

DOI: 10.5846/stxb201407051384

曹鹏, 贺纪正. 微生物生态学理论框架. 生态学报, 2015, 35(22): - .

Cao P, He J Z. A preliminary theoretical framework of microbial ecology. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(22): - .

微生物生态学理论框架

曹 鹏, 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: 微生物是生态系统的重要组成部分, 直接或间接地参与所有的生态过程。微生物生态学是基于微生物群体的科学, 利用微生物群体 DNA/RNA 等标志物, 重点研究微生物群落构建、组成演变、多样性及其与环境的关系, 在生态学理论的指导和反复模型拟合下由统计分析得出具有普遍意义的结论。其研究范围从基因尺度到全球尺度。分子生物学技术的发展, 使人们可以直接从基因水平上考查其多样性, 从而使得对微生物空间分布格局及其成因的深入研究成为可能。进而可以从方法学探讨微生物生物多样性、分布格局、影响机制及其对全球变化的响应等。在微生物生态学研究, 群落构建与演化、分布特征(含植物-微生物相互关系)、执行群体功能的机理(生物地球化学循环等)、对环境变化的响应与反馈机理是今后需要关注的重点领域。本文概述了微生物生态学的概念, 并初步提出其理论框架, 在对比宏观生态学基础理论和模型的基础上, 分析微生物多样性的研究内容、研究方法和群落构建的理论机制, 展望了今后研究的重点领域。

关键词: 微生物生态学; 理论框架; 理论模型; 生态学机制

A preliminary theoretical framework of microbial ecology

CAO Peng, HE Jizheng*

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

Abstract: Microorganisms are important parts of ecosystems, and are essential to virtually all ecological processes such as the material cycle and energy transformation. Microbial ecology is the ecology of microorganisms, especially the guilds/consortia or community, and their relationship with one another and with their environment. Using DNA/RNA as the biomarker from the gene to the global scale, the construction of communities, change in composition, diversity, and the relationship with the environment are investigated. Sampling designs, statistical evaluation of results, and modeling approaches are widely used in microbial ecology studies. The target is to reach universal conclusions through model fitting and ecological theoretical syntheses. However, microbial ecology is limited by the lack of conceptual and theoretical approaches. The rapid accumulation of molecular data is uncovering vast diversity, abundant uncultivated microbial groups, and novel microbial functions. This accumulation of data requires the application of theory to provide organization, structure, mechanistic insight, and, ultimately, predictive power that is of practical value, but the application of theory in microbial ecology is currently very limited where, paradoxically, it is required most. It is possible that microbial diversity can be measured at the gene level using molecular biological technology. After a brief historical introduction, microbial diversity and the function in ecosystem are reviewed, and ecological parameters and their measurement are then discussed. This work also provides insights into relevant methodologies for the characterization of microorganisms in the environment. Differences between micro-and macro-organisms when ecological theories are applied are also described. Microbial activities in biogeochemical cycling and applied aspects of microbial ecology could also be considered in future. We argue that the full

基金项目: 国家自然科学基金(41025004, 41230857); 地下生态调查(STSN-21-02)项目

收稿日期: 2014-07-05; 网络出版日期: 2015-04-20

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

potential of the ongoing revolution will not be realized if research is not directed and driven by theory, and that the generality of established ecological theory must be tested using microbial systems. Understanding the ecology of microorganisms is arguably one of the most compelling intellectual challenges facing contemporary ecology. Although worthy for its intellectual merits alone, developing such an understanding is essential to meet many of the major challenges facing human society today, such as the management of natural ecosystems and the mitigation of climate change. In addition to carbon fixation, the key metabolic processes of microorganisms (including nitrogen fixation, methane metabolism, and sulfur metabolism) collectively control global biogeochemical cycling. The studies in the theoretical field have primarily focused on terrestrial macro-organisms for a long time. The microbial ecosystem has been neglected, especially the construction of a theoretical framework. However, microorganisms drive the biogeochemical cycling of elements and participate in ecosystem process. Therefore, the construction of a theoretical framework is crucial to the proper development of this academic subject. In this paper, we briefly introduce the concepts and research approaches of microbial ecology, research units (guilds/consortia, community), and the theoretical framework. Furthermore, we compare the application of ecological theories in microbial, animal, and botanical communities. This paper introduces microbial guilds/consortia and communities and explores a preliminary theoretical framework to the microbial ecology field, extending and deepening our understanding of microbial ecology. We also predict developments in the field of microbial ecology.

Key Words: microbial ecology; theoretical framework; theoretical models; ecological mechanism

微生物生态学(microbial ecology)是基于微生物群体(guilds/consortium, community)的科学。微生物生态学的研究在于探究微生物群体之间及微生物群体与环境之间的关系。微生物生态学的研究对象更强调把微生物作为一个群体,这些存在物质交换、能量流动和信息交流的群体有机地组成了微生物基本研究单元,如微生物种群、群落和一系列有机集合体等。这些研究单元共同生活在一个连续的环境中并互相影响,对它们的研究在于寻求这些集合体构建的方法和途径,不同物种间功能的交互影响及群落构建随时空的变化情况^[1]。微生物生态学的研究首先要以规范研究对象为出发点,明确地定义各项具体研究工作中微生物研究单元(群体)的含义。

生物多样性的分布格局和维持机制是生态学研究的核心问题,体现了生态系统应对环境条件变化的能力,同时反映出其自身与生态系统过程、功能、恢复力和可持续性间的联系^[2]。微生物群落多样性极高,参与自然界生物地球化学转化,对生态系统有着不可忽视的影响,但因其个体微小,且在研究单个细胞和生物活性分析方法方面存在局限性,其研究进展远远不及动植物^[2]。微生物生态学研究通过分析营养源和能量流的功能途径,了解微生物类群和周围环境的相互作用关系,以及微生物群落本身的复杂性;通过了解生物多样性与功能冗余和系统稳定性间的关系,探索微生物在生态系统中地位和作用。随着微生物生态学家逐步掌握了微生物群落分布和多样性特征,微生物所执行的功能备受关注,深入理解其动态变化对精确预测生物圈如何调节和应对未来环境条件变化尤为重要。即使从基础层面考虑,了解微生物群落特征仍有利于加深对生态系统功能的理解^[3]。

伴随着群落生态学研究的深入,人们更为关注影响生物多样性分布格局的理论机制,及与功能代谢相关的理论和模型。目前我们所熟知的一些理论和模型,多源自动植物观测研究,而如何将其与微生物联系起来尚处于探索阶段,这种探索和尝试在理论层面上拓展了研究思路,同时为理论研究的普适性和特殊性间的辩证联系提供了一些依据。群落多样性的主要理论和假说包括距离-衰减关系、种-面积关系和群落中性理论与生态位理论等,与功能相联系的理论和方法主要有代谢异速理论、功能多样性计算方法等。

微生物生态学是生态学中形成较晚的分支,仍处在理论框架的初期构建阶段。目前,多数研究尚停留在描述为主的层面,未能将微生物多样性与生态系统过程和功能之间建立理论联系,同时对宏观生态学基础理论的借鉴引入和适时发展,缺乏在微观生态学理论框架体系下的深入思考。考虑到微生物驱动的生物地球化

学循环是生物圈的中心功能,了解微生物群落组成及其变化与环境 and 空间变量的关系,以及对陆地生态系统功能和管理的调控作用,对微生物生态学理论框架的构建尤为必要。本文概述了微生物生态学普遍涉及的一些概念,对比宏观生态学分析了微生物多样性的研究内容、研究方法和群落构建的理论机制,并将功能与生态系统过程和稳定性相结合,在总结以往研究进展的基础上,重点讨论微生物生态学研究特殊性和普遍性,以微生物多样性作为研究核心和出发点,依赖宏观生态学理论体系,并结合微生物自身特征,提出微生物生态学理论框架。同时,从微生物执行的功能及与环境相互联系的角度出发,结合生物学和生态学的方法综合阐述微生物与生态系统功能间模型化的联系。

1 微生物生态学的一些概念

1.1 微生物的概念和微生物生态学研究单元的代表方法

传统的微生物定义涵盖了细菌、真菌和古菌,以及微观动植物如藻类、浮游生物、一部分节肢类和甲壳类生物等。也有学者通过形态和表型特征将微生物定义为:质量小于 10^{-5} g 且体长小于 500 μm 的生物^[4]。然而,单纯依据表型特征来定义微生物,往往会带有很强的主观性,且可培养微生物仅占微生物总数的 0.1—1%,这也成为了微生物研究领域的瓶颈。然而,对于多数微生物明确其可信的形态学分类特征非常困难,并且研究分布需要清晰定义多样性单位,因此,目前只能依赖于分子生物学分类辅助形态学分类来描述微生物多样性单位并揭示微生物物种的复杂性和潜在特性^[5]。

随着分子生物学研究的发展,由微生物本身特性而无法研究单个个体的问题有所缓解。比如,基于一定程度的表型特征一致性, DNA-DNA 杂交率大于 70%,或 rRNA 基因序列相似性大于 97% 便可表征同一物种^[6]。用基于 rDNA 指纹图谱的可操作分类单元 (operational taxonomic unit, OTU) 表征不同物种^[7],更适合于针对微生物的研究,尤其在生态系统功能相关的研究方面^[8-9]。此外,也可直接以变性梯度凝胶电泳 (Denaturing gradient gel electrophoresis, DGGE) 条带型和末端限制性片段长度多态性 (Terminal restriction fragment length polymorphism, T-RFLP) 中各种片段型表征微生物多样性^[10]。在微生物生态学研究领域,微生物个体适于定义为一个 OTU 或具有特定功能的功能群。微生物多样性可分为物种多样性、遗传多样性、功能多样性等,这里在定义微生物个体时,倾向于基于其遗传多样性和功能多样性特征,这样更有利于将微生物群落多样性与其生态功能性联系起来。

1.2 微生物生态学的概念和发展历程

与微生物学或微生物生物学不同,微生物生态学是基于微生物群体(如种群、群落和一定单元内微生物的集合体)的科学,注重探究微生物群体之间及其与环境的关系。由于微生物个体难于纯培养和分离,微生物生态学研究的重点并非对个体或个体与环境关系的研究(虽然也包括这方面的工作),而在于研究微生物群落构建、组成演变、多样性及其与环境的关系,以群落为单元执行的生态功能与生态系统过程,如核心的生物地球化学循环过程,且研究方法和思路与研究个体功能有所不同。微生物生态学不同于分离培养、镜检、分析生理生化指标和探讨相关生理代谢途径的研究,而是基于群体,利用群体 DNA/RNA 等标志物 (Biomarker),以高通量和大样本作为研究特征,研究范围从基因尺度到全球尺度,在生态学理论和模型的指导和反复拟合下由统计分析得出具有普遍意义结论的研究(图 1)。

微生物生态学是生态学的一个重要分支,是研究微生物群落与环境相互关系的科学。在该学科的发展过程中,一些科学家的早期工作起到了重要作用。1889 年,拜耶林克 (Beijerinck MW) 设立发光细菌属;1892 年,维诺格拉斯基 (Winogradsky S) 亚硝酸单胞菌属及亚硝酸杆菌属,他们的许多开创性微生物学研究中较早地涉及了微生物生态学的概念。克鲁维尔 (Kluyver AJ) 于 1924 年发表了《微生物代谢的统整与分歧》一文, Kluyver 的贡献在于发现了微生物间的各种代谢过程都存在相互关系。20 世纪后半叶微生物生态学得以迅速发展,其重要的里程碑是 1972 年在瑞典乌普萨拉举行的有关微生物生态学现代方法的国际会议,此后国际知名学术期刊(例如: Nature Reviews Microbiology, The ISME Journal, Molecular Ecology, Applied and

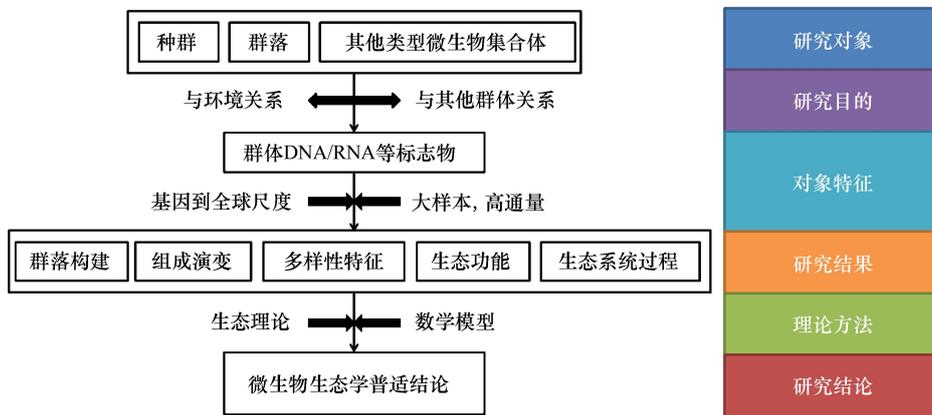


图1 微生物生态学基本理论框架和技术途径示意图

Fig. 1 Basic theory framework and approaches for microbial ecology

Environmental Microbiology, Environmental Microbiology, FEMS Microbiology Ecology, Microbial Ecology 等) 不断创刊出版, 这期间也见证了许多重要科研成果的诞生。1976年, Woese 和 Fox 通过研究小亚基核糖体 (SSU rRNA) 序列差异 确立了三域学说, 并定名古菌域 (Archaea)^[11]。随着研究的深入, 传统的技术在非可培养微生物研究方面存在一定局限性, 分子生物学研究技术被借鉴到微生物生态学研究, 在物种遗传多样性、分子适应性、变异分子机制及其进化意义等基础理论方面取得了突破^[2, 11-12]。

2 微生物生态学研究内容及理论进展

2.1 微生物生态学研究内容

2.1.1 微生物群落组成、多样性和分布特征

微生物群落组成和多样性一直是微生物生态学和环境科学研究的重点。首先, 微生物群落组成决定了生态功能的特征和强弱。其次, 微生物群落多样性-稳定性是研究生态系统动态变化和功能关系的重要途径。再次, 微生物群落组成变化是标记环境变化的重要方面。由此可见, 通过对微生物群落的组成和多样性进行解析并研究其动态变化, 可以了解群落结构、调节群落功能和发现新的重要功能微生物类群, 使生态环境变化研究从微观角度得以体现。微生物群落的分布被认为不同于动植物呈明显的地带性和区域分布特征, 而是呈全球性的随机分布^[13]。事实上, 不同的生境类型间, 微生物群落组成存在着明显的差异性。了解并掌握微生物的分布特征实非易事。因此有学者提出, 如果可以明确微生物的组成和分布规律, 这对生态学和生物地理学完善和发展以及对微生物资源保护和利用均有重要意义^[4, 14]。

对于影响微生物群落组成、多样性和分布特征的过程和因素主要可以概括为以下四方面: (1) 微生物的扩散和定殖: 扩散过程是控制微生物时空分布和宏观生态型的关键过程之一^[15-16]。(2) 物种形成和灭绝速率: 物种数量是物种形成速率和进化时间共同作用的结果。较高的微生物多样性可以产生高物种分化并降低物种灭绝速率。(3) 环境复杂性对微生物分布的影响: 由于生物和非生物因素的影响, 多数微生物所处生境存在明显的空间异质性^[17]。研究表明, 生境异质性与微生物多样性间存在显著正相关关系^[18], 但目前这种关系在自然界中很难明确证实。(4) 个体大小与空间尺度的关系: 有学者认为一定环境中微生物较大型生物应具有更高的多样性, 因为个体微小的它们在可以更精细的分割所处环境^[19]。换言之, 小个体对环境异质性感知敏感, 相对增加了给定环境中不同生境的数量以及潜在对环境的利用方式。

2.1.2 微生物多样性与生态系统功能及其稳定性关系

生物多样性与生态系统功能及其稳定性之间的关系是当今生态学领域的研究热点。生物多样性的变化会导致生态系统功能受到影响, 有研究表明生态系统应对环境扰动的能力随生物多样性的减少而减弱^[20]。关于生物多样性与稳定性维持机制研究较多的有四类假说: 冗余种假说 (Redundancy species hypothesis)^[21]、

铆钉假说 (Rivet hypothesis)^[22]、多样性-稳定性假说 (Diversity-stability hypothesis)^[20]、不确定假说 (Idiosyncratic hypothesis)^[23]。随着生态学学科的发展和完善,探索微生物多样性与生态系统功能和稳定性的关系被提上日程,现有的理论成果为微生物生态学研究提供了思路和理论支撑。微生物群落是生态系统的基础和核心组成部分,与生态系统功能息息相关。微生物主要驱动了氮元素的生物地球化学循环,除固氮作用、硝化作用、反硝化作用和氨化作用外,近年还发现厌氧氨氧化也是微生物参与氮循环的一个重要过程^[24]。微生物群落在生态系统中起着催化生物地球化学反应的作用,借助微生物代谢网络的物质能量流分析可以便捷地预测性解释生态系统各种问题^[25]。对于海洋生态系统研究中,Delille^[26]认为微生物食物网才是南极海水中碳素和能量流动的主要途径。研究微生物群落与生态系统功能关系的基础上,了解并掌握微生物群落稳定性,对预测群落应对干扰和维持生态系统功能非常重要。稳定性取决于抵抗力和恢复力,抵抗力,即对干扰的低灵敏度;恢复力,即干扰后恢复的速率^[12]。抵抗力和恢复力与群落组成(多样性、相对或绝对多度)和功能(如生物地球化学过程速率)相关。基于微生物拥有庞大的生物量和普遍存在的扩散现象,以及具有高生长潜能、低灭绝速率和水平基因转移发生率较高等特征,微生物群落被认为具有高度的功能冗余性,在应对扰动时微生物群落会产生较强的抵抗力和恢复力^[27]。功能冗余对微生物群落稳定性起着至关重要的作用,当恢复到干扰前的环境条件,即便在群落结构发生改变的情况下,生态系统过程速率仍无显著改变^[28](图2)。此外,从分子机制的角度微生物在长期进化过程中,可以通过微生物细胞之间遗传物质水平转移(转化、接合、转导)获得新基因,进而拥有适应新环境和对新选择压力做出快速反应的能力,研究表明当单一的水平基因转移发生后会导致微生物生态位发生改变^[29],甚至以新的生活史策略应对外界干扰。了解生物多样性与生态系统功能及稳定性间的关系,有利于探索微生物在生态系统中地位和作用,当全球气候变化备受关注之时,探明微生物群落对生态系统功能的作用机制便是解决目前问题的途径之一。

2.2 生态学理论与研究进展

2.2.1 微生物生态学中的尺度效应

各种生态学问题产生和形成基于不同的空间尺度、时间尺度和生态学组织尺度层面,没有任何一种生态学现象可以孤立地依存于单一尺度上得以研究,多数是一定空间尺度、时间尺度和结构尺度上的不同特征系统综合的结果。恰恰是尺度的多义性导致了生态学家对其认识的不同以及在各自研究中定义的差异。Farina 将尺度定义为被研究物体或现象在时间或空间上的量度,Turner 提出尺度是指一个物体或过程的时间、空间幅度^[30-31]。我国学者将尺度定义为观察或研究的物体或过程的空间分辨率和时间单位^[32]。这些概念从不同角度分别强调了尺度的动态变化特征、范围属性以及可分解性。随着研究的深入,人们认识到没有任何单一尺度可以适用于所有生态学问题,而一系列研究结论的差异很大程度上取决于研究尺度的不同。

目前,关于尺度效应的研究集中于时间和空间尺度,微生物由于其自身具有的个体小、数量大、代际时间短等特征,在研究过程中对其是否具有尺度效应和尺度范围的考察更需谨慎,比如时间方面可以考虑从两个角度出发,其一,直观的时间轴变化,如宇宙时间、地质时间、历史时间等;其二,间接的遗传和进化改变,考察突变、水平基因转移、分子钟等问题,微生物由于代际时间短是否存在这些时间尺度效应始终悬而未决。对于空间尺度而言,则其尺度范围划分相对简单,比如 Martiny 等^[4]分别定义了大尺度、中尺度和小尺度,通过比较一系列关于微生物地理分布的研究发现,空间尺度是导致差异的主要诱因。对小尺度土壤 *Burkholderia ambifaria* 菌种内遗传多样性的研究表明,其基因组相似性同时受到空间距离和环境异质性的影响^[33]。对全

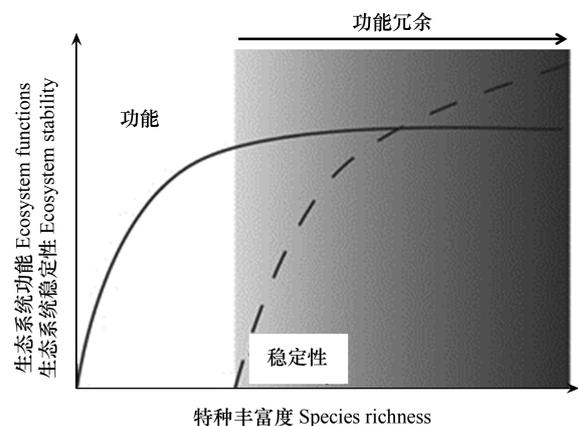


图2 功能冗余与生态系统稳定性的概念模型^[1]

Fig. 2 Conceptual model of relationship between functional redundancy and ecosystem stability^[1]

球尺度下淡水湖泊中硅藻分布格局的研究发现,距离分隔、扩散和迁移历史等因素在硅藻群落空间分布格局形成过程中起重要作用^[34]。这些研究从不同的空间尺度和研究对象的角度分析了影响微生物群落构建的过程,微生物群落的空间分布格局和构建过程是历史偶然性和当代环境因子共同作用的结果,并具有尺度依赖性,即在较大空间尺度下历史及进化过程的主导作用下,当代环境因子也在小空间尺度下不断地对微生物空间分布格局进行细部改造。

2.2.2 微生物生态学的基础理论与数学模型

(1) 距离-衰减关系

距离-衰减关系关注群落在不同空间尺度下的周转,即样点间群落组成相似性随地理距离的变化情况(β -多样性变化)。距离-衰减关系可用于分析环境异质性和扩散历史对生物多样性的影响^[35],但对于微生物群落却知之甚少。Cho 和 Tiedje^[36]首次研究发现区域尺度上(样品间距离范围在 5 m—80 m) *Pseudomonas* 遗传相似性与空间距离呈负相关,但在较大空间尺度(如大陆间)并不存在相关性。Franklin 和 Mills^[37]研究表明小尺度范围内(2.5 cm—11 m)微生物存在显著的距离-衰减关系。同样,在 1—1000 km 范围内硅藻和纤毛虫群落相似性随距离增加显著减小^[38]。以上研究,围绕群落组成变化与空间距离间的关系,但均忽视了考察扩散限制与环境异质性间的相对重要性,既有倾向于环境异质性是微生物距离-衰减关系的主要影响因素^[4],也有学者持不同观点^[14,39]。因此,理论探索仍需以针对不同影响因素的大量科学研究作为支撑并不断深入拓展。

(2) 种-面积关系

种-面积关系,描述物种数量随取样面积增加而变化的规律,是群落生态学中研究最多的物种分布格局之一^[40]。种-面积关系的定量描述由 Arrhenius 提出,即物种数量(S)与取样面积(A)呈幂函数关系:

$$S = c \times A^z \quad (1)$$

其中, c 和 z 为常数,常被用来表述 α 和 β 多样性^[41-42]。尽管对所有生境没有绝对统一的物种-面积关系,经验数据表明在连续生境内关于动植物的 z 值变化范围为 0.1—0.3,岛屿生境变化范围为 $0.25 < z < 0.35$ ^[19]。认为微生物呈全球性随机分布的学者指出,微生物的种-面积曲线相对平缓, z 值低于大型生物^[43],然而一些新研究表明对于微生物种-面积关系也存在类似于大型生物的较大的 z 值(表 1)。TAR (Taxa-area relationship, 类群-面积关系)研究中最富挑战性的问题在于估测一定面积里类群丰富度,这主要是由无法完全取样所造成的。对于微生物而言,由于缺乏详尽的分布图,依赖观测计数得到的类群丰富度会导致 z 值偏离真实值。此外,在比较研究微生物与大型生物间生物多样性格局异同方面,不同的类群分辨率定义标准会影响到 z 值大小。Horner-Devine^[44]等研究表明以不同序列相似性标准划分类群时,由序列相似性 95% 变至 99% 会使 z 值由 0.019 增至 0.040,这说明生物多样性格局的差异受如何通过序列相似性界定类群影响,由于目前尚不统一类群定义标准进而使得微生物的 z 值往往低于针对植物或动物物种研究。同样地,取样方法和取样标准的差异也是造成通过 TAR 方法研究微生物与大型生物间生物多样性格局异同的原因之一^[45]。

表 1 微生物的类群-面积关系^[46]

Table 1 A summary of microbial taxa-area relationships (TARs)^[46]

名称 Names	生境 Habitat	TAR 类型 ^a TAR type	z 值 Z value	近似距离 Approx. scale	参考文献 References
细菌 Bacteria	沼泽沉积物	连续	0.019—0.040	9×10^{-10} —0.09 km ²	[44]
细菌 Bacteria	土壤	非连续	0.030	400—10 ⁸ km ²	[7]
硅藻 Bacillariophyceae	海洋	连续	0.066	10 ⁻⁴ —10 ¹² km	[19]
真菌 Fungi	沙漠土壤	连续	0.074	4×10^{-11} —10 ⁴ km ²	[14]
细菌 Bacteria	湖泊	岛屿	0.104	0.1—1.5 km ²	[39]
细菌 Bacteria	树洞	岛屿	0.260	0.05—18 L	[43]
细菌 Bacteria	森林土壤	连续	0.420 和 0.470	10 ⁻⁶ — 6×10^{-5} km ²	[46]

^a连续类群-面积关系型用于估测单一区域的巢式面积里类群丰富度的增加;非连续 TARs 类型用于估测从局域到全球尺度类群丰富度的增加;岛屿 TARs 类型用于估测离散面积增加时类群丰富度的变化。

(3) 群落构建的生态位理论和中性理论

生态学中关于群落构建的研究主要集中在大型生物,而对微生物关注较少。长期以来,人们认为微生物是呈随机分布的,但环境决定其存在^[47,48],换言之,微生物学家认为微生物的生物地理学分布不受扩散限制的影响,然而近年来的研究成果在不断质疑上述对微生物分布的描述,即使是构建距离-衰减关系和物种面积曲线,仍表明了微生物物种并非呈随机分布,并且微生物类群的分布特征与所处生境的空間异质性呈相关关系,说明物种分化受到环境筛选作用的影响^[7,44-45]。关于微生物生物地理学的研究证明,由于各种复合效应的存在,即使微生物有较高扩散率也没有完全胜过局域过程(local processes)的影响^[49],生态位理论和历史偶然性在决定微生物物种丰富度和群落构建方面均起到了重要作用^[4]。关于废水处理中氨氧化细菌群落的研究表明种群动态符合中性群落的假设,偶然和随机的种群迁入在群落构建中起到重要作用,但随着环境因子影响的引入,观测值与预测值间的拟合效果有所提高^[50],说明生态位和中性过程会影响微生物多样性和群落构建^[51]。关于细菌群落的微宇宙实验证实,在形成初期物种分选和中性过程都起到了重要作用,但物种分选作用相对较弱^[52]。沿土壤 pH 梯度从植物上分离得到丛枝菌根真菌的研究表明,丛枝菌根真菌群落构建受生态位和中性理论共同作用影响,物种多度分布符合 ZSM 模型并且存在扩散限制的现象,但同时土壤 pH 对丛枝菌根真菌群落组成具有显著影响,相对而言宿主植物对其影响微乎其微,因此被认为生态位分化是影响丛枝菌根真菌群落组成和多样性的主要机制,但仍不能忽视群落构建中的随机的中性过程^[10]。群落构建可能是随机的生态漂变和生态位分化共同作用的过程,更多的研究开始关注整合生态位和中性理论探究随机作用和确定性作用的相对贡献。如今,越来越多的生态学家认为影响群落构建的生态位与中性理论的最终应是二者的融合。研究者以不同方式试图将中性理论的合理部分整合到生态位的框架中,以期推动群落构建的机制研究。

(4) 生态代谢理论

生态代谢理论源自 Kleiber's $s-3/4$ 法则,该理论认为生物代谢速率是制约多数生态格局形成的基础生物速率。生态代谢理论产生是通过比较不同类群和生境条件下,生物体代谢过程与个体大小、温度等的关系,以期透过复杂的生命现象发现统一的生态学规律^[53]。该理论指出较高的温度会加快物种的代谢速率^[54],进而提高地区的物种形成速率,而较高的物种形成速率会使物种多样性维持较高的水平^[54],可以作为物种多样性大尺度格局的解释性机制,从而更利于认识物种多样性的形成和维持机制以及与生态系统功能间的关系^[53]。随着物种灭绝速率加快,生物多样性与生态系统功能成为生态学领域重大的科学问题,而且对于微生物群落组成和多样性对生态系统功能和过程的解释机制尚待明确。随着分子生物学技术手段的发展,促进了微生物群落结构和多样性的研究,在物种定义方面和生态系统功能研究上也有了新的突破^[9]。例如,我们在研究河南封丘、湖南桃源和澳大利亚 Menangle 等土壤生态系统中细菌多样性与多重功能性关系时,细菌 OTU 数的平均周转率介于 $2/3$ 与 1 之间^[9],与生物代谢速率指数研究结果具有较好的一致性^[55]。生态代谢理论揭示了自然特征的规律所在,涉及个体水平的生产力、增长率、死亡率等生活史特征,物种水平的种群密度、种群增长和种间相互作用,以及生态系统的物质循环、能量流动和资源配给等^[53]。该理论结果有助于解释生态学各个层面的问题,包括个体的空间分布状况、物种繁殖策略、群落的演替和稳态以及生态系统功能等。在大型生物研究的基础上,对微生物的研究给该理论带来了新的挑战并拓展了其应用范围,进而推进了在生物界的普适性应用,使得宏观生态学理论应用于微观生态学领域,更具研究价值。

(5) Rapoport 法则与中域效应

物种地理分布格局是宏观生态学和生物地理学的核心问题之一。1975 年,Rapoport 发现美洲哺乳动物亚种的地理分布幅在低纬度地区比高纬度地区小,人们将这种现象称之为 Rapoport 法则^[56]。例如,海洋细菌多样性存在纬度梯度变化,其丰富度随纬度增加而减小,低纬度地区物种丰富度较大,而越趋于两极物种丰富度会变低,并且细菌类群分布区在热带具有较窄,而高纬度地区较宽^[57]。Amend 等^[58]在研究全球尺度上细菌分布格局时,同样证实了 Rapoport 法则的存在,细菌类群分布区会随纬度增加而变宽。然而,对于海底纤毛虫

研究结果显示高纬度地区物种分布区变窄,与 Rapoport 法则相反,这可能与样品及数据不充分有关^[59]。尽管这些研究从微生物的角度支持或反对了 Rapoport 法则,但值得注意的是产生这种现象的机制和过程与大型生物是否一致尚需进一步探索,并且这些影响的相对重要性在微生物与大型生物间的异同点也是后续研究所需关注的内容。

中域效应可做为 Rapoport 假说的解释机制,但中域效应的存在也增加了 Rapoport 法则验证的困难^[60]。中域效应假说源于 1994 年 Colwell 和 Hurtt 发现了地理区域边界(如山顶、海陆边界)对物种分布边界的限制作用和对物种丰富度分布格局的影响,他们认为由于地理区域边界限制了物种的分布,不同物种分布区在地理区域中心重叠多,而在地理区域边缘重叠少,从而形成物种丰富度从地理区域边缘向中心逐渐增加的格局,称之为中域效应(mid-domain effect, MDE)。Fierer 等^[61]在研究美国草原土壤细菌多样性时发现,中纬度地区土壤细菌类群和功能多样性低于研究区域内最北部和最南部地区的生物多样性,这一结果不同于多数动植物群落多样性所遵从的中域效应,因此他们认为该假说的普遍性有待商榷,该研究结果主要受到了疣微菌门相对多度的影响,产生这种空间格局的环境影响主要来自碳素的急剧变化,几何边界限制的作用并不显著,这可能与微生物群落组成和分布区的特殊性有关。类似的结果也出现在秘鲁东部山地森林土壤细菌多样性格局研究中,海拔梯度上的多样性格局仍无法由中域效应所解释^[62],这可能与较强的空间异质性有关,不同采样区域内细菌多样性变化强于沿海海拔梯度上多样性变化的程度。Wang 等^[63]的研究结果同样证实了海拔梯度上微生物多样性格局不同于大型软体动物所呈现的中域效应,这也说明影响微生物和动植物的物种多样性格局的制约机制有所不同,不能简单的用,可以在一定空间尺度下探索性与动植物多样性格局比较研究应用。

除前文所述一系列理论假说外,反馈机制、地理成因假说、种库假说、负密度制约假说等,在未来研究微生物生态学方面存在潜在的指导性意义。微生物生态学的发展离不开生态学理论和假设的推进,这些相对成熟而完善的理论假说为微生物生态学提供了清晰的研究思路和研究方向以及坚实的理论基础。通过一系列针对微生物群落的研究发现,以上的理论假说在应用于微生物领域时,与动植物研究出现了异同点,这些差异正是未来研究需要关注的重点,比较分析普遍性和特殊性,有利于理论研究的进一步发展。

3 存在的问题与展望

微生物是生态系统的重要组成部分,直接或间接地参与所有的生态过程,在生态系统物质循环、能量转换以及人类环境与健康中起着重要作用。微生物的世界是否无章可循,通过不断的探索,事实证明并非如此。那么,微生物群落及其多样性如何随环境条件变化而表现出一定的分布特征,是什么机制驱动和维护着这些分布特征,是生物学和生态学亟待回答的问题。关于微生物群落分布特征和格局是否等同大型生物,如何解释其特征性的存在需要理论支持。现有的生态学理论体系应用于动植物领域相对比较完备,仅在微生物领域的研究有所不足,新理论的提出固然更可贵,但我们应在充分利用这些较为成熟的理论和方法研究未知的微生物领域的基础上,进而通过比较分析发现新的规律。分子生物学技术的发展,使人们可以打破以往微生物学研究中需要对其进行分离培养的限制,直接从基因水平上考查其多样性,从而使得对微生物空间分布格局及其成因的深入研究成为可能。结合文中提及的理论假设,在这些研究中充分地解释了现有的微生物群落组成和分布特征问题及功能特征的问题,我们需要做的就是发现区别,细化参数。

微生物生态学领域的研究还应关注以下几方面内容:

(1) 微生物多样性研究的方法学探讨。理论指导与数据发掘以及技术革新是科学研究必不可少的环节,而数据发掘过程是获得新成果的必要途径。对微生物多样性的研究不仅可以从社会科学、经济学等研究领域借鉴成熟而有效的统计分析手段,更应该从宏观生态学领域融合有效的统计分析方法。此外,分子生物学技术革新推动了微生物生态学发展,新技术层出不穷,但新技术仍会存在局限性,比如基于 PCR 的高通量测序仍存在引物偏嗜性引起的问题,比如微生物数据库的完善问题,等等。因此,在技术选择方面应结合研究目的,在允许条件下,对不同方法比较分析,提高结果准确性和互补性。

(2)微生物多样性、分布格局及其对全球变化的响应。探索微生物的空间分布格局,如何参考宏观生态学的描述方法和理论框架以及微生物的地理分布究竟如何描述?是通过优势种,还是其他表征指标,这是一个重要问题。而这个问题的回答不仅仅是统计或理论问题。从这个角度考虑,微生物分布格局的研究需把群落结构、多样性与功能相结合,这可能是突破目前对微生物分布研究的一个重要方向,即对微生物分布格局的研究不能仅仅停留在描述上。

(3)微生物分布特征的生态学机制。生物间存在着普遍联系和辩证发展的关系,将宏观生态学理论应用于探讨微生物生态学领域问题,是对自然界的深入探索,具有重要研究价值。随着物种灭绝速率加快,生物多样性与生态系统功能成为生态学领域重大的科学问题。尽管生物学家和生态学家对动植物与生态系统功能间关系已有了较为成熟的研究成果,对于微生物群落组成和多样性对生态系统功能和过程的解释机制尚待明确。借鉴于宏观生态学理论,可能成为沟通和联系二者的桥梁。值得注意的是,海量的微生物个体几乎无法研究,因此对微生物个体的界定非常必要,研究微生物与生态系统功能关系,通过尺度推演研究大尺度上的物种格局,有利于认知自然界生物多样性的产生和维持机制,进而推动生态学整体的研究发展。

以上内容研究契合了当前生物学和生态学领域的研究热点,有望促进生物学、地理学、生态学、统计学等学科的交叉融合,不仅能够为建立我国的微生物物种资源库提供必要的技术支持,也可为微生物生态学理论的建立以及陆地生态系统的管理和功能调控提供依据。今后针对微生物生态学理论,群落构建与演化、分布特征(含植物-微生物相互关系),执行群体功能的机理(生物地球化学循环等)、对环境变化的响应(response)、适应(adaptation)与反馈(feedback)的机理等方面的研究是微生物生态学需要关注的方面,对这些问题的认识为降维调控微生物群体,构建健康、高效并具有特定功能导向的微生物群体提供实用性的指导。我们相信,随着研究成果的积累和研究工作的深入,微生物生态学研究会有长足进步和更为广阔的发展空间,并对促进和推动宏观与微观生态学的交叉和融合起到关键性作用。

参考文献(References):

- [1] Konopka A. What is microbial community ecology? *The ISME Journal*, 2009, 3(11): 1223-1230.
- [2] Prosser J I. Molecular and functional diversity in soil micro-organisms. *Plant and Soil*, 2002, 244(1-2): 9-17.
- [3] O'Malley M A and Dupré J. Size doesn't matter: Towards a more inclusive philosophy of biology. *Biology and Philosophy*, 2007, 22(2): 155-191.
- [4] Martiny J B H, Bohannan B J, Brown J H, Colwell R K, Fuhrman J A, Green J L, Horner-Devine M C, Kane M, Krumins J A and Kuske C R. Microbial biogeography: putting microorganisms on the map. *Nature Reviews Microbiology*, 2006, 4(2): 102-112.
- [5] Burns J M, Janzen D H, Hajibabaei M, Hallwachs W and Hebert P D. DNA barcodes and cryptic species of skipper butterflies in the genus *Perichares* in Area de Conservacion Guanacaste, Costa Rica. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2008, 105(17): 6350-6355.
- [6] Vandamme P, Pot B, Gillis M, De Vos P, Kersters K and Swings J. Polyphasic taxonomy, a consensus approach to bacterial systematics. *Microbiological Reviews*, 1996, 60(2): 407-438.
- [7] Fierer N and Jackson R B. The diversity and biogeography of soil bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103(3): 626-631.
- [8] He J Z and Ge Y. Recent advances in soil microbial biogeography *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(11): 5571-5582.
- [9] He J Z, Ge Y, Xu Z and Chen C. Linking soil bacterial diversity to ecosystem multifunctionality using backward-elimination boosted trees analysis. *Journal of Soils and Sediments*, 2009, 9(6): 547-554.
- [10] Dumbrell A J, Nelson M, Helgason T, Dytham C and Fitter A H. Relative roles of niche and neutral processes in structuring a soil microbial community. *The ISME Journal*, 2009, 4(3): 337-345.
- [11] Woese C R and Fox G E. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1977, 74(11): 5088-5090.
- [12] Shade A, Peter H, Allison S D, Baho D L, Berga M, Bürgmann H, Huber D H, Langenheder S, Lennon J T and Martiny J B. Fundamentals of microbial community resistance and resilience. *Frontiers in microbiology*, 2012, 3:417.
- [13] O'Malley M A. The nineteenth century roots of 'everything is everywhere'. *Nature Reviews Microbiology*, 2007, 5(8): 647-651.
- [14] Green J L, Holmes A J, Westoby M, Oliver I, Briscoe D, Dangerfield M, Gillings M and Beattie A J. Spatial scaling of microbial eukaryote

- diversity. *Nature*, 2004, 432(7018): 747-750.
- [15] Hubbell S P. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2001.
- [16] Lomolino M, Riddle B and Brown J. *Biogeography*, 3rd ed. Sunderland, MA: Sinauer Assoc., 2006.
- [17] Kassen R and Rainey P B. The ecology and genetics of microbial diversity. *Annual Review of Microbiology*, 2004, 58: 207-231.
- [18] Rainey P B, Buckling A, Kassen R and Travisano M. The emergence and maintenance of diversity: insights from experimental bacterial populations. *Trends in ecology & evolution*, 2000, 15(6): 243-247.
- [19] Azovsky A I. Size-dependent species-area relationships in benthos: is the world more diverse for microbes? *Ecography*, 2002, 25(3): 273-282.
- [20] MacArthur R. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *ecology*, 1955, 36(3): 533-536.
- [21] Walker B H. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation biology*, 1992, 6(1): 18-23.
- [22] Ehrlich P R and Ehrlich A H. *Extinction: the causes and consequences of the disappearance of species*. Gollancz London, 1982.
- [23] Lawton J H. What do species do in ecosystems? *Oikos*, 1994, 367-374.
- [24] 贺纪正, 张丽梅. 氮氧化微生物生态学与氮循环研究进展. *生态学报*, 2009, 29(1): 406-415.
- [25] Röling W F M, Van Breukelen B M, Bruggeman F J and Westerhoff H V. Ecological control analysis: being (s) in control of mass flux and metabolite concentrations in anaerobic degradation processes. *Environmental microbiology*, 2006, 9(2): 500-511.
- [26] Delille D. Abundance and function of bacteria in the Southern Ocean. *Cellular and molecular biology*, 2004, 50(5): 543-551.
- [27] Allison S D and Martiny J B. Resistance, resilience, and redundancy in microbial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2008, 105(Supplement 1): 11512-11519.
- [28] Mertens J, Broos K, Wakelin S A, Kowalchuk G A, Springael D and Smolders E. Bacteria, not archaea, restore nitrification in a zinc-contaminated soil. *The ISME Journal*, 2009, 3(8): 916-923.
- [29] Gogarten J P, Doolittle W F and Lawrence J G. Prokaryotic evolution in light of gene transfer. *Molecular biology and evolution*, 2002, 19(12): 2226-2238.
- [30] Farina A. *Principles and methods in landscape ecology*. London and New York: Chapman & Hall, 1998.
- [31] Turner M, Gardner R and O'Neill R. *Landscape Ecology in Theory and Practice: Pattern and Process*. New York: Springer-Verlag, 2001.
- [32] 吕一河, 傅伯杰. 生态学中的尺度及尺度转换方法. *生态学报*, 2001, 21(12): 2096-2105.
- [33] Ramette A and Tiedje J M. Multiscale responses of microbial life to spatial distance and environmental heterogeneity in a patchy ecosystem. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2007, 104(8): 2761.
- [34] Vyverman W, Verleyen E, Sabbe K, Vanhoutte K, Sterken M, Hodgson D A, Mann D G, Juggins S, Vijver B V and Jones V. Historical processes constrain patterns in global diatom diversity. *Ecology*, 2007, 88(8): 1924-1931.
- [35] Legendre P, Borcard D and Peres-Neto P R. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs*, 2005, 75(4): 435-450.
- [36] Cho J-C and Tiedje J M. Biogeography and degree of endemism of fluorescent *Pseudomonas* strains in soil. *Applied and Environmental Microbiology*, 2000, 66(12): 5448-5456.
- [37] Franklin R B and Mills A L. Multi-scale variation in spatial heterogeneity for microbial community structure in an eastern Virginia agricultural field. *FEMS Microbiology Ecology*, 2003, 44(3): 335-346.
- [38] Hillebrand H, Watermann F, Karez R and Berninger U-G. Differences in species richness patterns between unicellular and multicellular organisms. *Oecologia*, 2001, 126(1): 114-124.
- [39] Reche I, Pulido-Villena E, Morales-Baquero R and Casamayor E O. Does ecosystem size determine aquatic bacterial richness? *ecology*, 2005, 86(7): 1715-1722.
- [40] Lomolino M V. Ecology's most general, yet protean pattern: the species-area relationship. *Journal of Biogeography*, 2000, 27(1): 17-26.
- [41] Arrhenius O. Species and area. *Journal of Ecology*, 1921, 9(1): 95-99.
- [42] Arrhenius O. Statistical investigations in the constitution of plant associations. *ecology*, 1923, 4(1): 68-73.
- [43] Finlay B J. Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science*, 2002, 296(5570): 1061-1063.
- [44] Horner-Devine M C, Lage M, Hughes J B and Bohannon B J. A taxa-area relationship for bacteria. *Nature*, 2004, 432(7018): 750-753.
- [45] Bell T, Ager D, Song J-I, Newman J A, Thompson I P, Lilley A K and Van der Gast C J. Larger islands house more bacterial taxa. *Science*, 2005, 308(5730): 1884-1884.
- [46] Green J and Bohannon B J. Spatial scaling of microbial biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 2006, 21(9): 501-507.
- [47] Noguez A M, Arita H T, Escalante A E, Forney L J, García-Oliva F and Souza V. Microbial macroecology: highly structured prokaryotic soil assemblages in a tropical deciduous forest. *Global Ecology and Biogeography*, 2005, 14(3): 241-248.
- [48] MacArthur R H. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, 1967.

- [49] Logue J B and Lindström E S. Species sorting affects bacterioplankton community composition as determined by 16S rDNA and 16S rRNA fingerprints. *The ISME Journal*, 2010, 4(6): 729-738.
- [50] Ofiteiru I D, Lunn M, Curtis T P, Wells G F, Criddle C S, Francis C A and Sloan W T. Combined niche and neutral effects in a microbial wastewater treatment community. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2010, 107(35): 15345-15350.
- [51] Fierer N and Lennon J T. The generation and maintenance of diversity in microbial communities. *American Journal of Botany*, 2011, 98(3): 439-448.
- [52] Langenheder S and Székely A J. Species sorting and neutral processes are both important during the initial assembly of bacterial communities. *The ISME Journal*, 2011, 5(7): 1086-1094.
- [53] Brown J H, Gillooly J F, Allen A P, Savage V M and West G B. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 2004, 85(7): 1771-1789.
- [54] Gillooly J F, Brown J H, West G B, Savage V M and Charnov E L. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science*, 2001, 293(5538): 2248.
- [55] West G B, Brown J H and Enquist B J. A general model for ontogenetic growth. *Nature*, 2001, 413(6856): 628-631.
- [56] Rapoport E H. *Areografía: estrategias geográficas de las especies*. México: Fondo de Cultura Económica, 1975.
- [57] Sul W J, Oliver T A, Ducklow H W, Amaral-Zettler L A and Sogin M L. Marine bacteria exhibit a bipolar distribution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2013, 110(6): 2342-2347.
- [58] Amend A S, Oliver T A, Amaral - Zettler L A, Boetius A, Fuhrman J A, Horner-Devine M C, Huse S M, Welch D B M, Martiny A C and Ramette A. Macroecological patterns of marine bacteria on a global scale. *Journal of Biogeography*, 2012, 40(4): 800-811.
- [59] Azovsky A and Mazei Y. Do microbes have macroecology? Large-scale patterns in the diversity and distribution of marine benthic ciliates. *Global Ecology and Biogeography*, 2013, 22(2): 163-172.
- [60] Zapata F, Gaston K and Chown S. Mid-domain models of species richness gradients: assumptions, methods and evidence. *Journal of Animal Ecology*, 2003, 72(4): 677-690.
- [61] Fierer N, Ladau J, Clemente J C, Leff J W, Owens S M, Pollard K S, Knight R, Gilbert J A and McCulley R L. Reconstructing the Microbial Diversity and Function of Pre-Agricultural Tallgrass Prairie Soils in the United States. *Science*, 2013, 342(6158): 621-624.
- [62] Fierer N, McCain C M, Meir P, Zimmermann M, Rapp J M, Silman M R and Knight R. Microbes do not follow the elevational diversity patterns of plants and animals. *ecology*, 2011, 92(4): 797-804.
- [63] Wang J, Soininen J, Zhang Y, Wang B, Yang X and Shen J. Contrasting patterns in elevational diversity between microorganisms and macroorganisms. *Journal of Biogeography*, 2011, 38(3): 595-603.