



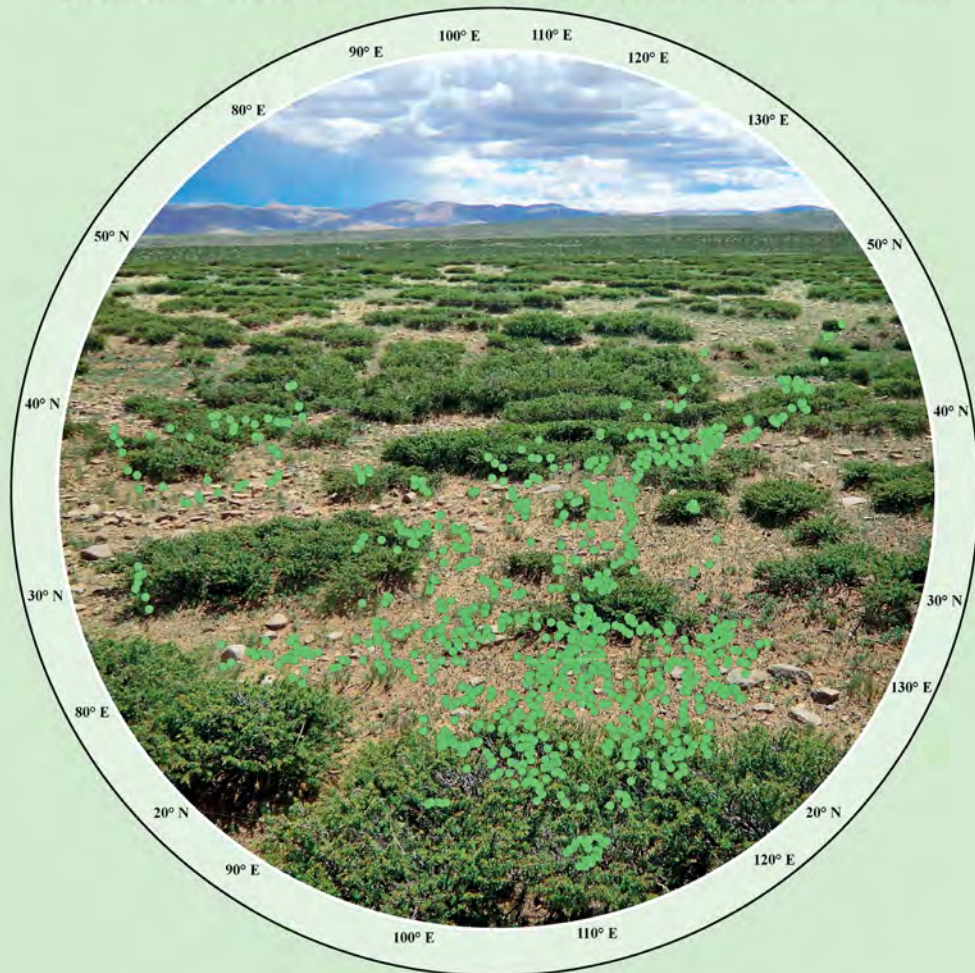
ISSN 1005-264X
www.plant-ecology.com

植物生态学报

Chinese Journal of Plant Ecology

第41卷 第1期 2017年1月 Vol. 41 No. 1 January 2017

专辑: 中国灌丛生态系统碳储量的研究
Special issue: Studies on carbon storage of shrubland ecosystems in China



主办单位: 中国科学院植物研究所
中国植物学会

Sponsors: Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences
Botanical Society of China

《植物生态学报》编委会(按姓氏拼音排序)

Editorial Board of *Chinese Journal of Plant Ecology* (in alphabetical order)

主编 **Editor-in-Chief** 方精云 FANG Jing-Yun (Academician of CAS, Institute of Botany, CAS)

副主编 **Associate Editor-in-Chief**

安黎哲 AN Li-Zhe (Lanzhou University)

董 鸣 DONG Ming (Hangzhou Normal University)

郭 柯 GUO Ke (Institute of Botany, CAS)

黄建辉 HUANG Jian-Hui (Institute of Botany, CAS)

蒋高明 JIANG Gao-Ming (Institute of Botany, CAS)

李 博 LI Bo (Fudan University)

刘玲莉 LIU Ling-Li (Institute of Botany, CAS)

杨元合 YANG Yuan-He (Institute of Botany, CAS)

张大勇 ZHANG Da-Yong (Beijing Normal University)

周国逸 ZHOU Guo-Yi (South China Botanical Garden, CAS)

特邀顾问 **Advisers**

冯宗炜 FENG Zong-Wei (Academician of CAE, Research Center for Eco-Environmental Sciences, CAS)

傅伯杰 FU Bo-Jie (Academician of CAS, Research Center for Eco-Environmental Sciences, CAS)

蒋有绪 JIANG You-Xu (Academician of CAS, Institute of Forest Ecology and Environment, CAF)

李文华 LI Wen-Hua (Academician of CAE, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, CAS)

张新时 ZHANG Xin-Shi (Academician of CAS, Institute of Botany, CAS)

郑 度 ZHENG Du (Academician of CAS, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, CAS)

编委 **Members**

白 娥 BAI E (Institute of Applied Ecology, CAS)

白永飞 BAI Yong-Fei (Institute of Botany, CAS)

曹坤芳 CAO Kun-Fang (Guangxi University)

曹 敏 CAO Min (Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, CAS)

常 杰 CHANG Jie (Zhejiang University)

陈保冬 CHEN Bao-Dong (Research Center for Eco-Environmental Sciences, CAS)

陈世莘 CHEN Shi-Ping (Institute of Botany, CAS)

陈小勇 CHEN Xiao-Yong (East China Normal University)

陈吉泉 CHEN Jiquan (Michigan State University, USA)

陈子英 CHEN Tze-Ying (Ilan University)

程 磊 CHENG Lei (Zhejiang University)

程晓莉 CHENG Xiao-Li (Wuhan Botanical Garden, CAS)

储诚进 CHU Cheng-Jin (Sun Yat-Sen University)

邓建明 DENG Jian-Ming (Lanzhou University)

段昌群 DUAN Chang-Qun (Yunnan University)

冯晓娟 FENG Xiao-Juan (Institute of Botany, CAS)

冯兆忠 FENG Zhao-Zhong (Research Center for Eco-Environmental Sciences, CAS)

高玉葆 GAO Yu-Bao (Tianjing Normal University/Nankai University)

郭大立 GUO Da-Li (Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, CAS)

郭良栋 GUO Liang-Dong (Institute of Microbiology, CAS)

韩文轩 HAN Wen-Xuan (China Agricultural University)

郝占庆 HAO Zhan-Qing (Institute of Applied Ecology, CAS)

何维明 HE Wei-Ming (Institute of Botany, CAS)

贺金生 HE Jin-Sheng (Peking University)

黄振英 HUANG Zhen-Ying (Institute of Botany, CAS)

康慕谊 KANG Mu-Yi (Beijing Normal University)

李凤民 LI Feng-Min (Lanzhou University)

李凌浩 LI Ling-Hao (Institute of Botany, CAS)

李新荣 LI Xin-Rong (Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute, CAS)

李 彦 LI Yan (Xinjiang Institute of Ecology and Geography, CAS)

李意德 LI Yi-De (Research Institute of Tropical Forestry, CAF)

李镇清 LI Zhen-Qing (Institute of Botany, CAS)

梁存柱 LIANG Cun-Zhu (Inner Mongolia University)

刘菊秀 LIU Ju-Xiu (South China Botanical Garden, CAS)

刘秦勤 Liu Qinqin (California Natural Resource Agency, USA)

刘世荣 LIU Shi-Rong (Chinese Academy of Forestry)

吕晓涛 LÜ Xiao-Tao (Institute of Applied Ecology, CAS)

罗天祥 LUO Tian-Xiang (Institute of Tibetan Plateau Research, CAS)

骆亦其 LUO Yiqi (University of Oklahoma, USA)

马克平 MA Ke-Ping (Institute of Botany, CAS)

倪 健 NI Jian (Institute of Geochemistry, CAS)

潘榆德 Pan Yude (United States Department of Agriculture, Forest Service, USA)

彭长辉 PENG Chang-Hui (University of Quebec at Montreal, Canada)

彭长连 PENG Chang-Lian (South China Normal University)

彭少麟 PENG Shao-Lin (Sun Yat-Sen University)

朴世龙 PIAO Shi-Long (Peking University)

任 海 REN Hai (South China Botanical Garden, CAS)

沈国春 SHEN Guo-Chun (East China Normal University)

石培礼 SHI Pei-Li (Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, CAS)

孙建新 Osbert Jianxin SUN (Beijing Forestry University)

孙书存 SUN Shu-Cun (Nanjing University)

唐志尧 TANG Zhi-Yao (Peking University)

王传宽 WANG Chuan-Kuan (Northeast Forestry University)

王德利 WANG De-Li (Northeast Normal University)

王根绪 WANG Gen-Xu (Institute of Mountain Hazards and Environment, CAS)

王根轩 WANG Gen-Xuan (Zhejiang University)

王国宏 WANG Guo-Hong (Institute of Botany, CAS)

王仁卿 WANG Ren-Qing (Shandong University)

王锁民 WANG Suo-Min (Lanzhou University)

王襄平 WANG Xiang-Ping (Beijing Forestry University)

王政权 WANG Zheng-Quan (Northeast Forestry University)

王志恒 WANG Zhi-Heng (Peking University)

韦革宏 WEI Ge-Hong (Northwest A & F University)

谢宗强 XIE Zong-Qiang (Institute of Botany, CAS)

阎恩荣 YAN En-Rong (East China Normal University)

杨允菲 YANG Yun-Fei (Northeast Normal University)

于飞海 YU Fei-Hai (Beijing Forestry University)

于贵瑞 YU Gui-Rui (Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, CAS)

于明坚 YU Ming-Jian (Zhejiang University)

岳 明 YUE Ming (Northwest University)

曾 波 ZENG Bo (Southwest University)

张金屯 ZHANG Jin-Tun (Beijing Normal University)

张守仁 ZHANG Shou-Ren (Institute of Botany, CAS)

张文浩 ZHANG Wen-Hao (Institute of Botany, CAS)

张扬建 ZHANG Yang-Jian (Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, CAS)

张元明 ZHANG Yuan-Ming (Xinjiang Institute of Ecology and Geography, CAS)

赵 平 ZHAO Ping (South China Botanical Garden, CAS)

周广胜 ZHOU Guang-Sheng (Chinese Academy of Meteorological Sciences)

周淑荣 ZHOU Shu-Rong (Fudan University)

朱教君 ZHU Jiao-Jun (Institute of Applied Ecology, CAS)

朱伟兴 Zhu Weixing (Binghamton University, USA)

邹伯才 ZOU Chris (Oklahoma State University, USA)

(Notes: CAE, Chinese Academy of Engineering; CAF, Chinese Academy of Forestry; CAS, Chinese Academy of Sciences)

编辑部主任 **Managing Editor** 谢 巍 XIE Wei

编辑 **Editors** 李 敏 LI Min 王 葳 WANG Wei

植物生态学报

Zhiwu Shengtai Xuebao

2017年1月 第41卷 第1期

中国灌丛生态系统碳储量的研究专辑

目 次

编辑之窗

- 1 中国灌丛生态系统碳储量的研究
谢宗强 唐志尧

研究论文

- 5 中国南方灌丛凋落物现存量
葛结林 熊高明 李家湘 徐文婷 赵常明
卢志军 李跃林 谢宗强
- 14 中国北方温带灌丛生态系统碳、氮、磷储量
郭焱培 杨 弦 安尼瓦尔·买买提
刘鸿雁 马文红 于顺利 唐志尧
- 22 中国北方温带灌丛生物量的分布及其与环境的关系
杨 弦 郭焱培 安尼瓦尔·买买提
刘鸿雁 马文红 于顺利 唐志尧
- 31 中国南方灌丛优势木本植物叶的氮、磷含量及其影响因素
李家湘 徐文婷 熊高明 王 杨 赵常明
卢志军 李跃林 谢宗强
- 43 中国亚热带山地杜鹃灌丛生物量分配及其碳密度估算
张 蕾 李家湘 徐文婷 熊高明 谢宗强
- 53 西藏雅鲁藏布江流域中段砂生槐灌丛生物量分配及碳密度
崔光帅 张 林 沈 维 刘新圣 王媛韬
- 62 青海高寒金露梅灌丛碳密度及其分配格局
杨路存 李长斌 宁 祎 聂秀青 徐文华
- 71 北京东灵山地区常见灌丛生长及凋落物生产对氮添加的响应
张建华 唐志尧 沈海花 方精云
- 81 氮添加对北京东灵山地区灌丛土壤呼吸的影响
张建华 唐志尧 沈海花 方精云
- 95 氮添加对亚热带山地杜鹃灌丛土壤呼吸的影响
张 蕾 李家湘 谢宗强
- 105 櫟木生物量分配特征
王 杨 徐文婷 熊高明 李家湘 赵常明
卢志军 李跃林 谢宗强
- 115 山西芦芽山14种常见灌木生物量模型及生物量分配
罗永开 方精云 胡会峰
- 126 青藏高原东部窄叶鲜卑花碳、氮、磷化学计量特征
贺合亮 阳小成 李丹丹 尹春英 黎云祥
周国英 张 林 刘 庆
- 136 云南杨梅碳、氮、磷化学计量特征
苏凯文 陈路红 郑 伟 潘 瑶 尹华军
巩合德
- 147 中国亚热带灌丛植物生活型组成及其与水热因子的相关性
李家湘 熊高明 徐文婷 李跃林 卢志军
赵常明 谢宗强

封面说明: 灌丛课题调查样地分布, 背景为青藏高原灌丛植被景观。照片由“中国灌丛生态系统的固碳现状、变化和机制研究”(XDA05050300)课题办公室提供。本期专辑内容涉及典型灌木生物量分配及碳、氮、磷生态化学计量, 氮添加对典型灌丛生态系统碳循环的影响, 典型灌丛生态系统碳密度格局, 区域尺度上灌丛的生活型组成及碳、氮、磷储量与变化。

Chinese Journal of Plant Ecology

January 2017 Vol. 41 No. 1

Special issue: Studies on carbon storage of shrubland ecosystems in China

CONTENTS

Editorial

- 1 Studies on carbon storage of shrubland ecosystems in China
XIE Zong-Qiang and TANG Zhi-Yao

Research Articles

- 5 Litter standing crop of shrubland ecosystems in southern China
GE Jie-Lin, XIONG Gao-Ming, LI Jia-Xiang, XU Wen-Ting, ZHAO Chang-Ming, LU Zhi-Jun, LI Yue-Lin, and XIE Zong-Qiang
- 14 Storage of carbon, nitrogen and phosphorus in temperate shrubland ecosystems across Northern China
GUO Yan-Pei, YANG Xian, MOHHAMOT Anwar, LIU Hong-Yan, MA Wen-Hong, YU Shun-Li, and TANG Zhi-Yao
- 22 Distribution of biomass in relation to environments in shrublands of temperate China
YANG Xian, GUO Yan-Pei, MOHHAMOT Anwar, LIU Hong-Yan, MA Wen-Hong, YU Shun-Li, and TANG Zhi-Yao
- 31 Leaf nitrogen and phosphorus concentration and the empirical regulations in dominant woody plants of shrublands across southern China
LI Jia-Xiang, XU Wen-Ting, XIONG Gao-Ming, WANG Yang, ZHAO Chang-Ming, LU Zhi-Jun, LI Yue-Lin, and XIE Zong-Qiang
- 43 Estimation of biomass allocation and carbon density of *Rhododendron simsii* shrubland in the subtropical mountainous areas of China
ZHANG Qiang, LI Jia-Xiang, XU Wen-Ting, XIONG Gao-Ming, and XIE Zong-Qiang
- 53 Biomass allocation and carbon density of *Sophora moorcroftiana* shrublands in the middle reaches of Yarlung Zangbo River, Xizang, China
CUI Guang-Shuai, ZHANG Lin, SHEN Wei, LIU Xin-Sheng, and WANG Yuan-Tao
- 62 Carbon density and its spatial distribution in the *Potentilla fruticosa* dominated alpine shrub in Qinghai, China
YANG Lu-Cun, LI Chang-Bin, NING Yi, NIE Xiu-Qing, XU Wen-Hua, and ZHOU Guo-Ying
- 71 Responses of growth and litterfall production to nitrogen addition treatments from common shrublands in Mt. Dongling, Beijing, China
ZHANG Jian-Hua, TANG Zhi-Yao, SHEN Hai-Hua, and FANG Jing-Yun
- 81 Effects of nitrogen addition on soil respiration in shrublands in Mt. Dongling, Beijing, China
ZHANG Jian-Hua, TANG Zhi-Yao, SHEN Hai-Hua, and FANG Jing-Yun
- 95 Effects of nitrogen addition on soil respiration of *Rhododendron simsii* shrubland in the subtropical mountainous areas of China
ZHANG Qiang, LI Jia-Xiang, and XIE Zong-Qiang
- 105 Biomass allocation patterns of *Loropetalum chinense*
WANG Yang, XU Wen-Ting, XIONG Gao-Ming, LI Jia-Xiang, ZHAO Chang-Ming, LU Zhi-Jun, LI Yue-Lin, and XIE Zong-Qiang
- 115 Biomass estimation models and allocation patterns of 14 shrub species in Mountain Luya, Shanxi, China
LUO Yong-Kai, FANG Jing-Yun, and HU Hui-Feng
- 126 Stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus of *Sibiraea angustata* shrub on the eastern Qinghai-Xizang Plateau
HE He-Liang, YANG Xiao-Cheng, LI Dan-Dan, YIN Chun-Ying, LI Yun-Xiang, ZHOU Guo-Ying, ZHANG Lin, and LIU Qing
- 136 Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of *Myrica nana* in Yunnan, China
SU Kai-Wen, CHEN Lu-Hong, ZHENG Wei, PAN Yao, YIN Hua-Jun, and GONG He-De
- 147 Composition of plant life forms of subtropical shrubland in China and its correlation with temperature and precipitation
LI Jia-Xiang, XIONG Gao-Ming, XU Wen-Ting, LI Yue-Lin, LU Zhi-Jun, ZHAO Chang-Ming, and XIE Zong-Qiang

Cover illustration: The distribution of shrub sampling plots in China on the photo of shrubland landscape in Qinghai-Xizang Plateau. The photo provided by the office of the project of "Status, Changes and Mechanisms of Carbon Sequestration of Shrublands in China" (Grant No. XDA05050300). This special issue focuses on biomass estimation models and allocation patterns, ecological stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus for dominant shrub species. The papers are also relevant with composition of plant life forms, response of soil respiration to nitrogen addition in some shrublands, carbon stock and its spatial distribution, and storage of carbon, nitrogen and phosphorus in some shrublands.

中国灌丛生态系统碳储量的研究

谢宗强^{1*} 唐志尧²

¹中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; ²北京大学城市与环境学院, 北京 100871

引用格式: 谢宗强, 唐志尧 (2017). 中国灌丛生态系统碳储量的研究. 植物生态学报, 41, 1–4. doi: 10.17521/cjpe.2017.0012

Studies on carbon storage of shrubland ecosystems in China

XIE Zong-Qiang^{1*} and TANG Zhi-Yao²

¹State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; and ²College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871, China

Citation: Xie ZQ, Tang ZY (2017). Studies on carbon storage of shrubland ecosystems in China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 1–4. doi: 10.17521/cjpe.2017.0012

灌丛的生态适应范围极为广泛, 是中国山地和干旱地区极为常见的植被类型。近年来, 由于退化植被的恢复及重建, 中国灌丛植被的分布面积增长迅速, 成为独具特色的植被类型。虽然灌丛植被分布广泛并且类型复杂多样, 但它在中国植被水平分布带中不占有显著地位; 在青藏高原和云贵高原的山地垂直带上常有原生灌丛分布, 在全国各地有许多次生性灌丛类型, 并有明显的地区性和生物生态学差异。依据其群落特征和生态地理特点, 中国灌丛可分为常绿针叶灌丛、常绿革叶灌丛、落叶阔叶灌丛、常绿阔叶灌丛和灌草丛5类(中国植被编辑委员会, 1980)。

由于对灌丛植被的定位以及不同行业部门认识的偏差, 中国一直未专门针对灌丛开展系统性的调查工作, 同时灌丛生物量测定较为困难, 灌丛植被分布变化迅速, 因此灌丛调查数据匮乏, 有关其生物量及动态等的研究极为薄弱。然而作为一种重要的陆地生态系统类型, 灌丛在群落演替和生物固碳等方面扮演着不可替代的角色(Piao *et al.*, 2009)。目前有关中国灌丛碳汇主要还是通过植被生产力和碳汇之间的关系、植被平均碳密度法粗略估计(胡会峰等, 2006; 方精云等, 2007)。相对于森林和草地生态系统而言, 对灌丛生态系统固碳速率、潜力及机制的认识非常有限。

为了准确地评估中国灌丛生态系统的碳储量现

状和变化, 中国科学院战略性先导科技专项“应对气候变化碳收支认证及相关问题”设立了“中国灌丛生态系统的固碳现状、变化和机制”课题。课题根据中国灌丛植被的类型和分布, 选择具有代表性的样地, 采取统一的标准和方法(生态系统固碳项目技术规范编写组, 2015)对典型灌丛生态系统碳储量、空间分布和碳汇形成机制进行系统调查、实验研究以及模型模拟。课题的一个重要特点是通过大量的野外调查, 从生态系统尺度(样地尺度)精确计量碳循环主要过程(包括碳循环各组分储量和变化量), 以利于区域尺度碳循环的评估和模型校验, 并对现有灌丛碳循环研究进行精度检验和不确定性分析。为此, 课题采用统一的技术规范, 对中国灌丛生态系统类型碳循环各组分进行精细计量, 建立一套完整的、标准化的灌丛碳循环参数体系, 构建国家尺度灌丛碳源汇估算校验基准点网络, 为建立和改良适合中国特点的碳模型提供基本参数; 根据灌丛的特点, 通过养分控制实验等手段, 阐明灌丛生态系统的碳源汇形成和调控机制, 探明增强碳汇潜力的可能途径。

课题的总体技术路线如图1所示。具体技术方案包括4个方面:

(1)实地测定: 参考1:100万中国植被图(中国科学院中国植被图编辑委员会, 2007)的灌丛分布, 按面积权重分层随机取样布设采样区, 选择1 000–

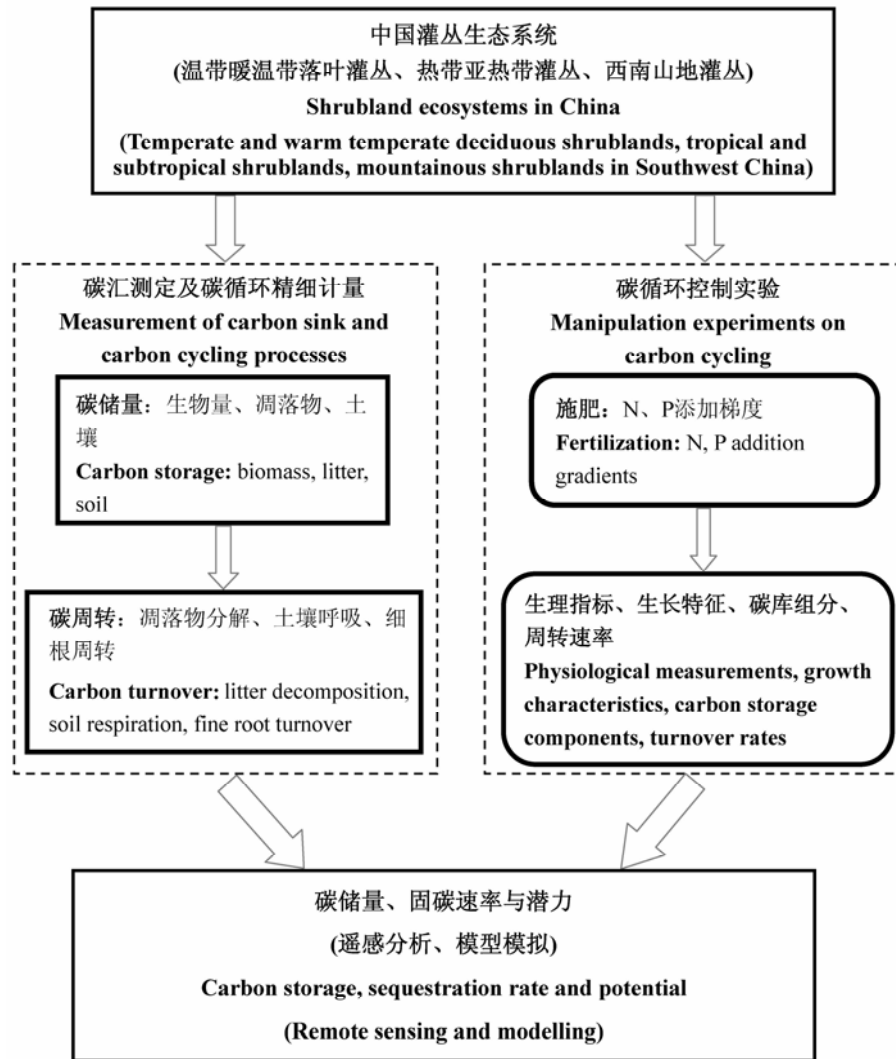


图1 中国灌丛生态系统的碳储量、固碳速率和机制研究的技术途径。

Fig. 1 Approaches to evaluate the rates and mechanisms of carbon sequestration of shrubland ecosystems in China.

1 200个代表性灌丛样地,测定植被各组分(叶、枝、干、粗根、细根)的碳库及其变化量、土壤碳密度及其变化量。

(2)遥感分析:收集不同分辨率的遥感影像,建立实测结果与遥感信息之间的统计关系,分析区域尺度上碳储量的变化及速率。

(3)控制实验:选择20个代表性灌丛样地进行施肥(氮和磷)和灌溉控制实验,研究养分供应与水分变化对碳源汇过程的影响。

(4)模型模拟:利用生态系统模型模拟不同温室气体排放情景下,灌丛生态系统碳源汇强度的时空变化格局和增汇潜力。生态系统模型模拟研究中所需要的输入数据包括:气候、土壤、土地利用方式和人为管理。采用地理信息系统(GIS)技术对点状数

据(历史气候数据、土壤剖面数据)和面状数据(土地利用方式和人为管理)进行空间化处理及一致性处理(包括计量单位的统一、数据分类系统及编码等的标准化)。通过对这些数据内容的一致性处理和格式转换,最终形成用于模型运算的空间参数数据库。

该课题成员包括中国科学院植物研究所、北京大学、中国科学院成都生物研究所、中国科学院华南植物园、中国科学院武汉植物园、中国科学院青藏高原研究所、中国科学院新疆生态与地理研究所、内蒙古大学等10多家单位近100名科研人员。经过5年艰辛奋斗,共调查代表性灌丛样地1 258个,采集植物样品23 809份、土壤样品34 141份,形成首个中国灌丛生态系统碳储量数据库。基于这些数据,估算中国灌丛生态系统碳储量总量为6 713.3 Tg C。

本专辑主要介绍该课题的有关研究成果。专辑共收录15篇研究论文, 内容包含了灌丛生态系统碳循环研究的各个方面。李家湘等(2017a)研究了亚热带灌丛植物生活型组成及其与水热因子的关系。罗永开等(2017)、王杨等(2017)分别建立了不同地区常见灌木生物量方程, 并研究其生物量分配特征。在不同区域, 研究团队分别利用生物量方程估算了相应区域典型灌丛生态系统的土壤碳密度与生物量碳密度及其在不同组分之间的分配(崔光帅等, 2017; 杨路存等, 2017; 张蕾等, 2017b); 基于常见类型灌丛生态系统的生物量碳密度和土壤碳密度, 杨弦等(2017)、郭焱培等(2017)分别估算了我国北方灌丛生物量以及生态系统碳、氮、磷储量, 葛结林等(2017)估算了我国南方灌丛凋落物现存量。为了研究灌丛生态系统对氮沉降的响应, 张蕾等(2017a)和张建华等(2017a, 2017b)分别对我国南北方典型灌丛进行氮添加实验。在探讨灌丛生态系统碳循环的养分限制方面, 重点研究了青藏高原东部窄叶鲜卑花(贺合亮等, 2017)、云南杨梅(苏凯文等, 2017)以及中国南方灌丛优势灌木的碳、氮、磷化学计量特征(李家湘等, 2017b)。

本专辑没有涵盖中国所有灌丛生态系统, 但从典型灌丛类型到区域尺度上灌丛生态系统物种组成、碳储量、化学计量特征以及灌丛生态系统对氮沉降的响应等研究, 均有助于了解灌丛生态系统在不同的空间和类型上的固碳特征。

基金项目 中国科学院战略性先导科技专项(XDA5050300)。

致谢 感谢“生态系统固碳现状、速率、机制和潜力”项目首席科学家方精云和于贵瑞对本课题的设计和运行给予的指导, 项目办公室及各课题负责人在“灌丛课题”实施过程中给予的支持, 课题秘书徐文婷及课题骨干刘庆、熊高明、李跃林、于顺利、尹春英、尹华军、周国英、赵春章、张林、赵常明、卢志军、刘鸿雁、马文红、安尼瓦尔·买买提、吉成均、赵霞等的辛勤付出, 中国科学院植物研究所碳项目办公室陈雅涵、刘运通、杨志强加班加点测试样品。

参考文献

Cui GS, Zhang L, Shen W, Liu XS, Wang YT (2017). Biomass allocation and carbon density of *Sophora moorcroftiana* shrublands in the middle reaches of Yarlung Zangbo River, Xizang, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*,

41, 53–61. (in Chinese with English abstract) [崔光帅, 张林, 沈维, 刘新圣, 王媛韬 (2017). 西藏雅鲁藏布江流域中段砂生槐灌丛生物量分配及碳密度. 植物生态学报, 41, 53–61.]

Fang JY, Guo ZD, Piao SL, Chen AP (2007). Terrestrial vegetation carbon sinks in China, 1981–2000. *Science China: Earth Sciences*, 37, 804–812. (in Chinese) [方精云, 郭兆迪, 朴世龙, 陈安平 (2007). 1981~2000年中国陆地植被碳汇的估算. 中国科学: 地球科学, 37, 804–812.]

Ge JL, Xiong GM, Li JX, Xu WT, Zhao CM, Lu ZJ, Li YL, Xie ZQ (2017). Litter standing crop of shrubland ecosystems in southern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 5–13. (in Chinese with English abstract) [葛结林, 熊高明, 李家湘, 徐文婷, 赵常明, 卢志军, 李跃林, 谢宗强 (2017). 中国南方灌丛凋落物现存量. 植物生态学报, 41, 5–13.]

Guo YP, Yang X, Mohhamot A, Liu HY, Ma WH, Yu SL, Tang ZY (2017). Storage of carbon, nitrogen and phosphorus in temperate shrubland ecosystems across Northern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 14–21. (in Chinese with English abstract) [郭焱培, 杨弦, 安尼瓦尔·买买提, 刘鸿雁, 马文红, 于顺利, 唐志尧 (2017). 中国北方温带灌丛生态系统碳、氮、磷储量. 植物生态学报, 41, 14–21.]

He HL, Yang XC, Li DD, Yin CY, Li YX, Zhou GY, Zhang L, Liu Q (2017). Stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus of *Sibiraea angustata* shrub on the eastern Qinghai-Xizang Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 126–135. (in Chinese with English abstract) [贺合亮, 阳小成, 李丹丹, 尹春英, 黎云祥, 周国英, 张林, 刘庆 (2017). 青藏高原东部窄叶鲜卑花碳、氮、磷化学计量特征. 植物生态学报, 41, 126–135.]

Hu HF, Wang ZH, Liu GH, Fu BJ (2006). Vegetation carbon storage of major shrublands in China. *Chinese Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 30, 539–544. (in Chinese with English abstract) [胡会峰, 王志恒, 刘国华, 傅伯杰 (2006). 中国主要灌丛植被碳储量. 植物生态学报, 30, 539–544.]

Li JX, Xiong GM, Xu WT, Li YL, Lu ZJ, Zhao CM, Xie ZQ (2017). Composition of plant life forms of subtropical shrubland in China and its correlation with temperature and precipitation. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 147–156. (in Chinese with English abstract) [李家湘, 熊高明, 徐文婷, 李跃林, 卢志军, 赵常明, 谢宗强 (2017). 中国亚热带灌丛植物生活型组成及其与水热因子的相关性. 植物生态学报, 41, 147–156.]

Li JX, Xu WT, Xiong GM, Wang Y, Zhao CM, Lu ZJ, Li YL, Xie ZQ (2017). Leaf nitrogen and phosphorus concentration and the empirical regulations in dominant woody plants of

- shrublands across southern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 31-42. (in Chinese with English abstract) [李家湘, 徐文婷, 熊高明, 王杨, 赵常明, 卢志军, 李跃林, 谢宗强 (2017). 中国南方灌丛优势木本植物叶的氮、磷含量及其影响因素. 植物生态学报, 41, 31-42.]
- Luo YK, Fang JY, Hu HF (2017). Biomass estimation models and allocation patterns of 14 shrub species in Mountain Luya, Shanxi, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 115-125. (in Chinese with English abstract) [罗永开, 方精云, 胡会峰 (2017). 山西芦芽山14种常见灌木生物量模型及生物量分配. 植物生态学报, 41, 115-125.]
- Piao SL, Fang JY, Ciais P, Peylin P, Huang Y, Sitch S, Wang T (2009). The carbon balance of terrestrial ecosystems in China. *Nature*, 458, 1009-1013.
- Su KW, Chen LH, Zheng W, Pan Y, Yin HJ, Gong HD (2017). Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of *Myrica nana* in Yunnan Province. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 136-146. (in Chinese with English abstract) [苏凯文, 陈路红, 郑伟, 潘瑶, 尹华军, 巩合德 (2017). 云南杨梅碳、氮、磷化学计量特征. 植物生态学报, 41, 136-146.]
- Technical Manual Writing Group of Ecosystem Carbon Sequestration Project (2015). *Observation and Investigation for Carbon Sequestration in Terrestrial Ecosystems*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [生态系统固碳项目技术规范编写组 (2015). 生态系统固碳观测与调查技术规范. 科学出版社, 北京.]
- The Editorial Committee of Vegetation Map of China, Chinese Academy of Sciences (2007). *Vegetation Map of the People's Republic of China 1:1 000 000*. Geological Publishing House, Beijing. (in Chinese) [中国科学院中国植被图编辑委员会 (2007). 中华人民共和国植被图 1:1 000 000. 地质出版社, 北京.]
- The Editorial Committee of Vegetation of China (1980). *Vegetation of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [中国植被编辑委员会 (1980). 中国植被. 科学出版社, 北京.]
- Wang Y, Xu WT, Xiong GM, Li JX, Zhao CM, Lu ZJ, Li YL, Xie ZQ (2017). Biomass allocation patterns of *Loropetalum chinense*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 105-114. (in Chinese with English abstract) [王杨, 徐文婷, 熊高明, 李家湘, 赵常明, 卢志军, 李跃林, 谢宗强 (2017). 檵木生物量分配特征. 植物生态学报, 41, 105-114.]
- Yang LC, Li CB, Ning Y, Nie XQ, Xu WH, Zhou GY (2017). Carbon density and its spatial distribution in the *Potentilla fruticosa* dominated alpine shrub in Qinghai, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 62-70. (in Chinese with English abstract) [杨路存, 李长斌, 宁祎, 聂秀青, 徐文华, 周国英 (2017). 青海高寒金露梅灌丛碳密度及其分配格局. 植物生态学报, 41, 62-70.]
- Yang X, Guo YP, Mohhamot A, Liu HY, Ma WH, Yu SL, Tang ZY (2017). Distribution of biomass in relation to environments in shrublands of temperate China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 22-30. (in Chinese with English abstract) [杨弦, 郭焱培, 安尼瓦尔·买买提, 刘鸿雁, 马文红, 于顺利, 唐志尧 (2017). 中国北方温带灌丛生物量的分布及其与环境的关系. 植物生态学报, 41, 22-30.]
- Zhang JH, Tang ZY, Shen HH, Fang JY (2017a). Responses of growth and litterfall production to nitrogen addition treatments from common shrublands in Mt. Dongling, Beijing, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 71-80. (in Chinese with English abstract) [张建华, 唐志尧, 沈海花, 方精云 (2017a). 北京东灵山地区常见灌丛生长及凋落物生产对氮添加的响应. 植物生态学报, 41, 71-80.]
- Zhang JH, Tang ZY, Shen HH, Fang JY (2017b). Effects of nitrogen addition on soil respiration in shrublands in Mt. Dongling, Beijing, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 81-94. (in Chinese with English abstract) [张建华, 唐志尧, 沈海花, 方精云 (2017b). 氮添加对北京东灵山地区灌丛土壤呼吸的影响. 植物生态学报, 41, 81-94.]
- Zhang Q, Li JX, Xie ZQ (2017a). Effects of nitrogen addition on soil respiration of *Rhododendron simsii* shrubland in the subtropical mountainous areas of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 95-104. (in Chinese with English abstract) [张蔷, 李家湘, 谢宗强 (2017a). 氮添加对亚热带山地杜鹃灌丛土壤呼吸的影响. 植物生态学报, 41, 95-104.]
- Zhang Q, Li JX, Xu WT, Xiong GM, Xie ZQ (2017b). Estimation of biomass allocation and carbon density of *Rhododendron simsii* shrubland in the subtropical mountainous areas of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 43-52. (in Chinese with English abstract) [张蔷, 李家湘, 徐文婷, 熊高明, 谢宗强 (2017b). 中国亚热带山地杜鹃灌丛生物量分配及其碳密度估算. 植物生态学报, 41, 43-52.]

责任编辑: 谢 巍

返回目录

中国南方灌丛凋落物现存量

葛结林¹ 熊高明¹ 李家湘¹ 徐文婷¹ 赵常明¹ 卢志军² 李跃林³ 谢宗强^{1*}

¹中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; ²中国科学院武汉植物园水生植物与流域生态院重点实验室, 武汉 430074; ³中国科学院华南植物园, 广州 510650

摘要 凋落物是陆地生态系统的重要组成部分, 在区域尺度上阐明其现存量的分布特征及其影响因子有助于理解陆地生态系统碳循环的机理。该研究采用分层随机抽样调查方法分析了中国南方灌丛生态系统凋落物现存量的空间分布格局及其影响因子。结果发现: 该区域灌丛凋落物现存量的平均值为 $0.32 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$, 是中国森林凋落物现存量($0.47 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$)的68%, 是中国草地凋落物现存量($0.06 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$)的5倍; 凋落物现存量呈现出明显的纬度格局, 随着纬度的增加而升高; 该区域的灌丛生态系统凋落物现存量的碳转换系数为0.41, 显著低于植被活体转换系数0.50; 凋落物现存量与年平均气温、土壤全磷含量和土壤pH值显著负相关, 与年降水量、土壤碳、氮以及有机碳含量相关性不显著。研究表明: 该区域灌丛凋落物现存量是中国陆地生态系统碳库不可忽视的组分; 年平均气温是影响该区域内灌丛生态系统凋落物现存量的重要环境因子; 采用常用的植被活体碳转换系数可能会高估凋落物现存量碳库的22%。

关键词 凋落物的累积; 空间格局; 碳转换系数; 年平均气温; 土壤属性; 气候

引用格式: 葛结林, 熊高明, 李家湘, 徐文婷, 赵常明, 卢志军, 李跃林, 谢宗强 (2017). 中国南方灌丛凋落物现存量. 植物生态学报, 41, 5–13. doi: 10.17521/cjpe.2016.0202

Litter standing crop of shrubland ecosystems in southern China

GE Jie-Lin¹, XIONG Gao-Ming¹, LI Jia-Xiang¹, XU Wen-Ting¹, ZHAO Chang-Ming¹, LU Zhi-Jun², LI Yue-Lin³, and XIE Zong-Qiang^{1*}

¹State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; ²Key Laboratory of Aquatic Botany and Watershed Ecology, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China; and ³South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China

Abstract

Aims Litter is an important component of terrestrial ecosystems, which plays significant roles in carbon and nutrient cycles. Quantifying regional-scale pattern of litter standing crop would improve our understanding in the mechanism of the terrestrial ecosystem carbon cycle, also with help in predicting the responses of carbon cycle of terrestrial ecosystems to future climate change. Our objective was to examine variation in litter standing crop of shrublands along the environmental gradients in southern China.

Methods During 2011–2014, we investigated the litter standing crop at 453 shrublands sites by the stratified random sampling, reflecting climatic and soil attributes across southern China.

Important findings We found that the mean value of litter standing crop in these shrubland ecosystems across southern China was $0.32 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$. It was 68% of forest litter standing crop ($0.47 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$) and was five times higher than that in grasslands ($0.06 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$) in China. Litter standing crop increased with latitude. Our results showed that litter standing crop was negatively correlated with mean annual temperature, soil total P and soil pH, but not significantly correlated with other environmental variables, including mean annual precipitation, soil carbon, nitrogen and soil organic matter. The conversion coefficient of carbon in litter standing crop was 0.41, which is significantly lower than that of vegetation in shrublands (0.50), resulting in an overestimate in carbon storage of litter standing crop in shrubland up to 22% by applying wrong conversion coefficient. We concluded that litter standing crop of shrublands is an important component in terrestrial ecosystems. Mean annual temperature was the most important environmental variable, accounting for the variation in litter standing crop of shrublands in southern China. To our best of knowledge, this is the first study to quantify variation in litter standing crop of shrublands at the regional scale. Therefore, our study will have important implications for assessing the carbon budget of

收稿日期Received: 2016-06-14 接受日期Accepted: 2016-11-10

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: xie@ibcas.ac.cn)

terrestrial ecosystems in China.

Key words accumulation of litter; spatial pattern; conversion coefficient of carbon; mean annual temperature; soil attribute; climate

Citation: Ge JL, Xiong GM, Li JX, Xu WT, Zhao CM, Lu ZJ, Li YL, Xie ZQ (2017). Litter standing crop of shrubland ecosystems in southern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 5–13. doi: 10.17521/cjpe.2016.0202

凋落物也称枯落物,是由植被地上部分产生并归还到地表的所有有机物质的总称(彭少麟和刘强, 2002; Parsons *et al.*, 2014a; Domke *et al.*, 2016)。凋落物的生产、积累以及分解是凋落物研究的重要内容(Descheemaeker *et al.*, 2006; Parsons *et al.*, 2014b)。凋落物现存量又称凋落物的累积量,通常指一定面积上特定生态系统地表堆积的凋落物的质量,反映植被凋落层在时间和空间上现存凋落物的多少,是凋落物输入和输出(分解)后的净积累量,可被看作是不同分解阶段和状态的凋落物的复合体(阎恩荣等, 2008; Hilli *et al.*, 2010; Domke *et al.*, 2016)。当凋落物从植物体脱落进入地表时,就开始了物理、化学和生物的分解过程,通过这些过程释放出生态系统所需要的养分和CO₂,从而参与陆地生态系统的物质循环和能量流动过程。因此,准确地评估凋落物现存量对揭示陆地生态系统碳循环具有重要的生态学意义(Descheemaeker *et al.*, 2006; Marty *et al.*, 2015; Domke *et al.*, 2016)。

目前,与凋落物的产量和分解的研究(汪思龙和陈楚莹, 2010; 唐仕姍等, 2014; García-Palacios *et al.*, 2016)相比,对凋落物现存量的研究相对较少,多局限于单个地点的研究(郑路和卢立华, 2012; Portillo-Estrada *et al.*, 2016),对大尺度凋落物现存量格局及其气候控制因子的认识仍不清楚。凋落物现存量受凋落物产量和分解量的动态关系决定(Twilley *et al.*, 1986; 马玉珠等, 2013)。因此,影响凋落物产量和分解过程的因素都会对凋落物的现存量产生重要影响(张新平等, 2008; 李强等, 2014),推测凋落物的现存量同样受到这些因子的制约。然而,凋落物的产量和分解对不同环境因子的响应存在差异。有研究表明,凋落物的产量主要受年平均气温的制约(Liu *et al.*, 2004; 吕国红等, 2014),而凋落物的分解通常与年平均气温、年降水量有关,其控制因子一般因研究地区而异(赵红梅等, 2012; Zhang & Wang, 2015)。因此,凋落物的现存量是否存在一定的空间分布格局,目前尚缺乏相应的实证研究

(Simmons *et al.*, 1996; Descheemaeker *et al.*, 2006; Westcott *et al.*, 2014)。

灌丛作为陆地生态系统中最重要自然植被类型,在群落演替、生态系统碳固持和生物多样性保育等方面扮演着不可替代的角色(Piao *et al.*, 2009; 方精云等, 2015b)。中国灌丛面积为69.2万km²,是全球灌丛分布面积最广泛的国家(胡会峰等, 2006; 中华人民共和国环境保护部和中国科学院, 2015)。目前,对凋落物现存量的研究主要集中在森林和草地(Parsons *et al.*, 2014b; 方精云等, 2015a; 温丁和何念鹏, 2016),而对占国土面积7.3%的灌丛生态系统凋落物现存量的关注和研究还远远不够。而且,灌丛面积增加引起的碳储量增加被认为是我国陆地生态系统碳储量增加的主要原因,也是陆地生态系统碳汇研究中一个最不确定的因素(胡会峰等, 2006)。

鉴于此,本研究通过调查中国南方灌丛生态系统的凋落物现存量,系统阐明其空间分布格局及其主要控制因子,旨在加深对凋落物现存量与其影响因素之间关系的理解,为补充完善我国区域尺度上凋落物研究提供一定的科学依据。

1 研究方法

1.1 研究区域

研究区位于我国南方江苏、浙江、安徽、湖北、江西、福建、广东、湖南、重庆、广西、海南等11个省市自治区。地理范围18.26°–34.63° N, 105.17°–121.26° E, 海拔0–1 865 m。各省调查地点的气候和土壤状况详见表1。

1.2 凋落物现存量的收集与分析

按照分层随机抽样调查方法,2011–2014年7月和8月在中国南方灌丛生态系统共调查453个样点。在每个样点设置3个5 m × 5 m的重复样方。调查样方的物种组成,并在每个样方内选取1个1 m × 1 m的小样方收集全部地表凋落物,称质量后取样。将取回的凋落物于65 °C下烘干至恒质量得出干质量。

表1 所研究省市自治区的地理位置、气候和土壤养分概况

Table 1 General information on geographic location, climate and soil for different provinces, municipalities and autonomous regions

地点 Place	年份 Year	样点数 No. of sites	纬度 Latitude (°) (N)	经度 Longitude (°) (E)	海拔 Altitude (m)	年平均气温 Mean annual temperature (°C)	年降水量 Mean annual precipitation (mm)	土壤全碳 Soil total carbon (%)	土壤全氮 Soil total nitrogen (%)	土壤全磷 Soil total phosphorus (mg·g ⁻¹)
江苏 Jiangsu	2012–2013	5	31.6–34.6	118.1–120.3	18–388	16.1	1 019.6	1.4	0.1	0.5
浙江 Zhejiang	2011–2013	26	27.5–31.1	118.4–122.3	27–631	18.2	1 784.3	1.8	0.2	0.3
安徽 Anhui	2011–2012	20	29.7–31.6	115.9–119.4	47–553	17.2	1 692.1	2.1	0.2	0.5
湖北 Hubei	2011–2013	74	29.1–32.9	108.7–115.8	61–1 865	16.3	1 375.2	2.3	0.2	0.6
江西 Jiangxi	2011–2013	49	25.0–29.6	113.9–117.5	28–601	20.0	1 641.0	1.7	0.2	0.4
福建 Fujian	2011–2013	39	24.1–27.9	116.4–120.2	42–1 132	20.3	1 795.1	1.3	0.1	0.2
广东 Guangdong	2011–2014	35	21.7–25.0	111.3–116.5	0–678	22.6	2 009.2	2.2	0.2	0.3
湖南 Hunan	2011–2013	70	25.1–29.7	109.6–113.9	61–1 405	18.6	1 547.3	2.5	0.2	0.4
重庆 Chongqing	2011–2013	50	28.5–32.0	105.9–110.0	173–1 506	16.8	1 355.3	2.9	0.2	0.6
广西 Guangxi	2011–2014	44	21.7–25.0	105.2–111.4	33–1 259	22.0	1 669.8	3.0	0.3	0.8
海南 Hainan	2011–2012	20	18.3–20.0	108.7–111.0	4–147	26.1	1 569.3	0.9	0.1	0.4

对凋落物按粗大枝条、枝条、小枝条、叶、皮、花果等进行分类并取样, 采用C/N元素分析仪(vario MACRO cube, Elementar, Hanau, Germany)分析凋落物中的碳浓度, 并计算该区域凋落物现存量的碳转换系数。具体采样方法见《生态系统固碳观测与调查技术规范》一书(生态系统固碳项目技术规范编写组, 2015)。

1.3 环境数据的获取

1.3.1 气候数据的获取

通过凋落物收集地点的地理坐标, 从世界气候数据库(<http://www.worldclimate.org/>)中获取研究地点的气候变量: 年平均气温(MAT)和年降水量(MAP)(Hijmans *et al.*, 2005), 并根据上述指标推算干燥度(climatic dryness, I_{dw})。计算公式如下: $I_{dw} = MAP/(MAT + 10)$ (Zhang & Wang, 2015; 温丁和何念鹏, 2016)。

1.3.2 土壤数据的获取

在每个样点选取最具有代表性的位置, 垂直于地面挖取一个1 m深的土壤剖面; 对土壤剖面按照以下层次进行划分: 1–10、10–20、20–30、30–50、50–70和70–100 cm, 并进行环刀和土柱分层取样。环刀取样用于测量土壤容重, 土柱取样则用于测量土壤有机碳、pH值以及土壤养分含量, 测定方法参考《土壤理化分析与剖面描述》一书(刘光崧, 1997)。本研究采用表层0–10 cm土壤样品。

1.4 数据分析

首先对灌丛生态系统凋落物现存量进行描述

性统计, 获取数据的分布及变异程度。其次, 检验数据分布的正态性, 并对不符合正态分布的变量进行对数转换(本研究对凋落物现存量、土壤全C、N、P以及土壤有机碳作自然对数转换), 用于以下分析: 采用单因素方差分析比较不同类型灌丛(常绿和落叶)之间的差异; 采用相关性分析和简单线性回归分析不同环境因子对凋落物现存量的影响, 并通过逐步向后回归分析和方差分解的方法计算不同环境因子对凋落物现存量变异特征的相对贡献(Ray-Mukherjee *et al.*, 2014)。所有统计分析采用R软件(<http://www.rproject.org>)来实现。

2 研究结果

2.1 凋落物现存量及其碳转换系数

中国南方灌丛生态系统凋落物现存量存在较大的标准偏差和变异系数, 呈现出正偏态分布(图1)。灌丛凋落物现存量的平均值为0.32 kg·m⁻², 最小值为0.03 kg·m⁻², 最大值为2.90 kg·m⁻²。单因素方差分析发现, 常绿和落叶灌丛的凋落物现存量差别不显著($p > 0.05$)。该地区灌丛生态系统凋落物现存量的碳转换系数为0.41。

2.2 凋落物现存量的空间分布格局

中国南方灌丛生态系统凋落物现存量存在较弱的线性空间分布格局。因此, 为了更清楚地探讨它们的空间分布格局, 本研究将数据按照2°的经度和纬度间隔进行整合, 以揭示凋落物现存量随经纬度的变化趋势。结果发现: 中国南方灌丛凋落物

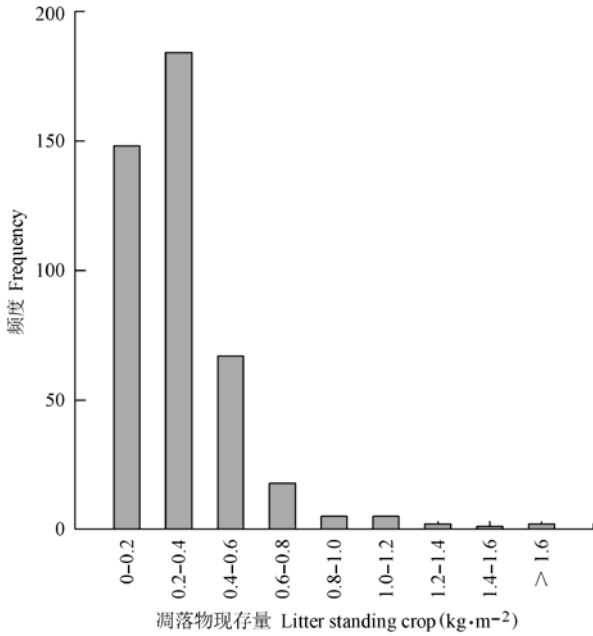
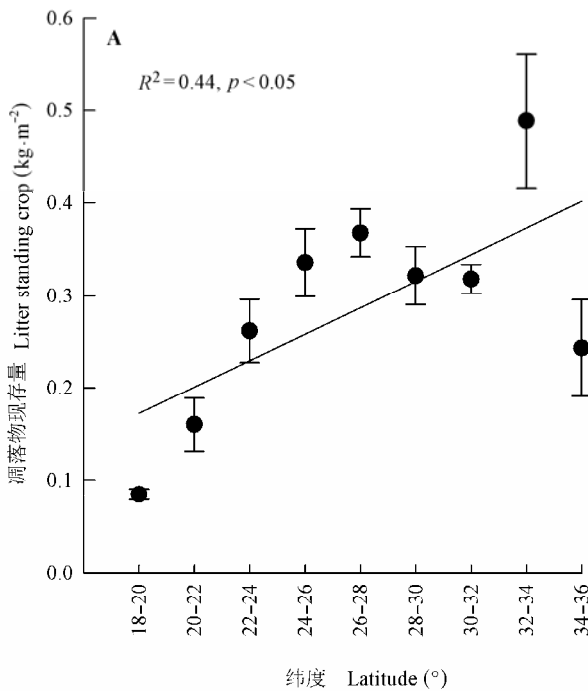


图1 中国南方灌丛凋落物现存量的频度分布图。
Fig. 1 Frequency distribution of litter standing crop of shrublands in southern China.

的现存量在不同纬度和经度间表现出较大的变异特征；灌丛凋落物现存量存在显著的纬度格局($F = 4.96, p < 0.001$), 随着纬度的增加而增加($p < 0.001$), 但经度格局不明显($p > 0.05$)(图2)。



2.3 凋落物现存量与环境因子之间的关系

简单线性回归分析发现, 凋落物现存量与年平均气温、土壤磷含量、pH值和土壤容重呈现显著的负相关关系($p < 0.05$), 与干燥度正相关($p < 0.05$), 而与其他环境因子(年降水量、土壤碳、氮以及有机碳含量)的相关性不显著($p > 0.05$)(图3)。进一步采用逐步向后回归分析表明, 凋落物现存量与年平均气温、土壤全磷含量和土壤pH值显著负相关($p < 0.05$)。方差分解发现年平均气温对凋落物现存量的变异解释率最大, 占上述多元线性模型解释率的67.33%。

3 讨论

3.1 中国南方灌丛凋落物现存量的分布格局

本研究发现, 中国南方灌丛生态系统的凋落物现存量为 $0.32 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}$, 是中国灌丛植被生物量(胡会峰等, 2006)的0.15倍。该地区灌丛生态系统的凋落物现存量与全球灌丛生态系统凋落物现存量 ($0.33 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}$)(Matthews, 1997)相当(本文作者根据文献近似推算), 是中国森林凋落物现存量($0.47 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}$)(温丁和何念鹏, 2016)的0.68倍, 是中国草地凋落物现存量($0.06 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}$)(温丁和何念鹏, 2016)的5倍。

灌丛生态系统的凋落物现存量随纬度增加而增加, 该研究结果与对中国森林的研究结论一致, 而

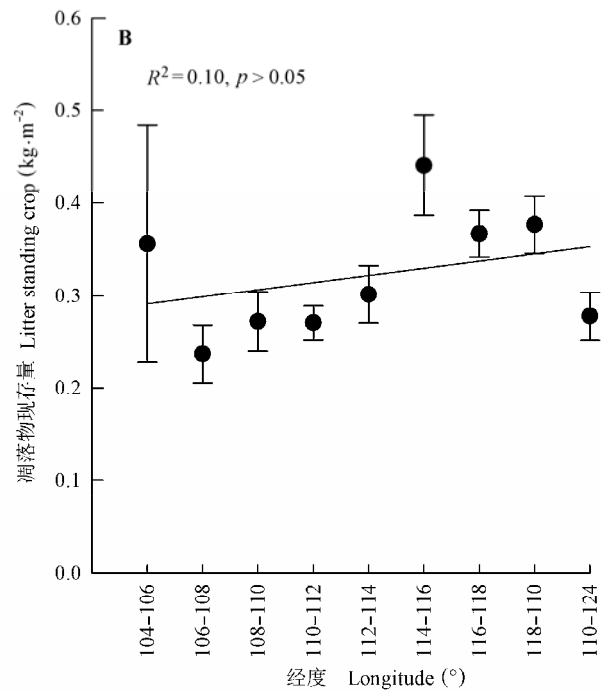


图2 中国南方灌丛凋落物现存量随纬度的变化(平均值±标准误差)。A, 纬度。B, 经度。
Fig. 2 Variation in litter standing crop of shrublands across the latitudinal and longitudinal gradients in southern China (mean ± SE). A, Latitude. B, Longitude.

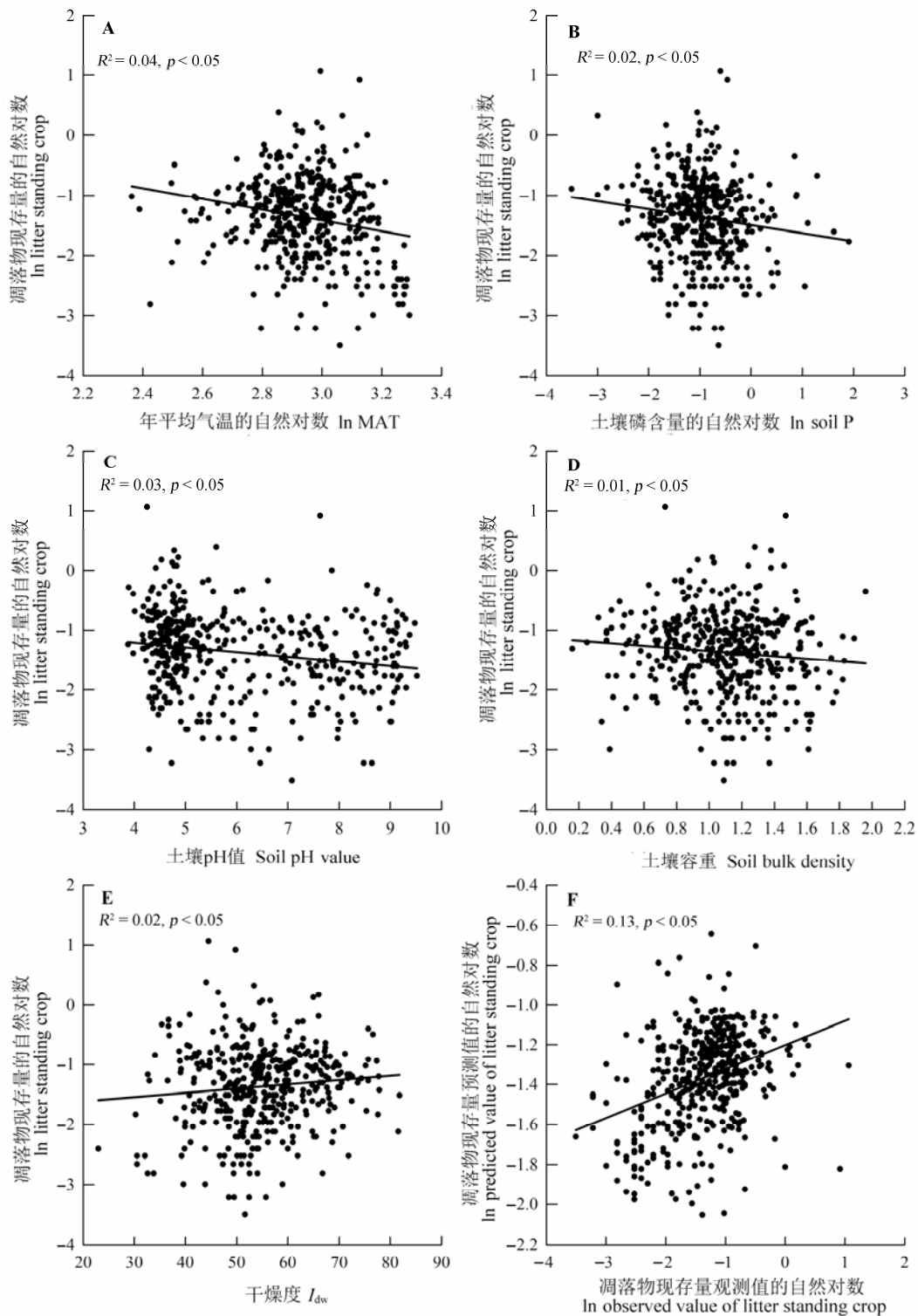


图3 中国南方灌丛凋落物现存量与环境因子的关系。本文仅显示凋落物现存量与环境因子关系显著的图。**A-E**, 现存量与单个环境因子(年平均气温、土壤全磷含量、土壤容重和干燥度)的关系。**F**, 现存量与年平均气温(MAT)、土壤全磷含量和土壤pH值之间的多元线性回归关系。

Fig. 3 Variation in litter standing crop of shrublands of southern China in relation to environmental factors in China. We only showed the figures that depicted the significant relationship between litter standing crop and environmental factors. **A-E**, The relationship between litter standing crop and single environmental variables including mean annual temperature (MAT), soil total phosphorus (P) content, soil pH value, soil bulk density and climatic dryness (I_{dw}). **F**, Observed value vs. predicted value of litter standing crop from multiple regression using mean annual temperature (MAT), soil P content and soil pH value as predictors.

与对中国草地的研究(温丁和何念鹏, 2016)结论相反。该结果表明, 森林生态系统凋落物现存量的控制因子与灌丛生态系统相似, 与中国草地生态系统不一致。因此, 本研究认为以木本植物组成为主的生态系统(如森林和灌丛)的凋落物现存量与以草本植物组成为主的生态系统(如草地)的主控因子差异明显。原因与不同生态系统类型的空间分布有关。森林和灌丛的分布区域内降水一般较为丰富, 其分布一般受到温度的制约; 而草地主要分布于干旱和半干旱区域(吴征镒, 1980)。因此不同类型生态系统的干物质生产和分解受到上述环境因子的制约, 从而导致凋落物现存量在不同生态系统中的控制因子差异明显。

中国南方灌丛凋落物现存量表现出较明显的纬度格局, 经度格局不明显。由于同一地区不同样点间凋落物现存量存在较大的变异(图2), 即局域尺度上存在较大的取样效应, 降低了区域尺度上凋落物现存量的纬度格局, 表现出显著的线性关系但解释力较低(R^2 较小)。该现象在森林和草地生态系统中同样存在(温丁和何念鹏, 2016)。本研究中所采用的不同样点的数据均是采用统一规范的方法进行采样, 取样时间和方法不是造成局部地点凋落物现存量出现较大变异的主要原因。造成同一地区不同样点间变异的可能原因包括: 1)同一地点的地形和地貌的差异。不同地形和地貌环境下灌丛的物种组成差异较大, 物种间的物候特征差异较为明显, 影响了灌木物种器官的更新和衰老, 凋落物的产量和分解速率差异明显, 因此造成地表凋落物现存量变异较大。2)灌丛所处的演替阶段的不同。在中国南方地区, 地带性植被是森林, 灌丛一般是该地区森林演替过程中的一个重要阶段(吴征镒, 1980)。受到人为和自然干扰的强度差异, 使同一地点内灌丛生态系统经常处于不稳定的状态, 其物种组成和多样性随之不稳定, 因此其凋落物现存量变异较大(Domke *et al.*, 2016)。该研究结果也说明, 开展局域尺度上的灌丛凋落物现存量的研究很有必要。

3.2 中国南方灌丛凋落物现存量的影响因子

陆地生态系统凋落物的现存量受到多种环境因素共同控制, 大尺度上水分和热量通过控制植被类型影响凋落物的产量和分解, 进而影响凋落物的现存量(Zhou *et al.*, 2009; Chave *et al.*, 2010)。本研究发现, 中国南方灌丛生态系统的凋落物现存量地理格

局受到年平均气温、土壤pH值以及土壤全磷含量等因子的制约, 但最重要的环境因子是年平均气温。这与前人对凋落物产量和分解的研究结果(Descheemaeker *et al.*, 2006; Pitkänen *et al.*, 2012)一致。年平均气温是植物生长所需要的基本环境条件, 其年际间变化影响植物的物候变化, 从而制约着凋落物的产量。凋落物现存量受到凋落物生产和分解的制约(Hill *et al.*, 2010)。大量研究表明, 凋落物的产量与年平均气温显著正相关(张新平等, 2008; Salinas *et al.*, 2011; 吕国红等, 2014), 不考虑凋落物的分解时, 凋落物的现存量应与年平均气温成正比, 但本研究发现凋落物现存量与年平均气温成反比。因此, 凋落物的分解可能是影响中国南方灌丛凋落物现存量空间分布的关键过程。上述推断与前人关于凋落物分解自然气候梯度的研究(Zhang *et al.*, 2008; Hilli *et al.*, 2010)一致。不同的研究发现, 随着纬度增加, 凋落物的分解速率下降, 温度升高可以显著加快不同生态系统的地表凋落物的分解(Aerts, 1997; Dorrepaal *et al.*, 2005; Zhang & Wang, 2015)。例如, Dorrepaal等(2005)研究欧洲西北部的灌木物种分解时发现, 年平均气温是与灌木树种凋落物分解速率最密切的控制因子。同样Hilli等(2010)研究森林凋落物分解对凋落物储量的影响时发现凋落物分解过程是凋落物储量空间变异的最为关键过程。本研究位于热带和亚热带地区, 温度是影响灌丛凋落物产量和分解的限制因子, 对凋落物分解的影响程度更突出, 因此年平均气温对凋落物生产和分解之间作用的差异性是导致中国南方灌丛生态系统凋落物现存量空间分异的主要原因。

3.3 中国南方灌丛凋落物现存量的碳转换系数

碳转换系数是研究陆地生态系统碳收支的重要参数。本研究发现, 中国南方灌丛凋落物现存量的碳转换系数为0.41, 低于前人研究灌丛生态系统所采用的植被活体碳转换系数(0.50)(胡会峰等, 2006)。因此在研究灌丛生态系统碳储量时, 采用常用的植被活体碳转换系数可能会高估灌丛生态系统凋落物碳储量22%。凋落物现存量的碳转换系数与碳浓度相关, 受到环境因子、凋落物的类型(叶、小枝、花果等)、凋落物的分解程度制约(陈莎莎等, 2010)。在不同的环境梯度下, 灌丛生态系统生产的凋落物的种类和组成差异明显, 进而造成凋落物在进入地表时碳浓度发生改变。一般而言, 在年平均

气温较低时, 植物为响应低温环境会产生较高碳含量的有机物, 而碳元素在器官凋落时一般很少被重新吸收(Vergutz *et al.*, 2012; Schreeg *et al.*, 2013; Sun *et al.*, 2016), 因此导致进入地表前凋落物中碳浓度保持稳定。而进入地表的凋落物随着分解的进行, 碳浓度会下降。上述过程相互作用, 使得凋落物现存量中的碳浓度低于植被活体碳浓度, 从而造成区域尺度上凋落物现存量的碳转换系数低于植被活体。

4 结论

中国南方灌丛生态系统的凋落物现存量是陆地生态系统不可忽视的组成部分, 其平均值为 $0.32 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$; 该区域灌丛凋落物现存量随着纬度的增加而升高; 年平均气温是影响南方灌丛生态系统凋落物现存量的重要环境因子; 在评估灌丛生态系统碳储量时, 采用常用的植被活体碳转换系数可能会高估灌丛生态系统凋落物现存量的碳储量的22%。本研究首次在区域尺度上采用统一和规范的取样方法分析了我国南方灌丛生态系统凋落物现存量, 为评估我国陆地生态系统的碳收支提供了重要的科学依据。

基金项目 中国科学院战略性先导科技专项(XDA05050302)。

致谢 项目野外调查和室内分析中得到中南林业科技大学的学生以及湖北神农架森林生态系统国家野外科学观测研究站监测人员的大力帮助, 在此表示感谢!

参考文献

- Aerts R (1997). Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: A triangular relationship. *Oikos*, 79, 439–449.
- Chave J, Navarrete D, Almeida S, Alvarez E, Aragão LE, Bonal D, Châtelet P, Silva-Espejo J, Goret JY, Hildebrand P (2010). Regional and seasonal patterns of litterfall in tropical South America. *Biogeosciences*, 7, 43–55.
- Chen SS, Liu HY, Guo DL (2010). Litter stocks and chemical quality of natural birch forest along temperature and precipitation gradients in eastern Inner Mongolia, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 1007–1015. (in Chinese with English abstract) [陈莎莎, 刘鸿雁, 郭大立 (2010). 内蒙古东部天然白桦林的凋落物性质和储量及其随温度和降水梯度的变化格局. 植物生态学报, 34, 1007–1015.]
- Descheemaeker K, Muys B, Nyssen J, Poesen J, Raes D, Haile M, Deckers J (2006). Litter production and organic matter accumulation in exclosures of the Tigray highlands, Ethiopia. *Forest Ecology and Management*, 233, 21–35.
- Domke GM, Perry CH, Walters BF, Woodall CW, Russell MB, Smith JE (2016). Estimating litter carbon stocks on forest land in the United States. *Science of Total Environment*, 557, 469–478.
- Dorrepaal E, Cornelissen JHC, Aerts R, Wallén B, van Logtestijn RSP (2005). Are growth forms consistent predictors of leaf litter quality and decomposability across peatlands along a latitudinal gradient? *Journal of Ecology*, 93, 817–828.
- Fang JY, Huang Y, Zhu JL, Sun WJ, Hu HF (2015a). Carbon budget of forest ecosystems and its driving forces. *China Basic Science*, 3, 20–25. (in Chinese with English abstract) [方精云, 黄耀, 朱江玲, 孙文娟, 胡会峰 (2015a). 森林生态系统碳收支及其影响机制. 中国基础科学, 3, 20–25.]
- Fang JY, Yu GR, Ren XB, Liu GH, Zhao XQ (2015b). Carbon sequestration in China's terrestrial ecosystems under climate change—Progress on ecosystem carbon sequestration from the CAS Strategic Priority Research Program. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 30, 848–857. (in Chinese with English abstract) [方精云, 于贵瑞, 任小波, 刘国华, 赵新全 (2015b). 中国陆地生态系统固碳效应——中国科学院战略性先导科技专项“应对气候变化的碳收支认证及相关问题”之生态系统固碳任务群研究进展. 中国科学院院刊, 30, 848–857.]
- García-Palacios P, McKie BG, Handa IT, Frainer A, Hättenschwiler S (2016). The importance of litter traits and decomposers for litter decomposition: A comparison of aquatic and terrestrial ecosystems within and across biomes. *Functional Ecology*, 30, 819–829.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965–1978.
- Hilli S, Stark S, Derome J (2010). Litter decomposition rates in relation to litter stocks in boreal coniferous forests along climatic and soil fertility gradients. *Applied Soil Ecology*, 46, 200–208.
- Hu HF, Wang ZH, Liu GH, Fu BJ (2006). Vegetation carbon storage of major shrublands in China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 30, 539–544. (in Chinese with English abstract) [胡会峰, 王志恒, 刘国华, 傅伯杰 (2006). 中国主要灌丛植被碳储量. 植物生态学报, 30, 539–544.]
- Li Q, Zhou DW, Chen XY (2014). The accumulation, decomposition and ecological effects of above-ground litter in terrestrial ecosystem. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 3807–3819. (in Chinese with English abstract) [李强, 周

- 道玮, 陈笑莹 (2014). 地上枯落物的累积、分解及其在陆地生态系统中的作用. *生态学报*, 34, 3807–3819.]
- Liu C, Westman CJ, Berg B, Kutsch W, Wang GZ, Man R, Ilvesniemi H (2004). Variation in litterfall-climate relationships between coniferous and broadleaf forests in Eurasia. *Global Ecology and Biogeography*, 13, 105–114.
- Liu GS (1997). *Soil Physical and Chemical Analysis and the Profile Description*. China Standard Publishing House, Beijing. (in Chinese) [刘光崧 (1997). 土壤理化分析与剖面描述. 中国标准出版社, 北京.]
- Lü GH, Li RP, Wen RH, Xie YB, Wang XY (2014). Analysis of climatic effects on the components of forest litterfall production. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 30, 1–6. (in Chinese with English abstract) [吕国红, 李荣平, 温日红, 谢艳兵, 王笑影 (2014). 森林凋落物组分的气象影响分析. *中国农学通报*, 30, 1–6.]
- Ma YZ, Cheng DL, Zhong QL, Jin BJ, Xu CB, Hu B (2013). Allometric relationships among different components of forest litterfall in China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 1071–1079. (in Chinese with English abstract) [马玉珠, 程栋梁, 钟全林, 靳冰洁, 徐朝斌, 胡波 (2013). 中国森林凋落物不同组分异速比例关系. *植物生态学报*, 37, 1071–1079.]
- Marty C, Houle D, Gagnon C (2015). Variation in stocks and distribution of organic C in soils across 21 eastern Canadian temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 345, 29–38.
- Matthews E (1997). Global litter production, pools, and turnover times: Estimates from measurement data and regression models. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 102, 18771–18800.
- Ministry of Environmental Protection of the People's Republic of China, Chinese Academy of Sciences (2015). *Regionalization of the National Ecological Function in China* (Revised Edition). [中华人民共和国环境保护部, 中国科学院 (2015). 全国生态功能区划(修编版)]. http://www.zhb.gov.cn/gkml/hbb/bgg/201511/t20151126_317777.htm. Cited: 2016-06-14.
- Parsons SA, Congdon RA, Lawler IR (2014a). Determinants of the pathways of litter chemical decomposition in a tropical region. *New Phytologist*, 203, 873–882.
- Parsons SA, Congdon RA, Shoo LP, Valdez-Ramirez V, Williams SE (2014b). Spatial variability in litterfall, litter standing crop and litter quality in a tropical rain forest region. *Biotropica*, 46, 378–386.
- Peng SL, Liu Q (2002). The dynamics of forest litter and its responses to global warming. *Acta Ecologica Sinica*, 22, 1534–1544. (in Chinese with English abstract) [彭少麟, 刘强 (2002). 森林凋落物动态及其对全球变暖的响应. *生态学报*, 22, 1534–1544.]
- Piao S, Fang J, Ciais P, Peylin P, Huang Y, Sitch S, Wang T (2009). The carbon balance of terrestrial ecosystems in China. *Nature*, 458, 1009–1013.
- Pitkänen A, Simola H, Turunen J (2012). Dynamics of organic matter accumulation and decomposition in the surface soil of forestry-drained peatland sites in Finland. *Forest Ecology and Management*, 284, 100–106.
- Portillo-Estrada M, Pihlatie M, Korhonen JF, Levula J, Frumau AK, Ibrom A, Lembrechts JJ, Morillas L, Horváth L, Jones SK (2016). Climatic controls on leaf litter decomposition across European forests and grasslands revealed by reciprocal litter transplantation experiments. *Biogeosciences*, 13, 1621–1633.
- Ray-Mukherjee J, Nimon K, Mukherjee S, Morris DW, Slotow R, Hamer M (2014). Using commonality analysis in multiple regressions: A tool to decompose regression effects in the face of multicollinearity. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 320–328.
- Salinas N, Malhi Y, Meir P, Silman M, Roman Cuesta R, Huaman J, Salinas D, Huaman V, Gibaja A, Mamani M (2011). The sensitivity of tropical leaf litter decomposition to temperature: Results from a large-scale leaf translocation experiment along an elevation gradient in Peruvian forests. *New Phytologist*, 189, 967–977.
- Schreeg LA, Mack MC, Turner BL (2013). Nutrient-specific solubility patterns of leaf litter across 41 lowland tropical woody species. *Ecology*, 94, 94–105.
- Simmons JA, Fernandez IJ, Briggs RD, Delaney MT (1996). Forest floor carbon pools and fluxes along a regional climate gradient in Maine, USA. *Forest Ecology and Management*, 84, 81–95.
- Sun X, Kang H, Chen HYH, Berg B, Bartels SF, Liu C (2016). Biogeographic patterns of nutrient resorption from *Quercus variabilis* Blume leaves across China. *Plant Biology*, 18, 505–513.
- Tang SS, Yang WQ, Yin R, Xiong L, Wang HP, Wang B, Zhang Y, Peng YJ, Chen QS, Xu ZF (2014). Spatial characteristics in decomposition rate of foliar litter and controlling factors in Chinese forest ecosystems. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 529–539. (in Chinese with English abstract) [唐仕姍, 杨万勤, 殷睿, 熊莉, 王海鹏, 王滨, 张艳, 彭艳君, 陈青松, 徐振锋 (2014). 中国森林生态系统凋落叶分解速率的分布特征及其控制因子. *植物生态学报*, 38, 529–539.]
- Technical Manual Writing Group of Ecosystem Carbon Sequestration Project (2015). *Observation and Investigation for Carbon Sequestration in Terrestrial Ecosystems*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [生态系统固碳项目技术规范编写组 (2015). 生态系统固碳观测与调查技术规范. 科学出版社, 北京.]
- Twilley RW, Lugo AE, Patterson-Zucca C (1986). Litter production and turnover in basin mangrove forests in southwest Florida. *Ecology*, 67, 670–683.

- Vergutz L, Manzoni S, Porporato A, Novais RF, Jackson RB (2012). Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of terrestrial plants. *Ecological Monograph*, 82, 205–220.
- Wang SL, Chen CY (2010). *The Ecology of Forest Litter*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [汪思龙, 陈楚莹 (2010). 森林残留物生态学. 科学出版社, 北京.]
- Wen D, He NP (2016). Spatial patterns of litter density and their controlling factors in forest and grasslands of China. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 2876–2884. (in Chinese with English abstract) [温丁, 何念鹏 (2016). 中国森林和草地凋落物现存量的空间分布格局及其控制因素. 生态学报, 36, 2876–2884.]
- Westcott V, Enright N, Miller B, Fontaine J, Lade J, Lamont B (2014). Biomass and litter accumulation patterns in species-rich shrublands for fire hazard assessment. *International Journal of Wildland Fire*, 23, 860–871.
- Wu ZY (1980). *Vegetation of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴征镒 (1980). 中国植被. 科学出版社, 北京.]
- Yan ER, Wang XH, Zhou W (2008). Characteristics of litterfall in relation to soil nutrients in mature and degraded evergreen broad-leaved forests of Tiantong, East China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 1–12. (in Chinese with English abstract) [阎恩荣, 王希华, 周武 (2008). 天童常绿阔叶林不同退化群落的凋落物特征及与土壤养分动态的关系. 植物生态学报, 32, 1–12.]
- Zhang D, Hui D, Luo Y, Zhou G (2008). Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: Global patterns and controlling factors. *Journal of Plant Ecology*, 1, 85–93.
- Zhang X, Wang W (2015). Control of climate and litter quality on leaf litter decomposition in different climatic zones. *Journal of Plant Research*, 128, 791–802.
- Zhang XP, Wang XP, Zhu B, Zong ZJ, Peng CH, Fang JY (2008). Litter fall production in relation to environmental factors in northeast China's forests. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 1031–1040. (in Chinese with English abstract) [张新平, 王襄平, 朱彪, 宗占江, 彭长辉, 方精云 (2008). 我国东北主要森林类型的凋落物产量及其影响因素. 植物生态学报, 32, 1031–1040.]
- Zhao HM, Huang G, Ma J, Li Y, Zhou L (2012). Responses of surface litter decomposition to seasonal water addition in desert. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 471–482. (in Chinese with English abstract) [赵红梅, 黄刚, 马健, 李彦, 周丽 (2012). 荒漠区地表凋落物分解对季节性降水增加的响应. 植物生态学报, 36, 471–482.]
- Zheng L, Lu LH (2012). Standing crop and nutrient characteristics of forest floor litter in China. *Journal of Northwest Forestry University*, 27, 63–69. (in Chinese with English abstract) [郑路, 卢立华 (2012). 我国森林地表凋落物现存量及养分特征. 西北林学院学报, 27, 63–69.]
- Zhou X, Talley M, Luo Y (2009). Biomass, litter, and soil respiration along a precipitation gradient in southern Great Plains, USA. *Ecosystems*, 12, 1369–1380.

特邀编委: 代力民 责任编辑: 王 葳

[返回目录](#)

中国北方温带灌丛生态系统碳、氮、磷储量

郭焱培¹ 杨 弦¹ 安尼瓦尔·买买提² 刘鸿雁¹ 马文红³ 于顺利⁴ 唐志尧^{1*}

¹北京大学城市与环境学院, 北京 100871; ²中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011; ³内蒙古大学生命科学学院, 呼和浩特 010021; ⁴中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093

摘 要 研究生态系统碳(C)、氮(N)、磷(P)密度分布和储量对于理解生态系统碳循环和养分循环的机制和规律有重要意义。现有的相关研究多集中在森林和草地生态系统。在中国北方, 灌丛生境水分和土壤条件差异很大, 这为研究生态系统C、N、P密度与储量的分布格局提供了良好条件。该研究调查了433个中国北方温带灌丛样地的生物量、凋落物以及土壤等组分的有机C及N、P含量, 据此计算出中国北方灌丛生态系统有机C及N、P密度和储量。结果表明: 中国北方灌丛平均生态系统有机C及N、P密度分别为69.8 Mg·hm⁻²、7.3 Mg·hm⁻²、4.2 Mg·hm⁻²。其中, 生物量C、N、P密度分别为5.1 Mg·hm⁻²、11.5×10⁻² Mg·hm⁻²、8.6×10⁻³ Mg·hm⁻², 生物量C、N、P密度与降水和土壤养分关系显著; 凋落物C、N、P密度分别为1.4 Mg·hm⁻²、3.8×10⁻² Mg·hm⁻²、2.5×10⁻³ Mg·hm⁻², 凋落物C、N、P密度与温度和降水关系显著; 1 m深土壤的平均有机C及N、P密度分别为64.0 Mg·hm⁻²、7.1 Mg·hm⁻²、4.2 Mg·hm⁻², 土壤有机C及N密度与温度和降水关系显著。中国北方灌丛生态系统的总有机C及N、P储量分别为1.7 Pg、164.9 Tg、124.8 Tg。其中生物量C、N、P储量分别为128.4 Tg、3.1 Tg、0.2 Tg; 凋落物C、N、P储量分别为8.4 Tg、0.45 Tg、0.027 Tg; 土壤是最大的C、N、P库, 1 m深土壤有机C及N、P储量分别为1.6 Pg、161.3 Tg、124.6 Tg。
关键词 碳; 氮; 磷; 储量; 密度; 灌丛; 中国北方

引用格式: 郭焱培, 杨弦, 安尼瓦尔·买买提, 刘鸿雁, 马文红, 于顺利, 唐志尧 (2017). 中国北方温带灌丛生态系统碳、氮、磷储量. 植物生态学报, 41, 14–21. doi: 10.17521/cjpe.2016.0201

Storage of carbon, nitrogen and phosphorus in temperate shrubland ecosystems across Northern China

GUO Yan-Pei¹, YANG Xian¹, MOHHAMOT Anwar², LIU Hong-Yan¹, MA Wen-Hong³, YU Shun-Li⁴, and TANG Zhi-Yao^{1*}

¹College of Urban and Environmental Science, Peking University, Beijing 100871, China; ²Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Ürümqi 830011, China; ³College of Life Sciences, Inner Mongolia University, Hohhot 010021, China; and ⁴State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

Abstract

Aims Studying storage of carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) in ecosystems is of significance in understanding carbon and nutrient cycling. Previous researches in ecosystem C, N and P storage have biased towards forests and grasslands. Shrubland ecosystems encompass a wide gradient in precipitation and soil conditions, providing a unique opportunity to explore the patterns of ecosystem C, N and P storage in relation to climate and soil properties.

Methods We estimated densities and storage of organic C, N and P of shrubland ecosystems in Northern China based on data from 433 shrubland sites.

Important findings The main results are summarized as follows: the average organic C, N and P densities in temperate shrubland ecosystems across Northern China were 69.8 Mg·hm⁻², 7.3 Mg·hm⁻² and 4.2 Mg·hm⁻², respectively. The average plant C, N and P densities were 5.1 Mg·hm⁻², 11.5 × 10⁻² Mg·hm⁻² and 8.6 × 10⁻³ Mg·hm⁻², respectively, and were significantly correlated with precipitation and soil nutrient concentrations. The average litter C, N and P densities were 1.4 Mg·hm⁻², 3.8 × 10⁻² Mg·hm⁻², 2.5 × 10⁻³ Mg·hm⁻² and were significantly correlated with temperature and precipitation. The average soil organic C, N and P densities in the top 1 m were 64.0 Mg·hm⁻², 7.1 Mg·hm⁻² and 4.2 Mg·hm⁻², respectively and the former two were significantly correlated with temperature and precipitation. The total organic C, N and P storage of shrublands in Northern China were 1.7 Pg, 164.9 Tg and 124.8 Tg, respectively. The plant C, N and P storage were 128.4 Tg, 3.1 Tg and 0.2 Tg,

收稿日期Received: 2016-06-14 接受日期Accepted: 2016-11-10

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: zytang@urban.pku.edu.cn)

respectively. The litter C, N and P storage were 8.4 Tg, 0.45 Tg, 0.027 Tg, respectively. Soil is the largest C, N and P pool in the studied area. The soil organic C, N and P storage in the top 1 meter were 1.6 Pg, 161.3 Tg and 124.6 Tg, respectively.

Key words carbon; nitrogen; phosphorus; storage; density; shrublands; Northern China

Citation: Guo YP, Yang X, Mohhamot A, Liu HY, Ma WH, Yu SL, Tang ZY (2017). Storage of carbon, nitrogen and phosphorus in temperate shrubland ecosystems across Northern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 14–21. doi: 10.17521/cjpe.2016.0201

陆地生态系统各组分碳(C)储量的研究有助于正确评价生态系统在区域及全球C循环中的作用。近30年来,我国学者开展了大量估算中国植被C储量的研究,特别是在森林(周玉荣等, 2000; Fang *et al.*, 2001; 赵敏和周广胜, 2004; 方精云等, 2007)和草地生态系统(Ni, 2002; 朴世龙等, 2004; Fan *et al.*, 2008; 方精云等, 2010)。作为中国北方重要的植被类型之一,灌丛在中国陆地生态系统的C循环中具有重要的作用,其分布及生长也随全球气候波动而变化(胡会峰等, 2006)。研究中国北方灌丛生态系统的C储量对全面了解中国陆地生态系统的C储量和C周转有着重要的意义。然而,与大量的森林和草地生态系统C储量研究相比,灌丛生态系统C储量的研究很少,估算结果也存在极大的差异。例如Ni (2001)根据不同灌丛生态系统的全球平均植被密度结合中国灌丛分布面积估算得出中国灌丛生态系统C密度为 $45.6 \text{ Mg}\cdot\text{hm}^{-2}$,总C储量为8.02 Pg;胡会峰等(2006)搜集中国实测灌丛生物量数据,用植被平均C密度法估算得出中国灌丛植被C密度为 $10.88 \text{ Mg}\cdot\text{hm}^{-2}$,总C储量为1.68 Pg,其中北方地区的总C储量约为406.6 Tg。

作为生态系统养分循环的重要部分,氮(N)、磷(P)在生态系统中的储量和分配受到多种因素的影响(Ellert & Gregorich, 1996),也影响到植物生长和生态系统功能。但与C储量研究相比,生态系统N、P储量的研究较少。对中国生态系统N、P储量的研究主要集中于土壤库的估算(Tian *et al.*, 2006; Yang *et al.*, 2007),对植被N、P库的研究目前还是空白。

本研究采用统一的调查、采样和测试标准,对中国北方的典型灌丛生态系统进行了系统的实地调查,以此为基础准确估算了中国北方灌丛生态系统的C、N、P密度和储量,试图回答如下科学问题:中国北方灌丛生态系统的C、N、P密度有多大?环境如何影响中国北方灌丛生态系统的C、N、P密度?中国北方灌丛生态系统的C、N、P储量有多大?

1 材料和方法

1.1 调查和采样

在北京、天津、河北、山西、内蒙古、辽宁、吉林、黑龙江、山东、河南、陕西、甘肃、宁夏、新疆,选取433个常见灌丛样地开展生物量及土壤调查及采样。在每个样地设置3个 $5 \text{ m} \times 5 \text{ m}$ 的样方,记录样方的各种环境因子和群落概况,并通过收获或相关生长方程获取各样方生物量。同时,对样方中出现的每种灌木分器官(根、茎、叶),对草本植物分地上和地下部分,测量或估算其生物量并采样(详细方法及生物量获取方式见Yang等(2014))。样品经处理后,用于测定其C、N、P含量。

在样地附近挖一个1 m深的土壤剖面(土壤深度不足1 m的样地,挖至土壤母质),将剖面按照深度划分为如下层次:0–10、10–20、20–30、30–50、50–70和70–100 cm,在每层左右侧壁和正面用容积为 100 cm^3 的环刀取样以测定土壤容重与砾石含量。同时,在每个样方沿对角线用土钻分别分层采集土样3钻用于测定土壤有机C以及N、P含量。

1.2 植物和土壤样品测定

土钻样品风干后挑出根和砾石,过100目筛,植物样品烘干后粉碎,凋落物样品风干后挑出杂质并粉碎,用于C、N、P元素的分析。

样品的全C和全N含量用C/N元素分析仪(2400 II CHNS/O; PerkinElmer, Boston, USA)测定。为获取土壤有机C含量,利用土壤无机C分析仪(Calci-meter 08.53, Eijkelkamp, Giesbeek, The Netherlands)测定了同一批土壤样品的土壤无机C含量,两者之差即为土壤有机C含量。全P含量用酸溶-钼锑抗比色法,用硫酸-高氯酸溶解植物或土壤样品中的P,再用钼锑抗比色法进行测定(John, 1970)。

土壤环刀样品在 105°C 下烘干并称干质量,挑出砾石后测定砾石的质量和体积,计算每一层土壤样品的容重和砾石含量。

1.3 其他数据来源

研究中所采用的数据还包括气候与植被分布数据。由于没有实地监测的气候数据, 研究采用WorldClim数据库(Hijmans *et al.*, 2005)来获取各样点的年平均气温和年降水量。灌丛植被分布图来源于中国科学院遥感与数字地球研究所提供的2010年中国土地覆被图(张磊等, 2014)。该分类图划分38类地物, 其中灌丛包含了常绿阔叶灌丛、落叶阔叶灌丛、常绿针叶灌丛以及稀疏灌丛(荒漠灌丛) 4种类型, 地面分辨率为30 m。由于我们的调查只涵盖了落叶阔叶灌丛和稀疏灌丛, 而且其他两类灌丛在中国北方分布面积很小(仅占北方灌丛总面积的0.4%), 所以我们只计算落叶阔叶灌丛和稀疏灌丛在中国北方的密度和储量。

1.4 C、N、P密度和储量计算

样地尺度植物各器官C、N、P储量可以由每种植物各器官样品C、N和P含量乘以相对应的生物量计算获得。凋落物C、N、P储量由C、N、P含量乘以相应质量获得。各层土壤有机C、全N和全P含量乘以对应的土壤容重(扣除砾石)可以计算出该层土壤有机C、N、P储量, 然后用累加法计算1 m深土壤的C、N、P储量。以土壤有机C密度计算为例, 其具体计算公式为:

$$SOCD = \sum(1-g_i) \times \rho_i \times SOC_i \times T_i$$

其中, SOC_D 为土壤有机C密度, g_i 为第*i*层土壤的砾石含量, ρ_i 为第*i*层土壤的容重, SOC_i 为第*i*层土壤的有机C含量, T_i 为第*i*层土壤的厚度。1 m深土壤N、P密度用相同的方法计算。

由于样方调查为坡面面积, 样地尺度计算所获得的生物量、凋落物以及土壤C、N、P密度需经坡度校正。校正方法是用地面投影面积(坡度面积与坡度(α)余弦值 $\cos\alpha$ 的乘积)代替坡面面积。

通过中国土地覆被图(张磊等, 2014)获得各省落叶阔叶灌丛、稀疏灌丛的分布面积(经坡度校正), 乘以各省两种类型灌丛的C、N、P密度计算出储量, 各省的C、N、P储量相加即为中国北方灌丛生态系统的C、N、P储量。

2 结果

2.1 中国北方灌丛生态系统C、N、P密度

中国北方灌丛调查样地的平均有机C及N、P密度分别为(69.8 ± 3.0) $Mg \cdot hm^{-2}$ 、(7.3 ± 0.3) $Mg \cdot hm^{-2}$ 、

(4.2 ± 0.2) $Mg \cdot hm^{-2}$ (平均值 \pm 标准误差)。其中, 生物量C、N、P密度分别为(5.1 ± 0.2) $Mg \cdot hm^{-2}$ 、($11.5 \times 10^{-2} \pm 0.5 \times 10^{-2}$) $Mg \cdot hm^{-2}$ 、($8.6 \times 10^{-3} \pm 0.4 \times 10^{-3}$) $Mg \cdot hm^{-2}$; 凋落物C、N、P密度分别为(1.4 ± 0.1) $Mg \cdot hm^{-2}$ 、($3.8 \times 10^{-2} \pm 0.3 \times 10^{-2}$) $Mg \cdot hm^{-2}$ 、($2.5 \times 10^{-3} \pm 0.2 \times 10^{-3}$) $Mg \cdot hm^{-2}$; 1 m深土壤有机C及N、P密度分别为(64.0 ± 0.3) $Mg \cdot hm^{-2}$ 、(7.1 ± 0.3) $Mg \cdot hm^{-2}$ 、(4.2 ± 0.2) $Mg \cdot hm^{-2}$ (表1)。

表1 中国北方主要灌丛的碳、氮、磷密度(平均值 \pm 标准误差)

Table 1 Carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) densities of major shrublands in Northern China (mean \pm SE)

	落叶阔叶灌丛 Deciduous broadleaf shrublands	稀疏灌丛 Sparse shrublands	总计 Total
样地数 Number of sites	329	104	433
碳密度 C density ($Mg \cdot hm^{-2}$)	86.1 ± 3.7	22.1 ± 2.0	69.8 ± 3.0
生物量 Biomass ($Mg \cdot hm^{-2}$)	6.1 ± 0.3	1.9 ± 0.3	5.1 ± 0.2
凋落物 Litter ($Mg \cdot hm^{-2}$)	1.5 ± 0.2	0.7 ± 0.1	1.4 ± 0.1
土壤有机碳 Soil organic C ($Mg \cdot hm^{-2}$)	78.5 ± 3.6	19.5 ± 1.9	64.0 ± 3.0
氮密度 N density ($Mg \cdot hm^{-2}$)	8.1 ± 0.3	2.6 ± 0.3	7.3 ± 0.3
生物量 Biomass ($10^{-2} Mg \cdot hm^{-2}$)	12.9 ± 0.6	6.4 ± 0.7	11.5 ± 0.5
凋落物 Litter ($10^{-2} Mg \cdot hm^{-2}$)	4.0 ± 0.4	1.8 ± 0.2	3.8 ± 0.3
土壤 Soil ($Mg \cdot hm^{-2}$)	7.9 ± 0.4	2.5 ± 0.3	7.1 ± 0.3
磷密度 P density ($Mg \cdot hm^{-2}$)	4.3 ± 0.2	3.7 ± 0.3	4.2 ± 0.2
生物量 Biomass ($10^{-3} Mg \cdot hm^{-2}$)	9.9 ± 0.5	3.6 ± 0.3	8.6 ± 0.4
凋落物 Litter ($10^{-3} Mg \cdot hm^{-2}$)	2.7 ± 0.2	0.9 ± 0.2	2.5 ± 0.2
土壤 Soil ($Mg \cdot hm^{-2}$)	4.3 ± 0.2	3.7 ± 0.3	4.2 ± 0.2

2.2 中国北方灌丛生态系统C、N、P密度与环境的关系

生物量C、N、P密度与年降水量、土壤养分含量都显著正相关($p < 0.001$), 尤其与年降水量和土壤N含量的相关度较高。然而它们与年平均气温的关系相对较弱, 只有P密度与年平均气温相关关系显著($p < 0.01$)(图1)。

凋落物C、N、P密度与年平均气温呈显著的负相关关系($p < 0.001$), 与年降水量有较显著的正相关关系(对于凋落物C、N, $p < 0.01$, 对于P, $p < 0.001$)(图2)。

1 m深土壤有机C与N、P密度随年平均气温升高显著降低($p < 0.001$), 而且土壤有机C与N密度随年降水量增加显著增加($p < 0.001$), 而P密度的变化趋势较弱(图3)。

2.3 中国北方灌丛生态系统C、N、P储量

研究区域灌丛总面积为 2.89×10^7 hm^2 , 约占

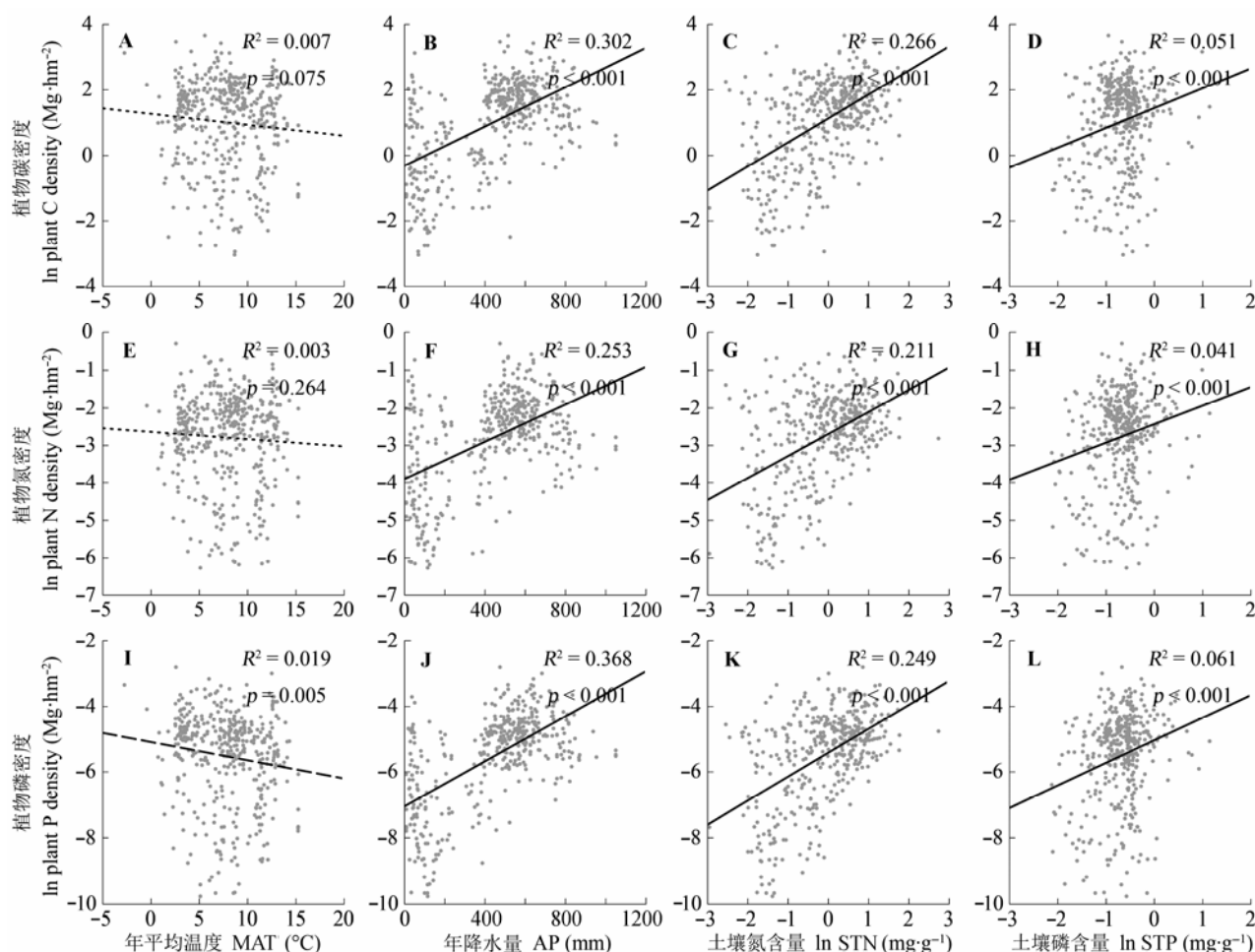


图1 中国北方灌丛生物量碳(A-D)、氮(E-H)、磷(I-L)密度与环境的关系(点线: $p > 0.01$; 短划线: $0.001 < p < 0.01$; 实线: $p < 0.001$)。

Fig. 1 Biomass carbon (C) (A-D), nitrogen (N) (E-H) and phosphorus (P) (I-L) densities for shrublands of Northern China in relation to environmental factors (dotted line: $p > 0.01$; dashed line: $0.001 < p < 0.01$; solid line: $p < 0.001$). AP, annual precipitation; MAT, mean annual temperature; STN, soil total nitrogen concentration; STP, soil total phosphorus concentration.

研究区陆地总面积的5.7%, 其中落叶阔叶灌丛和稀疏灌丛的总面积为 $2.88 \times 10^7 \text{ hm}^2$ 。总有机C及N、P储量分别为1.7 Pg、164.9 Tg、124.8 Tg。其中生物量C、N、P储量分别为128.4 Tg、3.1 Tg、0.2 Tg; 凋落物C、N、P储量分别为8.4 Tg、0.45 Tg、0.027 Tg; 1 m深土壤有机C与N、P储量分别为1.6 Pg、161.3 Tg、124.6 Tg (表2)。

3 讨论

3.1 中国北方灌丛生态系统C、N、P的密度和储量

本研究采用统一的调查、采样和测试方法, 计算了中国北方灌丛生态系统C、N、P储量分别为1.7 Pg、164.9 Tg、124.8 Tg。其中生物量C、N、P储量分别为128.4 Tg、3.1 Tg、0.2 Tg。与以往通过资料

整合以及采用统一的生物量-元素含量转换率进行的研究相比, 避免了不同采样方式带来的误差, 同时考虑了不同物种和不同区域植物元素含量的差异, 可以得到更准确的估算结果。

胡会峰等(2006)估算了中国主要灌丛类型的C密度, 其中温带、亚热带落叶灌丛、矮林的C密度为 $(6.24 \pm 0.88) \text{ Mg}\cdot\text{hm}^{-2}$, 与本研究计算出的落叶阔叶灌丛C密度 $6.1 \text{ Mg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 相当。但胡会峰等(2006)估算的中国灌丛植被总C密度为 $10.88 \text{ Mg}\cdot\text{hm}^{-2}$, 高于本研究的 $5.1 \text{ Mg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 。这一方面是因为本研究不包括生物量较高的常绿灌丛, 另一方面是因为本研究额外包含了生物量较低的稀疏灌丛。胡会峰等(2006)估算的在北方地区灌丛生态系统的植被C储量约为406.6 Tg, 高于本研究结果。这一差异主要来自于对北

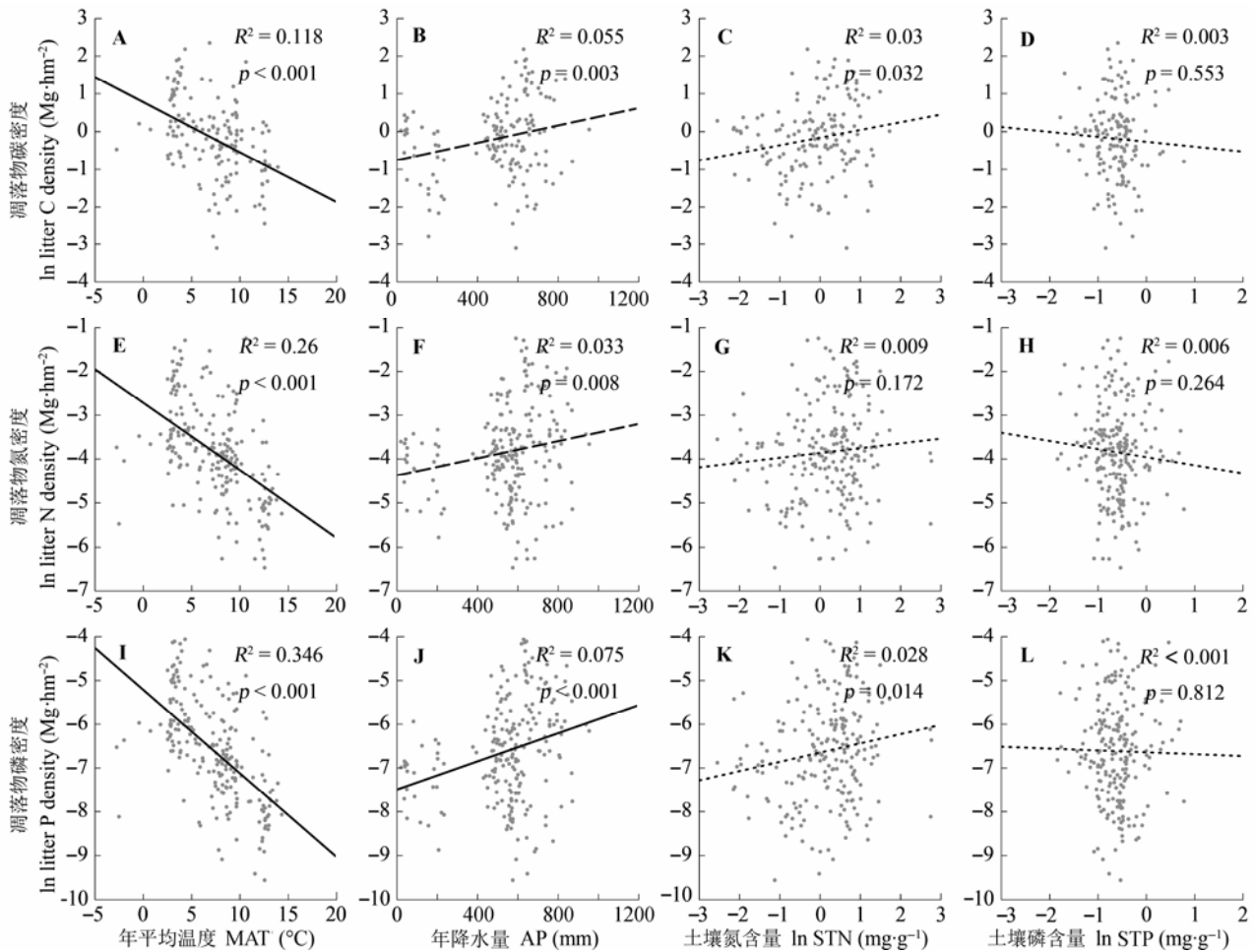


图2 中国北方灌丛凋落物碳(A–D)、氮(E–H)、磷(I–L)密度与环境的关系。不同线型和缩写的意义见图1。
Fig. 2 Litter carbon (C) (A–D), nitrogen (N) (E–H) and phosphorus (P) (I–L) densities for shrublands of Northern China in relation to environmental factors. Please see Fig. 1 for the meaning of different line types and abbreviations.

方灌丛面积的估算, 胡会峰等(2006)采用的植被图灌丛面积比本研究遥感获得的灌丛面积大了许多。

中国森林的平均植被C密度(周玉荣等, 2000; Fang *et al.*, 2001; 赵敏和周广胜, 2004; 方精云等, 2007)是中国北方灌丛的平均植被C密度的8倍以上, 这是因为森林生态系统能够承载的生物量密度大大超过了灌丛生态系统。不同研究对中国草地平均C密度的计算结果差异较大(Ni, 2002; 朴世龙等, 2004; Fan *et al.*, 2008; 方精云等, 2010), 但大体来看与灌丛的植被C密度相差较小(朴世龙等, 2004; 方精云等, 2010)。虽然由于分布面积的差异, 草地植被C储量大于灌丛C储量, 但如果从C密度角度出发, 灌丛植被C库的重要性并不弱于草地植被C库。

在中国北方灌丛生态系统中, 土壤是最大的有机C、N、P库。1 m深土壤有机C及N、P储量分别为1.6 Pg、161.3 Tg、124.6 Tg, 分别占生态系统总C、

N、P库的94.1%、97.8%和99.8%。对全球森林生态系统C库的研究表明, 森林生态系统的C库中有约2/3的C储存于土壤C库(Dixon *et al.*, 1994), 而对中中国草地生态系统C库的研究表明, 有约97%的C存在于土壤C库(方精云等, 2010)。中国北方灌丛生态系统的C库的分配介于森林与草地生态系统之间, 与草地更为相似。与Tian等(2006)和Yang等(2007)的结果相比, 中国北方灌丛的平均土壤N密度不到全国平均土壤N密度的1/2, 说明灌丛生态系统的土壤较为贫瘠。

3.2 中国北方灌丛生态系统C、N、P密度与环境的关系

生物量C、N、P密度随年降水量和土壤N、P含量增加显著升高, 其中年降水量的拟合优度最高。水分是中国北方植被分布和生长的限制因素, 水分的增加促进植物的生长(Bai *et al.*, 2008), 而C作为

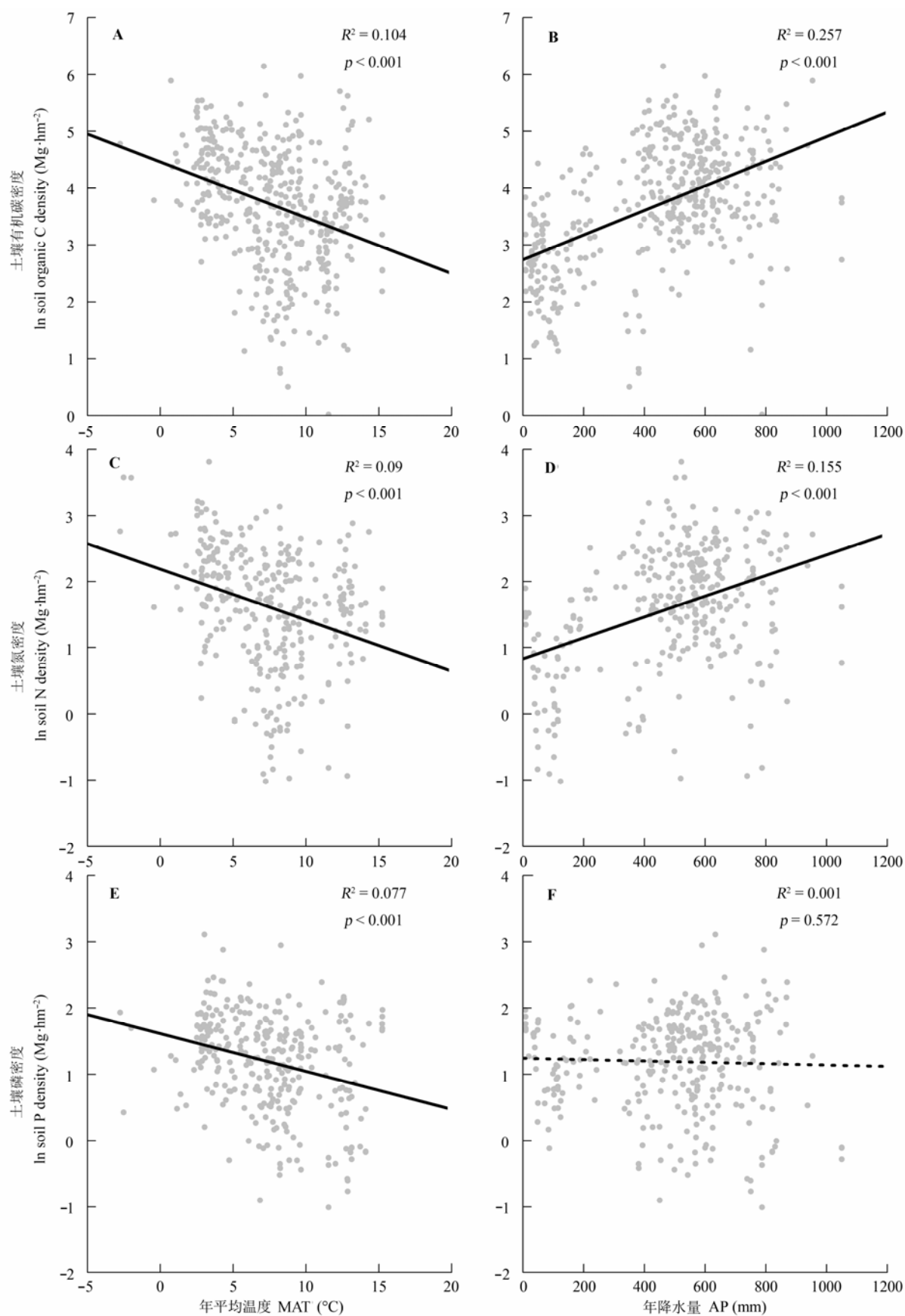


图3 中国北方灌丛土壤有机碳(A, B)、氮(C, D)、磷(E, F)密度与气候的关系。不同线型和缩写的意义见图1。

Fig. 3 Soil organic carbon (C) (A, B), nitrogen (N) (C, D) and phosphorus (P) (E, F) densities for shrubland of Northern China in relation to climatic factors. Please see Fig. 1 for the meaning of different line types and abbreviations.

表2 中国北方主要灌丛的碳、氮、磷储量

Table 2 Carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) storage of major shrublands in Northern China

灌丛植被型 Shrubland types	落叶阔叶灌丛 Deciduous broad- leaf shrublands	稀疏灌丛 Sparse shrublands	总计 Total
面积 Area (10 ⁴ hm ²)	1 828.6	1 050.4	2 879.0
碳储量 C storage (Tg)	1 537.6	183.5	1 721.1
生物量 Biomass	118.6	9.8	128.4
凋落物 Litter	8.2	0.2	8.4
土壤有机碳 Soil organic C	1 410.8	173.5	1 584.3
氮储量 N storage (Tg)	137.1	27.8	164.9
生物量 Biomass	2.8	0.3	3.1
凋落物 Litter	4.5	0.0	4.5
土壤 Soil	133.8	27.5	161.3
磷储量 P storage (Tg)	80.7	44.1	124.8
生物量 Biomass	0.2	0.0	0.2
凋落物 Litter	2.7	0.0	2.7
土壤 Soil	80.5	44.1	124.6

储量由各省区不同类型灌丛面积与该省区相应类型灌丛C、N、P平均密度的乘积加和得到,因此该数据不简单等同于表1的密度与总面积的乘积。

The element storage of each shrubland type is the sum of the area multiplied by corresponding C, N and P densities in each province, instead of the average element density in Table 1 multiplied by total area.

植物生物量最主要的组成元素,其密度也会随水分增加而增加。同理,N、P密度也与C密度一样随降水量增加而增加。除了水分以外,土壤养分含量的增加也会促进植物的生长(Chapin III, 1980; Chapin III *et al.*, 1986),所以生物量C、N、P密度也会相应增加。而土壤N含量与生物量C、N、P密度的拟合优度都比土壤P含量更高,这可能是由于中国北方灌丛生态系统的降水与土壤N含量有较强的相关性($r = 0.62$),降水可能会带来更多的N输入(N沉降和凋落物)(Brooks, 2003; Zhou *et al.*, 2009)。

与生物量不同,凋落物C、N、P密度都与温度负相关,而与降水量正相关。这可能是因为温度升高促进了微生物分解作用,减少凋落物量,从而减少凋落物C、N、P密度(Hobbie, 1996);而降水促进了凋落物输入,增加了凋落物的C、N、P密度(Zhou *et al.*, 2009)。

由于土壤中元素的耦合作用(Cleveland & Liptzin, 2007),土壤C、N密度随气候因子的变化相同。土壤中的C、N主要存在于土壤有机质中,以土壤C密度为例,温度升高促进了土壤有机质的分解,增加了土壤C流失(Schimel *et al.*, 1994; Jobbágy & Jackson, 2000),所以土壤C密度随着年平均气温升高而下降。降水增加则促进了植物生长,加速了有

机质的积累,提高了土壤C密度(Jobbágy & Jackson, 2000; Wynn *et al.*, 2006)。同理,土壤N密度也呈现出类似的格局(Post *et al.*, 1985; Cleveland & Liptzin, 2007)。中国北方灌丛生态系统的土壤C、N耦合还表现在土壤C、N密度的空间分布具有较高的相关性($r = 0.78$)。

3.3 中国北方灌丛生态系统C、N、P储量估算中的不确定性

本研究通过大范围调查我国北方典型灌丛样地中植物和凋落物的C、N、P含量以及1 m深土壤容重和有机C、N、P含量,结合遥感数据,估算了生态系统C、N、P储量。与以往研究相比,本研究的方法能够得到更加准确的估算结果。但是,本研究的估算中仍然具有如下来源的不确定性:(1)一些物种的标准株或样品采集数量不够,其相关生长方程或元素含量是利用近缘物种的调查或测试数据建立的。(2)对C、N、P储量的估算是将调查样地的平均C、N、P密度推广到同省份相同类型的植被。上述两个近似处理环节可能会对C、N、P储量的估算带来一些误差。补充调查数据将会减小这些误差和不确定性,从而更加准确地估算C、N、P储量。

基金项目 中国科学院战略先导性科技专项(XDA05050301)。

参考文献

- Bai YF, Wu JG, Xing Q, Pan QM, Huang JH, Yang DL, Han XG (2008). Primary production and rain use efficiency across a precipitation gradient on the Mongolia plateau. *Ecology*, 89, 2140–2153.
- Brooks ML (2003). Effects of increased soil nitrogen on the dominance of alien annual plants in the Mojave Desert. *Journal of Applied Ecology*, 40, 344–353.
- Chapin III FS (1980). The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11, 233–260.
- Chapin III FS, Vitousek PM, van Cleve K (1986). The nature of nutrient limitation in plant communities. *The American Naturalist*, 127, 48–58.
- Cleveland CC, Liptzin D (2007). C, N, P stoichiometry in soil, is there a 'Redfield ratio' for the microbial biomass? *Biogeochemistry*, 85, 235–252.
- Dixon RK, Solomon AM, Brown S, Houghton RA, Trexler MC, Wisniewski J (1994). Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science*, 263, 185–190.
- Ellert BH, Gregorich EG (1996). Storage of carbon, nitrogen and phosphorus in cultivated and adjacent forested soils of Ontario. *Soil Science*, 161, 587–603.
- Fan J, Zhong H, Harris W, Yu G, Wang S, Hu Z, Yue Y (2008).

- Carbon storage in the grasslands of China based on field measurements of above- and below-ground biomass. *Climatic Change*, 86, 375–396.
- Fang JY, Chen AP, Peng CH, Zhao SQ, Ci LJ (2001). Changes in forest biomass carbon storage in China between 1949 and 1998. *Science*, 292, 2320–2322.
- Fang JY, Guo ZD, Piao SL, Chen AP (2007). Terrestrial vegetation carbon sinks in China, 1981–2000. *Science China Earth Sciences*, 37, 804–812. (in Chinese) [方精云, 郭兆迪, 朴世龙, 陈安平 (2007). 1981~2000年中国陆地植被碳汇的估算. 中国科学: 地球科学, 37, 804–812.]
- Fang JY, Yang YH, Ma WH, Mohammad A, Shen HH (2010). Ecosystem carbon stocks and their changes in China's grasslands. *Science China Life Sciences*, 40, 566–576. (in Chinese) [方精云, 杨元合, 马文红, 安尼瓦尔·买买提, 沈海花 (2010). 中国草地生态系统碳库及其变化. 中国科学: 生命科学, 40, 566–576.]
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965–1978.
- Hobbie SE (1996). Temperature and plant species control over litter decomposition in Alaskan Tundra. *Ecological Monographs*, 66, 503–522.
- Hu HF, Wang ZH, Liu GH, Fu BJ (2006). Vegetation carbon storage of major shrublands in China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 30, 539–544. (in Chinese with English abstract) [胡会峰, 王志恒, 刘国华, 傅伯杰 (2006). 中国主要灌丛植被碳储量. 植物生态学报, 30, 539–544.]
- Jobbágy EG, Jackson RB (2000). The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications*, 10, 423–436.
- John MK (1970). Colorimetric determination of phosphorus in soil and plant materials with ascorbic acid. *Soil Science*, 109, 214–220.
- Ni J (2001). Carbon storage in terrestrial ecosystems of China, estimates at different spatial resolutions and their responses to climate change. *Climatic Change*, 49, 339–358.
- Ni J (2002). Carbon storage in grasslands of China. *Journal of Arid Environments*, 50, 205–218.
- Piao SL, Fang JY, He JS, Xiao Y (2004). Spatial distribution of grassland biomass in China. *Acta Phytocologica Sinica*, 28, 491–498. (in Chinese with English abstract) [朴世龙, 方精云, 贺金生, 肖玉 (2004). 中国草地植被生物量及其空间分布格局. 植物生态学报, 28, 491–498.]
- Post WM, Pastor J, Zinke PJ, Stangenberger AG (1985). Global patterns of soil nitrogen storage. *Nature*, 317, 613–616.
- Schimel DS, Braswell BH, Holland EA, McKeown R, Ojima DS, Painter TH, Parton WJ, Townsend AR (1994). Climatic, edaphic, and biotic controls over storage and turnover of carbon in soils. *Global Biogeochemical Cycles*, 8, 279–293.
- Tian H, Wang S, Liu J, Pan S, Chen H, Zhang C, Shi X (2006). Patterns of soil nitrogen storage in China. *Global Biogeochemical Cycles*, 20, GB1001. doi: 10.1029/2005GB002464.
- Wynn JG, Bird MI, Vellen L, Grand-Clement E, Carter J, Berry SL (2006). Continental-scale measurement of the soil organic carbon pool with climatic, edaphic, and biotic controls. *Global Biogeochemical Cycles*, 20, GB1007. doi: 10.1029/2005GB002576.
- Yang X, Tang ZY, Ji CJ, Liu HY, Ma WH, Mohhamot A, Shi ZY, Sun W, Wang T, Wu X, Yu SL, Yue M, Zheng CY (2014). Scaling of nitrogen and phosphorus across plant organs in shrubland biomes across Northern China. *Scientific Reports*, 4, 5488. doi: 10.1038/srep05448.
- Yang YH, Ma WH, Mohhamot A, Fang JY (2007). Storage, patterns and controls of soil nitrogen in China. *Pedosphere*, 17, 776–785.
- Zhang L, Wu BF, Li XS, Xing Q (2014). Classification system of China land cover for carbon budget. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 7158–7166. (in Chinese with English abstract) [张磊, 吴炳方, 李晓松, 邢强 (2014). 基于碳收支的中国土地覆被分类系统. 生态学报, 34, 7158–7166.]
- Zhao M, Zhou GS (2004). Carbon storage of forest vegetation and its relationship with climatic factors. *Scientia Geographica Sinica*, 24, 50–54. (in Chinese with English abstract) [赵敏, 周广胜 (2004). 中国森林生态系统的植物碳贮量及其影响因子分析. 地理科学, 24, 50–54.]
- Zhou XH, Talley M, Luo YQ (2009). Biomass, litter, and soil respiration along a precipitation gradient in southern Great Plains, USA. *Ecosystems*, 12, 1369–1380.
- Zhou YR, Yu ZL, Zhao SD (2000). Carbon storage and budget of major Chinese forest types. *Acta Phytocologica Sinica*, 24, 518–522. (in Chinese with English abstract) [周玉荣, 于振良, 赵士洞 (2000). 我国主要森林生态系统碳贮量和碳平衡. 植物生态学报, 24, 518–522.]

责任编辑: 谢宗强 责任编辑: 王 葳

返回目录

doi: 10.17521/cjpe.2016.0201

中国北方温带灌丛生物量的分布及其与环境的关系

杨 弦¹ 郭焱培¹ 安尼瓦尔·买买提² 刘鸿雁¹ 马文红³ 于顺利⁴ 唐志尧^{1*}

¹北京大学城市与环境学院, 北京 100871; ²中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011; ³内蒙古大学生命科学学院, 呼和浩特 010021; ⁴中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093

摘 要 目前对植物生物量分布格局和分配的研究多集中在森林和草地生态系统, 对灌丛的相关研究较少。灌丛是中国北方广泛分布的植被。研究灌丛生物量分布格局及其分配是对估算我国陆地生态系统碳库的重要补充。该文通过对中国北方温带灌丛的大范围野外调查和采样, 计算中国北方433个典型灌丛样地的生物量及其在各器官间的分配, 并研究它们与气候和土壤营养等环境因子的关系。结果表明: 中国北方温带灌丛平均生物量为12.5 t·hm⁻², 其中灌木层地上、地下生物量分别为4.5和5.4 t·hm⁻², 草本层地上、地下生物量分别为0.8和1.8 t·hm⁻²; 凋落物量为2.5 t·hm⁻²。不同类型中, 温带落叶灌丛、亚高山落叶阔叶灌丛、荒漠灌丛平均生物量分别为14.4、28.8和5.0 t·hm⁻²。东西部生物量分布差异较大, 东部温带落叶灌丛总生物量高于西部的荒漠灌丛。东部温带落叶灌丛中, 东北地区的灌丛生物量稍低于华北地区。灌木的地下-地上生物量比不随水分和土壤养分变化, 而叶-枝生物量比受水分影响, 在干旱区域叶-枝生物量比较低。

关键词 灌丛; 生物量密度; 地下-地上生物量比; 叶-枝生物量比

引用格式: 杨弦, 郭焱培, 安尼瓦尔·买买提, 刘鸿雁, 马文红, 于顺利, 唐志尧 (2017). 中国北方温带灌丛生物量的分布及其与环境的关系. 植物生态学报, 41, 22–30. doi: 10.17521/cjpe.2016.0199

Distribution of biomass in relation to environments in shrublands of temperate China

YANG Xian¹, GUO Yan-Pei¹, MOHAMMOT Anwar², LIU Hong-Yan¹, MA Wen-Hong³, YU Shun-Li⁴, and TANG Zhi-Yao^{1*}

¹College of Urban and Environmental Science, Peking University, Beijing 100871, China; ²Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Ürümqi 830011, China; ³College of Life Sciences, Inner Mongolia University, Hohhot 010021, China; and ⁴State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

Abstract

Aims Shrubland is one of the most widely distributed vegetation types in northern China. Previous studies on pattern and dynamics of plant biomass have been focused on forest and grassland ecosystems, while relevant knowledge on shrubland ecosystems is lacking. It is important to include shrublands in northern China to improve the accuracy in estimating the terrestrial ecosystem biomass in China.

Methods Based on investigations and samplings from 433 shrubland sites, we explored the distribution and allocation patterns of biomass in relation to climatic and soil nutrient factors of shrublands of temperate China.

Important findings The average shrubland biomass density in northern China is 12.5 t·hm⁻². It decreases significantly from temperate deciduous shrubland in northeast to desert shrubland in northwest. The average biomass density of temperate deciduous shrubland, alpine shrubland, and desert shrubland is 14.4, 28.8, and 5.0 t·hm⁻², respectively. Within temperate deciduous shrublands, plant biomass is lower in North China than in Northeast China. The average aboveground and belowground biomass density of shrub layer is 4.5 and 5.4 t·hm⁻², respectively; while that of grass layer is 0.8 and 1.8 t·hm⁻², respectively. Environmental factors affect biomass allocation across different plant organs. The belowground-aboveground biomass ratio of shrub exhibits no significant changes with environmental variables. The leaf-stem ratio increases with annual precipitation, and leaf biomass is low in arid region.

Key words shrubland biome; biomass density; belowground-aboveground biomass ratio; leaf-stem biomass ratio

Citation: Yang X, Guo YP, Mohhamot A, Liu HY, Ma WH, Yu SL, Tang ZY (2017). Distribution of biomass in relation to environments in shrublands of temperate China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 22–30. doi: 10.17521/cjpe.2016.0199

收稿日期Received: 2016-06-13 接受日期Accepted: 2016-07-23

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: zytang@urban.pku.edu.cn)

灌丛生态系统是我国重要的植被碳库(胡会峰等, 2006)。研究灌丛的生物量分布格局和分配是对我国估算整个陆地生态系统生物量的重要补充。然而, 由于研究数据的缺乏, 开展大尺度的灌丛生物量研究面临着巨大的困难。相对于森林和草地的生物量研究来说, 对我国灌丛的相应研究较少。国内对灌丛生物量的研究开始于20世纪80年代(姜凤岐和卢凤勇, 1982), 后来的一系列研究估算了不同类型灌丛的生物量密度(贺金生等, 1997; 罗天祥等, 1999; 陈遐林等, 2002; 刘国华等, 2003a, 2003b)。现有的灌丛生物量研究往往着眼于特定地区或特定类型的灌丛, 难以从区域尺度上反映灌丛生物量的分布格局。

植物为了适应不同的环境条件, 可能将资源分配到不同的器官, 植物各器官的生物量比值, 如地下-地上生物量比或根冠比反映了植物生物量在不同器官中的分配策略。根据植物生长的类经济学模型及平衡生长假说, 植物将资源分配到各个器官以使得生物量生产最大化, 当某一资源最为限制植物生长时, 植物将倾向于把更多生物量分配给获取该资源的器官(Bloom *et al.*, 1985; Chapin *et al.*, 1987)。例如在干旱或养分贫瘠的土壤中, 植物会增加根系的生长来加强对水和氮磷的吸收, 从而导致更高的地下-地上生物量比(Subbarao *et al.*, 1995; Turner & Haygarth, 2001)。随着植物密度的增加, 植物对光的竞争增强会使得叶生物量减少而茎生物量增加, 即叶-枝比减小, 这可能是由于茎的生长可以使得叶处于群落上层, 从而获得更多的光(Poorter *et al.*, 2012)。Markestijn和Poorter (2009)发现, 降水对热带森林生态系统地下-地上生物量比具有重要的影响, 一般而言, 干旱地区的森林具有较大的地下生物量, 而湿润地区的森林地下生物量较小, 因此其地下-地上生物量比随着降水增加而减小。王妮等(2008)认为中国北方草地地下-地上生物量比随温度变化不明显, 随降水增加而降低; 但Yang等(2010)认为中国草地的地下-地上生物量比与温度降水都没有显著关系。与之相比, 对灌丛生物量分配的研究依旧主要关注特定地区和特定类型的灌丛(王勇军等, 2010; 雷蕾等, 2011; 高巧等, 2014; 钟泽兵等, 2014), 缺乏大尺度研究。

灌丛广泛分布于我国北方地区, 占据了大量森林和草地无法发育的生境。研究北方灌丛的生物量

分布格局和分配策略能够加深对环境胁迫下的植物群落状况的认识。中国北方灌丛中的灌木植物基本为落叶灌木, 将其作为研究对象能排除常绿和落叶生活型差异造成的误差; 另一方面, 干旱是中国北方植物生长的主要限制因子(Bai *et al.*, 2008), 将中国北方作为研究区域有助于深入理解水分对灌丛植被生物量及其分配策略的影响。因此, 我们以中国北方所有的灌丛作为研究对象, 估算了灌丛生物量在中国北方的分布格局以及气候和土壤因子对灌丛生物量分配的影响。

1 材料和方法

1.1 调查和采样

研究区域包括了我国北方14个省级行政区, 即北京、天津、河北、山西、内蒙古、辽宁、吉林、黑龙江、山东、河南、陕西、甘肃、宁夏、新疆。在研究区域内, 我们共调查了433个典型灌丛样地, 包括321个落叶阔叶灌丛样地、4个亚高山灌丛样地及108个荒漠灌丛样地(图1)。样地跨越了19.8°纬度(32.6°–52.4° N)和57.2°经度(75.6°–132.8° E), 年平均气温范围为–2.7–15.2 °C, 年降水量为8.1–1 049.9 mm。

每个样地设置了3个5 m × 5 m的重复样方, 记录样方的各环境因子(包括经纬度、海拔、坡度、坡向等)和群落概况(包括群落类型、优势种、盖度等)。为准确测量样地灌木生物量, 在群落调查时按照优势物种的外貌将灌丛分为3个类型: 散生型灌丛、密枝型灌丛、匍匐型灌丛。散生型灌丛由分支明确、枝干可数的灌木组成, 如山杏(*Armeniaca sibirica*)灌丛; 密枝型灌丛由分支不明确、枝干不可数的灌木组成, 如荆条(*Vitex negundo* var. *heterophylla*)灌丛; 匍匐型灌丛由丛状或贴地生长的灌木组成, 如小蓬(*Nanophyton erinaceum*)灌丛。采用不同方式调查不同类型灌丛的生物量。散生型灌丛的生物量通过标准株法获得, 在调查中记录样方内每株灌木的基径和株高, 并在样方附近选择几株优势物种的标准株, 测量其基径和株高, 分器官(根、茎、叶)收获、称质量并取样, 样品称鲜质量后装入布袋带回实验室。密枝型灌丛的生物量通过收获法获得, 在每个样方内选择有代表性的2 m × 2 m小样方, 对每个物种分器官(根、茎、叶)收获、称质量并取样, 样品称鲜质量后装入布袋带回实验室。匍匐型灌丛生物量

也通过标准株法获得, 在调查中记录样方内每丛灌木的冠幅长短轴长度和高度, 并在样方附近选择几丛优势物种的标准株, 测量其冠幅长短轴长度和高度, 对每个物种分器官(根、茎、叶)收获、称量并取样, 样品称鲜质量后装入布袋带回实验室。

草本层和凋落物层生物量采用收获法获得, 在每个样方选择1 m × 1 m的小样方, 依次收获草地上部分、凋落物和草本地地下部分, 称鲜质量并取样, 样品称鲜质量后装入布袋带回实验室。

为测定土壤元素含量, 在每个样方沿对角线用土钻在0–10、10–20、20–30、30–50、50–70、70–100 cm处采集土样并带回用于实验测定。

1.2 生物量测定

将野外采集的灌木、草本和凋落物样品放入烘箱, 在65 °C下烘干至恒质量, 称其干质量。对于所有样方的草本层和凋落物, 以及密枝灌丛类型的灌木层, 其干质量生物量由公式(1)算得:

$$\text{生物量} = (\text{总鲜质量} \times \text{样品干质量}) / \text{样品鲜质量} \quad (1)$$

散生和匍匐灌丛类型的灌木层生物量采用标准株法计算。首先分种建立标准株地上生物量和测量因子之间的相关生长关系(公式(2)、(3)):

$$\log AGB_{A'} = a + b \log (D^2 \times H) \quad (2)$$

$$\log AGB_{C'} = a + b \log (d1 \times d2 \times H) \quad (3)$$

其中, AGB 为地上生物量, A' 和 C' 分别代表散生型和匍匐型灌丛标准株, D 为基径, $d1$ 和 $d2$ 分别为冠幅长短轴长度, H 为株高, a 和 b 为参数。

利用标准株地上生物量和测量因子之间的相关生长关系, 计算样方内所有植株的地上生物量, 求和得到样方内灌木层地上总生物量。

茎和叶的生物量按照地上生物量和样品或标准株的茎叶干质量比计算得到。灌木地下生物量通过建立每个物种标准株的地上、地下生物量相关生长关系计算(公式(4)):

$$\log BGB_i = a + b \log (AGB_i) \quad (4)$$

其中, AGB_i 和 BGB_i 分别为物种*i*标准株的地上、地下生物量, a 和 b 为参数。

利用标准株地上、地下生物量的相关生长关系, 计算样方内所有植株地下生物量, 求和得到样方内灌木层地下总生物量。

1.3 土壤元素含量测定

野外采集的土壤样品经风干后带回实验室, 挑选出砾石和粗根, 研磨过2 mm筛, 并采用静电吸附

法去除细根。各层土壤样品的全碳和全氮含量用C/N元素分析仪(2400II CHNS/O, PerkinElmer, Boston, USA)测定。土壤全磷含量采用酸溶-钼锑抗比色法测定, 即用硫酸-高氯酸溶解土壤中的磷, 用钼锑抗比色法测定。由于各层土壤的元素含量具有很强的相关性, 本研究数据分析中仅使用0–10 cm土壤的元素含量。

1.4 其他数据来源

各样点年平均气温(MAT)和年降水量(AP)数据来自于WorldClim数据库(<http://www.worldclim.org/>, 空间分辨率1 km × 1 km)(Hijmans *et al.*, 2005)。

各灌丛群系的空间分布来自于1:100万中国植被图(中国科学院中国植被图编辑委员会, 2007)。

1.5 数据分析

每种植被型的灌木层地上、地下平均生物量, 草本层地上、地下平均生物量, 以及平均凋落物量用调查样地相应生物量的平均值代表。每种植被类型灌木层和草本层总生物量分别用其地上、地下平均生物量加和计算, 地上和地下总生物量分别用对应的灌木层和草本层平均生物量加和计算。

以各省的群系为基础, 计算同一省份同一群系的所有样地平均生物量密度, 根据1:100万中国植被图(中国科学院中国植被图编辑委员会, 2007), 计算中国北方灌丛植被的生物量密度。将面积较小的群系, 合并到同一省份物种组成相似的较大群系中。由于亚热带灌丛在研究区域中所占面积很小, 而且在野外调查中没有包括, 分析中用同省份优势种亲缘关系相近或者形态相似的落叶阔叶灌丛样地的结果进行估算, 因此并入了落叶阔叶灌丛进行分析。空间数据的处理、计算和绘图在ArcGIS 10.3中完成。

调查样地的生物量与环境因子的关系采用一般线性回归分析, 使用R软件完成(R Core Team, 2015)。

2 结果

2.1 中国北方温带灌丛生态系统植被生物量密度

中国北方灌丛植被平均生物量为12.5 t·hm⁻², 其中灌木层地上、地下平均生物量分别为(4.5 ± 0.3)和(5.4 ± 0.4) t·hm⁻², 草本层地上、地下平均生物量分别为(0.8 ± 0.0)和(1.8 ± 0.1) t·hm⁻²。不同区域生物量变异较大, 东部温带落叶灌丛生物量高于西部的荒漠灌丛, 东部温带落叶灌丛生物量一般高于10

$t \cdot hm^{-2}$, 而西部荒漠区低于 $5.0 t \cdot hm^{-2}$ (图2)。其中温带落叶灌丛、亚高山落叶阔叶灌丛、荒漠灌丛3种植被型平均生物量分别为14.4、28.8和 $5.0 t \cdot hm^{-2}$, 其中

平均地上生物量分别为6.0、13.0和 $2.5 t \cdot hm^{-2}$; 平均生物量分别为8.4、15.8和 $2.5 t \cdot hm^{-2}$ 。3种灌丛类型平均凋落物量分别为 (2.6 ± 0.2) 、 (2.2 ± 0.5) 和 $(1.4$

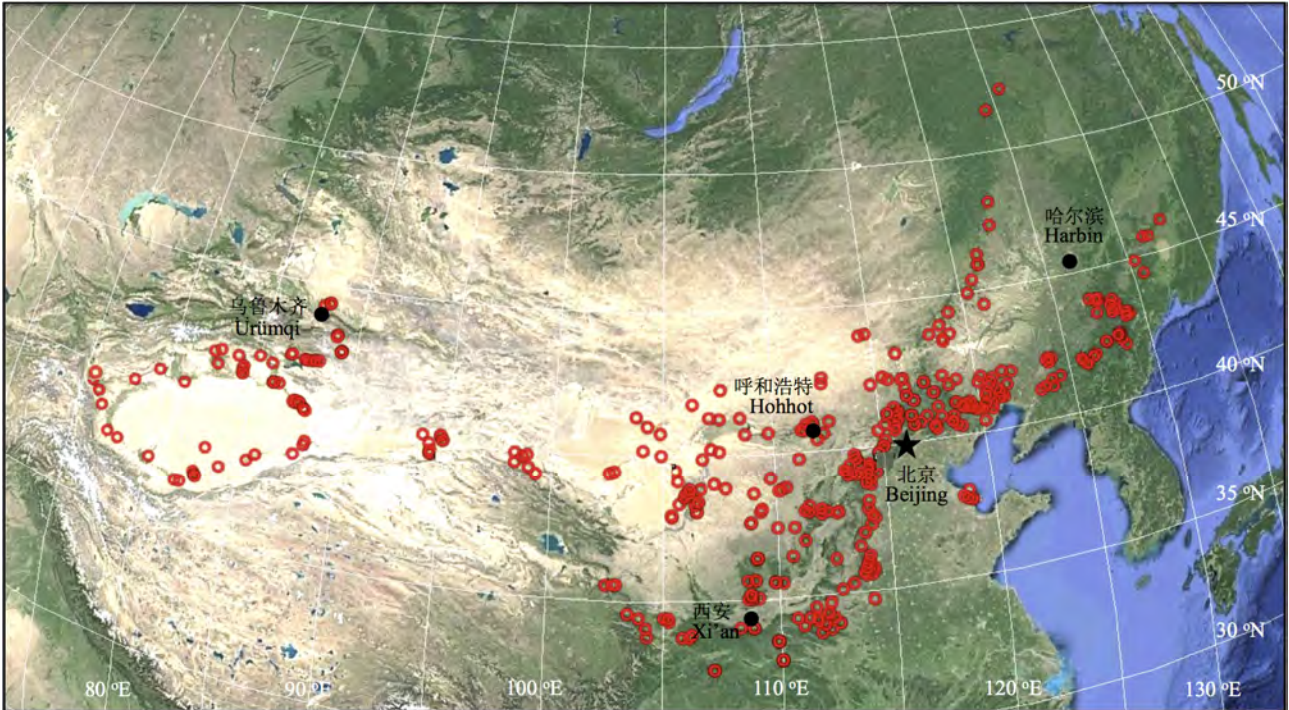


图1 样地分布图。
Fig. 1 Distribution of sampling sites.

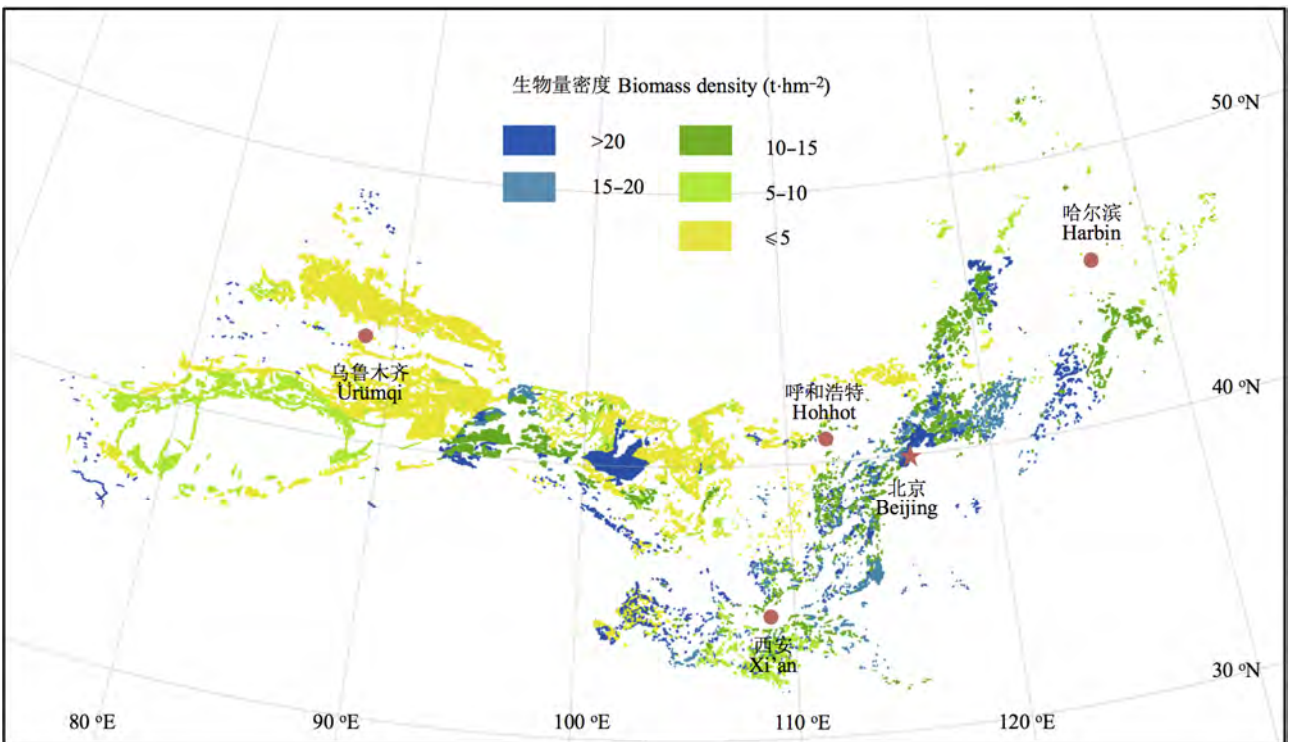


图2 中国北方温带灌丛植被总生物量空间分布格局。
Fig. 2 Spatial distribution of vegetation biomass in shrubland of the northern China.

± 0.2) $t \cdot hm^{-2}$ (表1)。

灌木层和草本层植物地下生物量(图3B、3D、3F)均高于地上生物量(图3A、3C、3E)。东部温带落叶灌丛灌木层植物地上(>5.2 vs. $<2.0 t \cdot hm^{-2}$)和地下生物量(>6.5 vs. $<2.0 t \cdot hm^{-2}$)均略高于西部荒漠区(图3A、3B)。草本层生物量在东西部差异较大,草本层地上和地下生物量都小于 $0.2 t \cdot hm^{-2}$ 的灌丛大部分出现在西部荒漠地区,而草本层地上生物量超

过 $0.9 t \cdot hm^{-2}$ 、地下生物量超过 $1.0 t \cdot hm^{-2}$ 的灌丛大部分出现在东部(图3C、3D)。草本层生物量远低于灌木植物,但草本层在空间分布上的差异加大了东西部地上、地下总生物量的差异(图3E、3F)。

2.2 中国北方灌丛地下-地上及叶-枝生物量分配格局

由于亚高山落叶阔叶灌丛调查样地数量少,因此只对温带落叶灌丛和荒漠灌丛灌木的地下-地上生物量比及叶-枝生物量比进行了分析。温带落叶灌

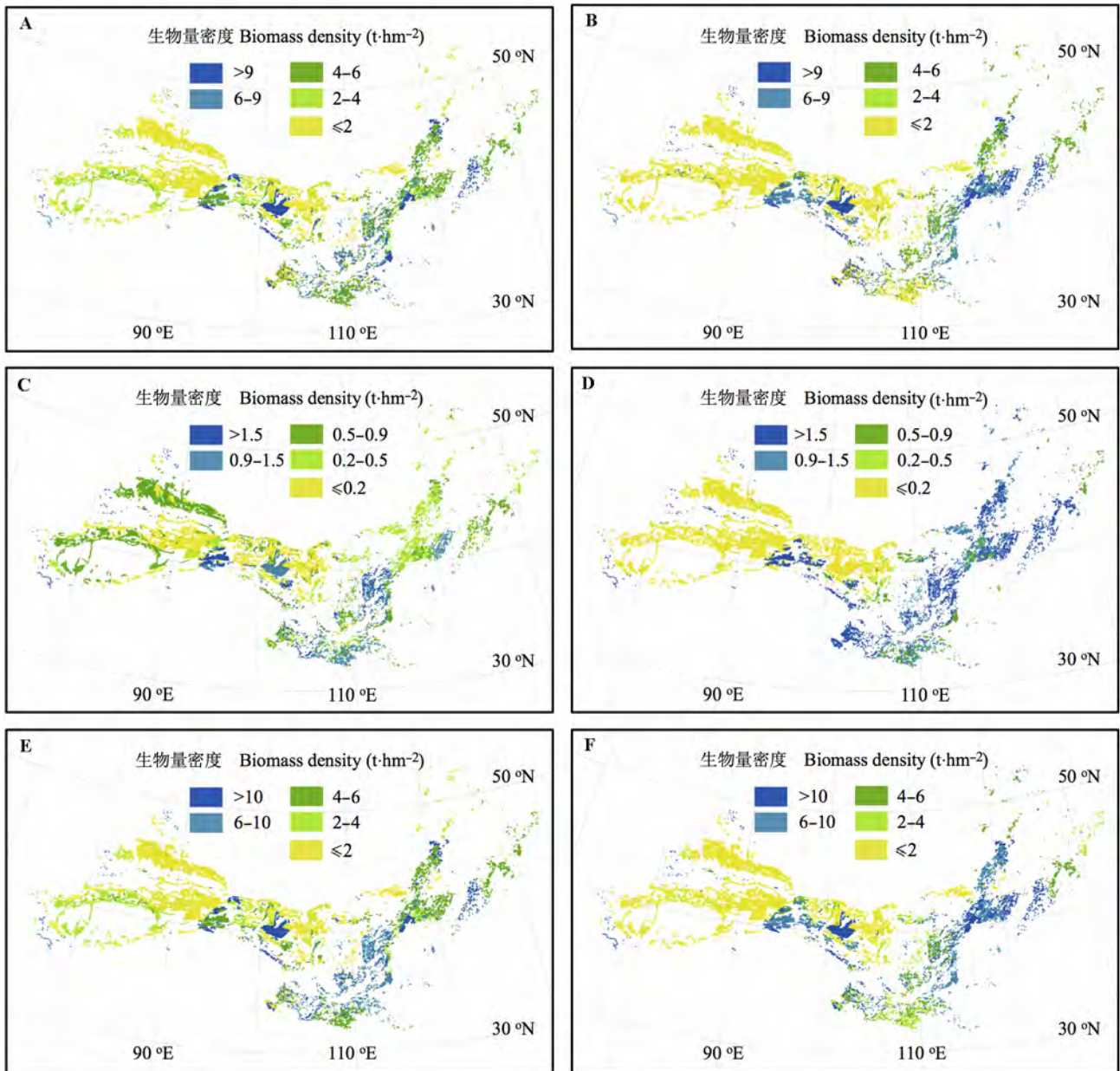


图3 中国北方灌丛不同组分生物量分布。A, 灌木层地上生物量。B, 灌木层地下生物量。C, 草本层地上生物量。D, 草本层地下生物量。E, 总地上生物量。F, 总地下生物量。

Fig. 3 Spatial distributions of above and belowground biomass in shrubland of the northern China. A, Aboveground biomass of shrub layer. B, Belowground biomass of shrub layer. C, Aboveground biomass of herb layer. D, Belowground biomass of herb layer. E, Total aboveground biomass. F, Total belowground biomass.

表1 中国北方主要灌丛植被型的生物量密度

Table 1 Biomass density of major shrubland types of Northern China

灌丛类型 Shrubland type	温带落叶灌丛 Temperate deciduous shrublands (mean ± SE)	亚高山落叶灌丛 Alpine shrublands (mean ± SE)	荒漠灌丛 Desert shrublands (mean ± SE)	所有 Overall (mean ± SE)
样地数 No. of study site	321	4	108	433
生物量 Biomass (t·hm ⁻²)	14.4	28.8	5.0	12.5
地上生物量 Aboveground biomass	6.0	13.0	2.5	5.3
灌木层 Shrub layer	5.2 ± 0.3	12.2 ± 4.3	2.0 ± 0.3	4.5 ± 0.3
草本层 Herb layer	0.8 ± 0.0	0.8 ± 0.2	0.4 ± 0.1	0.8 ± 0.0
地下生物量 Belowground biomass	8.4	15.8	2.5	7.2
灌木层 Shrub layer	6.5 ± 0.4	13.2 ± 6.4	2.0 ± 0.5	5.4 ± 0.4
草本层 Herb layer	1.9 ± 0.1	2.6 ± 0.3	0.5 ± 0.1	1.8 ± 0.1
凋落物量 Litterfall (t·hm ⁻²)	2.6 ± 0.2	2.2 ± 0.5	1.4 ± 0.2	2.5 ± 0.2

SE, 标准误差。

SE, standard error.

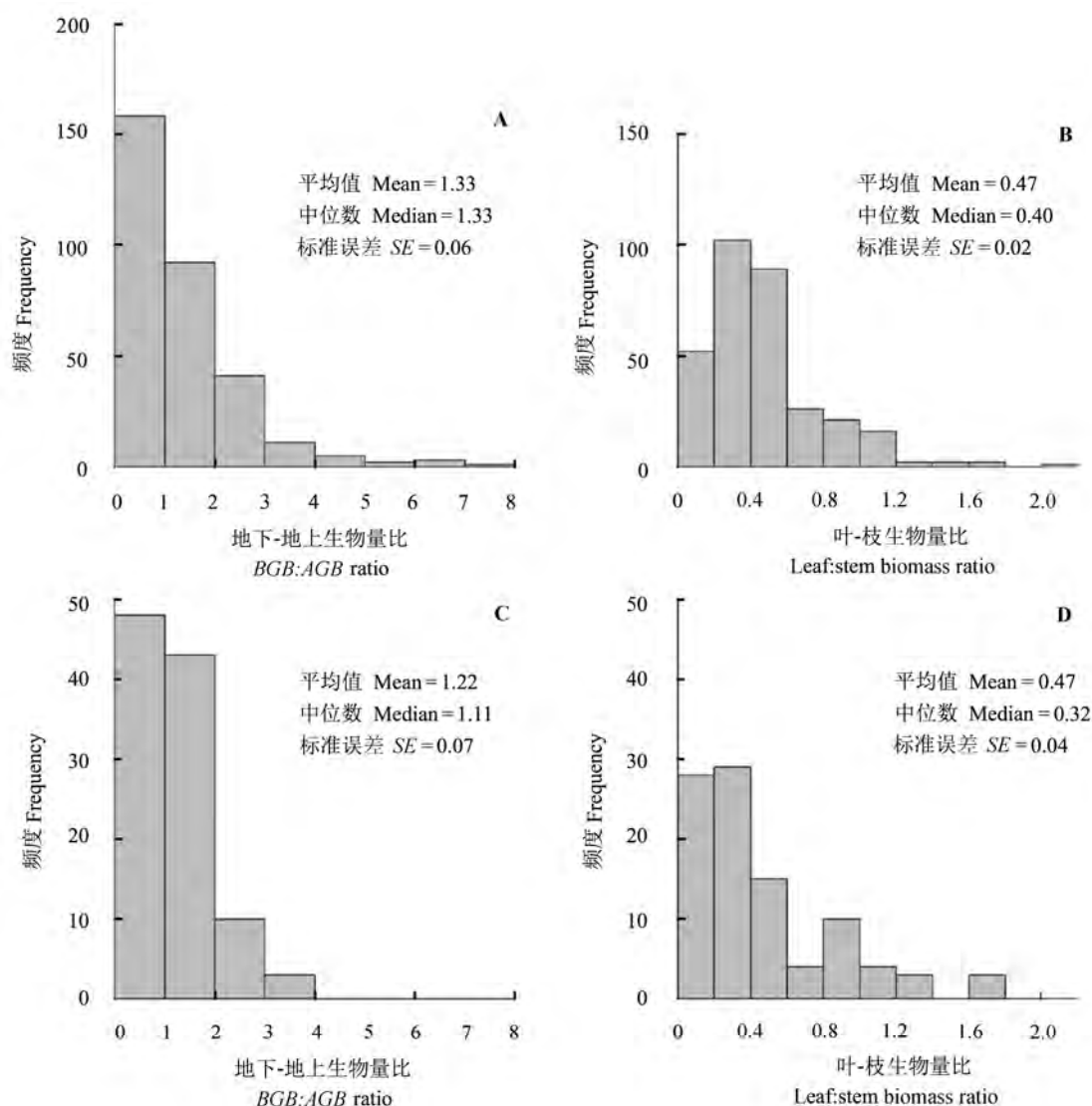


图4 中国北方温带落叶灌丛和荒漠灌丛灌木地下-地上生物量比和叶-枝生物量比频率分布, A, 温带落叶灌丛从地下-地上生物量比, B, 温带落叶灌丛从叶-枝生物量比, C, 荒漠灌丛从地下-地上生物量比, D, 荒漠灌丛从叶-枝生物量比。

Fig. 4 Frequency distributions of belowground:aboveground biomass ratio (BGB:AGB) and leaf:stem biomass ratio of shrubs in the temperate deciduous shrubland and desert shrubland of the northern China. A, Belowground:aboveground biomass ratio in the temperate deciduous shrubland. B, Leaf:stem biomass ratio in the temperate deciduous shrubland. C, Belowground: aboveground biomass ratio in the desert shrubland. D, Leaf:stem biomass ratio in the desert shrubland.

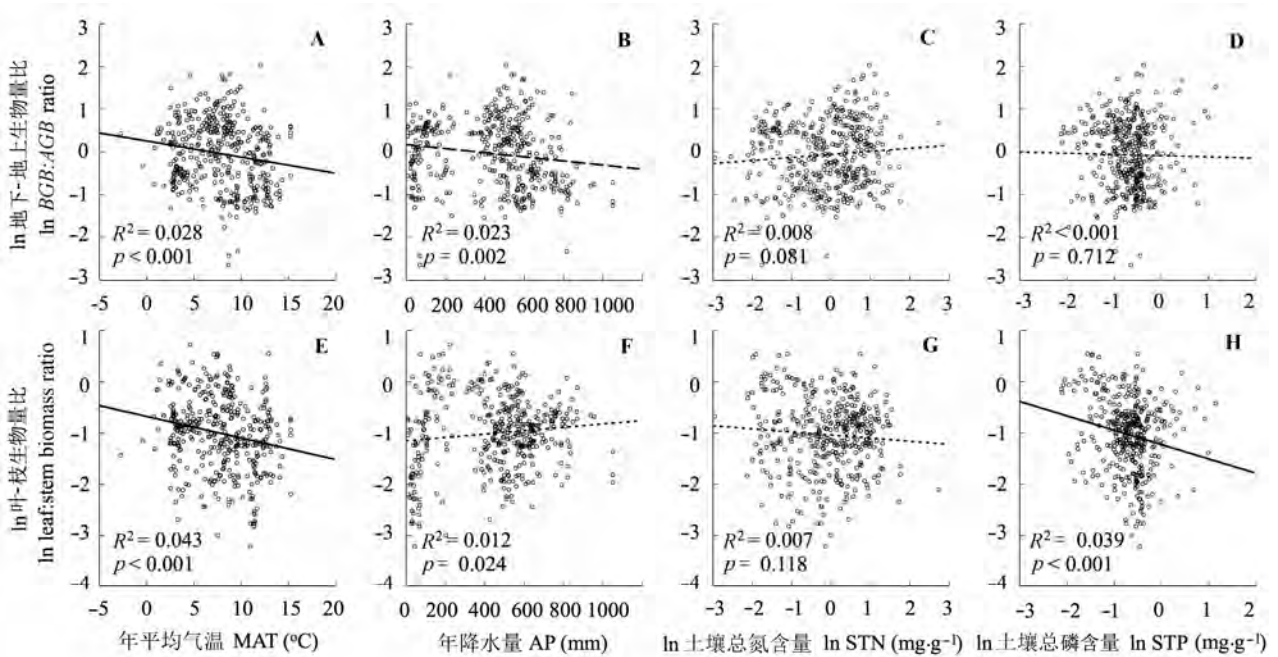


图5 中国北方灌丛地下-地上生物量比(A-D)和叶-枝生物量比(E-H)与环境的关系。点线: $p > 0.01$; 短划线: $0.001 < p < 0.01$; 实线: $p < 0.001$ 。

Fig. 5 Distribution of belowground:aboveground biomass ratio (A–D) and leaf:stem biomass ratio (E–H) in shrubland of the northern China in relation to environmental variables. Fitted lines show significant relationships (dotted line: $p > 0.01$; dashed line: $0.001 < p < 0.01$; solid line: $p < 0.001$). AGB, aboveground biomass; BGB, belowground biomass. MAT, mean annual temperature; AP, annual precipitation; STN, soil total nitrogen concentration; STP, soil total phosphorus concentration.

从灌木的地下-地上和叶-枝生物量比变异比荒漠灌丛大。温带落叶灌丛灌木的平均地下-地上生物量比为 (1.33 ± 0.06) , 平均叶-枝生物量比为 (0.47 ± 0.02) , 荒漠灌丛的平均地下-地上生物量比为 (1.22 ± 0.07) , 平均叶-枝生物量比为 (0.47 ± 0.04) (图4)。

中国北方灌丛灌木地上-地下生物量比随年平均气温、年降水量增加而显著减少(年平均气温: $p < 0.001$, 年降水量: $p = 0.002$), 但随土壤氮和磷含量的变化无显著变化规律($p > 0.05$)。灌木层叶-枝生物量比随年平均气温和土壤磷增加而显著降低($p < 0.001$), 但随年降水的增加趋势较弱($p = 0.024$), 随土壤磷无显著的变化趋势($p > 0.05$)(图5)。

3 讨论

研究区域内, 灌丛植被生物量变异较大, 这种差异在不同层次均有所体现, 但其地上-地下生物量分配较为一致。灌木地下-地上生物量比受土壤营养的影响不显著($p > 0.05$), 受水分影响的显著性也较低($p = 0.002$)。这一结果与Yang等(2009)对青藏高原高寒草地地上-地下生物量比的研究结果一致。根据平衡生长假说(Bloom *et al.*, 1985; Chapin *et al.*, 1987), 植物会权衡生物量在各个器官间的分配来

适应不同的水分、光照或养分条件, 使其生长速率达到最大值。比如, 在水分、养分缺乏的条件下, 植物的生物量将更多分配到地下部分。本研究对地下-地上生物量比的研究结果不能支持这一假说。McCarthy和Enquist (2007)利用全球森林的生物量数据对平衡生长假说进行了验证, 认为该假说只适用于种内生物量分配, 而不适用于种间生物量分配的比较。在种间, 不同植物可能通过其他方式来适应环境, 例如改变各器官间元素分配(Yang *et al.*, 2014)。灌木叶-枝生物量比随年平均气温升高而显著降低, 却随年降水量增加而增加, 可能是由于随着温度增加蒸腾作用增强, 植物为了减少水分的丧失, 通过调整生长分配模式来减少叶生物量来适应干旱(Marke-teijn & Poorter, 2009)。另外, 还有很多旱生灌木的叶片退化, 利用绿色的同化枝或叶轴进行光合作用。因此, 随着降水的减少, 植物叶-枝生物量比降低。

通过对中国北方温带灌丛分布区的大范围野外调查, 本文计算了中国北方灌丛植物的生物量及植物各器官生物量的分配比例, 并结合植被分布, 研究了灌丛生态系统生物量密度分布格局, 为估算灌丛生态系统的碳储量奠定了基础。结果表明, 中国

北方温带灌丛平均生物量为 $12.5 \text{ t}\cdot\text{hm}^{-2}$, 其中灌木层地上、地下平均生物量分别为 4.5 和 $5.4 \text{ t}\cdot\text{hm}^{-2}$, 草本层地上、地下平均生物量分别为 0.8 和 $1.8 \text{ t}\cdot\text{hm}^{-2}$, 凋落物量为 $2.5 \text{ t}\cdot\text{hm}^{-2}$ 。不同类型中, 温带落叶灌丛、亚高山落叶阔叶灌丛、荒漠灌丛平均生物量分别为 14.4 、 28.8 和 $5.0 \text{ t}\cdot\text{hm}^{-2}$ 。东西部生物量分布差异较大。环境对生物量在各器官的分配有一定影响, 灌木的地下-地上生物量比不随水分和土壤养分变化而变化, 而叶-枝生物量比受水分影响, 在干旱区域叶-枝生物量比较低。本研究的估算中也存在一定的不确定性, 主要原因是一些分布面积较小的灌丛类型的生物量采用优势种亲缘关系相近或者形态相似的样地平均值代替, 一些数量较少或采集困难的物种的相关生长方程利用近缘物种的标准株建立, 这可能会造成对某些物种和灌丛类型生物量估算的误差。随着调查数据的补充, 此类误差将会减小。

基金项目 中国科学院战略先导性科技专项(XDA05050301和XDA05050700)和科技部科技基础性工作专项(2011FY110300)。

参考文献

- Bai Y, Wu J, Xing Q, Pan Q, Huang J, Yang D, Han X (2008). Primary production and rain use efficiency across a precipitation gradient on the Mongolia plateau. *Ecology*, 89, 2140–2153.
- Bloom AJ, Chapin FS, Mooney HA (1985). Resource limitation in plants—An economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16, 363–392.
- Chapin FS, Bloom AJ, Field CB, Waring RH (1987). Plant responses to multiple environmental factors. *Bioscience*, 37, 49–57.
- Chen XL, Ma QY, Kang FF, Cao WQ, Zhang GH, Chen ZW (2002). Studies on the biomass and productivity of typical shrubs in Taiyue Mountain, Shanxi Province. *Forest Research*, 15, 304–309. (in Chinese with English abstract) [陈遐林, 马钦彦, 康峰峰, 曹文强, 张国华, 陈宗伟 (2002). 山西太岳山典型灌木林生物量及生产力研究. 林业科学研究, 15, 304–309.]
- Gao Q, Yang XC, Yin CY, Liu Q (2014). Estimation of biomass allocation and carbon density in alpine dwarf shrubs in Garzê Zangzu Autonomous Prefecture of Sichuan Province, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 355–365. (in Chinese with English abstract) [高巧, 阳小成, 尹春英, 刘庆 (2014). 四川省甘孜藏族自治州高寒矮灌丛生物量分配及其碳密度的估算. 植物生态学报, 38, 355–365.]
- He JS, Wang QB, Hu D (1997). Studies on the biomass of typical shrubland and their regeneration capacity after cutting. *Acta Phytoecologica Sinica*, 21, 512–520. (in Chinese with English abstract) [贺金生, 王其兵, 胡东 (1997). 长江三峡地区典型灌丛的生物量及其再生能力. 植物生态学报, 21, 512–520.]
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965–1978.
- Hu HF, Wang ZH, Liu GH, Fu BJ (2006). Vegetation carbon storage of major shrublands in China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 30, 539–544. (in Chinese with English abstract) [胡会峰, 王志恒, 刘国华, 傅伯杰 (2006). 中国主要灌丛植被碳储量. 植物生态学报, 30, 539–544.]
- Jiang FQ, Lu FY (1982). The model of estimating above-ground biomass of *Caragana microphylla* brush. *Acta Ecologica Sinica*, 2, 103–110. (in Chinese with English abstract) [姜凤岐, 卢凤勇 (1982). 小叶锦鸡儿灌丛地上生物量的预测模式. 生态学报, 2, 103–110.]
- Lei L, Liu XD, Wang SL, Li Y, Zhang XL (2011). Assignment rule of alpine shrubs biomass and its relationships to environmental factors in Qilian Mountains. *Ecology and Environmental Sciences*, 20, 1602–1607. (in Chinese with English abstract) [雷蕾, 刘贤德, 王顺利, 李毅, 张学龙 (2011). 祁连山高山灌丛生物量分配规律及其与环境因子的关系. 生态环境学报, 20, 1602–1607.]
- Liu GH, Zhang JY, Zhang YX, Zhou JY, Guan WB, Ma KM, Fu BJ (2003a). Distribution regulation of aboveground biomass of three main shrub types in the dry valley of Minjiang River. *Journal of Mountain Science*, 21, 24–32. (in Chinese with English abstract) [刘国华, 张洁瑜, 张育新, 周建云, 关文彬, 马克明, 傅伯杰 (2003a). 岷江干旱河谷三种主要灌丛地上生物量的分布规律. 山地学报, 21, 24–32.]
- Liu GH, Ma KM, Fu BJ, Guan WB, Kang YX, Zhou JY, Liu SL (2003b). Aboveground biomass of main shrubs in dry valley of Minjiang River. *Acta Ecologica Sinica*, 23, 1757–1764. (in Chinese with English abstract) [刘国华, 马克明, 傅伯杰, 关文彬, 康永祥, 周建云, 刘世梁 (2003b). 岷江干旱河谷主要灌丛类型地上生物量研究. 生态学报, 23, 1757–1764.]
- Luo TX, Li WH, Luo J, Wang QJ (1999). A comparative study on biological production of major vegetation types on the Tibetan Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 19, 823–831. (in Chinese with English abstract) [罗天祥, 李文华, 罗辑, 王启基 (1999). 青藏高原主要植被类型生物生产量的比较研究. 生态学报, 19, 823–831.]
- Markestijn L, Poorter L (2009). Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to

- drought- and shade-tolerance. *Journal of Ecology*, 97, 311–325.
- McCarthy MC, Enquist BJ (2007). Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation. *Functional Ecology*, 21, 713–720.
- Poorter H, Niklas KJ, Reich PB, Oleksyn J, Poot P, Mommer L (2012). Biomass allocation to leaves, stems and roots: Meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, 193, 30–50.
- R Core Team (2015). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>. Cited: 2015-12-10.
- Subbarao GV, Johansen C, Slinkard AE, Nageswara Rao RC, Saxena NP, Chauhan YS, Lawn RJ (1995). Strategies for improving drought resistance in grain legumes. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 14, 469–523.
- The Editorial Committee of Vegetation Map of China, Chinese Academy of Sciences (2007). *Vegetation Map of the People's Republic of China 1:1 000 000*. Geological Publishing House, Beijing. (in Chinese) [中国科学院中国植被图编辑委员会 (2007). 中华人民共和国植被图 1:1 000 000. 地质出版社, 北京.]
- Turner BL, Haygarth PM (2001). Biogeochemistry: Phosphorus solubilization in rewetted soils. *Nature*, 411, 258.
- Wang W, Peng SS, Fang JY (2008). Biomass distribution of natural grasslands and its response to climate change in north China. *Arid Zone Research*, 25, 90–97. (in Chinese with English abstract) [王妮, 彭书时, 方精云 (2008). 中国北方天然草地的生物量分配及其对气候的响应. 干旱区研究, 25, 90–97.]
- Wang YJ, Huang CD, Zhang J, Yang WQ, Wang XS (2010). Species diversity biomass and their relationship of shrub-beries in an arid valley of the Minjiang River. *Arid Zone Research*, 27, 567–572. (in Chinese with English abstract) [王勇军, 黄从德, 张健, 杨万勤, 王宪帅 (2010). 岷江干旱河谷灌丛物种多样性, 生物量及其关系. 干旱区研究, 27, 567–572.]
- Yang Y, Fang J, Ji C, Han W (2009). Above- and belowground biomass allocation in Tibetan grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 20, 177–184.
- Yang Y, Fang J, Ma W, Guo D, Mohammad A (2010). Large-scale pattern of biomass partitioning across China's grassland. *Global Ecology & Biogeography*, 19, 268–277.
- Yang X, Tang Z, Ji C, Liu H, Ma W, Mohhamot A, Shi Z, Sun W, Wang T, Wang X (2014). Scaling of nitrogen and phosphorus across plant organs in shrubland biomes across Northern China. *Scientific Reports*, 4, 5448.
- Zhong ZB, Yang LC, Liu HC, Song WZ, Li F, Zhou GY (2014). The main shrubs aboveground biomass and effect factors in Yushu, Qinghai, China. *Mountain Research*, 32, 678–684. (in Chinese with English abstract) [钟泽兵, 杨路存, 刘何春, 宋文珠, 李璠, 周国英 (2014). 青海玉树地区主要灌丛类型地上生物量及其影响因素. 山地学报, 32, 678–684.]

责任编辑: 谢宗强 责任编辑: 王 葳

返回目录

中国南方灌丛优势木本植物叶的氮、磷含量及其影响因素

李家湘^{1,2} 徐文婷¹ 熊高明¹ 王 杨¹ 赵常明¹ 卢志军³ 李跃林⁴ 谢宗强^{1*}

¹中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; ²中南林业科技大学林学院, 长沙 410004; ³中国科学院武汉植物园水生植物与流域生态国家重点实验室, 武汉 430074; ⁴中国科学院华南植物园, 广州 510650

摘 要 探索植物器官中氮(N)、磷(P)含量沿环境梯度的分异规律, 有助于揭示陆地生态系统物质循环和植物养分适应策略的过程和机制。该文采用分层随机抽样法, 在中国南方12个省市区布设462个灌丛样点, 对其中193种优势木本植物叶N、P含量进行调查取样。结果表明: 1)南方灌丛优势木本植物叶的N、P含量几何均值分别为16.57 mg·g⁻¹和1.02 mg·g⁻¹; 其中, 落叶木本植物(17.91 mg·g⁻¹、1.14 mg·g⁻¹)显著高于常绿木本植物(15.19 mg·g⁻¹、0.89 mg·g⁻¹); 叶P含量较N含量具有更大的变异性, 和环境依赖性。2)随年平均气温(MAT)的升高, 常绿木本植物叶N、P含量降低, 落叶木本植物叶N、P含量呈逐渐增加的趋势; 随年降水量(MAP)的增加, 常绿木本植物叶N含量降低, 落叶木本植物叶N含量增加, 两者P含量下降。3)土壤N含量的增加对两者叶的N含量无显著影响; 但随土壤P含量的增加, 常绿和落叶木本植物叶P含量均显著增加。4)广义线性回归显示, 植物生活型分别可解释叶N、P变异的7.6%和14.4%, MAP和土壤P含量分别解释了0.8%和16.4%的叶P变异。结果表明, 中国南方灌丛中优势植物叶的N含量主要受不同生活型植物生长需求所决定, 而P含量则受气候、土壤和植物生活型共同决定。

关键词 热带亚热带; 植物功能性状; 植物生活型; 生态化学计量

引用格式: 李家湘, 徐文婷, 熊高明, 王杨, 赵常明, 卢志军, 李跃林, 谢宗强 (2017). 中国南方灌丛优势木本植物叶的氮、磷含量及其影响因素. 植物生态学报, 41, 31–42. doi: 10.17521/cjpe.2016.0251

Leaf nitrogen and phosphorus concentration and the empirical regulations in dominant woody plants of shrublands across southern China

LI Jia-Xiang^{1,2}, XU Wen-Ting¹, XIONG Gao-Ming¹, WANG Yang¹, ZHAO Chang-Ming¹, LU Zhi-Jun³, LI Yue-Lin⁴, and XIE Zong-Qiang^{1*}

¹State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; ²College of Forest, Central South University of Forestry & Technology, Changsha 410004, China; ³Key Laboratory of Aquatic Botany and Watershed Ecology, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China; and ⁴South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China

Abstract

Aims Understanding the changes in N and P concentration in plant organs along the environmental gradients can provide meaningful information to reveal the underline mechanisms for the geochemical cycles and adaptation strategies of plants to the changing environment. In this paper, we aimed to answer: (1) How did the N and P concentration in leaves of evergreen and deciduous woody plants change along the environmental gradients? (2) What were the main factors regulating the N and P concentration in leaves of woody plants in the shrublands across southern China?

Methods Using a stratified random sampling method, we sampled 193 dominant woody plants in 462 sites of 12 provinces in southern China. Leaf samples of dominant woody plants, including 91 evergreen and 102 deciduous shrubs, and soil samples at each site were collected. N and P concentration of the leaves and soils were measured after lapping and sieving. Kruskal-Wallis and Nemenyi tests were applied to quantify the difference among the organs and life-forms. For each life-form, the binary linear regression was used to estimate the relationships between leaf log [N] and log [P] concentration and mean annual air temperature (MAT), mean annual precipitation (MAP) and log soil total [N], [P]. The effects of climate, soil and plant life-form on leaf chemical traits were modeled through the general linear models (GLMs) and *F*-tests.

收稿日期Received: 2016-07-28 接受日期Accepted: 2016-12-25

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: xie@ibcas.ac.cn)

Important findings 1) The geometric means of leaf N and P concentrations of the dominant woody plants were $16.57 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ and $1.02 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, respectively. The N and P concentration in leaves ($17.91 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, $1.14 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$) of deciduous woody plants was higher than those of evergreen woody plants ($15.19 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, $0.89 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$). The dependent of leaf P concentration on environmental (climate and soil) appeared more variable than N concentration. 2) Leaf N and P in evergreen woody plants decreased with MAT and but increased with MAP, whereas those in deciduous woody plants showed opposite trends. With increase in MAP, leaf P concentration decreased for both evergreen and deciduous woody plants. 3) Soil N concentration had no significant effect on both evergreen and deciduous woody plants. However, leaf P concentration of the tow increased significantly with soil P concentration. (4) GLMs showed that plant growth form explained 7.6% and 14.4% of variation in leaf N and P, respectively. MAP and soil P concentration contributed 0.8% and 16.4% of the variation in leaf P, respectively. These results suggested that leaf N was mainly influenced by plant growth form, while leaf P concentration was driven by soil, plant life-form, and climate at our study sites.

Key words tropical and subtropical region; plant functional traits; life form; ecological stoichiometry

Citation: Li JX, Xu WT, Xiong GM, Wang Y, Zhao CM, Lu ZJ, Li YL, Xie ZQ (2017). Leaf nitrogen and phosphorus concentration and the empirical regulations in dominant woody plants of shrublands across southern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 31–42. doi: 10.17521/cjpe.2016.0251

氮(N)和磷(P)是植物生命活动所需的大量元素,其含量大小系植物的主要功能性状,在生态系统功能和动态中起关键作用(Koerselman & Meuleman, 1996; Reich, 2005)。为了最大化地满足生长,植物通过平衡限制性资源的分配,在气候、土壤养分等改变时调整分配策略以适应环境限制(Reich & Oleksyn, 2004),因此,气候、土壤成为影响植物营养器官N、P含量的主要环境因子。研究发现叶片N、P含量与气候和土壤的关系因各区域限制性因子的差异而不同(Reich & Oleksyn, 2004; Han *et al.*, 2005; Kerkhoff *et al.*, 2005; He *et al.*, 2008; 丁凡等, 2011; 王晶苑等, 2011; Sardans & Peñuelas, 2013; Hong *et al.*, 2014; Yang *et al.*, 2014);同时,相同功能型植物往往趋于分享一套关键的植物功能性状来实现对环境的趋同适应和对生态系统的相似作用(Díaz & Cabido, 2001)。因此,探索不同功能型植物器官中N、P含量沿环境梯度的分异规律,有助于揭示陆地生态系统物质循环和植物养分适应策略的过程和机制(Aerts & Chapin, 2000; 曾德慧和陈广生, 2005; 刘超等, 2012)。

灌丛作为一种重要的自然植被类型,不同于森林的主要特点是以灌木生活型植物为优势成分,具有类型多样、分布广泛、生产力高、萌生能力强等特点,其分布面积约占中国国土面积的20%,约占中国亚热带国土面积的25% (中国科学院中国植被图编辑委员会, 2007),是陆地生态系统养分循环的重要场所(胡会峰等, 2006; Piao *et al.*, 2009)。截至目前,关于植物养分循环的研究多聚焦于森林或草地

(张丽霞, 2003; He *et al.*, 2006, 2008; 任书杰等, 2007; 甘露等, 2008; 丁凡等, 2011; 林志斌等, 2011; Chen *et al.*, 2013; Cornelissen *et al.*, 2014; Hong *et al.*, 2014; Nottingham *et al.*, 2015; Pan *et al.*, 2015; Petter *et al.*, 2016),发现不同功能型植物叶N、P含量差异显著,且落叶木本植物叶的N、P含量显著高于常绿木本植物。尽管植物在灌丛中的生长环境和地位与森林或草地截然不同,但关于灌丛中植物器官N、P格局却较少受到重视,且相关研究多在北方(韩文轩等, 2009; Yang *et al.*, 2014; 李单凤等, 2015);再者,众多研究在区域和全球尺度阐释了叶N、P的地理变异机制(Elser *et al.*, 2007),但大部分研究并没有检验不同功能型植物叶N、P对环境因子的响应规律(Chen *et al.*, 2013)。因此,在较大范围内研究灌丛生态系统不同生活型优势植物N、P含量及其与环境因子的关系,有助于深入了解植物N、P养分循环和植物养分适应策略的过程和机制。

我国南方地处热带亚热带地区,与北方灌丛(Yang *et al.*, 2014)不同的是,南方灌丛的优势层片主要由常绿和落叶木本组成,是研究不同生活型木本植物叶N、P含量及其对气候和土壤养分响应的最适合对象。本研究采用统一的方法调查了中国南方灌丛462个样点共193种优势木本植物叶的N、P含量,比较了常绿和落叶木本植物叶的N、P含量差异,分析各自与气候和土壤养分之间的关系,旨在揭示灌丛优势木本植物叶N、P含量的主要决定因子。拟回答的科学问题有:(1)常绿和落叶木本植物叶N、P的含量沿环境梯度是怎样变化的?(2)决定中国南

方灌丛中木本植物叶N、P含量的主要因子是什么?

1 研究地区概况

研究地区位于我国南方, 调查范围包括海南、广东、广西、重庆、湖南、湖北、江西、浙江、福建、安徽、江苏以及上海12个省市。地理范围跨越我国南方18个经度(105°–123° E)、17个纬度(18°–35° N)。区域内地形为平原盆地与高原、丘陵交错, 主要山脉有南岭山地、罗霄山脉、雪峰山脉、武陵山脉、武夷山脉。属热带亚热带区域, 气候属东南季风湿润气候。年平均气温(MAT) 13–22 °C, 最热月平均气温28–30 °C, 最冷月平均气温大于0 °C, ≥ 10 °C积温4 000–6 500 °C, 无霜期230–350天; 降水主要集中在下半年, 年降水量(MAP)大于800 mm, 多在1 200–2 000 mm之间。由于水热条件优越, 我国南方分布着世界上面积最大、最具有代表性的亚热带常绿阔叶林(中国科学院中国植被图编辑委员会, 2007)。然而, 该区域是我国人口最为密集、经济发展最为迅速的区域, 由于不合理的人类活动, 区域内山地常绿阔叶林面积大为减少, 生态系统功能严重退化, 灌丛成为一种主要的现状植被类型。

2 研究方法

2.1 数据采集

根据1:100万中国植被图(中国科学院中国植被图编辑委员会, 2007)所记载的我国南方灌丛分布范围, 采用分层随机抽样方法布设了462个样点, 样点之间间隔20 km以上。记录每个样点的经度和纬度信息, 对每个样点的灌丛群落优势木本植物, 分种选择3–5株收集叶片的混合样品, 所有植物样品带回实验室烘干、磨碎、过60目筛待测。同时, 每个样点用土钻采集0–10 cm表土层土壤样品3个(采样点间隔15 m), 将样品阴干后均匀混合、除根、研磨, 并过100目的分样筛待测(谢宗强和唐志尧, 2015)。所有调查和采集在2011–2013年的7–9月进行, 共采集优势木本植物53科122属193种(含种下等级), 包括91种常绿木本植物和102种落叶木本植物(附录I)。

植物和土壤全N采用C/N元素分析仪(2400II CHNS/O, PerkinElmer, Boston, USA)测定(称取5–6 mg样品干粉末, 燃烧温度设定在950 °C, 反应温度设为640 °C); 植物和土壤全P用酸溶-钼蓝抗比色法(GB 7852-1987)测定, 先将样品粉末用H₂O₂-

H₂SO₄凯氏法消解, 然后用钼蓝比色法测量(谢宗强和唐志尧, 2015)。

各样点MAT (°C)和MAP (mm)数据来源于地球系统科学数据共享平台(www.geodata.cn)的全国1 km × 1 km栅格逐月平均气温和降水数据。

2.2 数据分析

基于原始数据, 按种统计叶N、P含量的算术平均值, 并进行正态性检验, 叶N、P含量呈非正态分布(偏度>1.6), 但符合对数正态分布, 因此在统计各生活型(常绿和落叶)和所有木本叶片N含量、P含量时采用几何平均数(Han *et al.*, 2005)。由于N、P含量数据不符合正态分布, 生活型间的N、P含量比较时采用Kruskal-Wallis (K-W)检验, 并用Nemenyi进行两两比较(李单凤等, 2015)。

为了衡量木本植物叶N、P含量与气候和土壤养分之间的关系, 将每个样点上分种叶N、P含量原始值进行对数化转换, 分别与MAT、MAP、土壤N含量和土壤P含量进行一般线性回归(任书杰等, 2007; Hong *et al.*, 2014)。同时, 采用广义线性模型(GLM)来衡量生活型、MAT、MAP、土壤N含量和P含量分别对木本植物叶N含量和P含量变异的解释量(Chen *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2014)。所有的统计分析和作图分别在R 3.2.1和Excel 2013中进行。

3 结果

3.1 叶片N、P含量特征

所有木本植物叶的N、P含量的几何均值分别为16.57 mg·g⁻¹和1.02 mg·g⁻¹, 其中N的范围为5.06–43.78 mg·g⁻¹, P的范围为0.18–4.04 mg·g⁻¹(表1)。落叶木本植物和常绿木本植物的叶N、P含量存在显著差异, 其中落叶木本植物叶N、P含量的几何均值分别较常绿木本植物叶高15.19%和21.93%。从变异系数来看, 所有木本植物和各生活型叶的P含量变异大于N, 落叶木本植物叶N含量的变异略高于常绿木本植物, 而常绿木本植物叶P含量的变异大于落叶木本植物(表1)。

3.2 叶片N、P随环境梯度的变化

常绿和落叶木本植物叶N、P含量对气候因子的响应方式如下: 随着MAT和MAP的升高, 常绿木本叶片N、P含量均有下降趋势, 落叶木本叶片N、P含量呈增加趋势(图1, 图2); 然而, 常绿和落叶木本植物叶P含量随MAP的增加均呈递减趋势

表1 中国南方灌丛优势木本植物叶的氮磷含量

Table 1 Leaf N and P concentration of dominant woody plants in shrublands across southern China

生活型 Life-form	N含量 N content (mg·g ⁻¹)				P含量 P content (mg·g ⁻¹)			
	n	GM	Range	CV	n	GM	Range	CV
常绿木本植物 Evergreen woody plants	91	15.19 ^a	7.68–33.00	0.31	91	0.89 ^a	0.37–3.81	0.52
落叶木本植物 Deciduous woody plants	102	17.91 ^b	5.06–43.78	0.35	102	1.14 ^b	0.18–4.04	0.47
所有木本植物 All woody plants	193	16.57	5.06–43.78	0.35	193	1.02	0.18–4.04	0.50

GM、n、Range和CV分别为几何平均数、样本数、范围和变异系数；a和b表示常绿和落叶木本器官元素含量差异显著($p < 0.05$)。

GM, n, Range and CV were geometric mean values, statistical samples, variation range and coefficient of variation, respectively. "a" and "b" indicated significant difference ($p < 0.05$) between evergreen and deciduous woody plants.

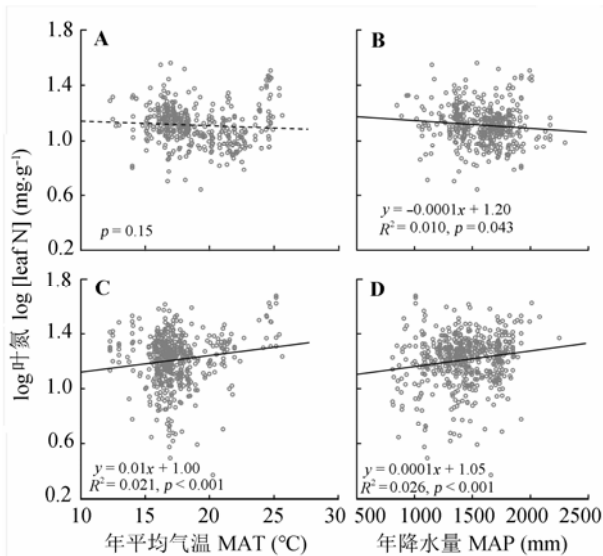


图1 年平均气温和年降水量对常绿(A、B)和落叶木本(C、D)植物叶氮含量的影响。

Fig. 1 Effects of mean annual temperature (MAT) and mean annual precipitation (MAP) on leaf N concentration of evergreen (A, B) and deciduous woody plants (C, D).

(图2D)。同时, 气候对落叶木本植物叶N含量的影响(图1C、1D)大于常绿木本植物(图1A、1B); 而对常绿木本植物叶片P含量的影响(图2A、2B)高于落叶木本植物(图2C、2D)。

土壤养分对常绿和落叶木本植物叶N、P含量的影响趋于一致: 随土壤N含量的增加, 两者N含量没有显著变化趋势(图3A、3C, $p > 0.05$); 随着土壤P含量的增加, 两类植物叶的P含量均显著增加, 且影响力相当(图3B, $r^2 = 0.176$, 斜率0.26; 图3D, $r^2 = 0.170$, 斜率0.29)。

3.3 生活型、气候和土壤养分对木本植物叶N、P的影响

GLM回归结果(表2)显示, 对于叶N含量, 只有生活型和土壤P含量在最优模型中, 生活型可解释7.6%的N变异, 土壤P含量解释了2.3%的变异; 对于叶P含量, 在最优模型中包括了生活型、MAP、

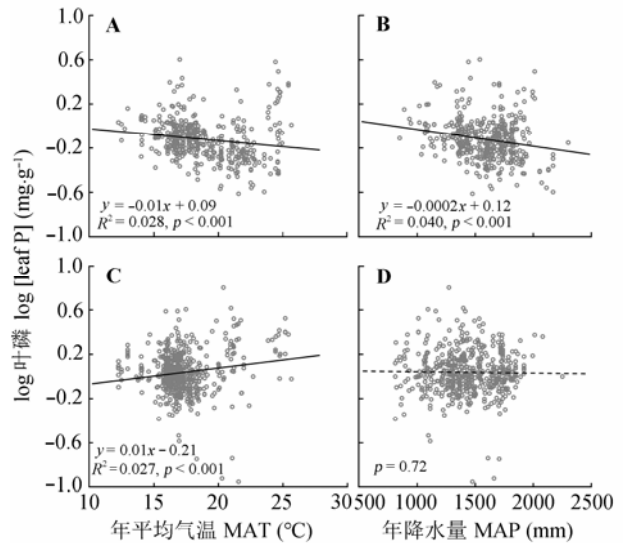


图2 年平均气温和年降水量对常绿(A、B)和落叶木本(C、D)植物叶磷含量的影响。

Fig. 2 Effects of mean annual temperature (MAT) and mean annual precipitation (MAP) on leaf P concentrations of evergreen (A, B) and deciduous woody plants (C, D).

土壤N含量和土壤P含量, 分别解释了14.4%、0.8%、0.9%和16.4%的P含量变异。

4 讨论

4.1 灌木叶片的N、P含量格局

我国南方灌丛中优势木本植物叶N、P含量(16.57 mg·g⁻¹, 1.02 mg·g⁻¹)较Han等(2005)报道的全国137种灌木植物N、P含量(19.1 mg·g⁻¹, 1.11 mg·g⁻¹)低13.2%和8.1%, 较1251种全球陆生植物N、P含量(18.3 mg·g⁻¹, 1.42 mg·g⁻¹) (Reich & Oleksyn, 2004)低9.9%和28.9%。在较小的区域上, 南方灌丛中优势木本植物较东部南北样带554种植物N、P含量(17.55 mg·g⁻¹, 1.28 mg·g⁻¹) (任书杰等, 2007)低6.1%和21.1%; 而且远低于北京周边灌木叶N、P含量平均值(24.8 mg·g⁻¹, 1.6 mg·g⁻¹) (韩文轩等, 2009)和黄土高原灌丛(23.43 mg·g⁻¹, 1.20

表2 木本植物叶氮磷含量的广义回归结果

Table 2 Summary of general linear models for leaf N and P content of woody plants

因子 Factor	叶片氮含量 Leaf N content				叶片磷含量 Leaf P content			
	DF	MS	F	SS (%)	DF	MS	F	SS (%)
生活型 Life form	1	2.08	78.51	7.6	1	5.79	199.75	14.4
年平均气温 MAT (°C)	1	0.07	2.68		1	0.00	0.05	
年降水量 MAP (mm)	1	0.09	3.24		1	0.31	10.52	0.8
土壤氮含量 Soil N content (mg·g ⁻¹)	1	0.03	1.22		1	0.37	12.91	0.9
土壤磷含量 Soil P content (mg·g ⁻¹)	1	0.63	23.58	2.3	1	6.57	226.60	16.4

DF、MS、F和SS分别表示自由度、平均残差平方和、F值和各因子的解释量; 加粗的F值表示 $p < 0.05$ 。

DF, MS, F and SS represent freedom degree, mean sum of squares, F value and interpretation quantity of each factor. F values in bold indicate $p < 0.05$. MAT, mean annual temperature; MAP, mean annual precipitation.

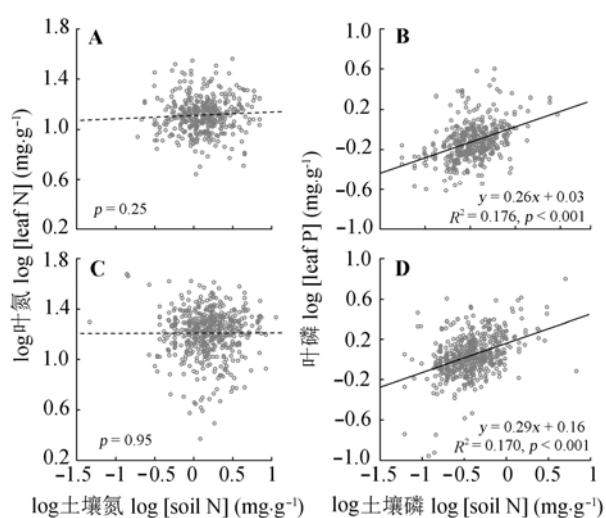


图3 土壤氮、磷含量对常绿(A、B)和落叶木本(C、D)植物叶氮、磷含量的影响。

Fig. 3 Effects of soil N, P concentration on leaf N, P concentration of evergreen (A, B) and deciduous woody plants (C, D).

mg·g⁻¹)(李单凤等, 2015)。以往的研究发现, 生长于较低纬度或较高温度条件下的植物有着较低的叶N、P含量(McGroddy *et al.*, 2004; Reich & Oleksyn, 2004), 本研究区域位于热带和亚热带, 纬度偏低、MAT和MAP较高。较高的温度和降水可提高叶片的酶活性和光合作用效率, 养分循环较快, 从而导致较低的N、P含量(Reich & Oleksyn, 2004; He *et al.*, 2008; Cornelissen *et al.*, 2014)。因此, 与中国北方地区以及大尺度的研究相比, 中国南方灌丛优势灌木具有较低的叶N、P含量。

4.2 生活型对木本植物叶N、P含量的影响

植物生活型是叶N、P含量的一个主要决定因子, 以往大量研究已注意到不同生活型植物器官N、P化学计量存在显著差异(Reich & Oleksyn, 2004;

Han *et al.*, 2008; Chen *et al.*, 2013; Sardans & Peñuelas, 2013; Pan *et al.*, 2015), 发现生命周期长且生长慢的植物器官N、P含量较生命周期短且生长迅速的植物高, 并认为植物器官N、P含量是植物代谢能力以及养分利用效率的综合反映(Han *et al.*, 2005; Ågren, 2008)。本研究中, 常绿和落叶木本植物叶N、P含量存在显著差异, 落叶木本植物叶的N、P含量(17.91 mg·g⁻¹, 1.14 mg·g⁻¹)显著高于常绿木本植物叶(15.19 mg·g⁻¹, 0.89 mg·g⁻¹)(表1), 生活型可分别解释叶片N、P含量7.6%和14.4%的变异(表2)。该结果主要是因为常绿木本植物叶寿命较长, 与落叶木本植物相比, 通常具有更长的养分驻留时间、保守的养分利用策略和更高的养分利用效率; 为了适应低养环境, 常绿木本植物需要投资更多能量用于叶片保护和结构支撑, 从而导致其比落叶木本植物更低的光合速率和养分含量(Edwards *et al.*, 2014), 但常绿性意味着具有较长的光合时间, 保证其具有较高的养分利用效率, 从而减少对土壤养分的依赖。然而, 落叶木本植物通过叶片凋落减少其在不利季节的蒸散和呼吸; 虽然落叶习性意味着较短的叶生命周期, 却有较高的凋落物分解和养分重吸收率, 有着较常绿植物高的光合速率和养分含量。结果证明不同生活型植物的物种特性对养分利用策略的影响较大, 进而决定植物器官的营养元素含量(He *et al.*, 2008; Wu *et al.*, 2012), 支持生长速率假说(Ågren, 2008)。

不论常绿或落叶, 南方灌丛中木本植物叶P含量较N含量具有更大的变异性, 且两者叶N含量的变异系数相当(表1), 结果与以往对其他区域内的研究一致: 物种水平上, 植物叶N含量比P含量具有

更高的自我调控系数,表现出较强的化学内稳态 (Sterner & Elser, 2002; Chen *et al.*, 2013; Pan *et al.*, 2015)。然而,常绿木本植物叶P含量的变异(变异系数(CV) = 0.52)显著高于落叶木本植物(CV = 0.47),说明该生活型植物对低P环境的适应能力种间差异较大,更易受环境变化的影响。虽然常绿和落叶木本植物叶N、P含量对气候因子表现出一定的相关性(图1, 图2),但在GLM分析结果中表现出生活型是叶片N含量变异解释量最大的因子,且对叶P含量的贡献量亦较高。结果表明中国南方灌丛优势木本植物叶N含量主要由植物生长需求决定,受环境影响较小,叶片P含量则受环境因子和植物生活型双重影响。

4.3 气候和土壤对灌木叶片N、P含量的影响

植物的营养元素含量是植物在一定生境下吸收营养元素的能力,也是植物与环境之间相互作用的结果。在全球或国家尺度上,已有研究表明植物叶N、P含量随MAT增高和MAP增加逐渐减少 (Güsewell, 2004; Hedin, 2004; McGroddy *et al.*, 2004; He *et al.*, 2006; Ågren & Weih, 2012; Chen *et al.*, 2013)。然而,中国南方灌丛中常绿和落叶木本植物叶N、P含量与气候因子的关系不同(图1, 图2),其中常绿木本植物叶N、P含量与Han等(2005)与Reich和Oleksyn (2004)的研究结果存在一样的温度趋势,结果支持温度-植物生理假说:叶片N、P含量的增加可补偿低温下代谢速率的下降,因此随温度的增加,叶片N、P含量呈降低趋势(Reich & Oleksyn, 2004)。同时,较高的叶片N、P含量也是植物适应干旱条件的反映(Yang *et al.*, 2014),也可能是较多的降水可增强土壤N、P的淋溶作用,土壤养分的可获得性降低,从而导致常绿木本植物叶N、P含量呈降低的趋势。然而,落叶木本植物叶N、P含量随MAT和MAP的升高而呈增加趋势,可能与较高的温度和较多的降水会加快养分周转,增加土壤养分的可获得性有关;再者,在温暖湿润的环境中,落叶木本植物生长较快,较高的叶N、P含量有助于满足植物快速生长的养分需求,因此落叶木本植物叶N、P含量随年平均气温和年降水量的增加呈增加趋势。

对南方灌丛所有木本植物叶N、P含量变异的GLM分析结果显示气候因子对叶N含量均没有显著影响,而MAP可解释叶P含量变异的0.8% (表2)。该现象一方面因不同生活型灌木叶N含量、P含量对

气候的响应方式不同(图1, 图2),抵消了温度和降水对N含量或P含量的影响;另一方面与N、P循环对气候变化的响应有关。植物体内的N来源充足(大气和土壤中的N),而绝大部分的P则由根系从土壤中吸收,土壤P则主要来源于岩石风化,其在土壤中的迁移受气候变化的影响显著,降水的增加导致土壤淋溶作用增强,土壤养分的可获得性降低,进而降低了植物器官中的P含量,结果与土壤年龄假说(Reich & Oleksyn, 2004)相符合,即中国南方降水较多,水热同期,土壤淋溶作用强,导致土壤中养分可获得性较低,从而导致了常绿和落叶木本植物叶P含量与MAP的负相关关系(图2B、2D)。

一元线性回归和GLM分析均显示土壤N含量的增加对植物叶N含量没有显著影响;然而与N含量不同,常绿和落叶木本植物叶P含量随土壤P含量的增加均显著增加(图3B、3D),土壤P含量可以单独解释叶P含量16.4%的变异(表2)。一方面因中国南方高温多雨,土壤富铝化作用强烈,淋溶严重,土壤中P的可获得性在全国和全球范围内处于较低水平(汪涛等, 2008)。另一方面该区域属高N沉降区域,降水N沉降已使得生态系统达到N饱和状态(郑丹楠等, 2014),含量较低的P元素对环境变化更加敏感,其对植物生长的限制作用相对于N而言更为突出。除此以外,该现象还与植物对P的利用方式也有关,植物会在土壤P充足的情况下吸收P并以无机态的形式贮藏在体内(Sterner & Elser, 2002)。土壤P含量对灌木叶P含量变异的解释量显著高于气候,结果表明土壤P的可获得性是决定灌木器官P含量的主要环境因子。

5 结论

本研究对中国南方12个省市范围内灌丛优势木本植物叶N、P含量特征进行了系统研究,研究发现: 1)中国南方灌丛中优势木本植物叶N、P含量平均值显著低于北方灌木、全国灌木以及全球陆生植物; N、P的变异特征与前人叶片化学计量的有关研究结果相似,叶P含量较叶N含量具有更高的变异性和环境依赖性。2)因养分利用方式和效率的不同,落叶木本植物叶N、P含量显著高于常绿木本植物,结果支持生长率假说。3)常绿和落叶木本植物叶N、P含量对气候的响应方式不同,这种差异可能与养分的可获性和不同生活型植物生长对养分的

固有需求有关。4)土壤N含量对木本植物叶N含量没有显著影响,叶P含量与土壤P含量显著正相关。5)植物生活型是中国南方灌丛优势木本植物叶N含量变异的一个主要影响因素,而叶P含量变异受生活型、土壤和气候共同决定。不过,南方灌丛中,优势木本植物叶片90%的N变异和67.5%的P变异不能被生活型、气候和土壤养分所解释,可能是因为我国南方灌丛植被人为干扰频繁而强烈,生境特别是土壤的扰动较大,植物与环境之间并未形成稳定的耦合关系,存在较多不可量化的微环境因子以及具体物种间养分对环境梯度响应方式的相互抵消等。

基金项目 中国科学院战略性先导科技专项(XDA05050302)。

参考文献

- Aerts R, Chapin FS III (2000). The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *Advance of Ecology Research*, 30, 1–67.
- Ågren GI (2008). Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 153–170.
- Ågren GI, Weih M (2012). Plant stoichiometry at different scales: Element concentration patterns reflect environment more than genotype. *New Phytologist*, 194, 944–952.
- Chen Y, Han W, Tang L, Tang Z, Fang J (2013). Leaf nitrogen and phosphorus concentrations of woody plants differ in responses to climate, soil and plant growth form. *Ecography*, 36, 178–184.
- Cornelissen JHC, Cornwell WE, Austin A (2014). The tree of life in ecosystems: Evolution of plant effects on carbon and nutrient cycling. *Journal of Ecology*, 102, 269–274.
- Díaz S, Cabido M (2001). Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 646–655.
- Ding F, Lian PY, Zeng DH (2011). Characteristics of plant leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry in relation to soil nitrogen and phosphorus concentrations in Songnen Plain meadow. *Chinese Journal of Ecology*, 30, 77–81. (in Chinese with English abstract) [丁凡, 廉培勇, 曾德慧 (2011). 松嫩平原草甸三种植物叶N、P化学计量特征及其与土壤N、P浓度的关系. *生态学杂志*, 30, 77–81.]
- Edwards EJ, Chatelet DS, Sack L, Donoghue MJ, Cornwell W (2014). Leaf life span and the leaf economic spectrum in the context of whole plant architecture. *Journal of Ecology*, 102, 328–336.
- Elser JJ, Bracken ME, Cleland EE, Gruner DS, Harpole WS, Hillebrand H, Ngai JT, Seabloom EW, Shurin JB, Smith JE (2007). Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 10, 1135–1142.
- Gan L, Chen FS, Hu XF, Tian QX, Ge G, Zhan SX (2008). Leaf N and P concentrations and their stoichiometric ratios of different functional groups of plants in Nanchang City. *Chinese Journal of Ecology*, 27, 344–348. (in Chinese with English abstract) [甘露, 陈伏生, 胡小飞, 田秋香, 葛刚, 詹书侠 (2008). 南昌市不同植物类群叶片氮磷浓度及其化学计量比. *生态学杂志*, 27, 344–348.]
- Güsewell S (2004). N:P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance. *New Phytologist*, 164, 243–266.
- Han W, Fang J, Guo D, Zhang Y (2005). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 168, 377–385.
- Han WX, Wu Y, Tang LY, Chen YH, Li LP, He JS, Fang JY (2009). Leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry across plant species in Beijing and its periphery. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 45, 855–860. (in Chinese with English abstract) [韩文轩, 吴漪, 汤璐瑛, 陈雅涵, 李利平, 贺金生, 方精云 (2009). 北京及周边地区植物叶的碳氮磷元素计量特征. *北京大学学报(自然科学版)*, 45, 855–860.]
- Hedin LO (2004). Global organization of terrestrial plant-nutrient interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 10849–10850.
- He JS, Fang J, Wang Z, Guo D, Flynn DF, Geng Z (2006). Stoichiometry and large-scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grassland biomes of China. *Oecologia*, 149, 115–122.
- He JS, Wang L, Flynn DF, Wang X, Ma W, Fang J (2008). Leaf nitrogen:phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes. *Oecologia*, 155, 301–310.
- Hong J, Wang X, Wu J (2014). Stoichiometry of root and leaf nitrogen and phosphorus in a dry alpine steppe on the northern Tibetan Plateau. *PLOS ONE*, 9, e109052. doi: 10.1371/journal.pone.0109052.
- Hu HF, Wang ZH, Liu GH, Fu BJ (2006). Vegetation carbon storage of major shrublands in China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 30, 539–544. (in Chinese with English abstract) [胡会峰, 王志恒, 刘国华, 傅伯杰 (2006). 中国主要灌丛植被碳储量. *植物生态学报*, 30, 539–544.]
- Kerkhoff AJ, Enquist BJ, Elser JJ, Fagan WF (2005). Plant allometry, stoichiometry and the temperature-dependence of primary productivity. *Global Ecology and Biogeography*, 14, 585–598.
- Koerselman W, Meuleman AFM (1996). The vegetation N:P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 33, 1441–1450.
- Li DF, Yu SL, Wang GX, Fang WW (2015). Environmental heterogeneity and mechanism of stoichiometry properties

- of vegetative organs in dominant shrub communities across the Loess Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 453–465. (in Chinese with English abstract) [李单凤, 于顺利, 王国勋, 方伟伟 (2015). 黄土高原优势灌丛营养器官化学计量特征的环境分异和机制. 植物生态学报, 39, 453–465.]
- Lin ZB, Yan PY, Yang ZJ, Wan XH, Chen GS (2011). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 101 woody species in Wanmulin, Fujian Province. *Journal of Subtropical Resources & Environment*, 6, 32–38. (in Chinese with English abstract) [林志斌, 严平勇, 杨智杰, 万晓华, 陈光水 (2011). 福建万木林101种常见木本植物叶N, P化学计量学特征. 亚热带资源与环境学报, 6, 32–38.]
- Liu C, Wang Y, Wang N, Wang GX (2012). Advances research in plant nitrogen, phosphorus and their stoichiometry in terrestrial eco-systems: A review. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 1205–1216. (in Chinese with English abstract) [刘超, 王洋, 王楠, 王根轩 (2012). 陆地生态系统植被氮磷化学计量研究进展. 植物生态学报, 36, 1205–1216.]
- McGroddy ME, Daufresne T, Hedin LO (2004). Scaling of C:N:P stoichiometry in forests worldwide: Implications of terrestrial Redfield-type ratios. *Ecology*, 85, 2390–2401.
- Nottingham AT, Turner BL, Stott AW, Tanner EVJ (2015). Nitrogen and phosphorus constrain labile and stable carbon turnover in lowland tropical forest soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 80, 26–33.
- Pan F, Zhang W, Liu S, Li D, Wang K (2015). Leaf N:P stoichiometry across plant functional groups in the karst region of southwestern China. *Trees*, 29, 883–892.
- Petter G, Wagner K, Wanek W, Delgado EJS, Zotz G, Cabral JS, Krefl H (2016). Functional leaf traits of vascular epiphytes: Vertical trends within the forest, intra-and interspecific trait variability, and taxonomic signals. *Functional Ecology*, 30, 188–198.
- Piao SL, Fang JY, Ciais P, Peylin P, Huang Y, Sitch S, Wang T (2009). The carbon balance of terrestrial ecosystems in China. *Nature*, 458, 1009–1013.
- Reich PB, Oleksyn J (2004). Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 11001–11006.
- Sardans J, Peñuelas J (2013). Tree growth changes with climate and forest type are associated with relative allocation of nutrients, especially phosphorus, to leaves and wood. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 494–507.
- Reich PB (2005). Global biogeography of plant chemistry: Filling in the blanks. *New Phytologist*, 168, 263–266.
- Ren SJ, Yu GR, Tao B, Wang SQ (2007). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 654 terrestrial plant species in NSTEC. *Environmental Science*, 28, 2665–2673. (in Chinese with English abstract) [任书杰, 于贵瑞, 陶波, 王绍强 (2007). 中国东部南北样带654种植物叶氮和磷的化学计量学特征研究. 环境科学, 28, 2665–2673.]
- Sterner RW, Elser JJ (2002). *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton University Press, Princeton.
- The Editorial Committee of Vegetation Map of China, Chinese Academy of Sciences (2007). *Vegetation Map of the People's Republic of China 1:1 000 000*. Geological Publishing House, Beijing. (in Chinese) [中国科学院中国植被图编辑委员会 (2007). 中华人民共和国植被图 1:1 000 000. 地质出版社, 北京.]
- Wang JY, Wang SQ, Li RL, Yan JH, Sha LQ, Han SJ (2011). C:N:P stoichiometric characteristics of four forest types' dominant tree species in China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 587–595. (in Chinese with English abstract) [王晶苑, 王绍强, 李纫兰, 闫俊华, 沙丽清, 韩士杰 (2011). 中国四种森林类型主要优势植物的C:N:P化学计量学特征. 植物生态学报, 35, 587–595.]
- Wang T, Yang YH, Ma WH (2008). Storage, patterns and environmental controls of soil phosphorus in China. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 44, 549–556. (in Chinese with English abstract) [汪涛, 杨元合, 马文红 (2008). 中国土壤磷库的大小、分布及其影响因素. 北京大学学报(自然科学版), 44, 549–556.]
- Wu TG, Yu MK, Wang GG, Dong Y, Cheng XR (2012). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across forty-two woody species in southeast China. *Biochemical Systematics & Ecology*, 44, 255–263.
- Xie ZQ, Tang ZY (2015). Technical specification of field investigation and laboratory analysis for carbon sequestration in shrubland ecosystems. In: Compilation Group of Observation and Investigation for Carbon Sequestration in Terrestrial Ecosystems ed. *Observation and Investigation for Carbon Sequestration in Terrestrial Ecosystems*. Science Press, Beijing. 145–191. (in Chinese) [谢宗强, 唐志尧 (2015). 灌丛生态系统固碳研究的野外调查与室内分析技术规范. 见: 生态系统固碳观测与调查技术规范编写组编 (2015). 生态系统固碳观测与调查技术规范. 科学出版社, 北京. 145–191.]
- Yang X, Tang Z, Ji C, Liu H, Ma W, Mohhamot A, Shi Z, Sun W, Wang T, Wang X, Wu X, Yu S, Yue M, Zheng C (2014). Scaling of nitrogen and phosphorus across plant organs in shrubland biomes across northern China. *Scientific Reports*, 4, 5448.
- Zeng DH, Chen GS (2005). Ecological stoichiometry: A science to explore the complexity of living systems. *Acta Phytocologica Sinica*, 29, 1007–1019. (in Chinese with English abstract) [曾德慧, 陈广生 (2005). 生态化学计量学——复杂生命系统奥秘的探索. 植物生态学报, 29,

1007–1019.]

Zhang LX (2003). *Plant N:P Stoichiometry: The Differentiation Rules and Preliminary Validation in Field Experiments of High Plants of China*. PhD dissertation, Institute of Botany, Chinese Academy of Science, Beijing. (in Chinese with English abstract) [张丽霞 (2003). 植物N:P计量化学: 中国高等植物的分异规律与野外实验初步验证. 博士学位论文, 中国科学院植物研究所, 北京.]

Zhao N, He N, Wang Q, Zhang X, Wang R, Xu Z, Yu G (2014). The altitudinal patterns of leaf C:N:P stoichiometry are regulated by plant growth form, climate and

soil on Changbai Mountain, China. *PLOS ONE*, 9: e95196. doi: 10.1371/journal.pone.0095196.

Zheng DN, Wang XS, Xie SD, Duan L, Chen DS (2014). Simulation of atmospheric nitrogen deposition in China in 2010. *China Environmental Science*, 34, 1089–1097. (in Chinese with English abstract) [郑丹楠, 王雪松, 谢绍东, 段雷, 陈东升 (2014). 2010年中国大气氮沉降特征分析. 中国环境科学, 34, 1089–1097.]

责任编辑: 曹坤芳 责任编辑: 李 敏

附录I 中国南方灌丛优势木本植物名录及生活型

Appendix I Plant catalogue and life form of dominant woody plants in shrublands across southern China

科名 Family	属名 Genera	种名 Species	生活型 Life form
八角枫科 Alangiaceae	八角枫属 <i>Alangium</i>	瓜木 <i>Alangium platanifolium</i>	落叶 Deciduous
漆树科 Anacardiaceae	黄栌属 <i>Cotinus</i>	黄栌 <i>Cotinus coggygia</i>	落叶 Deciduous
漆树科 Anacardiaceae	盐肤木属 <i>Rhus</i>	盐肤木 <i>Rhus chinensis</i>	落叶 Deciduous
漆树科 Anacardiaceae	漆属 <i>Toxicodendron</i>	野漆 <i>Toxicodendron succedaneum</i>	落叶 Deciduous
番荔枝科 Annonaceae	假鹰爪属 <i>Desmos</i>	假鹰爪 <i>Desmos chinensis</i>	常绿 Evergreen
番荔枝科 Annonaceae	暗罗属 <i>Polyalthia</i>	细基丸 <i>Polyalthia cerasoides</i>	常绿 Evergreen
番荔枝科 Annonaceae	紫玉盘属 <i>Uvaria</i>	紫玉盘 <i>Uvaria microcarpa</i>	常绿 Evergreen
冬青科 Aquifoliaceae	冬青属 <i>Ilex</i>	秤星树 <i>Ilex asprella</i>	落叶 Deciduous
冬青科 Aquifoliaceae	冬青属 <i>Ilex</i>	刺叶冬青 <i>Ilex bioritsensis</i>	常绿 Evergreen
冬青科 Aquifoliaceae	冬青属 <i>Ilex</i>	冬青 <i>Ilex chinensis</i>	常绿 Evergreen
冬青科 Aquifoliaceae	冬青属 <i>Ilex</i>	大叶冬青 <i>Ilex latifolia</i>	常绿 Evergreen
冬青科 Aquifoliaceae	冬青属 <i>Ilex</i>	具柄冬青 <i>Ilex pedunculosa</i>	常绿 Evergreen
五加科 Araliaceae	楸木属 <i>Aralia</i>	楸木 <i>Aralia chinensis</i>	落叶 Deciduous
禾本科 Gramineae	箭竹属 <i>Fargesia</i>	箭竹 <i>Fargesia spathacea</i>	常绿 Evergreen
禾本科 Gramineae	刚竹属 <i>Phyllostachys</i>	篾竹 <i>Phyllostachys nidularia</i>	常绿 Evergreen
禾本科 Gramineae	刚竹属 <i>Phyllostachys</i>	金竹 <i>Phyllostachys sulphurea</i>	常绿 Evergreen
桦木科 Betulaceae	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>	落叶 Deciduous
紫葳科 Bignoniaceae	菜豆树属 <i>Radermachera</i>	菜豆树 <i>Radermachera sinica</i>	常绿 Evergreen
紫草科 Boraginaceae	基及树属 <i>Carmona</i>	基及树 <i>Carmona micarophylla</i>	常绿 Evergreen
忍冬科 Caprifoliaceae	六道木属 <i>Abelia</i>	糯米条 <i>Abelia chinensis</i>	落叶 Deciduous
忍冬科 Caprifoliaceae	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	金佛山荚蒾 <i>Viburnum chinshanense</i>	常绿 Evergreen
忍冬科 Caprifoliaceae	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	荚蒾 <i>Viburnum dilatatum</i>	落叶 Deciduous
忍冬科 Caprifoliaceae	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	红荚蒾 <i>Viburnum erubescens</i>	常绿 Evergreen
忍冬科 Caprifoliaceae	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	球核荚蒾 <i>Viburnum propinquum</i>	常绿 Evergreen
忍冬科 Caprifoliaceae	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	烟管荚蒾 <i>Viburnum utile</i>	常绿 Evergreen
忍冬科 Caprifoliaceae	锦带花属 <i>Weigela</i>	半边月 <i>Weigela japonica</i> var. <i>sinica</i>	落叶 Deciduous
卫矛科 Celastraceae	南蛇藤属 <i>Celastrus</i>	南蛇藤 <i>Celastrus orbiculatus</i>	落叶 Deciduous
卫矛科 Celastraceae	美登木属 <i>Maytenus</i>	刺茶美登木 <i>Maytenus variabilis</i>	常绿 Evergreen
牛栓藤科 Connaraceae	红叶藤属 <i>Rourea</i>	红叶藤 <i>Rourea minor</i>	常绿 Evergreen
马桑科 Coriariaceae	马桑属 <i>Coriaria</i>	马桑 <i>Coriaria nepalensis</i>	落叶 Deciduous
山茱萸科 Cornaceae	鞘柄木属 <i>Toricellia</i>	角叶鞘柄木 <i>Toricellia angulata</i>	落叶 Deciduous
柿树科 Ebenaceae	柿树属 <i>Diospyros</i>	野柿 <i>Diospyros kaki</i> var. <i>silvestris</i>	落叶 Deciduous
杜鹃花科 Ericaceae	珍珠花属 <i>Lyonia</i>	小果珍珠花 <i>Lyonia ovalifolia</i> var. <i>elliptica</i>	落叶 Deciduous
杜鹃花科 Ericaceae	杜鹃属 <i>Rhododendron</i>	满山红 <i>Rhododendron mariesii</i>	落叶 Deciduous
杜鹃花科 Ericaceae	杜鹃属 <i>Rhododendron</i>	杜鹃 <i>Rhododendron simsii</i>	落叶 Deciduous
杜鹃花科 Ericaceae	越桔属 <i>Vaccinium</i>	南烛 <i>Vaccinium bracteatum</i>	常绿 Evergreen
杜鹃花科 Ericaceae	越桔属 <i>Vaccinium</i>	短尾越桔 <i>Vaccinium carlesii</i>	常绿 Evergreen
杜鹃花科 Ericaceae	越桔属 <i>Vaccinium</i>	江南越桔 <i>Vaccinium mandarinorum</i>	常绿 Evergreen
大戟科 Euphorbiaceae	山麻杆属 <i>Alchornea</i>	红背山麻杆 <i>Alchornea trewioides</i>	落叶 Deciduous

doi: 10.17521/cjpe.2016.0251

附录I (续) Appendix I (continued)

科名 Family	属名 Genera	种名 Species	生活型 Life form
大戟科 Euphorbiaceae	重阳木属 <i>Bischofia</i>	重阳木 <i>Bischofia polycarpa</i>	落叶 Deciduous
大戟科 Euphorbiaceae	黑面神属 <i>Breynia</i>	黑面神 <i>Breynia fruticosa</i>	常绿 Evergreen
大戟科 Euphorbiaceae	算盘子属 <i>Glochidion</i>	算盘子 <i>Glochidion puberum</i>	落叶 Deciduous
大戟科 Euphorbiaceae	野桐属 <i>Mallotus</i>	白背叶 <i>Mallotus apelta</i>	落叶 Deciduous
大戟科 Euphorbiaceae	野桐属 <i>Mallotus</i>	野桐 <i>Mallotus japonicus</i> var. <i>floccosus</i>	落叶 Deciduous
大戟科 Euphorbiaceae	叶下珠属 <i>Phyllanthus</i>	余甘子 <i>Phyllanthus emblica</i>	落叶 Deciduous
大戟科 Euphorbiaceae	乌柏属 <i>Sapium</i>	乌柏 <i>Sapium sebiferum</i>	落叶 Deciduous
壳斗科 Fagaceae	栗属 <i>Castanea</i>	茅栗 <i>Castanea seguinii</i>	落叶 Deciduous
壳斗科 Fagaceae	栲属 <i>Castanopsis</i>	苦槠 <i>Castanopsis sclerophylla</i>	常绿 Evergreen
壳斗科 Fagaceae	青冈属 <i>Cyclobalanopsis</i>	青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	常绿 Evergreen
壳斗科 Fagaceae	青冈属 <i>Cyclobalanopsis</i>	细叶青冈 <i>Cyclobalanopsis gracilis</i>	常绿 Evergreen
壳斗科 Fagaceae	青冈属 <i>Cyclobalanopsis</i>	多脉青冈 <i>Cyclobalanopsis multinervis</i>	常绿 Evergreen
壳斗科 Fagaceae	青冈属 <i>Cyclobalanopsis</i>	曼青冈 <i>Cyclobalanopsis oxyodon</i>	常绿 Evergreen
壳斗科 Fagaceae	石栎属 <i>Lithocarpus</i>	石栎 <i>Lithocarpus glaber</i>	常绿 Evergreen
壳斗科 Fagaceae	栎属 <i>Quercus</i>	麻栎 <i>Quercus acutissima</i>	落叶 Deciduous
壳斗科 Fagaceae	栎属 <i>Quercus</i>	槲栎 <i>Quercus aliena</i>	落叶 Deciduous
壳斗科 Fagaceae	栎属 <i>Quercus</i>	小叶栎 <i>Quercus chenii</i>	落叶 Deciduous
壳斗科 Fagaceae	栎属 <i>Quercus</i>	白栎 <i>Quercus fabri</i>	落叶 Deciduous
壳斗科 Fagaceae	栎属 <i>Quercus</i>	短柄枹栎 <i>Quercus serrata</i> var. <i>brevipetiolata</i>	落叶 Deciduous
壳斗科 Fagaceae	栎属 <i>Quercus</i>	栓皮栎 <i>Quercus variabilis</i>	落叶 Deciduous
大风子科 Flacourtiaceae	山桂花属 <i>Bennettiodendron</i>	山桂花 <i>Bennettiodendron leprosipes</i>	常绿 Evergreen
大风子科 Flacourtiaceae	刺篱木属 <i>Flacourtia</i>	刺篱木 <i>Flacourtia indica</i>	落叶 Deciduous
大风子科 Flacourtiaceae	簕桐属 <i>Scolopia</i>	珍珠簕桐 <i>Scolopia henryi</i>	常绿 Evergreen
藤黄科 Guttiferae	黄牛木属 <i>Cratoxylum</i>	黄牛木 <i>Cratoxylum cochinchinensis</i>	常绿 Evergreen
藤黄科 Guttiferae	金丝桃属 <i>Hypericum</i>	金丝桃 <i>Hypericum monogynum</i>	落叶 Deciduous
金缕梅科 Hamamelidaceae	蜡瓣花属 <i>Corylopsis</i>	蜡瓣花 <i>Corylopsis sinensis</i>	落叶 Deciduous
金缕梅科 Hamamelidaceae	金缕梅属 <i>Hamamelis</i>	金缕梅 <i>Hamamelis mollis</i>	落叶 Deciduous
金缕梅科 Hamamelidaceae	枫香树属 <i>Liquidambar</i>	枫香树 <i>Liquidambar formosana</i>	落叶 Deciduous
金缕梅科 Hamamelidaceae	欆木属 <i>Loropetalum</i>	欆木 <i>Loropetalum chinense</i>	常绿 Evergreen
胡桃科 Juglandaceae	化香树属 <i>Platycarya</i>	化香树 <i>Platycarya strobilacea</i>	落叶 Deciduous
樟科 Lauraceae	山胡椒属 <i>Lindera</i>	乌药 <i>Lindera aggregata</i>	常绿 Evergreen
樟科 Lauraceae	山胡椒属 <i>Lindera</i>	香叶树 <i>Lindera communis</i>	常绿 Evergreen
樟科 Lauraceae	山胡椒属 <i>Lindera</i>	香叶子 <i>Lindera fragrans</i>	常绿 Evergreen
樟科 Lauraceae	山胡椒属 <i>Lindera</i>	山胡椒 <i>Lindera glauca</i>	落叶 Deciduous
樟科 Lauraceae	木姜子属 <i>Litsea</i>	山鸡椒 <i>Litsea cubeba</i>	落叶 Deciduous
樟科 Lauraceae	木姜子属 <i>Litsea</i>	潺槁木姜子 <i>Litsea glutinosa</i>	常绿 Evergreen
樟科 Lauraceae	木姜子属 <i>Litsea</i>	毛叶木姜子 <i>Litsea mollis</i>	落叶 Deciduous
樟科 Lauraceae	木姜子属 <i>Litsea</i>	木姜子 <i>Litsea pungens</i>	落叶 Deciduous
樟科 Lauraceae	木姜子属 <i>Litsea</i>	豺皮樟 <i>Litsea rotundifolia</i> var. <i>oblongifolia</i>	常绿 Evergreen
樟科 Lauraceae	木姜子属 <i>Litsea</i>	钝叶木姜子 <i>Litsea veitchiana</i>	常绿 Evergreen
樟科 Lauraceae	润楠属 <i>Machilus</i>	黄绒润楠 <i>Machilus grijsii</i>	常绿 Evergreen
樟科 Lauraceae	润楠属 <i>Machilus</i>	绒毛润楠 <i>Machilus velutina</i>	常绿 Evergreen
豆科 Leguminosae	金合欢属 <i>Acacia</i>	金合欢 <i>Acacia farnesiana</i>	落叶 Deciduous
豆科 Leguminosae	合欢属 <i>Albizia</i>	合欢 <i>Albizia julibrissin</i>	落叶 Deciduous
豆科 Leguminosae	合欢属 <i>Albizia</i>	山槐 <i>Albizia kalkora</i>	落叶 Deciduous
豆科 Leguminosae	紫穗槐属 <i>Amorpha</i>	紫穗槐 <i>Amorpha fruticosa</i>	落叶 Deciduous
豆科 Leguminosae	羊蹄甲属 <i>Bauhinia</i>	龙须藤 <i>Bauhinia championii</i>	常绿 Evergreen
豆科 Leguminosae	羊蹄甲属 <i>Bauhinia</i>	羊蹄甲 <i>Bauhinia purpurea</i>	落叶 Deciduous
豆科 Leguminosae	云实属 <i>Caesalpinia</i>	云实 <i>Caesalpinia decapetala</i>	落叶 Deciduous
豆科 Leguminosae	杭子梢属 <i>Campylotropis</i>	杭子梢 <i>Campylotropis macrocarpa</i>	落叶 Deciduous
豆科 Leguminosae	黄檀属 <i>Dalbergia</i>	黄檀 <i>Dalbergia hupeana</i>	落叶 Deciduous
豆科 Leguminosae	黄檀属 <i>Dalbergia</i>	象鼻藤 <i>Dalbergia mimosoides</i>	落叶 Deciduous
豆科 Leguminosae	木蓝属 <i>Indigofera</i>	苏木蓝 <i>Indigofera carlesii</i>	落叶 Deciduous
豆科 Leguminosae	木蓝属 <i>Indigofera</i>	马棘 <i>Indigofera pseudotinctoria</i>	落叶 Deciduous

附录I (续) Appendix I (continued)

科名 Family	属名 Genera	种名 Species	生活型 Life form
豆科 Leguminosae	胡枝子属 <i>Lespedeza</i>	胡枝子 <i>Lespedeza bicolor</i>	落叶 Deciduous
豆科 Leguminosae	银合欢属 <i>Leucaena</i>	银合欢 <i>Leucaena leucocephala</i>	落叶 Deciduous
百合科 Liliaceae	龙血树属 <i>Dracaena</i>	海南龙血树 <i>Dracaena cambodiana</i>	常绿 Evergreen
千屈菜科 Lythraceae	紫薇属 <i>Lagerstroemia</i>	紫薇 <i>Lagerstroemia indica</i>	落叶 Deciduous
锦葵科 Malvaceae	梵天花属 <i>Urena</i>	地桃花 <i>Urena lobata</i> var. <i>lobata</i>	落叶 Deciduous
锦葵科 Malvaceae	梵天花属 <i>Urena</i>	梵天花 <i>Urena procumbens</i>	落叶 Deciduous
野牡丹科 Melastomataceae	野牡丹属 <i>Melastoma</i>	野牡丹 <i>Melastoma candidum</i>	常绿 Evergreen
野牡丹科 Melastomataceae	野牡丹属 <i>Melastoma</i>	毛稔 <i>Melastoma sanguineum</i>	常绿 Evergreen
野牡丹科 Melastomataceae	金锦香属 <i>Osbeckia</i>	朝天罐 <i>Osbeckia opipara</i>	常绿 Evergreen
楝科 Meliaceae	浆果楝属 <i>Cipadessa</i>	灰毛浆果楝 <i>Cipadessa cinerascens</i>	落叶 Deciduous
桑科 Moraceae	构树属 <i>Broussonetia</i>	小构 <i>Broussonetia kazinoki</i>	落叶 Deciduous
桑科 Moraceae	构树属 <i>Broussonetia</i>	构树 <i>Broussonetia papyifera</i>	落叶 Deciduous
桑科 Moraceae	柘属 <i>Cudrania</i>	柘树 <i>Cudrania tricuspidata</i>	落叶 Deciduous
桑科 Moraceae	榕属 <i>Ficus</i>	山榕 <i>Ficus heterophylla</i>	落叶 Deciduous
桑科 Moraceae	榕属 <i>Ficus</i>	对叶榕 <i>Ficus hispida</i>	常绿 Evergreen
桑科 Moraceae	榕属 <i>Ficus</i>	榕树 <i>Ficus microcarpa</i>	常绿 Evergreen
桑科 Moraceae	鹊肾树属 <i>Streblus</i>	叶被木 <i>Streblus taxoides</i>	常绿 Evergreen
紫金牛科 Myrsinaceae	铁仔属 <i>Myrsine</i>	铁仔 <i>Myrsine africana</i>	常绿 Evergreen
桃金娘科 Myrtaceae	岗松属 <i>Baeckea</i>	岗松 <i>Baeckea frutescens</i>	常绿 Evergreen
桃金娘科 Myrtaceae	番石榴属 <i>Psidium</i>	番石榴 <i>Psidium guajava</i>	常绿 Evergreen
桃金娘科 Myrtaceae	桃金娘属 <i>Rhodomyrtus</i>	桃金娘 <i>Rhodomyrtus tomentosa</i>	常绿 Evergreen
桃金娘科 Myrtaceae	蒲桃属 <i>Syzygium</i>	赤楠 <i>Syzygium buxifolium</i>	常绿 Evergreen
桃金娘科 Myrtaceae	蒲桃属 <i>Syzygium</i>	方枝蒲桃 <i>Syzygium tephrodes</i>	常绿 Evergreen
木犀科 Oleaceae	流苏树属 <i>Chionanthus</i>	流苏树 <i>Chionanthus retusus</i>	落叶 Deciduous
木犀科 Oleaceae	女贞属 <i>Ligustrum</i>	女贞 <i>Ligustrum lucidum</i>	常绿 Evergreen
木犀科 Oleaceae	女贞属 <i>Ligustrum</i>	小蜡 <i>Ligustrum sinense</i>	常绿 Evergreen
露兜树科 Pandanaceae	露兜树属 <i>Pandanus</i>	露兜树 <i>Pandanus tectorius</i>	常绿 Evergreen
海桐花科 Pittosporaceae	海桐属 <i>Pittosporum</i>	海桐 <i>Pittosporum tobira</i>	常绿 Evergreen
鼠李科 Rhamnaceae	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	长叶冻绿 <i>Rhamnus crenata</i>	落叶 Deciduous
鼠李科 Rhamnaceae	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	圆叶鼠李 <i>Rhamnus globosa</i>	落叶 Deciduous
鼠李科 Rhamnaceae	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	皱叶鼠李 <i>Rhamnus rugulosa</i>	落叶 Deciduous
鼠李科 Rhamnaceae	雀梅藤属 <i>Sageretia</i>	雀梅藤 <i>Sageretia thea</i>	落叶 Deciduous
蔷薇科 Rosaceae	桃属 <i>Amygdalus</i>	桃 <i>Amygdalus persica</i>	落叶 Deciduous
蔷薇科 Rosaceae	稠李属 <i>Padus</i>	稠李 <i>Padus racemosa</i>	落叶 Deciduous
蔷薇科 Rosaceae	火棘属 <i>Pyracantha</i>	火棘 <i>Pyracantha fortuneana</i>	常绿 Evergreen
蔷薇科 Rosaceae	石斑木属 <i>Raphiolepis</i>	石斑木 <i>Raphiolepis indica</i>	常绿 Evergreen
蔷薇科 Rosaceae	蔷薇属 <i>Rosa</i>	小果蔷薇 <i>Rosa cymosa</i>	落叶 Deciduous
蔷薇科 Rosaceae	蔷薇属 <i>Rosa</i>	黄刺玫 <i>Rosa xanthina</i>	落叶 Deciduous
蔷薇科 Rosaceae	悬钩子属 <i>Rubus</i>	乌泡子 <i>Rubus parkeri</i>	落叶 Deciduous
蔷薇科 Rosaceae	绣线菊属 <i>Spiraea</i>	麻叶绣线菊 <i>Spiraea cantoniensis</i>	落叶 Deciduous
蔷薇科 Rosaceae	绣线菊属 <i>Spiraea</i>	中华绣线菊 <i>Spiraea chinensis</i>	落叶 Deciduous
蔷薇科 Rosaceae	绣线菊属 <i>Spiraea</i>	疏毛绣线菊 <i>Spiraea hirsuta</i>	落叶 Deciduous
蔷薇科 Rosaceae	绣线菊属 <i>Spiraea</i>	鄂西绣线菊 <i>Spiraea veitchii</i>	落叶 Deciduous
茜草科 Rubiaceae	水团花属 <i>Adina</i>	水团花 <i>Adina pilulifera</i>	常绿 Evergreen
茜草科 Rubiaceae	水团花属 <i>Adina</i>	细叶水团花 <i>Adina rubella</i>	落叶 Deciduous
茜草科 Rubiaceae	鱼骨木属 <i>Canthium</i>	猪肚木 <i>Canthium horridum</i>	常绿 Evergreen
茜草科 Rubiaceae	梔子属 <i>Gardenia</i>	梔子 <i>Gardenia jasminoides</i>	常绿 Evergreen
茜草科 Rubiaceae	野丁香属 <i>Leptodermis</i>	薄皮木 <i>Leptodermis oblonga</i>	落叶 Deciduous
茜草科 Rubiaceae	玉叶金花属 <i>Mussaenda</i>	大叶白纸扇 <i>Mussaenda esquirollii</i>	落叶 Deciduous
茜草科 Rubiaceae	九节属 <i>Psychotria</i>	九节 <i>Psychotria rubra</i>	常绿 Evergreen
茜草科 Rubiaceae	六月雪属 <i>Serissa</i>	六月雪 <i>Serissa japonica</i>	常绿 Evergreen
芸香科 Rutaceae	黄皮属 <i>Clausena</i>	假黄皮 <i>Clausena excavata</i>	常绿 Evergreen
芸香科 Rutaceae	花椒属 <i>Zanthoxylum</i>	竹叶花椒 <i>Zanthoxylum armatum</i>	落叶 Deciduous
芸香科 Rutaceae	花椒属 <i>Zanthoxylum</i>	筋樨花椒 <i>Zanthoxylum avicennae</i>	常绿 Evergreen

附录I (续) Appendix I (continued)

科名 Family	属名 Genera	种名 Species	生活型 Life form
芸香科 Rutaceae	花椒属 <i>Zanthoxylum</i>	花椒 <i>Zanthoxylum bungeanum</i>	落叶 Deciduous
杨柳科 Salicaceae	柳属 <i>Salix</i>	杞柳 <i>Salix integra</i>	落叶 Deciduous
杨柳科 Salicaceae	柳属 <i>Salix</i>	秋华柳 <i>Salix variegata</i>	落叶 Deciduous
杨柳科 Salicaceae	柳属 <i>Salix</i>	皂柳 <i>Salix wallichiana</i>	落叶 Deciduous
无患子科 Sapindaceae	无患子属 <i>Sapindus</i>	无患子 <i>Sapindus saponaria</i>	落叶 Deciduous
虎耳草科 Saxifragaceae	鼠刺属 <i>Itea</i>	鼠刺 <i>Itea chinensis</i>	常绿 Evergreen
虎耳草科 Saxifragaceae	鼠刺属 <i>Itea</i>	冬青叶鼠刺 <i>Itea ilicifolia</i>	常绿 Evergreen
虎耳草科 Saxifragaceae	鼠刺属 <i>Itea</i>	矩叶鼠刺 <i>Itea oblonga</i>	常绿 Evergreen
苦木科 Simaroubaceae	牛筋果属 <i>Harrisonia</i>	牛筋果 <i>Harrisonia perforata</i>	常绿 Evergreen
省沽油科 Staphyleaceae	野鸦椿属 <i>Euscaphis</i>	野鸦椿 <i>Euscaphis japonica</i>	落叶 Deciduous
梧桐科 Sterculiaceae	翅子树属 <i>Pterospermum</i>	翻白叶树 <i>Pterospermum heterophyllum</i>	常绿 Evergreen
安息香科 Styracaceae	赤杨叶属 <i>Alniphyllum</i>	赤杨叶 <i>Alniphyllum fortunei</i>	落叶 Deciduous
安息香科 Styracaceae	安息香属 <i>Styrax</i>	野茉莉 <i>Styrax japonicus</i>	落叶 Deciduous
安息香科 Styracaceae	安息香属 <i>Styrax</i>	芬芳安息香 <i>Styrax odoratissima</i>	落叶 Deciduous
山矾科 Symplocaceae	山矾属 <i>Symplocos</i>	白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	落叶 Deciduous
山矾科 Symplocaceae	山矾属 <i>Symplocos</i>	叶萼山矾 <i>Symplocos phyllocalyx</i>	常绿 Evergreen
山矾科 Symplocaceae	山矾属 <i>Symplocos</i>	山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>	常绿 Evergreen
山矾科 Symplocaceae	山矾属 <i>Symplocos</i>	棱角山矾 <i>Symplocos tetragona</i>	常绿 Evergreen
山茶科 Theaceae	杨桐属 <i>Adinandra</i>	杨桐 <i>Adinandra millettii</i>	常绿 Evergreen
山茶科 Theaceae	山茶属 <i>Camellia</i>	贵州连蕊茶 <i>Camellia costei</i>	常绿 Evergreen
山茶科 Theaceae	山茶属 <i>Camellia</i>	尖连蕊茶 <i>Camellia cuspidata</i> var. <i>cuspidata</i>	常绿 Evergreen
山茶科 Theaceae	山茶属 <i>Camellia</i>	毛柄连蕊茶 <i>Camellia fraterna</i>	常绿 Evergreen
山茶科 Theaceae	山茶属 <i>Camellia</i>	山茶 <i>Camellia japonica</i>	常绿 Evergreen
山茶科 Theaceae	山茶属 <i>Camellia</i>	油茶 <i>Camellia oleifera</i>	常绿 Evergreen
山茶科 Theaceae	山茶属 <i>Camellia</i>	茶 <i>Camellia sinensis</i>	常绿 Evergreen
山茶科 Theaceae	红淡比属 <i>Cleyera</i>	红淡比 <i>Cleyera japonica</i>	常绿 Evergreen
山茶科 Theaceae	柃木属 <i>Eurya</i>	短柱柃 <i>Eurya brevistyla</i>	常绿 Evergreen
山茶科 Theaceae	柃木属 <i>Eurya</i>	柃木 <i>Eurya japonica</i>	常绿 Evergreen
山茶科 Theaceae	柃木属 <i>Eurya</i>	格药柃 <i>Eurya muricata</i>	常绿 Evergreen
山茶科 Theaceae	柃木属 <i>Eurya</i>	钝叶柃 <i>Eurya obtusifolia</i>	常绿 Evergreen
山茶科 Theaceae	木荷属 <i>Schima</i>	木荷 <i>Schima superba</i>	常绿 Evergreen
瑞香科 Thymelaeaceae	瑞香属 <i>Daphne</i>	倒卵叶瑞香 <i>Daphne grueningiana</i>	常绿 Evergreen
椴树科 Tiliaceae	扁担杆属 <i>Grewia</i>	扁担杆 <i>Grewia biloba</i>	落叶 Deciduous
榆科 Ulmaceae	朴属 <i>Celtis</i>	紫弹树 <i>Celtis biondii</i>	落叶 Deciduous
榆科 Ulmaceae	朴属 <i>Celtis</i>	朴树 <i>Celtis sinensis</i>	落叶 Deciduous
榆科 Ulmaceae	山油麻属 <i>Trema</i>	山油麻 <i>Trema cannabina</i> var. <i>dielsiana</i>	落叶 Deciduous
榆科 Ulmaceae	榆属 <i>Ulmus</i>	榆树 <i>Ulmus pumila</i>	落叶 Deciduous
荨麻科 Urticaceae	紫麻属 <i>Oreocnide</i>	紫麻 <i>Oreocnide frutescens</i>	常绿 Evergreen
马鞭草科 Verbenaceae	紫珠属 <i>Callicarpa</i>	紫珠 <i>Callicarpa bodinieri</i>	落叶 Deciduous
马鞭草科 Verbenaceae	大青属 <i>Clerodendrum</i>	大青 <i>Clerodendrum cyrtophyllum</i>	落叶 Deciduous
马鞭草科 Verbenaceae	马缨丹属 <i>Lantana</i>	马缨丹 <i>Lantana camara</i>	常绿 Evergreen
马鞭草科 Verbenaceae	牡荆属 <i>Vitex</i>	黄荆 <i>Vitex negundo</i>	落叶 Deciduous
马鞭草科 Verbenaceae	牡荆属 <i>Vitex</i>	牡荆 <i>Vitex negundo</i> var. <i>cannabifolia</i>	落叶 Deciduous
马鞭草科 Verbenaceae	牡荆属 <i>Vitex</i>	荆条 <i>Vitex negundo</i> var. <i>heterophylla</i>	落叶 Deciduous
马鞭草科 Verbenaceae	牡荆属 <i>Vitex</i>	山牡荆 <i>Vitex quinata</i>	落叶 Deciduous
马鞭草科 Verbenaceae	牡荆属 <i>Vitex</i>	蔓荆 <i>Vitex trifolia</i>	落叶 Deciduous

返回目录

中国亚热带山地杜鹃灌丛生物量分配及其碳密度估算

张 菁^{1,2} 李家湘³ 徐文婷¹ 熊高明¹ 谢宗强^{1*}

¹中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; ²中国科学院大学, 北京 100049; ³中南林业科技大学林学院, 长沙 410004

摘 要 灌丛生态系统作为一个巨大的潜在碳汇, 在全球碳平衡和气候调节中发挥着重要的作用。杜鹃(*Rhododendron simsii*) 灌丛是我国亚热带山地最为常见的灌丛类型。该文采用群落调查和数学模拟方法, 研究了亚热带山地杜鹃灌丛的生物量和碳密度。结果表明: 1) 灌木各器官最佳生物量估测模型的函数类型为幂函数和线性函数, 自变量为 D 和 D^2H (D 为基径, H 为株高), 所有模型均达到极显著水平; 生长方程对茎生物量的拟合效果优于其对叶和当年枝生物量的拟合效果。2) 灌木层平均生物量为 $20.78 \text{ Mg}\cdot\text{hm}^{-2}$, 其中优势树种杜鹃和白檀(*Symplocos paniculata*)占93.63%; 灌木层各器官生物量排序为茎>根>叶>当年枝, 根冠比为0.32, 说明生物量更多地分配到地上光合器官, 体现了灌木层植物对该区域温暖湿润的环境条件的适应。3) 杜鹃灌丛群落平均总生物量为 $26.26 \text{ Mg}\cdot\text{hm}^{-2}$, 灌木层、草本层和凋落物层生物量分别占79.14%、7.62%和13.25%, 凋落物层生物量较高表明该研究群落具有较大的养分归还量。4) 灌木层和草本层的地上生物量与地下生物量和总生物量之间存在极显著相关关系, 这种关系可用于相互间的预测。5) 杜鹃灌丛群落平均总生物量碳密度为 $11.70 \text{ Mg}\cdot\text{hm}^{-2}$, 群落平均含碳率为44.55%, 以往通过乘以转换系数0.5得到的灌丛碳密度比实际碳密度高出12.22%, 导致对灌丛植被碳储量和碳汇能力的估测产生严重偏差。

关键词 回归模型; 根冠比; 养分归还; 地上生物量; 地下生物量; 含碳率

引用格式: 张菁, 李家湘, 徐文婷, 熊高明, 谢宗强 (2017). 中国亚热带山地杜鹃灌丛生物量分配及其碳密度估算. 植物生态学报, 41, 43–52. doi: 10.17521/cjpe.2016.0174

Estimation of biomass allocation and carbon density of *Rhododendron simsii* shrubland in the subtropical mountainous areas of China

ZHANG Qiang^{1,2}, LI Jia-Xiang³, XU Wen-Ting¹, XIONG Gao-Ming¹, and XIE Zong-Qiang^{1*}

¹State Key Laboratory of Vegetation and Environment Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; and ³Faculty of Forestry, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China

Abstract

Aims As an important potential carbon sink, shrubland ecosystem plays a vital role in global carbon balance and climate regulation. Our objectives were to derive appropriate regression models for shrub biomass estimation, and to reveal the biomass allocation pattern and carbon density in *Rhododendron simsii* shrubland.

Methods We conducted investigations in 27 plots, and developed biomass regression models for shrub species to estimate shrub biomass. The biomass of herb and litterfall were obtained through harvesting. Plant samples were collected from each plot to measure carbon content in different organs.

Important findings The results showed that the power and linear models were the most appropriate equation forms. The D and D^2H (where D was the basal diameter (cm) and H was the shrub height (m)) were good predictors for organ biomass and total biomass of shrubs. All of the biomass models reached extremely significant level, and could be used to estimate shrub biomass with high accuracy. It was more difficult to predict leaf and annual branch biomass than stem biomass, because leaf and annual branch were susceptible to herbivores and inter-plant competition. The mean biomass of the shrub layer was $20.78 \text{ Mg}\cdot\text{hm}^{-2}$, in which *Rhododendron simsii* and *Symplocos paniculata* biomass accounted for 93.63%. Influenced by both environment and species characteristics, the biomass of the shrub layer organs was in the order of stem > root > leaf > annual branch. The root:shoot ratio of the shrub layer was 0.32, which was less than other shrubs in subtropical regions. The relative higher aboveground

收稿日期Received: 2016-05-17 接受日期Accepted: 2016-09-21

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: xie@ibcas.ac.cn)

biomass allocation reflected the adaptation of plants to the warm and humid environment for more photosynthesis. The mean total community biomass was $26.26 \text{ Mg}\cdot\text{hm}^{-2}$, in which shrub layer, herb layer and litter layer accounted for 79.14%, 7.62% and 13.25%, respectively. Litter biomass was relatively high, which suggested that this community had high nutrient return. There were significant correlations among aboveground biomass, belowground biomass and total biomass of shrub layer and herb layer. The mean biomass carbon density of the community was $11.70 \text{ Mg}\cdot\text{hm}^{-2}$ and the carbon content ratio was 44.55%. The carbon density was usually obtained using the conversion coefficient of 0.5 in previous studies, which could overestimate carbon density by 12.22%.

Key words regression model; root/shoot ratio; nutrient return; aboveground biomass; belowground biomass; carbon content ratio

Citation: Zhang Q, Li JX, Xu WT, Xiong GM, Xie ZQ (2017). Estimation of biomass allocation and carbon density of *Rhododendron simsii* shrubland in the subtropical mountainous areas of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 43–52. doi: 10.17521/cjpe.2016.0174

灌丛生态系统作为一种分布广泛的陆地生态系统类型, 在全球碳循环和气候调节中起着重要的作用(方精云等, 2007)。在全球变暖的影响下, 灌丛的分布范围有所扩大(Sturm *et al.*, 2001), 并引起了北半球局部区域碳储量的变化(Goodale & Davidson, 2002)。我国灌丛分布面积 $69.2 \times 10^4 \text{ km}^2$, 占国土面积的7.3% (中华人民共和国环保部和中国科学院, 2015), 是一个重要的潜在碳汇, 其年均碳汇占中国植被年均总碳汇的14.6%–22.6% (方精云等, 2007)。但目前对灌丛生态系统生产力和碳汇的研究相对缺乏, 尤其缺少地下根系部分和凋落物的研究(Vourlitis *et al.*, 2007), 导致对灌丛碳储量的估算存在极大的不确定性。

生物量是量化生态系统碳循环和植被碳储量的重要指标, 不仅反映了生态系统生产力水平, 而且反映了生态系统功能的强弱(方精云和陈安平, 2001), 对其进行测定是评估生态系统碳汇功能的重要前提。生物量在植物中的分配策略是植物对环境长期适应的结果, 受到外界环境、物种组成及植株大小等因素的影响(Poorter *et al.*, 2012), 对植物的生长、发育和繁殖有巨大的作用(Cairns *et al.*, 1997)。由于不同层片和不同植物器官中碳含量的差异, 研究生物量的分配规律对提高生态系统碳储量的评估精度具有重要价值。

中国灌丛约有一半分布在亚热带区域, 已有的对其生物量的报道主要集中在地上部分(张光富和宋永昌, 2001; 胡会峰等, 2006; 李轩然等, 2006), 对于地下部分生物量和地上、地下生物量相关关系研究较少。对灌丛碳密度的估算多采用转换因子法(胡会峰等, 2006), 缺乏实际测量, 导致估算结果与

实际值相差较大。杜鹃(*Rhododendron simsii*)作为分布广泛的物种, 在我国亚热带大部分地区均有生长, 以其为优势的群落是亚热带最为常见的山地灌丛类型(吴征镒, 1980)。本文以中国亚热带山地杜鹃灌丛为对象, 通过生物量回归模型来研究其群落生物量分配规律和碳密度特征, 以期估算灌丛碳储量提供依据。

1 研究区域和研究方法

1.1 研究区域概况

研究地位于湖南浏阳大围山自然保护区 (28.35° – 28.48° N, 114.03° – 114.21° E), 地处罗霄山脉北段。山脉近东西走向, 以中山地貌为主, 主峰七星岭海拔1 607.8 m。成土母岩有花岗岩和泥沙岩两大类, 以花岗岩为主。土壤垂直分带明显: 海拔800 m以下为红壤, 800–1 200 m为山地黄壤, 1 200–1 600 m为山地黄棕壤。气候具亚热带季风湿润气候特点。据浏阳市气象局1970–2005年的资料统计, 该地区年平均气温11–16 $^{\circ}\text{C}$, 1月平均气温–4.0–2.5 $^{\circ}\text{C}$, 7月平均气温20–28 $^{\circ}\text{C}$, 极端最低气温–13 $^{\circ}\text{C}$ (1972年), 极端最高气温38 $^{\circ}\text{C}$ (1976年)。年降水量1 800–2 000 mm, 年相对湿度高于83%, 年日照179天, 无霜期243天。

研究地位于中亚热带常绿阔叶林北部亚地带, 地带性植被为常绿阔叶林(吴征镒, 1980)。本研究区植被为中山山地灌丛, 建群种主要有杜鹃、白檀(*Symplocos paniculata*)、四川冬青(*Ilex szechwanensis*)、水马桑(*Weigela japonica* var. *sinica*)、圆锥绣球(*Hydrangea paniculata*)等, 其中以杜鹃为主的灌丛最占优势。研究区域草本层的盖度约40%, 以短

尖藁草(*Carex brevicuspis*)、香港双蝴蝶(*Tripterispermum nienkui*)和芒(*Miscanthus sinensis*)等占优势(李家湘等, 2015)。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置和生物量调查

于湖南浏阳大围山国家森林公园海拔1 400 m左右的位置, 选择分布面积最大的杜鹃灌丛布置样地, 要求地形起伏不大, 群落组成一致。设置6个重复样地, 每个样地之间的间隔不大于10 m, 样地四周设置缓冲带以避免外界条件的干扰。样地由27个5 m × 5 m的样方组成。

生物量调查于8月份进行。在每个5 m × 5 m的样方内对全部灌木进行每木调查, 逐株(丛)记录其种名、株高、基径和冠幅。在样方外临近位置对优势物种杜鹃和白檀(李家湘等, 2015)分种分茎级选取标准株(丛), 测量其株高、基径和冠幅。收获后分器官(根、茎、叶和当年枝)称鲜质量并取样(取样100 g), 将样品带回实验室烘干至恒质量, 称取样品干质量得生物量, 并构建测量因子(株高、基径和冠幅)与各器官生物量之间的关系; 对于非优势物种, 分常绿种和落叶种进行混合采样和建模。非优势种的数量较少, 因此在同区域其他地区进行采样, 尽量选用同属或同科的物种。优势物种各取3株, 即3个重复, 分器官取样烘干后, 采用元素分析仪(PE2400, PerkinElmer, Boston, USA)测各器官全碳含量, 取3个重复样品的平均值作为不同物种各器官的碳含量; 非优势物种取混合样。采用群落调查数据结合不同物种各器官生物量回归方程和各器官碳含量, 换算得到各器官碳密度和灌木层总碳密度。

草本层生物量调查采用收获法, 在每个样方内随机选取1 m × 1 m的小样方进行收获, 区分地上和地下部分称取质量和取样(取样100 g), 将样品带回实验室烘干测干质量得生物量, 采用元素分析仪测地上、地下全碳含量, 换算得到单位面积生物量和碳密度。

凋落物层生物量调查采用收集法, 在每个样地随机选取3个1 m × 1 m的小样方。收集小样方内全部地表凋落物, 分别称鲜质量后取样(取样500 g)。将取回的凋落物于80 °C下烘干至恒质量得干质量, 采用元素分析仪测全碳含量, 换算得到单位面积凋落物生物量和碳密度。

1.2.2 分析和建模

灌木生物量与一些简单易测因子(如基径、株高和冠幅)间有密切的关系, 通常以易测因子为自变量, 以生物量为因变量, 通过回归分析的方法建立起二者之间的生长方程, 以此来推算整体的生物量(郑绍伟等, 2007)。自变量形式多样, 可采用基径(D)、株高(H)、冠幅(C)等单一变量, 也可采用多因子相组合的复合变量(郑绍伟等, 2007)。本文分别采用 D 、 H 、 C 、 D^2H 和 CH 为自变量, 回归方程的选择借鉴乔木生物量预测的经验, 选择线性、对数、指数、幂函数回归模型来建立灌木生物量预测模型(Mariessii *et al.*, 1991; 魏小平等, 2005)。用决定系数(R^2)、标准误差(SE)和 F 值来评价回归模型的优劣, 选出拟合度最好、相关最密切的回归模型来估算灌木生物量。

数据的统计分析采用Statistics Analysis System 9.2 (SAS), 显著水平为0.05。图表的绘制采用Microsoft Office Excel 2007和SigmaPlot 12.5。

2 结果和分析

2.1 灌木物种生物量的模型估算

分别采用 D 、 H 、 C 、 D^2H 和 CH 为自变量, 以根、茎、叶、当年枝、地上生物量和总生物量为因变量, 进行回归分析, 筛选出灌木各物种的最优生物量预测模型(表1)。可以看出, 最佳生物量估测模型的函数类型以幂函数为主, 方程自变量为 D 和 D^2H , 所有的回归方程都达到了极显著水平($p < 0.001$)。无论是单一物种还是混合物种, 其各器官生物量的最佳估测模型均具有较高的决定系数(0.608–0.981)和较小的标准误差(0.008–0.674)。回归模型对生物量变化的解释程度平均为(90.3 ± 1.9)%。其中, 回归模型对茎生物量、地上生物量和总生物量的拟合效果优于对叶和当年枝生物量的拟合效果。

2.2 灌木层生物量及其在不同器官间的分配

根据27个样方的灌木层群落学调查数据和表1所列的灌木各器官生物量回归方程, 可推算出灌木层生物量(图1)。27个样方的灌木层平均生物量为(20.78 ± 1.58) Mg·hm⁻², 各器官生物量从大到小的排序为茎>根>叶>当年枝。其中, 茎生物量为(13.66 ± 1.08) Mg·hm⁻², 占灌木层生物量的65.72%; 根生物量为(5.07 ± 0.46) Mg·hm⁻², 占灌木层生物量的24.40%; 叶生物量为(1.38 ± 0.11) Mg·hm⁻², 占

表1 杜鹃灌丛灌木物种的生物量回归模型

Table 1 Regression models for biomass of shrub species in *Rhododendron* shrubland

物种 Species	器官 Organ	自变量 Variable	方程 Equation	样本数 Number of samples	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i> ²	标准误差 Standard error	<i>F</i> 值 <i>F</i> value
杜鹃	根 Root	$x = D$	$y = ax^b$	40	0.010 2	2.428 5	0.714	0.347 9	94.85***
<i>Rhododendron</i>	茎 Stem	$x = D$	$y = ax^b$	45	0.035 7	2.332 0	0.928	0.189 6	550.97***
<i>simsii</i>	叶 Leaf	$x = D$	$y = ax^b$	43	0.003 7	2.122 5	0.714	0.393 2	102.48***
	当年枝 Annual branch	$x = D$	$y = ax^b$	45	0.000 4	2.975 0	0.608	0.695 6	66.57***
	地上 Aboveground	$x = D$	$y = ax^b$	45	0.040 2	2.310 8	0.926	0.190 3	537.30***
	总 Total	$x = D$	$y = ax^b$	43	0.054 6	2.227 2	0.895	0.221 5	348.07***
白檀	根 Root	$x = D$	$y = ax^b$	30	0.019 5	2.461 8	0.912	0.267 2	290.07***
<i>Symplocos</i>	茎 Stem	$x = D^2H$	$y = ax^b$	30	0.023 0	0.981 0	0.949	0.213 1	518.53***
<i>paniculata</i>	叶 Leaf	$x = D$	$y = ax^b$	29	0.004 5	2.406 1	0.880	0.316 2	197.48***
	当年枝 Annual branch	$x = D^2H$	$y = a + bx$	27	0.000 6	0.004 1	0.799	0.008 0	99.38***
	地上 Aboveground	$x = D^2H$	$y = ax^b$	30	0.029 4	0.962 6	0.948	0.210 0	514.51***
	总 Total	$x = D^2H$	$y = ax^b$	30	0.049 1	0.941 3	0.943	0.215 5	466.99***
落叶混合种	根 Root	$x = D^2H$	$y = ax^b$	32	0.016 2	0.842 4	0.776	0.663 9	103.73***
Mixed deciduous	茎 Stem	$x = D^2H$	$y = a + bx$	32	0.024 4	0.027 4	0.945	0.116 0	495.86***
species	叶 Leaf	$x = D^2H$	$y = ax^b$	29	0.005 4	0.815 5	0.866	0.497 2	174.31***
	当年枝 Annual branch	$x = D^2H$	$y = ax^b$	13	0.004 9	0.681 2	0.801	0.645 8	44.38***
	地上 Aboveground	$x = D^2H$	$y = a + bx$	31	0.011 2	0.032 0	0.981	0.077 4	1530.32***
	总 Total	$x = D^2H$	$y = ax^b$	30	0.057 3	0.885 9	0.947	0.303 7	502.33***
常绿混合种	根 Root	$x = D^2H$	$y = ax^b$	159	0.055 7	0.644 6	0.684	0.673 6	339.36***
Mixed evergreen	茎 Stem	$x = D^2H$	$y = ax^b$	158	0.040 2	0.941 7	0.902	0.433 9	1432.91***
species	叶 Leaf	$x = D^2H$	$y = ax^b$	165	0.019 0	0.611 3	0.695	0.618 0	370.74***
	当年枝 Annual branch	$x = D^2H$	$y = a + bx$	155	0.000 6	0.016 0	0.751	0.012 7	460.53***
	地上 Aboveground	$x = D^2H$	$y = ax^b$	158	0.068 1	0.854 8	0.908	0.381 0	1531.39***
	总 Total	$x = D^2H$	$y = ax^b$	160	0.117 1	0.810 5	0.893	0.391 2	1312.23***

***, $p < 0.001$. *D*, 基径; *H*, 株高。
D, basal diameter; *H*, shrub height.

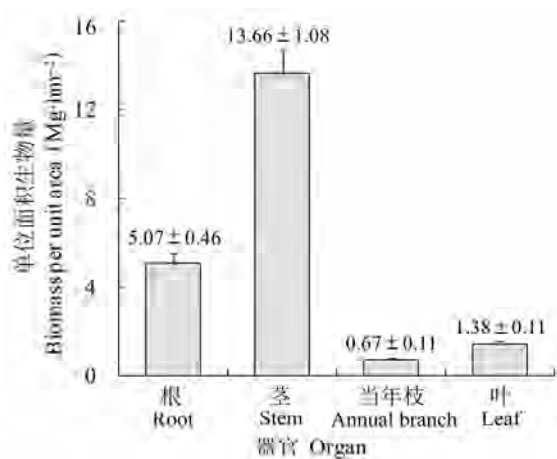


图1 杜鹃灌丛灌木层生物量及其分配(平均值±标准误差)。
Fig. 1 The biomass allocation pattern of the shrub layer in *Rhododendron* shrubland (mean ± SE).

6.66%; 当年枝生物量为(0.67 ± 0.11) Mg·hm⁻², 占灌木层生物量的3.24%。

2.3 灌木层生物量的种类分配

表2反映了研究区域杜鹃灌丛群落灌木层个体数量和生物量的种类分配情况。其中, 杜鹃的个体数量占整个灌木层个体数量的87.54%, 其生物量占灌木层生物量的79.61%; 湖南白檀的个体数量占灌木层的6.99%, 其生物量占灌木层的14.02%; 剩余的17种灌木物种的个体数量占灌木层的5.48%, 其生物量占灌木层的6.37%。优势物种杜鹃和湖南白檀的个体数量及其生物量均占到本研究群落灌木层的近95%。

2.4 杜鹃灌丛群落生物量及其在不同层次间的分配

如图2所示, 杜鹃灌丛群落平均总生物量为(26.26 ± 1.63) Mg·hm⁻², 灌木层、草本层和凋落物层生物量依次为(20.78 ± 1.58) Mg·hm⁻²、(2.00 ± 0.19) Mg·hm⁻²和(3.48 ± 0.23) Mg·hm⁻², 分别占群落总生物量的79.14%、7.62%和13.25%。其中, 灌木层地上

表2 杜鹃灌丛灌木层个体密度和生物量的种类分配

Table 2 Individual density and biomass allocation of shrub layer in different species

物种 Species	植株个体 Individuals		生物量 Biomass	
	密度 Density (No.·hm ⁻²)	占灌木层比例 Ratio of the shrub layer (%)	生物量 Biomass (kg·hm ⁻²)	占灌木层比例 Ratio of the shrub layer (%)
杜鹃 <i>Rhododendron simsii</i>	84 074	87.54	15 988.05	79.61
白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	6 711	6.99	2 816.53	14.02
尖叶日本绣线菊 <i>Spiraea japonica</i> var. <i>acuminata</i>	1 556	1.62	101.83	0.51
四川冬青 <i>Ilex szechwanensis</i>	1 452	1.51	210.97	1.05
直角荚蒾 <i>Viburnum foetidum</i> var. <i>rectangulatum</i>	548	0.57	37.04	0.18
格药枌 <i>Eurya muricata</i>	430	0.45	83.18	0.41
圆锥绣球 <i>Hydrangea paniculata</i>	370	0.39	315.98	1.57
波叶红果树 <i>Stranvaesia davidiana</i> var. <i>undulata</i>	237	0.25	41.76	0.21
水马桑 <i>Weigela japonica</i> var. <i>sinica</i>	207	0.22	46.94	0.23
鹿角杜鹃 <i>Rhododendron latoucheae</i>	148	0.15	239.75	1.19
尾叶樱桃 <i>Cerasus dielsiana</i>	104	0.11	124.24	0.62
中国绣球 <i>Hydrangea chinensis</i>	44	0.05	19.27	0.10
四照花 <i>Dendrobenthamia japonica</i> var. <i>chinensis</i>	44	0.05	8.90	0.04
石灰花楸 <i>Sorbus folgneri</i>	30	0.03	11.34	0.06
紫珠 <i>Callicarpa bodinieri</i> var. <i>bodinieri</i>	30	0.03	6.79	0.03
胡颓子 <i>Elaeagnus pungens</i>	15	0.02	18.66	0.09
三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	15	0.02	7.69	0.04
小叶栎 <i>Quercus chenii</i>	15	0.02	2.90	0.01
长叶冻绿 <i>Rhamnus crenata</i>	15	0.02	1.13	0.01

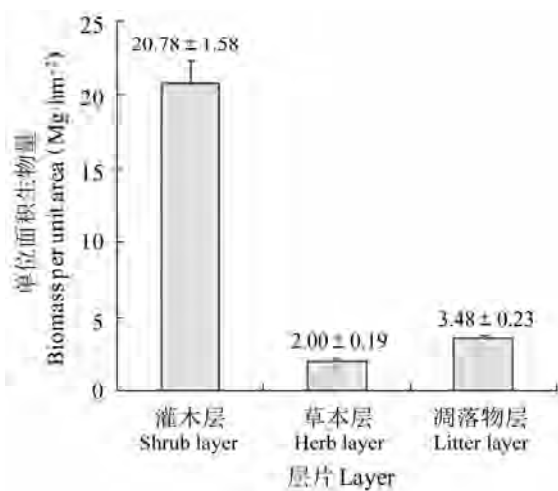


图2 杜鹃灌丛群落生物量在层片间的分配(平均值±标准误差)。

Fig. 2 The community biomass allocation pattern of *Rhododendron* shrubland in different layers (mean ± SE).

生物量为(15.71 ± 1.27) Mg·hm⁻², 地下生物量为(5.07 ± 0.46) Mg·hm⁻², 根冠比为0.32; 草本层地上生物量为(0.88 ± 0.08) Mg·hm⁻², 地下生物量为(1.12 ± 0.12) Mg·hm⁻², 根冠比为1.27。不同样方的群落生物量在各层次的分配规律相对一致, 灌木层生物量占主导地位, 灌丛群落的根冠比为0.37。

2.5 灌木层和草本层地上、地下生物量的相关关系

对27个样方的灌木层和草本层的地上生物量与地下生物量和总生物量进行相关分析, 结果如图3所示。可以看出, 灌木层和草本层的地上生物量与地下生物量和总生物量之间都存在极显著的相关关系($p < 0.001$), 决定系数 R^2 平均达到0.912。说明灌木层和草本层生物量在地上、地下分配上具有相对稳定的分配规律, 这种相关关系可用于由已知的地上生物量来推算地下生物量和总生物量。

2.6 杜鹃灌丛生物量碳密度的估算

根据不同物种各器官的生物量和碳含量, 可以推算出各器官和不同层次的碳密度(表3)。调查样方的灌丛群落平均总生物量碳密度为(11.70 ± 0.74) Mg·hm⁻²。从不同层片的分布来看, 灌木层碳密度最大, 为(9.48 ± 0.77) Mg·hm⁻²; 凋落物层碳密度次之, 为(1.56 ± 0.11) Mg·hm⁻²; 草本层碳密度最小, 为(0.66 ± 0.06) Mg·hm⁻²。从地上、地下的分布来看, 灌丛群落地上和地下部分的总碳密度分别为(7.65 ± 0.57) Mg·hm⁻²和(2.48 ± 0.18) Mg·hm⁻²。其中, 灌木层地上、地下部分的碳密度分别为(7.30 ± 0.58) Mg·hm⁻²和(2.18 ± 0.19) Mg·hm⁻²; 草本层地上、地

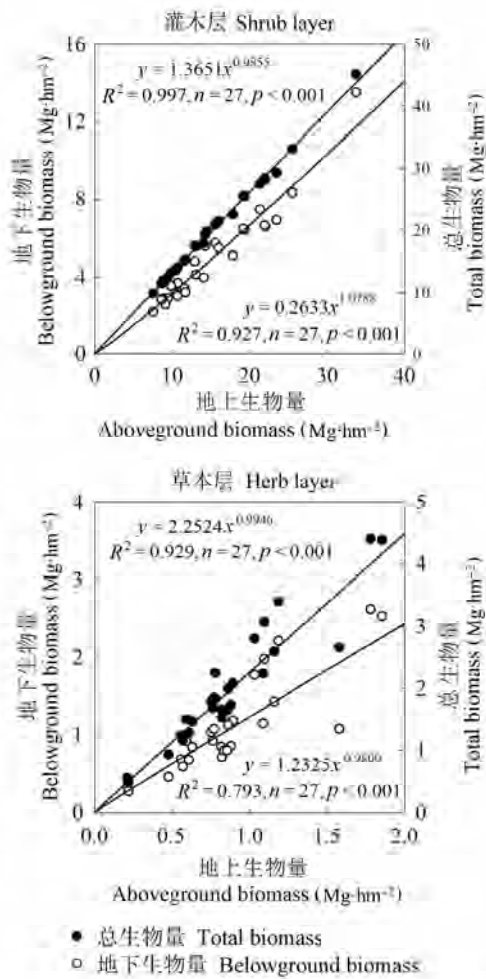


图3 杜鹃灌丛灌木层和草本层地上/地下生物量之间的相关关系。

Fig. 3 The relationship between above- and belowground biomass of the shrub layer and the herb layer in *Rhododendron* shrubland.

下部分的碳密度分别为(0.35 ± 0.03) Mg·hm⁻²和(0.31 ± 0.03) Mg·hm⁻²。杜鹃灌丛群落平均含碳率为44.55%，其中灌木层、草本层和凋落物层的含碳率分别为45.62%、33.00%和44.83%。

表3 杜鹃灌丛生物量碳密度的估算(平均值±标准误差)

Table 3 Estimation of biomass carbon density of *Rhododendron* shrubland (Mg·hm⁻²) (mean ± SE)

	灌木层碳密度 Shrub layer carbon density			草本层碳密度 Herb layer carbon density	凋落物层碳密度 Litter layer carbon density	总碳密度 Total carbon density
	根碳密度 Root carbon density	茎碳密度 Stem carbon density	叶碳密度 Leaf carbon density			
地上部分碳密度 Aboveground carbon density		6.38 ± 0.50	0.62 ± 0.05	0.30 ± 0.05	0.35 ± 0.03	7.65 ± 0.57
地下部分碳密度 Belowground carbon density	2.18 ± 0.19				0.31 ± 0.03	2.48 ± 0.18
总碳密度 Total carbon density		9.48 ± 0.77			0.66 ± 0.06	11.70 ± 0.74

3 讨论

3.1 灌木物种生物量的模型估算

利用树木易测因子建立生长方程来推算生物量，此方法简单、迅速且破坏性小，同时数据可以进行外推，使生物量的跟踪调查研究成为可能，受到广泛的关注和应用(Araújo *et al.*, 1999; Montes *et al.*, 2000)。本试验中所有的生长方程都达到了极显著水平($p < 0.001$)，对生物量变化的解释程度平均为90.3%。由此可知，灌木生物量可以通过生长方程推算得出，且结果具有较高的准确度。在本研究中，方程拟合程度最好的自变量为 D^2H 和 D ，这与川西北地区主要灌丛类型生物量模型的研究结果(王玲, 2009)一致。建立生物量生长方程最常用的单一自变量是树干直径(Zianis & Mencuccini, 2004)，特别是对于高大乔木，树径易于测量且准确度高，而株高不易测量且误差较大，株高的引入会使模型增加新的变异(吕晓涛等, 2007; 汪金松等, 2011)。但是灌丛株高的测量较为方便，虽然引入株高有时并不会增加方程对生物量变化的解释程度，但是可以增加方程外推时的适用性(Ketterings *et al.*, 2001)。本研究最佳生物量估测模型的函数类型以幂函数为主，这与前人的研究结果一致(Basuki *et al.*, 2009; Návar, 2009; 李燕等, 2010)，幂函数能较为真实地反映灌木生物量随株高、基径的变化趋势(郑绍伟等, 2007)。

3.2 灌木层生物量在不同器官中的分配

植物在不同环境条件下的生物量分配格局反映了其对环境的响应规律和资源分配策略(Poorter *et al.*, 2012)。最优分配理论认为，植物通过调节生物量在各器官的分配来适应外界环境，从而最大限度地获取受限资源，以维持其生长速率的最大化(McConnaughay & Coleman, 1999)。当光照受到限制

时, 植物会将资源更多地分配到茎和叶等地上部分, 而当水分和养分受到限制时, 植物会将更多的资源分配到根系中(Bloom *et al.*, 1985)。在本研究区域, 灌木层的根冠比为0.32, 小于青藏高原高寒地区杜鹃群系的根冠比(0.66, 高巧等, 2014)和云南老君山地区杜鹃灌丛的根冠比(0.47–0.63, 李云龙和巩合德, 2015), 即本研究地区灌木层植物将更多的生物量分配到地上部分的光合器官, 而不是用于吸收水分和养分的根系。温暖湿润的气候条件是导致该区域根冠比偏低的主要原因。以往的研究表明, 根冠比会随着年平均气温和年降水量的增加而显著下降, 低温低湿的环境有利于根生物量的积累, 而高温高湿的条件有利于茎的生长(Mokany *et al.*, 2006; McCarthy & Enquist, 2007)。较低的根冠比使得杜鹃灌丛对光照的竞争力更强, 体现了其对本研究地区环境的适应: 气候温暖湿润, 土壤中的N、P等养分含量较高(张蕾等, 2017), 植物对地下资源的竞争较小; 另一方面, 植被覆盖率高达80%, 高于灌丛植被的平均盖度(张亚茹等, 2013), 植物生长茂密, 对光的竞争与其他地区灌丛相比更为激烈。

此外, 生物量的分配格局在很大程度上还取决于物种的类型(Poorter *et al.*, 2012)。在相似的环境条件下, 不同物种的生物量分配策略不同, 反映了植物在生长发育过程中各种功能(生长、繁殖和防御等)的优先选择次序(Weiner, 2004)。本研究区域灌木层的根冠比明显小于我国亚热带地区灌丛根冠比的平均值(0.53, 李家湘, 2015), 其中, 杜鹃的根冠比为0.28, 湖南白檀的根冠比为0.67。它们在相同环境下的不同生物量分配格局反映了二者生态特性的不同: 白檀属于深根性树种, 根系发达, 抗干旱耐瘠薄, 对恶劣环境的适应性强; 杜鹃根系较浅, 生物量大部分分配到茎干中, 增强了其地上部分对光的竞争力, 因此杜鹃在本研究区域的环境条件下具有更强的竞争力。

3.3 杜鹃灌丛群落生物量及其层次分配

本研究区域内的杜鹃灌丛是以落叶灌木种占优势的常绿落叶混交杜鹃灌丛, 其群落生物量为 $(26.26 \pm 1.63) \text{ Mg} \cdot \text{hm}^{-2}$, 高于全国灌丛生物量平均值 $(21.76 \text{ Mg} \cdot \text{hm}^{-2})$, 胡会峰等(2006)和全球灌丛生物量平均值 $(21.00 \text{ Mg} \cdot \text{hm}^{-2})$, Woodwell *et al.*, 1978), 与我国亚热带地区灌丛生物量平均值 $(25.73 \text{ Mg} \cdot \text{hm}^{-2})$, 李家湘(2015)相当。这是因为本研究区域

为湿润的亚热带区域, 水热条件有利于植物的生长, 而胡会峰等(2006)和Woodwell (1978)统计的灌丛包括了生长于北方寒冷干旱地区和高寒地区的灌丛群落, 由于水热和养分等条件的限制, 其生物量普遍偏低。例如, 生长于青藏高原东缘的杜鹃灌丛的生物量 $(5.13 \pm 1.36) \text{ Mg} \cdot \text{hm}^{-2}$, 高巧等(2014)仅为本研究区域杜鹃灌丛生物量的19.54%。此外, 本研究中的杜鹃灌丛生物量还高于同属于亚热带气候区的檫木(*Loropetalum chinense*)灌丛、铁仔(*Myrsine africana*)灌丛和马桑(*Coriaria nepalensis*)灌丛等典型灌丛群落(贺金生等, 1997; 王玲, 2009)的生物量, 说明在相似的气候条件下, 单位面积生物量在不同灌丛类型之间也会存在差异。

灌丛群落生物量在不同层次间的分配受到群落特性和物种组成等因素的综合影响。在已有的亚热带灌丛生物量研究中, 生物量在植被层次上的分配多表现为灌木层>草本层>凋落物层(王玲, 2009)。但本研究中群落各层片生物量的分配表现为灌木层>凋落物层>草本层。产生这一结果的原因主要有两个方面, 一是研究区的灌木层郁闭度较大, 使得林下光照较弱, 导致草本层生长稀疏; 二是由于灌木层中落叶树种较多, 其生物量占到灌木层总生物量的95%以上, 大量枯枝落叶的产生使得林内凋落物生物量较高。凋落物是生态系统物质循环和能量流动的一个重要环节(Spain, 1984), 凋落量的不同会直接导致养分归还量的差异(春敏莉等, 2009)。大量的凋落物加之有利于其分解的环境条件, 使得本研究区域的杜鹃灌丛具有较快的养分归还速率, 可以提高土壤的养分有效性, 加快生态系统的物质循环。

3.4 杜鹃灌丛群落生物量碳密度

本试验对不同物种的不同器官分别取样测其含碳率, 结果显示, 不同物种和同一物种不同器官中的碳元素含量都存在差异, 且含碳率通常达不到50%, 这与侯琳(2009)对秦岭地区多种灌木树种各器官含碳率的测定结果一致。本研究中测得的杜鹃灌丛群落平均含碳率为44.55%, 群落的生物量碳密度为 $(11.70 \pm 0.74) \text{ Mg} \cdot \text{hm}^{-2}$, 这比胡会峰等(2006)估算的湖南省灌丛植被的平均碳密度(约为 $15.62 \text{ Mg} \cdot \text{hm}^{-2}$)偏低。在以往的研究中, 碳密度大多简单地通过生物量乘以转换系数0.5来获取, 并没有进行实际的测量, 也没有区分物种和器官, 使得估测值与实际值相差较大。以本试验的杜鹃灌丛为例, 若

以生物量乘以0.5来估算碳密度,会导致对群落碳密度的估计值比实测值高出12.22%。扩展到区域尺度上,对碳密度的错误估算会导致对我国植被碳储量和碳汇能力的估测产生严重偏差。因此,为了更加精确地估算植被碳储量,在条件允许的情况下有必要对区域中主要植被类型的含碳率分别进行测定和分析,以最大程度地减少估算误差。

基金项目 中国科学院战略性先导科技专项(XDA05050302)和国家科技基础性专项(Y5220B1001)。

致谢 感谢中南林业科技大学林学院的老师和学生在样品采集和样品处理工作中给予的帮助。

参考文献

- Araújo TM, Higuchi N, de Carvalho Júnior JADC (1999). Comparison of formulae for biomass content determination in a tropical rain forest site in the state of Pará, Brazil. *Forest Ecology and Management*, 117, 43–52.
- Basuki T, van Laake P, Skidmore A, Hussin Y (2009). Allometric equations for estimating the above-ground biomass in tropical lowland Dipterocarp forests. *Forest Ecology and Management*, 257, 1684–1694.
- Bloom AJ, Chapin FS, Mooney HA (1985). Resource limitation in plants—An economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16, 363–392.
- Cairns MA, Brown S, Helmer EH, Baumgardner GA (1997). Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia*, 111, 1–11.
- Chun ML, Xie ZQ, Zhao CM, Fan DY, Xu XW, Ping L (2009). Litter production and nutrient characteristic of *Abies fargesii* natural forest in Shennongjia Nature Reserve, Hubei, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 492–498. (in Chinese with English abstract) [春敏莉, 谢宗强, 赵常明, 樊大勇, 徐新武, 平亮 (2009). 神农架巴山冷杉天然林凋落量及养分特征. 植物生态学报, 33, 492–498.]
- Fang JY, Chen AP (2001). Dynamic forest biomass carbon pools in China and their significance. *Acta Botanica Sinica*, 43, 967–973. (in Chinese with English abstract) [方精云, 陈安平 (2001). 中国森林植被碳库的动态变化及其意义. 植物学报, 43, 967–973.]
- Fang JY, Guo ZD, Piao SL, Chen AP (2007). Terrestrial vegetation carbon sink in China, 1981–2000. *Science in China Series D: Earth Sciences*, 37, 804–812. (in Chinese) [方精云, 郭兆迪, 朴世龙, 陈安平 (2007). 1981–2000年中国陆地植被碳汇的估算. 中国科学D辑: 地球科学, 37, 804–812.]
- Gao Q, Yang XC, Yin CY, Liu Q (2014). Estimation of biomass allocation and carbon density in alpine dwarf shrubs in Garzê Zangzu Autonomous Prefecture of Sichuan Province. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 355–365. (in Chinese with English abstract) [高巧, 阳小成, 尹春英, 刘庆 (2014). 四川省甘孜藏族自治州高寒矮灌丛生物量分配及其碳密度的估算. 植物生态学报, 38, 355–365.]
- Goodale CL, Davidson EA (2002). Carbon cycle: Uncertain sinks in the shrubs. *Nature*, 418, 593–594.
- He JS, Wang QB, Hu D (1997). Studies on the biomass of tropical shrubland and their regeneration capacity after cutting. *Acta Phytoecologica Sinica*, 21, 512–520. (in Chinese with English abstract) [贺金生, 王其兵, 胡东 (1997). 长江三峡地区典型灌丛的生物量及其再生能力. 植物生态学报, 21, 512–520.]
- Hou L (2009). *Carbon Balance in Natural Secondary Pinus tabulaeformis Forest at Huoditang Forest Zone in the Qinling Mountains*. PhD dissertation, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi. 30–32. (in Chinese with English abstract) [侯琳 (2009). 秦岭火地塘林区天然次生油松林碳平衡研究. 博士学位论文, 西北农林科技大学, 陕西杨凌. 30–32.]
- Hu HF, Wang ZH, Liu GH, Fu BJ (2006). Vegetation carbon storage of major shrublands in China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 30, 539–544. (in Chinese with English abstract) [胡会峰, 王志恒, 刘国华, 傅伯杰 (2006). 中国主要灌丛植被碳储量. 植物生态学报, 30, 539–544.]
- Ketterings QM, Coe R, van Noordwijk M, Palm CA (2001). Reducing uncertainty in the use of allometric biomass equations for predicting above-ground tree biomass in mixed secondary forests. *Forest Ecology and Management*, 146, 199–209.
- Li JX (2015). *Biodiversity Pattern and Ecosystem Productivity in Shrubland Across the Subtropical Region in China*. PhD dissertation, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing. 76–84. (in Chinese with English abstract) [李家湘 (2015). 亚热带灌丛生物多样性及其与生产力的关系. 博士学位论文, 中国科学院植物研究所, 北京. 76–84.]
- Li JX, Zhang X, Xie ZQ, Lu CF, Tu XY, Xun Y (2015). Community composition and structure of *Rhododendron simsii* shrubland in the Dawei Mountain, Hunan Province. *Biodiversity Science*, 23, 815–823. (in Chinese with English abstract) [李家湘, 张旭, 谢宗强, 卢从发, 涂向阳, 寻院 (2015). 湖南大围山杜鹃灌丛的群落组成及结构特征. 生物多样性, 23, 815–823.]
- Li XR, Liu JQ, Chen YR, Hu LL, Yang FT (2006). Above-ground biomass of three conifers in Qianyanzhou plantation. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 17, 1382–1388. (in Chinese with English abstract) [李轩然, 刘琪璟, 陈永

- 瑞, 胡理乐, 杨风亭 (2006). 千烟洲人工林主要树种地上生物量的估算. *应用生态学报*, 17, 1382–1388.]
- Li Y, Zhang JG, Duan AG, Xiang CW (2010). Selection of biomass estimation models for Chinese fir plantation. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 21, 3036–3046. (in Chinese with English abstract) [李燕, 张建国, 段爱国, 相聪伟 (2010). 杉木人工林生物量估算模型的选择. *应用生态学报*, 21, 3036–3046.]
- Li YL, Gong HD (2015). Characteristics of community structure and biomass distribution of *Rhododendron adenogynum* shrub in Laojunshan Mountain. *Journal of West China Forestry Science*, 44, 121–124. (in Chinese with English abstract) [李云龙, 巩合德 (2015). 云南老君山腺房杜鹃灌丛群落特征及生物量分配特征研究. *西部林业科学*, 44, 121–124.]
- Lü XT, Tang JW, He YC, Duan WG, Song JP, Xu HL, Zhu SZ (2007). Biomass and its allocation in tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna, southwest China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 31, 11–22. (in Chinese with English abstract) [吕晓涛, 唐建维, 何有才, 段文贵, 宋军平, 许海龙, 朱胜忠 (2007). 西双版纳热带季节雨林的生物量及其分配特征. *植物生态学报*, 31, 11–22.]
- Mariessii A, Betule E, Toshihiko H (1991). Growth patterns of tree height and stem diameter in populations of *Abies veitchii*. *Journal of Ecology*, 79, 1085–1095.
- McCarthy MC, Enquist BJ (2007). Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation. *Functional Ecology*, 21, 713–720.
- McConnaughey K, Coleman J (1999). Biomass allocation in plants: Ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. *Ecology*, 80, 2581–2593.
- Ministry of Environment Protection of the People's Republic of China, Chinese Academy of Sciences (2015). *The National Ecological Function Regionalization (Revision)*. (in Chinese). [中华人民共和国环境保护部, 中国科学院 (2015). 全国生态功能区划(修编版).] http://www.zhb.gov.cn/gkml/hbb/bgg/201511/t20151126_317777.htm. Cited: 2016-05-17.
- Mokany K, Raison RJ, Prokushkin AS (2006). Critical analysis of root:shoot ratios in terrestrial biomes. *Global Change Biology*, 12, 84–96.
- Montes N, Gauquelin T, Badri W, Bertaudiere V, Zaoui EH (2000). A non-destructive method for estimating above-ground forest biomass in threatened woodlands. *Forest Ecology and Management*, 130, 37–46.
- Návar J (2009). Allometric equations for tree species and carbon stocks for forests of northwestern Mexico. *Forest Ecology and Management*, 257, 427–434.
- Poorter H, Niklas KJ, Reich PB, Oleksyn J, Poot P, Mommer L (2012). Biomass allocation to leaves, stems and roots: Meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, 193, 30–50.
- Spain AV (1984). Litterfall and the standing crop of litter in three tropical Australian rain forests. *Journal of Ecology*, 72, 947–961.
- Sturm M, Racine C, Tape K (2001). Climate change: Increasing shrub abundance in the Arctic. *Nature*, 411, 546–547.
- Vourlitis GL, Zorba G, Pasquini SC, Mustard R (2007). Carbon and nitrogen storage in soil and litter of southern Californian semi-arid shrublands. *Journal of arid Environments*, 70, 164–173.
- Wang JS, Zhang CY, Fan XH, Zhao YZ (2011). Biomass allocation patterns and allometric models of *Abies nephrolepis* Maxim. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 3918–3927. (in Chinese with English abstract) [汪金松, 张春雨, 范秀华, 赵亚洲 (2011). 臭冷杉生物量分配格局及异速生长模型. *生态学报*, 31, 3918–3927.]
- Wang L (2009). *Study of Biomass and Its Models of Main Shrub Community Type in Northwest Sichuan*. Master degree dissertation, Sichuan Agricultural University, Ya'an, Sichuan. (in Chinese with English abstract) [王玲 (2009). 川西北地区主要灌丛类型生物量及其模型的研究. 硕士学位论文, 四川农业大学, 四川雅安.]
- Weiner J (2004). Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6, 207–215.
- Wei XP, Zhao CM, Wang GX, Chen BM, Cheng DL (2005). Estimation of above- and below-ground biomass of dominant desert plant species in an oasis-desert ecotone of Minqin, China. *Acta Phytocologica Sinica*, 29, 878–883. (in Chinese with English abstract) [魏小平, 赵长明, 王根轩, 陈宝明, 程栋梁 (2005). 民勤荒漠绿洲过渡带优势植物地上和地下生物量的估测模型. *植物生态学报*, 29, 878–883.]
- Woodwell GM, Whitaker RH, Reiners WA, Likens GE, Delwiche CC, Botkin DB (1978). Biota and the world carbon budget. *Science*, 199, 141–146.
- Wu ZY (1980). *Vegetation of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴征镒 (1980). 中国植被. 科学出版社, 北京.]
- Zhang GF, Song YC (2001). Studies on the biomass of *Castanopsis sclerophylla* + *Quercus fabri* shrubland in Tiantong Region, Zhejiang Province. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 19, 101–106. (in Chinese with English abstract) [张光富, 宋永昌 (2001). 浙江天童苦槠+白栎灌丛群落的生物量研究. *武汉植物学研究*, 19, 101–106.]
- Zhang Q, Li JX, Xie ZQ (2017). Effects of nitrogen addition on

soil respiration of *Rhododendron simsii* shrubland in the subtropical mountainous areas of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 95–104. (in Chinese with English abstract) [张蕾, 李家湘, 谢宗强 (2017). 氮添加对亚热带山地杜鹃灌丛土壤呼吸的影响. 植物生态学报, 41, 95–104.]

Zhang YR, Ouyang X, Li YL, Liu SZ, Zhang DQ, Zhou GY (2013). Shrub community characteristics and quantitative calculation of their biomass in southern China. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 33(9), 71–79. (in Chinese with English abstract) [张亚茹, 欧阳旭, 李跃林, 刘世忠, 张德强, 周国逸 (2013). 我国南亚热带灌丛群落特征及生物量的定量计算. 中南林业

科技大学学报, 33(9), 71–79.]

Zheng SW, Tang M, Zou JH, Mu CL (2007). Summary of research on shrub biomass in China. *Journal of Chengdu University (Natural Science Edition)*, 26, 189–192. (in Chinese with English abstract) [郑绍伟, 唐敏, 邹俊辉, 慕长龙 (2007). 灌木群落及生物量研究综述. 成都大学学报(自然科学版), 26, 189–192.]

Zianis D, Mencuccini M (2004). On simplifying allometric analyses of forest biomass. *Forest Ecology and Management*, 187, 311–332.

特邀编委: 杜 盛 责任编辑: 李 敏

[返回目录](#)

西藏雅鲁藏布江流域中段砂生槐灌丛生物量分配及碳密度

崔光帅^{1,2} 张林^{1*} 沈维¹ 刘新圣³ 王媛韬^{1,2}

¹中国科学院高寒生态学与生物多样性重点实验室, 中国科学院青藏高原研究所, 北京 100101; ²中国科学院大学, 北京 100049; ³九江学院旅游与国土资源学院, 江西九江 332005

摘要 灌丛是生态系统碳密度估算中不可或缺的部分, 其面积的增加被认为是我国陆地生态系统碳密度增加的一个重要原因, 也是生态系统碳汇研究中最不确定的一个因素。该文采用相对生长法和收获法测定了西藏雅鲁藏布江中游18个砂生槐 (*Sophora moorcroftiana*) 灌丛样点的群落生物量, 并利用实测的各器官全碳含量估算了灌丛碳密度, 主要研究结果如下: 1) 灌木层植株盖度和生物量体积(盖度与高度的乘积)均能较好地预测各器官的生物量, 但盖度对地上部分各器官生物量的预测效果优于生物量体积; 2) 砂生槐灌丛群落平均总生物量为5.71 Mg·hm⁻², 变化范围2.32–8.96 Mg·hm⁻², 灌木层是群落总生物量的主体部分, 平均为4.08 Mg·hm⁻², 占群落总生物量的71.45%; 就地上、地下生物量的分配而言, 无论是灌木层还是草本层, 分配到根系的生物量更多, 平均为地上部分的1.17倍, 其在灌木层和草本层分别为2.08和0.86 Mg·hm⁻²; 3) 灌丛平均碳密度为2.48 Mg·hm⁻², 其空间分布表现为雅鲁藏布江中游西部地区较高, 东部地区较低。研究结果表明砂生槐生物量更多地分配到用于吸收水分和养分以及固定、支撑植物体的根系, 体现了砂生槐对雅鲁藏布江流域干旱河谷环境的适应。此外, 雅鲁藏布江中游东部地区灌丛群落碳密度低于西部, 主要与自然条件(东部海拔较低、气温较高、蒸散量较大, 进一步加剧干旱)和人类活动干扰有关。在未来气候变化背景下, 蒸散持续降低将有助于砂生槐灌丛碳密度的增加。

关键词 植物相对生长法; 生物量体积; 碳密度; 冠幅; 雅鲁藏布江中游

引用格式: 崔光帅, 张林, 沈维, 刘新圣, 王媛韬 (2017). 西藏雅鲁藏布江流域中段砂生槐灌丛生物量分配及碳密度. 植物生态学报, 41, 53–61. doi: 10.17521/cjpe.2016.0019

Biomass allocation and carbon density of *Sophora moorcroftiana* shrublands in the middle reaches of Yarlung Zangbo River, Xizang, China

CUI Guang-Shuai^{1,2}, ZHANG Lin^{1*}, SHEN Wei¹, LIU Xin-Sheng³, and WANG Yuan-Tao^{1,2}

¹Key Laboratory of Alpine Ecology and Biodiversity of Chinese Academy of Sciences, Institute of Tibetan Plateau Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; and ³College of Tourism and Territorial Resources, Jiujiang University, Jiujiang, Jiangxi 332005, China

Abstract

Aims The expansion of shrublands is considered as one of the key reasons leading to the increase of carbon density in terrestrial ecosystems in China. In the present study, our aims were to explore the biomass allocation and carbon density of *Sophora moorcroftiana* shrublands in Xizang.

Methods We sampled the biomass of *S. moorcroftiana* shrubs from 18 sites in the middle reaches of Yarlung Zangbo River, Xizang. Using concentrations of different organs, we estimated the carbon density of different layers in *S. moorcroftiana* shrublands.

Important findings The plant cover rather than biomass volume (the product of cover and height) provided the best fit for aboveground biomass. The average of the total biomass was 5.71 Mg·hm⁻², ranging from 2.32 to 8.96 Mg·hm⁻². The average biomass of shrub layer, the main component of shrub ecosystem, was 4.08 Mg·hm⁻², accounting for 71% of the total biomass. The belowground biomass of shrub and herb layers was 2.08 and 0.86 Mg·hm⁻², respectively, which was higher than the corresponding aboveground biomass. The average biomass carbon density was 2.48 Mg·hm⁻². Shrub vegetation in the eastern part of the middle reaches has lower carbon density than that in the western part. The relatively high biomass allocation to roots to increase water and nutrient undertake as well as physical support for plants is an important strategy of *S. moorcroftiana* to cope with the arid

收稿日期Received: 2016-01-13 接受日期Accepted: 2016-05-09

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: zhanglin@itpcas.ac.cn)

environment on the Qinghai-Xizang Plateau. Moreover, the lower carbon density in the eastern part of the middle reaches might be due to the dry environment resulted from high temperature and evapotranspiration and enhanced human activities at low altitudes. The continuous decrease of evapotranspiration under scenarios of future climate change may lead to increase in carbon density in *S. moorcroftiana* shrublands.

Key words plant allometry; biomass volume; carbon density; crown breadth; middle reaches of Yarlung Zangbo River

Citation: Cui GS, Zhang L, Shen W, Liu XS, Wang YT (2017). Biomass allocation and carbon density of *Sophora moorcroftiana* shrublands in the middle reaches of Yarlung Zangbo River, Xizang, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 53–61. doi: 10.17521/cjpe.2016.0019

作为生态系统最基本的特征指标, 生物量直接反映了生态系统生产力水平的高低(Keeling & Phillips, 2007), 同时作为衡量植被固碳能力的重要参数, 生物量的准确测定在碳循环与气候变化相关研究中具有重要意义(Dai *et al.*, 2013)。碳密度是指单位土地面积的碳存储量, 是反映生态系统碳存储能力的重要指标之一, 作为估算生态系统碳储量和研究生态系统与大气碳交换的重要参数, 其准确估算是判定碳汇、制定缓解全球变化的合理政策措施的重要依据(吕超群和孙书存, 2004)。

灌丛通常是指高度在3 m以内、茎干具有多个分枝且主干不明显的木本植物。在以往研究中, 灌丛常被当作介于森林和草地之间的一个过渡类型, 并没有受到足够的重视。在五年一次的中国森林资源清查工作中, 灌丛(灌木林)也只有一个简单的面积信息^①。目前有关生物量和碳密度方面的研究, 灌丛远远滞后于森林和草地(胡会峰等, 2006)。随着全球气候变暖和人类活动的加强, 灌丛入侵草地、森林等问题越来越突出(Sturm *et al.*, 2001; Montane *et al.*, 2007), 草地向灌丛生态系统的演替加快, 进而增大灌丛分布面积, 这被认为是我国陆地生态系统碳储量增加的主要原因(王玲, 2009; 朴世龙等, 2010)。然而灌丛植被的碳汇能力是目前我国陆地生态系统碳汇研究中最不确定的一个因素(Piao *et al.*, 2009), 因此加强灌丛群落生物量和碳密度相关研究, 对于准确估算我国陆地生态系统碳汇功能和固碳潜力具有重要意义。

在西藏, 灌丛分布相当普遍, 几乎除羌塘高原西北部以外都有分布, 其面积达 $13 \times 10^6 \text{ hm}^2$, 已经超过森林, 成为西藏陆地生态系统中分布面积仅次于草地的一个重要类型(中国科学院中国植被图编

辑委员会, 2001), 因此灌丛是西藏植被碳汇估算中不可或缺的组成部分。然而, 目前有关西藏灌丛生物量方面的研究鲜有报道(王启基等, 1991; 李英年等, 2006; 梁倍等, 2013), 涉及根系生物量的研究则更少见(高巧等, 2014)。西藏雅鲁藏布江(以下简称雅江)中游地区是西藏经济社会发展的核心区域, 而砂生槐(*Sophora moorcroftiana*)灌丛正是该区分布最广、最具代表性的灌丛类型, 其受人类活动的影响较大, 因此探索该区砂生槐灌丛群落的生物量现状及其分配规律对于指导当地生态建设具有现实意义。砂生槐灌丛主要分布在雅江流域中段的宽谷、两侧低山及拉萨河、年楚河等主要支流的宽谷内。作为典型的河谷灌丛, 砂生槐具有良好的防风固沙、涵养水源等重要生态作用(彭跃明, 1997)。以往研究主要集中在砂生槐的种群和群落结构、繁殖特性、固沙特性和物种多样性等方面(赵文智, 1998; 郭其强等, 2009; 李海东等, 2011; 王文娟等, 2011; 杨兆平等, 2011; 赵垦田等, 2013), 尚未见到有关群落生物量和碳密度方面的报道。本研究采用相对生长法对西藏雅江流域中游的砂生槐灌丛进行地上和地下不同器官的生物量调查, 利用样方法测定了草本植物和凋落物的生物量, 并结合实测的全碳含量对灌丛植被碳密度进行了详尽计算, 以期为准确评价西藏灌丛生态系统碳收支和碳平衡提供基础数据, 为指导当地生态建设提供科学依据。

1 研究区域和方法

1.1 研究区概况

调查工作主要在西藏自治区的贡嘎县、扎囊县、南木林县、谢通门县、曲水县、日喀则市和拉萨市境内开展, 地处雅江流域中游的宽谷、两侧低山及拉萨河的宽谷, 海拔3 500–3 900 m, 气候温暖干燥, 年平均气温5–9 °C, 年降水量300–450 mm。地表多

^① 森林资源管理司(2010). 全国森林资源统计——第七次全国森林资源清查.

风化碎石, 土壤以沙土为主。由于河谷中常有风成沙地或沙丘, 使喜干暖、抗风沙并耐贫瘠的砂生槐得以大量分布, 成为该区干暖河谷中最具代表性的灌丛植物。常形成成片的单优群落, 在固定、半固定沙丘及附近地区常与半灌木状的藏沙蒿 (*Artemisia wellbyi*) 形成共优种群落, 而在一些坡地上则与野丁香 (*Leptodermis potanini*) 形成共优种群落。其他常见的伴生物种有固沙草 (*Orinus thoroldii*)、毛瓣棘豆 (*Oxytropis sericopetala*)、白草 (*Pennisetum flaccidum*) 和小角柱花 (又叫小蓝雪花 *Ceratostigma minus*) 等。

1.2 研究方法

1.2.1 样点选择与样地设置

基于《1:1 000 000 中国植被图集》(中国科学院中国植被图编辑委员会, 2001), 我们于2011–2013年对该区砂生槐灌丛进行了实地调查。考虑到交通的可达性, 我们主要在公路沿线开展工作, 选取典型的砂生槐分布区进行调查, 样点的选择标准包括:

1) 群落总分布面积 > 5 hm², 2) 距公路 200 m 以上, 3) 原则上两样点间距离 > 30 km。最后选择了 18 个砂生槐灌丛调查样点 (图 1)。

1.2.2 灌木层生物量估算

每个样点设置一个 20 m × 20 m 的代表性样地, 在样地内沿其中一条对角线设置 3 个 5 m × 5 m 的样方, 测量样方内每一株灌木的高度 (H) 和冠幅 (包括长度和垂直于长轴的宽度), 将每丛灌木的垂直投影面积视为一个标准椭圆, 利用冠幅长、宽计算灌木投影面积 (C)。每个样点选取 3–5 株不同大小的标准株, 共获取 52 株标准株, 将每株标准株分枝、叶、根称取鲜质量, 取样后带回实验室, 在 70 °C 下烘干至恒质量 (48 h), 称取样品干质量数据。根据样品干料率以推算各器官干质量。分别采用线性、指数、对数及幂函数模型建立各器官生物量与调查因子 (H 、 C) 及其组合 (生物量体积, $V = C \times H$) 的回归方程, 依据决定系数 R^2 的大小评价方程的优劣, 选出拟合度好且具有生物学意义的数学模型来最终描述

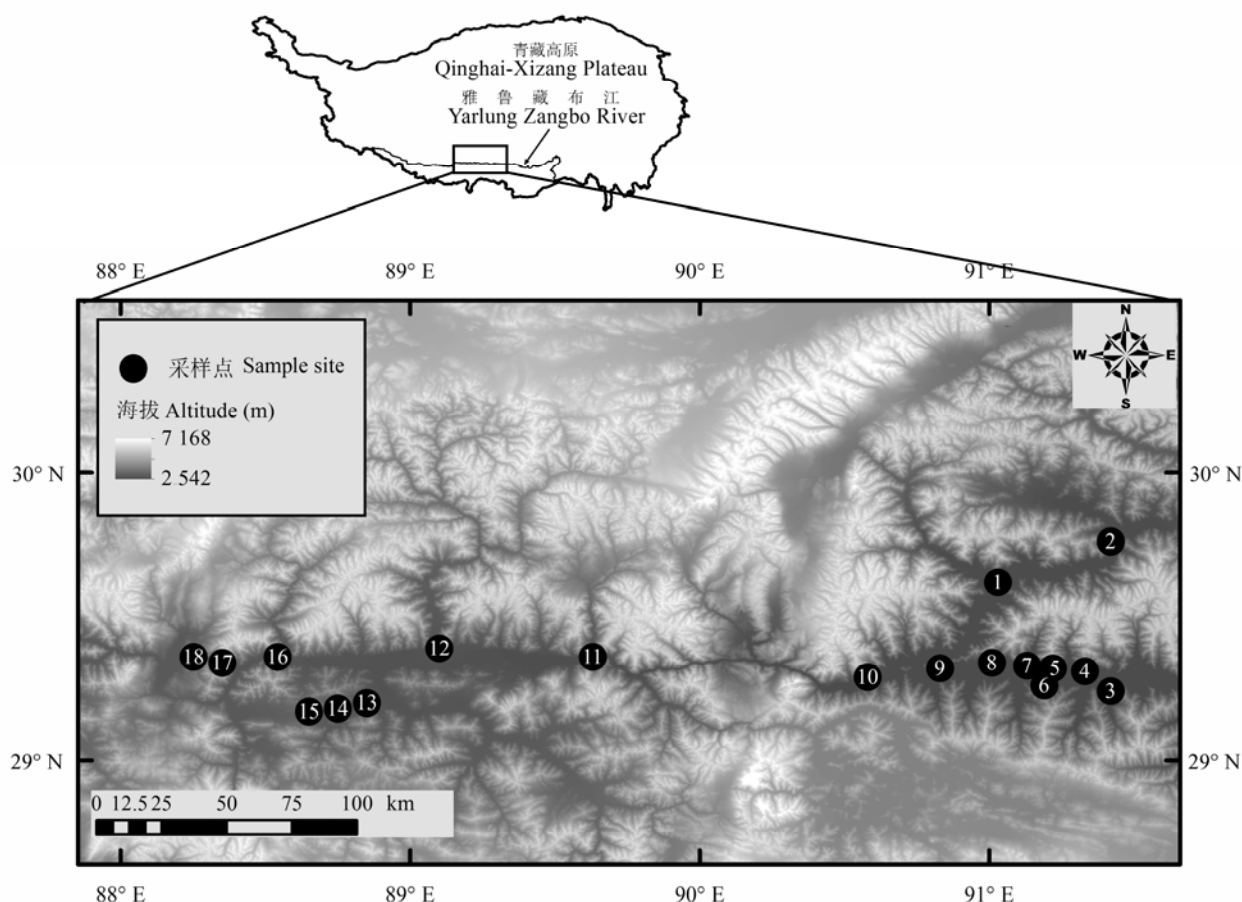


图1 砂生槐调查样点分布图。

Fig. 1 Distribution of sampled sites for *Sophora moorcroftiana* shrublands.

各器官生物量和各调查因子或其组合的关系,进而利用该关系模型估算调查样地内灌木层各器官生物量。

1.2.3 草本层、凋落物生物量估算

利用样方收获法估算草本层生物量,即在每个样方内选择1个50 cm × 50 cm的小样方,收获该样方中的所有草本,分别称取地上部分和地下部分鲜质量,取样带回室内,烘干至恒质量,通过样品干料率计算草本层地上与地下生物量。

凋落物生物量估算类似草本层生物量估算,在每个灌木样方内设置1个1 m × 1 m的样方作为凋落物生物量调查小样方,收集样方内的所有凋落物,称取鲜质量并取样带回室内,测定干料率后推算单位土地面积的凋落物量。

1.2.4 生物量碳密度估算及东、西部碳密度比较

利用各器官生物量和对应的实测全碳含量估算灌木碳密度。所有样品均在植被与环境变化国家重点实验室进行全碳含量测定,测定方法为重铬酸钾-硫酸氧化法。

由于砂生槐灌丛具有在宽谷地带成片分布的特点,而拉萨与日喀则之间的高山峡谷正好将本研究中的雅江中游地带分割成东、西两个砂生槐灌丛较集中的宽谷区域,加之该区域具有西高东低的地势特征,大致可以90° E为界将18个采样点分划为东、西两部分,从而进一步比较不同区域砂生槐灌丛碳密度的差异。

2 结果和分析

2.1 砂生槐灌丛灌木层生物量

砂生槐灌木不同器官干质量均与调查因子显著相关(表1),就拟合方程而言,对数模型和指数模型的拟合效果较差($R^2 = 0.35-0.65$),幂函数模型和线性模型拟合效果较好($R^2 = 0.50-0.94$),而幂函数模型($R^2 = 0.53-0.94$)又优于线性模型($R^2 = 0.50-0.90$),因此能更好地描述各器官干质量与调查因子的关系。比较不同器官的幂函数模型,发现植株冠幅($R^2 = 0.86-0.94$)或生物量体积($R^2 = 0.82-0.92$)对器官生物量的预测能力远高于植株高度($R^2 = 0.53-0.75$),其中,冠幅能帮助我们更好地预测灌木的地上生物量,而生物量体积有助于我们更好地预测地下部分,因此,我们选用关系最好的3个模型—— $W_b = 0.0011C^{1.279}$, $W_l = 0.003C^{1.039}$, $W_r = 0.024V^{0.789}$, 计算

样地中砂生槐灌木的生物量。

18个样点的估算结果表明,西藏雅江流域典型地段砂生槐灌丛灌木层平均总生物量为4.08 $Mg \cdot hm^{-2}$,变化范围在1.63–7.71 $Mg \cdot hm^{-2}$,其中,枝条的平均生物量为1.57 $Mg \cdot hm^{-2}$ (0.62–3.16 $Mg \cdot hm^{-2}$),占灌木层生物量的38.48%;叶的平均生物量为0.43 $Mg \cdot hm^{-2}$ (0.17–0.76 $Mg \cdot hm^{-2}$),占10.54%;根的平均生物量为2.08 $Mg \cdot hm^{-2}$ (0.84–4.12 $Mg \cdot hm^{-2}$),占50.98%(表2)。砂生槐灌木层地下与地上生物量之比为1.05。

2.2 草本层生物量及凋落物量

砂生槐灌丛群落的草本层平均生物量为1.53 $Mg \cdot hm^{-2}$,变化范围在0.61–4.92 $Mg \cdot hm^{-2}$ 。其中,地上部分平均生物量为0.67 $Mg \cdot hm^{-2}$ (0.53–2.93 $Mg \cdot hm^{-2}$),占草本层总生物量的43.79%;地下部分为0.86 $Mg \cdot hm^{-2}$,占56.21%,且变异较大,最低仅为0.08 $Mg \cdot hm^{-2}$,最高可达2.81 $Mg \cdot hm^{-2}$ (表3)。总体来看,地下部分生物量略高于地上部分,但差异并不显著($p > 0.05$)。平均凋落物量为0.1 $Mg \cdot hm^{-2}$,变化范围在0.08–0.27 $Mg \cdot hm^{-2}$ 。

2.3 砂生槐灌丛群落总生物量及碳密度

西藏雅江流域中段砂生槐灌丛群落平均总生物量为5.71 $Mg \cdot hm^{-2}$,变化范围在2.32–8.96 $Mg \cdot hm^{-2}$,其中灌木层平均为4.08 $Mg \cdot hm^{-2}$,占群落总生物量的71.45%;草本层为1.53 $Mg \cdot hm^{-2}$,占26.80%;凋落物量仅为0.1 $Mg \cdot hm^{-2}$,占1.75%。进一步分析群落地上生物量与地下生物量的关系,发现二者显著正相关(图2),表明利用地上生物量的测定数据估算研究区范围内的砂生槐灌丛植被的地下生物量是可行的。

砂生槐灌丛各部分实测的平均全碳含量分别为:枝47.02%,叶44.92%,根45.93%,草本地上部分36.37%,草本地下部分33.79%,凋落物43.49%。利用这些实测的不同器官全碳含量数据,结合各样点生物量计算出砂生槐灌丛平均碳密度为2.48 $Mg \cdot hm^{-2}$,变化范围在1.03–3.90 $Mg \cdot hm^{-2}$,其中,灌木层、草本层和凋落物碳密度分别为1.88 $Mg \cdot hm^{-2}$ 、0.55 $Mg \cdot hm^{-2}$ 和0.05 $Mg \cdot hm^{-2}$ (图3)。灌木层各器官碳密度所占比例分别是:枝39.89%,叶10.11%,根50.00%,碳密度主要集中在根和枝,二者占89.89%。各部分碳密度大小顺序为灌木层根>灌木层枝>灌木层叶>草本层地下部分>草本层地上部

表1 砂生槐灌丛各器官生物量回归模型

Table 1 Allometric functions for the biomass of different organs of *Sophora moorcroftiana*

模型 Model	器官 Organ	植株高度 Plant height (cm)		树冠投影面积 Crown projection area (cm ²)		生物量体积 Biomass volume (cm ³)	
		回归方程 Regression equation	决定系数 Coefficient of determination (R ²)	回归方程 Regression equation	决定系数 Coefficient of determination (R ²)	回归方程 Regression equation	决定系数 Coefficient of determination (R ²)
线性模型 Linear model	枝 Branch	$W_b = 19.21H - 317.6$	0.56	$W_b = 0.022C - 40.86$	0.89	$W_b = 0.0009V + 79.98$	0.83
	叶 Leaf	$W_l = 5.41H - 91.10$	0.50	$W_l = 0.006C - 5.95$	0.69	$W_l = 0.0003V + 18.96$	0.78
	根 Root	$W_r = 23.69H - 389.38$	0.61	$W_r = 0.025C - 5.27$	0.82	$W_r = 0.0011V + 125.47$	0.80
	地上部分 Aboveground	$W_a = 24.63H - 408.70$	0.58	$W_a = 0.028C - 46.81$	0.90	$W_a = 0.0012V + 98.94$	0.87
	总生物量 Total biomass	$W_t = 45.47H - 728.58$	0.60	$W_t = 0.051C - 40.63$	0.89	$W_t = 0.0022V + 224.32$	0.86
	对数模型 Logarithm model	枝 Branch	$W_b = 547.73\ln H - 1519.40$	0.44	$W_b = 250\ln C - 1920.30$	0.55	$W_b = 187.5\ln V - 1775.10$
叶 Leaf		$W_l = 145.97\ln H - 401.71$	0.35	$W_l = 64.62\ln C - 490.61$	0.41	$W_l = 48.87\ln V - 457.58$	0.43
根 Root		$W_r = 457.85\ln H - 1817.50$	0.47	$W_r = 289.76\ln C - 2214.10$	0.53	$W_r = 220.28\ln V - 2076.30$	0.56
地上部分 Aboveground		$W_a = 693.69\ln H - 1921.10$	0.44	$W_a = 314.62\ln C - 2410.9$	0.55	$W_a = 236.37\ln V - 2232.7$	0.56
总生物量 Total biomass		$W_t = 1298\ln H - 3578.50$	0.47	$W_t = 575.63\ln C - 4378.2$	0.56	$W_t = 435.1\ln V - 4081.5$	0.58
指数模型 Exponential model		枝 Branch	$W_b = 8.3174e^{0.075H}$	0.56	$W_b = 32.188e^{7E-05C}$	0.59	$W_b = 52.298e^{3E-06V}$
	叶 Leaf	$W_l = 4.5053e^{0.061H}$	0.50	$W_l = 13.075e^{6E-05C}$	0.55	$W_l = 19.174e^{2E-06V}$	0.41
	根 Root	$W_r = 17.132e^{0.068H}$	0.65	$W_r = 64.966e^{6E-05C}$	0.56	$W_r = 95.376e^{2E-06V}$	0.41
	地上部分 Aboveground	$W_a = 13.073e^{0.071H}$	0.56	$W_a = 46.723e^{7E-05C}$	0.60	$W_a = 73.903e^{2E-06V}$	0.42
	总生物量 Total biomass	$W_t = 29.69e^{0.070H}$	0.60	$W_t = 109.07e^{6E-05C}$	0.58	$W_t = 166.32e^{2E-06V}$	0.41
	幂函数模型 Power function model	枝 Branch	$W_b = 0.0183H^{2.565}$	0.63	$W_b = 0.0011C^{1.279}$	0.94	$W_b = 0.0028V^{0.938}$
叶 Leaf		$W_l = 0.0408H^{1.999}$	0.53	$W_l = 0.003C^{1.039}$	0.86	$W_l = 0.0074V^{0.754}$	0.82
根 Root		$W_r = 0.0694H^{2.313}$	0.75	$W_r = 0.0135C^{1.046}$	0.87	$W_r = 0.0237V^{0.789}$	0.91
地上部分 Aboveground		$W_a = 0.0418H^{2.415}$	0.62	$W_a = 0.0027C^{1.211}$	0.94	$W_a = 0.007V^{0.886}$	0.92
总生物量 Total biomass		$W_t = 0.0979H^{2.391}$	0.69	$W_t = 0.0112C^{1.138}$	0.93	$W_t = 0.0241V^{0.844}$	0.93

C, 树冠投影面积; H, 植株高度; V, 生物量体积。W_b、W_l、W_r分别为枝、叶、根干质量。

C, crown projection area; H, plant height; V, biomass volume. W_b, W_l and W_r represent the dry mass of branches, leaves and roots, respectively.

分>凋落物。

进一步比较东、西部样点碳密度的差异,发现西部地区砂生槐灌木层碳密度显著高于东部(p < 0.05, 表4),草本层和凋落物则表现为东部>西部,但差异不显著(p > 0.05, 表4)。

3 讨论

3.1 砂生槐灌丛对高原干旱河谷环境的适应

青藏高原由于海拔高、辐射强、温度低,除了东南部较湿润,高原大部分地区都具干旱半干旱气候特点,因此高原灌丛通常较低矮、个体之间冠层不连续,为典型的离散型灌丛。本研究中砂生槐灌

丛属于干旱河谷灌丛,其群落地上部分生物量(不含凋落物)介于1.4–6.9 Mg·hm⁻²,平均为3.53 Mg·hm⁻²,与青藏高原东缘的岷江干旱河谷灌丛地上生物量相当(1.4–4.8 Mg·hm⁻²; 刘国华等, 2003; 王勇军等, 2010),略高于青海海北高寒金露梅灌丛(1.5–2.6 Mg·hm⁻²; 王启基等, 1991; 李英年等, 2006)。目前有关高原灌丛根系生物量的报道很少,本研究中砂生槐灌丛根系生物量在0.8–4.1 Mg·hm⁻²之间,平均为2.1 Mg·hm⁻²,高于青海海北高寒金露梅灌丛(1.5 Mg·hm⁻²; 李英年等, 2006)和四川甘孜州高寒柳灌丛和杜鹃灌丛(1.3–1.8 Mg·hm⁻²; 高巧等, 2014),这与砂生槐的深根系特点以及对干旱河

表2 砂生槐灌丛灌木层生物量(平均值±标准误差)

Table 2 Biomass (mean ± SE, Mg·hm⁻²) of the shrub layer of *Sophora moorcroftiana* communities

样点 Plot No.	地上部分生物量 Aboveground biomass			根生物量 Root biomass	合计 Total
	枝	叶	小计		
	Branch	Leaf	Total		
1	0.62 ± 0.17	0.17 ± 0.04	0.79	0.84 ± 0.16	1.63
2	1.07 ± 0.17	0.32 ± 0.04	1.39	1.28 ± 0.06	2.67
3	0.62 ± 0.17	0.22 ± 0.03	0.84	1.03 ± 0.07	1.87
4	1.46 ± 0.18	0.37 ± 0.04	1.84	1.66 ± 0.19	3.50
5	0.72 ± 0.09	0.19 ± 0.02	0.90	1.00 ± 0.06	1.90
6	1.07 ± 0.04	0.39 ± 0.02	1.46	2.14 ± 0.19	3.60
7	1.34 ± 0.21	0.33 ± 0.04	1.67	1.71 ± 0.30	3.38
8	1.58 ± 0.28	0.41 ± 0.08	2.00	1.75 ± 0.24	3.74
9	1.63 ± 0.32	0.41 ± 0.08	2.03	1.92 ± 0.52	3.95
10	1.59 ± 0.55	0.40 ± 0.10	1.99	2.17 ± 0.66	4.16
11	2.07 ± 0.25	0.76 ± 0.08	2.83	3.06 ± 0.47	5.89
12	1.74 ± 0.14	0.48 ± 0.04	2.22	2.32 ± 0.18	4.55
13	1.30 ± 0.32	0.35 ± 0.06	1.65	1.78 ± 0.33	3.43
14	2.17 ± 0.09	0.64 ± 0.02	2.81	3.21 ± 0.02	6.02
15	2.92 ± 0.55	0.67 ± 0.10	3.59	4.12 ± 0.90	7.71
16	3.16 ± 0.37	0.71 ± 0.05	3.87	3.35 ± 0.38	7.21
17	1.03 ± 0.13	0.31 ± 0.03	1.34	1.05 ± 0.15	2.39
18	2.20 ± 0.38	0.57 ± 0.10	2.77	2.98 ± 0.60	5.75
平均 Mean	1.57 ± 0.17	0.43 ± 0.04	2.00	2.08 ± 0.22	4.08

表3 砂生槐灌丛群落草本层及凋落物生物量(平均值±标准误差)

Table 3 Biomass (mean ± SE, Mg·hm⁻²) of the herb layer and litterfall of *Sophora moorcroftiana* communities

样点 Plot No.	草本层 Herb layer			凋落物 Litterfall	合计 Total
	地上	地下	小计		
	Aboveground	Underground	Total		
1	0.53 ± 0.36	0.08 ± 0.02	0.61	0.08 ± 0.07	0.69
2	2.93 ± 0.76	1.16 ± 0.43	4.09	0.03 ± 0.01	4.12
3	0.62 ± 0.17	0.50 ± 0.18	1.12	0.27 ± 0.12	1.39
4	0.25 ± 0.15	0.17 ± 0.12	0.42	0.11 ± 0.04	0.53
5	0.40 ± 0.05	0.53 ± 0.20	0.93	0.20 ± 0.08	1.13
6	1.02 ± 0.91	0.81 ± 0.54	1.83	0.18 ± 0.10	2.01
7	0.40 ± 0.05	0.53 ± 0.20	0.93	0.10 ± 0.05	1.03
8	0.76 ± 0.02	0.98 ± 0.37	1.74	0.05 ± 0.01	1.79
9	2.11 ± 0.41	2.81 ± 0.30	4.92	0.09 ± 0.02	5.01
10	0.27 ± 0.07	0.13 ± 0.05	0.40	0.05 ± 0.01	0.45
11	0.13 ± 0.06	0.35 ± 0.13	0.48	0.17 ± 0.07	0.65
12	0.81 ± 0.17	1.07 ± 0.18	1.88	0.02 ± 0.00	1.90
13	0.17 ± 0.02	0.27 ± 0.02	0.44	0.07 ± 0.02	0.51
14	0.33 ± 0.11	2.17 ± 0.96	2.50	0.15 ± 0.08	2.65
15	0.14 ± 0.07	0.63 ± 0.036	0.78	0.15 ± 0.03	0.92
16	0.26 ± 0.10	0.75 ± 0.14	1.01	0.02 ± 0.01	1.03
17	0.25 ± 0.05	0.44 ± 0.06	0.70	0.07 ± 0.02	0.76
18	0.70 ± 0.22	2.09 ± 0.47	2.79	0.04 ± 0.01	2.83
平均 Mean	0.67 ± 0.17	0.86 ± 0.18	1.53	0.10 ± 0.02	1.63

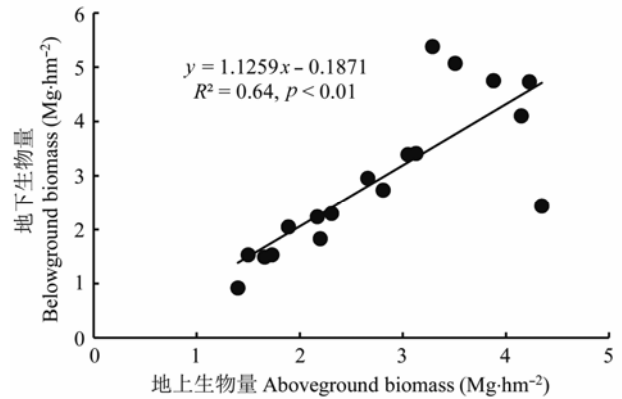


图2 砂生槐灌丛地上部分与地下部分生物量关系。
Fig. 2 The relationship between aboveground and belowground biomass of *Sophora moorcroftiana* communities.

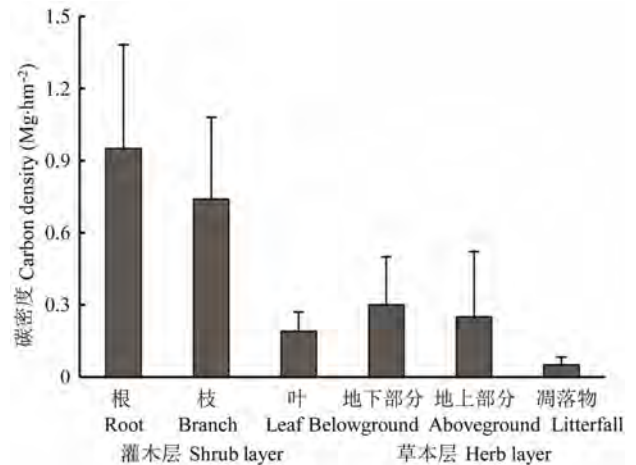


图3 砂生槐灌丛碳密度分布(平均值±标准误差)。
Fig. 3 The distribution of carbon density (mean ± SE, Mg·hm⁻²) within *Sophora moorcroftiana* shrubs.

谷环境的适应有关。砂生槐为典型深根系物种,主根平均深入地下3 m,侧根在距地表0.7–1.5 m出现,根幅大,平均为1.9 × 2.3 m² (彭跃明, 1997; 孙旭, 2010)。从砂生槐器官生物量的分配来看,根生物量占比超过一半,使得平均根冠比达1.05,从植被总体生物量的分配来看,地下与地上生物量的关系斜率甚至达1.13 (图2),即干旱地区植物把更多生物量分配到用于吸收水分和养分以及固定、支撑植物体的根系,而不是地上部分的光合器官,这些特点使砂生槐灌丛具有很强的防风固沙作用,也体现了这一植被类型对河谷干旱环境的适应。

本研究中砂生槐灌丛植被平均碳密度为2.48 Mg·hm⁻²,与付达夫(2014)针对本研究物种灌丛碳密度估算结果(约2.5 Mg·hm⁻²)一致,但远低于胡会峰等(2006)估算的中国主要灌丛植被平均碳密度

表4 雅江流域中段砂生槐灌丛碳密度东西部差异

Table 4 Difference of carbon density ($\text{Mg}\cdot\text{hm}^{-2}$) between east and west regions of *Sophora moorcroftiana* shrublands in the middle reaches of Yarlung Zangbo River

区域 Region	平均海拔 Mean altitude (m)	灌木层盖度 Coverage of shrub layer (%)	灌木层 Shrub layer	草本层 Herb layer	凋落物 Litterfall	合计 Total
东部 Eastern	3 625	23.00 ^a	1.40 ^a	0.62 ^a	0.053 ^a	2.07 ^a
西部 Western	3 900	39.88 ^b	2.49 ^b	0.46 ^a	0.039 ^a	2.98 ^b

同列不同小写字母表示在0.05水平差异显著。

Different letters within a column indicate significant difference at the level of $\alpha = 0.05$.

表5 碳密度不同估算方法的误差比较($\text{Mg}\cdot\text{hm}^{-2}$)Table 5 Comparisons of errors between different methods for the estimation of carbon density ($\text{Mg}\cdot\text{hm}^{-2}$)

方法 Method	灌木层碳密度 Carbon density for shrub layer				草本层碳密度 Carbon density for herb layer			凋落物碳密度 Carbon density for litterfall	合计 Total
	枝 Branch	叶 Leaf	根 Root	小计 Total	地上 Aboveground	地下 Belowground	小计 Total		
实测法 Actual measurement	0.74	0.19	0.95	1.88	0.25	0.30	0.54	0.047	2.48
换算系数0.5 Conversion factor 0.5	0.79	0.21	1.04	2.04	0.34	0.43	0.77	0.051	2.85
(误差 Error %)	(6.8)	(10.5)	(9.5)	(8.5)	(36.0)	(43.3)	(42.6)	(8.5)	(14.9)
换算系数0.45 Conversion factor 0.45	0.71	0.19	0.93	1.83	0.30	0.39	0.69	0.046	2.57
(误差 Error %)	(4.1)	(0.0)	(2.1)	(2.7)	(20.0)	(30.0)	(27.8)	(2.1)	(3.6)

($10.88 \text{ Mg}\cdot\text{hm}^{-2}$)及付达夫(2014)估算的西藏灌木林碳密度($8.53 \text{ Mg}\cdot\text{hm}^{-2}$),也低于四川甘孜州高寒矮灌丛($3.20 \text{ Mg}\cdot\text{hm}^{-2}$),这与砂生槐灌丛所处生境以及群落盖度较低有关——在干旱的河谷地带,为减少对水分和(或)养分资源的竞争,砂生槐种群具有较强的自疏作用,个体间距较大,导致植被冠层不连续,灌木层盖度在12%–53%之间,平均仅为30.5%,明显低于四川甘孜州高寒矮灌丛(22%–85%,高巧等,2014)。砂生槐灌丛群落碳密度在研究区东部与西部存在显著差异,这是由于东、西部灌丛盖度存在差异所致,即西部地区植被盖度明显高于东部(表4),究其原因,主要与东、西部的自然环境(尤其是海拔)以及人为干扰强度的差异有关。研究区东部平均海拔较西部低200–300 m,因此平均气温高1–2 °C,而年降水量略低或相近,导致东部地区蒸发量相对较高,因此焚风效应(过山气流在背风坡下沉而变得干热)形成的干旱河谷气候在研究区东部比在西部更明显,这与杨志刚等(2013)利用Penman-Monteith模型计算的雅江流域潜在蒸散量结果一致,即潜在蒸散量在位于雅江中游东部的泽当明显高于西部的日喀则(杨志刚等,2013)。显然,东部地区较高的蒸散量加剧了河谷的干旱化程度,进一步限制了该区砂生槐灌丛植被盖度的增加。因此,深入探究不同器官生物量分配与气候、土壤因子的关系,将有助于揭示砂生槐灌丛的地理分异机制。此外,研究区东部地区人口

密度更大,人类活动和放牧干扰强度较大,牲畜践踏和啃食对砂生槐灌丛的生长和繁殖均具有不可忽视的作用,这可能也是导致研究区东部植被盖度较低的原因之一。在未来气候变化背景下,如果蒸散持续降低(吴绍洪等,2005; Yin *et al.*, 2013),将有助于砂生槐灌丛生物量和碳密度的增加,这无疑对于雅江流域水土保持和防风固沙等生态工程具有重要指导意义。

3.2 碳密度不同估算方法的误差比较

目前有关碳密度的研究大部分采用平均碳密度方法(胡会峰等,2006;付达夫,2014;李亚男等,2014),即碳密度等于生物量乘以换算系数0.5或0.45。然而不同物种、不同器官之间的碳含量是存在差异的,且碳含量通常达不到50% (宋永昌,2001),用平均碳密度法势必会高估生态系统碳密度。本研究通过实测不同器官全碳含量,结合植被生物量计算了灌丛植被碳密度,与利用换算系数的估算方法相比,也发现以0.5为换算系数的估算结果比实际结果偏高,总体高约15%,其中灌木层偏高6%–11%,草本层偏高36%–44% (表5)。以0.45作为换算系数的总体估算结果与实际结果较接近(偏高3.6%),表现为灌木层略微偏低(0–4%),草本层偏高(20%–30%)(表5)。综上所述,在区域尺度上估算西藏雅江流域砂生槐灌丛群落碳密度时,可以考虑用0.45作为碳含量的换算系数。

基金项目 中国科学院战略性先导科技专项(XDA-05050303)、国家自然科学基金(41471039)、中国科学院西部行动计划项目(KZCX2-XB3-08-02)。

参考文献

- Dai L, Jia J, Yu D, Lewis BJ, Zhou L, Zhou W, Zhao W, Jiang L (2013). Effects of climate change on biomass carbon sequestration in old-growth forest ecosystems on Changbai Mountain in Northeast China. *Forest Ecology and Management*, 300, 106–116.
- Fu DF (2014). Shrub wood carbon reserve estimation in Tibet Autonomous Region. *Central South Forest Inventory and Planning*, 33, 4–7. (in Chinese with English abstract) [付达夫 (2014). 西藏自治区灌木林碳储量估算. 中南林业调查规划, 33, 4–7.]
- Gao Q, Yang XC, Yin CY, Liu Q (2014). Estimation of biomass allocation and carbon density in alpine dwarf shrubs in Ganzi Zangzu Autonomous Prefecture of Sichuan Province, China. *Journal of Plant Ecology*, 38, 355–365. (in Chinese with English abstract) [高巧, 阳小成, 尹春英, 刘庆 (2014). 四川省甘孜藏族自治州高寒矮灌丛生物量分配及其碳密度的估算. 植物生态学报, 38, 355–365.]
- Guo QQ, Luo DQ, Fang JP, Ren DZ, Wang ZH, Fu JF (2009). Research status, utilization and protection measures of *Sophora moorcroftiana* in Tibet. *Journal of Northwest Forestry University*, 24, 98–101. (in Chinese with English abstract) [郭其强, 罗大庆, 方江平, 仁德智, 王贞红, 傅军锋 (2009). 西藏砂生槐的研究现状及其利用与保护对策. 西北林学院学报, 24, 98–101.]
- Hu HF, Wang ZH, Liu GH, Fu BJ (2006). Vegetation carbon storage of major shrublands in China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 30, 539–544. (in Chinese with English abstract) [胡会峰, 王志恒, 刘国华, 傅伯杰 (2006). 中国主要灌丛植被碳储量. 植物生态学报, 30, 539–544.]
- Keeling HC, Phillips OL (2007). The global relationship between forest productivity and biomass. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 618–631.
- Li HD, Shen WS, She GH, Sun M, Yuan L, Lin NF (2011). Population structure and point pattern of *Sophora moorcroftiana* in Tibet. *Journal of Desert Research*, 31, 1443–1448. (in Chinese with English abstract) [李海东, 沈渭寿, 余光辉, 孙明, 袁磊, 林乃峰 (2011). 西藏砂生槐种群结构与点格局分析. 中国沙漠, 31, 1443–1448.]
- Li YN, Yu XF, Xu ZQ, Liu LL, Yao WX, Wang L (2014). Carbon density characteristics of two typical shrub communities in the northern mountain region of Hebei. *Scientia Silvae Sinicae*, 50(6), 28–33. (in Chinese with English abstract) [李亚男, 虞晓凡, 许中旗, 刘乐乐, 姚卫星, 王丽 (2014). 冀北山地2种典型灌丛的碳密度特征. 林业科学, 50(6), 28–33.]
- Li YN, Zhao L, Wang QX, Du MY, Gu S, Xu SX, Zang FW, Zhao XQ (2006). Estimation of biomass and annual turnover quantities of *Potentilla fruticosa* shrub. *Acta Agrestia Sinica*, 14, 72–76. (in Chinese with English abstract) [李英年, 赵亮, 王勤学, 杜明远, 古松, 徐世晓, 张发伟, 赵新全 (2006). 高寒金露梅灌丛生物量及年周转量. 草地学报, 14, 72–76.]
- Liang B, Di L, Zhao CY, Peng SZ, Peng HH, Wang C (2013). Spatial distribution of aboveground biomass of shrubs in Tianlaoshi catchment of the Qilian Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25, 367–373. (in Chinese with English abstract) [梁倍, 邸利, 赵传燕, 彭守璋, 彭焕华, 王超 (2013). 祁连山天老池流域灌丛地上生物量空间分布. 应用生态学报, 25, 367–373.]
- Liu GH, Zhang JY, Zhang YX, Zhou JY, Guan WB, Ma KM, Fu BJ (2003). Distribution regulation of aboveground biomass of three main shrub types in the dry valley of Minjiang River. *Journal of Mountain Science*, 21, 24–32. (in Chinese with English abstract) [刘国华, 张洁瑜, 张育新, 周建云, 关文彬, 马克明, 傅伯杰 (2003). 岷江干旱河谷三种主要灌丛地上生物量的分布规律. 山地学报, 21, 24–32.]
- Lü CQ, Sun SC (2004). A review on the distribution patterns of carbon density in density in terrestrial ecosystems. *Acta Phytocologica Sinica*, 28, 692–703. (in Chinese with English abstract) [吕超群, 孙书存 (2004). 陆地生态系统碳密度格局研究概述. 植物生态学报, 28, 692–703.]
- Montane F, Rovira P, Casals P (2007). Shrub encroachment into mesic mountain grasslands in the Iberian peninsula: Effects of plant quality and temperature on soil C and N stocks. *Global Biogeochemical Cycles*, 21, 1–10.
- Peng YM (1997). Study on sand fixation effect of *Sophora moorcroftiana* in Yaluzangbu river middle valley, Tibet. *Forestry Science and Technology*, 22, 6–8. (in Chinese with English abstract) [彭跃明 (1997). 西藏雅鲁藏布江中部流域砂生槐固沙作用研究. 林业科技, 22, 6–8.]
- Piao SL, Fang JY, Ciais P, Peylin P, Huang Y, Sitch S, Wang T (2009). The carbon balance of terrestrial ecosystems in China. *Nature*, 458, 1009–1014.
- Piao SL, Fang JY, Huang Y (2010). The carbon balance of terrestrial ecosystems in China. *China Basic Science*, 12, 20–22. (in Chinese with English abstract) [朴世龙, 方精云, 黄耀 (2010). 中国陆地生态系统碳收支. 中国基础科学, 12, 20–22.]
- Song YC (2001). *Vegetation Ecology*. East China Normal University Press, Shanghai. 353–422. (in Chinese) [宋永昌 (2001). 植被生态学. 华东师范大学出版社, 上海. 353–422.]
- Sturm M, Racine C, Tape K (2001). Increasing shrub abundance in the Arctic. *Nature*, 411, 546–547.

- Sun X (2010). *Study on Community Structure and Biomass of Xizang Sophora moorcroftiana*. Master degree dissertation, Agricultural and Animal Husbandry College of Tibet University, Linzhi, Xizang. (in Chinese with English abstract) [孙旭 (2010). 西藏砂生槐群落结构与生物量研究. 硕士学位论文, 西藏大学农牧学院, 西藏林芝.]
- The Editorial Committee of Vegetation Map of China, Chinese Academy of Sciences (2001). *1:1 000 000 Vegetation Atlas of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [中国科学院中国植被图编辑委员会 (2001). 1:1 000 000中国植被图集. 科学出版社, 北京.]
- Wang L (2009). *Study of Biomass and Its Models of Main Shrub Community Type in Northwest Sichuan*. Master degree dissertation, Sichuan Agricultural University, Ya'an, Sichuan. (in Chinese with English abstract) [王玲 (2009). 川西北地区主要灌丛类型生物量及其模型研究. 硕士学位论文, 四川农业大学, 四川雅安.]
- Wang QJ, Zhou XM, Zhang YQ, Zhao XQ (1991). Structure characteristics and biomass of *Potentilla frolicosa* shrub in Qinghai Plateau. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 11, 333–340. (in Chinese with English abstract) [王启基, 周兴民, 张堰青, 赵新全 (1991). 青藏高原金露梅灌丛的结构特征及其生物量. 西北植物学报, 11, 333–340.]
- Wang WJ, He DH, Tang XQ, Gong WF (2011). Effects of different temperature and sand burial depths on seed germination seedling growth of *Sophora moorcroftiana*. *Journal of Desert Research*, 31, 1437–1442. (in Chinese with English abstract) [王文娟, 贺达汉, 唐小琴, 巩文峰 (2011). 不同温度和沙埋深度对砂生槐种子萌发及幼苗生长的影响. 中国沙漠, 31, 1437–1442.]
- Wang YJ, Huang CD, Zhang J, Yang WQ, Wang XS (2010). Species diversity, biomass and their relationship of shruberies in an arid valley of the Minjiang River. *Arid Zone Research*, 27, 567–572. (in Chinese with English abstract) [王勇军, 黄从德, 张健, 杨万勤, 王宪帅 (2010). 岷江干旱河谷灌丛物种多样性、生物量及其关系. 干旱区研究, 27, 567–572.]
- Wu SH, Yin YH, Zheng D, Yang QY (2005). Climate changes in the Tibetan Plateau during the last three decades. *Acta Geographica Sinica*, 60, 3–11. (in Chinese with English abstract) [吴绍洪, 尹云鹤, 郑度, 杨勤业 (2005). 青藏高原近30年气候变化趋势, 地理学报, 60, 3–11.]
- Yang ZG, Tang XP, Lu HY, Ma PF, Hong JC (2013). The changes of potential evapotranspiration over Yarlung Zangbo River Basin during 1961–2010. *Acta Geographica Sinica*, 68, 1263–1268. (in Chinese with English abstract) [杨志刚, 唐小萍, 路红亚, 马鹏飞, 洪建昌 (2013). 近50年雅鲁藏布江流域潜在蒸散量的变化特征. 地理学报, 68, 1263–1268.]
- Yang ZP, Shen WS, Sun M, Sun J, Li HD (2011). Structural characteristics of *Sophora moorcroftiana* community on wind-sandy land in middle reaches of Yaluzangbu River. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 21, 1121–1126. (in Chinese with English abstract) [杨兆平, 沈渭寿, 孙明, 孙俊, 李海东 (2011). 雅鲁藏布江中游河谷风沙化土地砂生槐群落结构特征. 应用生态学报, 21, 1121–1126.]
- Yin YH, Wu SH, Zhao DS (2013). Past and future spatiotemporal changes in evapotranspiration and effective moisture on the Tibetan Plateau. *Journal of Geophysical Research: Atmosphere*, 118, 10850–10860.
- Zhao KT, Yang XL, Ma HP, Zhang XJ (2013). Analyses on community characteristics and soil microorganism dynamics during ecological restoration of *Sophora moorcroftiana* in the semi-arid valley of Lhasa. *Scientia Silvae Sinicae*, 49(2), 15–20. (in Chinese with English abstract) [赵垦田, 杨小林, 马和平, 张新军 (2013). 拉萨半干旱河谷砂生槐灌丛生态恢复过程的群落特征与土壤微生物动态分析. 林业科学, 49(2), 15–20.]
- Zhao WZ (1998). A preliminary study on the arenaceous adaptability of *Sophora moorcroftiana*. *Acta Phytoecologica Sinica*, 22, 379–384. (in Chinese with English abstract) [赵文智 (1998). 砂生槐沙生适应性初步研究. 植物生态学报, 22, 379–384.]

责任编辑: 谢宗强 责任编辑: 王 葳

返回目录

青海高寒金露梅灌丛碳密度及其分配格局

杨路存^{1,2} 李长斌^{1,3} 宁 祎^{1,3} 聂秀青^{1,3} 徐文华^{1,2} 周国英^{1,2*}

¹中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810008; ²中国科学院藏药研究重点实验室, 西宁 810008; ³中国科学院大学, 北京 100049

摘 要 灌丛面积增加引起的碳储量增加被认为是我国陆地生态系统碳储量增加的重要原因, 也是陆地生态系统碳汇研究中的一个不确定因素。为了揭示高寒灌丛的碳密度及其分配格局, 该文对青海省不同样地8个金露梅(*Potentilla fruticosa*)灌丛生态系统各组分的碳密度及分布特征进行了研究。结果表明: 金露梅灌丛的生物碳密度、凋落物碳密度、土壤有机碳密度和总碳密度分别为: 5 088.54、542.1、35 903.76和41 534.4 kg·hm⁻²。金露梅灌丛灌木层碳主要分配在根部(49.5%–56.1%), 灌木层碳密度占总生物量碳密度的68%以上。草本层碳也主要分配在根部(59.6%–75.1%), 草本层碳密度占总生物量碳密度的22.5%。金露梅灌丛的生物碳密度明显低于中国6种主要灌丛的平均值(10.88 t·hm⁻²)。在金露梅灌丛中, 土壤碳密度占有最大比例, 约占总碳密度的86.4%。

关键词 生物碳密度; 凋落物碳密度; 土壤有机碳密度; 总碳密度

引用格式: 杨路存, 李长斌, 宁祎, 聂秀青, 徐文华, 周国英 (2017). 青海省高寒金露梅灌丛碳密度及其分配格局. 植物生态学报, 41, 62–70. doi: 10.17521/cjpe.2016.0038

Carbon density and its spatial distribution in the *Potentilla fruticosa* dominated alpine shrub in Qinghai, China

YANG Lu-Cun^{1,2}, LI Chang-Bin^{1,3}, NING Yi^{1,3}, NIE Xiu-Qing^{1,3}, XU Wen-Hua^{1,2}, and ZHOU Guo-Ying^{1,2*}

¹Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China; ²Key Laboratory of Tibetan Medicine Research, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China; and ³University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract

Aims Shrub recovery is recognized as an important cause of the increase of carbon stocks in China, and yet there are great uncertainties in the carbon sink capacities of shrubs. Our objectives were to estimate carbon density and its spatial distribution in alpine shrubs.

Methods Eight sites in *Potentilla fruticosa* dominated shrublands across Qinghai, China were investigated. Plant biomass and carbon content in leaves, branches and stems, and roots were measured to analyze the biomass allocation and carbon density.

Important findings Mean carbon densities in biological carbon, litter, soil and whole ecosystem of *P. fruticosa* shrublands were 5 088.54, 542.1, 35 903.76 and 41 534.4 kg·hm⁻², respectively. Carbon density in the shrub layer was more than 68% of the biological carbon density of the whole ecosystem and was mainly distributed in roots (49.5%–56.1%). Carbon density of the herbaceous layer was 22.5% of the biological carbon density of the whole ecosystem and was also mainly distributed in roots (59.6%–75.1%). The biological carbon density of *P. fruticosa* shrublands (5.08 t·hm⁻²) was lower than the average carbon density of shrub communities in China (10.88 t·hm⁻²). Soil carbon density contributed the largest proportion (86.4%) of total carbon density in *P. fruticosa* shrublands.

Key words biological carbon density; litter carbon density; soil organic carbon density; total carbon density

Citation: Yang LC, Li CB, Ning Y, Nie XQ, Xu WH, Zhou GY (2017). Carbon density and its spatial distribution in the *Potentilla fruticosa* dominated alpine shrub in Qinghai, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 62–70. doi: 10.17521/cjpe.2016.0038

灌丛是陆地生态系统的重要组成部分(张笑鹤等, 2011), 具有种类繁多、分布广泛、生命力强、生产力高等特点(胡会峰等, 2006)。作为世界上灌丛

分布面积广泛的国家, 中国灌丛面积近 2×10^8 hm² (侯学煜, 1982), 占中国陆地总面积的1/5, 是全国现存森林面积的近2倍(胡会峰等, 2006)。近年来, 受气

收稿日期Received: 2016-01-19 接受日期Accepted: 2016-11-11

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: zhougy@nwipb.ac.cn)

候变暖等因素影响, 高原地区的草地生态系统向灌丛生态系统演替(樊启顺等, 2005), 灌丛生态系统分布面积呈增加趋势(Sturm *et al.*, 2001; 于海英和许建初, 2009; 张笑鹤等, 2011)。由高寒灌丛面积增加引起的高寒植被碳储量增加, 被认为是我国陆地生态系统碳储量增加的重要原因(朴世龙等, 2010)。因此, 开展青藏高原地区灌丛碳密度研究, 对认识我国灌丛生态系统的碳储量现状具有重要的意义(高巧等, 2014)。

近年来, 国内外开展了大量有关高寒灌丛的研究, 但多数集中于群落结构、生物量、CO₂通量及土壤微生物方面(王启基等, 1991; 周华坤等, 2002; 王国荣等, 2006; 李英年等, 2006; 雷蕾等, 2011; 乔春连, 2011; 金铭等, 2012; 杨路存等, 2013), 然而, 对高寒灌丛植被碳密度的研究还较为缺乏。尽管胡会峰等(2006)估算了中国主要灌丛植被的碳储量, 同时, 高巧等(2014)对四川省甘孜藏族自治州高寒矮灌丛的碳密度进行了估算, 但是, 这些研究多局限于某种灌丛类型生物量测定, 缺少地下根系部分、凋落物和土壤碳库测定; 同时, 这些研究没有用不同物种不同器官的含碳率来计算灌丛植被的碳密度, 而是简单地通过乘以生物量与碳密度之间的转换系数来获取碳密度, 导致灌丛碳储量的估算还存在较大的不确定性。

金露梅(*Potentilla fruticosa*)灌丛是高寒落叶灌丛的典型代表, 广泛分布于青藏高原东部海拔3 200–4 500 m的山地阴坡、半阳坡、潮湿滩地及高海拔的山地阳坡, 对其生态系统的碳密度与分配格局进行研究有助于揭示其固碳功能和碳循环机理。本文以青海省天然金露梅灌丛生态系统为研究对象, 通过样地调查及生物量和含碳率的测定, 较准确地估算青海省金露梅灌丛生态系统的碳密度及碳密度的分配格局, 旨在为青海省和全国的灌木生态系统碳贮量和碳循环的研究提供基础数据, 并为持续增碳固碳的森林经营提供科学指导。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

青海省位于青藏高原的东北部(31.65°–39.32° N, 89.58°–103.07° E), 东西长约1 200 km, 南北宽约800 km, 青海省土地总面积7 215.24 × 10⁴ hm²。其中林地面积634.00 × 10⁴ hm², 占8.79%; 森林面

积329.56 × 10⁴ hm², 占林地面积的51.98%, 森林覆盖率4.57%。燕山运动奠定地形复杂多样, 高山、丘陵、河谷、盆地交错分布, 平均海拔3 000 m以上, 属典型高原大陆性气候。年平均气温–3.7–6.0 °C, 年日照时间2 340–3 550 h, 年降水量16.7–776.1 mm (多为400 mm以下), 年蒸发量1 118.4–3 536.2 mm (董旭, 2009)。森林植被分布于96° E以东主要江河及其支流的河谷两岸, 森林分布海拔大多在2 500–4 200 m, 以寒温带常绿针叶林亚型为主, 其次为落叶林植被型(多为原始林破坏后的次生类型)。植被地域上跨青藏高原、温带荒漠和温带草原3个植被区, 具有高寒和早生的特点, 以寒温性常绿针叶林为主, 常见的针叶树种有云杉(*Picea* spp.)、圆柏(*Juniperus* spp.)等, 阔叶树种有杨树(*Populus* spp.)、桦木(*Betula* spp.)等, 灌木有金露梅(*Potentilla fruticosa*)、杜鹃(*Rhododendron* spp.)、锦鸡儿(*Caragana sinica*)、杯腺柳(*Salix cupularis*)等(董旭, 2009)。

1.2 研究方法

1.2.1 材料来源与样地设置

本研究于2011年7月至2014年7月先后在青海省境内共选取8块金露梅样地进行详细调查取样(样地概况见表1)。

每个样地设置3个大小为5 m × 5 m的样方, 3个样方的间距约10 m, 总计24个样方。在对每个样方内的灌木层物种进行每木调查的同时, 选择1个1 m × 1 m的代表性区域, 设置收获样方, 对地上生物量进行收割, 对地下生物量进行挖掘, 并分种称取根、茎、叶等器官的鲜质量。同时, 将优势种分种、分部分称鲜质量(根、茎、叶)并带回室内(分部分样品多于100 g取样100 g), 用烘干法在65 °C条件下烘干至恒质量, 并称取样品干质量。通过样品鲜质量与样品干质量的比值, 结合收获样方内各器官的鲜质量, 计算不同灌木物种不同器官的单位面积生物量(郝文芳等, 2008)。通过3个样方不同物种不同器官生物量平均值相加, 计算单位面积灌木层生物量。

同时, 在每个灌丛样方内, 设置1个1 m × 1 m的草本层收获样方, 采用与灌木层相同的处理方法, 按优势种和非优势种分别获取草本层地上部分、地下部分的鲜质量, 并取大约100 g作为样品带回室内, 采用与测定灌木层生物量相同的方法获取草本层生物量。

在每个灌丛样方外邻近样方的位置, 选取1个

表1 样地概况

Table 1 Basic information of the sampling plots

代码 Code	调查地区 Location	纬度 Latitude (N)	经度 Longitude (E)	海拔 Altitude (m)	平均盖度 Average coverage (%)	灌木物种组成 Composition of shrub species
Q1	青海门源 Menyuan, Qinghai	37.22°	101.24°	3 399	50	金露梅 <i>Potentilla fruticosa</i> , 山生柳 <i>Salix oritrepha</i> , 高山绣线菊 <i>Spiraea alpina</i> , 鬼箭锦鸡儿 <i>Caragana jubata</i>
Q2	青海祁连 Qilian, Qinghai	38.05°	100.21°	2 973	65	金露梅 <i>Potentilla fruticosa</i> , 山生柳 <i>Salix oritrepha</i> , 高山绣线菊 <i>Spiraea alpina</i>
Q3	青海玉树 Yushu, Qinghai	33.02°	96.50°	4 132	60	金露梅 <i>Potentilla fruticosa</i> , 山生柳 <i>Salix oritrepha</i> , 高山绣线菊 <i>Spiraea alpina</i> , 千里香杜鹃 <i>Rhododendron thymifolium</i>
Q4	青海刚察 Gangcha, Qinghai	37.25°	100.15°	3 614	60	金露梅 <i>Potentilla fruticosa</i>
Q5	青海天峻 Tianjun, Qinghai	37.31°	99.19°	3 567	65	金露梅 <i>Potentilla fruticosa</i> , 山生柳 <i>Salix oritrepha</i>
Q6	青海大通 Datong, Qinghai	37.29°	101.43°	2 959	80	金露梅 <i>Potentilla fruticosa</i> , 山生柳 <i>Salix oritrepha</i> , 沙棘 <i>Hippophae rhamnoides</i>
Q7	青海兴海 Xinghai, Qinghai	35.85°	99.92°	3 579	65	金露梅 <i>Potentilla fruticosa</i>
Q8	青海贵南 Guinan, Qinghai	35.47°	100.74°	3 583	60	金露梅 <i>Potentilla fruticosa</i>

1 m × 1 m 的典型区域作为凋落物生物量调查小样方。

收集小样方内的全部地表凋落物, 称取鲜质量并取大约500 g样品(收获样方获取鲜质量不足500 g的, 在样方外进行收集补充)带回室内, 采用上述相同方法获取生物量。

每个样地挖取1个土壤剖面, 剖面规格为长1.5 m, 宽0.8 m, 深1 m, 分层测定土壤容重(烘干法), 同时在样地内用土钻分6层(0–10, 10–20, 20–30, 30–50, 50–70, 70–100 cm)钻取土样。

植物样品烘干至恒质量称量后用杯式粉碎机进行粗粉碎, 过10目筛混匀, 颗粒过大而未过筛的粗样品继续进行粗粉碎, 如此循环直到完全过筛(对于木质坚硬的灌木样品可先用木锤敲碎, 然后再进行粗粉碎)。随后用冷冻混合球磨仪磨碎, 将粗粉碎后的样品进行细粉碎, 过80–100目筛, 装袋标号, 用于碳浓度的测定。土壤样品风干, 然后挑选出粗根和砾石, 研磨并过2 mm筛。然后使用冷冻混合球磨仪磨碎, 过80–100目筛, 装袋标号, 测定其中的有机碳浓度。

样品有机碳采用重铬酸钾氧化法测定(鲁如坤, 1999), 具体做法: 对以上各实验样品进行3次粉碎法制样, 每次测3个平行样, 对测定结果取平均值作为一个样本数, 测量精度为0.01%, 误差为±0.2%。用公式(样品含碳率=样品碳含量/样品干质量×100%)计算样品的含碳率。

1.2.2 灌木层、草本层、凋落物层的碳密度

灌木层叶、枝、根的生物量通过样品鲜质量与干质量率的乘积计算, 换算后乘以灌木盖度而得到

群落水平的生物量, 进而换算成每 hm^2 生物量, 再乘以各器官相应碳含量, 即为灌木层叶、枝、根每 hm^2 的碳贮量。

草本层、凋落物层每 hm^2 的碳贮量计算方法同上。

金露梅灌丛生态系统碳密度为相应各层次每 hm^2 碳贮量之和。

1.2.3 土壤有机碳密度

土壤剖面有机碳密度的计算模型如下:

$$SOCD = \sum (1 - \theta_i) \times \rho_i \times C_i \times T_i / 100 \quad (\text{Veldkamp, 1994})$$

式中, $SOCD$ 为土壤剖面有机碳密度($\text{kg} \cdot \text{m}^{-2}$); θ_i 为第 i 层砾石含量(体积%); ρ_i 为第 i 层土壤容重($\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$); C_i 为第 i 层土壤有机碳含量($\text{C} \cdot \text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$); T_i 为第 i 层土层厚度(cm)。

数据用Excel 2003和SPSS 18.0软件进行统计分析。在SPSS 18.0中, 采用GLM中Univariate ANOVA分析各处理因素对所测变量的影响。其中, 样地位置作为固定因素, 生物量、含碳率、碳密度作为随机因素。用Duncan法比较各青海省不同样地金露梅生物量、含碳率、碳密度间的差异, 显著水平为 $\alpha = 0.05$ 。

3 结果和分析

3.1 金露梅灌丛生物量大小及其分布

由表2可得, 青海省不同样地金露梅灌丛灌木层的生物量介于5 952.05–12 023.80 $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 之间, 平均为8 361.92 $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。金露梅灌丛灌木层各器官生物量大小排序为: 根>枝>叶。青海省不同样地金露梅灌丛草本层的生物量差异较大, 介于1 075.41–

表2 青海不同样地金露梅灌丛各组分生物量(平均值±标准误差) (kg·hm⁻²)

Table 2 Biomass of the *Potentilla fruticosa* shrub ecosystem in different sampling sites in Qinghai (mean ± SE) (kg·hm⁻²)

层次/器官 Layer/organ	样地 Sampling site								平均 Average	
	青海门源 Menyuan, Qinghai	青海祁连 Qilian, Qinghai	青海玉树 Yushu, Qinghai	青海刚察 Gangcha, Qinghai	青海天峻 Tianjun, Qinghai	青海大通 Datong, Qinghai	青海兴海 Xinghai, Qinghai	青海贵南 Guinan, Qinghai		
灌木层 Shrub layer	叶 Leaf	391.81 ± 42.45 ^a	665.50 ± 41.65 ^b	598.030 ± 23.65 ^{ab}	753.39 ± 90.58 ^b	425.65 ± 68.75 ^a	1 065.54 ± 91.63 ^c	580.96 ± 45.58 ^{ab}	1 057.52 ± 98.76 ^c	692.30 ± 53.89
	枝 Branch	2 677.35 ± 478.95 ^{abc}	3 083.58 ± 468.43 ^{abc}	4 527.30 ± 1014.2 ^c	3 548.54 ± 135.69 ^{abc}	2 313.81 ± 445.49 ^{ab}	2 055.72 ± 446.22 ^a	2 206.73 ± 119.62 ^a	4 198.33 ± 864.11 ^{bc}	3 076.43 ± 248.61
	根 Root	3 405.82 ± 822.31 ^a	4 745.91 ± 831.42 ^{abc}	5 538.02 ± 235.86 ^{bc}	5 715.92 ± 675.68 ^{bc}	3 212.59 ± 852.82 ^a	4 119.84 ± 605.00 ^{ab}	3 239.50 ± 178.57 ^a	6 767.94 ± 599.21 ^c	4 593.19 ± 321.39
	合计 Total	6 474.98 ± 1231.8 ^a	8 494.99 ± 1 205.1 ^{ab}	10 663.36 ± 897.24 ^{bc}	10 017.85 ± 900.44 ^{bc}	5 952.05 ± 918.99 ^a	7 241.10 ± 1060.2 ^{ab}	6 027.10 ± 302.16 ^a	12 023.80 ± 1 536.0 ^c	8 361.92 ± 549.46
草本层 Herb layer	叶 Leaf	406.21 ± 64.50 ^a	762.57 ± 115.41 ^{ab}	1 534.51 ± 292.50 ^b	834.52 ± 48.88 ^{ab}	1 402.72 ± 684.49 ^b	340.36 ± 119.32 ^a	683.52 ± 128.13 ^{ab}	727.74 ± 58.50 ^{ab}	836.52 ± 116.46
	根 Root	1 438.43 ± 388.53 ^a	1 761.69 ± 45.60 ^{ab}	9 852.47 ± 2 780.3 ^c	5 486.23 ± 1 915.2 ^b	5 494.34 ± 1 125.2 ^b	735.05 ± 264.70 ^a	1 274.49 ± 155.68 ^a	1 612.09 ± 253.11 ^{ab}	3 274.15 ± 753.52
	合计 Total	1 844.64 ± 441.05 ^a	2 524.26 ± 160.98 ^{ab}	11 386.98 ± 2 973.4 ^d	6 320.75 ± 1 964.0 ^{bc}	6 897.06 ± 1 710.5 ^c	1 075.41 ± 380.29 ^a	1 958.01 ± 277.09 ^{ab}	2 339.83 ± 285.17 ^{ab}	4 293.37 ± 838.27
	凋落物层 Litter layer	1 352.4 ± 149.86 ^{bc}	1 653.93 ± 42.58 ^c	2 846.63 ± 504.94 ^d	826.93 ± 19.22 ^{ab}	1 122.5 ± 143.50 ^{bc}	897.57 ± 116.48 ^{ab}	907.57 ± 97.57 ^{ab}	365.77 ± 65.34 ^a	1 246.66 ± 158.05
生物层 Biological layer	9 672.02 ± 1 635.3 ^{ab}	12 673.18 ± 1 319.4 ^{ab}	24 896.97 ± 4 321.5 ^c	17 165.53 ± 2 217.8 ^b	13 971.61 ± 2 643.3 ^{ab}	9 214.08 ± 1184.5 ^a	9 202.41 ± 647.34 ^a	14 729.4 ± 1 364.9 ^{ab}	13 940.65 ± 1 222.3	

不同小写字母表示不同样地间差异显著($p < 0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant differences between sampling sites ($p < 0.05$).

11 386.98 kg·hm⁻²之间, 平均为4 293.37 kg·hm⁻²。草本层地下部分生物量明显大于地上部分。青海省不同样地金露梅灌丛凋落物层的生物量介于365.77–2 846.63 kg·hm⁻²之间, 平均为1 246.66 kg·hm⁻²。

青海省不同样地金露梅灌丛群落平均生物量大小排序为: 灌木层(60.26%) > 草本层(30.80%) > 凋落物层(8.94%), 且灌木层生物量所占比例明显高于草本层和凋落物层。

3.2 金露梅灌丛植被各组分、凋落物及土壤层有机碳含量

青海省不同样地金露梅灌丛平均含碳率分别为45.12%、44.86%、44.44%、44.02%、44.16%、45.04%、44.53%、45.15%, 不同样地间灌木层平均含碳率差异不显著($p > 0.05$)。灌木各器官平均含碳率存在差异, 表现为枝(45.26%) > 叶(45.15%) > 根(43.69%)

草本层、凋落物层含碳率分别为34.6%和43.0%, 均低于灌木层含碳率。青海省不同样地草本各器官的含碳率在31.0%–39.5%之间。

土壤(0–100 cm)含碳率介于0.79%–12.29%之间(表3)。青海省不同样地表层0–10 cm土壤含碳率均高于其他深层土壤, 且随土层深度增加含碳率逐渐减小, 具有明显的垂直分布特征。

3.3 金露梅灌丛植被、凋落物及土壤层碳密度及分配格局

由表4和图1可得, 青海省不同样地金露梅灌丛

表3 青海各样地金露梅灌丛土壤含碳率(%)

Table 3 Soil carbon contents of the *Potentilla fruticosa* shrublands in different sampling sites in Qinghai (%)

样地 Sampling site	土层 Soil layer (cm)						合计 Total
	0–10	10–20	20–30	30–50	50–70	70–100	
Q1	9.98	8.02	8.54	3.36	1.60	0.79	32.29
Q2	9.86	9.19	6.63	3.05	3.71	1.03	33.47
Q3	9.78	7.00	5.71	4.38	3.83	3.69	34.39
Q4	9.03	6.81	5.80	3.49	3.19	2.52	30.84
Q5	9.42	6.18	5.66	1.71	1.73	2.44	27.14
Q6	3.55	5.06	6.68	5.53	4.07	–	24.89
Q7	12.29	5.50	4.13	4.43	4.72	4.59	35.66
Q8	8.31	6.70	3.27	2.83	2.70	2.58	26.39
平均 Average	9.03	6.81	5.80	3.60	3.19	2.52	30.63

–, 在取土样时70–100 cm的土壤由于砾石的原因未取到。样地代码见表1。
–, 70–100 cm of soil was not obtained for the reason of gravel. Sampling site see Table 1.

灌木层碳密度存在显著差异(图1), 碳密度大小依次为: Q6 > Q3 > Q4 > Q2 > Q7 > Q1 > Q8 > Q5, 平均为3 698.6 kg·hm⁻²。青海省不同样地金露梅灌丛灌木层碳主要分配在根部(49.5%–56.1%)。灌木地上部分(叶+枝)碳密度占灌木层碳密度的比例依次为: Q3 > Q1 > Q5 > Q8 > Q6 > Q2 > Q4 > Q7。灌木层碳密度占各生态系统生物层碳密度的68%以上, 占各生态系统碳密度的比例分别为Q3 (2.54%) > Q6 (1.28%) > Q2 (1.1%) > Q5 (0.96%) > Q1 (0.86%) > Q8 (0.51%)。

青海省不同样地金露梅灌丛草本层碳密度差异

表4 青海各样地金露梅灌丛生态系统各组分碳密度及分配格局(Potentilla fruticosa shrub ecosystem in different sampling sites in Qinghai (mean ± SE))

层次/器官 Layer/organ	碳含量 Carbon content (%)								碳密度 Carbon density (kg·hm ⁻²)								碳密度的分配格局 Distribution pattern of carbon density (%)							
	Q1	Q2	Q3	Q4	Q5	Q6	Q7	Q8	Q1	Q2	Q3	Q4	Q5	Q6	Q7	Q8	Q1	Q2	Q3	Q4	Q5	Q6	Q7	Q8
灌木层 Shrub layer	45.6	44.9	45.2	44.8	44.4	46.2	45.0	45.5	178.7 ± 19.3 ^a	299.0 ± 20.7 ^b	270.3 ± 12.7 ^{ab}	336.8 ± 39.3 ^b	190.0 ± 32.9 ^a	488.7 ± 42.3 ^c	479.5 ± 44.4 ^c	264.4 ± 21.4 ^{ab}	6.2	7.9	5.8	7.7	7.3	9.2	15.0	9.7
叶 Leaf	45.9	45.1	46.3	44.6	45.0	45.8	45.0	44.8	1 231.2 ± 223.2 ^{ab}	1 392.1 ± 213.1 ^{abc}	2 096.0 ± 468.1 ^c	1 583.4 ± 61.2 ^{abc}	1 046.7 ± 211.0 ^a	1 919.6 ± 377.3 ^{bc}	925.1 ± 200.8 ^a	990.0 ± 56.5 ^a	42.4	36.6	44.7	36.3	39.9	36.3	28.9	36.4
枝 Branch	43.8	44.6	41.8	42.7	43.0	42.4	43.6	45.1	1 495.6 ± 363.9 ^{ab}	2 115.4 ± 373.6 ^{abc}	2 319.2 ± 143.9 ^{abc}	2 442.3 ± 301.2 ^{bc}	1 383.7 ± 369.4 ^a	2 880.5 ± 307.6 ^c	1 798.1 ± 271.9 ^{ab}	1 462.5 ± 90.6 ^{ab}	51.5	55.6	49.5	56.0	52.8	54.5	56.1	53.8
根 Root	45.1	44.9	44.4	44.2	44.2	44.8	44.5	45.2	2 905.5 ± 563.0 ^{ab}	3 806.5 ± 543.9 ^{abcd}	4 685.5 ± 421.2 ^{cd}	4 362.5 ± 399.6 ^{bcd}	2 620.4 ± 417.7 ^a	5 288.8 ± 723.5 ^d	3 202.7 ± 478.0 ^{abc}	2 716.9 ± 149.0 ^a	70.4	70.6	46.8	66.6	50.8	87.8	75.5	76.7
总计 Total	39.3	39.7	35.3	33.3	35.9	45.3	34.5	35.0	160.7 ± 23.4 ^a	299.8 ± 54.5 ^{ab}	536.0 ± 92.12 ^b	265.4 ± 11.8 ^{ab}	525.4 ± 25.4 ^b	132.1 ± 42.6 ^a	237.5 ± 38.7 ^{ab}	248.0 ± 26.8 ^{ab}	24.9	32.8	13.2	14.6	25.8	40.4	37.7	36.3
草本层 Herb layer	35.6	36.0	35.7	28.7	27.4	33.7	30.4	28.2	485.1 ± 98.1 ^a	613.0 ± 186.2 ^a	3534.6 ± 1054.1 ^b	1550.2 ± 658.1 ^a	1508.8 ± 290.2 ^a	194.1 ± 55.4 ^a	393.3 ± 37.4 ^b	435.5 ± 67.4 ^b	75.1	67.2	86.8	85.4	74.2	59.6	62.3	63.7
叶 Leaf	37.4	37.8	35.5	31.0	31.6	39.5	32.5	31.6	645.8 ± 121.7 ^a	912.8 ± 173.2 ^a	4070.6 ± 112.3 ^b	1815.6 ± 667.6 ^a	2034.2 ± 423.3 ^a	326.2 ± 94.4 ^a	630.8 ± 66.5 ^a	683.5 ± 94.2 ^a	15.7	16.9	40.7	27.7	39.4	5.4	14.9	19.3
根 Branch	40.6	40.4	43.5	44.7	45.2	45.4	45.0	39.0	573.3 ± 57.3 ^{bc}	672.7 ± 17.6 ^c	1256.4 ± 219.5 ^b	370.0 ± 10.6 ^{ab}	507.1 ± 65.5 ^{bc}	408.4 ± 45.8 ^{abc}	408.4 ± 28.7 ^a	13.9	12.5	12.5	5.7	9.8	6.7	9.6	4.0	
总计 Total	41.0	41.0	41.1	40.0	40.3	43.2	40.7	38.6	4 124.6 ± 639.4 ^{ab}	5392 ± 368.6 ^{ab}	10 012.5 ± 1 731.3 ^c	6 548.1 ± 383.4 ^b	5 161.7 ± 886.2 ^{ab}	6 021 ± 689.0 ^b	4 241.9 ± 476.1 ^{ab}	3 543.3 ± 255.1 ^a	10.9	13.7	28.9	14.5	16.2	12.9	10.6	6.3
凋落物层 Litter layer	5.38	5.58	6.00	5.14	4.52	4.98	5.14	4.40	33 557.79 ± 5360 ^{ab}	33 900.04 ± 5 437.2 ^{ab}	24 587.61 ± 2 897.6 ^a	38 766.43 ± 3 569.2 ^{ab}	26 797.94 ± 3 995.8 ^a	40 569.36 ± 4 170.6 ^b	35 903.76 ± 3 234.6 ^{ab}	53 147.14 ± 7 238.5 ^c	89.1	86.3	71.1	85.5	83.8	87.1	89.4	93.7
生物层 Biological layer	5.38	5.58	6.00	5.14	4.52	4.98	5.14	4.40	37 682.39 ± 8 631.5 ^{ab}	39 292.04 ± 7 429.6 ^{ab}	34 600.11 ± 6 219.6 ^a	45 314.53 ± 4 678.3 ^{ab}	31 959.64 ± 3 824.6 ^a	46 590.36 ± 5 170.5 ^b	40 145.66 ± 3 876.9 ^{ab}	56 690.44 ± 7 231.9 ^c								
土壤层 Soil layer																								
生态系统 Ecosystem																								

不同小写字母表示样地向差异显著($p < 0.05$)。Q1–Q8同表1。对于碳密度的数据: 白色表示各自灌木层或草本层的比例, 黑色表示生物层的比例, 阴影部分表示占生态系统的比例。
Different lowercase letters indicate significant differences between sampling sites. Q1–Q8 see Table 1. For the data of carbon density: lean type indicate occupying percentage out of the shrub layer or the herb layer, boldface indicate occupying percentage out of the biological layer, dash area indicate occupying percentage out of ecosystem.

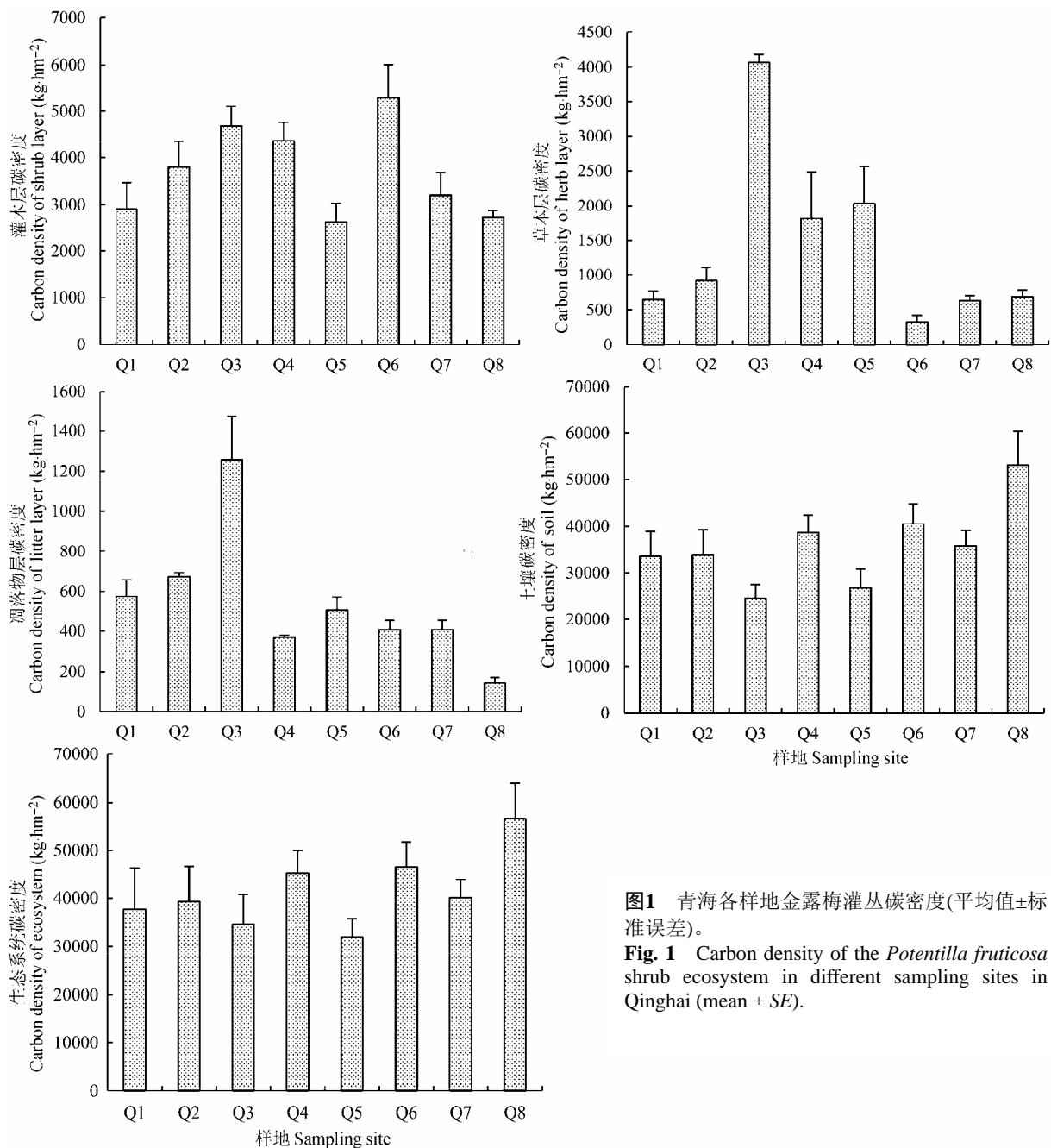


图1 青海各样地金露梅灌丛碳密度(平均值±标准误差)。
Fig. 1 Carbon density of the *Potentilla fruticosa* shrub ecosystem in different sampling sites in Qinghai (mean ± SE).

显著($p < 0.05$)(图1), 大小依次为: Q3 > Q5 > Q4 > Q2 > Q8 > Q1 > Q7 > Q6, 平均为1 389.9 kg·hm⁻²。草本层碳主要分配在根部(59.6%–75.1%)。

由表4和图1可知, 青海省不同样地金露梅灌丛凋落物层碳密度差异显著($p < 0.05$), 碳密度大小依次为: Q3 > Q2 > Q1 > Q5 > Q7 > Q6 > Q4 > Q8, 平均为542.1 kg·hm⁻²。

青海省不同样地金露梅灌丛土壤有机碳密度存在显著差异($p < 0.05$)(图1), 大小依次为: Q8 > Q6 > Q4 > Q7 > Q2 > Q1 > Q5 > Q3, 土壤层有机碳密度平均为35 903.76 kg·hm⁻²。土壤层有机碳密度占生

态系统碳密度的比例分别为: Q8 (93.7%) > Q7 (89.4%) > Q1 (89.1%) > Q6 (87.1%) > Q2 (86.3%) > Q4 (85.5%) > Q5 (83.8%) > Q3 (71.1%)。由以上结果可以看出, 土壤层是碳贮存最丰富的组分, 是灌木林生态系统多年甚至多代有机质积累的结果, 是长期稳定存在的部分。

青海省不同样地金露梅灌丛生态系统碳密度差异显著($p < 0.05$)表现为: Q8 (56 690.44 kg·hm⁻²) > Q6 (46 590.36 kg·hm⁻²) > Q4 (45 314.53 k kg·hm⁻²) > Q7 (40 145.66 kg·hm⁻²) > Q2 (39 292.04 kg·hm⁻²) > Q1 (37 682.39 kg·hm⁻²) > Q3 (34 600.11 kg·hm⁻²)

> Q5 (31 959.64 kg·hm⁻²), 平均为41 534.40 kg·hm⁻²。金露梅灌丛生态系统碳密度空间分布序列为: 土壤层>植被层>凋落物层。

4 讨论

4.1 金露梅灌丛生物量

青海省不同样地金露梅灌丛的生物量间存在显著差异, 这可能与不同样地的立地条件有关。此外, 本研究中金露梅灌丛生物量的平均值为13 940.65 kg·hm⁻², 与赵串串等(2013)的研究(平均值为6 766.4 kg·hm⁻²)相比生物量偏大, 这可能是因为本研究中金露梅灌丛的生物量包括灌木层(8 361.92 kg·hm⁻²)、草本层(4 293.37 kg·hm⁻²)和凋落物层(1 246.66 kg·hm⁻²), 而在赵串串等(2013)的研究中, 金露梅灌丛的生物量只包含灌木层的生物量。本研究中, 金露梅灌丛草本层和凋落物层的生物量分别占总生物量的30.88%和8.97%, 合计占金露梅生态系统总生物量的39.85%, 说明金露梅灌丛草本层和凋落物层对金露梅灌丛生态系统生物量有一定的贡献。目前灌丛碳贮量的研究往往忽略了灌木下草本层和凋落物层的生物量(赵串串等, 2013; 刘华等, 2015), 这在一定程度上低估了灌丛生态系统的碳贮量, 如果忽略这部分, 将造成灌丛生态系统碳贮量估算的不准确。

4.2 金露梅灌丛有机碳含量

青海省金露梅灌丛灌木层平均含碳率为44.66%, 金露梅各器官含碳率在44.2%–45.22%之间, 这与田勇燕等(2011)的研究结果一致, 即植物含碳率因物种和器官的不同而存在差异, 其变幅为47%–59%。因此, 如果计算碳密度的时候都以0.5作为转换系数, 获得的灌丛群落碳密度会比实际值偏高或偏低。为了能进一步精确估算不同生态系统中的植被碳储量, 进行植被生态系统含碳率的测定是非常必要的。

青海省金露梅灌丛生态系统土壤剖面(0–100 cm)有机碳含量分别为: 9.03%、6.81%、5.80%、3.60%、3.19%、2.52%, 说明随土层深度增加土壤含碳率下降, 具有明显的垂直分布特征, 这与任丽娜(2012)等、杨玉姣等(2014)的研究结果一致。此外, 不同土层有机碳含量分别占土壤有机碳(0–100 cm)总含量的29.47%、22.22%、18.94%、11.74%、10.43%、8.23%, 说明虽然表层土壤的有机碳积累较多, 但

是深层土壤碳库也有一定的贡献, 若忽略深层土壤碳库的贡献, 则会使得整体的土壤碳密度偏低, 因此在土壤碳密度的估算中, 必须考虑深层土壤碳库的储量(Jobbagy & Jackson, 2000)。

4.3 金露梅灌丛碳密度及分配格局

本研究中, 金露梅灌丛灌木层的生物碳密度为5.09 t·hm⁻², 金露梅灌丛灌木层的生物碳密度明显低于冀北山地土庄绣线菊(*Spiraea pubescens*)灌丛(5.91 t·hm⁻², 李亚男等, 2014)和榛(*Corylus heterophylla*)灌丛的生物碳密度(12.81 t·hm⁻², 李亚男等, 2014), 也低于胡会峰等(2006)在全国尺度上灌丛生物碳密度的评估(10.88 t·hm⁻²)。潘红丽等(2009)的研究显示, 高海拔地区植物为抵御寒冷、平衡渗透压, 细胞中的非结构性碳(non-structural C)及总碳含量更高, 然而, 作为高寒的金露梅灌丛其生物碳密度较低, 可能与以下两个原因有关: (1)金露梅灌丛的生物量较小。与其他高寒灌丛相比, 金露梅灌丛的生物量偏小(山生柳(*Salix oritrepha*): 23 566.54 kg·hm⁻²; 千里香杜鹃(*Rhododendron thymifolium*): 18 530.09 kg·hm⁻²; 鲜卑花(*Sibiraea laevigata*): 26 172.22 kg·hm⁻²; 金露梅: 8 361.92 kg·hm⁻²); (2)与干扰有关。金露梅灌丛主要分布在山坡的基部, 受人类活动的干扰较为频繁, 因为干扰频度越高, 植被则始终处于生长的初始状态, 从而导致地上生物量的积累也越低, 生物量较小(王启基等, 1991)。

在金露梅灌丛中, 土壤有机碳密度占有最大比重, 为总碳密度的86.4%。与森林和高寒草地比较, 金露梅灌丛的土壤有机碳密度(35.9 t·hm⁻²)虽然低于森林土壤的平均碳密度(123.3 t·hm⁻²)(李江, 2008), 也低于青藏高原高寒草地1 m深平均有机碳密度(65 t·hm⁻²)(Yang *et al.*, 2008), 但其分别达到森林与草地碳密度的29.12%和55.23%, 进一步证实了青藏高原高寒灌丛土壤碳库在中国乃至全球土壤碳库中都占有十分重要的地位。

通过与已有的研究结果比较发现, 本研究的金露梅灌丛的总碳密度(41.53 t·hm⁻²)低于仪律北(2012)研究中青海乐都与湟源金露梅灌丛的总碳密度(62.34 t·hm⁻², 63.01 t·hm⁻²), 也显著低于该地区常见森林的碳密度(161.2 t·hm⁻²)。但是金露梅灌丛总碳密度达到青杨(*Populus cathayana*)总碳密度的25.8%, 这说明尽管灌丛的碳密度低于多数的森林, 但其仍能维持一定规模的碳库。因此, 在进行区域生

态系统碳密度评估时, 灌丛应被考虑在内。但是, 近年来有关森林植被碳汇功能评估的研究大部分都没有涉及灌丛(康文星等, 2009), 这就使得区域水平上碳储量的评估结果偏低。因此, 加强灌丛碳储量的研究对于正确认识中国森林的碳汇具有重要意义。

基金项目 中国科学院战略性先导科技专项(XDA-0505030304)、科技基础性工作专项(2015FY1103-0001)和国家科技支撑计划项目(2014BAC05B01)。

致谢 感谢中国科学院西北高原生物研究所张连、赵明玲在室内样品处理工作中给予的帮助。

参考文献

- Dong X (2009). Evaluation of forest resources in Qinghai Province. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 37, 5727–5728, 5751. (in Chinese with English abstract) [董旭 (2009). 青海省森林资源评价. 安徽农业科学, 37, 5727–5728, 5751.]
- Fan QS, Sha ZJ, Cao GC, Cao SK (2005). Assessment of ecology and environments on climate changing of Qinghai-Tibetan Plateau. *Journal of Salt Lake Research*, 13(1), 12–18. (in Chinese with English abstract) [樊启顺, 沙占江, 曹广超, 曹生奎 (2005). 气候变化对青藏高原生态环境的影响评价. 盐湖研究, 13(1), 12–18.]
- Gao Q, Yang XC, Yin CY, Liu Q (2014). Estimation of biomass allocation and carbon density in alpine dwarf shrubs in Garzê Zangzu Autonomous Prefecture of Sichuan Province, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 355–365. (in Chinese with English abstract) [高巧, 阳小成, 尹春英, 刘庆 (2014). 四川省甘孜藏族自治州高寒矮灌丛生物量分配及其碳密度的估算. 植物生态学报, 38, 355–365.]
- Hao WF, Chen CG, Liang ZS, Ma L (2008). Research advances in vegetation biomass. *Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition)*, 36, 175–182. (in Chinese with English abstract) [郝文芳, 陈存根, 梁宗锁, 马丽 (2008). 植被生物量的研究进展. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 36, 175–182.]
- Hou XY (1982). *Vegetation Map of the People's Republic of China*. China Map Press, Beijing. (in Chinese) [侯学煜 (1982). 中华人民共和国植被图. 中国地图出版社, 北京.]
- Hu HF, Wang ZH, Liu GH, Fu BJ (2006). Vegetation carbon storage of major shrublands in China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 30, 539–544. (in Chinese with English abstract) [胡会峰, 王志恒, 刘国华, 傅伯杰 (2006). 中国主要灌丛植被碳储量. 植物生态学报, 30, 539–544.]
- Jin M, Li Y, Wang SL, Zhang XL, Lei L (2012). Alpine shrubs biomass and its distribution characteristics in Qilian Mountains. *Arid Land Geography*, 35, 952–959. (in Chinese with English abstract) [金铭, 李毅, 王顺利, 张学龙, 雷蕾 (2012). 祁连山高山灌丛生物量及其分配特征. 干旱区地理, 35, 952–959.]
- Jobbagy EG, Jackson RB (2000). The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications*, 10, 423–426.
- Kang WX, Tian Z, He JN, Cui SS (2009). Carbon cycle in ten kinds of forest ecosystem in Guangzhou City. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 20, 2917–2924. (in Chinese with English abstract) [康文星, 田徽, 何介南, 崔莎莎 (2009). 广州市十种森林生态系统的碳循环. 应用生态学报, 20, 2917–2924.]
- Lei L, Liu XD, Wang SL, Li Y, Zhang XL (2011). Assignment rule of alpine shrubs biomass and its relationships to environmental factors in Qilian Mountains. *Ecology and Environmental Sciences*, 20, 1602–1607. (in Chinese with English abstract) [雷蕾, 刘贤德, 王顺利, 李毅, 张学龙 (2011). 祁连山高山灌丛生物量分配规律及其与环境因子的关系. 生态环境学报, 20, 1602–1607.]
- Li J (2008). *Study on Soil Carbon Stock and Its Spatial Distribution, Influence Factors in the Forest of China*. Master degree dissertation, Sichuan Agricultural University, Ya'an, Sichuan. 18–21. (in Chinese with English abstract) [李江 (2008). 中国主要森林群落林下土壤有机碳储量格局及其影响因子研究. 硕士学位论文, 四川农业大学, 四川雅安. 18–21.]
- Li YN, Yu XF, Xu ZQ, Liu LL, Yao WX, Wang L (2014). Carbon density characteristics of two typical shrub communities in the northern mountain region of Hebei. *Scientia Silvae Sinicae*, 50(6), 28–33. (in Chinese with English abstract) [李亚男, 虞晓凡, 许中旗, 刘乐乐, 姚卫星, 王丽 (2014). 冀北山地2种典型灌丛的碳密度特征. 林业科学, 50(6), 28–33.]
- Li YN, Zhao L, Wang QX, Du MY, Gu S, Xu SX, Zhang FQ, Zhao XQ (2006). Estimation of biomass and annual turnover quantities of *Potentilla fruticosa* shrub. *Acta Agrestia Sinica*, 14(1), 72–76. (in Chinese with English abstract) [李英年, 赵亮, 王勤学, 杜明远, 古松, 徐世晓, 张发起, 赵新全 (2006). 高寒金露梅灌丛生物量及年周转量. 草地学报, 14(1), 72–76.]
- Liu H, Dong L, Abula A, Li PJ, Jia RQ, Wang WY (2015). Value of carbon sequestration of *Tamarix* in the midstream of the Tarim River. *Acta Agriculturae Universitatis Ji-angxiensis*, 37, 484–489. (in Chinese with English abstract) [刘华, 董玲, 艾吉尔·阿不拉, 李丕军, 贾瑞琪, 王文月 (2015). 塔里木河中游怪柳灌丛碳储量及其价值评估. 江西农业大学学报, 37, 484–489.]
- Lu RK (1999). *Analysis of Soil Agrochemistry*. China Agriculture Sciencetech Press, Beijing. (in Chinese) [鲁如坤 (1999). 土壤农业化学分析方法. 中国农业科技出版社, 北京.]
- Pan HL, Li MH, Cai XH, Wu J, Du Z, Liu XL (2009).

- Responses of growth and ecophysiology of plants to altitude. *Ecology and Environmental Sciences*, 18, 722–730. (in Chinese with English abstract) [潘红丽, 李迈和, 蔡小虎, 吴杰, 杜忠, 刘兴良 (2009). 海拔梯度上的植物生长与生理生态特性. *生态环境学报*, 18, 722–730.]
- Piao SL, Fang JY, Huang Y (2010). The carbon balance of terrestrial ecosystems in China. *China Basic Science*, 12(2), 20–22. (in Chinese with English abstract) [朴世龙, 方精云, 黄耀 (2010). 中国陆地生态系统碳收支. *中国基础科学*, 12(2), 20–22.]
- Qiao CL, Li JM, Wang JH, Ge SD, Zhao L, Xu SX (2011). Annual carbon dioxide flux variations of alpine shrub ecosystem in the Qinghai-Tibet Plateau. *Acta Agrestia Sinica*, 19, 910–916. (in Chinese with English abstract) [乔春连, 李婧梅, 王基恒, 葛世栋, 赵亮, 徐世晓 (2011). 青藏高原高寒灌丛生态系统CO₂通量年变化特征研究. *草地学报*, 19, 910–916.]
- Ren LN, Wang HY, Ding GD, Gao GL, Liu L (2012). Effects of *Larix principis-rupprechtii* plantation density control on soil organic carbon and nutrients characteristics. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 26(4), 138–143. (in Chinese with English abstract) [任丽娜, 王海燕, 丁国栋, 高广磊, 刘玲 (2012). 密度调控对华北落叶松人工林土壤有机碳及养分特征的影响. *干旱区资源与环境*, 26(4), 138–143.]
- Sturm M, Racine C, Tape K (2001). Increasing shrub abundance in the Arctic. *Nature*, 411, 546–547.
- Tian YY, Qin F, Yan H, Guo WH, Guan QW (2011). Carbon content rate in the common woody plants of China. *Journal of Anhui Agriculture Science*, 39, 16166–16169. (in Chinese with English abstract) [田勇燕, 秦飞, 言华, 郭伟红, 关庆伟 (2011). 我国常见木本植物的含碳率. *安徽农业科学*, 39, 16166–16169.]
- Veldkamp E (1994). Organic carbon turnover in three tropical soils under pasture after deforestation. *Soil Science Society of American Journal*, 58, 175–180.
- Wang GR, Chen XR, Han YZ, Yang CD, Xu CL (2006). Photosynthetic characteristics of three species of *Liriope*. *Grassland and Turf*, (3), 27–34. (in Chinese with English abstract) [王国荣, 陈秀荣, 韩玉竹, 杨成德, 徐长林 (2006). 东祁连山高寒灌丛土壤微生物的分布特征. *草原与草坪*, (3), 27–34.]
- Wang QJ, Zhou XM, Zhang YQ, Zhao XQ (1991). Structure characteristics and biomass of *Potentilla fruticosa* shrub in Qinghai-Tibetan Plateau. *Acta Botanic Boreali-Occidentalia Sinica*, 11, 333–340. (in Chinese with English abstract) [王启基, 周兴民, 张堰青, 赵兴全 (1991). 青藏高原金露梅灌丛的结构特征及其生物量. *西北植物学报*, 11, 333–340.]
- Yang LC, Zhong ZB, Liu HC, Song WZ, Xu WH, Zhou GY, Nie XM (2013). Community characteristics of alpine shrub *Salix oritrepha*. *Bulletin of Botanical Research*, 33, 653–658. (in Chinese with English abstract) [杨路存, 钟泽兵, 刘何春, 宋文珠, 徐文华, 周国英, 聂学敏 (2013). 高寒山生柳灌丛的群落特征研究. *植物研究*, 33, 653–658.]
- Yang YH, Fang JY, Tang YH, Ji CJ, Zheng CY, He JS, Zhu B (2008). Storage, patterns and controls of soil organic carbon in the Tibetan grasslands. *Global Change Biology*, 14, 1592–1599.
- Yang YJ, Chen YM, Cao Y (2014). Carbon density and distribution of *Pinus tabulaeformis* plantation ecosystem in Hilly Loess Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 2128–2136. (in Chinese with English abstract) [杨玉姣, 陈云明, 曹扬 (2014). 黄土丘陵区油松人工林生态系统碳密度及其分配. *生态学报*, 34, 2128–2136.]
- Yi LB (2012). *Research and Assessment of Forest Carbon Potential in Qinghai*. Master degree dissertation, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi. 5–52. (in Chinese with English abstract) [仪律北 (2012). 青海森林碳汇潜力分析与评估. 硕士学位论文, 西北农林科技大学, 陕西杨凌. 51–52.]
- Yu HY, Xu JC (2009). Effects of climate change on vegetations on Qinghai-Tibet Plateau: A review. *Chinese Journal of Ecology*, 28, 747–754. (in Chinese with English abstract) [于海英, 许建初 (2009). 气候变化对青藏高原植被影响研究综述. *生态学杂志*, 28, 747–754.]
- Zhang XH, Zhang YD, Gu FX, Liu SR (2011). Dynamics of shrubs normalized difference vegetation index and its correlations with climatic factors in Southwest China. *Chinese Journal of Ecology*, 30, 2577–2583. (in Chinese with English abstract) [张笑鹤, 张远东, 顾峰雪, 刘世荣 (2011). 西南地区灌丛归一化植被指数动态及其与气候因子的相关性. *生态学杂志*, 30, 2577–2583.]
- Zhao CC, Liu L, Yang JJ, Dong X (2013). Study on the biomass of *Potentilla fruticosa* forest in Qinghai loess hilly region. *Guangdong Agricultural Sciences*, (5), 179–182. (in Chinese with English abstract) [赵串串, 刘龙, 杨晶晶, 董旭 (2013). 青海黄土丘陵区金露梅灌丛生物量的研究. *广东农业科学*, (5), 179–182.]
- Zhou HK, Zhou L, Zhao XQ, Shen ZX, Li YN, Zhou XM, Yan ZL, Liu W (2002). Study of formation pattern of below-ground biomass in *Potentilla fruticosa* shrub. *Acta Prataculturae Sinica*, 11(2), 59–65. (in Chinese with English abstract) [周华坤, 周立, 赵新全, 沈振西, 李英年, 周兴民, 严作良, 刘伟 (2002). 金露梅灌丛地下生物量形成规律的研究. *草业学报*, 11(2), 59–65.]

特邀编委: 刘庆 责任编辑: 李敏

返回目录

北京东灵山地区常见灌丛生长及凋落物生产对氮添加的响应

张建华^{1,2*} 唐志尧³ 沈海花² 方精云^{2,3}

¹忻州师范学院, 山西忻州 034000; ²中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; ³北京大学城市与环境学院, 北京大学地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871

摘要 我国北方灌丛土壤瘠薄, 近几十年来的氮沉降显著提高了北方灌丛土壤的可利用氮水平。灌木生长是灌丛碳吸存的重要组成部分, 凋落物在土壤和植物间充当着至关重要的纽带作用, 是陆地生态系统养分与能量循环的关键, 灌丛生长和凋落物生产受氮添加的影响很大。然而, 大气氮沉降对灌丛碳吸存和凋落物生产的影响人们知之甚少。该研究以荆条(*Vitex negundo* var. *heterophylla*)和绣线菊(*Spiraea salicifolia*)灌丛为例, 通过0 (N₀)、20 (N₁)、50 (N₂)、100 (N₃) kg N·hm⁻²·a⁻¹施氮实验, 研究了短期(2012–2013年)氮添加对东灵山地区典型灌丛生长及凋落物生成的影响。研究结果显示: 在4种氮添加处理中, 荆条灌丛灌木基径年增长率分别为1.69%、2.78%、2.51%和1.80%, 相应处理中, 绣线菊灌丛灌木基径年增长率分别为1.38%、1.37%、1.59%和2.05%; 与之对应的株高年增长率分别为8.36%、8.48%、9.49%和9.83% (荆条灌丛)和2.12%、2.86%、2.36%、2.52% (绣线菊灌丛)。虽然处理之间的差异没有达到显著性水平, 但N沉降在一定程度上促进了灌木的生长。不同处理间, 荆条地上生物量增加了0.19、0.23、0.14、0.15 t C·hm⁻²·a⁻¹, 绣线菊灌丛地上生物量增加了0.027、0.025、0.032、0.041 t C·hm⁻²·a⁻¹。在自然条件下, 荆条和绣线菊灌丛2013年凋落物的年产量分别为135.7和129.6 g·m⁻²。短期氮沉降对凋落物及组分的年产量有一定的促进作用, 但处理之间的差异没有达到显著性水平。研究结果表明施肥时间短、土壤含水量低等因素导致土壤可利用氮的利用效率很低, 从而使灌丛对施肥的响应比较缓慢。

关键词 氮沉降; 碳循环; 温带灌丛; 生长率; 凋落物; 季节动态

引用格式: 张建华, 唐志尧, 沈海花, 方精云 (2017). 北京东灵山地区常见灌丛生长及凋落物生产对氮添加的响应. 植物生态学报, 41, 71–80. doi: 10.17521/cjpe.2016.0093

Responses of growth and litterfall production to nitrogen addition treatments from common shrublands in Mt. Dongling, Beijing, China

ZHANG Jian-Hua^{1,2*}, TANG Zhi-Yao³, SHEN Hai-Hua², and FANG Jing-Yun^{2,3}

¹Xinzhou Normal University, Xinzhou, Shanxi 034000, China; ²State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; and ³College of Urban and Environmental Sciences, and Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871, China

Abstract

Aims The shrublands of northern China have poor soil and nitrogen (N) deposition has greatly increased the local soil available N for decades. Shrub growth is one of important components of C sequestration in shrublands and litterfall acts as a vital link between plants and soil. Both are key factors in nutrient and energy cycling of terrestrial ecosystems, which greatly affected by nitrogen (N) addition (adding N fertilizer to the surface soil directly). However, the effects and significance of N addition on C sequestration and litterfall in shrublands remain unclear. Thus, a study was designed to investigate how N deposition and related treatments affected shrublands growth related to C sequestration and litterfall production of *Vitex negundo* var. *heterophylla* and *Spiraea salicifolia* in Mt. Dongling region of China.

Methods A N enrichment experiment has been conducted for *V. negundo* var. *heterophylla* and *S. salicifolia* shrublands in Mt. Dongling, Beijing, including four N addition treatment levels (control (N₀, 0 kg N·hm⁻²·a⁻¹), low N (N₁, 20 kg N·hm⁻²·a⁻¹), medium N (N₂, 50 kg N·hm⁻²·a⁻¹) and high N (N₃, 100 kg N·hm⁻²·a⁻¹)). Basal diameter and plant height of shrub were measured from 2012–2013 within all treatments, and allometric models for different species of shrub's live branch, leaf and root biomass were developed based on independent variables of

收稿日期Received: 2016-03-11 接受日期Accepted: 2016-09-21

* E-mail: 1042584932@qq.com; wj123-2007@163.com

basal diameter and plant height, which will be used to calculate biomass increment of shrub layer. Litterfall (litterfall sometimes is named litter, referring to the collective name for all organic matter produced by the above-ground part of plants and returned to the surface, and mainly includes leaves, bark, dead twigs, flowers and fruits.) also was investigated from 2012–2013 within all treatments.

Important findings The results showed 1) mean basal diameter of shrubs in the *V. negundo* var. *heterophylla* and *S. salicifolia* shrublands were increased by 1.69%, 2.78%, 2.51%, 1.80% and 1.38%, 1.37%, 1.59%, 2.05% every year; 2) The height growth rate (the shrub height relative growth rate is defined with the percentage increase of plant height) of shrubs in the *V. negundo* var. *heterophylla* and *S. salicifolia* shrublands were 8.36%, 8.48%, 9.49%, 9.83% and 2.12%, 2.86%, 2.36%, 2.52% every year, respectively. These results indicated that N deposition stimulated growth of shrub layer both in *V. negundo* var. *heterophylla* and *S. salicifolia* shrublands, but did not reach statistical significance among all nitrogen treatments. The above-ground biomass increment of shrub layer in the *V. negundo* var. *heterophylla* and *S. salicifolia* shrublands were 0.19, 0.23, 0.14, 0.15 and 0.027, 0.025, 0.032, 0.041 t C·hm⁻²·a⁻¹ respectively, which demonstrated that short-term N addition had no significant effects on the accumulation of C storage of the two shrublands. The litter production of the *V. negundo* var. *heterophylla* and *S. salicifolia* communities in 2013 were 135.7 and 129.6 g·m⁻² under natural conditions, respectively. Nitrogen addition promoted annual production of total litterfall and different components of litterfall to a certain extent, but did not reach statistical significance among all nitrogen treatments. Above results indicated that short-term fertilization, together with extremely low soil moisture content and other related factors, lead to inefficient use of soil available nitrogen and slow response of shrublands to N addition treatments.

Key words nitrogen deposition; carbon cycle; temperate shrublands; growth rate; litterfall; seasonal dynamics

Citation: Zhang JH, Tang ZY, Shen HH, Fang JY (2017). Responses of growth and litterfall production to nitrogen addition treatments from common shrublands in Mt. Dongling, Beijing, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 71–80. doi: 10.17521/cjpe.2016.0093

过去几十年来, 人类活动所引起的大气氮(N)沉降增加显著改变了全球N循环(Vitousek *et al.*, 1997; Mo *et al.*, 2004), 这种情况在未来数十年将进一步加剧(Galloway *et al.*, 2004)。持续增加的N沉降导致了一系列生态问题, 如土壤酸化、土壤营养元素储存失衡和水体富营养化等(Howard & Richard, 2003; Galloway *et al.*, 2004), N沉降及其生态后果已成为全球变化研究的热点内容。

灌丛是陆地生态系统的重要组成部分, 在群落演替过程中扮演着极其重要的角色, 在环境保护和替代能源方面都有非常重要的作用(胡会峰等, 2006)。灌丛生物量较低, 因而很少受到重视, 一般而言, 灌丛生态系统碳密度只占森林的10%–30%(Lieth & Whittaker, 1975; 贺金生等, 1997; 郑绍伟和唐敏, 2007)。同时, 灌丛处于比较贫瘠的土壤, 通常为N限制生态系统, 生态系统脆弱, 更易受环境变化的影响(Gorissen *et al.*, 2004; Wessel *et al.*, 2004)。在全球气候变化背景下, 尤其是大气N沉降显著增加的情况下, 灌丛从碳循环一旦发生变化, 就会对全球气候变化产生深刻的影响。目前, 大气N沉降对灌丛生态系统影响的研究还十分缺乏, 灌丛

生态系统对N沉降的响应方式还不清楚。

为此, 我们选择北京东灵山的典型灌丛——荆条(*Vitex negundo* var. *heterophylla*)和绣线菊(*Spiraea salicifolia*)灌丛为研究对象, 通过施氮的方式模拟N沉降增加情景, 探讨该灌丛类型生长及凋落物生产对N沉降的初期响应规律, 以期揭示灌丛生态系统对全球变化响应机制研究积累数据。

1 材料和方法

1.1 研究地点

东灵山(39.80°–40.03° N, 115.40°–115.60° E)位于北京市门头沟区西部, 地理上属太行山系, 小五台山东部余脉, 主峰海拔2 303 m。该区属暖温带半湿润性季风气候, 年平均气温6.3 °C; 年降水量612 mm。植被类型以暖温带落叶阔叶林为主。从低山丘陵到山顶, 该山的植被垂直带依次划分为: 在400–1 100 m的低山丘陵地区, 主要以荆条、绣线菊等灌丛为主; 在海拔1 100–1 700 m, 是由油松(*Pinus tabulaeformis*)林、华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)林、辽东栎(*Quercus mongolica*)林、核桃楸(*Juglans mandshurica*)林和落叶阔叶混交林组成

的典型森林植被; 在海拔1 700–2 300 m, 主要是由蒿草(*Kobresia* spp.)、细叶薹草(*Carex duriuscula* subsp. *stenophylloides*)和多种亚高山成分的杂类草组成的亚高山草甸(刘贤赵等, 2009)。研究区背景N沉降为15 kg N·hm⁻²·a⁻¹ (Du et al., 2013), 基本未受污染。实验样地分别选取低海拔的荆条和绣线菊灌丛, 两灌丛的样地情况见表1。

1.2 研究方法

1.2.1 试验方案

于2011年9月在物种组成、群落结构和生境相对均匀的荆条和绣线菊灌丛坡面上, 分别设置12块5 m × 5 m的试验样方, 相邻样方之间设置5–10 m的缓冲带, 每块样方中心4.5 m × 4.5 m的面积划分成9个1.5 m × 1.5 m小区, 用于观察和采样。建立试验样地后, 于2012年7月开始进行4个不同水平的模拟N沉降处理。试验设置4种处理, 分别为对照(N₀)、低氮(N₁, 相当于20 kg N·hm⁻²·a⁻¹)、中氮(N₂, 相当于50 kg N·hm⁻²·a⁻¹)和高氮(N₃, 相当于100 kg N·hm⁻²·a⁻¹), 每种处理设3个重复。所有肥料分5次在每年5月至9月每月上旬选择傍晚或降雨前进行施肥。施肥主要通过肩背式喷雾器方式进行: 施肥前将每个样地所需尿素溶于2 L清水(全年水份额外添加量折算为0.4 mm降水量), 人工在样地灌丛下来回均匀地

进行喷洒; 每次施肥时, 对照样地(N₀)喷洒等量的清水。

1.2.2 灌木层生物量的测定与生长监测

为推算灌丛群落的生物量, 在样方外选取绣线菊、荆条、山杏(*Armeniaca sibirica*)、蚂蚱腿子(*Myrica dioica*)、河蒴堇花(*Wikstroemia chamaedaphne*)、胡枝子(*Lespedeza bicolor*)、小叶白蜡(*Fraxinus bungeana*)、小叶鼠李(*Rhamnus parvifolia*) 8种灌木, 对每个物种按照不同等级的基茎选取3–5株标准株(每种总株数>30)。对于地上部分由根部萌生的多根茎构成的丛生灌木, 被取样的每一丛, 按照每根茎(地上生物量)和对应的根(地下部分)呈正比来将每丛的地下总量进行较合理的分割, 从而获得丛生灌木每根茎, 即每个“克隆个体”的总生物量。

对选定的每种灌木个体, 测定其生物量和其他生长因子, 建立各器官生物量与D²H之间的相关生长式(D为基径, H为株高), 利用这些关系式和实测的灌木高度(H)和基径(D), 通过方程(1)计算得到各样地灌木层生物量, 然后按含碳量50%换算得到碳密度(方精云等, 2006)。

$$Biomass = a (D^2H)^b \quad (1)$$

式中, a、b为参数。将样地内所有基径大于5 mm的灌木挂牌, 并于2012年8月初进行了H和D的初始值

表1 实验样地地形、土壤和植被特征(平均值±标准误差, n = 3)

Table 1 Topography, soil and vegetation characteristics of the experimental sites (mean ± SE, n = 3)

项目 Item	荆条灌丛 <i>Vitex negundo</i> var. <i>heterophylla</i> shrubland	绣线菊灌丛 <i>Spiraea salicifolia</i> shrubland
地形和气候 Topography and climate		
海拔 Elevation (m)	791	1 170
坡向 Aspect	S	S
坡度 Slope (°)	28	25
年平均气温 Mean annual temperature (°C)	12.3	9.2
表层土壤特征 Topsoil property		
土壤pH Soil pH	8.7	8.9
总碳含量 Total carbon (mg·g ⁻¹)	28.88 ± 2.10	39.50 ± 5.03
总氮含量 Total nitrogen (mg·g ⁻¹)	2.72 ± 0.32	2.29 ± 0.36
总磷含量 Total phosphorous (mg·g ⁻¹)	0.47 ± 0.04	0.48 ± 0.03
无机氮含量 Inorganic nitrogen (mg·kg ⁻¹)	6.01 ± 2.38	2.51 ± 2.88
速效磷含量 Available phosphorous (mg·kg ⁻¹)	1.03 ± 0.09	1.38 ± 0.77
群落特征 Community character		
灌木高度 Shrub height (cm)	78.1 ± 12.37	79.8 ± 7.43
平均基径 Average base diameter (cm)	0.77 ± 1.77	0.56 ± 0.04
灌木密度 Shrub density (stems·hm ⁻²)	1.6 × 10 ⁵	3.6 × 10 ⁵

测量。为减少测量对群落的干扰,在首次调查后的每个样方选取包含不同径级的约60个体并在其 D 处(距地面5 cm)标记,在2013年8月初对 H 和 D 进行了再次调查,两次测量结果之差就是 H 和 D 的年生长量。其中, H 用钢卷尺测量,精确到1 mm, D 用电子游标卡尺测量,精确到0.1 mm。

灌木相对生长速率分别用 D 增加的百分比($\Delta D\%$)和 H 增加的百分比($\Delta H\%$)来表示,单株灌木的相对生长速率:

$$\Delta D\% = (D_{t1} - D_{t0}) \times 100\% / D_{t0} \quad (2)$$

$$\Delta H\% = (H_{t1} - H_{t0}) \times 100\% / D_{t0} \quad (3)$$

D_{t1} 和 H_{t1} 分别为 $t = t_1$ 时的 D 和 H , D_{t0} 和 H_{t0} 分别为 $t = t_0$ 时的 D 和 H ,灌丛平均生长速率为样地内所有单株茎(或植株)相对生长速率的平均值。

整个样方生物量的增加速率(ΔM)可利用标记株的生物量的年增加量($m_{t1} - m_{t0}$)和整个样方所有个体的生物量(M_{t0})建立关系推算:

$$\Delta M = (m_{t1} - m_{t0}) \times M_{t0} / m_{t0} \quad (4)$$

m_{t0} 和 m_{t1} 分别为 $t = t_0$, t_1 是每个样方标记株的生物量, ΔM 为每个样方灌木层生物量的增量, M_{t0} 为 $t = t_0$ 时每个样方灌丛的生物量。

1.2.3 凋落物收集

在每个样地随机设置3个面积为0.25 m² (0.5 m × 0.5 m)的收集器。2012年7月–2013年11月,每月收集一次凋落物。将收集回来的凋落物按枝、叶、花果组分分类并装袋,置于干燥箱中65 °C烘干至恒质量后称质量。对每个样方收集框中的凋落物质量取平均值,据此换算该样方该月单位面积的凋落物产量。

1.2.4 数据处理

采用单因子方差分析比较了不同的N添加水平对生物量、生长量及凋落物年产量的影响。采用二元回归法建立了8种灌木植物形态因子指标与生物量之间的关系,对各处理的凋落物月动态进行单因素方差分析,并采用最小显著差数法(least significant difference, *LSD*)进行多重比较。用Excel 2003和SigmaPlot 12.0完成制图,采用SPSS 17.0软件完成统计分析。

2 结果和分析

2.1 灌木生物量异速生长模型的建立

回归分析表明,8种灌木的生物量模型均为幂函

表2 东灵山地区8种常见灌木物种生物量异速生长模型

Table 2 Biomass allometric models for eight common shrub species in Mt. Dongling

物种 Species	器官 Organ	变量 Variable	R^2	方程 Equation
山杏	根 Root	D^2H	0.81	$y = 1.26x^{0.77}$
<i>Armeniaca sibirica</i>	枝 Branch	D^2H	0.94	$y = 1.09x^{0.79}$
	叶 Leaf	D^2H	0.87	$y = 1.61x^{0.56}$
	总计 Total	D^2H	0.95	$y = 3.53x^{0.74}$
小叶白蜡	根 Root	D^2H	0.88	$y = 0.2x^{0.91}$
<i>Fraxinus bungeana</i>	枝 Branch	D^2H	0.50	$y = 5.47x^{0.51}$
	叶 Leaf	D^2H	0.77	$y = 0.13x^{0.8}$
	总计 Total	D^2H	0.72	$y = 4.47x^{0.62}$
小叶鼠李	根 Root	D^2H	0.95	$y = 0.7x^{0.85}$
<i>Rhamnus parvifolia</i>	枝 Branch	D^2H	0.96	$y = 0.74x^{0.91}$
	叶 Leaf	D^2H	0.88	$y = 0.89x^{0.58}$
	总计 Total	D^2H	0.96	$y = 1.95x^{0.85}$
河蒴蒾花	根 Root	D^2H	0.83	$y = 0.81x^{0.61}$
<i>Wikstroemia chamedaphne</i>	枝 Branch	D^2H	0.95	$y = 0.92x^{0.78}$
	叶 Leaf	D^2H	0.48	$y = 1.32x^{0.35}$
	总计 Total	D^2H	0.92	$y = 2.31x^{0.68}$
绣线菊	根 Root	D^2H	0.77	$y = 0.18x^{1.14}$
<i>Spiraea salicifolia</i>	枝 Branch	D^2H	0.78	$y = 0.23x^{1.18}$
	叶 Leaf	D^2H	0.62	$y = 0.07x^{1.15}$
	总计 Total	D^2H	0.79	$y = 0.48x^{1.16}$
荆条	根 Root	D^2H	0.84	$y = 0.2x^{1.09}$
<i>Vitex negundo</i> var. <i>heterophylla</i>	枝 Branch	D^2H	0.82	$y = 0.54x^{0.95}$
	叶 Leaf	D^2H	0.66	$y = 0.86x^{0.59}$
	总计 Total	D^2H	0.90	$y = 1.07x^{0.95}$
蚂蚱腿子	根 Root	D^2H	0.95	$y = 0.07x^{1.16}$
<i>Myrtilloides dioica</i>	枝 Branch	D^2H	0.91	$y = 0.42x^{1.00}$
	叶 Leaf	D^2H	0.79	$y = 0.31x^{0.71}$
	总计 Total	D^2H	0.95	$y = 0.64x^{1.00}$
胡枝子	根 Root	D^2H	0.41	$y = 0.19x^{1.06}$
<i>Lespedeza bicolor</i>	枝 Branch	D^2H	0.87	$y = 0.15x^{1.5}$
	叶 Leaf	D^2H	0.84	$y = 0.29x^{1.25}$
	总计 Total	D^2H	0.84	$y = 0.61x^{1.29}$

D^2H 为自变量,器官生物量为因变量。

D^2H is regarded as independent variables and organ biomass as dependent variables.

数方程(表2)。各灌木物种基于自变量 D^2H 的生物量模型有着较大的 R^2 ,因变量根、茎、叶、总生物量的生物量模型的 R^2 值的分布范围是0.41(胡枝子)至0.95(小叶鼠李)、0.50(小叶白蜡)至0.96(小叶鼠李)、0.48(河蒴蒾花)至0.88(小叶鼠李)、0.72(小叶白蜡)至0.96(小叶鼠李)(所有相关关系均极为显著, $p < 0.001$)(表2),绝大部分模型可以解释因变量超过80%的方差,表明8个灌木种的各组分的生物量回归模型能够满足估算的要求。

2.2 氮添加对灌木生长的影响

实验前, 各样地间的灌木的D和H无显著差异(表3), 可以用来比较不同N处理对灌木生长的影响。施肥2年后, N₀、N₁、N₂和N₃处理的荆条灌丛灌木层D增长率分别为: 1.69%、2.78%、2.51%、1.80%, 相应处理中绣线菊灌丛灌木层D增长率为1.38%、1.37%、1.59%、2.05% (图1A); 不同处理中, 荆条灌丛H增长率分别为8.36%、8.48%、9.49%、9.83%, 相应处理中绣线菊灌丛H增长率分别为2.12%、2.86%、2.36%、2.52% (图1B)。氮添加对荆条和绣线菊样地灌木的D和H增长率均无显著的影响。

2.3 氮添加对灌木层生物量的影响

施肥2年后, 各处理中荆条灌丛灌木地上生物量(AGB)增量分别为0.19、0.23、0.14、0.15 t C·hm⁻²·a⁻¹, 相应处理中绣线菊灌丛灌木地上生物量增量分别为0.027、0.025、0.032、0.041 t C·hm⁻²·a⁻¹ (图2A);

荆条和绣线菊灌丛各处理样地总生物量(TB)的增量分别为0.29、0.36、0.22、0.22 t C·hm⁻²·a⁻¹和0.043、0.046、0.048、0.047 t C·hm⁻²·a⁻¹ (图2B)。N添加对荆条和绣线菊灌丛灌木层的生物量无明显的影响。

2.4 凋落物产量对N添加的初期响应

在2012年, N₂和N₃处理增加了荆条灌丛凋落量; 各N处理均提高了绣线菊灌丛凋落量。在2013年, 各N处理对两灌丛凋落量均有促进作用, 但均未达到统计学上的显著差异(图1)。N₀、N₁、N₂和N₃处理的荆条和绣线菊灌丛总凋落量在2012年分别为89.1、87.3、119.2、99.7和104.9、133.7、117.1、138.7 g·m⁻²; 2013年的产量分别为135.7、148.4、155.9、153.4和129.6、191.5、156.4、182.2 g·m⁻²。不同N处理下的两灌丛凋落物年产量均表现为2013年的产量高于2012年。在凋落物的组成中, 叶占大部分, 约80%以上, 其次为花果和枝, 两者约占20% (图3)。

表3 不同氮添加处理样地灌木的基径和株高(平均值±标准偏差)

Table 3 Shrub diameter (D, cm) and height (H, cm) of shrubland under different nitrogen addition treatments (mean ± SD)

物种 Species	变量 Variable	对照 Control (N ₀)	低氮 Low-N (N ₁)	中氮 Medium-N (N ₂)	高氮 High-N (N ₃)
荆条灌丛 <i>Vitex negundo</i> var. <i>heterophylla</i> shrubland	D	0.70 ± 0.10	0.90 ± 0.20	0.70 ± 0.00	0.70 ± 0.10
	H	78.30 ± 7.80	84.20 ± 10.10	74.60 ± 3.00	75.40 ± 9.00
绣线菊灌丛 <i>Spiraea salicifolia</i> shrubland	D	0.53 ± 0.00	0.57 ± 0.00	0.57 ± 0.00	0.54 ± 0.00
	H	76.40 ± 0.60	78.80 ± 4.00	81.40 ± 7.10	82.80 ± 4.70

N₀, 0 kg N·hm⁻²·a⁻¹; N₁, 20 kg N·hm⁻²·a⁻¹; N₂, 50 kg N·hm⁻²·a⁻¹; N₃, 100 kg N·hm⁻²·a⁻¹.

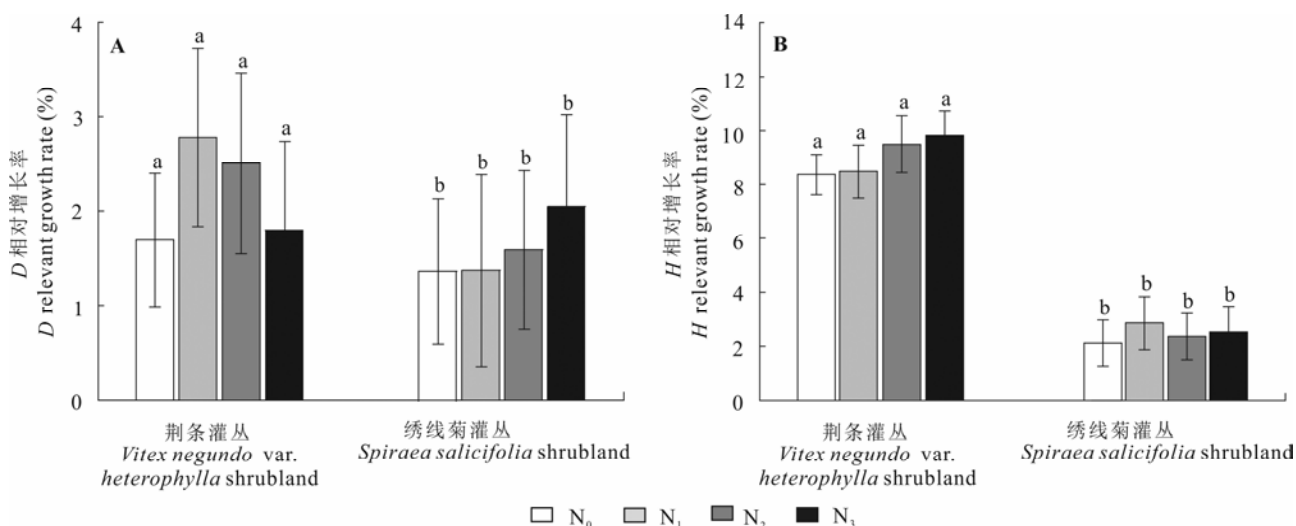


图1 氮添加对灌木基径(D)和株高(H)相对生长速率的影响(平均值±标准偏差)。相同字母a和b分别表示各处理间无显著差异(p > 0.05)。N₀、N₁、N₂、N₃氮添加量分别为0、20、50、100 kg N·hm⁻²·a⁻¹。

Fig. 1 Influence of nitrogen addition treatments on the relative growth rates of shrub diameter (D) and height (H) (mean ± SD). The same letters indicates no significant difference (p > 0.05) among treatments. N₀, N₁, N₂ and N₃ denote 0, 20, 50 and 100 kg N·hm⁻²·a⁻¹ nitrogen addition, respectively.

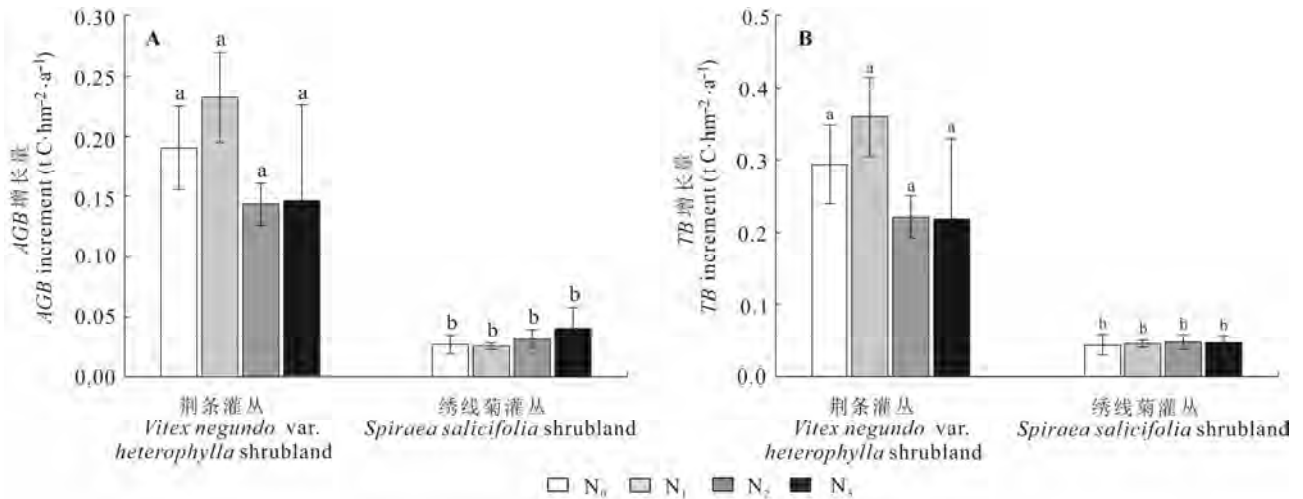


图2 氮添加对灌木层地上生物量(AGB)和总生物量(TB)的净增量的影响(平均值±标准偏差)。相同字母a和b分别表示各处理间无显著差异($p > 0.05$)。N₀、N₁、N₂、N₃同图1。

Fig. 2 Influence of nitrogen addition treatments on above ground biomass (AGB) and total biomass (TB) (mean ± SD). The same letter indicates no significant difference ($p > 0.05$) among treatments. N₀, N₁, N₂, N₃ see Fig. 1.

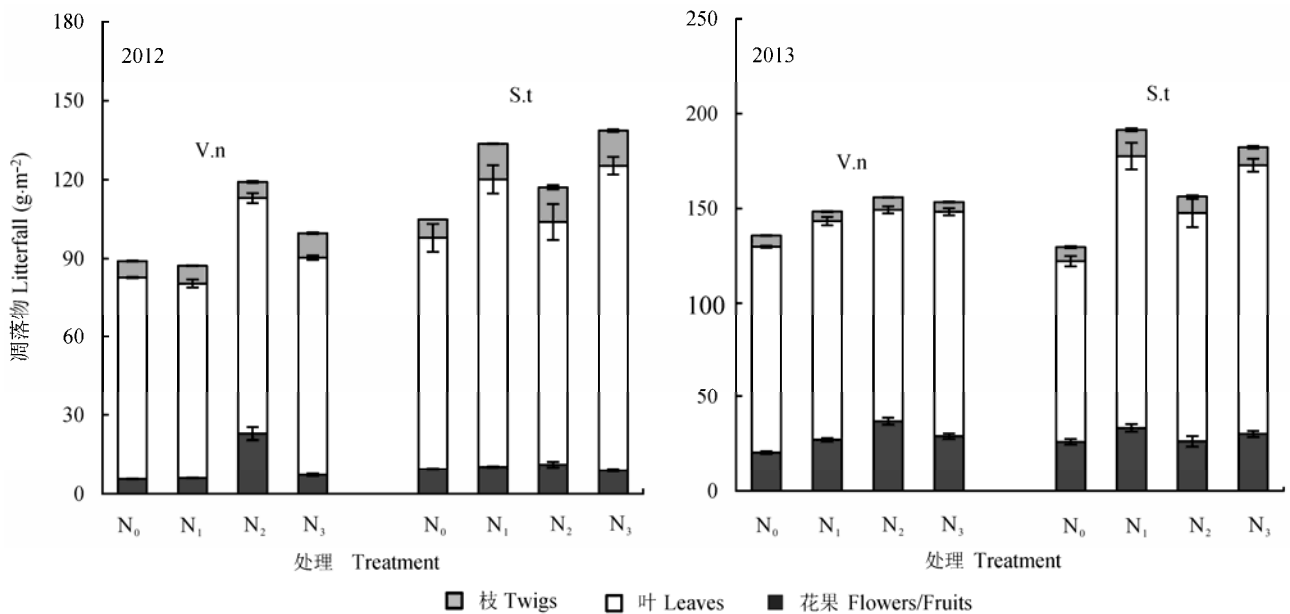


图3 实验期间2012 (左)和2013 (右)年氮添加对荆条灌丛(V.n)和绣线菊灌丛(S.t)凋落物总量及各组分量的影响(平均值±标准偏差)。N₀、N₁、N₂、N₃同图1。

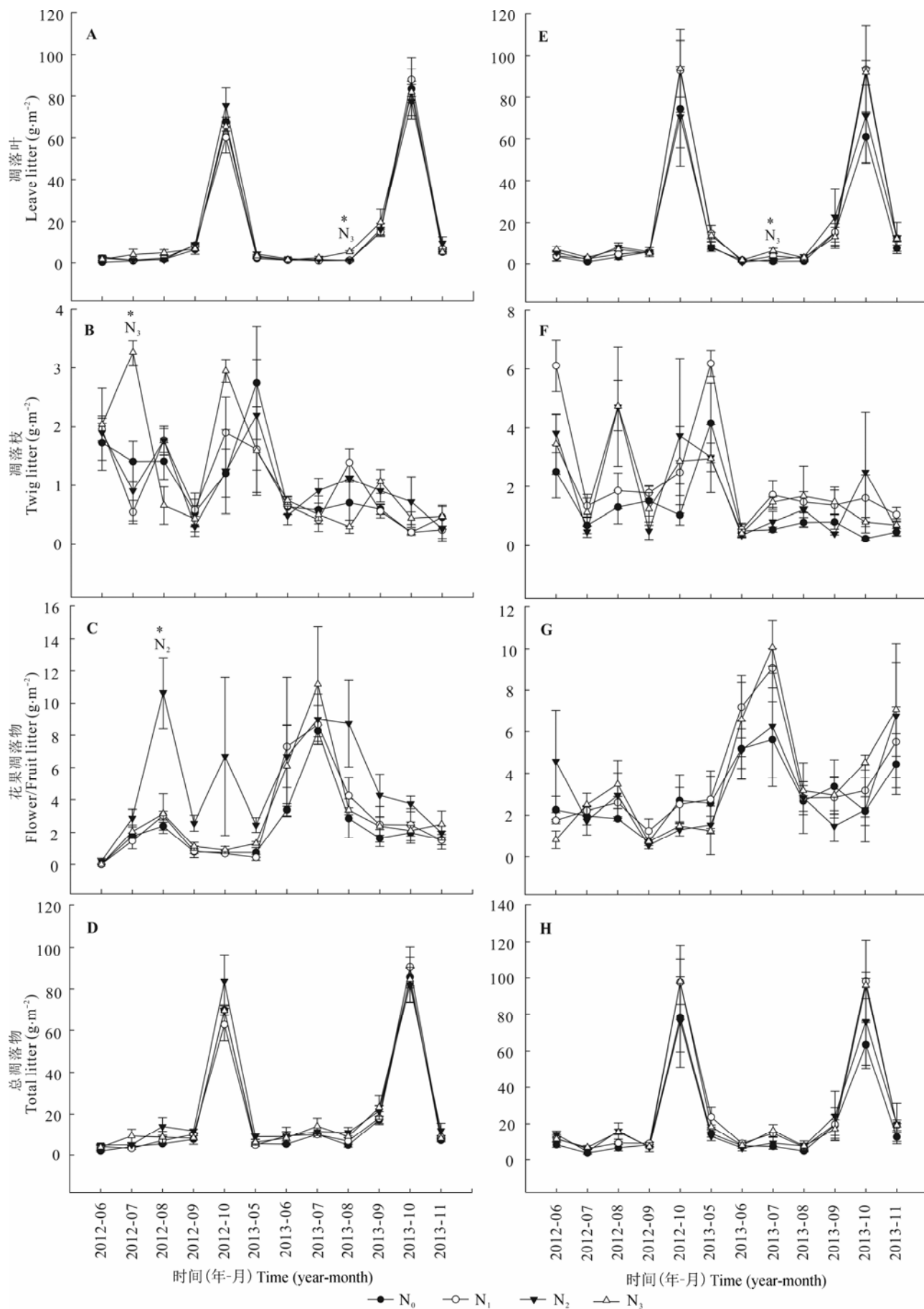
Fig. 3 Influence of nitrogen addition treatments on gross litterfall and different components of litterfall of *Vitex negundo* var. *heterophylla* (V.n) and *Spiraea salicifolia* (S.t) shrublands in 2012 (left) and 2013 (right) (mean ± SD). N₀, N₁, N₂, N₃ see Fig. 1.

对凋落物各组分的LSD检验结果表明, 在2012和2013年, 各N处理增加了荆条灌丛花果和落叶的产量, 对凋落枝的影响结果不一致, 2012的N₁、N₃

和2013年的N₂处理对凋落枝产量起促进作用, 其他处理起抑制作用, 处理之间差异不显著($p > 0.05$)。与之相比, 在绣线菊灌丛, 除了2012年的N₃处理对

图4 氮添加对凋落物总量及各组分的季节变化的影响(平均值±标准偏差)。左侧为荆条, 右侧为绣线菊。带星号的N₂和N₃处理与对照N₀差异达到显著水平。N₀、N₁、N₂、N₃同图1。

Fig. 4 Influence of nitrogen addition treatments on seasonal variation of gross litterfall and its component (mean ± SD). Left for *Vitex negundo* var. *heterophylla* and right for *Spiraea salicifolia* shrublands, respectively. N₂ and N₃ marked with an asterisk have a very significant difference ($p < 0.05$) compared to the control. N₀, N₁, N₂, N₃ see Fig. 1.



花果产量起抑制作用外,其他N处理对各组分产量均表现为促进作用,差异也不显著($p > 0.05$)。

2.5 凋落物产量的季节动态

由图4可知,在荆条样地,落叶量的月动态变化特征与凋落物总量的变化趋势相吻合。总凋落物和落叶在5至10月表现为逐渐增加的趋势,在10月达到峰值,年际间存在波动。花果凋落量的峰值在2012年和2013年分别出现在8月和7月;凋落枝的变化则相对复杂,2012年波动规律不明显,在2013年5月出现一个峰值(图4A–4D)。在绣线菊灌丛样地,总凋落物和落叶季节动态曲线相似,高峰期均出现在10月。花果凋落量和落枝量在2012年变化规律不明显。2013年两者的最大值分别在7月和5月(图4E–4H)。N₀、N₁、N₂和N₃处理的花果凋落量在7月的产量分别为:5.61、9.06、6.26和10.07 g·m⁻²;相应处理的凋落枝在同年5月的产量分别为:4.16、6.18、2.99和2.95 g·m⁻²。重复测量方差分析表明,N₃处理显著增加了荆条灌丛叶凋落量和枝凋落量,N₂处理显著增加了荆条灌丛花果凋落量。N₃处理增加了绣线菊灌丛叶凋落量(图4)。

3 讨论

以往的研究表明,N沉降或施N处理促进了北方和温带森林的生长(Tamm, 1991; Spiecker, 1999),尤其是在背景N沉降量较低的地区。N沉降对林木生长的影响因林分类型、N输入量及实验持续时间以及林龄不同而异(Kira & Shidei, 1967; Murty *et al.*, 1996)。与森林相比,灌丛生态系统比较脆弱,对环境变化更敏感,更易受环境变化的影响(Gorissen *et al.*, 2004; Wessel *et al.*, 2004)。研究表明,短期N添加并未对植物新鲜器官生产量产生显著影响,对群落生产力的初期影响也有限(樊后保等, 2007; 吕妍等, 2013)。我们发现,短期施肥通常具有促进灌木基径、株高、灌丛碳库增加的趋势,但效果并不显著。这与前人的研究结果(樊后保等, 2007; 吕妍等, 2013)一致。此外,图2显示,与对照及N₁处理相比,N₃处理对荆条灌木层地上及总生物量的增加有抑制趋势,这可能与施肥时间短、实验期间降雨较少等原因导致土壤可利用N的利用效率很低有关,从而使施肥对灌丛的促进作用十分微弱。另一个可能的原因是,本文主要计算的是灌丛的活生物量,没有加上各处理样方内的年凋落物量,而凋落物也是

灌木生长的部分。从图3可知,N添加有增加凋落物产量的趋势,而且增加趋势较生长要明显得多,即N添加都促进了荆条灌木层生物量的增加。我们同时发现,短期N添加对两种灌丛凋落物量没有显著的影响(图1),这与Smaill等(2008)、吕妍等(2013)和张驰等(2014)的研究结果一致。凋落物是植物叶片、枝条等新陈代谢的产物。施肥可通过影响植物叶片、枝条等新鲜器官的生产量或分配比例(吕妍等, 2013),间接地影响凋落物生产量及其动态过程。N沉降在一定程度上会增加土壤有效N水平,因而N沉降率的增加在一定时间内会促进植物生产力,增加凋落物产量(Liu & Greaver, 2010; Lu *et al.*, 2011)。常见的例子就是林业经营上经常通过施加N肥来促进林木生长(Tamm, 1991)。土壤通过土壤的透气性、水分状况、养分状况及微生物活动等也会影响凋落物产量(Dray & Gorham, 1964; Kikuzawa *et al.*, 1977)。本研究的实验样地均在阳坡,土壤水分蒸发严重,此外,在开展本实验期间,降雨较少,导致土壤含水量极低,使土壤可利用N的利用效率降低,进而影响了植物生长,这可能是导致试验结果差异不显著的主要原因之一。

本研究还发现,施肥2年的凋落物产量比施肥1年的有较明显的增加。这可能是因为施肥对凋落物生产的影响效应随时间的推移才能显现出来(Kozovits *et al.*, 2007),因为灌丛对外源N输入的需要需要一个过程,从N输入到地表,然后被根系吸收利用,再传输到植物叶片,然后到被光合作用利用,这是一个复杂而漫长的过程,受多方面的影响,其机理需要进一步长期深入地研究。

在不同N水平处理下,落叶总量和凋落物总量表现出明显的季节动态,在1年内出现明显的单峰,这与亚热带其他地区常绿阔叶林月凋落量的季节动态模式多呈双峰型不同(王凤友, 1989)。总凋落物和落叶季节动态曲线相似,因为落叶占总凋落物的绝大部分,落叶在一定程度上主导着温带灌丛的凋落总量。落叶的峰值出现在10月,因为秋季落叶高峰的到来主要是因为气温下降,生物量达到最大,叶衰老而大量脱落(官丽莉等, 2004)。

本实验中花果和凋落枝的波动规律相对不明显,因为落枝和花果量动态较为复杂,与气象条件特别是降雨、雨季末期强风干扰以及冬季积雪有关(Xu *et al.*, 2004)。此外,本实验中除了灌丛的叶片在

11月全部落光外, 枝凋落现象在全年都存在, 荆条和绣线菊灌丛果期分别在7-10月和8-9月, 果实的凋落可能也要经历更长时间, 这些因素也是导致落枝量和花果凋落量的月动态规律不明显的原因。研究发现落枝在5月份出现一个峰值(图2B、2F), 主要是因为北京东灵山地区降雨主要集中在6、7、8月, 这3个月的降水量占全年降水量的78% (高贤明等, 2003)。植物经过漫长的休眠期, 在雨季来临之前, 体内严重缺水, 枝条尤其是小枝的韧性很差, 再加上期间常常会遭受强风, 导致枝条大量脱落。花果凋落量最大值在7-8月(图2C、2G), 主要原因是这两类灌丛的花期主要集中在6-8月。

基金项目 中国科学院战略先导性科技专项(XDA05050300)和全球变化国家重大科学研究计划(2010CB950600和2014CB954004)。

致谢 中国科学院植物研究所陈雅涵、罗永开, 北京大学姚辉等在实验中给予支持和帮助, 中国科学院北京森林生态系统定位研究站苏宏新、白帆等在野外实验中提供帮助, 一并致谢!

参考文献

- Dray JR, Gorham E (1964). Litter production in forests of the world. *Advance in Ecological Research*, 2, 101-157.
- Du EZ, Zhou Z, Li P, Hu XY, Ma YC, Wang W, Zheng CY, Zhu JX, He JS, Fang JY (2013). NEECF: A project of nutrient enrichment experiments in China's forests. *Journal of Plant Ecology*, 6, 428-435.
- Fan HB, Liu WF, Qiu XQ, Xu L, Wang Q, Chen QF (2007). Responses of litterfall production in Chinese fir plantation to increased nitrogen deposition. *Chinese Journal of Ecology*, 26, 1335-1338. (in Chinese with English abstract) [樊后保, 刘文飞, 裘秀群, 徐雷, 王强, 陈秋凤 (2007). 杉木人工林凋落物量对氮沉降增加的初期响应. *生态学杂志*, 26, 1335-1338.]
- Fang JY, Liu GH, Zhu B, Wang XK, Liu SH (2006). Carbon budgets of three temperate forest ecosystems in Dongling Mt., Beijing, China. *Science in China (Series D: Earth Sciences)*, 36, 533-543. (in Chinese with English abstract) [方精云, 刘国华, 朱彪, 王效科, 刘绍辉 (2006). 北京东灵山三种温带森林生态系统的碳循环. *中国科学D辑: 地球科学*, 36, 533-543.]
- Galloway JN, Dentener FJ, Capone DG, Boyer EW, Howarth RW, Seitzinger SP, Asner GP, Cleveland CC, Green PA, Holland EA, Karl DM, Michaels AF, Porter JH, Townsend AR (2004). Nitrogen cycles: Past, present, and future. *Biochemistry*, 70, 153-226.
- Gao XM, Du XJ, Wang ZL (2003). Comparison of seedling recruitment and establishment of *Quercus wutaishanica* in two habitats in Dongling Mountainous area, Beijing. *Acta Phytoecologica Sinica*, 27, 404-411. (in Chinese with English abstract) [高贤明, 杜晓军, 王中磊 (2003). 北京东灵山地区两种生境条件下辽东栎幼苗补充与建立的比较. *植物生态学报*, 27, 404-411.]
- Gorissen A, Tietema A, Joosten NN, Estiarte M, Peñuelas J, Sowerby A, Emmett BA, Beier C (2004). Climate change affects carbon allocation to the soil in shrublands. *Ecosystems*, 7, 650-661.
- Guan LL, Zhou GY, Zhang DQ, Liu JX, Zhang QM (2004). Twenty years of litterfall dynamics in subtropical evergreen broad-leaved forests at the Dinghushan forest ecosystem research station. *Acta Phytoecologica Sinica*, 28, 445-456. (in Chinese with English abstract) [官丽莉, 周国逸, 张德强, 刘菊秀, 张倩媚 (2004). 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林凋落物量20年动态研究. *植物生态学报*, 28, 445-456.]
- He JS, Wang QB, Hu D (1997). Studies on the biomass of typical shrubland and their regeneration capacity after cutting. *Acta Phytoecologica Sinica*, 21, 512-520. (in Chinese with English abstract) [贺金生, 王其兵, 胡东 (1997). 长江三峡地区典型灌丛的生物量及其再生能力. *植物生态学报*, 21, 512-520.]
- Howard D, Richard B (2003). Nitrogen: The essential public enemy. *Journal of Applied Ecology*, 40, 771-781.
- Hu HF, Wang ZH, Liu GH, Fu BJ (2006). Vegetation carbon storage of major shrublands in China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 30, 539-544. (in Chinese with English abstract) [胡会峰, 王志恒, 刘国华, 傅伯杰 (2006). 中国主要灌丛植被碳储量. *植物生态学报*, 30, 539-544.]
- Kikuzawa K, Asai T, Fukuchi M (1977). Leaf litter production in a plantation of *Alnus inokumae*. *Journal of Ecology*, 72, 993-999.
- Kira T, Shidei T (1967). Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the western Pacific. *Japanese Journal of Ecology*, 17, 70-87.
- Kozovits AR, Bustamante MMC, Garofalo CR, Bucci S, Goldstein G (2007). Nutrient resorption and patterns of litter production and decomposition in a Neotropical Savanna. *Functional Ecology*, 21, 1034-1043.
- Lieth H, Whittaker RH (1975). *Primary Productivity of the Biosphere*. Springer-Verlag, New York.
- Liu L, Greaver TL (2010). A global perspective on below-ground carbon dynamics under nitrogen enrichment. *Ecology Letters*, 13, 819-828.
- Liu XZ, Wang GA, Li JZ, Wang Q (2009). Nitrogen isotope composition characteristics of modern plants and their variations along an altitudinal gradient in Dongling Mountain in Beijing. *Science in China (Series D: Earth*

- Sciences*), 39, 1347–1359. (in Chinese with English abstract) [刘贤赵, 王国安, 李嘉竹, 王庆 (2009). 北京东灵山地区现代植物氮同位素组成及其对海拔梯度的响应. *中国科学D辑: 地球科学*, 39, 1347–1359.]
- Lu M, Zhou XH, Luo YQ, Yang YH, Fang CM, Chen JK, Li B (2011). Minor stimulation of soil carbon storage by nitrogen addition: A meta-analysis. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 140, 234–244.
- Lü Y, Zheng ZM, Meiliban M, Lu J, Wang XH (2013). Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on litterfall production and nutrient dynamics in a *Schima superba* forest in Zhejiang Province of East China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 24, 3027–3034. (in Chinese with English abstract) [吕妍, 郑泽梅, 美丽班·马木提, 陆江, 王希华 (2013). 增施氮磷肥对木荷林凋落物生产量及其养分的影响. *应用生态学报*, 24, 3027–3034.]
- Mo JM, Xue H, Fang YT (2004). Litter decomposition and its responses to simulated N deposition for the major plants of Dinghushan forest in subtropical China. *Acta Ecologica Sinica*, 24, 1413–1420.
- Murty D, McMurtrie RE, Ryan MG (1996). Declining forest productivity in aging forest stands: A modeling analysis of alternative hypotheses. *Tree Physiology*, 16, 187–200.
- Smaill SJ, Clinton PW, Greenfield LG (2008). Nitrogen fertilizer effects on litter fall, FH layer and mineral soil characteristics in New Zealand *Pinus radiata* plantations. *Forest Ecology and Management*, 256, 564–569.
- Spiecker H (1999). Overview of recent growth trends in European forests. *Water Air and Soil Pollution*, 116, 33–46.
- Tamm CO (1991). *Nitrogen in Terrestrial Ecosystems: Questions of Productivity, Vegetational Changes, and Ecosystem Stability*. Springer-Verlag, Berlin. 50–97.
- Vitousek PM, Aber JD, Howarth RW, Likens GE, Matson PA, Schindler DW, Schlesinger WH, Tilman DG (1997). Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences. *Ecological Applications*, 7, 737–750.
- Wang FY (1989). Review on the study of forest litterfall. *Advances in Ecology*, 6, 82–89. (in Chinese with English abstract) [王凤友 (1989). 森林凋落量研究综述. *生态学进展*, 6, 82–89.]
- Wessel WW, Tietema A, Beier C, Emmett BA, Peñuelas J, Riis-Nielsen T (2004). A qualitative ecosystem assessment for different shrublands in western Europe under impact of climate change. *Ecosystems*, 7, 662–671.
- Xu XN, Hirata E, Shibata H (2004). Effect of typhoon disturbance on fine litterfall and related nutrient input in a sub-tropical forest on Okinawa Island, Japan. *Basic and Applied Ecology*, 5, 271–282.
- Zhang C, Zhang L, Li P, Shi WT, Xu XN (2014). Response of litter production and its seasonality to increased nitrogen deposition in a subtropical evergreen broad-leaved forest. *Chinese Journal of Ecology*, 33, 1205–1210. (in Chinese with English abstract) [张驰, 张林, 李鹏, 施文涛, 徐小牛 (2014). 亚热带常绿阔叶林凋落物生产及季节动态对模拟氮沉降增加的响应. *生态学杂志*, 33, 1205–1210.]
- Zheng SW, Tang M (2007). Summary of research on shrub biomass in China. *Journal of Chengdu University (Natural Science Edition)*, 26, 189–192. (in Chinese with English abstract) [郑绍伟, 唐敏 (2007). 灌木群落及生物量研究综述. *成都大学学报(自然科学版)*, 26, 189–192.]

责任编辑: 谢宗强 责任编辑: 王 葳

返回目录

氮添加对北京东灵山地区灌丛土壤呼吸的影响

张建华^{1,2*} 唐志尧³ 沈海花² 方精云^{2,3}

¹忻州师范学院, 山西忻州 034000; ²中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; 北京大学城市与环境学院, 北京大学地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871

摘要 土壤呼吸是陆地生态系统碳收支的重要组成部分。与森林相比, 自然或半自然的灌丛主要分布在养分贫瘠的地区, 通常认为它们对环境变化较为敏感。外源氮输入可能会显著影响灌丛的土壤呼吸。迄今为止, 人们对大气氮沉降对灌丛土壤呼吸的影响知之甚少。该文通过氮添加试验, 研究了北京东灵山荆条(*Vitex negundo* var. *heterophylla*)和绣线菊(*Spiraea salicifolia*)灌丛土壤呼吸及其对不同氮添加水平(对照(0)、低氮(20 kg N·hm⁻²·a⁻¹)、中氮(50 kg N·hm⁻²·a⁻¹)和高氮(100 kg N·hm⁻²·a⁻¹))的响应。结果表明: 自然条件下, 荆条和绣线菊灌丛的土壤总呼吸年通量为5.91和4.23 t C·hm⁻²·a⁻¹, 异养呼吸通量为5.76和3.53 t C·hm⁻²·a⁻¹, 荆条和绣线菊灌丛的总呼吸和异养呼吸均与土壤温度呈显著的指数关系。荆条和绣线菊灌丛土壤总呼吸温度敏感性系数(Q_{10})的变化范围分别为1.44–1.58和1.43–1.98, 异养呼吸 Q_{10} 的变化范围分别为1.38–2.11和1.49–1.88。短期氮添加抑制了荆条灌丛的自养呼吸, 而对土壤总呼吸和异养呼吸影响不明显; 氮添加促进了绣线菊灌丛的异养呼吸, 而对土壤总呼吸和自养呼吸均无显著影响; 氮添加对两种灌丛土壤呼吸年通量及土壤总呼吸 Q_{10} 均无显著影响。

关键词 氮沉降; 土壤呼吸; 碳循环; 温度敏感性; 温带灌丛

引用格式: 张建华, 唐志尧, 沈海花, 方精云 (2017). 氮添加对北京东灵山地区灌丛土壤呼吸的影响. 植物生态学报, 41, 81–94. doi: 10.17521/cjpe.2016.0085

Effects of nitrogen addition on soil respiration in shrublands in Mt. Dongling, Beijing, China

ZHANG Jian-Hua^{1,2*}, TANG Zhi-Yao³, SHEN Hai-Hua², and FANG Jing-Yun^{2,3}

¹Xinzhou Normal University, Xinzhou, Shanxi 034000, China; ²State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; and ³College of Urban and Environmental Sciences, and Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871, China

Abstract

Aims Soil respiration from terrestrial ecosystems is an important component of terrestrial carbon budgets. Compared to forests, natural or semi-natural shrublands are mostly distributed in nutrient-poor sites, and usually considered to be relatively vulnerable to environmental changes. Increased nitrogen (N) input to ecosystems may remarkably influence soil respiration in shrublands. So far the effects of N deposition on shrubland soil respiration are poorly understood. The aim of this study is to investigate the soil respiration of *Vitex negundo* var. *heterophylla* and *Spiraea salicifolia* shrublands and their response to N deposition.

Methods We carried out a N enrichment experiment in *V. negundo* var. *heterophylla* and *S. salicifolia* shrublands in Mt. Dongling, Beijing, with four N addition levels (N₀, control, 0; N₁, low N, 20 kg N·hm⁻²·a⁻¹; N₂, medium N, 50 kg N·hm⁻²·a⁻¹ and N₃, high N, 100 kg N·hm⁻²·a⁻¹). Respiration was measured from 2012–2013 within all treatments.

Important findings Under natural conditions, annual total and heterotrophic respiration were 5.91 and 4.23, 5.76 and 3.53 t C·hm⁻²·a⁻¹ for the *V. negundo* var. *heterophylla* and *S. salicifolia* shrublands, respectively and both were not affected by short-term N addition. In both shrubland types, soil respiration rate exhibited significant exponential relationships with soil temperature. Temperature sensitivity (Q_{10}) of total soil respiration in *V. negundo* var. *heterophylla* and *S. salicifolia* shrublands ranged from 1.44 to 1.58 and 1.43 to 1.98, and Q_{10} of heterotrophic soil respiration ranged from 1.38 to 2.11 and 1.49 to 1.88, respectively. Short-term N addition decreased only autotrophic respiration rate during the growing season, but had no significant effects on total and heterotrophic soil respiration in *V. negundo* var. *heterophylla* shrubland. In contrast, N addition enhanced the heterotrophic soil

respiration rate and did not influence autotrophic and total soil respiration in *S. salicifolia* shrubland.

Key words nitrogen deposition; soil respiration; carbon cycle; temperature sensitivity; temperate shrublands

Citation: Zhang JH, Tang ZY, Shen HH, Fang JY (2017). Effects of nitrogen addition on soil respiration in shrublands in Mt. Dongling, Beijing, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 81–94. doi: 10.17521/cjpe.2016.0085

土壤呼吸是陆地生态系统碳循环的重要过程,也是土壤碳库向大气输出碳的主要途径和大气CO₂的重要来源(刘绍辉和方精云, 1997)。全球土壤呼吸年通量为75–120 Pg C, 是化石燃料燃烧排放量的10倍以上(Raich & Polter, 1995), 因此土壤呼吸的强弱在很大程度上决定了全球气候变化与碳循环间的反馈关系(杨庆朋等, 2011; 吴迪等, 2015)。在全球变化背景下, 土壤呼吸速率的微小变化就可能改变大气中CO₂浓度和土壤碳素的周转速率(Bronson *et al.*, 2008; 姚辉等, 2015), 进而延缓或加剧气候变化。土壤呼吸是一个复杂的生物化学过程, 在不同的生态系统中土壤呼吸受众多因素的综合影响(Bowden *et al.*, 1993; Sitaula *et al.*, 1995; Burton *et al.*, 1998; Fisk & Fahey, 2001; Savage & Davidson, 2001; Hibbard *et al.*, 2005; 张东秋等, 2005; Davidson & Janssens, 2006; Chen *et al.*, 2010; 全权等, 2015)。

近几十年来, 人类活动排放到大气中的活性氮迅速增加, 其总量超过了所有陆地生态系统自然产生的活性氮排放, 这种趋势在未来的数十年内还将持续下去(Galloway *et al.*, 2004; 2008)。氮沉降的持续增加已经对各生态系统的特征和过程产生了很大影响(Rabalais, 2002)。大气氮沉降引起森林的土壤酸化、影响树木生长及生物多样性, 甚至严重威胁森林生态系统的结构与功能(Matson *et al.*, 1999; 李德军等, 2003; 莫江明等, 2005; 李秋玲等, 2013)。同样, 氮沉降会降低草原物种多样性(Stevens *et al.*, 2004)、净氮矿化(Liu *et al.*, 2015)及活性有机碳含量(郑娇娇等, 2012)。作为全球碳循环流通的一个关键环节, 土壤呼吸也受到大气氮沉降增加的影响, 有关氮沉降对土壤呼吸影响的研究多集中于森林和草地(Han *et al.*, 2012; 李伟斌等, 2014; Qi *et al.*, 2014; 吴迪等, 2015)。但在不同生态系统, 土壤呼吸对氮沉降的响应并不一致, 例如, 邓琦等(2009)发现高氮处理对鼎湖山南亚热带人工森林生态系统土壤呼吸的影响与季节的降雨量紧密相关。不同研究发现氮沉降可能促进(Diemer, 1997; Cleveland & Town-

send, 2006; Ammann *et al.*, 2007; 涂利华等, 2010; 张宇和红梅, 2014)或减缓土壤呼吸速率(贾淑霞等, 2007; 彭勇等, 2015), 但也有研究发现氮沉降对土壤呼吸无显著影响(Allison *et al.*, 2008)。

灌丛具有种类繁多、生命力强、萌生力强、适生范围宽等特点, 不仅在群落演替过程中扮演着极其重要的角色, 而且在区域生态环境保护和替代能源方面也起着非常重要的作用(刘存琦, 1994; 胡会峰等, 2006)。然而人类的乱砍滥伐引起植被逆行演替, 大面积森林退化形成灌丛, 这种现象在华北地区尤为显著。灌丛通常为氮限制生态系统(Gorissen *et al.*, 2004; Wessel *et al.*, 2004)。在大气氮沉降显著增加的情况下, 灌丛碳循环一旦发生变化, 就会对全球气候变化产生深刻的影响。目前, 有关大气氮沉降对灌丛影响的研究十分缺乏, 氮沉降对灌丛的影响机制尚不清楚。荆条(*Vitex negundo* var. *heterophylla*)和绣线菊(*Spiraea salicifolia*)灌丛为暖温带分布面积广、类型典型的灌丛类型(谢华辉等, 2006; 张金瑞等, 2013)。本研究选择北京东灵山地区常见的荆条和绣线菊灌丛为对象, 通过氮添加实验, 研究东灵山灌丛土壤呼吸的变化特征, 以探讨土壤呼吸各组分对短期氮添加的初期响应特征, 并探讨其响应机制, 以期为预测该地区在大气氮沉降持续增加的情况下灌丛土壤的碳动态提供参考。

1 材料和方法

1.1 试验地概况

东灵山(40.00°–40.03° N, 115.43°–115.50° E)为小五台山余脉, 位于北京市西郊的门头沟区, 最高峰海拔2 303 m。该区域属于暖温带半湿润大陆季风气候, 寒冷期长, 积温低, 年平均气温5–10 °C, 无霜期约195天, 年降水量500–650 mm, 多集中于夏季(6–8月), 春旱严重(冯云等, 2007)。地带性土壤类型为肥沃褐色土和棕色森林土。地带性植被类型以暖温带落叶阔叶林为主。但灌丛是低海拔地区最主要的植被类型, 主要分布于海拔1 100 m以下, 其中

荆条和绣线菊是当地的两种典型灌丛, 是森林植被遭受严重破坏后形成的次生群落(胡淑萍等, 2010)。研究区域背景氮沉降水平仅为 $14.5 \text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, 基本没有受到污染(张建华, 2015)。荆条和绣线菊灌丛的样地情况见表1。

1.2 试验设计

2012年5月, 在荆条和绣线菊灌丛内分别选择具有代表性、立地条件基本一致的地段, 按照随机区组试验设计方法设置实验。在每种灌丛类型内, 分别设置12个 $5 \text{ m} \times 5 \text{ m}$ 的实验样方, 相邻样方之间设置5–10 m的缓冲带(图1A)。在每个 $5 \text{ m} \times 5 \text{ m}$ 样方中随机放置3个直径20 cm的Collar环, 用于测量土壤总呼吸(R_s)。通过壕沟法切断根系区分自养呼吸和异养呼吸: 在每个样方四周挖掘1 m深(植物根系分布层以下)的壕沟后, 用厚塑料布贴在壕沟周围后将土回填, 隔离小区周围的根系, 以阻止根系向小区内生长(杜恩在, 2013)。再除去样方内所有活体植物, 设置3个Collar环, 用于土壤微生物呼吸的测定(图1B), 土壤总呼吸与土壤微生物呼吸之差为根

系呼吸。

施肥梯度主要参照中国森林养分添加实验网络(NEECF) (Du *et al.*, 2013)。添加氮素为尿素, 共设置4个水平, 分别为对照(N_0)、低氮(N_1 , 相当于 $20 \text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)、中氮(N_2 , 相当于 $50 \text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)和高氮(N_3 , 相当于 $100 \text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)。从2012年5月开始, 一直到2013年9月在生长季(5–9月)每月月初进行施肥。施肥主要通过肩背式喷雾器方式进行: 施肥前将每个样地所需尿素溶于2 L清水中(Du *et al.*, 2013), 在样地灌丛下人工均匀地进行喷洒; 每次施肥时, 对对照样地(N_0)喷洒等量的清水。

1.3 土壤呼吸测定

使用LI-8100A土壤碳通量自动测量系统(LI-COR, Lincoln, USA)观测土壤呼吸。于2012年7月开始, 每月上旬选取天气晴朗(不包括降雨后)的9:00–11:00或13:00–16:00测定1次土壤呼吸, 同时用LI-8100自带的土壤温度和湿度传感器分别测定5 cm深度的土壤体积含水量和土壤温度。每次测量时按照不同顺序从而避免系统误差(杜恩在, 2013)。从

表1 试验样地地形、土壤和植被特征(平均值±标准误差, $n = 3$)

Table 1 Topography, soil and vegetation characteristics of the experimental sites (mean ± SE, $n = 3$)

项目 Item	荆条灌丛 <i>Vitex negundo</i> var. <i>heterophylla</i> shrubland	绣线菊灌丛 <i>Spiraea salicifolia</i> shrubland
地形和气候 Topography and climate		
海拔 Elevation (m)	791	1 170
坡向 Aspect	南 South	南 South
坡度 Slope (°)	28	25
年平均气温 Mean annual temperature (°C)	12.3	9.2
表层土壤特征 Top soil property		
土壤pH值 Soil pH value	8.7	8.9
总碳 Total carbon ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)	28.88 ± 2.10	39.50 ± 5.03
总氮 Total nitrogen ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)	2.72 ± 0.32	2.29 ± 0.36
总磷 Total phosphorous ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)	0.47 ± 0.04	0.48 ± 0.03
无机氮 Inorganic nitrogen ($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	6.01 ± 2.38	2.51 ± 2.88
速效磷 Available phosphorous ($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	1.03 ± 0.09	1.38 ± 0.77
群落特征 Community characteristics		
灌木高度 Shrub height (cm)	78.1 ± 12.37	79.8 ± 7.43
平均基径 Average base diameter (cm)	0.77 ± 1.77	0.56 ± 0.04
灌木密度 Shrub density ($\text{stems}\cdot\text{hm}^{-2}$)	1.6×10^5	3.6×10^5
灌木层优势种 Dominant species of shrub layer	荆条 <i>Vitex negundo</i> var. <i>heterophylla</i> , 河蒴蒾花 <i>Wikstroemia chamaedaphne</i>	绣线菊 <i>Spiraea salicifolia</i>
草本层优势种 Dominant species of herb layer	细叶藎草 <i>Carex duriuscula</i> subsp. <i>stenophylloides</i>	细叶藎草 <i>Carex duriuscula</i> subsp. <i>stenophylloides</i>
干扰程度 Levels of disturbance	轻度干扰 Light disturbance	轻度干扰 Light disturbance

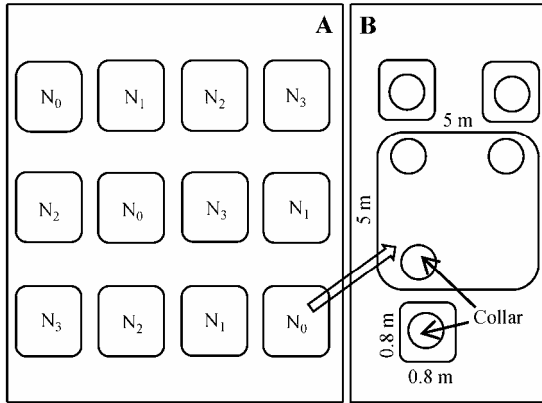


图1 北京东灵山地区灌丛氮添加试验设计。**A**, 样方示意图。**B**, Collar环示意图。 N_0 、 N_1 、 N_2 、 N_3 分别表示对照($0 \text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)、低氮($20 \text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)、中氮($50 \text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)和高氮($100 \text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)处理。

Fig. 1 Experimental design in shrublands on Mt. Dongling, Beijing, northern China. **A**, Schematic diagram of Quadrats. **B**, Schematic diagram of Collar rings. N_0 , N_1 , N_2 and N_3 denote control ($0 \text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$), low ($20 \text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$), medium ($50 \text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$), and high ($100 \text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$) nitrogen addition, respectively.

2012年4月开始,在每种灌丛类型地下5 cm各放置一个Stow Away Tidbit Temp Logger土壤温度记录仪(Onset Computer, Bourne, USA),连续记录土壤温度,采样间隔为1 h。

1.4 数据分析

土壤呼吸速率(R) ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)和5 cm土壤温度(T)以及0–5 cm土壤体积含水率(VWC)的拟合关系如下:

$$R = ae^{KT} \quad (1)$$

$$R = aVWC + b \quad (2)$$

并基于上述公式(1)推导出全年土壤呼吸温度敏感性系数(Q_{10}):

$$Q_{10} = e^{10K} \quad (3)$$

a 、 b 、 K 为拟合参数。

根据土壤呼吸速率与土壤温度的指数关系(公式(1)),通过样地内放置的温度自动记录仪记录的土壤温度,分别计算各样地年平均土壤呼吸速率和单位面积土壤 CO_2 通量为:

$$R_d = \sum_1^{24} R_i \times 3600 \times 10^4 \times 12 \times 10^{-6} \times 10^{-6} \quad (4)$$

$$R_y = \sum_1^{365} R_d \quad (5)$$

R_i 、 R_d 和 R_y 分别为土壤呼吸速率($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、土壤呼吸日通量($\text{t C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$)和年通量($\text{t C}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)。

采用重复单因素方差分析比较不同氮添加水平对土壤呼吸的影响。

方差分析在软件SPSS 17.0中完成,图表绘制均在Word 2003、Excel 2003和SigmaPlot 12.0内完成。

2 结果和分析

2.1 氮添加对土壤总呼吸季节变化的影响

荆条和绣线菊灌丛的土壤总呼吸存在明显的季节格局(表1, $p < 0.001$),总体呈单峰型。2012年的峰值均出现在8月,2013年的峰值出现在7月(图2A, 2D)。重复测量方差分析结果显示,在生长季,施肥对荆条灌丛和绣线菊灌丛土壤总呼吸均无显著影响($p > 0.05$) (表2)。

荆条和绣线菊灌丛土壤总呼吸与土壤温度呈显著的指数关系(图3)。两灌丛对氮添加的响应不同,具体表现在,低高氮(N_1 , N_3)处理和中氮(N_2)处理在一定程度上分别提高和降低了荆条灌丛土壤呼吸 Q_{10} ,而绣线菊灌丛在相应氮处理的土壤呼吸 Q_{10} 的变化却表现出相反趋势。 N_0 、 N_1 、 N_2 、 N_3 处理下荆条和绣线菊灌丛土壤总呼吸的 Q_{10} 分别为1.52、1.58、1.44、1.55和1.54、1.43、1.98、1.44 (表3)。施肥没有显著改变 Q_{10} 。各处理水平的土壤总呼吸与土壤水分均显著正相关(图4)。

2.2 氮添加对土壤异养呼吸的影响

荆条和绣线菊灌丛的异养呼吸存在明显的季节格局,总体呈单峰型。荆条灌丛的土壤异养呼吸在2012和2013年的峰值分别出现在8月和7月(图2B, 2E),而绣线菊灌丛的峰值均出现在7月。各处理对荆条灌丛的异养呼吸无显著影响(图2B),在生长季, N_2 和 N_3 处理显著地促进了绣线菊灌丛的异养呼吸,而 N_1 处理效果不显著(图2E; 表2)。

各氮处理水平下,荆条和绣线菊灌丛土壤异养呼吸与土壤温度呈显著的指数关系(图5; 表3)。氮添加对两灌丛土壤异养呼吸温度敏感性的影响不同, N_1 和 N_3 处理提高了荆条灌丛土壤异养呼吸温度敏感性,而 N_2 处理降低了其温度敏感性; N_0 、 N_1 、 N_2 、 N_3 处理下的 Q_{10} 分别为1.42、2.11、1.38、1.78 (图5; 表3)。 N_1 和 N_3 处理降低了绣线菊灌丛土壤异养呼吸温度敏感性,而 N_2 处理提高了其温度敏感性; N_0 、 N_1 、 N_2 、 N_3 处理下的 Q_{10} 分别为1.63、1.49、1.88、1.59。各氮处理水平下,荆条和绣线菊灌丛的土壤异养呼吸与土壤水分均显著正相关(图6)。

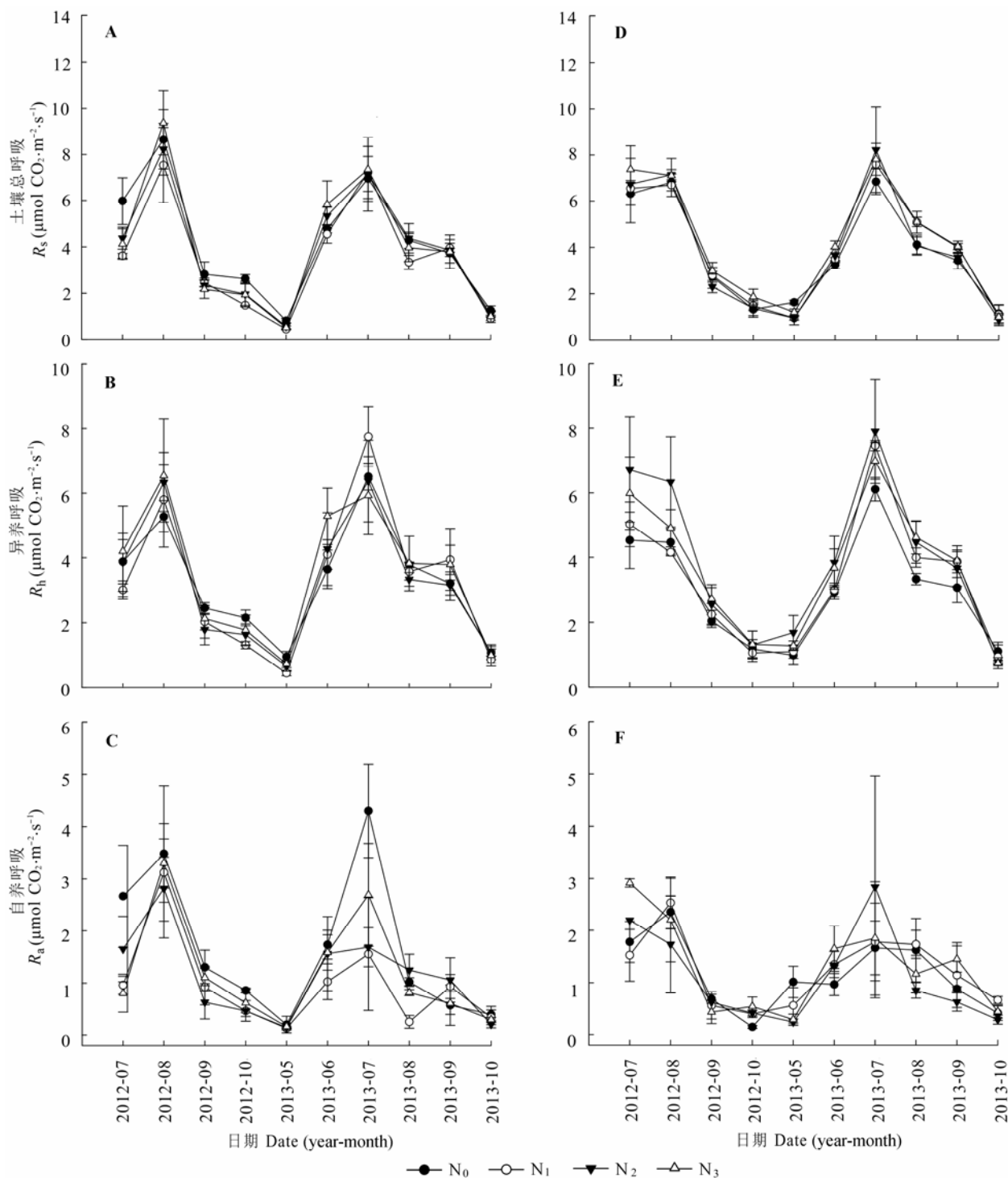


图2 不同氮添加对荆条(左)和绣线菊(右)灌丛土壤总呼吸(R_s)、自养呼吸(R_a)及异养呼吸(R_h)的影响(平均值±标准误差)。N₀、N₁、N₂、N₃分别表示对照(0 kg N·hm⁻²·a⁻¹)、低氮(20 kg N·hm⁻²·a⁻¹)、中氮(50 kg N·hm⁻²·a⁻¹)和高氮(100 kg N·hm⁻²·a⁻¹)处理。
Fig. 2 Influence of different nitrogen addition on the soil total respiration (R_s), autotrophic respiration (R_a) and heterotrophic respiration (R_h) of *Vitex negundo* var. *heterophylla* (left) and *Spiraea salicifolia* (right) shrublands (mean ± SE). N₀, N₁, N₂ and N₃ denote control (0 kg N·hm⁻²·a⁻¹), low (20 kg N·hm⁻²·a⁻¹), medium (50 kg N·hm⁻²·a⁻¹), and high (100 kg N·hm⁻²·a⁻¹) nitrogen addition, respectively.

2.3 氮添加对土壤自养呼吸的影响

荆条和绣线菊灌丛的土壤自养呼吸均存在明显的季节格局,且变化趋势相似,总体呈单峰型。2012

年的峰值均出现在8月,2013年的峰值出现在7月(图2C、2F)。施氮降低了荆条灌丛土壤的自养呼吸,其中N₁处理对荆条灌丛土壤自养呼吸表现为显著的

表2 时间和氮添加处理对荆条和绣线菊灌丛土壤总呼吸(R_s)、异养呼吸(R_h)及自养呼吸(R_a)影响的双因子方差分析

Table 2 Two-way ANOVA test results for the effects of time and nitrogen addition treatments on total soil respiration (R_s), heterotrophic respiration (R_h) and autotrophic respiration rate (R_a) in *Vitex negundo* var. *heterophylla* and *Spiraea salicifolia* shrublands

	自由度 Degree of freedom	R_s		R_h		R_a	
		F	p	F	p	F	p
荆条灌丛 <i>Vitex negundo</i> var. <i>heterophylla</i> shrubland							
处理 Treatment	3	1.51	0.218	0.33	0.807	3.33	0.024
时间 Time ¹⁾	9	52.49	<0.001	33.18	<0.001	14.60	<0.001
处理×时间 Treatment × Time	27	0.42	0.994	0.45	0.989	0.88	0.631
绣线菊灌丛 <i>Spiraea salicifolia</i> shrubland							
处理 Treatment	3	1.49	0.224	4.43	0.006	0.42	0.740
时间 Time	9	88.65	<0.001	42.90	<0.001	7.25	<0.001
处理×时间 Treatment × Time	27	0.39	0.996	0.49	0.980	0.32	0.999

1) 土壤呼吸和异养呼吸的测量时间。

1) measuring time of soil and heterotrophic respiration.

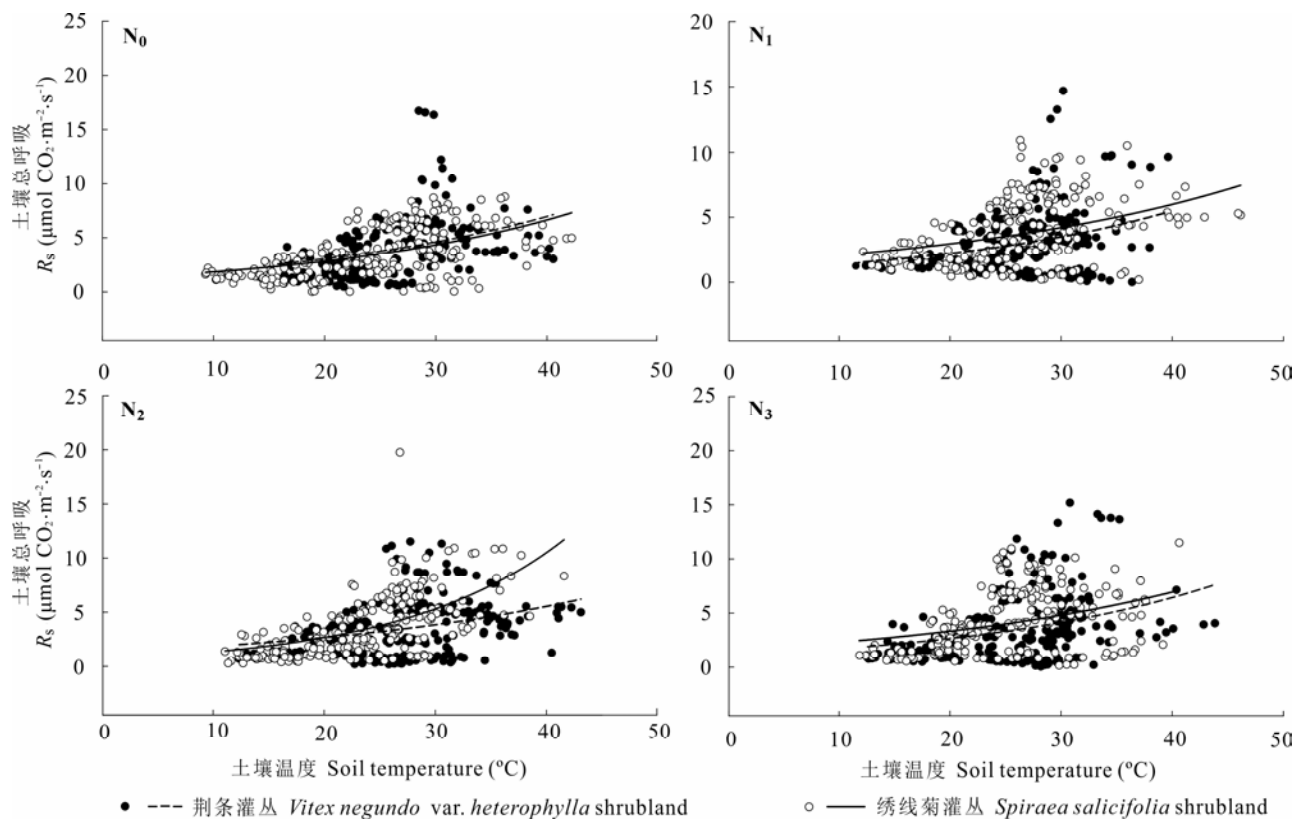


图3 不同氮添加处理的荆条和绣线菊灌丛土壤总呼吸(R_s)与土壤温度的关系。 N_0 、 N_1 、 N_2 、 N_3 分别表示对照($0 \text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)、低氮($20 \text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)、中氮($50 \text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)和高氮($100 \text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)处理。

Fig. 3 Relationship between total soil respiration (R_s) and soil temperature in *Vitex negundo* var. *heterophylla* and *Spiraea salicifolia* shrublands under different nitrogen addition treatments. N_0 , N_1 , N_2 and N_3 denote control ($0 \text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$), low ($20 \text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$), medium ($50 \text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$), and high ($100 \text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$) nitrogen addition, respectively.

抑制效应。在生长季，氮添加对绣线菊灌丛的自养呼吸无明显的影响(图2C、2F)。

2.4 氮添加对土壤呼吸年通量的影响

在荆条灌丛样地， N_0 、 N_1 、 N_2 和 N_3 处理的土壤总呼吸年碳排放量分别为： 5.91 、 7.93 、 5.30 和 $5.09 \text{ t C}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ，低氮处理的排放比对照高出34.1%，中

氮和高氮处理的排放量几乎相同，排放量均低于对照，约降低了10.4%；氮添加降低了异养呼吸，各氮处理的异养呼吸年排放量分别为： 5.76 、 3.56 、 5.04 和 $4.25 \text{ t C}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ (图7A、7B)。方差分析结果表明，氮添加对荆条灌丛土壤呼吸、异养呼吸年通量均无显著影响。

表3 土壤呼吸(R , $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)和组分与5 cm土壤温度(T , $^{\circ}\text{C}$)的指数关系模型($R = ae^{Kt}$)

Table 3 Models ($R = ae^{Kt}$) for the relationship between total and component of soil respiration (R , $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) and soil temperature 5 cm under the surface

灌丛类型 Shrubland type	呼吸组分 Respiration component	处理 Treatment	n	R^2	参数 Parameter		
					a	K	Q_{10}
荆条 <i>Vitex negundo</i> var. <i>heterophylla</i>	土壤总呼吸 Total soil respiration	N_0	217	0.13	1.322	0.042	1.52
		N_1	227	0.08	0.878	0.046	1.58
		N_2	231	0.13	1.296	0.036	1.44
		N_3	234	0.12	1.109	0.044	1.55
	异养呼吸 Heterotrophic respiration	N_0	220	0.20	1.183	0.035	1.42
		N_1	221	0.26	0.327	0.075	2.11
		N_2	224	0.14	1.137	0.032	1.38
		N_3	242	0.18	0.594	0.058	1.78
		绣线菊 <i>Spiraea salicifolia</i>	土壤总呼吸 Total soil respiration	N_0	228	0.28	1.192
N_1	218			0.16	1.445	0.036	1.43
N_2	232			0.39	0.678	0.069	1.98
N_3	216			0.15	1.609	0.037	1.44
异养呼吸 Heterotrophic respiration	N_0		224	0.33	0.753	0.049	1.63
	N_1		221	0.22	1.003	0.040	1.49
	N_2		234	0.39	0.666	0.063	1.88
	N_3		213	0.31	0.942	0.047	1.59

N_0 、 N_1 、 N_2 、 N_3 分别表示对照($0\text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)、低氮($20\text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)、中氮($50\text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)和高氮($100\text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)处理。 Q_{10} 、温度敏感性系数。 N_0 、 N_1 、 N_2 and N_3 denote control ($0\text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$), low ($20\text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$), medium ($50\text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$), and high ($100\text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$) nitrogen addition, respectively. Q_{10} , temperature sensitivity.

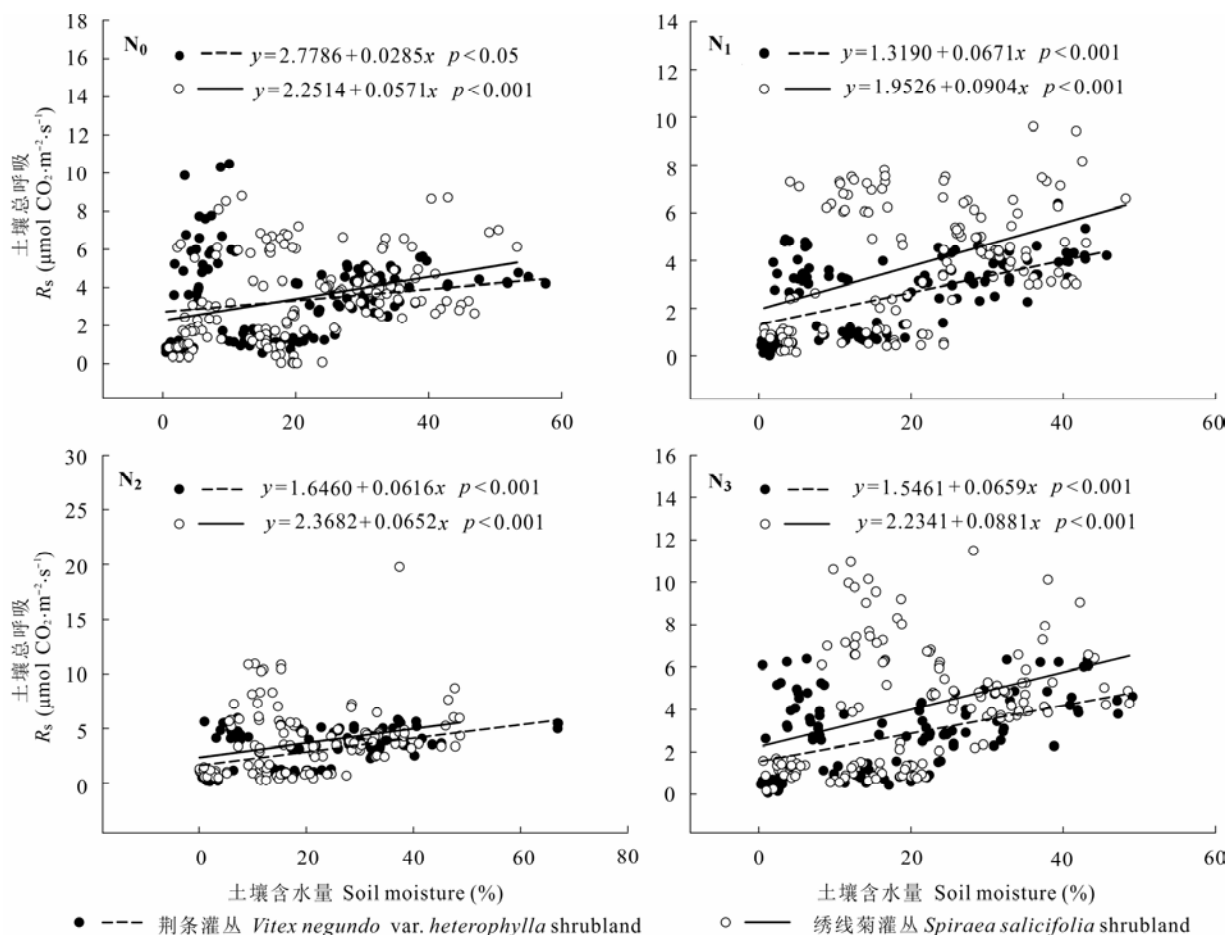

图4 不同处理的荆条和绣线菊灌丛土壤总呼吸(R_s)与土壤含水量的关系。 N_0 、 N_1 、 N_2 、 N_3 分别表示对照($0\text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)、低氮($20\text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)、中氮($50\text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)和高氮($100\text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)处理。

Fig. 4 Relationship between total soil respiration (R_s) and soil moisture in *Vitex negundo* var. *heterophylla* and *Spiraea salicifolia* shrublands under different nitrogen addition treatments. N_0 , N_1 , N_2 and N_3 denote control ($0\text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$), low ($20\text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$), medium ($50\text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$), and high ($100\text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$) nitrogen addition, respectively.

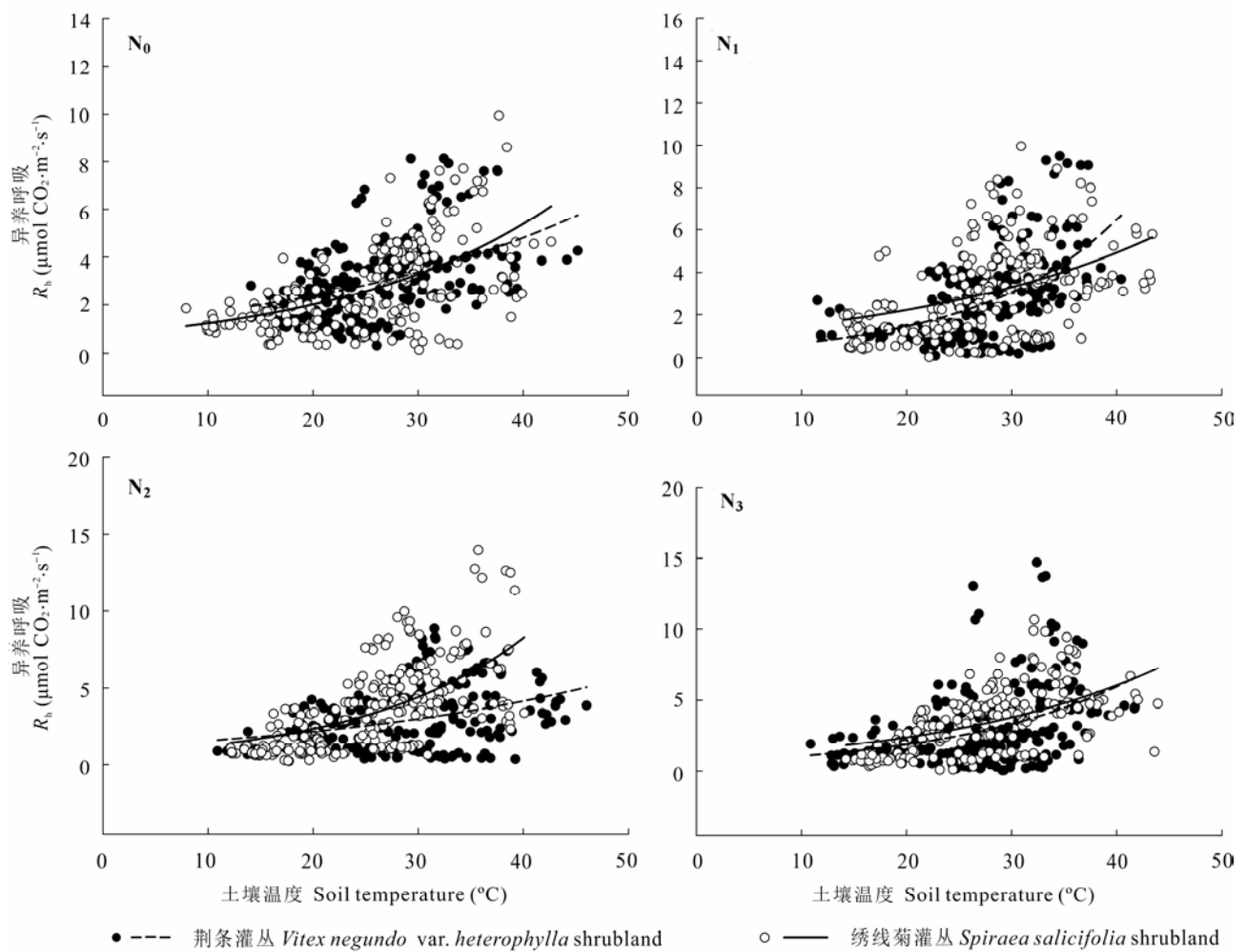


图5 不同氮添加处理的荆条和绣线菊灌丛土壤异养呼吸(R_h)与土壤温度的关系。 N_0 、 N_1 、 N_2 、 N_3 分别表示对照(0 kg N·hm⁻²·a⁻¹)、低氮(20 kg N·hm⁻²·a⁻¹)、中氮(50 kg N·hm⁻²·a⁻¹)和高氮(100 kg N·hm⁻²·a⁻¹)处理。
Fig. 5 Relationship between soil heterotrophic respiration (R_h) and soil temperature in *Vitex negundo* var. *heterophylla* and *Spiraea salicifolia* shrublands under different nitrogen addition treatments. N_0 , N_1 , N_2 and N_3 denote control (0 kg N·hm⁻²·a⁻¹), low (20 kg N·hm⁻²·a⁻¹), medium (50 kg N·hm⁻²·a⁻¹), and high (100 kg N·hm⁻²·a⁻¹) nitrogen addition, respectively.

在绣线菊样地, 各氮添加样地的土壤总呼吸年碳排放量分别为: 4.23、3.60、3.60和5.99 t C·hm⁻²·a⁻¹; 高氮处理的排放比对照高出41.7%; 中氮和低氮处理的排放量相同, 均低于对照, 约降低了14.7%; 各氮添加样地的异养呼吸同对照组很接近(图7A、7B)。氮添加对绣线菊灌丛土壤总呼吸、异养呼吸年通量均无显著的影响。

从图8和表4可知, 荆条样地对照组中异养呼吸占总呼吸比例最高(95.0%); 中氮处理(N_2)下异养呼吸所占比例与对照组的接近; 低氮处理(N_1)的异养呼吸占总呼吸的比例最低(47.0%)。在绣线菊样地, 中氮(N_2)处理样地的异养呼吸占总呼吸的比例最高(95.0%), 高氮(N_3)处理的异养呼吸贡献最低(54.5%)。

3 讨论

土壤呼吸在不同气候带和植被类型存在很大差异, 并与净初级生产力密切相关(涂丽华等, 2011)。本研究结果表明, 东灵山荆条和绣线菊灌丛土壤总呼吸的年通量分别为5.91和4.23 t C·hm⁻²·a⁻¹, 均显著低于南亚热带鼎湖山季风常绿阔叶林(10.80 t C·hm⁻²·a⁻¹)、北亚热带-南暖温带过渡区锐齿栎(*Quercus aliena* var. *acuteserrata*)老林(7.79 t C·hm⁻²·a⁻¹)、北亚和热带北缘锐齿栎林(7.71 t C·hm⁻²·a⁻¹)(胡正华等, 2010), 但与当地白桦(*Betula platyphylla*)林(5.74 t C·hm⁻²·a⁻¹)、辽东栎(*Quercus mongolica*)林(4.55 t C·hm⁻²·a⁻¹)和油松(*Pinus tabulaeformis*)林(4.14 t C·hm⁻²·a⁻¹)(姚辉等, 2015)的土壤总呼吸相差不

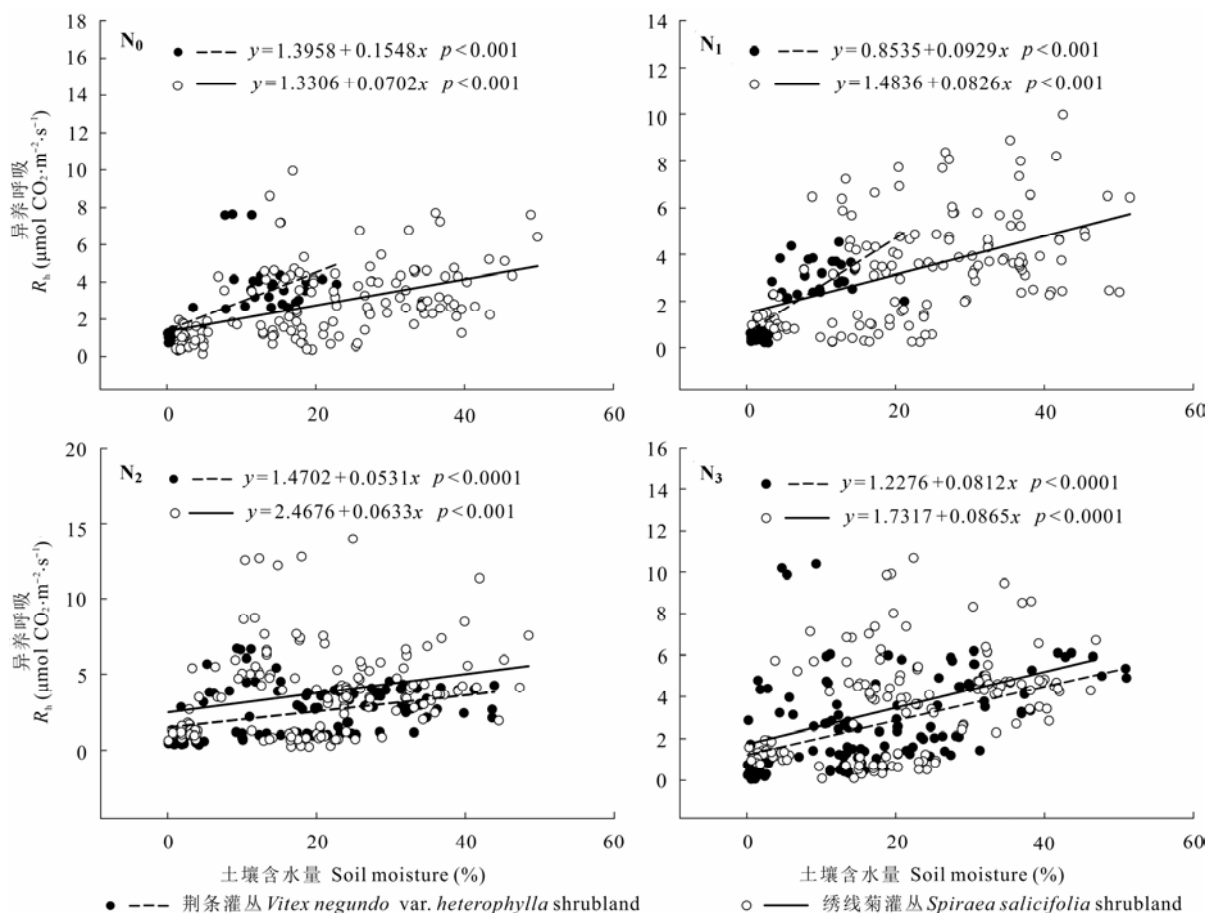


图6 不同氮处理的荆条和绣线菊灌丛土壤异养呼吸(R_h)与土壤含水量的关系。 N_0 、 N_1 、 N_2 、 N_3 分别表示对照($0 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)、低氮($20 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)、中氮($50 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)和高氮($100 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)处理。

Fig. 6 Relationship between soil heterotrophic respiration (R_h) and soil moisture in *Vitex negundo* var. *heterophylla* and *Spiraea salicifolia* shrublands under different nitrogen addition treatments. N_0 , N_1 , N_2 and N_3 denote control ($0 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$), low ($20 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$), medium ($50 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$), and high ($100 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$) nitrogen addition, respectively.

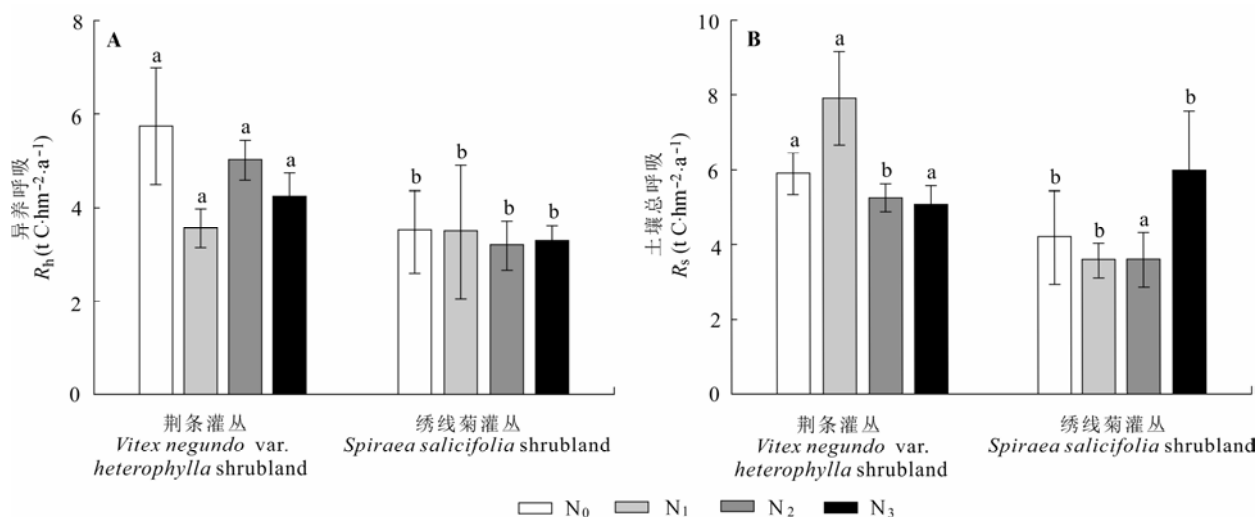


图7 氮添加对荆条和绣线菊灌丛土壤异养呼吸(R_h)和土壤总呼吸(R_s)年通量的影响(平均值 \pm 标准误差)。相同字母a和b上标表示各处理间无显著差异($p > 0.05$)。 N_0 、 N_1 、 N_2 、 N_3 分别表示对照($0 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)、低氮($20 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)、中氮($50 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)和高氮($100 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)处理。

Fig. 7 Influence of nitrogen addition on soil heterotrophic (R_h) and total (R_s) respiration in *Vitex negundo* var. *heterophylla* and *Spiraea salicifolia* shrublands (mean \pm SE). The same letter a and b indicate no significant ($p > 0.05$) among treatments. N_0 , N_1 , N_2 and N_3 denote control ($0 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$), low ($20 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$), medium ($50 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$) and high ($100 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$) nitrogen addition, respectively.

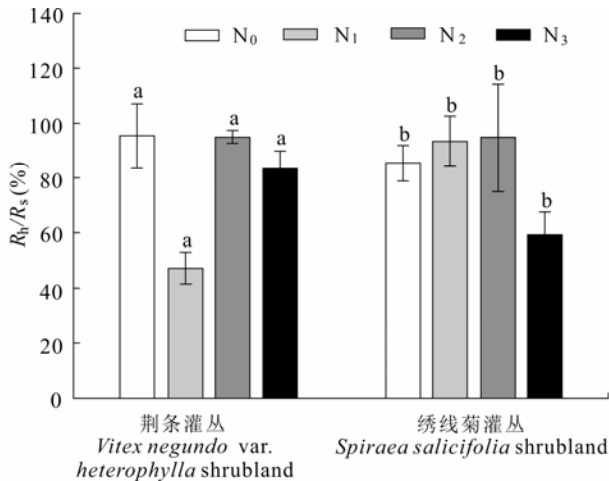


图8 氮添加对荆条和绣线菊灌丛土壤异养呼吸组分贡献率(R_h/R_s)的影响(平均值±标准误差)。图中相同字母表示各处理间差异不显著($p > 0.05$)。N₀、N₁、N₂、N₃分别表示对照(0 kg N·hm⁻²·a⁻¹)、低氮(20 kg N·hm⁻²·a⁻¹)、中氮(50 kg N·hm⁻²·a⁻¹)和高氮(100 kg N·hm⁻²·a⁻¹)处理。

Fig. 8 Influence of nitrogen addition on contributions of soil heterotrophic respiration to total soil respiration (R_h/R_s) in *Vitex negundo* var. *heterophylla* and *Spiraea salicifolia* shrublands (mean ± SE). The same letter a and b indicate no significant ($p > 0.05$) among treatments. N₀, N₁, N₂ and N₃ denote control (0 kg N·hm⁻²·a⁻¹), low (20 kg N·hm⁻²·a⁻¹), medium (50 kg N·hm⁻²·a⁻¹), and high (100 kg N·hm⁻²·a⁻¹) nitrogen addition, respectively.

表4 2013年不同处理下土壤总呼吸和异养呼吸的年通量(平均值±标准误差, n = 3)

Table 4 Annual flux of soil total (R_s) and heterotrophic (R_h) respiration (t C·hm⁻²·a⁻¹) in 2013 under different nitrogen addition treatments (mean ± SE, n = 3)

氮处理 Nitrogen treatment		土壤总呼吸 R_s	异养呼吸 R_h
荆条灌丛 <i>Vitex negundo</i> var. <i>heterophylla</i> shrubland	N ₀	5.91 ± 0.54 ^a	5.76 ± 1.24 ^a
	N ₁	7.93 ± 1.52 ^a	3.56 ± 0.42 ^a
	N ₂	5.30 ± 0.36 ^a	5.04 ± 0.42 ^a
	N ₃	5.09 ± 0.49 ^a	4.25 ± 0.49 ^a
绣线菊 <i>Spiraea salicifolia</i> shrubland	N ₀	4.23 ± 1.23 ^a	3.53 ± 0.88 ^a
	N ₁	3.60 ± 0.43 ^a	3.51 ± 1.41 ^a
	N ₂	3.60 ± 0.71 ^a	3.21 ± 0.51 ^a
	N ₃	5.99 ± 1.57 ^a	3.29 ± 0.32 ^a

表中相同字母表示各处理间差异不显著($p > 0.05$)。N₀、N₁、N₂、N₃分别表示对照(0 kg N·hm⁻²·a⁻¹)、低氮(20 kg N·hm⁻²·a⁻¹)、中氮(50 kg N·hm⁻²·a⁻¹)和高氮(100 kg N·hm⁻²·a⁻¹)处理。

The same letter a and b indicate no significant ($p > 0.05$) among treatments. N₀, N₁, N₂ and N₃ denote control (0 kg N·hm⁻²·a⁻¹), low (20 kg N·hm⁻²·a⁻¹), medium (50 kg N·hm⁻²·a⁻¹), and high (100 kg N·hm⁻²·a⁻¹) nitrogen addition, respectively. R_h , heterotrophic respiration; R_s , total soil respiration.

大。说明不同植被类型土壤呼吸与纬度地带性的温度变化有一定的相关性,土壤呼吸的差异可能与气候状况、植被类型、树龄和立地条件等因素有关(胡正华等, 2010)。

土壤呼吸受到土壤温度、湿度等因子的综合影响,其过程十分复杂(彭勇等, 2015)。国内外许多研究表明,森林土壤呼吸与土壤温度有良好的相关性(Jassal *et al.*, 2007; 刘盛梅等, 2010)。在热带、亚热带森林和北温带森林中均发现土壤呼吸与地表温度之间具有极显著的指数关系(Jassal *et al.*, 2007; 刘盛梅等, 2010)。本研究利用温度单因素指数模型拟合呼吸对温度的响应函数,相关性极显著,表明随着温度的升高,土壤呼吸呈指数增长,与国内外许多研究结果(Elberling & Brandt, 2003; 陈宝玉等, 2007; 王小国等, 2007)相同。对众多植被的研究结果表明,土壤呼吸与土壤湿度之间也存在正相关关系(Sotta *et al.*, 2004)。本研究中土壤呼吸与土壤温度和含水量表现出较强的相关性,土壤含水量会影响生物的代谢,使得土壤水分成为土壤呼吸的限制因子,而温度通过直接影响植物、微生物活动和间接地改变土壤湿度、输入土壤有机物的数量和质量对土壤呼吸造成影响(Chapin, 2002),成为东灵山灌丛土壤呼吸的另一主导影响因子。在各种生态系统中, Q_{10} 在时间和空间上的变化可能非常大(Xu & Qi, 2001; Curiel *et al.*, 2004),本研究中 Q_{10} 的值在1.4–2.1之间,与全球 Q_{10} 值范围(1.3–3.3) (Raich & Potter, 1995)相一致。

本研究发现氮添加对荆条灌丛生长季的土壤总呼吸、异养呼吸无显著影响(图2; 表2)。这一结果与长期实验所发现的施氮促进了土壤呼吸的结果(Bowden *et al.*, 2004; Micks *et al.*, 2004; 莫江明等, 2005)并不一致。这可能与施肥时间短、实验期间降水量少等因素导致土壤养分利用效率很低有关,有关机制还需要更长时间的施肥处理才能验证。N₂和N₃处理促进了绣线菊灌丛生长季土壤的异养呼吸,这可能与氮添加导致绣线菊细根生物量和代谢强度增加、增加土壤有机质进而增强微生物活性等有关(Zak *et al.*, 2000; Bowden *et al.*, 2004; 涂利华等, 2010)。氮添加对荆条和绣线菊灌丛土壤呼吸的年通量均无显著的影响,可能原因在于东灵山灌丛地处阳坡,白天蒸发量大,再加上在实验期间雨量较少,导致灌丛土壤含水量极低;而土壤水分对土壤养分的溶解转移、微生物活动、矿物分化等都有重要影响,土壤水分的缺乏导致上述过程受阻,从而减弱了施肥对呼吸的影响。研究发现,氮添加会改变土壤微生物群落结构,而这种改变在不同类型森林会

存在差异, 这会导致不同类型森林土壤呼吸对氮添加的响应不同。此外, 氮素的添加效应还取决于氮添加量、土壤氮素水平和土壤可利用性氮含量 (Demoling *et al.*, 2008)。通常情况下, 低氮添加可以促进植物生长、增加凋落物产量, 使较多的碳分配至地下部分等, 最终增强土壤呼吸 (Bowden *et al.*, 2004), 而高氮添加会导致土壤可利用性氮含量增加, 引起植物地下部分的碳素分配减少 (Litton *et al.*, 2007), 最终抑制根际的自养呼吸 (Treseder, 2004)。氮添加还会降低微生物生物量和活性, 抑制土壤有机质分解, 使土壤呼吸降低 (Bowden *et al.*, 2004)。

本研究同时发现, 氮添加对荆条和绣线菊灌丛土壤呼吸的温度敏感性均无显著影响, 可能是因为施氮没有改变根系组织氮含量, 从而保持了较恒定的细胞呼吸 (贾淑霞等, 2007)。但两种灌丛对氮添加的响应存在差异, 具体表现在: N_1 和 N_3 在一定程度上提高了荆条灌丛土壤呼吸的 Q_{10} , 而 N_2 降低了其土壤呼吸的 Q_{10} ; 绣线菊灌丛在相应氮处理下 Q_{10} 的变化趋势与荆条灌丛刚好相反, 这可能与氮添加改变了荆条和绣线菊灌丛土壤微生物数量和群落结构, 而不同的微生物类群对温度敏感性不同有关 (彭勇等, 2015)。此外, 与森林相比, 灌丛所处的环境异质性较大, 样地用于测呼吸的 Collar 环所在的微环境可能会非常不同, 会干扰氮添加的影响效应, 使短期氮添加对灌丛土壤呼吸 Q_{10} 的影响趋势不明了。由于施肥时间短, 氮沉降对土壤呼吸的影响可能存在阶段性, 在长期持续氮沉降条件下, 灌丛土壤呼吸的温度敏感性是如何变化的, 还需进行深入研究。

综上所述, 自然条件下, 北京东灵山灌丛的土壤呼吸主要受温度和土壤含水量的影响; 荆条和绣线菊灌丛土壤呼吸的年通量和土壤呼吸温度敏感性对短期氮添加的响应均不显著, 但变化趋势不同, 可能与两灌丛的群落组成结构和生态过程不同、试验时间短、样地异质性等因素有关。灌丛土壤呼吸对未来持续增加的氮沉降会如何响应还有待进一步研究。

基金项目 中国科学院战略先导性科技专项 (XDA-05050300) 和全球变化国家重大科学研究计划 (2010-CB950600 和 2014CB954004)。

参考文献

Allison SD, Czimczik CI, Treseder KK (2008). Microbial activ-

ity and soil respiration under nitrogen addition in Alaskan boreal forest. *Global Change Biology*, 14, 1156–1168.

Ammann C, Flechard CR, Leifeld J, Neftel A, Fuhrer J (2007). The carbon budget of newly established temperate grassland depends on management intensity. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 121, 5–20.

Bowden RD, Davidon E, Savage K, Arabia C, Steudler P (2004). Chronic nitrogen additions reduce total soil respiration and microbial respiration in temperate forest soils at the Harvard Forest. *Forest Ecology and Management*, 196, 43–56.

Bowden RD, Nadelhoffer KJ, Boone RD, Melillo JM, Garrison JB (1993). Contributions of aboveground litter, belowground litter, and root respiration to total soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 23, 1402–1407.

Bronson DR, Gower ST, Tanner M, Linder S, van Herk I (2008). Response of soil surface CO_2 flux in a boreal forest to ecosystem warming. *Global Change Biology*, 14, 856–867.

Burton AJ, Pregitzer KS, Zogg GP, Zak DR (1998). Drought reduces root respiration in sugar maple forests. *Ecological Applications*, 8, 771–778.

Chapin III MC (2002). *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer-Verlag, New York.

Chen BY, Liu SR, Ge JP, Wang H, Chang JG, Sun TT, Ma JM, Shi G (2007). The relationship between soil respiration and the temperature at different soil depths in subalpine coniferous forest of western Sichuan Province. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 18, 1219–1224. (in Chinese with English abstract) [陈宝玉, 刘世荣, 葛剑平, 王辉, 常建国, 孙甜甜, 马姜明, 施恭 (2007). 川西亚高山针叶林土壤呼吸速率与不同土层温度的关系. 应用生态学报, 18, 1219–1224.]

Chen ST, Huang Y, Zou JW, Shen QR, Hu ZH, Qin YM, Chen HS, Pan GX (2010). Modeling interannual variability of global soil respiration from climate and soil properties. *Agricultural and Forest Meteorology*, 150, 590–605.

Cleveland CC, Townsend AR (2006). Nutrient additions to a tropical rain forest drive substantial soil carbon dioxide losses to the atmosphere. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103, 10316–10321.

Curriel YJ, Janssens IA, Carrara A, Ceulemans R (2004). Annual Q_{10} of soil respiration reflects plant phenological patterns as well as temperature sensitivity. *Global Change Biology*, 10, 161–169.

Davidson EA, Janssens IA (2006). Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, 440, 165–173.

Demoling F, Nilsson LO, Baath E (2008). Bacterial and fungal response to nitrogen fertilization in three coniferous forest

- soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 40, 370–379.
- Deng Q, Zhou GY, Liu JX, Liu SZ, Duan HL, Chen XM, Zhang DQ (2009). Effects of CO₂ enrichment, high nitrogen deposition and high precipitation on a model forest ecosystem in southern China. *Chinese of Journal of Plant Ecology*, 33, 1023–1033. (in Chinese with English abstract) [邓琦, 周国逸, 刘菊秀, 刘世忠, 段洪浪, 陈小梅, 张德强 (2009). CO₂浓度倍增、高氮沉降和高降雨对南亚热带人工模拟森林生态系统土壤呼吸的影响. 植物生态学报, 33, 1023–1033.]
- Diemer M (1997). Effects of elevated CO₂ on gas exchange characteristics of alpine grassland. *Acta Oecologica*, 18, 177–182.
- Du EZ (2013). *Impacts of Nitrogen Enrichment on Carbon Cycling in an Old-growth Larch (Larix gmelinii Rupr.) Forest*. PhD dissertation, Peking University, Beijing. (in Chinese with English abstract) [杜恩在 (2013). 氮添加对兴安落叶松原始林碳收支主要过程的影响. 博士学位论文, 北京大学, 北京.]
- Du EZ, Zhou Z, Li P, Hu XY, Ma YC, Wang W, Zheng CY, Zhu JX, He JS, Fang JY (2013). NEECF: A project of nutrient enrichment experiments in China's forests. *Journal of Plant Ecology*, 6, 428–435.
- Elberling B, Brandt KK (2003). Uncoupling of microbial CO₂ production and release in frozen soil and its implications for field studies of arctic C cycling. *Soil Biology & Biochemistry*, 35, 263–272.
- Feng Y, Ma KM, Zhang YX, Qi J, Zhang JY (2007). Species abundance distribution of *Quercus liaotungensis* forest along altitudinal gradient in Dongling Mountain, Beijing. *Acta Ecologica Sinica*, 27, 4743–4750. (in Chinese with English abstract) [冯云, 马克明, 张育新, 祁建, 张洁瑜 (2007). 北京东灵山辽东栎(*Quercus liaotungensis*)林沿海拔梯度的物种多度分布. 生态学报, 27, 4743–4750.]
- Fisk MC, Fahey TJ (2001). Microbial biomass and nitrogen cycling responses to fertilization and litter removal in young northern hardwood forests. *Biogeochemistry*, 53, 201–223.
- Galloway JN, Dentener FJ, Capone DG, Boyer EW, Howarth RW, Seitzinger SP, Asner GP, Claveland CC, Green PA, Holland EA, Karl DM, Michaels AF, Porter JH, Townsend AR, Vörösmarty CJ (2004). Nitrogen cycles: Past, present, and future. *Biogeochemistry*, 70, 153–226.
- Galloway JN, Townsend AR, Erisman JW, Bekunda M, Cai Z, Freney JR, Martinelli LA, Seitzinger SP, Sutton MA (2008). Transformation of the nitrogen cycle: Recent trends, questions, and potential solutions. *Science*, 20, 889–892.
- Gorissen A, Tietema A, Joosten NN, Estiarte M, Penuelas J, Sowerby A, Bridget A, Emmett BA, Beier C (2004). Climate change affects carbon allocation to the soil in shrublands. *Ecosystems*, 7, 650–661.
- Han Y, Zhang Z, Wang CH, Jiang FH, Xia JY (2012). Effects of mowing and nitrogen addition on soil respiration in three patches in an old field grassland in Inner Mongolia. *Journal of Plant Ecology*, 5, 219–228.
- Hibbard KA, Law BE, Reichstein M, Sulzman J (2005). An analysis of soil respiration across northern hemisphere temperate ecosystems. *Biogeochemistry*, 73, 29–70.
- Hu HF, Wang ZH, Liu GH, Fu BJ (2006). Vegetation carbon storage of major shrublands in China. *Chinese of Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 30, 539–544. (in Chinese with English abstract) [胡会峰, 王志恒, 刘国华, 傅伯杰 (2006). 中国主要灌丛植被碳储量. 植物生态学报, 30, 539–544.]
- Hu SP, Yu XX, Guo YS (2010). Quantification analysis on site conditions of natural *Vitex negundo* community in Beijing mountainous area. *Forest Resources Management*, 3, 60–63. (in Chinese with English abstract) [胡淑萍, 余新晓, 郭永盛 (2010). 北京山区天然荆条灌丛立地条件的数量化分析. 林业资源管理, 3, 60–63.]
- Hu ZH, Li HM, Yang YP, Chen ST, Li CZ, Shen SH (2010). Effects of simulated nitrogen deposition on soil respiration in northern subtropical deciduous broad-leaved forest. *Environmental Science*, 31, 1726–1732. (in Chinese with English abstract) [胡正华, 李涵茂, 杨燕萍, 陈书涛, 李岑子, 申双和 (2010). 模拟氮沉降对北亚热带落叶阔叶林土壤呼吸的影响. 环境科学, 31, 1726–1732.]
- Jassal RS, Black TA, Cai T, Kai M, Li Z, Gaumont-Guay D, Nesic Z (2007). Components of ecosystem respiration and an estimate of net primary productivity of an Intermediate-aged Douglas-fir stand. *Agricultural and Forest Meteorology*, 144, 44–57.
- Jia SX, Wang ZQ, Mei L, Sun Y, Quan XK, Shi JW, Yu SQ, Sun HL, Gu JC (2007). Effect of nitrogen fertilization on soil respiration in *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica* plantations in China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 31, 372–379. (in Chinese with English abstract) [贾淑霞, 王政权, 梅莉, 孙玥, 全先奎, 史建伟, 于水强, 孙海龙, 谷加存 (2007). 施肥对落叶松和水曲柳人工林土壤呼吸的影响. 植物生态学报, 31, 372–379.]
- Li DJ, Mo JM, Fang YT, Peng SL, Gundersen P (2003). Impact of nitrogen deposition on forest plants. *Acta Ecologica Sinica*, 3, 1891–1900. (in Chinese with English abstract) [李德军, 莫江明, 方运霆, 彭少麟, Gundersen P (2003). 氮沉降对森林植物的影响. 生态学报, 3, 1891–1900.]
- Li QL, Xiao HL, Zeng XD, Feng YJ, Mo JM (2013). Effects of simulated nitrogen deposition on soil chemical properties of forests. *Ecology and Environment Sciences*, 22, 1872–1878. (in Chinese with English abstract) [李秋玲, 肖辉林, 曾晓舵, 冯乙晴, 莫江明 (2013). 模拟氮沉降对森林土壤化学性质的影响. 生态环境学报, 22, 1872–

- 1878.]
- Li WB, Jin CJ, Jing YL, Wu JB, Yuan FH, Guan DX, Wang AZ (2014). Response of soil respiration to enhanced nitrogen deposition in broadleaved Korean pine forest in Changbai Mountains. *Journal of Northeast Forestry University*, 12, 89–93. (in Chinese with English abstract) [李伟斌, 金昌杰, 井艳丽, 吴家兵, 袁凤辉, 关德新, 王安志 (2014). 长白山阔叶红松林土壤呼吸对氮沉降增加的响应. *东北林业大学学报*, 12, 89–93.]
- Litton CM, Raich JW, Ryan MG (2007). Carbon allocation in forest ecosystems. *Global Change Biology*, 13, 2089–2109.
- Liu CQ (1994). The study on techniques in determining shrub phytomass. *Acta Pratacultural Science*, 3, 61–65. (in Chinese with English abstract) [刘存琦 (1994). 灌木植物量测定技术的研究. *草业学报*, 3, 61–65.]
- Liu SH, Fang JY (1997). Effect factors of soil respiration and the temperature's effects on soil respiration in the global scale. *Acta Ecologica Sinica*, 17, 469–476. (in Chinese with English abstract) [刘绍辉, 方精云 (1997). 土壤呼吸的影响因素及全球尺度下温度的影响. *生态学报*, 17, 469–476.]
- Liu SM, Jiang QC, Li Y (2010). Response of soil respiration to simulated nitrogen deposition under the middle-aged *Eucalyptus grandis* plantation in Ya'an City. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, 21, 60–64. (in Chinese with English abstract) [刘盛梅, 姜清成, 李芸 (2010). 华西雨屏区巨桉中龄林土壤呼吸对模拟氮沉降的响应. *四川林业科技*, 21, 60–64.]
- Liu XR, Ren JQ, Li SG, Zhang QW (2015). Effects of simulated nitrogen deposition on soil net nitrogen mineralization in the meadow steppe of Inner Mongolia, China. *PLOS ONE*, 10, e0134039. doi: 10.1371/journal.pone.0134039.
- Matson PA, McDowell WH, Townsend AR, Vitousek PM (1999). The globalization of N deposition: Ecosystem consequences in tropical environments. *Biogeochemistry*, 46, 67–83.
- Micks P, Aber JD, Boone RD, Davidson EA (2004). Short term soil respiration and nitrogen immobilization response to nitrogen applications in control and nitrogen enriched temperate forests. *Forest Ecology and Management*, 196, 57–70.
- Mo JM, Fang YT, Xu GL, Li DJ, Xue JH (2005). The short-term responses of soil CO₂ emission and CH₄ uptake to simulated N deposition in nursery and forests of Dinghushan in subtropical China. *Acta Ecologica Sinica*, 25, 682–690. (in Chinese with English abstract) [莫江明, 方运霆, 徐国良, 李德军, 薛璟花 (2005). 鼎湖山苗圃和主要森林土壤CO₂排放和CH₄吸收对模拟氮沉降的短期响应. *生态学报*, 25, 682–690.]
- Peng Y, Chen G, Chen GT, Liang Z, Tu LH (2015). Effects of simulated nitrogen deposition on soil respiration in a secondary evergreen broad-leaved forest on Wawushan Mountain. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 21, 733–739. (in Chinese with English abstract) [彭勇, 陈刚, 陈冠陶, 梁政, 涂利华 (2015). 模拟氮沉降对瓦屋山常绿阔叶次生林土壤呼吸的影响. *应用与环境生物学报*, 21, 733–739.]
- Qi YC, Liu XC, Dong YS, Peng Q, He YT, Sun LG, Jia JQ, Cao CC (2014). Differential responses of short-term soil respiration dynamics to the experimental addition of nitrogen and water in the temperate semi-arid steppe of Inner Mongolia, China. *Journal of Environmental Sciences*, 26, 834–845.
- Quan Q, Zhang Z, He NP, Su HX, Wen XF, Sun XM (2015). Short-term effect of nitrogen addition on soil respiration of three temperate forests in Dongling Mountain. *Chinese Journal of Ecology*, 3, 797–804. (in Chinese with English abstract) [全权, 张震, 何念鹏, 苏宏新, 温学发, 孙晓敏 (2015). 短期氮添加对东灵山三种森林土壤呼吸的影响. *生态学杂志*, 3, 797–804.]
- Rabalais N (2002). Nitrogen in aquatic ecosystems. *Ambio*, 31, 102–112.
- Raich JW, Polter CS (1995). Global patterns of carbon dioxide emissions from soils. *Global Biogeochemistry Cycles*, 9, 23–36.
- Savage KE, Davidson EA (2001). Interannual variation of soil respiration in two New England forests. *Global Biogeochemical Cycles*, 15, 337–350.
- Sitaula BK, Bakken LR, Abrahamsen G (1995). N-fertilization and soil acidification effects on N₂O and CO₂ emission from temperate pine forest soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 27, 1401–1408.
- Sotta ED, Meir P, Malhi Y, Nobre AD, Hodnett M, Grace J (2004). Soil CO₂ efflux in a tropical forest in the central Amazon. *Global Change Biology*, 10, 601–617.
- Stevens CJ, Dise NB, Mountford JO, Gowing DJ (2004). Impact of nitrogen deposition on the species richness of grasslands. *Science*, 303, 1876–1879.
- Treseder KK (2004). A meta-analysis of mycorrhizal responses to nitrogen, phosphorus, and atmospheric CO₂ in field studies. *New Phytologist*, 164, 347–355.
- Tu LH, Dai HZ, Hu TX, Zhang J, Luo SH (2011). Effects of simulated nitrogen deposition on soil respiration in a *Bambusa pervariabilis* × *Dendrocala mopsi* plantation in rainy area of West China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 22, 829–836. (in Chinese with English abstract) [涂利华, 戴洪忠, 胡庭兴, 张健, 雒守华 (2011). 模拟氮沉降对华西雨屏区撑绿杂交竹林土壤呼吸的影响. *应用生态学报*, 22, 829–836.]
- Tu LH, Hu TX, Zhang J (2010). Effects of simulated nitrogen deposition on the fine root characteristics and soil respiration in a *Pleioblastus amarus* plantation in rainy area of

- West China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 21, 2472–2478. (in Chinese with English abstract) [涂利华, 胡庭兴, 张健 (2010). 模拟氮沉降对华西雨屏区苦竹林细根特性和土壤呼吸的影响. *应用生态学报*, 21, 2472–2478.]
- Wang XG, Zhu B, Wang YQ, Zheng XH (2007). Soil respiration and its sensitivity to temperature under different land use conditions. *Acta Ecologica Sinica*, 27, 1960–1968. (in Chinese with English abstract) [王小国, 朱波, 王艳强, 郑循华 (2007). 不同土地利用方式下土壤呼吸及其温度敏感性. *生态学报*, 27, 1960–1968.]
- Wessel WW, Tietema A, Beier C, Emmett BA, Peñuelas J, Nielsen TR (2004). A qualitative ecosystem assessment for different shrublands in western Europe under impact of climate change. *Ecosystems*, 7, 662–671.
- Wu D, Zhang R, Gao SH, Fu X, Deng HB, Shao GF, Zhang XD (2015). Effects of simulated nitrogen deposition on the each component of soil respiration in the *Populus L.* plantations in a riparian zone of the mid-lower Yangtze River. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 717–724. (in Chinese with English abstract) [吴迪, 张蕊, 高升华, 付晓, 邓红兵, 邵国凡, 张旭东 (2015). 模拟氮沉降对长江中下游滩地杨树林土壤呼吸各组分的影响. *生态学报*, 35, 717–724.]
- Xie HH, Yang LL, Bao ZY (2006). Resources of the *Spiraeae* and their application to landscaping. *Scientia Silvae Sinicae*, 42(7), 104–112. (in Chinese with English abstract) [谢华辉, 杨莉莉, 包志毅 (2006). 绣线菊属植物资源及其在园林中的应用前景. *林业科学*, 42(7), 104–112.]
- Xu M, Qi Y (2001). Spatial and seasonal variations of Q_{10} determined by soil respiration measurements at a Sierra Nevada forest. *Global Biogeochemical Cycles*, 15, 687–696.
- Yang QP, Xu M, Liu HS, Wang JS, Liu LX, Chi YG, Zheng YP (2011). Impact factors and uncertainties of the temperature sensitivity of soil respiration. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 2301–2311. (in Chinese with English abstract) [杨庆朋, 徐明, 刘洪升, 王劲松, 刘丽香, 迟永刚, 郑云普 (2011). 土壤呼吸温度敏感性的影响因素和不确定性. *生态学报*, 31, 2301–2311.]
- Yao H, Hu XY, Zhu JL, Zhu JX, Ji CJ, Fang JY (2015). Soil respiration and the 20-year change in three temperate forests in Mt. Dongling, Beijing. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 849–856. (in Chinese with English abstract) [姚辉, 胡雪洋, 朱江玲, 朱剑霄, 吉成均, 方精云 (2015). 北京东灵山3种温带森林土壤呼吸及其20年的变化. *植物生态学报*, 39, 849–856.]
- Zak DR, Pregitzer KS, Curtis PS, Vogel CS, Holmes WE, Lussenhop J (2000). Atmospheric CO₂, soil-N availability, and allocation of biomass and nitrogen by *Populus tremuloides*. *Ecological Applications*, 10, 34–46.
- Zhang DQ, Shi PL, Zhang XZ (2005). Some advance in the main factors controlling soil respiration. *Advances in Earth Science*, 20, 778–785. (in Chinese with English abstract) [张东秋, 石培礼, 张宪洲 (2005). 土壤呼吸主要影响因素的研究进展. *地球科学进展*, 20, 778–785.]
- Zhang JH (2015). *Effects of Nitrogen Addition on Carbon Cycling of Shrublands in Mt. Dongling, Beijing*. PhD dissertation, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing. (in Chinese with English abstract) [张建华 (2015). 氮添加对北京东灵山灌丛碳循环的影响. 博士学位论文, 中国科学院大学, 北京.]
- Zhang JR, Gao JR, Cui Q, Yang QL (2013). Point pattern analysis for relationships of *Vitex negundo* var. *heterophylla* in three typical stands. *Journal of Zhejiang Agriculture and Forestry University*, 30, 226–233. (in Chinese with English abstract) [张金瑞, 高甲荣, 崔强, 杨麒麟 (2013). 3种典型立地荆条种群及种间分布的空间格局. *浙江农林大学学报*, 30, 226–233.]
- Zhang Y, Hong M (2014). Response of soil respiration to experimental warming and nitrogen addition in Inner Mongolia desert steppe. *Acta Agrestia Sinica*, 22, 1227–1231. (in Chinese with English abstract) [张宇, 红梅 (2014). 内蒙古荒漠草原土壤呼吸对模拟增温和氮素添加的响应. *草地学报*, 22, 1227–1231.]
- Zheng JJ, Fang HJ, Chen SL, Yu GR, Zhang PL, Xiu MJ, Zhang YN (2012). Effects of N addition on soil organic carbon components in an alpine meadow on the eastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 5363–5372. (in Chinese with English abstract) [郑娇娇, 方华军, 程淑兰, 于贵瑞, 张裴雷, 徐敏杰, 李英年 (2012). 增氮对青藏高原东缘典型高寒草甸土壤有机碳组成的影响. *生态学报*, 32, 5363–5372.]

责任编辑: 谢宗强 责任编辑: 王 葳

[返回目录](#)

氮添加对亚热带山地杜鹃灌丛土壤呼吸的影响

张 蓓^{1,2} 李家湘³ 谢宗强^{1*}

¹中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; ²中国科学院大学, 北京 100049; ³中南林业科技大学林学院, 长沙 410004

摘 要 为探究灌丛生态系统对大气氮沉降的响应, 2013年1月至2014年9月, 对湖南大围山杜鹃(*Rhododendron simsii*)灌丛群落进行了短期模拟氮沉降试验, 施氮浓度分别为0 (CK)、2 (LN)、5 (MN)和10 (HN) g·m⁻²·a⁻¹。利用LI-8100土壤碳通量测量系统测定土壤呼吸速率, 并测定不同氮处理下根系生物量增量和凋落物量。结果表明: 该地区土壤呼吸呈现明显的季节动态, 夏季土壤呼吸最强, 冬季最弱。CK、LN、MN和HN处理样地每年通过土壤呼吸释放的CO₂量分别为2.37、2.79、2.26和2.30 kg CO₂·m⁻²。CK、LN、MN和HN处理下, 年平均土壤呼吸速率分别为1.71、2.01、1.63和1.66 μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹, LN处理样地的年均土壤呼吸速率与对照样地相比增加了17.25%, MN和HN处理则比对照样地稍低。施氮增加了根系生物量增量和凋落物量, 但没有达到显著水平。土壤呼吸速率与5 cm土壤温度呈显著指数相关关系, 与5 cm土壤的含水量呈显著线性相关关系。CK、LN、MN和HN处理下, 土壤呼吸的温度敏感性(Q₁₀)值分别为3.96、3.60、3.71和3.51, 表明施氮降低了温度敏感性。氮添加导致的根系生物量增加是引起该区域土壤呼吸速率变化的一个重要原因。

关键词 土壤呼吸的温度敏感性; 土壤温度; 土壤含水量; 根系生物量; 凋落物生物量

引用格式: 张蓓, 李家湘, 谢宗强 (2017). 氮添加对亚热带山地杜鹃灌丛土壤呼吸的影响. 植物生态学报, 41, 95–104. doi: 10.17521/cjpe.2015.0302

Effects of nitrogen addition on soil respiration of *Rhododendron simsii* shrubland in the subtropical mountainous areas of China

ZHANG Qiang^{1,2}, LI Jia-Xiang³, and XIE Zong-Qiang^{1*}

¹State Key Laboratory of Vegetation and Environment Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; and ³Faculty of Forestry, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China

Abstract

Aims As the second largest C flux between the atmosphere and terrestrial ecosystems, soil respiration plays a vital role in regulating atmosphere CO₂ concentration. Therefore, understanding the response of soil respiration to the increasing nitrogen deposition is urgently needed for prediction of future climate change. However, it is still unclear how nitrogen deposition influences soil respiration of shrubland in subtropical China. Our objectives were to explore the effects of different levels of nitrogen fertilization on soil respiration, root biomass increment, and litter biomass, and to analyze the relationships between soil respiration and soil temperature and moisture.

Methods From January 2013 to September 2014, we conducted a short-term simulated nitrogen deposition experiment in the *Rhododendron simsii* shrubland of Dawei Mountain, located in Hunan Province, southern China. Four levels of nitrogen addition treatments (each level with three replicates) were established: control (CK, no nitrogen addition), low nitrogen addition (LN, 2 g·m⁻²·a⁻¹), medium nitrogen addition (MN, 5 g·m⁻²·a⁻¹) and high nitrogen addition (HN, 10 g·m⁻²·a⁻¹). Soil respiration was measured by LI-8100 soil CO₂ efflux system. At the same time, we measured root biomass increment and litter biomass in each plot.

Important findings Soil respiration exhibited a strong seasonal pattern, with the highest rates found in summer and the lowest rates in winter. Annual accumulative soil respiration rate in the CK, LN, MN and HN was (2.37 ± 0.39), (2.79 ± 0.42), (2.26 ± 0.38) and (2.30 ± 0.36) kg CO₂·m⁻², respectively. Annual mean soil respiration rate in the CK, LN, MN and HN was (1.71 ± 0.28), (2.01 ± 0.30), (1.63 ± 0.27) and (1.66 ± 0.26) μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹, respectively, and it was 17.25% higher in the LN treatment compared with CK (*p* = 0.06). The root biomass increment was increased by LN, MN, and HN treatments by 18.36%, 36.49% and 61.63%, respectively, compared to CK. The litter biomass was increased by LN, MN, and HN treatments by 35.87%, 22.17% and 15.35%,

收稿日期Received: 2015-08-17 接受日期Accepted: 2016-01-17

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: xie@ibcas.ac.cn)

respectively, compared with CK. Soil respiration exhibited a significant exponential relationship with soil temperature ($p < 0.01$, R^2 is 0.77 to 0.82) and a significant linear relationship with soil moisture at the depth of 5 cm ($p < 0.05$, R^2 is 0.10 to 0.15). The temperature sensitivity (Q_{10}) value of CK, LN, MN and HN plots was 3.96, 3.60, 3.71 and 3.51, respectively. These results suggested that nitrogen addition promoted plant growth and decreased the temperature sensitivity of soil respiration. The increase of root biomass under N addition may be an important reason for the change of soil respiration in the study area.

Key words temperature sensitivity to soil respiration; soil temperature; soil moisture; root biomass; litter biomass

Citation: Zhang Q, Li JX, Xie ZQ (2017). Effects of nitrogen addition on soil respiration of *Rhododendron simsii* shrubland in the subtropical mountainous areas of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 95–104. doi: 10.17521/cjpe.2015.0302

由于化石燃料的燃烧和施肥等人类活动的影响, 大气氮沉降($\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$)在过去的一个世纪急剧增加(IPCC, 2013)。在亚洲, 由于工农业的快速发展, 活性氮的使用和释放从1961年的14 $\text{Tg}\cdot\text{a}^{-1}$ 增加到2000年的68 $\text{Tg}\cdot\text{a}^{-1}$, 预计到2030年将达到105 $\text{Tg}\cdot\text{a}^{-1}$ (Zheng *et al.*, 2002; Denman *et al.*, 2007)。中国的大气氮沉降也经历了快速的增长, 而且有不断发展的趋势(Liu *et al.*, 2011), 一些亚热带地区森林的氮沉降量达到了30–73 $\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ (Mo *et al.*, 2006)。低水平的大气氮沉降可以刺激植物的生长, 增加植物对大气中碳的吸收, 从而缓解全球气候变化(Pregitzer *et al.*, 2008; Thomas *et al.*, 2010)。但是过度的大气氮沉降会产生许多负面的生态学影响, 比如土壤酸化(Maskell *et al.*, 2010)和生物多样性的丧失(Högberg *et al.*, 2006)。大气和土壤中的氮素积累已在很大程度上改变了区域和全球环境, 影响了陆地生态系统的碳循环(Luo *et al.*, 2006), 从而对未来的气候变化产生影响(Melillo *et al.*, 2002)。

陆地生态系统的大部分碳储存于土壤中。已有的研究显示, 全球植物和土壤的碳储量分别为560 Pg (Forster *et al.*, 2007)和>3 300 Pg (Tarnocai *et al.*, 2009)。土壤呼吸是 CO_2 从陆地生态系统返回到大气中的主要途径(Schlesinger & Andrews, 2000)。 CO_2 的主要来源是根系和根际微生物呼吸、土壤微生物和土壤动物呼吸。作为大气和陆地生态系统之间的第二大碳交换途径, 土壤呼吸每年向大气中释放的碳量高达68–98 Pg (Raich *et al.*, 2002; Bond-Lamberty & Thomson, 2010), 在调节大气 CO_2 浓度和地球的气候变化方面发挥着重要作用。因此, 土壤呼吸的轻微变化就会对全球的气候和环境产生剧烈的影响(Davidson & Janssens, 2006)。导致全球变化的主要因子(如氮沉降的增加和 CO_2 浓度的上升)在很大程度上影响了土壤呼吸速率(Bowden *et al.*, 2004; Deng

et al., 2010), 因此, 理解全球变化下土壤呼吸的反应机制对于预测未来的气候变化十分必要。

虽然国内外关于土壤呼吸对氮沉降反应的研究已有很多, 但由于生物区系类型、环境条件和试验方法不同, 模拟氮沉降对土壤呼吸的影响至今没有统一结论(Craine *et al.*, 2001; Moscatelli *et al.*, 2008; Xu & Wan, 2008)。值得注意的是, 目前关于氮沉降对土壤呼吸的影响的研究大多是在森林和草原进行的, 灌丛生态系统作为陆地生态系统的重要组成部分, 在我国的分布面积仅次于草地而高于森林(胡会峰等, 2006), 但对其土壤呼吸的研究还较为缺乏, 关于亚热带灌丛土壤呼吸的研究更是少见。在灌丛生态系统中, 植被组成不同于森林和草原, 其本底土壤呼吸值是多少, 对氮沉降如何响应? 这些问题至今还不清楚。从胡会峰等(2006)对中国主要灌丛植被的研究可以得知, 中国灌丛面积近 $2 \times 10^8 \text{ hm}^2$, 约有一半分布在亚热带区域。而杜鹃(*Rhododendron simsii*)作为广泛分布的物种, 在我国绝大部分省区均有生长。基于此, 本研究选择我国亚热带山地杜鹃灌丛作为研究对象, 探讨不同施氮水平下土壤呼吸通量和季节动态的响应, 并分析土壤呼吸与土壤温度和土壤含水量的相关关系, 以期准确地预测环境变化与土壤呼吸之间的关系提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究区域自然概况

研究地位于湖南浏阳大围山自然保护区, 地处罗霄山脉北段, 山脉近东西走向, 以中山地貌为主。地理位置为 $28.35^\circ\text{--}28.48^\circ \text{ N}$, $114.03^\circ\text{--}114.22^\circ \text{ E}$, 土壤主要为山地黄棕壤。气候属亚热带季风湿润气候, 年平均气温 $11\text{--}16^\circ \text{ C}$, 无霜期243天, 年降水量1 800–2 000 mm, 年相对湿度高于83%。植被区划上, 研究地位于中亚热带常绿阔叶林北部亚地带,

地带性植被为常绿阔叶林(吴征镒, 1980)。因长期的人为及自然干扰, 尤其是1958年成立国有林场后, 大量的砍伐使得森林植被遭到空前的破坏, 直到20世纪80年代末期, 林场实行封禁管理, 植被才得到有效恢复(李家湘等, 2015)。现今海拔1 200 m以上的地带逐渐由灌草丛演替成中山山地灌丛, 建群种主要有杜鹃(*Rhododendron simsii*)、湖南白檀(*Symplocos paniculata* = *Symplocos humanensis*, 又称白檀)、四川冬青(*Ilex szechwanensis*)、水马桑(*Weigela japonica* var. *sinica* = *Weigela japonica*, 又称日本锦带花)、圆锥绣球(*Hydrangea paniculata*)等。其中以杜鹃为主的灌丛最具优势。本试验即选择了海拔1 400 m左右的杜鹃灌丛群落作为研究对象, 群落中杜鹃和湖南白檀的重要值将近80%。草本层的盖度约40%, 其中以短尖薹草(*Carex brevicuspis*)、香港双蝴蝶(*Tripterospermum nienkui*)和芒(*Miscanthus sinensis*)等占优势(李家湘等, 2015)。试验样地的土壤理化性质见表1。

1.2 样地设置

在湖南浏阳大围山国家森林公园海拔1 400 m左右的位置, 选择分布面积最大的杜鹃灌丛设置样地, 要求地形起伏不大, 保证群落组成一致, 生境一致。试验采用随机区组设计, 选取4个5 m × 5 m的小区组成一个区组, 整个试验样地由3个区组组成, 小区之间和区组之间的距离分别在5 m和10 m左右。样地四周设置10 m以上的缓冲带, 避免外界干扰。参照该区域的实际氮沉降量(18.23–38.88 kg·hm⁻²·a⁻¹, Lue & Tian, 2007), 每个区组的4个小区分别设置对照(CK, 0 g·m⁻²·a⁻¹)、低氮(LN, 2 g·m⁻²·a⁻¹)、中氮(MN, 5 g·m⁻²·a⁻¹)和高氮(HN, 10 g·m⁻²·a⁻¹) 4种处理, 每种处理3个重复。从2012年8月起, 在植物生长季节(3–11月)每月施氮1次, 将年氮添加总量平均分配到每个月。根据不同的养分梯度, 将NH₄NO₃溶于20 L水中混合均匀, 于晴天的傍

晚用背式喷雾器均匀地喷洒到对应样方林下, 对照区则喷洒相同量的水, 非生长季有雪覆盖期间不作任何处理。

1.3 研究方法

1.3.1 土壤温度和含水量的测定

采用HOBO Pro V2系列温湿度自动记录仪(HOBO, Onset, USA)采集5 cm深的土壤温度和含水量数据, 每30 min记录1次。

1.3.2 土壤呼吸的测定

2012年8月, 在每个测量样方内选取一个1 m × 1 m的小区, 在小区中心安置一个内径20 cm、高11 cm的PVC土壤呼吸环, PVC环入土5 cm。每次测量前一天剪除环内地表活体植物, 以避免对监测数据产生影响。整个试验期间, 土壤呼吸环的位置保持不变。2013年1月至2014年9月, 用LI-8100便携式土壤呼吸测定仪(LI-COR, Nebraska, USA)测量土壤呼吸。生长季(3–11月)每半个月测量1次, 非生长季在自然条件允许的情况下每月测量1次(非生长季因自然条件的限制不能保证每月测量)。每次测量选择晴朗的天气, 连续测量3天, 算出平均值代表当月的土壤呼吸速率。为了在最大程度上减小日温度变化对土壤呼吸的影响, 每次测量尽量在10:00–13:00进行。

1.3.3 灌木层根系生物量增量的测定

灌木层根系生物量的测量采用数学模拟法(郑绍伟等, 2007)。2012年8月和2013年8月分别对样方中的全部灌木进行每木调查, 逐株记录其种名、基径(地面5 cm处)和高度。首次测量时, 用红色油漆笔标记基径的测量位置, 一年后在标记位置进行测量。对每株灌木编号挂牌, 以便识别。在样方外, 对优势种杜鹃和湖南白檀分别取47株和30株标准株, 对非优势种常绿种和落叶种分别取168株和33株标准株。测量标准株的基径和高度, 测量后全根挖出, 清除所有非根系物质, 对各部分分割后称质量, 并取样(取样100 g)装入布袋带回实验室烘干称量, 以

表1 不同土层的土壤理化性质(平均值±标准误差)

Table 1 Soil physical and chemical properties at different depth (mean ± SE)

土壤深度 Soil depth (cm)	全碳 Total C (%)	全氮 Total N (%)	C:N	全磷 Total P (mg·g ⁻¹)	pH	土壤容重 Soil bulk density (g·cm ⁻³)
0–10	4.22 ± 0.16 ^a	0.36 ± 0.01 ^a	11.63 ± 0.14 ^a	0.77 ± 0.02 ^a	5.11 ± 0.01 ^b	0.88 ± 0.01 ^b
10–20	2.72 ± 0.13 ^b	0.26 ± 0.01 ^b	10.42 ± 0.19 ^b	0.75 ± 0.02 ^a	5.17 ± 0.02 ^b	0.98 ± 0.02 ^a
20–30	2.03 ± 0.13 ^c	0.21 ± 0.01 ^c	9.48 ± 0.25 ^c	0.75 ± 0.03 ^a	5.31 ± 0.03 ^a	1.01 ± 0.03 ^a

不同字母表示土层间差异显著($p < 0.05$)。

Different letters indicate significant differences among different soil depth ($p < 0.05$).

构建测量因子与根系生物量之间的关系, 并利用群落调查的测量因子基径和高度推算样地的根系生物量。两年测得的根系生物量相减得到根系生物量增量。

1.3.4 凋落物量的测定

采用面积为 0.25 m^2 ($0.5\text{ m} \times 0.5\text{ m}$)的收集器收集凋落物, 在每个 $5\text{ m} \times 5\text{ m}$ 的样方内随机布设8个。收集从2013年5月到2014年5月产生的凋落物, 共收集5次。收集的凋落物在 $65\text{ }^\circ\text{C}$ 恒温下烘至恒质量, 称量得到凋落物的质量。对每块样方收集框中的凋落物的质量加和, 得到该样方的凋落物年产量。

1.3.5 数据分析处理

利用单因素方差分析方法比较不同处理样地之间根系生物量增量和凋落物量的差异。利用重复测量的方差分析比较不同氮处理下土壤呼吸的差异, 以分析施氮和测定时间及二者的交互作用对杜鹃灌丛土壤呼吸速率的影响。

采用指数模型来拟合土壤呼吸速率(R , $\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)与土壤温度之间的关系: $R = ae^{\beta T}$ 。其中, T 为 5 cm 深土壤温度($^\circ\text{C}$), a 为 $0\text{ }^\circ\text{C}$ 时的土壤呼吸速率, β 为土壤呼吸的温度反应系数。土壤呼吸的温度敏感性(Q_{10})值由 β 值获得: $Q_{10} = e^{10\beta}$ 。 R 与 5 cm 深土壤含水量(M)的关系采用线性函数来拟合: $R = aM + b$, 其中 a 和 b 是线性回归拟合常数。

用Microsoft Office Excel 2007进行数据整理, 数据的统计分析采用Statistics Analysis System 9.2, 显著水平为0.05。动态曲线及相关图形使用Origin 8.5和Microsoft Office Excel 2007软件绘制。

2 结果

2.1 土壤温度和含水量的季节变化

观测结果表明, 地下 5 cm 土壤温度具有明显的季节变化, 在1月份达到最低(4.18 ± 0.35) $^\circ\text{C}$, 之后开始上升, 在8月份达到最高(20.62 ± 0.36) $^\circ\text{C}$ (图1)。地下 5 cm 土壤含水量比较稳定, 季节变化不是很明显, 波动范围为 0.15% – 0.28% , 但秋季的土壤含水量相对较低。本试验地点2013年的年平均土壤温度为(14.17 ± 0.30) $^\circ\text{C}$, 年平均土壤湿度为(0.23 ± 0.06) $\text{cm}^3\cdot\text{cm}^{-3}$ 。

2.2 氮添加对根系生物量增量和凋落物量的影响

经过1年的施氮处理, 4种不同氮添加样地的根系生物量增量分别为 734.05 、 868.84 、 $1\ 001.91$ 和 $1\ 186.50\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ (图2A)。LN、MN和HN处理样地

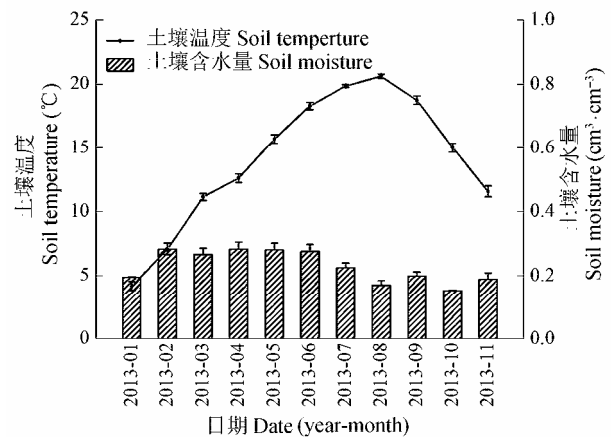


图1 土壤温度和含水量的季节变化(平均值 \pm 标准误差)。Fig. 1 Seasonal variations of soil temperature and moisture (mean \pm SE).

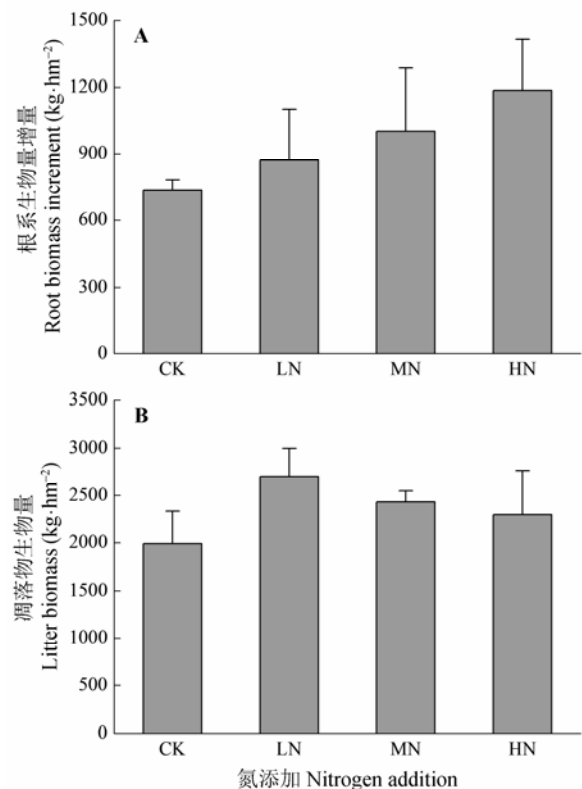


图2 不同氮处理下的根系生物量增量(A)和凋落物生物量(B) (平均值 \pm 标准误差)。CK、LN、MN和HN为4种施氮水平, 分别代表氮添加浓度为 0 、 2 、 5 和 $10\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 。Fig. 2 Root biomass increment (A) and litter biomass (B) under different nitrogen treatments (mean \pm SE). CK, LN, MN and HN stand for 0 , 2 , 5 and $10\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ nitrogen addition, respectively.

的根系生物量增量分别比对照样地高出 18.36% 、 36.49% 和 61.63% , 说明氮添加对植物根系的生长有促进作用, 并且氮添加浓度越高, 促进作用越明显。

单因素方差分析结果显示各处理之间的差异未达到显著水平($p = 0.53$)。

收集从2013年5月到2014年5月产生的凋落物, 烘干后测其干质量, 4种处理样地的凋落物产量分别为1 989.40、2 703.09、2 430.36和2 294.71 $\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ (图2B)。LN、MN和HN处理样地的凋落物量分别比对照样地高出35.87%、22.17%和15.35%, 表明氮添加处理增加了凋落物产量。单因素方差分析结果显示各处理之间的差异不显著($p = 0.52$)。

2.3 氮添加对土壤呼吸季节动态和通量的影响

在2013年1–11月和2014年3–9月, CK、LN、MN和HN处理下土壤呼吸的月平均速率均呈现出明显的季节动态, 且变化趋势相同。夏季7、8月份土壤呼吸速率达到最高(最大值分别为3.17、3.49、2.71和3.09 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 此时各处理之间的差异较明显; 冬季11月至次年1月土壤呼吸速率达到最低(最小值分别为0.44、0.65、0.54和0.55 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 此时各处理之间的差异较小(图3)。LN处理样地的各月土壤呼吸速率均高于其他样地。

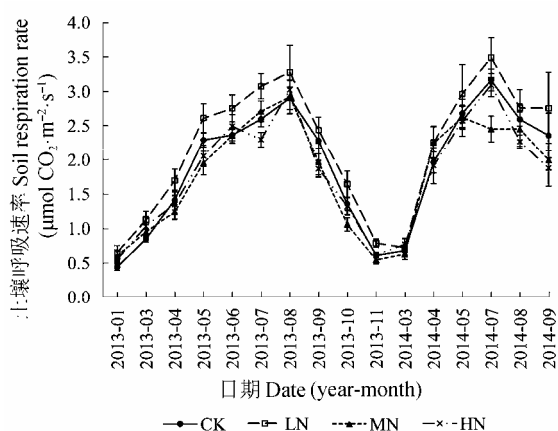


图3 不同氮添加浓度下土壤呼吸的季节动态(平均值±标准误差)。CK、LN、MN和HN为4种施氮水平, 分别代表的氮添加浓度为0、2、5和10 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 。

Fig. 3 Seasonal variations of soil respiration under different nitrogen treatments (mean \pm SE). CK, LN, MN and HN stand for 0, 2, 5 and 10 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ nitrogen addition, respectively.

根据对照样地2013年的土壤呼吸值计算, 研究区域年平均土壤呼吸速率为(1.71 ± 0.28) $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 相当于每年释放 CO_2 (2.37 ± 0.39) $\text{kg}\cdot\text{m}^{-2}$ 。4种氮处理中, LN处理的土壤呼吸速率在2013年生长季和2014年生长季均高于对照样地, CO_2 排放量分别增加了15.51%和11.25% (图4)。MN

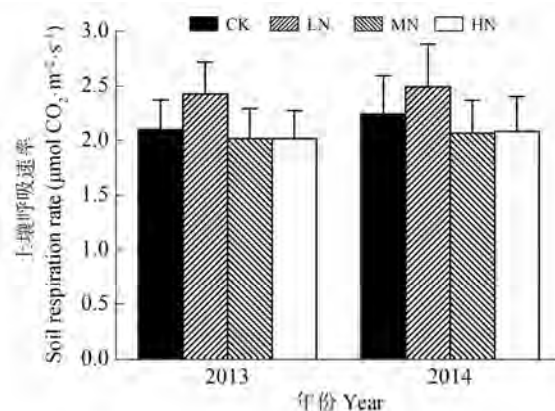


图4 不同氮添加浓度下的生长季土壤呼吸速率(平均值±标准误差)。CK、LN、MN和HN为4种施氮水平, 分别代表的氮添加浓度为0、2、5和10 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 。

Fig. 4 Soil respiration rate in the growing season under different nitrogen treatments (mean \pm SE). CK, LN, MN and HN stand for 0, 2, 5 and 10 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ nitrogen addition, respectively.

和HN处理的土壤呼吸比对照样地低。进行重复测量的方差分析显示, 氮处理对土壤呼吸的影响在2013年全年和2013年生长季均接近显著水平(p 值分别为0.06和0.08), 在2014年生长季不显著($p = 0.27$)。测定时间对土壤呼吸产生显著影响($p < 0.01$), 而测定时间和氮添加的交互作用并不显著(2013和2014年生长季的 p 值分别为0.73和0.58)。

2.4 土壤呼吸与土壤温度和土壤含水量的关系

不同氮处理下, 杜鹃灌丛的土壤呼吸与5 cm深土壤温度均呈极显著的指数相关关系($p < 0.01$) (图5), 土壤温度可以解释土壤呼吸变化的76.53%–82.21%, CK、LN、MN和HN处理下的 Q_{10} 值分别为3.96、3.60、3.71和3.51。与对照样地相比, 施氮降低了 Q_{10} 值。土壤呼吸与5 cm深土壤含水量呈显著线性相关关系($p < 0.05$) (图6), 土壤含水量可以解释土壤呼吸变化的9.93%–15.21%。与土壤温度相比, 土壤含水量对土壤呼吸变化的解释率较低。氮处理下土壤温度与土壤呼吸的相关性与对照相比有所下降, 而土壤含水量与土壤呼吸的相关性与对照相比有上升的趋势。

3 讨论

3.1 施氮对根系生物量增量和凋落物量的影响

氮添加对根系生物量增量和凋落物产量的影响在一定程度上反映了其对植物群落生产力的影响。大量研究显示氮沉降对陆地生态系统的植物生长有促进作用(Högberg, 2007; Hyvonen *et al.*, 2008)。

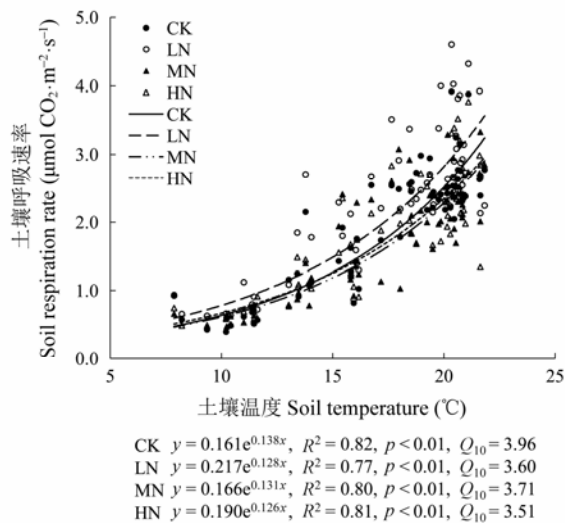


图5 不同氮添加水平下5 cm深度土壤呼吸与土壤温度的关系。CK、LN、MN和HN为4种施氮水平，分别代表的氮添加浓度为0、2、5和10 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 。 Q_{10} ，土壤呼吸的温度敏感性。**Fig. 5** Relationships between soil respiration rate and soil temperature at 5 cm soil depth under different nitrogen treatments. CK, LN, MN and HN stand for 0, 2, 5 and 10 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ nitrogen addition, respectively. Q_{10} , temperature sensitivity to soil respiration.

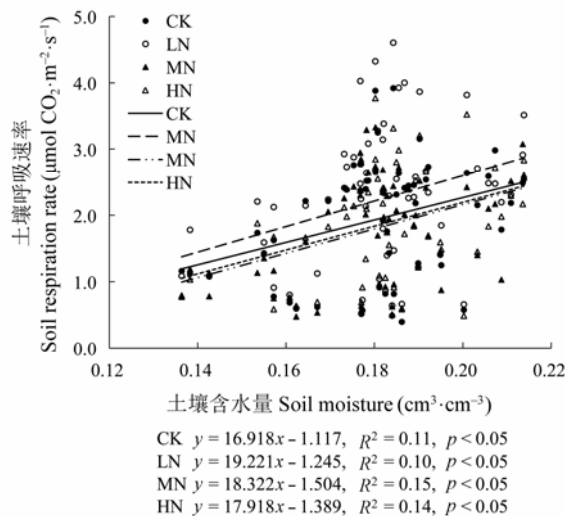


图6 不同氮添加水平下5 cm深度土壤呼吸与土壤含水量的关系。CK、LN、MN和HN为4种施氮水平，分别代表的氮添加浓度为0、2、5和10 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 。**Fig. 6** Relationships between soil respiration rate and soil moisture at 5 cm soil depth under different nitrogen treatments. CK, LN, MN and HN stand for 0, 2, 5 and 10 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ nitrogen addition, respectively.

LeBauer和Treseder (2008)对126个氮添加实验进行整合分析的结果表明，大多数陆地生态系统生产力受到氮素的限制，且不同生态系统类型受氮素限制的程度不同，因此氮添加对生产力的促进程度也不

同。本研究结果显示，氮添加对杜鹃灌丛群落的根系生长和地上凋落物的产生都有促进作用(图2)，但没有达到显著水平，这可能有以下两个原因：1)本研究区域0–10 cm的土壤氮含量为0.36% (表1)，且氮沉降处于较高水平($27.06 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, Lue & Tian, 2007)，氮不是植物生长的主要限制因素，进行氮添加对植物生长的促进作用有限；2)土壤中其他养分的限制会导致植物生长对氮添加的响应减弱，比如在氮输入不断增加的情况下，磷会成为限制生长的主要因素(Elser *et al.*, 2009)；随着土壤氮含量的增加，还会出现碳限制的情况(Aber *et al.*, 1989)。

3.2 施氮对杜鹃灌丛土壤呼吸的影响

研究结果显示，不同氮处理下的土壤呼吸呈现出相似的季节变化模式，在夏季达到最大，冬季降到最低，这与在中国亚热带其他地区得到的研究结果相符(Tang *et al.*, 2006; Mo *et al.*, 2007)。土壤呼吸的季节变化主要受到温度等气候因子和植物生长的调控影响(韩广轩和周广胜, 2009)。2013年在对照样地测得的杜鹃灌丛年 CO_2 释放量为(2.37 ± 0.39) $\text{kg}\cdot\text{m}^{-2}$ ，低于Deng等(2010)在中国亚热带森林测得的值(3.53 ± 0.03) $\text{kg}\cdot\text{m}^{-2}$ ，但高于中国暖温带森林的年 CO_2 释放量(1.50 ± 0.03) $\text{kg}\cdot\text{m}^{-2}$, Sun *et al.*, 2014)。试验结果显示，低氮处理对土壤呼吸有促进作用，而中氮和高氮处理则有轻微的抑制效应。综合前人的研究可知，研究区域和施氮浓度不同，土壤呼吸的响应也不同，这受到土壤本身养分状况的影响(Mo *et al.*, 2007)。在氮含量丰富的环境中氮添加会抑制土壤呼吸，而在氮限制的地区氮添加则会促进土壤呼吸(Hyvonen *et al.*, 2007; Cusack *et al.*, 2011)。

一般来说，将土壤呼吸分为自养呼吸(根系和根际微生物呼吸)和异养呼吸(微生物和土壤动物呼吸)两个组分(Sotta *et al.*, 2004)，土壤总呼吸对氮添加的反应是自养呼吸、异养呼吸反应的综合效应。在全球范围内的森林生态系统中，自养呼吸约占土壤总呼吸的45.8% (Hanson *et al.*, 2000)。Zhou等(2014)对来自不同生态系统的295个研究结果进行整合分析，结果显示自养呼吸对氮添加的反应与根系生物量密切相关($R^2 = 0.803$)。Rodeghiero和Cescatti (2006)对来自7种不同森林生态系统的数据进行研究，也发现土壤呼吸与根系生物量之间存在着线性回归关系。所以，氮添加对根系生物量的影

响将会很大程度上影响植物根呼吸和与之相关的根际微生物呼吸。本试验中, LN、MN和HN处理样地的根系生物量年增量与对照样地相比, 分别高出了18.36%、36.49%和61.63%。可以看出, 随着氮添加浓度的升高, 根系生物量年增量呈现出递增的趋势, 因此会导致植物自养呼吸也随之上升。土壤异养呼吸来源于土壤中有有机物质的分解, 主要依赖于分解底物的质量和数量、胞外酶活性、微生物生物量和微生物活性(Ryan & Law, 2005)。Janssens等(2010)和Zhou等(2014)利用大量研究结果进行的整合分析显示, 氮添加与异养呼吸呈负相关关系, 特别是在生产力高、氮素不受限制的生态系统中, 这种负相关性更明显。Egerton-Warburton和Allen (2000)在加利福尼亚沿海灌丛林中进行的试验表明, 氮肥会降低菌根感染率和存活率。Rühling和Tyler (1991)观察到氮添加会使菌根真菌几乎停止产生子实体。研究发现, 在目前的氮添加浓度(通常大于 $5 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)下, 凋落物的分解经常是被抑制的(Knorr *et al.*, 2005), 主要是因为腐生性营养的微生物群落组成的改变(Gallo *et al.*, 2004)和酶活性的改变(Frey *et al.*, 2004)。在本研究中, 作为微生物分解的底物, 凋落物在氮处理样地中的生物量要高于对照样地(图3), 分别比对照样地高出35.87%、22.17%和15.35%。但是, 氮添加在使地上部分凋落物增加的同时, 也可能导致微生物生物量和活性的下降, 从而在一定程度上限制凋落物的分解(Burton *et al.*, 2004), 这也许会使异养呼吸有所降低。另外, 有研究表明, 随着施氮时间的增加, 氮添加对凋落物分解的抑制作用也会增强(Fang *et al.*, 2007)。综上可知, 自养呼吸和异养呼吸对氮添加的不同反应综合导致了土壤总呼吸对氮添加的响应。

3.3 不同氮处理下土壤呼吸与土壤温度和土壤含水量的关系

在本研究区域, 土壤呼吸与土壤温度(R^2 为0.77–0.82, $p < 0.001$)和土壤水分(R^2 为0.10–0.15, $p < 0.05$)显著正相关, 这一结果与已有的报道一致(Tang *et al.*, 2006; Mo *et al.*, 2007, 2008)。土壤水分与土壤呼吸的相关性要小于土壤温度, 说明本区域土壤温度是影响土壤呼吸变化的主导因素, 这与研究地的亚热带季风湿润气候类型有关, 本地区温度的季节变化明显, 降水丰富, 土壤含水量较高, 不是土壤呼吸的主要限制因子。在氮处理下土壤呼吸

与土壤含水量的相关性与对照相比有所上升, 我们推测这是由于氮添加对植物生长的促进会加强植物对土壤水分的消耗(段洪浪等, 2009), 同时氮添加会增加叶片扩散导度和气孔导度(Deng *et al.*, 2010), 加剧了水分的散失, 从而降低土壤含水量。当土壤水分含量降低时, 土壤含水量与土壤呼吸的相关性会更高(Dilustro *et al.*, 2005)。

作为反映土壤呼吸与土壤温度间关系的重要指标, Q_{10} 值反映了土壤呼吸的温度敏感性, 对于量化和预测未来气候变化下的全球碳循环具有重要意义(Davidson & Janssens, 2006)。本试验对照样地的 Q_{10} 值为3.96, 高于前人测得的灌丛生态系统的 Q_{10} 值(2.49 ± 0.54 , Peng *et al.*, 2009)。这可能与本研究区域海拔较高有关。罗璐等(2011)对同一地区不同海拔梯度上的4种典型森林的土壤呼吸的研究显示, 海拔越高, 土壤呼吸对温度变化的响应越敏感。本研究中, 氮添加使得 Q_{10} 值与对照相比有所降低, 这与前人的研究结果(Mo *et al.*, 2008; Tu *et al.*, 2013; Sun *et al.*, 2014)相似。一个可能的原因是氮添加通过形成难利用有机质增强了土壤有机碳的稳定性, 氮与土壤有机质结合会产生高度耐微生物酶降解的化合物(Janssens *et al.*, 2010), 使得微生物异养呼吸的底物可利用性降低。呼吸底物的可利用性在土壤呼吸对土壤温度的响应中起关键作用, 当底物供应下降时, 土壤呼吸的温度敏感性也会下降(Deng *et al.*, 2010)。同时氮添加也会降低微生物酶活性(Ma *et al.*, 2014)。这些改变会降低分解作用对温度变化的敏感性, 从而导致土壤呼吸的 Q_{10} 值降低。但是也有研究得出了相反的结论, 即氮添加增强了土壤呼吸的温度敏感性(Pendall *et al.*, 2004; Deng *et al.*, 2010)。这也许同样与底物供应有关, 在养分贫瘠的地区, 施氮促进植物生长, 增加了碳向根系的分配(Deng *et al.*, 2010), 使得施氮对土壤有机质含量的促进作用大于其抑制作用, 从而增加了底物供应, 使 Q_{10} 值增加。总的来说, 氮沉降对 Q_{10} 的影响是个复杂的过程, 受到生态系统类型、环境因子和土壤养分含量等多种因素的影响(Zheng *et al.*, 2009), 要综合考虑各因素的交互作用, 才能准确判断全球变化背景下氮沉降对 Q_{10} 的影响。

基金项目 中国科学院战略性先导科技专项(XDA-05050302)。

致谢 感谢中南林业科技大学林学院的老师和学生在样品采集、样品处理和野外监测工作中给予的帮助。

参考文献

- Aber JD, Nadelhoffer KJ, Steudler P, Melillo JM (1989). Nitrogen saturation in northern forest ecosystems. *Bioscience*, 39, 378–386.
- Bond-Lamberty B, Thomson A (2010). A global database of soil respiration data. *Biogeosciences*, 7, 1915–1926.
- Bowden RD, Davidson E, Savage K, Arabia C, Steudler P (2004). Chronic nitrogen additions reduce total soil respiration and microbial respiration in temperate forest soils at the Harvard Forest. *Forest Ecology and Management*, 196, 43–56.
- Burton AJ, Pregitzer KS, Crawford JN, Zogg GP, Zak DR (2004). Simulated chronic NO_3^- deposition reduces soil respiration in northern hardwood forests. *Global Change Biology*, 10, 1080–1091.
- Craine JM, Wedin DA, Reich PB (2001). Grassland species effects on soil CO_2 flux track the effects of elevated CO_2 and nitrogen. *New Phytologist*, 150, 425–434.
- Cusack DF, Silver WL, Torn MS, McDowell WH (2011). Effects of nitrogen additions on above- and below-ground carbon dynamics in two tropical forests. *Biogeochemistry*, 104, 203–225.
- Davidson EA, Janssens IA (2006). Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, 440, 165–173.
- Denman KL, Brasseur G, Chidthaisong A, Ciais P, Cox PM, Dickinson RE, Hauglustaine D, Heinze C, Holland E, Jacob D, Lohmann U, Ramachandran S, da Silva Dias PL, Wofsy SC, Zhang X (2007). Couplings between changes in the climate system and biogeochemistry. In: Solomon S, Qin D, Manning M, Marquis M, Averyt K, Tignor MMB, Miller HLR, Chen Z eds. *Climate Change 2007, The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Deng Q, Zhou G, Liu J, Liu S, Duan H, Zhang D (2010). Responses of soil respiration to elevated carbon dioxide and nitrogen addition in young subtropical forest ecosystems in China. *Biogeosciences*, 7, 315–328.
- Dilustro JJ, Collins B, Duncan L, Crawford C (2005). Moisture and soil texture effects on soil CO_2 efflux components in southeastern mixed pine forests. *Forest Ecology and Management*, 204, 85–95.
- Duan HL, Liu JX, Deng Q, Chen XM, Zhang DQ (2009). Effects of elevated CO_2 and N deposition on plant biomass accumulation and allocation in subtropical forest ecosystems: A mesocosm study. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 33, 570–579. (in Chinese with English abstract) [段洪浪, 刘菊秀, 邓琦, 陈小梅, 张德强 (2009). CO_2 浓度升高与氮沉降对南亚热带森林生态系统植物生物量积累及分配格局的影响. *植物生态学报*, 33, 570–579.]
- Egerton-Warburton L, Allen E (2000). Shifts in the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi along an anthropogenic nitrogen gradient. *Ecological Applications*, 10, 484–496.
- Elser JJ, Andersen T, Baron JS, Bergstroem A-K, Jansson M, Kyle M, Nydick KR, Steger L, Hessen DO (2009). Shifts in lake N:P stoichiometry and nutrient limitation driven by atmospheric nitrogen deposition. *Science*, 326, 835–837.
- Fang H, Mo JM, Peng SL, Li ZA, Wang H (2007). Cumulative effects of nitrogen additions on litter decomposition in three tropical forests in southern China. *Plant and Soil*, 297, 233–242.
- Forster P, Ramaswamy V, Artaxo P, Bernsten T, Betts R, Fahey DW, Haywood J, Lean J, Lowe DC, Myhre G, Nganga J, Prinn R, Raga G, Schulz M, van Dorland R (2007). Changes in atmospheric constituents and in radiative forcing. In: Solomon S, Qin D, Manning M, Marquis M, Averyt K, Tignor MMB, Miller HLR, Chen Z eds. *Climate Change 2007, The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Frey SD, Knorr M, Parrent JL, Simpson RT (2004). Chronic nitrogen enrichment affects the structure and function of the soil microbial community in temperate hardwood and pine forests. *Forest Ecology and Management*, 196, 159–171.
- Gallo M, Amonette R, Lauber C, Sinsabaugh RL, Zak DR (2004). Microbial community structure and oxidative enzyme activity in nitrogen-amended north temperate forest soils. *Microbial Ecology*, 48, 218–229.
- Han GX, Zhou GS (2009). Review of spatial and temporal variations of soil respiration and driving mechanisms. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 197–205. (in Chinese with English abstract) [韩广轩, 周广胜 (2009). 土壤呼吸作用时空动态变化及其影响机制研究与展望. *植物生态学报*, 33, 197–205.]
- 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.
- Högberg P (2007). Environmental science: Nitrogen impacts on forest carbon. *Nature*, 447, 781–782.
- Högberg P, Fan HB, Quist M, Binkley D, Tamm CO (2006). Tree growth and soil acidification in response to 30 years of experimental nitrogen loading on boreal forest. *Global Change Biology*, 12, 489–499.
- Hu HF, Wang ZH, Liu GH, Fu BJ (2006). Vegetation carbon storage of major shrublands in China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 30, 539–544. (in Chinese with

- English abstract) [胡会峰, 王志恒, 刘国华, 傅伯杰 (2006). 中国主要灌丛植被碳储量. 植物生态学报, 30, 539–544.]
- Hyvonen R, Agren GI, Linder S, Persson T, Cotrufo MF, Ekblad A, Freeman M, Grelle A, Janssens IA, Jarvis PG, Kellomaki S, Lindroth A, Loustau D, Lundmark T, Norby RJ, Oren R, Pilegaard K, Ryan MG, Sigurdsson BD, Stromgren M, van Oijen M, Wallin G (2007). The likely impact of elevated CO₂, nitrogen deposition, increased temperature and management on carbon sequestration in temperate and boreal forest ecosystems: A literature review. *New Phytologist*, 173, 463–480.
- Hyvonen R, Persson T, Andersson S, Olsson B, Agren GI, Linder S (2008). Impact of long-term nitrogen addition on carbon stocks in trees and soils in northern Europe. *Biogeochemistry*, 89, 121–137.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2013). Contribution of working group 1 to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. In: Stocker TF, Qin DH, Plattner GK, Tignor MMB, Allen SK, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley PM eds. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Janssens IA, Dieleman W, Luyssaert S, Subke JA, Reichstein M, Ceulemans R, Ciais P, Dolman AJ, Grace J, Matteucci G, Papale D, Piao SL, Schulze ED, Tang J, Law BE (2010). Reduction of forest soil respiration in response to nitrogen deposition. *Nature Geoscience*, 3, 315–322.
- Knorr M, Frey SD, Curtis PS (2005). Nitrogen additions and litter decomposition: A meta-analysis. *Ecology*, 86, 3252–3257.
- LeBauer DS, Treseder KK (2008). Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. *Ecology*, 89, 371–379.
- Li JX, Zhang X, Xie ZQ, Lu CF, Tu XY, Xun Y (2015). Community composition and structure of *Rhododendron simsii* shrubland in the Dawei Mountain, Hunan Province. *Biodiversity Science*, 23, 815–823. (in Chinese with English abstract) [李家湘, 张旭, 谢宗强, 卢从发, 涂向阳, 寻院 (2015). 湖南大围山杜鹃灌丛的群落组成及结构特征. 生物多样性, 23, 815–823.]
- Liu X, Duan L, Mo J, Du E, Shen J, Lu X, Zhang Y, Zhou X, He C, Zhang F (2011). Nitrogen deposition and its ecological impact in China: An overview. *Environmental Pollution*, 159, 2251–2264.
- Lue CQ, Tian HQ (2007). Spatial and temporal patterns of nitrogen deposition in China: Synthesis of observational data. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 112, D22S05. doi: 10.1029/2006JD007990.
- Luo L, Sheng GZ, Xie ZQ, Zhou LG (2011). Components of soil respiration and its temperature sensitivity in four types of forests along an elevational gradient in Shennongjia, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 722–730. (in Chinese with English abstract) [罗璐, 申国珍, 谢宗强, 周利光 (2011). 神农架海拔梯度上4种典型森林的土壤呼吸组分及其对温度的敏感性. 植物生态学报, 35, 722–730.]
- Luo YQ, Hui DF, Zhang DQ (2006). Elevated CO₂ stimulates net accumulations of carbon and nitrogen in land ecosystems: A meta-analysis. *Ecology*, 87, 53–63.
- Ma YC, Zhu B, Sun ZZ, Zhao C, Yang Y, Piao SL (2014). The effects of simulated nitrogen deposition on extracellular enzyme activities of litter and soil among different-aged stands of larch. *Journal of Plant Ecology*, 7, 240–249.
- Maskell LC, Smart SM, Bullock JM, Thompson K, Stevens CJ (2010). Nitrogen deposition causes widespread loss of species richness in British habitats. *Global Change Biology*, 16, 671–679.
- Melillo JM, Steudler PA, Aber JD, Newkirk K, Lux H, Bowles FP, Catricala C, Magill A, Ahrens T, Morrisseau S (2002). Soil warming and carbon-cycle feedbacks to the climate system. *Science*, 298, 2173–2176.
- Mo JM, Brown S, Xue JH, Fang YT, Li ZA (2006). Response of litter decomposition to simulated N deposition in disturbed, rehabilitated and mature forests in subtropical China. *Plant and Soil*, 282, 135–151.
- Mo JM, Zhang W, Zhu WX, Fang YT, Li DJ, Zhao P (2007). Response of soil respiration to simulated N deposition in a disturbed and a rehabilitated tropical forest in southern China. *Plant and Soil*, 296, 125–135.
- Mo JM, Zhang W, Zhu WX, Gundersen P, Fang YT, Li DJ, Wang H (2008). Nitrogen addition reduces soil respiration in a mature tropical forest in southern China. *Global Change Biology*, 14, 403–412.
- Moscattelli MC, Lagornarsino A, de Angelis P, Grego S (2008). Short and mediumterm contrasting effects of nitrogen fertilization on C and N cycling in a poplar plantation soil. *Forest Ecology and Management*, 255, 447–454.
- Pendall E, Bridgman S, Hanson PJ, Hungate B, Kicklighter DW, Johnson DW, Law BE, Luo YQ, Megonigal JP, Olsrud M, Ryan MG, Wan SQ (2004). Belowground process responses to elevated CO₂ and temperature: A discussion of observations, measurement methods, and models. *New Phytologist*, 162, 311–322.
- Peng SS, Piao SL, Wang T, Sun JY, Shen ZH (2009). Temperature sensitivity of soil respiration in different ecosystems in China. *Soil Biology & Biochemistry*, 41, 1008–1014.
- Pregitzer KS, Burton AJ, Zak DR, Talhelm AF (2008). Simulated chronic nitrogen deposition increases carbon storage in northern temperate forests. *Global Change Biology*, 14, 142–153.
- Raich JW, Potter CS, Bhagawati D (2002). Interannual variability in global soil respiration, 1980–1994. *Global*

- Change Biology*, 8, 800–812.
- Rodeghiero M, Cescatti A (2006). Indirect partitioning of soil respiration in a series of evergreen forest ecosystems. *Plant and Soil*, 284, 7–22.
- Rühling Å, Tyler G (1991). Effects of simulated nitrogen deposition to the forest floor on the macrofungal flora of a beech forest. *Ambio*, 20, 261–263.
- Ryan MG, Law BE (2005). Interpreting, measuring, and modeling soil respiration. *Biogeochemistry*, 73, 3–27.
- Schlesinger WH, Andrews JA (2000). Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry*, 48, 7–20.
- Sotta ED, Meir P, Malhi Y, Nobre AD, Hodnett M, Grace J (2004). Soil CO₂ efflux in a tropical forest in the central Amazon. *Global Change Biology*, 10, 601–617.
- Sun ZZ, Liu LL, Ma YC, Yin GD, Zhao C, Zhang Y, Piao SL (2014). The effect of nitrogen addition on soil respiration from a nitrogen-limited forest soil. *Agricultural and Forest Meteorology*, 197, 103–110.
- Tang XL, Liu SG, Zhou GY, Zhang DQ, Zhou CY (2006). Soil-atmospheric exchange of CO₂, CH₄, and N₂O in three subtropical forest ecosystems in southern China. *Global Change Biology*, 12, 546–560.
- Tarnocai C, Canadell JG, Schuur EAG, Kuhry P, Mazhitova G, Zimov S (2009). Soil organic carbon pools in the northern circumpolar permafrost region. *Global Biogeochemical Cycles*, 23, GB2023. doi: 10.1029/2008GB003327.
- Thomas RQ, Canham CD, Weathers KC, Goodale CL (2010). Increased tree carbon storage in response to nitrogen deposition in the US. *Nature Geoscience*, 3, 13–17.
- Tu LH, Hu TX, Zhang J, Li XW, Hu HL, Liu L, Xiao YL (2013). Nitrogen addition stimulates different components of soil respiration in a subtropical bamboo ecosystem. *Soil Biology & Biochemistry*, 58, 255–264.
- Wu ZY (1980). *Vegetation of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴征镒 (1980). 中国植被. 科学出版社, 北京.]
- Xu WH, Wan SQ (2008). Water- and plant-mediated responses of soil respiration to topography, fire, and nitrogen fertilization in a semiarid grassland in northern China. *Soil Biology & Biochemistry*, 40, 679–687.
- Zheng SW, Tang M, Zou JH, Mu CL (2007). Summary of research on shrub biomass in China. *Journal of Chengdu University (Natural Science Edition)*, 26, 189–192. (in Chinese with English abstract) [郑绍伟, 唐敏, 邹俊辉, 慕长龙 (2007). 灌木群落及生物量研究综述. 成都大学学报(自然科学版), 26, 189–192.]
- Zheng XH, Fu CB, Xu XK, Yan XD, Huang Y, Han SH, Hu F, Chen GX (2002). The Asian nitrogen cycle case study. *AMBIO*, 31, 79–87.
- Zheng ZM, Yu GR, Fu YL, Wang YS, Sun XM, Wang YH (2009). Temperature sensitivity of soil respiration is affected by prevailing climatic conditions and soil organic carbon content: A trans-China based case study. *Soil Biology & Biochemistry*, 41, 1531–1540.
- Zhou LY, Zhou XH, Zhang BC, Lu M, Luo YQ, Liu LL, Li B (2014). Different responses of soil respiration and its components to nitrogen addition among biomes: A meta-analysis. *Global Change Biology*, 20, 2332–2343.

特邀编委: 陈 槐 责任编辑: 王 葳

返回目录

櫟木生物量分配特征

王 杨^{1,2} 徐文婷¹ 熊高明¹ 李家湘^{1,3} 赵常明¹ 卢志军⁴ 李跃林⁵ 谢宗强^{1*}

¹中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; ²中国科学院大学, 北京 100049; ³中南林业科技大学林学院, 长沙 410004;

⁴中国科学院武汉植物园水生植物与流域生态院重点实验室, 武汉 430074; ⁵中国科学院华南植物园, 广州 510650

摘 要 生物量是生态系统最基本的数量特征, 其在各器官间的分配反映了植物适应环境的生长策略, 是物种进化、生物多样性保护和生态系统碳循环研究的核心问题。櫟木(*Loropetalum chinense*)灌丛是中国亚热带灌丛从生态系统最具优势的一种灌丛类型。该研究以该灌丛建群种櫟木为研究对象, 采用整株收获法在个体水平上研究了器官间的异速生长、生物量在各器官间的分配以及与个体大小、灌丛更新起源和生境因子之间的关系。研究发现: 櫟木地上-地下相对生长关系符合等速生长规律, 但随径级增大其等速生长关系可能发生变化; 较小径级櫟木叶-茎、叶-根为等速生长, 随径级增大转换为异速生长。不同灌丛起源间, 櫟木叶-茎、叶-根相对生长存在显著差异。器官间相对生长的尺度系数与生境因子无显著相关关系, 灌木层盖度和坡度通过影响櫟木生长初期器官间的相对生长影响其生物量在器官间的分配。櫟木平均叶质比为0.11, 茎质比为0.55, 根质比为0.34, 根冠比为0.65。随径级的增大, 茎质比(0.50–0.64)逐渐增大, 叶质比(0.12–0.08)、根质比(0.38–0.28)和根冠比(0.91–0.43)逐渐减小。在次生灌丛中, 櫟木叶质比为0.12, 根质比为0.33; 在原生灌丛中, 櫟木叶质比为0.07, 根质比为0.36。生物量向地上部分的分配与灌木层盖度正相关, 叶质比与坡度负相关, 根质比与年平均气温正相关。研究结果表明: 随个体增大, 櫟木器官间的相对生长关系由等速生长转换为异速生长, 生物量向地上部分的分配增加, 地上生物量更多地分配到茎干中; 干扰通过影响器官间的相对生长影响生物量在各器官间的分配, 干扰导致生物量向叶的分配增加, 向根的分配减少; 光照减少促进生物量向地上部分的分配, 坡度增加导致生物量向叶的分配减少, 年平均气温升高促进生物量向根系的分配, 年降水量的变化对生物量分配无显著影响。櫟木生物量分配策略在一定程度上支持了最优分配假说。

关键词 异速生长; 灌丛; 亚热带; 生境因子; 根冠比

引用格式: 王杨, 徐文婷, 熊高明, 李家湘, 赵常明, 卢志军, 李跃林, 谢宗强 (2017). 櫟木生物量分配特征. 植物生态学报, 41, 105–114. doi: 10.17521/cjpe.2016.0217

Biomass allocation patterns of *Loropetalum chinense*

WANG Yang^{1,2}, XU Wen-Ting¹, XIONG Gao-Ming¹, LI Jia-Xiang^{1,3}, ZHAO Chang-Ming¹, LU Zhi-Jun⁴, LI Yue-Lin⁵, and XIE Zong-Qiang^{1*}

¹State Key Laboratory of Vegetation and Environment Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; ³Faculty of Forestry, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China; ⁴Key Laboratory of Aquatic Botany and Watershed Ecology, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China; and ⁵South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China

Abstract

Aims Biomass is the most fundamental quantitative character of an ecosystem. Biomass allocation patterns reflect the strategies of plants to adapt various habitat conditions and play a vital role in evolution, biodiversity conservation and global carbon cycle. *Loropetalum chinense* shrub is one of the most dominant shrub types in subtropical China. The objectives of this study were to quantify the allometric relationships and the biomass allocation pattern among organs, and to investigate the effects of body size, shrub regeneration origin and site factors on allometry and biomass allocation.

Methods Individual samples of *L. chinense* were harvested from shrublands in subtropical China and were further divided into leaves, stems and roots. The allometric relationships between different organs were modeled with standard major axis (SMA) regression and the biomass allocation to different organs was quantified. The effects of body size, shrub regeneration origin and other habitat factors on allometry and allocation were examined using Pearson's correlation analysis and multiple linear regressions.

Important findings The isometric scaling relationships between shoot and root changed to allometric relationships

收稿日期Received: 2016-07-04 接受日期Accepted: 2016-12-16

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: xie@ibcas.ac.cn)

with increasing basal diameter. The scaling relationships between leaf and stem and between leaf and root were isometric for smaller diameter classes, while for larger diameter classes they were allometric. These relationships were significantly different among shrub regeneration origin types. The scaling relationships between different organs were not affected by habitat factors; while the coverage of shrub layer and slope affected biomass allocation due to their influences on the allometric relationships between different organs at the initial stage of growth. The mean dry mass ratios of leaf, stem, root and the mean root to shoot ratio were 0.11, 0.55, 0.34 and 0.65, respectively. With the increase of basal diameter class, stem mass ratio (0.50–0.64) increased, while leaf mass ratio (0.12–0.08) and root mass ratio (0.38–0.28) decreased, and consequently root to shoot ratio (0.91–0.43) also decreased. In secondary shrublands, the leaf mass ratio was 0.12 and the root mass ratio was 0.33, while these values were 0.07 and 0.36 respectively in natural shrublands. The ratio of aboveground allocation was significantly correlated to shrub layer coverage ($r = 0.44, p < 0.05$). Leaf mass ratio was significantly correlated to slope ($r = -0.36, p < 0.05$) and root mass ratio was significantly correlated to mean annual temperature ($r = 0.34, p < 0.05$). Results showed that with the increase of body size, the scaling relationships between different organs of *L. chinense* changed from isometric to allometric, and more biomass was allocated to aboveground part, and concretely, to stems. Human disturbance affected biomass allocation by its influences on the allometric relationships between different organs, and by increasing biomass allocation to leaves and decreasing allocation to roots. Reduced light resource promoted the biomass allocation to aboveground part, and higher slope resulted in decreased biomass allocation to leaves, while higher mean annual temperature promoted biomass allocation to roots. The variation in annual precipitation had no significant influences on biomass allocation. The biomass allocation strategies of *L. chinense* partially support the optimal partitioning theory.

Key words allometry; shrublands; subtropical zone; habitat factor; root/shoot ratio

Citation: Wang Y, Xu WT, Xiong GM, Li JX, Zhao CM, Lu ZJ, Li YL, Xie ZQ (2017). Biomass allocation patterns of *Loropetalum chinense*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 105–114. doi: 10.17521/cjpe.2016.0217

生物量是研究生态系统结构和功能的基础 (Zhou *et al.*, 2002)。生物量在各器官间的分配反映了不同的生态策略 (Weiner, 2004), 是植物对环境长期适应的结果 (Poorter *et al.*, 2012), 对个体生长、物种共存、植被恢复具有重要作用。生物量在叶、茎、根中的分配策略以及器官间的异速生长关系, 是生态系统物种进化 (McCarthy & Enquist, 2007)、多样性维持和碳循环的基础, 是理解生态系统碳分配和碳汇功能的关键 (Duncanson *et al.*, 2015)。

最优分配假说认为, 植物会分配更多的生物量到能获取受限资源的器官中, 以维持最大的生长速率, 这就意味着在响应环境条件时生物量在不同器官间的分配存在着“权衡” (McCarthy & Enquist, 2007)。大量研究表明, 水分、土壤养分或光照等资源受限时, 植物会改变生物量在不同器官间的分配。生物量异速分配假说认为, 生物体的属性受到个体大小的限制, 植物体应最大化光获取能力和资源运输能力, 同时最小化流体阻力和资源运输时间 (McCarthy & Enquist, 2007)。基于异速生长理论, 生物量异速分配假说对不同器官间相对生长(地上-地

下、叶-茎、叶-根)的尺度关系进行了预测。然而, 许多研究对异速分配假说的普适性提出质疑 (Sack *et al.*, 2002; Coomes, 2006), 认为异速分配假说仅是关于多个物种、个体大小和生境条件下生长和分配的总体规律的预测 (Robinson, 2004)。最优分配假说和异速分配假说之间并不相互排斥, 而是在全球尺度上具有一致性 (McCarthy & Enquist, 2007)。由于植物器官功能的多样性(例如, 根既有吸收、储存养分的功能, 又起着固定植物的作用) (Weiner, 2004) 和植物生长过程的不确定性, 生物量的分配往往难以通过简单的模型来预测。

灌丛是我国陆地生态系统的重要组成部分, 在植被演替、生物多样性维持、可再生能源和碳吸收功能等方面发挥着重要作用 (胡会峰等, 2006)。然而, 当前关于植物器官间异速生长和生物量分配的研究大多集中在森林和草地生态系统 (杨昊天等, 2013), 关于灌木生物量分配格局及其与环境因子之间关系的研究还较为缺乏 (Luken, 1988; Nie *et al.*, 2016)。因此, 研究灌丛生态系统中建群种个体水平的生物量分配特征 (Enquist & Niklas, 2001), 对认识全球气候

变化背景下灌丛生态系统的物种多样性维持和碳汇功能具有重要意义。

櫟木(*Loropetalum chinense*)为金缕梅科櫟木属植物,是中国亚热带灌丛生态系统中的常见建群种。本研究以櫟木为研究对象,分析其器官间的异速生长关系、生物量分配与个体大小、灌丛起源及生境因子变化的关系,以期验证灌木器官间的相对生长关系和生物量分配是否符合异速分配假说或最优分配假说,并探究区域尺度上群落特征和环境因子如何影响灌木生物量的分配格局,进而为灌丛生物量估算和分配以及碳汇功能评价提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究区域

在中国亚热带地区的安徽、福建、广东、广西、湖北、湖南、江西、浙江8个省区选择调查样点,调查样点的纬度、经度和海拔分布范围分别为:24.6°–31.06° N、110.00°–120.68° E和68–951.26 m。调查于2011–2013年间的6–12月进行,以櫟木为建群种或共建种的灌丛调查样点共41个(表1)。

对櫟木灌丛更新起源的判断采用两种方法:一是通过访问当地林业管理部门和调查样地附近年长的居民,获取样地所在地的土地利用变化情况和植被干扰历史等信息;二是通过实地调查,根据是否有发桩、樵采等干扰痕迹获取植被干扰信息。

原生櫟木灌丛灌木层高1.6–4.5 m,盖度40%–95%。共建种主要有南烛(*Vaccinium bracteatum*)、石斑木(*Rhaphiolepis indica*)、水团花(*Adina pilulifera*)、山矾(*Symplocos sumuntia*)等;伴生种主要有杨桐(*Adinandra millettii*)、盐肤木(*Rhus chinensis*)、黄荆(*Vitex negundo*)等。次生櫟木灌丛灌木层高1.2–3.5 m,盖度30%–95%。共建种主要有南烛、石斑木、短柱柃(*Eurya brevistyla*)、乌药(*Lindera aggregata*)、盐肤木和白栎(*Quercus fabri*)等;伴生种主要有算盘子(*Glochidion puberum*)、六月雪(*Serissa japonica*)、金樱子(*Rosa laevigata*)、梔子(*Gardenia jasminoides*)和杨桐等。

1.2 样地调查与样品处理

采用分层随机抽样方法布设样点,在每个样点的代表性地段设置样地,每个样地设置3个5 m × 5 m的样方,样方之间间隔最小为5 m,最大不超过50 m。记录样地的灌丛起源、优势种、灌木层高度

表1 样地信息及櫟木样地基础数据调查统计表(平均值±标准偏差)
Table 1 Summary of the site information and survey statistics on basic data of *Loropetalum chinense* (mean ± SD)

省区 Province and region	样地数 No. of sites	样株数 No. of samples	经度 Longitude (° E)	纬度 Latitude (° N)	海拔 Altitude (m)	坡度 Slope (°)	株径 Basal diameter (cm)	株高 Plant height (m)	叶干质量 Leaf dry mass (kg·tree ⁻¹)	茎干质量 Stem dry mass (kg·tree ⁻¹)	根干质量 Root dry mass (kg·tree ⁻¹)	植株总干质量 Total dry mass of plant (kg·tree ⁻¹)
安徽 Anhui	4	29	117.72–119.38	29.72–31.06	96–174	15–40	1.63±0.94	2.18±1.04	0.035±0.049	0.213±0.373	0.122±0.177	0.370±0.571
福建 Fujian	10	85	116.70–119.45	24.73–27.94	228–951	18–46	1.56±1.21	2.24±1.20	0.030±0.051	0.305±0.461	0.179±0.283	0.513±0.776
广东 Guangdong	2	12	112.53–115.32	24.60–25.04	236–370	10–35	1.76±0.84	2.19±1.21	0.043±0.036	0.526±0.759	0.197±0.226	0.765±1.010
广西 Guangxi	1	10	111.28	25.03	340	2	1.23±0.23	0.91±0.32	0.051±0.030	0.103±0.059	0.095±0.048	0.251±0.133
湖北 Hubei	1	7	111.26	30.34	118	20	2.46±0.69	3.59±0.49	0.054±0.019	0.664±0.419	0.175±0.064	0.893±0.478
湖南 Hunan	9	58	110.00–111.38	25.32–29.38	101–755	5–48	1.70±0.90	2.32±0.85	0.056±0.066	0.383±0.459	0.217±0.266	0.656±0.710
江西 Jiangxi	3	33	113.92–114.83	26.10–27.94	138–225	8–30	2.60±1.14	2.38±0.88	0.178±0.220	0.738±0.915	0.234±0.275	1.151±1.381
浙江 Zhejiang	11	93	118.44–120.68	27.59–31.00	68–434	20–40	1.21±0.59	1.58±0.68	0.016±0.034	0.092±0.262	0.053±0.080	0.162±0.362

和盖度以及经纬度、海拔、坡向、坡度、土壤水分和干扰状况等生境因子。在每个样方内对灌木层进行每木调查,对于多分枝的个体,每个分枝当作一株处理,记录其种名、基径(d)、株高(h)、冠幅长轴及与之垂直的冠幅短轴等,其中 d 为距地面5 cm处的树干直径。

按灌木基径大小等级(A, 0.1–1 cm; B, 1–2 cm; C, 2–3 cm; D, 3–6 cm)选取样株,每个样地不少于5株,采用整株收获法将选定的灌木个体整株挖出。挖取深度为根系所达深度,采集全部根系,包括粗根和细根。在样株根系收集过程中,将可能混杂的邻近植株的根系仔细分离并拣出。将收获的样株按器官(叶、茎、根)进行称量,记录其鲜质量(精确至0.01 g)。在每个样地内选取样株各器官的样品(不少于200 g),用自封袋封装带回实验室,在80 °C条件下烘干至恒质量,测定其干质量(精确至0.01 g),结合其鲜质量计算出各样地灌木各器官的干质量和所占比例。对于多分枝的个体,每个分枝当作一株处理,其根系生物量按地上部分 d^2h (基径平方与株高的乘积)的比例进行拆分。灌木样株基径、株高和个体干质量的频数分布见图1。

1.3 气象数据

根据调查样点的地理坐标,从世界气候数据库(<http://www.worldclimate.org/>)中获取研究地点的气象数据,包括年平均气温、年降水量、最冷月(1月)和最热月(7月)的平均气温、生长季节的降水量等。

1.4 数据分析

将灌木样株数据分别按照径级大小(A、B、C、D)和灌丛起源(次生、原生)进行划分,用标准主轴回归(SMA)的方法(Warton *et al.*, 2006),拟合地上-地下、叶-茎、叶-根之间的异速生长关系,并通过单因素方差分析、Tukey's HSD多重比较($p = 0.05$)和 t 检验的方法分析灌木器官间异速生长关系在不同个体大小和灌丛起源间的差异。器官间的相对生长关系可用方程 $y = \alpha x^\beta$ 表示, β 为尺度系数, α 为回归常数。对不同径级大小和灌丛起源的灌木样株,分别计算叶质比(叶干质量/植株总干质量)、茎质比(茎干质量/植株总干质量)、根质比(根干质量/植株总干质量)和根冠比,分析个体大小和灌丛起源对灌木生物量分配的影响。

分别拟合41个灌丛样地中灌木样株器官间的异速生长关系(SMA法),并计算每个样地中灌木样株

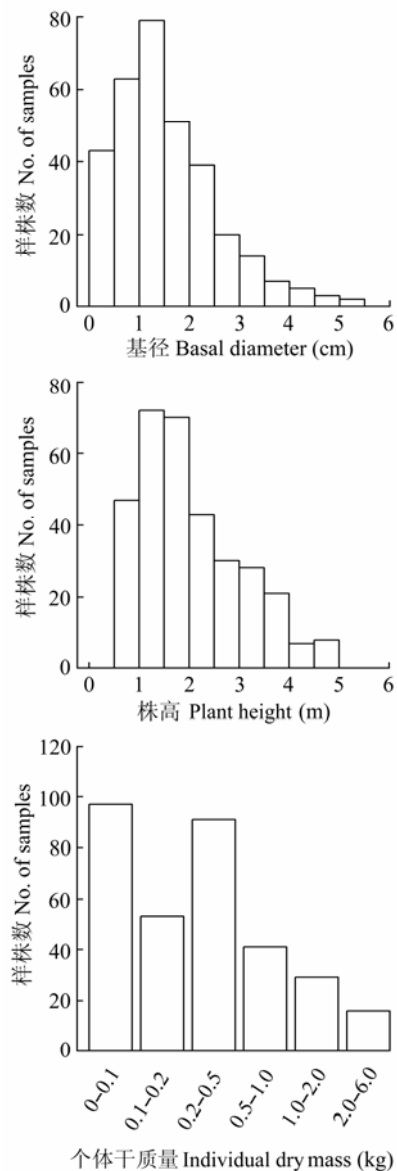


图1 灌木样株基径、株高和个体干质量频数分布。

Fig. 1 Frequency distribution of basal diameter, height and dry mass of sampled individuals of *Loropetalum chinense*.

生物量的分配(叶质比、茎质比、根质比和根冠比)。灌木器官间的异速生长参数(尺度系数 β 、回归常数 α)与生境因子之间的关系以及生物量在不同器官间的分配比例与生境因子之间的关系,利用Pearson相关性分析和多元线性回归进行分析,进而验证生物量最优分配假说和异速分配假说的适用性。所有的数据分析和图件制作使用R统计分析软件(R version 3.3.0)完成。

2 结果

2.1 灌木器官间的异速生长

不同径级大小和不同起源的灌丛中灌木器官

间的异速生长参数(尺度系数 β 、回归常数 α)见表2、表3, 径级间和灌丛起源间櫟木异速生长的比较见图2、图3。櫟木地上-地下异速生长的尺度系数 β 和回归常数 α 在不同径级和灌丛起源间均无显著差异, 且符合或接近等速生长。但随着径级的增大, β 的95%置信区间逐渐增大, 表明櫟木地上-根的等速生长关系可能随着径级的继续增大而发生变化。叶-茎异速生长关系中, β 在不同灌丛起源和径级A、B、C之间无显著差异, 但在径级A、D和B、D之间存在显著差异。径级A、B的櫟木叶-茎为等速生长, 径级

C、D的櫟木叶-茎为异速生长, 且随着径级的增大 β 的95%置信区间逐渐增大。次生灌丛中櫟木叶-茎为等速生长, 而原生灌丛中叶的相对生长减小, 表现为异速生长。叶-茎异速生长的 α 在径级A、B、C之间无显著差异, 但径级D的櫟木个体 α 显著降低, 而且在原生灌丛中 α 显著较低。叶-根异速生长的 β 在不同灌丛起源和径级A、B、C之间无显著性差异, 为等速生长, 但在径级A、D之间存在显著差异, 径级D的櫟木个体叶-根间为异速生长。叶-根间相对生长的 α 在不同径级间无显著差异, 但在原生灌丛中 α

表2 不同径级的櫟木器官间异速生长关系(双对数尺度)
Table 2 Allometric relationships between organs of *Loropetalum chinense* in four basal diameter classes (in log-log scale)

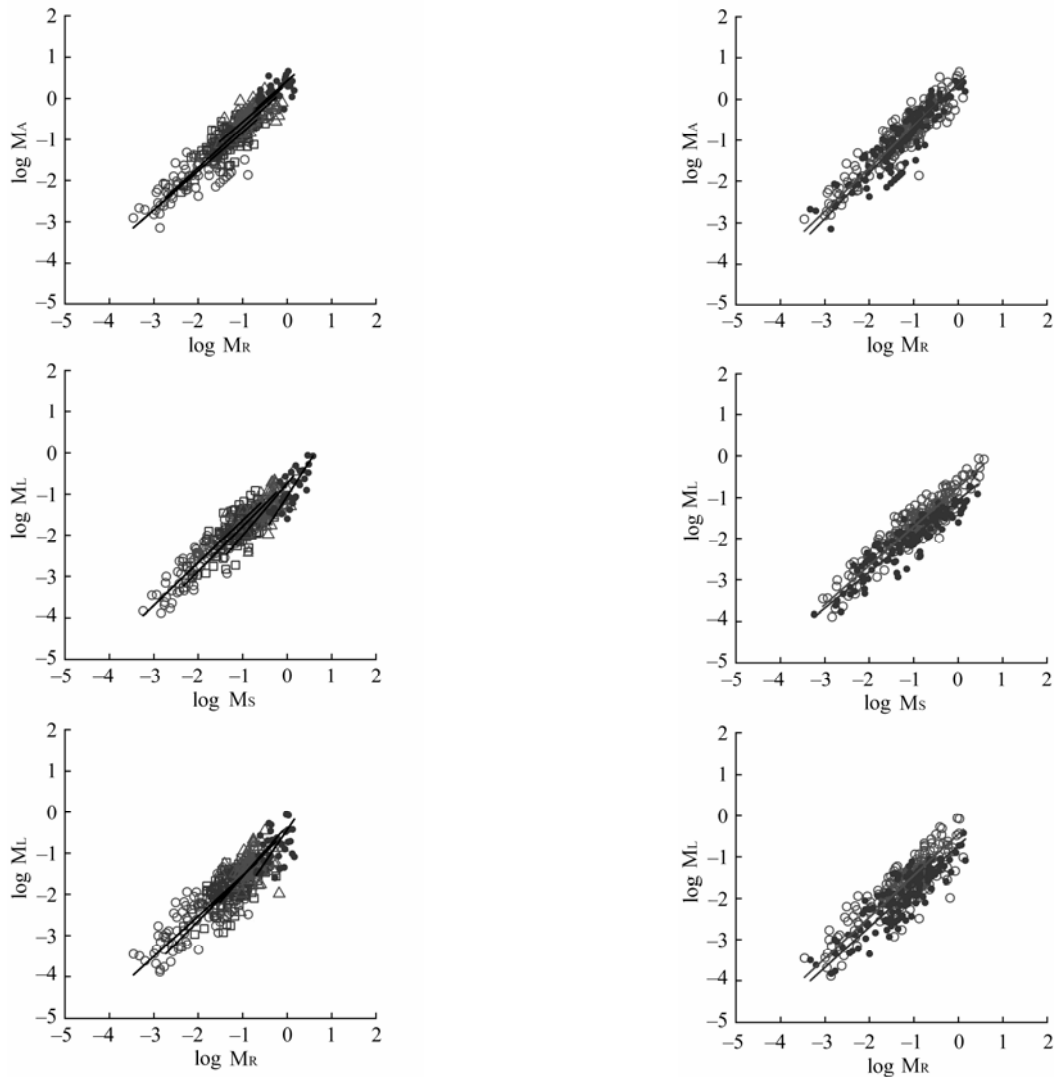
径级 Diameter class	样本数 <i>n</i>	回归常数 Regression constant			尺度系数 Scaling coefficient			<i>p</i>	<i>R</i> ²
		α	置信下限 Lower CI	置信上限 Upper CI	β	置信下限 Lower CI	置信上限 Upper CI		
地上-根 M_A-M_R									
A	96	0.125	-0.090	0.341	0.945	0.846	1.057	<0.001	0.704
B	136	0.272	0.136	0.407	0.979	0.879	1.090	<0.001	0.601
C	63	0.355	0.186	0.524	0.927	0.750	1.147	<0.001	0.300
D	32	0.429	0.311	0.546	0.975	0.724	1.313	<0.001	0.343
叶-茎 M_L-M_S									
A	96	-0.601	-0.774	-0.429	1.029	0.943	1.124	<0.001	0.815
B	136	-0.690	-0.826	-0.554	1.089	0.970	1.221	<0.001	0.546
C	63	-0.733	-0.876	-0.589	1.268	1.031	1.559	<0.001	0.339
D	32	-1.047	-1.168	-0.926	1.681	1.311	2.157	<0.001	0.545
叶-根 M_L-M_R									
A	96	-0.556	-0.802	-0.311	0.983	0.870	1.110	<0.001	0.644
B	136	-0.446	-0.629	-0.262	1.096	0.963	1.247	<0.001	0.422
C	63	-0.332	-0.582	-0.082	1.226	0.969	1.551	0.002	0.141
D	32	-0.429	-0.657	-0.201	1.586	1.129	2.227	0.036	0.138

α , regression constant; β , scaling coefficient. Lower CI, 2.5% confidence interval; Upper CI, 97.5% confidence interval. A, 0.1–1 cm; B, 1–2 cm; C, 2–3 cm; D, 3–6 cm. M_L , M_R , M_S are the dry mass of leaf, root and stem respectively; $M_A = M_L + M_S$.

表3 不同起源的灌丛中櫟木器官间异速生长关系(双对数尺度)
Table 3 Allometric relationships between organs of *Loropetalum chinense* in primary and secondary shrublands (in log-log scale)

起源 Origin	样本数 <i>n</i>	回归常数 Regression constant			尺度系数 Scaling coefficient			<i>p</i>	<i>R</i> ²
		α	置信下限 Lower CI	置信上限 Upper CI	β	置信下限 Lower CI	置信上限 Upper CI		
地上-根 M_A-M_R									
次生 Secondary	209	0.376	0.296	0.455	1.032	0.977	1.090	<0.001	0.840
原生 Primary	118	0.396	0.269	0.522	1.097	1.015	1.185	<0.001	0.822
叶-茎 M_L-M_S									
次生 Secondary	209	-0.745	-0.809	-0.681	0.949	0.898	1.002	<0.001	0.840
原生 Primary	118	-1.049	-1.129	-0.970	0.876	0.819	0.937	<0.001	0.867
叶-根 M_L-M_R									
次生 Secondary	209	-0.449	-0.549	-0.349	1.002	0.934	1.075	<0.001	0.735
原生 Primary	118	-0.726	-0.853	-0.600	0.983	0.902	1.072	<0.001	0.779

α , regression constant; β , scaling coefficient. Lower CI, 2.5% confidence interval; Upper CI, 97.5% confidence interval. M_A , M_L , M_R , M_S see Table 2.



径级 Diameter class: ○ A, 0.1–1 cm; □ B, 1–2 cm; △ C, 2–3 cm; ● D, 3–6 cm.

○ 次生起源 Secondary origin ● 原生起源 Primary origin

图2 不同径级的柃木器官间异速生长关系。M_L、M_S和M_R分别为叶干质量、茎干质量和根干质量，M_A = M_L + M_S。

Fig. 2 Allometric relationships between different organs of *Loropetalum chinense* in four basal diameter classes. M_L, M_S and M_R are the dry mass of leaf, stem and root, respectively; M_A = M_L + M_S.

图3 不同起源的灌丛中柃木器官间异速生长关系。M_A、M_L、M_R、M_S同图2。

Fig. 3 Allometric relationships between different organs of *Loropetalum chinense* in primary and secondary shrublands. M_A, M_L, M_R, M_S see Fig. 2.

显著较低。

2.2 柃木生物量在器官间的分配

不同径级和灌丛起源的柃木生物量在器官间的分配(叶质比、茎质比、根质比、根冠比)见图4、图5。随着径级的增大,柃木茎质比(0.50–0.64)逐渐增大,叶质比(0.12–0.08)、根质比(0.38–0.28)和根冠比(0.91–0.43)逐渐减小,柃木生长过程中生物量更多地分配到地上部分,而地上生物量又更多地分配到茎中。次生灌丛中柃木的根冠比为0.59,显著低于原生灌丛中柃木的根冠比0.76,柃木根冠比的差异

来源于叶质比和根质比的差异:次生灌丛中柃木的叶质比、根质比分别为0.12、0.33,原生灌丛中柃木的叶质比、根质比分别为0.07、0.36。

2.3 柃木异速生长和生物量分配与生境因子之间的关系

柃木器官间异速生长的尺度系数 β 与生境因子之间的相关性均不显著,仅回归常数 α 与部分生境因子之间存在显著相关性:地上-地下异速生长的回归常数 α 与灌木层盖度($r = 0.437, p < 0.05$)显著正相关,叶-茎异速生长的 α 与平均株高($r = -0.546, p < 0.001$)和坡度($r = -0.649, p < 0.001$)显著负相关,叶-

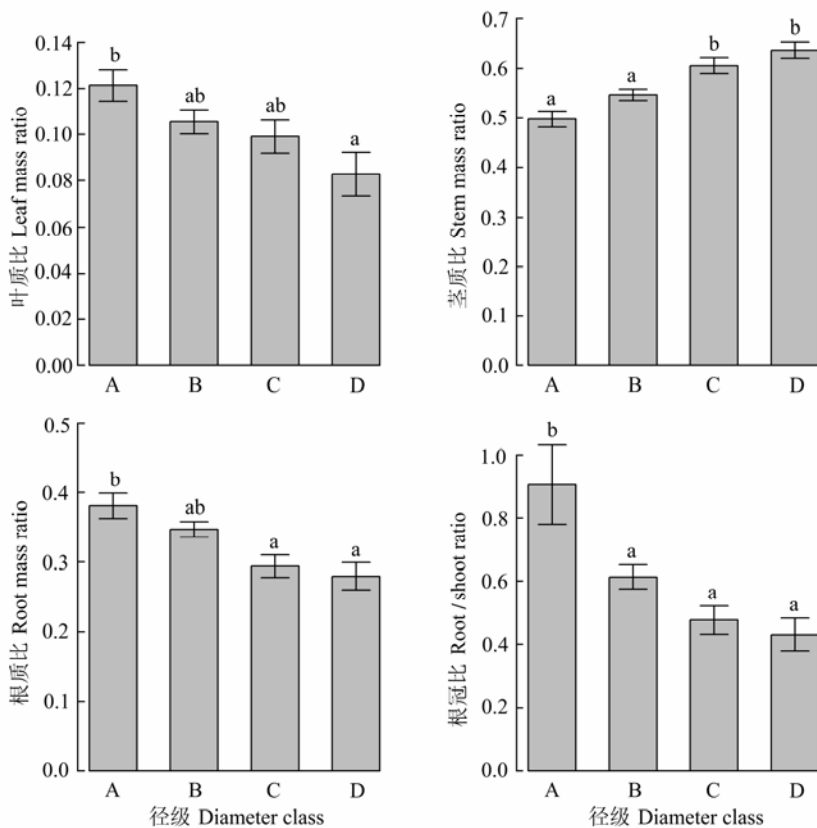


图4 不同径级的櫟木生物量在器官间的分配比例关系(平均值±标准偏差)。A, 0.1–1 cm; B, 1–2 cm; C, 2–3 cm; D, 3–6 cm。不同小写字母表示径级间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 4 Dry mass ratio of leaf, stem, root and the root to shoot ratio of *Loropetalum chinense* in four basal diameter classes (mean \pm SD). A, 0.1–1 cm; B, 1–2 cm; C, 2–3 cm; D, 3–6 cm; d, basal diameter. Different small letters indicate significant difference ($p < 0.05$) among diameter classes.

根异速生长的 α 与坡度($r = -0.497$, $p < 0.01$)显著负相关。

櫟木叶质比与坡度($r = -0.363$, $p < 0.05$)和平均株高($r = -0.557$, $p < 0.001$)显著负相关; 茎质比与平均株高($r = 0.532$, $p < 0.001$)正相关, 且达到极显著水平; 根质比与年平均气温($r = 0.338$, $p < 0.05$)显著正相关; 根叶比与坡度($r = 0.342$, $p < 0.05$)和年平均气温($r = 0.369$, $p < 0.05$)显著正相关; 根冠比与各生境因子的相关性均不显著。

逐步回归的结果表明, 灌木层盖度可解释櫟木地上-地下异速生长回归常数 α 19.1%的变异, 平均株高和坡度共同解释了叶-茎异速生长回归常数 α 63.8%的变异, 坡度可解释叶-根异速生长回归常数 α 24.7%的变异。平均株高可解释叶质比33.8%的变异、茎质比28.3%的变异, 年平均气温可解释根质比11.4%的变异, 坡度和年平均气温共同解释了根叶比28.8%的变异。

3 讨论

3.1 个体大小对櫟木异速生长和生物量分配的影响

个体大小是生物体一个最重要的特征, 植物生长过程中的形态特征与个体大小之间关系的数学表达(log-log)构成了异速生长理论的基本内容(Niklas, 2004)。大量的研究结果支持了异速生长理论的统一性(Enquist & Niklas, 2002), 但同时也存在争议, 其普适性仍需更多实测数据验证。生物量在不同器官间的分配比例存在显著差异时, 器官间异速生长并不一定表现出差异, 仅研究生物量在器官间的分配比例可能掩盖了许多实质性的问题(Fan *et al.*, 2009), 因此需同时结合生物量分配的比例关系和器官间的异速生长(Weiner, 2004)才能阐明植物生物量的分配特征。

本研究中櫟木器官间的异速生长关系并不完全支持生物量异速分配假说。地上-地下相对生长关系

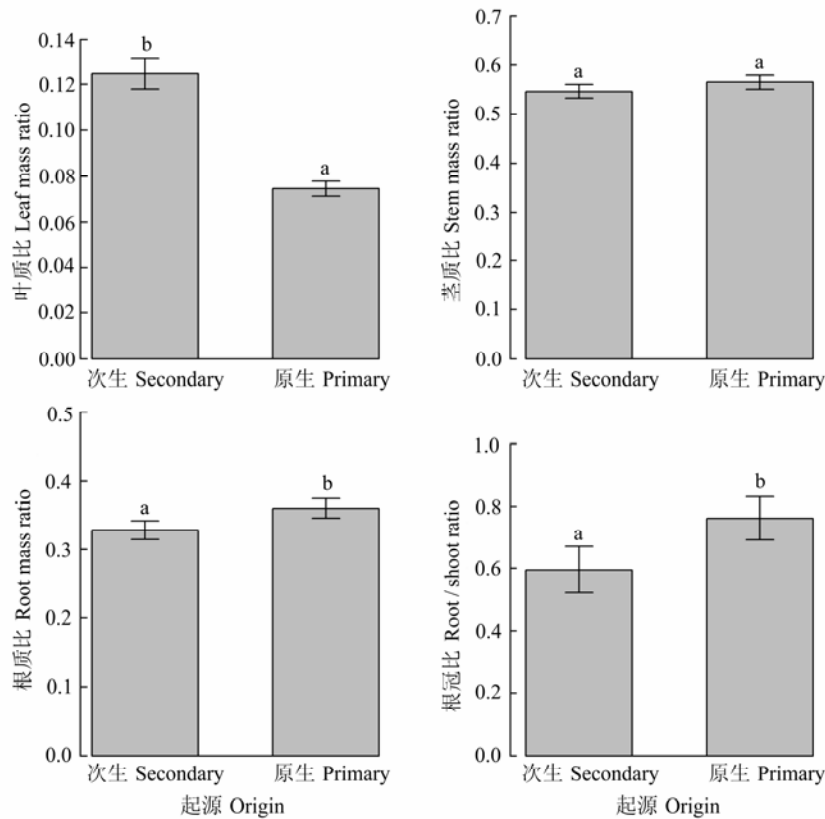


图5 不同起源的灌丛中櫟木生物量在器官间的分配比例关系(平均值±标准偏差)。不同小写字母表示不同起源间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 5 Dry mass ratio of leaf, stem, root and the root to shoot ratio of *Loropetalum chinense* in primary and secondary shrub lands (mean \pm SD). Different small letters indicate significant difference ($p < 0.05$) among different regeneration origins.

为等速生长,其相对生长的回归常数 α 随径级的增加有增大的趋势(Cheng & Niklas, 2007),因此生长过程中生物量向根系的分配减少,根冠比降低(Weiner, 2004; 杨昊天等, 2013)。较小径级的櫟木个体叶-茎和叶-根的相对生长关系为等速生长,符合异速分配假说关于幼龄个体器官间相对生长关系的预测(Cheng & Niklas, 2007; Enquist *et al.*, 2007),但随着径级增大叶的相对生长增加,表明个体在生长过程中对光合产物的需求增加,光照可能成为个体生长的限制因子,需要增加叶的相对生长以获取更多的同化产物,地上生物量的分配符合最优分配假说。同时,叶-茎相对生长的 α 和叶质比随径级增大均有减小的趋势,说明櫟木生物量向叶的分配更多地受到生长初期叶-茎间相对生长的影响。同根和茎干相比,叶所占个体生物量的比例较小(Shipley & Meziane, 2002),但其生长过程更为复杂,对生物量分配具有重要影响。

3.2 灌丛起源对櫟木异速生长和生物量分配的影响

由于人类活动的干扰破坏(放牧、砍伐、火烧等),

原生植被不断减少,次生灌丛植被逐渐增加(谢晋阳和陈灵芝, 1997)。不同的林分起源反映了植物生长环境遭受干扰的差异,对生物量分配具有重要影响(Wang *et al.*, 2008; Zhang *et al.*, 2015)。但是,在以往的灌丛生物量研究中,很少考虑干扰对植物器官间异速生长和生物量分配的影响。

原生和次生灌丛中櫟木地上-地下相对生长关系一致,均为等速生长;叶-茎和叶-根相对生长关系也符合或接近等速生长,但次生灌丛中櫟木叶的相对生长大于茎和根。因此在次生灌丛中櫟木生物量更多分配到叶,在原生灌丛中则更多分配到根,与中国森林生物量分配研究中的趋势(Zhang *et al.*, 2015)一致。这种分配策略表明,在原生灌丛中櫟木通过增加对地下资源的获取以维持其在群落中的优势地位;在受到干扰的灌丛中櫟木需要更多的光合同化产物以维持其更高的生长速率。

3.3 櫟木异速生长和生物量分配与生境因子之间的关系

櫟木器官间异速生长关系的尺度系数 β 在不同

的生境因子梯度上没有表现出差异(Yang & Luo, 2011), 但回归常数 α 受到不同环境因子的影响, 生物量分配表现出对生境条件的适应(Cheng & Niklas, 2007)。随着灌木层盖度的增加, 生物量向地上部分的分配增加, 以增强对光照的竞争(Ryser & Eek, 2000; Perkins & Owens, 2003); 平均株高和坡度的增加, 减弱了个体对光照的竞争, 地上生物量向叶的分配减少, 从而更多地用于茎干生长, 以维持在群落中的优势地位; 与Yang和Luo (2011)对森林生态系统的研究结果不同, 随着年平均气温的升高, 蒸腾作用增强, 个体通过增加生物量向根系的分配以增强获取土壤水分的能力; 随坡度增加, 植物需要分配更多的生物量到根系以增强其固着能力, 防止倾倒。与Fan等(2008)的盆栽试验和Bessler等(2009)研究的草原生物量分配结果不同, 灌木生物量向根系的分配并未受到物种丰富度的影响。年降水量和生长季节降水量的变化对灌木生物量在各器官间的分配格局没有显著影响。因此, 并不是所有的环境限制都对灌木生物量分配产生影响, 灌木生物量的分配策略在一定程度上支持了最优分配假说(McConnaughay & Coleman, 1999; McCarthy & Enquist, 2007)。

4 结论

本研究分析了灌木器官间异速生长和生物量在不同器官间的分配以及与个体大小、灌丛起源和其他生境因子之间的关系, 并验证了生物量最优分配假说和异速分配假说在灌木生长中的适用性。灌木器官间(地上-地下、叶-茎、叶-根)的相对生长关系为等速生长, 叶-茎和叶-根的相对生长关系符合异速分配假说关于幼龄个体异速生长的预测。个体大小、灌丛起源、灌木层盖度、坡度和年平均气温主要通过影响灌木生长初期器官间的相对生长来影响生物量在不同器官间的分配, 灌木生物量的分配策略在一定程度上支持了最优分配假说。

基金项目 中国科学院战略性先导科技专项(XDA-05050302)。

参考文献

Bessler H, Temperton VM, Roscher C, Buchmann N, Schmid B, Schulze ED, Weisser WW, Engels C (2009). Above-ground overyielding in grassland mixtures is associated with reduced biomass partitioning to belowground organs.

Ecology, 90, 1520–1530.

Cheng DL, Niklas KJ (2007). Above- and below-ground biomass relationships across 1534 forested communities. *Annals of Botany*, 99, 95–102.

Coomes DA (2006). Challenges to the generality of WBE theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 593–596.

Duncanson LI, Dubayah RO, Enquist BJ (2015). Assessing the general patterns of forest structure: Quantifying tree and forest allometric scaling relationships in the United States. *Global Ecology and Biogeography*, 24, 1465–1475.

Enquist BJ, Kerkhoff AJ, Stark SC, Swenson NG, McCarthy MC, Price CA (2007). A general integrative model for scaling plant growth, carbon flux, and functional trait spectra. *Nature*, 449, 218–222.

Enquist BJ, Niklas KJ (2001). Invariant scaling relations across tree-dominated communities. *Nature*, 410, 655–660.

Enquist BJ, Niklas KJ (2002). Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants. *Science*, 295, 1517–1520.

Fan FL, Zhang FS, Qu Z, Lu YH (2008). Plant carbon partitioning below ground in the presence of different neighboring species. *Soil Biology & Biochemistry*, 40, 2266–2272.

Fan JW, Wang K, Harris W, Zhong HP, Hu ZM, Han B, Zhang WY, Wang JB (2009). Allocation of vegetation biomass across a climate-related gradient in the grasslands of Inner Mongolia. *Journal of Arid Environments*, 73, 521–528.

Hu HF, Wang ZH, Liu GH, Fu BJ (2006). Vegetation carbon storage of major shrublands in China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 30, 539–544. (in Chinese with English abstract) [胡会峰, 王志恒, 刘国华, 傅博杰 (2006). 中国主要灌丛植被碳储量. *植物生态学报*, 30, 539–544.]

Luken JO (1988). Population structure and biomass allocation of the naturalized shrub *Lonicera maackii* (Rupr.) Maxim. in forest and open habitats. *The American Midland Naturalist*, 119, 258–267.

McCarthy MC, Enquist BJ (2007). Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation. *Functional Ecology*, 21, 713–720.

McConnaughay KDM, Coleman JS (1999). Biomass allocation in plants: Ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. *Ecology*, 80, 2581–2593.

Nie XQ, Yang YH, Yang LC, Zhou GY (2016). Above- and belowground biomass allocation in shrub biomes across the northeast Tibetan Plateau. *PLOS ONE*, 11, e0154251. doi: 10.1371/journal.pone.0154251.

Niklas KJ (2004). Plant allometry: Is there a grand unifying theory? *Biological Reviews*, 79, 871–889.

Perkins SR, Owens MK (2003). Growth and biomass allocation of shrub and grass seedlings in response to predicted changes in precipitation seasonality. *Plant Ecology*, 168,

doi: 10.17521/cjpe.2016.0217

- 107–120.
- Poorter H, Niklas KJ, Reich PB, Oleksyn J, Poot P, Mommer L (2012). Biomass allocation to leaves, stems and roots: Meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, 193, 30–50.
- Robinson D (2004). Scaling the depths: Below-ground allocation in plants, forests and biomes. *Functional Ecology*, 18, 290–295.
- Ryser P, Eek L (2000). Consequences of phenotypic plasticity vs. interspecific differences in leaf and root traits for acquisition of aboveground and belowground resources. *American Journal of Botany*, 87, 402–411.
- Sack L, Maranon T, Grubb PJ (2002). Global allocation rules for patterns of biomass partitioning. *Science*, 296, 1923a.
- Shipley B, Meziane D (2002). The balanced-growth hypothesis and the allometry of leaf and root biomass allocation. *Functional Ecology*, 16, 326–331.
- Wang XP, Fang JY, Zhu B (2008). Forest biomass and root-shoot allocation in northeast China. *Forest Ecology and Management*, 255, 4007–4020.
- Warton DI, Wright IJ, Falster DS, Westoby M (2006). Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 81, 259–291.
- Weiner J (2004). Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6, 207–215.
- Xie JY, Chen LZ (1997). The studies of some aspects of biodiversity on scrubs in the warm temperate zone in China. *Acta Phytocologica Sinica*, 21, 197–207. (in Chinese with English abstract) [谢晋阳, 陈灵芝 (1997). 中国暖温带若干灌丛群落多样性问题的研究. 植物生态学报, 21, 197–207.]
- Yang HT, Li XR, Liu LC, Jia RL, Wang ZJ, Li XJ, Li G (2013). Biomass allocation patterns of four shrubs in desert grassland. *Journal of Desert Research*, 33, 1340–1348. (in Chinese with English abstract) [杨昊天, 李新荣, 刘立超, 贾荣亮, 王增加, 李小军, 李刚 (2013). 荒漠草地4种灌木生物量分配特征. 中国沙漠, 33, 1340–1348.]
- Yang YH, Luo YQ (2011). Isometric biomass partitioning pattern in forest ecosystems: Evidence from temporal observations during stand development. *Journal of Ecology*, 99, 431–437.
- Zhang H, Wang KL, Xu XL, Song TQ, Xu YF, Zeng FP (2015). Biogeographical patterns of biomass allocation in leaves, stems, and roots in China's forests. *Scientific Reports*, 5, 15997. doi: 10.1038/srep15997.
- Zhou HK, Zhou L, Zhao XQ, Sheng ZX, Li YN, Zhou XM, Yan ZL, Liu W (2002). Study of formation pattern of below-ground biomass in *Potentilla fruticosa* shrub. *Acta Prataculturae Sinica*, 11, 59–65. (in Chinese with English abstract) [周华坤, 周立, 赵新全, 沈振西, 李英年, 周兴民, 严作良, 刘伟 (2002). 金露梅灌丛地下生物量形成规律的研究. 草业学报, 11, 59–65.]

特邀编委: 陈 槐 责任编辑: 李 敏

返回目录

山西芦芽山14种常见灌木生物量模型及生物量分配

罗永开^{1,2} 方精云¹ 胡会峰^{1*}

¹中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; ²中国科学院大学, 北京 100049

摘要 灌木生物量模型是估算灌木生物量的重要方法, 而灌木生物量在各器官间的分配是其适应周围环境的重要体现。基于对山西芦芽山地区14种常见灌木的各器官(根、茎和叶)、地上和总生物量, 以及基径、树高、冠幅的测定, 建立了各器官、地上及总生物量的最优估算模型, 探究了各器官生物量与总生物量(如叶质比、茎质比及根质比)及地上-地下生物量(根冠比)的关系。结果表明: (1) 总体而言, 幂函数和线性函数对这些灌木生物量的估测效果较好。(2) 生长低矮、分枝数多的灌木种采用冠幅面积估测生物量效果较好; 生长直立或分枝数少的灌木种采用总基径的平方与茎干高度乘积估测生物量效果较好; 其他介于两者之间的灌木种采用冠幅体积估测生物量效果较好。(3) 14种灌木的平均根冠比是0.61, 叶质比0.17, 茎质比0.48, 根质比0.35; 此外, 带刺灌木种除叶质比显著大于不带刺灌木种外, 茎质比、根质比和根冠比都显著小于不带刺灌木种。

关键词 灌木; 生物量; 芦芽山; 叶质比; 根冠比

引用格式: 罗永开, 方精云, 胡会峰 (2017). 山西芦芽山14种常见灌木生物量模型及生物量分配. 植物生态学报, 41, 115–125. doi: 10.17521/cjpe.2016.0131

Biomass estimation models and allocation patterns of 14 shrub species in Mountain Luya, Shanxi, China

LUO Yong-Kai^{1,2}, FANG Jing-Yun¹, and HU Hui-Feng^{1*}

¹State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; and ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract

Aims Shrub species have evolved specific strategies to regulate biomass allocation among various organs or between above- and belowground biomass and shrub biomass model is an important approach to estimate biomass allocation among different shrub species. This study was designed to establish the optimal estimation models for each organ (leaf, stem, and root), aboveground and total biomass of 14 common shrub species in Mountain Luya, Shanxi Province, China. Furthermore, we explored biomass allocation characteristics of these shrub species by using the index of leaf biomass fraction (leaf to total biomass), stem biomass fraction (stem to total biomass), root biomass fraction (root to total biomass), and root/shoot ratio (R/S) (belowground to aboveground biomass).

Methods We used plant height, basal diameter, canopy diameter and their combination as variables to establish the optimal biomass estimation models for each shrub species. In addition, we used the ratios of leaf, stem, root to total biomass, and belowground to aboveground biomass to explore the difference of biomass allocation patterns of 14 shrub species.

Important findings Most of biomass estimation models could be well expressed by the exponential and linear functions. Biomass for shorter shrub species with more stems could be better estimated by canopy area; biomass for taller shrub species with less stems could be better estimated by the sum of the square of total base diameter multiply stem height; and biomass for the rest shrub species could be better estimated by canopy volume. The averaged value for these shrub species was 0.61, 0.17, 0.48, and 0.35 for R/S, leaf biomass fraction, stem biomass fraction, and root biomass fraction, respectively. Except for leaf biomass fraction, R/S, stem biomass fraction, and root biomass fraction for shrubs with thorn was significantly greater than that for shrubs without thorn.

Key words shrub; biomass; Mountain Luya; leaf biomass fraction; root/shoot ratio

Citation: Luo YK, Fang JY, Hu HF (2017). Biomass estimation models and allocation patterns of 14 shrub species in Mountain Luya, Shanxi, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 115–125. doi: 10.17521/cjpe.2016.0131

收稿日期Received: 2016-04-11 接受日期Accepted: 2016-07-23

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: huihu@ibcas.ac.cn)

生物量是生态系统生产力的主要组成成分,对生态系统功能体现和群落结构形成都起着重要作用(Bloom *et al.*, 1985; 刘长成等, 2009)。灌木作为陆地生态系统一种重要的生活型,以较强的抗逆性及特殊的形态特征在全球陆地广泛分布,它不仅在保持水土、防风固沙等方面有着不可替代的作用,而且是陆地生态系统物质循环和能量流动的重要组成部分(俞海生等, 2003)。灌木生物量作为灌木群落和生态系统研究的重要指标,它不仅是灌木与乔木幼苗竞争能力的反映,而且反映了灌丛生态系统对周围环境的适应。刈割法是研究灌木生物量的一种方法,但这种方法费事费力,破坏性较大。通过建立生物量和灌木形态指标之间的关系来估测灌木的生物量,是现在常用的估算灌木生物量的方法。关于灌木生物量模型,国外如Whittaker (1982)对灌丛的净生产力和生物量有过研究,Salis等(2006)对巴西稀树草原灌木地上生物量建立过模型。国内较早见于姜凤岐和卢凤勇(1982)对小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)等少数几种灌木的地上生物量建立过生物量方程。之后,关于灌木生物量模型的研究陆续出现(陈遐林等, 2002; 张海清等, 2005; 蔡哲等, 2006; 方精云等, 2006; 曾慧卿等, 2006, 2007; 林伟等, 2010)。通过数理分析得到的最佳生物量方程不仅为灌木生物量的连续监测提供了可能,而且可用于对类似环境灌木生物量的估算(曾慧卿等, 2006)。

生物量分配是表征植物生理过程的重要指标(Enquist & Niklas, 2002),主要受植物的遗传特性、环境条件、个体大小、植物功能型的影响,因而在不同环境与生长压力下植物有不同的生长特性与物质分配规律(程栋梁, 2007; 李旭东等, 2012; Pooter *et al.*, 2012)。

目前关于生物量分配的研究多集中于乔木,而有关灌木生物量分配的研究较少。雷蕾(2012)对祁连山高山灌丛生物量分配有过研究,刘兴良等(2006)探讨过川滇高山栎(*Quercus aquifolioides*)灌丛地上生物量分配的特征。相比于乔木,灌木所处的环境往往较为干旱、贫瘠。为适应所处环境,灌木往往会呈现带刺、根深等特殊的形态特征(易海燕, 2010)。因此,刺不仅是植物防御敌害的生存策略,而且是植物对于干旱环境适应的一种形态特征。而生长在较为干旱环境中的带刺与不带刺灌木之间生物量分配是否有差异,带刺灌木是否改变了生物

量分配策略的研究目前较为少见。

芦芽山自然保护区位于山西省忻州市,保护区内植被类型丰富,森林覆盖率达到58.8%,灌木种类较多,但关于当地灌木生物量估测及生物量分配方面的研究鲜有报道。为准确评估保护区内的森林资源,为保护区内灌丛生态系统生物量的持续调查提供依据,本研究通过调查保护区内14种常见灌木的形态因子与生物量,建立了保护区内14种常见灌木的最优生物量估算模型;此外,还对这些灌木种各器官间的生物量分配规律及带刺与不带刺灌木种之间的生物量分配差异进行了探讨。这些研究一方面为保护区估算灌木群落生物量提供了准确、简洁的方法,另一方面有助于完善对灌木生物量分配规律的认识。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

山西芦芽山国家级自然保护区位于山西省吕梁山脉北端,地处宁武、五寨、岢岚三县的交界处,111.83°–112.09° E, 38.59°–38.75° N,区内最高海拔为主峰芦芽山2 787 m,最低海拔1 346 m,年平均气温4–7 °C,年降水量500–600 mm,无霜期90–120天。该区土壤分布复杂,区域东部是黄土母质发育而成的灰褐土,西部以褐土为主。随海拔高度的升高,土壤呈现垂直地带性,依次为山地褐土、山地淋溶褐土、棕色森林土和亚高山草甸土。芦芽山植被具有明显的垂直地带性,从山麓到山顶依次为森林草原带、落叶阔叶林带、针阔叶混交林带、寒温性针叶林带、亚高山灌丛草甸带。芦芽山东麓西麓基带不同,东麓基带为森林草原带,西麓基带为落叶阔叶林带。沿海拔梯度,保护区内优势的灌丛群落主要有沙棘(*Hippophae rhamnoides*)灌丛、山刺玫(*Rosa davurica*)灌丛、绣线菊(*Spiraea* spp.)灌丛、虎榛子(*Ostryopsis davidiana*)灌丛、蒙古荚蒾(*Viburnum mongolicum*)灌丛、金花忍冬(*Lonicera chrysantha*)灌丛、银露梅(*Potentilla glabra*)灌丛和鬼箭锦鸡儿(*Caragana jubata*)灌丛(张金屯, 1989)。

1.2 样品采集方法

所有样品均采自于2014年7月,选取芦芽山自然保护区内14种常见灌木作为研究对象,即沙棘、三裂绣线菊(*Spiraea trilobata*)、土庄绣线菊(*S. pubescens*)、黄刺玫(*Rosa xanthina*)、虎榛子、榛(*Corylus*

heterophylla)、金花忍冬、蒙古荚蒾、唐古特忍冬 (*Lonicera tangutica*)、复盆子 (*Rubus idaeus*)、银露梅、山刺玫、刺果茶藨子 (*Ribes burejense*) 和鬼箭锦鸡儿, 14 种灌木取样点的群落类型都为灌丛群落。14 种灌木采样调查基本信息见表 1。MacDicken (1997)^①认为对于区域性生物量表的建立需要 30–100 株样木, 如果每个径级的样木均匀分布的话, 30 株样木是最合适的。因此我们在每种灌木分布较为集中的区域从小到大调查 30 株样木。其中鬼箭锦鸡儿为贴地生长, 银露梅和三裂绣线菊地上分枝数极多, 难以调查其基径, 只调查其冠幅(取最大直径和最小直径的平均值)和株高, 其余 11 种灌木调查株高、冠幅以及每株灌木地上所有分枝的基径用以求得每株的总基径。测量完毕后将植株整株挖出, 深度为根系分布所达范围。将植株分根、茎、叶三部分储存, 所有样品带回实验室在 65 °C 烘箱内烘干至恒质量, 测得相应的干质量。模型参数的实测区间和相应的生物量见附录 I。

1.3 数据处理分析

用 SPSS 20.0 软件进行生物量模型的拟合。选取总基径 (D)、株高 (H)、冠幅 (C)、冠幅面积 ($A = \pi(C/2)^2$)、冠幅体积 ($V = A \times H$)、总基径平方与株高乘积 (D^2H) 为变量, 对各器官、地上和总生物量进行模型拟合。模型采用以下 3 种类型:

$$W = a + bX \quad (1)$$

$$W = a + b \ln X \quad (2)$$

$$W = aX^b \quad (3)$$

其中 W 表示预测变量(本文中指各类生物量), X 表示拟合变量(如株高、冠幅等), a 、 b 表示拟合参数。根据决定系数 (R^2)、估计值的标准误差 (SEE) 以及平均预估误差 (MPE) 的大小及回归检验显著水平 (p 值) 来评价模型的优劣(曾伟生和唐守正, 2011)。从中选出拟合度最好、相关最密切的数学模型作为生物量的估算模型。生物量分叶生物量 $W_{叶}$ 、茎生物量 $W_{茎}$ 、根生物量 $W_{根}$ 、地上生物量 $W_{地上}$ 和总生物量 $W_{总}$ 。

生物量分配测定指标包括: 根冠比(地下生物量/地上生物量)、叶质比(叶生物量/总生物量)、茎质比(茎生物量/总生物量)和根质比(根生物量/总生物量)。分别根据灌木是否带刺对 14 种灌木进行分类, 将物种作为随机变量, 对不同种类灌木的根冠比、叶质比、茎质比和根质比采用单因素方差分析比较其差异, 所有的数据处理和分析在 Excel 2010 和 SPSS 20.0 中完成。

2 结果

2.1 生物量模型的拟合

经回归分析, 建立了 14 种灌木 3 个器官、地上及总生物量的最优生物量拟合模型(表 2)。除复盆子的叶生物量模型外, 14 种灌木的最优生物量模型均为幂函数或线性函数。冠幅面积 (A)、冠幅体积 (V)、

表 1 芦芽山 14 种灌木调查基本信息表

Table 1 The basic information of 14 shrub species in Mountain Luya

物种 Species	经度 Longitude (E)	纬度 Latitude (N)	海拔 Elevation (m)	科 Family	属 Genus	是否带刺 Thorn
沙棘 <i>Hippophae rhamnoides</i>	112.01°	38.68°	1 499.8	胡颓子科 Elaeagnaceae	沙棘属 <i>Hippophae</i>	是 Yes
三裂绣线菊 <i>Spiraea trilobata</i>	111.99°	38.69°	1 535.6	蔷薇科 Rosaceae	绣线菊属 <i>Spiraea</i>	否 No
黄刺玫 <i>Rosa xanthina</i>	111.99°	38.69°	1 535.6	蔷薇科 Rosaceae	蔷薇属 <i>Rosa</i>	是 Yes
虎榛子 <i>Ostryopsis davidiana</i>	111.99°	38.69°	1 535.6	桦木科 Betulaceae	虎榛子属 <i>Ostryopsis</i>	否 No
榛 <i>Corylus heterophylla</i>	111.99°	38.69°	1 535.6	桦木科 Betulaceae	榛属 <i>Corylus</i>	否 No
土庄绣线菊 <i>Spiraea pubescens</i>	111.98°	38.72°	1 659.9	蔷薇科 Rosaceae	绣线菊属 <i>Spiraea</i>	否 No
金花忍冬 <i>Lonicera chrysantha</i>	111.92°	38.65°	1 778.4	忍冬科 Caprifoliaceae	忍冬属 <i>Lonicera</i>	否 No
蒙古荚蒾 <i>Viburnum mongolicum</i>	111.92°	38.65°	1 780.0	忍冬科 Caprifoliaceae	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	否 No
唐古特忍冬 <i>Lonicera tangutica</i>	111.92°	38.65°	1 780.0	忍冬科 Caprifoliaceae	忍冬属 <i>Lonicera</i>	否 No
复盆子 <i>Rubus idaeus</i>	111.92°	38.65°	1 780.0	蔷薇科 Rosaceae	悬钩子属 <i>Rubus</i>	是 Yes
银露梅 <i>Potentilla glabra</i>	111.96°	38.72°	1 812.2	蔷薇科 Rosaceae	委陵菜属 <i>Potentilla</i>	否 No
山刺玫 <i>Rosa davurica</i>	111.95°	38.71°	1 874.3	蔷薇科 Rosaceae	蔷薇属 <i>Rosa</i>	是 Yes
刺果茶藨子 <i>Ribes burejense</i>	111.95°	38.71°	1 891.1	虎耳草科 Saxifragaceae	茶藨子属 <i>Ribes</i>	是 Yes
鬼箭锦鸡儿 <i>Caragana jubata</i>	111.86°	38.73°	2 602.2	豆科 Leguminosae	锦鸡儿属 <i>Caragana</i>	是 Yes

① MacDicken KG (1997). A guide to monitoring carbon storage in forestry and agroforestry projects. Forest Carbon Monitoring Program, Winrock International Institute for Agricultural Development.

表2 14种灌木总生物量(W_{Total})、地上生物量($W_{Aboveground}$)、根生物量(W_{Root})、茎生物量(W_{Stem})、叶生物量(W_{Leaf})的最佳拟合模型($n = 30$)
Table 2 The best estimation models for total biomass (W_{Total}), aboveground biomass ($W_{Aboveground}$), root biomass (W_{Root}), stem biomass (W_{Stem}), and leaf biomass (W_{Leaf}) of 14 shrub species ($n = 30$)

物种名 Species	最佳方程 Best model	最佳变量 Best variable	参数a Parameter variable a	参数b Parameter variable b	平均预估误差 Mean prediction error (MPE) (%)	估计值的标准误差 Standard error of estimate (SEE)	R^2	p
沙棘 <i>Hippophae rhamnoides</i>	$W_{Total} = aD_i^2H + b$	D_i^2H	0.002 0	52.34	15.48	94.78	0.91	<0.001
	$W_{Aboveground} = aD_i^2H + b$	D_i^2H	0.002 0	40.77	17.42	85.18	0.90	<0.001
	$W_{Root} = aD_i^2H + b$	D_i^2H	0.000 4	11.58	12.24	15.12	0.93	<0.001
	$W_{Stem} = aD_i^2H + b$	D_i^2H	0.001 0	30.06	18.10	69.05	0.89	<0.001
	$W_{Leaf} = aD_i^2H + b$	D_i^2H	0.000 4	10.71	17.27	18.55	0.88	<0.001
三裂绣线菊 <i>Spiraea trilobata</i>	$W_{Total} = aV^b$	V	0.049 0	0.66	0.40	0.83	0.45	<0.001
	$W_{Aboveground} = aV^b$	V	0.022 0	0.69	0.64	0.85	0.46	<0.001
	$W_{Root} = aV^b$	V	0.030 0	0.60	1.17	0.86	0.39	<0.001
	$W_{Stem} = aV^b$	V	0.012 0	0.72	0.95	0.96	0.42	<0.001
	$W_{Leaf} = aV^b$	V	0.005 0	0.70	2.57	0.85	0.46	<0.001
黄刺玫 <i>Rosa xanthina</i>	$W_{Total} = aV^b$	V	0.005 0	0.88	0.07	0.34	0.90	<0.001
	$W_{Aboveground} = aV^b$	V	0.003 0	0.88	0.11	0.32	0.93	<0.001
	$W_{Root} = aV^b$	V	0.005 0	0.77	0.29	0.50	0.80	<0.001
	$W_{Stem} = aV^b$	V	0.002 0	0.89	0.16	0.35	0.92	<0.001
虎榛子 <i>Ostryopsis davidiana</i>	$W_{Total} = aV + b$	V	0.001 0	9.28	13.66	29.28	0.90	<0.001
	$W_{Aboveground} = aV + b$	V	0.000 8	6.25	12.87	19.43	0.91	<0.001
	$W_{Root} = aV + b$	V	0.000 2	3.03	16.66	10.56	0.86	<0.001
	$W_{Stem} = aV + b$	V	0.000 6	2.93	16.70	17.86	0.87	<0.001
榛 <i>Corylus heterophylla</i>	$W_{Total} = a(D_i^2H)^b$	D_i^2H	0.145 0	0.64	0.10	0.32	0.86	<0.001
	$W_{Aboveground} = aV^b$	V	0.000 1	1.15	0.17	0.34	0.85	<0.001
	$W_{Root} = a(D_i^2H)^b$	D_i^2H	0.032 0	0.68	0.30	0.34	0.86	<0.001
	$W_{Stem} = a(D_i^2H)^b$	D_i^2H	0.031 0	0.71	0.28	0.40	0.82	<0.001
土庄绣线菊 <i>Spiraea pubescens</i>	$W_{Total} = aV + b$	V	0.001 0	18.90	13.81	38.03	0.89	<0.001
	$W_{Aboveground} = aV + b$	V	0.002 0	8.02	12.84	22.11	0.91	<0.001
	$W_{Root} = aV^b$	V	0.020 0	0.74	0.44	0.45	0.78	<0.001
	$W_{Stem} = aV + b$	V	0.002 0	6.18	12.95	20.92	0.92	<0.001
金花忍冬 <i>Lonicera chrysantha</i>	$W_{Total} = a(D_i^2H)^b$	D_i^2H	0.011 0	0.53	4.33	0.46	0.71	<0.001
	$W_{Aboveground} = a(D_i^2H)^b$	D_i^2H	0.023 0	0.53	0.16	0.40	0.83	<0.001
	$W_{Root} = aD_i^2H + b$	D_i^2H	0.000 5	43.22	25.05	67.14	0.76	<0.001
	$W_{Stem} = a(D_i^2H)^b$	D_i^2H	0.136 0	0.56	0.20	0.41	0.83	<0.001
蒙古荚蒾 <i>Viburnum mongolicum</i>	$W_{Total} = aD_i^2H + b$	D_i^2H	0.000 1	9.08	18.23	8.19	0.78	<0.001
	$W_{Aboveground} = aV^b$	V	0.006 0	0.88	0.12	0.32	0.92	<0.001
	$W_{Root} = aV^b$	V	0.003 0	0.90	0.21	0.34	0.92	<0.001
	$W_{Stem} = aV^b$	V	0.002 0	0.84	0.70	0.66	0.72	<0.001
唐古特忍冬 <i>Lonicera tangutica</i>	$W_{Total} = aV^b$	V	0.001 0	0.91	0.34	0.47	0.91	<0.001
	$W_{Aboveground} = aV^b$	V	0.000 3	0.89	1.94	0.50	0.85	<0.001
	$W_{Root} = a(D_i^2H)^b$	D_i^2H	0.200 0	0.54	0.30	0.34	0.80	<0.001
	$W_{Aboveground} = aV^b$	V	0.007 0	0.80	0.49	0.33	0.84	<0.001
唐古特忍冬 <i>Lonicera tangutica</i>	$W_{Root} = aD_i^2H + b$	D_i^2H	0.000 4	6.22	11.48	5.13	0.73	<0.001

表2 (续) Table 2 (continued)

物种名 Species	最佳方程 Best model	最佳变量 Best variable	参数a Parameter variable a	参数b Parameter variable b	平均预估误差 Mean prediction error (MPE) (%)	估计值的标准误差 Standard error of estimate (SEE)	R ²	p
唐古特忍冬 <i>Lonicera tangutica</i>	$W_{Stem} = a(D_i^2H)^b$	D_i^2H	0.063 0	0.59	0.74	0.41	0.77	<0.001
	$W_{Leaf} = aV^b$	V	0.005 0	0.68	2.30	0.29	0.81	<0.001
复盆子 <i>Rubus idaeus</i>	$W_{Total} = aV + b$	V	0.000 6	12.52	10.18	6.76	0.84	<0.001
	$W_{Aboveground} = aV + b$	V	0.000 4	10.71	10.63	5.59	0.80	<0.001
	$W_{Root} = aV + b$	V	0.000 0	1.81	13.92	1.92	0.83	<0.001
	$W_{Stem} = aV + b$	V	0.000 2	4.59	14.17	3.43	0.73	<0.001
	$W_{Leaf} = a \ln V + b$	V	14.166 0	-69.23	11.41	3.24	0.77	<0.001
银露梅 <i>Potentilla glabra</i>	$W_{Total} = aA + b$	A	0.131 0	-6.74	19.50	42.11	0.82	<0.001
	$W_{Aboveground} = aA + b$	A	0.077 0	-2.81	19.75	25.62	0.81	<0.001
	$W_{Root} = aA + b$	A	0.054 0	-3.93	22.54	19.43	0.78	<0.001
	$W_{Stem} = aA + b$	A	0.068 0	-3.26	20.73	23.16	0.80	<0.001
	$W_{Leaf} = aA + b$	A	0.010 0	0.44	20.89	3.76	0.74	<0.001
山刺玫 <i>Rosa davurica</i>	$W_{Total} = a(D_i^2H)^b$	D_i^2H	0.061 0	0.69	0.11	0.29	0.88	<0.001
	$W_{Aboveground} = a(D_i^2H)^b$	D_i^2H	0.042 0	0.67	0.22	0.35	0.83	<0.001
	$W_{Root} = a(D_i^2H)^b$	D_i^2H	0.023 0	0.70	0.37	0.40	0.80	<0.001
	$W_{Stem} = a(D_i^2H)^b$	D_i^2H	0.025 0	0.70	0.27	0.36	0.84	<0.001
	$W_{Leaf} = aA + b$	A	0.020 0	-0.87	7.35	1.94	0.95	<0.001
刺果茶藨子 <i>Ribes burejense</i>	$W_{Total} = aV^b$	V	0.550 0	0.41	0.36	0.43	0.64	<0.001
	$W_{Aboveground} = aV + b$	V	0.000 4	12.39	16.40	12.07	0.66	<0.001
	$W_{Root} = aA^b$	A	0.938 0	0.46	1.39	0.64	0.47	<0.001
	$W_{Stem} = aV + b$	V	0.000 2	9.22	15.79	9.06	0.70	<0.001
	$W_{Leaf} = aV^b$	V	0.016 0	0.55	3.89	0.63	0.60	<0.001
鬼箭锦鸡儿 <i>Caragana jubata</i>	$W_{Total} = aA + b$	A	0.268 0	-10.27	12.92	48.69	0.93	<0.001
	$W_{Aboveground} = aA + b$	A	0.159 0	-3.65	16.51	38.04	0.88	<0.001
	$W_{Root} = aA + b$	A	0.110 0	-6.63	11.13	16.30	0.95	<0.001
	$W_{Stem} = aA + b$	A	0.120 0	-2.83	16.74	29.02	0.88	<0.001
	$W_{Leaf} = aA + b$	A	0.040 0	-0.82	21.53	12.27	0.81	<0.001

A, 冠幅面积, $A = \pi(C/2)^2$ (cm²); V, 冠幅体积, $V = A \times H$ (cm³); D_i^2H , 总基径平方与树高乘积, $D_i^2H = D_i \times D_i \times H$ ((mm²) × cm)。a和b是参数。
A, canopy area, $A = \pi(C/2)^2$ (cm²); V, canopy volume, $V = A \times H$ (cm³); D_i^2H , the sum of the square of total base diameter multiply stem height, $D_i^2H = D_i \times D_i \times H$ ((mm²) × cm). a and b are parameter variables.

总基径平方与树高乘积(D_i^2H)是生物量方程的最佳预测变量。所有灌木生物量的拟合方程都表现出较好的拟合效果($p < 0.001$; $MPE < 25.1\%$), 并且除三裂绣线菊和刺果茶藨子外, 其余12种灌木的生物量拟合方程 R^2 都在0.7以上。从模型的筛选结果来看, 沙棘、金花忍冬的所有生物量方程以及山刺玫、榛、唐古特忍冬的大部分生物量方程其预测变量都是 D_i^2H , 银露梅、鬼箭锦鸡儿所有生物量方程预测变量都为A, 其他种生物量方程最佳预测变量大多为V。图1以不同种的总生物量为例, 对3种预测变量、两种方程形式构成的6种主要生物量方程进行展示。

2.2 生物量分配

表3统计了芦芽山14种灌木的根冠比、叶质比、茎质比和根质比的基本特征(范围、均值和中位数)。

整体而言, 芦芽山14种常见灌木的平均根冠比为0.61 (0.31–1.05), 平均叶质比为0.17 (0.05–0.44), 平均茎质比为0.48 (0.36–0.57), 平均根质比为0.35 (0.20–0.48)。其中, 对根冠比而言, 除金花忍冬(1.05)外, 其他13种灌木的平均根冠比都小于1。此外, 平均叶质比表现出最大的种间差异, 叶质比最大的复盆子(0.44)高出叶质比最小的土庄绣线菊(0.05)将近8倍; 平均茎质比的种间差异最小, 而平均根质比的种间差异居中。

依照灌木是否带刺, 我们将14种灌木分为带刺(6种)与不带刺(8种)灌木两类。单因素方差分析表明, 不带刺灌木的根冠比、茎质比和根质比显著大于带刺灌木的根冠比、茎质比和根质比, 而其叶质比则显著小于带刺灌木的叶质比(图2)。

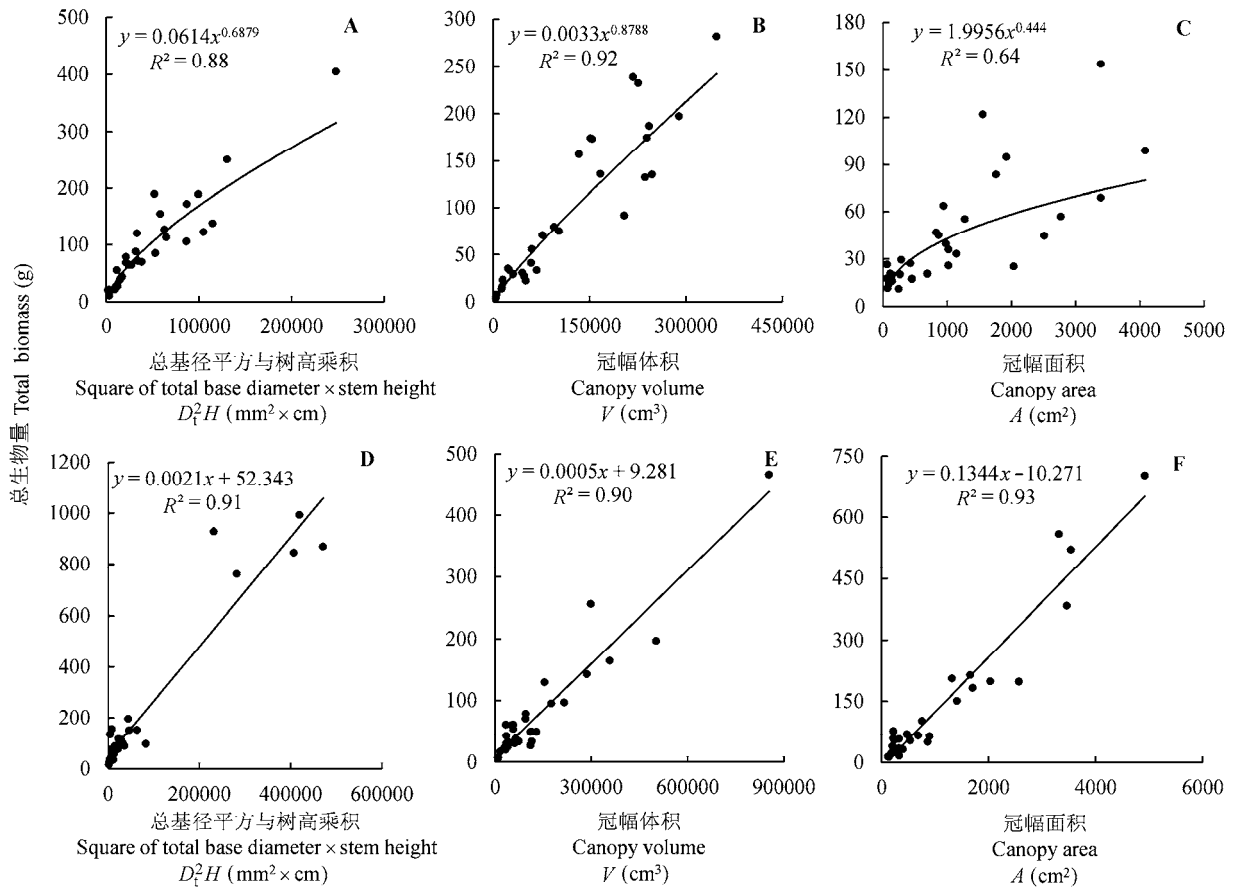


图1 芦芽山6种灌木总生物量最佳拟合模型。A, 刺玫。B, 蒙古荚蒾。C, 刺果茶藨子。D, 沙棘。E, 虎榛子。F, 鬼箭锦鸡儿。
 Fig. 1 The best biomass estimation model of six shrub species in Mountain Luya. A, *Rosa davurica*. B, *Viburnum mongolicum*. C, *Ribes burejense*. D, *Hippophae rhamnoides*. E, *Ostryopsis davidiana*. F, *Caragana jubata*.

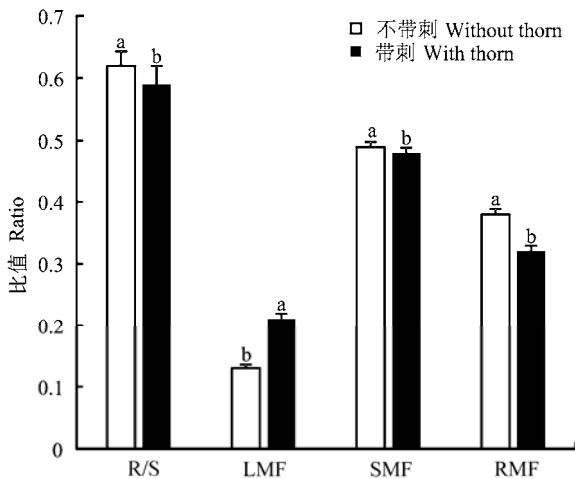


图2 带刺与不带刺灌木之间叶质比(LMF)、茎质比(SMF)、根质比(RMF)、根冠比(R/S)的比较(平均值±标准误差)。用单因素方差分析(Tukey post hoc)检验不同类别之间的差异; 显著性差异($p < 0.05$)用不同字母标记。

Fig. 2 Comparisons of leaf biomass fraction (LMF), stem biomass fraction (SMF), root biomass fraction (RMF), root/shoot ratio (R/S) between shrubs with and without thorn (mean ± SE). Differences between each group were tested using a one-way ANOVA with a Tukey post hoc test of significance; significance different at $p < 0.05$ was indicated by different letters.

3 讨论

3.1 生物量模型

曾珍英等(2005)在对灌木生物量的研究中发现, 用单个变量来模拟生物量回归方程是不理想的, 只有各个变量的适当组合才能比较准确地估算灌木生物量。卢振龙和龚孝生(2009)研究认为不同形态指标的组合代表了一定的物理意义, 例如树高(H)和树干直径(D)的乘积($H \times D$)可理解为树干纵断面周长, CH 可以理解为投影纵断面积, 而树干直径平方和树高的乘积(D^2H)可近似地理解为树干纵断面积。本研究表明, 不同灌木种的最优生物量估算模型不同, 而相同物种的各个生物量估测模型不论是方程的形式还是预测变量几乎都是一致的, 这与种与种之间的差异有关。A、 V 、 D_1^2H 是拟合生物量方程的3个最佳测量指标。其中, 鬼箭锦鸡儿和银露梅的预测变量为A, 其外部形态低矮(两种灌木平均高度40 cm), 且分枝较多(两种灌木平均分蘖数4.8); 而沙

表3 14种灌木的根冠比、叶质比、茎质比及根质比的统计特征

Table 3 The descriptive statistics of root/shoot ratio (R/S), leaf biomass fraction (LMF), stem biomass fraction (SMF), and root biomass fraction (RMF) of 14 shrub species

物种 Species	根冠比 R/S			叶质比 LMF			茎质比 SMF			根质比 RMF		
	范围 Range	平均值± 标准偏差 Mean ± SD	中位值 Median	范围 Range	平均值± 标准偏差 Mean ± SD	中位值 Median	范围 Range	平均值± 标准偏差 Mean ± SD	中位值 Median	范围 Range	平均值± 标准偏差 Mean ± SD	中位值 Median
沙棘 <i>Hippophae rhamnoides</i>	0.06–0.59	0.31 ± 0.14	0.29	0.07–0.30	0.20 ± 0.06	0.20	0.39–0.79	0.57 ± 0.11	0.54	0.06–0.37	0.23 ± 0.08	0.22
三裂绣线菊 <i>Spiraea trilobata</i>	0.32–1.24	0.57 ± 0.21	0.51	0.04–0.33	0.17 ± 0.09	0.15	0.25–0.67	0.48 ± 0.12	0.48	0.24–0.55	0.35 ± 0.07	0.34
黄刺玫 <i>Rosa xanthina</i>	0.19–2.00	0.55 ± 0.34	0.45	0.09–0.29	0.19 ± 0.05	0.18	0.24–0.67	0.48 ± 0.09	0.47	0.16–0.67	0.33 ± 0.11	0.31
虎榛子 <i>Ostryopsis davidiana</i>	0.16–0.97	0.42 ± 0.15	0.40	0.09–0.45	0.24 ± 0.08	0.23	0.35–0.58	0.47 ± 0.06	0.48	0.14–0.49	0.29 ± 0.07	0.29
榛 <i>Corylus heterophylla</i>	0.28–1.24	0.53 ± 0.22	0.47	0.10–0.34	0.24 ± 0.07	0.23	0.26–0.56	0.43 ± 0.07	0.42	0.22–0.55	0.34 ± 0.08	0.32
土庄绣线菊 <i>Spiraea pubescens</i>	0.45–1.42	0.72 ± 0.27	0.63	0.01–0.10	0.05 ± 0.03	0.05	0.37–0.67	0.54 ± 0.08	0.57	0.31–0.59	0.41 ± 0.08	0.39
金花忍冬 <i>Lonicera chrysantha</i>	0.24–2.42	1.05 ± 0.54	0.98	0.05–0.26	0.10 ± 0.04	0.10	0.20–0.72	0.42 ± 0.13	0.39	0.19–0.71	0.48 ± 0.13	0.49
蒙古荚蒾 <i>Viburnum mongolicum</i>	0.16–2.06	0.67 ± 0.45	0.54	0.04–0.23	0.10 ± 0.04	0.10	0.28–0.76	0.53 ± 0.11	0.54	0.14–0.67	0.37 ± 0.13	0.35
唐古特忍冬 <i>Lonicera tangutica</i>	0.12–1.84	0.67 ± 0.38	0.54	0.06–0.24	0.13 ± 0.04	0.12	0.28–0.65	0.50 ± 0.10	0.52	0.11–0.65	0.37 ± 0.12	0.35
复盆子 <i>Rubus idaeus</i>	0.11–0.54	0.26 ± 0.10	0.23	0.26–0.67	0.44 ± 0.10	0.43	0.17–0.61	0.36 ± 0.12	0.35	0.10–0.35	0.20 ± 0.06	0.19
银露梅 <i>Potentilla glabra</i>	0.29–2.54	0.76 ± 0.46	0.64	0.04–0.21	0.11 ± 0.05	0.09	0.25–0.67	0.49 ± 0.11	0.51	0.22–0.72	0.41 ± 0.12	0.39
山刺玫 <i>Rosa davurica</i>	0.36–1.29	0.71 ± 0.24	0.67	0.04–0.19	0.11 ± 0.04	0.10	0.37–0.62	0.49 ± 0.07	0.48	0.26–0.56	0.40 ± 0.08	0.40
刺果茶藨子 <i>Ribes burejense</i>	0.27–1.89	0.69 ± 0.44	0.52	0.02–0.35	0.13 ± 0.07	0.11	0.24–0.67	0.49 ± 0.12	0.52	0.21–0.65	0.38 ± 0.13	0.34
鬼箭锦鸡儿 <i>Caragana jubata</i>	0.16–1.54	0.60 ± 0.30	0.58	0.08–0.34	0.18 ± 0.07	0.17	0.26–0.68	0.47 ± 0.09	0.46	0.14–0.61	0.36 ± 0.10	0.37
整体 Total		0.61 ± 0.38			0.17 ± 0.11			0.48 ± 0.11			0.35 ± 0.12	

棘、榛、山刺玫、金花忍冬其预测变量为 D^2H , 其外部形态直立且分枝数较少(平均树高和分蘖数分别为99 cm和3.5); 而其他灌木的最佳拟合变量多为 V 。曾慧卿等(2006)研究表明冠幅和高度的乘积能较为精确地估算櫟木(*Loropetalum chinense*)的地上生物量, 同时也体现了櫟木地上形态近似圆柱形的形态特征。由实际经验来看, 基径和树高相对于冠幅来说是两个测量误差较小、拟合方程效果较好的变量, 因此, 在预测生物量上常用这两个指标作为拟合变量(林伟等, 2010)。本研究中生物量分析所得模型均建立在研究区内的植株调查的基础上, 对于灌木种株高、基径调查范围以外或区域以外的应用需通过验证。

3.2 生物量分配

在植物的整个生长发育过程中, 生长、繁殖和防御等各种功能对有限的资源始终存在着竞争问题。植物如何协调各种功能之间资源的分配, 即植物在生长过程中如何将有限的资源分配到根、茎、叶各器官中反映了植物的生存策略(张大勇, 2010)。在以往对生物量分配的研究中, 更多地集中在对乔木物种的研究, 对灌木种的研究较少(Pooter *et al.*, 2012)。本研究中, 芦芽山的14种灌木除金花忍冬根冠比大于1外, 其余灌木种根冠比都小于1, 表明芦芽山灌木更多将光合产物分配到地上部分。这与Hilbert和Canadell (1995)的研究结果不同, 其发现地中海地区10种常绿灌木的平均根冠比为2.06。此

外, 芦芽山14种灌木的平均叶质比为0.17, 茎质比为0.48, 都大于Hilbert和Canadell (1995)的中灌木的平均叶质比(0.07)和平均茎质比(0.31), 表明不同生活型(落叶与常绿)的灌木种在资源分配上的策略不同。

刺是植物在与环境的相互作用过程中逐渐进化形成的一种性状特征, 是植物适应环境的一种外在表现。植物的刺有防止动物侵害、抵御干旱以及促进种子传播等功能(贺猛和米楷, 2009)。前人研究多表明干旱环境条件下的灌木种往往会出现带刺、根深等特殊的形态特征(易海燕, 2000), 说明带刺灌木更能在干旱的条件下生存。在我们调查的14种灌木中, 有6种灌木带刺, 可见刺是芦芽山常见灌木适应当地环境的一种性状特征。因此, 我们将芦芽山灌木按照带刺/不带刺分为两类, 发现不带刺灌木和带刺灌木在生物量分配上(根冠比、叶质比、茎质比和根质比)存在显著差异, 尤其是叶质比, 带刺灌木显著小于不带刺灌木, 这可能是带刺灌木对干旱环境适应的一种表现。这也与Pooter等(2012)的研究表明随着水分利用率的增加叶质比逐渐降低的结果相一致。

基金项目 中国科学院战略性先导科技专项(XDA05050302)和国家自然科学基金(31470498)。

致谢 感谢山西芦芽山国家级自然保护区郭建荣副局长、宫树龙主任在野外调查中给予的协助。

参考文献

- Bloom AJ, Chapin FS, Mooney HA (1985). Resource limitation in plants: An economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1, 363–392.
- Cai Z, Liu QJ, Ouyang QL (2006). Estimation model for biomass of shrubs in Qianyanzhou. *Journal of Central South Forestry University*, 26(3), 15–23. (in Chinese with English abstract) [蔡哲, 刘琪璟, 欧阳球林 (2006). 千烟洲实验区几种灌木生物量估算模型的研究. *中南林学院学报*, 26(3), 15–23.]
- Cheng DL (2007). *Plant Allometric Study of Biomass Allocation Pattern and Biomass Production Rates*. PhD dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. 40–42. (in Chinese with English abstract). [程栋梁 (2007). 植物生物量分配模式与生长速率的相关规律研究. 博士学位论文, 兰州大学, 兰州. 40–42.]
- Chen XL, Ma QY, Kang FF, Cao WQ, Zhang GH, Chen ZW (2002). Studies on biomass and productivity of typical shrubs in Taiyue Mountain, Shanxi Province. *Forest Research*, 15, 304–309. (in Chinese with English abstract) [陈遐林, 马钦彦, 康峰峰, 曹文强, 张国华, 陈宗伟 (2002). 山西太岳山典型灌木林生物量及生产力研究. *林业科学研究*, 15, 304–309.]
- Enquist BJ, Niklas KJ (2002). Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants. *Science*, 295, 1517–1520.
- Fang JY, Liu GH, Zhu B, Wang XK, Liu SH (2006). Carbon cycling of three temperate forest ecosystems in Mountain Dongling, Beijing. *Scientia Sinica Terrae*, 36, 533–543. (in Chinese) [方精云, 刘国华, 朱彪, 王效科, 刘绍辉 (2006). 北京东灵山三种温带森林生态系统的碳循环. *中国科学(地球科学)*, 36, 533–543.]
- He M, Mi K (2009). Study on the common plants with thorns in Shandong Province. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 37, 1703–1705. (in Chinese with English abstract) [贺猛, 米楷 (2009). 山东省常见带刺植物研究. *安徽农业科学*, 37, 1703–1705.]
- Hilbert DW, Canadell J (1995). Biomass partitioning and resource allocation of plants from mediterranean-type ecosystems: Possible responses to elevated atmospheric CO₂. In: José MM, Walter CO eds. *Global Change and Mediterranean-Type Ecosystems*. Springer, Berlin. 76–101.
- Jiang FQ, Lu FY (1982). The model of aboveground biomass of *Caragana microphylla* brush. *Acta Ecologica Sinica*, 2, 103–110. (in Chinese with English abstract) [姜凤歧, 卢凤勇 (1982). 小叶锦鸡儿灌丛地上生物量的预测模式. *生态学报*, 2, 103–110.]
- Lei L (2012). *Distribution Character of Alpine Shrubs Biomass Along an Elevation Gradient in Qilian Mountains*. Master degree dissertation, Gansu Agriculture University, Lanzhou. 12–21. (in Chinese with English abstract) [雷蕾 (2012). 祁连山高山灌丛生物量沿海拔梯度分配特征研究. 硕士学位论文, 甘肃农业大学, 兰州. 12–21.]
- Li XD, Zhang CP, Fu H (2012). Seasonal dynamics of root-shoot ratio and the effect of factors in grazed and ungrazed grasslands of the Loess Plateau. *Acta Prataculture Sinica*, 21, 307–312. (in Chinese with English abstract) [李旭东, 张春平, 傅华 (2012). 黄土高原典型草原地根冠比的季节动态及其影响因素. *草业学报*, 21, 307–312.]
- Lin W, Li JS, Zheng BF, Guo JM, Hu LL (2010). Models for estimating biomass of twelve shrub species in Jinggang Mountain Nature Reserve. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 28, 725–729. (in Chinese with English abstract) [林伟, 李俊生, 郑博福, 郭建明, 胡理乐 (2010). 井冈山自然保护区12种常见灌木生物量的估测模型. *武汉植物学研究*, 28, 725–729.]
- Liu CC, Wei YF, Liu YG, Guo K (2009). Biomass of canopy and shrub layers of karst forests in Puding, Guizhou, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 698–705. (in

- Chinese with English abstract) [刘长成, 魏雅芬, 刘玉国, 郭柯 (2009). 贵州普定喀斯特次生林乔灌层地上生物量. 植物生态学报, 33, 698–705.]
- Liu XL, Liu SR, Su YM, Cai XH, Ma QY (2006). Above-ground biomass of *Quercus aquifolioides* shrub community and its responses to altitudinal gradients in Balangshan Mountain, Sichuan Province. *Scientia Silvae Sinicae*, 42(2), 1–7. (in Chinese with English abstract) [刘兴良, 刘世荣, 宿以明, 蔡小虎, 马钦彦 (2006). 巴郎山川滇高山栎灌丛地上生物量及其对海拔梯度的响应. 林业科学, 42(2), 1–7.]
- Lu ZL, Gong XS (2009). Progress on the research of shrub biomass estimation. *Forest Inventory and Planning*, 34(4), 37–45. (in Chinese with English abstract) [卢振龙, 龚孝生 (2009). 灌木生物量测定的研究进展. 林业调查规划, 34(4), 37–45.]
- Pooter H, Niklas KJ, Reich PB, Oleksyn J, Poot P, Mommer L (2012). Biomass allocation to leaves, stems and roots: Meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, 193, 30–50.
- Salis SM, Assis MA, Mattos PP, Pião ACS (2006). Estimating the aboveground biomass and wood volume of savanna woodlands in Brazil's Pantanal wetlands based on allometric correlations. *Forest Ecology and Management*, 228, 61–68.
- Whittaker RH (1982). Net production relations of shrubs in the Great Smoky Mountains. *Ecology*, 43, 357–377.
- Yi HY (2010). *Study on Soil Microorganism and Soil Enzyme Activity of Different Vegetation in the Mountain Forests—The Arid Valley Ecotone in the Upper Reach of Minjiang River*. Master degree dissertation, Sichuan Agricultural University, Ya'an, Sichuan. 14–17. (in Chinese with English abstract) [易海燕 (2010). 岷江上游山地森林-干旱河谷交错带不同植被类型土壤微生物及土壤酶活性的研究. 硕士学位论文, 四川农业大学, 四川雅安. 14–17.]
- Yu HS, Li BJ, Zhang BW, Yao HL (2003). The discussion of major ecological function. *Inner Mongolia Forestry Science & Technology*, (4), 15–18. (in Chinese) [俞海生, 李宝军, 张宝文, 姚洪林 (2003). 灌木林主要生态作用的探讨. 内蒙古林业科技, (4), 15–18.]
- Zeng HQ, Liu QJ, Ma ZQ, Zeng ZY (2006). The regression model of *Loropetalum chinense* biomass based on canopy diameter and plant height. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 30(4), 101–104. (in Chinese with English abstract) [曾慧卿, 刘琪璟, 马泽清, 曾珍英 (2006). 基于冠幅及植株高度的檫木生物量回归模型. 南京林业大学学报(自然科学版), 30(4), 101–104.]
- Zeng HQ, Liu QJ, Feng ZW, Ma ZQ, Hu LL (2007). Estimation models of understory shrub and their applications in red soil hilly region. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 18, 2185–2190. (in Chinese with English abstract) [曾慧卿, 刘琪璟, 冯宗炜, 马泽清, 胡理乐 (2007). 红壤丘陵区林下灌木生物量估算模型的建立及其应用. 应用生态学报, 18, 2185–2190.]
- Zeng ZY, Liu QJ, Zeng HQ (2005). Study of biomass models of some kinds of shrubs in Qianyanzhou, Jiangxi Province. *Journal of Fujian Forestry Science and Technology*, 32(4), 68–72. (in Chinese with English abstract) [曾珍英, 刘琪璟, 曾慧卿 (2005). 江西千烟洲几种灌木生物量模型的研究. 福建林业科技, 32(4), 68–72.]
- Zeng WS, Tang SZ (2011). Goodness evaluation and precision analysis of tree biomass equations. *Scientia Silvae Sinicae*, 47(11), 106–113. (in Chinese with English abstract) [曾伟生, 唐守正 (2011). 立木生物量方程的优度评价和精度分析. 林业科学, 47(11), 106–113.]
- Zhang DY (2010). *Researches on Theoretical Ecology*. Higher Education Press, Beijing. 48. (in Chinese) [张大勇 (2010). 理论生态学研究. 高等教育出版社, 北京. 48.]
- Zhang HQ, Liu QJ, Lu PL, Yu Q, Zeng HQ (2005). Biomass estimation of several common shrubs in Qianyanzhou experimental station. *Forest Inventory and Planning*, 30(5), 43–49. (in Chinese with English abstract) [张海清, 刘琪璟, 陆佩玲, 于强, 曾慧卿 (2005). 千烟洲试验站几种常见灌木生物量估测. 林业调查规划, 30(5), 43–49.]
- Zhang JT (1989). Vertical zones of vegetation in Luya Mountain in Shanxi Province. *Scientia Geographica Sinica*, 9, 346–353. (in Chinese with English abstract) [张金屯 (1989). 山西芦芽山植被垂直带的划分. 地理科学, 9, 346–353.]

责任编辑: 谢宗强 责任编辑: 王 葳

返回目录

附录1 模型参数的实测区间
Appendix 1 Measurement intervals of model parameters

物种 Species	植株高度 Plant height (cm)			冠幅 Canopy (cm)			总基径 Total basal diameter (mm)			分蘖数 Tiller number		
	范围 Range	平均值± 标准误差 Mean±SE	变异系数 Coefficient of variation (%)	范围 Range	平均值± 标准误差 Mean±SE	变异系数 Coefficient of variation (%)	范围 Range	平均值± 标准误差 Mean±SE	变异系数 Coefficient of variation (%)	范围 Range	平均值± 标准误差 Mean±SE	变异系数 Coefficient of variation (%)
沙棘 <i>Hippophae rhamnoides</i>	42–199	86.2±7.4	47.1	13–92	42.9±3.7	48.4	6.8–53.0	18.7±2.3	68.1	2–11	2.3±0.2	45.3
三裂绣线菊 <i>Spiraea trilobata</i>	31–121	78.3±4.9	34.5	11–44	24.9±1.6	35.2	–	–	–	1–5	5.4±0.4	44.3
黄刺玫 <i>Rosa xanthina</i>	45–165	95.6±5.3	30.3	10–82	35.4±3.2	49.4	8.5–76.9	27.3±3.2	64.1	2–51	4.5±0.4	42.7
虎榛子 <i>Ostryopsis davidiana</i>	49–137	87.7±4.3	27.5	11–63	26.9±2.1	44.4	5.3–35.1	11.6±1.2	59.5	2–11	1.7±0.1	48.0
榛 <i>Corylus heterophylla</i>	70–176	118.0±4.3	20.5	16–42	27.6±1.4	28.2	5.7–50.2	15.9±1.9	64.8	1–8	1.7±0.2	66.4
土庄绣线菊 <i>Spiraeapubescentis</i>	37–131	79.0±4.6	32.0	7–43	19.2±1.7	49.5	8.2–71.9	23.5±2.7	63.3	1–4	4.4±0.5	64.5
金花忍冬 <i>Lonicera chrysantha</i>	71–160	115.2±4.4	21.1	14–73	30.9±2.2	39.4	5.2–79.4	23.0±3.7	88.5	1–7	2.9±0.4	77.5
蒙古荚蒾 <i>Viburnum mongolicum</i>	31–186	100.6±6.3	34.1	8–41	24.1±1.7	40.9	4.9–45.0	20.2±2.1	58.7	2–13	3.4±0.3	50.5
唐古特忍冬 <i>Lonicera tangutica</i>	21–122	103.9±27.4	144.2	9–36	19.9±1.2	33.8	4.3–33.2	14.0±1.2	48.3	1–6	2.9±0.2	46.7
复盆子 <i>Rubus idaeus</i>	22–98	53.5±3.4	35.2	12–42	19.4±1.1	30.4	5.9–35.5	11.8±1.0	48.1	1–9	2.4±0.2	34.8
银露梅 <i>Potentilla glabra</i>	21–95	48.6±3.4	38.2	11–58	26.3±2.3	49.1	–	–	–	1–9	6.7±1.7	135.4
山刺玫 <i>Rose davurica</i>	47–133	92.6±3.9	23.1	11–53	24.9±1.6	35.1	6.4–46.0	20.3±1.7	47.4	1–7	2.7±0.2	35.5
刺果茶藨子 <i>Ribes burejense</i>	17–123	79.8±3.8	26.1	7–51	23.8±2.4	56.3	3.8–33.3	14.4±1.6	60.5	1–5	3.4±0.3	43.5
鬼箭锦鸡儿 <i>Caragana jubata</i>	14–48	28.6±2.0	38.4	9–56	23.3±2.5	58.2	–	–	–	1–5	4.4±0.4	52.1

附录 I (续) Appendix I (continued)

物种	总生物量				地上生物量				根生物量				茎生物量				叶生物量			
	范围 Range	平均值± 标准误差 Mean ± SE	变异系数 Coefficient of variation (%)	范围 Range	平均值± 标准误差 Mean ± SE	变异系数 Coefficient of variation (%)	范围 Range	平均值± 标准误差 Mean ± SE	变异系数 Coefficient of variation (%)	范围 Range	平均值± 标准误差 Mean ± SE	变异系数 Coefficient of variation (%)	范围 Range	平均值± 标准误差 Mean ± SE	变异系数 Coefficient of variation (%)	范围 Range	平均值± 标准误差 Mean ± SE	变异系数 Coefficient of variation (%)		
沙棘	10.7-798.2	228.7 ± 55.4	133.5	17.0-992.2	182.3 ± 45.3	136.6	6.3-194.0	46.1 ± 10.4	124.2	6.6-624.6	142.4 ± 36.1	139.2	4.1-185.7	40.1 ± 9.5	129.4					
<i>Hippophae rhamnoides</i>																				
二裂绣线菊	3.0-181.3	77.3 ± 14.5	103.2	5.1-280.2	49.9 ± 9.1	102.4	2.1-103.0	27.4 ± 5.51	110.1	1.4-128.1	37.5 ± 6.7	98.1	1.1-60.5	12.4 ± 2.7	120.1					
<i>Spiraea trilobata</i>																				
黄刺玫	5.3-481.0	175.8 ± 39.7	124.7	8.9-824.7	110.5 ± 22.8	113.5	3.7-550.2	65.3 ± 21.1	177.5	3.7-341.4	79.4 ± 16.3	113.8	1.6-139.6	31.1 ± 6.5	115.5					
<i>Rosa xanthina</i>																				
虎榛子	4.9-329.2	78.6 ± 16.6	117.9	6.7-466.0	55.4 ± 11.7	117.4	1.6-136.9	23.2 ± 5.0	119.2	2.4-240.7	39.2 ± 8.8	125.1	1.9-88.5	16.2 ± 3.0	103.2					
<i>Ostryopsis davidiana</i>																				
榛	7.7-205.1	117.8 ± 17.7	82.4	17.4-431.8	75.9 ± 10.1	73.5	6.6-226.7	41.8 ± 8.2	107.1	4.5-162.3	52.8 ± 7.9	82.5	3.3-60.5	23.2 ± 2.5	59.1					
<i>Corylus heterophylla</i>																				
土庄绣线菊	8.0-297.3	102.8 ± 20.3	108.5	13.2-437.3	64.3 ± 13.4	114.2	4.9-158.7	38.6 ± 7.1	101.7	7.0-291.4	60.3 ± 12.9	117.3	0.6-16.4	4.0 ± 0.7	101.1					
<i>Spiraea pubescens</i>																				
金花忍冬	10.2-605.0	195.3 ± 46.2	130.6	18.9-1290.8	95.2 ± 21.8	125.4	8.3-685.8	100.1 ± 25.0	137.8	7.3-529.9	78.4 ± 18.8	131.2	2.9-75.0	16.8 ± 3.2	103.0					
<i>Lonicera chrysantha</i>																				
蒙古荚蒾	2.0-201.1	96.8 ± 14.8	84.1	4.4-281.5	61.3 ± 10.1	90.7	1.0-116.5	35.5 ± 6.0	92.7	1.8-169.7	51.7 ± 8.7	92.1	0.2-36.5	9.6 ± 1.7	96.4					
<i>Viburnum mongolicum</i>																				
唐古特忍冬	2.1-67.2	42.0 ± 5.5	72.5	4.8-142.3	25.3 ± 3.0	64.8	1.1-92.2	16.7 ± 3.1	103.8	1.5-56.2	20.6 ± 2.5	67.5	0.6-11.3	4.7 ± 0.5	56.8					
<i>Lonicera tangutica</i>																				
复盆子	4.7-65.1	24.8 ± 3.0	67.8	7.3-87.3	19.6 ± 2.3	63.5	1.3-22.7	5.2 ± 0.8	88.8	1.5-32.9	9.0 ± 1.2	72.0	3.0-32.3	10.6 ± 1.2	63.1					
<i>Rubus idaeus</i>																				
银露梅	4.2-209.0	80.6 ± 17.7	120.2	6.8-389.4	48.4 ± 10.4	118.1	2.5-180.4	32.2 ± 7.5	127.5	2.7-178.8	41.7 ± 9.2	121.8	0.9-36.0	6.7 ± 1.3	109.6					
<i>Potentilla glabra</i>																				
山刺玫	7.1-251.5	99.9 ± 15.0	82.5	11.0-404.4	59.9 ± 9.5	87.2	4.0-153.0	40.0 ± 5.9	80.1	5.4-210.2	50.1 ± 8.1	89.9	1.7-41.3	9.9 ± 1.5	85.3					
<i>Rose danurica</i>																				
刺果茶藨子	5.1-74.6	44.7 ± 6.4	79.6	11.0-153.7	27.5 ± 3.7	74.1	4.4-79.1	17.2 ± 3.1	97.5	3.3-59.2	21.4 ± 2.9	75.7	0.4-19.2	6.1 ± 1.0	86.3					
<i>Ribes burejense</i>																				
美丽箬鹚儿	9.6-423.0	140.7 ± 32.2	125.7	13.0-702.4	86.0 ± 19.6	125.0	3.3-279.4	54.7 ± 12.9	129.6	5.4-325.3	64.7 ± 14.8	125.8	4.1-103.4	21.3 ± 5.0	130.4					
<i>Caragana jubata</i>																				

青藏高原东部窄叶鲜卑花碳、氮、磷化学计量特征

贺合亮^{1,2} 阳小成² 李丹丹¹ 尹春英¹ 黎云祥³ 周国英⁴ 张林⁵ 刘庆^{1*}

¹中国科学院成都生物研究所, 中国科学院山地生态恢复与生物资源利用重点实验室, 生态恢复与生物多样性保育四川省重点实验室, 成都 610041; ²成都理工大学材料与化学化工学院, 成都 610059; ³西华师范大学生命科学院, 四川南充 637009; ⁴中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810008; ⁵中国科学院青藏高原研究所, 北京 100101

摘要 为了探究青藏高原东部窄叶鲜卑花(*Sibiraea angustata*)灌木不同器官碳(C)、氮(N)、磷(P)含量的分配格局及其生态化学计量特征, 该文采用分层随机抽样方法布设样地, 选择16个窄叶鲜卑花灌丛样地, 分别采集窄叶鲜卑花灌木根、茎、叶、当年枝和果等植物器官样品, 并分析样品C、N、P含量及其计量比。结果表明: C、N、P在不同器官中的含量分别表现为茎>当年枝>果>根>叶, 叶>果>当年枝>茎>根, 果>叶>当年枝>根>茎。窄叶鲜卑花各器官中C含量相对稳定, N、P含量变异系数较大, 在根部的变异系数最大。在不同器官中N:P的范围为7.12–12.41, 其值变化不大, N:P变异系数的最小值在当年枝中, 说明N:P在当年枝中的内稳性较高。在该灌木植物体中C与N之间、C与P之间呈极显著的负相关关系, C对N、P具有稀释作用; N与P呈极显著正相关关系, N与P间具有较好的耦合协同性。分析发现: 窄叶鲜卑花不同器官C、N、P化学计量特征在一定程度上符合内稳态理论和生长速率理论, 其元素分配与器官所执行的功能密切相关; 同时指出在物种水平上应当谨慎使用生态化学计量比来判断养分的限制情况。

关键词 窄叶鲜卑花; 生态化学计量学; 植物器官; 青藏高原

引用格式: 贺合亮, 阳小成, 李丹丹, 尹春英, 黎云祥, 周国英, 张林, 刘庆 (2017). 青藏高原东部窄叶鲜卑花碳、氮、磷化学计量特征. 植物生态学报, 41, 126–135. doi: 10.17521/cjpe.2016.0031

Stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus of *Sibiraea angustata* shrub on the eastern Qinghai-Xizang Plateau

HE He-Liang^{1,2}, YANG Xiao-Cheng², LI Dan-Dan¹, YIN Chun-Ying¹, LI Yun-Xiang³, ZHOU Guo-Ying⁴, ZHANG Lin⁵, and LIU Qing^{1*}

¹Key Laboratory of Mountain Ecological Restoration and Bioresource Utilization & Ecological Restoration Biodiversity Conservation Key Laboratory of Sichuan Province, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China; ²College of Material and Chemistry & Chemical Engineering, Chengdu University of Technology, Chengdu 610059, China; ³The School of Life Science, China West Normal University, Nanchong, Sichuan 637009, China; ⁴Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China; and ⁵Institute of Tibetan Plateau Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

Abstract

Aims Little is known about the stoichiometric characteristics of carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) in plateau shrubs across China. *Sibiraea angustata* is a typical and representative shrub species on the eastern Qinghai-Xizang Plateau, and exploring its C, N and P distribution patterns and stoichiometric properties in different organs (including root, shoot, leaf, twig and fruit) would help us better understand the mechanisms of C, N and P cycling and balance in the *S. angustata* dominated shrub ecosystem.

Methods Sixteen sampling sites were selected on the eastern Qinghai-Xizang Plateau by the stratified sampling method. The height and coverage of the dominant shrubs, latitude, longitude and altitude of the sites were recorded. Three 5 m × 5 m plots were selected at each site. At least 128 biological samples of plant organs of *S. angustata* were collected and measured, respectively. The C and N concentrations of plant samples were analyzed using an elemental analyzer (2400 II CHNS). The P concentration was analyzed using the molybdate/ascorbic acid method after H₂SO₄-H₂O₂ digestion.

Important findings The C, N and P concentrations of different organs followed the order of: shoot (495.07 g·kg⁻¹) > twig (483.37 g·kg⁻¹) > fruit (480.35 g·kg⁻¹) > root (468.47 g·kg⁻¹) > leaf (466.33 g·kg⁻¹); leaf (22.27 g·kg⁻¹) > fruit (19.74 g·kg⁻¹) > twig (7.98 g·kg⁻¹) > shoot (4.54 g·kg⁻¹) > root (4.00 g·kg⁻¹) and fruit (2.85 g·kg⁻¹) >

收稿日期Received: 2016-01-17 接受日期Accepted: 2016-09-21

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: liuqing@cib.ac.cn)

leaf ($1.92 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$) > twig ($0.96 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$) > root ($0.52 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$) > shoot ($0.45 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$), respectively. The ranges of the coefficient of variation (CV) for C, N and P concentrations were 1.71%–4.44%, 14.49%–25.50% and 11.46%–46.15%, respectively. Specifically, the C concentration was relatively high and stable, and the maximum CV values for N and P were found in roots. The N:P value of different organs varied from 7.12–12.41 and the minimum CV for N:P was found in twig, which indicated that N:P in twig had higher internal stability. In addition, correlation analysis indicated that the C concentration was significantly negatively correlated with N and P concentrations and correlation coefficients were -0.407 and -0.342 , respectively. However, N concentration had dramatically positive correlation with P concentration and the correlation coefficient was 0.814 . These results also could indicate that the C, N and P stoichiometric characteristics in the *S. angustata* shrub accorded with the homeostatic mechanism and growth rate hypothesis to some extent, the distributions of C, N and P concentrations were closely related to the function of the organs and it should be prudent to use ecological stoichiometric ratios to judge the condition of nutrient limitation at the species level.

Key words *Sibiraea angustata*; ecological stoichiometry; plant organs; Qinghai-Xizang Plateau

Citation: He HL, Yang XC, Li DD, Yin CY, Li YX, Zhou GY, Zhang L, Liu Q (2017). Stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus of *Sibiraea angustata* shrub on the eastern Qinghai-Xizang Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 126–135. doi: 10.17521/cjpe.2016.0031

碳(C)、氮(N)、磷(P)是植物的基本营养元素,参与细胞的结构与功能,与植物体内的代谢过程存在密切的联系(郭宝华等, 2014)。植物体不同功能器官具有不同的结构物质,而不同结构物质中C、N、P的含量也不相同,因此,同一植物不同器官的C、N、P含量存在差异(刘超等, 2012)。生态化学计量学是一门新兴的交叉学科,其结合了生物学、化学和物理学等基本原理,是研究生态系统能量平衡和多重元素(主要是C、N、P)平衡的科学(曾德慧和陈广生, 2005)。关于陆地生态系统植被生态化学计量学的研究,近年来在国内外发展速度较快(贺金生和韩兴国, 2010),这些研究主要是对草地(安卓等, 2011; 宾振钧等, 2014; Song *et al.*, 2014)、湿地(李征等, 2012; Zhang *et al.*, 2013; Qu *et al.*, 2014)和森林(阎恩荣等, 2010; Moore *et al.*, 2011; Huang *et al.*, 2012)生态系统的研究,且大量的研究是针对植物叶片开展的(吴统贵等, 2010; 阎凯等, 2011; 王凯等, 2013; 马露莎等, 2014; Xia *et al.*, 2014)。目前,国内有关灌丛植物生态化学计量学的研究成果相对匮乏,马红红等(2014)对秦岭松栎混交林优势灌木叶片N、P的研究指出,优势灌木叶片N、P的质量分数与土壤的N、P质量分数呈正相关关系且不同优势灌木之间存在显著差异;牛得草等(2013)通过研究阿拉善荒漠6种主要灌木植物叶片发现同一生活型的6种植物叶片的C、N、P含量及其比值在整个生长季内的变化规律不同;李单凤等(2015)从环境分异和机制角度

对黄土高原优势灌丛营养器官进行研究,指出甘肃和宁夏灌丛群落的P资源相对匮乏。然而,针对我国青藏高原优势灌木物种不同器官之间C、N、P含量的分配格局及其生态化学计量学特征的研究鲜见报道。研究同一植物不同器官C、N、P的分配格局及化学计量特征,对揭示该物种的生态策略和环境适应性具有重要的生态学和植物生理学意义。

窄叶鲜卑花(*Sibiraea angustata*)是青藏高原东部高山灌丛中特有的、具有代表性的物种,分布于我国青海南部、四川西部、西藏东南部和甘肃东南部,其分布范围与青藏高原东部的高寒灌丛、草甸区相当(吴宁, 1998)。窄叶鲜卑花为落叶灌木,高2.0–2.5 m,小枝圆柱形,微有棱角,叶片倒披针形,稀长椭圆形,顶生穗状圆锥花序,蓇葖果直立,果梗长3–5 mm,具柔毛,花期一般在6月,果期8–9月(中国科学院中国植物志编辑委员会, 1974)。目前,对窄叶鲜卑花的研究主要集中在其化学成分及药理活性等方面(姚莉和鞠洋, 2009; 王章伟等, 2014),生态环境功能方面的研究也有报道,李娇等(2014)分析了窄叶鲜卑花灌丛土壤呼吸对不同施N水平的短期响应,吴宁(1998)对川西北窄叶鲜卑花灌丛的类型和生物量及其与环境因子的关系进行了研究。但是从生态化学计量学的角度对窄叶鲜卑花的研究未见专门报道,基于此,本文以分布于青藏高原东部的窄叶鲜卑花为研究对象,研究该灌木不同器官C、N、P含量及其两两比值的统计特征,揭示青藏

高原东部窄叶鲜卑花不同器官C、N、P的化学计量学特征及其养分平衡和循环机制,为我国青藏高原灌丛的高效经营及其生态功能与健康安全的维护提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究区域与样地概况

研究区域位于青藏高原东部(96.08°–102.95° E, 29.88°–33.27° N, 海拔3 332–4 212 m),地处青海南部、四川西部、西藏东南部,受青藏高原特殊的地理环境和独特的地形地貌影响,该区域呈现特有的立体气候(张新时, 1978)。窄叶鲜卑花的分布地区属寒温带气候类型,表现为冬长夏短、气温低、年较差小、日较差大,雨量充沛、分布不均,日照充足等气候特点。年平均气温在5.0 °C以下,年降水量在650.0 mm以上,降水时段主要集中在5–10月;在11月初土壤即开始进入冻土状态,春秋季节短促且不明显,冷暖季分明。植物的生长季一般为5–9月,年日照时间为1 850–2 700 h。

该地区冬长夏短,植物生长期较短,该地区的植被具有较强的耐寒性,能够忍耐冬季长达数月的积雪覆盖和冻土环境(张发会等, 2008)。该地区灌丛群落灌木层除了优势物种窄叶鲜卑花外,还存在其他伴生灌木物种,包括山生柳(*Salix oritrepha*)、高山

绣线菊(*Spiraea alpina*)、金露梅(*Potentilla fruticosa*)、岩生忍冬(*Lonicera rupicola*)、紫丁杜鹃(*Rhododendron violaceum*)、川滇绣线菊(*Spiraea schneideriana*)、奇花柳(*Salix atopantha*)等植物。该区域草本层物种较多,主要有羊茅(*Festuca ovina*)、条纹龙胆(*Gentiana striata*)、珠芽蓼(*Polygonum viviparum*)、紫花针茅(*Stipa purpurea*)等。

1.2 样品采集

根据窄叶鲜卑花灌丛在青藏高原东部的分布情况(表1),采用分层随机抽样的方法布设样地,共选择了16个具有代表性的地段作为样地进行调查,在每个样点采用GPS仪和地质罗盘测定经纬度、海拔、坡度等环境指标。

样品的采集工作选择在8–9月进行,当地灌丛植被处于生长季中后期,在每个样地随机设置3个5 m × 5 m的样方,重复样方两两边缘之间的最小距离为5 m,最大距离不超过50 m。在每个样方中,选取1 m × 1 m的小样方进行收割,并按不同部分进行取样(根、茎、叶、繁殖器官,如能区分还应划分当年枝),所取样品要多于100 g,采集后进行杀青处理,装入信封,带回实验室做进一步处理。

1.3 样品的处理和测定

带回实验室的灌木植物样品用恒温烘箱在65 °C条件下烘至恒质量,取烘干的灌木样品(>1 g)用

表1 窄叶鲜卑花灌丛样地基本信息

Table 1 Basic information of *Sibiraea angustata* dominated shrub sites

样地编号 Plot ID	调查地区 Location	纬度 Latitude (N)	经度 Longitude (E)	海拔 Altitude (m)	灌木层高度 Height of shrub layer (m)	灌木层盖度 Coverage of shrub layer (%)	坡度 Slope aspect (°)	坡位 Slope position
1	四川理塘 Litang, Sichuan	29.88°	100.33°	3 980	1.10	80	10	中部 Middle part
2	四川理塘 Litang, Sichuan	30.08°	100.35°	4 064	0.80	60	10	下部 Lower part
3	四川色达 Sêrtar, Sichuan	31.85°	100.73°	3 535	0.40	70	21	中下部 Mid-lower part
4	四川炉霍 Luhuo, Sichuan	31.62°	100.23°	3 847	0.70	70	20	中部 Middle part
5	四川甘孜 Garzê, Sichuan	31.45°	99.97°	4 212	0.85	75	19	中下部 Mid-lower part
6	四川道孚 Dawu, Sichuan	30.88°	101.23°	3 332	1.20	40	14	中下部 Mid-lower part
7	四川小金 Xiaojin, Sichuan	31.70°	102.32°	4 034	2.20	70	15	中上部 Mid-upper part
8	四川马尔康 Barkam, Sichuan	31.90°	102.65°	3 709	3.10	70	20	中部 Middle part
9	四川阿坝 Aba, Sichuan	32.72°	102.01°	3 813	1.20	60	15	中部 Middle part
10	四川壤塘 Xiangtang, Sichuan	32.30°	101.07°	3 909	1.10	70	15	中部 Middle part
11	四川金川 Jinchuan, Sichuan	31.53°	101.68°	3 748	2.20	50	5	下部 Lower part
12	四川松潘 Songpan, Sichuan	33.02°	102.95°	3 344	1.05	80	0	中上部 Mid-upper part
13	青海久治 Jiuzhi, Qinghai	33.27°	100.62°	3 738	0.90	70	28	下部 Lower part
14	青海玉树 Yushu, Qinghai	33.03°	96.87°	4 053	1.20	65	39	中下部 Mid-lower part
15	青海囊谦 Nangqên, Qinghai	31.88°	96.88°	4 034	1.05	45	35	中下部 Mid-lower part
16	西藏洛隆 Lhorong, Xizang	30.73°	96.08°	4 198	0.70	32	10	下部 Lower part

杯式粉碎机进行粗粉碎, 过10目筛混匀, 颗粒过大而未过筛的粗样品继续进行粗粉碎, 如此循环直到完全过筛(对于木质坚硬的样品可先用木锤敲碎, 然后再进行粗粉碎), 然后用冷冻混合球磨仪将粗粉碎样品(>1 g)进行细粉碎, 过100目筛, 装袋标号, 用于实验分析。采用C/N元素分析仪(2400II CHNS/O, PerkinElmer, Boston, USA)测定灌木样品C、N含量, 使用酸溶-钼锑抗比色法测定灌木样品P的含量。

1.4 计算和统计方法

数据的计算和统计分析主要采用Excel 2007、SPSS 20.0等软件, 在Origin 8.5软件中制作插图。首先, 采用Excel 2007软件对C、N、P含量及其比值等原始数据的平均值、标准偏差和变异系数(变异系数=标准偏差/平均值×100%)等统计指标进行计算; 再使用SPSS 20.0统计软件对相关数据进行单因素方差分析; 最后在SPSS 20.0中对C、N、P含量及其比值进行Pearson相关性分析。

2 结果和分析

2.1 不同器官C、N、P化学计量特征

青藏高原东部窄叶鲜卑花不同器官C、N、P含量的描述性统计值可见表2。从表2可知, C含量在不

同器官中的分配情况表现为: 茎>当年枝>果>根>叶; N含量的分配情况为: 叶>果>当年枝>茎>根; P的分配情况为: 果>叶>当年枝>根>茎。茎中C含量显著高于叶和根($p < 0.05$); 叶片中N和P含量显著高于茎、根和当年枝($p < 0.05$); 果中P的含量也显著高于其他器官($p < 0.05$)。C的平均含量在各器官中的变化范围为466.33–495.07 $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 各器官中C含量的最大值与最小值之间的差值不到30 $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 不同器官C含量的变异系数均小于5% (1.71%–4.44%); N含量在各器官中的变化范围为4.00–22.27 $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$; 不同器官N含量的变异系数变化范围为14.49%–25.50%。P含量在各器官中的变化范围为0.45–2.86 $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$; P含量在不同器官的变异系数变化范围为11.46%–46.15%。在根部N、P的变异系数最大, 其值分别为25.50%和46.15%。由此可知, 窄叶鲜卑花不同器官C含量相对稳定, 而N、P含量变异较大, 三者的变异性表现为: $C < N < P$ 。

青藏高原东部窄叶鲜卑花不同器官C:N、C:P和N:P的比值大小和描述性统计值见表3。从表3可知, C:N在叶和果两器官中的数值较小且不存在显著差异($p > 0.05$), 分别为 21.89 ± 4.90 、 24.82 ± 4.26 ; C:N在茎和根中的数值比较相近($p > 0.05$), 分别为 113.72 ± 23.02 、 123.92 ± 28.78 ; 根和茎中C:N数值显

表2 窄叶鲜卑花不同器官碳(C)、氮(N)、磷(P)含量特征

Table 2 Content of carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) of *Sibiraea angustata* shrub in different organs

元素指标 Element	不同器官 Different organ	n	MIN ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)	MAX ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)	M ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)	SD ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)	CV (%)
C	叶 Leaf	31	451.16	487.92	466.33 ^a	9.58	2.05
	果 Fruit	16	443.82	494.54	480.35 ^{ab}	21.33	4.44
	当年枝 Twig	22	471.58	496.38	483.37 ^b	8.28	1.71
	茎 Shoot	30	475.34	520.68	495.07 ^b	10.29	2.08
	根 Root	29	407.51	500.62	468.47 ^a	19.46	4.15
N	叶 Leaf	31	14.14	32.84	22.27 ^c	4.65	20.88
	果 Fruit	16	17.08	23.25	19.74 ^c	2.86	14.49
	当年枝 Twig	22	5.16	11.02	7.98 ^b	2.03	25.44
	茎 Shoot	30	2.95	6.77	4.54 ^a	0.97	21.37
	根 Root	29	2.69	6.91	4.00 ^a	1.02	25.50
P	叶 Leaf	31	1.07	4.10	1.92 ^c	0.65	33.85
	果 Fruit	16	2.37	3.33	2.85 ^d	0.40	15.09
	当年枝 Twig	22	0.83	1.16	0.96 ^b	0.11	11.46
	茎 Shoot	30	0.22	0.78	0.45 ^a	0.16	35.56
	根 Root	29	0.23	1.14	0.52 ^a	0.24	46.15

CV, 变异系数; M, 平均值; MAX, 最大值; MIN, 最小值; n, 子样本容量; SD, 标准偏差。在同一元素平均值列中的不同小写字母表示不同器官元素含量差异显著($p < 0.05$)。

CV, coefficient of variation; M, mean; MAX, maximum; MIN, minimum; n, subsample number; SD, standard deviation. Different small letters in the same element and mean column indicate the significant difference in the different organs ($p < 0.05$).

表3 窄叶鲜卑花不同器官碳(C)、氮(N)、磷(P)比值特征

Table 3 The ratio of carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) of *Sibiraea angustata* shrub in different organs

元素比值 Element ratio	不同器官 Different organ	n	MIN	MAX	M	SD	CV (%)
C:N	叶 Leaf	31	13.74	32.99	21.89 ^a	4.90	22.38
	果 Fruit	16	19.84	28.75	24.82 ^a	4.26	17.16
	当年枝 Twig	22	44.14	96.18	64.16 ^b	16.83	26.23
	茎 Shoot	30	71.70	167.96	113.72 ^c	23.02	20.24
	根 Root	29	63.72	174.63	123.92 ^c	28.78	23.22
N:P	叶 Leaf	31	4.15	16.91	12.41 ^c	3.11	25.06
	果 Fruit	16	5.28	9.42	7.12 ^a	1.93	27.11
	当年枝 Twig	22	5.87	9.88	8.21 ^a	1.42	17.30
	茎 Shoot	30	5.96	17.32	10.80 ^b	2.80	25.93
	根 Root	29	2.86	14.97	8.74 ^a	3.11	35.58
C:P	叶 Leaf	31	112.11	454.22	266.18 ^b	82.09	30.84
	果 Fruit	16	147.97	186.92	170.30 ^a	17.54	10.30
	当年枝 Twig	22	418.12	570.63	507.29 ^c	51.77	10.21
	茎 Shoot	30	629.05	2 219.58	1 235.46 ^d	437.02	35.37
	根 Root	29	421.11	2 089.60	1 070.28 ^d	439.16	41.03

CV, 变异系数; M, 平均值; MAX, 最大值; MIN, 最小值; n, 子样本容量; SD, 标准偏差。在平均值列中的不同小写字母表示不同器官间差异显著($p < 0.05$)。

CV, coefficient of variation; M, mean; MAX, maximum; MIN, minimum; n, subsample number; SD, standard deviation. Different small letters in the mean column indicate the significant difference in the different organs ($p < 0.05$).

著高于当年枝、叶和果($p < 0.05$)。N:P的数值在各器官中相对比较稳定, 其平均值的变化范围为7.12–12.41; 最大值在叶中, 为 12.41 ± 3.11 , 最小值在果中, 为 7.12 ± 1.93 ; 叶和茎中N:P数值显著高于当年枝、根和果($p < 0.05$)。C:P的数值在各器官中的变化巨大, 其平均值的变化范围为170.30–1 235.46; 最小值是在果中, 为 170.30 ± 17.54 , 最大值是在茎中, 为 $1 235.46 \pm 437.02$; 根和茎中C:P的数值显著高于当年枝、叶和果($p < 0.05$)。

2.2 C、N、P含量及其比值间的相关性

通过SPSS 20.0统计分析软件对窄叶鲜卑花植株C、N、P含量及其比值进行Pearson相关分析, 结果(表4)表明, C含量与N、P含量总体上均呈极显著的负相关关系($p < 0.01$), 其相关系数分别为-0.407、-0.342。而N含量与P含量之间呈极显著的正相关关系($p < 0.01$), 其相关系数为0.814, 相关性较强, 这在一定程度上反映了N、P在植物体内的耦合程度较高。C:N数值与C呈极显著的正相关关系($p < 0.01$), 与N呈极显著的负相关关系($p < 0.01$), 相关系数分别为0.374、-0.901。C:P数值与C、C:N值呈极显著的正相关关系($p < 0.01$), 其相关系数分别为0.432、0.833; 与N、P呈极显著的负相关关系($p < 0.01$), 相关系数分别为-0.746、-0.796, 负相关性较强, 产生

表4 碳(C)、氮(N)、磷(P)含量及其比值之间的相关系数(Pearson检验)
Table 4 The correlation coefficient among carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P) content and their ratios (Pearson test)

项目 Item	C	N	P	C:N	C:P	N:P
C	1					
N	-0.407**	1				
P	-0.342**	0.814**	1			
C:N	0.374**	-0.901**	-0.802**	1		
C:P	0.432**	-0.746**	-0.796**	0.833**	1	
N:P	-0.001	0.366**	-0.118	-0.276**	0.213*	1

*, 相关系数显著水平为5% ($0.01 < p < 0.05$), **, 相关系数显著水平为1% ($p < 0.01$)。

*, correlation is significant at the 0.05 level ($0.01 < p < 0.05$), **, correlation is significant at the 0.01 level ($p < 0.01$).

此现象的原因是P作为C:P值的除数, P值越大, C:P值越小, 故两者极显著负相关, 而N与P极显著正相关, 从而C:P与N极显著负相关。在植物体内N:P与N含量呈极显著的正相关关系($p < 0.01$), 而其与P含量的相关性不显著($p > 0.05$), 在一定程度上说明在窄叶鲜卑花中N:P值的变化主要由N含量变化决定。

3 讨论

3.1 窄叶鲜卑花灌木生态化学计量特征

目前, 国内外对陆地生态系统化学计量学的研究主要集中在对植物群落叶片C、N、P含量及其计量学特征的研究, 而对植物物种不同器官C、N、P

含量及其比值特征的研究相对较少。本文对窄叶鲜卑花不同器官中C、N、P含量的分配格局进行研究,结果表明,C在各器官中的含量高且相对稳定,N、P含量较低且变异系数都较大,N的变异系数小于P(表2),原因可能是C是构成植物骨架的基本结构物质,且为植物新陈代谢、生长发育和繁殖等生理活动提供能源的物质,需求量大,所以在植物体内含量高且变异小; Vitousek (1998)通过N、P的施肥试验,发现N含量被植物控制在较窄的范围内,故N含量在各器官中的变异性小于P,本研究的结果与Vitousek的试验结论一致。N、P含量的变异系数的最大值都位于根部(表2),这可能是由植物体中N和P的来源引起的,即植物通过根系从土壤中吸收和利用有效的N、P,因不同土壤环境中有效N、P含量存在较大差异,故造成根系对N、P的吸存量具有较大差异。

不同植物器官C、N、P含量的差异不仅受植物的基本生理过程需求的影响,而且受相应组织的组织结构和功能分化的影响(Minden & Kleyer, 2014)。灌木等木质植物的茎是植物的支撑、输导器官,该器官组织主要是由木质素、纤维素等富含C的多糖物质组成(Freudenberg & Neish, 1968),植物茎的这一结构性决定其C浓度较高,因此C在窄叶鲜卑花茎中的浓度最高。叶片既是植物的同化器官,也是植物重要的养分储存器官,而茎、枝和根作为养分的吸收和输送通道,较少储存养分(李合生, 2002),因而导致窄叶鲜卑花叶片的N和P含量显著地高于茎、根和当年枝($p < 0.05$)。采集果实对其C、N、P含量进行分析,结果显示,果中P的含量显著高于其他器官($p < 0.05$); N的含量与叶中的含量相近($p > 0.05$),但是显著高于当年枝、茎和根中的含量($p < 0.05$)。由于此次采样集中在8月中下旬,此时为窄叶鲜卑花灌木的果期,窄叶鲜卑花灌木为了促进果实的成熟、储备营养等需要大量的蛋白质物质,故使N含量较高;植物果实是遗传器官,其中含有大量的核酸,而P是核酸的主要构成元素,故P在果中的含量最高,这也进一步表明了元素在不同器官中的含量分配与该器官所执行的功能及植物的生长期密切相关(Niklas & Cobb, 2005)。

C、N、P是生物体基本的组成元素,生物体的生长过程实质上是对元素的积聚与相对比例的调节过程(曾冬萍等, 2013)。Sterner和Elser (2002)认为,生物体C、N、P比值与生长率有很强的关系,在此

基础上,产生了生长速率理论,即生物体的快速生长需要大量的蛋白质酶,也需要大量核糖体RNA合成蛋白质,由于核糖体RNA中含有大量的P,蛋白质酶中含有大量的N,从而使得生长率高的生物和新陈代谢速率快的器官具有较低的C:N、C:P和N:P。在窄叶鲜卑花不同器官中,叶和果C:N和C:P的数值显著低于其他器官($p < 0.05$),N:P在果中最小,这是因为采样是在该灌木生长季的后期,此时也是叶和果新陈代谢速率较快的时期,表明了不同器官C、N、P比值特征在一定程度上符合生态化学计量学的生长速率理论。生态化学计量学内稳态理论认为有机体的元素组成比值是动态平衡的,有机体存在一个相对稳定的C、N、P比值关系(曾德慧和陈广生, 2005),窄叶鲜卑花不同器官N:P值在一个相对较小的范围内分布,在一定程度上反映了N:P在该灌木中具有内在的稳定性。

通过对窄叶鲜卑花C、N、P含量相关分析发现:C与N、P呈极显著的负相关关系($p < 0.01$)(表4),在植物体中C与N、P一般呈负相关性是高等陆生植物C、N、P计量的普遍规律(Sterner & Elser, 2002),在窄叶鲜卑花中这一规律得到进一步体现,此规律可以把植物体中的基本元素C比作溶液的溶剂,把N、P比作溶液的溶质,即C对N、P有一定的稀释作用,可以把此规律称之为C对N、P的“稀释效应”。植物中的N和P是协同元素,一般呈正相关关系(Wright *et al.*, 2005),本研究表明,窄叶鲜卑花植株体内N与P呈极其显著的正相关关系($p < 0.01$)(表4),这一结果与烤烟(杨梅等, 2015)、长白山森林不同演替阶段植物(胡耀升等, 2014)、中国东部南北样带不同功能群植物(任书杰等, 2007)等C、N、P化学计量特征的研究结果相一致。

3.2 窄叶鲜卑花叶片化学计量特征及其养分分析

叶片是植物通过光合作用获取能源和光合产物的主要器官,研究其C、N、P化学计量特征具有重大意义。研究表明,青藏高原东部窄叶鲜卑花叶片中的C含量($466.33 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$)与Elser等(2000)对全球492种陆地植物叶片研究所得C含量($464 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, $p > 0.05$)极为接近;与我国其他植物相关研究相比,窄叶鲜卑花叶片C含量也处于较高水平,高于亚热带的浙江天童山植物($450 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, $p > 0.05$)(阎恩荣等, 2010)和中国草地生态系统($438 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, $p > 0.05$)(He *et al.*, 2008),显著高于阿拉善荒漠典型植物(379.01

$\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$, $p < 0.05$) (张珂等, 2014) 和黄土高原优势灌丛植物 ($421.40 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, $p < 0.05$) (李单凤等, 2015), 说明青藏高原东部窄叶鲜卑花叶片的有机化合物含量较高, 具有较高的C储存能力。

从植物养分需求角度来看, 植物需要的多种营养元素里N、P尤为重要, 是限制植物生长和繁殖等生理活动的重要因素 (阿布里孜·阿不都热合曼等, 2015), 它们既是植物体内许多重要有机化合物的组分, 同时又以多种方式参与植物体内各种代谢过程。中国陆生植物叶片N含量与全球范围内的植物叶片N含量较为接近 (Han *et al.*, 2005), 但叶片中P含量显著低于全球陆生植物的测定值 (Elser *et al.*, 2000)。此外, 李单凤等 (2015) 对黄土高原优势灌丛研究发现C:P、N:P值分别为411.46和20.81, 指出黄土高原优势灌丛的限制性元素是P。本研究中窄叶鲜卑花叶片N:P值为12.41, 显著低于黄土高原优势灌丛植物, 与全球植物极为接近 (12.60 , $p > 0.05$) (Elser *et al.*, 2000)。而本研究中叶片N、P含量 (N, $22.27 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$; P, $1.92 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$) 均显著高于中国陆生植物 (N, $18.6 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$; P, $1.21 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$; $p < 0.05$) (Han *et al.*, 2005) 和全球植物 (N, $17.7 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$; P, $1.58 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$; $p < 0.05$) (Elser *et al.*, 2000), 且窄叶鲜卑花叶片P浓度也显著高于黄土高原优势灌丛 (P, $1.20 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, $p < 0.05$)。尽管窄叶鲜卑花叶片N:P值较低, 但我们认为窄叶鲜卑花叶片具有较高的N、P含量, 其生长很可能不受N、P限制。较高的窄叶鲜卑花叶片N、P含量来源于肥沃的土壤, 前期对窄叶鲜卑花灌丛土壤N、P含量的研究结果 (贺合亮等, 2015) 表明, 窄叶鲜卑花灌丛0–10 cm层土壤营养元素 (N, $6.27 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$; P, $1.13 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$) 远远高于黄土高原优势灌丛0–10 cm层土壤 (N, $0.108 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$; P, $0.54 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$) (李单凤等, 2015), 但土壤N:P分析显示P具有成为限制元素的趋势 (贺合亮等, 2015), 这与植物叶片养分限制的分析存在一定差异。因此, 在肥沃的土壤和某些具有较高养分含量的物种中使用生态化学计量学N:P值进行养分限制性判断应当谨慎, 因为相关养分限制诊断指标的敏感性和适用性因研究对象不同而存在差异 (曾冬萍等, 2013)。故要准确评价土壤N、P是否为限制性养分, 不仅要比较N:P值, 还要对N和P含量及其有效性进行比较; 想要真实而准确地反映不同物种在环境中养分的限制情况, 除了要分析叶片N:P值外, 还应当分析该物质叶片N、P含量并结合

相应的施肥试验做进一步的营养诊断。

本研究对青藏高原东部窄叶鲜卑花不同营养器官的C、N、P化学计量特征进行了研究, 研究发现: 窄叶鲜卑花不同器官中C、N、P含量及其分配与该器官所执行的功能和所处的生长期密切相关; 该灌木不同器官C、N、P计量特征在一定程度上符合生态化学计量学的内稳态理论和生长速率理论; 在该植物体中, C与N或P极显著负相关, C对N、P具有稀释效应, N和P极显著正相关性, 两者耦合程度较高; 青藏高原东部窄叶鲜卑花灌丛土壤肥沃, 窄叶鲜卑花灌木叶片C、N、P含量较高, 使用土壤和灌木叶片N:P指标分析该物种养分限制情况存在一定差异, 故用化学计量比在肥沃的土壤和物种水平判断养分限制性情况应谨慎。此外, 本文对窄叶鲜卑花这一物种生长季后期C、N、P的分配和计量特征进行了研究, 缺少物种间、群落水平和季节动态变化分析, 随着全球变化, 尤其是气候变暖、N沉降的进行等, 灌丛等陆地生态系统将受到巨大影响, 陆地植被生态化学的元素平衡状况和相关计量指标对全球变暖、N沉降等全球变化是如何响应的, 有待进一步深入研究, 为此我们下一步的重点工作是研究该灌丛生态系统化学计量特征的季节动态变化及对温度升高、N沉降等全球变化的响应机理。

基金项目 中国科学院战略性先导科技专项 (XDA05050303)、科技部科技基础性工作专项 (2015FY110300)、国家自然科学基金 (31570476、31400424) 和中国科学院西部之光 (Y4C2021)。

参考文献

- Abliz A, Lü GH, Zhang XN, Gong YM (2015). Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of photosynthetic organs across Ebinur Lake Wetland Natural Reserve of Xinjiang, Northwest China. *Chinese Journal of Ecology*, 34, 2123–2130. (in Chinese with English abstract) [阿布里孜·阿不都热合曼, 吕光辉, 张雪妮, 公延明 (2015). 新疆艾比湖流域植物光合器官碳、氮、磷生态化学计量特征. *生态学杂志*, 34, 2123–2130.]
- An Z, Niu DC, Wen HY, Yang Y, Zhang HR, Fu H (2011). Effects of N addition on nutrient resorption efficiency and C:N:P stoichiometric characteristics in *Stipa bungeana* of steppe grasslands in the Loess Plateau, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 801–807. (in Chinese with English abstract) [安卓, 牛得草, 文海燕, 杨益, 张洪荣, 傅华 (2011). 氮素添加对黄土高原典型草原长芒草氮磷重吸收率及C:N:P化学计量特征的影响. *植物生态学*

- 报, 35, 801–807.]
- Bin ZJ, Wang JJ, Zhang WP, Xu DH, Cheng XH, Li KJ, Cao DH (2014). Effects of N addition on ecological stoichiometric characteristics in six dominant plant species of alpine meadow on the Qinghai-Xizang Plateau, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 231–237. (in Chinese with English abstract) [宾振钧, 王静静, 张文鹏, 徐当会, 程雪寒, 李柯杰, 曹德昊 (2014). 氮肥添加对青藏高原高寒草甸6个群落优势种生态化学计量学特征的影响. *植物生态学报*, 38, 231–237.]
- Elser JJ, Fagan WF, Denno RF, Dobberfuhl DR, Folarin A, Huberty A, Ierland S, Kilham SS, Mcauley E, Schulz KL, Siemann EH, Sterner RW (2000). Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 408, 578–580.
- Editorial Committee of Flora of China, Chinese Academy of Sciences (1974). *Flora of China* (Volume 36). Science Press, Beijing. 70–71. (in Chinese) [中国科学院中国植物志编辑委员会 (1974). 中国植物志(第三十六卷). 科学出版社, 北京. 70–71.]
- Freudenberg K, Neish AC (1968). *Constitution and Biosynthesis of Lignin*. Springer-Verlag, Berlin. 199.
- Guo BH, Liu GL, Fan SH, Du MY, Su WH (2014). Distribution patterns and stoichiometry characteristics of C, N, P in *Phyllostachys edulis* forests of different productivity levels. *Scientia Silvae Sinicae*, 50(6), 1–9. (in Chinese with English abstract) [郭宝华, 刘广路, 范少辉, 杜满义, 苏文会 (2014). 不同生产力水平毛竹林碳氮磷的分布格局和计量特征. *林业科学*, 50(6), 1–9.]
- Han WX, Fang JY, Guo D, Zhang Y (2005). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 168, 377–385.
- He JS, Wang L, Dan FBF, Wang XP, Ma WH, Fang JY (2008). Leaf nitrogen:phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes. *Oecologia*, 155, 301–310.
- Huang WJ, Zhou GY, Liu JX, Zhang DQ, Xu ZH, Liu SZ (2012). Effects of elevated carbon dioxide and nitrogen addition on foliar stoichiometry of nitrogen and phosphorus of five tree species in subtropical model forest ecosystems. *Environmental Pollution*, 168, 113–120.
- He HL, Yang XC, Wang D, Sun YY, Yin CY, Li T, Li YX, Zhou GY, Zhang L, Liu Q (2015). Ecological stoichiometric characteristics of soil carbon, nitrogen and phosphorus of *Sibiraea angustata* shrub in eastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 21, 1128–1135. (in Chinese with English abstract) [贺合亮, 阳小成, 王东, 孙誉育, 尹春英, 李婷, 黎云祥, 周国英, 张林, 刘庆 (2015). 青藏高原东部窄叶鲜卑花灌丛土壤C、N、P生态化学计量学特征. *应用与环境生物学报*, 21, 1128–1135.]
- He JS, Han XG (2010). Ecological stoichiometry: Searching for unifying principles from individuals to ecosystems. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 2–6. (in Chinese) [贺合亮, 韩兴国(2010). 生态化学计量学: 探索从个体到生态系统的统一化理论. *植物生态学报*, 34, 2–6.]
- Hu YS, Yao XY, Liu YH (2014). N and P stoichiometric traits of plant and soil in different forest succession stages in Changbai Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25, 632–638. (in Chinese with English abstract) [胡耀升, 么旭阳, 刘艳红 (2014). 长白山森林不同演替阶段植物与土壤氮磷的化学计量特征. *应用生态学报*, 25, 632–638.]
- Li DF, Yu SL, Wang GX, Fang WW (2015). Environmental heterogeneity and mechanism of stoichiometry properties of vegetative organs in dominant shrub communities across the Loess Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 453–465. (in Chinese with English abstract) [李单凤, 于顺利, 王国勋, 方伟伟 (2015). 黄土高原优势灌丛营养器官化学计量特征的环境分异和机制. *植物生态学报*, 39, 453–465.]
- Li HS (2002). *Modern Plant Physiology*. Higher Education Press, Beijing, 96–100. (in Chinese) [李合生 (2002). 现代植物生理学. 高等教育出版社, 北京. 96–100.]
- Li J, Yin CY, Zhou XB, Wei YH, Qiao G, Liu Q (2014). Effects of nitrogen addition on soil respiration of *Sibiraea angustata* shrub in the eastern margin of Qinghai-Tibetan Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 5558–5569. (in Chinese with English abstract) [李娇, 尹春英, 周晓波, 魏宇航, 高巧, 刘庆 (2014). 施氮对青藏高原东缘窄叶鲜卑花灌丛土壤呼吸的影响. *生态学报*, 34, 5558–5569.]
- Li Z, Han L, Liu YH, An SQ, Leng X (2012). C, N and P stoichiometric characteristics in leaves of *Suaeda salsa* during different growth phase in coastal wetlands of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 1054–1061. (in Chinese with English abstract) [李征, 韩琳, 刘玉虹, 安树青, 冷欣 (2012). 滨海盐地碱蓬不同生长阶段叶片C、N、P化学计量特征. *植物生态学报*, 36, 1054–1061.]
- Liu C, Wang Y, Wang N, Wang GX (2012). Advances research in plant nitrogen, phosphorus and their stoichiometry in terrestrial ecosystems: A review. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 1205–1216. (in Chinese with English abstract) [刘超, 王洋, 王楠, 王根轩 (2012). 陆地生态系统植被氮磷化学计量研究进展. *植物生态学报*, 36, 1205–1216.]
- Ma HH, Hou L, Dou YX, Zhang SX, Yang AD, Tian RX (2014). Stoichiometric characteristics of nitrogen and phosphorus in leaves of dominant shrub species in pine-oak mixed forest in the Qinling Mountains. *Journal of Northeast Forestry University*, 42(11), 35–38. (in Chinese with English abstract) [马红红, 侯琳, 窦艳星, 张硕新, 杨安定, 田瑞选 (2014). 秦岭松栎混交林优势灌木

- 叶片N、P化学计量特征. 东北林业大学学报, 42(11), 35–38.]
- Ma LS, Chen YN, Zhang XR, Yang JJ, An SS (2014). Characteristics of leaf ecological stoichiometry of *Robinia pseudoacacia* in Loess Plateau. *Research of Soil and Water Conservation*, 21(3), 57–61. (in Chinese with English abstract) [马露莎, 陈亚南, 张向茹, 杨佳佳, 安韶山 (2014). 黄土高原刺槐叶片生态化学计量学特征. 水土保持研究, 21(3), 57–61.]
- Minden V, Kleyer M (2014). Internal and external regulation of plant organ stoichiometry. *Plant Biology*, 16, 897–907.
- Moore TR, Trofymow JA, Prescott CE, Titus BD (2011). Nature and nurture in the dynamics of C, N and P during litter decomposition in Canadian forests. *Plant and Soil*, 339, 163–175.
- Niklas KJ, Cobb ED (2005). N, P, and C stoichiometry of *Eraanthis hyemalis* (Ranunculaceae) and the allometry of plant growth. *American Journal of Botany*, 92, 1256–1263.
- Niu DC, Li Q, Jiang SG, Chang PJ, Fu H (2013). Seasonal variations of leaf C:N:P stoichiometry of six shrubs in desert of China's Alxa Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 317–325. (in Chinese with English abstract) [牛得草, 李茜, 江世高, 常佩静, 傅华 (2013). 阿拉善荒漠区6种主要灌木植物叶片C:N:P化学计量比的季节变化. 植物生态学报, 37, 317–325.]
- Qu FZ, Yu JB, Du SY, Li YZ, Lü XF, Ning K, Wu HF, Meng L (2014). Influences of anthropogenic cultivation on C, N and P stoichiometry of reed-dominated coastal wetlands in the Yellow River Delta. *Geoderma*, 236, 227–232.
- Ren SJ, Yu GR, Tao B, Wang SQ (2007). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 643 terrestrial plant species in NSTEC. *Environmental Science*, 28, 2665–2673. (in Chinese with English abstract) [任书杰, 于贵瑞, 陶波, 王绍强 (2007). 中国东部南北样带654种植物叶片氮和磷的化学计量学特征研究. 环境科学, 28, 2665–2673.]
- Song ZL, Liu HY, Zhao FJ, Xu CY (2014). Ecological stoichiometry of N:P:Si in Chinese grasslands. *Plant and Soil*, 380, 165–179.
- Sterner RW, Elser JJ (2002). *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton University Press, Princeton. 1–20.
- Vitousek PM (1998). Foliar and litter nutrients, nutrient resorption, and decomposition in Hawaiian *Metrosideros* polymorpha. *Ecosystems*, 1, 401–407.
- Wright IJ, Reich PB, Cornelissen JHC, Falster DS, Garnier E, Hikosaka K, Lamont BB, Lee W, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Villar R, Warton DI, Westoby M (2005). Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytologist*, 166, 485–496.
- Wang K, Wu HY, Lu H, Xu DY, Li N (2013). Leaf stoichiometric properties of garden tree species in Fuxin city. *Arid Zone Research*, 30, 236–241. (in Chinese with English abstract) [王凯, 吴祥云, 卢慧, 徐东洋, 李娜 (2013). 阜新市主要园林树种叶片生态化学计量特征. 干旱区研究, 30, 236–241.]
- Wang ZW, Xu XH, Chen XT, Yu SS, Liu HD, Lin LG, Li B (2014). Chemical constituents from the aerial part of *Sibiraea angustata*. *Journal of Chinese Medicinal Materials*, 37, 57–60. (in Chinese with English abstract) [王章伟, 徐向红, 陈笑天, 庾石山, 刘宏栋, 林利光, 李斌 (2014). 窄叶鲜卑花地上部分化学成分研究. 中药材, 37, 57–60.]
- Wu N (1998). The community types and biomass of *Sibiraea angustata* scrub and their relationship with environmental factors in northwestern Sichuan. *Acta Botanica Sinica*, 40, 860–870. (in Chinese with English abstract) [吴宁 (1998). 川西北窄叶鲜卑花灌丛的类型和生物量及其与环境因子的关系. 植物学报, 40, 860–870.]
- Wu TG, Wu M, Liu L, Xiao JH (2010). Seasonal variations of leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry of three herbaceous species in Hangzhou Bay coastal wetlands, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 23–28. (in Chinese with English abstract) [吴统贵, 吴明, 刘丽, 萧江华 (2010). 杭州湾滨海湿地3种草本植物叶片N、P化学计量的季节变化. 植物生态学报, 34, 23–28.]
- Xia CX, Yu D, Wang Z, Xie D (2014). Stoichiometry patterns of leaf carbon, nitrogen and phosphorus in aquatic macrophytes in eastern China. *Ecological Engineering*, 70, 406–413.
- Yan ER, Wang XH, Guo M, Zhong Q, Zhou W (2010). C:N:P stoichiometry across evergreen broad-leaved forests, evergreen coniferous forests and deciduous broad-leaved forests in the Tiantong region, Zhejiang Province, eastern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 48–57. (in Chinese with English abstract) [阎恩荣, 王希华, 郭明, 仲强, 周武 (2010). 浙江天童常绿阔叶林、常绿针叶林与落叶阔叶林的C:N:P化学计量特征. 植物生态学报, 34, 48–57.]
- Yan K, Fu DG, He F, Duan CQ (2011). Leaf nutrient stoichiometry of plants in the phosphorus-enriched soils of the Lake Dianchi watershed China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 353–361. (in Chinese with English abstract) [阎凯, 付登高, 何峰, 段昌群 (2011). 滇池流域富磷区不同土壤磷水平下植物叶片的养分化学计量特征. 植物生态学报, 35, 353–361.]
- Yang M, Wang QQ, Yuan DG, Li QQ, Zeng J, Luo Q, Lan XM, Tang J (2015). C, N, P stoichiometry traits of different flue-cured tobacco organs at different growth stages. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 23, 686–693. (in Chinese with English abstract) [杨梅, 王昌全, 袁大刚,

- 李启权, 曾建, 罗茜, 兰兴梅, 唐杰 (2015). 不同生长期烤烟各器官C、N、P生态化学计量学特征. *中国生态农业学报*, 23, 686–693.]
- Yao L, Ju Y (2009). Effects of *Sibiraea augustata* on digestive system. *Chinese Journal Integrated Traditional Western Medicine Digestion*, 17, 376–378. (in Chinese with English abstract) [姚莉, 鞠洋 (2009). 窄叶鲜卑花促消化作用的实验研究. *中国中西医结合消化杂志*, 17, 376–378.]
- Zeng DH, Chen GS (2005). Ecological stoichiometry: A science to explore the complexity of living systems. *Acta Phytocologica Sinica*, 29, 141–153. (in Chinese with English abstract) [曾德慧, 陈广生 (2005). 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索. *植物生态学报*, 29, 141–153.]
- Zeng DP, Jiang LL, Zeng CS, Wang WQ, Wang C (2013). Reviews on the ecological stoichiometry characteristics and its applications. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 5484–5492. (in Chinese with English abstract) [曾冬萍, 蒋利玲, 曾从盛, 王维奇, 王纯 (2013). 生态化学计量学特征及其应用研究进展. *生态学报*, 33, 5484–5492.]
- Zhang FH, He F, He YP, Fan H, Jiang TL (2008). The influencing factors and protection of biodiversity in western Sichuan. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, 29(6), 46–51. (in Chinese with English abstract) [张发会, 何飞, 何亚平, 樊华, 降廷伦 (2008). 川西生物多样性的影响因素及其保护对策. *四川林业科技*, 29(6), 46–51.]
- Zhang K, He MZ, Li XR, Tan HJ, Gao YH, Li G, Han GJ, Wu YY (2014). Foliar carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of typical desert plants across the Alashan Desert. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 6538–6547. (in Chinese with English abstract) [张珂, 何明珠, 李新荣, 谭会娟, 高艳红, 李刚, 韩国君, 吴杨杨 (2014). 阿拉善荒漠典型植物叶片碳、氮、磷化学计量特征. *生态学报*, 34, 6538–6547.]
- Zhang ZS, Song XL, Lu XG, Xue ZS (2013). Ecological stoichiometry of carbon, nitrogen, and phosphorus in estuarine wetland soils: Influences of vegetation coverage, plant communities, geomorphology, and seawalls. *Journal of Soils Sediments*, 13, 1043–1051.
- Zhang XS (1978). The plateau zonality of vegetation in Xizang. *Acta Botanica Sinica*, 20, 140–149. (in Chinese with English abstract) [张新时 (1978). 西藏植被的高原地带性. *植物学报*, 20, 140–149.]

责任编辑: 谢宗强 责任编辑: 李 敏

[返回目录](#)

云南杨梅碳、氮、磷化学计量特征

苏凯文¹ 陈路红¹ 郑伟¹ 潘瑶² 尹华军³ 巩合德^{1*}

¹西南林业大学生态旅游学院, 昆明 650224; ²西南林业大学亚太森林组织昆明培训中心, 昆明 650224; ³中国科学院成都生物研究所, 成都 610041

摘要 碳(C)、氮(N)、磷(P)在植物生长和各种生理调节机能中发挥着重要作用。为研究云南灌丛生态系统C、N、P含量之间的关系以及植物生物量、土壤C、N、P含量与植物C、N、P含量的相互影响, 该研究采用样地调查的方法, 在云南省云南杨梅(*Myrica nana*)灌丛主要分布区设立了29个样地, 通过测量样地中云南杨梅灌丛C、N、P含量, 系统分析了云南杨梅C、N、P的计量规律。结果显示: 1)研究区域云南杨梅根、茎、叶的C、N、P含量的平均值分别是45.94%、0.54%、0.03%、46.32%、0.58%、0.03%和49.05%、1.70%、0.06% (干质量), 其中叶的C、N、P含量均显著高于茎和根。在根中C:N:P为1 531:18:1, 在茎中C:N:P为1 544:19:1, 而在叶中C:N:P为818:10:1, 反映了云南杨梅不同部位元素计量不同的分配关系; 2)云南杨梅叶片中C含量和N:P值随生物量的增加而降低, 但只有叶片C含量与生物量的相关关系极显著, 而N:P值与生物量的相关关系不显著。叶片中N含量和P含量随生物量的增加而升高, 其中P含量与生物量的相关关系显著, N含量与生物量的相关关系不显著。云南杨梅叶的N:P (34.2)明显大于8, 说明P是云南杨梅生长的限制因素。3)根的C、N、P含量与土壤中的P含量都有显著的相关性, 其中N、P为极显著正相关, C为显著负相关; 茎的C含量与土壤的C、N、P含量都显著负相关, 且N、P含量的相关性极显著, 而茎的P含量与土壤中的P含量极显著正相关; 叶的P含量与土壤的C、N、P含量都极显著正相关, 叶的C含量则与土壤的P含量极显著负相关。该研究结果可为西南高原灌丛生态系统的研究提供数据支持。

关键词 云南杨梅; 碳; 氮; 磷; 元素计量; 生物量; 土壤

引用格式: 苏凯文, 陈路红, 郑伟, 潘瑶, 尹华军, 巩合德 (2017). 云南杨梅碳、氮、磷化学计量特征. 植物生态学报, 41, 136–146. doi: 10.17521/cjpe.2016.0026

Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of *Myrica nana* in Yunnan, China

SU Kai-Wen¹, CHEN Lu-Hong¹, ZHENG Wei¹, PAN Yao², YIN Hua-Jun³, and GONG He-De^{1*}

¹Ecotourism Faculty, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China; ²Asia-Pacific Network For Sustainable Forest Management And Rehabilitation Kunming Training Center, Kunming 650224, China; and ³Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Science, Chengdu 610041, China

Abstract

Aims Carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) play important roles in plant growth and physiological functions. We aimed at exploring the intrinsic relationships of C, N and P in *Myrica nana*—a common shrub in Yunnan Province—as well as their relationships with plant biomass and soil nutrients.

Methods We measured the concentration of C, N and P of *M. nana* from 29 sites for their magnitudes and correlations with soil nutrients.

Important findings 1) The arithmetic mean value of C, N and P concentration in the roots, stems and leaves of *M. nana* was 45.94%, 0.54%, 0.03%, and 46.32%, 0.58%, 0.03%, and 49.05%, 1.70%, 0.06%, respectively. C, N and P concentrations in the leaves were significantly higher than those in the roots and the stems. The C:N:P in roots, stems and leaves was 1 531:18:1, 1 544:19:1, and 818:10:1, respectively. 2) The C concentration and N:P in leaves of *M. nana* decreased with the increase of biomass of *M. nana*; the leaf C concentration was significantly correlated with biomass ($p < 0.01$), while the correlation between N:P and biomass was not significant ($p > 0.05$). The leaf N increased with the increase of plant biomass, the P was significantly correlated with biomass ($p < 0.05$), but the correlation between N concentration and biomass was not significant ($p > 0.05$). N:P in leaves was 34.2, suggesting that plant growth was limited by P. 3) C, N and P concentration in the roots were significantly correlated with soil P ($p < 0.05$), with N, P concentrations correlated with soil P positively ($p < 0.01$) and C negatively ($p < 0.05$). C concentration in the stems was significantly and negatively correlated with soil C, N, with significant correlation with C, N, and P concentration ($p < 0.01$). P concentration in the stems was significantly and

收稿日期Received: 2016-01-17 接受日期Accepted: 2016-12-25

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: gonghede3@163.com)

positively correlated with soil P concentration ($p < 0.01$), while leaf P significantly and positively correlated with soil C, N and P ($p < 0.01$); leaf C concentration was significantly and negatively correlated with soil P ($p < 0.01$).

Key words *Myrica nana*; carbon; nitrogen; phosphorus; stoichiometry; biomass; soil

Citation: Su KW, Chen LH, Zheng W, Pan Y, Yin HJ, Gong HD (2017). Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of *Myrica nana* in Yunnan, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 136–146. doi: 10.17521/cjpe.2016.0026

生态化学计量学结合了热力学第一定律、生物进化的自然选择原理和分子生物学中心法则, 包括了生态学和化学计量学的基本方法(王绍强和于贵瑞, 2008), 使得生物学科不同层次(分子、细胞、有机体、种群、生态系统和全球尺度)的研究理论能够有机地统一起来(曾德慧和陈广生, 2005), 为研究生态系统能量和化学元素(以碳(C)、氮(N)、磷(P)为主)平衡以及生态结构与功能提供了一种新的手段(洪江涛等, 2013), 并与现今的热点——全球碳循环和全球气候变化紧密地结合起来(Elser *et al.*, 2000a, 2010)。植物生长过程中, C、N、P是构建植物体和驱动代谢过程最重要的元素, 碳水化合物、木质素、纤维素、酶、核苷酸等的代谢都与这3种元素有关(Elser *et al.*, 2010; van de Waal *et al.*, 2010)。研究发现, 不同地带植物叶N:P不同(张文彦等, 2010; 任书杰等, 2012), 生长季植物叶C:N、C:P和N:P变化趋势不同(牛得草等, 2013), 植物叶C:N和N:P与草原退化程度相关(银晓瑞等, 2010), 群落植物物种多样性和生物量与叶C:N和N:P回归关系显著(颌洪涛等, 2016), 事实上, 生态化学计量特征影响着植物生长率和生物量(Elser *et al.*, 2000b; Ågren, 2008; 严正兵等, 2013; 颌洪涛等, 2016)。研究这些元素的计量学特征对探索植物生长、生态系统功能发挥的机制具有极为重要的作用(闫帮国等, 2015)。近年来, 植物生态化学计量学取得了丰硕的研究成果, 诸多假说和研究见诸刊物, 如植物N:P的营养限制理论(Koerselman & Meuleman, 1996), 植物叶片N:P地理分布模式的物种组成假说(Vitousek & Farrington, 1997; Wright, 2001), 草本植物和环境因子的关系等。不同学者对不同生态系统的C、N、P化学计量特征做了大量研究, 韩文轩等(2009)研究了北京及周边地区植物叶的C、N、P计量特征, 系统分析了北京周边358种不同生长型植物叶的C、N、P计量规律; 邵学新等(2013)对杭州湾潮滩湿地3种优势植物的C、N、P含量做了动态分析。然而目前我国C、N、P计量研究主要集中于草原地区和黄土高原(Zheng

& Shangguan, 2007; He *et al.*, 2008), 对地处云贵高原、地形复杂、气候多变的云南灌丛生态系统尚缺乏有关的系统分析和报道。在全球变暖的趋势下, 灌丛分布范围有所扩大(Sturm *et al.*, 2001), 在由生物入侵导致植被演替引起的北半球局部区域碳储量变化中, 灌丛生态系统能发挥巨大作用。灌丛植物通过光合作用和蒸腾作用吸收大气中的CO₂、获取土壤中的水分和矿物质元素, 参加整个生物圈的生物地球化学循环(Ehleringer & Field, 1993)。加强灌丛植物C、N、P元素计量特征及其空间格局的研究, 是准确评估区域生态系统初级生产力和地球化学循环及其全球变化响应机制的基础, 所以针对灌丛系统的研究势必成为新的热点(Jackson *et al.*, 2002)。我国是世界上灌丛分布面积最广的国家, 灌丛面积约2 × 10⁸ hm², 占我国陆地总面积的1/5左右, 约为中国现存森林面积的2倍(刘国华等, 2003; 巩合德等, 2012), 在中国研究灌丛生态系统的生态化学计量特征有天然的优势。云南灌丛系统的代表植物云南杨梅(*Myrica nana*)是中国的特有种, 为杨梅科杨梅属常绿灌木, 其树高在0.5–2.0 m之间, 雌雄异株, 2–3月开花, 6–7月果实成熟(中国科学院中国植物志编辑委员会, 1979), 根部有放线菌共生, 起生物固氮作用, 对生态环境有积极作用。云南杨梅分布区域性强, 仅分布在我国云南、贵州、西藏和四川等省区的部分地区, 能在黄壤、黄棕壤、暗红壤和红壤中生存, 海拔1 900–2 500 m内生长最好, 是云南杨梅的最适生区。因其自身的代表性和广布性, 云南杨梅的研究对保护云南乃至西南地区的灌丛系统意义重大。

区域尺度上植物的N和P特征能反映植物特性及其对环境条件的长期响应与适应(侯学煜, 1982)。大多数陆生植物的生长经常受N、P限制或二者的共同限制(Koerselman & Meuleman, 1996; Venterink *et al.*, 2003; Harpole *et al.*, 2011)。叶片作为植物的主要光合器官, 其N:P的大小经常被用来表明植物生长受到哪种元素的限制作用, 但是这种限制关系会随

着外界环境的改变而变化(Koerselman & Meuleman, 1996; Aerts & Chapin, 2000; Güsewell, 2004; He *et al.*, 2008; von Oheimb *et al.*, 2010)。相同区域的植物也可能因为外界环境与内在属性的区别, 其受限制的营养元素也不同(王晶苑等, 2011)。由于植物的N限制和P限制对植物生长的控制, 生态化学计量特征影响着植物生物量变化(Aerts & Beltman, 2003; Güsewell Beltman., 2005), 土壤N含量和P含量的多少又在一定程度上调节着植物的生态元素计量, 同时, 植物生物量是生态系统获取能量的集中体现, 能够表征植物的生长状态。所以本研究通过实测云南14个县29个样地的云南杨梅样品和对应土壤样品, 收集云南杨梅的生物量数据、C、N、P数据和土壤的C、N、P数据, 以阐明以下几个问题: 1) 云南杨梅内在的C、N、P计量特征; 2) 云南杨梅叶片C、

N、P含量与其生物量的关系及云南杨梅生长的限制元素; 3) 云南杨梅C、N、P含量与土壤C、N、P含量之间的关系, 以期为我国西南地区的灌丛植物元素计量学研究和我国陆地生态系统的碳贮量、碳交换评估提供基础科学数据, 为保护当地的灌丛生态系统提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 野外调查和元素测量

在云南杨梅分布比较广的14个县, 选取29个典型分布区建立灌丛类型样地(表1)。每个样地按照分布特征设计3个典型的5 m × 5 m的样方, 并在每个样方内随机选取1个1 m × 1 m的样方, 测量该样方内所有云南杨梅的生物量。测量时按照根、茎、叶分别用电子天平称质量, 每个器官选取150 g以上

表1 云南29个云南杨梅标准样地的相关信息

Table 1 Characteristics of the 29 study sites of *Myrica nana* shrub in Yunnan Province

样地编号 Site number	样地地点 Site location	纬度 Latitude (N)	经度 Longitude (E)	海拔 Altitude (m)
YN002	云南省姚安县 Yao'an, Yunnan	25.52°	101.40°	2 220.6
YN003	云南省姚安县 Yao'an, Yunnan	25.49°	101.31°	2 623.1
YN004	云南省姚安县 Yao'an, Yunnan	25.50°	101.15°	2 093.3
YN006	云南省大姚县 Dayao, Yunnan	25.66°	101.15°	2 258.6
YN010	云南省大姚县 Dayao, Yunnan	25.71°	101.48°	2 120.4
YN011	云南省大姚县 Dayao, Yunnan	25.91°	101.23°	2 396.0
YN013	云南省牟定县 Mouding, Yunnan	25.45°	101.46°	2 037.9
YN016	云南省牟定县 Mouding, Yunnan	25.44°	101.53°	2 145.2
YN017	云南省牟定县 Mouding, Yunnan	25.45°	101.63°	2 245.0
YN018	云南省南华县 Nanhua, Yunnan	25.33°	101.03°	2 567.2
YN019	云南省南华县 Nanhua, Yunnan	25.17°	101.06°	2 392.4
YN020	云南省南华县 Nanhua, Yunnan	25.32°	101.26°	2 148.2
YN022	云南省禄丰县 Lufeng, Yunnan	25.31°	102.12°	2 113.1
YN024	云南省禄丰县 Lufeng, Yunnan	25.31°	101.90°	2 199.1
YN025	云南省禄丰县 Lufeng, Yunnan	25.32°	101.87°	2 272.3
YN026	云南省安宁县 Anning, Yunnan	24.86°	102.45°	2 043.8
YN027	云南省安宁县 Anning, Yunnan	24.82°	102.42°	2 123.4
YN028	云南省安宁县 Anning, Yunnan	24.85°	102.39°	1 950.0
YN029	云南省昆明市 Kunming, Yunnan	25.14°	102.61°	2 183.4
YN030	云南省嵩明县 Songming, Yunnan	25.41°	103.04°	2 084.8
YN038	云南省昆明市 Kunming, Yunnan	25.22°	102.66°	2 137.5
YN039	云南省富民县 Fumin, Yunnan	25.23°	102.42°	2 086.0
YN040	云南省富民县 Fumin, Yunnan	25.28°	102.63°	2 214.7
YN041	云南省寻甸县 Xundian, Yunnan	25.54°	103.39°	2 060.9
YN044	云南省寻甸县 Xundian, Yunnan	25.52°	103.38°	2 008.0
YN050	云南省会泽县 Huize, Yunnan	26.47°	103.46°	2 040.0
YN052	云南省会泽县 Huize, Yunnan	26.50°	103.45°	2 010.0
YN058	云南省师宗县 Shizong, Yunnan	24.91°	103.87°	2 156.0
YN068	云南省砚山县 Yanshan, Yunnan	23.77°	104.68°	1 656.0

的材料带回实验室, 于70 °C的烘箱中烘烤48 h至恒质量。根、茎、叶样品分别在粉碎机中粉碎后再次烘干至恒质量, 分别测量其C、N、P含量(%). C和N含量用C/N元素分析仪(2400II CHNS/O, Perkin-Elmer, Boston, USA)测量; 将样品粉末采用H₂O₂-H₂SO₄凯氏(Kjedahl)法消解, 然后用钼蓝比色法测量P的含量。

1.2 数据处理方法

植物不同部位C、N、P含量的内部分配关系用Pearson相关关系分析, 采用 t 检验比较植物不同部位C、N、P含量差异, 根据Pearson相关性分析分析植物叶片N、P与生物量的相关性, 并对植物C、N、P含量与土壤C、N、P含量做回归分析。

2 结果

2.1 云南杨梅C、N、P含量及其相关性

云南杨梅根的C、N、P含量变化范围分别为40.96%–47.83%、0.38%–0.82%、0.01%–0.11% (表2), 平均值分别是45.94%、0.54%、0.03%; 茎的C、

N、P含量变化范围为43.89%–47.74%、0.40%–0.93%、0.01%–0.09%, 平均值分别为46.32%、0.58%、0.03%; 叶的C、N、P含量变化范围分别为43.97%–51.03%、0.29%–2.15%、0.03%–0.14%, 平均值分别为49.05%、1.70%、0.06% (表2)。在根中C:N:P约为1 531:18:1, 在茎中C:N:P约为1 544:19:1, 而在叶中C:N:P约为818:10:1, 在根中C:N、C:P和N:P的质量比值约为86.6、2 559.8和29.6, 在茎中C:N、C:P和N:P的质量比值约为82.2、2 656.2和31.9, 叶中C:N、C:P和N:P的质量比值约为30.4、1 012.9和34.2 (表3), 这表明营养元素在云南杨梅执行不同功能的部位之间具有明显不同的分配规律(元素计量特征)。

植物不同部位 t 检验分析表明, 云南杨梅根和茎的C含量存在显著差异($p < 0.05$), 叶和根、茎的C含量都存在极显著差异($p < 0.01$); 根和茎的N含量差异不显著($p > 0.05$), 叶和根、茎的N含量都存在极显著差异($p < 0.01$); 根和茎的P含量差异不显著($p > 0.05$), 叶和根、茎的P含量存在极显著差异($p < 0.01$), 叶的C、N、P含量均高于其他部位。

表2 云南杨梅C、N、P含量统计特征

Table 2 Statistics of carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) in *Myrica nana*

变量 Variable	数量 Number	平均值 Mean (%)	中值 Median (%)	标偏差 Standard deviation	最大值 Maximum (%)	最小值 Minimum (%)	
C	根 Root	84	45.94	46.03	1.05	47.83	40.96
	茎 Shoot	83	46.32	46.48	0.69	47.74	43.89
	叶 Leaf	84	49.05	49.25	1.03	51.03	43.97
N	根 Root	84	0.54	0.54	0.86	0.82	0.38
	茎 Shoot	84	0.58	0.56	0.12	0.93	0.40
	叶 Leaf	84	1.70	1.73	0.23	2.15	0.29
P	根 Root	84	0.03	0.02	0.03	0.11	0.01
	茎 Shoot	84	0.03	0.02	0.02	0.09	0.01
	叶 Leaf	84	0.06	0.05	0.02	0.14	0.03

表3 云南杨梅C、N、P化学计量统计特征

Table 3 Stoichiometric characteristic of carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) in *Myrica nana*

部位 Part	变量 Variable	数量 Number	平均值 Mean	最大值 Maximum	最小值 Minimum	标准偏差 Standard Deviation
根 Root	C:N	84	86.6	120.0	57.1	13.5
	C:P	84	2 559.8	5 189.6	419.7	1 494.8
	N:P	84	29.6	70.0	5.1	17.1
茎 Stem	C:N	83	82.2	116.3	49.9	14.5
	C:P	83	2 656.2	7 235.8	514.4	1 515.5
	N:P	83	31.9	83.76	4.95	16.7
叶 Leaf	C:N	84	30.4	153.9	23.1	14.1
	C:P	84	1 012.9	1 918.7	340.6	322.3
	N:P	84	34.2	64.6	9.1	9.8

通过植物C、N、P相关性分析(表4)可以看出: 1) 根中各元素相关性均不显著($p > 0.05$); 茎的C含量和P含量显著负相关, 其他元素间相关性不显著($p > 0.05$); 叶的C含量和P含量极显著负相关($p < 0.01$), N含量和P含量极显著正相关($p < 0.01$), 其他元素间相关性不显著($p > 0.05$)。2) 在根茎之间, C含量、P含量极显著正相关($p < 0.01$), N含量没有显著的相关性($p > 0.05$), 而根的N含量和茎的C含量、根的P含量和茎的C含量显著负相关($p < 0.05$), 根的N含量和茎的P含量显著正相关($p < 0.05$), 其余元素间相关性不显著; 在根和叶之间, C含量、P含量极显著正相关($p < 0.01$), N含量相关性不显著($p > 0.05$), 根的C含量和叶的P含量、根的N含量和叶的C含量、根的P含量和叶的C含量显著负相关($p < 0.05$), 根的N含量和叶的P含量极显著正相关($p < 0.01$), 其余元素间相关性不显著($p > 0.05$); 在茎叶之间, C、P含量都极显著正相关($p < 0.01$), N含量显著正相关($p < 0.05$), 而茎的C含量和叶的P含量、茎的P含量和叶的C含量都极显著负相关($p < 0.01$), 其余元素间相关性不显著($p > 0.05$)。叶的C含量与P含量的负相关性以及叶的N含量与P含量的正相关性是高等陆生植物C、N、P元素计量的普遍规律(Sterner & Elser, 2002), 体现了绿色植物在固C过程中养分(N、P等)利用效率的权衡策略(Vitousek, 1982; Aerts & Chapin, 2000; Diemer, 2004)。

2.2 云南杨梅叶片C、N、P含量及N:P与生物量的关系

根据图1可看出云南杨梅叶片中C含量和N:P随生物量的增加而降低, 但只有叶片C含量与生物量的相关关系极显著($p < 0.01$), 而N:P与生物量的相

关关系不显著。叶片中N含量和P含量随生物量的增加而升高, 其中P含量与生物量的相关关系显著($p < 0.05$), N含量与生物量的相关关系不显著($p > 0.05$)。

2.3 云南杨梅C、N、P含量与土壤的关系

如图2所示, C含量在土壤表层(0–10 cm)最大, 随土层的加深而逐渐降低, 0–10 cm和10–20 cm土壤中C含量降低幅度最大, 最小显著差异法(LSD)进一步分析显示, 0–10 cm、10–20 cm、20–30 cm土壤C含量显著高于其他土层($p < 0.05$), 且3个土层之间也存在显著差异, 其他各层土壤C含量变化较为平缓, 差异不显著($p > 0.05$)。土壤N含量整体上随土层深度加深而下降, 其中土层前4层各自与其他各层差异显著($p < 0.05$), 50–70 cm、70–100 cm土层差异不显著($p > 0.05$)。P含量随土层变化的差异不显著($p > 0.05$), 整体上波动不大, 无明显规律, 只有在50–70 cm出现波动, 但与其他土层差异也不显著($p > 0.05$)。这与潘鹏等(2014)对马尾松(*Pinus massoniana*)天然林土壤C、N、P含量的研究结果一致。

由于表层土(0–10 cm)的C、N、P含量与植物活动关系最为密切(潘军等, 2015), 故本文着重对表层土的C、N、P含量与云南杨梅C、N、P含量进行分析。通过分析云南杨梅根、茎、叶化学计量学特征与土壤因子的关系, 可知根的C、N、P含量与土壤的P含量有显著的相关性, 其中N含量、P含量极显著正相关($p < 0.01$), 回归系数分别为0.547、0.157, C含量则显著负相关($p < 0.05$), 回归系数为–5.278; 茎的C含量与土壤的C、N、P含量都显著或极显著负相关(C: $p < 0.05$; N、P: $p < 0.01$), 回归系数分别为–0.182、–3.368、–5.086; 而茎的P含量与土壤的P含量极显著正相关($p < 0.01$), 回归系数为0.182; 叶

表4 植物不同部位C、N、P含量的相关关系

Table 4 Relationship among carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) concentration in different parts of *Myrica nana*

部位 Part	项目 Element	根 Root			茎 Stem			叶 Leaf		
		C	N	P	C	N	P	C	N	P
根 Root	C	1	–0.025	–0.020	0.43**	–0.03	–0.10	0.43**	–0.09	–0.27*
	N		1	0.080	–0.27*	0.20	0.25*	–0.23*	0.20	0.42**
	P			1	–0.28*	–0.13	0.58**	–0.27*	0.05	0.42**
茎 Stem	C				1	0.14	–0.53**	0.65**	0.01	–0.57**
	N					1	0.18	–0.11	0.25*	0.06
	P						1	–0.45**	0.05	0.49**
叶 Leaf	C							1	0.18	–0.47**
	N								1	0.43**
	P									1

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$ 。

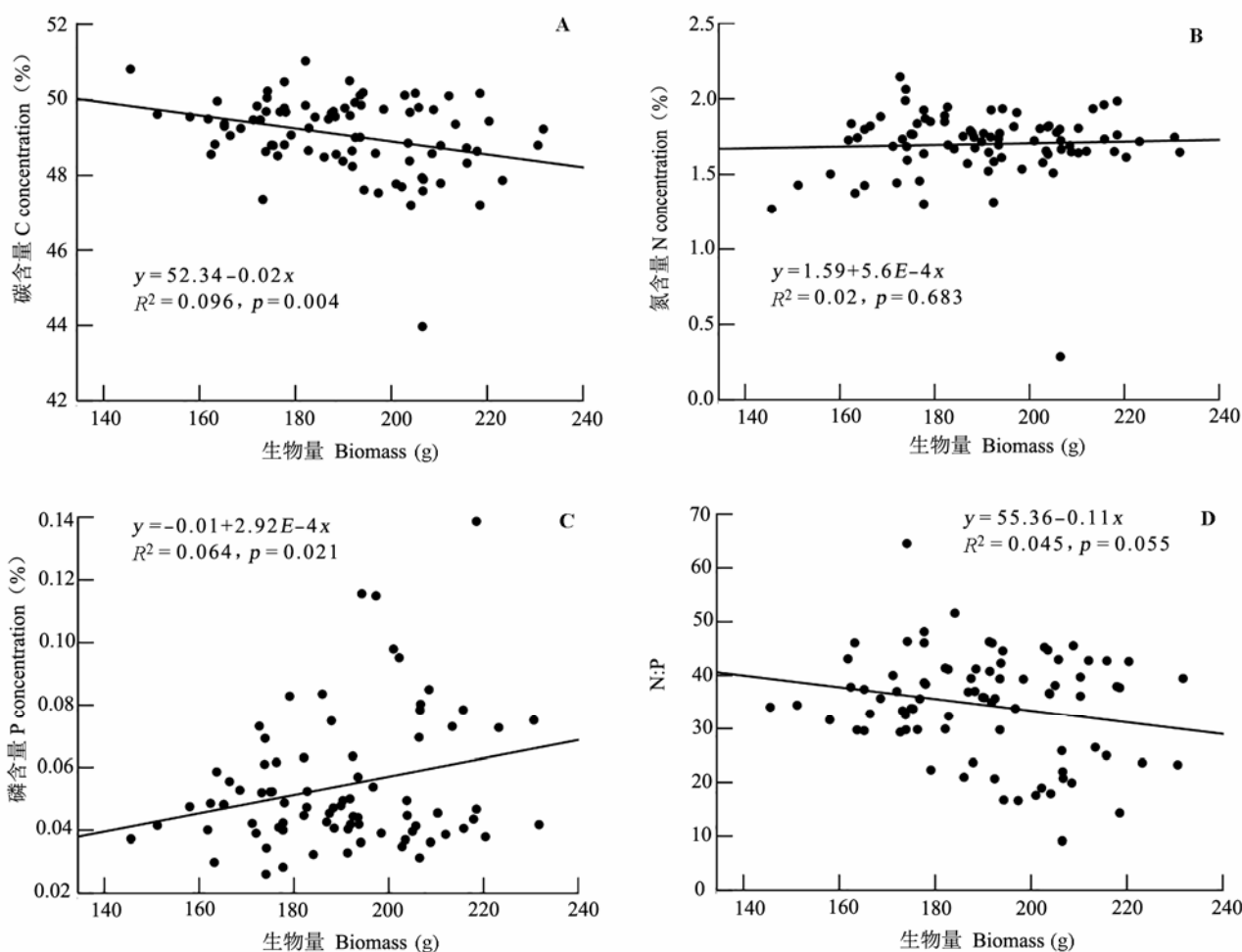


图1 云南杨梅生物量与叶片碳(A)、氮(B)、磷含量(C)及N:P(D)的关系。
 Fig. 1 Relationship between biomass and C (A), N (B), and P (C) concentrations, N:P (D) of leaf of *Myrica nana*.

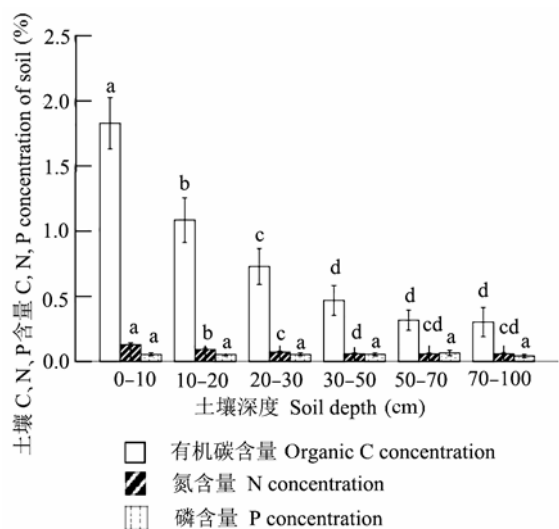


图2 土壤C、N、P含量(平均值±标准偏差)。不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$)。
 Fig. 2 Soil C, N and P concentration (mean ± SD). Different lowercase letters indicate significant differences ($p < 0.05$).

的P含量与土壤的C、N、P含量极显著正相关($p < 0.01$), 回归系数分别为0.007、0.114、0.191; 叶的C含量则与土壤的P含量极显著负相关($p < 0.01$), 回归系数为-7.651 (表5)。

3 讨论

(1)云南杨梅的C、N、P含量均在植物正常范围(Marschner, 1995)内。云南杨梅的C:N:P在根中为1 531:18:1, 在茎中为1 544:19:1, 在叶中为 818:10:1, 并且, 叶的C、N、P含量显著高于其他部位, 证明了营养元素在云南杨梅负责不同功能的部位之间具有明显不同的分配规律(元素计量特征)。叶是绿色植物光合作用和呼吸作用的主要部位, 叶中N、P元素含量较高与其活跃的同化功能有关, 而叶中高浓度C同样与其生理功能相关。与韩文轩等(2009)的研究对比发现, 云南杨梅叶的C含量的平均值(49.05%)

doi: 10.17521/cjpe.2016.0026

表5 土壤C、N、P含量与云南杨梅C、N、P含量的相关性

Table 5 Correlation between soil and *Myrica nana* carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) concentrations

表层土元素 Element in top soil	根 Root			茎 Stem			叶 Leaf		
	C	N	P	C	N	P	C	N	P
C	-0.09	0.10	0.14	-0.25*	-0.11	0.10	-0.07	0.16	0.29**
N	-0.16	0.15	0.16	-0.29**	-0.02	0.16	-0.17	0.18	0.31**
P	-0.27*	0.33**	0.32**	-0.39**	0.07	0.57**	-0.39**	0.21	0.46**

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$ 。

高于北京及周边地区灌木叶的C含量平均值(47.20%), 而叶的N含量的平均值(1.70%)和P含量的平均值(0.06%)小于北京及周边地区灌木叶的N含量的平均值(2.48%)和P含量的平均值(0.16%)。本研究的取样地地处滇中地区, 年平均气温高于16.4 °C, 日照时间长, 且受季风气候影响, 夏秋季降水量大, 平均值达1 105 mm (程建刚和解明恩, 2008), 气温、降水量都高于韩文轩等(2009)的研究区域(气温: -1.2–12 °C, 降水量: 558 mm), 在光照、降水充足的条件下云南杨梅得以进行充分的光合作用和快速的新陈代谢, 促进了植物营养器官的构建, 而快速构建的茎叶中含有大量木质素和叶绿体, 木质素的碳含量较高, 叶绿体含有大量的有机质, 这就导致了云南杨梅C的大量积累(郑唯婕等, 2007)。

与中国灌木植物N、P含量的平均值(Han *et al.*, 2005; He *et al.*, 2008)比较, 云南杨梅的N、P含量也都小于平均值。由于土壤中N常以有机质的形态出现, 形态多样, 长期的生物进化和环境适应导致植物在以不同形态N为主的土壤上会形成不同的N吸收机制和策略(吴鹏飞和马祥庆, 2009), 这种环境原因带来的物种性状差异造成了云南杨梅的N含量与其他地区的灌木存在差异。根据形态特征、化石、花粉记录及基于*rbcL*基因的分子研究, 杨梅科被认为是最原始的放线菌结瘤植物(Huguet *et al.*, 2001), 我国有4种杨梅, 其中毛杨梅(*Myrica esculenta*)、云南杨梅、杨梅(*M. rubra*) 3个种能与*Frankia*放线菌共生结瘤固N。但环境条件对云南杨梅的固N结瘤有巨大的影响。王慧英和黄维南(1992)的实验显示, 25–30 °C是杨梅根瘤固N的适宜温度, 30 °C时固N活性最高, 低温会抑制杨梅根瘤的固N能力, 温度过高(>30 °C)根瘤的固N活力降低。本实验地区地处较高海拔, 气温较低, 对云南杨梅的固N能力造成了影响。同时杨梅属植物虽然分布较广, 耐瘠薄, 在不同土壤中都能生存, 也能结瘤固N, 但不同的土壤质地对其结瘤固N影响较大。吴晓丽和顾小平

(1994)的实验显示, 花坛土有利于杨梅的生长和结瘤固N, 其生长量、结瘤量及根瘤固N活性最高, 而红壤最差, 本实验的实验地点位于24°–26° N之间的云南省红壤广泛分布区, 这也造成了云南杨梅的固N能力较低。

通过实验发现云南杨梅的P含量的平均值仅为中国灌木植物P含量平均值(0.11%)(Han *et al.*, 2005)的一半左右。首先, 植物P含量主要与土壤类型有关, 土壤中的P含量特别是有效P含量直接决定了植物的P含量(耿燕等, 2011)。本实验取样的土壤均为红壤, 红壤中P含量很低, 由于其特殊的理化性质使其中的P更易被固定, 导致对植物P含量有直接影响的有效P含量更低(李杰等, 2011; 赵其国等, 2013)。通过实测实验地的土壤全P含量发现, 其平均值仅为0.05%, 这是云南杨梅的P含量较低的最主要原因。其次, 植物中N、P的相互限制也对植物中的N、P含量有影响。植物叶片干生物量中的N:P是一个具有重要生态意义的指标, 一方面可以反映植被的结构和功能特征, 同时也反映了群落水平的营养限制状况(Koerselman & Meuleman, 1996; Güsewell, 2004; McGroddy *et al.*, 2004; Niklas *et al.*, 2005)。木本植物作为一个整体, 当N:P达到15时, 植物对N、P的吸收达到一个平衡。当植物N:P下降到低于临界比率时, 生境中P过量供给, 植物完全吸收甚至过量吸收P, 而不完全吸收N, 植物生长表现为N限制。相反, 当N:P增加到大于临界值时, 植物往往是P限制的(Han *et al.*, 2013)。不同植物类型的临界值还有区别, 例如, 陆生植物为10–20 (Güsewell, 2005), 湿地植物为14–16 (Koerselman & Meuleman, 1996)。Han等(2013)的研究显示, 常绿阔叶植物的养分限制N:P临界值为14.3, 而固N植物应该更低, 仅为8。此次调查的云南杨梅既是常绿阔叶植物也是固N植物, 其叶N:P为34.2, 明显大于14.3和8, 说明P元素是云南杨梅生长的限制因素, 在云南杨梅的生境中, N过量供给, 而P相对不足, 云南杨梅

生长中对N完全吸收, 对P不完全吸收。云南杨梅的这种营养限制状况也在很大程度上造成了云南杨梅的P含量较低。

(2) N、P是植物生长的关键营养元素, 对构建植物体有巨大的影响, 控制着植物的生产力大小, 在本研究中, 云南杨梅叶片的N、P含量都随生物量的增加而升高, 这证明了N、P在植物生长过程中提供营养供给的关键作用, N、P含量的增加促进植物构建植物体增加植物生物量。同时, N、P作为大量元素不仅对生物体中的生物化学功能极为重要, 还具有相对较高的内稳性(Sterner & Elser, 2002), 因此, 在生物量变化中必须被不断补充, 从而保持稳定, 这也导致了随着生物量的增加, N、P含量随之升高。叶片C含量与生物量的相关关系极显著($p < 0.01$), 且随着生物量的增加而降低, 这表明云南杨梅的C含量对植物茎叶的生长有抑制作用, 这和C的生理作用有关, C主要参与的是叶的光合作用和蒸腾作用, 而植物的光合作用和C积累对植物的新陈代谢和生长有抑制作用。在本研究中, 叶片N:P与生物量的相关关系并不显著, 具体原因还不清楚, 但N在土壤中的形态相当一部分是有机物, 因此其吸收受植物与微生物关系的影响, 干扰因素较多(van der Heijden *et al.*, 2008), 而P的吸收如前文所说与土壤P含量和植物根构型有很大的关系, 这种差异也可能导致了叶片N:P与生物量的相关关系不显著。

(3) 由于植被、凋落物和腐殖质对土壤C、N含量贡献最大(潘鹏等, 2014), 而这些物质主要影响土壤表层, 并随着土壤深度的加深而减弱, 所以土壤表层(0–10 cm)的C含量最大, 随着土层的加深C含量逐渐降低, N在表层土壤中的含量也显著高于其他土层。而土壤P含量与土层深度没有明显的规律性变化则是因为土壤的P含量主要是与土壤类型、成土母质等因素有关(赵琼和曾德慧, 2005; 和继军等, 2010)。植物与土壤作为地球化学循环中的不同环节, 两者必然存在联系, 植物通过土壤吸收养分, 同时又以凋落物的形式将C、N、P归还土壤, 二者的元素特征具有一定的相关性。云南杨梅根、茎、叶的P含量与土壤的P含量极显著正相关($p < 0.01$)是因为植物体内的P绝大部分由根系从土壤中吸收(耿燕等, 2011), 云南杨梅通过根系吸收土壤中的P, 通过养分传输, 使云南杨梅的地上部分和地下部分的P含量都与土壤的P含量显著正相关, 说明了云南

杨梅能敏感地反映土壤P库的动态, 对土壤P含量的丰缺有着较好的指示作用(陈嘉茜等, 2014)。而根、茎、叶的C含量都与土壤的P含量呈负相关关系, 因为植物根系对土壤养分的吸收利用是土壤速效养分输出的主要途径, 土壤作为植物生长的主要基质, 其中有机质经过分解源源不断地为植物正常生理活动提供必要的养分, 使得土壤与植物在养分供应与需求间通过动态交换达到并维持一个平衡的元素比(王绍强和于贵瑞, 2008)。同时根、茎、叶的N含量与土壤的N含量相关性都不明显, 这是因为植物的N含量可能更倾向于是一种物种性状, 与土壤养分无关(丁凡等, 2011)。总之, 以上这些特征都是云南杨梅为了提高自身对营养成分的吸收利用率和对环境适应性的表现。

基金项目 中国科学院战略性先导科技专项(XDA-050503030201)和国家自然科学基金(31560189)。

致谢 感谢西南林业大学科技创新基金(15110)资助。

参考文献

- Aerts R, Beltman B (2003). Is the relation between nutrient supply and biodiversity co-determined by the type of nutrient limitation? *Oikos*, 101, 489–498.
- Aerts R, Chapin FS III (2000). The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30, 1–67.
- Ågren GI (2008). Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities. *Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 153–170.
- Chen JQ, Zhang LL, Li J, Wen DZ, Peng ST (2014). Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of two fern species and their relationships to nutrient availability. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 22, 567–575. (in Chinese with English abstract) [陈嘉茜, 张玲玲, 李炯, 温达志, 彭诗涛 (2014). 蕨类植物碳氮磷化学计量特征及其与土壤养分的关系. 热带亚热带植物学报, 22, 567–575.]
- Cheng JG, Xie ME (2008). The analysis of regional climate change features over Yunnan in recent 50 years. *Progress in Geography*, 27, 19–26. (in Chinese with English abstract) [程建刚, 解明恩 (2008). 近50年云南区域气候变化特征分析. 地理科学进展, 27, 19–26.]
- Diemer M (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.
- Ding F, Lian PY, Zeng DH (2011). Characteristics of plant leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry in relation to soil nitrogen and phosphorus concentrations in Songnen Plain meadow. *Chinese Journal of Ecology*, 30, 77–81. (in Chinese with English abstract) [丁凡, 廉培勇, 曾德慧

- (2011). 松嫩平原草甸三种植物叶片N、P化学计量特征及其与土壤N、P浓度的关系. *生态学报*, 30, 77–81.]
- Editorial Board of Flora of China, Chinese Academy of Sciences (1979). *Flora of China*. Vol. 21. Science Press, Beijing. (in Chinese) [中国科学院中国植物志编辑委员会 (1979). 中国植物志. 第21卷. 科学出版社, 北京.]
- Ehleringer JR, Field CB (1993). *Scaling Physiological Processes: Leaf to Globe*. Academic Press, San Diego, USA
- Elser USA Fagan WF, Denno RF, Dobberfuhl DR, Folarin A, Huberty A, Interlandi S, Kilham SS, McCauley E, Schulz KL (2000a). Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 408, 578–580.
- Elser JJ, Fagan WF, Kerkhoff AJ, Swenson NG, Enquist BJ (2010). Biological stoichiometry of plant production: Metabolism, scaling and ecological response to global change. *New Phytologist*, 186, 593–608.
- Elser JJ, Sterner RW, Gorokhova E, Fagan WF, Markow TA, Cotner JB, Harrison JF, Hobbie SE, Odell GM, Weider LW (2000b). Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters*, 3, 540–550.
- Geng Y, Wu Y, He JS (2011). Relationship between leaf phosphorus concentration and soil phosphorus availability across Inner Mongolia grassland. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 1–8. (in Chinese with English abstract) [耿燕, 吴漪, 贺金生 (2011). 内蒙古草地叶片磷含量与土壤有效磷的关系. *植物生态学报*, 35, 1–8.]
- Gong HD, Cheng XP, Ma YW (2012). Characteristics of biomass distribution in *Myrica nana*. *Nonwood Forest Research*, 30(4), 106–108. (in Chinese with English abstract) [巩合德, 程希平, 马月伟 (2012). 云南杨梅灌丛生物量的分配特征. *经济林研究*, 30(4), 106–108.]
- Güsewell S (2004). N:P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance. *New Phytologist*, 164, 243–266.
- Güsewell S (2005). Nutrient resorption of wetland graminoids is related to the type of nutrient limitation. *Functional Ecology*, 19, 344–354.
- Güsewell S, Bailey KM, Roem WJ, Bedford BL (2005). Nutrient limitation and botanical diversity in wetlands: Can fertilization raise species richness? *Oikos*, 109, 71–80.
- Han WX, Fang JY, Guo DL, Zhang Y (2005). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 168, 377–385.
- Han WX, Tang LY, Chen YH, Fang JY (2013). Relationship between the relative limitation and resorption efficiency of nitrogen vs phosphorus in woody plants. *PLOS ONE*, 8, e83366. doi: 10.1371/journal.pone.0083366.
- Han WX, Wu Q, Tang LY, Chen YH, Li LP, He JS, Fang JY (2009). Leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry across plant species in Beijing and its periphery. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 45, 855–860. (in Chinese with English abstract) [韩文轩, 吴漪, 汤璐瑛, 陈雅涵, 李利平, 贺金生, 方精云 (2009). 北京及周边地区植物叶的碳氮磷元素计量特征. *北京大学学报(自然科学版)*, 45, 855–860.]
- Harpole WS, Ngai JT, Cleland EE, Seabloom EW, Borer ET, Bracken MES, Elser JJ, Gruner DS, Hillebrand H, Shurin JB, Smith JE (2011). Nutrient co-limitation of primary producer communities. *Ecology Letters*, 14, 852–862.
- He JJ, Cai GQ, Tian L, Fang HY (2010). Effect of vegetation measures on the soil conservation and factors analysis. *Chinese Journal of Soil Science*, 41, 706–710. (in Chinese with English abstract) [和继军, 蔡国强, 田磊, 方海燕 (2010). 植被措施对土壤保育的作用及其影响因素分析. *土壤通报*, 41, 706–710.]
- He JS, Wang L, Flynn DF, Wang XP, Ma WH, Fang JY (2008). Leaf nitrogen:phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes. *Oecologia*, 155, 301–310.
- Hong JT, Wu JB, Wang XD (2013). Effects of global climate change on the C, N, and P stoichiometry of terrestrial plants. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 24, 2658–2665. (in Chinese with English abstract) [洪江涛, 吴建波, 王小丹 (2013). 全球气候变化对陆地植物碳氮磷生态化学计量学特征的影响. *应用生态学报*, 24, 2658–2665.]
- Hou XY (1982). *Chinese Vegetation Geology and Chemical Content of Dominant Plants*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [侯学煜 (1982). 中国植被地理及优势植物化学成分. 科学出版社, 北京.]
- Huguet V, Batzli JM, Zimpfer JF, Normand P, Dawson JO, Fernandez MP (2001). Diversity and specificity of *Frankia* strains in nodules of sympatric *Myrica gale*, *Alnus incana*, and *Shepherdia canadensis* determined by *rrs* gene polymorphism. *Applied and Environmental Microbiology*, 67, 2116–2122.
- Jackson RB, Banner JL, Jobbágy EG, Pockman WT, Wall DH (2002). Ecosystem carbon loss with woody plant invasion of grasslands. *Nature*, 418, 623–626.
- Koerselman W, Meuleman AFM (1996). The vegetation N:P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 33, 1441–1450.
- Li J, Shi YL, Chen ZW (2011). Research on phosphorus in southern red soils of in China. *Chinese Journal of Soil Science*, 42, 763–768. (in Chinese with English abstract) [李杰, 石元亮, 陈智文 (2011). 我国南方红壤磷素研究概况. *土壤通报*, 42, 763–768.]
- Liu GH, Ma KM, Fu BJ, Guan WB, Kang YX, Zhou JY, Liu SL (2003). Above ground biomass of main shrubs in dry valley of Minjing river. *Acta Ecologica Sinica*, 23, 1757–1764. (in Chinese with English abstract) [刘国华, 马克明, 傅伯杰, 关文彬, 康永祥, 周建云, 刘世梁 (2003). 岷江干旱河谷主要灌丛类型地上生物量研究. *生态学报*, 23, 1757–1764.]
- Marschner H (1995). *Mineral Nutrition of Higher Plants*. Academic Press, New York.

- Mcgroddy ME, Daufresne T, Hedin LO (2004). Scaling of C:N:P stoichiometry in forests worldwide: Implications of terrestrial Redfield-type ratios. *Ecology*, 85, 2390–2401.
- Niklas KJ, Owens T, Reich P, Cobb ED (2005). Nitrogen/phosphorus leaf stoichiometry and the scaling of plant growth. *Ecology Letters*, 8, 636–642.
- Niu DC, Li Q, Jiang SG, Chang PJ, Fu H (2013). Seasonal variations of leaf C:N:P stoichiometry of six shrubs in desert of China's Alxa Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 317–325. (in Chinese with English abstract) [牛得草, 李茜, 江世高, 常佩静, 傅华 (2013). 阿拉善荒漠区6种主要灌木植物叶片C:N:P化学计量比的季节变化. *植物生态学报*, 37, 317–325.]
- Pan J, Song NP, Wu XD, Yang XG, Chen L, Qu WJ (2015). Effects of different planting-years of artificial *Caragana intermedia* shrubs on soil organic carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry characteristics in desert steppe. *Journal of Zhejiang University (Agriculture & Life Sciences)*, 41, 160–168. (in Chinese with English abstract) [潘军, 宋乃平, 吴旭东, 杨新国, 陈林, 曲文杰 (2015). 荒漠草原不同种植年限人工柠条林土壤碳氮磷化学计量特征. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 41, 160–168.]
- Pan P, Gan WF, Ouyang XZ, Xiao X (2014). Relationship between the contents of soil organic carbon, total nitrogen, total phosphorus and soil organic carbon density of *Pinus massoniana* nature forest. *Journal of Northwest Forest University*, 29(6), 1–5. (in Chinese with English abstract) [潘鹏, 甘文峰, 欧阳勋志, 肖欣 (2014). 马尾松天然林土壤碳氮磷含量与碳密度的关系. *西北林学院学报*, 29(6), 1–5.]
- Ren SJ, Yu GR, Jiang CM, Fang HJ, Sun XM (2012). Stoichiometric characteristics of leaf carbon, nitrogen, and phosphorus of 102 dominant species in forest ecosystems along the North-South Transect of East China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 23, 119–124. (in Chinese with English abstract) [任书杰, 于贵瑞, 姜春明, 方华军, 孙晓敏 (2012). 中国东部南北样带森林生态系统102个优势种叶片碳氮磷化学计量学统计特征. *应用生态学报*, 23, 119–124.]
- Shao XX, Li WH, Wu M, Yang WY, Jiang KY, Ye XQ (2013). Dynamics of carbon, nitrogen and phosphorus storage of three dominant marsh plants in Hangzhou Bay coastal wetland. *Environmental Science*, 4, 3451–3457. (in Chinese with English abstract) [邵学新, 李文华, 吴明, 杨文英, 蒋科毅, 叶小齐 (2013). 杭州湾潮滩湿地3种优势植物碳氮磷储量特征研究. *环境科学*, 4, 3451–3457.]
- Sterner RW, Elser JJ (2002). *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton University Press, Princeton.
- Sturm M, Racine CH, Tape KD (2001). Increasing shrub abundance in the arctic. *Nature*, 411, 546–547.
- van de Waal DB, Verschoor AM, Verspagen JMH, van Donk E, Huisman J (2010). Climate-driven changes in the ecological stoichiometry of aquatic ecosystems. *Frontiers in Ecology & the Environment*, 8, 145–152.
- van der Heijden MGA, Bardgett RD, van Straalen NM (2008). The unseen majority: Soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11, 296–310.
- Venterink HO, Wassen MJ, Verkroost AWM, de Ruiter PC (2003). Species richness-productivity patterns differ between N-, P-, and K-limited wetlands. *Ecology*, 84, 2191–2199.
- Vitousek PM (1982). Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *American Naturalist*, 119, 553–573.
- Vitousek PM, Farrington H (1997). Nutrient limitation and soil development: Experimental test of a biogeochemical theory. *Biogeochemistry*, 37, 63–75.
- von Oheimb G, Power SA, Falk K, Friedrich U, Mohamed A, Krug A, Boschatzke N, Härdtle W (2010). N:P ratio and the nature of nutrient limitation in *Calluna*-dominated heathlands. *Ecosystems*, 13, 317–327.
- Wang HY, Huang WN (1992). Characteristics of symbiotic nitrogen fixation by *Myrica rubra*. *Fujian Journal of Agricultural Science*, 7(2), 48–52. (in Chinese with English abstract) [王慧英, 黄维南 (1992). 杨梅根瘤的共生固氮特性. *福建农业学报*, 7(2), 48–52.]
- Wang JY, Wang SQ, Li RL, Yan JH, Sha LQ, Han SJ (2011). C:N:P stoichiometric characteristics of four forest types' dominant tree species in China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 587–595. (in Chinese with English abstract) [王晶苑, 王绍强, 李纫兰, 闫俊华, 沙丽清, 韩士杰 (2011). 中国四种森林类型主要优势植物的C:N:P化学计量学特征. *植物生态学报*, 35, 587–595.]
- Wang SQ, Yu GR (2008). Ecological stoichiometry characteristics of ecosystem carbon, nitrogen and phosphorus elements. *Acta Ecologica Sinica*, 8, 3937–3947. (in Chinese with English abstract) [王绍强, 于贵瑞 (2008). 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征. *生态学报*, 8, 3937–3947.]
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M (2001). Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*, 15, 423–434.
- Wu PF, Ma QX (2009). Research advances in the mechanisms of high nutrient use efficiency in plants. *Acta Ecologica Sinica*, 29, 427–437. (in Chinese with English abstract) [吴鹏飞, 马祥庆 (2009). 植物养分高效利用机制研究进展. *生态学报*, 29, 427–437.]
- Wu XL, Gu XP (1994). A study on the characteristics of *Myrica rubra* in nodulation and nitrogen fixation. *Forest Research*, 3, 306–310. (in Chinese with English abstract)

- [吴晓丽, 顾小平 (1994). 杨梅结瘤固氮特性研究. 林业科学研究, 3, 306–310.]
- Xie HT, He XD, You WX, Yu D, Liu HF, Wang JL, Gu S, Nie QH, Liang YT, Zhang JL (2016). Effects of ecological stoichiometry on biomass and species diversity of the *Artemisia ordosica* community in Habahu National Nature Reserve. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 3621–3627. (in Chinese with English abstract) [顾洪涛, 何兴东, 尤万学, 余殿, 刘惠芬, 王金龙, 古松, 聂庆华, 梁玉婷, 张京磊 (2016). 哈巴湖国家级自然保护区油蒿群落生态化学计量特征对群落生物量和物种多样性的影响. 生态学报, 36, 3621–3627.]
- Yan BG, Liu GC, Fan B, He GX, Shi LT, Li JC, Ji ZH (2015). Relationships between plant stoichiometry and biomass in an arid-hot valley, Southwest China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 807–815. (in Chinese with English abstract) [闫帮国, 刘刚才, 樊博, 何光熊, 史亮涛, 李纪潮, 纪中华 (2015). 干热河谷植物化学计量特征与生物量之间的关系. 植物生态学报, 39, 807–815.]
- Yan ZB, Kim NY, Han TS, Fang JY, Han WY (2013). Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of *Arabidopsis thaliana*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 551–557. (in Chinese with English abstract) [严正兵, 金南璞, 韩廷申, 方精云, 韩文轩 (2013). 氮磷施肥对拟南芥叶片碳氮磷化学计量特征的影响. 植物生态学报, 37, 551–557.]
- Yin XR, Liang CZ, Wang LX, Wang W, Liu ZL, Liu XP (2010). Ecological stoichiometry of plant nutrients at different restoration succession stages in typical steppe of Inner Mongolia, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 39–47. (in Chinese with English abstract) [银晓瑞, 梁存柱, 王立新, 王炜, 刘钟龄, 刘小平 (2010). 内蒙古典型草原不同恢复演替阶段植物养分化学计量学. 植物生态学报, 34, 39–47.]
- Zeng DH, Chen GS (2005). Ecological stoichiometry: A science to explore the complexity of living systems. *Acta Phytoecologica Sinica*, 29, 1007–1019. (in Chinese with English abstract) [曾德慧, 陈广生 (2005). 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索. 植物生态学报, 29, 1007–1019.]
- Zhang WY, Fan JW, Zhong HP, Hu ZM, Song LL, Wang N (2010). The nitrogen:phosphorus stoichiometry of different plant functional groups for dominant species of typical steppes in China. *Acta Agrestia Sinica*, 18, 503–509. (in Chinese with English abstract) [张文彦, 樊江文, 钟华平, 胡中民, 宋璐璐, 王宁 (2010). 中国典型草原优势植物功能群氮磷化学计量学特征研究. 草地学报, 18, 503–509.]
- Zhao Q, Zeng DH (2005). Phosphorus cycling in terrestrial ecosystems and its controlling factors. *Acta Phytoecologica Sinica*, 29, 153–163. (in Chinese with English abstract) [赵琼, 曾德慧 (2005). 陆地生态系统磷素循环及其影响因素. 植物生态学报, 29, 153–163.]
- Zhao QG, Huang GQ, Ma YQ (2013). The problems in red soil ecosystem in southern of China and its countermeasures. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 7615–7622. (in Chinese with English abstract) [赵其国, 黄国勤, 马艳芹 (2013). 中国南方红壤生态系统面临的问题及对策. 生态学报, 33, 7615–7622.]
- Zheng S, Shangguan Z (2007). Spatial patterns of leaf nutrient traits of the plants in the Loess Plateau of China. *Trees*, 21, 357–370.
- Zheng WJ, Bao WK, Gu B, He X, Leng L (2007). Carbon concentration and its characteristics in terrestrial higher plant. *Chinese Journal of Ecology*, 26, 307–313. (in Chinese with English abstract) [郑帷婕, 包维楷, 辜彬, 何晓, 冷俐 (2007). 陆生高等植物碳含量及其特点. 生态学杂志, 26, 307–313.]

责任编辑: 唐志尧 责任编辑: 李 敏

返回目录

中国亚热带灌丛植物生活型组成及其与水热因子的相关性

李家湘^{1,2} 熊高明¹ 徐文婷¹ 李跃林³ 卢志军⁴ 赵常明¹ 谢宗强^{1*}

¹中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; ²中南林业科技大学林学院, 长沙 410004; ³中国科学院华南植物园, 广州 510650; ⁴中国科学院武汉植物园水生植物与流域生态院重点实验室, 武汉 430074

摘要 灌丛是亚热带一种重要的自然植被类型, 有关其植物生活型方面的研究资料较少。该文采用分层随机抽样方法布设688个样点, 系统调查了亚热带常绿阔叶林区域内灌丛维管植物生活型组成, 分析其生活型谱特征、地理格局及其与水热因子间的关系。研究发现: (1)亚热带灌丛中, 木本植物种数占总种数的56.37%, 其中落叶和常绿木本植物种数各占33.88%和22.49%; 草本植物占43.63%, 以多年生草本为主, 占35.15%; 生活型组成以高位芽植物为主, 其次为地面芽植物, 生活型谱表现为高位芽植物>地面芽植物>一年生草本>隐芽植物>地上芽植物。(2)植物生活型主要表现为经度和海拔格局; 高位芽植物随经度增加逐渐增多, 地面芽植物、隐芽植物和一年生植物随经度增加而减少; 地面芽植物和隐芽植物随海拔升高而逐渐增加, 高位芽植物、地上芽植物和一年生植物随海拔升高而逐渐减少。(3)气候因子中, 最热月平均气温和最冷月降水量与高位芽植物、地面芽植物、隐芽植物和一年生植物的相关性最大; 随着最热月平均气温的升高和最冷月降水量增多, 高位芽植物比例增加, 地面芽植物、隐芽植物和一年生植物减少; 最热月平均气温和最冷月降水量可解释亚热带灌丛生活型谱地理格局变异的41.97%, 其中28.35%由两者共同贡献。研究结果表明: 高位芽植物和地面芽植物受温度和降水共同影响, 隐芽植物对温度梯度的反应更加灵敏, 一年生植物对降水的响应更加强烈, 地上芽植物不随水热梯度发生大的波动; 最热月平均气温和最冷月降水量是影响灌丛植物生活型谱地理格局最重要的水热因子。

关键词 植物生活型谱; 地理格局; 敏感性; 环境梯度; RDA排序

引用格式: 李家湘, 熊高明, 徐文婷, 李跃林, 卢志军, 赵常明, 谢宗强 (2017). 中国亚热带灌丛植物生活型组成及其与水热因子的相关性. 植物生态学报, 41, 147–156. doi: 10.17521/cjpe.2016.0212

Composition of plant life forms of subtropical shrubland in China and its correlation with temperature and precipitation

LI Jia-Xiang^{1,2}, XIONG Gao-Ming¹, XU Wen-Ting¹, LI Yue-Lin³, LU Zhi-Jun⁴, ZHAO Chang-Ming¹, and XIE Zong-Qiang^{1*}

¹State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; ²College of Forest, Central South University of Forestry & Technology, Changsha 410004, China; ³South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; and ⁴Key Laboratory of Aquatic Botany and Watershed Ecology, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China

Abstract

Aims Shrubland is one of the most important vegetation types in subtropical region, but studies on its life-form composition and geographic patterns are scarce. In this paper, we addressed the following questions: what are the characteristics of the composition of plant life forms of subtropical shrublands in China? And what are the relationships between the life form compositions, geographic patterns of subtropical shrublands and hydrothermal factors?

Methods A total of 688 plots, designed with the stratified random sampling method, were systematically set and investigated in subtropical shrublands in China. Life forms were identified based on Raunkiaer's (1934) life form systems. Life form spectrums were compiled at each sampling site and within the whole shrubland, respectively. Partial correlation analysis was applied to reveal the latitudinal, longitudinal and altitudinal patterns of each life form. Pearson's correlation analysis was adopted to evaluate the relationships between each life form and hydrothermal factors. Further, redundancy analysis (RDA) was used to distinguish the effect of temperature and precipitation on geographical variations of life forms.

Important findings (1) In subtropical shrublands in China, 56.37% of the total species were woody species,

收稿日期Received: 2016-06-28 接受日期Accepted: 2016-11-11

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: xie@ibcas.ac.cn)

among which 33.88% were deciduous species and 22.49% were evergreen species. The remaining 43.63% of the total species were herbaceous species, dominated by 35.15% perennials. Generally, phaenerophytes (Ph) was the most dominant component, while the second dominant one was hemicryptophytes (H). The life form spectrum showed a pattern of Ph (55.74%) > H (31.03%) > T (therophytes 8.80%) > Cr (cryptophytes 4.08%) > Ch (chamaephytes 1.34%). (2) Plant life forms mainly exhibited longitudinal and altitudinal patterns. With the increase of longitude, the percentage of Ph tended to increase while H, Cr and T tended to decrease. Furthermore, an increase in altitude would lead to an increase in H and Cr but a decrease in Ph, Ch and T. (3) Among all the investigated climatic factors, the mean temperature of the warmest month (MWT) and the mean precipitation of the coldest month (MCP) had the greatest impact on Ph, H, Cr and T. With an increase of MWT and MCP, Ph would increase while H, Cr and T would decrease. Taken together, MWT and MCP could explain 41.97% of the variation of life form spectrum, among which 28.35% was attributed to their joint-effect. The results suggested that Ph and H were mainly influenced by both temperature and precipitation, and that Cr was more sensitive to temperature gradients. Besides, T was more sensitive to precipitation, and Ch showed little fluctuation along hydrothermal gradients. In conclusion, MWT and MCP are the most important hydrothermic factors that determine the geographic patterns of life forms in subtropical shrublands in China.

Key words plant life-form spectra; geographic patterns; sensitivity; environmental gradients; RDA ordination

Citation: Li JX, Xiong GM, Xu WT, Li YL, Lu ZJ, Zhao CM, Xie ZQ (2017). Composition of plant life forms of subtropical shrubland in China and its correlation with temperature and precipitation. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 147–156. doi: 10.17521/cjpe.2016.0212

生活型是植物通过对环境条件长期适应, 在其生理、结构, 尤其是外部形态上的一种具体表现(生态适应性), 其组成是群落层片结构划分的主要依据, 群落中优势植物生活型决定了群落的外貌形态(高贤明和陈灵芝, 1998; 宋永昌, 2004; Raju *et al.*, 2014)。常用的植物生活型系统是Raunkiaer分类系统(Raunkiaer, 1934)。该系统认为植物在不良季节休眠芽所在的位置是表达其适应不利季节的最好方式(Pavón *et al.*, 2000; Odland, 2009)。由于植物长期对区域综合自然环境条件的趋同适应, 植物生活型谱可以较清楚地反映出当地的气候特征, 并与植被类型有着密切的联系。不同地区相同群落类型由于环境条件的差异形成不同的植物生活型谱(王梅峒, 1987; 郭泉水等, 1999; Vashistha *et al.*, 2011; Amjad *et al.*, 2016); 同一地区处于不同演替阶段的植物群落, 生活型谱也有差异(张光富和宋永昌, 2001; 雷泞菲等, 2002; Hedwall *et al.*, 2015)。因此, 分析植被生活型组成特点及其地理格局有助于我们认识区域气候环境特点及其地域分异规律, 理解植物对环境的适应策略(郭柯等, 1998; Chen *et al.*, 2005; Raju *et al.*, 2014)。

植物生活型的地理格局(即地带性规律), 反映了植物群落物种组成在经度、纬度或海拔梯度上的变化规律, 是水分、热量及水热综合作用的结果(刘守江等, 2003)。目前, 大部分关于植物生活型的研

究多在热带、亚热带、温带以及干旱半干旱地区地带性植被中开展(王梅峒, 1987; 高贤明和陈灵芝, 1998; Wang *et al.*, 2003; 胡正华等, 2004; Raju *et al.*, 2014; Hedwall *et al.*, 2015)。众多研究发现, 随着纬度和海拔的增加, 高位芽植物和一年生植物比例逐渐减小, 地面芽植物、地下芽植物相应地增多(Raunkiaer, 1934; 郭泉水等, 1999; Wang *et al.*, 2003; Mahdavi *et al.*, 2012); 亦有一年生植物随海拔梯度逐渐增加的报道(Pavón *et al.*, 2000)。在同一植被区域内, 由于植被类型和环境因子差异不大, 生活型谱在纬度和海拔梯度上没有显著差异, 但随着植被演替阶段的正向更替, 高位芽植物的比例呈递增趋势, 地面芽植物、地下芽和一年生植物有所减少(雷泞菲等, 2002)。造成这种差异的主要原因与各生活型植物对水热梯度的响应方式(郭柯等, 1998; Swaine & Becker, 1999; Chen *et al.*, 2005; Raju *et al.*, 2014), 以及与各研究区域内受限制的环境梯度(郭泉水等, 1999; Mahdavi *et al.*, 2012)有关。以往基于局域群落或较大范围的全部维管植物生活型的研究不仅反映了区域环境特点, 而且得到生活型谱随环境梯度变化的定性结果(王梅峒, 1987; 郭泉水等, 1999; Wang *et al.*, 2003; Batalha & Martins, 2004), 但特定生态系统在较大地理范围内的定量研究结果较为少见, 尤其是湿润地区非地带性优势植被类型(如灌丛)的资料极为缺乏。

中国亚热带常绿阔叶林区域为中低纬度上一狭长的自然植被带, 东部临海, 西部毗连喜马拉雅山脉, 自西向东地势抬升, 气候受大陆影响的程度逐渐增大, 造就了区域内显著的降水(经度)梯度和温度(海拔)梯度。优越的水热条件孕育了丰富的物种和多样性的植被类型, 其中灌丛是目前区域内分布最广、面积最大的植被类型(中国科学院中国植被图编辑委员会, 2007), 但关于灌丛植物生活型方面的研究资料较少(张光富和宋永昌, 2001)。本文对亚热带灌丛进行了系统的抽样调查, 旨在揭示灌丛植物生活型谱特征、地理格局及其与水热因子之间的相关关系, 拟回答以下问题: 亚热带灌丛植物生活型谱特征是什么? 灌丛植物生活型的地理格局及其与水热因子间有何关系?

1 研究区域概况

中国亚热带常绿阔叶林区域位于全球面积最大的湿润型亚热带季风气候区, 地理范围在 21.80° – 34.00° N、 92.00° – 123.00° E之间(图1)。该区域年平均气温在 16° C以上; 最冷月平均气温为 0 – 15° C;

$\geq 10^{\circ}$ C年积温 $4\ 500$ – $7\ 500^{\circ}$ C; 无霜期 250 – 350 天; 年降水量在 $1\ 000$ mm以上, 最高可达 $3\ 000$ mm, 降水主要集中在夏、秋两季。土壤主要有黄褐土、黄棕壤、黄壤、红壤、砖红壤性红壤、铁质砖红壤性红壤、石灰土和山地草甸土, 在海拔梯度上表现为: 700 m以下为红黄壤, 700 – $1\ 400$ m为黄壤和灰化黄壤, $1\ 300$ – $1\ 700$ m或 $1\ 400$ – $1\ 900$ m为山地黄棕壤, $1\ 900$ – $2\ 300$ m为灰棕壤, $2\ 300$ m以上的山顶或山脊为山地灌丛草甸土(赵济, 1995)。地带性植被是亚热带常绿阔叶林, 现存植被以次生天然林、人工林和灌丛为主。目前灌丛总面积约 0.58×10^6 km², 相当于该区域总面积(2.46×10^6 km²)的 $1/4$ (中国科学院中国植被图编辑委员会, 2007)。根据聚类和指示种分析, 亚热带灌丛可划分为低山丘陵灌丛、石灰岩灌丛和亚高山中山灌丛3个植被亚型(李家湘, 2016)。

2 研究方法

2.1 数据采集

亚热带灌丛的群落学调查在2011–2013年采用分层随机抽样方法进行, 范围涉及浙江、福建、江

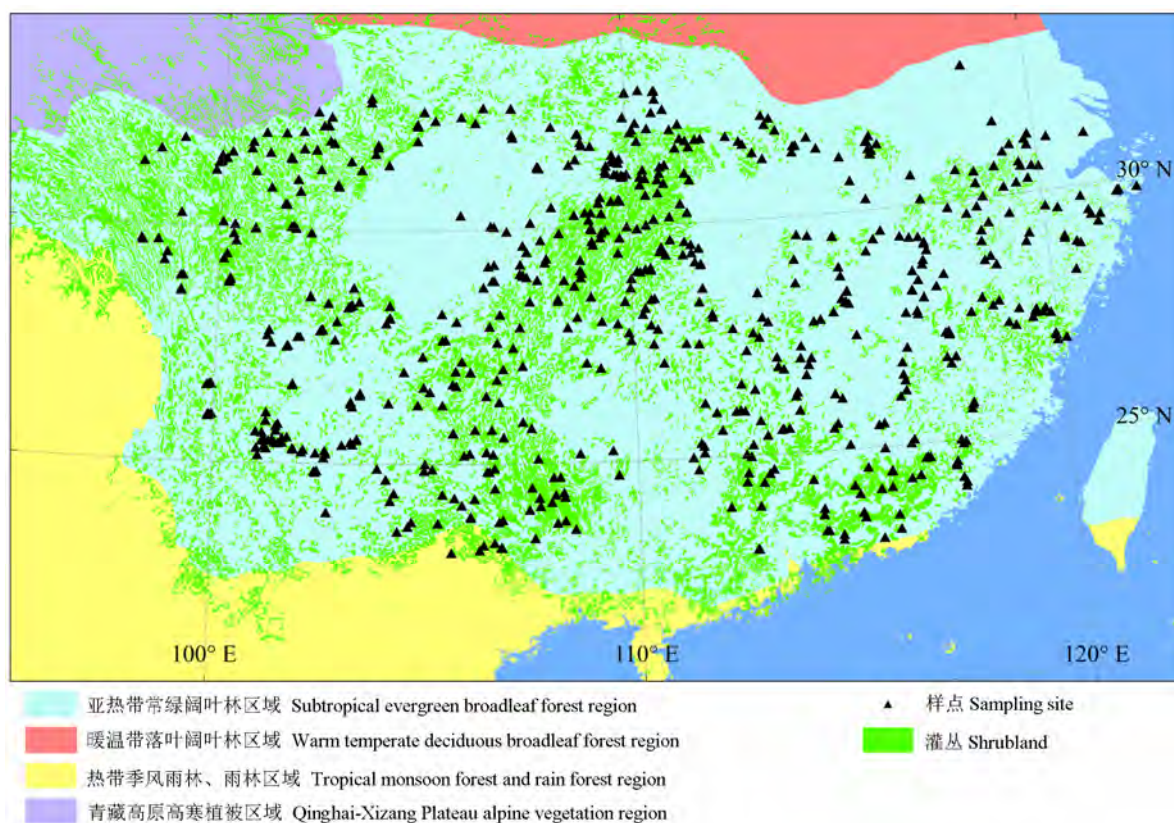


图1 亚热带常绿阔叶林区域灌丛样点分布。

Fig. 1 Distribution of sampling sites for shrubland investigation in subtropical broadleaf evergreen forest region.

苏、上海、江西、湖南、湖北、重庆、四川、贵州、云南等省市,共布设了688个样点(图1)。每个样点上选择结构一致的群落,设置1块25 m × 25 m的样地,沿样地对角线选择3个5 m × 5 m的样方调查灌木种类,在每个样方的四角和中心共设置5个1 m × 1 m的小样方调查草本种类(谢宗强和唐志尧,2015)。样方内所有维管植物均鉴定到种,对未鉴定到种的植物在科或属等级计数,同时确定每种植物的生活型。经统计,688个样点共记录维管植物1 863种(包括未鉴定到属的28种),隶属于182科741属(李家湘,2016)。

样点的气候数据来源于世界气象网站上的0.5°×0.5°的气象栅格数据(Hijmans *et al.*, 2005),基于每个样点的经纬度信息,在Arc GIS 9.2 (ESRI, Redlands, California, USA)中提取月平均气温(MMT)和月降水量(MMP),并以此来计算年平均气温(MAT)、最热月平均气温(MWT)、最冷月平均气温(MCT)、年降水量(MAP)、最热月降水量(MWP)、最冷月降水量(MCP)以及生长季降水量(MGP)。

2.2 生活型划分

植物生活型根据Raunkiaer (1934)的植物生活型系统划分为高位芽植物、地上芽植物、地面芽植物、隐芽植物和一年生植物五大类。由于亚热带灌丛多为森林砍伐后所形成的次生植被,其种类组成与其前身各种森林存在密切联系(吴征镒,1980;张光富和宋永昌,2001),以灌木占优势,但某些乔木树种零星生长而盖度小,或因樵采或火烧,在相当长时期内保持灌木状(祁承经和肖育檀,1990)。因此,在进行生活型划分时,我们首先将维管植物划分为常绿乔木、落叶乔木、常绿灌木、落叶灌木、常绿木质藤本、落叶木质藤本、亚灌木、多年生草本、一年生草本、多年生草质藤本和一年生草质藤本等生长型(Whittaker, 1970);然后根据植物生长的实际高度、习性、冬芽的位置等特征将所有生长型进一步归类到生活型系统中。根据公式“某群落某生活型的百分数(%) = 该群落内某生活型种数/该群落内植物总种数×100”计算生活型比例,并绘制生活型谱。

2.3 数据分析

为了揭示各生活型的地理格局,对样点上的生活型组成与纬度、经度和海拔间进行偏相关分析。偏相关分析能在控制其他变量的线性影响条件下分

析两变量间的线性相关性,可用来评估格局的独立性和显著性(国志兴等,2007)。对生活型比例与经度进行偏相关分析时,将纬度和海拔选择为控制变量;反之,将其他变量选择为控制变量,即得到经度、纬度或海拔与物种丰富度的偏相关系数。

为了分析温度和降水对各生活型组成的影响,采用Pearson相关系数评估单个水热因子与各生活型的关系,运用双尾 t 检验检验相关系数的显著性,所有 p 值用Holm法(Holm, 1979)进行校正。同时采用RDA排序分析来分析亚热带灌丛生活型组成在水热梯度上的变化规律和主要水热因子,排序分析以及水热因子与排序轴之间的关系均用Monte-Carlo置换999次进行显著性检验($p < 0.001$)(Legendre *et al.*, 2011)。用基于偏RDA分析的变差分解来衡量温度和降水用对亚热带灌丛生活型组成变异的相对贡献量(Borcard *et al.*, 2011)。因同类水热因子间存在较强的共线性,在RDA排序和偏RDA分析时,仅选择了影响最大的温度和降水因子参与分析。

所有统计分析在Excel 2013和R 3.2.1软件中进行。

3 结果

3.1 亚热带灌丛植物生活型谱

亚热带灌丛中,木本(乔木、灌木、亚灌木和木质藤本)和草本植物(草质藤本和草本)分别占总种数的56.37%和43.63% (表1)。其中落叶木本和常绿木本植物分别占33.88%和22.49%。乔木习性的树种占总种数的15.14%;灌木树种占37.15%;藤本植物占4.08%,其中不乏大型木质藤本,如崖豆藤属(*Millettia*)、瓜馥木属(*Fissistigma*)、羊蹄甲属(*Bauhinia*)等。草本物种以多年生草本最丰富,占总种数的35.15% (包括草质藤本2.09%)。植物生活型以高位芽植物为主,占总种数的54.75%;其次为地面芽植物,占31.03%;一年生植物、隐芽植物和地上芽植物分别占8.80%、4.08%和1.34% (图2)。

3.2 生活型与地理因子的相关性

灌丛中生活型与纬度、经度和海拔之间不同程度地相关,总体上各生活型与经度和海拔的相关性均显著大于纬度(表2)。其中,高位芽植物与经度显著正相关($r = 0.42, p < 0.001$),与纬度($r = -0.13, p < 0.001$)和海拔($r = -0.18, p < 0.001$)显著负相关;地上芽植物和一年生植物与经度和海拔均呈显著负相

表1 亚热带灌丛维管植物生长型

Table 1 Growth forms of vascular plants in subtropical shrublands

生长型 Growth form	常绿 Evergreen	落叶 Deciduous	多年生 Perennial	一年生 Annual	合计 Total
乔木 Tree	128 (6.87)	154 (8.27)			282 (15.14)
灌木 Shrub	268 (14.39)	411 (22.06)			679 (36.45)
亚灌木 Sub-shrub		13 (0.70)			13 (0.70)
木质藤本 Woody vine	23 (1.23)	53 (2.84)			76 (4.08)
草质藤本 Herbaceous vine			31 (1.66)	8 (0.43)	39 (2.09)
草本植物 Herb			624 (33.49)	150 (8.05)	774 (41.54)
合计 Total	419 (22.49)	631 (33.87)	655 (35.15)	158 (8.48)	1 863 (100.00)

括号内数字为各生长型所占总种数的比例(%)。

The numbers in parentheses indicate the proportion (%) of each growth form in total species.

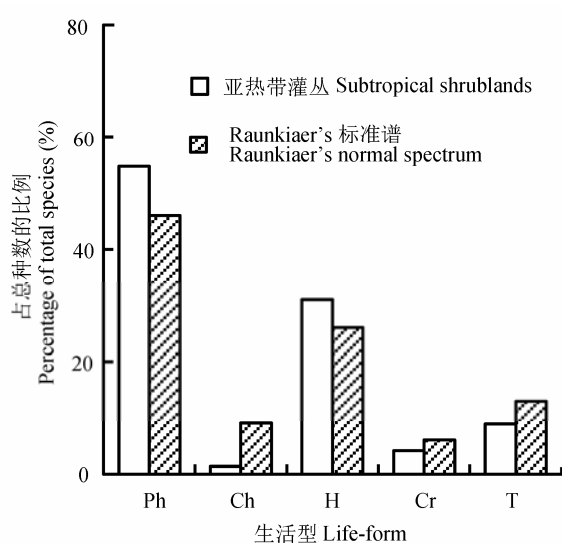


图2 亚热带灌丛植物生活型谱。Ch、Cr、H、Ph和T分别代表地上芽植物、隐芽植物、地面芽植物、高位芽植物和一年生植物。

Fig. 2 The spectrum of life-forms of shrublands across subtropical region. Ch, Cr, H, Ph and T represents chamaephytes, cryptophytes, hemicryptophytes, phanerophytes, and therophytes, respectively.

表2 各生活型比例与经纬度和海拔的偏相关系数

Table 2 Partial correlation coefficients between each life-form and latitude, longitude and altitude

生活型 Life-form	纬度 Latitude (°)	经度 Longitude (°)	海拔 Altitude (m)
高位芽植物 Phanerophyte	-0.13***	0.42***	-0.18***
地上芽植物 Chamaephyte	-0.05	-0.26***	-0.25***
地面芽植物 Hemicryptophyte	0.08*	-0.27***	0.25***
隐芽植物 Cryptophyte	0.00	0.02	0.39***
一年生植物 Therophyte	0.15***	-0.33***	-0.17***

***、**和*分别表示回归显著性水平 $p < 0.001$ 、 $p < 0.01$ 和 $p < 0.05$ 。

***, ** and * represent significant level $p < 0.001$, $p < 0.01$ and $p < 0.05$, respectively.

关系($p < 0.001$), 但前者未表现出显著的纬度相关性($p > 0.05$), 后者则与纬度显著正相关($p <$

0.001); 地面芽植物与经度显著负相关($p < 0.001$), 而与纬度($p < 0.05$)和海拔($p < 0.001$)显著正相关; 然而, 隐芽植物仅与海拔显著正相关($r = 0.39$, $p < 0.001$), 而与纬度和经度没有显著相关关系($p < 0.05$)。尽管高位芽植物、地面芽植物和一年生植物也都表现出一定的纬度相关性, 但其相关系数(依次为-0.13、0.08和0.15)却显著低于经度(0.42、-0.27和-0.33)和海拔(-0.18、0.25和-0.17)。

RDA排序(图3A)也显示出经度和海拔是影响灌丛生活型组成变异的主要地理因子, 排序图从左到右主要反映随经度减少和海拔升高, 高位芽植物比例逐渐减少, 地面芽植物、隐芽植物、一年生植物逐渐增加的地理格局; 地上芽植物位于排序图的中心点附近, 说明其不随地理梯度发生较大变异。

3.3 水热因子对灌丛生活型组成的影响

各生活型比例均不同程度地受水热因子的显著影响(表3)。从相关系数大小来看, 高位芽植物对温度和降水变化的响应最为强烈, 其次是地面芽植物和隐芽植物, 而地上芽植物受温度和降水的影响最小。7个气候因子中, MWT和MCP为影响最大的温度和降水指标, 与高位芽植物、地面芽植物、隐芽植物和一年生植物的相关系数在同类因子中均最大。高位芽植物与MWT和MCP显著正相关(相关系数均为0.65), 地面芽植物、隐芽植物和一年生植物与MWT和MCP显著负相关, 地面芽植物与MWT的相关性(-0.60)略大于MCP (-0.54), 隐芽植物与MWT更为相关(-0.55), 而一年生植物与MCP相关性更大(-0.36)。然而, 温度(MAT和MCT)和降水(MCP)对地上芽植物的影响趋势相反, 前者与其正相关, 后者与其负相关。

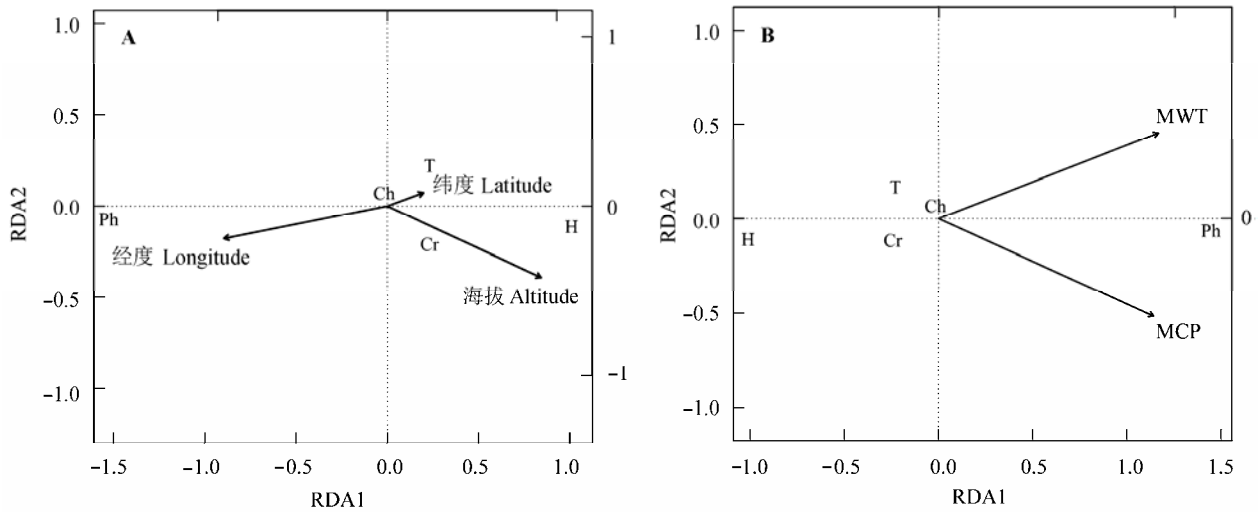


图3 生活型谱与地理变量(A)和主要水热因子(B)的冗余分析(RDA)排序图。Ch、Cr、H、Ph和T分别代表地上芽植物、隐芽植物、地面芽植物、高位芽植物和一年生植物。MCP和MWT为平均最冷月降水量和最热月平均气温。
Fig. 3 Redundancy analysis (RDA) ordination biplots between life-form spectrum and geographical factors (A) and the main hydrothermal factors (B). Ch, Cr, H, Ph and T represents chamaephytes, cryptophytes, hemicryptophytes, phanerophytes, and therophytes, respectively. MCP and MWT are mean precipitation of the coldest month and mean temperature of the warmest month, respectively.

表3 各水热因子与生活型的Pearson相关系数

Table 3 Pearson's coefficients between hydrothermic factors and each life-form

气候指标 Climate factor	Ph	Ch	H	Cr	T
年平均气温 Mean annual temperature (MAT, °C)	0.56***	0.14***	-0.54***	-0.50***	-0.13***
最冷月平均气温 Mean temperature of the coldest month (MCT, °C)	0.42***	0.17***	-0.43***	-0.40***	-0.08*
最热月平均气温 Mean temperature of the warmest month (MWT, °C)	0.65***	0.07	-0.60***	-0.55***	-0.19***
年降水量 Mean annual precipitation (MAP, mm)	0.60***	-0.03	-0.51***	-0.37***	-0.31***
最冷月降水量 Mean precipitation of the coldest month (MCP, mm)	0.65***	-0.10**	-0.54***	-0.37***	-0.36***
最热月降水量 Mean precipitation of the warmest month (MWP, mm)	-0.25***	0.05	0.18**	0.25***	0.13***
生长季降水量 Mean precipitation of growing season (MGP, mm)	0.59***	0.02	-0.53***	-0.37***	-0.28***

Ch、Cr、H、Ph和T分别代表地上芽植物、隐芽植物、地面芽植物、高位芽植物和一年生植物。***、**和*分别表示回归显著性水平 $p < 0.001$ 、 $p < 0.01$ 和 $p < 0.05$ 。

Ch, Cr, H, Ph and T represents chamaephytes, cryptophytes, hemicryptophytes, phanerophytes, and therophytes, respectively. ***, ** and * represent significant level $p < 0.001$, $p < 0.01$ and $p < 0.05$, respectively.

RDA排序(图3B)轴1从左到右反映温度和降水逐渐增加的水热趋势, 占排序总解释量的98.21%, 可代表排序的主要环境梯度, 可解释生活型组成变异的41.38%。MWT和MCP间的夹角小于45°, 说明温度和降水共同决定了灌丛生活型的组成变异。从左到右随着MWT和MCP增加, 高位芽植物逐渐增多, 地面芽植物逐渐减少; 一年生植物和隐芽植物分别位于MCP和MWT的反向延长线上, 与MCP和MWT负相关; 地上芽植物位于排序图的中心位置, 受温度和降水的影响微弱。同时, 排序共解释了亚热带灌丛生活型组成变异的41.97%, 主要来源于MCP和MWT的共同贡献(28.35%), 各自独立贡献仅为7.60%和6.03% (图4)。

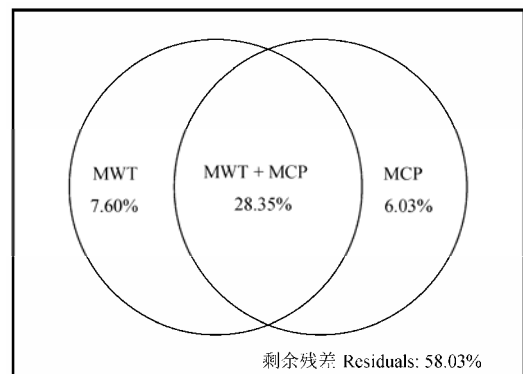


图4 最热月平均气温(MWT)和最冷月降水量(MCP)对灌丛生活型组成贡献的变差分解。

Fig. 4 Variation partitioning results of the contribution of mean temperature of the warmest month (MWT) and mean precipitation of the coldest month (MCP) to the life-form composition in shrublands.

4 讨论

4.1 高位芽植物和地面芽植物是中国亚热带灌丛生活型的优势组成

生活型体现了植物生态习性, 群落生活型组成可反映群落的外貌和结构特点(宋永昌, 2004)。亚热带灌丛植物由11类生长型组成(未记录腐生和寄生植物)(表1), 足见其群落物种的多样性; 其中以木本植物为主(1 055种, 占总种数的56.63%), 常绿木本和落叶木本分别占22.49%和33.87%, 反映了亚热带灌丛常绿、落叶和常绿落叶混交的外貌特点; 草本种类占43.37%, 说明亚热带灌丛草本层极为发达; 同时, 丰富的藤本植物(占7.17%)比例与亚热带常绿阔叶林(7.18%)(陈卫娟, 2006)相似, 亦是亚热带温暖湿润气候下植被外貌的良好反映。而乔木生活型的植物种类众多(15.14%), 特别是一些本可为乔木的树种如栎属(*Quercus*)因频繁樵采亦呈灌木状, 说明亚热带众多灌丛是森林受到频繁干扰而具有不同程度的次生特性, 与森林群落之间关系密切。

亚热带灌丛植被生活型谱以高位芽植物为主, 地面芽植物次之, 生活型规律表现为: 高位芽植物>地面芽植物>一年生植物>隐芽植物>地上芽植物, 与Raunkiaer标准型谱相似(图2)。比较而言, 亚热带灌丛中高位芽植物和地面芽植物比例较Raunkiaer标准型谱高, 其他生活型比例较低, 尤其是地上芽植物。这种生活型谱与森林群落间差异显著, 其高位芽植物(54.75%)较华北地区大尺度森林群落的结果(46.04%)(王艳红等, 2016)高, 显著低于亚热带常绿阔叶林以及常绿落叶阔叶林(80.0%–89.6%); 而地面芽植物(31.03%)却与暖温带落叶阔叶林(38.00%, 秦岭北坡)(郭泉水等, 1999)和华北地区(32.86%)(王艳红等, 2016)相当, 一年生植物比例(8.80%)显著高于常绿阔叶林和其他森林群落(0.00%–1.81%)(雷泞菲等, 2002; 王旭等, 2011)。由此构成的亚热带灌丛植物生活型谱正是亚热带东西气候分异以及干扰频繁的区域环境特点的综合反映, 即植物生活型受气候和干扰的双重影响。一方面亚热带东部为低山丘陵地貌, 毗连太平洋, 降水量与气温均较高, 极利于各类高位芽植物生长, 高比例的高位芽植物正是区域内温暖湿润气候的结果; 西部主要为中山和亚高山地貌, 气候温凉, 生长期较短, 多年生草本要籍冰雪覆盖或地温越冬, 导致分布于亚高山中山的灌丛以地面芽植物较多,

高位芽植物较东部区域有所减少。另一方面, 群落生活型谱在同一地区顺着植被的正向演替, 高位芽植物将增多, 而地面芽植物、隐芽植物和一年生植物减少(王梅峒, 1987; 雷泞菲等, 2002); 亚热带人口密集, 对自然植被的过度利用持续时间长, 植被退化严重, 灌丛多系次生群落, 其高位芽植物和地面芽植物为优势生活型特征正是其所处演替阶段的真实反映。

4.2 亚热带灌丛生活型主要表现为经度和海拔格局

本研究发现, 经度和海拔格局是亚热带灌丛植物生活型谱所表现出的主要地理格局, 而纬度格局相对较弱(表2; 图3A)。以往的研究主要针对植物生活型的纬度和海拔格局, 较多的结果表明高位芽植物随纬度和海拔的增加而减少, 地面芽植物和一年生植物随纬度和海拔的增加而增加(Raunkiaer, 1934; 曲仲湘, 1983; 郭泉水等, 1999); 但在不同区域内亦有不同的纬度和海拔地带性, 如东北地区蒙古栎(*Quercus mongolica*)群落地下芽植物比例与纬度和海拔有关, 并且与纬度的关系比海拔更为密切(于顺利等, 2000), 半干旱的陡峭植被区一年生植物随海拔升高而降低, 地面芽植物和地上芽植物随海拔升高而降低(Mahdavi *et al.*, 2012), 喀喇昆仑山区高位芽植物、一年生植物和隐芽植物在生活型谱中所占的比例随海拔升高而下降, 地面芽植物和地上芽植物所占的比例随海拔升高而增加(郭柯等, 1998)。然而本研究涉及亚热带常绿阔叶林区域跨越12个纬度、25个经度, 相对高差近5 000 m, 由纬度、经度和海拔引起的热量、水分和水热综合变化势必引起植物群落组成在水平和垂直方向上的分异, 从而表现出显著的纬度、经度和海拔格局, 但各生活型与经度和海拔的相关系数均高于纬度, 表明经度和海拔地带性是亚热带灌丛植物生活型的主要地理格局。究其成因, 该格局与亚热带区域的地形地貌特征关系紧密。其一, 亚热带为狭长的内陆地区, 西有喜马拉雅山脉、南有南岭山地、北有秦巴山地, 仅东部临海, 受太平洋季风和西南季风湿润气候的影响, 降水格局与经度存在显著的相关关系, 自东向西逐渐减少, 形成明显的降水梯度; 且由于地形地貌的影响, 随纬度的增加温度和降水的差异却较小; 其二, 亚热带东部为低山、丘陵地貌, 西部为云贵高原, 毗连青藏高原的东缘, 自东向西海拔逐渐升高, 因此也带动温度的降低, 形成连续的温

度梯度。因此, 亚热带灌丛中高位芽植物比例随经度而增加, 随海拔而减少; 地上芽植物、地面芽植物和一年生植物比例随经度而减少; 地面芽植物和隐芽植物比例随海拔而增加(表2)。

4.3 MWT和MCP是驱动亚热带灌丛生活型地理格局的关键水热因子

植物生活型是对环境因子趋同适应的结果, 与以往研究结果(Raunkiaer, 1934; 郭泉水等, 1999; 雷泞菲等, 2002; Vashistha *et al.*, 2011; Mahdavi *et al.*, 2012)一致, 不同生活型植物对水热因子具有强烈的依赖性。本研究结果发现亚热带灌丛中高位芽植物和地面芽植物受温度和降水的共同影响, 隐芽植物受温度的影响更大, 一年生植物则主要与降水相关。然而, 雷泞菲等(2002)的研究认为亚热带地区高位芽植物与温度和降水之间关系不显著, 且降水对各生活型没有显著影响。这可能是两者研究的对象和范围不同, 雷泞菲等(2002)所涉及的亚热带东部少数几个森林群落高位芽植物比例在67.2%–87.86%之间, 研究地点的环境梯度较小, 其组成变化可能与样点布设和统计上的随机性有关。本研究以灌丛为对象, 在亚热带全区范围内分层布设样点, 构建了较为完整的水热梯度, 结果更能真实地反映植物生活型与水热因子之间的关系。

相对于生活型谱特征反映区域气候特点的定性描述(王梅峒, 1987; 郭泉水等, 1999; 胡正华等, 2004), 在亚热带地区探讨决定植物生活型地理格局的关键水热因子的研究较为少见(雷泞菲等, 2002)。本文的研究结果(表2; 图3, 图4)表明MWT和MCP是影响亚热带灌丛植物生活型地理格局的主要水热因子。高位芽植物和地面芽植物与MWT和MCP的相关系数持平或相当, 前者随MWT和MCP的增加而显著增加, 后者随MWT和MCP的增加而显著减少, 说明高位芽植物与较高的生长季节温度和冬季降水关系紧密, 而地面芽植物是低温和干旱共同作用的结果。隐芽植物更多地受温度的影响, 对温度梯度的反应较水分梯度更加灵敏, 说明该生活型是生长季低温的反映; 一年生植物与MCP的相关系数较大, 说明该生活型与冬季干旱环境的关系更加紧密。然而, 地上芽植物与水热因子的关系较为微弱, 说明该生活型不随植物群落和水热梯度发生大的波动, 显示出强大的地带约束力(江洪, 1994; 王艳红等, 2016)。然而, RDA排序结果有

58.03%的变异不能被MWT和MCP所解释, 这可能是因为植物群落组成受干扰和局域生境的强烈影响所致, 今后的研究应加强干扰与环境因子对灌丛植物生活型组成影响的实证研究。

基金项目 中国科学院战略性先导科技专项(XDA05050302)。

参考文献

- Amjad MS, Arshad M, Sadaf HM, Durr-E-Shahwar, Akrim F, Arshad A (2016). Floristic composition, biological spectrum and conservation status of the vegetation in Nikyal valley, Azad Jammu and Kashmir. *Asian Pacific Journal of Tropical Disease*, 6, 63–69.
- Batalha MA, Martins FR (2004). Floristic, frequency, and vegetation life-form spectra of a Cerrado site. *Brazilian Journal of Biology*, 64, 201–209.
- Borcard D, Gillet F, Legendre P (2011). *Numerical Ecology with R*. Springer, New York.
- Chen S, Bai Y, Lin G, Han X (2005). Variations in life-form composition and foliar carbon isotope discrimination among eight plant communities under different soil moisture conditions in the Xilin River Basin, Inner Mongolia, China. *Ecological Research*, 20, 167–176.
- Chen WJ (2006). *Floristic Phytogeography of Evergreen Broad-leaved Forest (EBLF) in Mid-Subtropical China*. PhD dissertation, East China Normal University, Shanghai. (in Chinese with English abstract) [陈卫娟 (2006). 中亚热带常绿阔叶林植物区系地理研究. 博士学位论文, 华东师范大学, 上海.]
- Gao XM, Chen LZ (1998). The revision of plant life-form system and an analysis of the life-form spectrum of forest plants in the warm temperate zone of China. *Acta Botanica Sinica*, 40, 553–559. (in Chinese with English abstract) [高贤明, 陈灵芝 (1998). 植物生活型分类系统的修订及中国暖温带森林植物生活型谱分析. 植物学报, 40, 553–559.]
- Guo K, Zheng D, Li BS (1998). The characteristics of plant life form spectra in the Karakorum-Kunlun Mountains. *Acta Phytocologica Sinica*, 22, 51–59. (in Chinese with English abstract) [郭柯, 郑度, 李渤生 (1998). 喀喇昆仑山-昆仑山地区植物的生活型组成. 植物生态学报, 22, 51–59.]
- Guo QS, Jiang H, Wang B, Yan H (1999). The quantitative classification and spatial distribution pattern of life form spectra of the plants in major Chinese forest communities. *Acta Ecologica Sinica*, 19, 573–577. (in Chinese with English abstract) [郭泉水, 江洪, 王兵, 阎洪 (1999). 中国主要森林群落植物生活型谱的数量分类及空间分布格局的研究. 生态学报, 19, 573–577.]

- Guo ZX, Wang ZM, Song KS, Zhang B, Li F, Liu DW (2007). Correlations between forest vegetation NDVI and water/thermal condition in Northeast China forest regions in 1982–2003. *Chinese Journal of Ecology*, 26, 1930–1936. (in Chinese with English abstract) [国志兴, 王宗明, 宋开山, 张柏, 李方, 刘殿伟 (2007). 1982–2003年东北林区森林植被NDVI与水热条件的相关分析. 生态学杂志, 26, 1930–1936.]
- Hedwall PO, Skoglund J, Linder S (2015). Interactions with successional stage and nutrient status determines the life-form-specific effects of increased soil temperature on boreal forest floor vegetation. *Ecology & Evolution*, 5, 948–960.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965–1978.
- Holm S (1979). A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics*, 6, 65–70.
- Hu ZH, Yu MJ, Xu XH, Fu HL (2004). *Castanopsis eyrei* community characteristics in Gutianshan Natural Reserve, Zhejiang Province. *Chinese Journal of Ecology*, 23, 15–18. (in Chinese with English abstract) [胡正华, 于明坚, 徐学红, 付海龙 (2004). 浙江古田山自然保护区甜槠群落特征研究. 生态学杂志, 23, 15–18.]
- Jiang H (1994). Study on life-form spectrum of plant community in Dongling mountain. *Acta Botanica Sinica*, 36, 884–894. (in Chinese with English abstract) [江洪 (1994). 东灵山植物生活型谱的比较研究. 植物学报, 36, 884–894.]
- Legendre P, Oksanen J, ter Braak CJF (2011). Testing the significance of canonical axes in redundancy analysis. *Methods in Ecology and Evolution*, 2, 269–277.
- Lei NF, Su ZX, Song HX, Zhang Y (2002). A comparative study on life-form spectra of evergreen broad-leaved forest in different successions in Jinyun mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 13, 267–270. (in Chinese with English abstract) [雷泞菲, 苏智先, 宋会兴, 张焱 (2002). 缙云山常绿阔叶林不同演替阶段植物生活型谱比较研究. 应用生态学报, 13, 267–270.]
- Li JX (2016). *Biodiversity Pattern and Ecosystem Productivity in Shrublands Across the Subtropical Region in China*. PhD dissertation, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing. (in Chinese with English abstract) [李家湘 (2016). 亚热带灌丛生物多样性及其与生产力关系. 博士学位论文, 中国科学院大学, 中国科学院植物研究所, 北京.]
- Liu SJ, Su ZX, Zhang JX, Hu JY (2003). Perspectives of the research on life form in land plant communities. *Journal of Sichuan Teachers College (Natural Science)*, 24, 155–159. (in Chinese with English abstract) [刘守江, 苏智先, 张璟霞, 胡进耀 (2003). 陆地植物群落生活型研究进展. 四川师范大学学报(自然科学版), 24, 155–159.]
- Mahdavi P, Akhiani H, van der Maarel E (2012). Species diversity and life-form patterns in steppe vegetation along a 3000 m altitudinal gradient in the Alborz Mountains, Iran. *Folia Geobotanica*, 48, 7–22.
- Odland A (2009). Interpretation of altitudinal gradients in south central Norway based on vascular plants as environmental indicators. *Ecological Indicators*, 9, 409–421.
- Pavón NP, Humberto H, Víctor R (2000). Distribution of plant life forms along altitudinal gradient in the semi-arid valley of zapotitlán, México. *Journal of Vegetation Science*, 11, 39–42.
- Qi CJ, Xiao YT (1990). *Vegetation of Hunan*. Hunan Science and Technology Press, Changsha. (in Chinese) [祁承经, 肖育檀 (1990). 湖南植被. 湖南科学技术出版社, 长沙.]
- Qu ZX, Wu YS, Wang HJ, Jiang HQ, Tang TG (1983). *Plant Ecology*. High Education Press, Beijing. (in Chinese) [曲仲湘, 吴玉树, 王焕校, 姜汉桥, 唐廷贵 (1983). 植物生态学. 高等教育出版社, 北京.]
- Raju VS, Gopal P, Suthari S (2014). Environmental assessment of climate of a habitat through floristic life-form spectra, a case study of Warangal north forest division, Telangana, India. *Journal of Natural Sciences*, 2, 77–93.
- Raunkiaer C (1934). *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*. Clarendon Press, Oxford, UK.
- Song YC (2004). *Vegetation Ecology*. East China Normal University Press, Shanghai. (in Chinese) [宋永昌 (2004). 植被生态学. 华东师范大学出版社, 上海.]
- Swaine MD, Becker P (1999). Woody life-form composition and association on rainfall and soil fertility gradients in Ghana. *Plant Ecology*, 145, 167–173.
- The Editorial Committee of Vegetation Map of China, Chinese Academy of Sciences (2007). *Vegetation Map of the People's Republic of China 1:1 000 000*. Geological Publishing House, Beijing. (in Chinese) [中国科学院中国植被图编辑委员会 (2007). 中华人民共和国植被图 1:1 000 000. 地质出版社, 北京.]
- Vashistha RK, Rawat N, Chaturvedi AK, Nautiyal BP, Prasad P, Nautiyal MC (2011). Characteristics of life-form and growth-form of plant species in an alpine ecosystem of Northwest Himalaya. *Journal of Forestry Research*, 22, 501–506.
- Wang G, Zhou G, Yang L, Li Z (2003). Distribution, species diversity and life-form spectra of plant communities along an altitudinal gradient in the northern slope of Qilianshan Mountains, Gansu, China. *Plant Ecology*, 165, 169–181.
- Wang MT (1987). Study on life-forms of evergreen broad-leaved forest in subtropics of China. *Journal of Ecology*, 6,

- 21–23. (in Chinese with English abstract) [王梅峒 (1987). 中国亚热带常绿阔叶林生活型的研究. *生态学杂志*, 6, 21–23.]
- Wang X, Hu WQ, Li JX, Huang SN (2011). Preliminary studies on montane elfin forest community characteristics in mountain Shikengkong of Nanling in Guangdong Province. *Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology*, 31, 12–17. (in Chinese with English abstract) [王旭, 胡文强, 李家湘, 黄世能 (2011). 广东南岭石坑崂山顶矮林群落结构特征. *浙江林业科技*, 31, 12–17.]
- Wang YH, Xu X, Zhang DJ, Zhang HY (2016). Effects of climate and habitat heterogeneity on the distribution pattern of plant life form in North China. *Journal of Anhui Agriculture Science*, 44(16), 9–13. (in Chinese with English abstract) [王艳红, 徐翔, 张东杰, 张化勇 (2016). 气候和生境异质性对华北地区植物生活型分布格局的影响. *安徽农业科学*, 44(16), 9–13.]
- Whittaker RH (1970). *Communities and Ecosystems*. Macmillan Company, New York.
- Wu ZY (1980). *Vegetation of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴征镒 (1980). 中国植被. 科学出版社, 北京.]
- Xie ZQ, Tang ZY (2015). Technical specification of field investigation and laboratory analysis for carbon sequestration in shrubland ecosystems. In: Compilation Group of Observation and Investigation for Carbon Sequestration in Terrestrial Ecosystems ed. *Observation and Investigation for Carbon Sequestration in Terrestrial Ecosystems*. Science and Technology Press, Beijing. 145–191. (in Chinese) [谢宗强, 唐志尧 (2015). 灌丛生态系统固碳研究的野外调查与室内分析技术规范. 见: 生态系统固碳观测与调查技术规范编写组编. 生态系统固碳观测与调查技术规范. 科学技术出版社, 北京. 145–191.]
- Yu SL, Chen LZ, Ma KP (2000). Life-form spectrum of vascular plants of *Quercus mongolica* communities in Northeast China. *Scientia Silvae Sinicae*, 36(3), 118–121. (in Chinese with English abstract) [于顺利, 陈灵芝, 马克平 (2000). 东北地区蒙古栎群落生活型谱比较. *林业科学*, 36(3), 118–121.]
- Zhang GF, Song YC (2001). Studies on species composition, structure and physiognomy of shrub communities in Tiantong Region, Zhejiang Province. *Guihaia*, 21, 201–207. (in Chinese with English abstract) [张光富, 宋永昌 (2001). 浙江天童灌丛群落的种类组成、结构及外貌特征. *广西植物*, 21, 201–207.]
- Zhao J (1995). *Natural Geography of China*. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [赵济 (1995). 中国自然地理. 高等教育出版社, 北京.]

特邀编委: 陈 槐 责任编辑: 王 葳

[返回目录](#)

2015–2017年中国科协精品科技期刊TOP50
 2015–2016年RCCSE中国权威学术期刊(A+期刊)
 2015年百种中国杰出学术期刊
 2014年第3届中国精品科技期刊
 2016–2017年中国科技核心期刊(中国科技论文统计源期刊)

2015年相关中文期刊引证指标

期刊名称	影响因子	学科排名	总被引频次	学科排名
植物生态学报	1.898	植物学类 1	5173	植物学类 1
应用生态学报	1.785	生态学类 1	12715	生态学类 2
生态学报	1.732	生态学类 2	19336	生态学类 1
生态环境学报	1.244	生态学类 3	5124	生态学类 4
生态学杂志	1.159	生态学类 4	6360	生态学类 3
水生生物学报	1.039	生物学基础学科类 2	2031	生物学基础学科类 1
基因组学与应用生物学	1.018	生物学基础学科类 3	857	生物学基础学科类 8
生物多样性	1.015	生物学基础学科类 4	1935	生物学基础学科类 2
西北植物学报	0.841	植物学类 3	4620	植物学类 2
植物学报	0.745	植物学类 4	2397	植物学类 4

根据中国科学技术信息研究所2016年版《中国科技期刊引证报告(核心版)》

著作权许可声明

本刊已许可中国学术期刊(光盘版)电子杂志社在中国知网及其系列数据库产品中以数字化方式复制、汇编、发行、信息网络传播本刊全文。本刊支付的稿酬已包含该社著作权使用费。作者向本刊提交文章发表的行为即视为同意我刊上述声明。

《植物生态学报》编辑部

植物生态学报

Zhiwu Shengtai Xuebao

(月刊 1955年创刊)

2017年1月 第41卷 第1期

Chinese Journal of Plant Ecology

(Monthly Started in 1955)

Vol. 41 No. 1 January 2017

主管单位 中国科学院
 主办单位 中国科学院植物研究所
 中国植物学会
 主 编 方精云
 编 辑 《植物生态学报》编辑部
 (北京香山南辛村20号 邮政编码: 100093)
 E-mail: apes@ibcas.ac.cn; apesbotany@163.com
 电话: (010)62836134 传真: (010)82599431
 http://www.plant-ecology.com
 出 版 《植物生态学报》编辑部
 印刷装订 北京时捷印刷有限公司
 出版日期 2017年1月10日
 国内发行 全国各地邮局
 国外总发行 中国国际图书贸易集团公司
 (北京399信箱 邮政编码: 100048)
 E-mail: bk@mail.cibtc.com.cn
 广告经营许可证: 京海工商广字第8010号

Hosted by Chinese Academy of Sciences
 Sponsored by the Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences and the Botanical Society of China
 Editor-in-Chief: FANG Jing-Yun
 Edited by Editorial Office of Chinese Journal of Plant Ecology
 (20 Nanxincun Xiangshan, Beijing 100093, China)
 E-mail: apes@ibcas.ac.cn; apesbotany@163.com
 Tel: 86-10-62836134 Fax: 86-10-82599431
 Published by Editorial Office of Chinese Journal of Plant Ecology
 Printed by Beijing Speed Printing Co., Ltd.
 Published on January 10, 2017
 Distributed by Post Offices All Over China
 Distributed Abroad by China International Book Trading Corporation
 (P.O. Box 399, Beijing 100048, China)
 E-mail: bk@mail.cibtc.com.cn

国内外公开发行 ISSN 1005-264X 国内邮发代号: 82-5 国外发行代号: BMO-415 国内定价: 70.00元
 CN 11-3397/Q



《植物生态学报》资料论文栏目征稿启事

调查数据和实验数据资料是生态学研究的基础。系统、规范地发表中国植物生态学研究基础数据资料,建立中国植物生态学基础数据资料档案库,将分散在个人手中的数据资料汇集起来供科研人员共享,将有效地提高数据资料的利用效率,对中国植物生态学研究具有重大意义。为此,《植物生态学报》特开辟“资料论文(Data Paper)”专栏,发表植物生态学数据资料论文。

具体事项说明如下:

- 1. 资料论文的定义:** 本刊的资料论文是指以植物生态学及相关学科的调查和实验数据资料为主要内容的学术论文。实验资料应呈现一个或一组实验完整的原始数据;调查资料应呈现特定尺度上(如群落、景观或区域)植物群落的样方数据。资料论文不同于普通的调查报告,与本刊其他论文享有同等的文献引证资质。
- 2. 资料论文的内容组成:** 1)论文题目(中英文对照)。2)作者及单位(中英文对照)。3)中英文摘要。4)关键词(中英文对照)。5)正文:简要说明研究背景、要解决的科学问题、方法和结果。6)参考文献,一般不超过5条。以上各项的格式与《植物生态学报》普通论文相同,一般要求在5个印刷页以内。7)附录。基础数据资料,篇幅不限。样方数据的格式要求可登录本刊网站“下载中心”下载。
- 3. 资料论文的审稿:** 由相应学科的编委或主编和编委推荐的该领域的研究人员担任稿件的责任编辑或特邀编委,责任编辑负责稿件初筛、确定同行评议专家、提供稿件的处理意见和录用稿件学术内容的审读等工作,最终提交主编终审决定是否录用。
- 4. 资料论文的发表和存储:** 经同行评议接受的资料论文1)–6)项将以正式论文格式在正刊发表,第7项附录(数据资料部分)以独立的文件名存储在《植物生态学报》网站上,由编辑部进行维护。
- 5. 资料论文的费用政策:** 正刊发表内容执行本刊印刷版的版面费标准;网络发表的附录部分目前免收发表费用。
- 6. 资料论文的版权归属和使用许可:** 资料论文的版权归《植物生态学报》编辑部所有。在非赢利的学术研究和学术论文中引用、作为个人或教育用途在工作单位复制部分或全部内容可免费使用,但需注明资料来源(完整引用印刷版的出处)。其他如复制、传播、重新发表、上传到公共服务器,以商业或促销目的使用任何内容,或在其他作品中使用任何内容的任何部分,等等,须事先获取特别许可或支付可能的费用。
- 7. 资料论文投稿注意事项:** 请登录本刊网站“作者中心”投稿,资料论文投稿时请在“拟上栏目”中选择“资料论文”栏目,如果没有选择该栏目,本刊将会按普通稿件流程及标准处理稿件。

欢迎投稿!

《植物生态学报》编委会、编辑部