

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica



第 31 卷 第 11 期 Vol.31 No.11 **2011**

中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 31 卷 第 11 期 2011 年 6 月 (半月刊)

目 次

微生物介导的碳氮循环过程对全球气候变化的响应·····	沈菊培, 贺纪正 (2957)
巢湖蓝藻水华形成原因探索及“优势种光合假说”·····	贾晓会, 施定基, 史绵红, 等 (2968)
我国甜菜夜蛾间歇性暴发的非均衡性循环波动·····	文礼章, 张友军, 朱 亮, 等 (2978)
庞泉沟自然保护区华北落叶松林的自组织特征映射网络分类与排序·····	张钦弟, 张金屯, 苏日古嘎, 等 (2990)
上海大莲湖湖滨带湿地的生态修复·····	吴 迪, 岳 峰, 罗祖奎, 等 (2999)
芦芽山典型植被土壤有机碳剖面分布特征及碳储量·····	武小钢, 郭晋平, 杨秀云, 等 (3009)
土壤微生物群落结构对中亚热带三种典型阔叶树种凋落物分解过程的响应·····	张圣喜, 陈法霖, 郑 华 (3020)
中亚热带几种针、阔叶树种凋落物混合分解对土壤微生物群落碳代谢多样性的影响·····	陈法霖, 郑 华, 阳柏苏, 等 (3027)
桂西北喀斯特峰丛洼地表层土壤养分时空分异特征·····	刘淑娟, 张 伟, 王克林, 等 (3036)
重金属 Cd 胁迫对红树蚬的抗氧化酶、消化酶活性和 MDA 含量的影响·····	赖廷和, 何斌源, 范航清, 等 (3044)
海南霸王岭天然次生林边缘效应下木质藤本与树木的关系·····	乌玉娜, 陶建平, 奚为民, 等 (3054)
半干旱黄土丘陵区不同人工植被恢复土壤水分的相对亏缺·····	杨 磊, 卫 伟, 莫保儒, 等 (3060)
季节性干旱对中亚热带人工林显热和潜热通量日变化的影响·····	贺有为, 王秋兵, 温学发, 等 (3069)
新疆古尔班通古特沙漠南缘多枝桉柳光合作用及水分利用的生态适应性·····	王珊珊, 陈 曦, 王 权, 等 (3082)
利用数字图像估测棉花叶面积指数·····	王方永, 王克如, 李少昆, 等 (3090)
野生大豆和栽培大豆光合机构对 NaCl 胁迫的不同响应·····	薛忠财, 高辉远, 柳 洁 (3101)
水磷耦合对小麦次生根特殊根毛形态与结构的影响·····	张 均, 贺德先, 段增强 (3110)
应用物种指示值法解析昆崙山植物群落类型和植物多样性·····	孙志强, 张星耀, 朱彦鹏, 等 (3120)
基于 MSIASM 方法的中国省级行政区体外能代谢分析·····	刘 晔, 耿 涌, 赵恒心 (3133)
不同生态区烟草的叶面腺毛基因表达·····	崔 红, 冀 浩, 杨惠娟, 等 (3143)
B 型烟粉虱对 23 种寄主植物适应度的评估和聚类分析·····	安新城, 郭 强, 胡琼波 (3150)
杀虫剂啶虫脒和毒死蜱对捕食蜘蛛血细胞 DNA 的损伤作用·····	李 锐, 李生才, 刘 佳 (3156)
杀真菌剂咪鲜安对蓼花臂尾轮虫的影响·····	李大命, 陆正和, 封 琦, 等 (3163)
长、短期连续孤雌生殖对蓼花臂尾轮虫生活史和遗传特征的影响·····	葛雅丽, 席貽龙 (3170)
专论与综述	
区域景观格局与地表水环境质量关系研究进展·····	赵 军, 杨 凯, 邵 俊, 等 (3180)
露水对植物的作用效应研究进展·····	叶有华, 彭少麟 (3190)
葡萄座腔菌科研究进展——鉴定, 系统发育学和分子生态学·····	程燕林, 梁 军, 吕 全, 等 (3197)
人工林生产力年龄效应及衰退机理研究进展·····	毛培利, 曹帮华, 田文侠, 等 (3208)
树木年轮在干扰历史重建中的应用·····	封晓辉, 程瑞梅, 肖文发, 等 (3215)
植物中逆境反应相关的 WRKY 转录因子研究进展·····	李 冉, 娄永根 (3223)
研究简报	
三江源地区高寒草原土壤微生物活性和微生物量·····	任佐华, 张于光, 李迪强, 等 (3232)
3 种黑杨无性系水分利用效率差异性分析及相关 <i>ERECTA</i> 基因的克隆与表达·····	郭 鹏, 夏新莉, 尹伟伦 (3239)
猕猴桃园节肢动物群落重建及主要类群的生态位·····	杜 超, 赵惠燕, 高欢欢, 等 (3246)

期刊基本参数: CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 298 * zh * P * ¥ 70.00 * 1510 * 33 * 2011-06



封面图说: 盘锦市盘山县水稻田——盘锦市位于辽宁省西南部, 自古就有“鱼米之乡”的美称。这里地处温带大陆半湿润季风气候, 有适宜的温度条件和较长的生长期以供水稻生长发育, 农业以种植水稻为主, 年出口大米达 1 亿多公斤, 是国家级水稻高产创建示范区和重要的水稻产区。

彩图提供: 沈菊培博士 中国科学院生态环境研究中心 E-mail: jpshe@reccs.ac.cn

微生物介导的碳氮循环过程对全球气候变化的响应

沈菊培, 贺纪正*

(城市与区域生态国家重点实验室, 中国科学院生态环境研究中心, 北京 100085)

摘要: 土壤是地球表层最为重要的碳库也是温室气体的源或汇。自工业革命以来, 对土壤温室气体的容量、收支平衡和通量等已有较多研究和估算, 但对关键过程及其源/汇的研究却十分有限。微生物是土壤碳氮转化的主要驱动者, 在生态系统碳氮循环过程中扮演重要的角色, 对全球气候变化有着响应的响应、适应及反馈, 然而其个体数量、群落结构和多样性如何与气候扰动相互关联、进而怎样影响生态系统过程的问题仍有待进一步探索。从微生物介导的碳氮循环过程入手, 重点讨论微生物对气候变化包括温室气体(CO_2 , CH_4 , N_2O)增加、全球变暖、大气氮沉降等的响应和反馈, 并由此提出削减温室气体排放的可能途径和今后发展的方向。

关键词: 碳氮循环; 全球气候变化; 温室气体; 微生物; 响应和反馈

Responses of microbes-mediated carbon and nitrogen cycles to global climate change

SHEN Jupei, HE Jizheng*

State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

Abstract: As a significant global carbon and nitrogen sink, soils are also acting as the source or net sink of greenhouse gases. Many investigations and assessments on carbon pools, fluxes and net carbon balance have been carried out on soil, while little knowledge is available about the related key processes and mechanisms. Soil microbes are the main drivers in carbon and nitrogen cycles, which lead to a positive or negative feedback for global climate change. Though it has already known that microbes play an important role in the process of soil ecosystems, it is still unclear whether the relationship between global change and microbial dynamics (such as diversity and abundance) and the mechanisms in regulating the soil biogeochemical processes that they underpin. In this review, we discussed the direct and indirect impact of global climate change, such as greenhouse gas emissions (CO_2 , CH_4 and N_2O), warming and nitrogen deposition, on microbial-mediated carbon and nitrogen cycles. The effects of increased CO_2 levels on microbial communities are often indirect through altering the release of labile sugars, organic acids and amino acids from plants, which can affect microbial growth and activity. The main direct influence of global climate change on microbial activity and function are likely to be caused by changes in temperature and moisture content, which will cause variation of physiology or community structure of the microbes.

We also demonstrated the microbial feedback and interaction with global climate change. It is generally accepted that changes in the composition and diversity of soil microbial communities will have little effect on CO_2 emission at the terrestrial level, because the CO_2 production results from numerous microbial processes. Unlike CO_2 emission, the CH_4 emission is more directly influenced by methanogenesis process, which is carried out by a group of anaerobic archaea. The production of N_2O from natural and anthropogenic source is dominated by microbial nitrification and denitrification, although the relative contribution of these processes to net N_2O flux is still less known. The disturbance caused by land manipulation (like land use type) and land management practices (such as fertilization) may stimulate the rate of organic

基金项目: 中国科学院知识创新工程(KZCX2-YW-JC401); 国家自然科学基金项目(41020114001, 40901121)

收稿日期: 2011-02-18; 修订日期: 2011-04-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jzhe@rcees.ac.cn

matter decomposition and microbial respiration, because it provides greater access to both substrate and oxygen.

As the complex of soil properties and different microbial community physiology, the multifactor, molecular and biochemical tools were combined and suggested in studying microbial response to climate change. At the ecosystem level, stable isotope probing technique has shown its powerful role in linking the microbial diversity and abundance to the estimation and attribution of gas emission. The possibility in mitigating greenhouse gas emissions through managing terrestrial microbial processes is also addressed in order to provide potential suggestions for future microbial studies in the scope of global climate change. There have been some achievement in mitigation of greenhouse gas, such as the application of nitrification inhibitor (dicyandiamide, DCD) to nitrogen-rich pasture soil, which can significantly reduce the direct emission of N_2O from urine patches through inhibiting the activity of ammonia oxidizing microorganisms. Further studies are urgently needed on microbial mechanisms in adaptation to climate change and mitigation of greenhouse gas emissions.

Key Words: carbon and nitrogen cycles; global climate change; greenhouse gas; microbe; feedback response

自工业革命以来,随着人类活动干扰的加剧,全球气候变化及其生态效应日益成为人们关注的焦点。温室气体排放、全球变暖、大气沉降等对生态系统特别是土壤微生物的影响,以及土壤微生物对气候异常的响应和反馈已成为国际全球变化和微生物生态学领域的研究热点。气候变化对生态系统的直接作用包括对土壤微生物、温室气体排放、大气沉降和极端性气候的影响以及植物群落初级生产力和多样性的气候性变化,而植物的气候变化特征又改变了土壤碳的供给和土壤理化特性,间接地影响微生物活性、结构和矿化速率(图1)^[1]。土壤则通过生成或消耗温室气体(CO_2 , CH_4 , N_2O 等)对全球气候变化产生响应,这也是研究生态系统反馈过程的重要内容^[2]。因此,了解气候变化对土壤微生物的影响,探索微生物的响应、适应和反馈机制,对研究全球气候变化趋势和全面真实地评价土壤微生物在削减气候变化中的作用具有重要理论和现实意义^[3]。

微生物在调节土壤生态系统功能如养分循环、有机质分解、土壤结构维持、温室气体产生和环境污染净化起着重要作用,是地球生物化学循环、特别是碳氮循环过程的主要驱动者。陆地生态系统碳循环在全球碳收支中占主导地位,而由于人类活动的干扰,自20世纪90年代开始,氮的有效性已经成为调控碳与气候变化反馈机制的重要因子。Gärdenäs等^[4]从分子到全球水平就碳氮耦合关系总结了5方面的内容,把氮是如何调控土壤温室气体(CO_2 , CH_4 , N_2O)排放这一问题放在了首位,可见碳、氮的生物地球化学循环和减缓温室气体排放已成为全球变化研究的热点问题。土壤微生物参与的碳氮生物学过程研究对于探索自然生命机制、应对全球气候变化、维持生态系统服务功能及促进土壤可持续利用具有重要意义。本文从微生物参与的碳氮循环过程入手,重点讨论温室气体增加、全球变暖、大气沉降等全球气候问题与微生物之间的反馈机制和研究方法,并阐述如何通过调控微生物功能和活性而达到削减温室气体排放的目的。

1 微生物参与的碳氮循环过程对温室气体的响应

全球气候变化的主要原因是由于大气中温室气体浓度的不断增加,而 CO_2 、 CH_4 和 N_2O 被认为是最重要的温室气体。IPCC的最新研究报告指出,大气中 CO_2 浓度自1750年以来增加了31%,并仍以每年大约1.9 $\mu L/L$ (1995—2005年平均值)的速度增加^[5]; CH_4 是仅次于 CO_2 的全球第二大温室气体,至2005年已达1.77 $\mu L/L$,是工业革命前的2.5倍;而大气中 N_2O 的浓度也以每年0.2%—0.3%的速度在增加。一般来说, CO_2 排放主要来自能源活动, CH_4 排放主要来自农业活动和能源活动, N_2O 排放主要来自农业活动。陆地生态系统的碳适应性调节伴随氮的大量固定,陆地生态系统长期可持续地进行碳的固定可能会受到氮的限制^[6]。陆地生态系统碳循环和氮循环密切相关,碳贮量和碳通量在很大程度上受氮循环的影响和限制。因此,要分析碳循环和全球气候变化的关系,必须从氮循环过程及其与碳循环的交互作用和耦合关系入手,从机理上解析氮对碳的综合影响。

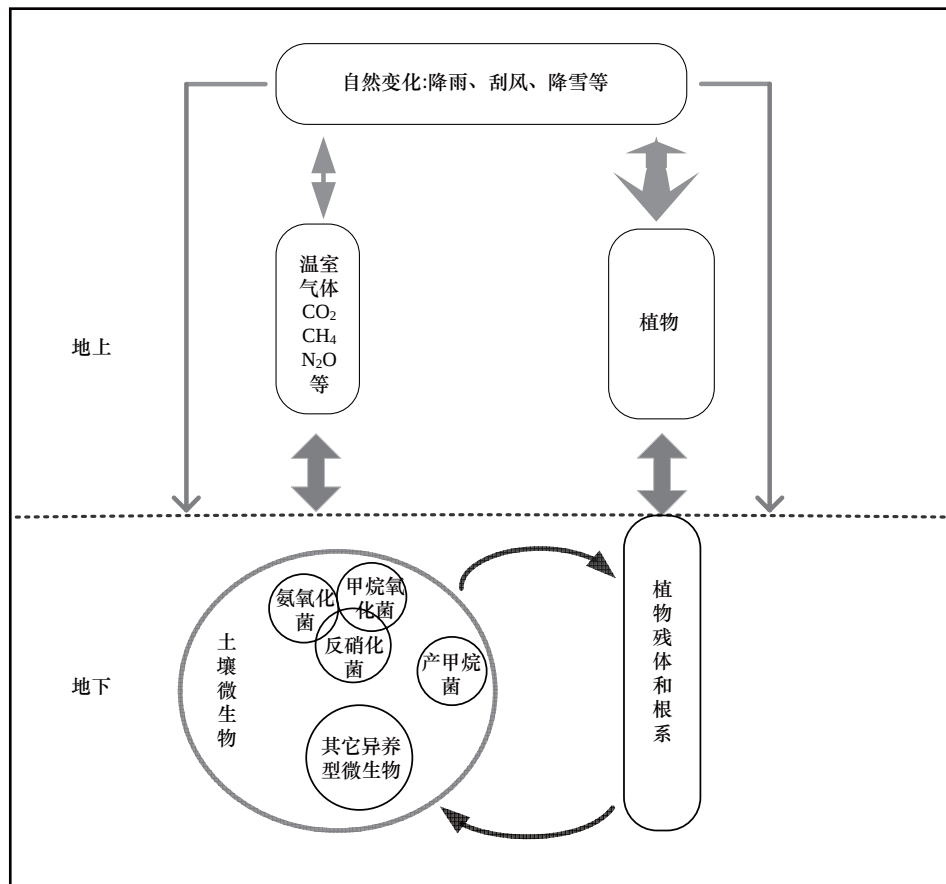


图1 微生物介导的土壤碳氮循环过程对全球气候变化的响应^[1]

Fig. 1 Responses of microbe-mediated soil carbon and nitrogen cycles to global climate change

气候变化对生态系统的直接作用包括对土壤微生物、温室气体排放、植物群落和大气沉降的影响,而植物群落初级生产力和多样性的气候性变化,又改变了土壤碳的供给和土壤理化特性,从而间接地影响微生物活性、结构和矿化速率;土壤则通过生成或消耗温室气体(CO_2 , CH_4 , N_2O 等)对全球气候变化产生响应

1.1 对 CO_2 倍增的响应

引起全球气候变化的其中一个主要原因是大气中 CO_2 浓度的增加,而大气 CO_2 水平大部分取决于光合作用和呼吸作用之间的平衡。在陆地生态系统中,高等植物净生产力是消耗大气 CO_2 的主要过程,然而通过降解和异养呼吸微生物对 CO_2 净交换量也作出了重要贡献。土壤 CO_2 的产生过程由于涉及多种微生物而变得复杂,因此一般认为微生物群落结构和多样性的变化对生态系统 CO_2 浓度的影响不会像对 CH_4 和 N_2O 那样明显^[2]。然而,最近有报道指出,土壤微生物群落的适应或变化均会引起微生物量的降低和土壤碳损耗的加速^[7]。

针对大气 CO_2 增加是否会改变不同生态系统中土壤碳氮循环过程这一问题,Zak 等^[8]早在 2000 年就已经对 47 个 CO_2 倍增研究作了综合分析,根据土壤微生物呼吸、微生物生物量和微生物氮矿化等变化情况,发现 CO_2 倍增提高了土壤和微生物呼吸速率。由于 CO_2 的倍增会在数量上和质量上改变植物根系可溶性糖、有机酸和氨基酸等化合物的分泌^[9],这将刺激土壤微生物生长,提高微生物活性,也会改变依赖于土壤养分有效性的大气 CO_2 通量。同时,根系分泌物的增加会改变土壤碳氮比,有利于增强真菌在土壤微生物中的主导地位。由于真菌细胞膜含有比细菌细胞膜更难降解的含碳聚合物(如几丁质和黑色素),因此在以真菌为主导的生态系统中,土壤呼吸自然就下降,从而增加土壤固碳能力。土壤中 CO_2 的浓度约为大气的 10—50 倍,因而大气 CO_2 浓度升高对土壤微生物群落的影响基本上都是间接的,微生物群落结构对大气 CO_2 倍增的反馈

可能是通过与地上和地下凋落物的相互作用而实现的^[10]。换句话说,大气 CO₂ 浓度升高首先引起植物群落生产力、物种组成及凋落物和根系分泌物化学成分的改变,进而对土壤微生物产生影响。由于土壤细菌和植物间的相互作用并不如真菌与植物间的相互作用那么显著^[11],因此虽然大气 CO₂ 浓度升高可明显改变土壤真菌(特别是菌根真菌)群落组成^[12],但土壤细菌群落的响应则并不显著^[13]。

大气 CO₂ 浓度升高对土壤生态系统的影响,在过去的十几年中已开展了广泛的研究,研究手段包括开顶式气室、人工气候室和开放式空气 CO₂ 倍增(Free-air CO₂ Enrichment, FACE)等^[14-15]。研究对象涉及凋落物分解速率、土壤呼吸、土壤生物量、土壤酶和氨氧化细菌等^[16-18]。研究方式包括 CO₂ 单一因子影响^[19],CO₂ 倍增和氮沉降的复合影响^[13],以及 CO₂ 倍增、气候变暖和沉降等多因子的综合影响^[17-18]。单一因子实验可以有效地考查微生物群落对大气 CO₂ 倍增的响应,而在实际过程中,这种响应往往是在多因子相互协同或拮抗的状态下发生的。比如,当 CO₂ 浓度和大气沉降共同作用时,当前生态系统的土壤湿度易发生变化,而这种变化也会对气候变暖产生负反馈作用^[20]。因此,全面评估大气 CO₂ 浓度升高可能产生的生态效应,须从多个角度研究土壤微生物的响应、适应和反馈过程。

1.2 对 CH₄ 排放的响应

与 CO₂ 排放不同,CH₄ 排放主要来自农业活动和能源活动,而自然环境中 CH₄ (每年约 250 Tg) 主要是由广泛分布于湿地、海洋、瘤胃等厌氧环境中的一类古菌产生。人类活动每年约产生 320 Tg CH₄,即使在扣除化石燃料部分的情况下仍超过源于自然的 CH₄^[5]。土壤是继大气对流层之后的第二大 CH₄ 汇。土壤 CH₄ 能够被一类嗜甲烷的功能微生物氧化,而通过此途径全球每年的 CH₄ 消耗量约为 10—30 Tg。当土壤甲烷浓度高于 40 μmol/mol 时,甲烷氧化菌的主要类型之一即 I 型表现出活跃的状态,并消耗大量的甲烷,此过程被看成甲烷的汇^[21];而当土壤甲烷浓度低于 12 μmol/mol 时,甲烷氧化菌的另一类型 II 型一直处于活跃状态,每年通过此途径消耗约 30 Tg 的甲烷^[5]。可见,土壤微生物特别是产甲烷菌和甲烷氧化菌在甲烷排放、通量和稳定大气甲烷浓度方面起着不可忽视的作用。

微生物介导的产 CH₄ 过程对全球气候变化的响应和反馈在学术界存有很大争议。一方面,大气 CO₂ 浓度的增加改变甲烷氧化菌的群落或数量,进而对 CH₄ 的排放产生正反馈效应,比如在森林土壤会减少 CH₄ 氧化量的 30%^[22]。在美国 Duke 森林开展的 CO₂ 倍增实验表明,大气 CO₂ 浓度增加提高土壤的 CO₂ 浓度和土壤湿度,因此加剧土壤厌氧状况,增强微生物产甲烷过程;甲烷的微生物氧化过程却受到一定程度的抑制^[23]。另一方面,由于全球气候变暖等因素加剧土壤干旱,而土壤通气状况的改善有利于甲烷氧化过程,对甲烷排放产生负反馈效应^[24]。当 CO₂ 倍增和气候变暖共同作用时,将产生正负反馈相互抵消的结果^[25]。

从分子水平探索 CH₄ 产生和氧化过程,是研究微生物对全球气候变化反馈机理的最新手段之一。例如,Horz 等^[26] 选用多个引物多重 PCR 的方法,通过大气 CO₂ 倍增,氮沉降等因子模拟全球变化对土壤微生物的影响,在土壤中除检测到常见的甲烷氧化菌 II 型,并首次发现一类新的能敏感指示全球变化的甲烷氧化菌类群。通过应用现代分子生态技术和 RNA 稳定性同位素示踪技术相结合的手段来研究稻田 CH₄ 释放机理和水稻根际碳循环的关键微生物种群和功能,实验结果表明新近被分离培养的一类古菌-水稻分支-I (Rice Cluster I, RC-I) 在土壤中表现非常活跃^[27-28]。Morris 等^[29] 成功地将稳定性同位素示踪技术与其它分子生物学技术(如克隆测序),联合应用于分析功能性甲烷氧化菌种群,除检测到已知的 α-、γ- *Proteobacteria* 序列,还发现一些与 β-*Proteobacteria* 相关的序列,表明 β-*Proteobacteria* 在 CH₄ 的氧化方面也起着一定作用。可见,新型技术和方法在土壤微生物生态领域的应用为研究全球气候变化提供了一种行之有效的手段。

1.3 对 N₂O 排放的响应

随着工业化进程的加速,在过去的一个世纪,化石燃料燃烧产生了大量 N₂O 气体,农业集约化措施以及与之相关的 NH₃ 的排放,引起环境中活性氮浓度增加了 3—5 倍^[5]。陆地生态系统活性氮含量的剧增可能会增强硝化作用和反硝化作用,进而加剧土壤 N₂O 排放。研究表明,向地球表面输入 1000 kg 自然或者人为来源的活性氮,就可产生 10—50 kg 的 N₂O 气体^[30]。尽管 N₂O 气体在温室气体中含量较低,但其全球增温潜

势值却为 CO_2 的 310 倍。 N_2O 气体每摩尔的增温效应是 CO_2 的 150—200 倍,并参与大气中许多光化学反应,是最具潜力的臭氧杀手^[31]。全球气候变化如 CO_2 浓度增加、全球变暖等都会显著影响土壤 N_2O 的排放。有文献报道,在施氮和不施氮状况下, CO_2 增加对田间土壤 N_2O 气体的排放有不同的影响^[32];增加地下部分的碳分配会促进土壤反硝化活性,增加 N_2O 通量^[33];在高度扰动的生态系统中, CO_2 浓度增加会显著降低土壤硝化酶和反硝化酶活性,进而减少土壤 N_2O 气体排放^[32]。Baggs 等^[33] 利用瑞士 FACE 研究 N_2O 的产气途径,结果发现在外界 CO_2 浓度超过 600 $\mu\text{L/L}$ 时,反硝化过程占主导地位;而 CO_2 浓度为 360 $\mu\text{L/L}$ 时,硝化过程占主导地位。

土壤微生物介导的 N_2O 产生过程包括硝化、反硝化、甲烷硝化和异养硝化等过程。由微生物主导的 N_2O 产生过程约占全部 N_2O 气体排放通量的 70%^[34]。硝化作用的中间产物羟胺,在羟胺氧化还原酶的作用下易产生副产物 N_2O 气体,同时亚硝酸根在氧气受限的环境中被亚硝酸还原酶还原生成 N_2O 气体,此过程有别于异养反硝化菌参与的反硝化过程^[35]。甲烷氧化菌含有与氨单加氧酶功能相似的甲烷单加氧酶,室内纯菌培养体系已证明其执行硝化作用的过程中,有 N_2O 气体产生,而在田间是否具有相同的功能还未得到证实^[36]。反硝化作用为 N_2O 排放的主要途径,是多种反硝化细菌介导的,通过一系列中间产物(NO_2^- , NO , N_2O),最终将硝酸盐中的氮还原为氮气分子的生物化学过程。在自然环境中,反硝化细菌的功能基因丰度(如亚硝酸还原酶 *nirS* 基因,氧化亚氮还原酶 *nosZ* 基因,固氮酶 *nifH* 基因)可以作为评价土壤 N_2O 排放的指标^[37]。

如何评价硝化和反硝化作用对 N_2O 排放的贡献,已成为研究 N_2O 源汇过程的关键问题。虽然有证据表明反硝化细菌与土壤 N_2O 排放有直接的关系^[38],但最近越来越多的研究表明氨氧化细菌的反硝化作用,在土壤产 N_2O 过程中有重要作用^[39]。近来基于宏基因组学和分子生物技术的发展,氨氧化古菌在氨氧化过程中的作用越来越得到关注^[40-42],而氨氧化古菌是否参与土壤 N_2O 产气过程至今还未有报道,这也为重新评价微生物 N_2O 产生过程提出了新的挑战。另外,分析¹⁵N 异构体在 N_2O 分子内的分布状况,为研究土壤微生物在 N_2O 产生过程中的相对贡献及相应机制提供了一种有效的方法^[43]。近期发展起来的稳定性同位素标记技术,为区分和探索微生物介导的硝化和反硝化产 N_2O 机理提供了重要的研究手段^[44]。

2 微生物参与的碳氮循环过程对全球变暖的响应

造成全球气候变化的另一主要原因是全球气温的上升。至 20 世纪末,地球表面气温相比 100 a 前上升了 0.6 $^{\circ}\text{C}$,预计到 2100 年全球平均气温将会再升高 1.1—6.1 $^{\circ}\text{C}$ ^[5]。因此,土壤碳氮循环过程及其相关的微生物对温度变化的响应同样也是研究气候变暖对陆地生态系统影响的关键内容。

2.1 全球变暖与土壤微生物介导的碳循环

气温上升提高了土壤呼吸速率,进而影响土壤的固碳潜力。土壤碳对气候变暖的响应程度取决于土壤微生物对碳的利用效率^[45]。有机碳的稳定性和不同组分对温度的敏感程度也有很大的差异。例如,在高海拔永久冷冻区,增加冻融的频率会使土壤中有机碳降解速率提高^[46]。有人认为,相比初级生产力,土壤呼吸对温度更为敏感,因此气温升高会增加土壤与大气之间的碳净转化量,对全球气候变化产生正反馈作用^[47]。温度是土壤有机质矿化速率的重要决定因子,但土壤有机质种类和组成的复杂性,微生物可利用的底物质量变异很大^[48],导致温度和异养微生物呼吸之间的反馈关系仍有很多不确定性。另外,由于有机质易分解组分和难分解组分对温度的敏感性不同^[48-49],加上不同环境因子对土壤有机质存有潜在的干扰作用,从而影响了微生物对温度变化的响应。

总体上,大气温度升高会直接影响土壤微生物呼吸,预计全球平均气温升高 2 $^{\circ}\text{C}$,由微生物主导的土壤碳排放会增加到 10 Pg ^[50-51]。 CO_2 通量会因大气温度的升高而增加,而随着时间的延长,微生物慢慢适应了外界温度变化, CO_2 通量降低直至稳定不变。例如在美国哈弗森林土壤增温实验中就发现, CO_2 通量在土壤持续加温 5—6 a 后呈降低趋势,在 7—12 a 后无任何明显变化^[49]。由于不同微生物适宜生长的温度差异很大,温度升高也可能打破微生物群落结构的稳定性,进而减缓土壤有机碳的释放。例如,在北方森林土壤中,温度变化

不但使土壤真菌基因遗传性发生了迁移,细菌和真菌的数量与呼吸能力均降低 50%^[52]。同时,已有证据表明在北极冻土上对土壤增温会导致真菌数量的相对降低,同时也会改变细菌的群落结构^[53]。

近来有研究表明,全球变暖会促进甲烷的排放尤其是在高纬度永久冻土和湿地区域^[54]。例如,当大气温度升高时,加利福尼亚草地甲烷营养 II 型的数量降低^[26],而在北极苔原区,甲烷营养 II 型的数量却显著增加。气温升高可能引起产甲烷菌的群落变化从而改变土壤产 CH_4 途径。通过测定 $\delta^{13}\text{C}$ 含量和对产甲烷菌群落限制性片段长度多态性的分析,发现温度高于 40 °C 时土壤产甲烷主要以 CO_2 还原途径为主,而温度低于 30 °C 时,则由 CO_2 还原产甲烷途径和乙酸发酵产甲烷途径共同作用,并伴随有土壤产甲烷群落结构的迁移^[55]。由于气温升高可能同时增强产甲烷菌和甲烷氧化菌的活性,那么由它们所行使的产生或者消耗甲烷的过程是否会相互抵消则需要更为深入的研究。例如,气候变暖会增加北极湿地区域净初级生产力、改变水平面和土壤湿度,这些条件均有利于土壤产甲烷过程的进行,加大甲烷的排放;反过来在其他区域由于土壤干旱而增加了土壤含氧量,进而加速了土壤甲烷氧化过程,从而对甲烷排放产生了负反馈作用^[56]。

2.2 全球变暖与土壤微生物介导的氮循环

温度升高会增强土壤微生物的活性进而加速土壤有机质降解速率和土壤无机氮的释放,同时,温度变化还会影响参与氮循环过程的功能微生物特性(如氨氧化细菌、氨氧化古菌和反硝化细菌),进而改变由此驱动的生物地球氮循环过程。氨氧化细菌是整个自然界氨氧化作用的主要参与者,其最适生长温度为 25—30 °C,在不同温度下表现出一定的选择性和适应性。Avrahami 等人^[57]发现,温度对氨氧化菌种群结构的影响极其显著:在酸性土壤(pH 值 5.0—5.8)中当温度高于 30 °C 时,以 *Nitrosospira* Cluster 1 为主,在 30 °C 时以 *Nitrosospira* Cluster 3a、Cluster 3b 和 Cluster 9 为主,在 25 °C 时以 *Nitrosospira* Cluster 4 为主;在碱性(pH 值 7.9)土壤中,仅有 *Nitrosospira* Cluster 3a 会随温度发生变化,*Nitrosospira* Cluster 9 仅在高温低肥土壤中出现。当苏格兰农田土壤在温度为 10—30 °C 下培养 12 d 后,氨氧化细菌的数量和 mRNA 的反转录活性无变化,而氨氧化古菌的活性和群落结构显示出剧烈的变化^[58]。可以推测土壤氨氧化古菌在短时间内会积极响应外界环境的变化,特别是温度的变化^[59]。

短期效应试验发现温度在 25—35 °C 范围为土壤反硝化作用最适宜的温度,在 37 °C 下土壤反硝化活性未见显著增长^[60]。那么反硝化活性的变化与微生物个体或群落结构的生理适应性是否有关呢?上述研究进一步发现当温度小于 20 °C,土壤反硝化细菌丰度随温度升高而增加,并且与 *nirK* 和 *nirS* 型的反硝化细菌的群落迁移和活性变化相关。同样,Szükics 等^[59]发现奥地利原始森林土壤随着温度递增,即从 5 °C 逐步递增至 25 °C 时,反硝化微生物的功能基因 *nirK* 的丰度也剧增。可能的原因是土壤微生物结构或代谢在长期加温处理下适应了外界环境的变化。接下来的问题是,在环境温度变化时,硝化作用和反硝化作用谁为 N_2O 排放的主导过程呢?有研究发现当土壤的培养温度分别在 4、10、15、20、25、37 °C 时 N_2O 排放呈显著上升的趋势,在 37 °C 由硝化过程排放的 N_2O 贡献了 12%,除此之外,其它温度下硝化作用的贡献比例达 35%—50%^[61]。在北方森林冻土中, NO_3^- 含量受限时硝化作用主导土壤 N_2O 气体排放;反之,反硝化作用主导 N_2O 气体排放^[62]。

3 其它全球气候变化因子

除受上述这些气候变化因子的影响外,土壤微生物还受到来自氮沉降、天气变化如降雨、刮风、降雪等影响。氮沉降是指由于自然或人为的原因改变了氮素循环,排放到大气的大量含氮化合物经过物理和化学的变化而重新进入生态系统的过程^[63]。由于微生物参与凋落物分解、硝化与反硝化作用等地下生态过程,同时其数量、活性和群落结构受到氮输入剧增的影响;反过来也会对氮的增加产生一系列的响应。有研究者对 109 个已发表的实验结果进行了统计,发现生态系统中由于氮的沉降造成碳固定量增加 8%,而全球 CH_4 排放却增加 97%、氧化降低 38%, N_2O 排放增加 216%^[64]。上述研究还发现尽管氮沉降减少了 53%—67% CO_2 的排放,但最终温室效应却被相应增加的 CH_4 和 N_2O 排放所抵消。三者相互影响的关系却还不是特别明确,然而有一点可以肯定,当土壤氮饱和时, CO_2 倍增会促进土壤 N_2O 排放^[33]。

据 IPCC 预测,降水率减少或增加 20% 都会影响到陆地微生物群落结构和土壤有机质降解速率^[5]。降水

多少会直接影响微生物的生理活性,同时也会通过改变土壤孔隙排气和供氧状况而间接影响土壤微生物。土壤长期处于干旱状态时,微生物的生长和有机质的降解都会受到限制,因此会对生态系统碳通量造成负反馈^[65]。但另一方面,土壤干旱也会改善土壤通气状况,继而增强湿地和泥炭地碳循环过程,对生态系统碳通量产生正反馈作用^[66]。应用¹⁸O 和¹⁵N 双标记的方法,Kool 等^[67]发现在贫瘠砂壤上,当湿度为 50%—70% 时,N₂O 气体主要是由氨氧化细菌介导的反硝化作用产生;而湿度为 90% 时,则是由反硝化细菌介导的反硝化作用产生。上述研究主要依据氨氧化过程中不同步骤所需 O 的来源,即由 NH₃ 氧化为羟氨是利用土壤 O₂ 的 O,而羟氨氧化为 NO₂⁻是利用了 H₂O 的 O。因此,通过¹⁸O 和¹⁵N 双标记并结合抑制剂(如乙炔)抑制硝化过程的方法,有利于研究土壤硝化和反硝化过程主导的 N₂O 产生机制^[39]。

综上所述,微生物对温度、湿度等气候因子的响应需考虑不同生态系统和区域的差异性。例如,阿尔卑斯高山、北极和温带地区 3 个不同区域的微生物对温度的升高产生截然不同的响应^[68]。在生态系统或区域水平上定量描述气候变化与温室气体通量的反馈,才能综合各种信息提出一种基于全球水平的准确而令人信服的预测。

4 农业减排措施

气候变化的最主要表现是由于人类扰动增加而过量的向大气中排放 CO₂、CH₄ 和 N₂O 等温室气体,而农业是温室气体的主要排放源。全球范围内农业活动排放的 CH₄ 占总排放量的 50%,N₂O 占 60%,因此解决气候变化问题的根本措施就是减少人为温室气体的排放。通过陆地生态系统固碳、减少氮肥施入量,是实现温室气体减排、应对全球气候变化的重要手段之一。

农业管理措施(如耕作、施肥和灌溉等)和土地利用方式对土壤固碳功能的影响已受到广泛关注。长期免耕或者少耕可以提高土壤有机碳稳定性、减缓微生物的分解,进而增加土壤有机碳库。土壤在扰动相对较少的环境下有利于真菌群落的生长。据报道,土壤长期免耕或者少耕最多可增加 55 Pg 表层有机碳含量^[69]。然而,紧实的土壤也会在一定程度上促使 N₂O 气体排放,这也抵消了一部分土壤固碳的效益。土壤内蕴藏着约 2000 Pg 的有机碳,而农业或者其它土地利用方式的改变会在很大程度上刺激有机质降解,加快土壤 CO₂ 的释放^[70]。每年约有 1—2 Pg 的碳由于土地利用方式的改变而进入了大气(尤其是热带森林的砍伐)^[5]。研究发现,当土地利用方式由耕地转变为林地或者有土壤低氮施入时,均会促使土壤寡营养菌(如酸杆菌)的生长。相对于富营养菌(如变形菌)而言,寡营养菌生长缓慢进而缓解对有机质的降解效率。对湖南桃源站南方旱地红壤不同利用方式下(即林业区、退化区、农作区和恢复区)土壤氨氧化细菌和氨氧化古菌群落结构与土壤硝化活性的关系做了分析,结果发现,扰动最多的农作区和退化区上的群落结构差异最大^[71]。在上述实验地同样发现 4 种不同土地利用方式下,土壤甲烷氧化菌数量均是 I 型大于 II 型,且农作区的甲烷氧化菌多样性指数最低^[72]。另有研究发现不同类型的土壤中,甲烷氧化菌的类型在松树林土壤中主要以甲烷吸附能力强的甲烷营养 II 型为主导,而在草地土壤中则以甲烷营养 I 型居多^[73]。不同土地利用方式易引起土壤地表植被、土壤扰动程度及土壤养分含量的变异,这就制约着土壤甲烷氧化菌的生态学特征。

掌握和了解微生物生态特性和功能,对减缓温室气体排放、探索微生物调控机理具有重要作用^[45]。近来随着免培养分子技术的发展和运用,从土壤微生物介导的温室气体产生机理及影响因素入手,使得通过调控介导土壤碳氮循环的微生物功能特性而达到减缓温室气体排放的目的成为可能(表 1)。例如应用硝化抑制剂抑制土壤氨氧化微生物的功能起到如下作用:减少氮肥淋溶和硝化反硝化作用氮损失,提高氮肥利用率^[88];同时减少硝化反硝化过程产生的 N₂O 和 CH₄ 气体的排放,缓解全球变暖带来的负面效应^[89]。

5 总结和展望

人类活动的扰动已加剧了全球气候变化,这不仅影响了地上植物的生长和群落组成,还直接或间接地影响了土壤微生物活性,特别是微生物介导的生物地球化学循环过程^[1]。尽管对气候变化与土壤微生物的影响及相应的反馈机制已有一定的认识,但对土壤微生物介导的温室气体产生机理,如何通过调控微生物功能特性而增加土壤碳储量、减缓土壤温室气体排放等一系列问题亟待解决。

表1 分子生物学技术在我国土壤微生物碳氮循环研究中的应用

Table 1 The application of molecular approaches in Chinese soil microorganism related to carbon and nitrogen cycling

目标微生物 Target group	实验处理 Treatment	土壤类型 Soil type	研究方法* Method	参考文献 Reference
细菌 Bacteria	长期施肥处理	棕壤	定量 PCR/DGGE	[74]
	不同水稻品种和氮水平	水稻土	克隆文库/T-RFLP	[75]
	CO ₂ 倍增	水稻土	定量 PCR/DGGE	[76]
	西双版纳热带阔叶林地区	矿质土壤	克隆文库/T-RFLP	[77]
	长期施肥处理	红壤/潮土	DGGE	[78]
氨氧化菌 Ammonia-oxidizing oxidizer	长期施肥处理、不同利用方式	潮棕壤	DGGE	[79]
	不同氮肥处理	水稻土	克隆文库	[80]
	长期施肥处理	潮土	定量 PCR/DGGE	[41]
	不同氮水平	水稻土	定量 PCR/DGGE	[81]
	长期施肥处理	旱地红壤	定量 PCR/ARDRA	[40]
甲烷氧化菌 Methanotroph	青藏高原若尔盖湿地	泥炭地	克隆文库/DGGE	[82]
	长期施肥处理	水稻土	DGGE/定量 PCR	[72]
	放牧	草原土	DGGE	[83]
	¹³ CH ₄ 处理	水稻土	PLFA-SIP/RNA-SIP	[84]
产甲烷菌 Methanogen	不同水稻品种	水稻土	定量 PCR/T-RFLP	[85]
	青藏高原若尔盖湿地	泥炭地	富集培养/定量 PCR	[86]
反硝化菌 Denitrifier	长期施肥处理	水稻土	定量 PCR/T-RFLP	[87]

* DGGE: 变性梯度凝胶电泳 Denaturing Gradient Gel Electrophoresis; T-RFLP: 限制性片段长度多态性 Terminal Restriction Fragment Length Polymorphism, ARDRA: 核糖体 DNA 扩增片段限制性内切酶分析 Amplified Ribosomal DNA Restriction Analysis; SIP: 稳定性同位素标记 Stable Isotope Probing

早期由于缺乏研究大量野外样品微生物多样性的理论模型和技术手段,加上鲜有大尺度生态系统模型用于调查野外微生物群落结构,致使微生物活性很难和生态系统功能相关联^[90]。由于土壤是一个复杂的异质体系,土壤中可培养微生物只占其微生物总数的 0.1%—1%,尽管分子生物学技术在微生物生态学研究中的应用提供了大量不可培养微生物的遗传多样性信息,但很难把微生物活性和生态功能相关联,即微生物是如何通过调节自身机制去适应、响应和反馈全球气候变化仍是一个未决的问题^[91]。近些年,随着人们对全球气候变化的关注,地上部分即大气-植物相关的研究已取得了长足进展,但地下部分土壤微生物以及与地上部分之间的耦合关系仍比较薄弱,特别是微生物主导的碳氮循环过程及其对全球变化的反馈机制仍是研究的关键。

References:

- [1] Bardgett R D, Freeman C, Ostle N J. Microbial contributions to climate change through carbon cycle feedbacks. *The ISME Journal*, 2008, 2(8): 805-814.
- [2] Singh B K, Bardgett R D, Smith P, Reay D S. Microorganisms and climate change: terrestrial feedbacks and mitigation options. *Nature Reviews Microbiology*, 2010, 8(11): 779-790.
- [3] Arneeth A, Niinemets U. Induced BVOCs: how to bug our models? *Trends in Plant Science*, 2010, 15(3): 118-125.
- [4] Gärdenäs A I, Ågren G I, Bird J A, Clarholm M, Hallin S, Ineson P, Kätterer T, Khicker H, Nilsson S I, Näsholm T, Ogle S, Paustian K, Persson T, Stendahl J. Knowledge gaps in soil carbon and nitrogen interactions-From molecular to global scale. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(4): 702-717.
- [5] IPCC. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA. Nature Publishing Group, a division of Macmillan Publishers Limited, 2007.
- [6] Reich P B, Hungate B A, Luo Y Q. Carbon-nitrogen interactions in terrestrial ecosystems in response to rising atmospheric carbon dioxide. *Annual Review of Ecology Evolution, and Systematics*, 2006, 37: 611-636.
- [7] Carney K M, Hungate B A, Drake B G, Megonigal J P. Altered soil microbial community at elevated CO₂ leads to loss of soil carbon. *Proceedings*

- of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2007, 104(12): 4990-4995.
- [8] Zak D R, Pregitzer K S, King J S, Holmes W E. Elevated atmospheric CO₂, fine roots and the response of soil microorganisms: a review and hypothesis. *New Phytologist*, 2000, 147(1): 201-222.
- [9] Bardgett R D, De Deyn G B, Ostle N J. Plant-soil interactions and the carbon cycle. *Journal of Ecology*, 2009, 97(5): 838-839.
- [10] Schimel D S, House J I, Hibbard K A, Bousquet P, Ciais P, Peylin P, Braswell B H, Apps M J, Baker D, Bondeau A, Canadell J, Churkina G, Cramer W, Denning A S, Field C B, Friedlingstein P, Goodale C, Heimann M, Houghton R A, Melillo J M, Moore B III, Murdiyarso D, Noble I, Pacala S W, Prentice I C, Raupach M R, Rayner P J, Scholes R J, Steffen W L, Wirth C. Recent patterns and mechanisms of carbon exchange by terrestrial ecosystems. *Nature*, 2001, 414(6860): 169-172.
- [11] Parniske M. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nature Reviews Microbiology*, 2008, 6(10): 763-775.
- [12] Parrent J L, Morris W F, Vilgalys R. CO₂-enrichment and nutrient availability alter ectomycorrhizal fungal communities. *Ecology*, 2006, 87(9): 2278-2287.
- [13] Ge Y, Chen C R, Xu Z H, Oren R, He J Z. The spatial factor, rather than elevated CO₂, controls the soil bacterial community in a temperate forest ecosystem. *Applied and Environmental Microbiology*, 2010, 76(22): 7429-7436.
- [14] Hendrey G R, Ellsworth D S, Lewin K F, Nagy L J. A free-air enrichment system for exposing tall forest vegetation to elevated atmospheric CO₂. *Global Change Biology*, 1999, 5(3): 293-309.
- [15] Reddy A R, Rasineni G K, Raghavendra A S. The impact of global elevated CO₂ concentration on photosynthesis and plant productivity. *Current Science*, 2010, 99(1): 46-57.
- [16] Kandeler E, Mosier A R, Morgan J A, Milchunas D G, King J Y, Rudolph S, Tschirko D. Response of soil microbial biomass and enzyme activities to the transient elevation of carbon dioxide in a semi-arid grassland. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(8): 2448-2460.
- [17] Castro H F, Classen A T, Austin E E, Norby R J, Schadt C W. Soil microbial community responses to multiple experimental climate change drivers. *Applied and Environmental Microbiology*, 2010, 76(4): 999-1007.
- [18] Horz H P, Barbrook A, Field C B, Bohannan B J M. Ammonia-oxidizing bacteria respond to multifactorial global change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(42): 15136-15141.
- [19] Hungate B A, Jaeger C H, Gamara G, Chapin F S, Field C B. Soil microbiota in two annual grasslands: responses to elevated atmospheric CO₂. *Oecologia*, 2000, 124(4): 589-598.
- [20] Dermody O, Weltzin J F, Engel E C, Allen P, Norby R J. How do elevated [CO₂], warming, and reduced precipitation interact to affect soil moisture and LAI in an old field ecosystem?. *Plant and Soil*, 2007, 301(1/2): 255-266.
- [21] Reay D S. Sinking methane. *Biologist*, 2003, 50(1): 15-19.
- [22] Phillips R L, Whalen S C, Schlesinger W H. Influence of atmospheric CO₂ enrichment on methane consumption in a temperate forest soil. *Global Change Biology*, 2001, 7(5): 557-563.
- [23] McLain J E T, Kepler T B, Ahmann D M. Belowground factors mediating changes in methane consumption in a forest soil under elevated CO₂. *Global Biogeochemical Cycles*, 2002, 16: 1050. doi:10.1029/2001GB001439.
- [24] Whalen S C, Reeburgh W S. Consumption of atmospheric methane by Tundra soils. *Nature*, 1990, 346(6280): 160-162.
- [25] Cheng W, Inubushi K, Hoque M M, Sasaki H, Kobayashi K, Yagi K, Okada M, Hasegawa T. Effect of elevated [CO₂] on soil bubble and CH₄ emission from a rice paddy: a test by ¹³C pulse-labeling under free-air CO₂ enrichment. *Geomicrobiology Journal*, 2008, 25(7): 396-403.
- [26] Horz H P, Rich V, Avrahami S, Bohannan B J M. Methane-oxidizing bacteria in a California upland grassland soil: diversity and response to simulated global change. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 71(5): 2642-2652.
- [27] Lu Y H, Conrad R. In situ stable isotope probing of methanogenic archaea in the rice rhizosphere. *Science*, 2005, 309(5737): 1088-1090.
- [28] Sakai S, Imachi H, Sekiguchi Y, Ohashi A, Harada H, Kamagata Y. Isolation of key methanogens for global methane emission from rice paddy fields: a novel isolate affiliated with the clone cluster rice cluster I. *Applied and Environmental Microbiology*, 2007, 73(13): 4326-4331.
- [29] Morris S A, Radajewski S, Willison T W, Murrell J C. Identification of the functionally active methanotroph population in a peat soil microcosm by stable-isotope probing. *Applied and Environmental Microbiology*, 2002, 68(3): 1446-1453.
- [30] Crutzen P J, Mosier A R, Smith K A, Winiwarter W. N₂O release from agro-biofuel production negates global warming reduction by replacing fossil fuels. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 2007, 7(4): 11191-11205.
- [31] Ravishankara A R, Daniel J S, Portmann R W. Nitrous Oxide (N₂O): the dominant ozone-depleting substance emitted in the 21st century. *Science*, 2009, 326(5949): 123-125.
- [32] Barnard R, Barthes L, Le Roux X, Leadley P W. Dynamics of nitrifying activities, denitrifying activities and nitrogen in grassland mesocosms as altered by elevated CO₂. *New Phytologist*, 2004, 162(2): 365-376.
- [33] Baggs E M, Richter M, Cadisch G, Hartwig U A. Denitrification in grass swards is increased under elevated atmospheric CO₂. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, 35(5): 729-732.
- [34] Conrad R. Soil microorganisms as controllers of atmospheric trace gases (H₂, CO, CH₄, OCS, N₂O, and NO). *Microbiological Reviews*, 1996, 60(4): 609-640.
- [35] Poth M, Focht D D. ¹⁵N kinetic analysis of N₂O production by *Nitrosomonas europaea*: an examination of nitrifier denitrification. *Applied and Environmental Microbiology*, 1985, 49(5): 1134-1141.
- [36] Sutka R L, Ostrom N E, Ostrom P H, Gandhi H, Breznak J A. Nitrogen isotopomer site preference of N₂O produced by *Nitrosomonas europaea* and *Methylococcus capsulatus* Bath. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 2003, 17(7): 738-745.

- [37] Morales S E, Cosart T, Holben W E. Bacterial gene abundances as indicators of greenhouse gas emission in soils. *The ISME Journal*, 2010, 4(6): 799-808.
- [38] Salles J F, Poly F, Schmid B, Le Roux X. Community niche predicts the functioning of denitrifying bacterial assemblages. *Ecology*, 2009, 90(12): 3324-3332.
- [39] Wrage N, van Groenigen J W, Oenema O, Baggs E M. A novel dual-isotope labelling method for distinguishing between soil sources of N_2O . *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 2005, 19(22): 3298-3306.
- [40] He J Z, Shen J P, Zhang L M, Zhu Y G, Zheng Y M, Xu M G, Di H. Quantitative analyses of the abundance and composition of ammonia-oxidizing bacteria and ammonia-oxidizing archaea of a Chinese upland red soil under long-term fertilization practices. *Environmental Microbiology*, 2007, 9(9): 2364-2374.
- [41] Shen J P, Zhang L M, Zhu Y G, Zhang J B, He J Z. Abundance and composition of ammonia-oxidizing bacteria and ammonia-oxidizing archaea communities of an alkaline sandy loam. *Environmental Microbiology*, 2008, 10(6): 1601-1611.
- [42] Zhang L M, Offre P R, He J Z, Verhamme D T, Nicol G W, Prosser J I. Autotrophic ammonia oxidation by soil thaumarchaea. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(40): 17240-17245.
- [43] Yoshida N, Toyoda S. Constraining the atmospheric N_2O budget from intramolecular site preference in N_2O isotopomers. *Nature*, 2000, 405(6784): 330-334.
- [44] Baggs E M. A review of stable isotope techniques for N_2O source partitioning in soils: recent progress, remaining challenges and future considerations. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 2008, 22(11): 1664-1672.
- [45] Allison S D, Wallenstein M D, Bradford M A. Soil-carbon response to warming dependent on microbial physiology. *Nature Geoscience*, 2010, 3(5): 336-340.
- [46] Schuur E A G, Vogel J G, Crummer K G, Lee H, Sickman J O, Osterkamp T E. The effect of permafrost thaw on old carbon release and net carbon exchange from tundra. *Nature*, 2009, 459(7246): 556-559.
- [47] Cox P M, Betts R A, Jones C D, Spall S A, Totterdell I J. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature*, 2000, 408(6809): 184-187.
- [48] Davidson E A, Janssens I A. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, 2006, 440(7081): 165-173.
- [49] Melillo J M, Steudler P A, Aber J D, Newkirk K, Lux H, Bowles F P, Catricala C, Magill A, Ahrens T, Morrisseau S. Soil warming and carbon-cycle feedbacks to the climate system. *Science*, 2002, 298(5601): 2173-2176.
- [50] Bond-Lamberty B, Thomson A. Temperature-associated increases in the global soil respiration record. *Nature*, 2010, 464(7288): 579-582.
- [51] Davidson E A, Ishida F Y, Nepstad D C. Effects of an experimental drought on soil emissions of carbon dioxide, methane, nitrous oxide, and nitric oxide in a moist tropical forest. *Global Change Biology*, 2004, 10(5): 718-730.
- [52] Allison S D, Treseder K K. Warming and drying suppress microbial activity and carbon cycling in boreal forest soils. *Global Change Biology*, 2008, 14(12): 2898-2909.
- [53] Rinnan R, Michelsen A, Bååth E, Jonasson S. Fifteen years of climate change manipulations alter soil microbial communities in a subarctic heath ecosystem. *Global Change Biology*, 2007, 13(1): 28-39.
- [54] Zhuang Q, Melillo J M, Kicklighter D W, Prinn R G, McGuire A D, Steudler P A, Felzer B S, Hu S. Methane fluxes between terrestrial ecosystems and the atmosphere at northern high latitudes during the past century: a retrospective analysis with a process-based biogeochemistry model. *Global Biogeochemical Cycles*, 2004, 18: GB3010, doi:10.1029/2004GB002239.
- [55] Conrad R, Klose M, Noll M. Functional and structural response of the methanogenic microbial community in rice field soil to temperature change. *Environmental Microbiology*, 2009, 11(7): 1844-1853.
- [56] Christensen T R, Christensen T R, Ekberg A, Ström L, Mastepanov M, Panikov N, Öquist M, Svensson B H, Nykänen H, Martikainen P J, Oskarsson H. Factors controlling large scale variations in methane emissions from wetlands. *Geophysical Research Letters*, 2003, 30(7): 10-13.
- [57] Avrahami S, Conrad R. Patterns of community change among ammonia oxidizers in meadow soils upon long-term incubation at different temperatures. *Applied and Environmental Microbiology*, 2003, 69(10): 6152-6164.
- [58] Tourna M, Freitag T E, Nicol G W, Prosser J I. Growth, activity and temperature responses of ammonia-oxidizing archaea and bacteria in soil microcosms. *Environmental Microbiology*, 2008, 10(5): 1357-1364.
- [59] Szukics U, Abell G C J, Hödl V, Mitter B, Sessitsch A, Hacki E, Zechmeister-Boltenstern S. Nitrifiers and denitrifiers respond rapidly to changed moisture and increasing temperature in a pristine forest soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 2010, 72(3): 395-406.
- [60] Braker G, Schwarz J, Conrad R. Influence of temperature on the composition and activity of denitrifying soil communities. *FEMS Microbiology Ecology*, 2010, 73(1): 134-148.
- [61] Avrahami S, Liesack W, Conrad R. Effects of temperature and fertilizer on activity and community structure of soil ammonia oxidizers. *Environmental Microbiology*, 2003, 5(8): 691-705.
- [62] Öquist M G, Petrone K, Nilsson M, Klemedtsson L. Nitrification controls N_2O production rates in a frozen boreal forest soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, 39(7): 1809-1811.
- [63] Meixner T, Fenn M. Biogeochemical budgets in a Mediterranean catchment with high rates of atmospheric N deposition-importance of scale and temporal asynchrony. *Biogeochemistry*, 2004, 70(3): 331-356.
- [64] Liu L L, Greaver T L. A review of nitrogen enrichment effects on three biogenic GHGs: the CO_2 sink may be largely offset by stimulated N_2O and

- CH₄ emission. *Ecology Letters*, 2009, 12(10): 1103-1117.
- [65] Fierer N, Schimel J P. A proposed mechanism for the pulse in carbon dioxide production commonly observed following the rapid rewetting of a dry soil. *Soil Science Society of America Journal*, 2003, 67(3): 798-805.
- [66] Freeman C, Nevison G B, Kang H, Hughes S, Reynolds B, Hudson JA. Contrasted effects of simulated drought on the production and oxidation of methane in a mid-Wales wetland. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, 34(1): 61-67.
- [67] Kool D M, Dolfing J, Wrage N, van Groenigen J W. Nitrifier denitrification as a distinct and significant source of nitrous oxide from soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(1): 174-178.
- [68] Meier I C, Leuschner C. Belowground drought response of European beech: fine root biomass and carbon partitioning in 14 mature stands across a precipitation gradient. *Global Change Biology*, 2008, 14(9): 2081-2095.
- [69] Conant R T, Smith G R, Paustian K. Spatial variability of soil carbon in forested and cultivated sites: Implications for change detection. *Journal of Environmental Quality*, 2003, 32(1): 278-286.
- [70] Smith P, Martino D, Cai Z, Gwary D, Janzen H, Kumar P, McCarl B, Ogle S, O'Mara F, Rice C, Scholes B, Sirotenko O, Howden M, McAllister T, Pan G, Romanenkov V, Schneider U, Towprayoon S, Wattenbach M, Smith J. Greenhouse gas mitigation in agriculture. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 2008, 363(1492): 789-813.
- [71] Ying J Y, Zhang L M, He J Z. Putative ammonia-oxidizing bacteria and archaea in an acidic red soil with different land utilization patterns. *Environmental Microbiology Reports*, 2010, 2(2): 304-312.
- [72] Zheng Y, Zhang L M, Zheng Y M, Di H, He J Z. Abundance and community composition of methanotrophs in a Chinese paddy soil under long-term fertilization practices. *Journal of Soils and Sediments*, 2008, 8(6): 406-414.
- [73] Singh B K, Tate K R, Kolipaka G, Hedley C B, Macdonald C A, Millard P, Murrell J C. Effect of afforestation and reforestation of pastures on the activity and population dynamics of methanotrophic bacteria. *Applied and Environmental Microbiology*, 2007, 73(16): 5153-5161.
- [74] Shen J P, Zhang L M, Guo J F, Ray J L, He J Z. Impact of long-term fertilization practices on the abundance and composition of soil bacterial communities in Northeast China. *Applied Soil Ecology*, 2010, 46(1): 119-124.
- [75] Wu L Q, Ma K, Lu Y H. Prevalence of betaproteobacterial sequences in *nifH* gene pools associated with roots of modern rice cultivars. *Microbial Ecology*, 2009, 57(1): 58-68.
- [76] Feng Y Z, Lin X G, Wang Y M, Zhang J, Mao T T, Yin R, Zhu J G. Free-air CO₂ enrichment (FACE) enhances the biodiversity of purple phototrophic bacteria in flooded paddy soil. *Plant and Soil*, 2009, 324(1/2): 317-328.
- [77] Chan O C, Yang X D, Fu Y, Feng Z L, Sha L Q, Casper P, Zou X M. 16S rRNA gene analyses of bacterial community structures in the soils of evergreen broad-leaved forests in south-west China. *FEMS Microbiology Ecology*, 2006, 58(2): 247-259.
- [78] Ge Y, He J Z, Zhu Y G, Zhang J B, Xu Z, Zhang L M, Zheng Y M. Differences in soil bacterial diversity: driven by contemporary disturbances or historical contingencies? *The ISME Journal*, 2008, 2(3): 254-264.
- [79] Yu W T, Xu Y G, Bi M L, Ma Q, Zhou H. Activity and composition of ammonia-oxidizing bacteria in an aquatic brown soil as influenced by land use and fertilization. *Pedosphere*, 2010, 20(6): 789-798.
- [80] Wang Y A, Ke X B, Wu L Q, Lu Y H. Community composition of ammonia-oxidizing bacteria and archaea in rice field soil as affected by nitrogen fertilization. *Systematic and Applied Microbiology*, 2009, 32(1): 27-36.
- [81] Chen X P, Zhu Y G, Xia Y, Shen J P, He J Z. Ammonia-oxidizing archaea: important players in paddy rhizosphere soil? *Environmental Microbiology*, 2008, 10(8): 1978-1987.
- [82] Yun J L, Ma A Z, Li Y M, Zhuang G Q, Wang Y F, Zhang H X. Diversity of methanotrophs in Zoige wetland soils under both anaerobic and aerobic conditions. *Journal of Environmental Sciences*, 2010, 22(8): 1232-1238.
- [83] Zhou X Q, Wang Y F, Huang X Z, Hao Y B, Tian J Q, Wang J Z. Effects of grazing by sheep on the structure of methane-oxidizing bacterial community of steppe soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(1): 258-261.
- [84] Qiu Q F, Noll M, Abraham W R, Lu Y H, Conrad R. Applying stable isotope probing of phospholipid fatty acids and rRNA in a Chinese rice field to study activity and composition of the methanotrophic bacterial communities *in situ*. *The ISME Journal*, 2008, 2(6): 602-614.
- [85] Ma K, Qiu Q F, Lu Y H. Microbial mechanism for rice variety control on methane emission from rice field soil. *Global Change Biology*, 2010, 16(11): 3085-3095.
- [86] Zhang G S, Tian J Q, Jiang N, Guo X P, Wang Y F, Dong X Z. Methanogen community in Zoige wetland of Tibetan plateau and phenotypic characterization of a dominant uncultured methanogen cluster ZC-I. *Environmental Microbiology*, 2008, 10(7): 1850-1860.
- [87] Chen Z, Luo X Q, Hu R G, Wu M N, Wu J S, Wei W X. Impact of long-term fertilization on the composition of denitrifier communities based on nitrite reductase analyses in a paddy soil. *Microbial Ecology*, 2010, 60(4): 850-861.
- [88] Amberger A. Research on dicyandiamide as a nitrification inhibitor and future outlook. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 1989, 20(19/20): 1933-1955.
- [89] Di H J, Cameron K C. Mitigation of nitrous oxide emissions in spray-irrigated grazed grassland by treating the soil with dicyandiamide, a nitrification inhibitor. *Soil Use and Management*, 2003, 19(4): 284-290.
- [90] Finlay B J. Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science*, 2002, 296(5570): 1061-1063.
- [91] van der Heijden M G A, Bardgett R D, van Straalen N M. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 2008, 11(3): 296-310.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 31, No. 11 June, 2011 (Semimonthly)

CONTENTS

Responses of microbes-mediated carbon and nitrogen cycles to global climate change	SHEN Jupei, HE Jizheng (2957)
Formation of cyanobacterial blooms in Lake Chaohu and the photosynthesis of dominant species hypothesis	JIA Xiaohui, SHI Dingji, SHI Mianhong, et al (2968)
Unbalanced cyclical fluctuation pattern of intermittent outbreaks of beet armyworm <i>Spodoptera exigua</i> (Hübner) in China	WEN Lizhang, ZHANG Youjun, ZHU Liang, et al (2978)
Self-organizing feature map classification and ordination of <i>Larix principis-rupprechtii</i> forest in Pangquangou Nature Reserve	ZHANG Qindi, ZHANG Jintun, Suriguga, et al (2990)
Ecological effects of lakeside wetlands restoration in Dalian Lake, Shanghai	WU Di, YUE Feng, LUO Zukui, et al (2999)
Soil organic carbon storage and profile inventory in the different vegetation types of Luya Mountain	WU Xiaogang, GUO Jinping, YANG Xiuyun, et al (3009)
Response of soil microbial community structure to the leaf litter decomposition of three typical broadleaf species in mid-subtropical area, southern China	ZHANG Shengxi, CHEN Falin, ZHENG Hua (3020)
The decomposition of coniferous and broadleaf mixed litters significantly changes the carbon metabolism diversity of soil microbial communities in subtropical area, southern China	CHEN Falin, ZHENG Hua, YANG Bosu, et al (3027)
Spatiotemporal heterogeneity of topsoil nutrients in Karst Peak-Cluster depression area of Northwest Guangxi, China	LIU Shujuan, ZHANG Wei, WANG Kelin, et al (3036)
Effects of cadmium stress on the activities of antioxidant enzymes, digestive enzymes and the membrane lipid peroxidation of the mangrove mud clam <i>Geloina coaxans</i> (Gmelin)	LAI Tinghe, HE Binyuan, FAN Hangqing, et al (3044)
The edge effects on tree-liana relationship in a secondary natural forest in Bawangling Nature Reserve, Hainan Island, China	WU Yuna, TAO Jianping, XI Weimin, et al (3054)
Soilwater deficit under different artificial vegetation restoration in the semi-arid hilly region of the Loess Plateau	YANG Lei, WEI Wei, MO Baoru, et al (3060)
The diurnal trends of sensible and latent heat fluxes of a subtropical evergreen coniferous plantation subjected to seasonal drought	HE Youwei, WANG Qiubing, WEN Xuefa, et al (3069)
Ecological adaptability of photosynthesis and water use for <i>Tamarix ramosissima</i> in the southern periphery of Gurbantungut Desert, Xinjiang	WANG Shanshan, CHEN Xi, WANG Quan, et al (3082)
Estimation of leaf area index of cotton using digital Imaging	WANG Fangyong, WANG Keru, LI Shaokun, et al (3090)
Different response of photosynthetic apparatus between wild soybean (<i>Glycine soja</i>) and cultivated soybean (<i>Glycine max</i>) to NaCl stress	XUE Zhongcai, GAO Huiyuan, LIU Jie (3101)
Effects of water and phosphorus supply on morphology and structure of special root hairs on nodal roots of wheat (<i>Triticum aestivum</i> L.)	ZHANG Jun, HE Dexian, DUAN Zengqiang (3110)
Applications of species indicator for analyzing plant community types and their biodiversity at Kunyushan National Forest Reserve	SUN Zhiqiang, ZHANG Xingyao, ZHU Yanpeng, et al (3120)
Societal metabolism for chinese provinces based on multi-scale integrated analysis of societal metabolism (MSIASM)	LIU Ye, GENG Yong, ZHAO Hengxin (3133)
Comparative gene expression analysis for leaf trichomes of tobacco grown in two different regions in China	CUI Hong, JI Hao, YANG Huijuan, et al (3143)
Performance evaluation of B biotype whitefly, <i>Bemisia tabaci</i> on 23 host plants	AN Xincheng, GUO Qiang, HU Qiongbo (3150)
Studies of hemocytes DNA damage by two pesticides acetamiprid and chlorpyrifos in predaceous spiders of <i>Pardosa astrigera</i> Koch	LI Rui, LI Shengcai, LIU Jia, (3156)
Effects of the fungicide prochloraz on the rotifer <i>Brachionus calyciflorus</i>	LI Daming, LU Zhenghe, FENG Qi, et al (3163)
Effects of long- and short-term successive parthenogenesis on life history and genetics characteristics of <i>Brachionus calyciflorus</i>	GE Yali, XI Yilong (3170)
Review and Monograph	
Review of the relationship between regional landscape pattern and surface water quality	ZHAO Jun, YANG Kai, TAI Jun, et al (3180)
Review of dew action effect on plants	YE Youhua, PENG Shaolin (3190)
Advances in Botryosphaeriaceae: identification, phylogeny and molecular ecology	CHENG Yanlin, LIANG Jun, LÜ Quan, et al (3197)
Advances in research on the mechanisms of age-related productivity decline of planted forests	MAO Peili, CAO Banghua, TIAN Wenxia, et al (3208)
The application of tree-ring on forest disturbance history reconstruction	FENG Xiaohui, CHENG Ruimei, XIAO Wenfa, et al (3215)
Research advances on stress responsive WRKY transcription factors in plants	LI Ran, LOU Yonggen (3223)
Scientific Note	
The soil microbial activities and microbial biomass in Sanjiangyuan Alpine grassland	REN Zuohua, ZHANG Yuguang, LI Diqiang, et al (3232)
The differences of water use efficiency (WUE) among three <i>Populus deltoids</i> clones, and the cloning and characterization of related gene, <i>PdERECTA</i>	GUO Peng, XIA Xinli, YIN Weilun (3239)
Arthropod community reestablishment and niche of the main groups in kiwifruit orchards	DU Chao, ZHAO Huiyan, GAO Huanhuan, et al (3246)

2009 年度生物学科总被引频次和影响因子前 10 名期刊★

(源于 2010 年版 CSTPCD 数据库)

排序 Order	期刊 Journal	总被引频次 Total citation	排序 Order	期刊 Journal	影响因子 Impact factor
1	生态学报	11764	1	生态学报	1.812
2	应用生态学报	9430	2	植物生态学报	1.771
3	植物生态学报	4384	3	应用生态学报	1.733
4	西北植物学报	4177	4	生物多样性	1.553
5	生态学杂志	4048	5	生态学杂志	1.396
6	植物生理学通讯	3362	6	西北植物学报	0.986
7	JOURNAL OF INTEGRATIVE PLANT BIOLOGY	3327	7	兽类学报	0.894
8	MOLECULAR PLANT	1788	8	CELL RESEARCH	0.873
9	水生生物学报	1773	9	植物学报	0.841
10	遗传学报	1667	10	植物研究	0.809

★《生态学报》2009 年在核心版的 1964 种科技期刊排序中总被引频次 11764 次,全国排名第 1;影响因子 1.812,全国排名第 14;第 1—9 届连续 9 年入围中国百种杰出学术期刊;中国精品科技期刊

编辑部主任 孔红梅

执行编辑 刘天星 段 靖

生 态 学 报
(SHENGTAI XUEBAO)
(半月刊 1981 年 3 月创刊)
第 31 卷 第 11 期 (2011 年 6 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA
(Semimonthly, Started in 1981)
Vol. 31 No. 11 2011

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel:(010)62941099 www.ecologica.cn Shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	冯宗炜	Editor-in-chief	FENG Zong-Wei
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717	Published by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net	Distributed by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元