

西双版纳热带季节雨林土壤氮含量对乔木树种多样性的影响*

宋彩云^{1,2}, 徐武美^{1,2}, 李巧明^{1**}

(1 中国科学院西双版纳热带植物园植物系统发育与保护生物学实验室, 昆明 650223;

2 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 大气氮沉降或人类活动导致生态系统氮输入增加, 可能会提高土壤氮含量水平, 促进优势种的生长和减少环境异质性, 从而使物种共存的生态位减少, 群落物种多样性降低。为研究土壤氮含量的增加对森林群落乔木树种多样性的影响, 本研究在西双版纳热带季节雨林随机设置了 14 个 1 ha 的样方, 对各样方土壤总氮 (TN) 含量、乔木树种丰富度以及西双版纳热带季节雨林 20 ha 动态监测样地中各样方乔木树种及建群种望天树 (*Parashorea chinensis*) 生物量进行了调查。结果表明: 土壤氮含量与乔木树种丰富度具有显著负相关而与群落及建群种望天树生物量具有显著正相关。我们推测其机制可能是: 土壤氮含量增加促进了建群种望天树等的生长及群落生物量的积累, 减少树种共存的生态位, 由于竞争排斥等原因而导致群落树种丰富度降低。因此, 减少生态系统人为氮输入, 对于保护西双版纳热带季节雨林乔木树种多样性具有重要意义。

关键词: 总氮; 热带季节雨林; 树种丰富度; 生物量; 西双版纳

中图分类号: Q 948. 113

文献标志码: A

文章编号: 2095-0845(2015) 01-099-06

Effects of Soil Nitrogen Content on Tree Diversity in Xishuangbanna Tropical Seasonal Rain Forest

SONG Cai-yun^{1,2}, XU Wu-mei^{1,2}, LI Qiao-ming^{1**}

(1 Laboratory of Plant Phylogenetics and Conservation, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; 2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Atmospheric nitrogen deposition and human activities may enhance the nitrogen input into ecosystems, increase content of nitrogen in soil and reduce biodiversity due to promoting the growth of dominant species and decreasing spatial heterogeneity of environment. To study the relationship between the content of nitrogen in soil and tree diversity in Xishuangbanna tropical seasonal rainforest, we randomly setted 14 plots with each of 1 ha, investigated the tree species richness, total soil nitrogen (TN), biomass of the foundation species (*Parashorea chinensis*) and the whole trees of each plot. Our study showed increasing content of total soil nitrogen will promote growth of dominant species, decrease niches for species coexistence and reduce tree diversity due to competitive exclusion. The study indicated that reducing anthropogenic nitrogen supply to ecosystems would play a vital role for protecting tree diversity in Xishuangbanna tropical seasonal rainforest.

Key words: Total nitrogen; Tropical seasonal rain forest; Tree diversity; Biomass; Xishuangbanna

生态位理论认为, 土壤养分含量的增加会促进优势种的生长, 降低环境异质性, 从而减少

物种共存的生态位, 由于竞争排斥而使群落物种多样性降低 (Van Valen, 1965)。然而, 由于人类

* 基金项目: 国家自然科学基金面上项目 (31370267) 和中科院研究所 135 研究项目 (XTBG-T01) 资助

** 通讯作者: Author for correspondence; E-mail: lqm@xtbg.ac.cn

收稿日期: 2014-04-22, 2014-07-10 接受发表

作者简介: 宋彩云 (1986-) 女, 硕士, 主要从事群落遗传学研究。

活动加剧,一方面,由于生境的机械破坏,使物种多样性迅速减少;另一方面,人类活动促进了生态系统养分的输入,生态系统富营养化现象日益严重,同样会导致物种共存的生态位减少,物种多样性降低(Harpole和Tilman,2007)。氮是影响生态系统物种组成、多样性、动态与功能的关键性营养元素,许多植物适应于在低氮环境下共存,然而人类活动迅速地改变着生态系统氮循环(Vitousek等,1997),氮输入的增加被认为是陆地生态系统生物多样性的最大威胁因素之一(Sala等,2000;De Schrijver等,2011),长期以来受到各国政府以及相关国际组织的高度关注(Secretariat of the Convention on Biological Diversity,2004;Sutton等,2011)。氮对群落物种多样性的影响有两个最为重要的假设:Ⅰ.氮利用效率假设,即氮可利用性的增加可能会促进高氮转化效率植物的快速生长,从而取代低氮转化效率的慢速生长植物,导致群落共存的物种减少(Aerts和Vanderpeijl,1993);Ⅱ.氮同质化假设,即过量的氮输入会降低生态系统空间异质性,最终导致群落物种多样性降低(Gilliam,2006)。一系列研究表明,土壤氮含量的增加,确实会导致群落物种多样性降低(Stevens等,2004;Harpole和Tilman,2007;Clark和Tilman,2008;Lu等,2010;Stevens等,2010)。然而,随着经济的高速发展,世界许多地区已经出现生态系统高氮沉降水平,并且有不断增长之势,尤其是亚洲地区(De Schrijver等,2011),其对生物多样性的影响不可小觑。

西双版纳地区拥有丰富的生物资源,是Indo-Burma生物多样性热点地区的重要组成部分,有超过5000种维管植物,对中国及世界生物多样性保护都具有重要意义(Myers等,2000;Cao等,2006)。然而,西双版纳地区大规模的橡胶树种植,一方面使原始森林面积迅速减少;另一方面,对橡胶林的大量施肥,养分极有可能随水流输入到附近的原始森林。此外,西双版纳地区的降水偏酸性($\text{pH}<5.6$)(Larssen等,2006),酸性降水中可能含有较多的含氮化合物,其过量沉降也可能导致西双版纳森林生态系统氮输入的增加。这些人为生态系统氮输入的增加对西双版纳地区生物多样性资源的潜在影响不容忽视,然

而,相关的研究却较为少见。本研究主要探讨以下两个问题:Ⅰ.西双版纳热带季节雨林土壤含氮水平与群落乔木树种多样性的关系?Ⅱ.其潜在的机制是什么?

1 研究方法

1.1 研究位置的选择与样方的设置

本研究以中国科学院西双版纳20 ha热带季节雨林动态监测样地(大样地)及周围森林为研究平台。大样地位于西双版纳傣族自治州勐腊县补蚌村南贡山东部斑马山脚($101^{\circ}34'26''-47''\text{E}$, $21^{\circ}36'42''-58''\text{N}$)。样地林冠上层高达50~60 m,主要为望天树(*Parashorea chinensis*),中下层乔木主要有毛猴欢喜(*Sloanea tomentosa*)、绒毛番龙眼(*Pometia tomentosa*)、假海桐(*Pittosporopsis kerrii*)等(兰国玉等,2008);样地的气候为热带季风气候,旱季和雨季交替明显,年平均降水量为1493 mm,5月到10月为雨季,降雨量充沛,植物生长旺盛,11月到次年4月为旱季,降雨量少,靠露水补充植物供水不足;样地的土壤类型为砖红壤,呈酸性($\text{pH}4.5\sim 5.5$)(Cao等,2006)。本研究在大样地里随机设置了6个1 ha样方(1~6样方),在大样地外约3 km以内的周围森林随机设置了8个1 ha样方,其中2个设置在西双版纳望天树景区内(7~8样方),6个设置在望天树景区与大样地之间(9~14样方)(图1),所有样方均位于西双版纳国家自然保护区内,植被保存较好。

1.2 各样方土壤TN的测定

大样地6个1 ha样方土壤TN数据由中国科学院西双版纳热带雨林生态系统研究站提供,测定方法详见Hu等(2011)的文献。大样地外8个1 ha样方采用系统取样的方法采集样品(Krebs,1999),取样时间及方法与大样地一致,均在旱季进行,在表层0~10 cm范围内取样。大样地外各样方的具体取样方法为:把100 m×100 m的样方均分成25个20 m×20 m的小样方,各分割线的交叉点作为一个取样点,共计有36个取样点,在每个取样点清理地表凋落物后,在表层0~10 cm范围内用环刀取500 g左右表层土,交中国科学院西双版纳热带植物园公共技术服务中心经标准化制样(LY/T 1210-1999)后用碳氮分析仪(Vario MAX CN)进行测定。运用SPSS16.0描述性统计分析中的explore过程寻找各样方所测数据的极值,极值的判断标准为:上极值点的变量值大于第75百分位数+3倍四分位数间距;下极值点的变量值小于第25百分位数-3倍四分位数间距(卢纹岱等,2003)。对一组数据进行极值分析后剔除极值以平均值代表该样方土壤总氮含量,所有值保留至小数点后两位(HJ/T 166-2004)。

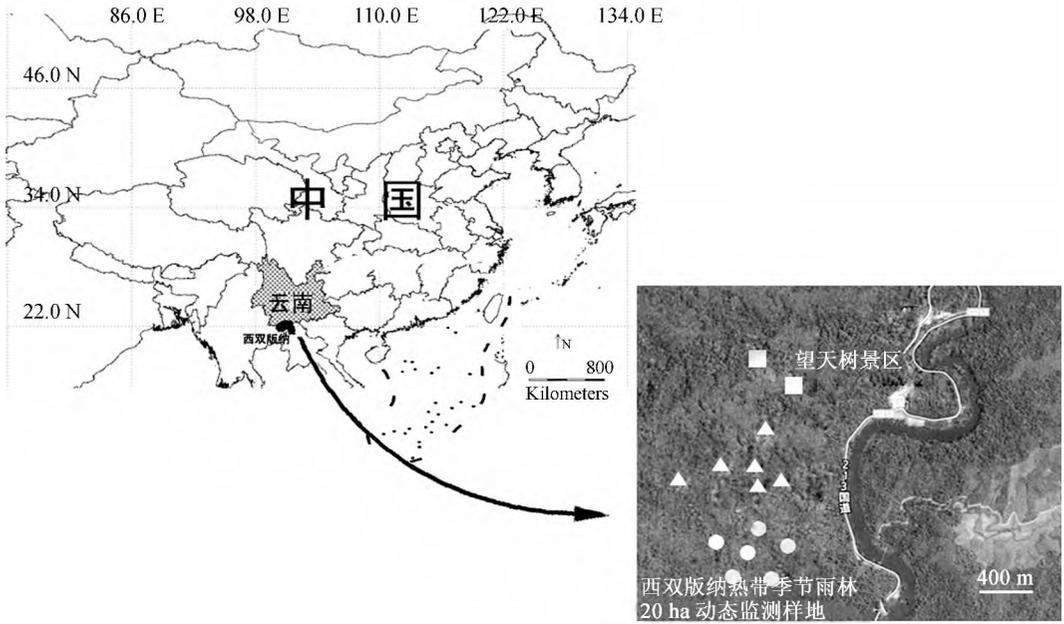


图 1 中国科学院西双版纳热带季节雨林 20 ha 动态监测样地及周边森林选取的 14 个 1 ha 样方 (“■” 示望天树景区内 的 2 个样方 “●” 示大样地内的 6 个样方 “▲” 示望天树景区和大样地之间的 6 个样方)
 Fig. 1 Fourteen plots set within the 20 ha forest dynamics plot and the near forest in Xishuangbanna tropical seasonal rainforest (“■” represent the 2 plots set in the Wangtianshu scenic area “●” represent the 6 plots set in the 20 ha plot; “▲” represent the 6 plots set in the forest between 20 ha plot and Wangtianshu scenic area)

1.3 各样方乔木树种丰富度调查

在 1 ha 的样方中, 随机选 5 个 20 m × 20 m 的小样方, 对所有胸径大于 1 cm 的植株进行鉴定并汇总以代表 1 ha 样地乔木树种丰富度的相对水平。每个物种都制作了凭证标本, 存放于中国科学院西双版纳热带植物园植物系统发育与保护生物学实验室, 各样方树种名录见附录 (<http://journal.kib.ac.cn/UserFiles/File/SCY.pdf>)。

1.4 大样地各样方群落乔木与建群种望天树生物量的测定

根据 Zheng 等 (2006) 和郑征 (2000) 总结的西双版纳热带湿性季节雨林乔木生物量回归模型, 结合大样地 6 个 1 ha 样方胸径大于 1 cm 的所有乔木植株胸径数据, 计算群落建群种望天树及所有乔木树种生物量。

1.5 数据处理

土壤总氮含量和乔木树种丰富度数据采用 Z-score 变换进行标准化, 变换公式为 $Z_i = \frac{x_i - \bar{x}}{S}$ 。式中, x_i 为变量 x 的第 i 个观察值, \bar{x} 为变量 x 的均值, S 为变量 x 的标准差。用 SPSS16.0 对各样方乔木树种丰富度、TN、望天树生物量、群落树种生物量进行 Kolmogorov-Smirnov 正态分布检验, 以探讨各组数据是否满足直线相关分析所涉变量正态分布的要求。用 SPSS16.0 相关分析中的 Bivariate 过程, 采用 Pearson 相关分析方法对各样方乔木树种丰富度与土壤 TN 含量进行线性相关分析 (卢纹岱, 2003; 李春喜等, 2008)。

2 研究结果

2.1 各样方土壤总氮含量及乔木树种多样性

极值分析表明, 第 2、6 样方分别存在一个极大值 ($3.30 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$; $2.78 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)、第 3 样方存在一个极小值 ($1.21 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)。剔除极值后, 各样方土壤总氮含量及变化见图 2; 各样方乔木树种丰富度见表 1。由表 1 可以看出, 大样地各样方乔木树种丰富度均较高。根据本文 1.5 的方法对各样方乔木树种丰富度与土壤 TN 含量进行标准化, 标准化后各样方土壤总氮与乔木树种丰富度变化趋势见图 3, 由图 3 可以直观地看出, 土壤总氮含量与群落乔木树种丰富度呈相反的变化趋势。

2.2 大样地各样方望天树及群落乔木树种生物量

大样地各样方望天树及群落乔木树种生物量见表 2, 各样方乔木树种生物量较高, 平均为 $551.45 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$, 且望天树生物量占据了相当的比重 (28.4%)。

2.3 西双版纳热带季节雨林乔木树种丰富度与土壤 TN 的相关性

各样方乔木树种丰富度与土壤 TN 的正态分布

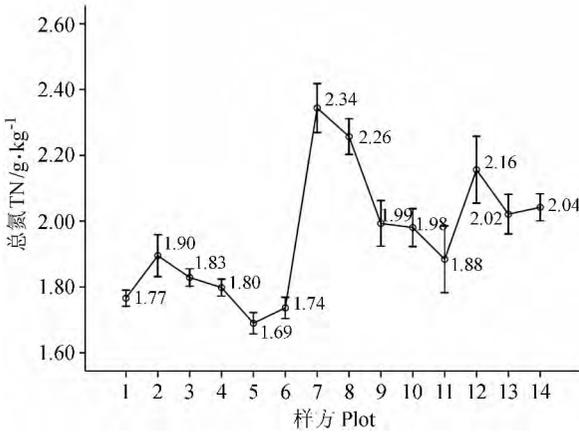


图 2 各样方土壤总氮含量 (平均值 ± 标准误)

Fig. 2 Content and dynamics of TN (Mean ± SE) of the plots

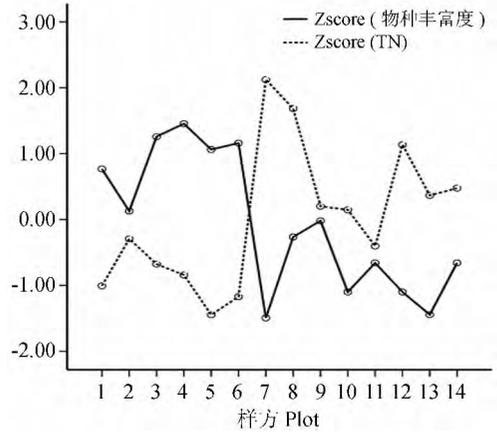


图 3 各样方土壤 TN 与乔木树种丰富度 (数据经 Z-score 标准化)

Fig. 3 Dynamics of TN and tree species richness of each plot (data standardized by Z-score)

表 1 各样方群落乔木树种丰富度

Table 1 Tree species richness of each plot

样方 Plot	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
乔木树种丰富度 Richness	116	103	126	130	122	124	70	95	100	78	87	78	71	87

表 2 大样地各样方群落乔木树种与望天树生物量 ($t \cdot ha^{-1}$)

Table 2 Biomass of trees and foundation species *Parashorea chinensis* of each plot ($t \cdot ha^{-1}$)

		样方编号 Plot							
		1	2	3	4	5	6	平均	
生物量 Biomass	群落乔木 Tree	604.24	651.15	628.59	503.55	455.63	465.53	551.45	
	望天树 <i>Parashorea chinensis</i>	129.93	257.22	191.52	160.97	120.06	79.11	156.47	

检验结果表明, 其均服从正态分布 ($P > 0.05$); 乔木树种丰富度与土壤 TN 含量的 Pearson 线性相关分析结果表明, 当土壤 TN 含量增加时, 群落乔木树种丰富度极其显著地降低 ($r = -0.775$, $P = 0.001$) (图 4)。

2.4 大样地各样方土壤 TN 与建群种望天树及群落乔木树种生物量的相关性

Pearson 相关分析结果表明, 当土壤 TN 含量增加时, 望天树及群落乔木树种生物量显著增加 ($r = 0.904$, $P = 0.013$; $r = 0.834$, $P = 0.039$) (图 5、6)。

3 讨论

土壤 TN 含量增加, 对应的群落乔木树种丰富度显著降低, 这与许多研究者的研究结果一致 (Stevens 等, 2004, 2010; Clark 等, 2007; Harpole 和

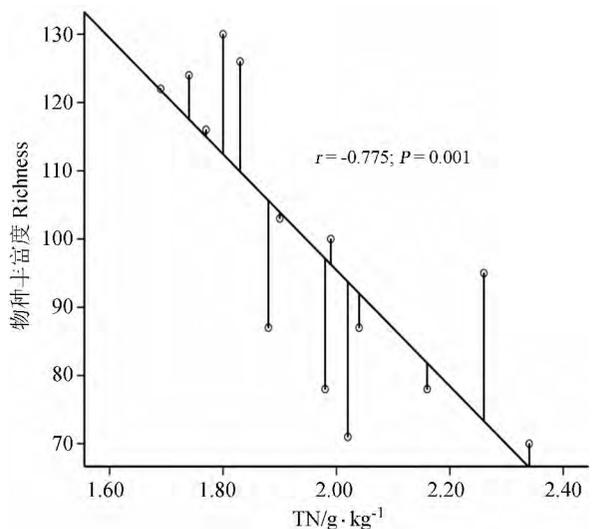


图 4 各样方土壤 TN 与乔木树种丰富度的线性相关图

Fig. 4 Linear correlation between TN and tree richness of each plot

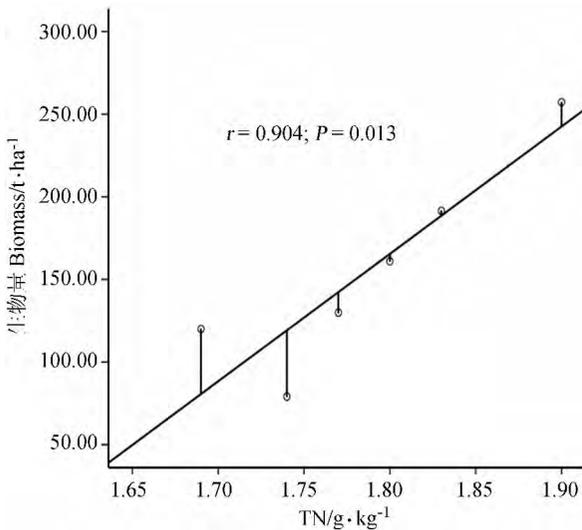


图5 大样地各样方土壤 TN 与望天树生物量的线性相关图

Fig. 5 Linear correlation between TN and biomass of *Parashorea chinensis* of each plot in Xishuangbanna tropical forest dynamics plot

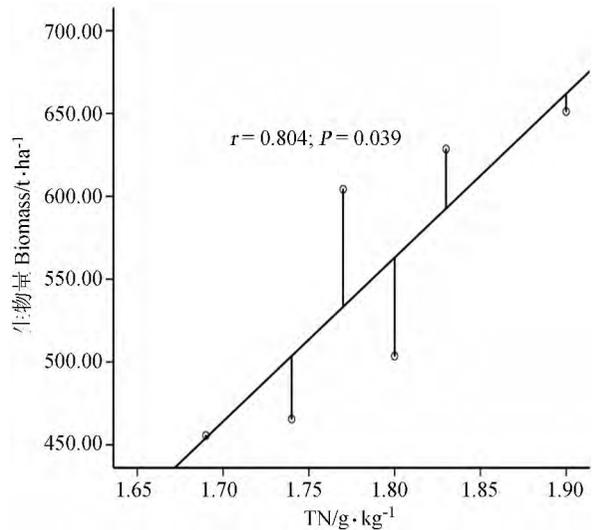


图6 大样地各样方土壤 TN 与群落乔木树种生物量的线性相关图

Fig. 6 Linear correlation between TN and biomass of trees of each plot in Xishuangbanna tropical forest dynamics plot

Tilman, 2007; Clark 和 Tilman, 2008; Lu 等, 2010)。Clark 和 Tilman (2008) 开展的缓慢低水平氮添加实验表明, 人工低水平氮添加大约减少了 17% 的地表植物物种多样性。Stevens 等 (2010) 对欧洲地区开展的氮沉降相关研究进行总结, 发现氮沉降增加的初始阶段, 物种多样性减少最为显著。Clark 等 (2007) 对北美 23 个群落氮添加实验进行了综述, 发现人工氮添加会减少 0~65% 的群落物种多样性, 并且在低的土壤阳离子交换能力及较寒冷的地区, 氮添加对物种多样性影响更加明显。在国内, 李禄军等 (2009) 以科尔沁沙质草地为对象, 研究了氮素添加对沙质草地生态系统物种多样性和生产力的影响, 发现随着土壤含氮量的增加, 群落中物种丰富度减小, 群落地上生物量显著增加。Lu 等 (2010) 在鼎湖山常绿阔叶林开展的氮添加实验表明, 高水平氮添加会显著降低群落物种丰富度, 研究者认为, 氮添加对物种间竞争排斥作用的影响较小, 而主要通过改变土壤特征 (如土壤 pH), 进而影响到群落物种共存。

本研究也探讨了维持土壤氮含量与乔木树种丰富度负相关的生态学机制, 我们利用已建成的大样地研究平台, 估算了大样地 6 个 1 ha 样方建群种望天树及群落乔木树种生物量 (表 2),

大样地各样方乔木树种生物量高于西双版纳热带季节雨林平均水平 ($463.80 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$) (郑征等, 2006); 望天树生物量及群落乔木树种生物量与土壤 TN 含量的相关分析表明, 高氮水平下更有利于大样地各样方望天树的生长及群落生物量的积累 (图 5、6), 这与 Lu 等 (2010) 的研究结果相反。作者认为, Lu 等在调查群落物种多样性时, 主要针对的是林下层 (understory layer) 植物, 林下层植物主要受光资源限制, 即使土壤氮可利用性增加, 也可能对植物的生长影响不大; 而本研究则调查了群落中的所有树种, 其中许多植株都能生长至林冠, 在光资源限制较小的情况下, 土壤养分可利用性 (如氮) 对植物的生长就显得尤为重要。

本研究支持氮利用效率假设 (Aerts 和 Vanderpeijl, 1993): 当土壤 TN 含量增加时, 可能促进了建群种望天树或其它高氮利用效率植物的生长及生物量的积累, 同时, 竞争排斥共存种, 导致群落物种多样性降低, 这与生态位理论的预测也是一致的。但是, 热带雨林树种丰富, 各种生态因子及生态关系错综复杂。此外, 由于条件限制, 我们并没有估算大样地外 8 个 1 ha 样方望天树及群落乔木树种生物量, 只是利用大样地已有的数据进行了一般推算, 所以关于土壤氮含量

与乔木树种丰富度负相关的内在维持机制, 还需要进行更加深入及全面的研究。

基于本研究的主要结论, 作者认为, 要对西双版纳地区的橡胶林进行科学施肥, 防止养分随水流等输入到附近的原始森林; 此外, 还需长远地看待大气氮沉降对西双版纳热带雨林的影响, 尽快开展模拟大气氮沉降对西双版纳物种多样性影响的相关研究。

致谢 感谢中国科学院西双版纳热带雨林生态系统研究站提供部分数据, 张文富同志帮助调查乔木树种多样性。

(参 考 文 献)

- 李春喜, 邵云, 姜丽娜, 2008. 生物统计学 (第4版) [M]. 北京: 科学出版社, 134—138
- 卢纹岱, 2003. SPSS 统计分析 (第4版) [M]. 北京: 电子工业出版社, 169—396
- Aerts R, Vanderpeijl MJ, 1993. A Simple Model to Explain the dominance of low-productive perennials in nutrient-poor habitats [J]. *Oikos*, **66**: 144—147
- Cao M, Zou XM, Warren M *et al.*, 2006. Tropical forests of Xishuangbanna China [J]. *Biotropica*, **38**: 306—309
- Clark CM, Cleland EE, Collins SL *et al.*, 2007. Environmental and plant community determinants of species loss following nitrogen enrichment [J]. *Ecology Letters*, **10**: 596—607
- Clark CM, Tilman D, 2008. Loss of plant species after chronic low-level nitrogen deposition to prairie grasslands [J]. *Nature*, **451**: 712—715
- De Schrijver A, De Frenne P, Ampoorter E *et al.*, 2011. Cumulative nitrogen input drives species loss in terrestrial ecosystems [J]. *Global Ecology & Biogeography*, **20**: 803—816
- Gilliam FS, 2006. Response of the herbaceous layer of forest ecosystems to excess nitrogen deposition [J]. *Journal of Ecology*, **94**: 1176—1191
- Harpole WS, Tilman D, 2007. Grassland species loss resulting from reduced niche dimension [J]. *Nature*, **446**: 791—793
- Hu YH, Sha LQ, Blanchet FG *et al.*, 2011. Dominant species and dispersal limitation regulate tree species distributions in a 20-ha plot in Xishuangbanna, southwest China [J]. *Oikos*, **121**: 952—960
- Krebs CJ, 1999. *Ecological Methodology*, 2nd edn [M]. Menlo Park: Addison-Welsey Educational publishers, 291—294
- Larssen T, Lydersen E, Tang DG *et al.*, 2006. Acid rain in China [J]. *Environmental Science & Technology*, **40**: 418—425
- Lan GY (兰国玉), Hu YH (胡跃华), Cao M (曹敏) *et al.*, 2008. Establishment of Xishuangbanna tropical forest dynamics plot: species compositions and spatial distribution patterns [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology (植物生态学报)*, **32** (2): 287—298
- Li LJ (李禄军), Zeng KH (曾德慧), Yu ZY (于占源) *et al.*, 2009. Effects of nitrogen addition on grassland species diversity and productivity in Keerqin sand land [J]. *Chinese Journal Applied Ecology (应用生态学报)*, **20** (8): 1838—1844
- Lu XK, Mo JM, Frank GF *et al.*, 2010. Effects of experimental nitrogen additions on plant diversity in an old-growth tropical forest [J]. *Global Change Biology*, **16**: 2688—2700
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG *et al.*, 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities [J]. *Nature*, **403**: 853—858
- Sala OE, Chapin FS, Armesto JJ *et al.*, 2000. Biodiversity-global biodiversity scenarios for the year 2100 [J]. *Science*, **287**: 1770—1774
- Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2004. *Expanded Programme of Work on Forest Biological Diversity* [M]. Montreal, 22p (CBD programmes of work)
- Stevens CJ, Dise NB, Mountford JO *et al.*, 2004. Impact of nitrogen deposition on the species richness of grasslands [J]. *Science*, **303**: 1876—1879
- Stevens CJ, Dupre C, Dorland E, 2010. Nitrogen deposition threatens species richness of grasslands across Europe [J]. *Environmental Pollution*, **158**: 2940—2945
- Sutton MA, 2011. *The European Nitrogen Assessment* [M]. Cambridge: Cambridge University Press
- Van Valen L, 1965. Morphological variation and width of ecological niche [J]. *American Naturalist*, **99**: 377—390
- Vitousek PM, Aber JD, Howarth RW *et al.*, 1997. Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences [J]. *Ecological Applications*, **7**: 737—750
- Zheng Z (郑征), Feng ZL (冯志立), Cao M (曹敏), 2000. Biomass and net primary production of primary tropical wet seasonal rain forest in Xishuangbanna [J]. *Acta Phytocologica Sinica (植物生态学报)*, **24** (2): 197—203
- Zheng Z, Feng ZL, Cao M *et al.*, 2006. Forest structure and biomass of a tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna, Southwest China [J]. *Biotropica*, **38**: 318—327
- Zheng Z (郑征), Liu HM (刘宏茂), Feng ZL (冯志立), 2006. Biomass of tropical montane rain forest in Xishuangbanna of Southwest China [J]. *Chinese Journal of Ecology (生态学杂志)*, **25** (4): 347—353