

草地土壤呼吸研究进展

崔骁勇, 陈佐忠, 陈四清

(中国科学院植物研究所植被数量生态学开放研究实验室, 北京 100093)

摘要:土壤呼吸是生态系统物质循环和能量流动的重要过程,具有多方面的生态意义。在综合比较了土壤呼吸的各种测定方法,概括了草地土壤呼吸的速率和年排放量,并就影响草地土壤呼吸的一些重要因素进行了阐述,文章最后讨论了草地土壤呼吸今后的研究方向。

关键词:土壤呼吸;草地;CO₂ 浓度升高

Progress in research on soil respiration of grasslands

CUI Xiao-Yong, CHEN Zuo-Zhong, CHEN Si-Qing (The Lab. of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

Abstract: Soil respiration is of great importance in mass circulation and energy flow through ecosystems. It is also an index for many functional processes of ecosystems. In this paper, methods of measuring soil respiration were compared. Rates of soil respiration and quantities of annual CO₂ release from different grasslands were summarized. And factors affecting soil respiration were discussed. The paper suggested emphases of further study in this field.

Key words: soil respiration; grassland; CO₂ enrichment

文章编号:1000-0933(2001)02-0315-11 中图分类号:Q143, S154.1, S155.4+7 文献标识码:A

1 土壤呼吸及其生态意义

土壤呼吸是土壤与大气交换 CO₂ 的过程,是土壤碳素同化和异化平衡的结果。土壤自养微生物同化 CO₂ 的速度一般远低于土壤排放 CO₂ 的速率,因此除特殊情况外,土壤呼吸都表现为土壤向大气净释放 CO₂。

碳素循环的特点基本反应了生态系统物质循环的总体特征,土壤呼吸是系统碳素循环中的一个重要过程,在有一定冠层结构的植物群落中,土壤呼吸释放的 CO₂ 改变了冠层的 CO₂ 梯度,使得下层光合器官得到了更为富裕的碳源^[1],它可能和下层的辐射特征等其它因素一起塑造了冠层下部植物及光合器官的生理生态特性,维系着群落的结构和功能。

土壤呼吸与全球变化紧密相关。土壤贮存的碳高达 1.394×10^{15} gC,流通量达 $68 \pm 4 \times 10^{13}$ gC/a^[2],它的很小变化都会引起大气 CO₂ 浓度的很大改变。土地利用格局变化引起土壤呼吸增强,这在本世纪 60 年代以前一直是大气 CO₂ 浓度持续升高的主要因素,现在还占总贡献量的 18%~60%^[3]。据计算,化石燃料燃烧释放的 CO₂,海洋吸收的 CO₂ 以及大气 CO₂ 储量的变化间是平衡的^[4],那么土壤呼吸增强释放的 CO₂ 就成了“失踪的碳”。精确测定各陆地生态系统的土壤呼吸速率及其对全球变化的响应情况就显得十分重要。

土壤呼吸还是表征土壤质量和肥力的重要生物学指标^[5]。土壤呼吸,尤其是基础土壤呼吸部分反应了土壤的生物活性^[6]和土壤物质代谢的强度。在生态演替过程中,植被的变化通过吸收养分和归还有机物等影响着土壤的物理、化学和生物学性质,土壤呼吸随之变化,指示着系统演替中土壤质量的变化过程。

土壤呼吸也是反映系统对环境胁迫响应的指标之一,其速率变化与否以及变化的方向反应了系统对

基金项目:国家自然科学基金重大(49790020)和重点(39393000)资助项目

收稿日期:1999-01-23;修订日期:1999-09-27

作者简介:崔骁勇(1970~),男,湖北孝感人,博士,副研究员。主要从事草原生态,荒漠化等研究。

万方数据

胁迫的敏感程度和响应模式^[7]。此外土壤呼吸还可以作为环境污染程度和生态系统对污染的承受力的一个判据^[8]。另一方面,土壤生物能够降解某些污染物,土壤呼吸强度与某些污染物的分解速率呈正相关。

此外,因为土壤呼吸是土壤内的 CO_2 在浓度梯度的驱动下向土表扩散的过程,所以它曾被用于测定土壤的通气性能^[9]。

2 土壤呼吸的测定方法及评述

土壤呼吸的测定方法可分为直接法和间接法,间接法是根据其它指标如土壤 ATP 含量等推算土壤呼吸值^[10]。显然间接法需要建立所测指标与土壤呼吸间的定量关系,而这种关系一般只适用于特定的生态系统,因此这类方法的应用具有较大的时空局限性。同时它测定的结果也难以和其它方法直接比较。直接法有原位测定和室内测定两类,表 1 概括地比较了各种直接测定方法。

表 1 土壤呼吸测定方法的直接测定方法比较
Table 1 Comparison of methods for determining soil respiration rate

测定方法 Methods	优点 Advantages	缺点 Disadvantages
原位测定 <i>in situ</i> methods		
静态法 Static methods	适用于各种土壤	改变了近地面微气象条件
密闭室 IRGA/GC 法 Closed chamber IRGA/GC method	可连续监测	取样间隔不可过短;需要补充同体积空气
静态碱吸收法 Static CO_2 absorption method	设备简单,可同时多重复	难以连续监测;碱的用量需事先确定
土壤 pCO_2 法 Soil pCO_2 profile method	可连续进行点上的监测	扩散系数难以准确测定;对土壤有干扰
动态室法 Dynamic chamber methods	对 CO_2 扩散影响较小	改变了近地面微气象条件
动态碱吸收法 Dynamic CO_2 absorption method	准确,可同时多重复	设备复杂;难以连续监测;碱的用量需事先确定
动态 IRGA 法 Dynamic IRGA method	移动测定方便,可连续测定	对内压压力差敏感
微气象法 Micrometeorological methods	可连续,大面积	需要同时测定冠层光合,植物和动物呼吸速率
冠层内 pCO_2 法 In canopy pCO_2 method	可知冠层内 CO_2 源库信息	需测定扩散系数和多种微气象参数;稳定性差
冠层上 pCO_2 法 Above canopy pCO_2 method	要求植被均匀;同上	
涡度相关法 Eddy correlation method	可进行不同面积上的测定	要求植被均匀;设备昂贵;结果变异大
室内测定 Laboratory method	条件可控,可多重复,可长时间连续测定	严重扰动土壤;与野外条件不一致
原状土柱 Original state soil core	保持了一定的原状结构	工作量大;土壤和植物都受到扰动
非原状土 Non-original state soil core	不受时间限制,可得到土壤碳分级信息	不能得到实际呼吸量

正是由于土壤呼吸测定方法较多,各方法包含的 CO_2 源不同,对其它条件的依赖程度不同,因此数据相差很大,方法间的可比性很差,而且存在测定时间和空间的不同,给全球碳循环研究造成了一定的障碍。不少人进行了这方面的研究,其结果见下表。

虽然动态法对气室内外的压力差很敏感,但是一般认为它能较好地反映土壤呼吸的真实速率。动态法结合便携式红外分析仪是今后的主导方向,它能够应用于任何草地类型。除少数试验外,田间测量时静态碱吸收法仅为动态室 IRGA 法测定值的 60%^[20]甚至更低^[21]。静态法能够同时进行多重复测定,对于空间变异性很大的土壤呼吸而言是很大的优点。土壤 pCO_2 梯度法需要 CO_2 扩散系数,该系数受土壤水分影响极大,十分不稳定,几乎不可能准确测定,因此该方法的准确性值得怀疑。除非需要同时了解其它气体,一般不采用这一方法。冠层 CO_2 梯度法也需 CO_2 扩散系数,同时还要求测定光合、地上部呼吸和动物呼吸,而且测定结果不稳定。它适宜于应用在面积广大、地形平坦、植被均匀、气象条件稳定的草地上。涡度相关法取样点只有一个,很容易改变测定面积,适宜于大面积均匀的草地。

此外,建立参数模型或机理模型,并据此推算土壤呼吸值是研究生态系统碳循环的一个重要方法^[22]。对于大尺度的研究,直接测定无法进行,间接的推算法可以获得有用的信息。模拟生态系统动态和全球变

化的众多模型中都包含有土壤呼吸模块^[23]。

表 2 土壤呼吸测定方法的比较

Table 2 Comparison of methods for determining soil respiration

作者 Authors	测定方法 Methods	试验条件 Experimental conditions	结果比较 Comparison of results	评价 Comments
de Jong 等 (1979) ^[11]	静态碱吸收法	0.07m ² , 24h 1 次	方法间季节动态不一致;	土壤 p CO ₂ 法对降水十分
	动态室 IRGA 法	0.28m ² , 1h 1 次	土壤 p CO ₂ 法测值最高,	敏感; 方法间差异的原因;
	土壤 p CO ₂ 法	0~15cm 土层, 1d 1 次	动态 IRGA 法最低, 冠层	土壤内和冠层内外 CO ₂ 扩
	冠层内 CO ₂ 梯度法	6min 1 次	上 CO ₂ 梯度法居中。静态	散系统取值的不准确; 各方
	冠层上 CO ₂ 梯度法	可代表 0.01~10 ⁴ m ² 面积	法与土壤 p CO ₂ 法相当。法对系统的干扰不一致; 各	冠层内 CO ₂ 梯度法与其它 方法代表的面积不一致。
			方法相距甚远	
Raich 等 (1990) ^[12]	静态碱吸收法	11L 体积	10 个点上两方法间无一致	在土壤呼吸速率为 1.7~
	静态 GC 法	5.1L 体积, 面积同上, 相 邻放置	性差异	11.4 时两方法都可以使用
Freijer 和 Bouten (1991) ^[13]	静态 GC 法		动态碱吸收法的测值较其 它两者高	静态 GC 法改变了 CO ₂ 浓 度梯度, 导致其扩散迅速降 低; 静态碱吸收法吸收速率 过慢, 两种方法都偏低估
Norman 等 (1992) ^[14]	静态碱吸收法	0.46L	静态碱吸收法总是低于动	方法间的差异的主要原因
	动态 IRGA 法	0.75L, 41.3cm ² 土壤室	态气室法; 土壤室和冠层	是测定上点间的空间变异,
	动态 IRGA 法	40L, 930cm ² 冠层室	室的结果十分吻合; 各种	考虑到这点, 各方法可使用
	动态 IRGA 法 涡度相关法	1m ³ 冠层室	方法的差异一般在 20% 以 内, 少数大于 50%	
Ewel 等 (1987) ^[15]	静态碱吸收法	11L 体积	静态碱吸收法低于动态	静态法低估了土壤呼吸速 率
	动态 IRGA 法		法, 呼吸速率高时更甚	
阪田 匡 司 (1995) ^[16]	动态 IRGA 法		动态气室法远高于土 p	CO ₂ 扩散系数是变化的, 难 以准确测定
Vose 等 (1997) ^[17]	土壤 p CO ₂ 法		CO ₂ 法	
	动态 IRGA 法	直径 0.1m, 高 0.1m; 取 15cm 和 30cm 土层处的 CO ₂	两种方法结果都很离散, 方法间差异大, 相关性弱 但统计上显著	土壤 p CO ₂ 法偏低
Bekku 等 (1995) ^[18]	静态 IRGA 法	野外 1 年的比较; 动态法	两种方法结果相近	通过控制取样量来减小动
	动态 IRGA 法	每次取样量 < 0.2% 体积		态室法的压力差问题后, 两 方法都可用
Rochette 等 (1997) ^[19]	静态碱吸收法	5 个点上的比较	除两个点外, 其它点上动	静态碱吸收法与动态 IRGA
	动态 IRGA 法		态 IRGA 法与静态法相差	法可比; 动态 IRGA 法与涡
	涡度相关法		不超过 20%; 动态 IRGA 法与涡度相关法间离散度 高	度相关法的差异源于测定 面积的不同

3 土壤呼吸的分类及其测定

土壤呼吸主要包括根系呼吸和基础土壤呼吸(Basal respiration), 后者由土壤微生物参与的有机物质矿化、土壤动物呼吸和土壤有机物质的化学氧化分解等过程产生。土壤中有机物质的化学氧化作用很弱, 对土壤呼吸的贡献极小。土壤动物呼吸所占比例说法不一, 有人估计中高产农田中土壤动物呼吸和化学氧化只占总呼吸量的 5%^[24], 但农田生态系统中蚯蚓有时候甚至起到决定性的作用^[25]。根系呼吸的贡献率随

生态系统的不同差异很大,而且往往难以和基础土壤呼吸完全区分^[1]。农田一般在 11%~95%^[25,26],森林 5%~90%^[27-28]。草地根系呼吸所占比例如下表。

表 3 不同草地生态系统土壤呼吸中根系呼吸所占比例
Table 3 Contribution of roots to soil respiration in different grasslands

生态系统 Types of ecosystems	根系呼吸所占比例 Percentage of root in total soil respiration(%)	生态系统 Types of ecosystems	根系呼吸所占比例 Percentage of root in total soil respiration(%)
高草原,美国 ^[29]	40	热带草地,印度 ^[35]	38
演替草原,美国 ^[25]	13~17	高山温带草原,印度 ^[36]	25~35
暖性须芒草,美国 ^[31]	25~30	热带稀树草原,澳大利亚 ^[37]	40
草甸羊茅,美国 ^[31]	68	<i>Solidago altissima</i> 群落,日本 ^[38]	38
热带草地,印度 ^[32~33]	36.4~42	人工草地 ^[39]	35~45
热带草地,印度 ^[34]	38	<i>Dupontia Fischeri</i> 冻原,Alaska ^[40]	33~70

为区分根系呼吸和微生物的作用,往往采用分步测定的方法。如用化学药剂杀死植物^[41,42]以得到微生物的贡献率,土壤灭菌法^[43,44]和水培^[45]法也曾被采用。室内以无根的土壤样品的呼吸作为微生物的贡献的方法也很常用。由于根际微生物数量和活性明显高于非根际土壤,而且根际微生物的活动极大地依赖于根系创造的微域环境,所以以混合土壤的测定值作为微生物呼吸会低估其作用^[5],用药剂杀死根系也会影响微生物的活性。另外自然情况下土壤呼吸应该包括表层凋落物受微生物作用的分解过程,用网袋法测定凋落物的分解速率,可以分别估计来源于土壤、根系和凋落物的 CO₂ 量。另一种方法是选择地下生物量差异极大的多点测定,根据根系生物量——土壤呼吸速率直线外推计算微生物的贡献^[35]。显然它也没有考虑根系对微生物活性的影响^[26]。

同位素判别法(Isotope discrimination)是一种区分土壤呼吸中 CO₂ 来源的新方法^[45]。其原理是呼吸和土壤有机质的腐解一般无 CO₂ 分馏效应(Fractionation),而根系、凋落物和土壤有机碳具有显著不同的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,因此来源于根系呼吸、凋落物分解和有机质腐解的 CO₂ 的 $\delta^{13}\text{C}$ 值相差很大。另外各过程产生的 CO₂ 在向大气扩散的过程中必然要和水蒸气进行氧同位素交换,使得 CO₂ 的 $\delta^{18}\text{O}$ 反映了土壤水的 $\delta^{18}\text{O}$ 和 CO₂ 的运动途径。土壤水在蒸发过程中形成了沿剖面的 $\delta^{18}\text{O}$ 梯度,表层最高。所以起源于表层凋落物分解、下层有机质腐解和根层的根系呼吸的 CO₂ 具有不同的 $\delta^{18}\text{O}$ 值。同时测定土壤呼吸释放的 CO₂ 的碳、氧同位素比率和其起源处的 CO₂ 的碳、氧同位素比率,就可以精确定量这 3 种来源的 CO₂ 的相对贡献率^[46]。

¹⁴C 标记法是另一类区分两种呼吸的方法。一种方案是向土壤中注入标记的模拟根际沉降物质^[26],并假设从标记土壤上释放的 ¹⁴CO₂ 都源于微生物呼吸。另一种是向根际注入不同浓度的标记底物,认为底物稀释直接影响微生物的呼吸而对根系呼吸没有作用,根据来自不同处理土壤上的 ¹⁴CO₂ 释放速率就可以推算土壤微生物的呼吸量。Johnansson 等^[31]则是向无根的土壤中添加 ¹⁴C 标记物,经过一个生长季的时间后测定剩余的未分解物的量,以损失量代表土壤微生物的呼吸量。

4 草地土壤呼吸的研究进展

研究土壤呼吸的工作相当丰富,大部分集中在中纬度的草原和森林,农田的工作也占相当大的比例。但是在干旱地区的研究十分缺乏,草原上的工作集中于北美和印度的湿润草地上,而在天然草原,尤其是广袤的干旱半干旱亚洲温带草原缺乏深入的工作。

4.1 草地土壤呼吸速率和 CO₂ 排放量

各种方法测定的土壤呼吸基本上都是瞬时或短时期内的土壤 CO₂ 释放速率,这对于评价土壤质量,研究土壤呼吸的影响因子,确定土壤微生物活性和冠层剖面 CO₂ 动态十分重要。但是探索土壤的碳素平衡,特别是全球变化下的生态系统碳流变化等长时间尺度的过程,土壤呼吸的季节动态和年 CO₂ 释放总量更为重要,而这方面的资料很少。

室内培养试验反映了微生物对土壤有机碳的转化强度,测定结果随土壤有机质含量和形态,以及向土壤添加的水分和有机物质的不同而异。中国的东北、西北等土壤有机碳含量高的土壤在室内培养过程中 CO₂ 释放速率最高。野外测定时的最高速率与测定方法关系密切,动态法明显高于静态法。当然各种方法

测定的土壤呼吸速率时空变异都相当大,即使同一方法之间也难以比较。一段时间内的累积 CO₂ 释放量更好地反映了群落的状况,它随土壤温度升高而提高,冬春的呼吸量低于夏秋,热带高于温带和冻原,温带草原的释放量随降水提高而增加。土壤温度和水分条件综合表现植物群落的生物量的差异,土壤呼吸随群生产力提高而提高。

表 4 草地土壤呼吸速率
Table 4 List of grassland soil respiration rates

土壤呼吸速率 Soil respiration rate	测定方法 Methods of measurement	植被,地点 Vegetation and location	备注 Remarks
室内培养 Lab incubation			
($\mu\text{gC/g} \pm \text{h}$)			
0~35.6	碱吸收法	羊草草原,中国东北 ^[47]	
0.6~0.9	碱吸收法	干草地 ^[48] ,德国	
1.0~2.3	碱吸收法	湿草地 ^[48] ,德国	
31.3	碱吸收法	中国西北草地 ^[49]	
4.3~15.2	碱吸收法	隐子草优势的草原,中国东北 ^[50]	生长季
9.2~15.2	碱吸收法	羊草优势的草原,中国东北 ^[50]	生长季
5.3~19.3	碱吸收法	热带草原,美国 Hawaii ^[51]	
野外测定 Field measurement			
($\text{mgC/m}^2 \cdot \text{h}$)			
227~450	涡度相关法	美国草原	生长旺季 ^[46]
0~54	静态 IRGA 法	北美混生草原,加拿大 Matador ^[41]	
0~245	动态 IRGA 法	高草草原,美国 Missouri ^[20]	
0~381	土壤 p CO ₂ 梯度法	北美混生草原,加拿大 Matador ^[41]	
98~118	静态碱吸收法	高草草原,美国 Kansas ^[52]	夏天
0~16	密闭室 IRGA	<i>Bouteloua gracilis</i> 草原,加拿大 Alberta ^[53]	冬春季
27.5~43	静态碱吸收法	高山温带草地,印度 Kumaun ^[35]	雨季
9.5~27.5	同上	同上	冬季和夏季
60~245	动态 IRGA 法	高寒草甸,青藏高原	曹广民等,个人交流
54.5~286	动态 IRGA 法	高寒草甸,青藏高原	张金霞等,个人交流
13.6~136	动态 IRGA 法	羊草~小禾草草原,中国内蒙古	盛修武等,个人交流

4.2 影响草地土壤呼吸的因素

众多的研究表明土壤呼吸具有极其强烈的时空变异性^[5]。在时间尺度上不仅有明显的季节变化,而且一天之内的波动幅度也很剧烈。空间上相距很近的点之间呼吸速率可以相差很大。

土壤呼吸的变异性与诸多因子有关。首先是群落的类型和发育阶段。不同群落类型的植物组成、气象条件和土壤环境等因子都不完全一样,因而群落的土壤呼吸也必然不同^[2]。草地群落一般具有明显的季相变化,对应着不同的群落生物量、碳素和分配同化能力、根系的数量和活性^[58-59]以及由此引起的根系分泌物数量和性质、土壤动物和根际微生物区系和活性的显著差异^[70],根系及基础土壤呼吸速率也不相同^[11]。同时植物吸收矿质养分的能力和数量也随发育进程而变化^[71],导致根系的生长呼吸和维持呼吸速率产生差异^[72];而且凋落物的质量和数量也随季节变化,凋落物分解速率也出现明显的季节动态^[73],这些都加剧了土壤呼吸的时间变异性。

其次是气象因子,其中温度和水分的影响最大。土壤呼吸的主要组分——根系呼吸和微生物呼吸都是依赖于温度和湿度的生物活动,在一定的范围内表现为随温度和水分增加而增加的趋势,在极端的温度和水分条件下则受到抑制^[74]。大多数情况下土壤呼吸速率是土壤一定深度地温^[75],或是一定层次内土壤含水量的函数^[76],有时将两者结合更好。例如东北羊草土壤呼吸与温度和土壤水分直线相关^[47,50]。美国多点研究表明土壤含水量和 10cm 地温是最主要的因素。采用方程式: $F = k(\theta_{20} - a)\exp(b(T_{10} - c))$ 能很好地模拟草原的土壤呼吸速率^[14]。Keith 等^[77]也认为土壤温度、湿度可以解释土壤呼吸变异的 97%。由于在

很多时候土壤呼吸随温度升高而显著提高其 Q_{10} 值大多在 2.0~2.5^[2], 因此全球变暖将促进土壤碳素损失^[75]。比较发现热带生态系统对温度升高更为敏感^[73]。

土壤理化性状也是影响土壤呼吸的重要因素。土壤类型比植物种类对土壤微生物的生物量和活性影响更大^[80]。氮磷缺乏是很多自然生态系统的限制因子, 这种情况下温度升高或水分条件的变化对碳素同化和异化过程影响与养分充足时大不一样^[16]。土壤呼吸与土壤有机质(SOM)含量及其组成有关。一般将 SOM 分为活性组分, 中间组分和惰性组分 3 种。CENTURY 模型将异质性土壤呼吸的 80% 归结为活性组分的分解, 其余 20% 为中间组分的贡献^[4]。同一地区不同海拔高度的草地基础土壤呼吸相差很大, 这与土壤 SOM 各组分的相对含量显著相关。SOM 的不同组分对温度和 CO₂ 浓度升高的反应不同^[17]。

人类活动也日益显著地改变着草原生态系统的土壤呼吸特征。首先人类活动可以直接改变植被特征, 如草地开垦为农田和农田撂荒, 草地营林, 建立人工草地, 开采矿产, 修建道路等都使植被组成和性质完全改变, 同时也改变了土壤和气候条件, 导致草地土壤呼吸的巨大改变^[52, 53]。在畜牧业发达的国家, 人工草地的比例都在 10% 以上, 人工草地植被碳素同化能力强^[81], 相应地根系及其分泌物增多, 土壤得到的活性有机碳量多, 土壤呼吸强度提高。而在其它地区, 草地开垦的比例比较高, 实践证明, 草地开垦后虽然植被生产力有所提高, 但由于土壤呼吸增强^[56], 土壤有机碳贮量迅速下降^[7]。

表 5 草地土壤季节或年呼吸排放 CO₂ 量(gC/m²)

Table 5 The released amount of soil of grassland of annual or seasons

土壤呼吸量 Amount of CO ₂ released	测定方法 Method of measurement	植被, 地点 Vegetation and location	备注 Remarks
146	静态碱吸收法	羊草草原, 中国东北 ^[54]	
187	模型	羊草草原, 中国内蒙古 ^[55]	
177	静态碱吸收法	大针茅草原, 中国内蒙古	崔晓勇等, 待发表, 6/25~9/25
234.5	模型法	高寒草甸, 青藏高原 ^[56]	据图估算
178	p CO ₂ 梯度法	北美混生草原, 加拿大 Saskatoon ^[57]	
147	微气象法	北美混生草原, 加拿大 Matador ^[1, 1]	据图估算
44	静态 IRGA	北美混生草原, 加拿大 Matador ^[1, 1]	
490	静态碱吸收法	北美混生草原, 加拿大 Matador ^[58]	
118	静态 IRGA	北美混生草原, 加拿大 Matador ^[1, 1]	据图估算
132	静态 GC 法	北美混生草原, 加拿大 ^[59]	
34~38	密闭室 IRGA	<i>Bouteloua gracilis</i> 草原, 加拿大 Alberta ^[64]	冬春季
230	模型	矮草草原, 美国 Colorado ^[60]	
488	静态碱吸收法	高草草原, 美国 Missouri ^[60]	
452	动态/IRGA	高草草原, 美国 Missouri ^[60]	
662	静态碱吸收法	高草草原, 美国 Oklahoma ^[60]	
390	静态碱吸收法	演替草原, 美国 South Carolina ^[58]	
470	静态碱吸收法	混生草原, 印度 ^[61]	
615~900	静态碱吸收法	混生草原, 印度 ^[62~63]	
568	静态碱吸收法	混生草原, 印度 ^[61]	
920a, 1554b	静态碱吸收法	a: 干草地, b: 湿草地, 德国 Kiel ^[62]	据图估算, 基础土壤呼吸
600~830	静态碱吸收法	草甸草原, 捷克 ^[62]	
787	静态碱吸收法	热带 Savanna ^[63]	
141, 339a	静态碱吸收法	半干旱草原 ^[64] , 美国	原状土柱, a 加水 7.60mm
380	气相色谱法	半干旱放牧地, 澳大利亚 ^[67]	
600	静态碱吸收法	稀树草原放牧地, 澳大利亚 ^[65]	
800	静态碱吸收法	热带 Savanna ^[66]	
1409	静态室 IRGA 法	<i>Solidago altissima</i> 群落, 日本 Osaka ^[68]	
60~119	模型	极地冻原 ^[67]	

其次, 放牧是草地最主要的利用方式, 适度放牧促进了草地生物量和生物(包括土壤生物)多样性的提
万方数据

高,根系、凋落物、动物粪便以及土壤动物和微生物数量提高^[86],从而促进土壤呼吸的提高。过度放牧又促使草地退化,植被稀疏,土壤条件恶化,土壤呼吸强度下降,长期刈割也又类似的效果^[87,88]。Hurdly 牧场模型也表明放牧强烈地影响草地 C、N 和水分过程对 CO₂ 浓度和温度升高的反应强度和方向^[89]。草地施肥、排灌等管理措施也通过改变土壤养分、通气、温度等理化性状影响植物生长,凋落物数量和质量、以及土壤生物活性,最终改变土壤呼吸速率^[61,90]。草地压实降低了土壤呼吸速度^[91],相反退化草场的恢复过程中土壤呼吸增强^[92]。森林砍伐后形成的草地土壤呼吸在十多年内都显著提高^[93]。

周期性火烧是许多草地得以维持的重要过程^[94],火烧将地表植被和凋落物直接转化为 CO₂,并使一定深度的表层土壤有机碳出现不同程度的损失,可以说火烧是土壤呼吸的猝发,短时间内非生物氧化作用达到极大值。另一方面,火烧改变了植被、土壤理化生物学性质,火烧后植物的生长,土壤有机碳的积累以及土壤微生物的动态过程等都不同于火烧之前^[95],因此火烧后土壤呼吸特征也将发生改变。

大气 CO₂ 浓度升高将对草地土壤呼吸产生显著的影响。主要途径是:

(1)根系生物量。CO₂ 浓度提高后 NPP 和根系生物量增加^[96]。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提高^[57]。同时 CO₂ 浓度升高加速了细根的衰老,促进了呼吸碳损失^[98]。

(2)土壤生物。CO₂ 浓度升高加速了根际沉降(Rhizodeposition)的过程^[97],为根际微生物提供了更丰富的活性碳源^[99],促进了根际微生物数量和活性的提高^[100]。不仅在根际,而且在非根际,微生物生物量和活性及呼吸碳损失都增加了^[101,102]。有试验发现虽然微生物生物量保持稳定,但其周期速度加快了^[103]。土壤动物呼吸也随 CO₂ 浓度升高而增加^[100]。

如果情况都如以上一样,那么 CO₂ 加浓必然导致草地土壤呼吸速率提高。不少资料也证实了这一点^[104,105]。然而另一些研究结果与此相背^[106,107]。原因是生态系统对 CO₂ 加浓的反应受其它环境因子状况的影响。当其它变量如水分、养分、温度是限制因子时,系统的对 CO₂ 加浓的反应可能是不变,甚至相反^[21,96]。因此必须针对不同系统具体分析才能得到正确的结论,这对于将点上的结果外推到大尺度上十分重要。

5 问题和展望

如上所述,土壤呼吸是全球碳素平衡中的重要过程,对这一领域尚需在如下方面进一步探索。

5.1 测定方法的改进 虽然已经发展了很多测定土壤呼吸的方法,但方法间结果的可比性差,难以获得大的时间和空间尺度上的准确数据。因此,探索新的测定方法十分迫切^[108~110]。

5.2 研究领域的扩大 到目前为止已经获得了大量的点上数据,所以建立可靠的方法将其外推到高层次上十分必要。另外目前的研究资料主要集中在北美和印度草原上,在中纬度干旱半干旱草原上的研究很少,而这类草地的面积大,对全球变化的敏感性强,所以迫切需要更深入的工作。CO₂ 加浓和温度、降水等的全球性变化对土壤呼吸的影响是当前研究的中心,在此过程中必需具体分析各生态系统的主要限制因子^[102],以避免简单推演产生错误。

5.3 草地土壤呼吸对温室效应的贡献 据研究,温室效应的 50%来自于大气 CO₂ 浓度的升高。相对海洋、化石和生物圈而言,大气圈是一个很小的碳库,因此它对全球碳流通的变化十分敏感。草地占陆地植被总面积的 20%,其土壤碳素贮量大,植物地下部生物量比例高,其年碳通量和系统的碳贮量都占陆地生态系统总量的 23%^[111],因此草地土壤呼吸对全球碳素平衡和大气 CO₂ 浓度变化具有显著作用。目前需要在总结已有的资料的基础上,补充观测数据,综合考虑各种因子,对草地土壤呼吸在温室效应中的贡献作出确切的评价。

5.4 人类活动对草地土壤呼吸的影响 人类活动的作用可能使草地土壤呼吸强度发生前所未有的巨大改变,并因此导致生态系统碳的源、库、流关系和强度发生改变,对大尺度过程产生影响。关注人类活动与草地土壤呼吸以及由此产生的相关问题将是今后研究的重点之一。

参考文献

- [1] Blanke M M, barritt B H, Kappel F. Contribution of soil respiration to the carbon balance of an apple orchard. *Acta*

- Hort. ,1997, **451**,337~344.
- [2] Raich W J, Schlesinger W H. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tullus*. ,1992, **44B**,81~99.
- [3] Dale V H. Terrestrial CO₂ flux; the challenge of interdisciplinary research. In: Dale V. H. ed. *Effects of land-use change on atmospheric CO₂ concentrations*. Springer-Verlag, 1994.
- [4] Schlesinger W H. an overview of the carbon cycle. In: Lai R. ed. *Soils and global change*. CRC Press, 1995.
- [5] Liebig M A, doran J W, Gardner J C. Evaluation of a field test kit for measuring selected soil quality indicators. *Agron. J.*, 1996, **88**(4):683~686.
- [6] Luizao F J, Proctor J, Thompson J, et al. Rain forest on Maraca Island, Roraima, Brazil; soil and litter process response to artificial gaps. *For. Ecol. Manag.*, 1998, **102**(2~3):291~303.
- [7] Espeleta J F, Eissenstat D M. Responses of citrus fine roots to localized soil drying; a comparison of seedlings with adult fruiting trees. *Tree Physiol.*, 1998, **18**(2):113~119.
- [8] Palmborg C, Bringmark L, Bringmark E, et al. Multivariate analysis of microbial activity and soil organic matter at a forest site subjected to low level heavy metal contamination. *Integ. Soil Anal. Ambio.*, 1998, **27**(1):53~57.
- [9] Nielson J W and Pepper I L. Soil respiration as an index of soil aeration. *Soil. Sci. Soc. Am. J.*, 1990, **54**:428~432.
- [10] Robert E S and Keity van C. Relationships between CO₂ evolution from soil, substrate temperature, and substrate moisture in four mature forest types in interior Alaska. *Can. J. For. Res.*, 1985, **15**:23~28.
- [11] de Jong E, Schappert H J V, MacDonald K B. Carbon dioxide evolution from virgin and cultivated soil as affected by management practices and climate. *Can. J. Soil. Sci.*, 1974, **54**:299~307.
- [12] Raich W J, Bowden R D, Steudler P A. Comparison of two static chamber techniques for determining carbon dioxide efflux from forest soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 1990, **54**:1754~1757.
- [13] Freijer J I and Bouten W. A comparison of field methods for measuring soil carbon dioxide evolution; experiments and simulation. *Plant Soil*, 1991, **135**:133~142.
- [14] Norman M J. Soil surface CO₂ fluxes and the carbon budget of a grassland. *J. Geophys. Res.*, 1992, **97**(D17):18845~18853.
- [15] Ewel K C, Cropper W P, Gholz H L. soil CO₂ evolution in Florida slash pine plantations. I. Changes through time. *Can. J. For. Res.*, 1987, **17**:325~329.
- [16] 阪田匡司·艾应伟译. 土壤呼吸流通囊状空隙测定法的改进. 农业新技术新方法译丛, 1995, (3):33~35.
- [17] Vose J M, Elliott K J, Johnson D W, et al. Soil respiration response to three years of elevated CO₂ and N fertilization in ponderosa pine (*Pinus ponderosa* Dougl. ex. Laws.). *Plant Soil*, 1997, **190**(1):19~28.
- [18] Bekku Y, Koizumi H, Nakada T. Measurement of soil respiration using closed chamber method; an IRGA technique. *Ecol. Res.*, 1995, **10**(3):369~373.
- [19] Rochette P, Eliert B, Gregorich E G, et al. Description of a dynamic closed chamber for measuring soil respiration and its comparison with other techniques. *Can. J. Soil. Sci.*, 1997, **77**(2):195~203.
- [20] Kucera C L and Kirkham D R. Soil respiration studies in tall grass prairie in Missouri. *Ecol.*, 1971, **52**:912~915.
- [21] Jensen L S, Mueller T, Tate K R, et al. Soil surface CO₂ flux as an index of soil respiration in situ; a comparison of two chamber methods. *Soil Biol. Biochem.*, 1996, **28**(10~11):1297~1306.
- [22] Forking S, Goulden ML, Wofsy S C, et al. Modeling temporal variability in the carbon balance of a spruce/moss boreal forest. *Glob. Change Biol.*, 1996, **2**(4):343~366.
- [23] McKane R B, rastetter E B, Shaver G R, et al. Reconstruction and analysis of historical changes in carbon storage in arctic tundra. *Ecol.*, 1997, **78**(4):1188~1198.
- [24] 崔玉亭, 卢进登, 韩纯儒. 集约高产农田生态系统有机物分解及土壤呼吸动态研究. 应用生态学报, 1997, **8**(1):59~64.
- [25] Hendriksen N B and Edwards C A. Earthworm effects on respiratory activity in a dung soil system. *Soil Biol. Biochem.*, 1997, **29**(3~4):347~351.
- [26] Swinnen J. Evaluation of the use of a model rhizodeposition technique to separate root and microbial respiration in soil. *Plant Soil*, 1994, **165**(1):89~104.
- [27] Johson D, geisinger D, Walker R, et al. Soil pCO₂, Soil respiration, and root activity I CO₂~fumigated and nitrogen-fertilized ponderosa pine. *Plant Soil*, 1994, **165**:129~138.
- [28] Thierion v and Laudelout H. contribution of root respiration to total CO₂ efflux form the soil of a deciduous forest. *Can. J. of For Res.*, 1996, **26**(7):1142~1148.
- [29] Coleman D C. Soil carbon balance in a successional grassland. *Oikos*, 1973, **24**:195~199.
- [30] Buyanovsky G A, Kucera C L, Wagner G H. Comparative analyses of carbon dynamics in native and cultivated ecosystems. *Ecol.*, 1987, **68**:2023~2031.

- [31] Johansson G. Release of organic C from growing roots of meadow fescue (*Festuca pratensis* L.). *Soil Biol. Biochem.*, 1992, **24**: 427~433.
- [32] Upadhyaya S D and Singh V P. Microbial turnover of organic matter in a tropical grassland soil. *Pedobio.*, 1981, **1**: 100~109.
- [33] Upadhyaya S D, Siddiqui S A, Singh V P. Seasonal variation in soil respiration of certain tropical grassland communities. *Trop Ecol.*, 1981, **22**(2): 157~161.
- [34] Pati D P, Behera N, Dash D M. Microbial and root contribution to total soil metabolism in a tropical grassland soil from Orissa, India. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 1983, **20**: 183~190.
- [35] Behera N, Joshi S K, Pati D P. Root contribution to soil metabolism in a tropical forest soil from Orissa, India. *Forest Ecol. Manag.*, 1990, **36**(2~4): 125~134.
- [36] Mukesh J and Joshi M. Patterns of soil respiration in a temperate grassland of Kumaun Himalaya, India. *J. Trop. For. Sci.*, 1995, **8**(2): 185~195.
- [37] Holt J A, Hodgen M J, Lamb D. Soil respiration in the seasonally dry tropics near Townsville, North Queensland. *Aust. J. Soil Res.*, 1990, **28**: 737~745.
- [38] Yoneda T and Okata H. An assessment of root respiration in a *Solidago altissima* community. *Nat. Sci. Appl. Sci.*, 1987, **36**(2): 147~158.
- [39] Silvola J, Alm J, Ahlholm U, et al. The contribution of plant roots to CO₂ fluxes from organic soils. *Biol. Fert. Soils*, 1997, **23**: 125~131.
- [40] Bunnell F L and Scoullar K A. ABISIO II, a computer simulation of carbon flux in tundra ecosystems. *Ecol. Bull.*, 1975, **20**: 425~448.
- [41] Redmann R E. Soil respiration in a mixed grassland ecosystem. *Can. J. Soil Sci.*, 1978, **58**: 119~123.
- [42] Nakane K, Kohno T, Horikoshi T. Root respiration rate before and just after clear felling in a mature, deciduous, broad-leaved forest. *Ecol. Res.*, 1996, **11**(2): 111~119.
- [43] Helal H M and Sauerbeck D. Short-term determination of the actual respiration rate of intact plant roots. In: McMichael B. L. and Persson H. eds. *Plant roots and their environment*. Elsevier, Amsterdam, 1991, 88~92.
- [44] Minchin P E H and McNaughton G S. Exudation of recently fixed carbon by non-sterile roots. *J. Exp. Bot.*, 1984, **35**: 74~82.
- [45] Leavitt S W, Paul E A, Galadima A, et al. Carbon isotopes and carbon turnover in cotton and wheat FACE experiments. *Plant Soil*, 1996, **187**: 147~155.
- [46] 林光辉, 柯 渊. 稳定性同位素技术于全球变化研究. 见: 李博主编. 现代生态学讲座. 北京: 科学出版社, 1995. 161~188.
- [47] 杨靖春, 倪 平, 祖元刚, 等. 东北羊草草原土壤微生物呼吸速率的研究. 生态学报, 1989, **9**: 139~143.
- [48] Dilly O, Mogge B, Kutsch L W, et al. Aspects of carbon and nitrogen cycling in soils of the Bornhöved Lake district. I. Microbial characteristics and emissions of carbon dioxide and nitrous oxide of arable and grassland soils. *Biogeochem.*, 1997, **39**: 189~205.
- [49] 赵勇斌, 胡美蓉, 邵煜廷. 甘肃天祝永丰滩干山草原土壤肥力状况及微生物生态的研究. 中国草原, 1984, **21**: 65~69.
- [50] 张崇邦, 杨靖春. 中国东北不同植被类型的羊草草原土壤微生物呼吸的初步研究. 应用生态学报, 1996, **7**(3): 293~298.
- [51] Townsend A R, et al. Soil carbon pool structure and temperature sensitivity inferred using CO₂ and ¹³CO₂ incubation fluxes from five Hawaiian soils. *Biogeochem.*, 1997, **38**: 1~17.
- [52] Grahmmer K, Jawson M D, Skopp J A. Day and night soil respiration from a grassland. *Soil Biol. Biochem.*, 1991, **23**(1): 77~81.
- [53] Coxson D S and Parkinson D. The pattern of winter respiratory response to temperature, moisture, and freeze-thaw exposure in *Bouteloua gracilis* dominated grassland soils of southwestern Alberta. *Can. J. Bot.*, 1987, **65**(8): 1716~1725.
- [54] 郭继勋. 羊草草原分解者亚系统. 长春: 吉林大学出版社, 1994.
- [55] 李凌浩, 刘先华, 陈佐忠. 内蒙古锡林河流域羊草草原生态系统碳素循环的研究. 植物学报, 1998, **40**(10): 955~961.
- [56] 李家豪, 杨 涛, 孙希春, 等. 高寒草甸生态系统分解者亚系统模型的研究. 见: 周 立, 王祖望主编. 高寒草甸生态系统研究的若干数学模型. 北京: 科学出版社, 1997. 165~181.
- [57] de Jong E, Redmann R E, Ripley E A. A comparison of methods to measure soil respiration. *Soil Sci.*, 1979, **127**(5): 300~306.
- [58] Coleman D C, Andrews R, Ellis J E, et al. Energy flow and partitioning in selected man managed and natural ecosys-

- tems. *Agro-Ecosys.*, 1976, **3**:45~54.
- [59] Warembourg F R and Paul E A, Seasonal transfers of assimilated ^{14}C in grassland: Plant production and turnover, soil and plant respiration. *soil Biol. Biochem.*, 1977, **9**:295~301.
- [60] Risser D G, Birney E C, Blocker H D, *et al.* The true prairie ecosystem. Hutchinson Ross Publ. Comp. 1981.
- [61] Gupta S R and Singh J S. Soil respiration in a tropical grassland. *Soil Biol. Biochem.*, 1981, **13**:261~268.
- [62] Tesarova M and Gloser J. Total CO_2 output from alluvial soils with two types of grassland communities. *Pedobiol.*, 1976, **16**:364~372.
- [63] Schulie E. soil respiration of tropical vegetation types. *Ecol.*, 1967, **48**:652~653.
- [64] Klein A D. seasonal carbon flow and decomposer parameter relationships in a semiarid grassland soil. *Ecol.*, 1977, **58**:184~192.
- [65] Bridge B J, Mott J J, Hartigan R J. The formation of degraded areas in the dry savanna woodlands of northern Australia. *Aust. J. Soil. Res.*, 1983, **21**:91~104.
- [66] Lamotte M. The structure and function of a tropical savanna. In: golley F. B. and Medina E. Eds. *Tropical ecological systems: Trends in terrestrial and aquatic research*. New York: Springer-Verlag, 1975. 179~222.
- [67] Ostendorf B and Salzberg K A. Modeling the influence of hydrological processes on spatial and temporal patterns of CO_2 soil efflux from an Arctic tundra catchment. *Arctic Alp. Res.*, 1996, **28**(3):318~327.
- [68] 陈佐忠, 黄德华. 内蒙古锡林河流域羊草草原与大针茅草原地下部分生产力 and 周特值的研究. 草原生态系统研究 (第 2 集), 北京: 科学出版社, 1988. 132~138.
- [69] Li G, Jiang R, Fu Y. Phytomass and the seasonal dynamics of an alpine meadow in Tianzhu. In: *Proceedings of the international al symposium on grassland vegetation*. Hohhot, PR China. 1987. 407~412.
- [70] 廖仰南, 张桂芝, 赵吉. 内蒙古草原土壤微生物生态学研究. 草原生态系统研究 (第 2 集), 北京: 科学出版社, 1988. 151~157.
- [71] 陈佐忠, 黄德华. 自然条件下大针茅草原几种主要植物氮、磷、钾、铁的季节动态. 植物生态学与地植物学学报, 1989, **13**:325~331.
- [72] Amthor J S. Plant respiratory responses to the environment and their effects on the carbon balance. In: Wilkinson R. E. ed. *Plant-environment interactions*. New York: Dekker, 1997. 501~554.
- [73] Yin C and Huang D. A model of litter decomposition and accumulation in grassland ecosystems. *Ecol. Mod.*, 1996, **84**:75~80.
- [74] Oomes M J M, Kuikman P J, Jacobs F H H. Nitrogen availability and uptake by grassland in mesocosms at two water levels and two water qualities. *Plant Soil*, 1997, **192**(2):249~259.
- [75] 刘绍辉, 方精云. 土壤呼吸的影响因素及全球尺度下湿度的影响. 生态学报, 1997, **17**(5):469~476.
- [76] Orchard V A, Cook F J, Corderoy D M. Field and laboratory studies on the relationships between respiration and moisture of two soils of contrasting fertility status. *Pedobiol.*, 1992, **36**(1):21~33.
- [77] Keith H, Jacobsen K L, Raison R J. Effects of soil phosphorus availability, temperature and moisture on soil respiration in *Eucalyptus pauciflora* forest. *Plant Soil*, 1997, **190**(1):127~141.
- [78] Seatedt T R, Coxwell C C, Ojima D S, *et al.* Controls of plant and soil carbon in a semihumid temperate grasslands. *Ecol. Appl.*, 1994, **4**(2):344~353.
- [79] Townwend A R, Vitousek P M, Holland E A. Tropical soils could dominate the short-term carbon cycle feedbacks to increased global temperatures. *Climatic Change*, 1992, **22**(4):293~302.
- [80] Groffman P M, Eagan P, Sullivan W M *et al.* Grass species and soil type effects on microbial biomass and activity. *Plant Soil*, 1996, **183**(1):61~67.
- [81] Schimel D S, braswell B H, Holland M, *et al.* Climatic, edaphic and biotic controls over storage and turnover of carbon in soils. *Global Biogeochem. Cycles*, 1994, **8**(3):279~293.
- [82] Sohlenius B and Sandor A. Ploughing of a perennial grassland-effect on the nematode fauna. *Pedobiol.*, 1989, **33**(4):199~210.
- [83] Sparkling G P, shepherd t G, and Kettles H A. Changes in soil organic C, microbial C and aggregate stability under continuous maize and cereal cropping, and after restoration to pasture in soils from the Manawatu region, New Zealand. *Soil and Till. Res.*, 1992, **24**(3):225~241.
- [84] 盛修武, 姜恕. 日本旱稗和燕麦光合特性的比较研究. 草原生态系统研究 (第 5 集), 北京: 科学出版社, 1997. 159~164.
- [85] Houghton R A. Changes in the storage of terrestrial carbon since 1850. In: Lai R, *et al.* eds. *Soil and Global Changes*. florida, CRC Press, 1995. 45~65. \=[86] 李永宏, 钟文勤, 康乐, 等. 放牧对草原生物多样性及其环境的影响. 草原生态系统研究 (第 5 集), 北京: 科学出版社, 1997. 1~70.
- [87] Davidson J L and Milthorpe F L. The effect of defoliation on the carbon balance of *Dactylis glomerata*. *Ann. Bot.*, 1976, **38**:1~10.

- 1966, **30**:185~198.
- [88] Osman A M. Root respiration of wheat plants as influenced by age, temperature, and irradiation of shoots. *Photosynthetica*, 1971, **5**:107~112.
- [89] Thornley J H M and Cannell M G R. Temperate grassland responses to climate change, an analysis using the Hurley Pasture Model. *Ann. Bot.*, 1997, **80**(2):205~221.
- [90] Ruess R W, Uliassi D D, mulder C P H, *et al.* Growth responses of *Carex ramenskii* to defoliation, salinity, and nitrogen availability: implications for geese ecosystem dynamics in western Alaska. *Ecosci.*, 1997, **4**(2):170~178.
- [91] Jensen L S, McQueen D J, Shepherd T G. Effects of soil compaction on N mineralization and microbial C and N. I. Field measurements. *Soil and Tillage Res.*, 1996, **38**(3~4):175~188.
- [92] Tongway D J and Ludwig J a. Rehabilitation of semiarid landscapes in Australia. I. Restoring productive soil Patches. *Rest. Ecol.*, 1996, **4**(4):388~397.
- [93] Neill C, Fry B, Melillo J M, *et al.* Forest and pasture derived carbon contributions to carbon stocks and microbial respiration of tropical pasture soils. *Oecol.*, 1996, **107**(1):113~119.
- [94] 周道玮主编. 草地火生态学进展, 吉林科学技术出版社, 1995.
- [95] 周道玮, 刘钟龄. 火烧对羊草草原植物群落组成的影响. 应用生态学报, 1994, **5**(4):371~377.
- [96] Owensby C E,auen L M, Coyne P I. Biomass production in a nitrogen-fertilized, tallgrass prairie ecosystem exposed to ambient and elevated levels of CO₂. *Plant Soil*, 1994, **165**:105~114.
- [97] Bernston G M and Bazzaz F A. Belowground positive and negative feedbacks on CO₂ growth enrichment. *Plant Soil*, 1996, **187**:119~131.
- [98] Fitter A H, Self G K, Wolfenden J, *et al.* Root production and mortality under elevated atmospheric carbon dioxide. *Plant Soil*, 1996, **187**:299~306.
- [99] Cardon Z G. Influence of rhizodeposition under elevated CO₂ on plant nutrition and soil organic matter. *Plant Soil*, 1996, **187**:277~288.
- [100] Runion G B, Curl E A, Rogers H H, *et al.* Effects of free-air CO₂ enrichment on microbial populations in the rhizosphere and phyllosphere of cotton. *Agric. For. Meteorol.*, 1994, **70**:117~130.
- [101] Zak D R, Pregitzer R S, Curtis P S, *et al.* Elevated atmospheric CO₂ and feedback between carbon and nitrogen cycles. *Plant Soil*, 1993, **151**:105~117.
- [102] Ritz K, Dighton J, Giller K E. Beyond the biomass: Compositional and Functional Analysis of Soil Microbial Communities. Chichester: John Wiley and Sons, 1994.
- [103] Holmes W E and Zak D R. Soil microbial biomass and net nitrogen mineralization in northern hardwood ecosystems. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 1993, **57**:1616~1622.
- [104] Ginkel J H van, Gorissen A Veen J A van, *et al.* carbon and nitrogen allocation in *Lolium perenne* in response to elevated atmospheric CO₂ with emphasis on soil carbon dynamics. *Plant Soil*, 1997, **188**(2):299~308.
- [105] Luo Y, Field C B, Mooney H A. Partitioning of photosynthates between shoot and root fraction to elevated [CO₂]: interaction among carbon, nitrogen and growth. *Plant Cell Environ.*, 1994, **17**:1195~1204.
- [106] Santruckova H and Simek M. Effect of soil CO₂ concentration on microbial biomass. *Biol. Fert. Soils*, 1997, **25**:269~273.
- [107] Korner C, Diemer M, Schappi B, *et al.* The responses of alpine grassland to four seasons of CO₂ enrichment: a synthesis. *Acta Oecol.*, 1997, **18**:165~175.
- [108] Magliulo v, Renella G, Trasor, A transit time portable system for measuring soil respiration. *Compu. Electr. Agri.*, 1997, **18**(1):43~54.
- [109] Fang C and Mondrieff J B. An improved dynamic chamber technique for measuring CO₂ efflux from the surface of soil. *Func. Ecol.*, 1996, **10**(2):297~305.
- [110] King J A and Harrison R. An automated chamber system to measure soil respiration. *Appl. Biol.*, 1995, **43**:87~94.
- [111] Minami K, Goudriaan J, Lantinga E A, *et al.* Significance of grasslands in emission and absorption of greenhouse gases. In: *Proceedings of the XVII international grassland congress*. New Zealand. 1231~1238.