大气CO₂升高对土壤碳循环影响的研究进展

曹宏杰^{1,2,3}。倪红伟^{2,3*}

哈尔滨师范大学,黑龙江 哈尔滨 150025;
湿地与生态保育国家地方联合工程实验室,黑龙江 哈尔滨 150040;
黑龙江省科学院自然与生态研究所,黑龙江 哈尔滨 150040

摘要:土壤有机碳是陆地碳库的重要组成部分,其积累和分解的变化直接影响全球的碳平衡。据估计,全球土壤(表层 1 m)有机碳积累总量相当于大气中碳总量的 2~3 倍。土壤是温室气体的源或汇,土壤碳库的变化将影响大气 CO₂ 的浓度,因此,土壤碳库对人类活动的响应也是全球碳循环和全球变化研究的热点。在全球变化的大背景下,大气 CO₂ 升高导致植被生态系统碳平衡的改变进而对土壤碳循环产生影响。总结了陆地生态系统碳循环对大气 CO₂ 浓度升高响应的主要生物学机制及过程,简述了大气 CO₂ 浓度升高对影响土壤碳输入和输出的各因素的研究进展,并指出未来研究的主要方向。在大气 CO₂ 浓度升高条件下,陆地生态系统碳循环的变化主要反映在以下几个方面: 1)不同类型植物群落的净初级生产力(NPP)显著增加,但湿地植物的净初级生产力也有可能降低; 2)光合产物向根系分配的数量增加,地上/地下生物量降低,根系形态发生变化,根系周转速率和根系分泌等过程的碳流量提高; 3)植物含氮量降低,C/N 提高,次生代谢产物增加,微生物生长受到抑制,植物残体分解速率降低; 4)土壤呼吸速率显著增加,提高幅度受植物类型与土壤状况的影响; 5)进入土壤的植物残体及分泌物的数量和性质影响土壤酶的活性,脱氢酶和转化酶活性增加,酚氧化酶和纤维素酶受植物类型与环境条件的影响; 6)土壤中真菌的数量的增加幅度要高于细菌; 7)CH₄ 释放量增加,在植物的生长期表现更为明显。由于陆地生态系统碳循环的复杂性,研究结果仍有很大的不确定性。大气 CO₂ 浓度升高与全球变化的其它表现间的交互作用将是今后研究的重点,同时由于土壤碳循环是一个由微生物介导的生物地球化学循环过程,因此,加强陆地生态系统碳循环的微生物机制研究也将为全面理解碳循环的过程提供更加准确的研究理论基础。

关键词: CO₂升高; 碳循环; 碳输入; 碳输出

中图分类号: X14; X16; S152 文献标志码: A 文章编号: 1674-5906(2013)11-1846-07

引用格式: 曹宏杰, 倪红伟. 大气 CO₂升高对土壤碳循环影响的研究进展[J]. 生态环境学报, 2013, 22(11): 1846-1852. CAO Hongjie, NI Hongwei. Research progress on the effects of elevated CO₂ concentration on carbon cycling [J]. Ecology and Environmental Sciences, 2013, 22(11): 1846-1852.

由于化石燃料燃烧,人类对森林、草地和湿地等自然资源的掠夺式开发以及人类活动对海洋及生物圈的扰动,使得大气CO₂浓度升高,人们逐渐开始关注生态系统对大气CO₂浓度升高的响应机制^[1]。陆地生态系统与大气CO₂浓度有紧密的联系,植物通过光合作用固定大气中的CO₂,将碳固定在植物和土壤中,接着通过呼吸作用和有机质的降解作用将CO₂再次释放重新回到大气环境当中。

土壤作为陆地生态系统的重要组成部分的,决定着陆地生态系统的许多功能,比如碳循环。虽然大量的研究认为,大气 CO₂浓度升高可以提高地上植被向土壤碳的输入量(参考文献),但是,目前一些有关提高大气 CO₂浓度可以促进植物生长(或者是对植物叶片光合作用的促进作用)的结论^[2-3]

并不能被简单地理解成是陆地碳库增加的标志。土壤碳循环对大气 CO2浓度升高响应是一个复杂的问题,已有研究表明,大气 CO2浓度升高不仅影响植物地上部分向土壤碳库的输入^[4],同时也可能会影响根系的生物量^[5-8]、根系的形态、化学组成^[9-12]、土壤微生物数量^[13]、微生物群落的组成与功能,进而影响土壤呼吸^[14-18],从而对土壤碳的输出产生影响。因此,探讨 CO2升高对土壤有机碳库的影响需要从植物地上部生物量以及凋落物的元素含量、化学组成,植物根系生物量和化学组成、养分变化、土壤酶活性,土壤呼吸、土壤微生物群落的组成及其土壤甲烷气体释放等多个方面着手进行研究。本文通过对已有文献的查阅,对影响土壤碳输入、输出的各因素研究进展进行了综述,并对未来的研究方向进行了展望。

基金项目: 国家自然科学基金项目(31170462); 黑龙江省自然科学基金项目(C201032)

作者简介:曹宏杰(1978年生), 男,博士研究生,主要从事土壤生态学和全球气候变化方面的研究。E-mail:hjcao781228@163.com

*通信作者

收稿日期: 2013-04-15

1 大气 CO₂浓度升高对土壤碳输入的影响

一般认为,CO₂浓度增加生态系统的初级生产力,研究发现大气 CO₂浓度升高对植物的直接影响包括地上和地下生物量数量和性质变化^[19]。大气CO₂浓度升高会促进光合产物向根系分配,使地上部和根系分配的比例发生变化^[20],细根的周转速度加快^[21],根系分泌物数量增多^[22],导致植物向根系分配的碳的数量增多,从而提高陆地生态系统地下部分的碳素固定量。植物地上、地下部分生物量等的变化都将对土壤碳循环产生影响。

1.1 大气 CO₂升高对植物地上部分生物量的影响

研究表明, 大气 CO2 浓度升高可显著提高不 同植物群落类型的净初级生产力。对于陆地植物, 特别是C₃植物的光合作用在CO₂浓度升高的条件 下光合速率升高,植物生物量增加[23],某些 C3草 地植被的净初级生产力增幅甚至达到 70%以上 [24]。Robinson 等[25]研究表明, 大气 CO₂浓度升高 能显著提高小麦秸秆量。石冰等[26]研究发现, CO2 浓度升高,细叶苔草和紫羊茅的生物量显著增加, Wand 等 $^{[6]}$ 指出,在 CO₂浓度升高条件下,C₃和 C₄植物总的生物量增加 44%和 33%,碳同化速率 分别升高 33%和 25%。Poorter^[27]认为: CO₂浓度 增加, C₃、C₄和 CAM 植物的生物量将平均提高 41%、22%和 15%。赵光影等^[28]研究认为大气 CO₂ 浓度升高对小叶章生长前期生物量有较大的促进 作用,后期大气 CO2浓度升高的对植物生长的"施 肥效应"减弱。然而, Kim 等[29]对湿地土壤进行的 研究发现, 大气 CO₂ 浓度升高并未使湿地植物的 生物量增加。CO2升高条件下湿地植物的生物量可 能减少(-76%), 也有可能增加(+200%) [30], 这 说明湿地植物对大气 CO2 浓度升高的响应与陆生 植物有所不同。

1.2 大气 CO₂升高对植物根冠比、根周转率的影响

CO₂ 浓度升高会促进光合产物向根系分配^[31], 地上/地下生物量的相对变化是植物体内碳分配模式对 CO₂ 升高的响应, 植物根系分配的碳量增加, 可能会进一步增加根系的生理活动, 改变根系形态、提高根系周转速率和根际分泌等过程的碳流量, 从而对土壤碳库产生影响。

CO₂浓度升高对根系分枝产生一定的影响,从 而改变根的结构和根系从土壤中获取水分和营养 物质的能力。CO₂浓度升高,大豆(*Glycine max*)根系 中有更长的次生侧根^[32],高粱(*Sorghum bicolor*)和 小麦(*Triglochin palustre*)的根系分枝有不同程度的 增加^[33];Cruz等^[34]研究表明,高浓度CO₂使长豆角 (*Vigna sinensis* var. *sesquipedalis*)幼苗拥有更多的侧 根并生长出短而浓密的根,Pritchard等^[35]利用微根 窗技术对植物进行1 a的观测,发现CO₂浓度升高植物根长度和根数量与自然大气条件相比分别增长16%和34%。Pritchard等^[36]通过FACE试验,发现在CO₂浓度升高的环境中农作物通过初生根的延长来增加侧根分支的数量。还有人认为根分枝的增加可能使整个根系统获取资源的能力增加,这主要是根系长度密度增加的结果^[37]。同样地,Fitter等^[38]通过对*Dichotomous*属(高分枝)和*Herringbone*属(少分枝)植物的比较分析,发现少分枝的根系通过增加单位体积吸收而使效率增加。

对于高浓度CO₂是否会增加根系生物量分配的 研究已有很多^[39],有研究表明CO₂升高会增加根冠 比^[40]。然而,Ceulemans^[41]认为,在养分供应充分 的情况下,高浓度CO₂并不会增加根冠比; Wullschleger等[42]总结了224种树种的观察结果,发 现根冠比显著上升的仅占6%, Norby[19]也认为在N 充分的情况下,升高CO₂不会改变根冠比。最近的 研究证实增加CO2浓度会导致植物根系和表面积增 加,从而增加和加快根的穿透[43]和扩张[44],进而增 加根系的生物量,对植物根冠比产生影响。CO2浓 度升高后, 植物将提高输入到根部的碳量以满足其 生长对营养物质需求的增加且不受植物类型和生 长季节的影响。Norby等[4]发现大气CO2浓度升高, C3植物分配到根部的碳量常常增加。Zak等[5]的研究 表明地下部生物量在CO2浓度升高的情况下显著增 加,在缺氮的情况下植物分配其生物量的50% ~70%到根。Wand等[6]对野生C3类杂草的试验数据 进行变位分析,发现在CO2浓度增加190×10-6条件 下,根的生物量平均增加31%。Curtis等[45]对木本植 物试验数据进行变位分析,结果表明,根的生物量 在CO2浓度为550×10⁻⁶和无外界胁迫下增加23%。

根周转率是衡量碳流入土壤的一个重要因素,与根生物量的变化相比根周转率能更好地代表地下部分碳流量以及碳库储存能力的变化,根周转速率提高意味着植物能够为土壤提供的有机质增多^[46]。许多试验结果都表明随着流入地下部的光合产物的增加根周转率增加。Matamata等^[47]认为1 a生植物细根生物量和1 a累计死细根量在高浓度CO₂均有所增加。Pritchard等^[48]研究也证实高浓度CO₂将促进树木细根的周转,如辐射松(P. radiata)等植物根系的周转率随CO₂浓度升高而增加^[49],升高CO₂同样会增加草本植物的根周转^[50]。VanNoordwijk等^[51]认为高浓度CO₂可能通过改变植物的水分和养分利用而产生间接的影响植物根的周转率。

1.3 大气CO₂升高对植物化学成分的影响

目前大气CO₂浓度增加,对植物化学成分的影响还没有统一的结论。研究表明,大气CO₂浓度升

高会降低植物的含氮量, C/N增加, 非结构性碳水 化合物含量增加等。大气CO。浓度升高导致氮含量 减少[9],植物光合作用产生的糖、淀粉等非结构性 碳水化合物含量增加对组织中的氮素含量进行稀 释[10],导致植株C/N比升高。在CO2浓度提高1倍的 情况下, 枯枝落叶中的C/N比将提高20%~40%, 甚至提高1倍[11]。Himejima等[52]认为由于CO2浓度 升高提高了豆科植物固氮能力,使得豆科植物氮素 含量的稀释作用降低,植物凋落物的C/N比并没有 发生显著的变化。Cotrufo等[53]的研究证实CO2浓度 升高明显影响山毛榉树嫩枝的化学组成, 使氮和木 质素分别降低38%和12%, C/N和木质素/N的比率 增加。朱春梧等[54]研究表明,无论是C3还是C4植物 在CO2增高条件下其根部C/N比都显著上升。Jongen 等[55]发现高CO2浓度处理多年生黑麦草和白三叶根 系组织内非结构性碳水化合物增加。Norby等[56]综 合分析了46份试验结果发现,高CO2浓度下产生的 植物残体木质素含量平均增加6.5%; Hall等[57]研究 发现, CO2浓度升高显著增加了植物木质素和半纤 维素的含量;而Newman等[58]报道CO2浓度升高降 低了木质素含量; 酚类化合物在残体分解中具有重 要的作用, Gebauer等[59]认为CO2浓度升高通过加速 植物生长从而间接影响了酚的含量。CO2浓度升高 次生代谢产物如丹宁、酚类含量增加, 真菌和细菌 的生长受到抑制, 植物残体分解速率降低, 而且植 物残体数量的增加可能会促进土壤有机碳的增加。

2 CO₂浓度升高对土壤碳输出的影响

2.1 大气CO₂浓度升高对土壤呼吸的影响

土壤呼吸包括植物根系呼吸,以及涉及根系分泌物、根和叶片凋落物以及土壤有机质降解的微生物呼吸。土壤碳通过呼吸过程重新进入大气中,这是陆地碳循环过程中最大的流通过程之一^[60]。虽然一些研究发现大气CO₂浓度升高对土壤呼吸没有显著的影响,甚至抑制土壤呼吸作用,但是很多研究表明大气CO₂浓度升高能够增加土壤的呼吸速率。

土壤呼吸速率与植物地上部光合作用关系密切。在温带松叶落叶混交林中,土壤呼吸与光合作用呈显著的正相关关系。Søe等^[61]研究报道根系排放CO₂占土壤呼吸CO₂释放总量的70%,而这部分CO₂来源于植物光合作用同化的光合产物。Pregitzer等^[62]研究发现,大气CO₂浓度升高能够促进森林生态系统所有类型植物群落土壤呼吸作用的增强,这可能与细根(<1.0 mm)生物量的增加有关。在根系周转时间及生命周期确定的情况下,细根生物量的增加能够增强根系的呼吸作用,土壤微生物呼吸的强度会随着根系残体数量的增多而提高。

Lukac等[63]发现,通过根系的呼吸作用大部分

增加的植物根系C的分配数量被快速损失掉。通过 ¹³C同位素示踪技术很多研究证实了在植物生长期间,CO₂浓度升高会促进植物根系和土壤微生物的呼吸作用^[64]。并且根际呼吸的CO₂释放量要远高于根系生物量的增加量。Hungate等^[65]研究发现,CO₂ 升高条件下虽然植物的生物量增加了15%~26%,但是与正常CO₂浓度条件相比,根际呼吸释放的C却增加了56%~74%。

Zak等[66]整合47项评价CO2升高对土壤微生物 影响的研究, 发现在CO2升高条件下, 土壤呼吸(根 呼吸+微生物呼吸)均具有不同程度的增强,变化 范围在-10%~+162%之间, 其中草地植被平均增加 51%左右,双子叶草本植物增加49%左右,木本植 物增加42%左右。赵光影等[67]研究发现在CO2升高 条件下,湿地生态系统土壤微生物活性增强导致土 壤呼吸增加, Wod等[68]发现土壤微生物呼吸在培养 的第2个月比对照增加高达45%,徐国强等[69]的研 究也发现CO2浓度升高促进了稻田生态系统的土壤 呼吸, Phillips等[70]应用同位素示踪技术, 发现 FACE下根际土壤微生物呼吸增强29%。罗艳^[17]通 过对大量的实验研究结果进行综合, 证实由于植物 种类和土壤状况的不同, CO2浓度升高微生物呼吸 速率加快的程度有很大的不同, 但绝大多数情况下 都会加快土壤微生物的呼吸速率。

通过对文献资料的总结,Cheng等^[71]提出CO₂浓度升高条件下2种土壤呼吸增强的潜在机理。第1种机理是CO₂升高根系分泌的C增加,周转速率提高^[72],导致根际呼吸的增加。不过已有的研究成果证明,在CO₂升高的情况下,根部N含量下降,根系的周转速度降低^[73-74]导致事实上这种机理发挥作用的可能性基本没有。另一种机理是,CO₂浓度升高植物与微生物之间的相互作用增强,导致单位根长的根际微生物活性升高。

2.2 大气CO₂浓度升高对土壤酶活性的影响

土壤酶在控制土壤有机质的分解方面发挥着关键的作用,已被广泛认为是地下过程发生变化的敏感指标^[75]。大气CO₂浓度升高通过影响进入土壤的植物残体及分泌物的数量及性质(质量)来影响土壤酶活性^[21]。研究发现大气CO₂浓度升高的条件下脱氢酶、转化酶活性增加^[76]。Ross等^[77]研究发现,转化酶的活性在不同的CO₂浓度条件下没有显著的差异。Li等^[76]发现CO₂升高能够显著的提高土壤酚氧化酶活性,但是,Larson等^[78]发现在大气CO₂升高条件下,3种不同树木土壤中酚氧化酶活性没有变化。由于酚氧化酶在木质素降解过程中起着重要的作用,因此有理由相信酚氧化酶活性的增加能够促进木质素的降解^[75]。Moscatelli等^[79]研究发现生

长杨树的土壤中,大气CO₂浓度升高对纤维素酶活性没有影响,但也有研究认为CO₂升高能够提高纤维素酶活性,促进植物全纤维素的降解^[76]。Phillips 等^[80]发现植物在CO₂升高的条件下生长2 a之后,其土壤根际β-1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶的活性增加,比非根际区高出66%,施用氮肥使根际β-1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶的活性降低了52%,而非根际土壤仅降低了18%。同时根际酚氧化酶的活性在CO₂升高条件下升高了47%,施用氮肥使其降低了40%,非根际土壤酚氧化酶在施用氮肥的条件下降低了27%。Chung等^[81]研究发现,纤维二糖水解酶活性在CO2浓度升高条件下升高,但是酚氧化酶活性投有显著的变化。

2.3 大气CO₂浓度升高对土壤微生物的影响

土壤微生物是土壤中重要而活跃的部分,作为 自然界物质循环不可缺少的成员参与土壤有机质 的分解。一般情况下,大气CO2浓度将会引起土壤 碳有效性的提高,真菌生物量的增加幅度要大于细 菌生物量[82]。事实上,大气CO2升高会引起真菌数 量的增多,土壤中真菌的变化与根际土壤可溶性碳 含量的上升有关,也与土壤溶液中可溶性氮含量升 高有关。Drigo等[83]证实CO2浓度升高能够增加土 壤中的真菌生物量,但是细菌群落没有变化。考虑 到真菌在有机质降解、养分循环、植物营养以及土 壤团聚体形成等方面所起的重要作用,因此,真菌 群落的变化可能对土壤功能产生重要的影响。 Carney等[84]发现,大气CO2浓度升高后,土壤中真 菌与细菌的比值变大,真菌数量的提高不仅能够促 进木素降解酶活性的升高,而且也会降低土壤碳储 量。这一现象验证了"激发效应"理论, 土壤中可利 用碳的数量增加能够激发土壤有机质的微生物的 降解作用,这是由于微生物分解土壤有机质以获取 养分[85]。

2.4 大气CO₂浓度升高对甲烷排放的影响

大气中CH₄大多数靠细菌的活动产生,特别是在极端厌氧的条件下如天然和人工湿地、沉积物、下水道、垃圾填埋场以及食草动物的反刍过程^[86]。大气中甲烷的浓度每年以1%的速度递增。已有研究表明,CO₂浓度升高会促进CH₄的排放。例如:Hutchin等^[87]和Wang等^[88]研究发现,大气CO₂浓度升高能够促进淹水土壤CH₄的释放。Megonigal等^[89]也发现了类似的结果,CH₄的排放量增加了136%。然而,Kang等^[90]研究发现,在生长*Juncus和Festuca*spp.的北部沼泽中,虽然CH₄的排放量较正常CO₂条件下的平均值略高,但是差异并不显著。Saarnio等^[91]研究报道,大气CO₂浓度加倍的情况下土壤CH₄的平均释放量显著低于目前CO₂浓度。Saarnio等^[92]

发现,在温度为1.5~14 $^{\circ}$ C的范围内,CH₄的释放量要比CO₂浓度加倍的条件平均升高6%~23%。Saarnio等^[93]通过监测北方泥沼FACE系统2 a,发现CO₂升高CH₄的释放量增加了15%~20%。温带或者亚热带地区,CH₄释放量在植物的生长季增加了80%~150%^[87,89]。大气CO₂浓度升高使得CH₄的释放量增加可能存在2种机理。第一,大气CO₂浓度升高使得进入土壤中的碳增多,因此有更多的有机碳可供产甲烷菌利用。第二,CO₂浓度的升高可能间接的增加湿地的净生产力,从而促进CH₄释放。在天然湿地和人工湿地进行的研究表明,甲烷的释放速率与植物地上部生物量存在正相关关系^[94]。

3 展望

大气CO₂升高通过影响植物生物量、元素含量、 化学组成,土壤呼吸,土壤酶活性以及土壤微生物 等方面间接的影响土壤有机碳库, 但是土壤有机碳 对CO₂升高的响应机制还没有统一的结论,尤其是 湿地土壤有机碳对CO2升高的响应方面、土壤有机 碳组分与土壤微生物多样性相互关系方面相关报 道较少。CO2升高对土壤微生物群落结构,对与土 壤碳循环密切相关的功能基因 (例如甲烷氧化基 因, pmoA)数量的影响, 及其与土壤活性有机碳间 相互关系的研究尚需深入探索。大气CO2浓度升高 是全球变化研究的热点,科研人员在大气CO2浓度 升高,对陆地生态系统影响的各个方面做了大量的 工作;但同时我们也应综合考虑其他全球变化因 子,如温度升高、降水格局变化、辐射增强、氮素 沉降等,对陆地生态系统生物地球化学循环的影 响,才能使我们从更加全面的视角理解碳循环的过 程与机理。

参考文献:

- IPCC climate change (2007) Synthesis Report. Summary for Policymakers. http://www.ipcc.ch. November 2007.
- [2] OTTMAN M J, KIMBALL B A, PINTERJR P J, et al. Elevated CO₂ effects on sorghum growth and yield at high and low soil water content[J]. New Phytologist, 2001, 150: 261-273.
- [3] KIMBALL B A. Carbon dioxide and agricultural yields: Anassemblage and analysis of 430 prior observations[J]. Agronomy Journal,1983,75:779-789.
- [4] NORBY R J,NEILL E G, LUXMORE R J. Effects of atmospheric CO₂ enrichment on growth and mineral nutrition of Quercus alba seedings in nutrient-poor soil[J],Plant Physiology,1986,82(1):83-89.
- [5] ZAK D R.,PREGITER K S,CURTIS P S,et al.Elevated atmospheric CO₂ and feedback between carbon and nitrogen cycles[J]. Plant and Soil, 1993, 151(1):105-117.
- [6] WAND S J E, MIDGLEY G F, JONES M H, et al. Responses of wild C₄ and C₃ grass(Poaceae) species to elevated atmospheric CO₂ concentration: a meta-analytic test of current theories and perceptions[J]. Global Change Biology,1999,5(6):723-741.
- [7] CURTIS P S,WANG X.A meta-analysis of elevated CO2 effects on

- woody plant mass form and physiology[J].Oecologia,1998,113(3): 299-313.
- [8] KOMER C,AMONE J A.Responses to elevated carbon dioxide in artificial tropical ecosystems[J]. Science,1992,257(5077):1672-1675.
- [9] FENG C G,HUANG P,SHEN A M,et al.The Proceedings of the China Association for Science and Technology[M]. 北京:科学出版社, 2004:640-645.
- [10] 谢祖彬,朱建国,张雅丽,等.水稻生长及其体内 C、N、P 组成对开放式空气 CO_2 浓度增高和 N、P 施肥的响应[J].应用生态学报,2002,13(10):1223-1230.
- [11] 王为民,王晨,李春俭,等.大气二氧化碳浓度升高对植物生长的影响 [J].西北植物学报,2000,20(4):676-683.
- [12] COTRUFO M F,INESON P.Does elevated atmospheric CO₂ concentrations affect wood decomposition[J]?Plant and Soil,2000, 224(1):51-57.
- [13] PHILLIPS R L,ZAK D R,HOLMES W E,et al.Microbial community composition and function beneath temperate trees exposed to elevated atmospheric carbon dioxide and ozone[J]. Oecologia, 2002, 13l(2): 236-244
- [14] GORISSEN A.Elevated CO₂ evokes quantitative and qualitative changes in carbon dynamics in a plant/soil system:mechanisms and implications[J].Plant and Soil,1996,187(2):289-298.
- [15] WILLIAMS M A,RICE C W,OWENSBY C E.Carbon dynamics and microbial activity in tall grass prairie exposed to elevated CO₂ for 8 years[J].Plant and Soil.2000.227(1/2):127-137.
- [16] SOWERBY A,BLUM H,GRAY T R G,et al.The decomposition of Lolium perenne in soils exposed to elevated CO₂:Comparisons of mass loss of litter with soil respiration and soil microbial biomass[J]. Soil Biology& Biochemistry, 2000, 32(10):1359-1366.
- [17] 罗艳.土壤微生物对大气 CO₂ 浓度升高的响应[J].生态环境, 2003, 12(3): 357-360.
- [18] NAKAYAMA F S,HULUKA G,KIMBALL B A.et al. Soil carbon dioxide fluxes in natural and CO₂ enriched systems[J].Agricultural and Forest Meteorology, 1994,70(1/4):131-140.
- [19] NORBY R J. Issues and perspectives for investigating root responses to elevated atmospheric carbon-dioxide[J]. Plant and Soil,1994, 165: 9-20
- [20] FINZI A C, ALLEN A S, ELLSWORTH D S, et al. Litter production, chemistry and decomposition following two years of free-air CO₂ enrichment[J]. Ecology,2001, 82: 470-484.
- [21] ZAK D R, PREGITZER K S, CURTIS P S, et al. Atmospheric CO₂ soil-N availability and allocation of biomass and nitrogen by Populus tremuloides[J]. Ecological Applications ,2000,10(1): 34-46.
- [22] THOMAS S M, WHITEHEAD D, REID J B, et al. Growth loss and vertical distribution of Pinus radiate fine roots growing at ambient and elevated CO₂ concentration[J]. Global Change Biology, 1999, 5: 107-121.
- [23] 陈春梅,谢祖彬,朱建国,等.CO₂ 浓度升高对小麦秸秆性质、数量及其分解的影响[J].中国生态农业学报,2007,15(6):1-5.
- [24] COUGHENOUR M B,CHEN D X.Assessment of grassland and ecosystem responses to atmospheric change sing linked plant-soil process models[J]. Ecological Applications, 1997, 7(3):802-827.
- [25] ROBINSON D , CONROY J P. A possible plant-mediated feedback between elevated CO₂ denitrification and the enhanced greenhouse effect[J].Soil Biology and Biochemistry.1999,31(1): 43-53.
- [26] 石冰,王开运,邹春静,等.大气 CO₂ 浓度和温度升高对草本植物生长的影响[J].现代农业科技,2008,15:15-16.
- [27] POORIER H. Interspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO₂ concentration[J].Journal of Vegetation

- Science, 1993, 104/105: 77-79.
- [28] 赵光影,刘景双,王洋,等.大气 CO_2 浓度升高和氮肥施用对三江平原湿地小叶章生物量及根冠比的影响[J].生态与农村环境学报,2009, 52(1): 38-41.
- [29] KIM H S, OREN R , HINCKLEY T M. Actual and potential transpiration and carbon assimilation in an irrigated poplar plantation[J]. Tree Physiology, 2008, 28: 559-577.
- [30] KIM S Y, KANG H. Effects of elevated atmospheric CO₂ on wetland plants: a review[J]. Korean Journal of Limnology, 2003, 36: 391-402.
- [31] HUNGATE B A, HOLLAND E A, JACKSON R B, et al. The fate of carbon in grasslands under carbon dioxide enrichment[J]. Nature, 1997, 388: 576-579.
- [32] ROGERS H H, PELERSON C M, MCCRIMMON J N, et al. Response of plant roots to elevated atmospheric carbon dioxide [J]. Plant Cell and Environment, 1992, 15(6):749-752.
- [33] 王义琴,张慧娟,杨奠安,等. 大气CO₂浓度倍增对植物幼苗根系生长影响的分形分析[J],科学通报,1998,43(16):1736-1738.
- [34] CRUZ C,LIPS S H,MARTINS M A.Changes in the morphology of roots and leaves of carob seedings induced by nitrogen source and atmospheric carbon dioxide[J]. Annals of Botany, 1997, 80(6):817-823.
- [35] PRITCHARD S G,ROGERS H H, DAVIS M A, et al. The influence of elevated atmospheric CO₂ on fine root dynamics in an intact temperate forest[J].Global Change Biology, 2001,7(7):829-837.
- [36] PRITCHARD S G, HUGO H. Spatial and temporal deployment of crop roots in CO₂ enriched environments[J]. New Phytologist, 2000, 147(1): 55-71.
- [37] MCCONNAUGHAY K D M,BASSOW S L,BEMTSON G M.Leaf senescence and decline of end-of-season gas exchange in five temperate deciduous tree species grown in elevated CO₂ concentrations[J].Global Change Biology,1996,2(1):25-33.
- [38] FITTER A H,GRAVES J D,WOLFENDEN J.Root Production and turnover and carbon budgets of two contrasting grasslands under ambient and elevated atmospheric carbon dioxide concentrations[J]. New Phycologist,1997,37:247-255.
- [39] STULEN I , HERTOG J. Root growth and functioning under atmospheric CO₂ enrichment[J].Plant Ecology,1993,104/105(1): 99 -115
- [40] POORTER H. Interpecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO₂ concentration[J]. Plant Ecology, 1993, 104/105(1): 77-97.
- [41] CEULEMANS R,MOUSSEAU M.Effects of elevated atmospheric CO₂ on woogy plants[J].New Phytologist,1994,127:425-446.
- [42] WULLSCHLEGER S D,POST W M,KING A W.On the potential for a CO₂ fertilization effect in forests:An estimates of the biotic growth factor based on 58 controlled-exposure studies.Biotic Feedbacks in the Global Climatic System:Will Warming Feed the Warming?New York:Oxford University Press,1995.85-107.
- [43] CHAUDHURI U N,KHKHAM M B,KANEMASU E T.Root growth of winter wheat under elevated carbon dioxide and drought[J].Crop Science,1990,30(4):853-856.
- [44] IDSO S B,KIMBALL B A.Season fine-root biomass development of sour orange trees grown in atmospheres of ambient and elevated CO₂ concentrations[J]. Plant Cell and Environment, 1992, 15(3): 337-341.
- [45] CURTIS P S,WANG X.A meta-analysis of elevated CO₂ effects on woody plant mass,form,and physiology[J]. Oecologia, 1998, 113(3): 299-313.
- [46] 郑凤英,彭少麟,李跃林. CO₂浓度升高对植物—土壤系统地下部分碳流通的影响[J]. 生态学杂志, 2002, 21(3): 57-60.
- [47] MATAMALA R,SCHLESINGER w H.Effects of elevated

- atmospheric CO_2 on fine root production and activity in an intact temperate forest ecosystem[J]. Global change Biology, 2000, 6(8): $967 \sim 979$.
- [48] PRITCHARD S G,ROGERS H H,PRIOR S A,et al. Elevated CO_2 and plant structure:a review[J].Global Change Biology, 1999, 5(7): 807 ~ 837.
- [49] THOMAS S M,DAVID W,REID J B,et al.Growth,loss,and vertical distribution of pinus radiate fine roots growing at ambient and elevated CO₂ concentration[J].Global Change Biology,1999, 5(1): 107-121.
- [50] FITTER A H. Characteristics and functions of root systems. Plant Roots:the Hidden Half. New York:Marcel Dekker,1996.1 ~ 20.
- [51] VAN NOORDWIJK M, BOTTNER P,CUEVAS E,et al. Global change and root function[J]. Global Change Biology,1998,4(7):759 ~ 772
- [52] HIMEJIMA M,HOBSON K R,OTSUKA T,et al.Antimicrobial terpenes from oleoresin of ponderosa pine tree Pinus ponderosa:a defense mechanism against microbial invasion[J]. Journal of Chemical Ecology, 1992, 18(10):1809-1818.
- [53] CORTRUFO M F, INESON P. Does elevated atmospheric CO₂ concentrations affect wood decomposition[J]? Plant and Soil,2000,224(1):51-57.
- [54] 朱春梧,曾青,朱建国,等.大气 CO₂ 浓度升高随水稻和稗草根系生长的影响[J].生态与农村环境学报,2006,22(1):1-4.
- [55] JONGEN M,JONES M B,HEBEISEN T,et al,The effects of elevated CO₂ concentrations on the root growth of Lolium perenne and Trifolium repens grown in a FACE system[J].Global Change Biology, 1995, 1: 361-371.
- [56] NORBY R J,COTRUFO M F,INESON P,et al. Elevated CO₂,litter chemistry,and decomposition: a synthesis[J]. Oecologia, 2001. 127(1):153-165.
- [57] HALL M C,STILING P,MOON D C,et al.Elevated CO₂ increases the long-term decomposition rate of *Quercus myrtifolia* leaf litter[J]. Global Change Biology, 2006,12(3):568-577.
- [58] NEWMAN J A,ABNER M L,DADO R G, et al.Effects of elevated CO₂ nitrogen and fungal endophyte-infection on tall fescue, growth, photosynthesis, chemical composition and digestibility[J]. Global Change Biology,2003,9(3):425-437.
- [59] GEBAUER R L E,ATRAIN B R,REYNOKLS J F.The effect of elevated CO₂ and N availability on tissue concentration on whole plant pools of carbon-based secondary compounds in loblolly pine (*pinus tueda*) [J].Oecologia,1998,113(1):29-36.
- [60] RAICH J W, POTTER C S, BHAGAWATI D. Interannual variability in global soil respiration, 1980-94 [J]. Global Change Biology, 2002, 8: 800-812
- [61] SØE A R B, GIESEMANN A, ANDERSON T H, et al. Soil respiration under elevated CO₂ and its partitioning into recently assimilated and older carbon sources[J]. Plant and Soil, 2004.262: 85-94.
- [62] PREGITZER K S, BURTON A J, KING J S, et al. Soil respiration, root biomass and root turnover following long-term exposure of northern forests to elevated atmospheric CO₂ and tropospheric O₃[J]. New Phytologist, 2008, 180:153-161.
- [63] LUKAC M, LAGOMARSINO A, MOSCATELLI M C, et al. Forest soil carbon cycle under elevated CO₂-a case of increased throughput[J]? Foresty, 2009, 82:75-86.
- [64] CHENG W X, SIMS D A, LUO Y Q, et al. Photosynthesis, respiration, and net primary production of sunflower stands in ambient and elevated atmospheric CO₂ concentrations: an invariant NPP: GPP ratio[J]? Global Chang Biology, 2000,6: 931-941.

- [65] HUNGATE B A, DIJKSTRA P, JOHNSON D W, et al. Elevated CO₂ increases nitrogen fixation and decreases soil nitrogen mineralization in Florida scrub oak[J]. Global Change Biology,1999,5: 781-789.
- [66] ZAK D R, PREGITZER K S, KING J S, et al. Elevated atmospheric CO₂ fine roots and the response of soil microorganisms: a review and hypothesis[J]. New Phytologist ,2000,147: 201-222.
- [67] 赵光影,刘景双,王洋,等.CO₂ 浓度升高和氦输入影响下湿地生态系统 CO₂ 排放研究[J].农业现代化研究,2009,30(2):220-224.
- [68] WOOD C W,TORBERT H A, ROGERS H H,et al.Free-air CO₂ enrichment effects on soil carbon and nitrogen[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 1994, 70: 103-106.
- [69] 徐国强,李杨,史奕.开放式空气 CO_2 浓度增高(FACE)对水稻土壤 微生物的影响[J]. 应用生态学报, 2002, 31(10):1358-1359.
- [70] PHILLIPS R L,ZAK D R,HOLMES W E, et al. Microbial community composition and function beneath temperate trees exposed to elevated atmospheric carbon dioxide and ozone[J]. Oecoligia, 2002, 131: 236-244
- [71] CHENG W X, GERSHENSON A. Carbon fluxes in the rhizosphere. In: CARDON Z G,WHITBECK J L(eds) The Rhizosphere: An Ecological Perspective. Elsevier Academic Press, London, UK, 2007 31-56
- [72] PREGITZER K S, ZAK D R, LOYA W M, et al. The contribution of root-Rhizosphere biochemical cycles in changing world. In: CARDON Z G,WHITBECK J L(eds). The Rhizosphere: An Ecological Perspective, Elsevier Academic Press, London, UK, 2007, 155-178.
- [73] PREGITZER K S, ZAK D R, MAZIASZ J, et al. Interactive effects of atmospheric CO₂ and soil-N availability on fine roots of Populus tremuloide[J]. Ecological Applications, 2000, 10: 18-33.
- [74] WAN S, NORBY R J, PREGITZER K S, et al. CO₂ enrichment and warming of the atmosphere enhance both productivity and mortality of maple tree fine roots[J]. New Phytologist, 2004, 162: 437-446.
- [75] SINSABAUGH R L, CARREIRO M M, REPERT D A. Allocation of extracellular enzymatic activity in relation to litter composition, N decomposition, and mass loss[J]. Biogeochemistry, 2002, 60: 1-24.
- [76] LI X F, HAN S J, GUO Z L, et al. Changes in soil microbial biomass carbon and enzyme activities under elevated CO₂ affect fine root decomposition processes in a Mongolian oak ecosystem[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2010,42: 1101-1107.
- [77] ROSS D J, SAGGAR S, TATE K R, et al. Elevated CO₂ effects on carbon and nitrogen cycling in grass/clover turves of a Psammaquent soil[J]. Plant and Soil, 1996,182: 185-198.
- [78] LARSON J L, ZAK D R, SINSABAUGH R L. Extracellular enzyme activity beneath temperate trees growing under elevated carbon dioxide and ozone[J]. Soil Science Society of America Journal, 2002, 66: 1848-1856.
- [79] MOSCATELLI M C, LAGOMARSINO A, DE ANGELIS P, et al. Seasonality of soil biological properties in a poplar plantation growing under elevated atmospheric CO₂[J]. Applied Soil Ecology, 2005, 30: 162-173
- [80] PHILLIPS R P, FINZI A C, BERNHARDT E S. Enhanced root exudation induces microbial feedbacks to N cycling in a pine forest under long-term CO₂ fumigation[J]. Ecology Letters,2010,14: 187-194.
- [81] CHUNG H, ZAK D R, REICH P B, et al. Plant species richness, elevated CO₂ and atmospheric nitrogen decomposition alter soil microbial community composition and function[J]. Global Change Biology, 2007, 13: 980-989.
- [82] RILLIG M C, ALLEN M F. Arbuscular mycorrhizae of Gutierrezia

- sarothrae and elevated carbon dioxide: Evidence for shifts in C allocation to and within the mycobiont[J]. Soil Biology and Biochemistry, 1998,30: 2001-2008.
- [83] DRIGO B, KOWALCHUK G A, YERGEAU E, et al. Impact of elevated carbon dioxide on the rhizosphere communities of Carex arenaria and Festuca rubra[J]. Global Change Biology,2007,13: 2396-2410.
- [84] CARNEY K M, HUNGATE B A, DRAKE B G, et al. Altered soil microbial community at elevated CO₂ leads to loss of soil carbon. Proc[J]. National Academy of Sciences, USA, 2007, 104,4990-4995.
- [85] HUNGATE B A, DUKES J S, SHAW M R, et al. Nitrogen and climate change[J]. Science, 2003,302: 1512-1513.
- [86] IPCC 1996. Climate change 1995: The science of climate change[M].Prepared by Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 1996.
- [87] HUTCHIN P R, PRESS M C, LEE J A, et al. Elevated concentrations of CO₂ may double methane emissions from mires[J]. Global Change Biology, 1995, 1: 25-28.
- [88] WANG B, ADACHI K. Methane production in a flooded soil in response to elevated atmospheric carbon dioxide concentrations[J].

- Biology and Fertility of Soils, 1999, 29: 218-220.
- [89] MEGONIGAL J P, SCHLESINGER W H. Enhanced CH₄ emissions from a wetland soil exposed to elevated CO₂[J]. Biogeochemistry, 1997, 37: 77-88.
- [90] KANG H, FREEMAN C.The influence of hydrochemistry on methane emissions from two contrasting northern wetlands[J]. Air, Water, and Soil pollution, 2002, 141, 263-272.
- [91] SAARNIO S, ALM J, MARTIKAINEN P J, et al. Effects of raised CO₂ on potential CH₄ production and oxidation in, and CH₄ emission from, a boreal mire[J]. Ecology, 1998, 86: 261-268.
- [92] SAARNIO S, SILVOLA J. Effects of increased CO₂ and N on CH₄ efflux from a boreal mire: a growth chamber experiment[J]. Oecologia, 1999, 119: 349-356.
- [93] SAARNIO S, SAARINEN T, VASANDER H, et al. A moderate increase in the annual CH₄ efflux by raised CO₂ or NH₄NO₃ supply in a boreal oligotrophic mire[J]. Global Change Biology, 2000,6: 137-144.
- [94] WHITING G J, CHANTON J. Plant-dependent CH₄ emission in a subarctic Canadian Fen[J]. Global Biogeochemistry Cycles, 1992, 6: 225-231.

Research progress on the effects of elevated CO₂ concentration on carbon cycling

CAO Hongjie^{1, 2, 3}, NI Hongwei^{2, 3}

- 1. Harbin Normal University, Harbin 150025;
- 2. National and Provincial Joint Engineering Laboratory of Wetlands and Ecological Conservation, Harbin 150040, China;
 - 3. Institute of Natural Resources and Ecology, Science Academy Heilongjiang Province, Harbin 150040, China

Abstract: Soil organic carbon is an important component of terrestrial carbon pools, and it has direct effects on the global carbon balance. It is estimated that the amount of organic carbon accumulated in the surface soil of 1 m is equivalent to 2 to 3 times of carbon in the atmosphere globally. Soils are acting as the source or net sink of greenhouse gases and the change of soil carbon stock will influence the concentration of atmospheric CO2. The response of soil carbon stock to human activities is also the hotspot of global carbon cycle and global change research. Under the background of global climate change, elevated CO2 will cause the change of vegetation carbon balance and affect the soil carbon cycle eventually. This paper summarized the biological mechanisms on the response of terrestrial carbon balance to elevated CO2 and recent advance in affecting soil carbon input and output factors. Elevated atmospheric CO₂ concentration will influence terrestrial carbon cycling in several aspects: 1) Net primary productivity (NPP) of different plant communities will increase significantly, but the NPP of plant communities growing on wetland may decrease; 2) Photosynthetic products allocated to root will increase and thus aboveground/belowground biomass will decrease, root morphology changes and carbon flux induced by root turnover rate and root exudation will increase; 3) Plant N concentration will decrease and thus C/N ratio will increase, the increase of secondary metabolites will lead to the decomposition rate of plant residues reduced because of the microbial activity inhibited; 4) A significant increase in soil respiration rate will be influenced by plant types and soil environmental conditions; 5) The quantity and characteristics of plant residues and exudation into soil will affect soil enzyme activity, dehydrogenase and invertase activities will increase, meanwhile, phenol oxidase and cellulose activities will be influenced by plant types and environments; 6) The increase of soil fungi biomass will be bigger than the increase of bacteria biomass; 7) The amount of CH₄ emissions will increase, especially at the plant growing season. Because of the complexity of terrestrial carbon cycling, the researches still remain a lot of uncertainties. In the future research, there is an urgent need to address the interaction among elevated atmospheric CO2 concentration and other global change factors including N deposition, climate warming, drought and so on. As soil carbon cycle is a microbe-mediated biogeochemistry process, therefore, it is indispensable to strengthen microbial mechanism study of terrestrial carbon cycling, which will also provide a comprehensive understanding of carbon cycle.

 $\textbf{Key words:} \ elevated \ CO_2; \ carbon \ cycle; \ soil \ carbon \ input; \ soil \ carbon \ output$