

# 全球变化对草地土壤微生物群落多样性的影响研究进展

孙良杰<sup>1,2</sup>, 齐玉春<sup>1</sup>, 董云社<sup>1</sup>, 彭 琴<sup>1</sup>, 何亚婷<sup>1,2</sup>, 刘欣超<sup>1,2</sup>, 贾军强<sup>1,2</sup>, 曹丛丛<sup>1,2</sup>

(1. 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

**摘 要:**全球变化对人类生存环境的影响已成为当前全世界共同关注的焦点。草地分布十分广泛,且大多位于生态脆弱带,对全球变化响应十分敏感。当前,有关全球变化对草地生态系统影响的研究主要集中于地上植被部分,对于生态系统物质循环关键参与者和草地碳源汇的重要调节者——土壤微生物的研究相对较少。本文综述了全球变化因子,包括CO<sub>2</sub>浓度、气温、降水及氮沉降等因素及其交互作用对草地土壤微生物群落多样性影响的相关研究进展,并在此基础上对当前研究中的一些不足之处进行剖析,对未来研究需关注的问题和研究方向进行了讨论和展望。

**关 键 词:**草地;微生物群落多样性;CO<sub>2</sub>浓度;气温上升;降水;氮沉降;全球变化

## 1 引言

以气候变暖为主要标志的全球变化已经发生并将继续影响人类赖以生存的环境,如草地退化、森林面积减少、土地退化与荒漠化、水土流失、自然灾害急剧增加等<sup>[1]</sup>。找出应对全球变化不良影响的策略、方法和途径,保证人类的生存与可持续性发展已经成为当前迫切需要解决的关键科学问题<sup>[2]</sup>。全球变化作为自然因素或人类因素驱动下在全球范围或与全球环境有重要关联的区域内所发生的环境变化<sup>[3]</sup>,它所涵盖的内容多元化,主要包括:①大气组成变化,主要是大气中的温室气体,包括CO<sub>2</sub>、CH<sub>4</sub>和N<sub>2</sub>O等浓度增加<sup>[1]</sup>;②气候变化,如气候变暖、降水特征发生变化等<sup>[4]</sup>;③由于氮肥的大量使用和化石燃料的燃烧使全球氮循环过程改变,造成大气氮沉降增加<sup>[5]</sup>。这些变化相互伴生、相互耦合,共同对陆地生态环境产生了巨大的影响。

草地分布广泛,约占全球陆地面积的6.1%~7.4%<sup>[6]</sup>。我国现有不同类型草地面积约4亿hm<sup>2</sup>,约占国土总面积的40%以上,是我国陆地面积最大的生态系统类型<sup>[7]</sup>。草地占据着特殊的生态地理位置

(大部分位于生态脆弱带上)<sup>[8]</sup>,对气候和环境变化的响应十分敏感。因此,开展全球变化对草地生态系统产生影响效应的相关研究,对于定量把握全球变化背景下陆地生态系统的响应与适应特征具有重要意义,同时也可完善碳循环动态平衡机制奠定数据基础。

土壤微生物是有机物的主要分解者,全球陆地生态系统每年约有27~45 Pg或更多的碳是通过微生物分解作用进行循环,约占陆地生态系统向大气返还量的1/2以上<sup>[9]</sup>。同时,微生物作为土壤物质循环和生化过程的主要参与者与调节者,是陆地生态系统中最活跃的组分之一,能敏感地预警土壤生态系统发生的微小变化。此外,土壤微生物作为稳定生态系统,监测土壤质量变化的敏感指标,其多样性研究在评价生态系统、维护生态平衡中也发挥了巨大作用<sup>[10]</sup>。相对于地上植物系统,研究土壤微生物多样性能够更敏感地探知全球变化情景下生态系统的变化及其响应机制,并为阐明生态系统对气候变化的反馈作用机理提供依据。目前,我国关于土壤微生物群落多样性对全球变化的响应研究多见于森林和农田生态系统,对于草地生态系统的研

收稿日期:2012-04; 修订日期:2012-09.

基金项目:国家自然科学基金项目(40973057,41073061);中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX2-EW-302);农业部公益性行业科研专项(201203012)。

作者简介:孙良杰(1985-),男,山东日照人,博士研究生,主要从事草地土壤微生物学研究。E-mail: sunlj999@126.com

通讯作者:董云社(1961-),男,陕西武功人,研究员,主要从事全球变化与陆地生态系统碳氮元素循环过程研究。

E-mail: dongys@igsnrr.ac.cn

究相对较少。本文针对目前国内外草地生态系统的相关研究进展进行综述,以期对未来相关研究的继续深入提供一定的参考。

## 2 全球变化对草地土壤微生物群落多样性的影响

### 2.1 CO<sub>2</sub>浓度升高对草地土壤微生物群落多样性的影响

大气CO<sub>2</sub>浓度不断升高是全球变化的重要因素之一<sup>[11]</sup>。当前,大气CO<sub>2</sub>浓度已经从工业革命之前的280 ppm增加到370 ppm,上升了31%,其中近1/2的增长是1965年以来所发生的<sup>[12]</sup>。大气CO<sub>2</sub>浓度升高能够显著改变陆地生态系统的碳循环以及养分循环,并对微生物代谢活动产生重要影响<sup>[13]</sup>。

目前,CO<sub>2</sub>浓度的升高对土壤微生物群落多样性的影响及其机理尚不明确<sup>[11]</sup>。由于大气中CO<sub>2</sub>浓度升高过程相对于微生物生命过程较缓慢,因此,一般认为微生物生理代谢过程对大气CO<sub>2</sub>浓度升高的响应可能更多的是源于大气高CO<sub>2</sub>浓度的间接作用<sup>[14]</sup>,其直接作用考虑较少。CO<sub>2</sub>浓度的升高主要从以下3方面对草地土壤微生物群落多样性产生影响。

#### 2.1.1 CO<sub>2</sub>浓度升高使土壤有机质更难分解

CO<sub>2</sub>浓度的增加可能使土壤有机质更加难于分解<sup>[15]</sup>,因此,一方面,微生物会通过增加酶的分泌,例如多酚氧化酶和过氧化酶,以降解这些相对更难分解的土壤有机质;另一方面,微生物可能会因为受到环境中可摄取有机质来源的胁迫而改变群落结构及多样性。一般认为,微生物群落中真菌是土壤难分解有机质的主要降解者,因此,CO<sub>2</sub>浓度增加将会导致微生物群落真菌优势度的提高。Carney等<sup>[16]</sup>研究表明,大气CO<sub>2</sub>浓度增加提高了土壤多酚氧化酶含量和真菌/细菌比值,且土壤多酚氧化酶含量与真菌的丰度正相关。Kandeler等<sup>[17]</sup>的实验结果也表明,真菌的特征脂肪酸18:2 $\omega$ 6含量从CO<sub>2</sub>浓度升高的第三年开始增加,到第五年增加了60%左右,停止CO<sub>2</sub>浓度增加处理之后,土壤中的真菌/细菌比值会从升高的状态慢慢接近对照处理。

#### 2.1.2 CO<sub>2</sub>浓度升高使地表植被发生改变

CO<sub>2</sub>浓度增加使草地植被的地上和地下生物量及根系分泌物增加,土壤易分解有机质含量增加,而这有利于细菌,特别是革兰氏阴性细菌的生长。

Drigo等<sup>[18]</sup>利用RNA稳定同位素探针等分子技术手段进行研究表明,在生物界和大气碳氮循环中起到重要调节作用的丛枝菌根真菌对大气CO<sub>2</sub>浓度增加的响应与根际真菌和细菌群落的变化密切相关,CO<sub>2</sub>浓度增加使土壤中能够利用根系分泌物的微生物种群迅速增加。Drissner等<sup>[19]</sup>的研究表明,CO<sub>2</sub>浓度升高促进土壤细菌香农指数(Shannon-Wiener指数)升高,并使革兰氏阴性细菌比例显著增加。Montealegre等<sup>[20]</sup>对土壤微生物PLFA结果分析也得到了相似的研究结论。另外,CO<sub>2</sub>浓度增加会使黑麦草(*Lolium*)地上部分从土壤有机质中获取矿质氮的比例增加<sup>[11]</sup>,土壤环境中的C/N比值得到改善,这将利于细菌,特别是革兰氏阴性细菌的生长。

CO<sub>2</sub>浓度升高还可能通过植物间接改变土壤理化环境,对在碳氮循环中起到重要作用的功能菌群产生影响。如在相对湿润的草地中,CO<sub>2</sub>浓度升高促进植物生物量及根际沉积物与分泌物的增加,微生物则需要消耗更多氧气分解这些有机质,形成缺氧环境。与此同时,有机质增加能够提供更多自由电子,这些都十分有利于促进反硝化作用及反硝化细菌的增加,而不利于氨氧化细菌及氨氧化古菌的生长<sup>[22]</sup>。

此外,CO<sub>2</sub>浓度升高能够改变植物种群丰富度,进一步对土壤微生物产生间接影响<sup>[23]</sup>。其主要机制可能是,高CO<sub>2</sub>浓度利于高纤维低氮植物生长而不利低纤维高氮植物,导致土壤中凋落物的C/N比升高。而高C/N比有利于真菌生长,低C/N比有利于细菌生长。

#### 2.1.3 CO<sub>2</sub>浓度升高对于微生物群落多样性的直接影响

鉴于IPCC<sup>[24]</sup>(政府间气候变化专门委员会)曾经提出利用地壳可以大量存储CO<sub>2</sub>这种可能性来储存人类排放在大气中的CO<sub>2</sub>,较大幅度的CO<sub>2</sub>浓度升高有可能对土壤微生物群落多样性产生直接影响。Oppermann等<sup>[25]</sup>从土壤中增加CO<sub>2</sub>浓度这一独特角度研究了土壤CO<sub>2</sub>浓度较大幅度升高对土壤微生物的直接影响。研究发现,土壤高CO<sub>2</sub>浓度使土壤古菌和细菌大量减少,而在对照土壤中不多见的产甲烷古菌、地杆菌及硫酸盐还原细菌则显著增加。在长期的高浓度CO<sub>2</sub>条件下,土壤微生物群落向厌氧和嗜酸的群落组成方向转变。

然而,另一些研究结果显示,在草地生态系统中,CO<sub>2</sub>浓度升高未对土壤微生物群落多样性产生

显著影响<sup>[26-27]</sup>。造成不同结果的可能原因主要是由于试验设计、试验土壤理化性质以及植物种类不同的影响。地表植被的不同导致凋落物质量、根生物量、有机质转化率、根系分泌物、植物对土壤氮素质的需求等的差异进而对土壤微生物产生重要影响,进而导致土壤微生物群落多样性对CO<sub>2</sub>浓度升高的响应不一致。

## 2.2 气温升高对于草地土壤微生物群落多样性的影响

IPCC第四次评估报告指出:1906-2005年的近100年来全球变暖的增幅为0.74℃,全球变暖的趋势并没有得到有效控制<sup>[28]</sup>。据预测,21世纪全球气温很可能继续攀升1.4~5.8℃<sup>[29]</sup>。水热条件是生物生长和土壤肥力的基本因素,气温上升会改变微生物的生存环境条件,进而对土壤微生物群落多样性产生重要影响。

### 2.2.1 气温上升改变土壤微生物的水热环境条件

气温上升会提高地表土壤温度,加速地表水分蒸发和植物蒸腾作用,使土壤水分流失增加,降低土壤含水量。Niu等<sup>[30]</sup>运用红外加热方法使土壤温度增加了1.39℃,土壤体积含水量则下降了1.34%~1.72%。气温上升直接改变了土壤水分温度条件,可能会进一步使土壤微生物群落多样性发生改变。由于真菌本身的丝状结构特性等,真菌比细菌对增温造成的温度和水分胁迫具有更强的抵抗能力<sup>[31]</sup>,因此,气温上升可能会利于真菌生长而抑制细菌生长。然而,也有研究认为,微生物生长代谢的最佳温度范围较广,而未来全球平均气温上升幅度相对较小,其影响有可能被微生物自身的调解能力所缓冲而消失,对微生物本身也不会产生很大的影响<sup>[32]</sup>。

### 2.2.2 气温上升改变与土壤微生物密切相关的地上植被群落及其生长速率

气温上升能够改变植物群落组成和植物的生长速率<sup>[33]</sup>,从而影响到土壤有机质的质和量以及土壤养分状况,进而对土壤微生物群落多样性产生影响。气温上升能够促进植物的生长,然而这种促进作用对土壤微生物可能会出现两种截然不同的影响。首先,气温促进植物生长,使凋落物、根系分泌物和细根周转率提高,土壤碳输入增加,利于细菌生长;其次,气温上升也将加速植物对矿质养分特别是氮素的吸收,降低土壤中可利用氮素的含量,加剧植物与土壤微生物之间对氮素的竞争,土壤环

境C/N比值较高,利于真菌生长<sup>[34]</sup>。Zhang等<sup>[35]</sup>通过对收获与不收获地表生物量的高草草地分别进行外部加温试验发现,增温使未收获处理土壤中细菌/真菌的磷脂脂肪酸(PLFA)比值降低,提高了土壤微生物群落中真菌的优势度。然而,在收获处理的土壤中,地表裸露使其受到增温的影响更大,却未发现微生物群落结构显著改变。这表明增温带来的温度和水分胁迫对土壤微生物的直接影响比增温通过植物间接作用于土壤微生物产生的影响小得多。

### 2.2.3 气温上升改变草地土壤功能菌群多样性

针对在物质循环不同阶段中执行特定功能的主要功能菌群对气温上升的响应也开展了一定的研究。例如Pankratov等<sup>[36]</sup>的研究发现,环境温度升高有选择性地使哈氏噬纤维菌(*Cytophaga hutchinsonii*)优势度增加,而哈氏噬纤维菌主要分解纤维素中的微纤维部分。Malchair等<sup>[37]</sup>指出气温升高3℃导致土壤中氨氧化细菌群落结构发生转移,其丰富度下降,然而研究结果未能证明这种变化是来自温度的直接影响,还是通过影响植物带来的间接影响。Horz等<sup>[38]</sup>对加利福尼亚北部一年生草地的甲烷氧化菌(*Methanotrophs*)研究发现,气温升高显著增加了甲烷氧化菌I型菌群的相对丰度。目前,有关气温升高与土壤功能菌群间关系的研究还不多见,且对碳氮循环过程中不同功能菌群的系统研究不足,应在未来的研究中加强这方面的工作。

此外,也有研究表明气温升高对土壤微生物群落多样性无显著影响。Kandeler等<sup>[39]</sup>研究指出,气温升高使细菌PLFA的生物量仅仅在试验后期增加,而真菌PLFA生物量从开始阶段就有显著提高,但是研究却未发现温度对细菌/真菌PLFA比值的显著影响。Bardgett等<sup>[40]</sup>也发现气温升高虽然使微生物的PLFA生物量增加,却未显著改变细菌/真菌PLFA比值,其主要原因可能是地下微生物群落结构的变化不受到大气温度升高的直接影响,而气温上升也未在试验期内对根生物量和土壤易分解有机碳产生显著影响。此外,有研究表明气温上升对土壤微生物群落结构及多样性的影响可能会受到实验地点纬度的影响。Wu等<sup>[41]</sup>对具有不同成土历史条件的土壤在不同温度下培养后发现,温度升高使土壤中PLFA总量减少,土壤微生物群落结构发生改变,且位于最高纬度的土壤发生的改变最大,最低纬度的最小。米亮等<sup>[42]</sup>也发现温度对土壤微



生物群落结构影响受纬度影响,但认为较低纬度的土壤微生物群落结构对温度的响应比高纬度更加敏感。

### 2.3 降水变化对于草地土壤微生物群落多样性的影响

近几年来,全球变化导致区域性降水增加,极端降水事件频发。尽管未来气候变化研究存在较多争议,预测结果并不完全一致,但是大多数气候预测模型预估我国21世纪气候将会变湿<sup>[43]</sup>。

#### 2.3.1 降水变化对草地土壤微生物群落多样性的短期影响

降水对土壤微生物群落多样性的影响主要包括短期影响和长期影响。降水在短时间内形成干湿交替,可能会使不能适应环境中水势快速变化的微生物种群迅速减少,从而导致微生物群落中某一或某些微生物种群的消失。微生物对干湿胁迫的适应性主要是由微生物本身的细胞壁特征所决定的<sup>[44]</sup>。细胞壁厚实坚固且原生质对外界环境变化适应性强的微生物类群,例如,革兰氏阳性细菌及真菌具有较强的渗透压调节能力和适应能力,因此可以适应土壤水势的快速变化<sup>[45]</sup>。而革兰氏阴性细菌则更适合生长在水分管理更好的条件下<sup>[31]</sup>。如Bapiri等<sup>[46]</sup>研究表明,干湿交替循环对土壤真菌没有显著影响,而显著降低细菌生物量,导致细菌/真菌比值降低。然而,也有研究表明,频繁的干湿交替环境还可能会选择那些生长快速的微生物存活下来,这些微生物能够利用水分变化之后所释放的活性有机质得以迅速生长<sup>[47]</sup>。与上文所述结论不同的是这些微生物通常属于革兰氏阴性细菌。Thomson等<sup>[48]</sup>对草地土壤进行干湿处理后发现 $\alpha$ -变形菌(*Alphaproteobacteria*)和 $\gamma$ -变形菌(*Gammaproteobacteria*)相对丰度增加,而变形菌门细菌均属于革兰氏阴性细菌。

此外,降水增加降低了土壤气相比比例,使土壤中氧气等气体减少从而对某些功能菌群产生直接影响。例如,Horz等<sup>[49]</sup>指出,土壤水分增加较多的情况下不利于氧气在土壤中的扩散,从而降低氨氧化细菌的丰度,而Horz等<sup>[38]</sup>在加利福尼亚的另一项研究同样发现降水增加后使甲烷在土壤中的扩散受到抑制,降低甲烷氧化菌的相对丰度。但也有研究表明,降水发生后的短时间内未发现草地土壤微生物群落结构的显著变化。Fierer等<sup>[50]</sup>对草地土壤在两个月内进行的15次干湿交替循环处理研究发

现,草地土壤微生物群落结构未受到干湿交替处理的显著影响,其主要原因是试验土壤经常受到干湿胁迫,土壤微生物群落能够较好地适应干湿交替的环境。

#### 2.3.2 降水变化对草地土壤微生物群落多样性的长期影响

降水对土壤微生物的长期影响主要是通过引起地上植被的多样性和生长状态以及土壤理化性质发生改变,促使微生物生长环境发生变化,进而影响到微生物种群结构的稳定性。当前有关降水的长期影响的研究不多,且未达成一致的结论。Castro等<sup>[51]</sup>研究表明,降水变化改变了变形菌(*Proteobacteria*)和酸杆菌(*Acidobacteria*)的丰度,降水的增加使酸杆菌丰度降低, $\Delta$ -变形菌(*Deltaproteobacteria*)升高。酸杆菌适宜生长在养分较贫乏的生态环境中,因此降水增加使地上植被初级净生产力(NPP)上升,向土壤中输入的有机质增加,从而使酸杆菌丰度下降。而试验中 $\Delta$ -变形菌丰度升高机制虽然不太清楚,但是导致这种结果的原因应该与降水变化条件下微生物与植物间的交互作用相关。而Cruz-Martinez等<sup>[52]</sup>则指出,在进行了连续5年的降水试验后,降水增加使地上的植物区系和无脊椎动物发生了显著变化,却未对土壤细菌和古菌(*Archaea*)群落产生显著影响,接下来的两年延续试验也显示了同样的结果。这可能是由于土壤中微生物受到当地环境影响,本身产生了一定的对环境变化和植物变化的适应能力。

### 2.4 氮沉降增加对土壤微生物群落多样性的影响

近年来,由于化石燃料燃烧、含氮化肥的大量生产等人类活动的增强使得向大气中排放的含氮化合物激增,引起大气氮沉降大幅增加。据估计,过去一个世纪人为原因输入到陆地氮循环中的氮增加了约一倍<sup>[5]</sup>。亚洲(中国、印度)、西欧、北美已成为世界三大氮沉降集中区,预计到2050年全球人为活性氮年排放量将达到 $2.0 \times 10^8 \text{ t}$ <sup>[53]</sup>。国内外关于土壤微生物对氮沉降变化响应研究起步较晚<sup>[54]</sup>,且大多数研究集中于森林和农田生态系统,关于草地生态系统的研究相对较少,土壤微生物对氮沉降增加的响应机制也尚不明确。

#### 2.4.1 氮沉降增加对土壤微生物群落多样性的影响机制

氮沉降带来的微生物群落的改变可能是由于氮输入增加导致土壤pH值降低造成的。Smolan-

der等<sup>[55]</sup>认为,施氮后尽管土壤有机质有所增加,但不易被土壤微生物分解利用,且土壤pH值下降,因而影响了微生物量的形成或导致微生物群落结构的改变。Kennedy等<sup>[56]</sup>研究表明,添加氮使酸性草地土壤pH值(pH=4)平均下降了0.4,且添加氮使土壤中核糖体型(Ribotype,试验由末端限制性片段长度多态性分析得到)显著减少。很多研究<sup>[57-59]</sup>已经证明,土壤pH值显著改变微生物群落多样性,因此该研究中添加氮降低了土壤pH很可能是使土壤微生物群落多样性降低的原因之一。

此外,土壤微生物对氮沉降的响应与植物生产力及碳供应变化相关<sup>[60]</sup>。在草地土壤氮素未达到饱和的状态下,植被生物量和凋落物通常随着氮沉降的增加而增加,土壤有机质含量和碳氮比升高,利于细菌生长。Bardgett等<sup>[61]</sup>在草地不同植被下研究施氮对土壤微生物影响时发现,土壤微生物群落结构与多样性不仅与植被群落结构显著相关,也受到施氮的显著影响,与对照相比,施氮使土壤细菌/真菌比值升高。Frey等<sup>[62]</sup>也指出施氮使土壤真菌生物量比对照组低27%~69%,施氮显著提高了细菌/真菌生物量比率。

#### 2.4.2 土壤微生物群落多样性对不同水平及不同形态氮的响应差异

不同的氮输入水平和土壤氮水平背景对微生物群落多样性的影响存在差异。刘蔚秋等<sup>[60]</sup>运用PLFA方法连续2年研究了氮沉降对土壤微生物群落结构变化的影响结果表明,在环境氮饱和的状态下,细菌会受到氮沉降的抑制,且真菌数量同样明显下降,总体土壤微生物丰富度下降。薛璟花等<sup>[63]</sup>的研究则表明,施氮处理会促进土壤微生物数量增加,但这种提高作用仅发生在一定的氮素处理水平以下,施氮增加过多则表现为抑制作用。这可能是由于大气氮沉降对土壤C/N比值产生影响,从而间接带来了土壤微生物群落组成的改变。此外,Yevdokimov等<sup>[64]</sup>研究发现,随着氮添加量的升高,代表真菌部分的PLFA 18:2 $\omega$ 6,9相对丰富度增加,细菌/真菌PLFA比率显著下降;革兰氏阳性细菌受到高氮处理的显著影响,却没有发现革兰氏阴性细菌不同氮水平间的显著差异,随着施氮水平的提高,革兰氏阳性细菌/革兰氏阴性细菌(G+/G-)比率下降。另外,作为硝化过程中起到关键作用的氨氧化细菌和氨氧化古菌,在不同的土壤NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N输入水平下,各自的相对丰度也会不同,氨氧化细菌更适

于在高NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N的环境条件下生长,反之,氨氧化古菌则在低NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N环境条件下相对丰度较高<sup>[65]</sup>。

氮沉降以不同形态输入到土壤中也会对微生物产生不同的影响。研究表明,多数丛枝菌根对土壤中氮素的利用以NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N为主,NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N则对其表现出一定的抑制作用,因此不同形态的氮输入必然对草地土壤菌根菌产生不同的影响<sup>[66]</sup>。Yoshida和Allen<sup>[67]</sup>在加利福尼亚南部灌木草原的研究表明,大气氮沉降不利于丛枝菌根的生长,而在荷兰的研究则表明,大气氮沉降有利于丛枝菌根的生长,原因是前者大气氮沉降以NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N为主,后者则以NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N为主<sup>[68]</sup>。DeForest等<sup>[69]</sup>连续8年模拟大气氮沉降的田间试验结果表明,NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N沉降不仅会减少木质素分解菌的数量,而且会显著减少所有微生物的生物量,但不会影响细菌、放线菌、真菌的相对丰度,这与前面阐述的大气氮沉降会改变真菌/细菌比值的研究结论有所不同。

#### 2.5 全球变化多因素交互作用对土壤微生物群落多样性的影响

全球变化的各个因素在影响陆地生态系统过程中也存在着很强的耦合交互作用,这种耦合交互作用表现为协同或拮抗作用,它们对各个因素的生态效应共同产生复杂的影响。一般情况下,作为温室气体的重要组成部分,CO<sub>2</sub>浓度升高造成气温上升;同时,CO<sub>2</sub>浓度提高通常也会降低植物气孔导度,减少植物蒸腾作用,增加土壤含水量<sup>[70]</sup>。土壤水分和温度是土壤环境中关系密切的两大因素:①土壤水分条件能够调节土壤温度,水分增加有效缓冲土壤中温度的剧烈变化;②土壤温度亦可以调节土壤水分条件,温度升高促进水分蒸发,减少土壤水分含量,反之亦然。大气氮沉降由于有相当部分是伴随降水而进行的(湿氮沉降),因此氮沉降过程势必受到降水的影响。总之,CO<sub>2</sub>浓度、温度、水分及氮沉降间密切联系、相互影响,实际研究中应充分考虑不同因素间的交互作用。

在草地生态系统中,全球变化各因素间的交互作用可能会对土壤微生物群落多样性产生重要影响。Castro等<sup>[51]</sup>研究温度、CO<sub>2</sub>浓度和降水3个因素对土壤微生物群落的影响时发现,真菌丰度受到温度的影响,而细菌丰度受CO<sub>2</sub>和温度的交互影响。这可能是由于单独提高温度,会减少易分解有机底物,更利于真菌群落生长;而同时增加CO<sub>2</sub>浓度和温度则会增加植物向土壤输入有机质,更利于细菌



群落的生长。Gutknecht 等<sup>[71]</sup>在加利福尼亚州草地进行长时间(6年)全球变化各因素对土壤微生物影响时发现,增温和氮添加相结合比单独的增温处理对土壤真菌/细菌比值及革兰氏阳性细菌的影响更加强烈。Horz 等<sup>[49]</sup>的研究结果表明,氮沉降增加能够显著改变氨氧化菌群落结构,使亚硝化螺菌属 sp2 转变为优势菌种,而且这种转变在温度和降雨未增加的情况下最明显;同时,氨氧化菌的丰度随着大气 CO<sub>2</sub> 浓度增高显著下降,降水增加协同 CO<sub>2</sub> 浓度增高会使其丰度下降更加显著。然而也有研究表明,CO<sub>2</sub> 浓度升高和氮沉降增加对草地植物多样性的影响具有可加性,即两者间无交互作用,但是对土壤微生物的影响仍需要进一步研究<sup>[72]</sup>。

当前,全球变化研究仍主要集中于单因素的影响效应,缺少因素间交互作用对土壤微生物影响的系统研究。各个因素之间相互作用对土壤微生物群落结构的影响机制如何,至今也仍不明确<sup>[49,51,73]</sup>,需要相关试验的进一步论证。

### 3 研究展望

从上述分析可以看出,未来全球变化将会对草地土壤微生物群落多样性产生深刻影响。然而,到目前为止,有关全球变化情景下土壤微生物生态学研究的广度和深度仍然十分局限,草地土壤微生物群落多样性对全球变化的响应机制的研究更显不足。未来相关研究应从以下4方面开展:

(1) 加强全球变化多因素综合研究。随着全球变化研究的不断深入,大多数实验结果表明,全球变化各因素之间并非是相互孤立的。由于全球变化各因素的复杂交互作用,造成单因子试验的研究结果之间往往出现相互矛盾的现象,从而增加了研究结果的不确定性,因此近年来多因素交互作用控制试验逐渐开始被人们所重视。但迄今为止,草地生态系统的相关研究尚开展较少,特别是多因素变化对草地生态系统土壤微生物影响的研究更是鲜见报道。加强全球变化多因素的耦合交互作用及其对草地土壤生态学过程影响的研究,能够大大降低单一因素研究的不确定性,更全面、真实地反映草地土壤微生物对全球变化的响应特征,更准确地预测全球变化背景下陆地生态系统结构与功能的可能变化。

(2) 注重短期试验与长期试验相结合。目前,

有关土壤微生物的相关研究主要以短期试验为主,土壤微生物作为土壤中对环境条件反应十分敏感的重要活组分,一方面能够对全球变化影响下的降水干旱、高温低温等环境变化脉冲短时间迅速反应;另一方面,在全球变化较长时间的缓慢变化中,土壤微生物也会在潜移默化中与变化的环境条件相适应,或因其他环境因素变化的间接影响,其群落特征发生显著改变。因此,单纯利用短期试验结果来预测土壤微生物的长期变化将会产生较大误差。只有将短期试验和长期试验结果进行综合分析,才能更科学地阐述与评价全球变化与土壤微生物间在不同时间尺度下的相互反馈过程与机制。

(3) 加强全球变化背景下土壤微生物群落多样性与植物间相互关系的研究。全球变化是一个相对缓慢的过程,对土壤微生物群落多样性的直接影响可能有限。因此,全球变化对土壤微生物的影响很大程度主要通过地表植被的间接作用进行的。目前,全球变化下土壤微生物与植被间相互作用研究十分匮乏,作用机制尚不清晰。加强两者关系的相关试验研究对于梳清草地生态系统土壤微生物对全球变化的响应机制,降低研究结果不确定性具有重要意义。

(4) 强化土壤微生物与生态系统物质循环的综合研究。土壤微生物是生态系统物质循环的主要驱动力,但关于土壤微生物的研究多局限于微生物本身,缺乏微生物与物质循环过程的有机结合,从而很难为物质循环过程的驱动机制分析提供更为有效、直接的基础数据。有关土壤微生物与物质循环,特别是与碳循环过程的综合研究亟待加强。

### 参考文献

- [1] 朱连奇, 许立民. 全球变化对陆地生态系统的影响研究. 地域研究与开发, 2011, 30(2): 161-165.
- [2] 周广胜, 王玉辉, 蒋延玲. 全球变化与中国东北样带 (NECT). 地学前缘, 2002, 9(1): 198-216.
- [3] 曲建升, 葛全胜, 张雪芹. 全球变化及其相关科学概念的发展与比较. 地球科学进展, 2008, 23(12): 1277-1284.
- [4] 周广胜, 许振柱, 王玉辉. 全球变化的生态系统适应性. 地球科学进展, 2004, 19(4): 642-649.
- [5] Vitousek P M, Aber J D, Howarth R W, et al. Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences. Ecological Applications, 1997, 7(3): 737-750.
- [6] Jobbágy E G, Jackson R B. The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. Ecological Applications, 2000, 10(2): 423-436.
- [7] 徐柱. 面向 21 世纪的中国草地资源. 中国草地, 1998(5):

2-9.

- [8] 张新时. 草地的生态经济功能及其范式. 科技导报, 2000 (8): 3-7, 65.
- [9] 杨钙仁, 童成立, 张文菊, 等. 陆地碳循环中的微生物分解作用及其影响因素. 土壤通报, 2005, 36(4): 605-609.
- [10] 张薇, 魏海雷, 高洪文, 等. 土壤微生物多样性及其环境影响因子研究进展. 生态学杂志, 2005, 24(1): 48-52.
- [11] He Z, Piceno Y, Deng Y, et al. The phylogenetic composition and structure of soil microbial communities shifts in response to elevated carbon dioxide. The ISME Journal, 2012, 6(2): 259-272.
- [12] Karl T R, Trenberth K E. Modern global climate change. Science, 2003, 302(5651): 1719-1723.
- [13] Kelley A M, Fay P A, Polley H W, et al. Atmospheric CO<sub>2</sub> and soil extracellular enzyme activity: A meta-analysis and CO<sub>2</sub> gradient experiment. Ecosphere, 2011, 2(8): 1-20.
- [14] Jackson R B, Cook C W, Pippen J S, et al. Increased belowground biomass and soil CO<sub>2</sub> fluxes after a decade of carbon dioxide enrichment in a warm-temperate forest. Ecology, 2009, 90(12): 3352-3366.
- [15] Gill R A, Polley H W, Johnson H B, et al. Nonlinear grassland responses to past and future atmospheric CO<sub>2</sub>. Nature, 2002, 417: 279-282.
- [16] Carney K M, Hungate B A, Drake B G, et al. Altered soil microbial community at elevated CO<sub>2</sub> leads to loss of soil carbon. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2007, 104(12): 4990-4995.
- [17] Kandeler E, Mosier A R, Morgan J A, et al. Transient elevation of carbon dioxide modifies the microbial community composition in a semi-arid grassland. Soil Biology and Biochemistry, 2008, 40(1): 162-171.
- [18] Drigo B, Pijl A S, Duyts H, et al. Shifting carbon flow from roots into associated microbial communities in response to elevated atmospheric CO<sub>2</sub>. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2010, 107(24): 10938-10942.
- [19] Drissner D, Blum H, Tscherko D, et al. Nine years of enriched CO<sub>2</sub> changes the function and structural diversity of soil microorganisms in a grassland. European Journal of Soil Science, 2007, 58(1): 260-269.
- [20] Montealegre C M, van Kessel C, Russelle M P, et al. Changes in microbial activity and composition in a pasture ecosystem exposed to elevated atmospheric carbon dioxide. Plant and Soil, 2002, 243(2): 197-207.
- [21] Schneider M K, Lüscher A, Richter M, et al. Ten years of free-air CO<sub>2</sub> enrichment altered the mobilization of N from soil in *Lolium perenne* L. swards. Global Change Biology, 2004, 10(8): 1377-1388.
- [22] Regan K, Kamman C, Hartung K, et al. Can differences in microbial abundances help explain enhanced N<sub>2</sub>O emissions in a permanent grassland under elevated atmospheric CO<sub>2</sub>? Global Change Biology, 2011, 17(10): 3176-3186.
- [23] Chung H, Zak D R, Reich P B, et al. Plant species richness, elevated CO<sub>2</sub>, and atmospheric nitrogen deposition alter soil microbial community composition and function. Global Change Biology, 2007, 13(5): 980-989.
- [24] IPCC. IPCC Special Report on Carbon Dioxide Capture and Storage. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press, 2005.
- [25] Oppermann B I, Michaelis W, Blumenberg M, et al. Soil microbial community changes as a result of long-term exposure to a natural CO<sub>2</sub> vent. Geochimica et Cosmochimica Acta, 2010, 74(9): 2697-2716.
- [26] Ebersberger D, Wermbter N, Niklaus P A, et al. Effects of long term CO<sub>2</sub> enrichment on microbial community structure in calcareous grassland. Plant and Soil, 2004, 264 (1): 313-323.
- [27] Niklaus P, Alphei J, Ebersberger D, et al. Six years of in situ CO<sub>2</sub> enrichment evoke changes in soil structure and soil biota of nutrient-poor grassland. Global Change Biology, 2003, 9(4): 585-600.
- [28] IPCC. Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. UK, 2007.
- [29] Huntington T G. Climate warming could reduce runoff significantly in New England, USA. Agricultural and Forest Meteorology, 2003, 117(3-4): 193-201.
- [30] Niu S, Wu M, Han Y, et al. Water-mediated responses of ecosystem carbon fluxes to climatic change in a temperate steppe. New Phytologist, 2008, 177(1): 209-219.
- [31] Fenchel T, King G, Blackburn T. Bacterial Biogeochemistry. San Diego, CA, USA: Academic Press, 1998.
- [32] Scharpenseel H W, Schomaker M, Ayoub A. Soils on a Warmer Earth: Effects of Expected Climate Change on Soil Processes, with Emphasis on the Tropics and Sub-tropics. New York, USA: Elsevier Science Ltd, 1990.
- [33] Weltzin J F, Bridgham S D, Pastor J, et al. Potential effects of warming and drying on peatland plant community composition. Global Change Biology, 2003, 9(2): 141-151.
- [34] Hu S, Chapin F S, Firestone M, et al. Nitrogen limitation of microbial decomposition in a grassland under elevated CO<sub>2</sub>. Nature, 2001, 409(6817): 188-191.
- [35] Zhang W, Parker K M, Luo Y, et al. Soil microbial responses to experimental warming and clipping in a tall-grass prairie. Global Change Biology, 2005, 11(2): 266-277.
- [36] Pankratov T A, Ivanova A O, Dedysh S N, et al. Bacterial

- populations and environmental factors controlling cellulose degradation in an acidic Sphagnum peat. *Environmental Microbiology*, 2011, 13(7): 1800-1814.
- [37] Malchair S, De Boeck H J, Lemmens C M H M, et al. Diversity - function relationship of ammonia-oxidizing bacteria in soils among functional groups of grassland species under climate warming. *Applied Soil Ecology*, 2010, 44(1): 15-23.
- [38] Horz H-P, Rich V, Avrahami S, et al. Methane-Oxidizing Bacteria in a California Upland Grassland Soil: Diversity and Response to Simulated Global Change. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 71(5): 2642-2652.
- [39] Kandeler E, Tschirko D, Bardgett R D, et al. The response of soil microorganisms and roots to elevated CO<sub>2</sub> and temperature in a terrestrial model ecosystem. *Plant and Soil*, 1998, 202(2): 251-262.
- [40] Bardgett R D, Kandeler E, Tschirko D, et al. Below-ground microbial community development in a high temperature world. *Oikos*, 1999, 85(2): 193-203.
- [41] Wu Y, Yu X, Wang H, et al. Does history matter? Temperature effects on soil microbial biomass and community structure based on the phospholipid fatty acid (PLFA) analysis. *Journal of Soils and Sediments*, 2010, 10(2): 223-230.
- [42] 米亮, 王光华, 金剑, 等. 黑土微生物呼吸及群落功能多样性对温度的响应. *应用生态学报*, 2010, 21(6): 1485-1491.
- [43] 江志红, 张霞, 王冀. IPCC-AR4模式对中国21世纪气候变化的情景预估. *地理研究*, 2008, 27(4): 787-799.
- [44] Van Gestel M, Merckx R, Vlassak K. Microbial biomass responses to soil drying and rewetting: The fate of fast-and slow-growing microorganisms in soils from different climates. *Soil Biology and Biochemistry*, 1993, 25(1): 109-123.
- [45] Schimel J P, Gullledge J M, Clein-Curley J S, et al. Moisture effects on microbial activity and community structure in decomposing birch litter in the Alaskan taiga. *Soil Biology and Biochemistry*, 1999, 31(6): 831-838.
- [46] Bapiri A, Baath E, Rousk J. Drying-rewetting cycles affect fungal and bacterial growth differently in an arable soil. *Microbial Ecology*, 2010, 60(2): 419-428.
- [47] Deneff K, Six J, Bossuyt H, et al. Influence of dry-wet cycles on the interrelationship between aggregate, particulate organic matter, and microbial community dynamics. *Soil Biology and Biochemistry*, 2001, 33(12-13): 1599-1611.
- [48] Thomson B C, Ostle N J, McNamara N P, et al. Effects of sieving, drying and rewetting upon soil bacterial community structure and respiration rates. *Journal of Microbiological Methods*, 2010, 83(1): 69-73.
- [49] Horz H P, Barbrook A, Field C B, et al. Ammonia-oxidizing bacteria respond to multifactorial global change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(42): 15136-15141.
- [50] Fierer N, Schimel J P, Holden P A. Influence of drying-rewetting frequency on soil bacterial community structure. *Microbial Ecology*, 2003, 45(1): 63-71.
- [51] Castro H F, Classen A T, Austin E E, et al. Soil microbial community responses to multiple experimental climate change drivers. *Applied and Environmental Microbiology*, 2010, 76(4): 999-1007.
- [52] Cruz-Martinez K, Suttle K B, Brodie E L, et al. Despite strong seasonal responses, soil microbial consortia are more resilient to long-term changes in rainfall than overlying grassland. *The ISME Journal*, 2009, 3(6): 738-744.
- [53] Galloway J N, Townsend A R, Erismann J W, et al. Transformation of the nitrogen cycle: Recent trends, questions, and potential solutions. *Science*, 2008, 320: 889-892.
- [54] 薛璟花, 莫江明, 李炯, 等. 氮沉降增加对土壤微生物的影响. *生态环境*, 2005, 14(5): 777-782.
- [55] Smolander A, Kurka A, Kitunen V, et al. Microbial biomass C and N, and respiratory activity in soil of repeatedly limed and N-and P-fertilized Norway spruce stands. *Soil Biology and Biochemistry*, 1994, 26(8): 957-962.
- [56] Kennedy N, Brodie E, Connolly J, et al. Impact of lime, nitrogen and plant species on bacterial community structure in grassland microcosms. *Environmental Microbiology*, 2004, 6(10): 1070-1080.
- [57] Steenwerth K L, Jackson L E, Calderón F J, et al. Soil microbial community composition and land use history in cultivated and grassland ecosystems of coastal California. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, 34(11): 1599-1611.
- [58] Bååth E, Anderson T H. Comparison of soil fungal/bacterial ratios in a pH gradient using physiological and PLFA-based techniques. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, 35(7): 955-963.
- [59] Bååth E. Adaptation of soil bacterial communities to prevailing pH in different soils. *FEMS Microbiol Ecol*, 1996, 19(4): 227-237.
- [60] 刘蔚秋, 刘滨扬, 王江, 等. 不同环境条件下土壤微生物对模拟大气氮沉降的响应. *生态学报*, 2010, 30(7): 1691-1698.
- [61] Bardgett R D, Lovell R D, Hobbs P J, et al. Seasonal changes in soil microbial communities along a fertility gradient of temperate grasslands. *Soil Biology and Biochemistry*, 1999, 31(7): 1021-1030.
- [62] Frey S D, Knorr M, Parrent J L, et al. Chronic nitrogen enrichment affects the structure and function of the soil microbial community in temperate hardwood and pine forests. *Forest Ecology and Management*, 2004, 196(1): 159-171.



- [63] 薛璟花, 莫江明, 李炯, 等. 土壤微生物数量对模拟氮沉降增加的早期响应. 广西植物, 2007, 27(2): 174-179, 202.
- [64] Yevdokimov I, Gattinger A, Buegger F, et al. Changes in microbial community structure in soil as a result of different amounts of nitrogen fertilization. *Biology and Fertility of Soils*, 2008, 44(8): 1103-1106.
- [65] Di H J, Cameron K C, Shen J P, et al. Ammonia-oxidizing bacteria and archaea grow under contrasting soil nitrogen conditions. *FEMS Microbiology Ecology*, 2010, 72(3): 386-394.
- [66] 张燕, 崔学民, 樊明寿. 大气氮沉降及其对草地生物多样性的影响. 草业科学, 2007, 24(7): 12-17.
- [67] Yoshida L C, Allen E B. Response to ammonium and nitrate by a mycorrhizal annual invasive grass and native shrub in southern California. *American Journal of Botany*, 2001, 88(8): 1430-1436.
- [68] Heil G, Werger M, De Mol W, et al. Capture of atmospheric ammonium by grassland canopies. *Science*, 1988, 239(4841): 764-765.
- [69] DeForest J L, Zak D R, Pregitzer K S, et al. Atmospheric nitrate deposition, microbial community composition, and enzyme activity in northern hardwood forests. *Soil Science Society of America Journal*, 2004, 68(1): 132-138.
- [70] Blankinship J C, Niklaus P A, Hungate B A. A meta-analysis of responses of soil biota to global change. *Oecologia*, 2011, 165(3): 1-13.
- [71] Gutknecht J L M, Field C B, Balser T C. Microbial communities and their responses to simulated global change fluctuate greatly over multiple years. *Global Change Biology*, 2012, 18(7): 2256-2269.
- [72] Zavaleta E S, Shaw M R, Chiariello N R, et al. Additive effects of simulated climate changes, elevated CO<sub>2</sub>, and nitrogen deposition on grassland diversity. *Proceedings of the National Academy Sciences of United States of America*, 2003, 100(13): 7650-7654.
- [73] Eisenhauer N, Cesarz S, Koller R, et al. Global change belowground: Impacts of elevated CO<sub>2</sub>, nitrogen, and summer drought on soil food webs and biodiversity. *Global Change Biology*, 2012, 18(2): 435-447.

## Research Progresses on the Effects of Global Change on Microbial Community Diversity of Grassland Soils

SUN Liangjie<sup>1,2</sup>, QI Yuchun<sup>1</sup>, DONG Yunshe<sup>1</sup>, PENG Qin<sup>1</sup>, HE Yating<sup>1,2</sup>, LIU Xinchao<sup>1,2</sup>,  
JIA Junqiang<sup>1,2</sup>, CAO Congcong<sup>1,2</sup>

(1. Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, CAS, Beijing 100101, China;

2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Abstract:** The effects of global change on the living environment of humans have become a focus of great concern of the whole world. Grassland, widespread on the earth and generally located in ecologically fragile zones, is very sensitive to global change. Researches on the impacts of environmental changes on grassland ecosystems mainly focus on grassland vegetation at ground level; little is known about how the microbial diversity of grassland soils responds to global change. This paper presents a review on the effects of global change, including elevated CO<sub>2</sub>, warming, precipitation regimes, and increased nitrogen deposition, on the structure and diversity of soil microbial community in grassland. In conclusions, the authors suggest that the future work on the responses of grassland soil microbial communities to global change needs to emphasize on: (1) multi-factor synthetic experiments; (2) combination of short-term and long-term studies; (3) relationship between soil microbial diversity and grassland vegetation in the background of global change; (4) integrated studies on soil microbial communities and biogeochemical cycles in ecosystems.

**Key words:** grassland; diversity of microbial community; CO<sub>2</sub> enrichment; warming; precipitation regime; nitrogen deposition; global change

本文引用格式:

孙良杰, 齐玉春, 董玉社等. 全球变化对草地土壤微生物群落多样性的影响研究进展. 地理科学进展, 2012, 31(12): 1715-1723.