

上海市环城绿带典型公园表层土壤有机碳储量估算

Estimation of Soil Organic Carbon Storage in the Surface Layer of Typical Parks Within the Shanghai Urban Green Belt

洪隽琰*
HONG Junyan*

(上海园林(集团)有限公司, 上海 200335)
(Shanghai Gardens Group Co., Ltd., Shanghai, China, 200335)

文章编号: 1000-0283(2025)11-097-05
DOI: 10.12193/j.laing.2025.11.097.012
中图分类号: TU986
文献标志码: A
收稿日期: 2025-07-22
修回日期: 2025-09-09

摘要

为探究城市公园表层土壤有机碳储量,以上海市环城绿带的主要公园为研究对象,采用环刀法对各公园的表层土壤(0~30 cm)进行取样,分析土壤有机碳含量和有机碳密度,在此基础上计算土壤有机碳储量。结果表明,不同公园的土壤有机碳含量介于7.30~34.17 g/kg,平均值为12.74 g/kg,其中梅陇生态公园的土壤有机碳含量最大,黎安公园最小。不同公园的土壤有机碳密度介于26.32~119.83 t/hm²,平均值为47.40 t/hm²,梅陇生态公园的土壤有机碳密度最大,金海湿地公园最小。不同公园土壤有机碳储量介于0.03×10⁴~1.97×10⁴ t,平均值为0.48×10⁴ t,其中,顾村公园有机碳储量最大,黎安公园最小,所有公园的有机碳储量累计为5.40×10⁴ t。研究结果可为上海市公园绿地土壤质量评价、碳储量计算与管理提供参考依据。

关键词

城市公园; 土壤有机碳含量; 土壤有机碳密度; 土壤有机碳储量; 上海市

Abstract

To investigate the organic carbon storage in the surface soil of urban parks, representative parks within the Shanghai Ring Belt Park were selected as the research subjects. Surface soil samples (0~30 cm) from each park were collected utilizing the core cutter method. Subsequently, the soil organic carbon (SOC) content and SOC density were analyzed, and the soil organic carbon storage was calculated based on these measurements. The results indicated that the SOC content in different parks ranged from 7.30 g/kg to 34.17 g/kg, with an average value of 12.74 g/kg. Among the locations analyzed, Meilong Ecological Park exhibited the highest SOC content, whereas Li'an Park demonstrated the lowest. The SOC density across the various parks ranged from 26.32 t/hm² to 119.83 t/hm², with an average value of 47.40 t/hm²; notably, Meilong Ecological Park possessed the highest density, while Jinhai Wetland Park registered the lowest. The SOC storage of different parks ranged from 0.03 × 10⁴ t to 1.97 × 10⁴ t, with an average of 0.48 × 10⁴ t, and the total SOC storage of all parks was 5.40 × 10⁴ t. Specifically, Gucun Park had the highest storage, whereas Li'an Park had the lowest. The results of this study can provide a reference for the evaluation of soil quality, as well as the calculation and management of carbon storage in urban park green spaces in Shanghai.

Keywords

urban park; soil organic carbon content; soil organic carbon density; soil organic carbon storage; Shanghai

洪隽琰

1980年生/女/上海人/高级工程师/研究方向
为园林景观绿化、土壤生态修复

*通信作者 (Author for correspondence)
E-mail: 836212642@qq.com

基金项目:

上海市绿化和市容管理局科研项目“环城生态公园带稳碳增汇关键技术研究及集成示范”(编号: G259917); 上海建工集团股份有限公司重点科研项目“上海环城生态公园带增汇稳碳协同关键技术研究及集成示范”(编号: 23JCSF-37); 上海市住房和城乡建设管理委员会科研开发类项目“三林楔形绿地近自然植物群落营建与碳汇评估应用”(编号: 沪建科2024-002-015)

土壤是陆地生态系统中重要的碳库,占整个陆地生态系统碳储量的70%~75%。同时,土壤碳储量直接影响土壤生态系统的结构与功能,在改善土壤理化特性方面发挥着重要的作用^[1]。因此,精准评估土壤有机碳储量可以深入分析土壤在陆地生态系统中发挥的作用,为制定全球气候变化缓解策略、实现土地资源的可持续利用提供科学依据。

全球二氧化碳(CO₂)浓度的上升是当前其生态学领域研究的热点问题,过量的碳排放引发的气候变化对生态系统和人类社会构成严重威胁。城市地区承载着全球75%以上的人类活动,对大气环境的影响十分显著,因此,城市成为碳排放治理的核心区域。然而,城市中大量的土壤限制了碳的自然封存能力,导致大气中CO₂浓度升高^[2]。当前,城市绿地的碳汇功能受到学者的广泛关注^[3]。城市绿地表层土壤通常具有较高的孔隙度,透气性好,有利于有机质的积累。因此,深入分析城市绿地土壤有机碳储量的分布格局对评估其碳汇功能具有重要意义。已有研究表明,城市中不同绿地类型的土壤碳含量存在差异。例如,罗上华等^[4]研究发现,北京城区绿地土壤有机碳含量随着离城市中心距离的增加而降低。段保正^[5]发现,在西安城区,不同土地利用类型下的土壤碳储量呈现风景休闲区>交通区>工业区>居住/行政区>文教区>商业区的趋势。刘臻^[6]研究发现,太原市公园绿地0~20 cm层土壤有机碳含量随着公园建成年限的增加逐渐增大。然而,当前关于城市绿地碳储量的研究主要集中在城市核心区域^[7],对城市边缘大型生态绿地的碳储量研究相对较少。因此,进一步探索城市边缘绿地土壤碳储量的空间分布,对于全面评估城市绿地的碳汇

功能、优化城市碳管理策略具有重要的指导意义。

上海是中国城市化程度最高且人口密度最大的地区之一,在过去30年间,上海城市化进程迅猛推进,人口城市化率显著增加,随之而来的绿色开放空间需求日益增长,绿地的固碳能力的重要性也受到越来越多学者的关注^[8]。为提升生态环境质量,上海市于“十四五”期间在城市边缘建设了环城绿带,其在改善空气质量和提升碳汇功能方面发挥了重要作用^[9]。据此,本研究以上海市环城绿带典型公园的表层土壤为研究对象,采用实验分析方法,得到环城绿带内公园的土壤有机碳含量和有机碳密度的空间分布特征,并结合公园绿地面积计算不同公园的碳储量。研究结果可为上海市生态环境保护、城市规划管理、土壤质量评价等方面的研究提供科学依据和数据支撑。

1 材料与方法

1.1 区域概况

研究区域位于上海市(120°52′—122°12′E, 30°40′—31°53′N),该地区属亚热带季风气候,四季分明、日照充足、雨量充沛,气候温润,四季分明,年均气温15.5℃,年均降水量1 147 mm,全市年日照时数1 829 h。土壤类型多为黄棕壤、灰潮土和滨海盐渍土。本研究选取上海市环城绿带的闵行体育公园、闵行文化公园、滨江森林公园、顾村公园、周浦公园、金海湿地公园、华夏公园、高东公园、黎安公园、梅陇生态公园、春申公园、春光公园及虹桥体育公园等13个典型公园为研究对象,使用环刀在每个公园采用9点混合采样法对表层土壤(0~30 cm)进行取样,构成三个平行样。全部的公园共计取得土壤样品117个。

1.2 土壤有机碳指标测定

土壤有机碳含量采用重铬酸钾外加热法测定^[10]。土壤有机碳密度表示单位面积内特定深度土层中的有机碳储量,是衡量土壤碳储存能力的重要指标,见计算公式(1)。

$$V_{\text{SOCD}} = \sum_{i=1}^n V_{\text{SOC},i} \times V_{\text{BD},i} \times H_i \times (1 - \alpha) / 10 \quad (1)$$

式中, V_{SOCD} 表示土壤有机碳密度,单位为t/hm²; $V_{\text{SOC},i}$ 是*i*土层的土壤有机碳含量,单位为g/kg; $V_{\text{BD},i}$ 为*i*土层的土壤密度,单位为g/cm³; H_i 为*i*土层的厚度,单位为cm; α 是土壤中>2 mm石砾的体积百分数。本研究土层厚度为30 cm。

土壤有机碳储量采用公式(2)计算。

$$V_{\text{SOCs}} = V_{\text{SOCD}} \times V_{\text{S}} \quad (2)$$

式中, V_{SOCs} 的土壤有机碳储量,单位为t; V_{S} 为土壤的面积,单位为hm²。

1.3 数据处理和统计分析

采用Excel 2019进行数据记录与整理,使用SPSS Statistics 26软件进行方差分析,使用LSD法对不同公园和不同土层间土壤有机碳数据进行显著性检验,使用Origin 2021软件绘制相关图表。

2 结果与分析

2.1 上海环城绿带公园表层土壤有机碳含量分布特征

环城绿带所有公园表层土壤的有机碳含量范围为7.30~34.17 g/kg,平均值为12.74 g/kg。其中,梅陇生态公园的表层土壤有机碳含量最大,黎安公园最小(图1)。此外,各公园土壤有机碳含量呈现较大变异性,华夏公园、梅陇生态公园和春光公园的表层土壤有机碳含量均高于平均值,其他公园均低于平均值。各个公园土壤有机碳含量依次为:梅

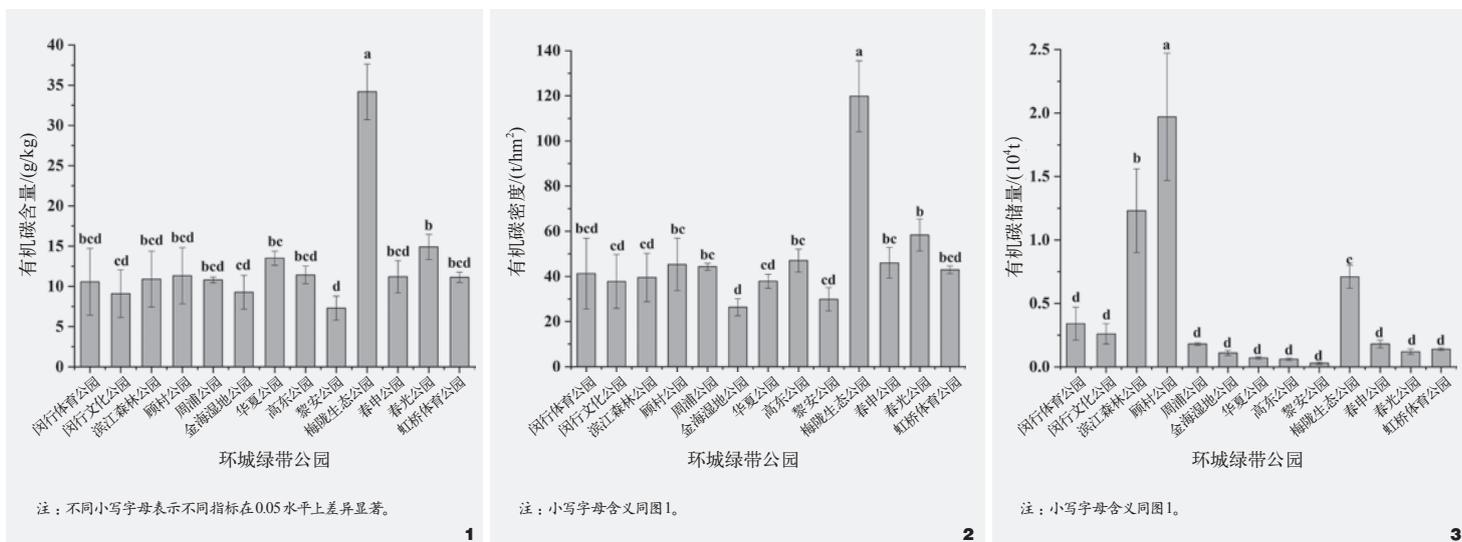


图1 上海环城绿带主要公园表层土壤有机碳含量分布特征

Fig. 1 Distribution characteristics of surface soil organic carbon content in the main parks of the Shanghai Ring Belt Park

图2 上海环城绿带主要公园表层土壤有机碳密度分布特征

Fig. 2 Distribution characteristics of surface soil organic carbon density in the main parks of the Shanghai Ring Belt Park

图3 上海环城绿带主要公园表层土壤有机碳储量分布特征

Fig. 3 Distribution characteristics of surface soil organic carbon storage in the main parks of the Shanghai Ring Belt Park

陇生态公园>春光公园>华夏公园>高东公园>顾村公园>虹桥体育公园>春申公园>滨江森林公园>周浦公园>闵行体育公园>金海湿地公园>闵行文化公园>黎安公园。

2.2 上海环城绿带公园表层土壤有机碳密度分布特征

上海环城绿带公园表层土壤有机碳密度在空间分布上存在显著差异 ($p < 0.05$)。各公园土壤有机碳密度介于 $26.32 \sim 119.83 \text{ t/hm}^2$ ，平均值为 47.40 t/hm^2 。其中，梅陇生态公园表层土壤的有机碳密度最大，金海湿地公园最小(图2)。从空间分布来看，上海市环城绿带公园绿地的土壤有机碳密度呈现较大的变异性。其中，梅陇生态公园和春光公园的土壤有机碳密度均高于平均值，其他公园则低于平均值。各公园的土壤有机碳密度顺序依次是：梅陇生态公园>春光公园>高东公园>春申公园>顾村公园>周浦公园>虹桥

体育公园>闵行体育公园>滨江森林公园>华夏公园>闵行文化公园>黎安公园>金海湿地公园。

2.3 上海环城绿带公园表层土壤有机碳储量的估算

环城绿带中各公园的土壤有机碳储量存在显著差异 ($p < 0.05$)，最小值为 $0.03 \times 10^4 \text{ t}$ ，最大值为 $1.97 \times 10^4 \text{ t}$ ，平均值为 $0.48 \times 10^4 \text{ t}$ ，土壤有机碳储量累计为 $5.40 \times 10^4 \text{ t}$ ，其中，顾村公园的土壤有机碳储量最大，黎安公园最小(图3)。从空间分布来看，环城绿带公园的土壤有机碳储量分布差异较大，顾村公园、滨江森林公园和梅陇生态公园的储量高于平均值，其他公园均低于平均值。土壤有机碳储量依次为：顾村公园>滨江森林公园>梅陇生态公园>闵行体育公园>闵行文化公园>春申公园>周浦公园>虹桥体育公园>春光公园>金海湿地公园>华夏公园>高东公园>黎

安公园。

3 讨论

3.1 环城绿带不同公园土壤有机碳含量的差异分析

土壤有机碳对全球碳循环具有深远影响^[1]，其稳定性对减缓大气 CO_2 浓度上升、缓解气候变化具有一定作用。一般而言，土壤有机碳含量越高，其吸收和固定大气 CO_2 的能力越强。本研究发现，环城绿带内所有公园土壤表层有机碳含量的平均值为 12.74 g/kg ，高于2011年郝瑞军等^[12]测定的上海市中心城区绿地表层土壤有机碳的含量的平均值 (11.21 g/kg)，低于张青青等^[13]2020年测定的上海市绿地表层土壤有机碳的含量的平均值 (13.50 g/kg)，出现差异的原因与土地的利用方式、土壤的养护水平和人类活动的强度有关。本次测定的上海市环城绿带的土壤有机碳含量明显高于北京市崇文区和郑州市绿地表层

土壤的有机碳含量 (10.90 g/kg、6.60 g/kg)^[14-15], 出现的差异可能与本底土壤类型、性质以及城市的客土有关。例如, 城市为了营造绿化景观, 通常会使用大量来源不一的外源客土 (如贫瘠的河湖底泥或者建筑的深基土) 进行城市绿化种植, 一定程度上影响了土壤表层的有机碳含量。

在环城绿带所有公园中, 梅陇生态公园表层土壤的有机碳含量最大, 黎安公园最小, 表明在土壤表层碳库内, 梅陇生态公园具有更强的碳汇功能。以往的学者发现, 土壤有机碳受到植被类型、凋落物输入及根系分泌物等多重因素的影响^[16]。梅陇生态公园主要由乔木—灌木—草本复合群落构成, 植被的生物量极大且光合作用固碳效率高, 年凋落物输入量较快, 地下根系竞争激烈, 死细根增多且周转速率较快, 加之根系分泌物的共同作用, 导致该公园的有机碳来源途径多, 土壤有机碳的含量最大^[17]。黎安公园主要以草坪和稀疏灌木为主, 缺乏乔木层, 年凋落物输入量较低, 植被的生物量不足梅陇生态公园的1/3, 导致该公园土壤外源碳的输入受限。此外, 浅根系植物的根系分泌物碳贡献量仅为木本植物的10%~20%, 进一步削弱了浅根系植物的固碳能力, 也是导致不同公园土壤碳含量差异的原因。综合来看, 植被结构的差异是影响公园土壤有机碳含量的重要因素, 优化植被配置模式是有效提升土壤碳储存能力的重要途径。本研究中, 闵行体育公园、滨江森林公园、顾村公园、周浦公园、高东公园、春申公园和虹桥体育公园的土壤有机碳含量差异不显著。这一现象可能与以上公园普遍采用统一的绿化养护标准有关。在城市化进程中, 绿地的土壤受人为管理的影响显著, 植被绿化趋同化以及生态均质化, 使得不同公园间的土壤有

机碳水平趋于一致。这表明在城市生态系统中, 人工干预已成为影响土壤碳储量的重要因素^[18]。

3.2 环城绿带不同公园土壤有机碳密度的差异分析

土壤有机碳密度是衡量生态系统服务功能和气候调节能力的重要指标。本研究中, 整个环城绿带所有公园表层土壤有机碳密度的平均值为47.40 t/hm², 明显高于上海市域 (35.04 t/hm²)^[19]以及开封市 (35.3 t/hm²)^[19]、芜湖市 (32.8 t/hm²)^[20]的土壤有机碳密度, 产生差异的原因主要与城市绿化管理水平有关。本研究中, 环城绿带的所有公园位于城市郊区, 绿地养护更为粗放, 枯枝落叶等凋落物直接腐化后回归于土壤, 有助于土壤有机碳的积累, 增加土壤有机碳密度。此外, 由于城市外围绿地管理较为粗放, 与中心城区的公园相比, 环城绿带的土壤质量相对较差, 土壤中的碎石、枯枝落叶等废弃物较多, 容易受到人为干扰, 导致土壤有机碳密度增大。在环城绿带的所有公园中, 梅陇生态公园的表层土壤有机碳密度最大, 金海湿地公园最小。这一差异主要受碳输入、输出速率的影响^[21]。梅陇生态公园以乔木为主, 且植物具有深根特性, 会持续贡献凋落物和根系分泌物, 为土壤有机碳的积累奠定了基础。相比之下, 金海湿地公园的植被以草本植物为主, 生物量较低, 且湿地水位线较低可能抑制部分植物的生长, 减少碳输入。此外, 不同公园土壤容重及密度的差异也是影响其有机碳密度大小的原因之一。总体来看, 土壤理化性质、植被类型及水文条件共同决定了不同公园的土壤有机碳密度^[22]。

本研究中, 闵行体育公园、虹桥体育公园、闵行文化公园、滨江森林公园、华夏

公园及黎安公园的土壤有机碳密度无显著差异, 即各公园的土壤有机碳呈现均质化现象。其中, 闵行体育公园与虹桥体育公园均以体育运动为主, 绿地植被以人工草坪和少量乔木为主, 年凋落物输入量相近, 使得两者土壤有机碳密度趋于一致。闵行文化公园、滨江森林公园、华夏公园及黎安公园的景观设计较为相似, 均以开放绿地为主, 植被主要由观赏性灌木和草坪构成, 整体生物量差异较小, 植物的枯枝落叶较少且难以回归土壤, 导致其土壤有机碳密度无显著差异^[23]。

3.3 环城绿带不同公园土壤有机碳储量的差异分析

土壤有机碳储量通常受到多种环境因素的影响^[24]。本研究中, 所有公园表层土壤有机碳储量的平均值为0.48×10⁴ t, 总有机碳的储量为5.40×10⁴ t, 占2010年史利江等^[25]测定的上海市表层土壤有机碳储量 (2.17×10⁷ t) 的0.25%, 占张青青等^[13]2020年测定的上海市表层土壤有机碳储量 (4.26×10⁶ t) 的1.27%, 表明环城绿带公园的土壤碳储存能力较强。环城绿带所有的公园中, 顾村公园的土壤有机碳储量估算值最大, 黎安公园最小。顾村公园之所以在上海环城绿带公园中表层土壤有机碳储量最大, 可能与其大面积的人工林密切相关。人工林生态系统的碳固定能力远高于单一草坪或农田生态系统, 与刘雨沛等^[26]对上海环城绿带植物群落结构与碳储量动态研究结果一致。此外, 土壤有机碳的储量与公园面积密切相关, 顾村公园的面积较大, 再加之植物群落的生物量大, 两者的相结合显著提高了公园的土壤碳储量^[27]。黎安公园碳储量最小, 可能由于其主要植被类型为时令花卉和观赏性灌木, 这类植物

生长周期短、根系浅，对土壤有机碳的长期积累贡献有限。同时，公园绿地面积较小也可能是导致该公园土壤碳储量较低的重要因素。

本研究中，闵行体育公园、闵行文化公园、周浦公园、金海湿地公园、华夏公园、高东公园、黎安公园、春申公园、春光公园及虹桥体育公园之间的土壤有机碳储量估算值差异不显著。这可能与多数公园的植被结构相似有关，林下普遍缺乏灌木层和地被植物，导致土壤的固碳能力较弱。此外，由于大部分公园建设于2000年后，土壤多以建筑渣土回填为主，初始物质有机质含量较低，不利于土壤有机碳的积累。此外，由于土壤有机碳储量具有时空动态变化规律，本研究未能涵盖不同年度和季节土壤有机碳的动态变化，未来研究应进一步探讨土壤碳储量时空动态分布格局，以全面系统分析上海环城绿带公园的土壤碳储量。

4 结论

通过对上海环城绿带所有公园表层土壤的有机碳指标进行系统分析，结果表明，不同公园间的土壤有机碳含量差异显著(7.30~34.17 g/kg)，平均值为12.74 g/kg，其中梅陇生态公园的土壤有机碳含量最大，黎安公园最小。土壤有机碳密度介于26.32~119.83 t/hm²，平均值为47.40 t/hm²，土壤有机碳密度最大的为梅陇生态公园，金海湿地公园最小。根据不同公园土壤有机碳含量、有机碳密度及绿地面积，估算各公园表层土壤有机碳储量介于0.03×10⁴~1.97×10⁴ t，平均值为0.48×10⁴ t，整个环城绿带内所有公园的土壤有机碳储量累计为5.40×10⁴ t，其中，顾村公园的土壤有机碳储量最大，黎安公园最小。 

注：文中图片均由作者绘制。

参考文献

- [1] 田圣陶, 罗洋, 隋鹏祥, 等. 长期耕作对黑土有机碳储量及其组分的影响[J]. 应用生态学报, 2024, 35(08): 2167-2175.
- [2] 石铁矛, 王迪, 汤煜, 等. 城市复合碳汇价值评价研究——以沈阳市为例[J]. 风景园林, 2025, 32(01): 57-66.
- [3] 张浪. 城市绿地高碳汇减排协同的方法探索[J]. 园林, 2025, 42(07): 2-3.
- [4] 罗上华, 毛齐正, 马克明, 等. 北京城市绿地表层土壤碳氮分布特征[J]. 生态学报, 2014, 34(20): 6011-6019.
- [5] 段保正. 西安城区表层土壤碳储量与空间分布特征[D]. 西安: 西安建筑科技大学, 2016.
- [6] 刘臻. 太原市公园绿地土壤碳氮含量特征研究[D]. 太原: 山西农业大学, 2021.
- [7] 刘秀萍, 赵松婷, 李新宇, 等. 北京中心城区公园绿地固碳能力及驱动因素研究[J]. 风景园林, 2025, 32(01): 32-40.
- [8] 李晨阳. 海绵城市道路雨洪控制及灰-绿结合效果研究[D]. 南京: 东南大学, 2022.
- [9] 徐志平, 张于卉. 上海让城市森林走进人民生活[J]. 国土绿化, 2024(12): 24-27.
- [10] 张万儒. 森林土壤分析方法[M]. 北京: 中国标准出版社, 1999.
- [11] 李彦林, 杨霜溶, 陈杨洋. 不同海拔梯度下土壤碳矿化的特征及其关键影响因子探究[J]. 环境科学与技术, 2025, 48(03): 96-104.
- [12] 郝瑞军, 方海兰, 沈烈英. 上海城市绿地土壤有机碳、全氮分布特征[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2011, 35(06): 49-52.
- [13] 张青青, 伍海兵, 梁晶. 上海市绿地表层土壤有机碳储量的估算[J]. 土壤, 2020, 52(04): 819-824.
- [14] 刘艳. 北京市崇文区绿地表层土壤质量研究与评价[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2009.
- [15] 焦书道, 白保勋, 刘凤鱼, 等. 郑州市不同土地利用类型土壤有机碳与养分含量特征[J]. 上海农业学报, 2015, 31(06): 73-77.
- [16] 陈玲, 王璐慧, 国慧, 等. 放牧对高寒草甸植被-土壤酚类物质组成及含量的影响[J]. 草业科学, 2021, 38(11): 2126-2134.
- [17] 关炳昌, 刘家豪, 朱宇思, 等. 不同植被配置模式下矿区土壤有机碳与酶活性动态[J]. 山西农业大学学报(自然科学版), 2019, 39(04): 95-105.
- [18] 于芳, 杨钙仁, 邓汶, 等. 城市公园海绵型绿地土壤有机碳含量特征及其影响因素[J]. 水土保持通报, 2025, 45(03): 268-277.
- [19] SUN Y L, MA J H, LI C. Content and Densities of Soil Organic Carbon in Urban Soil in Different Function Districts of Kaifeng[J]. Journal of Geographical Sciences, 2010, 20(01): 148-156.
- [20] 沈非, 任雅茹, 黄艳萍, 等. 芜湖城市绿地表层土壤有机碳密度分布特征[J]. 土壤通报, 2018, 49(05): 1123-1129.
- [21] 马辉华, 徐争强. 水位和放牧对若尔盖沼泽湿地土壤有机碳的影响[J]. 四川环境, 2025, 44(01): 34-40.
- [22] 蒋志仁, 蒋志成, 王军梅, 等. 祁连山中段青海云杉林土壤有机碳分布特征对海拔的响应[J]. 西北林学院学报, 2025, 40(01): 51-58.
- [23] 王晓蕊, 贾彦龙, 许中旗, 等. 人工造林对冀北林草交错带土壤碳密度的影响[J]. 水土保持通报, 2025, 45(01): 208-214.
- [24] 马志伟, 张丛志, 赵占辉, 等. 基于木本泥炭的土壤健康培育研究进展[J]. 生态环境学报, 2024, 33(12): 1964-1977.
- [25] 史利江, 郑丽波, 张卫国, 等. 上海土壤有机碳储量及其空间分布特征[J]. 长江流域资源与环境, 2010, 19(12): 1442-1447.
- [26] 刘雨沛, 张庆贵, 王旭东, 等. 上海环城绿带植物群落结构与碳储量动态研究——以1 hm²动态监测样地为例[J]. 西北林学院学报, 2025, 40(02): 152-164.
- [27] 谢天, 侯鹰, 陈卫平, 等. 城市化对土壤生态环境的影响研究进展[J]. 生态学报, 2019, 39(04): 1154-1164.