

森林净生态系统生产力及其生物影响因子研究进展

吴建平¹, 刘占锋^{2*}

1. 南昌工程学院生态与环境科学研究所, 江西 南昌 330099;

2. 中国科学院华南植物园, 中国科学院退化生态系统植物恢复与管理重点实验室, 广东 广州 510650

摘要: 在全球大气二氧化碳浓度上升的背景下, 陆地生态系统碳循环及碳汇功能研究得到了广泛的关注, 日益成为今后的政治和外交的重大议题之一。净生态系统生产力 (net ecosystem production, NEP) 是生态系统光合固定的碳与生态系统呼吸损失的碳之间的差值; 或者为生态系统净的碳积累速率。NEP 的研究整合生态系统地上和地下部分, 把生态系统碳循环的影响因子有机地联系起来。当 NEP 为正值时, 说明生态系统为碳汇, NEP 为负值则表明生态系统为碳源。随着植物和土壤相互联系及其对生态系统过程研究的深入, NEP 已经成为生态系统碳循环研究的核心概念之一。以森林 NEP 为出发点, 综述了国内外的最近的 NEP 研究进展, 分析了 NEP 研究的科学意义; 探讨了植物群落组成/生物多样性、土壤微生物群落、大型/土壤动物和人为的管理或干扰等生物因子对 NEP 的影响。根据综述研究提出未来研究应在: (1) 土壤生物过程、土壤食物网及其与地上部分植物/动物相互作用对 NEP 的影响; (2) 自然林生物多样性的竞争/共存机制与生态系统碳吸收稳定性; (3) 人工林固碳潜力和不同植物功能群 (灌草层) 对生态系统碳动态影响等方面加强, 以期为全面认识生物因子对森林生态系统固碳现状、机制和潜力提供理论基础。

关键词: 净生态系统生产力; 生物多样性; 土壤微生物; 土壤食物网; 管理措施; 人类活动

中图分类号: Q948

文献标志码: A

文章编号: 1674-5906 (2013) 03-0535-06

引用格式: 吴建平, 刘占锋. 森林净生态系统生产力及其生物影响因子研究进展[J]. 生态环境学报, 2013, 22(3): 535-540.

WU Jianping, LIU Zhanfeng. Effects of biotic factors on net ecosystem production in forests: A review [J]. Ecology and Environmental Sciences, 2013, 22(3): 535-540.

人类活动已经逐渐地导致大气二氧化碳浓度由工业时代前的 280×10^{-6} 到现在的 380×10^{-6} , 并且到 21 世纪末可能达到 700×10^{-6} ^[1]。在控制温室气体排放的全球舆论环境和政治环境的推动下, 如何将大气温室气体控制在某个浓度水平之内, 是今后在相当长的时期内具有科学和政治双重意义的重要议题^[2-4]。在不影响经济发展和社会进步的同时, 能源总消耗量还将增加。除了发展清洁/可再生能源和提高能源效率外, 开展固碳减排的研究显得十分重要^[4]。国家林业局第七次全国森林清查数据显示, 全国森林面积 1.95 亿 hm^2 , 森林覆盖率 20.36%; 人工林保存面积 0.62 亿 hm^2 ; 森林植被总碳储量 78.11 亿 t ^[5]。中国森林植被的碳汇功能在显著增加, 人工林碳汇的增长占主要作用, 占到中国森林总碳汇增长量的 80%^[6-7]。森林碳汇对减缓温室气体浓度升高和全球变暖具有积极的意义^[1, 8]。

1 净生态系统生产力 (NEP) 的科学意义

Woodwell 等^[9]对净生态系统生产力 (Net

Ecosystem Production, NEP) 的描述有两种, 一是为生态系统光合固定的碳 (总初级生产力, Gross Primary Production, GPP) 与生态系统呼吸 (Ecosystem Respiration, ER) 损失的碳之间的差值; 或者为生态系统净的碳积累速率。并指出 NEP 可以指示一个生态系统是碳源/碳汇的状态, 随着对全球变化研究的深入, NEP 已经成为碳循环研究的一个核心概念。当 NEP 为正值时, 说明生态系统为碳汇, 负值则为碳源。

由于对净生态系统生产力的理解和描述等的不同, 在碳循环的文章中, 净生态系统生产力这个术语很多时候被混淆, 甚至用作成两种截然不同的概念, 可能导致对碳循环研究交流的有效性^[3, 7, 10]。净生态系统生产力的不明确之处是: 一方面把净生态系统生产力作为测量生态系统碳积累的指标, 另一方面在计算时只用 GPP 与 ER 之间的差值, 但是这样计算忽略了诸多非 CO_2 和非呼吸损失的碳通量的计算。把生态系统作为有边界的三维开放系统

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31200406; 31100384); 江西省教育厅科学基金 (GJJ12637); 南昌工程学院博士启动基金与青年基金 (2012KJ001)

作者简介: 吴建平 (1984 年生), 男, 博士, 讲师。主要从事土壤生态学和恢复生态学研究。Email: jpwu@nit.edu.cn

*通信作者; E-mail: liuzf@scbg.ac.cn

收稿日期: 2012-12-06

时,则会对生态系统碳固定的估计产生偏差^[10-11]。为了避免对净生态系统生产力的混淆,Chapin等^[3]建议净生态系统生产力的定义为总初级生产力与生态系统呼吸之差,而把各种横向和纵向的碳输入和输出都计算后得出的值为净生态系统碳平衡(Net Ecosystem Carbon Balance, NECB)。为了具体问题的分析,本文以从各生物因子入手,探讨其对NEP的影响。

2 生态系统物种组成及多样性

生物多样性和生态系统生产力之间的关系在生态学研究吸引了国内外学者的热烈讨论,有研究表明生物多样性和生态系统生产力之间存在正相关关系,尽管由于在不同的生态系统中由于物种之间的竞争和冗余会出现其它的结论^[12]。产生的争论是由于受控试验和野外观测的结果不完全一致,生物多样性与生态系统生产力之间的正相关关系在野外控制试验得到很好的验证,但野外观测结果显示生物多样性和生态系统生产力之间关系呈现多样化^[13]。例如,在一个生物多样性增加的梯度试验同样得出随着多样性的增加,地上生物量和总生物量都增加的结论。并且,高生物多样性处理下的群落生产力大于长势最好的单个物种的生产力^[14]。但是很多试验得出的结果都是来自草地中的控制试验,在森林中,多样性高的生态系统生产力大的原因还在于对病虫害和异常气候事件的抵抗力强于单一树种的森林生态系统^[15]。有研究还发现在主导的乔木层植物和林龄相似的情况下,由于种植的密度不同而导致冠层的开放度差异,也会间接导致生态系统碳交换的显著变化^[16]。

对单种植物而言,物种本身的功能特性对生态系统生产力影响巨大。植物通过控制碳的同化、转运和存储来决定生态系统净的碳存储;同时通过呼吸和淋溶等方式进行碳的排放,并使初级生产力和分解之间在单个物种水平上达到一个权衡的状态^[17-18]。具有不同物种特性的生态系统也可能有大小相似的碳汇,例如, Schulze等^[19]发现在西伯利亚的沼泽地与松林有大小相近的碳汇,并且沼泽的碳汇功能可能比森林具有更好的稳定性。当一个生态系统中植物群落发生变化后,例如,在林地取代草原的研究中,林地群落相对于退化草地群落有更高的土壤呼吸速率和更长的土壤有机碳平均滞留时间,使得生态系统碳贮存量的净增加^[20]。也有研究发现草地生态系统在木本植物定居后由于冠层的遮荫效应,会降低土壤温度使得土壤呼吸减少从而增加碳固定的潜力^[21]。由于木本植物定居后地上与地下部分的生物量分配方式发生了改变,在评估森林碳汇时计算方法的差异可能增加对生态系统碳

固定评价的不确定性^[22],并使得不同研究得出的结论多样化。例如,对中国亚热带森林碳储量的评估研究中,在浙江省生态服务功能森林固碳潜力从大到小依次为常绿阔叶林>针阔叶混交林>针叶林^[23];而在广东省重新造林后的森林碳储量研究表明碳储量最大为针叶林,其次分别是阔叶林和针阔混交林^[24]。

3 土壤微生物及其激发效应

土壤微生物是植物生产力的重要调控者,这种调控作用在一些养分条件限制的系统更为重要。例如,当固氮植物入侵到受氮限制的森林中后,会显著提高土壤氮的可利用性并促进森林生产力增加^[25]。Van der Heijden等^[26]综述了土壤微生物对植物生产力的影响分为正效应和负效应。固氮微生物和菌根真菌通过与植物紧密的共生关系,给植物提供限制性的养分,直接促进植物的生长;而一些自由生活的微生物通过自身活动改变养分的供应速率和对资源的利用,间接地促进植物的生产力。同时,土壤病原菌的侵害直接导致生态系统中植物死亡而减少植物的生产力,特别当受影响的植物是系统中的关键种时,但这种负效应会因为其它物种的补偿效应而减弱;土壤微生物还有可能与植物竞争养分或者产生不易流动性的养分形态导致被植物吸收的养分减少而间接影响森林的生产力。生态系统的地上部分和地下部分是紧密联系在一起的共同体,彼此之间的正或负的反馈作用影响生态系统生产力等重要生态功能^[27-28]。

全球范围内,存储在土壤表层中的有机碳大约为 $1.5 \times 10^{18} \text{ g C}^{[29]}$,土壤有机质的降解是陆地向大气释放二氧化碳的主要方式,而土壤微生物在分解过程中起到了重要的作用^[30]。大约80%的陆地植物在根的内部和表面有共生菌的存在,土壤中的真菌影响着森林群落的诸多方面。例如,影响树木的存活和对生境的适应等^[31]。尽管有些微生物参与的关键过程通过显微设备可以观察到,但是不能实时跟踪^[32],对土壤微生物与森林生态系统生产力之间关系的认识还没有达到全面的程度。

植物根系的生长及根系分泌物增加了土壤碳的输入,但土壤微生物和植物根系的相互作用引发的激发效应对碳的排放有重要影响,因为根输入碳的同时也可能导致土壤有机质的加速分解^[33],并且分解的量有可能大于新形成量而导致土壤碳的净损失^[30, 34-35]。植物根系来源的新形成碳运输到下层土壤刺激微生物对深层土壤碳的分解,而缺少植物来源的新碳供应可能阻止土壤有机碳库的分解,从而保持土壤有机碳原有的稳定性^[36-37]。在二氧化碳浓度升高环境下的实验同样发现,植物通过增加

细根生物量和加速根的转化来增加土壤有机质的输入, 但土壤有机质缺乏稳定性使得土壤异养生物加速对有机质的分解, 导致系统是一个净的碳损失状态^[38]。二氧化碳浓度升高可以改变土壤微生物组成和活性, 使得有相对多的真菌和更高的土壤碳降解酶活性, 提高了土壤微生物对土壤有机质的利用效率, 导致了比平衡二氧化碳浓度状态下更快的土壤有机碳的分解, 可能使得生态系统由碳汇向碳源的改变^[39]。

4 地上和地下动物群落

一般而言, 大型食叶哺乳动物在取食后显著减少地上部分的生物量^[40-41], 但对根的生物量有增加和减少两方面的报道^[40]。有研究表明, 在动物中等取食强度下, 虽然被取食个体物种水平上生物量减少, 但群落水平上的生产力增加^[42], 原因可能是植物群落和被取食后存在其他物种的生态补偿效应^[43]。另有研究表明, 因为放牧取食后植物向土壤输入的减少, 但同时减少的冠层呼吸抵消了取食损失的碳^[44], 所以植物被取食后也会促进生态系统的碳周转^[45]。在动物取食后改变地下的碳分配会影响土壤食物网之间的平衡, 并进一步反馈到植物的养分状况和生长速率上^[46-47]。

原生动物和食细菌线虫通过取食微生物生物量来提高氮的矿化, 而线蚓等可能促进溶解性有机碳的生产, 土壤动物功能群通过作用于碳循环和氮循环, 影响植物的生产力^[48-49]。凋落物物种丰富度和土壤动物的相互作用影响了温带森林的分解速率, 对生物地球化学循环和伴随着正在流失生物多样性的生态系统长期的生态功能有重要影响^[48]。不同气候带上土壤动物对凋落物分解的影响也表现出多元化, 在一个全球范围涉及30个试验点的土壤动物分解试验发现土壤动物促进了温带和湿润的热带气候地区凋落物的分解速率, 并且这种效应在土壤动物受温度和水分抑制状态时减弱^[50]。

5 人为管理和扰动

人类可能影响到净生态系统生产力的各个方面, 因此在确定生态系统三维边界的范围的基础上研究NEP时空变异, 评价先前的干扰十分重要^[11], 尽管森林NPP和NEP的时间尺度下自然干扰可能比人为干扰具有更大的影响, 因为自然干扰的影响面积和程度大, 在模型模拟NPP和NEP时忽略干扰可能导致估计值偏大^[51]。但也有相反的观点, 例如, 密西西比河100年积累的水域碳通量数据研究表明土地利用方式改变和管理的影响比气候和植物CO₂施肥作用要更大^[52]。在温带地区的研究表明, 土地管理和气候年际间变化对陆地碳通量都有强烈影响, 通过收获移除和直接火烧因素释放的碳占据了

NEP的63%^[53]。

生产实践中, 不同的土地利用和管理方式对生态系统碳储存会产生不同的影响^[54]。人为的火烧通过改变土壤理化性质和肥力, 从而间接影响森林的生产力^[55]。Don等^[45]的研究表明在造林的第1年, 森林生态系统相对于造林前的草地会损失更多的碳, 但造林时的前期准备产生的干扰和土地利用方式变化导致的净碳损失只在第1年显著。在一个地中海火烧处理后的灌丛林演替研究中, 火烧处理影响植物群落组成并且降低了原来主导树种的丰富度^[56], 这可能是火烧使得很多物种失去了发芽的能力并减少土壤种子库^[57]。森林被人为干扰后, 乡土树种种源的缺乏是限制人工林向天然次生林发展的关键因子, 可能由于土壤种子库种源的缺乏和森林结构等原因以至于在相当长时期内很难更新或存活; 单一利用种子雨和种子库的种源很难促使现有有人工林向地带性成熟森林自然演替^[58], 应当更多的考虑人工的恢复和对林分进行改造等措施^[58-59]。总之, 森林采伐或退化后采取的保护和管理等措施对生态系统的碳吸存潜力应该被广泛的认知。

6 总结与展望

运用一个生态系统的 NEP 作为评价生态系统是碳的净积累或流失状态的指标时, NEP 的计算要从地上和地下的碳平衡来综合考虑。NEP 作为一个状态受到各种生物因子的影响, 而且由于生态系统各要素之间的有机联系, 这些影响因子常常是交互发生。生态系统类型的不同在采取的方法学上有一定的差异性, 但是, 以生态系统碳循环为核心的研究方向具有一致性并得出以下几点研究展望。

6.1 深入研究土壤生物过程、土壤食物网及其与地上部分相互作用对 NEP 的影响。

土壤是一个“黑箱”, 这个特征严重限制了人们理解土壤是怎样发挥它的功能。对生态学家而言, 土壤的准确测量面临着有吸引力却束手无策的窘境, 许多地上生态学的方法和技术还不能很好的运用于土壤的环境中^[60]。例如, 土壤微生物之间存在复杂的网络系统, 但这些微生物和地上植物之间相互影响还缺乏研究^[32], 特别是土壤生物多样性如何影响生态系统功能的报道还十分有限^[27-28]。从土壤固碳的角度而言, 土壤-植物-微生物的相互作用是重要的研究方向^[61]。由此, 土壤生物群落与植物群落之间的相互作用对 NEP 的影响还应得到进一步的研究。

6.2 探讨自然森林生物多样性的竞争/共存机制与生态系统碳吸存稳定性

自然林中通常具有高的生物多样性, 物种间共存的机制对生态系统的碳吸存的稳定性研究还比

较缺乏。例如,负密度制约理论是维持生物多样性的重要机制。大型野外试验研究表明亚热带常绿阔叶林内83%的物种都表现出密度制约现象,并在群落尺度上能够调节物种种群动态^[62-63]。然而,森林植物群落本身物种间竞争/共存的机制对碳固定/排放的大小和碳吸存的格局还需进一步的研究。

6.3 研究人工林固碳潜力和不同植物功能群(灌草层)对生态系统固碳的贡献。

人工林通常是生长迅速的树种,大面积提高造林的面积被认为是减缓大气CO₂浓度上升及由其带来的全球变暖的有效途径^[1, 8, 64]。我国的人工林现存面积为世界第一,研究人工林的固碳机制和时空动态对于精确评价区域乃至国家层面的固碳状况非常重要。此外,以往的研究多集中在冠层树种,而对林下灌草层的研究相对较少^[65],林下灌草对整个生态系统碳循环的研究还非常缺乏^[7, 24, 66],甚至是评价碳汇功能不确定性的主要来源^[22]。因此,深入和量化林下灌草对森林生态系统净生产力的贡献和影响机制的研究十分必要。

参考文献:

- [1] IPCC. Climate Change 2007: the physical science basis: summary for policy makers[M]. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2007.
- [2] 常顺利, 杨洪晓, 葛剑平. 净生态系统生产力研究进展与问题[J]. 北京师范大学学报: 自然科学版, 2005, 41: 517-521.
- [3] CHAPIN F S III, WOODWELL G M, RANDERSON J B, et al. Reconciling carbon-cycle concepts terminology, and methods[J]. Ecosystems, 2006, 9: 1041-1050.
- [4] 丁仲礼, 段晓男, 葛全胜, 等. 2050年大气CO₂浓度控制: 各国排放权计算[J]. 中国科学: D辑, 2009, 39: 1009-1027.
- [5] 国家林业局森林资源管理司. 第七次全国森林资源清查及森林资源状况[J]. 林业资源管理, 2010, 1: 1-8.
- [6] FANG J, CHEN A, PENG C, et al. Changes in forest biomass carbon storage in China between 1949 and 1998[J]. Science, 2001, 292: 2320-2322.
- [7] 方精云, 郭兆迪, 朴世龙, 等. 1981—2000年中国陆地植被碳汇的估算[J]. 中国科学: D辑, 2007, 37: 804-812.
- [8] HUNTER I. Above ground biomass and nutrient uptake of three tree species (*Eucalyptus camaldulensis*, *Eucalyptus grandis* and *Dalbergia sissoo*) as affected by irrigation and fertiliser, at 3 years of age, in southern India[J]. Forest Ecology and Management, 2001, 144: 189-199.
- [9] WOODWELL G M, WHITTAKER R H. Primary production in terrestrial ecosystems[J]. American Zoologist, 1968, 8: 19-30.
- [10] LOVETT G M, COLE J J, PACE M L. Is net ecosystem production equal to ecosystem carbon accumulation?[J]. Ecosystems, 2006, 9: 1-4.
- [11] RANDERSON J T, CHAPIN F S III, HARDEN J W, et al. Net ecosystem production: a comprehensive measure of net carbon accumulation by ecosystems[J]. Ecological Applications, 2002, 12(4): 937-947.
- [12] 彭少麟, 黄忠良. 生产力与生物多样性之间的相互关系研究概述[J]. 生态科学, 2000, 19(1): 1-9.
- [13] 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?[J]. 植物生态学报, 2003, 27(6): 835-843.
- [14] TILMAN D, REICH P B, KNOPS J, et al. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment[J]. Science, 2001, 294: 843-845.
- [15] 赵平, 彭少麟, 张经炜. 生态系统的脆弱性与退化生态系统[J]. 热带亚热带植物学报, 1998, 6(3): 179-186.
- [16] O'CONNEL K E B, GOWER S T, NORMAN J M. Net ecosystem production of two contrasting boreal black spruce forest communities[J]. Ecosystems, 2003, 6: 248-260.
- [17] AERTS R, CHAPIN F S III. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns[J]. Advances in Ecological Research, 2000, 30: 1-67.
- [18] De DEYN G B, CORNELISSEN J H C, BARDGETT R D. Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes[J]. Ecology Letters, 2008, 11: 516-531.
- [19] SCHULZE E D, PROKUSCHIN A, ARNETH A, et al. Net ecosystem productivity and peat accumulation in a Siberian Aapa mire[J]. Tellus, 2002, 54B: 531-536.
- [20] MACCULLEY R L, ARCHER S R, BOUUTON T W, et al. Soil respiration and nutrient cycling in wooded communities developing in grassland[J]. Ecology, 2004, 85(10): 2804-2817.
- [21] SMITH D, JOHNSON L. Vegetation-mediated changes in microclimate reduce soil respiration as woodlands expand into grasslands[J]. Ecology, 2004, 85(12): 3348-3361.
- [22] GOODALE C L, DAVIDSON E A. Uncertain sinks in the shrubs[J]. Nature, 2002, 418: 593-594.
- [23] ZHANG J, GE Y, CHANG J, et al. Carbon storage by ecological service forests in Zhejiang Province, subtropical China[J]. Forest Ecology and Management, 2007, 245: 64-75.
- [24] ZHOU C, WEI X, ZHOU G, et al. Impacts of a large-scale reforestation program on carbon storage dynamics in Guangdong, China[J]. Forest Ecology and Management, 2008, 255: 847-854.
- [25] VITOUSEK P M, WALKER L R. Biological invasion by *Myrica faya* in Hawai'i: plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects[J]. Ecological Monographs, 1989, 59: 247-265.
- [26] VAN DER HEIJDEN M G A, BARDGETT R D, VAN STRAALLEN N M. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems[J]. Ecology Letters, 2008, 11: 296-310.
- [27] WARDLE D A, BARDGETT R D, KLIRONOMOS J N, et al. Ecological linkages between aboveground and belowground biota[J]. Science, 2004, 304: 1629-1633.
- [28] BARDGETT R D, FREEMAN C, OSTLE N J. Microbial contributions to climate change through carbon cycle feedbacks[J]. ISME Journal, 2008, 2: 805-814.
- [29] SCHLESINGER W H. Biogeochemistry: An Analysis of Global Change, 2nd edn[M]. San Diego, CA: Academic Press, 1997.
- [30] DIJKSTRA F A, CHENG W. Interactions between soil and tree roots accelerate long-term soil carbon decomposition[J]. Ecology Letters, 2007, 10: 1046-1053.

- [31] SMITH J E, READ D J. Mycorrhizal symbiosis 2nd edn[M]. London UK: Academic Press, 1997.
- [32] WHITFIELD J. Underground networking[J]. Nature, 2007, 449: 136-138.
- [33] KUZUYAKOV Y, FRIEDEL J K, STAHR K. Review of mechanisms and quantification of priming effects[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2000, 32: 1485-1498.
- [34] FU S L, CHENG W X. Rhizosphere priming effects on the decomposition of soil organic matter in C-4 and C-3 grassland soils[J]. Plant and Soil, 2002, 238: 289-294.
- [35] CHENG W, JOHNSON D W, FU S. Rhizosphere effects on decomposition: controls of plant species, phenology, and fertilization[J]. Soil Science Society of America Journal, 2003, 67: 1418-1427.
- [36] FONTAINE S, BARDOUX G, ABBADIE L, et al. Carbon input to soil may decrease soil carbon content[J]. Ecology Letters, 2004, 7: 314-320.
- [37] FONTAINE S, BAROT S, BARRE P, et al. Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply[J]. Nature, 2007, 450: 277-281.
- [38] TRUEMAN R J, GONZALEZ-MELER M A. Accelerated belowground C cycling in a managed agriforest ecosystem exposed to elevated carbon dioxide concentrations[J]. Global Change Biology, 2005, 11: 1258-1271.
- [39] CARNEY K M, HUNGATE B A, DRAKEE B G, et al. Altered soil microbial community at elevated CO₂ lead to loss of soil carbon[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2007, 104: 4990-4995.
- [40] MILCHUNAS D G, LAUENROTH W K. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments[J]. Ecological Monographs, 1993, 63: 327-366.
- [41] 杨殿林, 韩国栋, 胡跃高, 等. 放牧对贝加尔针茅草原群落植物多样性和生产力的影响[J]. 生态学杂志, 2006, 25(12): 1470-1475.
- [42] De Mazancourt C, Loreau M, Abbadie L. Grazing optimization and nutrient cycling: potential impact of large herbivores in a savanna system[J]. Ecological Applications, 1999, 9: 784-797.
- [43] 孙宗玖, 范燕敏, 安沙舟. 放牧对天山北坡中段草原群落结构和功能群生产力的影响[J]. 草原与草坪, 2008, 1: 22-27.
- [44] MORRIS J T, JENSEN A. The carbon balance of grazed and non-grazed *Spartina anglica* saltmarshes at Skallingen, Denmark[J]. Journal of Ecology, 1998, 86: 229-242.
- [45] DON A, REBMANN C, KOLLE O, et al. Impact of afforestation-associated management changes on the carbon balance of grassland[J]. Global Change Biology, 2009, 15: 1990-2002.
- [46] STARK S, GRELLMANN D. Soil microbial responses to herbivory in an arctic tundra heath at two levels of nutrient availability[J]. Ecology, 2002, 83(10): 2736-2744.
- [47] BARDGETT R D, WARDLE D A. Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities[J]. Ecology, 2003, 84: 2258-2268.
- [48] HATTENSCHWILER S, GASSER P. Soil animals alter plant litter diversity effects on decomposition[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2005, 102: 1519-1524.
- [49] OSLER G H R, SOMMERKORN M. Toward a complete soil C and N cycle: incorporating the soil fauna[J]. Ecology, 2007, 88(7): 1611-1621.
- [50] WALL D H, BRADFORD M A, ST JOHN M G, et al. Global decomposition experiment shows soil animal impacts on decomposition are climate-dependent[J]. Global Change Biology, 2008, 14: 2661-2677.
- [51] LI Z, APPS M J, KURZ W A, et al. Temporal changes of forest net primary production and net ecosystem production in west central Canada associated with natural and anthropogenic disturbances[J]. Canadian Journal of Forest Research, 2003, 33: 2340-2351.
- [52] RAYMOND P A, OH N.-H, TURNER R E, et al. Anthropogenically enhanced fluxes of water and carbon from the Mississippi River[J]. Nature, 2008, 451: 449-452.
- [53] TURNER D P, RITTS W D, LAW B E, et al. Scaling net ecosystem production and net biome production over a heterogeneous region in the western United States[J]. Biogeosciences, 2007, 4: 597-612.
- [54] 张心昱, 陈利顶, 傅伯杰, 等. 不同农业土地利用方式和管理对土壤有机碳的影响: 以北京市延庆盆地为例[J]. 生态学报, 2006, 26: 3198-3204.
- [55] 潘辉. 不同林地清理方式对巨尾桉林地生产力的影响[J]. 福建林学院学报, 2003, 23(4): 312-316.
- [56] RODRIGO A, RETANA J, PICO F X. Direct regeneration is not the only response of Mediterranean forests to large fires[J]. Ecology, 2004, 85: 716-729.
- [57] HOOPER E R, LEGENDRE P, CONDIT R. Factors affecting community composition of forest regeneration in deforested, abandoned land in Panama[J]. Ecology, 2004, 85: 3313-3326.
- [58] WANG J, LI D, REN H, et al. Seed supply and the regeneration potential for plantations and shrubland in southern China[J]. Forest Ecology and Management, 2010, 259: 2390-2398.
- [59] SUDING K N. Toward an era of restoration in ecology: successes, failures, and opportunities ahead[J]. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2011, 42: 465-487.
- [60] COLEMAN D, CROSSLEY D A, HENDRIX P F. Fundamentals of Soil Ecology. Second Edition[M]. USA: Elsevier Academic Press, 2004.
- [61] 潘根兴, 周萍, 李恋卿, 等. 固碳土壤学的核心科学问题与研究进展[J]. 土壤学报, 2007, 44: 327-337.
- [62] SHEN G, YU M, HU X S, et al. Species-area relationships explained by the joint effects of dispersal limitation and habitat heterogeneity[J]. Ecology, 2009, 90: 3033-3041.
- [63] CHEN L, MI X, COMITA L S, et al. Community-level consequences of density dependence and habitat association in a subtropical broad-leaved forest[J]. Ecology Letters, 2010, 13: 695-704.
- [64] 刘文飞, 吴建平, 樊后保, 等. 连续年龄序列桉树人工林碳库[J]. 生态环境学报, 2013, 22(1): 12-17.
- [65] NILSSON M, WARDLE D. Understory vegetation as a forest ecosystem driver: evidence from the northern Swedish boreal forest[J]. Frontiers in Ecology and the Environment, 2005, 3: 421-428.
- [66] HEIJMANS M D, ARP W J, CHAPIN F S. Carbon dioxide and water vapour exchange from understory species in boreal forest[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2004, 123: 135-147.

Effects of biotic factors on net ecosystem production in forests: A review

WU Jianping¹, LIU Zhanfeng^{2*}

1. Institute of Ecology & Environmental Science, Nanchang Institute of Technology, Nanchang 330099, China;

2. Key Laboratory of Vegetation Restoration & Management of Degraded Ecosystems, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China

Abstract: Under the background of global change, carbon cycling and carbon sequestration in terrestrial ecosystems have attracted considerable attention, which has become one of the important politic and diplomatic agendas. Net ecosystem production (NEP) is defined as the difference between ecosystem-level photosynthetic gain of carbon (gross primary production, GPP) and ecosystem loss of carbon (ecosystem respiration); or the net rate of carbon accumulation in ecosystems. NEP links above- and below-ground components which allow us to understand the carbon cycling in a complex ecosystem. Because the biotic linkages between plant and soil have been considered as the important driver for ecosystem properties and processes, NEP is considered as a central concept in ecosystem carbon cycling. When the NEP value is positive, it indicates the ecosystem is carbon sink; while the NEP value is negative, it indicates the ecosystem is carbon source. The paper reviewed the major findings of NEP in recent years. We highlighted the scientific importance of NEP research firstly, and then discussed the effects of plant community composition/plant diversity; soil microbial communities; macro/soil fauna activities and human activities/disturbance on NEP. The future challenges in the NEP studies also were discussed and the important topics that should be paid more attention aspects including were listed as following: (1) Effects of soil biological processes, soil food web and their interactions with plant communities on NEP; (2) Mechanisms of competitive/coexistence for plant communities in natural forests and their effects on ecosystem carbon sequestration; (3) Potential carbon sequestration of plantations and the contributions of different functional groups to ecosystem carbon dynamics. This review provides a theoretical foundation for a comprehensive understanding of the effects of biological factors on the status, mechanisms and potential of net ecosystem production in forests.

Key words: net ecosystem production; biodiversity; soil microorganism; soil food web; forest management strategy; human activities