

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202106060

杨慧, 宁静, 马洋, 等. 西南岩溶区植被碳循环研究进展 [J]. 广西植物, 2022, 42(6): 903–913.

YANG H, NING J, MA Y, et al. Research progress on carbon cycle of karst vegetation in Southwest China [J]. *Guihaia*, 2022, 42(6): 903–913.



西南岩溶区植被碳循环研究进展

杨 慧¹, 宁 静^{1,2}, 马 洋¹, 周孟霞¹, 曹建华^{1,3*}

(1. 中国地质科学院岩溶地质研究所/自然资源部、广西岩溶动力学重点实验室, 广西 桂林 541004; 2. 桂林理工大学环境科学与工程学院, 广西 桂林 541006; 3. 联合国教科文组织国际岩溶研究中心, 广西 桂林 541004)

摘 要: 由于岩溶关键带是地球关键带系统中重要的部分, 岩溶区的植被是陆地生态系统重要的碳汇项, 岩溶区植被的地上部分通过植物生长固碳的同时其地下部分的碳储量也非常可观, 地下生物量生长和凋落物分解也会提高土壤有机碳和无机碳的含量, 因此岩溶区植被碳循环已成为当前岩溶碳汇研究的热点之一。该文梳理了近四十年来岩溶植被固碳过程的研究文献, 阐述了西南岩溶区植被特有的生理学特征, 重点论述了以下 4 个方面的内容: (1) 西南岩溶区植被生物量、生产力、碳储量评估; (2) 西南岩溶区植被时空变化格局与碳源汇效应; (3) 岩溶区植被碳利用特殊机制; (4) 岩溶区植被碳循环模型预测与碳汇潜力。同时, 提出了目前研究中存在的问题, 并对今后的研究方向进行了展望, 认为今后应在岩溶区植被碳循环的相关参数系统测定和机理过程研究, 精细识别西南岩溶地区植被景观类型、量化固碳过程, 以及对岩溶植被碳循环模型进行校正和修改等方面开展研究。该文可为深入理解岩溶区碳的时空演化规律、探索区域碳循环机理提供参考。

关键词: 岩溶区, 植被, 固碳, 生物量, 碳循环

中图分类号: Q948 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2022)06-0903-11

Research progress on carbon cycle of karst vegetation in Southwest China

YANG Hui¹, NING Jing^{1,2}, MA Yang¹, ZHOU Mengxia¹, CAO Jianhua^{1,3*}

(1. *Key Laboratory of Karst Dynamics, MNR/Guangxi, Institute of Karst Geology, CAGS, Guilin 541004, Guangxi, China*; 2. *College of Environmental Science and Engineering, Guilin University of Technology, Guilin 541006, Guangxi, China*; 3. *International Research Center on Karst Under the Auspices of UNESCO, Guilin 541004, Guangxi, China*)

Abstract: Because the karst critical zone is an important part of the Earth Critical Zone system, the vegetation in karst area is an important carbon sink of terrestrial ecosystem, and the aboveground part of the vegetation in the karst area sequesters carbon through plant growth, the carbon storage in the underground part is also very considerable, the growth of underground biomass and decomposition of litter also increase soil organic carbon and inorganic carbon

收稿日期: 2022-01-24

基金项目: 国家重点研发计划项目(2021YFE0107100); 广西科技基地和人才专项(桂科 AD20297090, 桂科 AD19245176); 桂林市科技计划项目(2020010403); 中国地质科学院岩溶地质研究所基本科研业务费项目(2020004) [Supported by National Key Research Development Program of China (2021YFE0107100); Natural Scientific Foundation of Guangxi Zhuang Autonomous Region of China (Guike AD20297090, Guike AD19245176); Guilin Science and Technology Project (2020010403); Special Fund for Basic Scientific Research of Institute of Karst Geology, CAGS (2020004)]。

第一作者: 杨慧(1981-), 博士, 副研究员, 研究方向为岩溶生态系统与碳循环, (E-mail) karstyanghui@163.com。

* 通信作者: 曹建华, 研究员, 研究方向为岩溶区生物地球化学, (E-mail) cjianhua@mail.cgs.gov.cn。

content. Therefore, vegetation carbon cycle in karst area is one of the hotspots of karst carbon sink research. Based on the reviewing of research literature on carbon sequestration of karst vegetation in the past 40 years, this paper expounds the unique physiological characteristics of karst vegetation in Southwest China, and focuses on the following four aspects: (1) Evaluation of vegetation biomass, productivity and carbon storage in karst area of Southwest China; (2) Temporal and spatial variation patterns of vegetation and carbon source and sink effect in karst area of Southwest China; (3) Special mechanism of vegetation carbon utilization in karst area; (4) Prediction of vegetation carbon cycle model and carbon sink potential in karst area. The problems existing in the current research are put forward, and the future research direction is prospected. It is proposed that the future research should be carried out in the aspects of systematic determination of relevant parameters and mechanism process of vegetation carbon cycle in karst area, fine identification of vegetation landscape types in southwest karst area, quantification of carbon sequestration process, and correction and modification of karst vegetation carbon cycle model. This paper provides a reference for in-depth understanding the temporal and spatial evolution of carbon cycle in karst region and for exploring regional carbon cycle mechanism.

Key words: karst area, vegetation, carbon sequestration, biomass, carbon cycle

碳循环作为地球各圈层间相互连接与转化的纽带,不仅影响着全球的气候变化,而且对维持生物圈结构和功能的稳定起着重要的作用,是全球物质能量循环与气候变化的关键(段巍岩和黄昌,2021)。植被是陆地生态系统的重要组成部分,尽管在调节碳平衡中起着至关重要的作用,但也对气候变化和人类活动高度敏感(Zhao et al.,2019;Zhang et al.,2021)。全球变化是当前最受人们关注的科学问题之一,我国在“碳达峰”和“碳中和”等战略需求下,评价并寻求陆地生态系统碳汇潜力是当前研究的热点。

中国是全球岩溶的重要分布区,面积达360万 km^2 ,其中裸露型碳酸盐岩面积约130万 km^2 ,40%以上分布于西南地区(Sweeting,2012;Jiang et al.,2014)。该地区岩溶发育强烈,特殊的地质背景加之人地矛盾突出,自然植被不断被破坏,土壤侵蚀严重且基岩大面积裸露,土地生产力严重下降,从而导致“石漠化”快速扩展,严重制约了西南岩溶区社会发展,其综合治理已列入国家发展目标(王世杰和李阳兵,2007;熊康宁等,2012;Jiang et al.,2014)。近几十年来,中国各级政府发起多项生态工程用以恢复退化的环境和减轻贫困(Wang et al.,2019)。石漠化面积实现“持续净减少”(Tong et al.,2018;Tong et al.,2020)、“封山育林”以及“人工造林”等政策促使西南岩溶区生态环境显著改善,有效提升了区域的固碳潜力(Wang et al.,2019;Tong et al.,2020)。西南岩溶地区属亚热带季风气候区,植物资源丰富,植被覆盖率较高,是我国森林植被碳库的主要分布区。岩溶地

区雨热资源丰富但分布不均,岩石裸露率高,土层浅薄且不连续,土壤总量少,季节性干旱严重,岩溶地区所具有的典型的环境脆弱性和易伤性特点,导致该地区土层薄、成土慢、土壤保水性能差,从而使植被的生长受到很大的限制(杨世凡和安裕伦,2014)。岩溶区植被具有非地带性的特征,这些植物种类具有独特的形态特征和生理适应性,岩溶植被具有石生性、旱生性、喜钙性和耐瘠性等特点(苏樑等,2018)。植被碳储量是估算陆地生态系统与大气 CO_2 交换量的关键因子(张明阳等,2014)。西南岩溶地区植被变化与该地区气候变化的响应特征明显(蒙吉军和王钧,2007)。因此,岩溶区植被碳的来源与去向有别于非岩溶区植被,具有特殊性和复杂性(Ni et al.,2015;王世杰等,2017)。岩溶生态系统具有活跃的 CO_2 - H_2O - CaCO_3 生物/化学过程,在温室气体源汇关系效应中既可能是汇又可能是源,在全球碳循环中发挥着重要的作用(曹建华和袁道先,2005)。

西南岩溶区植被碳循环关键过程的研究工作始于20世纪90年代,三十年来开展了一系列的研究工作,积累了大量的数据与资料,取得了一些重要的进展。本文针对已有的岩溶区植被固碳关键过程的研究,主要是从植物地上或地下生物量的调查与估算、陆生和水生植物光合作用途径等角度进行综述并提出下一步的研究展望,旨在为岩溶区生态系统功能维持以及在“碳达峰”和“碳中和”等环境外交谈判需求的背景下岩溶区碳汇潜力对全球变化响应的敏感性等方面提供依据。

1 植被生物量、生产力、碳储量的评估

1.1 植被生物量的评估

植物群落生物量(包括地上和根系生物量)作为植被生态系统最重要的功能之一,是表征从立地到区域和全球尺度陆地碳循环的关键指标(刘立斌等,2018),是研究不同时空尺度与不同生物群区的植被生产力、碳储量、碳循环和碳固定以及生物多样性维持与生态系统稳定性的基础(罗东辉等,2010)。同时,也是估算碳储量的基础数据,详实可靠的生物量数据对碳储量的准确估算至关重要。目前,根据研究对象的时空尺度,生物量的获取方法包括野外收获测量法、遥感估算法、模型估算法等,其中野外测量法既是最直接可靠的数据来源,也是其他诸如模型估算法的基础(侯满福等,2011),但只能应用于小尺度的研究。大尺度的研究主要借助模型模拟法和遥感估测法。

1.1.1 西南岩溶区植被地上部分生物量 从20世纪90年代开始,研究者针对岩溶区开展了植被生物量及植被生产力等相关研究。总体上,研究者多数是从较小尺度上对西南岩溶区植被生物量及植被生产力的关系进行分析,并且较为分散。另外,由于研究方法不统一,加上岩溶区物种间体积质量密度差异悬殊等原因,对地上生物量的估算差别较大(刘长成等,2009)。比如,杨汉奎和程仕泽(1991)、屠玉麟和杨军(1995)采用收获法虽对贵州南部茂兰岩溶森林群落生物量($5.75 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$),贵州中部岩溶区灌丛群落生物量($18.08 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$)等进行了测定,但研究结果差异较大。杜有新等(2010)采用实地调查和典型取样方法,探讨了贵州省普定县3个不同退化程度的岩溶生态系统生物量结构与养分分布格局,灌草丛、灌木林和乔木林地上部分的生物量分别为 1.96 、 4.47 、 $139.58 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。随着科技的进步,研究者逐渐开始利用遥感数据和数学模型相结合的方式,开展大尺度研究西南岩溶区植被生物量。于维莲等(2010)利用1989—1993年西南五省(区)[广西、贵州、云南、四川(含重庆)、湖南]森林清查资料,估算和分析了森林的生物量特征与空间分布格局,得出上述五省(区)的森林平均总生物量为 $148.66 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$,净第一性生产力(NPP)为 $9.64 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$,并比较了岩溶区森林和非岩溶区森林生物量

的差异。总体上,岩溶区森林生物量($124.33 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$)和NPP($8.67 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)均低于非岩溶区的森林生物量($163.48 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$)和NPP($9.56 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)。朱宏光等(2015)以马山县岩溶植被年龄序列的3个次生林(幼龄林、中龄林、老龄林)为对象,采用前人在岩溶区建立的生物量方程以及相关参数研究了岩溶次生林自然恢复过程中群落的生物量和碳储量及其变化规律,并采用群落平均根茎比来量化群落的根系生物量,群落生物量从幼林群落的 $48.17 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 到中龄林群落的 $113.47 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$,再到老龄林群落的 $242.59 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。老龄林生态系统的碳储量较高,平均为 $236.69 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$,中龄林和幼龄林较低且非常相近,分别为 $225.17 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 和 $224.76 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。刘立斌等(2020)利用皆伐法,首次精确估算了我国西南贵州省中部岩溶区森林的地上生物量($122.81 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$),并检验了已有生物量回归方程和平均标准木法对该岩溶区森林地上生物量的估算效果。从以上分析可以看出,即使同一研究区由于采用的方法不同,加之分类不一样,研究结果相差也较大。

1.1.2 西南岩溶区根系生物量 根系生物量既是整个群落生物量中的一部分,又是衡量植物生长能力的重要指标,对群落的功能、构建和结构有着一定的影响(罗东辉等,2010)。相对于地带性常绿阔叶林植被而言,岩溶森林林下土壤的不连续性和岩石的高裸露率与高渗透性,导致部分植物根系可以生长至地表以下较深的岩石裂隙中,从而进一步增加了获取标准木完整根系生物量的难度(尤其是胸径较大的乔木)(刘立斌等,2018)。然而,由于取样的困难性,因此目前对岩溶区根系生物量估算的研究还较少,使得人们对岩溶植被根系生物量的特征知之甚少,从而妨碍了对这种特殊植被类型在碳循环等方面功能的理解。目前,有的研究是采用收获法对贵州中部岩溶区灌丛群落生物量的研究,为 $7.76 \sim 23.06 \text{ Mg} \cdot \text{hm}^{-2}$,平均为 $14.38 \text{ Mg} \cdot \text{hm}^{-2}$ (屠玉麟和杨军,1995);在贵州茂兰岩溶森林国家自然保护区内,利用平均标准木机械布点法对根系进行采集,分析了其生物量总量、不同根系径级的分配格局和地下空间的分布规律,岩溶区地下生物量从草本群落的 $2.63 \text{ Mg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 增加到顶极森林群落的 $58.15 \text{ Mg} \cdot \text{hm}^{-2}$ (罗东辉等,2010);基于生物量回归方程估算黔中岩溶区常绿落叶阔叶混交林木本植物的根系

生物量为 $22.72 \text{ Mg} \cdot \text{hm}^{-2}$ (刘立斌等, 2018), 与 Liu 等 (2016) 利用土柱挖掘法研究的同一岩溶森林的根系生物量 ($20.27 \text{ Mg} \cdot \text{hm}^{-2}$) 接近。

由于根系生物量的分布受到立地条件、土壤水分和养分、土层厚度、物种自身特性等影响 (罗东辉等, 2010; Ni et al., 2015), 因此不同土壤生境带来的物理空间限制会影响植物根系生长和生物量积累与分配 (宋海燕等, 2019)。比如, 罗东辉等 (2010) 和 Ni 等 (2015) 利用土柱挖掘法研究了贵州南部峰丛洼地型岩溶森林的根系生物量, 结果表明峰丛洼地与高原型岩溶森林的根系生物量特征存在很大的差异。受环境条件的恶劣和资源的限制等影响, 植物更倾向于将更多的生物量分配给根系 (屠玉麟和杨军, 1995)。Jones 等 (2021) 评估了施加碳酸盐岩对小麦和豌豆两种作物的影响, 并与石灰进行了比较, 结果显示用碳酸钙种植的小麦比用石灰种植的小麦分别多产生 40% 以上的地上生物量和 50% 以上的根系生物量 (Jones et al., 2021)。

综上所述, 在景观高度异质的中国西南岩溶地区 (Guo et al., 2020), 岩溶森林物种组成复杂, 虽然前期的研究积累了大量研究文献和资料, 但植被地上部分、地下部分的生物量的研究方法仍然没有达成共识, 目前对岩溶区植被生物量的研究较为分散, 这些研究只是关于典型林分或群落生物量的实测和估算。并且, 只是某一时间段植被群落现存的生物量, 缺乏在较大时空尺度上对群落生物量, 特别是碳储量的动态变化进行研究。因此, 亟需根据不同景观类型、不同生活型植被等开展更多长期观测以及结合遥感、地质雷达等手段进行更加精细的研究, 为准确评估岩溶区植被碳汇提供更加可靠的基础数据。

1.2 植被生产力的评估

NPP 作为生态系统功能的重要指标, 既可以反映植被的生长状况, 又是判断生态系统碳源汇和调节生态过程的重要因子, 在全球或地区碳循环中居重要地位 (Field et al., 1998)。岩溶地区植被 NPP 的研究是植被恢复的重要基础, 其影响因素的定量识别对岩溶地区的生态恢复与区域可持续发展具有重要意义。目前, 针对岩溶区的研究主要集中在利用卫星遥感资料等模拟植被 NPP 并对其影响因素进行分析。比如, 黄晓云等 (2013) 基于岩溶地区卫星遥感和地面气象观测资料分析

气候变化背景下中国南方岩溶区 NPP 在 2000—2011 年间的时空变化规律, 结果显示 2000—2005 年间研究区 NPP 值总体呈上升趋势, 2006—2011 年间 NPP 值总体呈下降趋势, 岩溶区 NPP 的变化幅度明显大于非岩溶区, 这与中国各级政府自 2000 年以来实施各项生态工程保护项目后植被生长迅速有关。周爱萍等 (2014) 利用卫星遥感资料, 对 2001—2010 年十年间广西植被 NPP 时空特征及其影响因素进行了研究, 发现年均气温和降水对 NPP 时间变化作用显著。左丽媛和高江波 (2020) 在高精度 NDVI 数据反演的基础上, 运用 CASA 模型模拟贵州省典型峰丛洼地区三岔河流域 2015 年区域尺度的植被 NPP, 发现植被覆盖度与温度是植被 NPP 的显著控制因子, 地貌形态类型对植被 NPP 的空间分布具有宏观控制作用。

综上所述, 在岩溶地区未来的发展过程中, 应考虑多种环境因子之间的交互作用, 应从多视角、多维度探究环境因子对植被 NPP 的影响, 为岩溶石漠化的治理工作提供参考依据。

1.3 植被碳储量的评估

目前, 对植被碳储量的研究方法多采用将生物量换算为碳储量的方法 (侯满福等, 2011; 张明阳等, 2013a; 兰秀等, 2019)。张明阳等 (2013b) 利用遥感影像数据采用数学模型估算区域净植被初级生产力。根据方精云等 (1996) 的研究成果, 生产力与生物量的函数关系, 先通过生产力反求生物量来估算区域植被生物量, 再乘以植物含碳率 (0.45), 最终求得碳储量。在该研究中, 研究区桂西北在 1990 年、2000 年和 2005 年 3 个年份的平均碳密度分别为 14.82 、 20.38 、 $23.49 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。张明阳等 (2013b) 以林业清查资料为主要数据源, 结合基础数据和统计数据, 采用生物量转换因子法, 即以植被生物量乘以碳含量推算求得植被的碳储量, 运用 3S 技术估算并分析了桂西北 (河池和百色市, 共 23 个县市) 植被碳的空间分布及其变化, 植被碳储量由 2005 年的 $4.19 \times 10^4 \text{ t}$ 增加到 2010 年的 $4.27 \times 10^4 \text{ t}$, 植被碳密度从 $29.04 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 增加到 $29.57 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。之后, 张明阳等 (2014) 基于 2000—2010 年连续 11 a 的遥感数据, 得出十一年间年均 NPP 和净生态系统生产力 (NEP) 分别为 396.61 、 $370.58 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2}$, 并通过 13 个环境因子的 1 377 个样点数据对桂西北岩溶区植被碳密度空间分布的影响因素进行了研究, 发现植被碳密度空

间分布的影响最为重要的是土地类型、森林类型、林种和植被类型等可通过人为活动改变的因素。杜虎等(2015)采用样方法研究了西南岩溶区峰丛洼地草地、灌丛、次生林、原生林4种植被类型碳格局,发现随植被正向演替植被碳储量增加,4种植被类型生态系统总碳储量分别为133.84、160.79、179.08、261.24 $\text{Mg C} \cdot \text{hm}^{-2}$,其中植被碳储量为5.02、6.59、20.87、60.20 $\text{Mg C} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。而植被地下部分碳储量为1.76、0.95、2.60、0.82 $\text{Mg C} \cdot \text{hm}^{-2}$,占总碳储量的0.32%~1.45%。

综上可知,尽管前期关于岩溶区植被碳储量开展了一系列的研究,但从地质背景、环境条件、植被恢复阶段等关联的高度变异性问题尚没有关注。因此,亟需开展岩溶区植被碳储量的动态变化研究工作。

2 植被时空变化格局与碳源汇效应

目前,利用遥感手段可以深入了解大尺度植被的动态(Guo et al., 2017)。许多研究报道了自2000年以来中国很多地区呈现绿化趋势,并解释为植被覆盖的增加(Zhao et al., 2020; Hong et al., 2020)。特别是在景观高度异质的中国西南岩溶地区,根据长时间序列的卫星观测和模型预测的结果,发现总体呈现绿化趋势(Tong et al., 2018; Xu et al., 2019; Liu et al., 2020)。比如,最新的研究显示,1982—2016年,中国西南岩溶地区(滇黔桂三省)总体绿化趋势,与参考期(1982—2000年)相比,自2000年以来中国各级政府实施各项生态工程保护项目后,岩溶地区的植被生长迅速增加,在保护期内(2001—2016年)绿化趋势更明显(Zhang et al., 2021)。集成长时间序列遥感影像以及林业清查与统计数据等,结合模型算法,研究发现在不同恢复管理措施下,西南地区森林覆盖(高度 ≥ 5 m)由1982年的21%增加到2016年的38%,2002—2017年西南地区植被地上生物量固碳速率为 $(0.11 \pm 0.05) \text{Pg C} \cdot \text{a}^{-1}$,其中新建林的贡献达32%;虽然老林/天然林面积仅占8.8%,但固定了研究区20.5%的碳,是相对稳定的碳库;2002—2017年自然恢复(面积5.4%)和人工造林(面积7.4%)的固碳速率分别达 $0.01 \text{Pg C} \cdot \text{a}^{-1}$ 和 $0.021 \text{Pg C} \cdot \text{a}^{-1}$,对整个区域碳吸收的贡献率分别为14%和18%;研究区2017年的木材产量是2003

年的3倍,但人工林采伐区域的植被生长依然贡献了约16%的碳汇。相比1980s—1990s中国森林 $0.075 \text{Pg C} \cdot \text{a}^{-1}$ 以及陆地生态系统的 $0.177 \text{Pg C} \cdot \text{a}^{-1}$ 的固碳能力,西南地区植被恢复固碳能力较强(Tong et al., 2020)。

综上认为,作为亚热带湿润半湿润区,西南岩溶地区碳源汇效应,仍需要更多的长期观测。同时,长时间序列遥感影像区分了大区域尺度不同植被恢复措施下的固碳效应,亟需结合遥感大数据及深度学习来精细识别植被恢复景观类型,进一步量化固碳过程及其生态服务效应,揭示西南岩溶地区区域生态恢复过程中碳汇潜力的关键驱动因子。

3 岩溶区植被碳利用特殊机制

3.1 岩溶区陆生植物碳的利用途径

植物光合作用所需要的碳,主要是空气中的 CO_2 ,同时还能利用细胞中的 HCO_3^- 作为酶的底物,为自身提供无机碳源。而陆生植物对 HCO_3^- 的利用主要依赖于碳酸酐酶(CA)的分解调节作用(邢德科等,2015)。CA以其在岩溶生态系统中连续分布、数量丰富、专一且高效快速催化特有的 CO_2 和 HCO_3^- 之间的相互转化反应为特征,将地表岩石、土壤、植物、大气之间的无机碳和有机碳紧密地耦联(吴沿友等,2011)。岩溶区植物由于受到岩溶干旱、高钙、偏碱、重碳酸根离子以及低无机营养等逆境胁迫,导致气孔导度减少或关闭,因此阻碍空气中的 CO_2 进入细胞(邢德科等,2016)。植物为了应对因这种气孔导度减小甚至关闭造成的水分和 CO_2 不足,快速上调了叶片中特定的CA同工酶的基因表达(Hu et al., 2011; 吴沿友等, 2018),升高了相应的CA同工酶活力(吴沿友等, 2004; Wu et al., 2009),将来自土壤的 HCO_3^- 转化为 CO_2 和 H_2O ,既增加了对大气 CO_2 的利用,也增加了对 HCO_3^- 的利用(吴沿友等,2018)。此外,在干旱胁迫下,岩溶区植物减少气孔导度或关闭气孔避免脱水,光合作用减弱,而植物叶片CA活力增强,CA能将细胞内的 HCO_3^- 转化为 CO_2 和 H_2O (吴沿友等,2011),进而弥补植物光合作用过程中碳源和水源的不足,维持植物光合作用的正常进行。同样,在光强相对较低的情况下,较高的CA活性使岩溶区适生植物利用 HCO_3^- 的效率会更

高,并能在较低光强下具有较高的光能利用效率(邢德科等,2016)。因此,植物对 HCO_3^- 的利用能力的大小与 CA 活力以及植物的岩溶适生性有关,并且植物能交替利用 HCO_3^- 作为无机碳源(吴沿友等,2011)。最新的研究发现,植物对 HCO_3^- 的利用影响植物的水分关系,从而影响植物对大气 CO_2 的利用,同时土壤的 HCO_3^- 浓度影响土壤 CO_2 通量,这种影响同样受到 CA 的调节控制(Nathan & Ammini,2019;Price et al.,2019)。但是目前,这种复杂的影响机制还没有弄清楚。

3.2 岩溶区水生植物碳的利用途径

岩溶区河流、湖泊中的水生植物尤其是沉水植物能直接利用水体中的无机碳如 HCO_3^- 作为碳源进行光合作用,改变了水生植物仅利用水气交换带所捕获的 CO_2 作为碳源的传统认识(刘再华等,2007;Liu et al.,2010;张强,2012)。这一生物过程意味着碳酸盐岩风化产生的一部分无机碳将被陆地水生植物截留进入生物圈并最终形成稳定的有机碳。Wang 等(2020)研究黑藻在不同 HCO_3^- 浓度梯度岩溶水中的培养试验结果表明,岩溶水环境中,由于大量 HCO_3^- 的存在不仅为沉水植物生长提供大量的无机碳而且其碱性的环境能吸收大气中 CO_2 。我们通过室内培养试验对比了小球藻在岩溶水和非岩溶水中利用无机碳的效率,非岩溶区小球藻可以将水体中 30% 的无机碳转化为有机物,岩溶水中的小球藻对无机碳的转化率达 40%(Wang et al.,2014)。在流域尺度上,项目组以桂林海洋-寨底地下河系统补给的地表河为研究对象,利用稳定碳同位素技术揭示了岩溶地下水补给的河流中沉水植物的稳定碳同位素组成沿流程方向呈“梯度分布”的规律,定性地阐明了沉水植物对岩溶水中无机碳的利用策略(Wang et al.,2017);同时发明了溶解氧法(ZL201610710672.0)并定量计算沉水植物群落对岩溶碳汇的转化量为 48.61%。沈育伊等(2021)研究了会仙湿地不同水生植物光合作用固定 HCO_3^- 的比例,并根据植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的变化特征结合 N、P 化学计量等,发现会仙湿地 3 种水生植物可能通过增加磷利用效率来促进低水分利用率环境下的碳的合成。以上研究结果说明,岩溶水中的无机碳通过光合作用被水生植物吸收的原位沉降过程是一种真正的碳汇。

综上所述,虽然在岩溶区植物利用碳的特殊

机制上取得了一定的进展,但是在精确量化岩溶作用和光合作用、植物对 HCO_3^- 利用和对 CO_2 利用的化学计量关系,并阐明 CA 调节岩溶生态系统中碳的迁移转化机制等方面还需要长期的监测。

4 岩溶区植被碳循环模型预测与碳汇潜力

岩溶区植被生长深度参与了区域的碳循环过程。根据岩溶区植物生长特征以及前人的研究成果,绘制了岩溶区植物碳循环过程示意图(图 1)。岩溶区植物通过光合作用吸收大气 CO_2 ,产生有机碳供给植物体生长,同时通过碳的输送为地下部分生物量生长提供碳源。植物地上部分和地下部分生长储存固定的碳为植物碳。植物凋落物在地表分解过程中不断产生有机碳和无机碳进入土壤,为土壤提供了丰富的营养物质。随着根系生长,根系分泌物增多,土壤有机碳含量也会随之增加。这两部分的碳储存在土壤中,一部分长期稳定存在为稳定有机碳,部分矿化后形成无机碳;另一部分在微生物作用和物理释放作用下,排出土壤重新进入大气。植被在进行光合作用的同时,还会进行呼吸作用。植物体细胞内的有机物在一系列酶的作用下逐步氧化分解,同时释放能量,产生的 CO_2 进入大气。我国南方岩溶地区通常降雨量充沛,雨热同期,加上碳酸盐岩溶蚀裂隙发育,土壤漏失携带有机碳和无机碳进入地下水含水层系统造成的碳流失的量不容忽视。

CO_2 浓度升高会促进植物的光合产物向根系分配,从而提高陆地生态系统地下部分的碳素固定量(吴伊波和崔骁勇,2009)。在岩溶区, CO_2 浓度的升高对根系生物量的影响因树种和生境而异,随着 CO_2 浓度的升高,促进了岩溶植被根系的周转(吴静和盛茂银,2020),细根周转率显著提高(Prior et al.,2012)。此外,也有一些不同的研究结果,如 Arnone 等(2000)通过对瑞士岩溶区石灰性土壤草地进行了为期 2 a 的根系周转试验,结果显示 CO_2 浓度升高没有改变 18 cm 土层内根的生长率和死亡率,而深层土壤中的细根寿命增加了 48%,死亡率没有变化。同样,Niklaus 等(2001)利用 ^{13}C 同位素示踪法研究了瑞士岩溶区石灰性土壤草地 CO_2 浓度升高对根系分泌或周转的影响,结

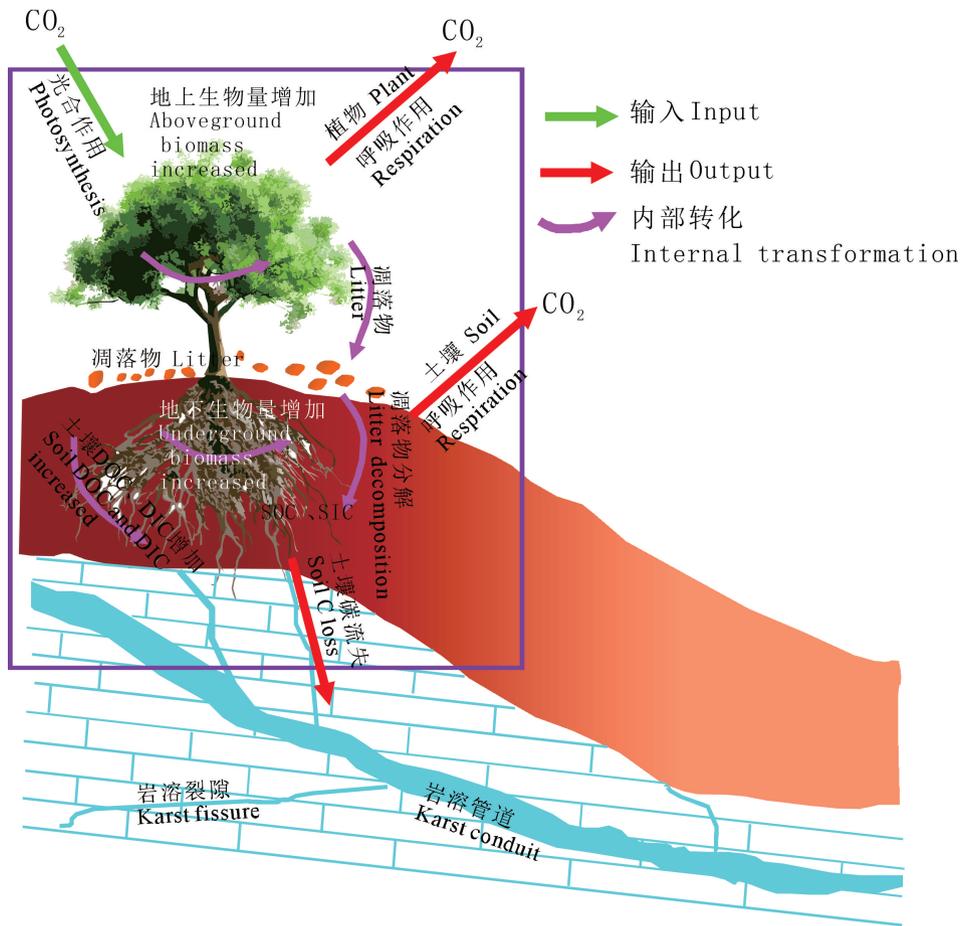


图 1 岩溶区植被碳循环过程示意图

Fig. 1 Schematic diagram of carbon cycle of vegetation in karst area

果表明 CO_2 对土壤微生物生物量的标记以及低密度大有机组分中 C 和 ^{13}C 积累的影响不存在, 表明 CO_2 浓度升高对根系分泌或周转没有显著影响。

岩溶区与非岩溶区的植物凋落物分解速率有很大差别。黄芬等(2018)采用野外网袋分解法对岩溶区和非岩溶区榿木和马尾松林原地进行了为期 1 a 的凋落叶分解对比实验发现, 在不同地质背景下的 2 个树种凋落叶分解速率均为岩溶区小于非岩溶区。相同地质背景生境下, 两树种间凋落叶分解 50% 和 95% 时, 岩溶区榿木所需时间为 0.85 a 和 3.384 a, 马尾松所需时间为 2.61 a 和 10.83 a; 而非岩溶区榿木所需时间为 0.82 a 和 3.376 a, 马尾松所需时间为 1.73 a 和 6.97 a。这说明岩溶区树种凋落叶分解周期比非岩溶区长, 特别是岩溶区的马尾松分解时间比非岩溶区长。

岩溶区不同植被类型对土壤的呼吸速率有直接关系。彭艳等(2010)对贵阳郊区耕作土壤、灌

丛、女贞人工纯林和马尾松人工纯林表层土壤微生物生物量碳、微生物呼吸和微生物代谢熵的研究结果表明, 土壤微生物量碳和微生物呼吸均表现为次生林高于耕作土壤, 灌丛最高; 马尾松林土壤微生物活动显著弱于其他样地。曹建华等(2004)分析了树箱、土箱、草箱的植物根系呼吸作用发现, 树箱具有较大的树冠可截获更多的降雨, 根系的呼吸作用、分泌作用和土壤微生物活力的提高使土壤环境中 CO_2 浓度提高。其中, 树箱比土箱、草箱分别提高 148.08%、75.01%, 而土壤呼吸排放 CO_2 的量则分别提高 175.75%、171.14%; 树箱随水排泄的无机碳浓度分别提高 77.78%、72.119%, 排泄的总量分别提高 166.49%、153.81%; 碳循环强度的增加, 使土下碳酸盐岩的侵蚀能力加强, 树箱比土箱提高 2.84 倍, 比草箱提高 1.36 倍。土壤呼吸呈现出日变化特征。重庆金佛山岩溶区植被-空气各层 CO_2 浓度日变化动态

的研究结果显示,植被的林层、灌草丛 CO_2 浓度的最大值均出现在凌晨 4:00 左右的地面处,这说明土壤表面呼吸作用产生的 CO_2 浓度的贡献值大于植被夜间呼吸作用造成的 CO_2 浓度增加量。 CO_2 浓度最低值出现在中午 13:00 左右的林层,这是由于此时植被冠层叶片的光合作用最强烈,消耗了大量 CO_2 (李林立等, 2005)。

5 问题与展望

岩溶区植被由于受岩溶地质环境的制约,具有独特的形态特征和生理适应性,岩溶植被的地上生物量和地下生物量的分配受到不同土壤生境带来的物理空间限制。因此,植被碳的固定机理具有特殊性和复杂性,已在非岩溶区建立的植被碳循环参数不能直接应用于岩溶区植被碳循环模块,需要对岩溶区植被碳循环的相关参数进行系统测定,并对机理过程进行研究。

西南岩溶地区碳源汇效应,仍需要更多的长期观测。同时,长时间序列遥感影像区分了大区域尺度不同植被恢复措施下的固碳效应,亟需结合遥感大数据以及深度学习来精细识别植被恢复景观类型,进一步量化固碳过程及其生态服务效应,揭示西南岩溶地区区域生态恢复过程中碳汇潜力的关键驱动因子。

岩溶区的陆生植物和水生植物均可以同时利用 CO_2 和 HCO_3^- 进行光合作用,二者的比例取决于碳酸酐酶的活性和环境中无机碳的存在形式以及植物的生理特征等。但是目前,对于影响植物利用两者比例的因素的研究还较为薄弱,需要开展进一步的研究。

岩溶景观与其他景观相比,植被碳循环过程更为复杂、机理更难理解,已有的有关植被碳循环研究模型的普适性、可靠性、精度更低。亟需依据岩溶区植被碳循环过程通过长期观测数据,来进行校正和修改。

参考文献:

ARNONE J, ZALLER J, SPEHN E, et al., 2000. Dynamics of root systems in native grasslands: Effects of elevated atmospheric CO_2 [J]. *New Phytol*, 147(1): 73–85.
CAO JH, YUAN DX, PEI JG, et al., 2005. Karst ecosystem of

Southwest China constrained by geological setting [M]. Beijing: Geology Press. [曹建华, 袁道先, 裴建国, 等, 2005. 受地质条件制约的中国西南岩溶生态系统 [M]. 北京: 地质出版社.]
CAO JH, YUAN DX, PAN GX, et al., 2004. Influence of soil carbon transfer under different vegetations on carbon cycle of karst dynamics system [J]. *Earth Environ*, 32(1): 90–96. [曹建华, 袁道先, 潘根兴, 等. 不同植被下土壤碳转移对岩溶动力系统中碳循环的影响 [J]. *地球与环境*, 32(1): 90–96.]
DU H, SONG TQ, ZENG FP, et al., 2015. Carbon storage and its controlling factors under different vegetation types in depressions between karst hills, southwest China [J]. *Acta Ecol Sin*, 35(14): 4658–4667. [杜虎, 宋同清, 曾馥平, 等, 2015. 喀斯特峰丛洼地不同植被类型碳格局变化及影响因子 [J]. *生态学报*, 35(14): 4658–4667.]
DU YX, PAN GX, LI LQ, et al., 2010. Partitioning of vegetation biomass, nutrient storage and cycling of degraded ecosystems from mountainous karst region, central Guizhou, China [J]. *Acta Ecol Sin*, 30(23): 6338–6347. [杜有新, 潘根兴, 李恋卿, 等, 2010. 黔中喀斯特山区退化生态系统生物量结构与 N、P 分布格局及其循环特征 [J]. *生态学报*, 30(23): 6338–6347.]
DUAN WY, HUANG C, 2021. Research progress on the carbon cycle of rivers and lakes [J]. *Chin Environ Sci*, 41(8): 3792–3807. [段巍岩, 黄昌, 2021. 河流湖泊碳循环研究进展 [J]. *中国环境科学*, 41(8): 3792–3807.]
FANG JY, LIU GH, XU SL, 1996. Biomass and net production of forests vegetation in China [J]. *Acta Ecol Sin*, 16(5): 497–508. [方精云, 刘国华, 徐嵩龄, 1996. 我国森林植被的生物量和净生产量 [J]. *生态学报*, 16(5): 497–508.]
FIELD CB, BEHRENFELD MJ, RANDERSON JT, et al., 1998. Primary production of the biosphere: Integrating terrestrial and oceanic components [J]. *Science*, 281(5374): 237–240.
GUO B, ZANG WQ, LUO W, 2020. Spatial-temporal shifts of ecological vulnerability of Karst Mountain ecosystem—impacts of global change and anthropogenic interference [J]. *Sci Total Environ*, 741: 140256.
GUO XY, ZHANG HY, WU ZF, et al., 2017. Comparison and evaluation of annual NDVI time series in China derived from the NOAA AVHRR LTDR and Terra MODIS MOD13C1 products [J]. *Sensors*, 17(6): 1298.
HONG SB, YIN GD, PIAO SL, et al., 2020. Divergent responses of soil organic carbon to afforestation [J]. *Nat Sustain*, 3(9): 694–700.
HOU MF, HUANG WC, QIN XQ, 2011. Preliminary study on the biomass and the carbon storage in karst grassland in Liujiang Basin, Guangxi [J]. *Carsol Sin*, 30(4): 391–396. [侯满福, 黄伟川, 覃小群, 2011. 柳江流域岩溶草群落生物量和碳储量的初步研究 [J]. *中国岩溶*, 30(4): 391–396.]

- HU H, AURÉLIEN BD, MARIA IN, et al., 2011. Erratum: Carbonic anhydrases are upstream regulators of CO₂-controlled stomatal movements in guard cells [J]. *Nat Cell Biol*, 13(6): 734–734.
- HUANG F, WU X, YANG H, et al., 2018. Study on carbon cycle of karst critical zone in Maocun subterranean river basin of Guilin [J]. *Guangxi Sci*, 25(5): 515–523 [黄芬, 吴夏, 杨慧, 等, 2018. 桂林毛村地下河流域岩溶关键带碳循环研究 [J]. *广西科学*, 25(5): 515–523.]
- HUANG XY, LIN DG, WANG JA, et al., 2013. Temporal and spatial NPP variation in the karst region in south China under the background of climate change [J]. *Sci Silv Sin*, 49(5): 10–16. [黄晓云, 林德根, 王静爱, 等, 2013. 气候变化背景下中国南方喀斯特地区 NPP 时空变化 [J]. *林业科学*, 49(5): 10–16.]
- JIANG ZC, LIAN YQ, QIN XQ, 2014. Rocky desertification in Southwest China: Impacts, causes, and restoration [J]. *Earth-Sci Rev*, 132: 1–12.
- JONES JM, GUINEL FC, ANYUNES PM, 2021. Carbonate rock can enhance plant growth and nutrition depending on crop traits [J]. *Plant Soil*, 465: 335–347.
- LAN X, DU H, SONG TQ, et al., 2019. Vegetation carbon storage in the main forest types in Guangxi and the related influencing factors [J]. *Acta Ecol Sin*, 39(6): 2043–2053. [兰秀, 杜虎, 宋同清, 等, 2019. 广西主要森林植被碳储量及其影响因素 [J]. *生态学报*, 39(6): 2043–2053.]
- LI LL, KUANG MS, ZHANG YZ, et al., 2005. CO₂ concentration of the soil vegetation-system under different vegetation covers in karst area of Mt. Jinpo in Chongqing [J]. *J Ecol Rural Environ*, 21(3): 67–70. [李林立, 况明生, 张远瞩, 等, 2005. 重庆金佛山岩溶区不同植被条件下土壤-植被系统 CO₂ 浓度日变化 [J]. *农村生态环境*, 21(3): 67–70.]
- LIU CC, WEI YF, LIU YG, et al., 2009. Biomass of canopy and shrub layers of karst forests in Puding, Guizhou, China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 33(4): 698–705. [刘长成, 魏雅芬, 刘玉国, 等, 2009. 贵州普定喀斯特次生林乔灌层地上生物量 [J]. *植物生态学报*, 33(4): 698–705.]
- LIU HY, JIAO FS, YIN JQ, et al., 2020. Nonlinear relationship of vegetation greening with nature and human factors and its forecast — a case study of Southwest China [J]. *Ecol Indic*, 111: 1–12.
- LIU LB, WU YY, HU G, et al., 2016. Biomass of karst evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest in central Guizhou Province, southwestern China: a comprehensive inventory of a 2 ha plot [J]. *Silv Fenn*, 50(3): 1492.
- LIU LB, ZHONG QL, NI J, 2018. Allometric function-based root biomass estimate of woody plants in a karst evergreen and deciduous broadleaf and mixed forest in central Guizhou Province, southwestern China [J]. *Acta Ecol Sin*, 38(24): 8726–8732. [刘立斌, 钟巧连, 倪健, 2018. 基于生物量回归方程估算黔中喀斯特常绿落叶阔叶混交林木本植物的根系生物量 [J]. *生态学报*, 38(24): 8726–8732.]
- LIU LB, ZHOU YC, CHENG AY, et al., 2020. Aboveground biomass estimate of a karst forest in central Guizhou Province, southwestern China based on direct harvest method [J]. *Acta Ecol Sin*, 40(13): 4455–4461. [刘立斌, 周运超, 程安云, 等, 2020. 利用皆伐法估算黔中喀斯特森林地上生物量 [J]. *生态学报*, 40(13): 4455–4461.]
- LIU ZH, DREYBRODT W, WANG HJ, 2010. A new direction in effective accounting for the atmospheric CO₂ budget: considering the combined action of carbonate dissolution, the global water cycle and photosynthetic uptake of DIC by aquatic organisms [J]. *Earth-Sci Rev*, 99(3): 162–172.
- LIU ZH, DREYBRODT W, WANG HJ, 2007. A potentially important CO₂ sink generated by the global water cycle [J]. *Sci Bull*, 52(20): 2418–2422. [刘再华, Dreybrodt W, 王海静, 2007. 一种由全球水循环产生的可能重要的 CO₂ 汇 [J]. *科学通报*, 52(20): 2418–2422.]
- LUO DH, XIA J, YUAN JW, et al., 2010. Root biomass of karst vegetation in a mountainous area of southwestern China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 34(5): 611–618. [罗东辉, 夏婧, 袁婧薇, 等, 2010. 我国西南山地喀斯特植被的根系生物量初探 [J]. *植物生态学报*, 34(5): 611–618.]
- MENG JJ, WANG J, 2017. The response of vegetation dynamics to climate change in the southwestern karst region of China since the early 1980s [J]. *Geograph Res*, 26(5): 857–856. [蒙古军, 王钧, 2007. 20 世纪 80 年代以来西南喀斯特地区植被变化对气候变化的响应 [J]. *地理研究*, 26(5): 857–865.]
- NATHAN VK, AMMINI P, 2019. Carbon dioxide sequestering ability of bacterial carbonic anhydrase in a mangrove soil microcosm and its bio-mineralization properties [J]. *Water, Air Soil Poll*, 230(8): 192.
- NI J, LUO DH, XIA J, et al., 2015. Vegetation in karst terrain of southwestern China allocates more biomass to roots [J]. *Solid Earth Discussion*, 6(3): 799–810.
- NIKLAUS PA, GLÖCKLER E, SIEGWOLF R, et al., 2001. Carbon allocation in calcareous grassland under elevated CO₂: a combined ¹³C pulse-labelling soil physical fractionation study [J]. *Funct Ecol*, 15(1): 43–50.
- PENG Y, LI XQ, CHENG JZ, et al., 2010. Influence of vegetation types and seasonal variation on soil microbial biomass and microbial respiration in karst region of Guiyang, southwest China [J]. *Geochimica*, 39(3): 266–273. [彭艳, 李心清, 程建中, 等, 2010. 贵阳喀斯特地区植被类型与季节变化对土壤微生物生物量和微生物呼吸的影响 [J]. *地球化学*, 39(3): 266–273.]
- PRICE GD, LONG BM, FÖRSTER B, 2019. DABs accumulate bicarbonate [J]. *Nat microbiol*, 4(12): 2029–2030
- PRIOR SA, RUNION GB, TORBERT HA, et al., 2012. Sour orange fine root distribution after seventeen years of atmospheric CO₂ enrichment [J]. *Agric For Meteorol*, (162/163): 85–90.

- SHEN YY, ZHANG DN, XU GP, et al., 2021. Characteristics and significance of $\delta^{13}\text{C}$ of three typical aquatic plants in the Huixian karst wetland, Guilin [J]. *Guihaia*, 41(5): 769–779. [沈育伊, 张德楠, 徐广平, 等, 2021. 会仙喀斯特湿地 3 种典型植物叶片碳同位素 ($\delta^{13}\text{C}$) 特征及其指示意义 [J]. *广西植物*, 41(5): 769–779.]
- SHU L, SONG TQ, DU H, et al., 2018. Biomass and morphological characteristics of fine roots and their affecting factors in different vegetation restoration stages in depressions between karst hills [J]. *Chin J Appl Ecol*, 29(3): 783–789. [苏樑, 宋同清, 杜虎, 等, 2018. 喀斯特峰丛洼地不同植被恢复阶段细根生物量、形态特征及其影响因素 [J]. *应用生态学报*, 29(3): 783–789.]
- SONG HY, ZHANG J, LI SH, et al., 2019. Growth response of *Lolium perenne* L. under different soil habitats and water conditions based on container partition in a karst area [J]. *Acta Ecol Sin*, 39(10): 3557–3565. [宋海燕, 张静, 李素慧, 等, 2019. 基于容器分区处理探究黑麦草生长对喀斯特不同土壤生境和水分的响应 [J]. *生态学报*, 39(10): 3557–3565.]
- SWEETING MM, 2012. *Karst in China: Its geomorphology and environment* [M]. New York: Springer.
- TONG XW, BRANDT M, YUE YM, et al., 2018. Increased vegetation growth and carbon stock in China karst via ecological engineering [J]. *Nat Sustain*, 1: 44–50.
- TONG XW, BRANDT M, YUE YM, et al., 2020. Forest management in southern China generates short term extensive carbon sequestration [J]. *Nat Comm*, 11(1): 129.
- TU YL, YANG J, 1995. Study on biomass of the karst scrub community in central region of Guizhou Province [J]. *Carsol Sin*, 14(3): 199–208. [屠玉麟, 杨军, 1995. 贵州中部喀斯特灌丛群落生物量研究 [J]. *中国岩溶*, 14(3): 199–208.]
- WANG KL, ZHANG CH, CHEN HS, et al., 2019. Karst landscapes of China: patterns, ecosystem processes and services [J]. *Landscape Ecol*, 34: 2743–2763.
- WANG P, HU G, CAO JH, 2017. Stable carbon isotopic composition of submerged plants living in karst water and its eco-environmental importance [J]. *Aquat Bot*, 140: 78–83.
- WANG P, HU QJ, YANG H, et al., 2014. Preliminary study on the utilization of Ca^{2+} and HCO_3^- in karst water by different sources of *Chlorella vulgaris* [J]. *Carbonate Evaporite*, 29(2): 203–210.
- WANG P, ZHANG XR, WANG DW, et al., 2020. Experimental study on growth of *Hydrilla verticillata* under different concentrations of bicarbonate and its implication in karst aquatic ecosystem [J]. *Carbonate Evaporite*, 35(3): 1–9.
- WANG SJ, LI YB, 2007. Problems and development trends about researches on karst rocky desertification [J]. *Adv Earth Sci*, 22(6): 573–582. [王世杰, 李阳兵, 2007. 喀斯特石漠化研究存在的问题与发展趋势 [J]. *地球科学进展*, 22(6): 573–582.]
- WANG SJ, LIU ZH, NI J, et al., 2017. A review of research progress and future prospective of carbon cycle in karst area of south China [J]. *Earth Environ*, 45(1): 2–9 [王世杰, 刘再华, 倪健, 等, 2017. 中国南方喀斯特地区碳循环研究进展 [J]. *地球与环境*, 45(1): 2–9.]
- WU J, SHENG MY, 2020. Research progress in root ecology of karst vegetation in China [J]. *Plant Sci J*, 38(4): 565–573. [吴静, 盛茂银, 2020. 我国喀斯特植被根系生态学研究进展 [J]. *植物科学学报*, 38(4): 565–573.]
- WU YB, CUI XY, 2009. Responses of root carbon reserves and turnover to experimental CO_2 enrichment in grasslands [J]. *Acta Ecol Sin*, 29(1): 378–388. [吴伊波, 崔骁勇, 2009. 草地植物根系碳储量和碳流转对 CO_2 浓度升高的响应 [J]. *生态学报*, 29(1): 378–388.]
- WU YY, LIANG Z, XING DK, 2011. Comparison of the physiological characteristics of paper mulberry (*Broussonetia papyrifera*) and mulberry (*Morus alba*) under simulated drought stress [J]. *Guihaia*, 31(1): 92–96. [吴沿友, 梁铮, 邢德科, 2011. 模拟干旱胁迫下构树和桑树的生理特征比较 [J]. *广西植物*, 31(1): 92–96.]
- WU YY, LIU CQ, LI PP, et al., 2009. Photosynthetic characteristics involved in adaptability to Karst soil and alien invasion of paper mulberry [*Broussonetia papyrifera* (L.) Vent.] in comparison with mulberry (*Morus alba* L.) [J]. *Photosynthetica*, 47(1): 155–160.
- WU YY, LIU CQ, WANG SJ, 2004. Karst adaptability of *Orychophragmus violaceus* (L.) [M]. Guiyang: Guizhou Science Technology Publishing House. [吴沿友, 刘丛强, 王世杰. 诸葛菜的喀斯特适生性 [M]. 贵阳: 贵州科技出版社.]
- WU YY, XING DK, HANG HT, et al., 2018. Principles and techniques of karst suitability detection for plants [M]. Beijing: Science Press. [吴沿友, 邢德科, 杭洪涛, 等, 2018. 植物的喀斯特适生性检测原理和技术 [M]. 北京: 科学出版社.]
- WU YY, XING DK, LIU Y, 2011. The characteristics of bicarbonate used by plants [J]. *Earth Environ*, 39(2): 273–277. [吴沿友, 邢德科, 刘莹, 2011. 植物利用碳酸氢根离子的特征分析 [J]. *地球与环境*, 39(2): 273–277.]
- XING DK, WU YY, FU WG, et al., 2016. Photosynthetic physiological response of three plant species to different slope environments in karst forest of Guizhou, China [J]. *Guihaia*, 36(10): 1147–1155. [邢德科, 吴沿友, 付为国, 等, 2016. 贵州喀斯特森林三种植物对不同坡位环境的光合生理响应 [J]. *广西植物*, 36(10): 1147–1155.]
- XING DK, WU YY, WANG R, et al., 2015. Inorganic carbon utilization traits of three woody species growing in the mountain area of Guizhou Province [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 35(3): 579–586. [邢德科, 吴沿友, 王瑞, 等, 2015. 贵州山区 3 种木本植物无机碳利用特性的比较

- [J]. 西北植物学报, 35(3): 579–586.]
- XIONG KN, LI J, LONG MZ, 2012. Features of soil and water loss and key issues in demonstration areas for combating karst rocky desertification [J]. *Acta Geogr Sin*, 67(7): 878–888. [熊康宁, 李晋, 龙明忠, 2012. 典型喀斯特石漠化治理区水土流失特征与关键问题. *地理学报*, 67(7): 878–888.]
- XU XJ, LIU HY, LIN ZS, et al., 2019. Relationship of abrupt vegetation change to climate change and ecological engineering with multi-timescale analysis in the karst region, Southwest China [J]. *Remote Sensing*, 11: 1564 .
- YANG HK, CHENG SZ, 1991. Study on biomass of the karst forest community in Maolan, Guizhou Province [J]. *Acta Ecol Sin*, 11(4): 307–312. [杨汉奎, 程仕泽, 1991. 贵州茂兰喀斯特森林群落生物量研究 [J]. *生态学报*, 11(4): 307–312.]
- YANG SF, AN YL, 2014. Spatial and temporal variations of vegetation coverage in karst areas under the background of ecological recovery: a case study in the central area of Guizhou Province [J]. *Earth Environ*, 42(3): 404–412. [杨世凡, 安裕伦, 2014. 生态恢复背景下喀斯特地区植被覆盖的时空变化——以黔中地区为例 [J]. *地球与环境*, 42(3): 404–412.]
- YU WL, DONG D, NI J, 2010. Comparisons of biomass and net primary productivity of karst and non-karst forests in mountainous areas, southwestern China [J]. *J Subtrop Resour Environ*, 5(2): 25–30. [于维莲, 董丹, 倪健, 2010. 中国西南山地喀斯特与非喀斯特森林的生物量与生产力比较 [J]. *亚热带资源与环境学报*, 5(2): 25–30.]
- ZHANG MY, LUO WJ, LIU HY, et al., 2013a. Spatial distribution and change of vegetation carbon in northwest Guangxi, China on the basis of vegetation inventory data [J]. *Acta Ecol Sin*, 33(16): 5067–5077. [张明阳, 罗为检, 刘会玉, 等, 2013a. 基于林业清查资料的桂西北植被碳空间分布及其变化特征 [J]. *生态学报*, 33(16): 5067–5077.]
- ZHANG MY, WANG KL, LIU HY, et al., 2013b. Spatio-temporal variation of vegetation carbon storage and density in karst areas of northwest Guangxi based on remote sensing images [J]. *Chin J Eco-Agr*, 21(12): 1545–1553. [张明阳, 王克林, 刘会玉, 等, 2013b. 基于遥感影像的桂西北喀斯特区植被碳储量及密度时空分异 [J]. *中国生态农业学报*, 21(12): 1545–1553.]
- ZHANG MY, WANG KL, DENG ZH, et al., 2014. Factors influencing the distribution of vegetation carbon density in karst landscapes of Northwest Guangxi: a case study based on radial basis function network model [J]. *Acta Ecol Sin*, 34(12): 3472–3479. [张明阳, 王克林, 邓振华, 等, 2014. 基于RBFN的桂西北喀斯特区植被碳密度空间分布影响因素分析 [J]. *生态学报*, 34(12): 3472–3479.]
- ZHANG Q, 2012. The stability of carbon sink effect related to carbonate rock dissolution: a case study of the caohai lake Geological carbon sink [J]. *Acta Geosci Sin*, 33(6): 947–952. [张强, 2012. 岩溶地质碳汇的稳定性——以贵州草海地质碳汇为例 [J]. *地球学报*, 33(6): 947–952.]
- ZHANG XM, YUE YM, TONG XW, et al., 2021. Eco-engineering controls vegetation trends in southwest China karst [J]. *Sci Total Environ*, 770: 145160.
- ZHAO AZ, ZHANG AB, LIU JH, et al., 2019. Assessing the effects of drought and “Grain for Green” Program on vegetation dynamics in China’s Loess Plateau from 2000 to 2014 [J]. *Catena*, 175: 446–455.
- ZHAO S, PEREIRA P, WU XQ, et al., 2020. Global karst vegetation regime and its response to climate change and human activities [J]. *Ecol Indic*, 113: 11.
- ZHOU AP, XIANG WS, YAO YF, et al., 2014. Analyzing variation characteristics of vegetation net primary productivity (NPP) in Guangxi [J]. *Guihaia*, 34(5): 622–628. [周爱萍, 向悟生, 姚月锋, 等, 2014. 广西植被净初级生产力(NPP)时空演变及主要影响因素分析 [J]. *广西植物*, 34(5): 622–628.]
- ZHU HG, LAN JC, LIU H, et al., 2015. Biomass and carbon storage of communities in secondary karst forests in Mashan County, Guangxi [J]. *Acta Ecol Sin*, 35(8): 2616–2621. [朱宏光, 蓝嘉川, 刘虹, 等, 2015. 广西马山岩溶次生林群落生物量和碳储量 [J]. *生态学报*, 35(8): 2616–2621.]
- ZUO LY, GAO JB, 2020. Quantitative attribution analysis of NPP in karst peak cluster depression based on geographical detector [J]. *Ecol Environ Sci*, 29(4): 686–694. [左丽媛, 高江波, 2020. 基于地理探测器的喀斯特植被NPP定量归因 [J]. *生态环境学报*, 29(4): 686–694.]

(责任编辑 蒋巧媛)