

鼎湖山森林演替序列植物-土壤碳氮同位素特征

熊鑫^{1,2} 张慧玲^{1,2} 吴建平^{1,2} 褚国伟¹ 周国逸¹ 张德强^{1*}

¹中国科学院华南植物园, 广州 510650; ²中国科学院大学, 北京 100049

摘要 植物群落对水分利用和养分利用的优化策略, 土壤碳周转和氮循环过程对演替变化如何响应, 森林土壤有机碳积累机制等都是森林生态学需要解决的关键问题。然而, 这些生态学过程的变化在短时间内通过传统的研究手段难以被精确观测, 碳氮同位素(¹³C、¹⁵N)技术的应用或许能提供更多有价值的信息。该文通过对鼎湖山森林演替序列代表性群落——马尾松(*Pinus massoniana*)针叶林(PF)、针阔叶混交林(MF)和季风常绿阔叶林(BF)植物-土壤碳氮同位素自然丰度的测定, 分析了叶片稳定碳同位素比率($\delta^{13}\text{C}$)和稳定氮同位素比率($\delta^{15}\text{N}$)与其叶片元素含量的关系, 以及叶片-凋落物-土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 在演替水平和垂直方向上的变化特征。结果显示: 1)主要优势树种叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与其C:N极显著正相关($p < 0.01$), 凋落物和各层土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 均表现为PF > MF > BF, 沿演替方向逐渐降低; 2)叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 与叶片N含量正相关($p = 0.05$), 凋落物和表层土壤(0–10 cm) $\delta^{15}\text{N}$ 沿演替方向逐渐增大; 3)不同演替阶段土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 均沿垂直剖面呈现增大的趋势。结果表明: 南亚热带地区植物群落的发展并不一定受水分利用和氮素利用的补偿制约; $\delta^{13}\text{C}$ 自然丰度法的应用有助于森林土壤有机碳积累机制, 尤其有助于成熟森林土壤“碳汇”机制的阐释; 植物-土壤 $\delta^{15}\text{N}$ 值可作为评估土壤氮素有效性和生态系统“氮饱和”状态的潜在指标。

关键词 稳定碳同位素比率; 稳定氮同位素比率; 演替; 森林; 鼎湖山

引用格式: 熊鑫, 张慧玲, 吴建平, 褚国伟, 周国逸, 张德强 (2016). 鼎湖山森林演替序列植物-土壤碳氮同位素特征. 植物生态学报, 40, 533–542. doi: 10.17521/cjpe.2015.0478

¹³C and ¹⁵N isotopic signatures of plant-soil continuum along a successional gradient in Dinghushan Biosphere Reserve

XIONG Xin^{1,2}, ZHANG Hui-Ling^{1,2}, WU Jian-Ping^{1,2}, CHU Guo-Wei¹, ZHOU Guo-Yi¹, and ZHANG De-Qiang^{1*}

¹South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; and ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract

Aims The optimal patterns of plant community for water use and nutrient utilization, the responses of soil carbon and nitrogen turnover processes to forest succession, and the mechanisms of soil organic carbon accumulation, are three critical issues in forest ecosystem study. It is difficult to accurately detect these ecological processes with conventional methodologies in the short term, yet the application of ¹³C and ¹⁵N natural abundance technique may yield important information about these processes.

Methods This study was conducted in Dinghushan Biosphere Reserve. We investigated the natural isotopic abundance of both ¹³C and ¹⁵N of plant-soil continuum along a successional gradient from *Pinus massoniana* forest (PF) to coniferous and broad-leaved mixed forest (MF), and monsoon evergreen broad-leaved forest (BF). We also analyzed the correlations of foliar stable carbon isotope ratio ($\delta^{13}\text{C}$) and stable nitrogen isotope ratio ($\delta^{15}\text{N}$) with foliar elemental contents and the variations of soil $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ along soil profiles at different successional stages.

Important findings A significant positive correlation between foliar $\delta^{13}\text{C}$ and foliar C:N was observed. In both litter and soil, the $\delta^{13}\text{C}$ values tended to decrease along the forest succession, with the order as PF > MF > BF. Foliar $\delta^{15}\text{N}$ was positively correlated with foliar N content. The $\delta^{15}\text{N}$ values of litter and upper soil (0–10 cm) increased with successional status. Both soil $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values increased with increasing soil depth at all three forests. Our results imply that 1) trade-off between water use efficiency and nitrogen use efficiency did not necessarily exist in subtropical forests of China; 2) the application of isotopic technique could assist understanding of the mechanisms of soil carbon accumulation in subtropical forests, especially in old-growth forests; 3) the ¹⁵N natural abundance of plant-soil continuum could be a potential indicator of soil nitrogen availability and ecosystem nitrogen saturation status.

收稿日期Received: 2015-12-29 接受日期Accepted: 2016-04-23

* 通信作者Author of correspondence (E-mail: zhangdeq@scib.ac.cn)

Key words stable carbon isotope ratio; stable nitrogen isotope ratio; succession; forest; Dinghushan

Citation: Xiong X, Zhang HL, Wu JP, Chu GW, Zhou GY, Zhang DQ (2016). ^{13}C and ^{15}N isotopic signatures of plant-soil continuum along a successional gradient in Dinghushan Biosphere Reserve. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 533–542. doi: 10.17521/cjpe.2015.0478

碳(C)、氮(N)作为两种重要的生命元素,其生物地球化学循环过程一直是生态学研究的重点,二者在自然界都有两种稳定性同位素(^{12}C 、 ^{13}C 和 ^{14}N 、 ^{15}N)。由于同位素分馏效应,不同物质间C、N同位素自然丰度存在差异,这为同位素技术在生态系统碳-氮循环过程中的应用提供了理论基础(Nadelhoffer & Fry, 1988)。 ^{13}C 同位素丰度最早被用于区分植物的光合途径(O'Leary, 1981),其后又被发现与植物光合代谢和水分利用效率之间的关系(Farquhar *et al.*, 1982; Ehleringer *et al.*, 1986),并被广泛应用于土壤碳循环和植物功能群的研究(Garten & Taylor, 1992; 于贵瑞等, 2005)。在发生 C_3 - C_4 植被转换的区域,通过土壤稳定碳同位素比率($\delta^{13}\text{C}$)在时间上的变化,可以区分不同来源有机质的相对贡献,同时也可反演植被覆盖的历史,同样的方法也用于土壤不同有机组分周转过程的研究(Bernoux *et al.*, 1998; Ehleringer *et al.*, 2000)。植物-土壤稳定氮同位素比率($\delta^{15}\text{N}$)被认为可以用来评估生态系统的N通量,且已被部分学者用作生态系统氮饱和状态的指示指标(Högberg, 1997; Pardo *et al.*, 2002; Kahmen *et al.*, 2008; Xu *et al.*, 2010)。Templer等(2007)研究发现土壤 $\delta^{15}\text{N}$ 值可以表征土壤的净矿化和硝化速率;Craine等(2009)认为植物-土壤 $\delta^{15}\text{N}$ 高的地区土壤N有效性也更高,植物根系对菌根真菌的依赖度更弱,生态系统氮的饱和度更高。显然,稳定同位素技术的应用为生态系统C、N元素循环的研究提供了一个新的窗口。但目前 $\delta^{13}\text{C}$ 自然丰度法多应用于发生过 C_3 - C_4 植被转换区域的碳周转研究(Galdo *et al.*, 2003; Liao *et al.*, 2006; Cheng *et al.*, 2013),而在植被系统未发生 C_3 - C_4 型转换的亚热带森林,如何应用 $\delta^{13}\text{C}$ 自然丰度法探究森林演替过程中土壤碳周转的变化,仍需更多的探索。

尽管已有研究指出,在地上部分生物量不再增加的情况下,亚热带成熟森林土壤依然具有持续积累有机碳的潜力(Zhou *et al.*, 2006a),但对于这种积累机制的解释仍存有很多疑问。诸多研究表明,具有较高水分利用效率的植物往往氮素利用效率较低,即在自然条件下,植物对水分和氮素的利用效

率存在补偿制约,这种制约关系在草原和温带森林生态系统中都得到验证(Field *et al.*, 1983; Chen *et al.*, 2005)。而在雨量充沛以及高氮沉降的南亚热带森林,植物对水分和氮素利用效率的制约关系是否依然存在?另外,该区域森林生态系统是否已达到“氮饱和”状态?森林演替过程中土壤氮素有效性如何变化?这些都是森林生态学研究亟待解决的关键问题。然而,上述生态学过程和现象的变化在短时间内通过传统的研究手段难以被精确观测。 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 自然丰度法的应用或许能为我们提供更多有价值的信息。本文选取鼎湖山森林演替序列中3个代表林型——马尾松(*Pinus massoniana*)针叶林(简称松林)、针阔叶混交林(简称混交林)和季风常绿阔叶林(简称阔叶林),分别代表演替水平的前、中、后期(Zhou *et al.*, 2006b),通过测定植物-土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$,分析叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值与其叶片元素含量的关系,揭示植物-土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 在演替水平和垂直方向上的变化特征,试图阐明南亚热带森林演替过程中植物群落对资源的利用策略,为生态系统碳氮元素循环过程机理的研究提供支持。

1 材料和方法

1.1 研究区域概况

鼎湖山生物圈保护区(23.16°–23.19° N, 112.51°–112.56° E)位于广东省中西部的肇庆市境内,面积1 155 hm^2 ,最高峰鸡笼山海拔1 000.3 m,是中国第一个自然保护区。该区属南亚热带季风性气候,地带性顶级群落类型为季风常绿阔叶林,恢复演替序列为针阔叶混交林和马尾松针叶林。年降水量和蒸发量分别为1 955 mm和1 115 mm,年平均相对湿度80%。干湿季明显,4–9月为湿季,降水量约占全年的80%,11月至次年1月为旱季。年平均气温21.0 °C,最冷月(1月)和最热月(7月)平均气温分别为12.6 °C和28.0 °C。该区基岩为泥盆系的厚层砂岩、砂页岩,土壤类型主要为赤红壤,自然酸化严重,pH值介于4.1–4.9(Zhou *et al.*, 2006b)。

鼎湖山阔叶林主要分布在庆云寺周围海拔100–490 m的山坡上,已有400多年受保护的历史。

群落结构复杂, 其中乔木有3层、灌木1层、草本1层, 此外还有较多的藤本植物和附生植物, 主要优势树种有木荷(*Schima superba*)、锥(*Castanopsis chinensis*)、黄果厚壳桂(*Cryptocarya concinna*)、云南银柴(*Aporosa yunnanensis*)、肖蒲桃(*Acmena acuminatissima*)、白颜树(*Gironniera subaequalis*)、橄榄(*Canarium album*)等(黄忠良等, 1998)。土壤为水化赤红壤, 土层厚度50–80 cm。

混交林多分布于自然林的林缘, 海拔80–400 m 之间, 目前正快速向阔叶林恢复演替。地上垂直结构大致可分为4层, 其中乔木2层、灌木1层、草本1层, 此外还有少量藤本和附生等层间植物, 主要优势树种有马尾松、木荷、锥、黄果厚壳桂、滇粤山胡椒(*Lindera metcalifiana*)等(欧阳旭等, 2014)。土壤为赤红壤, 土层厚度40–70 cm。

松林主要分布于保护区外缘的丘陵和低山上, 受人为干扰而未能恢复演替到针阔叶混交林阶段, 但已有相当数量的阔叶小乔木、灌木及草本植物, 优势植物种类有马尾松、白楸(*Mallotus paniculatus*)、三桠苦(*Melicope pteleifolia*, 又叫 *Evodia leptota*)、桃金娘(*Rhodomyrtus tomentosa*)、芒萁(*Dicranopteris dichotoma*)等。土壤为粗骨赤红壤, 土层厚度30–50 cm。

1.2 研究方法

1.2.1 样品采集

2014年12月在鼎湖山3个代表性森林(松林、混交林、阔叶林)的永久样地(100 m × 100 m)进行采样。叶片样品的采集: 选取各样地植物群落的主要优势种共14种(其中马尾松为松林和混交林共有种, 木荷、锥、黄果厚壳桂为混交林和阔叶林共有种), 每个树种选择生长状况相近的个体3株, 用高枝剪摘取不同生长部位的叶片并混合均匀, 4个共有种, 在每个林分内取3个样品作为重复, 非共有种也取3个样品作为重复。凋落物样品的采集不分树种, 在各取土点附近随机采集样品并混合均匀, 每个样地取3个样品作为重复。土壤样品的采集: 每个样地按不同坡向、坡度随机选择8个采样点(每个采样点附近随机选取4–5个取土点), 用内径2.5 cm的土钻分4层(0–10 cm, 10–20 cm, 20–30 cm, 30–50 cm)取样, 同一土层混合均匀后装入密封袋保存(约300 g)。共采集叶片样品54个、凋落物样品9个、土壤样品96个。

1.2.2 样品处理和分析

叶片和凋落物样品带回实验室后用蒸馏水洗净,

65 °C烘至恒质量后, 粉碎过100目筛。土壤样品带回实验室后, 用镊子剔除植物残体、根系和岩屑等异物, 过2 mm孔径(10目)筛, 取部分湿土样(约100 g)留作微生物生物量碳(MBC)的测定。其余样品于室温下自然风干, 按四分法取30–50 g土样, 去除细根后研细过100目筛, 加入过量1 mol·L⁻¹ HCl于室温下处理24 h, 以去除碳酸盐组分, 用蒸馏水反复洗涤至中性, 过滤后65 °C烘至恒质量。

采用稳定同位素质谱仪(IsoPrime100, IsoPrime, Manchester, UK)和元素分析仪(Vario ISOTOPE CUBE, Elementar, Hanau, Germany)联用测定样品的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 和有机碳(SOC)、全氮(TN)含量及碳氮比(C:N)。同位素比值采用千分比单位(‰), 用 δ 表示, 根据国际标准公式计算:

$$\delta(\text{‰}) = [(R_{\text{sam}}/R_{\text{std}}) - 1] \times 1000$$

式中, $R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$ 或 ${}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}$, R_{sam} 表示样品的相对丰度, R_{std} 表示国际标准物的相对丰度。碳同位素国际标准物为Pee Dee Belemnite (PDB), 即美国南卡罗来纳州白垩系皮狄组地层中的美洲拟箭石($R_{\text{PDB}} = 0.011\ 237\ 2$, $\delta^{13}\text{C}_{\text{PDB}} = 0\text{‰}$); 氮同位素国际标准物为标准大气中的 N_2 ($R_{\text{air}} = 0.003\ 676\ 5$, $\delta^{15}\text{N}_{\text{air}} = 0\text{‰}$)。本次实验所得同位素比值 δ 的测定精度为 $\pm 0.1\text{‰}$, 由中国科学院华南植物园公共实验室提供。土壤微生物生物量碳的测定采用氯仿熏蒸- K_2SO_4 浸提法(Vance *et al.*, 1987)。土壤易氧化有机碳的测定采用高锰酸钾氧化法(Blair *et al.*, 1995)。

1.3 数据处理

利用SAS统计软件对叶片和凋落物的各个指标在林型间的差异进行单因素方差分析, 对土壤各指标在林型和土层间的差异进行双因素方差分析。运用最小显著差异法(LSD)进行均值间的多重比较。采用直线回归分析参数间的相关性。运用SigmaPlot 10.0软件作图。

2 结果和分析

2.1 叶片稳定同位素丰度

2.1.1 共有优势种叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 在林型间的比较

鼎湖山森林群落主要优势种叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值变化范围分别为 -33.37‰ – -29.19‰ 和 -4.78‰ – -2.29‰ 。同种植物在不同演替阶段叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 存在差异。从表1可以看出, 松林中马尾松叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值较混交林高, $\delta^{15}\text{N}$ 却相反; 混交林和阔叶林的3个

表1 共有优势种叶片稳定碳、氮同位素比率在不同林型间的差异

Table 1 Differences in foliar carbon isotope ratio ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen isotope ratio ($\delta^{15}\text{N}$) of common dominant species among different forest types

共有树种 Common species	林型 Forest type	稳定碳同位素比率 $\delta^{13}\text{C}$ (‰)	稳定氮同位素比率 $\delta^{15}\text{N}$ (‰)
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	松林 Pine forest	-29.28 (0.19)	-5.15 (0.24)
	混交林 Mixed forest	-30.30 (0.10)**	-4.07 (0.11)*
木荷 <i>Schima superba</i>	混交林 Mixed forest	-30.77 (0.53)	-3.56 (0.18)
	阔叶林 Broad-leaved forest	-29.19 (0.69)	-5.41 (0.09)**
锥 <i>Castanopsis chinensis</i>	混交林 Mixed forest	-30.90 (0.21)	-2.73 (0.41)
	阔叶林 Broad-leaved forest	-29.88 (0.79)	-3.09 (0.57)
厚壳桂 <i>Cryptocarya chinensis</i>	混交林 Mixed forest	-33.37 (0.12)	-3.75 (0.21)
	阔叶林 Broad-leaved forest	-32.94 (0.35)	-3.59 (0.40)

括号内数值为标准误差($n = 3$)。单因素方差分析结果: *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$ 。

Values are mean ($n = 3$) with standard error in parentheses. Statistically significant differences are given after one-way ANOVA at * $p < 0.05$ and ** $p < 0.01$, respectively.

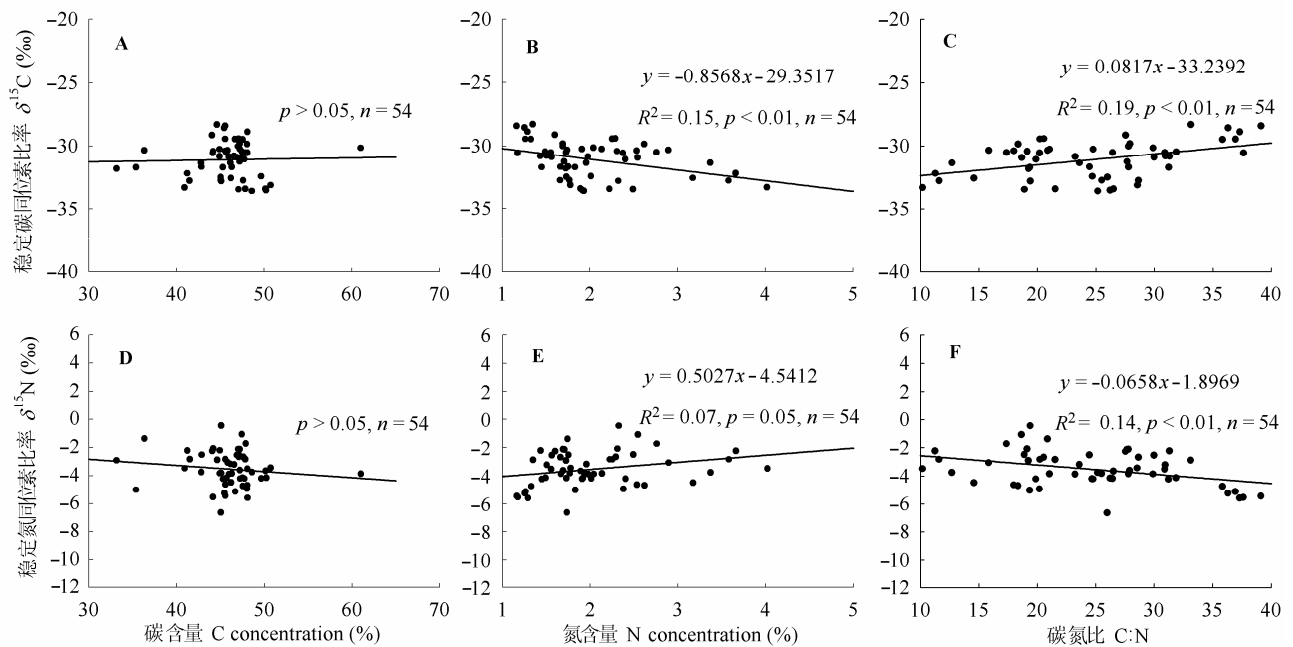


图1 叶片稳定碳(C)、氮(N)同位素比率与元素含量的关系。

Fig. 1 Correlations of foliar stable carbon isotope ratio ($\delta^{13}\text{C}$) and stable nitrogen isotope ratio ($\delta^{15}\text{N}$) with foliar elemental contents.

共有优势种木荷、锥、黄果厚壳桂中, 只有木荷叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 在两林型间表现出极显著差异 ($p < 0.01$), 木荷叶片 $\delta^{13}\text{C}$, 锥叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$, 黄果厚壳桂叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 在不同林型间差异均不显著 ($p > 0.05$)。

2.1.2 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 与元素含量的关系

由图1可见, 鼎湖山优势树种叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与叶片 N 含量极显著负相关 ($p < 0.01$), 与叶片 C:N 极显著正相关 ($p < 0.01$); 叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 与 N 含量正相关 ($p = 0.05$), 与 C:N 极显著负相关 ($p < 0.01$); 叶片 C 含量与 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 均无显著相关性 ($p > 0.05$)。

2.2 凋落物 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 与碳氮比 (C:N) 在不同林型间的差异

凋落物 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 C:N 在不同林型间均存在显著差异 ($p < 0.05$), 具体表现为松林 > 混交林 > 阔叶林, 沿着演替方向逐渐降低; 凋落物 $\delta^{15}\text{N}$ 沿演替方向逐渐增大, 具体表现为松林 < 混交林 < 阔叶林 (表2)。

2.3 土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 与碳氮含量在不同林型间的差异

2.3.1 土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 与土壤总有机碳含量 (TOC)、易氧化有机碳含量 (ROC)、微生物生物量碳含量 (MBC) 在不同林型间的差异

土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化范围为 $-27.31\text{‰} - -21.38\text{‰}$, 不

表2 不同林型凋落物稳定碳、氮同位素比率与碳氮比

Table 2 The stable carbon isotope ratio ($\delta^{13}\text{C}$) and stable nitrogen isotope ratio ($\delta^{15}\text{N}$) and the C:N of the litter from different forest types

林型 Forest type	稳定碳同位素比率 $\delta^{13}\text{C}$ (‰)	稳定氮同位素比率 $\delta^{15}\text{N}$ (‰)	碳氮比 C:N
松林 Pine forest	-28.84 (0.09) ^a	-5.19 (0.08) ^b	46.11 (0.63) ^a
混交林 Mixed forest	-29.78 (0.04) ^b	-4.40 (0.06) ^{ab}	41.39 (0.42) ^b
阔叶林 Broad-leaved forest	-30.43 (0.19) ^c	-4.02 (0.52) ^a	31.73 (1.87) ^c

括号内数值为标准误差($n=3$)。不同字母表示林型间差异显著($p < 0.05$)。

Values are mean with standard error in parentheses ($n=3$). Different letters indicate significant differences among forests at $p < 0.05$.

表3 土壤稳定碳、氮同位素比率和元素含量的方差分析结果

Table 3 Effects of forest type, soil layer and their interaction on soil stable carbon isotope ratio ($\delta^{13}\text{C}$), stable nitrogen isotope ratio ($\delta^{15}\text{N}$), total organic carbon (TOC), readily oxidized organic carbon content (ROC), microbial biomass carbon content (MBC), total nitrogen content (TN) and the C to N ratio (C:N)

主效应和交互作用 Main effect or interaction	因变量 Dependent variable						
	稳定碳同位素比率 $\delta^{13}\text{C}$	稳定氮同位素比率 $\delta^{15}\text{N}$	土壤总有机碳生物 TOC	易氧化有机碳含量 ROC	微生物生物量碳含量 MBC	总氮含量 TN	碳氮比 C:N
林型 Forest type	$F_2 = 96.39^{**}$	$F_2 = 2.02$	$F_2 = 54.74^{**}$	$F_2 = 24.81^{**}$	$F_2 = 15.34^{**}$	$F_2 = 92.32^{**}$	$F_2 = 25.77^{**}$
土层 Soil layer	$F_3 = 53.77^{**}$	$F_3 = 133.56^{**}$	$F_3 = 233.24^{**}$	$F_3 = 244.47^{**}$	$F_3 = 23.74^{**}$	$F_3 = 232.26^{**}$	$F_3 = 162.36^{**}$
林型×土层 Forest type × soil layer	$F_{11} = 3.00^{**}$	$F_{11} = 1.65$	$F_{11} = 7.47^{**}$	$F_{11} = 4.62^{**}$	$F_{11} = 1.83$	$F_{11} = 6.99^{**}$	$F_{11} = 4.90^{**}$

F 表示显著性检验中的 F 值, F 右下方数字表示自由度。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$ 。

F means the F value of significance testing, number on the bottom-right of F means the degree of freedom. *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

同林型和土层间差异极显著($p < 0.01$)(表3),各层土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 均表现为松林>混交林>阔叶林,沿演替方向逐渐降低。由图2可见,土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 沿剖面深度逐渐增大,至某一深度达到最大值,松林和混交林在土壤剖面30 cm处 $\delta^{13}\text{C}$ 值转而减小,阔叶林土壤剖面20–30 cm和30–50 cm处 $\delta^{13}\text{C}$ 变化不明显。

土壤各项C指标在林型和土层间均存在极显著差异($p < 0.01$)(表3),松林各层土壤TOC和活性有机碳(ROC和MBC)含量均显著低于混交林和阔叶林,后两者间差异较小;所有林型土壤TOC含量沿剖面深度逐渐降低,与 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化相反(图2,图3)。

2.3.2 土壤 $\delta^{15}\text{N}$ 与土壤TN和C:N在不同林型间的差异

土壤 $\delta^{15}\text{N}$ 值变化范围为2.52‰–8.19‰,表层土壤(0–10 cm) $\delta^{15}\text{N}$ 沿演替方向逐渐增大,具体表现为松林<混交林<阔叶林,而其他各层土壤 $\delta^{15}\text{N}$ 值在林型间无显著差异($p > 0.05$);所有林型土壤 $\delta^{15}\text{N}$ 均沿垂直剖面呈现增大的趋势。各层土壤TN含量均表现为松林<混交林<阔叶林,沿剖面深度逐渐降低,与 $\delta^{15}\text{N}$ 值变化相反(图2)。土壤C:N沿剖面深度逐渐降低,混交林各土层C:N均高于松林和阔叶林(图3C)。

3 讨论

3.1 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 特征

多数研究结果证实, C_3 植物的碳同位素分馏效

应与叶片胞间 CO_2 浓度和大气 CO_2 浓度的比值(C_i/C_a)具有明显的线性正相关关系(Farquhar *et al.*, 1982),而 C_i/C_a 受光合速率和气孔导度的影响,因此,叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与植物光合和蒸腾等生理过程有着密切的联系,可以作为估测植物长期水分利用效率(WUE)的重要指标(Ehleringer *et al.*, 1986)。本文结果显示混交林中马尾松叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 显著低于松林,这与演替过程中林内小气候的变化相关。随着演替的进行,森林郁闭度增加,林内光照水平减弱,气温降低,林内空气湿度和土壤含水量升高(刘效东等, 2014),由此引起植物光合和蒸腾速率的改变,植物WUE下降,叶片 C_i/C_a 升高, $\delta^{13}\text{C}$ 值降低。这与Ehleringer等(1986)在鼎湖山的研究结果相吻合,孙谷畴等(1993)对亚热带人工松林的研究也得到类似的结论。马尾松作为喜光性的耐旱先锋种,在荫蔽潮湿的环境下优势度减弱,逐渐被阔叶树种所替代,群落结构逐步演化成针阔叶混交林。而混交林和阔叶林的3个共有树种叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 均没有表现出林型间的显著差异,这或许可以间接证明处于演替中、后期的两林型间林分差异越来越小,混交林林内气温、空气湿度、土壤含水量及植物生理功能逐渐趋同于阔叶林(监测数据,未发表),混交林正快速向演替顶级过渡(Zhou *et al.*, 2006b)。

通过对鼎湖山主要优势树种叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与其元素含量的相关性分析,我们发现叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与N含量极

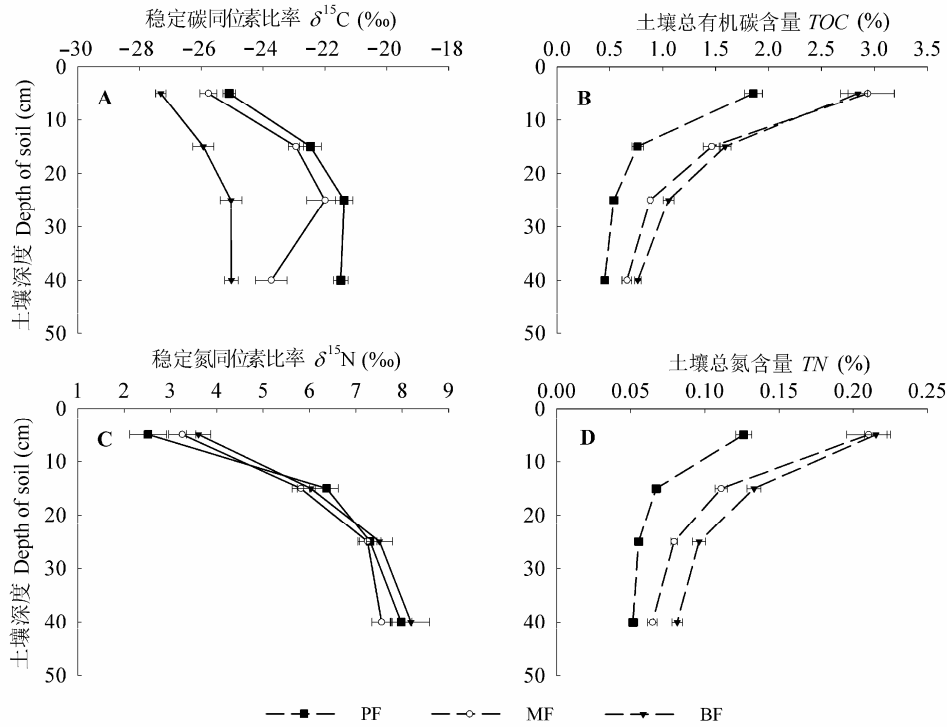


图2 土壤稳定碳同位素比率(A)、总有机碳含量TOC (B)、稳定氮同位素比率(C)、总氮含量TN (D)沿剖面变化特征(平均值±标准误差)。BF, 阔叶林; MF, 混交林; PF, 松林。

Fig. 2 Distribution characteristics of soil stable carbon isotope ratio ($\delta^{13}\text{C}$, A) and total organic carbon content (TOC, B) and stable nitrogen isotope ratio ($\delta^{15}\text{N}$, C) and total nitrogen content (TN, D) along soil profiles (mean \pm SE). BF, broad-leaved forest; MF, mixed forest; PF, pine forest.

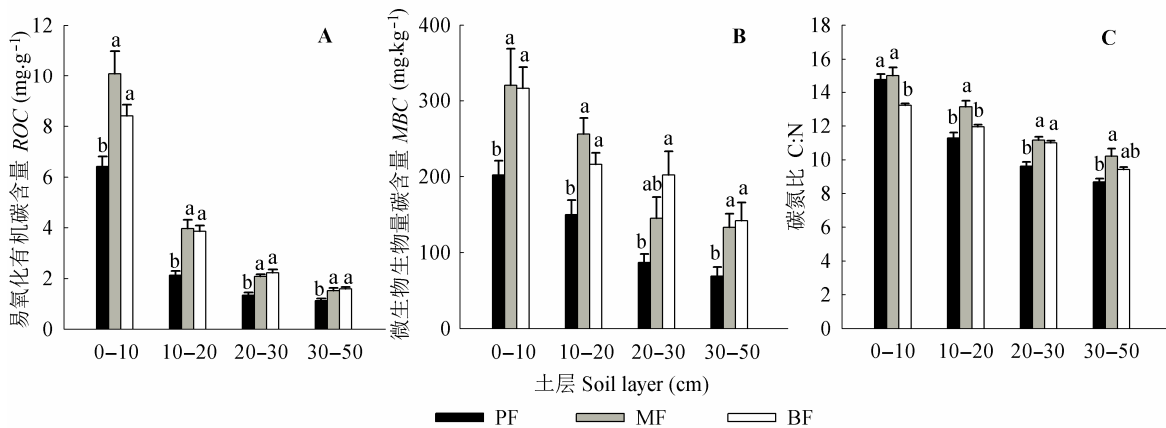


图3 不同林型各土层易氧化有机碳含量(ROC, A)、微生物生物量碳含量(MBC, B)和碳氮比(C:N, C)的变化(平均值±标准误差)。不同字母表示同一土层不同林型间差异显著($p < 0.05$)。PF, 松林; MF, 混交林; BF, 阔叶林。

Fig. 3 Change of readily oxidized organic carbon content (ROC, A) and microbial biomass carbon content (MBC, B) and the C to N ratio (C:N, C) at different soil layers under different forests (mean \pm SE). Different letters indicate significant differences among forests for the same soil layer at $p < 0.05$. BF, broad-leaved forest; MF, mixed forest; PF, pine forest.

显著负相关, 与C:N极显著正相关, 与Tsialtas等(2001)的结果一致, 而与其他的一些结论相反(Cernusak *et al.*, 2013; Zhang *et al.*, 2015), 这可能与不同环境条件下土壤养分供应水平及物种在群落中

的资源利用策略有关。理论上, 在“氮限制”的环境下, 叶片N含量的增加有利于提高核酮糖1,5-二磷酸羧化氧化酶(Rubisco)的数量和活性, 光合速率加快, C_i/C_a 降低, 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 增大(O’Leary, 1988)。而南

亚热带地区氮沉降水平高, 生态系统趋于“氮饱和”状态, 植物的生长转而受到其他营养元素(如磷)的限制(Chen *et al.*, 2015); 鼎湖山降水充沛, 土壤含水量高, 更多的N吸收意味着更多水分的摄入, 从而导致叶片气孔导度增大, C_i/C_a 升高, $\delta^{13}C$ 降低。以上结果表明: 出于对湿润气候和高氮沉降水平的一种适应策略, 南亚热带森林群落中植物可能同时具有较低的水分利用效率和氮素利用效率(C:N), 并不一定存在相互制约的补偿机制。

除少数固氮植物外, 植物氮素主要来源于根系吸收土壤中的硝态氮和铵态氮, 再经过同化还原作用固定在有机质中, 这两个阶段都会产生氮同位素分馏, 其分馏效应主要取决于土壤N有效性以及植物对氮素的需求(Tcherkez & Hodges, 2008)。许多研究已经在不同空间尺度上证明叶片 $\delta^{15}N$ 与其N含量正相关(Hobbie *et al.*, 2000; Craine *et al.*, 2009), 本文的结果与之相吻合(图1E), Craine等(2009)认为叶片N含量高的地区土壤N有效性高, 系统N循环开放度更高, 更多贫化 ^{15}N 的气态N(如 NH_3 、 N_2O 和 N_2 等)被释放, 系统富集 ^{15}N ; 同时植物对菌根真菌的依赖度下降, N吸收过程中同位素分馏效应减弱, 导致植物 $\delta^{15}N$ 增大。表1结果显示马尾松叶片 $\delta^{15}N$ 值在混交林中较松林中显著增大, 可以解释为混交林土壤N有效性明显高于松林, 土壤中氮的净矿化和硝化速率更快(Templer *et al.*, 2007)。而混交林和阔叶林的3个共有优势种, 除木荷外, 锥和黄果厚壳桂叶片 $\delta^{15}N$ 值均没有表现出林型间的差异, 表明处于演替中期的混交林土壤N有效性越来越接近阔叶林土壤N有效性水平。

3.2 土壤 $\delta^{13}C$ 、 $\delta^{15}N$ 沿演替方向的变化

本文结果显示各层土壤 $\delta^{13}C$ 均沿演替方向(松林→混交林→阔叶林)逐渐降低, 我们认为可能的解释有两种: 地表凋落物的差异以及凋落物分解形成的有机碳(简称新碳)和土壤中原来存储的有机碳(简称老碳)的混合效应。森林土壤有机质主要来源于植物生物量的输入, Balesdent等(1993)对温带森林的研究发现土壤 $\delta^{13}C$ 与凋落物 $\delta^{13}C$ 呈正相关关系。本文中地表凋落物 $\delta^{13}C$ 表现为松林>混交林>阔叶林, 沿演替方向显著降低(表2), 与土壤 $\delta^{13}C$ 的变化一致。然而, 土壤并不能完全继承现存凋落物的 $\delta^{13}C$, 如果不考虑凋落物在分解过程中的分馏效应, 土壤 $\delta^{13}C$ 应是新碳和老碳混合作用的结果, 其值由

同位素混合效应决定(Liao *et al.*, 2006)。随着森林演替的进行, 群落结构和林内小气候均发生改变, 地表凋落物C:N降低(表2), 微生物数量和活性增加, 地表微环境更易于凋落物分解, 而凋落物分解速率在一定程度上决定着凋落物中碳的流向(以气体形态释放、以碎屑物残存、以可溶性有机碳形态下渗)。Huang等(2011)研究发现, 更快的分解将导致凋落物在分解过程中呼吸消耗的部分减少, 向地下转移的部分(碎屑物和可溶性有机碳)增加。同时, 新碳的快速输入又在一定程度上减缓了土壤中老碳的分解, 因为土壤微生物更倾向于优先分解富含有机质的新鲜碳源(Högberg & Ekblad, 1996)。对比15年前后鼎湖山森林土壤 $\delta^{13}C$ 值的变化, 建立同位素混合模型, 我们发现森林演替后期土壤有机质的平均滞留时间更长(未发表数据)。但目前我们还没有得到凋落物分解过程中转入地下部分的确切比例, 利用同位素技术更为精确地量化凋落物分解过程中碳的流向, 估算土壤不同有机组分的分解速率, 将有助于提供更多清晰的线索。

表层(0–10 cm)土壤 $\delta^{15}N$ 沿演替方向呈现增大的规律, 与凋落物 $\delta^{15}N$ 的变化一致, 表明土壤 $\delta^{15}N$ 与凋落物的输入密切相关。Falkengren-Grerup等(2004)认为 $\delta^{15}N$ 可以作为植物吸收 NO_3^- 的相对指标。Pardo等(2002)发现, 生态系统越接近“氮饱和”, 土壤和叶片的 $\delta^{15}N$ 值越高。Craine等(2009)认为植物-土壤 $\delta^{15}N$ 高的区域土壤N有效性也更高。也有研究显示表层土壤 $\delta^{15}N$ 自然丰度可以作为指示氮循环速率的指标(Xu *et al.*, 2010)。Templer等(2007)研究表明细根和土壤的 $\delta^{15}N$ 与净矿化和硝化速率显著正相关。我们或许可以据此推测, 随着森林演替的进行, 土壤N有效性将增加, 生态系统“氮饱和”程度越来越高。深层土壤 $\delta^{15}N$ 没有表现出不同林型间的显著差异, 这与土壤垂直剖面 ^{15}N 的分馏效应和N元素的迁移有关(Nadelhoffer & Fry, 1988)。

3.3 土壤 $\delta^{13}C$ 、 $\delta^{15}N$ 沿垂直剖面的变化

3个林型土壤 $\delta^{13}C$ 均沿剖面深度不断增大, 与TOC的变化规律相反(图2), 这与多数研究结果相吻合(Ehleringer *et al.*, 2000; Liao *et al.*, 2006)。对于这种富集机制的解释主要有以下几种假说:

1) 休斯效应。工业革命以来, 贫化 ^{13}C 的化石燃料的燃烧使得大气中 $\delta^{13}CO_2$ 值逐渐降低, 底层土壤有机质 $\delta^{13}C$ 值与早期大气 $\delta^{13}CO_2$ 值相对应, 高于表

层土壤。

2)微生物对 ^{13}C 贫化基质的优先选择。不同有机化合物(糖类、纤维素、木质素、脂类等)间 $\delta^{13}\text{C}$ 值最大差异可达10.3‰ (Hobbie & Werner, 2004)。微生物在呼吸代谢过程中更倾向于利用环境中贫化 ^{13}C 的碳源,从而产生同位素分馏效应,导致残留的土壤有机质 ^{13}C 富集,越往底层土壤有机质分解越彻底,土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 沿剖面深度不断增大(Nadelhoffer & Fry, 1988; Högberg & Ekblad, 1996)。

3)同位素动力分馏。与重同位素相比,轻同位素活性更高,能够更快地在产物中富集,微生物呼吸代谢过程中 ^{12}C 同位素更容易以气体形式沿土壤孔隙扩散逸出,致使残留的土壤有机质 $\delta^{13}\text{C}$ 增大。

4)微生物残体的贡献。Ehleringer等(2000)指出土壤中的微生物和真菌相对于它们的分解底物而言 $\delta^{13}\text{C}$ 值更大。其原因很可能是它们在代谢过程中利用了 ^{13}C 更为富集的土壤空气作为羧化反应的碳源,微生物残体和真菌的贡献可能会使土壤有机质 $\delta^{13}\text{C}$ 趋向更大的值(Gleixner *et al.*, 1993)。

但本文的结果显示,3个林型土壤微生物含量均沿剖面深度下降(图3B),与 $\delta^{13}\text{C}$ 沿深度的变化并不一致。综上所述,影响土壤剖面 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化的因素很多,这些变化极可能是多种因素交互作用的结果。值得注意的是,本文结果显示松林和混交林中土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 在土壤剖面30 cm处转而减小,这与植被更替过程中新、老碳的混合效应有关。也有学者指出,这是由于土壤剖面不同更新周期组分的构成和有机质分解的阶段性所致(陈庆强等, 2002)。

土壤 $\delta^{15}\text{N}$ 在所有林型中也表现出沿剖面增大的趋势,与土壤TN呈现相反的变化规律(图2),这与多数学者在森林和草地中的研究结果一致(Mariotti *et al.*, 1980; Tiessen *et al.*, 1984; Shearer & Kohl, 1986)。引起 ^{15}N 沿土壤剖面富集的因素很多,包括菌根真菌对 ^{15}N 的分馏效应、贫化 ^{15}N 有机化合物被优先分解利用,以及硝化和反硝化过程中土壤N的迁移和淋溶(Hobbie & Ouimette, 2009)。土壤经硝化和反硝化作用,贫化 ^{15}N 的气态氮和硝态氮逐渐被释放出系统,残留的土壤有机质 ^{15}N 更加富集(Ledgard *et al.*, 1984);沿剖面深度向下,土壤粒径越来越小,N含量越来越低,有机质分解越来越彻底,土壤腐殖化程度越来越高, ^{15}N 越来越富集(Liao *et al.*, 2006);另一方面,植物吸收贫化 ^{15}N 的 NO_3^- 和 NH_4^+ 离子后

又以凋落物的形式回归到土壤中,使得表层土壤贫化 ^{15}N ; ^{14}N 和 ^{15}N 在垂直剖面不断发生这样的反向迁移,使得土壤 $\delta^{15}\text{N}$ 沿剖面深度不断增大。

4 结论与展望

通过对鼎湖山森林演替序列植物-土壤碳氮同位素特征的研究,得出以下结论: 1)鼎湖山植物叶片、凋落物和土壤的 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围分别为 -33.37‰ – -29.19‰ 、 -30.43‰ – -28.84‰ 和 -27.31‰ – -21.38‰ ,相应的 $\delta^{15}\text{N}$ 值范围分别为 -4.78‰ – -2.29‰ 、 -5.19‰ – -4.02‰ 和 2.52‰ – 8.19‰ ; 2)鼎湖山主要优势树种叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与其C:N呈极显著正相关关系,表明南亚热带地区植物生长并不一定受水分利用和氮素利用的补偿制约; 3)鼎湖山森林土壤和凋落物 $\delta^{13}\text{C}$ 沿演替方向逐渐降低, $\delta^{13}\text{C}$ 自然丰度法的应用有助于成熟森林土壤“碳汇”机制的阐释; 4)叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 与叶片N含量呈正相关关系,表层土壤和凋落物 $\delta^{15}\text{N}$ 沿演替方向逐渐增大,植物-土壤 $\delta^{15}\text{N}$ 值可作为评估土壤氮素有效性和生态系统“氮饱和”状态的潜在指标; 5)土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 沿垂直剖面呈现增大的趋势,表明随着剖面深度增加,土壤有机质分解更加完全。

在此研究的基础上,我们将继续深化以下两方面的工作: 1)利用同位素手段更为精确地量化凋落物分解过程中碳的流向,估算土壤不同有机组分的分解速率; 2)通过追踪叶片和树轮的 $\delta^{15}\text{N}$ 值探究南亚热带森林土壤N有效性的长期变化。

基金项目 国家自然科学基金(31428001、41573077和41430529)。

参考文献

- Balesdent J, Girardin C, Mariotti A (1993). Site-related $\delta^{13}\text{C}$ of tree leaves and soil organic matter in a temperate forest. *Ecology*, 74, 1713–1721.
- Bernoux M, Cerri CC, Neill C, Moraes JFL (1998). The use of stable carbon isotopes for estimating soil organic matter turnover rates. *Geoderma*, 82, 43–58.
- Blair GJ, Lefroy RDB, Lisle L (1995). Soil carbon fractions based on their degree of oxidation and the development of a carbon management index for agricultural systems. *Australian Journal of Agricultural Research*, 46, 1459–1466.
- Cernusak LA, Ubierna N, Winter K, Holtum JAM, Marshall JD, Farquhar GD (2013). Environmental and physiological determinants of carbon isotope discrimination in terrestrial plants. *New Phytologist*, 200, 950–965.

- Chen H, Gurmessa GA, Zhang W, Zhu XM, Zheng MH, Mao QG, Zhang T, Mo JM (2015). Nitrogen saturation in humid tropical forests after 6 years of nitrogen and phosphorus addition: Hypothesis testing. *Functional Ecology*, 17(2), 59–73.
- Chen QQ, Shen CD, Peng SL, Yi WX, Sun YM, Li ZA, Jiang MT (2002). Characteristics and controlling factors of soil organic matter turnover processes in the subtropical mountainous area, South China. *Acta Ecologica Sinica*, 22, 1446–1454. (in Chinese with English abstract) [陈庆强, 沈承德, 彭少麟, 易惟熙, 孙彦敏, 李志安, 姜漫涛 (2002). 华南亚热带山地土壤有机质更新特征及其影响因素. *生态学报*, 22, 1446–1454.]
- Chen SP, Bai YF, Zhang LX, Han XG (2005). Comparing physiological responses of two dominant grass species to nitrogen addition in Xilin River Basin of China. *Environmental and Experimental Botany*, 53, 65–75.
- Cheng XL, Yang YH, Li M, Dou XL, Zhang QF (2013). The impact of agricultural land use changes on soil organic carbon dynamics in the Danjiangkou Reservoir area of China. *Plant and Soil*, 366, 415–424.
- Craine JM, Elmore AJ, Aida MPM, Bustamante M, Dawson TE, Hobbie EA (2009). Global patterns of foliar nitrogen isotopes and their relationships with climate, mycorrhizal fungi, foliar nutrient concentrations, and nitrogen availability. *New Phytologist*, 183, 980–992.
- Ehleringer JR, Buchmann N, Flanagan LB (2000). Carbon isotope ratios in belowground carbon cycle processes. *Ecological Applications*, 10, 412–422.
- Ehleringer JR, Lin ZF, Field CB, Kuo CY (1986). Leaf carbon isotope ratio and mineral composition in subtropical plants along an irradiance cline. *Oecologia*, 72, 109–114.
- Falkengren-Grerup U, Michelsen A, Olsson MO, Quarmby C, Sleep D (2004). Plant nitrate use in deciduous woodland: The relationship between leaf N, ^{15}N natural abundance of forbs and soil N mineralisation/mineralization. *Soil Biology & Biochemistry*, 36, 1885–1891.
- Farquhar GD, O'Leary MH, Berry JA (1982). On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*, 9, 121–137.
- Field C, Merino J, Mooney HA (1983). Compromises between water-use efficiency and nitrogen-use efficiency in five species of California evergreens. *Oecologia*, 60, 384–389.
- Galdo ID, Six J, Peressotti A, Cotrufo MF (2003). Assessing the impact of land-use change on soil sequestration in agriculture soils by means of organic matter fraction and stable C isotopes. *Global Change Biology*, 9, 1204–1213.
- Garten CT, Taylor GE (1992). Foliar $\delta^{13}\text{C}$ within a temperate deciduous forest: Spatial, temporal, and species sources of variation. *Oecologia*, 90, 1–7.
- Gleixner G, Danier HJ, Werner RA, Schmidt HL (1993). Correlations between the ^{13}C content of primary and secondary plant products in different cell compartments and that in decomposing Basidiomycetes. *Plant Physiology*, 102, 1287–1290.
- Hobbie EA, Macko SA, Williams M (2000). Correlation between foliar $\delta^{15}\text{N}$ and nitrogen concentrations may indicate plant-mycorrhizal interactions. *Oecologia*, 122, 273–283.
- Hobbie EA, Ouimette AP (2009). Controls of nitrogen isotope patterns in soil profiles. *Biogeochemistry*, 95, 355–371.
- Hobbie EA, Werner RA (2004). Intramolecular, compound-specific, and bulk carbon isotope patterns in C_3 and C_4 plants: A review and synthesis. *New Phytologist*, 161, 371–385.
- Högberg P (1997). ^{15}N natural abundance in soil-plant systems. *New Phytologist*, 137, 179–203.
- Högberg P, Ekblad A (1996). Substrate-induced respiration measured *in situ* in a C_3 -plant ecosystem using additions of C_4 -sucrose. *Soil Biology & Biochemistry*, 28, 1131–1138.
- Huang YH, Li YL, Xiao Y, Wenigmann KO, Zhou GY, Zhang DQ, Wenigmann M, Tang XL, Liu JX (2011). Controls of litter quality on the carbon sink in soils through partitioning the products of decomposing litter in a forest succession series in South China. *Forest Ecology and Management*, 261, 1170–1177.
- Huang ZL, Kong GH, Zhang QM, Liu SZ (1998). Structure, species diversity and population dynamics of the lower subtropical evergreen broad-leaved forest in Dinghushan Biosphere Reserve. *Tropical and Subtropical Forest Ecosystem*, 1, 64–75. (in Chinese with English abstract) [黄忠良, 孔国辉, 张倩媚, 刘世忠 (1998). 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林结构、物种多样性及种群动态的研究. *热带亚热带森林生态系统研究*, 1, 64–75.]
- Kahmen A, Wanek W, Buchmann N (2008). Foliar $\delta^{15}\text{N}$ values characterize soil N cycling and reflect nitrate or ammonium preference of plants along a temperate grassland gradient. *Oecologia*, 156, 861–870.
- Ledgard SF, Feney JR, Simpson JR (1984). Variations in natural enrichment of ^{15}N in the profiles of some Australian pasture soils. *Australian Journal of Soil Research*, 22, 155–164.
- Liao JD, Boutton TW, Jastrow JD (2006). Organic matter turnover in soil physical fractions following woody plant invasion of grassland: Evidence from natural ^{13}C and ^{15}N . *Soil Biology & Biochemistry*, 38, 3197–3210.
- Liu XD, Zhou GY, Chen XZ, Zhang DQ, Zhang QM (2014). Forest microclimate change along with the succession and response to climate change in south subtropical region. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 2755–2764. (in Chinese with English abstract) [刘效东, 周国逸, 陈修治, 张德强, 张倩媚 (2014). 南亚热带森林演替过程中小气候的改变及对气候变化的响应. *生态学报*, 34, 2755–2764.]
- Mariotti A, Pierre D, Vedy JC, Bruckert S, Guillemot J (1980).

- The abundance of natural nitrogen 15 in the organic matter of soils along an altitudinal gradient. *Catena*, 7, 293–300.
- Nadelhoffer KJ, Fry B (1988). Controls on natural nitrogen-15 and carbon-13 abundances in forest soil organic matter. *Soil Science Society of America Journal*, 52, 1633–1640.
- O'Leary MH (1981). Carbon isotope fractionation in plants. *Phytochemistry*, 20, 553–567.
- O'Leary MH (1988). Carbon isotopes in photosynthesis. *Bio-science*, 38, 328–336.
- Ouyang X, Li YL, Zhang QM (2014). Characteristics of microclimate in a mixed coniferous and broadleaf forest in Dinghushan Biosphere Reserve. *Chinese Journal of Ecology*, 33, 575–582. (in Chinese with English abstract) [欧阳旭, 李跃林, 张倩媚 (2014). 鼎湖山针阔叶混交林小气候调节效应. *生态学杂志*, 33, 575–582.]
- Pardo LH, Hemond HF, Montoya JP, Fahey TJ, Siccama TG (2002). Response of the natural abundance of ^{15}N in forest soils and foliage to high nitrate loss following clear cutting. *Canadian Journal of Forest Research*, 32, 1126–1136.
- Shearer G, Kohl DH (1986). N_2 -fixation in field settings: Estimations based on natural ^{15}N abundance. *Australian Journal of Plant Physiology*, 13, 699–756.
- Sun GC, Lin ZF, Lin GZ, Li SS (1993). $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratio and water use efficiency of *Pinus massoniana* in subtropical artificial forest. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 4, 325–327. (in Chinese with English abstract) [孙谷畴, 林植芳, 林桂珠, 李双顺 (1993). 亚热带人工林松树 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 比率和水分利用效率. *应用生态学报*, 4, 325–327.]
- Tcherkez G, Hodges M (2008). How stable isotopes may help to elucidate primary nitrogen metabolism and its interaction with (photo) respiration in C_3 leaves. *Journal of Experimental Botany*, 59, 941–953.
- Templer PH, Arthur MA, Lovett GM, Weathers KC (2007). Plant and soil natural abundance $\delta^{15}\text{N}$: Indicators of relative rates of nitrogen cycling in temperate forest ecosystems. *Oecologia*, 153, 399–406.
- Tiessen H, Karamanos RE, Stewart JWB, Selles F (1984). Natural nitrogen-15 abundance as an indicator of soil organic matter transformations in native and cultivated soils. *Soil Science Society of America Journal*, 48, 312–315.
- Tsialtas JT, Handley LL, Kassoumi MT, Veresoglou DS, Gagianas AA (2001). Interspecific variation in potential water use efficiency and its relation to plant species abundance in a water-limited grassland. *Functional Ecology*, 15, 605–614.
- Vance ED, Brookes PC, Jenkinson DS (1987). An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology & Biochemistry*, 19, 703–707.
- Xu YQ, He JC, Cheng WX, Xing XR, Li LH (2010). Natural ^{15}N abundance in soils and plants in relation to N cycling in a rangeland in Inner Mongolia. *Journal of Plant Ecology*, 3, 201–207.
- Yu GR, Wang SQ, Chen PQ, Li QK (2005). Isotope tracer approaches in soil organic carbon cycle research. *Advances in Earth Science*, 20, 568–577. (in Chinese with English abstract) [于贵瑞, 王绍强, 陈泮勤, 李庆康 (2005). 碳同位素技术在土壤碳循环研究中的应用. *地球科学进展*, 20, 568–577.]
- Zhang J, Gu L, Bao F, Cao Y, Hao Y, He J, Li J, Li Y, Ren Y, Wang F, Wu R, Yao B, Zhao Y, Lin G, Wu B, Lu Q, Meng P (2015). Nitrogen control of ^{13}C enrichment in heterotrophic organs relative to leaves in a landscape-building desert plant species. *Biogeosciences*, 12, 15–27.
- Zhou GY, Liu SG, Li ZA, Zhang DQ, Tang XL, Zhou CY, Yan JH, Mo JM (2006a). Old-growth forests can accumulate carbon in soils. *Science*, 314, 1417.
- Zhou GY, Zhou CY, Liu SG, Tang XL, Ouyang XJ, Zhang DQ, Liu SZ, Liu JX, Yan JH, Wen DZ, Xu GL, Zhou CY, Luo Y, Guan LL, Liu Y (2006b). Belowground carbon balance and carbon accumulation rate in the successional serials of monsoon evergreen broad-leaved forest. *Science in China Serial D-Earth Science*, 49, 311–321.

责任编辑: 白 娥 责任编辑: 王 葳