

# 土壤微生物对大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应

罗 艳

中国科学院华南植物研究所, 广东 广州 510650

摘要: 土壤微生物是生态系统的重要组成部分, 了解它对大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应, 是全面评价大气 CO<sub>2</sub> 浓度对陆地生态系统影响的关键。文章主要从土壤微生物呼吸和生物量两个方面总结了大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高时土壤微生物的反应, 结果发现, (1) 在目前实验室进行的大多数研究中, 随着 CO<sub>2</sub> 浓度升高, 土壤微生物的呼吸速率加快了。这意味着随着 CO<sub>2</sub> 的增多, 植物生长加快, 进而又使得进入土壤的 C 质量分数增大; 这些额外增加的底物被土壤微生物的代谢活动所利用。(2) 土壤微生物生物量则存在着很大的变异性(变异系数为 193%), 这可能与植物种类以及生活型的差异有关, 也可能是进入土壤的底物的性质改变的结果。但是目前仍有许多问题未能解决, 需要加强以下几个方面研究: 对土壤微生物活动有限制作用的植物有机底物在 CO<sub>2</sub> 浓度升高时输入量的变化状况, 定量分析这一动态变化过程; 在生态系统各个水平上土壤微生物的反应; 在其他全球变化因子综合作用下, CO<sub>2</sub> 浓度升高对土壤微生物的影响。

关键词: 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高; 土壤微生物; 呼吸; 生物量

中图分类号: X171

文献标识码: A

文章编号: 1672-2175 (2003) 03-0357-04

工业革命以来, 由于人口剧增、现代工业的迅速发展以及化石燃料利用、森林过伐、草原开垦与过牧等引起地球大气中“温室气体”, 特别是 CO<sub>2</sub> 的浓度以前所未有的速度增加。仅从 1957 年至今的几十年间, 大气中 CO<sub>2</sub> 的体积分数就增加了 20%。土壤微生物作为生态系统的重要组成部分——分解者, 它在大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高时的反应将在很大程度上影响陆地生态系统的结构和功能。因此, 要想了解大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对整个生态系统的影响, 就有必要对 CO<sub>2</sub> 浓度升高时土壤微生物的反应进行深入了解。笔者根据大量的相关文献, 从以下几方面阐述大气 CO<sub>2</sub> 浓度的升高对土壤微生物的影响。

## 1 土壤微生物呼吸

综合大量的实验室研究结果(在适于微生物活动的无根土样中测量微生物呼吸<sup>[1~10]</sup>), 我们发现, 除了极少的例外, 大部分的研究结果都表明: CO<sub>2</sub> 浓度的升高会加快土壤微生物的呼吸速率, 而且, 由于植物种类、土壤状况的不同, 微生物呼吸速率加快的程度也有很大的不同。例如, 在以禾本科植物为主的草地或封闭草场中, 土壤微生物呼吸速率从增加 7.4% 到增加 102.9%; 在以非禾本科植物为主的草原中, 其增加范围为 9.5% 到 62.5%; 而在木本植物中则是从下降 4.1% 到上升 31.3%<sup>[1~10]</sup>。总的来说, CO<sub>2</sub> 浓度的升高会引起微生物不同的反应,

其变异系数分别是: 禾草草地为 100%, 其它草本植物为 55%, 木本植物则均为 81.5%。

我们知道, 植物生长对 CO<sub>2</sub> 浓度的升高会有不同的反应, 这就会影响到凋落物的数量和其中营养元素的含量, 导致进入土壤的底物类型和数量都有很大变化。而这些进入土壤的底物(如单糖和有机酸)的有效性差异可以导致微生物的代谢活动发生变异, 这可能就是导致土壤微生物呼吸产生很大变异性的原因。尽管微生物呼吸呈现出这么大的变异性, 但是总的来说(就实验室的结果而言), 呼吸速率是稳步增长的, 这表明: CO<sub>2</sub> 浓度对植物生长的促进作用为土壤微生物的代谢提供了更多的有机底物。但是, 这种高度的变异性使得我们目前很难预测随着 CO<sub>2</sub> 浓度的增加, 微生物代谢将有多大程度的改变。

上述的结果都是基于实验室条件的结果, 而野外的条件千差万别, 得出的结果可能不太一样。比如, 在 Hu 等<sup>[11]</sup>做的研究中发现, 如果将 CO<sub>2</sub> 浓度升高条件下的根呼吸视为不变, 在生长季晚期测量微生物呼吸, 升高的 CO<sub>2</sub> 会使每单位生物量中的非自养微生物的呼吸下降, 而且这种下降是显著的。对此, Hu 的解释是: 升高的 CO<sub>2</sub> 浓度改变了植物对 N 的利用方式, 从而改变了植物和微生物之间的联系, 使微生物分解变慢, 增加了系统的碳积累。

基金项目: 国家基础研究重大项目前期研究专项(2001CCB00600); 中国科学院创新重要方向性项目(KSCX2-SW-120); 广东省自然科学基金重点项目(010567)

作者简介: 罗 艳(1979-), 女, 硕士研究生, 主要研究方向为生态系统生态学。E-mail: yluo@scib.ac.cn

收稿日期: 2002-01-16

但是,究竟是不是如此,还需要更多、更深的研究来进行验证。

## 2 土壤微生物生物量

关于 CO<sub>2</sub> 浓度升高对土壤微生物生物量的影响,人们也开展了大量的研究工作<sup>[1, 2, 4, 6, 10, 12~25]</sup>。纵观这些研究结果,我们可以发现:在 CO<sub>2</sub> 浓度升高的条件下,微生物生物量可以表现出大幅度的增加以及大幅度的减少这两种截然不同的趋势。这一点在禾本科植物生长的土壤中表现得尤为明显。在禾本科植物中,有的种(*Vulpia michrostachys*)生长的土壤中的微生物生物量减少了 80.1%,有的种(*Avena fatua*)生长的土壤中则增加了 148.7%。即或是同一植物生长的土壤,由于土壤营养状况的不同,也存在着很大的差异,如 *Vulpia michrostachys* (从下降 80%到上升 100%)。在非禾本科的草本植物生长的土壤中,微生物生物量的变化范围较小,从减少 1.4%(*Carex curvula*)到增加 64.4%(*Plantago erecta*)。而木本植物生长的土壤中,微生物生物量的相对变化则从减少 34.5%到增加 111.1%,其变化幅度居于禾本科植物和其他草本植物生长的土壤中的微生物生物量变化幅度之间。三者的变异系数均达到 100%,比呼吸速率的变异性高。

是什么原因导致微生物生物量在 CO<sub>2</sub> 浓度升高的条件下呈现出如此巨大的变异性呢? CO<sub>2</sub> 浓度的改变引起底物有效性的改变可能是原因之一。土壤状况的不同(实际上是仍受底物来源多寡的影响)也可能有利于微生物生物量的改变。此外在一些研究中发现,高浓度 CO<sub>2</sub> 条件处理时间的长短同样会对微生物生物量的变化程度造成影响<sup>[26]</sup>。但是到目前为止,我们并没有弄清楚究竟是什么因素导致了土壤微生物生物量呈现出如此巨大的变异性。

从以前大多数的研究结果来看,CO<sub>2</sub> 浓度的升高可以促进植物生产<sup>[27, 28]</sup>,此外现在已经证明在很多的土壤类型中,植物生产力和微生物生物量之间呈现正相关关系<sup>[29, 30]</sup>,由此我们可以假定:随着 CO<sub>2</sub> 浓度的增加,微生物生物量以与植物生长相一致的方式增加。虽然土壤微生物生物量随着 CO<sub>2</sub> 的升高呈现出多种多样的变化,但大多数的观察结果表明:随着 CO<sub>2</sub> 浓度的升高,会有更多的底物输入土壤中,导致微生物生物量生产获得更多的“食物”来源。但是,植物生长的增加以及由此而产生的底物有效性的增加仍不足以解释为什么有约 20%的被研究的土壤微生物生物量减少了,还有约 10%的

则不变。

Zak 等<sup>[31]</sup>对这一现象的解释是:被土壤动物取食的细菌和真菌的增加可能是导致土壤微生物生物量下降的原因之一。具体来说:通过土壤食物网,植物生产为能流提供物质支持。而升高的 CO<sub>2</sub> 浓度可以促进植物生长,这就进一步促进了 C 从占据较低营养级的生物(如细菌和真菌)中转运到那些在土壤食物网中占更高营养级的生物中,如原生动物、线虫和跳虫。一些研究表明,由于原生动物、线虫和跳虫对细菌和真菌的捕食的增加,随着 CO<sub>2</sub> 浓度的增加,这些微生物的生物量保持不变或有所下降。例如, Lussenhop 等<sup>[22]</sup>观察到:在 CO<sub>2</sub> 浓度升高条件下,根际微生物生物量出现无显著意义的下降(-15%~52%);反过来,原生动物的数量则增加了 150%~550%。虽然原生动物对细菌捕食的增加和跳虫对真菌捕食的增加可以加快土壤微生物的周转速度,降低其生物量,但实际上,对细菌和真菌捕食的增加却可能只是造成土壤微生物周转速度的加快,而整个土壤微生物群落的大小却没有实质性的改变。这就意味着,捕食行为可能导致在 CO<sub>2</sub> 浓度增加时,土壤微生物生物量没有变化甚至下降。不过,这需要进一步的研究来证明。

关于 CO<sub>2</sub> 浓度升高对土壤微生物群落结构的影响,目前也开展了一些研究<sup>[13, 19, 22, 32~37]</sup>。其中有研究结果表明,升高的 CO<sub>2</sub> 浓度使得菌根增殖,从而增加了根瘤菌数目;有的则认为,CO<sub>2</sub> 浓度的增加是微生物生物量的  $w(C)/w(N)$  比增加,这将导致土壤微生物群落结构变为真菌占优势。但这些都是个别的研究结果。总体来讲,CO<sub>2</sub> 浓度升高会对土壤微生物群落结构和功能造成什么影响,其变异性有多大以及陆地生态系统格局受此影响会有什么变化等问题,仍需要我们不断地去研究和了解。

## 3 小结

大气 CO<sub>2</sub> 浓度的升高对土壤微生物生理活动具有很大的影响。总体来说,由于土壤微生物通常受碳限制,故一般而言,CO<sub>2</sub> 浓度的升高增加了 C 的有效性,从而刺激了土壤微生物的生长和活性<sup>[38]</sup>。但是不同的生理活动会有不同的反应,存在着高度的变异性。

最清楚、变化最小的反应是土壤微生物呼吸的反应。土壤微生物呼吸的反应是现在已经研究得较为透彻、变化较小的反应。从总体来看(相对于实验室的研究结果而言),95%的研究结果表明随 CO<sub>2</sub>

浓度的升高，土壤微生物呼吸加快，其变异系数为 91%。这一结果意味着：(1) 随着 CO<sub>2</sub> 浓度的升高，植物生长加快，使得土壤中的 C 质量分数增大；(2) 这些额外增加的底物被土壤微生物的代谢活动所利用。

而微生物生物量则存在着很大的变异性（其变异系数为 193%）。底物有效性的改变是其原因之一，但目前并没有弄清底物有效性的改变如何影响微生物的生物量。植物种类以及生活型的差异也会对微生物的生理活动产生影响。此外，通过同位素示踪研究<sup>[39]</sup>发现，土壤微生物在群落的不同演替阶段中，受升高的 CO<sub>2</sub> 浓度的影响程度也不同。但具体的情况尚待进一步研究。

总的来说，土壤微生物的生理活动在很大程度上受来自植物生产的有机底物的输入量的限制。而细根和菌根在 CO<sub>2</sub> 浓度升高的条件下的动态变化对底物有效性（例如数量和生化性质）的改变会改变土壤微生物群落的结构和功能。但是仍有很多问题我们没有弄清楚，如：随着 CO<sub>2</sub> 浓度的升高，当底物有效性发生改变时，微生物群落的结构和功能将如何改变。

由此可以看出，现阶段的研究不足以满足我们全面地、深入地了解大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对土壤微生物的影响，这也限制了我们进一步研究它对陆地生态系统的影响。因此我们有必要加强以下几个方面的研究：

(1) 对土壤微生物活动有限制作用的植物有机底物在 CO<sub>2</sub> 浓度升高时输入量的变化状况，并定量分析这一动态变化过程；

(2) 在生态系统的各个水平上；土壤微生物的反应；

(3) 在其他全球变化因子的综合作用下，CO<sub>2</sub> 浓度升高对土壤微生物的影响。

#### 参考文献：

- [1] NEWTON P C D, CLARK H, BELL C C, *et al.* Plant growth and soil processes in temperate grassland communities at elevated CO<sub>2</sub> [J]. *Journal of Biogeography*, 1995, 22: 235-240.
- [2] Ross D J, Tate K R, Newton P C D. Elevated CO<sub>2</sub> and temperature effects on soil carbon and nitrogen cycling in ryegrass/white clover turves of an Endoaquept soil [J]. *Plant and Soil*, 1995, 176: 37-49.
- [3] Prior S A, Rogers H H, Runion G B, *et al.* Free-air carbon dioxide-enrichment of wheat: soil carbon and nitrogen dynamics [J]. *Journal of Environmental Quality*, 1997, 26: 1161-1166.
- [4] Rice C W, Garcia F O. Soil microbial response in tallgrass prairie to elevated CO<sub>2</sub> [J]. *Plant and Soil*, 1994, 165: 67-74.
- [5] Hungate B A, Holland E A, Jackson R B, *et al.* The fate of carbon in grass lands under carbon dioxide enrichment [J]. *Nature*, 1997, 388: 576-579.
- [6] Niklaus P A, Körner C. Responses of soil microbiota of a late successional alpine grassland to long term CO<sub>2</sub> enrichment [J]. *Plant and Soil*, 1996, 184: 219-229.
- [7] Wood C W, Forbert H A, Rogers H H, *et al.* Free-air CO<sub>2</sub> enrichment effects on soil carbon and nitrogen [J]. *Agriculture and Forest Meteorology*, 1994, 70: 103-116.
- [8] Insam H, Baath E, Berreck M, *et al.* Response of the soil microbiota to elevated CO<sub>2</sub> in an artificial tropical ecosystem [J]. *Journal of Microbiological Methods*, 1999, 36: 45-54.
- [9] Johnson D, Geisinger D, Walker R, *et al.* Soil pCO<sub>2</sub>-fumigated and nitrogen-fertilized ponderosa pine [J]. *Plant and Soil*, 1994, 165: 129-138.
- [10] Zak D R, Pregitzer K A, Curtis P S, *et al.* Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> and feedback between carbon and nitrogen cycles [J]. *Plant and Soil*, 1993, 151: 105-117.
- [11] Hu S, Chapin F S , Firestone M K, *et al.* Nitrogen limitation of microbial decomposition in a grassland under elevated CO<sub>2</sub> [J]. *Nature*, 2001, 409: 188-191.
- [12] Hungate B A, Canadell J, Chapin F S . Plant species mediate change in soil microbial N in response to elevated CO<sub>2</sub> [J]. *Ecology*, 1996, 77: 2505-2515.
- [13] Schortemeyer M, Hartwig U, Hendry G, *et al.* Microbial community changes in the rhizospheres of white clover and perennial ryegrass exposed to free air carbon dioxide enrichment (FACE) [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1996, 28: 1717-1724.
- [14] Schenk U, Manderscheid R, Hugen J, *et al.* Effects of CO<sub>2</sub> enrichment and intraspecific competition in biomass partitioning, nitrogen content and microbial biomass carbon in soil of perennial ryegrass and white clover [J]. *Journal of Experimental Botany*, 1995, 46: 987-993.
- [15] Kampichler C, Kandeler E, Bargett R D, *et al.* Impact of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on soil microbial biomass and activity in a complex, weedy field model ecosystem [J]. *Global Change Biology*, 1998, 4: 335-346.
- [16] Hungate B A, Chapin F S , Zhong H, *et al.* Simulation of grassland nitrogen cycling under carbon dioxide enrichment [J]. *Oecologia*, 1997, 109: 149-153.
- [17] Hungate B A, Dijkstra P, Johnson D W, *et al.* Elevated CO<sub>2</sub> increases nitrogen fixation and decreases soil nitrogen mineralization in Florida scrub oak [J]. *Global Changes Biology*, 1999, 5: 1-9.
- [18] Diaz S, Grime J P, Harris J, *et al.* Evidence of a feedback mechanism limiting plant response to elevated carbon dioxide [J]. *Nature*, 1993, 364: 616-617.
- [19] Klironomos J N, Rillig M G, Allen M F. Below-ground microbial and microfaunal responses to *Artemisia tridentata* grown under elevated atmospheric CO<sub>2</sub> [J]. *Functional Ecology*, 1996, 10: 527-534.
- [20] Bertson G M, Bazazz F A. Nitrogen cycling in microcosms of yellow birch exposed to elevated CO<sub>2</sub>: simultaneous positive and negative below-ground feedbacks [J]. *Global Change Biology*, 1997, 3: 247-258.
- [21] Bertson G M, Bazazz F A. Regenerating temperate forest mesocosms in elevated CO<sub>2</sub>: belowground growth and nitrogen cycling [J]. *Oecologia*, 1998, 113: 115-125.
- [22] Lussenhop J, Treonis A, Curtis P S, *et al.* Response of soil biota to

- elevated atmospheric CO<sub>2</sub> in popular model systems [J]. *Oecologia*, 1998, 113: 247-251.
- [23] Mikan C J, Zak D R, Pregitzer K S, *et al.* Combined effects of atmospheric CO<sub>2</sub> and N availability on the below ground carbon and nitrogen dynamics of aspen mesocosms [J]. *Oecologia*, 2000, 124(3): 432-445.
- [24] Zak D R, Pregitzer K S, Curtis P S, *et al.* Atmospheric CO<sub>2</sub>, soil N availability, and the allocation of biomass and nitrogen in *Populus tremuloides* [J]. *Ecological Applications*, 2000, 10(1): 34-46.
- [25] Allen A S, Andrews J A, Finzi A C, *et al.* Effects of free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) on below-ground processes in a loblolly pine (*Pinus taeda*) forest [J]. *Ecological Applications*, 2000, 10: 437-448.
- [26] Williams M A, Rice C W, Owensby C E. Carbon dynamics and microbial activity in tallgrass prairie exposed to elevated CO<sub>2</sub> for 8 years [J] *Plant and Soil*, 2000, 227: 127-137.
- [27] Poorter H. Interspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO<sub>2</sub> concentration [J]. *Vegetation*, 1993, 104/105: 77-97.
- [28] Curtis P S, Wang X Z. A meta-analysis of elevated CO<sub>2</sub> effects on woody plant mass, form, and physiology [J]. *Oecologia*, 1998, 113: 299-313.
- [29] Schimel D S. Carbon and nitrogen turnover in adjacent grassland and cropland ecosystems [J]. *Biogeochemistry*, 1986, 23: 345-357.
- [30] Burke I C. Control of nitrogen mineralization in a sagebrush steppe landscape [J]. *Ecology*, 1989, 70(4): 1115-1126.
- [31] Zak D R, Pregitzer K S, King J S, *et al.* Elevated atmospheric CO<sub>2</sub>, fine roots and the response of soil microorganisms: a review and hypothesis [J]. *New Phytol*, 2000, 147: 201-222.
- [32] Kampichler C. Impact of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on soil microbial biomass and activity in a complex, wetland field model ecosystem [J]. *Global Change Biology*, 1998, 4: 335-346.
- [33] Jones T H. Impacts of rising atmospheric carbon dioxide on model terrestrial ecosystems [J]. *Science*, 1998, 280: 441-443.
- [34] Kandeler E. The response of soil microorganisms and roots to elevated CO<sub>2</sub> and temperature in a terrestrial model ecosystem [J]. *Plant and Soil*, 1998, 202: 251-262.
- [35] Elhottova D. Rhizosphere microflora of winter wheat plants cultivated under elevated CO<sub>2</sub> [J]. *Plant and Soil*, 1997, 202: 251-259.
- [36] Zak D R. Soil microbial communities beneath *Populus gradidentata* crown under elevated atmospheric CO<sub>2</sub> [J]. *Ecological Applications*, 1996, 6: 257-262.
- [37] Dhillon S S, Roy J, Abrams M. Assessing the impact of elevated CO<sub>2</sub> on soil microbial activity in a Mediterranean model ecosystem [J]. *Plant and Soil*, 1996, 162: 281-292.
- [38] Hu S, Firestone M K, Chapin F S. Soil microbial feedbacks to atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment [J]. *Tree*, 1999, 11(11): 433-437.
- [39] 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, 131(2): 236-244.

## Response of soil microorganism to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration

LUO Yan

South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China

**Abstract:** Soil microorganism is an important component of terrestrial ecosystems. In order to evaluate how terrestrial ecosystems change under elevated atmospheric ecosystems, it's necessary to understand the response of soil microorganism to it. This paper summarized the response of soil microorganism in two aspects: soil microbial respiration and soil microbial biomass. The results are: with few exception, rates of microbial respiration measured in the laboratory were more rapid under elevated CO<sub>2</sub> concentration than ambient, indicating that (1) greater plant growth under elevated CO<sub>2</sub> concentration enhanced the amount of C entering the soil, and (2) additional substrate was being metabolized by soil microorganisms. However, microbial biomass is characterized by large increases and declines under elevated CO<sub>2</sub> concentration, contributing to a high degree of variability. The high degree of variability probably results from the difference of the plant species and plant life forms. Elevated CO<sub>2</sub> concentration that induced changes in plant-derived substrates is another probable reason. But there are still many problems unsolved. We should study more about the three aspects below: (1) to set about further study on the changes of the input of organic substrate, which is limited the soil microbial activity, under elevated CO<sub>2</sub> concentration and make a quantitative analysis about the dynamic process; (2) to study the microbial response on all levels in the ecosystem; and (3) to study the response of soil microorganism under elevated CO<sub>2</sub> concentration with the integrative effects of global change.

**Key words:** elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration; soil microorganism; respiration; biomass