

海螺沟冰川退缩区原生演替序列植被碳氮储量动态

任亮晶^{1,2}, 商宏莉¹, 罗辑², 刘亭^{1,2}, 孙守琴², 何咏梅²

(1.四川师范大学 生命科学学院, 成都 610101;

2.中国科学院水利部成都山地灾害与环境研究所山地表生过程和生态调控重点实验室, 成都 610041)

摘要:在贡嘎山海螺沟冰川退缩区,对植被原生演替序列,选择冰川退缩后第 5,27,37,47,53,59,87,127,157 年 9 个演替阶段为对象,进行了不同演替阶段的乔木、灌木、草本及植被总体生物量和碳氮储量调查。结果显示:随着演替时间的推进,植被总生物量呈波动性增加,从 0.95 t/hm² 增至 163.79 t/hm²。植被不同层次中,乔木层生物量占活体植物总生物量的比例最大,达 94.5% 以上。不同演替阶段植被碳氮储量的变化与其生物量的变化相似。植被总碳、氮储量从演替初期到顶级群落波动性增加,分别从 0.40 t/hm², 0.01 t/hm² 增至 88.45 t/hm², 1.76 t/hm²。不同演替阶段乔木层碳、氮储量分别为 35.27~99.85 t/hm², 1.11~1.99 t/hm², 占总碳、氮储量的 92.8% 和 93.4% 以上,是不同演替阶段植被碳氮储量的主体。研究表明灌木层和草本层的碳氮储量对植被碳氮总储量的贡献较低。

关键词:生物量; 碳氮储量; 原生演替

中图分类号:S718.5

文献标识码:A

文章编号:1005-3409(2020)05-0032-06

Dynamic of Carbon and Nitrogen Storage Along a Primary Succession Chronosequence in the Foreland of Hailuoguo Glacier

REN Liangjing^{1,2}, SHANG Hongli¹, LUO Ji², LIU Ting^{1,2}, SUN Shouqin², HE Yongmei²

(1.College of Life Sciences, Sichuan Normal University, Chengdu 610101,

China; 2.Key Laboratory of Mountain Surface Processes and Ecological Regulation,

Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China)

Abstract: The dynamics of vegetational biomass and the carbon and nitrogen storage along the successional chronosequence in the foreland of Hailuoguo Glacier were investigated. The results showed that the total plant biomass presented the volatile increase with the successional process, increased from 0.95 t/hm² to 163.79 t/hm²; as the most important components of the ecosystem, trees contributed more than 94.5% of the living plant biomass; vegetation carbon and nitrogen storage increased from 0.40 t/hm² and 0.01 t/hm² in the early succession stage, to 88.45 t/hm² and 1.76 t/hm² in the late succession stage, respectively; the storage of carbon and nitrogen in trees was 35.27~99.85 t/hm² and 1.11~1.99 t/hm², respectively, accounting for 92.8% and 93.4% of the total vegetation carbon and nitrogen pools, respectively. The carbon reserves of shrub and herbaceous layer contributed less to the total carbon and nitrogen reserves of vegetation.

Keywords: biomass; carbon and nitrogen storage; primary succession

随着全球变化的加剧和人类活动的增加,冰川不断退缩,形成了大量裸露的地表^[1-2]。同一区域不同地段冰川退化后的裸地由于裸露的时间呈有规律的变化,能够形成从裸地到先锋群落再到顶级群落完整的植被演替序列^[3-4]。冰川退缩后自然演替形成的森林群落虽然占总森林面积的比例不大,但不同演替阶段植被群落的变化反映了生态系统结构和功能形成

的过程,因此对研究植被发育和生态系统演化过程具有重要意义。

海螺沟冰川(102°0'E, 29°34'N)位于青藏高原东南缘贡嘎山东坡,是贡嘎山地区的代表性冰川。自小冰期以来,海螺沟冰川逐步退缩,其变化趋势同青藏高原和世界上其他地区冰川的变化具有相对一致性^[5]。该区域近百多年来大约退缩了 2 km,形成的

收稿日期:2019-11-09

修回日期:2019-11-22

资助项目:国家自然科学基金“海螺沟冰川退缩区植被原生演替过程中内生固氮植物的驱动作用研究”(41877347)

第一作者:任亮晶(1995—),女,甘肃张掖人,硕士研究生,主要从事植物生态学研究。E-mail:794092675@qq.com

通信作者:商宏莉(1965—),女,四川内江人,硕士,副教授,主要从事植物生态学研究。E-mail:964734080@qq.com

退缩区平均海拔约 2 800 m,且中间无冰进过程,土壤为连续成土过程,冰川退缩后形成了大量原生裸地。经过百余年的演替,在其长达 2 km 的序列范围内形成了一个从裸地到先锋群落、再到云冷杉顶级群落的完整又连续的植被原生演替序列^[6-9]。该区人类活动干扰小,原始状态保持良好,因此是研究植被演替、植被生物量与森林碳氮动态的理想场所^[10]。

本研究通过空间代替法,结合野外调查和室内分析,对海螺沟冰川退缩区植被原生演替序列不同阶段植被的演化及碳氮养分动态进行研究,以期为区域森林生态系统碳氮储量和碳氮循环研究提供基础数据,同时促进对西南森林生态系统发育和演化过程的认识,为区域退化生态系统恢复技术研发提供理论基础和依据^[11]。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

海螺沟冰川退缩区地处青藏高原东缘,四川省甘孜藏族自治州贡嘎山东坡(29°20′—30°20′N,101°30′—102°15′E)。该区域水热状况好,冰川成连续消融状态。气候湿冷,属于山地寒温带气候类型。年均降水量约 1 500~1 900 mm,空气相对湿度大。年均温约 5~8℃,1 月均温最低(−4.38℃),7 月均温最高(11.9℃)^[12]。土壤质地普遍疏松、粗糙,主要是砾石和砂质等新生体,黏粒含量低,硅铝和硅铝铁率较高。植被演替后期,土壤中营养元素含量增加,土壤逐渐向山地暗棕壤发育。冰川退缩区在其长达 2 km 的演替序列内,植被

类型经历了裸地、草地、先锋植物、落叶阔叶林、针阔叶混交林到顶极群落的暗针叶林的演替过程。其中先锋植物阶段的主要物种包括苔藓(*Bryophyta*)、黄芪(*Astragalus membranaceus* (Fisch.) Bunge)、冬瓜杨(*Populus purdomii*)、沙棘(*Hippophae rhamnoides*)、柳树(*Salix rehderiana* Schneid),落叶阔叶林主要由冬瓜杨(*Populus purdomii*)、沙棘(*Hippophae rhamnoides*)、柳树(*Salix rehderiana* Schneid)组成,冬瓜杨(*Populus purdomii* var. *purdomii*)、糙皮桦(*Betula albo-sinensis* Burk. Var)、色木槭(*Acer serrulatum*),峨眉冷杉(*Abies fabri*)共同形成针阔叶混交林,随着冰川退却,最终形成了云冷杉顶极群落的暗针叶林^[13]。根据植被特征,该区植被演化过程可分为 9 个阶段(表 1)。

1.2 野外调查

2017 年 8 月,分别于上述 9 个演替阶段设置样地。在每个演替阶段随机设置 3 个乔木(10 m×10 m)样方,用 GPS 测量样方的经纬度、海拔。分别采用树木测高仪和卷尺测定样方内所有乔木的树高和胸径。根据胸径大小选取样木,测定样木树干、树根、枝和叶的鲜重。在每个乔木样方内随机设置灌木(3 m×3 m)和草本(1 m×1 m)小样方各 3 个,记录小样方内所有灌木和草本植物的种名、株数、盖度和高度。采用“收获法”测定灌木的树干、叶、枝及草本地上部分鲜重。所有物种地下部分(树根)进行全挖处理,测定根的鲜重^[14-16]。将植物各器官分别混匀取样,每个样品取鲜重 300~500 g 的 3 个重复分析样品,用于测定碳氮含量。

表 1 样地基本信息统计

演替 阶段	演替 时间	海拔/m	密度/ (株·hm ^{−2})	主要树种
2012 年	第 5 年	2974		苔藓、黄芪、冬瓜杨、柳树、沙棘幼苗
1990 年	第 27 年	2955	4100	冬瓜杨、柳树、沙棘幼树
1980 年	第 37 年	2949	3300	冬瓜杨、柳树、沙棘小树、桦树、冷杉幼苗
1970 年	第 47 年	2902	3400	冬瓜杨、柳树、沙棘中大树、桦树、冷杉幼树
1966 年	第 53 年	2934	1550	冬瓜杨、柳树、沙棘大树、桦树、冷杉、杜鹃灌木
1958 年	第 59 年	2897	1000	冬瓜杨大树、云冷杉中树、杜鹃、荚迷、花楸灌木
1930 年	第 87 年	2867	1267	冬瓜杨、桦树、云冷杉大树、色木槭、花楸、杜鹃小树
1890 年	第 127 年	2832	1300	桦树、云冷杉、色木槭大树
1860 年	第 157 年	2820	1200	云冷杉顶极群落

1.3 生物量估算

乔木层各器官及单株总生物量根据刘亨等^[17]的生物量方程进行估算。灌木层和草本层生物量根据烘干样品的干重,计算含水率,然后分别计算出灌木层和草本层地上、地下干重。灌草生物量分别为相应群落地上、地下干重的总和。

1.4 碳氮含量的测定

将采集的样品洗净、60℃ 烘干至恒重,用植物粉

碎机进行粉碎,过 100 目筛后装瓶备用。植物各器官碳氮含量用元素分析仪(德国 Elementar 公司 vario MACRO cube)测定。

1.5 碳氮储量估算方法

乔木层碳氮储量根据各器官生物量和碳含量进行计算。即将同一样地相同树木枝、叶、干、根生物量对应累加,得到样地乔木层的枝、叶、干、根生物量,然后乘以各树种对应器官的碳、氮含量,不同器官的碳、氮储量相

加,即样地乔木层碳、氮储量。计算方程如下:

$$Q=B_sC_s+B_bC_b+B_fC_f+B_rC_r$$

式中: Q 表示某一树种碳氮储量(kg/hm^2); B_s, B_b, B_f, B_r 表示干、枝、叶、根的生物量(kg); C_s, C_b, C_f, C_r 表示干、枝、叶、根的碳氮含量(%)。

同样,灌草层碳氮储量根据地上地下部分生物量与相应碳、氮含量的乘积计算,即灌木草本层的碳、氮储量。

$$Q=BC$$

式中: Q 表示灌木草本单位面积碳储量(kg/hm^2); B 表示灌木草本单位面积生物量(kg/hm^2); C 表示灌木草本含碳量。

植被生物量和碳氮储量在不同演替阶段间的差异采用单因素方差分析(One-way ANOVA)和

Tukey 检验进行分析。所有数据统计分析均采用 SPSS 18.0 完成。

2 结果与分析

2.1 演替区植被生物量动态

演替初期(第 5 年),植被生物量小(表 2),仅 $0.95 \text{ t}/\text{hm}^2$;随着演替时间的推进,植被生物量总体上逐渐增加,最大值出现在第 87 年,达 $207.80 \text{ t}/\text{hm}^2$;演替阶段到第 127 年和 157 年时,植被生物量略有降低,分别是 $135.44 \text{ t}/\text{hm}^2, 163.79 \text{ t}/\text{hm}^2$ 。演替初期植被以草本和沙棘、柳树小苗为主;随着植被的发展,生态系统不同类群中,乔木占活体植物生物量的比例最大,达到 94.5%以上,成为植被生物量的主体。在不同演替阶段中,乔木层、灌木层、草本层生物量均存在显著性差异($p<0.05$)。

表 2 不同演替阶段植被生物量构成

演替 阶段	演替 时间	乔木层		灌木层		草本层		总生物量/ ($\text{t} \cdot \text{hm}^{-2}$)
		生物量/ ($\text{t} \cdot \text{hm}^{-2}$)	比例/ %	生物量/ ($\text{t} \cdot \text{hm}^{-2}$)	比例/ %	生物量/ ($\text{t} \cdot \text{hm}^{-2}$)	比例/ %	
2012 年	第 5 年	—	—	0.21 e	22.1	0.74c	77.9	0.95e
1990 年	第 27 年	—	—	93.84a	99.7	0.31d	0.3	94.15d
1980 年	第 37 年	117.85d	98.3	0.47 e	0.4	1.60a	1.3	119.92c
1970 年	第 47 年	92.77e	98.4	0.79 e	0.8	0.78c	0.8	94.34d
1964 年	第 53 年	80.52f	95.3	2.78d	3.3	1.20b	1.4	84.51d
1958 年	第 59 年	102.17e	96.0	3.33d	3.2	0.89c	0.8	106.39c
1930 年	第 87 年	206.90a	99.6	0.73 e	0.3	0.17d	0.1	207.80a
1890 年	第 127 年	128.01c	94.5	7.17b	5.3	0.26d	0.2	135.44c
1860 年	第 157 年	158.84b	97.0	4.58c	2.8	0.38d	0.2	163.79b

注:同列不同小写字母表示不同年份同一类群存在显著性差异($p<0.05$)。

2.2 植物碳氮含量及在物种不同器官间的分配

乔木叶、根、树干碳氮含量分别介于 39.6%~50.2%和 0.5%~3.7%,灌木不同器官碳氮含量分别介于 40.9%~47.9%和 0.5%~2.6%;碳氮含量变异系数分别在 0.9%~7.8%和 15.3%~83.8%。乔木树种中,峨眉冷杉平均碳含量最高($48.8 \pm 1.2\%$),其中叶碳含量达到 $50.2 \pm 2.9\%$;冬瓜杨平均碳含量最低($43.44 \pm 3.4\%$),其根碳含量仅 $39.6 \pm 4.4\%$;柳树($46.2 \pm 2.5\%$)和沙棘($46.5 \pm 2.2\%$)碳含量差异不大;不同物种树干碳含量无显著差异,不同树种间碳含量差异主要体现在叶和根。几个物种中,沙棘氮含量远高于其他物种,为 $2.72 \pm 0.9\%$,其中叶氮含量高达 $3.7 \pm 0.5\%$;分别是冬瓜杨、柳树和峨眉冷杉氮含量的 2.2 倍、2.3 倍和 2.9 倍。灌木碳含量大小为茶藨子>杜鹃>青莢叶>山梅花>花楸>臭樱>荚蒾,氮含量大小为青莢叶>山梅花>茶藨子>花楸>臭樱>荚蒾>杜鹃。草本植物地上和地下部分碳含量分别为 $42.0 \pm 4.6\%$ 和 $42.3 \pm 4.7\%$,地上和地下部分氮含量分别

为 $1.8 \pm 0.7\%$ 和 $1.0 \pm 0.4\%$ 。乔木碳氮含量总体上高于灌木和草本植物,但其 C/N 低于灌木。

方差分析表明,冰川退缩区植物物种中,仅冬瓜杨、杜鹃和青夹叶碳含量在不同器官间表现出了显著性差异(表 3),根与叶和干相比具有较低的碳含量($p<0.05$)。相反,氮在大部分物种的不同器官间均表现出了显著的差别,无论是乔木还是灌木,所有物种叶氮含量均显著高于干和根。不同物种中,冬瓜杨和青莢叶叶、干、根不同器官碳含量变异系数最大,分别为 7.8%和 7.7%;柳树、沙棘、山梅花和杜鹃不同器官碳含量变异系数在 4.4%~5.6%;荚蒾、茶藨子和臭樱不同器官碳含量变异系数在 1.4%~1.7%;花楸变异系数最小,为 0.9%。同时,冬瓜杨、柳树、山梅花和花楸不同器官氮含量变异系数最大,为 80%以上;荚蒾和青莢叶的叶、干、根氮含量变异系数在 70%以上;杜鹃变异不同器官氮含量系数最低,为 15.3%。

与植物不同器官间碳氮含量形成对比的是,物种不

同器官间碳氮分配率总体上表现出树干>叶>根的趋势(表 4)。树干作为碳氮储存的主体,其碳氮分配率分别在 72.8%和 59.3%以上,其中冬瓜杨树干碳分配率甚至达到 85.7%,峨眉冷杉树干氮分配率达到 83.0%。

表 3 优势物种碳氮含量

元素	物种	叶	树干	根	均值	变异系数
C/%	冬瓜杨	44.9(3.1)abABC	45.8(3.2)aA	39.6(4.4)bB	43.4(3.4)	7.8
	峨眉冷杉	50.2(2.9)aA	48.1(2.1)aA	48.2(1.6)aA	48.8(1.2)	2.4
	柳树	47.9(2.9)aAB	47.3(3.1)aA	43.3(4.2)aAB	46.2(2.5)	5.3
	沙棘	47.7(2.9)aAB	47.8(2.9)aA	44.0(3.1)aAB	46.5(2.2)	4.6
	花楸	43.1(2.6)aBC	43.4(2.0)aA	42.6(2.2)aAB	43.0(0.4)	0.9
	山梅花	41.8(1.8)aC	45.8(2.4)aA	44.5(2.7)aAB	44.0(2.1)	4.7
	荚蒾	42.4(2.7)aC	43.4(1.8)aA	42.1(1.9)aAB	42.6(0.7)	1.7
	杜鹃	47.9(1.7)aAB	44.5(1.4)abA	43.3(2.2)bAB	45.2(2.4)	5.3
	茶藨子	46.3(0.6)aABC	45.6(3.3)aA	45.0(2.0)aAB	45.7(0.7)	1.4
	臭樱	42.1(1.3)aC	43.3(1.8)aA	42.8(2.3)aAB	42.7(0.6)	1.4
	青莢叶	40.9(3.3)aC	47.5(0.4)abA	46.0(1.3)bAB	44.8(3.5)	7.7
	草本平均	42.0(4.6)		42.3(4.7)	42.1(0.3)	0.7
	冬瓜杨	2.4(0.4)aBC	0.8(0.3)bBC	0.6(0.3)bBC	1.3(1.0)	80.8
N/%	峨眉冷杉	1.4(0.2)aCD	0.9(0.1)bBC	0.5(0.1)cC	0.9(0.4)	47.4
	柳树	2.3(0.5)ABCD	0.8(0.2)bBC	0.5(0.1)bC	1.2(1.0)	81.9
	沙棘	3.7(0.5)aA	2.2(0.3)bA	2.3(0.2)bA	2.7(0.9)	32.6
	花楸	1.9(0.1)ABCD	0.5(0.1)bBC	0.5(0.1)bC	1.0(0.8)	83.8
	山梅花	2.6(0.7)aB	0.7(0)bBC	0.7(0.1)bBC	1.3(1.1)	82.0
	荚蒾	1.7(0.1)ABCD	0.5(0)bC	0.6(0)bBC	0.9(0.7)	71.1
	杜鹃	1.1(0.6)aD	0.8(0)aC	1.0(0.1)aB	0.9(0.1)	15.3
	茶藨子	1.9(0.2)ABCD	0.7(0.1)bBC	0.7(0.1)bBC	1.1(0.7)	63.6
	臭樱	1.8(0.1)ABCD	0.7(0.1)bBC	0.6(0)bBC	1.0(0.7)	63.7
	青莢叶	2.5(0.7)aBC	1.0(0.2)bB	0.7(0)bBC	1.4(1.0)	70.1
	草本平均	1.8(0.7)		1.0(0.4)	1.4(0.6)	40.0
	乔木	19.3	41.0	45.6	35.3	
C/N	灌木	22.7	63.1	65.7	50.5	
	草本	35.6		41.9	29.9	

注:表中数值采用“平均值(标准差)”的模式,同行不同小写字母表示同一物种不同器官含量存在显著性差异($p<0.05$),同列不同大写字母表示不同物种的相同器官含量存在显著性差异($p<0.05$)。

表 4 不同物种碳氮分配特征

元素	叶		树干		根	
	C/%	N/%	C/%	N/%	C/%	N/%
冬瓜杨	3.1	9.4	85.7	81.1	11.2	9.5
峨眉冷杉	5.4	8.2	79.5	83.0	15.2	8.8
柳树	6.5	17.5	78.0	72.9	15.6	9.6
沙棘	9.3	15.0	80.6	74.4	10.1	10.6
花楸	4.2	13.8	86.3	78.0	9.6	8.1
山梅花	7.0	23.6	75.6	60.7	17.4	15.6
荚蒾	8.2	22.5	72.8	59.3	19.0	18.2
杜鹃	6.6	7.9	79.6	75.7	13.8	16.4
茶藨子	7.8	18.3	74.6	66.3	17.6	15.4
臭樱	5.7	13.4	80.8	76.8	13.5	9.8
青莢叶	6.0	16.1	78.3	74.2	15.7	9.8

2.3 不同演替阶段植被碳氮储量动态

植被演替早期(第 5 年),退缩区内植被以草本和

柳树、沙棘幼树为主,植被碳储量仅 0.40 t/hm²,氮储量仅 0.01 t/hm²;27 年后逐渐过渡到小树阶段,只有灌木层和草本层,灌木层为演替前期森林碳氮储量的主体。随着演替的推进,植被碳氮储量波动性增加,第 87 年达到最大值,分别为 102.31 t/hm²,2.05 t/hm²。演替时间继续增加时,植被碳氮储量略有下降,第 157 年碳氮储量分别达到 88.45 t/hm²,1.76 t/hm²(表 5,表 6)。演替中后期,乔木成为植被生态系统的主体,其碳氮储量分别占植被碳氮总储量的 92.8%和 93.4%以上;灌木和草本碳氮储量占总碳氮储量的很小部分,灌木占总碳储量的 1.6%~6.5%,占总氮储量的 1.0%~6.2%;草本占总碳储量的 0.1%~1.9%,总氮储量的 0.1%~2.2%。演替中后期,不同植被层碳氮储量表现为乔木层>灌木层>草本层。

表 5 不同演替阶段植被碳储量及其分配比例

演替 阶段	演替 时间	乔木层		灌木层		草本层		合计
		C 储量/	比例	C 储量/	比例	C 储量/	比例	
		(t · hm ⁻²)	/ %	(t · hm ⁻²)	/ %	(t · hm ⁻²)	/ %	
2012 年	第 5 年	—	—	0.29g	72.9	0.11b	27.1	0.40g
1990 年	第 27 年	—	—	1.89d	93.6	0.13c	6.4	2.02f
1980 年	第 37 年	35.44e	95.2	1.10e	3.0	0.67a	1.8	37.21de
1970 年	第 47 年	39.63de	97.6	0.66f	1.6	0.33b	0.8	40.62de
1964 年	第 53 年	35.27e	95.7	0.90ef	2.4	0.70a	1.9	36.88e
1958 年	第 59 年	46.25d	92.8	3.23b	6.5	0.37b	0.7	49.85cd
1930 年	第 87 年	99.85a	97.6	2.38c	2.3	0.07c	0.1	102.31a
1890 年	第 127 年	59.08c	94.7	3.20b	5.1	0.11c	0.2	62.38c
1860 年	第 157 年	83.88b	94.8	4.41a	5.0	0.16c	0.2	88.45b

注：同列不同小写字母表示存在显著性差异，下表同。

表 6 不同演替阶段植被氮储量及其分配比例

演替 阶段	演替 时间	乔木层		灌木层		草本层		合计
		C 储量/	比例	C 储量/	比例	C 储量/	比例	
		(t · hm ⁻²)	/ %	(t · hm ⁻²)	/ %	(t · hm ⁻²)	/ %	
2012 年	第 5 年	—	—	0.01e	85.7	0.01a	14.3	0.01d
1990 年	第 27 年	—	—	0.05cd	90.4	0.01a	9.6	0.05cd
1980 年	第 37 年	1.68ab	97.0	0.03de	1.6	0.03a	1.4	1.73ab
1970 年	第 47 年	1.56ab	98.2	0.02e	1.0	0.01a	0.8	1.59ab
1964 年	第 53 年	1.11bc	95.9	0.02de	1.9	0.03a	2.2	1.16bc
1958 年	第 59 年	1.32ab	93.4	0.08b	5.7	0.01a	0.9	1.41ab
1930 年	第 87 年	1.99a	97.0	0.06bc	2.9	0.01a	0.1	2.05a
1890 年	第 127 年	1.28ab	93.9	0.08b	5.8	0.01a	0.3	1.36ab
1860 年	第 157 年	1.65ab	93.5	0.11a	6.2	0.01a	0.3	1.76ab

3 讨论

随着冰川退缩区水热条件、土壤环境的改变和植被原生演替的顺向发展,物种丰富度逐渐增大^[18]。而植被生物量分配特征则主要受到其生活型和生态位的影响。本研究表明,冰川退缩裸地上的植被原生演替过程中,不同阶段的植被生物量具有显著差异。演替初期以先锋物种为主的植被生物量很低,随着演替时间的推进,植物种类增加,群落生物量总体上逐渐增加,这与杨清培等^[19]对 3 个演替阶段上的南亚热带森林研究结果相同。然而,原生演替过程中植被生物量并不是呈线性增加,相反具有一定的波动性。本研究中植被生物量最大值出现在第 87 年左右,该演替阶段物种多样性最高,形成以冬瓜杨和峨眉冷杉为主的优势种群。演替继续推进时,生物量有一定程度的下降;说明了植被发展到一定程度时较强的自疏作用。在整个演替序列上,乔木层生物量与总生物量增长方式相同,在总生物量中占绝对优势,灌木层和草本层贡献率较低。

演替序列上,不同植被层、不同树种、同一树种的不同器官碳含量具有明显差异。乔木种类中,峨眉冷

杉碳含量明显高于其他物种,因为在演替中后期,峨眉冷杉较其他物种生长速度快,数量上升,相同演替阶段内积累的生物量更多,碳含量也越高。相反,沙棘氮含量较高,其原因是沙棘属于固氮植物,能进行共生固氮和氮同化^[20],氮含量最高。灌木、草本对碳氮含量贡献率低。各器官碳氮含量变化无明显规律。乔木种类中,叶的碳氮含量最高,均超过生态系统植物叶的碳氮含量平均值^[21-22],因为树叶通过叶绿体进行光合作用储存碳氮等有机物^[23],其碳氮含量最高。根的碳氮含量最低。植物各器官的 C/N 中,根的 C/N 最大,树叶的最小,表明植被所处的生境状况良好^[24],有利于演替序列上植被碳氮含量的积累。总体上,植被层 C/N 顺序是灌木>乔木>草本。

演替区各阶段群落碳储量的增长方式与生物量增长方式相似,呈波动性增长。其中乔木层碳氮储量最高,在各阶段活体植物碳氮储量中所占比例最大。可见,乔木层是不同演替阶段碳氮储量的主体部分,乔木层碳氮储量的增加是导致群落总碳氮随演替进行不断增加的主要原因。灌木层碳氮储量次之,草本层碳氮储量增长不明显。这与王博等^[25]对库布奇东段荒漠生态系统从流动沙地到固定沙地 5 个不同的

植被恢复演替阶段的碳氮储量的研究、杨丽韞等^[26]对 3 个不同演替阶段的白山原始阔叶红松林碳氮储量的研究结果相一致。在整个演替序列上,由于受到森林植被生活型和生态位的影响^[27],初期,草本层提供总碳氮储量。随着演替的进行,乔灌木迅速增加,碳氮储量不断增长,而草本层碳氮储量贡献率极低,呈下降趋势。一段时间后,灌木层由于资源和空间有限,开始种内种间斗争,碳氮储量有所下降。演替后期,部分乔木树种由于受气候变暖的影响,会迁移到温带或高海拔的地方^[28-30],灌木数量上升,碳氮储量增加。乔木层碳氮储量一直处于上升阶段,在森林碳氮储量中占绝对优势。

研究演替序列碳氮储量动态变化,了解不同树种的相互关系,对生态系统稳定和植被恢复有一定的影响。由于海螺沟冰川退缩区对生态环境、气温与降水有很强的依赖性,群落组成复杂,缺乏对地被层、枯落物层,和土壤层的碳氮储量的研究。因此,该区森林生态系统总碳氮储量还需进一步完善。

4 结 论

植被原生演替是植物群落更替的过程。本研究表明,随着演替的进行,群落结构发生明显变化,冰川退缩区植被生物量不断累积;原生演替过程中植被总生物量呈波动性上升趋势。植被生物量在冰川退缩后的第 87 年达到最高,为 207.80 t/hm²;随着演替的继续进行,植被生物量略有下降。植被演替早期阶段,灌丛占据主要地位,演替中后期乔木与灌木和草本层相比始终占据着主要地位,生物量整体表现为乔木层>灌木层>草本层。演替序列上植物树干碳及叶氮含量较高,根系碳氮含量较低,但碳氮均主要累积在树干上。植被碳氮储量随演替的推进不断累积,其中乔木层是演替中后期植被碳氮累积的主体,其碳氮储量占植被总碳氮储量的 92.8%以上。

参考文献:

- [1] 高杨,李滨,冯振,等.全球气候变化与地质灾害响应分析[J].地质力学学报,2017,23(1):65-77.
- [2] Fischer L, Purves R S, Huggel C, et al. On the influence of topographic, geological and cryospheric factors on rock avalanches and rockfalls in high-mountain areas [J]. Natural Hazards and Earth System Sciences, 2012,12(1):241-254.
- [3] 常丽,何元庆,杨太保,等.玉龙雪山白水 1 号冰川退缩迹地的植被演替[J].生态学报,2013,33(8):2463-2473.
- [4] 许中旗,李文华,鲍维楷,等.植被原生演替研究进展[J].生态学报,2005,25(12):3383-3389.
- [5] 苏珍,刘宗香,王文梯,等.青藏高原冰川对气候变化的响应及趋势预测[J].地球科学进展,1999,14(6):607-612.
- [6] 杨丹丹,罗辑,余佳,等.贡嘎山海螺沟冰川退缩区原生演替序列植被生物量动态[J].生态环境学报,2015,24(11):1843-1850.
- [7] 陈富斌,罗辑.贡嘎山高山生态环境研究.第 2 卷[M].北京:气象出版社,1998.
- [8] He L, Tang Y. Soil development along primary succession sequences on moraines of Hailuoguo Glacier, Gongga Mountain, Sichuan, China[J]. Catena, 2008,72(2):0-269.
- [9] 罗辑.贡嘎山东坡植被原生演替的种间协变[J].山地研究,1996,14(4):235-238.
- [10] 周鹏,朱万泽,罗辑,等.贡嘎山典型植被地上生物量与碳储量研究[J].西北植物学报,2013,33(1):162-168.
- [11] 黄从德,张健,杨万勤,等.四川人工林生态系统碳储量特征[J].应用生态学报,2008,19(8):1644-1650.
- [12] 李霞,杨太保,田洪阵,等.贡嘎山近 40 年冰川对气候变化的响应[J].水土保持研究,2013,20(6):125-129.
- [13] 李逊,熊尚发.贡嘎山海螺沟冰川退却迹地植被原生演替[J].山地研究,1995,13(2):109-115.
- [14] 林婉奇,余汉基,薛立.韶关市小坑林场山杜英幼林植被层生物量和碳储量的分配格局[J].生态环境学报,2019,28(1):83-89.
- [15] 陈婷,温远光,孙永萍,等.连栽桉树人工林生物量和生产力的初步研究[J].广西林业科学,2005,34(1):8-12.
- [16] 侯芳,王克勤,宋娅丽,等.滇中亚高山典型森林林下植被碳氮储量及其分配格局[J].水土保持研究,2019,26(1):61-68.
- [17] 刘亨,商宏莉,罗辑,等.贡嘎山海螺沟冰川退缩区 4 种常见树种的异速生长方程[J].西南农业学报,2019,32(4):922-928.
- [18] 文丽,宋同清,杜虎,等.中国西南喀斯特植物群落演替特征及驱动机制[J].生态学报,2015,35(17):5822-5833.
- [19] 杨清培,李鸣光,王伯荪,等.粤西南亚热带森林演替过程中的生物量与净第一性生产力动态[J].应用生态学报,2003,14(12):2136-2140.
- [20] 林美珍,张吉科,张国伟,等.论沙棘根系与功能Ⅲ:共生固氮机理、条件与初级氮代谢[J].沙棘,2006,19(3):7-14.
- [21] Elser J J, Stemer R W, Gorokhova E, et al. Biological stoichiometry from genes to ecosystems[J]. Ecology Letters, 2000,3(6):540-550.
- [22] 贺金生,韩兴国.生态化学计量学:探索从个体到生态系统的统一化理论[J].植物生态学报,2010,34(1):2-6.
- [23] 王金亮,王小花,岳彩荣,等.滇西北香格里拉森林 4 个建群种的含碳率[J].生态环境学报,2012,21(4):613-619.
- [24] 杨丽丽,王彦辉,文仕知,等.六盘山 4 种森林生态系统的碳氮储量、组成及分布特征[J].生态学报,2015,35(15):5215-5227.

- 子的关系[J].浙江农林大学学报,2017,20(2):119-123.
- [3] 杨满元,杨宁.紫色土丘陵坡地不同植被类型土壤活性有机碳组分的比较[J].草地学报,2018,26(2):380-385.
- [4] 张英英,蔡立群,武均,等.不同耕作措施下陇中黄土高原旱作农田土壤活性有机碳组分及其与酶活性间的关系[J].干旱地区农业研究,2017,35(1):1-7.
- [5] 辜翔,张仕吉,项文化,等.中亚热带 4 种森林类型土壤活性有机碳的季节动态特征[J].植物生态学报,2016,40(10):1064-1076.
- [6] 胡乃娟,韩新忠,杨敏芳,等.秸秆还田对稻麦轮作农田活性有机碳组分含量,酶活性及产量的短期[J].植物与营养肥料学报,2015,21(2):371-377.
- [7] 周伟,吴红慧,张运龙,等.土壤活性有机碳测定方法的改良[J].土壤通报,2019,50(1):70-75.
- [8] 肖烨,黄志刚,武海涛,等.三江平原不同湿地类型土壤活性有机碳组分及含量差异[J].生态学报,2015,35(23):7625-7633.
- [9] 田慎重,郭洪海,董晓霞,等.耕作方式转变和秸秆还田对土壤活性有机碳的影响[J].农业工程学报,2016,32(2):39-45.
- [10] 刘春增,常单娜,李本银,等.种植翻压紫云英配施化肥对稻田土壤活性有机碳氮的影响[J].土壤学报,2017,54(3):657-669.
- [11] 姜培坤,徐秋芳,杨芳,雷竹土壤水溶性有机碳及其与重金属的关系[J].浙江农林大学学报,2017,20(1):8-11.
- [12] 陈孝杨,周育智,严家平,等.覆土厚度对煤矿石充填重构土壤活性有机碳分布的影响[J].煤炭学报,2016,41(5):1236-1243.
- [13] 王月玲,耿增超,尚杰,等.施用生物炭后壤土土壤有机碳,氮及碳库管理指数的变化[J].农业环境科学学报,2016,35(3):532-539.
- [14] 陈璟,杨宁.衡阳紫色土丘陵坡地植被恢复对土壤活性有机碳库的影响[J].热带亚热带植物学报,2016,24(5):568-576.
- [15] 方晰,田大伦,项文化,等.杉木人工林土壤有机碳的垂直分布特征[J].浙江农林大学学报,2017,21(4):418-423.
- [16] 张雨洁,王斌,李正才,等.天然次生林改造成香榧林对土壤活性有机碳的影响[J].生态环境学报,2019,28(4):709-714.
- [17] 李正才,傅懋毅,杨校生.经营干扰对森林土壤有机碳的影响研究概述[J].浙江农林大学学报,2017,22(4):469-474.
- [18] 董扬红,曾全超,安韶山,等.黄土高原不同林型植被对土壤活性有机碳及腐殖质的影响[J].水土保持学报,2015,29(1):143-148.
- [19] 蒲玉琳,叶春,张世熔,等.若尔盖沙化草地不同生态恢复模式土壤活性有机碳及碳库管理指数变化[J].生态学报,2017,37(2):367-377.
- [20] 王明友,井大炜,张红,等.蚯蚓粪对豇豆土壤活性有机碳及微生物活性的影响[J].核农学报,2016,30(7):1404-1410.
- [21] 井大炜,邢尚军,刘方春,等.配施味精废浆促进杨树生长提高土壤活性有机碳及碳库管理指数[J].农业工程学报,2016,32(1):124-131.

(上接第 37 页)

- [25] 王博,段玉玺,王伟峰,等.库布齐东段不同植被恢复阶段荒漠生态系统碳氮储量及分配格局[J].生态学报,2019,39(7):2470-2480.
- [26] 杨丽韞,罗天祥,吴松涛.长白山原始阔叶红松林不同演替阶段地下生物量与碳、氮贮量的比较[J].应用生态学报,2005,16(7):1195-1199.
- [27] 付为国,李萍萍,卞新民,等.镇江内江河漫滩草地植物群落演替过程中优势种间的竞争特性[J].中国草地学报,2006,28(6):24-28.
- [28] McSenney D W, Pedlar J H, Lawrence K, et al. Potential impacts of climate change on the distribution of North American trees[J]. Bioscience, 2007, 57(11): 939-948.
- [29] 霍常富,程根伟,鲁旭阳,等.气候变化对贡嘎山森林原生演替影响的模拟研究[J].北京林业大学学报,2010,32(1):1-6.
- [30] Lenoir J, Gegout J C, Marquetp A, et al. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century[J]. Science, 2008,320(5884):1768-1771.