

大气 CO₂ 浓度升高与森林群落结构的可能性变化

赵 平¹, 彭少麟^{1,2*}

(1. 中国科学院华南植物研究所, 广州 510650; 2. 中国科学院广州分院, 广州 510070)

摘要: 大气 CO₂ 浓度升高所引起的森林生态系统生态稳定性的变化会导致森林在结构和功能上的变动, 概述了大气 CO₂ 浓度升高和陆地森林生态系统可能性变化之间的相互关系的研究情况。由于大气 CO₂ 浓度升高出现了额外多的 C, 供应, 讨论了以这些额外多的 C 经大气-植物-土壤途径的流动走向, 来研究大气 CO₂ 浓度的升高, 与森林结构的相互作用, 探讨了大气 CO₂ 浓度升高对森林植物生长、冠层结构、引发的生物量增量的分配、凋落物质量和根质量的变化造成的土壤生态过程的变化、微生物共生体、有机质周转率、营养循环的潜在效应以及气温上升对森林植物产生的可能性影响, 这些受影响的生物要素和生态过程, 会引起群落内植物间对资源原有的竞争关系发生变化, 对资源竞争的格局发生变化最终将会导致森林结构的改变。

关键词: 大气 CO₂ 浓度升高; 陆地森林生态系统; 群落结构与功能

Increased atmospheric CO₂ concentration and the possible alteration in structure of forest community

ZHAO Ping¹, PENG Shao-Lin^{1,2} (1. South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. Guangzhou Branch, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510070, China)

Abstract: Any changes in ecological stability of a forest ecosystem, evoked by increased atmospheric CO₂ concentrations would lead to its structure fluctuation and functioning variation. This paper reviewed the current researches on the relationship between increased atmospheric CO₂ concentration and the possible change in structures of terrestrial forest ecosystems. We discussed the way of investigating such interaction by addressing on the flow of extra carbon from increased atmospheric CO₂ concentration through the atmosphere-plant-soil systems. We explored the potential effects of increased atmospheric CO₂ on forest growth, canopy structure, allocation of extra biomass stimulated by increased CO₂, changes of belowground processes due to reduction of litter and root quality, microbial symbionts, soil organic matter turnover, nutrient cycling, and effect of increased atmospheric temperature on forest plants that would change plant-plant competition for resources in the community. The change in competition situation within the community would finally result in alterations in forest structures.

Key words: increased atmospheric CO₂ concentration; terrestrial forest ecosystem; community structure and function

文章编号: 1000-0933(2000)06-1090-07 中图分类号: Q611; Q947 文献标识码: A

基金项目: 国家自然科学基金重大项目(39899370)、广东省自然科学基金重大项目(980952)、中国科学院“9·5”重大项目(KZ951-B1-110)以及中国生态网络“9·5”研究项目(KZ95T-04-02, KZ951-A1-301)资助

* 通信联系人

收稿日期: 1999-06-12; 修订日期: 2000-05-21

作者简介: 赵平, 男, 广东廉江县人, 博士, 副研究员。主要从事植物生理生态研究。

全球变化主要有 4 个方面:土地利用的变化、大气组成的变化、生物多样性的变化和气候变化。全球变化的实质是以上某几个方面或所有方面相互作用变化所产生的效应^[1],由于大量化石燃料的被燃烧,经济发展所需的大量建筑材料——水泥的大规模生产(生产水泥的基本化学反应过程是:CaCO₃+O₂→CaO+CO₂)向大气放出大量的 CO₂,森林覆盖(尤其是热带地区的森林)的大面积减少,土壤层不断地受到干扰,迅速地提升大气中的 CO₂ 浓度^[2~4],形成了大气组成中最明显的变化。

有学者预测,在全球变化的背景下,随着 CO₂ 浓度继续升高,现有植被的组合整体,将不是以完整的生物群落发生位移,而是通过新成员的定居和生长的同时提高它原有的某些成分死亡率而发生变化^[1]。目前,大气 CO₂ 浓度上升对森林群落内竞争产生影响,进而使群落结构和功能发生变化的研究思路受到较多的关注,被认为是全球变化研究领域的新热点^[1]。对这一机理的深入研究有助于较准确地预测陆地生态系统对大气 CO₂ 浓度上升的响应。因为森林生态系统覆盖着 35% 的陆地面积,占陆地净生产力的 70%,且是陆地生态系统中的优势成分^[5~7],考虑到森林在经济和生态上的重要性、生命周期长的特点,以及森林在全球 C 循环中的显著地位,研究和探索大气 CO₂ 浓度升高对森林群落结构和功能的影响机理日显重要。

从大气 CO₂ 浓度的上升→植物地上与地下部分生物量分配策略的改变→土壤根系和土壤生物活动的改变→植物群落结构的变化,这一途径越来越引起人们的重视^[8~11],也是在研究思路上一个很好的切入点。本文将对植物光合途径对大气 CO₂ 升高响应的差异,大气 CO₂ 浓度升高条件下森林植物生物量的分配和冠层发展的变化,高 CO₂ 浓度下植物叶凋落物化学组成的变化,森林植物地下部分对大气 CO₂ 升高的响应,大气温度升高对森林植物的效应等 5 个方面进行综述。

1 植物光合途径对大气 CO₂ 升高响应的差异

大气 CO₂ 浓度的上升对森林植物最直接、最迅速的影响是植物的光合作用,地球上植物的光合作用途径主要有 C₃、C₄ 与 CAM 途径,而 CAM 途径可以说是 C₃ 与 C₄ 两种途径的混合,C₄ 植物光合作用的场所在形态结构上与 C₃ 植物有所不同,并主要利用大量集中在鞘细胞内的 CO₂,形态结构上的不同和对 CO₂ 利用途径的特点使得 C₄ 植物对大气 CO₂ 浓度上升的响应不如 C₃ 植物明显,相反,历史上全冰期时期,尤其是热带地区或在低的大气 CO₂ 浓度条件下,所有 C₄ 植物却比 C₃ 植物更具有生长上的优势,该时期的大气 CO₂ 浓度有利于 C₄ 植物的演化,并促使其迅速分布^[12]。不过,目前的陆地生态系统中,C₄ 植物的全球生产力只占 18%,而且主要贡献者是草地单子叶 C₄ 植物^[6]。大多数森林群落的种类主要是 C₃ 植物,C₄ 植物的成分较少,单是从光合途径的差异引起森林植物群落结构变化来考虑对大气 CO₂ 上升的响应,未必能达到预期的目的,因为这种差异引起的变化对生态系统稳定性影响的程度相当有限。值得注意的是,同为 C₃ 植物,具相同光合途径但类型不同的植物(如不同的生长型、生活型、以及不同的生态型)对 CO₂ 浓度升高的响应是存在较大差异的,如针叶树种从不断上升的大气 CO₂ 浓度中获得的利益可能会比阔叶树种要少,因为后者在解剖结构上和生理代谢上更适应于同化额外多的 C^[13]。所以,同一个植物群落内,具相同光合途径的不同生长类型的植物对高浓度 CO₂ 的响应,应是被研究、被关注的主要对象,正是它们在响应上的差异,首先引起大气 C 向森林群落内输入上的不同而影响系统的生态稳定性。

2 大气 CO₂ 浓度升高条件下森林植物生物量的分配和冠层发展的变化

大部分的单株成树和幼苗的试验^[13,14]结果显示,在不断升高的 CO₂ 浓度下植物的净生物量是呈增加趋势的,最近由 Delucia 等进行的 13a 树龄的火炬松自然林试验^[4]得出的观测结果也支持这一结论,且一致把该现象归结为 CO₂ 浓度的升高刺激植物的光合速率提高所致。尽管有部分学者的研究结果未能证实或得出相反的结果,但是大多数学者还是接受高的 CO₂ 浓度有利于植物生物量的增加这一结论的^[15]。之所以有不一致的研究结果出现,是因为得出正效应的大多数试验,往往是将植物置于可利用资源不成为限制因子的条件下进行的(单株植物试验不存在竞争现象,用于 CO₂ 浓度升高试验的自然林大多为幼林,可利用资源相对较充裕),随着植物的个体发育和林段发育趋向成熟,可利用资源逐渐被消耗,竞争变得越来越激烈,生物量对 CO₂ 的正效应会被削弱。也就是说,目前大部分观测到的生物量增加的现象,反映的是由于过去森林群落结构变化引起的演替变化,将来随着大气 CO₂ 的浓度持续升高,并变得越来越重要,必然会对目前的变化趋势施加更加明显的效应,或许还会扭转这一趋势^[1]。Delucia 也认为,从其所研究的

13a 树龄的火炬松幼林中,经测定得出的 25% 生物量增加量已经是代表该种林型吸收 CO_2 的上限,并对森林逐渐成熟后能否会保持同样的生物量的净增量表示保留意见。

较之于正常 CO_2 浓度下生长的植物,在 CO_2 浓度升高条件下生长的植物,其生物量得以明显增加,并因此获得额外多的 C,随之会影响植物生物量在各部分之间的分配关系。按照 Bloom 等的理论,植物分配同化物质时,是以实现最大可能地获取明显限制其生长的重要资源的方式进行^[16]。事实上,在 CO_2 浓度升高条件下,额外增多的生物量的最大的份额是出现在地下部分^[17,18],目的是植物本身促使其土壤中的根系不断地进行扩张生长,增加对营养要素尤其是 N 的吸收,以满足由于 CO_2 浓度的倍增引起的加速生长。

由于植物在生物量分配策略上进行调整,地上部分也出现相应的变化。冠层结构,特别是叶面积指数,是控制森林群落与大气进行水和碳交换等重要过程的主要变量,追踪 CO_2 浓度升高的条件下叶面积指数的变化趋势,是理解陆地森林生态系统与全球气候变化相互作用非常重要的内容。

高 CO_2 浓度下,植物光合作用的补偿点下降,理论上叶面积指数会呈现上升的趋势^[19],但是高 CO_2 浓度对成熟森林、特别是冠层郁闭的林段叶面积指数变化效应的试验结果非常少,已有的报道显示,叶面积指数不发生变化,或稍有下降,最新的实验结果和森林随 CO_2 浓度提升长期响应的模型模拟结果显示群落的叶面积指数是下降的^[14,20,21]。他们的研究发现,叶面积比率(LAR:叶面积与总生物量的比)、比叶面积(SLA:单片叶面积与叶干物质的比)和叶重量比(LWR:整株树的叶面积与总叶量干物质比)均有减少。LAR 是植物向 C 同化器官投入量的一种测度,它的降低是植物投向叶片的生物量(分别由 LWR 和 SLA 显示)减少之故。这些结果是 C 分配格局发生改变所引起的,因此植物改变生物量分配的策略以对 CO_2 浓度升高的响应,结果是以牺牲具有吸收和固定 C 功能的组织结构为代价。

叶面积指数的下降,是植物树冠进行形态上的调整(如小枝的长度缩短、凋落物量增加^[4,22]等)以适应大气中额外增多的 C 一种生态策略。与普遍观测到的植物叶片光合能力在长期的高 CO_2 浓度下出现下调现象相似,群落叶面积的减少,可看作是在冠层水平上的光合作用下调的结果,加上长期处于高的 CO_2 浓度的植物气孔导度下降,两者共同作用的结果是降低树木的水分消耗,缓解土壤水分的丧失。如果群落的叶面积指数变小,群落内光环境必然发生改变,林下植物对光资源的竞争出现新的格局,到达森林下层的光比例增多,非耐荫的树种幼苗藉此机会迅速生长。 CO_2 浓度升高还会带来另一种影响森林冠层结构的效应,即会改变群落内种群的大小,特别是缩小优势种群大小和从属种群大小之间的差异,并因此改变植物对系统内资源、尤其是光资源竞争的特点^[23]。随着时间的推移,群落的种类空间配置必然出现改变,能量利用在垂直空间上的分布也会作相应的调整,从长远来看,对森林生态系统作为碳汇的潜力将会产生显著的影响。

3 高 CO_2 浓度下植物叶凋落物化学组成(叶凋落物质量)的变化

凋落物的分解是森林生态系统营养循环和碳循环的关键,是土壤肥力和植物生产力的重要决定因素,影响和调节凋落物分解的因子对于森林生态系统的功能运行是非常重要的,分解速率主要受气候因子(温度和降雨)和叶凋落物的化学组成(也称叶凋落物质量)的影响^[24]。由于土壤中固有 CO_2 浓度较高,大气 CO_2 的升高对土壤各个过程的直接影响可能并不明显,而植物叶片凋落物的化学组成则被认为是调节土壤的分解过程的重要因子,它的质量参数,如 C:N 比和木质素:N 比与分解速率存在明显的相关性^[25]。所以,比较多的研究把注意力集中到 CO_2 浓度升高)引起叶凋落物质量的变化后,对土壤过程的间接影响^[26]。

目前,大家普遍认为大气 CO_2 升高会引起植物净 C 同化率的提高,除了凋落物的总量增加外,主要是增加植物了叶片 C:N 的比率或木质素:N(主要是指针叶等木质化程度高的叶片)的比率。凋落物总量的增加会直接提高土壤有机质的含量,叶凋落物质量的变化对土壤的影响则较为复杂。C:N 比所表达的是植物叶片碳水化合物:蛋白质的比率,因此,它包含着非常重要的、具有实际意义的信息内容,它比单纯以总氮或总碳更准确地预测凋落物的分解速率^[33]。叶凋落物 C:N 比率的增加,原因是森林土壤中营养资源不丰富,N 的供应一时无法满足 CO_2 浓度升高刺激植物快速生长的需求,因此,植物以提高 N 利用效率的方式来对大气 CO_2 升高的响应。不过也有学者通过 N 的施肥试验发现,即使具备足够的 N 营养,在 CO_2 浓度升高的条件下,植物对 N 的吸收并未出现增加的现象,C:N 比率保持恒定或呈下降趋势,原因是

地下微生物的生物量明显提高(下一节将讨论这方面的内容),已经消耗了土壤中相当多的 N^[26~28]。

C : N 比率或木质素 : N 比率高的叶凋落物进入土壤后,一方面会降低叶凋落物的质量,并因此可能会影响陆地森林生态系统的分解速率,引起营养物质的矿化作用下降,导致营养循环速率的减缓和阻抑高 CO₂ 浓度下所刺激植物叶片对 C 的进一步吸收^[29,30],形成了一个负反馈现象。另一方面,叶凋落物分解进入土壤以后,由于组成成分比例上的变化,也会引起土壤微生物的生物量和其它由土壤微生物参与的许多生态过程发生变化,反过来亦会对森林生态系统的生长产生反馈。有部分研究结果证明是负反馈,而另一些学者持正反馈的观点。由此看来,凋落物的质量而非总量,是评价地下部分影响森林生态系统对 CO₂ 浓度升高响应的关键因子^[31],这种影响是正效应或负效应,有待进一步的深入研究。

4 森林植物地下部分对大气 CO₂ 升高的响应

新近的实验证据显示,地下部分的生态过程通过死根的沉积、根共生体的活动及其它微生物活动,在植物群落对 CO₂ 浓度升高的响应中扮演非常重要的角色。根是土壤群落的主要能源来源,森林植物根系由于对大气 CO₂ 浓度升高的响应而在形态、结构以及质量上发生变化。与叶相类似,细根的 C : N 比率增加,使得 C 源向根际释放大量的 C,从而对根与微生物的共生关系产生影响,微生物由此从寄主植物获得大量额外的碳。由于土壤微生物群落的生长是典型的 C 限制类型,大气 CO₂ 浓度升高的情况下,额外多的 C 输入根际必然增加总的微生物量,满足了微生物持续增长而不断对寄主产生的需求,进一步加深了寄主与微生物的共生联结。与此同时,共生微生物通过增加营养和水分的吸收、保护根系免遭病原微生物入侵的方式回赠它们的共生寄主。寄主由此获益的大小取决于共生联结的类型:常见于松树或橡树的外生性菌根在 CO₂ 浓度上升的条件下,数量明显增加,而与草本和固氮植物共生的内生性菌根的响应不甚明显^[32],此外,木本植物的根瘤固氮微生物常常是表现为正反应。CO₂ 的持续升高,最终会使得森林生态系统土壤的 C 储存出现净增加。

由此,可以设想,大气 CO₂ 浓度的上升扩大了生物量向土壤的输入,改变了土壤中被溶解的有机 C 浓度,这种效应通过食物链中的分解者进行传递,使得土壤微生物的活动更加活跃,土壤微生物的数量也因此而增加,不少学者的有关研究证明了这一点^[33]。微生物的增加对陆地森林生态系统有机质周转率和营养循环意义重大,因为活跃的微生物活动往往是与土壤营养的有效性成正比的^[34]。C 的周转率和营养循环受微生物种群可利用物质质量(如 C : N 比的大小)的影响,因此,微生物种群的组成和活动、被输入的有机质的数量和质量,将共同决定了在 CO₂ 浓度升高的情况下 C 的周转率和营养循环的速率,这些过程的运行速率调节营养元素的有效性,反映植物对土壤资源竞争的激烈程度。因此,弄清土壤微生物和营养循环对 CO₂ 浓度升高的响应,尤其是对森林生态系统内各个种类之间的竞争的影响,是理解植物群落结构和功能对 CO₂ 浓度上升响应机理的关键。

由于 CO₂ 浓度升高引起的植物生长、C 的分配、共生关系、C 的周转率以及营养循环的变化,必将会对植物获取地下资源产生影响。很显然,从这些变化获益较大的种类在对资源竞争中占据优势。根系繁殖和扩张迅速的植物定会提高获取土壤可利用资源的能力和储存能力;地上部分生长迅速的植物也将提高其截取可利用光的能力。对于种类繁多的森林群落而言,不管是地上部分还是地下部分,对资源竞争是异常激烈和复杂的。相对而言,地下部分的竞争又比地上部分的竞争激烈得多,涉及的竞争对象(或竞争的邻居)也会多一些,与地上部分对光资源的竞争不同(个体大的植物常常通过遮荫作用获取比例不相称的竞争优势),地下部分的竞争机会较均等或比例也比较相称,因而也较为复杂。大气 CO₂ 升高的条件下根系的快速生长、光合同化率的升高及向地下部分的分配增多,或许会增加植物(尤其是 C₃ 植物)竞争土壤资源的优势,或反应不明显,这要取决于土壤 N 的有效性,有学者检验 CO₂ 倍增浓度下 N 对土壤、根的形态和数量以及根的周转率的效应,认为土壤 N 的有效性在调节植物对大气 CO₂ 升高的响应起重要作用^[33,34]。而对一些固氮树种,其表现出来的正反应往往不受 N 缺乏的影响。虽然,有关大气 CO₂ 升高对群落植物种之间复杂的竞争关系机理的研究结果仍然还比较少,无法在理论上作比较恰当的总结,但有一点是肯定的,即源于系统内输入,原有的竞争格局发生变化,经历了新的竞争以后,个别种要以牺牲其它种类作为代价,在竞争中取得成功,群落的种类组成因此而发生变化,种类组成的变更最终引致群落功

能的改变。

5 大气温度上升对森林植物的效应

自从 1979 年以来,科学家一致认为,大气温室的主要成分 CO_2 浓度的增加逐渐提升大气的温度,使得地球表面的温度上升 $1.5 \sim 4.5 \text{ }^\circ\text{C}$ [1,35,36],而且温度变化的特点之一是平均最低温度的上升速度比平均最高温度上升的速度要快,有研究结果显示,平均最低温度的变化对植物发育生长的影响比平均温度来到明显 [35,36]。温度上升对森林的影响主要是通过两方面,一是对森林的生态环境因子如载体土壤的影响,包括土壤中的微生物,温度升高加快凋落物的分解,引起 N 矿化作用的增强,微生物生命活动更加活跃,增加植物营养的有效性,改变土壤的水分有效性,温度升高还可以延长无霜期,使高纬度地区的永冻层解冻等,进而间接地影响植物的生长和竞争;另一是对植物本身的影响,如延长植物尤其是高纬度生长植物的生长周期,通过变得越来越暖的早晨而提高 C 的同化速率和延长同化时间时间的机理、或由于温暖的夜间提升呼吸的 C 损失来对植物产生直接的效应。但是温度对植物的间接影响比直接影响更明显 [1]。

气温的提升,虽然延长了植物的生长季节,致使森林生态系统的净生产力和对 C 的吸纳量增加,森林生态系统对 C 的同化会随大气 CO_2 的上升而增加,但增加的速率是渐进的且是有限制的,而呼吸与温度之间的关系是呈指数式变化,因此,如果植物和土壤的微生物的夜间呼吸上升,而没有相应的光合的补偿,温度升高与植物的响应会因此而没有一个很清晰的因果关系,从而很难断定森林对全球的温度上升是一个正效应或者负效应。但是,温度的上升会导致群落内对温度敏感程度不一致的植物间的竞争相互作用发生变动,群落组成结构随之发生变化。要预测这种变化,需要通过大量的实验确定温度、群落种类组成(特别是丰富度)以及群落的其它主要功能(如净生产力等)之间的关系,并找出该关系的内在机理。

6 小结

6.1 C_3 植物占据了森林群落的组成中大部分, C_3 的光合途径在目前的大气 CO_2 浓度下还是处于一种 C 限制的状态,因此 CO_2 浓度的升高将刺激光合作用,增加森林吸收大气中出现额外多的 C 和将这些 C 储存于木质部和土壤有机物质中的潜力, C 通过凋落物分解、根生长、更新和溢泌作用等途径进入根际。由于 C 向生态系统内的输入明显增加,引发群落内各主要成分之间竞争关系的改变,会使森林群落内种类组成的结构发生变化。

6.2 许多单株植物和栽培作物的实验证明大气 CO_2 浓度的升高会产生正效应:它包括植物的生长加快和作物产量的提高 [37,38], 光合速率上升、气孔导度降低致使植物的水分利用效率的提高 [15,39~41], 呼吸速率下降 [42~44] 等等。至今,大部分有关 CO_2 的研究只是偏重于重要农作物植物,而对森林植物种类的研究结果并不丰富 [17], 主要是一些以幼苗或以幼林作为研究对象进行 CO_2 浓度升高的短期性实验,这些工作不足以提供预测森林对大气变化长期性响应所需的详细资料和信息。

6.3 由于大气 CO_2 浓度上升而产生的额外多的生物量的大部分是出现在植物的地下部分的 [17,45], 根的形态和结构也发生改变,如根的数目增多、长度变得更长、分枝数目也增多 [46~48], 结果是植物根的周转率加快。不同的植物种在大气 CO_2 浓度升高的条件下发生的根系统动态变化是不一致的,这种动态变化将对森林植物群落内的竞争产生影响,可能会引起群落种类组成结果发生变化。

6.4 凋落物的分解是森林生态系统营养循环和碳循环的关键,是土壤肥力和植物生产力的重要决定因素,植物叶片凋落物的化学组成是调节土壤的分解过程的重要因子,它的质量参数,如 C : N 比和木质素 : N 比与分解速率存在明显的相关性。

6.5 大气温度由于 CO_2 浓度的上升而提高,其对森林生态系统中植物的间接影响比直接影响更明显,到目前为止,许多研究的结果并不很一致、或令人满意地预测两者长期的变化趋势,很难断定气温升高与植物的响应是正或者为负,但最终会影响森林群落的结构看法上则是比较一致的。

参考文献

- [1] Walker W. 万方数据 W. An overview of the implication of global change for natural and managed terrestrial ecosystem. *Conservation Ecology*, 1997, 1(2): 2~20.

- [2] Schlesinger W H. *Biogeochemistry: An analysis of global change*. New York: Academic Press, 1997, ed. 2.
- [3] Philips O L, Halhi Y, Higuchi N, *et al*. Changes in carbon balance of tropical forests: Evidence from long-term plots. *Science*, 1998, **282**: 439~442.
- [4] Delucia E H, Hamilton J G, Naidu S L, *et al*. Net primary production of a forest ecosystem with experimental CO₂ enrichment. *Science*, 1999, **284**: 1177~1179.
- [5] Kramer P J. Carbon dioxide concentration, photosynthesis, and dry matter production. *BioScience*, 1981, **31**: 29~33.
- [6] Melillo J M, McGuire A D, Kicklighter D W, *et al* Global climate change and terrestrial net primary production. *Nature*, 1993, **363**: 234~240.
- [7] Meyer W B, Turner B L. Human population growth and global land-use/cover change. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1992, **23**: 39~61.
- [8] Ellsworth D S, Oren R, Huang C, *et al*. Leaf and canopy response to elevated CO₂ in a pine forest under free-air enrichment. *Oecologia*, 1995, **104**: 139~146.
- [9] Naumburg E, Ellsworth D S. Photosynthetic sunfleck utilization potential of understory saplings growing under elevated CO₂ in FACE. *Oecologia*, 2000, **122**: 163~174.
- [10] Williams W E, Garbutt K, Bazzaz F A, *et al*. The response of plants to elevated CO₂. IV. Two deciduous-forest tree communities. *Oecologia*, 1996, **69**: 454~459.
- [11] Saxe H, Ellsworth D S, Heath J. Tree and forest functioning in an enriched CO₂ atmosphere. *New Phytology*, 1998, **139**: 395~436.
- [12] Ehleringer J R, Cerling T E, Helliker B R. C₄ photosynthesis atmospheric CO₂ and climate. *Oecologia*, 1997, **112**: 285~299.
- [13] Ceulemans R, Mousseau M. Effects of elevated atmospheric CO₂ on woody plants. *New Phytol.*, 1994, **127**: 425~446.
- [14] Hattenschwiler S, Korner C. Biomass allocation and canopy development in spruce model ecosystem under CO₂ and increased N deposition. *Oecologia*, 1998, **113**: 104~114.
- [15] Curtis P S, Wang X. A meta-analysis of elevated CO₂ effects on woody plant mass, form, and physiology. *Oecologia*, 1998, **113**(3): 299~313.
- [16] Bloom A J, Chapin F S III, Mooney H A. Response limitation in plants — an economic analogy. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1985, **16**: 363~392.
- [17] Rogers H H, Runion G B, Krupa S V. Plant responses to atmospheric CO₂ enrichment with emphasis on roots and the rhizosphere. *Environ. Pollut.*, 1994, **83**: 155~159.
- [18] Pregitzer K S, Zak D R, Curtis P S, *et al*. Atmospheric CO₂, soil nitrogen, and fine root turnover. *New Phytol.*, 1995, **129**: 579~585.
- [19] Wong S C, Dunin F X. Photosynthesis and transpiration of trees in a eucalypt forest stand: CO₂, light and humidity responses. *Aust. J. Plant Physiol.*, 1987, **14**: 619~632.
- [20] Lovelock C E, Winter K, Mersits R, *et al*. Response of communities of tropical tree species to elevated CO₂ in a forest clearing. *Oecologia*, 1998, **116**: 207~218.
- [21] Medlyn B E, Dewar R C. A model of the long-term response of carbon allocation and productivity of forests to increased CO₂ concentration and nitrogen deposition. *Global Change Biol.*, 1996, **2**: 367~376.
- [22] Hattenschwiler S, Korner C. System-level adjustment to elevated CO₂ in model spruce ecosystems. *Global Change Biol.*, 1996, **2**: 377~387.
- [23] Wayne P M, Bazzaz F A. Light acquisition and growth by competing individuals in CO₂-enriched atmospheres: consequence for size structure in regenerating birch stands. *J. Ecol.*, 1997, **85**: 29~42.
- [24] Kemp P R, Waldecker D, Owensby C E, *et al*. Effects of elevated CO₂ and nitrogen fertilization pretreatments on decomposition of tallgrass prairie leaf litter. *Plant and Soil*, 1994, **165**: 115~127.
- [25] Taylor B R, Parkinson D, Parsons W J. Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rate: a microcosm

- test. *Ecology*, 1989, **70**: 97~104.
- [26] Hirschel G, Korner Ch, Arnone III JA. Will rising atmospheric CO₂ affect leaf litter quality and in situ decomposition rates in native plant community? *Oecologia*, 1997, **110**: 387~392.
- [27] Diaz S, Grime J P, Harris J, *et al*. Evidence of a feedback mechanism limiting plant response to elevated carbon dioxide. *Nature*, 1993, **364**: 616~617.
- [28] Kochen E I, Rouhier H, Mousseau M. Changes in dry weight and nitrogen partitioning induced by elevated CO₂ depend on soil nutrient availability in sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.). *Ann. Sci. For.*, 1992, **49**: 83~90.
- [29] Cotrufo M F, Ineson P. Elevated CO₂ reduces field decomposition rates of *Betula pendula* (Roth.) leaf litter. *Oecologia*, 1996, **106**: 525~530.
- [30] Cotrufo M F, Ineson P, Rowland A P. Decomposition of tree leaf litter grown under elevated CO₂, effect of litter quality. *Plant and Soil*, 1994, **163**: 121~130.
- [31] Klironomos J N, Gillig M C, Allen M F. Below-ground microbial and microfaunal response to *Artemisia tridentata* grown under elevated atmospheric CO₂. *Funct. Ecol.*, 1996, **10**: 527~534.
- [32] O'Neil E G. Response of soil biota to elevated atmospheric carbon dioxide. *Plant and Soil*, 1994, **165**: 55~66.
- [33] Zak D R, Pregitzer K S, Curtis P S, *et al*. Elevated atmospheric CO₂ and feedback between carbon and nitrogen cycles. *Plant and Soil*, 1993, **151**: 105~117.
- [34] Curtis P S, Zak D R, Pregitzer K S, *et al*. Above- and below-ground response of *populus grandidentata* to elevated atmospheric CO₂ and soil N availability. *Plant and Soil*, 1994, **165**: 45~51.
- [35] Alward R D, Detling J K, Milchunas D G. Grassland vegetation change and nocturnal global warming. *Science*, 1999, **283**: 229~231.
- [36] Easterling D R, Horton B, Jone P D, *et al*. Maximum and minimum temperature trends for the globe. *Science*, 1997, **277**: 364~367.
- [37] Rogers H H, Dahlman R C. Crop response to CO₂ enrichment. *Vegetatio*, 1993, **104/105**: 117~131.
- [38] Ceulemans R, Jiang X N, Shao B Y. Growth and physiology of one year old poplar (*Populus*) under elevated atmospheric CO₂ levels. *Annals of Botany*, 1995, **75**: 609~617.
- [39] Huber S C, Rogers H H, Israel D W. Effect of CO₂ enrichment on photosynthesis and photosynthate partitioning in soybean (*Glycine max*) leaves. *Physiol. Plant*, 1984, **62**: 95~101.
- [40] Bowes G. Growth at elevated CO₂: Photosynthetic responses mediated through Rubisco. *Plant Cell Environ.*, 1991, **14**: 795~806.
- [41] Mousseau M, Saugier B. The effect of increased CO₂ on gas exchange and growth of forest tree species. *J. Exp. Bot.*, 1992, **43**: 1121~1130.
- [42] Bunce J A. Short- and long-term inhibition of respiratory carbon dioxide efflux by elevated carbon dioxide. *Annals of Botany*, 1990, **65**: 637~642.
- [43] Amthor J S, Koch G W, Bloom A J. CO₂ inhibits respiration in leaves of *Rumex crispus* L. *Plant Physiology*, 1992, **98**: 757~760.
- [44] Wullschlegel S D, Ziska L H, Bunce J A. Respiratory response of higher plants to atmospheric CO₂ enrichment. *Physiol. Plant*, 1994, **20**: 221~229.
- [45] Bazzaz F A. The response of natural ecosystem to the rising global CO₂ levels. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1990, **21**: 1671~1699.
- [46] Berntson G M, Woodward F I. The root system architecture and development of *Scnecio vulgaris* in elevated CO₂ and drought. *Funct. Ecol.*, 1992, **6**: 324~333.
- [47] Rogers H H, Peterson C M, McCrimmon J N, *et al*. Response of plant roots to elevated atmospheric carbon dioxide. *Plant Cell Environ.*, 1992, **15**: 749~751.
- [48] Prior S A, Rogers H H, Runion G B, *et al*. Free-air CO₂ enrichment of cotton: Vertical and lateral root distribution pattern. *Plant and Soil*, 1994, **165**: 33~44.