

对植被类型丰富多样的温带生态系统在冬季雪下生态过程的研究十分匮乏，忽略对温带系统的研究，会影响区域乃至全球碳氮循环的准确评价。

王妮

## 积雪和冻结土壤系统中的微生物碳排放和 碳氮循环的季节性特征

陶娜<sup>1,2</sup> 张馨月<sup>1,2</sup> 曾辉<sup>2</sup> 王妮<sup>1\*</sup>

(1. 北京大学 城市与环境学院 北京 100871)

(2. 北京大学 深圳研究生院 广东 深圳 518055)

**摘 要:** 土壤微生物作为生态系统中重要的分解者，在对动植物残体以及土壤有机质降解的过程中，一方面释放 CO<sub>2</sub> 到大气中，是土壤碳排放的重要组成部分；另一方面，在分解的过程中，形成了可供植物利用的无机养分。由于温度对代谢活动的直接影响，过去对微生物代谢的研究主要集中在生长季，通常假设冬季土壤微生物的活力可以忽略。陆地表面近 60% 的区域经历着季节性积雪覆盖和季节性土壤冻结的影响。近年来的研究表明，由于积雪的覆盖，形成很好的绝缘层，雪被下土壤中微生物仍然具有显著的活性，对土壤碳排放和植物的养分吸收具有重要的贡献。本文就积雪和冻结土壤系统中的微生物碳排放和碳氮循环的季节性特征进行了全面的分析，综述了国内外冬季雪下碳氮循环的研究现状，提出了目前研究中存在的问题和未来的研究方向，强调了开展温带冬季雪下土壤微生物碳氮循环研究的必要性和重要性。

**关键词:** 冬季微生物代谢，土壤碳排放，植物氮吸收，季节性积雪和冻结生态系统

基金项目：国家自然科学基金项目(No. 31270363, 31222011)；国家自然科学基金创新研究群体项目(No. 31021001)；国家科技部国际合作项目(No. 2010DFA31290)

\*通讯作者：Tel: 86-10-62755923; 信箱: wangw@urban.pku.edu.cn

收稿日期：2012-10-08; 接受日期：2012-11-26

# Seasonal characteristics of soil CO<sub>2</sub> efflux and carbon and nitrogen cycling induced by microorganisms in snow-covered and frozen soil system

TAO Na<sup>1,2</sup> ZHANG Xin-Yue<sup>1,2</sup> ZENG Hui<sup>2</sup> WANG Wei<sup>1\*</sup>

(1. College of Urban and Environment, Peking University, Beijing 100871, China)

(2. Shenzhen Graduate School, Peking University, Shenzhen, Guangdong 518055, China)

**Abstract:** Soil microorganism, as a key decomposer, has a profound effect on carbon and nutrient cycling in terrestrial ecosystem. Through the decomposition process, microorganisms can return CO<sub>2</sub> back to the atmosphere and release nutrients for plants. However, most of the previous study was conducted during the growing season, based on the assumption that microbial activity in frozen or snow-covered soils is negligible. Approximately 60% of the terrestrial earth surface experiences seasonal snow cover and seasonal soil frost. The recently published data has convincingly demonstrated that soil microbial activity in the field occurs at freezing temperatures, including arctic tundra, alpine tundra, boreal forests, wetlands and grasslands. The snow cover could effectively decouple soil temperatures from the atmosphere, resulting in higher soil temperatures; therefore, snow-covered soil microorganisms play important contribution to soil CO<sub>2</sub> efflux and plant nutrient uptake. In this paper, we comprehensively analyzed the contribution of snow-covered soil microorganisms to soil carbon release and plant nutrient uptake. In addition, the present status in the research of snow-covered soil carbon and nitrogen cycling was overviewed. Furthermore, we raised major research areas in the future, emphasizing the importance and necessity to conduct the research concerning winter snow-covered ecological processes in temperate areas.

**Keywords:** Winter microbial metabolism, Soil carbon dioxide release, Plant nitrogen uptake, Snow-covered ecosystems

土壤微生物作为生态系统中重要的分解者,在对动植物残体以及土壤有机质降解的过程中,一方面释放 CO<sub>2</sub> 到大气中,是土壤碳排放的重要组成部分;另一方面,在分解的过程中,形成了可供植物利用的无机养分。按照许多生物地球化学过程的模型假设,微生物活力与温度呈指数相关关系,通常假设冬季微生物的活力可以忽略。Marchand (1996)<sup>[1]</sup>在其著作《生活在寒冷世界中的生命—冬季生态学》的前言中写道,“雪将

世界分为两个部分,我们的世界和雪下的世界”。陆地表面近 60% 的区域经历着季节性积雪覆盖和季节性土壤冻结的影响<sup>[2-3]</sup>。然而,过去十余年的野外观测结果表明,由于积雪的覆盖,形成很好的绝缘层,雪被下土壤中微生物仍然具有显著的活性,对土壤碳排放和植物的养分吸收具有重要的贡献。例如,在 0 °C—-39 °C 范围内,在大量的季节性积雪覆盖的生态系统,包括极地苔原<sup>[4]</sup>、高山苔原<sup>[5-6]</sup>、北方森林<sup>[7-8]</sup>、湿地和草地<sup>[9-10]</sup>中

都检测到显著的微生物活力。因此, 冬季雪下土壤微生物的代谢在全球生物地球化学循环中起着十分关键的作用<sup>[11]</sup>。

本文就积雪和冻结土壤系统中的微生物碳排放和碳氮循环的季节性特征进行了全面的分析, 综述了国内外冬季土壤微生物碳氮循环的研究现状, 阐明了已有研究存在的问题, 并提出了未来的研究方向。

## 1 冬季雪下微生物代谢所致碳排放

微生物代谢对主要的温室气体(二氧化碳、甲烷和一氧化二氮)的全球通量均有重要作用, 并且对气候变化的响应迅速<sup>[12]</sup>。二氧化碳作为一种最为重要的温室气体, 微生物代谢对土壤碳排放的影响对于准确评估生态系统的源汇功能至关重要。土壤微生物在代谢的过程中, 通过呼吸作用将  $\text{CO}_2$  排放到大气中, 是土壤碳排放的主要途径, 也是陆地生态系统碳循环的重要环节<sup>[13]</sup>。过去绝大多数工作集中在生长季节土壤微生物呼吸的测定, 对年土壤呼吸量的估算大都基于冬季土壤微生物呼吸为零的假设<sup>[14]</sup>。这种假设的原因一方面来源于冬季测定的困难, 另一方面由于以往的假设认为零度以下土壤微生物活力非常微弱。

由于高纬度地区生态系统对全球变暖的敏感性和特殊性<sup>[15-17]</sup>, 近年来, 冬季土壤微生物呼吸及环境影响的研究开始得到广泛的关注, 并且已有的研究结果正在改变长期以来所基于的“冬季土壤微生物呼吸为零”的观念。如在 Colorado 高山苔原冬季检测到了显著的土壤微生物呼吸速率<sup>[18]</sup>。已在极地和北方森林中证实, 冬季土壤微生物呼吸释放的  $\text{CO}_2$  量是年碳收支的重要组成部分, 占土壤  $\text{CO}_2$  年释放量的 8%–50%<sup>[10,19-24]</sup>。冬季土壤微生物释放的  $\text{CO}_2$  可以部分抵消掉生长季植物所固定的碳, 进而显著地影响生态系统的碳

平衡<sup>[25-27]</sup>。

随着全球变暖, 尤其是冬季增温, 冬季土壤微生物代谢对区域和全球碳循环的贡献显得更为重要。全球气候变化可能通过改变土壤微生物呼吸对温度变化的敏感性来进一步影响冬季土壤碳排放。区域和全球碳循环模型在描述土壤微生物呼吸对温度变化的响应即温度敏感性<sup>[28]</sup>时, 通常都采用一个单一和固定的  $Q_{10}$  值(温度升高 10 °C, 呼吸速率增加的倍数), 忽略了冬季和生长季节微生物呼吸温度敏感性的差异。

极地苔原等高纬度生态系统的研究结果已经表明: 夏季和冬季土壤微生物对温度变化的响应不同。在冬季, 土壤微生物可以在零度以下进行呼吸; 而在夏季, 土壤微生物呼吸在零度以下很难检测出来<sup>[6]</sup>。冬季土壤微生物呼吸具有比生长季更高的温度敏感性<sup>[5,29]</sup>。例如, 苔原土壤微生物呼吸的  $Q_{10}$  值在寒冷冬季可高达 60–200, 而在生长季  $Q_{10}$  最大值仅为 9<sup>[5]</sup>。

## 2 冬季微生物碳氮循环的季节性特征以及驱动因素

土壤微生物以动植物的残体为食, 在分解有机物时一方面释放  $\text{CO}_2$  到大气, 另一方面, 释放无机的营养元素供给植物使用, 尤其是在受氮限制的生态系统中, 微生物的代谢活动对于维持植物生长有着十分重要的意义<sup>[30]</sup>。已有的研究表明, 微生物分解土壤有机质和周转生物量氮所生产的氮, 大大超过植物每年需求量<sup>[31]</sup>。因此, 土壤中可能有持续供应的速效氮, 而环境中的微生物和植物则共同竞争这些速效氮<sup>[32]</sup>。随着季节变化, 微生物的氮释放以及微生物和植物对氮吸收的相对优势也会发生改变, 并造成土壤中可溶性氮水平的变化。当微生物和植物对氮的需求极低时, 土壤中的可溶性氮容易发生淋溶损失<sup>[33]</sup>, 因此氮在植物与土壤微生物之间分配时间上的不一致,

也许是减少生态系统氮损失的关键机制。

## 2.1 雪被和冻结土壤碳氮循环的季节性特征

在季节性积雪生态系统中, 土壤微生物活力和生长的时空变化对氮循环的影响并未得到很好的认识。目前对于冬季雪下微生物氮循环的研究局限于美国科罗拉多州高山苔原和极地的研究。高山苔原中观测到土壤微生物冬季固持氮, 以生物量的积累为主, 土壤中可溶性氮含量低; 相反, 夏季以矿化为主, 土壤中可溶性氮含量高<sup>[34]</sup>。

大规模的森林和苔原生态系统的研究已经证实, 雪被厚度的增加使得土壤与低温空气隔绝, 从而允许在雪下微生物的氮固定水平更高<sup>[34]</sup>, 浅的积雪与较高的氮的输出相关联<sup>[35]</sup>。深层雪被的氮矿化最初是由微生物群落所固定, 并且随后会在生长季开始后被植物吸收<sup>[36]</sup>。因此季节性雪被的变化会通过控制植物的可利用性氮的数量来间接影响生态系统碳库。然而, 在某些情况下, 土壤氮素矿化不受积雪变化影响<sup>[37]</sup>。并且小面积的积雪会造成越冬根系的死亡<sup>[38]</sup>, 土壤霜冻可导致树木氮素摄入的减少<sup>[39]</sup>, 这可能有助于增大森林氮元素的输出。此外, 凋落物的质量对冬季土壤氮动态具有强烈的影响<sup>[40]</sup>。

在一些强烈受氮限制的生态系统中观测到, 适应冬季的微生物其生物量碳和氮在春季解冻阶段迅速下降<sup>[41-42]</sup>。这一情形暗示着从微生物细

胞中释放的营养物质, 可能作为一种春季营养脉冲释放到土壤溶液中。如果微生物氮库的释放是提供植物春季可溶性养分的主要机制, 那么冬季土壤微生物库的组成、大小以及营养含量将是控制春季养分供应的关键<sup>[43]</sup>。例如, Jaeger 等<sup>[44]</sup>发现位于科罗拉多落基山的高山草甸, 其优势的植物物种在积雪融化后吸收氮最多, 而土壤微生物在秋季植物死亡后固定氮最高。苏格兰山地的石楠群落中也存在相似的模式, 即微生物氮在秋季最高<sup>[45]</sup>。低北极苔原的研究也认为, 微生物和植物对土壤氮需求的季节模式在调节氮库动态中发挥重要作用<sup>[46]</sup>。在高山苔原中也有类似的发现, 由于土壤微生物在冬季固持氮, 微生物生物量达到最高值, 而在解冻时微生物生物量迅速下降, 释放出大量的养分<sup>[47-48]</sup>, 因此土壤微生物在冬季的氮固持被认为是春季植物生长的主要营养来源。综合这些研究都表明微生物和植物氮库呈现出强烈的季节性, 对生态系统的氮循环具有重要的启示。

Schmidt 等<sup>[31]</sup>进一步揭示了微生物生物量可以在天到月的时间尺度内快速周转, 导致一年中不同的阶段微生物群落的演替。基于年际间的周转和微生物群落的演替, Schmidt 等<sup>[31]</sup>首次提出了冬季土壤微生物氮循环的概念模型(图 1), 即秋/冬季是微生物生物量的积累时期, 具有高的

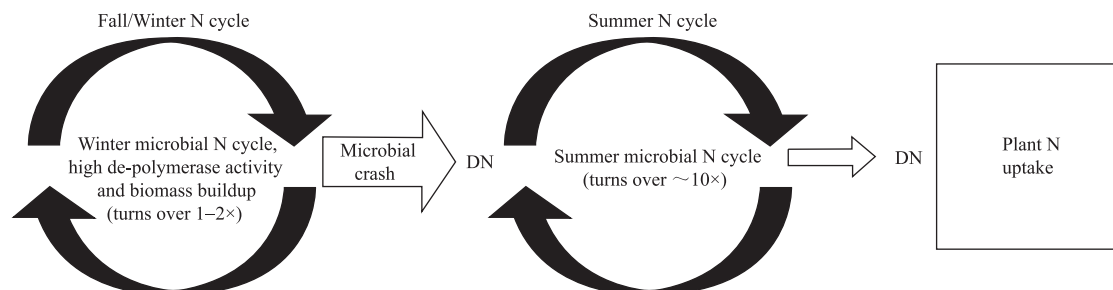


图 1 冬季土壤微生物氮循环的概念模型<sup>[31]</sup>

Fig. 1 A conceptual model of the succession of N cycles and losses from seasonally snow-covered ecosystems based on year-round studies of alpine meadows<sup>[31]</sup>

微生物氮固持,当积雪融化时,温度升高,耐冷的微生物死亡,导致了可溶性氮的释放,供给植物在春季的营养利用,并认为这种同微生物群落周转和演替相关联的生物地球化学循环的模式可以应用到陆地生态系统的所有范围内。

## 2.2 雪被和冻结土壤碳氮循环季节性特征的主要驱动因素

**2.2.1 土壤微生物群落组成的演变规律:** Schmidt等<sup>[31]</sup>提出的关于冬季土壤微生物氮循环的季节演替理论,即秋冬季节植物不吸收氮而土壤微生物固定氮,并在植物对氮的需求最大时释放氮,很可能同土壤微生物群落组成的改变密切相关。如 Lipson 等<sup>[47]</sup>在高山苔原观测到,微生物群落的组成在冬季融雪期间由细菌转变为真菌。这项研究第一次将土壤微生物量的季节动态同其群落组成联系起来。Schadt 等<sup>[49]</sup>在其 Science 文章中,利用微生物和分子手段,阐述了美国科罗拉多雪下微生物群落的系统发育组成,发现高山土壤微生物量在雪下达到了一年中的最大值,且真菌是生物量的主要组分。陆续的,在其他高山土壤中的研究也相继报道了冬季群落比夏季群落具有更高的真菌/细菌比<sup>[50-52]</sup>。因此,土壤微生物群落组成的季节变化,很可能是控制氮循环季节格局的关键<sup>[31,51]</sup>。

真菌在秋冬季占优势,而细菌在夏季占优势的可能原因可归结为以下几点:(1)真菌在受冻融干扰的土壤里生长较快,条件越恶劣,真菌/细菌比率越高<sup>[53]</sup>。尽管已有研究发现冻融循环易使细菌裂解,而真菌在温度波动中表现更稳定<sup>[54]</sup>,但是目前还不清楚什么程度的冻融下细菌和真菌易受影响,又或者真菌或细菌是否为春季大型土壤动物捕食的首选对象。捕食细菌和真菌的土壤动物也对春季的冻融循环表现出正反馈<sup>[55-56]</sup>。越来越多的信息表明,嗜冷微生物的生理适应性使其能在寒冷条件下活跃和繁殖<sup>[57]</sup>。但是关于这

种适应性的生态指示作用,它们在细菌和真菌中的相对分布以及真菌细菌质量比变化显示出的生物学意义等方面的信息还很少。(2)真菌比细菌更耐干旱<sup>[58]</sup>,因为原核生物利用单层膜进行吸收和能量传递,所以它们必须保持膜的流动性以便使吸收得到最优化但同时又不能允许质子从非专用通道通过,从而增加了呼吸成本<sup>[59]</sup>。真核生物与之相反,它有不同的膜分别进行吸收(细胞膜)和能量传递(线粒体膜),这样它们对寒冷温度的适应性更加灵活<sup>[60]</sup>;此外,比起单细胞的细菌,真菌在寒冷干燥的土壤里分解有机物时还有一种优势,即真菌菌丝的生长习性可能允许其利用自身小环境之外的水分,或者穿越冻土之间液态水薄膜,并通过菌丝分泌的防冻液保持吸收通道的持续畅通,克服冻土中底物分布的限制<sup>[61]</sup>。(3)真菌通常能从复杂的植物残体中有效利用有机氮<sup>[55-56]</sup>,在冬季微生物群落中占主导地位<sup>[53,58]</sup>,而得益于根际分泌物的细菌则在夏季更为活跃<sup>[64-65]</sup>。例如 Lipson 等<sup>[66]</sup>和 Keiblinger 等<sup>[62]</sup>发现,利用等量的底物添加,真菌产生的生物量明显高于细菌,故真菌对有机物的利用率更高。细菌和真菌之间的这些差异可能会对冬季和随后生长季的生物地化循环产生明显影响。这种差异不仅体现在真菌和细菌的氮含量,更在于两者在氮储存能力上的区别<sup>[31]</sup>。因为耐寒细菌与耐寒真菌受不同的营养供应限制,故它们对晚冬营养供应能力会有不同响应,并且对解冻时微生物周转和营养释放也会产生不同的响应。因此冬季真菌和细菌之比会大大改变生态系统氮循环的年际格局。

**2.2.2 土壤微生物群落的底物利用以及营养限制:**冬季和夏季微生物群落组成上的差异很可能同温度变化和底物可获得性改变密切相关。Lipson 等<sup>[47]</sup>在高山苔原发现冬季微生物群落利用的底物更加复杂(例如来自死亡的植物组织、酚类

物质、淀粉和纤维素), 在低温下功能发挥的更好; 而夏季群落更加依赖于活体的植物根系分泌物(例如氨基酸), 在更为温暖的温度下发挥功能更好。但另有学者认为, 由于冬季低温导致根系冻害和微生物细胞损伤, 不稳定的单糖和氨基酸与夏天相比增加约 8–40 倍<sup>[67]</sup>。碳的可获得性和易分解程度在冬/夏不同的季节间呈现出显著差异, 导致温度在 0 °C 以下时, 土壤微生物应优先使用易分解的底物<sup>[68]</sup>。

另一方面, 通常认为冬末可溶性碳的短缺是造成微生物裂解和死亡的主要原因, 同时也是春季积雪融化解冻期微生物营养释放的一种潜在机制<sup>[31–32,69]</sup>。如果微生物碳限制是春季微生物死亡和营养释放的机制, 不考虑解冻时微生物细胞质释放的控制机制, 这个增加的库存可能代表植物春季存在一个潜在较大的氮脉冲, 并可能因此有助于预测植物群落在未来气候变化下发生的潜在改变。基于添加碳底物会使冬季土壤微生物呼吸增加的事实<sup>[69]</sup>, 以往对高山苔原生态系统的研究认为微生物生物量是受碳限制的。这种结论的逻辑建立在一个通常的假设上, 即土壤中的食物网和微生物活性受能量限制<sup>[70]</sup>, 并且土壤中大量元素和微量元素的通量是同碳的供应力相联系的。然而食物网的交织结构阻碍了微生物捕食者直接获取营养和能流<sup>[71]</sup>; 同时, 理论模型表明微生物分解有机物会受到外源酶产量的限制, 即使呼吸可能是碳限制的, 微生物生长实际上可能受到氮的限制<sup>[72]</sup>。当添加碳而氮受限时, 微生物能继续呼吸碳, 但这种情况下碳并未进入生物量<sup>[72]</sup>。因此, 土壤微生物可能受碳限制影响活力, 但是不太可能受碳限制影响生长。Buckeridge 与 Grogan<sup>[51]</sup>第一次发现, 添加可溶性碳底物同时提高了微生物呼吸的碳和积累的生物量碳, 证实了土壤可溶性碳对微生物生长和活力的限制。

### 2.2.3 植物物种组成以及光合产物的分配: 通过

来自凋落物质量以及菌根联系上的差异<sup>[73]</sup>, 不同植被可能是未来生态系统对增加的冻融频率响应的重要调节者<sup>[74]</sup>。因此, 能够影响物种组成的自然或人为因素都将是生态系统对环境变化响应的关键确定者<sup>[75]</sup>。Knops 等<sup>[76]</sup>综述植物物种对生态系统氮循环的影响时提出, 植物物种并不会直接影响生态系统的氮循环。首先, 绝大多数氮被保持在分解的凋落物中以及被结合到土壤有机质中, 这阻碍了任何直接的反馈。其次, 菌根真菌有传递来自分解者的营养给植物的潜力, 因此, 氮循环是由微生物以及在分解者之间, 地下食物网和共生真菌之间的相互关系所控制的。

Chapman 等<sup>[77]</sup>反驳了 Knops 等<sup>[76]</sup>的观点。他们认为植物对氮循环的影响可能远远超出过去的估计。例如含氮丰富的速生种(一些草本或热带树种)产生的碎屑物分解迅速并且表现出一种松散的植物和分解者的组合。它们主要与丛枝菌根真菌相联系, 这种真菌处理复杂化合物的能力较低<sup>[78–79]</sup>。在这种情况下, 碎屑物中的氮主要由自由的腐生微生物矿化, 氮回收则是通过微生物氮库和活性土壤氮库回到植物中, 这种植物被定义为“奢侈型用氮”(Nitrogen-extravagant) 植物; 相反, “保守性用氮”(Nitrogen-conservative) 植物则会产生难分解低营养的碎屑物, 且同时支持高水平的(外生)菌根真菌定植。外生菌根真菌能够分解复杂的有机化合物, 因此能直接给它们的寄主植物提供碎屑物中的氮<sup>[79]</sup>。这种机制通过活性土壤氮库使氮矿化过程缩短, 从而减少生态系统中可能的氮损失。

通常, 我们了解较多的是植物通过产生不同质量的底物来控制氮循环<sup>[73]</sup>。植物也可能通过向地下输送同化产物, 来增加微生物冬季积累的氮, 并最终反馈到随后生长季中可供植物的氮。近年的研究表明, 森林中几乎一半的土壤呼吸来自新近光合产物向地下的分配<sup>[80–81]</sup>, 而温带

和北方森林中高达 20%–30% 的净初级生产,可能用于支持外生菌根真菌。当如此大量的碳输送到土壤微生物群落时,可能会反过来强烈影响土壤氮循环。同化产物分配对微生物氮循环影响的研究,目前唯一的证据来自温带桦木林<sup>[82]</sup>,该研究发现地上植物环割后,冬季微生物固持氮的现象消失。

### 3 已有研究存在的问题以及展望

#### 3.1 温带地区冬季雪下生态过程的研究十分匮乏

过去关于冬季雪下生态过程的研究,主要集中在极地和高山苔原生态系统。然而,对于温带地区积雪覆盖和冻结土壤系统中,土壤微生物的碳排放以及碳氮循环特征的研究十分匮乏。温带生态系统优势种的功能群落类型相对多样,包括常绿和落叶林、针叶和阔叶林、灌木、一年生和多年生的草本植物;而高山和苔原生态系统的优势植物通常为草本和灌木。这些多样化的植被类型很可能对冬季温度变化的响应不同。同中纬度的温带地区相比,高纬度地区植被类型相对单一,冬季积雪覆盖时间长,并不清楚在高纬度地区所得到的规律能否同样适用于中纬度温带地区。伴随全球变暖,许多温带生态系统土壤冻融循环的强度和频率都将增加<sup>[83]</sup>,近来的研究证据也表明,土壤冻结增加的频度和存留时间是同微生物活力<sup>[84]</sup>、细根损伤<sup>[38]</sup>以及碳和营养(如生长季节的氮)输出的增加<sup>[85]</sup>密切相关的。因此,冬季雪下生态过程是温带生态系统功能的重要驱动者。此外,开展温带地区冬季土壤微生物代谢对碳排放和植物养分吸收的贡献研究对于精确测定区域生态系统的碳收支和土壤碳固存、改善区域和全球的碳循环模型、预测生态系统对全球变化的响应及其相互作用以及生态系统的生产力均具有重要意义。

#### 3.2 冬季土壤微生物氮循环模式的普适性尚需验证

Schmidt 等<sup>[31]</sup>所提出的冬季土壤微生物氮循环的概念模型存在两个主要问题:(1) 这种模型是基于在高山生态系统的观测数据,在其他的生态系统类型中是否普遍存在尚未得到验证;(2) 这种概念模型是基于对土壤微生物量氮季节动态的观测,而对于土壤微生物冬季固持的氮是否在春季被植物所利用,了解的非常少<sup>[86]</sup>。为此,开展土壤微生物氮循环的季节动态以及植物在春季对无机氮吸收的研究,对于验证在高山苔原和极地中所观测到的冬季土壤微生物氮循环模式是否可以应用到陆地生态系统更为广阔的范围内,理解和预测目前和未来植被生产力以及对未来气候变化的响应具有重要的意义。

#### 3.3 冬季雪下土壤微生物碳氮循环模式的驱动机制了解甚少

尽管在高纬度地区观察到冬季较高的土壤微生物呼吸以及温度敏感性,但并不清楚调节低温条件下土壤微生物呼吸速率的关键因素;也不清楚何种潜在的机制,使冬季土壤微生物呼吸对温度变化的响应显著高于生长季。部分学者认为:冬季控制呼吸的微生物类群发生了改变<sup>[5,87]</sup>。但现有研究绝大多数停留在假说阶段,亟待验证。

另外,以往在高山和苔原的研究中,发现雪下冬季土壤微生物代谢对植物养分吸收的贡献可能同土壤微生物的种类组成密切相关。在雪下仍然活跃的、未被认知的真菌的丰富度极大地拓展了人们对在寒冷环境中存在的真菌多样性和生物地球化学功能的认识。但以往的研究仅仅局限于冬季显著高的真菌比例,没有包括关于某一微生物类群丰富度的季节变化的更为细致的信息,也没有将这些微生物类群的生理特性同微生物氮循环的模式联系起来。

进一步,土壤微生物群落组成和功能的改变



很可能同地下碳的质量以及相关的土壤氮可利用性的变化相耦合。关于这种植物-微生物之间的关联在极地生态系统中已被提出, 其中底物质量的变化引起了微生物群落组成的改变<sup>[47,49]</sup>。然而, 底物质量的变化是如何引起微生物群落组成的改变, 仅有的几例研究结论相互矛盾。还需要来自更多生态系统类型的数据来揭示其内在的机制。

## 参考文献

- [1] Marchand PJ. Life in the Cold: An Introduction to Winter Ecology[M]. New England, Hanover, New Hampshire, USA: University Press, 1996.
- [2] Zhang T, Barry RG, Knowles K, et al. Distribution of seasonally and perennially frozen ground in the Northern Hemisphere[A]//Phillips M, Springman SM, Arenson LU. Proceedings of the 8th International Conference on Permafrost[C]. The Netherlands: AA Balkema Publishers, 2003, 2: 21289–1294.
- [3] Brooks PD, Grogan P, Templer PH, et al. Carbon and nitrogen cycling in snow-covered environments[J]. Geography Compass, 2011, 5(9): 682–699.
- [4] Grogan P, Jonasson S. Temperature and substrate controls on intra-annual variation in ecosystem respiration in two subarctic vegetation types[J]. Global Change Biology, 2005, 11(3): 465–475.
- [5] 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.
- [6] Panikov NS, Flanagan PW, Oechel WC, et al. Microbial activity in soils frozen to below  $-39^{\circ}\text{C}$ [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2006, 38(4): 785–794.
- [7] Groffman PM, Driscoll CT, Fahey TJ, et al. Colder soils in a warmer world: a snow manipulation study in a northern hardwood forest ecosystem[J]. Biogeochemistry, 2001, 56(2): 135–150.
- [8] Monson RK, Lipson DL, Burns SP, et al. Winter forest soil respiration controlled by climate and microbial community composition[J]. Nature, 2006, 439(7077): 711–714.
- [9] Elberling B, Brandt KK. Uncoupling of microbial  $\text{CO}_2$  production and release in frozen soil and its implications for field studies of arctic C cycling[J]. Soil Biology Biochemistry, 2003, 35(2): 263–272.
- [10] Wang W, Peng SS, Wang T, et al. Winter soil  $\text{CO}_2$  efflux and its contribution to annual soil respiration in different ecosystems of a forest-steppe ecotone, north China[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2010, 42(3): 451–458.
- [11] Kreyling J. Winter climate change: a critical factor for temperate vegetation performance[J]. Ecology, 2010, 91(7): 1939–1948.
- [12] Singh BK, Bardgett RD, Smith P, et al. Microorganisms and climate change: terrestrial feedbacks and mitigation options[J]. Nature Reviews Microbiology, 2010, 8(11): 779–790.
- [13] Chapin FS III, Zimov SA, Shaver GR, et al.  $\text{CO}_2$  fluctuation at high latitudes[J]. Nature, 1996, 383(6601): 585–586.
- [14] Fahnstock JT, Jones MH, Brooks PD, et al. Winter and early spring  $\text{CO}_2$  efflux from tundra communities of Northern Alaska[J]. Journal of Geophysical Research Atmosphere, 1998, 103(D22): 29023–29027.
- [15] Mellander PE, Löfvenius MO, Laudon H. Climate change impact on snow and soil temperature in boreal Scots pine stands[J]. Climatic Change, 2007, 85(1/2): 179–193.
- [16] McDowell NG, Marshall JD, Hooker TD, et al. Estimating  $\text{CO}_2$  flux from snowpacks at three sites in the Rocky Mountains[J]. Tree Physiology, 2000, 20(11): 745–753.
- [17] Oechel WC, Vourlitis GL, Hastings SJ, et al. Acclimation of ecosystem  $\text{CO}_2$  exchange in the Alaskan Arctic in response to decadal climate warming[J]. Nature, 2000, 406(6799): 978–981.
- [18] Brooks PD, Schmidt SK, Williams MW. Winter production of  $\text{CO}_2$  and  $\text{N}_2\text{O}$  from alpine tundra: environmental controls and relationship to inter-system C and N fluxes[J]. Oecologia, 1997, 110(2): 403–413.



- [19] Schindlbacher A, Zechmeister-Boltenstern S, Glatzel G, et al. Winter soil respiration from an Austrian mountain forest[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2007, 146(3/4): 205–215.
- [20] Price PB. Microbial life in glacial ice and implications for a cold origin of life[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2007, 59(2): 217–231.
- [21] Henry HAL. Soil freeze-thaw cycle experiments: trends, methodological weaknesses and suggested improvements[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, 39(5): 977–986.
- [22] Monson RK, Burns SP, Williams MW, et al. The contribution of beneath-snow soil respiration to total ecosystem respiration in a high-elevation, subalpine forest[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2006, 20(3): 1–13.
- [23] Vogel JG, Valentine DW. Small root exclusion collars provide reasonable estimates of root respiration when measured during the growing season of installation[J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2005, 35(9): 2112–2117.
- [24] Price PB, Sowers T. Temperature dependence of metabolic rates for microbial growth, maintenance, and survival[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(13): 4631–4636.
- [25] Nobrega S, Grogan P. Deeper snow enhances winter respiration from both plant-associated and bulk soil carbon pools in Birch Hummock tundra[J]. *Ecosystems*, 2007, 10(3): 419–431.
- [26] Campbell JL, Law BE. Forest soil respiration across three climatically distinct chronosequences in Oregon[J]. *Biogeochemistry*, 2005, 73(1): 109–125.
- [27] Valentine R, Matteucci G, Dolman AJ, et al. Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests[J]. *Nature*, 2000, 404(6780): 861–865.
- [28] Davidson EA, Janssens IA. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change[J]. *Nature*, 2006, 440(7081): 165–173.
- [29] Mo WH, Lee MS, Uchida M, et al. Seasonal and annual variations in soil respiration in a cool-temperate deciduous broad-leaved forest in Japan[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2005, 134(1/4): 81–94.
- [30] LeBauer DS, Treseder KK. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed[J]. *Ecology*, 2008, 89(2): 371–379.
- [31] Schmidt SK, Costello EK, Nemergut DR, et al. Biogeochemical consequences of rapid microbial turnover and seasonal succession in soil[J]. *Ecology*, 2007, 88(6): 1379–1385.
- [32] Schmidt SK, Lipson DA. Microbial growth under the snow: implications for nutrient and allelochemical availability in temperate soils[J]. *Plant and Soil*, 2004, 259(1/2): 1–7.
- [33] Neff JC, Chapin FS III, Vitousek PM. Breaks in the cycle: dissolved organic nitrogen in terrestrial ecosystems[J]. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2003, 1(4): 205–211.
- [34] Buckeridge KM, Grogan P. Deepened snow increases late thaw biogeochemical pulses in mesic low arctic tundra[J]. *Biogeochemistry*, 2010, 101(1/3): 105–121.
- [35] Callesen I, Borken W, Kalbitz K, et al. Long-term development of nitrogen fluxes in a coniferous ecosystem: does soil freezing trigger nitrate leaching?[J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2007, 170(2): 186–196.
- [36] Soggi AM, Templer PH. Temporal patterns of inorganic nitrogen uptake by mature sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) and red spruce (*Picea rubens* Sarg.) trees using two common approaches[J]. *Plant Ecology and Diversity*, 2011, 4(2/3): 141–152.
- [37] Groffman PM, Hardy JP, Fisk MC, et al. Climate variation and soil carbon and nitrogen cycling processes in a northern hardwood forest[J]. *Ecosystems*, 2009, 12(6): 927–943.
- [38] Cleavitt NL, Fahey TJ, Groffman PM, et al. Effects of soil freezing on fine roots in a northern hardwood forest[J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2008, 38(1): 82–91.
- [39] Templer PH, Soggi AM. Winter climate change and the effect of soil frost on nitrogen uptake by mature trees in a northern hardwood forest of the United States[N]. Paper presented at the 95th ESA Annual Meeting, Pittsburgh, PA, 2010.

- [40] Finzi AC, Van Breemen N, Canham CD. Canopy tree-soil interactions within temperate forests: species effects on soil carbon and nitrogen[J]. *Ecological Applications*, 1998, 8(2): 440–446.
- [41] Lipson DA, Schmidt SK, Monson RK. Carbon availability and temperature control the post-snowmelt decline in alpine soil microbial biomass[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2000, 32(4): 441–448.
- [42] Edwards KA, McCulloch J, Kershaw GP, et al. Soil microbial and nutrient dynamics in a wet Arctic sedge meadow in late winter and early spring[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(9): 2843–2851.
- [43] Schimel J, Balser TC, Wallenstein M. Microbial stress-response physiology and its implications for ecosystem function[J]. *Ecology*, 2007, 88(6): 1386–1394.
- [44] Jaeger CH III, Monson RK, Fisk MC, et al. Seasonal partitioning of nitrogen by plants and soil microorganisms in an alpine ecosystem[J]. *Ecology*, 1999, 80(6): 1883–1891.
- [45] Bardgett RD, Streeter TC, Cole L, et al. Linkages between soil biota, nitrogen availability, and plant nitrogen uptake in a mountain ecosystem in the Scottish Highlands[J]. *Applied Soil Ecology*, 2002, 19(2): 121–134.
- [46] Weintraub MN, Schimel JP. Seasonal protein dynamics in Alaskan arctic tundra soils[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, 37(8): 1469–1475.
- [47] 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.
- [48] Chu HY, Grogan P. Soil microbial biomass, nutrient availability and nitrogen mineralization potential among vegetation-types in a low arctic tundra landscape[J]. *Plant and Soil*, 2010, 329(1/2): 411–420.
- [49] 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.
- [50] 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.
- [51] Buckeridge KM, Grogan P. Deepened snow alters soil microbial nutrient limitations in arctic birch hummock tundra[J]. *Applied Soil Ecology*, 2008, 39(2): 210–222.
- [52] Strickland MS, Rousk J. Considering fungal: bacterial dominance in soils—Methods, controls, and ecosystem implications[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(9): 1385–1395.
- [53] Haei M, Rousk J, Ilstedt U, et al. Effects of soil frost on growth, composition and respiration of the soil microbial decomposer community[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(10): 2069–2077.
- [54] Sharma AK, Spudich JL, Doolittle WF. Microbial rhodopsins: functional versatility and genetic mobility[J]. *Trends in Microbiology*, 2006, 14(11): 463–469.
- [55] Suzuki S, Ishizuka S, Kitamura K. Continuous estimation of winter carbon dioxide efflux from the snow surface in a deciduous broadleaf forest[J]. *Journal Geophysical Research-Atmospheres*, 2006, 111(D17): D17101.
- [56] Sjörsen H, Michelsen A, Holmström M. Effects of freeze-thaw cycles on microarthropods and nutrient availability in a sub-Arctic soil[J]. *Applied Soil Ecology*, 2005, 28(1): 79–93.
- [57] Walker VK, Palmer GR, Voordouw G. Freeze-thaw tolerance and clues to the winter survival of a soil community[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2006, 72(3): 1784–1792.
- [58] Yuste JC, Peñuelas J, Estiarte M, et al. Drought-resistant fungi control soil organic matter decomposition and its response to temperature[J]. *Global Change Biology*, 2011, 17(3): 1475–1486.
- [59] McMahon SK, Wallenstein MD, Schimel JP. Microbial growth in Arctic tundra soil at  $-2^{\circ}\text{C}$ [J]. *Environmental Microbiology Reports*, 2009, 1(2): 162–166.
- [60] Hall EK, Neuhauser C, Cotner JB. Toward a mechanistic understanding of how natural bacterial communities respond to changes in temperature in aquatic ecosystems[J]. *ISME Journal*, 2008, 2(5): 471–481.

- [61] Panikov NS, Sizova MV. Growth kinetics of microorganisms isolated from Alaskan soil and permafrost in solid media frozen down to  $-35^{\circ}\text{C}$ [J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2007, 59(2): 500–512.
- [62] Keiblinger KM, Hall EK, Wanek W, et al. The effect of resource quantity and resource stoichiometry on microbial carbon-use-efficiency[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2010, 73(3): 430–440.
- [63] Schindlbacher A, Rodler A, Kuffner M, et al. Experimental warming effects on the microbial community of a temperate mountain forest soil[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(7): 1417–1425.
- [64] Ingwersen J, Poll C, Streck T, et al. Micro-scale modelling of carbon turnover driven by microbial succession at a biogeochemical interface[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(4): 864–878.
- [65] Joergensen RG, Wichern F. Quantitative assessment of the fungal contribution to microbial tissue in soil[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(12): 2977–2991.
- [66] Lipson DA, Monson RK, Schmidt SK, et al. The trade-off between growth rate and yield in microbial communities and the consequences for under-snow soil respiration in a high elevation coniferous forest[J]. *Biogeochemistry*, 2009, 95(1): 23–35.
- [67] Scott-Denton LE, Rosenstiel TN, Monson RK. Differential controls by climate and substrate over the heterotrophic and rhizospheric components of soil respiration[J]. *Global Change Biology*, 2006, 12(2): 205–216.
- [68] Biasi C, Wanek W, Rusalimova O, et al. Microtopography and plant-cover controls on nitrogen dynamics in hummock tundra ecosystems in Siberia[J]. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 2005, 37(4): 435–443.
- [69] Brooks PD, McKnight D, Elder K. Carbon limitation of soil respiration under winter snowpacks: potential feedbacks between growing season and winter carbon fluxes[J]. *Global Change Biology*, 2005, 11(2): 231–238.
- [70] Richards BN. *The Microbiology of Terrestrial Ecosystems*[M]. New York: Longman/Wiley, 1987.
- [71] Pokarzhevskii AD, van Straalen NM, Zaboev DP, et al. Microbial links and element flows in nested detrital food-webs[J]. *Pedobiologia*, 2003, 47(3): 213–224.
- [72] Schimel JP, Weintraub MN. The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil: a theoretical model[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, 35(4): 549–563.
- [73] Finzi AC, Van Breemen N, Canham CD. Canopy tree-soil interactions within temperate forests: species effects on soil carbon and nitrogen[J]. *Ecological Applications*, 1998, 8(2): 440–446.
- [74] Groffman PM, Hardy JP, Fashu-Kanu S, et al. Snow depth, soil freezing and nitrogen cycling in a northern hardwood forest landscape[J]. *Biogeochemistry*, 2011, 102(1/2): 223–238.
- [75] Tilman D. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles[J]. *Ecology*, 1999, 80(5): 1455–1474.
- [76] Knops JMH, Bradley KL, Wedin DA. Mechanisms of plant species impacts on ecosystem nitrogen cycling[J]. *Ecology Letters*, 2002, 5(3): 454–466.
- [77] Chapman SK, Langley JA, Hart SC, et al. Plants actively control nitrogen cycling: uncorking the microbial bottleneck[J]. *New Phytologist*, 2006, 169(1): 27–34.
- [78] Cornelissen JHC, Aerts R, Cerabolini B, et al. Carbon cycling traits of plant species are linked with mycorrhizal strategy[J]. *Oecologia*, 2001, 129(4): 611–619.
- [79] Read DJ, Perez-Moreno J. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems: a journey towards relevance[J]. *New Phytologist*, 2003, 157(3): 475–492.
- [80] Höglberg P, Nordgren A, Buchmann N, et al. Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration[J]. *Nature*, 2001, 411(6839): 789–792.
- [81] Höglberg P, Read DJ. Towards a more plant physiological perspective on soil ecology[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2006, 21(10): 548–554.
- [82] Kaiser C, Fuchslueger L, Koranda M, et al. Plants control the seasonal dynamics of microbial N

- cycling in a beech forest soil by belowground C allocation[J]. Ecology, 2011, 92(5): 1036–1051.
- [83] Brown PJ, DeGaetano AT. A paradox of cooling winter soil surface temperatures in a warming northeastern United States[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2011, 151(7): 947–956.
- [84] Gilliam FS, Cook A, Lyter S. Effects of experimental freezing on soil nitrogen dynamics in soils from a net nitrification gradient in a nitrogen-saturated hardwood forest ecosystem[J]. Canadian Journal of Forest Research, 2010, 40(3): 436–444.
- [85] Matzner E, Borken W. Do freeze-thaw events enhance C and N losses from soils of different ecosystems? A review[J]. European Journal of Soil Science, 2008, 59(2): 274–284.
- [86] Edwards KA, Jefferies RL. Nitrogen uptake by *Carex aquatilis* during the winter-spring transition in a low Arctic wet meadow[J]. Journal of Ecology, 2010, 98(4): 737–744.
- [87] Kato T, Hirota M, Tang YH, et al. Strong temperature dependence and no moss photosynthesis in winter CO<sub>2</sub> flux for a *Kobresia* meadow on the Qinghai-Tibetan plateau[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2005, 37(10): 1966–1969.

~~~~~  
(上接 p. 17)

## 征 稿 简 则

### 3.3 摘要写作注意事项

3.3.1 英文摘要: 1) 建议使用第一人称, 以此可区分研究结果是引用文献还是作者得出的; 2) 建议用主动语态, 被动语态表达拖拉模糊, 尽量不用, 这样可以避免长句, 以求简单清晰; 3) 建议使用过去时态, 要求语法正确, 句子通顺; 4) 英文摘要的内容应与中文摘要一致, 但可比中文摘要更详尽, 写完后务必请英文较好且专业知识强的专家审阅定稿后再返回编辑部。

5) 摘要中不要使用缩写语, 除非是人人皆知的, 如: DNA, ATP 等; 6) 在英文摘要中, 不要使用中文字体标点符号。

3.3.2 关键词: 应明确、具体, 一些模糊、笼统的词语最好不用, 如基因、表达……

### 4 特别说明

#### 4.1 关于测序类论文

凡涉及测定 DNA、RNA 或蛋白质序列的论文, 请先通过国际基因库 EMBL (欧洲) 或 GenBank (美国) 或 DDBJ (日本), 申请得到国际基因库登录号 (Accession No.) 后再投来。

#### 4.2 关于版权

4.2.1 本刊只接受未公开发表的文章, 请勿一稿两投。

4.2.2 凡在本刊通过审稿、同意刊出的文章, 所有形式的 (即各种文字、各种介质的) 版权均属本刊编辑部所有。作者如有异议, 敬请事先声明。

4.2.3 对录用的稿件编辑部有权进行文字加工, 但如涉及内容的大量改动, 将请作者过目同意。

4.2.4 文责自负。作者必须保证论文的真实性, 因抄袭剽窃、弄虚作假等行为引发的一切后果, 由作者自负。

#### 4.3 审稿程序及提前发表

4.3.1 来稿刊登与否由编委会最后审定。对不录用的稿件, 一般在收稿 2 个月之内通过 E-mail 说明原因, 作者登陆我刊系统也可查看。稿件经过初审、终审通过后, 作者根据编辑部返回的退修意见进行修改补充, 然后以投稿时的用户名和密码登陆我刊系统上传修改稿, 待编辑部复审后将给作者发稿件录用通知单, 稿件按照投稿先后进入排队发表阶段。

4.3.2 对投稿的个人和单位一视同仁。坚持文稿质量为唯一标准, 对稿件采取择优先登的原则。如作者要求提前发表, 请在投稿的同时提出书面报告, 说明该研究成果的重要性、创新性、竞争性和提前发表的必要性, 经过我刊的严格审查并通过后, 可予提前刊出。

### 5 发表费及稿费

论文一经录用, 将在发表前根据版面收取一定的发表费并酌付稿酬、赠送样刊。

### 6 联系方式

地址: 北京市朝阳区北辰西路 1 号院 3 号中国科学院微生物研究所《微生物学通报》编辑部(100101)

Tel: 010-64807511

E-mail: tongbao@im.ac.cn

网址: <http://journals.im.ac.cn/WSWXTBCN>