

DOI: 10.13376/j.cbils/2014022

文章编号: 1004-0374(2014)02-0144-09

微生物多样性及其分布的研究进展: 模式与过程

徐 冰, 张大勇*

(北京师范大学生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 北京 100875)

摘 要: 生物多样性产生和维持机制长期以来是生态学研究的核心问题。人们通过实验观察和理论推导揭示了很多群落生物多样性的共有模式及其背后的生态学过程, 而相关的工作主要集中在动植物等大型生物中。微生物是地球上数量最多、分布最广, 以及在生态系统过程中发挥极其重要作用的生物类群, 但人们对其群落多样性的认识还非常有限。将介绍目前人们对能够独立自由生活的微生物多样性分布模式的探索, 总结对其背后的生物学和生态学过程的研究现状, 并探讨当前面临的挑战。

关键词: 生物多样性; 微生物; 模式; 过程

中图分类号: Q14; Q938 **文献标志码:** A

Progress on the biodiversity of microorganisms: patterns and processes

XU Bing, ZHANG Da-Yong*

(Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering,
Beijing Normal University, Beijing 100875, China)

Abstract: A central objective of ecology is to understand the mechanisms that generate and maintain biodiversity. Ecologists have conducted a lot of theoretical and empirical studies to unravel macroecological patterns of diversity and distribution of various organisms and to understand the underlying processes that produce these patterns. However, most of these studies focus on macroorganisms, i.e. plants and animals. While microorganisms are the most abundant and widespread on earth and mediate important ecosystem processes, little is known about their diversity and distributional patterns. Here, we review recent studies of the diversity pattern of free-living microorganisms and the potential underlying ecological processes, and then discuss some most challenging tasks in microbial diversity research.

Key words: biodiversity; microorganisms; pattern; process

自从达尔文以来, 生态学家和进化生物学家一直热衷于探究产生和维持生物多样性的原因, 尤其在全球生物多样性快速丧失的背景下, 物种多样性的形成和维持更加成为生态学的重大课题。人们已经通过观察、理论和实验揭示了很多生物群落多样性的共有模式, 并且提出了各种假说来探究这些模式背后所蕴藏的生态学过程。然而, 相关的工作主要集中在动植物等大型生物中, 而对微生物多样性及其分布的认识还非常有限。

微生物(包括细菌、古细菌、真菌、单细胞藻类、原生生物及病毒等)是地球上数量最多、物种极为丰富的生物类群, 是生物区系的重要组成部分。地球上原核生物的总量按细胞个数计算可能高达 $4 \times$

$10^{30} \sim 6 \times 10^{30}$, 细胞中总的碳含量可达 $3.5 \times 10^{17} \sim 5.5 \times 10^{17}$ g, 是所有植物中总碳含量的 60%~100%; 氮含量为 $0.85 \times 10^{17} \sim 1.3 \times 10^{17}$ g, 磷含量为 $0.09 \times 10^{17} \sim 0.14 \times 10^{17}$ g, 均比植物大约高出一个数量级^[1]。微生物不仅能在土壤、湖泊、海洋及其他生命体等温和且营养丰富的生境中生活, 也能在高温、高寒、高盐、强酸、强碱等极端环境中生存。微生物通过

收稿日期: 2013-08-30

基金项目: 国家自然科学基金项目(31030014, 3112-1003)

*通信作者: E-mail: zhangdy@bnu.edu.cn; Tel: 010-58804534

不同的代谢途径参与碳、氮、磷等重要元素的生物地球化学循环,并在调节大气的组成、影响气候、促进营养的循环、降解各种污染中发挥着无可替代的作用,可以说没有微生物,生态系统就无法维持。

微生物群落生态学远落后于动植物群落生态学的发展,主要是由于其肉眼不可见,并且绝大多数的微生物无法通过形态学特征来鉴别,而能够培养出来的微生物不到其全部种类的1%^[2-3],人们很难直接从自然生境中获取微生物物种丰富度和多度的数据。近年来,基于核酸序列的分子生物学技术的应用,尤其是日益廉价的高通量测序技术,结合生物信息学的计算分析方法^[4],人们能够在基因水平上直接分析自然环境中微生物的多样性,促进了微生物生态学革命性的发展,逐渐揭开了微生物群落结构的面纱。

关于微生物群落多样性的分布模式的争论主要存在两种相互对立的观点。传统观念基于Bass-Becking^[5]在1934年提出的观点,“Everything is everywhere, but the environment selects”,认为微生物由于其体积小、数量大、世代周期短而导致扩散率高,并不存在扩散限制。因此,微生物是世界范围内分布的^[6-8],群落结构主要受到局域尺度上环境因子的制约。另一种观点则认为,微生物多样性的分布存在生物地理学和宏生态学模式,由局域环境的生态因子、区域的历史过程、生物地理学及进化因子共同控制^[9]。越来越多的证据表明,微生物也表现出与大型动植物类似的生物地理学分布格局^[10-11],说明扩散限制可能起到了原来未被人们关注的重要作用。本文将介绍目前人们对能够独立自由生活的微生物多样性分布模式的探索,总结当前对其背后的生物学和生态学过程的研究进展,同时

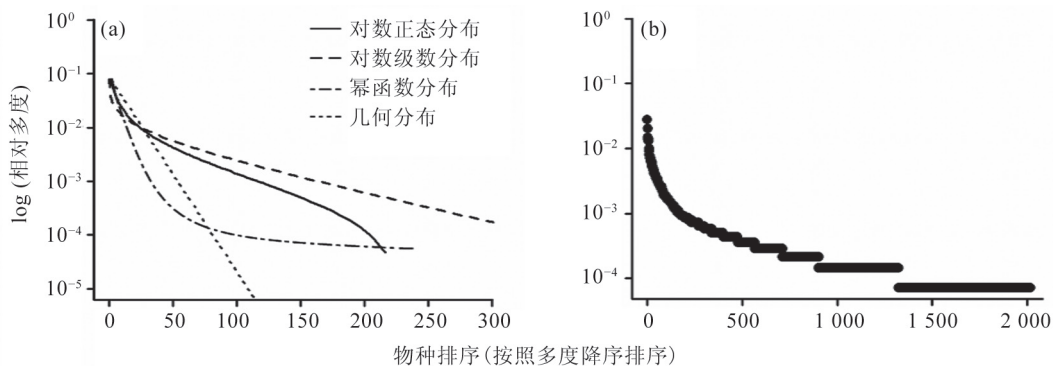
探讨微生物群落生态学发展所面临的挑战。

1 微生物多样性模式

1.1 物种多度分布(species-abundance distribution)

物种在地球上的分布并非是均匀的,几乎所有的群落,从海洋生物到亚马逊热带雨林,都呈现出大量的稀有种和少数常见种的模式,并且这种模式重复出现在各种生物类群中^[12-13]。物种多度分布就是描述群落结构的生态学最经典的模式之一。基于动植物群落的研究,生态学家发展出了多种模型探索物种多度分布模式。McGill等^[13]总结了近几十年发表的模型,多达40余种,而目前仍没有任何一项工作能够拟合自然界中所有群落的物种多度分布模式。图1(a)给出了最为经典的几个模型的模式图。McGill等^[13]认为微生物群落也应该符合大量稀有种和少数常见种的多度分布模式,并且会存在很长的稀有种“尾巴”,见图1(b)。

Wang等^[14]研究了不同高等植物根际土壤细菌群落的结构,发现其物种多度分布依赖于植物物种,有些群落仅少数细菌占绝对优势,有些群落细菌几乎均匀分布(uniform distribution)。Figuerola和Erijman^[15]分析了废水系统中细菌的类群,发现细菌的多度分布可以用几何级数来解释,只有少量物种占有绝对优势;他们的结果支持物种多度分布是由生态位决定的观点,群落是通过了严酷的环境筛选而构建的。Hoffmann等^[16]基于宏基因组数据研究了海洋噬菌体群落多样性分布,在拟合的6个常见模型中,噬菌体的物种多度分布最符合幂函数(power law)模型,其次是对数正态分布和对数分布。Pueyo^[17]在中性理论背景下讨论了海洋浮游植物的物种多度分布,发现其分布符合幂函数分布而非中性分布。以



(a)四种经典物种多度分布模型的模式图; (b)草原土壤细菌群落物种多度分布模式, 呈现出过长的稀有种“尾巴”(数据来自作者尚未发表的工作); 纵轴为以10为底的对数刻度, 用“log”来表示。

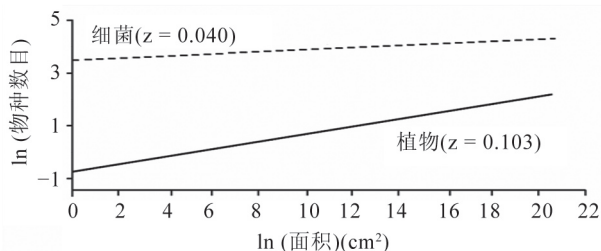
图1 经典物种多度分布模型及细菌群落物种多度分布模式

上研究只是对微生物群落物种多度分布的初步探索, 究竟哪种模型最适合描述微生物群落结构还有很大争议, 估计短时间内也不会得到很好解决, 毕竟对相对简单的动植物群落的研究至今也仍未达成共识。但是, 可以肯定的是, 微生物群落也同样是由少量的常见类群和大量的稀有类群所构成的, 并且稀有类群的相对数量远比动植物群落多。

1.2 物种面积关系(species-area relationship)

物种面积关系是另外一个生态学经典模式, 它描述了物种丰富度(S)随取样面积(A)增大而增加的关系。尽管描述物种面积关系有很多数学模型, Arrhenius^[18]于1921年提出的幂函数模型, 即 $S = cA^z$, 是研究的最为广泛的模型, 其中幂指数 z 值的生物学意义是随取样面积增加物种在空间尺度上的周转率。经检测结果表明, 对于动植物群落, 连续生境中 z 值的取值范围为 0.1~0.3; 离散岛屿生境中的取值范围略大, 为 0.25~0.35^[19]。

支持微生物是世界性分布的学者推测, 微生物的物种面积曲线应该比较平缓, 且 z 值应该低于大型生物^[20]。研究微生物的物种面积关系面临很大的困难, 因为无法准确获得取样面积内所有微生物的信息, 尤其是在空间尺度较大的情况下。Homer-Devine 等^[10]研究了盐沼沉积物细菌群落的物种面积关系, 通过距离-衰减(distance-decay)的方法评估幂函数模型中的 z 值。他们发现, 在 DNA 序列比对相似度阈值分别设为 95%、97% 及 99% 等 3 种情况下, 细菌物种面积关系指数 z 值分别为 0.019、0.020 和 0.040, 而同一地区的植物群落物种面积关系 z 值为 0.103, 参见图 2。Green 等^[21]研究土壤真菌物种数随取样面积的变化关系, 得到的 z 值为 0.074。Reche 等^[22]研究湖水细菌丰富度与面积的关系, 得到的 z 值为 0.104; 而且, 他们发现了一些



图中细菌实用分类单元(operational taxonomic units, OTUs)的确定是基于99%的DNA序列相似度, 横纵轴均为自然对数刻度。

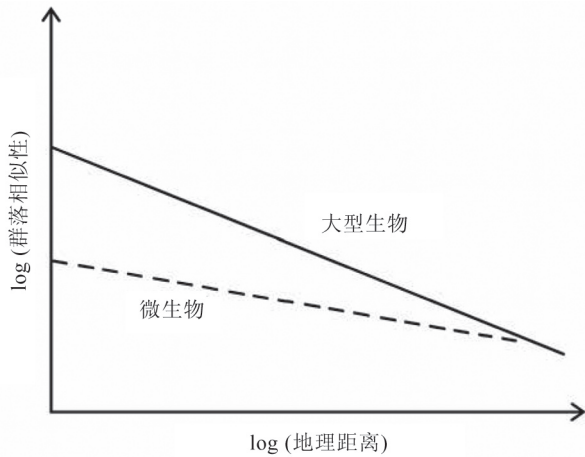
图2 盐沼植物群落及细菌群落物种-面积关系(幂函数模型)^[10]

细菌是地点特异分布的, 并且比起相隔较远的湖泊, 邻近湖泊共享更多的细菌类群。除此之外, 也有工作证实微生物物种面积关系的 z 值与动植物相似。Noguez 等^[23]调查了山顶和斜坡不同生境中森林土壤原核微生物, 包括古细菌和真细菌, 发现它们的 z 值分别为 0.47 和 0.42。Bell 等^[24]调查了离散生境树洞水体中细菌的物种体积和物种面积关系, 得到的 z 值分别为 0.26 和 0.28。一些研究表明, z 值受到空间尺度^[25]、取样强度^[26]及生物类群的界定^[27]等因素的影响。将不同的研究结果进行比较时要谨慎, 不同实验技术手段的分辨率有差异, 鉴定出的微生物分类单元的幅度也会有所不同。尤其是将微生物与动植物进行比较时, 微生物群落 z 值低于动植物群落, 很可能是我们定义的微生物分类单元宽于动植物研究中的物种单元^[10]。

1.3 群落相似度衰减(distance-decay relationship)

群落间物种组成的相似度(β 多样性)随地理距离的增加而降低是生物地理学主要模式之一。Whittaker^[28]在研究美国 Siskiyou 山脉植物群落时最早注意到了这种模式。自从 Nekola 和 White^[29]将其正式应用在描述、对比和理解生物多样性模式以后, 相关的研究才兴旺发达起来。如今人们已经在不同的生物类群、地理梯度和环境中都揭示出了这种关系的存在^[21,29-31], 并且生态位过程和中性过程似乎都能导致这种群落相似性随距离增加而衰减的模式。理论上讲, 不同地点环境条件的差异一般随地理距离增加而上升, 这种显著的环境差异可能导致了群落结构的不同(生态位过程), 而不一定总是由扩散限制(中性过程)所导致的。

最近对微生物群落的相关研究证实, 其群落相似度也表现出随地理距离的增加而衰减的模式。Soininen^[9]认为, 与大型动植物相比, 单细胞的微生物群落应该表现出更为平缓的衰减率(图3)。Green 等^[21]在不同的空间和环境梯度上研究了土壤真菌群落, 他们的结果表明, 微生物群落呈现出高度的局域生物多样性, 但区域生物多样性仅为中度水平, 而在更大的距离尺度上, 群落组成的变化率相对较小且不受植被的影响。Martiny 等^[32]测量了盐沼湿地氨氧化细菌的群落结构, 地理尺度从厘米级一直到不同的大洲之间, 发现细菌群落相似性在局域和区域尺度上都随地理距离的增加而下降, 并且 β 多样性的驱动力量是尺度依赖的; 尽管有些物种全球分布, 但局域水平上的 β 多样性是扩散限制导致的。Mazaris 等^[33]研究了 7 个淡水系统中的浮



图中的横纵轴均为对数刻度;横轴为群落间的地理距离,纵轴为群落间的相似性,即 β 多样性。

图3 微生物与大型生物群落相似性随地理距离衰减模式的比较(模式图)^[9]

游植物群落,当控制了环境变量的影响之后,浮游植物并没有呈现出显著的群落相似度衰减的模式;相反,在同样控制了环境因素后,鱼类仍表现出群落相似度衰减模式。为了分离环境效应和扩散限制的作用, Bell^[34] 构建了完全相同的无菌处理后的液体培养基,并将它们按不同的地理距离开放摆放,28 d 后发现培养基中的细菌群落呈现出强烈的相似度随距离增加而下降的关系,说明了扩散限制导致了群落之间的差异。虽然以上研究均说明微生物呈现出一定的群落相似度衰减模式,但目前对微生物群落结构及其构建机制仍然知之甚少。

1.4 区域分布与局域多度的关系(distribution-abundance relationship)

物种间区域分布 (regional distribution) 与局域多度 (local abundance) 之间的正相关关系是宏生态学的经典模式之一。人们在不同的多细胞生物类群中都观察到了这种模式,包括植物、昆虫、鸟类和哺乳动物^[35-38]。尽管这种关系得到了广泛的证实,但对其背后的生态学过程,人们仍然存在着很大的争议。Gaston 等^[39] 指出取样效应、系统发生不独立、资源利用的幅度、生境选择、集合种群动态等多种不同的机制都可能导致这一模式的出现。

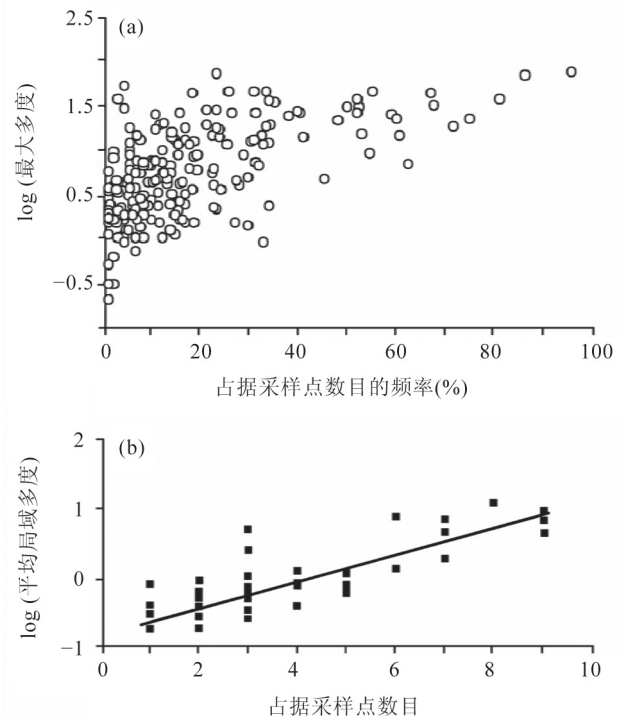
在这个方面,微生物的相关研究还很欠缺,仍处在观察、描述模式的初级阶段。Soininen 和 Heino^[40] 研究表明,与大型生物类似,溪水硅藻呈现出局域多度与区域分布之间的正相关关系 (图 4a)。Humbert 等^[41] 发现湖泊细菌也表现出这种正

相关关系 (图 4b)。Soininen 等^[42] 在芬兰湖泊细菌中也发现了这种模式,并且这种正相关 ($r^2 = 0.494$) 弱于相同湖泊中浮游植物 ($r^2 = 0.583$) 和浮游动物 ($r^2 = 0.848$)。总之,尽管微生物的相关研究还不充分,但以上的研究至少说明了,与大型生物类似,微生物群落也表现出了局域多度与区域分布范围之间正相关的模式。

1.5 多样性与生产力的关系

长期以来,生物多样性与生态系统功能的关系是生态学的热点问题之一。生物多样性的空前丧失促使人们开展了大量工作来描述物种多样性与生产力的关系,并揭示和探讨其内在的机制。Smith^[43] 总结和归纳了 6 种模式:随机型、正效应、负效应、平坦型、单峰型和 U-型,其中单峰型关系几乎成为大型动植物生物多样性与生产力关系的典范。

目前微生物群落多样性及生产力关系的研究工作主要集中在水体环境中。Smith^[43] 总结分析了 40 多个研究自然水体中微生物群落生物多样性与生产



(a)来自芬兰溪水197个样点生长于石头上的硅藻,其区域分布与局域多度之间呈正相关关系($r^2=0.60$)^[40]; (b)来自布基纳法索6个水库及法国3个湖泊的细菌区域分布与局域多度之间呈正相关关系($r^2=0.77$)^[41]。图中的纵轴均为以10为底的对数刻度,用“log”来表示。

图4 溪水硅藻和湖泊细菌区域分布与局域多度之间的正相关关系

力的工作,发现 23% 的工作揭示了单峰型的关系,35% 的研究属于正效应以及 28% 的工作属于负效应;图 5 为以上 3 种关系的模式图。Korhonen 等^[44]研究了湖水浮游生物群落的生产力与生物多样性的关系,指出这种模式是尺度依赖的,局域尺度上呈现出正效应、负效应及单峰模式,而区域尺度上浮游植物的生产力与生物多样性表现出正相关关系,意味着物种丰富的群落能产生更多的生物量,但是相关并不代表因果。在多样性与生产力的联系中,何为因、何为果并不清楚。

2 微生物群落构建过程

群落生态学中各种模式的存在不断被证实,但人们总是发现多种过程都能产生相同的模式,使得群落生态学一直缺乏一个具有普适性的理论框架^[45]。为了弥补这个缺陷,Vellend^[46]提出了一个综合的理论框架,认为群落构建只包含了 4 个基本过程:扩散、选择、成种和漂变。人们所观察到的各种群落模式都是这 4 个过程作用的结果,只不过在不同的群落、不同的模式中,它们的相对重要性有所不同。Nemergut 等^[47]将该框架应用到微生物群落中,认为微生物群落的构建机制也可以仅由以上 4 个过程来解释。下面将从这 4 个方面来介绍微生物群落构建机制的研究现状。实际上,目前人们仅能从微生物自身的生活史特征上来定性阐述上述过程,定量评估还很难做到。

2.1 扩散

微生物强大的扩散能力是被广泛认可的。首先,微生物个体小易于扩散。Finlay^[20]认为,个体大小低于 1 mm 的生物都具备长距离扩散的能力,不存在扩散限制而使其几乎无处不在。实际上,正是由于微生物个体小,其主动扩散的能力非常有限;长距离扩散则主要依靠风、空气、水流及其他生物作

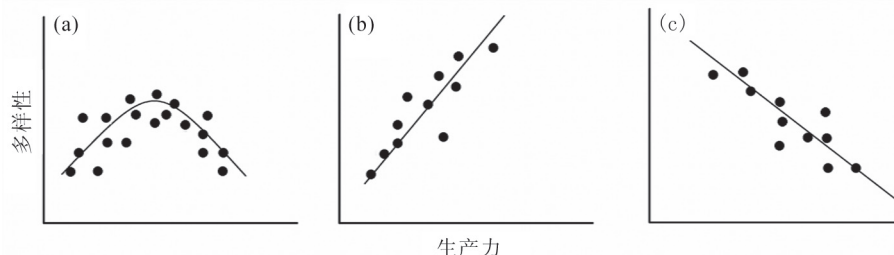
为载体而进行被动扩散^[11]。另外,很多微生物都具有休眠机制,在扩散过程中即使遇到高温、极度干燥、强紫外线等极端条件也能存活下来。最后,微生物种群数量巨大增加了扩散的可能性。然而,并非所有微生物都同时具有以上属性,如 Curtis 等^[48]对原核微生物的种群密度进行了评估,发现最稀有的原核微生物在 27 km² 的范围内可能只有 1 个细胞。

也有工作证实微生物的扩散存在物理障碍。Papke 和 Ward^[49]总结了已有的工作,证实微生物地方属性的存在。他们认为地理障碍导致的微生物扩散限制相对比较常见,是微生物进化的重要驱动力。另外几项工作也证实了微生物群落的相似性与环境因子无关,而与地理距离呈显著负相关关系^[21-22,32],说明微生物群落也普遍存在扩散限制,并且在洲际或全球等大尺度上这种扩散限制表现的更为强烈^[32]。

现有工作都只能从观察到的微生物分布的范围来间接说明其扩散能力,而并非直接测定,因为即使在很小的地理尺度上量化扩散也是很难操作的。实际上,人们无法判断某一地区缺少某种微生物,是因为其扩散受限没有到达,还是达到了却未能存活下来。扩散与拓殖并不是等同的过程,前者主要指生物能够到达某个生境的能力,后者还包括了到达之后并且在新的环境中成功生存下来的能力,而这又与选择和漂变过程有关^[47]。

2.2 选择

选择意味着物种之间存在确定性的适合度差异,它可导致群落结构发生较大的变化。选择作用通过很多因素影响群落结构,如物种对非生物环境的响应、物种间的相互作用(如竞争、捕食、互利共生、寄生等)、生物对种群密度的响应、限制资源的种类和总量等。毫无疑问,微生物群落的构建一定受到了选择作用的影响,因为不同类型的生境



(a)单峰型(humped),中度生产力生物多样性最高;(b)正相关(positive),生物多样性随生产力线性增加;(c)负相关(negative),生物多样性随生产力线性下降。

图5 生物多样性-生产力关系的模式图

(如水体、土壤、大气等)中栖息的微生物确实不同。大量工作表明,不同的非生物环境因子决定了细菌群落的结构和多样性,包括pH值、盐分、碳源的种类和数量等^[50-53];但是,人们对于微生物间相互作用如何驱动群落的构建还不十分了解。这些作用在微生物群落中一般是很难观察和证实的,尽管大型生物的种内和种间相互作用得到了广泛研究。

选择作用可以分为稳定化选择、方向性选择和分裂选择3个基本类型,生态位分化仅为其中的一类,即稳定化选择^[45]。分裂选择在自然界可能极少见(或者即使存在,也无法真正界定),但稳定化选择和方向性选择都是非常普遍的。有时人们把选择作用等同于生态位过程,这是不对的。理论上,方向性选择在群落构建中也可以发挥重要作用,如生物多样性的近中性模型强调群落内漂变和方向性选择的联合作用,而不是更常见的所谓的“中性与生态位”过程(即漂变与稳定化选择过程)的整合^[45]。按照近中性模型的观点,群落内物种相对多度分布比严格中性的情形要更加偏向于优势种,即优势种在群落中所占比例更高,接近于幂函数形式(图1b)。而且,谁成为优势种不再完全由运气决定,而与物种本身的竞争能力相关。目前还没有任何研究者试图从近中性模型的角度解释微生物的群落结构。

Weihner 和 Keddy^[54]针对大型生物提出了一种可以区分生物和非生物因子对群落构建影响的方法。他们指出,系统发育关系上发散的群落存在强烈的物种间相互作用,这种发散格局是由对于相似资源的强烈竞争排除了生态位过于相似的物种所引起的;相反,那些系统发育关系上聚集的群落,主要受到非生物因子的制约,选择作用主要发生在更大系统发育尺度上。Philippot 等^[55]的工作说明微生物群落表现出生态性状在系统发生上的一致性,即在从属到门的高阶分类单元内的细菌往往共享相似的生态性状;这种系统发育上的保守性解释了为什么微生物群落往往是系统发育聚集的群落。

休眠是弱化微生物群落内选择效应的另外一个因素,因为休眠的细胞处于不活跃状态,不会受到选择的作用。尽管休眠机制要付出生理上的代价,但它使微生物在恶劣条件下可以存活,因而更可能受到自然选择的青睐。横向基因转移也可通过选择作用而影响微生物群落的结构。Burk 等^[56]发现微生物组装过程的模式与功能基因(即性状)相关,而不是与分类阶元相关,意味着必须采取基于性状

的研究手段来探究群落组装过程,因为水平基因转移有可能把系统发育和生态功能的关系彻底打乱。

2.3 成种

成种(speciation)或者多样化(diversification)过程是生物地理学及生态学的基础,因为它影响着物种库的大小和组成^[57]。传统上,生态学研究基本不考虑进化,现在人们越来越意识到进化过程和生态过程经常是发生在相同时空尺度上的,对于微生物来说更是如此。目前人们推测微生物的成种速率应该高于动植物等大型生物,这是因为微生物世代周期短、种群数量大以及存在着横向基因转移等特性;但还无法直接测量自然生境中微生物的成种速率。横向基因转移既能通过基因交换促进微生物新物种的形成(表现为多样化力量),同时也可以作为均一化力量减少微生物的分化速率。休眠过程似乎也能影响微生物进化过程,同时潜在地影响群落的构建。休眠细胞能够处于不活动的状态,直到适宜的条件或者随机因素导致它们的生长,随着时间能够引起进化上的动态变异。微生物也能够通过快速突变而进化,就像很多实验室工作发现的那样。有些细菌似乎能够以增加突变和横向基因转移速率来作为应对恶劣环境的一个对策。

2.4 漂变

生态漂变是指物种相对多度的随机变化。由于出生、死亡和后代的产生都是内在的随机过程,所以在个体数量有限的群落中,物种数量的改变必然包含着随机成分^[46]。如果在封闭的群落中不存在选择作用,那么漂变作用的最终结果就是群落只剩下一个物种,除非有新物种产生。如果其他方面都一致,小群落中生态漂变的影响会相对较大。根据对大型生物群落的研究,人们得出高度多样化的群落内随机漂变作用一般来说更加强烈。由于微生物群落的多样性水平相比于大型生物群落一般高出很多,可以预计漂变过程在微生物群落构建中扮演着更为重要的角色。

群落内相对多度很低的稀有微生物更容易受到随机漂变过程的作用,因为它们的种群动态受确定性选择过程的影响很小。影响种群动态的力量有两个方面,一个是确定性的种间相互作用或环境筛选等,另一个则是个体出生、死亡过程中的种群统计随机性。无论是确定性力量还是随机性力量都依赖于种群大小,但反应趋势刚好相反。种群越大,确定性力量越强,种群统计随机性力量越弱;反之,种群越小,确定性力量就越小,而随机性力量越大。

微生物群落内绝大部分物种都是稀有种,而这些稀有种的种群动态主要受种群统计随机性的制约。所以,预测生态漂变作用在微生物群落组建中必然扮演着更重要的角色。而且,轻微扰动就可能导致稀有微生物在局域尺度上的灭绝,但是多度很低的微生物也可能因处于休眠状态而免于灭绝。

3 问题与展望

近几年来现代分子生物学技术,特别是高通量测序的应用,推动了微生物生态学前所未有的发展。尽管微生物在生活史特征的很多方面不同于大型动植物,但人们对微生物多样性的认识不再局限于传统观念的全球性随机分布的观点,越来越多的证据表明微生物多样性的空间分布格局与大型生物十分相似^[47]。微生物生态学研究已成为国内外研究的热点,但其发展仍然面临着各种严峻的问题。

物种是生态学和生物多样性科学研究的基本单位。传统上,物种就是一群相互之间能够产生可育后代的生物个体的集合。这个物种的定义并不适用于无性繁殖的微生物。微生物不仅存在纵向的遗传传递,还存在广泛的横向基因转移。目前微生物实用分类单元(OTUs)的确定主要基于核酸序列,最常见的标准是70%以上的DNA-DNA杂交或97%以上的16S rRNA序列相似性^[58]。这一标准相对大型生物而言可能显得过于宽泛,如人类与黑猩猩基因组DNA-DNA杂交率高达98.4%^[59]。

目前对微生物生态学的研究主要依赖于分子技术。分子技术本身也存在一些问题,如核酸提取偏好、PCR偏好等,使得人们经常还是无法准确地获取微生物群落的真实构成。另外,不同分子技术的分辨率存在很大差异,当对这些基于不同分子技术的工作进行比较时就要衡量其分类阶元划分的标准。基于DNA的微生物多样性与形态功能性难以对应也是亟待解决的问题之一。尽管人们能够获取环境中微生物群落的多样性数据,但是采样方案及研究的时空尺度如何确定仍然是一个很大的问题。与陆地高等植物群落的调查相比,人们还是无法做到将一定空间内的所有微生物都收集起来。另外,相对于微生物的个体大小,很小的空间尺度可能对微生物来讲就已经是特别宏观的尺度^[60]。科学合理的采样方法是研究微生物群落的基础。

虽然微生物生态学在过去十多年得到了快速发展,但是较之生态学其他领域仍然有较大差距,大部分工作仍然停留在对微生物群落模式的描述上。

不过令人欣慰的是,过去几年间人们开始关注微生物群落与动植物的共同点——检验传统的生态学过程是否在微生物类群内也适用^[47]。同时,许多研究者开始利用微生物系统来实验验证生态学与进化生物学中一些基本理论,例如微生物实验明确表明物种可能中性共存^[61]。微生物生态学的长远发展需要生态学理论的推动。当前的做法大多是将已有的针对大型动植物的生态学理论(例如中性理论、生态位理论、生态代谢理论等)直接应用在微生物系统中。但另一方面,微生物研究反过来也可以进一步丰富和发展生态学的理论知识体系。生态学家关心在各个空间和时间尺度上的生态学模式与过程,很难以大型动植物为研究对象来实施大尺度上和长期尺度上的研究(尤其是实验工作),微生物的生活史特征使得它们为检验和进一步发展生态学理论提供了很好的研究系统。

未来微生物生态学的研究需要利用宏基因组学、转录组学和代谢组学等新兴技术,并结合生物信息学的发展,全面揭示微生物群落的构建和多样性形成与维持机制。通过在微生物多样性的时空演变、微生物多样性与生态系统功能的关系、微生物多样性对全球变化的响应等方面开展系统深入的研究,切实加深人们对微生物多样性的认识。

[参 考 文 献]

- [1] Whitman WB, Coleman DC, Wiebe WJ. Prokaryotes: the unseen majority. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1998, 95(12): 6578-83
- [2] Torsvik V, Goksøyr J, Daae FL. High diversity in DNA of soil bacteria. *Appl Environ Microbiol*, 1990, 56(3): 782-7
- [3] Ward DM, Weller R, Bateson MM. 16S rRNA sequences reveal numerous uncultured microorganisms in a natural community. *Nature*, 1990, 345(6270): 63-5
- [4] Caporaso JG, Kuczynski J, Stombaugh J, et al. QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data. *Nat Methods*, 2010, 7(5): 335-6
- [5] Bass-Becking LGM. *Geobiologie of Inleiding to De Milieukunde*[M]. Hague, the Netherlands: WP Van Stockum & Zoon, 1934
- [6] Finlay BJ, Clarke KJ. Ubiquitous dispersal of microbial species. *Nature*, 1999, 400(6747): 828
- [7] Coleman AW. Microbial eukaryote species. *Science*, 2002, 297(5580): 337
- [8] Fenchel T, Finlay BJ. The ubiquity of small species: patterns of local and global diversity. *Bioscience*, 2004, 54(8): 777-84
- [9] Soininen J. Macroecology of unicellular organisms-patterns and processes. *Environ Microbiol Rep*, 2012, 4(1): 10-22
- [10] Horner-Devine MC, Lage M, Hughes JB, et al. A taxa-

- area relationship for bacteria. *Nature*, 2004, 432(7018): 750-3
- [11] Martiny JB, Bohannan BJ, Brown JH, et al. Microbial biogeography: putting microorganisms on the map. *Nat Rev Microbiol*, 2006, 4(2): 102-12
- [12] Magurran AE. *Measuring biological diversity* [M]. Oxford: Blackwell, 2004
- [13] McGill BJ, Etienne RS, Gray JS, et al. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecol Lett*, 2007, 10(10): 995-1015
- [14] Wang M, Chen JK, Li B. Characterization of bacterial community structure and diversity in rhizosphere soils of three plants in rapidly changing salt marshes using 16S rDNA. *Pedosphere*, 2007, 17(5): 545-56
- [15] Figuerola EL, Erijman L. Bacterial taxa abundance pattern in an industrial wastewater treatment system determined by the full rRNA cycle approach. *Environ Microbiol*, 2007, 9(7): 1780-9
- [16] Hoffmann KH, Rodriguez-Brito B, Breitbart M, et al. Power law rank-abundance models for marine phage communities. *FEMS Microbiol Lett*, 2007, 273(2): 224-8
- [17] Pueyo S. Diversity: between neutrality and structure. *Oikos*, 2006, 112(2): 392-405
- [18] Arrhenius O. Species and area. *J Ecol*, 1921, 9(1): 95-9
- [19] Rosenzweig ML. *Species diversity in space and time* [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1995
- [20] Finlay BJ. Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science*, 2002, 296(5570): 1061-3
- [21] Green JL, Holmes AJ, Westoby M, et al. Spatial scaling of microbial eukaryote diversity. *Nature*, 2004, 432(7018): 747-50
- [22] Reche I, Pulido-Villena E, Morales-Baquero R, et al. Does ecosystem size determine aquatic bacterial richness? *Ecology*, 2005, 86(7): 1715-22
- [23] Noguez AM, Arita HT, Escalante AE, et al. Microbial macroecology: highly structured prokaryotic soil assemblages in a tropical deciduous forest. *Global Ecol Biogeogr*, 2005, 14(3): 241-8
- [24] Bell T, Ager D, Song JJ, et al. Larger islands house more bacterial taxa. *Science*, 2005, 308(5730): 1884
- [25] Bissett A, Richardson AE, Baker G, et al. Life history determines biogeographical patterns of soil bacterial communities over multiple spatial scales. *Mol Ecol*, 2010, 19(19): 4315-27
- [26] Sloan WT, Lunn M, Woodcock S, et al. Quantifying the roles of immigration and chance in shaping prokaryote community structure. *Environ Microbiol* 2006, 8(4): 732-40
- [27] Storch D, Šizling AL. The concept of taxon invariance in ecology: do diversity patterns vary with changes in taxonomic resolution? *Folia Geobotanica*, 2008, 43(3): 329-44
- [28] Whittaker RH. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol Monogr*, 1960, 30(3): 279-338
- [29] Nekola JC, White PS. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *J Biogeogr*, 1999, 26(4): 867-78
- [30] Novotny V, Miller SE, Huler J, et al. Low β diversity of herbivorous insects in tropical forests. *Nature*, 2007, 448(7154): 692-5
- [31] Qian H, Ricklefs RE. A latitudinal gradient in large-scale β diversity for vascular plants in North America. *Ecol Lett*, 2007, 10(8): 737-44
- [32] Martiny JB, Eisen JA, Penn K, et al. Drivers of bacterial β -diversity depend on spatial scale. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108(19): 7850-4
- [33] Mazaris AD, Moustaka-Gouni M, Michaloudi E, et al. Biogeographical patterns of freshwater micro- and macroorganisms: a comparison between phytoplankton, zooplankton and fish in the eastern Mediterranean. *J Biogeogr*, 2010, 37(7): 1341-51
- [34] Bell T. Experimental tests of the bacterial distance-decay relationship. *ISME J*, 2010, 4(11): 1357-65
- [35] Arita HT, Robinson JG, Redford KH. Rarity in Neotropical forest mammals and its ecological correlates. *Conserv Biol*, 1990, 4(2): 181-92
- [36] Brown JH, Mehlman DW, Stevens GC. Spatial variation in abundance. *Ecology*, 1995, 76(7): 2028-43
- [37] Falster DS, Murray BR, Lepschi BJ. Linking abundance, occupancy and spatial structure: an empirical test of a neutral model in an open-forest woody plant community in eastern Australia. *J Biogeogr*, 2001, 28(3): 317-23
- [38] Gaston KJ, Blackburn TM. Dispersal and the interspecific abundance-occupancy relationship in British birds. *Global Ecol Biogeogr*, 2003, 12(5): 373-9
- [39] Gaston KJ, Blackburn TM, Lawton JH. Interspecific abundance range size relationships: an appraisal of mechanisms. *J Anim Ecol*, 1997, 66(4): 579-601
- [40] Soininen J, Heino J. Relationships between local population persistence, local abundance and regional occupancy of species: distribution patterns of diatoms in boreal streams. *J Biogeogr*, 2005, 32(11): 1971-8
- [41] Humbert JF, Dorigo U, Cecchi P, et al. Comparison of the structure and composition of bacterial communities from temperate and tropical freshwater ecosystems. *Environ Microbiol*, 2009, 11(9): 2339-50
- [42] Soininen J, Korhonen JJ, Karhu J, et al. Disentangling the spatial patterns in community composition of prokaryotic and eukaryotic lake plankton. *Limnol Oceanogr*, 2011, 56(2): 508-20
- [43] Smith VH. Microbial diversity-productivity relationships in aquatic ecosystems. *FEMS Microbiol Ecol*, 2007, 62(2): 181-6
- [44] Korhonen JJ, Wang J, Soininen J. Productivity-diversity relationships in lake plankton communities. *PLoS One*, 2011, 6(8): e22041
- [45] 朱璧如, 张大勇. 基于过程的群落生态学理论框架. *生物多样性*, 2011, 19(4): 389-99
- [46] Vellend M. Conceptual synthesis in community ecology. *Q Rev Biol*, 2010, 85(2): 183-206
- [47] Nemergut DR, Schmidt SK, Fukami T, et al. Patterns and processes of microbial community assembly. *Microbiol*

- Mol Biol Rev, 2013, 77(3): 342-56
- [48] Curtis TP, Sloan WT, Scannell JW. Estimating prokaryotic diversity and its limits. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99(16): 10494-9
- [49] Papke RT, Ward DM. The importance of physical isolation to microbial diversification. *FEMS Microbiol Ecol*, 2004, 48(3): 293-303
- [50] Fierer N, Jackson RB. The diversity and biogeography of soil bacterial communities. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103(3): 626-31
- [51] Lozupone CA, Knight R. Global patterns in bacterial diversity. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104(27): 11436-40
- [52] Logue JB, Lindström ES. Species sorting affects bacterioplankton community composition as determined by 16S rDNA and 16S rRNA fingerprints. *ISME J*, 2010, 4(6): 729-38
- [53] Nemergut DR, Cleveland CC, Wieder WR, et al. Plot-scale manipulations of organic matter inputs to soils correlate with shifts in microbial community composition in a lowland tropical rain forest. *Soil Biol Biochem*, 2010, 42(12): 2153-60
- [54] Weiher E, Keddy PA. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos*, 1995, 74(1): 159-64
- [55] Philippot L, Andersson SG, Battin TJ, et al. The ecological coherence of high bacterial taxonomic ranks. *Nat Rev Microbiol*, 2010, 8(7): 523-9
- [56] Burke C, Steinberg P, Rusch D, et al. Bacterial community assembly based on functional genes rather than species. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108(34): 14288-93
- [57] Ricklefs RE. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecol Lett*, 2004, 7(1): 1-15
- [58] Gevers D, Cohan FM, Lawrence JG, et al. Re-evaluating prokaryotic species. *Nat Rev Microbiol*, 2005, 3(9): 733-9
- [59] Staley JT. Biodiversity: are microbial species threatened? *Curr Opin Biotechnol*, 1997, 8(3): 340-5
- [60] Fierer N, Lennon JT. The generation and maintenance of diversity in microbial communities. *Am J Bot*, 2011, 98(3): 439-48