

土壤微生物对气候变暖和大气 N 沉降的响应

张乃莉¹ 郭继勋² 王晓宇² 马克平^{1*}

(1 中国科学院植物研究所植被数量生态学重点实验室,北京 100093)

(2 东北师范大学,长春 130024)

摘要 气候变暖和大气 N 沉降是近一、二十年来人们非常关注的全球变化现象,它们所带来的一系列生态问题已成为全球变化研究的重要议题。它们不仅影响地上植被生长和群落组成,还直接或间接地影响土壤微生物过程,而土壤微生物对此做出的响应正是生态系统反馈过程中非常重要的环节。该文分别从气候变化对土壤微生物的影响(土壤微生物量、微生物活动和微生物群落结构)和土壤微生物对气候变化的响应(凋落物分解、养分利用与循环以及养分的固持与流失)两个角度,综述近期土壤微生物对气候变暖和大气 N 沉降响应与适应的研究进展。气候变暖和大气 N 沉降对土壤微生物的影响更多地反映在微生物群落的结构和功能上,而土壤微生物量、微生物活动和群落结构的变化又会通过改变凋落物分解、养分利用和 C、N 循环等重要的土壤生态系统功能和过程做出响应,形成正向或负向反馈,加强或削弱气候变化给整个陆地生态系统带来的影响。然而,到目前为止土壤微生物的响应对陆地生态系统产生的最终结果仍是未决的关键性问题。

关键词 气候变暖 大气 N 沉降 土壤微生物量 土壤微生物活动 土壤微生物群落结构

SOIL MICROBIAL FEEDBACKS TO CLIMATE WARMING AND ATMOSPHERIC N DEPOSITION

ZHANG Nai-Li¹, GUO Ji-Xun², WANG Xiao-Yu², and MA Ke-Ping^{1*}

¹Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China, and ²Northeast Normal University, Changchun 130024, China

Abstract Global warming, resulted from rising atmospheric greenhouse gases, has increased the Earth's surface temperature by 0.6 °C in the 20th century and will continue to increase it by approximately 1.4 – 5.8 °C in this century. The delivery of reactive forms of nitrogen to the environment through the sum of agricultural and industrial activities also exceeds that from natural processes. The ecological consequences arising from global warming and atmospheric N deposition have also become the very important issues of global change research. These changes not only impact the growth of aboveground vegetation and plant community structure, but also change belowground soil environment, and thus indirectly influence the microbial processes. Recent researches suggest that soil microbial responses to climate warming and atmospheric N deposition play an important role in the feedbacks of terrestrial ecosystems to climate change. Better understanding on the microbial responses to increasing temperature and N deposition is critical to predict the changes in terrestrial ecosystem C, N dynamics in the future.

From the viewpoints of microbial biomass, microbial activities and structure, litter decomposition, nutrient use and cycling, sequestration, retention and loss of nutrients, this article reviews recent advances research on microbial responses to climate warming and atmospheric N deposition. Consequence, taken from most of researches, shows that soil microbial community structure is more sensitive than soil microbial biomass and microbial activities to reflect global climatic change. Although much progress in research on impacts of climate warming and atmospheric N deposition on microbe has achieved, yet there are some questions unresolved: 1) amounts of short-term research cannot be used to predict the long-term influence of these global change drivers on microbe; 2) few researches on microbial turnover and interaction in nutrient cycling; 3) interactive effects among different global change drivers to soil microbe. Therefore, more efforts should be taken to study the long-term influence of these global change drivers on microbe and analyze the change in microbial process with soil environmental changes, and more attention should be paid to the microbial responses to global change

收稿日期: 2006-06-28 接受日期: 2007-01-22

基金项目: 国家自然科学基金委重大项目(30590382/C011108)

感谢中国科学院植物研究所万师强老师对本文写作的悉心指导和修改

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: kpm@ibcas.ac.cn

drivers in natural ecosystems in future researches. In the near future, consequence of soil microbial response on global change will still be the key question that we should answer urgently.

Key words climate warming, atmospheric N deposition, soil microbial biomass, soil microbial activity, soil microbial community structure

全球变化已成为科研工作者、政府机关乃至国际社会非常关注的领域。其中,气候变暖和大气 N 沉降是近一、二十年来人们关注的焦点(Hu *et al.*, 1999; Aber *et al.*, 1998; Fenn *et al.*, 1998; Gundersen *et al.*, 1998)。它们对生态系统生产力、植物群落结构和土壤生化过程都产生了非常深刻的影响。然而,作为生态系统中一个非常敏感的类群,土壤微生物如何应对这些变化所带来的影响,是土壤生态学领域广泛关注的、最为重要、也是最具挑战性的问题之一(Panikov, 1998)。

人类活动向大气排放大量的温室气体(CO_2 、 CH_4 和 N_2O 等),改变生态系统 C 平衡,加速全球温暖化进程(Anna *et al.*, 1999)。土壤温度的变化可以直接影响微生物的生长、矿化速率和酶的活性,以及群落组成,尤其是对表层土壤微生物的影响更为明显(Zogg *et al.*, 1997);同时,气候变暖可以改变植物群落组成、初级生产力、地下部分碳输入、土壤水分和养分有效性,间接地影响土壤微生物。大气 N 沉降通过改变植物生长和地下部分碳输入、可溶性有机质含量以及流失速率(Gallo *et al.*, 2004),从而深刻地影响土壤微生物代谢过程。然而,由此产生的土壤微生物过程的变化如何反馈尚不清楚,它可能通过改变分解速率和 CO_2 释放等微生物活动来直接对气候变化做出响应,也可能通过改变养分的形成、转移等方面间接地做出响应(Hu *et al.*, 1999);大气 N 沉降引起生化过程的变化与土壤微生物活动及微生物群落组成相联系的普遍模式亦未形成。本文着重从土壤微生物量、微生物活动和微生物群落结构、凋落物的分解、养分利用与循环以及养分的固持与流失等方面,将大气 CO_2 升高作为一个因素纳入气候变暖研究,回顾近期土壤微生物对气候变暖和大气 N 沉降的响应与适应模式及其研究进展。

1 全球变化背景下土壤微生物在陆地生态系统中的角色

目前,全球变暖的趋势并没有得到有效的控制,据预测本世纪全球气温很可能继续攀升 $1.4 \sim 5.8$ $^{\circ}\text{C}$ (Huntington, 2003)。全球变暖影响陆地生态系统

初级生产力,加快植物蒸腾速率并减少地表和地下径流量,引起土壤温度的升高,加快 C 的同化,改变生态系统水分平衡和养分有效性(Hu *et al.*, 1999)。这在很大程度上源于工农业生产向大气排放的 CO_2 和 CH_4 等温室气体的不断增加。自工业革命以来大气 CO_2 浓度逐步升高,有关预测指出本世纪中叶大气 CO_2 浓度将达到工业革命时期的两倍(Angela *et al.*, 1998)。

由于人类活动干扰,尤其是农业肥料和化石燃料的使用,过去一个世纪使陆地生态系统土壤 N 素含量达到先前的两倍,大大增加了 N 素的循环速率(Frey *et al.*, 2004; Barrett & Burke, 2000; Galloway *et al.*, 2003)。到目前为止这种趋势并没有消退的迹象(Dise & Wright, 1995; Fenn *et al.*, 1998)。大气 N 沉降不仅影响森林土壤 N 素的固持能力,也可能加速土壤 N 淋失,引起土壤 N 素有效性、土壤 C/N 和土壤酸化等一系列问题(Dise & Wright, 1995)。John 和 Alisor(2004)认为大气 N 沉降将给美国环境健康带来一种持续的威胁,而事实上这种威胁已经不止如此(Berg *et al.*, 1997; Jeffries & Maron, 1997)。

土壤微生物是陆地生态系统的生命支持体系的最重要的生命组分,是生物地化循环中最核心的环节,没有它们也就没有 C、N、P 等元素的周转,没有所谓生物地球化学循环,没有有机质的形成和土壤 C 的蓄积,更没有气体交换和污染物的降解(Richard *et al.*, 2005)。土壤微生物通过分解作用,将动植物和自身的残体以及根际分泌物等有机 C、N 矿化释放到土壤中,或是固定于自身体内,推动整个生物地球化学循环的运行,维系植物生长对养分的需求(图 1)。同时,也正是这些土壤生物通过调节自身活动带给整个陆地生态系统增强或削弱全球变化所带来的后果的可能性。菌根真菌能够在大气 CO_2 浓度升高时加强 C 在活体、衰老或凋落的菌丝体中的蓄积,削弱大气 CO_2 浓度升高给陆地生态系统带来的影响;N 素的添加又会以加快土壤微生物养分周转的形式减少 C 在菌丝体中的蓄积,降低前者产生的负效应(Treseder & Allen, 2000)。气候变暖使湿地深层环境发生了变化,加强了土壤微生物对 CH_4 气体的生产和氧化释放,对气候变暖形成正向反馈

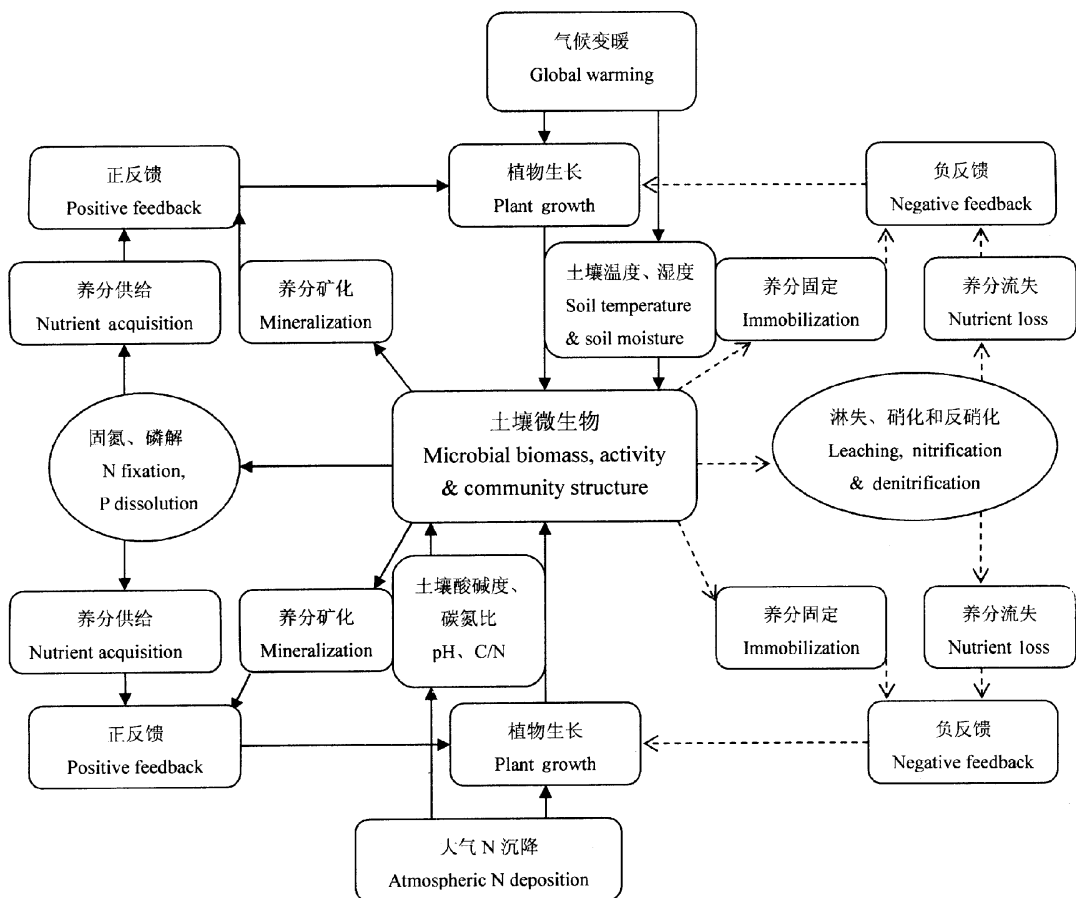


图 1 土壤微生物对气候变暖和大气 N 沉降的响应(概念模型的建立依据土壤微生物对气候变暖引起植物生长变化的反馈模型(Hu *et al.*, 1999))

Fig. 1 Responses of soil microbes to climate warming and atmospheric N deposition (A conceptual diagram summarizing the soil microbial positive or negative feedback to global warming and atmospheric N deposition. Large contribution from Hu's conceptual model of soil microbial response to atmospheric CO₂ enrichment (Hu *et al.*, 1999))

(Anna *et al.*, 1999; Svetlana, 2002)。这些都清楚地说明土壤微生物对全球变化的响应将是生态系统反馈过程中非常重要的环节。

2 气候变暖和大气 N 沉降对土壤微生物的影响

气候变暖和大气 N 沉降引起土壤温度、土壤湿度、土壤 pH、土壤 C/N 和 N 的有效性等土壤环境因素的变化,引起凋落物的质量和数量的变化,改变土壤微生物与植物之间的养分配,直接或间接地影响微生物的生长、活动和群落组成(图 2)。

2.1 土壤微生物量

气候变暖增加土壤微生物量的报道并不多见(Zak *et al.*, 1993),更多的研究表明气候变暖对土壤微生物量的影响并不明显(Zhang *et al.*, 2005; Papatheodorou *et al.*, 2004a)。大气 CO₂ 浓度升高对土

壤微生物量影响也没有一致的论断,在不同研究中微生物量的变化表现为增加或不变(Insam *et al.*, 1999; Christian *et al.*, 1998; Jones *et al.*, 1998; Sinsabaugh *et al.*, 2003; Marcus *et al.*, 1996; Christiane *et al.*, 1999; Pascal, 1998)。土壤高度异质的理化环境及微生物与植物间的复杂关系可能是引起这些差异的主要原因。

大气 N 沉降的长期作用改变土壤 pH 值、氮的有效性和矿物质风化速率,引起土壤一系列生化过程的改变,并影响土壤微生物生长、分解活动和群落组成(John *et al.*, 2004; Andries *et al.*, 1998; Balsler, 2001; Jouni & Setälä, 2001; Jana *et al.*, 2004)。大气 N 沉降或是增加土壤微生物量(Jouni & Setälä, 2001; Allen & Schlesinger, 2004),或是降低土壤微生物量(Jana *et al.*, 2004),或是对其不产生影响(Andries *et al.*, 1998; Bardgett *et al.*, 1999a; Frey *et al.*, 2004)。

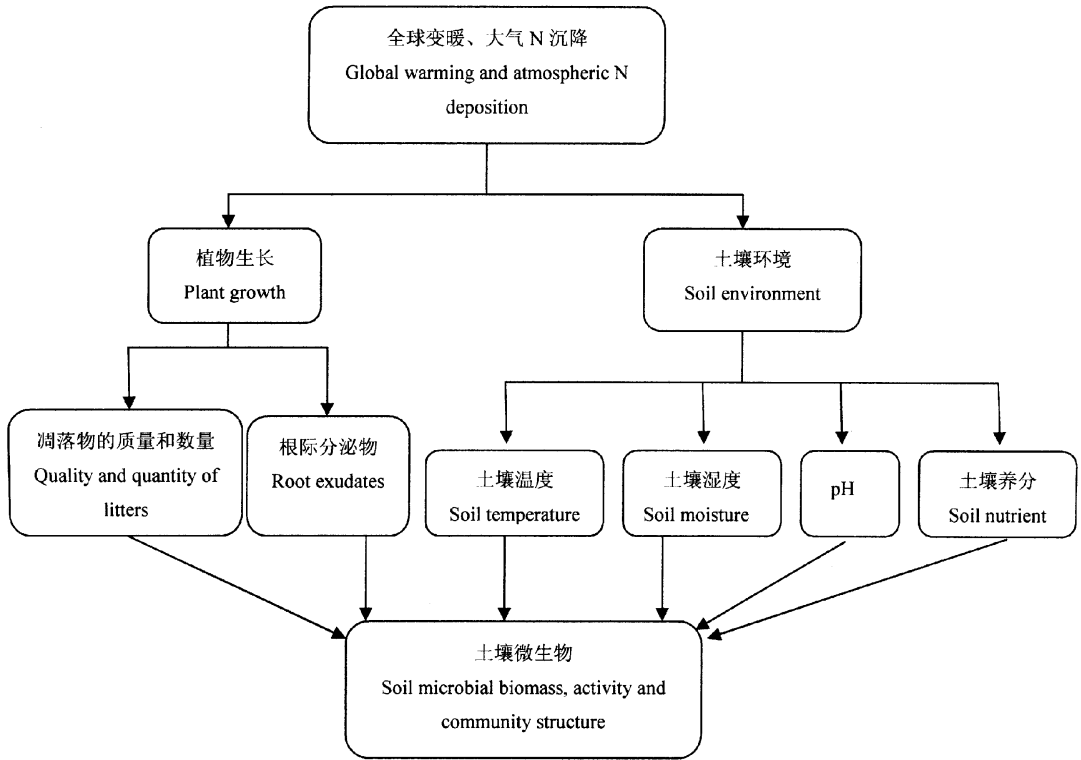


图 2 气候变暖和大气 N 沉降对土壤微生物的影响

Fig.2 Impacts of climate warming and atmospheric N deposition on soil microbes

Johnson 等(1998)在欧石楠(*Erica*)荒原、酸性草地和碱性草地上分析了长期大气 N 沉降效应(7年)对土壤微生物的影响。在 N 受限制的欧石楠荒原长期 N 沉降显著增加土壤微生物量,在 P 受限制的酸性草地则降低土壤微生物量,碱性草地不受影响。这种差异说明大气 N 沉降对土壤微生物量的影响可能具有生态系统特异性。

2.2 土壤微生物活动

大气 CO₂ 浓度升高对土壤微生物代谢酶活性常常表现为促进作用,然而也有几种酶的活性不受影响,甚至有些酶活性会因此降低(Hu *et al.*, 1999)。Tscherkio 等(2000)指出,单独升高土壤温度会降低土壤蛋白酶和精氨酸转胺酶的活性,增强脲酶、反硝化酶和 N 矿化作用,而同时进行增高 CO₂ 浓度和增温处理各种酶的活性和 N 矿化速率均有升高趋势,说明单独的增温效应或是 CO₂ 增肥效应不能完全解释气候变暖对土壤微生物活动产生的影响,需要对此进行更深入和全面的研究。

大气 N 沉降往往形成土壤的酸化(Douglas, 2004),改变土壤微环境,势必影响土壤中各种酶类的活性。一些研究者认为大气 N 沉降能够抑制土

壤微生物合成一种非常重要的纤维素降解酶——多酚氧化酶(Deforest *et al.*, 2004)。然而,Mark 等(2004)认为并不是所有生态系统土壤微生物都会具有相同的效应,大气 N 沉降对微生物活动的影响具有生态系统特异性。在温带栎林(*Quercus*)大气 N 沉降会削弱多酚氧化酶和过氧化物酶的活性,而在糖槭(*Acer negundo*)、红栎(*Quercus rubra*)混交林和糖槭、椴树(*Tilia*)混交林中则增强多酚氧化酶和过氧化物酶的活性(Mark *et al.*, 2004)。随着生境条件的改变,大气 N 沉降给土壤微生物活动带来的影响也会随之改变(Gerdol *et al.*, 2006)。

2.3 土壤微生物群落结构

Papatheodorou 等(2004b)指出,与土壤微生物其它特性相比,微生物群落结构对温度的响应更敏感,小尺度的温度变化(人工增温处理)对土壤微生物量和微生物活动的影响不明显,对微生物群落 N 素利用的有效性(微生物 N 量,有机 N、NH₄⁺ 和 NO₃⁻)及 C 的潜在利用能力等反映群落组成因子的影响却十分显著。大尺度温度变化(季节波动)对土壤微生物群落结构的影响更显著(Papatheodorou *et al.*, 2004a, 2004b)。气候变暖能够通过增加土壤微生物

类群比率(真菌/细菌)增强土壤真菌的优势,使微生物群落结构发生改变(张卫健等,2004)。然而,气候变暖有时并不引起土壤细菌和真菌丰富度的变化(Belle *et al.*, 2004)。大气 CO₂ 浓度升高,通过改变微生物营养类群的组成、根际细菌的数量或是增加菌根真菌的侵染率来改变微生物的群落结构(Jones *et al.*, 1998; Marcus *et al.*, 1996; Christiane *et al.*, 1999)。

长期 N 沉降引起微生物生物量、真菌与细菌的比率、菌根真菌多样性和微生物代谢过程等的改变,必将影响生态系统中土壤微生物的群落组成和功能(Frey *et al.*, 2004; Jana *et al.*, 2004)。短期的 N 添加试验表明,尽管对土壤微生物量和微生物活动的影响不大,大气 N 沉降对微生物的群落结构的影响却非常显著(Bardgett *et al.*, 1999b)。不同的生态系统中大气 N 沉降对土壤细菌群落多样性的影响表现为增加或降低(Sarathchandra *et al.*, 2001; Lee & Caporn, 1998)。对菌根真菌的研究表明,大气 N 沉降对外生菌根真菌(EMF)群落结构的影响主要表现在子实体的数量、丰富度和种类组成的变化(Wal-lenda & Kottke, 1998; Lilleskov *et al.*, 2002)而对地下内生菌根真菌群落种类组成的影响不大(Peter *et al.*, 2001; Lilleskov *et al.*, 2002)。

3 土壤微生物对气候变暖和大气 N 沉降的响应

气候变暖和大气 N 沉降通过改变植物生长和土壤环境来影响土壤微生物的生长、活动和群落结构,而这些又将通过凋落物分解、养分固定和矿化作用等土壤生化过程,形成正向或负向反馈,强化或削弱气候变暖和大气 N 沉降给陆地生态系统带来的影响(图 2)。

3.1 凋落物分解

凋落物分解在养分循环中的作用越来越受到人们的重视,分解作用主要受到气候、凋落物质量和数量以及微生物特性和丰富度 3 个方面的调控。气候变暖改变土壤理化环境,尤其是土壤温度,影响土壤微生物活动和群落结构,改变凋落物的分解速率(Lisa *et al.*, 2002; Papatheodorou *et al.*, 2004a)。温度和湿度的交互效应对凋落物分解的影响更显著,凋落物含水量低时温度变化对凋落物分解的影响不明显,而含水量较高时温度的变化对凋落物影响则很突出。温室气体 CO₂ 浓度升高改变凋落物的化学成分,尤其是 C、N 含量及 C/N,这与凋落物的分解

也是密切相关的(Hu *et al.*, 1999; Berg *et al.*, 1998)。

由 N 沉降引起的土壤 N 的富集也会影响枯枝落叶的分解,降低土壤有机质的降解速率,并与土壤有机质动态密切相关。先前人们认为大气 N 沉降引起的土壤 N 富集降低顽拗有机质的降解源于对具有木质素降解功能的担子菌类酚氧化酶表达的抑制,而在细菌占优势的土壤中 N 富集对酚氧化酶活性具有同样的抑制作用,表明其抑制顽拗有机质的分解可能是自然界中一种普遍现象(Saiya-Cork *et al.*, 2002; Gallo *et al.*, 2004)。Frey 等(2004)指出,土壤 N 富集引起微生物群落结构的改变伴随着酚氧化酶和木质素降解酶活性的下降,可能是改变了土壤微生物的群落组成进而改变了土壤微生物的物质利用模式所致。而 Deforest 等(2004)认为,大气 N 沉降降低酚氧化酶和木质纤维素解聚酶的活性可能是通过阻滞食物网中 C 的流动来实现的。也有人指出后期木质素降解时,分解速率的降低源于土壤中 N 富集的抑制作用(Berg & Matzner, 1997)。研究表明在含 N 量不同的凋落物基质上,真菌类群的生长状况往往差异很大,常常在一个适中的含量范围内长势很好,而真菌类群对凋落物分解的净 N 固定是土壤 N 输入的重要机制(Hogervorst *et al.*, 2003; Frey *et al.*, 2000)。大气 N 沉降导致土壤养分失调,加剧土壤微生物降解过程中 C 的限制,可能是大气 N 沉降抑制分解作用的又一解释(Berg *et al.*, 1998)。

3.2 C、N 养分的利用和养分循环

土壤供给 C、N 养分以维系植物生长和微生物种群的繁衍生息,气候变暖所带来的生物及非生物环境的改变,引起植物-土壤-微生物复杂系统的土壤有机质质量和数量的变化, C、N 养分利用和养分循环的变化。气候变暖可能引起一系列土壤生化过程的连环效应,改变土壤微生物量、微生物活动和群落结构,加快微生物养分的固定或矿化,形成新的根际养分的利用模式,影响地上植物生产力。土壤微生物常常通过加强分解作用对 CO₂ 浓度升高形成正向反馈, CO₂ 浓度升高加强土壤微生物的呼吸作用,从而提高 C 的利用和周转,加快土壤 C 的释放,加剧温室气体的增温效应(Lisa *et al.*, 2002; Hu *et al.*, 1999)。气候变暖对地下深层环境的改变,影响到土壤微生物对 CH₄ 气体的产生和氧化作用,导致这种更具增温潜能的温室气体向大气的排放量增加(Svetlana, 2002; Anna *et al.*, 1999)。由于土壤有机

质的变化与氮素循环密切相关,温室气体 CO_2 浓度的升高可能通过养分的固定和矿化来促进生态系统氮素循环,土壤温度升高也可能促进微生物 N 的矿化,提高土壤 N 的有效性(Ivan *et al.*, 2000; Piedad *et al.*, 2002; Joshua *et al.*, 2004)。

大气 N 沉降引起土壤养分比例失调,改变土壤微生物的养分利用模式,必将引起 N 循环各个环节生化过程的改变。长期 N 添加试验表明,N 沉降将改变土壤溶液中有机 C、N 的比例,常常使有机 N 成倍增加而对有机 C 浓度的影响不大(Catherine *et al.*, 1996; William, 2003)。生态系统中 N 素限制的现象普遍存在,成为植物与土壤微生物间竞争的主要因素,二者之间竞争的结果决定微生物的净生长量(Gundersen & Lennart, 1995; Douglas, 2004)。大气 N 沉降在缺氮系统中,往往形成一种正向效应,缓解系统 N 素的限制,改变微生物 N 的矿化速率,促进植物 N 素吸收和 N 循环(Erika *et al.*, 2005; Erica *et al.*, 2005)。生态系统 N 素水平的变化也会在凋落物的质量和数量中得以体现,改变土壤微生物的分解作用,进而影响生态系统 N 循环(Ivan *et al.*, 2000)。据统计,耕地生态系统真菌介导的 N 流量可达到 $2.4 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$,几乎等于 N 的固定总量,N 沉降对真菌类群的影响势必会限制该系统中氮素的利用和周转(Frey *et al.*, 2000, 2004)。

3.3 土壤养分的蓄积、保持与流失

陆地生态系统大气 CO_2 和含 N 温室气体的源和库问题是目前人们非常关注的研究方向,而 C、N 养分蓄积机制的分析是研究中的关键问题之一(Berg & Nancy, 2004)。大气 CO_2 浓度升高,增加陆地生态系统 C 输入,以根际分泌物、根系凋落物和土壤微生物量的形式蓄积在土壤中(Rees *et al.*, 2005; Hu *et al.*, 1999)。尽管气候变暖引起土壤微生物量增加的报道并不多见(Zak *et al.*, 1993; Treseder & Allen, 2000),但这种变化必将加强土壤 C、N 养分的固定,也可能对植物生长所需的有效养分形成限制,进而削弱由大气 CO_2 浓度升高给陆地生态系统带来的影响。Treseder 和 Allen(2000)指出菌根真菌在大气 CO_2 浓度升高时会加强土壤 C 的蓄积,而大气 N 沉降很可能通过加速菌根真菌对土壤养分的周转来减少 C 在菌根中的蓄积,削弱大气 CO_2 升高引起的效应。土壤温度升高会以促进根呼吸和微生物呼吸的方式,加速土壤 C 的释放;土壤温度和湿度变化也会对那些决定土壤 C 储量和 CH_4 等气体排放的微生物类群产生影响,从而改变土壤

C 的流失速率(Anna *et al.*, 1999; Sinsabaugh *et al.*, 2003)。

大气 N 沉降常常伴随生态系统土壤 N 淋失量的增加和土壤微生物 N 的快速周转,以及 NH_4^+ 的硝化、 NO_3^- 的淋失和土壤的酸化(Douglas, 2004)。土壤硝化速率与土壤微生物的群落结构密切相关(Griffiths *et al.*, 2000),这种群落结构的改变可能是土壤硝酸盐含量增加的主要因子之一(Laverman *et al.*, 2000)。活跃的微生物类群和土壤可矿化 C 量被认为是土壤 N 快速稳定的重要因素(Berrett & Burke, 2000),大气 N 沉降可以通过改变土壤微生物的群落组成和微生物过程影响土壤 N 素的稳定(Frey *et al.*, 2004; Jana *et al.*, 2004)。在森林生态系统中,大气 N 沉降引起土壤 N 富集会增加植被对 C 的蓄积,提高凋落物和腐殖质中 C 的含量。在草地和森林生态系统中,土壤有机物的有效性限制着土壤 N 的固持,大气 N 沉降影响土壤微生物降解生成可溶性有机 N,间接地影响土壤 N 库储量(Barrett & Burke, 2000; Guggenberger & Zech, 1994; McDowell *et al.*, 1998; Neff *et al.*, 2000)。大气 N 沉降和气候变暖对土壤微生物群落组成的影响必将改变土壤硝化速率及 N 的淋失速率。

4 存在的问题与研究前景

4.1 存在问题

由于植物-土壤-微生物系统的复杂性,以及土壤微生物与土壤生态系统功能和过程的复杂关联,土壤微生物在全球变化研究中仍存在一些亟待解决的问题。

4.1.1 时间尺度的问题

由于长期气候变化对生态系统微生物过程及结果的预测受到有限的生态学信息的制约,人们很难确定在较长的时间尺度上气候变暖和大气 N 沉降对土壤微生物的作用,更不能进行小尺度向大尺度的推绎(Scaling up),因为在不同的时间尺度土壤微生物对气候变暖和大气 N 沉降的响应可能很不一致。土壤微生物对气候变化的响应受到土壤温度、 CO_2 、养分利用效率和水分状况等因素的制约(Tscherchio *et al.*, 2000), CO_2 的长期作用引起土壤养分有效性和水分利用效率的变化将改变土壤微生物最初的响应。在一些生态系统中,初期 N 沉降将缓解系统 N 素的限制,随着时间的推移,生态系统 N 素达到“饱和”,土壤 P 素将成为系统的主要限制因子,土壤微生物将相应地从最初生物量的增加变为

降低(Pastor *et al.*, 1984; Van *et al.*, 1997)。因此,目前短期研究结果应用于预测气候变化对土壤微生物的长期作用并不适宜。

4.1.2 微生物量的周转和养分的交互作用

土壤微生物量的周转速率与土壤养分有效性密切相关,但其直接测定存在很大困难,目前的研究也较少涉及,只在菌根真菌菌丝养分传递研究中探讨过(Rygiel *et al.*, 1997), N 沉降的研究也主要集中在利用稳定同位素¹⁵N 分析微生物 N 素周转对它的响应(Michael & Tryggve, 1998; Templer *et al.*, 2003)。而且人们往往更多地关注单个养分的动态变化,忽视 C、N、P 和 S 各养分间的交互作用。这种养分循环间的关联在贫养生态系统中表现的非常明显,系统 N 素的富集往往导致 P 素成为植物生长的主要限制因子,土壤微生物对 P 的矿化速率也会随之增加(Johnson *et al.*, 1998)。

4.1.3 全球变化的复合效应

孤立地分析增温对养分循环地下生化过程影响,或是大气 CO₂ 浓度升高对 C、N 养分循环的影响,或是大气 N 沉降对地下生化过程的改变,均无法准确全面地评估土壤微生物群落对未来全球变化响应的真实情况。Tscherkid(2000)指出,单独增温处理和增温嵌套 CO₂ 升高处理对土壤微生物活动影响的研究结果截然不同。自然生态系统中,各种全球变化现象间的交互作用无处不在(Brentrup *et al.*, 2004; Chartzoulakis & Psarras, 2005; Horz *et al.*, 2005),例如温室气体释放加剧气候变暖,反过来气候变暖又可以促进大气 CO₂ 浓度升高(Belle *et al.*, 2004)。然而,目前整合不同全球变化现象开展研究的范例仍属少数(Piedad *et al.*, 2002; Tscherkio, 2000)。

因此,气候变化背景下土壤微生物研究应该更多地考虑土壤生化过程中微生物量的周转和养分间交互作用,试验的设计应尽量考虑时间尺度的控制,可以考虑布置长期的试验和监测。整合各种密切关联的全球变化现象进行研究,将会更全面真实地揭示土壤微生物的响应和适应机制,更准确地预测由此引起的陆地生态系统变化的未来走向。

4.2 研究前景

近些年随着人们对全球变化的关注,地上部分的研究已取得了长足进展,研究人员同时也意识到相关领域土壤微生物研究的薄弱,土壤微生物的反馈对陆地生态系统产生的最终结果仍是未决的关键性问题,也将是今后研究的巨大挑战。由于土壤系

统的高度异质性以及陆地生态系统功能和生态过程与土壤微生物活动和群落结构关联的复杂性,给土壤微生物对全球变化反馈机制的研究带来相当的困难,理清土壤微生物在陆地生态系统功能和过程中的作用,是研究土壤微生物对气候变化反馈机制的重要前提。同时,陆地生态系统土壤微生物对全球变化的反馈机制研究也应考虑在成熟的自然生态系统中进行长期的监测与研究。目前,我国在这方面的研究还很薄弱,只有极少数的研究机构(中国科学院植物研究所、中国科学院华南植物园和南京农业大学等)在做相关工作,这就需要我们投入更多的人力、物力和精力来完善这方面的研究。

参 考 文 献

- Aber JD, McDowell WH, Nadelhoffer KJ, Magill A, Berntson G, Kamakea M, McNulty SG, Currie W, Rustad L, Fernandez I (1998). Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems: hypotheses revisited. *BioScience*, 48, 921–934.
- Allen AS, Schlesinger WH(2004). Nutrient limitations to soil microbial biomass, activity in loblolly pine forests. *Soil Biology & Biochemistry*, 36, 581–589.
- Andries WB, Kai B, Tor-Erik B, Bridget AE, Per G, Rene FH, Janne OK, Hans P, Volkmar T (1998). Vegetation and soil biota response to experimentally-changed nitrogen inputs in coniferous forest ecosystems of the NITREX project. *Forest Ecology and Management*, 101, 65–79.
- Angela H, Eric P, Susan JG, Colin DC, Brian GO, Kenneth K (1998). Characterisation and microbial utilisation of exudate material from the rhizosphere of *Lolium perenne* growth under CO₂ enrichment. *Soil Biology & Biochemistry*, 30, 1033–1043.
- Anna J, Torben RC, Bo W (1999). Vascular plant controls on methane emissions from northern peatforming wetlands. *Trees*, 14, 385–388.
- Balsler TC (2001). The impact of long-term nitrogen addition on microbial community composition in three Hawaiian forest soils. *The Scientific World Journal*, 2, 500–504.
- Bardgett RD, Kandeler E, Tscherkid D, Hobbs PJ, Bezemer TM, Jones TH, Thompson LJ(1999a). Below-ground microbial community development in a high temperature world. *Oikos*, 85, 193–203.
- Bardgett RD, Mawdsley JL, Edwards S, Hobbs PJ, Rodwell JS, Davies WJ (1999b). Plant species and nitrogen effects on soil biological properties of temperate upland grasslands. *Functional Ecology*, 13, 650–660.
- Barrett JE, Burke IC(2000). Potential nitrogen immobilization in grassland soils across a soil organic matter gradient. *Soil Biology & Biochemistry*, 32, 1707–1716.
- Belle B, Jill J, Kathleen K (2004). Experimental warming and burn severity alter soil CO₂ flux, soil functional groups in a re-

- cently burned boreal forest. *Global Change Biology*, 10, 1996 – 2004.
- Berg MP, Kniese JP, Zoomer R, Verhoef HA (1998). Long-term decomposition of successive organic strata in a nitrogen saturated Scots pine forest soil. *Forest Ecology and Management*, 107, 159 – 172.
- Berg B, Matzner E (1997). Effect of N deposition on decomposition of plant litter and soil organic matter in forest systems. *Environmental Review*, 5, 1 – 25.
- Berg MP, Verhoef HA, Anderson JM, Beese F, Bolger T, Couteaux MM, Ineson P, McCarthy F, Palka L, Raubach M, Splatt P, Willison T (1997). Effects of air pollutant temperature interactions on mineral-N dynamics and cation leaching in replicate forest soil transplantation experiments. *Biogeochemistry*, 39, 295 – 326.
- Berg B, Nancy D (2004). Calculating the long-term stable nitrogen sink in northern European forests. *Acta Oecologica*, 26, 15 – 21.
- Boddy L (1983). Carbon dioxide release from decomposing wood: effect of water content, temperature. *Soil Biology & Biochemistry*, 15, 501 – 510.
- Brentrup F, Küsters J, Kuhlmann H, Lammel J (2004). Environmental impact assessment of agricultural production systems using the life cycle assessment methodology. *European Journal of Agronomy*, 23, 247 – 264.
- Bunnell FL, Tait DEN, Flanagan PW, Van Clever K (1977). Microbial respiration and substrate weight loss. I. A general model of the influences of abiotic variables. *Soil Biology & Biochemistry*, 9, 33 – 47.
- Catherine CW, Abdulkadir MD, Malcolm SC (1996). Nitrogen accumulation in surface horizons of moorland and podzols: evidence from a Scottish survey. *The Science of the Total Environment*, 184, 229 – 237.
- Chartzoulakis K, Psarras G (2005). Global change effects on crop photosynthesis and production in Mediterranean: the case of Crete, Greece. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 106, 147 – 157.
- Christian K, Ellen K, Richard DB, Jones TH, Thompson LJ (1998). Impact of elevated atmospheric CO₂ concentration on soil microbial biomass, activity in a complex weedy field model ecosystem. *Global Change Biology*, 4, 335 – 346.
- Christiane M, Morten M, Heribert I (1999). Elevated CO₂ alters community-level physiological profiles and enzyme activities in alpine grassland. *Journal of Microbiological Methods*, 36, 35 – 43.
- Deforest JL, Zak DR, Pregitzer KS, Burton AJ (2004). Atmospheric nitrate deposition and the microbial degradation of cellobiose and vanillin in a northern hardwood forest. *Soil Biology & Biochemistry*, 36, 965 – 971.
- Dise NB, Wright RF (1995). Nitrogen leaching from European forests in relation to nitrogen deposition. *Forest Ecology and Management*, 71, 153 – 161.
- Douglas AB (2004). The effects of atmospheric nitrogen deposition in the Rocky Mountains of Colorado, southern Wyoming, USA—a critical review. *Environmental Pollution*, 127, 257 – 269.
- Erica AHS, Monica GT, Kristine LM, Teri CB (2005). Variation in NH₄⁺ mineralization and microbial communities with stand age in lodgepole pine (*Pinus contorta*) forests, Yellowstone National Park (USA). *Soil Biology & Biochemistry*, 37, 1546 – 1559.
- Erika H, Margit S, Christian K (2005). Inorganic nitrogen storage in alpine snow pack in the Central Alps (Switzerland). *Atmospheric Environment*, 39, 2249 – 2259.
- Fenn ME, Poth MA, Aber JD, Baron JS, Bormann BT, Johnson DW, Lemly AD, McNulty SG, Ryan DF, Stottleyer R (1998). Nitrogen excess in North American ecosystems: predisposing factors, ecosystem responses and management strategies. *Ecological Applications*, 8, 706 – 733.
- Frey SD, Elliott ET, Paustian K, Peterson GA (2000). Fungal translocation as a mechanism for soil nitrogen inputs to surface residue decomposition in a no-tillage agroecosystem. *Soil Biology & Biochemistry*, 32, 689 – 698.
- Frey SD, Melissa K, Jeri LP, Rodney TS (2004). Chronic nitrogen enrichment affects the structure and function of the soil microbial community in temperate hardwood, pine forests. *Forest Ecology and Management*, 196, 159 – 171.
- Gallo M, Amonette R, Lauber C, Sinsabaugh RL, Zak DR (2004). Microbial community structure and oxidative enzyme activity in nitrogen-amended north temperate forest soils. *Microbiological Ecology*, 48, 218 – 229.
- Galloway JN, Aber JD, Erisman JW, Seitzinger SP, Howarth RH, Cowling EB, Cosby BJ (2003). The nitrogen cascade. *BioScience*, 53, 341 – 356.
- Gerdol R, Bragazza L, Brancaleoni L (2006). Microbial nitrogen cycling interacts with exogenous nitrogen supply in affecting growth of *Sphagnum papillosum*. *Environmental and Experimental Botany*, 57, 1 – 8.
- Griffiths BS, Ritz K, Ebbelwhite N, Dobson G (2000). Ecosystem response of pasture soil communities to fumigation-induced microbial diversity reduction: an examination of the biodiversity-ecosystem function relationship. *Oikos*, 90, 279 – 294.
- Guggenberger G, Zech W (1994). Composition and dynamics of dissolved organic carbohydrates and lignin-degradation products in two coniferous forests, N.E. Bavaria, Germany. *Soil Biology & Biochemistry*, 26, 19 – 27.
- Gundersen P, Lennart R (1995). Nitrogen mobility in a nitrogen limited forest at Klosterhede, Denmark, examined by NH₄NO₃ addition. *Forest Ecology and Management*, 71, 75 – 88.
- Gundersen P, Emmett BA, Kjønaas OJ, Koopmans C, Tietema A (1998). Impact of nitrogen deposition on nitrogen cycling in forests: a synthesis of NITREX data. *Forest Ecology and Management*, 101, 37 – 56.
- Hogervorst RF, Digkhuys MAJ, Schaar MA, Berg MP, Verhoef HA

- (2003). Indication for the tracking of elevated nitrogen levels through the fungal route in a soil food web. *Environmental Pollution*, 126, 257 – 266.
- Horz HP, Rich V, Avrahami S, Bohannan BJ(2005). Methane-oxidizing bacteria in a California upland grassland soil: diversity and response to simulated global change. *Applied Environmental Microbiology*, 71, 2642 – 2652.
- Hu SJ, Mary KF, Stuart CF(1999). Soil microbial feedbacks to atmospheric CO₂ enrichment. *Trees*, 14, 433 – 437.
- Huntington TG(2003). Climate warming could reduce runoff significantly in New England, USA. *Agricultural and Forest Meteorology*, 117, 193 – 201.
- Insam H, Bååth E, Berreck M, Frostegård Å, Gerzabek MH, Kraft A, Schinner F, Schweiger P, Tschuggnall G(1999). Responses of the soil microbiota to elevated CO₂ in an artificial tropical ecosystem. *Journal of Microbiological Methods*, 36, 45 – 54.
- Ivan JF, Jeffrey AS, Russell DB(2000). Indices of forest floor nitrogen status along a climate gradient in Maine, USA. *Forest Ecology and Management*, 134, 177 – 187.
- Jana EC, Lidia SW, Arlene LP, Shira D(2004). Response of soil microbial biomass and community composition to chronic nitrogen additions at Harvard forest. *Forest Ecology and Management*, 196, 143 – 158.
- Jeffries RL, Maron JL(1997). The embarrassment of riches: atmospheric deposition of nitrogen and community and ecosystem processes. *Trees*, 12, 74 – 77.
- John DA, Alison HM(2004). Chronic nitrogen addition at the Harvard Forest(USA): the first 15 years of a nitrogen saturation experiment. *Forest Ecology and Management*, 196, 1 – 5.
- John D, Amy RT, Dennis MG, Rebecca EH, Thomas B(2004). Impacts of atmospheric deposition on New Jersey pine barrens forest soils and communities of ectomycorrhizae. *Forest Ecology and Management*, 201, 131 – 144.
- Johnson D, Leake JR, Lee JA, Campbell CD(1998). Change in soil microbial biomass and microbial activities in response to 7 years simulated pollutant nitrogen deposition on a heathland and two grassland. *Environmental Pollution*, 103, 239 – 250.
- Jones TH, Thompson LJ, Lawton JH, Bezemer TM, Bardgett RD, Blackburn TM, Bruce KD, Cannon PF, Hall GS, Hartley SE, Howson G, Jones CG, Kampichler C, Kandeler E, Ritchie DA (1998). Impacts of rising atmospheric carbon dioxide on model terrestrial ecosystem. *Science*, 280, 441 – 443.
- Joshua PS, Carol B, Jeffery MW(2004). Increased snow depth affects microbial activity and nitrogen mineralization in two Arctic tundra communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 36, 217 – 227.
- Jouni KN, Setälä H(2001). Influence of carbon and nutrient additions on a decomposer food chain and the growth of pine seedlings in microcosms. *Applied Soil Ecology*, 17, 189 – 197.
- Laverman AM, Zoomer HR, Van Verseveld HW, Verhoef HA (2000). Temporal and spatial variation of nitrogen transformations in a coniferous forest soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 32, 1661 – 1670.
- Lee BJ, Caporn SJM (1998). Ecological effects of atmospheric reactive nitrogen deposition on semi-natural terrestrial ecosystems. *New Phytologists*, 139, 127 – 134.
- Lilleskov EA, Fahey TJ, Horton TR, Lovett GM(2002). Below-ground ectomycorrhizal fungal community change over a nitrogen deposition gradient. *Ecology*, 83, 104 – 115.
- Lisa C, Richard DB, Ineson P, John KA(2002). Relationships between enchytraeid worms(Oligochaeta), climate change, and the release of dissolved organic carbon from blanket peat in Northern England. *Soil Biology & Biochemistry*, 34, 599 – 607.
- Marcus S, Uelia H, George RH, Michael JS (1996). Microbial community changes in the rhizospheres of White Clover and Perennial Ryegrass exposed to free air carbon dioxide enrichment (FACE). *Soil Biology & Biochemistry*, 28, 1717 – 1724.
- Mark PW, Donald RZ, Robert LS(2004). Microbial community response to nitrogen deposition in northern forest ecosystems. *Soil Biology & Biochemistry*, 36, 1443 – 1451.
- McDowell WH, Currie WS, Aber JD, Yano Y(1998). Effects of chronic nitrogen amendment on production of dissolved organic carbon and nitrogen in forest soils. *Water, Air and Soil Pollution*, 105, 175 – 182.
- Michael RS, Tryggve P(1998). Turnover of carbon and nitrogen in coniferous forest soils of different N-status and under different ¹⁵NH₄-N application rate. *Environmental Pollution*, 102, 385 – 393.
- Neff JC, Hobbie SE, Vitousek PM (2000). Nutrient, mineralogical control on dissolved organic C, N and P fluxes and stoichiometry in hawaiian soils. *Biogeochemistry*, 51, 283 – 302.
- Panikov NS (1998). Understanding and prediction of soil microbial community dynamics under global change. *Applied Soil Ecology*, 11, 161 – 176.
- Papatheodorou EM, George PS, Anna G (2004a). Response of soil chemical and biological variables to small and large scale changes in climatic factors. *Pedobiologia*, 48, 329 – 338.
- Papatheodorou EM, Argyropoulou MD, Stamou GP (2004b). The effects of large- and small-scale differences in soil temperature and moisture on bacterial functional diversity and the community of bacterivorous nematodes. *Applied Soil Ecology*, 25, 37 – 49.
- Pascal AN (1998). Effects of elevated atmospheric CO₂ on soil microbiota in calcareous grassland. *Global Change Biology*, 4, 451 – 458.
- Pastor J, Aver JD, McClaugherty CA, Melillo JM (1984). Above-ground production and N and P cycling along a nitrogen mineralization gradient on Blackhawk Island, Wisconsin. *Ecology*, 65, 256 – 268.
- Peter M, Ayer F, Egli S (2001). Nitrogen addition in a Norway spruce stand altered macromycete sporocarp production and below-ground ectomycorrhizal species composition. *New Phytologist*, 149, 311 – 325.

- Piedad MO, Robert R, John G (2002). The influence of plants grown under elevated CO₂ and N fertilization on soil nitrogen dynamics. *Global Change Biology*, 8, 643 – 657.
- Richard DB, Michael BU, David WH (2005). *Biological Diversity and Function in Soils*. Cambridge University Press, Cambridge, USA, 44 – 73.
- Rees RM, Bingham IJ, Baddeley JA, Watson CA (2005). The role of plants and land management in sequestering soil carbon in temperate arable and grassland ecosystems. *Geoderma*, 128, 130 – 154.
- Rygiewicz PT, Johnson MG, Ganio LM, Tingey DT, Storm MJ (1997). Lifetime and temporal occurrence of ectomycorrhizae on ponderosa pine (*Pinus ponderosa* Laws) seedlings grown under varied atmospheric CO₂ and nitrogen levels. *Plant and Soil*, 189, 275 – 287.
- Saiya-Cork KR, Sinsabaugh RL, Zak DR (2002). The effects of long term nitrogen deposition on extracellular enzyme activity in an *Acer saccharum* forest soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 34, 1309 – 1315.
- Sarathchandra SU, Ghani A, Yeates GW, Burch G, Cox NR (2001). Effect of nitrogen and phosphate fertilisers on microbial and nematode diversity in pasture soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 33, 953 – 964.
- Sinsabaugh RL, Saiya-Cork K, Long T, Osgood MP, Neher DA, Zak DR, Norby RJ (2003). Soil microbial activity in a *Liquidambar* plantation unresponsive to CO₂-driven increases in primary production. *Applied Soil Ecology*, 24, 263 – 271.
- Svetlana K (2002). Microbial production and oxidation of methane in deep subsurface. *Earth-Science Reviews*, 58, 367 – 395.
- Templer P, Findlay S, Lovett G (2003). Soil microbial biomass and nitrogen transformation among five tree species of the Catskill Mountains, New York, USA. *Soil Biology & Biochemistry*, 35, 607 – 613.
- Treseder KK, Allen MF (2000). Mycorrhizal fungi have a potential role in soil carbon storage under elevated CO₂ and nitrogen deposition. *New Phytologist*, 147, 189 – 200.
- Tscherkio D, Kandeler E, Jones TH (2000). Effect of temperature on below-ground N-dynamics in a weedy model ecosystem at ambient and elevated atmospheric CO₂ levels. *Soil Biology and Biochemistry*, 33, 491 – 501.
- Van OM, Robbemont E, Boerstal M, Strien VI, Kerkhoven-Schmitz M (1997). Effects of enhanced nutrient availability on plant and soil nutrient dynamics in two English riverine ecosystems. *Journal of Ecology*, 85, 167 – 179.
- Wallenda T, Kottke I (1998). Nitrogen deposition and ectomycorrhizas. *New Phytologist*, 139, 169 – 187.
- Zhang WJ (张卫健), Xu Q (许泉), Wang XK (王绪奎), Bian XM (卞新民) (2004). Impacts of experimental atmospheric warming on soil microbial community structure in a tallgrass prairie. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, 24, 1742 – 1747. (in Chinese with English abstract)
- William HM (2003). Dissolved organic matter in soils -future directions and unanswered questions. *Geoderma*, 113, 179 – 186.
- Zak DR, Pregitzer KS, Curtis PS, Teeri JA, Fogel R, Randlett DL (1993). Elevated atmospheric CO₂ and feedback between carbon and nitrogen cycles. *Plant and Soil*, 151, 105 – 117.
- Zhang W, Parker KM, Luo Y, Wan S, Wallace LL, Hu S (2005). Soil microbial responses to experimental warming and clipping in a tallgrass prairie. *Global Change Biology*, 11, 266 – 277.
- Zogg GP, Zak DR, Ringelberg DB, Macdonald NW, Pregitzer KS, White DC (1997). Compositional and functional shifts in microbial communities due to soil warming. *Soil Science Society of America Journal*, 61, 475 – 481.

责任编辑:常杰 责任编辑:张丽赫