

郑昕雨, 陈鹏, 韩金吉, 等. 冻融循环对土壤团聚体与微生物特性影响研究进展[J]. 江苏农业学报, 2023, 39(4): 1080-1088.
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2023.04.018

冻融循环对土壤团聚体与微生物特性影响研究进展

郑昕雨, 陈鹏, 韩金吉, 孟子轩, 王英男, 蔺吉祥, 王竞红
(东北林业大学, 黑龙江 哈尔滨 150040)

摘要: 冻融循环是高纬度、高海拔等气候寒冷地区特有的自然现象, 通过改变土壤水热平衡对土壤理化性质、土壤微生物造成影响。研究土壤冻融循环可以预测土壤结构与生态的发展趋势, 并为研究全球变暖背景下冻融循环与土壤团聚体、微生物的相互作用机制提供一定理论依据。本文通过查阅文献, 综合分析了近年来国内外学者对冻融循环及其对土壤团聚体、微生物特性的影响等研究成果, 探讨了土壤团聚体与微生物的相互作用关系, 总结了冻融作用下土壤团聚体粒径分布、稳定性和孔隙结构的变化, 阐述了冻融循环对土壤微生物及其群落结构的影响, 并对本领域的研究方向进行了展望, 旨在为研究冻融循环背景下土壤团聚体与微生物的响应提供新的思路。

关键词: 冻融循环; 土壤团聚体; 土壤孔隙结构; 微生物群落; 微生物生物量

中图分类号: S151.9⁺4 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2023)04-1080-09

Effects of freeze-thaw cycles on soil aggregates and microbial properties: a review

ZHENG Xin-yu, CHEN Peng, HAN Jin-ji, MENG Zi-xuan, WANG Ying-nan, LIN Ji-xiang, WANG Jing-hong
(Northeast Forestry University, Harbin 150040, China)

Abstract: Freeze-thaw cycle (FTC) is a natural phenomenon in cold regions such as high latitude and altitude, which affects soil physicochemical property and soil microorganisms by changing soil water-heat balance. Research on soil freezing-thawing can predict the development trend of soil structure and ecology, and provide a theoretical basis for the interaction mechanism of freezing-thawing cycle with aggregates and microorganisms under global warming. Based on the literature review, this paper comprehensively analyzed the research results of domestic and foreign scholars on freeze-thaw cycle and its effects on soil aggregates and microbial characteristics in recent years. The interactions between soil aggregates and microorganisms were discussed, the responses of particle size distribution, stability and pore structure of aggregates under freeze-thaw were summarized, and the effects of freeze-thaw cycles on soil microorganisms and their community structure were also discussed. In the end, the research direction of this field was prospected, aiming to provide new research ideas for the response of soil aggregates and microorganisms under freeze-thaw cycles.

Key words: freeze-thaw cycles; soil aggregate; soil pore structure; microbial community; microbial biomass

收稿日期: 2022-09-09

基金项目: 国家自然科学基金项目(32072666); 科技基础资源调查项目(2019FY100506-05); 黑龙江省自然科学基金项目(LH2020C046); 中央高校基本科研业务费(2572019CP06)

作者简介: 郑昕雨(1999-), 女, 山东莱芜人, 硕士研究生, 主要从事土壤结构与土壤生态研究。(E-mail) zhengxinyu@nefu.edu.cn

通讯作者: 王竞红, (E-mail) yuanlin@nefu.edu.cn

冻融循环(Freeze-thaw circles)指在高纬度、高海拔等气候寒冷地区, 由于昼夜及季节温差变化导致土壤反复冻结与解冻的过程。冻融作用在世界范围内普遍存在, 几乎所有位于45°N以上的陆地土壤每年都会经历季节性冻融循环, 甚至个别地区的土壤会经历短期的日冻融^[1]。中国冻土面积约占国土面积的75%, 其中季节性冻土面积约为5.14×

10^6 km^2 , 占陆地总面积的 53%, 土壤的冻融现象极为普遍^[2]。自 20 世纪开始, 由于人类活动的增强, 大气中的主要温室气体浓度增加, 全球变暖趋势已不可逆转^[3], 陆地生态系统冬季变暖、积雪变薄和不稳定性增加等现象频发, 随之引发了冻融循环温度与频次的改变^[4]。在冬季积雪较厚的地区, 由于雪是土壤的重要绝缘体, 土壤冻融循环的强度、频率主要取决于区域气候条件和绝缘积雪的厚度。而全球气候变暖会造成积雪厚度和覆盖面积减少, 进而可能造成土壤冻融现象越发频繁^[5]。Henry^[6] 已经预测, 在冬季积雪覆盖的地区, 未来 30 年的年土壤冻融循环次数会随平均气温的升高而明显增加。

土壤结构是维持全球陆地生态系统的重要因素, 对于保持水分、稳定生物多样性、维持农业以及抵抗洪水、侵蚀和滑坡的能力具有重要作用。土壤通常可以被看作是由堆积的团聚体和孔隙空间组成的复杂三维结构, 这些团聚体由土壤矿物质、有机质和微生物组成, 在土壤形成过程中通过各种物理、化学和生物过程结合在一起, 其稳定性是土壤结构的一个重要特征^[7-8]。土壤团聚体一般可以根据粒径大小分为大团聚体 ($>250 \mu\text{m}$) 和微团聚体 ($\leq 250 \mu\text{m}$), 其中大团聚体由微团聚体组成^[9-10], 而微团聚体由更小的结构单元组成, 其结构相较于大团聚体更加稳定^[7-8]。团聚体的形成可以用 Tisdall 等^[11] 提出的团聚体层次模型来解释。根据这一理论, 不同粒径的团聚体有不同的结合方式。大团聚体, 特别是粒径大于 2 mm 的大团聚体, 主要由根和真菌菌丝结合在一起, 其稳定性较低, 受到扰动时会分解为更小的团聚体^[11]; 微团聚体则由各种胶结物和胶黏剂与较小的土壤颗粒 (如粉粒和黏粒) 结合形成, 这部分团聚体的水稳定性很强, 可以承受强大的机械压力和物理化学压力, 不会被农业生产活动破坏, 能在土壤中存在几十年^[8, 11]。土壤微生物活性对土壤团聚体的形成和稳定起着至关重要的作用, 大多数土壤微生物的生活环境与团聚体密切相关, 它们既生活在团聚体颗粒内部, 也生活在团聚体颗粒之间, 与土壤一起构成了支持地球上陆地生物食物网的营养基础^[12]。

在过去的几十年里, 冻融循环一直是土壤生态研究的热点。土壤的各项物理特性与微生物特性共同影响着土壤生产力, 而冻融循环作为影响土壤生态的重要因素之一, 既会在土壤频繁冻结与解冻的过程中对土壤团聚体粒径分布、稳定性和孔隙结

构等物理特性造成较强影响^[13-16], 也会改变土壤的生物过程与微生物群落组成^[17]。目前有研究者认为, 冻融循环促进了土壤团聚体的碎裂和分解, 降低了大团聚体的比例, 提高了微团聚体含量^[18], 并且随着冻融循环次数的增加, 团聚体的稳定性先升高后降低^[19]。另有研究发现, 在冻融初期, 微生物受到破坏, 养分流失进入土壤, 土壤养分的有效性显著提高, 但是由于微生物大量死亡, 反复冻融后土壤养分的有效性显著降低^[20]。在全球变暖背景下, 冻融循环频次与温度发生改变, 对土壤团聚体与微生物也产生了未知影响, 因此研究冻融循环对土壤团聚体及微生物的影响至关重要。

因此, 本文从冻融循环对土壤团聚体与微生物特性的影响、团聚体与微生物的相互作用关系等方面对国内外现有研究结果进行了归纳与总结, 并提出了研究展望, 旨在为探讨土壤团聚体与微生物的相互作用以及深入挖掘冻融循环对土壤的影响提供一定的科学依据。

1 土壤团聚体与微生物的关系

土壤团聚体是土壤的基本结构单位和功能单位, 是由土壤有机质、无机结合剂和生物材料通过一系列物理、化学及生物过程结合而成的^[21-22]。土壤团聚体与微生物密切相关, 团聚体间和团聚体内部的孔隙为微生物群落提供了适宜其生长的微环境, 而微生物会影响团聚体的形成与稳定性, 二者共同影响了土壤结构与生态。土壤团聚体和微生物都易受外界环境影响, 自然和人为的扰动均会改变团聚体的粒径组成与稳定性, 此外部分微生物对环境条件的改变也十分敏感。冻融循环作为一种常见的气候现象, 对土壤团聚体与微生物的影响可以分为 2 种途径: 一是冻融循环改变了团聚体的粒径分布与稳定性, 从而影响微生物的活性与分布; 二是冻融循环影响了土壤微生物活性, 进而对团聚体的形成与稳定性产生影响。

1.1 不同粒径团聚体对微生物的影响

土壤团聚体对于土壤微生物群落生态学和微生物驱动的生物地球化学循环都起到重要作用。团聚体内部的物理化学条件通常不同于土壤整体的均质化条件, 它为微生物的生存增加了土壤的空间异质性, 每个单独的土壤团聚体都可为土壤微生物群落提供一个独特的环境分区^[12]。由于团聚体内部空间狭小, 许多微生物捕食者无法进入, 从而为微生物

提供了一个避难所,防止它们被捕食。

团聚体粒径会影响微生物的分布,一般认为,微团聚体中的微生物丰度与微生物多样性均高于大团聚体^[23-24]。不同粒径级的团聚体有不同的优势微生物类群,细菌、放线菌都主要分布于小粒径级的土壤团聚体中,而真菌在较大粒径级的土壤团聚体中占优势^[12]。土壤微生物生物量作为衡量土壤肥力的重要指标,也受到团聚体粒径的显著影响,微团聚体的微生物生物量显著高于大团聚体^[25]。此外,团聚体粒径在影响微生物生理代谢活动方面也有重要意义。微生物在团聚体结构中占据特定的生态位,微生物既生活在团聚体颗粒内部,也生活在团聚体颗粒之间。与团聚体外部环境相比,团聚体内部环境水分含量较高,通气性较差,因此栖息在其中的微生物以好氧兼厌氧的细菌为主,而真菌主要以菌丝形态存在其中^[26]。上述小型生态环境在孔隙结构、连通性、化学性质和水分含量等方面存在差异,为微生物提供了空间上异质性的生态位,可能会产生不同的微生物群落,而微生物群落直接受到非生物因素的影响和塑造,也可能产生不同的代谢活动^[12]。

1.2 微生物对团聚体结构的影响

良好和正常的土壤结构通常伴随着较高的微生物生物量和活性,疏松多孔的土壤结构可以显著改善土壤中细菌、真菌群落的结构和生物多样性。此外,提高土壤微生物的多样性和数量对于改善土壤结构具有重要意义^[27-29]。

团聚体的形成及其稳定性与微生物群落组成的关系十分密切^[12]。微生物一般通过2种方式影响土壤团聚体的形成,一是真菌、放线菌通过菌丝的物理结合作用将土壤颗粒机械地缠绕在一起,形成临时的大团聚体;二是通过微生物胞外聚合物(包括多糖、蛋白质和DNA等)的胶结作用将土壤颗粒黏结在一起,形成持久性微团聚体^[29]。根据团聚体形成的层次理论,由根和菌丝组成的精细网络可以束缚土壤颗粒,是大团聚体形成的主要方式^[11]。由于菌丝会被细菌分解,因此菌丝结合的团聚体不能维持很长时间。由于大团聚体容易受到外界作用力而碎裂,因此微团聚体更容易形成。微团聚体之所以能在土壤中存在较长时间,是因为大多数(70%)土壤细菌生活在微团聚体中,一些细菌细胞在团聚体形成过程中被困在矿物基质中,而另一些细菌细胞在润湿过程中附着在团聚体外部,通过有机物和微生物胞外聚合物的胶结作用

增强微团聚体的稳定性^[23,30]。

2 冻融循环对土壤团聚体的影响

土壤团聚体是土壤的基本结构单位,团聚体的粒径分布和稳定性等特征对土壤的生产力具有重要意义^[31]。冻融循环对土壤的孔隙特性、团聚体稳定性、保水特性等有较强影响^[16]。由于土壤类型、质地、初始结构与含水率等自身因素不同,其对不同冻融温度、冻融时间及冻融循环次数也有不同的响应。

2.1 冻融循环对土壤团聚体粒径分布的影响

冻融循环能够改变土壤团聚体的粒径组成。目前较为普遍的认知是:在土壤冻结过程中,土壤颗粒孔隙中的冰晶会发生膨胀,从而打破团聚体之间的联结,将大团聚体崩解破碎成微团聚体,同时,由于冻结水膨胀产生压力,使得土壤颗粒重新聚集成新的团聚体,导致团聚体粒径组成发生变化(图1)。多数研究发现,冻融循环促进了土壤团聚体的碎裂和分解,显著降低了较大粒径级团聚体的比例,提高了中小粒径级团聚体的比例^[18,31-34]。例如,姚珂涵等^[35]发现,随着土壤冻融循环次数的增加,粒径>2 mm 团聚体占比显著降低,而微团聚体占比显著提高。Xiao等^[14]的研究也发现,冻融循环降低了粒径>5 mm 的团聚体占比,提高了微团聚体占比。由此可见,冻融循环普遍提高了土壤中微团聚体的占比,对于较大团聚体的结构有破坏效应。

另外有研究发现,冻融循环会促进大团聚体形成,降低微团聚体含量^[15,36]。Han等^[17]研究发现,冻融后土壤中的黏粒含量降低,砂粒含量增加,说明冻融循环在破坏原有的土壤团聚体后,细颗粒重新聚集,甚至可能形成砂粒。Wang等^[15]也发现,冬季土壤冻融后,土壤中粒径>1 mm 的团聚体的占比升高,而粒径<1 mm 的团聚体的占比降低。

关于冻融对团聚体粒径分布产生的不同结果,可能有以下几种原因:(1)冻融循环对土壤团聚体粒径分布的影响与冻融循环次数有关,在最初几次冻融循环中,微团聚体占比上升,但是随着冻融循环次数的增加,微团聚体占比又会下降;(2)冻融循环对土壤团聚体粒径分布的影响与土壤初始含水率密切相关,在适宜的土壤含水率条件下,水分的团聚效应大于冻融的破碎效应,使得大团聚体占比升高,而微团聚体占比降低^[35];(3)由于冻融循环实质上是土体内水分体积与形态变化引起的土壤特性的改变,其对大团聚体、微团

聚体结构都有影响,且对大团聚体的影响更大。由此可见,冻融对土壤中团聚体粒径分布的影响受到土壤

质地、初始含水率和初始粒径组成的影响。

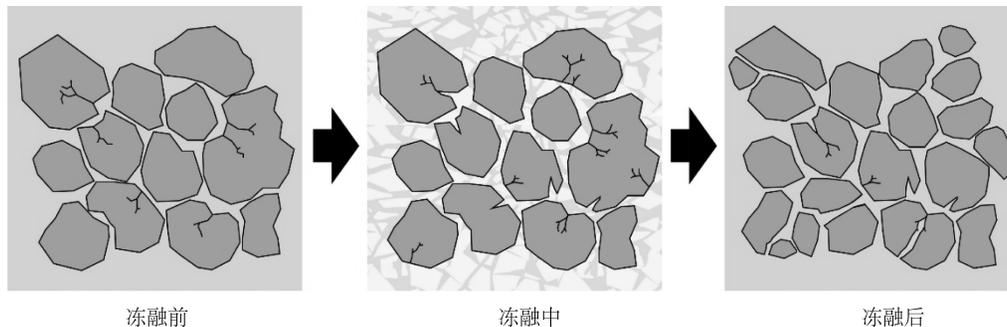


图1 冻融对土壤团聚体粒径分布的影响

Fig.1 Effects of freeze-thaw on particle size distribution of soil aggregates

2.2 冻融循环对土壤团聚体稳定性的影响

团聚体的稳定性是衡量土壤团聚体抗破坏能力的指标,是评价土壤质量的关键参数,也是影响土壤可持续性和作物生产的重要土壤性质^[37-39]。良好的团聚体稳定性对于提高土壤肥力、提高土壤农艺生产力、提高土壤孔隙度和降低土壤可蚀性具有重要意义^[40-41]。不同土壤团聚体的大小与比例可能有很大不同,团聚体粒径越大,团聚体稳定性、土壤孔隙特性越好,土壤的水分输送和空气交换特性也越好^[31,39]。研究发现,在肥力较好的土壤中,大团聚体的占比也较高,提高大团聚体含量对土壤肥力有改善作用^[42-44]。当大团聚体与微团聚体比例适中时,土壤大、小孔隙相互协调,能够有效调节土壤的透气性与保肥性,从而影响土壤肥力的释放。目前,许多关于冻融循环对土壤团聚体稳定性影响的观点是相互矛盾的。一些研究发现,土壤冻融循环破坏了大团聚体的结构,提高了微团聚体的占比,从而降低了团聚体的稳定性。也有一些研究发现,土壤冻融循环加强了粒子键合,通常会增加土壤团聚体的总体稳定性^[45]。

在冻融循环条件下,土壤团聚体稳定性的变化是多种因素共同作用的结果,冻融循环次数、外界环境条件及土壤本身的性质都有可能改变团聚体的稳定性。冻融循环次数是影响团聚体稳定性的重要因素之一。团聚体稳定性对冻融循环次数的响应并不是一成不变的,一些研究者认为,团聚体稳定性大体上随着冻融循环次数的增加而降低,并最终趋于稳定^[16,36];另有研究者指出,少数几次冻融循环会增加团聚体的稳定性,多次循环才会降低团聚体的稳定性,当冻融循环次数达到一定数值后,土壤结构会

形成新的平衡^[19,46-48]。出现上述现象,可能由于频繁的冻融循环对土壤结构、孔隙空间和颗粒构型造成了破坏性影响。在土壤冻融循环过程中,由于土壤发生反复的收缩和膨胀,较小粒级的团聚体先聚集成大团聚体,随着冻融次数增加,大团聚体又破碎成小颗粒,也就导致团聚体的稳定性随冻融次数的增加先提高后降低。

土壤冻融循环本质上是土体内水分体积与形态变化引起的土壤特性的改变,因此,土壤水分含量对团聚体稳定性的影响不容忽视。土壤含水量过低或过高都会降低土壤的稳定性,而当土壤含水量等于或稍低于、稍高于田间最大持水量时,有助于保持土壤团聚体的稳定性^[36,46],保持适当的土壤含水量可以抵消部分冻融循环给土壤带来的破坏^[14]。这是因为,当土壤发生冻融循环时,土壤孔隙内的水分冻结,会导致团聚体崩解,且土壤含水量越高,冻结导致的团聚体崩解也越严重;同时,冻结水通过挤压土壤颗粒,也会导致团聚体重新聚集,当土壤含水量等于田间最大持水量时,土壤团聚体的崩解与聚集会达到一种较为平衡的状态,从而增强冻融过程中团聚体的稳定性。

土壤质地也是决定冻融循环影响团聚体稳定性的重要因素之一。由于黏土会在土壤颗粒之间形成坚固的桥梁,所以黏土含量高的土壤,其团聚体稳定性也较高^[37]。研究证实,冻融对松散沙土的影响大于对黏性较强粉土的影响,黏土含量高的土壤在冻融条件下的团聚体稳定性显著高于其他土壤^[49-50]。在黏土颗粒中,许多水分子以结合水的形式存在,这意味着黏土中的未冻水多于粗颗粒,因此黏土更不容易发生颗粒破

碎,黏土含量高有利于提高土壤团聚体的稳定性。

2.3 冻融循环对土壤孔隙结构的影响

土壤团聚体之间和团聚体内部的孔洞叫做土壤孔隙。土壤孔隙是水分和气体存在的场所,也是植物根系延展和土壤微生物活动的空间。土壤孔隙结构特征与团聚体密切相关。一方面,孔隙系统特征对团聚体的稳定性起着重要作用,土壤孔隙度与团聚体稳定性呈显著负相关关系^[39];另一方面,团聚体粒径与孔隙数和孔径相关,主要表现在较小的团聚体有利于孔隙数增加,而较大的团聚体有利于大孔径孔隙的形成^[51]。孔隙度是受冻融循环影响最基础、最直观的孔隙特征参数,一般认为,在冻结过程中,土壤中的水由于体积膨胀,从而增大了土壤颗粒外壁上的压力,使土壤颗粒重新排列,土壤孔隙扩大,孔隙度增加^[16],进而影响团聚体特性、微生物生存。

冻融循环次数对土壤孔隙结构有明显影响,特别是在第1次冻融循环后^[16]。多项研究发现,在土壤初始含水量相同的条件下,随着冻融循环次数增加,土壤孔隙度呈缓慢增大的趋势,且在初始冻融循环期间(冻融循环次数少于6次),土壤孔隙度显著增加,土壤颗粒间隙和排列改变;随着冻融循环次数的增加(6~20次),土壤颗粒重新排列引起的孔隙变化逐渐稳定,土壤的孔隙度趋于稳定,土壤结构达到新的平衡^[16,52-53]。除此之外,冻融温度也是影响土壤孔隙结构的重要因素。冻融温差越大、冻结温度越低,在冻融过程中土壤孔隙度也相应地表现为较大的数值^[52]。

然而,上述研究得出的孔隙度是基于土壤容重、颗粒密度的公式推导出来的,并不能直接反映土壤孔隙变化。随着土壤显微分析技术的发展,利用显微电子计算机断层扫描(CT)技术和X射线断层扫描技术研究土壤孔隙的方法日渐成熟,并且更加直观和准确。土壤结构的可视化研究结果表明,冻融循环改变了土壤的孔隙结构,形成了一个复杂的多孔网络,增加了孔道网络的复杂性,并使土壤变得更加疏松,土壤孔隙度也随冻融循环次数的增加而增大^[54-55]。已有研究者通过X射线断层扫描技术观察到,在冻融过程中小孔隙数量增加,它们相互连接形成较大的孔隙,而大孔隙又发生断裂,随后形成几个较小的孔隙,从而形成复杂而连续的微观结构^[54-55]。另有研究者通过显微CT技术观察发现,在15次冻融循环内,随着冻融循环次数的增多,土

壤孔隙度不断增大,在7次冻融循环后土壤孔隙度的增大尤为显著;当冻融循环次数达到15次时,团聚体达到新的稳定状态,团聚体内部孔隙连通,呈网络状,连通的网状孔隙将大团聚体内部固体颗粒分离,在大团聚体内部可以观察到明显的微团聚体结构^[56-57]。此外,土壤孔隙结构与土壤含水量也息息相关。冻融循环导致土壤结构变化的本质是土壤水冻结时会形成冰晶,产生冻胀力挤压土壤,从而导致土壤孔隙等一系列结构发生改变。土壤含水量越高,冻结时产生的冻胀力也越大,对土壤孔隙结构的改变也越大^[58]。

3 冻融循环对土壤微生物的影响

土壤微生物在调节凋落物和有机质分解、生物地球化学循环和土壤养分有效性方面发挥着重要作用,能够影响植物对养分的吸收、生长和生产力^[59]。此外,土壤微生物在提高土壤稳定性、抵御冻融循环引起的土壤侵蚀等方面也具有重要作用,如Sadeghi等^[60]发现,在冻融循环条件下,细菌、蓝藻菌能显著抑制土壤及其组分流失。冻融循环对土壤微生物的结构和功能都有很大的影响,一般从土壤微生物生物量和群落结构等方面进行相关研究。

3.1 冻融循环对土壤微生物生物量和活性的影响

土壤微生物生物量是土壤有机质的活性部分,能反映微生物在土壤中的含量和潜力^[61-62]。多数研究表明,冻融循环次数会显著影响微生物活性与生物量,连续的土壤冻融循环会导致土壤结构破坏,从而降低微生物生物量和微生物群落活性^[17,63-65]。然而,少数几次冻融循环可能会提高微生物生物量^[66]。对温带森林土壤进行的野外原位试验发现,在冻融初期,微生物遭到破坏,细胞壁破裂后养分流失并进入土壤,土壤养分有效性显著提高,但是由于微生物大量死亡,反复冻融后土壤养分有效性显著降低^[20]。此外,影响微生物生物量变化的主要是细菌,真菌生物量不易受冻融交替的影响,可能由于细菌迅速适应并对冻融引起的环境变化作出了反应,而真菌依赖于其强大的抵抗力才得以保持稳定的生物量^[20]。有研究者认为,在冻融循环过程中,高寒草甸、高寒草原土壤的微生物生物量碳、微生物生物量氮含量普遍表现出相似的“低-高-低”变化模式,是由于早期冻融过程刺激了高寒草原及高寒草甸土壤微生物,带来了更高的微生物生物量,然而随着冻融循环次数的增加,残

留微生物逐渐适应低温条件,微生物生物量又恢复稳定^[67]。由此可见,微生物种类与生活环境的差异可能会导致不同的试验结果。此外,冻融对微生物的影响并非不可逆转,冻结期微生物进入休眠状态,到了融化期又会活跃起来。

土壤微生物生物量对于不同冻融速率也会作出不同的响应。有报道显示,微生物生物量在高冻融速率($>1.4\text{ }^{\circ}\text{C/h}$)下下降,在相对较低的冻融速率或中等冻融速率下不受影响^[68]。通过测定土壤微生物呼吸发现,在相同时间内,更多次的冻融循环会导致更多微生物死亡^[69]。

3.2 冻融循环对土壤微生物群落结构的影响

土壤中的微生物以细菌、真菌和放线菌居多,其中细菌约占土壤微生物总数的70%~90%,此外还有少量藻类^[70]。在冻融条件下,土壤结构遭到破坏,水热条件被改变,细胞外形成冰晶,导致土壤溶质浓度升高、蛋白质变性、膜损伤、细胞脱水和代谢率降低,这些变化进一步影响了微生物生境和生态位的形成,从而影响土壤微生物群落^[65]。不同微生物对冻融循环的响应是不同的,细菌、真菌、放线菌等微生物具有其独特的形态、生长策略和环境中的生态位,因此它们对冻融循环的反应可能是不同的。目前与冻融相关的研究主要针对真菌、细菌,但是由于研究方法与微生物原生环境的差异,关于真菌、细菌群落对冻融循环的响应还没有统一的结论。一些研究表明,在相同冻融条件下,细菌群落的结构和组成相比真菌群落有更大变化^[17,71]。不论是在实验室进行模拟冻融试验还是在野外进行原位冻融研究,都有研究发现真菌的稳定性大于细菌^[17,71-72]。冻融循环对真菌群落生物量、多样性和群落组成没有显著影响,但却明显改变了细菌群落的结构和组成。冻融前期表层土壤微生物多样性增加,但在后续冻融阶段,微生物多样性显著下降,微生物群落结构经历自然选择。然而,细菌受冻融循环的影响也有限。例如,Yosuke等^[63]研究发现,连续4次冻融循环后,最低的微生物存活率为60%,表明大多数土壤微生物可能对环境波动(如土壤冻融循环引起的温度、渗透压变化)具有耐受性。在冻融时期的不同阶段,微生物种群结构也不同,发生冻结时微生物含量表现为放线菌 $>$ 细菌,因为放线菌对外界环境的敏感度较低,对恶劣环境的抵抗力要强于细菌、真菌;但是在融雪期,细菌在微生物中的比例提高,

这是由于细菌对冻融循环的抗性更强,且喜湿润并能耐受低氧^[73]。对中温带土壤冻融的研究也发现,虽然 $-15\text{ }^{\circ}\text{C}$ 极端冰冻温度的冻融循环对细菌群落危害很大,但多次冻融循环对细菌群落组成却没有造成重大影响,细菌群落仅在第1次冻融后出现了快速反应,而在随后的循环中,这种反应往往会减弱^[64]。此外,拥有不同冻融历史的土壤对冻融循环的敏感度也不同,对于经常遭遇冻融的土壤,其微生物群落可能已经适应了这种条件。因此,在一般不受冻融影响的土壤中,冻融循环对土壤微生物的危害更大,其群落的恢复也更慢^[28]。

4 结语与展望

冻融循环显著影响了土壤物理化学特性与微生物特性,能够调控土壤肥力与保水透气性,进而影响土壤的农业利用价值,研究冻融对土壤团聚体与微生物的影响有重要的理论价值和实际意义。通过分析国内外关于冻融循环影响团聚体与微生物的研究现状,未来可以在以下几个方面进行深入研究。(1)目前,对于土壤团聚体的研究主要集中于其稳定性与粒径分布方面,对于团聚体内部结构及微生物分布的研究相对较少。未来研究可利用同步辐射显微CT技术获取土壤团聚体剖面结构与三维立体结构,进一步探究团聚体的形成与破碎机制,并结合对团聚体内部微生物分布的研究,更系统地了解土壤团聚体与微生物的相互作用机制。(2)近年来,利用组学技术开展冻融对土壤微生物特性的研究越来越深入,例如利用新一代高通量分离培养方法,结合现有的生物分子测序技术,分析冻融作用下微生物的代谢过程,探究其对冻融的适应方法与响应机制,从而更全面、深入地理解冻融循环对土壤微生物的作用与影响。(3)尽管目前对于土壤团聚体与微生物相互作用的研究不断增多,但在冻融循环条件下,土壤团聚体和微生物之间的耦合关系还不明确。由于土壤团聚体与微生物在空间分布和功能上的相关性,冻融循环导致的团聚体和微生物的变化也会造成二者间的交互影响。加强这方面的研究,对于深入阐明冻融对土壤生态系统和结构系统的影响、揭示土壤团聚体与微生物的相互作用关系都具有重要的理论意义。

参考文献:

- [1] ROWLANDSON T L, BERG A A, ROY A, et al. Capturing agri-

- cultural soil freeze/thaw state through remote sensing and ground observations; a soil freeze/thaw validation campaign[J]. *Remote Sensing of Environment*, 2018, 211: 59-70.
- [2] ZHAO R F, ZHANG S N, GAO W, et al. Factors effecting the freeze thaw process in soils and reduction in damage due to frosting with reinforcement: a review[J]. *Bulletin of Engineering Geology and the Environment*, 2019, 78(5): 5001-5010.
- [3] SOLOMON S, PLATTNER G K, KNUTTI R, et al. Irreversible climate change due to carbon dioxide emissions[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(6): 1704-1709.
- [4] PEREZ-MON C, FREY B, FROSSARD A. Functional and structural responses of arctic and alpine soil prokaryotic and fungal communities under freeze-thaw cycles of different frequencies [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 982.
- [5] SANDERS-DEMOTT R, MCNELLIS R, JABOURI M, et al. Snow depth, soil temperature and plant-herbivore interactions mediate plant response to climate change[J]. *Journal of Ecology*, 2017, 106(4): 1508-1519.
- [6] HENRY H A L. Climate change and soil freezing dynamics: historical trends and projected changes[J]. *Climatic Change*, 2008, 87(3/4): 421-434.
- [7] BAILEY V L, MCCUE L A, FANSLER S J, et al. Micrometer-scale physical structure and microbial composition of soil macroaggregates[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 65: 60-68.
- [8] TOTSCHKE K U, AMELUNG W, GERZABEK M H, et al. Microaggregates in soils[J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2018, 181(1): 104-136.
- [9] SUN F F, LU S G. Biochars improve aggregate stability, water retention, and pore-space properties of clayey soil [J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2014, 177(1): 26-33.
- [10] JING H, MENG M, WANG G L, et al. Aggregate binding agents improve soil aggregate stability in *Robinia pseudoacacia* forests along a climatic gradient on the Loess Plateau, China[J]. *Journal of Arid Land*, 2021, 13(2): 165-174.
- [11] TISDALL J M, OADES J M. Organic matter and water-stable aggregates in soils[J]. *European Journal of Soil Science*, 1982, 33(2): 141-163.
- [12] WILPISZESKI R L, AUFRECHT J A, RETTERER S T, et al. Soil aggregate microbial communities: towards understanding microbiome interactions at biologically relevant scales [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2019, 85(14): e00324-19.
- [13] LEUTHER F, SCHLÜTER S. Impact of freeze-thaw cycles on soil structure and soil hydraulic properties [J]. *Soil*, 2021, 7(1): 179-191.
- [14] XIAO L, YAO K H, LI P, et al. Effects of freeze-thaw cycles and initial soil moisture content on soil aggregate stability in natural grassland and Chinese pine forest on the Loess Plateau of China [J]. *Journal of Soils and Sediments*, 2020, 20(3): 1222-1230.
- [15] WANG L, WANG H F, TIAN Z C, et al. Structural changes of compacted soil layers in Northeast China due to freezing-thawing processes[J]. *Sustainability*, 2020, 12(4): 1587.
- [16] MA Q H, ZHANG K L, JABRO J D, et al. Freeze-thaw cycles effects on soil physical properties under different degraded conditions in Northeast China [J]. *Environmental Earth Sciences*, 2019, 78(10): 1-12.
- [17] HAN Z M, DENG M W, YUAN A Q, et al. Vertical variation of a black soil's properties in response to freeze-thaw cycles and its links to shift of microbial community structure[J]. *Science of the Total Environment*, 2018, 625: 106-113.
- [18] WANG E H, CRUSE R M, CHEN X W, et al. Effects of moisture condition and freeze/thaw cycles on surface soil aggregate size distribution and stability [J]. *Canadian Journal of Soil Science*, 2012, 93(3): 529-536.
- [19] OZTAS T, FAYETORBAY F. Effect of freezing and thawing processes on soil aggregate stability[J]. *CATENA*, 2003, 52(1): 1-8.
- [20] SANG C P, XIA Z W, SUN L F, et al. Responses of soil microbial communities to freeze-thaw cycles in a Chinese temperate forest [J]. *Ecological Processes*, 2021, 10(1): 903-920.
- [21] KHAN K Y, POZDNYAKOV A I, SON B K. Fabric of soil aggregates and characterization of their structural and functional stability [J]. *Eurasian Soil Science*, 2008, 41: 1417-1423.
- [22] SIX J, BOSSUYT H, DEGRYZE S, et al. A history of research on the link between (micro) aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics[J]. *Soil and Tillage Research*, 2004, 79(1): 7-31.
- [23] MERINO-MARTÍN L, STOKES A, GWEON H S, et al. Interacting effects of land use type, soil microbes and plant traits on aggregate stability[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 154: 108072.
- [24] SESSITSCH A, WEILHARTER A, GERZABEK M H, et al. Microbial population structures in soil particle size fractions of a long-term fertilizer field experiment[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2001, 67(9): 4215-4224.
- [25] JIANG Y J, SUN B, JIN C, et al. Soil aggregate stratification of nematodes and microbial communities affects the metabolic quotient in an acid soil[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 60: 1-9.
- [26] 尹瑞龄. 微生物与土壤团聚体[J]. *土壤学进展*, 1985, 4(2): 24-29, 23.
- [27] 卢金伟, 李占斌. 土壤团聚体研究进展[J]. *水土保持研究*, 2002, 9(1): 81-85.
- [28] KOPONEN H T, BÅÅTH E. Soil bacterial growth after a freezing/thawing event [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 100: 229-232.
- [29] COSTA O Y A, RAAIJMAKERS J M, KURAMAE E E. Microbial extracellular polymeric substances: ecological function and impact on soil aggregation[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 1636.
- [30] RANJARD L, POLY F, COMBRISSE J, et al. Heterogeneous cell density and genetic structure of bacterial pools associated with various soil microenvironments as determined by enumeration and DNA fingerprinting approach (RISA) [J]. *Pediatric Cardiology*,

- 2000, 39(4): 263-272.
- [31] RABOT E, WIESMEIER M, SCHLUTER S, et al. Soil structure as an indicator of soil functions: a review[J]. *Geoderma*, 2018, 314: 122-137.
- [32] FU Q, YAN J W, LI H, et al. Effects of biochar amendment on nitrogen mineralization in black soil with different moisture contents under freeze-thaw cycles[J]. *Geoderma*, 2019, 353: 459-467.
- [33] 张海欧,解建仓,南海鹏,等.冻融交替对复配土壤团粒结构和有机质的交互作用[J].*水土保持学报*,2016,30(3): 273-278.
- [34] WANG L Q, ZANG S Y, CHEN Q, et al. Analysis of influence factors on aggregate stability and size distribution in mollisols[J]. *Arabian Journal of Geosciences*, 2021, 14: 1084.
- [35] 姚珂涵,肖列,李鹏,等.冻融循环次数和土壤含水率对油松林土壤团聚体及有效态微量元素的影响[J].*水土保持学报*,2020,34(3): 259-266.
- [36] 牛浩,罗万清,王晋峰,等.冻融对东北黑土风干团聚体与水稳性团聚体组成及稳定性的影响[J].*土壤通报*,2020,51(4): 841-847.
- [37] LEHRSCHE G A, SOJKA R E, CARTER D L, et al. Freezing effects on aggregate stability affected by texture, mineralogy, and organic matter[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 1991, 55(5): 1401-1406.
- [38] AMÉZKETA E. Soil aggregate stability: a review[J]. *Journal of Sustainable Agriculture*, 1999, 14(2/3): 83-151.
- [39] MENONA M, MAWODZAA T, RABBANIB A, et al. Pore system characteristics of soil aggregates and their relevance to aggregate stability[J]. *Geoderma*, 2020, 366: 114259.
- [40] BRONICK C J, LAL R. Soil structure and management: a review[J]. *Geoderma*, 2005, 124(1/2): 3-22.
- [41] MUSTAFA A, XU M G, SHAH S S A, et al. Soil aggregation and soil aggregate stability regulate organic carbon and nitrogen storage in a red soil of southern China[J]. *Journal of Environmental Management*, 2020, 270: 110894.
- [42] 张先凤,朱安宁,张佳宝,等.集约化种植下潮土养分肥力与团聚体特征相互关系研究[J].*土壤*,2017,49(1): 33-39.
- [43] LIU X L, HE Y Q, ZHANG H L, et al. Impact of land use and soil fertility on distributions of soil aggregate fractions and some nutrients[J]. *Pedosphere*, 2010, 20(5): 666-673.
- [44] NIU Z R, AN F J, SU Y Z, et al. Effect of long-term fertilization on aggregate size distribution and nutrient accumulation in aeolian sandy soil[J]. *Plants*, 2022, 11(7):909.
- [45] LINNELL M E. The effects of soil freeze-thaw on soil aggregate breakdown and concomitant sediment flow in Prince Edward Island: a review[J]. *Canadian Journal of Soil Science*, 2013, 93(4): 459-472.
- [46] 王展,张玉龙,虞娜,等.冻融作用对土壤微团聚体特征及分形维数的影响[J].*土壤学报*,2013,50(1): 83-88.
- [47] MOSTAGHIMI S, YOUNG R A, WILTS A R, et al. Effects of frost action on soil aggregate stability[J]. *American Society of Agricultural and Biological Engineers*, 1988, 31(2): 435-439.
- [48] ZHU G Y, SHANGGUAN Z P, DENG L. Variations in soil aggregate stability due to land use changes from agricultural land on the Loess Plateau, China[J]. *Catena*, 2021, 200: 105181.
- [49] DAGESSE D F. Freezing cycle effects on water stability of soil aggregates[J]. *Canadian Journal of Soil Science*, 2013, 93(4): 473-483.
- [50] STARKLOFF T, LARSBO M, STOLTE J, et al. Quantifying the impact of a succession of freezing-thawing cycles on the pore network of a silty clay loam and a loamy sand topsoil using X-ray tomography[J]. *CATENA*, 2017, 156: 365-374.
- [51] MANGALASSERY S, SJÖGERSTEN S, SPARKES D L, et al. The effect of soil aggregate size on pore structure and its consequence on emission of greenhouse gases[J]. *Soil and Tillage Research*, 2013, 132: 39-46.
- [52] 刘佳,范昊明,周丽丽,等.冻融循环对黑土容重和孔隙度影响的试验研究[J].*水土保持学报*,2009,23(6): 186-189.
- [53] XIE S B, QU J J, LAI Y M, et al. Effects of freeze-thaw cycles on soil mechanical and physical properties in the Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Journal of Mountain Science*, 2015, 12(4): 999-1009.
- [54] MA R M, JIANG Y, LIU B, et al. Effects of pore structure characterized by synchrotron-based micro-computed tomography on aggregate stability of black soil under freeze-thaw cycles[J]. *Soil and Tillage Research*, 2020, 207: 104855.
- [55] LIU B, MA R M, FAN H M. Evaluation of the impact of freeze-thaw cycles on pore structure characteristics of black soil using X-ray computed tomography[J]. *Soil and Tillage Research*, 2021, 206(1): 104810.
- [56] 姜宇,范昊明,侯云晴,等.基于同步辐射显微CT研究冻融循环对黑土团聚体结构特征的影响[J].*生态学报*,2019,39(11): 4080-4087.
- [57] 姜宇,刘博,范昊明,等.冻融条件下黑土大孔隙结构特征研究[J].*土壤学报*,2019,56(2): 340-349.
- [58] 王文刚,王彬,顾汪明,等.冻融循环对黑土团聚体稳定性与微结构特征的影响[J].*水土保持学报*,2022,36(1): 66-73.
- [59] SUGIHARA S, FUNAKAWA S, KILASARA M, et al. Effect of land management and soil texture on seasonal variations in soil microbial biomass in dry tropical agroecosystems in Tanzania[J]. *Applied Soil Ecology*, 2010, 44(1): 80-84.
- [60] SADEGHI S H, NAJAFINEJAD A, GHAREMAHMUDLI S, et al. Reduction in soil loss caused by a freeze-thaw cycle through inoculation of endemic soil microorganisms[J]. *Applied Soil Ecology*, 2021, 157: 103770.
- [61] 赵先丽,程海涛,吕国红,等.土壤微生物生物量研究进展[J].*气象与环境学报*,2006(4): 68-72.
- [62] WU Q Q. Season-dependent effect of snow depth on soil microbial biomass and enzyme activity in a temperate forest in Northeast China[J]. *Catena*, 2020, 195: 104760.
- [63] YOSUKE Y, KOKI T, MASANORI O. Effects of successive soil freeze-thaw cycles on soil microbial biomass and organic matter decomposition potential of soils[J]. *Soil Science and Plant Nutri-*

- tion, 2004, 50(6): 821-829.
- [64] JUAN Y H, JIANG N, TIAN L L, et al. Effect of freeze-thaw on a midtemperate soil bacterial community and the correlation network of its members[J]. *BioMed Research International*, 2018, 2018: 8412429.
- [65] LIU M H, FENG F J, CAI T J, et al. Soil microbial community response differently to the frequency and strength of freeze-thaw events in a *Larix gmelinii* forest in the Daxing'an Mountains, China [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 1164.
- [66] 李 龙, 辛贵民, 杜彦梅, 等. 春季冻融对2种温带森林土壤酶活性和土壤微生物生物量的影响[J]. *扬州大学学报(农业与生命科学版)*, 2019, 40(1): 26-32.
- [67] FAN J H, CAO Y Z, YAN Y, et al. Freezing-thawing cycles effect on the water soluble organic carbon, nitrogen and microbial biomass of alpine grassland soil in Northern Tibet[J]. *African Journal of Microbiology Research*, 2012, 6(3): 562-567.
- [68] FENG X J, NIELSEN L L, SIMPSON M J. Responses of soil organic matter and microorganisms to freeze-thaw cycles[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, 39(8): 2027-2037.
- [69] HAN C L, GU Y J, KONG M, et al. Responses of soil microorganisms, carbon and nitrogen to freeze-thaw cycles in diverse land-use types[J]. *Applied Soil Ecology*, 2018, 124: 211-217.
- [70] 林大仪. 土壤学[M]. 北京: 中国林业出版社, 2002.
- [71] SHARMA S, SZELE Z, SCHILLING R, et al. Influence of freeze-thaw stress on the structure and function of microbial communities and denitrifying populations in soil[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2006, 72(3): 2148-2154.
- [72] SANG C P, XIA Z W, SUN L F, et al. Responses of soil microbial communities to freeze-thaw cycles in a Chinese temperate forest [J]. *Ecological Processes*, 2021, 10(1): 903-920.
- [73] 秦 璐, 吕光辉, 何学敏. 艾比湖地区冻融作用对土壤微生物数量和群落结构的影响[J]. *冰川冻土*, 2013, 35(6): 1590-1599.

(责任编辑:徐 艳)