是侧重于养分重吸收还是侧重于吸收溶解原生矿物, 可能更多地受到植物类型和

土壤风化情况的影响^[33,46]。在土壤发育第39年至第49年间, 植被的演替推动了植物对磷利用策略的改变(菌根真菌出现)和对磷需求的提升, 这促进了土壤磷向根际富集, 并在土壤发育第58年(拟合时间)达到最高。在土壤溶液中, 根际土壤磷含量的提升可以带动非根际土壤富集^[47], 非根际土壤磷的流失也可以反向作用于根际土壤。海螺沟冰川退缩区磷流失速率较高^[48], 土壤生物有效磷含量及生物有效磷供给量随土层深度的增加显著降低^[49], 致使植物磷重吸收效率在土壤发育第63年(拟合时间)至第87年(拟合时间)间显著上升。此时, 植物再次倾向以凋落物重吸收的主要方式吸收养分, 并增加酸性磷酸酶分泌以获取更多有效磷。此外, 土壤微生物量磷对土壤有效磷做出较大贡献^[49](表3、4)。

海螺沟冰川退缩区植被原生演替与土壤发育协同进行。在这一过程中,植物对磷的利用经历了由回收循环(原生矿物磷释放速率低,凋落物被重新利用)到磷简单获取(原生矿物磷释放速率高),再到回收循环(磷流失量大,生物需求量大,凋落物被重新利用)3个不同阶段,这一结果与前人研究结果^[50]一致。在土壤发育的过程中,原生矿物磷风化释放速率和淋溶流失的有效磷库同步提升,根际土壤也逐渐从磷富集转变为磷流失,土壤微生物量磷有效补充了土壤生物有效磷,同时植物通过提高重吸收效率等策略,满足对磷的需求。而微生物的演替势必将伴随着功能特性的改变。土壤发育初期,微生物通过增加养分可利用性来促进植物定植,此时主要是植物群落演替所伴随的磷获取形式改变,缓解了植物的磷限制^[51];而在植物达到顶级群落的稳定阶段后,根际土壤微生物将更多地参与有机磷活化过程,以提升植物养分重吸收效率,缓解磷限制。植物养分重吸收效率和根际土壤微生物量磷限制随土壤发育显著升高,说明植物与微生物对磷的竞争加剧,在“以碳换磷”的共生关系中,植物可能是磷资源争夺中的最终受益者,而微生物则可能是土壤发育后期磷供给的最大贡献者^[52-53]。

4 结 语

贡嘎山海螺沟冰川退缩区植被演替和土壤发育过程中,土壤磷及其生物有效性发生明显改变。不同植物对磷利用能力的差异与不同成土阶段原生矿物磷释放速率的差异,导致磷的重吸收效率变化。在土壤发育初期,微生物促进了原生矿物磷的转化,并为早期植物定植提供养分;随着植被演替,微生物更多参与有机磷活化过程,提升了植物养分重吸收效率。土壤发育第40年至第50年左右是海螺沟冰川退缩区以碳酸盐风化为主的后期,根际土壤磷富集,生物有效性较高,为峨眉冷杉的出现提供了养分基础;土壤发育第60年至第90年左右,植物对磷重吸收效率的回升可能与生物有效磷的快速流失有关;土壤发育第89年左右,根系土壤磷含量显著降低,磷流失明显抑制了根系对磷的直接吸收利用。总体上,在近90年的原生演替过程中,根际土壤微生物和优势植物先后显著实现了磷限制的缓解。但随着磷不可逆的流失,植物与微生物对磷资源的竞争明显加剧且难以平衡。

真诚感谢主编彭建兵院士的约稿!值此《地球科学与环境学报》更名二十周年之际,谨以拙作祝

《地球科学与环境学报》百尺竿头,更进一步!愿《地球科学与环境学报》以展示地球科学前沿和进展为本,引领学科内涵拓展!愿《地球科学与环境学报》质量稳步提升,影响力持续扩大!

参 考 文 献 :

References :

- [1] DE OLIVEIRA GARCIA W, AMANN T, HARTMANN J, et al. Impacts of Enhanced Weathering on Biomass Production for Negative Emission Technologies and Soil Hydrology[J]. *Biogeosciences*, 2020, 17(7): 2107-2133.
- [2] OLDROYD G E D, LEYSER O. A Plant's Diet, Surviving in a Variable Nutrient Environment[J]. *Science*, 2020, 368: eaba0196.
- [3] HU L F, ROBERT C A M, CADOT S, et al. Root Exudate Metabolites Drive Plant-soil Feedbacks on Growth and Defense by Shaping the Rhizosphere Microbiota[J]. *Nature Communications*, 2018, 9: 2738.
- [4] PENG Z Y, WU Y T, GUO L L, et al. Foliar Nutrient Resorption Stoichiometry and Microbial Phosphatase Catalytic Efficiency Together Alleviate the Relative Phosphorus Limitation in Forest Ecosystems[J]. *New Phytologist*, 2023, 238(3): 1033-1044.
- [5] SOKOL N W, SLESSAREV E, MARSCHMANN G L, et al. Life and Death in the Soil Microbiome: How Ecological Processes Influence Biogeochemistry[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2022, 20(7): 415-430.
- [6] BEVER J D. Feedback Between Plants and Their Soil Communities in an Old Field Community[J]. *Ecology*, 1994, 75(7): 1965-1977.
- [7] EHRENFELD J G, RAVIT B, ELGERSMA K. Feedback in the Plant-soil System[J]. *Annual Review of Environment and Resources*, 2005, 30: 75-115.
- [8] BEVER J D. Soil Community Feedback and the Coexistence of Competitors: Conceptual Frameworks and Empirical Tests[J]. *New Phytologist*, 2003, 157(3): 465-473.
- [9] BEVER J D, WESTOVER K M, ANTONOVICS J. Incorporating the Soil Community into Plant Population Dynamics: The Utility of the Feedback Approach[J]. *The Journal of Ecology*, 1997, 85(5): 561-573.
- [10] FENG X H, QIN S Q, ZHANG D Y, et al. Nitrogen Input Enhances Microbial Carbon Use Efficiency by Altering Plant-microbe-mineral Interactions[J]. *Global Change Biology*, 2022, 28(16): 4845-4860.
- [11] BERG G, SMALLA K. Plant Species and Soil Type Cooperatively Shape the Structure and Function of

- Microbial Communities in the Rhizosphere[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2009, 68(1): 1-13.
- [12] PHILIPPOT L, RAAIJMAKERS J M, LEMANCEAU P, et al. Going Back to the Roots: The Microbial Ecology of the Rhizosphere[J]. Nature Reviews Microbiology, 2013, 11(11): 789-799.
- [13] ARNAULT G, MONY C, VANDENKOORNHUYSE P. Plant Microbiota Dysbiosis and the Anna Karenina Principle[J]. Trends in Plant Science, 2023, 28(1): 18-30.
- [14] STRINGLIS I A, YU K, FEUSSNER K, et al. MYB72-dependent Coumarin Exudation Shapes Root Microbiome Assembly to Promote Plant Health[J]. PNAS, 2018, 115(22): E5213-E5222.
- [15] WUBS E R J, BEZEMER T M. Effects of Spatial Plant-soil Feedback Heterogeneity on Plant Performance in Monocultures[J]. Journal of Ecology, 2016, 104(2): 364-376.
- [16] PENDERGAST T H, BURKE D J, CARSON W P. Belowground Biotic Complexity Drives Aboveground Dynamics: A Test of the Soil Community Feedback Model[J]. New Phytologist, 2013, 197(4): 1300-1310.
- [17] VERGUTZ L, MANZONI S, PORPORATO A, et al. Global Resorption Efficiencies and Concentrations of Carbon and Nutrients in Leaves of Terrestrial Plants[J]. Ecological Monographs, 2012, 82(2): 205-220.
- [18] CHAPIN F S, KEDROWSKI R A. Seasonal Changes in Nitrogen and Phosphorus Fractions and Autumn Retranslocation in Evergreen and Deciduous Taiga Trees[J]. Ecology, 1983, 64(2): 376-391.
- [19] BRANT A N, CHEN H Y H. Patterns and Mechanisms of Nutrient Resorption in Plants[J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2015, 34(5): 471-486.
- [20] REVILLINI D, GEHRING C A, JOHNSON N C. The Role of Locally Adapted Mycorrhizas and Rhizobacteria in Plant-soil Feedback Systems[J]. Functional Ecology, 2016, 30(7): 1086-1098.
- [21] ANGULO V, BERIOT N, GARCIA-HERNANDEZ E, et al. Plant-microbe Eco-evolutionary Dynamics in a Changing World[J]. New Phytologist, 2022, 234(6): 1919-1928.
- [22] GUNDALE M J, KARDOL P. Multi-dimensionality as a Path Forward in Plant-soil Feedback Research[J]. Journal of Ecology, 2021, 109(10): 3446-3465.
- [23] ZHOU L H, LIU S S, SHEN H H, et al. Soil Extracellular Enzyme Activity and Stoichiometry in China's Forests[J]. Functional Ecology, 2020, 34(7): 1461-1471.
- [24] WU Y H, ZHOU J, YU D, et al. Phosphorus Biogeochemical Cycle Research in Mountainous Ecosystems[J]. Journal of Mountain Science, 2013, 10(1): 43-53.
- [25] ZHOU J, WU Y H, JORG P, et al. Changes of Soil Phosphorus Speciation Along a 120-year Soil Chronosequence in the Hailuoguo Glacier Retreat Area (Gongga Mountain, SW China)[J]. Geoderma, 2013, 195/196: 251-259.
- [26] WU J, HE Z L, WEI W X, et al. Quantifying Microbial Biomass Phosphorus in Acid Soils[J]. Biology and Fertility of Soils, 2000, 32(6): 500-507.
- [27] SAIYA-CORK K R, SINSABAUGH R L, ZAK D R. The Effects of Long Term Nitrogen Deposition on Extracellular Enzyme Activity in an *Acer Saccharum* Forest Soil[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2002, 34(9): 1309-1315.
- [28] MOORHEAD D L, SINSABAUGH R L, HILL B H, et al. Vector Analysis of Ecoenzyme Activities Reveal Constraints on Coupled C, N and P Dynamics[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2016, 93: 1-7.
- [29] MOOSHAMMER M, WANEK W, ZECHMEISTER-BOLTENSTERN S, et al. Stoichiometric Imbalances Between Terrestrial Decomposer Communities and Their Resources: Mechanisms and Implications of Microbial Adaptations to Their Resources[J]. Frontiers in Microbiology, 2014, 5: 00022.
- [30] DU E Z, TERRER C, PELLEGRINI A F A, et al. Global Patterns of Terrestrial Nitrogen and Phosphorus Limitation[J]. Nature Geoscience, 2020, 13(3): 221-226.
- [31] MO Y X, CORLETT R T, WANG G, et al. Hemiepiphytic Figs Kill Their Host Trees: Acquiring Phosphorus Is a Driving Factor[J]. New Phytologist, 2022, 236(2): 714-728.
- [32] SONG M Y, YU L, JIANG Y L, et al. Nitrogen-controlled Intra- and Interspecific Competition Between *Populus Purdomii* and *Salix Rehderiana* Drive Primary Succession in the Gongga Mountain Glacier Retreat Area[J]. Tree Physiology, 2017, 37(6): 799-814.
- [33] ZHOU J, BING H, WU Y, et al. Weathering of Primary Mineral Phosphate in the Early Stages of Ecosystem Development in the Hailuoguo Glacier Foreland Chronosequence[J]. European Journal of Soil Science, 2018, 69(3): 450-461.
- [34] YUAN Z Y, CHEN H Y H. Global-scale Patterns of Nutrient Resorption Associated with Latitude, Temperature and Precipitation[J]. Global Ecology and Biogeography, 2009, 18(1): 11-18.
- [35] 张 军. 海螺沟冰川退缩区根瘤和非根瘤先锋植物生

- 物固氮作用及生态效应研究[D]. 成都:中国科学院、水利部成都山地灾害与环境研究所,2020.
- ZHANG Jun. Biological Nitrogen Fixation and Ecological Effects of Nodule and Non-nodule Pioneer Plants in Hailuoguo Glacier Retreating Area [D]. Chengdu: Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences, 2020.
- [36] 赵小祥. 冬瓜杨落叶阔叶林与峨眉冷杉常绿针叶林养分利用策略的对比研究[D]. 成都:中国科学院大学, 2019.
- ZHAO Xiao-xiang. Comparative Research on Nutrient Utilization Strategies of *Populus Purdomii* Deciduous Broad-leaved Forest and *Abies Fabri* Evergreen Coniferous Forest [D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences, 2019.
- [37] SALVAGIOTTI F, CASSMAN K G, SPECHT J E, et al. Nitrogen Uptake, Fixation and Response to Fertilizer N in Soybeans; A Review [J]. *Field Crops Research*, 2008, 108(1): 1-13.
- [38] HUANG Y X, WU Z J, ZONG Y Y, et al. Mixing with Coniferous Tree Species Alleviates Rhizosphere Soil Phosphorus Limitation of Broad-leaved Trees in Subtropical Plantations [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 175: 108853.
- [39] ACOSTA-MARTINEZ V, CANO A, JOHNSON J. Simultaneous Determination of Multiple Soil Enzyme Activities for Soil Health-biogeochemical Indices [J]. *Applied Soil Ecology*, 2018, 126: 121-128.
- [40] CUI Y X, BING H J, FANG L C, et al. Extracellular Enzyme Stoichiometry Reveals the Carbon and Phosphorus Limitations of Microbial Metabolisms in the Rhizosphere and Bulk Soils in Alpine Ecosystems [J]. *Plant and Soil*, 2021, 458(1/2): 7-20.
- [41] 何清清. 贡嘎山峨眉冷杉林凋落物分解过程中磷的释放动态及影响因素[D]. 成都:中国科学院、水利部成都山地灾害与环境研究所, 2021.
- HE Qing-qing. Phosphorus Release Dynamics and Influencing Factors During Litter Decomposition of *Abies Fabri* Forests in Gongga Mountain [D]. Chengdu: Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences, 2021.
- [42] RICHARDSON A E, SIMPSON R J. Soil Microorganisms Mediating Phosphorus Availability Update on Microbial Phosphorus [J]. *Plant Physiology*, 2011, 156(3): 989-996.
- [43] CUI Y X, BING H J, MOORHEAD D L, et al. Enzymatic Stoichiometry Reveals Widespread Soil Phosphorus Limitation to Microbial Metabolism Across Chinese Forests [J]. *Communications Earth & Environment*, 2022, 3(1): 184.
- [44] FUHLENDORF S D, ENGLE D M. Restoring Heterogeneity on Rangelands: Ecosystem Management Based on Evolutionary Grazing Patterns [J]. *Bioscience*, 2001, 51(8): 625-632.
- [45] MUDRAK E L, SCHAFFER J L, FUENTES-RAMIREZ A, et al. Predictive Modeling of Spatial Patterns of Soil Nutrients Related to Fertility Islands [J]. *Landscape Ecology*, 2014, 29(3): 491-505.
- [46] KOU L, WANG H M, GAO W L, et al. Nitrogen Addition Regulates Tradeoff Between Root Capture and Foliar Resorption of Nitrogen and Phosphorus in a Subtropical Pine Plantation [J]. *Trees: Structure and Function*, 2017, 31(1): 77-91.
- [47] ZHU H, BING H J, WU Y H, et al. Low Molecular Weight Organic Acids Regulate Soil Phosphorus Availability in the Soils of Subalpine Forests, Eastern Tibetan Plateau [J]. *Catena*, 2021, 203: 105328.
- [48] WU Y H, ZHOU J, BING H J, et al. Rapid Loss of Phosphorus During Early Pedogenesis Along a Glacier Retreat Chronosequence, Gongga Mountain (SW China) [J]. *PeerJ*, 2015, 3: e1377.
- [49] HE X L, ZHOU J, WU Y H, et al. Leaching Disturbed the Altitudinal Distribution of Soil Organic Phosphorus in Subalpine Coniferous Forests on Mt. Gongga, SW China [J]. *Geoderma*, 2018, 326: 144-155.
- [50] ZHU X Y, FANG X, WANG L F, et al. Regulation of Soil Phosphorus Availability and Composition During Forest Succession in Subtropics [J]. *Forest Ecology and Management*, 2021, 502: 119706.
- [51] JIANG Y L, LEI Y B, YANG Y, et al. Divergent Assembly Patterns and Driving Forces for Bacterial and Fungal Communities Along a Glacier Forefield Chronosequence [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 118: 207-216.
- [52] SMITH S E, JAKOBSEN I, GRONLUND M, et al. Roles of Arbuscular Mycorrhizas in Plant Phosphorus Nutrition: Interactions Between Pathways of Phosphorus Uptake in Arbuscular Mycorrhizal Roots Have Important Implications for Understanding and Manipulating Plant Phosphorus Acquisition [J]. *Plant Physiology*, 2011, 156(3): 1050-1057.
- [53] LUGINBUEHL L H, MENARD G N, KURUP S, et al. Fatty Acids in Arbuscular Mycorrhizal Fungi Are Synthesized by the Host Plant [J]. *Science*, 2017, 356: 1175-1178.