

DOI: 10.5846/stxb201707111254

孙雪娇, 常顺利, 张毓涛, 李吉玫. 天山森林植物功能性状与碳库沿海拔梯度的变化. 生态学报, 2018, 38(14): - .

Sun X J, Chang S L, Zhang Y T, Li J M. The variations in plant functional traits and forest carbon content with altitudinal gradients in the Tianshan Mountains. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(14): - .

天山森林植物功能性状与碳库沿海拔梯度的变化

孙雪娇¹, 常顺利^{1,*}, 张毓涛², 李吉玫²

1 新疆大学资源与环境科学学院绿洲生态教育部重点实验室, 乌鲁木齐 830046

2 新疆林科院森林生态研究所, 乌鲁木齐 830063

摘要: 植物功能性状是能够将植物个体特征、群落结构和生态系统功能结合起来的良好载体, 但关于在环境梯度上如何通过植物功能性状的连续变化来构建群落、以及植物功能性状如何反映生态系统功能等问题尚有较多疑问。为探讨天山森林植物功能性状与其碳库在海拔梯度上的联系, 分析了 14 个群落尺度上的植物功能性状指标和组分碳密度沿海拔的变化规律及二者之间的关系。结果表明: (1) 受海拔梯度上环境因子的影响, 群落尺度上植物功能性状和碳密度的垂直分布并不一致: 随海拔升高, 叶片碳氮比(C/N)逐渐上升, 叶片碳含量(C_{leaf})、比根长(SRL)和植株高度(H)升高后降低, 叶绿素含量(Chl)、细根磷含量(P_{root})、叶片氮磷比(N/P)逐渐下降, 细根碳含量(C_{root})先升高后趋于平缓, 细根氮含量(N_{root})先下降后又有所回升, 叶片氮含量(N_{leaf})、木质素含量(LLC)、叶干物质含量(LDMC)、细根干物质含量(RDMC)在各海拔段间无显著差异; (2) 比根长(SRL)和植株高度(H)通过影响资源的获取和利用, C与P通过对养分的限制和在器官中的分配, 从而影响植被光合作用, 与天山森林碳密度显著相关; 高木质素含量(LLC)导致植物残体分解速率变慢而与土壤碳密度(SCD)和群落总碳密度(TCD)呈显著负相关关系。随海拔升高, 植被碳密度(VCD)先升后降, 土壤碳密度(SCD)和总碳密度(TCD)逐渐升高。植物功能性状与环境因子和森林的结构功能相互作用、相互影响, 三者之间的关系还需在大尺度上进一步验证。

关键词: 植物功能性状; 碳密度; 海拔梯度; 天山; 云杉森林

The variations in plant functional traits and forest carbon content with altitudinal gradients in the Tianshan Mountains

SUN Xuejiao¹, CHANG Shunli^{1,*}, ZHANG Yutao², LI Jimei²

1 Key Laboratory of Oasis Ecology, College of Resource and Environment Science, Xinjiang University, Urumqi 830046, China

2 Institute of Forest Ecology, Xinjiang Academy of Forestry, Urumqi 830063, China

Abstract: Plant functional traits are important characteristics for understanding the relationship between individual, community, and ecosystem functions. In the present study, we established 43 sample sets to examine 12 types of plant functional traits and corresponding carbon density information at the community scale. The objective of this work was to determine the internal relationship between the adaptive variation in functional traits and the carbon density of forest communities along an elevation gradient. The results show that at a higher altitude, the carbon to nitrogen ratio (C/N) in leaves increased linearly, whereas carbon content (C_{leaf}), specific root length (SRL), and height (H) initially increased and then decreased. Chlorophyll content (Chl) and fine root phosphorus content (P_{root}) decreased with elevation and fine root carbon content (C_{root}) initially increased and then flattened out with altitude. Fine root nitrogen content (N_{root}) initially decreased and then increased, whereas leaf nitrogen content (N_{leaf}), lignin content (LLC), and fine root dry matter

基金项目: 国家自然科学基金项目(U1503187); "十二五"农村领域国家科技计划课题(2015BAD07B03-03); 新疆维吾尔自治区教育厅研究生科研创新项目(XJGR12017021); 2017年新疆林业科技项目"新疆森林资源生态质量与生态效益动态监测评估"

收稿日期: 2017-07-11; 网络出版日期: 2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ecocsl@163.com

content (RDMC) showed no significant difference with altitude. SRL, H, the content of C, P in leaf and root showed significant correlations with vegetation carbon density (VCD) and soil carbon density (SCD) in the Tianshan forest, as they have influential effects on the photosynthesis of vegetation, in which SRL and H could affect plants resource acquisition and utilization, whereas C and P would limit nutrient availability. There was a negative correlation between LLC and SCD in the Tianshan forest, as LLC would limit the decomposition rate of plant residue. VCD initially increased and then decreased, whereas SCD and total carbon density (TCD) increased gradually with altitude. Plant functional traits interact with environmental factors and forest structure functions at multi-ecological levels, and the relationship between the three components needs to be validated on a large scale.

Key Words: plant functional traits; carbon density; altitudinal gradient; Tianshan Mountains; spruce forest

植物功能性状是指能够影响植物个体的生存、繁殖和生长,反映植物对环境变化的响应,并且能够显著影响生态系统功能的一系列植物性状^[1-2]。研究植物功能性状在环境梯度上对生态系统功能的影响,能更好地认识环境、个体和功能间的相互关系。近年来,国内外研究者对植物功能性状的研究多是在物种水平,着重探讨了叶片、细根和整株性状沿环境梯度的变化趋势,认为环境因子的空间格局影响着植物功能性状的地理分布^[3-5]。然而这并不能反映植物通过群落构建来适应环境变化的生态学机制,也很难建立起植物群落的功能性状与生态系统功能的生理生态学联系。

有研究者提出以群落结构数据为基础计算功能性状的群落加权平均值 (community weighted mean, CWM) 来代表群落水平的功能性状^[6-7]。已有研究表明,植物功能性状的加权平均值沿着土壤养分和水分梯度^[8]、光照梯度^[9]、演替阶段^[7]以及纬度梯度^[10]表现出了明显的变化趋势。海拔差异通常导致温度、降水、光照呈现连续变化^[11-12],使植物功能性状产生复杂的适应性变化。随着海拔升高,植物个体的叶和根的 N、P 含量、比根长、最大潜在高度、叶木质素含量等均有明显垂直分布特征^[13-20]。但是关于群落尺度上森林植物功能性状沿海拔变化的空间格局研究仍未见报道。

同时,通过植物功能性状来指示植被碳库的大小成为当前新的研究视角^[21-22]。森林碳库在全球碳循环过程中负有重要作用^[23-24]。研究显示,树高、比叶面积、叶片 N 含量等对植被固碳能力有良好的指示作用^[22-25]。然而,现有的研究多集中于草地和森林植被碳库^[24-25],关于植物功能性状是如何影响森林土壤碳库还不清楚,并且群落构建如何通过植物功能性状变化来影响碳库更是未见探讨。

天山森林对于整个天山北麓调节气候、固碳释氧、净化大气等生态系统功能有极其重要的作用。叶、根性状以及植株高度是植物对环境适应的长期结果,其形态和结构的改变会导致植物的功能和行为变化^[8],进而对生态系统功能产生影响^[8,22]。为了探讨森林群落植物功能性状与碳库沿海拔的变化规律及二者之间关系,为全球变化背景下的森林管理及功能预测提供依据。本文通过在沿海拔设置的系列样地上,测定群落尺度上植株高度、叶、细根功能性状指标,估算森林生态系统碳密度,以期探讨下列问题:(1)群落功能性状和碳密度沿海拔梯度存在何种分异规律;(2)哪些植物功能性状可作为反映森林群落碳密度的指标;(3)影响植物功能性状在海拔梯度上连续变化的环境因子有哪些。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究依托中国森林生态系统研究网络天山森林生态系统定位研究站(87°07'—87°28'E, 43°14'—43°26'N)开展工作,该地位于新疆乌鲁木齐县板房沟林场,属大陆温带气候,最大积雪深度为 65 cm,年总辐射约为 $5.85 \times 10^5 \text{ J cm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 。天山北坡受到中纬度西风带的控制,来自大西洋和北冰洋的湿润气流从西方或西北方吹入,受天山阻隔,水热条件随地形和海拔重新分配,垂直变化明显^[26-27](表 1)。本研究样地布设在海拔 1700—2700 m,土壤类型为灰褐色森林土,雪岭云杉(*Picea Schrenkiana* Fisch. et Mey.)是天山森林的单优

乔木,林下和林缘分布的灌木有小檗 (*Berberis heteropoda* Schrenk 及 *B. nummularia* Bge.)、蔷薇 (*Rosa spinosissima* L.)、栒子 (*Cotoneaster melanocarpus* Lodd.) 绣线菊 (*Spiraea hypericifolia* L.)、方枝柏 (*Juniperus pseudosabina* Fisch. et Mey.)、忍冬 (*Lonicera hispida* Pall. ex Roem. et Schunt), 林下草本主要由老鹳草 (*Geranium rotundifolium* L.)、天山羽衣草 (*Alchemilla tianschanica* Juz.)、羊角芹 (*Aegopodium podagraria* L.) 等构成^[28]。

表 1 气候因素沿海拔的变化^[27]

Table 1 Climatic factors Changes along with the Elevation

海拔 Elevation/m	年均温 Annual average temperature/°C	年降水量 Annual average precipitation/mm	Kira 干湿度指数 Kira humidity index
1500	4.76	388	11.42
2000	2.282	543	18.06
2200	1.7	528	18.32
2600	-0.54	495	18.79
2700	-1.1	489	19.01

Kira 干湿度指数 = $P/(ET+20)$, P 为年降水量, ET 为月平均气温高于 5°C 的总和

1.2 野外样品采集

1.2.1 样方布设及调查

2009 年,在研究区沿海拔 1700—2700 m 布设两条样带,在每条样带内以 200 m 为一个海拔梯度,在每个海拔梯度内以每 50 m 海拔为一个小区,在每个小区内设置了 1—2 个 20 m×20 m 的固定样方,共计 43 个固定样地。同时调查了每个样方的基本群落信息和土壤因子(包括各土层(0—20,20—40,40—60,60—80,80—100 cm)土壤有机碳含量、土壤密度、土壤有机质、速效氮、速效磷、速效钾含量和直径大于 2 mm 石砾所占体积)。

2013 年,对雪岭云杉的生物量进行调查;根据树龄、胸径和冠幅的信息选取 30 株标准木,对 30 株标准木进行全株采伐解析,将每株标准木的冠层分为上、中、下 3 层,测量每层每个枝条的长度、基径,并分别算出该层枝条长度、基径的平均值,然后以每层枝条的平均值为依据在上、中、下各层分别选取 3 个标准枝,摘取叶片,分别对叶片和枝条称量鲜重;对树干采用分层切割收获法,每隔 1.5 m 截取树木圆盘并称量鲜重;将每株标准木的根系全部挖出,称量鲜重;然后对每株标准木的叶片、枝条和根系进行随机取样,称量鲜重后装入样品袋内标号并将所有树木圆盘带回实验室烘干后称量干重。

2016 年 7—9 月,对 43 个固定样地进行复查,调查样地内所有木本植物的胸径/地径、株高、冠幅等,并在每个固定样地内沿对角线设置 3 个 1 m×1 m 的草本样方,调查草本样方内所有物种的平均高度、个数、盖度等信息。

1.2.2 样品采集

分别对 43 个固定样地内的木本层(包括乔木和灌木)和草本层进行采样。

对于木本层,在每个采样点,选定 3 棵采样株,采集东、西、南、北 4 个方位的中部的新生叶,将不同部位的叶片混合,采用四分法取样,同时采集小于 2 mm 细根装入样品袋标记,带回实验室处理。

对于草本层,采集草本样方内全部的地上及地下部分,装入样品袋标记,带回实验室处理;

对于出现在样地内的所有物种,采集 2—3 枚当年生新鲜叶片,放入自封袋内带回实验室用于叶绿素含量的测定。

1.3 样品测试分析方法

植物功能性状指标的选取、测定及其生态学意义如表 2 所示:

1.4 数据分析方法

1.4.1 碳密度的估算

首先计算 30 株雪岭云杉标准木的生物量,以胸径的平方与树高的乘积(D^2H)为自变量,建立雪岭云杉的

生物量模型。灌木的生物量模型参考在相同研究区的研究成果(表3)。

表2 植物功能性状指标的测定方法及生态学意义

Table 2 The measured method and ecological meaning of plant functional traits

植物功能性状指标 Functional traits	英文名称 English name	缩写 Abbreviation	测定方法 Measured method	生态学意义 Ecological meaning
叶片碳、氮、磷含量,细根碳、氮、磷含量	Leaf and fine root carbon, nitrogen, phosphorus content	$C_{leaf}, N_{leaf}, P_{leaf}, C_{root}, N_{root}, P_{root}$	重铬酸钾外加热法、硫酸-高氯酸消煮	参与和影响着植物的代谢过程和生长发育 ^[18]
叶片碳氮比、氮磷比	Leaf C/N and N/P ratio	C/N, N/P	叶片C含量/叶片N含量 叶片N含量/叶片P含量	反映植物对养分的利用效率和限制状况 ^[18]
叶片干物质含量	Leaf dry matter content	LDMC	叶干重/叶鲜重	代表植物叶片获取资源的能力,影响其机械强度和可燃性 ^[29]
叶木质素含量	Leaf lignin content	LLC	重铬酸钾氧化法	影响凋落叶片分解过程 ^[5]
叶绿素	Chlorophyll	Chl	分光光度法	参与植物的光合作用 ^[13]
细根干物质含量	Fine root dry matter content	RDMC	细根干重/细根鲜重	植物细根获取资源的能力,植物对细根建成的投入 ^[13]
比根长	Specific root length	SRL	细根长/细根干重	影响植物吸收对水养等的的能力 ^[13]
植株高度	Height	H	直尺、卷尺和树高仪	影响植物光竞争能力,抗弯强度,抗压强度等 ^[1]

表3 雪岭云杉和灌木的生物量模型

Table 3 The biomass model of *P. schrenkiana* and shrubs

树种 Species	生物量模型 Biomass model	R^2	参考文献 References
雪岭云杉 <i>P. Schrenkiana</i>	$W = 0.7489(D^2H)^{3.4764}$	0.9799	—
多刺蔷薇 <i>R. acicularis</i> .	$W = -2.535 + 2.325V - 0.007V^3$	0.998	仇瑶等 ^[28]
忍冬 <i>L. hispida</i> .	$W = 7.448^{-9}(D^2H)^{2.753}$	0.89	仇瑶等 ^[28]
小檗 <i>B. thunbergii</i> .	$W = -3061.6 + 1251.5(D^2H)$	0.962	王文栋等 ^[30]
绣线菊 <i>S. salicifolia</i> .	$W = 1990(D^2H)^{0.97}$	0.892	王文栋等 ^[30]
黑果枸杞 <i>C. melanocarpus</i> .	$W = 5.654 - 0.11V^2 + 0.001V^3$	0.992	仇瑶等 ^[28]
新疆方枝柏 <i>J. pseudosabina</i>	$W = 0.881 + 0.021(D^2H)$	0.85	仇瑶等 ^[28]

根据生物量模型及对43个样地的草本调查,计算每一样地内各层生物量,以式(1)计算植被碳密度:

$$VCD = \sum_{i=1}^n BEC_i \times VC_i \quad (1)$$

式中,VCD为植被碳密度(Mg/hm^2), BEC_i 为各植被层(乔木层、灌木层、草本层)生物量(Mg), VC_i 为各植被层含碳率,其中乔木层含碳率为49%^[31],灌木层含碳率为50%^[32],草本层含碳率为42%^[31]。

土壤碳密度计算如式(2)所示:

$$SCD = \sum_{k=1}^n RC_k \times D_k \times E_k \times (1 - G_k) / 10 \quad (2)$$

式中,SCD为土壤有机碳密度(Mg/hm^2), K 为土壤层次, RC_k 为第 K 层土壤有机碳含量(g/kg), D_k 为第 K 层土壤密度(g/cm^3), E_k 为第 K 层土层厚度(cm), G_k 为第 K 层土层中直径大于2mm石砾所占体积百分比(%)。

群落总碳密度(TCD)=植被碳密度(VCD)+土壤碳密度(SCD)

1.4.2 群落植物功能性状的计算

$$CWM = \sum_{i=1}^n Pi \times Trait_i \quad (3)$$

式中,CWM为群落尺度上的植物功能性状, P_i 为相对生物量, $Trait_i$ 为各层植物功能性状。

草本层面 Chl 的计算,首先以草本调查信息计算各草本物种的重要值(重要值=相对高度+相对多度+相对盖度)以重要值加权计算草本层面 Chl 含量,再以(3)式计算群落尺度上 Chl 含量。

下文中所提及本研究测定的性状指标均为群落尺度上的植物功能性状。

1.4.3 数据分析方法

在 Excel 2013(Microsoft Corporation)中对各指标进行均值化、去除离异值处理,在 SPSS 17.0(IBM)中,对指标进行单样本 K-S 检验,所有指标均服从正态分布($P>0.05$),以单因素方差分析(one-way anova)中最小显著差数(LSD)法进行多重比较;环境因子与植物功能性状的之间的关系采用相关性分析。

用 Origin pro 9.0(Originlab Corporation)绘制各指标在不同海拔梯度上的箱线图。

以 Canoco5.0(Biometris, Plant Research International)中的 DCA 分析和 RDA 分析探讨碳密度与植物功能性状的关系;用 R-3.2.0(The R Foundation for Statistical Computing)对各组分碳密度与植物功能性状指标进行相关性分析,选择 $P<0.05$ 的指标以 leaps 包对各组分碳密度与植物功能性状进行全子集回归,筛选调整后的 R^2 最高的 5—15 个指标组合模式以 lm 函数对其进行多元线性回归,按照下述标准选择最优模型:(1)模型中各变量的显著水平较高(2)模型整体的 AIC 值最小(3)在满足前两个原则下,模型中的变量个数越少越好。

2 结果分析

2.1 群落植物功能性状和碳密度的垂直分异规律

2.1.1 群落叶功能性状的垂直分异规律

群落尺度上叶片性状沿海拔的变化规律见图 1。 C_{leaf} 、 P_{leaf} 均随海拔升高至 2100—2300 m 梯度内达到最大值而后有所下降,其在 2100—2300 m 和 2300—2500 m 海拔内显著高于其余梯度($P<0.05$)。LLC 随海拔表现为先升后降,但各海拔段间无显著性差异($P>0.05$)。 N_{leaf} 、Chl、N/P 随海拔升高逐渐降低, N_{leaf} 在各海拔段间无显著性差异($P>0.05$)。LDMC 在 1700—2700 m 海拔内处于 0.33—0.64 g/g 之间,先升高后趋于平缓,各海拔段间无显著差异($P>0.05$)。C/N 随海拔逐渐上升,并且在高海拔区域 2100—2700 m 显著高于 1700—1900 m($P<0.05$)。

2.1.2 群落细根功能性状和植株高度的垂直分异规律

群落尺度上细根性状和植株高度沿海拔的变化规律见图 2。结果表明,在海拔 1700—2700 m, C_{root} 处于 37.14%—83.25% 的范围内,并随着海拔的升高逐渐升高,其中在 2100—2300 m 梯度显著高于 1700—1900 m 处($P<0.05$); N_{root} 在 1.25%—1.61% 范围内,随海拔先降低后升高;海拔的升高导致 P_{root} 逐渐降低,但除在 2300—2500 m 时显著($P<0.05$) 低于 1700—1900 m 外,其余各海拔段间未有显著差异($P>0.05$); RDMC、SRL 和 H 随海拔均表现先升高后降低,但 RDMC 在各海拔段间无显著差异($P>0.05$)。

2.1.3 群落碳密度垂直分异规律

各组分碳密度沿海拔的变化规律见图 3。结果表明,在 1900—2300 m,随着海拔升高,VCD 显著大幅增加,最小仅为 19.57 Mg/hm²,最大为 61.89 Mg/hm²,随后在 2300—2700 m 范围又有所降低。SCD 随着海拔逐渐递增,各样地最大 SCD 为 555 Mg/hm²;各样地 VCD 均远小于 SCD,SCD 是生态系统碳库的主要贮存形式。随着海拔升高群落 TCD 先大幅增加,随后涨势趋于平缓,并在 1700—1900 m 处显著($P<0.05$) 低于其他海拔梯度。

2.2 群落植物功能性状与碳密度之间的关系

2.2.1 群落植物功能性状与碳密度的联系

以冗余分析(RDA)方法探讨各组分碳密度与群落植物功能性状之间的关系。研究表明,四个排序轴对海拔梯度上各组分碳密度的累积解释解释量达 93.8%,可解释 100%的碳密度—植物功能性状之间的相关性。RDA 排序的第一、二轴的特征值分别为 0.743 和 0.047,解释了各组分碳密度变化的 77.5%。根据前两个排序轴做出二维排序图(图 4)。第一轴随着 H、SRL、 C_{leaf} 的增加,VCD、SCD 和 TCD 均逐渐增大。第二轴与

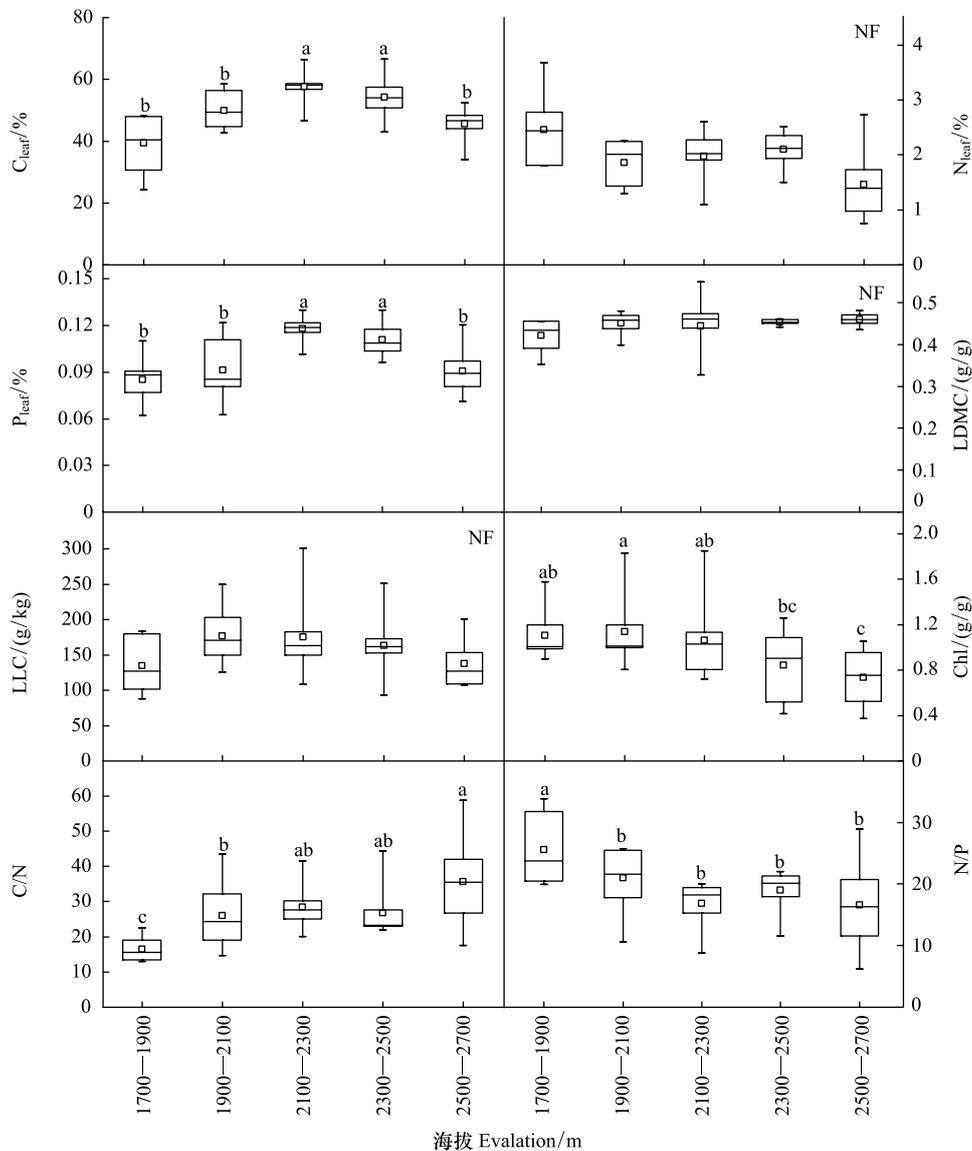


图1 群落叶功能性状随海拔的变化规律

Fig.1 Community functional traits of leaf change with altitude

C_{leaf} : 叶片碳含量, Leaf carbon content; N_{leaf} : 叶片氮含量, Leaf nitrogen content; P_{leaf} : 叶片磷含量, Leaf phosphorus content; C/N: 叶碳氮比, Leaf C/N ratio; N/P: 叶片氮磷比, Leaf N/P ratio; LDMC: 叶片干物质含量, Leaf dry matter content; LLC: 叶片木质素含量, Leaf lignin content; Chl: 叶绿素 Chlorophyll; 图中不同小写字母 a、b、c 表示 $P < 0.05$ 水平下差异显著, 相同表示不显著, NF 表示各海拔梯度间无显著差异

P_{leaf} 、SDMC、 P_{root} 和 Chl 有较强的负相关性, 与叶片 N/P 有较强的负相关关系; VCD 与 H、 C_{leaf} 、 P_{leaf} 呈正相关。SCD 和 TCD 与 H、SRL、 C_{root} 、 C_{leaf} 成正相关关系, 而与 Chl、LLC 和 P_{root} 呈负相关。对各植物功能性状指标对排序的贡献进行检验, H 对排序解释量最大, 为 64% ($P < 0.01$)。 C_{leaf} 、SRL、 C_{root} 、RDMC 对排序的贡献率其次, 分别为 17%、10%、5% 和 4% ($P < 0.05$)。

2.2.2 群落植物功能性状与碳密度的相关性分析

各组碳密度与群落植物功能性状做相关性分析见表 4, VCD 与 H、 C_{leaf} 、 P_{leaf} 、SRL 和 C/N 极显著 ($P < 0.01$) 正相关, 与 RDMC 和 N/P ($P < 0.05$) 显著负相关, SCD 和 TCD 与 H、 C_{root} 、SRL 显著 ($P < 0.05$) 正相关而与 LLC、Chl、 P_{root} 显著 ($P < 0.05$) 负相关。

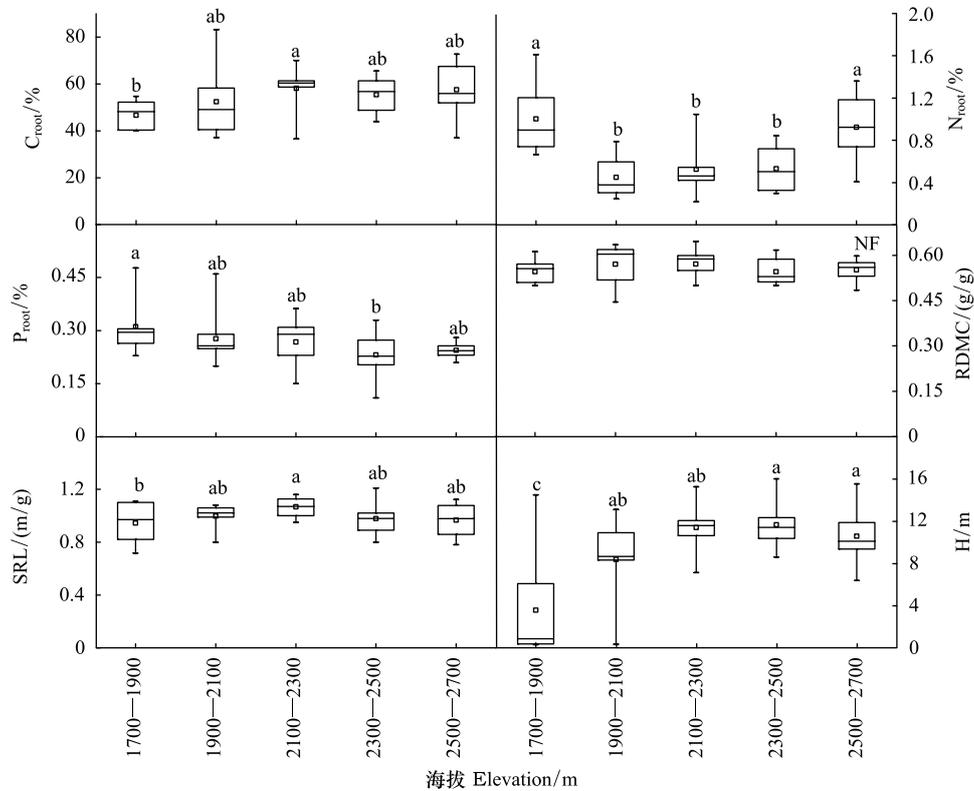


图 2 群落细根性状和植株高度随海拔的变化规律

Fig.2 Community functional traits of fine root change with altitude

C_{root}: 细根碳含量, Fine root carbon content; N_{root}: 细根氮含量, Fine root nitrogen content; P_{root}: 细根磷含量, Fine root phosphorus content; SRL: 比根长, Specific root length; RDMC: 细根干物质含量, Fine root dry matter content; H: 株高, Height

表 4 群落碳密度与植物功能性状间的相关性分析

Table 4 The correlation analysis between carbon density and plant functional traits

碳密度 Carbon density	H	C _{leaf}	N _{leaf}	P _{leaf}	LLC	LDMC	Chl	P _{root}	N _{root}	C _{root}	SRL	RDMC	C/N	N/P
VCD	0.703**	0.591**	0.158	0.400**	0.081	0.188	-0.102	-0.152	-0.132	0.168	0.425**	-0.330*	0.436**	-0.306*
SCD	0.505**	0.186	0.004	-0.014	-0.445**	-0.066	-0.370*	-0.359*	-0.044	0.488**	0.316*	-0.057	-0.027	0.059
TCD	0.646**	0.312*	-0.037	0.089	-0.405*	-0.013	-0.368*	-0.363*	-0.076	0.497**	0.386*	-0.126	0.085	-0.024

** * 代表 P<0.001 显著水平, * * 代表 P<0.01 显著水平, * 代表 P<0.05 显著水平, 下同。VCD: 植被碳密度, vegetation carbon density; SCD: 土壤碳密度, soil carbon density; TCD: 总碳密度, Total carbon density

2.2.3 群落碳密度与植物功能性状的模型

应用多元线性回归模型对各组分碳密度与植物功能性状指标间的关系进行建模,结果见表 5。VCD 模型中纳入 H、C_{leaf} 两个指标以及常数项,其中 C_{leaf} 及常数项未达到显著水平,但其 P 值处于 0.05—0.1 之间,植株高度达到 P<0.001 的显著水平,总体上,模型调整后的 R² 为 0.51 (P<0.001)。土壤碳密度模型中包含 H、LLC、Chl、P_{root} 及常数项 (P<0.05),模型调整后的 R² 为 0.43 (P<0.001)。总碳密度模型纳入指标 H、SRL、Chl 及 P_{root},除 SRL 的 P 值为 0.52 外,其余指标和常数项均达 P<0.05 的显著水平,模型调整后 R² 为 0.55 (P<0.001)。

2.3 影响植物功能性状在海拔梯度上变化的土壤气候因子

植物功能性状的环境因子的相关性分析见表 6。H 和 C_{root} 与土壤有机质和 Kira 干湿度指数均显著 (P<0.05) 正相关,C_{leaf} 与有机质显著 (P<0.05) 正相关,P_{leaf} 和 SRL 与土壤速效磷显著 (P<0.05) 正相关,LLC 与年降

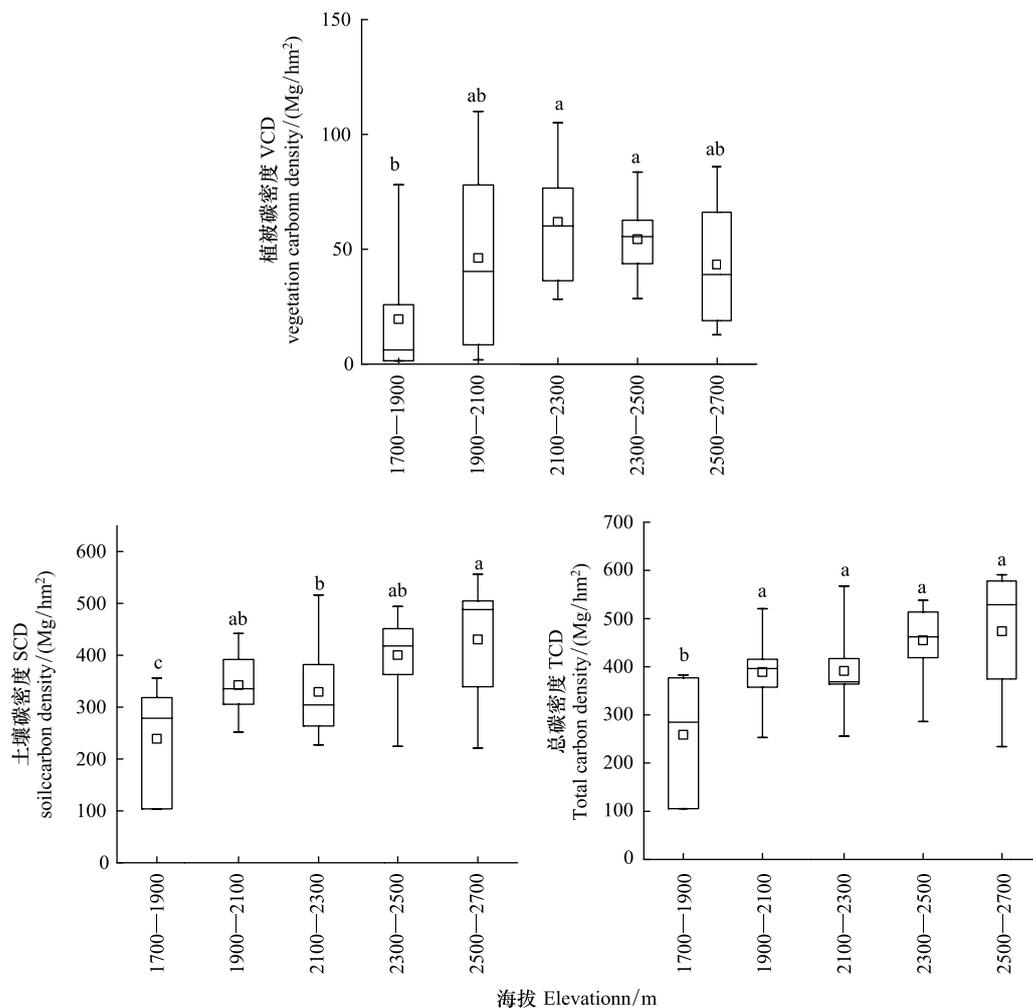


图3 各组分碳密度随海拔的分布规律

Fig.3 Carbon density change with altitude

VCD: 植被碳密度, vegetation carbon density; SCD: 土壤碳密度, soil carbon density; TCD: 总碳密度, Total carbon density

水量显著 ($P < 0.05$) 正相关, LDMC 和 C/N 与 Kira 干湿指数显著 ($P < 0.05$) 正相关, Chl 与有机质极显著 ($P < 0.05$) 负相关而与年均温显著 ($P < 0.05$) 正相关, P_{root} 与年均温显著 ($P < 0.05$) 正相关, N_{root} 和 RDMC 与土壤速效氮和年降水量相关性显著 ($P < 0.05$)。N/P 与土壤速效磷和 Kira 干湿指数均显著 ($P < 0.05$) 负相关。

3 讨论与结论

3.1 讨论

3.1.1 群落植物功能性状沿海拔变化的影响因素

群落功能性状的变化除了受到遗传基因调控外, 群落物种组成变化、植物功能性状间的影响、气候土壤等环境因子也是导致其适应性变化的主要因素。

植株高度会受到温度和降水的双重影响, 因此与 kira 干湿指数显著正相关, 有研究证明植株高度可指示森林带温度降水特征^[27]。除此之外, 植株高度还受到土壤有机质的影响, 这是因为土壤有机质为植物生长提供碳源, 对植物的生存发育至关重要。

土壤环境中可利用营养元素的百分比会直接影响植物器官内 C、N、P 元素的含量^[18], 但植物体内元素在各器官中的运输、分配存在异速增长^[33]。C_{leaf}、C_{root} 与土壤有机质含量均显著正相关。同时温度降水条件会

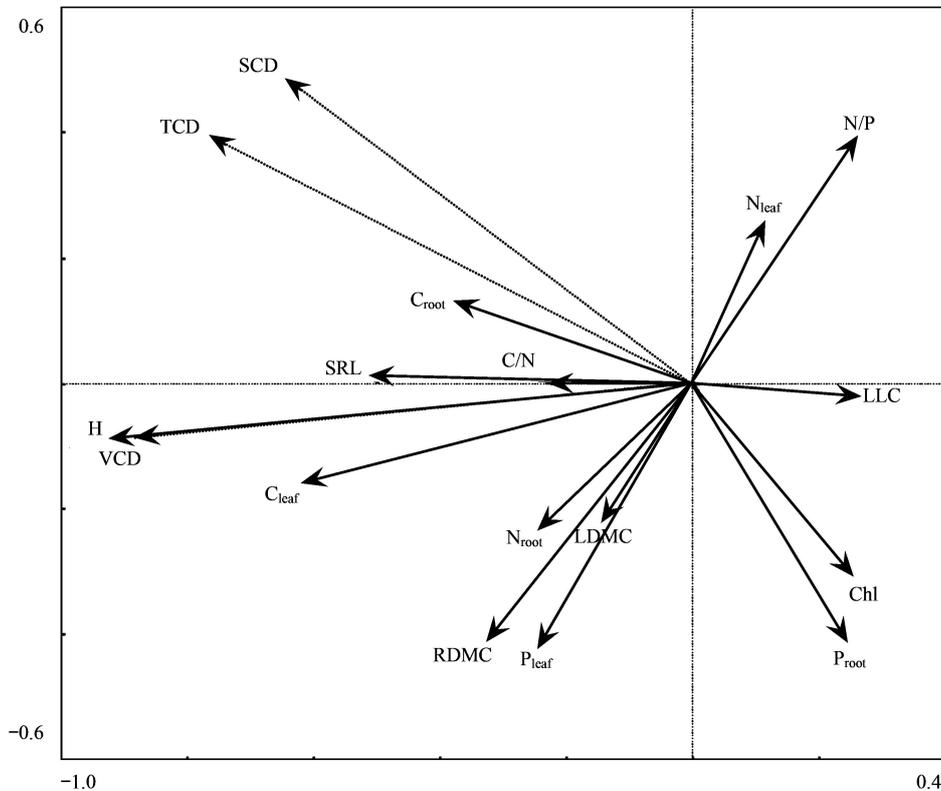


图 4 碳密度与植物功能性状的二维排序图

Fig.4 Two dimensional RDA ordination diagram of Carbon density with plant functional traits

箭头及排序轴之间的夹角表示各指标及排序轴之间相关性的正负,小于 90° 为正相关关系,等于 90° ,二者之间无相关性,大于 90° ,为负相关。箭头线段在排序轴和另一箭头线段及其延长线上的投影表示二者之间相关性的程度,投影越大,相关性越强

影响土壤中 C 元素的分解转化过程^[34],使得 C_{root} 和 C/N 也受到干湿指数影响。C 是构成 LLC 的主要元素,因此 LLC 与 C_{leaf} 随海拔的变化趋势表现一致,整体表现为先升高后降低。另外,与刘林等的研究中相同^[35],LLC 还受到降水量的显著影响。

随海拔升高,温度降低,会减缓土壤中磷酸钙的溶解^[36],导致 P_{root} 随海拔逐渐降低。P 作为核酸、磷脂及部分酶的组分,在植物的生理代谢中起关键作用^[18],随海拔升高辐射增强,植物将更多的 P 用于构建光合器官以增强光合作用,但在高海拔地区,P 含量的供给不足导致 P_{leaf} 逐渐下降。谢锦等的研究显示,天山森林主要受到磷元素的限制^[18],因此叶片 N/P 主要受到土壤速效磷含量的影响。

叶绿素是植物最为重要的光合色素^[37],主要由 N 组成,因此 Chl 与 N_{leaf} 呈正比,在海拔上的变化均表现为逐渐降低,同时随海拔升高,光合辐射、紫外线均升高,较低的 Chl 可减少植物对光能的吸收,这也是植物在高光强胁迫下的一种生活对策。与樊江文等对草地植物根系的研究结果相同^[38],本文 N_{root} 除受土壤速效氮的影响外,与降水量呈显著负相关,在海拔梯度上表现为先降低后增加,这可能是由于降水的增加降低了土壤中可利用 N 元素的浓度所致。

LDMC 在各海拔梯度间无显著变化,可能是 LDMC 主要受到物种间基因的调控,而天山森林群落结构较为单一。另一方面,随海拔升高,年降水量先增后减,在 1700—1900 m 海拔范围内,群落主要以小檗等耐旱灌木优势种为主,LDMC 和 RDMC 较高海拔以雪岭云杉为主的针叶森林来说稍低,因此 LDMC 与 Kira 干湿指数呈极显著正相关。细根作为吸收水分和养分的器官,细根的形态指标 SRL 和 RDMC 与植物的生理生长状态以及土壤中水分、养分含量密切相关^[39],而降水会影响土壤中营养元素的浓度和可利用性,因此在天山森林,SRL 和 RDMC 主要受到土壤速效氮、磷以及降水量的影响。

表 5 各组分碳密度多元回归模型

Table 5 Multivariate regression model of carbon density

碳密度/(Mg/hm ²) Carbon density	性状 Trait	估计值 Estimated value	误差平方和 Std. Error	t 值 t value	P 值 Pr(> t)
VCD	H/m	4.17	0.88	4.73	2.83×10 ⁻⁵ ***
	C _{leaf} /%	0.85	0.45	1.92	0.06
	常数项	-35.85	20.00	-1.79	0.08
	模型	VCD = 4.17H + 0.85C _{leaf} - 35.85 $F = 23.21$ $adjr^2 = 0.51$ $P = 2.032 \times 10^{-7}$			
SCD	H/m	8.77	3.18	2.75	0.009 **
	LLC/(g/kg)	-0.77	0.34	-2.28	0.028 *
	Chl/(mg/g)	-99.40	41.15	-2.42	0.021 *
	P _{root} /%	-545.26	202.43	-2.69	0.01 *
	常数项	639.99	104.66	6.12	3.96×10 ⁻⁷ ***
模型	SCD = 8.77H - 0.77LLC - 99.4Chl - 545.26P _{root} + 639.99 $F = 8.93$ $adjr^2 = 0.43$ $P = 3.49 \times 10^{-5}$				
TCD	H/m	12.50	3.26	3.83	0.00047 ***
	SRL/(m/g)	239.34	119.11	2.01	0.052
	Chl/(mg/g)	-112.95	39.81	-2.84	0.0073 **
	P _{root} /%	-564.12	194.42	-2.90	0.0061 **
	常数项	303.62	130.02	2.34	0.025 *
模型	TCD = 12.5H + 239.34SRL - 112.95Chl - 564.12P _{root} + 303.62 $F = 13.91$ $adjr^2 = 0.55$ $P = 4.454 \times 10^{-7}$				

表 6 植物功能性状与气候因子的相关性分析

Table 6 Correlation analysis between plant functional traits and climate factors

性状 Trait	土壤有机质 Soil organic matter/ (g/kg) (n = 43)	土壤速效氮 Soil available nitrogen/ (mg/kg) (n = 43)	土壤速效磷 Soil available phosphorus/ (mg/kg) (n = 43)	年均温 Annual average temperature/°C (n = 5)	年降水量 Annual average precipitation/mm (n = 5)	Kira 干湿度指数 Kira humidity index (n = 5)
H	0.319 *	0.223	0.298	-0.787	0.481	0.949 *
C _{leaf}	0.374 *	0.109	0.306	-0.375	0.593	0.692
N _{leaf}	-0.108	-0.099	-0.073	0.796	-0.265	-0.796
P _{leaf}	0.208	0.269	0.480 **	-0.140	0.348	0.375
LLC	-0.216	-0.004	-0.037	0.083	0.957 *	0.484
LDMC	0.024	0.011	0.213	-0.845	0.502	0.984 **
Chl	-0.529 **	-0.099	0.239	0.929 *	0.357	-0.568
P _{root}	-0.061	-0.141	0.029	0.932 *	-0.132	-0.851
N _{root}	0.242	0.333 *	-0.313	-0.007	-0.960 **	-0.541
C _{root}	0.325 *	0.020	0.053	-0.805	0.395	0.922 *
SRL	-0.058	-0.038	0.352 *	-0.076	0.720	0.517
RDMC	-0.293	0.321 *	-0.158	0.298	0.902 *	0.259
C/N	0.203	0.202	0.098	-0.860	0.305	0.901 *
N/P	-0.206	0.219	-0.377 *	0.808	-0.503	-0.974 **

3.1.2 植物功能性状与生态系统碳密度之间的联系机制

生态系统碳库的累积在于碳固定和碳释放的平衡,植被的光合作用是碳进入有机体环境固定最为重要的一环^[24]。SRL反映了植物吸收营养物质的能力^[13],而C、N、P等化学计量特征会通过养分限制对光合作用进行调控^[33],C/N和N/P则表征植物对养分的利用效率,这些植物功能性状指标通过调控光合作用的大小而与VCD显著相关。

土壤中的碳来自植物分泌物及残体的归还,其储量主要受到植被光合利用率、物种分布、气候条件、土壤

环境等因素的影响^[40]。因此 H 和 SRL 等同样会影响到土壤碳密度的大小。而 C_{leaf} 、 P_{leaf} 等影响 VCD 的因素则反映在了与土壤环境更为密切的 C_{root} 和 P_{root} 上。SCD 的高低还与植物残体的分解有关^[24], 高 LLC 降低了植物残体的分解速率, 导致土壤中碳的累积变慢。

与同类研究结论相近^[24], 本文测算得到的天山森林 SCD 为 VCD 的 4 倍左右, 这表明生态系统的碳主要以土壤碳库的形式贮存。在低海拔处, H、SRL、 C_{leaf} 、 P_{leaf} 等性状均较低, 光合作用速率相对较慢, 导致植被和土壤碳库较小, 而在水热条件最为适中的 2100 m 海拔上下, 腐殖质得到累积, 随着 H、 C_{leaf} 、SRL 的升高土壤碳库和植被碳库均有所增加。在高海拔处由于低温的环境, 土壤微生物活性较低, 生态系统 C 循环周转较慢, 因而植被具有低 H、低 C_{leaf} 、低 P_{leaf} 的特点, 导致土壤碳库增加而植被碳库降低。

本研究由于实验条件的限制, 在植物功能性状指标上的选取还不完备, 各地区因气候条件、地形、土壤类型的不同而具有不同的植被类型, 因此关于碳库与植物功能性状间的关系还需在更大尺度上及生态系统中进行深入研究。

3.2 结论

综上, 群落的物种组成结构、气候、土壤等环境因子、性状间的相互影响等导致了天山森林功能性状在群落尺度上具有明显的垂直分布特征; 群落植株高度、比根长以及叶 C、P 含量通过影响资源的获取、营养元素的限制及利用, 进而影响碳固定过程; 叶片木质素含量则通过参与植物残体的分解而影响碳释放过程, 对森林碳库具有良好的指示作用。

本文为天山森林的保育、管理与经营提供有价值的基础数据和理论依据。

参考文献 (References):

- [1] 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境 and 生态系统功能. 植物生态学报, 2007, 31(1): 150-165.
- [2] Kumar J, Pratap A, Kumar S. Phenomics in Crop Plants: Trends, Options and Limitations. India: Springer, 2015.
- [3] Li R H, Zhu S D, Chen H Y H, John R, Zhou G Y, Zhang D Q, Zhang Q M, Ye Q. Are functional traits a good predictor of global change impacts on tree species abundance dynamics in a subtropical forest? Ecology Letters, 2015, 18(11): 1181-1189.
- [4] Lebrija-Trejos E, Pérez-García E A, Meave J A, Bongers F, Poorter L. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. Ecology, 2010, 91(2): 386-398.
- [5] 李丹, 康萨如拉, 赵梦颖, 张庆, 任海娟, 任婧, 周俊梅, 王珍, 吴仁吉, 牛建明. 内蒙古羊草草原不同退化阶段土壤养分与植物功能性状的关系. 植物生态学报, 2016, 40(10): 991-1002.
- [6] 龚时慧, 温仲明, 施宇. 延河流域植物群落功能性状对环境梯度的响应, 生态学报. 2011, 31(20): 6088-6097.
- [7] 卜文圣, 臧润国, 丁易, 张俊艳, 阮云泽. 海南岛热带低地雨林植物群落水平功能性状与环境因子相关性随演替阶段的变化. 生物多样性, 2013, 21(3): 278-287.
- [8] Vile D, Shipley B, Garnier E. Ecosystem productivity can be predicted from potential relative growth rate and species abundance. Ecology Letters, 2006, 9(9): 1061-1067.
- [9] Pérez-Ramos I M, Roumet C, Cruz P, Blanchard A, Autran P, Garnier E. Evidence for a 'plant community economics spectrum' driven by nutrient and water limitations in a Mediterranean rangeland of southern France. Journal of Ecology, 2012, 100(6): 1315-1327.
- [10] 王瑞丽, 于贵瑞, 何念鹏, 王秋风, 赵宁, 徐志伟. 中国森林叶片功能属性的纬度格局及其影响因素. 地理学报, 2015, 70(11): 1735-1746.
- [11] 李艳忠, 罗格平, 许文强, 尹昌应, 韩其飞, 冯异星. 天山北坡三工河流域中山带森林发育与气候土壤的关系. 山地学报, 2011, 29(1): 33-42.
- [12] 潘学鹏, 吴喜芳, 沈彦俊, 刘峰贵, 张存桂. 三江并流河源区植被覆盖度对气候要素的响应. 山地学报, 2015, 33(2): 218-226.
- [13] 幸福梅, 刘济铭, 杨小林, 赵垦田. 色季拉山急尖长苞冷杉叶片及细根性状随海拔的变异特征. 生态学报, 2017, 37(8): 2719-2728.
- [14] 胡启鹏, 郭志华, 孙玲玲, 王彬. 长白山林线树种岳桦幼树叶功能型性状随海拔梯度的变化. 生态学报, 2013, 33(12): 3594-3601.
- [15] 马闯, 张文辉, 吴敏, 马莉薇, 周建云, 薛瑶芹. 栓皮栎幼苗根系发育对环境异质性的响应. 林业科学, 2013, 49(10): 58-65.
- [16] 刘玉平, 刘贵峰, 达福白乙拉, 程伟燕, 陈志婧, 姜丽丽. 地形因子对大青沟自然保护区不同森林群落叶性状的影响. 林业科学, 2017, 53(3): 154-162.
- [17] Loiola P P, Scherer-Lorenzen M, Batalha M A. The role of environmental filters and functional traits in predicting the root biomass and productivity

- in savannas and tropical seasonal forests. *Forest Ecology and Management*, 2015, 342: 49-55.
- [18] 谢锦, 常顺利, 张毓涛, 王慧杰, 宋成程, 何平, 孙雪娇. 天山北坡植物土壤生态化学计量特征的垂直地带性. *生态学报*, 2016, 36(14): 4363-4372.
- [19] 张慧文, 马剑英, 孙伟, 陈发虎. 不同海拔天山云杉叶功能性状及其与土壤因子的关系. *生态学报*, 2010, 30(21): 5747-5758.
- [20] 杨锐, 张博睿, 王玲玲, 杨建军, 苏文华, 张光飞, 杨波, 周睿. 元谋干热河谷植物功能性状组合的海拔梯度响应. *生态环境学报*, 2015, 24(1): 49-56.
- [21] 徐琨, 李芳兰, 苟水燕, 包维楷. 岷江干旱河谷 25 种植物一年生植株根系功能性状及相互关系. *生态学报*, 2012, 32(1): 215-225.
- [22] 黄海侠. 植物功能性状对森林生态系统服务功能的指示[D]. 上海: 华东师范大学, 2014.
- [23] Woodwell G M, Whittaker R H, Reiners W A, Likens G E, Delwiche C C, Botkin D B. The biota and the world carbon budget. *Science*, 1978, 199(4325): 141-146.
- [24] 王兴昌, 王传宽. 森林生态系统碳循环的基本概念和野外测定方法评述. *生态学报*, 2015, 35(13): 4241-4256.
- [25] Manning P, de Vries F T, Tallwin J R B, Smith R, Mortimer S R, Pilgrim E S, Harrison K A, Wright D G, Quirk H, Benson J, Shipley B, Cornelissen J H C, Kattge J, Bönisch G, Wirth C, Bardgett R D. Simple measures of climate, soil properties and plant traits predict national-scale grassland soil carbon stocks. *Journal of Applied Ecology*, 2015, 52(5): 1188-1196.
- [26] 陈曦, 许文强, 罗格平, 蔺卿, 肖鲁湘. 天山北坡不同环境条件下雪岭云杉(*Picea schrenkiana*)林限土壤属性. *生态学报*, 2008, 28(1): 53-61.
- [27] 阿米娜木·艾力, 常顺利, 张毓涛, 仇瑶, 何平. 天山云杉森林土壤有机碳沿海拔的分布规律及其影响因素. *生态学报*, 2014, 34(7): 1626-1634.
- [28] 仇瑶, 常顺利, 张毓涛, 王文栋, 何平, 王慧杰, 谢锦. 天山林区六种灌木生物量的建模及其器官分配的适应性. *生态学报*, 2015, 35(23): 7842-7851.
- [29] Moretti M, Dias A T C, de Bello F, Altermatt F, Chown S L, Azcárate F M, Bell J R, Fournier B, Hedde M, Hortal J, Ibanez S, Öckinger E, Sousa J P, Ellers J, Berg M P. Handbook of protocols for standardized measurement of terrestrial invertebrate functional traits. *Functional Ecology*, 2016, 31(3): 558-567.
- [30] 王文栋, 白志强, 阿里木·买买提, 刘端, 郭忠军. 天山林区 6 种优势种灌木林生物量比较及估测模型. *生态学报*, 2016, 36(9): 2695-2704.
- [31] 许文强, 杨辽, 陈曦, 高亚琪, 王蕾. 天山森林生态系统碳储量格局及其影响因素. *植物生态学报*, 2016, 40(4): 364-373.
- [32] 方精云, 刘国华, 朱彪, 王效科, 刘绍辉. 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*, 2006, 36(6): 533-543.
- [33] 陈婵, 王光军, 赵月, 周国新, 李栋, 高吉权. 会同杉木器官间 C、N、P 化学计量比的季节动态与异速生长关系. *生态学报*, 2016, 36(23): 7614-7623.
- [34] 周晓宇, 张称意, 郭广芬. 气候变化对森林土壤有机碳贮藏影响的研究进展. *应用生态学报*, 2010, 21(7): 1867-1874.
- [35] 刘林. 模拟增加降水对干旱河谷区云南松人工林凋落叶分解及养分释放的影响[D]. 成都: 四川农业大学, 2015.
- [36] 张巧明, 王得祥, 龚明贵, 张丽楠. 秦岭火地塘林区不同海拔森林土壤理化性质. *水土保持学报*, 2011, 25(5): 69-73.
- [37] 王海珍, 韩路, 徐雅丽, 牛建龙, 于军. 土壤水分梯度对灰胡杨光合作用与抗逆性的影响. *生态学报*, 2017, 37(2): 432-442.
- [38] 樊江文, 张良侠, 张文彦, 钟华平. 中国草地样带植物根系 N、P 元素特征及其与地理气候因子的关系. *草业学报*, 2014, 23(5): 69-76.
- [39] 韦兰英, 上官周平. 黄土高原白羊草、沙棘和辽东栎细根比根长特性. *生态学报*, 2006, 26(12): 4164-4170.
- [40] 张全军, 于秀波, 钱建鑫, 熊挺. 鄱阳湖南矶湿地优势植物群落及土壤有机质和营养元素分布特征. *生态学报*, 2012, 32(12): 3656-3669.