

DOI:10.13869/j.cnki.rswc.2026.01.034; CSTR:32311.14.rswc.2026.01.034.

尚紫琴, 贾德彬, 康雪儿, 等. 寒温带渐伐林生态系统大气-植被-凋落物-土壤连续体的季节性碳动态及影响因素[J]. 水土保持研究, 2026, 33(1):184-196.

Shang Ziqin, Jia Debin, Kang Xueer, et al. Seasonal carbon dynamics and influencing factors of atmosphere-vegetation-litter-soil continuum in cold-temperate selective cutting forest ecosystems[J]. Research of Soil and Water Conservation, 2026, 33(1):184-196.

寒温带渐伐林生态系统大气-植被-凋落物-土壤连续体的季节性碳动态及影响因素

尚紫琴^{1,2,5}, 贾德彬^{1,2}, 康雪儿³, 郝玉胜^{1,2},

郭少峰^{1,2}, 吕晨歌^{1,2}, 纪明宇^{1,2}, 郝帅^{4,5}

(1. 内蒙古农业大学 水利与土木建筑工程学院, 呼和浩特 010018;

2. 内蒙古农业大学 旱区水工程生态环境全国重点实验室, 呼和浩特 010018;

3. 中国农业科学院 草原研究所, 呼和浩特 010010; 4. 内蒙古农业大学 林学院,

呼和浩特 010019; 5. 内蒙古大兴安岭森林生态系统国家野外科学观测研究站, 内蒙古 根河 022350)

摘要: [目的] 解析生态系统各组分稳定碳同位素($\delta^{13}\text{C}$)和碳含量的动态特征, 揭示生物群落与非生物环境间的碳-水-土互馈机制, 为提升生态系统管理效能及应对气候变化提供科学依据。[方法] 以寒温带大兴安岭渐伐林生态系统的5种典型植被: 兴安落叶松(*Larix gmelinii*)、白桦(*Betula platyphylla*)、柴桦(*Betula fruticosa*)、杜香(*Ledum palustre*)和红花鹿蹄草(*Pyrola incarnata*)为研究对象, 分析不同植被层的大气、叶枝(茎)、凋落物和土壤的 $\delta^{13}\text{C}$ 值和碳含量的季节性碳流转及沿垂直梯度的影响机制。[结果] (1) 不同高度大气的 CO_2 与 $\delta^{13}\text{C}$ 有着明显的垂直分异, 梯度变化显著。(2) 典型植被枝叶的 $\delta^{13}\text{C}$ 与碳含量受控于生育期呈现明显季节性波动性, 在生长初期, 乔灌草均表现出高碳和高水分利用效率模式; 在生长旺季, 均呈低水分利用效率模式, 叶片碳累积; 在生长末期, 乔灌草转为保守用水模式, 叶片碳向储存器官回流。(3) 凋落物及土壤有机碳含量及其 $\delta^{13}\text{C}$ 差异显著, 土壤有机碳呈“春高夏低”的现象, 并沿土壤剖面递减, 而土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 沿土壤剖面富集。(4) 乔木的大气-植被-土壤连续体对于环境因子的响应效应比灌木和草本更强且渐伐林生态系统碳汇能力显著。[结论] 渐伐林生态系统连续碳库的季节性碳动态变化明显且环境驱动特征显著, 该特征与植被高碳输入、土壤碳库稳定性共同构成了渐伐林的碳汇优势, 为寒温带森林碳汇提升和水土保持协同管理提供了可量化的决策指标。

关键词: 森林生态学; 季节性碳动态; 稳定碳同位素; 水分利用效率; 土壤有机碳

中图分类号: S718.5

文献标识码: A

文章编号: 1005-3409(2026)01-0184-13

Seasonal carbon dynamics and influencing factors of atmosphere-vegetation-litter-soil continuum in cold-temperate selective cutting forest ecosystems

Shang Ziqin^{1,2,5}, Jia Debin^{1,2}, Kang Xueer³, Hao Yusheng^{1,2}, Guo Shaofeng^{1,2},

Lyu Cheng^{1,2}, Ji Mingyu^{1,2}, Hao Shuai^{4,5}

(1. College of Water Conservancy and Civil Engineering, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010018, China;

2. State Key Laboratory of Water Engineering and Ecological Environment in Arid Regions, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010018, China; 3. Institute of Grassland Research, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Hohhot 010010,

China; 4. College of Forestry, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010019, China; 5. National Field Scientific Observation and Research Station of Greater Khingan Forest Ecosystem in Inner Mongolia, Genhe, Inner Mongolia 022350, China)

Abstract: [Objective] This study analyzes the dynamic characteristics of stable carbon isotopes ($\delta^{13}\text{C}$) and

收稿日期: 2025-04-04

修回日期: 2025-04-14

接受日期: 2025-04-20

资助项目: 国家自然科学基金项目(52169003); 内蒙古自然科学基金联合资助项目(2023LHMS05024); 内蒙古自治区教育厅一流学科科研专项项目(YLXKZX-NND010)

第一作者: 尚紫琴(1999—), 女, 河南焦作人, 硕士研究生, 主要从事森林同位素生态水文学研究。E-mail: 18739920510@163.com

通信作者: 贾德彬(1968—), 男, 内蒙古巴彦淖尔市人, 博士, 教授, 主要从事生态水文研究。E-mail: jdb@imau.edu.cn

<http://stbcyj.paperonce.org>

carbon content across ecosystem components, and reveals the carbon-water-soil feedback mechanisms between biological communities and abiotic environments, aiming to provide a scientific basis for enhancing ecosystem management efficiency and addressing climate change. [Methods] Taking five typical vegetation species *Larix gmelinii*, *Betula platyphylla*, *Betula fruticosa*, *Ledum palustre* in the cold-temperate selective cutting forest ecosystem of the Greater Xing'an Mountains, and *Pyrola incarnata*, as the study subjects, this study analyzed the seasonal carbon transfer dynamics and influencing mechanisms along the vertical gradient of the $\delta^{13}\text{C}$ values and carbon contents in the atmosphere, leaves and branches (stems), litter, and soil across different vegetation layers. [Results] (1) Atmospheric CO_2 and $\delta^{13}\text{C}$ showed distinct vertical differentiation at different heights, with significant gradient variations. (2) The $\delta^{13}\text{C}$ and carbon content in leaves and branches of typical vegetation species showed distinct seasonal fluctuations corresponding to growth stages. At the early growth stage, trees, shrubs, and herbs all exhibited high carbon content and high water use efficiency. During the peak growth period, they showed a low water use efficiency with carbon accumulation in leaves. At the late growth stage, trees, shrubs, and herbs adopted conservative water use strategies, with carbon in the leaves being reallocated to storage organs. (3) Significant differences were observed in organic carbon content and $\delta^{13}\text{C}$ between litter and soil. Soil organic carbon displayed a distinct pattern of "higher in spring, lower in summer", decreasing vertically along the soil profile, while soil $\delta^{13}\text{C}$ became progressively enriched with depth. (4) The atmosphere-vegetation-soil continuum of trees exhibited stronger responses to environmental factors compared to shrubs and herbs, and the selective cutting forest ecosystem demonstrated significant carbon sink capacity. [Conclusion] The seasonal carbon dynamics in the continuous carbon pool of selective cutting forest ecosystems are pronounced and driven significantly by environmental factors. These characteristics, combined with high vegetation carbon input and stable soil carbon pool, constitute the carbon sink advantage of selective cutting forests. These findings provide quantifiable decision-making indicators for enhancing carbon sinks while implementing coordinated soil-water conservation management in cold-temperate forests.

Keywords: forest ecology; seasonal carbon dynamics; stable carbon isotope; water use efficiency; soil organic carbon

森林生态系统是陆地生态系统的重要构成单元,其覆盖范围已达到 40.3 亿 hm^2 ,约占地球陆地总面积的 30%^[1],在碳汇功能、水土保持及物质循环中发挥重要作用。然而,全球暖干化加剧正显著改变高纬度森林的碳循环过程,其中大兴安岭林区作为欧亚大陆北方森林带的重要组成部分^[2],是区域碳平衡的关键调节者。故探究寒温带地区渐伐林生态系统的大气-植被-凋落物-土壤连续体的季节性碳循环机制及环境响应,不仅对评估未来气候变化具有重要意义,同时为理解森林水土保持功能与碳循环过程的耦合机制提供科学依据。

稳定碳同位素记录着生态系统不同组分的碳循环、能量流动状态,揭示生态系统功能变化特征,指示土壤有机碳周转和微生物分解速率,亦为理解大气-植物-土壤连续体中碳转化过程提供了有效工具。大气 CO_2 中的稳定碳同位素 ($\delta^{13}\text{C}_a$); 植被中的稳定碳同位素 ($\delta^{13}\text{C}_p$); 未分解凋落物层中的稳定碳同位素 ($\delta^{13}\text{C}_{oi}$)、半分解及完全分解的凋落物层中的稳定碳同位素 ($\delta^{13}\text{C}_{oe+oa}$) 以及土壤中的稳定碳同位素 ($\delta^{13}\text{C}_s$) 的时空分布特征,可以系统揭示生态系统碳

循环的复杂机制^[3]。生态系统碳分配从叶片、枝干、凋落物再到土壤碳分解亦是调节碳循环的关键过程,并受气候变化的控制^[4]。例如,森林土壤碳储量的季节性轻微变化,可能会引起生态系统不同分层的 CO_2 浓度的强烈变化^[5-6]; Kayler 等^[7]在西西伯利亚寒带与森林—草原过渡带和康雪儿^[8]在科尔沁草甸湿地的研究均显示降水对环境梯度上 ^{13}C 富集度变化重要影响; 北极永久冻土在三次变暖事件中通过土层解冻和海平面上升释放大量古老碳,亦为解析冻土碳库气候敏感性提供关键依据^[9]。

但在以往的研究里,大多只考虑了生态系统单一植被的梯级变化^[10-11],缺乏连续性的季节差异研究^[10],且主要考察了景观中不同物种的 $\delta^{13}\text{C}_a$ 、 $\delta^{13}\text{C}_l$ 和 $\delta^{13}\text{C}_s$ 中的两种^[8,10],本研究全面考虑了渐伐林生态系统不同植被连续季节变化的大气—植被—土壤连续体稳定碳同位素及碳含量差异,弥补了这一不足。

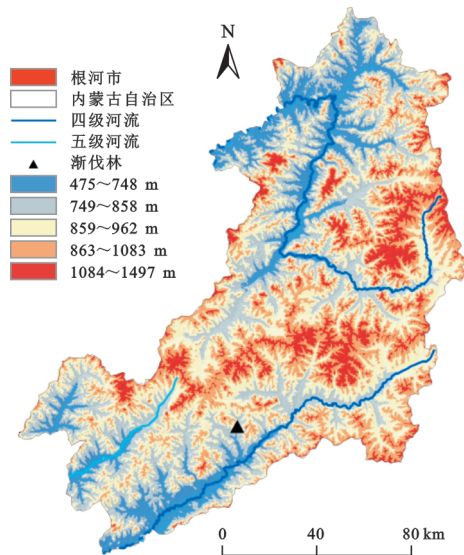
渐伐林生态系统独特的乔灌木层结构以及植被演替变化为评价植被组成对碳动态的影响提供了理想条件。本研究选取渐伐林生态系统的乔木(兴安落叶松、白桦)、灌木(柴桦、杜香)以及草本(红花鹿蹄

草)为研究对象。通过分析该生态系统大气-植被-凋落物-土壤的 $\delta^{13}\text{C}$ 和碳含量变化,精确描述整个生态系统的季节性碳流过程及影响因素,为寒温带混交林生态系统碳循环过程提供科学参考;利用Mantel Test检验分析乔灌木复层结构的*iWUE*和 $\Delta\delta^{13}\text{C}$ 对于环境梯度的响应,不仅有助于系统阐明生态系统的碳循环过程,模拟和预测未来气候变化造成的环境差异对植被的影响,同时能够揭示植被结构调控下的水土保持功能与碳-水耦合过程的协同作用机制。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究在中国内蒙古大兴安岭森林生态系统国家野外科学观测研究站的渐伐林综合试验区内进行。试验区位置见图1。该站地处大兴安岭西北坡,地理坐标为 $50^{\circ}49' - 50^{\circ}51' \text{N}$, $121^{\circ}30' - 121^{\circ}31' \text{E}$,海拔800~1 000 m,属寒温带湿润季风气候区,年平均气温 -5.4°C ,年日照时数2 630.7 h,年平均降水量350~550 mm,60%集中在7月、8月,从9月末至次年5月初为降雪期,降雪厚度20~40 cm,降雪量占全年降水量的12%,全年地表蒸发量800~1 200 mm,无霜期80~90 d,冻结期210 d以上,植被生长季165 d左右。土壤以棕色针叶林和沼泽土为主,厚度40~60 cm,境内连续多年冻土和岛状冻土交错分布。



注:基于标准地图服务系统下载的审图号GS(2024)0650号的标准地图制作,底图未做修改。

图1 研究区位置

Fig. 1 Location map of the study area

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置 2024年5—9月生长季,在渐伐林中分别设置3个坡度、坡向一致,面积为 $25\text{ m} \times 25\text{ m}$ 独立样方。并对林分特征进行调查,包括林龄、郁闭度、

植被盖度、树高、胸径、海拔、坡度、树种组成、凋落物厚度和林下植被。为更好地代表整块样地林木的生长状况,在样地内进行对角线采样,在排除非气候因素和林缘效应对树木生长干扰的前提下,在每个独立样方内分别选取3株具有代表性,树干通直且无病虫害的兴安落叶松和白桦标准木(表1)。

表1 渐伐林样地基本情况

Table 1 Basic information of selective cutting forest sample plots

林型	杜香-兴安落叶松林
林龄	幼中龄林
郁闭度	0.75
植被盖度	0.85
树高	$(9.2 \pm 3.8)\text{ m}$
胸径	$(9.6 \pm 4.9)\text{ cm}$
海拔	815 m
坡度	$<5^{\circ}$
树种组成	9落1桦
凋落物厚度	6.4 cm
林下植被	杜香 (<i>Ledum palustre</i>)、柴桦 (<i>Betula fruticosa</i>)、越橘 (<i>Vaccinium vitis-idaea</i>)、兴安杜鹃 (<i>Rhododendron dauricum</i>)、红花鹿蹄草 (<i>Pyrola incarnata</i>)等

注:表中数值表示平均值±标准差。

1.2.2 大气采集 测量点选在渐伐林标准样地里,样本采集时间为2024年5—9月,采样日期随着植被采样时间。对于空气样品的采集,在每个样地的设置3个采样点。分别提取草本层(0.1 m)、灌木层(1.0 m)、乔木层(6.0 m)空气样品200 ml,混合后注入预抽真空的铝采样袋中。

1.2.3 植被采样

(1) 乔木:按照兴安落叶松、白桦的生长节律,采样日期选择采样之前连续3 d无降水日,采样时间为当天9:00—11:00,在2024年展叶始期LOP(5月24日)、展叶盛期LSP(6月27日、7月12日、7月31日、8月12日)、叶变色期LDP(8月30日)和落叶期LFP(9月13日)进行采样,展叶盛期的植物生理活动更为旺盛,进行加密采样。分别在3个渐伐林固定样地($25\text{ m} \times 25\text{ m}$)内对兴安落叶松、白桦标准木进行采样。使用高枝剪剪取兴安落叶松和白桦标准木阴面阳面的叶片及对应一年生枝子,分别将同一高度的叶片与枝子混合。

(2) 灌木:柴桦、杜香和乔木(兴安落叶松、白桦)物候期接近,故采样周期不作区分,随着乔木的采样周期,即在标准木植株下采集长势良好的柴桦与杜香叶片及枝茎样品。

(3) 草本:红花鹿蹄草的采样依旧是随着乔木和灌木的采样周期,在标准木树下采集长势良好的红花鹿蹄草叶片及茎干。但其物候区分不同于乔木和灌木,萌发期(5月24日)、生长盛期(6月27日、7月12日、7月31日、8月12日、8月30日)和黄枯期(9月13日)。

为避免日间光合作用引发的同位素分馏,取样后迅速装入避光密封袋中并排气密封,每个样品3个重复,然后用锡纸包裹带回实验室。将采集的植物样品带回实验室之后,用蒸馏水反复冲洗去除表面的浮尘和杂质。随后在70℃烘箱中烘干48h,粉碎过80目筛待测。

1.2.4 土壤采集 在各样地兴安落叶松、白桦标准木采样植株下,用采样铲采集兴安落叶松、白桦的未分解凋落物层(Oi)、半分解及完全分解的凋落物层(Oe+Oa)样品,因林下植被多位于标准木植株下方,林下植被的土壤不做特别区分。按照其根系分布深度,土壤样品通过洛阳铲分层采集,采样深度为0—100cm,因土壤表层的有机碳富集^[12],在0—10cm的土层进行加密采样,采样间隔为5cm;10—40cm的采样间隔为10cm;又因底土碳含量低,40—100cm的采样间隔设为20cm,即分别采集0—5cm,5—10cm,10—20cm,20—30cm,30—40cm,40—60cm,60—80cm和80—100cm土层的土壤样品,然后将来自同一层的土壤样品混合成一个复合样品。土壤样品通过10目筛去除植物凋落物和砾石。筛过的土壤的子样品在研钵和研杵中磨成细粉,过80目筛。在100ml盐酸中酸化6h,每隔1h搅拌一次以彻底清除土壤中的无机碳,静置后倒掉充分反应的上层清液,最后加入去离子水充分搅拌清洗并倒掉上层清液,烘干备用。

1.2.5 样品处理与分析 利用元素分析仪(vario ISOTOPE cube, Elementar, Germany)和稳定性同位素比率质谱仪(BiovisION, Elementar, England)联机系统测定大气、枝叶、凋落物、土壤样品的碳含量(大气样品是CO₂浓度)和δ¹³C值^[13]。

稳定性碳同位素值的计算公式为:

$$\delta^{13}\text{C} = \left(\frac{R_{\text{sample}}}{R_{\text{standard}}} - 1 \right) \times 1000\% \quad (1)$$

式中:δ¹³C为样品¹³C值(‰);R_{sample}为样品的¹³C/¹²C比率;R_{standard}为标准样品PDB的¹³C/¹²C比率。10份重复样品测定的标准差小于0.4‰。

Δ¹³C、Δδ¹³C的计算公式如下:

$$\Delta^{13}\text{C} = \frac{\delta^{13}\text{C}_a - \delta^{13}\text{C}_1}{1 + \delta^{13}\text{C}_1/1000} \quad (2)$$

$$\Delta\delta^{13}\text{C}_1 = \delta^{13}\text{C}_{s0-20} - \delta^{13}\text{C}_1 \quad (3)$$

$$\Delta\delta^{13}\text{C}_2 = \delta^{13}\text{C}_{s0-20} - \delta^{13}\text{C}_b \quad (4)$$

式中:δ¹³C_a、δ¹³C₁、δ¹³C_b和δ¹³C_{s0-20}分别为大气、植物叶片的同位素碳、植物枝条的同位素碳和0—20cm土壤的同位素碳。

内在水分利用效率iWUE(μmol/mol)的计算公式如下^[14]:

$$i\text{WUE} = C_a(b - \Delta^{13}\text{C})/1.6(b - a) \quad (5)$$

式中:a为CO₂扩散过程的同位素分馏率系数(4.4‰);b为RuBP酶羧化过程的碳同位素分馏系数(27.4‰);C_a为大气CO₂浓度(μmol/mol)。

1.2.6 土壤含水率测定 土壤含水率的测定采用烘干称重法测定。将铝盒中土壤样品放入烘箱中105℃恒温烘干24h至恒重,然后测定烘干土样质量。

1.3 气象数据收集

气象数据通过渐伐林综合试验区自动气象观测站(CR3000, CS, USA)采集,主要观测空气温度(T_a)、相对湿度(RH)、光合有效辐射(PAR)和降水量(P),以0.5Hz采样频率连续测量并每30min记录平均值。数据质量控制包括:实时校验传感器量程范围,降水期间暂停RH记录(结束后30min恢复),夜间PAR自动归零;缺失数据处理采用≤2h线性插值、2h的ARIMA模型填补,极端天气数据直接剔除;当日有效数据量≥36组(共48组)时方计算日平均值用于分析。

1.4 数据统计分析

使用SPSS 26, Origin 2021和R(v.4.3.3)等软件对测定数据进行分析 and 图表绘制。采用单因素方差分析(α=0.05)检验渐伐林大气-植被-凋落物-土壤的δ¹³C和碳含量差异。利用Pearson相关分析、Mantel检验对乔灌草的iWUE和Δ¹³C与环境因子之间的相互作用进行了评价。

2 结果与分析

2.1 气候因子随时序的变化

2024年试验区植物生长季气温、降水量、光合有效辐射和湿度变化见图2。其中,总降雨为376.70mm,降雨多集中在7月、8月份,且日最大P出现在7月17日为64.90mm;空气温度的变化整体呈单峰趋势,日平均T_a为12.43℃,最大值出现在7月3日,为21.45℃。光合有效辐射(PAR)的最大值出现在6月24日,为774.60μmol/(m²·s),变化范围在116.66~774.60μmol/(m²·s)。日最大RH出现在7月16日、7月17日和9月28日,达100%,相对湿度的变化范围在23.85%~100.00%。

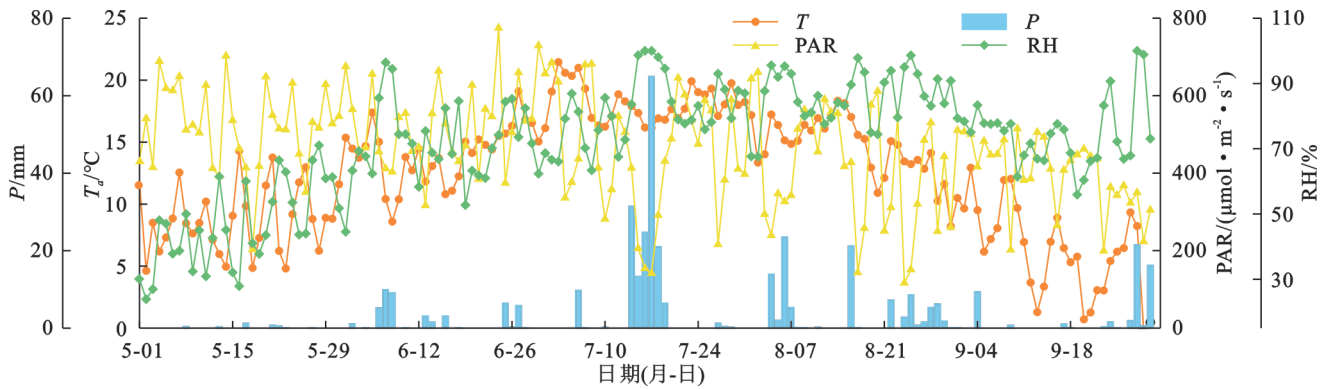


图 2 研究区气温 (T_a)、降水量 (P)、光合有效辐射 (PAR) 和湿度 (RH) 在生长季的变化特征

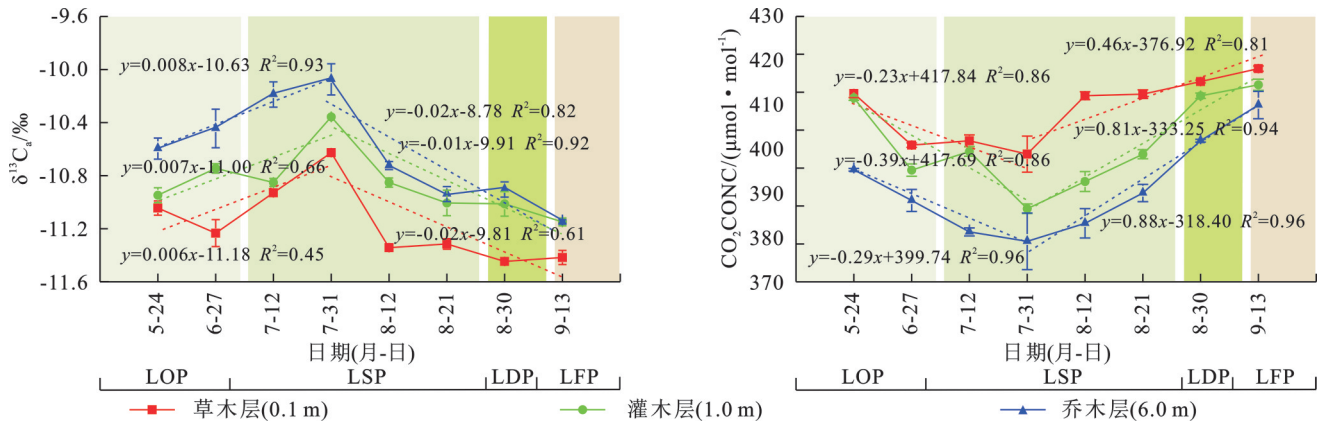
Fig. 2 Variations of air temperature (T_a), precipitation (P), photosynthetically active radiation (PAR), and relative humidity (RH) during growth period in the study area

2.2 渐伐林大气 $\delta^{13}C_a$ 值和 CO_2 浓度统计特征

2024 年的不同高度的大气 $\delta^{13}C_a$ 值 CO_2 浓度有着显著差异 (表 2)。草本层、灌木层、乔木层的 CO_2 浓度的变化范围分别为 $400.26 \sim 427.01 \mu mol/mol$, $387.85 \sim 422.83 \mu mol/mol$, $372.07 \sim 419.37 \mu mol/mol$; 大气 $\delta^{13}C_a$ 含量分布范围分别为 $-11.46\% \sim -10.61\%$, $-11.18\% \sim -10.35\%$, $-11.17\% \sim -9.96\%$ 。大气 $\delta^{13}C_a$ 值总体呈现为乔木层 (-10.63%)、灌木层 (-10.86%)、草本层 (-11.17%)，而 CO_2 的变化与之相反，乔木层 ($394.69 \mu mol/mol$) < 灌木层 ($406.60 \mu mol/mol$) < 草本层 ($415.53 \mu mol/mol$)。

基于不同冠层大气稳定碳同位素 ($\delta^{13}C_a$) 与 CO_2 浓度分段趋势拟合和决定系数 (R^2)，7 月 31 日前，草本

层 ($+0.006\%/d$, $R^2=0.45$)、灌木层 ($+0.007\%/d$, $R^2=0.66$) 和乔木层 ($+0.008\%/d$, $R^2=0.93$) 的 $\delta^{13}C_a$ 值均呈上升趋势，之后草本层 ($-0.02\%/d$, $R^2=0.61$)、乔木层 ($-0.02\%/d$, $R^2=0.82$) 和灌木层 ($-0.01\%/d$, $R^2=0.92$) 呈下降趋势，各分层的 $\delta^{13}C_a$ 值表现为单峰型动态。同期， CO_2 浓度在 7 月 31 日前草本层 ($-0.23 ppm/d$, $R^2=0.86$)、灌木层 ($-0.39 ppm/d$, $R^2=0.86$) 和乔木层 ($-0.29 ppm/d$, $R^2=0.96$) 持续下降，之后草本层 ($+0.46 ppm/d$, $R^2=0.81$)、灌木层 ($+0.81 ppm/d$, $R^2=0.94$) 和乔木层 ($+0.88 ppm/d$, $R^2=0.96$) 均呈上升趋势，表现为单谷型变化。不同高度大气的 $\delta^{13}C_a$ 值和 CO_2 浓度的峰 (谷) 值均出现在展叶盛期 (图 3)。



注：展叶初期 (Leaf opening period, 简称 LOP)、展叶盛期 (Leaf spreading period, 简称 LSP)、叶变色期 (Leaf discoloring period, 简称 LDP) 及落叶期 (Leaf falling period, 简称 LFP)，后文分别以 LOP、LSP、LDP、LFP 指代。

图 3 草本层、灌木层、乔木层的大气稳定碳同位素 ($\delta^{13}C_a$) 和 CO_2 浓度的季节性动态变化
Fig. 3 Seasonal dynamic changes in atmospheric stable carbon isotope ($\delta^{13}C_a$) and CO_2 concentration in herbaceous layer, shrub layer, and tree layer

2.3 典型植被枝叶碳含量和 $\delta^{13}C$ 值统计特征

5 种典型植被的叶片、枝条和茎干的碳含量显著差异 (表 2)。兴安落叶松叶片碳含量范围为 $46.83\% \sim 49.32\%$ ，白桦 $45.53\% \sim 51.75\%$ ，柴桦在 $47.66\% \sim 48.85\%$ ，杜香 $50.2\% \sim 53.51\%$ ，红花鹿蹄草在 $45.72\% \sim 50.24\%$ 。生长季叶片平均碳含量杜香

(52.48%)、红花鹿蹄草 (49.46%)、柴桦 (48.51%)、白桦 (48.77%)、兴安落叶松 (48.11%)，植物叶片碳含量的差异主要由其生长策略和次生代谢特征决定。各典型植被的叶片与枝条 (茎干) 的 $\delta^{13}C$ 在生长季存在显著差异。兴安落叶松叶片 $\delta^{13}C_l$ 范围为 $-30.17\% \sim -27.08\%$ 、白桦为 $-30.73\% \sim -26.68\%$ ，柴桦为

-31.32‰~-27.93‰,杜香为-30.89‰~-29.10‰,红花鹿蹄草为-30.57‰~-29.05‰。叶片 $\delta^{13}C_p$ 值则呈现兴安落叶松(-28.74‰)、白桦(-29.17‰)、柴桦(-29.62‰)、杜香(-29.65‰)、红花鹿蹄草(-30.21‰)。白桦和红花鹿蹄草的枝条和茎干比叶片的 $\delta^{13}C$ 含量要更富集,而兴安落叶松、柴桦和杜香则呈现出枝茎比叶片贫化的状态,这是因为其碳同化转运路径的阶段性的分馏差异及次生代谢物

合成偏好差异^[15]。5种典型植被随生长期基本呈现生长初期叶片、枝条(茎干)碳含量和 $\delta^{13}C$ 值较高;在生长旺盛期,叶片碳含量呈上升趋势,枝条碳含量变幅不大,枝条叶片的 $\delta^{13}C$ 多呈下降趋势;到生长后期,叶片碳含量骤降,而枝条、茎干碳含量除杜香外均上升,乔木的枝叶 $\delta^{13}C$ 值在该时期继续下降,林下植被则因为乔木落叶解除光限制, $\delta^{13}C$ 值小幅回升(图4,图5)。

表 2 5种典型植被大气-植物碳含量和 $\delta^{13}C$ 值

Table 2 Atmospheric-plant carbon content and $\delta^{13}C$ values of five typical vegetation species

类别	参数	植被类型				
		乔木		灌木		草本
		兴安落叶松	白桦	柴桦	杜香	红花鹿蹄草
大气	二氧化碳浓度/($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	394.69±12.01c		406.60±11.25b		415.53±8.16a
	$\delta^{13}C/\text{‰}$	-10.63±0.36a		-10.86±0.23b		-11.17±0.27c
叶片	碳含量/%	48.11±0.71 e	48.77±1.53d	48.51±0.38c	52.48±0.97a	49.46±1.38b
	$\delta^{13}C/\text{‰}$	-28.74±0.96a	-29.17±0.97b	-29.62±1.09c	-29.65±0.52c	-30.21±0.74d
枝茎	碳含量/%	49.98±0.71a	47.45±0.56d	47.86±1.09c	49.26±0.53b	45.78±1.33 e
	$\delta^{13}C/\text{‰}$	-29.03±0.71a	-29.15±0.63a	-29.91±0.78b	-30.76±0.60c	-28.86±0.80a

注:同行不同小写字母表示不同大气植被间差异显著($p < 0.05$)。

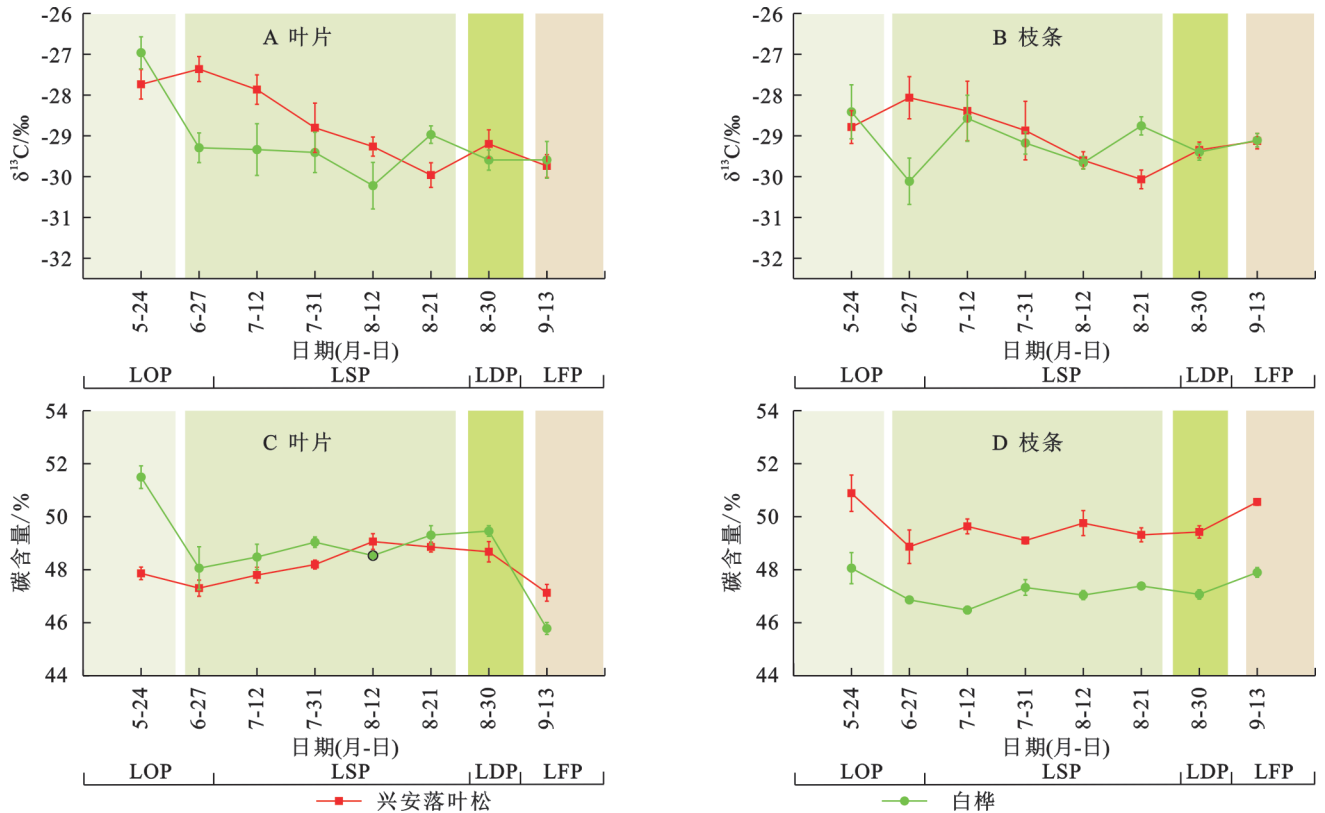


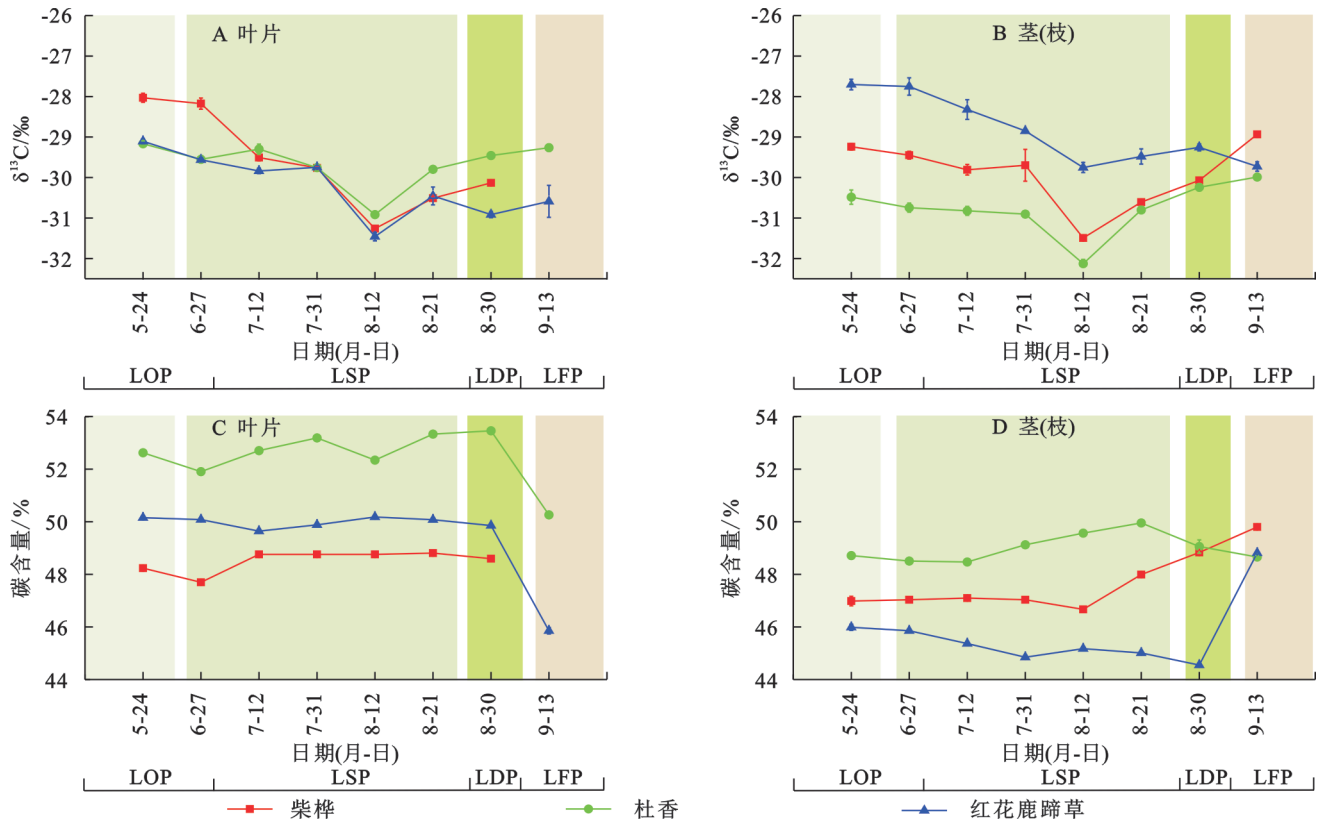
图 4 兴安落叶松与白桦叶片、枝条的 $\delta^{13}C$ 特征及其碳含量的动态变化

Fig. 4 Dynamic changes in $\delta^{13}C$ characteristics and carbon content of leaves and branches in *Larix gmelinii* and *Betula platyphylla*

2.4 大气-植被-凋落物及土壤有机碳及 $\delta^{13}C$ 值统计特征

不同高度气体的 $\delta^{13}C_a$ 值变化范围为-11.46‰~-9.96‰,平均值-10.88‰,比叶片富集 18.59‰;乔灌木叶片的 $\delta^{13}C_p$ 值范围为-31.57‰~-26.68‰,平

均值-29.47‰,比土壤(-25.67‰)贫化 3.8‰;土壤 $\delta^{13}C_s$ 在 0-100 cm 的垂向剖面上,深层相对表层富集 1.86‰。从大气到植被再到土壤 $\delta^{13}C_s$ 的贫化和富集趋势受到光合作用、微生物分解以及有机质来源等多个方面的影响。

图 5 林下植被叶片、茎/枝的 $\delta^{13}\text{C}$ 值及碳含量特征的动态变化Fig. 5 Dynamic changes in $\delta^{13}\text{C}$ values and carbon content characteristics of understory vegetation: leaves and stems/branches

渐伐林生态系统兴安落叶松和白桦的凋落物层的和土壤层的 $\delta^{13}\text{C}$ 及碳含量差异显著(表 3), 季节波动明显(图 6)。凋落物层及土壤碳含量的季节变化呈现生长初期和末期高, 生长旺期低的特征, 与 $\delta^{13}\text{C}$ 的变化趋势相反; 底土碳含量较低, 且存在“表层碳聚集”现象。兴安落叶松和白桦的土壤表层(0—20 cm)碳贡献率达 56.89% 和 67.89%。垂直方向上, 从凋落物到土壤有机碳含量沿土壤剖面逐渐减少。随着土层深度的增加, 兴安落叶松、白桦土壤的平均碳含量分别从 11.62% 降低到 1.93%, 10.31% 降低到 0.82%; 而土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 值从 -26.80‰ 增加到 -25.15‰ 、 -26.55‰ 增加到 -24.48‰ (0—100 cm)。在整个生长季白桦(3.64%)土壤的平均碳含量显著低于兴安落叶松(6.25%)。本研究亦显示在 80—100 cm 处, 土壤的有机碳含量极低, 这是由于底土能量质量差以及根系在此密度低且缺乏能量供应。

3 讨论

3.1 大气-植被-凋落物-土壤碳含量和 $\delta^{13}\text{C}$ 值的梯度分布特征及生态学意义

渐伐林生态系统乔灌木叶片通过光合作用同化大气 CO_2 ($\delta^{13}\text{C} = -10.89\text{‰}$), 其中一部分碳被固定用于生物体生长发育(叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 平均值: 乔木 -28.96‰ , 灌木

-29.64‰ , 草本 -30.21‰), 另一部分经自养呼吸再释放至大气, 剩余碳则通过凋落物输入 ($\delta^{13}\text{C} = -28.46\text{‰}$) 等途径转移至土壤碳库 ($\delta^{13}\text{C} = -28.46\text{‰}$)。凋落物及动植物残体经微生物分解矿化为小分子化合物并合成腐殖质 ($\delta^{13}\text{C} = -26.68\text{‰}$), 在此过程中释放 CO_2 到大气。上述过程导致生态系统垂直梯度上 $\delta^{13}\text{C}$ 值呈现规律性富集: 从大气到植物组织 ($\Delta^{13}\text{C} = +18.62\text{‰}$)、凋落物到表层土壤 ($\Delta^{13}\text{C} = +1.78\text{‰}$)、表层到底层土壤 ($\Delta^{13}\text{C} = +1.86\text{‰}$)^[10]。上述生化、物理过程使得生态系统垂直梯度上各组间 ^{13}C 值呈现差异性富集。

光合作用过程中植物对 ^{12}C 的偏好高于 ^{13}C , 当 CO_2 浓度降低时, 空气中剩余的 CO_2 以 ^{13}C 富集^[16], 且乔灌木的光合作用能力逐层递减, 冠层 $\delta^{13}\text{C}_a$ 梯度富集。相较于其他时期, 在植物生长旺期(LSP), 光合作用强烈, 冠层光合碳吸收强度较大, 故生长季呈单峰趋势。另一方面, 近地表高 CO_2 浓度与 $\delta^{13}\text{C}$ 贫化主要源于凋落物分解产生的 ^{13}C 贫化 CO_2 现象^[17], 且大兴安岭地区夜间“ CO_2 湖效应”会进一步加剧草本层碳同位素分异^[11](图 3, 表 2)。植物光合作用时, $^{13}\text{CO}_2$ 比 $^{12}\text{CO}_2$ 扩散率低且 Rubisco 酶优先羧化 $^{12}\text{CO}_2$ ^[14], 导致植被 $\delta^{13}\text{C}$ 较大气贫化。乔木冠层至林下植被叶片的 $\delta^{13}\text{C}_l$ 递减, 反映光强梯度驱动的气孔行为分异, 这也说明兴安落叶松与白桦作为优势树种的水分利

用效率更高,固碳耗水成本更低。不同植被的叶片凋落物层和土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 值较植物组织偏正,归因于微生物

物优先分解含 ^{12}C 的易降解组分,释放 ^{12}C 富集的 CO_2 , 导致残留的有机质中富集 ^{13}C 。

表 3 渐伐林兴安落叶松白桦凋落物和土壤碳含量和 $\delta^{13}\text{C}$ 值的垂直分布

Table 3 Vertical distribution of carbon content and $\delta^{13}\text{C}$ values in litter and soil of *Larix gmelinii* and *Betula platyphylla* in selective cutting forests

植物种		兴安落叶松		白桦	
		$\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$	碳含量/%	$\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$	碳含量/%
凋落物层	Oi	$-28.94\pm 0.68\text{i}$	$42.20\pm 3.82\text{a}$	$-29.13\pm 0.89\text{i}$	$40.76\pm 10.21\text{a}$
	Oe+Oa	$-27.83\pm 0.46\text{h}$	$29.66\pm 3.71\text{b}$	$-27.92\pm 0.72\text{h}$	$31.91\pm 10.16\text{b}$
土壤层	0~5	$-26.80\pm 0.67\text{g}$	$11.62\pm 2.78\text{c}$	$-26.55\pm 0.50\text{g}$	$10.31\pm 4.18\text{c}$
	5~10	$-26.54\pm 0.54\text{f}$	$9.30\pm 2.83\text{d}$	$-25.86\pm 0.47\text{f}$	$5.89\pm 3.01\text{d}$
	10~20	$-26.12\pm 0.55\text{e}$	$7.92\pm 2.91\text{e}$	$-25.73\pm 0.26\text{f}$	$3.72\pm 1.54\text{e}$
	20~30	$-25.77\pm 0.51\text{c}$	$6.47\pm 1.79\text{f}$	$-25.53\pm 0.25\text{e}$	$3.03\pm 1.32\text{f}$
	30~40	$-25.89\pm 0.65\text{d}$	$5.77\pm 2.42\text{g}$	$-25.38\pm 0.25\text{d}$	$2.20\pm 1.06\text{g}$
	40~60	$-25.68\pm 0.45\text{c}$	$4.37\pm 1.91\text{h}$	$-25.09\pm 0.46\text{c}$	$1.95\pm 1.02\text{g}$
	60~80	$-25.27\pm 0.19\text{b}$	$2.64\pm 0.99\text{i}$	$-24.91\pm 0.43\text{b}$	$1.19\pm 0.45\text{h}$
	80~100	$-25.15\pm 0.23\text{a}$	$1.93\pm 0.63\text{j}$	$-24.48\pm 0.42\text{a}$	$0.82\pm 0.17\text{h}$

注:同列不同小写字母表示不同土壤层间差异显著($p < 0.05$)。

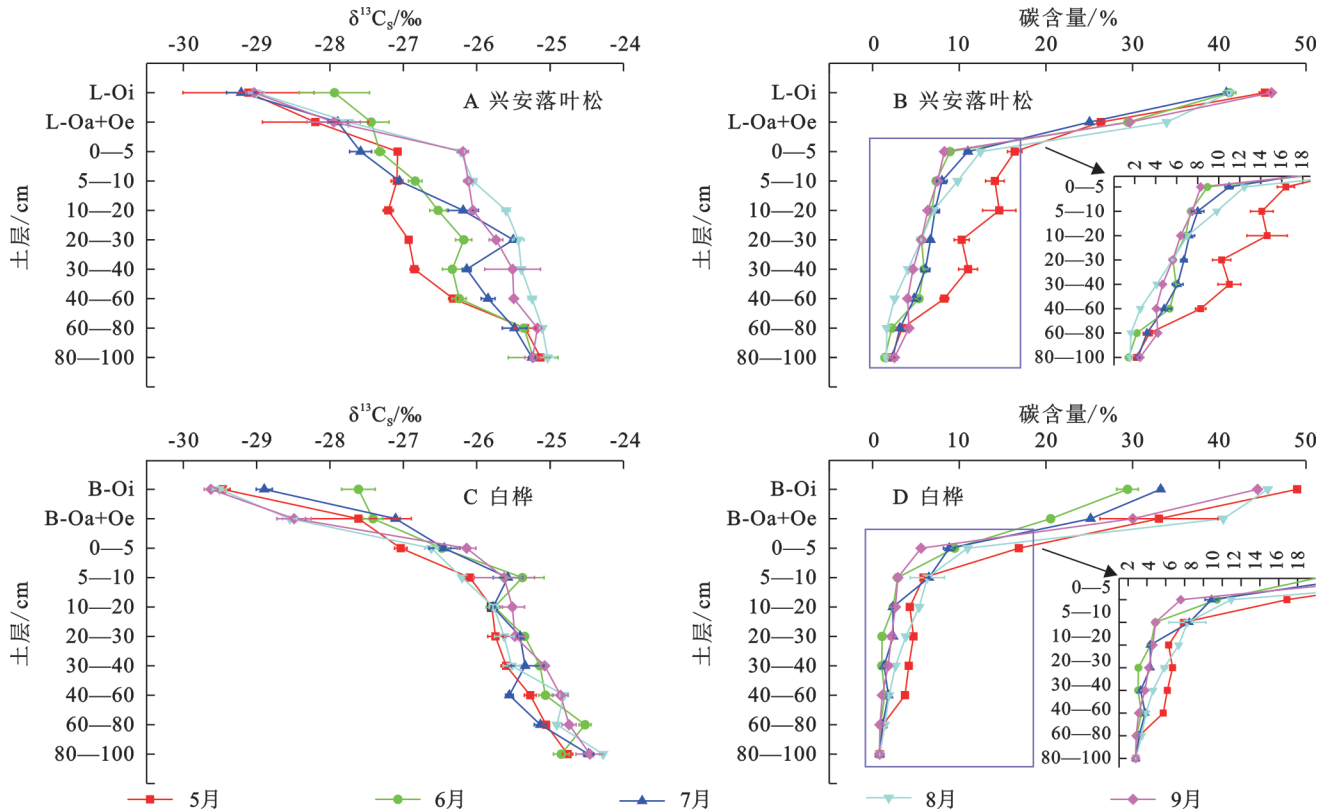


图 6 兴安落叶松、白桦土壤 $\delta^{13}\text{C}_s$ 及碳含量的季节性变化和垂直分布
Fig. 6 Seasonal changes and vertical distribution of $\delta^{13}\text{C}_s$ and carbon content in soil of *Larix gmelinii* and *Betula platyphylla*

3.2 典型植被枝叶碳含量和 $\delta^{13}\text{C}$ 值的季节变化及生态学意义

植物叶片与枝条的碳分配差异既反映冠层光合产物的转运效率,也表征物种间固碳策略分化。在渐伐林中,乔木、灌木与草本植物因叶片功能性状和

生长速率不同,导致叶-枝碳分配模式产生差异,进而影响林分整体碳汇功能。

本研究中渐伐林生态系统叶片碳含量的平均值为 49.49%, 高于全球范围内观测到的平均水平 46.2%^[18], 这意味着该生态系统叶片中富含有机化合

物,碳储存能力强。乔木类的叶片碳含量显著低于灌木和草本,常绿灌木杜香和常绿草本红花鹿蹄草的叶片碳含量显著高于其他植被,说明不同生活型植被在养分吸收与分配策略的差异。除兴安落叶松外,枝叶的碳含量总体呈现叶大于枝(茎),反映了叶片作为主要的光合器官具有更为积极的碳蓄能力。而兴安落叶松因其生长季相对较长,故在枝条中积累了更多的有机碳(表2)。

在生长初期,典型植被的叶片、枝条均呈现出较高的碳含量(图4,图5),因为新生叶片中含有丰富的叶绿素和其他有机物^[19],枝条因为越冬储存了大量有机质,使其在生长初期的碳含量偏高,另一方面也支持了新叶的快速生长;在展叶始期到展叶盛期的过渡期,叶片碳含量较之前下降,这是因为叶片快速生长出现碳稀释^[20]。随着叶片的逐渐成熟和扩展,其生长速率减缓,对碳的需求也减少;在展叶盛期和叶变色期,随着降水(7月、8月)频次增加,5种典型植被的叶片碳含量呈现增长趋势,枝条碳含量则受控于光合碳分配及环境胁迫响应策略差异,表现出异质性差异;落叶期,气温骤降,植物生理活动逐渐减弱,叶片碳含量均呈现下降趋势,除杜香外枝条碳含量均明显升高,碳向储存器官(枝、茎)回流,杜香茎干碳含量降低是由于碳被优先分配给种子与根系^[21],而非地上茎干,具体的碳分配机制待今后深入研究。

渐伐林生态系统乔灌草叶片 $\delta^{13}C_1$ 从生长初期到生长旺期再到生长末期,总体呈现下降趋势。不同植被叶片与枝(茎) $\delta^{13}C$ 季节性变化的波动趋势一致,反映了光合分馏对于光合(叶)与非光合器官(枝茎)的主导作用以及环境因素对分馏过程的同步调控作用^[15]。由于叶片 $\delta^{13}C$ 直接响应光合-气孔行为的调控,可以用来反馈植物在生长季水分利用策略。生长季初期植物叶片未发育完全,光合蒸腾等生理活动并未达到最大值,同时细胞内部 CO_2 浓度较低处于未饱和状态^[22],导致植物叶片对大气中 $^{13}CO_2$ 的识别和排斥降低,故植物叶片 $\delta^{13}C_1$ 值在生长季初期较高。在雨季(7月),木本植物(乔木、灌木)和草本植物均表现出相对偏负的 $\delta^{13}C$ 值,这是因为频繁降水导致土壤水分含量较高,植物易于获得可用水源^[4]。8月4—7日连续降雨(累计44.7 mm)使土壤含水率升高,好氧微生物活性被激活,加速旧碳分解(滞后3~5 d),土壤呼吸增强,释放 ^{12}C 富集的 CO_2 ^[23],导致8月12日林下植被吸收旧碳比例增加,叶片 $\delta^{13}C$ 值突降,植物WUE下降。这与康雪儿在草甸地区的研究相似,植物的 $\delta^{13}C_1$ 和WUE的脉冲方向取决于降雨量和降雨

事件前的土壤含水率^[8]。到了叶变色期和落叶期,随着植物生理活动逐渐减弱,气温骤降,兴安落叶松与白桦叶片 $\delta^{13}C_1$ 值继续下降,而林下植被因乔木落叶解除光限制,其叶片 $\delta^{13}C$ 值显著升高。

3.3 土壤 $\delta^{13}C_s$ 值和有机碳含量的季节变化及生态学意义

土壤 $\delta^{13}C_s$ 的季节动态特征,取决于生长季尺度下土壤碳库收支过程的动态权衡关系,与土壤有机碳含量的变化趋势相反。生长初期(5月),光合碳多向根系土壤碳库中转移^[24],新旧碳混合导致 $\delta^{13}C_s$ 贫化,同时5月气温回升,冻土消融使得土壤水分和养分得以释放,微生物生物量激增^[25],微生物呼吸作用增强,兴安落叶松和白桦的土壤有机碳含量均达到峰值(10.04%和5.21%)。生长中期(6—8月),光合碳多分配于茎叶^[24],土壤 $\delta^{13}C_s$ 逐渐富集,同期气温和降水频次均达到整个生长季最大值,促进凋落物分解,导致土壤呼吸增强,有机碳矿化速率加快,凋落物和土壤碳含量较生长初期明显降低。在生长季中后期(7—9月),兴安落叶松土壤有机碳含量先减后增,而白桦土壤则呈现先增后减,因为兴安落叶松针叶的高木质素抑制了前期分解,9月气温骤降,植物地上部分的生长减缓或停滞,枝叶凋落现象明显,增加了表层凋落物碳含量,并促进了土壤碳积累;而白桦的阔叶易分解从而激发微生物活性,加速老碳消耗,在8月末期叶片凋落,后期碳输入不足,故其土壤有机碳先增后减,这也说明不同树种的土壤碳滞留机制存在差异(图6)。

土壤有机碳含量随深度呈指数下降,主要归因于叶片和根系凋落物的归还量差异。寒温带森林凋落物层厚、植被覆盖率高,近地表层0—20 cm处存在大量根系,大量死根及其分泌物返回土壤为表层土壤提供丰富碳源^[12],表层碳聚集现象显著(表4)。表层聚集的碳继续向深层扩散,土壤有机碳随土壤剖面递减。 $\delta^{13}C_s$ 的垂直分布模式则呈现随土层深度逐渐富集的趋势,这与植被 $\delta^{13}C$ 值的历史变化、凋落物、动物残体分解以及微生物源碳随土层深度的积累有关^[10](图5)。土壤 $\delta^{13}C_s$ 沿深度富集1.86‰,相对于其他生态系统^[26-27]偏低,反映了寒温带低温主导的碳周转模式,而针叶林凋落物中富含的难降解重碳组分因分解缓慢持续留存,叠加冻土活动层对碳垂直迁移的限制,形成了独特的同位素分馏特征。

IgSOC能够解释土壤 $\delta^{13}C$ 变异的62%以上(图7),回归方程斜率 K 的绝对值越大,表示土壤有机碳的周转速率越快,结果显示兴安落叶松(1.94)的土壤周

转率明显大于白桦(1.54),可见,即使是同一区域SOC周转也会因为地上植被类型、根系发育程度以及土壤溶解性有机碳(Dissolved Organic Carbon, DOC)淋失差异而不同。因为针叶凋落物木质素含量高分解速率较慢,且针叶林下土壤有机酸的积累可抑制有机质矿化,进而促进了土壤有机碳积累^[12],而阔叶易于降解(表4),DOC淋失显著,土壤碳不易累积。

3.4 连续碳库中¹³C富集的环境控制

WUE和 $\Delta\delta^{13}\text{C}$ 本质上反映了地上光合作用与地下呼吸过程的耦合关系。植被群落组成差异在很大程度上决定了土壤呼吸对光合作用的响应程度^[8]。与单组分 $\delta^{13}\text{C}$ 相比,通过计算不同植物组织(如叶片 $\delta^{13}\text{C}_l$ 、枝茎 $\delta^{13}\text{C}_b$)的 $\delta^{13}\text{C}$ 值及其与0—20 cm处土壤 $\delta^{13}\text{C}_{s,0-20}$ 的差值($\Delta\delta^{13}\text{C}$),有效地消除了来源底物的影

响,可以更准确地反映土壤碳动态沿环境梯度的变化模式以及生态系统对气候变化的响应^[28]。

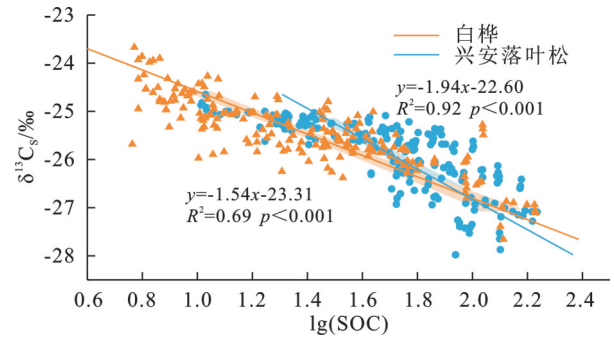


图7 兴安落叶松与白桦土壤 $\delta^{13}\text{C}_s$ 值与logSOC值之间回归关系

Fig. 7 Regression relationship between soil $\delta^{13}\text{C}_s$ values and logSOC values in *Larix gmelinii* and *Betula platyphylla*

表4 大兴安岭渐伐林生态系统植物菌根类型、根系深度、叶形和植物高度概况

Table 4 Overview of mycorrhizal types, root depth, leaf morphology, and plant height in selective cutting forest ecosystem of Greater Xing'an Mountains

生活型	植物种	菌根类型	植株高度	根系深度/cm	叶形
落叶乔木	兴安落叶松	外生菌根	12.4±0.4 m	40—60	条形
	白桦	外生菌根	10.5±0.3 m	40—60	三角状卵形
落叶灌木	柴桦	外生菌根	50~150 cm	25—35	卵形
常绿灌木	杜香	杜鹃花科菌根	40~50 cm	15—20	线形
草本植物	红花鹿蹄草	菌根共生	5~15 cm	10—15	圆卵形

渐伐林生态系统中,2024年乔木碳库对环境因子的响应显著高于灌木与草本($p < 0.05$),因其作为森林中的优势物种,光照条件好,覆盖面积大以及根系发达,地上地下的联合响应更显著。但因本研究仅基于3个样地的单一年份观测数据,其代表性可能受限于样地间微环境变异和年际气候波动。气象因子 T_a 、PAR和RH在整个生育期对乔灌草连续碳库的影响显著($p < 0.01$), T_a 通过影响叶片光合酶活性间接影响植物光合速率^[29],PAR和RH则通过调控植物光合作用和蒸腾作用^[2]来间接影响WUE。气候因子则通过植物和土壤因子影响土壤微生物活性或土壤基质有效性,间接影响 $\Delta\delta^{13}\text{C}$ ^[8](图8)。对于土壤因子,乔灌草连续碳库对于 SOC_{10-20} 、 SWC_{10-20} 的响应显著($p < 0.05$),而0—5,5—10 cm层位的SOC与SWC响应较弱。这一垂直分异特征主要因为兴安落叶松与白桦的吸水根系多集中在10—20 cm层^[30],增强了该层土壤水分有效性对iWUE及 $\Delta\delta^{13}\text{C}$ 的调控作用以及10—20 cm层作为水土保持关键层,其较高的土壤持水能力(Soil Water Content, SWC)和有机碳稳定性(Soil Organic Carbon, SOC)共同构成了植被碳-水耦合过程的优势作用区,有效减少了表层碳的淋溶损失并维持了深层碳库的稳定。

解耦后不同生活型植被的iWUE和 $\Delta\delta^{13}\text{C}$ 呈现出不同的环境响应特征,归因于乔灌草的垂直生态位、水分利用策略和碳分配优先级差异。乔灌草的 $\Delta\delta^{13}\text{C}$ 多与 SWC_{10-20} 呈显著负相关,生长季频繁的降水增加了表层土壤的SWC,降低了土壤活性,使得微生物对土壤分解受限, $\Delta\delta^{13}\text{C}$ 降低(图9)。 $\Delta\delta^{13}\text{C}$ 与Oe+Oa层的碳含量整体呈显著正相关,这说明了Oe+Oa层作为土壤微生物的重要碳源,随着土壤腐殖质化的进行, $\delta^{13}\text{C}_s$ 的富集程度会越来越强。乔灌草复层结构的连续碳库对气象因子及土壤因子的响应显著,iWUE与 $\Delta\delta^{13}\text{C}$ 之间的耦联关系明显,反映了渐伐林生态系统具有较强的植被固碳能力。这种快速响应特征与该生态系统的水土保持功能和植被根系分布特点密切相关:一方面,复层植被结构有效减少了地表径流和土壤侵蚀,维持了表层土壤水分和养分的稳定性;另一方面,由于该地区土层浅薄富含砾石且存在多年冻土,典型植被根系生物量主要分布在0—20 cm深度^[12](表4),浅根系分布格局和良好的水土保持条件,使得光合产物能够快速运输到根系并通过微生物分解反馈到生态系统碳循环中,从而增强了系统对环境变化的敏感性。

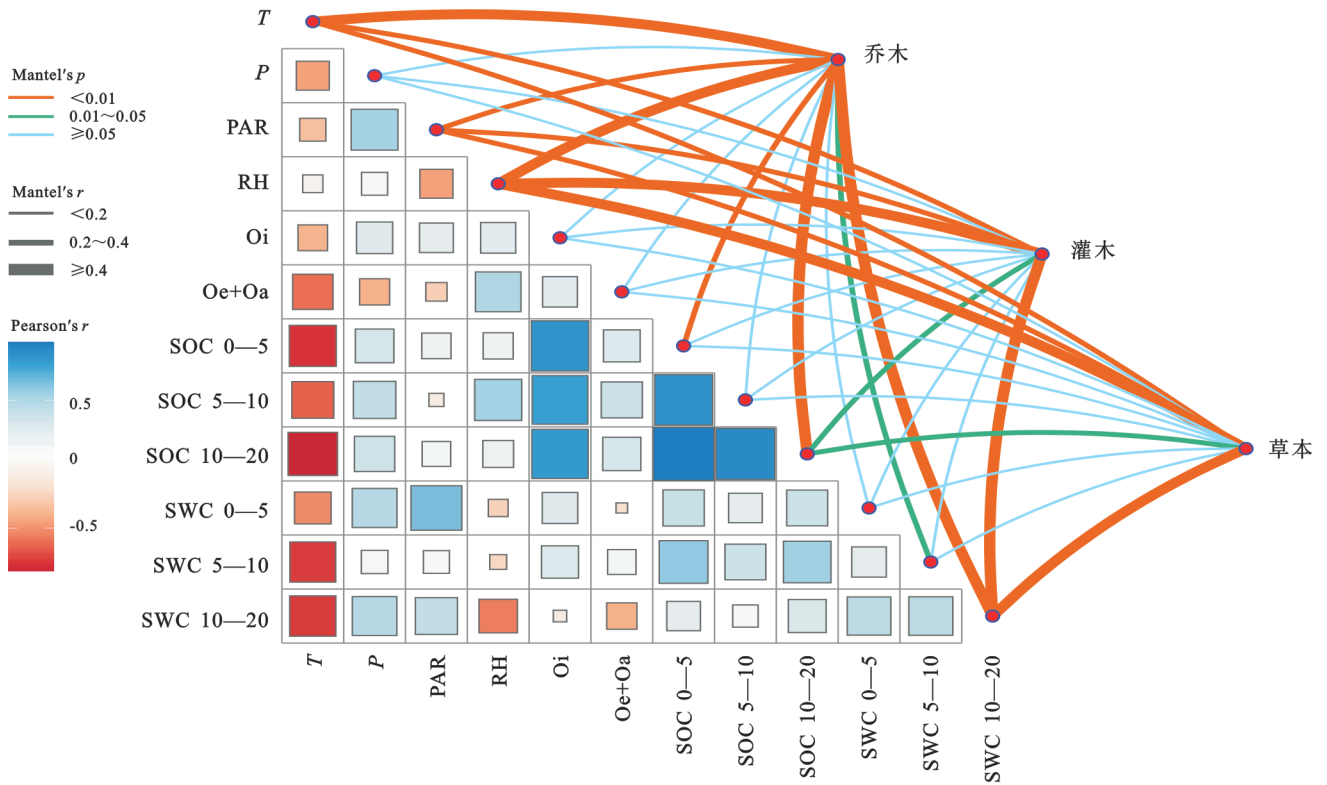
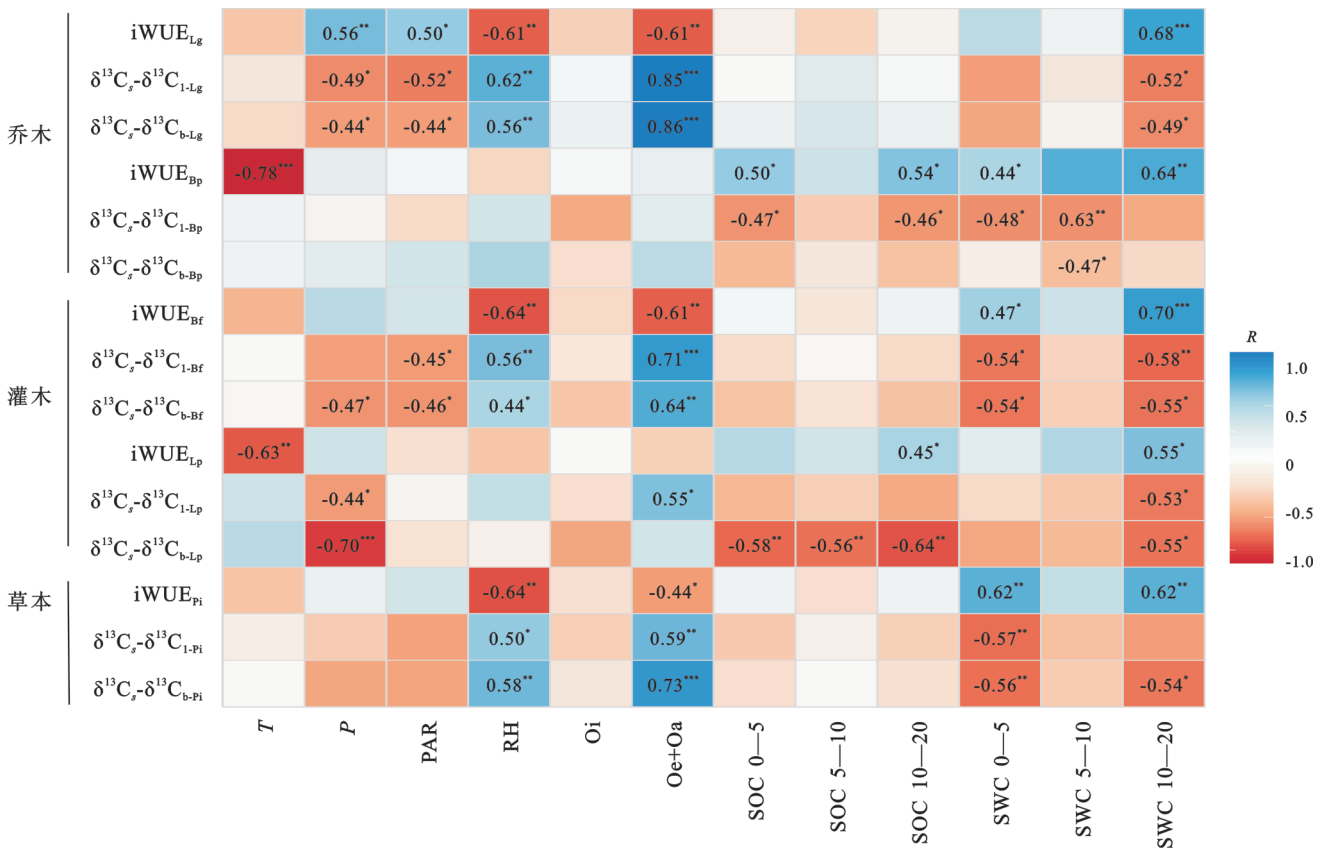


图 8 乔木、灌木和草本的与环境因素之间的相关性

Fig. 8 Correlations between trees, shrubs, and herbs and environmental factors



注: *、**和 ***表示在 0.05, 0.01, 0.001 水平上的显著相关性。

图 9 乔木(兴安落叶松、白桦)、灌木(柴桦、杜香)、草本(红花鹿蹄草)的 iWUE、 $\Delta\delta^{13}C$ 与环境因子之间的 Mantel 检验

Fig. 9 Mantel tests of iWUE and $\Delta\delta^{13}C$ of trees (*Larix gmelinii*, *Betula platyphylla*), shrubs (*Betula fruticosa*, *Ledum palustre*), and herbs (*Pyrola incarnata*) with environmental factors

4 结论

(1) 渐伐林生态系统乔灌草不同高度的 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 CO_2 浓度在生长季分别呈单峰和单谷趋势,受控于生育期及植被生长特性。

(2) 典型植被枝叶的 $\delta^{13}\text{C}$ 和碳含量季节波动明显,在生长初期,乔灌草均表现出高碳含量和高 iWUE 状态,在生长旺季,均呈低水分利用效率模式,叶片碳在该阶段累积,在生长末期,植被转为保守用水模式,叶片碳向储存器官回流,表明叶片受生育阶段的影响对环境因子的依赖关系有所不同。

(3) 凋落物及土壤的 $\delta^{13}\text{C}$ 和碳含量差异显著, $\delta^{13}\text{C}$ 沿土壤剖面富集,碳含量沿土壤剖面递减,凋落物和土壤碳含量的季节性变化呈“春高夏低”趋势,表层碳聚集显著,兴安落叶松与白桦的碳周转亦有着明显差异。

(4) 乔木的连续碳库对于环境因子的响应比灌木和草本更显著,反映了植被类型差异对环境响应的支配作用;渐伐林生态系统碳汇能力显著,相较于土壤属性,乔灌草连续碳库的影响多受控于气象因子的季节变化。

参考文献 (References):

- [1] 黄梓敬,徐侠,张惠光,等.根系输入对森林土壤碳库及碳循环的影响研究进展[J].南京林业大学学报:自然科学版,2022,46(1):25-32.
Huang Z J, Xu X, Zhang H G, et al. Advances in effects of root input on forest soil carbon pool and carbon cycle [J]. Journal of Nanjing Forestry University: Natural Sciences Edition, 2022, 46(1): 25-32.
- [2] 张欣,张秋良,孙守家,等.兴安落叶松生态系统 CO_2 浓度及其 $\delta^{13}\text{C}$ 动态对环境因子的响应[J].林业科学,2023,59(9):55-65.
Zhang X, Zhang Q L, Sun S J, et al. CO_2 concentration and the $\delta^{13}\text{C}$ dynamics in *Larix gmelinii* ecosystem in response to environmental factors [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2023, 59(9): 55-65.
- [3] Bowling D R, Massman W J, Schaeffer S M, et al. Biological and physical influences on the carbon isotope content of CO_2 in a subalpine forest snowpack, Niwot Ridge, Colorado[J]. Biogeochemistry, 2009, 95(1): 37-59.
- [4] Cao M, Wu C, Liu J C, et al. Increasing leaf $\delta^{13}\text{C}$ values of woody plants in response to water stress induced by tunnel excavation in a karst trough valley: implication for improving water-use efficiency [J]. Journal of Hydrology, 2020, 586: 124895.
- [5] 聂浩亮,薄慧娟,张润哲,等.北京海坨山典型林分土壤有机碳含量及有机碳密度垂直分布特征[J].林业科学研究,2020,33(6):155-162.
Nie H L, Bo H J, Zhang R Z, et al. Vertical distribution characteristics of soil organic carbon content and organic carbon density of typical forest stands at Haituo Mountain, Beijing[J]. Forest Research, 2020, 33(6): 155-162.
- [6] Gray J M, Bishop T F A, Wilson B R. Factors controlling soil organic carbon stocks with depth in eastern Australia[J]. Soil Science Society of America Journal, 2015, 79(6): 1741-1751.
- [7] Kayler Z E, Brédoire F, McMillan H, et al. Soil evaporation and organic matter turnover in the Sub-Taiga and Forest-Steppe of southwest Siberia [J]. Scientific Reports, 2018, 8: 10904.
- [8] Kang X E, Liu T X, Wang G L, et al. Control of hydrologic conditions and vegetation composition on carbon dynamics characterized by ^{13}C enrichment in a dune-meadow cascade ecosystem in a semi-arid region [J]. Catena, 2023, 231: 107286.
- [9] Martens J, Wild B, Muschitiello F, et al. Remobilization of dormant carbon from Siberian-Arctic permafrost during three past warming events[J]. Science Advances, 2020, 6(42): eabb6546.
- [10] 司高月,李晓玉,程淑兰,等.长白山垂直带森林叶片-凋落物-土壤连续体有机碳动态:基于稳定性碳同位素分析[J].生态学报,2017,37(16):5285-5293.
Si G Y, Li X Y, Cheng S L, et al. Organic carbon dynamics of the leaf-litter-soil continuum in the typical forests of the Changbai Mountain transect: an analysis of stable carbon isotope technology [J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(16): 5285-5293.
- [11] Zhang X, Zhang Q L, Sun S J, et al. Carbon exchange characteristics and their environmental effects in the northern forest ecosystem of the Greater Khingan Mountains in China [J]. Science of the Total Environment, 2022, 838(2): 156056.
- [12] 王冰,张鹏杰,张秋良.不同林型兴安落叶松林土壤团聚体及其有机碳特征[J].南京林业大学学报:自然科学版,2021,45(3):15-24.
Wang B, Zhang P J, Zhang Q L. Characteristics of the soil aggregate and its organic carbon in different *Larix gmelinii* forest types [J]. Journal of Nanjing Forestry University: Natural Sciences Edition, 2021, 45(3): 15-24.
- [13] Fang H J, Yu G R, Cheng S L, et al. ^{13}C abundance, water-soluble and microbial biomass carbon as potential indicators of soil organic carbon dynamics in subtropical forests at different successional stages and subject to different nitrogen loads [J]. Plant and Soil, 2009, 320(1): 243-254.
- [14] Farquhar G D, O'Leary M H, Berry J A. On the rela-

- tionship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves [J]. *Functional Plant Biology*, 1982, 9(2):121.
- [15] 韩璐, 杨菲, 吴应明, 等. 晋西黄土区典型乔灌木短期水分利用效率对环境因子的响应 [J]. *植物生态学报*, 2021, 45(12):1350-1364.
- Han L, Yang F, Wu Y M, et al. Responses of short-term water use efficiency to environmental factors in typical trees and shrubs of the loess area in West Shanxi, China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2021, 45(12):1350-1364.
- [16] Farquhar G D, Ehleringer J R, Hubick K T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis [J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1989, 40:503-537.
- [17] Schleser G H, Jayasekera R. $\delta^{13}\text{C}$ -variations of leaves in forests as an indication of reassimilated CO_2 from the soil [J]. *Oecologia*, 1985, 65(4):536-542.
- [18] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2004, 101(30):11001-11006.
- [19] 赵丽, 马骁, 刘宏强, 等. 若尔盖高寒草本沼泽木里藁草叶片碳氮磷化学计量特征对水位下降的响应 [J]. *应用生态学报*, 2021, 32(7):2426-2432.
- Zhao L, Ma X, Liu H Q, et al. Responses of leaf carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry of *Carex muliensis* to water table drawdown in an alpine marsh on the Ruergai Plateau, China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, 32(7):2426-2432.
- [20] 白秀玲, 周云凯, 王杰华, 等. 鄱阳湖湿地灰化苔草生长季氮磷含量与储量的变化 [J]. *生态学报*, 2018, 38(13):4752-4760.
- Bai X L, Zhou Y K, Wang J H, et al. Nitrogen and phosphorus concentration, and storage dynamics of *Carex cinerascens* during the spring growing season in Poyang Lake wetland [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(13):4752-4760.
- [21] 丁访军, 潘忠松, 吴鹏, 等. 贵州东部常绿落叶阔叶混交林碳素积累及其分配特征 [J]. *生态学报*, 2015, 35(6):1761-1768.
- Ding F J, Pan Z S, Wu P, et al. Carbon accumulation and distribution characteristics of the evergreen broad-leaved and deciduous broad-leaved mixed forests in East Guizhou [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(6):1761-1768.
- [22] 苏培玺, 严巧嫡, 陈怀顺. 荒漠植物叶片或同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值及水分利用效率研究 [J]. *西北植物学报*, 2005, 25(4):727-732.
- Su P X, Yan Q D, Chen H S. $\delta^{13}\text{C}$ values and water use efficiency of the leaves and assimilating shoots of desert plants [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2005, 25(4):727-732.
- [23] Bowling D R, Pataki D E, Randerson J T. Carbon isotopes in terrestrial ecosystem pools and CO_2 fluxes [J]. *The New Phytologist*, 2008, 178(1):24-40.
- [24] 邓扬悟, 唐纯, 袁红朝, 等. ^{13}C 脉冲标记法: 不同生育期水稻光合碳在植物-土壤系统中的分配 [J]. *生态学报*, 2017, 37(19):6466-6471.
- Deng Y W, Tang C, Yuan H C, et al. The ^{13}C - CO_2 pulsing labeling method: distribution of rice photosynthetic carbon in plant-soil systems during different rice growth stages [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(19):6466-6471.
- [25] 丁爽, 王传宽. 春季解冻期不同纬度兴安落叶松林的土壤微生物生物量 [J]. *应用生态学报*, 2009, 20(9):2072-2078.
- Ding S, Wang C K. Soil microbial biomass in *Larix gmelinii* forests along a latitudinal gradient during spring soil thawing [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2009, 20(9):2072-2078.
- [26] Hou Y, Chen Y, Chen X, et al. Changes in soil organic matter stability with depth in two alpine ecosystems on the Tibetan Plateau [J]. *Geoderma*, 2019, 351:153-162.
- [27] 陈新, 贡璐, 李杨梅, 等. 典型绿洲不同土壤类型有机碳含量及其稳定碳同位素分布特征 [J]. *环境科学*, 2018, 39(10):4735-4743.
- Chen X, Gong L, Li Y M, et al. Spatial variation of soil organic carbon and stable isotopes in different soil types of a typical oasis [J]. *Environmental Science*, 2018, 39(10):4735-4743.
- [28] Yang B, Wen X F, Sun X M. Seasonal variations in depth of water uptake for a subtropical coniferous plantation subjected to drought in an East Asian monsoon region [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2015, 201:218-228.
- [29] Sage R F, Kubien D S. The temperature response of C3 and C4 photosynthesis [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2007, 30(9):1086-1106.
- [30] 葛照欣, 蔡体久, 段北星, 等. 寒温带兴安落叶松和白桦生长季水分利用特征 [J]. *生态学报*, 2023, 43(24):10142-10155.
- Ge Z X, Cai T J, Duan B X, et al. Water use characteristics of *Larix gmelinii* and *Betula platyphylla* in the cold temperate zone during the growing season [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, 43(24):10142-10155.