

大兴安岭重度火烧迹地恢复后土壤磷形态与解磷细菌分布特征

春 雪 赵雨森 辛 颖* 李金享 梁东哲

(东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040)

摘 要 为了探讨大兴安岭重度火烧迹地恢复后土壤不同磷形态含量、解磷细菌群落结构的差异及两者之间的关系,以人工恢复(樟子松人工林、落叶松人工林)、人工促进天然恢复(次生林)以及天然恢复(天然次生林)的林地土壤为研究对象,采用 Sui 等修正的 Hedley 磷素分级法对根际土壤和 0~10、10~20 cm 非根际土壤进行磷素分级测定,并用高通量测序法得到土壤解磷细菌种群丰度。结果表明:0~10 cm 非根际土壤水溶性磷(H_2O-P_i)、碳酸氢钠无机磷($NaHCO_3-P_i$)、碳酸氢钠有机磷($NaHCO_3-P_o$)及根际土壤 $NaHCO_3-P_o$ 含量表现为落叶松人工林>樟子松人工林>天然次生林>次生林。10~20 cm 非根际土壤 H_2O-P_i 、 $NaHCO_3-P_i$ 、 $NaHCO_3-P_o$ 及根际土壤 H_2O-P_i 、 $NaHCO_3-P_i$ 含量表现为落叶松人工林>樟子松人工林>次生林>天然次生林。不同林分根际与非根际土壤 H_2O-P_i 、 $NaHCO_3-P_i$ 和 $NaHCO_3-P_o$ 含量的比值(R/S)均大于1。中等活性氢氧化钠磷($NaOH-P$)包括氢氧化钠无机磷($NaOH-P_i$)和氢氧化钠有机磷($NaOH-P_o$)。在0~10 cm 非根际土壤及根际土壤中 $NaOH-P$ 含量表现为落叶松人工林>天然次生林>次生林>樟子松人工林,在10~20 cm 非根际土壤中表现为落叶松人工林>樟子松人工林>次生林>天然次生林。土壤 $NaOH-P$ 存在明显的根际效应。酸溶性磷($HCl-P$)包括酸溶性无机磷($HCl-P_i$)和酸溶性有机磷($HCl-P_o$)。在0~10 cm 非根际土壤中 $HCl-P$ 含量表现为落叶松人工林>天然次生林>樟子松人工林>次生林,在10~20 cm 非根际及根际土壤中表现为落叶松人工林>樟子松人工林>天然次生林>次生林。土壤残留磷(residual-P)含量对林地恢复方式不敏感。各林分土壤主要解磷细菌均为慢生根瘤菌属、链霉菌属、伯克霍尔德菌属和芽孢杆菌属。樟子松人工林和落叶松人工林土壤解磷细菌丰度显著高于次生林和天然次生林。冗余分析表明,解磷细菌与不同磷形态之间相关性各异。在现阶段来看,人工恢复更有利于提高土壤磷的有效性和增加解磷细菌的丰度。

关键词 磷分级;解磷微生物;根际土壤;重度火烧迹地;宏基因组测序

Soil phosphorus forms and phosphorus solubilizing bacteria distribution after restoration from seriously burning in Greater Khingan Mountain areas, China. CHUN Xue, ZHAO Yuesen, XIN Yin*, LI Jin-xiang, LIANG Dong-zhe (College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China).

Abstract: To understand the contents of various phosphorus forms, phosphorus solubilizing bacterial community structure and the relationship between them in soils after restoration from the seriously burning, we collected soil samples from artificial restoration (*Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantation, *Larix gmelinii* plantation), artificial accelerated natural restoration (secondary forest) and natural restoration (natural secondary forest) stands in Greater Khingan Mountain area. Using methods of Sui *et al.* modified from Hedley phosphorus fractionation, we measured the contents of different phosphorus forms in rhizosphere soil and bulk soil (0–10, 10–20 cm). Abundances of phosphorus solubilizing bacteria were quantified by high-throughput sequencing method. The results

本文由中央高校基本科研业务费专项资金(2572019BA11)和国家科技支撑计划项目(2011BAD08B02)资助 This work was supported by the Fundamental Research Fund for the Central Universities (2572019BA11) and the National Science and Technology Support Program of China (2011BAD08B02).

2019-09-05 Received, 2019-12-02 Accepted.

*通讯作者 Corresponding author. E-mail: xinying2004@126.com

showed that the contents of $\text{H}_2\text{O}-\text{P}_i$, $\text{NaHCO}_3-\text{P}_i$ and $\text{NaHCO}_3-\text{P}_o$ in 0–10 cm bulk soil and $\text{NaHCO}_3-\text{P}_o$ in rhizosphere soil followed the order of *L. gmelinii* plantation > *P. sylvestris* var. *mongolica* plantation > natural secondary forest > secondary forest. The contents of $\text{H}_2\text{O}-\text{P}_i$, $\text{NaHCO}_3-\text{P}_i$, $\text{NaHCO}_3-\text{P}_o$ in 10–20 cm bulk soil and $\text{H}_2\text{O}-\text{P}_i$, $\text{NaHCO}_3-\text{P}_i$ in rhizosphere soil followed the order of *L. gmelinii* plantation > *P. sylvestris* var. *mongolica* plantation > secondary forest > natural secondary forest. The ratios of contents of $\text{H}_2\text{O}-\text{P}_i$, $\text{NaHCO}_3-\text{P}_i$ and $\text{NaHCO}_3-\text{P}_o$ in rhizosphere to those in bulk soil (R/S) were higher than 1 in all forest stands. The moderately labile $\text{NaOH}-\text{P}$ included $\text{NaOH}-\text{P}_i$ and $\text{NaOH}-\text{P}_o$. The content of $\text{NaOH}-\text{P}$ was in order of *L. gmelinii* plantation > natural secondary forest > secondary forest > *P. sylvestris* var. *mongolica* plantation in 0–10 cm layer of bulk and rhizosphere soil, and ranked as *L. gmelinii* plantation > *P. sylvestris* var. *mongolica* plantation > secondary forest > natural secondary forest in 10–20 cm layer of bulk soil. There was rhizosphere effect of $\text{NaOH}-\text{P}$ in the soil. The stable $\text{HCl}-\text{P}$ included $\text{HCl}-\text{P}_i$ and $\text{HCl}-\text{P}_o$. The content of $\text{HCl}-\text{P}$ followed the order of *L. gmelinii* plantation > natural secondary forest > *P. sylvestris* var. *mongolica* plantation > secondary forest in 0–10 cm layer of bulk soil, and ranked as *L. gmelinii* plantation > *P. sylvestris* var. *mongolica* plantation > natural secondary forest > secondary forest in the 10–20 cm layer. The content of residual-P in the soil was not sensitive to restoration methods. *Bradyrhizobium*, *Streptomyces*, *Burkholderia* and *Bacillus* were the main phosphorus solubilizing bacteria across all forest stands. The abundances of phosphorus solubilizing bacteria in soil of *L. gmelinii* plantation and *P. sylvestris* var. *mongolica* plantation were significantly higher than that of secondary forest and natural secondary forest. Results of redundancy analysis showed that the correlation between phosphorus solubilizing bacteria and various phosphorus forms was different. Our results showed that artificial afforestation was more conducive in improving the availability of phosphorus in soil and the abundance of phosphorus solubilizing bacteria.

Key words: phosphorus fractionation; phosphorus solubilizing microorganisms; rhizosphere soil; seriously burned area; metagenome sequencing.

磷是植物必需的营养元素之一^[1–2], 由于土壤磷的难溶性, 其可供植物吸收利用的磷素含量较低^[3]。目前对于土壤磷素有效性的研究多建立在磷分级基础上, 磷分级不仅有利于理解土壤磷素盈亏状况和土壤磷素供应情况, 而且有利于理解不同生物地球化学循环对于土壤磷素的沉积和转化^[4–5]。开展森林土壤磷分级研究, 能更好地探析森林土壤磷素有效性和磷形态的变化^[6]。在我国东北林区开展了小兴安岭^[7]和长白山林区^[8]的基于磷分级的森林土壤磷素有效性研究, 而地处寒温带的大兴安岭林区的土壤磷有效性鲜有报道。解磷微生物通过其酶解作用^[9]和酸解作用^[10]使土壤中可供植物吸收利用的有效磷形态含量增加, 在磷形态转化过程中起到重要作用。关于解磷细菌群落特征的研究, 过去主要通过解磷细菌培养分离来探明植物根际土壤与非根际土壤解磷细菌群落特征的差别^[11–12], 了解其解磷机理。如今结合 16S rDNA 测序技术对解磷细菌群落特征的研究已成为热点^[13–14]。

大兴安岭林区是我国寒温带针叶林的唯一分布区, 是我国重要的商品粮和畜牧业生产基地的天然屏障, 对维持区域生态平衡、保障我国和东北亚生态

安全具有不可或缺的作用。该区也是林火高发区, 特别是 1987 年特大火灾造成 $1.01 \times 10^4 \text{ km}^2$ 森林受害, 当地森林覆盖率从 76.0% 下降至 61.5%, 形成大面积的重度火烧迹地, 火后采取了多种恢复方式对重度火烧迹地进行植被恢复。本研究以大兴安岭重度火烧迹地在不同恢复方式(人工恢复、人工促进天然恢复和天然恢复)下林分土壤为研究对象, 采用 Sui 等^[15]修正的 Hedley 磷分级方法^[16], 对林分土壤磷形态进行研究, 探明土壤磷的可利用率和释放潜力; 通过高通量测序方法, 准确获得土壤解磷细菌的群落特征, 进一步探讨磷形态与解磷细菌之间的关系。旨在探明解磷细菌在森林土壤磷素的迁移、转化中的作用机理, 为大兴安岭重度火烧迹地植被恢复方式的选择提供参考。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究地区位于黑龙江省大兴安岭地区阿木尔林业局 ($52^\circ 15' 03''$ — $53^\circ 33' 15'' \text{ N}$, $122^\circ 38' 30''$ — $124^\circ 05' 05'' \text{ E}$), 海拔为 500~800 m, 地势南高北低且较为平坦。气候属于寒温带大陆性气候, 夏季炎热、短暂, 冬季严寒、漫长, 昼夜温差大。年均气温

-5.5 ℃,年均降水量 428.6~526.8 mm,全年无霜期 80~110 d,冰封期 180~200 d。地带性土壤为棕色针叶林土,隐域分布沼泽土和泥炭土。1987 年大兴安岭大火造成的重度火烧迹地通过人工和天然更新后,现有以落叶松 (*Larix gmelinii*)、樟子松 (*Pinus sylvestris* var. *mongolica*) 为主的人工林,以及以白桦 (*Betula platyphlla*) 为主的天然次生林。林下主要灌木树种有兴安杜鹃 (*Rhododendron dauricum*)、越橘 (*Vaccinium vitis-idaea*)、杜香 (*Ledum palustre* var. *dilatatum*) 等。

1.2 土壤样品采集

以大兴安岭在 1987 年“五·六”大火重度火烧后经不同恢复方式形成的林分土壤为研究对象,于 2018 年 7 月选取立地条件基本一致且具有代表性的人工恢复、人工促进天然恢复以及天然恢复的林分进行样地调查和土壤样品采集。其中,人工恢复形成的樟子松人工林和落叶松人工林是 1989 年在重度火烧迹地上进行栽植,造林密度为 3300 株·hm⁻²,连续抚育 3 年;人工促进天然恢复形成的次生林是在天然恢复的基础上进行穴状整地和不定期清林,以促进植被恢复;天然恢复形成的天然次生林在重度火烧后的植被恢复过程中未受人为干扰。所有样地火烧前均为落叶松林。每种林分内设置 3 个 20 m×30 m 样地,基本概况见表 1。每个样地在主要树种中选择 3 株标准木,在其根基部按“梅花状”选取五点,去除枯枝落叶,在 0~20 cm 土层范围内,用土壤刀挖出植物细根,采用“抖落法”采集根上附着的土壤作为根际土壤样品;在远离植物根基处,按“S”型布设 5 个取样点,每个点分别取 0~10、10~20 cm 土层的土壤作为非根际土壤样品。将同一样地相同类型的样品进行等量混合,迅速放入冰盒中保存带回实验室。剔除土壤样品中细根,过 2 mm 土壤筛,一部分土壤样品用于高通量测序;另一

部分土壤样品风干后,用于各形态磷含量的测定。

1.3 不同磷形态含量测定方法

本研究根据 Sui 等^[15]修正的 Hedley 土壤磷素分级法^[16]测定不同磷形态含量。称取 0.50 g 过 2 mm 土壤筛的风干土样置于 50 mL 离心管中,逐级加入 30 mL 的去离子水、0.5 mol·L⁻¹NaHCO₃ 溶液、0.1 mol·L⁻¹NaOH 溶液、0.1 mol·L⁻¹HCl 溶液浸提,采用钼锑抗比色法测定浸提液中无机磷含量,有机磷含量用浸提液经硫酸-高氯酸消解后测定全磷含量减去无机磷含量,最后土壤样品用硫酸-高氯酸高温消解法测定未被浸提出的残留磷 (residual-P) 含量。不同磷形态稳定性由弱到强依次为水溶性磷 (H₂O-P_i)、碳酸氢钠无机磷 (NaHCO₃-P_i)、碳酸氢钠有机磷 (NaHCO₃-P_o)、氢氧化钠无机磷 (NaOH-P_i)、氢氧化钠有机磷 (NaOH-P_o)、酸溶性无机磷 (HCl-P_i)、酸溶性有机磷 (HCl-P_o) 和残留磷 (residual-P)。碳酸氢钠磷含量 (NaHCO₃-P) 为 NaHCO₃-P_i 和 NaHCO₃-P_o 含量之和,氢氧化钠磷 (NaOH-P) 含量为 NaOH-P_i 和 NaOH-P_o 含量之和,酸溶性磷 (HCl-P) 含量为 HCl-P_i 和 HCl-P_o 含量之和,总磷含量为 8 种不同磷形态含量之和,并计算不同磷形态占总磷的百分比。

1.4 土壤解磷细菌多样性测定方法

用 Fast DNA SPIN 提取试剂盒 (MP Biomedicals 公司,美国) 提取土壤细菌的 16S rDNA,而后进行 q-PCR 用于高通量测序,获得土壤细菌的群落组成。细菌 16S rDNA 的 V4~V5 区是变异性极高的一段序列,常被用来鉴定细菌的分类地位^[17-18]。采用引物 338F (5'-ACTCCTACGGGAGGCAGCA-3') 和 806R (5'-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3') 对细菌靶标区域进行 q-PCR 扩增。同时在每个 16S rDNA 的正向序列 5' 末端加入不同特异性标签以便区分样品。每种恢复方式进行 3 个重复,得到的 PCR 产物采用

表 1 样地基本特征
Table 1 Basic situation of sampling sites

林分 Stand	造林年份 Afforestation year	管护方式 Management style	坡向 Aspect	坡度 Slope (°)	平均胸径 Average diameter at breast height (cm)	平均树高 Average height (m)
樟子松人工林 <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i> plantation	1989	前 3 年抚育 First 3 years of tending	半阳 Semi-sunny	7	10.43	13.2
落叶松人工林 <i>Larix gmelinii</i> plantation	1989	前 3 年抚育 First 3 years of tending	阳 Sunny	5	13.46	13.6
次生林 Secondary forest	天然更新 Natural regeneration	穴状整地、不定期清林 Cavernous soil preparation, irregular clearing forest	阳 Sunny	6	6.32	7.4
天然次生林 Natural secondary forest	天然更新 Natural regeneration	无 None	阳 Sunny	6	5.27	6.7

凝胶回收试剂盒 (AXYGEN 公司, 美国) 进行纯化回收。回收产物经末端修复、加 A 尾防止片段自连、加测序接头、再次 PCR 扩增、纯化后, 完成高通量测序文库的制备。将符合要求的测序文库在 Illumina Miseq 平台上进行双末端 (Paired-End) 测序, 对基因进行物种注释后得到各属解磷细菌丰度。

1.5 数据处理

利用 Excel 2007 和 SPSS 22.0 软件分别对磷形态含量、解磷细菌丰度数据进行统计分析, 采用 LSD 法对数据进行单因素 (one-way ANOVA) 方差分析和多重比较 ($\alpha=0.05$)。采用 Origin 2017 绘制解磷细菌丰度图。磷形态与解磷细菌的关系运用 Canoco 5.0 软件进行冗余分析 (RDA)。图表中数据为平均值 \pm 标准差。

2 结果与分析

2.1 土壤磷形态含量差异

2.1.1 土壤活性磷 4 种林分土壤活性磷形态在非根际与根际土壤的分布特征如表 2 所示。不同林分土壤 H_2O-P_i 含量为 $2.02\sim15.95\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, 仅占总磷的 $0.3\%\sim1.4\%$, 土壤 $NaHCO_3-P_i$ 含量为 $4.71\sim90.44\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, 占总磷的 $1.0\%\sim8.1\%$, 是活性无机磷的主要组成部分。落叶松人工林不同取样位置土壤

H_2O-P_i 和 $NaHCO_3-P_i$ 含量均为最高, 其次为樟子松人工林, 在 $0\sim10\text{ cm}$ 非根际土壤中, 次生林最低, 在 $10\sim20\text{ cm}$ 非根际与根际土壤中, 天然次生林最低。不同林分土壤 $NaHCO_3-P_o$ 含量为 $18.22\sim100.26\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, 占总磷的 $3.9\%\sim8.5\%$ 。在 $0\sim10$ 、 $10\sim20\text{ cm}$ 非根际土壤中, 落叶松人工林 $NaHCO_3-P_o$ 含量显著高于其他林分, 樟子松人工林 $NaHCO_3-P_o$ 含量显著高于次生林和天然次生林; 在根际土壤中, 落叶松人工林 $NaHCO_3-P_o$ 含量是樟子松人工林、次生林和天然次生林的 1.9、2.4 和 2.1 倍。

采用根际土壤与非根际土壤各相应测试项目的比值 (R/S) 表示植物对土壤某种指标的根际效应^[19], $0\sim10$ 、 $10\sim20\text{ cm}$ 土层数据均值代表其在非根际土壤含量。不同林分土壤 H_2O-P_i 、 $NaHCO_3-P_i$ 和 $NaHCO_3-P_o$ 含量的 R/S 值均大于 1, 根际土壤中它们占总磷比重也均大于非根际土壤。次生林土壤 H_2O-P_i 和 $NaHCO_3-P_i$ 含量的 R/S 值最高, 分别为 2.21 和 3.08, 天然次生林土壤 $NaHCO_3-P_o$ 含量的 R/S 最高, 为 1.92。

2.1.2 土壤中等活性磷 如表 3 所示, 土壤 $NaOH-P$ 包括 $NaOH-P_i$ 和 $NaOH-P_o$, 不同恢复方式林分土壤中等活性 $NaOH-P$ 含量为 $118.55\sim818.98\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, 占总磷的 $29.1\%\sim59.6\%$, 是大兴安岭重

表 2 非根际与根际土壤活性磷形态含量
Table 2 Contents of labile phosphorus forms in bulk and rhizosphere soils (mean \pm SD)

林分 Stand	取样位置 Sampling location	土层 Soil layer (cm)	水溶性磷 H_2O-P_i		碳酸氢钠无机磷 $NaHCO_3-P_i$		碳酸氢钠有机磷 $NaHCO_3-P_o$		总磷 Total P
			含量 Content ($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	占总磷比例 Percentage of total P (%)	含量 Content ($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	占总磷比例 Percentage of total P (%)	含量 Content ($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	占总磷比例 Percentage of total P (%)	含量 Content ($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)
樟子松人工林 <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i>	非根际 Bulk soil	0~10	7.40 \pm 1.21Bab	1.3	37.68 \pm 8.68Bb	6.8	40.35 \pm 10.76Bb	7.3	550.40
		10~20	6.45 \pm 0.63Bb	1.4	30.24 \pm 6.78Bb	6.4	35.89 \pm 8.71Bb	7.6	469.24
plantation	根际 Rhizosphere soil	0~20	9.15 \pm 2.73Ba	1.4	51.53 \pm 3.76Ba	8.1	53.49 \pm 9.94Ba	8.5	631.91
		R/S	1.32	—	1.52	—	1.40	—	1.24
落叶松人工林 <i>Larix gmelinii</i>	非根际 Bulk soil	0~10	9.38 \pm 0.95Ab	0.6	72.40 \pm 6.84Ab	4.7	91.32 \pm 12.90Aab	6.0	1527.07
		10~20	9.74 \pm 1.90Ab	0.7	63.14 \pm 12.00Ab	4.3	79.23 \pm 9.23Ab	5.4	1479.83
plantation	根际 Rhizosphere soil	0~20	15.95 \pm 1.92Aa	1.2	90.44 \pm 6.90Aa	6.7	100.26 \pm 14.79Aa	7.4	1358.35
		R/S	1.67	—	1.33	—	1.18	—	0.90
次生林 Secondary forest	非根际 Bulk soil	0~10	2.02 \pm 0.99Cb	0.3	7.35 \pm 1.55Cb	1.2	26.21 \pm 6.92Cb	4.4	596.58
		10~20	3.67 \pm 0.65Ca	0.8	6.25 \pm 1.46Cb	1.5	25.98 \pm 3.28Cb	6.1	428.99
	根际 Rhizosphere soil	0~20	6.29 \pm 2.72BCa	1.0	20.92 \pm 5.03Ca	3.4	41.48 \pm 7.90Ba	6.8	613.47
		R/S	2.21	—	3.08	—	1.59	—	1.20
天然次生林 Natural secondary forest	非根际 Bulk soil	0~10	3.01 \pm 0.57Cb	0.4	8.30 \pm 1.62Cb	1.0	32.58 \pm 6.28BCb	3.9	823.53
		10~20	2.62 \pm 0.35Db	0.6	4.71 \pm 1.61Cc	1.2	18.22 \pm 5.17Dc	4.5	407.55
	根际 Rhizosphere soil	0~20	4.48 \pm 0.73Ca	0.6	11.17 \pm 2.37Da	1.5	48.71 \pm 3.11Ba	6.4	756.89
		R/S	1.59	—	1.72	—	1.92	—	1.23

同列不同大写字母表示相同取样位置不同林分间差异显著, 同列不同小写字母表示相同林分不同取样位置间差异显著 ($P<0.05$) Different capital letters in the same column indicated significant difference among different stands in the same sampling location, and different lowercase letters in the same column indicated significant difference among different sampling locations in the same stand at 0.05 level. 下同 The same below.

表 3 非根际与根际土壤中等活性磷形态含量
Table 3 Contents of moderately labile phosphorus forms in bulk and rhizosphere soils (mean±SD)

林分 Stand	取样位置 Sampling location	土层 Soil layer (cm)	氢氧化钠无机磷 NaOH-P _i		氢氧化钠有机磷 NaOH-P _o	
			含量 Content (mg · kg ⁻¹)	占总磷比例 Percentage of total P (%)	含量 Content (mg · kg ⁻¹)	占总磷比例 Percentage of total P (%)
樟子松人工林 <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i>	非根际 Bulk soil	0~10	97.77±14.62Cb	17.8	104.32±13.68Da	19.0
		10~20	70.20±7.86Bc	15.0	77.41±6.11Bb	16.5
落叶松人工林 <i>Larix gmelinii</i> plantation	根际 Rhizosphere soil	0~20	114.54±13.10Ca	18.1	114.78±22.73Da	18.2
		R/S	1.36	—	1.26	—
次生林 Secondary forest	非根际 Bulk soil	0~10	542.88±33.50Ab	35.6	276.10±33.50Ab	18.1
		10~20	581.63±41.19Aa	39.3	195.58±17.34Ac	13.2
天然次生林 Natural secondary forest	根际 Rhizosphere soil	0~20	456.80±20.81Ac	33.6	353.85±24.96Aa	26.0
		R/S	0.81	—	1.50	—
	非根际 Bulk soil	0~10	88.06±5.57Cb	14.8	136.03±14.02Cb	22.8
		10~20	65.02±7.94Bc	15.2	82.45±15.67Bc	19.2
	根际 Rhizosphere soil	0~20	143.97±3.48Ba	23.5	186.03±25.07Ca	30.3
		R/S	1.88	—	1.70	—
	非根际 Bulk soil	0~10	169.59±14.16Ba	20.6	205.82±26.81Ba	25.0
		10~20	47.27±11.31Cc	11.6	71.28±12.21Bb	17.5
	根际 Rhizosphere soil	0~20	143.51±13.42Bb	19.0	222.16±17.86Ba	29.4
		R/S	1.32	—	1.60	—

度火烧迹地恢复后林分土壤磷的主要形态。在 0~10 cm 非根际与根际土壤中,NaOH-P 含量变为落叶松人工林>天然次生林>次生林>樟子松人工林;在 10~20 cm非根际土壤中,落叶松人工林 NaOH-P 含量最高,为 777.21 mg · kg⁻¹,樟子松人工林和次生林 NaOH-P 含量相差甚微,分别为 147.61 和 147.47 mg · kg⁻¹,而天然次生林最低,为 118.55 mg · kg⁻¹。

在含量的空间分布上,不同林分土壤 NaOH-P_i和 NaOH-P_o含量在 0~10 cm 土层显著高于 10~20 cm 土层。落叶松人工林土壤 NaOH-P_i含量 R/S 值小于 1,其他林分土壤 NaOH-P_i和 NaOH-P_o含量 R/S 值在 1.26 以上,表现出明显的根际效应。

2.1.3 土壤低活性磷 土壤 HCl-P 包括 HCl-P_i和 HCl-P_o,各林分土壤 HCl-P 含量为 51.98~255.73 mg · kg⁻¹,占总磷的 12.1%~22.7%(表 4)。在 0~10 cm 非根际土壤中,落叶松人工林 HCl-P 含量最高,为 255.73 mg · kg⁻¹,其次为天然次生林,为 147.36 mg · kg⁻¹,次生林最低,为 78.89 mg · kg⁻¹;在 10~20 cm非根际与根际土壤中,HCl-P 含量表现为落叶松人工林>樟子松人工林>天然次生林>次生林。除落叶松人工林外,其他林分土壤 HCl-P_i含量随土层加深而减小,且达到显著水平。落叶松人工林、次生林和天然次生林土壤 HCl-P_o含量随土层加深而减小。

各林分土壤残留磷(residual-P)含量为 106.69~296.20 mg · kg⁻¹,占总磷的 8.9%~46.9%,是大兴安

岭重度火烧迹地恢复后林分土壤中含量第二多的磷组分。在 0~10、10~20 cm 非根际土壤中,次生林和天然次生林残留磷含量占总磷比例较高,为 31.2%~46.9%,樟子松人工林残留磷含量最低,差异显著;在根际土壤中,天然次生林残留磷含量显著高于其他林分,分别是樟子松人工林、落叶松人工林和次生林的 1.4、1.8 和 2.0 倍。不同林分根际土壤残留磷含量占总磷比例均低于非根际土壤,落叶松人工林根际土壤残留磷含量占总磷比例最低,仅为 8.9%,而次生林、樟子松人工林和天然次生林分别为 17.4%、24.5%和 28.3%。

2.2 土壤解磷细菌群落结构差异

一般用 OTU 数目表示微生物的丰度,图 1 为研究样地内 OTU 总数大于 50 的解磷细菌。樟子松人工林、落叶松人工林、次生林和天然次生林土壤解磷细菌丰度分别为 2530~4996、2345~3274、1583~2502 和 1498~2431。在 0~10 cm 非根际土壤中,落叶松人工林解磷细菌丰度为 3274,比樟子松人工林显著高出 29.4%,而樟子松人工林解磷细菌丰度显著高于次生林和天然次生林;在 10~20 cm 非根际土壤中,樟子松人工林和落叶松人工林解磷细菌丰度显著高于次生林和天然次生林;在根际土壤中,樟子松人工林解磷细菌丰度高达 4996,分别是落叶松人工林、次生林和天然次生林的 1.9、2.0 和 2.1 倍,差异显著。

落叶松人工林、次生林和天然次生林土壤解磷

表 4 非根际与根际土壤低活性磷形态含量
Table 4 Contents of stable phosphorus forms in bulk and rhizosphere soils (mean±SD)

林分 Stand	取样位置 Sampling location	土层 Soil layer (cm)	酸溶性无机磷 HCl-P _i		酸溶性有机磷 HCl-P _o		残留磷 Residual-P	
			含量 Content (mg·kg ⁻¹)	占总磷比例 Percentage of total P (%)	含量 Content (mg·kg ⁻¹)	占总磷比例 Percentage of total P (%)	含量 Content (mg·kg ⁻¹)	占总磷比例 Percentage of total P (%)
樟子松人工林 <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i> plantation	非根际 Bulk soil	0~10	94.87±12.61Cb	17.2	26.15±5.48Bb	4.8	141.86±7.96Ba	25.8
		10~20	68.33±13.78Bc	14.6	37.90±7.38Aa	8.1	142.82±14.17Ca	30.4
	根际 Rhizosphere soil	0~20	110.30±6.40Ba	17.5	23.13±5.52Bb	3.7	154.99±26.66Ba	24.5
		R/S	1.35	—	0.72	—	1.09	—
落叶松人工林 <i>Larix gmelinii</i> plantation	非根际 Bulk soil	0~10	208.18±11.20Aa	13.6	47.55±8.87Aa	3.1	279.26±25.88Aa	18.3
		10~20	209.41±20.98Aa	14.1	44.90±8.14Aa	3.0	296.20±29.21Aa	20.0
	根际 Rhizosphere soil	0~20	178.60±20.86Ab	13.1	41.41±6.32Aa	3.1	121.04±28.12Cb	8.9
		R/S	0.86	—	0.90	—	0.42	—
次生林 Secondary forest	非根际 Bulk soil	0~10	62.47±4.28Db	10.5	16.42±3.33Cab	2.8	258.02±21.42Aa	43.2
		10~20	38.22±7.18Cc	8.9	13.76±3.75Cb	3.2	193.64±23.19Bb	45.1
	根际 Rhizosphere soil	0~20	85.08±8.89Ca	13.9	23.01±9.74Ba	3.7	106.69±37.68Cc	17.4
		R/S	1.69	—	1.52	—	0.47	—
天然次生林 Natural secondary forest	非根际 Bulk soil	0~10	121.81±15.50Ba	14.8	25.55±6.88Bb	3.1	256.87±35.04Aa	31.2
		10~20	51.13±16.83BCc	12.5	21.19±3.54Bb	5.2	191.13±39.46Bb	46.9
	根际 Rhizosphere soil	0~20	77.94±19.28Cb	10.3	34.33±6.54Aa	4.5	214.59±26.27Ab	28.3
		R/S	0.90	—	1.47	—	0.96	—

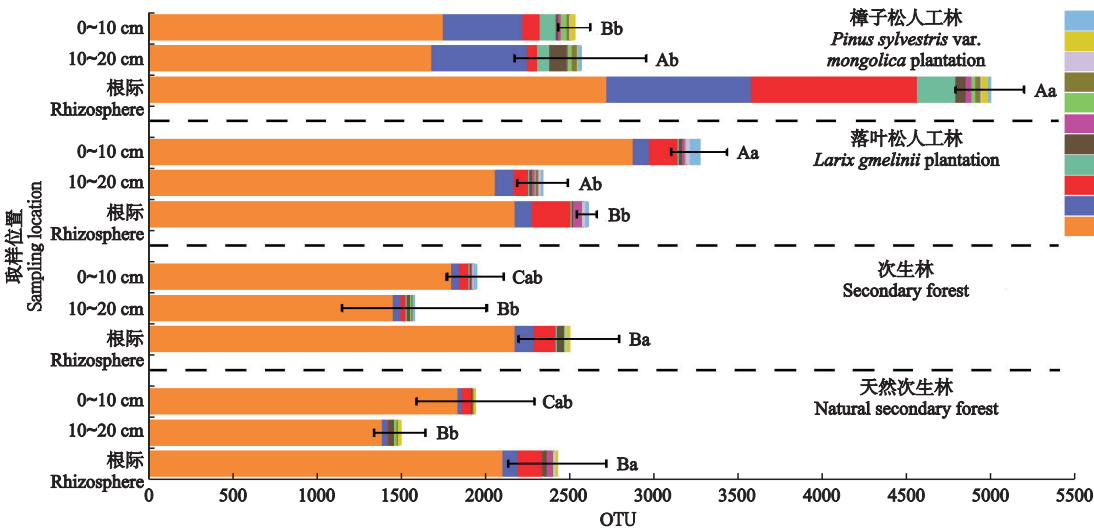


图 1 非根际与根际土壤解磷细菌的丰度
Fig.1 Abundance of phosphate-solubilizing bacteria in bulk and rhizosphere soils.
Bra: 慢生根瘤菌属 *Bradyrhizobium*; Str: 链霉菌属 *Streptomyces*; Bur: 伯克霍尔德菌属 *Burkholderia*; Bac: 芽孢杆菌属 *Bacillus*; Pse: 假单胞菌属 *Pseudomonas*; Fla: 黄杆菌属 *Flavobacterium*; Art: 节杆菌属 *Arthrobacter*; Pae: 类芽孢杆菌属 *Paenibacillus*; Aci: 不动杆菌属 *Acinetobacter*; Rhi: 根瘤菌属 *Rhizobium*; Ser: 沙雷氏菌属 *Serratia*. 下同 The same below. 不同大写字母表示相同取样位置不同林分间差异显著,不同小写字母表示相同林分不同取样位置间差异显著 ($P<0.05$) Different capital letters indicated significant difference among different stands in the same sampling location, and different lowercase letters indicated significant difference among different sampling locations in the same stand at 0.05 level.

细菌丰度随着土层加深而减少,且在落叶松人工林土壤差异达到显著水平。只有落叶松人工林根际土壤解磷细菌丰度小于非根际土壤,其他林分根际土壤解磷细菌丰度显著高于非根际土壤。

在 0~10、10~20 cm 非根际土壤中,落叶松人工林慢生根瘤菌属 (*Bradyrhizobium*) 丰度高于其他林分,分别为 2884 和 2068,链霉菌属 (*Streptomyces*) 和

伯克霍尔德菌属 (*Burkholderia*) 丰度表现为樟子松人工林和落叶松人工林较高,次生林高于天然次生林;在根际土壤中,樟子松人工林慢生根瘤菌属、链霉菌属和伯克霍尔德菌属丰度高于其他林分。落叶松人工林土壤黄杆菌属 (*Flavobacterium*) 与不动杆菌属 (*Acinetobacter*) 的丰度最高,樟子松人工林土壤芽孢杆菌属 (*Bacillus*)、假单胞菌属 (*Pseudomonas*)、

节杆菌属 (*Arthrobacter*)、类芽孢杆菌属 (*Paenibacillus*) 和根瘤菌属 (*Rhizobium*) 丰度最高。

在落叶松人工林,仅伯克霍尔德菌属和黄杆菌属在根际土壤富集,其他解磷细菌在根际土壤表现出较低的丰度,其中慢生根瘤菌属丰度 R/S 值仅为 0.88;樟子松人工林土壤慢生根瘤菌属、链霉菌属、伯克霍尔德菌属和芽孢杆菌属丰度 R/S 值分别为 1.58、1.65、12.16 和 2.73;在次生林和天然次生林,土壤慢生根瘤菌属、链霉菌属、伯克霍尔德菌属和芽孢杆菌属的 R/S 值为 1.30~4.20。

2.3 磷形态与解磷细菌的关系

大兴安岭重度火烧迹地植被恢复后土壤磷形态与解磷细菌的 RDA 如图 2。实心箭头表示解磷细菌物种信息,其长短表示物种变化量比例,空心箭头表示磷形态环境因子,其长短表示对解磷细菌分布影响的大小,两箭头之间夹角余弦值越大相关性越高。磷形态与解磷细菌 RDA 的关联性结果表明,除残留磷外,其他磷形态与轴 1 正半轴呈正相关,而 8 种磷形态均与轴 2 负半轴呈正相关。磷形态与解磷细菌关联性结果表明,黄杆菌属、慢生根瘤菌属、沙雷氏菌属 (*Serratia*) 和不动杆菌属与不同磷形态均呈正相关。活性 H_2O-P_i 、 $NaHCO_3-P_i$ 与伯克霍尔德菌属、黄杆菌属、慢生根瘤菌属的正相关性较高。中活性 $NaOH-P_i$ 、低活性 $HCl-P_o$ 分别与不动杆菌属、沙雷氏菌属的正相关性较高。残留磷与假单胞菌属、节杆菌属表现为负相关关系。

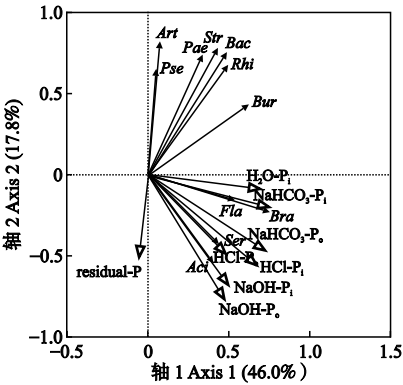


图 2 解磷细菌与不同磷形态之间冗余分析(RDA)
Fig. 2 Redundancy analysis (RDA) between phosphorus-solubilizing bacteria and different phosphorus forms.

3 讨 论

3.1 恢复方式对土壤磷形态的影响

Hedley 分级虽不能准确区分与不同金属离子结合的磷^[20],但能准确区分被植物直接吸收利用的磷

形态^[21]。在土壤缺磷状况下, H_2O-P_i 和 $NaHCO_3-P_i$ 能快速地补充土壤液相中的磷,被认为是活性无机磷^[22]。 $NaHCO_3-P_o$ 虽是有有机磷,但其易溶解、易矿化,也可及时转化为供植物吸收的有效磷素^[23]。研究区内土壤 H_2O-P_i 含量为 2.02~15.95 $mg \cdot kg^{-1}$,低于小兴安岭阔叶红松林^[7]。大兴安岭地处寒温带,或许因为气候和植被类型不同导致解磷细菌群落结构差异,影响了土壤磷形态分布特征。大兴安岭火烧后森林土壤磷的动态变化特征表明,随演替时间增加林火已不是主导土壤磷供应速率的因素^[24]。土壤磷含量水平与恢复植被间的关系更应该被关注。与天然恢复相比,大兴安岭重度火烧迹地在人工恢复 29 年后,土壤活性 H_2O-P_i 、 $NaHCO_3-P_i$ 和 $NaHCO_3-P_o$ 含量提高,其中落叶松人工林最高,其次是樟子松人工林。腐殖质在微生物分解作用下产生的腐殖酸促进了磷酸盐的溶解,且与磷酸根离子竞争土壤吸附位点,使稳定形态的无机磷得以释放,提高了土壤对植物的供磷水平^[25-26]。落叶松为落叶树种,其林分枯落物多于常绿树种樟子松,在枯落物转化过程中产生的腐殖酸或许促进了土壤磷的释放。而次生林和天然次生林土壤活性磷含量处于较低水平,次生林根际土壤 $NaHCO_3-P_i$ 含量比天然次生林显著高出 87.3%,可能与人工促进天然恢复方式有关。

$NaOH-P$ 是中等活性的磷,主要包括与 Fe 、 Al 等金属氧化物和腐殖酸结合的磷酸盐,其经过长期矿化作用才能供植物直接吸收利用^[16]。 $NaOH-P$ 含量占磷素总量的 29.1%~59.6%,是各林分土壤磷素的主要成分,这与张鑫等^[7] 和杨小燕等^[27] 研究结果一致。中活性 $NaOH-P$ 是土壤供植物吸收利用的潜在磷源^[28],代表土壤供磷潜力。落叶松人工林土壤不仅有较高的供磷能力,且供磷潜力良好。天然次生林活性磷形态含量少,但其根际土壤 $NaOH-P$ 含量较高,有较高的供磷潜力。樟子松人工林根际土壤 $NaOH-P$ 含量最低,表现出了较低的供磷潜力。

闭蓄态的残留磷一般很难转化成供植物吸收利用的有效磷形态,常被认为是低活性磷^[29]。由于土壤残留磷稳定性较高,其含量对恢复方式的改变不敏感。植物根系可以分泌有机酸,提高土壤的磷溶性^[30-31],导致不同恢复方式林分根际土壤残留磷含量占总磷比例低于非根际土壤,在落叶松人工林仅为 8.9%,表明落叶松根系对难溶性磷形态有较强的溶解作用。另外,解磷微生物对土壤磷形态含量分布也起到重要作用,它们通过产生磷酸酶进行催化分解反应或通过自身代谢改变土壤 pH ,增加水溶性磷来提高

土壤有效磷含量^[32],而这一过程取决于解磷微生物的种群结构和数量^[33]。

3.2 恢复方式对土壤解磷细菌群落特征的影响

芽孢杆菌属、肠杆菌属(*Enterobacter*)、假单胞菌属、伯克霍尔德氏菌属和不动杆菌属为主要的解磷功能菌属^[10]。本研究发现,慢生根瘤菌属、链霉菌属、伯克霍尔德菌属和芽孢杆菌属丰度占各林分土壤解磷细菌总丰度的93.1%以上,是大兴安岭火烧迹地恢复后土壤主要解磷细菌。各环境因子调控着土壤微生物群落结构,其机理复杂,植被恢复类型是影响土壤微生物群落特征的重要因素之一^[34]。与天然恢复相比,重度火烧迹地人工恢复提高了土壤解磷细菌丰度,且樟子松人工林根际土壤解磷细菌丰度显著高于其他林分,说明树种的选择对于土壤解磷细菌群落特征的影响是不可忽视的。与赵琼等^[35]研究一致,樟子松根系增强了土壤微生物活动,促进有机磷的矿化作用,提高了磷的有效性。落叶松人工林10~20 cm非根际与根际土壤解磷细菌丰度低于樟子松人工林,但其各个磷形态含量却显著高于樟子松人工林。落叶松根际土壤交换性酸度和水解性酸度随着林龄增大而增大,且与活性磷形态含量呈正相关^[8]。落叶松人工林土壤可能含有大量有机酸,使磷酸根离子释放,增加了土壤磷有效性。次生林与天然次生林主要树种均为白桦,对土壤解磷细菌群落影响具一致性,其土壤解磷细菌群落特征差距甚小。有研究指出,解磷细菌丰度有明显的植物根际效应^[36-39],与本研究樟子松和白桦根系对解磷细菌有富集作用结果一致。与此相反,落叶松人工林根际土壤解磷细菌总丰度低于非根际土壤,与马雪松等^[40]研究的杨树人工林相同。但落叶松人工林根际环境对土壤伯克霍尔德菌属、黄杆菌属和根瘤菌属选择性富集,其根系分泌的酚酸类化感物质影响了微区域环境,可能对解磷细菌进行了选择性富集或抑制^[41],这也解释了不同恢复方式对解磷细菌分布有不同影响。

解磷细菌在土壤磷循环中的重要性不容忽视。有研究者分离出130株磷酸钙溶解细菌,在液体培养下有些菌株解磷能力约为 $0.05 \text{ mg} \cdot \text{h}^{-1}$ ^[42]。Oliveira等^[12]也从土壤中分离得到对无机和有机磷酸盐溶解能力较强的解磷细菌菌株,发现不同菌株对不同磷源的亲和溶解能力存在差异。可见解磷细菌群落特征在磷形态分布中也起到关键作用。本研究中,在不同林分土壤、非根际与根际土壤,总磷含量对解磷细菌总丰度响应总体一致,解磷细菌总丰度高,总磷含量也相对较高。土壤不同解磷菌属对不同磷形态亲和

溶解能力也需要进一步明确,以印证解磷细菌对土壤磷形态含量分布的影响。

3.3 不同磷形态与解磷细菌的关系

大兴安岭重度火烧迹地植被恢复后土壤磷形态与解磷细菌的RDA不仅阐明了两者之间相关性,还解释了不同磷形态对解磷细菌群落结构变异性的影响。8种磷形态共解释土壤解磷细菌群落结构变异的65.7%,RDA1解释了46.0%,RDA2解释了17.8%。在大兴安岭重度火烧迹地植被恢复后土壤黄杆菌属、慢生根瘤菌属、沙雷氏菌属和不动杆菌属与不同磷形态均呈正相关,是研究区域土壤磷转化的主要的执行者。前人发现,解磷细菌能分泌苹果酸、丙酸、乳酸、乙酸和柠檬酸等有机酸,或微生物代谢产生 CO_2 ,或分泌质子使介质酸度提高,并整合磷酸钙盐中 Ca^{2+} 使其溶解,但不同菌株作用机理有所差异^[43-44]。芦苇(*Phragmites communis*)根系环境中伯克霍尔德菌属与有效性较高的EX-P和Fe-P无相关性,而与Al-P和Ca-P的相关性极高^[14]。而本研究中伯克霍尔德菌属与活性 $\text{H}_2\text{O-P}_i$ 和 $\text{NaHCO}_3\text{-P}_i$ 呈正相关。伯克霍尔德菌属生长代谢过程中会产生草酸和酒石酸,释放出大量质子^[45],溶解难溶性磷酸盐供植物利用,所以增加了土壤 $\text{H}_2\text{O-P}_i$ 和 $\text{NaHCO}_3\text{-P}_i$ 含量。黄杆菌属与 $\text{H}_2\text{O-P}_i$ 和 $\text{NaHCO}_3\text{-P}_i$ 的密切关系是因为黄杆菌属可产生吲哚-3-乙酸(IAA)生长素,促使植物根系的胞外分泌物增加从而增加溶磷量^[46]。中活性NaOH-P是土壤供植物吸收利用的潜在磷源^[26],不动杆菌属和沙雷氏菌属与中活性NaOH-P相关性较高,这两类解磷细菌的丰度可能从一定程度上反映了土壤潜在的供磷能力。在研究区内,各属解磷细菌还待分离提纯,以便通过室内模拟培养试验进一步探究其解磷能力,以期更好地解释不同恢复方式林分土壤中磷形态的差异。

4 结 论

通过对大兴安岭重度火烧迹地人工恢复(樟子松、落叶松人工林)、人工促进天然恢复(次生林)和天然恢复(天然次生林)林地土壤磷形态和解磷细菌的研究发现:1)与天然恢复相比,人工恢复29年后林分土壤活性磷形态含量增加,尤其是落叶松人工林,有助于植物对土壤有效磷素的利用;与天然恢复相比,人工促进天然恢复林分表层土壤活性磷形态含量减少,在10~20 cm非根际土壤中增加,在根际土壤中 $\text{H}_2\text{O-P}_i$ 和 $\text{NaHCO}_3\text{-P}_i$ 含量增加, $\text{NaHCO}_3\text{-P}_o$ 含量减少。2)与天然恢复相比,重度火烧迹地人工恢复提

高了土壤解磷细菌丰度。3) 土壤黄杆菌属、慢生根瘤菌属、沙雷氏菌属和不动杆菌属与不同磷形态均呈正相关,可能是研究区域土壤磷转化的主要执行者。研究结果为土壤解磷细菌的解磷机理研究提供了理论依据,为大兴安岭重度火烧迹地植被恢复方式的选取提供了参考。

参考文献

- [1] Galvani R, Hotta LFK, Rosolem CA. Phosphorus sources and fractions in an oxisol under no-tilled soybean. *Scientia Agricola*, 2008, **65**: 415–421
- [2] 杨军, 高伟, 任顺荣. 长期施肥条件下潮土土壤磷素对磷盈亏的响应. 中国农业科学, 2015, **48**(23): 4738–4747 [Yang J, Gao W, Ren S-R. Response of soil phosphorus to P balance under long-term fertilization in fluvo-aquic soil. *Scientia Agricultura Sinica*, 2015, **48**(23): 4738–4747]
- [3] Schachtman DP, Reid RJ, Ayling RM. Phosphorus uptake by plants: From soil to cell. *Plant Physiology*, 1998, **116**: 447–453
- [4] Stewart JWB, Tiessen H. Dynamics of soil organic phosphorus. *Biogeochemistry*, 1987, **4**: 41–60
- [5] Stutter MI, Shand CA, George TS, *et al.* Land use and soil factors affecting accumulation of phosphorus species in temperate soils. *Geoderma*, 2015, **257–258**: 29–39
- [6] Prietzel J, Klysubun W, Werner F. Speciation of phosphorus in temperate zone forest soils as assessed by combined wet-chemical fractionation and XANES spectroscopy. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2016, **179**: 168–185
- [7] 张鑫, 谷会岩, 陈祥伟. 择伐干扰对小兴安岭阔叶红松林土壤磷形态及有效性的影响. 应用生态学报, 2018, **29**(2): 441–448 [Zhang X, Gu H-Y, Chen X-W. Effects of selective cutting on soil phosphorus forms and availability in Korean pine broadleaved forest in Xiaoxing'an Mountains of China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, **29**(2): 441–448]
- [8] 陈立新. 落叶松人工林土壤酸度变化与无机磷形态的关系. 中国水土保持科学, 2005, **3**(4): 108–114 [Chen L-X. Soil acidity change of larch plantation and relation between change and inorganic phosphorus types. *Science of Soil and Water Conservation*, 2005, **3**(4): 108–114]
- [9] Richardson AE, Hadobas PA, Hayes JE. Extracellular secretion of *Aspergillus* phytase from *Arabidopsis* roots enables plants to obtain phosphorus from phytate. *Plant Journal*, 2001, **25**: 641–649
- [10] Liu ZG, Li YC, Zhang SA, *et al.* Characterization of phosphate-solubilizing bacteria isolated from calcareous soils. *Applied Soil Ecology*, 2015, **96**: 217–224
- [11] 赵小蓉, 林启美, 孙焱鑫, 等. 玉米根际与非根际解磷细菌的分布特点. 生态学杂志, 2001, **20**(6): 62–64 [Zhao X-R, Lin Q-M, Sun Y-X, *et al.* Phosphobacteria distribution in rhizosphere and nonrhizosphere soil of corn. *Chinese Journal of Ecology*, 2001, **20**(6): 62–64]
- [12] Oliveira CA, Alves VMC, Marriel IE, *et al.* Phosphate solubilizing microorganisms isolated from rhizosphere of maize cultivated in an oxisol of the Brazilian Cerrado Biome. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, **41**: 1782–1787
- [13] Awais M, Tariq M, Ali A, *et al.* Isolation, characterization and inter-relationship of phosphate solubilizing bacteria from the rhizosphere of sugarcane and rice. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 2017, **11**: 312–321
- [14] 滕泽栋, 李敏, 朱静, 等. 野鸭湖湿地芦苇根际微生物多样性与磷素形态关系. 环境科学, 2017, **38**(11): 4589–4597 [Teng Z-D, Li M, Zhu J, *et al.* Effects of soil microbial diversity on the phosphate fraction in the rhizosphere of *Phragmites communis* in the Yeyahu Wetland in Beijing, China. *Environmental Science*, 2017, **38**(11): 4589–4597]
- [15] Sui Y, Thompson ML, Shang C. Fractionation of phosphorus in a mollisol amended with biosolids. *Soil Science Society of America Journal*, 1999, **63**: 1174–1180
- [16] Hedley MJ, Stewart JWB, Chauhan BS. Changes in inorganic and organic soil phosphorus fractions induced by cultivation practices and by laboratory incubations. *Soil Science Society of America Journal*, 1982, **46**: 970–976
- [17] Biddle JF, Fitz-Gibbon S, Schuster SC, *et al.* Metagenomic signatures of the Peru Margin seafloor biosphere show a genetically distinct environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, **105**: 10583–10588
- [18] Jing X, Huang WH, Tang YJ, *et al.* *Eucommia ulmoides* Oliv. (Du-Zhong) lignans inhibit angiotensin II-stimulated proliferation by affecting P21, P27, and bax expression in rat mesangial cells. *Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine*, 2015, **2015**: 987973, doi: 10.1155/2015/987973
- [19] 杨玉盛, 何宗明, 邹双全, 等. 格氏栲天然林与人工林根际土壤微生物及其生化特性的研究. 生态学报, 1998, **18**(2): 198–202 [Yang Y-S, He Z-M, Zou S-Q, *et al.* A study on the soil microbes and biochemistry of rhizospheric and total soil in natural forest and plantation of *Castanopsis kauakamii*. *Acta Ecologica Sinica*, 1998, **18**(2): 198–202]
- [20] Hunger S, Sims JT, Sparks DL. How accurate is the assessment of phosphorus pools in poultry litter by sequential extraction? *Journal of Environmental Quality*, 2005, **34**: 382–389
- [21] Johnson AH, Frizano J, Vann DR. Biogeochemical implications of labile phosphorus in forest soils determined by the Hedley fractionation procedure.

- Oecologia*, 2003, **135**: 487–499
- [22] Rose TJ, Hardiputra B, Rengel Z. Wheat, canola and grain legume access to soil phosphorus fractions differs in soils with contrasting phosphorus dynamics. *Plant and Soil*, 2010, **326**: 159–170
- [23] Cross AF, Schlesinger WH. A literature review and evaluation of the Hedley fractionation: Applications to the biogeochemical cycle of soil phosphorus in natural ecosystems. *Geofisica Internacional*, 1995, **64**: 197–214
- [24] 孔健健, 张亨宇, 荆爽. 大兴安岭火后演替初期森林土壤磷的动态变化特征. *生态学杂志*, 2017, **36**(6): 1515–1523 [Kong J-J, Zhang H-Y, Jing S. Dynamic characteristics of forest soil phosphorus in the early succession after fire in Great Xing'an Mountains. *Chinese Journal of Ecology*, 2017, **36**(6): 1515–1523]
- [25] 孙桂芳, 金继运, 石元亮. 腐殖酸和改性木质素对土壤磷有效性影响的研究进展. *土壤通报*, 2011, **42**(4): 1003–1009 [Sun G-F, Jin J-Y, Shi Y-L. Advances in the effect of humic acid and modified lignin on availability to crops. *Chinese Journal of Soil Science*, 2011, **42**(4): 1003–1009]
- [26] Wright RB, Lockaby BG, Walbridge MR. Phosphorus availability in an artificially flooded southeastern floodplain forest soil. *Soil Science Society of America Journal*, 2001, **65**: 1293–1302
- [27] 杨小燕, 范瑞英, 王恩姮, 等. 典型黑土区不同水土保持林表层土壤磷素形态及有效性. *应用生态学报*, 2014, **25**(6): 1555–1560 [Yang X-Y, Fan R-Y, Wang E-H, et al. Topsoil phosphorus forms and availability of different soil and water conservation plantations in typical black soil region, Northeast China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2014, **25**(6): 1555–1560]
- [28] Selman PC, Hart SC. Phosphorus and soil development: Does the Walker and Syers model apply to semi-arid ecosystems? *Ecology*, 2010, **91**: 474–484
- [29] Song C, Han XZ, Tang C. Changes in phosphorus fractions, sorption and release in Udic Mollisols under different ecosystems. *Biology and Fertility of Soils*, 2007, **44**: 37–47
- [30] Jones DL, Darrah PR. Role of root derived organic acids in the mobilization of nutrients from the rhizosphere. *Plant and Soil*, 1994, **166**: 247–257
- [31] 杨威, 周卫军, 包春红, 等. 茶树根际土壤磷的解吸特性. *应用生态学报*, 2013, **24**(7): 1843–1848 [Yang W, Zhou W-J, Bao C-H, et al. Desorption characteristics of phosphorus in tea tree rhizosphere soil. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2013, **24**(7): 1843–1848]
- [32] Turner BL, Driessen JP, Haygarth PM, et al. Potential contribution of lysed bacterial cells to phosphorus solubilisation in two rewetted Australian pasture soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, **35**: 187–189
- [33] Krey T, Vassilev N, Baum C, et al. Effects of long-term phosphorus application and plant-growth promoting rhizobacteria on maize phosphorus nutrition under field conditions. *European Journal of Soil Biology*, 2013, **55**: 124–130
- [34] 吴则焰, 林文雄, 陈志芳, 等. 武夷山自然保护区不同植被类型土壤微生物群落特征. *应用生态学报*, 2013, **24**(8): 2301–2309 [Wu Z-Y, Lin W-X, Chen Z-F, et al. Characteristics of soil microbial community under different vegetation types in Wuyishan National Nature Reserve, East China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2013, **24**(8): 2301–2309]
- [35] 赵琼, 曾德慧, 于占源, 等. 沙地樟子松人工林土壤磷素转化的根际效应. *应用生态学报*, 2006, **17**(8): 1377–1381 [Zhao Q, Zeng D-H, Yu Z-Y, et al. Rhizosphere effects of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* on soil phosphorus transformation. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, **17**(8): 1377–1381]
- [36] 盛荣, 肖和艾, 谭周进, 等. 土壤解磷微生物及其磷素有效性转化机理研究进展. *土壤通报*, 2010, **41**(6): 1505–1510 [Sheng R, Xiao H-A, Tan Z-J, et al. Advance in phosphorus-dissolving microorganisms and the mechanisms on phosphorus transformation and availability. *Chinese Journal of Soil Science*, 2010, **41**(6): 1505–1510]
- [37] Katznelson H, Peterson EA, Rouatt JW. Phosphate-dissolving microorganisms in seed and in the root zone of plants. *Canadian Journal of Botany*, 2011, **40**: 1181–1186
- [38] Reyes I, Valery A, Valdiz Z. Phosphate-solubilizing microorganisms isolated from rhizospheric and bulk soils of colonizer plants at an abandoned rock phosphate mine. *Plant and Soil*, 2006, **287**: 69–75
- [39] 吕德国, 于翠, 杜国栋, 等. 樱桃属(*Cerasus*)植物根围微生物多样性. *生态学报*, 2008, **28**(8): 3882–3890 [Lyu D-G, Yu C, Du G-D, et al. Microbe diversity in the rhizosphere of *Cerasus* plants. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, **28**(8): 3882–3890]
- [40] 马雪松, 王文波, 王延平, 等. 杨树人工林连作与轮作对土壤解磷微生物类群的影响. *应用生态学报*, 2016, **27**(6): 1877–1885 [Ma X-S, Wang W-B, Wang Y-P, et al. Characteristics of phosphate-solubilizing microbial community in the soil of poplar plantations under successive-planting and rotation. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2016, **27**(6): 1877–1885]
- [41] 王延平, 王华田. 植物根分泌的化感物质及其在土壤中的环境行为. *土壤通报*, 2010, **41**(2): 501–507 [Wang Y-P, Wang H-T. Allelochemicals from roots exudation and its environment behavior in soil. *Chinese Journal of Soil Science*, 2010, **41**(2): 501–507]
- [42] Pérez E, Sulbarán M, Ball MM, et al. Isolation and characterization of mineral phosphate-solubilizing bacteria naturally colonizing a limonitic crust in the south-

eastern Venezuelan region. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, **39**: 2905–2914

[43] 林启美, 王华, 赵小蓉, 等. 一些细菌和真菌的解磷能力及其机理初探. *微生物学报*, 2001, **28**(2): 26–30 [Lin Q-M, Wang H, Zhao X-R, *et al.* Capacity of some bacteria and fungi in dissolving phosphate rock. *Microbiology China*, 2001, **28**(2): 26–30]

[44] Kim YH, Bae B, Choung YK. Optimization of biological phosphorus removal from contaminated sediments with phosphate-solubilizing microorganisms. *Journal of Bioscience and Bioengineering*, 2005, **99**: 23–29

[45] 潘虹, 曹翠玲, 林雁冰, 等. 石灰性土壤解磷细菌的鉴定及其对土壤无机磷形态的影响. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 2015, **43**(10): 114–122

[Pan H, Cao C-L, Lin Y-B, *et al.* Identification of PSB and their impact on soil inorganic phosphorus. *Journal of Northwest A&F University (Natural Science)*, 2015, **43**(10): 114–122]

[46] Soltani AA, Khavazi K, Rahmani HA, *et al.* Plant growth promoting characteristics in some *Flavobacterium* spp. isolated from soils of Iran. *Journal of Agricultural Science*, 2010, **2**: 106–115

作者简介 春 雪, 女, 1995 年生, 硕士研究生。主要从事水土保持及生态修复研究。E-mail: chunxue1995@ 163.com

责任编辑 肖 红
开放科学(资源服务)标识码(OSID): 