



# 贡嘎山峨眉冷杉成熟林碳利用效率季节动态及其影响因子

舒树淼<sup>1,2</sup> 朱万泽<sup>1\*</sup> 冉 飞<sup>1</sup> 孙守琴<sup>1</sup> 张元媛<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>中国科学院、水利部成都山地灾害与环境研究所, 成都 610041; <sup>2</sup>中国科学院大学, 北京 100049

**摘 要** 碳利用效率(CUE)是植被生态系统的一个重要功能参数, 反映了植被生态系统的固碳能力, 适用于分析不同时间段内器官、个体和群落等不同层次的碳收支趋势, 因而有助于对陆地生态系统碳功能的确定与预测, 引起了广泛关注。该研究采用生物计量法, 测定和计算了川西贡嘎山东坡峨眉冷杉(*Abies fabri*)成熟林树木不同器官的呼吸与净生产力动态, 分析了乔木层及其各器官CUE动态及主要影响因子, 并估算了乔木层不同径级树木CUE。主要结果: (1)乔木层各器官月呼吸速率与温度呈正相关关系, 以细根月呼吸速率为最大; 不同径级树木年呼吸量无显著差异, 以小径级树木树干的年呼吸量为最小。(2)乔木层细根和树干月净初级生产力(NPP)均随温度增加而增加, 以细根月NPP为最大。小径级树木年NPP最大, 其针叶年NPP也显著高于中径级和大径级树木。(3)林分乔木层及其各器官CUE大多集中在0.30–0.60之间, 其中细根、树干CUE具有相似的月变化动态, 均随温度的升高而上升。不同径级树木CUE及树干和针叶CUE均随树木个体的增大而明显下降。(4)气温和土壤温度与乔木层树干和细根CUE呈正相关关系, 而降水量与针叶CUE呈负相关关系。细根CUE与树干CUE呈正相关关系, 与针叶CUE呈负相关关系。峨眉冷杉成熟林乔木层CUE主要取决于树干和细根CUE。该研究证实了川西亚高山暗针叶成熟林仍具有较强的碳汇功能, 在区域碳储存和森林生态系统碳循环中发挥着极其重要的作用。

**关键词** 碳利用效率; 净初级生产力; 呼吸碳消耗; 峨眉冷杉成熟林; 贡嘎山

舒树淼, 朱万泽, 冉飞, 孙守琴, 张元媛 (2020). 贡嘎山峨眉冷杉成熟林碳利用效率季节动态及其影响因子. 植物生态学报, 44, 1127–1137. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0289

## Season dynamics of carbon use efficiency and its influencing factors in the old-growth *Abies fabri* forest in Gongga Mountain, western Sichuan, China

SHU Shu-Miao<sup>1,2</sup>, ZHU Wan-Ze<sup>1\*</sup>, RAN Fei<sup>1</sup>, SUN Shou-Qin<sup>1</sup>, and ZHANG Yuan-Yuan<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China; and <sup>2</sup>University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

### Abstract

**Aims** Carbon use efficiency (CUE), an important function parameter, reflects the carbon sequestration capacity of forest ecosystems. It is useful in analyzing the temporal dynamics of carbon budgets at the organ, individual and community scales. It can help to determine and predict the carbon sink/source of terrestrial ecosystems, which is a matter of widespread concern.

**Methods** Using the biometric method, we measured and calculated the respiration and net productivity dynamics of different fir organs from an old-growth *Abies fabri* forest on Gongga Mountain in the eastern Qinghai-Xizang Plateau, China. We studied the CUE dynamics of the tree layer and its organs and analyzed their influencing factors. We also estimated the CUE of whole trees of different diameters at breast-height (DBH) classes.

**Important findings** (1) Monthly respiration rates in both the tree layer and its organs are positively related to temperature, and fine roots have the highest respiration rate of all. There is no significant difference in the annual respiration of whole trees with different DBH classes, and the small DBH trees (30–40 cm) have the minimum annual stem respiration. (2) The monthly net primary productivity (NPP) of the fine root and whole stem in the tree layer increases with temperature, with the fine root accounting for the largest proportion. The small trees have the greatest annual NPP, and their needle NPP is also significantly higher than that of the medium DBH (50–

收稿日期Received: 2019-10-30 接受日期Accepted: 2020-06-10

基金项目: 国家重点研发计划(2017YFC0505004)和四川省环境治理与生态保护重大科技专项(2018SZDZX0031)。Supported by the National Key R&D Program of China (2017YFC0505004), and the Major Scientific and Technological Projects of Environmental Governance and Ecological Protection in Sichuan Province (2018SZDZX0031).

\* 通信作者Corresponding author (wzzhu@imde.ac.cn)

60 cm) and large DBH (75–90 cm) trees. (3) The CUE of the tree layer and its organs are mostly among 0.30 to 0.60. The monthly changes in the CUE of both fine roots and stems are similar, and their CUE increases with temperature. The CUE of trees and their organs all decrease significantly with tree growth. (4) The CUE of both the stems and fine roots is positively related with the air and soil temperature, while precipitation has a positive effect on needle CUE. Fine root CUE has negative and positive effects on stem CUE and needle CUE, respectively. The tree layer CUE depends mainly on stem and fine root CUE. These results indicate that old-growth forests have strong and sustainable carbon sink functions, and play an important role in regional carbon storage and the carbon cycle of the forest ecosystem.

**Key words** carbon use efficiency; net primary productivity; respiration carbon consumption; old *Abies fabri* forest; Gongga Mountain

Shu SM, Zhu WZ, Ran F, Sun SQ, Zhang YY (2020). Season dynamics of carbon use efficiency and its influencing factors in the old-growth *Abies fabri* forest in Gongga Mountain, western Sichuan, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 1127–1137. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0289

森林在碳汇中发挥着不可替代的作用, 占陆地面积27.51%的森林年固碳量约为整个陆地圈的2/3 (Dixon *et al.*, 1994; 项文化等, 2003)。森林固碳强度及动态是预测森林固碳潜力的重要内容。植被生长是森林固碳的主要原因, 净初级生产力(NPP)是反映森林群落或生态系统固碳强度的直观指标(Zhou *et al.*, 2010; Williams *et al.*, 2014)。然而单纯的NPP不足以反映群落或生态系统的固碳能力, 这是因为植被生长依赖于构建成本, 存在一定的呼吸消耗(Gifford, 2003)。例如, 为了应对环境变化, 植被会调整其生长策略(Jarčuška & Barna, 2011), 在胁迫环境下, 植被可能将更多的碳用于维护与防御, 导致呼吸速率提高。尽管植被NPP可能会保持不变, 但投入到生长的资源占比却明显减少, 意味着植被固碳能力的降低。被定义为 $NPP/GPP$ 或 $1 - R_a/GPP$  (即净生产力与总初级生产力(GPP)之比,  $R_a$ 为自养呼吸速率)的碳利用效率(CUE)可以直接反映植被的固碳能力。不仅如此, 该指标还适用于描述和比较任意时间段内不同器官、植物个体和群落的固碳规律(朱万泽, 2013)。CUE的引入为了解植被碳源/汇功能的变化提供了一个新的视角和切入点。

近年来有关CUE的研究主要集中在群落和生态系统尺度, 包括森林与草地植被生态系统(安相等, 2017; Shu *et al.*, 2019; Zhang *et al.*, 2019)。这些研究揭示了CUE可能是由植被类型、环境条件和不同生长阶段共同决定的(朱万泽, 2013; Shu *et al.*, 2019; Zhang *et al.*, 2019)。不仅如此, 森林发育过程中的树木大小分布也在很大程度上直接决定了群落和生态系统CUE的动态(Shu *et al.*, 2019)。在较长的时间尺度上, 群落CUE随树木个体的生长逐渐降低, 之后由于外界干扰的影响, 群落CUE可能会由于内部物种

稳定的大小结构趋近于某一定值。这些结果既支持了群落CUE动态变化假说(Gifford, 2003; de Lucia *et al.*, 2007), 也印证了CUE变化的最终稳定性观点, 证实了成熟森林可能普遍为碳汇的结论(Luyssaert *et al.*, 2008; 朱万泽, 2020)。然而, 森林生态系统不同组分CUE及其变化规律依然少有关关注。不同组分如叶片、树干和树根间CUE有何联系? 它们对林分CUE的贡献如何等都值得进一步研究。这些问题的理解, 不仅有利于认识群落和生态系统的碳分配规律, 还可深入了解树木的生活史策略, 对理解气候变化下森林生态系统固碳能力的响应与适应亦有重要意义。

由叶-导管-根组成的连续体通常被考虑为具有稳定关系的模块结构(Chen *et al.*, 2019)。然而在林分尺度下, 尤其是成熟林不同器官CUE的联系以及对林分尺度CUE的影响尚不明确。叶片作为树木摄取能量与资源的主要器官, 其资源利用策略影响其他器官和树木CUE。然而, 成熟林的叶片生长不再是资源投入的重点。研究表明, 成熟林的地下碳分配(包括根系生长、呼吸和分泌物)占总碳的25%–63% (Raich & Nadelhoffer, 1989), 其中细根周转是消耗地下NPP的主要途径(Kalyn & van Rees, 2006), 暗示对地下资源(如矿质元素)的摄取与利用可能是成熟林维持自身功能, 尤其是叶片生长和光合的必要条件, 因此, 细根CUE的改变可能会影响叶片CUE。作为树木生物量的主要构成部分, 树干不仅对树木光竞争具有重要作用(Moles *et al.*, 2009), 而且也是储存和运输光合产物及水分的主要场所(Chantuma *et al.*, 2009)。在成熟林中, 光竞争趋于缓和, 树干已有较强的运输能力, 其生长可能较少地影响其他器官, 因而树干CUE的变化可能是相对独立的。

以云杉(*Picea asperata*)、冷杉(*Abies fabri*)等常

绿针叶树种为主构成的川西亚高山暗针叶林是我国第二大林区——西南林区森林的主要组成部分,是青藏高原东缘、长江上游天然林的主体,在区域气候调节、涵养水源和生物多样性保育等方面具有不可替代的生态地位和作用。西南亚高山暗针叶林中,成熟林面积占60%以上(杜志等, 2014),峨眉冷杉林是川西亚高山暗针叶林的主要森林类型。目前川西亚高山暗针叶林固碳研究主要集中在生物量、碳储量估算以及土壤呼吸测定等方面(羊留冬, 2010; 周鹏等, 2013; 彭亮等, 2015; 赵广, 2015; Hu *et al.*, 2019)。因此,采用生物计量法,基于树木针叶、树干、根系的呼吸与生长测定,估算和分析峨眉冷杉乔木层及其不同径级树木CUE动态变化及其影响因子,不仅有助于理解川西亚高山峨眉冷杉成熟森林的固碳能力,而且可为川西亚高山森林生态系统管理提供参考依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区概况

贡嘎山位于青藏高原东南缘的大雪山中段,主峰海拔为7 556 m,是横断山系的最高峰。区内气候冷湿,属于山地寒带气候类型。年平均气温4 °C,1月平均气温-4.5 °C,7月平均气温12.7 °C;年降水量1 938 mm,主要集中在6-9月;平均风速约为0.5 m·s<sup>-1</sup>,低风速使得林内蒸发很少;空气湿度超过90%(刘照光和邱发英, 1986)。

研究地位于在中国科学院贡嘎山高山生态系统观测试验站(简称贡嘎山站),林分分层明显,其中乔木层占比巨大,决定了整个林分的碳收支(Shu *et al.*, 2019),并几乎都由峨眉冷杉构成。峨眉冷杉平均年龄为120 a,平均树高为25 m,平均胸径为47.3 cm,郁闭度0.7左右,密度151株·hm<sup>-2</sup>;鲜有糙皮桦(*Betula utilis*)、香桦(*Betula insignis*)、江南花楸(*Sorbus hemsleyi*)等阔叶树种。除峨眉冷杉幼树外,灌木层主要是冷箭竹(*Bashania fangiana*)。草本层主要有鹿药(*Smilacina japonica*)、窄瓣鹿药(*Smilacina paniculata*)和紫花碎米荠(*Cardamine tangutorum*),以及山羽藓(*Abietinella abietina*)和锦丝藓(*Actinotuidium hookeri*)等。峨眉冷杉的生长季为5-10月,非生长季为11月至次年4月。

### 1.2 实验方法

#### 1.2.1 样地设置与实验设计

试验地位于贡嘎山站海拔3 300 m的峨眉冷杉

成熟林永久观测样地(1 600 m<sup>2</sup>)。样地中的环境因子由气象测定系统获取,包括:降水量(Model 52203, RM Young, Michigan, USA)、空气温度(Model 52203, RM Young, Michigan, USA)、光合有效辐射(Model LI190SB, LI-COR, Lincoln, USA)、土壤湿度(Model CS616, Campbell Scientific, Logan, USA)、土壤温度(Model 107, Campbell Scientific, Logan, USA)等。

本实验对树木个体、乔木层等不同尺度对象的呼吸速率与NPP进行了测定与估算。在个体水平上,测定了样木针叶、树干呼吸速率以及树干NPP,然后尺度转换到乔木层水平。考虑到个体大小对生活史的解释往往好于年龄(Mencuccini *et al.*, 2005),因此,样木的选择可根据径级进行分类,分为大、中、小三级。鉴于除幼树外,样地中树木的最小胸径(DBH)为32 cm,故可基于树木DBH分布特征划分小径级为30-40 cm ( $N = 3$ ),中径级为50-60 cm ( $N = 13$ ),大径级为70-90 cm ( $N = 6$ )。该3个径级划分覆盖了样地中96%的峨眉冷杉树木,仅少量树木的胸径介于40-50 cm,未见胸径在60-70 cm的树木。该样地大径级树木的最小胸径在75 cm以上,可进一步划分大径级范围为75-90 cm。相隔10 cm以上的径级距离有利于突出树木之间的大小差异。在乔木层水平上,测定了针叶和细根NPP月动态,再转化到个体尺度水平。由于实验精度的限制,个体水平的呼吸速率与NPP均为年结果。实验的具体思路与步骤如图1所示。

#### 1.2.2 呼吸速率测定与呼吸量估算

**1.2.2.1 针叶呼吸速率和呼吸量** 采用LI-6400 (LI-COR, Lincoln, USA)测定峨眉冷杉针叶呼吸速率。测量的频率为生长季半月一次,非生长季一月或两月一次。冷杉树体高大,使用高枝剪在样木树冠的不同高低和方位(南北)进行取样,每次重复3次。将取样后的枝条置入水桶,并立即测定其呼吸速率,测定时间为19:00-22:00,每0.5 h测定一次。观测表明,不同径级树木的针叶呼吸速率无明显差异,针叶月平均呼吸速率与月平均气温呈较好的指数函数关系。根据乔木层叶面积指数(叶面积指数测定见1.2.3),可估算乔木层针叶呼吸量。在个体水平上,首先计算个体树木针叶生物量/乔木层针叶生物量的比例( $T_a$ ),树木个体针叶年总呼吸量为乔木层全年呼吸总量与 $T_a$ 的乘积,根据DBH分级,得到不同径级树木针叶年呼吸量。乔木层针叶生物量采

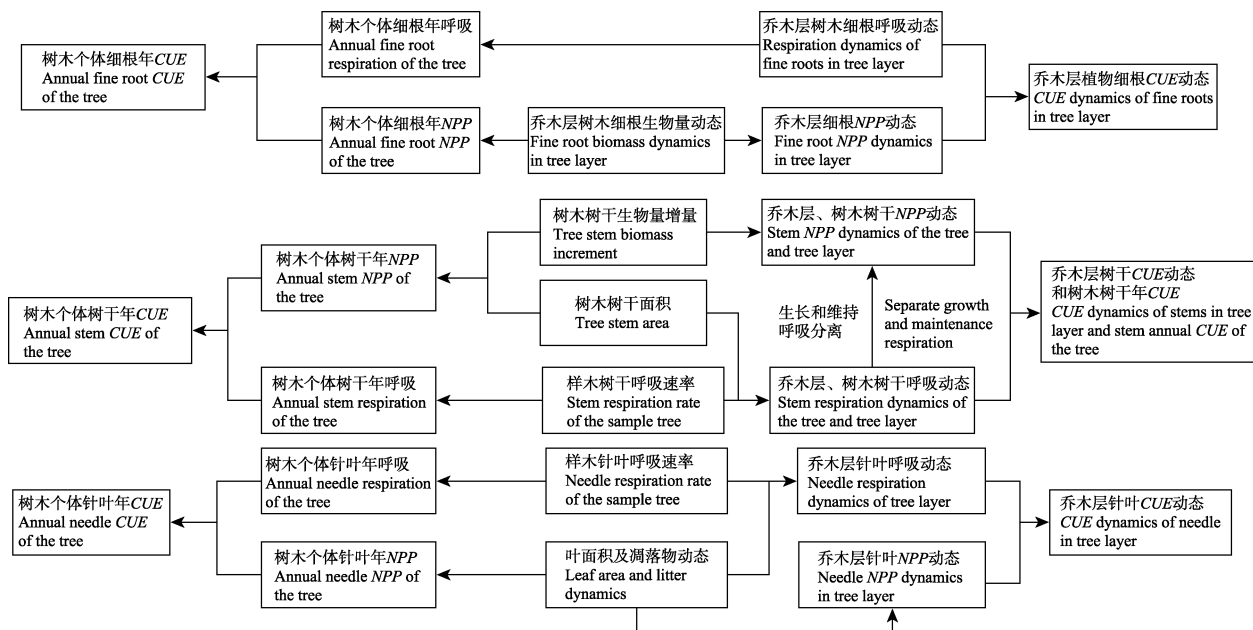


图1 贡嘎山峨眉冷杉成熟林碳利用效率(CUE)季节动态研究思路。NPP, 净初级生产力。

Fig. 1 Research route of seasonal dynamics of carbon use efficiency (CUE) in an old-growth *Abies fabri* forest on Gongga Mountain. NPP, net primary productivity.

用峨眉冷杉异速生长方程估算(周鹏等, 2013)。

**1.2.2.2 树干呼吸速率和呼吸量** 将PVC管固定于样木树干胸径处, 南北方向各一个。安装前, 除去树干表面的苔藓及干枯树皮, 用100%中性硅酮防水胶涂抹PVC管, 使其与树干密闭吻合。注水检测其密闭性, 保证PVC管不漏气。采用LI-6400自带的LI-6400-09土壤呼吸气室测定树干呼吸速率。测定的月频次同针叶呼吸, 测定时间为8:00–22:00。白天为每1 h测定一次, 夜间为每2 h测定一次。因PVC管为自制, 需要对其体积进行校准。观测表明, 不同径级树干呼吸速率无明显差异, 树干月平均呼吸速率与温度呈较好的指数函数关系。基于树干表面积, 估算出树干月呼吸量。由于成熟树木树干生长缓慢, 因此视其表面积( $S$ )恒定不变, 采用赵广(2015)的方法计算树干表面积。

枝条呼吸速率测定和呼吸量估算: 每月选取样木若干枝条置于自制气瓶中, 测定枝条呼吸速率, 建立单位枝条生物量的呼吸速率与气温方程式。根据周鹏等(2013)相关异速生长方程估算枝条生物量, 估算不同径级树木枝条呼吸量。

基于以上测定和估算结果, 可估算乔木层尺度的树干、枝条呼吸量。为了便于表述可统称树干呼吸量。

**1.2.2.3 根系呼吸速率与呼吸量** 采用壕沟法测定土壤异养呼吸和根系自养呼吸速率(用筛网孔径为

0.12 mm的尼龙网阻隔壕沟内外), 采用LI-8100 (LI-COR, Lincoln, USA), 每半月测定一次。每次在8:00–14:00, 每1 h测定一次。其中壕沟内为异养呼吸速率, 壕沟内外呼吸速率之差即为细根呼吸速率。以靠近不同样木的结果为该样木细根呼吸速率。观测表明, 土壤异养呼吸速率、根系呼吸速率与土壤月平均温度均呈指数函数关系。根据细根月呼吸速率和细根生物量, 可估算乔木层细根月呼吸总量。由于针叶与细根生物量成正比关系(Chen *et al.*, 2019), 可视个体树木细根呼吸量/乔木层细根呼吸量的比率( $S_r$ )与 $T_a$ 相等。树木年细根呼吸量为乔木层细根年总呼吸量乘以 $S_r$ , 根据径级划分可得不同径级树木细根年呼吸量。

### 1.2.3 生产力估算

在生产力测定前, 于生长季与非生长季, 选择不同大小的样木3株, 分别取样测定针叶、树干、树枝、树皮和树根碳含量, 将树枝和树皮都归为树干。因不同径级树木器官的碳含量无显著性差异( $p > 0.05$ ), 根据结果, 针叶、树干和根部平均碳含量分别为0.51、0.58和0.44。

**1.2.3.1 针叶生产力** 针叶生产力主要由凋落物与新叶生长两部分构成。在试验样地中设置1 m<sup>2</sup>凋落物收集框6个, 在生长季每月一次和非生长季每两月一次测定收集框中的凋落物, 将冷杉针叶从凋落

物中挑选出来, 烘干至恒质量, 获得针叶凋落物生物量。每月中旬选择天气晴朗的正午, 采用 LAI-2000 (LI-COR, Lincoln, USA) 测定林分叶面积指数 (LAI), 每次重复 3 次。对于异常值, 根据与 LI-6400 记录的林下相近光照强度对应的 LAI 进行插补。通过 LAI 和比叶面积 (SLA), 估算峨眉冷杉乔木层针叶的逐月生物量。相邻两月针叶生物量之差即为上月新叶生长量。树木个体的针叶生产力估算到年尺度, 根据异速生长方程, 估算样地中所有树木针叶生物量的 5 年平均增量, 然后计算个体树木针叶增量占乔木层针叶增量的比率, 估算不同径级树木针叶年生产力。

**1.2.3.2 树干生产力** 由于成熟森林树干生长缓慢, 难以检测, 采用周鹏等 (2013) 树干异速生长方程, 以及 2010 和 2015 年林调数据, 计算树干和树枝 5 年增量以及年增量。为估算每月树干生产力, 可将非生长季的树干呼吸视为维持呼吸, 根据呼吸速率与温度的指数函数关系计算生长季维持呼吸, 扣除生长季树干总呼吸量中的维持呼吸量得生长季树干生长呼吸量, 然后, 根据树干年生物量增量计算树干生长呼吸系数; 树干月生物量增量为树木生长季每月生长呼吸量乘生长呼吸系数。该方法可同时估算个体和群落水平树干月生产力。

**1.2.3.3 细根生产力** 采用土钻法和分解实验估算细根周转率。土钻法测定步骤为: 在不同径级树木附近, 使用内径 6 cm 的土钻进行土壤取样, 取样深度为 40 cm, 按 20 cm 分层, 土芯装入塑料袋; 在实验室将土样置于土壤筛, 自来水浸泡、漂洗、过筛, 拣出根系; 用剪刀、镊子、放大镜等区分峨眉冷杉根 (暗红色, 多见于土壤表层和下层) 和林下植被根 (褐色或白色, 多见于土壤表层); 采用游标卡尺, 将直径 < 2 mm 的乔木层根视为细根; 根据外形、颜色、弹性、根皮与中柱分离的难易程度区分活根、死根。80 °C 下样品烘干至恒质量后称质量, 测定细根现存量。因实验地海拔高, 微生物对凋落物或死细根的分解缓慢, 短期内难以测定, 参考刘涛等 (2017) 的方法, 设细根分解率为  $10\% \cdot a^{-1}$ 。鉴于细根分解主要集中在生长季, 其分解速率仅为每月 1.6%, 因而本研究予以忽略。细根年净生产量、分解量和死亡量用改进的分室通量模型计算:

$$LFR_t = LFR_{t-1} + P_t - M_t \quad (1)$$

$$DFR_t = DFR_{t-1} + M_t - D_t \quad (2)$$

$$D_t = (DFR_{t-1} + M_t)DR_t \quad (3)$$

$$T = P / Y \quad (4)$$

式中,  $LFR$ 、 $DFR$ 、 $P$ 、 $M$ 、 $D$ 、 $DR$ 、 $T$  和  $Y$  分别表示活细根生物量、死细根生物量、净生产量、死亡量、分解量、分解速率、周转速率和平均活细根生物量。 $t$  为时间间隔, 本实验观测频次为双月。根系  $NPP$  在粗根和细根都有分配, 因粗根生长不明显, 因此仅考虑细根年  $NPP$ 。与树干相似, 视非生长季细根呼吸为维持呼吸, 构建维持呼吸与温度回归方程式; 生长季总呼吸量减去维持呼吸量即为生长呼吸量。基于细根年生产力估算细根生长呼吸系数, 细根月生产力为生长季月呼吸量除以生长呼吸系数, 采用该方法可估算林分细根生产力月动态。对于不同个体, 可结合不同树木总光合 (未公布数据) 减去树木地上碳分配 (生产力与呼吸) 及地下呼吸量进行估算。

## 1.2.4 数据处理

$CUE$  表示为  $NPP / (NPP + R_a)$ , 式中  $R_a$  为自养呼吸速率。根据乔木层各器官的净初级生产力与呼吸量, 计算乔木层相应器官  $CUE$ ; 基于乔木层各器官的呼吸量、净初级生产力估算结果, 计算乔木层  $CUE$ 。假定非生长季 (11 月至次年 4 月) 树木净初级生产力为 0, 因此, 仅估算生长季 (5–10 月)  $CUE$ 。在个体尺度上, 根据不同径级树木年呼吸量与生产力估算结果, 计算树木年  $CUE$ 。由于月平均气温和土壤温度能较好地解释林分树干和细根碳动态 ( $R^2 > 0.9$ ,  $p < 0.01$ ), 因此, 可利用贡嘎山站 2016 年温度数据与林业调查资料 (LAI 动态) 反推 2016 年乔木层  $CUE$  动态和不同径级树木年  $CUE$ 。为解释环境因子、碳分配对  $CUE$  的影响, 我们利用两个生长季测定结果 ( $N = 12$ ), 采用结构方程模型 (SEM) (吴明隆, 2010), 分析了乔木层及不同器官  $CUE$  动态变化。

## 2 研究结果

### 2.1 峨眉冷杉成熟林乔木层及其不同径级树木呼吸碳消耗

树木各器官呼吸速率均与月平均气温或土壤温度呈良好指数函数关系, 拟合曲线分别为:  $y = 0.1835 \exp(0.1027x)$  (针叶),  $y = 0.3288 \exp(0.1212x)$  (树干) 和  $y = 0.135 \exp(0.1082x)$  (根系), 各曲线  $R^2$  都在 0.85 以上, 且  $p$  均小于 0.01。据此可得 2016–2017 年峨眉冷杉乔木层及各器官呼吸碳消耗月动态 (图 2A、2C)。乔木层各器官月呼吸速率均与月平均气

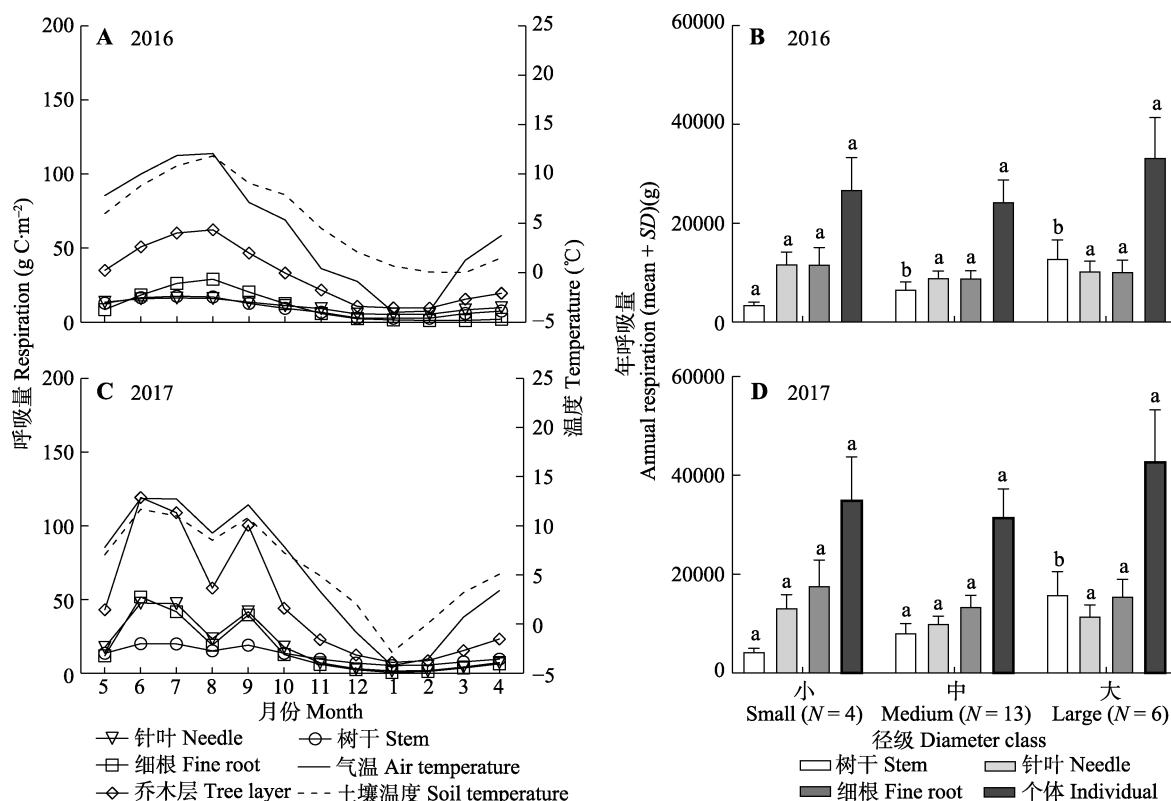


图2 贡嘎山峨眉冷杉成熟林乔木层及其不同径级树木呼吸碳消耗。不同小写字母表示不同径级下相同器官呼吸量在 $p < 0.05$ 水平下差异显著。

Fig. 2 Respiration of the tree layer and trees with different diameter classes in an old-growth *Abies fabri* forest on Gongga Mountain. Different lowercase letters indicate significant difference at  $p < 0.05$  level for the respiration amount of same organ under different diameter classes.

温呈正相关关系, 其中两年间细根月呼吸量均处于较高水平, 如2017年达 $40 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2}$ ; 2017年针叶呼吸动态和细根相似, 而2016年针叶呼吸动态更接近树干; 2016年乔木层呼吸总量呈单峰形曲线, 2017年为双峰模式, 2017年乔木层呼吸总量大于2016年, 相对整个生长季气温( $>12^\circ\text{C}$ ), 2017年8月较低的气温( $9.3^\circ\text{C}$ )可能是导致该年呼吸量呈双峰曲线的主要原因。在树木个体尺度上, 不同径级树木年呼吸量无显著差别; 除了树干外, 不同径级其他器官年呼吸量均无显著差异(图2B、2D)。

## 2.2 峨眉冷杉成熟林乔木层及其不同径级树木净初级生产力

2016–2017年峨眉冷杉乔木层及其各器官NPP月动态见图3A和3C, 除针叶外, 乔木层其他器官NPP均与温度呈正相关关系, 其中细根NPP显著大于针叶与树干。例如2016和2017年生长季细根NPP分别可达40与 $60 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2}$ , 约为树干和针叶NPP的3倍; 细根NPP动态与树干较为一致, 2016年为单峰模式, 2017年为双峰分布; 因细根NPP占比较大, 乔

木层NPP呈现出与细根相似的变化趋势。2016和2017年乔木层NPP分别为279和 $319 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2}$ ; 2017年8月乔木层尺度各器官NPP都有明显下降, 可能依然与气温降低有关。由图3B和3D知, 针叶年NPP随树木个体的增大而减小, 其中小径级树木针叶NPP显著高于中径级和大径级树木( $p < 0.05$ ); 随着树木径级的增大, 树干和细根NPP占比逐渐增加; 中径级树木年NPP与大径级树木较接近, 且均显著低于小径级树木。

## 2.3 峨眉冷杉成熟林乔木层及其不同径级树木CUE

峨眉冷杉成熟林乔木层及其不同器官CUE见图4A和4C, 针叶、树干和细根CUE都保持较高水平, 2016年分别为 $0.47 \pm 0.07$ 、 $0.31 \pm 0.06$ 和 $0.57 \pm 0.04$ , 2017年分别为 $0.30 \pm 0.14$ 、 $0.40 \pm 0.13$ 和 $0.55 \pm 0.06$ ; 树干和细根CUE均随温度的增加而增加, 而针叶正好相反; 2016年针叶和细根CUE较为接近, 但2017年针叶CUE明显低于细根, 且生长季针叶CUE波动较大。峨眉冷杉成熟林乔木层CUE变化相对较为稳

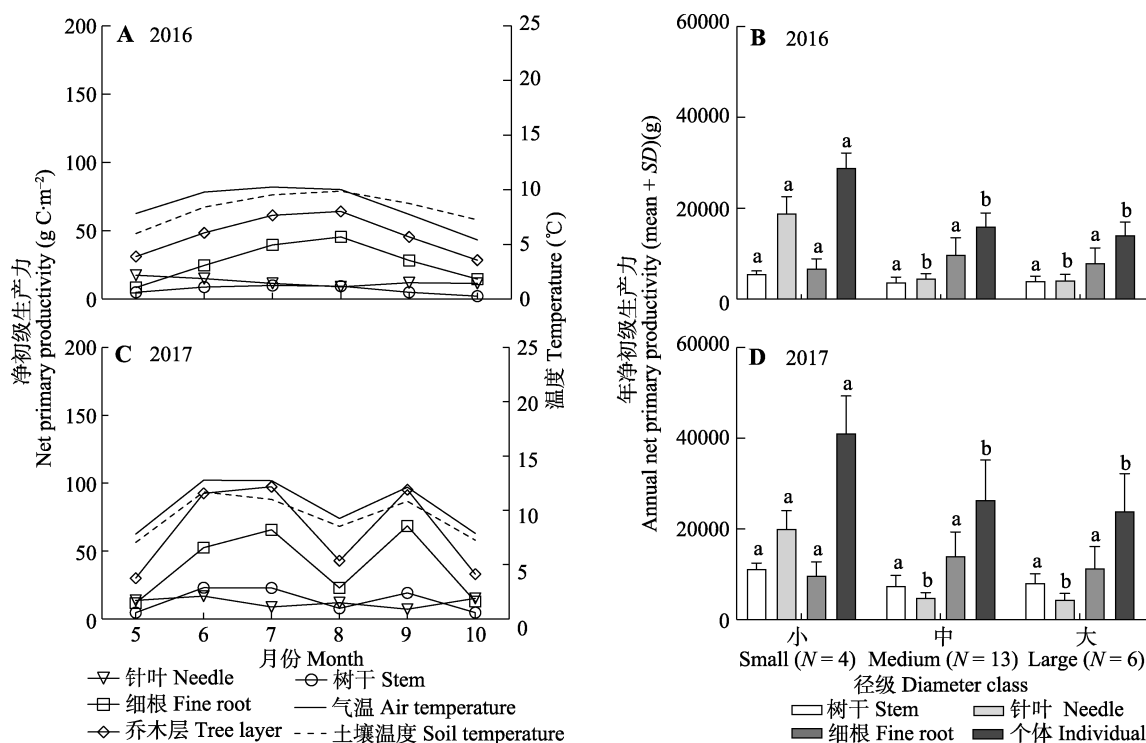


图3 贡嘎山峨眉冷杉成熟林乔木层及其不同径级树木净初级生产力。不同小写字母表示不同径级下相同器官净初级生产力在 $p < 0.05$ 水平下差异显著。

**Fig. 3** Net primary productivity of the tree layer and trees with different diameter classes in an old-growth *Abies fabri* forest on Gongga Mountain. Different lowercase letters indicate significant difference at  $p < 0.05$  level for the net primary productivity of same organ under different diameter classes.

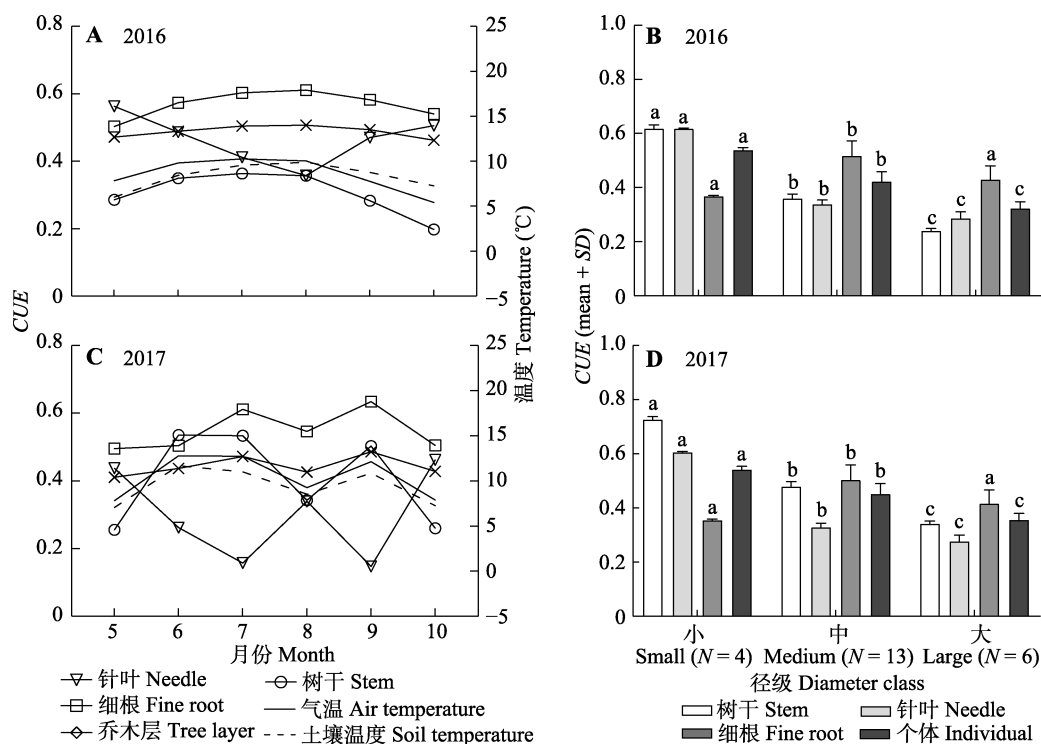


图4 贡嘎山峨眉冷杉成熟林乔木层及其不同径级树木碳利用效率(CUE)。不同小写字母表示不同径级下相同器官CUE在 $p < 0.05$ 水平下差异显著。

**Fig. 4** Carbon use efficiency (CUE) of the tree layer and trees with different diameter classes in an old-growth *Abies fabri* forest on Gongga Mountain. Different lowercase letters indicate significant difference at  $p < 0.05$  level for the CUE of same organ under different diameter classes.



定,保持在0.40到0.50之间,与气温呈正相关关系。2016和2017年乔木层年CUE分别为0.43和0.41。

对于不同径级树木来说,2016年峨眉冷杉小径级、中径级和大径级树木CUE分别为 $0.54 \pm 0.01$ 、 $0.42 \pm 0.04$ 、 $0.32 \pm 0.02$ ,2017年分别为 $0.54 \pm 0.01$ 、 $0.45 \pm 0.04$ 、 $0.36 \pm 0.02$ ,表明树木CUE随着树木径级的增加而逐渐降低。两年峨眉冷杉小径级树木树干和细根平均CUE分别为 $0.67 \pm 0.06$ 、 $0.61 \pm 0.07$ ,中径级树木树干和细根分别为 $0.41 \pm 0.07$ 、 $0.33 \pm 0.01$ ,大径级树木的树干和细根分别为 $0.29 \pm 0.06$ 、 $0.28 \pm 0.02$ ,表明树干和针叶CUE下降是导致个体CUE下降的主要原因。中径级树木细根CUE最大,两个生长季都保持在0.50以上,显著高于小径级和大径级树木的0.35与0.41。

## 2.4 峨眉冷杉成熟林乔木层CUE的影响因子

环境因子对峨眉冷杉成熟林乔木层及其器官CUE的影响见图5和表1,各路径系数均达显著水平( $p < 0.05$ )。因卡方自由度之比小于3 ( $\chi^2/df = 15.85/10$ )且 $p > 0.05$  ( $p = 0.104$ ),故接受虚无假设,

认为数据与模型适配。峨眉冷杉成熟林乔木层CUE主要由树干和细根CUE决定,二者可解释乔木层CUE变化的94%;其中乔木层CUE对细根CUE变化的响应最为敏感,当细根CUE变化1个单位时,乔木层CUE变化0.63个单位。树干CUE主要受气温的影响,气温可解释树干CUE变化的99%。细根CUE变化相对独立,主要受土壤温度的影响,土壤温度可解释细根CUE变化的35%。细根CUE和降水对针叶CUE存在负影响,二者可解释针叶CUE变化的93%,其中土壤温度主要通过影响细根CUE间接影响针叶CUE。这些结果表明温度是影响成熟林乔木层CUE的主要因子。

## 3 讨论

本研究采用生物计量法,估算和分析了贡嘎山东坡海拔3 300 m峨眉冷杉成熟林乔木层及其器官两年的碳分配、CUE动态及其影响因子,同时,剖析了不同径级树木年CUE及其对乔木层CUE的影响,研究进一步证实了川西亚高山暗针叶成熟林较强的碳汇功能。

### 3.1 峨眉冷杉成熟林乔木层CUE及碳汇功能

两年的观测结果表明,川西贡嘎山峨眉冷杉成熟林乔木层仍具有较高的CUE,分别为0.43 (2016年)和0.41 (2017年)(图4),表明了这一地区的峨眉冷杉成熟林具有较强的碳汇能力。该结果接近Shu等(2019)基于相同林分通量计算的CUE (0.401),并支持了Gifford等(2003)森林CUE在0.40–0.45的结论。从植被类型上看,川西亚高山针叶林CUE介于温带(0.50左右)(Waring *et al.*, 1998; Chambers *et al.*, 2004)和热带阔叶林(0.30–0.40)(Chambers *et al.*, 2004; Malhi *et al.*, 2009, 2011; Metcalfe *et al.*, 2010; Malhi, 2012)之间。乔木层不同器官CUE也都保持较高水平。针叶(0.30或0.47)和树干CUE (0.40或0.31)与中部热带森林(0.23和0.43)(Chambers *et al.*, 2004)接近,细根CUE (0.55或0.57)略高于温带和热带森林(0.43–0.54)(Chen *et al.*, 2011)。林分中树木个体CUE存在明显差异。大径级树木CUE普遍要比小径级树木低0.20,与林分生长发育过程中,中幼林CUE高于成熟林的观点相似(Mäkelä & Valentine, 2001; Shu *et al.*, 2019)。树干和针叶CUE的下降是引起树木CUE下降的主要原因。值得注意的是,大径级冷杉(300年以上)CUE依然可以保持在0.35左右,暗示峨

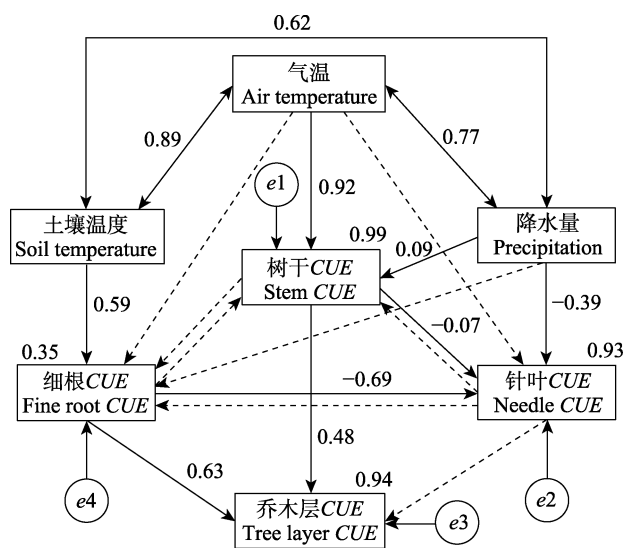


图5 峨眉冷杉成熟林乔木层及其器官碳利用效率(CUE)的影响因子。箭头正负数值为标准化回归系数,表示正、负效应;矩形上方的数字为 $R^2$ ,其反映了某一变量被其他变量解释的方差解释量;小圆圈表示残差;双向箭头表示相关性,其上方的数字表示相关性大小;图中虚线表示预设路径。

Fig. 5 Influencing factors of carbon use efficiency (CUE) in tree layer and organs of an old-growth *Abies fabri* forest. Values associated with solid arrows are standardized path coefficients, indicating positive or negative effects. Values associated with the rectangles are  $R^2$ , indicating the proportion of variation explained by relationships with other variables. Small circles represent residuals. Values associated with two way arrow indicate the correlation. The dotted line indicates the preset path.



表1 峨眉冷杉成熟林乔木层碳利用效率(CUE)结构方程模型标准化影响系数

Table 1 Standardized influence coefficients of the structural equation model (SEM) for the arbor layer carbon use efficiency (CUE) of *Abies fabri* old-growth forest

影响因素 Impact factor	标准化总影响系数 Standardized total influence coefficients				标准化直接影响系数 Standardized direct influence coefficients				标准化间接影响系数 Standardized indirect influence coefficients			
	树干CUE	细根CUE	针叶CUE	乔木层CUE	树干CUE	细根CUE	针叶CUE	乔木层CUE	树干CUE	细根CUE	针叶CUE	乔木层CUE
	Stem CUE	Fine root CUE	Needle CUE	Tree layer CUE	Stem CUE	Fine root CUE	Needle CUE	Tree layer CUE	Stem CUE	Fine root CUE	Needle CUE	Tree layer CUE
土壤温度 Soil temperature	—	0.59	-0.41	0.37	—	0.59	—	—	—	—	-0.41	0.37
气温 Air temperature	0.93	—	-0.06	0.45	0.93	—	—	—	—	—	-0.06	0.45
降水 Precipitation	0.09	—	-0.40	0.04	0.09	—	-0.39	—	—	—	-0.01	0.04
树干CUE Stem CUE	—	—	-0.07	0.48	—	—	-0.07	0.48	—	—	—	—
细根CUE Fine root CUE	—	—	-0.69	0.63	—	—	-0.69	0.63	—	—	—	—

峨眉冷杉树木CUE的降低是一个非常漫长的过程。林分的碳汇功能主要由具有较强固碳能力和最多数量( $N=13$ )的中径级树木所决定。不仅如此,大径级树木的树干和细根生产力也没有明显下降(图3)。稳定的林分结构维持了峨眉冷杉成熟林碳汇功能的长期稳定。来自林分的枯木质残体及生物量周转最终会以有机碳的形式进入土壤,由于有机碳的增加会导致异养呼吸速率的不断减小(Zhou *et al.*, 2006),则峨眉冷杉成熟森林生态系统也会表现出稳定且长期的明显碳汇。

### 3.2 峨眉冷杉成熟林乔木层CUE的影响因子

森林CUE受植被类型、气候条件、养分供应和发育阶段的影响(朱万泽, 2013)。在本研究中,环境是决定成熟林乔木层CUE的主要因子。具体表现为温度(气温和土壤温度)对乔木层树干、细根CUE有促进作用,降水则对叶CUE有抑制作用。高山树木的低温适应性可是导致增温更有利于生长的主要原因(CUE提高)。降水导致日照时间减少,影响了树木光合作用,可能不利于叶片NPP的积累。树木各器官CUE是相互联系的,其中细根CUE对叶片CUE有明显负影响,这可能与叶片对矿质元素的利用有关。事实上,根系对矿质元素的吸收能力在一定程度上决定了叶片的生长和光合。例如,新生叶较成熟营养叶更容易受氮限制(高三平等, 2007),钾和磷的缺乏会限制光合作用(Mollier & Pellerin, 1999; Ashraf *et al.*, 2001)。因此当细根倾向于资源摄取(CUE提高)时,叶片CUE会相对降低,暗示成熟林的资源限制可能来自地下。树干CUE对叶片和细根CUE的影响则十分微弱,这表明了树干生长在某种程度上并不会对峨眉冷杉针叶和细根的资源利用造

成影响。总体上,树干和细根CUE共同决定了峨眉冷杉成熟林乔木层CUE,意味着乔木层对成熟森林资源的利用主要集中在树干和细根部分。

## 4 结论

在季节尺度上,峨眉冷杉成熟林乔木层及其各器官CUE在0.30–0.60之间,其中林分乔木层及其细根、树干CUE具有相似的季节动态,三者均与气温或土壤温度呈正相关关系。在年尺度上,不同径级树木及其树干和针叶CUE均随树木个体的增大而明显下降,峨眉冷杉小径级、中径级和大径级树木CUE分别为0.54、0.43和0.34左右。在环境影响因子方面,乔木层树干和细根CUE与气温和土壤温度呈显著正相关关系,而针叶CUE与降水呈负相关关系。在树木器官CUE相互关系上,细根CUE与针叶CUE负相关,乔木层CUE主要取决于树干和细根CUE。各影响因子能解释90%以上的乔木层、树干和针叶CUE变化。研究有力地证实了川西亚高山暗针叶成熟林仍具有较强的碳汇功能。

**致谢** 感谢中国科学院、水利部成都山地灾害与环境研究所“一三五”项目(SDS-135-1707)的资助。

## 参考文献

- An X, Chen YM, Tang YK (2017). Factors affecting the spatial variation of carbon use efficiency and carbon fluxes in east Asian forest and grassland. *Research of Soil and Water Conservation*, 24(5), 79–87. [安相, 陈云明, 唐亚坤 (2017). 东亚森林、草地碳利用效率及碳通量空间变化的影响因素分析. *水土保持研究*, 24(5), 79–87.]
- Ashraf M, Ahmad A, McNeilly T (2001). Growth and photosynthetic characteristics in pearl millet under water

- stress and different potassium supply. *Photosynthetica*, 39, 389–394.
- Chambers JQ, Tribuzy ES, Toledo LC, Crispim BF, Higuchi N, dos Santos J, Araújo AC, Kruijt B, Nobre AD, Trumbore SE (2004). Respiration from a tropical forest ecosystem: partitioning of sources and low carbon use efficiency. *Ecological Applications*, 14, 72–88.
- Chantuma P, Lacoite A, Kasemsap P, Thanisawanyangkura S, Gohet E, Clément A, Guilliot A, Améglio T, Thaler P (2009). Carbohydrate storage in wood and bark of rubber trees submitted to different level of C demand induced by latex tapping. *Tree Physiology*, 29, 1021–1031.
- Chen GS, Yang YS, Guo JF, Xie JS, Yang ZJ (2011). Relationships between carbon allocation and partitioning of soil respiration across world mature forests. *Plant Ecology*, 212, 195–206.
- Chen GS, Hobbie SE, Reich PB, Yang YS, Robinson D (2019). Allometry of fine roots in forest ecosystems. *Ecology Letters*, 22, 322–331.
- de Lucia EH, Drake JE, Thomas RB, Gonzalez-Meler M (2007). Forest carbon use efficiency: Is respiration a constant fraction of gross primary production? *Global Change Biology*, 13, 1157–1167.
- 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.
- Du Z, Gan SS, Hu J (2014). Characteristics and protection strategy of forest resources in the alpine region of southwest China. *Forest Resources Management*, (z1), 27–31. [杜志, 甘世书, 胡觉 (2014). 西南高山林区森林资源特点及保护利用对策探讨. 林业资源管理, (z1), 27–31.]
- Malhi Y, Aragão L, Metcalfe D, PAIVA R, Quesada C, Almeida S, Anderson L, Brando P, Chambers J, Costa A, Hutryra L, Souza P, Patiño S, Pyle E, Robertson A, Teixeira L (2009). Comprehensive assessment of carbon productivity, allocation and storage in three Amazonian forests. *Global Change Biology*, 15, 1255–1274.
- Mencuccini M, Martínez-Vilalta J, Vanderklein D, Hamid H, A, Korakaki E, Lee S, Michiels B (2005). Size-mediated ageing reduces vigour in trees. *Ecology Letters*, 11, 1183–1190.
- Gao SP, Li JX, Xu MC, Chen X, Dai J (2007). Leaf N and P stoichiometry of common species in successional stages of the evergreen broad-leaved forest in Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province, China. *Acta Ecologica Sinica*, 27, 947–952. [高三平, 李俊祥, 徐明策, 陈熙, 戴洁 (2007). 天童常绿阔叶林不同演替阶段常见种叶片N、P化学计量学特征. 生态学报, 27, 947–952.]
- Gifford RM (2003). Plant respiration in productivity models: conceptualisation, representation and issues for global terrestrial carbon-cycle research. *Functional Plant Biology*, 30, 171–186.
- Hu ZY, Wang GX, Sun XY, Wang J, Chen XP, Song CL, Song XY, Lin S (2019). Variations in belowground carbon use strategies under different climatic conditions. *Agricultural and Forest Meteorology*, 268, 32–39.
- Jarčuška B, Barna M (2011). Plasticity in above-ground biomass allocation in *Fagus sylvatica* L. saplings in response to light availability. *Annals of Forest Research*, 54, 151–160.
- Kalyn AL, van Rees KCJ (2006). Contribution of fine roots to ecosystem biomass and net primary production in black spruce, aspen, and jack pine forests in Saskatchewan. *Agricultural and Forest Meteorology*, 140, 236–243.
- Liu T, Sun SQ, Qiu Y (2017). Dynamics and differences in the decomposition of litters from three dominating plants in subalpine ecosystems in Western Sichuan China. *Mountain Research*, 35, 663–668. [刘涛, 孙守琴, 邱阳 (2017). 川西亚高山生态系统三种典型植物凋落物分解动态特征. 山地学报, 35, 663–668.]
- Liu ZG, Qiu FY (1986). The main vegetation types and their distribution in the Gongga Mountainous region. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*, (1), 28–36. [刘照光, 邱发英 (1986). 贡嘎山地区主要植被类型和分布. 植物生态学与地植物学丛刊, (1), 28–36.]
- Luyssaert S, Schulze ED, Börner A, Knohl A, Hessenmöller D, Law BE, Ciais P, Grace J (2008). Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature*, 455, 213–215.
- Mäkelä A, Valentine HT (2001). The ratio of NPP to GPP: evidence of change over the course of stand development. *Tree Physiology*, 21, 1015–1030.
- Malhi Y (2012). The productivity, metabolism and carbon cycle of tropical forest vegetation. *Journal of Ecology*, 100, 65–75.
- Malhi Y, Doughty C, Galbraith D (2011). The allocation of ecosystem net primary productivity in tropical forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 366, 3225–3245.
- Metcalfe DB, Meir P, Aragão LEOC, Lobo-do-Vale R, Galbraith D, Fisher RA, Chaves MM, Maroco JP, da Costa ACL, de Almeida SS, Braga AP, Gonçalves PHL, de Athaydes J, da Costa M, Portela TTB, de Oliveira AAR, Malhi Y, Williams M (2010). Shifts in plant respiration and carbon use efficiency at a large-scale drought experiment in the eastern Amazon. *New Phytologist*, 187, 608–621.
- Moles AT, Warton DI, Warman L, Swenson NG, Laffan SW, Zanne AE, Pitman A, Hemmings FA, Leishman MR (2009). Global patterns in plant height. *Journal of Ecology*, 97, 923–932.
- Mollier A, Pellerin S (1999). Maize root system growth and development as influenced by phosphorous deficiency.

- Journal of Experimental Botany*, 50, 487–497.
- Peng L, Peng JH, Sun SQ, Wu YH, He G (2015). Characteristics of mountain ecosystem soil respiration along an elevation gradient on Gongga Mountain. *Journal of Mountain Science*, 33, 696–702. [彭亮, 彭尽晖, 孙守琴, 吴艳宏, 何刚 (2015). 贡嘎山生态系统土壤呼吸带谱特征. *山地学报*, 33, 696–702.]
- Raich JW, Nadelhoffer KJ (1989). Belowground carbon allocation in forest ecosystems: global trends. *Ecology*, 70, 1346–1354.
- Shu SM, Zhu WZ, Wang WZ, Jia M, Zhang YY, Sheng ZL (2019). Effects of tree size heterogeneity on carbon sink in old forests. *Forest Ecology and Management*, 432, 637–648.
- Waring RH, Landsberg JJ, Williams M (1998). Net primary production of forests: a constant fraction of gross primary production? *Tree Physiology*, 18, 129–134.
- Williams CA, Collatz GJ, Masek J, Huang C, Goward SN (2014). Impacts of disturbance history on forest carbon stocks and fluxes: merging satellite disturbance mapping with forest inventory data in a carbon cycle model framework. *Remote Sensing of Environment*, 151, 57–71.
- Wu ML (2010). *Structural Equation Model: Operation and Application of AMOS*. Chongqing University Press, Chongqing. [吴明隆 (2010). 结构方程模型: AMOS的操作与应用. 重庆大学出版社, 重庆.]
- Xiang WH, Tian DL, Yan WD (2003). Review of researches on forest biomass and productivity. *Central South Forest Inventory and Planning*, 22(3), 57–64. [项文化, 田大伦, 闫文德 (2003). 森林生物量与生产力研究综述. *中南林业调查规划*, 22(3), 57–64.]
- Yang LD, Wang GX, Yang Y, Cao Y, Li W, Guo JY (2010). Dynamics of litter fall in *Abies fabric* mature forest at Gongga Mountain. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis (Natural Sciences Edition)*, 32, 1163–1167. [羊留冬, 王根绪, 杨燕, 曹洋, 李伟, 郭剑英 (2010). 贡嘎山峨眉冷杉成熟林凋落物量动态研究. *江西农业大学学报*, 32, 1163–1167.]
- Zhang FY, Quan Q, Ma FF, Tian DS, Zhou QP, Niu SL (2019). Differential responses of ecosystem carbon flux components to experimental precipitation gradient in an alpine meadow. *Functional Ecology*, 33, 889–900.
- Zhao G (2015). *The Breathing Dynamics of the Emei Fir Trunks of Gongga Mountain and Its Influence Factors*. Master degree dissertation, University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing. [赵广 (2015). 贡嘎山峨眉冷杉树干呼吸时空动态及其影响因子. 硕士学位论文, 中国科学院大学, 北京.]
- Zhou G, Liu S, Li Z, Zhang D, Tang X, Zhou C, Yan J, Mo J (2006). Old-growth forests can accumulate carbon in soils. *Science*, 314, 1417. DOI: 10.1126/science.1130168.
- Zhou P, Zhu WZ, Luo J, Chen YC, Yang Y, Xie J (2013). Aboveground biomass and carbon storage of typical forest types in Gongga Mountain. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 33, 162–168. [周鹏, 朱万泽, 罗辑, 陈有超, 杨阳, 谢静 (2013). 贡嘎山典型植被地上生物量与碳储量研究. *西北植物学报*, 33, 162–168.]
- Zhou T, Shi PJ, Jia GS, Li XJ, Luo YQ (2010). Spatial patterns of ecosystem carbon residence time in Chinese forests. *Science China Earth Sciences*, 53, 1229–1240.
- Zhu WZ (2013). Advances in the carbon use efficiency of forest. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 1043–1058. [朱万泽 (2013). 森林碳利用效率研究进展. *植物生态学报*, 37, 1043–1058.]
- Zhu WZ (2020). Advances in the carbon sequestration of mature forest. *Scientia Silvae Sinicae*, 56(3), 117–126. [朱万泽 (2020). 成熟森林固碳研究进展. *林业科学*, 56(3), 117–126.]

特邀编委: 汪思龙 编辑: 赵航