

# 我国北方温带草地土壤微生物群落组成及其环境影响因素

方圆<sup>1</sup> 王妮<sup>1,†</sup> 姚晓东<sup>2</sup> 彭晓茜<sup>1</sup>

1. 北京大学城市与环境学院生态学系, 北京 100871; 2. 北京大学深圳研究生院城市规划与设计学院, 深圳 518055;

† 通信作者, E-mail: wangw@urban.pku.edu.cn

**摘要** 选择我国北方温带草原中的草甸草原、典型草原、荒漠草原3种类型共13个样点进行调查, 对土壤微生物磷脂脂肪酸(phospholipid fatty acids, PLFAs)进行测定。对土壤微生物群落进行无量度多维标定排序(nonmetric multidimensional scaling, NMDS), 排序后的样点空间异质性显示3种草原类型微生物群落结构差异明显。结合10种环境因素, 对土壤微生物群落组成进行冗余分析, 解释率达到79.87%。研究结果表明: 土壤含水量、土壤总碳和土壤总氮影响草甸草原土壤微生物群落组成; 典型草原土壤微生物群落组成主要受到土壤轻组碳和土壤轻组氮的调节; 影响荒漠草原土壤微生物群落组成的因素为年均温和土壤pH值。

**关键词** 温带草原; 土壤微生物群落; 磷脂脂肪酸分析

**中图分类号** Q938

## Soil Microbial Community Composition and Environmental Controls in Northern Temperate Steppe of China

FANG Yuan<sup>1</sup>, WANG Wei<sup>1,†</sup>, YAO Xiaodong<sup>2</sup>, PENG Xiaoqian<sup>1</sup>

1. Department of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871;

2. School of Urban Planning and Design, Peking University Shenzhen Graduate School, Shenzhen 518055;

† Corresponding author, E-mail: wangw@urban.pku.edu.cn

**Abstract** This study chose meadow steppe, typical steppe, desert steppe, three types of steppes, a total of 13 sampling sites in northern temperate steppe of China, and determined phospholipid fatty acids (PLFAs) composition of soil microbes. Nonmetric multidimensional scaling method was used to analyze the soil microbial community composition. The results showed that microbial community structure significantly differed among three types of steppes. Then, the soil microbial community composition data with 10 kinds of environmental factors were combined to conduct redundancy analysis. 79.87% of the variation of soil microbial community composition was explained. Soil moisture content, soil total carbon, soil total nitrogen could affect the soil microbial community composition of meadow steppe. Soil microbial community composition of typical steppe was closely related to light carbon and nitrogen component of soil. Mean average temperature and soil pH value significantly influenced the soil microbial community composition of desert steppe.

**Key words** temperate steppe; soil microbial community; phospholipid fatty acid analysis

微生物群落结构的组成是衡量土壤质量的重要指标<sup>[1]</sup>,对土壤的生态功能和生物化学循环有直接的影响,在土壤生态系统中起着重要的作用<sup>[2-3]</sup>。土壤微生物群落结构和组成的多样性还有助于维持土壤生态系统的稳定性与可持续性,同时可以提高抵御土壤微生态环境恶化的缓冲能力<sup>[4]</sup>。土壤微生物的生物量以及区系组成与所处空间位置的环境条件密切相关,生境的环境因素变化将直接或间接地影响微生物群落的组成和功能,进而影响整个生态系统的功能。例如,土壤 pH 值、土壤碳氮比、土壤水分含量和地上植被类型等显著影响土壤细菌群落的区系组成<sup>[5-9]</sup>。大气 CO<sub>2</sub> 浓度上升<sup>[10-16]</sup>和氮沉降<sup>[17-20]</sup>等也显著影响土壤微生物群落的组成。由于土壤微生物对环境变化的高度敏感性和土壤的高度异质性,以及土壤微生物与植物间的复杂关系,环境因素对土壤微生物群落组成的影响还存在许多不确定性<sup>[16]</sup>。

土壤微生物的群落组成差异,不仅受环境因素的影响,还受到空间距离的影响<sup>[21-22]</sup>。其中,Bass-Becking 假说概述的是环境异质性驱动生物地理分布格局的观点,认为“任何事物无处不在,但受环境的选择”<sup>[23-24]</sup>,即在无扩散限制的情况下,同样的环境有相似的微生物分类物种存在<sup>[22]</sup>。扩散限制假说则认为,生物群落在空间上的差异是历史进化因素导致的<sup>[25-27]</sup>。两种观点虽然相互对立,但实

际往往综合作用。

本研究选取我国北方 3 种草原类型,包括草甸草原、典型草原和荒漠草原,分析不同温带草原类型的土壤微生物区系组成及其对应的环境特征,试图揭示我国北方温带草原土壤微生物区系组成的空间分布差异以及环境影响因素,进而预测全球变化背景下温带草原土壤微生物区系组成的变化趋势。

## 1 研究区域与方法

### 1.1 研究地点概况

研究区域为我国北方温带草原(temperate steppe),主要位于内蒙古自治区境内(图 1)。该区域主要属于温带大陆性季风气候,年平均温度范围为-1.7~7.5℃,年降水量范围为 198~433 mm,且降水量季节间分布不均。草甸草原(meadow steppe)主要分布于大兴安岭西侧森林草原带下部,东北地区北部冲积平原、河谷低地和丘陵地区,其优势种为贝加尔针茅(*Stipa baicalensis*)、羊草(*Leymus chinensis*)和糙隐子草(*Cleistogenes polyphylla*)等。典型草原(typical steppe)主要分布于呼伦贝尔高原西部和锡林郭勒高原大部分地区,主要建群种有大针茅(*Stipa grandis*)、克氏针茅(*Stipa kurylovii*)和冷蒿(*Artemisia frigida*)。荒漠草原(desert steppe)分布于内蒙古自治区的中西部,草原区向荒漠区的过渡地带,主要分布有短花针茅(*Stipa breviflora*)、冰草

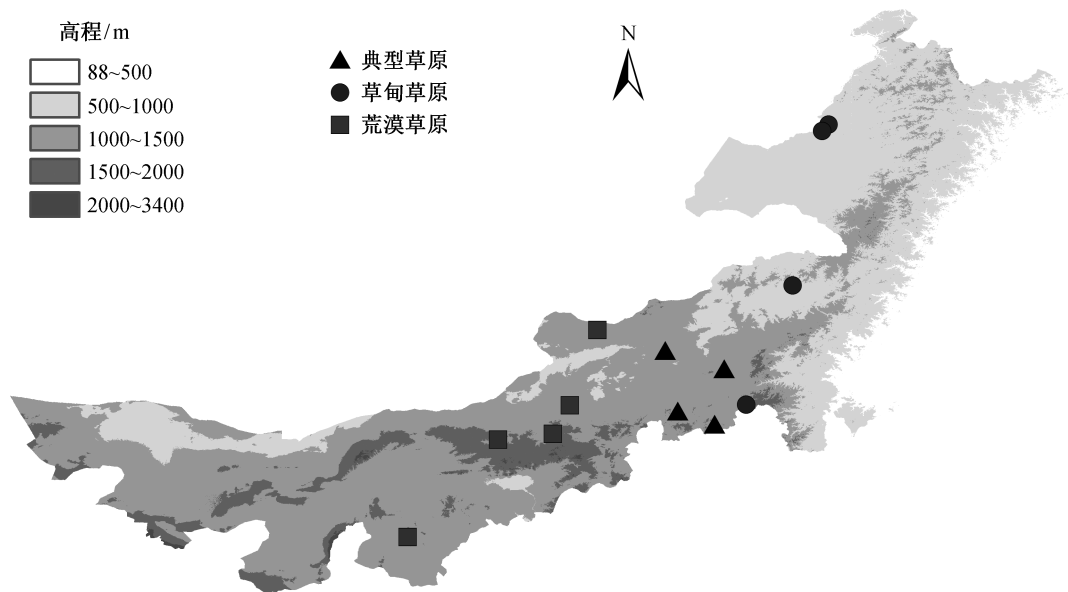


图 1 样点位置分布

Fig. 1 Locations and distribution of the sampling sites

(*Agropyron cristatum*)以及一些豆科耐贫瘠物种。

## 1.2 实验设计及采样

在研究区域按照年均温和年降水梯度, 沿着经纬度从东到西、从北到南选取 13 个样点, 其中包括额尔古纳市、陈巴尔虎旗、东乌珠穆沁旗和围场县 4 个草甸草原样点, 锡林浩特市、多伦县、阿巴嘎旗和正镶白旗 4 个典型草原样点, 苏尼特左旗、苏尼特右旗、四子王旗、达茂旗和鄂托克旗 5 个荒漠草原样点。每个样点选取 3 块 1 m×1 m 的样方, 样方间隔 10 m 以上。在每个样方中进行地上植被调查, 并取表层 0~10 cm 的土壤, 保存于无菌离心管, 用泡沫箱保温运输。各样点具体信息见表 1。

## 1.3 环境因素

土壤环境因素由土壤样品过孔径 2 mm 的筛后在实验室内测定。用烘干差值法测定土壤含水量, 用 pH 计(MP511)测定土壤 pH 值, 用粒径分析仪(Mastersizer 2000; Malvern, Worcestershire, England)测定土壤质地。此外, 利用密度原理对风干土进行轻重组分的分离。采用元素分析仪(Vario Microcube; Elementar, Hanau, Germany)测定土壤全碳和全氮, 以及土壤轻重组分的碳和氮。年均温和年降水数据使用国家气象局提供的样点附近气象站的多年气温和降水量资料计算得到。

## 1.4 土壤微生物群落分析

土壤微生物群落分析用磷脂脂肪酸法(PLFA)。该方法通过不同的磷脂脂肪酸表征不同的微生物, 可以区分放线菌、细菌、真菌和总的微生物量<sup>[28]</sup>。称取相当于 8 g 干重的土壤, 提取其中土壤微生物的磷脂脂肪酸<sup>[29]</sup>, 所得样品经碱性甲酯化后, 用气相色谱仪(N6890, Agilent, USA)测定样品脂肪酸含量, 测定结果中的代谢产物脂肪酸甲酯的量用 nmol/g 土壤表示。

根据各样点的磷脂脂肪酸种类, 依据文献[30]的方法, 对能鉴定出的微生物进行分类, 用代谢产物 14:0 iso, 15:0 iso, 15:0 anteiso, 16:0 iso, 17:0 iso, 17:0 anteiso, 16:0 anteiso, 17:1 w8c, 18:1 w7c 11-methyl, 17:0 cyclo, 19:0 cyclo w8c, 16:1 w5c, 16:1 w9c, 17:1 anteiso w9c 指示细菌; 用 18:3 w6c (6, 9, 12), 18:1 w9c 指示真菌; 用 17:0 10-methyl, 18:0 10-methyl, TBSA 指示放线菌。

## 1.5 数据处理与统计分析

以磷脂脂肪酸分析图谱中各类代谢产物根据各自分子量换算后的摩尔数量之和, 表示不同草原类型各样点间的微生物代谢产物总量的差异。将可鉴定的代谢产物与已知微生物种类对应, 以饼状图表示用传统鉴定方法得到的草原样点土壤的微生物群

表 1 样点信息  
Table1 Information of sampling sites

样点	植被类型	地点	经纬度	海拔/m	年均温/℃	年降水/mm	盖度/%	地上生物量/g
EER	草甸草原	额尔古纳市	E119°22.834', N50°10.373'	517	-1.7	368	89.7	174.48
CQ	草甸草原	陈巴尔虎旗	E119°12.763', N49°59.854'	538	-1.9	368	80.0	128.10
DW	草甸草原	东乌珠穆沁旗	E118°24.752', N45°47.946'	879	0.6	327	94.0	220.12
WC	草甸草原	围场县	E117°08.759', N42°33.907'	1505	0.6	433	92.3	289.92
XL	典型草原	锡林浩特市	E116°33.156', N43°32.430'	1192	1.6	329	73.3	414.77
DL	典型草原	多伦县	E116°17.000', N42°02.000'	1323	0.6	390	59.3	176.11
ZXB	典型草原	正镶白旗	E115°17.201', N42°23.673'	1285	2.7	326	54.0	192.63
ABG	典型草原	阿巴嘎旗	E114°56.812', N44°01.998'	1206	1.0	249	47.3	257.18
SUZ	荒漠草原	苏尼特左旗	E113°06.923', N44°35.428'	1280	1.0	204	26.7	85.60
SUY	荒漠草原	苏尼特右旗	E112°21.593', N42°32.926'	1237	3.8	198	32.0	37.30
SZW	荒漠草原	四子王旗	E111°53.931', N41°46.619'	1445	3.5	227	78.0	108.24
DM	荒漠草原	达茂旗	E110°25.094', N41°36.968'	1394	3.9	262	44.7	31.13
ETK	荒漠草原	鄂托克旗	E107°57.673', N38°58.320'	1333	7.5	267	22.7	26.43

落组成。根据代谢产物种类及其含量信息,借鉴“操作分类单元(optical transform unit, OTU)”概念,以及传统方法中单种代谢产物代表特定微生物物种的思路,将全部代谢产物种类作为独立个体,纳入微生物群落间差异的计算。采用无量度多维标定排序法(nonmetric multidimensional scaling, NMDS),对不同温带草原类型各样方的微生物群落组成进行排序。排序结果以低维度空间中点与点之间的距离表示相似距离程度,排序后样方空间异质性与原样方实际相异性一致。将土壤微生物群落组成作为原始变量,以 10 种标准化后的环境数据作为典型变量,进行冗余分析(redundancy analysis, RDA),探讨引起微生物群落组成差异的关键环境因素。NMDS 和 RDA 分析均在 R 3.1.3 软件中完成。部分图件用 Sigmaplot 12 辅助完成。

## 2 结果

### 2.1 土壤微生物磷脂脂肪酸(PLFA)的总量

温带草原样点按经度从东到西排列,其表层土壤的磷脂脂肪酸(PLFAs)总量如图 2 所示,不同草原类型样点的代谢产物含量柱状图用灰度区分。根据草原类型的划分,草甸草原和典型草原的微生物代谢产物含量相近,且普遍高于荒漠草原。同一草原类型的不同样点间的微生物代谢产物含量存在差异,草甸草原样点中塞罕坝的含量最高,均值达到 39.11 nmol/g 土壤;典型草原样点中,多伦的含量最高,均值达到 35.74 nmol/g 土壤;荒漠草原样点

中,达茂旗的含量最高,均值达到 14.89 nmol/g 土壤,约为含量最少的鄂托克旗(5.60 nmol/g 土壤)的 2.66 倍。

### 2.2 土壤微生物区系的组成及其样点差异

由图 3 可知,指示细菌的磷脂脂肪酸含量最高,占总量的 29.08%~45.67%,真菌为 6.97%~11.33%,放线菌为 3.70%~6.27%,未知物种的磷脂脂肪酸量为 40.66%~59.08%,占代谢产物总量的近一半或一半以上。4 个草甸草原样点中,细菌、真菌和放线菌的组成比例类似,总体上呈现细菌>真菌>放线菌的趋势。4 个典型草原样点中,结果显示可鉴定的代谢产物含量所占比重逐渐降低,荒漠草原的样点中表现十分明显。观察已知代谢产物的组成可知,主要是由于指示细菌的代谢产物比重下降。由此可见,传统的代谢产物对应微生物种类的鉴定方法存在很大的局限性,没有涵盖未知物种的代谢产物信息,不足以表征土壤微生物的群落组成。

### 2.3 土壤微生物区系组成样方间差异

采用无量度多维标定排序法(NMDS)对土壤微生物群落组成进行排序,排序后的各草原类型的样方空间异质性如图 4 所示。NMDS 结果显示:草甸草原、典型草原和荒漠草原 3 种草原类型的样点基本上分开,其微生物群落结构存在明显差异;每种草原类型的样点聚在一起,表示群落结果相近;特殊的样点(如黑色表示的草甸草原样点中),有两个样方距离聚集处较远,即额尔古纳的样方 2 和 3,

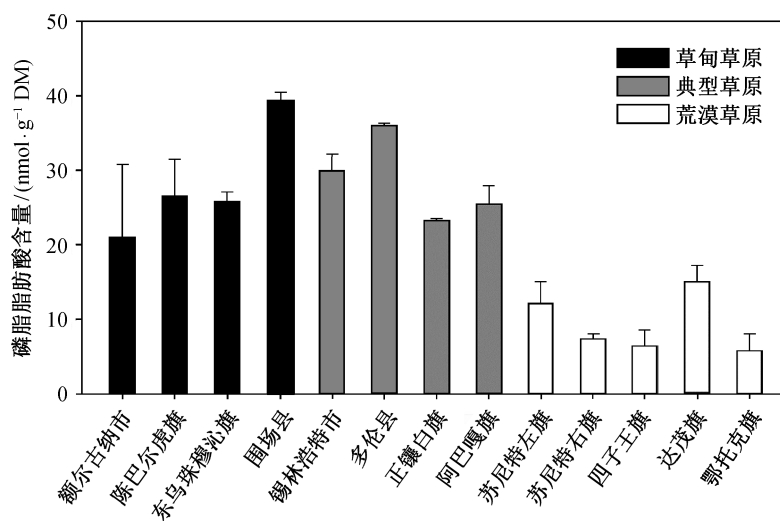


图 2 全部样点的磷脂脂肪酸含量总量

Fig. 2 Total content of phospholipid fatty acids in all sampling sites

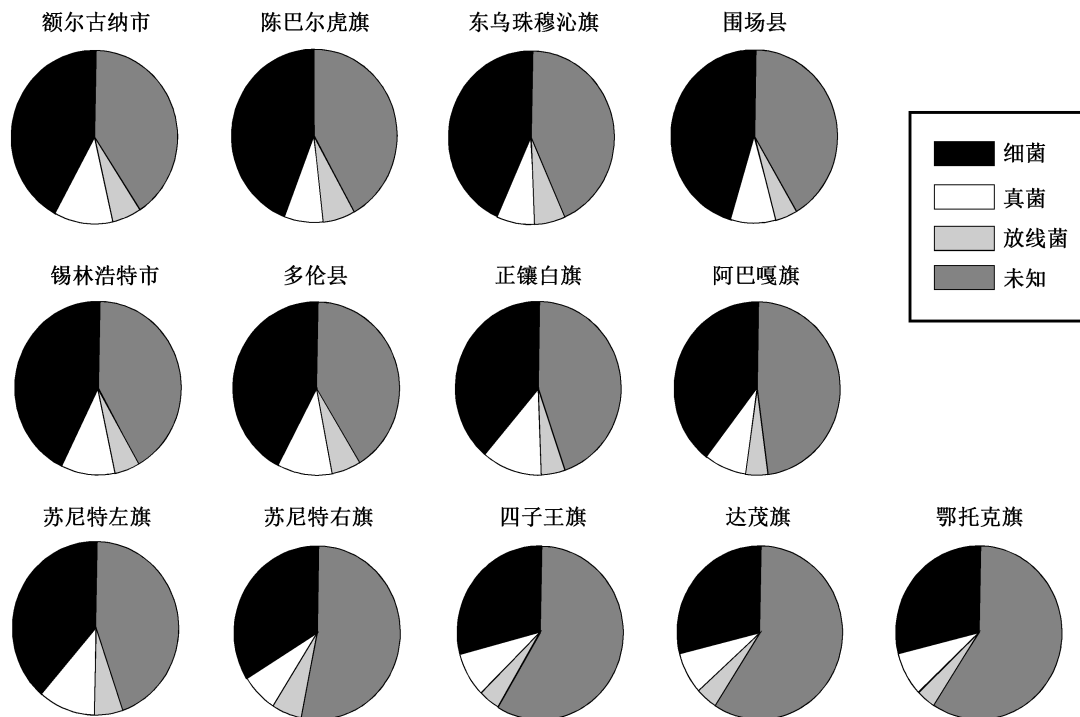


图 3 样点土壤微生物群落组成

Fig. 3 Soil microbial community composition of sampling sites

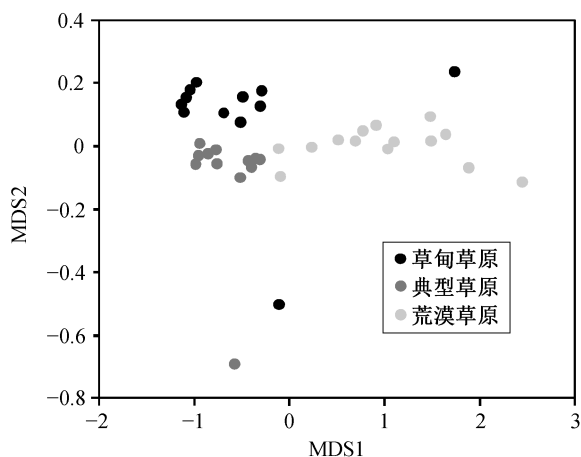


图 4 基于 NMDS 分析的温带草原土壤微生物群落组成差异

Fig. 4 Difference of soil microbial communities in temperate steppe based on NMDS analysis

说明额尔古纳样方间群落结构差异较大;深灰色表示的典型草原的样点中,阿巴嘎的样方 1 明显偏离典型草原整体,表示这个样方群落组成结构特殊;荒漠草原的样点排序后聚成带状,说明荒漠草原样点的微生物群落结构相近,但存在明显差异。

## 2.4 土壤微生物组成与环境因素的关系

在已知各类型草原样点的土壤微生物群落组成

信息的基础上,引入标准化后的环境变量数据:年均温(MAT)、年降水量(MAP)、土壤酸碱度(pH)、土壤含水量(SM)、黏粒含量(Clay)、砂粒含量(Sand)、土壤总碳(STC)、土壤总氮(STN)、土壤轻组碳(LPC)和土壤轻组氮(LPN),采用冗余分析(RDA)方法,将样方信息投射到两轴构成的平面上,样方的散集形态和象限分布、箭头的指向与长短等,可以显示各草原类型样点的土壤微生物群落组成与环境因素之间的相关性(图 5)。

RDA 分析结果显示,草原样点土壤微生物群落组成信息中的 79.87%能够被所列的 10 个环境变量所解释。其中, RDA1 解释了 73.54%的变异信息, RDA2 解释了 3.39%的变异信息。由图 5 可知,解释率较高的 RDA1 和 RDA2 的两轴显示,与草甸草原微生物群落组成相关性较高的是土壤含水量、土壤总碳、土壤总氮;与典型草原微生物群落组成相关性较高的是土壤轻组氮和土壤轻组氮;与荒漠草原微生物群落组成相关性较高的与荒漠草原较相关的是年均温和土壤酸碱度。

此外,土壤总碳与土壤总氮正相关,土壤轻组碳与土壤轻组氮正相关,表明土壤不同组分有机质的碳氮耦合,且对微生物群落组成的影响是同向的;

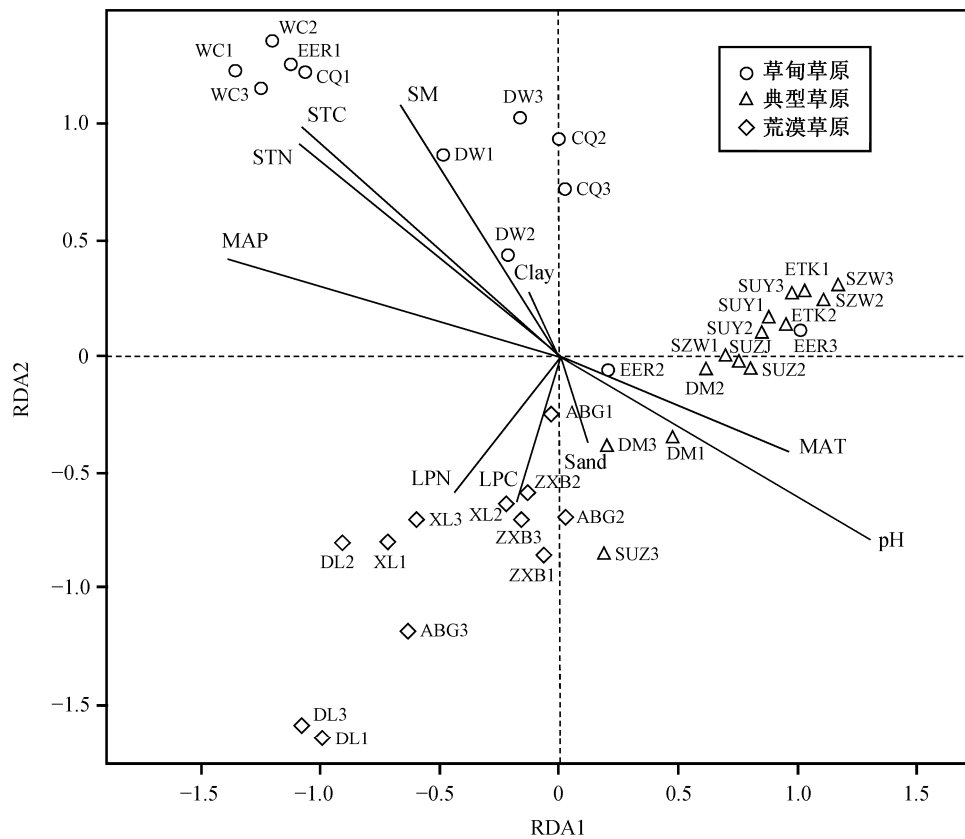


图5 基于RDA分析的土壤微生物群落组成与环境因素的相关性

Fig. 5 Correlations between soil microbial communities and environmental factors based on RDA

黏粒含量和砂粒含量负相关,说明土壤质地的两极分化对微生物群落组成差异具有指向性;年降水与年均温明显负相关。

### 3 讨论

#### 3.1 土壤微生物生物量与群落组成

地上植被的生物量、植被类型等因素影响着土壤微生物群落的组成和分布<sup>[31-33]</sup>。土壤微生物代谢产物含量一定程度上可以指代土壤微生物生物量,即磷脂脂肪酸含量表示微生物生物量。根据地上植被的草原类型划分(图2),草甸草原(28.06 nmol/g)和典型草原(28.50 nmol/g)的土壤微生物代谢产物含量相近,明显高于荒漠草原(9.21 nmol/g)的微生物代谢产物含量。这与草甸草原(203.15 g)和典型草原(260.17 g)的地上生物量远高于荒漠草原(57.74 g)的情况类似。全部样点代谢产物排前两位的围场县(39.11 nmol/g)和多伦县(35.74 nmol/g),地上生物量也排在前两位。较特殊的是,荒漠草原样点中达茂旗代谢产物的含量(14.89 nmol/g)约为鄂

托克旗(5.60 nmol/g)的2.66倍,但地上生物量相近(达茂旗31.13 g,鄂托克旗26.43 g)。这可能是由于达茂旗靠近白云鄂博铁矿,土壤重金属元素含量较高,可能存在氧化亚铁硫杆菌等微生物种类,因此微生物总量较高。

通过土壤微生物群落组成饼状图(图3),可以看到传统分类方法下,每种草原类型的样点群落组成相近,但未知物种的代谢产物含量比重由最小的40.66%逐渐提高,最后鄂托克旗的未知部分比例已经达到59.08%,这使得该方法表征的样点土壤微生物群落组成存在很大的不确定性。由此可见,传统的代谢产物对应微生物种类的鉴定方法存在很大的局限性,没有涵盖未知物种代谢产物的信息,不足以表征土壤微生物的群落组成。本文借鉴操作分类单元(OTU)的概念,将所有代谢产物种类以及含量信息纳入微生物群落间差异计算的结果(图4)更加可信。无量度多维标定排序法(NMDS)的结果显示,草甸草原、典型草原和荒漠草原3种草原类型的样点基本上分开,说明草原类型间的微生物群落

结构存在明显差异。额尔古纳样点的样方 1、2 和 3, 样方间各自分散, 说明额尔古纳样方间群落结构差异较大, 可能是土壤异质性高造成的微生物区系异常丰富。典型草原中的阿巴嘎样方 1 明显偏离典型草原整体, 单个样方偏离可能是由其特殊的环境因素造成的。荒漠草原的样方排序后聚成带状, 说明荒漠草原样点的微生物群落结构相近。因此, 当从草原类型层面探讨土壤微生物群落组成的影响因素时, 也不可忽视单个样方的环境因素信息。

### 3.2 土壤微生物群落组成与环境因素

以土壤微生物群落组成作为原始变量, 冗余分析(RDA)结果(图 5)显示, 草原样点土壤微生物群落组成信息中的 79.87%能够为 10 个环境变量所解释, RDA1 解释了 73.54%的变异信息, RDA2 解释了 3.39%的变异信息。3 种草原类型样方大致分成 3 堆, 温带草原在大的空间尺度上具有相似的地理环境条件, 但由于局地的环境因素影响, 植被类型存在差异。已有研究认为, 地上植被群落类型通过影响土壤环境, 进而影响土壤微生物群落结构<sup>[34]</sup>。不同的植被类型决定着各自的土壤微生物群落组成和分布, 表现为土壤微生物群落有明显的差异<sup>[35-36]</sup>。与微生物群落组成方向一致性较高的环境因素有土壤总碳、土壤总氮、土壤含水量、年均温、土壤 pH、土壤轻组碳和土壤轻组氮, 这与以往研究中, 土壤微生物的群落结构组成受土壤 pH、土壤有机质与地上植被等因素影响的结果<sup>[37-38]</sup>类似。综上所述, 土壤微生物虽然分布广, 适应性强, 但特定区域的微生物群落组成受到特定环境因素的调控。

草甸草原的土壤微生物群落组成与土壤含水量、土壤总碳和土壤总氮相关性较高。草甸草原的土壤含水量(16.67%)明显高于典型草原(4.49%)和荒漠草原(2.65%)。土壤水分含量高, 使得微生物有足够的水分用于繁殖代谢。塞罕坝样点年降水量最高(433 mm), 年均温为 0.6℃, 土壤含水量为 14.33%, 微生物代谢产物磷脂脂肪酸含量最高。草甸草原的土壤总碳、氮含量约为典型草原的 2 倍, 荒漠草原的 3 倍。土壤总碳、氮含量高表示土壤有机质含量丰富, 即可被微生物分解利用的底物数量高, 满足微生物代谢的营养需求, 因而草甸草原的磷脂脂肪酸代谢产物普遍较高。

典型草原土壤微生物群落组成与土壤轻组氮和土壤轻组氮相关性较高。典型草原的土壤轻组的碳、氮含量约为草甸草原、荒漠草原的 2 倍。土壤

轻组碳、氮含量表示土壤中活性的易获取的碳、氮, 即易分解的有机质含量高使得微生物群落组成趋向于适应该环境因素的微生物类群, 从而形成典型草原具有特殊的土壤微生物群落组成, 区别于草甸草原和荒漠草原。也可以解释为, 典型草原的土壤环境没有草甸草原的潮湿密闭, 降解难分解有机碳、氮比较困难。因此, 微生物代谢产物磷脂脂肪酸含量与易分解碳、氮较为相关。

荒漠草原土壤微生物群落组成与年均温和土壤 pH 相关性较高。荒漠草原的年均温(3.94℃)较草甸草原(-0.6℃)和典型草原(1.48℃)有明显升高, 有利于微生物代谢强度, 但可能受水分条件的限制, 微生物代谢产物磷脂脂肪酸含量明显较低。pH 值表征土壤酸碱性, 其数值高低可改变土壤对阳离子养分的吸附量, 影响有机质的矿化以及养分吸收的有效性。荒漠草原的土壤 pH 值为 8.3, 比典型草原(pH=7.7)和草甸草原(pH=6.9)有明显升高。土壤酸碱度的升高使得偏好酸性土壤的微生物类群难以生存, 而偏好碱性的微生物类群还可能受到水分的限制, 因此微生物代谢产物总量较少。在荒漠草原恶劣的环境条件下, 可能分布特殊的耐盐碱、耐高温的微生物类群, 所以已知微生物代谢产物种类明显减少。由于在特定的环境条件下, 可能存在着特定类群的微生物类群, 因此荒漠草原的样方间的微生物群落结构差异明显。

## 4 结论

本文对我国北方温带草原的 3 种草原类型 13 个样点的土壤微生物群落组成及其环境影响因素进行分析研究, 结果表明温带草原土壤微生物群落组成在草原类型间存在明显差异。土壤含水量、土壤总碳和土壤总氮可能影响草甸草原土壤微生物群落组成; 典型草原土壤微生物群落组成可能受到土壤轻组碳、土壤轻组氮的调节; 而影响荒漠草原土壤微生物群落组成的主要因素可能是年均温和土壤 pH 值。

### 参考文献

- [1] Chu Haiyan, Lin Xiangui, Fujii T, et al. Soil microbial biomass, dehydrogenase activity, bacterial community structure in response to long-term fertilizer management. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, 39(11): 2971-2976

- [2] Fang Jingyun, Yang Yuanhe, Ma Wenhong, et al. Ecosystem carbon stocks and their changes in China's grasslands. *Science China Life Science*, 2010, 53(7): 757–765
- [3] Piao Shilong, Fang Jingyun, Ciais P, et al. The carbon balance of terrestrial ecosystems in China. *Nature*, 2009, 458: 1009–1013
- [4] Kennedy A C, Smith K L. Soil microbial diversity and the sustainability of a cultural soils. *Plant and Soil*, 1995, 170: 75–86
- [5] Shen Congcong, Xiong Jinbo, Zhang Huayong, et al. Soil pH drives the spatial distribution of bacterial communities along elevation on Changbai Mountain. *Soil Biology & Biochemistry*, 2013, 57: 204–211
- [6] 褚海燕. 高寒生态系统微生物群落研究进展. *微生物学通报*, 2013, 40(1): 123–136
- [7] Chu Haiyan, Neufeld J D, Walker V K, et al. The influence of vegetation type on the dominant soil bacteria, Archaea, and Fungi in a low Arctic tundra landscape. *Soil Science Society of America Journal*, 2011, 75(5): 1756–1765
- [8] Suzuki S, Ishizuka S, Kitamura K. Continuous estimation of winter carbon dioxide efflux from the snow surface in a deciduous broadleaf forest. *Journal Geophysical Research-Atmospheres*, 2006, 111(D17): 101–111
- [9] Sjursen H, Michelsen A, Holmstrup M. Effects of freeze-thaw cycles on microarthropods and nutrient availability in a sub-Arctic soil. *Applied Soil Ecology*, 2005, 28(1): 79–93
- [10] Sinsabaugh R L, Saiya-Cork K, Long T, et al. Soil microbial activity in a *Liquidambar* plantation unresponsive to CO<sub>2</sub>-driven increases in primary production. *Applied Soil Ecology*, 2003, 24(3): 263–271
- [11] Pascal A N. Effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> on soil microbiota in calcareous grassland. *Global Change Biology*, 1998, 4(4): 451–458
- [12] Insam H, Bååth E, Berreck M, et al. Responses of the soil microbiota to elevated CO<sub>2</sub> in an artificial tropical ecosystem. *Journal of Microbiological Methods*, 1999, 36(1/2): 45–54
- [13] Marilley L, Hartwig U A, Aragno M. Influence of an elevated atmospheric CO<sub>2</sub> content on soil and rhizosphere bacterial communities beneath *Lolium perenne*, *Trifolium repens* under field conditions. *Microbial Ecology*, 1999, 38(1): 39–49
- [14] Papatheodorou E M, Argyropoulou M D, Stamou G P. The effects of large- and small- scale differences in soil temperature and moisture on bacterial functional diversity and the community of bacterivorous nematodes. *Applied Soil Ecology*, 2004, 25(1): 37–49
- [15] Zhang W, Parker K M, Luo Y, et al. Soil microbial responses to experimental warming and clipping in a tallgrass prairie. *Global Change Biology*, 2005, 11(2): 266–277
- [16] Rinnan R, Michelsen A, Bååth E, et al. Fifteen years of climate change manipulations alter soil microbial communities in a subarctic heath ecosystem. *Global Change Biology*, 2007, 13(1): 28–39
- [17] Allen A S, Schlesinger W H. Nutrient limitations to soil microbial biomass, activity in loblolly pine forests. *Soil Biology & Biochemistry*, 2004, 36(4): 581–589
- [18] Treseder K K. Nitrogen additions and microbial biomass: a meta-analysis of ecosystem studies. *Ecology Letters*, 2008, 11(10): 1111–1120
- [19] Liu Lingli, Greaver T L. A global perspective on belowground carbon dynamics under nitrogen enrichment. *Ecology Letters*, 2010, 13(7): 819–828
- [20] Compton J E, Watrud L S, Porteous L A, et al. Response of soil microbial biomass and community composition to chronic nitrogen additions at harvard forest. *Forest Ecology and Management*, 2004, 196 (1): 143–158
- [21] Ramette A, 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 of the United States of America*, 2007, 104 (8): 2761–2766
- [22] Fierer N. Microbial biogeography: patterns in microbial diversity across space and time // Zengler K. Accessing uncultivated microorganisms: from the environment to organisms and genomes and back. Washington, DC: ASM Press, 2008: 95–115
- [23] Baas-Becking L G M. Geobiologie of Inleiding Tot de Milieukunde: Met Literatuurlijst en Ind. Netherlands: Van Stockum and Zoon, 1934
- [24] De Wit R, Bouvier T. 'Everything is everywhere, but, the environment selects'; what did Baas Becking and Beijerinck really say?. *Environmental Microbiology*, 2006, 8(4): 755–758
- [25] Martiny J B, Bohannan B J, Brown J H, et al.



- Microbial biogeography: putting microorganisms on the map. *Nature Review Microbiology*, 2006, 4(2): 102–112
- [26] Whitaker R J, Grogan D W, Taylor J W. Geographic barriers isolate endemic populations of hyperthermophilic archaea. *Science*, 2003, 301: 976–978
- [27] Papke R T, Ward D M. The importance of physical isolation to microbial diversification. *FEMS Microbiology Ecology*, 2004, 48(3): 293–303
- [28] Bardgett R, Leemans D. Soil microbial activity on exposed mountain ridges in Snowdonia (Eryri), North Wales. *Soil Biology and Biochemistry*, 1996, 28 (10/11): 1533–1536
- [29] Bossio D A, Scow K M. Impacts of carbon and flooding on soil microbial communities: phospholipid fatty acid profiles and substrate utilization patterns. *Microbial Ecology*, 1998, 35(3): 265–278
- [30] Zhang Xinyue, Wang Wei, Chen Weile, et al. Comparison of seasonal soil microbial process in snow-covered temperate ecosystems of Northern China. *PLoS One*, 2014, 9(3): e92985
- [31] Arab H, Vlich V, Sikora R A. The use of phospholipids fatty acids (PLFA) in the determination of rhizosphere specific microbial communities of two wheat cultivars. *Plant and Soil*, 2001, 228(2): 291–297
- [32] Kourtev P S, Ehrenfeld J G, Haggblom M. Exotic plant species alter the microbial community structure and function in the soil. *Ecology*, 2002, 83(11): 3152–3166
- [33] Herbert S J. Temporal and spatial dynamics of bacterial community in the rhizosphere of soybean genotypes grown in a black soil. *Pedosphere*, 2009, 19(6): 808–816
- [34] O’Donnell A G, Seasman M, Macrae A, et al. Plants and fertilisers as drivers of change in microbial community structure and function in soils. *Plant and Soil*, 2001, 232(1): 135–145
- [35] Eisenhauer N, Bessler H, Engels C, et al. Plant diversity effects on soil microorganisms support the singular hypothesis. *Ecology*, 2010, 91(2): 485–496
- [36] Knief C, Ramette A, Frances L, et al. Site and plant species are important determinants of the Methylobacterium community composition in the plant phyllosphere. *ISME Journal*, 2010, 4(6): 719–728
- [37] Chu Haiyan, Fierer N, Lauber C L, et al. Soil bacterial diversity in the Arctic is not fundamentally different from that found in other biomes. *Environmental Microbiology*, 2010, 12(11): 2998–3006
- [38] Fierer N, Bradford M A, Jackson R B. Toward an ecological classification of soil bacteria. *Ecology*, 2007, 88(6): 1345–1364