

DOI: 10.5846/stxb201407111421

王吉鹏, 吴艳宏. 磷的生物有效性对山地生态系统的影响. 生态学报, 2016, 36(5): 1204–1214.

Wang J P, Wu Y H. Phosphorus bioavailability in mountain ecosystems: characteristics and ecological roles. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(5): 1204–1214.

磷的生物有效性对山地生态系统的影响

王吉鹏^{1,2,3}, 吴艳宏^{1,2,*}

1 中国科学院 成都山地灾害与环境研究所, 成都 610041

2 中国科学院 山地表生过程与生态调控重点实验室, 成都 610041

3 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 磷(P)的生物有效性对山地生态系统的发育和稳定至关重要。由于大气 CO₂ 浓度升高和 N 沉降增加, 生态系统 C、N 和 P 的化学计量比失衡, P 的生物有效性受到更多关注。近年来山地系统中 P 的研究不断深入, 2004—2013 年间 ISI Web of Knowledge 中相关研究论文几乎是此前近百年的 3 倍。总结了山地生态系统中 P 的生物有效性的特点及其对植物物种多样性和初级生产力的影响。山地生态系统 P 的生物有效性因垂直高差和地形梯度空间变异明显, 快速物质运移和生物过程是控制山地生态系统 P 的生物有效性的关键因素。P 的生物有效性可以影响山地生态系统物种多样性和初级生产力, 其对初级生产力的限制存在于全球范围内的山地生态系统。当 P 的生物有效性发生改变时, 山地生态系统的结构越复杂, 其植物物种多样性和初级生产力的响应可能会越平缓。全球变化的重要驱动因子(如增温和 N 沉降增加)可以直接或间接地改变山地生态系统 P 的生物有效性, 因此需要在山地生态系统中加强长期监测和养分控制实验, 并结合新型 P 分析技术, 以期认识山地生态系统 P 的生物有效性的现状、变化趋势和对生态系统的影响, 从而为适应全球变化背景下山地生态系统养分状况的改变提供依据。
关键词: 山地生态系统; 磷; 生物有效性; 初级生产力; 物种多样性

Phosphorus bioavailability in mountain ecosystems: characteristics and ecological roles

WANG Jipeng^{1,2,3}, WU Yanhong^{1,2,*}

1 Chengdu Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

2 Key Laboratory of Mountain Surface Processes and Ecological Regulation, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Phosphorus (P) is an essential element for sustainable development of terrestrial ecosystems. Mountains cover approximately 20% of the land area. The biogeochemical cycle of P in the mountain ecosystems differs from that in lowland ecosystems because of the huge spatial heterogeneity, fast transport of materials, and relatively rich biodiversity. As global changes, the increase in temperature, atmospheric CO₂ concentration, and N deposition have disrupted the stoichiometric equilibrium of C, N, and P. In mountain ecosystems, especially alpine regions that are sensitive to global changes, P bioavailability has become a hot area in the field of biogeochemical-cycle research. Nearly three times as many articles on the biogeochemical cycle of P in mountain ecosystems were published in the last decade in comparison with the century before. This review summarizes the characteristics of P bioavailability in mountain ecosystems; its effects on plant biodiversity and primary productivity are comprehensively explored. The P bioavailability in mountain ecosystems differs from that in lowland ecosystems in three ways: (1) there is obvious spatial heterogeneity in P bioavailability (because of

基金项目: 国家自然科学基金项目(41272200)

收稿日期: 2014-07-11; 网络出版日期: 2015-07-22

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yhwu@imde.ac.cn

<http://www.ecologica.cn>

steep elevation and topographic gradients), which exists on different spatial scales and in various forms depending on the factors influencing the biogeochemical cycle of P; (2) the P bioavailability in the mountains is significantly affected by the fast P transport, because hydrologic and gravitational processes are accelerated by the steep elevation gradient; and (3) biological processes are the key factors influencing the P bioavailability in the mountains. Plants and microorganisms act both as active pools and regulators in the P cycle. It is generally accepted that diversity of plant species reaches its maximum at moderate P bioavailability. Under conditions of low and high P bioavailability, P limitations and competitive exclusion may suppress the diversity of plant species. Nevertheless, in mountain ecosystems with complex structures, some mechanisms (including disturbance, niche separation, and rich biodiversity) can alleviate this suppression; thus, plant species diversity may be affected to a lesser degree by the changes in P bioavailability. In terms of the primary productivity, limitations on P bioavailability can be found in mountain ecosystems worldwide according to field surveys and nutrient manipulation experiments. In contrast to the croplands featured by single species, the responses of primary productivity in the mountain ecosystems to P bioavailability can be affected by composition of the set of plant species. When P bioavailability decreases, species with high P utilization efficiency can become more dominant; thus, the primary production may not decrease substantially. In addition, environmental factors such as temperature, water, wind, and radiation in mountain ecosystems may further weaken the responses of primary productivity to P bioavailability. Therefore, just as the plant species diversity, the primary productivity in mountain ecosystems with complex structure may be less sensitive to the changes in P bioavailability. The P bioavailability in the mountains is more sensitive to global changes (e.g., an increase in temperature and N deposition) because these regions generally have low temperature and N limitations. An increase in temperature and N deposition can alter the P bioavailability in mountain ecosystems directly or indirectly. Meanwhile, P bioavailability can, to a certain degree, affect the responses of mountain ecosystems to global changes. Long-term field observation and nutrient manipulation experiments, together with the use of new P analysis techniques such as X-ray absorption near-edge structure (XANES) spectroscopy and nuclear magnetic resonance (NMR) open up new opportunities to elucidate the P status, its changing trends, and its influences on mountain ecosystems. On the basis of this knowledge, it is possible to achieve better adaptation to the changing nutrient status in mountain ecosystems.

Key Words: mountain ecosystem; phosphorus; bioavailability; primary productivity; biodiversity

P 参与植物体的遗传、代谢、调节过程和结构性物质的构建,是植物必需的大量元素。土壤发育后期,P 的生物有效性下降,P 限制可能会造成生态系统的退化^[1];另一方面,人类活动导致的 P 有效性增加可能会导致物种多样性下降^[2]。实验和模型研究结果显示 P 限制在生态系统中普遍存在,并导致初级生产力受到抑制。Wang 等根据模型模拟结果,认为 P 限制造成大部分热带常绿阔叶森林和热带稀树草原的初级生产力减少 20%^[3]。Elser 等通过对全球范围内不同生态系统施肥实验的荟萃分析(meta-analysis),发现 N 和 P 同时添加产生协同作用,显著提高陆地、淡水和海洋生态系统的初级生产力^[4]。

山地是陆地生态系统的重要组成部分,占全球陆地面积的 20%。由于山地生态系统具有巨大的空间变异、快速的物质运移过程以及丰富的生物量和物种多样性,山地 P 的生物地球化学循环不同于其他陆地生态系统^[5]。这导致山地生态系统 P 的生物有效性的分布特征和控制因素异于低地,其对生态系统初级生产力和物种多样性的影响也具有山地特色。山地是下游生态系统重要的物源区^[6],因此,山地生态系统 P 的有效性和生物地球化学循环不仅会影响自身的可持续性,也会对下游生态系统的生态安全造成影响。

全球变化,如气温升高、大气 CO₂ 浓度升高和 N 沉降增加等,会影响生物和生态系统的营养元素浓度和 C:N:P 生物计量学特征,进而改变生态系统的结构和功能^[7]。山地生态系统,尤其是高山区是全球变化的敏感区域^[8],了解山地生态系统 P 的生物有效性可以帮助人们预测和适应全球变化背景下山地生态系统的变化。本综述总结了山地生态系统 P 研究的成果,对山地生态系统 P 的生物有效性的特点和 P 的有效性对山

地生态系统植物物种多样性和生产力的影响进行了探讨,最后展望了全球变化背景下山地生态系统 P 的生物有效性。

1 山地生态系统 P 的生物有效性的研究现状

最近 10 年,生态系统中与 P 相关的研究集中在农田和陆地水体,可见研究重点在于提高农田生产力和缓解可能由于 P 肥不合理使用导致的水体富营养化(图 1A)。山地生态系统包含森林、草原、农田、陆地水体和湿地等多种陆地生态系统,用主题词中含有 alpine 或 mount* 或 montane 或 upland 的文献近似代表开展于山地生态系统的研究。可见有关山地生态系统中 P 的研究在一个世纪内成指数增长,2004—2013 年间 ISI Web of Knowledge 中相关研究论文几乎是此前近百年的 3 倍(图 1B),但所占比重仍较小(图 1A)。

土壤中 P 的生物有效性由其形态组成决定,有效态 P 一般在总 P 中所占比重很小,P 的生物有效性是 P 生物地球化学循环研究的热点。山地生态系统为研究控制 P 的生物有效性的因素和 P 的生物有效性对生态系统的影响提供了理想场所。山地生态系统中 P 的生物有效性的研究主要在以下方面开展:(1) 不同空间尺度上 P 的生物有效性的分布状况;(2) 各种生态因素和过程如何影响 P 的生物地球化学循环和生物有效性;(3) P 的生物有效性对生态系统的影响,尤其是 P 生物有效性变化导致的植物群落的适应、竞争、入侵和灭绝格局的改变,以及由此导致的生态系统生产力和物种多样性的改变。

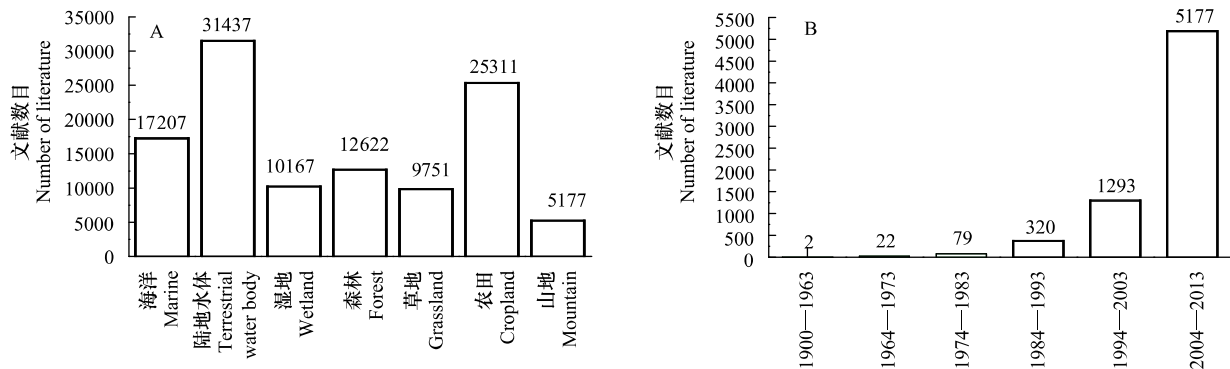


图 1 生态系统研究与磷相关的文献数目

Fig.1 The number of ecosystem studies related to phosphorus

A: 2004—2013 年不同类型生态系统中与 P 相关的文献数目; B: 1900—2013 年间山地生态系统中与 P 相关的文献数目; 所用数据库为 ISI Web of Knowledge; 对于海洋,检索主题词为: marine or bay or sea or coast* or ocean* and phosphorus; 对于陆地水体,检索主题词为: freshwater or lake or stream or river and phosphorus; 对于湿地,检索主题词为: wetland or marsh or bog or fen or swamp or estuarine or everglade and phosphorus; 对于森林,检索主题词为: forest or wood* and phosphorus; 对于草地,检索主题词为: prairie or grass* or shrub* or savanna* and phosphorus; 对于农田,检索主题词为: crop* and phosphorus; 对于山地,检索主题词为: alpine or mount* or montane or upland and phosphorus; 当所有主题词同时出现时文献可被检索到; or: 任一主题词出现时文献可被检索

2 山地生态系统 P 的生物有效性

2.1 P 的生物有效性的定义

P 的生物有效性是指在某一时段,生态系统中能够被生物体获取的 P 的数量。生态系统中总 P 的数量一般较大,但生物有效态 P 可能很少并成为生物生长的限制因素。土壤中 P 的形态及其数量,植物器官中 P 的含量通常被用作生态系统中 P 的生物有效性的指标。利用弱酸性或弱碱性的溶液,如 NaHCO_3 , NH_4Cl 或乳酸,对土样进行浸提,可模拟植物根际行为从而刻画生物有效态 P^[9]。在常用的 Hedley 连续提取方法中,树脂和 NaHCO_3 浸提态 P 被认为可以在植物的一个生长季内被利用^[10]。此外,同位素稀释技术可基于过程刻画土壤溶液中磷酸根的更新,从而反映土壤中 P 的生物有效性^[11]。岩石是陆地生态系统中 P 的主要来源,风化释放的 P 一部分参与生态系统 P 的内部循环(图 2⑧)。循环过程中,部分 P 转化为难分解有机 P 或被金

属氧化物强烈束缚(图 2⑩),或被径流带走并迁移出生态系统(图 2⑨和⑪),从而退出 P 的内部循环。在大的时空尺度上 P 的生物有效性取决于岩石和土壤风化释放和流失的相对强弱,其影响因素为地壳抬升速率、岩石和土壤性质、气候和径流^[12-13]。在单个生态系统的尺度上, P 的生物有效性受其生物地球化学循环的控制,取决于各种生物过程(图 2③—⑦)和地球化学过程(图 2①和②),其影响因素为植被覆盖、凋落物数量和质量、根系分布、土壤理化性质和母质^[14-18]。

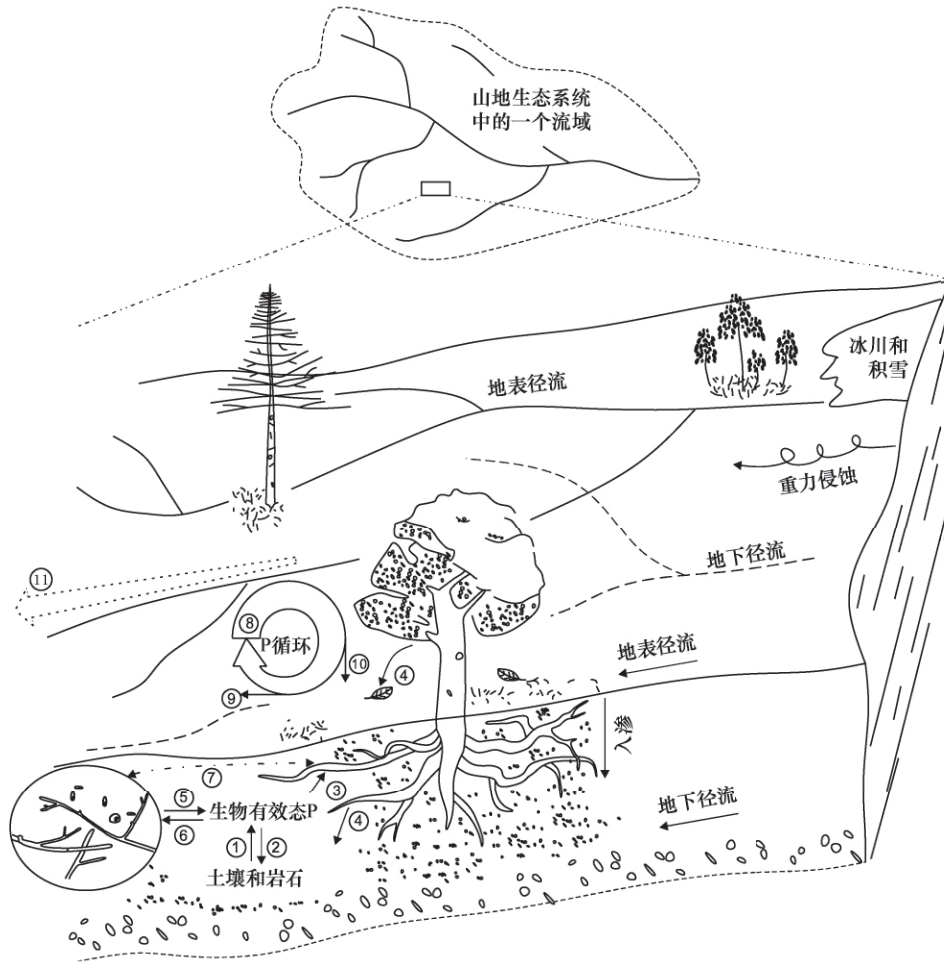


图 2 山地生态系统磷的生物地球化学循环

Fig.2 Biogeochemical cycle of phosphorus in a mountain ecosystem

①岩石-土壤中的 P 溶解-解吸附至土壤溶液;② P 通过沉淀/吸附被固定;③ P 被根系吸收;④ 植物通过凋落物向土壤归还 P;⑤ 有机 P 被微生物矿化;⑥ 微生物固定 P;⑦ 微生物植物间相互作用,如激发效应、共生,从而调节 P 循环;⑧ P 的内部循环;⑨ P 通过径流从内部循环流失;⑩ P 转化为稳定的有机/无机形态,从内部循环流失;⑪ P 通过径流迁移。

受山地特点的影响,山地生态系统 P 的生物地球化学循环不同于低地,主要体现在以下方面:(1) P 的内部循环(P 由岩石圈和土壤圈到生物圈,再返回土壤圈)具有明显空间变异;(2) 由于冰雪覆盖的季节变化、巨大高差和陡坡,径流和重力侵蚀使 P 在山地土壤中的运移过程快于低地;(3) 施肥等人为干扰在山地生态系统要弱于低地,自然生态系统的生物过程是控制 P 的生物地球化学循环的关键因素。这使山地生态系统 P 的生物有效性有别于低地生态系统。

2.2 山地生态系统 P 的生物有效性具有明显的空间变异

由于地形梯度和垂直高差,山地生态系统的非生物因子(如温度、降水、风、积雪状况、土壤湿度等)和生物因子(如植物群落的结构和功能)可以在小空间范围内表现出巨大变异。土壤 P 的生物有效性受这些环境因子综合影响,在水分和有机质含量低的土壤中,主要受物理化学过程控制,在水分和有机质含量高的土壤中,主要受生物过程控制^[15,19],因而也表现出明显的空间变异。例如在 Niwot Ridge 高山区,地形和融雪梯度

影响土壤湿度,造成土壤 P 形态和有效性分异,在积雪厚度适中的平坦地形上发育的土壤具有最高的 P 生物有效性^[20]。在法国 Eastern Pyrenees 海拔 2000—2400 m 地区,由于地形、微气候和植被的差异发育了始成土和灰化土,这两种土壤 P 形态和含量有明显差异^[21]。在山地冰川退缩迹地和滑坡体上会发育植被和土壤的生态系统年代序列,因发育年龄不同,生态系统 P 的生物有效性会沿演替序列形成空间梯度。例如在贡嘎山海螺沟冰川退缩区 120a 演替序列上,表层土壤原生矿物 P 快速减少,而有机 P 快速积累,土壤生物有效态 P 由 30a 处总 P 的 5% 增加至 120 处总 P 的 11.5%^[22-23]。

山地生态系统土壤 P 生物有效性的空间变异体现在不同尺度上。以高山树线为例,在流域内和流域间尺度上,蒙大拿冰川公园高山树线区由于母质、土壤湿度和植被类型不同,高山矮曲林土壤 Bray-P 含量不同于苔原^[24],Niwot Ridge 高山树线土壤总 P 和生物有效态 P 均在高山矮曲林最高,苔原区生物有效态 N:P 是亚高山森林区的 22 倍^[25];在单株尺度上,Niwot Ridge 高山矮曲林内树木下风向总 P 和有效态 P 含量高于上风向^[25]。

这种空间变异在不同山地生态系统表现形式不同。例如在热带山地垂直带谱上,有研究表明土壤 P 的生物有效性随海拔升高而降低^[26-30]。这是因为热带山地高海拔地区低温、多雾的环境导致了初级生产力低下,营养元素吸收受到抑制,凋落物数量和质量均低于低地生态系统,低温、水饱和的土壤以及低凋落物质量又会抑制凋落物矿化作用,如此在热带山地生态系统形成一个 P 限制的正向反馈,导致 P 的生物有效性低下。但这一趋势可被土壤发育程度的差异打破,热带山地高海拔处低温条件下土壤风化程度相对低^[31],加上高强度水土流失和地质灾害使年轻土层暴露^[32],所以 P 的生物有效性相对低海拔高。可见气候和土壤发育程度在以上情形中分别成为控制 P 生物有效性的关键因素,因此在不同山地生态系统中 P 生物有效性的空间变异表现形式可能不同。

2.3 山地生态系统 P 的生物有效性受快速物质运移影响

重力侵蚀和水文过程导致山区快速的物质运移。侵蚀和堆积过程很大程度上影响山地土壤发育:一方面,侵蚀过程带走粘粒和有机质,从而降低年轻土壤肥力;另一方面,侵蚀作用带走缺乏养分的风化产物,暴露新鲜母质,从而更新高度风化土壤的肥力^[33]。

山区频发的重力侵蚀带走大量表面物质,例如滑坡导致植被覆盖的下降以及土层松散,使山体更倾向于被侵蚀,因而导致土壤 P 的流失和生物有效性下降。在湿润的热带山地森林,滑坡使地上生物量和土壤 C 以 $(7.6 \pm 2.9) \text{ t km}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 的速率迁移,其中约 30% 进入河道^[34],可以设想大量 P 也因山体滑坡而迁移。Caruso 和 Jensen 发现泥石流冲积锥和崩积物是暴雨过程中溪流内颗粒态 P 的重要来源^[35]。另一方面,风化产物被山体滑坡剥蚀后,P 的生物有效性会因新鲜母质的暴露而增加,因为新鲜岩石表面的化学风化速率可以比土壤覆盖情形下高 44%^[12]。例如 van de Weg 等推测水土流失和地质灾害是维持热带山地高海拔土壤 P 生物有效性的机制之一^[32];在新西兰西南湿润高山区,未受干扰的土壤在 <10000a 内出现 P 限制,而滑坡过程可使养分更新,并提高初级生产力^[34]。

冰雪覆盖是山区水文过程的重要影响因素^[36],积雪和冰川也是高山区化学物质的重要库存^[37]。高山区融雪季节,活跃的水文过程导致营养元素随径流迁移^[38],也通过影响土壤理化性质,如湿度^[20],间接影响土壤中营养元素的有效性。例如在澳大利亚中部高山区,Haselwandter 等发现冰雪融水中含有可满足本地区植物生长所需要的 P^[39];在 Niwot Ridge 高山苔原,冰雪融水增加了土壤湿度,从而提高了土壤 P 的生物有效性^[20]。

2.4 生物过程是控制山地生态系统 P 生物有效性的关键因素

在自然生态系统如森林和草原中,土壤中的有机 P 和微生物量 P 占很大比重。尤其是在表层土壤中,微生物过程和根系分布很大程度上决定了 P 的生物有效性^[16]。生物过程在山地生态系统中发挥关键作用(图 3),例如在科罗拉多高海拔地区,土壤中受生物过程控制的 P 形态占总 P 的比重高于 Cross 和 Schlesinger 利用全球尺度数据库得出的结果^[15,25]。

山地生态系统可支持巨大的植物生物量,除了通过改变根际环境和微气候等控制 P 的生物地球化学循环,植物生物量 P 本身是重要 P 库,例如贡嘎山海螺沟冰川退缩区植被演替至约 80—120a 后,大量的 P 被储存在植物生物量中(299.3 kg/hm^2)^[22];在美国 Catskill 山,林下短命草本植物在春季增温融雪过程中蓄存 P 等营养元素,缓解了生态系统春季养分的流失^[40];在长白山,苔藓植物是暗针叶林的重要 P 库^[41]。山地植物还可以间接影响土壤养分有效性,在 Niwot Ridge 树线,植被影响风对物质的运移,塑造了积雪深度和外源营养物质沉降的空间格局,使高山矮曲林带和树木的背风坡 P 的生物有效性最大^[25]。

微生物对 P 生物有效性的重要性体现在微生物过程对土壤 P 的生物有效性的影响和微生物量 P 库的自身周转。微生物过程主要包括(1)与植物共生形成外生菌丝扩大根系吸收范围,(2)分泌荷尔蒙或酶促进根系发育,(3)分泌质子、有机酸和铁载体等代谢产物以及磷酸酶、纤维素酶等酶,改善根际 P 的生物有效性^[42]。微生物量 P 库是土壤 P 库的重要组成部分,由于快速周转,其自身矿化是土壤 P 更新的重要机制^[11]。由于低温对矿化速率的限制和微生物群落明显的季节变化,高山区土壤微生物过程对 P 生物有效性的调节作用更为显著。法国 Eastern Pyrenees 山、俄罗斯高加索东北部 Malaya Khatipara 山、北欧 Fennoscandian 山脉高山土壤的一个共同特征是土壤有机质含量高,而且含有高浓度无机 P 和易分解态有机 P^[21,43-44]。微生物生物量和群落结构会发生季节和年际变化^[45],这期间发生对 P 的固定和微生物细胞裂解释放会影响土壤 P 的生物有效性。例如在澳大利亚 Calcareous 山北部,由于土壤微生物固定作用和植物吸收,土壤 NaHCO_3 提取态 P 的浓度在 4 月份达到最低^[46]。在意大利北部高山沼泽,人工增加积雪覆盖后,微生物活性增加,吸收并积累了更多 P,微生物生物量 N/P 比例下降,这可能会导致植物可以利用的有效态 P 减少^[47]。

3 P 的生物有效性对山地生态系统的影响

山地生态系统 P 的生物有效性在空间和时间上均存在明显变异;作为全球变化敏感区域,山地生态系统正在和将要发生的改变会进一步影响 P 的生物有效性。P 的生物有效性的时空变异是否参与山地生态系统景观格局的构建,其随全球变化的改变又会对山地生态系统的结构和功能造成怎样的影响?这些问题的解答有赖于我们对 P 的生物有效性在山地生态系统中所扮演角色的理解。

P 的生物有效性会影响生态系统的结构,具体来说,在个体水平上,不同物种植物具有不同的 P 需求量和获取能力,所以在 P 的生物有效性发生改变时,各物种的生产力和物质分配策略会发生不同的改变。个体水平上生物对 P 的生物有效性的差异性反应会通过竞争等物种间相互作用,改变群落组成;生物在适应 P 的生物有效性改变时的策略,例如向土壤分泌有机酸、磷酸酶,增加向根的投入等,改变土壤理化性质,生物量的变化会改变照度和蒸散发强度,从而改变微气候。P 的生物有效性也会影响生态系统的功能,因为 P 本身作为一种大量营养元素可以成为生态系统生产力的限制因素,而且 P 的生物有效性通过影响生态系统结构间接引起养分库和循环速率差异显著^[33]。山地生态系统首先具有较高的物种多样性和丰富的潜在可定居物种,为 P 生物有效性变化提供了备选物种库;其次,母质、地形和气候的空间变异使相同的 P 的生物有效性在不同环境下效应不同,例如在 P 生物有效性低下地区,若同时存在严重水分限制,添加 P 可能不会明显增加生态系统初级生产力,但水分限制解除后, P 成为初级生产力的主要限制因素,因而 P 生物有效性的改善会提高初级生产力。接下来将讨论 P 的生物有效性如何影响山地生态系统的植物物种多样性和初级生产力。

3.1 P 的生物有效性对植物物种多样性的影响

限制性养分元素的生物有效性会影响植物群落结构,一般中等养分水平下物种多样性达到最大^[48],所以植物物种多样性会随 P 的生物有效性增加呈现单峰变化(图 3①)。养分有效性除了通过影响物种定居和生产力影响物种多样性,不同养分元素间的比例也会影响群落物种多样性,有学者认为当养分供应比例(如 N:P)平衡在适中的比例范围内时,物种多样性最高^[49],当偏离这一范围时,物种多样性会下降(图 3②)。群落物种多样性是多种生态过程之间微妙相互作用的结果,当把其他环境因素考虑进来时,生态系统中物种多样性随 P 的生物有效性的变化可能会偏离以上模式。在 P 充足供应的情况下,干扰^[50]、其他环境要素(如水

分^[51] 等的胁迫会抑制优势物种的生长,避免竞争排除的出现;当这些胁迫在时间或空间上分异时,会造成生态位分离^[50],以上两点使物种多样性在没有 P 限制时维持在较高水平(图 3b)。在 P 极端缺乏时,由于不同物种适应 P 限制的策略各异^[52],以及生物和物理化学过程导致的环境中 P 形态的分异^[50],如果潜在物种库充足,仍会有较多物种出现在极度缺 P 的环境中(图 3a)。

地形高差使山地生态系统频繁受到重力侵蚀和水文过程的干扰;资源供给(如水分、养分、光照)和调节因素(如土壤 pH 值、温度)的空间变异使山地生态系统可能受 P 限制之外的因素制约,也创造了充足的生态位,这两个因素使 P 充分供应时不会发生竞争排除。例如陡峭高差和地形梯度使厄瓜多尔和巴西热带山地森林土壤养分状况具有明显空间变异,并导致其丰富的物种多样性^[53-54]。丰富的物种多样性和巨大的空间变异使山地生态系统具有充足的潜在物种库和适于其定居的微环境,从而使物种多样性在 P 限制时不至于锐减。例如在安第斯山东坡和与之相连的亚马逊低地,土壤养分普遍贫乏,而物种多样性极其丰富^[31]。所以可以推测山地生态系统结构越复杂,其植物物种多样性随 P 的生物有效性的变化可能越平缓。例如在物种结构相对简单的高山区,短期养分控制实验结果支持中等 P 养分状况下植物物种多样性最大的理论^[55-56],而在物种结构复杂的山地森林,没有确切证据表明植物物种多样性对 P 的生物有效性发生短期响应。但施肥实验的结果显示,添加 P 或 N 和 P 后,山地森林群落中不同物种表现出差异的生长反应和干旱胁迫敏感性^[53, 57-58],如果这些短期差异可以持续,山地森林生态系统的植物物种多样性会随 P 的生物有效性的变化而变化^[53]。

3.2 P 的生物有效性对初级生产力的影响

当不存在水分限制时,土壤养分有效性经常是陆地生态系统初级生产力的限制因素。不同于单一物种的农田,自然生态系统物种组成会随 P 的生物有效性发生改变,因此 P 的生物有效性对初级生产力的限制会受到物种组成的影响。根据 Chapin 等,自然生态系统 P 限制在中等 P 的生物有效性水平上达到最大^[59]。

P 限制可以存在于全球范围内的山地生态系统。有证据表明婆罗洲、夏威夷、牙买加、哥伦比亚、厄瓜多尔、秘鲁和波多黎各的热带山地森林均不同程度的受到 P 限制^[29, 31, 57-58, 60-63]。在位于亚热带的鼎湖山,演替 400a 后,季风常绿阔叶林的初级生产力近 30 年来发生了下降,通过分析土壤 P 的生物有效性、土壤酸性磷酸酶活性以及植物叶片 N:P 值,可认为 P 的生物有效性下降是造成生态系统生产力下降的原因^[64]。在新西兰温带山地雨林,由于降水充足,土壤在 < 10000a 的发育过程中出现 P 缺乏和生态系统退化的现象^[34, 65]。高山区的大量研究,例如在科罗拉多州的落基山、俄罗斯高加索山西北部、瑞典北部亚极地高山,均证实 P 或 N, P 添加可以提高生态系统的初级生产力^[55-56, 66-69]。

群落组成会影响初级生产力对 P 的生物有效性的反应。在植物生理的水平上,首先,生长于养分贫瘠环境下的植物在养分条件改善时倾向于积累高浓度的养分元素,而不是加快生长^[59];其次,某些高山区植被可能将 P 储存于地下生物量或繁殖器官,而不是分配到叶片^[67, 70],这样植物生物量在 P 限制消除后不一定显著增加。在植物群落水平上,不同物种对 P 生物有效性改变的反应不同,各种反应可能会彼此抵消,这样初级

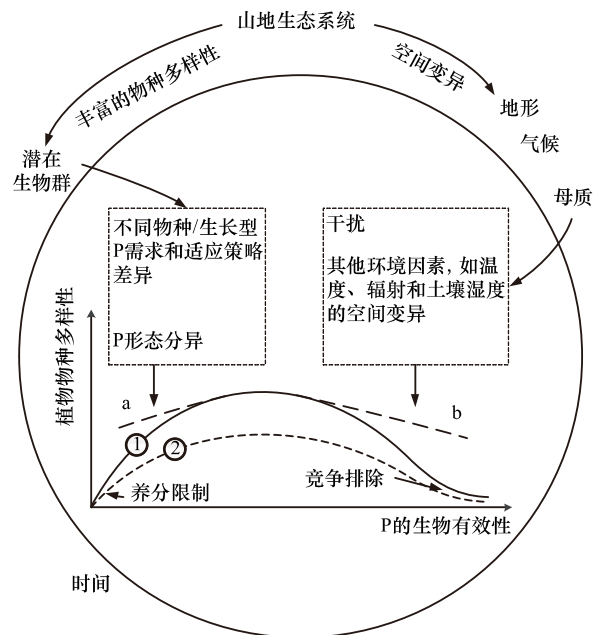


图 3 磷的生物有效性对山地植物物种多样性影响的概念模型

Fig. 3 Conceptual model of the influence of phosphorus bioavailability on plant species diversity in mountain ecosystems

① 适中 N:P 比例; ② 偏离适中 N:P 比例; a: P 极度限制情形下相对高的植物物种多样性; b: P 充足供应情形下相对高的植物物种多样性

生产力不会发生剧烈变化^[71]。基于此, Kitayama 认为在物种多样性高的地区, 例如某些山地生态系统, P 生物有效性下降会导致 P 利用效率高的物种取代原有物种, 因而不引起生产力明显下降^[72]。另外, 在山地生态系统普遍存在的其他初级生产力限制因素, 如温度、辐射、风和水分条件, 也会削弱初级生产力对 P 生物有效性改变的反应。所以类似于植物物种多样性的对 P 的生物有效性的反应, 山地生态系统结构越复杂, 其初级生产力随 P 的生物有效性的变化可能越平缓。

4 展望: 全球变化背景下山地生态系统中 P 的生物有效性

山地生态系统(尤其是高海拔地区)的生态过程倾向于受低温和 N 限制, 因而对全球变化的重要驱动因子如增温和 N 沉降增加反应敏感。增温和 N 沉降增加可以通过改变土壤理化过程和生物过程直接或间接影响山地生态系统 P 的生物有效性。一方面, 增温和 N 沉降增加会加速土壤和凋落物中有机质的矿化, 提高磷酸酶活性, 也会增加植物和微生物对 P 的固定, 从而直接影响山地生态系统 P 的生物有效性。另一方面, 增温和 N 沉降增加可以通过改变山地水文和生物过程间接影响 P 的生物有效性。例如增温导致全球冰川减少, 改变积雪的量、季节和年际变化, 从而影响山地水文过程, 改变山地土壤的冻融循环格局和土壤水分状况。增温使山地生态系统植被带发生迁移, 并伴随着物种的适应、竞争、入侵和灭绝^[36]; N 沉降增加会改善 N 养分状况, 也会改变环境和生物体的 C:N:P 化学计量比, 从而导致生态系统物种组成的改变^[73]。这些水文和生物过程的改变会进而影响 P 的生物有效性。

P 的生物有效性也可一定程度上决定生态系统对全球变化的响应。例如生态系统中 P 的生物有效性控制其对 N 沉降增加的响应和 N 在生态系统中的转化路径。在 P 的生物有效性不同的热带山地森林, N 在土壤中的转化路径对 N 添加有不同的响应^[53, 74]。在 N 和 P 共同限制的高山杜鹃灌丛, N 沉降增加后, P 的生物有效性低下抑制了生物量增加和对 N 的固定, 使生态系统发生 N 饱和, 也使 N 容易通过地表水流失^[75]。

了解山地生态系统中 P 生物有效性的现状是分析其是否存在 P 限制的关键, 也是预测 P 生物有效性对全球变化响应和生态系统对全球变化反馈的基础。这一方面需要大量基础数据, 如母岩 P 含量、地壳抬升速率、P 风化速率、P 流失和向闭蓄态 P 转化速率, 及其空间分布情况, 另一方面需要对 P 生物地球化学循环更加深入的了解。山地生态系统的复杂性使基础数据的获取和 P 生物地球化学循环的刻画难度增加, 也为探究 P 的生物有效性的影响因素及其对全球变化的响应提供了理想的研究平台。新型 P 分析技术, 如³¹P 核磁共振光谱(NMR)技术、磷酸根¹⁸O 示踪和 X 射线吸收近边结构法(XANES)的快速发展并与传统手段结合为 P 生物地球化学循环的研究提供了更有力支撑。未来研究需要在典型山地生态系统开展对 P 生物有效性的长期监测和养分控制实验, 也需要建立更加完善的 P 的生物地球化学循环模型。

参考文献(References):

- [1] Wardle D A, Walker L R, Bardgett R D. Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences. *Science*, 2004, 305 (5683): 509-513.
- [2] Wassen M J, Venterink H O, Lapshina E D, Tanneberger F. Endangered plants persist under phosphorus limitation. *Nature*, 2005, 437(7058): 547-550.
- [3] Wang Y, Law R, Pak B. A global model of carbon, nitrogen and phosphorus cycles for the terrestrial biosphere. *Biogeosciences*, 2010, 7(7): 2261-2282.
- [4] Elser J J, Bracken M E, Cleland E E, Gruner D S, Harpole W S, Hillebrand H, Ngai J T, Seabloom E W, Shurin J B, Smith J E. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 2007, 10(12): 1135-1142.
- [5] Wu Y H, Zhou J, Yu D, Sun S Q, Luo J, Bing H J, Sun H Y. Phosphorus biogeochemical cycle research in mountainous ecosystems. *Journal of Mountain Science*, 2013, 10(1): 43-53.
- [6] Raymo M E, Ruddiman W F, Froelich P N. Influence of late Cenozoic mountain building on ocean geochemical cycles. *Geology*, 1988, 16(7): 649-653.

- [7] Peñuelas J , Sardans J , Rivas-Ubach A , Janssens I A. The human-induced imbalance between C , N and P in Earth's life system. *Global Change Biology* , 2012 , 18(1) : 3-6.
- [8] Nogués-Bravo D , Araújo M B , Errea M P , Martínez-Rica J P. Exposure of global mountain systems to climate warming during the 21st Century. *Global Environmental Change* , 2007 , 17(3/4) : 420-428.
- [9] Tiessen H , Moir J O. Characterization of available P by sequential extraction // Carter M R , Gregorich E G. *Soil Sampling and Methods of Analysis*. 2nd ed. Boca Raton , FL: CRC Press , 1993: 75-86.
- [10] Johnson A H , Frizano J , Vann D R. Biogeochemical implications of labile phosphorus in forest soils determined by the Hedley fractionation procedure. *Oecologia* , 2003 , 135(4) : 487-499.
- [11] Achat D L , Bakker M R , Morel C. Process-based assessment of phosphorus availability in a low phosphorus sorbing forest soil using isotopic dilution methods. *Soil Science Society of America Journal* , 2009 , 73(6) : 2131-2142.
- [12] Hartmann J , Moosdorf N , Lauerwald R , Hinderer M , West A J. Global chemical weathering and associated P-release—The role of lithology , temperature and soil properties. *Chemical Geology* , 2014 , 363: 145-163.
- [13] Porder S , Vitousek P M , Chadwick O A , Chamberlain C P , Hilley G E. Uplift , erosion , and phosphorus limitation in terrestrial ecosystems. *Ecosystems* , 2007 , 10(1) : 159-171.
- [14] Negassa W , Leinweber P. How does the Hedley sequential phosphorus fractionation reflect impacts of land use and management on soil phosphorus: a review. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* , 2009 , 172(3) : 305-325.
- [15] Cross A F , Schlesinger W H. A literature review and evaluation of the Hedley fractionation: Applications to the biogeochemical cycle of soil phosphorus in natural ecosystems. *Geoderma* , 1995 , 64(3/4) : 197-214.
- [16] Achat D L , Bakker M R , Augusto L , Morel C. Contributions of microbial and physical-chemical processes to phosphorus availability in Podzols and Arenosols under a temperate forest. *Geoderma* , 2013 , 211-212: 18-27.
- [17] D'Amico M E , Freppaz M , Leonelli G , Bonifacio E , Zanini E. Early stages of soil development on serpentinite: the proglacial area of the Verra Grande Glacier , Western Italian Alps. *Journal of Soils and Sediments* , 2014 , doi: 10.1007/s11368-014-0893-5.
- [18] 欧勇胜 , 张世榕 , 余琼 , 李婷 , 舒建英 , 李娟. 横断山北部生态脆弱区土壤磷素空间分布特征. *生态学报* , 2005 , 25(10) : 2776-2781.
- [19] Weintraub M N. Biological phosphorus cycling in arctic and alpine soils // *Phosphorus in Action*. Berlin , Heidelberg: Springer , 2011 , 26: 295-316.
- [20] Litaor M I , Seastedt T R , Walker M D , Carbone M , Townsend A. The biogeochemistry of phosphorus across an alpine topographic/snow gradient. *Geoderma* , 2005 , 124(1/2) : 49-61.
- [21] Cassagne N , Remaury M , Gauquelin T , Fabre A. Forms and profile distribution of soil phosphorus in alpine Inceptisols and Spodosols (Pyrenees , France) . *Geoderma* , 2000 , 95(1/2) : 161-172.
- [22] Zhou J , Wu Y H , Prietzel J , Bing H J , Yu D , Sun S Q , Luo J , Sun H Y. Changes of soil phosphorus speciation along a 120-year soil chronosequence in the Hailuoguo Glacier retreat area (Gongga Mountain , SW China) . *Geoderma* , 2013 , 195-196: 251-259.
- [23] Prietzel J , Dümig A , Wu Y H , Zhou J , Klysubun W. Synchrotron-based PK-edge XANES spectroscopy reveals rapid changes of phosphorus speciation in the topsoil of two glacier foreland chronosequences. *Geochimica et Cosmochimica Acta* , 2013 , 108: 154-171.
- [24] Cairns D M. Multi-scale analysis of soil nutrients at alpine treeline in Glacier National Park , Montana. *Physical Geography* , 1999 , 20(3) : 256-271.
- [25] Liptzin D , Sanford Jr R L , Seastedt T R. Spatial patterns of total and available N and P at alpine treeline. *Plant and Soil* , 2013 , 365(1/2) : 127-140.
- [26] Grubb P J. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Annual Review of Ecology and Systematics* , 1977 , 8(1) : 83-107.
- [27] Vitousek P M , Matson P A , Turner D R. Elevational and age gradients in Hawaiian montane rainforest: foliar and soil nutrients. *Oecologia* , 1988 , 77(4) : 565-570.
- [28] Vitousek P M , Aplet G , Turner D , Lockwood J J. The Mauna Loa environmental matrix: foliar and soil nutrients. *Oecologia* , 1992 , 89(3) : 372-382.
- [29] Tanner E , Vitousek P M , Cuevas E. Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains. *Ecology* , 1998 , 79(1) : 10-22.
- [30] Soethe N , Lehmann J , Engels C. Nutrient availability at different altitudes in a tropical montane forest in Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* , 2008 , 24(4) : 397-406.
- [31] Fisher J B , Malhi Y , Torres I C , Metcalfe D B , van de Weg M J , Meir P , Silva-Espejo J E , Huasco W H. Nutrient limitation in rainforests and cloud forests along a 3 000-m elevation gradient in the Peruvian Andes. *Oecologia* , 2013 , 172(3) : 889-902.

- [32] van de Weg M J , Meir P , Grace J , Atkin O K. Altitudinal variation in leaf mass per unit area , leaf tissue density and foliar nitrogen and phosphorus content along an Amazon-Andes gradient in Peru. *Plant Ecology & Diversity* , 2009 , 2(3) : 243-254.
- [33] Chapin III F S , Matson P A , Vitousek P. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. 2nd ed. New York: Springer , 2011.
- [34] Hilton R G , Meunier P , Hovius N , Bellingham P J , Galy A. Landslide impact on organic carbon cycling in a temperate montane forest. *Earth Surface Processes and Landforms* , 2011 , 36(12) : 1670-1679.
- [35] Caruso B S. Effects of landslides on contaminant sources and transport in steep pastoral hill country. *Journal of Hydrology New Zealand* , 2000 , 39(2) : 127-154.
- [36] Beniston M. Climatic change in mountain regions: a review of possible impacts // Diaz H F. *Climate Variability and Change in High Elevation Regions: Past , Present & Future*. New York: Springer , 2003: 5-31.
- [37] Zeman L J , Slaymaker H O. Hydrochemical analysis to discriminate variable runoff source areas in an alpine basin. *Arctic and Alpine Research* , 1975 , 7(4) : 341-351.
- [38] Edwards A C , Scalenghe R , Freppaz M. Changes in the seasonal snow cover of alpine regions and its effect on soil processes: a review. *Quaternary International* , 2007 , 162-163: 172-181.
- [39] Haselwandter K , Hofmann A , Holzmann H P , Read D J. Availability of nitrogen and phosphorus in the nival zone of the Alps. *Oecologia* , 1983 , 57(1/2) : 266-269.
- [40] Tessier J T , Raynal D J. Vernal nitrogen and phosphorus retention by forest understory vegetation and soil microbes. *Plant and Soil* , 2003 , 256(2) : 443-453.
- [41] 郝占庆 , 叶吉 , 姜萍 , 蔺菲. 长白山暗针叶林苔藓植物在养分循环中的作用. *应用生态学报* , 2005 , 16(12) : 2263-2266.
- [42] Richardson A E , Simpson R J. Soil microorganisms mediating phosphorus availability update on microbial phosphorus. *Plant Physiology* , 2011 , 156(3) : 989-996.
- [43] Makarov M I , Malysheva T I , Haumaier L , Alt H G , Zech W. The forms of phosphorus in humic and fulvic acids of a toposequence of alpine soils in the northern Caucasus. *Geoderma* , 1997 , 80(1/2) : 61-73.
- [44] Turner B L , Baxter R , Mahieu N , Sjögersten S , Whitton B A. Phosphorus compounds in subarctic Fennoscandian soils at the mountain birch (*Betula pubescens*)—tundra ecotone. *Soil Biology and Biochemistry* , 2004 , 36(5) : 815-823.
- [45] Lipson D A , Schadt C W , Schmidt S K. Changes in soil microbial community structure and function in an alpine dry meadow following spring snow melt. *Microbial Ecology* , 2002 , 43(3) : 307-314.
- [46] Demetz M , Insam H. Phosphorus availability in a forest soil determined with a respiratory assay compared to chemical methods. *Geoderma* , 1999 , 89(3/4) : 259-271.
- [47] Bombonato L , Gerdol R. Manipulating snow cover in an alpine bog: effects on ecosystem respiration and nutrient content in soil and microbes. *Climatic Change* , 2012 , 114(2) : 261-272.
- [48] Wardle D A , Bardgett R D , Klironomos J N , Setälä H , van der Putten W H , Wall D H. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science* , 2004 , 304(5677) : 1629-1633.
- [49] Braakhekke W G , Hooftman D A P. The resource balance hypothesis of plant species diversity in grassland. *Journal of Vegetation Science* , 1999 , 10(2) : 187-200.
- [50] Laliberté E , Grace J B , Huston M A , Lambers H , Teste F P , Turner B L , Wardle D A. How does pedogenesis drive plant diversity?. *Trends in Ecology & Evolution* , 2013 , 28(6) : 331-340.
- [51] Huber R. Changes in plant species richness in a calcareous grassland following changes in environmental conditions. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* , 1994 , 29(4) : 469-482.
- [52] Venterink H O. Does phosphorus limitation promote species-rich plant communities?. *Plant and Soil* , 2011 , 345(1/2) : 1-9.
- [53] Homeier J , Hertel D , Camenzind T , Cumbicus N L , Maraun M , Martinson G O , Poma L N , Rillig M C , Sandmann D , Scheu S , Veldkamp E , Wilcke W , Wullaert H , Leuschner C. Tropical Andean forests are highly susceptible to nutrient inputs—Rapid effects of experimental N and P addition to an Ecuadorian montane forest. *PLoS One* , 2012 , 7(10) : e47128.
- [54] Pereira J A A , Oliveira-Filho A T , Lemos-Filho J P. Environmental heterogeneity and disturbance by humans control much of the tree species diversity of Atlantic montane forest fragments in SE Brazil // Hawksworth D L , Bull A T. *Plant Conservation and Biodiversity*. New York: Springer , 2007: 187-210.
- [55] Bowman W D , Theodose T A , Schardt J C , Conant R T. Constraints of nutrient availability on primary production in two alpine tundra communities. *Ecology* , 1993 , 74(7) : 2085-2097.
- [56] Theodose T A , Bowman W D. Nutrient availability , plant abundance , and species diversity in two alpine tundra communities. *Ecology* , 1997 , 78(6) : 1861-1872.

- [57] Tanner E V J , Kapos V , Freskos S , Healey J R , Theobald A M. Nitrogen and phosphorus fertilization of Jamaican montane forest trees. *Journal of Tropical Ecology* , 1990 , 6(2) : 231–238.
- [58] Cavellier J , Tanner E , Santamaría J. Effect of water , temperature and fertilizers on soil nitrogen net transformations and tree growth in an elfin cloud forest of Colombia. *Journal of Tropical Ecology* , 2000 , 16(1) : 83–99.
- [59] Chapin III F S , Vitousek P M , Van Cleve K. The nature of nutrient limitation in plant communities. *The American Naturalist* , 1986 , 127(1) : 48–58.
- [60] Kitayama K , Aiba S I. Ecosystem structure and productivity of tropical rain forests along altitudinal gradients with contrasting soil phosphorus pools on Mount Kinabalu , Borneo. *Journal of Ecology* , 2002 , 90(1) : 37–51.
- [61] Kitayama K. The activities of soil and root acid phosphatase in the nine tropical rain forests that differ in phosphorus availability on Mount Kinabalu , Borneo. *Plant and Soil* , 2013 , 367(1/2) : 215–224.
- [62] Lasso E , Ackerman J D. Nutrient limitation restricts growth and reproductive output in a tropical montane cloud forest bromeliad: findings from a long-term forest fertilization experiment. *Oecologia* , 2013 , 171(1) : 165–174.
- [63] Willaert H , Homeier J , Valarezo C , Wilcke W. Response of the N and P cycles of an old-growth montane forest in Ecuador to experimental low-level N and P amendments. *Forest Ecology and Management* , 2010 , 260(9) : 1434–1445.
- [64] Huang W J , Liu J X , Wang Y P , Zhou G , Y Han T F , Li Y. Increasing phosphorus limitation along three successional forests in southern China. *Plant and Soil* , 2013 , 364(1/2) : 181–191.
- [65] Richardson S J , Peltzer D A , Allen R B , McGlone M S , Parfitt R L. Rapid development of phosphorus limitation in temperate rainforest along the Franz Josef soil chronosequence. *Oecologia* , 2004 , 139(2) : 267–276.
- [66] Molau U , Alatalo J M. Responses of subarctic-alpine plant communities to simulated environmental change: biodiversity of bryophytes , lichens , and vascular plants. *Ambio* , 1998 , 27(4) : 322–329.
- [67] Soudzilovskaia N A , Onipchenko V G. Experimental investigation of fertilization and irrigation effects on an alpine heath , northwestern Caucasus , Russia. *Arctic , Antarctic , and Alpine Research* , 2005 , 37(4) : 602–610.
- [68] Seastedt T R , Vaccaro L. Plant species richness , productivity , and nitrogen and phosphorus limitations across a snowpack gradient in alpine tundra , Colorado , U.S.A. *Arctic , Antarctic , and Alpine Research* , 2001 , 33(1) : 100–106.
- [69] Bowman W D. Accumulation and use of nitrogen and phosphorus following fertilization in two alpine tundra communities. *Oikos* , 1994 , 70(2) : 261–270.
- [70] Bowman W D , Bahn L , Damm M. Alpine landscape variation in foliar nitrogen and phosphorus concentrations and the relation to soil nitrogen and phosphorus availability. *Arctic , Antarctic , and Alpine Research* , 2003 , 35(2) : 144–149.
- [71] Chapin III F S , Shaver G R , Giblin A E , Nadelhoffer K J , Laundre J A. Responses of arctic tundra to experimental and observed changes in climate. *Ecology* , 1995 , 76(3) : 694–711.
- [72] Kitayama K. Comment on " Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences" . *Science* , 2005 , 308(5722) : 633–633.
- [73] Sardans J , Rivas-Ubach A , Peñuelas J. The elemental stoichiometry of aquatic and terrestrial ecosystems and its relationships with organismic lifestyle and ecosystem structure and function: a review and perspectives. *Biogeochemistry* , 2012 , 111(1/3) : 1–39.
- [74] Corre M D , Veldkamp E , Arnold J , Wright S J. Impact of elevated N input on soil N cycling and losses in old-growth lowland and montane forests in Panama. *Ecology* , 2010 , 91(6) : 1715–1729.
- [75] Britton A , Fisher J. NP stoichiometry of low-alpine heathland: usefulness for bio-monitoring and prediction of pollution impacts. *Biological Conservation* , 2007 , 138(1/2) : 100–108.