

DOI: 10.20103/j.stxb.202311162499

李林, 赵毅, 温智峰, 刘佳润, 魏识广, 周景钢, 冯嘉谊. 南亚热带常绿阔叶林地上碳储量空间分布特征及其影响因素. 生态学报, 2024, 44(11): 4687-4697.

Li L, Zhao Y, Wen Z F, Liu J R, Wei S G, Zhou J G, Feng J Y. Spatial distribution characteristics and influencing factors of carbon storage on a subtropical evergreen broad-leaved forest in South Asia. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(11): 4687-4697.

南亚热带常绿阔叶林地上碳储量空间分布特征及其影响因素

李 林¹, 赵 毅¹, 温智峰¹, 刘佳润¹, 魏识广^{2,3,*}, 周景钢^{4,5,6}, 冯嘉谊^{4,5,6}

1 桂林电子科技大学生命与环境科学学院, 桂林 541004

2 广西师范大学珍稀濒危动植物生态与环境保护教育部重点实验室, 桂林 541006

3 广西漓江流域景观资源保育与可持续利用重点实验室, 桂林 541006

4 中国科学院华南植物园, 广州 510650

5 华南国家植物园, 广州 510650

6 中国科学院退化生态系统植被恢复与管理重点实验室, 广州 510650

摘要:旨在探讨南亚热带常绿阔叶林地上碳储量空间分布特征及其影响因素, 为了解该区域森林的碳汇功能提供理论依据。通过对鼎湖山南亚热带常绿阔叶林 20 hm² 固定森林样地调查数据, 采用一元线性回归分析和主成分分析方法, 划分优势种和非优势种, 研究地上碳储量的空间分布和生物/非生物因素的影响, 获取了以下结果: (1) 优势种对鼎湖山南亚热带常绿阔叶林地上碳储量贡献更大 (1533.85 Mg, 74.72%), 尤其是大径级物种 (1389.68 Mg, 67.69%)。优势种地上碳储量 ($CV=0.635$) 的空间分布较非优势种 ($CV=0.690$) 更加均匀。(2) 物种多样性与优势种和总体地上碳储量负相关, 而非优势种正相关。(3) 群落总体、优势种和非优势种的地上碳储量均与结构多样性显著正相关。然而, 结构多样性对非优势种地上碳储量的影响程度高于优势种。(4) 群落中的土壤营养度、凹凸度与地上碳储量正相关。综上所述, 通过提升非优势种的物种多样性可以增加鼎湖山南亚热带常绿阔叶林地上碳储量。此外, 改善土壤营养条件也有助于提升南亚热带森林的碳汇功能。

关键词:地上碳储量; 南亚热带常绿阔叶林; 物种多样性; 结构多样性; 地形和土壤

Spatial distribution characteristics and influencing factors of carbon storage on a subtropical evergreen broad-leaved forest in South Asia

LI Lin¹, ZHAO Yi¹, WEN Zhifeng¹, LIU Jiarun¹, WEI Shiguang^{2,3,*}, ZHOU Jinggang^{4,5,6}, FENG Jiayi^{4,5,6}

1 School of Life and Environmental Sciences, Guilin University of Electronic Technology, Guilin 541004, China

2 Key Laboratory of Ecology of Rare and Endangered Species and Environmental Protection, Ministry of Education, Guangxi Normal University, Guilin 541006, China

3 Guangxi Key Laboratory of Landscape Resources Conservation and Sustainable Utilization in Lijiang River Basin, Guilin 541006, China

4 South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China

5 South China National Botanical Garden, Guangzhou 510650, China

6 Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China

Abstract: The aim of this study was to explore and discover the spatial distribution characteristics of forest aboveground

基金项目:国家自然科学基金 (32060305); 广西自然科学基金 (2022GXNSFAA035583)

收稿日期:2023-11-16; **网络出版日期:**2024-03-25

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: weishig@mails.ucas.ac.cn

carbon storage in the subtropical evergreen broad-leaved forest. This study also intended to carefully explore influencing factors that determine the aboveground carbon storage of subtropical evergreen broad-leaved forests. Furthermore, our study could also provide a theoretical basis for understanding the carbon sink function of subtropical evergreen broad-leaved forest in this region. The investigated forest data and environmental factors data of this study were from a 20-hectare forest fixed plot in the subtropical evergreen broadleaved forest in Dinghushan National Nature Reserve, which is located in Guangdong Province. By dividing the whole forest community into dominant and non-dominant species based on the relative abundance of species, this study focused on studying the spatial distribution of aboveground carbon storage in Dinghushan. Further examination of the influence pathway and effects of biotic and abiotic factors was conducted later. The data analysis methods include univariate linear regression analysis and principal component analysis (PCA). The obtained results were arranged in numerical order as follows: 1) Dominant species contributed considerably more forest aboveground carbon storage compared to non-dominant species in the subtropical evergreen broad-leaved forest in Dinghushan (1533.85 Mg, 74.72%). In addition, large-diameter species contributed a large number of forest aboveground carbon storage in this area (1389.68 Mg, 67.69%). The spatial distribution of aboveground carbon storage for dominant species ($CV = 0.635$) was more evenly distributed compared to non-dominant species ($CV = 0.690$) in the Dinghushan plot. 2) In the biotic factors, both dominant species and overall aboveground carbon storage showed a negative correlation with species diversity, while non-dominant species showed a positive correlation with species diversity. 3) Forest aboveground carbon storage of the whole community, dominant species, and non-dominant species were all significantly positively correlated with structural diversity. However, the impact of structural diversity on aboveground carbon storage of non-dominant species was higher than that of dominant species. 4) When it comes to abiotic factors, soil fertility, and topographic roughness were positively correlated with forest aboveground carbon storage in the subtropical evergreen broad-leaved forest of Dinghushan plot. In conclusion, we believe that increasing species diversity of non-dominant species can increase forest aboveground carbon storage in the subtropical evergreen broadleaved forest in the Dinghushan plot. Additionally, improving soil nutrient conditions can also help to enhance the carbon sequestration function of the subtropical evergreen broad-leaved forest and other types of forests.

Key Words: aboveground carbon storage; subtropical evergreen broad-leaved forest; species diversity; structural diversity; terrain and soil

森林碳储量既是森林历史固碳能力的体现,也是森林未来潜在固碳能力的表现^[1]。作为陆地上最大的碳库,评估森林碳储量和研究影响其分布的因素对全球碳循环具有重要意义^[2]。早在 20 世纪,国外就开始进行森林碳储量的评估工作,随后我国也陆续开展森林碳储量的评估并展开全球合作^[3]。

森林碳储量包括地上和地下两部分,其中,地上部分相对较易获取,是主要的碳储量评估对象。常见的森林碳储量评估计算方法主要有三种:一是直接对碳储量进行计算,包括生物量法、蓄积量法和生物量清单法等;二是通过测定森林 CO_2 通量再换算成碳储量来间接推算,主要包括涡旋相关法、涡度协方差法和驰豫涡旋积累法等;三是现代遥感技术的应用,包括模型模拟法和遥感估算法等。优化和创新这些森林碳储量估算方法固然重要,然而揭示各类生态因子对碳储量的影响进而为森林增汇更具有现实意义。

生物多样性作为影响森林地上碳储量分布的生物因子,与地形、土壤等非生物因子共同驱动着森林地上碳储量的空间分布变异。在生物多样性中,物种多样性衡量了物种数目或丰度,而结构多样性则反映了森林中树木个体及其属性之间的连接方式^[4]。这两者都对森林地上碳储量产生直接或间接影响^[5-6]。有研究认为结构多样性在森林地上碳储量的直接提升中居于主导地位^[6],而也有研究认为物种多样性的作用更大^[7],因为它更能促进生物量稳定性而间接提高碳储量^[8]。

此外,森林地上碳储量的空间分布还受到土壤、地形等非生物因素的影响。海拔、坡度和凹凸度等地形因素可以显著影响热带^[9]、亚热带^[6]和温带森林^[10]的碳储量积累。土壤肥力可以直接或间接驱动森林地上碳

储量的增加,但多样性在其中的中介效应不明确^[11-12]。因此,考虑不同气候带和林型之间碳储量分布差异时,需要综合探讨生物和非生物因子的影响。

大多数森林地上碳储量分布的研究都以群落中所有物种为对象^[13],忽略了优势种与非优势种的差异。优势种在森林群落中起主导作用,能影响到非优势种的分布;而非优势种的丰富度占主导地位^[14],需要细分比较二者碳储量分布的差异及其影响因素。鼎湖山自然保护区分布着全球同纬度罕见的亚热带地带性森林植被——常绿阔叶林,可以代表亚热带森林群落特点。本研究基于鼎湖山亚热带常绿阔叶林 20 hm² 固定样地的监测数据,以重要值将物种划分为优势种和非优势种^[14],估算各自的地上碳储量,细分研究群落优势种、非优势种和总体地上碳储量空间分布特征和差异,并揭示生物因子(物种和结构多样性)和非生物因子(地形和土壤因素)的影响,旨在回答以下问题:(1)群落中优势种、非优势种地上碳储量积累和空间分布的差异及谁起主导作用?(2)物种多样性、结构多样性与优势种、非优势种以及总体地上碳储量之间的关系如何?(3)地形和土壤因子对优势种、非优势种和总体地上碳储量空间分布有何影响?

1 研究区概况及数据来源

1.1 研究区概况

鼎湖山自然保护区(东经 112°30'39"—112°33'41",北纬 23°09'21"—23°11'30")地处亚热带,总面积约 1155 hm²,地形以丘陵为主,海拔 230—470 m。本研究选择其中典型的 20 hm² 亚热带常绿阔叶林大样地(图 1)。样地的建设和物种调查均按照美国 Smithsonian 研究院热带森林科学中心(The Center for Tropical Forest Science,CTFS)国际标准进行^[15]。

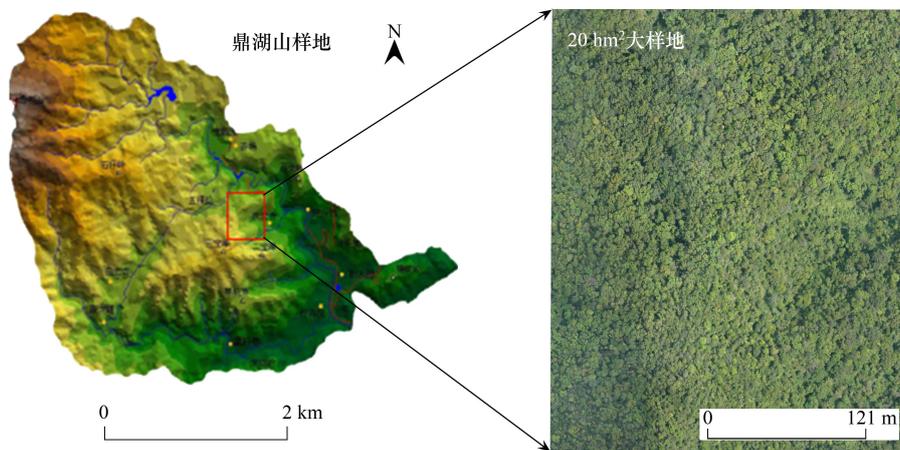


图 1 鼎湖山亚热带常绿阔叶林样地示意图

Fig.1 Schematic diagram of the subtropical evergreen broad-leaved forest plot in Dinghushan

1.2 数据来源及处理

数据源自 2015 年鼎湖山大型固定样地(DHS)野外调查数据。采用全站仪将 20 hm² 大样地划分为 500 个 20 m×20 m 的样方,野外调查以大样地的西南角为坐标原点,20 m×20 m 样方为树种编号单元,按顺序记录胸径(DBH)≥1 cm 的个体的树木种名、胸径、坐标等信息,并建立数据库。同时记录各 20 m×20 m 样方的海拔数据,并取土壤样品留作实验室分析。根据样地划分的 500 个 20 m×20 m 样方顶点的海拔实测值,通过 Arcgis 软件空间分析工具得到每个 20 m×20 m 样方的坡度和坡向。采用了 Wang 等的方法计算凹凸度^[16]。使用国标方法测定土壤指标。

2 研究方法

2.1 优势种与非优势种划分

通过公式(1)计算重要值^[17],选择物种重要值排名前十的物种作为群落中的优势种^[14],其余物种为非优势种。计算公式如下:

$$\text{重要值}(IV) = \frac{(RD + RF + RA)}{3} \quad (1)$$

式中, RD (Relative Density)为相对密度, RF (Relative Frequency)为相对频度, RA (Relative Advantage)为相对优势度。

2.2 地上碳储量估算

由于鼎湖山 2005—2020 年间的年均降水量 1864.48 mm,高于潮湿森林 1500 mm 的阈值,因此采用潮湿森林异速生长回归生物量模型^[13,18],通过物种胸径计算出样地中单株地上生物量。然后根据单株地上生物量值与平均含碳率估算单株地上碳储量^[19]。计算公式如下:

$$AGB = WD \times e^{[-1.499 + 2.148 \ln DBH + 0.207 (\ln DBH)^2 - 0.0281 (\ln DBH)^3]} \quad (2)$$

$$C = \frac{(0.46 \times AGB)}{1000} \quad (3)$$

式中, WD (Wood Density, g/cm^3)为某物种的木质密度; DBH (cm)为胸径; AGB (kg)为地上生物量; C (Mg)为地上碳储量。

2.3 多样性指数计算

物种多样性是生态系统功能强弱的体现,而结构多样性则可作为物种多样性的补充指标^[20]。本研究选择物种丰富度(S)、Shannon-Wiener 多样性指数(H)、Simpson 优势度指数(D)和 Pielou 均匀度指数(E)4 个物种多样性指数^[21]以及胸径标准偏差(standard deviation, SD)、胸径大小变异系数(coefficient of variation, CV)和胸径基尼系数(Gini coefficient, GC)3 个胸径结构多样性指数^[4]对群落的物种多样性和结构多样性进行表征。计算公式如下:

$$S = N \quad (4)$$

$$H = - \sum_{i=1}^S P_i \ln(P_i) \quad (5)$$

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2 \quad (6)$$

$$E = \frac{H}{\ln(S)} \quad (7)$$

式中, N 为样方中物种数量。任意两个个体为不同物种的概率 P 时, P_i 为各个物种 i 的相对多度。指数值越大表征群落的物种多样性越高。

$$SD = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (DBH_i - \overline{DBH})^2}{n - 1}} \quad (8)$$

$$CV = \frac{\sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (DBH_i - \overline{DBH})^2}{n - 1}}}{\overline{DBH}} \quad (9)$$

$$GC = \frac{\sum_{i=1}^n (2i - n - 1) BA_i}{\sum_{i=1}^n BA_i (n - 1)} \quad (10)$$

式中, n 为多度, DBH_i 为第 i 个植株的胸径, \overline{DBH} 为植株胸径的算术平均值, BA_i 为单株断面积。指数值越大表征群落的结构多样性越高。

2.4 非生物因素获取

(1) 地形因素

选取 4 个地形因素分别为: 海拔、坡度、坡向和凹凸度。根据单独地形因素划分单个生境条件(坡度: 陡峭和平缓, 坡向: 阳坡和阴坡, 海拔: 高海拔和低海拔, 凹凸度: 山脊和山谷)。

(2) 土壤因素

选取 10 个土壤因素指标: 土壤含水率(SMC)、密度(BD)、pH 值(pH)、有机碳(SOC)、速效钾(AK)、全钾(TK)、速效磷(AP)、全磷(TP)、速效氮(AN)、全氮(TN)。首先对土壤因素进行 z-score 归一化处理使其标准化, 然后使用主成分分析(Principal Component Analysis, PCA)进行降维处理。

2.5 地上碳储量与生态因子关系检验

首先将森林地上碳储量划分为优势种、非优势种以及整体三类, 接着通过一元线性回归分析拟合各类地上碳储量与物种多样性和结构多样性关系, 再利用 Pearson 相关性分析进行显著性检验, 统计显著性水平设为 $P < 0.05$ 。采用 Pearson 相关性和均值显著差异性检验对各类地形因子与地上碳储量的关系进行检验, 统计显著性水平设为 $P < 0.05$ 。然后利用主成分分析(PCA)探析土壤各因子对整体森林碳储量的贡献。最后将各类土壤因素进行降维, 统称为土壤营养度, 用一元线性回归分析检验土壤营养度与三类地上碳储量的关系。各项统计和检验均在 R 4.2.1 中进行编程实现。使用 Origin 2021 软件进行绘图。

3 结果与分析

3.1 优势种和非优势种地上碳储量积累和空间分布

群落中优势种信息详见表 1。样地中 10 个优势种的总个体数为 50192 株, 占总个体数的 62.01%, 占总重要值的 53.32%。优势种的地上碳储量为 1533.85 Mg, 占总体地上碳储量的 74.72%。非优势种共 167 个, 总个体数为 30745 株, 占总个体数的 37.99%, 占总重要值的 46.68%。非优势种的地上碳储量为 519.06 Mg, 占总体地上碳储量的 25.28%。

表 1 鼎湖山样地重要值排名前十优势种的具体信息

Table 1 Information on the top ten dominant species in the important value ranking of Dinghushan plot

物种名 Species	重要值 Important value	个体数 Number of individuals	平均胸径 Average DBH/cm	地上碳储量 Aboveground carbon storage/Mg
锥栗 <i>Castanopsis chinensis</i>	13.82	1968	30.87	870.38
香楠 <i>Aidia canthioides</i>	11.20	22033	2.47	25.88
黄杞 <i>Engelhardtia roxburghiana</i>	4.92	648	29.84	289.75
黄果厚壳桂 <i>Cryptocarya concinna</i>	4.41	7562	1.87	4.31
红枝蒲桃 <i>Syzygium rehderianum</i>	3.91	4718	5.12	41.59
厚壳桂 <i>Cryptocarya chinensis</i>	3.49	2275	8.56	69.27
柏拉木 <i>Blastus cochinchinensis</i>	3.27	5464	1.83	1.56
木荷 <i>Schima superba</i>	3.17	642	24.47	152.86
肖蒲桃 <i>Syzygium acuminatissimum</i>	2.63	1428	10.06	76.51
罗伞树 <i>Ardisia quinquegona</i>	2.50	3454	2.20	1.75

DBH: 胸径 Diameter at breast height

优势种中, 锥栗(*Castanopsis chinensis*)、黄杞(*Engelhardtia roxburghiana*)、木荷(*Schima superba*)和肖蒲桃(*Syzygium acuminatissimum*)为大径级物种(平均胸径大于 10 cm), 物种个体数相对较少, 贡献了优势种碳储量的 90.59%, 总体地上碳储量的 67.69%。香楠(*Aidia canthioides*)、黄果厚壳桂(*Cryptocarya concinna*)、红枝

蒲桃 (*Syzygium rehderianum*)、厚壳桂 (*Cryptocarya chinensis*)、柏拉木 (*Blastus cochinchinensis*) 和罗伞树 (*Ardisia quinquegona*) 为高多度物种 (多度大于 2000), 胸径相对较小, 贡献了优势种碳储量的 9.41%, 总体地上碳储量的 7.03%。

优势种和非优势种地上碳储量在样地中的空间分布存在差异 (图 2)。优势种地上碳储量主要分布在样地东北和东南区域, 非优势种地上碳储量主要分布在样地西南区域。优势种地上碳储量分布相较非优势种更加均匀, 空间分布变异系数优势种地上碳储量 ($CV=0.635$) 小于非优势种 ($CV=0.690$)。

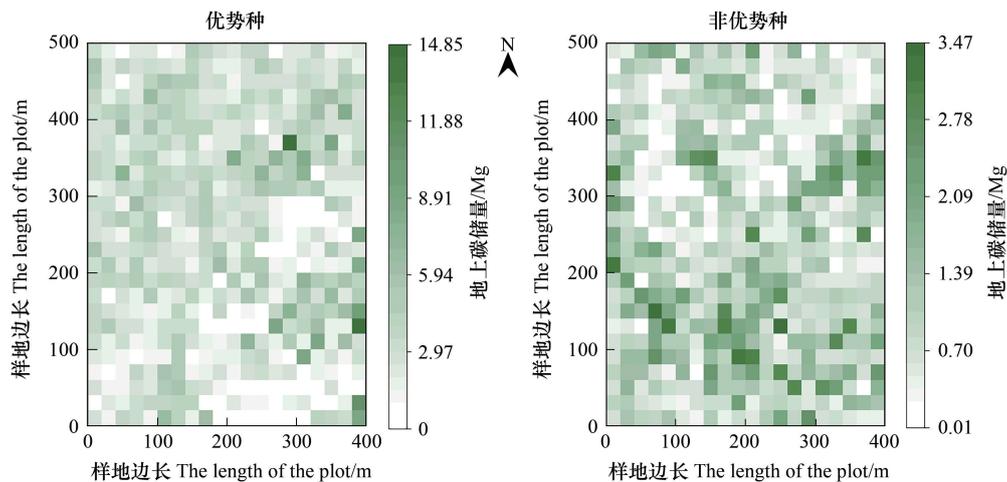


图 2 鼎湖山亚热带常绿阔叶林优势种与非优势种的地上碳储量在样地中的分布

Fig.2 The distribution of aboveground carbon storage of dominant species and non-dominant species in a subtropical evergreen broad-leaved forest in South Asia of Dinghushan plot

3.2 物种多样性和结构多样性与地上碳储量空间分布的作用关系

群落中 500 个 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ 基本样方的物种多样性与优势种、非优势种和总体地上碳储量的相关性分析表明: 优势种地上碳储量与 Shannon-Wiener 多样性指数负相关但不显著 ($P>0.05$), 与 Simpson 多样性指数和 Pielou 均匀度指数极显著负相关 ($P<0.01$), 与物种丰富度极显著正相关 ($P<0.01$) (表 2)。非优势种地上碳储量与 Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 多样性指数和物种丰富度极显著正相关 ($P<0.01$), 与 Pielou 均匀度指数正相关但不显著 ($P>0.05$) (表 2)。群落总体地上碳储量与 Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 多样性指数和 Pielou 均匀度指数均极显著负相关 ($P<0.01$), 与物种丰富度正相关但不显著 ($P>0.05$) (表 2)。优势种、非优势种和总体地上碳储量与结构多样性的标准偏差、变异系数和基尼系数均极显著正相关 (表 2)。

3.3 地形和土壤因素对优势种、非优势种和总体地上碳储量空间分布的影响

检验各类地形因素与优势种、非优势种和总体地上碳储量分布的相关性发现 (表 3): 坡度与坡向与优势种、非优势种和总体地上碳储量负相关但不显著。即表现在坡度越高、坡向越朝南, 总体地上碳储量越低; 海拔与优势种地上碳储量显著负相关, 与非优势种地上碳储量极显著正相关, 与总体地上碳储量的相关性不显著; 凹凸度与优势种地上碳储量极显著正相关, 与非优势种地上碳储量相关性不显著, 与总体地上碳储量极显著正相关。即凹凸度越大, 优势种地上碳储量越高, 非优势种地上碳储量不相关, 总体地上碳储量越高。

各类地上碳储量的平均数差异性检验显示 (表 3): 陡峭和平缓区域的优势种、非优势种和总体地上碳储量分布差异不显著; 阳坡和阴坡的优势种、非优势种和二者总体地上碳储量分布差异也不显著; 高海拔和低海拔区域的优势种地上碳储量分布差异显著, 非优势种地上碳储量分布差异显著; 总体地上碳储量分布差异不显著; 山脊和山谷的优势种和总体地上碳储量分布差异极显著, 非优势种地上碳储量分布差异不显著。

表 2 群落中优势种、非优势种和总体地上碳储量与两类多样性的一元线性回归相关性及其显著性检验结果

Table 2 The univariate linear regression correlation and significance test results of dominant species, non-dominant species, and overall aboveground carbon storage in a community with two types of diversity

地上碳储量类型 Types of aboveground carbon storage	物种多样性 Species diversity				结构多样性 Structural diversity		
	Shannon- Wiener 指数 Shannon- Wiener index	Simpson 指数 Simpson index	Pielou 指数 Pielou index	物种丰富 度指数 Species richness index	胸径标 准偏差 Standard deviation	胸径变 异系数 Coefficient of variation	胸径基 尼系数 Gini coefficient
优势种地上碳储量 Aboveground carbon storage of dominant species	$R^2 = 0.003$ Pearson $r = -0.053$	$R^2 = 0.017$ Pearson $r = -0.132^{**}$	$R^2 = 0.042$ Pearson $r = -0.206^{***}$	$R^2 = 0.076$ Pearson $r = 0.276^{***}$	$R^2 = 0.587$ Pearson $r = 0.765^{***}$	$R^2 = 0.138$ Pearson $r = 0.371^{***}$	$R^2 = 0.215$ Pearson $r = 0.464^{***}$
非优势种地上碳储量 Aboveground carbon storage of non- dominant species	$R^2 = 0.048$ Pearson $r = 0.219^{***}$	$R^2 = 0.017$ Pearson $r = 0.164^{***}$	$R^2 = 0.0002$ Pearson $r = 0.013$	$R^2 = 0.091$ Pearson $r = 0.302^{***}$	$R^2 = 0.587$ Pearson $r = 0.766^{***}$	$R^2 = 0.171$ Pearson $r = 0.414^{***}$	$R^2 = 0.242$ Pearson $r = 0.492^{***}$
总体地上碳储量 Overall aboveground carbon storage	$R^2 = 0.041$ Pearson $r = -0.203^{***}$	$R^2 = 0.057$ Pearson $r = -0.238^{***}$	$R^2 = 0.075$ Pearson $r = -0.273^{***}$	$R^2 = 0.002$ Pearson $r = 0.048$	$R^2 = 0.634$ Pearson $r = 0.796^{***}$	$R^2 = 0.302$ Pearson $r = 0.550^{***}$	$R^2 = 0.380$ Pearson $r = 0.616^{***}$

显著性水平: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$; R^2 为拟合相关系数, 表示一个变量能够被另一个变量解释的比例; Pearson r 为皮尔逊相关系数, 表示两个变量之间线性相关程度; > 0 正相关, $= 0$ 不相关, < 0 负相关

表 3 各类地形因素与优势种、非优势种和总体地上碳储量的统计关系

Table 3 Statistical relationship between terrain factors and aboveground carbon storage of dominant species, non-dominant species and all species

地上碳储量类型 Types of aboveground carbon storage	Pearson 相关性系数 Pearson correlation coefficient				均值显著性差异性检验 Mean significance difference test			
	坡度 Slope	坡向 Slope orientation	海拔 Altitude	凹凸度 Roughness	坡度 Slope	坡向 Slope orientation	海拔 Altitude	凹凸度 Roughness
优势种地上碳储量 Aboveground carbon storage of dominant species	-0.035	-0.014	-0.099*	0.215***	0.104	0.769	0.032*	0.000***
非优势种地上碳储量 Aboveground carbon storage of non-dominant species	-0.028	-0.061	0.130***	0.072	0.994	0.197	0.001***	0.423
总体地上碳储量 Overall aboveground carbon storage	-0.046	-0.037	-0.052	0.244***	0.101	0.437	0.369	0.000***

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$

将各类土壤因素综合进行降维处理, 统称为土壤营养度, 即土壤各种基本性质的综合表现, 数值越大, 土壤肥力和养分含量越高。主成分分析结果为(图 3): 土壤因素第一主轴、第二主轴元素的解释率之和为 0.75。优势种地上碳储量与土壤营养度极显著正相关 ($P < 0.01$); 非优势种地上碳储量与土壤营养度极显著负相关 ($P < 0.01$); 总体地上碳储量与土壤营养度极显著正相关(图 4)。

4 讨论

4.1 优势种与非优势种地上碳储量及其分布

优势种指群落中竞争力强、对环境资源利用较好的物种, 以数量或者径级优势维持其优势地位, 在生长和代谢方式上较非优势种更占优势, 能够占据群落中的有利生态位, 有利于生物量和碳储量积累^[22]。特别是大径级优势种作为群落中的建群种, 在群落演替的后期成为冠层种, 可以决定群落结构和微环境, 有利于自身生长和碳积累; 而高多度优势种在群落中聚集分布^[14], 个体间竞争激烈, 碳储量相对较少。鼎湖山南亚热带常

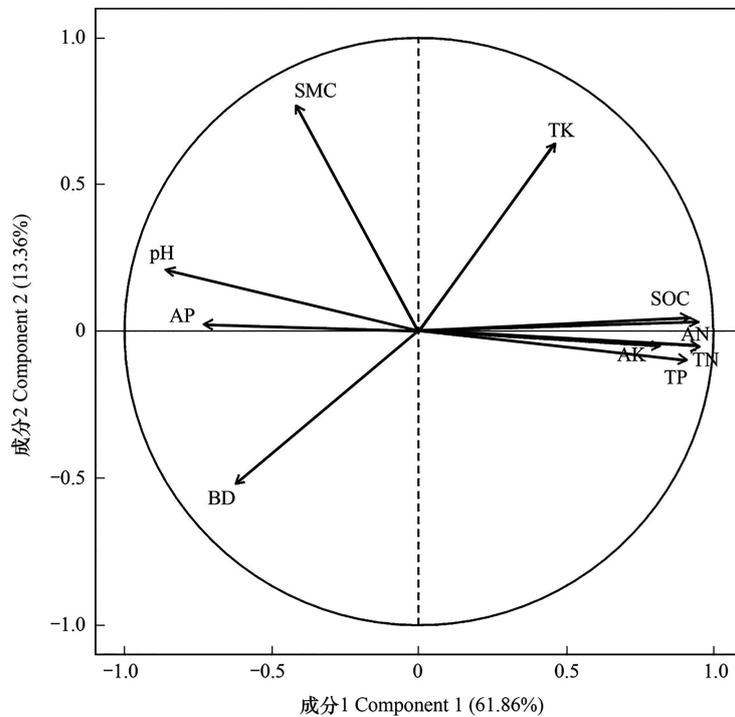


图3 土壤因素对地上碳储量分布影响主成分分析结果

Fig.3 The principal component analysis results of the influence of soil factors on the distribution of aboveground carbon storage

SMC:土壤含水率 Soil moisture content;BD:土壤容重 Soil bulk density;SOC:有机碳 Soil organic carbon;AK:速效钾 Available potassium;TK:全钾 Total potassium;AP:速效磷 Available phosphorus;TP:全磷 Total phosphorus;AN:速效氮 Available nitrogen;TN:全氮 Total nitrogen

绿阔叶林群落中优势种的地上碳储量显著大于非优势种(图2),大径级优势种在维持碳汇功能中具有比高多度优势种更加重要的作用,因而对它们的保护和管理至关重要。

优势种和非优势种地上碳储量的空间分布差异源自个体分布特征及其所处的生境条件差异^[23]。优势种通常占据顶级生态位,以广布种居多,个体地上碳储量分布也更均匀。非优势种通常处于次级生态位,受到其他环境因素的限制影响,无法高效积累碳储量。鼎湖山亚热带常绿阔叶林优势种地上碳储量分布较非优势种更为均匀(图2)。由物种空间分布异质性导致的优势种和非优势种地上碳储量空间分布的互补性^[14],能够提高物种对资源的利用效率,进而能整体提高森林地上碳储量^[24]。

4.2 物种和结构多样性与地上碳储量空间分布的影响

物种多样性会影响森林生态位分化和群落结构,进而对地上碳储量的空间分布产生影响^[25],但影响类型尚存在争论^[6]。有研究支持物种多样性促进森林地上碳储量积累^[19],也有二者负相关、驼峰关系^[26]和不相关的报道^[27]。鼎湖山亚热带常绿阔叶林群落处于演替近顶级阶段,结构稳定,其物种多样性与群落整体和优势种地上碳储量分布均负相关,而非优势种地上碳储量正相关。总体而言,鼎湖山森林地上碳储量受优势种的影响较大。

森林群落结构多样性对其生产力和碳储量存在重要影响^[6,28,29]。结构多样性越高,处于不同空间的物种可以更好地利用光资源^[30],从而促进生物量碳储量的积累。此外,森林的结构稳定性与生物量正相关,因此森林生态系统稳定性越强,地上碳储量越高^[31]。结构多样性对鼎湖山亚热带常绿阔叶林优势种和非优势种地上碳储量均有促进作用,但对非优势种的影响高于优势种。可能是非优势种竞争力弱于优势种,需要多样化的生态位保障更多的资源利用方式,因此非优势种碳储量分布对结构多样性的依赖高于优势种。

4.3 地形和土壤因素对地上碳储量空间分布的影响

群落中地形因素和土壤养分分布具有稳定性,对群落功能、物种分布和碳汇功能起到关键作用^[32]。地形

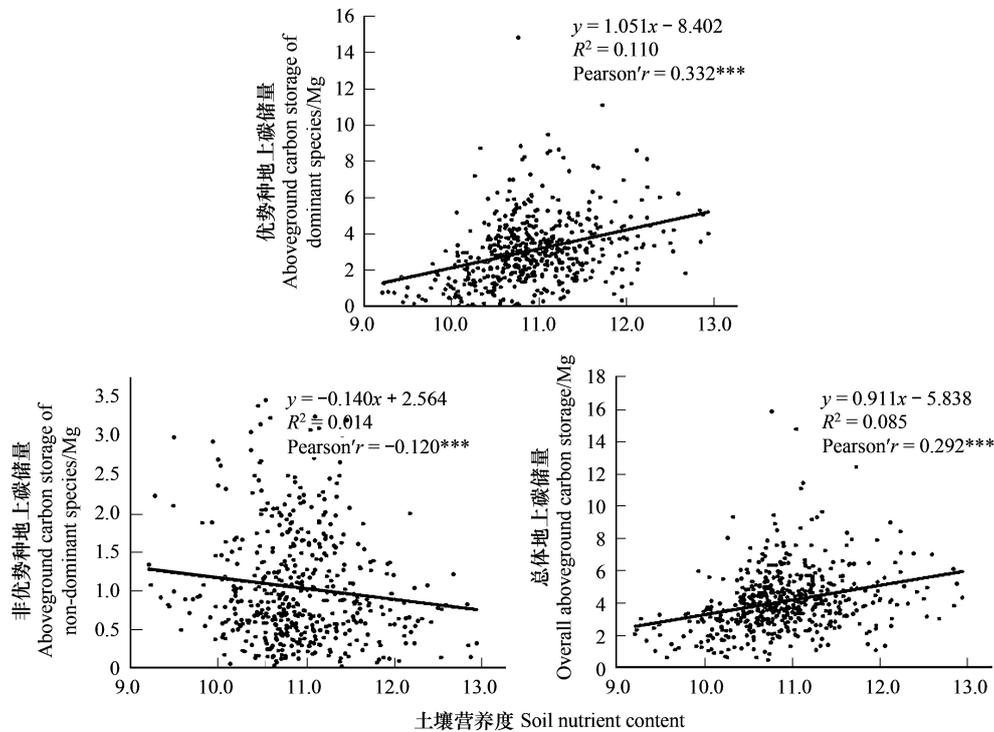


图4 土壤营养度对鼎湖山南亚热带常绿阔叶林优势种、非优势种和总体地上碳储量空间分布的影响

Fig.4 The influence of soil nutrient content on the spatial distribution of dominant species, non-dominant species, and overall aboveground carbon storage of subtropical evergreen broad-leaved forest plot in Dinghushan

可以通过决定群落中小生境上的土壤养分、含水量和光照条件等影响到森林的群落结构、物种组成、生物量和碳储量积累^[32]。海拔对地上碳储量的影响具有复杂性,显著负影响^[33],正影响^[34]和影响不显著^[25]的报道均有。海拔对鼎湖山南亚热带常绿阔叶林优势种和非优势种地上碳储量影响显著,表现出了“促非抑优”的特点。凹凸度同样是影响森林地上碳储量的重要地形因素^[35]。山脊区域光照面积与时长高于山谷区域,所以凹凸度对地上碳储量的影响反映的是物种对光照的利用程度,从而表现出森林地上碳储量分布的差异^[35]。前期研究也发现光照是影响鼎湖山南亚热带常绿阔叶林群落垂直结构的限制因子^[36]。本文检验出凹凸度与总体地上碳储量空间分布极显著正相关。细分优势种和非优势种,发现凹凸度与优势种地上碳储量空间分布极显著正相关,而非优势种的相关性不显著。可能是大径级优势种为冠层种,且主要分布在光照较强的山脊区域,促进了地上碳储量的积累。

土壤的理化性质和养分含量也影响到森林地上碳储量的积累和分布^[32]。在热带和亚热带森林中,土壤养分是限制植株生长的主要因素。土壤养分含量高可以提高物种的径级和密度,从而提升森林碳储量^[37]。也有研究发现增加土壤养分会加速森林周转速率,导致碳储量的降低^[38]。鼎湖山南亚热带常绿阔叶林中,土壤营养度与优势种地上碳储量极显著正相关,与非优势种极显著负相关,可能是土壤养分的增加提高了优势种的密度和径级,促进了地上碳储量的积累。森林物种多样性也可能会导致土壤理化性质的变化进而间接影响到碳储量。

5 结论

鼎湖山南亚热带常绿阔叶林中优势种在维持碳汇功能中具有主导作用(1533.85 Mg, 74.72%)。阔叶林群落地上碳储量的积累主要靠大径级优势种(1389.68 Mg, 67.69%),而非高多度优势种(144.33 Mg, 7.03%)。优势种与非优势种地上碳储量空间分布具有差异性,优势种地上碳储量($CV=0.635$)的空间分布较非优势种

($CV=0.690$)更加均匀。物种多样性与优势种地上碳储量空间分布显著负相关,与非优势种显著正相关。结构多样性与优势种、非优势种和总体地上碳储量均显著正相关,但对非优势种的影响程度高于优势种。地形因素中,凹凸度与总体地上碳储量极显著正相关。土壤营养度与总体地上碳储量极显著正相关。

致谢:感谢中国科学院植物园叶万辉研究员和练琚愉博士对本研究提供的帮助和支持。

参考文献 (References):

- [1] Watson J E M, Evans T, Venter O, Williams B, Tulloch A, Stewart C, Thompson I, Ray J C, Murray K, Salazar A, McAlpine C, Potapov P, Walston J, Robinson J G, Painter M, Wilkie D, Filardi C, Laurance W F, Houghton R A, Maxwell S, Grantham H, Samper C, Wang S, Laestadius L, Runting R K, Silva-Chávez G A, Ervin J, Lindenmayer D. The exceptional value of intact forest ecosystems. *Nature Ecology & Evolution*, 2018, 2: 599-610.
- [2] 张煜星, 王雪军, 蒲莹, 张建波. 1949—2018 年中国森林资源碳储量变化研究. *北京林业大学学报*, 2021, 43(5): 1-14.
- [3] Fang J, Chen A, Peng C, Zhao S, Ci L. Changes in forest biomass carbon storage in China between 1949 and 1998. *Science*, 2001, 292(5525): 2320-2322.
- [4] 赵中华, 惠刚盈. 林分结构多样性研究进展. *林业科学*, 2020, 56(9): 143-152.
- [5] Xu S, Eisenhauer N, Ferlian O, Zhang J L, Zhou G Y, Lu X K, Liu C S, Zhang D Q. Species richness promotes ecosystem carbon storage: evidence from biodiversity-ecosystem functioning experiments. *Proceedings Biological Sciences*, 2020, 287(1939): 20202063.
- [6] Ali A, Yan E R, Chen H Y H, Chang S X, Zhao Y T, Yang X D, Xu M S. Stand structural diversity rather than species diversity enhances aboveground carbon storage in secondary subtropical forests in Eastern China. *Biogeosciences*, 2016, 13(16): 4627-4635.
- [7] Silva Pedro M, Rammer W, Seidl R. Tree species diversity mitigates disturbance impacts on the forest carbon cycle. *Oecologia*, 2015, 177(3): 619-630.
- [8] Wu A C, Zhou G Y, He H L, Hautier Y, Tang X L, Liu J X, Zhang Q M, Wang S L, Wang A Z, Lin L X, Zhang Y P, Xie Z Q, Chang R Y. Tree diversity depending on environmental gradients promotes biomass stability via species asynchrony in China's forest ecosystems. *Ecological Indicators*, 2022, 140: 109021.
- [9] Vincent J B, Turner B L, Alok C, Novotny V, Weiblen G D, Whitfield T J S. Tropical forest dynamics in unstable terrain: a case study from New Guinea. *Journal of Tropical Ecology*, 2018, 34(3): 157-175.
- [10] Thom D, Keeton W S. Stand structure drives disparities in carbon storage in northern hardwood-conifer forests. *Forest Ecology and Management*, 2019, 442: 10-20.
- [11] van der Sande M, Arets E, Peña-Claros M, Hoosbeek M, Cáceres-Siani Y, Van der Hout P, Poorter L. Soil fertility and species traits, but not diversity, drive productivity and biomass stocks in a Guyanese tropical rainforest. *Functional Ecology*, 2018, 32(2): 461-474.
- [12] Ali A, Lin S L, He J K, Kong F M, Yu J H, Jiang H S. Climate and soils determine aboveground biomass indirectly via species diversity and stand structural complexity in tropical forests. *Forest Ecology and Management*, 2019, 432: 823-831.
- [13] Shen Y, Yu S X, Lian J Y, Shen H, Cao H L, Lu H P, Ye W H. Tree aboveground carbon storage correlates with environmental gradients and functional diversity in a tropical forest. *Scientific Reports*, 2016, 6: 25304.
- [14] 李林, 魏识广, 叶万辉, 练琚愉, 温智峰, 周景钢. 南亚热带常绿阔叶林优势种组的空间分布格局及组间关联. *林业科学*, 2022, 58(9): 16-24.
- [15] Condit R. *Tropical Forest Census Plots Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison with Other Plots*. New York: Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 1998: 15-17.
- [16] Wang Z G, Ye W H, Cao H L, Huang Z L, Lian J Y, Li L, Wei S G, Sun I F. Species-topography association in a species-rich subtropical forest of China. *Basic and Applied Ecology*, 2009, 10(7): 648-655.
- [17] 方精云, 王襄平, 沈泽昊, 唐志尧, 贺金生, 于丹, 江源, 王志恒, 郑成洋, 朱江玲, 郭兆迪. 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范. *生物多样性*, 2009, 17(6): 533-548.
- [18] Chave J, Andalo C, Brown S, Cairns M A, Chambers J Q, Eamus D, Fölster H, Fromard F, Higuchi N, Kira T, Lescure J P, Nelson B W, Ogawa H, Puig H, Riéra B, Yamakura T. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 2005, 145(1): 87-99.
- [19] Ruiz-Jaen M C, Potvin C. Can we predict carbon stocks in tropical ecosystems from tree diversity? Comparing species and functional diversity in a plantation and a natural forest. *The New Phytologist*, 2011, 189(4): 978-987.

- [20] Storch F, Boch S, Gossner M M, Feldhaar H, Ammer C, Schall P, Polle A, Kroiher F, Müller J, Bauhus J. Linking structure and species richness to support forest biodiversity monitoring at large scales. *Annals of Forest Science*, 2023, 80(1): 3.
- [21] 马克平, 刘玉明. 生物群落多样性的测度方法 I α 多样性的测度方法(下). *生物多样性*, 1994, 2(4): 231-239.
- [22] Zhang H, Wang L. Species diversity and carbon sequestration oxygen release capacity of dominant communities in the Hancang River Basin, China. *Sustainability*, 2022, 14(9): 5405.
- [23] Martínez-Camilo R, Gallardo-Cruz J A, Solórzano J V, Peralta-Carreta C, Jiménez-López D A, Castillo-Acosta O, Sánchez-González M, Meave J A. An assessment of the spatial variability of tropical swamp forest along a 300 km long transect in the usumacinta river basin, *Mexico*. *Forests*, 2020, 11(12): 1238.
- [24] Xu Y Z, Chen H Y H, Xiao Z Q, Wan D, Liu F, Guo Y L, Qiao X J, Jiang M X. Species richness promotes productivity through tree crown spatial complementarity in a species-rich natural forest. *Forests*, 2022, 13(10): 1604.
- [25] 朱杰, 吴安驰, 邹顺, 熊鑫, 刘世忠, 褚国伟, 张倩媚, 刘菊秀, 唐旭利, 闫俊华, 张德强, 周国逸. 南亚热带常绿阔叶林树木多样性与生物量和生产力的关联及其影响因素. *生物多样性*, 2021, 29(11): 1435-1446.
- [26] Grace J B, Anderson T M, Seabloom E W, Borer E T, Adler P B, Harpole W S, Hautier Y, Hillebrand H, Lind E M, Pärtel M, Bakker J D, Buckley Y M, Crawley M J, Damschen E I, Davies K F, Fay P A, Firn J, Gruner D S, Hector A, Knops J M H, MacDougall A S, Melbourne B A, Morgan J W, Orrock J L, Prober S M, Smith M D. Integrative modelling reveals mechanisms linking productivity and plant species richness. *Nature*, 2016, 529: 390-393.
- [27] Fotis A, Murphy S, Ricart R, Krishnadas M, Whitacre J, John W, Queenborough S, Comita L. Aboveground biomass is driven by mass-ratio effects and stand structural attributes in a temperate deciduous forest. *Journal of Ecology*, 2017, 106(2): 561-571.
- [28] Ali A, Mattsson E. Disentangling the effects of species diversity, and intraspecific and interspecific tree size variation on aboveground biomass in dry zone homegarden agroforestry systems. *Science of the Total Environment*, 2017, 598: 38-48.
- [29] Yachi S, Loreau M. Does complementary resource use enhance ecosystem functioning? A model of light competition in plant communities. *Ecology Letters*, 2007, 10(1): 54-62.
- [30] 郭彩云, 张雷, 高孝威, 苏艳龙, 李琳, 王晓江, 杨九艳. 内蒙古大青山 4 种典型植被类型生态系统服务权衡与协同. *生态环境学报*, 2021, 30(10): 1999-2009.
- [31] 徐耀粘, 江明喜. 森林碳库特征及驱动因子分析研究进展. *生态学报*, 2015, 35(3): 926-933.
- [32] Wen Z, Jiang Z Y, Zheng H, Ouyang Z Y. Tropical forest strata shifts in plant structural diversity-aboveground carbon relationships along altitudinal gradients. *Science of the Total Environment*, 2022, 838: 155907.
- [33] 兰秀, 杜虎, 宋同清, 曾馥平, 彭晚霞, 刘永贤, 范稚莲, 张家涌. 广西主要森林植被碳储量及其影响因素. *生态学报*, 2019, 39(6): 2043-2053.
- [34] McEwan R W, Lin Y C, Sun I F, Hsieh C F, Su S H, Chang L W, Song G Z M, Wang H H, Hwong J L, Lin K C, Yang K C, Chiang J M. Topographic and biotic regulation of aboveground carbon storage in subtropical broad-leaved forests of Taiwan. *Forest Ecology and Management*, 2011, 262(9): 1817-1825.
- [35] 桂旭君, 练璐瑜, 张入匀, 李艳朋, 沈浩, 倪云龙, 叶万辉. 鼎湖山亚热带常绿阔叶林群落垂直结构及其物种多样性特征. *生物多样性*, 2019, 27(6): 619-629.
- [36] Toledo M, Poorter L, Peña-Claros M, Alarcón A, Balcázar J, Leño C, Licona J C, Llanque O, Vroomans V, Zuidema P, Bongers F. Climate is a stronger driver of tree and forest growth rates than soil and disturbance. *Journal of Ecology*, 2011, 99(1): 254-264.
- [37] Paoli G D, Curran L M, Slik J W F. Soil nutrients affect spatial patterns of aboveground biomass and emergent tree density in southwestern Borneo. *Oecologia*, 2008, 155(2): 287-299.
- [38] Su F L, Xu S, Sayer E J, Chen W B, Du Y, Lu X K. Distinct storage mechanisms of soil organic carbon in coniferous forest and evergreen broadleaf forest in tropical China. *Journal of Environmental Management*, 2021, 295: 113142.