

报告正文

参照以下提纲撰写，要求内容翔实、清晰，层次分明，标题突出。
请勿删除或改动下述提纲标题及括号中的文字。

（一）立项依据与研究内容（建议 8000 字以下）：

1. 项目的立项依据（研究意义、国内外研究现状及发展动态分析，需结合科学研究发展趋势来论述科学意义；或结合国民经济和社会发展中迫切需要解决的关键科技问题来论述其应用前景。附主要参考文献目录）；

植物磷捕获策略对亚热带森林土壤磷资源分割的促进机制

1.1 研究意义

亚热带森林是植物多样性保护和陆地固碳的热点区域（Huang et al., 2018; Liu et al., 2018b）。磷（phosphorus, P）是维持植物生长及植物多样性的必需营养元素（Wardle et al., 2004; Raven et al., 2018）。尤其在亚热带森林，其土壤风化程度高，P 主要以难溶态无机 P 和有机 P 形态存在，生物有效性很低，在氮沉降增加的背景下，P 成为亚热带森林生产力和生态系统稳定性最重要的影响因子之一（Vitousek et al., 2010; Hou et al., 2020; Lai et al., 2024）。在生物有效 P 缺乏的土壤环境中，植物如何通过 P 资源分割（P resource partitioning，即利用土壤不同组分的 P）促进亚热带森林植物多样性的维持是亟待解决的重要科学问题（Turner, 2008a; Aoyagi et al., 2022）。过去虽有少数研究探索多种植物 P 捕获策略（P acquisition strategies）对土壤中不同形态 P 的利用（Steidinger et al., 2015; Nasto et al., 2017; Liu et al. 2018a）。但是，对于 P 捕获策略中的 P 活化机制在亚热带森林中的重要性还缺乏研究，不同 P 捕获策略如何协同合作以促进植物对 P 资源的分割利用也尚未明晰（图 1）。同时，不同形态的有机 P 在亚热带森林土壤中的具体赋存状况尚缺乏研究，而有机 P 的赋存状况是研究多样植物进行 P 资源分割的基础（Turner, 2008a; George et al., 2018）。由此，探明亚热带森林土壤中不同形态 P 的赋存特征，阐明 P 捕获策略植物对不同形态 P 的活化机制，是揭示自然状况下亚热带森林土壤 P 资源分割利用规律的关键，有助于揭示 P 限制条件下植物多样性的维持机制，并为亚热带地区基于自然的生态修复提供科学依据。

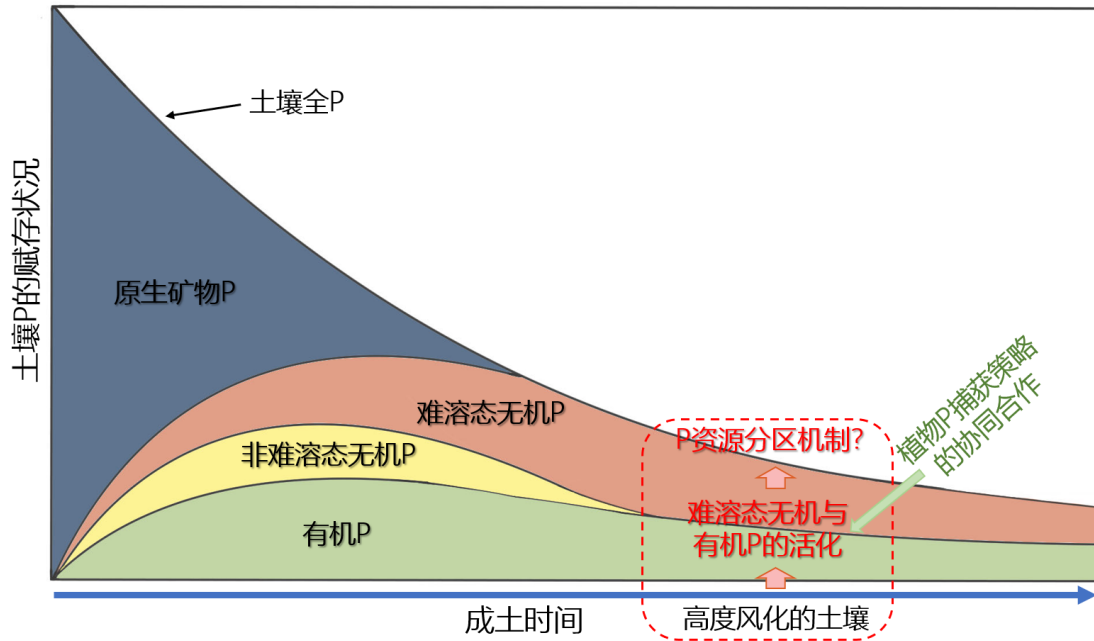


图 1. 亚热带森林中高度风化土壤的 P 资源分割机制尚未明晰（依据 Turner & Condron, 2013 修改）

1.2 国内外研究现状及发展动态分析

P 是植物生长和代谢过程必需的大量营养元素之一，参与光合作用、呼吸作用、核酸与蛋白质合成、以及多种酶的调控。土壤中 P 以无机 P 和有机 P 形态存在。与氮 (N) 主要源自大气输入不同，自然生态系统的 P 均为土壤成土母质中原生矿物 P 的风化产物 (Walker & Syers, 1976)。随着成土作用的进行，土壤原生矿物 P 含量不断减少，难溶态无机 P 和有机 P 逐渐累积，最终成为陆生生态系统中生物有效 P 的重要供给源，因此高度风化土壤中的生物有效 P 含量很低 (Turner & Condron, 2013) (图 1)。亚热带森林的土壤多高度风化且富含铁铝矿物 (Tiessen, 1998)，有机 P 通常占土壤全 P 的一半以上 (Johnson et al., 2003)。然而，亚热带森林土壤 P 尤其是有机 P 的具体赋存特征还鲜少被关注，已有的研究多集中于温带和热带地区。温带森林的研究表明土壤有机 P 形态主要包括磷酸单脂（磷酸甘油、磷酸糖、磷酸肌醇等）、磷酸双脂（DNA、RNA、磷脂等）及磷酸脂等，其中植物来源为主的磷酸肌醇（即植酸）的占比通常最大 (George et al., 2018)。这些有机 P 会被土壤铁铝氧化物或氢氧化物不同程度地吸附，尤以磷酸肌醇和磷酸糖易被强力吸附形成难溶态有机 P，很大程度上影响土壤中 P 的赋存状态，从而直接影响土壤生物有效 P 的供给水平及土壤 P 的资源分割 (Turner, 2008a)。多位学者曾通过液相 ^{31}P 核磁共振波谱 (^{31}P -NMR) 技术在巴拿马热带雨林发现土壤中大多为

磷酸单脂或 DNA，未检测到磷酸肌醇（Turner, 2008b, Vincent et al. 2010; Turner & Engelbrecht, 2011），而 Yokoyama 等（2018）在马来西亚婆罗洲低地雨林，发现蛇纹岩成土母质的土壤含有 *scyllo*-磷酸肌醇，而沉积岩成土母质的土壤中则未检出。此类研究表明，植被类型和成土母质等因素可导致土壤有机 P 的赋存状况呈现出较大差异。因此，关于亚热带森林土壤中不同形态有机 P 的赋存状况及其形成原因亟待明晰，为亚热带森林植物 P 获取及 P 资源分割的研究奠定基础。

成土作用与植被演替通常同时发生且相互促进（Walker et al., 2010）。演替进程中植被生长和生态系统生产力会经历 N-P 共同限制及 P 限制（Menge et al., 2012; Du et al., 2020）。在 P 限制很强且物种丰富的生态系统中，具有不同 P 捕获策略的植物有可能同时存在以提高生态系统的 P 养分捕获效力（Vance et al., 2003; Zemunik et al., 2015; Raven et al., 2018）。植物的 P 捕获策略可划分为 P 抓捕策略（P-scavenging strategies）和 P 活化策略（P-mining strategies）（Lambers et al., 2008）（图 2）。P 抓捕策略包含植物改变根形态和与菌根真菌形成共生关系两种方式。根系形态的改变主要通过调整根分布，生长长根、侧根及根毛提高根分支比和比根长，以提升根土界面大小促进植物对土壤溶液中溶解态无机 P（ H_2PO_4^- ）的吸收，但植物根系不能无限制生长（Richardson et al., 2011）。因此，在高度风化的土壤中基于改变根形态的 P 抓捕策略对植物获取 P 的贡献可能较低。研究也发现植物与菌根真菌（如 AM 或 EcM 真菌）形成共生关系可抓捕远超根际范围的土壤溶液中的 H_2PO_4^- （Mai et al., 2019），但是可能仅在土壤溶液 P 浓度为 0.5-2 μM 范围时捕获 P 最为有效，在低于该浓度的土壤中对 P 获取的作用较小（Parfitt, 1979; Lambers, 2022）。在低 P 浓度的高度风化土壤中，活化策略比抓捕策略对土壤 P 的获取可能更为有效，因为植物可通过 P 活化策略释放土壤中的非溶解态 P，尤其是难溶态无机和有机 P（Lambers et al., 2006; Richardson & Simpson, 2011），而 P 活化策略对亚热带森林植物捕获 P 的重要性尚未明确。

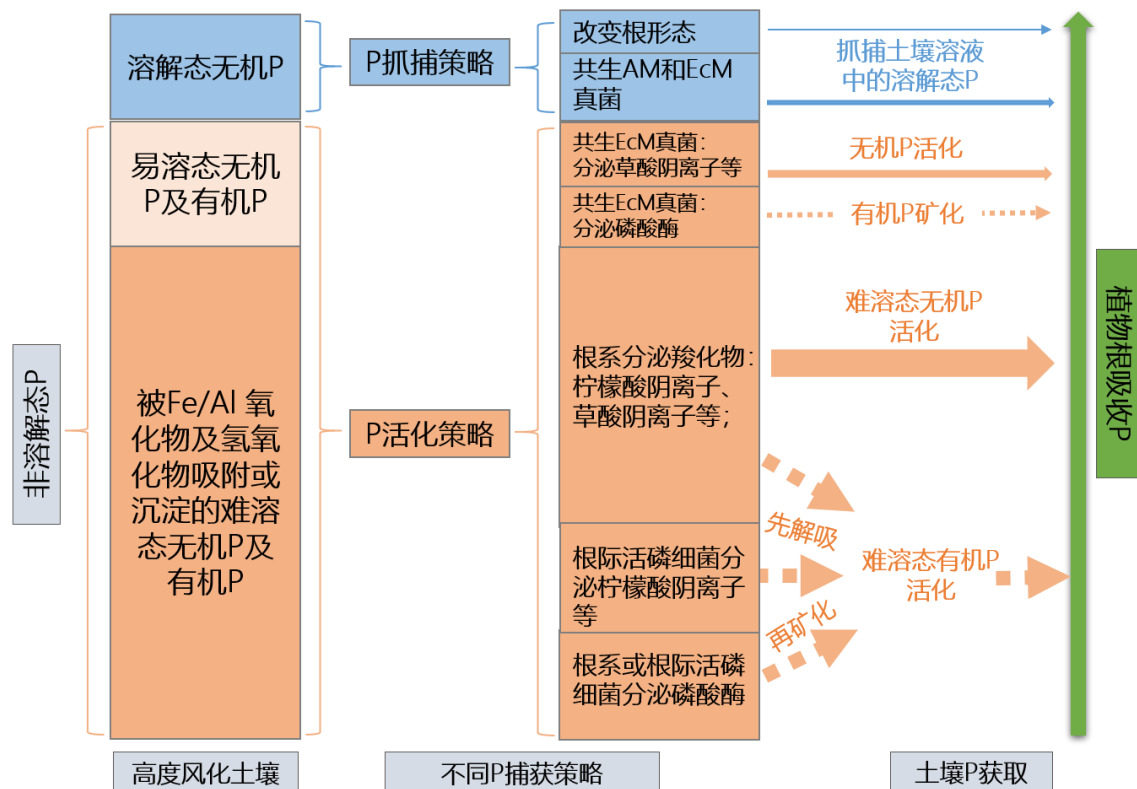


图 2. 亚热带森林高度风化土壤中不同植物 P 捕获策略对植物获取 P 的可能相对贡献。图中箭头的相对大小代表相应 P 捕获策略的贡献大小, 虚线箭头代表该路径的有效性及贡献尚待明确

植物与菌根真菌共生除了用抓捕策略产生作用外, 还可能发挥 P 活化作用以提高森林生态系统中对 P 的获取 (Smith & Smith, 2011)。例如, Liu 等 (2018a, 2021) 发现 AM 和 EcM 真菌植物可活化、利用难溶态无机 P 和有机 P。但是, 也有学者对植物依靠菌根真菌共生从而活化难溶态 P 的效力提出质疑。近年来基因组研究表明, 较之其腐生真菌祖先, AM 真菌与 EcM 真菌在进化过程中丢失了大部分的植物细胞壁降解酶基因 (Tisserant et al., 2013; Kohler et al., 2015; Morin et al., 2019; Miyauchi et al., 2020), 仅剩的降解酶基因大多为静默不表达的基因 (Bruns et al., 2018; Miyauchi et al., 2020), 这意味着 AM 与 EcM 真菌分泌胞外酶直接降解和矿化植物凋落物来源的有机 P 的能力可能较为有限 (Lambers, 2022)。同时, AM 真菌植物已被证明在低 P 条件下需菌丝际 (hyphosphere) 附着的活磷细菌, 而非 AM 真菌本身, 分泌磷酸酶将有机 P 矿化成 H_2PO_4^- 以供给宿主植物 (Jiang et al., 2021)。此外, 关于 EcM 真菌从土壤难溶态有机 P 中活化 P 的能力也尚未明确。虽有研究发现 EcM 真菌能够分泌草酸阴离子将非溶解态有机 P 从吸附位置上解吸出来 (Courty et al., 2010), 但其能否进一步分泌磷酸酶将解吸出来的有机 P 矿化还未确定。已有研究只关注了 EcM 真菌植物侵染根中能矿化易溶态有机 P 的酸性

磷酸酶 (van Aarle & Plassard, 2010, Walker et al., 2014) 和磷酸双脂酶 (Allison et al., 2007) 的活性。EcM 真菌培养基实验发现可矿化难溶态有机 P 的植酸酶活性很低 (Quiquampoix & Mousain, 2005; Louche et al., 2010), 而 EcM 真菌植物根尖的植酸酶活性则更低 (Colpaert et al., 1997)。Nicolás 等 (2019) 通过实验室培养发现部分从褐色腐生菌 (brown-rot) 祖先进化来的 EcM 真菌可通过芬顿化学 (Fenton Chemistry) 反应, 而不是分泌胞外酶参与有机质降解, 这一机制在森林土壤中对非溶解态有机 P 的矿化效力仍未确定。由此, EcM 真菌共生植物活化非溶解态有机 P 的机制与效力皆存有争议 (图 2), 以致于亚热带森林中 EcM 真菌植物能否与其他植物活化利用土壤中不同形态 P 仍需进一步厘清。

依据 P 活化策略, 植物可通过增加根际微生物或根系分泌的羧化物 (carboxylates) 来克服 P 限制 (Lambers et al., 2015b; Jiang et al., 2021)。在 P 贫瘠生境中植物需通过根系分泌大量羧化物 (也称有机酸阴离子或低分子量有机酸) 来活化土壤中的非溶解态无机 P, 尤其是难溶态无机 P (Lambers et al., 2006, 2015a), 其中以柠檬酸和草酸这类含有三羧酸或双羧酸的阴离子活化效力最好 (Gerke, 2015)。已有研究发现在澳大利亚西南部贫磷生境中, 很多山龙眼科植物通过形成排根 (cluster roots) 高效分泌大量的羧化物 (主要是柠檬酸阴离子) (Lambers et al., 2015a), 也有与 EcM 真菌共生的一些桉树 (*Eucalyptus patens* 和 *Eucalyptus diversicolor*) 通过根系分泌草酸阴离子 (Zhou et al., 2022), 以活化土壤难溶态无机 P 并促进植物获取 P。然而亚热带森林中哪些植物能通过根系分泌羧化物途径以提升对难溶态无机 P 的获取尚不明确。此外, Hou 等 (2018) 的培养实验研究发现在亚热带森林高度风化的土壤中, 根系分泌的羧化物对土壤非溶解态有机 P 尤其是难溶态有机 P 的解吸可起重要作用, 而被解吸出来的有机 P 需被根系或活磷细菌分泌的磷酸酶矿化成 H_2PO_4^- , 才能被植物根吸收 (Richardson et al., 2022)。由根系或根际微生物分泌羧化物形成的解吸作用, 与根系或活磷细菌分泌的磷酸酶所形成的矿化作用可能组成对难溶态有机 P 活化的协同合作途径 (Darch et al., 2016; Liu et al., 2022)。然而, 这种“先解吸再矿化”的协同合作途径在亚热带森林中对难溶态有机 P 的活化效力还未有报道, 此途径如何促进亚热带森林土壤 P 资源分割也未明晰。

基于以上分析, 可提出以下科学假设: 亚热带森林植物需通过不同 P 捕获策略的协同合作才能活化利用土壤中大量赋存的难溶态 P 尤其是难溶态有机 P, 从而促进土壤 P 资源分割。

我国华南亚热带森林生态系统在维持南方地区生物多样性、生态系统生产力及储碳功能等方面发挥着关键作用。华南地区广东南岭国家级保护区是我国十四个生物多样性热点地区之一，保存着完整的亚热带原生植被，植物多样性程度高。保护区内土壤多为高度风化的富含铁铝矿物的红壤和山地黄红壤，吸附 P 的能力很强，致使土壤生物有效 P 很低。此外华南地区在氮沉降影响下，亚热带森林生态系统 P 限制情况加剧，可能促使植物群落向不同 P 捕获策略协同合作的方向演替。因此，广东南岭国家级自然保护区是研究多样植物 P 捕获策略及不同策略间协同合作驱动土壤 P 资源分割及植物多样性维持的理想场所。

综上所述，本项目拟选择广东南岭国家级自然保护区亚热带森林（申请人依托单位厦门大学与广东省动物研究所已在此共建了 20 公顷固定样地）开展研究。在前期土壤理化性质和植被群落组成已进行初步研究的基础上，拟结合温室盆栽及原位观测，采用液相 ^{31}P -NMR 和磷酸盐氧 18 (^{18}O) 稳定同位素示踪等技术，查明土壤不同形态 P 的赋存状况及植物对不同 P 组分的分割利用，利用线性混合模型和结构方程模型等统计学方法综合分析项目获得的数据，阐明不同 P 捕获策略对土壤 P 资源分割的促进机制。本项目研究成果不仅有助于阐明亚热带森林植物多样性维持的机制，而且能为 P 限制条件下的亚热带森林生态修复提供科学依据，具有重要的科学和现实意义。

主要参考文献：

- Allison VJ, Condron LM, Peltzer DA, et al. 2007. Changes in enzyme activities and soil microbial community composition along carbon and nutrient gradients at the Franz Josef chronosequence, New Zealand. *Soil Biology and Biochemistry* 39: 1770–1781.
- Aoyagi R, Kitayama K, Turner BL. 2022. How do tropical tree species maintain high growth rates on low-phosphorus soils? *Plant and Soil* 480: 31–56.
- Bruns TD, Corradi N, Redecker D, et al. 2018. Glomeromycotina: what is a species and why should we care? *New Phytologist* 220: 963–967.
- Colpaert JV, Van Laere A, Van Tichelen KK, et al. 1997. The use of inositol hexaphosphate as a phosphorus source by mycorrhizal and non-mycorrhizal Scots Pine (*Pinus sylvestris*). *Functional Ecology* 11: 407–415.
- Courty P-E, Buée M, Diedhiou AG, et al. 2010. The role of ectomycorrhizal communities in forest ecosystem processes: New perspectives and emerging concepts. *Soil Biology and Biochemistry* 42: 679 – 698.
- Darch T, Blackwell MSA, Chadwick D, et al. 2016. Assessment of bioavailable organic phosphorus in tropical forest soils by organic acid extraction and phosphatase hydrolysis. *Geoderma* 284: 93–102.
- Du E, Terrer C, Pellegrini AFA, et al. 2020. Global patterns of terrestrial nitrogen and phosphorus limitation. *Nature Geoscience* 13: 221–226.

- George TS, Giles CD, Menezes-Blackburn D, et al. 2018. Organic phosphorus in the terrestrial environment: a perspective on the state of the art and future priorities. *Plant and Soil* 427: 191–208.
- Gerke J. 2015. The acquisition of phosphate by higher plants: Effect of carboxylate release by the roots. A critical review. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 178: 351–364.
- Hou E, Luo Y, Kuang Y, et al. 2020. Global meta-analysis shows pervasive phosphorus limitation of aboveground plant production in natural terrestrial ecosystems. *Nature Communications* 11: 637.
- Hou E, Tang S, Chen C, et al. 2018. Solubility of phosphorus in subtropical forest soils as influenced by low-molecular organic acids and key soil properties. *Geoderma* 313: 172–180.
- Huang Y, Chen Y, Castro-Izaguirre N, et al. 2018. Impacts of species richness on productivity in a large-scale subtropical forest experiment. *Science* 362: 80–83.
- Jiang F, Zhang L, Zhou J, et al. 2021. Arbuscular mycorrhizal fungi enhance mineralisation of organic phosphorus by carrying bacteria along their extraradical hyphae. *New Phytologist* 230: 304–315.
- Johnson AH, Frizano J, Vann DR. 2003. Biogeochemical implications of labile phosphorus in forest soils determined by the Hedley fractionation procedure. *Oecologia* 135: 487–499.
- Kohler A, Kuo A, Nagy LG, et al. 2015. Convergent losses of decay mechanisms and rapid turnover of symbiosis genes in mycorrhizal mutualists. *Nature Genetics* 47: 410–415.
- Lai Y, Tang S, Lambers H, et al. 2024. Global change progressively increases foliar nitrogen–phosphorus ratios in China’s subtropical forests. *Global Change Biology* 30: e17201.
- Lambers H. 2022. Phosphorus acquisition and utilization in plants. *Annual Review of Plant Biology* 73: 17–42.
- Lambers H, Finnegan PM, Jost R, et al. 2015a. Phosphorus nutrition in Proteaceae and beyond. *Nature Plants* 1: 15109.
- Lambers H, Martinoia E, Renton M. 2015b. Plant adaptations to severely phosphorus-impooverished soils. *Current Opinion in Plant Biology* 25: 23–31.
- Lambers H, Raven JA, Shaver GR, et al. 2008. Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. *Trends in Ecology & Evolution* 23: 95–103.
- Lambers H, Shane MW, Cramer MD, et al. 2006. Root structure and functioning for efficient acquisition of phosphorus: Matching morphological and physiological traits. *Annals of Botany* 98: 693–713.
- Liu X, Burslem DFRP, Taylor JD, et al. 2018a. Partitioning of soil phosphorus among arbuscular and ectomycorrhizal trees in tropical and subtropical forests. *Ecology Letters* 21: 713–723.
- Liu X, Han R, Cao Y, et al. 2022. Enhancing phytate availability in soils and phytate-P acquisition by plants: A review. *Environmental Science & Technology* 56: 9196–9219.
- Liu X, Trogisch S, He J-S, et al. 2018b. Tree species richness increases ecosystem carbon storage in subtropical forests. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 285: 20181240.
- Liu Y, Zhang G, Luo X, et al. 2021. Mycorrhizal fungi and phosphatase involvement in rhizosphere phosphorus transformations improves plant nutrition during subtropical forest succession. *Soil Biology and Biochemistry* 153: 108099.

- Louche J, Ali MA, Cloutier-Hurteau B, et al. 2010. Efficiency of acid phosphatases secreted from the ectomycorrhizal fungus *Hebeloma cylindrosporum* to hydrolyse organic phosphorus in podzols. *FEMS Microbiology Ecology* 73: 323–335.
- Mai W, Xue X, Feng G, et al. 2019. Arbuscular mycorrhizal fungi – 15-Fold enlargement of the soil volume of cotton roots for phosphorus uptake in intensive planting conditions. *European Journal of Soil Biology* 90: 31–35.
- Menge DNL, Hedin LO, Pacala SW. 2012. Nitrogen and phosphorus limitation over long-term ecosystem development in terrestrial ecosystems. *PLOS ONE* 7: e42045.
- Miyauchi S, Kiss E, Kuo A, et al. 2020. Large-scale genome sequencing of mycorrhizal fungi provides insights into the early evolution of symbiotic traits. *Nature Communications* 11: 5125.
- Morin E, Miyauchi S, San Clemente H, et al. 2019. Comparative genomics of *Rhizophagus irregularis*, *R. cerebriforme*, *R. diaphanus* and *Gigaspora rosea* highlights specific genetic features in Glomeromycotina. *New Phytologist* 222: 1584–1598.
- Nasto MK, Osborne BB, Lekberg Y, et al. 2017. Nutrient acquisition, soil phosphorus partitioning and competition among trees in a lowland tropical rain forest. *New Phytologist* 214: 1506–1517.
- Nicolás C, Martin-Bertelsen T, Floudas D, et al. 2019. The soil organic matter decomposition mechanisms in ectomycorrhizal fungi are tuned for liberating soil organic nitrogen. *The ISME Journal* 13: 977–988.
- Parfitt RL. 1979. The availability of P from phosphate-goethite bridging complexes. Desorption and uptake by ryegrass. *Plant and Soil* 53: 55–65.
- Quiquampoix H, Mousain D. 2005. Enzymatic hydrolysis of organic phosphorus. In: Turner BL, Frossard E, Baldwin D, eds. *CABI Books. Organic phosphorus in the environment*. CAB International, 89–112.
- Raven JA, Lambers H, Smith SE, et al. 2018. Costs of acquiring phosphorus by vascular land plants: patterns and implications for plant coexistence. *New Phytologist* 217: 1420–1427.
- Richardson AE, George TS, Hens M, et al. 2022. Organic anions facilitate the mobilization of soil organic phosphorus and its subsequent lability to phosphatases. *Plant and Soil* 476: 161–180.
- Richardson AE, Lynch JP, Ryan PR, et al. 2011. Plant and microbial strategies to improve the phosphorus efficiency of agriculture. *Plant and Soil* 349: 121–156.
- Richardson AE, Simpson RJ. 2011. Soil microorganisms mediating phosphorus availability update on microbial phosphorus. *Plant Physiology* 156: 989–996.
- Smith SE, Smith FA. 2011. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: New paradigms from cellular to ecosystem scales. *Annual Review of Plant Biology* 62: 227–250.
- Steidinger BS, Turner BL, Corrales A, et al. 2015. Variability in potential to exploit different soil organic phosphorus compounds among tropical montane tree species. *Functional Ecology* 29: 121–130.
- Tiessen H. 1998. Resilience of phosphorus transformations in tropical forest and derived ecosystems. In: Schulte A, Ruhayat D, eds. *Soils of Tropical Forest Ecosystems*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 92–98.
- Tisserant E, Malbreil M, Kuo A, et al. 2013. Genome of an arbuscular mycorrhizal fungus

- provides insight into the oldest plant symbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110: 20117–20122.
- Turner BL. 2008a. Resource partitioning for soil phosphorus: a hypothesis. *Journal of Ecology* 96: 698–702.
- Turner BL. 2008b. Soil organic phosphorus in tropical forests: an assessment of the NaOH–EDTA extraction procedure for quantitative analysis by solution ^{31}P NMR spectroscopy. *European Journal of Soil Science* 59: 453–466.
- Turner BL, Condron LM. 2013. Pedogenesis, nutrient dynamics, and ecosystem development: the legacy of T.W. Walker and J.K. Syers. *Plant and Soil* 367: 1–10.
- Turner BL, Engelbrecht BMJ. 2011. Soil organic phosphorus in lowland tropical rain forests. *Biogeochemistry* 103: 297–315.
- van Aarle IM, Plassard C. 2010. Spatial distribution of phosphatase activity associated with ectomycorrhizal plants is related to soil type. *Soil Biology and Biochemistry* 42: 324–330.
- Vance CP, Uhde-Stone C, Allan DL. 2003. Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. *New Phytologist* 157: 423–447.
- Vincent AG, Turner BL, Tanner EVJ. 2010. Soil organic phosphorus dynamics following perturbation of litter cycling in a tropical moist forest. *European Journal of Soil Science* 61: 48–57.
- Vitousek PM, Porder S, Houlton BZ, et al. 2010. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen–phosphorus interactions. *Ecological Applications* 20: 5–15.
- Walker JKM, Cohen H, Higgins LM, et al. 2014. Testing the link between community structure and function for ectomycorrhizal fungi involved in a global tripartite symbiosis. *New Phytologist* 202: 287–296.
- Walker TW, Syers JK. 1976. The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma* 15: 1–19.
- Walker LR, Wardle DA, Bardgett RD, et al. 2010. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology* 98: 725–736.
- Wardle DA, Walker LR, Bardgett RD. 2004. Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences. *Science* 305: 509–513.
- Yokoyama D, Mori T, Wagai R, et al. 2018. Characteristics of phosphorus fractions in the soils derived from sedimentary and serpentinite rocks in lowland tropical rain forests, Borneo. *Soil Science and Plant Nutrition* 64: 218–221.
- Zemunik G, Turner BL, Lambers H, et al. 2015. Diversity of plant nutrient-acquisition strategies increases during long-term ecosystem development. *Nature Plants* 1: 1–4.
- Zhou XM, Ranathunge K, Cambridge ML, et al. 2022. A cool spot in a biodiversity hotspot: why do tall *Eucalyptus* forests in Southwest Australia exhibit low diversity? *Plant and Soil* 476: 669–688.

2. 项目的研究内容、研究目标，以及拟解决的关键科学问题（此部分为重点阐述内容）；

2.1 研究内容

本项目将选取广东南岭国家级自然保护区亚热带森林 20 公顷固定样地开展研究，聚焦土壤 P 限制条件下不同植物 P 捕获策略对土壤 P 资源分割的促进机制。

主要研究内容如下：

(1) 南岭亚热带森林土壤 P 形态的赋存特征及影响因素

通过基于生物有效性的土壤 P 分级方法和液相 ^{31}P -NMR 技术，查明南岭亚热带森林土壤发生层 P 组分及有机 P 形态的变化特征；结合前期研究已获得的土壤理化性质数据，分析土壤理化性质是如何影响土壤 P 组分及有机 P 形态的变化特征；采用 qPCR（实时荧光定量聚合酶链式反应）及功能基因芯片技术查明有机 P 矿化相关的土壤微生物基因；应用多因素分析等统计学方法，综合土壤 P 组分与有机 P 形态、P 循环功能基因、土壤理化性质、植被群落组成等数据，明确南岭亚热带森林土壤 P 库特征的主要影响因素。

(2) 南岭亚热带森林植物 P 捕获策略的发育特征及影响因素

调查南岭亚热带森林中优势植物的 P 捕获策略类型，利用温室盆栽和原位实验开展根际分泌物收集与组分解析工作；筛选具有高效 P 活化能力的物种，测定其根系羧化物组分及分泌效率、根际酶活性等指标，判识植物 P 活化策略发育特征；结合研究内容（1）的结果分析 P 捕获策略发育特征与土壤 P 库赋存特征、P 循环功能基因、植被群落组成等数据的相关关系，明晰南岭亚热带森林植物 P 捕获策略的发育特征及影响因素。

(3) 南岭亚热带森林不同 P 捕获策略协同合作对 P 资源分割的驱动机制

基于研究内容（2）的结果筛选出具有高效 P 活化能力的植物及非 P 活化的植物，开展温室盆栽实验，结合液相 ^{31}P -NMR 技术、磷酸盐 ^{18}O 稳定同位素示踪技术，查明根际土和非根际土在有机 P 形态上的差异和不同 P 捕获策略植物对不同 P 组分尤其是难溶态 P 的活化利用特征，阐明不同 P 捕获策略协同合作促进土壤 P 资源分割的作用机理；应用线性混合模型和结构方程模型等统计方法综合分析土壤 P 资源分割利用特征、土壤 P 形态赋存特征、植物 P 捕获策略发育特征、及植被群落组成等数据，定量解析南岭亚热带森林不同 P 捕获策略协同合作对 P 资源分割的驱动机制。

2.2 研究目标

本项目利用南岭亚热带森林 20 公顷固定样地多样性植物和土壤资源开展温室盆栽和原位实验，采用液相 ^{31}P -NMR 和磷酸盐 ^{18}O 稳定同位素等技术方法，查明土壤有机 P 赋存状况和植物 P 捕获策略的发育特征及影响因素，阐明不同 P 捕获策略协同合作的作用机理及对土壤 P 资源分割的促进机理，揭示不同 P 捕获策略对土壤 P 资源分割的驱动机制，为 P 限制下亚热带森林多样性保护和基于自然的

生态修复提供科学支撑。

2.3 拟解决的关键科学问题

亚热带森林土壤多高度风化，土壤 P 主要以难溶态无机 P 和有机 P 存在，生物有效 P 很低，P 成为亚热带森林植物生长和植物多样性维持最重要的影响因子之一。植物可通过发育多样的 P 捕获策略对土壤中不同组分的 P 分割利用，以克服 P 限制并缓和对 P 资源的竞争。因亚热带森林土壤不同形态 P 的赋存状况及植物 P 捕获策略的发育特征尚未明晰，导致 P 限制下多种 P 捕获策略植物对土壤不同 P 组分分割利用的认识不足，不同 P 捕获策略协同合作对土壤 P 资源分割的促进机制仍未明确，这阻碍了对亚热带森林植物多样性维持机制的深入理解。因此，本项目围绕亚热带森林多样的 P 捕获策略植物对不同 P 组分的活化利用特征，提出“亚热带森林植物不同 P 捕获策略如何驱动土壤 P 资源分割”这一关键科学问题。

3. 拟采取的研究方案及可行性分析（包括研究方法、技术路线、实验手段、关键技术等说明）；

3.1 研究区的选择和采样方法

本项目研究区为广东南岭国家级自然保护区，具有典型亚热带森林生态系统特征。该研究区域属中低山山地地貌，海拔高差大，地势复杂，地形坡度大。研究区域处中亚热带季风气候区，湿润多雨，年均平均温度约为 17.7℃，多年平均降水量约为 1705 mm，降水多集中于 3~10 月间，占全年总降雨量约 80%左右。研究区内成土母质主要是花岗岩、变质岩等，形成以红壤、山地黄红壤为主的土壤类型。研究区受人为活动干扰少，目前还保存着完整的亚热带森林原生植被。因此，南岭国家级自然保护区是研究亚热带森林植物多样性维持机制的理想场所。同时，南岭国家级自然保护区是我国十四个生物多样性热点地区之一，对该区域植物多样性维持机制的研究成果将对南岭乃至整个华南地区的亚热带森林保护和生态修复工作给予重要的科学支撑。

本项目基于已建立的亚热带森林 20 公顷固定样地（海拔 1000-1200 m）开展研究。因研究区所处气候相同，故地形和海拔成为影响土壤和植被群落的主要因素。因此，本项目将针对固定样地 1000 m、1100 m 和 1200 m 海拔设置三条样带，每条样带上选取 15 个 20 m * 20 m 的样方。本项目拟于 2025 年前两季度针对 45 个样方地，进行土壤发生层样品采集，同时在样方中采集植物（叶片和根系）及根际土样品。

- 土壤（非根际土）样品的采集方法：使用小铲子剥离枯枝落叶，接着使用手动取土器（长 15 cm * 内径 7 cm）采集发生层土壤样品，在每个样方的东-南-西-北-中方向各随机取一管土，混成一袋。采集的土壤样品去除大石块、枝条和根等后过 2 mm 筛，装袋后保存于 4 °C 的冰箱中。
- 植物叶片样品采样方法：对 45 个样方中的每个优势种，随机选取 10 棵成年植株，对每棵植株分别采集东、南、西、北四个方向上健康的成熟叶片，合并成一个样品，即每个样方的每个优势种有 10 个叶片样品。
- 根系形态样品采样方法：对 45 个样方中的每个优势种，从随机选取的 10 棵植株选取 5 棵，从植株基部用手工挖掘土壤，待主侧根暴露后，追踪表层（0-15 cm）木质化的侧根，采集根际土和包含五级根序在内的完整根段，装进标记好的封口袋中，临时保存于装有冰块的储藏箱内（<5 °C），并于 4 h 内运回实验室冷冻（< -20 °C）保存。根系采样主要选取分枝完整的活根，判断活根与死根主要依据颜色、表皮和韧性等指标。草本植物则采集整株根系。
- 根际土样品的采集方法：对采集根系样品的 5 棵植物同时采用抖根法采集根际土样品（黄巧云等，2015），装袋后保存于 4 °C 的冰箱中。

3.2 研究方法、实验手段与关键技术

（1）南岭亚热带森林土壤 P 形态的赋存特征及影响因素

针对本项研究内容，基于前期研究已获得的表层土理化性质，通过生物有效性的土壤 P 分级方法和液相 ^{31}P -NMR 技术，联合分析研究区土壤发生层采集获得的数据，明确南岭亚热带森林土壤 P 库赋存特征的主要影响因素。1) 采用基于生物有效性的土壤 P 分级方法（图 3），分析 45 个样方的土壤发生层 P 组分，将土壤 P 分为四个分别代表可被不同植物 P 捕获策略利用的组分，包括氯化钙-P、柠檬酸-P、胞外酶-P 及盐酸-P。选用此方法是因其更加接近植物在土壤中所采取的 P 捕获策略，其也有别于常被应用于农田土壤研究的 Hedley 连续提取法（DeLuca et al., 2015）。2) 通过分析土壤 P 组分尤其是有机 P 组分的赋存特征，将每条样带上的 15 个样方分为 5 组混合样，利用液相 ^{31}P -NMR 技术（方法见表 1）分析不同形态有机 P。3) 在前期土壤理化性质分析的基础上，采用 qPCR（实时荧光定量聚合酶链式反应）及功能基因芯片技术测定与有机 P 矿化相关的土壤微生物基因（表 2）及土壤生地化相关指标（表 3）。4) 综合土壤 P 组分与有机 P 形态、P 循环功能基因、土壤生地化指标、植被群落组成等数据，采用多因素分析等统计学方法，判识

南岭亚热带森林土壤 P 赋存特征的主要影响因素。相关指标及测定方法如下：

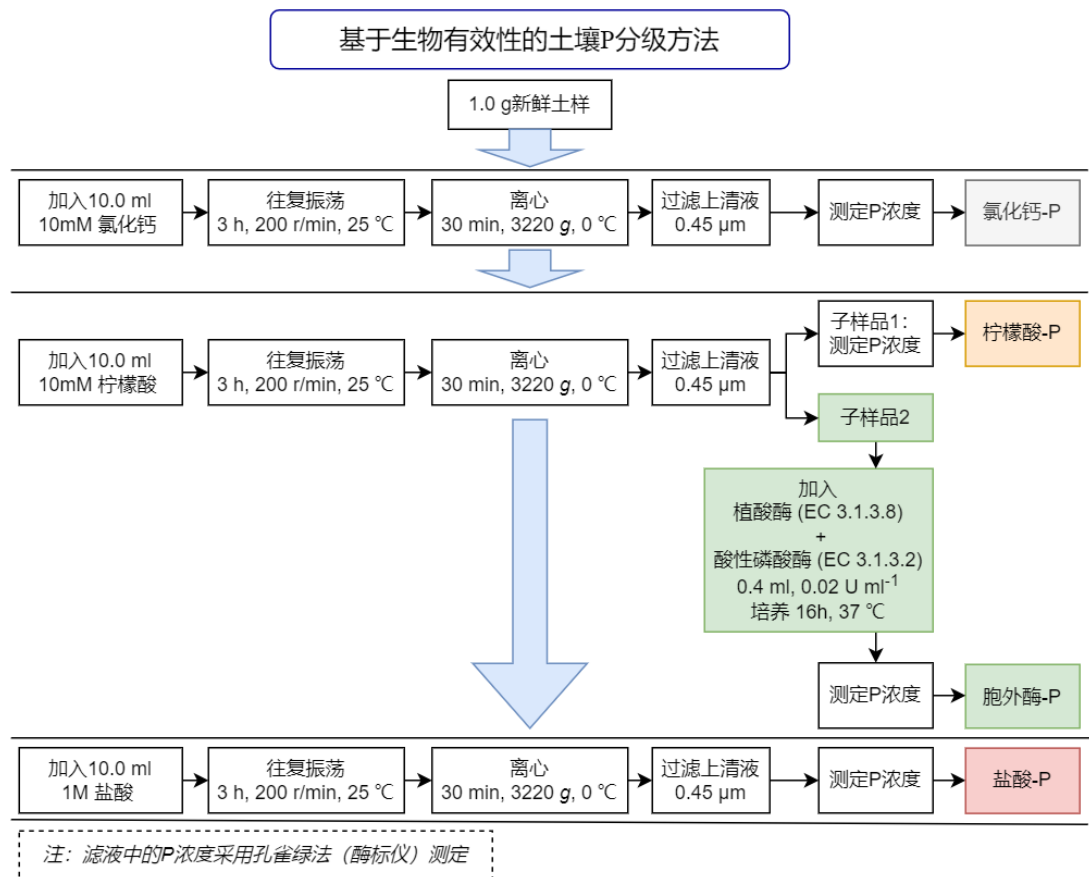


图 3. 基于生物有效性的土壤 P 分级方法（依据 DeLuca et al., 2015 修改）

表 1. 利用液相 ^{31}P -NMR 技术的土壤有机 P 形态分析方法

指标	测定方法
土壤有机 P 形态	采用 NaOH-EDTA 溶液提取，再使用液相 ^{31}P 核磁共振波谱仪测定（Cade-Menun, 2015）。核磁共振波谱仪（Bruker AVANCE III 600MHz）的测定参数与申请人已有研究相同（Zhong et al., 2021）。NMR-P 谱的分析采用 MestReNova 软件。

表 2. 土壤微生物 P 循环功能基因及群落组成分析方法

功能基因名称	功能描述	测定技术
<i>phoC</i>	控制合成酸性磷酸酶	qPCR
<i>phoN</i>	控制合成酸性磷酸酶	高通量 qPCR 芯片
<i>aphA</i>	控制合成酸性磷酸酶	高通量 qPCR 芯片
<i>olpA</i>	控制合成酸性磷酸酶	高通量 qPCR 芯片
<i>bpp</i>	控制合成 β -propeller 植酸酶	高通量 qPCR 芯片
<i>cphy</i>	控制合成 cystein 植酸酶	高通量 qPCR 芯片
<i>pqqC</i>	控制合成葡萄糖脱氢酶	高通量 qPCR 芯片
<i>aapA</i>	控制合成 4-植酸酶	高通量 qPCR 芯片
<i>3-phytase</i>	控制合成 3-植酸酶	高通量 qPCR 芯片
<i>phnK</i>	C-P 键（磷酸酯）裂解酶	高通量 qPCR 芯片
<i>ppk</i>	聚磷酸盐水解酶	高通量 qPCR 芯片
<i>ppx</i>	聚磷酸盐合成酶	高通量 qPCR 芯片

表 3. 土壤生地化相关指标及测定方法

指标	测定方法
土壤微生物量 C、N、P	氯仿熏蒸法测定（吴金水等，2006）
土壤 NH_4^+ -N 和 NO_3^- -N 含量	2M 氯化钾浸提后使用流动注射仪测定
土壤速效 P	阴离子交换树脂膜法（Tiessen & Moir, 1993）
土壤 Fe、Al、Mn、Mg 和 Ca 含量	微波消解后采用 ICP-AES 测定
土壤有机 Fe/Al 复合体	焦磷酸钠提取后采用 ICP-AES 测定
土壤无定形 Fe/Al 矿物	草酸铵-草酸提取后采用 ICP-AES 测定
土壤游离结晶态 Fe/Al 矿物	连二亚硫酸钠-柠檬酸钠-重碳酸钠提取后采用 ICP-AES 测定

（2）南岭亚热带森林植物 P 捕获策略发育特征及影响因素

针对本项研究内容，将基于前期植被群落组成调查，结合原位观测和盆栽实验着重调查南岭亚热带森林植物 P 捕获策略的发育特征。1) 通过 45 个样方中优势物种的根系相关指标（根系密度、比根长、根分支比、细根生物量、EcM 菌根感染率、AM 菌根感染率、土壤真菌生物量）判识植物 P 抓捕策略发育特征。2) 采用叶片锰（Mn）含量作为根系分泌羧化物的估量来筛查样方植被潜在通过根系分泌羧化物活化 P 的物种（Lambers et al., 2015），结合酶活性测定及 P 循环功能基因分析，判识植物 P 活化策略发育特征。3) 基于 P 捕获策略发育特征结果筛选出不同 P 捕获策略（P 活化和 P 抓捕）植物，进行盆栽实验①验证，测定根系羧化物组分、含量及分泌效率，实验设计见表 4。4) 通过综合土壤 P 赋存特征及植被群落组成，研究植物 P 捕获策略发育的主要影响因素。植物 P 捕获策略相关指标及测定方法如表 5。

表 4. 验证根系羧化物组分的实验设计

植物种类	P 活化策略植物与 P 抓捕策略植物
生长基质	河沙（提前清洗及灭菌）和森林原土（85:15 质量比）
实验处理	灭菌与不灭菌森林原土
重复个数	10 盆
其余养分添加	参照（Zhong et al., 2021）
种植方式	种子播种、1 L 米氏盆
采样测定	种子萌发后第 2 个月和第 4 个月各收获 5 盆，测定羧化物组分

表 5. 植物 P 捕获策略相关指标及测定方法

指标	测定方法
根系密度和细根生物量	依照根系分级方法 (Pregitzer et al., 2002), 使用 Epson 数字化扫描仪扫描各级根, 并用 WinRHIZO 根系分析软件进行定量分析, 最后将细根放入 65 °C 烘箱中烘 48h 至恒重。
比根长	根系总长度/根系生物量
1/2 级根分支比	1 级根数量/2 级根数量
EcM 菌根感染率	外生菌根感染率测定采用计数法 (Brundrett et al., 1996) 外生菌根感染率 = 被感染 1 级根个数/1 级根总个数
AM 菌根感染率	采用台盼蓝染色法 (Brundrett et al., 1996) 内生菌根感染率 = 被感染的根段长度/总根长度
土壤真菌生物量	采用 Teste 等 (2016) 介绍的方法使用麦角固醇作为所有真菌生物量的代用指标。采用 NLFA (neutral lipid fatty acids) 测定 AM 真菌生物量, 采用 PLFA (phospholipid fatty acids) 测定 EcM 真菌和细菌生物量。
根际酶活性	依据过氧化氢酶、脲酶、磷酸单酯酶、磷酸双酯酶、焦磷酸酶和植酸酶的测定方法 (Yokoyama et al., 2017)
叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$	采用 Thermo Scientific 253 Plus 同位素质谱仪测定
叶片 Mn 含量	微波消解后采用 ICP-AES 测定。
根系分泌物收集与组分测定	1) 基于原位根系分泌物收集器收集的分泌物 (Phillips et al., 2008) 2) 基于原位采集的根际土用 0.2 mM 氯化钙浸提分泌物 以上所得滤液于 < -20 °C 保存待高效液相色谱 (HPLC) 测定 (Cawthray, 2003; Pang et al., 2015)

(3) 南岭亚热带森林不同 P 捕获策略协同合作对 P 资源分割的驱动机制

针对本项研究内容, 基于研究方案 (2) 结果筛选出具有高效 P 活化能力的植物及非 P 活化植物, 将开展前后两组盆栽实验, 阐明不同 P 捕获策略协同合作促进土壤 P 资源分割的作用机理。盆栽实验②结合基于生物有效性的土壤 P 分级方法和液相 ^{31}P -NMR 技术, 探究植物不同 P 捕获策略的协同合作对土壤难溶非溶解态 P 尤其是难溶态有机 P 的活化利用。盆栽实验③将应用磷酸盐 ^{18}O 稳定同位素示踪技术, 明晰不同 P 捕获策略植物对不同 P 组分的利用特征。最后采用线性混合模型和结构方程模型等统计方法综合分析土壤 P 形态变化特征、植物 P 捕获策略发育特征、土壤 P 组分利用特征及植被群落组成等数据, 定量解析南岭亚热带森林不同 P 捕获策略对 P 资源分割的驱动机制。

盆栽实验②: 基于研究内容 (2) 结果挑选出 P 活化 (5 种) 与 P 抓捕 (AM 与 EcM 真菌植物各 5 种) 策略的植物, 随机从每组植物选择一个物种进行混种, 分析根际土和非根际土在 P 组分和有机 P 形态上的差异, 以及植物叶片 P 和 Mn 含量差异, 阐明不同 P 捕获策略的协同合作对土壤非溶解态 P 尤其是难溶态有机 P

的活化机理。实验设计见表 6。

表 6. 探究不同 P 捕获策略协同合作对难溶态 P 的活化利用的实验设计

植物种类	P 活化植物、AM 真菌植物、EcM 真菌植物，各 5 种
植物选择	每组随机挑选 1 种植物混种，每种植物种 2 棵，即每盆 6 棵
随机组合	64 次
生长基质	河沙（提前清洗及灭菌）和森林原土（85:15 质量比）
P 处理	0 P, 10 mg kg ⁻¹ FePO ₄ , 10 mg kg ⁻¹ <i>myo</i> -磷酸肌醇, 5 mg kg ⁻¹ FePO ₄ + 5 mg kg ⁻¹ <i>myo</i> -磷酸肌醇
其余养分添加	参照（Zhong et al., 2021）
重复个数	10 盆
种植方式	种子播种、6 L 米氏盆
采样测定	种子萌发后第 4 个月收获地上和地下部分 测定根际土和非根际土的 P 组分、土壤生地化指标、P 捕获策略相关指标

盆栽实验③：基于以上盆栽实验结果，挑选十组效果显著的物种组合来开展本次盆栽实验，结合磷酸盐 ¹⁸O 稳定同位素示踪技术（Thermo Scientific 253 Plus 同位素比质谱仪测定），明晰不同 P 捕获策略植物对不同 P 组分的利用特征。实验设计见表 7。

表 7. 探究不同 P 捕获策略植物对 P 组分分割利用的实验设计

植物组合	10 组效果显著的混种组合
生长基质	河沙（提前清洗及灭菌）和森林原土（85:15 质量比）
P 处理	0 P, 10 mg kg ⁻¹ FeP ¹⁸ O ₄ , 10 mg kg ⁻¹ <i>myo</i> - ¹⁸ O-磷酸肌醇, 5 mg kg ⁻¹ FeP ¹⁸ O ₄ + 5 mg kg ⁻¹ <i>myo</i> - ¹⁸ O-磷酸肌醇
其余养分添加	参照（Zhong et al., 2021）
重复个数	10 盆
种植方式	种子播种、6 L 米氏盆
采样测定	种子萌发后第 4 个月收获地上和地下部分 测定叶片 ¹⁸ O 磷酸盐丰度、根际土和非根际土的 P 组分、土壤生地化指标、P 捕获策略相关指标

研究方案主要参考文献：

Brundrett M, Bougher N, Dell B, et al. 1996. Working with mycorrhizas in forestry and agriculture. Australian Centre for International Agricultural Research (ACIAR). ACT, Australia.

Cade-Menun BJ. 2015. Improved peak identification in ³¹P-NMR spectra of environmental samples with a standardized method and peak library. Geoderma 257–258: 102–114.

Cawthray GR. 2003. An improved reversed-phase liquid chromatographic method for the analysis of

- low-molecular mass organic acids in plant root exudates. *Journal of Chromatography A* 1011: 233–240.
- DeLuca TH, Glanville HC, Harris M, et al. 2015. A novel biologically-based approach to evaluating soil phosphorus availability across complex landscapes. *Soil Biology and Biochemistry* 88: 110–119.
- Lambers H, Hayes PE, Laliberté E, et al. 2015. Leaf manganese accumulation and phosphorus-acquisition efficiency. *Trends in Plant Science* 20: 83–90.
- Pang J, Yang J, Lambers H, et al. 2015. Physiological and morphological adaptations of herbaceous perennial legumes allow differential access to sources of varying soluble phosphate. *Physiologia Plantarum* 154: 511–525.
- Phillips RP, ERLITZ Y, Bier R, et al. 2008. New approach for capturing soluble root exudates in forest soils. *Functional Ecology* 22: 990–999.
- Pregitzer KS, DeForest JL, Burton AJ, et al. 2002. Fine root architecture of nine North American trees. *Ecological Monographs* 72: 293–309.
- Teste FP, Veneklaas EJ, Dixon KW, et al. 2014. Complementary plant nutrient-acquisition strategies promote growth of neighbour species. *Functional Ecology* 28: 819–828.
- Tiessen H, Moir J. 1993. Characterization of available P by sequential extraction. In: Carter MR (Ed.), *Soil Sampling and Methods of Analysis*. Lewis Publishers, 75–86.
- Yokoyama, D., Imai, N., Kitayama, K. 2017. Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on the activities of four different classes of fine-root and soil phosphatases in Bornean tropical rain forests. *Plant Soil* 416, 463–476.
- Zhong H, Zhou J, Azmi A, et al. 2021. *Xylomelum occidentale* (Proteaceae) accesses relatively mobile soil organic phosphorus without releasing carboxylates. *Journal of Ecology* 109: 246–259.
- 黄巧云, 林启美, 徐建明. 2015. 土壤生物化学. 北京, 高等教育出版社.
- 吴金水, 林启美, 黄巧云等. 2006. 土壤微生物生物量测定方法及其应用. 北京, 气象出版社.

3.3 技术路线

本项目的总体技术路线如下图 4 所示：

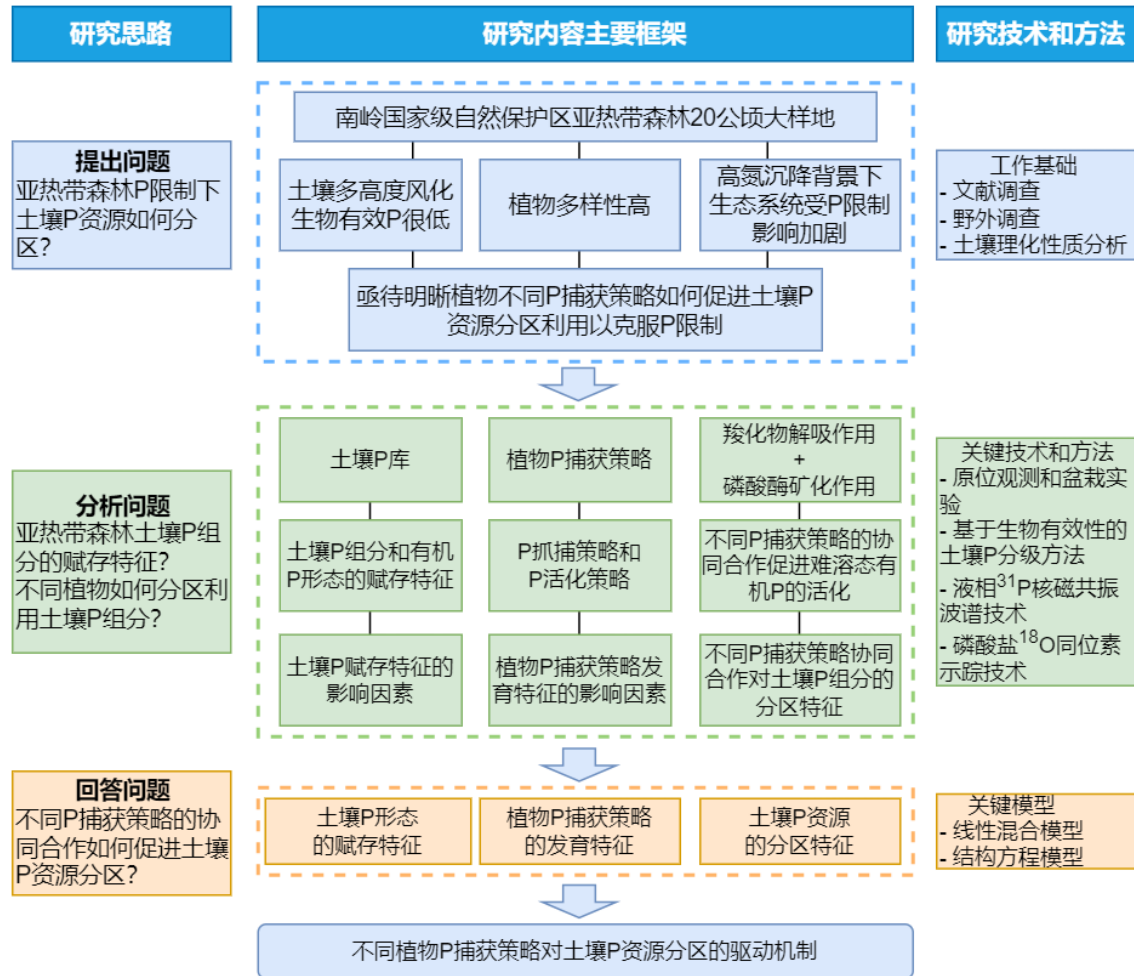


图 4. 项目总体技术路线

3.4 可行性分析

(1) 项目所选研究区域适宜开展本研究

南岭国家级自然保护区内亚热带森林 20 公顷固定样地由厦门大学和广东省动物研究所共建。保护区以高度风化的红壤及山地黄红壤为主，土壤中的铁铝氧化物和氢氧化物对 P 吸附力很强，以难溶态无机 P 和有机 P 为主，导致 P 的生物有效性很低。前期研究发现土壤有效 P 仅约为 1 mg kg^{-1} (Bray-I 法)，植物生长和森林生产力可能受 P 限制。华南地区在高 N 沉降影响下，使研究区域本已受 P 限制的情况加剧。综上，南岭国家级自然保护区是植物 P 捕获策略及其对土壤 P 资源分割的驱动机制的理想研究区域。20 公顷固定样地内为生物多样性高的亚热带森林原生植被，土壤高度风化，为研究 P 限制下植物 P 捕获策略和土壤 P 资源分割提供了良好的实验条件。

（2）项目研究方案合理，研究方法可靠性高

项目拟采用基于生物有效性的土壤 P 分级方法，其有别于已被很多研究使用的 Hedley 连续提取法（基于不同化学提取剂的 P 提取能力，且多用于农业土壤），更加接近植物在土壤中所采取的 P 捕获策略，且该方法近年来已被很多学者采用，可靠性高。其次，本研究计划采用液相 ^{31}P -NMR 技术测定不同有机 P 形态，申请人在过去研究中使用过该技术并已在 *Journal of Ecology* 期刊发表相关成果。另外，项目关注土壤有机 P 循环相关基因，拟采用的高通量 qPCR 功能基因芯片和扩增子测序等技术具有先进性，技术较为成熟可靠，已在大量研究中采用。同时本项目拟利用叶片 Mn 含量筛选植被群落中分泌羧化物活化 P 策略的植物，该方法已在包括作物、草地、森林等研究对象和环境下成功使用，是一种有效可靠的筛选高效 P 活化能力物种的方法。最后，土壤有机 P 组分和 P 资源分割的特征受多个生物与环境因素的影响，本项目拟采用的结构方程模型适用于多因素影响的归因分析。因此，采用上述研究方法可确保获得研究所需的土壤 P 组分、有机 P 形态 NMR 图谱、P 循环功能基因等数据可靠，可为本项目的实施奠定科学基础。

（3）项目实验条件良好

南岭国家级自然保护区内设有亚热带森林生态试验站（距离研究区约 2 公里），拥有设施较完善的前处理实验室，为本项目开展连续观测并及时处理样品提供了重要条件。申请人所在的厦门大学环境与生态学院拥有设施完善的温室群，为开展盆栽实验提供了重要条件。此外，本项目的样品分析工作依托于厦门大学“近海海洋环境科学国家重点实验室”、“滨海湿地生态系统教育部重点实验室”及其下属各功能实验室，已拥有包含稳定同位素质谱仪和核磁共振波谱仪等开展本项目所需的各类专业仪器设备。

（4）项目人员配置与分工合理

申请人自 2013 年攻读博士学位以及博士后研究以来一直围绕植物 P 捕获策略对土壤-植被协同进化的作用机制与应用研究，自 2022 年底加入厦门大学以来聚焦中国亚热带森林土壤 P 和植物 P 捕获策略，加入森林生态系统与生物多样性研究团队，熟悉所选研究区域的土壤和植被发育情况。本项目研究人员的专业分享包括土壤学（钟宏韬：负责项目总体设计、管理和执行）、森林生态学和植物多样性（李振基教授：长期研究亚热带森林生态系统，积淀深厚，将为本项目提供植被群落构建和植物多样性的指导）。此外，还有 2 名博士生及 2 名研究生参与项目的具体研究工作。由此，研究成员涉及多个学科方向的专家学者，熟悉研究区的土壤、气候、

植被和 P 循环等背景知识，掌握土壤 P 生物地球化学循环和植物 P 捕获策略等专业知识，完全可以胜任拟开展的研究工作，确保科研任务顺利完成。

综上，本项目基于申请人团队的前期研究工作，提出了明确的、可验证的、关于南岭亚热带森林植物 P 捕获策略对土壤 P 资源分割的驱动机制的科学假设，规划了合理的研究内容，选择了适宜的研究区和研究对象，拟采取的研究方法和测试技术具科学性、可靠性和经济性，研究方案详实具体，研究队伍专业齐全、分工合理，项目的可行性高，可确保达到预期的研究目标。

4. 本项目的特色与创新之处；

(1) 基于亚热带森林植物多样性高、土壤 P 以难溶态 P 为主的特征，从联系土壤 P 赋存状况与植物生长的 P 捕获策略出发，研究多种植物 P 捕获策略协同合作对亚热带森林土壤 P 资源分割的作用机理与促进机制以填补研究空白。因此，本项目在研究思路具有明显的创新和特色。

(2) 本项目综合利用原位观测和盆栽实验，联合使用液相 ^{31}P -NMR、磷酸盐 ^{18}O 稳定同位素示踪和 qPCR 及功能基因芯片等新兴可靠技术，应用线性混合模型及结构方程模型等统计学方法，不仅可以明确亚热带森林土壤不同形态有机 P 的赋存状况，也有助于进一步定量解析不同 P 捕获策略对土壤 P 资源分割的贡献。因此，本项目在研究方法上具有创新。

5. 年度研究计划及预期研究结果（包括拟组织的重要学术交流活动、国际合作与交流计划等）。

5.1 年度研究计划

2025 年 1 月-2025 年 12 月，系统并分季节定期采集土壤样品和植物样品。完成植物 P 捕获策略的原位调查工作。布设根系分泌物原位收集器并开展收集工作。开展盆栽实验①并收集根系分泌物。完成部分实验室分析工作。邀请 Hans Lambers 教授来华前往研究区域共同开展相关研究工作。参加学术交流会议一次。撰写学术论文 1 篇。

2026 年 1 月-2026 年 12 月，完成土壤 P 赋存特征和植物 P 捕获策略的实验分析工作。分析土壤有机 P 形态的季节变化特征及其与土壤理化性质和植被构成的相关关系，判识影响土壤有机 P 赋存特征的主要影响因素。分析不同植物 P 捕获策略的发育水平，结合土壤理化性质与土壤有机 P 赋存特征，判识影响 P 捕获策

略发育特征的主要影响因素。基于已筛选不同 P 捕获策略植物，开展盆栽实验②探究不同 P 捕获策略的协同合作对土壤难溶态 P 的活化利用。参加学术交流会议一次。完成学术论文 1-2 篇。

2027 年 1 月-2027 年 12 月，完成盆栽实验②的实验分析工作，分析不同 P 捕获策略的协同合作对土壤 P 资源分割的作用机理和促进机制。基于盆栽实验②的结果，筛选植物开展盆栽实验③，利用磷酸盐 ^{18}O 稳定同位素示踪去探究不同植物 P 捕获策略协同合作对土壤 P 资源分割的贡献。与 Hans Lambers 教授讨论和分析实验结果。参加学术交流会议一次。完成论文 1-2 篇。

2028 年 1 月-2028 年 12 月，完成盆栽实验③的实验分析工作，定量分析不同植物 P 捕获策略对土壤 P 资源分割的贡献机制。采用线性混合模型和结构方程模型等统计方法综合分析项目所得数据，揭示南岭亚热带森林土壤 P 资源分割的驱动机制。参加学术交流会议一次。完成论文 1-2 篇。撰写并提交项目总结报告。

5.2 预期研究结果

阐明南岭亚热带森林土壤 P 赋存特征和植物 P 活化策略的特征及形成的影响因素，揭示不同植物 P 捕获策略对土壤 P 资源分割的促进机制。发表高质量 SCI 论文 3-5 篇，培养研究生 3-5 名。

5.3 国际合作

申请人与西澳大学 Hans Lambers 教授（荷兰皇家艺术与科学学院院士、澳大利亚科学院院士）建立了长期的合作关系。Hans Lambers 教授是当前植物 P 捕获策略及其生态效应领域最知名的专家之一，将为本项目提供植物 P 捕获策略研究、实验设计和论文发表提供指导。Hans Lambers 教授是申请人在西澳大学博士后期间的合作导师，共同在 *Journal of Ecology* 和 *Plant and Soil* 等期刊发表多篇论文。

（二）研究基础与工作条件

1. 研究基础（与本项目相关的研究工作总结和已取得的研究工作成绩）；

1.1 研究区工作基础

针对南岭国家级自然保护区亚热带森林研究区域，申请人在土壤理化性质等方面已开始进行基础研究工作。其中 20 公顷固定样地 700 个表层土（0-15 cm）样的结果显示土壤 pH 均值 4.3，全 P 含量普遍偏低（平均约 130 mg kg^{-1} ），且土壤有效 P（Bray-I 法）含量较低（平均约为 1 mg kg^{-1} ），有效 P 占全 P 不到 1%，分析结

果显示 P 供应水平低（图 5）。这意味着该生态系统植被生长和生产力可能受 P 限制，且在 N 沉降增加的背景下 P 限制还可能加剧，因此南岭亚热带森林适合开展植物 P 捕获策略如何影响土壤 P 资源分割的相关研究。

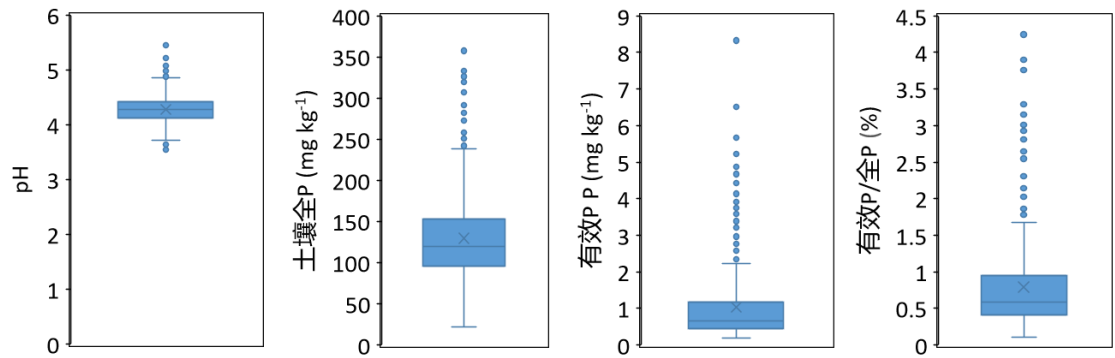


图 5. 南岭亚热带森林 20 公顷固定样地表层土 pH 及含 P 特征

1.2 土壤 P 资源分割与植物 P 捕获策略相关研究基础

(1) 贫 P 生境中不同植物 P 捕获策略促进土壤 P 资源分割

申请人前期研究作为澳大利亚西南部 P 贫瘠生境，研究发现山龙眼科不同属的植物通过不同的 P 捕获策略利用了土壤中不同的 P 组分，以促进土壤 P 资源分割和生态位分化（Journal of Ecology, 2021, 109: 246–259, 图 6）。澳大利亚西南部是全球生物多样性的热点地区之一，土壤 P 含量很低，其土壤中全 P 含量仅为我国华南地区的 10% 左右。本地植物群落与土壤经长期协同发育，形成了多种 P 捕获策略以适应贫 P 土壤环境。普遍认为澳大利亚西南部的山龙眼科植物是通过形成排根（cluster roots）分泌大量羧化物来活化利用土壤难溶态 P。然而，申请人通过利用叶片 Mn 含量判断植被群落中植物根系分泌羧化物与否，发现与其他山龙眼科植物不同，山龙眼科木梨属（*Xylomelum*）植物在缺 P 条件下只能发育出较小且不能分泌羧化物的排根（即功能失调的排根）。申请人结合液相 ³¹P-NMR 技术，对比木梨属植物和其他属类植物根际土与非根际土有机 P 形态的变化特征，发现木梨属植物在缺乏羧化物的情况下，通过根系分泌的磷酸酶有效地矿化了稳定性较弱的有机 P 组分（磷酸单酯）。由此表明，木梨属植物通过采用不同于其他山龙眼科植物的 P 捕获策略，有效分割利用了不同组分的 P。该成果有助于阐明贫 P 生态系统中多种植物 P 捕获策略共存对植物多样性维持的机制。

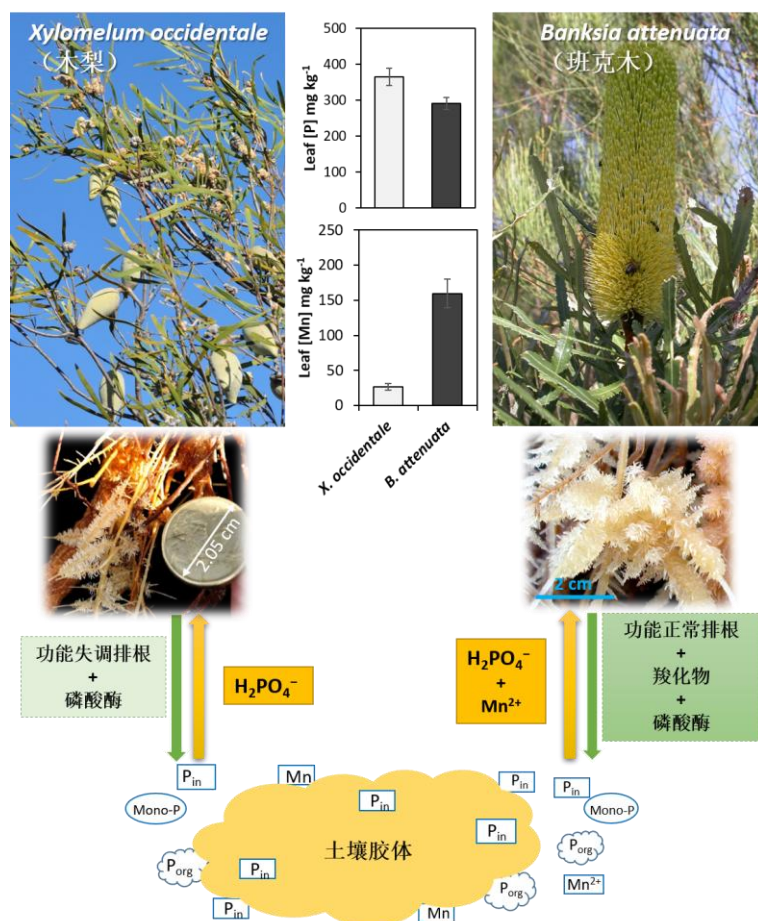


图 6. 贫 P 生态系统中不同植物 P 捕获策略促进土壤 P 资源分割

(2) 提出根系分泌羧化物活 P 策略有利于干旱区碱性土的无机碳固存的假设

申请人提出应从植物 P 捕获策略的角度探索增加干旱区土壤无机碳库的机制。干旱区碱性土壤的生物有效 P 含量通常较低，部分植物可通过根系分泌大量的羧化物以提高土壤 P 的有效性，促进植物对 P 的吸收。申请人提出这些根系分泌的羧化物还可能将土壤钙(Ca)结合态 P 和 Ca^{2+} -有机复合物中的 Ca^{2+} 解吸释放出来，解吸出的 Ca^{2+} 接着可与土壤中的 CO_2 和 H_2O 形成次生碳酸盐，以此增加干旱区碱性土无机碳库 (Trends in Ecology & Evolution, 2022, 37: 12-13, 图 7)。

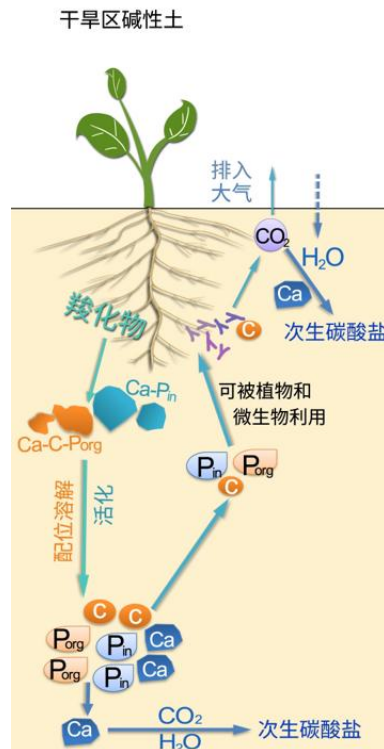


图 7. 植物根系分泌羧化物活化 P 的过程可能增加干旱区碱性土次生碳酸盐的形成，从而促进干旱区碱性土的碳固存

(3) 将土壤 P 组分变化特征和植物多种养分捕获策略应用于矿山生态修复

申请人首先将自然生态系统土壤年代序列上的土壤 P 变化概念模型（Walker 和 Syers 在 1976 年提出的经典理论）同矿山生态修复轨迹上成土作用及植物群落的协同发育有机结合起来，并发现随着乡土植物的恢复，表层土有机 P 库显著增加（Land Degradation & Development, 2021, 32: 1250-1261, 图 8）。申请人接着探索了多种植物养分捕获策略在磁铁矿尾矿生态修复中的作用，提出依据目标尾矿基质养分赋存状况筛选具有相应养分捕获策略（固 N-活 P）的先锋植物。同时，申请人发现具有多种养分捕获策略的先锋植物可通过增加土壤有机 P 库和铝-有机复合物，以促进尾矿基质 P 养分循环功能的重建与尾矿基质成土作用的启动，依此“生态工程法”途径改良的磁铁矿尾矿基质可为后续乡土植物的回归提供有利的生长条件（Science of the Total Environment, 2021, 788: 147622, 图 9）。此外，申请人发现一种非菌根真菌的先锋植物（*Maireana georgei*, 藜科）在提高尾矿基质的微生物物质 P 含量效果显著（Ecological Engineering, 2023, 192: 106991, 图 10）。

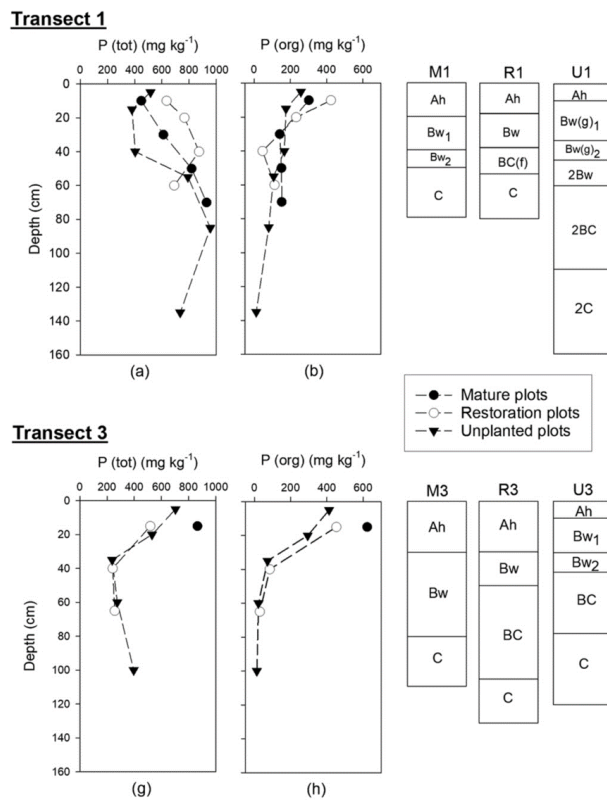


图 8. 矿山迹地生态修复轨迹上乡土植物的恢复促进表层土有机 P 库的累积

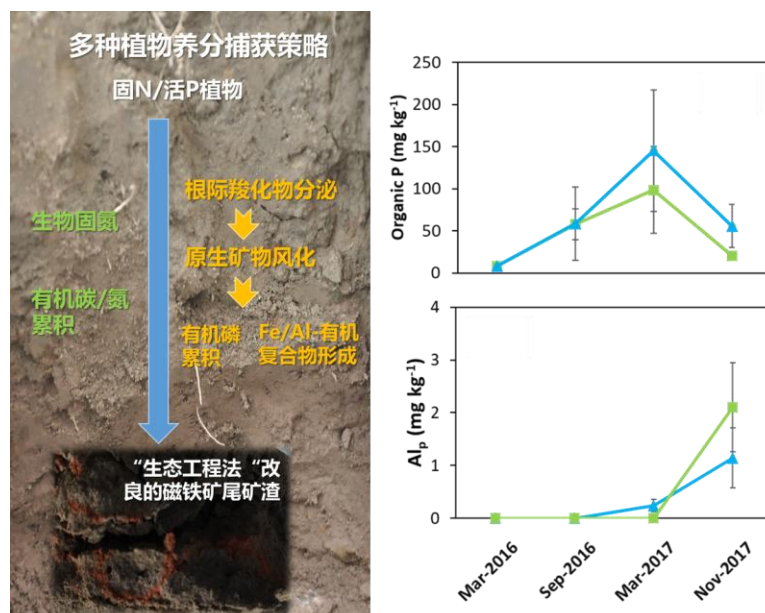


图 9. 固 N-活 P 植物通过有效累积土壤有机 P 库和铝-有机复合物以促进尾矿基质 P 养分循环与成土过程的启动

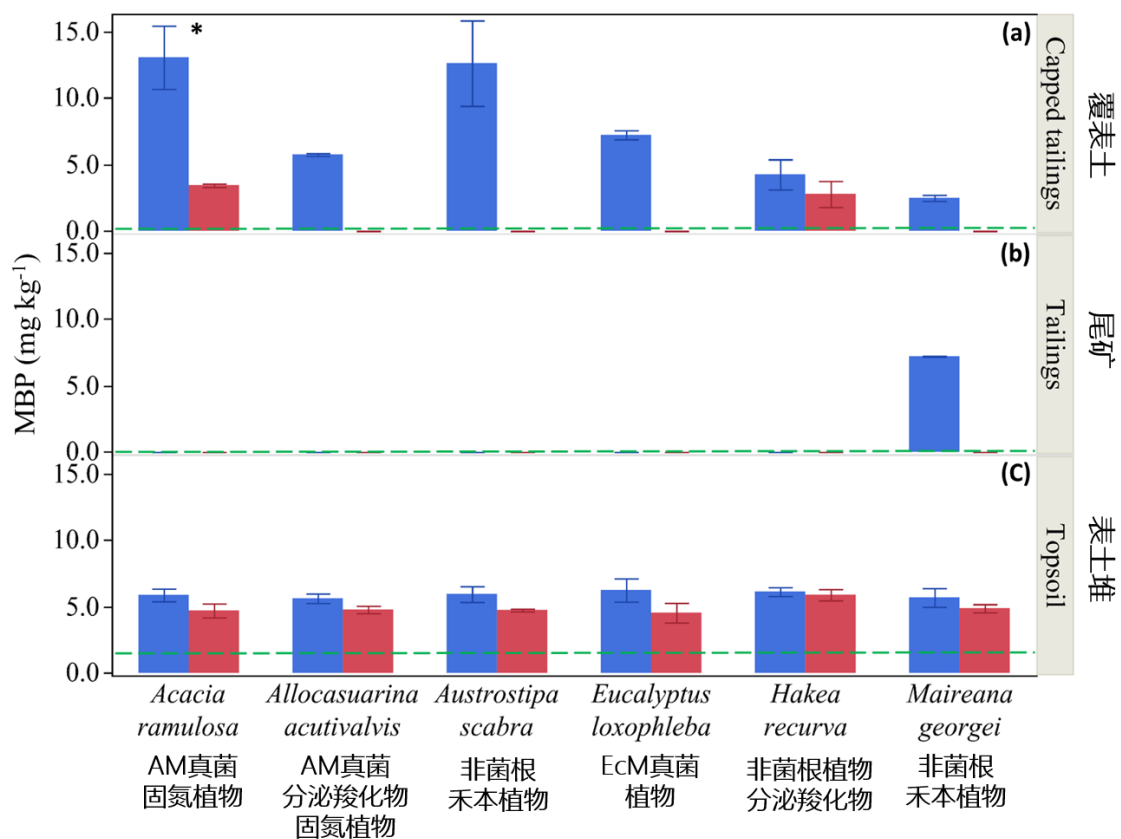


图 10. 非菌根真菌的先锋植物 *Maireana georgei* (藜科) 有效提高尾矿基质微生物质 P 含量

2. 工作条件 (包括已具备的实验条件, 尚缺少的实验条件和拟解决的途径, 包括利用国家实验室、国家重点实验室和部门重点实验室等研究基地的计划与落实情况);

本项目研究区南岭国家级自然保护区亚热带森林 20 公顷固定样地由厦门大学和广东省动物研究所共建, 保护区内设有设施完善的样品前处理实验室, 为项目顺利实施提供了良好的条件。本项目的样品分析工作将依托于厦门大学“近海海洋环境科学国家重点实验室”、“滨海湿地生态系统教育部重点实验室”及其下属各功能实验室, 目前配备有项目所需的大型仪器, 仪器设备体系完善, 已具备项目所需的各种仪器设备和支撑条件, 可以保障本项目研究计划和预期目标的顺利实现。

3. 正在承担的与本项目相关的科研项目情况 (申请人和主要参与者正在承担的与本项目相关的科研项目情况, 包括国家自然科学基金的项目和国家其他科技计划项目, 要注明项目的资助机构、项目类别、批准号、项目名称、获资助金额、起止年月、与本项目的关系及负责的

内容等);

无。

4. 完成国家自然科学基金项目情况 (对申请人负责的前一个已资助期满的科学基金项目 (项目名称及批准号) 完成情况、后续研究进展及与本申请项目的关系加以详细说明。另附该项目的研究工作总结摘要 (限 500 字) 和相关成果详细目录)。

无。

(三) 其他需要说明的情况

1. 申请人同年申请不同类型的国家自然科学基金项目情况 (列明同年申请的其他项目的项目类型、项目名称信息, 并说明与本项目之间的区别与联系)。

无。

2. 具有高级专业技术职务 (职称) 的申请人或者主要参与者是否存在同年申请或者参与申请国家自然科学基金项目的单位不一致的情况; 如存在上述情况, 列明所涉及人员的姓名, 申请或参与申请的其他项目的项目类型、项目名称、单位名称、上述人员在该项目中是申请人还是参与者, 并说明单位不一致原因。

无。

3. 具有高级专业技术职务 (职称) 的申请人或者主要参与者是否存在与正在承担的国家自然科学基金项目的单位不一致的情况; 如存在上述情况, 列明所涉及人员的姓名, 正在承担项目的批准号、项目类型、项目名称、单位名称、起止年月, 并说明单位不一致原因。

无。

4. 其他。

无。