

· 专题论坛 ·

陆地生态系统地下碳输入与输出过程研究进展

肖春旺^{1, 2*}, 杨帆^{2, 3}, 柳隽瑶^{2, 3}, 周勇², 苏佳琦², 梁韵², 裴智琴²

¹中央民族大学生命与环境科学学院, 北京 100081; ²中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; ³中国科学院大学, 北京 100049

摘要 生态系统地下碳输入与输出过程是陆地生态系统碳分配和转化的核心, 并直接影响着全球碳循环。陆地生态系统凋落物、根系周转、根系分泌物、土壤有机碳、土壤微生物和土壤呼吸是地下碳输入与输出过程中的重要组成部分。由于这些组分非常复杂且其研究技术和方法受到限制, 目前人们对陆地生态系统地下碳输入与输出过程尚缺乏全面的认识, 故在陆地生态系统碳循环研究中存在诸多的不确定性。该文概述了凋落物、根系周转、根系分泌物、土壤有机碳、土壤微生物和土壤呼吸的研究方法, 以及它们对气候变化的响应, 探讨了陆地生态系统地下碳输入与输出过程中的研究难点, 并对未来需要深入探究的一些领域进行了展望。

关键词 根系周转, 根系分泌物, 土壤有机碳, 土壤微生物, 土壤呼吸

肖春旺, 杨帆, 柳隽瑶, 周勇, 苏佳琦, 梁韵, 裴智琴 (2017). 陆地生态系统地下碳输入与输出过程研究进展. 植物学报 52, 652–668.

全球变化关系着人类的核心利益与发展前景, 各国政府与科学家正积极寻求减缓和适应全球变化所导致的各方面负面效应的有效途径。气候变化是全球变化研究领域的焦点内容, 而全球碳循环调控着气候变化, 因此, 预测气候变化的过程和结果, 需要充分认识并定量全球碳循环的各个过程(Cheng et al., 2005)。陆地生态系统通过调控物质和能量的流动影响着全球碳循环。对于植物的光合途径以及植物代谢产物, 通常在分子水平对其自身遗传物质进行研究(魏松涛等, 2008; 种康等, 2015); 从宏观来看陆地生态系统在全球变暖的背景下提供了一个“气候-生态系统”正反馈增强区域(Heimann and Reichstein, 2008), 因而陆地生态系统碳储量和碳循环作为全球碳循环的核心过程备受关注。

生态系统地下有机碳是陆地生态系统碳分配与转化的核心, 其中土壤有机碳和微生物碳、地面凋落物残留量和根系是陆地生态系统地下有机碳的重要组成部分, 并且地下有机碳的输入主要来源于凋落物、根系周转和根系分泌物等, 而输出主要是以土壤呼吸的形式将碳排出地下系统(Sollins et al., 1996; Hanson et al., 2000; Lal, 2004)。显然, 了解地下有

机碳输入与输出过程对准确评估全球陆地生态系统碳储量和碳循环具有重要意义。另外, 全球陆地生态系统包括多种多样的生态系统类型, 不同生态系统类型又有着不同的物种组成、气候条件、地形条件、土壤理化特征和微生物群落结构等, 且其研究技术和方法受到限制(Vogt et al., 1998; Hanson et al., 2000; Staddon, 2004; Trumbore, 2006)。同时地下碳输入与输出过程对气候变化的响应也有差异, 这就导致了在陆地生态系统碳平衡研究中的诸多不确定性。

本文概述了地下碳输入与输出过程中重要组成部分——凋落物、根系周转、根系分泌物、土壤有机碳、土壤微生物和土壤呼吸的研究方法, 以及它们对气候变化的响应, 探讨了地下碳输入与输出过程的研究重点, 提出了需要深入研究的几个领域, 以为未来的研究提供参考。

1 凋落物

生态系统中, 植物组分新陈代谢所产生并归还到地表, 作为分解者的物质和能量来源, 从而维持生态系统功能持续稳定的所有有机质统称为凋落物(王凤友,

收稿日期: 2016-10-12; 接受日期: 2017-01-26

基金项目: 国家自然科学基金(No.31770501和No.31370462)和中国科学院战略性先导科技专项(No.XDA0505407)

* 通讯作者。E-mail: cwuxiao@muc.edu.cn

1989), 包括植物的枯叶、枯枝、落皮和繁殖器官等。自德国学者Ebwemayar在19世纪开始研究凋落物在循环中的作用以来, 国内外的许多学者便围绕凋落物的动态、产量及分解开始了大量的研究。当前的研究更注重模型的构建和凋落物的生态效益探讨, 且更综合地考虑了凋落量、凋落物基质质量(Swift et al., 1979)、凋落物分解和养分回归量等综合问题。凋落物量具有一定的全球分布规律, 随着纬度的增大, 凋落物的产量下降, 积累量上升(Bray and Gorham, 1964; Vogt et al., 1996)。纬度主要通过光、温度、降雨量和土壤理化性质等生态因子影响凋落物量的分布。

1.1 凋落物量的研究方法

凋落物量的测定多采用直接收集法, 即凋落物收集器(litter trap)法。收集器一般由框架和尼龙网构成。针对不同的研究目的与对象, 凋落物收集器的面积也不同。在实际工作中, 收集器的面积大约为 $0.2-1\text{ m}^2$, 1个样地应布设至少10个收集器, 面积大于等于 0.2 m^2 (王凤友, 1989; Ge et al., 2013; González-Rodríguez et al., 2013; Reyes-Carrera et al., 2013; Nascimento et al., 2015)。收集时间应根据森林类型的不同而异, 凋落物量大且分解快的地方, 收集时间应尽可能缩短(Reyes-Carrera et al., 2013; Nascimento et al., 2015)。

1.2 凋落物对气候变化的响应

全球变暖将会增加凋落物的产量(Delucia et al., 1999), 改变凋落物的质量及分解速率。 CO_2 浓度升高会使植物的C/N改变, 凋落物质量和分解速率降低(Cotrufo and Ineson, 1996)。同时, 由于温度升高, 地面的蒸散作用将会加强, 土壤含水量降低, 植物会由于生理缺水而抑制生长, 且干燥也不利于凋落物的分解。也有研究表明, 由于凋落物微生物分解过程主要依靠相关酶动力的驱动, 在一定范围内的温度升高可增强酶活性, 提高凋落物的分解速率(Vitousek et al., 1994)。此外, 气候变化还可通过对物候期、生物群落、植物生长和土壤的改变等间接地影响凋落物。

2 根系周转

根系在植物吸收水分和养分(Pregitzer, 2002)以及将

植物光合作用同化产物转移到土壤等过程中起着重要作用, 其周转直接影响着陆地生态系统碳和氮的生物地球化学循环(Gill and Jackson, 2000; Norby and Jackson, 2000; Matamala et al., 2003; Meier and Leuschner, 2010)。植物根系分为粗根(直径 $>2\text{ mm}$)和细根(直径 $<2\text{ mm}$)两种。其中, 细根被认为是根系的动态部分(Trumbore and Gaudinski, 2003), 其周转和降解速率快, 是土壤有机碳输入的主要贡献者(30%–80%) (Brown, 2002; Kalyn and Van Rees, 2006); 此外, 其对生物和非生物环境变化的响应迅速, 是陆地生态系统养分和水分吸收及碳吸存与释放的基础(Jackson et al., 1997; Gill and Jackson, 2000; Norby and Jackson, 2000)。但因研究技术和方法受到限制(Vogt et al., 1998; Luo, 2003; Majdi et al., 2005; Hendricks et al., 2006; Strand et al., 2008; Pritchard and Strand, 2008; Guo et al., 2008), 目前人们对细根周转及其对环境变化响应的认识仍有许多不足。细根作为陆地生态系统中最难且最重要的研究领域之一备受研究者的重视。

2.1 根系周转的研究方法

根系周转是指根系的生长、衰老、死亡、脱落和再生过程(Eissenstat and Yanai, 1997), 其速率为年地下生产量与最大地下现存量的比值(Gill and Jackson, 2000; Norby and Jackson, 2000; Pritchard and Strand, 2008) (或根系寿命的倒数) (Eissenstat and Yanai, 1997; Pritchard and Strand, 2008)。在根系周转研究中, 粗根和细根的研究方法明显不同。粗根的研究方法通常是将植物个体粗根生物量与个体形态特征(如胸径、株高和盖度等)建立异速生长关系(allometric relationship), 之后结合生态系统清查数据, 估算出整个生态系统粗根的生产量和生物量(Xiao et al., 2003; Campbell et al., 2004; Li and Xiao, 2007)。但由于粗根的分解周期较长, 目前在碳循环模型中较少考虑到粗根的周转。细根存活时间短且置换频繁(Pritchard and Strand, 2008), 相对于粗根其具有较快的周转速率, 在过去的几十年里产生了许多估算陆地生态系统细根周转的方法(Vogt et al., 1998; Majdi et al., 2005)。这些方法各具优缺点, 按时间先后大致可分为两类(Trumbore and Gaudinski, 2003), 但不同方法所获得的周转速率不尽相同。

1990年之前,所形成的估算细根生产量与周转的方法大多依赖于活的和死的细根生物量的季节变化(Trumbore and Gaudinski, 2003)。按照Vogt等(1998)和Majdi等(2005)的总结,这些方法通常包括连续钻土芯法(sequential soil coring)、内生长土芯法(ingrowth cores)、氮平衡法(N budget approach)和生态系统碳平衡法(ecosystem carbon balance approach)等。其中,钻土芯法是应用最早且最广泛的估算细根生物量和净初级生产力的研究方法(Persson, 1978; Persson, 1983; Vogt et al., 1998; Majdi et al., 2005; Pritchard and Strand, 2008)。该方法用极差法(max-min method)、决策矩阵法(decision matrix method)和分室通量模型(compartmental flow method)等对所获得的数据进行分析(Vogt et al., 1998; Pritchard and Strand, 2008; Zhou et al., 2012, 2014)。使用这种方法测量细根生物量比较准确,但当用于估算细根周转时,因所需的关于细根生长和死亡的假设(例如,采样间隔期间所观察到的细根生物量的变化仅归因于生长或死亡且生长和死亡不能同时发生,以及采样期间没有额外的活或死根生物量高低峰的发生等)很难确定(Majdi et al., 2005),且需要连续多次采样和测定(Vogt et al., 1998),工作量大、不易操作,因而备受争议。随着研究的不断深入,一种相对方便且省力的方法——内生长土芯法开始用于细根生产力的测定(Flower-Ellis and Persson, 1980; Persson, 1983; Xiao et al., 2010),该方法适用于根系生长较快的生态系统,及不同实验处理对根生产量影响的对比研究。其首要缺点是会影响细根生长的土壤环境,且土壤填充可导致养分的有效性和土壤结构发生改变(Vogt et al., 1998; Majdi et al., 2005);其次,安装土芯时所造成的细根割伤可能会导致细根生产的低估(Steele et al., 1997);再次,该方法不能有效地连续测定细根形态和生长的动态变化。氮和碳平衡法是间接估算根系周转的主要方法。其中,氮平衡法依据根系生长由土壤矿化氮驱动并假定:(1)根系不存在氮的转移;(2)稳态条件;(3)可矿化氮全部被植物吸收;(4)氮限制植物的生长,但这些假定对于大多数生态系统无效。碳平衡法要求除细根以外的其它部分生物量以及碳分配比率已知,但此种方法是理论上估算细根周转的理想方法,较难实现(Vogt et al., 1998)。

1990年后,另外两种方法——微根管法(minirhizotrons)和同位素标记法(isotope signals)诞生并被广泛用于细根周转研究(Trumbore and Gaudinski, 2003; Bai et al., 2010)。微根管法是通过在土壤中安装透明的玻璃管或塑料管并将袖珍相机(或摄像机)放入管中,以获得根不同时间段或不同深度的生长照片,使用诸如RHIZOGEN、Root Tracker和ROOT等软件对所得照片进行分析,直接得出根长、根直径、根密度和根寿命等定量信息及根颜色、分枝特征和根降解等定性信息(Hendrick and Pregitzer, 1992; Vogt et al., 1998; Johnson et al., 2001; Majdi et al., 2005; Zeng et al., 2007),该方法为细根动态研究提供了一种非破坏性的野外直接观察方法(Johnson et al., 2001)。最近十多年,虽然微根管法的应用改善了我们对于细根动态的认识并使研究者评估细根周转对环境变化的响应成为可能(Cheng et al., 1991; Hendrick and Pregitzer, 1992; Tingey et al., 2000; Norby et al., 2004; Johnson et al., 2006; Iversen et al., 2008),但是其本身也存在一些缺陷,主要在于安装的过程中可能会影响土壤的微环境。毕竟细根在土壤-微根管界面处的生长和死亡不能代表其在自然土体中的状态,且有可能造成细根的大量积累(Vogt et al., 1998)。此外,微根管法不能测定单位面积细根的生物量及其化学组成等,需要与钻土芯法结合使用(Vogt et al., 1998; Majdi et al., 2005)。基于微根管法测得的细根平均寿命一般为数月到1–2年(Tingey et al., 2000; Trumbore and Gaudinski, 2003; Pritchard and Strand, 2008; Guo et al., 2008)。同位素 ^{14}C 和 ^{13}C 常被用于追踪C元素在生态系统中的去向与转变(Luo, 2003),且对环境无干扰。Gaudinski等(2001)将20世纪60年代早期的热核实验导致大气中同位素 ^{14}C 的增加及随后逐年递减的记录与细根 ^{14}C 含量相比较,来估算细根中的碳从大气中被光合作用固定到消失的周期进而得出细根的平均年龄。基于核弹 ^{14}C (Bomb ^{14}C)技术得出的细根周转时间范围为4.2–32年(Gaudinski et al., 2001; Tierney and Fahey, 2002; Pritchard and Strand, 2008)。Matamala等(2003)通过开放式空气 CO_2 浓度增高FACE实验(与核弹 ^{14}C 技术相似),用 ^{13}C 亏损的 CO_2 对植物进行连续熏蒸,改变植物组织中的 $\delta^{13}\text{C}$,使用原状土芯和内生长土芯法取样并分析细根生物量库中的老碳 $\delta^{13}\text{C}$,之后利用指

数衰减函数(exponential decay function)求出细根碳的平均停留时间。利用上述方法他们测得枫香(*Liquidambar styraciflua*)林和火炬松(*Pinus taeda*)林的细根周转时间范围分别为1.3–3年和4.2–5.7年(Matamala et al., 2003)。从以上结果可以看出, 利用同位素法所得的细根周转时间显著大于微根管法, 如果细根存活时间如同位素研究结果所示, 那么分配到地下支持细根周转的NPP比例一定会远低于之前研究所得结论, 且也会显著影响之前人们对根结构和功能以及细根在碳循环中作用的认识(Pritchard and Strand, 2008)。目前对这一差异尚未达成共识(Tierney and Fahey, 2002; Pritchard and Strand, 2008; Guo et al., 2008)。

2.2 根系周转对气候变化的响应

根系周转对大气CO₂浓度和温度升高等环境因素变化的响应是评估植物响应土壤有机碳长期变化以及生态系统碳平衡的关键环节(Norby and Jackson, 2000)。其中, 大气CO₂浓度升高对根系周转的影响研究已成为评估陆地生态系统对全球变化响应的热门领域之一。Canadell等(1996)认为, 大气CO₂浓度升高会增加植物向根系的碳分配。Torbert等(1997)的研究指出, 尚无确凿的证据可以表明CO₂浓度升高会使根系的生理状况发生变化。例如, 在森林生态系统中, CO₂浓度升高已被证明可增大(Wan et al., 2004; Iversen et al., 2008; Pritchard et al., 2008a; Pregitzer et al., 2008; Day et al., 2013; Lipson et al., 2014), 也可减少(Day et al., 2006; Bader et al., 2009)或不影响(Johnson et al., 2006; Stover et al., 2010; Mildner et al., 2015)细根生产力、生物量和细根死亡率。产生这些相互矛盾研究结果的原因可能是由于细根周转对大气CO₂浓度升高响应受到诸多因素的影响, 如物种(Iversen et al., 2008; Pritchard et al., 2008b; Stover et al., 2010)、土壤氮有效性(Luo et al., 2004; Johnson et al., 2006; Norby and Iversen, 2006)、生态系统发育阶段(Pritchard et al., 2008a; Bader et al., 2009)和类型(Pritchard et al., 2008b), 以及所采用的研究方法(Wan et al., 2004)和实验处理持续的时间(Pritchard et al., 2008a, 2008b; Bader et al., 2009)等。同时, CO₂浓度升高可以改变一系列细根的特征。例如, 会使细根直径增大(Pritc-

hard and Strand, 2008; Pritchard et al., 2008b), 根氮浓度减少(Wan et al., 2004), 细根深入土壤的深度增加(Norby et al., 2004; Iversen, 2010)和菌根感染提高(Pritchard et al., 2008b; Iversen, 2010)等, 进而影响细根的使用寿命及周转。

大气温度升高对细根周转影响的研究结果也不尽相同。大多数研究表明, 温度升高能够提高细根的生产量和死亡率(Norby and Jackson, 2000; Pregitzer et al., 2000; Wan et al., 2004; Bai et al., 2010; Leppälammil-Kujansuu et al., 2013), 原因可能是温度升高激发了土壤微生物的活性, 导致净氮矿化作用以及有效性增大, 进而提高土壤肥力(Wan et al., 2004)。与此相反, Johnson等(2006)在研究大气CO₂浓度和温度升高对花旗松(*Pseudotsuga menziesii*)细根动态的影响时, 发现温度升高并未提高细根的生产量、死亡率和生物量, 这可能是由于研究立地土壤有机氮的有效性降低, 导致了氮限制。

3 根系分泌物

根系分泌物(root exudate)是根际沉积(rhizodeposition)的重要组成部分(吴林坤等, 2014), 指植物在生长发育过程中根系不同部位释放到根际环境的多种物质, 主要由含碳的有机物构成, 此外, 还包括质子、无机离子、水和游离氧等无机物(Bertin et al., 2003)。根系分泌物会影响土壤微生物的群落结构, 土壤结构的形成和养分活化及植物自身的养分吸收、化感作用、环境胁迫的缓解和污染修复等(申建波和张福锁, 1999)。

3.1 根系分泌物的研究方法

根系分泌物的成分复杂并且含量较低, 发生在根际这一狭小区域, 易被微生物同化吸收(Phillips et al., 2008), 并且植物种类、生长状况、收集部位和时间等对其也有影响, 所以目前根系分泌物的收集、分离、纯化、鉴定和分析手段多种多样, 尚缺乏统一有效的方法。

早期的研究大多以草本或木本植物的幼苗为材料(Smith, 1976), 方法是将植物在无菌溶液或砂培养基中培养后再进行收集, 以研究其组成成分及生态作用(Rovira, 1969)。溶液培养的方式简单易行, 并且

能够有效避免植物移植过程中根系损伤导致的分泌物过量产生(Jones, 1998; Personeni et al., 2007)。然而溶液培养基与植物实际生长的土壤环境差异较大(机械支撑、水分、通气性、pH和微生物等),会导致根系形态和生理变化(根毛、皮层和分支方式等)从而影响根的分泌(Vranova et al., 2013)。使用固体培养基(石英砂和琼脂等)或者在溶液培养基中添加玻璃珠(glass bead)以增加机械阻力可促进分泌(Vranova et al., 2013)。此外,大部分培养基培养都需要在灭菌条件下进行,加入的微生物抑制剂也都可能会对根系产生影响(涂书新和吴佳, 2010)。因而近年来野外条件下原位收集根系分泌物的实验开始出现(Phillips et al., 2011; Yin et al., 2013),这使得进一步探究植物-土壤-微生物的互作关系成为可能。目前存在的不足是只能做到局部收集,并且收集时依然需要将根系与土壤分离,故不能体现真实的根际环境(Phillips et al., 2008)。

植物在培养基培养数日后,转移到浸提液(trap solution)中(water、CaCl₂和CaSO₄等)等待2分钟至25天不等,以获取根系分泌物(Vranova et al., 2013)。不同的浸提液对根系分泌物的提取也存在差异(Valentinuzzi et al., 2015)。提取后的分泌物可通过氨基酸自动分析仪、气相色谱(gas chromatography, GC)、高效液相色谱(high performance liquid chromatography, HPLC)和核磁共振(nuclear magnetic resonance, NMR)等仪器或生物测试法进行鉴定分析(吴林坤等, 2014)。另外,同位素示踪技术也可在野外环境中应用并且准确灵敏,但由于实验设备复杂和费用高等原因尚难以广泛使用(Kuijken et al., 2015)。

综上所述,一方面根系分泌物的研究方法还有待完善,另一方面需要根据研究目的不同使用不同的方法并注意几种方法的综合使用。

3.2 根系分泌物对气候变化的响应

有研究认为CO₂浓度升高会改变根系分泌物的成分(Delucia et al., 1997)。在CO₂浓度升高情况下分泌物的C/N比增加,土壤微生物的结构和功能受到影响(Grayston et al., 1998)。CO₂浓度升高会增加土壤的C输入,其中由根系与微生物呼吸增加引起的C输入占较小的部分,大部分来源于外生菌根中C分配和根系分泌物的增加(Drake et al., 2011)。关于CO₂对根

系分泌物分泌速率的影响,不同研究的结果也不相同。有学者认为单位质量的根系分泌物分泌速率不受CO₂浓度升高的影响,根系分泌物的总量增加主要是由于根的生物量增加所致(Norby et al., 1987; Uselman et al., 2000)。而Phillips等(2009)对火炬松的控制实验表明,低N水平下CO₂浓度升高会刺激根的分泌。分泌物的增加会促进微生物的活性,提高土壤中N的有效性,加速土壤有机质的分解(Phillips et al., 2011)。Fransson和Johansson (2010)对外生菌根植物的实验也得出了类似结论。

温度升高对根系分泌物影响的研究目前较少。Uselman等(2000)认为温度升高和N添加均会增加刺槐(*Robinia pseudoacacia*)的根系分泌速率。Yin等(2013)的研究却发现云杉(*Picea asperata*)幼苗在温度升高的情况下根系分泌物的分泌速率增加,但在N添加的处理中这一现象并不显著,可能是由于高N土壤中的微生物将根系分泌物中的C更多地用于生长而不是用于释放胞外酶来获取N。

植物通过根系分泌物来调节土壤中的养分有效性进而适应环境的变化。根系分泌物的分泌速率受物种和环境因素多方面的影响,进一步理清根系分泌物的生态过程及响应机理将有助于人们更好地理解植物-微生物-土壤之间的关系(Lambers et al., 2009)。但目前对于根系分泌物如何响应环境变化的研究还比较欠缺,结果也不尽相同。其研究的方法、树种及年龄也都存在差异,故对于环境变化下的根系分泌还需在野外实验中更深入地研究。

4 土壤有机碳

土壤有机碳库是区域和全球碳平衡的关键碳库(潜在的CO₂源或汇)。自20世纪70年代就有许多学者对全球土壤有机碳库储量进行了估算,其中Post等(1982)、Eswaran等(1993)、Batjes (1996)及Zinke和Stangenberger (2000)利用全球范围内的数据,采用生命带或土壤类型等研究方法,详细探讨了全球土壤有机碳库的储量和分布,得出全球土壤有机碳库储量约为1 400–1 500 Gt (土壤深度为1 m),为大气碳库的2倍。土壤有机碳储量的较小变化都会显著影响大气CO₂浓度以及区域和全球碳平衡,因此,认识土壤有机碳的动态过程及其对环境变化响应量的大小和时

间至关重要。

4.1 土壤有机碳的研究方法

土壤有机碳的稳定性是惰性(recalcitrance)、可接近性(accessibility)和交互作用(interactions)综合影响的结果(Sollins et al., 1996), 它决定着土壤有机碳的可降解性及动态变化。因土壤有机碳存在异质性(Koarashi et al., 2009), 故描述土壤有机碳动态最具代表性的概念模型是将有机碳区分为两个或多个具有不同生物化学和微生物降解速率的碳组分(Whalen et al., 2000; Christensen, 2001; Swanston et al., 2002; Sun et al., 2004; Helfrich et al., 2007; Paul et al., 2008; Fissore et al., 2009; Koarashi et al., 2009; Crow et al., 2009)。目前操作性较强的划分方法是土壤密度分离法(density fractionation), 即将土壤物理地分为轻组(light fraction)和重组(heavy fraction)两种组分(Christensen, 2001; Swanston et al., 2002; Crow et al., 2009; Xiao et al., 2010; Ma et al., 2014)。土壤轻组分主要由动植物和微生物残体及少量矿物颗粒组成, 具有较高的有机碳浓度和低灰分含量, 稳定性差, 分解较快, 土壤轻组分有机碳属于游离态有机质, 能反映土壤碳的活性。土壤重组分主要由高密度有机矿物质构成, 含碳浓度较低, 相对稳定, 分解较慢。土壤重组分有机碳反映了土壤保持碳的能力。化学分离方法主要包括水解分离法和氧化法(Helfrich et al., 2007; Koarashi et al., 2009)。水解分离法通常采用三氟乙酸(TFA)和盐酸逐步水解或用盐酸一步水解, 移除蛋白质、核酸和多糖等易降解化合物, 留下难降解的生物大分子; 氧化法是用氧化剂(H_2O_2 、 $Na_2S_2O_8$ 和 $NaClO$ 等)将易氧化和不稳定的土壤有机碳组分移除, 剩下稳定的有机碳组分。此外, Fissore等(2009)用酸水解分离法、放射性同位素分析、长期实验室培养和三库一级降解模型(three pool first order decomposition model)描述了土壤中酸不溶性碳组分(acid insoluble carbon)、活性土壤有机碳(active SOC)和缓效性土壤有机碳(slow SOC)组分的大小及动态。组分研究不仅能为土壤有机碳动态模型(如CENTURY和Rothamsted Carbon Model)提供理论依据和预测参数, 而且能使人们了解土壤结构及其营养循环状况, 以及土壤呼吸速率、土壤矿化速率和微生物量等指标状况。

热核实验诱导生成的核弹 ^{14}C 对土壤有机碳的标记, 为研究土壤有机碳短期内(数年至数十年)动态提供了有效的示踪剂(Trumbore, 2000; Wang and Hsieh, 2002)。将核弹 ^{14}C 标记信息转化为土壤有机碳周转时间的一种方法是时间模型(Wang and Hsieh, 2002), 但该方法需要同一土壤类型过去(热核实验前)与现在的样品C和 ^{14}C 含量数据, 并假设: (1) 土壤有机质(或其各组分)降解速率为一常数, 且不随时间、气候和土壤特征改变; (2) 特定年份输入到土壤有机质(或其各组分)的碳与当年大气中碳的 ^{14}C 含量相同(Trumbore, 2000; Wang and Hsieh, 2002)。此外, 基于以上两个假设, Hsieh (1993)在无土壤过去样品的情况下计算出了土壤有机碳周转时间, 但利用该方法计算出的两个周转时间需要一些附加信息(如凋落物、土壤呼吸和土壤碳含量等)。同时, Wang和Hsieh (2002)与Koarashi等(2009)使用放射性碳和物理(或化学)分离法得到各组分的 ^{14}C 含量, 计算出了其周转时间。

4.2 土壤有机碳对气候变化的响应

温度是控制土壤有机碳动态的主要因素(Trumbore et al., 1996)。温度升高被认为能加速土壤有机碳的降解, 然而有些增温实验显示, 最初的温度升高能使土壤有机碳的降解速率增大, 但随着处理时间的延长其又降回到原有速率, 表现出对温度的不敏感性(Knorr et al., 2005)。尽管目前关于土壤有机碳降解温度敏感性的研究有很多(Giardina and Ryan, 2000; Knorr et al., 2005; Davidson and Janssens, 2006), 但至今尚未形成一致的结论。这可能是由于: (1) 土壤有机碳由一系列具不同动力学特征的有机化合物组分构成且各组分所占比例不同, 反映着不同质量的土壤有机碳有着不同的温度敏感性; (2) 土壤有机碳受到土壤物理和化学性质的影响, 导致其拥有不同的稳定性和微生物利用有效性(Davidson and Janssens, 2006); (3) 不同土壤层有机碳动态可能受不同的机制控制, 这使得其对温度的响应也可能不同(Salomé et al., 2010)。充分认识温度升高对土壤有机碳动态的影响, 需要对土壤有机碳本身的异质性进行更详细的研究。

大气 CO_2 浓度升高会使植物地上部分的生物量增加, 另外, 地上部分凋落物和分配到地下部分的碳也随之增加, 这在一定程度上直接影响了土壤有机碳的动态过程。此外, 大气 CO_2 浓度升高被认为能使根

系伸入土壤层的更深处(Norby et al., 2004; Iversen, 2010)。由于深层土壤的微生物处于“饥饿”状态,根系分泌物或根系周转产生的碎屑提供的能量可能会在短时间内刺激微生物生长并加速深层土壤有机碳的降解,进而影响土壤的有机碳动态(Iversen, 2010)。与此同时,全球变化引起的植物群落组成和生态系统类型迁移(forest migration)会改变凋落物的质量与数量。而凋落物降解和现存土壤有机碳矿化作用之间的联系直接与凋落物类型及特定凋落物化合物有关。新类型凋落物的添加会潜在地激发现存土壤有机碳的矿化作用(Rasmussen et al., 2008)。

5 土壤微生物

土壤微生物是土壤分解系统的主要成分,其在土壤中推动物质转换、能量流动和生物地球化学循环。土壤微生物主要包括细菌、真菌、放线菌、藻类、原生动物和病毒(周德庆, 1993),其中细菌和真菌的数量及生物量所占比例最大(林先贵, 2010)。土壤微生物学特性可在一定程度上反映土壤质量的变化,并可以用作土壤健康评价的生物指标(周丽霞和丁明懋, 2007)。

5.1 土壤微生物的研究方法

土壤微生物研究主要是对土壤微生物生物量、多样性和过程的分析。土壤微生物生物量是指土壤中单一个体体积小于 $5\ 000\ \mu\text{m}^3$ 的活微生物总量,包括土壤微生物生物量碳、氮、磷和硫等,其中以碳和氮的研究最为广泛。生物量研究方法除最初的分离培养或直接镜检法外,现在被普遍接受的是生物化学方法,如熏蒸培养法(Jenkinson and Powlson, 1976)、熏蒸浸提法(Vance et al., 1987)、底物诱导呼吸法(Anderson and Domsch, 1978)、腺苷三磷酸(ATP)含量测定法(Jenkinson and Odes, 1979)和磷脂脂肪酸分析法(Hill et al., 1993)等,其中熏蒸浸提法耗时短且测定方便,已成为现今使用最广泛的测定方法(林启美等, 1999)。

目前,人们主要从基因、个体、种群和群落4个层面对土壤微生物多样性进行分析。20世纪后半叶,随着研究的不断深入,传统的分析方法已逐渐淡出我们的视野,取而代之的是一系列生理、生化和分子生物学研究方法。1989年出现的Biolog方法是根据异养微生物群落利用不同碳源的能力来测定微生物群落

结构的功能多样性,其操作简单,但只能鉴定Biolog系统内的微生物,故精度一般,且结果受培养环境的影响较大(周桔和雷霆, 2007);美国MIDI公司根据磷脂脂肪酸(phospholipid fatty acid, PLFA)含量和结构的种属差异性,开发的SHERLOCK微生物鉴定系统,将PLFA分析法和脂肪酸甲酯(fatty acid methyl ester, FAME)谱图法成功引入微生物群落动态变化的定量分析研究中,通过分析稳定组分PLFA的种类和组成比例来测定微生物的结构多样性。该方法以其强大的微生物鉴定菌库、分析快速和精度高等特点受到研究者的青睐(Ma et al., 2012),但由于前期磷脂脂肪酸的提取过程复杂,实验结果受人为因素干扰严重。之后兴起了以杂交技术(如FISH、PNA和RFLP等)和聚合酶链式反应(polymerase chain reaction, PCR)技术为基础的现代分子生物学研究方法,但由于受到技术限制,此类方法主要应用于原核生物的研究(周桔和雷霆, 2007)。上述各种方法的适用范围和精度均有不同且各自有明显的优缺点(张洪勋等, 2003; Nan-nipieri et al., 2003; 钟文辉和蔡祖聪, 2004a),故多种技术综合使用可有效减小研究偏差,使获取的土壤微生物多样性变化的动态信息更准确。

土壤微生物过程分析主要研究土壤微生物在土壤物质转化中的作用。例如,土壤碳、氮、磷、硫和铁等元素的转化以及这些转化过程中所包含的氨化、硝化、反硝化和固氮作用及凋落物分解等。因此,土壤微生物作用下的生物化学过程机制、强度以及土壤酶活性的研究可以表征土壤中所进行的生物化学过程。此外,为了解土壤微生物在土壤中的真实活动状态及规律,其显微观察、微生物区系和根际土壤的原位观测以及一些模拟装置(如环流装置、FACE系统和土壤呼吸田间原位测定装置等)的采用也受到广泛重视(Audus, 1946; Collins and Sims, 1956; Cripps and Norris, 1969; 林先贵, 2010)。近年来,稳定同位素示踪技术和稳定同位素核酸探针技术发展迅猛(Radajewski et al., 2000; Friedrich, 2006; Whiteley et al., 2006; Schwartz, 2007; Buckley et al., 2008; Gude et al., 2012; Gunina et al., 2014),成为近期的重要发展方向。

5.2 土壤微生物对气候变化的响应

土壤微生物的生长受温度的影响(钟文辉和蔡祖聪,

2004b), 环境变化会导致土壤微生物的多样性和生态功能发生变化(谢龙莲等, 2004; 刘占锋等, 2007; 林先贵, 2010)。Zogg等(1997)使用PLFA技术分析了土壤温度变化与土壤微生物群落结构变化的关系, 结果表明土壤微生物群落构成和功能的改变与温度变化有直接关系。Ziegler等(2013)通过120天的温度控制实验证实了区域气候变化和实验增温会影响微生物的群落结构组成。其中温度升高使PLFA总量增加32%–60%, 同时高温样地较低温样地的PLFA总量也增加了20%–42%, 并且加快了土壤矿质的周转速率。由此说明全球变化下的温度升高很可能会改变土壤微生物的群落特性, 促进其在物质循环等过程中的作用, 加快土壤各组分的循环速率。此外, 土壤微生物与温度的关系还体现在季节变化上。Liu等(2000)用Biolog系统证明了Chihuahuan沙漠牧场微生物的功能多样性夏季最高, 春季最低。许多研究也显示出微生物生物量普遍在夏季达到最高值(Wardle, 1998; Schutter et al., 2001; Jiang and Xu, 2006; Miller et al., 2009; Singh and Ghoshal, 2014)。

6 土壤呼吸

土壤呼吸综合了未扰动土壤中产生CO₂的所有代谢过程(Singh and Gupta, 1977), 是全球碳循环中的第二大通量(Raich and Schlesinger, 1992)。首先, 土壤呼吸作为碳释放的重要形式之一与碳输入共同决定陆地生态系统的碳源或汇。其次, 土壤呼吸释放的CO₂可以改变生态系统冠层的CO₂浓度梯度, 为植物光合作用提供更多的光和原料。再次, 土壤呼吸与养分的固持或矿化密切相关。最后, 土壤呼吸可以评判环境的污染状况及生态系统对污染的承受力。但因土壤呼吸受诸多生物(如生态系统类型、植物物种、微生物种类及群落结构和根氮浓度等)和非生物因素(如温度、湿度、土壤质地、基质质量和数量等)的影响(Buchmann, 2000), 且不同土壤呼吸的生物学过程(自养和异养呼吸)对这些因素和环境变化的响应各不相同, 故土壤呼吸在不同生态系统内(或之间)存在较大的时空差异(Borken et al., 2002; Vargas and Allen, 2008)。

6.1 区分自养呼吸和异养呼吸的方法

土壤呼吸从功能上可分为自养呼吸(包括根呼吸和根

际微生物利用根际分泌物的呼吸)和异养呼吸(土壤有机质降解者的呼吸)(Hanson et al., 2000)。区分土壤呼吸是陆地生态系统生态学、碳循环、植物生理学、土壤科学和模拟全球气候变化研究中的热点和难点问题(Bond-Lamberty et al., 2004), 主要因为: (1) 近63%的净光合作用生产量分配到地下组织, 且其中的75%以根呼吸释放; (2) 精确预测生态系统碳吸存和土壤有机碳动态需要区分土壤呼吸; (3) 自养和异养呼吸可能由不同的机制驱动, 且对环境因素及其变化响应不同; (4) 定量土壤呼吸各组分仍有很大的难度, 尚无理想的方法区分土壤呼吸(Wang and Yang, 2007)。近十多年来, 国外学者在这方面做了大量工作(Hanson et al., 2000; Bond-Lamberty et al., 2004; Formánek and Ambus, 2004; Staddon, 2004; Cheng et al., 2005; Kuzyakov and Larionova, 2005; Hahn et al., 2006; Subke et al., 2006; Trumbore, 2006; Wang and Yang, 2007; Chen et al., 2009; Bond-Lamberty et al., 2011; Li et al., 2013; Chen et al., 2015), 并取得了一定的进展。

陆地生态系统土壤呼吸的区分方法大致分为3种, 即成分综合法、实验处理法和同位素示踪法(Hanson et al., 2000; Trumbore, 2006), 此3种方法各具优缺点。成分综合法是测定每一个组分特定的CO₂通量和质量, 并计算各组分对土壤呼吸的相对贡献(根呼吸(自养呼吸)通过直接测定刚刚切下的新鲜根系得到。异养呼吸通过对无根土壤培养测定)。实验处理法主要包括: 壕沟法、树木环割法、森林皆伐、林窗分析法和根排除法等, 这些方法都是通过切断或排除树木向土壤中的碳供应后, 比较处理样方和控制样方间的土壤呼吸进而得出自养和异养呼吸的相对贡献。上述两种方法均容易操作, 但由于引入了人为因素, 改变了生态系统根系和土壤的自然状态(如土壤温度、湿度、结构和CO₂浓度梯度等), 有可能高估或低估土壤呼吸各组分的相对贡献(Hanson et al., 2000; Kuzyakov and Larionova, 2005; Trumbore, 2006; Subke et al., 2006)。

同位素区分土壤呼吸的方法大致可分为4类: (1) 利用同位素 $\delta^{13}\text{C}$ 自然丰度的差异来区分土壤呼吸(Formánek and Ambus, 2004); (2) 利用热核实验诱导产生的核弹¹⁴C区分土壤呼吸(Hahn et al., 2006); (3) 采用FACE实验, 用¹³C贫化的纯CO₂对实验样地

进行熏蒸,根据过去土壤碳和新形成碳在 ^{13}C 信号上的差异区分土壤呼吸;(4)采用同位素标记(1次性间歇标记、重复间歇标记和连续标记)区分土壤呼吸(Hanson et al., 2000)。同位素法对环境的干扰相对较小,但只能在自养和异养呼吸产生的 CO_2 同位素信息有显著差异时才会有效(Trumbore, 2006),且价格稍显昂贵。

6.2 土壤呼吸对气候变化的响应

温度是土壤呼吸的主要驱动因素(Raich and Schlesinger, 1992; Davidson and Janssens, 2006),认识土壤呼吸对温度变化的响应机制和强度,是预测在全球变化背景下陆地生态系统为潜在碳源或汇的关键环节。许多研究显示,温度升高会促进土壤呼吸(Raich and Schlesinger, 1992; Luo et al., 2001; Borken et al., 2002; Davidson et al., 2006; Bradford et al., 2008; Lin et al., 2011; Xu et al., 2015),且土壤呼吸与温度呈指数关系。研究者多采用经验参数 Q_{10} 值(温度每升高 10°C 土壤呼吸速率变化比值)描述土壤呼吸对温度变化的响应强度。Raich和Schlesinger (1992)总结得出 Q_{10} 的中间值为2.4。但由于水分有效性和基质可用性(Davidson et al., 2006)、所测量深度(Borken et al., 2002)以及自养呼吸和异养呼吸之间比例(Boone et al., 1998)等因素不同, Q_{10} 值变化很大。随着增温实验时间的延长,土壤呼吸对温度的敏感性逐渐下降,表现出温度适应性(acclimatization) (Luo et al., 2001; Bradford et al., 2008)。这可能归因于微生物对温度的适应、快速周转土壤的有机碳库耗尽和微生物的生物量减少(Bradford et al., 2008),以及随着温度的持续升高对水分和养分的有效性影响等。土壤呼吸对温度的适应性在一定程度上减缓了全球变化(Luo et al., 2001),但其对温度的敏感性仍存在很大的不确定性(Jones et al., 2003)。

大多数研究表明,大气 CO_2 浓度升高能增加陆地生态系统的土壤呼吸(Fitter et al., 1995; Canadell et al., 1996; Pregitzer et al., 2006, 2008; Jackson et al., 2009; Wang et al., 2012; Liu et al., 2014)。然而,增加幅度很大程度上依赖于物种组成、植物或样地年龄、土壤条件和研究持续时间(Bader and Körner, 2010)。Jackson等(2009)采用FACE实验研究了 CO_2 浓度升高对火炬松林土壤呼吸的影响,发现 CO_2 浓度

升高且连续处理12年促进土壤呼吸(平均值23%),原因是根生物量增加。而Bader和Körner (2010)在瑞士高山树线和温带森林冠层 CO_2 倍增研究(Swiss Canopy Crane)中却得出了相反的结论。他们发现经过7年的 CO_2 浓度升高处理,成熟落叶林的土壤呼吸不再被促进。原因可能是该立地较高的土壤含水量导致碳以 CH_4 的形式释放或以溶解性有机碳的形式下渗。由此可见,认识土壤呼吸对大气 CO_2 浓度升高的响应需要同时考虑其它影响因子的交互作用。

7 地下碳输入与输出过程的研究难点

全球气候变化的加剧改变了植物的生产量(IPCC, 2013),进而改变了输入到土壤中的碳量。土壤碳输入的变化将如何影响土壤碳含量和分解,以及增加土壤碳输入是否会提高原土壤碳分解速率,即激发效应(priming effect) (Löhnis, 1926)是目前研究的热点和难点。在实验室的控制实验中,已有较多的相关研究工作发现了增加碳输入具有激发效应的直接证据(Kuzyakov, 2002; Fontaine et al., 2004; Guenet et al., 2010)。然而,在野外实验中,证明碳输入具激发效应的直接证据的研究还相对较少。可能是由于野外情况较为复杂,土壤碳输入变化会影响植物生长从而导致凋落物和根系周转进一步发生改变,进而影响土壤微生物结构与功能以及地下有机碳输入与输出过程。此外,由于研究技术受到限制,在野外很难直接定量测定输入到土壤中的新碳和原土壤有机碳的分解速率。随着该领域研究的不断深入,Xiao等(2015)应用稳定同位素示踪技术成功区分出了组克氏针茅(*Stipa krylovii*)群落土壤中添加的碳、原土壤碳和进入土壤的新碳(因植物死亡等)含量,进而发现添加有机碳对克氏针茅群落原土壤有机碳的分解具激发效应。相信更多野外相关工作的开展将加深人们对全球变化下陆地生态系统碳储量和碳循环的理解。

另外,过去的工作大多是对凋落物、根系周转、根系分泌物、土壤有机碳、土壤微生物和土壤呼吸等孤立地进行研究(Reiners and Lang, 1987; Vogt et al., 1998),较少将它们作为一个整体,探讨它们之间的相互关系。现在的研究者更加重视研究生物环境因素(如土壤微生物结构与功能、群落特征、土壤类型、降水、气温、土壤温度和含水量等)与地下碳输入和

输出过程之间的关系,进而阐明地下碳的形成机制(De Deyn et al., 2008)。土壤微生物在土壤有机物碳分解、养分释放和能量转移等生物地化循环中起着重要作用,研究土壤微生物的结构与功能对揭示地下有机碳的形成机制具有重要意义(Zak et al., 1993)。

一般认为根系分泌物占生态系统净碳同化量的1%–10% (Jones et al., 2004)。实际研究中,Phillips等(2008)发现,火炬松林0–15 cm土层的根系年分泌量大约为 $9 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$,相当于1%–2%的该森林净初级生产量。可见,根系分泌物在地下碳输入过程中占重要地位。然而,由于目前研究技术手段受到限制,致使根系分泌物在地下碳循环中很难被量化(Wardle, 2002; Paterson, 2003),严重阻碍了我们准确评估根系分泌物对陆地生态系统地下碳循环的贡献。

8 展望

生态系统地下碳循环过程是陆地生态系统碳分配与转化的核心,直接影响着全球碳循环。但由于陆地生态系统地下碳过程本身的复杂性和异质性,加之研究技术和方法的局限,至今人们对其认识仍不十分清楚,成为全球变化研究的“瓶颈”。为全面了解陆地生态系统地下碳过程,我们认为需要对以下几个研究领域进一步探索: (1) 地下碳输入变化对地下碳循环的影响,以及激发效应和机制; (2) 根系-土壤-微生物间的内在关系; (3) 根系分泌物对地下碳输入的贡献; (4) 多个生物环境因素对地下碳输入与输出过程的交互影响; (5) 地下碳输入与输出过程对气候变化响应的机制和强度。

参考文献

种康,王台,钱前,王小菁,左建儒,顾红雅,姜里文,陈之端,白永飞,杨淑华,孔宏智,陈凡,萧浪涛 (2015). 2014年中国植物科学若干领域重要研究进展. 植物学报 **50**, 412–459.

林启美,吴玉光,刘焕龙 (1999). 熏蒸法测定土壤微生物量碳的改进. 生态学杂志 **18**(2), 63–66.

林先贵 (2010). 土壤微生物研究原理与方法. 北京: 高等教育出版社.

刘占锋,刘国华,傅伯杰,胡会峰,郑晓翮,吴雅琼 (2007). 人工油松林(*Pinus tabulaeformis*)恢复过程中土壤微生物生物量C、N的变化特征. 生态学报 **27**, 1011–1018.

申建波,张福锁 (1999). 根分泌物的生态效应. 中国农业科技导报 **1**(4), 21–27.

涂书新,吴佳 (2010). 植物根系分泌物研究方法评述. 环境学报 **19**, 2493–2500.

王凤友 (1989). 森林凋落量研究综述. 生态学进展 **6**(2), 82–89.

魏松涛,迟伟,张立新 (2008). 高等植物碳循环基因工程研究进展. 植物学通报 **25**, 516–525.

吴林坤,林向民,林文雄 (2014). 根系分泌物介导下植物-土壤-微生物互作关系研究进展与展望. 植物生态学报 **38**, 298–310.

谢龙莲,陈秋波,王真辉,刘小香 (2004). 环境变化对土壤微生物的影响. 热带农业科学 **24**, 39–47.

张洪勋,王晓谊,齐鸿雁 (2003). 微生物生态学研究方法进展. 生态学报 **23**, 988–995.

钟文辉,蔡祖聪 (2004a). 土壤微生物多样性研究方法. 应用生态学报 **15**, 899–904.

钟文辉,蔡祖聪 (2004b). 土壤管理措施及环境因素对土壤微生物多样性影响研究进展. 生物多样性 **12**, 456–465.

周德庆 (1993). 微生物学教程. 北京: 高等教育出版社.

周桔,雷霆 (2007). 土壤微生物多样性影响因素及研究方法的现状与展望. 生物多样性 **15**, 306–311.

周丽霞,丁明懋 (2007). 土壤微生物学特性对土壤健康的指示作用. 生物多样性 **15**, 162–171.

Anderson JPE, Domsch KH (1978). A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils. *Soil Biol Biochem* **10**, 215–221.

Audus LJ (1946). A new soil perfusion apparatus. *Nature* **158**, 419.

Bader M, Hiltbrunner E, Körner C (2009). Fine root responses of mature deciduous forest trees to free air carbon dioxide enrichment (FACE). *Funct Ecol* **23**, 913–921.

Bader MNF, Körner C (2010). No overall stimulation of soil respiration under mature deciduous forest trees after 7 years of CO₂ enrichment. *Glob Chang Biol* **16**, 2830–2843.

Bai WM, Wan SQ, Niu SL, Liu WX, Chen QS, Wang QB, Zhang WH, Han XG, Li LH (2010). Increased temperature and precipitation interact to affect root production, mortality, and turnover in a temperate steppe: implications for ecosystem C cycling. *Glob Chang Biol* **16**, 1306–1316.

Batjes NH (1996). Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *Eur J Soil Sci* **47**, 151–163.

- Bertin C, Yang XH, Weston LA** (2003). The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere. *Plant Soil* **256**, 67–83.
- Bond-Lamberty B, Bronson D, Bladyka E, Gower ST** (2011). A comparison of trenched plot techniques for partitioning soil respiration. *Soil Biol Biochem* **43**, 2108–2114.
- Bond-Lamberty B, Wang CK, Gower ST** (2004). A global relationship between the heterotrophic and autotrophic components of soil respiration? *Glob Chang Biol* **10**, 1756–1766.
- Boone RD, Nadelhoffer KJ, Canary JD, Kaye JP** (1998). Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration. *Nature* **396**, 570–572.
- Borken W, Xu YJ, Davidson EA, Beese A** (2002). Site and temporal variation of soil respiration in European beech, Norway spruce, and Scots pine forests. *Glob Chang Biol* **8**, 1205–1216.
- Bradford MA, Davies CA, Frey SD, Maddox TR, Melillo JM, Mohan JE, Reynolds JF, Treseder KK, Wallenstein MD** (2008). Thermal adaptation of soil microbial respiration to elevated temperature. *Ecol Lett* **11**, 1316–1327.
- Bray JR, Gorham E** (1964). Litter production in forests of the world. *Adv Ecol Res* **2**, 101–157.
- Brown S** (2002). Measuring carbon in forests: current status and future challenges. *Environ Pollut* **116**, 363–372.
- Buchmann N** (2000). Biotic and abiotic factors controlling soil respiration rates in *Picea abies* stands. *Soil Biol Biochem* **32**, 1625–1635.
- Buckley DH, Huangyutitham V, Hsu SF, Nelson TA** (2008). $^{15}\text{N}_2$ -DNA-stable isotope probing of diazotrophic methanotrophs in soil. *Soil Biol Biochem* **40**, 1272–1283.
- Campbell JL, Sun OJ, Law BE** (2004). Supply-side controls on soil respiration among Oregon forests. *Glob Chang Biol* **10**, 1857–1869.
- Canadell JG, Pitelka LF, Ingram JSI** (1996). The effects of elevated $[\text{CO}_2]$ on plant-soil carbon below-ground: a summary and synthesis. *Plant Soil* **187**, 391–400.
- Chen DM, Wang Y, Lan ZC, Li JJ, Xing W, Hu SJ, Bai YF** (2015). Biotic community shifts explain the contrasting responses of microbial and root respiration to experimental soil acidification. *Soil Biol Biochem* **90**, 139–147.
- Chen SP, Lin GH, Huang JH, Jenerette GD** (2009). Dependence of carbon sequestration on the differential responses of ecosystem photosynthesis and respiration to rain pulses in a semiarid steppe. *Glob Chang Biol* **15**, 2450–2461.
- Cheng WX, Coleman DC, Box JE Jr** (1991). Measuring root turnover using the minirhizotrons technique. *Agric Ecosyst Environ* **34**, 261–267.
- Cheng WX, Fu SL, Susfalk RB, Mitchell RJ** (2005). Measuring tree root respiration using ^{13}C natural abundance: rooting medium matters. *New Phytol* **167**, 297–307.
- Christensen BT** (2001). Physical fractionation of soil and structural and functional complexity in organic matter turnover. *Eur J Soil Sci* **52**, 345–353.
- Collins FM, Sims CM** (1956). A compact soil perfusion apparatus. *Nature* **178**, 1073–1074.
- Cotrufo MF, Ineson P** (1996). Elevated CO_2 reduces field decomposition rates of *Betula pendula* (Roth.) leaf litter. *Oecologia* **106**, 525–530.
- Cripps RE, Norris JR** (1969). A soil perfusion apparatus. *J Appl Bacteriol* **32**, 259–260.
- Crow SE, Lajtha K, Filley TR, Swanston CW, Bowden RD, Caldwell BA** (2009). Sources of plant-derived carbon and stability of organic matter in soil: implications for global change. *Glob Chang Biol* **15**, 2003–2019.
- Davidson EA, Janssens IA** (2006). Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature* **440**, 165–173.
- Davidson EA, Janssens IA, Luo YQ** (2006). On the variability of respiration in terrestrial ecosystem: moving beyond Q_{10} . *Glob Chang Biol* **12**, 154–164.
- Day FP, Schroeder RE, Stover DB, Brown ALP, Butnor JR, Dilustro J, Hungate BA, Dijkstra P, Duval BD, Seiler TJ, Drake BG, Hinkle CR** (2013). The effects of 11 yr of CO_2 enrichment on roots in a Florida scrub-oak ecosystem. *New Phytol* **200**, 778–787.
- Day FP, Stover DB, Pagel AL, Hungate BA, Dilustro JJ, Herbert BT, Drake BG, Hinkle CR** (2006). Rapid root closure after fire limits fine root responses to elevated atmospheric CO_2 in a scrub oak ecosystem in central Florida, USA. *Glob Chang Biol* **12**, 1047–1053.
- De Deyn GB, Cornelissen JHC, Bardgett RD** (2008). Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecol Lett* **11**, 516–531.
- Delucia EH, Callaway RM, Thomas EM, Schlesinger WH** (1997). Mechanisms of phosphorus acquisition for ponderosa pine seedlings under high CO_2 and temperature. *Ann Bot* **79**, 111–120.
- Delucia EH, Hamilton JG, Naidu SL, Thomas RB, Andrews JA, Finzi A, Lavine M, Matamala R, Mohan JE, Hendrey GR, Schlesinger WH** (1999). Net primary production of a forest ecosystem with experimental CO_2 enrichment. *Science* **284**, 1177–1179.
- Drake JE, Gallet-Budynek A, Hofmockel KS, Bernhardt**

- ES, Billings SA, Jackson RB, Johnsen KS, Lichter J, McCarthy HR, McCormack ML, Moore DJP, Oren R, Palmroth S, Phillips RP, Phippen JS, Pritchard SG, Treseder KK, Schlesinger WH, DeLucia EH, Finzi AC (2011). Increases in the flux of carbon belowground stimulate nitrogen uptake and sustain the long-term enhancement of forest productivity under elevated CO₂. *Ecol Lett* **14**, 349–357.
- Eissenstat DM, Yanai RD (1997). The ecology of root life-span. *Adv Ecol Res* **27**, 1–60.
- Eswaran H, Van Den Berg E, Reich P (1993). Organic carbon in soils of the world. *Soil Sci Soc Am J* **57**, 192–194.
- Fissore C, Giardina CP, Swanston CW, King GM, Kolka RK (2009). Variable temperature sensitivity of soil organic carbon in north American forests. *Glob Chang Biol* **15**, 2295–2310.
- Fitter AH, Self GK, Wolfenden J, Van Vuuren MMI, Brown TK, Williamson L, Graves JD, Robinson D (1995). Root production and mortality under elevated atmospheric carbon dioxide. *Plant Soil* **187**, 299–306.
- Flower-Ellis JGK, Persson H (1980). Investigation of structural properties and dynamics of Scots pine stands. *Ecol Bull* **32**, 125–138.
- Fontaine S, Bardoux G, Abbadie L, Mariotti A (2004). Carbon input to soil may decrease soil carbon content. *Ecol Lett* **7**, 314–320.
- Formánek P, Ambus P (2004). Assessing the use of $\delta^{13}\text{C}$ natural abundance in separation of root and microbial respiration in a Danish beech (*Fagus sylvatica* L.) forest. *Rapid Commun Mass Spectrom* **18**, 897–902.
- Fransson PMA, Johansson EM (2010). Elevated CO₂ and nitrogen influence exudation of soluble organic compounds by ectomycorrhizal root systems. *FEMS Microbiol Ecol* **71**, 186–196.
- Friedrich MW (2006). Stable-isotope probing of DNA: insights into the function of uncultivated microorganisms from isotopically labeled metagenomes. *Curr Opin Biotechnol* **17**, 59–66.
- Gaudinski J, Trumbore S, Davidson E, Cook A, Markewitz D, Richter D (2001). The age of fine-root carbon in three forests of the eastern united states measured by radiocarbon. *Oecologia* **129**, 420–429.
- Ge XG, Xiao WF, Zeng LX, Huang ZL, Lei JP, Li MH (2013). The link between litterfall, substrate quality, decomposition rate, and soil nutrient supply in 30-year-old *Pinus massoniana* forests in the Three Gorges Reservoir Area, China. *Soil Sci* **178**, 442–451.
- Giardina CP, Ryan MG (2000). Evidence that decomposition rates of organic carbon in mineral soil do not vary with temperature. *Nature* **404**, 858–861.
- Gill RA, Jackson RB (2000). Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. *New Phytol* **147**, 13–31.
- González-Rodríguez H, Ramirez-Lozano RG, Cantú-Silva I, Gómez-Meza MV, Cotera-Correa M, Carrillo-Parra A, Marroquín-Castillo JJ (2013). Litterfall production and nutrient returns through leaves in a microphyllous desert scrubland, Northeastern Mexico. *Rev Chapingo Ser Ciencia Ambiente* **19**, 249–262.
- Grayston SJ, Campbell CD, Lutze JL, Gifford RM (1998). Impact of elevated CO₂ on the metabolic diversity of microbial communities in N-limited grass swards. *Plant Soil* **203**, 289–300.
- Gude A, Kandeler E, Gleixner G (2012). Input related microbial carbon dynamic of soil organic matter in particle size fractions. *Soil Biol Biochem* **47**, 209–219.
- Guenet B, Neill C, Bardoux G, Abbadie L (2010). Is there a linear relationship between priming effect intensity and the amount of organic matter input? *Appl Soil Ecol* **46**, 436–442.
- Gunina A, Dippold MA, Glaser B, Kuzyakov Y (2014). Fate of low molecular weight organic substances in an arable soil: from microbial uptake to utilisation and stabilisation. *Soil Biol Biochem* **77**, 304–313.
- Guo DL, Li HB, Mitchell RJ, Han WX, Hendricks JJ, Fahey TJ, Hendrick RL (2008). Fine root heterogeneity by branch order: exploring the discrepancy in root turnover estimates between minirhizotron and carbon isotopic methods. *New Phytol* **177**, 443–456.
- Hahn V, Höglberg P, Buchmann N (2006). ¹⁴C—a tool for separation of autotrophic and heterotrophic soil respiration. *Glob Chang Biol* **12**, 972–982.
- Hanson PJ, Edwards NT, Garten CT, Andrews JA (2000). Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: a review of methods and observations. *Biogeochemistry* **48**, 115–146.
- Heimann M, Reichstein M (2008). Terrestrial ecosystem carbon dynamics and climate feedbacks. *Nature* **451**, 289–292.
- Helfrich M, Flessa H, Mikutta R, Dreves A, Ludwig B (2007). Comparison of chemical fractionation methods for isolating stable soil organic carbon pools. *Eur J Soil Sci* **58**, 1316–1329.
- Hendrick RL, Pregitzer KS (1992). The demography of fine roots in a northern hardwood forest. *Ecology* **73**, 1094–1104.

- Hendricks JJ, Hendrick RL, Wilson CA, Mitchell RJ, Pe-cot SD, Guo D** (2006). Assessing the patterns and controls of fine root dynamics: an empirical test and methodological review. *J Ecol* **94**, 40–57.
- Hill TCJ, Mcpherson EF, Harris JA, Birch P** (1993). Microbial biomass estimated by phospholipid phosphate in soils with diverse microbial communities. *Soil Biol Biochem* **25**, 1779–1786.
- Hsieh YP** (1993). Radiocarbon signatures of turnover rates in active soil organic carbon pools. *Soil Sci Soc Am J* **57**, 1020–1022.
- IPCC** (2013). Climate change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press.
- Iversen CM** (2010). Digging deeper: fine-root responses to rising atmospheric CO₂ concentration in forested ecosystems. *New Phytol* **186**, 346–357.
- Iversen CM, Ledford J, Norby RJ** (2008). CO₂ enrichment increases carbon and nitrogen input from fine roots in a deciduous forest. *New Phytol* **179**, 837–847.
- Jackson RB, Cook CW, Pippin JS, Palmer SM** (2009). Increased belowground biomass and soil CO₂ fluxes after a decade of carbon dioxide enrichment in a warm-temperate forest. *Ecology* **90**, 3352–3366.
- Jackson RB, Mooney HA, Schulze ED** (1997). A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Proc Natl Acad Sci USA* **94**, 7362–7366.
- Jenkinson DS, Odes JM** (1979). A method for measuring adenosine triphosphate in soil. *Soil Biol Biochem* **11**, 193–199.
- Jenkinson DS, Powlson DS** (1976). The effects of biocidal treatments on metabolism in soil V: a method for measuring soil biomass. *Soil Biol Biochem* **8**, 209–213.
- Jiang PK, Xu QF** (2006). Abundance and dynamics of soil labile carbon pools under different types of forest vegetation. *Pedosphere* **16**, 505–511.
- Johnson MG, Rygielwicz PT, Tingey DT, Phillips DL** (2006). Elevated CO₂ and elevated temperature have no effect on Douglas-fir fine-root dynamics in nitrogen-poor soil. *New Phytol* **170**, 345–356.
- Johnson MG, Tingey DT, Phillips DL, Storm MJ** (2001). Advancing fine root research with minirhizotrons. *Environ Exp Bot* **45**, 263–289.
- Jones CD, Cox P, Huntingford C** (2003). Uncertainty in climate-carbon-cycle projections associated with the sensitivity of soil respiration to temperature. *Tellus B* **55**, 642–648.
- Jones D** (1998). Organic acids in the rhizosphere—a critical review. *Plant Soil* **205**, 25–44.
- Jones DL, Hodge A, Kuzyakov Y** (2004). Plant and mycorrhizal regulation of rhizodeposition. *New Phytol* **163**, 459–480.
- Kalyn AL, Van Rees KCJ** (2006). Contribution of fine roots to ecosystem biomass and net primary production in black spruce, aspen, and jack pine forests in Saskatchewan. *Agric Forest Meteorol* **140**, 236–243.
- Knorr W, Prentice IC, House JI, Holland EA** (2005). Long-term sensitivity of soil carbon turnover to warming. *Nature* **433**, 298–301.
- Koarashi J, Atarashi-andoh M, Ishizuka S, Miura S, Saito T, Hirai K** (2009). Quantitative aspects of heterogeneity in soil organic matter dynamics in a cool-temperate Japanese beech forest: a radiocarbon-based approach. *Glob Chang Biol* **15**, 631–642.
- Kuijken RCP, Snel JFH, Heddes MM, Bouwmeester HJ, Marcelis LFM** (2015). The importance of a sterile rhizosphere when phenotyping for root exudation. *Plant Soil* **387**, 131–142.
- Kuzyakov Y** (2002). Review: factors affecting rhizosphere priming effects. *J Plant Nutr Soil Sci* **165**, 382–396.
- Kuzyakov Y, Larionova AA** (2005). Root and rhizomicrobial respiration: a review of approaches to estimate respiration by autotrophic and heterotrophic organisms in soil. *J Plant Nutr Soil Sci* **168**, 503–520.
- Lal R** (2004). Soil carbon sequestration impacts on global climate change and food security. *Science* **304**, 1623–1627.
- Lambers H, Mougél C, Jaillard B, Hinsinger P** (2009). Plant-microbe-soil interactions in the rhizosphere: an evolutionary perspective. *Plant Soil* **321**, 83–115.
- Leppälammil-Kujansuu J, Ostonen I, Strömberg M, Nilsson LO, Kleja DB, Sah SP, Helmisaari HS** (2013). Effects of long-term temperature and nutrient manipulation on Norway spruce fine roots and mycelia production. *Plant Soil* **366**, 287–303.
- Li CP, Xiao CW** (2007). Above- and below-ground biomass of *Artemisia ordosica* communities in three contrasting habitats of the Mu Us desert, northern China. *J Arid Environ* **70**, 195–207.
- Li DJ, Zhou XH, Wu LY, Zhou JZ, Luo YQ** (2013). Contrasting responses of heterotrophic and autotrophic respiration to experimental warming in a winter annual-dominated prairie. *Glob Chang Biol* **19**, 3553–3564.
- Lin XW, Zhang ZH, Wang SP, Hu YG, Xu GP, Luo CY, Chang XF, Duan JC, Lin QY, Xu B, Wang YF, Zhao XQ,**

- Xie ZB (2011). Response of ecosystem respiration to warming and grazing during the growing seasons in the alpine meadow on the Tibetan plateau. *Agric Forest Meteorol* **151**, 792–802.
- Lipson DA, Kuske CR, Gallegos-Graves LV, Oechel WC (2014). Elevated atmospheric CO₂ stimulates soil fungal diversity through increased fine root production in a semi-arid shrubland ecosystem. *Glob Chang Biol* **20**, 2555–2565.
- Liu X, Lindemann WC, Whitford WG, Steiner RL (2000). Microbial diversity and activity of disturbed soil in the northern Chihuahuan desert. *Biol Fert Soils* **32**, 243–249.
- Liu Y, Li M, Zheng JW, Li LQ, Zhang XH, Zheng JF, Pan GX, Yu XY, Wang JF (2014). Short-term responses of microbial community and functioning to experimental CO₂ enrichment and warming in a Chinese paddy field. *Soil Biol Biochem* **77**, 58–68.
- Löhnis F (1926). Nitrogen availability of green manures. *Soil Sci* **22**, 253–290.
- Luo YQ (2003). Uncertainties in interpretation of isotope signals for estimation of fine root longevity: theoretical considerations. *Glob Chang Biol* **9**, 1118–1129.
- Luo YQ, Su B, Currie WS, Dukes JS, Finzi A, Hartwig U, Hungate B, Mcmurtrie RE, Oren R, Parton WJ, Pataki DE, Shaw MR, Zak DR, Field CB (2004). Progressive nitrogen limitation of ecosystem responses to rising atmospheric carbon dioxide. *Bioscience* **54**, 731–739.
- Luo YQ, Wan SQ, Hui DF, Wallace LL (2001). Acclimatization of soil respiration to warming in a tall grass prairie. *Nature* **413**, 622–625.
- Ma LN, Huang WW, Guo CY, Wang RZ, Xiao CW (2012). Soil microbial properties and plant growth responses to carbon and water addition in a temperate steppe: the importance of nutrient availability. *PLoS One* **47**, e35165.
- Ma LN, Yuan S, Guo CY, Wang RZ (2014). Carbon and nitrogen dynamics of native *Leymus chinensis* grasslands along a 1000 km longitudinal precipitation gradient in northeastern China. *Biogeosciences* **11**, 7097–7106.
- Majdi H, Pregitzer K, Morén AS, Nylund JE, Ågren GI (2005). Measuring fine root turnover in forest ecosystems. *Plant Soil* **276**, 1–8.
- Matamala R, González-Meler MA, Jastrow JD, Norby RJ, Schlesinger WH (2003). Impacts of fine root turnover on forest NPP and soil C sequestration potential. *Science* **302**, 1385–1387.
- Meier IC, Leuschner C (2010). Variation of soil and biomass carbon pools in beech forests across a precipitation gradient. *Glob Chang Biol* **16**, 1035–1045.
- Mildner M, Bader MKF, Baumann C, Körner C (2015). Respiratory fluxes and fine root responses in mature *Picea abies* trees exposed to elevated atmospheric CO₂ concentrations. *Biogeosciences* **124**, 95–111.
- Miller AE, Schimel JP, Sickman JO, Skeen K, Meixner T, Melack JM (2009). Seasonal variation in nitrogen uptake and turnover in two high-elevation soils: mineralization responses are site-dependent. *Biogeochemistry* **93**, 253–270.
- Nannipieri P, Ascher J, Ceccherini MT, Landi L, Pietramellara G, Renella G (2003). Microbial diversity and soil functions. *Eur J Soil Sci* **54**, 655–670.
- Nascimento LS, Cerqueira RM, Henderson BLR (2015). Litterfall production in a fragment adjacent to a mining pit, Ribeirão Grande, SP. *Rev Bras Eng Agric-Ambient* **19**, 892–897.
- Norby RJ, Iversen CM (2006). Nitrogen uptake, distribution, turnover, and efficiency of use in a CO₂-enriched sweetgum forest. *Ecology* **87**, 5–14.
- Norby RJ, Jackson RB (2000). Root dynamics and global change: seeking an ecosystem perspective. *New Phytol* **147**, 3–12.
- Norby RJ, Ledford J, Reilly CD, Miller NE, O'Neill EG (2004). Fine-root production dominates response of a deciduous forest to atmospheric CO₂ enrichment. *Proc Natl Acad Sci USA* **101**, 9689–9693.
- Norby RJ, O'Neill EG, Hood WG, Luxmoore RJ (1987). Carbon allocation, root exudation, and mycorrhizal colonization of *Pinus echinata* seedlings grown under CO₂ enrichment. *Tree Physiol* **3**, 203–210.
- Paterson E (2003). Importance of rhizodeposition in the coupling of plant and microbial productivity. *Eur J Soil Sci* **54**, 741–750.
- Paul S, Veldkamp E, Flessa H (2008). Soil organic carbon in density fractions of tropical soils under forest-pasture-secondary forest land use changes. *Eur J Soil Sci* **59**, 359–371.
- Personeni E, Nguyen C, Marchal P, Pagès L (2007). Experimental evaluation of an efflux-influx model of C exudation by individual apical root segments. *J Exp Bot* **58**, 2091–2099.
- Persson H (1978). Root dynamics in a young Scots pine stand in Central Sweden. *Oikos* **30**, 508–519.
- Persson H (1983). The distribution and productivity of fine roots in boreal forests. *Plant Soil* **71**, 87–101.
- Phillips RP, Bernhardt ES, Schlesinger WH (2009). Elevated CO₂ increases root exudation from loblolly pine (*Pinus taeda*) seedlings as an N-mediated response. *Tree*

- Physiol* **29**, 1513–1523.
- Phillips RP, Ehlitz Y, Bier R, Bernhardt ES** (2008). New approach for capturing soluble root exudates in forest soils. *Funct Ecol* **22**, 990–999.
- Phillips RP, Finzi AC, Bernhardt ES** (2011). Enhanced root exudation induces microbial feedbacks to N cycling in a pine forest under long-term CO₂ fumigation. *Ecol Lett* **14**, 187–194.
- Post WM, Emanuel WR, Zinke PJ, Stangenberger AG** (1982). Soil carbon pools and world life zones. *Nature* **298**, 156–159.
- Pregitzer K, Loya W, Kubiske M, Zak D** (2006). Soil respiration in northern forests exposed to elevated atmospheric carbon dioxide and ozone. *Oecologia* **148**, 503–516.
- Pregitzer KS** (2002). Fine roots of trees—a new perspective. *New Phytol* **154**, 267–270.
- Pregitzer KS, Burton AJ, King JS, Zak DR** (2008). Soil respiration, root biomass, and root turnover following long-term exposure of northern forests to elevated atmospheric CO₂ and tropospheric O₃. *New Phytol* **180**, 153–161.
- Pregitzer KS, King JS, Burton AJ, Brown SE** (2000). Responses of tree fine roots to temperature. *New Phytol* **147**, 105–115.
- Pritchard SG, Strand AE** (2008). Can you believe what you see? Reconciling minirhizotron and isotopically derived estimates of fine root longevity. *New Phytol* **177**, 287–291.
- Pritchard SG, Strand AE, McCormack ML, Davis MA, Finzi AC, Jackson RB, Matamala R, Rogers HH, Oren R** (2008a). Fine root dynamics in a loblolly pine forest are influenced by free-air-CO₂-enrichment: a six-year-minirhizotron study. *Glob Chang Biol* **14**, 588–602.
- Pritchard SG, Strand AE, McCormack ML, Davis MA, Oren R** (2008b). Mycorrhizal and rhizomorph dynamics in a loblolly pine forest during 5 years of free-air-CO₂-enrichment. *Glob Chang Biol* **14**, 1252–1264.
- Radajewski S, Ineson P, Parekh NR, Murrell JC** (2000). Stable-isotope probing as a tool in microbial ecology. *Nature* **403**, 646–649.
- Raich JW, Schlesinger WH** (1992). The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus B* **44**, 81–99.
- Rasmussen C, Southard RJ, Horwath WR** (2008). Litter type and soil minerals control temperate forest soil carbon response to climate change. *Glob Chang Biol* **14**, 2064–2080.
- Reiners WA, Lang GE** (1987). Changes in litterfall along a gradient in altitude. *J Ecol* **75**, 629–638.
- Reyes-Carrera SA, Méndez-González J, Nájera-Luna JA, Cerano-Paredes J** (2013). Litterfall production in a *Pinus cembroides* ZUCC. Stand, in Arteaga Coahuila Mexico and its relationships to climatic variables. *Rev Chapingo Ser Ciency Ambiente* **19**, 147–155.
- Rovira AD** (1969). Plant root exudates. *Bot Rev* **35**, 35–57.
- Salomé C, Nunan N, Pouteau V, Lerch TZ, Chenu C** (2010). Carbon dynamics in topsoil and in subsoil may be controlled by different regulatory mechanisms. *Glob Chang Biol* **16**, 416–426.
- Schutter ME, Sandeno JM, Dick RP** (2001). Seasonal, soil type, and alternative management influences on microbial communities of vegetable cropping systems. *Biol Fert Soils* **34**, 397–410.
- Schwartz E** (2007). Characterization of growing microorganisms in soil by stable isotope probing with H₂¹⁸O. *Appl Environ Microbiol* **73**, 2541–2546.
- Singh JS, Gupta SR** (1977). Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *Bot Rev* **43**, 449–528.
- Singh MK, Ghoshal N** (2014). Variation in soil microbial biomass in the dry tropics: impact of land-use change. *Soil Tillage Res* **52**, 299–306.
- Smith WH** (1976). Character and significance of forest tree root exudates. *Ecology* **57**, 324–331.
- Sollins P, Homann P, Caldwell BA** (1996). Stabilization and destabilization of soil organic matter: mechanisms and controls. *Geoderma* **74**, 65–105.
- Staddon PL** (2004). Carbon isotopes in functional soil ecology. *Trends Ecol Evol* **19**, 148–154.
- Steele SJ, Gower ST, Vogel JG, Norman JM** (1997). Root mass, net primary production and turnover in aspen, jack pine and black spruce forests in Saskatchewan and Manitoba, Canada. *Tree Physiol* **17**, 577–587.
- Stover DB, Day FP, Drake BG, Hinkle CR** (2010). The long-term effects of CO₂ enrichment on fine root productivity, mortality, and survivorship in a scrub-oak ecosystem at Kennedy Space Center, Florida, USA. *Environ Exp Bot* **69**, 214–222.
- Strand AE, Pritchard SG, McCormack ML, Davis MA, Oren R** (2008). Irreconcilable differences: fine-root life spans and soil carbon persistence. *Science* **319**, 456–458.
- Subke JA, Inglema I, Cotrufo MF** (2006). Trends and methodological impacts in soil CO₂ efflux partitioning: a meta-analytical review. *Glob Chang Biol* **12**, 921–943.

- Sun OJ, Campbell J, Law BE, Wolf V** (2004). Dynamics of carbon stocks in soils and detritus across chronosequences of different forest types in the Pacific Northwest, USA. *Glob Chang Biol* **10**, 1470–1481.
- Swanston CW, Caldwell BA, Homann PS, Ganio L, Solins P** (2002). Carbon dynamics during a long-term incubation of separate and recombined density fractions from seven forest soils. *Soil Biol Biochem* **34**, 1121–1130.
- Swift MJ, Heal OW, Anderson JM** (1979). Decomposition in Terrestrial Ecosystems. Oxford: Blackwell Oxford.
- Tierney GL, Fahey TJ** (2002). Fine root turnover in a northern hardwood forest: a direct comparison of the radiocarbon and minirhizotron methods. *Can J For Res* **32**, 1692–1697.
- Tingey DT, Phillips DL, Johnson MG** (2000). Research review: elevated CO₂ and conifer roots: effects on growth, life span and turnover. *New Phytol* **147**, 87–103.
- Torbert H, Rogers H, Prior S, Schlesinger W, Runion GB** (1997). Effects of elevated atmospheric CO₂ in agro-ecosystems on soil carbon storage. *Glob Chang Biol* **3**, 513–521.
- Trumbore S** (2000). Age of soil organic matter and soil respiration: radiocarbon constraints on belowground C dynamics. *Ecol Appl* **10**, 399–411.
- Trumbore S** (2006). Carbon respired by terrestrial ecosystems—recent progress and challenges. *Glob Chang Biol* **12**, 141–153.
- Trumbore SE, Chadwick OA, Amundson R** (1996). Rapid exchange between soil carbon and atmospheric carbon dioxide driven by temperature change. *Science* **272**, 393–396.
- Trumbore SE, Gaudinski JB** (2003). The secret lives of roots. *Science* **302**, 1344–1345.
- Uselman SM, Qualls RG, Thomas RB** (2000). 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* **222**, 191–202.
- Valentinuzzi F, Cesco S, Tomasi N, Mimmo T** (2015). Influence of different trap solutions on the determination of root exudates in *Lupinus albus* L. *Biol Fert Soils* **51**, 757–765.
- Vance ED, Brookes PC, Jenkinson DS** (1987). An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biol Biochem* **19**, 703–707.
- Vargas R, Allen MF** (2008). Environmental controls and the influence of vegetation type, fine roots and rhizomorphs on diel and seasonal variation in soil respiration. *New Phytol* **179**, 460–471.
- Vitousek PM, Turner DR, Parton WJ, Sanford RL** (1994). Litter decomposition on the Mauna Loa environmental matrix, Hawaii: patterns, mechanisms, and models. *Ecol-ogy* **75**, 418–429.
- Vogt KA, Vogt DJ, Bloomfield J** (1998). Analysis of some direct and indirect methods for estimating root biomass and production of forests at an ecosystem level. *Plant Soil* **200**, 71–89.
- Vogt KA, Vogt DJ, Palmiotto PA, Boon P, OHara J, Asbjornsen H** (1996). Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. *Plant Soil* **187**, 159–219.
- Vranova V, Rejsek K, Skene KR, Janous D, Formanek P** (2013). Methods of collection of plant root exudates in relation to plant metabolism and purpose: a review. *J Plant Nutr Soil Sci* **176**, 175–199.
- Wan SQ, Norby RJ, Pregitzer KS, Ledford J, O'Neill EG** (2004). CO₂ enrichment and warming of the atmosphere enhance both productivity and mortality of maple tree fine roots. *New Phytol* **162**, 437–446.
- Wang CK, Yang JY** (2007). Rhizospheric and heterotrophic components of soil respiration in six Chinese temperate forests. *Glob Chang Biol* **13**, 123–131.
- Wang X, Nakatsubo T, Nakane K** (2012). Impacts of elevated CO₂ and temperature on soil respiration in warm temperate evergreen *Quercus glauca* stands: an open-top chamber experiment. *Ecol Res* **27**, 595–602.
- Wang Y, Hsieh YP** (2002). Uncertainties and novel prospects in the study of the soil carbon dynamics. *Chemosphere* **49**, 791–804.
- Wardle DA** (1998). Controls of temporal variability of the soil microbial biomass: a global-scale synthesis. *Soil Biol Biochem* **30**, 1627–1637.
- Wardle DA** (2002). Communities and Ecosystems: Linking the Aboveground and Belowground Components. Princeton, Oxford: Princeton University Press.
- Whalen JK, Bottomley PJ, Myrold DD** (2000). Carbon and nitrogen mineralization from light- and heavy-fraction additions to soil. *Soil Biol Biochem* **32**, 1345–1352.
- Whiteley AS, Manefield M, Lueders T** (2006). Unlocking the 'microbial black box' using RNA-based stable isotope probing technologies. *Curr Opin Biotechnol* **17**, 67–71.
- Xiao CW, Guenet B, Zhou Y, Su JQ, Janssens IA** (2015). Priming of soil organic matter decomposition scales linearly with microbial biomass response to litter input in steppe vegetation. *Oikos* **124**, 649–657.
- Xiao CW, Janssens IA, Sang WG, Wang RZ, Xie ZQ, Pei**

- ZQ, Yi Y (2010). Belowground carbon pools and dynamics in China's warm temperate and sub-tropical deciduous forests. *Biogeosciences* **7**, 275–287.
- Xiao CW, Yuste JC, Janssens IA, Roskams P, Nachtergale L, Carrara A, Sanchez BY, Ceulemans R (2003). Above- and below-ground biomass and net primary production in a 73-year-old Scots pine forest. *Tree Physiol* **23**, 505–516.
- Xu X, Shi Z, Li DJ, Zhou XH, Sherry RA, Luo YQ (2015). Plant community structure regulates responses of prairie soil respiration to decadal experimental warming. *Glob Chang Biol* **21**, 3846–3853.
- Yin HJ, Li YF, Xiao J, Xu ZF, Cheng XY, Liu Q (2013). Enhanced root exudation stimulates soil nitrogen transformations in a subalpine coniferous forest under experimental warming. *Glob Chang Biol* **19**, 2158–2167.
- Zak DR, Pregitzer KS, Curtis PS, Teeri JA, Fogel R, Randlett DL (1993). Elevated atmospheric CO₂ and feedback between carbon and nitrogen cycles. *Plant Soil* **15**, 105–117.
- Zeng G, Birchfield ST, Wells CE (2007). Automatic discrimination of fine roots in minirhizotron images. *New Phytol* **177**, 549–557.
- Zhou Y, Pei ZQ, Su JQ, Zhang JL, Zheng YR, Ni J, Xiao CW, Wang RZ (2012). Comparing soil organic carbon dynamics in perennial grasses and shrubs in a saline-alkaline arid region, northwestern China. *PLoS One* **7**, e42927.
- Zhou Y, Su JQ, Janssens IA, Zhou GS, Xiao CW (2014). Fine root and litterfall dynamics of three Korean pine (*Pinus koraiensis*) forests along an altitudinal gradient. *Plant Soil* **374**, 19–32.
- Ziegler SE, Billings SA, Lane CS, Li JW, Fogel ML (2013). Warming alters routing of labile and slower-turnover carbon through distinct microbial groups in boreal forest organic soils. *Soil Biol Biochem* **60**, 23–32.
- Zinke PJ, Stangenberger AG (2000). Elemental storage of forest soil from local to global scales. *For Ecol Manage* **138**, 159–165.
- Zogg GP, Zak DR, Ringelberg DB, White DC, MacDonald NW, Pregitzer KS (1997). Compositional and functional shifts in microbial communities due to soil warming. *Soil Sci Soc Am J* **61**, 475–481.

Advances in Input and Output Processes of Below-ground Carbon of Terrestrial Ecosystems

Chunwang Xiao^{1,2*}, Fan Yang^{2,3}, Jingyao Liu^{2,3}, Yong Zhou², Jiaqi Su², Yun Liang², Zhiqin Pei²

¹College of Life and Environmental Sciences, Minzu University of China, Beijing 100081, China; ²State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China;

³University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract The input and output processes of below-ground carbon of ecosystems are the core components of carbon allocation and transformation in terrestrial ecosystems and directly affect global carbon cycling. Litterfall, root turnover, root exudate, soil organic carbon, soil microbe and soil respiration are important parts of the input and output processes in terrestrial ecosystems. Because the parts are implicated and we have limited techniques and methods to measure the parts, the input and output processes of below-ground carbon of terrestrial ecosystems are still poorly understood. Therefore, results of carbon cycling in terrestrial ecosystems are uncertain. We summarize the different methods used for studying litterfall, root turnover, root exudate, soil organic carbon, soil microbe and soil respiration and the responses of plant parts to climatic changes. We discuss the difficulties in researching the input and output processes of below-ground carbon of terrestrial ecosystems and propose several topics for further research.

Key words root turnover, root exudate, soil organic carbon, soil microbe, soil respiration

Xiao CW, Yang F, Liu JY, Zhou Y, Su JQ, Liang Y, Pei ZQ (2017). Advances in input and output processes of below-ground carbon of terrestrial ecosystems. *Chin Bull Bot* **52**, 652–668.

* Author for correspondence. E-mail: cw Xiao@muc.edu.cn