



专题: 地球生物学前沿

进展

土壤-微生物-植物系统中矿物风化与元素循环

朱永官^{①②*}, 段桂兰^②, 陈保冬^②, 彭新华^③, 陈正^②, 孙国新^{②†}

① 中国科学院城市环境研究所, 厦门 361021;

② 中国科学院生态环境研究中心, 北京 100085;

③ 中国科学院南京土壤研究所, 南京 210008

* 联系人, E-mail: ygzhu@rcees.ac.cn

† 联系人, E-mail: gxsun@rcees.ac.cn

收稿日期: 2013-12-15; 接受日期: 2014-03-12; 网络发表日期: 2014-05-09

国家自然科学基金重大项目(批准号: 410902802)资助

摘要 土壤是地球关键带的重要组成部分, 土壤-植物系统是连接岩石圈、生物圈、大气圈和水圈的纽带. 土壤作为地球上生物多样性最丰富的生境之一, 在地球表层生物地球化学过程中担负重要的作用. 本文主要从地球生物学的角度来探讨土壤生物在地球表层(风化壳)岩石矿物风化、物质转化与运输中的作用及其相关机制, 包括土壤微生物对岩石矿物的风化, 以及土壤-根系的相互作用和土壤-微生物-根系相互作用对岩石矿物风化的影响.

关键词土壤
植物
微生物
地球生物学

土壤是地球表层具有生命的历史自然体, 是连接岩石圈、生物圈、大气圈和水圈的纽带, 其形成、发育和功能将深刻影响地球生态系统的可持续性. 因此, 土壤也是地球生物学研究的重要对象.

地表岩石-土壤-生物-水-大气相互作用带被称为地球关键带(The Critical Zone), 土壤-生物系统涉及植物、微生物和土壤无机组分, 是地球关键带的重要组成部分. 土壤生物和土壤组分(有机质、矿物、水和离子)相互作用推动了土壤的形成和发育. 土壤-植物系统的过程集中体现了土壤中的地球生物学过程, 包括土壤矿物和生物的相互作用、物质(元素)的转化与运输. 和传统土壤学研究相比, 地球生物学的研究将更加注重土壤中物理、化学和生物学过程的耦合, 更加注重耦合过程背后的生物学机制, 将突出土壤生物地球化学过程的动力学机制. 土壤-植物系统中

的地球生物学过程的研究具有明显的学科交叉特点, 能够更好地从总体上把握土壤的生态和生产功能. 因此, 从地球生物学角度研究土壤-植物系统的相互作用有助于推动土壤学的发展.

1 土壤微生物对岩石矿物的风化作用

1.1 微生物对岩石矿物风化的作用

土壤矿物由于暴露于雨水和氧化环境中, 或者由于温度的变化, 会发生风化作用. 矿物风化是最重要的表生地球化学过程之一(Barker 等, 1998). 在漫长的地质年代中, 风化作用使岩石破碎, 成为细小的沙砾, 形成结构疏松的风化壳, 可称为土壤母质. 母质代表土壤的初始状态, 它在气候与生物的作用下, 经过漫长的过程, 才逐渐转变成可生长的土壤. 微生

中文引用格式: 朱永官, 段桂兰, 陈保冬, 等. 2014. 土壤-微生物-植物系统中矿物风化与元素循环. 中国科学: 地球科学, 44: 1107-1116

英文引用格式: Zhu Y G, Duan G L, Chen B D, et al. 2014. Mineral weathering and element cycling in soil-microorganism-plant system. Science China: Earth Sciences, 57: 888-896, doi: 10.1007/s11430-014-4861-0

物在地球演化和成土过程中发挥了重要作用。微生物自我复制快、生理和生化活性高,是地球上出现最早、分布最广、种类最多、对环境适应力最强的生物,而且能够在各种环境中甚至在极端环境中存活。地球表层几乎不存在未经过微生物作用的物质。大量研究表明,矿物的溶解在微生物参与下与无菌情况下差异明显,微生物导致矿物快速溶解,风化速率显著提高。

矿物的微生物风化作用主要通过其新陈代谢产物和分泌的化学物质或者通过氧化/还原作用来实现,其机制概括起来主要有以下几个方面。

1.1.1 酸解作用

酸解作用主要是依靠 H^+ 的质子交换作用。真菌能够产生柠檬酸、草酸和葡萄糖酸,而细菌产生的酸包括甲酸、乙酸、醋酸、乳酸、琥珀酸、丙酮酸和其他一些小分子有机酸。矿石中 Na^+ , K^+ 和 Ca^{2+} 等碱金属和碱土金属阳离子易于与 H^+ 发生交换而溶出,矿物在微生物作用形成的酸性条件下溶解。一些有机酸如柠檬酸、草酸和酒石酸等易于与岩石中的高价金属离子(如 Fe, Al, Cu, Zn 和 Mn 等)通过络合作用形成络合物,从而大幅度增加这些元素的溶出(Xiao 等, 2012)。

1.1.2 胞外聚合物作用

微生物通过分泌胞外聚合物(Extracellular Polymeric substance, EPS)使微生物细胞能固着在岩石表面而形成凝胶层或生物膜。生物膜以细菌胞外聚合物作为接触媒介,在矿物表面通过糖醛酸及其他残留物的络合作用,形成一个特殊的微环境,实现矿物的溶解。胞外聚合物含有大量具吸附能力的羟基,对有机酸和一些无机离子有明显的吸附作用,其通过胞外多糖等大分子基团的吸附作用,直接破坏矿物晶格中的某些化学键(Uroz 等, 2009),从而促进矿物风化。研究表明,硅酸盐细菌对矿物结构的破坏作用与其胞外多糖和低分子量的酸性代谢产物有关(Bennett 等, 2001)。胞外聚合物具有的络合功能可与矿物颗粒相互作用并形成细菌矿物复合体,提高硅酸盐矿物的溶蚀能力。

1.1.3 氧化还原作用

地球元素循环与氧化还原反应直接相关,是驱

动矿物风化、土壤物质循环的引擎。氧化还原反应可以自发发生,但是更多的是由生物,特别是微生物驱动。微生物的呼吸作用本质上即是氧化还原反应,该反应不仅可以发生在细胞内部,还可以发生在细胞膜外。微生物利用氧化还原反应促进矿物的风化,如在缺磷的环境为了获得足够的磷,微生物利用氧化还原反应还原 Fe-P 或 Al-P,促进矿物的风化,风化后不断释放的磷供微生物利用(Bennett 等, 2001)。金属还原菌利用矿物中的金属元素作为电子受体,以周围环境中的有机质作为电子供体进行耦合反应,获得自身代谢所需的能量(Weber 等, 2006)。

1.2 微生物介导的铁的氧化还原反应

微生物介导的氧化还原作用是微生物参与土壤形成与演化中比较典型的过程。铁元素作为地球表层含量最多的过渡元素,其地球化学丰度很高(5.1%),很多矿物中都有较高含量的铁(赵其国, 2002)。Fe 能形成各种形态的矿物相,其中包括氧化物、碳酸盐、硅酸盐及硫化物等。铁是所有真核和大部分原核生物所必需的微量营养元素,参与各种生理过程。为了从矿物中获得足够的铁,满足微生物对铁的需求,微生物进化出多种铁氧化还原途径。微生物铁氧化还原显著影响岩石的风化和土壤地球化学过程,包括有机物分解、矿质元素的溶解与侵蚀、地质矿物的形成、各种金属离子的移动或固定等(Weber 等, 2006)。

铁还原细菌分布广泛,研究最多同时也最深入的一类铁还原菌是地杆菌属(*Geobacter*)家族的微生物。 γ 变形菌门的希瓦氏菌(*Shewanella*)家族的微生物也是一类被广泛研究的铁还原菌。这些细菌,特别是异化铁还原菌,能够通过不同的方式实现铁氧化物的还原:(1) 微生物细胞与 Fe(III)矿物的直接接触,以 Fe 作为电子受体,将电子传递给难溶的铁氧化物,造成这些物质的还原。此种模式因需要微生物与矿物直接接触,限制了其还原效率;(2) 微生物自身分泌的或其他途径形成的可溶性有机物如腐殖质、喹啉类、吩嗪类和核黄素作为电子穿梭体,传递电子强化铁氧化物的还原。这些电子穿梭体扩散速率较低,适合短距离运输还原铁矿物(Lovley, 2006);(3) 一些微生物还可以产生纳米导线(一类具备电子传导性质的菌毛或鞭毛),通过该导线实现电子的长距离运输,甚至不同微生物之间的电子传递,将不溶性铁氧化物还原(Malvankar 和 Lovley, 2012)。在微生物还原铁

锰氧化物的过程中, 往往伴随着不同类型次生矿物的形成, 包括蓝铁矿($\text{Fe}_3(\text{PO}_4)_2$)、菱铁矿(FeCO_3)等 Fe(II) 铁矿物、针铁矿等 Fe(III) 矿物和磁铁矿(Fe_3O_4)等 Fe(II)-Fe(III) 混合的铁矿物(Borch 等, 2010). 例如铁还原菌希瓦氏菌对绿脱石进行还原之后, 分泌的电子中介体可促使其中的蒙脱石向伊利石转化(Liu 等, 2011; 2012). 铁的还原可以导致吸附或共沉淀在铁氧化物上的其他离子(如磷酸根和砷酸根)的释放(Huang 等, 2012; Wang 等, 2009a; 2009b).

好氧和厌氧菌都能进行 Fe(II) 的氧化. 在 pH 中性环境中, 好氧菌与氧气等共同氧化 Fe(II); 而在厌氧环境或 pH 较低的酸性环境中, 微生物氧化 Fe(II) 的作用更大. 目前, 厌氧铁氧化作用的生物化学或调控机制尚未被揭示. 参与铁氧化过程的微生物主要涉及古菌和细菌, 包括好氧嗜酸性和好氧嗜中性铁氧化菌、光能厌氧和依赖于硝酸盐的铁氧化菌. 微生物介导的铁氧化还原可与多种元素, 如 C, N, P 等实现耦合. 例如, 在硝酸根依赖的厌氧铁氧化反应中, Fe(II) 氧化作用导致溶液中存在 P 与 Fe(III)(氢氧)氧化物的共沉淀, 降低 P 的移动性(Lake 等, 2007); 蓝铁矿及相关的 Fe(II) 磷酸盐矿物也能提高对无机 P 的吸附能力.

微生物铁氧化过程还伴随着有毒重金属的固定作用, 降低其移动性, 主要通过 Fe(II) 氧化过程中的

共沉淀(Richmond 等, 2004)或合成铁矿物的吸附作用实现. 现有研究已经证实, 在水稻土或沉积物中确实存在硝酸盐-铁-砷这么一个耦合的反应机制(Chen 等, 2008; Hohmann 等, 2009). 在微生物铁氧化过程的同时, As(III) 也可被氧化成 As(V), 并吸附在生成的铁氧化物表面或与其共沉淀(王兆苏等, 2011). 在不同厌氧 Fe(II) 氧化速率下培养 *Dechlorosoma suillum* PS, 虽然产生的 Fe(III) 氧化物结构不同, 但都可以吸附 U(VI) 及 Co(II)(Lack 等, 2002). 因此与 Fe(II) 氧化或者 Fe(III) 矿物沉淀相关的微生物会影响环境中有毒重金属的迁移、转化及归宿, 从而产生深远的环境意义. 图 1 显示了微生物介导的氧化还原过程对矿物中铁、磷和砷等的转化及新矿物形成.

2 土壤-根系相互作用

早在 1845 年, Ebelmen(1845)推测植物根部分泌的有机酸, 促进了土壤矿物的风化. 直到近期, 地质学家开始逐步关注土壤-根系相互作用. 土壤-根系相互作用详述如下.

2.1 植物在矿物风化、土壤形成中的作用

微生物在土壤母质表面的生长繁殖使母质逐步

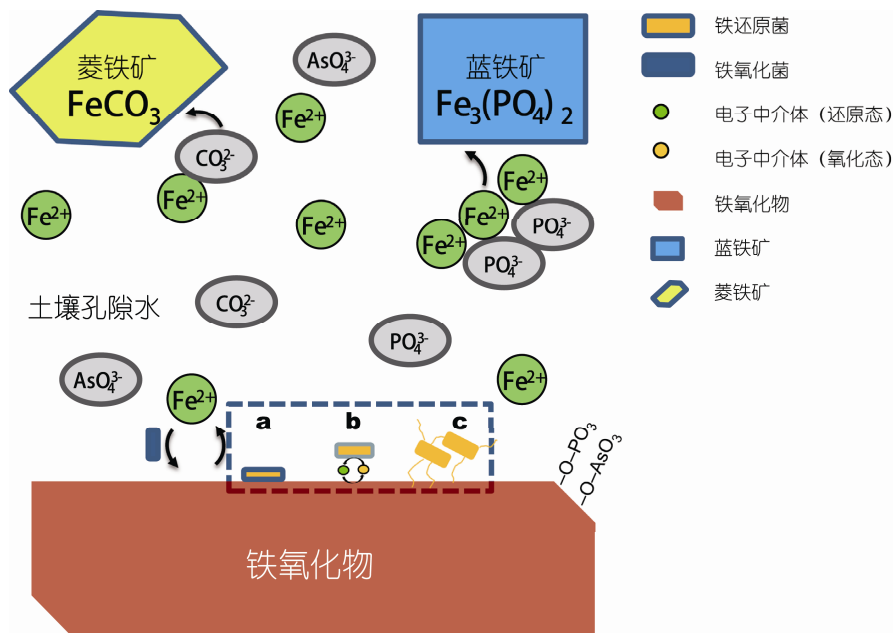
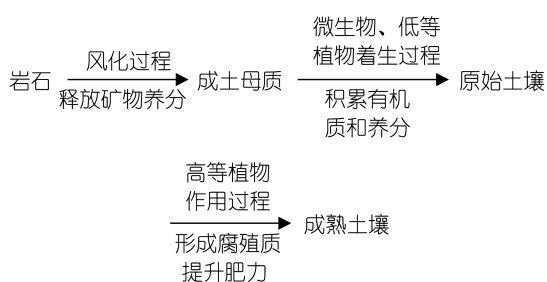


图 1 微生物介导的铁氧化还原

累积了有机质和氮素,为低等植物的生长准备了条件.土壤微生物和低等植物能产生大量的分泌物,这些分泌物对土壤的形成起着开拓先锋的作用,可腐蚀岩石、加速岩石风化、改变母质性能、不断提升土壤肥力,逐渐形成土层浅薄的原始土壤.生物的附着可以阻止风化过程的养分淋溶作用,从而使营养元素得以保存.随着苔藓类的大量繁殖,生物与岩石之间的相互作用日益加强,原始土壤不断发育,为其他高等植物的生长提供了可能,而高等植物的着生,加快了成土过程,促使成熟土壤的逐步形成和分化.生物在岩石、成土母质和土壤这一转化过程的作用可概括如下:



植物在土壤发生和发育过程中起着至为重要的作用.成土过程实际上是植物营养物质的地质大循环(地质淋溶过程)与生物小循环(生物积累过程)之间的协同过程.前者是地表岩石因风化作用而释出各种植物营养元素的过程,后者是植物有选择地吸收母质、水体和大气中的养分元素,并通过光合作用制造有机质,然后以枯枝落叶和残根的形式将有机养分归还给地表,形成土壤中最重要成分“腐殖质”,促进土壤肥力的形成.地质大循环为土壤的形成准备了条件,而生物小循环则使土壤的形成成为现实.没有地质大循环就不可能有生物小循环;没有生物小循环则成土母质不可能具有肥力特征而形成土壤.

2.2 植物根系对土壤发育的影响

土壤和植物根系之间交互作用的重要方面是土壤圈与生物圈之间的物质循环.植物对土壤及生物圈的矿质养分的循环有重要影响,White 等(2012)在分析草地矿质养分在生物/非生物分界面的宏观循环通量时发现,植被对不同元素循环的影响不一致:在分界面上层(即生物层)的土壤溶液中,K 和 Ca 的浓度随草地植被的生长发生季节性的变化;而在下层(即非生物层)的土壤溶液中,K 和 Ca 的浓度没有季节性

变化.另外,因为植物对 Mg 的需求较小,Mg 呈现由生物层向非生物层渗漏的趋势.同时,植物根系对土壤的形成与分化有重要影响,植物可以保持或改变土壤的物理结构、化学成分等,对优化、改善土壤,保持地球表层土壤圈的生态和生产功能具有无可替代的重要作用.

(1) 植物根系具有重要的保持水土功能(特别是在山区和沙漠地区).在石漠化地区,植被根系的存在可以大大提高土壤的抗侵蚀性能,并且减少及避免土壤被风化和石化.植物的活根提供分泌物,死根提供有机质,作为土壤团粒的胶结剂,同时配合须根的穿插挤压和缠绕的作用,对提高土壤的抗侵蚀性能提供了很好的保证.

(2) 植物可以遮蔽下方土壤,使土壤保持较低温度,并降低土壤水分挥发,提升土壤蓄水能力.植物可合成和分泌新的化学物质,打破或者形成土壤颗粒,改变土壤结构.土壤性状也可大幅地影响植物的类型与生长,如土壤密度、粘性、化学组成、酸碱度、温度与湿度等.

(3) 植物的主根能够深入土壤数米,穿透不同土壤层,细根可在浅层土壤展开,实现土体剖面和水平面上的物质交换和水分循环.

(4) 植物对土壤有机碳和土壤氮含量有显著影响.植物在生长过程中,利用太阳辐射能进行光合作用,制造有机碳.当植物死亡后,再以有机残体形式聚集于土壤表层,经微生物分解合成和转化,将有机碳归还给土壤.不同植被对土壤有机碳含量的影响不同,如 Detwiler(1986)发现,森林变成农田,平均可导致 40% 土壤有机碳流失,变成草地通常导致 20% 的有机碳流失.豆科植物的根部共生固氮菌可以固定空气中的氮素,从而增加土壤中氮含量.

(5) 植物根系对土壤矿物质释放的影响.根系分泌物中的低分子量化合物(单糖、氨基酸、有机酸与酚类物质等)对根际难溶钙、磷、钾和硒等养分具有重要的活化作用.在缺磷胁迫下,植物可通过增加低分子有机酸的分泌,促进土壤中难溶性含磷化合物的溶解,释放磷酸根,改善根际磷营养状况,进而提高作物产量和改善农产品品质.例如,生长在石灰性土壤上的白羽扇豆,缺磷胁迫导致特殊排根的形成,并于排根的根际分泌大量的柠檬酸(Johnson 等, 1996).柠檬酸一方面可降低根际 pH,使吸附在针铁矿、非晶氧化铝、高岭石和红壤的磷酸根解吸,提高难溶磷

化合物的溶解度;另一方面与 Al, Fe, Ca 和 Zn 等金属离子形成络合物,大大提高了 Al-P, Fe-P, Ca-P 和 Zn-P 等复合体中磷酸根的释放,从而提高了根际土壤中磷的有效性(Gardner 等, 1983; Dinkelaker 等, 1989). Houben 等(2012)证明,意大利黑麦草(*Lolium multiflorum* Lam.)的根系活性加速了菱锌矿(主要成分为 ZnCO_3)的风化,促进了锌的释放. Chardot-Jacques 等(2013)证明,镍超富集植物 *Leptoplax emarginata* 能使根际纤蛇纹石的风化速度提高 2 倍,促进镍的释放. 小麦和燕麦能促进富镁矿物坡缕石中镁离子的释放,提供植物生长对镁元素的需求(Salehi 和 Tahamtani, 2012). Christophe 等(2013)研究了苏格兰松树根对磷灰石溶解释放矿物质元素的影响,发现种植苏格兰松树显著增加磷灰石中 Ca, P, As, Sr, Zn, U 和 Y 的释放,也促进了稀土类元素的释放,如 Ce, La 和 Nd; 扫描电子显微镜实验也证实磷灰石的溶解仅发生在苏格兰松树根与磷灰石接触的表面,而且溶解的元素大部分都被苏格兰松树根吸收,包括约 50% Ca, 70% P, 30% As, 70% Sr, 90% Zn, 100%U, Y 和稀土元素.

3 土壤-微生物-根系相互作用

3.1 菌根共生体系

严格地讲,植物没有纯粹的根,因为植物根系通常与土壤中的微生物形成一个联合体. 典型的根系和土壤微生物的联合体是菌根共生体系. 丛枝菌根真菌(AMF)是最古老的一类共生真菌,丛枝菌根最早出现在大约 4 亿年前的泥盆纪,几乎与陆生植物同时出现在地球上(Remy 等, 1994),而外生菌根真菌(EMF)与被子植物同时出现在 1 亿年前的白垩纪(Moyersoen, 2006). 在全球范围内,外生菌根和内生菌根植物占据了植物种类的 90%以上(Smith 和 Read, 2008). 很多研究表明,菌根真菌在岩石矿物的风化和养分的生物地球循环中起着十分重要的作用.

Taylor 等(2009)阐述了植物-菌根真菌共生体系影响岩石矿物风化的五种主要机制(图 2): (1) 分泌物,包括活性成分(比如 H^+ 和低分子有机螯合剂)对矿物的溶解作用; (2) 根系和微生物的呼吸作用增加了土壤溶液中 CO_2 的分压; (3) 有机物降解过程增加了土壤溶液中高分子量有机酸和低分子量有机螯合物的浓度,激发异养生物的呼吸作用,从而促进盐基离子自生物有机体归还至土壤溶液; (4) 植物蒸腾作用增

加了水分在土壤-植物系统的流动,同时带动盐基离子和其他养分周转,影响土壤水分的存留时间并在区域尺度影响水分平衡; (5) 根系和菌根真菌通过影响土壤团聚过程和土壤结构而减少土壤侵蚀. 这 5 条途径包括了外生菌根真菌和丛枝菌根真菌对生物风化过程的可能影响途径. 然而,具体来说不同菌根真菌类型(丛枝菌根真菌和外生菌根真菌)在矿物风化机制上是有一定区别的.

3.2 丛枝菌根真菌(AMF)对岩石矿物的风化

不像外生菌根真菌(EMF),人们通常认为 AMF 难以直接参与矿物风化,但也有少数的研究探讨了其在加速矿物风化方面的直接作用. AMF 可通过释放质子和呼吸作用影响矿物风化,而且还可以通过直接吸收硝态氮和铵态氮(Johansen 等, 1993)影响土壤溶液 pH(Bago 等, 1996). 此外,AMF 根外菌丝能够有效粘合土壤颗粒(Tisdall 和 Oades, 1982; Six 等, 2004; Smith 和 Read, 2008). 所有的 AMF 都能分泌一种糖蛋白-球囊霉素(Wright 和 Upadhyaya, 1996). 球囊霉素可能会通过增加土壤团聚体的数量,或者通过增强发生在土壤细颗粒之间的生物学、化学风化作用,进而加速矿物风化. 另一方面,球囊霉素也可能覆着在矿物表面从而减少风化矿化的表面积,并形成一隔水层,从而阻碍水分-矿物之间的相互作用(Kleber 等, 2007).

实验室模拟和野外原位研究都证明了丛枝菌根真菌能溶解硅酸盐和碳酸盐矿物(Glowa 等, 2003; Kolo 和 Claeys, 2005). Sanz-Montero 等(2012)研究发现,丛枝菌根真菌可以风化黑云母,并且黑云母风化是此类菌根真菌获取营养元素的一种途径. Arocena 等(2012)也发现作物接种丛枝菌根真菌能够加速黑云母的风化,并且形成次生低 K 含量粘土矿物. 总之,丛枝菌根真菌主要通过分泌物改变土壤微环境、改善植物矿质营养影响植物生长和蒸腾作用,以及调节土壤团聚过程等几条途径影响岩石矿物的风化.

3.3 外生菌根真菌(EMF)对岩石矿物的风化

外生菌根真菌能从风化岩石中获取营养元素,包括从磷矿石中获取 P(Finlay 等, 2009). Smit 等(2012)研究发现外生菌根真菌-植物相互作用加速了磷灰石的矿化. 有研究发现,外生菌根真菌对富含 K 和 Mg 的矿物敏感(Paris 等, 1996, Glowa 等, 2003, Arocena

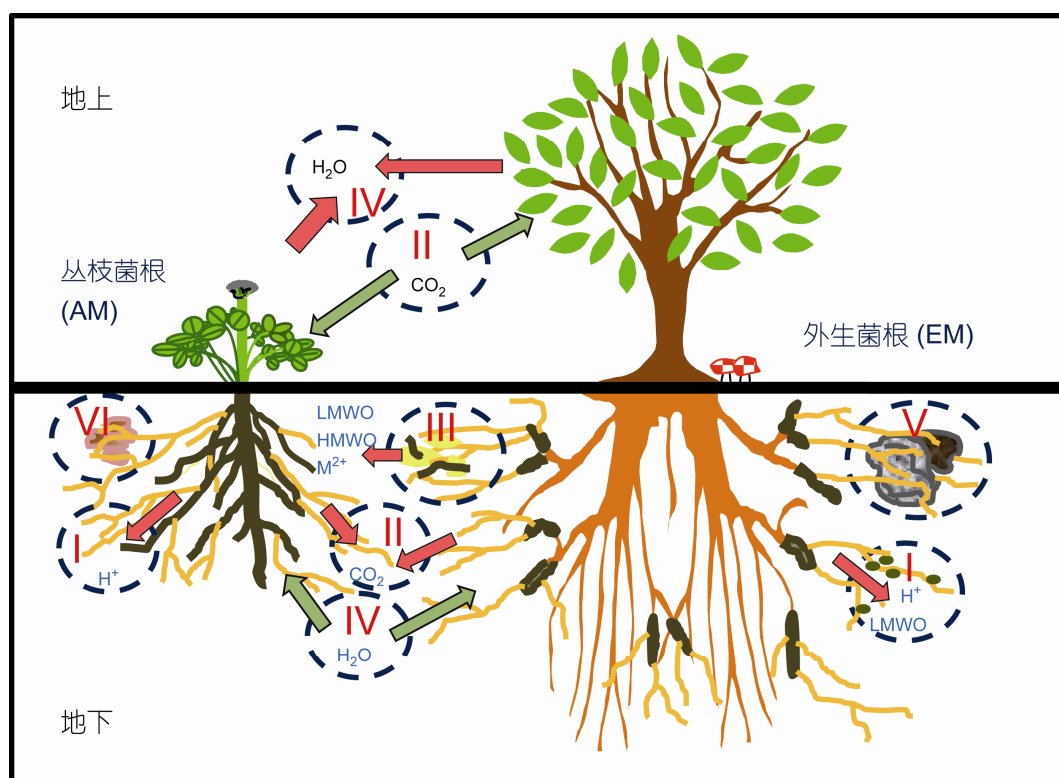


图2 植物-菌根真菌共生体系影响矿物风化的主导机制

I, 植物根系、菌根真菌及根际细菌分泌 H^+ 和低分子量有机酸(LMWO), 络合阳离子; II, 部分植物光合产物分配到地下, 根系和菌根真菌的强烈呼吸作用增加土壤溶液中 CO_2 分压; III, 根际有机残体降解释放高分子量(HMWO)及低分子量有机酸, 经过异养生物的呼吸作用, 把阳离子(M^{2+})归还到土壤溶液中; IV, 植物蒸腾作用促进阳离子及其他养分随水流进入植物体, 影响土壤水分存留时间并在区域尺度影响降雨量, 进而影响土壤水分状况; V, 外生菌根根尖及菌丝通过物理和化学作用在矿物内部形成细小空隙, 促进矿物风化; VI, 根系和根外菌丝通过物理、化学及生物学作用促进土壤团聚体形成, 减少土壤侵蚀。基于 Taylor 等(2009)修改

等, 2004)。外生菌根真菌对矿物的风化可能对宿主植物的生长以及土壤生态系统中阳离子的循环有深远的影响。

Jongmans 等(1997)发现, 在长石和角闪石的裂隙中存在大量的菌根真菌菌丝, 并且推测这些裂隙是菌根真菌或者腐生真菌在根尖分泌有机酸所致。通常情况下, 这些小分子有机酸并不能直接降低根际 pH, 但是能通过螯合作用加速矿物的风化(Kinraide, 1991; Ochs, 1996)。

矿物颗粒中的微小孔隙是定量外生菌根真菌风化作用强度的方法之一。Hoffland 等(2003)发现外生菌根根尖密度与矿物孔隙的出现频率呈正相关关系, 这说明外生菌根真菌可能参与了矿物孔隙的形成。Van Schöll 等(2006a, 2006b)虽然提供了外生菌根真菌通过分泌有机阴离子来风化矿物的证据, 但是目前尚无法在生态系统层面定量生菌根真菌对矿物风

化的贡献。Van Breemen 等(2000)估计外生菌根真菌通过增加矿物孔隙这一途径对矿物风化的贡献率可达到 50%。Sverdrup 等(2002)估计了有机配体这一途径可贡献 15%, 而整个土壤生物的贡献只能占到 2%。这些数据表明, 用改进的方法来估计外生菌根真菌风化矿物的能力是十分必要的。

Smits(2005)用图像分析的方法定量了外生菌根真菌形成孔隙在风化过程中的贡献, 发现在表层 2 cm 土层中矿物孔隙的贡献仅对整个长石风化贡献 0.5%, 由此可见孔隙形成只是外生菌根真菌风化的一个方面。在 Smits 等(2012)的研究中, 外生菌根真菌菌丝通过分泌草酸风化石, 而随后的研究发现表面风化对矿物风化的贡献要比孔隙风化高一个数量级之多。基于模型计算也表明, 外生菌根真菌依靠分泌草酸这一途径可以占到微斜长石表层(2 cm)风化的 3%和斜长岩表层(2 cm)风化的 4%之多。另外,

外生菌根真菌也可以分泌其他低分子量有机物质(柠檬酸盐)和质子加速风化. 在养分不足的情况下, 外生菌根真菌还可增加分泌物来增强风化能力. Van Hees 等(2006)发现, 在外生菌根真菌诱导下, 含钾矿物风化的速度是历史风化速率的 3~10 倍.

并不是所有的外生菌根真菌风化矿物的能力都是一致的, 矿物风化过程也会受到多种因素的影响和调控. Van Schöll 等(2006b)发现外生菌根加速矿物风化的能力在不同真菌种类之间有所不同. 酸化基质的能力在不同 EMF 种类(Casarin 等, 2003; Rosling 等, 2004)和矿物类别(Rosling 等, 2004)之间也有所不同. 另外, 不同 EMF 的有机配体分泌(Casarin 等, 2003)和侵染能力(Dickie 等, 2002; Rosling 等, 2003)也是不同的. 在野外条件下, 单个树种能被不同的 EMF 侵染, 并且随着 EMF 多样性的增加其对 P 的吸收能力也会增强(Baxter 和 Dighton, 2001). 因此, 在室内模拟条件下观察到的单一种类 EMF 风化矿物的能力并不能客观地评估野外自然条件下整个 EMF 群落对矿物风化的潜力.

总之, 大量的研究证据表明外生菌根真菌是岩石矿物风化的主要贡献者. 外生菌根真菌通过分泌有机配体、促进矿物内部空隙形成, 以及影响植物生长和蒸腾这几条途径影响矿物风化.

3.4 土壤结构-生物的相互作用

土壤结构是土壤肥力的物质基础, 决定水、气和溶质在土壤中迁移和蓄存的能力, 也是作物根系、土壤生物等生长和活动的场所. 良好的土壤结构有利于提高土壤稳定性, 增强抗蚀能力, 从而提升土地生产力. 因此, 土壤结构形成及其稳定性与土壤肥力、生态环境等密切相关.

土壤结构形成是多因素的综合体现, 既有根系、土壤动物、有机质等生物因素参与, 也有耕作、干湿交替和冻融交替等非生物因素影响; 既受内部土壤性质(比如土壤质地和铁铝氧化物等)的影响, 也受外部环境因子(比如温度和降水等)的制约(Díaz-Zorita 等, 2002; Bronick 和 Lal, 2005; Six 等, 2004). 由于生物因素的参与, 土壤结构形成过程也伴随着土壤固碳. Tisdall 等(1982)提出团聚体形成的多级学说, 指出根系和真菌等主要形成大团聚体, 而多糖、无定形的氧化物等胶结微团聚体. 这一学说得到广泛验证, 并在其发表 30 周年之际, 被 *European Journal of Soil*

Science 评为该杂志第一篇“里程碑”式的文章(Landmark paper). 由于提取困难, 有关根系和微生物分泌物对土壤结构的胶结作用目前多处于室内模拟阶段(Czarnes 等, 2000; Peng 等, 2011). 通过添加人工合成的生物分泌物, Peng 等(2011)发现分泌物的团聚作用与分泌物的粘滞系数和表面张力等物理性质有关. 粘滞系数高的黄原胶(Xanthan)利于提高土壤力稳定性, 表面张力低的卵磷脂(Lecithin)则主要提高土壤水稳定性, 而聚半乳糖醛酸(Polygalacturonic acid)和右旋糖苷(Dextran)居于前两者之间. 相比其他生物因素, 真菌对土壤结构的促进作用得到更加广泛而深入的研究. 真菌除了分泌菌丝体外, 通过物理缠绕作用提高土壤结构的稳定性; 另一方面, 真菌自身的疏水性质也间接地提高了土壤结构稳定性(Rillig 和 Mummey, 2006). 根系对土壤结构的影响, 既包括生长和穿插等过程中所产生的应力对根系之间土壤的压实作用, 也包括根系死亡腐解后留下来的孔隙, 以及根系吸水导致干湿交替, 从而利于土壤结构形成. 土壤动物(蚯蚓、线虫和白蚁等)活动所形成的生物孔隙改善土壤通气性和结构稳定性; 同时, 蚯蚓粪便和白蚁巢也提高土壤碳氮固定. 总而言之, 生物因素积极参与土壤结构的形成, 但是表现出一定的尺度分异. 细菌和真菌等微生物分泌物对小尺度的土壤结构(微米级)影响显著, 而根系和土壤动物则影响更大尺度的土壤结构. 至今, 生物因素对土壤结构形成的研究较多, 但是这些因素所形成的土壤结构上的差异还不清楚, 土壤结构对微生物活动及其多样性的研究也鲜有报道.

土壤结构是动态变化的, 其变化速度和幅度甚至超过了土壤其他任何性质. 目前开展土壤结构演变过程的研究主要集中在团聚体尺度, 并以团聚体水稳定性变化表征土壤结构的演变过程. 比如, Abiven 等(2008)探讨田间有机物分解过程中团聚体稳定性的变化, Plaza-Bonilla 等(2013)报道不同施肥处理下团聚体稳定性的季节变化. 这些研究有利于我们理解团聚体演变过程, 但是团聚体仅是土壤结构的基本单元, 团聚体结构不能反映团聚体之间的孔隙结构, 也难以反映土壤动物、作物根系等所产生的土壤结构的演变过程(Bronick 和 Lal, 2005). 土壤结构的变化速度和幅度可能比团聚体结构更快、更大, 受外界因素影响更加明显. 可见, 团聚体稳定性的指标不能诠释土壤结构的演变过程. 但是, 由于土壤的

不透明性, 我们对其内部的三维空间结构知之甚少. 因此, 如何定量化表征这些因素, 特别是生物因素, 与土壤结构的相互关系将是土壤科学的一大挑战 (Young 和 Crawford, 2004).

4 展望

矿物的生物风化是一个综合性的过程, 从地球生物学角度研究生物风化需要强化矿物学、生物学和化学的结合. 未来需要加强以下方面的研究.

(1) 土壤微生物在矿物风化过程中起重要作用, 它不仅是和生态过程与人体健康密切相关, 而且还和建筑和艺术遗产保护有关. 从机制角度来说, 我们仍然缺乏在基因、酶以及代谢过程方面对矿物与微生物

相互作用的认知, 特别是微生物与矿物表面之间电子的传递过程与机制. 下一步需要进一步加强原位表征的有关研究.

(2) 目前植物对土壤矿物风化作用主要是定性研究, 定量研究仍然匮乏, 且主要在实验室模拟条件下进行. 在整个风化过程中相对于物理化学风化或微生物风化, 植物的贡献究竟有多大还是未知, 需要发展新的技术在原位状态下探明植物根系对矿物的风化贡献率及其对生物地球化学循环的影响.

(3) 土壤-微生物-植物根系三者相互作用使土壤风化系统更为复杂, 植物、菌根真菌和细菌菌群会相互影响, 并非三者风化能力的简单叠加. 未来需要加强矿物-根系-微生物三元体系中生物地球化学的耦合过程与机制的研究.

参考文献

- 王兆苏, 王新军, 陈学萍, 等. 2011. 微生物铁氧化作用对砷迁移转化的影响. 环境科学学报, 31: 328–333
- 赵其国, 等. 2002. 红壤物质循环及其调控. 北京: 科学出版社
- Abiven S, Menasseri S, Angers D A, et al. 2008. A model to predict soil aggregate stability dynamics following organic residue incorporation under field conditions. Soil Sci Soc Am J, 72: 119–125
- Arocena J M, Göttele A, Raidl S. 2004. Spatial changes of soil solution and mineral composition in the rhizosphere of Norway-spruce seedlings colonized by *Piloderma croceum*. J Plant Nutr Soil Sc, 167: 479–486
- Arocena J M, Velde B, Robertson S J. 2012. Weathering of biotite in the presence of arbuscular mycorrhizae in selected agricultural crops. Appl Clay Sci, 64: 12–17
- Bago B, Vierheilig H, Piché Y, et al. 1996. Nitrate depletion and pH changes induced by the extraradical mycelium of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* grown in monoxenic culture. New Phytol, 133: 273–280
- Barker W W, Welch S A, Chu S, et al. 1998. Experimental observations of the effects of bacteria on aluminosilicate weathering. Am Miner, 83: 1551–1563
- Baxter J W, Dighton J. 2001. Ectomycorrhizal diversity alters growth and nutrient acquisition of grey birch (*Betula populifolia*) seedlings in host-symbiont culture conditions. New Phytol, 152: 139–149
- Bennett P C, Rogers J R, Choi W J, et al. 2001. Silicates, silicate weathering, and microbial ecology. Geomicrobiol J, 18: 3–19
- Borch T, Kretschmar R, Kappler A, et al. 2010. Biogeochemical redox processes and their impact on contaminant dynamics. Environ Sci Technol, 44: 15–23
- Bronick C J, Lal R. 2005. Soil structure and management: A review. Geoderma, 124: 3–22
- Casarin V, Plassard C, Souche G, et al. 2003. Quantification of oxalate ions and protons released by ectomycorrhizal fungi in rhizosphere soil. Agronomie, 23: 461–469
- Chardot-Jacques V, Calvaruso C, Simon B, et al. 2013. Chrysotile dissolution in the rhizosphere of the nickel hyperaccumulator *Leptoplax emarginata*. Environ Sci Technol, 47: 2612–2620
- Chen X P, Zhu Y G, Hong M N, et al. 2008. Effects of different forms of nitrogen fertilizers on arsenic uptake by rice plants. Environ Toxicol Chem, 27: 881–887
- Christophe C, Marie-Pierre T, Pascale F K, et al. 2013. Increase of apatite dissolution rate by Scots pine roots associated or not with *Burkholderia glathei* PML1(12)Rp in open-system flow microcosms. Geochim Cosmochim Acta, 106: 287–306
- Czarnes S, Hallett P D, Bengough A G, et al. 2000. Root- and microbial-derived mucilages affect soil structure and water transport. Eur J Soil Sci, 51: 435–443
- Detwiler R P. 1986. Land use change and the global carbon cycle: The role of tropical soils. Biogeochemistry, 2: 321–323

- Díaz-Zorita M, Perfect E, Grove J H. 2002. Disruptive methods for assessing soil structure. *Soil Tillage Res*, 64: 3–22
- Dickie I A, Xu B, Koide R T. 2002. Vertical niche differentiation of ectomycorrhizal hyphae in soil as shown by T-RFLP analysis. *New Phytol*, 156: 527–535
- Dinkelaker B, Romheld V, Marschner H. 1989. Citric acid excretion and precipitation of calcium citrate in the rhizosphere of white lupin (*Lupinus albus* L.). *Plant Cell Environ*, 12: 285–292
- Ebelmen J J. 1845. Sur les produits de la décomposition des espèces minérales de la famille des silicates. *Annales des Mines*, 7, 3–66
- Finlay R, Wallander H, Smits M M, et al. 2009. The role of fungi in biogenic weathering in boreal forest soils. *Fungal Biol Rev*, 23: 101–106
- Gardner W K, Barber D, Parbery D G. 1983. The acquisition of phosphorus by *Lupinus albus* L. III. The probable mechanism by which phosphorus movement in the soil/root interface is enhanced. *Plant Soil*, 70: 107–124
- Glowa K R, Arocena J M, Massicotte H B. 2003. Extraction of potassium and/or magnesium from selected soil minerals by *Piloderma*. *Geomicrobiol J*, 20: 99–111
- Hoffland E, Giesler R, Jongmans A G, et al. 2003. Feldspar tunneling by fungi along natural productivity gradients. *Ecosystems*, 6: 739–746
- Hohmann C, Winkler E, Morin G, et al. 2009. Anaerobic Fe(II)-oxidizing bacteria show as resistance and immobilize as during Fe(III) mineral precipitation. *Environ Sci Technol*, 44: 94–101
- Houben D, Sonnet P. 2012. Zinc mineral weathering as affected by plant roots. *Appl Geochem*, 27: 1587–1592
- Huang H, Zhu Y G, Chen Z, et al. 2012. Arsenic mobilization and speciation during iron plaque decomposition in a paddy soil. *J Soils Sediment*, 12: 402–410
- Johansen A, Jakobsen I, Jensen E S. 1993. Hyphal transport by a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus of N applied to the soil as ammonium or nitrate. *Biol Fert Soils*, 16: 66–70
- Johnson J F, Vance C P, Allan D L. 1996. Phosphorus deficiency in *Lupinus albus* (Altered lateral root development and enhanced expression of phosphoenolpyruvate carboxylase). *Plant Physiol*, 112: 31–41
- Jongmans A G, van Breemen N, Lundström U, et al. 1997. Rock-eating fungi. *Nature*, 389: 682–683
- Kinraide T B. 1991. Identity of the rhizotoxic aluminum species. *Plant Soil*, 134: 167–178
- Kleber M, Sollins P, Sutton R. 2007. A conceptual model of organo-mineral interactions in soils: Self-assembly of organic molecular fragments into zonal structures on mineral surfaces. *Biogeochemistry*, 85: 9–24
- Kolo K, Claeys Ph. 2005. In vitro formation of Ca-oxalates and the mineral glushinskite by fungal interaction with carbonate substrates and seawater. *Biogeosciences*, 2: 277–293
- Lack J G, Chaudhuri S K, Chakraborty R, et al. 2002. Anaerobic biooxidation of Fe(II) by *Dechlorosoma suillum*. *Microbial Ecol*, 43: 424–431
- Lake B A, Coolidge K M, Norton S A, et al. 2007. Factors contributing to the internal loading of phosphorus from anoxic sediments in six Maine, USA, lakes. *Sci Total Environ*, 373: 534–541
- Liu D, Dong H, Bishop M E, et al. 2011. Reduction of structural Fe(III) in nontronite by methanogen *Methanosarcina barkeri*. *Geochim Cosmochim Acta*, 75: 1057–1071
- Liu D, Dong H, Bishop M, et al. 2012. Microbial reduction of structural iron in interstratified illite-smectite minerals by a sulfate-reducing bacterium. *Geobiology*, 10: 150–162
- Lovley D R. 2006. Bug juice: Harvesting electricity with microorganisms. *Nat Rev Microbiol*, 4: 497–508
- Malvankar N S, Lovley D R. 2012. Microbial nanowires: A new paradigm for biological electron transfer and bioelectronics. *Chem Sus Chem*, 5: 1039–1046
- Moyersoen B. 2006. *Pakaraimaea dipterocarpacea* is ectomycorrhizal, indicating an ancient Gondwanaland origin for the ectomycorrhizal habit in *Dipterocarpaceae*. *New Phytol*, 172: 753–762
- Ochs M. 1996. Influence of humified and non-humified natural organic compounds on mineral dissolution. *Chem Geol*, 132: 119–124
- Paris F, Botton B, Lapeyrie F. 1996. In vitro weathering of phlogopite by ectomycorrhizal fungi 2. Effect of K⁺ and Mg²⁺ deficiency and N sources on accumulation of oxalate and H⁺. *Plant Soil*, 179: 141–150
- Peng X, Hallett P D, Zhang B, et al. 2011. Physical response of rigid and non-rigid soils to analogues of biological exudates. *Eur J Soil Sci*, 62: 676–684
- Plaza-Bonilla D, Alvaro-Fuentes J, Cantero-Martínez C. 2013. Soil aggregate stability as affected by fertilization type under semiarid no-tillage conditions. *Soil Sci Soc Am J*, 77: 284–292
- Remy W, Taylor T N, Hass H, et al. 1994. Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae. *Proc Natl Acad Sci USA*, 91: 11841–11843
- Richmond W R, Loan M, Morton J, et al. 2004. Arsenic removal from aqueous solution via ferrihydrite crystallization control. *Environ Sci*

- Technol, 38: 2368–2372
- Rillig M, Mummey D L. 2006. Mycorrhizas and soil structure. *New Phytol*, 171: 41–53
- Rosling A, Landeweert R, Lindahl B D, et al. 2003. Vertical distribution of ectomycorrhizal fungal taxa in a podzol soil profile. *New Phytol*, 159: 775–783
- Rosling A, Lindahl B D, Taylor A F S, et al. 2004. Mycelial growth and substrate acidification of ectomycorrhizal fungi in response to different minerals. *FEMS Microbiol Ecol*, 47: 31–37
- Salehi M H, Tahamtani L. 2012. Magnesium uptake and palygorskite transformation abilities of wheat and oat. *Pedosphere*, 22: 834–841
- Sanz-Montero M E, Rodríguez-Aranda J P. 2012. Endomycorrhizae in Miocene paleosols: Implications in biotite weathering and accumulation of dolomite in plant roots (SW Madrid Basin, Spain). *Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol*, 333–334: 121–130
- Six J, Bossuyt H, Degryze S, et al. 2004. A history of research on the link between (micro) aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics. *Soil Tillage Res*, 79: 7–31
- Smith S E, Read D J. 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*. 3rd ed. Salt Lake City: Academic Press
- Smits M M, Bonneville S, Benning L G, et al. 2012. Plant-driven weathering of apatite—The role of an ectomycorrhizal fungus. *Geobiology*, 10: 445–456
- Smits M M. 2005. Ectomycorrhizal fungi and biogeochemical cycles of boreal forests. PhD Thesis. Wageningen: Wageningen University
- Sverdrup H, Hagen-Thorn A, Holmqvist J, et al. 2002. Biogeochemical processes and mechanisms. In: Sverdrup H, Stjernquist I, eds. *Developing Principles and Models for Sustainable Forestry in Sweden*. Dordrecht: Kluwer. 91–196
- Taylor L L, Leake J R, Quirk J, et al. 2009. Biological weathering and the long-term carbon cycle: Integrating mycorrhizal evolution and function into the current paradigm. *Geobiology*, 7: 171–219
- Tisdall J M, Oades J M. 1982. Organic matter and water stable aggregates in soils. *J Soil Sci*, 33: 141–163
- Uroz S, Calvaruso C, Turpault M P, et al. 2009. Mineral weathering by bacteria: Ecology, actors and mechanisms. *Trends Microbial*, 17: 378–387
- Van Breemen N, Finlay R D, Lundström U S, et al. 2000. Mycorrhizal weathering: A true case of mineral plant nutrition? *Biogeochemistry*, 49: 53–67
- Van Hees P A W, Rosling A, Lundstrom U S, et al. 2006. The biogeochemical impact of ectomycorrhizal conifers on major soil elements (Al, Fe, K and Si). *Geoderma*, 136: 364–377
- Van Schöll L, Hoffland E, Van Breemen N. 2006a. Organic anion exudation by ectomycorrhizal fungi and *Pinus sylvestris* in response to nutrient deficiencies. *New Phytol*, 170: 153–163
- Van Schöll L, Smits M M, Hoffland E. 2006b. Ectomycorrhizal weathering of the soil minerals muscovite and hornblende. *New Phytol*, 171: 805–814
- Wang X J, Chen X P, Kappler A, et al. 2009a. Arsenic binding to iron(II) minerals produced by an iron(III)-reducing aeromonas strain isolated from paddy soil. *Environ Toxicol Chem*, 28: 2255–2262
- Wang X J, Chen X P, Yang J, et al. 2009b. Effect of microbial mediated iron plaque reduction on arsenic mobility in paddy soil. *J Environ Sci*, 21: 1562–1568
- Weber K A, Achenbach L A, Coates J D. 2006. Microorganisms pumping iron: Anaerobic microbial iron oxidation and reduction. *Nat Rev Microbiol*, 4: 752–764
- White A F, Schulz M S, Vivit D V, et al. 2012. The impact of biotic/abiotic interfaces in mineral nutrient cycling: A study of soils of the Santa Cruz chronosequence, California. *Geochim Cosmochim Acta*, 77: 62–85
- Wright S F, Upadhyaya A. 1996. Extraction of an abundant and unusual protein from soil and comparison with hyphal protein of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Sci*, 161: 575–586
- Xiao B, Lian B, Sun L, et al. 2012. Gene transcription response to weathering of K-bearing minerals by *Aspergillus fumigatus*. *Chem Geol*, 306–307: 1–9
- Young I M, Crawford J W. 2004. Interactions and self-organization in the soil-microbe complex. *Science*, 304: 1634–1637