

# 全球变化下的地下生态学：问题与展望

贺金生· 王政权· 方精云·

(北京大学环境学院生态系, 北京大学生态学研究教育中心, 北京大学地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871; .

东北林业大学森林资源与环境学院, 哈尔滨 150040. E-mail: jshe@pku.edu.cn)

**摘要** 生态学 100 多年的探索和发展主要集中在地上部分。然而, 当今的生态学家已经越来越强烈地认识到, 鲜为人知的地下部分已成为生态系统结构、功能与过程研究中最不确定的因素, 因而严重制约着生态系统与全球变化研究的理论拓展。自 1990 年代后期以来, 伴随着全球生态学研究的深入, 一个新兴的生态学领域——地下生态学(belowground ecology)开始形成, 并得到了快速发展。地下生态学从不同学科层次探索地下部分的结构、功能、过程以及与地上部分的关系, 并特别关注其对全球变化的响应。它的研究对象包括植物根系、地下动物和土壤微生物。分析了生态系统地上和地下部分的关联、根系生态、根系生物地理, 以及地下生物多样性等方面的主要研究进展和亟待解决的问题, 着重评述地下过程对全球变化响应的若干理论问题, 指出地下生态学将是 21 世纪生态学的重要发展方向。

**关键词** 全球变化 根系生态 根系生物地理 地下生物多样性 生态系统过程 地下生态学

在经历了 100 多年的探索和发展之后, 今天的生态学家们终于认识到陆地生态系统的功能在很大程度上依赖于碳(C)的分配格局与过程, 以及伴随这个过程中的物质循环<sup>[1]</sup>。对于陆地生态系统的地上部分, 人们已经进行了相当深入的研究, 而对于它的地下部分, 则依然了解甚少<sup>[2,3]</sup>, 从而导致生态系统过程研究中出现一些致命的不足<sup>[4]</sup>。地下部分对于生态系统的重要意义, 不仅在于它提供有效的水分及养分, 也在于它拥有丰富的、维持生态系统功能的生物多样性, 更重要的在于它是陆地生态系统 C 分配与过程的核心环节<sup>[1, 5]</sup>。地下生态系统过程(简称地下过程)不仅是目前生态学过程研究中的“瓶颈”, 也是生态系统功能研究中最不确定的因素<sup>[2,6]</sup>, 对 C 过程的研究具有决定意义。全球变化的现实, 迫切地要求生态学家从地下过程的研究中认识陆地生态系统响应的机制<sup>[7]</sup>。地下生态学就是在这样的背景下应运而生的。它从不同学科层次上研究生态系统地下部分的结构、功能、过程及其与地上部分的关系, 预测全球变化下地下部分的响应, 进而从整体上认识生态系统功能与过程的本质。这里有必要说明, 地下生态学涉及的领域很广, 如根系生态、土壤生态、土壤动物生态、土壤微生物生态(soil microbial ecology)等, 但本文主要综述生态系统地上和地下部分的关联、根系生态、根系生物地理、地下生物多样性等问题, 重点评述地下(C和氮(N)过程及其对全球变化响应的主要进展。

## 1 生态系统地上和地下部分的关联

所有陆地生态系统都包含生产者和分解者, 二者互相依存。生产者通过地上生态系统过程(简称地上过程)为整个系统提供有机物质, 而分解者则通过地下过程对凋落物进行分解、释放营养元素, 使整个系统的物质得以循环。生产者和分解者都有以各自的消费者为基础组成的食物链, 前者即以食草动物为基础的地上部分食物链, 后者则为以食碎屑者(detritivore)为基础的地下食物链<sup>[8]</sup>。食物链各自组成成分之间, 以及地上过程和地下过程的相互作用, 在很大程度上决定了生态系统的功能和过程<sup>[9,10]</sup>。由于生态系统对全球变化的响应依赖于地上和地下过程的紧密联系, 因此, 地上和地下的整合目前被认为是生态系统研究的最有效途径<sup>[11]</sup>。

已有的研究表明, 植物对土壤生物及地下过程的影响, 主要是通过为地下提供资源(主要是 C 源)以及通过物种的生理生态学过程实现的。主要表现在: (1) 在生态系统的尺度上, 净初级生产力(NPP)可能是土壤生物及地下过程最重要的控制因子<sup>[9]</sup>。Valentini 等人<sup>[12]</sup>和 Högberg 等人<sup>[13]</sup>最近对欧洲和北美森林生态系统地上和地下 C 分配关系的研究就是一个例证: 土壤生物代谢消耗的 C 全部来自于光合产物的地下分配; (2) 地上生物的种间关系, 特别是草食动物的捕食作用可以影响土壤生物及地下过程<sup>[9,14]</sup>。最近, Bardgett 等人<sup>[14]</sup>提出了草食动物作用于地下过程的 3 种可能机制: 即通过改变资源的质、资源的量、或改变植物群落的功能型组成。昆虫对植

物的采食也可能通过诱导植物次生代谢物的改变而影响土壤生物的活动; (3) 全球变化条件下植物群落的结构和组成会发生改变<sup>[15-17]</sup>, 由此引起的物种组成的差异对分解者会有重要的影响<sup>[18]</sup>. 这种影响主要是基于凋落物及根系分泌物的特性, 尤其是化学组成特性<sup>[19]</sup>. 也有证据表明, 长期协同进化导致植物可以选择那些有利于自身凋落物快速分解的分解者<sup>[20]</sup>, 即植物和分解者之间存在协同作用; (4) 通过其他一些机制影响土壤生物及地下过程, 如早期演替物种和后期演替物种对土壤生物物理作用的差异, 以及它们对土壤养分利用效率的差异<sup>[5,14]</sup>可以改变分解者食物链的时空结构.

土壤生物也会影响生态系统地上部分的结构、功能及过程<sup>[21-23]</sup>. 主要表现在: (1) 分解者和其他土壤生物的相互作用, 通过营养元素的周转, 调节养分的供应, 影响植物的生长、资源分配和化学组成(如组织 N 含量)<sup>[19,24]</sup>; (2) 有实验表明, 土壤生物个体大小、频度分布和地下食物链结构可以影响植物的生长发育<sup>[25, 26]</sup>. 地下草食动物(herbivore)对根的取食也可以引起 C 的地上和地下分配格局的改变, 特别是刺激植物产生化学防护物质<sup>[23]</sup>, 根际微生物也会刺激根系产生大量的分泌物<sup>[21]</sup>; (3) 有些土壤生物可以通过与植物之间的种间关系, 影响植物发育、群落结构和演替<sup>[27-30]</sup>; (4) 土壤中对地下环境具有改造作用的生物(被称为“生态系统工程师”), 如蚯蚓、白蚁等, 可以通过改变土壤的物理结构对地上群落的物种组成产生重要影响<sup>[31,32]</sup>.

由此可见, 生态系统地上和地下过程关系密切. 因此, 对地上和地下的整合研究不仅是生态系统生态学发展的要求, 也是完整地认识生态系统的结构和功能的必然.

## 2 根系生态

生态系统地上与地下过程的关联主要是通过根系实现的. 但是, 根系, 尤其是细根(fine roots)可能是最不被人们了解的植物器官. 它作为提供植物养分和水分的“源”和消耗 C 的“汇”, 已成为生态系统生态学及全球变化研究中最受关注的热点<sup>[2,33]</sup>. 之所以这样, 是因为对于某种生态系统类型来说, 优势植物根系的形态(morphology)、构型特性(architecture)及分布(distribution), 尤其是细根的周转过程<sup>[19]</sup>, 在很大程度上决定了该生态系统的 C 过程、水分平衡、以

及矿质元素的生物地球化学循环. 最近对北美 9 种乔木树种的研究就表明, 根序(root order)对根系重要参数, 如比根长 (specific root length, SRL, m/g)、N 含量等具有显著影响, 从而影响着生态系统的 C 和 N 循环<sup>[34]</sup>.

地下净初级生产力(BNPP)在整个生态系统生产力中占有较大的比例. 尽管过去对根系的研究受到了一定的关注, 但它们对整个生态系统的贡献仍然是陆地生态系统中最不清楚的一部分<sup>[35,36]</sup>. 据估计, BNPP 占总 NPP 的 20%~80%, 并且存在很大的不确定性<sup>[37]</sup>. 如我国内蒙羊草(*Leymus chinense*)草原和大针茅(*Stipa grandis*)草原根系生物量占总生物量的 81%和 73%<sup>[38]</sup>, 同一高寒草甸不同年份根系 BNPP 相差近 2 倍<sup>[39]</sup>. 从全球尺度看, 草地 BNPP 占总 NPP 的 24%~87%<sup>[40]</sup>, 而在森林生态系统中, 这个比例为 7%~76%<sup>[41]</sup>. 如此大的变动范围, 其主要原因是由于生态系统结构的不同引起 C 的地上和地下分配格局的差异<sup>[35]</sup>、以及不同群落类型细根的周转对光合产物的大量消耗<sup>[42]</sup>. 但也有报道, 这种变动在很大程度上来自测定方法的不同<sup>[43]</sup>. 在全球变化条件下根系的生产力将如何变化更是一个未知数<sup>[44]</sup>. 如 Aber 等人<sup>[45]</sup>利用 N 平衡法和生物量法测定北美 13 个针叶和阔叶林细根的生产力, 同一树种(如红栎 *Quercus rubra*)之间结果最大可以相差 10 倍! 13 个不同树种之间平均也相差 2 倍左右. 根系的研究不仅在技术上是困难的, 到目前还没有一个被普遍接受的方法, 而且在理论上也是缺乏的. 因此, 对于根系是如何影响群落的生产力、元素循环及生态系统的格局与过程, 将是以后生态系统生态学研究的重点, 以根系为主要研究内容的地下生态学也将会给生态学以巨大的发展机遇.

进行生态系统地下过程的研究, 特别是根系的研究, 必须采取破坏性的采样方法. 如果进行时间序列测定, 就需要非常多的实验单元或重复. 因此根系的取样策略一直困扰着生态学家. 同时由于以下 4 个主要原因使得对根系功能的测定存在困难: (1) 不同植物和不同年龄的根系难以区分, 尤其是草本植物的根系; (2) 缺乏有效的死根和活根的鉴别方法, 以往所使用的形态或颜色的鉴定手段常常造成很大的误差<sup>[46]</sup>; (3) 对根系生长、衰老、死亡和分解的周转过程缺乏有效的监测手段<sup>[47]</sup>; (4) 细根的生理生态过程受土壤养分、水分和根际微生物的影响很大, 如菌

根可提高落叶松根系  $P$  吸收量的 20%~35%<sup>[48]</sup>, 并且根系随土壤的异质性表现出巨大的结构和功能上的可塑性. 对于草地及一年生的草本植物群落来说, 有多种方法测定地上部分净初级生产力(ANPP)<sup>[49]</sup>, 但是BNPP的测定要困难的多<sup>[37]</sup>, 尤其是对于森林生态系统. 尽管有几种途径用来估计BNPP, 如生物量法、稳定同位素法、C平衡法、N平衡法及微根区管(Minirhizotron)法等<sup>[49]</sup>, 但这些方法都不能有效地估计生态系统C的地下分配, 也不能预测其过程<sup>[43]</sup>.

对于根系来说, 缺乏有效的取样方法使根系生态过程的研究更加复杂化. 但有一个重要特性使得通过功能属性(functional traits)之间的相关性来研究根系在生态系统中的作用成为可能, 那就是物种间根系的竞争是对称性的(symmetrical)<sup>[50]</sup>. 它不像地上部分, 由于遮光作用, 较大的植株在竞争中具有与它的大小不成比例的优势. 如水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)地下部分的竞争往往只与营养状况及水分关系密切<sup>[51, 52]</sup>. 因此从组成物种的生物学特性入手, 通过对功能属性之间的相关性来研究根系在生态系统中的作用可能是未来的一个重要研究方向.

### 3 根系生物地理

传统的植物地理学主要研究植被的分布格局及其成因<sup>[53]</sup>, 以及全球变化情景下这种分布格局的可能改变<sup>[54]</sup>. 但植物地理学所研究的这些格局主要集中在植被地上结构随地理环境的变化, 而对于植被地下部分的结构, 即根系的地理分异涉及甚少. 如在我国, 冯宗炜等人<sup>[55]</sup>总结了我国主要地带性森林类型的生物量和生产力分布, Fang等人<sup>[56]</sup>研究了50年来我国不同区域森林C储量和C密度的变化, 但是中国森林地下生物量和C储量的估计是一个未解决的问题. 因此, 根系生物地理学(biogeography of roots)的概念<sup>[57]</sup>—提出就得到了极大关注. 地下部分生物量、生产力、根系的周转率、垂直分布格局以及根系周围的土壤微生物区系, 都随着植被类型的不同而发生变化<sup>[58-61]</sup>. 研究这些根系参数的地理分异及其与调控因子(如温度、降水、土壤)的关系, 是根系生物地理学的主要内容.

全球变化最显著的特征是温度、降水等气候要素发生变化<sup>[62]</sup>. 因此在国外, 根系的生物地理学随全球变化的研究发展迅速. 在植物物种水平上, Canadell等人<sup>[58]</sup>综述了253种木本和草本植物的最大根深(rooting depth)的分布, 结果发现植物的最大根深从

冻原的0.3 m增加到荒漠的68 m. 其中77%的种类根深在2 m以上, 20%的根深大于5 m, 至少8.7%的根深大于10 m. 对于温带草原来说, 平均根深为 $2.6 \pm 0.2$  m. 由此看来, 通常情况下在生态系统模型中我们低估了根系在C循环中的作用<sup>[42]</sup>. 在生态系统水平上, Schulze等人<sup>[63]</sup>沿降水梯度, 从降水量770 mm的森林, 520~290 mm的灌丛, 160 mm的针茅(*Stipa*)草地, 一直到125 mm的荒漠, 研究了植物的根深是否和降水量呈负相关, 即根深是否会补偿降雨量的不足. 结果表明, 沿着这一降水梯度, 虽然群落平均地上和地下生物量以及叶面积指数均降低, 但是水分利用效率没有明显的差异. 在土壤剖面中, 90%的地下生物量分布在0.5~0.8 m, 并且在森林和草地之间没有显著不同, 也没有明显的补偿作用. 在生物群区(biomes)水平上, Jackson等人<sup>[59]</sup>研究了全球范围不同生物群区的根系分布. 结果表明, 冻原、北方针叶林及温带草地具有最浅的根系, 80%~90%的根系分布在表层0.3 m的土壤中. 在所有生物群区中, 热带生态系统的地下细根的生物量和生产力最高、平均寿命较短、周转速度最快, 而北方或寒带生态系统细根生物量和生产力最小、平均寿命相对较长、细根周转较慢<sup>[36, 64]</sup>.

我国也有一些根系的研究案例. 如我国温带羊草草原细根的周转率为 $0.55 \text{ a}^{-1}$ <sup>[65]</sup>, 而高寒草甸周转率为 $0.37 \text{ a}^{-1}$ <sup>[39]</sup>. 王政权等(未发表数据)分析了我国250多个已发表的论文数据, 结果显示我国温带森林(北纬 $25^{\circ}$ ~ $40^{\circ}$ )根系生产力最高( $2599 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ), 其次为亚热带森林( $1597 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ), 寒温带森林最低( $1375 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ), 表明气候因素控制着陆地生态系统地下生产力格局.

在全球变化条件下, 气候因素决定的植物种的分布范围将发生改变, 从热带到寒带原有的土壤物理、化学以及生物过程也将随之发生变化<sup>[19]</sup>, 如有机质中N的矿化过程等<sup>[17]</sup>. 研究这种改变会对陆地生态系统地下生产力和C分配的格局与过程产生怎样的影响, 将是根系生物地理学的重要内容. 因此, 在大尺度上研究根系的生物地理学, 建立根系生物量、根系周转率、根系的垂直分布格局及根深随植被类型、气候条件及人类活动的影响的模型, 以及预测未来气候变化条件下这些根系属性的变化, 将是未来全球变化生物学的重要研究方向.

## 4 地下生物多样性

传统上,有关生物多样性机制的研究都毫无例外地集中在地上部分<sup>[66,67]</sup>。最近有关地下多样性(belowground biodiversity)或土壤生物多样性的讨论迅速成为热门议题<sup>[68]</sup>,其重点是关注全球变化下地下生物多样性的反应。从全球范围看,物种数目最多的类群是无脊椎动物,其中多数物种生活史的某个阶段是在地下度过的<sup>[9]</sup>。土壤生物既包括土壤真菌、细菌、放线菌,又包括土壤中节足动物、蠕虫、原生动物等。从组成物种的数目来看,在多数陆地生态系统土壤中都具有比地上部分高得多的多样性。尽管对土壤中的生物多样性了解甚少,但它们对生态系统主要过程(如凋落物分解等)的重要调节作用是众所周知的。已有证据表明,高的生境异质性和资源可利用性可以促进土壤中的生物多样性<sup>[68,69]</sup>。对于土壤中的大多数生物类群来说,生物多样性随干扰强度呈单调降低,而不出现像地上部分那样的“钟型曲线”<sup>[9]</sup>,即“中度干扰假说”并不适用于土壤生物。

地上部分高的物种多样性可以引起作为地下生物资源的凋落物质量和类型的多样性。而资源的异质性则可以引起分解者的多样性<sup>[70]</sup>。已经有实验证明在某些凋落物和分解者之间存在专一性关系<sup>[68]</sup>。植物的多样性也可以通过根系的分泌物导致植物和微生物之间的协同进化,促进其他土壤生物的多样性。另外,多种多样的土壤动物,主要是白蚁、蚯蚓、蚂蚁等,以及腐烂的根系产生的空隙结构决定了土壤的物理学特性,为其他土壤生物提供了空间。由于地下生物多样性测定困难,并且大多物种有待认识,因此研究地下和地上生物多样性之间的联系将有助于通过地上生物多样性的测定,来判定地下生物多样性的状况,这在生物多样性保护方面具有重要意义。未来地下生物多样性研究将关注:(1)地上部分生物多样性高,是否就意味着地下的生物多样性一定高?它们之间有何种关系?(2)如果在一定尺度上地上和地下生物多样性之间存在联系,那么在其他尺度上是否也存在这种关系?(3)由于地上和地下部分处在不同的环境条件下,它们是否对环境梯度表现出相似的反应?(4)对地上部分生物多样性进行的干扰,地下生物多样性会发生怎样的变化过程?由此关系可以推断地下部分与地上部分生物多样性恢复是否具有相同的机制和策略。

由于观察、取样及控制上的限制,过去有关生物

多样性与生态系统功能的实验研究没有考虑土壤的生物多样性,特别是土壤生物多样性对地上植物多样性的影响(反馈)<sup>[71]</sup>。最近有一些这方面的研究案例,如 Van der Heijden 等人<sup>[30]</sup>的实验证明,高的内生菌根多样性可以导致高的植物多样性。Bradford 等人<sup>[72]</sup>利用 Ecotron 实验装置,在一系列人工控制的气候室内,组建了不同土壤动物多样性的人工草地。结果发现,群落地上部分物种组成、土壤微生物、根系生物量和菌根真菌的繁殖等均受到起始土壤动物区系的影响。De Deyn<sup>[28]</sup>的 Microcosm 实验也证实,草地土壤的无脊椎动物的作用不仅在于加快次生演替进程,还可以增加群落的物种多样性。与所有的生物多样性和生产力关系的实验一样,类似实验的不足在于实验持续的时间较短,研究手段也有待进一步完善。Reynolds 等人<sup>[73]</sup>最近提出,两个微生物学过程可能对植物群落的结构和动态具有重要作用,即微生物(主要是菌根真菌)对植物资源生态位的分异作用(niche differentiation in resource use)以及对植物和土壤群落间动态反馈作用的影响。这为我们研究物种共存机制提供了新的思路。

## 5 地下过程对全球变化的响应

### 5.1 土壤 C 库的作用

近年来,全球气候变化越来越明显<sup>[62]</sup>。地上部分对全球变化响应的研究已经取得了很大进展得到了一些重要的结论<sup>[74]</sup>,但对地下部分的反应缺少了解<sup>[75]</sup>,尽管它们和地上部分同等重要。研究表明,陆地生物圈是一个巨大的 C 库,尤其是北半球的森林<sup>[56,76~79]</sup>。它们在缓冲大气 CO<sub>2</sub> 浓度([CO<sub>2</sub>])升高过程中起着非常重要的作用,但存在着巨大的不确定性<sup>[56,76]</sup>,而土壤是这种不确定性的主要来源<sup>[80]</sup>。据估计,在土壤圈中,仅最上层 1 m 以内的有机 C 储量就达 1500~1600 Pg (1 Pg = 10<sup>15</sup>g),比大气(750 Pg)和植被(560 Pg)C 储量的总和还要多<sup>[19]</sup>。因此,土壤 C 储量的变化对地球系统的[CO<sub>2</sub>]有着显著的影响:增加土壤碳储量可以减缓由于人类活动导致的大气[CO<sub>2</sub>]的增加,相反,土壤中 C 的释放将加速大气[CO<sub>2</sub>]的升高。

在自然生态系统中,C 一般通过凋落物、根的周转或植物个体的死亡进入土壤,这也是土壤有机 C 形成的基础,而回归大气层则主要是通过土壤呼吸(包括根系呼吸和土壤生物呼吸)来实现的,其通量估

计为  $75 \text{ Pg} \cdot \text{a}^{-1}(\text{C})^{[81]}$ , 仅次于净初级生产力通量的  $105 \text{ Pg} \cdot \text{a}^{-1}(\text{C})^{[82]}$ . 因此, 在全球变化情况下土壤是否成为 C 库取决于地上和地下凋落物输入和土壤有机 C 分解速率对气候变化的反应性(responsiveness)和适应性(acclimation).

## 5.2 对 $[\text{CO}_2]$ 升高的响应

$[\text{CO}_2]$ 升高对土壤的直接作用应该很小, 因为土壤 $[\text{CO}_2]$ 本身相对于大气来说已经很高<sup>[83]</sup>. 而通过植物和土壤生物间的间接作用则可能引起几种反馈作用. 通常观察到的在 $[\text{CO}_2]$ 升高情况下凋落物量的增加和 N 含量的降低可能引起正反馈或负反馈作用<sup>[84]</sup>. Strain 等人<sup>[85]</sup>首先提出了“凋落物质量假说”(litter quality hypothesis), 即高 $[\text{CO}_2]$ 植物生产的低 N 含量的凋落物可能引起植物对 $[\text{CO}_2]$ 产生负反馈作用, 因为它将使凋落物分解速率降低, 结果可能使土壤成为一个 C 汇. 但是, 由于高 $[\text{CO}_2]$ 下凋落物量及根系分泌物的增加, 也可能形成一个正反馈作用<sup>[5,84]</sup>. 而高 $[\text{CO}_2]$ 条件下群落物种组成的改变<sup>[18]</sup>可能对凋落物的化学成分及土壤 C 库产生正或负反馈作用.

Schlesinger 等人<sup>[80]</sup>利用 FACE (free air  $\text{CO}_2$  enrichment)技术研究美国南部的火炬松(*Pinus taeda*)幼林时发现, 在 $[\text{CO}_2]$ 增加  $200 \times 10^{-6}$  的情况下, 起始森林凋落物层的 C 储量显著增加. 但由于较短的 C 的周转率, 随着新的平衡的很快建立, 凋落物的 C 储量仅有少量增加. He 等人<sup>[86]</sup>的实验表明, 不同养分供应条件下 $[\text{CO}_2]$ 增加引起草本植物群落 C 分配格局明显改变, 目前还不清楚这样的反应趋势在针叶林和阔叶林中是否存在差异, 或者说是否代表了其他生态系统类型. 我们的实验还表明,  $[\text{CO}_2]$ 增加还引起植物种子中 C, N 分配格局的改变(He 等人, 未发表资料). 在温带草地生态系统中, 一些实验表明, 在 $[\text{CO}_2]$ 倍增的情况下, 土壤有机质含量增加<sup>[87]</sup>. 实验证据显示, 在温带毒麦(*Lolium perenne*)草地中, 这种土壤有机质含量的增加, 是由于净初级生产力和分解速率非同步增加造成的<sup>[88]</sup>. 但是一个 8 年的北美高草原 OTC (open-top chamber)  $[\text{CO}_2]$ 增加实验表明, 地上和地下生产力的增加主要发生在干旱的年份, 而多年平均起来这种增加表现不显著<sup>[89]</sup>. 这说明 $[\text{CO}_2]$ 对凋落物分解的影响很可能依赖于土壤的水分条件.

(C 最近, Meta-分析表明, 在 $[\text{CO}_2]$ 加倍的情况下成熟绿色叶片中 N 含量比在自然 $[\text{CO}_2]$ 下低 16%, 而在

自然衰老的叶片凋落物中, 这种差异仅为 7.1%<sup>[90]</sup>. 但是凋落物分解过程中干物质损失和呼吸速率的差异却难以检测<sup>[90]</sup>. 到目前为止, 还不清楚这些叶片或凋落物 N 含量的差异在不同生态系统中是否都有类似的趋势. 如果缺乏凋落物分解对 $[\text{CO}_2]$ 增加的响应的认识, 将影响人们预测生态系统响应 $[\text{CO}_2]$ 增加的能力. 因此, 对 $[\text{CO}_2]$ 升高情况下凋落物分解的研究也是未来研究的重点之一.

## 5.3 对全球变暖的响应

温度是调节陆地生态系统生物地球化学过程的重要因子. C 循环的主要过程, 如植物 C 的同化与分配、凋落物积累与分解、土壤呼吸与 C 释放等, 都受温度的调节作用<sup>[19]</sup>. 土壤生物对温度的敏感性明显高于地上部分的生物, 很小的增温幅度都会引起地下生理生态过程的改变<sup>[91]</sup>. 最近对包括冻原、草地和森林生态系统在内的 32 个土壤增温(soil warming)实验的 Meta-分析表明, 0.3~6.0 的土壤增温, 使得土壤呼吸和植物生产力显著增加, 其中土壤呼吸平均增加的幅度为 20%, 植物生产力平均增加的幅度为 19%<sup>[92]</sup>. Meta-分析还表明, 虽然不同生态系统类型的反应幅度有差异, 但土壤增温对土壤呼吸的刺激作用要大于对净初级生产力的促进作用, 结果很可能导致土壤 C 储量的减少. 但是, 这些研究仅仅是 2~9 年的实验结果. 已经有研究表明, 土壤呼吸的温度敏感性会对土壤增温产生适应性<sup>[93]</sup>, 这将使得这种正反馈作用减弱. 不同生态系统对土壤增温的反应不同. 如森林的土壤呼吸因土壤增温而增加的幅度往往比草地和冻原大, 而净初级生产力的增加幅度在冻原中往往比森林和草地生态系统高<sup>[92]</sup>. 另外, 增温会导致土壤微生物、土壤动物的种群结构发生变化, 这样的结果使得预测全球变化情景下土壤对  $\text{CO}_2$  的吸收或排放更加困难.

## 5.4 土壤生物对大气 $[\text{CO}_2]$ 增加的反馈

土壤微生物主要聚集在根系层内的根际附近<sup>[21]</sup>, 通过根系的分泌物和凋落物获取 C 源, 构成地下食物链<sup>[94]</sup>. 它们对 $[\text{CO}_2]$ 增加的反馈是通过与地上和地下凋落物的相互作用而实现的, 但目前所知甚少. 由于 $[\text{CO}_2]$ 增加可能引起: (1) 植物群落物种组成的改变; (2) 凋落物和根分泌物化学成分的改变, 特别是 C/N 增加<sup>[74,90]</sup>, 因而引起土壤生物食物种类和成分的变化. 土壤生物区系对这些改变的反应可能存在差异, 因此大气中 $[\text{CO}_2]$ 的增加会通过影响凋落物物种组成

和化学成分而影响土壤生物的多样性, 从而影响生态系统的 C 和 N 循环. 这意味着在  $[\text{CO}_2]$  增加的情景下土壤中的菌根真菌可能发生变化<sup>[7,88]</sup>. 例如, 菌根和根瘤互惠共生体对高  $[\text{CO}_2]$  非常敏感<sup>[88]</sup>.  $[\text{CO}_2]$  加倍也可引起乔木树种菌根的类型<sup>[95]</sup>及共生体的结构<sup>[96]</sup>发生改变. 气候变化如冬季温度的升高、降雨格局的改变等也会引起土壤菌根真菌丰富度的改变<sup>[97]</sup>. 而菌根则对生态系统地下的凋落物质量起着决定性作用<sup>[98]</sup>.

Högberg 等人<sup>[13]</sup>最近利用环割(girdling)技术, 巧妙地阻止了树木地上部分对菌根真菌光合产物的供给, 又保证了根-微生物-土壤系统的完整. 结果发现, 菌根的呼吸作用对土壤总  $\text{CO}_2$  通量的贡献至少在 50% 以上. 进一步的研究表明, 在植物分配到地下的 C 中, 75% 被呼吸消耗了, 仅 25% 用于根系的生长<sup>[99]</sup>. 这表明, 土壤生物区系的改变将会对整个生态系统 C 平衡产生重要影响. 在控制实验中, Fitter<sup>[100]</sup>的 Solar Dome 实验发现,  $[\text{CO}_2]$  升高对草地生态系统的地上部分生物量没有明显影响, 但使根系生物量增加 50%, 根系的周转率也明显升高. Jones<sup>[101]</sup>的 Ecotron 实验显示,  $[\text{CO}_2]$  增加引起的人工草地光合 C 固定的增加主要分配到了地下, 导致根际微生物刺激根系分泌更多的有机物质, 同时刺激根系生长. 实验结果还表明, 尽管土壤微生物生物量没有发生明显变化, 但真菌的组成发生了改变, 结果使得纤维素的分解速率增加. 可以推测由于土壤动物很大程度上依赖于真菌, 因此  $[\text{CO}_2]$  升高可能会影响到土壤动物的物种多样性.

总之, 与地上部分相比, 在  $[\text{CO}_2]$  增加的背景下, 植物对地下部分 C 的分配既是一个复杂的生理生态过程<sup>[6,44]</sup>, 又是调节土壤生物对大气  $[\text{CO}_2]$  响应的关键环节<sup>[6]</sup>. 可以预计, 由于不同生态系统间根系在结构和功能方面的巨大差异, 将会导致对全球变化反应方面也会存在较大差异. 一方面,  $[\text{CO}_2]$  升高将输入更多的 C 到地下, 但同时土壤呼吸作用也会受到刺激<sup>[81]</sup>. 另一方面, 温度升高对生态系统土壤 C 储量的减少要大于净初级生产力的增加. 同时, 土壤生物具有对  $[\text{CO}_2]$  和温度升高的反馈作用, 并且土壤的温度敏感性也会对土壤增温产生适应性. 因此, 到目前为止, 土壤有机 C 储量及地下过程对  $\text{CO}_2$  和温度共同作用的结果还不清楚. 但是毫无疑问, 这些问题的研究和解决, 对认识地下过程对全球变化响应的机制具有重要的理论意义.

6 (C) 结语—2021 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

100 多年来, 生态学地上部分的研究已经揭开了

自然界生态系统丰富多彩的一面, 也为我们提供了开展生态学综合研究的宝贵经验. 伴随着全球变化研究的展开, 地下生态学将会成为 21 世纪生态学研究的主流之一, 因为它将揭开生态系统神秘的另一面. 它强调不同尺度生态系统地下部分的物理过程、化学过程和生物过程的相互作用以及与地上过程的关系, 它的研究对象包括地下根系、地下动物和土壤微生物. 生态学的一半在地下. 地下生态学是一个广阔的未知领域, 现代生态学迫切需要人们去研究它, 现代科技的进步也使人们有信心和有力量去揭示它的奥秘, 但其理论、方法和应用技术是具有极大挑战性的命题, 等待着富有创造性的生态学家们去思考、去探索.

致谢 感谢黄建辉和马克平研究员对本文提出的建议. 本工作受国家重点基础研究发展规划项目(2002CB412502)、国家自然科学基金项目(批准号: 90211016, 30130160)的资助.

### 参 考 文 献

- Schlesinger W H. Carbon sequestration in soils. *Science*, 1999, 284: 2095
- Copley J. Ecology goes underground. *Nature*, 2000, 406: 452~454
- Caldwell M M, Pearcy R W. Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants: Ecophysiological Processes Above and Below Ground. San Diego: Academic Press, 1994
- Rice C W, Rodd T C, Blair J M, et al. Belowground biology and processes. In Knapp A K, Briggs J M, Hartnett D C, et al. eds. *Grassland Dynamics, Long-Term Ecological Research in Tallgrass Prairie*. Oxford: Oxford University Press, 1998. 244~264
- Bazzaz F A. *Plant in Changing Environments: Linking Physiological, Population, and Community Ecology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1996
- Chapin F S , Ruess R W. The roots of the matter. *Nature*, 2001, 411: 749~752
- Wolters V, Silver W L, Bignell D E, et al. Effects of global changes on above- and belowground biodiversity in terrestrial ecosystems: implications for ecosystem functioning. *BioScience*, 2000, 50: 1089~1098
- Chapin F S , Matson P A, Mooney H. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. New York: Springer-Verlag, 2002
- Wardle D A. *Communities and Ecosystems, Linking the Aboveground and Belowground Components*. Princeton: Princeton University Press, 2002. 392
- van der Putten W H, Mortimer S R, Hedlund K, et al. Plant species diversity as a driver of early succession in abandoned fields: a multi-site approach. *Oecologia*, 2000, 124: 91~99
- André H, Ducarme X, Anderson J, et al. Skilled eyes are needed to go on studying the richness of the soil. *Nature*, 2001, 409: 761
- Valentini R, Matteucci G, Dolman A J, et al. Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature*, 2000, 404: 861~865
- Högberg P, Nordgren A, Buchmann N, et al. Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature*, 2001, 411: 789~792
- Bardgett R D, Wardle D A. Herbivore-mediated linkages between

- aboveground and belowground communities. *Ecology*, 2003, 84: 2258~2268
- 15 张新时, 周广胜, 高琼, 等. 中国全球变化与陆地生态系统关系研究. *地学前缘*, 1997, (4): 137~144
- 16 周广胜, 张新时, 郑元润. 中国陆地生态系统对全球变化的反应模式研究进展. *地球科学进展*, 1997, (12): 270~275
- 17 方精云. *全球生态学: 气候变化与生态响应*. 北京: 高等教育出版社, 2000
- 18 He J S, Bazzaz F A, Schmid B. Interactive effects of diversity, nutrients and elevated CO<sub>2</sub> on experimental plant communities. *Oikos*, 2002, 97: 337~348
- 19 Schlesinger W H. *Biogeochemistry: an Analysis of Global Change*. San Diego, California, USA: Academic Press, 1997
- 20 Hansen R A. Red oak litter promotes a microarthropod functional group that accelerates its decomposition. *Plant Soil*, 1999, 209: 37~45
- 21 Farrar J, Hawes M, Jones D, et al. How roots control the flux of carbon to the rhizosphere. *Ecology*, 2003, 84: 827~837
- 22 Moore J C, McCann K, Setälä H, et al. Top-down is bottom-up: does predation in the rhizosphere regulate aboveground dynamics? *Ecology*, 2003, 84: 846~857
- 23 van der Putten W H. Plant defense belowground and spatiotemporal processes in natural vegetation. *Ecology*, 2003, 84: 2269~2280
- 24 Read D J, Perez-Moreno J. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems—a journey towards relevance? *New Phytol*, 2003, 157: 475~492
- 25 Setälä H, Marshall V G, Trofymow J A. Influence of body size of soil fauna on litter decomposition and <sup>15</sup>N uptake by poplar in a pot trial. *Soil Biol Biochem*, 1996, 28: 307~326
- 26 Laakso J, Setälä H. Sensitivity of primary production to changes in the architecture of belowground food webs. *Oikos*, 1999, 87: 57~64
- 27 Packer A, Clay K. Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in temperate tree. *Nature*, 2000, 404: 278~281
- 28 De Deyn G B, Raaijmakers C E, Zoomer H R, et al. Soil invertebrate fauna enhances grassland succession and diversity. *Nature*, 2003, 422: 711~713
- 29 Klironomos J N. Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. *Nature*, 2002, 417: 67~69
- 30 van der Heijden M G A, Klironomos J N, Ursic M, et al. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 1998, 396: 69~72
- 31 Chauvel A, Grimaldi M, Barros E, et al. Pasture damage by an Amazonian earthworm. *Nature*, 1999, 398: 32~33
- 32 Lavelle P. Functional domains in soils. *Ecol Res*, 2002, 17: 441~450
- 33 Morgan J A. Looking beneath the surface. *Science*, 2002, 298: 1903~1904
- 34 Pregitzer K S, DeForest J L, Burton A J, et al. Fine root architecture of nine north American trees. *Ecol Monogr*, 2002, 72: 293~309
- 35 Vogt K A, Vogt D J, Palmiotto P A, et al. Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. *Plant Soil*, 1996, 187: 159~219
- 36 Gill R A, Jackson R B. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. *New Phytol*, 2000, 147: 13~31
- 37 Lauenroth W K. Methods of estimating belowground net primary production. In: Sala O E, Jackson R B, Mooney H A, et al. eds. *Methods in Ecosystem Science*. New York: Springer-Verlag, 2000. 58~71
- 38 姜烈, 戚秋慧, 孔德珍. 羊草草原群落和大叶针茅草原群落生物量的初步比较研究. 见: 中国科学院内蒙古草原生态系统研究站主编. *草原生态系统研究(I)*. 北京: 科学出版社, 1985. 12~22
- 39 李英年. 高寒草甸地下生物量、气候条件与细根周转的关系. *中国农业气象*, 1998, 19(1): 36~42
- 40 Sims P L, Singh J S. The structure and function of ten western North American grasslands. III. Net primary production, turnover, and efficiencies of energy capture and water use. *J Ecol*, 1978, 66: 573~597
- 41 Vogt K A. Carbon budgets of temperate forests. *Tree Physiology*, 1991, 1991: 69~86
- 42 Jackson R B, Schenk H J, Jobbágy E G, et al. Belowground consequences of vegetation change and their treatment in models. *Ecol Appl*, 2000, 10: 470~483
- 43 Vogt K A, Vogt D J, Bloomfield J. Analysis of some direct and indirect methods for estimating root biomass and production of forest at an ecosystem level. *Plant Soil*, 1998, 200: 71~89
- 44 Norby R J, Jackson R B. Root dynamics and global change: seeking an ecosystem perspective. *New Phytol*, 2000, 147: 3~12
- 45 Aber J D, Melillo J M, Nadelhoffer K J, et al. Fine root turnover in forest ecosystems in relation to quantity and form of nitrogen availability: a comparison of two methods. *Oecologia*, 1985, 66: 317~321
- 46 Wang Z, Burch W H, Mou P, et al. Accuracy of visible and ultraviolet light for estimating live root proportions with minirhizotrons. *Ecology*, 1995, 76: 2330~2334
- 47 黄建辉, 韩兴国, 陈灵芝. 森林生态系统根系生物量研究进展. *生态学报*, 1999, 19: 270~277
- 48 张彦东, 白尚斌, 王政权, 等. 落叶松根际土壤磷的有效性研究. *应用生态学报*, 2001, 12: 31~34
- 49 Sala O E, Austin A T. Methods of estimating aboveground net primary productivity. In: Sala O E, Jackson R B, Mooney H A, et al. eds. *Methods in Ecosystem Science*. New York: Springer-Verlag, 2000. 31~43
- 50 Cahill J F, Casper B B. Investigating the relationship between neighbor root biomass and belowground competition: field evidence for symmetric competition belowground. *Oikos*, 2000, 90: 311~320
- 51 张彦东, 沈有信, 白尚斌, 等. 混交条件下水曲柳落叶松根系的生长与分布. *林业科学*, 2001, 37(5): 16~23
- 52 王政权, 王军邦, 孙志虎, 等. 水曲柳苗木地下竞争与地上竞争的定量研究. *生态学报*, 2003, 23: 1512~1518
- 53 Brown J H, Lomolino M V. *Biogeography*. Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc, 1998
- 54 Hansen A J, Rneilson O P, Dale V H, et al. Global Change in Forests: Responses of Species, Communities, and Biomes. *BioScience*, 2001, 51: 765~779
- 55 冯宗炜, 王效科, 吴刚. *中国森林生态系统的生物量和生产力*. 北京: 科学出版社, 1999
- 56 Fang J, Chen A, Peng C, et al. Changes in forest biomass carbon storage in China between 1949 and 1998. *Science*, 2001, 292: 2320~2322
- 57 Schenk H J, Jackson R B. Rooting depths, lateral root spreads, and belowground/aboveground allometries of plants in water limited ecosystems. *J Ecol*, 2002, 90: 480~494
- 58 Canadell J, Jackson R B, Ehleringer J R, et al. Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia*, 1996, 108: 583~595
- 59 Jackson R B, Canadell J, Ehleringer J R, et al. A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia*, 1996, 108: 389~411
- 60 Jackson R B, Mooney H A, Schulze E D. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1997, 94: 7362~7366

- 61 Cairns M, Brown S, Helmer E H, et al. Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia*, 1997, 111: 1~11
- 62 Houghton J T, Ding Y, Griggs D J, et al, eds. *Climate change 2001: The Scientific Basis*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001. 892
- 63 Schulze E D, Mooney H A, Sala O E, et al. Rooting depth, water availability, and vegetation cover along an aridity gradient in Patagonia. *Oecologia*, 1996, 108: 503~511
- 64 Saugier B, Roy J, Mooney H A. Estimations of global terrestrial productivity: converging toward a single number? In: Roy J, Saugier B, Mooney H A, eds. *Terrestrial Global Productivity*. San Diego, CA: Academic Press, 2001. 543~557
- 65 陈佐忠, 黄德华. 内蒙古锡林河流域羊草草原与大针茅草原地下部分生产力和周周转值的研究. 见: 中国科学院内蒙草原生态系统研究站主编. *草原生态系统研究*( ). 北京: 科学出版社, 1988. 132~138
- 66 Schmid B, Joshi J, Schläpfer F. Empirical evidence for biodiversity-ecosystem functioning relationships. In: Kinzig A, Tilman D, Pacala P, eds. *Functional Consequences of Biodiversity: Experimental Progress and Theoretical Extensions*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2002. 120~150
- 67 Loreau M, Naeem S, Inchausti P, et al. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 2001, 294: 804~808
- 68 Hooper D U, Bignell D E, Brown V K, et al. Interactions between aboveground and belowground biodiversity in terrestrial ecosystems. *BioScience*, 2000, 50: 1049~1061
- 69 Adams G A, Wall D H. Biodiversity above and below the surface of soils and sediments: linkages and implications for global change. *BioScience*, 2002, 50: 1043~1048
- 70 Sulkava P, Huhata V. Habitat patchiness affects decomposition and faunal diversity: a microcosm experiment on forest floor. *Oecologia*, 1998, 116: 390~396
- 71 贺金生, 方精云, 马克平, 等. 生物多样性与生态系统生产力: 为什么野外观测和受控实验结果不一致? *植物生态学报*, 2003, 27(6): 835~844
- 72 Bradford M A, Jones T H, Bardgett R D, et al. Impacts of soil faunal community composition on model grassland ecosystems. *Science*, 2002, 298: 615~618
- 73 Reynolds H L, Packer A, Bever J D, et al. Grassroots ecology: plant-microbe-soil interactions as drivers of plant community structure and dynamics. *Ecology*, 2003, 84: 2281~2291
- 74 Körner C. Biosphere responses to CO<sub>2</sub> enrichment. *Ecol Appl*, 2000, 10: 1590~1619
- 75 Allen A S, Andrews J A, Finzi A C, et al. Effects of free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) on belowground processes in a *Pinus taeda* forest. *Ecol Appl*, 2000, 10: 437~448
- 76 Schimel D S, House J I, Hibbard K A, et al. Recent patterns and mechanisms of carbon exchange by terrestrial ecosystems. *Nature*, 2001, 414: 169~172
- 77 Myneni R B, Dong J, Tucker C J, et al. A large carbon sink in the woody biomass of Northern forests. *Proc Natl Acad Sci, USA*, 2001, 98: 14784~14789
- 78 Goodale C L, Apps M J, Birdsey R A, et al. Forest carbon sinks in the Northern Hemisphere. *Ecol Appl*, 2002, 12: 891~899
- 79 Janssens I A, Freibauer A, Ciais P, et al. Europe's terrestrial biosphere absorbs 7 to 12% of European anthropogenic CO<sub>2</sub> emissions. *Science*, 2003, 300: 1538~1542
- 80 Schlesinger W H, Lichten J. Limited carbon storage in soil and litter of experimental forest plots under increased atmospheric CO<sub>2</sub>. *Nature*, 2001, 411: 466~469
- 81 Schlesinger W H, Andrews J A. Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry*, 2000, 48: 7~20
- 82 Field C B, Behrenfeld M J, Randerson J T, et al. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science*, 1998, 281: 237~240
- 83 Schwartz D M, Bazzaz F A. In situ measurements of carbon dioxide gradients in a soil-plant-atmosphere system. *Oecologia*, 1973, 12: 161~167
- 84 Norby R J, Cotrufo M F. Global change: a question of litter quality. *Nature*, 1998, 396: 17~18
- 85 Strain B R, Bazzaz F A. Terrestrial plant communities. In: Lemon E R, ed. *CO<sub>2</sub> and plants: the Response of Plants to Rising Levels of Atmospheric Carbon Dioxide*. Boulder, CO: Westview Press, Inc, 1983. 177~222
- 86 He J S, Bazzaz F A. Density-dependent responses of reproductive allocation to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> in *Phytolacca americana* L. *New Phytol*, 2003, 157: 229~239
- 87 Hungate B A, Holland E A, Jackson R B, et al. The fate of carbon in grasslands under carbon dioxide enrichment. *Nature*, 1997: 576~579
- 88 Swift M J, Andren O, Brussaard L, et al. Global change, soil biodiversity, and nitrogen cycling in terrestrial ecosystems: three case studies. *Glob Change Biol*, 1998, 4: 729~743
- 89 Owensby C E, Ham J M, Knapp A K, et al. Biomass production and species composition change in a tallgrass prairie ecosystem after long-term exposure to elevated CO<sub>2</sub>. *Glob Change Biol*, 1999, 5: 497~506
- 90 Norby R J, Cotrufo M F, Ineson P, et al. Elevated CO<sub>2</sub>, litter chemistry, and decomposition: a synthesis. *Oecologia*, 2001, 127: 153~165
- 91 Ingram J, Freckman D W. Soil biota and global change. *Glob Change Biol*, 1998, 4: 699~701
- 92 Rustad L E, Campbell J L, Marion G M, et al. A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia*, 2001, 126: 543~562
- 93 Luo Y, Wan S, Hui D, et al. Acclimatization of soil respiration to warming in a tall grass prairie. *Nature*, 2001, 413: 622~625
- 94 Hirsch A M, Bauer W D, Bird D M, et al. Molecular signals and receptors: controlling rhizosphere interactions between plants and other organisms. *Ecology*, 2003, 84: 858~868
- 95 Godbold D L, Berntson G M, Bazzaz F A. Growth and mycorrhizal colonization of three North American tree species under elevated atmospheric CO<sub>2</sub>. *New Phytol*, 1997, 137: 433~440
- 96 Fransson P M A, Taylor A F S, Finlay R D. Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> alters root symbiont community structure in forest trees. *New Phytol*, 2001, 152: 431~442
- 97 Sen R. The root-microbe-soil interface: new tools for sustainable plant production. *New Phytol*, 2003, 157: 391~398
- 98 Langley J A, Hungate B A. Mycorrhizal controls on belowground litter quality. *Ecology*, 2003, 84: 2302~2312
- 99 Högberg P, Nordgren A, Ågren G I. Carbon allocation between tree root growth and root respiration in boreal pine forest. *Oecologia*, 2002, 132: 579~581
- 100 Fitter A H, Graves J D, Wolfenden J, et al. Root production and turnover and carbon budgets of two contrasting grasslands under ambient and elevated atmospheric carbon dioxide concentrations. *New Phytol*, 1997, 137: 247~255
- 101 Jones T H, Thompson L J, Lawton J H, et al. Impacts of rising atmospheric carbon dioxide on model terrestrial ecosystems. *Science*, 1998, 280: 441~443

(2004-01-05 收稿, 2004-04-02 收修改稿)