中国森林生态系统氮储量分配特征及其影响因素

徐丽¹, 何念鹏^{1,2*}

1. 中国科学院地理科学与资源研究所生态系统网络观测与模拟重点实验室, 北京 100101;

2. 中国科学院大学资源与环境学院, 北京 100190

* 通讯作者, E-mail: henp@igsrr.ac.cn

收稿日期: 2019-09-02; 收修改稿日期: 2020-02-04; 接受日期: 2020-03-17; 网络版发表日期: 2020-04-01

国家自然科学基金项目(批准号: 31800368)、中国科学院战略性先导科技专项项目(编号: XDA19020302)和国家重点研发计划项目(编号: 2016YFC0500202)资助

摘要 森林是陆地生态系统的重要组成部分,它在区域和全球氮循环中起着关键作用. 研究森林生态系统氮储量及其分配特征,不仅能提高区域或全球氮储量估算精度,也能揭示森林氮分配策略并为氮管理措施的制定提供科学参考. 然而,目前国家尺度或生物区系尺度的相关研究仍十分缺乏. 本文以2011~2015年间中国森林4420个系统的地面调查数据为基础(包括植物叶-枝-干-根生物量、0~30和0~100cm深度的土壤氮含量等信息),采用分生态区统计法估算了中国森林生态系统植被、土壤和生态系统氮储量,并分析了中国森林生态系统氮储量的分配特征、空间变异规律及其影响因素. 结果显示: (1) 中国森林生态系统氮储量为 $(14.45 \pm 8.42) \text{ t N hm}^{-2}$,植被和土壤(0~100cm)氮储量分别为 (0.86 ± 0.51) 和 $(13.59 \pm 8.40) \text{ t N hm}^{-2}$,土壤占森林氮储量的94.05%; (2) 森林生态系统氮储量及分配比例系数在不同生态区域差异显著,其中10个生态区的生态系统氮储量的变化范围为 $10.34 \sim 23.11 \text{ t N hm}^{-2}$,生态系统氮储量分配比例(植被:土壤(0~100cm))的变化范围为0.03~0.16; (3) 不同类型森林生态系统的植被、土壤和生态系统氮储量差异显著,其中,6类森林生态系统氮储量的变化范围为 $12.87 \sim 18.32 \text{ t N hm}^{-2}$,生态系统氮储量分配比例的变化范围为0.03~0.09; (4) 森林生态系统氮储量及其分配比例系数均表现出一定的经度和纬度变化规律,其中,气候是调控森林生态系统氮储量空间分布格局的主要因子,土壤质地是调控森林生态系统氮分配空间格局的主要因子. 本研究从区域尺度(或国家尺度)揭示了森林氮库及其分配规律,不仅提升了人们对森林生态系统氮储量及其分配规律的认识,也为生态系统过程模型提供了区域氮循环基础参数,并为森林生态系统氮管理提供了重要的科学依据.

关键词 森林生态系统, 氮循环, 氮储量, 氮分配, 气候要素, 土壤养分, 土壤质地

1 引言

氮是蛋白质、酶、核酸、激素等物质的基本组成元素,同时也是植物生长必需的养分元素;氮的有效性

水平会直接影响生态系统生产力(Vitousek等, 1997; Luo等, 2006; Reich等, 2006; Gruber和Galloway, 2008; LeBauer和Treseder, 2008; Fowler等, 2013). 森林作为陆地生态系统的主体,约占陆地总面积的30%,而其植被

中文引用格式: 徐丽, 何念鹏. 2020. 中国森林生态系统氮储量分配特征及其影响因素. 中国科学: 地球科学, 50(10): 1374–1385, doi: [10.1360/SSTe-2019-0198](https://doi.org/10.1360/SSTe-2019-0198)
英文引用格式: Xu L, He N. 2020. Nitrogen storage and allocation in China's forest ecosystems. Science China Earth Sciences, 63(10): 1475–1484, <http://doi.org/10.1007/s11430-019-9600-5>

和土壤的氮储量超过陆地生态系统总氮储量的50% (Post等, 1985; Schlesinger, 2013). 森林氮库的微小波动(增加或减少)都会引起区域和全球氮循环的巨大变化. 因此, 准确估算森林氮储量并探讨其在植被和土壤中的分配情况, 不仅有助于从生态系统尺度揭示氮的分配规律, 也有助于管理者准确把握森林氮库的动态变化, 制定科学有效的氮管理措施(Peichl等, 2012; 王卫霞等, 2013; Bingham和Cotrufo, 2016).

中国森林面积2.21亿公顷, 约占国土总面积的22.96%, 在调控区域和全球氮平衡方面发挥着重要作用. 过去几十年, 学者们通过地面调查、实验或遥感观测等方法对中国森林氮储量及其在生态系统各组分(植被和土壤)以及植物各器官中的分配开展了大量的研究工作, 较大程度地提升了人们对森林生态系统氮循环的认识(Han等, 2005; Wang等, 2011; 陈永喆等, 2017; Tuo等, 2018; 王世东等, 2019). 一般地, 传统的地面生物量调查、植被各器官氮含量测定、土壤调查等方法可提供真实可信的基础数据, 能真实的反映森林生态系统植被和土壤的氮储量状态和氮分配规律(Piao等, 2009). 但由于国家尺度的森林生态系统植被和土壤样品采集和测定工作十分耗时、耗力, 目前十分缺乏区域或国家尺度的植物各器官(叶、枝、干和根)氮含量数据, 且已有的森林氮研究多是在植物器官(Han等, 2005; Chen等, 2013; Zhao等, 2016a)、个体、样点或小区域尺度开展(莫德祥等, 2012; 王卫霞等, 2013; Cheng等, 2016; 刘顺等, 2017; 岳军伟等, 2018), 或只关注植物活跃器官(如叶和根)或生态系统某一组分(植被或土壤)的氮分配(张春娜等, 2004; Yang等, 2007a; Li等, 2010; Zhao等, 2016b; 弓文艳等, 2019), 十分缺乏较大区域或国家尺度的森林生态系统氮储量及分配研究. 此外, 由于所采用的数据源和尺度拓展方法不同, 当前针对同一研究对象的氮储量估算结果也存在较大的差异(张春娜等, 2004; Yang等, 2007a). 因此, 获取大量准确的植被和土壤调查数据、优化估算方法是提高国家或区域尺度氮储量估算精度和揭示氮分配规律的关键(Yang等, 2007b).

本文以中国森林4420个系统的地面样点调查数据为基础(包括植物叶-枝-干-根生物量、0~30和0~100cm深度土壤氮含量等调查信息), 同时结合优化的尺度拓展方法(Wiesmeier等, 2012; Wen和He, 2016; He等, 2019), 首次系统分析探讨了中国森林生态系统

氮储量及其分配情况. 本研究的主要目标: (1)评估中国森林生态系统氮储量并探讨其在植被和土壤中的分配; (2)研究森林生态系统植被和土壤氮储量的空间格局及气候、土壤质地和土壤养分等环境因素对森林氮储量及分配格局的影响.

2 数据源和方法

2.1 数据来源

2.1.1 森林生态系统植被和土壤氮储量数据

本研究估算中国森林生态系统氮储量的数据主要来自于中国科学院战略性先导科技专项“生态系统固碳现状、速率、机制和潜力”(2011~2015年)项目中的森林调查数据(Fang等, 2018; Tang等, 2018)和2013年森林样带调查数据(Niu等, 2018). 其中, 样点的选择标准、调查样地的设置、样地群落结构的调查、植物和土壤样品的采集、样品的室内测定方法等内容主要参考《生态系统固碳观测与调查技术规范》(2015). 为了更能真实、直接揭示中国森林氮储量及其分配情况, 我们从中筛选出4420个植被和土壤信息均完整的样点, 即每个样点都包含植物叶-枝-干-根生物量、0~100cm深度(采样时分0~10、10~20、20~30、30~50和50~100cm五个深度)土壤氮含量、土壤有机质含量等信息(图1). 森林样点覆盖常绿阔叶林、常绿针叶林、落叶阔叶林、落叶针叶林、针阔混交林和竹林6种类型, 包含人工林和天然林.

其中各样点植被氮储量($Veg-N$, $t N hm^{-2}$)、土壤氮储量(SN , $t N hm^{-2}$)和生态系统氮储量($Eco-N$, $t N hm^{-2}$)的计算公式如下:

$$Veg-N = \frac{\sum_{i=1}^4 B_i \times ON_i}{100}, \quad (1)$$

$$SN = \sum_{i=1}^n SN_i \times BD_i \times D_i \times (1 - C_i), \quad (2)$$

$$Eco-N = Veg-N + SN. \quad (3)$$

公式(1)中 B_i 为器官 i 的生物量密度($kg m^{-2}$); ON_i 为对应器官 i (叶、枝、干或根)的氮含量($g kg^{-1}$). 森林生态系统植物各器官的氮含量参考课题组前期研究成果(Zhao等, 2019). 公式(2)中 SN_i 为第 i 层土壤氮含量(%); BD_i 为第 i 层土壤容重($g cm^{-3}$); D_i 为第 i 层土壤厚度(cm); C_i 为第 i 层土壤>2mm石砾含量(%); n 为土壤层总数. 对

图1 森林样点空间分布

于缺乏容重信息的样点, 可根据土壤容重传递函数推算(Yang等, 2007b; Xu等, 2018), 对于石砾含量缺失的样点则采用已知同类型土壤的均值代替。由于当前有关森林土壤氮储量的研究多是估算0~30和0~100cm深度, 为了便于不同研究结果之间的比较, 本研究在估算不同区域和全国森林氮储量时也选择计算0~30和0~100cm。

2.1.2 生态区划数据

根据中国气候、地貌、地形等特征, 本研究将中国森林所处区域划分为10类(傅伯杰等, 2001)。这些区域分别为: 寒温带湿润地区(I), 中温带湿润和亚湿润地

区(II), 中温带干旱和半干旱地区(III), 暖温带干旱地区(IV), 暖温带湿润、亚湿润地区(V), 北亚热带湿润地区(VI), 中亚热带湿润地区(VII), 南亚热带湿润地区(VIII), 热带湿润地区(IX)和青藏高原地区(X)(图1, Wen和He, 2016)。

2.1.3 环境要素数据

各样点和各区域的气候数据(年均温度(mean annual temperature, MAT, °C)和年均降雨量(mean annual precipitation, MAP, mm))来自于WorldClim数据库(version 2; www.worldclim.org; Fick 和Hijmans, 2017)。各样点的土壤质地数据(土壤砂粒(%), 粉粒(%) 和黏粒

(%)含量)及土壤养分数据(有机质(soil organic matter, SOM, %)、氮(nitrogen, N, %)、磷(phosphorus, P, %)、钾(potassium, K, %)含量)来源于中国第二次土壤普查资料. 其中, 各样点的气候数据是根据各个样点的经纬度信息, 利用ArcGIS软件中的“Extract Multi Values to Points”工具直接提取获得; 而各样点土壤质地和养分数据的获取方法是第二次土壤普查数据在ArcGIS中采用克里格插值生成空间分辨率为10km×10km的面数据, 然后根据各样点的经纬度信息, 在ArcGIS中提取获取其对应的土壤属性数据信息.

2.2 区域尺度植被和土壤氮储量的计算

各生态区植被、土壤和生态系统氮储量为各区域内森林样点对应的植被、土壤和生态系统氮储量的算术均值. 具体计算公式如下:

$$Veg-N_j = \frac{\sum_{i=1}^m Veg-N_i}{m}, \quad (4)$$

$$SN_j = \frac{\sum_{i=1}^m SN_i}{m}, \quad (5)$$

$$Eco-N_j = \frac{\sum_{i=1}^m Eco-N_i}{m}. \quad (6)$$

公式(4)、(5)和(6)中的 $Veg-N_j$ 、 SN_j 和 $Eco-N_j$ 分别表示生态区 j 的植被、土壤和生态系统氮储量($t N hm^{-2}$); m 为 j 生态区中的森林样点总数. 若生态区内森林样点数少于10个, 可结合相邻且具有相似气候条件的生态区的森林样点监测数据来估算(Xu等, 2018).

2.3 统计分析

本研究采用单因素方差分析了植被、土壤和生态系统氮储量在各个区域之间的差异, 同时分析了植被地上部分和植被地下部分(AGBN:BGBN)以及森林生态系统氮储量分配比例((Veg-N:SN(0~30cm)和Veg-N:SN(0~100cm))在各个区域之间的差异, 此外也分析了不同类型森林氮储量分配的差异. 利用回归分析探讨了植被、土壤和生态系统氮储量及其分配比例的经纬度格局. 由于较大空间尺度通常能更清晰地描述森林氮储量及分配的经纬度分布规律(Rastetter等, 1992; Wen和He, 2016), 因此本研究以样点数据为基础, 选用2°经度和2°纬度分析氮分配的经纬度格局. 此外, 利用冗余分析方法从样点尺度探讨了气候、土壤质地和

土壤养分因素等环境要素对植被、土壤和生态系统氮储量的影响. 其中, 对于植被和生态系统氮储量, 我们主要考虑气候因素(MAT和MAP)、土壤质地(土壤粉粒、黏粒和沙粒含量, %)和土壤养分因素(土壤SOM、N、P和K含量, %). 然而, 对于土壤氮储量, 除了考虑气候因素(MAT和MAP)、土壤质地(土壤粉粒、黏粒和沙粒含量, %)和土壤养分因素(土壤SOM、P和K含量, %)外, 也考虑了有机质输入(即植被生物量)对其的影响. 其中, 冗余分析是在R(R project 3.1.2, R development team, 2014)软件中利用Vegan包完成. 本文有关森林样点的空间分布图是在ArcGIS10.0中完成, 其他的图均在SigmaPlot9.2软件中完成. 显著性水平为 $p < 0.05$.

3 结果

3.1 中国森林生态系统氮储量及分配

中国森林生态系统氮储量为 $(14.45 \pm 8.42) t N hm^{-2}$, 其中植被和土壤(0~100cm)氮储量分别为 (0.86 ± 0.51) 和 $(13.59 \pm 8.40) t N hm^{-2}$ (表1). 对于植被而言, 叶、枝、干和根各器官氮储量整体表现为干>根>叶>枝, 分别为 (0.20 ± 0.19) 、 (0.15 ± 0.14) 、 (0.30 ± 0.19) 和 $(0.21 \pm 0.11) t N hm^{-2}$; 对于土壤, 0~30cm土壤氮储量为 $(5.47 \pm 3.19) t N hm^{-2}$, 约占0~100cm深度土壤氮储量的40.25%. 中国森林生态系统氮储量主要分配在土壤, 其中植被与0~30cm和0~100cm深度土壤的氮储量的分配比例((Veg-N:SN(0~30cm)和Veg-N:SN(0~100cm))分别为0.21和0.09.

3.2 不同区域森林氮储量及分配

中国不同生态区域森林的植被、土壤和生态系统氮储量差异显著(表1). 其中, 寒温带湿润地区(I)和中温带湿润和亚湿润地区(II)植被氮储量显著高于其他区域, 暖温带湿润和亚湿润地区(V)植被氮储量最低. 对于0~100cm土壤和整个生态系统(植被+土壤(0~100cm)), 中温带湿润和亚湿润地区(II)和青藏高原地区(X)的氮储量显著高于其他区域, 南亚热带湿润地区(VIII)氮储量较低. 其中, 植被氮储量的变化范围为 $0.54 \sim 1.25 t N hm^{-2}$, 土壤的氮储量变化范围为 $9.45 \sim 22.16 t N hm^{-2}$, 生态系统氮储量的变化范围为 $10.34 \sim 23.11 t N hm^{-2}$.

不同生态区域氮在植被和土壤中的分配比例(AGBN:BGBN、Veg-N:SN(0~30cm)和Veg-N:SN(0~100cm))差异显著(表1)。对于AGBN:BGBN, II和VIII区的比值显著高于其他区域, 北亚热带湿润地区(VI)最低; 对于Veg-N:SN(0~30cm)和Veg-N:SN(0~100cm), X区显著低于其他区域, II区的Veg-N:SN(0~30cm)和I区的Veg-N:SN(0~100cm)比值显著高于其他区域。其中, AGBN:BGBN的变化范围为2.56~3.95, Veg-N:SN(0~30cm)和Veg-N:SN(0~100cm)的变化范围分别为0.09~0.31和0.03~0.16。

3.3 不同类型森林生态系统氮储量及分配

中国不同类型森林生态系统的植被、土壤和生态系统氮储量差异显著(表2)。其中, 落叶针叶林(DNF)的植被、土壤和生态系统氮储量显著高于其他森林类型。6大类植被氮储量的变化范围为0.31~1.06t N hm⁻², 土壤的氮储量变化范围为12.60~17.40t N hm⁻², 生态系统氮储量的变化范围为12.87~18.32t N hm⁻²。此外, 不同类型森林植被和土壤的氮分配比例(AGBN:BGBN、Veg-N:SN(0~30cm)和Veg-N:SN(0~100cm))差异显著(表2)。其中, AGBN:BGBN的变化范围为2.94~4.12, Veg-N:SN(0~30cm)和Veg-N:SN(0~100cm)的变化范围分别为0.07~0.29和0.03~0.09。

3.4 中国森林生态系统氮储量及分配的经纬度格局

中国森林氮储量的经纬度格局不同(图2a~2b)。其中, Veg-N储量随经度和纬度的增加整体呈现先降低后增加的变化趋势($p<0.001$), 在30°~40°N区域或100°~120°E区域的Veg-N储量较低。SN(0~100cm)储量和Eco-N储量具有相似的经纬度变化趋势, 其中, 随着纬度的增加SN和Eco-N储量整体呈现显著的增长趋势, 但随着经度的增加, SN和Eco-N储量呈现先降低后增加的变化趋势($p<0.001$), 在15°~20°N区域或105°~115°E区域的SN(0~100cm)和Eco-N储量较低。

中国森林氮储量分配的经纬度格局不同(图2c~2d)。对于植被而言, Veg-N储量分配比例(AGBN:BGBN)随经度和纬度的增加无显著变化趋势($p>0.05$)。植被和土壤氮分配比例则表现出不同的经纬度格局, 其中Veg-N:SN(0~30cm)随经度的增加呈先降低后增加的变化趋势, 而随纬度的增加无明显的变化趋势;

Veg-N:SN(0~100cm)随纬度的增加呈先降低或增加的变化趋势, 而随经度的增加无明显的变化趋势。

3.5 影响中国森林生态系统氮储量分配格局的主要因素

RDA分析结果显示, 环境因子(气候、土壤养分和质地)对植被、土壤(0~100cm)和生态系统氮储量的解释度分别为12.93%、19.91%和20.32%(图3a~3c)。其中气候是主要影响因子, 对植被、土壤和生态系统氮储量的解释度分别为10.45%、16.91%和17.37%, 其次是土壤养分, 土壤质地的影响相对较弱。

对于森林氮储量分配比例而言, 环境因子(气候、土壤养分和质地)对植被氮分配比例(AGBN:BGBN)的解释度为5.24%, 而对生态系统氮分配比例Veg-N:SN(0~30cm)和Veg-N:SN(0~100cm)的解释度分别为2.94%和4.00%(图3d~3f)。其中, 气候是植被氮储量分配的主要影响因子, 累计解释度为2.87%, 而土壤质地是生态系统氮储量分配的主要影响因子, 其单独作用的影响大于与其他因素交互作用的影响。

4 讨论

基于4420个实地调查数据, 本研究系统估算了中国森林生态系统氮储量为14.45t N hm⁻², 且植被与土壤(0~100cm)氮储量的分配比例为0.09。本研究利用大量的地面监测数据, 同时结合近期有关中国森林生态系统不同功能群各器官氮含量的研究成果(Zhao等, 2019)以及提出的生态系统性状(Ecosystem traits)的尺度拓展方法(He等, 2019), 首次系统估算了森林生态系统植被氮储量及其在各器官中的分配比例系数, 相关结果可为区域氮循环模型提供基础参数, 一定程度实现氮循环模型参数的本地化, 提高模型拟合和预测精度。

从区域尺度来看, 本研究有关各生态区的森林氮储量估算值和分配比例与近期有关中国某一区域的森林氮储量分配研究结果相似(王卫霞等, 2013; 朱美玲等, 2015; 刘顺等, 2017)。然而, 从国家尺度来看, 本研究有关土壤氮储量的估算结果(13.59t N hm⁻²)低于张春娜(2004)和Tian等(2006)的估算值(分别为17.31和15.05t N hm⁻²), 不同的数据源和估算是导致研究结果之间差异的重要原因(Ni, 2013), 前期在评估中国

表 1 中国不同区域森林生态系统氮储量及其分配比例^{a)}

生态区* 样本数	氮储量						氮储量分配比例					
	植被			土壤			生态系统 [†]	植被	植被:土壤			
	叶 (t N hm ⁻²)	枝 (t N hm ⁻²)	干 (t N hm ⁻²)	根 (t N hm ⁻²)	合计 (t N hm ⁻²)	0~30cm (t N hm ⁻²)			0~100cm (t N hm ⁻²)	AGBN:BGBN	Veg-N:SN (0~30cm)	Veg-N:SN (0~100cm)
I	101	0.21±0.17 ^{bc}	0.23±0.13 ^a	0.48±0.29 ^b	0.30±0.12 ^a	1.21±0.57 ^a	5.64±3.52 ^{bc}	9.54 ±5.09 ^c	10.75±5.12 ^{bc}	3.09 ±0.90 ^{bc}	0.28 ±0.24 ^{ab}	0.16±0.13 ^a
II	539	0.20±0.18 ^{bc}	0.11±0.09 ^c	0.68±0.37 ^a	0.28±0.19 ^a	1.25±0.66 ^a	7.24±4.46 ^{ab}	21.86 ±15.33 ^a	23.11±15.34 ^a	3.85±1.44 ^a	0.31±0.56 ^a	0.08±0.25 ^{bc}
III	254	0.38±0.51 ^a	0.12±0.08 ^c	0.17±0.14 ^d	0.21±0.15 ^{bc}	0.87±0.70 ^{bc}	6.89±5.01 ^{ab}	14.65±11.24 ^b	15.53±11.27 ^b	3.45±2.33 ^{ab}	0.17±0.15 ^c	0.07±0.07 ^{cd}
IV	4	0.37±0.20 ^a	0.12±0.10 ^c	0.17±0.18 ^d	0.21±0.16 ^{bc}	0.86±0.64 ^{bc}	6.81±5.02 ^d	14.54±11.90 ^b	15.31±2.01 ^b	3.44±2.28 ^{ab}	0.17±0.14 ^c	0.07±0.07 ^{cd}
V	635	0.15±0.10 ^c	0.09±0.07 ^c	0.18±0.13 ^{cd}	0.12±0.07 ^e	0.54±0.31 ^e	4.80±3.25 ^c	10.76±7.21 ^{bc}	11.31±7.22 ^{bc}	3.54±1.13 ^{ab}	0.17±0.37 ^c	0.07±0.22 ^{bcd}
VI	596	0.14±0.12 ^c	0.14±0.09 ^{bc}	0.17±0.10 ^d	0.18±0.10 ^{bcd}	0.63±0.33 ^{cde}	4.69±2.99 ^c	11.02±9.27 ^{bc}	11.64±9.28 ^{bc}	2.56±0.82 ^c	0.21±0.21 ^{bc}	0.08±0.08 ^{bc}
VII	1273	0.20±0.16 ^{bc}	0.15±0.12 ^{bc}	0.21±0.15 ^c	0.20±0.13 ^{bcd}	0.75±0.45 ^{bcd}	4.92±2.62 ^c	11.93±6.35 ^{bc}	12.68±6.37 ^{bc}	3.03±1.11 ^{bc}	0.19±0.17 ^{bc}	0.08±0.08 ^{bc}
VIII	200	0.26±0.27 ^b	0.19±0.16 ^{ab}	0.25±0.17 ^c	0.19±0.13 ^{bcd}	0.88±0.53 ^b	4.02±2.11 ^c	9.45±5.15 ^c	10.34±5.18 ^c	3.95±1.57 ^a	0.28±0.23 ^{ab}	0.13±0.10 ^{ab}
IX	346	0.13±0.12 ^c	0.21±0.18 ^a	0.23±0.19 ^c	0.23±0.21 ^{ab}	0.80±0.63 ^{bcd}	4.80±2.45 ^c	11.02±5.93 ^{bc}	11.82±5.96 ^{bc}	2.92±1.14 ^{bc}	0.20±0.17 ^{bc}	0.08±0.07 ^{bc}
X	472	0.21±0.16 ^{bc}	0.13±0.09 ^c	0.10±0.08 ^d	0.13±0.10 ^{de}	0.58±0.40 ^{de}	8.48±4.91 ^a	22.16±13.18 ^a	22.74±13.19 ^a	3.45±0.67 ^{ab}	0.09±0.13 ^d	0.03±0.03 ^d
合计	4420	0.20±0.19	0.15±0.11	0.30±0.19	0.21±0.14	0.86±0.51	5.47±3.19	13.59±8.40	14.45±8.42	3.33±0.43	0.21±0.07	0.09±0.03

a) * I, 寒温带湿润和亚湿润地区; II, 中温带湿润和亚湿润地区; III, 中温带干旱和半干旱地区; IV, 暖温带干旱地区; V, 暖温带湿润和亚湿润地区; VI, 北亚热带湿润地区; VII, 中亚热带湿润地区; VIII, 南亚热带湿润地区; IX, 热带湿润地区; X, 青藏高原地区. † 森林生态系统氮储量等于植被氮储量与 0~100cm 深度土壤氮储量之和. AGBN, above-ground biomass nitrogen, 植被地上氮储量; BGBN, below-ground biomass nitrogen, 植被地下氮储量. 右上角同列相同字母表示差异不显著 ($p=0.05$)

表 2 中国不同类型森林生态系统氮储量及其分配比例^{a)}

植被类型*	样点数	氮储量						氮储量分配比例				
		植被			土壤			生态系统 [†]	植被	植被:土壤		
		叶 (t N hm ⁻²)	枝 (t N hm ⁻²)	干 (t N hm ⁻²)	根 (t N hm ⁻²)	合计 (t N hm ⁻²)	0~30cm (t N hm ⁻²)			0~100cm (t N hm ⁻²)	AGBN: BGBN	Veg-N: SN (0~30cm)
BF	54	0.10±0.12 ^c	0.07±0.08 ^c	0.07±0.07 ^d	0.08±0.09 ^d	0.31±0.32 ^d	5.12±2.21 ^c	12.60±6.02 ^b	12.87±6.00 ^b	3.06±1.18 ^{cd}	0.07±0.08 ^c	0.03±0.04 ^b
DBF	1288	0.13±0.08 ^{de}	0.12±0.10 ^b	0.26±0.30 ^b	0.18±0.13 ^c	0.69±0.52 ^c	5.27±3.80 ^{bc}	12.40±10.26 ^b	13.01±10.36 ^b	3.00±1.05 ^d	0.19±0.23 ^b	0.07±0.09 ^a
EBF	789	0.14±0.12 ^d	0.18±0.15 ^a	0.23±0.18 ^{bc}	0.21±0.16 ^{ab}	0.76±0.52 ^c	5.30±2.98 ^{bc}	12.60±8.71 ^b	13.36±8.74 ^b	2.94±1.22 ^d	0.17±0.15 ^b	0.08±0.07 ^a
BNMF	499	0.20±0.19 ^c	0.14±0.10 ^b	0.37±0.32 ^a	0.22±0.12 ^a	0.93±0.53 ^b	5.27±3.31 ^{bc}	12.87±8.78 ^b	13.72±8.86 ^b	3.28±1.17 ^{bc}	0.29±0.43 ^a	0.09±0.07 ^a
ENF	1594	0.25±0.20 ^b	0.13±0.10 ^b	0.21±0.18 ^c	0.18±0.14 ^{bc}	0.77±0.50 ^c	5.97±4.09 ^b	14.56±10.74 ^b	15.35±10.77 ^b	3.48±1.18 ^b	0.19±0.19 ^b	0.08±0.09 ^a
DNF	196	0.35±0.56 ^d	0.12±0.10 ^b	0.37±0.29 ^a	0.22±0.15 ^a	1.06±0.72 ^a	7.12±3.68 ^a	17.40±8.94 ^a	18.32±8.92 ^a	4.12±2.61 ^a	0.21±0.24 ^b	0.09±0.14 ^a

a) * BF, bamboo forests, 竹林; DBF, deciduous broadleaf forests, 落叶阔叶林; EBF, evergreen broadleaf forests, 常绿阔叶林; BNNMF, broadleaf and needleleaf mixed forests, 针阔混交林; ENF, evergreen needleleaf forests, 常绿针叶林; DNF, deciduous needleleaf forests, 落叶针叶林. † 森林生态系统氮储量等于植被氮储量与 0~100cm 深度土壤氮储量之和. AGBN, above-ground biomass nitrogen, 植被地上氮储量; BGBN, below-ground biomass nitrogen, 植被地下氮储量. 右上角同列相同字母表示差异不显著 ($p=0.05$)

图2 森林生态系统氮储量及其分配比例系数随经度和纬度变化规律

图中实线代表关系显著, $p < 0.05$; 虚线代表关系不显著, $p > 0.05$

森林土壤氮储量及分配时, 主要数据源为第二次土壤普查数据(1979~1985年), 估算方法为土壤类型统计法, 而本研究利用近期大量的实地调查数据, 同时综合考虑气候环境的影响, 采用全球或区域尺度应用较广的分生态区统计法(Post等, 1985; Wen和He, 2016; Xu等, 2018), 能真实反映土壤氮储量的现状. 由于本研究中西北暖温带干旱地区(IV)森林样点较少, 一定程度降低了该区域森林氮储量的估算精度, 因此, 未来应加强该地区的实地监测工作.

同时, 本研究发现气候是调控森林氮储量空间格局的主要因素, 土壤质地是调控森林氮储量分配(Veg-N:SN)格局的主要因素. 对于植被, 气候是其氮库分布格局的主要影响因素($p < 0.001$, 图4). 主要原因包括两方面: 一方面是因为气候影响植物的生产力, 通常情况下, 水热条件越好, 特别是水分供应充足的区域, 植物生产力越高, 生物量越大(Beer等, 2010), 另一方面是因为气候影响植物各器官的氮含量, 由于氮不仅是植物体的重要组成元素, 同时也参与植物光合、呼吸等重

要的生命代谢活动(Reich和Oleksyn, 2004), 植物会采取调整体内各器官氮含量的策略来适应外界环境的变化, 维持自身代谢稳定, 例如在一些寒冷区域, 植物会通过提高叶、枝、干和根器官氮含量来适应寒冷的环境(Zhao等, 2019), 这一定程度解释了植被氮储量的空间分布格局, 即北方寒温带湿润地区(I)和中温带湿润和亚湿润地区(II)与南方的热带湿润地区(IX)都具有较高的生物量, 但I区和II区的植被氮储量却显著高于IX区的植被氮储量. 本研究中RDA分析结果显示气候是影响植被氮储量分配(AGBN:BGBN)格局的主要因素, 随着温度和降水的增加, 植被地上和地下部分氮储量的分配比例呈显著降低的变化趋势($p < 0.001$; 表3), 这从生态系统尺度反映了植物为适应外界环境所采用不同的生存适应策略. 此外, 气候也是影响土壤氮储量空间分布格局的主要因素. 本研究发现随着MAT(或MAP)的增加, 土壤氮储量呈现显著的下降趋势($p < 0.001$, 图4), 气候对土壤氮储量的负作用是温度和水分有效性对植被生产力、凋落物产量、土壤有机质分

图3 森林生态系统氮储量及其分配比例系数影响因素分析

解和土壤淋溶等综合影响的具体体现。Yang等(2007a)研究土壤氮储量时也发现气候是土壤氮库空间分布格局的主要影响因子,因为它影响了土壤氮库的输入和分解平衡。在水热充足的环境下,森林生态系统具有较高的生产力,对应地凋落物产量也较高,增加了土壤氮的输入量,表现为正面影响(Knapp和Smith, 2001);然而,适宜的外界环境也提高了土壤微生物的活性,加快了土壤有机质的分解(Conant等, 2011)。此外,降水强度的增加,土壤淋溶作用也越强,土壤氮流失更为严重,表现为负面影响,且后者的作用更强。因此,土壤氮储量的空间分布格局表现为土壤氮库随着纬度的增加而增加,南方热带湿润地区(IX)的土壤氮储量显著低于北方中温带湿润和亚湿润地区(II)。这一研究结果也启示我们在气候变化背景下应加强森林氮管理(苑全治等, 2017),特别是南方亚热带和热带湿润

地区应加强植被的保护,通过增加植被覆盖率来保护土壤氮库,减少地表径流导致的土壤氮流失。

对中国森林生态系统而言,气候(MAT + MAP)是影响其氮储量空间格局的主要因素,但气候因素对森林生态系统氮储量分配(Veg-N:SN(0~30cm)和Veg-N:SN(0~100cm))空间格局的影响较弱。相比之下,土壤质地对植被和土壤氮储量分配比例的影响较大,可能的原因是黏粒含量越高的土壤,微生物分解作用相对较弱,土壤有机质淋溶损失量也较少,提高了土壤氮的累积(Yang等, 2008);同时,高黏粒含量引起的土壤氮累积也会提高土壤水分和养分的可利用性,促进植物的生长和凋落物的产量,进而增加土壤氮的输入,进一步增强土壤氮的累积(Oades, 1988; Schimel等, 1994; Yang等, 2014),土壤氮的增长速度大于植被氮的积累速度,因此,随着黏粒含量的增加,植被与表层

图4 森林生态系统氮储量与温度和降水之间的关系

和深层土壤氮储量比例呈变小趋势(表3)。由于本研究选择的自然环境要素(气候、土壤养分和土壤质地)分别解释了森林生态系统氮储量及氮分配的20.32%和4.00%的变异, 仍有80%以上的变异没有得到解释, 这启示我们, 其他未引入因子如地形、土壤微生物、生物和人为活动等因素可能对森林生态系统氮储量及分配具有重要影响。因此, 未来我们应该丰富和完善森林调查数据, 深入探究其他自然和人为活动因子的作用,

进而从生态系统尺度全面揭示森林氮分配策略及其对环境变化的响应和适应。

5 结论

本研究利用大量的植被和土壤调查数据, 首次系统地评估了中国森林生态系统氮储量并分析了分配特征, 同时探讨了我国森林氮储量和分配的空间变异规

表 3 中国森林生态系统氮储量分配与环境因素之间的关系

y	x	回归方程	R^2	p
AGBN:BGBN	MAP	$y = -0.0003x + 3.5145$	0.0101	<0.001
AGBN:BGBN	MAT	$y = -0.0195x + 3.4633$	0.0125	<0.001
Veg-N:SN(0~30cm)	Clay content	$y = -0.0034x + 0.2697$	0.0015	<0.001
Veg-N:SN(0~30cm)	Sand content	$y = 0.0014x + 0.1334$	0.0014	<0.001
Veg-N:SN(0~100cm)	Clay content	$y = -0.0009x + 0.0984$	0.0009	<0.001
Veg-N:SN(0~100cm)	Sand content	$y = 0.0007x + 0.0471$	0.0027	<0.001

律及影响因素. 结果表明, 中国森林氮储量为 $(14.45 \pm 8.42) \text{ t N hm}^{-2}$, 约有 94.05% 的氮分配在土壤中. 不同类型森林生态系统植被、土壤和生态系统氮储量差异显著. 不同区域的森林氮储量差异显著, 其中北方中温带湿润和亚湿润地区森林氮储量显著高于其他区域, 且各区域植被和土壤氮分配比例也差异显著. 森林氮储量及分配比例随经度和纬度变化呈现出的变化趋势不同. 气候是影响植被、土壤以及生态系统氮储量空间分布格局的主要因子, 也是影响植被氮储量分配比例空间分布格局的主要因素, 但气候对植被和土壤氮分配比例空间分布格局的影响相对较小, 相比较而言, 土壤质地的影响更大. 本研究系统揭示了中国森林氮储量其在植被和土壤中的分配规律, 同时有关各生态区植被叶、枝、干和根器官以及不同深度土壤的氮储量及分配比例可作为基础参数服务于区域氮循环模型, 实现参数的本地化.

致谢 感谢尖峰岭、鼎湖山、九连山、神农架、太岳山、东灵山、长白山、凉水 and 呼中等所属台站在野外监测采样过程中提供的支持和帮助.

参考文献

- 陈永喆, 傅伯杰, 冯晓明. 2017. 遥感反演植被含氮量研究进展. 生态学报, 37: 6240–6252
- 苑全治, 吴绍洪, 戴尔阜, 赵东升, 张雪儒, 任平. 2017. 1961~2015 年中国气候干湿状况的时空分异. 中国科学: 地球科学, 47: 1339–1348
- 傅伯杰, 刘国华, 陈利顶, 马克明, 李俊然. 2001. 中国生态区划方案. 生态学报, 21: 1–6
- 弓文艳, 陈丽华, 郑学良. 2019. 基于不同林分类型下土壤碳氮储量垂直分布. 水土保持学报, 33: 152–157
- 刘顺, 罗达, 刘千里, 张利, 杨洪国, 史作民. 2017. 川西亚高山不同森林生态系统碳氮储量及其分配格局. 生态学报, 37: 1074–1083
- 莫德祥, 吴庆标, 林宁, 卓宇. 2012. 桂东南柳杉人工林碳氮储量及其分配格局. 生态学杂志, 31: 794–799
- 生态系统固碳项目技术规范编写组. 2015. 生态系统固碳观测与调查技术规范. 北京: 科学出版社. 96–144
- 王世东, 石朴杰, 张合兵, 王新闯. 2019. 基于高光谱的矿区复垦农田土壤全氮含量反演. 生态学杂志, 38: 294–301
- 王卫霞, 史作民, 罗达, 刘世荣, 卢立华, 明安刚, 于浩龙. 2013. 我国南亚热带几种人工林生态系统碳氮储量. 生态学报, 33: 925–933
- 岳军伟, 关晋宏, 邓磊, 张建国, 李国庆, 杜盛. 2018. 甘肃亚高山云杉人工林生态系统碳、氮储量动态和分配格局. 生态学报, 38: 7790–7800
- 张春娜, 延晓冬, 杨剑虹. 2004. 中国森林土壤氮储量估算. 西南农业大学学报(自然科学版), 26: 572–579
- 朱美玲, 王旭, 王帅, 王文蕾, 邹耀进, 梁卿雅. 2015. 海南岛典型地区桉树人工林生态系统碳、氮储量及其分布格局. 热带作物学报, 36: 1943–1950
- Beer C, Reichstein M, Tomelleri E, Ciais P, Jung M, Carvalhais N, Rödenbeck C, Arain M A, Baldocchi D, Bonan G B, Bondeau A, Cescatti A, Lasslop G, Lindroth A, Lomas M, Luyssaert S, Margolis H, Oleson K W, Rouspard O, Veenendaal E, Viovy N, Williams C, Woodward F I, Papale D. 2010. Terrestrial gross carbon dioxide uptake: Global distribution and covariation with climate. *Science*, 329: 834–838
- Bingham A H, Cotrufo M F. 2016. Organic nitrogen storage in mineral soil: Implications for policy and management. *Sci Total Environ*, 551–552: 116–126
- Chen Y, Han W, Tang L, Tang Z, Fang J. 2013. Leaf nitrogen and phosphorus concentrations of woody plants differ in responses to climate, soil and plant growth form. *Ecography*, 36: 178–184
- Cheng J, Lee X, Tang Y, Pan W, Gao W, Chen Y, Wang B, Cheng H. 2016. Changes in above- and below-ground nitrogen stocks and allocations following the conversion of farmland to forest in rocky desertification regions. *Agr EcoSyst Environ*, 232: 9–16
- Conant R T, Ryan M G, Ågren G I, Birge H E, Davidson E A, Eliasson P E, Evans S E, Frey S D, Giardina C P, Hopkins F M, Hyvönen R,

- Kirschbaum M U F, Lavallee J M, Leifeld J, Parton W J, Megan Steinweg J, Wallenstein M D, Martin Wetterstedt J Å, Bradford M A. 2011. Temperature and soil organic matter decomposition rates—Synthesis of current knowledge and a way forward. *Glob Change Biol*, 17: 3392–3404
- Fang J, Yu G, Liu L, Hu S, Chapin Iii F S. 2018. Climate change, human impacts, and carbon sequestration in China. *Proc Natl Acad Sci USA*, 115: 4015–4020
- Fick S E, Hijmans R J. 2017. WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol*, 37: 4302–4315
- Fowler D, Coyle M, Skiba U, Sutton M A, Cape J N, Reis S, Sheppard L J, Jenkins A, Grizzetti B, Galloway J N, Vitousek P, Leach A, Bouwman A F, Butterbach-Bahl K, Dentener F, Stevenson D, Amann M, Voss M. 2013. The global nitrogen cycle in the twenty-first century. *Phil Trans R Soc B*, 368: 20130164
- Gruber N, Galloway J N. 2008. An Earth-system perspective of the global nitrogen cycle. *Nature*, 451: 293–296
- Han W, Fang J, Guo D, Zhang Y. 2005. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytol*, 168: 377–385
- He N, Liu C, Piao S, Sack L, Xu L, Luo Y, He J, Han X, Zhou G, Zhou X, Lin Y, Yu Q, Liu S, Sun W, Niu S, Li S, Zhang J, Yu G. 2019. Ecosystem traits linking functional traits to macroecology. *Trends Ecol Evol*, 34: 200–210
- Knapp A K, Smith M D. 2001. Variation among biomes in temporal dynamics of aboveground primary production. *Science*, 291: 481–484
- LeBauer D S, Treseder K K. 2008. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. *Ecology*, 89: 371–379
- Li A, Guo D, Wang Z, Liu H. 2010. Nitrogen and phosphorus allocation in leaves, twigs, and fine roots across 49 temperate, subtropical and tropical tree species: A hierarchical pattern. *Funct Ecol*, 24: 224–232
- Luo Y, Field C B, Jackson R B. 2006. Does nitrogen constrain carbon cycling, or does carbon input stimulate nitrogen cycling? *Ecology*, 87: 3–4
- Ni J. 2013. Carbon storage in Chinese terrestrial ecosystems: Approaching a more accurate estimate. *Clim Change*, 119: 905–917
- Niu S, Classen A T, Luo Y. 2018. Functional traits along a transect. *Funct Ecol*, 32: 4–9
- Oades J M. 1988. The retention of organic matter in soils. *Biogeochemistry*, 5: 35–70
- Peichl M, Leava N A, Kiely G. 2012. Above- and belowground ecosystem biomass, carbon and nitrogen allocation in recently afforested grassland and adjacent intensively managed grassland. *Plant Soil*, 350: 281–296
- Piao S, Fang J, Ciais P, Peylin P, Huang Y, Sitch S, Wang T. 2009. The carbon balance of terrestrial ecosystems in China. *Nature*, 458: 1009–1013
- Post W M, Pastor J, Zinke P J, Stangenberger A G. 1985. Global patterns of soil nitrogen storage. *Nature*, 317: 613–616
- Rastetter E B, King A W, Cosby B J, Hornberger G M, O'Neill R V, Hobbie J E. 1992. Aggregating fine-scale ecological knowledge to model coarser-scale attributes of ecosystems. *Ecol Appl*, 2: 55–70
- Reich P B, Hobbie S E, Lee T, Ellsworth D S, West J B, Tilman D, Knops J M H, Naeem S, Trost J. 2006. Nitrogen limitation constrains sustainability of ecosystem response to CO₂. *Nature*, 440: 922–925
- Reich P B, Oleksyn J. 2004. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proc Natl Acad Sci USA*, 101: 11001–11006
- Schimel D S, Braswell B H, Holland E A, McKeown R, Ojima D S, Painter T H, Parton W J, Townsend A R. 1994. Climatic, edaphic, and biotic controls over storage and turnover of carbon in soils. *Glob Biogeochem Cycle*, 8: 279–293
- Schlesinger W H. 2013. Biogeochemistry: The Global Cycles of Nitrogen and Phosphorus. 3rd ed. San Diego: Academic Press. 135–172
- Tang X, Zhao X, Bai Y, Tang Z, Wang W, Zhao Y, Wan H, Xie Z, Shi X, Wu B, Wang G, Yan J, Ma K, Du S, Li S, Han S, Ma Y, Hu H, He N, Yang Y, Han W, He H, Yu G, Fang J, Zhou G. 2018. Carbon pools in China's terrestrial ecosystems: New estimates based on an intensive field survey. *Proc Natl Acad Sci USA*, 115: 4021–4026
- Tian H, Wang S, Liu J, Pan S, Chen H, Zhang C, Shi X. 2006. Patterns of soil nitrogen storage in China. *Glob Biogeochem Cycle*, 20: GB1001
- Tuo D, Gao G, Chang R, Li Z, Ma Y, Wang S, Wang C, Fu B. 2018. Effects of revegetation and precipitation gradient on soil carbon and nitrogen variations in deep profiles on the Loess Plateau of China. *Sci Total Environ*, 626: 399–411
- Vitousek P M, Aber J D, Howarth R W, Likens G E, Matson P A, Schindler D W, Schlesinger W H, Tilman D G. 1997. Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences. *Ecol Appl*, 7: 737–750
- Wang X, Wang Q, Yang S, Zheng D, Wu C, Mannaerts C M. 2011. Evaluating nitrogen removal by vegetation uptake using satellite image time series in riparian catchments. *Sci Total Environ*, 409: 2567–2576
- Wen D, He N. 2016. Forest carbon storage along the north-south transect of eastern China: Spatial patterns, allocation, and influencing factors. *Ecol Indicators*, 61: 960–967
- Wiesmeier M, Spörlin P, Geuß U, Hangen E, Haug S, Reischl A,

- Schilling B, Lützow M, Kögel-Knabner I. 2012. Soil organic carbon stocks in southeast Germany (Bavaria) as affected by land use, soil type and sampling depth. *Glob Change Biol*, 18: 2233–2245
- Xu L, Yu G, He N, Wang Q, Gao Y, Wen D, Li S, Niu S, Ge J. 2018. Carbon storage in China's terrestrial ecosystems: A synthesis. *Sci Rep*, 8: 2806
- Yang Y, Mohammad A, Feng J, Zhou R, Fang J. 2007a. Storage, patterns and environmental controls of soil organic carbon in China. *Biogeochemistry*, 84: 131–141
- Yang Y H, Ma W H, Mohammad A, Fang J Y. 2007b. Storage, patterns and controls of soil nitrogen in China. *Pedosphere*, 17: 776–785
- Yang Y, Fang J, Tang Y, Ji C, Zheng C, He J, Zhu B. 2008. Storage, patterns and controls of soil organic carbon in the Tibetan grasslands. *Glob Change Biol*, 14: 1592–1599
- Yang Y, Li P, Ding J, Zhao X, Ma W, Ji C, Fang J. 2014. Increased topsoil carbon stock across China's forests. *Glob Change Biol*, 20: 2687–2696
- Zhao H, He N, Xu L, Zhang X, Wang Q, Wang B, Yu G. 2019. Variation in the nitrogen concentration of the leaf, branch, trunk, and root in vegetation in China. *Ecol Indicators*, 96: 496–504
- Zhao N, Yu G, He N, Wang Q, Guo D, Zhang X, Wang R, Xu Z, Jiao C, Li N, Jia Y. 2016a. Coordinated pattern of multi-element variability in leaves and roots across Chinese forest biomes. *Glob Ecol Biogeography*, 25: 359–367
- Zhao N, Yu G, He N, Xia F, Wang Q, Wang R, Xu Z, Jia Y. 2016b. Invariant allometric scaling of nitrogen and phosphorus in leaves, stems, and fine roots of woody plants along an altitudinal gradient. *J Plant Res*, 129: 647–657

(责任编辑: 陈利顶)