

DOI:10.12171/j.1000-1522.20220350

菌根类型和树种耐荫性对宿存枯枝碳储量的影响

卜文圣^{1,2} 马耀华¹ 刘虹冰^{1,3} 张参参¹ 李雨欣¹ 曾施绮¹ 杨世赞¹

(1. 江西农业大学林学院, 国家林业与草原局鄱阳湖流域森林生态系统保护与修复重点实验室, 江西 南昌 330045;

2. 江西九连山森林生态系统国家定位观测研究站, 江西 南昌 330045; 3. 九江市林业局, 江西 九江 332000)

摘要:【目的】碳中和背景下, 森林固碳能力成为人们关注的焦点。以往研究表明树木多样性可以增加生物量和碳储量, 主要研究集中在森林的活体和土壤上, 而树种多样性对枯枝生物量和碳储量的影响机制仍然不清楚。【方法】本研究依托中国亚热带森林生物多样性与生态系统功能实验研究平台(BEF-China), 通过测定 12 种不同类型树种在不同多样性水平下(1、2、4、8)的树高、胸径及宿存枯枝碳储量等指标, 旨在探讨树种多样性对宿存枯枝碳储量的影响。【结果】结果表明: 树种类型显著地影响不同丛枝菌根类型树种的胸高断面积、树高和枯枝碳储量($P < 0.01$), 并且也显著地影响其枯枝碳储量净效应(NE)、补偿效应(CE)和选择效应(SE)($P < 0.05$); 一般来说, 丛枝菌根树种和阳性树种的固定效应(样地多样性、胸高断面积和树高)和随机效应(树种)解释了较多的枯枝碳储量以及生物多样性效应变异(平均为 40% 左右, 最小值大于 32%); 并且丛枝菌根树种和阳性树种的枯枝碳储量、枯枝碳储量净效应和补偿效应均随样地多样性的增加而减小($P < 0.05$), 而外生菌根真菌树种和阴性树种则不受样地多样性的影响。【结论】从宿存枯枝碳汇的角度来看, 选择不同的菌根类型和耐荫类型的造林树种能够显著影响宿存枯枝碳储量, 并且种植更多的丛枝菌根树种和阳性树种纯林有利于亚热带森林枯枝碳汇的形成。

关键词: 宿存枯枝; 碳储量; 树种多样性; 菌根类型; 耐荫类型

中图分类号: S792 文献标志码: A 文章编号: 1000-1522(2022)10-0085-08

引文格式: 卜文圣, 马耀华, 刘虹冰, 等. 菌根类型和树种耐荫性对宿存枯枝碳储量的影响 [J]. 北京林业大学学报, 2022, 44(10): 85-92. Bu Wensheng, Ma Yaohua, Liu Hongbing, et al. Effects of mycorrhizal types and shade tolerance of tree species on carbon storage of standing dead branches [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2022, 44(10): 85-92.

Effects of mycorrhizal types and shade tolerance of tree species on carbon storage of standing dead branches

Bu Wensheng^{1,2} Ma Yaohua¹ Liu Hongbing^{1,3} Zhang Cancan¹
Li Yuxin¹ Zeng Shiqi¹ Yang Shiyun¹

(1. Key Laboratory of State Forestry and Grassland Administration on Forest Ecosystem Protection and Restoration of Poyang Lake Watershed, College of Forestry, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, Jiangxi, China;

2. Jiulianshan National Observation and Research Station of Chinese Forest Ecosystem, Nanchang 330045, Jiangxi, China;

3. Jiujiang Forestry Bureau, Jiujiang 332000, Jiangxi, China)

Abstract: [Objective] Under the background of carbon neutrality, the carbon fixation capacity of forests has become the focus of attention. Previous studies have shown that tree diversity can increase biomass and carbon storage, and the main research focuses on the living body and soil of the forest. However, the impact mechanism of tree diversity on the biomass and carbon storage of standing dead branches is still unclear. [Method] Based on the experimental research platform of subtropical forest biodiversity and ecosystem function in China (BEF China), this study aimed to explore the impact of tree species diversity on the carbon

收稿日期: 2022-08-22 修回日期: 2022-09-29

基金项目: 江西省自然科学基金项目(20202ACBL215005), 江西省林业科技创新项目(创新专项(2022)2号), 国家自然科学基金项目(31760134)。

第一作者: 卜文圣, 博士, 副研究员。主要研究方向: 群落碳汇。Email: bws2007@163.com 地址: 330045 江西省南昌市经济技术开发区志敏大道 1101 号。

本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

storage of standing dead branches by measuring the tree height, DBH and carbon storage of 12 tree species from different types under different diversity levels (1, 2, 4, 8). [Result] Tree species types significantly affected the basal area, tree height and carbon storage of dead branches of different arbuscular mycorrhizal species ($P < 0.01$), and also significantly affected the NE (net effect), CE (compensation effect) and SE (selection effect) of carbon storage of dead branches ($P < 0.05$); Generally speaking, the fixed effects (plot diversity, basal area and tree height) and random effects (tree species) of arbuscular mycorrhizal and positive tree species explained more variation of carbon storage of dead branches and biodiversity effects (the average value was about 40%, and the minimum value was more than 32%); moreover, the net effect and compensation effect of dead branch carbon storage from arbuscular mycorrhizal species and positive species decreased with the increase of sample plot diversity ($P < 0.05$), while the ectomycorrhizal species and negative species were not affected by sample plot diversity. [Conclusion] From the perspective of carbon sink of dead branches, the selection of different mycorrhizal types and shade tolerant tree species can significantly affect the carbon storage of standing dead branches. Meanwhile, planting more monoculture from arbuscular mycorrhizal species and intolerant species is beneficial to the formation of carbon sink of dead branches in subtropical forests.

Key words: standing dead branch; carbon storage; tree species diversity; mycorrhizal type; shade-tolerant type

近年来,由于人类活动导致物种多样性丧失持续加剧,物种多样性与生态系统生产力之间的关系得到进一步关注^[1]。常绿阔叶林作为陆地森林生态系统中的重要组成部分,是一个主要的碳源和碳汇^[2]。以往的研究表明树木多样性可以增加生物量和碳储量,研究主要集中在森林的活体和土壤上,而树种多样性对枯枝生物量和碳储量的影响机制仍然不清楚。森林在林冠郁闭后,下层枝条由于光照条件变差逐渐枯死,且一部分枯死枝条不脱落,具有在树上宿存多年的特点。枯枝是森林生态系统中重要的结构和功能要素,在森林生态系统能量流动、养分循环、碳库贮存、群落更新等方面中发挥着重要作用^[3]。宿存枯枝生物量的多少,反映了树种自然整枝能力的强弱,是林木适应生长环境的具体反映,其能力大小与林木特性、林分密度、树种多样性和林木生长状况等有关。因此,研究不同物种多样性条件下的森林枯枝生物量碳储量,以及不同的影响因子(如树种类型、树木多样性、胸高断面积、树高)对森林宿存枯枝生物量碳储量的影响,这有助于理解枯枝在森林生态系统物质循环过程的所起的作用。

大量的研究表明,生物多样性与生态系统功能为正相关,但生物多样性与碳储量之间的驱动因素仍然不是很清楚^[4]。目前主要有两种生物多样性效应机制去解释生物多样性与生态系统功能之间的关系:选择效应和互补效应。选择效应是指优势树种在森林中占据主导地位,推动森林的生长;互补效应是指树种之间通过生态位分化和种间促进,从而可以充分利用森林有限资源,即功能上存在差异的物种

组合可以更好的利用有限的资源,这将导致树木多样性与树木碳储量存在较强烈的正相关关系^[5-6]。但是剖析枯枝碳储量互补效应和选择效应的影响机制却鲜有报道。

有研究表明,树木生物量和碳储量变化可能与物种的菌根类型和耐荫类型有关^[7]。植物在生长发育过程中,常常通过与菌根真菌发生联合或者共生,形成不同的菌根类型,如丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)和外生菌根(ectomycorrhiza, EM),以提高自身吸收营养物质和适应外界环境的能力,最终表现出对生物和非生物因素响应的差异^[8-9]。耐荫性是指植物耐受低光照水平的能力,耐荫性已在森林中得到广泛研究^[10-11],因为光照竞争和耐荫性的种间差异通常是森林结构和动态的主要决定因素^[12-13]。有研究表明阴性物种在弱光下的生长速率高于阳性物种^[14]。另外,在树冠构造上,阴性和阳性树种也存在着很大的区别,阴性树种的树冠通常比阳性树种的树冠积累更多的叶片并形成更密集的树冠,透光率较低^[15]。然而,关于碳储量在不同树种类型下是如何变化还不是很清楚,因此,开展不同树种类型组合的实验有助于推断树木种内和种间过程,并且更好的理解生物多样与生态系统功能之间的关系^[16-17]。

树高作为森林结构的一种表征,对森林碳储量有着非常重要的影响^[18]。这是因为树高与树种光捕获量和邻体竞争的能力有关^[19]。最近的研究表明,树木大小不一,显著提高了天然林地上碳储量、生物量和生产力^[20-21],这可能是因为树木之间的高度差

会导致树冠占据不同的空间, 树木可以更有效的利用光以及得到更多的树冠生长空间^[22]。对温带混交林地上碳储量的研究发现, 功能特征组合和林分结构是驱动地上碳储量的关键因素, 而不是生物多样性^[23]。然而, 也有研究发现, 增加林分结构的异质性会降低森林的碳储量和生物量^[24-25], 这可能树木种内和种间相互作用强度造成的^[26]。因此, 关于林分冠层结构对森林碳储量的影响还没有统一的结论。

因此, 有必要从树种类型(菌根类型和耐荫类型)、树种多样性、树高等方面探讨对亚热带森林宿存枯枝生物量碳储量的影响机制, 并探讨其主要驱动力。本文以中国亚热带森林生物多样性与生态系统功能实验研究平台(简称 BEF-China)的 12 个树种为研究对象, 通过分析相同密度条件下, 不同类型树种在不同树种多样性水平下宿存枯枝碳储量的变化规律, 以期揭示不同菌根类型和耐荫类型树种对宿存枯枝碳汇的影响机制, 并解析不同因素对枯枝碳汇的相对重要性。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

BEF-China 样地位于江西省德兴市新岗山镇(29°05'~29°07'N、117°54'~117°56'E), 年平均气温和年降水量分别为 16.7 °C 和 1 821 mm, 海拔范围 105~275 m, 坡度为 0°~45°, 属丘陵地带。自然植被以亚热带常绿落叶阔叶混交林为主。样地所在区域是典型的亚热带季风气候, 红黄壤是该地区主要的土壤类型^[27]。

1.2 实验设计

1.2.1 样地简介

BEF-China 样地是选取了亚热带森林的常见树种, 采集种子后于 2009 年栽植一年生实生苗而建成的人工林, 以 25.82 m × 25.82 m 为基本单元样方, 每个样方的株行距为 1.29 m, 相当于每单元 400 株幼苗的密度, 共 271 个样方, 占地约 18 hm²。每个基本样方中, 乔木物种水平分别为 1、2、4、8、16 和 24 种, 样方中物种分别按照随机断棍设计方案进行^[28], 幼苗平均存活率为 84%。

1.2.2 物种组合

本研究以 12 个树种为研究对象, 根据菌根类型划分, 包含 6 个丛枝菌根(AM)树种和 6 个外生菌根(EM)树种; 依据耐荫类型划分, 包含 7 个阳性树种(I)和 5 个阴性树种(T), 具体详情见表 1。按照 BEF-China 的随机断棍设计, 12 个树种按照表 1 依次配对, 组成 6 个树种组合。2019 年 12 月, 对 12 个树种在不同样地多样性水平下(物种丰富度为 1、2、

4、8 种)枯枝进行取样。在物种多样性水平为 1 的单一树种样方, 取 6 个树种组合, 即每种取 12 棵植株; 在物种多样性水平为 2、4、8 种时, 每个多样性水平每个树种组合取 6 次重复, 即每种取 6 棵植株, 共计 360 棵树, 平均树高和胸径分别为 6.4 m 和 5.3 cm。

表 1 12 个树种的基本特征

Tab. 1 Basic characteristics of 12 tree species

树种 Tree species	缩写 Abbreviation	菌根类型 Mycorrhizal type	耐荫类型 Shade tolerant type
锥栗 <i>Castanea henryi</i>	CaHe	EM	T
蓝果树 <i>Nyssa sinensis</i>	NySi	AM	I
枫香 <i>Liquidambar formosana</i>	LiFo	AM	I
无患子 <i>Sapindus saponaria</i>	SaSa	AM	I
乌桕 <i>Triadica sebifera</i>	TrSe	AM	I
南酸枣 <i>Choerospondias axillaris</i>	ChAx	AM	I
短柄枹栎 <i>Quercus serrata</i>	QuSe	EM	I
苦槠 <i>Castanopsis sclerophylla</i>	CaSc	EM	T
青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	CyGl	EM	T
白栎 <i>Quercus fabri</i>	QuFa	EM	I
石栎 <i>Lithocarpus glaber</i>	LiGl	EM	T
复羽叶栎 <i>Koelreuteria bipinnata</i>	KoBi	AM	T

注: AM 表示丛枝菌根, EM 表示外生菌根; T 为阴性树种, I 为阳性树种。下同。Notes: AM stands for arbuscular mycorrhiza and EM stands for ectomycorrhiza; T indicates shade tolerant tree species, I indicates intolerant tree species. The same below.

1.3 宿存枯枝生物量碳储量及生物多样性效应和生长指标的测定方法

对于每个取样植株收集每棵植株的所有枯枝, 随后用电子秤称量获得枯枝总质量。将部分枯枝进行分级混合, 称取湿质量 500 g 左右带回实验室后, 然后 60 °C 烘干超过 48 h 后至恒质量, 测量干质量(g), 即可求出含水率、枯枝总干质量、宿存枯枝生物量(kg/hm²)以及宿存枯枝生物量碳储量(kg/hm²)指标, 然后计算了宿存枯枝生物量碳储量的净效应(net effect, NE)、补偿效应(compensation effect, CE)、选择效应(selection effect, SE)^[5]。因此, NE 等于 SE 和 CE 之和。此外, 树高使用 5 m 长的测量杆和钢卷尺对每棵树进行精准测量(精确到 0.1 m), 同时测量距地面 1.3 m 处每棵树的胸径, 并计算了胸高断面积。

具体得计算公式^[29]如下:

$$c = (m_w - m_d) / m_w \quad (1)$$

$$M = M_w - M_w c \quad (2)$$

式中: c 为含水率; m_w 表示枯枝湿质量(kg); m_d 表示枯枝干质量(kg); M 表示枯枝总干质量(kg); M_w 表示枯枝总湿质量(kg)。

宿存枯枝生物量的公式:

$$B = M \times 400 \times 15 \quad (3)$$

式中: B 表示枯枝生物量(kg/hm²); 400 表示每个基本样方有 400 棵树; 15 表示 1 hm² 有 15 个基本样方。

$$C = B \times 0.5 \quad (4)$$

$$D = 0.25\pi d^2 \times 400 \times 15 / 10\,000 \quad (5)$$

式中: C 表示宿存枯枝生物量碳储量(kg/hm²); D 表示胸高断面积(m²/hm²); d 为每棵树的胸径(cm), 400 表示每个基本样方有 400 棵树; 15 表示 1 hm² 里有 15 个基本样方; 10 000 表示单位换算系数。

1.4 数据处理

1.4.1 不同树种类型对胸高断面积、树高、枯枝生物碳储量及生物多样性效应的影响

利用双因素方差分析和多重比较分析不同树种类型在不同多样性水平下的胸高断面积、树高、宿存枯枝生物碳储量及生物多样性效应的差异。

1.4.2 分析枯枝碳储量的影响因素

为使混合线性模型中的变量接近正态分布, 对不同树种类型的宿存枯枝生物量碳储量及生物多样性效应和树木生长指标数据进行对数转换, 以树种作为随机效应, 以样地多样性、胸高断面积、树高为固定效应, 不同树种类型的枯枝碳储量及其生物多样性效应作为因变量构建混合线性模型, 计算边际决定系数(marginal R^2)和条件决定系数(conditional R^2), 前者表示由固定效应解释的方差, 后者为固定效应和随机效应共同解释的方差^[30]。

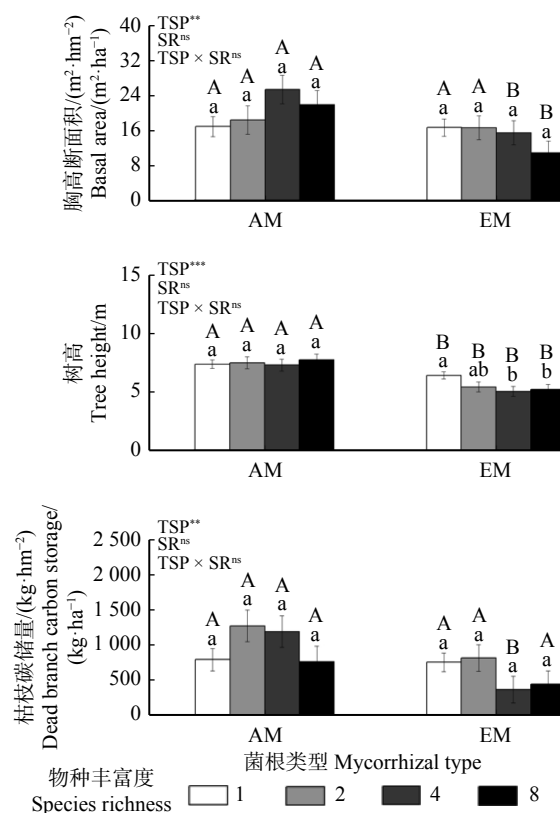
本研究是利用 R3.5.3 和 Origin 2018 完成数据的统计分析与绘图, 其中数据分析主要使用 R 软件中的 lme4 和 lmerTest 等完成, 显著性水平 $\alpha = 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 不同类型树种胸高断面积、树高、枯枝碳储量的差异

双因素方差分析结果表明树种类型显著地影响不同丛枝菌根类型树种的胸高断面积、树高和枯枝碳储量($P < 0.01$), 而物种丰富度则无显著影响($P > 0.05$)(图 1)。丛枝菌根树种在物种丰富度为 4 和 8 时的胸高断面积显著地高于外生菌根树种($P < 0.05$), 并且他们在 1、2、4、8 丰富度水平的树高显著地高于外生菌根树种($P < 0.05$), 丛枝菌根树种的枯枝碳储量在物种丰富度为 4 时显著地高于外生菌根树种($P < 0.05$)。双因素方差分析还表明树种类型和

物种丰富度均不显著地影响不同耐荫性树种的胸高断面积、树高和枯枝碳储量, 仅物种丰富度为 4 时, 阴性树种的枯枝碳储量显著地低于阳性树种(图 2)。



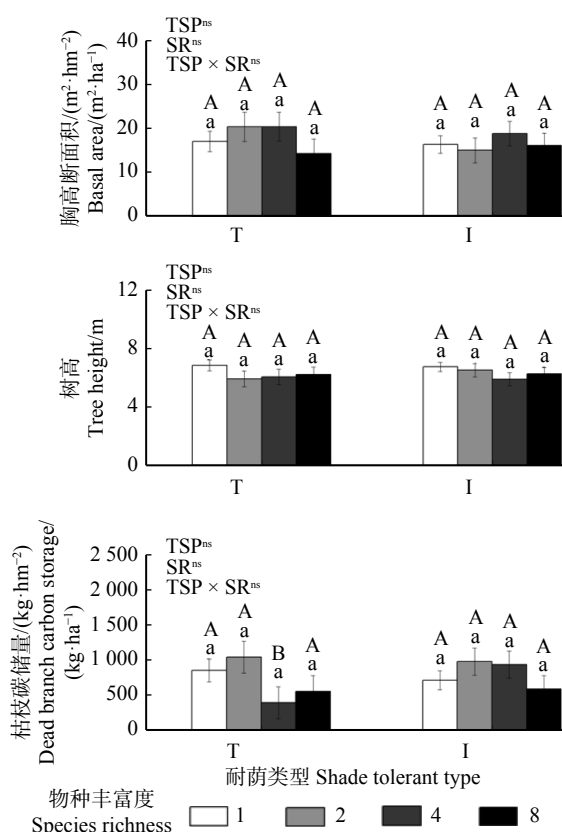
不同字母间表示存在显著差异($P < 0.05$); 小写字母代表同一类型菌根树种在不同多样性水平上的差异, 大写字母代表不同菌根树种在同一多样性水平上的差异。TSP 代表树种类型, SR 代表样地的多样性水平; “×”表示两个因素之间的相互作用; *表示 $P < 0.05$, **表示 $P < 0.01$, ***表示 $P < 0.001$, ns 表示无显著差异。下同。Different letters show significant difference ($P < 0.05$). The lowercase letters represent the differences of the same type of mycorrhizal species at different levels of diversity, and the uppercase letters represent the differences of different mycorrhizal species at the same level of diversity. TSP represents the type of tree species, SR represents diversity level of sample plots. “×” represents the interaction between two factors. * means $P < 0.05$, ** means $P < 0.01$, *** means $P < 0.001$, ns means no significant difference. The same below.

图 1 不同菌根真菌类型树种的生长状况变异

Fig. 1 Growth variations of tree species with different types of mycorrhizal fungi

2.2 不同类型树种枯枝碳储量的生物多样性效应

双因素方差分析结果表明树种类型显著地影响不同丛枝菌根类型树种枯枝碳储量净效应、补偿效应和选择效应, 而物种丰富度则对净效应和选择效应无显著影响, 仅对枯枝碳储量的补偿效应有显著影响。在物种丰富度为 2 和 4 时的丛枝菌根树种枯枝碳储量净效应显著地高于物种丰富度为 8, 并且丛枝菌根树种枯枝碳储量补偿效应也随物种丰富度增大而减小。物种丰富度为 4 的丛枝菌根树种枯枝碳储量净效应、补偿效应和选择效应均显著地高于



不同字母间表示存在显著差异 ($P < 0.05$); 小写字母表示同一耐荫物种在不同多样性水平上的差异, 大写字母表示不同耐荫物种在同一多样性水平上的差异。Different letters show significant difference ($P < 0.05$). The lowercase letters represent the differences of the same shade tolerant species at different levels of diversity, and the uppercase letters represent the differences of different shade tolerant species at the same level of diversity.

图 2 不同耐荫类型树种的生长状况变异

Fig. 2 Growth variations of tree species with different shade tolerance types

外生菌根树种。双因素方差分析结果还表明除物种丰富度显著地影响不同耐荫性树种枯枝碳储量补偿效应之外, 树种类型和物种丰富度均不显著地影响不同耐荫性树种枯枝碳储量净效应、补偿效应和选择效应(图 3)。

2.3 枯枝碳储量的影响因素

混合线性模型结果表明: 丛枝菌根树种和阳性树种的固定效应(样地多样性、胸高断面积和树高)和随机效应(树种)解释了较多的变异(平均为 40% 左右, 最小值大于 32%), 并且固定效应解释的变异大于随机效应; 而外生菌根真菌树种和阴性树种的固定效应和随机效应则解释了较少的变异(平均为 20% 左右, 最大值低于 35%), 并且随机效应(树种)解释的变异大于固定效应(样地多样性、胸高断面积和树高)(表 2)。

丛枝菌根树种和阳性树种的枯枝碳储量、枯枝碳储量净效应和补偿效应均随样地多样性的增加而

减小, 而外生菌根真菌树种和阴性树种则不受样地多样性的影响; 除丛枝菌根树种和阳性树种的枯枝碳储量补偿效应不受胸高断面积的影响之外, 其他所有树种的枯枝碳储量、枯枝碳储量净效应、补偿效应和选择效应均随着胸高断面积的增加而增大; 丛枝菌根树种和阳性树种的枯枝碳储量、枯枝碳储量净效应、补偿效应和选择效应均随树高的增加而增大, 而外生菌根真菌树种和阴性树种则不受树高的影响。

3 讨 论

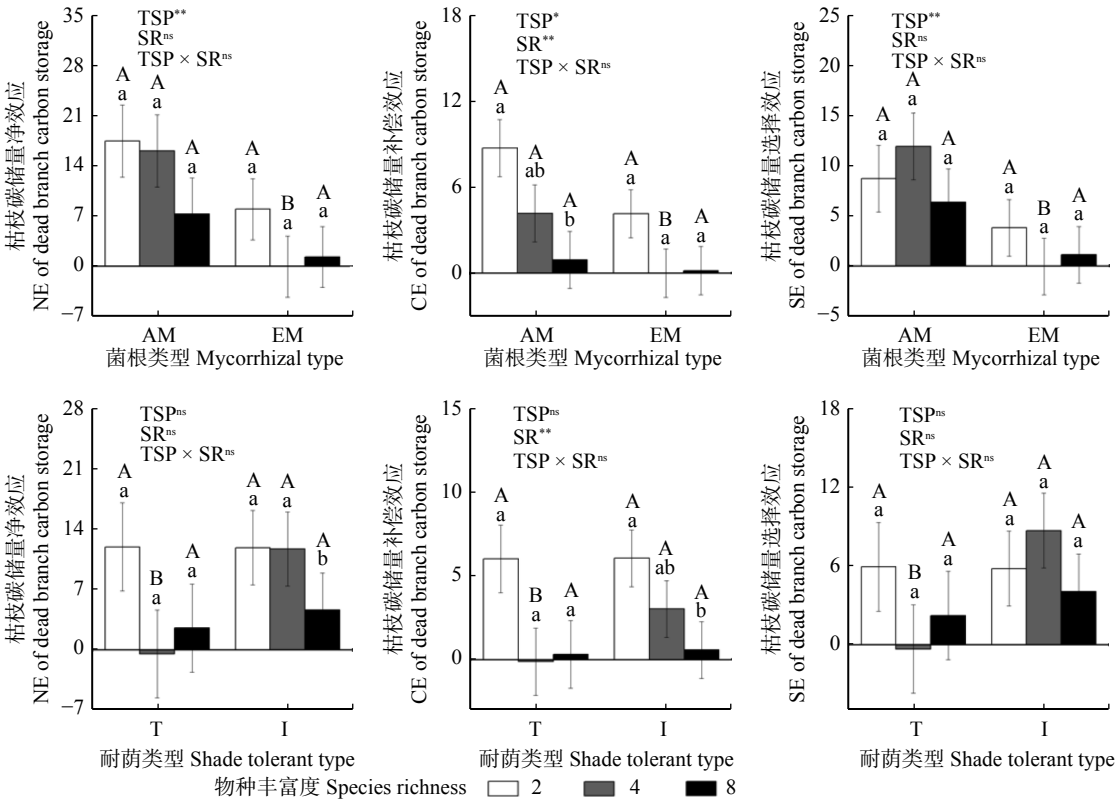
3.1 不同类型树种胸高断面积、树高、枯枝碳储量的差异

研究结果显示树种类型显著地影响不同丛枝菌根类型树种的胸高断面积、树高和枯枝碳储量, BEF-China 之前的研究也表明菌根类型对树木树高生长速率和地径生长速率有显著影响^[31]。丛枝菌根树种在物种丰富度为 4 和 8 时的胸高断面积显著地高于外生菌根树种, 并且他们在 1、2、4、8 丰富度水平的树高显著地高于外生菌根树种, 丛枝菌根树种的枯枝碳储量在物种丰富度为 4 时显著地高于外生菌根树种。这些结果说明从树高、胸高断面积和碳储量的角度来说, 丛枝菌根树种通常比外生菌根树种具有更高的生长特性。一项研究表明接种 AM 真菌桑树的净光合速率、水分利用效率、最大光化学效率和光合电子传递速率等参数值均显著高于未接种的桑树(*Morus alba*)^[32]。

我们的研究结果还表明物种丰富度为 4 时, 阴性树种的枯枝碳储量显著地低于阳性树种。这可能与阴性树种对光照的需求较弱, 在弱光的环境中枝条也能正常生长有关。一项林下耐荫性植物生物量研究表明在尾叶桉的生长过程中, 阴性树种梅叶冬青随着尾叶桉的密度、株高和地径的增长而逐渐在林下发展为优势灌木^[33]。

3.2 不同类型树种枯枝碳储量的生物多样性效应

双因素方差分析结果表明树种类型显著地影响不同丛枝菌根类型树种枯枝碳储量净效应、补偿效应和选择效应, 而物种丰富度则对净效应和选择效应无显著影响, 仅对枯枝碳储量的补偿效应有显著影响。一个基于全球数据集的研究发现, 外生菌根和杜鹃花类菌根生态系统中碳存储量要比由丛枝菌根物种主导的生态系统中多 70%, 而且菌根类型要比土壤碳存储水平的其他决定因素更为重要^[34]。在物种丰富度为 2 和 4 时的丛枝菌根树种枯枝碳储量净效应显著地高于物种丰富度为 8, 并且丛枝菌根树种枯枝碳储量补偿效应也随物种丰富度增大而减



不同字母之间表示存在显著差异 ($P < 0.05$); 小写字母表示同一类型树种在不同多样性水平上的差异, 大写字母表示不同类型树种在同一多样性水平上的差异。There is significant difference between different letters ($P < 0.05$). The lowercase letters represent the differences of the same type of tree species at different levels of diversity, and the uppercase letters represent the differences of different types at the same level of diversity.

图 3 不同类型树种的枯枝碳储量生物多样性效应变异

Fig. 3 Biodiversity effect variations of dead branch carbon stock for different type tree species

表 2 混合线性模型结果

Tab. 2 Results of mixed linear model

树种类型 Tree species type	因变量 Dependent variable	样地多样性 Sample plot diversity	胸高断面积 Basal area	树高 Tree height	条件决定系数 Conditional R^2	边际决定系数 Marginal R^2
AM	枯枝碳储量 Dead branch carbon storage	-0.172	0.291	0.380	0.439	0.403
	枯枝碳储量净效应 NE of dead branch carbon storage	-0.177	0.284	0.368	0.397	0.386
	枯枝碳储量补偿效应 CE of dead branch carbon storage	-0.319		0.516	0.364	0.350
	枯枝碳储量选择效应 SE of dead branch carbon storage		0.357	0.279	0.351	0.350
EM	枯枝碳储量 Dead branch carbon storage		0.316		0.257	0.098
	枯枝碳储量净效应 NE of dead branch carbon storage		0.293		0.264	0.080
	枯枝碳储量补偿效应 CE of dead branch carbon storage		0.276		0.202	0.074
	枯枝碳储量选择效应 SE of dead branch carbon storage		0.281		0.310	0.070
I	枯枝碳储量 Dead branch carbon storage	-0.121	0.314	0.373	0.455	0.421
	枯枝碳储量净效应 NE of dead branch carbon storage	-0.119	0.315	0.339	0.393	0.388
	枯枝碳储量补偿效应 CE of dead branch carbon storage	-0.231		0.511	0.321	0.318
	枯枝碳储量选择效应 SE of dead branch carbon storage		0.384	0.260		0.367
T	枯枝碳储量 Dead branch carbon storage		0.289		0.252	0.082
	枯枝碳储量净效应 NE of dead branch carbon storage		0.272		0.267	0.069
	枯枝碳储量补偿效应 CE of dead branch carbon storage		0.257		0.195	0.065
	枯枝碳储量选择效应 SE of dead branch carbon storage		0.260		0.349	0.058

注: 树种类型为随机效应; 样地多样性、胸高断面积和树高为固定效应。Notes: tree species type is random effect; sample plot diversity, basal area and tree height are fixed effects.

小。最近一项中国亚热带森林研究表明树种多样性对丛枝菌根真菌树种的碳储量存在显著地影响^[35], 但其结果表明为正关联, 与我们的研究结果相反。可能的原因是我们的研究结果为树种多样性对生物多样性效应的影响, 是排除了每个树种本身单种之后的结果, 消除了物种本身特性造成的差异。此外, 物种丰富度显著地影响不同耐荫性树种枯枝碳储量补偿效应。碳水化合物储存已被证明是耐荫树种生活史中的重要组成部分, 而耐荫性是由非结构存储与结构增长之间的分配权衡决定的^[36]。

3.3 枯枝碳储量的影响因素

一般说来丛枝菌根树种和阳性树种的固定效应(样地多样性、胸高断面面积和树高)和随机效应(树种)解释了较多的变异, 并且固定效应解释的变异大于随机效应; 而外生菌根真菌树种和阴性树种的固定效应和随机效应则解释了较少的变异, 并且随机效应解释的变异大于固定效应。最近一项横跨东西的中国亚热带森林研究也表明树种多样性对丛枝菌根真菌树种的碳储量存在显著关联, 而与外生菌根树种则存在较小的关联或者无关联^[33]。另外一项研究则表明相对于阴性树种, 阳性树种可以获取更多的碳储量^[37]。

丛枝菌根树种和阳性树种的枯枝碳储量、枯枝碳储量净效应和补偿效应均随样地多样性的增加而减小, 而外生菌根真菌树种和阴性树种则不受样地多样性的影响。首先, 随着样地多样性水平的增加, 丛枝菌根树种和阳性树种的比例在逐渐减小, 从而导致其枯枝生物多样性效应也减小。其次, 这可能与不同菌根真菌树种获取资源的策略有关, 外生菌根真菌会在植物根系的表面形成外延菌丝和菌套以及在根系皮层细胞间形成哈蒂氏网等, 其中哈蒂氏网和菌套具有固定土壤水分和养分的作用^[38], 外延菌丝能在土壤中形成菌丝网, 使植物根系的吸收面积显著增加^[31], 通过菌丝体在土壤中拓展资源的获取能力, 从而更少地受到样地树种多样性的影响。

参 考 文 献

- [1] Naeem S, Duffy J E, Zavaleta E. The functions of biological diversity in an age of extinction[J]. *Science*, 2012, 336: 1401–1406.
- [2] Pan Y D, Richard A B, Fang J Y, et al. A large and persistent carbon sink in the world's forests[J]. *Science*, 2011, 333: 988–993.
- [3] Onodera K, Sawako T. Do larger snags stand longer? Snag longevity in mixed conifer-hardwood forests in Hokkaido, Japan[J]. *Annals of Forest Science*, 2015, 72: 621–629.
- [4] Pan Y D, Richard A B, Oliver L P, et al. The structure, distribution, and biomass of the world's forests[J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2013, 44: 593–622.
- [5] Loreau M, Andy H. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments[J]. *Nature*, 2001, 412: 72–76.
- [6] Tilman D, Isbell F, Cowles J M. Biodiversity and ecosystem functioning[J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2014, 45: 471–493.
- [7] Valladares F, Niinemets Ü. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences[J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2008, 39: 237–257.
- [8] van der Heijden M G A, Martin F M, Selosse M A, et al. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future[J]. *New Phytologist*, 2015, 205: 1406–1423.
- [9] Feng J, Zhu K, Cadotte M W, et al. Tree mycorrhizal type mediates the strength of negative density dependence in temperate forests[J]. *Journal of Ecology*, 2020, 108: 2601–2610.
- [10] 颜洪涛, 虞木奎, 成向荣. 光照强度变化对 5 种耐阴植物氮磷养分含量, 分配以及限制状况的影响[J]. *植物生态学报*, 2017, 41(5): 559–569.
- Xie H T, Yu M K, Cheng X R. Effects of light intensity variation on nitrogen and phosphorus contents, allocation and limitation in five shade-enduring plants[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2017, 41(5): 559–569.
- [11] 马钦洪, 李艳朋, 练璐瑜, 等. 鼎湖山亚热带常绿阔叶林不同树种存活对邻体组成的响应差异[J]. *生物多样性*, 2018, 26(6): 535–544.
- Ma Q H, Li Y P, Lian J Y, et al. Difference in survival response of tree species to neighborhood crowding in a lower subtropical evergreen broad-leaved forest of Dinghushan[J]. *Biodiversity Science*, 2018, 26(6): 535–544.
- [12] Canham C D, Finzi A C, Pacala S W, et al. Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: interspecific variation in light transmission by canopy trees[J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1994, 24: 337–349.
- [13] Gravel D, Canham C D, Beaudet M, et al. Shade tolerance, canopy gaps and mechanisms of coexistence of forest trees[J]. *Oikos*, 2010, 119: 475–484.
- [14] Givnish T J. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective[J]. *Functional Plant Biology*, 1988, 15: 63–92.
- [15] Reich P B, Wright I J, Cavender-Bares J, et al. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies[J]. *International Journal of Plant Sciences*, 2003, 164: S143–S164.
- [16] Aussenac R, Bergeron Y, Gravel D, et al. Interactions among trees: a key element in the stabilising effect of species diversity on forest growth[J]. *Functional Ecology*, 2019, 33: 360–367.
- [17] Bongers F J, Schmid B, Sun Z, et al. Growth–trait relationships in subtropical forest are stronger at higher diversity[J]. *Journal of Ecology*, 2020, 108: 256–266.
- [18] Wang W, Lei X, Ma Z, et al. Positive relationship between aboveground carbon stocks and structural diversity in spruce-dominated forest stands in New Brunswick, Canada[J]. *Forest Science*, 2011, 57: 506–515.

- [19] Kraft N J B, Valencia R, Ackerly D D, et al. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest[J]. *Science*, 2008, 322: 580–582.
- [20] Ali A, Yan E R, Chen H Y H, et al. Stand structural diversity rather than species diversity enhances aboveground carbon storage in secondary subtropical forests in Eastern China[J]. *Biogeosciences*, 2016, 13: 4627–4635.
- [21] Dănescu A, Albrecht A T, Bauhus J. Structural diversity promotes productivity of mixed, uneven-aged forests in southwestern Germany[J]. *Oecologia*, 2016, 182: 319–333.
- [22] Zhang Y, Chen H Y H. Individual size inequality links forest diversity and above-ground biomass[J]. *Journal of Ecology*, 2015, 103: 1245–1252.
- [23] Yuan Z Q, Wang S P, Ali A, et al. Aboveground carbon storage is driven by functional trait composition and stand structural attributes rather than biodiversity in temperate mixed forests recovering from disturbances[J]. *Annals of Forest Science*, 2018, 75: 1–13.
- [24] Binkley D, Stape J L, Bauerle W L, et al. Explaining growth of individual trees: light interception and efficiency of light use by *Eucalyptus* at four sites in Brazil[J]. *Forest Ecology and Management*, 2010, 259: 1704–1713.
- [25] Soares A A V, Leite H G, Cruz J P. Development of stand structural heterogeneity and growth dominance in thinned *Eucalyptus* stands in Brazil[J]. *Forest Ecology and Management*, 2017, 384: 339–346.
- [26] Clark J S. Individuals and the variation needed for high species diversity in forest trees[J]. *Science*, 2010, 327: 1129–1132.
- [27] Ma K P. Studies on biodiversity and ecosystem function via manipulation experiments[J]. *Biodiversity Science*, 2013, 21: 247.
- [28] Bruelheide H, Nadrowski K, Assmann T, et al. Designing forest biodiversity experiments: general considerations illustrated by a new large experiment in subtropical China[J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 2014, 5(1): 74–89.
- [29] Lung M, Espira A. The influence of stand variables and human use on biomass and carbon stocks of a transitional African forest: implications for forest carbon projects[J]. *Forest Ecology and Management*, 2015, 351: 36–46.
- [30] Lai J S, Zou Y, Zhang J L, et al. Generalizing hierarchical and variation partitioning in multiple regression and canonical analyses using the rdacca. hp R package[J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 2022, 13: 782–788.
- [31] 欧阳园丽, 张参参, 林小凡, 等. 中国亚热带不同菌根树种的根叶形态学性状特征与生长差异: 以江西新岗山为例[J]. *生物多样性*, 2021, 29: 746–758.
- Ouyang Y L, Zhang C C, Lin X F, et al. Growth differences and characteristics of root and leaf morphological traits for different mycorrhizal tree species in the subtropical China: a case study of Xingangshan, Jiangxi Province[J]. *Biodiversity Science*, 2021, 29: 746–758.
- [32] 黄小辉, 陈道静, 冯大兰. 不同基质条件下丛枝菌根真菌对桑树生长的影响[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2019, 62(3): 9–16.
- Huang X H, Chen D J, Feng D L. The effects of arbuscular mycorrhiza fungi on the growth of mulberry in different nursery substrates[J]. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science Edition)*, 2019, 62(3): 9–16.
- [33] 公绪云, 饶兴权, 周丽霞, 等. 尾叶桉林下 5 种植物的耐阴性、生物量及其个体消长[J]. *生态学报*, 2018, 38(3): 1124–1133.
- Gong X Y, Rao X Q, Zhou L X, et al. Dynamics of shade tolerance, biomass, and individual growth of five understory plant species in *Eucalyptus urophylla* plantations[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(3): 1124–1133.
- [34] Averill C, Turner B L, Finzi A C. Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage[J]. *Nature*, 2014, 505: 543–545.
- [35] Yan G, Bongers F J, Trogisch S, et al. Climate and mycorrhizae mediate the relationship of tree species diversity and carbon stocks in subtropical forests[J]. *Journal of Ecology*, 2022, 00: 1–13.
- [36] Chen A. Understanding the physiology and ecology of shade tolerance [D]. Princeton: Princeton University, 2009.
- [37] Keeling H C, Baker T R, Martinez R V, et al. Contrasting patterns of diameter and biomass increment across tree functional groups in Amazonian forests[J]. *Oecologia*, 2008, 158: 521–534.
- [38] Ekblad A, Wallander H, Godbold D L, et al. The production and turnover of extramatrical mycelium of ectomycorrhizal fungi in forest soils: role in carbon cycling[J]. *Plant and Soil*, 2013, 6: 1–27.

(责任编辑 范娟
 责任编委 臧润国)