

高寒生态系统是全球变化的敏感区域，其微生物群落组成和功能影响着生态系统转化方向和进程。随着现代分子生物学技术的突破，高寒微生物及其对气候变化的响应已成为国内外研究热点，深入的研究可为预测气候变化下高寒生态系统的演变过程提供科学依据。

褚海燕

## 高寒生态系统微生物群落研究进展

褚海燕

(中国科学院南京土壤研究所 江苏 南京 210008)

**摘要：**高寒生态系统分布在高纬度或高海拔、气候寒冷的地区，包括北极苔原、高山苔原、青藏高原等。高寒生态系统对气候变化非常敏感，其土壤中储存大量的有机碳，对全球的碳平衡起关键作用。微生物是生物地球化学循环的主要驱动者，微生物群落对气候变化的响应和反馈影响生态系统的功能与稳定性。本文回顾了高寒生态系统微生物群落组成、多样性与空间分布，以及微生物群落对气候变化(增温、氮沉降、火干扰)的响应，为拓展我国高寒生态系统微生物研究提供基础。

**关键词：**微生物群落，高寒生态系统，气候改变，响应

## Microbial communities in high latitudes and high altitudes ecosystems

CHU Hai-Yan

(Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing, Jiangsu 210008, China)

**Abstract:** Climate warming is widely predicted to be largest and most rapid at high latitudes

基金项目：国家自然科学基金项目(No. 41071167)

\*通讯作者：Tel: 86-25-86881356; 信箱: hychu@issas.ac.cn

收稿日期：2012-11-12; 接受日期：2012-11-27

and high altitudes like Arctic tundra, alpine tundra, Tibetan plateau, etc. The impacts of climate change on these ecosystems are critical for the global C cycle because of the large amount of C stored in these cold regions. Microbes are key drivers in biogeochemical cycling, and microbial responses and feedbacks to climate change affect ecosystems functioning and stability. This paper review microbial community composition, diversity and spatial distributions in those cold ecosystems, and microbial responses to climate change (warming, nitrogen deposition, fire interference), which could provide base in expanding microbial community studies in cold ecosystems of China.

**Keywords:** Microbial communities, Cold ecosystems, Climate change, Responses

## 1 高寒生态系统概况

高寒生态系统分布在高纬度或高海拔、气候寒冷、冻土分布广泛的地区,如北极苔原、高山苔原、青藏高原、南极、北部森林等地区。高寒生态系统是在高寒环境下的寒冻土壤、冷生植物群落以及与冻土有关的水热变化过程等,及其在该环境下形成的协同发展的生态系统<sup>[1-2]</sup>。由于漫长时期的生物固碳及其缓慢的生物降解,高寒生态系统土壤中储存大量的有机碳,在全球碳平衡中起举足轻重的作用。

高寒生态系统对气候变化异常敏感,其气候变暖速度高于地球平均水平。气候变暖也导致降水格局改变、大气氮沉降增加,一些敏感的环境组分如冰川、冻土发生明显变化,并由此加速高寒生态系统退化<sup>[2-7]</sup>。随着气候不断变暖,高寒冻土活动层加深,土壤性质发生剧烈改变,形成巨大的水分和土壤 CO<sub>2</sub> 循环变化效应<sup>[8-9]</sup>。气候变暖也使植物群落结构、生物量以及生物多样性等发生显著变化<sup>[10-12]</sup>。例如在北极地区,灌木森林覆盖面积逐渐增加,林线(苔原和森林的交界线)正在不断向北推进<sup>[13-14]</sup>。高寒生态系统对气候变化的响应与反馈作用不仅影响当地生态系统,也将对全球生态系统及人类生活产生巨大影响。

## 2 高寒生态系统微生物群落

微生物在调节生态系统功能如养分循环、有机质分解、温室气体排放和环境污染净化中起重要作用,是生物地球化学循环的主要驱动者。环境条件改变会直接或间接地影响微生物群落组成和功能,进而影响生态系统功能。开展高寒生态系统微生物群落及其对气候变化响应的研究,可为预测气候变化下生态系统的演变过程以及高寒生态区保护提供理论依据。此外,高寒环境中诸多具有特殊价值的微生物资源,将为工业、农业、医药等方面的应用发挥重要作用。

### 2.1 北极苔原土壤微生物

北极苔原是北半球森林界线以北无林的自然景观类型,它呈环带状分布在欧亚大陆和北美大陆北冰洋的沿岸地带及其附近的岛屿上。北极苔原面积为全球陆地面积的 5%,却占全球土壤有机碳储量的 12%。苔原地下为永久冻土,仅在夏季表面浅层土壤才融化。近 30 年的观察表明,北极气候变暖在不断加速中<sup>[12,15]</sup>,气候变暖增加了土壤微生物的活性,改变土壤中碳氮含量及循环过程,加速北极土壤碳矿化过程、CO<sub>2</sub> 的排放,进而加快北极以及全球变暖速度<sup>[16-19]</sup>。

相对于土壤碳循环过程,北极苔原土壤微生物群落研究起步较晚。Wilhelm 等<sup>[20]</sup>研究发现酸

杆菌、放线菌、变形菌和芽单胞菌门是北极苔原永久冻土的主要微生物门类, 而 Neufeld 等<sup>[21]</sup>发现 $\delta$ -变形菌、放线菌是加拿大高纬度北极苔原的主要门类。Mackelprang 等<sup>[22]</sup>利用宏基因组技术对北极永久冻土的研究发现, 随着冻土的融化, 微生物群落结构、系统发育、功能基因和代谢途径都发生了改变, 放线菌、产甲烷菌在永久冻土融化过程中相对丰度都有所增加, 但是真菌、藻类、变形虫等真核生物没有发现类似的变化趋势。Deslippe 等<sup>[23]</sup>在北极的长期增温实验中也发现, 温度增加后放线菌的相对丰度增加, 芽单胞菌和变形菌相对丰度都有所下降, 外生菌根真菌等相对丰度也有所增加。因此我们可以看出气候变暖对北极土壤微生物群落的影响是很大的, 不但改变了微生物的群落结构, 也可能对整个地下生物链产生重要影响。

北极苔原土壤微生物群落组成一般随季节变化不大, 但受到植物群落的显著影响<sup>[24-25]</sup>。Chu 等<sup>[26]</sup>在加拿大西北地区苔原土壤中发现细菌群落结构受到植被类型的影响比较大, 相比而言, 古菌和真菌群落结构受植被类型的影响较小。Chu 等<sup>[27]</sup>研究大尺度下北极土壤微生物的空间分布, 发现 pH 是北极苔原土壤微生物群落组成、空间分布的关键驱动因子, 其中, 优势菌门(酸杆菌、放线菌、 $\alpha$ -变形菌、 $\beta$ -变形菌、拟杆菌)相对丰度都和 pH 呈显著相关。该研究也发现北极苔原土壤微生物多样性并不比其他生态系统(例如森林、草地、热带雨林等)低, 同时指出微生物与宏观生物(动植物)分布规律的本质不同。Männistö 等<sup>[28]</sup>也报道芬兰北极地区土壤细菌群落分布与 pH 显著相关。本课题组最近研究表明, pH 不仅是北极苔原土壤细菌, 而且是某些功能菌群如紫色光合菌空间分布的关键驱动因子。

北极冻土中贮存大量的有机碳, 随着气候变暖冻土中有机碳的稳定性及去向是关系到北极

以及全球生态系统的重大问题, 土壤有机碳的降解及温室气体( $\text{CO}_2$ 、 $\text{CH}_4$ )排放的微生物学机理是将来的研究重点。

## 2.2 高山苔原土壤微生物

发源于大陆内部的苔原为山地或高山苔原。高山苔原主要分布在北欧拉普兰德山地、日本大雪山、北美西北部和落基山北段等地区。长白山苔原是我国最为典型的高山苔原, 被认为欧亚大陆东部高山苔原的南缘<sup>[29]</sup>, 其海拔在 2 100 m 以上, 是长白山海拔最高最寒冷的地带, 很多植物是第四纪冰川后遗留下来的极地植物<sup>[30]</sup>。高山苔原带气候恶劣, 多年冻土分布也很广, 植物群落结构简单, 层次单调, 仅有矮小灌木、多年生的草本植物、地衣和苔藓交织生长, 形成广阔的地毯式苔原植被<sup>[30]</sup>。与极地苔原相似, 高山苔原对气候变化相当敏感, 随着气候变暖高山林线向海拔更高处推移。

研究者在阿尔卑斯山地苔原发现了较高的细菌和真菌多样性<sup>[31]</sup>, 其中细菌群落优势门为变形菌、酸杆菌和放线菌; 真菌群落以伞菌亚门为主。然而 Schadt 等<sup>[32]</sup>研究发现科罗拉多高山苔原真菌群落以子囊菌门为主。高山苔原土壤微生物过程和养分有效性随季节变化较大, 其微生物群落组成也随季节而变化, 特别在夏季和冬季显著不同<sup>[33]</sup>, 此外, 土壤真菌和细菌的比例随季节变化而明显不同<sup>[32]</sup>。Zinger 等<sup>[31]</sup>发现从五月到六月子囊菌门相对丰度急剧增加而盘菌亚门急剧减少。Deslippe 等<sup>[34]</sup>在阿拉斯加北部苔原模拟土壤微生物对气候变暖和大气氮沉降的响应, 发现长期增温显著增加了土壤外生菌根真菌的多样性, 而施肥导致多样性降低。Campbell 等<sup>[35]</sup>同样也发现施肥后细菌多样性显著降低, 细菌群落结构发生明显改变。另外, Nemergut 等<sup>[36]</sup>在科罗拉多落基山苔原土壤上的研究也发现, 施肥显著降低真菌中的担子菌门相对丰度, 同时显著改变古菌和细菌

的比例。

在高山地区,动植物多样性一般随海拔增加呈现递减或单峰模式<sup>[37-38]</sup>,但微生物的海拔分布规律并不明确。Bryant 等<sup>[39]</sup>在落基山发现土壤酸杆菌多样性随海拔升高而降低;Singh 等<sup>[40]</sup>在日本的富士山发现了细菌多样性随海拔呈现单峰模式,但 Fierer 等<sup>[41]</sup>在秘鲁安第斯山脉的研究中却没有发现土壤微生物有明显的海拔分布模式。本课题组研究了长白山土壤细菌和真核微生物的海拔分布。结果发现,长白山细菌多样性随海拔没有呈现出明显的分布模式,但与土壤 pH 显著相关,群落组成及优势门的相对丰度也与土壤 pH 显著相关,该结果证明土壤 pH 是长白山细菌垂直分布的关键驱动因子<sup>[42]</sup>;而真核微生物多样性随海拔呈现递减模式,与长白山植物群落的分布规律相似。

高山苔原作为一类特殊的高寒生态系统,其土壤微生物的组成、分布规律以及对气候变化的响应与反馈机制是将来的研究重点。高山苔原与极地苔原土壤微生物群落的比较研究将有利于阐明高纬度、高海拔不同生态系统下微生物在抗寒以及对气候变化响应机制方面的不同。

### 2.3 青藏高原土壤微生物

青藏高原是世界上海拔最高、面积最大而独特的生态系统,作为“地球第三极”,青藏高原高寒生态系统在很多方面具有极地的属性,高寒草甸(草原)分布十分广泛并且土壤有机碳储量极高,在全球碳平衡中起举足轻重的作用<sup>[43]</sup>。高寒草甸、高寒草原与高寒沼泽草甸草地等均属自然生态类型,并占据青藏高原的绝大部分面积,这类地表在欧亚大陆具有相当大的区域代表性<sup>[44]</sup>。青藏高原对全球气候变化十分敏感,作为欧亚大陆最高最大的地貌单元,它在亚洲乃至全球气候变化中扮演重要角色。高寒、缺氧、日照时间长、辐射强、降水少等这些因素相互作用形成了独特

的青藏高原自然地理环境,同时孕育了大量、丰富而特殊的微生物资源。

目前,青藏高原土壤微生物群落的研究还处于起步阶段。王启兰等<sup>[45]</sup>研究了藏嵩草草甸、小嵩草草甸、矮嵩草草甸、禾草草甸、杂类草草甸及金露梅灌丛土壤微生物数量、生物量及有机质的变化特征。结果表明:0-40 cm 土层细菌和放线菌数量、微生物生物量碳和土壤有机质含量均以藏嵩草草甸最高,真菌数量以金露梅灌丛最高。彭岳林等<sup>[46]</sup>对藏北退化高寒草原土壤微生物数量的研究表明,轻度退化草地土壤细菌、放线菌、真菌数量均有不同程度的提高;而中度退化和严重退化导致土壤细菌和真菌数量显著下降,放线菌数量却显著升高。芦晓飞等<sup>[47]</sup>对西藏米拉山高寒草甸土壤的微生物群落结构、功能微生物及微生物基因多样性进行了研究,结果发现该地区土壤细菌和古菌多样性具有一定特殊性,但受到气候变化和人类活的影响,退化草甸土壤的微生物群落结构发生了改变。牛佳等<sup>[48]</sup>采集若尔盖高寒湿地常年淹水和无淹水两种水分条件下的土壤样品,利用磷脂脂肪酸方法分析其微生物群落结构。结果表明,土壤微生物总生物量、细菌生物量、革兰氏阳性细菌及革兰氏阴性细菌生物量均表现为常年淹水土壤高于无淹水土壤,且 4 月份高于 8 月份;土壤真菌、放线菌的生物量表现为无淹水土壤显著高于常年淹水土壤。磷脂脂肪酸的主成分分析表明,水分条件不同的两种土壤中微生物群落结构显著不同,季节变化并未引起土壤微生物群落结构的改变。Gai 等<sup>[49-50]</sup>对西藏南部的 AM 真菌进行了研究,发现 AM 真菌孢子丰富度在退化草地中显著低于正常草地,并发现 AM 真菌的优势属为 *Glomus*。彭岳林等<sup>[51]</sup>对西藏藏北高原草地植物 AM 真菌种群多样性进行了研究,分离出 *Glomus*、*Acaulospora*、*Paraglomus* 和 *Scutellospora* 属,并发现不同草地类型和海拔

对 AM 真菌的生态分布有重要影响。Liu 等<sup>[52]</sup>也发现植被类型是影响 AM 真菌群落组成最重要的因子。

我们最近利用高通量测序研究了青藏高原土壤微生物的生物地理分布,发现青藏高原土壤细菌多样性与土壤碳氮比呈显著负相关,与植物多样性呈显著正相关;土壤细菌群落组成、空间分布与土壤碳氮比、水分含量、植被类型极为相关;同时,也发现历史因素(空间距离)对土壤细菌空间分布的显著贡献。青藏高原在全球气候变化中的地位与作用得到了国际上的广泛关注,但是对于该地区微生物群落的研究才刚刚起步,将来需要深入研究青藏高原土壤微生物群落功能属性及其对气候变化的响应机制,为预测生态系统的演变过程提供科学依据。

## 2.4 南极土壤微生物

南极洲是位于南极点四周,为冰雪覆盖的大陆,周围岛屿星罗棋布。南极大陆及其附属岛屿的面积共约 1 400 万 km<sup>2</sup>,占世界陆地面积的 10%。南极地区的土壤是在地球上最恶劣的条件下形成的,由于特殊的气候条件导致几乎没有大型植物生长,微生物在土壤生态系统中占绝对优势地位<sup>[53]</sup>。土壤微生物的改变可较敏锐地反映整个南极生态系统的变化。同时,南极所具有的独特地理及气候特征,造就了极地微生物特殊的生理特征和适应机制<sup>[54]</sup>。

特殊的环境决定了南极土壤微生物的研究大部分局限在南极考察站附近、湖泊、冰盖边缘等地方。在微生物数量方面,Cowan 等<sup>[55]</sup>采用生物发光 ATP 检测方法对南极矿土中微生物进行计数,发现粉状表层矿土中的细菌数比预计的要高出 4 个数量级。研究者从南极长城站附近采集土壤样品,发现氨化细菌的数量为 10<sup>4</sup>–10<sup>6</sup> cells/g,硝化细菌为 10<sup>4</sup> cells/g,真菌为 10<sup>3</sup> cells/g<sup>[56]</sup>。在微生物群落结构方面,Peck 等<sup>[57]</sup>发现南极土壤微

生物丰度和多样性受到土壤 pH、有机碳、总氮、含水率等强烈影响,土壤表层植被类型改变也影响微生物群落结构。Yergeau 等<sup>[58]</sup>利用增温原位模拟实验,发现南极土壤中细菌和真菌的丰度和多样性随着温度升高持续响应并呈快速增加趋势。Chong 等<sup>[59]</sup>对南极凯西站附近不同土壤细菌多样性的研究表明:企鹅、海豹保护区的细菌多样性远高于人类活动影响较大的站区。研究者在南极 Lake Zub 附近采集的土壤样品中发现,细菌群落主要为  $\alpha$ 、 $\beta$ 、 $\gamma$ -变形细菌亚群、芽单胞菌、拟杆菌、放线细菌、绿屈挠菌属和衣原体属<sup>[60]</sup>,与其他非南极土壤微生物种群基本一致<sup>[61]</sup>。也有研究表明南极土壤细菌群落多样性即使在很小的区域尺度(200 m)也表现出高度的空间异质性<sup>[62]</sup>。此外,在南极冰盖边缘<sup>[63]</sup>、冰面尘坑<sup>[64]</sup>、根际土<sup>[65]</sup>等环境的微生物研究也有相关报道。将来可利用各国考察站在无冰区土壤建立的长期实验平台,并通过模拟实验,研究南极土壤微生物对气候变化响应及重要元素循环的微生物机理。

## 2.5 高寒湖泊微生物

湖泊是陆地水圈的重要组成部分,与大气圈、生物圈和岩石圈有着不可分割的密切关系。作为一个相对独立的体系,湖泊经历了较长的地质历史,其连续沉积使湖泊沉积物记录了丰富的古环境信息<sup>[66]</sup>,从而使之成为研究全球古气候变化的重要载体<sup>[67–69]</sup>。全球变暖对湖泊生态系统也产生重大影响,如冰雪融化、冻土层消融,将影响湖泊生态系统水循环和小气候<sup>[70]</sup>。青藏高原拥有地球上海拔最高、数量最多、面积最广,以盐碱湖为特色的高原湖群区,是极好的高寒湖泊研究对象。

微生物群落研究已成为湖泊生态学研究热点之一,这对更好地了解湖泊微生物的分布特征及其生态功能作用具有重要意义。有研究结果表明,青藏高原湖泊中的微生物丰度介于

$1 \times 10^4 - 3 \times 10^5$  cells/mL<sup>[71-72]</sup>,而在湖泊沉积物中,微生物丰度介于  $1 \times 10^7 - 1 \times 10^8$  cells/g<sup>[73]</sup>。微生物群落研究发现,湖泊水体古细菌的数量较多,而在湖泊沉积物中(极端环境除外)细菌则是主要的类群。Bowman 等<sup>[74]</sup>对南极 Vestfolds Hill 的一些湖泊沉积物中细菌多样性研究发现,低 G+C 含量的革兰氏阳性细菌为优势类群,与硅藻叶绿体、蓝细菌、 $\delta$ -变形细菌亚群、衣原体目和螺旋体目细菌相关的类群也较为丰富。Swan 等<sup>[75]</sup>对加利福尼亚州的盐湖沉积物研究发现,细菌群落中变形菌、厚壁菌和放线菌是主要的门类,古菌群落主要是嗜盐及产甲烷相关的广古菌,且大部分是未知新种。Jiang 等<sup>[73]</sup>对青藏高原 Chaka 湖和 Athalassohaline 湖的研究发现,在水体中,拟杆菌门、变形菌是主要细菌门类,嗜盐菌是古菌主要类群;与水体不同,沉积物中低 G+C 含量的革兰氏阳性细菌占主要优势,而古菌优势群落为产甲烷菌。

Xiong 等<sup>[76]</sup>对青藏高原 20 个湖泊沉积物的细菌群落进行研究,发现变形菌、拟杆菌门、厚壁菌门和放线菌是主要的门类,该研究也首次证明了 pH 是碱性湖泊沉积物细菌生物地理分布的关键驱动因子,提出了当代环境与历史因素共同驱动青藏高原湖泊沉积物的细菌空间分布。而最近我们对青藏高原湖泊沉积物古菌群落的研究中,发现盐分是古菌群落多样性、组成及空间分布的关键因子。Wu 等<sup>[77]</sup>研究青藏高原 16 个不同盐分浓度湖泊水体中的微生物,发现盐分是影响湖泊水体中细菌群落分布的主要因子。Jiang 等<sup>[78]</sup>对青藏高原 Chaka 湖不同深度的沉积物研究也发现盐分驱动细菌的分布。

今后在继续开展不同湖泊微生物多样性研究的同时,应结合全球与区域气候模型,并与其他地质记录(如:化石、冰芯、元素、历史记载等)进行比较研究,通过综合对比分析,区分全球

性、区域性和地方性的环境变化信息;结合模拟结果,利用现代分子生物学技术对高寒湖泊微生物以及与环境相互作用进行深入研究,是充分了解湖泊环境中微生物多样性的秘密并利用湖泊微生物资源的重要前提。

### 3 高寒微生物对气候变化响应

#### 3.1 对增温的响应

由于寒冷地区的微生物代谢活性主要受到温度的限制,因此对温度的响应非常敏感。增温能够增加植物的光合作用,增加植物凋落物和根际分泌物,也直接改变土壤中可利用碳氮的质和量<sup>[79-80]</sup>,进而影响土壤微生物群落。目前关于土壤微生物对温度的敏感性还存在很大争议,如:一些研究表明微生物能对短期增温产生快速响应<sup>[58,80]</sup>,8 年以后仍有响应<sup>[81]</sup>,但也有结果表明增温对微生物群落组成没有显著影响<sup>[82]</sup>。Rinnan 等<sup>[83]</sup>指出需要 10 年以上才能够检测到起始的土壤微生物群落结构变化。同样,增温对微生物群落功能的影响也存在着类似的争论,是温度适应<sup>[79,84]</sup>还是功能改变<sup>[81]</sup>还存在广泛争议。

近年来,研究者开展了北极苔原土壤微生物对增温的响应研究。Mikan 等<sup>[85]</sup>利用北极苔原的温度控制实验,发现增温能刺激微生物的活性,加速土壤中碳和营养元素的转化。Hartley 等<sup>[86]</sup>发现增温能够引起微生物群落的改变,并且能够增加 CO<sub>2</sub> 气体的排放,导致土壤碳的丢失。Deslippe 等<sup>[23]</sup>通过 18 年的增温实验发现长期增温可以明显改变微生物群落结构,导致了细菌群落均一度的降低,但增加了真菌群落的均一度。Glanville 等<sup>[87]</sup>在对地上植被以及地下微生物的研究中发现,在雪融化 72 h,植物和微生物群落均做出迅速的响应。青藏高原土壤微生物对增温的响应研究较少,本课题组在青藏高原北麓河增温平台的研究发现,增温可能主要通过改变土壤和

植物的特征,间接影响土壤微生物群落。细菌的群落结构能够对短期增温做出快速响应,主要细菌门类丰度的改变可能对生态系统功能产生潜在影响。相比而言,真菌群落结构多样性对短期增温不敏感,但稀有种群发生显著改变,也可能导致与丰度不成比例的功能改变,如:显著增强了微生物呼吸速率。

微生物是通过群落结构的改变还是生理功能的适应来应对气候变化?这种变化需要增温处理多长时间才可发生,以及这种改变能够持续多久等关键问题仍不明确。今后工作应同时研究高寒生态系统不同微生物功能群在时间尺度上对增温的响应。

### 3.2 对大气氮沉降的响应

大气氮沉降是全球氮素生物地球循环的重要环节,而工业革命以来大气氮排放和沉降呈激增趋势;多数陆地生态系统特别是草地生态系统面临着不同程度的退化,对其进行类似于农田施肥的管理措施,是一种寻求生态修复的有益尝试。两者对土壤微生物的影响有互通之处,一方面它们均作为营养源对生态系统产生直接影响;而另一方面,生态系统固有的养分之间相互作用,使单素研究(如氮沉降)不能仅考虑单一养分元素的影响,更应从多养分相互影响上进行解析<sup>[88]</sup>。比如氮沉降会导致生态系统氮限制转化为磷限制。

氮沉降对生态系统微生物的影响包括土壤微生物生物量及数量、土壤呼吸及酶活性、以及微生物群落结构等多方面。多数研究认为,氮沉降会降低生态系统的土壤微生物生物量、提高土壤细菌数量而降低真菌数量、提高或抑制土壤呼吸等、改变土壤 C、N、P 养分循环的酶活性等<sup>[89]</sup>。但是,由于生态系统的异质性,以及不同试验在养分种类、添加数量及试验时长等不同因素的影响下,土壤微生物的响应规律并非一成不变。如 Schmidt 等<sup>[90]</sup>在落基山脉西部高山苔原发现氮肥

添加降低了土壤微生物生物量的现象;而 Johnson 等<sup>[91]</sup>在英国高山草地的研究却未发现氮肥添加对土壤微生物生物量的影响。面对不同的响应规律,宏分析(Meta-analysis)或许能成为一种有效的探究土壤微生物响应规律的方法<sup>[92-93]</sup>。

有研究认为,土壤微生物对养分添加的响应受到所试验的生态系统养分限制状态影响。因为通常多数生态系统处于氮限制状态,短期养分添加试验会刺激土壤微生物的生长,同时,外加养分提高地上部植物净生产力,使土壤碳输入增大,这在氮限制系统中将增加土壤微生物生物量;而在长期施肥试验中,氮素养分已达饱和,比如一些生态系统在氮素饱和之后,转变为磷限制系统,而这种转变会导致土壤微生物生物量的降低。Schmidt 等<sup>[94]</sup>在靠近北极的高海拔灌木林的施肥试验表明,只有碳和氮磷钾全素施肥会增加微生物生物量,两者分开施用并不影响微生物生物量。而 Chandini 等<sup>[95]</sup>对位于落基山脉的针叶林的研究也发现,氮肥没有对微生物产生影响,但磷肥却降低了土壤微生物的呼吸和代谢商。除了作为营养物质直接影响土壤微生物外,养分添加还改变了土壤理化性质,通过刺激或抑制土壤酶活性等方式间接影响土壤微生物。如氮素增加导致土壤 pH 下降,将提高土壤中的镁、钙、铝等元素的有效性,增大元素淋失并提高土壤铝毒性,从而抑制土壤微生物生长<sup>[96]</sup>。而有研究表明,氮素对土壤木质素降解酶有抑制作用,该作用降低凋落物的分解速率而导致土壤碳素累积。但同时,木质素和土壤碳结合,使之不易被微生物利用而降低土壤微生物的生物量。

许多研究表明,养分添加改变了土壤微生物的群落结构,而 Nemergut 等<sup>[36]</sup>和 Liu 等<sup>[97]</sup>在落基山脉高山苔原土壤以及青藏高原高寒草甸土的研究也证实,在高寒生态系统,土壤细菌、真菌抑或古菌在群落结构上对施肥也有响应。Wessén

等<sup>[98]</sup>利用定量 PCR 对不同类群细菌的响应进行研究,发现  $\alpha$ -变形菌门、厚壁菌门、放线菌门和拟杆菌门等对 N 沉降均有不同程度的响应;而 Fierer 等<sup>[99]</sup>基于高通量测序结果,提出氮沉降是从养分角度对土壤富营养型和寡营养型微生物产生影响,改变土壤微生物的群落结构,进而影响到土壤微生物生物量和土壤呼吸。他们的研究结果也发现放线菌门、酸杆菌门、 $\alpha$ -变形菌门和厚壁菌门类群对氮素添加有显著响应,该结果在 Ramirez 等<sup>[100]</sup>试验中也被证实。今后,微生物对氮沉降响应研究应主要借助长期定位试验平台,以便获取更为准确稳定的微生物响应信息;同时,也需从目前关注的单元素转变为多元素相互作用的响应研究。

### 3.3 对林火干扰的响应

火烧会对森林土壤生态系统产生重要的影响<sup>[101]</sup>,除了其明显的地面效应,火能影响土壤的理化性质,如结构、孔隙率、水分、有机质含量和矿物质养分等<sup>[102-103]</sup>。而作为温度升高和土壤特性改变的直接结果,土壤微生物随之受到影响<sup>[103-104]</sup>。在气候变暖背景下,林火呈现增多态势,而土壤微生物在火烧后森林生态系统恢复过程中扮演重要的角色。因此,了解火烧后森林土壤微生物的响应对加深森林生态系统的认识和火后生态系统的重建具有重要意义。

由于高温致死和燃烧导致的有毒化合物的产生,林火发生后土壤微生物数量会迅速降低<sup>[105]</sup>,尤其是真菌的生物量<sup>[106-108]</sup>。不同细菌类群对林火热量诱导的死亡敏感度存在差异。硝化细菌比异养细菌敏感,但是不如真菌敏感。大约 99% 的硝化细菌在干土中 90 °C 和在湿土中 80 °C 时死亡<sup>[109]</sup>。在新墨西哥北部高强度火烧一个月后,自养细菌的数量比周围没有火烧的派克松林高 10 倍<sup>[110]</sup>。有学者推测,火烧后地表输入光照的增强也会提高光合细菌与藻类的相对丰度。火烧后固

氮植物多样性的增加,也会改变其他土壤微生物的组成和活性<sup>[110]</sup>。

有研究表明,高强度和低强度火后真菌的数量都有所降低<sup>[111]</sup>。澳大利亚东部森林 31 年的观测发现,每十年进行 2.5 次火烧和 5 次火烧,改变了真菌的群落结构组成<sup>[112-113]</sup>。林火过后,过火真菌开始出现,过火真菌是指由于火的影响而产孢子进而发育的真菌,而不是火烧中幸存下来的真菌。一些过火真菌可以在有机物燃烧后的木炭上产孢子,有些在灰烬和土壤中产孢子,还有些则是与植物根部共生的菌根真菌或是植物病原菌<sup>[114]</sup>。内生菌根真菌通常与森林内陆的草本植物共生,一般它们要比非共生真菌更加的耐热。Klopatek 等<sup>[115]</sup>发现内生菌根真菌 100% 致死的温度是 94 °C。但是, Pattinson 等<sup>[116]</sup>发现在模拟火烧中,当温度达到 80 °C 时,内生菌根真菌就全部死亡了。

有研究发现,林火过后土壤真菌的功能多样性增加,而细菌的则下降<sup>[101]</sup>。火烧样地的土壤真菌功能多样性指数都比未烧区高<sup>[117]</sup>,这说明火烧后真菌能够很快地恢复活力,对于火烧后森林的恢复有着潜在的重要性。Fontúrbel 等研究火烧对地中海森林土壤微生物的影响,发现火烧总体降低了土壤微生物生物量、呼吸作用以及酶活性,但增加了土壤微生物的功能多样性<sup>[118]</sup>。未来的研究可以对火后微生物群落与植物群落的协同恢复进行充分考虑,准确评估火干扰对森林生态系统的影响以及生态系统的演变与恢复。

## 4 研究展望

全球范围内的高寒生态系统正受到气候变化的深刻影响,并且在当前全球变化背景下这种影响会更加严重。微生物是生物地球化学循环的主要驱动者,其群落组成和活性影响着生态系统转化方向和进程。微生物群落对气候变化的响应和



反馈强烈影响高寒生态系统的功能与稳定性。在我国,与农业生态系统相比,高寒生态系统微生物研究还处于起步阶段,我们目前对高寒微生物群落组成与功能不甚了解,对其气候变化的响应与反馈还不明确。近年来,现代分子生物学技术特别是高通量测序、基因芯片等技术的突破,为研究高寒微生物群落组成与功能提供了强有力的技术手段,使其成为微生物生态学领域国内外研究热点。认为今后应该加强以下几方面的研究:

(1) 高寒生态系统微生物的组成、多样性、空间分布格局,来充分理解高寒土壤、湖泊微生物的群落特征、生物地理分布及其驱动机制。

(2) 高寒生态系统微生物对增温、降水格局改变等气候变化的响应和反馈机制,为预测气候变化下生态系统的演变与稳定性提供依据。

(3) 高寒冻土退化过程中对土壤碳循环的微生物机理以及对全球碳平衡的影响。

(4) 气候变化下高寒植被与土壤微生物的协同作用机理以及对全球变化的反馈。

(5) 利用高通量测序、生物信息分析并结合环境变量来构建微生物代谢网络,建立气候变化下高寒微生物群落的预测模型。

**致谢:** 感谢曾军、倪盈盈、时玉、孙怀博、马大卫、申聪聪、项兴佳、熊金波、李云涛、孙瑞波在文献查阅与写作方面的协助。

## 参 考 文 献

[1] 王根绪,李元首,吴青柏,等. 青藏高原冻土区冻土与植被的关系及其对高寒生态系统的影响[J]. 中国科学 D 辑: 地球科学, 2006, 36(8): 743-754.

[2] Walker DA, Jia GJ, Epstein HE, et al. Vegetation-soil-thaw-depth relationships along a low-arctic bioclimate gradient, Alaska: synthesis of information from the ATLAS studies[J]. Permafrost and Periglacial Processes, 2003, 14(2): 103-123.

[3] Hoff H. The water challenge: joint water project[J]. Global Change News Letter, 2002, 50: 46-48.

[4] Burns DA. Atmospheric nitrogen deposition in the Rocky Mountains of Colorado and southern Wyoming-a review and new analysis of past study results[J]. Atmospheric Environment, 2003, 37: 921-932.

[5] McGuire AD, Wirth C, Apps M, et al. Environmental variation, vegetation distribution, carbon dynamics and water/energy exchange at high latitudes[J]. Journal of Vegetation Science, 2002, 13(3): 301-314.

[6] Christensen TR, Johansson T, Kerman HJ, et al. Thawing sub-arctic permafrost: Effects on vegetation and methane emissions[J]. Geophysical Research Letters, 2004, 31, L04501, doi: 10.1029/2003GL018680.

[7] 李娜,王根绪,高永恒,等. 青藏高原生态系统土壤有机碳研究进展[J]. 土壤, 2009, 41(4): 512-519.

[8] Jorgenson MT, Racine CH, Walters JC, et al. Permafrost degradation and ecological changes associated with a warming climate in central Alaska[J]. Climatic Change, 2001, 48(4): 551-579.

[9] Sazonova TS, Romanovsky VE. A model for regional-scale estimation of temporal and spatial variability of active layer thickness and mean annual ground temperatures[J]. Permafrost and Periglacial Processes, 2003, 14(2): 125-139.

[10] McGuire AD, Sturm M, Chapin FS III. Arctic Transitions in the Land-Atmosphere System (ATLAS): Background, objectives, results, and future directions[J]. Journal of Geophysical Research, 2003, 108(D2): 8166, doi: 10.1029/2002JD002367.

[11] Chapin FS III, Shaver GR, Giblin AE, et al. Responses of arctic tundra to experimental and observed changes in Climate[J]. Ecology, 1995, 76(3): 694-711.

[12] Chapin FS, Sturm M, Serreze MC, et al. Role of land-surface changes in Arctic summer warming[J]. Science, 2005, 310(5748): 657-660.

[13] Sturm M, Racine C, Tape K. Climate change: increasing shrub abundance in the Arctic[J]. Nature,

- 2001, 411(6837): 546–547.
- [14] Tape K, Sturm M, Racine C. The evidence for shrub expansion in Northern Alaska and the Pan-Arctic[J]. *Global Change Biology*, 2006, 12(4): 686–702.
- [15] Serreze MC, Walsh JE, Chapin FS, et al. Observational evidence of recent change in the northern high-latitude environment[J]. *Climatic Change*, 2000, 46(1/2): 159–207.
- [16] Nadelhoffer KJ, Giblin AE, Shaver GR, et al. Microbial processes and plant nutrient availability in Arctic soils[A]//Chapin F S. *Arctic Ecosystems in a Changing Climate: an Ecophysiological Perspective*[M]. San Diego: Academic Press, 1992: 281–300.
- [17] Hobbie SE, Chapin FS. The response of tundra plant biomass, aboveground production, nitrogen, and CO<sub>2</sub> flux to experimental warming[J]. *Ecology*, 1998, 79(5): 1526–1544.
- [18] Shaver GR, Giblin AE, Nadelhoffer KJ, et al. Carbon turnover in Alaskan tundra soils: effects of organic matter quality, temperature, moisture and fertilizer[J]. *Journal of Ecology*, 2006, 94(4): 740–753.
- [19] Biasi C, Meyer H, Rusalimova O, et al. Initial effects of experimental warming on carbon exchange rates, plant growth and microbial dynamics of a lichen-rich dwarf shrub tundra in Siberia[J]. *Plant and Soil*, 2008, 307(1/2): 191–205.
- [20] Wilhelm RC, Niederberger TD, Greer C, Whyte LG. Microbial diversity of active layer and permafrost in an acidic wetland from the Canadian High Arctic[J]. *Can J Microbiol*, 2011, 57: 303–315.
- [21] Neufeld JD, Yu ZT, Lam W, Mohn WW. Serial analysis of ribosomal sequence tags (SARST): a high-throughput method for profiling complex microbial communities[J]. *Environmental Microbiology*, 2004, 6(2): 131–144.
- [22] Mackelprang R, Waldrop MP, Deangelis KM, et al. Metagenomic analysis of a permafrost microbial community reveals a rapid response to thaw[J]. *Nature*, 2011, 480(7377): 368–371.
- [23] Deslippe JR, Hartmann M, Simard SW, et al. Long-term warming alters the composition of Arctic soil microbial communities[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2012, 82(2): 303–315.
- [24] Eskelinen A, Stark S, Männistö M. Links between plant community composition, soil organic matter quality and microbial communities in contrasting tundra habitats[J]. *Oecologia*, 2009, 161(1): 113–123.
- [25] Wallenstein MD, McMahon S, Schimel J. Bacterial and fungal community structure in Arctic tundra tussock and shrub soils[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2007, 59(2): 428–435.
- [26] Chu HY, Neufeld JD, Walker VK, et al. The influence of vegetation type on the dominant soil bacteria, Archaea, and Fungi in a low Arctic tundra landscape[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 2011, 75(5): 1756–1765.
- [27] Chu HY, Fierer N, Lauber CL, et al. Soil bacterial diversity in the Arctic is not fundamentally different from that found in other biomes[J]. *Environmental Microbiology*, 2010, 12(11), 2998–3006.
- [28] Männistö MK, Tirola M, Häggblom MM. Bacterial communities in Arctic fields of Finnish Lapland are stable but highly pH-dependent[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2007, 59(2): 452–465.
- [29] 黄锡畴. 欧亚大陆东部高山苔原的南缘[J]. *地理科学*, 1984, 4(4): 293–302.
- [30] 黄锡畴. 长白山高山苔原研究的进展——献给中华人民共和国建国50周年[J]. *地理科学*, 1999, 19(1): 2–9.
- [31] Zinger L, Shahnava B, Baptist F, et al. Microbial diversity in alpine tundra soils correlates with snow cover dynamics[J]. *International Society for Microbial Ecology*, 2009, 3(7): 850–859.
- [32] Schadt CW, Martin AP, Lipson DA, et al. Seasonal dynamics of previously unknown fungal lineages in tundra soils[J]. *Science*, 2003, 301(5638): 1359–1361.
- [33] Lipson DA, Schadt CW, Schmidt SK. Changes in soil microbial community structure and function in an alpine dry meadow following spring snow melt[J]. *Microbial Ecology*, 2002, 43(3): 307–314.
- [34] Deslippe JR, Hartmann M, Mohn WW, et al. Long-term experimental manipulation of climate alters the ectomycorrhizal community of *Betula nana* in Arctic tundra[J]. *Global Change Biology*,

- 2011, 17(4): 1625–1636.
- [35] Campbell BJ, Polson SW, Hanson TE, et al. The effect of nutrient deposition on bacterial communities in Arctic tundra soil[J]. *Environmental Microbiology*, 2010, 12(7): 1842–1854.
- [36] Nemergut DR, Townsend AR, Sattin SR, et al. The effects of chronic nitrogen fertilization on alpine tundra soil microbial communities: implications for carbon and nitrogen cycling[J]. *Environmental Microbiology*, 2008, 10(11): 3093–3105.
- [37] McCain CM. Elevational gradients in diversity of small mammals[J]. *Ecology*, 2005, 86(2): 366–372.
- [38] Cardelus CL, Colwell RK, Watkins JR. Vascular epiphyte distribution patterns: explaining the mid-elevation richness peak[J]. *Journal of Ecology*, 2006, 94(1): 144–156.
- [39] Bryant JA, Lamanna C, Morlon H, et al. Microbes on mountainsides: contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(S1): 11505–11511.
- [40] Singh D, Takahashi K, Kim M, et al. A hump-backed trend in bacterial diversity with elevation on Mount Fuji, Japan[J]. *Microbial Ecology*, 2012, 63(2): 429–437.
- [41] Fierer N, McCain CM, Meir P, et al. Microbes do not follow the elevational diversity patterns of plants and animals[J]. *Ecology*, 2011, 92(4): 797–804.
- [42] Shen CC, Xiong JB, Zhang HY, et al. Soil pH drives the spatial distribution of bacterial communities along elevation on Changbai Mountain[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 57(2): 204–211.
- [43] 吴雅琼, 刘国华, 傅伯杰, 等. 青藏高原土壤有机碳密度垂直分布研究[J]. *环境科学学报*, 2008, 28(2): 362–367.
- [44] 孙鸿烈. 青藏高原的形成演化[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1996: 168–192.
- [45] 王启兰, 曹广民, 王长庭. 高寒草甸不同植被土壤微生物数量及微生物生物量的特征[J]. *生态学杂志*, 2007, 26(7): 1002–1008.
- [46] 彭岳林, 蔡晓布, 薛会英, 等. 退化高寒草原土壤微生物变化特性研究[J]. *西北农业学报*, 2007, 16(4): 112–115.
- [47] 芦晓飞, 赵志祥, 谢丙炎, 等. 西藏米拉山高寒草甸土壤微生物 DNA 提取及宏基因组 Fosmid 文库构建[J]. *应用与环境生物学报*, 2009, 15(6): 824–829.
- [48] 牛佳, 周小奇, 蒋娜, 等. 若尔盖高寒湿地干湿土壤条件下微生物群落结构特征[J]. *生态学报*, 2011, 31(2): 474–482.
- [49] Gai JP, Christie P, Cai XB, et al. Occurrence and distribution of arbuscular mycorrhizal fungal species in three types of grassland community of the Tibetan Plateau[J]. *Ecological Research*, 2009, 24(6): 1345–1350.
- [50] Gai JP, Feng G, Cai XB, et al. A preliminary survey of the arbuscular mycorrhizal status of grassland plants in southern Tibet[J]. *Mycorrhiza*, 2006, 16(3): 191–196.
- [51] 彭岳林, 蔡晓布, 薛会英, 等. 藏北高原 AM 真菌种群多样性及生态分布特征[J]. *中国农学通报*, 2006, 22(8): 507–510.
- [52] Liu YJ, He JX, Shi GX, et al. Diverse communities of arbuscular mycorrhizal fungi inhabit sites with very high altitude in Tibet Plateau[J]. *Federation of European Microbiological Societies Microbiology Ecology*, 2011, 78(2): 355–365.
- [53] Beyer L, Bockheim JG, Campbell IB, et al. Genesis, properties and sensitivity of Antarctic geli soils[J]. *Antarct Science*, 1999, II: 387–398.
- [54] Beare M, Coleman D, Crossley D, et al. A hierarchical approach to evaluating the significance of soil biodiversity to biogeochemical cycling[J]. *Plant and Soil*, 1995, 170(1): 5–22.
- [55] Cowan DA, Russell NJ, Mamais A, et al. Antarctic Dry Valley mineral soils contain unexpectedly high levels of microbial biomass[J]. *Extremophiles*, 2002, 6(5): 431–436.
- [56] 肖昌松, 刘大力, 周培瑾. 南极长城站微生物区系调查[J]. *生物多样性*, 1994, 2(2): 76–81.
- [57] Peck LS, Clark MS, Clarke A. Genomics:

- applications to Antarctic ecosystems[J]. *Polar Biology*, 2005, 28(5): 351–365.
- [58] Yergeau E, Bokhorst S, Kang SH, et al. Shifts in soil microorganisms in response to warming are consistent across a range of antarctic environments[J]. *The ISME Journal*, 2012, 6(3): 692–702.
- [59] Chong CW, Dunn MJ, Convey DP, et al. Environmental influences on bacterial diversity of soils on Signy Island, maritime Antarctic[J]. *Polar Biology*, 2009, 32(11): 1571–1582.
- [60] Shivaji S, Reddy GS, Aduri RP, et al. Bacterial diversity of a soil sample from Schirmacher Oasis, Antarctica[J]. *Cellular and Molecular Biology*, 2004, 50(5): 525–536.
- [61] Borneman J, Skroch PW, Sullivan KM, et al. Molecular microbial diversity of an agricultural soil in Wisconsin[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1996, 62(6): 1935–1943.
- [62] Niederberger TD, McDonald IR, Hacker AL, et al. Microbial community composition in soils of Northern Victoria Land, Antarctica[J]. *Environmental Microbiology*, 2008, 10(7): 1713–1724.
- [63] Gordon DA, Priscu J, Giovannoni SJ. Origin and phylogeny of microbes living in permanent Antarctic lake ice[J]. *Microbial Ecology*, 2000, 39(3): 197–202.
- [64] Christner BC, Kvitko BH, Reeve JN. Molecular identification of bacteria and eukarya inhabiting an Antarctic cryoconite hole[J]. *Extremophiles*, 2003, 7(3): 177–183.
- [65] Teixeira LC, Peixoto RS, Cury JC, et al. Bacterial diversity in rhizosphere soil from Antarctic vascular plants of Admiralty Bay, maritime Antarctica[J]. *The ISME Journal*, 2010, 4(8): 989–1001.
- [66] Nealson K, Berelson W. Layered microbial communities and the search for life in the universe[J]. *Geomicrobiology Journal*, 2003, 20(5): 451–462.
- [67] Bernasconi SM, Barbieri A, Simona M. Carbon and nitrogen isotope variations in sedimenting organic matter in Lake Lugano[J]. *Limnology and Oceanography*, 1998, 42(8): 1755–1765.
- [68] Meyers PA. Applications of organic geochemistry to paleolimnological reconstructions: a summary of examples from the Laurentian Great Lakes[J]. *Organic Geochemistry*, 2003, 34(2): 261–289.
- [69] Routh J, Meyers PA, Gustafsson Ö, et al. Sedimentary geochemical record of human-induced environmental changes in the Lake Brunnsviken watershed, Sweden[J]. *Limnology and Oceanography*, 2004, 49(5): 1560–1569.
- [70] 吴吉春, 盛煜, 吴青柏, 等. 气候变暖背景下青藏高原多年冻土层中地下冰作为水“源”的可能性探讨[J]. *冰川冻土*, 2009, 31(2): 350–356.
- [71] Liu YQ, Yao TD, Zhu LP, et al. Bacterial diversity of freshwater Alpine Lake Puma Yumco on the Tibetan Plateau[J]. *Geomicrobiology Journal*, 2009, 26(2): 131–145.
- [72] Liu YQ, Yao TD, Jiao NZ, et al. Microbial diversity in the snow, a moraine lake and a stream in Himalayan glacier[J]. *Extremophiles*, 2011, 15(3): 411–421.
- [73] Jiang HC, Dong HL, Yu BS, et al. Microbial diversity in water and sediment of Lake Chaka, an athalassohaline lake in northwestern China[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2006, 72(6): 3832–3845.
- [74] Bowman JP, Rea SM, McCammon SA, et al. Diversity and community structure within anoxic sediment from marine salinity meromictic lakes and a coastal meromictic marine basin, Vestfold Hills, Eastern Antarctica[J]. *Environmental Microbiology*, 2000, 2(2): 227–237.
- [75] Swan BK, Ehrhardt CJ, Reifel KM, et al. Archaeal and bacterial communities respond differently to environmental gradients in anoxic sediments of a California Hypersaline Lake, the Salton Sea[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2010, 76(3): 757–768.
- [76] Xiong JB, Liu YQ, Chu HY, et al. Geographic distance and pH drive bacterial distribution in alkaline lake sediments across Tibetan Plateau[J]. *Environmental Microbiology*, 2012, 14(9): 2457–2466.
- [77] Wu QL, Zwart G, Schauer M, et al. Bacterioplankton community composition along a salinity gradient of sixteen high-mountain lakes

- located on the Tibetan Plateau, China[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2006, 72(8): 5478–5485.
- [78] Jiang HC, Dong HL, Yu BS, et al. Microbial response to salinity change in Lake Chaka, a hypersaline lake on Tibetan plateau[J]. *Environmental Microbiology*, 2007, 9(10), 2603–2621.
- [79] Luo YQ, Wan SQ, Hui DF, et al. Acclimatization of soil respiration to warming in a tall grass prairie[J]. *Nature*, 2001, 413(6856): 622–624.
- [80] Zhang W, Parker KM, Luo Y, et al. Soil microbial responses to experimental warming and clipping in a tallgrass prairie[J]. *Global Change Biology*, 2005, 11(2): 266–277.
- [81] Zhou JZ, Xue K, Xie JP, et al. Microbial mediation of carbon-cycle feedbacks to climate warming[J]. *Nature Climate Change*, 2012, 2(2): 106–110.
- [82] Allison SD, McGuire KL, Treseder KK. Resistance of microbial and soil properties to warming treatment seven years after boreal fire[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(10): 1872–1878.
- [83] Rinnan R, Stark S, Tolvanen A. Responses of vegetation and soil microbial communities to warming and simulated herbivory in a subarctic heath[J]. *Journal of Ecology*, 2009, 97(4): 788–800.
- [84] Rousk J, Frey SD, Bååth E. Temperature adaptation of bacterial communities in experimentally warmed forest soils[J]. *Global Change Biology*, 2012, 18(10): 3252–3258.
- [85] Mikan CJ, Schimel JP, Doyle AP. Temperature controls of microbial respiration in arctic tundra soils above and below freezing[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, 34(11): 1785–1795.
- [86] Hartley IP, Hopkins DW, Garnett MH, et al. Soil microbial respiration in arctic soil does not acclimate to temperature[J]. *Ecology Letters*, 2008, 11(10): 1092–1100.
- [87] Glanville HC, Hill PW, Maccarone LD, et al. Temperature and water controls on vegetation emergence, microbial dynamics, and soil carbon and nitrogen fluxes in a high Arctic tundra ecosystem[J]. *Functional Ecology*, 2012, doi: 10.1111/j.1365-2435.2012.02056.x.
- [88] 张乃莉, 郭继勋, 王晓宇, 等. 土壤微生物对气候变暖和大气 N 沉降的响应[J]. *植物生态学报*, 2007, 31(2): 252–261.
- [89] 何亚婷, 齐玉春, 董云社, 等. 外源氮输入对草地土壤微生物特性影响的研究进展[J]. *地球科学进展*, 2010, 25(8): 877–885.
- [90] Schmidt SK, Lipson DA, Ley RE, et al. Impacts of chronic nitrogen additions vary seasonally and by microbial functional group in tundra soils[J]. *Biogeochemistry*, 2004, 69(1): 1–17.
- [91] Johnson D, Leake JR, Read DJ. Liming and nitrogen fertilization affects phosphatase activities, microbial biomass and mycorrhizal colonisation in upland grassland[J]. *Plant and Soil*, 2005, 271(1/2): 157–164.
- [92] Treseder KK. Nitrogen additions and microbial biomass: a meta-analysis of ecosystem studies[J]. *Ecology Letters*, 2008, 11(10): 1111–1120.
- [93] Liu LL, Greaver TL. A global perspective on belowground carbon dynamics under nitrogen enrichment[J]. *Ecology Letters*, 2010, 13(7): 819–828.
- [94] Schmidt IK, Ruess L, Bååth E, et al. Long-term manipulation of the microbes and microfauna of two subarctic heaths by addition of fungicide, bactericide, carbon and fertilizer[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2000, 32(5): 707–720.
- [95] Chandini MT, Dennis P. Microbial activity, nutrient dynamics and litter decomposition in a Canadian Rocky Mountain pine forest as affected by N and P fertilizers[J]. *Forest Ecology and Management*, 2002, 159: 187–201.
- [96] Vitousek PM, Aber JD, Howarth RW, et al. Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences[J]. *Ecological Applications*, 1997, 7(3): 737–750.
- [97] Liu YJ, Shi GX, Mao L, et al. Direct and indirect influences of 8-yr of nitrogen and phosphorus fertilization on Glomeromycota in an alpine meadow ecosystem[J]. *New Phytologist*, 2012, 194(2): 523–535.
- [98] Wessén E, Hallin S, Philippot L. Differential responses of bacterial and archaeal groups at high taxonomical ranks to soil management[J]. *Soil*

- Biology and Biochemistry, 2010, 42(10): 1759–1765.
- [99] Fierer N, Lauber CL, Ramirez KS, et al. Comparative metagenomic, phylogenetic and physiological analyses of soil microbial communities across nitrogen gradients[J]. The ISME Journal, 2012, 6(5): 1007–1017.
- [100] Ramirez KS, Craine JM, Fierer N. Consistent effects of nitrogen amendments on soil microbial communities and processes across biomes[J]. Global Change Biology, 2012, 18(6): 1918–1927.
- [101] Stephen CH, Thomas HD, Gregory SN, et al. Post-fire vegetative dynamics as drivers of microbial community structure and function in forest soils[J]. Forest Ecology and Management, 2005, 220(1/3): 166–184.
- [102] Fernandes PM, Botelho HS. A review of prescribed burning effectiveness in fire hazard reduction[J]. International Journal of Wildland Fire, 2003, 12(2): 117–128.
- [103] Neary DG, Klopatek CC, DeBano LF, et al. Fire effects on belowground sustainability: a review and synthesis[J]. Forest Ecology and Management, 1999, 122(1/2): 51–71.
- [104] Guinto DF, Saffigna PG, Xu ZH, et al. Soil nitrogen mineralisation and organic matter composition revealed by  $^{13}\text{C}$  NMR spectroscopy under repeated prescribed burning in eucalypt forests of south-east Queensland[J]. Australian Journal of Soil Research, 1999, 37(1): 123–135.
- [105] Certini G. Effects of fire on properties of forest soils: a review[J]. Oecologia, 2005, 143: 1–10.
- [106] Fritze H, Pennanen T, Pietikäinen J. Recovery of soil microbial biomass and activity from prescribed burning[J]. Canadian Journal of Forest Research, 1993, 23(7): 1286–1290.
- [107] Bååth E, Frostegård Å, Pennanen T, et al. Microbial community structure and pH response in relation to soil organic matter quality in wood-ash fertilized, clear-cut or burned coniferous forest soils[J]. Soil Biology and Biochemistry, 1995, 27(2): 229–240.
- [108] Prieto-Fernández A, Acea MJ, Carballas T. Soil microbial and extractable C and N after wildfire[J]. Biology and Fertility of Soils, 1998, 27(2): 132–142.
- [109] Dunn PH, Barro SC, Poth M. Soil moisture affects survival of microorganisms in heated chaparral soil[J]. Soil Biology and Biochemistry, 1985, 17(2): 143–148.
- [110] Ryan J Williams, Stephen W Hallgren, Gail WT, et al. Frequency of prescribed burning in an upland oak forest determines soil and litter properties and alters the soil microbial community[J]. Forest Ecology and Management, 2012, 265: 241–247.
- [111] Sarah TH, Ingrid C, Burke ME, et al. Relationships between microbial community structure and soil environmental conditions in a recently burned system[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2007, 39: 1703–1711.
- [112] Bastias BA, Huang ZQ, Blumfield T, et al. Influence of repeated prescribed burning on the soil fungal community in an eastern Australian wet sclerophyll forest[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2006, 38(12): 3492–3501.
- [113] Bastias BA, Xu ZH, Cairney JWG. Influence of long-term repeated prescribed burning on mycelial communities of ectomycorrhizal fungi[J]. New Phytologist, 2006, 172(1): 149–158.
- [114] Egger KN, Paden JW. Biotrophic associations between lodgepole pine seedlings and postfire ascomycetes (Pezizales) in monoxenic culture[J]. Canadian Journal of Botany, 1986, 64(11): 2719–2725.
- [115] Klopatek CC, DeBano LF, Klopatek JM. Effects of simulated fire on vesicular-arbuscular mycorrhizae in pinyon juniper woodland soil[J]. Plant Soil, 1988, 109(2): 245–249.
- [116] Pattinson GS, Hammill KA, Sutton BG, et al. Simulated fire reduces the density of arbuscular mycorrhizal fungi at the soil surface[J]. Mycological Research, 1999, 103(4): 491–496.
- [117] Eivazi F, Bayan M. Effects of long-term prescribed burning on the activity of select soil enzymes in an oak-hickory forest[J]. Canadian Journal of Forest Research, 1996, 26(10): 1799–1804.
- [118] Fontúrbel MT, Barreiro A, Vega JA, et al. Effects of an experimental fire and post-fire stabilization treatments on soil microbial communities[J]. Geoderma, 2012, 3: 2–9.