

植物近期光合碳分配及转化

王智平 陈全胜

(中国科学院植物研究所植被数量生态学重点实验室, 北京 100093)

摘要 碳(C)既是生命基础元素,又是与大气环境及全球气候变化密切相关的基本成分。近期(系指数星期的时间尺度,约相当于植物某一生长期)光合C是“大气-植物-土壤”系统C循环的重要组成部分;定量近期光合C在植物组织、土壤和呼吸损失的分配,对于理解全球C循环是必不可少的。植物近期光合C分结构性C和代谢C;由于代谢C周转快和结构性C尚未及时形成有机质等,近期光合C容易被忽视。应用同位素技术,可从多方面研究植物近期光合C分配及转化特征。这些方面主要包括根际区光合C代谢、近期光合C对CO₂和CH₄排放的贡献、C₃植物与C₄植物对全球C循环模式的作用、人类活动对近期光合C分配的影响等。我国鲜见植物近期光合C分配及转化的研究,开展此方面的工作,对我国从生命代谢角度研究C循环具有积极的推动作用。

关键词 近期光合碳 CO₂和CH₄ 根际 C₃、C₄植物 同位素技术

RECENTLY PHOTOSYNTHESIZED CARBON ALLOCATION AND TURNOVER: A MINOR REVIEW OF THE LITERATURE

WANG Zhi-Ping and CHEN Quan-Sheng

(Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

Abstract Recently photosynthesized carbon (C) constitutes an important portion of C cycling in plant systems. The quantification of the partitioning of recently photosynthesized C to plant tissues, soils and respirations is essential for understanding the global C cycle. The cycle of recently photosynthesized C is difficult to study due to the rapid turnover of recently metabolized C and that stable organic C compounds are not immediately synthesized. Carbon isotope techniques can be used to study the allocation and turnover of recently photosynthesized C. The following research topics should be addressed in future studies. 1) The fraction of recently photosynthesized C used in respiration of living roots, rhizosphere, and soil organic matter, and photosynthate turnover in the rhizosphere needs to be quantified. 2) The amount of recently photosynthesized C that is lost to atmospheric fluxes of CO₂ and CH₄ should be quantified. 3) Because of significant difference in the physiologies of C₃ and C₄ plants, global climate change will produce profound effects on the distribution and productivities of C₃ and C₄ species and further influence the global C cycle pattern. We believe that studies on differences in C allocation and turnover in C₃ and C₄ species are very valuable. 4) The effects of human activities, such as livestock farming and land use, on the cycle patterns of recently photosynthesized C. In order to further understand C partitioning patterns, it is vital that more ecosystem level studies of C cycling are conducted. Little information in photosynthesized C fluxes in China's grasslands is available and this region should be a research priority.

Key words Recently photosynthesized C, Greenhouse gases (CO₂, CH₄), Rhizosphere, C₃ and C₄ species, Carbon isotope techniques

生物圈、土壤圈以及大气圈之间通过元素循环及动力学过程相互作用,形成有机连续体。植物光合和土壤呼吸是这种有机连续体的两个基本代谢过程,驱动碳(C)的生物地球化学循环。光合作用形成的有机化合物约占植物干重的90%;C构成有机化合物的主要骨架,约占有机化合物的40%~

50%。植物光合C输入土壤,经土壤微生物作用又以CO₂和CH₄等气体返回大气或以有机质封藏在土壤库中;大气CO₂、CH₄浓度虽低,但在大气化学、温室效应以及全球气候等方面发挥着重要作用。每年约10%的大气CO₂通过植被流经土壤(Raich & Potter, 1995)。因此,C既是生命基础元素,又是与

大气环境及全球气候变化密切相关的基本成分。

1 近期光合 C

近期光合 C 分结构性 C 和代谢 C。结构性 C 通常分配在茎、叶和根系中；而代谢 C（非结构性 C）主要经茎叶光、暗呼吸及根际呼吸，以气体形式返回大气，或在土壤库中发生转化。植物通常需 2~4 个星期完成数小时（例如，2 h）光合同化 C 在植物茎叶、根系、土壤中的稳定分配及转化，但具体的分配周期因物种和生长期而变化。因此，“近期”系指数星期的时间尺度，约相当于植物某一生长期。近期光合 C 是“大气-植物-土壤”系统 C 循环的重要组成部分；定量近期光合 C 在植物组织、土壤和呼吸损失的分配，对于理解全球 C 循环是必不可少的。

除微生物（光合细菌）是原始土壤有机质的最早来源外，植物光合 C 是土壤有机质的主要来源。有机质是传输到地下的光合 C 经土壤微生物长期转化而形成的。学术界有一种观点：把更多的 C 封藏于土壤中是减缓大气 CO₂ 浓度升高的最佳战略，可理解为光合 C 的封藏。从防止温室效应角度看，不期望近期光合 C 立即转化为更多的 CO₂、CH₄ 排放到大气中。土壤 C 库是陆地生态系统的最大 C 库，在调节大气 CO₂、CH₄ 浓度方面发挥着重要作用（Raich & Potter, 1995）。由于有机质在 C 循环中的重要性，全球土壤有机质积累与分解得到广泛的调查研究。然而，由于近期光合 C 常常因代谢 C 周转快和结构性 C 尚未及时形成有机质等，容易被忽视。因此，需关注近期光合 C 的去向问题。

2 根际区近期光合 C 代谢

近期光合 C 传输到地下，在根际区发生复杂的转化与分配。这方面内容一直是学术界研究的热点。

2.1 根际呼吸与土壤有机质分解

土壤总呼吸主要包括 (i) 根呼吸、(ii) 根际沉积物（根渗出物、脱落根细胞、根毛等）的微生物呼吸、(iii) 土壤有机质的微生物呼吸（Kuzakov & Domanski, 2000）。活根系呼吸属自养呼吸，根际区微生物呼吸和有机质分解属异养呼吸。从 Hanson 等（2000）列出的文献看，最早对土壤呼吸进行综述的文献可追溯到 20 世纪 20 年代；土壤呼吸的工作从 20 世纪六、七十年代以来得到广泛的测定，并更加受到学术界的重视。虽然土壤总呼吸得到广泛的测定，但分开根际呼吸与有机质分解的工作相对薄弱。

根际区是植物活根系显著影响的土壤生境，通常在根系表层外约 2 mm 范围，是根际微生物的活跃区域。根际区近期光合 C 堆积是微生物代谢的有效 C 源，强烈影响土壤 C 转化。Whipps（1990）报道，根际呼吸释放的 C 占到植物净同化 C 的 26%。van Veen 等（1991）测定出，根际 C 沉积占到植物净同化 C 的 40%。根际呼吸（活根系呼吸 + 根际沉积物的微生物呼吸）的 C 源主要是近期代谢 C，显著贡献着土壤总呼吸。Hanson 等（2000）总结出，在原位条件下根际呼吸平均约占到土壤总呼吸的一半，低仅 10%、高达 90% 以上；具体的份额取决于植被类型和季节，生长季一般高于非生长季。在评价近期光合 C 分配与转化方面，从土壤总呼吸中分开并定量根际呼吸是重要的命题。

Hanson 等（2000）综述用于区分根际呼吸与土壤有机质分解的组分综合法、根系排除法以及同位素法。1) 组分综合法分开测定各组分（枯枝落叶、根系、土壤）CO₂ 排放率，然后分别乘以它们的质量，加和构成土壤总 CO₂ 排放。2) 根排除法测定有、无根条件下的土壤呼吸来间接地估算根际呼吸的贡献。3) 在原位条件下，同位素法可直接分开根际呼吸与土壤有机质分解，但此法的实验设施和测定分析是复杂的和高成本的。学术界倾向于应用稳定同位素技术分开根际呼吸与土壤有机质分解。近几十年以来 C 同位素示踪技术的飞速发展，促进对根际区 C 代谢的理解。然而，近期光合 C 在根际区的代谢机理依旧不清楚。

植物根际区 C 代谢与全球变化相互作用。van Noordwijk 等（1998）认为，全球变化通过元素循环和作用将影响植物根际区功能；根际区微生物群落制约温室气体代谢，进而影响全球气候变化。Schimel 和 Gullledge（1998）认为，微生物在根际区实现关键的代谢过程，调控“地-气”间微量气体（CO₂、CH₄、N₂O、NO 等）的排放通量，微生物群落结构能够在在大尺度上影响微量气体动力学特征。因此，根际区 C 代谢对全球变化的响应是 C 循环研究的重要方向。

2.2 活根呼吸与根际微生物呼吸

根呼吸显著贡献着“地-气”间 CO₂ 排放。Raich 和 Tufekcioglu（2000）估算出，全球温带草地活根呼吸占土壤总呼吸 17%~40%。Swinnen（1994）对生长箱和田间生长的小麦和大麦进行标记，测定出在示踪期间根呼吸分别占根际 ¹⁴C 呼吸的 89%~95%、75%。

因在分开根呼吸与根际微生物呼吸中存在许多

技术性困难,仅少数工作涉及到这方面内容。例如, Cheng 等 (1993)、Swinnen (1994)、Kuziyakov 等 (1999)、Kuziyakov 和 Domanski (2002a)等,这些工作主要应用同位素稀释法,即往土壤中添加未标记的葡萄糖溶液,进行 ^{14}C 脉冲标记。Swinnen (1994)发展模式根际沉积技术,将具有不同降解力的模式根际沉积物(葡萄糖、根烘干并研磨的冰水提取物、提取过程中遗留的根细胞壁物),注入于未标记植物的根际区,同时进行对照植物 $^{14}\text{CO}_2$ 脉冲标记。Kuziyakov 等 (1999)发展土壤 $^{14}\text{CO}_2$ 排放动力学方法,分开根呼吸与根际微生物呼吸。由于上述方法是在人工环境条件下分开根呼吸与根际微生物呼吸,未能真实反映自然条件下 C 流。因此,分开根呼吸与根际微生物呼吸依旧是前瞻性的课题。

3 近期光合 C 对 CO_2 和 CH_4 排放的贡献

植物光合 C 被传输到根系,在根际区代谢,部分光合 C 生成 CO_2 、 CH_4 ,经根茎组织传输或土壤扩散排放到大气。Kuziyakov 等 (2002 b) 总结出,在传输到地下的光合 C 中,约 1/2 C 留在根系,1/3 C 经根际呼吸排放到大气,其余 C 被同化到土壤微生物体内并转化为有机质。

因关注大气环境及气候变化,在全球各类生态系统中进行了大量的原位“地-气”间 CO_2 、 CH_4 交换通量的测定及总量估算。但在测定“地-气”间 CO_2 、 CH_4 排放时,往往排除或忽视植物的作用。这种作用包括 1) 植物组织直接影响 CO_2 、 CH_4 的代谢活动;2) 植物根系对土壤的作用而影响 CO_2 、 CH_4 代谢。

一些实验证实,植物近期光合 C 快速并显著贡献着“地-气”间 CO_2 、 CH_4 排放。例如,基于 ^{14}C 脉冲标记, Cheng 等 (1993)、Kuziyakov 等 (1999) 和 King 和 Reeburgh (2002) 检测到快速的 $^{14}\text{CO}_2$ 和 $^{14}\text{CH}_4$ 排放。Saggar 等 (1997) 报告豆科牧草根系在 4 h 内分配 23% ~ 39% 的 ^{14}C 。Ostle 等 (2000) 发现植物组织中 ^{13}C 浓度在脉冲标记之后 48 h 下降 77.4%,快速的下降是由于呼吸产生的 CO_2 损失、根渗出物以及随后未标记同化 C 稀释所致。Dannenbergh 和 Conrad (1999) 报道,水稻光合 ^{14}C 的约 5% 在数天内生成 CH_4 并排放到大气中。Minoda 和 Kimura (1994) 通过室内 ^{13}C 脉冲示踪技术,发现水稻光合 C 在数小时内发生转化并释放 CH_4 ; 测定出光合 C 对总 CH_4 排放的贡献在水稻生长的早、中、晚期分别为 72% ~ 110%、29% ~ 36% 以及 13% ~ 17%。为了深

入理解光合 C 对 CO_2 和 CH_4 排放的贡献率,需扩大对其它重要生态系统的测定。例如,中国的草地生态系统。

4 C_3 、 C_4 植物近期光合 C

陆地植被是由约 95% C_3 植物和 5% C_4 植物组成 (Warrick *et al.*, 1986)。Still 等 (2003 a) 应用遥感、生理模型等方法,预测全球 C_3 、 C_4 植被分别覆盖 87.4×10^6 、 $18.8 \times 10^6 \text{ km}^2$; C_3 植物的总初级生产量 (GPP) 为 $114.7 \text{ Pg C} \cdot \text{a}^{-1}$, 而 C_4 植物 $35.3 \text{ Pg C} \cdot \text{a}^{-1}$; 两类植物的生物量分别达 389.3、18.6 Pg C 。 C_3 、 C_4 植物因光合途径的不同,存在显著的 C 同位素分馏差异。一般说来, C_3 植物 $\delta^{13}\text{C} = (-26 \pm 4)\text{‰}$, C_4 植物 $\delta^{13}\text{C} = (-13 \pm 3)\text{‰}$ 。 C_3 植物与 C_4 植物之间 $\delta^{13}\text{C}$ 的显著差异是相关 C 循环研究的理论基础。例如,Still 等 (2003 b) 应用同位素方法,测定高草原中 C_3 、 C_4 植物对近期光合 C 循环的贡献。因 C_4 植物较 C_3 植物具有低光呼吸、低 CO_2 补偿点、高光饱和点和较强抗逆性等生理生态特征,全球气候变化必将影响 C_3 、 C_4 植物分布和生产力,进而作用到全球 C 循环模式。我们坚信,这方面内容很有研究价值。

与 C_4 作物(例如玉米)和以 C_3 植物为主的森林相比, C_3 植物与 C_4 植物共存于全球许多草地生态系统 (Svejcar & Boutton, 1985)。草地约占全球陆地面积的 1/5 (Scurlock & Hall, 1998),在区域气候和全球 C 循环中起着重要的作用 (Hall *et al.*, 1995)。全球“不知去向的 C 汇”很可能位于温带和热带地区 (Tans *et al.*, 1990),温带草地很可能具有这种潜在能力。一些工作应用 ^{13}C 标记技术,研究草地群落 C_3 、 C_4 植物的近期光合 C 分配。例如, CO_2 浓度增高对 C_3 、 C_4 植物在 C 循环中的影响 (Morgan *et al.*, 2001; Mosier *et al.*, 2002; Ross *et al.*, 2002)。基于 C_3 植物与 C_4 植物发育下的土壤 ^{13}C 丰度的差异,检测土壤有机质来源和分解模式 (Nadelhoffer & Fry, 1988)。Mosier 等 (2002) 应用开放箱式法,发现 CO_2 浓度增高引起 Colorado 短草原 C_3 、 C_4 植物生物量增加,但不能显著改变“地-气”间 CO_2 、 CH_4 排放通量。然而,我们对草地群落 C_3 植物与 C_4 植物在 C 循环中的差异依旧不清楚,有待于加强这方面的工作。

在中国,草地覆盖国土面积的 41.7% (国家统计局,2002),对全球 C 贮藏及循环具有重要的贡献 (Ni, 2002)。在近 20 年期间,以中国草地为对象,实

施了有关 C 循环的研究。研究内容主要集中在 1) 植被光合生态特性及其与气温、CO₂ 浓度以及水分的关系; 2) 地下生物量分布; 3) 测定和估算土壤呼吸、C 周转及 C 平衡; 4) 温室气体排放的原位测定及其人类活动(放牧和开垦)的影响。在这些工作的基础上,如果能应用同位素技术,追踪近期光合 C 分配及转化,无疑对我国从生命代谢角度研究 C 循环具有积极的推动作用。

5 人类活动对近期光合 C 分配的影响

IPCC (2001) 预测,人类活动引起的大气 CO₂、CH₄ 等温室气体浓度增加将导致 2100 年全球气温较目前提高 1.4~5.8 °C。人类活动深刻影响着全球植被分布,对全球 C 循环模式具有潜在作用 (Raich & Tufekcioglu, 2000)。

对草地生态系统而言,放牧是普遍的人类活动。例如, Kuzyakov 和 Domanski (2000) 应用 ¹⁴C 脉冲标记方法,调查割草(模拟放牧)对土壤 CO₂ 排放、地下 C 转化等的影响。Franzluebbers 等 (2000) 认为,适当放牧对美国南部山前平原的土壤有机 C 封藏具有潜力。近几十年以来人类活动所引起的大气 N 沉降,例如土地利用和畜牧业发展导致的大气 N 沉降,表现为增加趋势。Liljeroth 等 (1990)、Saggar 等 (1997) 以及 Stewart 和 Metherell (1999) 发现,养分(N)胁迫能促进更多的光合 C 分配到地下。然而, van Ginkel 等 (1997) 报道,当施 N 肥于多年生黑麦草 (*Lolium perenne*) 植株时,根系中分配的 ¹⁴C 下降 11%。Palta 和 Gregory (1997) 通过对温室生长中的小麦进行 ¹³C 脉冲标记,发现在土壤水分限制条件下,更多的同化 C 被分配到根系;这是由于水分胁迫对根生长率的影响小。因此,人类活动引起的土地利用、N 沉降、气候变暖等对光合 C 分配与转化以及全球 C 循环模式具有深刻影响,有待于加强这方面的工作。

6 同位素技术

在近期光合 C 分配及转化的研究中,同位素技术一直受到重视。以同位素技术作为研究手段基于两个基本概念,即 1) 天然的和人工的物理、化学和生物过程分馏同位素,表现为同位素组成发生贫化作用或富集作用; 2) 同位素能用作天然的和人工的示踪物,追踪诸如生命体和生态系统等复杂介质中有机分子的行为 (Lichtfouse, 2000)。因此,涉及到 C 生物学合成、转化及消耗等代谢过程,一般都可以

通过自然 ¹³C 丰度或人工添加 ¹³C,追踪 C 的生物地球化学循环。

自然界 C 同位素丰度(摩尔比)约为 98.89% ¹²C、1.11% ¹³C 以及非常痕量的 ¹⁴C。¹³C 为稳定同位素,¹⁴C 是放射性同位素。由于 ¹⁴C 分析的高有效性和灵敏性,过去的工作多数应用 ¹⁴C 作为示踪物。由于人工添加 ¹⁴C 实验的高成本和安全性限制了它们在野外工作中的应用 (Swinnen *et al.*, 1995a, 1995b)。近年来, ¹³C 分析技术得到很大发展。主要是因为 ¹³C 不存在辐射危害,能安全地实施测定与分析 (Boschker & Middelburg, 2002)。Lichtfouse (2000) 认为,稳定同位素标记物最终可能取代放射性同位素,应用于生物地球化学过程的研究中。

C 同位素标记有 3 种方法:脉冲标记、重复脉冲标记和持续标记 (Hanson *et al.*, 2000)。脉冲标记是一次性注入标记物,适合近期光合 C 的研究。与持续标记相比,脉冲标记更加适合田间条件并容易实施,能调查植物不同生育期的同化物分配与转化 (Lynch & Whipps, 1990; Meharg & Killham, 1990; Kuzyakov *et al.*, 1999)。示踪期是从开始脉冲标记到实验最后一次取样之间的时间,是脉冲标记的关键点。由于植物近期光合 C 通常在植物组织中快速传输,示踪期的确定应基于标记 C 在植物组织中的稳定分配,一般设计为植物某一生长期。在光合 C 稳定分配时,基于质量平衡关系,可计算出各库 C 分配量。通过对植物不同生长期进行脉冲标记,可完整理解植物近期光合 C 分配状况。因此,同位素标记技术是研究近期光合 C 分配与转化的有效方法。

7 展望与建议

综上所述,近期光合 C 是“大气-植物-土壤”系统 C 循环的重要组成部分;定量近期光合 C 在植物组织、土壤和呼吸损失的分配,对于理解全球 C 循环是必不可少的。目前,植物近期光合 C 循环远未被理解,我们认为可以从下面几点加强本领域的研究工作。

1) 根际区是微生物代谢的活跃生境,光合 C 传输到根际区进行分配与转化,依旧是未来研究的重点。近期光合 C 对“地-气”间 CO₂ 和 CH₄ 排放的贡献主要取决于根际区微生物的代谢活动。如果不从研究根际区微生物入手,就不可能理解 CO₂ 和 CH₄ 代谢的一些机理过程和数量特征。

2) 因 C₃ 植物与 C₄ 植物在生态生理上的显著差

异,全球气候变化必将影响 C_3 、 C_4 植物分布和生产力,进而作用到全球 C 循环模式。在原位条件下,很难区分 C_3 、 C_4 植物对生态系统 C 循环的贡献。可应用野外原位测定与盆栽培养相结合的实验方法,调查 C_3 植物与 C_4 植物在 C 循环中的差异。

3) 人类活动引起的土地利用、N 沉降、气候变暖等对光合 C 分配与转化具有深刻影响。研究人类活动作用下的近期光合 C 循环特征是未来工作的重要内容。

4) 由于近期光合 C 循环的复杂性,传统的实验方法很难捕捉到近期光合 C 的机理过程。有必要应用和发展同位素技术,研究植物近期光合 C 分配与转化。

5) 我国鲜见植物近期光合 C 分配及转化的研究,开展此方面的工作,对我国从生命代谢角度研究 C 循环具有积极的推动作用。可以从“植物近期光合 C 循环对土壤 C 封藏的影响”入手,增加对植物近期光合 C 循环的理解。

参 考 文 献

- Boschker HTS, Middelburg JJ (2002). Stable isotopes and biomarkers in microbial ecology. *FEMS Microbiology Ecology*, 40 (2), 85 – 95.
- Cheng WX, Coleman DC, Carroll CR, Hoffman CA (1993). In situ measurement of root respiration and soluble C concentrations in the rhizosphere. *Soil Biology & Biochemistry*, 25, 1189 – 1196.
- Dannenbergs S, Conrad R (1999). Effect of rice plants on methane production and rhizospheric metabolism in paddy soil. *Biogeochemistry*, 45, 53 – 71.
- Franzluebbers AJ, Stuedemann JA, Schomberg HH, Wilkinson SR (2000). Soil organic C and N pools under long-term pasture management in the Southern Piedmont USA. *Soil Biology & Biochemistry*, 32, 469 – 478.
- Hall DO, Ojima DS, Parton WJ, Scurlock JMO (1995). Response of temperate and tropical grasslands to CO_2 and climate change. *Journal of Biogeography*, 22, 537 – 547.
- 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.
- IPCC (2001). *Climate Change 2001: the Scientific Basis*. Cambridge University Press, Cambridge, 1 – 18.
- King JY, Reeburgh WS (2002). A pulse-labeling experiment to determine the contribution of recent plant photosynthates to net methane emission in arctic wet sedge tundra. *Soil Biology & Biochemistry*, 34, 173 – 180.
- Kuzyakov Y, Kretschmar A, Stahr K (1999). Contribution of *Lolium perenne* rhizodeposition to carbon turnover of pasture soil. *Plant and Soil*, 213, 127 – 136.
- Kuzyakov Y, Domanski G (2000). Carbon input by plants into the soil: review. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 163, 421 – 431.
- Kuzyakov Y, Domanski G (2002a). Model for rhizodeposition and CO_2 efflux from planted soil and its validation by ^{14}C pulse labelling of ryegrass. *Plant and Soil*, 239, 87 – 102.
- Kuzyakov Y, Biryukova OV, Kuznetsova TV, Mölter K, Kandeler E, Stahr K (2002b). Carbon partitioning in plant and soil, carbon dioxide fluxes and enzyme activities as affected by cutting ryegrass. *Biology and Fertility of Soils*, 35, 348 – 358.
- Lichtfouse E (2000). Compound-specific isotope analysis. Application to archaeology, biomedical sciences, biosynthesis, environment, extraterrestrial chemistry, food science, forensic science, humic substances, microbiology, organic geochemistry, soil science and sport. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 14, 1337 – 1344.
- Liljeroth E, van Veen JA, Miller HJ (1990). Assimilate translocation to the rhizosphere of two wheat lines and subsequent utilization by rhizosphere microorganisms at two soil nitrogen concentrations. *Soil Biology & Biochemistry*, 22, 1015 – 1021.
- Lynch JM, Whipps JM (1990). Substrate flow in the rhizosphere. *Plant and Soil*, 129, 1 – 10.
- Meharg AA, Killham K (1990). Carbon distribution within the plant and rhizosphere in laboratory and field-grown *Lolium perenne* at different stages of development. *Soil Biology & Biochemistry*, 22, 471 – 477.
- Minoda T, Kimura M (1994). Contribution of photosynthesised carbon to the methane emitted from paddy fields. *Geophysical Research Letters*, 21, 2007 – 2010.
- Morgan JA, Lecain DR, Mosier AR, Milchunas DG (2001). Elevated CO_2 enhances water relations and productivity and affects gas exchange in C_3 and C_4 grasses of the Colorado shortgrass steppe. *Global Change Biology*, 7, 451 – 466.
- Mosier AR, Morgan JA, King JY, LeCain D, Milchunas DG (2002). Soil-atmosphere exchange of CH_4 , CO_2 , NO_x , and N_2O in the Colorado shortgrass steppe under elevated CO_2 . *Plant and Soil*, 240, 201 – 211.
- Nadelhoffer KJ, Fry B (1988). Controls on natural nitrogen-15 and carbon-13 abundances in forest soil organic matter. *Soil Science Society of America Journal*, 52, 1633 – 1640.
- National Statistics Bureau of China (国家统计局) (2002). *China Statistics Yearbook 2002* (中国统计年鉴 2002). China Statistical Press, Beijing, 6.
- Ni J (2002). Carbon storage in grasslands of China. *Journal of Arid Environments* 50, 205 – 218.
- Ostle N, Ineson P, Benham D, Sleep D (2000). Carbon assimilation and turnover in grassland vegetation using an in situ ^{13}C pulse labelling system. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 14, 1345 – 1350.

- Palta JA, Gregory PJ (1997). Drought affects the fluxes of carbon to roots and soil in ^{13}C pulse-labelled plants of wheat. *Soil Biology & Biochemistry*, 29, 1395 – 1403.
- Raich JW, Potter CS (1995). Global patterns of carbon dioxide emissions from soils. *Global Biogeochemical Cycles*, 9, 23 – 36.
- Raich JW, Tufekcioglu A (2000). Vegetation and soil respiration: correlations and controls. *Biogeochemistry*, 48, 71 – 90.
- Ross DJ, Tate KR, Newton PCD, Clark H (2002). Decomposability of C_3 and C_4 grass litter sampled under different concentrations of atmospheric carbon dioxide at a natural CO_2 spring. *Plant and Soil*, 240, 275 – 286.
- Saggar S, Hedley C, Mackay AD (1997). Partitioning and translocation of photosynthetically fixed ^{14}C in grazed hill pastures. *Biology and Fertility of Soils*, 25, 152 – 158.
- Schimel JP, Gullledge J (1998). Microbial community structure and global trace gases. *Global Change Biology*, 4, 745 – 758.
- Scurlock JMO, Hall DO (1998). The global carbon sink: a grassland perspective. *Global Change Biology*, 4, 229 – 233.
- Stewart DPC, Metherell AK (1999). Carbon (^{13}C) uptake and allocation in pasture plants following field pulse-labelling. *Plant and Soil*, 210, 61 – 73.
- Still CJ, Berry JA, Collatz GJ, DeFries RS (2003a). Global distribution of C_3 and C_4 vegetation: carbon cycle implications. *Global Biogeochemical Cycles*, 17, 1006.
- Still CJ, Berry JA, Ribas-Carbo M, Helliker BR (2003b). The contribution of C_3 and C_4 plants to the carbon cycle of a tallgrass prairie: an isotopic approach. *Oecologia*, 136, 347 – 359.
- Svejcar TJ, Boutton TW (1985). The use of stable carbon isotope analysis in rooting studies. *Oecologia* 67, 205 – 208.
- Swinnen J (1994). Evaluation of the use of a model rhizodeposition technique to separate root and microbial respiration in soil. *Plant and Soil*, 165, 89 – 101.
- Swinnen J, van Veen JA, Merckx R (1995a). Root decay and turnover of rhizodeposits in field-grown winter wheat and spring barley estimated by ^{14}C pulse-labelling. *Soil Biology & Biochemistry*, 27, 211 – 217.
- Swinnen J, van Veen JA, Merckx R (1995b). Carbon fluxes in the rhizosphere of winter wheat and spring barley with conventional vs integrated farming. *Soil Biology & Biochemistry*, 27, 811 – 820.
- Tans PP, Fung IY, Takahashi T (1990). Observational constraints on the global atmospheric CO_2 budget. *Science*, 247, 1431 – 1438.
- van Ginkel JH, Gorissen A, van Veen JA (1997). Carbon and nitrogen allocation in *Lolium perenne* in response to elevated atmospheric CO_2 with emphasis on soil carbon dynamics. *Plant and Soil*, 188, 299 – 308.
- van Noordwijk M, Martikainen P, Bottner P, Cuevas E, Rouland C, Dhillon SS (1998). Global change and root function. *Global Change Biology*, 4, 759 – 772.
- van Veen JA, Liljeroth E, Lekkerkerk LJA, van de Geijn SC (1991). Carbon fluxes in plant-soil systems: at elevated atmospheric CO_2 -levels. *Ecological Applications*, 1, 175 – 181.
- Warrick R, Gifford R, Parry M (1986). Climate change and agriculture. In: Bolin B ed. *In the Greenhouse Effect, Climate Change and Ecosystems*, SCOPE29. John Wiley, New York, 393 – 473.
- Whipps JM (1990). Carbon economy. In: Lynch JM ed. *The Rhizosphere*. Wiley and Sons, Chichester, UK, 59 – 97.