DOI:10.13961/j.cnki.stbctb.2014.01.001

不同菌根类型森林净初级生产力对降水的响应

石兆勇[1,2]，张 凯[1]，苗艳芳[1]，王发园[1]

(1. 河南科技大学 农学院，河南 洛阳 471003；2. 北京大学 地表过程分析与模拟教育部重点实验室，北京 100871)

摘 要：基于全球森林数据库，建立了包括全球森林的菌根类型、净初级生产力(NPP)和年平均降水量等指标的新数据库，分析了 6 种菌根类型森林的各组分 NPP 对年平均降水量变化的响应。结果表明，在所有菌根类型的森林中，森林总 NPP、地上 NPP 和树叶 NPP 都随年平均降水量的升高呈现上升的趋势；地下 NPP、树木主干 NPP 以及细根和粗根 NPP 则因菌根类型的不同，对年平均降水量的增加呈现出降低或升高的趋势。从全球森林总 NPP 随年平均降水量变化的响应程度来看，年平均降水量对丛枝菌根＋外生菌根类型森林总 NPP 变异的解释率最高，为 31.79%；而对外生菌根＋内外生菌根类型森林的解释率则最低，仅为 4.85%。可见，菌根影响着森林 NPP 对降水量变化的响应程度，表明菌根类型是预测降水变化对森林 NPP 影响的重要指标。

关键词：年降水量；森林；菌根类型；净初级生产力(NPP)；响应

文献标识码：A **文章编号**：1000-288X(2014)01-0014-06 **中图分类号**：Q948

Responses of Net Primary Productivity to Precipitation in Forests Dominated by Different Mycorrhizal Types

SHI Zhao-yong[1,2], ZHANG Kai[1], MIAO Yan-fang[1], WANG Fa-yuan[1]

(1. *College of Agriculture, He'nan University of Science and Technology, Luoyang, He'nan* 471003, *China*; 2. *Laboratory of Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Peking University, Beijing* 100871, *China*)

Abstract: A new database was established, including the indexes such as different mycorrhizal types, net primary production(NPP) and average annual precipitation(MAP) of forests, based on the global forest database. The new database was used to study the responses of NPP of the forests to MAP change. Of all forests dominated by six different mycorrhizal types, the total NPP, aboveground NPP and tree leaf NPP increased with increasing MAP. However, the belowground NPP, stem NPP, and fine and coarse NPP presented a trend of either increase or decrease with the enhancement of MAP in the forests. As far as the responses of forest total NPP to MAP change concerned, the highest explanation(31.79%) of MAP change to the variation of total NPP was observed in the forest dominated by arbuscular mycorrhiza＋ecto-mycorrhiza type. Contrarily, the MAP change only explained the 4.85% of the variation of total NPP in the forest dominated by ecto-mycorrhiza＋ectendomycorrhiza type, which was the lowest explanation in all the six forests. We conclude that different mycorrhizas affect the extent of response of forest NPP to MAP change. Mycorrhizal type is an important index for accurate prediction of future change of forest NPP with change of precipitation.

Keywords: mean annual precipitation; forest; mycorrhizal type; net primary productivity(NPP); response

净初级生产力(net primary productivity, NPP)，又称作净第一性生产力，是指绿色植物在单位面积和时间内所积累的有机物数量，即指植物用于生长、发育和繁殖的能量值，也是生态系统中其他生物成员生存和繁衍的物质基础。NPP 作为碳循环过程中生物固碳的第一步，不仅反映了植物固定和转化光合产物的效率，并决定了可供异养生物利用的物质和能量，同时，在应对全球气候变化方面起着十分重要的作用，因此，它一直都是研究者们关注的重要科学问题[1-3]。森林作为陆地植被的主体，净生产力约占

收稿日期：2013-01-19 **修回日期**：2013-05-05

资助项目：国家自然科学基金项目“我国东部主要森林植被类型土壤呼吸的地理分异及其机制”(40971150)；北京大学地表过程分析与模拟教育部重点实验室开放基金项目“菌根对森林土壤呼吸的贡献及其机制”(20120104)；河南科技大学创新能力培育基金“秦岭伏牛山 AM 真菌多样性及其与植物多样性的关系”(2009CZ0006)

作者简介：石兆勇(1975—)，男(汉族)，山东省章丘市人，博士，副教授，主要研究方向为土壤生态与全球变化。E-mail：shizy1116@126.com。

整个陆地生态系统的 70%[4]。森林 NPP 是评估森林固碳能力和碳收支的重要参数[5],因此,在全球气候变化的背景下,关于森林 NPP 已成为研究的热点[6-7],并取得了长足的发展与丰硕的研究成果[2,8-9]。降水量作为重要的环境因子,在全球气候变化条件下,对 NPP 具有重要的影响。Zhao 等[3]的研究表明,干旱限制了 2000—2009 年地球生态系统 NPP 的增长速度;刘曦等[10]对中国东北森林 NPP 影响因素的研究表明,森林 NPP 对降水量反应敏感;毛德华等[11]应用 1982—2009 年的数据,对中国东北多年冻土区 NPP 的研究也表明,年降水量显著下降,并且降水是植被生长的主要影响因子。可见,在全球变化的大背景下,降水量逐渐成为了 NPP 的重要影响因素。

菌根作为菌根菌与植物根系形成的互惠共生体,通常被分成 7 类,分别为丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)、外生菌根(ecto-mycorrhiza, ECM)、内外生菌根(ectendomycorrhiza, EEM)、兰科菌根(orchid mycorrhiza, ORM)、欧石楠类或杜鹃花类菌根(ericoid mycorrhiza, ERM)、水晶兰类菌根(monotropoid mycorrhiza, MTM)和浆果莓类菌根(arbutoid mycorrhiza, ABM)。地球上 97%的植物都能与菌根菌形成共生体,并广布于各种生境中[12]。在生态系统中,菌根具有重要的作用,它不仅能促进植物的生长发育,提高植物生产力[12-13],而且能促进植物对水分的吸收,改善植物的水分状况,提高抗旱性;同时,菌根不仅影响着森林 NPP,也是 NPP 的重要组分[12-13]。石兆勇等[14]和 Cornelissen 等[15]的研究表明,森林 NPP 随菌根类型的不同而存在差异。Vogt 等[16]的研究则表明,菌根共生体分别占 23 和 180 a 林龄森林 NPP 的 45%和 75%。此外,菌根对森林应对全球变化方面也发挥着重要的作用,如由于菌根类型的不同森林生态系统呼吸通量[17]和 NPP[18]对气温变化的响应则存在差别。可见,菌根在森林生态系统应对气候变化方面发挥着重大的作用。因此,综上所述,可以提出假设"菌根影响着森林 NPP 对降水量变化的响应,并发挥着重要作用"。为了验证以上假设,本文针对全球森林生态系统,研究了不同菌根类型的森林 NPP 对年降水量变化的响应。

1　材料与方法

1.1　数据的获取

本研究所用的森林 NPP 和年平均降水量数据来自 Luyssaert 等[19]建立的全球森林数据库,全球森林菌根类型的划分参考 Vargas 等[17], Cornelissen 等[15]和石兆勇等[14]对森林菌根类型的划分方法。根据 Luyssaert 等[19]在数据库中所列的研究区域内森林优势植物的种类,通过查阅大量已发表的文献,确定优势植物的菌根类型,以优势植物的菌根类型代表该研究区域森林的菌根类型。当研究区域内森林中,一种优势树种有一种以上的菌根类型或该群落存在两种或两种以上的优势树种时,则将几种菌根结合的类型来代表研究区域森林的菌根类型,用"A 菌根类型+B 菌根类型+C 菌根类型"的形式来表示。本研究的森林植被类型涉及了 7 类菌根中的 3 种,包括 AM,ECM 和 EEM。根据上述的方法,全球森林可分为 AM, AM+ECM, AM+ECM+EEM, ECM, ECM+EEM 和 ECM+EEM+NM 等 6 种菌根类型,本文就是基于以上 6 种菌根类型的森林的 NPP 进行的研究。

1.2　数据分析

采用 SPSS 11.0 软件,通过回归分析中的直线回归模型分析了各菌根类型的森林的总 NPP 及树木地上、地下、主干、树叶、细根和粗根的 NPP 与年平均降水量的关系。

2　结果与分析

2.1　不同菌根类型的森林总 NPP 对年降水变化的响应

从年平均降水量的变化对不同菌根类型的森林总 NPP 的影响可以看出,以 AM+ECM 类型的森林总 NPP 与年平均降水量的拟合程度最高,即年平均降水量变化对其森林总 NPP 的影响程度最大,年降水量对该菌根类型的森林 NPP 变异的解释率为 31.79%。从所有 6 种不同菌根类型的森林来看,在 AM+ECM,ECM 和 ECM+EEM+NM 类型的 3 种菌根类型的森林中,森林 NPP 与年平均降水量间均呈现一定的相关性。从所有菌根类型的森林来看,NPP 都随年降水量的上升呈现出增加的趋势,但其增加的幅度存在差异(图 1)。

2.2　不同菌根类型的森林地上和地下 NPP 对年降水变化的响应

不同菌根类型的森林地上 NPP 随年降水量的变化都呈现出相同的趋势,都随年降水量的增加而升高;森林地下 NPP 除了在 AM+ECM+EEM 类型的森林中,随年降水量的增加略微降低外,其他 5 种菌根类型的森林中也都随年降水量的增加而有着不同程度的升高(图 2)。

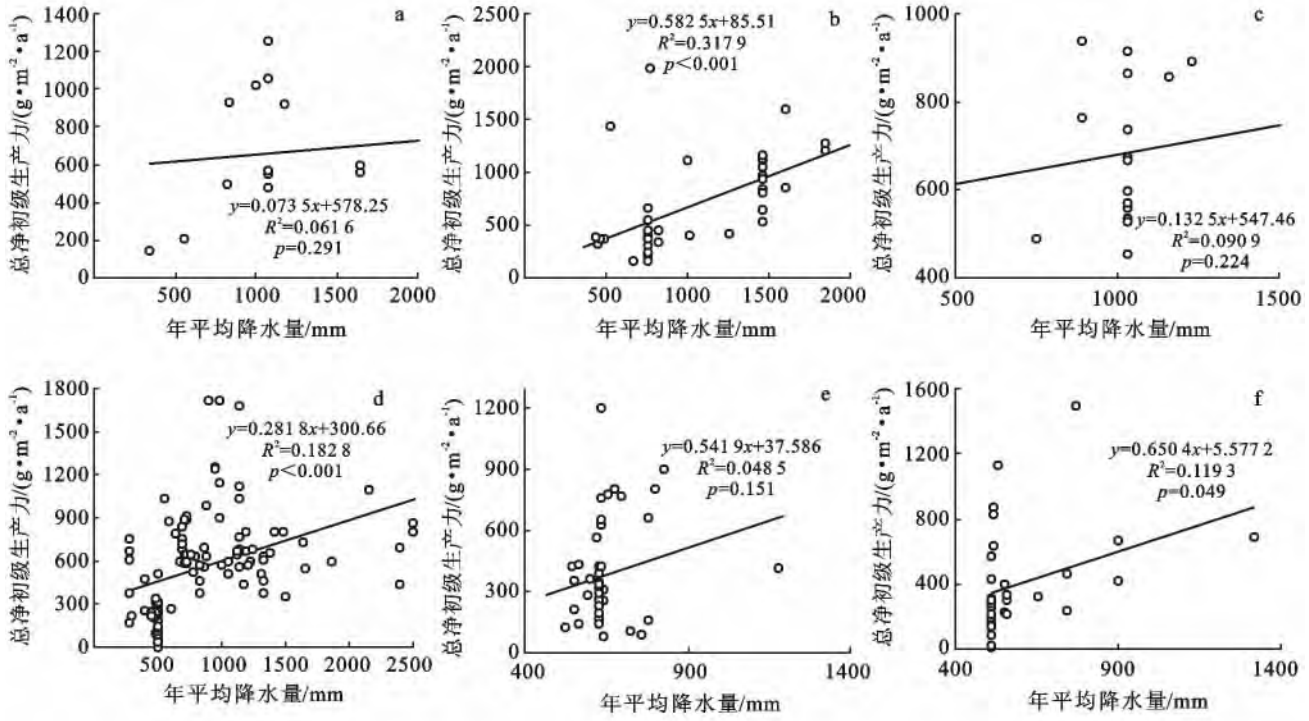


图 1 不同菌根类型森林的总净初级生产力(NPP)对年平均降水量变化的响应

注:a **为丛枝菌根**;b **为丛枝菌根+外生菌根**;c **为丛枝菌根+外生菌根+内外生菌根**;d **为外生菌根**;e **为外生菌根+内外生菌根**;f **为外生菌根+内外生菌根+无菌根。下同。**

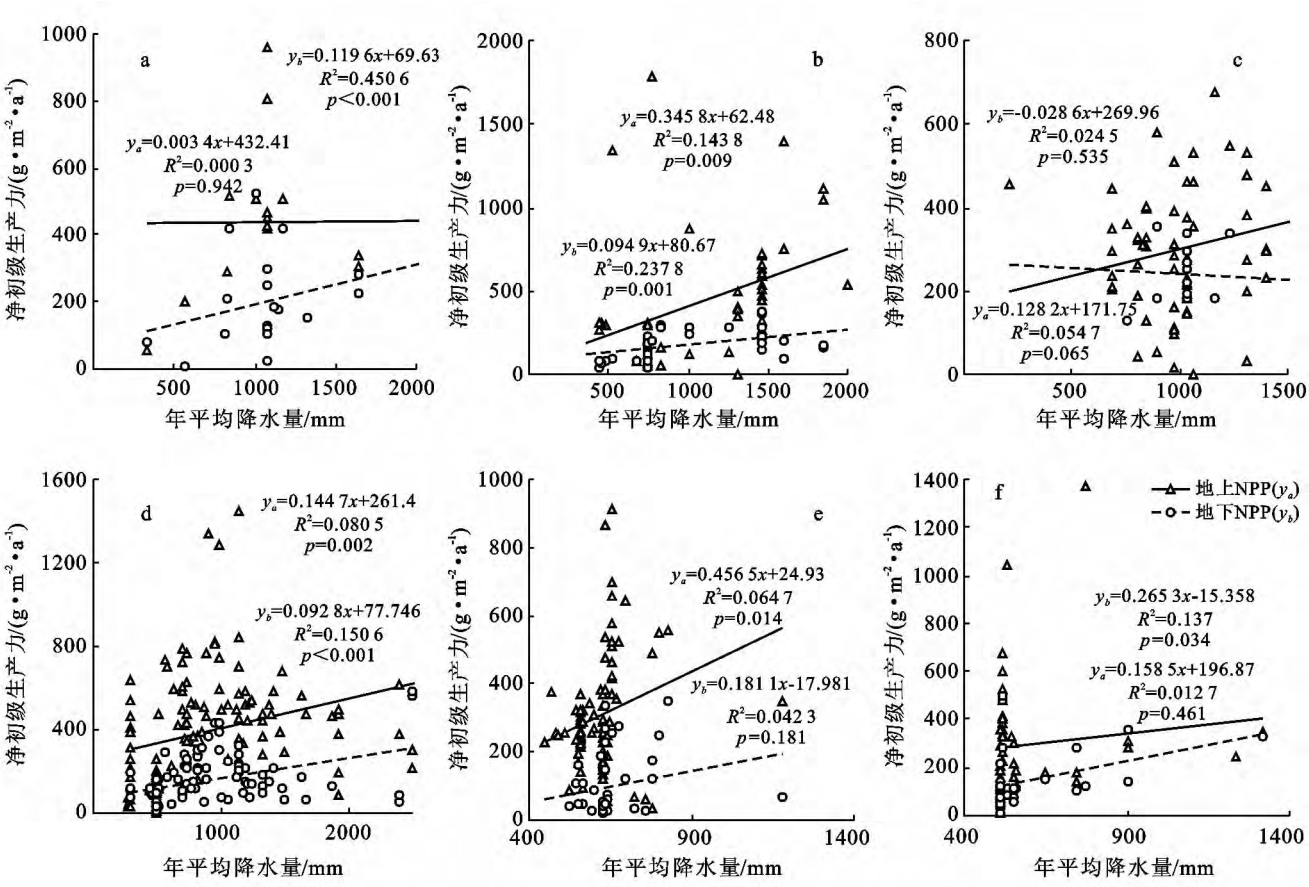


图 2 不同菌根类型的森林地上和地下净初级生产力(NPP)对年平均降水量变化的响应

从所有菌根类型的森林地上和地下 NPP 对年降水量的响应程度来看,以 ECM+EEM 类型的森林地上 NPP 和 ECM+EEM+NM 类型的森林地下 NPP 对年降水量变化的反应最为敏感,回归方程的斜率分别为 0.456 5 和 0.265 3。然而,从年降水量对森林地上和地下 NPP 变化的解释程度来看,年降水对地上 NPP 的解释率普遍较低,最高的仅为 14.38%(AM+ECM 类型的森林);对地下 NPP 的解释率的变化范围则较大,从 AM+ECM+EEM 类型森林的 1.27%变化到 AM 类型森林的 45.06%。也就是说,森林地上 NPP 对年降水量变化的响应受菌根类型的影响较小,而地下 NPP 对年降水的响应却因菌根类型的不同而存在较大差异。

2.3　不同菌根类型的森林树木主干 NPP 对年降水量变化的响应

森林主干 NPP 随年降水量变化而变化的范围,因菌根类型的不同而存在较大的变异,二者拟合方程的斜率从 AM 类型森林的−0.271 8 到 AM+ECM 类型森林的 0.277 1;综合 6 种菌根类型的森林来看,AM 和 ECM+EEM 类型森林的主干 NPP 都随年降水量的增加而降低,而其他 4 种菌根类型的森林则呈现增加趋势。从年降水量对森林主干 NPP 的影响程度来看,仅在 AM+ECM 类型森林中,年降水量对森林主干 NPP 具有明显的影响,且年降水量的变异能解释森林主干 NPP 变异的 46.76%;而其他 5 种菌根类型的森林中,年降水量对主干 NPP 没有明显的影响(图 3)。

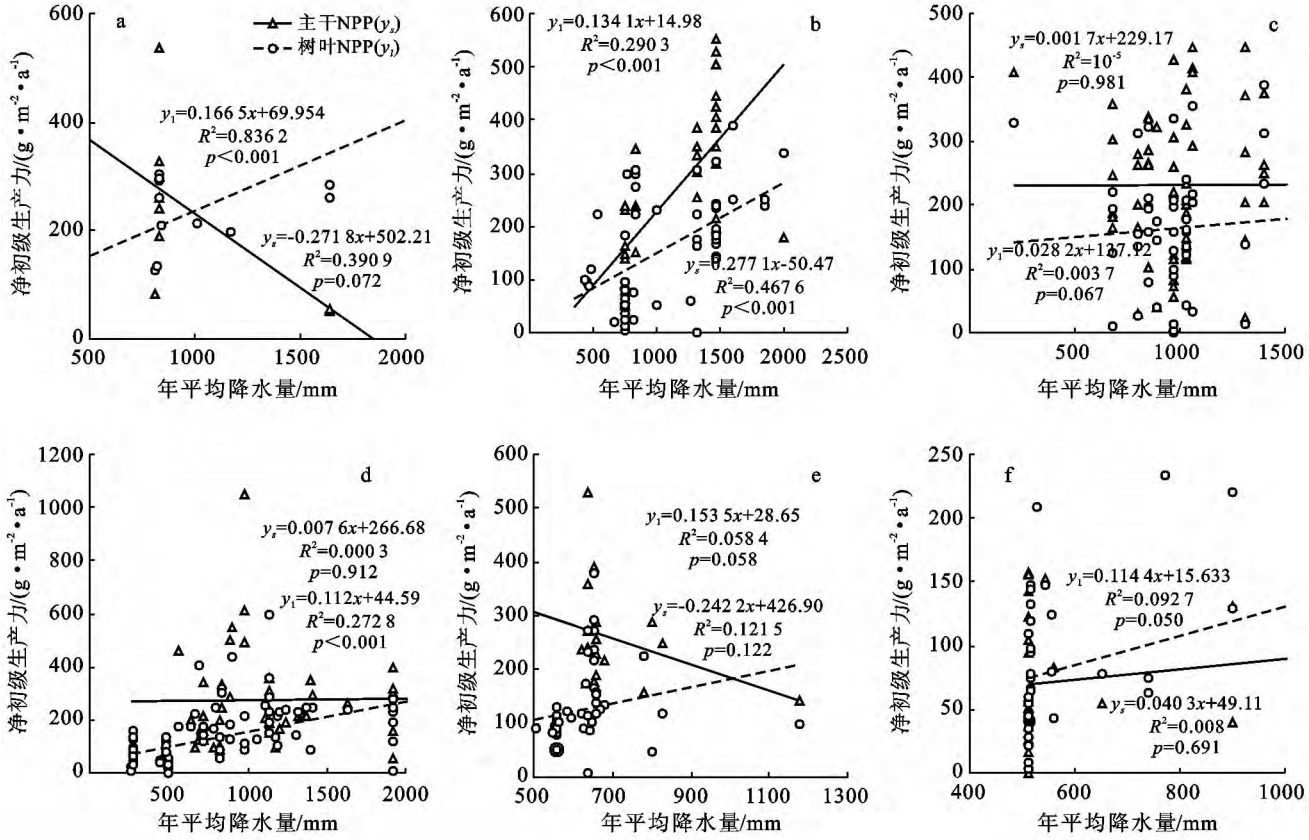


图 3　不同菌根类型的森林树木主干和树叶的净初级生产力(NPP)对年平均降水量变化的响应

2.4　不同菌根类型的森林树叶 NPP 对年降水量变化的响应

在所有 6 种菌根类型的森林中,树叶 NPP 都随年降水量的升高呈现出增加的趋势,但随年降水的变化,树叶 NPP 变化的趋势却因菌根类型的不同而存在较大变化;在 AM 类型森林中,树叶 NPP 对年降水变化的响应最为敏感,其拟合方程的斜率为 0.166 5,而在 AM+ECM+EEM 中的反应最不敏感,拟合方程的斜率仅为 0.028 2(图 3)。就年降水量对森林树叶 NPP 影响的变异程度来看,除了在 AM+ECM+EEM 和 ECM+EEM 类型森林中,年降水量的变化对树叶 NPP 没明显影响外,在其他 4 种菌根类型的森林中,树叶 NPP 都随年降水量的升高而明显地增加。

2.5　不同菌根类型的森林树木细根和粗根 NPP 对年降水量变化的响应

不同菌根类型森林树木细根和粗根 NPP 对随年降水量的增加也呈现出降低或增加的不同趋势(图 4)。在 6 种不同菌根类型的森林中,仅在 ECM+EEM+

NM 类型森林中树木细根 NPP 随年降水量的增加而明显升高外，其他 5 种菌根类型中，都没有明显的变化；而对于粗根 NPP 而言，除在 AM＋ECM＋EEM 和 ECM＋EEM 类型的森林中，随年降水量的升高而略有下降外，在其他 4 种菌根类型森林中，都随年降水量的增加而明显增加。从年降水量对粗根 NPP 变化的影响程度来看，以 AM＋ECM 类型森林中，年降水量对 NPP 的解释率最高，达到了 45.21%。

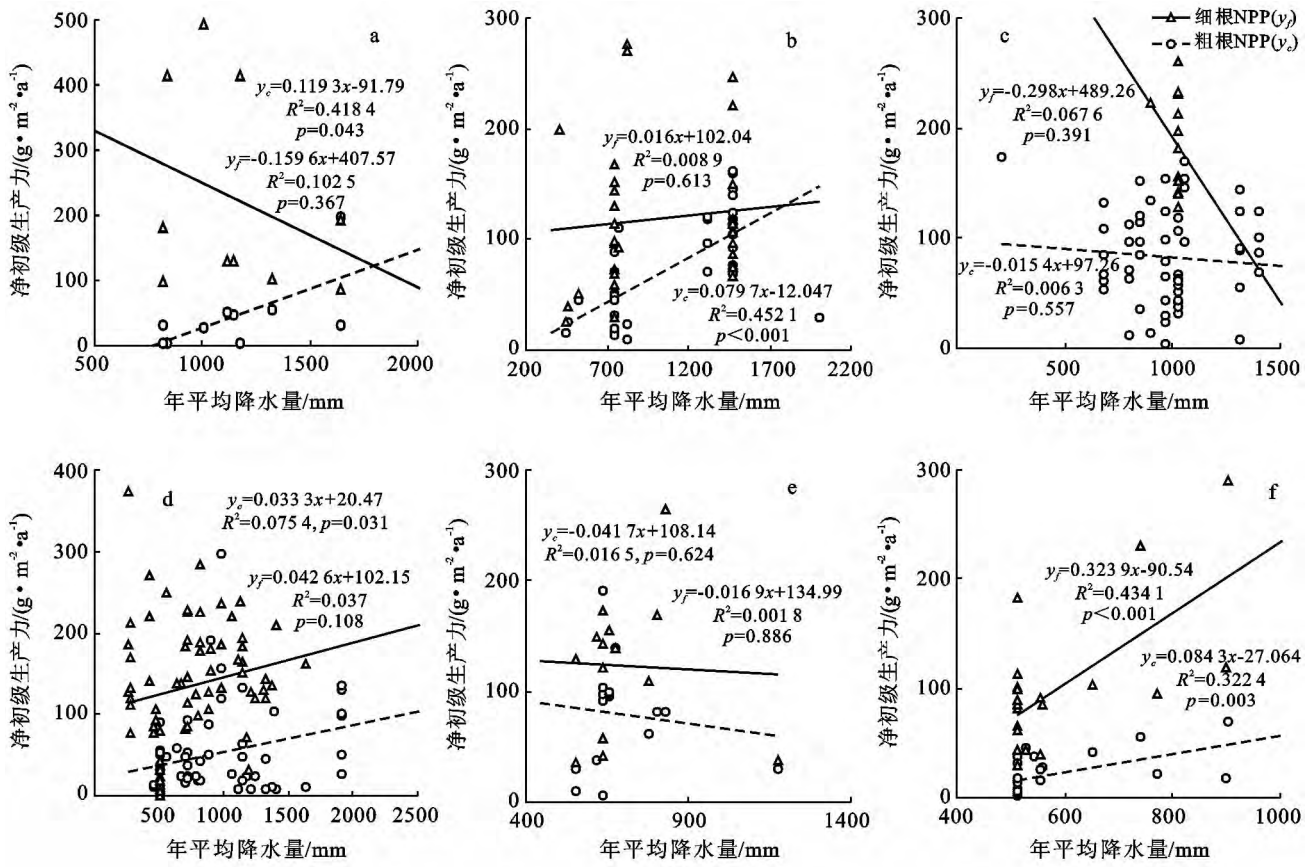


图 4 不同菌根类型的森林树木细根 NPP 和粗根的净初级生产力(NPP)对年平均降水量变化的响应

3 结 论

研究表明，森林总 NPP 与降水量之间有着一定的关系，并随降水量的增加而增加[10]。但从本研究的结果来看，虽然随降水量的增加，森林总 NPP 也都表现出增加的趋势，但却随菌根类型的不同而有所差异，这可能是不同类型的菌根对森林总 NPP 对年降水量响应的影响程度不同所导致的，这与不同类型菌根对森林总 NPP 对气温的变化响应的结果相似[17-18]。若进一步单独对比 AM 和 ECM 类型的森林 NPP，可以看出 ECM 类型的森林对降水量的变化比 AM 类型的森林更为敏感，这也与 Vargas 等[17] 和石兆勇等[18] 对温度的响应结果相一致。森林地上、地下以及森林树木主干、叶、细根和粗根 NPP 对年均降水量的响应也随菌根类型的不同而存在较大的变异，这可能是不同的菌根类型在改善植物水分状况的能力有所差别的原因。因为研究表明，虽然 AM，ECM 和 EEM 3 类菌根都能帮助植物吸收水分，改善植物对干旱胁迫的耐受能力[19-20]，但其机制上却存在差别，如，AM 菌根不仅扩大吸收面积以增加水分的吸收，还能够通过改善 P 素的营养状况而增加气孔导度[21]；ECM 则不仅扩大吸收面积[20,22]，还能提高水通道蛋白基因的表达[23]。此外，还可能与不同菌根类型对森林 NPP 的影响不同有关[14]。

本研究表明，在全球变化的背景下，森林 NPP 对降水量变化的响应随菌根类型的不同而有所差异，并且菌根是通过影响到森林树木不同部分 NPP 对降水量变化的不同响应而实现的，验证了“菌根影响着森林 NPP 应对降水量变化的响应，并发挥着重要作用”的假设。该研究结果可能会在全球变化导致降水量发生变化的条件下，对准确预测森林 NPP 的变化量提供依据。

[参 考 文 献]

[1] Fang Jingyun. Forest productivity in China and its response

to global climate change[J]. Acta Phytoecologica Sinica, 2000,24(5):513-517.

[2] Nemani R R, Keeling C D, Hashimoto H, et al. Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999 [J]. Science, 2003,300(5625):1560-1563.

[3] Zhao M S, Running S W. Drought-induced reduction in global terrestrial net primary production from 2000 through 2009[J]. Science, 2010,329(5994):940-943.

[4] Lieth H, Whittaker R H. Primary productivity of the biosphere [M]. New York: Springer Verlag, 1975.

[5] Brown S, Sathaye J, Canell M, et al. Mitigation of carbon emission to the atmosphere by forest management [J]. Commonwealth Forestry Review, 1996,75(1):80-91.

[6] **方精云,柯金虎,唐志尧,等. 生物生产力的"4P"概念、估算及其相互关系**[J]. **植物生态学报**,2001,25(4):414-419.

[7] **方精云,陈安平,赵淑清,等. 中国森林生物量的估算**[J]. **植物生态学报**,2002,26(2):243-249.

[8] Hicke J A, Asner G P, Randerson J T, et al. Trends in North American net primary productivity derived from satellite observations, 1982—1998 [J]. Global Biogeochemical Cycles, 2002,16(2):1018-1031.

[9] Piao Shirong, Fang Jingyun Y, Zhou Liming, et al. Changes in vegetation net primary productivity from 1982 to 1999 in China [J]. Global Biogeochemical Cycles, 2005,19(2):1027-1042.

[10] **刘曦,国庆喜,刘经伟.** IBIS **模拟东北东部森林** NPP **主要影响因子的敏感性**[J]. **生态学报**,2011,31(7):1772-1782.

[11] **毛德华,王宗明,罗玲,等.** 1982—2009 **年东北多年冻土区植被净初级生产力动态及其对全球变化的响应** [J]. **应用生态学报**,2012,23(6):511-1519.

[12] Smith S E, Read D J, Mycorrhizal Symbiosis[M]. 3rd ed. London: Elsevier Ltd, 2008.

[13] Heijden M G A van der, Klironomos J N, Ursic M, et al. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity [J]. Nature, 1998, 396(5):69-72.

[14] **石兆勇,刘德鸿,王发园,等. 菌根类型对森林树木净初级生产力的影响** [J]. **生态环境学报**,2012,21(3):404-408.

[15] Cornelissen J H C, Aerts R, Cerabolini B, et al. Carbon cycling traits of plant species are linked with mycorrhizal strategy[J]. Oecologia, 2001,129(4):611-619.

[16] Vogt K A, Grier C C, Meier C E, et al. Mycorrhizal role in net primary production and nutrient cycling in Abies amabilis ecosystems in Western Washington [J]. Ecology, 1982,63(2):370-380.

[17] Vargas R, Baldocchi D D, Querejeta J I, et al. Ecosystem CO_2 fluxes of arbuscular and ectomycorrhizal dominated vegetation types are differentially influenced by precipitation and temperature [J]. New Phytologist, 2010,185(1):226-236.

[18] **石兆勇, 王发园, 苗艳芳. 不同菌根类型的森林净初级生产力对气温变化的响应**[J]. **植物生态学报**,2012,36(11):1165-1171.

[19] Luyssaert S, Inglima I, Jung M, et al. CO_2 balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global data base [J]. Global Change Biology, 2007,13(12):2509-2537.

[20] Querejeta J I, Egerton-Warburton L M, Allen M F. Direct nocturnal water transfer from oaks to their mycorrhizal symbionts during severe soil drying[J]. Oecologia, 2003, 134(1):55-64.

[21] Fitter A H. Water relations of red clover, *Trifolium pratense* L., as affected by VA mycorrhizal infection and phosphorus supply before and during drought [J]. Journal of Experimental Botany, 1988,39(5):595-603.

[22] Marjanovic Z, Uehlein N, Kaldenhoff R, et al. Aquaporins in poplar: What a difference a symbiont makes[J]. Planta, 2005,222(2):258-268.

[23] Marjanovic Z, Uwe N, Hampp R. Mycorrhiza formation enhances adaptive response of hybrid poplar to drought [J]. Annals of the New York Academy of Sciences, 2005, 1048(6):496-499.