

DOI: 10.5846/stxb201607261529

李晓杰, 刘小飞, 林成芳, 陈仕东, 熊德成, 林伟盛, 胥超, 谢锦升, 杨玉盛. 土壤增温调节中亚热带森林更新初期植物生物量分配格局. 生态学报, 2017, 37(1): - .

Li X J, Liu X F, Lin C F, Chen S D, Xiong D C, Lin W S, Xu C, Xie J S, Yang Y S. Effects of experimental soil warming on plant biomass allocation during the early stages of succession in a subtropical forest in China. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(1): - .

土壤增温调节中亚热带森林更新初期植物生物量分配格局

李晓杰^{1,2,3}, 刘小飞^{1,2,3,*}, 林成芳^{1,2,3}, 陈仕东^{1,2,3}, 熊德成^{1,2,3}, 林伟盛^{1,2,3}, 胥超^{1,2,3}, 谢锦升^{1,2,3}, 杨玉盛^{1,2,3}

1 福建师范大学地理科学学院, 福州 350007

2 湿润亚热带山地生态国家重点实验室培育基地, 福州 350007

3 福建三明森林生态系统与全球变化研究站, 三明 365000

摘要: 全球变暖提高了温带森林生态系统植物的生产力, 但对亚热带森林生产力的影响仍然不清楚。由于亚热带森林植物的碳储量巨大, 因此了解全球变暖对亚热带森林植物生长的影响至关重要。本研究采用加热电缆模拟土壤增温 (+5℃), 探讨中亚热带森林几种主要草本植物和木本植物的生长及其生物量分配格局对温度升高的响应。结果表明: 增温显著增加五节芒 (*Miscanthus floridulus*)、山油麻 (*Trema dielsiana*) 和东南野桐 (*Mallotus lianus*) 的高度, 但黑莎草 (*Gahnia tristis*) 高度显著降低。增温显著增加木本植物的地上、地下和总生物量, 而草本植物的地上、地下和总生物量均显著降低。增温对整个群落的地上和地下部分生物量分配模式无显著影响, 但木本植物总生物量在各器官之间分配随温度发生改变, 增温显著提高木本植物枝生物量比 (BMR), 降低干生物量比 (SMR), 而叶生物量比 (LMR) 和根生物量比 (RMR) 无显著影响, 但显著降低了细根占总根系生物量比率。结果表明木本植物能够通过调节生物量分配模式应对未来全球气候变暖。

关键词: 亚热带; 土壤增温; 草本植物; 木本植物; 生物量; 分配格局

Effects of experimental soil warming on plant biomass allocation during the early stages of succession in a subtropical forest in China

LI Xiaojie^{1,2,3}, LIU Xiaofei^{1,2,3,*}, Lin Chengfang^{1,2,3}, Chen Shidong^{1,2,3}, XIONG Decheng^{1,2,3}, LIN Weisheng^{1,2,3}, Xu Chao^{2,3}, Xie Jinsheng^{1,2,3}, and YANG Yusheng^{1,2,3}

1 School of Geographical Science, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

2 Key Laboratory for Subtropical Mountain Ecology (Ministry of Science and Technology and Fujian Province Funded), School of Geographical Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

3 Sanming Research Station of Forest Ecosystem and Global Change, Sanming 365000

Abstract: Climate warming is known to increase the plant productivity of temperate forest ecosystems, but it is unclear whether this occurs in subtropical forests. Improved understanding of plant growth in subtropical forests is important when studying climate warming because considerable amounts of carbon are sequestered by these ecosystems. In this study, a heat cable was used to assess the effects of warming (+5℃) on the growth and biomass allocation of herbaceous and woody plants in a mid-subtropical forest. The results showed that warming increased the height of *Miscanthus floridulus*

基金项目: 国家重大科学研究计划课题 (2014CB954003) 和国家自然科学基金 (31500407, 31500408)

收稿日期: 2016-07-26; **修订日期:** 2016-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xfliu@fjnu.edu.cn

(herbaceous plant), *Trema dielsiana* (woody plant) and *Mallotus lianus* (woody plant), but decreased the height of *Gahnia tristis* (herbaceous plant). Aboveground biomass, belowground biomass and total biomass of woody plants increased in response to warming but there was reduced the aboveground biomass, belowground biomass and total biomass of herbaceous. The branches mass ratio (BMR) for woody plants increased, but the stem mass ratio (SMR) decreased in response to warming. However, the leaf mass ratio (LMR) and the root mass ratio (RMR) showed no direct response to warming, while there was a significant reduction in the proportion of fine-root biomass to total root biomass. The community as a whole was resistant to short-term warming and showed no significant changes the patterns of biomass allocation. However, the woody plant biomass allocation patterns between organs did change with warming. This suggests that woody plants could adapt to climate warming in the future by adjusting their biomass allocation pattern.

Key Words: subtropical; soil warming; herbaceous; woody; biomass; allocation

据政府间气候变化专门委员会(IPCC)第5次评估报告预测,在RCP8.5情景下,到2081—2100年全球平均温度增加2.6—4.8℃^[1],而热带亚热带地区增温幅度(1.3—5.0℃)可能高于全球平均水平^[2-3]。全球变暖已对热带和亚热带森林生态系统结构和功能产生重要影响^[4-5]。野外观测结果表明热带树种具有较高的温度敏感性,其生长速率随平均气温的逐渐上升而降低^[6-7]。同时,由于热带物种生态位相对较窄,温度的上升将导致生物的多样性降低,甚至造成一些非先锋树种的死亡^[8-10]。因此,热带和亚热带森林对全球变暖的适应能力可能小于之前所有模型预测的结果^[11-12]。

热带森林的碳储量和净初级生产力分别占陆地生态系统25%和33%^[5]。因此,热带森林碳吸存能力变化对大气CO₂浓度的影响至关重要^[13]。过去20多年全球相继开展了不少大型增温控制实验,但主要集中在中高纬度地区的草原、农田、冻原和森林生态系统^[14-16]。迄今为止,在低纬度地区仍没有生态系统水平的野外增温试验^[11],甚至亦没有在温带森林常用的土壤增温(电缆增温)或亚冠层增温(红外增温)试验,仅有的1例来自于Amazon森林成熟树木、藤本和林窗下植物的枝叶增温的研究(电缆增温)^[17]。因此,有关增温对热带森林影响的知识几乎均来自于温室和esocosm研究^[10]。由于研究的缺乏,热带森林碳交换量对增温响应的模型预测仍存在巨大不确定性,成为准确预测地球系统未来气候变化的最大障碍^[18-19]。因而,越来越多科学家呼吁开展热带亚热带森林控制增温试验^[11,20-21]。

已有相关研究通过遥感或野外数据分析表明,热带森林生产力随着气候变暖逐渐降低^[22-23],这些研究结果为今后开展热带亚热带森林增温实验提供良好的基础。然而,热带森林地上和地下生产力分配格局对全球变暖的响应仍然不清楚。温度的升高增加土壤中养分的有效性(例如,增加氮的有效性),影响植物对养分的吸收和分配^[24]。同时,温度的升高导致土壤含水量下降^[25],土壤含水量的降低可能对植物的生长产生胁迫作用,而植物也能够通过调整自身不同器官的生物量分配来适应增温等环境的改变。植物在环境压力或资源有限的条件下将分配更多的生物量到叶和茎,以便于更有效地捕捉光能;或者将更多的碳源分配到根系,以提高根系对养分的吸收^[26]。根据温带地区以往研究结果表明,增温提高植被的生产力^[27-29]。然而,其地上与地下分配格局因植物功能型(木本植物和草本植物)的不同均有所不同^[25,30-31]。最近Lin等^[25]通过对全球增温实验进行Meta分析结果表明,增温导致植物生物量提高12.3%,而且木本植物(+26.7%)对增温的响应大于草本植物(+5.2%)。Hollister和Falherty^[31]在阿拉斯加冻原地区进行增温实验(1—2℃)结果表明,增温显著草本植物地上生物量,但总生物量和地上生物量与地下生物量比值均无显著差异。因此,在探讨植物生物量分配格局对全球变暖响应时需考虑不同植物功能型的差异。然而,这些研究结果(包括Meta分析的数据)主要来自中高纬度地区,是否适用于热带和亚热带地区目前仍然不清楚。

我国湿润亚热带是全球同纬度带少有的“绿洲”,分布着世界上现存面积最大、最典型的常绿阔叶林,森林覆盖率高(占全国45.56%),水热条件优越,森林生产力高,生物多样性丰富。同时,该区森林碳汇占我国森林碳汇的65%^[32]。但由于人口的增长和经济发展压力的增加,原生常绿阔叶林多被破坏殆尽,除部分改造

成经济林外,大部分退化次生灌丛、灌草丛,甚至裸地,部分甚至达到不可逆转的状态^[33],从而导致水土流失加剧、生物多样性锐减、生态环境恶化等一些列问题^[34]。而更新初期是植物生活史中最为脆弱的一个阶段^[35],植物成功的繁殖与更新是其种群得以维持、扩张、迁移以及干扰后的恢复基础,直接威胁到群落的稳定和生态功能的维持^[36]。因此,本研究通过野外模拟土壤增温,旨在阐明亚热带森林更新初期植物生长及生物量分配格局对温度升高的响应,为全球变暖背景下的亚热带森林生态系统碳循环供科学依据。

1 研究方法

1.1 试验地概况

试验地位于福建师范大学大武夷常绿阔叶林野外定位站三明观测点,金丝湾森林公园陈大林业国有林场内(26°19'N, 117°36'E)。样地海拔 300 m,属中亚热带季风气候,年均气温 19.1 °C,年均降雨量 1749 mm(集中于 3—8 月份),年均蒸发量 1585 mm,相对湿度 81%,土壤为黑云母花岗岩发育的红壤。

1.2 材料与方法

实验设计采用完全随机设计,设置增温和对照 2 个处理,每个处理 3 个重复,实验小区面积 2 m×2 m,小区四周采用 4 块 PVC 板(200 cm×70 cm 深)焊接而成,与周围土壤隔开,防止小区之间相互干扰。土壤取至邻近杉木人工林土壤,土壤分层(0—10 cm、10—20 cm、20—30 cm、30—40 cm、40—50 cm、50—60cm)取回,剔除粗根、石块和其他杂物后,土壤分层混合均匀。按 50—60 cm、40—50 cm、30—40 cm、20—30 cm、10—20 cm 和 0—10 cm 重填,同时采用压实法调整土壤容重与原位土壤容重接近(表 1)。于 2013 年 10 月安装加热电缆(增温和不增温小区均布设),深度为 10cm,间距 20cm,并在外围环绕一周,以保证样增温的均匀性,电缆布设完成 5 个月后(2014 年 3 月)开始通电增温,土壤增温控制方法及增温效果见参考文献^[37]。在每个小区布设 3 个温度传感器(德国 JUMO)和 2 个水分传感器(美国 Decagon)2 个水分传感器埋在 10cm 处,温度和湿度传感器均布置在两条电缆线中间位置。土壤含水量和土壤温度数据每 30min 储存一次。

表 1 不同深度土壤重填前后容重比较(g/cm³)

Table 1 Soil bulk density before and after backfilling (g/cm³)

项目 Item	土层 Soil layer/cm					
	0—10	10—20	20—30	30—40	40—50	50—60
原位土壤 In situ soil	1.04	1.21	1.23	1.28	1.29	1.40
回填后土壤 Backfilling soil	1.05	1.13	1.29	1.40	1.41	1.31

1.3 生物多样性及生物量的采集、处理和测定

2015 年 7 月,增温 16 个月后对 6 个 2 m × 2 m 小区进行生物多样性调查,且对各群落中各物种进行高度、地径测定(草本植物只测定高度)、密度、盖度和频度进行统计调查。木本植物主要优势物种有山油麻(*Trema dielsiana*)、东南野桐(*Mallotus lianus*)、盐肤木(*Rhus chinensis*)、山莓(*Rubus corchorifolius*)、山苍子(*Litsea cubeba*)及楸木(*Aralia chinensis*)等;草本植物主要优势物种有黑莎草(*Gahnia tristis*)、高秆珍珠茅(*Scleria terrestris*)、五节芒(*Miscanthus floridulus*)、柳叶箬(*Isachne globosa*)、圆果雀稗(*Paspalum orbiculare*)和胜红蓟(*Ageratum conyzoides*)等。生物多样性调查完成后各物种按照木本和草本植物进行分类,然后根据物种重要值占前 3 的物种进行单独分种类处理。物种的重要值采用如下公式:重要值 = (相对盖度 + 相对频度 + 相对高度 + 相对密度) × 100 / 4。木本植物重要值前 3 物种分别为山油麻、东南野桐和盐肤木,草本植物重要值占前 3 的分别为黑莎草、高秆珍珠茅和五节芒。

生物量的收获采用全挖法,木本植物分叶、枝、干和根(粗根(>2 mm)、细根(<2 mm))4 部分收集,草本植物只分地上和地下部分,分别称取鲜重。样品于烘干箱 65°C 下烘至恒重,并测定含水量、换算单位面积干重。重要值占前 3 物种生物量按照物种进行分类进行计算,其它相同生活型物种相同器官混合计算。

相关指标计算如下:

根冠比(R/S) = 根生物量 / 地上部分生物量

叶生物量比(LMR) = 叶生物量 / 总生物量

干生物量比(SMR) = 干生物量 / 总生物量

枝生物量比(BMR) = 枝生物量 / 总生物量

根生物量比(RMR) = 根生物量 / 总生物量

根叶生物量比(RLR) = 根生物量 / 叶生物量

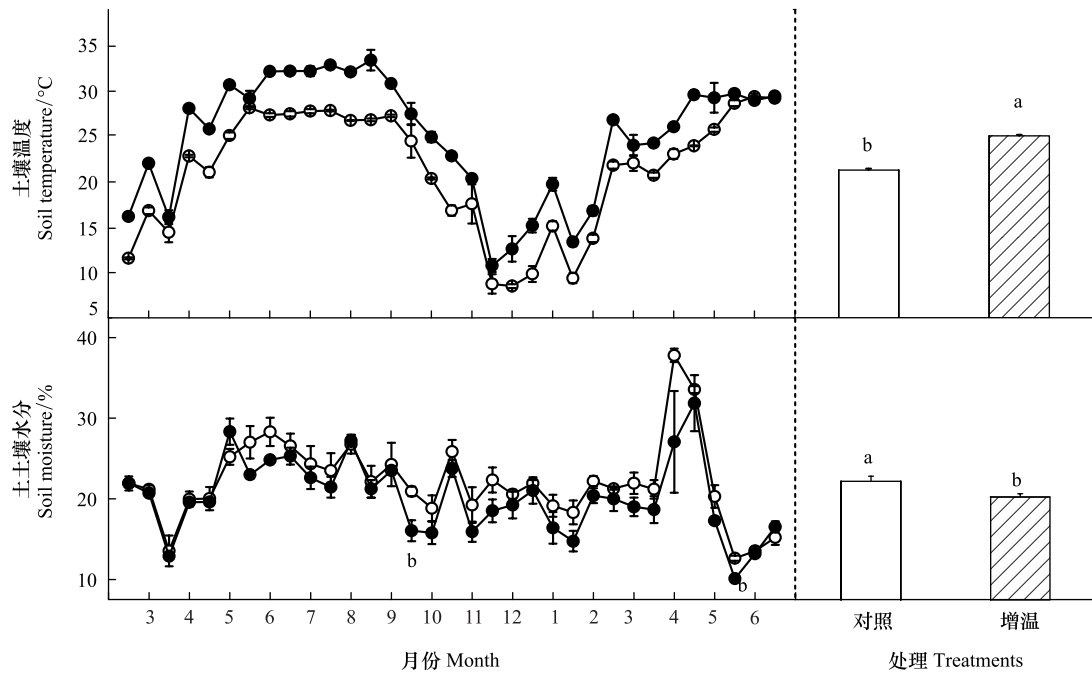
1.4 数据处理与分析

所有实验数据均在 Excel 2013 上处理,在 SPSS 20.0 软件上进行统计分析,用 Origin 9.0 软件进行绘图。土壤 10cm 温度和含水量数据采用每半月算术平均数据。采用独立方差 T 检验分析不同处理间土壤含水量、植物高度、地径、叶、枝、干、根和总生物量以及地上、地下和总生物量的差异,显著性水平为 0.05。

2 结果

2.1 土壤温度和湿度变化

在本研究中,我们仅考虑 2014 年 3 月到 2015 年 7 月样地土壤 0—10cm 含水量及土壤温度的变化情况。结果表明,在整个增温期间,对照处理土壤 0—10cm 平均温度为 21.2℃,增温处理土壤温度平均增加 4.9℃,达到预期的增温目标(图 1a)。对对照样地土壤平均含水量 22.2%,增温后土壤含水量显著降低 8.7%(图 1b)。



2.12 倍,而东南野桐、盐肤木和其它物种各器官生物量及总生物量均与对照无显著差异(表 3)。增温对黑莎草、高秆珍珠茅和五节芒的地上、地下和总生物量均无显著影响,但显著降低其它草本物种地下部分生物量(表 3)。独立方差 T 检验结果表明,增温显著增加了植物总生物量($p<0.05$)(表 3)。与对照相比,增温处理植物总生物量增加 73%,地上部分生物量和地下部分生物量分别增加 73%和 76%(表 3)。其中木本植物生物量与对照相比,总生物量增加 91%,其中地上和地下生物量分别增加 90%和 96%。增温条件下木本植物各组分生物量,果、叶、枝、干、粗根和细根生物量分别是对照的 3.08 倍、2.57 倍、2.81 倍、1.47 倍、2.10 倍和 1.01 倍(表 3)。然而,增温显著降低草本植物生物量(表 3)。对照处理草本植物总生物量为 1.34 t/hm^2 ,其中地上和地下生物量分别为 1.11 t/hm^2 和 0.23 t/hm^2 。与对照相比,增温处理下草本植物总生物量、地上生物量和地下生物量分别极显著地降低 69% ($p=0.007$), 70% ($p=0.008$)和 68% ($p=0.01$)。

2.4 增温对植被生物量分配的影响

增温对木本植物和草本植物根冠比均无显著影响(表 4)。对 3 种主要木本植物而言,增温并未导致生物量分配模式发生显著改变,但木本植物总生物量分配模式却发生显著变化。与对照相比,增温显著增加枝生物量比(BMR)(表 4, $p=0.004$),但干生物量比(SMR)和根叶生物量比(RLR)显著降低(表 4, $p=0.04$),而叶生物量比(LMR)、根生物量比(RMR)均与对照无显著差异(表 4)。但增温显著降低细根占总根系生物量比例(图 2)。

3 讨论

3.1 增温对植物生长的影响

本研究中,木本植物和草本植物及不同物种间对增温的响应都不相同。增温显著增加山油麻的树高和生物量,但地径生长对增温的响应并不显著(表 2,3),Hou 等^[38]和 Wang 等^[15]对岷江云杉(*Picea asperat*)增温实验结果也支持这一结论。但也有研究得出不同的结论,如 Kellomäki 等^[39]通过 6 年增温研究发现,增温使苏格兰松(*Pinus sylvestris*)胸径增加 19%,而树高并无显著影响,亦有研究表明增温反而降低花旗松(*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco)幼苗的树高^[40]。但这些研究的植物处于其它资源(如水分、光等)相对充足的环境,这些资源并不限制植物的生长,而本研究中,植物生长空间相对较小(4 m^2),各植物之间需要对其必要资源(如生长空间、养分和水分等)进行竞争,因此可能促进植物的生长。而山油麻在样方内处于优势地位,竞争力更强,如树高显著高于其他两种植物(东南野桐和盐肤木,表 2),因此能够利用更多的生长空间,进而抑制其他植物的生长,这也可能是东南野桐和盐肤木生物量无明显变化的主要原因。此外,增温显著延长山油麻的生长季(未发表数据),研究表明生长季的延长能显著增加植物的生物量^[41]。

表 2 土壤增温对木本植物地径、木本植物和草本植物高度的影响 (平均值±标准误差, $n=3$)

Table 2 The response of wood specie stem diameter (a), height (b) of wood and herbaceous plants to soil warming (means ± standard errors, $n=3$)

物种 Species	处理 Treatment	地径 Stem diameter/ mm	高度 Height/ cm
山油麻	对照 Control	43±3a	117±5b
<i>Trema dielsiana</i>	增温 Warming	59±17a	155±17a
盐肤木	对照 Control	45±12a	97±15a
<i>Rhus chinensis</i>	增温 Warming	36±2a	77±16a
东南野桐	对照 Control	50±22a	98±10b
<i>Mallotus lianus</i>	增温 Warming	67±21a	123±12a
高秆珍珠茅	对照 Control		35±6a
<i>Scleria terrestris</i>	增温 Warming		32±6a
黑莎草	对照 Control		37±6a
<i>Gahnia tristis</i>	增温 Warming		34±2a
五节芒	对照 Control		77±9b
<i>Miscanthus floridulus</i>	增温 Warming		114±8a

不同处理间的不同字母表示差异显著 ($P<0.05$)

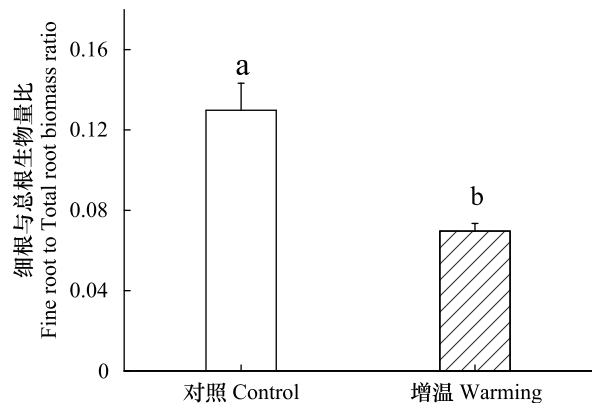


图 2 增温对木本植物总细根生物量的影响

Fig.2 Effects of warming on woody plants of total fine root biomass

表 3 增温对木本植物和草本植物各组分生物量的影响(t/hm^2)

Table 3 Effects of warming on the biomass of components of wood and herbaceous plants

植物类型 Types	物种 Species	处理 Treatment	果 Fruits	叶 Leaf	枝 Branch	干 Trunk	粗根 Thick root	细根 Fine root	地下 Underground	地上 Aboveground	总 Total
木本 Woody	山油麻	对照 Control	0.24±0.03	0.94±0.27b	1.19±0.59b	4.15±1.90	0.99±0.30	0.11±0.03	1.10±0.33	6.52±2.32b	7.62±2.65b
	<i>Trema dielsiana</i>	增温 Warming	0.56±0.30	2.65±0.80a	3.53±0.92a	6.93±2.82	2.34±0.86	0.15±0.45	2.49±0.90	13.67±2.83a	16.16±1.74a
	东南野桐	对照 Control		0.17±0.09		0.33±0.07	0.08±0.05	0.02±0.01	0.09±0.05	0.50±0.16	0.59±0.21
	<i>Mallotus lianus</i>	增温 Warming		0.23±0.15		0.44±0.21	0.06±0.04	0.02±0.01	0.07±0.05	0.66±0.35	0.73±0.40
	盐肤木	对照 Control		0.27±0.12		0.31±0.19	0.08±0.05		0.08±0.05	0.59±0.26	0.67±0.31
	<i>Rhus chinensis</i>	增温 Warming		0.20±0.16		0.24±0.14	0.04±0.03		0.04±0.03	0.43±0.60	0.47±0.66
	其它	对照 Control	0.06±0.10	0.11±0.05	0.20±0.31	1.15±1.58	0.30±0.25	0.09±0.06	0.39±0.29	1.51±1.96	1.90±2.20
	Other	增温 Warming	0.15±0.25	0.76±1.21	0.34±0.57	1.15±1.77	0.58±0.64	0.06±0.04	0.64±0.66	2.41±3.80	3.05±4.43
	木本总生物量	对照 Control	0.23±0.03b	1.50±0.53b	1.38±0.47b	5.95±0.76b	1.44±0.12b	0.22±0.04	1.65±0.16b	9.06±0.80b	10.71±0.77b
	Total	增温 Warming	0.71±0.06a	3.84±0.35a	3.87±0.39a	8.75±0.75a	3.02±0.30a	0.23±0.04	3.25±0.34a	17.17±1.52a	20.42±1.80a
草本 Herbaceous	高秆珍珠茅	对照 Control							0.17±0.11	0.06±0.04	0.23±0.16
	<i>Scleria terrestris</i>	增温 Warming							0.02±0.01	0.02±0.01	0.04±0.01
	黑莎草	对照 Control							0.13±0.09	0.02±0.01	0.15±0.09
	<i>Gahnia tristes</i>	增温 Warming							0.11±0.09	0.04±0.05	0.15±0.14
	五节芒	对照 Control							0.40±0.29	0.09±0.07	0.50±0.36
	<i>Miscanthus floridulus</i>	增温 Warming							0.13±0.08	0.03±0.01	0.17±0.10
	其它	对照 Control							0.54±0.15a	0.08±0.05	0.60±0.17a
	Others	增温 Warming							0.21±0.12b	0.03±0.02	0.22±0.16b
	草本总生物量	对照 Control							1.11±0.22a	0.23±0.04a	1.33±0.25a
	Total	增温 Warming							0.36±0.15b	0.08±0.02b	0.43±0.17b
总生物量		对照 Control							10.15±0.51b	1.89±0.07b	12.04±0.49b
Total biomass		增温 Warming							17.51±0.86a	3.32±0.18a	20.82±1.00a

平均值±标准差,3个重复;不同字母表示不同处理间相同组分差异显著;—无数据

表 4 增温对木本植物、草本植物根冠比及木本植物生物量分配的影响 (平均值±标准误, $n=3$)

Table 4 Effects of warming on biomass allocation of plants (means ± standard errors, $n=3$)

植物类型 Types	物种 Species	处理 Treatment	根冠比 root shoot ratio	叶生物量比 leaf mass ratio	枝生物量比 stem mass ratio	干生物量比 branch mass ratio	根生物量比 root mass ratio	根叶比 root to leaf ratio
木本 Woody	山油麻	对照 Control	0.17±0.02	0.14±0.06	0.15±0.03	0.53±0.07	0.15±0.01	1.29±0.72
	<i>Trema dielsiana</i>	增温 Warming	0.19±0.02	0.14±0.06	0.23±0.05	0.43±0.01	0.16±0.01	1.38±0.98
	东南野桐	对照 Control	0.16±0.05	0.28±0.05		0.58±0.08	0.14±0.04	0.49±0.06
	<i>Mallotus lianus</i>	增温 Warming	0.11±0.05	0.30±0.03		0.61±0.06	0.09±0.04	0.32±0.13
	盐肤木	对照 Control	0.12±0.03	0.44±0.18		0.46±0.18	0.11±0.02	0.28±0.10
	<i>Rhus chinensis</i>	增温 Warming	0.08±0.01	0.48±0.07		0.44±0.07	0.08±0.01	0.17±0.04
	其它	对照 Control	0.44±0.32	0.17±0.15	0.05±0.06	0.48±0.17	0.28±0.16	1.18±0.35
	Other	增温 Warming	1.08±1.15	0.20±0.13	0.06±0.06	0.35±0.17	0.37±0.31	0.85±0.07
	总生物量	对照 Control	0.18±0.03	0.14±0.06	0.13±0.04b	0.56±0.04a	0.15±0.02	3.76±0.59b
	Total	增温 Warming	0.19±0.01	0.19±0.01	0.19±0.03a	0.43±0.01b	0.16±0.01	4.58±0.72a
草本 Herbaceous	高秆珍珠茅	对照 Control	3.06±0.40					
	<i>Scleria terrestris</i>	增温 Warming	1.47±1.35					
	黑莎草	对照 Control	8.35±3.94					
	<i>Gahnia tristis</i>	增温 Warming	5.47±4.90					
	五节芒	对照 Control	4.75±0.71					
	<i>Miscanthus floridulus</i>	增温 Warming	4.61±2.57					
	其它	对照 Control	4.90±0.36					
	Other	增温 Warming	4.71±0.80					
	总生物量	对照 Control	9.68±8.45					
	Total	增温 Warming	8.75±2.19					

不同字母表示增温和对照处理之间差异显著 ($p < 0.05$)。LMR, 叶/总生物量; SMR, 干/总生物量; BMR, 枝/总生物量; RMR, 根/总生物量; RLR, 根/叶生物量

本研究中 3 种主要草本植物生长对增温响应各不同(图 2)。增温后,五节芒高度显著增加,可能由于五节芒具有抗旱特性,而且能耐短期高温^[42],更能适应高温和干旱的环境。增温对 3 种主要草本植物生物量均无显著影响,但显著降低其它草本植物的生物量,其可能原因是增温提高土壤中养分的有效性(例如,增加氮的有效性),更加有利于植物对养分的吸收,因此可能减少分配至地下部分的碳源;也有研究表明增温引起土壤含水率下降所导致的地下生物量减少比例达 23%^[43],本研究中增温导致土壤含水量下降约 8.7%(图 1b),这也可能是地下生物量的重要原因。第三,增温后草本植物物种减少,生物多样性显著降低(未发表数据),这也可能是导致草本植物生物量下降的主要原因之一。

3.2 增温对植物生物量分配的影响

外界环境的改变会影响植物生物量的分配模式^[44]。本研究结果表明,增温均未改变几种主要的木本植物和草本植物的地上、地下和各组分的分配模式(表 4),这可能是植物本身通过地上和地下生长协同变化共同抵御外界温度的升高,但木本植物总生物量在各器官组织之间的分配格局发生改变(表 4)。增温增加了木本植物 BMR,但 SMR 反而降低,Wang 等^[15]也得出类似结论。结果表明木本植物将更多的生物量由树干转移至枝,这可能由于本研究中,增温后植物迅速生长,有效性的光源受限,植物需要通过更加激烈的竞争来获取更多光源和生长空间,而提高枝生物量有利于植物自身向外扩展生长空间,从而提高对光源的捕获能力,而 Wang 等^[45]也证实在光受限制的环境中,植物分配更多的生物量至侧枝有利于提高植物对光源捕获能力。此外,增温并未改变 LMR、RMR,但降低 RLR,因此增温改变了木本植物对碳和养分之间的供求平衡关系,养分的供应能力大于植物对碳的需求。通过进一步分析发现,增温并未改变 RMR,但显著降低了细根生物量占总生物量的比率(图 2)。细根是植物吸收养分和水分的主要功能器官,与植物粗根相比,细根是主要的吸收根,木质纤维较低,但薄壁细胞数量较多,因此其抗逆性较低、寿命短等特征^[46]。过去大量研究表明增温导致土

壤氮矿化速率增加^[47-48],土壤氮有效性的增加,从而引起植物根系投入降低,因此降低细根生物量占总细根生物量比率;而粗根不仅对植物生长起支撑作用,而且也在碳存储中扮演重要角色^[49]。本研究中,增温使木本植物总生物量增加 91%,生物量的大量增加需要植物更加庞大的根系系统起支持作用;此外,本研究中,增温不仅导致表层土壤含水量降低,底层(40—60 cm)土壤含水量也降低接近 20%,植物需要向更深土壤寻找水源,而粗根生物量的增加有利于植物根系向深层分布,以维持植物的正常生长,这一结果项目组通过微根管技术观测也得到证实。

本研究是在控制条件下进行的,实验时间相对较短,主要是集中于幼苗阶段的生长状况对气候变化的响应研究。短期的控制实验结果难以在时间和空间上进行外推,因此开展长期的野外增温实验更能反应植物整个生活周期生长对气候变暖的响应。另外,由于本研究采用埋电缆增温方法,而此方法不能加热空气和植物地上部分,因而不能比较真实地模拟全球变暖影响植物生长的情形^[50]。因此,在未来开展的增温模拟实验中应该考虑地上和地下部分同时增温。

4 结论

本研究中增温显著增加草本植物和木本植物生长高度,但不同物种对增温的响应并不相同。增温显著增加山油麻地上部分生物量,而盐肤木、东南野桐和非优势种木本植物生物量无显著变化;增温对 3 种主要草本植物生物量也无显著影响,但显著降低非优势种草本植物地下部分的生物量。此外,增温并未改变几种木本植物和草本植物的生物量的地上和地下分配模式。虽然增温并未改变木本植物总生物量地上地下分配模式,但生物量在各器官组织之间的分配格局发生改变。增温显著提高木本植物 BMR,而降低 SMR,植物将更多的生物量分配至侧枝。增温虽对 RMR 无显著影响,但显著降低细根占总根系生物量比率,这种分配模式更加有利于粗根(> 2mm)向下生长,获取所需的养分和水分。因此,在未来气候变暖的背景下,亚热带地区森林木本植物和草本植物的优势种对全球变暖具有较强的适应能力,但非优势种的草本植物对适应能力相对较弱,进而可能影响整个生态系统的稳定性。

参考文献(References):

- [1] IPCC. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2013.
- [2] Chen M P, Sun F, Berry P, Tinch R, Ju H, Lin E D. Integrated assessment of China's adaptive capacity to climate change with a capital approach. *Climatic Change*, 2015, 128(3/4): 367-380.
- [3] Field C B, Barros V R, Dokken D J, Mach K J, Mastrandrea M D, Billir T E, Chatterjee M, Edi K L, Estrada Y O, Genova R C, Girma B, Kissei E S, Levy A N, Maccracken S, Mastrandrea P R, Whitel L L. Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press, 2014.
- [4] Corlett R T. Impacts of warming on tropical lowland rainforests. *Trends in Ecology & Evolution*, 2011, 26(11): 606-613.
- [5] Zhou X H, Fu Y L, Zhou L Y, Li B, Luo Y Q. An imperative need for global change research in tropical forests. *Tree Physiology*, 2013, 33(9): 903-912.
- [6] Clark D A, Piper S C, Keeling C D, Clark D B. Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984-2000. *Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America*, 2003, 100(10): 5852-5857.
- [7] Feeley K J, Wright S J, Supardi M N N, Kassim A R, Davies S J. Decelerating growth in tropical forest trees. *Ecology letters*, 2007, 10(6): 461-469.
- [8] Bazzaz F A. Tropical forests in a future climate: changes in biological diversity and impact on the global carbon cycle // Markham A, ed. *Potential Impacts of Climate Change on Tropical Forest Ecosystems*. Netherlands: Springer, 1998: 177-196.
- [9] Miles L, Grainger A, Phillips O. The impact of global climate change on tropical forest biodiversity in Amazonia. *Global Ecology and Biogeography*, 2004, 13(6): 553-565.
- [10] Cheesman A W, Winter K. Elevated night-time temperatures increase growth in seedlings of two tropical pioneer tree species. *New Phytologist*,

- 2013, 197(4): 1185-1192.
- [11] Cavaleri M A, Reed S C, Smith W K, Wood T E. Urgent need for warming experiments in tropical forests. *Global Change Biology*, 2015, 21(6): 2111-2121.
- [12] Drake J E, Aspinwall M J, Pfautsch S, Rymer P D, Reich P B, Smith R A, Crous K Y, Tissue D T, Ghannoum O, Tjoelker M G. The capacity to cope with climate warming declines from temperate to tropical latitudes in two widely distributed *Eucalyptus* species. *Global Change Biology*, 2014, 21(1): 459-472.
- [13] Zuidema P A, Baker P J, Groenendijk P, Schippers P, Van Der S leen P, Vlam M, Sterck F. Tropical forests and global change: filling knowledge gaps. *Trends in Plant Science*, 2013, 18(8): 413-419.
- [14] Melillo J M, Steudler P A, Aber J D, Newkirk K, Lux H, Bowles F P, Catricala C, Magill C A, Ahrens T, Morrisseau S. Soil warming and carbon-cycle feedbacks to the climate system. *Science*, 2002, 298(5601): 2173-2176.
- [15] Wang J C, Duan B L, Zhang Y B. Effects of experimental warming on growth, biomass allocation, and needle chemistry of *Abies faxoniana* in even-aged monospecific stands. *Plant Ecology*, 2012, 213(1): 47-55.
- [16] Li D J, Zhou X H, Wu L Y, Zhou J Z, Luo Y Q. Contrasting responses of heterotrophic and autotrophic respiration to experimental warming in a winter annual-dominated prairie. *Global Change Biology*, 2013, 19(11): 3553-3564.
- [17] Doughty C E. An *In situ* leaf and branch warming experiment in the Amazon. *Biotropica*, 2011, 43(6): 658-665.
- [18] Bonan G B, Levis S. Quantifying carbon-nitrogen feedbacks in the Community Land Model (CLM4). *Geophysical Research Letters*, 2010, 37(7): L07401.
- [19] Huntingford C, Zelazowski P, Galbraith D, Mercado L M, Sitch S, Fisher R, Lomas M, Walker P A, Jones C D, Booth B B B, Malhi Y, Hemming D, Kay G, Good P, Lewis S L, Phillips O L, Atkin W K, Lloyd J, Gloor E, Zaragoza-Castells J, Meir P, Betts R, Harris P P, Nobre C, Marengo J, Cox P M. Simulated resilience of tropical rainforests to CO₂-induced climate change. *Nature Geoscience*, 2013, 6(4): 268-273.
- [20] Reed S C, Wood T E, Cavaleri M A. Tropical forests in a warming world. *New Phytologist*, 2012, 193(1): 27-29.
- [21] Wood T E, Cavaleri M A, Reed S C. Tropical forest carbon balance in a warmer world: a critical review spanning microbial-to ecosystem-scale processes. *Biological Reviews*, 2012, 87(4): 912-927.
- [22] Clark D A, Clark D B, Oberbauer S F. Field-quantified responses of tropical rainforest aboveground productivity to increasing CO₂ and climatic stress, 1997-2009. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2013, 118(2): 783-794.
- [23] Cleveland C C, Taylor P, Chadwick K D, Dahlin K, Doughty C E, Malhi Y, Smith W K, Sullivan B W, Wieder W R, Townsend A R. A comparison of plot-based satellite and Earth system model estimates of tropical forest net primary production. *Global Biogeochemical Cycles*, 2015, 29(5): 626-644.
- [24] Rustad L, Campbell J, Marion G, Norby R, Mitchell M, Hartley A, Cornelissen J, Gurevitch J. A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia*, 2001, 126(4): 543-562.
- [25] Lin D L, Xia J Y, Wan S Q. Climate warming and biomass accumulation of terrestrial plants: a meta-analysis. *New Phytologist*, 2010, 188(1): 187-198.
- [26] Edwards E J, Benham D G, Marland L A, Fitter A H. Root production is determined by radiation flux in a temperate grassland community. *Global Change Biology*, 2004, 10(2): 209-227.
- [27] Keenan T F, Gray J, Friedl M A, Toomey M, Bohrer G, Hollinger D Y, Munger J W, O'Keefe J, Schmid H P, Wing I S, Yang B, Richardson A D. Net carbon uptake has increased through warming-induced changes in temperate forest phenology. *Nature Climate Change*, 2014, 4(7): 598-604.
- [28] Wang P, Heijmans M M, Mommer L, Van Ruijven J, Maximov T C, Berendse F. Belowground plant biomass allocation in tundra ecosystems and its relationship with temperature. *Environmental Research Letters*, 2016, 11(5): 055003.
- [29] Zhao C Z, Liu Q. Growth and physiological responses of *Picea asperata* seedlings to elevated temperature and to nitrogen fertilization. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2009, 31(1): 163-173.
- [30] Day T A, Ruhland C T, Xiong F S. Warming increases aboveground plant biomass and C stocks in vascular-plant-dominated Antarctic tundra. *Global Change Biology*, 2008, 14(8): 1827-1843.
- [31] Hollister R D, Flaherty K J. Above-and below-ground plant biomass response to experimental warming in northern Alaska. *Applied Vegetation Science*, 2010, 13(3): 378-387.
- [32] Piao S L, Fang J Y, Ciais P, Peylin P, Huang Y, Sitch S, Wang T. The carbon balance of terrestrial ecosystems in China. *Nature*, 2009, 458(7241): 1009-1013.
- [33] 宋永昌, 陈小勇, 王希华. 中国常绿阔叶林研究的回顾与展望. 华东师范大学学报: 自然科学版, 2005, (1): 1-8.
- [34] 宋永昌, 陈小勇. 中国东部常绿阔叶林生态系统退化机制与生态恢复. 北京: 科学出版社, 2007.

- [35] Harper J L. Population Biology of Plants. New York, USA: Academic Press, 1977.
- [36] 王宁. 黄土丘陵沟壑区植被自然更新的种源限制因素研究[D]. 北京: 中国科学院研究生院, 2013.
- [37] 陈仕东, 刘小飞, 熊德成, 林伟盛, 林成芳, 谢麟, 杨玉盛. 持续性主动增温对中亚热带森林土壤呼吸影响研究初报. 亚热带资源与环境学报, 2013, 8(4): 1-8.
- [38] Hou Y, Qu J T, Luo Z K, Zhang C, Wang K Y. Morphological mechanism of growth response in treeline species Minjiang fir to elevated CO₂ and temperature. Silva Fennica, 2011, 45(2): 181-195.
- [39] Kellomäki S, Wang K Y. Growth and resource use of birch seedlings under elevated carbon dioxide and temperature. Annals of Botany, 2001, 87(5): 669-682.
- [40] Olszyk D, Wise C, VanEss E, Tingey D. Elevated temperature but not elevated CO₂ affects long-term patterns of stem diameter and height of Douglas-fir seedlings. Canadian Journal of Forest Research, 1998, 28(7): 1046-1054.
- [41] Richardson A D, Keenan T F, Migliavacca M, Ryu Y, Sonnentag O, Toomey M. Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system. Agricultural and Forest Meteorology, 2013, 169: 156-173.
- [42] 萧运峰, 王锐, 高洁. 五节芒生态——生物学特性的研究. 四川草原, 1995, (1): 25-29.
- [43] De Boeck H J, Lemmens C M H M, Gielen B, Bossuyt H, Malchair S, Carnol M, Merckx R, Ceulemans R, Nijs I. Combined effects of climate warming and plant diversity loss on above-and below-ground grassland productivity. Environmental and Experimental Botany, 2007, 60(1): 95-104.
- [44] Domisch T, Finér L, Lehto T. Growth, carbohydrate and nutrient allocation of Scots pine seedlings after exposure to simulated low soil temperature in spring. Plant and Soil, 2002, 246(1): 75-86.
- [45] Wang G G, Bauerle W L, Mudder B T. Effects of light acclimation on the photosynthesis, growth, and biomass allocation in American chestnut (*Castanea dentata*) seedlings. Forest Ecology and Management, 2006, 226(1/3): 173-180.
- [46] Bauhus J, Messier C. Soil exploitation strategies of fine roots in different tree species of the southern boreal forest of eastern Canada. Canadian Journal of Forest Research, 1999, 29(2): 260-273.
- [47] Butler S M, Melillo J M, Johnson J E, Mohan J, Steudler P A, Lux H, Burrows E, Vario C L, Scott T D, Aponte N, Bowles F. Soil warming alters nitrogen cycling in a New England forest: implications for ecosystem function and structure. Oecologia, 2012, 168(3): 819-828.
- [48] Bai E, Li S L, Xu W H, Li W, Dai W W, Jiang P. A meta-analysis of experimental warming effects on terrestrial nitrogen pools and dynamics. New Phytologist, 2013, 199(2): 441-451.
- [49] 闫慧, 董心亮, 张守仁. 古田山亚热带常绿阔叶林粗根生物量分布特征. 科学通报, 2014, 59(24): 2416-2425.
- [50] 牛书丽, 韩兴国, 马克平, 万师强. 全球变暖与陆地生态系统研究中的野外增温装置. 植物生态学报, 2007, 31(2): 262-271.