

大气 CO₂ 浓度升高对植物-土壤系统地下过程影响的研究

马红亮 朱建国 谢祖彬
(中国科学院南京土壤研究所 南京 210008)

摘要 综述了大气 CO₂ 浓度升高对根系、根际、根系分泌物、土壤呼吸和土壤物质转化和 C、N 循环影响的研究进展, 阐述了有关实验的研究情况, 以及它们在整个生态系统响应大气 CO₂ 浓度升高中的重要作用、目前研究中存在的争论、以及还需要研究的领域和方向及其研究的重要性。

关键词 CO₂ 浓度升高; 根系; 根际; 根系分泌物; 土壤呼吸; C、N 循环

中图分类号 S153.61

自 19 世纪 70 年代工业革命以来, 由于人类活动的影响, 主要是由于煤炭、石油等化石燃料的燃烧, 大气 CO₂ 浓度正逐步上升, 已由 100 多年前的 260~280 μmol/mol 上升到目前的 350 μmol/mol 左右, 并继续以每年 1~2 μmol/mol 的速度增加^[1]。有学者估计, 到 2050 年前后大气 CO₂ 浓度将升高到 450~550 μmol/mol 之间, 到 21 世纪末将达到 700 μmol/mol^[2]。由于 CO₂ 是植物进行光合作用的原料, 大气 CO₂ 浓度的升高势必影响植物的生理反应, 影响植物地上与地下部分质量和生物量的分配, 影响土壤中根系和生物的活动, 进而引起植物群落结构和功能的变化, 这样的影响越来越引起人们的重视^[3, 4]。

1 大气 CO₂ 浓度升高对植物-土壤系统地下过程的影响

响应大气 CO₂ 浓度升高的研究大部分集中在地上植物部分, 尽管有关光合作用对 CO₂ 响应的研究有了很大进展, 但在回答有关陆地生态系统响应的重大问题时, 仅研究光合作用是不足以解决问题的。整个植物响应大气 CO₂ 浓度升高的情况, 需要对植物-土壤系统地下过程有所认识。

1.1 大气 CO₂ 浓度升高对根系生物量的影响

研究根系对 CO₂ 浓度升高的响应, 测定最多的是根系的干重, 它占有根系研究中的 50%。在大气 CO₂ 浓度升高的情况下, 87% 的研究发现, 不考

虑植物的品种或研究条件, 根系的干重是增加的^[5]。而且在植物器官中根系是增加最大的^[6, 7], 导致根/总茎比率 (R/TS) 增加的结果占到约 41%。然而, 在农业、森林和自然群落物种的研究中有约 13%~20% 的 R/TS 是降低的, 其中 R/TS 增加的结果多发生在农作物上, 特别是以根和块茎作为农产品的作物^[8], 而且自然群落物种 R/TS 增加的可能性比森林物种要多, 森林在响应 CO₂ 浓度升高时 R/TS 没有变化。在同一植物种类里不同的品种之间 R/TS 也有很大的变化, 可能是不同的研究中不同的试验条件所导致 (比如, 植物处在 CO₂ 浓度升高条件下的方法和持续时间, 相互处理之间的变异等等)。有关 CO₂ 浓度对 R/TS 影响结果变化的原因也不明确, Oechel and Strain^[9] 对根系生长的研究表明在大气 CO₂ 浓度升高条件下绝大多数植物分配更多的额外 C 到地下部分, 结果使 R/TS 增加, Bazzaz^[10] 也接受这种看法, 但他强调这种响应在土壤养分和水分受到限制时最明显。Eamus and Jarvis^[11] 认为当养分供给足够时, CO₂ 浓度升高将导致 R/TS 降低或不变, 甚至 Stulen and Den Hertog^[12] 认为 R/TS 的增加不是因 CO₂ 浓度的升高, 而是其它环境因素降低导致根系胁迫而增加向地下分配的结果, 所以有必要对不同物种在不同的条件下进行长期的研究。

根长和根的数量是研究根系测定最多的指标, 它们分别占到所研究的 45% 和 74%。多数研究发现 (61% 以上)^[5] 增加 CO₂ 浓度会导致更多、更长的植物

根系, 这将增加和加快根的穿透^[13,14]和扩张^[15], 而且也会改变根系的分布。Prior 等^[16]指出在 CO₂ 浓度升高条件下, 土壤表层水平方向的不同位置, 棉花根系的干重增加, 而且根系更倾向于横向生长。Del Castillo 等^[17]的试验也证实, 在高 CO₂ 浓度下生长的豆科植物有更多的根, 这会使它们占有更多的土壤空间。根系可以分成细根(<1mm), 大根(1~3mm)和粗根(>3mm), 细根是主要的代谢部分, 它在养分的吸收、微生物之间的相互作用、含碳物质的分泌以及有机物质的分解等方面发挥着重要的作用; 粗根是根系干物质的主要部分, 起着储备 C、N 的作用, 所以不同部位根系的增加具有不同的意义。在非常细的根系(0~0.3mm), 根的表面积、根尖的数量、根长和根体积在 CO₂ 浓度高的条件下显著分别增加了 55%~61%, 39%~52%, 50%~55%和 53%~58%。Derner 等^[18]指出根系的生长首先受到土壤相对持水量的影响(高的持水量使其增加 40%~51%), 其次是高的 CO₂ 浓度(增加了 15%~27%)。Chaudhuri 等^[14]发现生长在高 CO₂ 浓度下的冬小麦在土壤表层 10cm 范围内根的生长存在差异, 而且 CO₂ 可以弥补干旱对小麦根系生长的限制。同时 Chaudhuri 等^[19]发现高粱根系的数量和干重在高 CO₂ 条件下的所有土壤层(达到 150cm)是增高的。

1.2 大气 CO₂ 浓度升高对根际活动的影响

大气 CO₂ 浓度升高不仅会影响根系而且也影响根系周围的环境。根际被 Curl and Truelove^[20]定义为“受活的根系影响的土壤微小区域”, 因土壤中 CO₂ 浓度是大气中的 10~50 倍^[21], 所以根际不会受到大气 CO₂ 浓度升高的直接影响。根际活动在陆地生态系统的 C 固定和养分循环方面发挥着重要的作用^[22], 特别是养分循环的速率^[23]。早在 1981 年就有人认识到, 某种土壤微生物区系在未开发的植被响应 CO₂ 浓度升高时起着重要的作用^[24], 这种微生物区系就是后来提出的根际, 而且在全球 C 循环中根际被认为是关键的微区组成之一^[25]。

一些农作物, 比如豆科作物的根际与根系之间一个重要的关系就是 N 的固定作用。豆科作物与细菌的共生在升高的 CO₂ 条件下显著增加^[26], Phillios 等^[27]获得的结果显示, 豌豆科短期生长在高 CO₂ 条件下会通过影响它的根瘤功能来增加固 N, 然而长期试验是通过增加根瘤的发展来促进固 N 的。Acock^[28]认为, 在高 CO₂ 浓度条件下共生固 N 的增加主要是由于生物量增加的原因, 而且更多的 C 分配到地下有利于 N 的固定。在不同土壤养分条件下,

CO₂ 的影响不同。O'neill^[29]认为, 一般, 不管是禾本科植物还是木本科植物, 不管施肥还是不施肥, 每棵植物的固 N 增加, 根瘤的大小和数量也增加。但是固 N 酶活性是变化的, 而且其它养分水平也影响植物的固 N, 比如 Norby^[30]指出 P 的限制可能影响植物 N 浓度和 N 的固定。

植物根系与真菌的共生联合 菌根代表了另一种植物根系和根际微生物之间的亲密关系。有人认为 CO₂ 浓度升高将导致菌根繁殖的增加, 它在陆地生态系统 C 循环中也起着重要作用^[31]。比如, 菌根和它们的共生结构在道格拉斯冷杉森林, 仅占土壤总有机物的 12%~16.7%, 但进入土壤 C 的 53.5%~89.5%与它们有关^[32, 33]。在 CO₂ 浓度升高条件下更多的 C 转运到根系会促进菌根生长、活动或延长寿命, 影响植物养分吸收和 C 循环。由于菌根还可以通过土壤中菌丝的增殖为植物提供更多的水分^[24], 这样至少可以从一个方面解释在干旱胁迫和 CO₂ 浓度升高条件下生物量增加的原因; 菌根还将通过保护根系免受病原微生物的侵害而影响植物的健康状态^[34]。

大气 CO₂ 浓度升高常常导致同化产物以更多根际淀积物(释放细胞, 分泌物, 粘液以及通过根系进入土壤的其它化合物)的形式出现^[35]。高 CO₂ 是通过改变植物根际淀积物的数量来影响根际固 N 细菌和菌根真菌的, 而且分泌物的增加是细根生物量增加的结果, 因此分泌物要表示成单位细根重的 C 含量时, 就不会有因 CO₂ 处理产生差异^[36]。Vanveen 等^[22]针对在植物-土壤系统中有关 CO₂ 对 C 通量影响研究的数据很少, 他们推测在高 CO₂ 浓度条件下植物生物产量的增加可能会导致更多的 C 输入根际^[37], 根系分泌物可能会增加。

有关根系分泌物的研究存在着争论, Diaz 等^[38]认为分泌物在高 CO₂ 浓度下将会增加。Hodge 等^[39]不认为是这样, 他们认为某种 C 组分的释放(比如, 糖分(自由的和全量)和石炭酸)可能受到 CO₂ 浓度升高的压制。Uselman 等^[40]发现升高的 CO₂ 浓度没有对有机 C 的根系分泌产生影响, 而温度升高 4 和 N 肥的施用明显的增加了有机 C 的分泌速率, 他们的结果表明在下世纪温度升高的情况下可能会加速有机 C 根系分泌物的分解, 加快 C 循环而减少对土壤储 C 的贡献。

尽管有机 C 的根系分泌物占总根际淀积物的一小部分, 即使根系分泌物损失掉, 它也不超过净固定 C 的 1.2%, 不会对长期土壤 C 的积累有很大贡

献^[40]。但是它可以通过微生物量直接和间接地影响土壤养分的有效性。许多研究者认为^[5]而且也证实，在高 CO₂ 浓度条件下进入土壤的 C 增加^[41, 42]，但是根系分泌物占进入土壤有机 C 的比例、组成和变化的原因仍然不清楚，还需要不断的进行。

在大气 CO₂ 浓度升高的情况下对根际的研究是生态系统响应 CO₂ 浓度升高研究中的一个重要环节，由于对根际的研究需要特殊的方法和成熟的手段，使得在这方面的研究相对薄弱，但它的重要性一直没有被人们所忽略。

1.3 大气 CO₂ 浓度升高对土壤呼吸—根系呼吸和微生物呼吸的影响

土壤呼吸包括根系呼吸和土壤有机物的异养呼吸。土壤在地球上容纳 C 最多的活跃陆地 C 汇，通过土壤呼吸每年向大气的贡献是化石燃料燃烧释放的 10 倍^[43]，由于这个巨大的通量，即使土壤呼吸的一点点变化都会对大气 CO₂ 浓度有很大的影响。根系呼吸的增加表明，植物通过更多的光合作用、特定根系活动的加强和更多根系生物量的方式进入土壤的 C 增加^[39]；相反，土壤有机物异养生物呼吸的增加表明，在土壤中保存的 C 量可能会减少。如果我们想预测全球变化和土壤响应之间的相互作用，我们需要了解根系呼吸和土壤异养呼吸对整个土壤呼吸的相对贡献。

大约每天有 50% 以上的光合产物被根系呼吸消耗掉，而且这一过程取决于植物的相对生长速度和养分水平^[44]。有关根系呼吸的定量数据对理解植物生长和光合作用一样重要，但是目前根系呼吸只能在营养液中准确测定^[44, 45]。在土壤中因环境条件是可变的，它很难被准确地测出。如果能在越接近自然的条件下测得，试验结果就越有意义。然而有关土壤 CO₂ 浓度是如何影响根系呼吸的研究很少，Bouma 等^[46]研究了土壤 CO₂ 浓度、温度、土壤水含量、土壤呼吸速率的短期动态变化和相互作用，土壤 CO₂ 浓度受到土壤中产生的 CO₂ 量和土壤扩散阻力的影响，所以，它随土壤深度^[47]、土壤水含量^[46]、土壤类型^[48]和每年的不同时间的变化^[47]而有所不同。

高 CO₂ 浓度对根系呼吸的影响不同。Qi 等^[49]观察到根系呼吸降低，相反 3 种沙漠植物的根系呼吸没有受到影响^[50]，Ball 等^[51]在一个低地森林试验中，根系呼吸增加了 50%。高 CO₂ 浓度促进沼泽植物的土壤呼吸，同时根系生物量增加了 83%^[52]。而在草地上土壤呼吸也增加但根系生物量没有增

加^[52]。Zak 等^[53]认为 CO₂ 浓度升高对生理作用的影响促进土壤微生物活动，导致土壤呼吸的增加。Norby^[54]也证明由于有更多的同化产物通过根系进入土壤，将促进更大的根系呼吸。Andrews 等^[55]用稳定 C 同位素 (¹³CO₂) 的方法将根系呼吸在总土壤呼吸中的比例定义在 5%~55%。

由于土壤呼吸可以表征土壤中的生物活动强度，间接反映土壤中物质的转化、生物活动和养分循环等关系，所以我们需要与其它指标一起进行研究。

1.4 大气 CO₂ 浓度升高对地下过程—物质转化与养分平衡的影响

由于地下过程的发生离不开植物-土壤之间物质的转化和养分的循环，因此 Ginkel 等^[56]研究了高 CO₂ 浓度对草地植物地下过程的影响，结果表明在高 CO₂ 浓度情况下在 LN (低 N 肥) 和 HN (高 N 肥) 处理下土壤总 ¹⁴C 分别增加 101% 和 28%，自然土壤中的有机质的分解没有受到 CO₂ 或者 N 处理的影响。大气 CO₂ 浓度升高通过间接的影响分解过程 (主要是叶子残体和细根系的分解过程) 来影响生态系统养分的循环，这一过程的发生通过 (1) 残体化学组成 (质量) 的变化和 (2) 生态系统中植物物种的组成^[57]来体现。CO₂ 浓度升高条件下绿色叶组织中发生许多化学变化，包括非结构 C (糖，淀粉等) 的含量增加和 N 的浓度降低^[58]以及植物次生代谢产物的浓度发生了变化，比如丹宁酸^[59]。土壤中的有机物质主要来自地上部分，因此植物的一切变化都会影响到地下过程物质的转化以及养分循环、生物及酶系的活性，最终影响生态过程的响应。

在高 CO₂ 浓度条件下土壤生物量的增加^[60]，对土壤 C 的贡献有多大呢？Angelis 等^[61]研究指出木本植物的分解速率在高 CO₂ 条件下可能会降低，再加上生物量的增加，森林土壤可以作为 C 的库。Goudriaan and De Ruiter^[62]也认为土壤微生物喜欢来自根系分泌的易于分解的物质而缓解了对自然土壤有机物质的分解，使得土壤 C 有所积累。植物残体和根系的 C/N 比可以调控分解的速率，残体质量的下降 (C/N 增加) 会减缓分解^[63]，增加 N 的固定。Cotrufo and Ineson^[64]也证实 CO₂ 浓度升高明显影响山毛榉树嫩枝的化学组成，使 N 和木质素分别降低 38% 和 12%，C/N 和木质素/N 的比率增加，结果就减缓植物分解。相反 Lamborg 等^[21]认为生物量增加使得 C 输入增加，促进微生物活性^[53]，提高 N 循环和有效性，导致有机物分解加快，土壤中没有 C 的

积累。田间观察和实验研究结果表明在大气 CO₂ 浓度升高条件下, 农业生态系统中的植物残余物的分解速率可能受到 N 的限制, 而且从分解的植物残体中释放的 N 减少^[65]。这样我们要了解在全球范围内土壤储 C 潜力, 就必须了解升高 CO₂ 浓度对 N 循环的影响。在草地生态系统中, 就整体植物而言, 地上部分对土壤 C 的贡献远小于根系, 分别为 6% 和 26%。而且在大气 CO₂ 浓度升高条件下有更多的 C 被吸收, 分配到根系, 增加了土壤的储备, 分解速率也比地上部分的低^[66]。

进入土壤的物质(C)无论是有所积累, 还是转化速率提高没有积累, 都涉及到高 CO₂ 对土壤微生物生物量和土壤自身结构、性质和功能的影响。输入土壤 C 的增加可能会为微生物提供更多的有效能量, 提高微生物活力和加快养分循环^[53]。在指示输入土壤有机物质的质量和数量变化方面, 微生物生物量被认为是一个敏感的因素^[67]。微生物生物量 C、N, 微生物活性和无机 N 的变化能够表示 CO₂ 浓度升高对 N 动态的影响。Williams 等^[68]作了一个长达 8 年的试验, 在 CO₂ 浓度升高的情况下, 土壤 5~15cm 深度, 很多年份的微生物生物量 C、N 比常规条件下有增加的趋势。在 0~5cm, 5~15cm 两层土壤, 绝大多数年份里微生物活性比常规条件下显著增加。在干早期, 土壤表层 5cm 的土壤含水量高, CO₂ 浓度升高提高了生物活性, 但在 5~15cm 生物活性的提高与土壤含水量没有关系, 很可能与通过根系生长增多和更多的根系分泌物进入土壤的 C 增加有关, 8 年试验以后, 土壤表层 15cm 的全 C、N 在高 CO₂ 条件下明显高于常规 CO₂ 浓度条件下的土壤。他们的结果表明 CO₂ 浓度升高使得分解加快, 但是输入土壤的 C 还是要高于分解的速率。对于土壤自身是如何参与高 CO₂ 条件下地下过程的响应, 比如有机质的转化, 养分的循环等仍然是需要探讨的领域。

大气 CO₂ 浓度升高影响 N 的循环。大量 N 对植物的有效利用决定于 N 的循环, 而高 CO₂ 浓度对土壤 N 有效性的影响是有争论的: 一种假说是在 CO₂ 浓度升高条件下植物残体的 C/N 比升高阻止了分解, 也就是阻止了 N 的矿化。然而这一说法也不完全正确。另一种假说是在 CO₂ 浓度升高条件下, 通过根系进入土壤的可变 C 的增加会影响植物有效 N 的量^[69], 这样可能导致植物残体和土壤有机物质更快的分解, 包括 N 的矿化^[53], 或者增加微生物生物量对 N 的固定而降低植物有效 N 的量^[38]。Hungate

等^[70]和 Ineson 等^[71]研究证明提高 CO₂ 可以改变 N 在陆地生态系统中的循环, 这种变化确实能够改变为植物利用的有效 N 量。Gloser 等^[72]认为来自土壤资源为植物有效的 N 量在升高的 CO₂ 条件下一般没有增加, 这样 N 对初级生产可能的限制性影响在 CO₂ 浓度升高的、植物需求 N 增加的条件下, 会变的更加苛刻。但是考虑到在升高的 CO₂ 条件下更多的 N 被结合在茬和根系中^[60, 73], 那么我们可以认为与常规条件相比, CO₂ 浓度升高将有更少的 N 以收获的方式带走^[74], 这样仍然是有关 N 循环和去向的问题, 需要进一步的研究。

植物对 CO₂ 浓度升高的响应会受到土壤养分水平的限制。Wolf^[75]的实验结果表明在养分供应最适宜时, CO₂ 浓度倍增使得总生物量 (+70%) 和谷物产量增加, 当 N 和 K 严重限制时 CO₂ 效应减半, P 严重限制时 CO₂ 效应几乎为零。能被大家广泛接受的是提高大气 CO₂ 的分压会刺激植物生长, 然而植物生长响应 CO₂ 分压升高的程度依赖于植物生长所需其它资源的有效性, 包括光、热、水、矿物养分。在自然和人为管理的肥沃草地土壤里, N 经常限制植物的生长。因此, 当植物生长在高 CO₂ 浓度下, 矿物态 N 的有效性是控制植物对升高 CO₂ 浓度反应的关键因素^[72], 几个实验表明 *Lolium perenne* 地上部分生物量即使在高的 N 肥下对 CO₂ 的响应没有象预料的那么强烈^[73, 74, 76, 77], 大量的证据表明地上生物量会因 N 肥的不足而减弱对 CO₂ 的响应^[73, 78~80]。

地下过程因涉及的内容较多而且各种情况又比较复杂, 所以要弄清地下过程对大气 CO₂ 浓度升高的响应及相关的情况(比如养分循环, 物质转化, 土壤呼吸等)就不是单一的土壤的问题, 而是包括植物, 微生物, 环境条件, 人为管理等方面的综合性问题。需要各方面不断地进行长期的各种实验, 以期得到科学、全面的认识。

2 研究展望

由于事实上存在大气 CO₂ 不断升高的趋势, 再加上许多试验结果因各种条件(物种、作物品种、CO₂ 水平, 试验地点的环境, 设置试验的处理等)的变化而有所差异。在 CO₂ 浓度升高条件下对根际, 根系分泌物, 土壤呼吸, 地下过程等研究的结果也存在许多争论, 而且需要深入研究的领域也多。这就需要进行长期的, 多方面的研究。就农业生态系统而言, 有几个重要的研究方向:

(1) 由于农业生态系统的独特过程, 即各种作

物的生长期短(不超过1年),而且到了成熟期一定要收割,所以能够连续响应大气 CO₂ 浓度升高的应该是它的地下部分。我们需要对整个地下过程作长期的研究,包括进入土壤的生物量及 C/N;根系呼吸、生物呼吸;根系分泌物总量、组成及作用;C、N 循环,养分有效性、养分吸收过程、机理(特别是 N);有机质矿化、土壤理化性质、农田管理等。这样的意义在于,全面地研究地下过程在大气 CO₂ 浓度升高时所发生的相关变化及机理,阐明地下响应的具体原理和影响因素。

(2) 大气 CO₂ 浓度升高最直接的影响就是植物的地上部分,而且地上部分的响应包括生物量,质量,生理生化等方面;植物形态,群落组成,物种竞争等方面;物质循环和能量转化等方面;植物健康,植物耐性、抗性等方面,由于地上部分会间接地影响到地下过程,因此地上部分的研究也不可或缺,而是很重要。我们对植物地上部分研究的目的就是为了人类与自然生态的协调共生和健康发展,需要不断地对发展着的变化有所认识和掌握。

总之,生态系统对大气 CO₂ 浓度升高响应的研究是不断继续和深入的,研究的领域不断扩大,研究时间延长,研究内容不断丰富。每一个研究的进行都会推动人们对整个生态系统响应 CO₂ 浓度升高情况的认识。

参考文献

- Genthon C, Barnola JM, Raynaud D, et al. Vostok ice core: Climatic response to CO₂ and orbital forcing changes over the last climatic cycle. *Nature*, 1987, 329: 414~418
- Mitchell JFB and Gregoroy JM. Climatic consequences of emissions and a comparison of IS95a and SA90. In: Houghton JT, et al. eds. *Climate change. the supplementary report to the IPCC scientific assessment*. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1992, 173~175
- Williams WE, Garbutt k, Bazzaz FA, et al. The response of plants to elevated CO₂ IV. two deciduous-forest tree communities. *Oecologia*, 1996, 69: 45~459
- Saxe H, Ellsworth DS, Heath J. Tree and forest functioning in an enriched CO₂ atmosphere. *New Phytology*, 1998, 139: 395~436
- Rogers HH, Runion GB and Krupa SV. Plant responses to atmospheric 1998, enrichment with emphasis on roots and rhizosphere. *Environ. Pollution*, 1994, 83: 155~189
- Imai K, Coleman DF and Yanagisawa T. Increase in atmospheric partial pressure of carbon dioxide and growth and yield of rice (*Oryza sativa* L). *Jap J. Crop Sci.*, 1985, 54: 413~418
- Rogers HH, Bingham GE, Cure JD, et al. Responses of selected plant species to elevated carbon dioxide in the field. *J. Environ. Qual.*, 1983, 12, 569~574
- Idso SB, Kimball BA and Mauney JR. Effects of atmospheric CO₂ enrichment on root:shoot ratios of carrot, radish, cotton and soybean. *Agric. Ecosys and Environ.*, 1988, 21: 293~299
- Oechel WC and Strain BR. Naive species responses to increased atmospheric carbon dioxide concentration. In: Strain BR and Cure JD. Eds. *Direct effects of increasing carbon dioxide on vegetation*. DOE/ER 0238. Nat. Tech. Infor. Ser, Springfield VA 22161., US. Department of Energy, Washington, DC. 1985, 117~154
- Bazzaz FA. The response of natural ecosystems to the rising global CO₂ levels. *Annual Review of Ecological Systematics*, 1990, 21: 167~196
- Eamus D and Jarvis PG. The direct effects of increase in the global atmospheric CO₂ concentration on natural and commercial temperate trees and forests. *Adv. Ecol. Res.*, 1989, 19: 1~55
- Stolen I and Den Hertog J. Root growth and functioning under atmospheric CO₂ enrichment. *Vegetatio*, 1993, 104/105: 99~115
- Rogers JJ, Peterson CM, Mccrimmon JN, et al. Response of plant roots to elevated atmospheric carbon dioxide. *Plant Cell and Environ.*, 1992, 15: 749~752
- Chaudhuri UN, Kirkham MB and Kanemasu ET. Root growth of winter wheat under elevated carbon dioxide and drought. *Crop Sci.*, 1990, 30: 853~857
- Idso SB and Kimball BA. Seasonal root growth of sour orange trees maintained in atmospheres of ambient and elevated CO₂ concentrations. *Plant Cell and Environ.*, 1992, 15: 337~341
- Prior SA, Rogers HH, Runion GB, et al. Free-air enrichment of cotton: vertical and lateral root distribution patterns. *Plant and Soil*, 1994, 165: 33~44
- Del Castillo D, Acock B, Reddy VR, et al. Longation and branching of roots on soybean plants in a carbon dioxide-enriched aerial environment. *Ageon J.*, 1989, 81: 692~695
- Derner JD, Polley HW, Johnson HB, et al. Root system

- response of C4 grass seedlings to CO₂ and soil water. *Plant and Soil*, 2001, 31: 97~104
- 19 Chaudhuri UN, Burnett RB, Kirkham MB, et al. Effect of carbon dioxide on sorghum yield, root growth, and water use. *Agric and For. Meteorol.*, 1986, 37: 109~122
 - 20 Curl EA and Truelove BT. *The rhizosphere*. Springer-Verlag, Berlin, 1986, 288
 - 21 Lamborg MR, Hardy RWF and Paul EA. Microbial effects. In *CO₂ and plants*. Lemon ER. ed. AAAS selected symposium No. 84. Boulder, Colorado: Westview Press, 1983, 131~176
 - 22 Van Veen JA, Liljeroth E, Lekkerkerk LJA, et al. Carbon fluxes in plant-soil systems at elevated atmospheric CO₂ levels. *Ecol Appl.*, 1991, 1: 175~181
 - 23 Strain BR and Bazzaz FA. Terrestrial plant communities. In *CO₂ and plants*. Lemon ER. ed. AAAS selected symposium No. 84. Boulder, Colorado: Westview Press, 1983, 177~222
 - 24 Luxmoore RJ. CO₂ and phytomass, *Biosci.*, 1981, 31: 626
 - 25 Coleman DC, Odum EP and Crossley DA. Soil biology, soil ecology, and global change. *Biol. Fertile. Soils*, 1992, 14: 104~111
 - 26 Reddy VR, Acock B and Zcock MC. Seasonal carbon and nitrogen accumulation in relation to net carbon dioxide exchange in a carbon dioxide-enriched soybean canopy. *Agron. J.*, 1989, 81: 78~83
 - 27 Phillios DA, Newell KD, Hassell SA, et al. The effect of CO₂ enrichment on root nodule development and symbiotic N₂ reduction in *pisum sativum* L. *Amer. J. Bot.*, 1976, 63: 356~362
 - 28 Acock B. Effects of CO₂ on photosynthesis, plant growth and other processes. In: Imball BA, Rosenberg NJ and Allen LH Jr. eds. *In impact of CO₂, trace gases, and climate change on global agriculture*, ASA special publication No. 53. American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin, 1990, 45~60
 - 29 O'Neill EG. Responses of soil biota to elevated atmospheric carbon dioxide. *Plant and Soil*, 1994, 165:55 ~ 65
 - 30 Norby RJ. Nodulation and nitrogenase activity in nitrogen-fixing woody plants stimulated by CO₂ enrichment of the atmosphere. *Physiol. Plant*, 1987, 71: 77~82
 - 31 Allen MF. *The ecology of mycorrhizae*. New York: Cambridge University Press, 1991, 184
 - 32 Forgel R and Hunt G. Fungal and arboreal biomass in a western Oregon douglasfir ecosystem—distribution patterns and turnover. *Can. J. For. Res.*, 1979, 9: 245~256
 - 33 Forgel R and Hunt G. Contribution of mycorrhizae and soil fungi to nutrient cycling in a Douglas-fir ecosystem. *Can. J. For. Res.*, 1983, 13: 219~232
 - 34 Marx DH. Mycorrhizae and feeder root diseases. In: Mark GC and Kozlowski TT. eds. *Ectomycorrhizae: their ecology and physiology*, New York: Academic Press, 1973, 351~382
 - 35 Rouhier H, Billes G, El Kohen A, et al. Effect of elevated 1998, on carbon and nitrogen distribution within a tree (*castanea sativa*)-soil system. *Okabt ABD Soil*, 1994, 162: 281~292
 - 36 Norby RJ, O'Neill EG, Hood WG, et al. Carbon allocation, root exudation and mycorrhizal colonization of *pinus echinata* seedlings grown under CO₂ enrichment. *Tree Physiol.*, 1987, 3: 203~210
 - 37 Larigauderie A, Reynolds JF and Strain BR. Root response to CO₂ enrichment and nitrogen supply in loblolly pine. *Plant and Soil*, 1994, 165: 21~32
 - 38 Diaz S, Grime JP, Harris J, et al. Evidence of a feedback mechanism limiting plant responses to elevated carbon dioxide. *Nature*, 1993, 364: 616~617
 - 39 Hodge A, Paterson E, Grayston SJ, et al. Characterization and microbial utilization of exudate material from the rhizosphere of *lolium perenne* grown under CO₂ enrichment. *Soil Biol. Biochem.*, 1997, 30: 1033~1043
 - 40 Uselman SM, Qualls RG and Thomas RB. Effects of increased atmospheric CO₂, temperature, and soil N availability on root exudation of dissolved organic carbon by a N-fixing tree (*robinia pseudoacacia* L.) *Plant Soil*, 2000, 222: 191~202
 - 41 Cheng W and Johnson DW. Elevated CO₂ Rhizosphere processes, and soil organic matter decomposition. *Plant Soil*, 1998, 202: 167~174
 - 42 Paterson E, Rattay EAS and Killham K. Effect of elevated atmospheric CO₂ concentration on C-partitioning and rhizosphere c-flow for three plant species. *Soil Biol. Biochem.*, 1996, 28: 195~201
 - 43 Schlesinger WH. *Biogeochemistry: an analysis of global change*. 2nd ed. Academic Press, San Diego, Ca. 1997
 - 44 Lambers H, Scheurwater I and Atkin OK. Respiratory patterns in roots in relation to their functioning. In: Waisel Y, Eshel A and Kafkaki K. eds. *Plant roots, the hidden half*. New York, NY, USA: Marcel Dekker, Inc., 1996, 323~362
 - 45 Bloom AJ, Sukrapanna SS and Warner RL. Root

- respiration associated with ammonium and nitrate absorption and assimilation by barley. *Plant Physiol*, 1992, 94: 85~90
- 46 Bouma TJ, Nielsen KL, Eissenstat DM, et al. Estimating respiration of roots in soil: interactions with soil CO₂, soil temperature and soil water content. *Plant Soil*, 1997, 195: 221~232
- 47 Johnson D, Geisinger D, Walker R, et al. Soil P, CO₂, soil respiration, and root activity in CO₂-fumigated and nitrogen-fertilized ponderosa pine. *Plant Soil*, 1994, 165: 129~138
- 48 Duenas C, Fernandez MC, Carretero J, et al. Emission of CO₂ from some soils. *Chemosphere*, 1995, 30: 1875~889
- 49 Qi J, Marshall JD and Mattson KG. High soil carbon dioxide concentrations inhibit root respiration of Douglas fir. *New Phytol*, 1994, 128: 435~442
- 50 Palta JA and Nobel PS. Influence of soil O₂ and CO₂ on root respiration for *Agave deserti*. *Physiol. Plant*, 1989, 76: 187~192
- 51 Ball AS and Drake DG. Stimulation of soil respiration by carbon dioxide enrichment of marsh vegetation. *Soil Biol. Biochem.*, 1998, 30: 1203~1205
- 52 Ball AS, Milne E and Drake BG. Elevated atmospheric carbon dioxide concentration increases soil respiration in a mid-successional lowland forest. *Soil Biol. Biochem.*, 2000, 32: 721~723
- 53 Zak DR, Pregitzer KS, Curtis PS, et al. Elevated atmospheric CO₂ and feedback between carbon and nitrogen cycles. *Plant Soil*, 1993, 151: 105~117
- 54 Norby RJ. Issues and perspectives for investigating root responses to elevated atmospheric carbon dioxide. *Plant and Soil*, 1994, 165: 9~20
- 55 Andrews JA, Harrison KG, Matamala R, et al. Separation of root respiration from total soil respiration using carbon-13 labeling during free-air carbon dioxide enrichment (FACE). *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 1999, 63: 1429~1435
- 56 Ginkel JH Van, Gorissen A and Van Veen. Carbon and nitrogen allocation in *lolium perenne* in response to elevated atmospheric CO₂ with emphasis on soil carbon dynamics. *Plant Soil*, 1997, 188: 299~308
- 57 Agren DJ, Mcmurtrie RE, Paton WJ, et al. State-of-the art of models of production-decomposition linkages in conifer and grassland ecosystems. *Ecol. Appl*, 1991, 1: 118~138
- 58 Korner C and Arnone JA III. Responses to elevated carbon dioxide in artificial tropical ecosystems. *Science*, 1992, 257: 1672~1675
- 59 Lindroth RL and Kinney KK. Effects of atmospheric CO₂ and soil NO₃⁻ on tree-insect interactions. I phytochemical responses. *Bull. Ecol. Sic. Am.*, 1993, 74: 332
- 60 Hartwig UA, Luscher A, Daepf M, et al. Due to symbiotic N₂ fixation, 5 years of elevated atmospheric PCO₂ had no effect on the N concentration in plant litter in fertile, mixed grassland. *Plant Soil*, 2000, 224: 43~50
- 61 Angelis PD, Chigwerewe KS and Mugnozza GES. Litter quality and decomposition in a CO₂-enriched Mediterranean forest ecosystem. *Plant Soil*, 2000, 224: 31~41
- 62 Goudriaan J and De Ruiter HE. Plant growth in response to CO₂ enrichment, at two levels of nitrogen and phosphorus supply. I. dry matter, leaf area and development. *Neth. J. Agric Sci.*, 1983, 31: 157~169
- 63 Melillo JM, Aber JD and Muratore JF. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology*, 1982, 62: 621~633
- 64 Cotrufo MF and Ineson P. Does elevated atmospheric CO₂ concentrations affect wood decomposition? *Plant Soil*, 2000, 224: 51~57
- 65 Torbert HA, Prior SA, Rogers HH, et al. Review of elevated atmospheric CO₂ effects on agro-ecosystems: residue decomposition processes and soil C storage. *Plant Soil*, 2000, 224: 59~73
- 66 Gorissen A and Cotrufo MF. Decomposition of leaf and root tissue of three perennial grass species grown at two levels of atmospheric CO₂ and N supply. *Plant Soil*, 2000, 224: 75~84
- 67 Follet RF and Schimel DS. Effect of tillage practices on microbial biomass dynamics. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 1989, 53: 1091~1096
- 68 Williams MA, Rice CW and Owensby CE. Carbon dynamics and microbial activity in tallgrass prairie exposed to elevated CO₂ for 8 years. *Plant Soil*, 2000, 227: 127~137
- 69 Hart SC, Nason GE, Myrold DD, et al. Dynamics of gross nitrogen transformations in an old-growth forest: the carbon connection. *Ecology*, 1994, 75: 880~891
- 70 Hungate BA, Holland ES, Jackson RB, et al. The fate of carbon in grasslands under carbon dioxide enrichment. *Nature*, 1997, 388: 576~579
- 71 Ineson P, Coward P and Hartwig U. Soil gas fluxes of N₂O, CH₄ and CO₂ beneath *lolium perenne* under elevated CO₂:

- the Swiss Free Air Carbon Dioxide Enrichment experiment. *Plant Soil*, 1998, 198: 89~95
- 72 Gloser V, Jezikova M, Luscher A, et al. Soil mineral nitrogen availability was unaffected by elevated atmospheric PCO₂ in a four year old field experiment (Swiss FACE). *Plant and Soil*, 2000, 227: 291~299
- 73 Soussana JF, casella E and Loiseau P. Long-term effects of CO₂ enrichment and temperature increase on a temperate grass sward .II. plant nitrogen budgets and root fraction. *Plant Soil*, 1996, 182: 101~114
- 74 Hebeisen R, Luscher A and Nosberger J. Effects of elevated atmospheric CO₂ and nitrogen fertilization on yield of trifolium repens an lolium perenne acta. *Oecologica*, 1997, 18: 277~284
- 75 Wolf J. Effects of nutrient supply (NPK) on spring wheat response to elevated atmospheric CO₂. *Plant Soil*, 1996, 185: 113~123
- 76 Hebeisen T, Luscher A, Zanetti S, et al. Growth response of *trifolium repens* L. and *lolium perenne* L .as monocultures and bi-species mixture to free air CO₂ enrichment and management. *Global Change Boil.*, 1997, 3:149~160
- 77 Lüscher A, Hendrey GR and Nösberger J. Long-term responsiveness to free air CO₂ enrichment of functional types, species and genotypes of plants from fertile permanent grassland. *Oecologia*, 1998, 113: 37~45
- 78 Ficher BU, Frehner M, Hebersen T, et al. Source-sink relations in *lolium perenne* l. as reflected by carbohydrate concentrations in leaves and pseudo-stems during re-growth in a free air carbon dioxide enrichment (FACE) experiment. *Pant Cell Environ.*, 1997, 20: 945~952
- 79 Luscher A, Hartwig UA, Suter D, et al. Direct evidence that symbiotic N₂ fixation is an important trait for a strong response of the plant to elevated atmospheric CO₂. *Global Change Boil.*, 2000, 6: 655~662
- 80 Soussana JF and Hartwig UA. The effect of elevated CO₂ on symbiotic N₂ fixation: A link between the carbon and nitrogen cycles. *Plant Soil*, 1996,187: 321~332

EFFECT OF ELEVATED ATMOSPHERIC CO₂ ON BELOW-GROUND.

Ma Hongliang Zhu Jianguo Xie Zubin

(*Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008*)

Abstract Advances in the effect of elevated CO₂ on roots, rhizosphere, root exudates, root respiration and the turnover and cycling of C、 N were reviewed. Elaborate the results and others of related research,their importance in the responses of whole ecosystem to elevated atmospheric CO₂ concentration, the debates in current research, the fields and directions needed continuing and the importance of these studies.

Key words Elevated CO₂, Roots, Rhizosphere, Root exudates, Soil respiration, C and N cycling