

多年冻土中微生物碳氮代谢机制的研究

和鑫溢

哈尔滨师范大学

DOI:10.12238/eep.v8i2.2527

[摘要] 近年来,随着分子生物学技术和生物信息学分析方法的快速发展,科学家们对冻土微生物的群落结构、代谢途径及其环境调控机制有了更深入的认识。然而,由于冻土环境的特殊性和采样分析的困难性,目前对微生物碳氮代谢耦合机制的理解仍存在诸多空白。本文系统梳理了多年冻土微生物群落的构成特征、碳氮代谢途径及其耦合机制,并探讨了气候变化对微生物代谢活性的影响,以期对冻土生态系统功能评估和全球变化研究提供理论支撑。

[关键词] 多年冻土; 碳氮代谢; 冻融作用

中图分类号: TG154.1 文献标识码: A

Study on the Mechanism of Microbial Carbon and Nitrogen Metabolism in Permafrost for Many Years

Xinyi He

Harbin Normal University

[Abstract] In recent years, with the rapid development of molecular biology technology and bioinformatics analysis methods, scientists have gained a deeper understanding of the community structure, metabolic pathways, and environmental regulation mechanisms of permafrost microorganisms. However, due to the unique nature of permafrost environments and the difficulty of sampling and analysis, there are still many gaps in understanding the coupling mechanism of microbial carbon and nitrogen metabolism. This article systematically summarizes the composition characteristics, carbon and nitrogen metabolism pathways, and coupling mechanisms of permafrost microbial communities, and explores the impact of climate change on microbial metabolic activity, in order to provide theoretical support for the functional assessment of permafrost ecosystems and global change research.

[Key words] permafrost; Carbon and nitrogen metabolism; Freezing and thawing

前言

多年冻土(Permafrost)是指地表以下连续两年或更长时间温度保持在0℃以下的土层,广泛分布于北极、亚北极及高山地区,覆盖了地球陆地面积的约24%。这些地区储存了约1500Pg (1Pg=10¹⁵g)的有机碳,相当于大气中碳含量的两倍,是全球重要的碳库之一。随着全球气候变暖加剧,多年冻土区正经历前所未有的消融过程,这不仅改变了地表水文和生态系统结构,更释放出大量长期封存的有机碳和氮素,对全球碳氮循环产生深远影响。微生物作为冻土生态系统中最活跃的生物组分,在极端低温条件下依然保持着代谢活性,通过复杂的生理生化过程驱动着碳氮元素的转化与流动。它们在冻融交替的环境中进化出了独特的适应策略,形成了一套高效的物质循环网络。研究多年冻土微生物的碳氮代谢机制,不仅有助于理解极端环境下的生物地球化学过程,还能为预测气候变化下的生态系统反馈提供科学依据。特别是在当前全球变暖背景下,冻土微生物介导的温室气体排放可能形成正反馈效应,加速气候变化进程,这使得相关研究

具有重要的现实意义。

1 多年冻土微生物群落的构成与适应性

1.1 微生物群落结构特征

冻土土壤中存在细菌、古菌和真菌三大类群,且细菌的数量和功能都占优势。高通量测序显示,冻土区土壤中分布最多的是变形菌、放线菌门、拟杆菌、厚壁菌门。在长期的低温寡营养条件下,这类微生物具有高度的功能冗余和对环境的适应能力。冻土区土壤微生物群落结构具有明显的层化特征。在表层活动层中,以好氧菌和兼性厌氧菌占优势;然而,在深部冻土中,却存在着大量的厌氧微生物,其中包含了某些具有特殊功能的耐低温、休眠状态的微生物。这一垂向分布特征与温度梯度、氧化还原环境及有机质有效性有着紧密的关系。同时,冻土区土壤微生物群落也呈现出较大的空间异质性,不同地域和植被类型的冻土区土壤微生物群落结构差异较大,体现出长期环境选择压力下的适应演化过程。

1.2 低温适应性机制

冻土中的微生物在长期的进化过程中形成一种多层次的适应机制。在细胞层次上,通过调节细胞膜脂类成分(提高不饱和脂肪酸的比率),以保证其在低温条件下的物质传输与能量转化。很多冻原微生物还能够合成抗冻蛋白(AFPs)和冰核蛋白(INPs),它们能够调节细胞内、外冰晶的生成,从而保护细胞的正常结构。从生理代谢角度看,冻土中的微生物通常采取“缓慢生长”的方式,以减少其代谢率以适应能量匮乏的环境。植物中常含有多种相容性物质(如甜菜碱、脯氨酸、海藻糖等),并发挥着保护作用。部分微生物可通过分泌胞外多糖(EPS)形成生物被膜,既可为宿主提供物理上的保护,又可为养分的积累提供有利的微环境。

2 多年冻土中微生物碳氮代谢机制

2.1 碳代谢途径及其环境调控

2.1.1 有机碳分解的关键过程

多年冻土储存的有机碳主要来源于古代植物残体和微生物生物量,经过长期冷冻保存,形成了复杂的有机质混合物。微生物启动碳循环的第一步是通过分泌胞外酶降解这些大分子有机物。纤维素酶、几丁质酶、木质素过氧化物酶等水解酶和氧化酶共同作用,将植物来源的纤维素、半纤维素、木质素等复杂聚合物分解为可溶性小分子,如单糖、有机酸和酚类化合物。这些降解产物随后进入微生物细胞内代谢网络。在好氧条件下,葡萄糖等单糖通过糖酵解途径(EMP途径)生成丙酮酸,进而进入三羧酸循环(TCA循环)进行彻底氧化,产生大量ATP和还原力。而在冻土常见的缺氧环境中,发酵代谢占据主导地位,丙酮酸被转化为各种发酵产物如乳酸、乙醇、乙酸和氢气。特别值得注意的是,冻土中的发酵过程往往不完全,会产生多种中间代谢物,这些物质为后续的产甲烷过程提供了重要底物。深层冻土中的碳代谢具有明显的接力特征。初级发酵菌先将复杂有机物分解为简单化合物,然后产氢产乙酸菌将这些物质转化为乙酸和氢气,最后由产甲烷古菌利用这些底物生成甲烷。这种代谢分工形成了高效的“微生物食物网”,使有限的能量在群落中实现最大化利用。宏转录组研究表明,在冻土融化过程中,这些代谢途径的相关基因表达会显著上调,推动有机碳的快速矿化。

2.1.2 温室气体排放的微生物驱动

冻土碳代谢最显著的环境效应是温室气体(CO_2 和 CH_4)的排放。在好氧微环境中,异养微生物通过呼吸作用将有机碳彻底氧化为 CO_2 ,这一过程随着温度升高呈指数增长。而在占冻土体积大部分的厌氧区域,产甲烷古菌利用 H_2/CO_2 或乙酸为底物生成 CH_4 。研究表明,冻土中的产甲烷途径具有地理差异:北极冻土以乙酸发酵产甲烷为主,而南极冻土则以 H_2/CO_2 还原途径占优。冻土生态系统中的甲烷循环还涉及重要的生物过滤过程。在活跃层底部和冻土表层,甲烷氧化菌(包括好氧型的Methylocystis和厌氧型的ANME)能有效消耗部分产生的 CH_4 ,将其氧化为 CO_2 。这种生物过滤作用可以削减40~90%的甲烷排放,但在冻土快速融化的情况下可能因微生物群落结构变化而减弱。最新研究发现,某些新型的甲烷氧化菌株能在低温和低甲烷浓度条件下保持较高活

性,这为理解冻土甲烷排放的调控机制提供了新视角。值得注意的是,冻土碳代谢具有显著的季节动态。在短暂的北极夏季,活跃层融化后微生物活性急剧增强,导致 CO_2 和 CH_4 排放通量大幅增加;而在冬季,虽然代谢速率降低,但某些嗜冷微生物仍能维持基础活性,造成可观的温室气体排放。这种动态特征使得准确评估冻土碳循环对气候的反馈效应变得尤为复杂。

2.2 氮代谢网络的复杂性

2.2.1 主要转化途径

冻土氮循环由多个微生物驱动的过程串联而成,包括固氮、氨化、硝化、反硝化和厌氧氨氧化等。固氮过程主要由自由生活的固氮菌(如Azotobacter)和与植物共生的根瘤菌完成,它们通过固氮酶复合体将大气 N_2 还原为 NH_3 ,这一过程在养分贫瘠的冻土生态系统中尤为重要。近年来的研究发现,某些非传统固氮微生物(如一些放线菌和蓝细菌)在冻土固氮中可能扮演着被低估的角色。有机氮的矿化(氨化过程)是冻土氮循环的另一关键环节。多种异养微生物通过分泌蛋白酶、脲酶等水解酶将蛋白质、核酸等有机氮化合物降解为 NH_4^+ 。冻土中的氨化速率受温度、pH和底物质量等因素调控,通常在冻融交替期出现高峰。值得注意的是,冻土中的有机氮往往与矿物质或有机质结合,形成物理保护,这使得其生物可利用性降低,导致冻土生态系统普遍存在氮限制现象。硝化过程将 NH_4^+ 氧化为 NO_3^- ,涉及氨氧化细菌(AOB,如Nitrosomonas)、氨氧化古菌(AOA)和亚硝酸盐氧化细菌(NOBB,如Nitrobacter)。在冻土环境中,AOA往往在低 NH_4^+ 条件下占优势,而AOB则在 NH_4^+ 较丰富时活性更高。由于硝化过程对氧气敏感,其在冻土中的空间分布高度不均,主要发生在活跃层上部的氧化微环境中。

2.2.2 氮素损失的环境效应

反硝化作用是冻土氮素损失的主要途径,由兼性厌氧微生物(如Pseudomonas、Paracoccus)在缺氧条件下将 NO_3^- 逐步还原为 N_2O 和 N_2 。这一过程需要有机碳作为电子供体,因此碳氮比(C/N)是影响反硝化效率的关键因素。冻土融化后,由于碳氮底物同时释放,往往导致反硝化活性增强,造成氮素损失并释放强温室气体 N_2O 。厌氧氨氧化(Anammox)是冻土氮循环中相对较新的发现,该过程由特殊的浮霉菌门(Planctomycetes)细菌催化,直接利用 NH_4^+ 和 NO_2^- 生成 N_2 。虽然Anammox在冻土中的相对贡献可能较低,但其在深层缺氧冻土中的存在改变了人们对冻土氮循环的传统认识。同位素示踪研究表明,在某些冻土湿地中,Anammox可贡献10~30%的氮气产量。冻土氮循环的特殊性还体现在其与金属氧化还原的耦合上。在一些富含铁锰氧化物的冻土中,化学自养的反硝化菌可以利用 Fe^{2+} 或 Mn^{2+} 作为电子供体驱动 NO_3^- 还原。这种非生物因素与微生物过程的交互作用增加了冻土氮循环的复杂性,也使得氮素转化速率难以准确预测。

2.3 多年冻土微生物碳氮代谢的耦合机制

冻土区土壤碳氮循环不是相互独立进行的,二者存在着密切的耦合关系。冻土区土壤碳、氮代谢互作具有其独特性与调节机理。碳氮耦合体的基本形态是能量和物质流的协同。微生

物通过糖酵解、三羧酸循环等方式生成ATP/FADH₂ (NADH/FADH₂), 为固氮、硝化等能源供给。而碳代谢过程中生成的中间体(α -酮戊二酸、草酰乙酸等)是合成含氮有机化合物(氨基酸、核酸等)的重要碳源。

酶水平的共调控是碳氮耦合的另一重要层面。冻土微生物通过精密调控关键酶的合成与活性来协调碳氮代谢。例如, 谷氨酰胺合成酶(GS)和谷氨酸合酶(GOGAT)组成的GS-GOGAT循环是氮同化的核心途径, 其活性受碳代谢产物(如2-酮戊二酸)和氮代谢产物(如谷氨酰胺)的双重调控。类似地, 参与碳分解的纤维素酶和参与氮循环的脲酶的活性都受到冻融循环的显著影响。冻融交替通过改变细胞膜完整性和渗透压, 诱导微生物产生应激反应, 导致胞外酶释放增加, 从而同步提升碳氮转化速率。微生物群落水平的互作网络构成了碳氮耦合的生态基础。在冻土这一复杂生境中, 不同功能菌群通过代谢分工形成紧密的互惠关系。典型的例子是纤维素降解菌与固氮菌的共生体系: 前者分解植物残体提供碳源, 后者固定大气氮素供群落共享。这种互作在冻土融化后尤其重要, 可以缓解因快速矿化导致的氮限制问题。另一种重要互作发生在产甲烷菌和反硝化菌之间, 前者产生的CH₄可作为后者在缺氧条件下的替代电子供体, 驱动NO₃⁻还原, 这种新型的“甲烷耦合反硝化”过程在冻土湿地中已被证实存在。

3 结语

冻土区微生物介导的碳-氮代谢过程对冻土区生态系统和生态系统的影响具有重要意义。因此, 本研究通过对多年冻土区土壤微生物群落结构特征、碳氮代谢通路及耦合机理的系统研究, 阐明其对气候变化的响应和反馈作用。现有研究已对冻土区土壤微生物的适应策略、关键代谢通路的调节机理、碳氮循环的互作效应等方面进行初步探讨, 但尚存在诸多关键科学问题有待深入研究。未来研究有望开发出更好反映冻土中微生物活

性变化的原位监测技术; 综合多组学分析手段, 从基因、生态等多个层面上, 深入剖析植物体内的碳-氮互作网络; 强化长期定向研究, 将短期反应和长期反应区别开来; 提高模式对气候变化的响应能力, 提高模式对全球气候变化的响应能力, 为我国冻土区温室气体排放估算和气候变化应对措施制定提供科学基础。

[参考文献]

- [1]张宇. 氮肥对不同类型裸燕麦品种碳氮代谢的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2025, 53(2): 40-48.
- [2]陈克玲, 王德权, 宋德伟, 等. 施氮量对烟草品种上部叶生长发育及碳氮代谢的影响[J]. 华北农学报, 2025, 40(1): 122-132.
- [3]罗德香, 朱奕璟. 前期干旱寡雨条件下移栽期后移对烤烟碳氮代谢和产质量的影响[J]. 核农学报, 2025, 39(1): 182-190.
- [4]赵跃, 吕永超, 陈小姝. 不同施氮水平对黑钙土花生碳氮代谢相关酶活性、产量和品质的影响[J]. 中国油料作物学报, 2024, 46(1): 122-128.
- [5]吕宁宁, 刘子晗. 不同遮荫处理对杉木幼苗生长及土壤碳氮代谢酶活性的影响[J]. 生态学报, 2024, 44(9): 3600-3611.
- [6]汪雪, 刘晓静, 王静. 连续间作下的紫花苜蓿/燕麦根系与碳氮代谢特性研究[J]. 草业学报, 2024, 33(3): 85-96.
- [7]徐宏发, 刘正辉, 张红梅. 基于近红外光谱技术的水稻节间主要碳氮代谢组分分析[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2024, 50(3): 393-405.
- [8]万猛虎, 满本菊, 刘威帆, 等. 与豆类间作对马铃薯叶片碳氮代谢关键酶活性及作物产量的影响[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2024, 32(12): 2070-2080.

作者简介:

和鑫溢(2001--), 女, 汉族, 山西省吕梁市人, 在读硕士研究生, 研究方向: 地表过程与环境变化。