

CO₂ 浓度升高对森林土壤微生物呼吸与根(际)呼吸的影响

周玉梅¹ 韩士杰^{1*} 郑俊强¹ 辛丽花² 张海森¹

(1 中国科学院沈阳应用生态研究所 沈阳 110016) (2 沈阳农业大学 沈阳 110061)

摘要 根呼吸与微生物呼吸的作用底物不同,二者对高浓度 CO₂ 的响应机理及敏感程度亦不同。在大气 CO₂ 浓度升高的背景下,精确区分根呼吸与微生物呼吸是构建森林生态系统碳循环模型和预测森林生态系统碳源/汇关系所必需的。根(际)呼吸与微生物呼吸对高浓度 CO₂ 的响应呈增加、降低或无明显变化等不同趋势,根(际)呼吸变化主要与根生物量明显相关,细根的作用大于粗根,土壤微生物呼吸变化存在较大的不确定性,微生物量和微生物活性与土壤微生物呼吸相关或不相关。根系统对高浓度 CO₂ 的响应会潜在地影响微生物的代谢底物,进而影响微生物呼吸强度。凡影响土壤总呼吸的生物与非生物因子都会直接或间接地影响根呼吸与土壤微生物呼吸。

关键词 高浓度 CO₂ 土壤呼吸 根际 土壤微生物

EFFECTS OF ELEVATED CO₂ CONCENTRATIONS ON SOIL MICROBIAL RESPIRATION AND ROOT/RHIZOSPHERE RESPIRATION IN FOREST SOIL

ZHOU Yu-Mei¹, HAN Shi-Jie^{1*}, ZHENG Jun-Qiang¹, XIN Li-Hua², and ZHANG Hai-Sen¹

¹Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China, and ²Shenyang Agricultural University, Shenyang 110061, China

Abstract Two main components of soil respiration, i. e., root/rhizosphere and microbial respirations, respond differently to elevated atmospheric CO₂ concentrations both in mechanism and sensitivity because they have different substrates, derived from plant and soil organic matter, respectively. To model the carbon cycle and predict carbon source/sink of forest ecosystems, we must first understand the relative contributions of root/rhizosphere and microbial respirations to total soil respiration under elevated CO₂ concentrations. Root/rhizosphere and soil microbial respirations have been shown to increase, decrease and remain unchanged under elevated CO₂ concentrations. A significantly positive relationship between root biomass and root/rhizosphere respiration has been found. Fine roots respond more strongly to elevated CO₂ concentrations than coarse roots. Evidence suggests that soil microbial respiration is highly variable and uncertain under elevated CO₂ concentrations. Microbial biomass and activity are related or unrelated to rates of microbial respiration. Because substrate availability drives microbial metabolism in soil, it is likely that much of the variability in microbial respiration resulted from differences in the response of root growth to elevated CO₂ and subsequent change in substrate production. Biotic and abiotic factors influencing soil respiration were found to affect both root/rhizosphere and microbial respirations.

Key words elevated CO₂ concentrations, soil respiration, rhizosphere, soil microorganism

由于人类活动、化石燃料燃烧以及土地利用方式改变等原因,全球大气 CO₂ 浓度正逐年上升。CO₂ 浓度升高对植物地上部分的光合作用、植物生长及地下根系统的生理活动和土壤碳循环都会产生深远影响(Leakey *et al.*, 2002; Ainsworth *et al.*, 2003; Milchunas *et al.*, 2005; Trueman & Gonzalez-

Meler, 2005)。土壤是仅次于海洋的地球上第二大碳储备库,是大气 CO₂ 的重要来源(Jenkinson *et al.*, 1991),每年通过土壤呼吸向大气排放的 CO₂ 约为 77×10^{15} g C · a⁻¹(Raich & Potter, 1995)。在人类活动对环境没有太多干扰之前(工业不发达时期),大气中碳吸收与碳释放基本维持平衡。近些年,由于

收稿日期:2006-06-19 接受日期:2006-11-14

基金项目:国家自然科学基金项目(30400051)、国家自然科学基金重点基金项目(90411020)和中国科学院知识创新工程项目(KZCX2-YW-416)

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: hansj@iae.ac.cn

E-mail of the first author: zhouyumei73@126.com

人类活动的加剧(尤其对土壤的干扰破坏),土壤释放的 CO₂ 量超过了 NPP 及凋落量。土壤呼吸释放 CO₂ 的增多是导致大气 CO₂ 浓度升高的一个主要原因(Schlesinger & Andrews, 2000)。森林是陆地生态系统的主体,其维持的碳库占全球总碳库的 46% (Dixon *et al.*, 1994),森林土壤呼吸占陆地生态系统总呼吸量的 69%,同时消耗掉地上部分光合产物的 55%(Janssens *et al.*, 2001),因此森林土壤呼吸对生态系统碳平衡起着重要的调节作用。

不断增多的大气 CO₂ 通过改变地下根系统的生理功能及土壤碳动态直接或间接地影响土壤呼吸的主要组分——根呼吸和微生物呼吸。根呼吸与微生物呼吸对高浓度 CO₂ 的响应机理和敏感程度不同,区分根呼吸与微生物呼吸对土壤总呼吸的相对贡献及对高浓度 CO₂ 的响应方式和程度是构建碳循环模型、评价森林生态系统碳源/汇关系和监测土壤碳库的扰动状况所必需的。

有关自然条件下和 CO₂ 浓度升高条件下森林土壤总呼吸的研究很多,而对于根呼吸与微生物呼吸对总呼吸相对贡献的研究并不多,尤其是在 CO₂ 浓度升高的条件下。国内将林木根际呼吸与微生物呼吸区分开来的只见对东北地区几种林分的研究(姜丽芬等, 2004; 张宪权等, 2005; 刘颖等, 2005); 国外在 CO₂ 浓度升高条件下对森林土壤根际呼吸与微生物呼吸的研究也并不多,而这一领域的研究结果对于精确估算全球变化背景下森林生态系统碳预算是尤为必要。

1 土壤微生物呼吸与根(际)呼吸作用的区分方法

1.1 根(际)呼吸与微生物呼吸的含义

Edwards 等(1970)将土壤呼吸概括为 3 个活性过程,即:根系的自养呼吸、根际和土壤微生物的异养呼吸,以及土壤动物的异养呼吸。也有的学者将含碳矿物质的化学氧化作用这一非生物学过程也纳入土壤总呼吸中(Singh & Gupta, 1977)。其中土壤动物呼吸和土壤中的非生物学过程产生的 CO₂ 量只占很小比例,在实际测量或估算中常常被忽略,通常我们所说的土壤呼吸主要指根呼吸和微生物呼吸。严格意义上的根呼吸属于自养呼吸,而微生物呼吸属于异养呼吸。目前在野外条件下还很难区分以根系分泌物为底物的微生物呼吸和根呼吸(Hanson *et al.*, 2000)。

根呼吸和土壤微生物呼吸分别是指以植物碳为

来源和以土壤有机质为来源的呼吸(Susfalk *et al.*, 2002)。Wian(1967)将根呼吸定义为发生在根际的所有过程,包括活根组织呼吸、共生菌根真菌呼吸、分解刚刚死亡的根组织和根分泌物的微生物呼吸。活根呼吸依其组成或功能的不同,又可分为粗根呼吸与细根呼吸、生长呼吸与维持呼吸(Amthor, 2000; 杨玉盛等, 2004)。活根部分的呼吸独立于土壤碳库之外,根据活根对总呼吸的贡献可以推断土壤碳储备速率(Hanson *et al.*, 2000)。根呼吸消耗植物冠层最新固定的光合产物(Högberg *et al.*, 2001)。微生物呼吸通过分解土壤有机质而直接影响生态系统的碳平衡(Trumbore, 2000)。随着全球变化研究的不断深入,将土壤总呼吸精确区分为根(际)呼吸与微生物呼吸对于建立过程基础模型是非常重要的,同时也是评价环境因子对土壤碳循环和碳沉积的影响(Hanson *et al.*, 2000)及估算生态系统碳平衡所必需的。

1.2 区分根(际)呼吸与微生物呼吸的方法及其优缺点

关于根(际)呼吸与微生物呼吸的测定方法可简要归纳为组分合成法(Component integration)、排除根法(Root exclusion)、同位素法(Isotopic method)(Hanson *et al.*, 2000)和根生物量外推法(Root biomass extrapolation)(李凌浩等, 2002)。在野外条件下使用这些测量方法时,可能会因为操作中破坏土壤表面的平衡状态而高估或低估土壤呼吸强度。

采用组分合成法测定时,对土壤原位状态破坏较大,而且只有在被分开测定的各组分呼吸之和与总呼吸强度一致时,这种方法才能有效,所以此方法在野外条件下使用尚有一定局限性。排除根法是通过测定有、无根系土壤的呼吸速率而间接估算根际呼吸和微生物呼吸的方法,具体包括根移走法(Root removal)、壕沟法(Trenching)和林窗法(Gap analysis)。根移走法的优点是可以完全排除根,还可以得到根形态和生物量等指标,缺点是对土壤扰动太大。壕沟法的优点是对土壤扰动小,但由于样地内切断的死根在一定时间后才能彻底分解,所以需要在测定前几个月内提前进行断根处理,另外,切断根一段时间后,断根区域的微生物生活环境必定与非断根区存在差异,导致估算微生物呼吸有一定偏差。林窗法适宜在较大尺度的立地条件下进行,但存在不同位点的土壤理化性质不同、物种入侵等干扰。与组分合成法和根去除法相比,同位素法可以原位测定根呼吸与微生物呼吸,而且不扰动土壤,但是其测定

程序复杂、难度大、花费高,不适于在野外条件下的多点大量测量。此外,在模拟 CO_2 浓度升高的自由 CO_2 增加系统 (Free-air CO_2 enrichment, FACE) 或开顶箱 (Open-top chamber, OTC) 内,虽然已有一些研究使用同位素法分离土壤呼吸 (Andrews *et al.*, 1999; Lin *et al.*, 1999, 2001), 但此方法有一定的局限性,当高浓度 CO_2 处理时间超过一年后,土壤有机质中也会含有一定量被标记的外源碳,同位素标记无法区分源于根呼吸或是分解土壤有机质的微生物呼吸释放的碳,即会高估根呼吸。根系生物量外推法,是通过建立根系生物量与土壤呼吸速率之间的相关关系而得出的,此方法虽然简单,但需要足够的重复测量,且测试样点必须有足够的根系生物量梯度。

2 CO_2 浓度升高对根(际)呼吸与微生物呼吸作用的影响

根呼吸与微生物呼吸对高浓度 CO_2 的响应程度不同,根际响应尤为明显 (Lin *et al.*, 2001)。 CO_2 浓度升高会影响根的生长、根系分泌物量及土壤碳积累,根呼吸及以根系分泌物和土壤碳为底物的微生物呼吸也会随之改变。根呼吸速率增加主要与根生物量增加有关 (Pregitzer *et al.*, 2000)。根系分泌物和地上凋落物量的增加使土壤微生物代谢底物增加,进而增加微生物的呼吸强度 (Insam *et al.*, 1999; Zak *et al.*, 2000)。如果根的生长超过地上部分的生长,可能会导致根际呼吸释放的 CO_2 超过地上部分光合作用吸收的 CO_2 ,使大气 CO_2 浓度继续升高。因此,降低根际呼吸与增加土壤碳储备能力对平衡大气 CO_2 浓度是同等重要的。

2.1 CO_2 浓度升高对根(际)呼吸的影响

CO_2 浓度升高可促进或抑制根(际)呼吸 (表 1)。在开顶箱内经 $700 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO_2 处理 20 个月后,欧洲白蜡 (*Fraxinus excelsior*)、无梗花栎 (*Quercus petraea*) 和欧洲赤松 (*Pinus sylvestris*) 的根呼吸,与生长在大气 CO_2 条件下的植株相比明显降低 (Crookshanks *et al.*, 1998), 根中的可溶性糖含量增加明显,阔叶树欧洲白蜡和无梗花栎根中淀粉含量降低,针叶树欧洲赤松根的淀粉含量增加。细根呼吸可以解释总呼吸的 30% ~ 70%, 细根通过呼吸作用为蛋白质周转、维持离子梯度、产生新组织及养分吸收提供能量 (Raich & Schlesinger, 1992)。在美国杜克森林和橡树岭研究所 FACE 条件下生长的火炬松 (*Pinus taeda*) 经 $560 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO_2 处理后,细根年际呼吸总量与对照相比降低了 17% (George *et al.*,

2003)。维持呼吸对总呼吸的贡献达到 92%, 生长呼吸和氮吸收呼吸只占较少比例,虽然高浓度 CO_2 使细根生长呼吸升高了 37%, 由于维持呼吸下降了 24%, 仍导致细根总呼吸下降。比利时安特卫普大学施放 $700 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO_2 开顶箱内的三年生欧洲赤松,经过 6 个月 $700 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO_2 熏蒸后,离体根呼吸速率增加了 46%, 原位根际呼吸也明显增加,根际呼吸对总呼吸的贡献为 66% ~ 71%, 大气 CO_2 条件下根际呼吸的贡献只占 50% ~ 57%; 另外, $700 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO_2 下的根长、根生物量、根产量及根中的碳氮含量也都有了明显增加。高浓度 CO_2 使根(际)呼吸增加的主要原因是根生物量或产量的增加 (Andrews *et al.*, 1999; Griffin *et al.*, 1997; Lin *et al.*, 2001), 而且根(际)呼吸与根生物量之间存在明显的正相关性 (Pregitzer *et al.*, 2000)。芬兰北部的欧洲赤松,在 $700 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO_2 下土壤呼吸的增长主要由于细根生物量增加导致的根(际)呼吸增强,而不是以地上凋落物为碳源的微生物呼吸,此外,针叶面积与土壤呼吸之间有明显的正相关性,这一点也足以说明地上部分光合产物供应的增加促进了根系生长,进而增加了根(际)呼吸强度 (Niimistö *et al.*, 2004)。高浓度 CO_2 在促进根系生长和增加生物量的同时,也会加速死亡细根的碳转移 (Tingey *et al.*, 1997), 进而增强根际呼吸。粗根生物量增加也会使土壤呼吸增加 (Vose *et al.*, 1995; Edwards & Norby, 1999)。

根(际)呼吸对高浓度 CO_2 的响应与处理时间、土壤资源的可利用性(如氮含量)及表示方法有关 (Griffin *et al.*, 1997; Ball *et al.*, 2000; Tingey *et al.*, 2000)。Tingey 等 (2000) 认为,高浓度 CO_2 促进针叶树细根生长,但这种增加现象是否会持续下去还不能确定,模型预测现有的土壤养分状况不能满足叶片不断提高的光合效率,所以根生长的最初增长效应可能会随着 CO_2 处理时间的延长而降低 (Lin *et al.*, 2001)。土壤养分供应尤其是氮水平会直接影响根(际)呼吸,一般情况下,根呼吸会随外源氮浓度或根的氮浓度增加而增加,如经过 5 个月 $700 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO_2 处理的火炬松和美国黄松 (*Pinus ponderosa*) (Griffin *et al.*, 1997)。不同种类植物的根(际)呼吸对高浓度 CO_2 的响应方向和尺度也不同,美国杜克森林和橡树岭实验室 FACE 系统内的火炬松和北美枫香 (*Liquidambar styraciflua*) 经过 $550 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO_2 处理后,火炬松年际细根总呼吸降低了 17%, 而北美枫香升高了 86%。又如火炬松和

表 1 高浓度 CO₂ 条件下土壤微生物呼吸与根(际)呼吸
Table 1 Soil microbial respiration and root/rhizosphere respiration under elevated CO₂ concentrations

物种 Species	土壤特征 Soil characteristics	CO ₂ 浓度 CO ₂ concentration ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	处理时间 Time of treatment	根(际)呼吸 Root/rhizosphere respiration	微生物呼吸 Microbial respiration	实验方法 Experimental method	实验设施 Experimental facilities	文献来源 Reference
白蜡树 <i>Fraxinus excelsior</i>	灰壤 Podsol	700	20 个月 20 months	降低 Decrease		培养法 Incubation	开顶箱 OTC	Crookshanks et al., 1998
无梗花栎 <i>Quercus petraea</i>	灰壤 Podsol	700	20 个月 20 months	降低 Decrease		培养法 Incubation	开顶箱 OTC	Crookshanks et al., 1998
欧洲赤松 <i>Pinus sylvestris</i>	灰壤 Podsol	700	20 个月 20 months	降低 Decrease		培养法 Incubation	开顶箱 OTC	Crookshanks et al., 1998
火炬松 <i>P. taeda</i>	淋溶土 Alfisol	+ 200	4 年 Four years	降低 Decrease		离体测定 Detached measurement	自由 CO ₂ 增加系统 FACE	George et al., 2003
火炬松 <i>P. taeda</i>	淋溶土 Alfisol	+ 200	1 年 One year	增加 Increase		碳同位素示踪法 Carbon isotope tracer	自由 CO ₂ 增加系统 FACE	Andrews et al., 1999
火炬松 <i>P. taeda</i>	灭菌的河沙 Sterilized river sand	700	5 个月 Five months	增加 Increase		培养法 Incubation	人工气候室内的温室 Greenhouse in phytotron	Griffin et al., 1997
美国黄松 <i>P. ponderosa</i>	灭菌的河沙 Sterilized river sand	700	5 个月 Five months	增加 Increase	降低 Decrease	培养法 Incubation	人工气候室内温室 Greenhouse in phytotron	Griffin et al., 1997
欧洲赤松 <i>P. sylvestris</i>	沙质森林土 Sandy forest soil	700	6 个月 Six months	增加 Increase		离体测定 Detached measurement	开顶箱 OTC	Janssens et al., 1998
欧洲赤松 <i>P. sylvestris</i>	沙质森林土 Sandy forest soil	700	6 个月 Six months	增加 Increase		切断根法 Excised roots	开顶箱 OTC	Janssens et al., 1998
白杨 <i>Populus tremuloides</i>	沙壤土 Sandy loam	560	3 年 Three years		增加 Increase	碳同位素法 Carbon isotope	自由 CO ₂ 增加系统 FACE	Phillips et al., 2002
纸桦 <i>Betula papyrifera</i>								
糖槭 <i>Acer saccharum</i>								
7 种热带 C ₃ 植物 Seven tropical C ₃ plants	森林土 Forest soil	610	530 天 530 days		增加 Increase	底物诱导法 Substrate induction	温室 Greenhouse	Insam et al., 1999
北美枫香 <i>Liquidambar styraciflua</i>	薄层湿老成土 Aquic hapludult	+ 200	2 年 Two years	增加 Increase		离体测定 Detached measurement	自由 CO ₂ 增加系统 FACE	George et al., 2003
北美黄杉 <i>Pseudotsuga menziesii</i>	森林土 Forest soil	+ 200	2 年 Two years	增加 Increase	降低 Decrease	双标稳定性同位素法 Dual stable isotope	控制环境箱 Controlled-environment chamber	Lin et al., 2001
糖槭 <i>Acer saccharum</i>	粉砂壤土 Silt loam	+ 300	3 年 Three years	增加 Increase	无明显变化 No significant change	根排除法 Root-exclusion	开顶箱 OTC	Edwards & Norby, 1999
美国红枫 <i>A. rubrum</i>	粉砂壤土 Silt loam	+ 300	3 年 Three years	增加 Increase	无明显变化 No significant change	根排除法 Root-exclusion	开顶箱 OTC	Edwards & Norby, 1999
山胡椒 <i>Lindera benzoin</i>	砂壤土 Sandy loam	700	6 个生长季 Six growing seasons	增加/不变 Increase/No change	增加 Increase	离体测定 Detached measurement	封闭式八角形箱 Enclosed octagonal chamber	Ball et al., 2000

OTC : Open-top chamber FACE : Free-air CO₂ enrichment

美国黄松,在大气 CO₂ 条件下其根呼吸接近,但前者在 700 μmol·mol⁻¹ CO₂ 下的呼吸速率明显高于后者 (Griffin *et al.*, 1997)。山胡椒 (*Lindera benzoin*) 经过 6 个生长季 700 μmol·mol⁻¹ CO₂ 处理后,根生物量有了明显增加,当土壤呼吸以单位根重表示时,高浓度 CO₂ 下与对照条件下的土壤呼吸没有明显差异 (分别为 (52 ± 8) μmol O₂·s⁻¹·g⁻¹ dwR 和 (46 ± 6) μmol O₂·s⁻¹·g⁻¹ dwR),说明 700 μmol·mol⁻¹ CO₂ 并没有改变根呼吸强度;当土壤呼吸以单位土壤干重表示时,高浓度 CO₂ 下的根呼吸 ((70 ± 9) μmol O₂·s⁻¹·kg⁻¹ dwS) 明显高于对照条件下的根呼吸 ((44 ± 8) μmol O₂·s⁻¹·kg⁻¹ dwS) (Ball *et al.*, 2000),主要是根干重增加 (30%) 的缘故。

2.2 CO₂ 浓度升高对土壤微生物呼吸的影响

土壤中的 CO₂ 浓度比大气中高几十倍,所以即使是倍增的大气 CO₂ 浓度也不会直接影响根际微生物区系,但由于根际沉降的增加以及根际释放物质构成的改变,它将对微生物的群落结构和根际微生物的活性产生潜在影响 (Schortemeyer *et al.*, 1996)。CO₂ 浓度升高后,以根系分泌物或死亡根组织形式输入到土壤中的碳量将会改变,即为微生物提供的碳源或能量发生了变化,进而影响土壤微生物的呼吸强度。木本植物的土壤微生物呼吸对高浓度 CO₂ 的响应呈增加 (1% ~ 72%)、降低或没有明显改变 (Zak *et al.*, 1993; Johnson *et al.*, 1994; Ball *et al.*, 2000; Lin *et al.*, 2001) 3 种不同变化趋势。一般情况下,CO₂ 浓度升高会增加地下碳分配及根系分泌量 (Cheng, 1999; Williams *et al.*, 2000),促进土壤微生物呼吸,经过 700 μmol·mol⁻¹ CO₂ 处理 6 个生长季 (5 ~ 10 月) 的山胡椒,单位面积土壤微生物呼吸增加 (Ball *et al.*, 2000),而美国黄松的土壤微生物呼吸与对照相比没有明显变化 (Johnson *et al.*, 1994)。也有一些研究结果显示,CO₂ 浓度升高后,微生物呼吸会降低。因为土壤微生物更易分解根系来源的易降解物质 (Schortemeyer *et al.*, 1996),土壤中不稳定碳含量的增加,使得微生物对土壤有机质的分解减少 (Cheng, 1999; Lin *et al.*, 2001),从而导致土壤微生物呼吸的降低。

实际上,野外实地条件下测定的根际呼吸包含了以根系分泌物为底物的微生物呼吸,所以精确估算微生物呼吸对总呼吸的相对贡献更为复杂,存在很大不确定性,另外,由于大气 CO₂ 浓度升高对土壤微生物的影响是间接的,所以 CO₂ 处理时间、实验过

程中根系在土壤内的入侵程度、根系分泌量随 CO₂ 处理时间及根的生长发育阶段的动态变化等都会潜在影响微生物呼吸的不确定性。表征土壤微生物的参数包括微生物数量、活性、微生物量以及微生物种群 (Sadowsky & Schortemeyer, 1997)。在 CO₂ 浓度升高的条件下,这些因子的变化与微生物呼吸直接相关或不相关。经过 560 μmol·mol⁻¹ CO₂ 处理 3 年的白杨 (*Populus tremuloides*) 林、白杨-纸桦 (*Betula papyrifera*) 林和白杨-糖槭 (*Acer saccharum*) 林,土壤微生物呼吸增加了 29%,物种之间差异不明显,高浓度 CO₂ 改变了微生物群落构成,使微生物活性增强,但没有影响微生物量 (Phillips *et al.*, 2002)。Zak 等 (2003) 在 FACE 系统内研究 3 个不同森林类型的养分循环时也证实了这一点。7 种热带 C₃ 植物 (*Elettaria cardamomum*、*Ficus benjamina*、*F. pumila*、*Heliconia humilis*、*Ctenanthe lubbersiana*、*Cecropia peltata* 和 *Epipremnum pinnatum*) 经过 610 μmol·mol⁻¹ CO₂ 处理 530 d 后,土壤微生物呼吸增加 19%,微生物量没有明显变化,但细菌总数和微生物量 C/N 比明显增加 (Insam *et al.*, 1999)。据 Zak 等 (2000) 统计,木本植物微生物量对高浓度 CO₂ 的响应范围为 -52% ~ +121%,微生物呼吸的变化范围为 -4% ~ +72%,虽然微生物量是土壤中最活跃和最不稳定的成分,但它与微生物呼吸之间并没有明显的相关关系,微生物呼吸的不确定性主要是由植物对高浓度 CO₂ 的响应差异以及由此而导致的凋落物产量的差异所造成的 (Zak *et al.*, 2000)。

3 影响土壤呼吸的因子

根际呼吸与微生物呼吸对各种因子的响应方式及响应程度不同。土壤温度是影响根呼吸的主要环境因子,细根比粗根对温度更为敏感 (Widén & Majdi, 2001)。根呼吸与总呼吸明显的季节变化 (Edwards & Norby, 1999; Lin *et al.*, 1999; Widén & Majdi, 2001; Jiang *et al.*, 2005) 证明了土壤温度对呼吸的影响。大气 CO₂ 浓度升高引起的一个最明显效应就是温度升高,但在模拟实验中,由于使用的实验设备 (如温室、开顶箱、FACE 等) 及地理位置不同等原因,环境温度升高的尺度也不一致,而多数实验又有控温装置,所以很难量化 CO₂ 浓度升高所带来的温度效应,也就无法估算对根呼吸或土壤微生物呼吸的影响。Lin 等 (1999) 用同位素法研究了升高的 CO₂ 浓度 (+200 μmol·mol⁻¹ CO₂) 和温度 (+4 °C) 对花旗松 (*Pseudotsuga menziesii*) 林土壤呼吸各组分的影响,

分解土壤有机质的微生物呼吸仅对高温敏感,根呼吸对高浓度 CO₂ 响应更强烈,高温与高 CO₂ 交互作用仍促进了根际呼吸。

土壤湿度是影响根(际)呼吸与微生物呼吸的另一个重要环境因子。高浓度 CO₂ 通过降低冠层蒸腾作用和增加叶(片)水分利用效率缓解土壤水分胁迫,增加对土壤碳的输入(Owensby *et al.*, 1993; Field *et al.*, 1995)为微生物提供更多的作用底物。高浓度 CO₂ 一方面通过改变土壤水分移动直接影响微生物生长,另一方面通过改变根的生长状况影响根呼吸或根系分泌物的类型和数量而间接影响微生物活性(Sadowsky & Schortemeyer, 1997)。Rice 等(1994)指出,CO₂ 浓度升高条件下,土壤微生物活性与土壤含水量显著相关,从前面分析可以看出,微生物活性和数量与微生物呼吸之间没有明显的相关关系。目前还未见专门研究 CO₂ 浓度升高条件下土壤湿度对土壤微生物呼吸和根(际)呼吸影响的报道,植物地上部分生理生化功能的改变会影响根系对土壤水分的吸收利用,土壤含水量的变化可能会导致微生物种类或数量的改变,间接影响根(际)呼吸或微生物呼吸,但以目前的研究状况还无法推断 CO₂ 浓度升高条件下根呼吸或微生物呼吸对湿度的响应模式或范围。

CO₂ 浓度升高条件下,土壤与大气界面处的 CO₂ 浓度及大气中较高的 CO₂ 浓度都会影响土壤中 CO₂ 向大气扩散的速率,进而影响土壤呼吸强度(周玉梅等, 2006)。CO₂ 处理时间是潜在影响根(际)呼吸与微生物呼吸动态的主要因子,因为这会直接影响根在土壤中分配、生长状况、土壤有机质的变化等。最近的研究发现,随着 CO₂ 处理时间的延长,土壤呼吸增长比例逐渐降低,具有明显的最初增长效应(Thomas *et al.*, 2000; Niimistö *et al.*, 2004),因为此类研究时间一般都少于 3 年,所以更长时间的观察是必要的(King *et al.*, 2004)。

4 建 议

1)在 CO₂ 浓度升高的条件下,根系对高浓度 CO₂ 的动态响应过程直接影响微生物的代谢底物及活性,所以坚持长期定位研究是非常必要的。

2)根呼吸和微生物呼吸对高浓度 CO₂ 的响应机理尚未阐明,未来研究应注重将与土壤呼吸密切相关的土壤酶类、微生物群落结构与功能、根的形态结构与养分动态等结合起来进行分析。

3)当大气 CO₂ 浓度升高后,冠层光合作用对根(际)呼吸与微生物呼吸的影响将更为深远,精确区分根呼吸与微生物呼吸对总呼吸的贡献,应与地上部分碳输入结合起来。

参 考 文 献

- Ainsworth EA, Davey PA, Hymus GJ, Osborne CP, Rogers A, Blum H, Nösberger J, Long SP (2003). Is stimulation of leaf photosynthesis by elevated carbon dioxide concentration maintained in the long term? A test with *Lolium perenne* grown for 10 years at two nitrogen fertilization levels under Free Air CO₂ Enrichment (FACE). *Plant, Cell and Environment*, 26, 705 – 714.
- Amthor JS (2000). The McCree-de Wit-Penning de Vries-Thomley respiration paradigms: 30 years later. *Annals of Botany*, 86, 1 – 20.
- Andrews JA, Harrison KG, Matamala R, Schlesinger WH (1999). Separation of root respiration from total soil respiration using carbon-13 labeling during Free-Air Carbon dioxide Enrichment (FACE). *Soil Science Society of America Journal*, 63, 1429 – 1435.
- Ball AS, Milne E, Drake BG (2000). Elevated atmospheric-carbon dioxide concentration increases soil respiration in a mid-successional lowland forest. *Soil Biology & Biochemistry*, 32, 721 – 723.
- Cheng WX (1999). Rhizosphere feedbacks in elevated CO₂. *Tree Physiology*, 19, 313 – 320.
- Crookshanks M, Taylor G, Broadmeadow M (1998). Elevated CO₂ and tree root growth: contrasting responses in *Fraxinus excelsior*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris*. *New Phytologist*, 138, 241 – 250.
- Dixon RK, Brown S, Houghton RA, Solomon AM, Trexler MC, Wisniewski J (1994). Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science*, 263, 185 – 190.
- Edwards CA, Reichle DE, Crossley DA Jr (1970). The role of soil invertebrates in turnover of organic matter and nutrients. In: Reichle DE ed. *Analysis of Temperate Forest Ecosystems*. Springer-Verlag, New York, 12 – 172.
- Edwards NT, Norby RJ (1999). Below-ground respiratory responses of sugar maple and red maple saplings to atmospheric CO₂ enrichment and elevated air temperature. *Plant and Soil*, 206, 85 – 97.
- Field CB, Jackson RB, Mooney HA (1995). Stomatal responses to increased CO₂: implications from the plant to the global scale. *Plant, Cell and Environment*, 18, 1214 – 1225.
- George K, Norby RJ, Hamilton JG, DeLucia EH (2003). Fine-root respiration in a loblolly pine and sweetgum forest growing in elevated CO₂. *New Phytologist*, 160, 511 – 522.
- Griffin KL, Bashkin MA, Thomas RB, Strain BR (1997). Interactive effects of soil nitrogen and atmospheric carbon dioxide on

- root/rhizosphere carbon dioxide efflux from loblolly and ponderosa pine seedlings. *Plant and Soil*, 190, 11 – 18.
- Hanson PJ, Edwards NT, Garten CT, Andrews JA (2000). Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: a review of methods and observations. *Biogeochemistry*, 48, 115 – 146.
- Högberg P, Nordgren A, Buchman N, Taylor AFS, Ekblad A, Högberg MH, Nyberg G, Ottosson-Löfvenius M, Read DJ (2001). Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature*, 411, 789 – 792.
- Insam H, Bååth E, Berreck M, Frostegård A, Gerzabek MH, Kraft A, Schinner F, Schweiger P, Tschuggnall G (1999). Responses of the soil microbiota to elevated CO₂ in an artificial tropical ecosystem. *Journal of Microbiological Methods*, 36, 45 – 54.
- Janssens IA, Crookshanks M, Taylor G, Ceulemans R (1998). Elevated atmospheric CO₂ increases fine root production, respiration, rhizosphere respiration and soil CO₂ efflux in Scots pine seedlings. *Global Change Biology*, 4, 871 – 878.
- Janssens IA, Lankreijer H, Matteucci G, Kowalski AS, Buchmann N, Epron D, Pilegaard K, Kutsch W, Longdoz B, Grünwald T, Montagnani L, Dore S, Rebmann C, Moors EJ, Grelle A, Rannik Ü, Morgenstern K, Oltchev S, Clement R, Gudmundsson J, Minerbi S, Berbigier P, Ibrom A, Moncrieff J, Aubinet M, Bernhofer C, Jensen NO, Vesala T, Granier A, Schulze ED, Lindroth A, Dolman AJ, Jarvis PG, Ceulemans R, Valentini R (2001). Productivity overshadows temperature in determining soil and ecosystem respiration across European forests. *Global Change Biology*, 7, 269 – 278.
- Jenkinson DS, Adams DE, Wild A (1991). Model estimates of CO₂ emission from soil in response to global warming. *Nature*, 351, 304 – 306.
- Jiang LF (姜丽芬), Shi FC (石福臣), Wang HT (王化田), Zu YG (祖元刚), Takayoshi K (2004). Root respiration in *Larix gmelinii* plantations in Northeast China. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), 40, 27 – 30. (in Chinese with English abstract)
- Jiang LF, Shi FC, Li B, Luo YQ, Chen JQ, Chen JK (2005). Separating rhizosphere respiration from total soil respiration in two larch plantations in northeastern China. *Tree Physiology*, 25, 1187 – 1195.
- Johnson D, Geisinger D, Walker R, Newman J, Vose J, Elliot K, Ball T (1994). Soil pCO₂, soil respiration, and root activity in CO₂-fumigated and nitrogen-fertilized ponderosa pine. *Plant and Soil*, 165, 129 – 138.
- King JS, Hanson PJ, Bernhardt E, Deangelis P, Norby RJ, Pregitzer KS (2004). A multiyear synthesis of soil respiration responses to elevated atmospheric CO₂ from four forest FACE experiments. *Global Change Biology*, 10, 1027 – 1042.
- Leakey AD, Press BM, Scholes CJD, Watling JR (2002). Relative enhancement of photosynthesis and growth at elevated CO₂ is greater under sun flecks than uniform irradiance in a tropical rain forest tree seedling. *Plant, Cell and Environment*, 25, 1701 – 1714.
- Li LH (李凌浩), Han XG (韩兴国), Wang QB (王其兵), Chen QS (陈全胜), Zhang Y (张焱), Yang J (杨晶), Bai WM (白文明), Song SH (宋世环), Xing XR (邢雪荣), Zhang SM (张淑敏) (2002). Separating root and soil microbial contributions to total soil respiration in a grazed grassland in the Xilin River Basin. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 26, 29 – 32. (in Chinese with English abstract)
- Lin GH, Ehleringer JR, Rygielwicz PT, Johnson MG, Tingey DT (1999). Elevated CO₂ and temperature impacts on different component of soil CO₂ efflux in Douglas-fir terracosms. *Global Change Biology*, 5, 157 – 168.
- Lin GH, Rygielwicz PT, Ehleringer JR, Johnson MG, Tingey DT (2001). Time-dependent responses of soil CO₂ efflux components to elevated atmospheric [CO₂] and temperature in experimental forest mesocosms. *Plant and Soil*, 229, 259 – 270.
- Liu Y (刘颖), Han SJ (韩士杰), Hu YL (胡艳玲), Dai GH (戴冠华) (2005). Effects of soil temperature and humidity on soil respiration rate under *Pinus sylvestris* forest. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 16, 1581 – 1585. (in Chinese with English abstract)
- Milchunas DG, Morgan JA, Mosier AR, L McCain DR (2005). Root dynamics and demography in shortgrass steppe under elevated CO₂, and comments on minirhizotron methodology. *Global Change Biology*, 11, 1837 – 1855.
- Niinistö SM, Silvola J, Kellomäki S (2004). Soil CO₂ efflux in a boreal pine forest under atmospheric CO₂ enrichment and air warming. *Global Change Biology*, 10, 1363 – 1376.
- Owensby CE, Coyne PI, Ham JM, Auen LM, Knapp AK (1993). Biomass production in a tallgrass prairie ecosystem exposed to ambient and elevated CO₂. *Ecological Applications*, 3, 644 – 653.
- Phillips RL, Zak DR, Holmes WE, White DC (2002). Microbial community composition and function beneath temperate trees exposed to elevated atmospheric CO₂ and O₃. *Oecologia*, 131, 236 – 244.
- Pregitzer KS, Zak DR, Maziasz J, DeForest J, Curtis PS, Lussenhop J (2000). Interactive effects of atmospheric CO₂ and soil-N availability on fine roots of *Populus tremuloides*. *Ecological Applications*, 10, 18 – 33.
- Raich JW, Potter CS (1995). Global patterns of carbon dioxide emissions from soils. *Global Biogeochemical Cycles*, 9, 23 – 36.
- Raich JW, Schlesinger WH (1992). The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus*, 44B, 81 – 99.
- Rice CW, Garcia FO, Hampton CO, Owensby CE (1994). Soil microbial response in tall grass prairie to elevated CO₂. *Plant and Soil*, 165, 67 – 74.
- Sadowsky MJ, Schortemeyer M (1997). Soil microbial responses to increased concentrations of atmospheric CO₂. *Global Change*

- Biology*, 3, 217 – 224.
- Schlesinger WH, Andrews JA (2000). Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry*, 48, 7 – 20.
- Schortemeyer M, Hartwig UA, Hendrey GR, Sadowsky MJ (1996). Microbial community changes in the rhizospheres of white clover and perennial ryegrass exposed to free air carbon dioxide enrichment (FACE). *Soil Biology & Biochemistry*, 28, 1717 – 1724.
- Singh JS, Gupta SR (1977). Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *Botanical Review*, 43, 449 – 528.
- Susfalk RB, Cheng WX, Johnson DW, Walker RF, Verburg P, Fu S (2002). Lateral diffusion and atmospheric CO₂ mixing compromise estimates of rhizosphere respiration in a forest soil. *Canadian Journal of Forest Research*, 32, 1005 – 1015.
- Thomas SM, Cook FJ, Whitehead D, Adams JA (2000). Seasonal soil surface carbon fluxes from the root systems of young *Pinus radiata* trees growing at ambient and elevated CO₂ concentration. *Global Change Biology*, 6, 393 – 406.
- Tingey DT, Phillips DL, Johnson MG (2000). Elevated CO₂ and conifer roots: effect on growth and life span and turnover. *New Phytologist*, 147, 87 – 103.
- Tingey DT, Phillips DL, Johnson MG, Johnson DW, Ball JT (1997). Effects of elevated CO₂ and N fertilization on fine root dynamics and fungal growth in seedling *Pinus ponderosa*. *Environmental and Experimental Botany*, 37, 73 – 83.
- Trueman RJ, Gonzalez-Meler MA (2005). Accelerated belowground C cycling in a managed agriforest ecosystem exposed to elevated carbon dioxide concentrations. *Global Change Biology*, 11, 1258 – 1271.
- Trumbore S (2000). Age of soil organic matter and soil respiration: radiocarbon constraints on belowground C dynamics. *Ecological Applications*, 10, 399 – 411.
- Vose JM, Elliott KJ, Johnson DW, Walker RF, Johnson MG, Tingey DT (1995). Effects of elevated CO₂ and N fertilization on soil respiration from ponderosa pine (*Pinus ponderosa*) in open-top chambers. *Canadian Journal of Forest Research*, 25, 1243 – 1251.
- Wiant HV (1967). Has the contribution of litter decay to forest soil respiration been overestimated? *Journal of Forest*, 65, 408 – 409.
- Widén B, Majdi H (2001). Soil CO₂ efflux and root respiration at three sites in a mixed pine and spruce forest: seasonal and diurnal variation. *Canadian Journal of Forest Research*, 31, 786 – 796.
- Williams MA, Rice CW, Owensby CE (2000). Carbon dynamics and microbial activity in tallgrass prairie exposed to elevated CO₂ for 8 years. *Plant and Soil*, 227, 127 – 137.
- Yang YS (杨玉盛), Dong B (董彬), Xie JS (谢锦升), Chen GS (陈光水), Li L (李灵), Liu DX (刘东霞), Li Z (李震) (2004). A review of tree root respiration: significance and methodologies. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 28, 426 – 434. (in Chinese with English abstract)
- Zak DR, Holmes WE, Finzi AC, Norby RJ, Schlesinger WH (2003). Soil nitrogen cycling under elevated CO₂: a synthesis of forest FACE experiments. *Ecological Applications*, 13, 1508 – 1514.
- Zak DR, Pregitzer KS, Curtis PS, Teeri JA, Fogel R, Randlett DL (1993). Elevated atmospheric CO₂ and feedback between carbon and nitrogen cycles. *Plant and Soil*, 151, 105 – 117.
- Zak DR, Pregitzer KS, King JS, Holmes WE (2000). Elevated atmospheric CO₂, fine roots, and the response of soil microorganisms: a review and hypothesis. *New Phytologist*, 147, 201 – 222.
- Zhang XQ (张宪权), Wang WJ (王文杰), Zu YG (祖元刚), Zhang WL (张万里) (2005). The difference between different components of soil respiration in several types of forests in north-eastern China. *Journal of Northeast Forestry University* (东北林业大学学报), 33(2), 46 – 47. (in Chinese with English abstract)
- Zhou YM (周玉梅), Han SJ (韩士杰), Xin LH (辛丽花) (2006). Soil respiration of *Pinus koraiensis* and *P. sylvestris*-*formis* trees growing at elevated CO₂ concentration. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 17, 1757 – 1760. (in Chinese with English abstract)