

# 植物根呼吸对升温的响应

盛 浩 ,杨玉盛\* ,陈光水 ,高 人 ,曾宏达 ,钟羨芳

(福建省亚热带资源与环境重点实验室 ,福建师范大学地理研究所 ,福州 350007)

**摘要** 植物根呼吸碳释放量高达 18 Pg/a ,约为全球化石燃料燃烧碳排放量 (6.5 Pg/a) 的 2.8 倍。了解根呼吸对升温的响应对于构建陆地生态系统碳动态模型、评价地下碳库碳收支具有重要作用。短期升温能明显提高根呼吸速率 ,但在近乎恒定的温度梯度下 ,根呼吸速率可能逐渐恢复到温度变化前的水平。根呼吸的温度敏感性与植物种和测定的温度范围有关 ,其  $Q_{10}$  值介于 1.1 ~ 10 之间。在野外条件下 ,根呼吸的温度敏感性还会受到土壤湿度、养分状况、呼吸底物有效性、太阳辐射、光合产物的地下分配模式和天气状况等影响。通常根呼吸的温度敏感性比土壤微生物呼吸的温度敏感性高 ,但室内控制温度下和野外环割 (girdling) 实验中并未观测到类似现象。根呼吸是否具有温度适应性仍是一个尚未解决的重大科学问题。有关根呼吸对升温的适应机理仍不清楚 ,可能是碳循环研究存在不确定性的重要来源。今后的研究方向应集中在以下几方面 : (1) 深入探讨根呼吸的温度适应性 ; (2) 扩大对成年植物种的研究 ; (3) 扩大对环境因子交互影响和模拟研究 ; (4) 扩大对植物根呼吸测定和升温新技术的研究。

**关键词** 植物种 ,根呼吸 ,温度升高 , $Q_{10}$  ,温度敏感性 ,适应性 ,气候变化

文章编号 :1000-0933 (2007) 04-1596-10 中图分类号 :Q143 文献标识码 :A

## The dynamic response of plant root respiration to increasing temperature and global warming

SHENG Hao ,YANG Yu-Sheng\* ,CHEN Guang-Shui ,GAO Ren ,ZENG Hong-Da ,ZHONG Xian-Fang

Key Laboratory of Subtropical Resources and Environments of Fujian Province ,Institute of Geography ,Fujian Normal University ,Fuzhou 350007 ,China  
*Acta Ecologica Sinica* 2007 27 (4) :1596 ~ 1605.

**Abstract** :The global  $CO_2$  flux from plant root respiration is estimated to be about 18 Pg C year<sup>-1</sup> , which is around 2.8 times the rate of fossil fuel release in 1990's. Information about the underlying mechanisms responsible for the dynamic response of plant root respiration to temperature change is significant for evaluating belowground carbon budgets and developing carbon dynamics models in terrestrial ecosystems. In this mini review , we demonstrate that plant root respiration rates increase with increasing temperature in a short-term , but can return to initial rates when plants are exposed to higher temperatures in the longer term. The temperature sensitivity of plant root respiration relates to plant species and also is contingent upon the temperature range under consideration.  $Q_{10}$  values (an indicator of temperature sensitivity) range widely from about 1.1 to 10. In the field , the temperature sensitivity of plant root respiration is also affected by factors including soil moisture , nutrition regime , the availability of respiratory substrate , solar radiation , weather conditions and

基金项目 国家自然科学基金资助项目 (30300272) ,福建省自然科学基金重点资助项目 (D0510018)

收稿日期 2006-04-19 ;修订日期 2006-12-28

作者简介 盛浩 (1982 ~ ) ,男 ,湖南望城人 ,硕士生 ,主要从事地下生态过程对气候变化的响应。E-mail : shenghao82@163.com

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail : geoyys@fjnu.edu.cn

**Foundation item** The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30300272) ; The Key Project of Natural Science Foundation of Fujian Province (No. D0510018)

**Received date** 2006-04-19 ; **Accepted date** 2006-12-28

**Biography** SHENG Hao , Master candidate , mainly engaged in of response belowground ecological process to climate change. E-mail : shenghao82@163.com

photosynthetic activity. Generally, the sensitivity of root respiration to temperature is greater than that for soil heterotrophic respiration. However, similar phenomena was not necessarily found in a laboratory study where temperatures were controlled, nor in a stem-girdling experiment in the field. Whether rates of root respiration acclimate to soil temperature, and the underlying mechanisms controlling such acclimation are still unresolved scientific problems. Acclimation of plant root respiration may be an important source of uncertainty of recent climate change research. Such uncertainty will be reduced by targeting research on the acclimation of root respiration, with emphasis on old-growth plant species, and factors such as soil moisture, elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration and increasing N deposition. Application of new techniques such as isotopic technology for measuring root respiration and temperature free-air controlled enhancement (T-FACE) systems for warming plant canopies will enhance such understanding.

**Key Words :** plant species ;root respiration ;increasing temperature ; $Q_{10}$  value ;temperature sensitivity ;acclimation ; climate change

植物将光合作用固定的 35% ~ 80% 的碳输送到地下,保证根、菌根共生体和根分泌物生产和呼吸<sup>[1]</sup>。植物根呼吸是陆地碳循环的重要组成部分,亦是大气 CO<sub>2</sub> 的重要来源,其碳释放量高达 18 Pg/a<sup>[2]</sup>,比 20 世纪 90 年代全球化石燃料燃烧年均碳排放总量 (6.5 Pg)<sup>[3]</sup>还大一个数量级。在森林生态系统中,林木根呼吸占土壤呼吸的 10% ~ 90% (主要集中在 40% ~ 60%) 释放光合作用固定 CO<sub>2</sub> 的 8% ~ 52%,是森林碳循环的重要碳途径之一<sup>[4~7]</sup>。地表温度在 20 世纪升高了约 0.6℃,据预测到 2100 年将平均升高 1.4 ~ 5.8℃<sup>[8]</sup>。植物根呼吸对温度升高如何响应? 根呼吸与土壤微生物呼吸的温度敏感性是否一致? 这对构建陆地生态系统碳动态模型,评价地下碳库碳收支具有重要作用。鉴于此,本文综述国外有关植物根呼吸对升温的响应的研究成果,期望对未来国内开展相关研究有所裨益。

1 升温对根呼吸速率的影响

植物根组织通过呼吸作用利用蛋白质和氨基酸进行新陈代谢,为根生物量合成、维持和离子吸收等提供能量(如 ATP)和碳架(carbon skeletons)。植物根呼吸实质上是一系列酶促生化反应过程,受温度直接控制。从功能划分,植物根呼吸包括构建新组织的生长呼吸和维持现有组织的维持呼吸,生长呼吸由光合作用的反应速率决定,对温度变化反应不敏感<sup>[9,10]</sup>。相反,与维持呼吸有关过程的反应速率,如蛋白蛋合成和更新周转、细胞膜修复、离子浓度维持和代谢都与温度呈指数函数关系,维持呼吸对温度的变化非常敏感<sup>[11]</sup>。另外,植物根呼吸还可划分为活根呼吸、共生菌根呼吸和根际微生物呼吸,即:自养呼吸(活根呼吸)和异养呼吸(根际微生物呼吸)。通常将与根系联系紧密的共生菌根呼吸视为自养呼吸<sup>[1]</sup>。受方法学的限制,实际研究中仍难以精确区分活根呼吸和根际微生物呼吸<sup>[5,12,13]</sup>。目前野外研究大多将活根呼吸、共生菌根呼吸和根际微生物呼吸合称根际呼吸,也将根际呼吸视为根呼吸<sup>[4,14~16]</sup>。自养根呼吸包括细根呼吸和粗根呼吸(以细根呼吸为主)。细根和粗根在功能、呼吸活性、周转时间和分布上截然不同,细根呼吸和粗根呼吸对升温的响应存在明显差异。细根一般分布在土壤表层,细根呼吸受温度波动影响很大。粗根分布较深,土壤较稳定,粗根呼吸受温度波动影响小。野外研究表明细根呼吸和粗根呼吸对季节性温度变化具有不同响应模式<sup>[17]</sup>。通常细根呼吸速率、呼吸活性比粗根高,而且周转时间短。温度变化对细根呼吸的影响明显大于粗根呼吸<sup>[18~21]</sup>。

在自然条件下,土壤温度是植物根呼吸的主要驱动因子之一<sup>[22~25]</sup>。在林内光照和水分等不对植物生理活动产生限制条件下,较高的土壤温度一般导致较高的根呼吸速率<sup>[26~28]</sup>。研究表明根呼吸速率与温度在短期上呈指数关系、阿列纽斯特征曲线关系、线性关系或非线性关系<sup>[4,7,19,27,28~30]</sup>。升温可以引起土壤湿度降低,增加植物地下碳分配,提高根呼吸速率<sup>[14]</sup>。在湿度不受限制条件下,升温可以加速养分矿化和促进 N 的扩散,增加根组织 N 含量,促进根呼吸<sup>[31~34]</sup>。升温也可以使根呼吸呈减少趋势。土壤温度升高可以减少土壤水分,形成干旱胁迫,减少根呼吸<sup>[26,35]</sup>。当温度超过 35 ~ 40℃ 时,高温破坏蛋白质,也会减少根呼吸<sup>[36]</sup>;

根组织 N 含量较高会导致细根死亡率较高,从而减少根呼吸<sup>[33]</sup>。升温可能使根呼吸出现适应或改变植物碳分配,使根呼吸保持稳定<sup>[14,23,35,37]</sup>。但新近的环割(girdling)实验发现植物林冠层光合作用活性和新近光合产物地下分配的季节模式可能比土壤温度更重要<sup>[15,38,39]</sup>。Kuzakov 等<sup>[40]</sup>用同位素方法研究遮荫对 C<sub>3</sub> 植物春小麦(*Triticum aestivum* L. var. Andy)根际呼吸的影响,发现光合作用是根际呼吸的主要驱动因子。Janssens 等<sup>[41]</sup>对 18 个 EUROFLUX 森林生态系统 CO<sub>2</sub> 通量研究后,认为在 1a 内,总初级生产力(GPP)比温度更能解释根呼吸变化。Fitter 等<sup>[42]</sup>研究不同海拔下两种草本植物根呼吸后,发现辐射通量才是控制这类群落根呼吸的主要驱动因子,而并非温度。Ekblad 等<sup>[38,43]</sup>报道空气温度和相对湿度等天气条件,对根呼吸具有更直接和快速影响。

2 根呼吸的温度敏感性

2.1 根呼吸的温度敏感性及其影响因素

根呼吸的温度敏感性(一般指  $Q_{10}$  值,即温度升高 10℃ 根呼吸速率增加的倍数)变化很大(介于 1.1 ~ 10, 见表 1),但多数  $Q_{10}$  值介于 1.5 ~ 3.0 之间。据此区域或全球碳循环模拟模型(如 CENTURY、ROTH-C 模型等)通常假设根呼吸的  $Q_{10}$  值为 2.0 来计算根呼吸对温度升高的变化量<sup>[45~46]</sup>。尽管统计分析表明 CO<sub>2</sub> 分析方法(碱吸收法、红外分析法和气相色谱法)、根系呼吸分离方法(挖壕沟法和离体根法)对林木根呼吸  $Q_{10}$  值的影响不显著<sup>[47]</sup>。但植物根呼吸  $Q_{10}$  值与植物种和测定温度范围有关(见表 1.)。根呼吸  $Q_{10}$  值并非定值,低温时较高,短期内随温度升高而降低<sup>[48~50]</sup>。Palta 和 Nobel<sup>[51]</sup>研究 2 年生龙舌兰(*Agave deserti*)根呼吸,发现当温度从 5℃ 升至 55℃ 时,  $Q_{10}$  值从 2.2 下降至 1.1。通常通过测定季节温度变化下的根呼吸速率来估计根呼吸对温度变化的敏感性,但在自然条件下,除温度因子外,根呼吸的季节变化不可避免的会受到各种因子的交互影响。因此,应用季节性温度变化下获得的根呼吸的  $Q_{10}$  值来模拟根呼吸对气候变化的响应要谨慎,可能得出错误的预测结果。但 Burton 等<sup>[52]</sup>发现裸子植物和被子植物在 6 ~ 24℃ 下测定的根呼吸平均  $Q_{10}$  值为 2.7 和 2.6,二者相差不大。在低温时,根呼吸  $Q_{10}$  值主要受呼吸酶最大活性控制,而在高温时主要受底物有效性控制<sup>[7,49]</sup>。根呼吸  $Q_{10}$  值可能具有底物依赖性。Covey-Crump 等<sup>[52]</sup>研究表明根呼吸的  $Q_{10}$  值与可溶性糖浓度呈正相关,添加外源葡萄糖使根呼吸  $Q_{10}$  值增加。

表 1 不同植物种/类型与不同测定温度范围下根呼吸的温度敏感性

Table 1 The temperature sensitivity of plant root respiration estimated by different plant species/type and measurement temperature			
植物种/类型 Plant species /type	$Q_{10}$ 值 $Q_{10}$ value	测定温度和 $Q_{10}$ 计算方法 Measurement Temperature and $Q_{10}$ Calculation Method	参考文献 Reference
辐射松 <i>Pinus radiata</i>	1.5 ~ 2.0	5 ~ 25℃ 下测定 指数方程 Measured at 5 ~ 25℃ ; exponential equation	[71]
颤白杨 <i>Populus tremuloides</i>	2.19 ~ 3.9	5 ~ 15℃ ,15 ~ 25℃ 下测定 非线性方程 Measured at 5 ~ 15℃ and 15 ~ 25℃ ; nonlinear equation	[26]
颤白杨 <i>Populus tremuloides</i>	2.7	12 ,18 ,24℃ 下测定 指数方程 Measured at 12 ,18 ,24℃ ; Exponential equation	[60]
纸皮桦 <i>Betula papyrifera</i>	2.9	12 ,18 ,24℃ 下测定 指数方程 Measured at 12 ,18 ,24℃ ; Exponential equation	[60]
美洲落叶松 <i>Larix laricina</i>	2.5	12 ,18 ,24℃ 下测定 指数方程 Measured at 12 ,18 ,24℃ ; Exponential equation	[60]
短叶松 <i>Pinus banksiana</i>	2.3	12 ,18 ,24℃ 下测定 指数方程 Measured at 12 ,18 ,24℃ ; Exponential equation	[60]
黑云杉 <i>Picea marina</i>	2.3	12 ,18 ,24℃ 下测定 指数方程 Measured at 12 ,18 ,24℃ ; Exponential equation	[60]
落叶松 <i>Larix gmelinii</i>	4.17 ~ 5.56	7.8 ~ 18.4℃ 下测定 指数方程 Measured at 7.8 ~ 18.4℃ ; exponential equation	[6]
加州沼松 <i>Pinus muricata</i>	2.2 ~ 2.4	5 和 15℃ 下测定 线性方程 Measured at 5 ,15℃ ; linear equation	[56]
美国黄松 <i>Abies lasiocarpa</i>	2.0	5 ,12 ,18 ,25℃ 下测定 线性方程 Measured at 5 ,12 ,18 ,25℃ ; linear equation	[63]

续表 1

植物种/类型 Plant species /type	$Q_{10}$ 值 $Q_{10}$ value	测定温度和 $Q_{10}$ 计算方法 Measurement Temperature and $Q_{10}$ Calculation Method	参考文献 Reference
恩格曼云杉 <i>Picea engelmanni</i>	2.0	5 ,12 ,18 ,25℃ 下测定 线性方程 Measured at 5 , 12 , 18 , 25℃ ;linear equation	[63 ]
北美乔松 <i>Pinus strobus</i>	2.0	5 ~25℃ 下测定 指数方程 Measured at 5 –25℃ ; exponential equation	[17 ]
硬木混交林 Mixed-hardwood stand	4.6	2 ~24℃ 下测定 指数方程 Measured at 2 –24℃ ; exponential equation	[16 ]
混交林 Mixed forest	5.0	8.7 ~18.5℃ 下测定 指数方程 Measured at 8.7 –18.5℃ ; exponential equation	[55 ]
香脂白杨 <i>Populus balsamifera</i>	2.4	6 ~24℃ 下测定 指数方程 Measured at 6 –24℃ ; exponential equation	[32 ]
白云杉 <i>Picea glauca</i>	2.9	6 ~24℃ 下测定 指数方程 Measured at 6 –24℃ ; exponential equation	[32 ]
糖枫 <i>Acer saccharum</i>	2.7	6 ~24℃ 下测定 指数方程 Measured at 6 –24℃ ; exponential equation	[32 ]
糖枫 <i>Acer saccharum</i> Marsh.	1.95 ~2.15	5 ~20℃ 下测定 线性方程 Measured at 5 –20℃ ;linear equation	[31 ]
红果云杉人工林 <i>Pinus resinosa</i> plantation	3.0	6 ~24℃ 下测定 指数方程 Measured at 6 –24℃ ; exponential equation	[32 ]
硬木混交林 Mixed hardwoods	2.4	6 ~24℃ 下测定 指数方程 Measured at 6 –24℃ ; exponential equation	[32 ]
栎树 <i>Quercus-Carya</i>	3.1	6 ~24℃ 下测定 指数方程 Measured at 6 –24℃ ; exponential equation	[32 ]
鹅掌楸 <i>Liriodendron tulipifera</i>	2.6	6 ~24℃ 下测定 指数方程 Measured at 6 –24℃ ; exponential equation	[32 ]
食松 <i>Pinus edulis</i>	2.6	6 ~24℃ 下测定 指数方程 Measured at 6 –24℃ ; exponential equation	[32 ]
櫻核圆柏 <i>Juniperus monosperma</i>	2.4	6 ~24℃ 下测定 指数方程 Measured at 6 –24℃ ; exponential equation	[32 ]
栎树混交林 ( Mixed <i>Quercus</i> )	2.4	6 ~24℃ 下测定 指数方程 Measured at 6 –24℃ ; exponential equation	[32 ]
湿地松人工林 <i>Pinus elliotii</i> plantation	2.5	6 ~24℃ 下测定 指数方程 Measured at 6 –24℃ ; exponential equation	[32 ]
柑橘 <i>Citrus volkameriana</i>	2.1	20 ~35℃ 下测定 指数方程 Measured at 20 –35℃ ; exponential equation	[53 ]
柠檬 <i>Citrus sinensis</i> (L. ) Osbeck	1.8 ~2.0	10 ~40℃ 下测定 指数方程 Measured at 10 –40℃ ; exponential equation	[23 ]
水杨梅 <i>Geum rossii</i>	2.03	4 ,10 ,18 ,25℃ 下测定 线性方程 Measured at 4 , 10 , 18 , 25℃ ;linear equation	[72 ]
水杨梅 <i>Geum. rossii</i>	1.91	4 ,10 ,18 ,25℃ 下测定 线性方程 Measured at 4 , 10 , 18 , 25℃ ;linear equation	[72 ]
水杨梅 <i>Geum. triforum</i>	1.17	4 ,10 ,18 ,25℃ 下测定 线性方程 Measured at 4 , 10 , 18 , 25℃ ;linear equation	[72 ]
水杨梅 <i>Geum. triforum</i>	1.09	4 ,10 ,18 ,25℃ 下测定 线性方程 Measured at 4 , 10 , 18 , 25℃ ;linear equation	[72 ]
北极菊 <i>Dupontia fischeri</i>	2.5 ~2.0	0 ~20℃ 下测定 线性方程 Measured at 0 –20℃ ;linear equation	[73 ]
莎草 <i>Carex aquatilis</i>	2.5 ~2.0	0 ~20℃ 下测定 线性方程 Measured at 0 –20℃ ;linear equation	[73 ]
长叶蒲公英 <i>Plantago lanceolata</i>	1.86 ~1.93	13 和 21℃ 下测定 线性方程 Measured at 13 , 21℃ ;linear equation	[74 ]
羊茅 <i>Festuca ovina</i>	2.5 ~10	3 ,9 ,16℃ 下测定 线性方程 Measured at 3 , 9 , 16℃ ;linear equation	[42 ]
小麦 <i>Triticum aestivum</i>	1.8 ,1.59 ,1.49 ,1.32	15 ,20 ,25 ,30℃ 下测定 线性方程 Measured at 15 , 20 , 25 , 30℃ ;linear equation	[75 ]

自然条件下 根呼吸  $Q_{10}$  值还受到土壤湿度<sup>[24, 35, 53]</sup>、养分状况<sup>[22, 31]</sup>、呼吸底物有效性<sup>[7]</sup>、太阳辐射<sup>[42]</sup>、天气状况<sup>[43]</sup>和光合产物的地下分配模式<sup>[15, 38, 39]</sup>等因子的影响。Bryla<sup>[35]</sup>等在室内恒定温度 25℃ 和 35℃ 下,发

现室内干旱土壤条件使 Volkamer 柠檬 (*Citrus volkameriana*) 幼苗根呼吸下降 60% 后, 温度从 25℃ 升至 35℃ 或从 35℃ 降至 25℃ 对根呼吸速率没有影响, 根呼吸温度敏感性降低。陈光水等<sup>[24]</sup>在野外发现格氏栲 (*Castanopsis kawakamii*) 天然林、格氏栲人工林和杉木 (*Cunninghamia lanceolata*) 人工林根系呼吸在极端干旱季节, 虽然土壤温度较高, 但由于降水减少、土壤湿度降低, 根系呼吸速率反而减缓, 3 种亚热带森林根系呼吸的温度敏感性均出现不同程度降低。

## 2.2 根呼吸与土壤异养呼吸温度敏感性差异

根呼吸温度敏感性一般比土壤异养呼吸高。Boone 等<sup>[6]</sup>在美国马萨诸塞州温带落叶混交林实验中发现根呼吸比全土土壤呼吸、微生物呼吸的温度敏感性高, 其  $Q_{10}$  值分别为 4.6、3.5 和 2.5。Epron 等<sup>[54]</sup>通过原位测定山毛榉林 (*Fagus sylvatica* L.) 根际呼吸对季节温度变化的敏感性, 发现根际呼吸的  $Q_{10}$  值为 3.9, 明显高于微生物呼吸。Widén 等<sup>[55]</sup>在瑞典的温带混交林实验中发现细根呼吸比土壤总呼吸的温度敏感性高, 其  $Q_{10}$  值分别为 5.0 和 2.1。Lavigne 等<sup>[30]</sup>发现不同海拔梯度下冷杉林 (*Abies balsamea* (L.) Mill.) 根呼吸比异养呼吸对年均温变化反应更敏感。然而, 室内控制温度下和野外环割实验中未观测到类似现象。Bååth 和 Wallander<sup>[56]</sup>在室内控制 5、15℃ 和 22℃ 的实验生态系内研究根源呼吸 (包括根、外生菌根菌丝和根际微生物呼吸) 和无根土壤呼吸与温度关系时, 发现在 5~15℃ 下根呼吸、菌根呼吸和无根土壤呼吸的  $Q_{10}$  值介于 2~3, 三者  $Q_{10}$  值相差不大, 而在 15~22℃ 内, 根源呼吸的  $Q_{10}$  值比无根土壤呼吸  $Q_{10}$  值低, 分别为 2.3 和 3.5。Bhupinderpal-Singh 等<sup>[59]</sup>对瑞典北部 45~55 年生的苏格兰赤松 (*Pinus sylvestris*) 进行环割实验, 在 20 d 内土壤温度下降 6℃ 情况下, 发现土壤异养呼吸急剧减少, 根呼吸却变化不大。杨玉盛等<sup>[57]</sup>和陈光水等<sup>[24]</sup>对闽北格氏栲天然林、格氏栲人工林和杉木人工林根系呼吸和土壤异养呼吸进行 2a 定位研究, 发现在气候正常时期, 杉木人工林根系呼吸温度敏感性高于土壤异养呼吸温度敏感性, 但在持续高温、干旱胁迫时期, 杉木人工林根系呼吸温度敏感性低于土壤异养呼吸温度敏感性, 格氏栲天然林和格氏栲人工林则未出现类似现象。

## 3 根呼吸的温度适应性

根呼吸的温度适应性又称根呼吸热适应 (thermal acclimation)、呼吸稳态 (respiration homeostasis), 指的是植物在环境温度变化后对根呼吸速率进行的一种后续调节 (subsequent adjustment), 用以补偿初始温度变化产生的效应。通常表现为生长在不同温度下的植物, 在各自生长温度下测定的根呼吸速率相差不大<sup>[7, 49, 58]</sup>。植物根组织可能在高温时调低呼吸速率, 出现高温适应, 也可能在低温时调高呼吸速率, 出现低温适应 (见图 1)。Edwards 等<sup>[59]</sup>在开顶式同化箱 (OTC) 中温度升高 4℃,  $\text{CO}_2$  分压增加 30 Pa 下, 在 3 个生长季节测定红枫和糖枫根呼吸, 发现糖枫根呼吸对高温响应不明显, 可能对高温出现适应。Bryla 等<sup>[55]</sup>发现室内湿润土壤条件下, 温度从 25℃ 升至 35℃ 或从 35℃ 降至 25℃, Volkamer 柠檬 (*Citrus volkameriana*) 幼苗根呼吸迅速增加或降低, 但 4 d 后根呼吸速率又回复到初始水平, Volkamer 柠檬幼苗根呼吸对高温和低温均出现适应。后来 Bryla 等<sup>[23]</sup>又用设计独特的根室控制温度变化, 发现短期内、湿润土壤条件下 20 年生的 Valencia 橘树 [*Citrus sinensis* (L.) Osbeck] 细根呼吸速率随温度升高呈指数增加, 但在 10~40℃ 不同恒定温度下, 细根呼吸速率不随温度升高呈指数增加, 超过 23℃ 后橘树细根呼吸速率减缓, 出现对高温的适应。Fitter 等<sup>[62]</sup>在英国 Pennines 北部沿 171~845 m 海拔梯度, 年均温相差约 4.5℃ 的 4 块试验地, 通过移地实验发现 *Festuca ovina*, *Juncus squarrosus*, *Nardus stricta* 3 种草本植物根呼吸速率与年均温无关, 根呼吸对低温出现适应。Gunn 和 Farrar<sup>[29]</sup>将 *Bellis perennis* 和 *Poa annua* 幼苗置于 16℃ 和 20℃ 的生长箱内生长 33 d, 在 20℃ 测定根呼吸速率, 发现生长在 16℃ 下两植物种幼苗根呼吸速率比生长在 20℃ 下分别高 78% 和 38%, 短期温度从 16℃ 升至 20℃ 根呼吸速率明显高于长期温度维持 20℃ 下根呼吸速率, 他们认为长期高温下植物根呼吸下调, 出现高温适应。Tjoelker 等<sup>[60]</sup>将颤白杨 (*Populus tremuloides* Michx.)、纸皮桦 (*Betula papyrifera* Marsh.)、美洲落叶松 (*Larix laricina* [Du Roi] K. Koch)、黑云杉 (*Picea mariana* [Mill.] B. S. P.) 和短叶松 (*Pinus banksiana* Lamb.) 5 种北方森林树种幼苗在温度为 18/12、24/18℃ 和 30/24℃ (有光照/无光照) 和不同  $\text{CO}_2$  浓度的生长箱内生长 91 d, 在 12、18℃ 和 24℃ 下测定根呼吸速率, 与不考虑温度适应性的根呼吸模型模拟值相比较, 发现 18/12℃

下根呼吸测量值高于 12℃ 时模拟值 ,而 30/24℃ 下根呼吸测量值低于 24℃ 时模拟值 5 种北方森林树种幼苗根呼吸出现不同程度的低温和高温适应 其中针叶树对温度变化的适应程度高于阔叶树。Covey-Crump 等<sup>[52]</sup>将 *Plantago* 幼苗在 23℃ 的生长箱中水培 5d ,然后部分移至 15/10℃ (白天/晚上)生长箱生长 7d ,在 5 ~ 50℃ 下测定生长 23℃ 和 15/10℃ 下 *Plantago* 幼苗根呼吸速率 ,发现生长在 23℃ 和 15/10℃ 下的 *Plantago* 幼苗根呼吸速率相差不大 ,根呼吸出现对低温的长期适应。为研究根呼吸是否出现对昼夜温度变化的适应 ,Covey-Crump 等又将在 23℃ 的生长箱中水培 5d 的 *Plantago* 幼苗部分移至日均温为 12.5℃ 但白天和夜晚温差不同 (18/7、17/8、15/10、14/11℃ 和 13/12℃ ,白天/夜晚)的生长箱生长 7 d ,在 5 ~ 25℃ 下测定其根呼吸速率 ,发现较低的夜间温度下根呼吸相差不大 ,*Plantago* 幼苗根呼吸出现对较低夜间温度的短期适应。Burton 等<sup>[61]</sup>在室内恒定温度 6、18℃ 和 24℃ 下 ,发现糖枫 (*Acer saccharum* Marsh. )天然林和红松 (*Pinus resinosa* Ait. )人工林细根呼吸速率与土壤温度没有明显关系。Loveys 等<sup>[62]</sup>将 16 个植物种 (包括草本、禾本、灌木和乔木)幼苗于 18、23℃ 和 28℃ 恒温的生长箱内水培 14 d ,开展植物根呼吸的长期温度适应实验 ,将其中 9 个植物种水培于 25/20℃ (白天/晚上)生长箱中生长 14 d 后 ,再移至 15/10℃ 的生长箱中生长 7 d ,开展植物根呼吸短期温度适应实验。他们发现不同植物种根呼吸对温度的适应程度差异很大 ,长期适应实验中根呼吸的适应程度高于短期适应实验。

也有根呼吸不具有温度适应性的报道。Sowell 和 Spomer<sup>[63]</sup>对英国针枞 (*Picea engelmannii*)林分和亚高山带冷杉 (*Abies lasiocarpa*)林分的研究均未发现根呼吸对温度变化的适应现象。Bryla 等<sup>[65]</sup>发现 Volkamer 柠檬 (*Citrus volkameriana*)幼苗在 110d 的生长季节里 ,根呼吸未出现对季节性温度变化的适应。Weger 和 Guy<sup>[64]</sup>将 1 年生白云杉 (*Picea glauca* (Moench) Voss)幼苗置于 4、11、18℃ 下生长 7 周 ,分别在 4、11、18、25℃ 和 32℃ 测定根呼吸速率 ,发现根呼吸随测定温度的升高而增加 ,根呼吸未对生长温度出现适应。Zogg 等<sup>[25]</sup>发现不同纬度地带 ,生长季节温度介于 6 ~ 18℃ 下 ,糖枫 (*Acer saccharum* Marsh. )细根呼吸速率随温度升高呈指数增加 ,细根呼吸未对季节温度变化出现适应。Gunn 和 Farrar<sup>[29]</sup>将 *Dactylis glomerata* 幼苗置于 16℃ 和 20℃ 的生长箱内生长 33 d ,在 20℃ 测定根呼吸速率 ,发现短期温度从 16℃ 升至 20℃ 与长期温度维持在 20℃ 下根呼吸相差不大 ,*Dactylis glomerata* 幼苗根呼吸未出现对高温的适应。Burton 等<sup>[61]</sup>在美国密歇根州野外无雪季节研究糖枫 (*Acer saccharum* Marsh. )天然林和红松 (*Pinus resinosa* Ait. )人工林细根呼吸速率与土壤温度季节变化的关系 ,发现从 4 月至 11 月份 ,细根呼吸速率与土壤温度呈指数增加。

根呼吸温度适应性的机理仍不清楚 ,对适应现象的解释主要有以下几种。第一 ,从植物与环境因子的关系上 ,主导因子地位的转移可能导致根呼吸温度敏感性的下降。除温度外 ,根呼吸受多种环境因子影响 ,其中包括土壤水分、养分和光合产物地下分配模式等。在温度较低情况下 ,温度是植物根系酶活动的主导因子<sup>[7]</sup>。随着温度的升高 ,酶活动的限制逐渐解除 ,植物根系活性上升 ,其它因子就有可能转变为主导因子 ,植

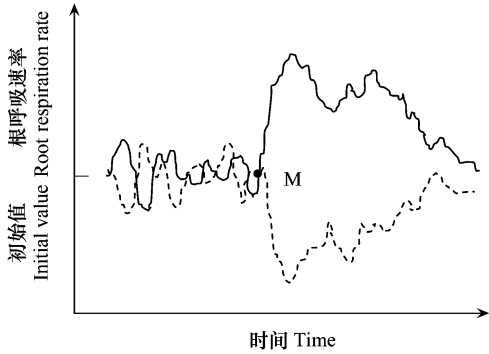


图 1 植物根呼吸温度适应性理论例子

Fig. 1 Theoretical example of plant root respiration acclimates to temperature

土壤温度保持恒定 ,根呼吸速率变化较小 (M 点之前) ;土壤温度升高 ,根呼吸速率短期显著增加 ,高温维持一段时间后 ,根呼吸速率下调至初始值附近 ,出现高温适应 (M 点后实线) ;土壤温度降低 ,根呼吸速率短期显著减少 ,根呼吸速率上调至初始值附近 ,出现低温适应 (M 点后虚线) Under constant soil temperature , plant root respiration slightly fluctuates near the initial value (before the point of M) ; When the soil temperature increased , root respiration rate increasing rapidly ; After the high temperature sustained for a long time , root respiration down-regulates to the initial value and acclimates to high temperature (the solid line after M) ; When the soil temperature decreased , root respiration rate rapidly decreasing ; After the low temperature sustained for a long time , root respiration up-regulates to the initial value and acclimates to low temperature (the dashed line after M)

物根系需要作出必要调整,从而限制、修饰或掩盖温度效应<sup>[65,66]</sup>。如:干旱条件下,根呼吸并不受短期或长期温度转变的影响<sup>[35]</sup>。Dewar 等<sup>[62]</sup>则认为底物的有效性控制根呼吸对温度升高的短期和长期响应模式。如:低温时植物根受到底物有效性的限制,会调高呼吸速率,当暴露在较温暖环境后,根呼吸无法迅速增加,可能导致呼吸速率与温度之间缺乏明显关系<sup>[42]</sup>。此外,当根呼吸的大部分功能体现生长而非维持功能时,由于生长呼吸对温度变化不敏感,表观根呼吸也可能出现对温度变化不敏感。第二,在植物种水平上,不同植物种根呼吸对温度变化的适应能力可能不同,会导致根呼吸对温度变化的适应现象只在一部分植物种中出现。第三,在植物个体水平上,根呼吸对温度的适应现象可能要在近乎恒定的温度梯度下较易出现<sup>[35]</sup>。自然界中,短期温度波动较大,可能不利于根呼吸出现适应,从而导致根呼吸没有出现对昼夜和季节性温度变化的适应现象。实验室内,保持恒定的温度梯度无法精确模拟自然界温度的迅速变化,可能导致实验室研究结果与自然条件下的不一致。根呼吸对升温的适应也可能需要温度超过一定的生理阈值后才出现<sup>[23]</sup>,如果研究者实验或观测的温度差异不够大,根呼吸也不会出现适应。第四,在组织水平上,升温也可能对植物组织产生热胁迫,减少植物组织呼吸酶活性和对呼吸产物(如 ATP)的需求,进而减少根呼吸<sup>[7]</sup>。第五,在细胞水平上,升温可能限制氧气通过细胞膜进行扩散,限制根呼吸<sup>[68]</sup>。

根呼吸的温度适应性对生态系统碳平衡具有重要意义。一方面,植物组织对环境的适应性能减少温度对根呼吸的影响,从而减少持续高温造成碳的损失<sup>[69]</sup>。另一方面,根呼吸对升温的适应对未来气候变暖可能起负反馈作用,很大程度上减少地下碳库的损失<sup>[66]</sup>。如果根呼吸对温度变化出现快速适应,其释放的  $\text{CO}_2$  将大大小于长期适应释放的  $\text{CO}_2$  量。目前,模型对根呼吸的预测主要基于呼吸速率与温度之间的正反馈关系,而一旦根呼吸出现对高温(低温)的适应,长期上将导致我们高估(低估)未来气候变暖对根呼吸  $\text{CO}_2$  释放量的影响<sup>[65]</sup>。由于土壤表层受温度波动影响大,对根呼吸的温度适应性研究主要集中在土壤表层根系。土壤底层(10cm 以下)温度一般较恒定,如果底层根呼吸对高温(或低温)出现适应,根呼吸释放的  $\text{CO}_2$  量也可能被高估(低估)<sup>[23]</sup>。根呼吸是否对温度变化出现适应仍是科学上尚未解决的重大问题之一。根呼吸的温度适应性在一些植物种中确实存在,但还需更多的研究结论支持,才能具有普遍意义。适应性可能是碳循环研究存在不确定性的重要来源。因此,充分了解根呼吸的温度适应性有助于我们预测未来地下过程对气候变化的响应。

#### 4 研究展望

鉴于植物根呼吸在全球 C 循环中具有重要地位和作用,应加强在全球变暖背景下,植物根呼吸对未来气候变化的可能反馈影响的研究。

(1) 深入探讨根呼吸的温度适应性。根呼吸是否出现温度适应现象?如果出现,是低温适应还是高温适应?其潜在机理又是怎样?控制根呼吸对温度变化产生适应现象的关键因子是什么?不同植物种根呼吸出现温度适应的时间需多长?是短期适应(几分钟到几小时)、中期适应(几小时到几天)还是长期适应(几个月到几年)?不同植物种根呼吸对温度变化的适应程度怎样?是部分适应还是完全适应?菌根真菌和共生微生物分解者的呼吸活动是否出现对温度变化的适应?目前,这一系列重大科学问题仍未得到很好的解决。

(2) 扩大对成年植物种的研究。目前实验室控制温度下有关根呼吸对升温响应的研究绝大多数集中在植物种幼苗期,对成年植物种研究较少。由于同一植物种处于不同的生长阶段,对升温的响应可能不一致,特别是细根。因为幼苗根系尚处于生长阶段,细根呼吸体现生长功能为主,而成熟植物种细根更多体现维持功能。生长呼吸与维持呼吸的温度敏感性差异很大。因此,对于成熟的植物种,升温对根呼吸的影响可能存在较大差异。

(3) 扩大对环境因子交互影响与模拟研究。未来全球变化的特征包括  $\text{CO}_2$  浓度升高、全球变暖、降水量区域分布发生变化和 N 沉降增加等。我们研究的最终目的是评价根呼吸对未来气候变化的响应,但各种环境因子必然会与温度交互在一起共同影响根呼吸。目前研究考虑单一温度因子影响较多,对温度、湿度、 $\text{CO}_2$  浓度和 N 沉降等因子交互影响考虑较少。未来研究需要设计多因子交互影响下的过程响应实验,影响因子

应包括温度、湿度和 CO<sub>2</sub> 浓度等。

(4) 扩大对植物根呼吸测定和升温新技术的研究。植物根呼吸对升温的响应的传统研究方法和手段本身或多或少存在缺陷, 其研究结果可能无法真正的反映根呼吸对升温的响应。目前, 无论是在野外还是室内, 适宜的升温方法结合精确实用的根呼吸测定技术仍在探索之中, 广泛引入根呼吸原位测定、同位素方法和自由大气控制升温实验等新技术, 在一定程度上能提高实验结果的准确性。

References :

[1] Ryan M G , Law B E. Interpreting , measuring , and modeling soil respiration. *Biogeochemistry* ,2005 , 73 :3 –27.

[2] Raich J W , Schlesinger W H. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus* ,1992 ,44B :81 –99.

[3] Prentice I C , Farquhar G D , Fasham M J R , *et al.* The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide. In : Houghton J T , Ding Y , Griggs D J , *et al.* eds. *Climate Change 2001 : the Scientific Basis*. Cambridge : Cambridge University Press ,2001. 183 –237.

[4] Yang Y S , Dong B , Xie J S , *et al.* A review of tree root respiration : significance and methodologies. *Acta Phytocologica Sinica* ,2004 ,28 ( 3 ) :426 –434.

[5] Yang Y S , Dong B , Xie J S , *et al.* Soil respiration of forest ecosystems and its response to global change. *Acta Ecologica Sinica* ,2004 ,24 ( 3 ) :583 –591.

[6] Jiang L F , Shi F C , Wang H T , *et al.* Root respiration in *Larix gmelinii* plantations in northeast China. *Plant Physiology Communications* ,2004 ,40 ( 1 ) :27 –30.

[7] Atkin O K , Edwards E J , Loveys B R. Response of root respiration to change in temperature and its relevance to global warming. *New Phytologist* ,2000 ,147 :141 –154.

[8] Albritton D L , Allen M R , Baede A P M , *et al.* Summary for Policymakers. In : Houghton J T , Ding Y , Griggs D J , *et al.* eds. *Climate Change 2001 : the Scientific Basis*. Cambridge : Cambridge University Press ,2001. 1 –83.

[9] Ryan M G. Effects of climate change on plant respiration. *Ecological Application* ,1991 ,1 :157 –167.

[10] Amthor J S. The McCree-de wit-penning de vries-thornldy respiration paradigms :30 years later. *Annals of Botany* ,2000 ,86 :1 –20.

[11] Saxe H , Cannell M G R , Johnsen Ø , *et al.* Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytologist* ,2001 ,149 :369 –400.

[12] Wang W , Guo J. The contribution of root respiration to soil CO<sub>2</sub> efflux in *Puccinellia tenuiflora* dominated community in a semi-arid meadow steppe. *Chinese Science Bulletin* ,2006 ,51 ( 6 ) :697 –703.

[13] Sheng H , Yang Y S , Chen G S , *et al.* Controls on the temperature sensitivity of soil heterotrophic respiration :  $Q_{10}$  variability and analysis. *Journal of Subtropical Resources and Environment* ,2006 ,1 ( 1 ) :74 –83.

[14] Vogel J G , Valentine D W , Ruess R W. Soil and root respiration in mature Alaskan black spruce forests that vary in soil organic matter decomposition rates. *Canadian Journal of Forest Research* ,2005 ,35 :161 –174.

[15] Höglberg P , Nordgren A , Buchmann N , *et al.* Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature* ,2001 ,411 :789 –792.

[16] Boone R D , Nadelhoffer K D , Canary J D , *et al.* Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration. *Nature* ,1998 ,396 :570 –572.

[17] Vose J M , Ryan M G. Seasonal respiration of foliage , fine roots , and woody tissues in relation to growth , tissue N , and photosynthesis. *Global Change Biology* ,2002 ,8 :182 –193.

[18] Pregitzer K S , Laskowski M J , Burton A J , *et al.* Variation in sugar maple root respiration with root diameter and soil depth. *Tree Physiology* ,1998 ,18 :665 –670.

[19] Desrochers A , Landhäusser S M , Lieffers V J. Coarse and fine root respiration in aspen (*Populus tremuloides*). *Tree Physiology* ,2002 ,22 :725 –732.

[20] Gill R A , Jackson R B. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. *New Phytologist* ,2000 ,147 :13 –31.

[21] Pendall E , Bridgman S , Hanson P J , *et al.* Below-ground process responses to elevated CO<sub>2</sub> and temperature : a discussion of observations , measurement methods , and models. *New Phytologist* ,2004 ,162 :311 –322.

[22] Maier C A , Kress L W. Soil CO<sub>2</sub> evolution and root respiration in 11 year-old loblolly pine (*Pinus taeda*) plantations as affected by moisture and nutrient availability. *Canadian Journal of Forest Research* ,2000 ,30 :347 –359.

[23] Bryla D R , Bouma T J , Hartmond U , *et al.* 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 and Environment* ,2001 ,24 :781 –790.

[24] Chen G S , Yang Y S , Wang X G , *et al.* Root respiration in a natural forest and two plantations in subtropical China : seasonal dynamics and controlling factors. *Acta Ecologica Sinica* ,2005 ,25 ( 8 ) :1941 –1947.

[25] Fahey T J , Yavitt J B. An in situ approach for measuring root-associated respiration and nitrate uptake of forest trees. *Plant and soil* ,2005 ,272 :125 –131.

[26] Burton A J , Pregitzer K S , Zogg G P , *et al.* Drought reduces root respiration in sugar maple forests. *Ecological Applications* ,1998 ,8 :771 –778.



- [27] Lin G, Ehleringer J R, Rygielwicz P T, *et al.* Elevated CO<sub>2</sub> and temperature impacts on different components of soil CO<sub>2</sub> efflux in Douglas-fir terracosms. *Global Change Biology*, 1999, 5 : 157 – 168.
- [28] Pregitzer K S, King J S, Burton A J, *et al.* Responses of tree fine roots to temperature. *New Phytologist*, 2000, 147 : 105 – 115.
- [29] Gunn S, Farrar J F. Effects of a 4°C increase in temperature on partitioning of leaf area and dry mass, root respiration and carbohydrates. *Functional Ecology*, 1999, 13 : 12 – 20.
- [30] Lavigne M B, Boutin R, Foster R J, *et al.* Soil respiration responses to temperature are controlled more by roots than by decomposition in balsam fir ecosystems. *Canadian Journal of Forest Research*, 2003, 33 : 1744 – 1753.
- [31] Zogg G P, Zak D R, Burton A J, *et al.* Fine root respiration in northern hardwood forests in relation to temperature and nitrogen availability. *Tree Physiology*, 1996, 16 : 719 – 725.
- [32] Burton A J, Pregitzer K S, Ruess R W, *et al.* Root respiration in North American forests : effects of nitrogen concentration and temperature across biome. *Oecologia*, 2002, 131 : 559 – 568.
- [33] Pregitzer K S, Zak D R, Maziasz J, *et al.* Interactive effects of atmospheric CO<sub>2</sub> and soil N availability on fine roots of *populus tremuloides*. *Ecological Applications*, 2000, 10 : 18 – 33.
- [34] Ryan M G, Hubbard R M, Pongracic S, *et al.* Foliage, fine-root, woody-tissue and stand respiration in *Pinus radiata* in relation to nutrient status. *Tree Physiology*, 1996, 16 : 333 – 343.
- [35] Bryla D R, Bouma T J, Eissenstat D M. Root respiration in citrus acclimates to temperature and slows during drought. *Plant, Cell and Environment*, 1997, 20 : 1411 – 1420.
- [36] Fang C, Moncrieff J B. The dependence of soil CO<sub>2</sub> efflux on temperature. *Soil Biology & Biochemistry*, 2001, 33 : 155 – 165.
- [37] Chen G S, Yang Y S, Qian W, *et al.* Total belowground carbon allocation in *Castanopsis kawakamii* and Chinese fir plantations in subtropical area of Chian. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25 (11) : 2824 – 2829.
- [38] Ekblad A, Höglberg P. Natural abundance of <sup>13</sup>C in CO<sub>2</sub> respired from forest soils reveals speed of link between tree photosynthesis and root respiration. *Oecologia*, 2001, 127 : 305 – 308.
- [39] Bhupinderpal S, Nordgren A, Lofvenius M O, *et al.* Tree root and soil heterotrophic respiration as revealed by girdling of boreal Scots pine forest : extending observations beyond the first year. *Plant, Cell and Environment*, 2003, 26 : 1287 – 1296.
- [40] Kuzyakov Y, Cheng W. Photosynthesis controls of rhizosphere respiration and organic matter decomposition. *Soil biology & Biochemistry*, 2001, 33 : 1915 – 1925.
- [41] Janssens I A, Lankreijer H, Matteucci G, *et al.* Productivity overshadows temperature in determining soil and ecosystem respiration across European forests. *Global Change Biology*, 2001, 7 : 269 – 278.
- [42] Fitter A H, Graves J D, Self G K, *et al.* Root production, turnover and respiration under two grassland types along an altitudinal gradient influence of temperature and solar radiation. *Oecologia*, 1998, 114 : 20 – 30.
- [43] Ekblad A, Boström B, Holm A, *et al.* Forest soil respiration rate and  $\delta^{13}\text{C}$  is regulated by recent above ground weather conditions. *Oecologia*, 2005, 143 : 136 – 142.
- [44] Parton W J, Scurlock J M O, Ojima D S, *et al.* Observation and modeling of biomass and soil organic matter dynamics for the grassland biome worldwide. *Global Biogeochemistry Cycles*, 1993, 7 : 785 – 809.
- [45] Jenkinson D S, Adams D E, Wild A. Model estimates of CO<sub>2</sub> emissions from soil in response to global warming. *Nature*, 1991, 351 : 304 – 306.
- [46] Raich J W, Rastetter E B, Mello J M, *et al.* Potential net primary productivity in south America : application of a global model. *Ecological Application*, 1991, 1 : 399 – 427.
- [47] Wang W J, Wang H M, Zu Y G, *et al.* Characteristics of root, stem, and soil respiration  $Q_{10}$  temperature coefficients in forest ecosystems. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29 (4) : 680 – 691.
- [48] Tjoelker M G, Oleksyn J, Reich P B. Modelling respiration of vegetation : evidence for a general temperature-dependent  $Q_{10}$ . *Global Change Biology*, 2001, 7 : 223 – 230.
- [49] Atkin O K, Tjoelker M G. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *Trends in Plant Science*, 2003, 8 : 343 – 351.
- [50] Lenton T M, Huntingford C. Global terrestrial carbon storage and uncertainties in its temperature sensitivity examined with a simple model. *Global Change Biology*, 2003, 9 : 1333 – 1352.
- [51] Palta J A, Nobel P S. Root respiration for *Agave deserti* : influence of temperature, water status and root age on daily patterns. *Journal of Experimental Botany*, 1989, 40 : 181 – 186.
- [52] Covey-Crump E M, Attwood R G, Atkin O K. Regulation of root respiration in two species of *Plantago* that differ in relative growth rate : the effect of short- and long-term changes in temperature. *Plant Cell and Environment*, 2002, 25 : 1501 – 1513.
- [53] Bouma T J, Nielsen K L, Eissenstat D M, *et al.* Estimating respiration of roots in soil interactions with soil CO<sub>2</sub>, soil temperature and soil water content. *Plant and Soil*, 1997, 195 : 221 – 232.
- [54] Epron D, Le Dantec V, Dufrene E, *et al.* Seasonal dynamics of soil carbon dioxide efflux and simulated rhizosphere respiration in a beech forest. *Tree Physiology*, 2001, 21 : 145 – 152.
- [55] Widén B, Majdi H. Soil CO<sub>2</sub> efflux and root respiration at three sites in a mixed pine and spruce forest : seasonal and diurnal variation. *Canadian Journal of Forest Research*, 2001, 31 : 786 – 796.
- [56] Bååth E, Wallander H. Soil and rhizosphere microorganisms have the same  $Q_{10}$  for respiration in a model system. *Global Change Biology*, 2003, 9 :

1788 – 1791.

[57] Yang Y S , Chen G S , Xie J S , *et al.* Soil heterotrophic respiration in native *Castanopsis kawakamii* forest and monoculture *castanopsis kawakamii* plantations in subtropical China. *Acta Pedologica Sinica* ,2006 ,43 ( 1 ) :53 – 61.

[58] Cao M K , Yu G R , Liu J Y , *et al.* Multi-scale observation and cross-scale mechanistic modeling on terrestrial ecosystem carbon cycle. *Science in China Ser. D Earth Science* ,2005 ,48 (supp. I ) :17 – 32.

[59] Edwards N T , Norby R J Below-ground respiratory responses of sugar maple and red maple sapling to atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment and elevated air temperature. *Plant and Soil* ,1999 ,206 :85 – 97.

[60] Tjoelker M G , Oleksyn J , Reich P B. Acclimation of respiration to temperature and CO<sub>2</sub> in seedlings of boreal tree species in relation to plant size and relative growth rate. *Global Change Biology* ,1999 ,5 :679 – 691.

[61] Burton A J , Pregitzer K S. Field measurements of root respiration indicate little to no seasonal temperature acclimation for sugar maple and red pine. *Tree Physiology* ,2003 ,23 :273 – 280.

[62] Loveys B R , Atkinson L J , Sherlock D J , *et al.* Thermal acclimation of leaf and root respiration :an investigation comparing inherently fast- and slow- growing plant species. *Global Change Biology* ,2003 ,9 :895 – 910.

[63] Sowell J B , Spomer G G. Ecotypic variation in root respiration rate among elevational populations of *Abies lasiocarpa* and *Picea engelmannii*. *Oecologia* ,1986 ,68 :375 – 379.

[64] Weger H G , Guy R D. Cytochrome and alternative pathway respiration in white spruce (*picea glauca* ) roots. Effects of growth and measurement temperature. *Physiologia Plantarum* ,1991 ,83 :675 – 691.

[65] Chen Q S , Li L H , Han X G , *et al.* Responses of soil respiration to temperature in eleven communities in Xilingol grassland , Inner Mongolia. *Acta Phytoecologica Sinica* ,2003 ,27 (4 ) :441 – 447.

[66] Chen Q S , Li L H , Han X G , *et al.* Acclimatization of soil respiration to warming. *Acta Ecologica Sinica* ,2004 ,24 (11 ) :2649 – 2655.

[67] Dewar R C , Medlyn B E , McMurtrie R E. Acclimation of respiration/photosynthesis ratio to temperature :insights from a model. *Global Change Biology* ,1999 ,5 :615 – 622.

[68] Jia B R , Zhou G S , Wang F Y , *et al.* Affecting factors of soil microorganism and root respiration. *Chinese Journal of Applied Ecology* 2005 ,16 (8 ) :1547 – 1552.

[69] Bolstad P V , Reich P , Lee T. Rapid temperature acclimation of leaf respiration rates in *Quercus alba* and *Quercus rubra*. *Tree Physiology* ,2003 ,23 :969 – 976.

[70] Luo Y Q , Wan S Q , Hui D F , *et al.* Acclimatization of soil respiration to warming in a tall gass prairie. *Nature* ,2001 ,413 :622 – 625.

[71] Ryan M G , Hubbard R M , Pongracic S , *et al.* Foliage , fine-root , woody-tissue and stand respiration in *Pinus radiata* in relation to nitrogen status. *Tree Physiology* ,1996 ,16 :333 – 343.

[72] Higgins P D , Spomer G G. Soil temperature effects on root respiration and the ecology of alpine and subalpine plants. *Botanical Gazette* ,1976 ,137 :110 – 120.

[73] Billings W D , Godfrey P J , Chabot B F , *et al.* Metabolic acclimation to temperature in Arctic and alpine ecotypes of *Oxyria digyna*. *Arctic and Alpine Research* ,1971 ,3 :277 – 289.

[74] Snakman G , Hofstra R J J. Energy metabolism of *Plantago lanceolata* , as affected by change in root temperature. *Physiologia Plantarum* ,1982 ,56 :33 – 37.

[75] Gifford R M. Whole plant respiration and temperature long-term versus short-term distinctions for modeling. *Global Change Biology* ,1995 ,1 :385 – 396.

参考文献：

[4] 杨玉盛 ,董彬 ,谢锦升 .等. 林木根呼吸及测定方法进展. *植物生态学报* ,2004 ,28 (3 ) #26 ~ 434.

[5] 杨玉盛 ,董彬 ,谢锦升 .等. 森林土壤呼吸及其对全球变化的响应. *生态学报* 2004 24 (3 ) 583 ~ 591.

[6] 姜丽芬 ,石福臣 ,王化田 .等. 东北地区落叶松人工林的根系呼吸. *植物生理学通讯* 2004 40 (1 ) 27 ~ 30.

[12] 王妮 ,郭继勋. 松嫩草甸草地碱茅群落根呼吸对土壤呼吸的贡献. *科学通报* 2006 51 (5 ) 559 ~ 564.

[13] 盛浩 ,杨玉盛 ,陈光水 .等. 土壤异养呼吸温度敏感性 ( $Q_{10}$ ) 的影响因子. *亚热带资源与环境学报* 2006 1 (1 ) 74 ~ 83.

[24] 陈光水 ,杨玉盛 ,王小国 .等. 格氏栲天然林与人工林根系呼吸季节动态及影响因素. *生态学报* 2005 25 (8 ) :1941 ~ 1947.

[37] 陈光水 ,杨玉盛 ,钱伟 .等. 格氏栲和杉木人工林地下碳分配. *生态学报* 2005 25 (11 ) 2824 ~ 2829.

[47] 王文杰 ,王慧梅 ,祖元刚 .等. 林木非同化器官与土壤呼吸的温度系数  $Q_{10}$  值的特征分析. *植物生态学报* 2005 29 (4 ) 680 ~ 691.

[57] 杨玉盛 ,陈光水 ,谢锦升 .等. 格氏栲天然林与人工林土壤异养呼吸特性及动态. *土壤学报* 2006 43 (1 ) 53 ~ 61.

[58] 曹明奎 ,于贵瑞 ,刘纪远 .等. 陆地生态系统碳循环的多尺度试验观测和跨尺度机理模拟. *中国科学 D 辑* 2004 34 (增刊 I ) 1 ~ 14.

[65] 陈全胜 ,李凌浩 ,韩兴国 .等. 温带草原 11 个植物群落夏秋土壤呼吸对气温变化的响应. *植物生态学报* 2003 27 (4 ) #41 ~ 447.

[66] 陈全胜 ,李凌浩 ,韩兴国 .等. 土壤呼吸对温度升高的适应. *生态学报* 2004 24 (11 ) 2649 ~ 2655.

[68] 贾丙瑞 ,周广胜 ,王凤玉 .等. 土壤微生物与根系呼吸作用影响因子分析. *应用生态学报* 2005 16 (8 ) :1547 ~ 1552.