

DOI: 10.20103/j.stxb.202305141006

林方美, 姜川, 曾小玲, 任燕, 金艳强, 冯德枫, 陈远洋, 刘成刚, 陈殊洁. 热带不同土地利用方式林下植被多样性和生物量分配特征及其季节动态. 生态学报, 2024, 44(20): 9379-9390.

Lin F M, Jiang C, Zeng X L, Ren Y, Jin Y Q, Feng D F, Chen Y Y, Liu C G, Chen S J. Seasonal dynamics of understory vegetation diversity and biomass allocation across different tropical land use types. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(20): 9379-9390.

热带不同土地利用方式林下植被多样性和生物量分配特征及其季节动态

林方美^{1,2,3}, 姜川^{1,3}, 曾小玲^{1,3}, 任燕^{1,3}, 金艳强¹, 冯德枫⁴, 陈远洋¹, 刘成刚^{1,*}, 陈殊洁^{1,3}

1 中国科学院西双版纳热带植物园, 热带植物资源可持续利用重点实验室, 勐腊 666303

2 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

3 中国科学院大学, 北京 100049

4 中国林业科学研究院高原林业研究所, 昆明 650233

摘要: 林下植被在维持生物多样性和生态系统功能以及对森林生物量的贡献等方面发挥着重要作用, 而热带地区典型的土地利用方式和季节变化势必会对林下植被多样性和生物量产生影响。以西双版纳地区的常规管理胶林(CR)、自然恢复胶林(NR)、人工恢复胶林(AR)、香蕉林(BP)以及次生林(SF)五种典型土地利用方式的林下植被为研究对象, 探究了林下植被物种组成结构、多样性指数及生物量分配对不同土地利用方式及季节的动态响应。结果表明: (1) 五种土地利用方式共调查到灌木 50 种, 分属于 31 科 41 属; 草本 88 种, 分属于 45 科 79 属, 且多年生草本植物居多, 占草本总种数的 60% 以上。灌木主要以豆科植物为优势类群, 草本则以禾本科和菊科植物为主。(2) 相比 SF 和人为干扰较少的 NR 及 AR, 人为干扰较大的 CR 和 BP 显著改变了旱季和雨季林下植被的物种组成和优势类群的分布, 并降低了林下植被群落的平均高度、盖度、多样性及总生物量和地上与地下部分生物量。同时, CR 灌木的地下/地上生物量比显著高于 SF、NR 和 AR, 而草本的地下/地上生物量比在不同土地利用方式间无显著差异。(3) 草本群落结构、多样性及生物量相较于灌木更容易受季节变化的影响。CR 草本群落的盖度和高度雨季显著高于旱季, 而 SF 多年生草本的 Pielou 指数和一年生草本多样性雨季显著低于旱季。此外, 所有橡胶林分的林下植被及其草本层的各生物量组分雨季显著高于旱季, 而 BP 则呈相反趋势。灌木和草本的地下/地上生物量比无明显季节变化, 但雨季一定程度上提高了草本植物的地下/地上生物量比, 这得益于多年生草本的较大贡献。综上所述, 热带土地利用方式转变及季节变化对林下植被多样性及生物量分配具有一定影响。研究将为热区人工经济林生物多样性保护和可持续经营管理提供科学依据。

关键词: 热带地区; 土地利用方式; 林下植被多样性; 生物量分配; 季节动态

Seasonal dynamics of understory vegetation diversity and biomass allocation across different tropical land use types

LIN Fangmei^{1,2,3}, JIANG Chuan^{1,3}, ZENG Xiaoling^{1,3}, REN Yan^{1,3}, JIN Yanqiang¹, FENG Defeng⁴, CHEN Yuanyang¹, LIU Chenggang^{1,*}, CHEN Shujie^{1,3}

1 Key Laboratory of Tropical Plant Resources and Sustainable Use, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, China

2 Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences,

基金项目: 国家自然科学基金项目(32071744, 32271854); 云南省“兴滇英才支持计划”青年人才专项(XDYC-QNRC-2022-0204); 中国科学院西部青年学者项目

收稿日期: 2023-05-14; **网络出版日期:** 2024-07-26

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liuchenggang@xtbg.ac.cn

<http://www.ecologica.cn>

中国知网 <https://www.cnki.net>

Guangzhou 510650, China

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

4 Institute of Highland Forest Science, Chinese Academy of Forestry, Kunming 650233, China

Abstract: Understory vegetation plays a crucial role in sustaining biodiversity and ecosystem functions, as well as contributing to forest biomass. It is inevitably affected by land use types and seasonal variations in the tropics. This study investigated the understory vegetation of five typical land use types, namely conventional management of rubber plantation (CR), natural restoration of rubber plantation (NR), artificial restoration of rubber plantation (AR), banana plantation (BP) and secondary forest (SF), in Xishuangbanna, southwestern China. The study aimed to examine the response of species composition, diversity and biomass allocation of understory vegetation to different land use types and seasons. The results showed that: 1) A total of 50 shrub species belonging to 41 genera and 31 families and 88 grass species belonging to 79 genera and 45 families, with perennial herb accounting for more than 60% of the total grass species, were found under five land use types. The dominant group of shrubs were mainly leguminous, and the majority of grasses were of the Poaceae and Asteraceae families. 2) CR and BP, where anthropogenic disturbances were stronger, significantly altered the species composition of understory vegetation and the distribution of dominant groups, as well as decreased the average height, coverage, total biomass, aboveground and belowground biomass of understory vegetation compared to SF, NR and AR, where disturbances were rather weak. Meanwhile, belowground/aboveground biomass ratio of shrub under CR was obviously higher than that of SF, NR and AR, while there was no difference in belowground/aboveground biomass ratio of grass across different land use types. 3) The community structure, diversity and biomass of grass exhibited greater susceptibility to seasonal variability than shrub. The average coverage and height of grass under CR were significantly higher in rainy season than in dry season, while the Pielou index of perennial herb and annual herb diversity under SF were significantly lower in rainy season than in dry season. In addition, the biomass of understory vegetation and its herbaceous layer in all rubber stands were obviously higher in rainy season than in dry season, whereas BP showed the opposite trend. There was no significant seasonal variation in belowground/aboveground biomass ratio for shrub and grass, with the rainy season resulting in an increase in belowground/aboveground biomass ratio for grass plants, due in part to a greater contribution from perennial herb. In conclusion, changes in tropical land use and season had distinct effects on understory vegetation diversity and biomass allocation. This study will provide a scientific basis for biodiversity conservation and sustainable management of artificial economic plantations in tropical region.

Key Words: tropical region; land use type; understory vegetation diversity; biomass allocation; seasonal dynamic

随着人口、资源和环境问题的日益尖锐化,由人类活动引起的土地利用变化已成为导致区域植被格局发生改变的主要驱动力^[1]。林下植被作为森林生态系统的重要组成部分,在构建森林群落、维持生物多样性、调节养分循环及防止水土流失等生态系统功能和服务供给方面发挥着重要作用^[2-3]。森林生物量是衡量森林生态系统功能的关键指标,也是研究区域乃至全球碳循环的基础。生物量分配则反映了植物对资源获取与利用之间的协调配比,且会显著影响植物的生长繁殖及其对环境变化的响应和适应性^[4-5],从而改变群落的物种组成与结构^[6]。因此,研究土地利用变化对林下植被多样性及生物量分配的影响具有重要意义。

土地利用变化引起的上层乔木改变和不同林下植被管理措施往往会降低林下植被群落结构和多样性^[7-10]。非生物因素(如降水和温度等)与生物因素(如森林类型、林分密度和冠层覆盖度等)通过影响光照并改变林分内部温湿度等限制林下植物的生长,进而影响林下植被的物种组成及生物量^[11-12]。研究表明,不同林型、林龄或林分密度下生物量分配格局具有较大差异,且不同器官间的生物量分配与外界生长环境密切相关^[13-15],但这些研究通常并未考虑林下植被。即使有少量关于林下植被生物量分配的研究,但多集中在单一林分类型个体或物种之间的差异^[16-17],而对于不同土地利用方式下林下植被生物量分配的研究则相对匮乏。

热带地区受到旱雨季交替的影响,森林转变过程中生物多样性发生变化的可能性更大^[18-19]。西双版纳具有我国生物多样性丰富的热带森林生态系统,该区最显著的土地利用变化就是大面积热带森林退化或砍伐后被橡胶纯林所取代,导致生态环境严重退化^[20-21],如生物多样性降低、土壤酸化板结及养分有效性降低等^[22-25]。目前,随着橡胶林老龄化、林地退化及胶乳价格骤降等诸多原因,橡胶纯林逐渐被粗放管理,或改造为收益短平快的香蕉林,由此形成了该区不同林下植物群落结构的土地利用方式。加之,近年来该区干旱发生的频度和强度日趋严重,势必会对这些典型森林系统的林下植被群落及其生物量造成特别的影响。因此,本研究选取西双版纳纳板河流域典型土地利用类型的林下植被为研究对象,旨在探究热带土地利用方式改变对林下植被群落结构、多样性及其生物量分配的动态影响,以期对该区人工经济林生物多样性保护和可持续经营提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究样点位于西双版纳傣族自治州境内的纳板河流域国家级自然保护区实验区(22°04'—22°17'N, 100°32'—100°44'E)。保护区总面积 26.6 hm²,主要保护以热带雨林为主体的森林生态系统及珍稀野生动植物。该区地势呈西北高、东南低,地貌类型以中低山与河谷相间为主,沟谷深切,垂直高差较大,海拔范围为 539—2304 m。该区属北热带湿润气候,年均气温 20 ℃,年均降雨量 1350 mm,雨量充沛而集中。5—10 月为雨季,气候较湿热,集中了约全年降水的 85%,11 月—次年 4 月为旱季,降水较少。土壤类型主要为砖红壤,pH 约为 5.0,土层厚度超过 1 m。

1.2 样地设置、群落调查及样品采样

2022 年初分别在常规管理胶林(Conventional management of rubber plantation, CR)、自然恢复胶林(Natural restoration of rubber plantation, NR)、人工恢复胶林(Artificial restoration of rubber plantation, AR)、香蕉林(Banana plantation, BP)以及次生林(Secondary forest, SF)五种土地利用类型中设置 3 个面积为 20 m×25 m 的样地(表 1)。随后在每个样地内部设置 9 个 2 m×2 m 灌木样方,沿上、中、下坡位成 3 行排列,每行设置 3 个样方。同时,在每个灌木样方左上角设置 1 个 1 m×1 m 草本样方。试验共有乔木样地 15 个,灌木和草本样方 135 个。分别于旱季(4 月)和雨季(9 月)调查灌木(高度≤5m)和草本的物种组成、株丛数、胸径、基径、高度及盖度等。参考吕晓涛等^[26]的异速生长方程计算灌木各部分生物量。最后,在每个样地内部设置 3 个 50 cm×50 cm 的草本刈割样方,采用全收获法收集样方内草本植物的地上和地下部分,称其鲜重并于 60 ℃下烘干至恒重,进而换算生物量。本研究中,香蕉林内未观察到灌木,且其生物量不被计入草本生物量。

1.3 数据处理与统计分析

选用物种丰富度(Margalef 指数)、优势度(Simpson 指数和 Shannon-Wiener 指数)和均匀度(Pielou 指数)来表征植物群落多样性。物种丰富度反映了样地内物种数目的多少;优势度通过反映样地内各物种之间个体分配的均匀性来表示植物群落局域生境内的多样性;均匀度反映样地内各物种个体数目分配的均匀程度。具体计算公式如下:

$$\text{Margalef 指数: } M = \frac{(S - 1)}{\ln N} \quad (1)$$

$$\text{Simpson 指数: } D = 1 - \sum_{i=1}^n P_i^2 \quad (2)$$

$$\text{Shannon-Wiener 指数: } H' = - \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i \quad (3)$$

$$\text{Pielou 指数: } J' = H' / \ln S \quad (4)$$

式中, S 为每个样方中的物种数目, P_i 为第 i 个物种的相对多度, N 为样方中所有物种的个体数。

表 1 不同土地利用方式的基本概况

Table 1 The basic situation of different land use types

样地 Sample plot	经纬度 Longitude and Latitude	海拔 Altitude/m	转变方式 Transition pattern	主要乔木树种 Main tree species
CR	100°41'28"E, 22°8'27"N	681	1997 年初经砍伐天然林后种植,规格为 2.5 m×8 m	橡胶 (<i>Hevea brasiliensis</i>)
NR	100°41'30"E, 22°8'9"N	642	2015 年部分橡胶纯林进行撂荒,除割胶行 为外,林分内植被自然更新	橡胶 (<i>H. brasiliensis</i>)
AR	100°40'29"E, 22°7'54"N	677	2013 年在橡胶林内混种大叶千斤拔、罗芙 木、望天树等乔木树种进行热带植被人工 恢复	橡胶树 (<i>H. brasiliensis</i>)、牛樟 (<i>Cinnamomum kanehirae</i>)、柴桂 (<i>Cinnamomum tamala</i>)、红椿 (<i>Toona ciliata</i>)、羯布罗香 (<i>Dipterocarpus turbinatus</i>)
BP	100°40'09"E, 22°7'56"N	749	2018 年部分胶林被砍伐后种植,规格为 2 m×3 m	无
SF	100°41'14"E, 22°8'5"N	755	原始森林受人为干扰后自然恢复的森林	小果锥 (<i>Castanopsis fleuryi</i>)、湄公锥 (<i>Castanopsis mekongensis</i>)、猴耳环 (<i>Archidendron clypearia</i>)、 黄牛木 (<i>Cratogeomys cochinchinense</i>)、滇银柴 (<i>Aporosa yunnanensis</i>)

CR:常规管理胶林 Conventional management of rubber plantation;NR:自然恢复胶林 Natural restoration of rubber plantation;AR:人工恢复胶林
Artificial restoration of rubber plantation;BP:香蕉林 Banana plantation;SF:次生林 Secondary forest

资源分配能反映植物对环境变化的响应。林下植被的灌木和草本生物量分配通过地下部分与地上部分
比值(Ratio of belowground biomass to aboveground biomass, B:A)来衡量。计算公式如下:

$$B:A=\frac{W_b}{W_a} \tag{5}$$

式中, W_b 为地下生物量, W_a 为地上生物量。

林下植被各生物群落的物种多样性在 R 语言(3.6.2)^[27] 平台中通过 vegan 包^[28] 进行计算。采用双因素
方差分析探讨不同土地利用方式和季节变化对林下植被群落结构、多样性、生物量及其比率的独立与交互效
应。采用单因素方差分析和 Tukey's 多重比较法比较不同土地利用方式和不同季节林下植被各参数的差异。
以上数据分析均使用 SPSS 20.0 软件完成,显著性水平为 $\alpha=0.05$;利用 Origin 2021 软件制图。

2 结果与分析

2.1 不同土地利用方式的林下植被群落组成与结构

不同土地利用方式的林下植被群落组成存在明显差异(如相对丰度前四的林下植物物种,表 2)。所有橡
胶林分的灌木层均以大叶千斤拔(*Flemingia macrophylla*)为最优种,SF 则是土茯苓(*Smilax glabra*)。SF 共有
灌木 17 种,分属于 11 科 14 属;AR 和 NR 分别有灌木 19 种和 14 种,分别分属于 17 科 19 属和 10 科 13 属;CR
灌木种类最少,仅 9 种,分属于 7 科 7 属。

所有样地共有草本 88 种,分属于 45 科 79 属。CR、NR 和 BP 均以菊科(Asteraceae)植物为优势,而 AR 和
SF 则是禾本科(Poaceae)植物,且所有土地利用方式均以多年生草本植物居多,占总种数的 60%以上(表 2)。
NR 草本植物最多,含 28 科 41 属 43 种;其次是 AR 和 CR,分别有 26 科 41 属 42 种和 21 科 33 属 35 种;SF 和
BP 最少,分别有 19 科 23 属 27 种和 15 科 25 属 26 种。所有土地利用方式中,相对丰度较高的草本植物在旱
季和雨季具有一定差异。

灌木群落结构仅受土地利用方式的显著影响($P<0.001$),而草本群落结构(除季节对高度的影响外)受土
地利用方式、季节及其两者交互作用的显著影响($P<0.001$;表 3)。无论旱季还是雨季,相较于 NR、AR 和 SF,
CR 显著降低了灌木的盖度和高度;而 BP 相较于其他类型显著降低了草本的盖度和高度($P<0.05$)。总体上,
灌木群落结构季节差异不明显,但 CR 草本群落的盖度和高度雨季显著高于旱季($P<0.001$)。

表 2 不同土地利用方式的林下植被优势种

Table 2 Dominant species of understory vegetation across different land use types

样地 Sample plot	灌木 Shrub	草本 Grass			
	物种 Species	旱季 Dry season	生活型 Life form	雨季 Rainy season	生活型 Life form
CR	大叶千斤拔 <i>Flemingia macrophylla</i>	假蒺 <i>Piper sarmentosum</i>	多年生	求米草 <i>O. undulatifolius</i>	一年生
	臭鸡屎藤 <i>Paederia cruddasiana</i>	毛蕨 <i>Cyclosorus interruptus</i>	多年生	假蒺 <i>P. sarmentosum</i>	多年生
	假鹰爪 <i>Desmos chinensis</i>	三叉蕨 <i>Tectaria subtriphylla</i>	多年生	毛蕨 <i>C. interruptus</i>	多年生
	爬藤榕 <i>Ficus sarmentosa</i> var. <i>impressa</i>	鸭跖草 <i>Commelina communis</i>	一年生	三叉蕨 <i>T. subtriphylla</i>	多年生
NR	大叶千斤拔 <i>F. macrophylla</i>	假蒺 <i>P. sarmentosum</i>	多年生	假蒺 <i>P. sarmentosum</i>	多年生
	臭鸡屎藤 <i>P. cruddasiana</i>	求米草 <i>Oplismenus undulatifolius</i>	一年生	弓果黍 <i>C. patens</i>	一年生
	假鹰爪 <i>D. chinensis</i>	弓果黍 <i>Cyrtococcum patens</i>	一年生	毛蕨 <i>C. interruptus</i>	多年生
	苎麻 <i>Boehmeria nivea</i>	毛蕨 <i>C. interruptus</i>	多年生	翠云草 <i>S. uncinata</i>	多年生
AR	大叶千斤拔 <i>F. macrophylla</i>	求米草 <i>O. undulatifolius</i>	一年生	翠云草 <i>S. uncinata</i>	多年生
	茶 <i>Camellia sinensis</i>	翠云草 <i>Selaginella uncinata</i>	多年生	闭鞘姜 <i>H. speciosa</i>	多年生
	包疮叶 <i>Maesa indica</i>	闭鞘姜 <i>Hellenia speciosa</i>	多年生	求米草 <i>O. undulatifolius</i>	一年生
	罗芙木 <i>Rauwolfia verticillata</i>	毛蕨 <i>C. interruptus</i>	多年生	毛蕨 <i>C. interruptus</i>	多年生
BP	无灌木	野茼蒿 <i>Crassocephalum crepidioides</i>	一年生	野茼蒿 <i>C. crepidioides</i>	一年生
		鼠曲草 <i>Gnaphalium affine</i>	一年生	马唐 <i>Digitaria sanguinalis</i>	一年生
		飞蓬 <i>Erigeron acris</i>	多年生	飞蓬 <i>E. acris</i>	多年生
		酢浆草 <i>Oxalis corniculata</i>	多年生	弓果黍 <i>C. patens</i>	一年生
SF	土茯苓 <i>Smilax glabra</i>	红豆寇 <i>Alpinia galanga</i>	多年生	红豆寇 <i>A. galanga</i>	多年生
	菝葜 <i>Smilax china</i>	双盖蕨 <i>Diplazium donianum</i>	多年生	薯蓣 <i>Dioscorea polystachya</i>	多年生
	鹅掌柴 <i>Heptapleurum heptaphyllum</i>	求米草 <i>O. undulatifolius</i>	一年生	海金沙 <i>L. japonicum</i>	多年生
	猪肚木 <i>Canthium horridum</i>	海金沙 <i>Lygodium japonicum</i>	多年生	香附子 <i>Cyperus rotundus</i>	多年生

表 3 不同土地利用方式下林下植被群落结构的季节变化

Table 3 Seasonal changes in community structure of understory vegetation across different land use types

样地 Sample plot	物种类型 Species type	盖度 Coverage/%		高度 Height /cm	
		旱季 Dry season	雨季 Rainy season	旱季 Dry season	雨季 Rainy season
CR	灌木	5.63±1.45c	5.56±1.34c	21.34±3.45cB	35.00±5.39cA
	草本	45.11±2.15abB	79.74±2.67aA	17.81±0.84cB	28.66±1.55bcA
NR	灌木	39.89±3.40a	40.70±3.81a	191.12±22.01a	200.49±24.39a
	草本	54.33±2.03a	64.07±5.25bc	64.58±5.06aA	40.37±4.15bB
AR	灌木	17.30±2.39b	19.07±3.55b	100.22±13.50b	133.36±13.37b
	草本	50.00±4.15abB	66.48±3.49abA	41.93±2.20b	41.09±3.08b
BP	灌木	无灌木			
	草本	40.41±1.86b	33.26±4.04d	21.49±1.38c	23.08±1.67c
SF	灌木	36.70±2.41a	38.19±2.19a	113.31±18.00b	110.00±14.03b
	草本	48.67±1.79ab	50.78±2.37c	72.81±7.56a	67.51±6.91a
$F_{\text{土地利用}}$	灌木/草本	112.77 *** /21.03 ***		57.39 *** /48.40 ***	
$F_{\text{季节}}$	灌木/草本	0.27 ^{ns} /30.72 ***		2.46 ^{ns} /1.89 ^{ns}	
$F_{\text{土地利用} \times \text{季节}}$	灌木/草本	0.06 ^{ns} /12.31 ***		0.63 ^{ns} /4.94 ***	

表中数据为平均值±标准误;不同小写字母表示同一季节不同土地利用方式间差异显著,不同大写字母表示同一土地利用方式不同季节间差异显著;无大写字母标注的表示差异不显著;* $P < 0.05$ 、** $P \leq 0.01$ 、*** $P \leq 0.001$ 、ns无显著差异; $F_{\text{土地利用}}$ 、 $F_{\text{季节}}$ 、 $F_{\text{土地利用} \times \text{季节}}$ 表示土地利用、季节及其交互作用的结果

2.2 不同土地利用方式的林下植被物种多样性

除灌木的 Pielou 指数外,林下植被各物种多样性指数均受土地利用方式的显著影响 ($P < 0.01$;图 1 和图 2)。无论旱季还是雨季,CR 相较于 SF 显著降低了灌木层的 Margalef 指数、Simpson 指数和 Shannon 指数,

而 BP 相较于其他类型显著降低了草本层的这三个多样性指数 ($P < 0.05$)。此外,不同土地利用方式灌木层和草本层的物种多样性总体上无明显的季节差异。

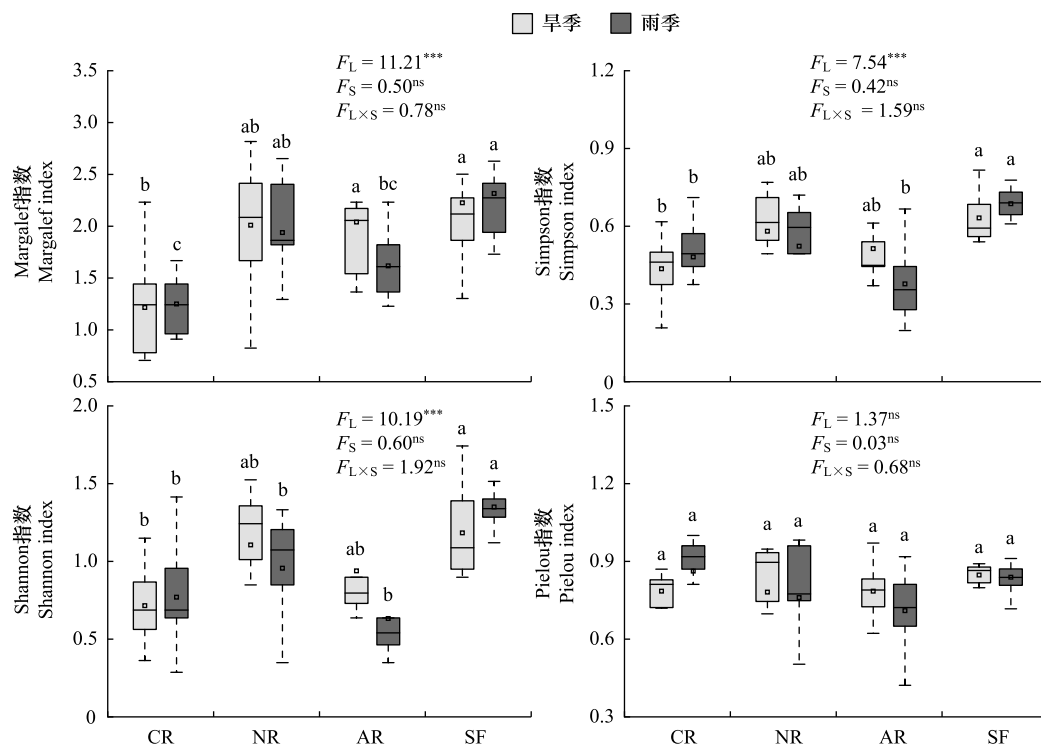


图1 不同土地利用方式下灌木多样性的季节变化

Fig.1 Seasonal changes in shrub diversity across different land use types

CR:常规管理胶林 Conventional management of rubber plantation;NR:自然恢复胶林 Natural restoration of rubber plantation;AR:人工恢复胶林 Artificial restoration of rubber plantation;BP:香蕉林 Banana plantation;SF:次生林 Secondary forest;图中数据为平均值±标准误;不同小写字母表示同一季节不同土地利用方式间差异显著,不同大写字母表示同一土地利用方式不同季节间差异显著,无大写字母标注的表示差异不显著; F_L 、 F_S 、 $F_{L \times S}$ 表示土地利用、季节及其交互作用的结果;* $P < 0.05$; ** $P \leq 0.01$; *** $P \leq 0.001$; ns无显著差异

多年生草本植物的 Margalef 指数受土地利用方式、季节及其两者交互作用的显著影响 ($P < 0.001$),而 Simpson 指数、Shannon 指数和 Pielou 指数仅受土地利用方式的显著影响 ($P < 0.05$;图 3)。相较于其他类型,CR 和 BP 总体上降低了旱季和雨季多年生草本植物的 Margalef 指数以及旱季的 Shannon 指数和 Pielou 指数。除季节对 Margalef 指数和交互作用对 Shannon 指数无影响外,一年生草本植物的多样性指数均受土地利用方式、季节及其交互作用的显著影响 ($P < 0.05$;图 4)。相较于其他类型,SF 显著降低了旱季和雨季一年生草本植物的 Margalef 指数以及雨季的 Simpson 指数、Shannon 指数和 Pielou 指数 ($P < 0.05$)。此外,SF 雨季多年生草本植物的 Margalef 指数显著高于旱季 ($P < 0.001$),而 Pielou 指数则相反 ($P < 0.05$),但其一年生草本植物多样性均显著低于旱季 ($P < 0.001$)。

2.3 不同土地利用方式的林下植被生物量

林下植被及其草本层的总生物量、地上部分及地下部分生物量均受土地利用方式、季节及其两者交互作用的显著影响,而灌木层各生物量组分仅受土地利用方式的影响 ($P < 0.001$;表 4)。在旱季,相较于 NR、AR 和 SF,CR 和 BP 显著降低了林下植被总生物量、地上与地下部分生物量;在雨季,所有橡胶林分相较于 BP 和 SF 均显著提高了林下植被生物量组分 ($P < 0.05$)。从灌木层来看,CR 灌木总生物量、地上与地下部分生物量在旱季和雨季均低于其他类型。从草本层来看,旱季 CR 草本总生物量、地上与地下部分生物量亦低于其他类型,而雨季则相反。此外,所有橡胶林分的林下植被及其草本层的各生物量组分雨季显著高于旱季

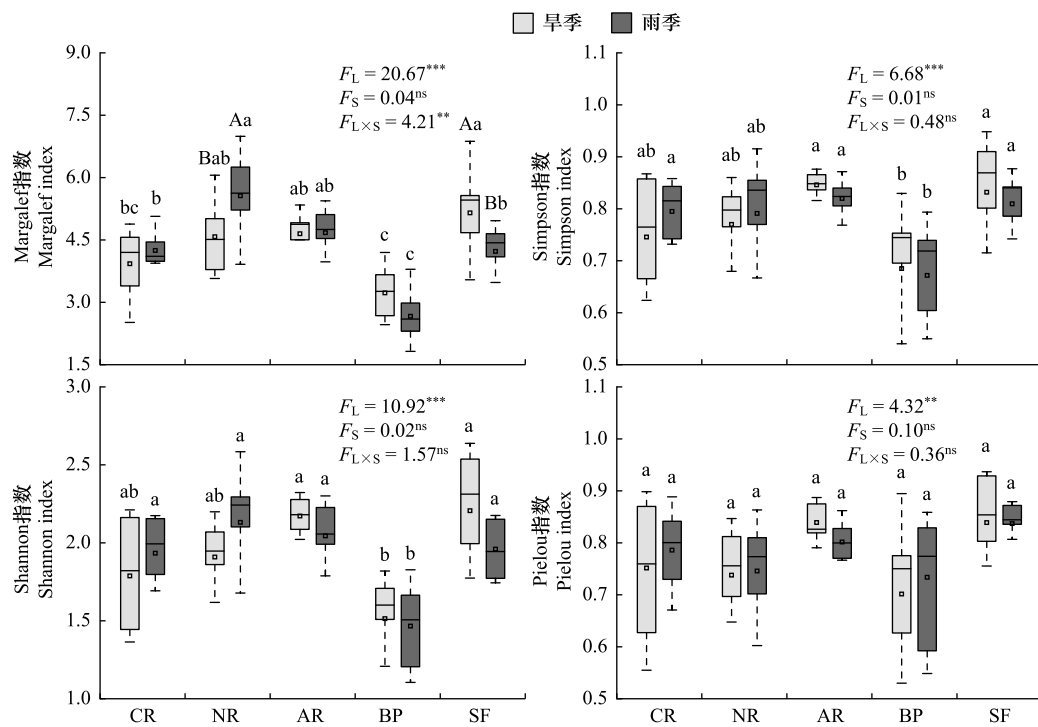


图 2 不同土地利用方式下草本多样性的季节变化

Fig.2 Seasonal changes in grass diversity across different land use types

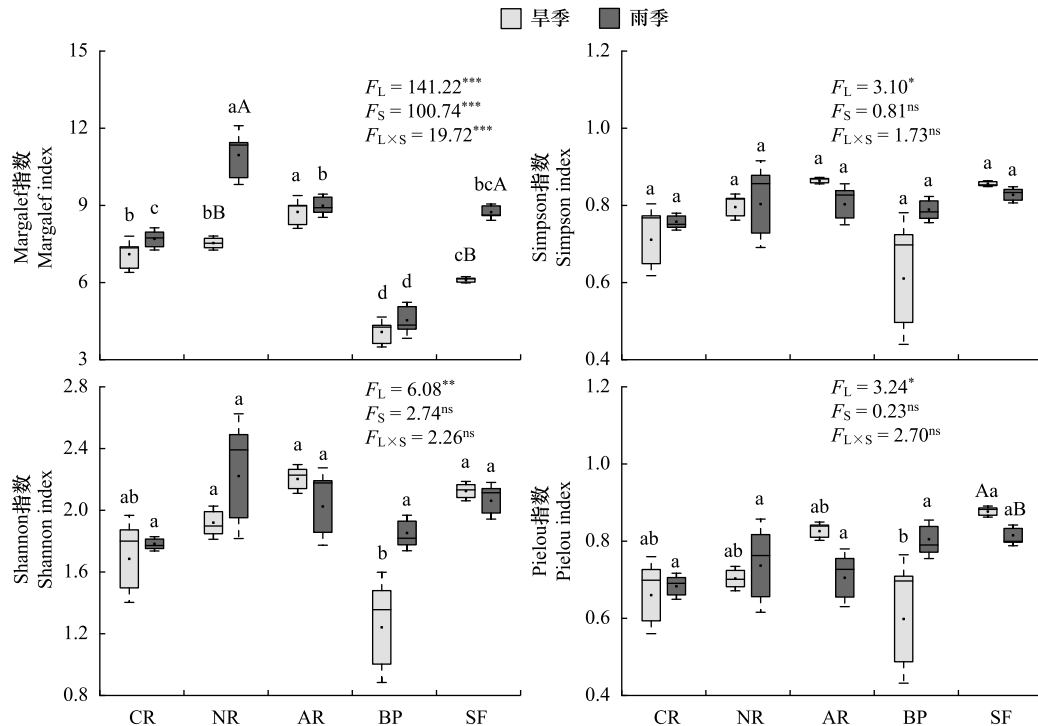


图 3 不同土地利用方式下多年生草本植物多样性的季节变化

Fig.3 Seasonal changes in perennial herb diversity across different land use types

($P < 0.01$), 而 BP 则呈相反趋势。

对于生物量分配, 仅灌木生物量的地下/地上比受土地利用方式的显著影响 ($P < 0.001$; 图 5)。无论旱季

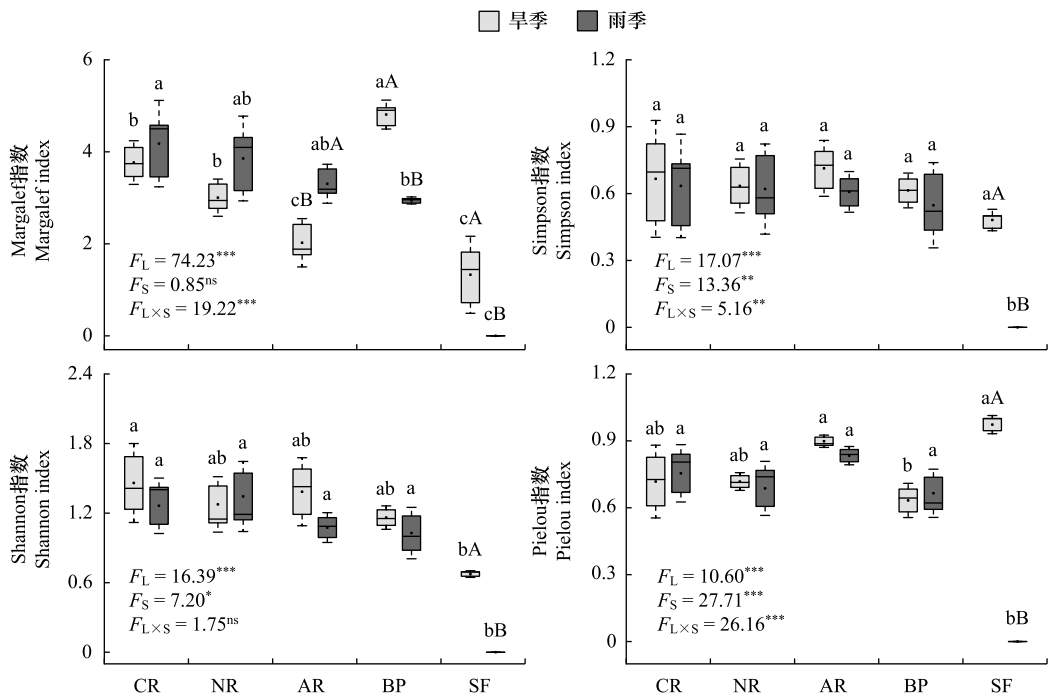


图 4 不同土地利用方式下一年生草本植物多样性的季节变化

Fig.4 Seasonal changes in annual herb diversity across different land use types

还是雨季,CR 灌木生物量的地下/地上比显著高于其他类型 ($P<0.001$),而草本生物量的地下/地上比在不同土地利用类型间无显著差异。总体上,灌木和草本生物量的地下/地上比均无明显季节变化;但相对于旱季,草本生物量的地下/地上比在雨季有所增加。

表 4 不同土地利用方式下灌木和草本生物量的季节变化

Table 4 Seasonal changes in shrub and grass biomass across different land use types

样地 Sample plot	部位 Position	灌木 Shrub/(g/m ²)		草本 Grass/(g/m ²)		林下植被 Understory vegetation/(g/m ²)	
		旱季 Dry season	雨季 Rainy season	旱季 Dry season	雨季 Rainy season	旱季 Dry season	雨季 Rainy season
CR	地上	0.18±0.03b	0.54±0.18b	10.18±1.47bB	132.09±7.25aA	10.36±1.46bB	132.63±7.17abA
	地下	0.18±0.03b	0.41±0.12b	14.61±2.83bB	168.31±24.10aA	14.78±2.82bB	168.72±24.09aA
	总	0.36±0.05b	0.95±0.29b	24.79±3.53bB	300.40±28.59aA	25.15±3.49bB	301.35±28.55aA
NR	地上	50.30±13.47a	62.69±18.41a	26.77±4.51abB	115.07±13.69abA	76.31±15.52aB	185.64±25.10aA
	地下	20.25±4.98a	24.11±6.72a	21.82±5.46abB	131.89±33.48aA	41.70±5.34abB	158.76±34.47aA
	总	70.54±18.44a	86.80±25.11a	48.59±7.89bB	246.96±40.64aA	118.01±18.97aB	344.39±50.58aA
AR	地上	21.86±11.49ab	25.92±15.43ab	44.87±7.59aB	86.27±12.19bA	66.73±13.02a	112.19±25.33bc
	地下	8.63±3.89ab	10.02±4.84ab	44.33±10.01aB	131.70±26.43aA	52.96±9.68aB	141.72±26.95aA
	总	30.49±15.35ab	35.94±20.26ab	89.20±16.25aB	217.97±32.42aA	119.69±19.98aB	253.91±42.78aA
BP	地上	无灌木		10.28±1.04bA	5.49±1.25cB	10.28±1.04 bA	5.49±1.25dB
	地下			15.40±7.83b	11.04±2.57b	15.40±7.83b	11.04±2.57b
	总			25.68±7.57b	16.53±3.23b	25.68±7.57b	16.53±3.23b
SF	地上	25.01±13.00 ab	27.13±13.83ab	29.47±5.28a	29.42±2.79c	54.48±14.32ab	56.55±12.75cd
	地下	9.27±4.33ab	9.94±4.52ab	18.63±5.13ab	27.41±2.62b	27.89±5.82 ab	37.35±5.09b
	总	34.28±17.32ab	37.07±18.34ab	48.10±9.97b	56.83±4.38b	82.38±19.09ab	93.90±17.42b
$F_{\text{土地利用}}$	地上/地下/总	8.03 ^{***} /10.02 ^{***} /8.53 ^{***}		32.72 ^{***} /10.62 ^{***} /21.35 ^{***}		19.38 ^{***} /12.19 ^{***} /20.76 ^{***}	
$F_{\text{季节}}$	地上/地下/总	0.50 ^{ns} /0.48 ^{ns} /0.50 ^{ns}		120.12 ^{***} /47.90 ^{***} /89.69 ^{***}		35.74 ^{***} /48.35 ^{***} /60.88 ^{***}	
$F_{\text{土地利用} \times \text{季节}}$	地上/地下/总	0.26 ^{ns} /0.26 ^{ns} /0.25 ^{ns}		30.12 ^{***} /8.61 ^{***} /18.39 ^{***}		8.28 ^{***} /8.52 ^{***} /11.93 ^{***}	

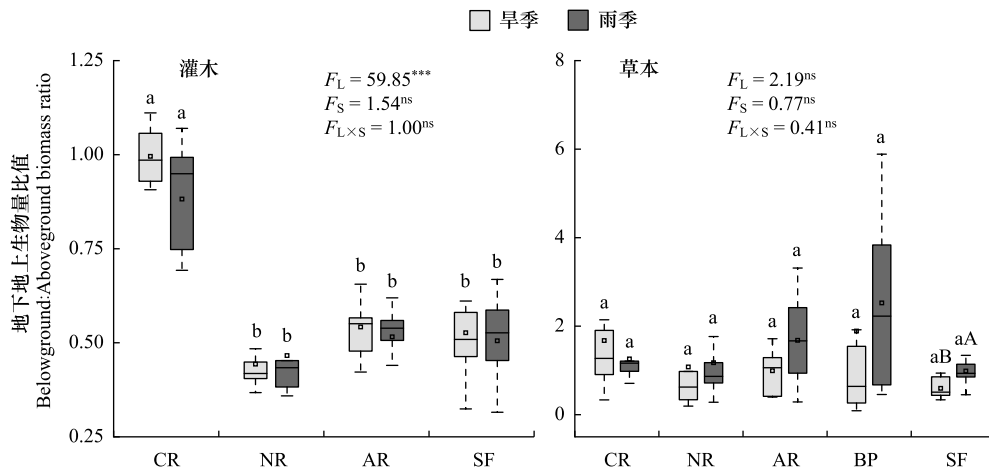


图5 不同土地利用方式下林下植被生物量分配特征

Fig.5 Characteristics of biomass allocation of understory vegetation across different land use types

3 讨论

3.1 不同土地利用方式对林下植被群落结构及物种多样性的影响

在热带地区,人类活动引起的土地利用变化会直接作用于植物群落并进一步影响其结构组成及多样性,从而导致不同土地利用方式的植物群落特征具有显著差异,特别是当上层乔木树种相同时,林下植被的变化尤为明显^[29-31]。本研究发现,不同土地利用方式的林下植被组成及其优势物种存在差异,表明林地树种组成差异与不同的人为管理措施能够影响林下植被种类和数量等,这与张涵丹等^[32]的研究结果相似。CR 和 BP 显著降低了灌木和草本植物的平均高度和盖度,这主要与人为干扰(砍伐或除草)有关^[33]。此外,CR 草本的平均高度和盖度具有明显的季节差异。这归因于单一的树种使得林内光照相对充足,加之,林下草本多为人工除草且次数少,雨季充足的水热条件有利于促进草本的生长。然而,BP 每年则需进行多次的人工和化学除草剂除草工作,且成年蕉园因叶片密集,郁闭度大,不利于杂草生长^[34-35],因此导致林下草本植物骤减,且旱雨季无差异。值得注意的是,所有土地利用方式均以禾本科和菊科植物为优势类群,这取决于它们对外界环境极强的适应能力。禾本科植物的颖果产生的附属物有利于实现自身远距离传播;菊科自身结实量大且种子小,其附属物具有冠毛和刺毛等也有助于实现远距离传播^[36],所以在不同的土地利用方式中分布范围较为广泛。

植物物种多样性是生物多样性的基础组成部分,也是衡量群落稳定的重要指标。本研究中,CR 灌木层的物种多样性总体上显著低于 SF、NR 和 AR,且灌木多样性无季节差异。这是因为 CR 人为去除林下植被,从而使得灌木物种锐减,同时灌木生长速度较缓,其多样性在旱雨季保持不变^[37]。同时,BP 频繁的除草措施造成了其草本层物种多样性在旱雨季低于其他类型。匡石滋等^[38]通过香蕉与大豆的间作试验发现,蕉豆间作能有效提高蕉园的土壤养分含量,且能减少杂草的生长。因此,减少蕉园除草或施肥次数,并进行适当的香蕉和豆科草本间作,有助于提高蕉园林下植被群落和经济效益水平。此外,NR 雨季的草本植物多样性显著高于旱季,这得益于多年生草本的较大贡献;但 SF 草本多样性变化与 NR 相反,且其雨季一年生草本植物多样性显著低于旱季。这可能与入侵植物如紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)、飞机草(*Chromolaena odorata*)和野茼蒿(*Crassocephalum crepidioides*)等有关。这些物种适应能力强,繁衍速度快,雨季时,由于充足的水热条件及生长空间,为这些入侵物种创造了良好的生长条件,从而提高了 NR 草本层物种多样性^[39-40]。相似地,SF 具有较丰富的植被物种,在雨季时由于对阳光、水分及空间等的竞争,一年生草本植物可能在竞争中处于劣势而被淘汰,从而使得雨季草本多样性低于旱季^[41-42]。

3.2 不同土地利用方式对林下植被生物量分配的影响

林下植被作为森林生态系统的重要组成部分,其对森林生物量具有重大贡献^[43]。本研究发现,林下植被(灌木层和草本层)各生物量组分均受土地利用方式的显著影响,表明橡胶林向香蕉地的转变或不同的橡胶林管理措施均会显著影响林下植被的生物量,这与徐宏涛^[44]对杉木-马尾松纯林和混交林的林下灌草丛生物量研究结果相似。无论旱季还是雨季,NR 林下植被生物量均最高,而 BP 最低,且雨季所有橡胶林分的林下植被生物量均显著高于旱季。这归因于雨季草本植物的快速生长,从而显著提高了生物量,可见橡胶林林下植被生物量旱雨季的差异主要由草本生物量所贡献。此外,林下植被生物量在不同林分和旱雨季间的差异也表明林分结构和水热条件对林下植被生物量具有较大影响^[45]。从灌木层看,CR 的灌木生物量最低,农户对其灌木的清除是主要因素。从草本层看,CR 的草本生物量在雨季显著增加,而 BP 处于最低水平。这是因为 CR 为橡胶纯林,且灌木种类极低,从而减少了草本植物与其他物种的资源竞争,极大地促进了雨季草本的生长和生物量累积^[46]。然而,BP 的林下草本植物处于频繁除草管理状态,所以草本生物量始终最低。

资源分配在调节植物生长发育及繁殖等方面具有重要作用,而植物生物量在地上和地下的分配策略则反映了植物为适应不同环境变化所采取的主要措施^[47]。本研究发现,土地利用方式显著影响林下植被的生物量分配。CR 灌木的地下/地上生物量比显著高于 NR、AR 和 SF,说明对 CR 林下灌木的砍伐降低了灌木地上部分生物量的积累,从而显著提高了地下/地上生物量比。然而,所有土地利用方式灌木的地下/地上生物量比在旱雨季间无差异,说明季节变化对生长速率较慢的灌木地上与地下生物量分配影响不显著。从草本层看,旱雨季草本植物的地下/地上生物量比在不同土地利用方式间无差异,但雨季相较于旱季一定程度上增加了草本地下/地上生物量比,即雨季草本植物将更多的生物量分配到根系系统,从而减少地上部分生物量的积累。因为雨季土壤含水量上升,使植物根系垂直分布变化,促进了植物生产力对根系的分配,从而增加了根系生物量^[48]。此外,雨季高的水热条件致使凋落物等迅速分解,从而增加了土壤养分来源^[49-50],这可能也是地下生物量积累的重要原因。

4 结论

热带土地利用方式的改变对林下植被群落具有显著影响。与次生林和人为干扰强度较弱的自然和人工恢复胶林相比,人为干扰强度较大的常规胶林和香蕉园显著改变了林下植被物种组成和优势类群的分布,并降低了林下植被的平均高度、盖度、多样性及生物量。常规胶林林下灌木的管理显著增加了灌木地下/地上生物量比。相较于灌木,草本植物平均高度、盖度、多样性及生物量对季节变化的响应更为敏感,且其地下/地上生物量比在雨季有所增加。这些发现对于更好地理解人类活动对热带地区林下植被的影响具有重要意义。在综合考虑人工经济林恢复和生物多样性保护时,认为橡胶林的近自然恢复是一种有利的方式。此外,季节变化对林下植被群落结构和多样性及生物量分配的影响也不容忽视。

参考文献(References):

- [1] 刘世梁, 安南南, 尹艺洁, 成方妍, 董世魁. 基于 SWAT 模型的澜沧江中游小流域水土流失与 NDVI 时空动态相关性. 水土保持学报, 2016, 30(1): 62-67.
- [2] Landuyt D, De Lombaerde E, Perring M P, Hertzog L R, Ampoorter E, Maes S L, De Frenne P, Ma S Y, Proesmans W, Blondeel H, Sercu B K, Wang B, Wasof S, Verheyen K. The functional role of temperate forest understorey vegetation in a changing world. *Global Change Biology*, 2019, 25(11): 3625-3641.
- [3] Balandier P, Gobin R, Prévosto B, Korboulewsky N. The contribution of understorey vegetation to ecosystem evapotranspiration in boreal and temperate forests: a literature review and analysis. *European Journal of Forest Research*, 2022, 141(6): 979-997.
- [4] Martin-Guay M O, Paquette A, Reich P B, Messier C. Implications of contrasted above- and below-ground biomass responses in a diversity experiment with trees. *Journal of Ecology*, 2020, 108(2): 405-414.
- [5] Poorter H, Niklas K J, Reich P B, Oleksyn J, Poot P, Mommer L. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *The New Phytologist*, 2012, 193(1): 30-50.

- [6] Qi Y L, Wei W, Chen C G, Chen L D. Plant root-shoot biomass allocation over diverse biomes: a global synthesis. *Global Ecology and Conservation*, 2019, 18: e00606.
- [7] Thrippleton T, Bugmann H, Folini M, Snell R S. Overstorey-understorey interactions intensify after drought-induced forest die-off: long-term effects for forest structure and composition. *Ecosystems*, 2018, 21(4): 723-739.
- [8] Gong C, Tan Q Y, Liu G B, Xu M X. Impacts of tree mixtures on understory plant diversity in China. *Forest Ecology and Management*, 2021, 498: 119545.
- [9] Li X K, Li Y N, Zhang J, Peng S Z, Chen Y M, Cao Y. The effects of forest thinning on understory diversity in China: a meta-analysis. *Land Degradation & Development*, 2020, 31(10): 1225-1240.
- [10] Kusuma Y W C, Rembold K, Tjitrosoedirdjo S S, Kreft H. Tropical rainforest conversion and land use intensification reduce understory plant phylogenetic diversity. *Journal of Applied Ecology*, 2018, 55(5): 2216-2226.
- [11] Ali A, Chen H Y H, You W H, Yan E R. Multiple abiotic and biotic drivers of aboveground biomass shift with forest stratum. *Forest Ecology and Management*, 2019, 436: 1-10.
- [12] Chelli S, Simonetti E, Wellstein C, Campetella G, Carnicelli S, Andreetta A, Giorgini D, Puletti N, Bartha S, Canullo R. Effects of climate, soil, forest structure and land use on the functional composition of the understory in Italian forests. *Journal of Vegetation Science*, 2019, 30(6): 1110-1121.
- [13] 贾全全, 罗春旺, 刘琪璟, 刘丽婷, 李俊清. 不同林分密度油松人工林生物量分配模式. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2015, 39(6): 87-92.
- [14] 黎磊, 周道玮, 盛连喜. 密度制约决定的植物生物量分配格局. *生态学杂志*, 2011, 30(8): 1579-1589.
- [15] Puglielli G, Laanisto L, Poorter H, Niinemets Ü. Global patterns of biomass allocation in woody species with different tolerances of shade and drought: evidence for multiple strategies. *The New Phytologist*, 2021, 229(1): 308-322.
- [16] Landuyt D, Maes S L, Depauw L, Ampoorter E, Blondeel H, Perring M P, Brümelis G, Brunet J, Decocq G, den Ouden J, Härdle W, Hédrl R, Heinken T, Heinrichs S, Jaroszewicz B, Kirby K J, Kopecký M, Máliš F, Wulf M, Verheyen K. Drivers of above-ground understory biomass and nutrient stocks in temperate deciduous forests. *Journal of Ecology*, 2020, 108(3): 982-997.
- [17] Veresoglou S D, Peñuelas J. Variance in biomass-allocation fractions is explained by distribution in European trees. *The New Phytologist*, 2019, 222(3): 1352-1363.
- [18] Newbold T, Oppenheimer P, Etard A, Williams J J. Tropical and Mediterranean biodiversity is disproportionately sensitive to land-use and climate change. *Nature Ecology & Evolution*, 2020, 4(12): 1630-1638.
- [19] Brown K A, Parks K E, Bethell C A, Johnson S E, Mulligan M. Predicting plant diversity patterns in Madagascar: understanding the effects of climate and land cover change in a biodiversity hotspot. *PLoS One*, 2015, 10(4): e0122721.
- [20] Ziegler A D, Fox J M, Xu J C. Agriculture. The rubber juggernaut. *Science*, 2009, 324(5930): 1024-1025.
- [21] Xu J C, Grumbine R E, Beckschäfer P. Landscape transformation through the use of ecological and socioeconomic indicators in Xishuangbanna, Southwest China, Mekong Region. *Ecological Indicators*, 2014, 36: 749-756.
- [22] Liu C G, Pang J P, Jepsen M, Lü X T, Tang J W. Carbon stocks across a fifty year chronosequence of rubber plantations in tropical China. *Forests*, 2017, 8(6): 209.
- [23] Liu C G, Jin Y Q, Liu C A, Tang J W, Wang Q W, Xu M X. Phosphorous fractions in soils of rubber-based agroforestry systems; influence of season, management and stand age. *The Science of the Total Environment*, 2018, 616/617: 1576-1588.
- [24] Liu C G, Jin Y Q, Hu Y N, Tang J W, Xiong Q L, Xu M X, Bibi F, Beng K C. Drivers of soil bacterial community structure and diversity in tropical agroforestry systems. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 2019, 278: 24-34.
- [25] Fujii K, Toma T, Sukartiningih. Comparison of soil acidification rates under different land uses in Indonesia. *Plant and Soil*, 2021, 465(1): 1-17.
- [26] 吕晓涛, 唐建维, 何有才, 段文贵, 宋军平, 许海龙, 朱胜忠. 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*, 2007, 31(1): 11-22.
- [27] Team R. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2019, URL <https://www.R-project.org/>.
- [28] Oksanen J, Blanchet F G, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, Minchin P R, O'Hara R B, Simpson G L, Solymos P, Stevens M H H, Szoecs E, Wagner H. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-7. 2020, <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- [29] Vizcaíno-Bravo Q, Williams-Linera G, Asbjørnsen H. Biodiversity and carbon storage are correlated along a land use intensity gradient in a tropical montane forest watershed, Mexico. *Basic and Applied Ecology*, 2020, 44: 24-34.
- [30] Shumi G, Rodrigues P, Hanspach J, Härdle W, Hylander K, Senbeta F, Fischer J, Schultner J. Woody plant species diversity as a predictor of

- ecosystem services in a social-ecological system of southwestern Ethiopia. *Landscape Ecology*, 2021, 36(2): 373-391.
- [31] Deng J J, Fang S, Fang X M, Jin Y Q, Kuang Y W, Lin F M, Liu J Q, Ma J R, Nie Y X, Ouyang S N, Ren J, Tie L H, Tang S B, Tan X P, Wang X G, Fan Z F, Wang Q W, Wang H, Liu C G. Forest understory vegetation study: current status and future trends. *Forestry Research*, 2023, 3:6.
- [32] 张涵丹, 康希睿, 邵文豪, 杨旭, 张建锋, 刘学全, 陈光才. 不同类型杉木人工林林下草本植物多样性特征. *生态学报*, 2021, 41(6): 2118-2128.
- [33] 宋同清, 彭晚霞, 曾馥平, 王克林, 欧阳资文. 桂西北喀斯特人为干扰区植被的演替规律与更新策略. *山地学报*, 2008, 26(5): 597-604.
- [34] 林文才. 香蕉园草害现状及防除技术. *福建农业科技*, 2014(11): 27-29.
- [35] 王婉茹, 刘盛, 田佳歆, 侯志颖, 赵士博. 郁闭度对长白落叶松人工林下更新幼树生长的影响. *北华大学学报: 自然科学版*, 2020, 21(6): 724-729.
- [36] 郭燕, 杨邵, 沈雅飞, 肖文发, 程瑞梅. 三峡库区消落带现存草本植物组成与生态位. *应用生态学报*, 2018, 29(11): 3559-3568.
- [37] 张乃木, 王克勤, 宋娅丽, 张雨鉴, 杜云祥. 滇中亚高山森林林下植被和凋落物生态化学计量特征. *林业科学研究*, 2020, 33(4): 127-134.
- [38] 匡石滋, 张金妹, 田世尧, 梁容森, 李扇妹, 黄建辉. 香蕉与大豆间作效应研究. *广东农业科学*, 2011, 38(7): 63-65.
- [39] 李新荣, 张景光, 刘立超, 陈怀顺, 石庆辉. 我国干旱沙漠地区人工植被与环境演变过程中植物多样性的研究. *植物生态学报*, 2000, 24(3): 257-261.
- [40] 龚燕雄, 岩香甩, 陈国云, 田耀华. 云南山地橡胶园外来入侵植物的组成分析. *热带生物学报*, 2022, 13(1): 73-80.
- [41] 王佳, 田青, 王理德, 何洪盛, 宋达成, 闫沛迎. 青土湖不同年限退耕地植被物种多样性及土壤酶活性研究. *西北植物学报*, 2021, 41(11): 1900-1911.
- [42] 杜有新, 刘伟, 王军峰, 尤根彪, 叶和军, 练发良, 何小勇. 采伐林窗对白云山 3 种人工林林下植物多样性的早期影响. *应用生态学报*, 2018, 29(7): 2121-2128.
- [43] Gonzalez M, Augusto L, Gallet-Budynek A, Xue J, Yauschew-Raguenees N, Guyon D, Trichet P, Delerue F, Niollet S, Andreasson F, Achat D L, Bakker M R. Contribution of understory species to total ecosystem aboveground and belowground biomass in temperate *Pinus pinaster* Ait. forests. *Forest Ecology and Management*, 2013, 289: 38-47.
- [44] 涂宏涛. 三种森林类型下灌草生物量及碳储量模型[D]. 北京: 北京林业大学, 2016.
- [45] Jin Y Q, Liu C G, Qian S S, Luo Y Q, Zhou R W, Tang J W, Bao W K. Large-scale patterns of understory biomass and its allocation across China's forests. *The Science of the Total Environment*, 2022, 804: 150169.
- [46] Castro J, Leverkus A. Effect of herbaceous layer interference on the post-fire regeneration of a serotinous pine (*Pinus pinaster* Aiton) across two seedling ages. *Forests*, 2019, 10(1): 74.
- [47] Zhou L Y, Hong Y, Li C H, Lu C Y, He Y H, Shao J J, Sun X Y, Wang C Y, Liu R Q, Liu H Y, Zhou G Y, Zhou X H. Responses of biomass allocation to multi-factor global change: a global synthesis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2020, 304: 107115.
- [48] 唐川川, 王根绪, 张莉, 常瑞英, 黄克威, 杨晓明, 杨凯, 赵小祥, 林丽, 杨燕. 青藏高原高寒沼泽化草甸群落生物量及地下 CNP 对积雪增加的响应. *冰川冻土*, 2021, 43(2): 618-627.
- [49] Li Y, Niu S L, Yu G R. Aggravated phosphorus limitation on biomass production under increasing nitrogen loading: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 2016, 22(2): 934-943.
- [50] Cleland E E, Lind E M, DeCrappeo N M, DeLorenze E, Wilkins R A, Adler P B, Bakker J D, Brown C S, Davies K F, Esch E, Firn J, Gressard S, Gruner D S, Hagenah N, Harpole W S, Hautier Y, Hobbie S E, Hofmockel K S, Kirkman K, Knops J, Kopp C W, La Pierre K J, MacDougall A, McCulley R L, Melbourne B A, Moore J L, Prober S M, Riggs C, Risch A C, Schuetz M, Stevens C, Wragg P D, Wright J, Borer E T, Seabloom E W. Belowground biomass response to nutrient enrichment depends on light limitation across globally distributed grasslands. *Ecosystems*, 2019, 22(7): 1466-1477.