

DOI: 10.5846/stxb201612172607

沈瑞昌, 徐明, 方长明, 陈家宽. 全球变暖背景下土壤微生物呼吸的热适应性: 证据、机理和争议. 生态学报, 2018, 38(1): 11-19.

Shen R C, Xu M, Fang C M, Chen J K. Thermal adaptation of soil microbial respiration under global warming: evidence, mechanisms and controversies. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(1): 11-19.

全球变暖背景下土壤微生物呼吸的热适应性: 证据、机理和争议

沈瑞昌^{1,2,3,4}, 徐明⁵, 方长明², 陈家宽^{2,*}

1 南昌大学生命科学研究院流域生态研究所, 南昌 330031

2 复旦大学生物多样性科学研究所, 上海 200433

3 南昌大学鄱阳湖环境与资源利用教育部重点实验室, 南昌 330031

4 江西鄱阳湖湿地生态系统国家定位观测研究站, 南昌 330038

5 中国科学院地理科学与资源研究所生态系统网络观测与模拟重点实验室, 北京 100101

摘要: 土壤微生物呼吸的热适应性被认为是决定陆地生态系统对全球变暖反馈作用的潜在重要机制, 可能显著改变未来的气候变化趋势, 然而学术界对于这一机制是否真实存在尚有分歧。阐述了土壤微生物呼吸的热适应性概念, 从证据、机理和争议 3 方面对已有研究进展进行了综述和分析。土壤微生物呼吸的热适应性是微生物在群落尺度上对温度变化的适应性, 具有坚实的生物学与生态学理论基础, 研究者们运用各类指标已在许多实验中证实土壤微生物物种及群落的呼吸过程能够在高温环境产生适应性变化。土壤微生物呼吸的热适应性机理涉及生物膜结构变化、酶活性变化、微生物碳分配比例变化和微生物群落结构变化等方面。关于土壤微生物呼吸热适应性的争议可能是由研究方法、微生物物种及环境条件的差异引起的。根据对已有研究的分析, 认为土壤微生物呼吸的热适应性是真实存在的, 未来的研究可进一步探索土壤微生物呼吸的热适应性机理, 深入研究环境和全球变化对土壤微生物呼吸的热适应性影响, 定量评估土壤微生物呼吸的热适应性对陆地生态系统反馈过程的影响。

关键词: 土壤微生物呼吸; 全球变暖; 碳循环; 热适应性; 反馈

Thermal adaptation of soil microbial respiration under global warming: evidence, mechanisms and controversies

SHEN Ruichang^{1,2,3,4}, XU Ming⁵, FANG Changming², CHEN Jiakuan^{2,*}

1 Center for Watershed Ecology, Institute of Life Science, Nanchang University, Nanchang 330031, China

2 Institute of Biodiversity Science, Fudan University, Shanghai 200433, China

3 Key Laboratory of Poyang Lake Environment and Resource Utilization, Ministry of Education, Nanchang University, Nanchang 330031, China

4 National Ecosystem Research Station of Jiangxi Poyang Lake Wetland, Nanchang 330038, China

5 Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographical Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

Abstract: Thermal adaptation of soil microbial respiration is considered an important mechanism for determining the feedback of terrestrial ecosystems to global warming, and can significantly modify future climate change. In this study, we clarified the concept of the thermal adaptation of soil microbial respiration, and summarized the state of research in this field

基金项目: 国家自然科学基金青年基金项目(31600381); 江西省自然科学基金青年基金(20171BAB214008); 南昌大学“鄱阳湖环境与资源利用”教育部重点实验室开放课题(PYH2015-10)

收稿日期: 2016-12-17; **网络出版日期:** 2017-09-12

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jkchen@fudan.edu.cn

from three perspectives: evidence, mechanisms and controversies. Thermal adaption of microbial respiration is a biological adaptation at the community level, and builds on solid biological and ecological theory. Using a variety of indicators, scientists have put forward substantial experimental evidence on the thermal adaptation of soil microbial respiration at the species and community level. The reported mechanisms included changes in cell membrane structure, enzyme activity, soil microbial carbon allocation, and soil microbial community structures. The discrepancies in the thermal adaptation of soil microbial respiration in literature might be caused by the differences in research methods, microbial species or environmental conditions among studies. In summary, according to various lines of evidence, we believe that soil microbial respiration could adapt to global warming. Future research should focus on 1) exploring the mechanisms of the thermal adaptation of soil microbial respiration, 2) analyzing the effects of environmental factors and global change factors on the adaptation processes, and 3) quantitatively assessing the impacts of the adaptation processes on the feedback of terrestrial ecosystems to global warming.

Key Words: soil microbial respiration; global warming; carbon cycling; thermal adaptation; feedback

随着全球变暖影响的不断加深和巴黎气候协议的正式生效,共同控制和减缓全球变暖的危害已经成为全人类的共识^[1]。为制定合理的减排政策,人们迫切需要准确模拟和预测全球变暖与地球生态系统间的相互影响。陆地生态系统对全球变暖的反馈作用作为其中的关键过程,也成为目前生态研究的热点^[2-4]。长期以来,人们普遍认为土壤呼吸将随着温度升高而持续地增长,从而对全球变暖产生正反馈^[5]。这一机制广泛运用于现有的各类地球系统模型,使人们对 21 世纪末全球气温的预期提高了近 1.5℃^[6-7]。但是,许多野外长期加热实验没有支持该机制,因为增温措施对土壤呼吸的促进作用并不持久^[8-9]。这些结果引起了学术界的激烈讨论。一种观点认为加热效应降低是由增温的间接作用引起,如增温样地内易分解碳的降低限制了升温对微生物呼吸的促进作用^[9-10]。同时,部分学者认为这一现象还可能与微生物呼吸的“热适应性”有关^[11-12]。它是指气候变暖后土壤微生物主动降低生理活性以提高其在高温环境中的适宜度,从而减缓表观土壤呼吸量的上升^[13]。也就是说,土壤微生物群落不仅仅会被动响应全球变暖,而且还会主动改变自己以适应高温环境^[14-15]。

考虑到土壤碳库对全球气候变暖过程的巨大影响,生态学家在最近 20 年间对土壤微生物呼吸的热适应性进行了大量研究,但是他们对土壤微生物呼吸的热适应性是否真实存在还有分歧。一些学者认为土壤微生物呼吸的热适应性建立在经典生物学的热适应性理论之上,有着坚实的分子调控和酶活性基础^[15-16]。他们也尝试在野外加热或室内培养等实验中寻找土壤微生物呼吸热适应性的直接证据^[17-18]。事实上,采用单位土壤微生物量的呼吸量等指标,人们已经证明森林^[19]、草地^[12]和近北极荒地^[18]等生态系统的土壤微生物物种或群落的呼吸作用能够表现出明显的热适应性。然而,还有许多学者不认同或在实验中未发现土壤微生物呼吸的热适应性^[20-21]。例如 Schindlbacher 等^[22]发现 9 年的 4℃ 增温没有使奥地利成熟森林的土壤微生物呼吸表现出热适应性。千差万别的结果制约着人们对土壤微生物呼吸热适应性的认识,也妨碍了人们对陆地生态系统反馈作用的模拟。

本文试图综合现有的文献,总结土壤微生物呼吸热适应性相关的概念、理论和实验证据、机理以及争议,分析引起争议的原因,并指出未来的重点研究方向,为预测未来的气候变化趋势以及制定区域和全球的温室气体排放政策提供理论依据。

1 土壤微生物呼吸热适应性现象与概念

土壤微生物呼吸热适应性的想法来源于长期野外观测实验中生态系统呼吸及土壤呼吸的热适应性^[23]。例如, Oechel 等^[11]指出由于气温的升高(平均每年增 0.05℃)阿拉斯加北极极地地区从 1980 年代开始由碳汇转变为碳源,但是其碳源强度逐渐减小,并在 1992 年之后的夏季又转为碳汇。作者认为这一现象可能与生态

系统的热适应性有关。Luo 等^[12]发现经过 1 年的~2℃增温后草地生态系统的土壤呼吸没有明显增加,他们将其归因于土壤呼吸热适应性引起的温度敏感性下降。虽然这些研究能否真正反映生态系统或土壤呼吸的热适应性还存在争议,但是土壤微生物呼吸作为生态系统呼吸及土壤呼吸的重要组成部分,其热适应性还是因此受到了广泛关注^[24]。

随着土壤微生物呼吸热适应性研究的深入,人们对它的概念产生了两种不同的理解,即表观热适应性与内在热适应性^[13]。一些学者将长期实验中增温不再促进土壤微生物呼吸这一现象统称为土壤微生物呼吸的热适应性^[12, 25]。不过,这种现象只是一种表观的热适应性,引起它的因素非常多。长期加热措施既可以对土壤微生物群落产生直接效应,降低土壤微生物的生理活性;还可以通过改变土壤有机质、水分和营养元素等方式间接地降低土壤微生物群落的呼吸作用^[13, 20]。事实上,生物学上的适应性往往指生物通过调整自身组成或结构以提高其适宜度的现象^[13, 16],它显然不包括加热的间接作用。因此,部分学者仅将实验增温对土壤微生物群落产生的直接效应,即土壤微生物通过调整自身的生理活性使呼吸作用下降的现象称之为土壤微生物呼吸的热适应性。这就是所谓的土壤微生物呼吸内在热适应性^[15, 26]。在没有特别指明的情况下,本文所提及的热适应性均特指内在热适应性。

生物的热适应性通常被区分为两种类型:驯化(acclimation)和适应(adaptation)。前者指生物通过改变其生理特征和表型可塑性来适应外界温度变化;而后者表示生物通过基因型的改变来适应温度变化^[16]。通过对微生物菌株的培养分析,科学家们发现微生物的热适应性也存在着这两种类型^[27-28]。然而土壤微生物群落极其复杂,其中 99%的微生物物种至今都不能被培养^[29]。人们很难知道土壤微生物群落通过何种方式适应高温环境。本文在此并不严格区分这两种热适应方式,这里的热适应性指的是两种热适应方式的综合效应。

2 土壤微生物呼吸热适应性的理论与实验证据

土壤微生物呼吸的热适应性实质上是土壤微生物功能在群落尺度上对环境温度变化的适应性,有着深厚的生物学和生态学基础。通过对微生物模式物种(大肠杆菌 *Escherichia coli*)或其他菌株的培养,科学家们很早就发现微生物能够通过改变自身生理和遗传特征降低生理活性以提高其在高温环境中的适宜度^[30]。例如,恒黏适应理论(Homeoviscous adaptation theory)认为微生物能够通过改变生物膜结构(脂肪酸长度、不饱和键和支链数目等)以提高基质利用效率和降低生理活性^[31-32];生活于不同温度下的微生物能产生不同活性的同工酶,从而使生物酶的催化效率在环境温度下达到最优^[33-34];不同温度下培养的微生物菌株能够产生和积累大量的基因突变,从而使其呼吸作用下降^[27, 35]。土壤微生物群落也可以通过调整其生长速度产生热适应性。例如,Bárcenas-Moreno 等^[36]、Rousk 等^[37]以及 Birgander 等^[38]的研究以土壤微生物群落最佳或最低生长温度为指标证明了土壤微生物生长速率的热适应性。此外,许多研究表明动植物呼吸作用也能够表现出热适应性^[39-41]。

上述理论基础只是一些间接证据,科学家们还试图找到土壤微生物呼吸热适应性的直接实验证据。参考传统研究方法,学者们也通过分离培养途径分析了许多土壤微生物物种(以各类真菌物种为主)呼吸作用的热适应性,并得到了正面的结果。例如,Lange 和 Green^[42]发现 5 种地衣真菌的呼吸作用展示了对季节温度变化的热适应性,夏季和冬季的 *Cladonia convoluta* 同样放在 5℃下培养时其呼吸作用相差数 10 倍,但在各自环境的室温培养时其呼吸作用几乎相当。Heinemeyer 等^[43]报道称,刚开始时 6℃加热使丛枝菌根菌 *Glomus mosseae* 的呼吸作用明显增加,但是两星期后其呼吸速率与对照的差异变得不显著,单位菌丝的呼吸量则下降 37.5%,显示该菌株的呼吸作用具有热适应性。Malcolm 等^[14]对 12 种菌根真菌进行培养,发现其中 3 种真菌能够在 7 d 之内就表现出明显的热适应性,因为高温(23℃)培养菌株在同一温度下比低温(11℃或 17℃)培养菌株的呼吸作用要低 20%—45%。Crowther 和 Bradford^[17]则发现 5 种广泛分布的腐生真菌能够在温度变化 10 d 之内表现出呼吸作用的热适应性。

有些研究尝试理解土壤微生物群落呼吸作用的热适应性,其难点在于如何消除其他因子对微生物群落呼吸作用的影响。土壤微生物呼吸的表现热适应性不仅与土壤微生物呼吸内在热适应性有关,还可能与加热引起的各类间接因素有关。只有去除土壤微生物的基质限制等间接因素才能反映土壤微生物呼吸的内在热适应性。Bradford 等^[15]认为当基质供应充足时单位微生物量的呼吸量(substrate R_{mass})的下降可以指示内在热适应性。因为 Substrate R_{mass} 能够排除土壤基质和微生物量的不同对微生物呼吸的影响,从而突出土壤微生物呼吸的内在热适应性。运用这一指标,Bradford 等^[15]发现 15 年的 5℃ 加热措施已经使美国哈佛森林土壤微生物群落的呼吸作用表现出热适应性。Bradford 等^[26]的结果表明在高温下培养 77 d 后森林土壤微生物群落的 substrate R_{mass} 显著下降。

根据土壤微生物呼吸-温度曲线的形式,参考植物呼吸热适应性类型,Bradford 等^[15]还提出了三类不同的土壤微生物呼吸热适应性类型。它们分别为温度敏感性降低(第 I 类),微生物呼吸整体性降低(第 II 类)和呼吸温度曲线向右迁移而引起的呼吸降低(第 III 类)。前两类热适应性可以发生在单个微生物细胞层面上,第 III 类热适应性主要由土壤微生物群落结构变化引起。目前多数研究都报道的是第 I 类热适应性^[12, 19],少数文献也发现了第 II 类热适应性^[17, 26]。研究表明第 I 和第 II 类热适应性在出现时间和适应程度上有所差别。第 I 类热适应性相较于第 II 类热适应性出现的时间较早,但第 II 类热适应性降低生理活性的能力比第 I 类热适应性更强烈^[41]。第 III 类热适应性虽然没有被直接报道,但是它或许可以解释部分实验中加热样地土壤呼吸温度敏感性高于对照样地的结果^[13]。

3 土壤微生物呼吸热适应性的机理

为建立和完善土壤微生物呼吸热适应性理论体系,很多研究还探索了它的机理。在经典的生物热适应性理论中,人们已经在动植物生理生化的基础上发现了一系列机理,比如行为方式的改变、表型可塑性调节和基因水平上的适应^[39, 44]。然而,由于微生物与“大型”动植物之间的差异,后者的热适应性机理很难直接运用于微生物群落^[45-46]。因此,土壤微生物呼吸的热适应性机理研究必须立足于微生物本身,并充分考虑群落尺度的特征^[13]。目前文献中报道的土壤微生物呼吸热适应性机理包括生物膜结构变化^[13]、酶活性变化^[13]、微生物碳分配比例变化^[47]及微生物群落结构变化^[19]等。

3.1 生物膜结构变化

微生物细胞的生物膜结构是基质进入细胞的“大门”,也是呼吸作用电子传递和氧化磷酸化的主要发生场所,控制着基质的转运速率与能量的利用效率^[28]。高温环境下微生物生物膜的流动性增强,基质的转运速度随之加快。同时,流动性的升高也将降低生物膜结构维持质子浓度梯度的能力,增加质子泄露的概率,减少单位基质生成的 ATP 数量。微生物为获得相同的生物质能源就必须消耗更多的有机碳,从而释放更多的 CO_2 。根据恒黏适应理论,土壤微生物将通过增加脂肪酸的碳链长度,或减少脂肪酸的不饱和键或支链数目的方式降低生物膜结构在高温环境中的流动性,因为这些新的脂肪酸分子有着较高的熔点^[48]。生物膜结构的热适应性变化能够使降低基质的转运速率,提高基质转化为 ATP 的效率,有效降低土壤微生物群落的 CO_2 产量。

3.2 微生物酶活性变化

土壤微生物群落的呼吸作用本质上是一系列酶促反应,其速率会受到温度的制约^[49]。从短期来讲全球变暖能显著增加酶促反应速率,加快土壤微生物的呼吸作用^[50-51]。不过,从长期来讲,土壤微生物群落会调整其胞内酶与胞外酶活性,从而降低其在高温下的生理活性^[52]。这主要体现在酶活性最适温度随温度的升高而增加以及温度敏感性(Q_{10})随温度的升高而减少两方面。例如 Fenner 等^[53]表明威尔士中部泥炭地土壤酶活性的最适温度随着季节温度的变化而显著变化(夏季为 20℃,冬季为 2℃)。Nottingham 等^[54]发现在秘鲁安第斯山脉中土壤 β -糖苷酶和 β -木聚糖酶的 Q_{10} 值与年平均温度呈显著的负相关关系。土壤微生物群落可以从 3 方面使酶活性适应高温环境。首先土壤微生物的基因本身或表达过程发生变化,合成和分泌适应于

高温环境的同工酶^[34,55]。其次,土壤微生物群落分泌酶的浓度也可能有所变化。它可能是由于基因表达的改变也有可能是由于蛋白质周转速率变化。此外,在保证酶结构的前提下改变酶反应的环境(如 pH、辅酶等)使酶的活性发生改变^[33]。

3.3 微生物碳分配比例的变化

土壤微生物呼吸的热适应也可能与微生物的碳利用效率(CUE,也称为基质利用效率和微生物生长效率)有关。微生物的 CUE 是指微生物分配于生长的碳占其总吸收碳的比例^[56-57]。Allison 等^[47]发现温度升高引起的 CUE 降低将导致加热样地中土壤微生物量的下降,从而在中长期尺度上降低土壤微生物群落的呼吸量。CUE 机理在学术界受到广泛关注,已经成为新一代微生物模型的基础^[58]。不过对这个机理也有争议,因为一些研究发现土壤微生物的 CUE 并不一定会随温度的升高而下降^[17,59]。Bradford 等^[13]认为 CUE 随温度升高而降低的现象只是由微生物能量外溢(energy spilling)过程引起的,并不具有普遍性。此外,还有人发现 CUE 本身也会在全球变暖过程表现出热适应性,从而让 CUE 机理进一步复杂化^[58]。例如,Frey 等^[59]发现哈佛森林中经过 18 年 5℃ 升温的土壤微生物利用苯酚的 CUE 随温度升高而降低的程度明显低于只经过 2 年升温的土壤微生物。Wieder 等^[58]模拟认为 CUE 随温度升高而下降的机制可以使 2100 年前土壤有机碳的损失量减少达 300Pg,但是 CUE 的热适应性将使土壤有机碳的流失量大大增加。但是 Allison^[60]则认为无论 CUE 能否表现出热适应性,陆地生态系统对全球变暖的反馈作用都不会很强,因为 CUE 的热适应性将减少微生物对酶的投入从而降低呼吸作用。

3.4 微生物群落结构变化

一些文献认为土壤微生物呼吸的热适应性可能与微生物群落结构变化有关^[13]。它们认为在全球变暖背景下,不同的微生物受温度升高的影响并不相同,适宜度较低的微生物的生态位将逐步被竞争力更强的微生物所占领,从而使整个微生物群落结构发生变化。同时,微生物群落也能积累和扩散(基因的水平转移)适宜高温环境的基因突变从而提高整个群落的适宜度^[61]。因此温度升高之后,土壤微生物群落很可能会向更适宜高温环境的微生物群落转变。不过由于土壤微生物群落的极端复杂性,以往的文献并没有就这一机理达成一致。例如,利用 PLFA 方法,Wei 等^[19]发现微生物群落结构与微生物呼吸的热适应性高度相关,但是笔者却发现中国北方干草原土壤微生物的热适应性与微生物群落结构相关性并不显著。因此土壤微生物群落结构变化这一机理仍需要深入研究。

4 土壤微生物呼吸热适应性的争议及原因分析

土壤微生物呼吸的热适应性在学术界也引起了激烈的讨论,核心问题就是土壤微生物呼吸能否适应全球变暖过程。一方面,部分研究认为土壤微生物呼吸表观热适应性只是由增温样地内易分解碳的降低限制了升温对土壤微生物呼吸的促进作用而引起,而非土壤微生物呼吸的内在热适应性。许多野外加热和实验室培养实验都报道了加热样地内土壤易分解碳下降的现象^[9,12]。Kirschbaum^[62]的模拟结果表明加热样地内微生物呼吸受易分解碳限制这一机理足以解释长期加热样地中土壤呼吸的变化趋势,并不需要加入土壤微生物热适应性机理。Hartley 等^[20]试图利用土壤过筛实验分离土壤基质下降和热适应性的影响,因为该处理可以减少加热与对照样地之间基质有效性的差异,但不会改变热适应性。结果显示土壤过筛之后加热与对照间土壤微生物呼吸的差异消失,表明土壤微生物呼吸并不能产生热适应性。此外他们还发现在冷却培养后北极地区土壤微生物呼吸并没有出现上升的趋势^[21]。另一方面,其他学者虽然认为土壤微生物呼吸具有适应高温的特征,但是他们的在实验中没有观察到热适应性现象。例如,Malcolm 等^[63]表明红松林凋落物微生物群落的呼吸作用在持续 7 d 的 6℃ 增温之后并没有表现出热适应性。Vicca 等^[64]报道称泥炭土壤微生物没有通过改变生理活性让呼吸作用适应近两个多月的 3℃ 增温。Schindlbacher 等^[22]发现连续 9 年的 4℃ 增温并没有使奥地利成熟森林的土壤微生物的 R_{mass} 显著下降。

笔者认为引起争议的原因主要有三点。首先,一些学者没有同时分析增温对土壤微生物呼吸的直接和间

接效应。他们往往认为这两种效应是互相对立的,证明了一个机理就可以认为另一个机理是不存在的。例如 Kirschbaum^[62]、Eliasson 等^[8]和 Knorr 等^[6]的文献均发现以土壤易分解碳限制微生物呼吸为基础的土壤碳分解模型可以很好地解释长期加热后土壤微生物呼吸的变化趋势,并以此认为土壤微生物呼吸并不能适应高温环境。然而这个逻辑推理是不完整的,碳组分变化的解释度很高并不能排除微生物的热适应性。事实上,以土壤微生物呼吸热适应性为基础的模型也能很好地模拟土壤微生物呼吸在长期增温下的变化趋势^[47,59]。很有可能的情况是增温对土壤微生物呼吸的直接和间接效应共同产生了土壤微生物呼吸的表观热适应性^[65-66]。其次,一些文章研究土壤微生物呼吸热适应性时没有排除加热的间接效应。正如前文所述,只有在研究中排除加热的间接效应(例如加热与对照样地中基质有效性的差异)之后,我们才能说明加热对土壤微生物呼吸的直接效应,即土壤微生物呼吸能否对高温环境产生热适应性变化。Hartley 等^[20-21]的研究没有排除这些间接效应的干扰,因此难以证明土壤微生物呼吸不具有热适应性。

此外,许多环境因子和实验条件能够影响土壤微生物呼吸的热适应性过程,从而使文献中的结果复杂化。(1)加热时间。土壤微生物呼吸的热适应过程需要一定时间的积累。例如,Bradford 等^[26]显示只有将土壤在高温下培养 77 d 之后,土壤微生物呼吸才表现出热适应性。所以加热时间较短的实验不能发现热适应性规律。(2)微生物物种。不同的微生物物种对高温环境的适应能力有所差异。Malcolm 等人发现 12 种外生菌根真菌中有 3 种的呼吸作用在经历连续 7 d 的温热环境后能做出热适应性变化^[14]。Crowther 和 Bradford^[17]表明 6 种在土壤中广泛存在的腐生真菌中只有 5 种的呼吸作用能够在 10 d 之内表现热适应性。(3)土壤有机质含量。Hartley 等^[21]、Vicca 等^[64]和 Schindlbacher 等^[22]证明相较于贫瘠的生态系统,土壤碳丰富的生态系统能够更好地忍耐高温造成的胁迫,从而不易出现热适应性现象。(4)微生物生存环境的温度变幅。Stark 等^[18]在近北极荒地生态系统中发现由大型动物不均匀采食引起的局部土壤温度差异使土壤微生物呼吸产生了不同的热适应性效果。

5 结论与展望

土壤微生物呼吸的热适应性作为影响陆地生态系统对全球变暖反馈作用的一个潜在重要机制而受到生态学家们的广泛关注。本文从证据、机理和争议 3 方面对土壤微生物呼吸热适应性的研究现状进行了总结和分析。本文认为土壤微生物呼吸的热适应性是生物在群落尺度上的热适应性,建立在经典生物学的热适应理论之上。针对土壤微生物菌株和复杂的土壤微生物群落,运用基质充分供应时单位微生物量的呼吸量等指标,研究者在野外长期加热实验或实验室培养等实验中证明土壤微生物呼吸能够产生热适应性。目前比较认可的热适应性机理包括生物膜结构变化、酶活性调整、碳分配比例改变及微生物群落结构变化等。文献中对土壤微生物呼吸热适应性的争议很可能是研究方法、微生物物种及环境条件的差异引起的。综上所述,笔者认为土壤微生物呼吸的热适应性是真实存在的。今后的研究应该从回答土壤微生物呼吸能否适应高温环境转向更加深入的讨论,这其中至少有 3 个方面应该成为我们的研究重点。

继续探索土壤微生物呼吸热适应机理。土壤微生物呼吸热适应性机理决定了气候变暖条件下土壤微生物呼吸热适应的时间与强度,对预测未来土壤呼吸的变化趋势至关重要。人们在微生物碳分配变化和土壤微生物群落结构变化两个机理上还没有达成一致。与此同时,土壤微生物群落结构变化如何引起土壤微生物呼吸热适应性也不清晰。所以我们仍不能回答为什么土壤微生物呼吸在种群尺度上能够很快就适应高温环境(7—10 d),但需要很长时间(60—70 d)才能在群落尺度上表现出热适应性。此外,土壤微生物呼吸还可以通过很多其他机理,如形态及大小的变化、亚细胞结构的变化、休眠、微生物物种间相互关系的变化等,适应高温环境,这部分研究还很少甚至没有。

深入分析环境及全球变化因子对土壤微生物呼吸热适应性的影响。当土壤有机质含量较高时土壤微生物呼吸不易产生热适应性这一观点仍需要进一步证明。湿地、森林等肥沃土壤拥有全球陆地生态系统大多数的碳储量。如果它们的土壤微生物呼吸不易产生热适应性,那么热适应机理对陆地生态系统反馈作用的影响

就非常有限。除此之外,许多的环境因子如 pH、水分含量以及全球变化因子如大气氮沉降、CO₂浓度升高、降水格局的改变等等都能显著改变土壤的微生物呼吸。因此它们很可能也会像土壤有机质含量、微环境温度变幅一样影响土壤微生物呼吸的热适应性,但是这些因子的影响至今很少研究。

定量评估土壤微生物呼吸的热适应性对陆地生态系统反馈过程的影响。虽然科学家们一再强调土壤微生物呼吸的热适应性能够显著降低陆地生态系统对全球变暖的反馈作用,不过,至今还很少有文章评估这一机制的具体影响。Sierra 等^[65]的研究是个特例,它将土壤微生物呼吸第 II 类热适应性加入作物模型 CTICS,以此模拟了热带地区玉米地和香蕉地到 2099 年间土壤有机碳含量的变化规律。结果表明土壤微生物呼吸热适应性过程不能改变全球变暖后土壤有机碳矿化速率加快的趋势,但可以将玉米和香蕉地土壤有机碳矿化速率降低达 22%和 33%。未来需要更多此类研究才能准确评估土壤微生物呼吸的热适应性的影响,进而预测未来的气候变化趋势。

参考文献 (References):

- [1] IPCC. Summary for policymakers // Stocker T F, Qin D, Plattner G K, Tignor M, Allen S K, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley P M. Climate Change 2013: The Physical Science Basis Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press. 2013.
- [2] Tang J Y, Riley W J. Weaker soil carbon-climate feedbacks resulting from microbial and abiotic interactions. *Nature Climate Change*, 2015,5(1): 56-60.
- [3] Fang C M, Smith P, Moncrieff J B, Smith J U. Similar response of labile and resistant soil organic matter pools to changes in temperature. *Nature*, 2005,433(7021): 57-59.
- [4] Davidson E A, Janssens I A. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, 2006,440(7081): 165-173.
- [5] Fang C, Moncrieff J B. The dependence of soil CO₂ efflux on temperature. *Soil Biology and Biochemistry*, 2001,33(2): 155-165.
- [6] Knorr W, Prentice I C, House J I, Holland E A. Long-term sensitivity of soil carbon turnover to warming. *Nature*, 2005,433(7023): 298-301.
- [7] 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.
- [8] Eliasson P E, McMurtrie R E, Pepper D A, Strongren M, Linder S, Ågren G I. The response of heterotrophic CO₂ flux to soil warming. *Global Change Biology*, 2005,11(1): 167-181.
- [9] 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.
- [10] Kirschbaum M U F. The temperature dependence of organic-matter decomposition-still a topic of debate. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006,38(9): 2510-2518.
- [11] Oechel W C, Vourlitis G L, Hastings S J, Zulueta R C, Hinzman L, Kane D. Acclimation of ecosystem CO₂ exchange in the Alaskan Arctic in response to decadal climate warming. *Nature*, 2000,406(6799): 978-981.
- [12] Luo Y Q, Wan S Q, Hui D F, Wallace L L. Acclimatization of soil respiration to warming in a tall grass prairie. *Nature*, 2001,413(6856): 622-625.
- [13] Bradford M A. Thermal adaptation of decomposer communities in warming soils. *Frontiers in Microbiology*, 2013,4: 333.
- [14] Malcolm G M, López-Gutiérrez J C, Koide R T, Eissenstat D M. Acclimation to temperature and temperature sensitivity of metabolism by ectomycorrhizal fungi. *Global Change Biology*, 2008,14(5): 1169-1180.
- [15] Bradford M A, Davies C A, Frey S D, Maddox T R, Melillo J M, Mohan J E, Reynolds J F, Treseder K K, Wallenstein M D. Thermal adaptation of soil microbial respiration to elevated temperature. *Ecology Letters*, 2008,11(12): 1316-1327.
- [16] Hochachka P W, Somero G N. Biochemical Adaptation: Mechanism and Process in Physiological Evolution. Oxford: Oxford University Press, 2002.
- [17] Crowther T W, Bradford M A. Thermal acclimation in widespread heterotrophic soil microbes. *Ecology Letters*, 2013,16(4): 469-477.
- [18] Stark S, Männist M K, Ganzert L, Tirola M, Häggblom M M. Grazing intensity in subarctic tundra affects the temperature adaptation of soil microbial communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015,84: 147-157.
- [19] Wei H, Guenet B, Vicca S, Nunan N, AbdElgawad H, Pouteau V, Shen W J, Janssens I A. Thermal acclimation of organic matter decomposition in an artificial forest soil is related to shifts in microbial community structure. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014,71: 1-12.

- [20] Hartley I P, Heinemeyer A, Ineson P. Effects of three years of soil warming and shading on the rate of soil respiration; substrate availability and not thermal acclimation mediates observed response. *Global Change Biology*, 2007,13(8): 1761-1770.
- [21] Hartley I P, Hopkins D W, Garnett M H, Sommerkorn M, Wookey P A. Soil microbial respiration in arctic soil does not acclimate to temperature. *Ecology Letters*, 2008,11(10): 1092-1100.
- [22] Schindlbacher A, Schnecker J, Takriti M, Borken W, Wanek W. Microbial physiology and soil CO₂ efflux after 9 years of soil warming in a temperate forest-no indications for thermal adaptations. *Global Change Biology*, 2015,21(11): 4265-4277.
- [23] 杨毅, 黄玫, 刘洪升, 刘华杰. 土壤呼吸的温度敏感性和适应性研究进展. *自然资源学报*, 2011,26(10): 1811-1820.
- [24] 盛浩, 杨玉盛, 陈光水. 土壤异养呼吸对气候变暖的反馈. *福建师范大学学报(自然科学版)*, 2007,23(03): 104-108.
- [25] 陈全胜, 李凌浩, 韩兴国, 董云社, 王智平, 熊小刚, 阎志丹. 土壤呼吸对温度升高的适应. *生态学报*, 2004,24(11): 2649-2655.
- [26] Bradford M A, Watts B W, Davies C A. Thermal adaptation of heterotrophic soil respiration in laboratory microcosms. *Global Change Biology*, 2010,16(5): 1576-1588.
- [27] Tenaillon O, Rodríguez-Verdugo A, Gaut R L, McDonald P, Bennett A F, Long A D, Gaut B S. The molecular diversity of adaptive convergence. *Science*, 2012,335(6067): 457-461.
- [28] Hall E K, Singer G A, Kainz M J, Lennon J T. Evidence for a temperature acclimation mechanism in bacteria: an empirical test of a membrane-mediated trade-off. *Functional Ecology*, 2010,24(4): 898-908.
- [29] Rinke C, Schwientek P, Sczyrba A, Ivanova N N, Anderson I J, Cheng J F, Darling A, Malfatti S, Swan B K, Gies E A, Dodsworth J A, Hedlund B P, Tsiamis G, Sievert S M, Liu W T, Eisen J A, Hallam S J, Kyrpides N C, Stepanauskas R, Rubin E M, Hugenholtz P, Woyke T. Insights into the phylogeny and coding potential of microbial dark matter. *Nature*, 2013,499(7459): 431-437.
- [30] Hug S M, Gaut B S. The phenotypic signature of adaptation to thermal stress in *Escherichia coli*. *BMC Evolutionary Biology*, 2015,15: 177.
- [31] Hazel J R. Thermal adaptation in biological membranes: is homeoviscous adaptation the explanation? *Annual Review of Physiology*, 1995,57: 19-42.
- [32] Sinensky M. Homeoviscous adaptation-a homeostatic process that regulates the viscosity of membrane lipids in *Escherichia coli*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1974,71(2): 522-525.
- [33] Somero G N. Adaptation of enzymes to temperature: searching for basic "strategies". *Comparative Biochemistry and Physiology B: Biochemistry and Molecular Biology*, 2004,139(3): 321-333.
- [34] Závodszy P, Kardos J, Svingor A, Petsko G A. Adjustment of conformational flexibility is a key event in the thermal adaptation of proteins. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1998,95(13): 7406-7411.
- [35] Bennett A F, Lenski R E, Mittler J E. Evolutionary adaptation to temperature. I. Fitness responses of *Escherichia coli* to changes in its thermal environment. *Evolution*, 1992,46(1): 16-30.
- [36] Bárcenas-Moreno G, Gómez-Brandón M, Rousk J, Bååth E. Adaptation of soil microbial communities to temperature: comparison of fungi and bacteria in a laboratory experiment. *Global Change Biology*, 2009,15(12): 2950-2957.
- [37] Rousk J, Frey S D, Bååth E. Temperature adaptation of bacterial communities in experimentally warmed forest soils. *Global Change Biology*, 2012,18(10): 3252-3258.
- [38] Birgander J, Reischke S, Jones D L, Rousk J. Temperature adaptation of bacterial growth and ¹⁴C-glucose mineralisation in a laboratory study. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013,65: 294-303.
- [39] Seebacher F, White C R, Franklin C E. Physiological plasticity increases resilience of ectothermic animals to climate change. *Nature Climate Change*, 2015,5(1): 61-66.
- [40] Chi Y G, Xu M, Shen R C, Wan S Q. Acclimation of leaf dark respiration to nocturnal and diurnal warming in a semiarid temperate steppe. *Functional Plant Biology*, 2013,40(11): 1159-1167.
- [41] Atkin O K, Tjoelker M G. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *Trends in Plant Science*, 2003,8(7): 343-351.
- [42] Lange O L, Green T G A. Lichens show that fungi can acclimate their respiration to seasonal changes in temperature. *Oecologia*, 2005,142(1): 11-19.
- [43] Heinemeyer A, Ineson P, Ostle N, Fitter A H. Respiration of the external mycelium in the arbuscular mycorrhizal symbiosis shows strong dependence on recent photosynthates and acclimation to temperature. *New Phytologist*, 2006,171(1): 159-170.
- [44] Berg M P, Kiers E T, Driessen G, van der Heijden M, Kooi B W, Kuenen F, Liefing M, Verhoef H A, Ellers J. Adapt or disperse: understanding species persistence in a changing world. *Global Change Biology*, 2010,16(2): 587-598.
- [45] Hofmann G E, Todgham A E. Living in the now: physiological mechanisms to tolerate a rapidly changing environment. *Annual Review of Physiology*, 2010,72: 127-145.

- [46] Prosser J I, Bohannon B J M, Curtis T P, Ellis R J, Firestone M K, Freckleton R P, Green J L, Green L E, Killham K, Lennon J J, Osborn A M, Solan M, van der Gast C J, Young J P W. The role of ecological theory in microbial ecology. *Nature Reviews Microbiology*, 2007,5(5): 384-392.
- [47] 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.
- [48] Mangelsdorf K, Finsel E, Liebner S, Wagner D. Temperature adaptation of microbial communities in different horizons of Siberian permafrost-affected soils from the Lena Delta. *Chemie Der Erde-Geochemistry*, 2009,69(2): 169-182.
- [49] Razavi B S, Blagodatskaya E, Kuzyakov Y. Nonlinear temperature sensitivity of enzyme kinetics explains canceling effect-a case study on loamy haplic Luvisol. *Frontiers in Microbiology*, 2015,6: 1126.
- [50] German D P, Marcelo K R B, Stone M M, Allison S D. The Michaelis-Menten kinetics of soil extracellular enzymes in response to temperature: a cross-latitudinal study. *Global Change Biology*, 2012,18(4): 1468-1479.
- [51] Jing X, Wang Y H, Chung H G, Mi Z R, Wang S P, Zeng H, He J S. No temperature acclimation of soil extracellular enzymes to experimental warming in an alpine grassland ecosystem on the Tibetan Plateau. *Biogeochemistry*, 2014,117(1): 39-54.
- [52] Wallenstein M, Allison S D, Ernakovich J, Steinweg J M, Sinsabaugh R. Controls on the temperature sensitivity of soil enzymes: A key driver of *in situ* enzyme activity rates // Shukla G, Varma A, eds. *Soil Enzymology*. Berlin Heidelberg: Springer, 2011: 245-258.
- [53] Fenner N, Freeman C, Reynolds B. Observations of a seasonally shifting thermal optimum in peatland carbon-cycling processes; implications for the global carbon cycle and soil enzyme methodologies. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005,37(10): 1814-1821.
- [54] Nottingham A T, Turner B L, Whitaker J, Ostle N, Bardgett R D, McNamara N P, Salinas N, Meir P. Temperature sensitivity of soil enzymes along an elevation gradient in the Peruvian Andes. *Biogeochemistry*, 2016,127(2/3): 217-230.
- [55] Johns G C, Somero G N. Evolutionary convergence in adaptation of proteins to temperature: A 4-Lactate dehydrogenases of pacific damselfishes (*Chromis spp.*). *Molecular Biology and Evolution*, 2004,21(2): 314-320.
- [56] Manzoni S, Taylor P, Richter A, Porporato A, Ågren G I. Environmental and stoichiometric controls on microbial carbon-use efficiency in soils. *New Phytologist*, 2012,196(1): 79-91.
- [57] Sinsabaugh R L, Manzoni S, Moorhead D L, Richter A. Carbon use efficiency of microbial communities: stoichiometry, methodology and modelling. *Ecology Letters*, 2013,16(7): 930-939.
- [58] Wieder W R, Bonan G B, Allison S D. Global soil carbon projections are improved by modelling microbial processes. *Nature Climate Change*, 2013,3(10): 909-912.
- [59] Frey S D, Lee J, Melillo J M, Six J. The temperature response of soil microbial efficiency and its feedback to climate. *Nature Climate Change*, 2013,3(4): 395-398.
- [60] Allison S D. Modeling adaptation of carbon use efficiency in microbial communities. *Frontiers in Microbiology*, 2014,5: 571.
- [61] Wiedenbeck J, Cohan F M. Origins of bacterial diversity through horizontal genetic transfer and adaptation to new ecological niches. *FEMS Microbiology Reviews*, 2011,35(5): 957-976.
- [62] Kirschbaum M U F. Soil respiration under prolonged soil warming: are rate reductions caused by acclimation or substrate loss? *Global Change Biology*, 2004,10(11): 1870-1877.
- [63] Malcolm G M, López-Gutiérrez J C, Koide R T. Little evidence for respiratory acclimation by microbial communities to short-term shifts in temperature in red pine (*Pinus resinosa*) litter. *Global Change Biology*, 2009,15(10): 2485-2492.
- [64] Vicca S, Fizez L, Kockelbergh F, Van Pelt D, Segers J J R, Meire P, Ceulemans R, Janssens I A. No signs of thermal acclimation of heterotrophic respiration from peat soils exposed to different water levels. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009,41(9): 2014-2016.
- [65] Sierra J, Brisson N, Ripoche D, Déqué M. Modelling the impact of thermal adaptation of soil microorganisms and crop system on the dynamics of organic matter in a tropical soil under a climate change scenario. *Ecological Modelling*, 2010,221(23): 2850-2858.
- [66] Tucker C L, Bell J, Pendall E, Ogle K. Does declining carbon-use efficiency explain thermal acclimation of soil respiration with warming? *Global Change Biology*, 2013,19(1): 252-263.