

DOI:10.12171/j.1000-1522.20240233

树种多样性对森林死木微生物分解及 碳循环的影响研究进展

胡振宏^{1,2} 赵杼祺² 何鲜² 原梦凡¹ 成蕾¹

(1. 西北农林科技大学水土保持与工程学院, 陕西 杨凌 712100; 2. 中国科学院水土保持与生态环境研究中心, 陕西 杨凌 712100)

摘要:探讨森林树种多样性关联的生态系统过程及其在气候变化情景下的稳定性,是回答森林生态学基础问题和构建基本理论的关键。死木作为森林的重要碳库和养分库,其分解过程对森林碳和养分循环及地力维持起着重要作用。气候变化和极端气候事件的频繁发生,导致森林死亡持续增加,同时,随着天然林保护、人工林采伐和林分结构调整等森林管理的推进,森林死木储量将进一步增加,对碳循环的影响也将加剧。目前,为了提高森林生态质量,各地在林业部门的指导下积极开展天然林保护工程,同时针对人工林大力开展林分结构改造,这些措施都将显著提高树种多样性。然而,关于树种多样性如何影响森林死木的分解及碳循环,尤其是对土壤微生物群落组成的影响,以及土壤微生物如何调控死木微生物定殖和分解,这些关键过程的研究仍然不足。基于此,本文综述了树种多样性对土壤微生物在死木中的定殖过程、群落组成、多样性和群落演替的影响,讨论了不同微生物群落对死木分解的代谢过程以及它们对环境变化的响应,并探讨了死木微生物分解模型的发展,以预测我国森林死木碳库变化特征。文章最后提出,未来应加强研究树种多样性对死木微生物分解机制和碳汇效应的影响,以提高森林碳汇能力。同时,针对我国森林树种结构现状和未来变化,应重视树种多样性对森林碳循环的影响,这将为提升森林生态服务质量和“碳库”功能挖掘提供科学依据。

关键词: 树种多样性; 分解; 碳循环; 生态功能

中图分类号: S718.5 文献标志码: A 文章编号: 1000-1522(2024)11-0001-09

引文格式: 胡振宏, 赵杼祺, 何鲜, 等. 树种多样性对森林死木微生物分解及碳循环的影响研究进展 [J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(11): 1-9. Hu Zhenhong, Zhao Zhuqi, He Xian, et al. Research progress of impacts of tree species diversity on microbial decomposition of forest deadwood and carbon cycling [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(11): 1-9.

Research progress of impacts of tree species diversity on microbial decomposition of forest deadwood and carbon cycling

Hu Zhenhong^{1,2} Zhao Zhuqi² He Xian² Yuan Mengfan¹ Cheng Lei¹

(1. College of Soil and Water Conservation Science and Engineering, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China;

2. Research Center of Soil and Water Conservation and Ecological Environment, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Education, Yangling 712100, Shaanxi, China)

Abstract: The study of ecosystem processes associated with forest tree diversity and their stability under climate changes is the key to answering basic forest ecology questions and building theory framework. Deadwood is an important carbon and nutrient pool in forest ecosystems, and its decomposition process plays a key role in forest carbon and nutrient cycles and soil fertility. Climate change and frequent occurrence of extreme weather events have led to a continued increase in forest mortality, while the impact on carbon cycling will be exacerbated by a further increase in deadwood stocks in forests as forest

收稿日期: 2024-07-22 修回日期: 2024-08-07

基金项目: 陕西省学位与研究生教育重点项目(SXGER2023031), 国家自然科学基金面上项目(32271853), 中国高校科学基金项目(2452023127)。

第一作者: 胡振宏, 教授, 博士生导师。主要研究方向: 气候变化背景下森林有机质分解和土壤养分过程。Email: zhhu2020@nwafu.edu.cn
地址: 712100 陕西省咸阳市杨陵区西农路26号水土保持研究所。

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

management advances in the conservation of natural forests, harvesting of plantation forests and restructuring of forest stands. Currently, in order to improve the ecological quality of forests in China, forestry management agencies in many regions are carrying out the strict natural forest protection policy and transformation of forest stand structure, which will greatly increase the tree diversity. However, there is still a lack of research on how tree species diversity affects the decomposition and carbon cycling of forest deadwood, especially on the composition of soil microbial communities, and how soil microbes regulate the key processes of microbial colonization and decomposition in deadwood. Based on these gaps, this article reviews the effects of tree species diversity on soil microbial colonization processes, community composition, diversity and community succession in forest deadwood, discusses the metabolic processes of different microbial communities on deadwood decomposition and their responses to environmental changes, and explores the development of deadwood microbial decomposition models for predicting the characteristics of changes in the carbon pool of forest deadwood in China. Finally, the article suggests that in the future, we should strengthen the research on mechanism of microbial decomposition of deadwood and carbon sink effect of tree species diversity to improve the carbon sink capacity of forests, and at the same time, we should provide technical references for the improvement of quality of forest ecological services and the excavation of function of "carbon pool" according to current situation and future changes of the structure of China's forest tree species.

Key words: tree species diversity; decomposition; carbon cycling; ecological functions

森林中树木的生长和死亡是非常重要的生态过程,始终伴随着森林的演替发展^[1]。树木死亡会产生大量的倒木、枯立木、死树枝、断落的树梢以及根桩等木质材料,这些材料统称为木质残体^[2]。在近些年的研究中,这些木质残体通常被称为死木^[3-4]。实际上,死木是森林生态系统中重要的碳库,其储量约占全球森林碳储量的8%^[5]。同时,死木分解也是森林碳排放的一个重要途径,通过微生物呼吸作用,向大气释放的CO₂约占森林总排放量的7%~14%^[6-7]。此外,随着气候变化和极端气候事件(如高温、热浪、干旱、台风、寒潮、暴雨等)的频繁发生,预计将导致大规模的森林死亡,从而增加森林内部死木的储量,并对森林碳循环产生更深远的影响。因此,死木分解是全球碳循环过程中十分重要的环节。

过去,死木分解研究主要关注环境因素和死木自身理化性质。随着研究的深入,生物因素的影响逐渐受到重视,特别是直接参与分解过程的微生物和土壤动物的重要性日益被认可^[8-10]。然而,现阶段我们对死木分解过程中微生物调控机制的了解仍然有限。树种被认为是影响死木微生物的重要因素,它主要通过改变土壤微生物群落组成(即死木的微生物定殖来源)以及影响死木的理化性质,进而影响微生物的定殖、群落特征和分解过程^[11-12]。目前,死木微生物分解机制的研究多在个体水平分析单个或者少数几个树种特性的影响,而较少有研究从森林群落或生态系统水平,探讨树种多样性对死木微生物分解的影响。特别是,森林树种多样性关联的生

态系统过程及其气候变化情景下的稳定性,已成为当前森林生态学研究的热点和难点,同时也是回答森林生态学基础问题和构建基本理论的关键。因此,本研究以树种多样性影响下的森林死木微生物分解和碳循环为例,探讨树种多样性对森林碳循环调控的可能机制,以及提高森林碳汇能力的未来研究方向。

1 树种多样性对土壤微生物群落组成和多样性的影响

1.1 植物多样性与土壤微生物多样性的关系研究现状

生态系统地上与地下生物多样性之间的联系一直是生态学研究的热点和难点^[13-15],相关研究结果对于我们理解生物多样性及其多样性与生态系统功能之间的关系具有重要的参考价值。土壤微生物多样性被认为是影响森林生态系统健康稳定的关键参考指标之一,其代谢能量主要来源于植物有机质,因此土壤微生物多样性受植物生长的影响较大^[16]。目前的研究表明,土壤微生物群落组成受到植被类型的强烈影响,但二者的相关关系仍存在较大争议^[17-18]。例如,Shi等^[19]发现中国西部森林植物多样性与土壤真菌多样性存在负相关的关系,而Ma等^[20]对东部森林样带的研究发现二者之间并无明显的关系。Yang等^[14]发现青藏高原草原植物多样性和群落组成分别与土壤真菌多样性和群落组成呈现显著的正相关。与植物和土壤真菌 α 多样性耦合相比,它们的 β 多样性(即不同样品之间的群落组成差异)似乎更易存在显著的正相关性^[21-22]。Prober等^[22]在全

球尺度上研究了温带草原植物与土壤多样性的关系,发现与 α 多样性相比,植物 β 多样性与土壤微生物 β 多样性之间的相关性更为显著。此外,不同微生物种类对植物多样性的响应可能存在差异。例如,在南亚热带混交人工林,随树种丰富度的增加,土壤真菌 α 多样性显著提高,而土壤细菌 α 多样性变化则不明显^[23]。目前,尽管针对植物多样性与土壤微生物多样性关系的研究日益增多,但大多数研究仍集中在草原生态系统^[14,24]。

1.2 森林生态系统中树种多样性对土壤微生物群落的影响研究

与草原生态系统相比,森林生态系统具有更复杂的群落结构、更多样的生境类型和更多的生物资源。目前关于森林生态系统中树种多样性对土壤微生物群落影响的研究主要集中在丰富度上^[25],研究所涉及的样地面积和空间尺度较大,因此受到的不确定性因素影响也较多。由于树木个体通常较大,其生长过程中对周围土壤及土壤微生物的影响超过草本植被。此外,森林中树木根部的真菌菌丝通常比草本植物的更长,因此树种多样性对土壤生物多样性的影响可能表现出强烈的树种特性^[18,26]。不同树种主要通过郁闭度、有机质输入和植物蒸腾作用,引起土壤有机质含量、pH值、水分和温度的变化,这些变化会影响微生物竞争和环境过滤过程,进而影响土壤微生物丰度、群落组成和基因功能^[27-28]。例如,树种特性和多样性组成影响凋落物层的结构和厚度,从而调节表层土壤夜间保温能力,导致夜间温度较高的土壤其微生物生物量和活性更高^[29]。树种多样性增加会使土壤所接受到的凋落叶的类型更加丰富^[30],从而提供更多的生态位,以容纳更多样的土壤微生物,进而提高土壤微生物的多样性^[16]。目前,树种多样性与土壤微生物多样性关系的研究主要集中在群落尺度上。然而,实际上群落生态过程对树种混合的响应是邻近种(距离目标树种最近的树种)相互作用所引起的小规模变化的结果^[31-32],且这种结果很大程度上通过相邻树木间同时进行积极的(如生态位分化或促进)和消极的(如资源竞争)过程塑造,这表明邻近树种的相互作用对土壤微生物群落的影响可能比群落尺度上的影响更为显著^[31]。此外,邻近树种多样性可以更具地区区分关键树种的影响,特别是结合树种特性对土壤微生物的影响,从邻近尺度推进到群落尺度,有利于对两者间的关系进行清晰的认识^[25]。例如,在我国东部森林中,植物属性对根际土壤真菌的多样性和群落组成有显著影响,且这种影响随着植物分类精细度的提高而显著增强,这表明森林树木与根际土壤真菌的联系可

能比预想的更为紧密^[33]。目前,关于邻近树种多样性与森林生长、生产力和生态系统稳定性的相关关系等研究方面已取得了重要进展^[34-36],这些成果对探究土壤微生物多样性形成机制具有重要的参考价值。然而,由于传统生态取样方法的限制,大多数研究仍基于样地调查方法,在群落尺度上研究土壤微生物多样性,很少有研究从邻近树种特性的角度审视树木对周围土壤微生物群落构建及多样性的影响,这将限制我们对多样性与生态功能间关系的认识。

2 树种多样性对死木微生物群落组成和多样性的影响

2.1 死木微生物群落的构建机制

死木是森林生态系统重要的植物残体,其碳储量占森林植被碳储量的14%^[5]。目前,植物残体分解的研究主要侧重于凋落叶分解,这导致对死木分解的研究存在诸多不确定性^[37]。微生物是死木最重要的分解者,因此,研究死木微生物群落的构建机制对于理解死木分解及森林碳循环至关重要^[38-39]。与土壤微生物类似,死木微生物群落的组成主要受气候条件、死木的理化性质(如质地、氮磷含量、木质素与纤维素比等)以及定殖微生物的多样性影响^[37,40]。提高植物多样性通常会改变微气候、凋落物归还量和理化性质以及土壤微生物多样性^[24,41],这可能会增加死木真菌菌丝覆盖率,进而影响死木微生物群落的组成^[42]。在以往研究中,关于气候条件和死木理化性质对死木微生物群落组成的影响已有较多研究^[40],但土壤微生物对死木微生物定殖的影响却往往被忽视^[11-12]。

2.2 土壤微生物在死木微生物群落构建中的角色

越来越多的研究表明,土壤微生物群落组成在死木微生物群落构建过程中扮演着关键的角色^[11-12]。例如,Purahong等^[12]研究发现,在温带森林同一地点11个树种的死木在分解初期,其真菌群落组成表现出强烈的树种特性,即不同树种死木的真菌群落组成差异很大,但在排除内生真菌和病原菌的影响后(因为这些微生物在树木死亡后很快消失),树种属性并不能较好地解释真菌群落组成的变化。因此,作者猜测,除了树种属性的影响,土壤微生物的定殖过程可能也是一个重要因素。事实上,Mäkipää等^[11]的研究部分证实了这种猜测。他们发现随着死木分解阶段的推进,死木与土壤中共有真菌种类逐渐增多,并趋于一致。这主要是因为死木分解初期,其物理化学特征与土壤特性相差较大,从而对土壤微生物定殖具有“选择”效应。而在分解后期,死木的属性特征逐渐减弱,并与土壤特性趋于接近,“选

择”效应相应降低(图1)。凋落叶分解的“主场效应”认为,凋落叶通常在自身环境中比在“客场”的环境中分解更快^[43-44],这个现象也能验证上述观点。由于森林中的优势树种是土壤有机质的主要来源,其凋落叶的化学特性影响了土壤微生物群落组成^[45]。通过长期的进化和竞争,微生物可能更倾向于分解优势树种的凋落叶^[28,45-46]。实际上,土壤微生物对其他微生物群落构建的重要影响,在土壤菌根真菌和根际微生物等共生和寄生微生物的研究中得到了广泛证实^[47-48]。这些发现都表明了土壤微生物是死木微生物重要的定殖来源,植物多样性可能通过影响土壤微生物群落组成调控死木微生物群落的构建过程。

2.3 优先效应和死木微生物群落组成的调控因素

土壤微生物对死木微生物定殖的影响,可能通过优先效应(priority effect)来调控死木微生物群落构建^[49],这一过程受死木的化学特性和外界干扰的调控^[39,50]。Hiscox等^[49]利用微生物培养技术对灭菌的死木进行微生物接种试验,发现最早定殖在山毛榉(*Fagus sylvatica*)死木中的真菌种类对分解初期的木栖真菌群落构建起着关键的调控作用,这一现象被作者定义为优先效应。尽管植物内生真菌和病毒等在木材死亡前就已存在,它们可能会影响土壤微生物的定殖,但这些微生物主要依赖植物光合产物所提供的能量。当植物死亡后,这部分微生物很快

消失,因此对分解的贡献较小^[12,51]。不同树种的死木类型和数量存在显著差异,死木的化学特性(如C/N、木质素含量等)可能会影响微生物定殖的种类与数量。最终,微生物通过资源竞争和群落演替过程,使群落组成在不同分解阶段达到动态平衡^[44,46]。例如,Huang等^[48]研究发现,植物三萜类化合物能促进或抑制某些细菌群落的生长。不同植物三萜化合物的差异是导致植物根系微生物群落差异的主要原因,根系微生物群落的构建可能主要受到确定性过程的影响。Bradford等^[3]发现,在地区气候尺度上,死木真菌的定殖率对死木分解速率的解释度大于温度,因此作者质疑传统分解理论,即气候是死木分解主要影响因素的观点。然而,作者忽视了真菌定殖率并非是唯一的影响因素,它可能是土壤微生物群落组成、死木特性和气候共同作用的结果^[24,41]。目前,研究微生物群落构建主要基于确定性和随机性过程的理论。确定性过程认为生物和非生物因素决定物种的存在或缺失的相对丰度,而随机过程则认为物种相对丰度的变化是随机的(生态漂移),并非由环境选择决定^[52-53],且二者可以共同作用于微生物群落构建(图1)。此外,真菌和细菌资源利用策略存在差异,也可能通过资源竞争来影响微生物在死木的定殖和群落构建^[54-55],同时细菌多样性受外界环境的影响较真菌的更敏感^[56]。树种多样性对土壤

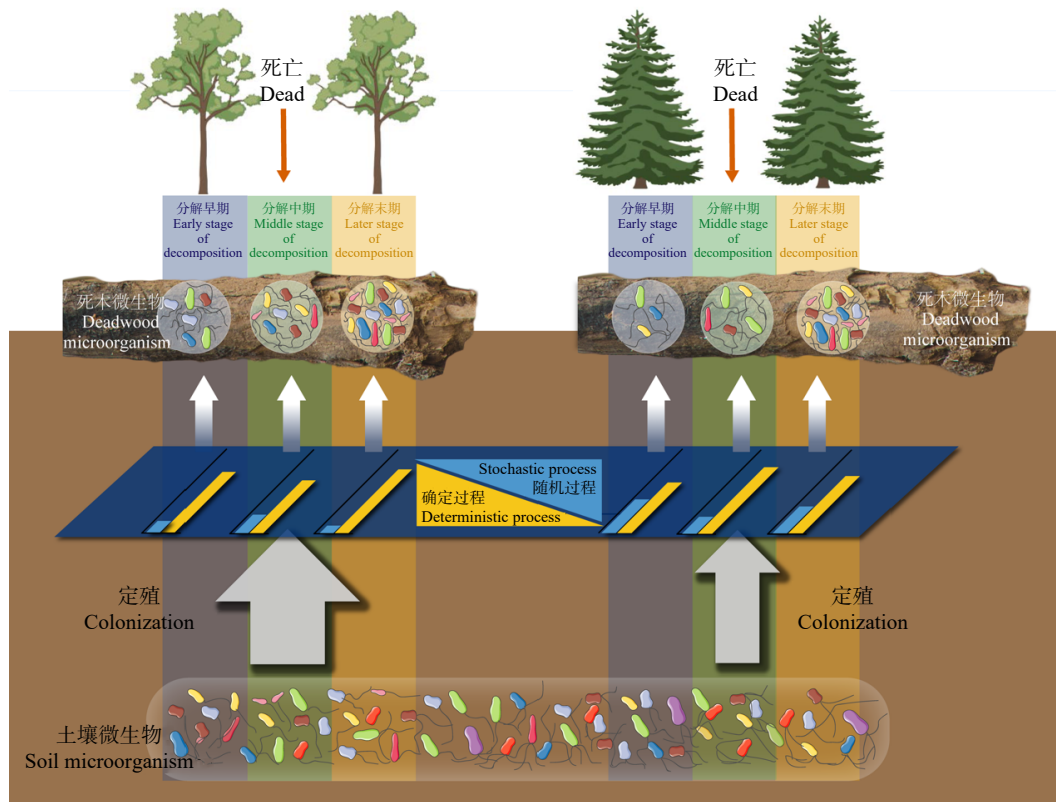


图1 死木微生物群落构建的主要过程

Fig. 1 Main process in construction of microbial communities in deadwood

微生物群落组成有积极作用,它们如何影响微生物在死木定殖的确定性和随机性?它们对细菌和真菌的影响有何差异?它们如何通过资源竞争影响群落组成和多样性?这些问题都有待于进一步解答。

3 微生物群落组成和多样性对死木分解的影响

3.1 真菌和细菌在死木分解中的作用

真菌是死木的主要分解者,因为木质素是保护植物纤维素和半纤维素免受微生物降解的屏障,只有真菌通过分泌氧化还原酶和水解酶才能将其大幅度降解,同时真菌的菌丝还能为其其他微生物定殖提供通道^[37,39,46]。细菌对死木分解也产生重要影响,固氮菌在分解初期参与固氮,有助于缓解氮限制^[11]。研究表明,杉木(*Cunninghamia lanceolata*)树桩分解中,前期碳损失速率主要由真菌调控,而后期则受细菌的影响较大。分解前期,高木质素含量和低水分含量有利于真菌定殖;而后期,木质素含量降低和水分增加则促进细菌生长^[54]。根据生态位互补假说,物种丰富度较高的群落中生物所占据的“功能空间”范围更广,微生物群落多样性通常与分解速率呈显著正相关^[40,57]。另有研究发现,分解速率主要受微生物群落组成结构和丰度调控,而非微生物多样性。微生物群落可能存在功能冗余^[16,56]。传统分解理论认为,真菌在死木分解中的重要性大于细菌^[37,46],但也有研究发现,细菌对分解的影响可能大于真菌,且细菌的功能冗余程度低于真菌^[58]。针对这些相互矛盾的观点,通过研究树种多样性对死木微生物群落组成和多样性的影响,有助于深入揭示微生物群落组成、丰度和活性如何调控死木分解速率。

3.2 微生物代谢效率与死木分解速率的关系

尽管微生物分解调控机制的研究逐渐增多,但这些研究主要集中在分析群落组成和丰度对分解速率的影响^[59-60],而对于微生物的代谢效率及其应对气候变化稳定性的机理研究相对较少。为了更好地理解微生物群落对分解过程(如养分获取和碳分配)的影响,人们越来越多地关注微生物的代谢效率(以微生物呼吸熵表示,即呼吸量与生物量的比值),这有助于研究死木分解过程中有机碳的最终流向(大气或土壤)^[61-62]。通常情况下,微生物多样性越高,微生物之间的关系网络越复杂,群落的功能多样性也较高。在养分资源有限的情况下,微生物能够充分分解并利用资源,从而加快分解速率^[56,63]。同时,在高多样性的微生物群落中,微生物会利用更多资源并转化为生物量,其代谢效率通常比微生物群落多样性低时更高^[57,61]。由于微生物可能存在功能冗

余,分析不同微生物群落的结构组成,可能是更准确研究代谢效率调控机制的方法^[16]。例如,在相同的条件下,细菌和真菌群落组成对分解速率的影响在功能上并不冗余^[64-65]。此外,不同微生物群落的生态功能对气候变化的响应可能存在差异。例如,在全球气候梯度下,微生物物种多样性和功能多样性均呈现非线性的趋势,细菌和真菌的功能多样性则呈现相反的变化趋势^[27]。然而,目前尚不清楚微生物群落与环境交互效应对微生物分解功能的影响^[60]。最近的证据表明,这种交互效应很可能发生。例如,微生物群落与温度的相互作用会影响凋落叶的分解速率^[58]。水分变化也会对微生物分解过程产生显著影响。Hu 等^[66]发现,死木的化学特性与干旱之间的交互效应会影响微生物呼吸的水分敏感性,其中被子植物的水分敏感性大于裸子植物,这表明干旱对两类树种死木分解的影响可能并不相同。目前还不清楚微生物群落组成和多样性如何调控死木分解代谢效率及其在气候变化情景下的稳定性,这将不利于分析未来气候变化对死木分解过程中碳排放和土壤养分归还的影响。

3.3 微生物分解模型与死木分解预测

微生物群落组成无疑是调控分解过程的重要影响因素,但相关的机理研究还不够系统,尤其缺乏足够的理论指导,这导致分解模型中很难模拟微生物分解过程^[67]。目前,陆地生态系统模型中对土壤微生物分解过程进行了初步探索,例如探讨微生物群落的大小和组成对分解的影响,以及基质和环境如何调节微生物生物量和活性,从而影响土壤有机碳^[68]。Johnston 等^[55]利用生态代谢分解理论,结合野外实验结果发现,模型中考虑真菌和细菌群落的组成可以显著减少土壤呼吸预测的偏差。然而,死木分解模型中很少考虑微生物的调控机理。如果仅根据土壤呼吸的理论进行简单推理,可能会产生较大误差,因为死木与土壤有机质的理化性质存在明显的差异。此外,土壤有机质具有物质输入和输出的两个途径,而死木分解过程中主要是物质净输出的过程。生态代谢理论基于所有生命体(包括微生物群落)的共同特征,从物理学和化学计量的基本原理中推导代谢速率,这一理论在生态系统能量和物质通量、物种多样性等研究中发挥了重要作用^[69-70]。同时,代谢理论在分解和碳循环研究也有重要的参考价值^[71]。Hu 等^[72]根据生态代谢理论,将死木的植物特性及气候特征纳入分解模型,有利于提高模型对全球死木分解的解释度。生态代谢理论在研究死木微生物代谢对升温、干旱和氮磷沉降等气候变化响应机理方面具有重要意义^[36,70-71]。因此,未来应加强

将死木分解的微生物驱动机制纳入分解模型,这对于计算和预测气候变化情景下树种多样性对森林碳循环的影响具有重要意义。

4 我国森林树种结构调整对死木储量、分解和碳循环的可能影响

4.1 我国森林树种组成现状

目前我国森林总面积达 2.31 亿 hm^2 , 其中天然林占据主体地位, 面积约为 1.51 亿 hm^2 。此外, 人工林也是我国森林的重要组成部分, 其面积达 7 954.3 万 hm^2 , 居世界第一, 约占我国森林总面积的 40% (据中国森林资源报告(2014—2018 年), 2019 年数据)。我国天然林主要是次生林, 林龄较年轻, 多数在 100 年以内, 并处于不断演替和发展过程中。这不会增加树种多样性, 还可能导致一些树木因演替竞争而死亡, 增加天然林死木储量^[73]。值得注意的是, 我国现阶段执行严格的天然林保护计划, 预计未来我国天然林的树种组成、林分结构和多样性将向好的方向发展。同时, 由于自然死亡的树木无法被移除, 林中的死木储量可能会显著增加^[74]。

我国人工林分布相对比较集中, 亚热带地区是我国人工林最重要的分布区域。现阶段树种结构单一的问题比较突出。例如, 福建省的森林覆盖率位列全国第一, 其中人工林占据了森林面积的一半以上, 但 90% 以上为纯林, 杉木和马尾松 (*Pinus massoniana*) 等针叶纯林占比达到 53% (根据中国森林资源报告(2014—2018 年), 2019 年数据)。人工林树种单一引发了许多生态问题, 并难以满足社会对材种多样

化的需求, 这不利于人工林生态系统可持续经营和高质量发展^[75]。以种植面积最大的杉木人工林为例, 由于杉木人工林的植物有机质输入量低且品质差 (C/N 较高), 导致每个轮伐期内土壤有机质损失达 $34 \text{ t}/\text{hm}^2$, 土壤微生物多样性降低, 土壤肥力退化严重^[76], 进而导致人工林生产力不断下降^[77]。同时, 由于人工林生态系统稳定性较差, 更容易遭受气候变化的严重影响^[78]。鉴于此, 在国家和地方各级政府的鼓励和支持下, 林业部门正在积极调整人工林树种结构, 包括在人工林采伐后增加阔叶树种和混交造林面积, 以及间伐针叶纯林套种阔叶树种等措施, 以提高人工林树种多样性。

4.2 树种多样性对死木分解的影响及其生态意义

树种多样性的增加可能会影响死木微生物群落组成, 并提高微生物多样性及其分解速率 (图 2), 这对森林生态系统碳循环和土壤肥力具有重要意义。天然林保存时间越长, 有助于增加树种多样性和死木的碳储量。有研究表明, 在温带森林中, 保存了 120 年的天然林中死木储量是保存 70 年的天然林的 1.25 倍^[79]。人工林树种结构的调整会产生大量采伐剩余物 (约 $30 \text{ t}/\text{hm}^2$), 其中死木组织占主要部分。例如, 在亚热带杉木纯林采伐后, 仅树桩的储量就高达 $21.0 \text{ t}/\text{hm}^2$ (前期调查数据), 这可占杉木成熟林生物量的 15.5%^[80]。死木分解是森林生态系统中元素循环的基本生物地球化学过程, 它影响森林碳排放、土壤有机质归还和植物生产力^[40]。提高树种多样性可能会对采伐剩余物分解过程产生重要影响^[42,81]。研究表明, 增加树种多样性对提高亚热带森林生产

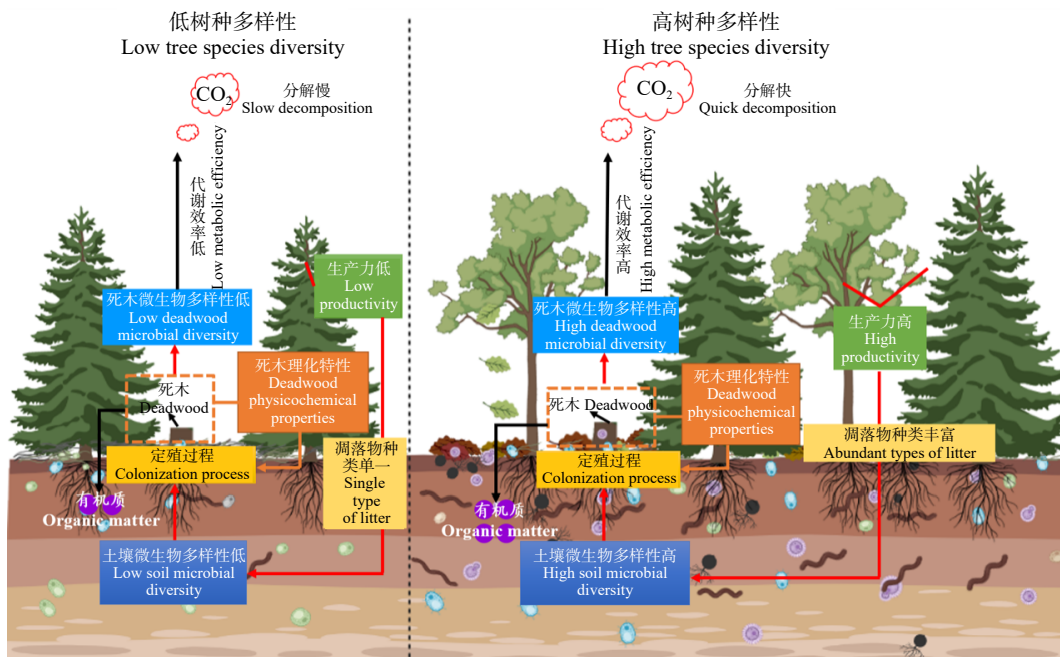


图2 人工林树种结构调整对森林死木分解的潜在影响

Fig. 2 Potential impact of plantation tree species structure adjustment on decomposition of forest deadwood

力具有积极作用^[34,82], 同时也会增加死木生产量和类型, 提高土壤有机质归还量和微生物多样性。例如, 亚热带阔混交林的死木生产量和类型明显高于杉木纯林^[83]。此外, 增加树种多样性(Shannon 指数由 0 增至 4.3)有利于提高凋落物的质量(如 C/N 降低)^[30], 这将有利于改善土壤食物网, 增加土壤微生物多样性^[78]、生物量和酶活性^[15,76], 并通过定殖过程影响死木的微生物群落组成、多样性和功能。虽然微生物一直被认为是植物残体的主要分解者, 但土壤微生物在死木的定殖过程中经常被忽视^[12]。特别是以往关于植物残体分解的研究主要侧重凋落叶, 而死木的储量巨大, 其微生物分解过程中排放的碳约占死木总有机碳的 80%~90%^[84], 占森林总排放量的 7%~14%^[38], 而这将对森林土壤肥力和碳循环研究产生很大的不确定性^[85]。因此, 鉴于天然林保护和人工林树种结构调整将影响树种多样性和死木储量, 迫切需要开展树种多样性对死木分解的研究, 揭示其微生物驱动机制, 为我国森林树种结构调整和林分改造、生态效应提升和碳汇管理提供理论支撑。

参 考 文 献

- [1] Vitousek P M, Turner D R, Parton W J, et al. Litter decomposition on the Mauna Loa Environmental Matrix, Hawaii: patterns, mechanisms, and models[J]. *Ecology*, 1994, 75(2): 418–429.
- [2] Harmon M E, Franklin J F, Swanson F J, et al. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems[J]. *Advances in Ecological Research*, 1986, 15: 133–302.
- [3] Bradford M A, Warren I R J, Baldrian P, et al. Climate fails to predict wood decomposition at regional scales[J]. *Nature Climate Change*, 2014, 4(7): 625–630.
- [4] Zanne A E, Flores-Moreno H, Powell J R, et al. Termite sensitivity to temperature affects global wood decay rates[J]. *Science*, 2022, 377: 1440–1444.
- [5] Pan Y, Birdsey R A, Fang J, et al. A large and persistent carbon sink in the world's forests[J]. *Science*, 2011, 333: 988–993.
- [6] Chambers J Q, Schimel J P, Nobre A D. Respiration from coarse wood litter in central Amazon forests[J]. *Biogeochemistry*, 2001, 52(2): 115–131.
- [7] Odum H T, Pigeon R F. A tropical rain forest: a study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico [M]. Richmond: Division of Technical Information, US Atomic Energy Commission, 1970.
- [8] Seibold S, Rammer W, Hothorn T, et al. The contribution of insects to global forest deadwood decomposition[J]. *Nature*, 2021, 597: 77–81.
- [9] Boddy L, Watkinson S C. Wood decomposition, higher fungi, and their role in nutrient redistribution[J]. *Canadian Journal of Botany*, 1995, 73(Suppl.1): 1377–1383.
- [10] van der Wal A, Ottosson E, de Boer W. Neglected role of fungal community composition in explaining variation in wood decay rates[J]. *Ecology*, 2014, 96(1): 124–133.
- [11] Makipaa R, Rajala T, Schigel D, et al. Interactions between soil- and dead wood-inhabiting fungal communities during the decay of Norway spruce logs[J]. *ISME Journal*, 2017, 11(9): 1964–1974.
- [12] Purahong W, Wubet T, Krüger D, et al. Molecular evidence strongly supports deadwood-inhabiting fungi exhibiting unexpected tree species preferences in temperate forests[J]. *The ISME Journal*, 2018, 12(1): 289–295.
- [13] Wardle D A, Bardgett R D, Klironomos J N, et al. Ecological linkages between aboveground and belowground biota[J]. *Science*, 2004, 304: 1629–1633.
- [14] Yang T, Adams J M, Shi Y, et al. Soil fungal diversity in natural grasslands of the Tibetan Plateau: associations with plant diversity and productivity[J]. *New Phytologist*, 2017, 215(2): 756–765.
- [15] Beugnon R, Du J, Cesarz S, et al. Tree diversity and soil chemical properties drive the linkages between soil microbial community and ecosystem functioning[J]. *ISME Communications*, 2021, 1(1): 41.
- [16] Bardgett R D, van der Putten W H. Belowground biodiversity and ecosystem functioning[J]. *Nature*, 2014, 515: 505–511.
- [17] Gao C, Shi N N, Liu Y X, et al. Host plant genus-level diversity is the best predictor of ectomycorrhizal fungal diversity in a Chinese subtropical forest[J]. *Molecular Ecology*, 2013, 22(12): 3403–3414.
- [18] Tedersoo L, Bahram M, Cajthaml T, et al. Tree diversity and species identity effects on soil fungi, protists and animals are context dependent[J]. *The ISME Journal*, 2016, 10(2): 346–362.
- [19] Shi L L, Mortimer P E, Ferry S J, et al. Variation in forest soil fungal diversity along a latitudinal gradient[J]. *Fungal Diversity*, 2014, 64(1): 305–315.
- [20] Ma B, Dai Z, Wang H, et al. Distinct biogeographic patterns for archaea, bacteria, and fungi along the vegetation gradient at the continental scale in Eastern China [J/OL]. *mSystems*, 2017, 2(1): 10.1128/msystems.00174-16 [2024-02-19]. <https://journals.asm.org/doi/10.1128/msystems.00174-16>.
- [21] Ramirez K S, Leff J W, Barberán A, et al. Biogeographic patterns in below-ground diversity in New York City's Central Park are similar to those observed globally [J/OL]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2014, 281: 20141988 [2024-02-16]. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1988>.
- [22] Prober S M, Leff J W, Bates S T, et al. Plant diversity predicts beta but not alpha diversity of soil microbes across grasslands worldwide[J]. *Ecology Letters*, 2015, 18(1): 85–95.
- [23] 宋战超, 王晖, 刘世荣, 等. 南亚热带混交人工林树种丰富度与土壤微生物多样性和群落组成的关系 [J]. *生态学报*, 2020, 40(22): 8265–8273.
Song Z C, Wang H, Liu S R, et al. Relationship between tree species richness and soil microbial diversity and community composition in mixed plantations in south subtropical China[J]. *Journal of Ecology*, 2020, 40(22): 8265–8273.
- [24] Bardgett R D, Wardle D A. Aboveground-belowground linkages: biotic interactions, ecosystem processes, and global change [M]. Oxford: Oxford University Press, 2010.

- [25] Chen L, Xiang W, Wu H, et al. Tree species identity surpasses richness in affecting soil microbial richness and community composition in subtropical forests[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 130: 113–121.
- [26] Fei S, Kivlin S N, Domke G M, et al. Coupling of plant and mycorrhizal fungal diversity: its occurrence, relevance, and possible implications under global change[J]. *New Phytologist*, 2022, 234(6): 1960–1966.
- [27] Bahram M, Hildebrand F, Forslund S K, et al. Structure and function of the global topsoil microbiome[J]. *Nature*, 2018, 560: 233–237.
- [28] Matulich K L, Martiny J B H. Microbial composition alters the response of litter decomposition to environmental change[J]. *Ecology*, 2015, 96(1): 154–163.
- [29] Gottschall F, Davids S, Newiger-Dous T E, et al. Tree species identity determines wood decomposition via microclimatic effects[J]. *Ecology and Evolution*, 2019, 9(21): 12113–12127.
- [30] Zhou G, Xu S, Ciais P, et al. Climate and litter C/N ratio constrain soil organic carbon accumulation[J]. *National Science Review*, 2019, 6(4): 746–757.
- [31] Potvin C, Gotelli N J. Biodiversity enhances individual performance but does not affect survivorship in tropical trees[J]. *Ecology Letters*, 2008, 11(3): 217–23.
- [32] Williams L J, Paquette A, Cavender-Bares J, et al. Spatial complementarity in tree crowns explains overyielding in species mixtures[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2017, 1(4): 1–7.
- [33] 杨腾. 土壤真菌在区域尺度下的多样性及其群落构建 [D]. 南京: 中国科学院大学, 2017.
- Yang T. Diversity and community construction of soil fungi at regional scale [D]. Nanjing: University of Chinese Academy of Sciences, 2017.
- [34] Fichtner A, Härdtle W, Bruehlheide H, et al. Neighbourhood interactions drive overyielding in mixed-species tree communities[J]. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 1144.
- [35] Chen B J W, Xu C, Liu M S, et al. Neighbourhood-dependent root distributions and the consequences on root separation in arid ecosystems[J]. *Journal of Ecology*, 2020, 108(4): 1635–1648.
- [36] Fichtner A, Schnabel F, Bruehlheide H, et al. Neighbourhood diversity mitigates drought impacts on tree growth[J]. *Journal of Ecology*, 2020, 108(3): 865–875.
- [37] Berg B, McLaugherty C. Decomposition of fine root and woody litter [M]//Plant litter: decomposition, humus formation, carbon sequestration. Berlin: Springer, 2014.
- [38] Cornwell W K, Cornelissen J H C, Allison S D, et al. Plant traits and wood fates across the globe: rotted, burned, or consumed?[J]. *Global Change Biology*, 2009, 15(10): 2431–2449.
- [39] 魏玉莲. 森林生态系统中木腐真菌群落形成机理及生态功能 [J]. *生态学杂志*, 2021, 40(2): 534–543.
- Wei Y L. Formation mechanism and ecological function of wood-decaying fungi community in forest ecosystem[J]. *Journal of Ecology*, 2021, 40(2): 534–543.
- [40] Bradford M A, Berg B, Maynard D S, et al. Understanding the dominant controls on litter decomposition[J]. *Journal of Ecology*, 2016, 104(1): 229–238.
- [41] Vivanco L, Austin A T. Tree species identity alters forest litter decomposition through long-term plant and soil interactions in Patagonia, Argentina[J]. *Journal of Ecology*, 2008, 96(4): 727–736.
- [42] Wu D, Pietsch K A, Staab M, et al. Wood species identity alters dominant factors driving fine wood decomposition along a tree diversity gradient in subtropical plantation forests[J]. *Biotropica*, 2021, 53(2): 643–657.
- [43] Hobbie S E, Reich P B, Oleksyn J, et al. Tree species effects on decomposition and forest floor dynamics in a common garden[J]. *Ecology*, 2006, 87(9): 2288–2297.
- [44] Ayres E, Steltzer H, Simmons B L, et al. Home-field advantage accelerates leaf litter decomposition in forests[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2009, 41(3): 606–610.
- [45] Fanin N, Fromin N, Bertrand I. Functional breadth and home-field advantage generate functional differences among soil microbial decomposers[J]. *Ecology*, 2015, 97(4): 1023–1037.
- [46] Boddy L, Frankland J, van West P. Ecology of saprotrophic basidiomycetes [M]. Cambridge: Academic Press, 2007.
- [47] Guo L D. Presidential address: recent advance of mycorrhizal research in China[J]. *Mycology*, 2018, 9(1): 1–6.
- [48] Huang A C, Jiang T, Liu Y X, et al. A specialized metabolic network selectively modulates arabidopsis root microbiota[J]. *Science*, 2019, 364: 6389.
- [49] Hiscox J, Savoury M, Muller C T, et al. Priority effects during fungal community establishment in beech wood [J]. *ISME Journal*, 2015: 1–15.
- [50] Leopold D R, Wilkie J P, Dickie I A, et al. Priority effects are interactively regulated by top-down and bottom-up forces: evidence from wood decomposer communities[J]. *Ecology Letters*, 2017, 20(8): 1054–1063.
- [51] Song Z, Kennedy P G, Liew F J, et al. Fungal endophytes as priority colonizers initiating wood decomposition[J]. *Functional Ecology*, 2017, 31(2): 407–418.
- [52] Chase J M, Leibold M A. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches [M]. Chicago: University of Chicago Press, 2003.
- [53] Vellend M. Conceptual synthesis in community ecology[J]. *The Quarterly Review of Biology*, 2010, 85(2): 183–206.
- [54] Hu Z, Xu C, McDowell N G, et al. Linking microbial community composition to C loss rates during wood decomposition[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 104: 108–116.
- [55] Johnston A S A, Sibly R M. The influence of soil communities on the temperature sensitivity of soil respiration[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2018, 2(10): 1597–1602.
- [56] Wagg C, Schlaeppi K, Banerjee S, et al. Fungal-bacterial diversity and microbiome complexity predict ecosystem functioning[J]. *Nature Communications*, 2019, 10(1): 4841.
- [57] Valentin L, Rajala T, Peltoniemi M, et al. Loss of diversity in wood-inhabiting fungal communities affects decomposition activity in Norway spruce wood[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2014, 5: 1–11.

- [58] Glassman S I, Weihe C, Li J, et al. Decomposition responses to climate depend on microbial community composition[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2018, 115(47): 11994–11999.
- [59] Cleveland C C, Reed S C, Keller A B, et al. Litter quality versus soil microbial community controls over decomposition: a quantitative analysis[J]. *Oecologia*, 2014, 174: 283–294.
- [60] Li H, Yang S, Semenov M V, et al. Temperature sensitivity of SOM decomposition is linked with a K-selected microbial community[J]. *Global Change Biology*, 2021, 27(12): 2763–2779.
- [61] Butenschoen O, Scheu S, Eisenhauer N. Interactive effects of warming, soil humidity and plant diversity on litter decomposition and microbial activity[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(9): 1902–1907.
- [62] Sinsabaugh R L, Moorhead D L, Xu X, et al. Plant, microbial and ecosystem carbon use efficiencies interact to stabilize microbial growth as a fraction of gross primary production[J]. *New Phytologist*, 2017, 214(4): 1518–1526.
- [63] Yuan Z Y, Jiao F, Shi X R, et al. Experimental and observational studies find contrasting responses of soil nutrients to climate change[J]. *eLife*, 2017, 6: e23255.
- [64] Martiny J B H, Martiny A C, Weihe C, et al. Microbial legacies alter decomposition in response to simulated global change[J]. *The ISME Journal*, 2017, 11(2): 490–499.
- [65] Allison S D, Lu Y, Weihe C, et al. Microbial abundance and composition influence litter decomposition response to environmental change[J]. *Ecology*, 2013, 94(3): 714–725.
- [66] Hu Z, Chen H Y H, Yue C, et al. Traits mediate drought effects on wood carbon fluxes[J]. *Global Change Biology*, 2020, 26(6): 3429–3442.
- [67] Lee M R, Oberle B, Olivas W, et al. Wood construction more strongly shapes deadwood microbial communities than spatial location over 5 years of decay[J]. *Environmental Microbiology*, 2020, 22(11): 4702–4717.
- [68] Xu X, Schimel J P, Thornton P E, et al. Substrate and environmental controls on microbial assimilation of soil organic carbon: a framework for Earth system models[J]. *Ecology Letters*, 2014, 17(5): 547–555.
- [69] Gillooly J F, Brown J H, West G B, et al. Effects of Size and Temperature on Metabolic Rate[J]. *Science*, 2001, 293: 2248–2251.
- [70] Brown J H, Gillooly J F, Allen A P, et al. Toward a metabolic theory of ecology[J]. *Ecology*, 2004, 85(7): 1771–1789.
- [71] Allen A P, Gillooly J F, Brown J H. Linking the global carbon cycle to individual metabolism[J]. *Functional Ecology*, 2005, 19(2): 202–213.
- [72] Hu Z, Michaletz S T, Johnson D J, et al. Traits drive global wood decomposition rates more than climate[J]. *Global Change Biology*, 2018, 24(11): 5259–5269.
- [73] 陈科屹, 张会儒, 张博, 等. 云冷杉天然次生林死木分布格局及空间关联性 [J]. *应用生态学报*, 2021, 32(8): 2745–2754.
- Chen K Y, Zhang H R, Zhang B, et al. Spatial distribution and associations of dead woods in natural spruce-fir secondary forests[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, 32(8): 2745–2754.
- [74] 刘世荣, 马姜明, 缪宁. 中国天然林保护、生态恢复与可持续发展的理论与技术 [J]. *生态学报*, 2015, 35(1): 212–218.
- Liu S R, Ma J M, Miao N. Achievements in natural forest protection, ecological restoration, and sustainable management in China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(1): 212–218.
- [75] 盛炜彤. 关于我国人工林长期生产力的保持 [J]. *林业科学研究*, 2018, 31(1): 14.
- Sheng W T. On the long-term productivity of plantation in our country[J]. *Scientific Research in Forestry*, 2018, 31(1): 14.
- [76] Huang Z, Wan X, He Z, et al. Soil microbial biomass, community composition and soil nitrogen cycling in relation to tree species in subtropical China[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 62: 68–75.
- [77] Huang Z, Chang S, Clinton P W, et al. Preface to the special issue for the 8th International Symposium on Forest Soils: linking soil processes to forest productivity and water protection under global change[J]. *Journal of Soils and Sediments*, 2017, 17: 2215–2217.
- [78] Yu Z, Liu S, Wang J, et al. Natural forests exhibit higher carbon sequestration and lower water consumption than planted forests in China[J]. *Global Change Biology*, 2019, 25(1): 68–77.
- [79] Šenħofa S, Jaunslaviete I, Šņepsts G, et al. Deadwood characteristics in mature and old-growth birch stands and their implications for carbon storage[J]. *Forests*, 2020, 11(5): 536.
- [80] 冯宗炜, 陈楚莹, 张家武, 等. 不同自然地带杉木林的生物生产力 [J]. *植物生态学与地植物学丛刊*, 1984(2): 93–100.
- Feng Z W, Chen C Y, Zhang J W, et al. Biological productivity of Chinese fir forests in different natural zones[J]. *Journal of Plant Ecology and Geobotany*, 1984(2): 93–100.
- [81] Zhang N, Bruelheide H, Li Y, et al. Community and neighbourhood tree species richness effects on fungal species in leaf litter[J]. *Fungal Ecology*, 2020, 47: 100961.
- [82] Huang Y, Chen Y, Castro-Izaguirre N, et al. Impacts of species richness on productivity in a large-scale subtropical forest experiment[J]. *Science*, 2018, 362: 80–83.
- [83] Zhu J, Hu H, Tao S, et al. Carbon stocks and changes of dead organic matter in China's forests[J]. *Nature Communications*, 2017, 8(1): 151.
- [84] Russell M B, Fraver S, Aakala T, et al. Quantifying carbon stores and decomposition in dead wood: a review[J]. *Forest Ecology and Management*, 2015, 350: 107–128.
- [85] 方精云, 黄耀, 朱江玲, 等. 森林生态系统碳收支及其影响机制 [J]. *中国基础科学·研究进展*, 2015, 17(3): 20–25.
- Fang J Y, Huang Y, Zhu J L, et al. Carbon budget of forest ecosystem and its influencing mechanism[J]. *Chinese Fundamental Science*, 2015, 17(3): 20–25.

(责任编辑 范娟
责任编委 赵秀海)