

水分条件变化对土壤微生物的影响及其响应机制研究进展

朱义族^{1,2,3} 李雅颖¹ 韩继刚² 姚槐应^{1*}

(¹中国科学院城市环境研究所, 福建厦门 361021; ²上海市园林科学规划研究院, 上海 200232; ³中国科学院大学, 北京 100049)

摘要 土壤微生物在维持陆地生态系统服务中扮演着重要的角色. 土壤水分条件是影响微生物活性与生态系统功能的重要因素之一, 全球气候变化所引起的极端干旱与降雨必将加速土壤水分的剧烈变化. 由于不同土壤微生物对于干旱胁迫的耐受性不同及其对水分变化的响应差异, 使得土壤水分条件变化直接改变了土壤微生物活性与群落结构, 进而对微生物介导的关键过程与土壤生态系统功能造成深刻的影响. 因此, 全面深入地理解水分条件变化下土壤微生物群落的结构变化特征与响应机制具有重要意义. 本文在总结土壤水分条件变化对土壤微生物活性(土壤呼吸与酶活性)和微生物群落结构的影响的基础上, 进一步阐述了土壤微生物对于干旱胁迫与水分条件变化的响应机制和生态学策略, 包括: 1) 积累胞内溶质、产生胞外聚合物、进入休眠状态等应对干旱胁迫的细胞生理策略; 2) 微生物之间、微生物与植物之间相关抗逆性基因的转移及土壤微生物群落的功能冗余等应对水分变化的微生物机制. 研究水分条件变化下土壤微生物群落结构及生态系统功能之间的内在联系, 不仅有助于进一步剖析微生物介导的土壤生态过程, 而且能够为今后陆地生态系统对气候变化的响应研究和模型预测提供理论依据.

关键词 土壤呼吸; 酶活性; 微生物响应策略; 水分条件

Effects of changes in water status on soil microbes and their response mechanism: A review. ZHU Yi-zu^{1,2,3}, LI Ya-ying¹, HAN Ji-gang², YAO Huai-ying^{1*} (¹*Institute of Urban Environment, Chinese Academy of Sciences, Xiamen 361021, Fujian, China*; ²*Shanghai Academy of Landscape Architecture Science and Planning, Shanghai 200232, China*; ³*University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*).

Abstract: Soil microbes play essential roles in maintaining terrestrial ecosystem services. Soil moisture is a primary determinant of soil microbial activities and ecosystem functions, which may fluctuate dramatically with the altered precipitation patterns and extreme drought caused by the ongoing global climate change. Due to the distinct soil microbial tolerance and life-strategy approaches to drought stress and different water status, fluctuation of soil moisture has a direct impact on microbial activities and community structure, thereby profoundly affecting microbial-mediated processes and ecosystem functions. Thus, it is of great significance to understand the dynamics and mechanisms that underlie the microbial responses to soil water status. In this review, we summarized recent progress in the study of responses of soil microbial activities (*e.g.* soil respiration and enzyme activities) and community structure to soil water status. We summarized underlying microbial physiological and ecological mechanisms, particularly 1) the cellular physiological accommodation such as osmolyte accumulation, exopolysaccharide production and transition into dormant states, and 2) the ecological strategies such as stress-resistant gene transfer and functional redundancy. Therefore, this investigation on the underlying relationship between soil microbial assembly and ecosystem functions

本文由国家自然科学基金杰出青年基金项目(41525002)资助 This work is supported by Outstanding Youth Fund Project of the National Natural Science Foundation of China (41525002).

2019-04-01 Received, 2019-09-21 Accepted.

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hyao@iue.ac.cn

under different water status could further demonstrate the microbially-mediated soil biogeochemical processes and provide a theoretical basis for future research and modelling of terrestrial ecosystem responses to climate change.

Key words: soil respiration; enzyme activity; microbial response strategy; water status.

土壤微生物作为土壤生态系统中最为活跃的重要组成部分,参与到许多关键的土壤过程和陆地生态系统服务,如有机质形成与转化、元素生物地球化学循环、植物营养、初级生产及温室气体排放等^[1],在维持陆地生态系统服务中扮演着重要角色。水分条件是土壤微生物活性与生态系统功能的重要影响因素之一。从以“地球之肾”著称的湿地生态系统到被称之为“地球之肺”的森林生态系统,再到荒漠生态系统,水分条件的差异是影响不同陆地生态系统功能的关键因素。此外,在日趋显著的气候变化大背景之下,气候变化预测模型进一步表明,未来全球范围内将经历更极端、异常的干旱-降雨事件^[2],必然导致土壤水分含量的剧烈波动。土壤水分条件的变化不仅直接控制着土壤养分的物理扩散与化学形态转化^[3],也极大地影响了土壤微生物群落结构和活性,以及微生物介导的土壤碳、氮等元素周转过程,进而影响土壤过程和生态系统功能^[4]。

近些年来越来越多的研究开始关注土壤水分条件变化对陆地生态系统功能和微生物群落结构造成的影响。如 Ochoa-Hueso 等^[5]在对南美洲和澳洲草地生态系统的研究发现,干旱显著改变了土壤中细菌和真菌的群落结构,并选择出一系列具有较强耐旱能力的微生物;Zhu 等^[6]对不同深度(0~63 m)的古老旱地土壤进行加水培养,发现在旱地生态系统中休眠了长达上万年的厌氧氨氧化细菌活性得到恢复,对生态系统功能和全球碳氮循环具有深刻的影响。研究表明,水分条件的变化对土壤过程和生态系统功能的影响主要取决于地上的植被类型和地下的土壤微生物群落结构^[7]。而在这二者中,土壤微生物群落的响应往往起到更为关键的作用。Barnard 等^[8]在对地中海气候草地土壤的研究中发现,土壤在经历不同强度干旱后再次降水,土壤呼吸产生的 CO_2 出现爆发性增长,与土壤中有效碳的增加、休眠状态下微生物的“复苏”存在显著的相关关系。而且对水分条件变化响应不同的各类微生物在门和纲的水平上聚成同一类^[9]。这种在水分选择下的微生物生态策略,对于预测未来水分变化条件下的土壤微生物群落响应和生态系统功能变化具有重要的参考价值。

目前土壤微生物受水分条件变化的影响已有大量研究,但还缺少全面的系统总结。本文基于文献调研,较为系统地综述了水分条件变化对土壤微生物活性(以土壤呼吸和酶活性为主要评价指标)和微生物群落的影响,以及微生物应对土壤水分条件变化的细胞生理策略和微生物生态学机制,以期更全面地了解土壤微生物群落在水分条件变化下的响应机制及其所介导的土壤生态过程,为今后土壤生态系统对气候变化的响应研究和预测提供参考。

1 水分条件变化对土壤微生物活性的影响

1.1 土壤呼吸的变化

土壤呼吸是土壤最基础的生态过程,包括植物根系自养呼吸、土壤微生物呼吸和土壤动物的异养呼吸^[10]。该过程产生的 CO_2 是陆地生态系统碳损失的重要途径。据估计,每年有 40~70 Pg·C (1 Pg = 10^{15} g) 通过呼吸的方式从陆地进入大气^[11],其中微生物呼吸约占土壤呼吸总 CO_2 排放量的一半^[12]。早在 1958 年, Birch^[13] 就发现干旱土壤在恢复水分状况之后,土壤有机碳矿化速率会迅速升高,土壤呼吸速率在数小时内达到峰值, CO_2 产量激增, CO_2 排放速率甚至高达水分条件恢复前的 185 倍(从 $0.2 \mu\text{g} \cdot \text{CO}_2\text{-C} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ 增加到 $37 \mu\text{g} \cdot \text{CO}_2\text{-C} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$),造成土壤碳素大量流失^[14]。然而,由于土壤性质本身在时空分布上的异质性和不确定性,使土壤呼吸与水分条件变化关系的研究变得更加复杂。

一般而言,当土壤水分含量低时,微生物的代谢活性和呼吸底物的扩散受到限制,导致土壤呼吸作用减弱,而水分含量过高又限制氧气的扩散而影响微生物的耗氧呼吸^[15]。土壤呼吸对水分条件变化的响应特征与土壤生态系统类型、有机质含量和形态、微生物群落结构等土壤本身的性质密切相关^[16]。此外,土壤干旱强度和时长、干湿交替频率、降水模式等历史水分条件和不同的土地利用方式,都对土壤呼吸的变化模式产生重要影响^[3,17]。例如,经历 4 天干旱与 1 年干旱的草地土壤再次加水之后,呼吸速率的变化模式差异显著^[18],经历 4 天干旱的土壤在加水后呼吸速率迅速提高,随即缓慢下降;而 1 年干旱土壤的呼吸速率在加水后约 16 h 出现 2 次剧增,

达到峰值后开始下降.因此,土壤呼吸模式受水分条件变化的影响涉及诸多环境因素,不可一概而论.旱土加水后的 CO_2 产量爆发是土壤微生物“复苏”进行呼吸作用的结果.探究这一过程对陆地生态系统碳排放通量的模型预测具有重要指导意义.

然而,从土壤干旱到水分恢复适宜条件的过程,会对土壤微生物活性产生不同的影响.一方面,水分条件的恢复使土壤团聚体破裂并释放有机碳源,作为微生物的呼吸底物而使微生物群落的代谢能力提高;另一方面,水势剧烈变化也给部分微生物造成巨大的生理压力,致其死亡溶解,从而降低了原本土壤中的微生物总量.这种水分变化给土壤呼吸活性带来的不同影响,分别被称之为底物供应机制和微生物压力机制^[19].Butterly 等^[20]研究发现,干旱土壤再回湿后的 CO_2 释放量与经历 1 次和 2 次干湿交替后的微生物生物量碳的损失量存在显著相关性,但这种相关性却在经历 3 次干湿交替的处理中消失,说明微生物压力机制在水分条件恢复的前期占主导,而在后期逐渐显现出水势变化所带来微生物呼吸底物供应的关键作用.这两个过程往往同时发生,二者的平衡关系影响着土壤微生物生物量碳的动态变化^[19].进一步全面探究不同土壤生态系统在经历水分条件变化过程中,微生物压力机制和底物供应机制对土壤微生物量碳和土壤呼吸的相对贡献大小及变化规律,将更有利于评估在水分条件变化下土壤碳库的收支情况和 CO_2 的排放.

除 CO_2 之外,近些年来备受关注的温室气体 CH_4 和 N_2O 也是由不同土壤微生物介导的碳、氮循环过程中所产生的重要产物,其产生受到土壤水分条件变化的强烈影响.在土壤含水量较低(土壤孔隙含水率 $\text{WFPS} < 30\%$) 的情况下,微生物活性较低, CH_4 和 N_2O 几乎不排放;随着土壤水分增加 ($30\% < \text{WFPS} < 60\%$),微生物硝化作用加强, N_2O 排放增加;当水分继续增加至淹水,微生物反硝化作用主导 N_2O 排放,土壤环境开始有利于产甲烷菌的活动^[21];随着淹水时间的进一步延长,土壤趋于极端的还原条件,反硝化作用彻底, N_2O 的生产和排放减少,产甲烷菌开始代谢并释放 CH_4 ^[22].因此, CH_4 、 N_2O 的产生和排放在空间和时间上存在互为消长的关系已成为学界共识,也是在土壤水分条件变化下复杂的碳氮耦合过程的结果.

1.2 土壤酶活性的变化

土壤胞外酶被誉为物质降解的“代理人”,广泛存在于土壤动植物残体的腐解过程(特别是微生物

的活动当中),直接参与了土壤中有有机营养物质的降解和转化,有效推动土壤代谢,在元素的生物地球化学循环中起到重要作用^[23].土壤胞外酶主要由微生物的代谢活动过程产生,因此其活性、种类和含量体现了微生物的代谢活性及其对营养元素的需求状况,反映了土壤中各种生物化学过程的强度和方向,近年来被广泛作为微生物响应气候变化和土壤生态功能的重要评价指标^[24].然而,气候变化引起多重环境因子的改变(如大气 CO_2 浓度、温度和降雨等)常常会同时影响着土壤水分含量、pH 和碳源有效性等理化指标,以及改变植物的根际沉积和凋落物产生^[25].这些复杂的因素之间相互联系、协同作用,对土壤胞外酶活性产生综合性影响^[26],使单独分析某单一因素对土壤酶的影响成为挑战.

一般情况下,土壤水分增加可提高土壤酶的活性,直至土壤变为厌氧环境,底物扩散和氧气含量的限制使酶的活性受到抑制^[27](图 1a);当土壤处于水分饱和的厌氧环境时,如湿地生态系统^[28],水分减少有利于氧气的扩散而提高酶活性,直到水分含量降低到某一阈值形成干旱胁迫,开始抑制土壤微生物和酶的活性;当土壤排水条件良好或处在缺水状态时,进一步的水分增加或减少则对酶活性的影响较小^[26].如 Sardans 等^[29]研究发现,干旱显著减低土壤 β -葡萄糖苷酶的活性,但对酸性磷酸酶的活性没有影响;而 Zhou 等^[30]研究发现,降雨量增加反而抑制了 β -葡萄糖苷酶的活性,但促进了酸性磷酸酶和 N-乙酰氨基葡萄糖苷酶的活性.水分通过影响土壤物理化学性质、有机质的有效性及扩散运输能力等多方面改变土壤微生物活性及群落结构,从而影响土壤胞外酶的生产和活性.

土壤酶活性对水分条件变化的响应除了在实验室培养和实地调查研究外,研究人员还通过 Meta 分析研究其在气候变化下对降水差异的响应特征^[24,26,31].Ren 等^[31]对参与碳元素循环过程的土壤胞外酶(水解酶和氧化酶)响应降水量变化的研究中发现,当降水量增加时,土壤中氧化酶活性显著提高 6.6%,水解酶则不受影响;当降水量减少时,水解酶活性显著提高 25.8%,氧化酶则受到显著抑制 (11.0%).Xiao 等^[24]也发现年均降水量减少对土壤中氧化酶活性的抑制甚至高达 47.2%,而降雨量增加则提高了与氮转化相关酶的活性.其作为土壤中物质转化的直接作用者,同时也是有机质降解过程的限速环节,受到不同土壤水分条件的影响^[32].因此,探明在水分变化下土壤胞外酶活性的变化特征、

微生物相关的酶学过程及二者的联系,对于进一步理解和预测气候变化下土壤微生物过程和生态系统服务具有重要意义.

2 水分条件变化对土壤微生物群落的影响

2.1 真菌和细菌适应不同水分条件的差异

土壤微生物在行使土壤功能和维持生态系统稳定中的作用至关重要.水分条件是陆地生态系统服务的重要影响因素之一^[4],其对微生物活性及群落结构的影响直接关系到土壤生态系统功能的实现.水分胁迫对土壤微生物造成的压力主要表现在直接的生理胁迫和对微生物呼吸底物扩散的限制^[33].因此,对碳源的获取能力和生理构造上的差异,使各类土壤微生物具有不同的干旱耐受能力.

由于细菌在土壤环境中的移动和获取营养物质的过程需要依赖于土壤中水膜的流动^[34],因而与真菌相比,水分条件的变化对细菌的影响更大.其中在生理结构上细胞壁更厚且致密的革兰氏阳性菌比革兰氏阴性菌耐旱性更强^[35].当干旱土壤加水至适宜的水分含量以后,细菌生长主要有两种模式^[36]:1)土壤回湿后细菌立即开始生长,并随时间线性增加^[37];2)土壤回湿后细菌首先经历生长迟缓期,随后以指数的形式增长至峰值后开始下降^[38].Meisner等^[18]对细菌生长模式的研究发现,土壤的干旱时长是影响土壤回湿后细菌生长变化模式的主要因素之一,如经历4天干旱的土壤在回湿后细菌的生长符合第1种变化模式;而1年干旱的土壤回湿之后细菌的生长首先经历了约16 h的迟缓期,随后指数增

长到峰值后开始下降^[18],且当干旱时长达到某一阈值时开始由第1种向第2种模式转化^[39].这种差异由经历干旱胁迫后的土壤细菌群落结构和加水后的有效碳源总量共同影响,经历长时间干旱胁迫的土壤在恢复水分条件后,存活下来的细菌首先要完成生理功能的自我修复(如进行呼吸代谢诱导相关酶的产生)及从休眠状态“苏醒”等生长准备阶段,随后开始利用环境中丰富的营养物质进入指数生长期,直至受到营养限制^[39].

真菌比细菌对水分胁迫的耐受性更强.土壤真菌通过对菌丝水分的重新分配利用^[40]和菌丝在土壤孔隙内的生长来获取营养物质^[9],以此补偿水分胁迫带来的生理压力;有的真菌种类如酵母菌,通过出芽繁殖的方式产生具有极强抗逆性的孢子,以保证其在各类环境胁迫下保持物种繁衍能力^[41].Bapiri等^[42]分别利用³H标记的亮氨酸和¹⁴C标记的醋酸来研究重复干湿交替事件对细菌和真菌生长的影响,结果发现,细菌生长受到干湿交替的影响而降低,真菌则不受影响;Ochoa-Hueso等^[5]对来自南美洲和澳洲不同生态系统的草地土壤的研究发现,真菌群落受干旱胁迫的影响显著低于细菌群落,且在更湿润的土壤中真菌群落对水分变化更加敏感.因此,尽管真菌主导的土壤生态系统对干旱胁迫具有更强的耐受性^[40],但因真菌所占据的多重水分生态位,在不同的土壤生态系统中仍有一些真菌种类对水分变化极为敏感^[43].这与细菌类群对水分条件变化具有类似之处.表1归纳了微生物主要类群在门水平上对土壤水分条件变化的响应特征,表明各类

表 1 细菌和真菌主要类群对水分条件变化的响应特征
Table 1 Responses of the main bacterial and fungal groups to soil water status

微生物类群 Microbial group		相对丰度变化 Change in the relative abundance			响应类型 Response type	参考文献 Reference	
		干旱 Drought	恢复水分条件 Wet-up				
			<24 H	>24 H			
细菌类群 Bacterial group	酸杆菌门 Acidobacteria	D	I	D	O/T	[8,13,44]	
	放线菌门 Actinobacteria	I	D	D	T	[9,13]	
	拟杆菌门 Bacteridetes	I/D	I	I/D	O	[13,44]	
	芽单胞菌门 Gemmatimonadetes	U/D	U	D	O/S	[5,9]	
	浮霉菌门 Planctomycetes	U	U	D	T/S	[9,13]	
	变形菌门 Proteobacteria	U	U	I/D	T/O	[9]	
	疣微菌门 Verrucomicrobia	D	I	D	O	[9,13]	
	厚壁菌门 Firmicutes	U	D	I/D	O/S	[8-9,13]	
	绿弯菌门 Chloroflexi	D/I	U/I	D	T	[5,9,13,44]	
	蓝藻细菌 Cyanobacteria	D	-	-	S	[13]	
	真菌类群 Fungal group	担子菌门 Basidiomycota	U	U	-	T	[9]
		子囊菌门 Ascomycota	U/I	U	D	T/O	[9]
球囊菌门 Glomeromycota		U/D	U	-	T/S	[5,9]	
壶菌门 Chytridiomycota		D	-	-	S	[5]	

D: 降低 Decreased; I: 增高 Increased; U: 维持 Unaffected. O: 机会型 Opportunistic; T: 耐受型 Tolerant; S: 敏感型 Sensitive.

微生物对水分条件变化的响应不同,并且在同一门内的不同属或种微生物的响应也存在差异.如在干旱条件下,拟杆菌门操作分类单元(operational taxonomic units, OTUs)的相对丰度既可能增高也可能降低;真菌子囊菌门 OTUs 的相对丰度同样受到不同程度的影响,表现出不同的响应类型.说明了各类群的土壤微生物在适应水分条件变化下所进化出的不同响应策略,并与微生物的不同营养方式有关^[45].

真菌和细菌各自所执行的主要生态功能和对水分胁迫的响应差异,让二者的相对丰度成为土壤微生物群落组成变化和土壤功能的重要指标.一项关于全球表层土壤微生物群落结构和功能的最新研究发现,年平均降水量显著影响土壤功能的多样性,这正是源于真菌和细菌对水分压力不同的耐受性,使降水差异造成全球表层土壤微生物的生态位分化^[46].因而土壤真菌/细菌的比值变化反映了整个土壤食物网的结构和功能对土壤条件变化的响应^[47].

2.2 干旱影响微生物群落结构的“遗留效应”

水分条件变化直接影响土壤中各类微生物的生长和代谢活性,而由于不同微生物的响应差异,使土壤在恢复适宜的水分条件后微生物群落的多样性可能增加或减少^[17].生态学研究证实,土壤微生物的物种和群落多样性越高,生态系统功能多样性越高,越有助于其抵抗外界环境的变化和干扰,维持生态系统稳定^[48].因此,土壤水分剧烈波动不仅对当前的微生物群落结构与功能产生直接影响,还会持续地影响后续的土壤过程和生态系统服务^[45].

近些年来,科研人员越发关注干旱对土壤生态系统产生的“遗留效应”^[17,45],即干旱在一定程度上改变了土壤生态系统的微生物群落组成,即便水分恢复到适宜条件,响应水分变化的活性和非活性微生物多样性和丰度均会发生不同程度的变化^[49],土壤的微生物生态环境依旧难以完全恢复,影响生态系统功能完整性,甚至改变微生物群落的进化轨迹和土壤过程.研究表明,干旱胁迫影响土壤微生物群落的“遗留效应”大小与土壤的水分条件息息相关^[17,50].经历过干旱历史的土壤通过选择一系列的耐旱微生物种群,能更好地适应后续的二次或多次干旱事件^[50].Meisner 等^[45]研究发现,土壤经历短期的干旱事件再恢复到适宜水分条件,细菌和真菌 OTUs 丰度分别改变了 8% 和 25%,原核生物中的奇古菌门、变形菌门和真菌的粪壳菌纲、间座壳目等微生物则基本恢复到先前水平;而细菌的蓝藻菌门、绿

弯菌门、疣微菌门和真菌的子囊菌纲、锤舌菌纲等微生物类群的相对丰度降低,无法恢复到先前水平,对水分变化敏感.还有学者发现,土壤在经历干旱胁迫后再次恢复水分条件后,会迎来原本低丰度的微生物种群的爆发,如草地生态系统中的 α -变形杆菌(α -Proteobacteria)和农田生态系统中的芽单胞菌属(*Gemmatimonas*),其 OTUs 丰度在经历干旱-回湿之后迅速增加,成为微生物群落中的优势种群^[51].

从生态学的角度来看,土壤经历干旱胁迫后,不耐旱微生物在水分压力下被淘汰,形成微生物食物网内空余的生态位^[52].当恢复到适宜的水分条件之后,存活下来的微生物开始恢复代谢活性.这时不同微生物所采取的响应策略就显得尤其重要.快速响应水分变化的微生物和机会型微生物会优先占领这些空余生态位,影响后续的微生物群落结构和生态系统功能^[53].研究发现,响应土壤水分变化的机会型微生物大多属于休眠状态的低丰度稀有微生物类群^[54],在响应适宜的水分条件后开始生长并占据微生物食物网中空余的生态位,造成微生物群落组成及土壤功能的变化.Aanderud 等^[51]利用 ^{18}O 标记的 H_2O 研究不同土壤生态系统中微生物对水分变化的响应,发现响应水分变化的复苏微生物类群中有 69%~74% 属于原先检测不到的低丰度稀有物种,它们的生长对旱土加水后的 CO_2 增量贡献巨大.自然生态系统中的稀有微生物种群在环境干扰下的动态响应不仅有助于保持微生物种类多样性,而且对维持土壤生态系统功能和稳定性至关重要^[55].

3 土壤微生物对水分条件变化的响应

土壤微生物对于干旱胁迫的耐受性不同,不仅因为其生理构造存在差异,还通过对有限资源的合理分配等方式应对水分条件变化,即著名的“资源配置理论”^[35].如当土壤处在严重干旱压力之下,微生物对资源的利用策略从用于代谢生长转变为维持细胞生存(如产生保护性有机分子),以此来抵御干旱造成的生理胁迫.当土壤水分条件恢复,微生物开始进入代谢生长阶段,间接地维持了生态系统的功能稳定性.综合以往研究结果,在水分条件变化下土壤微生物的响应策略和机制大致可分为以下几方面:

1) 积累胞内溶质.在干旱时期,土壤的水势下降,微生物为防止细胞脱水大量合成低分子量的有机溶质(如醇类、氨基酸、季铵类及嘧啶衍生物等有机物质),以维持自身水势与细胞外水势保持相当(如图1中的细胞B);而当土壤的水分条件恢复之

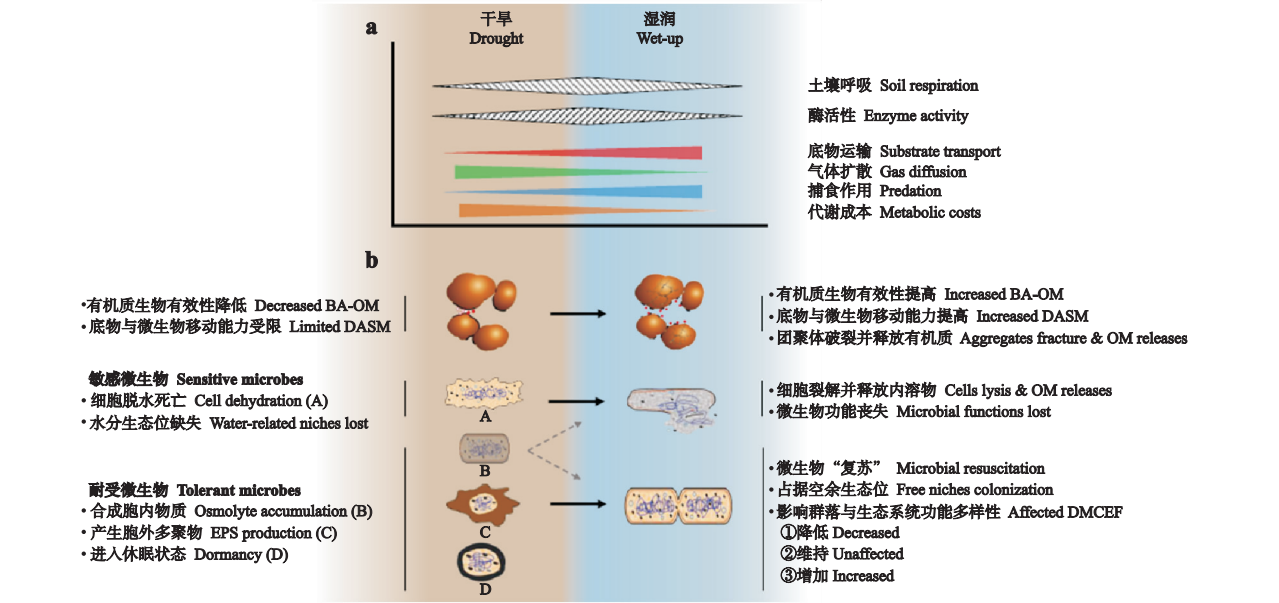


图 1 土壤水分条件变化下微生物响应过程示意图

Fig.1 Responses of microbial processes to soil water status.

a) 在水分条件变化下,土壤呼吸和酶活性的变化是受到多种因素综合影响的结果(如土壤水分增加,底物运输能力随之提高,而气体扩散则受到抑制) Multiple factors result in changes of soil respiration and enzyme activities (e.g., substrate transport increases with increasing soil moisture, whereas oxygen transport decreases); b) 在干旱胁迫和水分恢复下的 4 种土壤微生物状态,揭示微生物在水分条件变化下的适应机制与对生态系统功能的影响 Four possible microbial responses to drought and wet-up, and underlying responses to different water status and the effects on ecological function. BA-OM: 有机质生物有效性 Bio-availability of organic matter; DASM: 底物与微生物移动扩散能力 Diffusion ability of substrates and microbes; EPS: 胞外聚合物 Extracellular polymeric substances; DMCEF: 微生物群落与生态系统功能多样性 Diversity of microbial communities and ecosystem functions.

后,这些胞内物质又会被细胞用于代谢^[35].真菌对水分条件变化的耐受性,除了其生理结构的优势外,还会在缺水环境下合成海藻糖、甘油等溶质^[56].这些溶质会结合磷脂的极性亲水头部使细胞膜处于正常形态而有效保护微生物免受干旱的影响^[57].而细菌则通过积累胞内脯氨酸、谷氨酰胺等氨基酸类溶质平衡水势变化^[35].Warren^[58]分别研究了在土壤干旱时期和加水回湿后的细胞内渗透压调节溶质(osmolyte)的种类和产量变化,结果发现,微生物产生的胞内溶质种类极为丰富,干旱条件下胞内溶质产量是对照组的 10 倍,而在加水回湿的 1~3 h 后观察到胞内溶质因微生物的快速代谢而显著降低.这直接证明了胞内溶质在微生物承受水分剧烈变化的环境胁迫中起到的重要调节作用^[59].

2) 产生胞外聚合物.胞外聚合物(extracellular polymeric substances, EPS)是一类来自微生物或植物根系分泌的两性高分子聚合物,其主要成分为胞外多糖,还包括蛋白质、胞外 DNA、酰胺类物质、脂质等其他组分^[60-61].绝大部分 EPS 含有羧基、羟基、氨基等多种亲水活性官能基因,使其对水分具有更强的持留能力而降低干旱对微生物造成的伤害^[62].在土壤水分含量逐渐降低的过程中,部分微生物如

蓝藻菌门和酸杆菌门^[63].对能量和资源重新分配(由生长向维持生存的策略转变),大量合成 EPS 使整个微生物细胞包被在其中以减少水分流失^[61],如图 1 中的细胞 C.此外, EPS 不仅自身包含了丰富的微生物可利用碳源,而且作为纽带连接了微生物与富集在土壤团聚体内部或表面的有机质,为微生物提供了有利于生存的微环境^[60].产生 EPS 是微生物应对水分压力的重要策略之一,其含量的动态变化同样受水分条件的驱动.Marchus 等^[60]研究发现,土壤中 EPS 含量在干旱时期比湿润时期更高,表明微生物在干旱时期合成 EPS 的必要性,并且在湿润时期微生物可能将 EPS 作为碳源进行分解利用.

3) 采取休眠策略.当微生物的生长环境受到严重干扰而不利于其生长时,有的微生物细胞会进入缓慢代谢或休眠的状态,对环境胁迫产生极强的抗逆性^[64].如很多微生物通过营养细胞产生的孢囊细胞结构,或厚壁菌及有些放线菌产生的芽孢即是一种休眠体^[13].休眠状态下的微生物代谢活性极低甚至停止代谢,直到环境条件有利于其生长时再次恢复代谢活性^[65].因此,微生物在活性与休眠状态间的转化是其对随机发生的环境事件所采取的重要应对策略之一(图 1 中的细胞 D).据估计,土壤中药

90%的微生物处于休眠或非活性状态,至少 25%的土壤基因组含有使微生物从休眠状态向代谢状态转变的“复苏”基因^[51]。在土壤缺水的干旱环境中,迫使有些土壤微生物从活跃状态向减缓代谢的休眠状态转变^[35],直到水分条件恢复,休眠状态下的微生物细胞或休眠体结构则开始进行代谢活动或发芽繁殖,从而竞争生存资源和有利生态位^[13]。Placella 等^[13]依据旱土回湿后微生物的响应快慢(通过 rRNA 相对定量),将休眠状态下的微生物对水分条件变化的响应策略分为快速、中度和延迟响应;放线菌门、螺旋体门和疣微菌门等微生物具有迅速合成蛋白质的能力而快速响应水分变化(回湿后的 1 h 内);厚壁菌门的芽孢杆菌由于在极端干旱环境下产生的内生孢子发芽生长为营养细胞需要时间,而在回湿的 3~24 h 内代谢活性显著提高。

4) 其他微生物机制。基因水平转移(horizontal gene transfer)是微生物应对环境胁迫的一种重要策略。它是 DNA 片段在同种或不同种微生物之间的传播^[66],如近些年来研究热门的抗生素抗性基因在微生物间的传播^[67]。研究表明,植物对干旱的耐受能力与根际微生物之间、微生物和植物之间相关抗逆性功能基因(如编码热激蛋白的 HSP17.8 基因)的水平或垂直转移关系密切^[68]。此外,微生物群落的功能冗余确保了土壤生态系统功能的稳定性^[48],即对水分响应不同的微生物可能执行某种相同的生态功能,对因干旱胁迫下的微生物物种丢失而造成生态系统功能的影响形成一定的缓冲作用^[1]。微生物群落功能的冗余程度越高,其维持生态系统正常功能的能力越强。如盐碱湿地土壤经历长期干旱后再加水回湿后,土壤微生物群落结构彻底改变,但土壤中的微生物功能(胞外 β -葡萄糖苷酶与氨肽酶的活性)却得到及时恢复^[69],潜在说明了微生物群落功能冗余是生态系统在水分条件剧烈变化下保持生态系统功能稳定的生态学机制。

4 展 望

在土壤微生物种群水平上,更深入研究土壤微生物响应环境压力变化的生态学特征。尽管已有相关研究将微生物对土壤水分条件变化的响应策略依据不同的标准进行分类(如根据微生物对干旱的耐受性差异,分为耐受型、机会型和敏感型 3 种生态策略^[70];依据休眠状态的微生物恢复代谢活性的快慢,分为快速、中等和延迟响应微生物群组^[13]),但微生物对土壤水分变化在种内的响应特征与环境变

异、微生物群落响应模式之间的联系机制尚需进一步研究。

气候变化带来的影响日趋显著,应加强在水分剧烈异常变化下土壤微生物群落装配过程的特征描述和机制探讨。虽然土壤中微生物量巨大,但在多数情况下绝大部分的微生物处于休眠状态。在水分条件及其所引起的温度、氧气、碳源等一系列土壤理化指标变化下,处于休眠状态的微生物恢复代谢活动,并参与新的生物地球化学循环过程^[71]。因此,深入研究土壤水分驱动下的微生物“复苏”及其群落装配过程的特征和机制,对预测土壤微生物群落功能和生态系统自我调节能力的变化具有极大的参考价值。

进一步探究水分胁迫、植物和根际微生物组之间的相互作用关系。植物在陆地生态系统的稳定性中扮演着极其重要的角色。研究发现,增加植被的多样性可缓解干旱对微生物群落造成的长期影响,提高微生物群落对干旱胁迫的耐受性^[72];同样,干旱诱导植物根际微生物组群落结构的改变显著促进了其宿主的抗旱能力^[73]。因此,研究水分胁迫、植物和根际微生物组之间的互作关系,包括植物-根际微生物组在水分变化下的代谢物组学变化,有望为解决干旱对农业生产带来的诸多挑战提供极具价值的应对策略。

积极开展水分胁迫对低丰度的稀有微生物种群的生态功能及其关键的微生物过程研究。原本在土壤干旱条件下未能检测到的微生物种群,其丰度会在水分条件恢复之后大幅增加甚至成为优势种群,影响温室气体的净产生量变化与生态系统功能^[51]。研究表明,低丰度的微生物种群在一些特殊生态系统的关键过程中起到至关重要的作用,如泥炭地生态系统中的硫酸盐还原过程只由一种菌属的细菌完成,而该细菌仅占总微生物群落组成的 0.006%^[74]。因而,深入研究稀有微生物种群在生态系统中介导的关键过程及其在水分驱动下的生态机制,对于理解土壤生态系统功能和维持生态系统的稳定性具有重要的科学意义。

参考文献

- [1] Griffiths BS, Philippot L. Insights into the resistance and resilience of the soil microbial community. *FEMS Microbiology Reviews*, 2013, **37**: 112-129
- [2] IPCC. 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: Cambridge University Press, 2013
- [3] Kaiser M, Kleber M, Berhe AA. How air-drying and rewetting modify soil organic matter characteristics: An assessment to improve data interpretation and inference. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, **80**: 324–340
 - [4] Manzoni S, Schimel JP, Porporato A. Responses of soil microbial communities to water stress: Results from a meta-analysis. *Ecology*, 2012, **93**: 930–938
 - [5] Ochoa-Hueso R, Collins SL, Delgado-Baquerizo M, *et al.* Drought consistently alters the composition of soil fungal and bacterial communities in grasslands from two continents. *Global Change Biology*, 2018, **24**: 2818–2827
 - [6] Zhu G, Wang S, Wang C, *et al.* Resuscitation of anammox bacteria after >10000 years of dormancy. *The ISME Journal*, 2019, **13**: 1098–1109
 - [7] Naseem H, Bano A. Role of plant growth-promoting rhizobacteria and their exopolysaccharide in drought tolerance of maize. *Journal of Plant Interactions*, 2014, **9**: 689–701
 - [8] Barnard RL, Osborne CA, Firestone MK. Changing precipitation pattern alters soil microbial community response to wet-up under a Mediterranean-type climate. *The ISME Journal*, 2015, **9**: 946–957
 - [9] Barnard RL, Osborne CA, Firestone MK. Responses of soil bacterial and fungal communities to extreme desiccation and rewetting. *The ISME Journal*, 2013, **7**: 2229–2241
 - [10] Ma Z-L (马志良), Zhao W-Q (赵文强), Liu M (刘美), *et al.* Research progress on the responses of soil respiration components to climatic warming. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2018, **29** (10): 3477–3486 (in Chinese)
 - [11] Hawkes CV, Waring BG, Rocca JD, *et al.* Historical climate controls soil respiration responses to current soil moisture. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, **114**: 6322–6327
 - [12] Yan ZF, Bond-Lamberty B, Todd-Brown KE, *et al.* A moisture function of soil heterotrophic respiration that incorporates microscale processes. *Nature Communications*, 2018, **9**: 2562, doi: 10.1038/s41467-018-04971-6
 - [13] Birch HF. The effect of soil drying on humus decomposition and nitrogen availability. *Plant and Soil*, 1958, **10**: 9–31
 - [14] Placella SA, Brodie EL, Firestone MK. Rainfall-induced carbon dioxide pulses result from sequential resuscitation of phylogenetically clustered microbial groups. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, **109**: 10931–10936
 - [15] Li X-G (李新鸽), Han G-X (韩广轩), Zhu L-Q (朱连奇), *et al.* Effects of drying-wetting cycle caused by rainfall on soil respiration: Progress and prospect. *Chinese Journal of Ecology (生态学杂志)*, 2019, **38**(2): 567–575 (in Chinese)
 - [16] Liu K (刘奎), Ge Z (葛壮), Xu Y-D (徐英德), *et al.* Responses of soil microbial community to drying-wetting alternation relative to tillage mode. *Acta Pedologica Sinica (土壤学报)*, 2018, doi: 10.11766/trxb201808230253 (in Chinese)
 - [17] Preece C, Verbruggen E, Liu L, *et al.* Effects of past and current drought on the composition and diversity of soil microbial communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, **131**: 28–39
 - [18] Meisner A, Baath E, Rousk J. Microbial growth responses upon rewetting soil dried for four days or one year. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, **66**: 188–192
 - [19] Sawada K, Funakawa S, Kosaki T. Effect of repeated drying-rewetting cycles on microbial biomass carbon in soils with different climatic histories. *Applied Soil Ecology*, 2017, **120**: 1–7
 - [20] Butterly CR, Bütemann EK, McNeill AM, *et al.* Carbon pulses but not phosphorus pulses are related to decreases in microbial biomass during repeated drying and rewetting of soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, **41**: 1406–1416
 - [21] Ding J-J (丁军军), Zhang W (张薇), Li Y-Z (李玉中), *et al.* Effects of soil water condition on N₂O emission and its sources in vegetable farmland of North China Plain. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2017, **28**(7): 2269–2276 (in Chinese)
 - [22] Cai Z-C (蔡祖聪), Xu H (徐华), Ma J (马静). Methane and Nitrous Oxide Emissions from Rice-based Ecosystems. Hefei: University of Science and Technology of China Press, 2009 (in Chinese)
 - [23] Burns RG, DeForest JL, Marxsen J, *et al.* Soil enzymes in a changing environment: Current knowledge and future directions. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, **58**: 216–234
 - [24] Xiao W, Chen X, Jing X, *et al.* A meta-analysis of soil extracellular enzyme activities in response to global change. *Soil Biology & Biochemistry*, 2018, **123**: 21–32
 - [25] Fan L-H (樊利华), Zhou X-M (周星梅), Wu S-L (吴淑兰), *et al.* Advances in research on the effects of drought stress on plant rhizosphere environments. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology (应用与环境生物学报)*, 2019, **25**(5): 1–12 (in Chinese)
 - [26] Henry HAL. Soil extracellular enzyme dynamics in a changing climate. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, **47**: 53–59
 - [27] Moyano FE, Manzoni S, Chenu C. Responses of soil heterotrophic respiration to moisture availability: An exploration of processes and models. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, **59**: 72–85
 - [28] Wang RZ, Dorodnikov M, Yang S, *et al.* Responses of enzymatic activities within soil aggregates to 9-year nitrogen and water addition in a semi-arid grassland. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, **81**: 159–167
 - [29] Sardans J, Penuelas J. Drought decreases soil enzyme activity in a Mediterranean *Quercus ilex* L. forest. *Soil*

- Biology and Biochemistry*, 2005, **37**: 455–461
- [30] Zhou XQ, Chen CR, Wang YF, *et al.* Warming and increased precipitation have differential effects on soil extracellular enzyme activities in a temperate grassland. *Science of the Total Environment*, 2013, **444**: 552–558
- [31] Ren C, Zhao F, Shi Z, *et al.* Differential responses of soil microbial biomass and carbon-degrading enzyme activities to altered precipitation. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, **115**: 1–10
- [32] Suseela V, Tharayil N, Xing BS, *et al.* Labile compounds in plant litter reduce the sensitivity of decomposition to warming and altered precipitation. *New Phytologist*, 2013, **200**: 122–133
- [33] Naylor D, Coleman-Derr D. Drought stress and root-associated bacterial communities. *Frontiers in Plant Science*, 2018, **8**: 2223, doi: 10.3389/fpls.2017.02223
- [34] Evans SE, Wallenstein MD. Soil microbial community response to drying and rewetting stress: Does historical precipitation regime matter? *Biogeochemistry*, 2012, **109**: 101–116
- [35] Schimel J, Balser TC, Wallenstein M. Microbial stress-response physiology and its implications for ecosystem function. *Ecology*, 2007, **88**: 1386–1394
- [36] He Y-L (贺云龙), Qi Y-C (齐玉春), Dong Y-S (董云社), *et al.* Microbial response mechanism for drying and rewetting effect on soil respiration in grassland ecosystem: A review. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2014, **25**(11): 3373–3380 (in Chinese)
- [37] Iovieno P, Baath E. Effect of drying and rewetting on bacterial growth rates in soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 2008, **65**: 400–407
- [38] Goransson H, Godbold DL, Jones DL, *et al.* Bacterial growth and respiration responses upon rewetting dry forest soils: Impact of drought-legacy. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, **57**: 477–486
- [39] Meisner A, Rousk J, Baath E. Prolonged drought changes the bacterial growth response to rewetting. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, **88**: 314–322
- [40] De Vries FT, Liiri ME, Björnlund L, *et al.* Land use alters the resistance and resilience of soil food webs to drought. *Nature Climate Change*, 2012, **2**: 276–280
- [41] Treseder KK, Lennonb JT. Fungal traits that drive ecosystem dynamics on land. *Molecular Biology Reviews*, 2015, **79**: 243–262
- [42] Bapiri A, Baath E, Rousk J. Drying-rewetting cycles affect fungal and bacterial growth differently in an arable soil. *Microbial Ecology*, 2010, **60**: 419–428
- [43] Kaisermann A, Maron PA, Beaumelle L, *et al.* Fungal communities are more sensitive indicators to non-extreme soil moisture variations than bacterial communities. *Applied Soil Ecology*, 2015, **86**: 158–164
- [44] Delgado-Baquerizo M, Eldridge DJ, Ochoa V, *et al.* Soil microbial communities drive the resistance of ecosystem multifunctionality to global change in drylands across the globe. *Ecology Letters*, 2017, **20**: 1295–1305
- [45] Meisner A, Jacquiod S, Snoek BL, *et al.* Drought legacy effects on the composition of soil fungal and prokaryote communities. *Frontiers in Microbiology*, 2018, **9**: 294, doi: 10.3389/fmicb.2018.00294
- [46] Bahram M, Hildebrand F, Forslund SK, *et al.* Structure and function of the global topsoil microbiome. *Nature*, 2018, **560**: 233–237
- [47] Cao Z-P (曹志平), Li D-P (李德鹏), Han X-M (韩雪梅). The fungal to bacterial ratio in soil food webs, and its measurement. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, 2011, **31**(16): 4741–4748 (in Chinese)
- [48] Li J (李 晶), Liu Y-R (刘玉荣), He J-Z (贺纪正), *et al.* Insights into the responses of soil microbial community to the environmental disturbances. *Acta Scientiae Circumstantiae (环境科学学报)*, 2013, **33**(4): 959–967 (in Chinese)
- [49] Engelhardt IC, Welty A, Blazewicz SJ, *et al.* Depth matters: Effects of precipitation regime on soil microbial activity upon rewetting of a plant-soil system. *The ISME Journal*, 2018, **12**: 1061–1071
- [50] Nguyen LTT, Osanai Y, Anderson IC, *et al.* Flooding and prolonged drought have differential legacy impacts on soil nitrogen cycling, microbial communities and plant productivity. *Plant and Soil*, 2018, **431**: 371–387
- [51] Aanderud ZT, Jones SE, Fierer N, *et al.* Resuscitation of the rare biosphere contributes to pulses of ecosystem activity. *Frontiers in Microbiology*, 2015, **6**: 24, doi: 10.3389/fmicb.2015.00024
- [52] Lennon JT, Aanderud ZT, Lehmkuhl BK, *et al.* Mapping the niche space of soil microorganisms using taxonomy and traits. *Ecology*, 2012, **93**: 1867–1879
- [53] Fukami T. Historical contingency in community assembly: Integrating niches, species pools, and priority effects. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 2015, **46**: 1–23
- [54] Lynch MDJ, Neufeld JD. Ecology and exploration of the rare biosphere. *Nature Reviews Microbiology*, 2015, **13**: 217–229
- [55] Skopina MY, Vasileva AA, Pershina EV, *et al.* Diversity at low abundance: The phenomenon of the rare bacterial biosphere. *Microbiology*, 2016, **85**: 272–282
- [56] Nichols KA. Indirect Contributions of AM Fungi and Sagggregation to Plant Growth and Protection. Dordrecht, the Netherland: Springer, 2008
- [57] Crowe JH, Crowe LM, Chapman D. Preservation of membranes in anhydrobiotic organisms: The role of trehalose. *Science*, 1984, **223**: 701–703
- [58] Warren CR. Response of osmolytes in soil to drying and rewetting. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, **70**: 22–32
- [59] Csonka LN. Physiological and genetic responses of bacteria to osmotic-stress. *Microbiological Reviews*, 1989, **53**: 121–147
- [60] Marchus KA, Blankinship JC, Schimel JP. Environmental controls on extracellular polysaccharide accumulation in a California grassland soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, **125**: 86–92
- [61] More TT, Yadav JSS, Yan S, *et al.* Extracellular poly-

- meric substances of bacteria and their potential environmental applications. *Journal of Environmental Management*, 2014, **144**: 1–25
- [62] Pointing SB, Belnap J. Microbial colonization and controls in dryland systems. *Nature Reviews Microbiology*, 2012, **10**: 551–562
- [63] Kielak AM, Barreto CC, Kowalchuk GA, *et al.* The ecology of Acidobacteria: Moving beyond genes and genomes. *Frontiers in Microbiology*, 2016, **7**: 744, doi: 10.3389/fmicb.2016.00744
- [64] Wang GS, Jagadamma S, Mayes MA, *et al.* Microbial dormancy improves development and experimental validation of ecosystem model. *The ISME Journal*, 2015, **9**: 226–237
- [65] Stolpovsky K, Martinez-Lavanchy P, Heipieper HJ, *et al.* Incorporating dormancy in dynamic microbial community models. *Ecological Modelling*, 2011, **222**: 3092–3102
- [66] Yang F-X (杨凤霞), Mao D-Q (毛大庆), Luo Y (罗义), *et al.* Horizontal transfer of antibiotic resistance genes in the environment. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2013, **24**(10): 2993–3002 (in Chinese)
- [67] Wang L-M (王丽梅), Luo Y (罗义), Mao D-Q (毛大庆), *et al.* Transport of antibiotic resistance genes in environment and detection methods of antibiotic resistance. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2010, **21**(4): 1063–1069 (in Chinese)
- [68] Azarbad H, Constant P, Giard-Laliberte C, *et al.* Water stress history and wheat genotype modulate rhizosphere microbial response to drought. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, **126**: 228–236
- [69] McKew BA, Taylor JD, McGenity TJ, *et al.* Resistance and resilience of benthic biofilm communities from a temperate saltmarsh to desiccation and rewetting. *The ISME Journal*, 2011, **5**: 30–41
- [70] Evans SE, Wallenstein MD. Climate change alters ecological strategies of soil bacteria. *Ecology Letters*, 2014, **17**: 155–164
- [71] Blagodatskaya E, Kuzyakov Y. Active microorganisms in soil: Critical review of estimation criteria and approaches. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, **67**: 192–211
- [72] Hicks LC, Rahman MM, Carnol M, *et al.* The legacy of mixed planting and precipitation reduction treatments on soil microbial activity, biomass and community composition in a young tree plantation. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, **124**: 227–235
- [73] Rolli E, Marasco R, Vigani G, *et al.* Improved plant resistance to drought is promoted by the root-associated microbiome as a water stress-dependent trait. *Environmental Microbiology*, 2015, **17**: 316–331
- [74] Pester M, Bittner N, Deevong P, *et al.* A ‘rare biosphere’ microorganism contributes to sulfate reduction in a peatland. *The ISME Journal*, 2010, **4**: 1591–1602

作者简介 朱义族, 男, 1994 年生, 硕士研究生. 主要从事土壤微生物生态研究. E-mail: yzzhu@iue.ac.cn

责任编辑 肖红
