

季节性雪被下土壤微生物动态研究进展*

胡霞¹, 尹鹏¹, 周朝彬², 黄娇¹, 廖金花¹, 吴彦³

(1. 乐山师范学院生命科学学院, 四川乐山 614004; 2. 石河子大学农学院, 新疆石河子 832000;
3. 中国科学院成都生物所生态恢复重点实验室, 成都 610041)

摘要:在冬季,季节性雪被覆盖地区伴随着雪被的发育和消融,土壤温度、含水量和土壤冻融状态剧烈波动强烈影响着土壤微生物的动态转变及营养需求的变化,从而对高山地区冬季土壤矿质元素转化、土壤养分供应、植物分布等具有十分重要的影响。大量研究表明,高山生态系统中土壤微生物群落存在明显的季节转换现象,夏季以细菌为主,冬季则以真菌为主。在冬季,土壤微生物的生长和活性都是被可利用碳所限制的。全球变暖背景下,积雪厚度和凋落物供应的改变,必将对土壤碳供应水平产生影响,导致微生物群落的动态变化,从而对土壤中营养物质的利用和循环产生显著效应,这也是该领域新的研究方向之一。

关键词:雪被;土壤微生物;营养限制

中图分类号:Q938.1⁺3;S154.38

文献标志码:A

文章编号:1672-6693(2015)01-0121-05

高山和极地地区在冬季往往被漫长的季节性雪被覆盖着,北极地区每年大约有9个月时间都被雪被覆盖^[1],即使是位于低纬度的青藏高原东缘的川西高原地区,每年覆雪时间也达3~4个月。微生物作为有机质分解和矿化的“工程师”,其种类和密度对土壤氮素矿化有强烈的控制作用,对年际氮循环有非常重要的影响^[2]。即使在长而冷的冬天,微生物也能够持续不断地分解有机物质,成为了高山冻原生态系统中植物可利用氮的一个重要贡献者^[3]。因此,冬季雪下土壤微生物在高山碳氮循环中起着非常重要的作用^[4-7]。

本文从微生物活性、群落的季节转换、营养限制等几方面入手就高山地区冬季雪下土壤微生物做了综述,旨在为深入探索高山生态系统生物地球化学循环过程及预测全球气候变化背景下高山生态系统结构和功能演变的相关研究提供参考。

1 冬季雪下微生物的活性

长期以来人们都认为在土壤氮循环过程中起着重要作用的微生物在冷季(Cold season)被冻结而处于休眠状态。然而最近20年的研究已经证明,冷季土壤仍然维持着重要的微生物活性,甚至当土壤冻结的时候,微生物活动依然继续着^[8-10]。这主要是因为即使土壤冻结,土壤颗粒周围仍然存在液体水膜,而这些水膜至少要低于-10℃甚至可能是一-40℃才会完全冻结^[11-12]。因此,即使土温已经降至零下,但只要有未冻结的水存在,微生物就能利用它并保持生理活性^[8,13-14]。然而另一方面,微生物的活性对气候变化是非常敏感的,随着温度下降而快速降低^[5]。冬季雪被覆盖下,土壤与空气绝缘,土壤温度增加,雪下微生物活性虽然仍然相对较低,但对于土壤物质循环却非常重要,使微生物矿化氮代替了固定氮,导致了有机物性质的改变^[15-16]。

2 微生物群落的季节性转变

众多研究已经证实,高山生态系统中夏季微生物群落以细菌为主^[17],而到了冬季,细菌逐渐死亡,土壤微生物转变为以真菌为主^[18]。2003年Schadt等人^[18]在对高山冻原土壤真菌种群系统发育的研究中发现了冬季有更大的真菌:细菌生物量比。在北极冻原地区的研究结果同样证实了这一结论^[19]:当地无雪被覆盖地区真菌菌

* 收稿日期:2013-07-15 修回日期:2014-01-14 网络出版时间:2015-1-7 16:04

资助项目:乐山师范学院科研项目(No. Z1263;No. Z1318);四川省教育厅资助科研项目(No. 13ZB0113);乐山市科技局资助科研项目(No. 14NZD007;No. 14NZD008)

作者简介:胡霞,女,讲师,博士,研究方向为生态学,E-mail:huxia1007@sohu.com;通讯作者:吴彦,E-mail:250095515@qq.com

网络出版地址:http://www.cnki.net/kcms/detail/50.1165.N.20150107.1604.024.html

丝体长度达 5.5×10^3 m, 生物量达 5.8 mg C, 真菌: 细菌生物量比值为 8.8; 雪被覆盖区域真菌菌丝体长度为 3.8×10^3 m, 生物量为 3.6 mg C, 真菌: 细菌生物量比值为 4.4。1988 年 Skogland 等人^[20]报道了在冻融过程中细菌溶解的事实, 而在温度剧烈波动下真菌可能更稳定。对苔原冻土中真菌群落结构的研究结果表明: 从冬季到夏季, 子囊菌(Ascomycota)数量下降, 担子菌(Basidiomycota)和结合菌(Zygomycota)所占比例上升^[18]。对高山土壤细菌群落的研究显示, 细菌群落组成具有季节性变化规律^[21]; Nemergut 等人^[22]对高山和北极地区土壤微生物的研究综述中详细阐述了微生物发生这种季节性转变的原因。由于夏季气温高, 植物代谢旺盛, 容易向土壤中释放根际分泌物, 从而刺激了细菌的繁殖, 使之更适应低资源(能源)和协同的策略^[23]; 到了秋冬季, 植物生长停止, 微生物以更喜欢利用复杂底物(如纤维素、香草酸等)、更适应寒冷气候的真菌为主^[17]。在寒冷的冬季, 真菌的菌丝体能够利用自身以外的液体水, 甚至能够穿过冻结土壤的液体薄膜以获取足够的水分^[19], 其策略是在雪被覆盖下开发利用更高的资源环境。夏季和冬季土壤微生物群落季节性改变可能是年际营养循环模式和雪被生态系统中植物氮摄取的重要控制因子^[24], 对营养循环和生态功能有极为重要的作用^[25-29]。

3 冬季雪下微生物的营养限制

生态学家关于冬季微生物的营养限制开展了大量的研究, 得出的结果不尽一致。一些学者认为, 冬季雪被下土壤微生物区系组成发生转变主要是由于碳底物亏缺引起的。他们认为, 高山地区雪被覆盖下微生物生活所必需的含碳底物的缺乏引起了微生物的大量死亡和分解^[30-31], 从而导致了在春季融雪时期微生物细胞质中可溶性营养物质释放到土壤溶液中, 使得土壤氮含量大幅升高^[32-33]。2005 年 Brooks 等人^[31]对高山冻原土壤的研究表明, 晚冬含碳底物的添加引起了土壤呼吸的增长, 并得出了微生物生物量是被土壤可利用碳限制的结论。Buckeridge 和 Grogan^[19]对北极冻原土壤的研究结果显示, 晚冬土壤微生物的生长和活性都是被不稳定的可利用碳所限制的。这个结论背后的逻辑是基于土壤食物链和微生物活性是被能量限制的^[34], 且土壤中营养元素的流通都是被可利用碳所限制的历史假设。2000 年 Lipson 等人^[30]在北极冻原土壤的研究中也观察到土壤呼吸和微生物生物量碳(MBC)都随着不稳定碳的添加而增长, 显示了该地区微生物活性和生长都是被可利用的不稳定碳源所限制的。不少研究也表明^[19, 30], 冬季深雪下土壤微生物(包括微生物的生长和活性)的碳限制作用加剧。这主要归于两个方面的原因: 其一, 在一定厚度的雪被覆盖下土壤更温暖和湿润, 微生物生物量相对较高^[30, 35-36]。微生物的这些动态变化是和可利用的底物和温度梯度改变联系在一起。当土壤温暖的时候冬季种群呈现碳限制, 并与相对高的温度呈现直接的负相关^[17, 30]。其二, 冬季深雪引起了土壤微生物群落的改变, 细菌数量减少, 雪下微生物生物量以真菌为主。而晚冬真菌的新陈代谢比细菌更可能是碳限制的, 因为真菌细胞结构中每一单位体积需要比细菌多 3 倍的碳投入^[19]。

然而, 另一些学者认为, 可能是其他因素如氮缺乏、矿物质亏缺等导致了冬季雪下微生物的转换, 从分离微生物饲养组的食物网结构能够更好地解释营养和能量流动, 而且有研究结果表明蛋白质和稀少的矿物质更有可能限制微生物和大型动物的生长^[37]。此外理论模型研究结果表明, 有机物的微生物分解是被胞外酶生产所限制的, 并且微生物生长可能实际上是被氮限制——尽管土壤呼吸可能被碳限制^[38]。也就是说, 碳很可能只限制土壤微生物的活性(CO₂), 但不限制它的生长(或 MBC)^[37]。

4 全球变化背景下雪被变化的趋势及对微生物的影响

目前大多数相关研究机构已经有一个基本的共识, 即在全球气候变化背景下, 高山地区和北极地区冬季降水量会增加, 季节性雪被覆盖地区的雪被发生与融化节律可能会发生改变(如雪层厚度增加、积雪周期缩短), 冬季冻融更加剧烈^[39-40], 植物生物量增加和土壤碳周转速率加快(碳供应水平发生改变)^[41-42], 等等。其中雪况(雪层厚度和积雪周期)和底物供应水平的改变必将对土壤微生物的活性和营养供给产生实质性的影响, 从而改变冬季矿质元素的循环规律。

Williams^[43]和 Schimel 等人^[16]对高山季节性雪被覆盖地区的研究结果表明, 雪被发育和融化动态深刻影响着微生物的生长和活性, 从而对高山生态系统的物质循环和植物分布产生重要影响。Sulkava^[44]和 Schimel 等人^[16]的研究证实, 在秋季及时的积雪覆盖可以有效避免冻害对微生物的伤害, 这比积雪晚的样地具有更高的净矿化速率。2008 年, Buckeridge 和 Grogan^[19]在加拿大北极苔原地区的研究发现, 增加雪层对微生物营养限制有极为重要的作用。在增加雪层厚度的样地内, 真菌菌丝体的长度和真菌生物量对于外源物质(碳、氮、磷)的响应

较细菌更为敏感。这证实了增加雪层厚度可加剧土壤碳供应对微生物生长的限制作用;增加雪层厚度也促进了早春融雪季节微生物氮库的释放和土壤中可供植物利用的氮含量的增加,表现出更高的土壤矿化速率。

5 结束语

综上所述,冬冷区雪被覆盖下的土壤微生物动态与全球变化的研究关系十分密切。在全球变化背景下,随着低纬度高海拔地区降水节律的变化,雪被覆盖厚度与冻融节律也可能随之发生改变,而这种改变会通过影响凋落物在冬季的分解过程,最终对土壤微生物可利用碳源的构建产生实质性的影响。然而,大多数已有的相关研究都集中在北美和北欧的一些国家如美国、加拿大、瑞典、芬兰、挪威等,在新西兰、澳大利亚和日本等国也有少量工作,在作为世界“第三极”的青藏高原和喜马拉雅地区,这方面的工作还鲜有报道^[3]。除极地区域外,喜马拉雅和青藏高原地区拥有世界上面积最大的终年积雪和季节性雪被,在 21 世纪的第一个 10 年中仅兴都库什-喜马拉雅地区的雪被覆盖平均面积就达 760 000 km²,约占当地土地总面积的 18.2%^[45]。因此,在对全球气候变化十分敏感的青藏高原地区开展雪下土壤微生物动态和矿质元素转化的系统研究,对于完善全球变化的总体框架有着十分重要的意义,这一领域也将成为土壤生态学研究的新方向。

参考文献:

- [1] Olsson P Q, Sturm M, Racine C H, et al. Five stages in the Alaskan Arctic cold season with ecosystem implications [J]. *Arctic, Alpine and Antarctic Research*, 2003, 35(1): 74-81.
- [2] 李贵才, 韩兴国, 黄建辉, 等. 森林生态系统土壤氮矿化影响因素研究进展[J]. *生态学报*, 2001, 21(7): 1187-1195.
Li G C, Han X G, Huang J H, et al. A review of affecting factors of soil nitrogen mineralization in forest ecosystems [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(7): 1187-1195.
- [3] Liu L, Wu Y, Wu N, et al. Effects of freezing and freeze-thaw cycles on soil microbial biomass and nutrient dynamics under different snow gradients in an alpine meadow (Tibetan Plateau)[J]. *Polish Journal Ecology*, 2010, 58(4): 717-728.
- [4] Brooks P D, Schmidt S K, Williams M W. Winter production of CO₂ and N₂O from alpine tundra: environmental controls and relationship to inter-system C and N fluxes [J]. *Oecologia*, 1997, 110(3): 403-413.
- [5] 胡霞, 吴宁, 王乾, 等. 青藏高原东缘雪被覆盖和凋落物添加对土壤氮素动态的影响[J]. *生态环境学报*, 2012, 21(11): 1789-1794.
Hu X, Wu N, Wang Q, et al. Effects of snowpack and litter input on soil nitrogen dynamics in the Eastern Tibetan Plateau[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2012, 21(11): 1789-1794.
- [6] 刘琳, 吴彦, 何奕忻, 等. 季节性雪被对高山生态系统土壤氮转化的影响[J]. *应用生态学报*, 2011, 22(8): 2193-2200.
Liu L, Wu Y, He Y X, et al. Effects of seasonal snow cover on soil nitrogen transformation in alpine ecosystem: A review[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2011, 22(8): 2193-2200.
- [7] Edwards A C, Scalenghe R, Freppaz M. Changes in the seasonal snow cover of alpine regions and its effect on soil process: A review[J]. *Quaternary International*, 2007, 162/163: 172-181.
- [8] Mikan C J, Schimel J P, Doyle A P. Temperature controls of microbial respiration in arctic tundra soil above and below freezing[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2002, 34(11): 1785-1795.
- [9] Schimel J P, Mikan C. Changing microbial substrate use in Arctic tundra soils through a freeze-thaw cycle[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2005, 37(8): 1411-1418.
- [10] 胡霞, 吴宁, 尹鹏, 等. 川西高原季节性雪被覆盖下凋落物输入对土壤微生物数量及生物量的影响[J]. *生态科学*, 2013, 8(3): 97-102.
Hu X, Wu N, Yin P, et al. Effects of snowpack and litter input on soil microbial count and biomass in the Eastern Tibetan Plateau[J]. *Journal of Ecological Science*, 2013, 8(3): 97-102.
- [11] Romanovsky V E, Osterkamp T E. Effects of unfrozen water on heat and mass transport processes in the active layer and permafrost[J]. *Permafrost and Periglacial Processes*, 2000, 11(3): 219-239.
- [12] Price P B, 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.
- [13] Coxson D S, Parkinson D. Winter respiratory activity in aspen woodland forest floor litter and soils[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 1987, 19(1): 49-59.
- [14] Rivkina E M, Friedmann E I, McKay C P, et al. Metabolic activity of permafrost bacteria below the freezing point [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2000, 66(8): 3230-3233.
- [15] Rinnan R, Michelsen A, Bååth E, et al. Mineralization and carbon turnover in subarctic heath soil as affected by war-

- ming and additional litter[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2007, 39(12): 3014-3023.
- [16] Schimel J P, Bilbrough C, Welker J M. Increased snow depth affects microbial activity and nitrogen mineralization in two Arctic tundra communities[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2004, 36(2): 217-227.
- [17] Lipson D A, Schadt C W, Schmidt S K. 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.
- [18] Schadt C W, Martin A P, Lipson D A, et al. Seasonal dynamics of previously unknown fungal lineages in tundra soils[J]. *Science*, 2003, 301(5638): 1359-1361.
- [19] Buckeridge K M, Grogan P. Deepened snow alters soil microbial nutrient limitations in arctic birch hummock tundra [J]. *Applied soil ecology*, 2008, 39(2): 210-222.
- [20] Skogland T, Lomeland S, Goksoyr J. Respiratory burst after freezing and thawing of soil-experiments with soil bacteria[J]. *Soil Biology Biochemistry*, 1988, 20(6): 851-856.
- [21] Lipson D A, Schmidt S K. Seasonal changes in an alpine soil bacterial community in the Colorado Rocky Mountains [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2004, 70(5): 2867-2879.
- [22] Nemergut D R, Costello E K, Meyer A F, et al. Structure and function of alpine and arctic soil microbial communities[J]. *Research in Microbiology*, 2005, 156(7): 775-784.
- [23] Lipson D A, Monson R K, Schmidt S K, 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.
- [24] Schmidt S K, Costello E K, Nemergut D R, et al. Biogeochemical consequences of rapid microbial turnover and seasonal succession in soils [J]. *Ecology*, 2007, 88(6): 1379-1385.
- [25] Lipson D A, Schmidt S K, Monson R K. Links between microbial population dynamics and nitrogen availability in an alpine ecosystem[J]. *Ecology*, 1999, 80(5): 1623-1631.
- [26] Lipson D, Näsholm T. The unexpected versatility of plants: organic nitrogen use and availability in terrestrial ecosystems[J]. *Oecologia*, 2001, 128(3): 305-316.
- [27] Singh J S, Raghubanshi A S, Singh R S, et al. Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna[J]. *Nature*, 1989, 338(6215): 499-500.
- [28] Wardle D A. Controls of temporal variability of the soil microbial biomass: A global-scale synthesis[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 1998, 30(13): 1627-1637.
- [29] Zak D R, Groffman P M, Pregitzer K S, et al. The vernal dam: plant-microbe competition for nitrogen in northern hardwood forests[J]. *Ecology*, 1990, 71(2): 651-656.
- [30] Lipson D A, Schmidt S K, Monson R K. Carbon availability and temperature control the post-snow melt baseline in alpine soil microbial biomass[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2000, 32: 441-448.
- [31] Brooks P D, 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*, 2004, 11(2): 231-238.
- [32] Hu X, Wu Y, Wang Q, et al. Effects of snowpack and litter decomposition on nitrogen dynamics in soil of the alpine zone of the eastern Tibetan Plateau[J]. *Polish Journal of Ecology*, 2013, 61(2): 297-304.
- [33] Schmidt S K, Lipson D A. Microbial growth under the snow; implications for nutrient and allelochemical availability in temperate soils[J]. *Plant and Soil*, 2004, 259(1/2): 1-7.
- [34] Richards B N. *The Microbiology of terrestrial ecosystems* [M]. Essex, England: Longman Scientific & Technical, Longman Group, UK Limited, 1987: 399.
- [35] 胡霞, 吴宁, 吴彦, 等. 川西高原季节性雪被覆盖对窄叶鲜卑花凋落物分解和养分动态的影响[J]. *应用生态学报*, 2012, 23(5): 1226-1232.
- Hu X, Wu N, Wu Y, et al. Effects of snowpack on decomposition and nutrient dynamics of *Sibiraea angustata* litter in Western Sichuan Plateau[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012, 23(5): 1226-1232.
- [36] 徐俊俊, 吴彦, 张新全, 等. 冻融交替对高寒草甸土壤微生物量氮和有机氮组分的影响[J]. *应用与环境生物学报*, 2011, 17(1): 57-62.
- Xu J J, Wu Y, Zhang X Q, et al. Effects of freezing and thawing cycles on microbial biomass nitrogen and organic nitrogen in alpine meadow soil[J]. *Chinese Journal of Applied & Environment Biology*, 2011, 17(1): 57-62.
- [37] Pokarzhevskii A D, van Straalen N M, Zaboiev D P, et al. Microbial links and element flows in nested detrital food-webs [J]. *Pedobiologia*, 2003, 47(3): 213-224.
- [38] Schimel J P, Weintraub M N. The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil; a theoretical model[J]. *Soil Biology. Biochemistry*, 2003, 35(4): 549-563.
- [39] Kattenberg A, Giorgi F, Grassl H, et al. Climate model-projections of future climate[M]//Houghton J T, Meirho Filho L G, Callander B A, et al. *The science of climate change*. Cambridge: Cambridge University Press, 1996: 285-357.
- [40] Isard S A, Schaetzl R J. Effects of winter weather conditions on soil freezing in Southern Michigan[J]. *Physical Geography*, 1998, 19(1): 71-94.

- [41] IPCC. Climate change 2001: impacts, adaptation and vulnerability[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2001:1032.
- [42] Arctic Climate Impact Assessment(ACIA). ACIA scientific report: Arctic climate impact assessment[M]. New York: Cambridge University Press, 2005:1042.
- [43] Williams M W, Brooks P D, Seastedt T. Nitrogen and carbon soil dynamics in response to climate change in a high-elevation ecosystem in the Rocky Mountains, USA[J]. Arctic and Alpine Research, 1998, 30(1):26-30.
- [44] Sulkava P, Huhta V. Effects of hard frost and freeze-thaw cycles on decomposer communities and N mineralisation in boreal forest soil[J]. Applied Soil Ecology, 2003, 22(3):225-239.
- [45] Gurung D R, Giriraj A, Aung K S, et al. Snow-cover mapping and monitoring in the Hindu Kush-Himalayas(2011) [EB/OL]. [2013-07-15]. <http://lib.icimod.org/record9418>.

Dynamics Research of Soil Microbe under Seasonal Snow Cover

HU Xia¹, YIN Peng¹, ZHOU Chaobin², HUANG Jiao¹, LIAO Jinhua¹, WU Yan³

(1. Life Sciences College, Leshan Normal University, Leshan Sichuan 614004;

2. Agricultural College, Shihezi University, Shihezi Xinjiang 832000;

3. ECORES Lab, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China)

Abstract: Followed by the development and melting of snow cover, soil temperature, soil moisture and soil freeze-thaw cycles fluctuated drastically in the seasonal snow-cover region in winter, which dominates the survival of soil microorganism and the change in microorganism communities, that plays an important role in the transformation on soil mineral elements, soil nutrient supply and plant distribution. A large number of studies have shown that soil microbe community exists obvious seasonal change, which dominated by bacteria in summer, whereas, fungi in winter. Microbial growth and activity is limited by available C in late winter. The change of snow depth and litter supply under the background of climate change will have an effect on soil C level, cause the dynamic shifts of microorganism, thus will play a key role in soil nutrition cycle. This is also one of the new directions in the field of study.

Key words: snow cover; soil microbe; microbial nutrient limitation

(责任编辑 方 兴)