

# 增温对鼎湖山混交林中 4 种优势树种生物量分配和养分积累的影响

谭钠丹<sup>1,2</sup>, 李旭<sup>1</sup>, 吴婷<sup>1</sup>, 列志旻<sup>1</sup>, 刘旭军<sup>1</sup>, 刘世忠<sup>1</sup>, 陈平<sup>2</sup>, 刘菊秀<sup>1\*</sup>

(1. 中国科学院华南植物园退化生态系统植被恢复与管理重点实验室, 广州 510650; 2. 仲恺农业工程学院, 广州 510225)

**摘要:** 为了解未来全球变暖对南亚热带森林生态系统物种组成的影响, 在广东鼎湖山采用沿海海拔梯度垂直移位的方法, 研究了模拟增温对木荷(*Schima superba*)、红枝蒲桃(*Syzygium rehderianum*)、红锥(*Castanopsis hystrix*)和马尾松(*Pinus massoniana*)等 4 种优势树种的生物量分配模式和养分(氮和磷)积累的影响。结果表明, 增温使大气平均温度增加(1.28±0.60)°C, 土壤平均温度增加(1.04±0.30)°C; 6 a 长期增温使木荷和马尾松的树高增长率分别显著提高 83.0%和 52.1%, 基径增长率分别显著提高 37.1%和 76.9%, 二者的茎质比都显著增加, 根质比、叶质比和根冠比都显著降低, 养分积累量分别显著增加 100.3%和 185.7%; 但增温对红枝蒲桃和红锥的树高、基径、生物量分配模式和养分积累无显著影响。因此, 6 a 增温对 4 种优势树种生物量分配模式和养分积累的影响具有一定的种间差异, 木荷和马尾松由于生物量和养分积累量较高, 所以在长期增温条件下可能具有较强的适应性, 这种差异可能会对我国南亚热带混交林中的群落结构和功能带来潜在影响。

**关键词:** 移位增温; 生物量分配格局; 植物养分积累; 鼎湖山

doi: 10.11926/jtsb.4325

## Effects of Warming on Biomass Allocation Patterns and Nutrient Accumulations of Four Dominant Tree Species in Mixed Forest of Dinghushan, China

TAN Na-dan<sup>1,2</sup>, LI Xu<sup>1</sup>, WU Ting<sup>1</sup>, LIE Zhi-yang<sup>1</sup>, LIU Xu-jun<sup>1</sup>, LIU Shi-zhong<sup>1</sup>, CHEN Ping<sup>2</sup>, LIU Ju-xiu<sup>1\*</sup>

(1. Center for Plant Ecology, Core Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. Zhongkai University of Agriculture and Engineering, Guangzhou 510225, China)

**Abstract:** In order to understand the effects of future global warming on species composition of forest ecosystems in the south subtropical region, the biomass allocation patterns and nutrient accumulations of four dominant tree species, such as *Schima superba*, *Syzygium rehderianum*, *Castanopsis hystrix* and *Pinus massoniana*, were studied under simulated warming by translocating model forest from high altitude to low altitude in Dinghushan, Guangdong. The results showed that warming increases the average atmospheric temperature by (1.28±0.60)°C, and the average soil temperature by (1.04±0.30)°C. For *Schima superba* and *P. massoniana* under warming for 6 years, the height significantly increased by 83.0% and 52.1%, and basal diameter by 37.1% and 76.9%, respectively, and the stem mass ratio significantly increased, but the ratios of root mass, leaf biomass and root to shoot significantly decreased, as well as nutrient accumulations increased significantly by 100.3% and 185.7%.

收稿日期: 2020-10-22

接受日期: 2021-01-05

基金项目: 广东省重点领域研发计划项目(2020B1111530004); 国家自然科学基金项目(41977287, 41991285); 广州市民生科技攻关项目(201903010021)资助

This work was supported by the Project for Key Research and Development in Guangdong (Grant No. 2020B1111530004), the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 41977287, 41991285), and the Project for Livelihood Science and Technology in Guangzhou City (Grant No. 201903010021).

(作者简介: 谭钠丹, 硕士研究生, 主要从事生态系统生态学研究工作。E-mail: tannd@scbg.ac.cn) All rights reserved. <http://www.cnki.net>

\* 通信作者 Corresponding author. E-mail: ljxiu@scbg.ac.cn

respectively. However, warming had no significant effect on the height, basal diameter, biomass allocation patterns, and nutrient accumulations of *Syzygium rehderianum* and *C. hystrix*. Therefore, the effects of 6-year warming on biomass allocation pattern and nutrient accumulation were different among four dominant tree species. *Schima superba* and *P. massoniana* might have strong adaptability under long-term warming due to their high biomass and nutrient accumulation. These differences might have a potential impact on community structure and function in subtropical mixed forests in China.

**Key words:** Warming; Biomass allocation pattern; Nutrient accumulations; Dinghushan

随着大量化石燃料的燃烧和土地使用的变化,温室气体的浓度急剧增加,导致大气温度显著升高,全球气温较工业革命前已经增加 $1^{\circ}\text{C}$ <sup>[1-3]</sup>。其中热带和亚热带地区增温幅度为 $1.3^{\circ}\text{C} \sim 5.0^{\circ}\text{C}$ ,显著高于全球平均水平<sup>[4]</sup>。森林作为全球陆地生态系统的主体,具有分布广、生产力高及固碳能力强等特点,在陆地碳循环中发挥着重要作用。热带森林的碳储量和净初级生产力在陆地生态系统中的占比更是高达25%和33%,它们拥有丰富的生物多样性,并提供广泛的生态系统服务<sup>[5-6]</sup>。相比于高纬度森林,低纬度森林植被热适应的生态位相对狭窄,由于热带树种可能更容易受到持续变暖的影响,因此对未来全球变暖的适应能力可能远小于高纬度地区<sup>[7-8]</sup>。全球气候变暖必然会对热带森林生态系统造成巨大威胁,因而亟需在热带及亚热带地区开展增温试验<sup>[9-11]</sup>。

各器官之间的生物量分配模式,即叶质比(LMR)、茎质比(SMR)、根质比(RMR)和根冠比(R/S)可以反映植物对资源获取和利用之间的协调配比<sup>[12-13]</sup>。研究表明,增温会改变森林土壤中养分有效性和植物光合速率,进而影响植物生物量积累和植物对养分的吸收及分配<sup>[14-17]</sup>。Yasuaki等报道,当温度升高时,植物的热适应能力和生物量分配模式的可塑性有助于维持其碳平衡<sup>[18]</sup>。有研究表明,植物可通过改变生物量分配模式来提高获取各种资源的能力,以满足在增温条件下增长的生长速率<sup>[19-20]</sup>。不同植物的生物量变化对增温的响应也不同,增温显著增加了山油麻(*Trema dielsiana*)的树高和生物量<sup>[21]</sup>;曾贞等<sup>[22]</sup>报道增温不改变桑树(*Morus alba*)幼苗的生物量;也有研究表明,增温会降低植物生物量<sup>[23]</sup>。增温对植物生物量的影响还与增温时间有关,短期增温和长期增温对植物生物量的影响不一致<sup>[24-27]</sup>。养分积累量与植物自身的生长状况紧密相关,是植物生长潜力的重要指标<sup>[28-29]</sup>。由于气候变暖而引起的植物生物量和养分吸收能力的变

化将直接影响其养分积累量<sup>[30-32]</sup>,从而进一步影响植物生长。目前有关植物养分积累量对增温响应机理的研究相对较少,且多数是基于中高纬度地区和农田<sup>[33-35]</sup>,给研究结果带来很大的限制性,前期的研究结果能否应用到低纬度森林中还无法验证。

我国亚热带森林被称为“北回归线荒漠带上的绿洲”,分布着世界上现存面积最大、最典型的常绿阔叶林。针阔叶混交林是我国南亚热带针叶林向地带性常绿阔叶林演替的中间林分类型,也是我国南亚热带地区主要林分类型,其中木荷(*Schima superba*)、红枝蒲桃(*Syzygium rehderianum*)、红锥(*Castanopsis hystrix*)和马尾松(*Pinus massoniana*)等为优势种。本文通过垂直移位增温试验探究长期增温对这4种南亚热带优势树种生物量分配和养分积累量变化的影响,并试图揭示植物生物量分配与其养分积累量对增温的响应机制,为预测未来南亚热带混交林生产力及其群落结构提供参考。

## 1 研究区概况

研究区位于广东省中部鼎湖山森林生态系统定位研究站( $112^{\circ}30'39'' \sim 112^{\circ}33'41'' \text{ E}$ ,  $23^{\circ}09'21'' \sim 23^{\circ}11'30'' \text{ N}$ ),为典型的亚热带季风气候。年平均气温为 $20.9^{\circ}\text{C}$ 。年降水量为1927 mm,降雨多集中于3-8月份。针阔叶混交林为鼎湖山海拔300 m处的主要林型。土壤主要类型为赤红壤,土层厚40~80 cm,土壤pH值为4.6,表土层有机质含量为4.3%<sup>[36]</sup>。

## 2 材料和方法

### 2.1 试验地设计

我们选择位于鼎湖山海拔300 m的五棵松样地的针阔叶混交林为研究对象,2012年1月,在海拔300 m处的五棵松混交林中和30 m处的季风林旁的

苗圃地, 分别选择 30 m×30 m 区域, 去除区域内乔木层和灌木层, 使该空旷地带暴露于充足的阳光中。在 2 个海拔的空旷地上分别修建 3 个 OTC (open-top

chambers)(长×宽×高=3 m×3 m×0.8 m)。OTC 样方地下部分四周及底部铺上水泥和瓷砖, 防止隔离样方内土壤与周围土壤的水分和养分交换(图 1)。

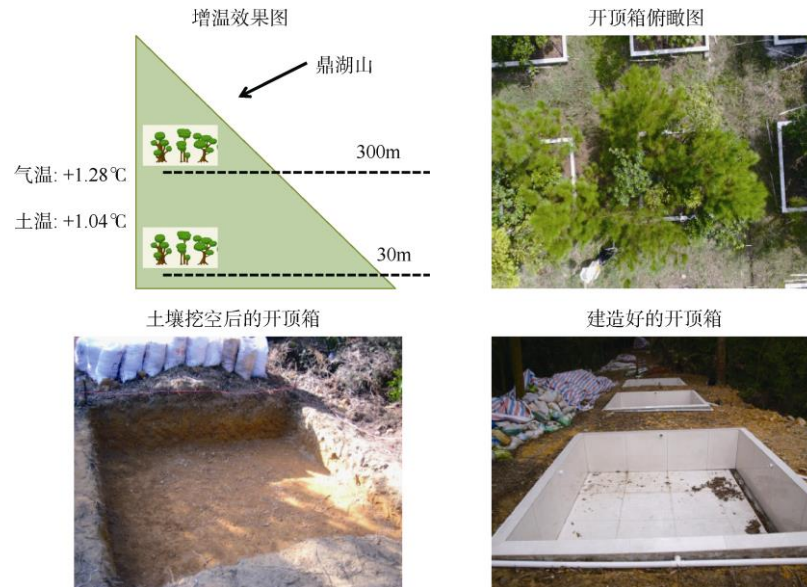


图 1 样方构造示意图

Fig. 1 Schematic representation of plot structure

每个 OTC 的土壤分 3 层(5、20 和 40 cm 层)观测土壤温度(109, Campbell Scientific, Lincoln, USA)和湿度(CS616, Campbell Scientific, Lincoln, USA)。在样地旁的平整地上架设离地 2 m 高度的地面气象观测系统, 观测大气温度和湿度(HMP155A, Vaisala, Helsinki, Finland)<sup>[37]</sup>。

2012 年 4 月, 从位于海拔约 300 m 的混交林中分别收集不同层次(0~20、20~40、40~70 cm)的土壤, 分层混匀后填埋于海拔 300 和 30 m 的所有 OTC 内。土壤填埋后, 根据植物在混交林中的分布比例和范围, 选取 1 a 生, 基茎和树高基本一致的 6 种混交林常见树苗, 包括木荷、红枝蒲桃、红锥、马尾松、短序润楠(*Machilus breviflora*)和山血丹(*Ardisia lindleyana*), 每种植物选择 6 株树苗, 先在混交林中的统一位置进行驯化, 再移植进填埋了混交林的土壤 OTC 内, 并且按照相同株行距随机定植。由于短序润楠和山血丹生长缓慢, 叶片稀少, 不足以达到叶片采样的条件。故本研究只选用木荷、红枝蒲桃、红锥和马尾松 4 种南亚热带混交林优势乔木树种<sup>[38]</sup>。

## 2.2 生物量分配和养分积累量的测定

2014 年 12 月、2015 年 12 月(3 a 短期增温)和

2018 年 6 月(6 a 长期增温)分别测量每个 OTC 内所有植株的基径(mm)和高度(cm), 每个 OTC 中采用全收割法, 每种植物随机收割 1 棵, 以减少树种间的遮蔽和竞争, 同一 OTC 中收割植物的位置基本一致, 并将所有砍伐的植株分成根、茎和叶。将采集的植物器官样品在 65°C 下烘干, 测定干质量, 根据经验公式  $B=a(D^2H)^b$  估算每株幼苗的生物量, 其中  $B$  为生物量,  $D$  为基径,  $H$  为树高,  $a$  和  $b$  是回归系数(表 1)。

生物量分配的计算公式: 根质比(RMR)=根生物量/总生物量; 茎质比(SMR)=茎生物量/总生物量; 叶质比(LMR)=叶生物量/总生物量; 根冠比(R/S)=根生物量/(叶生物量+茎生物量)。

用 Kjeldahl<sup>[37]</sup>方法测量叶、茎和根的 N 浓度; 样品用  $H_2SO_4-H_2O_2$  消煮后, 用光度法测量叶、茎和根的 P 浓度。单株 N 积累量(g)=叶 N 浓度×叶生物量+茎 N 浓度×茎生物量+根 N 浓度×根生物量; 单株 P 积累量(g)=叶 P 浓度×叶生物量+茎 P 浓度×茎生物量+根 P 浓度×根生物量。

## 2.3 数据分析

用 SPSS 20.0 (IBM)统计软件对数据进行统计

表 1 增温处理植物的生物量估算方程

Table 1 Biomass estimation equations of four plants in warming treatment

物种 Species	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf
木荷 <i>Schima superba</i>	$B = 3.554 \times (D^2H)^{0.546}$	$B = 1.754 \times (D^2H)^{0.743}$	$B = 6.27 \times (D^2H)^{0.475}$
红枝蒲桃 <i>Syzygium rehderianum</i>	$B = 0.642 \times (D^2H)^{0.642}$	$B = 0.193 \times (D^2H)^{1.01}$	$B = 0.259 \times (D^2H)^{0.896}$
红锥 <i>Castanopsis hystrix</i>	$B = 0.43 \times (D^2H)^{0.805}$	$B = 0.328 \times (D^2H)^{0.958}$	$B = 0.038 \times (D^2H)^{1.129}$
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	$B = 0.185 \times (D^2H)^{0.836}$	$B = 0.224 \times (D^2H)^{0.985}$	$B = 0.158 \times (D^2H)^{0.904}$

分析, 采用 Sigmaplot 12.5 (Systat Software Inc) 软件绘制图表。采用多因素方差分析法 (Multi-Way repeated measures ANOVA) 分析数据间的差异显著性; 采用单因素方差分析法 (One-Way ANOVA) 分析增温与对照间的差异。显著性水平设定为  $\alpha=0.05$ 。

### 3 结果和分析

#### 3.1 增温对大气温度、土壤温度和含水量的影响

从图 2 可见, 2014 年 1 月至 2018 年 11 月, 增温和对照样地的大气平均温度分别为 23.15°C 和 21.87°C, 增温样地升高了  $(1.28 \pm 0.60)$ °C。增温处理下 3 个层次的土壤平均温度为 22.35°C, 对照土壤为 21.31°C, 增温样地升高了  $(1.04 \pm 0.30)$ °C。增温样地土壤平均湿度为 17%, 对照样地为 22%, 增温样地下降了 5%。

#### 3.2 增温对基径和树高的影响

4 种植物的基径与株高受到增温、物种、测定年份的影响, 温度对植物基径与树高的影响也与树种有关 (表 2,  $P < 0.05$ )。3 a 的短期增温下, 4 种植物的基径和树高都增加, 马尾松基径比对照显著增加了 87.0% 和 87.5%, 树高显著增加 65.7% 和 49.8%; 木荷的基径在增温第 2 年显著增加了 33.3%, 树高在第 2 和 3 年显著增加了 61.1% 和 65.1%。在 6 a 长期增温下, 与对照组相比, 木荷的基径和树高分别显著增加了 37.1% 和 83.0%, 马尾松的基径和树高分别显著增加了 76.9% 和 52.1%; 而红锥的树高和基径都有减少的趋势, 红枝蒲桃的基径也减少 (表 3)。

#### 3.3 增温对生物量分配模式的影响

结果表明 (表 2), 增温、年份及其交互作用对植物的总生物量均产生显著影响 ( $P < 0.05$ )。从图 3 可见, 2014、2015 和 2018 年木荷总生物量分别比对照显著增加了 93.8%、73.7% 和 100.7%; 马尾松分

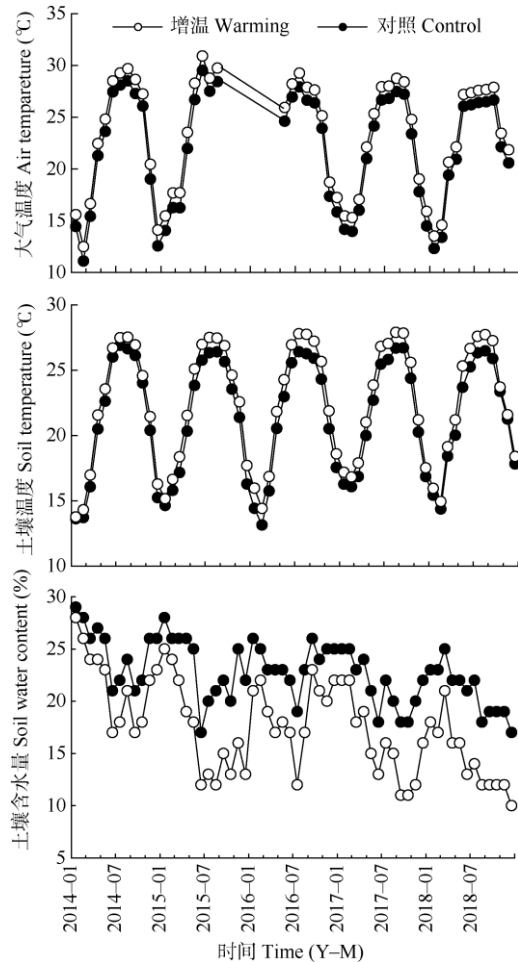


图 2 样地大气温度、土壤温度和土壤湿度的动态变化

Fig. 2 Dynamic changes in atmospheric temperature, soil temperature and soil moisture in plots

别显著增加了 395.2%、341.1% 和 277.3% ( $P < 0.05$ )。但增温 6 a 的红锥和红枝蒲桃则分别下降了 32.4% 和 18.9%。

增温使植物各器官生物量分配模式发生显著变化 (表 2,  $P < 0.05$ )。增温 2、3 和 6 a, 木荷的根质比分别显著下降了 7.4%、7.7% 和 12.5%, 叶质比显著下降了 15.6%、13.8% 和 27.1%, 茎质比显著上升了 17.1%、13.3% 和 15.7%; 马尾松的根质比显著下降了 16.7%、18.8% 和 14.3%, 叶质比显著下降了

表 2 增温对植物生物量分配和养分积累量影响的多因素方差分析(P)

Table 2 Multi-Way ANOVA (P value) of warming on plant biomass allocations and nutrient accumulations

变异来源	Source of variation	增温 Warming (A)	物种 Species (B)	年份 Year (C)	A×C	C×B	A×B	A×B×C
基径	Diameter	<0.01	<0.01	<0.01	>0.05	<0.01	<0.01	>0.05
树高	Height	<0.01	<0.01	<0.01	>0.05	>0.05	<0.01	>0.05
根质比	Root mass ratio	<0.01	<0.01	<0.01	>0.05	<0.05	<0.01	>0.05
茎质比	Stem mass ratio	<0.01	<0.01	<0.01	>0.05	<0.01	<0.01	>0.05
叶质比	Leaf mass ratio	<0.01	<0.01	<0.05	>0.05	<0.01	<0.01	>0.05
根冠比	Root to shoot ratio	<0.05	<0.01	<0.01	>0.05	>0.05	<0.01	>0.05
总生物量	Total biomass	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01
氮积累量	N accumulation	<0.01	<0.01	<0.01	>0.05	<0.01	<0.01	<0.05
磷积累量	P accumulation	<0.01	<0.01	<0.01	<0.05	<0.01	<0.01	<0.05
氮含量	N concentration	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01
磷含量	P concentration	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01

表 3 增温对植物基径和树高的影响

Table 3 Effect of warming on basal diameter and tree height

物种 Species		2014-12		2015-12		2018-6	
		对照 Control	增温 Warming	对照 Control	增温 Warming	对照 Control	增温 Warming
木荷	D (mm)	17.69±4.82a	24.38±5.23b	23.73±9.73a	28.26±9.26a	34.72±15.36a	47.87±12.58b
<i>Schima superba</i>	H (cm)	113.44±39.83a	182.33±30.95b	145.65±63.04a	240.67±54.60b	200.07±96.10a	366.25±101.01b
红枝蒲桃	D (mm)	14.91±3.97a	14.48±4.04a	18.36±6.41a	18.95±4.66a	30.80±10.42a	28.39±6.88a
<i>Syzygium rehderianum</i>	H (cm)	121.75±43.39a	151.06±40.43a	178.64±61.25a	202.18±50.29a	283.17±80.38a	298.57±64.09a
红锥	D (mm)	22.51±5.51a	21.15±9.01a	27.07±9.51a	25.73±13.14a	44.28±19.79a	32.18±21.48a
<i>Castanopsis hystrix</i>	H (cm)	160.56±58.65a	203.56±86.31a	244.53±119.63a	268.47±115.17a	331.08±172.60a	301.75±168.49a
马尾松	D (mm)	22.45±7.18a	43.24±9.93b	32.34±11.50a	60.43±16.12b	51.90±18.79a	92.04±24.22b
<i>Pinus massoniana</i>	H (cm)	133.47±39.45a	222.19±35.45b	202.69±59.85a	304.40±50.34b	312.89±98.67a	475.75±56.63b

n=6; D: 基径; H: 树高; 相同时间同行数据后不同字母表示差异显著(P<0.05)。下表同。

n=6; D: Diameter; H: Height; Data followed different letters at the same line and time indicated significant difference at 0.05 level. The same is following Tables.

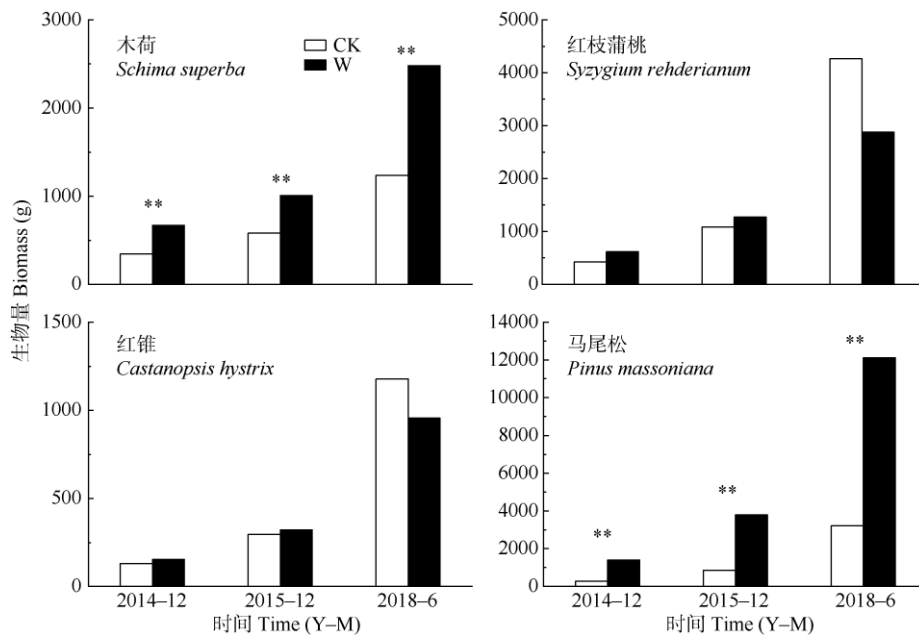


图 3 增温对 4 种树种生物量的影响。\*: P<0.05; \*\*: P<0.01; CK: 对照; W: 增温。

Fig. 3 Effect of warming on biomass of four trees. \*: P<0.05; \*\*: P<0.01; CK: Control; W: Warming.

4.2%、4.3%和 7.7%，茎质比显著上升了 8.8%、8.3%和 6.3% (图 4,  $P<0.05$ )；短期增温，红枝蒲桃与红锥的根质比和叶质比都呈下降趋势，但增温 6 a，红锥的根质比升高。

根冠比受增温、物种及其二者间的交互效应

影响，也与年份有关(表 2,  $P<0.05$ )。增温 2、3 和 6 a，木荷的根冠比分别显著降低了 10.8%、11.4%和 12.9%；马尾松显著降低了 21.7%、23.8%和 23.5% (图 4,  $P<0.05$ )；增温 6 a 红锥的根冠比有所增加。

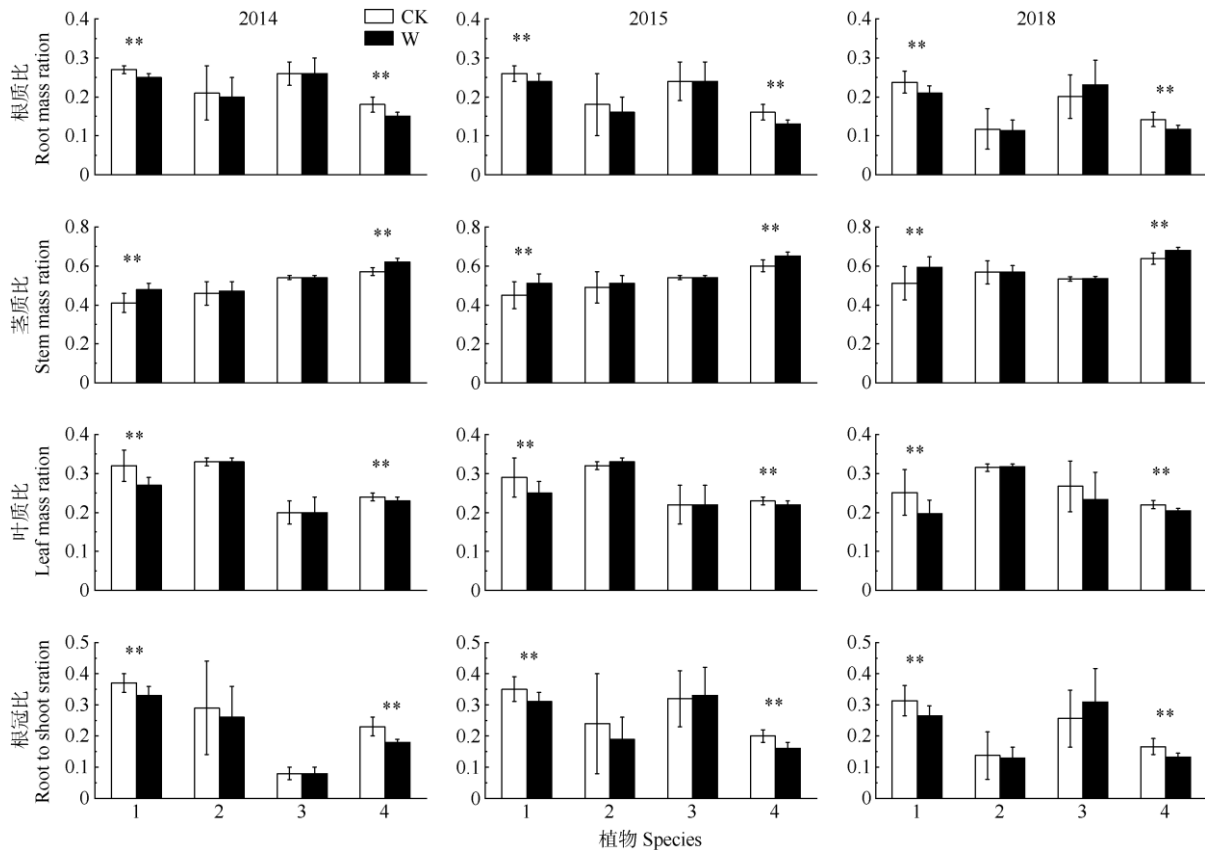


图 4 增温对 4 种树种生物量分配的影响。1: 木荷; 2: 红枝蒲桃; 3: 红锥; 4: 马尾松; \*:  $P<0.05$ ; \*\*:  $P<0.01$ ; CK: 对照; W: 增温。下同。

Fig. 4 Effect of warming on biomass allocation of four trees. 1: *Schima superba*; 2: *Syzygium rehderianum*; 3: *Castanopsis hystrix*; 4: *Pinus massoniana*; \*:  $P<0.05$ ; \*\*:  $P<0.01$ ; CK: Control; W: Warming. The same is following Figure.

### 3.4 增温对 N、P 浓度及其积累量的影响

4 种植物的 N 和 P 浓度受增温、年份及其交互作用的影响(表 2,  $P<0.05$ )。增温处理 2 a，木荷、红枝蒲桃和红锥的 N 浓度分别比对照显著降低了 21.3%、24.0%和 28.7%，除木荷外，其他植物的 P 浓度都增加；增温处理 3 a，木荷、红枝蒲桃和马尾松的 P 浓度分别比对照显著增加了 41.8%、39.5%和 26.0%；增温处理 6 a，木荷和红枝蒲桃的 N 浓度都呈增加趋势，红锥和马尾松的下降；除马尾松的 P 浓度下降外，其他 3 种植物都上升。

从图 5 可见，增温处理下，植物的总 N 积累量发生显著变化( $P<0.05$ )，增温处理 2、3 和 6 a，木荷的 N 积累量分别比对照显著增加了 62.1%、84.4%

和 100.3%；马尾松分别显著增加了 342.8%、324%和 185.7% ( $P<0.05$ )。然而，增温处理 6 a 的红锥和红枝蒲桃总 N 积累量分别下降了 36.8%和 6.2%。

从图 5 可见，与对照相比，增温处理 2、3 和 6 a 使木荷 P 积累量分别显著增加了 74.3%、140.9%和 142.3%，马尾松分别显著增加了 409.7%、401.9%和 201.4% ( $P<0.05$ )。然而，在增温处理 6 a 的红锥和红枝蒲桃 P 积累量分别减少了 5.6%和 3.3%。

## 4 结论和讨论

### 4.1 增温对植物生物量及其分配模式的影响

本研究结果表明，增温处理 2~3 a 提高了 4 种

表 4 增温对 4 种植物养分浓度的影响(n=3)

Table 4 Effect of warming on nutrient concentration of four trees (n=3)

物种 Species		2014-12 <sup>[38]</sup>		2015-12 <sup>[38]</sup>		2018-6	
		对照 Control	增温 Warming	对照 Control	增温 Warming	对照 Control	增温 Warming
木荷 <i>Schima superba</i>	N	29.54±2.39a	23.25±3.32b	29.96±3.7a	37.66±5.27a	39.24±7.71a	41.91±0.92a
	P	1.38±0.07a	1.31±0.14a	1.21±0.12a	2.08±0.62b	1.42±0.27a	1.98±0.52a
红枝蒲桃 <i>Syzygium rehderianum</i>	N	21.19±2.90a	16.10±2.42b	25.74±0.28a	28.46±2.82a	29.89±5.61a	35.68±2.91a
	P	0.90±0.05a	0.92±0.06a	0.89±0.07a	1.47±0.13b	1.49±0.19a	1.68±0.19a
红锥 <i>Castanopsis hystrix</i>	N	32.29±0.93a	23.01±1.30b	34.20±6.62a	37.74±6.27a	44.45±3.63a	38.96±1.93a
	P	0.79±0.18a	1.02±0.18a	0.97±0.34a	1.46±0.28a	1.10±0.12a	1.39±0.34a
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	N	22.23±0.91a	20.39±2.26a	28.18±1.18a	34.48±5.63a	32.12±0.89a	27.63±2.66a
	P	1.30±0.11a	1.37±0.12a	1.54±0.08a	2.08±0.23b	1.44±0.05a	1.38±0.03a

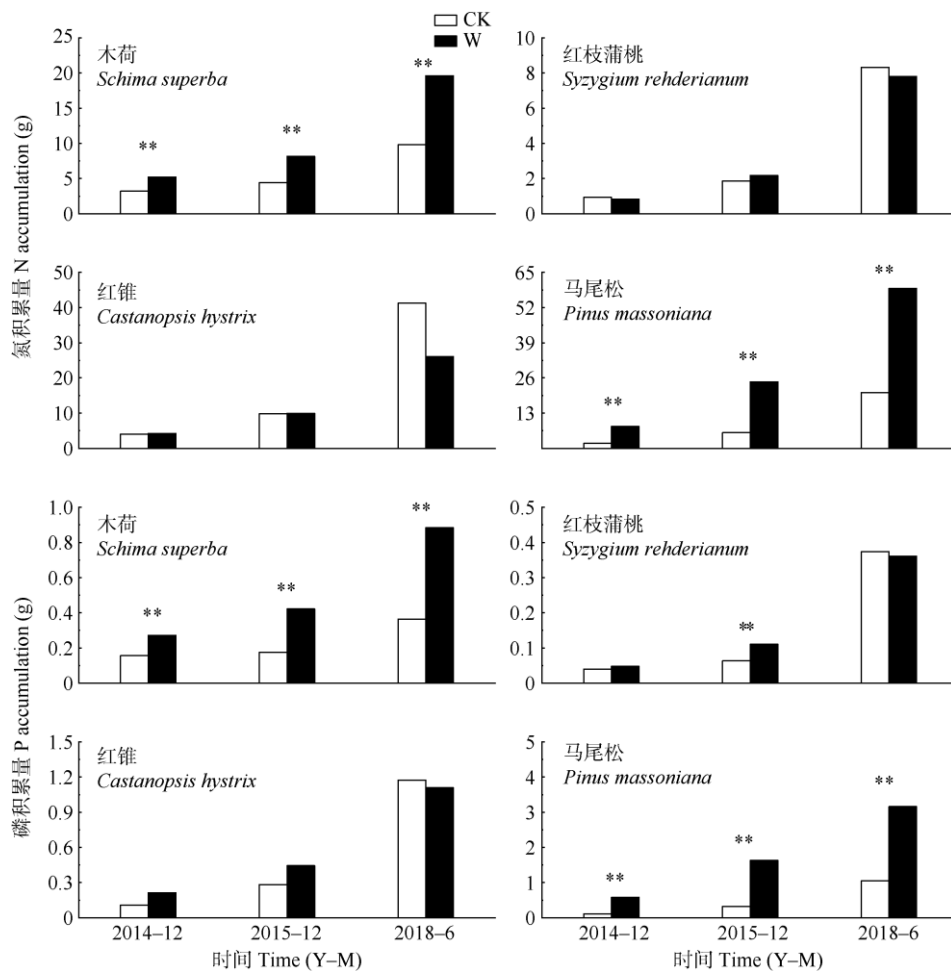


图 5 增温对 4 种树种养分积累量的影响

Fig. 5 Effects of warming on nutrient accumulation of four trees

植物的总生物量, 6 a 长期增温使木荷和马尾松的总生物量持续显著增加, 而红枝蒲桃与红锥的却呈下降的趋势, 其中红锥的生长受到一定程度抑制, 基径和树高均下降, 这是因为增温初期提高了植物的光合能力和水分运输能力, 同时增温导致土壤矿化速率加快, 促进了植物对土壤养分的吸收, 进而

加速了植物的生长和总生物量的积累<sup>[39-43]</sup>, 这与 Li 等<sup>[44]</sup>的研究结果一致。马尾松是一种原生裸子植物, 在森林早期演替阶段具有比其他共存种更高的竞争能力和生长速率<sup>[45]</sup>。增温 6 a 出现种间差异可能与不同植物对当地土壤水分条件的适应性差异有关<sup>[46]</sup>。Bowman<sup>[47]</sup>的研究表明, 增温会降低水分

利用率从而抑制植物生长。也有研究表明,长期增温可能会造成热带植物水分胁迫,进而导致地上生物量和碳储量减少<sup>[48]</sup>。长期增温使红枝蒲桃和红锥的总生物量下降,可能是其相对较低的生长速率和竞争资源的能力,为应对气候变化而调整自身生长策略。

本研究结果表明,短期增温能增加 4 种植物的茎质比,但叶质比、根质比和根冠比下降。6 a 长期增温使木荷和马尾松的茎质比显著增加,叶质比、根质比和根冠比显著下降,红枝蒲桃和红锥的根质比和根冠比有所下降。在短期增温下,4 种植物均以降低根和叶的生物量为代价,分配更多的生物量到茎,以木荷和马尾松表现显著。Lin 等<sup>[49]</sup>分析了国内 5 种不同森林类型的生物量数据,认为增温显著提高了亚热带马尾松林中茎生物量的分配比例,这与本试验结果一致,叶旺敏等<sup>[50]</sup>的研究结果也支持这一观点。由于植物在增温前期快速生长,所以植物面临在有限的空间内获取更多光源和养分的激烈竞争,已有研究证实,植物为了获取更充足的光源,通常会提高茎的生物量以便于向外扩展生长空间<sup>[51]</sup>。6 a 增温使生物量分配模式出现种间差异,可能是由于长期增温导致的土壤含水率下降,出现了土壤水分胁迫,其中木荷和马尾松能更好地适应这种水分条件的变化,如基径和树高持续显著增加,因此能够在样方中占据优势地位。红枝蒲桃和红锥则需要通过调整自身的生物量分配来维持其正常生长,而红锥可能对土壤水分的变化更敏感,所以将更多的生物量分配到根以寻找水资源<sup>[52-53]</sup>。这与植物最佳分配理论相吻合,即植物为了探索有限的环境资源,将在某种器官上投入更多比例<sup>[54]</sup>。红锥增加对根的分配可以提高对水和养分的吸收,但是这种生物量分配策略上的变化同时也导致其生长欠佳(如树高和基径的降低)。另外,红锥具有根系较发达等特性<sup>[55-56]</sup>,这可能也是红锥根质比和根冠比上升的原因之一。

#### 4.2 增温对植物养分积累的影响

短期增温增加了 4 种植物的 N 和 P 积累量,这与其生物量增加和土壤养分供应有关。温度升高可以促进凋落物分解,使更多的养分释放出来供植物生长利用<sup>[57]</sup>。前期研究结果表明,增温增加了亚热带森林土壤中有效 P 的供应和植物各器官的 P 浓度,但减少了亚热带森林土壤中的 N 供应,4 种

植物各器官的 N 浓度也显著下降<sup>[37,58]</sup>。短期增温促进了植物生物量累积,进而促进了植物 P 积累量的增加。而增温条件下植物体内 N 积累量的变化主要取决于其生物量的变化,这与郭建平<sup>[59]</sup>的研究结果一致。同时,增温条件下,南亚热带地区土壤中的 N 供应在一定程度上并不是限制加速植物生长的主要因素<sup>[60]</sup>。

6 a 的长期增温增加了木荷和马尾松的 N 和 P 的积累量,而红锥与红枝蒲桃的 N 和 P 的积累量却呈下降趋势,主要原因可能是红锥与红枝蒲桃在长期增温下生物量呈减少的趋势,这与长期增温造成红锥和红枝蒲桃根系吸收能力减弱,从而导致植物缺乏养分或者水分有关。前期研究结果表明,增温加速了土壤蒸发和植物叶片蒸腾,植物可能通过土壤-植物-大气连续性地流失水分<sup>[61]</sup>。随着增温时间的延长,其蒸发需求也增加,进一步加重了森林生态系统的有效干旱<sup>[62-63]</sup>。张浩玮等<sup>[64]</sup>的研究表明水分胁迫显著降低了野生草地早熟禾整株及地上部分的 N 和 P 积累量。这也从一定程度上证明了水分胁迫会抑制植物 N 和 P 积累量,进而迫使植物通过改变 N 和 P 的分配与利用方式,以应对水分供应不足的环境做出适应性反映。4 种植物的养分积累变化趋势表明,在全球变暖背景下,鼎湖山混交林中的红枝蒲桃和红锥对气候变化的适应幅度和竞争力要低于木荷和马尾松。王从容等<sup>[65]</sup>的研究也表明,在我国亚热带森林中,马尾松和木荷具有更强的生态适应性和竞争力。由此可见,长期增温对植物生长的影响是存在种间差异性的<sup>[66]</sup>,而这种差异可能会进一步影响我国亚热带混交林群落的物种组成。

增温对我国鼎湖山混交林中 4 种优势树种的生物量分配和养分积累都有显著的影响,但主要取决于植物种类。在 6 a 增温过程中,木荷和马尾松的生长、总生物量、N 和 P 的积累量显著增加,茎质比显著增加,叶质比、根质比和根冠比显著下降,这是由于木荷和马尾松将生物量更多投入到地上供植物地上部分快速生长;而长期增温使红枝蒲桃和红锥总生物量、N 和 P 的积累量相对减少,生物量更多投入到地下部分,根冠比有所上升,这是因为红枝蒲桃和红锥对土壤水分的适应范围更为狭窄,竞争养分的能力较弱,因此需要调整其生物量分配策略来获取自身所需要的养分和水分。Schipper 等<sup>[67]</sup>报道,温度升高对热带雨林树木的茎生物量产生显



著的负面影响。而 Gennaretti 等<sup>[68]</sup>的研究表明, 增温显著提高了北方森林植物的茎生物量。这种不同的生物量分配策略可以重新建立汇-库关系, 并且可能对当地环境适应幅度广泛的树种更有益。由此可见, 长期增温下, 木荷和马尾松可能相比于红枝蒲桃和红锥更具有生长优势。在未来全球变暖的大背景下, 植物的生物量分配模式和养分积累存在种间差异性, 这种差异可能会给南亚热带混交林未来的群落物种组成带来潜在的影响。

## 参考文献

- [1] IPCC. Climate Change 2018: Special Report on Global Warming of 1.5°C [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2018: 32.
- [2] ZHAO X Q, HUANG J, LU J, et al. Study on the influence of soil microbial community on the long-term heavy metal pollution of different land use types and depth layers in mine [J]. *Ecotoxicol Environ Saf*, 2019, 170: 218–226. doi: 10.1016/j.ecoenv.2018.11.136.
- [3] ZHAO J X, LUO T X, WEI H X, et al. Increased precipitation offsets the negative effect of warming on plant biomass and ecosystem respiration in a Tibetan alpine steppe [J]. *Agric For Meteorol*, 2019, 279: 107761. doi: 10.1016/j.agrformet.2019.107761.
- [4] CHEN F S, NIKLAS K J, LIU Y, et al. Nitrogen and phosphorus additions alter nutrient dynamics but not resorption efficiencies of Chinese fir leaves and twigs differing in age [J]. *Tree Physiol*, 2015, 35(10): 1106–1117. doi: 10.1093/treephys/tpv076.
- [5] PAN Y D, BIRDSEY R A, FANG J Y, et al. A large and persistent carbon sink in the world's forests [J]. *Science*, 2011, 333(6045): 988–993. doi: 10.1126/science.1201609.
- [6] CLEVELAND C C, TOWNSEND A R, TAYLOR P, et al. Relationships among net primary productivity, nutrients and climate in tropical rain forest: A pan-tropical analysis [J]. *Ecol Lett*, 2011, 14(9): 939–947. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01658.x.
- [7] DUSENGE M E, WAY D A. Warming puts the squeeze on photosynthesis—lessons from tropical trees [J]. *J Exp Bot*, 2017, 68(9): 2073–2077. doi: 10.1093/jxb/erx114.
- [8] MAU A C, REED S C, WOOD T E, et al. Temperate and tropical forest canopies are already functioning beyond their thermal thresholds for photosynthesis [J]. *Forests*, 2018, 9(1): 47. doi: 10.3390/f9010047.
- [9] ALLEN C D, BRESHEARS D D, MCDOWELL N G. On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene [J]. *Ecosphere*, 2015, 6(8): 1–55. doi: 10.1890/ES15-00203.1.
- [10] DUAN H L, HUANG G M, ZHOU S X, et al. Dry mass production, allocation patterns and water use efficiency of two conifers with different water use strategies under elevated [CO<sub>2</sub>], warming and drought conditions [J]. *Eur J For Res*, 2018, 137(5): 605–618. doi: 10.1007/s10342-018-1128-x.
- [11] CAVALERI M A, REED S C, SMITH W K, et al. Urgent need for warming experiments in tropical forests [J]. *Glob Change Biol*, 2015, 21(6): 2111–2121. doi: 10.1111/gcb.12860.
- [12] WU T, LIU S Z, LIE Z Y, et al. Divergent effects of a 6-year warming experiment on the nutrient productivities of subtropical tree species [J]. *For Ecol Manag*, 2020, 461: 117952. doi: 10.1016/j.foreco.2020.117952.
- [13] QI Y L, WEI W, CHEN C G, et al. Plant root-shoot biomass allocation over diverse biomes: A global synthesis [J]. *Glob Ecol Conserv*, 2019, 18: e00606. doi: 10.1016/j.gecco.2019.e00606.
- [14] KASURINEN A, KOIKKALAINEN K, ANTTONEN M J, et al. Root morphology, mycorrhizal roots and extramatrical mycelium growth in silver birch (*Betula pendula* Roth) genotypes exposed to experimental warming and soil moisture manipulations [J]. *Plant Soil*, 2016, 407: 341–353. doi: 10.1007/s11104-016-2891-4.
- [15] WANG P, HEIJMANS M M P D, MOMMER L J, et al. Belowground plant biomass allocation in tundra ecosystems and its relationship with temperature [J]. *Environ Res Lett*, 2016, 11: 055003. doi: 10.1088/1748-9326/11/5/055003.
- [16] YU L, SONG M Y, XIA Z C, et al. Elevated temperature differently affects growth, photosynthetic capacity, nutrient absorption and leaf ultrastructure of *Abies faxoniana* and *Picea purpurea* under intra- and interspecific competition [J]. *Tree Physiol*, 2019, 39(8): 1342–1357. doi: 10.1093/treephys/tpz044.
- [17] RUSTAD L E, CAMPBELL J L, MARION G M, et al. A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming [J]. *Oecologia*, 2001, 126: 543–562. doi: 10.1007/s004420000544.
- [18] AKAJI Y, INOUE T, TOMIMATSU H, et al. Photosynthesis, respiration, and growth patterns of *Rhizophora stylosa* seedlings in relation to growth temperature [J]. *Trees*, 2019, 33: 1041–1049. doi: 10.1007/s00468-019-01840-7.
- [19] WANG L, NIU K C, YANG Y H, et al. Patterns of above- and belowground biomass allocation in China's grasslands: Evidence from individual-level observations [J]. *Sci China Life Sci*, 2010, 53(7): 851–857. doi: 10.1007/s11427-010-4027-z.
- [20] RUIZ-VERA U M, SIEBERS M, GRAY S B, et al. Global warming can negate the expected CO<sub>2</sub> stimulation in photosynthesis and production [J]. *China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net*
- 王亮, 牛克昌, 杨元合, 等. 中国草地生物量地上-地下分配格局: 基于个体水平的研究 [J]. *中国科学: 生命科学*, 2010, 40(7): 642–649.

- tivity for soybean grown in the midwestern United States [J]. *Plant Biol*, 2013, 162: 410–423. doi: 10.1104/pp.112.211938.
- [21] LI X J, LIU X F, LIN C F, et al. Effects of experimental soil warming on plant biomass allocation during the early stages of succession in a subtropical forest in China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2017, 37(1): 25–34. doi: 10.5846/stxb201607261529.
- 李晓杰, 刘小飞, 林成芳, 等. 土壤增温调节中亚热带森林更新初期植物生物量分配格局 [J]. *生态学报*, 2017, 37(1): 25–34. doi: 10.5846/stxb201607261529.
- [22] ZENG Z, HUAN H H, LIU G, et al. Effects of elevated temperature and CO<sub>2</sub> concentration on growth and leaf quality of *Morus alba* seedlings [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2016, 27(8): 2445–2451. doi: 10.13287/j.1001-9332.201608.022.
- 曾贞, 郇慧慧, 刘刚, 等. 增温和升高 CO<sub>2</sub> 浓度对桑树幼苗的生长和叶片品质的影响 [J]. *应用生态学报*, 2016, 27(8): 2445–2451. doi: 10.13287/j.1001-9332.201608.022.
- [23] ZHANG J W, DONG S T, WANG K J, et al. Effects of increasing field temperature on photosynthetic characteristics of summer maize [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2008, 19(1): 81–86.
- 张吉旺, 董树亭, 王空军, 等. 大田增温对夏玉米光合特性的影响 [J]. *应用生态学报*, 2008, 19(1): 81–86.
- [24] XU Z F, HU T X, ZHANG L, et al. Short-term gas exchange responses of *Betula utilis* to simulated global warming in a timber-line ecotone, eastern Tibetan Plateau, China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2010, 34(3): 263–270. doi: 10.3773/j.issn.1005-264x.2010.03.003.
- 徐振锋, 胡庭兴, 张力, 等. 青藏高原东缘林线交错带糙皮桦幼苗光合特性对模拟增温的短期响应 [J]. *植物生态学报*, 2010, 34(3): 263–270. doi: 10.3773/j.issn.1005-264x.2010.03.003.
- [25] XU M H, LIU M, ZHAI D T, et al. Dynamic changes in biomass and its relationship with environmental factors in an alpine meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau, based on simulated warming experiments [J]. *Acta Ecol Sin*, 2016, 36(18): 5759–5767. doi: 10.5846/stxb201504170794.
- 徐满厚, 刘敏, 翟大彤, 等. 青藏高原高寒草甸生物量动态变化及与环境因子的关系——基于模拟增温实验 [J]. *生态学报*, 2016, 36(18): 5759–5767. doi: 10.5846/stxb201504170794.
- [26] KUDO G, SUZUKI S. Warming effects on growth, production, and vegetation structure of alpine shrubs: A five-year experiment in northern Japan [J]. *Oecologia*, 2003, 135: 280–287. doi: 10.1007/s00442-003-1179-6.
- [27] LI J R, LIU Z H. High-cold meadow plants respond to long-term warming [J]. *Qinghai Pratacult*, 2017, 26(3): 13–18, 24. doi: 10.3969/j.issn.1008-1445.2017.03.003.
- 李京蓉, 刘泽华. 高寒草甸植物对长期增温的响应 [J]. *青海草业*, 2017, 26(3): 13–18, 24. doi: 10.3969/j.issn.1008-1445.2017.03.003.
- [28] DE BOER H C, DERU J G C, HOEKSTRA N J, et al. Strategic timing of nitrogen fertilization to increase root biomass and nitrogen-use efficiency of *Lolium perenne* L. [J]. *Plant Soil*, 2016, 407: 81–90. doi: 10.1007/s11104-016-2917-y.
- [29] ROGERS C W, DARI B, HU G S, et al. Dry matter production, nutrient accumulation, and nutrient partitioning of barley [J]. *J Plant Nutri Soil Sci*, 2019, 182(3): 367–373. doi: 10.1002/jpln.201800336.
- [30] KUSTER T M, SCHLEPPI P, HU B, et al. Nitrogen dynamics in oak model ecosystems subjected to air warming and drought on two different soils [J]. *Plant Biol*, 2013, 15(S1): 220–229. doi: 10.1111/j.1438-8677.2012.00686.x.
- [31] ZHAO S C, XU X P, WEI D, et al. Soybean yield, nutrient uptake and stoichiometry under different climate regions of northeast China [J]. *Sci Rep*, 2020, 10(1): 8431. doi: 10.1038/s41598-020-65447-6.
- [32] NISHITANI S, ISHIDA A, NAKAMURA T, et al. Functional differences in seasonally absorbed nitrogen in a winter-green perennial herb [J]. *Roy Soc Open Sci*, 2020, 7(1): 190034. doi: 10.1098/rsos.190034.
- [33] DAWES M A, SCHLEPPI P, HÄTTENSCHWILER S, et al. Soil warming opens the nitrogen cycle at the alpine treeline [J]. *Glob Change Biol*, 2017, 23(1): 421–434. doi: 10.1111/gcb.13365.
- [34] HOU Y, WANG K Y, ZHANG C. Effects of elevated CO<sub>2</sub> concentration and temperature on nutrient accumulation and allocation in *Betula albo-sinensis* seedlings [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2008, 19(1): 13–19.
- 侯颖, 王开运, 张超. 大气二氧化碳浓度与温度升高对红桦幼苗养分积累和分配的影响 [J]. *应用生态学报*, 2008, 19(1): 13–19.
- [35] WANG J Q, LI L Q, LAM S K, et al. Changes in nutrient uptake and utilization by rice under simulated climate change conditions: A 2-year experiment in a paddy field [J]. *Agric For Meteorol*, 2018, 250–251: 202–208. doi: 10.1016/j.agrformet.2017.12.254.
- [36] WANG J, YU B Y, HUANG J G. Xylem formation and response to climate of *Castanea henryi* in Dinghushan Mountain [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2020, 28(5): 445–454. doi: 10.11926/jtsb.4204.
- 王婕, 余碧云, 黄建国. 鼎湖山锥栗木质部形成及其对气候的响应 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2020, 28(5): 445–454. doi: 10.11926/jtsb.4204.
- [37] LIU J X, LI Y L, LIU S Z, et al. An introduction to an experimental design for studying effects of air temperature rise on model forest ecosystems [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2013, 37(6): 558–565. doi: 10.3724/SPJ.1258.2013.00057.
- 刘菊秀, 李跃林, 刘世忠, 等. 气温上升对模拟森林生态系统影响实验的介绍 [J]. *植物生态学报*, 2013, 37(6): 558–565. doi: 10.3724/SPJ.1258.2013.00057.

- SPJ.1258.2013.00057.
- [38] LI X, LIE Z Y, WU T, et al. Effect of warming on nutrients concentrations and stoichiometry of 4 tree species in south subtropical mixed forest [J]. *Ecol Environ Sci*, 2019, 28(5): 890–897. doi: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2019.05.005.
- 李旭, 列志暘, 吴婷, 等. 增温对南亚热带混交林 4 个树种养分含量及化学计量的影响 [J]. *生态环境学报*, 2019, 28(5): 890–897. doi: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2019.05.005.
- [39] BREMNER J M, MULVANEY C S. Nitrogen-total [M]// PAGE A L, MILLER R H, KEENEY D R. *Methods of Soil Analysis: Part 2. Chemical and Microbiological Properties: Agronomy Monograph No. 9*. 2nd ed. Madison, Wisconsin: American Society of Agronomy, 1982: 595–624.
- [40] LI Y Y, LIU J X, ZHOU G Y, et al. Warming effects on photosynthesis of subtropical tree species: A translocation experiment along an altitudinal gradient [J]. *Sci Rep*, 2016, 6: 24895. doi: 10.1038/srep24895.
- [41] DRAKE J E, TJOELKER M G, VARHAMMAR A, et al. Trees tolerate an extreme heatwave *via* sustained transpirational cooling and increased leaf thermal tolerance [J]. *Glob Change Biol*, 2018, 24(6): 2390–2402. doi: 10.1111/gcb.14037.
- [42] BUTLER S M, MELILLO J M, JOHNSON J E, et al. Soil warming alters nitrogen cycling in a New England forest: Implications for ecosystem function and structure [J]. *Oecologia*, 2012, 168(3): 819–828. doi: 10.1007/s00442-011-2133-7.
- [43] LIU J X, LIU S E, LI Y Y. Warming effects on the decomposition of two litter species in model subtropical forests [J]. *Plant Soil*, 2017, 420(1/2): 277–287. doi: 10.1007/s11104-017-3392-9.
- [44] LI Y Y, ZHOU G Y, LIU J X. Different growth and physiological responses of six subtropical tree species to warming [J]. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 1511. doi: 10.3389/fpls.2017.01511.
- [45] TANG X L, WANG Y P, ZHOU G Y, et al. Different patterns of ecosystem carbon accumulation between a young and an old-growth subtropical forest in southern China [J]. *Plant Ecol*, 2011, 212(8): 1385–1395. doi: 10.1007/s11258-011-9914-2.
- [46] CROUS K Y, QUENTIN A G, LIN Y S, et al. Photosynthesis of temperate *Eucalyptus globulus* trees outside their native range has limited adjustment to elevated CO<sub>2</sub> and climate warming [J]. *Glob Change Biol*, 2013, 19(12): 3790–3807. doi: 10.1111/gcb.12314.
- [47] BOWMAN D M J S, WILLIAMSON G J, KEENAN R J, et al. A warmer world will reduce tree growth in evergreen broadleaf forests: Evidence from Australian temperate and subtropical eucalypt forests [J]. *Glob Ecol Biogeogr*, 2014, 23(8): 925–934. doi: 10.1111/geb.12171.
- [48] SULLIVAN M J P, LEWIS S L, AFFUM-BAFFOE K, et al. Long-term thermal sensitivity of Earth's tropical forests [J]. *Science*, 2020, 368(6493): 869–874. doi: 10.1126/science.aaw7578.
- [49] LIN W Q, FANG Y R, XUE L. Forest biomass allocation vary with temperature in five forest types of China [J]. *Int J Agric Biol*, 2019, 21: 1043–1048.
- [50] YE W M, XIONG D C, YANG Z J, et al. Effect of soil warming on growth and photosynthetic characteristics of *Cunninghamia lanceolata* saplings [J]. *Acta Ecol Sin*, 2019, 39(7): 2501–2509. doi: 10.5846/stxb.201801150110.
- 叶旺敏, 熊德成, 杨智杰, 等. 模拟增温对杉木幼树生长和光合特性的影响 [J]. *生态学报*, 2019, 39(7): 2501–2509. doi: 10.5846/stxb.201801150110.
- [51] WANG G G, BAUERLE W L, MUDDER B T. Effects of light acclimation on the photosynthesis, growth, and biomass allocation in American chestnut (*Castanea dentata*) seedlings [J]. *For Ecol Manag*, 2006, 226(1–3): 173–180. doi: 10.1016/j.foreco.2005.12.063.
- [52] WAN S Q, HUI D F, WALLACE L, et al. Direct and indirect effects of experimental warming on ecosystem carbon processes in a tallgrass prairie [J]. *Glob Biogeochem Cycles*, 2005, 19(2): GB2014. doi: 10.1029/2004GB002315.
- [53] NIU S L, WU M Y, HAN Y, et al. Water-mediated responses of ecosystem carbon fluxes to climatic change in a temperate steppe [J]. *New Phytol*, 2008, 177(1): 209–219. doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02237.x.
- [54] POORTER H, NIKLAS K J, REICH P B, et al. Biomass allocation to leaves, stems and roots: Meta-analyses of interspecific variation and environmental control [J]. *New Phytol*, 2012, 193(1): 30–50. doi: 10.1111/j.1469-8137.2011.03952.x.
- [55] MING A G, LIU S R, MO H H, et al. Comparison of carbon storage in pure and mixed stands of *Castanopsis hystrix* and *Cunninghamia lanceolata* in subtropical China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2016, 36(1): 244–251. doi: 10.5846/stxb201405211041.
- 明安刚, 刘世荣, 莫慧华, 等. 南亚热带红锥、杉木纯林与混交林碳贮量比较 [J]. *生态学报*, 2016, 36(1): 244–251. doi: 10.5846/stxb.201405211041.
- [56] WU M, DENG P, ZHAO Y, et al. Vertical distribution and physiological senescence characteristics of fine roots in *Castanopsis hystrix* Miq. plantations at different ages [J]. *Chin J Ecol*, 2019, 38(9): 2622–2629. doi: 10.13292/j.1000-4890.201909.023.
- 吴敏, 邓平, 赵英, 等. 不同林龄红锥人工林细根垂直分布和衰老生理特征 [J]. *生态学杂志*, 2019, 38(9): 2622–2629. doi: 10.13292/j.1000-4890.201909.023.
- [57] LITTON C M, GIARDINA C P, FREEMAN K R, et al. Impact of

- mean annual temperature on nutrient availability in a tropical montane wet forest [J]. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 784. doi: 10.3389/fpls.2020.00784.
- [58] LIE Z Y, LIN W, HUANG W J, et al. Warming changes soil N and P supplies in model tropical forests [J]. *Biol Fert Soils*, 2019, 55(7): 751–763. doi: 10.1007/s00374-019-01382-7.
- [59] GUO J P, GAO S H. Impacts of CO<sub>2</sub> enrichment and soil drought on C, N accumulation and distribution in *Stipa baicalensis* [J]. *J Soil Water Conserv*, 2005, 19(2): 118–121. doi: 10.3321/j.issn:1009-2242.2005.02.031.
- 郭建平, 高素华. 高 CO<sub>2</sub> 浓度和土壤干旱对贝加尔针茅 C, N 积累和分配的影响 [J]. *水土保持学报*, 2005, 19(2): 118–121. doi: 10.3321/j.issn:1009-2242.2005.02.031.
- [60] LIU J X, LI Y Y, XU Y, et al. Phosphorus uptake in four tree species under nitrogen addition in subtropical China [J]. *Environ Sci Pollut Res Int*, 2017, 24(24): 20005–20014. doi: 10.1007/s11356-017-9633-x.
- [61] WU G L, LIU H, HUA L, et al. Differential responses of stomata and photosynthesis to elevated temperature in two co-occurring subtropical forest tree species [J]. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 467. doi: 10.3389/fpls.2018.00467.
- [62] RESTAINO C M, PETERSON D L, LITTELL J. Increased water deficit decreases douglas fir growth throughout western US forests [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113(34): 9557–9562. doi: 10.1073/pnas.1602384113.
- [63] ZHANG X L, MANZANEDO R D, D'ORANGEVILLE L, et al. Snowmelt and early to mid-growing season water availability augment tree growth during rapid warming in southern Asian boreal forests [J]. *Glob Change Biol*, 2019, 25(10): 3462–3471. doi: 10.1111/gcb.14749.
- [64] ZHANG H W, BAI X M, FAN J H, et al. Effect of water treatments on biomass, accumulation and allocation of nitrogen and phosphorus of *Poa pratensis* [J]. *Grassland Turf*, 2018, 38(5): 8–15. doi: 10.3969/j.issn.1009-5500.2018.05.002.
- 张浩玮, 白小明, 樊敬辉, 等. 不同水分处理对草地早熟禾生物量及 N、P 积累与分配的影响 [J]. *草原与草坪*, 2018, 38(5): 8–15. doi: 10.3969/j.issn.1009-5500.2018.05.002.
- [65] WANG C R, LI S Z, YANG X Y. Competitive patterns of pioneer species at different restoration levels in the subtropical red soil erosion and degradation region [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2019, 25(2): 239–245. doi: 10.19675/j.cnki.1006-687x.2018.05044.
- 王从容, 李守中, 杨贤宇. 亚热带红壤侵蚀退化区不同恢复水平生境内先锋树种竞争特征 [J]. *应用与环境生物学报*, 2019, 25(2): 239–245. doi: 10.19675/j.cnki.1006-687x.2018.05044.
- [66] CAO J, LIU H Y, ZHAO B, et al. Species-specific and elevation-differentiated responses of tree growth to rapid warming in a mixed forest lead to a continuous growth enhancement in semi-humid North-east Asia [J]. *For Ecol Manag*, 2019, 448: 76–84. doi: 10.1016/j.foreco.2019.05.065.
- [67] SCHIPPERS P, STERCK F, VLAM M, et al. Tree growth variation in the tropical forest: Understanding effects of temperature, rainfall and CO<sub>2</sub> [J]. *Glob Change Biol*, 2015, 21(7): 2749–2761. doi: 10.1111/gcb.12877.
- [68] GENNARETTI F, GEA-IZQUIERDO G, BOUCHER E, et al. Ecophysiological modeling of photosynthesis and carbon allocation to the tree stem in the boreal forest [J]. *Biogeosciences*, 2017, 14(21): 4851–4866. doi: 10.5194/bg-14-4851-2017.