

# 土壤微生物与根系呼吸作用影响因子分析\*

贾丙瑞<sup>1,2</sup> 周广胜<sup>1\*\*</sup> 王风玉<sup>1,2</sup> 王玉辉<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>中国科学院植物研究所植被数量生态学重点实验室,北京 100093;<sup>2</sup>中国科学院研究生院,北京 100039)

**【摘要】** 土壤呼吸作用作为陆地生态系统碳循环的重要组成部分,是当前碳循环研究中的热点问题.对于土壤呼吸作用主要组成部分土壤微生物呼吸作用和根系呼吸作用影响因子的研究,有助于准确地评估全球碳收支.本文从气候、土壤、植被及地表覆被物、大气 CO<sub>2</sub> 浓度、人为干扰等方面综述了土壤微生物呼吸作用和根系呼吸作用的主导影响因子,指出这些影响因子不仅直接或间接地影响土壤微生物呼吸作用和根系呼吸作用,而且它们之间相互作用、相互影响,且各影响因子的地位和作用会随时空尺度变化发生相应改变.在此基础上,论文提出了未来土壤呼吸作用的研究重点.

**关键词** 土壤呼吸作用 微生物呼吸作用 根呼吸作用 影响因子

**文章编号** 1001-9332(2005)08-1547-06 **中图分类号** Q948.1; S154.3 **文献标识码** A

**Affecting factors of soil microorganism and root respiration.** JIA Bingrui<sup>1,2</sup>, ZHOU Guangsheng<sup>1</sup>, WANG Fengyu<sup>1,2</sup>, WANG Yuhui<sup>1</sup> (<sup>1</sup>Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; <sup>2</sup>Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2005, 16(8):1547-1552.

Soil respiration is an important part of the carbon cycle in terrestrial ecosystems, and its contribution to the global carbon budget has been the focus of wide concern. Researches on the affecting factors of soil microorganism and root respiration, the main components of soil respiration, contribute to the understanding of the role of soil respiration on global carbon cycle, and to the accurate evaluation of global carbon budget. This paper reviewed the direct and indirect affecting factors of soil microorganism and root respiration, including climate factors, soil properties, vegetation and litterfall, air CO<sub>2</sub> concentration, and human activities. These affecting factors were interactive, and their contributions to soil microorganism and root respiration varied in temporal and spatial scales. The study on natural and anthropogenic factors of soil microorganism and root respiration was emphasized, and some related research tasks in the future were also proposed.

**Key words** Soil respiration, Microorganism respiration, Root respiration, Affecting factors.

## 1 引言

土壤呼吸作用是指土壤产生并向大气释放 CO<sub>2</sub> 的过程,主要由土壤微生物(异养呼吸)和根系(自养呼吸)产生.除植被冠层光合作用,土壤呼吸作用是陆地生态系统碳收支中最大的通量<sup>[57]</sup>.因此,精确预测陆地与大气之间碳交换需要深入理解影响土壤呼吸作用的主导因子<sup>[21]</sup>,特别是对其主要组成部分土壤微生物和根系呼吸作用的影响机理.

土壤微生物和根系呼吸作用主要是土壤中生物代谢作用的结果,因此能够影响生物活动的生态因子都会导致其呼吸强度的变化,如气候因子、土壤因子、植被及地表覆被物等.此外,人类活动引起的大气 CO<sub>2</sub> 浓度剧增及由此导致的增温效应,不仅是目前人类所面临的最严峻的全球环境问题,而且直接或间接地影响着土壤微生物和根系呼吸作用.同时,人类活动本身也会对土壤微生物和根系呼吸作用产生影响,如放牧、施肥、农药、重金属污染等.为了增进对土壤微生物和根系呼吸作用及其主导影响因子的理解,本文将就近年来有关土壤微生物和根系呼吸作用主导影响因子研究的新观点、新认识及新进展分别作一评述.

为了准确评估土壤呼吸作用,关于其主要组成部分微生物和根系呼吸作用的主导影响因子已经进行了大量研究(图1),包括气候因子、土壤因子、植被和地表覆被物、大气 CO<sub>2</sub> 浓度以及人为干扰等.

## 2 土壤微生物呼吸作用的主导影响因子

### 2.1 气候因子

土壤微生物包括细菌、真菌和放线菌等,温度和降水等气候因子通过调控土壤的养分供给、数量及活性等影响土壤微生物呼吸作用.

**2.1.1 温度** 在全球变暖的背景下,土壤呼吸作用所释放的 CO<sub>2</sub> 将随着地球表面温度升高而增加,温度升高和土壤呼吸作用增加构成全球变化的正反馈效应<sup>[30,40,57]</sup>.但许多研究表明,随着温度升高,土壤呼吸作用对温度的敏感性将逐渐降低,产生温度适应现象,从而可能在短期内缓冲气候的进

\* 国家重点基础研究发展规划项目(G1999043407)、中国科学院知识创新工程项目(KZCX1-SW-01-12, KSCX2-1-07)和国家自然科学基金资助项目(49905005, 30028001, 30300049, 40231018).

\*\* 通讯联系人.

2004-08-23 收稿, 2004-10-02 接受.

一步变暖. Luo 等<sup>[50]</sup>认为基质的数量与质量可以调控土壤呼吸作用对温度的响应,因为在温暖环境下,如果为微生物生命活动提供能量的基质有限,微生物群落组成就会出现变化;或者,对与土壤呼吸作用有关的生理和生态功能进行相应的调整<sup>[41]</sup>,从而减少土壤呼吸量.土壤呼吸是一个酶促生

化反应过程,随着温度条件不同,微生物体内与呼吸作用有关的酶的活性会产生一些变化,当温度超过一定的生理界限,一些酶的活性可能降低,甚至失活<sup>[30]</sup>,从而导致微生物呼吸作用的温度敏感性降低.

另外,温度作用使得不同季节内微生物与根系呼吸作用

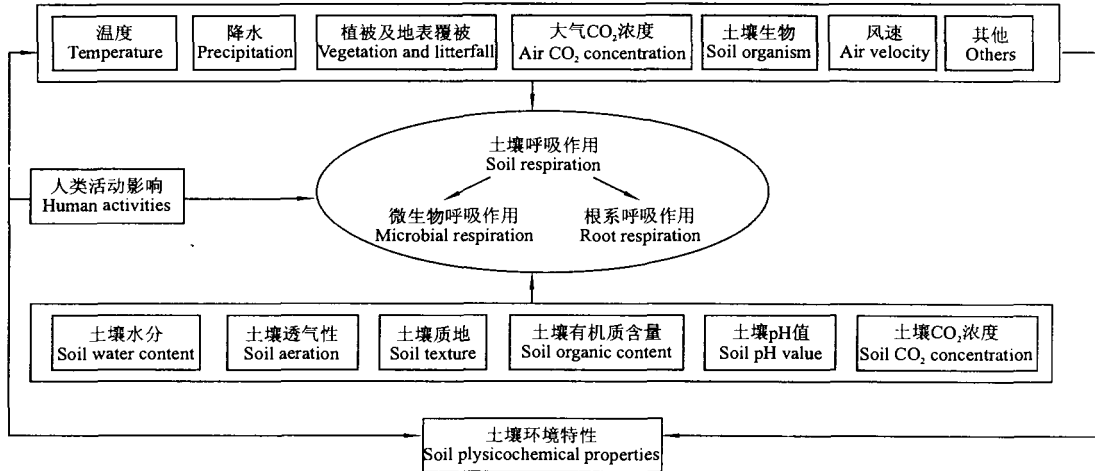


图1 土壤呼吸作用的主导影响因素

Fig. 1 Affecting factors of soil respiration.

所占比例大小不同. 李凌浩等<sup>[45]</sup>认为,在温度低于 15 °C 的 6 月中旬之前和 8 月下旬之后,土壤呼吸作用以微生物对土壤有机质的分解为主;而在 6 月中旬至 8 月下旬之间,除土壤微生物呼吸作用之外,植物活根系呼吸作用占有较大比例,此时土壤呼吸作用由温度和水分共同控制.

**2.1.2 降水** 降水既可影响土壤含水量,又通过冲刷和淋溶作用促进地上的有机残体向地下运输,使之成为土壤呼吸作用的重要基质<sup>[34]</sup>.降水对土壤呼吸作用的影响是一个极为复杂的过程,在不同生态系统中,因为不同的植被类型与覆盖状况、土壤理化性质、降水前土壤中的水分状况、微生物种类的构成和降水特点等等,降水对土壤呼吸作用的影响结果是不一样的<sup>[17]</sup>.降水促进微生物的活性与种群数量增加<sup>[41,60]</sup>,土壤呼吸量因此迅速增大. Anderson<sup>[2]</sup>、Orchard 等<sup>[55]</sup>将降水对微生物活动和土壤可溶性有机碳分解的促进作用当作一个短时效应(1 h 内),而降水后土壤中微生物生物量的激增对土壤 CO<sub>2</sub> 排放的促进作用则是一个长时效应(1 d 以内).也有研究表明,降水将使土壤的通透性变差,CO<sub>2</sub> 在土壤中的扩散阻力因此增大,导致雨后实际测定的土壤呼吸作用减少<sup>[15,60]</sup>.

## 2.2 土壤因子

土壤是微生物生存的基础,土壤环境变化将对微生物呼吸作用产生直接影响,其中主要包括土壤水分、土壤有机质、土壤 pH 值和土壤空气 CO<sub>2</sub> 浓度等.

**2.2.1 土壤水分** 土壤中溶解性有机质是土壤微生物活动能量的主要来源<sup>[24]</sup>,土壤水分的变化可能会使土壤中溶解的有机碳总量发生变化.当土壤水分含量过低时,土壤溶液中可溶性有机质的扩散受到妨碍,细菌等微生物将处于饥饿

环境之中. Linn 等<sup>[48]</sup>将水分低于某一最适状态时土壤水膜上可溶性有机质的限制归结为土壤呼吸量下降的原因.另外,当土壤水分含量发生变化时,土壤微生物会适当调整能量的用途.例如,一旦土壤含水量降低,微生物为了防止发生萎蔫现象,就会将能量转移到生产适当的溶质上去<sup>[61]</sup>,从而减少 CO<sub>2</sub> 的产生.

与体积或质量含水量影响相比,土壤水的基质势(Matric Potential)更适合描述由于土壤含水量降低所引起的微生物或根系的干旱胁迫<sup>[23]</sup>. Orchard 等<sup>[55]</sup>发现,基质势与微生物呼吸之间存在着很好的指数关系.当基质势低于 -0.01 MPa 时,微生物呼吸作用开始下降,这归因于细菌活动的减弱,而真菌可以忍耐更大的水分胁迫.

**2.2.2 土壤有机质** 土壤微生物呼吸作用实际上是微生物作用下的土壤有机质(SOM)分解过程,SOM 不仅为微生物活动提供能源,而且对土壤物理、化学和生物学性质都有深刻影响.土壤呼吸作用与 SOM 含量及其组成有关,一般将 SOM 依分解难易程度划分为活性、中间和惰性组分 3 种. CENTURY 模型将性土壤异养呼吸作用 80% 归为活性组分的分解,其余 20% 为中间组分的贡献<sup>[65]</sup>.另外,SOM 不同组分对温度和 CO<sub>2</sub> 浓度升高的反应不同<sup>[69]</sup>,从而间接影响土壤呼吸作用.

**2.2.3 土壤 pH 值** 土壤 pH 值是土壤各种化学性质的综合反应,可影响微生物生理代谢酶活性和细胞膜的稳定性,进而影响菌体对环境营养物质的利用<sup>[33]</sup>.另外,有机质的合成和分解、土壤微生物的活动、根系的生长发育和吸收功能等都与土壤 pH 值有关.对东北羊草草原 4 种群落类型研究表明,pH 值与微生物呼吸速率呈负相关<sup>[79]</sup>,而在海北高山草

甸却得到了相反的结果<sup>[76]</sup>,表明前者 pH 值已超出微生物正常生长的适宜范围,对微生物有抑制作用。

**2.2.4 土壤空气 CO<sub>2</sub> 浓度** 土壤空气 CO<sub>2</sub> 浓度主要与土壤中生成 CO<sub>2</sub> 活性的大小和土壤通透性有关,随着土壤深度、土壤含水量、土壤类型以及季节的不同而变化<sup>[11]</sup>。土壤空气 CO<sub>2</sub> 浓度较高时将抑制微生物的呼吸作用<sup>[42,51]</sup>。在农业生产中,地膜覆盖栽培在增产的同时亦阻碍了土壤空气与地表空气的交换,增加了土壤 CO<sub>2</sub> 浓度,土壤微生物的呼吸作用受到极大抑制。因此,玉米生育期覆膜处理土壤呼吸强度大多低于裸地<sup>[19]</sup>。

### 2.3 植被及地表覆被物

土壤微生物活动依赖于植物地上部分和根系输入的有机物,因此植被及地表凋落物的影响十分重要<sup>[59]</sup>。植被的覆盖使土层蒸发减少,导致土壤湿度增大;植被改善了土层结构,使土层疏松多孔;植被在土层中产生了较多的有机质,为微生物活动提供能源,这三方面作用均有利于微生物的活动,促进 CO<sub>2</sub> 的释放<sup>[80]</sup>。研究表明,土壤微生物活性、土壤微生物数量和生物量以及土壤酶活性均与相应地段上的植物地上生物量成正相关<sup>[18]</sup>。对草原研究发现,地表凋落物层具有减缓土壤向大气释放 CO<sub>2</sub> 的作用<sup>[18,71]</sup>,这可能是由于凋落物分解直接排放的 CO<sub>2</sub> 很少,而它们的覆盖会降低土壤氧气含量,抑制土壤中好氧微生物的呼吸作用,因而当去除地表枯枝落叶的覆盖时,会大大地提高好氧微生物、尤其是好氧细菌的呼吸,使得土壤呼吸排放 CO<sub>2</sub> 的增加值甚至超过凋落物自身分解释放的 CO<sub>2</sub> 量。

### 2.4 大气 CO<sub>2</sub> 浓度

大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高不仅加速了根际沉降(Rhizodeposition)过程<sup>[8]</sup>,为根际微生物提供了更丰富的活性碳源<sup>[14]</sup>,促进了根际微生物数量和活性的提高<sup>[63]</sup>,而且在非根际,微生物生物量和活性及呼吸碳损失均增加<sup>[78]</sup>;也有研究表明,微生物生物量保持稳定,但其周转速度加快<sup>[37]</sup>;另外,当植物生长在高 CO<sub>2</sub> 浓度环境下,土壤有机质增加<sup>[39,73]</sup>,而大部分土壤中的微生物群落是受有机质可利用量控制的。

土壤微生物本身也影响其呼吸作用。Sparling<sup>[68]</sup>认为土壤呼吸作用代表土壤微生物的活性碳部分;Anderson 等<sup>[3]</sup>则认为土壤呼吸作用反映整个微生物群落的活性,包括休眠和未休眠状态的微生物群体。一般认为,大部分土壤微生物均处于休眠状态,只有一小部分对土壤呼吸作用有贡献。

### 2.5 人为干扰因子

**2.5.1 放牧** 过度放牧对于土壤微生物及其主要能源物质——土壤有机质的影响因地而异。过度放牧将使土壤微生物总量下降<sup>[38,49]</sup>或上升<sup>[6]</sup>,使输入土壤的有机质减少<sup>[7,26,32,54,72]</sup>、没有影响<sup>[38,52]</sup>、甚至增加<sup>[26,58]</sup>。这可能与研究地点的地理位置、气候、植物群落类型、环境条件和放牧管理措施等的差异有关,仍需进一步研究。

**2.5.2 施肥** 有机质是土壤微生物呼吸作用的主要碳源,有机肥不仅带入许多活的微生物,而且提供大量可供微生物增殖的碳源和氮源。因此,施用有机肥通常将引起土壤呼吸量

的增加<sup>[67]</sup>,秸秆还田也有类似的作用。矿质养分元素施肥对土壤呼吸作用的影响比较复杂,化肥用量不同对土壤的反应、结构和营养平衡产生的作用各有差异,进而对土壤微生物的生长和繁殖产生不同影响。De Jong 等<sup>[25]</sup>对天然草地和农田的研究表明,施肥抑制土壤呼吸作用,但也有研究认为施肥对土壤呼吸作用无显著影响<sup>[57]</sup>。

**2.5.3 农药** 有关农药对土壤呼吸作用的影响,国内外已开展了许多研究工作,因为它也是评价农药对生态环境安全性的一个重要指标。农药因种类、浓度的不同,对土壤呼吸作用的影响过程也不尽相同。许多农药对土壤呼吸作用初期表现为抑制,然后随着时间推移逐渐恢复,甚至有促进趋势;而有的基本无影响,甚至一定时期内高浓度农药促进土壤呼吸作用<sup>[13]</sup>。Tu<sup>[70]</sup>指出,某些杀虫剂具有增强土壤呼吸的作用,可能是由于土壤中微生物种群并不受杀虫剂的影响,而乳化剂、溶剂等的作用有利于土壤有机质被微生物吸取利用,甚至杀虫剂本身就被微生物用作碳源或能源。

**2.5.4 重金属污染** 重金属污染是目前较突出的环境污染问题之一,而研究重金属在土壤中的污染行为及制定解决方案时必须考虑土壤微生物和植物的重要作用。重金属离子因种类、浓度的不同对土壤微生物呼吸作用的影响各有差异。在重金属 Cu 胁迫下,土壤微生物生物量明显降低,但由于抗逆性,微生物为了维持其生理活性,呼吸强度相应增加<sup>[77]</sup>;Zn<sup>2+</sup> ≤ 100 mg·kg<sup>-1</sup> 时对土壤微生物呼吸强度有少量的刺激作用,随着浓度增加,Zn<sup>2+</sup> 对呼吸强度产生抑制作用并不断增强,当 Zn<sup>2+</sup> 达到 200 mg·kg<sup>-1</sup> 时对土壤微生物呼吸作用的抑制亦达到显著水平,而当 Zn<sup>2+</sup> 达到 500 mg·kg<sup>-1</sup> 时土壤呼吸作用的最大抑制率高达 45.3%<sup>[16]</sup>。

## 3 根系呼吸作用的主导影响因子

### 3.1 气候因子

对根系呼吸作用影响较大的气候因子主要包括温度和降水。目前,对于降水的研究较少,更多的则是通过降水对土壤水分的间接影响来研究对根系呼吸作用的影响。

植物也存在温度适应现象,即植物长期生长于某个改变了的环境中表现出逐渐适应,反应不再像初始时那样强烈,长期暴露于升高的温度下可能减少根系的呼吸作用,因为氧通过细胞膜的扩散可能限制呼吸<sup>[64]</sup>,特别在长时间的热胁迫下,对呼吸产物需求的减少会造成呼吸的进一步降低<sup>[4]</sup>。Keith 等<sup>[41]</sup>认为,温度较高时,水分限制将降低本应随温度上升的土壤呼吸量,常见于干旱、半干旱地区。例如,干旱胁迫导致的根呼吸降低程度在高温区比低温区更明显<sup>[12]</sup>。当温度超过一定的生理阈限,同样可能会使植物根系内与呼吸作用有关的酶的活性降低,甚至失活<sup>[30]</sup>,从而导致根系呼吸作用的温度敏感性降低。

### 3.2 土壤因子

根系不仅将植物地上部分固着于土壤中,并通过吸收土壤中的水分和养分供给植物生长和维持生命活动所需的物质和能量,土壤因子与根系呼吸作用密切相关,其中主要包

括土壤水分和土壤空气  $\text{CO}_2$  浓度等。

**3.2.1 土壤水分** 土壤呼吸作用是植物根系和土壤微生物生命活动的集中体现,而植物和微生物的许多生命活动都需要水分的直接参与。例如,根呼吸作用随着水分的减少而逐渐降低,可能与干旱胁迫导致的土壤中根系生长<sup>[29]</sup>、离子吸收<sup>[28]</sup>和维持组织活动所需消耗的减少<sup>[10]</sup>以及光合作用受到抑制、同化产物供应短缺<sup>[75]</sup>等有关。另外,呼吸降低,供能不足,也可影响生长,两者可能互为因果关系。通常植物对水分比土壤微生物更敏感<sup>[43]</sup>,但却显示出更强的耐旱性。例如,根系在土壤水的基质势为  $-1.5 \text{ MPa}$  时仍能获得水分,所以根呼吸延迟了对夏天干旱的反应<sup>[23]</sup>。当然,在水分饱和的土壤中,土壤缺氧同样会使根系呼吸速率降低。

**3.2.2 土壤空气  $\text{CO}_2$  浓度** 土壤空气  $\text{CO}_2$  浓度较高会抑制根系的呼吸作用<sup>[35,56]</sup>。但也有研究表明,还没有证据显示从 400 到  $25\ 000 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$  范围内的土壤  $\text{CO}_2$  浓度对柑橘根呼吸作用有影响<sup>[11]</sup>,这可能与土壤 pH 值有关(该试验地点 pH 值为 6)。当土壤 pH 值较高时,土壤中  $\text{CO}_2$  的很大一部分反应生成碳酸盐类物质,使根呼吸作用对  $\text{CO}_2$  不敏感,而在 pH 值较低的地区这种反应不存在。不同物种根呼吸作用对土壤  $\text{CO}_2$  浓度反应的不同与该物种自然生境的土壤  $\text{CO}_2$  浓度有关,是否适应机制在起作用仍不清楚<sup>[9]</sup>。

### 3.3 植被及地表覆被物

不同植被根冠比及其化学组成各有差异,因而直接影响根系呼吸量大小和分解的难易程度。同一类植被一般具有明显的季相变化,对应着不同的生物量、碳素和分配同化能力<sup>[44]</sup>,从而导致根系分泌物数量和性质以及土壤动物和根际微生物区系和活性的显著差异<sup>[46]</sup>。同时,植物吸收矿质养分的能力和数量也随植物发育进程而变化<sup>[20]</sup>,导致根系的生长呼吸和维持呼吸速率产生差异<sup>[1]</sup>。Koizumi 等<sup>[42]</sup>研究表明,春季根呼吸速率开始上升,至夏季达到最高,秋季开始下降,冬季最低,土壤微生物呼吸速率也有着类似的季节变化规律<sup>[79]</sup>,并且根系与微生物对土壤呼吸作用的贡献比例会因季节的变化而不同<sup>[34,45]</sup>。

### 3.4 大气 $\text{CO}_2$ 浓度

全球变化研究对根系统的重视起源于根系对全球碳循环中“未知碳汇(Missing Carbon Sink)”的认识<sup>[53]</sup>。大气  $\text{CO}_2$  浓度倍增将促进植物光合作用,使植物体内碳水化合物含量增加,因此呼吸基质增加<sup>[74]</sup>;植物通过光合作用固定的同化物约有 20%~50% 运送到地下,通过根系分泌及死亡输入土壤,  $\text{CO}_2$  浓度升高有可能改变植被-土壤系统中碳通量的变化,使输入土壤的碳量增加<sup>[47]</sup>。  $\text{CO}_2$  浓度倍增将使地上、地下生物量增加<sup>[5,27]</sup>,生物体的呼吸包括生长呼吸和维持呼吸,根系生物量的提高必然导致根系呼吸量的增加<sup>[8]</sup>。上官周平等<sup>[66]</sup>对山毛榉研究表明,高  $\text{CO}_2$  条件下植物根系生理活性明显提高,350 和  $700 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$   $\text{CO}_2$  处理的根系呼吸强度分别达到  $45.3$  和  $72.6 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ ;  $\text{CO}_2$  浓度升高加速了细根的衰老,促进了呼吸碳损失<sup>[31]</sup>。同时,  $\text{CO}_2$  浓度倍增条件下大豆<sup>[5]</sup>和紫花苜蓿<sup>[27]</sup>的生理生态试验不仅证实了

前人所报告的地上部 C/N 值增加的现象,而且揭示了地下部 C/N 值降低的新现象,从而有利于根系分解释放  $\text{CO}_2$ 。

### 3.5 人为干扰因子

**3.5.1 施肥** 根呼吸作用与施肥浓度密切相关。崔克辉等<sup>[22]</sup>对水稻根系研究表明,当 N、P 浓度低时,土壤呼吸强度随 N、P 浓度增加而上升,这是因为 N、P 在一定范围内的增加有利于水稻生长及其各种生理活动增强,包括呼吸代谢;当 N、P 浓度分别超过  $4.28$  和  $0.2 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  后,由于光合作用受到抑制导致呼吸作用底物供应不足,且糖酵解-三羧酸循环途径(EMP-TCAC)和电子传递的细胞色素途径活性受到抑制,根呼吸强度随 N、P 浓度增加而下降。

**3.5.2 重金属污染** 铝胁迫下,根呼吸速率下降,可能是因为铝进入线粒体,抑制己糖磷酸激酶活性,阻碍己糖磷酸化作用,或者首先是线粒体膜上  $\text{H}^+$ -ATP 酶和  $\text{H}^+$ -PP 酶活性受抑制、跨线粒体膜电化学势梯度下降、呼吸作用底物进入线粒体减少的结果<sup>[36]</sup>,而 Roy 等<sup>[62]</sup>认为这是铝处理后能量要求下降的结果。另外,铝的毒害作用亦会抑制根尖细胞分裂导致根系生长下降,从而影响根系呼吸作用。

## 4 研究展望

土壤微生物与根系呼吸作用是反映生态系统对环境胁迫响应的指标之一,其呼吸速率变化与否以及变化的方向反映了生态系统对胁迫的敏感程度和响应模式。因此,深入研究土壤微生物与根系呼吸作用的各种主导影响因素可以为评价环境污染程度和生态系统对污染的承受力以及制定更加科学、合理的生态解决方案提供重要依据。

土壤微生物与根系呼吸作用受到多因素的作用,使得其一方面具有某种规律,另一方面又表现不规则变化,显示了相当的复杂性。在微观尺度上,应在生态学、农学、微生物学等多学科交叉运用基础上,加强对微生物和根系的生长发育规律、生理生化代谢过程及其影响因素的深入探讨;在宏观尺度上,随着时空尺度变化,这些影响因素的地位和作用也会发生相应改变。因此,在尺度转换及区域间相互借鉴、比较时,应深入理解各影响因素的主次及差异;在定量、定性地描述土壤微生物与根系呼吸作用变化时,应充分考虑各主导因子的最大代表性,建立包含多个主导因子的数量模型,优化现在以单因子为主建立的方程。考虑到目前研究状况以及我国的科研投入,为作出原始创新性研究,未来我国土壤呼吸作用研究拟注重以下方面:1)多因素相互作用对土壤微生物和根系呼吸作用的影响与模拟;2)土壤微生物呼吸作用与根系呼吸作用的相互作用;3)土壤微生物在退化土地植被恢复中的作用与调控机制;4)土壤微生物呼吸作用对人为干扰(开垦、放牧、砍伐等)变化的响应与过程;5)土壤微生物对全球变化的响应与适应及其对土壤呼吸作用的调控机制。

## 参考文献

- Amthor JS. 1994. Plant respiratory responses to the environment and their effects on the carbon balance. In: Wilkinson RE, eds. *Plant-Environment Interactions*. New York: Marcel-Dekker. 501~

- 554
- 2 Anderson JM. 1973. Carbon dioxide evolution from two temperate, deciduous woodland soils. *J Appl Ecol*, 10(2):361~378
  - 3 Anderson TH, Domsch KH. 1985. Maintenance carbon requirements of actively-metabolizing microorganism populations under in situ conditions. *Soil Biol Biochem*, 17:197~203
  - 4 Atkin OK, Edwards EJ, Loveys BR. 2000. Response of root respiration to changes in temperature and its relevance to global warming. *New Phytol*, 147:141~154
  - 5 Bai K-Z(白克智), Zhong Z-P(钟泽璞), Ding L(丁莉), et al. 1996. Some physiological responses of soybean to doubled CO<sub>2</sub> concentration. *Chin Sci Bull* (科学通报), 41(2):164~166(in Chinese)
  - 6 Bardgett RD, Leemans DK, Cook R, et al. 1997. Seasonality of the soil biota of grazed and ungrazed hill grasslands. *Soil Biol Biochem*, 29:1285~1294
  - 7 Bauer A, Cole CV, Black AL. 1987. Soil property comparisons in virgin grasslands between grazed and nongrazed management systems. *Soil Sci Soc Amer J*, 51:176~182
  - 8 Berrntson GM, Bazzaz FA. 1996. Belowground positive and negative feedbacks on CO<sub>2</sub> growth enhancement. *Plant Soil*, 187:119~131
  - 9 Bouma TJ, Bryla DR. 2000. On the assessment of root and soil respiration for soils of different textures: Interactions with soil moisture content and soil CO<sub>2</sub>. *Plant Soil*, 227:215~221
  - 10 Bouma TJ, Bryla DR, Li Y, et al. 2000. Is maintenance respiration in roots a constant? In: Stokes A, eds. *The Supporting Roots of Trees and Woody Plants: Form, Function and Physiology*. Developments in Plant and Soil Sciences Series. Netherlands: Kluwer Academic Publishers. 87:391~396
  - 11 Bouma TJ, Nielsen KL, Eissenstat DM, et al. 1997. Estimating respiration of roots in soil: Interactions with soil CO<sub>2</sub>, soil temperature and soil water content. *Plant Soil*, 195:221~232
  - 12 Bryla DR, Bouma TJ, Hartmond U, et al. 2001. Influence of temperature and soil drying on respiration of individual roots in citrus: Integrating greenhouse observations into a predictive model for the field. *Plant Cell Environ*, 24:781~790
  - 13 Cai Y-Q(蔡玉祺), Wang S-L(王珊珊), Cai D-J(蔡道基). 1992. Effects of Isufenphos-Methyl and other three pesticides on soil respiration and their evaluations. *Rural Eco-Environ* (农村生态环境), (3):36~40(in Chinese)
  - 14 Cardon ZG. 1996. Influence of rhizodeposition under elevated CO<sub>2</sub> on plant nutrition and soil organic matter. *Plant Soil*, 187:277~288
  - 15 Cavelier J, Penuela MC. 1990. Soil respiration in the cloud forest and dry deciduous forest of Serrania of Macuira. *Colombia Biotropica*, 22(4):346~352
  - 16 Chen F(陈浮), Cao H(曹慧), Pu L-J(濮励杰), et al. 2002. Effects of Zn<sup>2+</sup> on microorganism biomass carbon and respiration in soil. *Chin J Inorg Chem* (无机化学学报), 18(4):404~408(in Chinese)
  - 17 Chen Q-S(陈全胜), Li L-H(李凌浩), Han X-G(韩兴国), et al. 2003. Effects of water content on soil respiration and the mechanisms. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 23(5):972~978(in Chinese)
  - 18 Chen S-Q(陈四清), Cui X-Y(崔晓勇), Zhou G-S(周广胜), et al. 1999. Study on the CO<sub>2</sub>-release rate of soil respiration and litter decomposition in *Stipa grandis* steppe in Xilin river basin, Inner Mongolia. *Acta Bot Sin* (植物学报), 41(6):645~650(in Chinese)
  - 19 Chen X-S(陈锡时), Guo S-F(郭树凡), Wang J-K(汪景宽), et al. 1998. Effect of mulching cultivation with plastic film on soil microorganism population and biological activity. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 9(4):435~439(in Chinese)
  - 20 Chen Z-Z(陈佐忠), Huang D-H(黄德华). 1989. Seasonal variations of nutritional composition of 9 range plants in *Stipa grandis* steppe. *Acta Phytoecol Geobot Sin* (植物生态学与地植物学报), 13(4):325~331(in Chinese)
  - 21 Craine JM, Wedin DA, Chapin III FS. 1999. Predominance of eco-physiological controls on soil CO<sub>2</sub> flux in a Minnesota grassland. *Plant Soil*, 207:77~86
  - 22 Cui K-H(崔克辉), He Z-C(何之常), Zhang J-Y(张甲耀), et al. 1996. Effects of nitrogen and phosphorus in mimic wastewater on root respiration of rice seedlings. *J Wuhan Bot Res* (武汉植物学研究), 14(4):323~328(in Chinese)
  - 23 Davidson EA, Belk E, Boone RD. 1998. Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Glob Change Biol*, 4:217~227
  - 24 Davidson EA, Verchot LV, Cattanio JH, et al. 2000. Effects of soil water content on soil respiration in forests and cattle pastures of eastern Amazonia. *Biogeochemistry*, 48:53~69
  - 25 De Jong E, Schappert HJV, MacDonald KB. 1974. Carbon dioxide evolution from virgin and cultivated soil as affected by management practices and climate. *Can J Soil Sci*, 54:299~307
  - 26 Derner JD, Beriske DD, Boutton TW. 1997. Does grazing mediate soil carbon and nitrogen accumulation beneath C<sub>4</sub> perennial grasses along an environmental gradient? *Plant Soil*, 191:147~156
  - 27 Ding L(丁莉), Zhong Z-P(钟泽璞), Li S-Y(李世仪), et al. 1996. Assimilation and allocation of carbon and nitrogen in alfalfa under doubled CO<sub>2</sub> environment. *Acta Bot Sin* (植物学报), 38(1):83~86(in Chinese)
  - 28 Eissenstat DM, Whaley EL, Volder A, et al. 1999. Recovery of citrus surface roots following prolonged exposure to dry soil. *J Exp Bot*, 50:1845~1854
  - 29 Espeleta JF, Eissenstat DM, Graham JH. 1998. Citrus root responses to localized drying soil: A new approach to studying mycorrhizal effects on the roots of mature trees. *Plant Soil*, 206(1):1~10
  - 30 Fang C, Moncrieff JB. 2001. The dependence of soil CO<sub>2</sub> efflux on temperature. *Soil Biol Biochem*, 33:155~165
  - 31 Fitter AH, Self GK, Wolfenden J, et al. 1996. Root production and mortality under elevated carbon dioxide. *Plant Soil*, 187:299~306
  - 32 Frank AB, Tanaka DL, Hofmann L, et al. 1995. Soil carbon and nitrogen of Northern Great Plains grasslands as influenced by long-term grazing. *J Range Manage*, 48:470~474
  - 33 Guo J-X(郭继勋), Zhu T-C(祝廷成). 1994. The studies on decomposers and litter decomposition in *Aneurolepidium chinense* grassland ecosystem. *Acta Pratacult Sin* (草业学报), 3(1):13~17(in Chinese)
  - 34 Gupta SR, Singh JS. 1981. Soil respiration in a tropical grassland. *Soil Biol Biochem*, 13:261~268
  - 35 Harris DG, Bavel CHM van. 1957. Root respiration of tobacco, corn and cotton plants. *Agron J*, 49:182~184
  - 36 He L-F(何龙飞), Liu Y-L(刘友良), Shen Z-G(沈振国), et al. 2001. Effects of aluminum on respiratory rate and some mitochondrial enzymes activities of wheat roots. *Acta Agron Sin* (作物学报), 27(6):857~861
  - 37 Holmes WE, Zak DR. 1993. Soil microorganism biomass and net nitrogen mineralization in northern hardwood ecosystems. *Soil Sci Soc Am J*, 57:1616~1622
  - 38 Holt JA. 1997. Grazing pressure and soil carbon, microorganism biomass and enzyme activities in semi-arid Northeastern Australia. *Appl Soil Ecol*, 5:143~149
  - 39 Hungate BA, Holland EA, Jackson RB, et al. 1997. On the fate of carbon in grasslands under carbon dioxide enrichment. *Nature*, 388:576~579.
  - 40 Jia B-R(贾丙瑞), Zhou G-S(周广胜), Wang F-Y(王凤玉), et al. 2004. A comparative study on soil respiration between grazing and fenced typical *Leymus chinensis* steppe, Inner Mongolia. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 15(9):1611~1615(in Chinese)
  - 41 Keith H, Jacobsen KL, Raison RJ. 1997. Effects of soil phosphorus availability, temperature and moisture on soil respiration in *Eucalyptus pauciflora* forest. *Plant Soil*, 190:127~141
  - 42 Koizumi H, Nakadai T, Usami Y, et al. 1991. Effect of carbon dioxide concentration on microorganism respiration in soil. *Ecol Res*, 6:227~232

- 43 Larcher W. 1995. *Physiological Plant Ecology*. 3rd ed. Berlin: Springer-Verlag.
- 44 Li G, Jiang R, Fu Y. 1987. Phytomass and the seasonal dynamics of an alpine meadow in Tianzhu. In: *Proceedings of the International Symposium on Grassland Vegetation*. Vol 2. Beijing: Science Press. 407~412
- 45 Li L-H(李凌浩), Wang Q-B(王其兵), Bai Y-F(白永飞), et al. 2000. Soil respiration of a *Leymus chinensis* grassland stand in the XiLin river basin as affected by over-grazing and climate. *Acta Phytocol Sin* (植物生态学报), 24(6): 680~686 (in Chinese)
- 46 Liao Y-N(廖仰南), Zhang G-Z(张桂芝), Zhao J(赵吉). 1988. Studies on ecology of microorganisms in steppe soils in Inner Mongolia. A study on enzymatic activities in steppe soils in the Xilin River Basin. In: *Inner Mongolia Grassland Ecosystem Research Station, Chinese Academy of Sciences* (中国科学院内蒙古草原生态系统定位站) ed. *Research on Grassland Ecosystem*. Vol. 2. Beijing: Science Press. 151~157 (in Chinese)
- 47 Lin W-H(林伟宏), Zhang F-S(张福锁), Bai K-Z(白克智). 1999. Influences of the rising atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on plant rhizosphere microecosystem. *China Sci Bull* (科学通报), 44(16): 1690~1696 (in Chinese)
- 48 Linn DM, Doran JW. 1984. Effect of water-filled pore space on carbon dioxide and nitrous oxide production in tilled and non-tilled soils. *Soil Sci Soc Amer J*, 48: 1267~1272
- 49 Liu L-P(柳丽萍), Liao Y-N(廖仰南). 1997. Biological characteristics and biodiversity of the soil microorganisms in *Leymus chinensis* and *Stipa grandis* steppe under different grazing intensities. In: *Inner Mongolia Grassland Ecosystem Research Station, Chinese Academy of Sciences* (中国科学院内蒙古草原生态系统定位站) ed. *Research on Grassland Ecosystem*. Beijing: Science Press. 5: 70~79 (in Chinese)
- 50 Luo Y, Wan S, Hui D, et al. 2001. Acclimatization of soil respiration to warming in a tall grass prairie. *Nature*, 413: 622~625
- 51 Macfadyen A. 1973. Inhibitory effects of carbon dioxide on microorganism activity in soil. *Pedobiologia*, 13: 140~149
- 52 Milchunas DG, Lauenroth WK. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecol Monogr*, 63: 327~366
- 53 Norby RJ. 1994. Issues and perspectives for investigating root responses to elevated atmospheric carbon dioxide. *Plant Soil*, 165: 9~20
- 54 Northup BK, Brown JR, Holt JA. 1999. Grazing impacts on the spatial distribution of soil microorganism biomass around tussock grasses in a tropical grassland. *Appl Soil Ecol*, 13: 259~270
- 55 Orchard VA, Cook FJ. 1983. Relationship between soil respiration and soil moisture. *Soil Biol Biochem*, 15(4): 447~453
- 56 Qi J, Marshall JD, Mattson KG. 1994. High soil carbon dioxide concentrations inhibit root respiration of Douglas fir. *New Phytol*, 128: 435~442
- 57 Raich JW, Schlesinger WH. 1992. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus*, 44(B): 81~99
- 58 Reeder JD, Schuman GE. 2002. Influence of livestock grazing on C sequestration in semi-arid mixed-grass and short-grass rangelands. *Environ Pollut*, 116: 457~463
- 59 Reinke JJ, Adriano DC, McLeod KW. 1981. Effects of litter alteration on carbon dioxide evolution from a South Carolina pine forest floor. *Soil Sci Soc Amer J*, 45: 620~623
- 60 Rochette P, Desjardins RL, Pattey E. 1991. Spatial and temporal variability of soil respiration in agricultural fields. *Can J Soil Sci*, 71: 189~196
- 61 Rosacker LL, Kieft TL. 1991. Biomass and adenylate energy charge of a grassland soil during drying. *Soil Biol Biochem*, 22: 1121~1127
- 62 Roy AK, Sharma A, Talukder G. 1988. Some aspects of aluminum toxicity in plants. *Bot Rev*, 54: 145~178
- 63 Runion GB, Curl EA, Rogers HH, et al. 1994. Effects of free-air CO<sub>2</sub> enrichment on microorganism populations in the rhizosphere and phyllosphere of cotton. *Agric For Meteorol*, 70: 117~130
- 64 Salisbury FB, Ross CW. 1992. *Plant Physiology*. 4th ed. Belmont: Wadsworth Publishing Company.
- 65 Schimel DS, Braswell BH, Holland EA, et al. 1994. Climatic, edaphic and biotic controls over storage and turnover of carbon in soils. *Global Biogeochem Cycle*, 8(3): 279~293
- 66 Shangguan Z-P(上官周平), Shao M-A(邵明安), Jens D. 2000. The loss of carbon with respiration of beech roots in soil. *Acta Pedol Sin* (土壤学报), 37(4): 549~552 (in Chinese)
- 67 Singh JS, Gupta SR. 1977. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *Bot Rev*, 43: 449~528
- 68 Sparling GP. 1981. Microcalorimetry and other methods to assess biomass and activity in soil. *Soil Biol Biochem*, 13: 93~98
- 69 Townsend AR, Vitousek PM, Desmarais DJ, et al. 1997. Soil carbon pool structure and temperature sensitivity inferred using CO<sub>2</sub> and <sup>13</sup>CO<sub>2</sub> incubation fluxes from five Hawaiian soils. *Biogeochemistry*, 38: 1~17
- 70 Tu CM. 1970. Effect of four organophosphorus insecticides on microorganism activities in soil. *Appl Microbiol*, 19: 479~484
- 71 Wang W(王妮), Guo J-X(郭继勋). 2002. Contribution of CO<sub>2</sub> emission from soil respiration and from litter decomposition in *Leymus chinensis* community in Northeast Songnen Grassland. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 22(5): 655~660 (in Chinese)
- 72 Wang Y-H(王玉辉), He X-Y(何兴元), Zhou G-S(周广胜). 2002. Study on the responses of *Leymus chinensis* steppe to grazing in Songnen Plain. *Acta Agrestia Sin* (草地学报), 10(1): 45~49 (in Chinese)
- 73 Wood CW, Westfall DG, Peterson GA. 1991. Soil carbon and nitrogen changes on initiation of no-till cropping systems. *Soil Sci Soc Amer J*, 55: 470~476
- 74 Wullschlegel SD, Ziska LH, Bunce JA. 1994. Respiratory responses of higher plants to atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment. *Physiol Plant*, 90: 221~229
- 75 Yang G-P(杨根平), Wang S-T(王韶唐). 1989. Effects of osmotic stress on the respiration of wheat roots. *Acta Phytophysiol Sin* (植物生理学报), 15(2): 179~183 (in Chinese)
- 76 Yang T(杨涛), Jiang W-B(姜文波), Sun X-C(孙希春), et al. 1989. Studies on respiration of soils under different vegetations of the alpine meadow. *Acta Pedol Sin* (土壤学报), 26(2): 186~192 (in Chinese)
- 77 Yang Y-G(杨元根), Paterson E, Campbell C. 2002. Study on microorganism toxicity of heavy metal copper. *Chin J Soil Sci* (土壤通报), 33(2): 137~141 (in Chinese)
- 78 Zak DR, Pregitzer KS, Curtis PS, et al. 1993. Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> and feedback between carbon and nitrogen cycles. *Plant Soil*, 151: 105~117
- 79 Zhang C-B(张崇邦), Yang J-C(杨靖春). 1996. Preliminary study on respiration rate of soil microorganism under different vegetations on *Aneurolepidium chinense* grassland of northeast China. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 7(3): 293~298 (in Chinese)
- 80 Zhao J-B(赵景波), Yuan D-X(袁道先), Ma Z-W(马占武). 2000. A study on the CO<sub>2</sub> release amount and its change from the soil in the Xi'An area. *Carsologica Sin* (中国岩溶), 19(4): 309~313 (in Chinese)

作者简介 贾丙瑞,男,1976年生,博士研究生.主要从事草原生态系统碳循环及全球变化研究,发表论文5篇. E-mail: jiabingrui@ibcas.ac.cn