

論述

大氣二氧化碳濃度與土壤氮素對人工林碳素與氮素 養分循環之影響

何冠琳¹ 許博行²Review

Effects of Atmosphere Carbon Dioxide Concentration and Soil Nitrogen Nutrient on Carbon and Nutrient Cycling in Artificial Forest

Guann-Lin Her¹ and Bor-Hung Sheu²

一、前言

森林與大氣交換大量二氧化碳，並與大氣相互影響。近年來，許多研究大氣二氧化碳濃度增量長期影響林木之資料顯示，其具有持續提升林木生長長達數年的潛力。而大氣二氧化碳濃度增加潛在影響林木—土壤交互作用 (tree-soil interaction) (Saxe *et al.*, 1998)，可能造成未來生態系生產力之改變 (Kubiske *et al.*, 1997; Saxe *et al.*, 1998; Turnau *et al.*, 2001)。此外，大氣二氧化碳濃度增加，改變碳素分配型態，並與土壤氮素可利用性 (soil nitrogen availability) 密切相關，進而明顯影響群聚與生態系的樹種組成、地下部碳素儲存，及生態系碳素與氮素循環 (Kubiske *et al.*, 1997; Rothstein *et al.*, 2000; Morgan *et al.*, 2001; Dyckmans and Flessa, 2002)。另外，一些針對土壤氮素可利用性對

碳素同化與氮素吸收影響性之研究指出，外在氮素可利用性將影響林木對大氣二氧化碳濃度增加之反應。因此，大氣二氧化碳濃度與林木內部氮素狀態不僅影響總生長速率，也將改變碳素與氮素分配型態，而強烈影響長期林木對環境變遷之反應 (Curtis *et al.*, 1994; Kubiske *et al.*, 1998; Bauer and Berntson, 2001; Dyckmans and Flessa, 2002)。

本文將針對人工林身處於當今大氣二氧化碳濃度逐年增加的環境之下，其生長狀態、光合作用、以及碳、氮在地上部與地下部之間分配與輸送狀態，反應於大氣二氧化碳濃度與土壤氮素養分二因子變遷的環境時可能產生的影響作一初步的探討。

二、對生長與光合作用之影響

許多利用各種樹種為材料之試驗均發

1. 國立中興大學森林學系博士班研究生
Graduate student of ph. D, Department of Forestry, NCHU.
2. 國立中興大學森林學系教授，通訊作者
Professor, Department of Forestry, NCHU. Corresponding author.

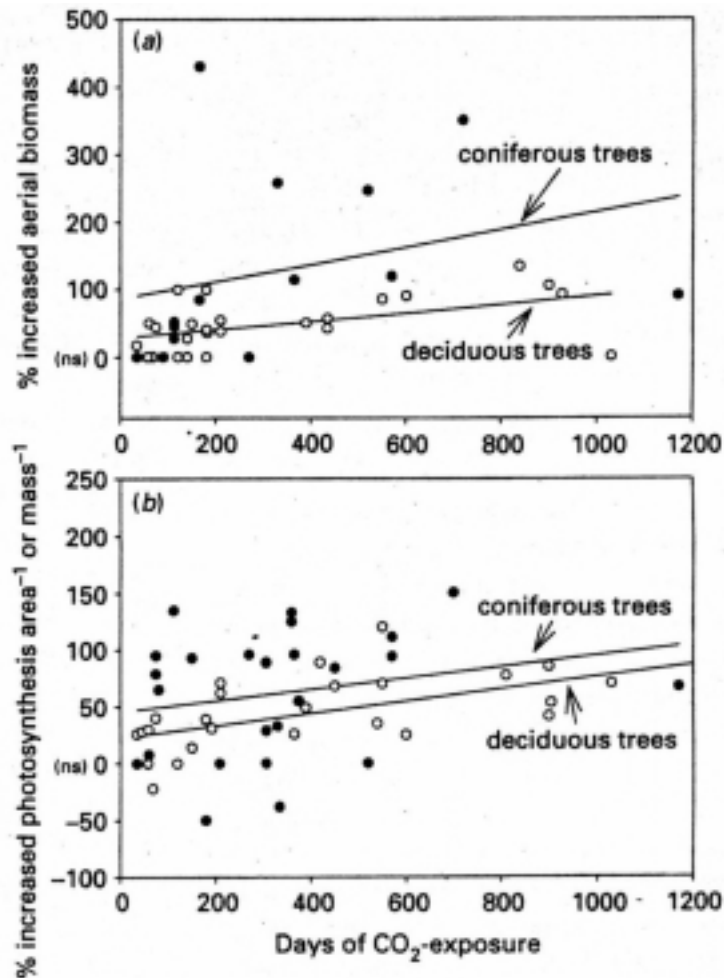


圖 1. 不同時期曝露於高二氧化碳濃度之針葉樹種 (●) 與落葉樹種 (○) 之生物量(a)與光合作用 (b)提升 (Saxe *et al.*, 1998)

Fig. 1. Biomass (a) and photosynthetic (b) enhancement of tree (●) coniferous (○) deciduous under elevated CO₂ in experiments of differing exposure duration (Saxe *et al.*, 1998) .

現，相較於生長在大氣二氧化碳濃度，高二氧化碳濃度處理者之年總淨光合作用速率與生物量均有增加的情形 (Read *et al.*, 1997; Lutze and Gifford, 1998; Wang *et al.*, 1998)。而隨著曝露於高二氧化碳濃度環境的時間增加，地上部生物量有明顯增加的趨勢，且針葉樹種 (130%) 高於落葉樹種 (49%) (如圖 1a 所示)，光合作用亦有所提升 (針葉樹種 62%，落葉樹種

53%，如圖 1b) (Saxe *et al.*, 1998)。

大氣二氧化碳濃度增加，將影響植物生物量生產力。這些改變將取決於植物獲取適量養分之能力，以維持促進生長 (Berntson *et al.*, 1998)。Kubiske 等 (1997) 以楊屬植物 (*Populus tremuloides*) 分別種植於 89 及 333 ng N g⁻¹ day⁻¹ 淨礦質化作用之二種氮素濃度的土壤，並分別處理 373 及 713 ppm 二種二氧

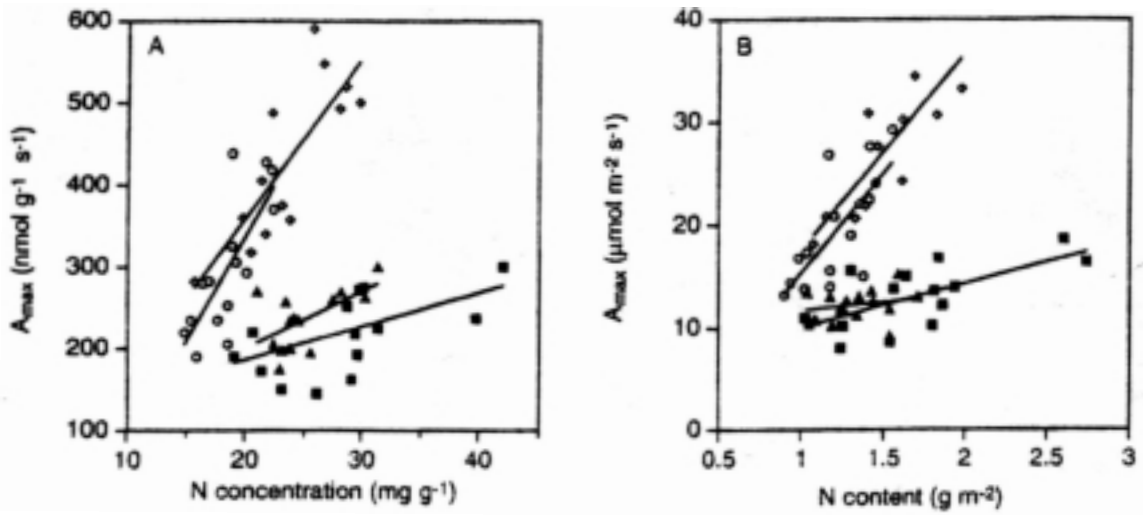


圖 2. *Populus tremuloides* 生長於二種二氧化碳濃度與氮素濃度土壤 (■大氣二氧化碳濃度，高氮；▲大氣二氧化碳濃度，低氮；◇高二氧化碳濃度，高氮；○高二氧化碳濃度，低氮) 之以葉片重量 (A) 與葉面積 (B) 為基礎表示之最大葉片光合作用 (A_{max}) 與葉片氮量之關係 (Kubiske *et al.*, 1997)

Fig. 2. Maximum leaf photosynthesis (A_{max}) versus leaf N on a leaf mass (A) and leaf area basis (B) for *Populus tremuloides* trees grown in ambient and elevated CO_2 and in low and high soil N availability (Kubiske *et al.*, 1997).

表 1. 生長於二種二氧化碳濃度與氮素濃度土壤之 *Populus tremuloides* 最大葉片光合作用 (A_{max}) 與葉片氮量之回歸相關性 (Kubiske *et al.*, 1997)

Table 1. Regression relationships between maximum leaf photosynthesis (A_{max}) and leaf N concentration in *Populus tremuloides* trees grown in ambient and twice ambient (elevated) CO_2 , and in high and low soil N availability (Kubiske *et al.*, 1997).

Leaf mass basis (A_{max} , $nmol\ g^{-1}\ s^{-1}$; N $mg\ g^{-1}$)		r^2	P
Ambient CO_2 , Low N	$A_{max} = 70.9(N) + 55.9$	0.346	0.027
Ambient CO_2 , High N	$A_{max} = 41.2(N) + 102.9$	0.253	0.017
Elevated CO_2 , Low N	$A_{max} = 259.9(N) - 185.1$	0.568	0.001
Elevated CO_2 , High N	$A_{max} = 195.4(N) - 34.5$	0.641	0.001
Leaf area basis (A_{max} , $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$; N, $g\ m^{-2}$)		r^2	P
Ambient CO_2 , Low N	$A_{max} = 4.4(N) + 6.3$	0.359	0.030
Ambient CO_2 , High N	$A_{max} = 5.6(N) + 4.3$	0.452	0.006
Elevated CO_2 , Low N	$A_{max} = 19.3(N) - 4.0$	0.513	0.003
Elevated CO_2 , High N	$A_{max} = 19.1(N) - 1.6$	0.620	0.001

化碳濃度。結果顯示，在大氣二氧化碳濃度下，高（ $13.18 \pm 0.76 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ）、低（ $12.92 \pm 0.47 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ）氮素土壤之最大葉片光合作用（ A_{max} ）相近。而高二氧化碳濃度於二種氮素處理，均有明顯較高之 A_{max} ，且高氮處理者高於低氮處理者。即相較於大氣二氧化碳濃度處理者，生長於高二氧化碳濃度處理者所表現單位葉片氮素濃度之 A_{max} 明顯較高，不論以葉片重量或葉面積為基礎所計算之結果，如圖 2 與表 1 所示。

Curtis 等（2000）亦以相同樹種為試驗材料，研究其在不同二氧化碳濃度與土壤氮素

之氣體交換、葉片氮量與生長效率等表現。如圖 3 所示，他們以對數尺度表示淨二氧化碳同化速率與葉片氮素濃度之關係，顯示線性相關。而二種二氧化碳濃度處理之曲線斜率相等，但截距有明顯差異，意即當大氣與高二氧化碳濃度處理者之葉片氮量相同時，大氣二氧化碳濃度增加處理者之曲線截距較大，表示淨二氧化碳同化速率較高，相當於增加光合作用氮素利用效率（photosynthetic nitrogen use efficiency）。而與光合作用能力有關的養分是氮素，且約 10~30% 葉片氮素結合於 rubisco（Roberntz, 2001）。因此，大氣二

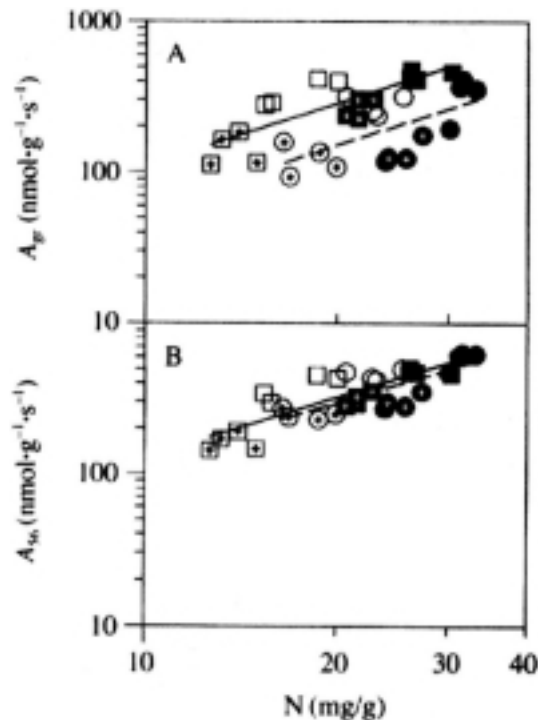


圖 3. *Populus tremuloides* 生長於低（空心符號）或高氮（實心符號）土壤與大氣（圓形，虛線）或高二氧化碳濃度（方形，實線）之淨二氧化碳同化作用與葉片氮素之關係（Curtis *et al.*, 2000）

Fig. 3. Change in net CO₂ assimilation in relation to leaf N of *Populus tremuloides* growing in low-N (open symbols) or high-N (solid symbols) soil and ambient (circles, dashed line) or elevated (squares, solid line) CO₂ (Curtis *et al.*, 2000).

氧化碳濃度增加刺激光化學反應與 rubisco 之羧化活性增加，除影響碳水化合物合成外，氮素由酵素蛋白質再分配的情形亦會有所改變 (Kubiske *et al.*, 1997)。所以，為瞭解大氣二氧化碳濃度增加長期影響光合作用，土壤氮素在空間與時間上的獲取與分配成為重要的因素 (Curtis *et al.*, 2000)。各種樹種生長於不同二氧化碳與氮素濃度之環境，光合作用表現將受到程度不一之影響，而造成植物生物量累積之變化。植群為適應於此環境，林木內部碳、氮分佈情形勢必調整，而改變地上與地下部之間碳、氮輸送與累積狀態。

三、碳素與氮素於地上部之分佈

林木之生長良莠，直接與生長季節時光照入射至葉部有關。決定光入射量之因素有：葉面積、樹冠結構、發育速率、葉片之

年齡與持續性、第二芽體 (second flush) 之發生，及萌芽 (bud burst) 與芽體定位 (bud set) 之時機。絕對生長速率只能在葉面積增加時持續，然在真實森林並不會無限地持續增加。大氣二氧化碳濃度增加，長期促使葉面積、葉片重量與葉面積指數 (leaf area index, LAI) 增加。亦會使產生的分枝數明顯增加。藉由大氣二氧化碳濃度增加影響葉面積、葉片數目與大小，及樹高，而改變樹冠結構 (圖4) (Saxe *et al.*, 1998; Curtis *et al.*, 2000)。

土壤氮素可利用性大小，則會影響林木對大氣二氧化碳濃度增加之反應。Kubiske 等 (1997) 與 Curtis 等 (2000) 學者均指出，*P. tremuloides* 無論生長於高或低氮量土壤，大氣二氧化碳濃度增加將強烈影響不同樹冠層之葉片光合作用 (A_{leaf}) 的相對分佈。如圖 5

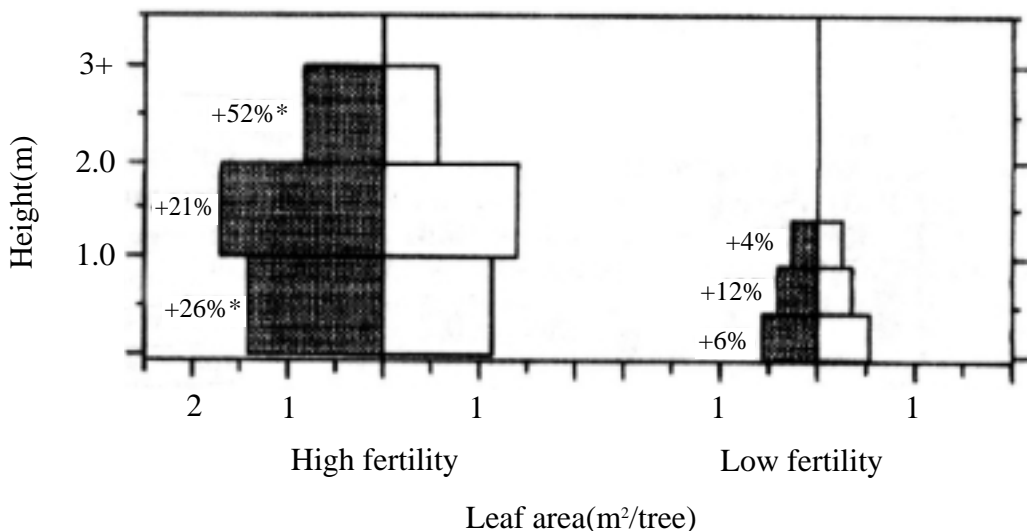


圖 4. *Populus tremuloides* 生長於低或高氮土壤與大氣 (空白柱) 或高二氧化碳濃度 (陰影柱) 之葉面積之垂直分佈。百分比表示高二氧化碳濃度刺激增加量 (Curtis *et al.*, 2000)

Fig. 4. Vertical distribution of leaf area in *Populus tremuloides* after 2.5 seasons of growth in soil of low or high N availability and at ambient (open bars) or elevated (shade bars) CO₂. The percentage increase due to CO₂ is indicated to the left of the shade bars (Curtis *et al.*, 2000).

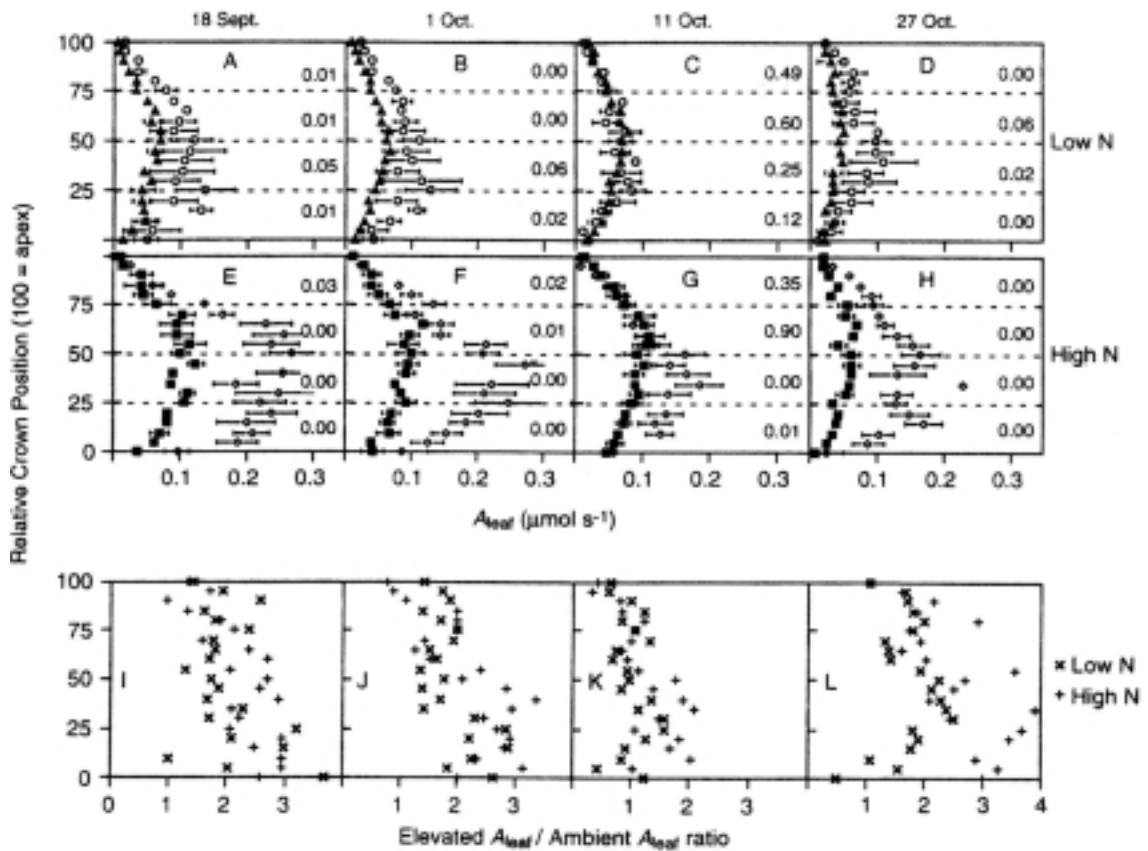


圖 5. *Populus tremuloides* 生長於低 (A-D) 或高氮土壤 (E-H) 與大氣 (實心符號) 或高二氧化碳濃度 (空心符號) 之光合作用 (A_{leaf}) (Kubiske *et al.*, 1997)

Fig. 5. Whole leaf photosynthesis (A_{leaf}) by relative crown position for *Populus tremuloides* trees grown in ambient and elevated CO_2 and in low N (A-D) or high N (E-H) soil. Dark symbols are for trees grown in ambient CO_2 and open symbols are for trees grown in elevated CO_2 (Kubiske *et al.*, 1997).

顯示，在高二氧化碳濃度處理，整個樹冠的葉片均具有明顯較大氣二氧化碳處理者為高的 A_{leaf} 。二種二氧化碳濃度處理所得 A_{leaf} 之比值，傾向於由上層樹冠往下層樹冠漸增，表示高二氧化碳濃度對 A_{leaf} 之刺激愈往樹冠下層愈大。葉片氮量與葉片重量於樹冠層的分佈情形，則會大大影響 A_{leaf} 之表現，且生長於高氮土壤者較為明顯 (圖 6)。

綜合以上所言，大氣二氧化碳濃度影響樹冠結構，在種間競爭的交互作用中扮演重要角色。大氣二氧化碳濃度增加，改變葉面積的垂直分佈，促進葉面積增加上層 > 中層 > 下層 (圖 4)，而增加樹冠內之自我遮蔽 (self-shading) 與降低樹冠生長速率。高氮處理則使葉面積集中於樹冠中層；低氮者葉面積降低許多集中於樹冠下層 (Curtis *et al.*, 2000)。

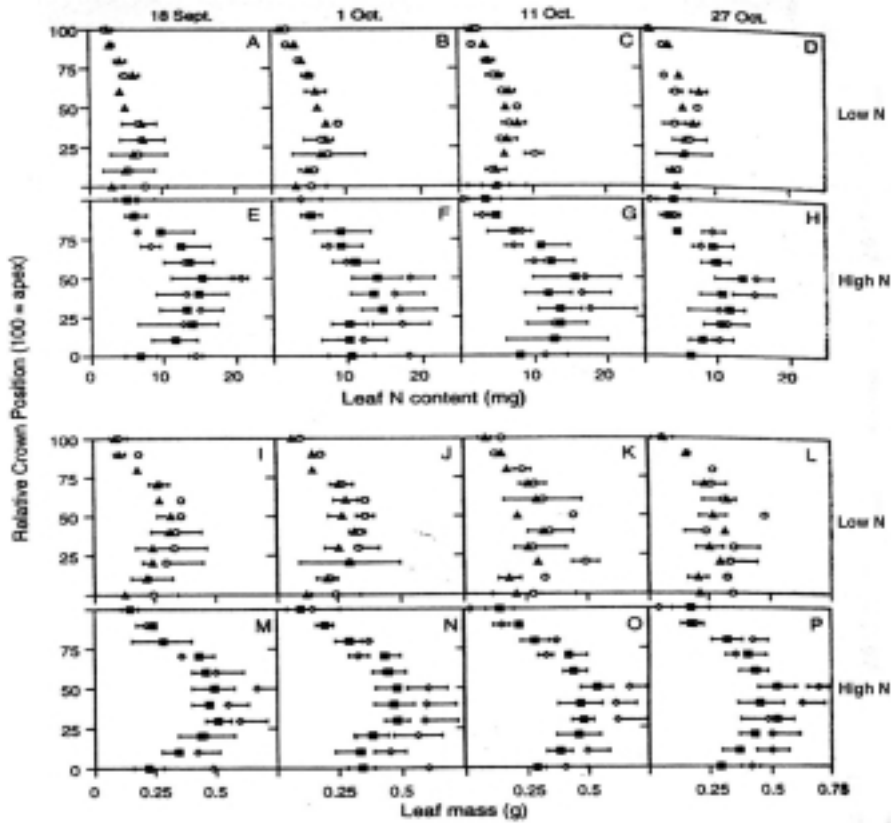


圖 6. *Populus tremuloides* 生長於低 (A-D,I-L) 或高氮土壤 (E-H,M-P) 與大氣 (實心符號) 或高二氧化碳濃度 (空心符號) 之葉片氮量 (A-H) 與葉片重 (I-P) (Kubiske *et al.*, 1997)
 Fig. 6. Leaf N content (A-H) and leaf mass (I-P) versus relative crown position for *Populus tremuloides* trees grown in either low N (A-D, I-L) or high N (E-H, M-P) soil and ambient (closed symbols) and twice ambient CO₂ (open symbols) (Kubiske *et al.*, 1997).

Kubiske 等 (1997) 認為光合作用對大氣二氧化碳之反應，取決於葉片在樹冠之位置，尤其是樹冠中層葉片最具生產力 (圖 5)，所表現的光合作用降低調控 (photosynthetic down-regulation)。並進一步得到二項結論：1. 高二氧化碳濃度下之光合作用降低調控亦與測定葉片在樹冠的相對位置有關；2. 降低調控至少存在於最靠近韌皮部輸送光合產物梯度最高，最具活性生長中積存 (sink) 的葉片。並且顯示碳素由供源 (source) 葉片往數個方向輸送，並取決於葉片在樹冠的位置：1. 向頂端

(acropetally) 供予發育中葉片與莖部由上層樹冠葉片之伸長；2. 雙向 (bi-directionally) 來自樹冠中層之葉片；3. 向基部 (basipetally) 由下層樹冠葉片供給莖部二次生長與根部。因此，由下層樹冠葉片所貢獻使整株林木碳素同化比例相對提高，相當於增加碳素分配至根部，進而影響供源—積存之關係 (source-sink relation)。

四、對地下部結構與生理之影響

大氣二氧化碳濃度增加對於生長之刺激，

大多傾向於在地上部活力生長期 (active shoot growth) 時, 發生明顯且不成比例地將碳素往地下部輸送至細根 (Curtis *et al.*, 1994; Kubiske *et al.*, 1997; Kubiske *et al.*, 1998; Saxe *et al.*, 1998; Rothstein *et al.*, 2000; Bauer and Berntson, 2001; Dyckmans and Flessa, 2002)。此種趨勢與樹冠下層葉片光合作用結構之基本反應有關。因此, 碳素分配至林木根部, 在許多生態系與森林群聚過程中扮演一個重要角色, 例如刺激氮素之微生物礦質化作用 (microbial mineralization) 與水分平衡 (Kubiske *et al.*, 1997)。植物維持生長反應於大氣二氧化碳濃度增加之能力大小, 可能受限於土壤資源之可利用性, 特別是氮素。目前較令人感興趣的是, 植物是否能夠藉由增加氮素之獲取, 而反應於大氣二氧化碳濃度增加。此類反應可由形態上 (增加根部增殖或菌根感染), 抑或生理上 (增加根部吸收能力), 或二者兼具現象之表現而明瞭 (Rothstein *et al.*, 2000)。許多研究指出, 在大氣二氧化碳濃度增加情況下, 一般抑制根部吸收 NH_4^+ 而刺激 NO_3^- 之吸收, 主要是因為 NO_3^- 之吸收與同化需投資較吸收與同化 NH_4^+ 養分時更多的能量 (Saxe *et al.*, 1998; Rothstein *et al.*, 2000)。

Bauer 與 Berntson (2001) 以樺木屬 (*Betula alleghaniensis*) 與松屬 (*Pinus strobes*) 為材料, 研究二樹種之根系結構與生理, 反應於大氣二氧化碳濃度增加與不同氮源時之改變。結果顯示: 不論氮源為何, *B. alleghaniensis* 反應於高二氧化碳濃度, 其根部生長明顯增加; *P. strobes* 對高二氧化碳濃度之反應, 生物量生產力或分配均無明顯變化。而二個樹種於 NH_4^+ 處理根部生長明顯較 NO_3^- 處理者為佳, 表示所提供之氮素型態將明顯改變二樹種地上部與地下部之間生物量的分配 (圖 7)。而圖 8 為二樹種之根系結構所受之影響, 包括比根長 (specific root

length, SRL)、細根直徑、根部組織密度與細根長度。*Betula* 具有明顯較 *Pinus* 為高之比根長, 且反應於不同二氧化碳濃度或氮素型態處理並無改變。

但 Rothstein 等 (2000) 卻發現, 大氣二氧化碳濃度增加並不影響 *P. tremuloides* 細根之 NO_3^- 或 NH_4^+ 吸收能力, 而是土壤氮素可利用性明顯影響二者。並且, 分析細根氮量與碳水化合物濃度, 及其與氮素吸收之關係, 以便瞭解對大氣二氧化碳濃度與土壤氮量之反應狀態。結果如圖 9 所示, 吸收速率與細根氮素濃度負相關, 而與細根總非結構性碳水化合物 (total nonstructural carbohydrate, TNC) 濃度正相關。

比例豐富之碳素移入森林土壤, 主要來自林木細根之恢復 (turnover)。然而, 碳素分配至細根, 為地上部與地下部資源利用與本身生理特性之功能 (Kubiske *et al.*, 1998)。於是, Kubiske 等 (1998) 提出『地下部之碳素與氮素循環, 強烈受到土壤氮素可利用性影響, 且於大氣二氧化碳濃度增加之情況下, 其影響更大』的假設, 並以 2 種早落葉與 2 種晚落葉之 *P. tremuloides* 品系作為試驗材料, 研究不同大氣二氧化碳濃度與土壤氮素處理, 對於累積細根長生產力、死亡率與固定根群 (standing crop)。結果如圖 10 所示, 高土壤氮素可利用性處理者, 細根長生產力與死亡率明顯增加, 因為既存的根長量增加, 而個別根之壽命減短的緣故。倘若處理高二氧化碳濃度與高土壤氮素可利用性, 亦使細根長生產力與死亡率明顯增加, 但不影響細根壽命。意指根部對大氣二氧化碳濃度增加之反應, 與根系結構與形態有關。在大氣二氧化碳濃度增加下, 增加氮素吸收, 被認為是根部結構改變使植物更能充分接觸土壤。此表示極小且末端之根, 最能有效吸收養分, 為了維持其活性耗費投資也最多。

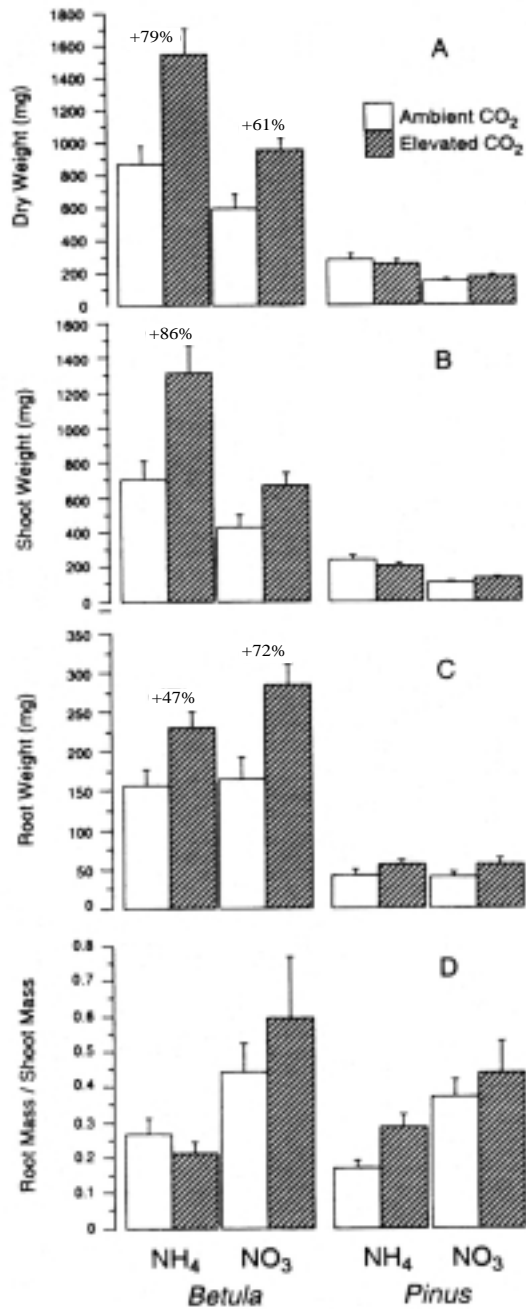


圖 7. *Betula alleghaniensis* 與 *Pinus strobes* 之生物量生產與分配 (總乾重 A、地上部總重 B、地下部總乾重 C、地上與地下部乾重比 D) (Bauer and Berntson, 2001)

Fig. 7. Biomass production and allocation in *Betula alleghaniensis* and *Pinus strobes*. (Total plant dry weight A, Total aboveground (shoot) dry weight B, Total root dry weight C, Root:shoot dry weight ratio D) (Bauer and Berntson, 2001).

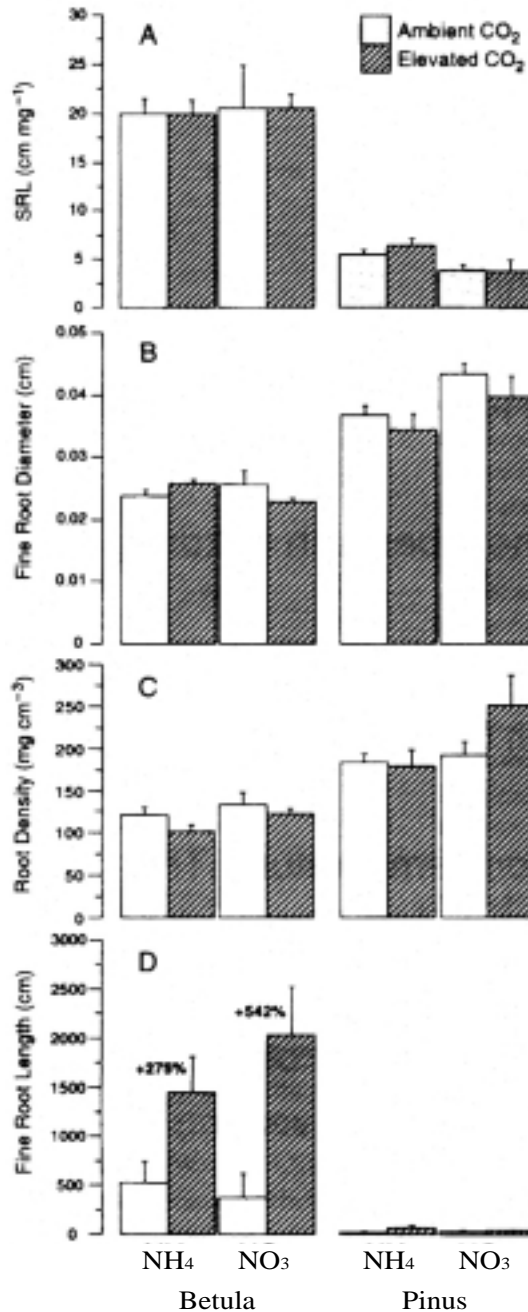


圖 8. *Betula alleghaniensis* 與 *Pinus strobes* 之根部結構 (比根長 A、細根直徑 B、根部組織密度 C、細根長度 D) (Bauer and Berntson, 2001)

Fig. 8. Root architecture of *Betula alleghaniensis* and *Pinus strobes*. (Specific root length A, Fineroot diameter B, Root tissue density C, Fine root length D) (Bauer and Berntson, 2001).

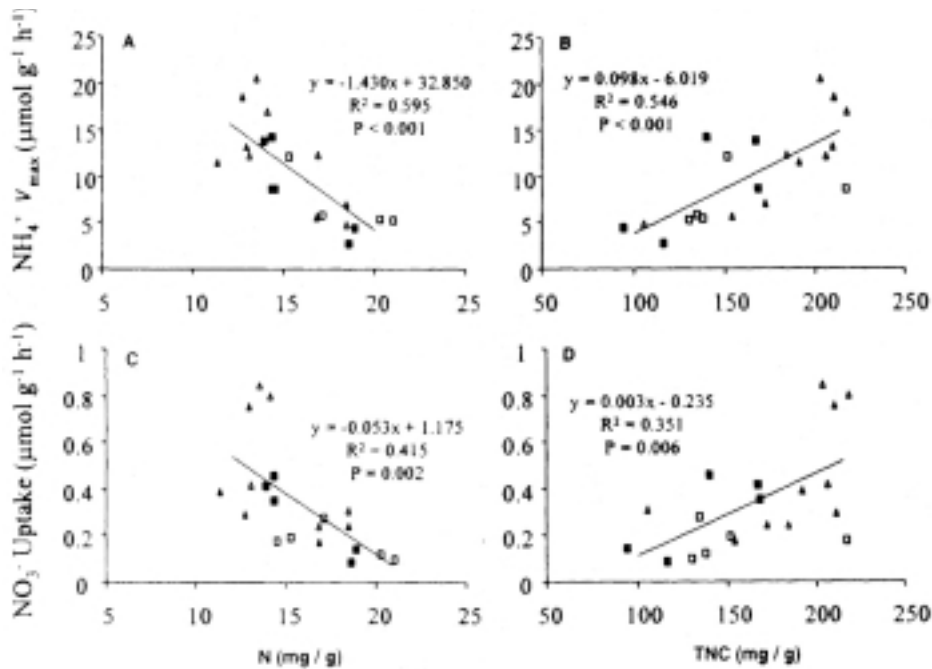


圖 9. 大氣 (○) 或高二氧化碳濃度 (●) 與低氮 (▲, △) 或高氮 (■, □) 處理下，細根氮量 (A,C) 或總非結構性碳水化合物 (B,D) 與估計 NH_4^+ 之 V_{max} (A,B) 或 NO_3^- 固定之相關性 (Rothstein *et al.*, 2000)

Fig. 9. Relationships between mean fine-root N (A and C) or TNC (B and D) concentration in each chamber and the estimate of V_{max} for NH_4^+ (A and B) or NO_3^- uptake at $100 \mu\text{m}$ (C and D) for that chamber. Open symbols represent ambient CO_2 concentration and filled symbols represent elevated CO_2 concentration. Triangles represent low-N availability and squares represent high-N availability (Rothstein *et al.*, 2000).

五、結語

藉由以各種樹種作為試驗材料，研究其對大氣二氧化碳濃度增加與不同土壤氮素可利用性之反應。由於各樹種本身遺傳因素之影響，反應的靈敏性與程度大小或許有顯著與否的差異，但大致上趨勢是雷同的。

身處於氮素受限環境下之森林，如今正面臨大氣二氧化碳濃度逐年以 $1-2 \mu\text{L-L}^{-1}$ 速率增加之變遷 (Saxe *et al.*, 1998)。為了能夠存活並適應於這樣的環境，原先樹冠層葉片進行二氧化

碳同化作用之速率高低，以及碳素與氮素於地上部與地下部之間分配與累積的比例勢必有所調整，造成林木內部碳素與氮素養分積存狀態之變化。值得注意的是，枯落物分解在養分循環與碳素循環扮演關鍵性的角色，且為土壤肥力與植物生產力之重要決定因子 (Hirschel *et al.*, 1997)。大氣二氧化碳濃度增加並不直接影響枯落物分解速率，而是間接影響每年葉部與根部枯落物回歸至土壤之品質 (litter quality) (Cousteaux *et al.*, 1999)，故與大氣二氧化碳濃度增加對生態系碳素與氮素循環及儲存之衝擊

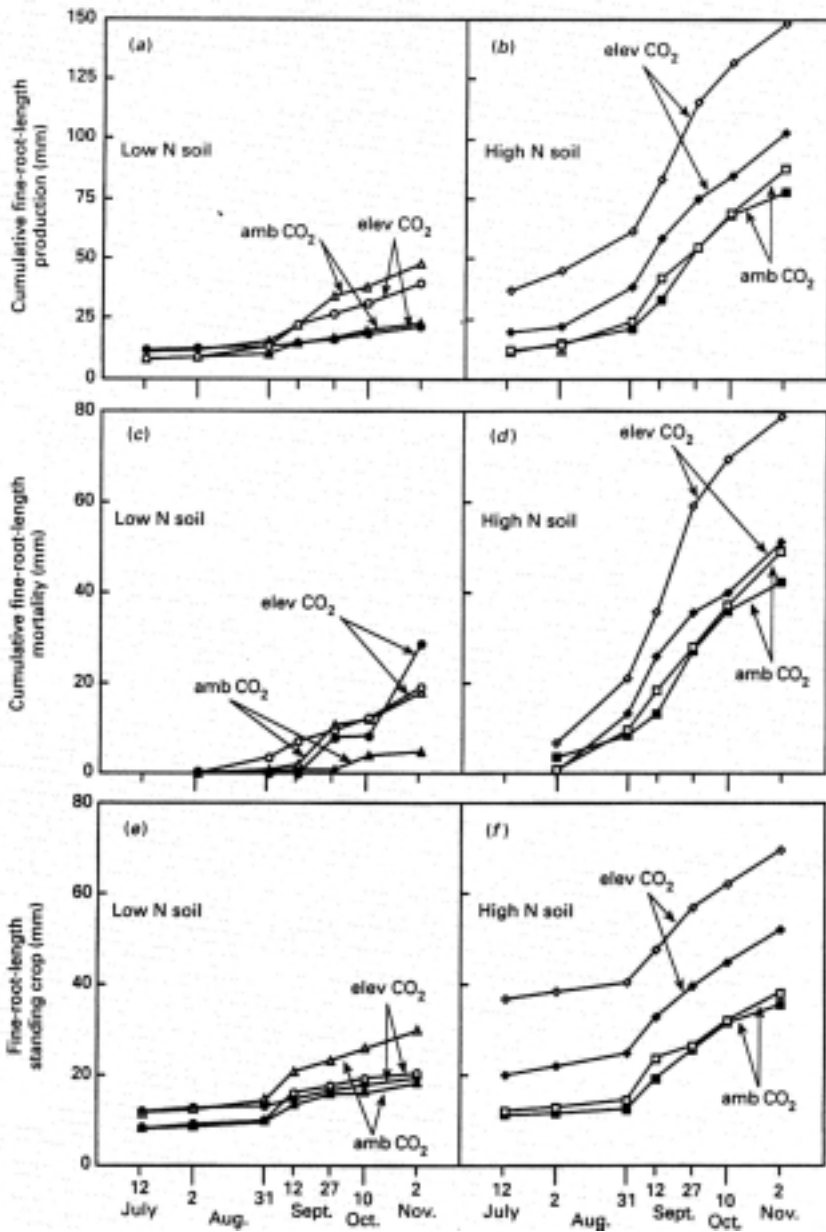


圖 10. 二種早落葉 (○) 與二種晚落葉 (●) *Populus tremuloides* 品系之累積細根長生產力、死亡率與固定根群 (Kubiske *et al.*, 1998)

Fig. 10. Cumulative fine-root production, cumulative fine-root mortality, and standing crop of fine roots for genotypes of *Populus tremuloides* differing in autumnal leaf-fall phenology (open symbols, early leaf-fall; closed symbols, late leaf-fall). Trees were grown in either ambient or twice ambient (elevated) CO₂ and in soil with low or high N availability (Kubiske *et al.*, 1998).

有關 (Norby *et al.*, 2001)。綜合以上有關林木生長與生理作用之資料，或許可作為將來人工林經營策略之參考。

六、參考文獻

- Bauer, G. A. and Berntson, G. M. (2001) Ammonium and nitrate acquisition by plants in response to elevated CO₂ concentration: the roles of root physiology and architecture. *Tree Physiology* 21: 137-144.
- Berntson, Rajakaruna, and Bazzaz (1998) Growth and nitrogen uptake in an experimental community of annuals exposed to elevated atmospheric CO₂. *Global Change Biology* 4(6): 607-626.
- Couteaux, M.-M., Kurz, C., Bottner, P., and Raschi, A. (1999) Influence of increase atmospheric CO₂ concentration on quality of plant material and litter decomposition. *Tree Physiology* 19: 301-311.
- Curtis, P. S., Zak, D. R., Pregitzer, K. S., and Teeri, J. A. (1994) Above- and belowground response of *Populus grandidentata* to elevated atmospheric CO₂ and soil N availability. *Plant and Soil* 165: 45-51.
- Curtis, P. S., Vogel, C. S., Wang, X., Pregitzer, K. S., Zak, D. R., Lussenhop, J., Kubiske, M., and Teeri, J. A. (2000) Gas exchange, leaf nitrogen, and growth efficiency of *Populus tremuloides* in a CO₂-enriched atmosphere. *Ecological Applications* 10(1): 3-17.
- Dyckmans, J. and Flessa, H. (2002) Influence of tree internal nitrogen reserves on the response of beech (*Fagus sylvatica*) trees to elevated atmospheric carbon dioxide concentration. *Tree Physiology* 22: 41-49.
- Hirschel, G., Korner, Ch., and Arnone III, J. A. (1997) Will rising atmospheric CO₂ affect leaf litter quality and in situ decomposition rates in native plant communities? *Oecologia* 110: 387-392.
- Kubiske, M. E., Pregitzer, K. S., Mikan, C. J., Zak, D. R., Maziasz, J. L., and Teeri, J. A. (1997) *Populus tremuloides* photosynthesis and crown architecture in response to elevated CO₂ and soil availability. *Oecologia* 110: 328-336.
- Kubiske, M. E., Pregitzer, K. S., Zak, D. R., and Mikan, C. J. (1998) Growth and C allocation of *Populus tremuloides* genotypes in response to atmospheric CO₂ and soil nitrogen availability. *New Phytol.* 140: 251-260.
- Lutze, J. L. and Gifford, R. M. (1998) Carbon accumulation, distribution and water use of *Danthonia richardsonii* swards in response to CO₂ and nitrogen supply over four years of growth. *Global Change Biology* 4(8): 851-852.
- Morgan, J. A., Skinner, R. H., and Hanson, J. D. (2001) Nitrogen and CO₂ affect regrowth and biomass partitioning differently in Forages of three functional groups. *Crop Science* 41: 78-86.
- Norby, R. J., Cotrufo, M. F., Ineson, P., O' Neill, E. G., and Canadell, J. G. (2001) Elevated CO₂, litter chemistry, and decomposition: a synthesis. *Oecologia* 127: 153-165.
- Read, J. J., Morgan, J. A., Chatterton, N. J., and Harrison, P. A. (1997) Gas exchange and carbohydrate and nitrogen concentrations in leaves of *Pascopyrum smithii* (C3) and *Bouteloua gracilis* (C4) at different carbon dioxide concentrations and temperatures. *Annals of Botany* 79: 197-206.
- Roberntz, P. (2001) Atmospheric carbon dioxide

- concentration, nitrogen availability, temperature and the photosynthetic capacity of current-year Norway spruce shoots. *Tree Physiology* 21: 931-940.
- Rothstein, D. E., Zak, D. R., Pregitzer, K. S., and Curtis, P. S. (2000) Kinetics of nitrogen uptake by *Populus tremuloides* in relation to atmospheric CO₂ and soil nitrogen availability. *Tree Physiology* 20: 265-270.
- Saxe, H., Ellsworth, D. S., and Heath, J. (1998) Tree and forest functioning in an enriched CO₂ atmosphere. *New Phytol.* 139: 395-436.
- Turnau, K., Berger, A., Loewe, A., Einig, W., Hampp, R., Chalot, M., Dizengremel, P., and Kottke, I. (2001) Carbon dioxide concentration and nitrogen input affect the C and N storage pools in *Amanita muscaria*-*Picea abies* mycorrhizae. *Tree Physiology* 21: 93-99.
- Wang, Y. P., Rey, A., and Jarvis, P. G. (1998) Carbon balance of young birch trees grown in ambient and elevated atmosphere CO₂ concentrations. *Global Change Biology* 4(8): 797-808.