

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.

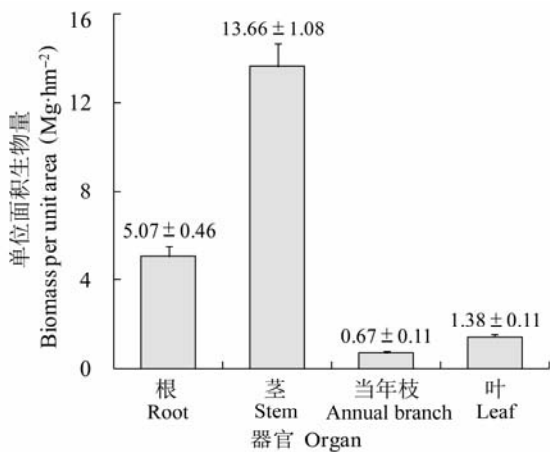


图1 杜鹃灌丛灌木层生物量及其分配(平均值±标准误差)。
Fig. 1 The biomass allocation pattern of the shrub layer in *Rhododendron* shrubland (mean ± SE).

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
直角莢蒾 <i>Viburnum foetidum</i> var. <i>rectangulatum</i>	548	0.57	37.04	0.18
格药枏 <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 folgnieri</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

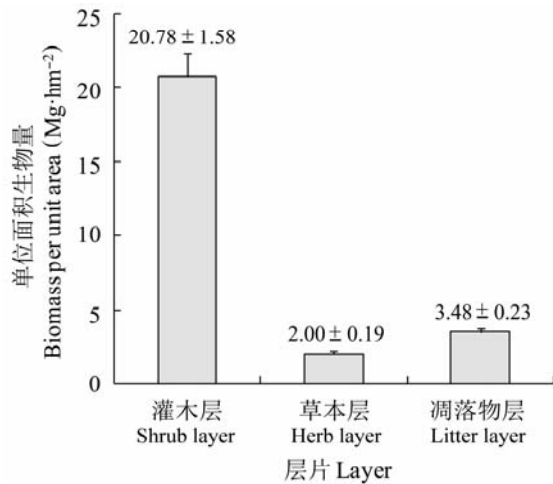


图2 杜鹃灌丛群落生物量在层片间的分配(平均值±标准误差)。

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

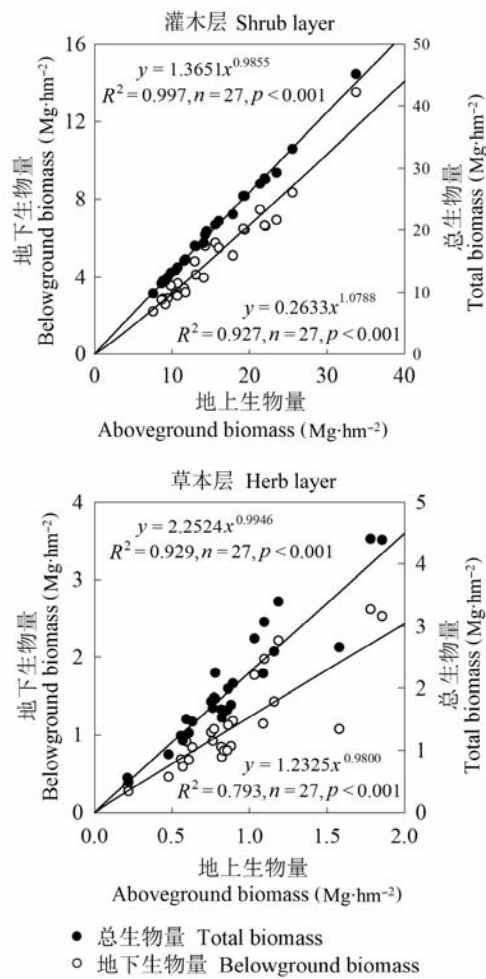


图3 杜鹃灌丛灌木层和草本层地上/地下生物量之间的相关关系。
Fig. 3 The relationship between above- and belowground biomass of the shrub layer and the herb layer in *Rhododendron* shrubland.

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	当年枝碳密度 Annual branch 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	1.56 ± 0.11	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 ± 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 ± 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 topical 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.
- McConnaughay 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) [张蔷, 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



植物生态学报官网



微信订阅号
期刊及学科
相关信息发布



微信服务号
稿件状态查询
全文检索浏览