



## 中国农业科学研究热点论文特约稿

# 绘制土壤微生物蓝图：

# 土壤微生物地理学

褚海燕<sup>1\*</sup> 申聪聪<sup>2\*</sup>

1 中国科学院南京土壤研究所 南京 210008

2 中国科学院生态环境研究中心 北京 100085

\*通讯作者 E-mail: hychu@issas.ac.cn; ccshen@rcees.ac.cn

DOI: 10.15978/j.cnki.1673-5668.201706005

生物地理学是研究生物多样性时空分布规律及成因的一门科学，主要回答三个问题：即：物种在何处分布，如何分布，为什么这样分布。可以做个形象的比喻，生物地理学研究的主要目标就是绘制动物、植物及微生物世界的蓝图。生物地理学的研究有助于我们深刻理解生物多样性的产生和维持机制（如物种形成、消失、扩散及相互作用等），并可预测生态系统功能的演变方向。早在18世纪末和19世纪初，德国著名地理学家洪堡在做了大量野外考察后，首先提出了植物地理学的概念，并指出了植物分布对气候的依赖性，同时确定了山地植物垂直带的存在。在此期间，达尔文和华莱士提出了自然选择的物种起源、进化的理论，为探索和解释生物分布规律确立了基本的理论架构。经过两个世纪的发展，生物地理学家发现动植物多样性具有明显的地带性分布特征：如多样性随纬度增加而降低，随海拔增加呈现递减或单峰模式，并提出了一系列相关理论和假说：中性理论、生态位理论、种-面积关系、距离-衰减关系等。由于土壤中微生物绝大多数不可培养以及研究手段的限制，其生物地理学研究长期滞后于动植物的生物地理学。21世纪以来，新一代高通量测序、组学技术

的突破，为我们探讨微生物分布规律及其潜在影响机制提供了巨大机遇。

在土壤微生物沿海拔分布的研究中，科学家最先关注的问题是：土壤微生物多样性是否呈现一定的海拔分布格局。2008年Bryant等利用克隆文库方法研究了美国科罗拉多州附近落基山脉土壤酸杆菌的多样性，发现其随海拔升高而降低。尽管酸杆菌仅为细菌的一个门类，并不能代表整体细菌群落，但这项研究为运用现代分子生物学方法研究微生物海拔分布规律揭开了序幕。2011年Fierer等利用高通量基因测序技术，研究了秘鲁安第斯山脉不同海拔下的土壤细菌群落，发现细菌多样性与海拔没有显著相关性；但同一海拔梯度下的植物、鸟类及蝙蝠的多样性随海拔上升却显著降低，据此得出“微生物不同于动植物海拔多样性格局”的结论。2012年，Singh等研究发现在日本富士山植物多样性沿海拔梯度逐渐降低，土壤细菌多样性呈单峰模式，而古菌多样性呈现双峰模式。因此，微生物海拔分布的规律仍有很大的不确定性，这种不确定性可能是由于不同山体坡度、不同采样尺度、不同研究方法所造成的。

长白山是目前地球上为数不多保存完整的自然生态



系统之一，其植被的垂直分布是欧亚大陆从温带到寒带植被水平地带性的缩影，是研究微生物垂直分布的理想平台。我们利用高通量基因测序技术首次研究了长白山土壤细菌的海拔分布规律。结果表明，土壤细菌群落组成随海拔梯度呈现出显著的分异；与动植物群落不同，细菌多样性未呈现明显的递减和单峰趋势。细菌群落组成、多样性水平以及优势细菌门的相对丰度与土壤pH呈最显著相关。已有多项研究发现pH是土壤细菌群落水平分布的关键驱动因子，但这项研究首次论证了pH也是驱动土壤细菌群落海拔分布的关键因子，从而拓宽了pH驱动土壤细菌地理分布的空间范围，即从水平到海拔梯度。该成果发表在土壤学国际著名刊物*Soil Biology and Biochemistry*杂志，目前*Web of Science*引用次数已达158次，在2013年该杂志发表的所有405篇文章中排名第二，进入1%的高引行列。在2012-2016年农学领域研究论文中，该论文入选引用数最多的中国学者论文前10榜单。紧接着，我们探究了土壤真核微生物群落的海拔分布模式，并将微生物与植物的海拔分布有机偶联，提出生物个体大小影响海拔分布模式的假说。该成果发表在美国生态学会著名刊物*Ecology*杂志。以上研究得到中国科学院、国家自然科学基金委和科技部的支持，同时感谢中国科学院沈阳应用生态研究所相关研究团队和长白山森林生态实验站人员的协助。

土壤微生物与宏观动植物多样性的海拔分布格局可能存在相似性或差异性，其潜在影响机制是科学家进一步关注的问题。研究表明，宏观生物海拔分布主要受温度、降水等气候因素的影响，而土壤特性（如pH、碳氮比）是微生物海拔分布的关键驱动因子。群落的构建机制是宏观和微观生态学研究的核心科学问题。在探讨土壤微生物群落的水平分布格局的形成和维持机制时，主要的研究思路是同时考查历史进化因素和当代环境因子对维持当前的微生物空间分布格局的相对贡献，并通过一定的多元统计技术定量表征其相对贡献的大小。基于此理论框架，很多研究证实了当代环境因子（如pH、

植被类型）对微生物空间分布的重要性。然而在海拔分布研究中，由于地理距离（用来表征历史进化因素）受限，研究者大多没有讨论历史进化因素的影响。系统发育亲缘关系在动植物中研究较多，但在微生物研究中属于起步阶段。利用系统发育信号和最近物种距离的平均值指数（MNTD），我们的研究发现长白山苔原细菌物种在高海拔系统下亲缘关系较近，在每个海拔内部物种系统发育都有更加聚集的趋势，进而探讨了生态过程和进化过程对细菌群落海拔分异的相对重要性。因此，如何借鉴宏观生态学理论应用于微生物海拔分布研究，或者在原有生态学理论的基础上发展适用于微生物的理论假说，仍需进一步研究。

林线是指高纬度地区或高山，由于低温和风及土壤等条件而不能形成森林的界线。高山林线作为垂直自然带上的一条重要的生态系统分界线，是划分森林、苔原或草甸的明显界限。林线对气候变化极为敏感，被认为是气候变化的理想监测器。然而，对于土壤微生物在林线附近的变化却极少有人关注。直到最近，Thébault等首次研究了林线附近土壤微生物群落组成的变化，发现植被类型的转变可以引起凋落物和土壤养分条件的改变，进而间接影响土壤微生物的群落组成；最新发表在*Nature*杂志的一项研究，通过分析全球七个海拔林线附近植物养分、土壤特性及土壤微生物群落组成和功能的变化，指出气温升高可能会引起山地生态系统功能的紊乱。因此，研究山地林线附近土壤微生物群落和功能的分异规律，可以为预测土壤生态系统对气候变化的响应提供重要的科学依据，可能成为未来研究的热点方向。

山地生态系统由于较少地受人为干扰，不仅动植物多样性高，同时也蕴含丰富的微生物物种资源。例如高山草甸或苔原地带，尽管海拔较高，气候寒冷，但却是嗜冷菌和耐冷菌等低温物种活动的“热区”。这些微生物菌种在人类健康、工业生产和环境保护等方面有着巨大的应用潜力。如脂质中不饱和脂肪酸具有重要的生理功效（如降血脂降糖等），而低温微生物积聚有大量



富含不饱和脂肪酸的脂质；低温酶类的筛选，获得的脂酶和蛋白酶可大量应用在食品工业；提高低温菌的污染物降解能力，可以对寒冷地区的土壤或海洋实现原位修复。因此，合理开发利用山地生态系统独特的微生物资源，对于国家战略需求和社会民生具有重要意义。

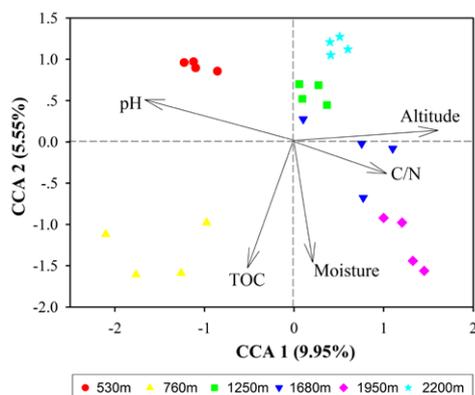


图1 长白山土壤细菌群落海拔分布的环境驱动因子

土壤是微生物生活的“理想栖息地”，是人类最丰富的“菌种资源库”。土壤微生物在陆地生态系统生物地球化学循环中起着关键作用，同时也是岩石圈、土壤圈、大气圈、水圈和生物圈物质循环和能量流动的“载体”和“纽带”。开展土壤微生物地理学研究有助于阐明土壤中微生物的分布规律，深入挖掘土壤中未知的菌种资源，揭示土壤微生物与生态系统功能的关联机制，预测陆地生态系统对气候变化的响应，并可为生态环境的保护和综合管理调控提供指导和决策支撑。

2005年8月，时任浙江省委书记的习近平同志在浙江湖州考察时，提出了“绿水青山就是金山银山”的科学论断。2016年5月28日，国务院印发“土壤污染防治行动计划”，其中明确指出土壤是经济社会可持续发展的物质基础，关系人民群众身体健康，关系美丽中国建设，保护好土壤环境是推进生态文明建设和维护国家生态安全的重要内容。2017年10月18日，中国共产党十九大报告提出“为把我国建设成为富强民主文明和谐美丽的社会主义现代化强国而奋斗”，首次将“美丽”作为社会主义现代化强国的限定词之一，报告提出：“生态

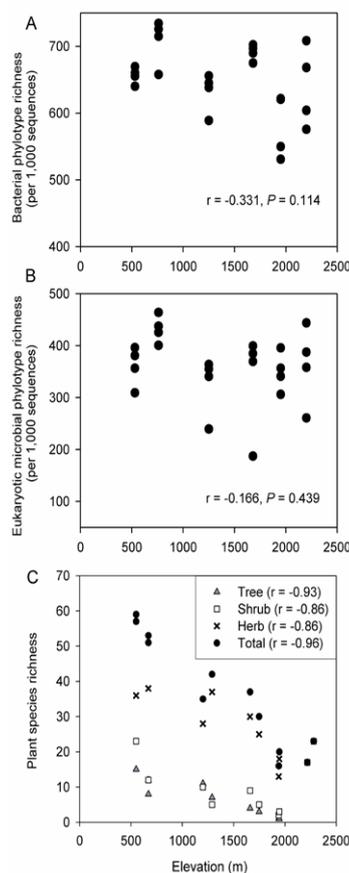


图2 长白山土壤细菌、真核微生物、植物多样性沿海拔梯度的分布模式

环境根本好转，美丽中国目标基本实现”。当前，土壤微生物地理学研究已经由自然生态系统扩展到人类活动影响的农业生态系统。因此，土壤微生物地理学中的科学问题涵盖面广泛，可交叉空间巨大，可以说既有着重要的生态理论意义，也与中国未来的美好蓝图紧密相关。我们相信，绘制土壤微生物蓝图必将为美丽中国建设贡献力量。

#### 作者简介

褚海燕，中国科学院南京土壤研究所研究员，中国科学院“百人计划”及“引进国外杰出人才”。主要从事土壤微生物与微生物生态学研究，发表论文155篇，其中SCI收录85篇。任国际期刊*Environmental Microbiology*, *Environmental Microbiology Reports*, *Scientific Reports*, *mSystems*编委。