

DOI: 10.20103/j.stxb.202502120286

胡俊涛, 刘霁广, 王传宽, 张全智. 小兴安岭不同纬度森林碳密度分异及其影响因素. 生态学报, 2025, 45(23): - .

Hu J T, Liu J G, Wang C K, Zhang Q Z. The differentiation of forest carbon density and its influencing factors at different latitudes in Xiaoxing'anling. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(23): - .

## 小兴安岭不同纬度森林碳密度分异及其影响因素

胡俊涛<sup>1,2,3</sup>, 刘霁广<sup>1,2,3</sup>, 王传宽<sup>1,2,3</sup>, 张全智<sup>1,2,3,\*</sup>

1 东北林业大学生态学院, 哈尔滨 150040

2 东北林业大学碳中和技术创新研究院, 哈尔滨 150040

3 东北林业大学森林生态系统可持续经营教育部重点实验室, 哈尔滨 150040

**摘要:** 小兴安岭森林在维护国家生态安全、应对气候变化等方面发挥着重要的作用。本研究以小兴安岭天然林保护工程区三个不同纬度地区(清河、带岭、五营)不同龄级的天然次生林为研究对象, 采用样地清查法量化植被和土壤等组分碳密度分异及其影响因素。研究结果显示, 不同纬度的植被碳密度和残体碳密度存在显著差异, 植被碳密度波动由低纬度向高纬度呈递减趋势, 随林分的平均年龄呈增加趋势; 清河地区的各林型植被碳密度波动范围为 76.22—154.57 t/hm<sup>2</sup>, 显著高于五营(74.97—105.78 t/hm<sup>2</sup>)和带岭(61.49—91.89 t/hm<sup>2</sup>)的森林植被碳密度。带岭地区的红松柞木林植物残体碳密度为 6.69 t/hm<sup>2</sup>, 显著高于其他地区。表层土壤(0—10 cm)碳含量和中层土壤(20—40 cm)碳含量在纬度间差异不显著, 带岭地区大于 40 cm 深层土壤平均碳含量为 20.56 mg/g, 显著高于清河(3.94 mg/g)和五营地区(11.10 mg/g)。但是, 土壤碳密度在不同纬度间的差异不显著, 土壤碳密度波动范围为 79.03—118.25 t/hm<sup>2</sup>。清河地区的森林总碳密度(189.96—235.66 t/hm<sup>2</sup>)最高, 而五营地区的总碳密度(146.59—182.58 t/hm<sup>2</sup>)最低, 随着纬度的升高, 森林总碳密度呈降低的趋势。植被、土壤和残体碳密度占总碳密度的范围依次分别为 42%—64%、35%—54%和 1%—4%。小兴安岭不同菌根型树种碳密度存在明显的区域特征, 各地区植被碳密度以外生菌根树种为主, 占总植被碳密度的 57%—99%, 且随着纬度升高其占比呈增加趋势, 内生菌根树种碳密度随林龄增大有降低的趋势。植被碳密度与年龄多样性、胸高断面面积、最大树高呈显著正向影响, 与降雨和海拔呈边缘显著正向影响, 植物残体碳密度受到降雨和海拔的显著正向影响, 土壤碳密度与各项因素无显著相关关系, 植被碳密度与残体碳密度呈显著负相关关系。

**关键词:** 森林碳密度; 林分因子; 群落结构; 土壤有机碳; 碳分配

## The differentiation of forest carbon density and its influencing factors at different latitudes in Xiaoxing'anling

HU Juntao<sup>1,2,3</sup>, LIU Jiguang<sup>1,2,3</sup>, WANG Chuankuan<sup>1,2,3</sup>, ZHANG Quanzhi<sup>1,2,3,\*</sup>

1 College of Ecology, Northeast Forestry University, Harbin, 150040, China

2 Carbon Neutrality Technology Innovation Research Institute, Northeast Forestry University, Harbin, 150040, China

3 Key Laboratory of Sustainable Forest Ecosystems Management of the Ministry of Education, Northeast Forestry University, Harbin, 150040, China

**Abstract:** The Xiaoxing'anling region, a vital forest resource area in China, is instrumental in elucidating the differentiation characteristics of forest carbon density and its influencing factors, which hold significant ecological and climatic implications. This study focused on natural secondary forests across three latitudinal zones—Qinghe, Dailing, and Wuying—within the Xiaoxing'anling region. By employing the plot inventory method, we quantified the carbon density differentiation of various components, including vegetation, plant residues, and soil, and analyzed their influencing factors. Our results revealed substantial spatial variations in vegetation and plant residue carbon density across the study areas.

**基金项目:** 国家重点研发计划项目(2021YFD2200401); 国家自然科学基金(32071748)

**收稿日期:** 2025-02-12; **网络出版日期:** 2025-00-00

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: qzhang@nefu.edu.cn

Vegetation carbon density demonstrated a decreasing trend from lower to higher latitudes and increased with the average age of forest stands. Specifically, in Qinghe, vegetation carbon density ranged from 76.22 to 154.57 t/hm<sup>2</sup>, significantly higher than that in Wuying (74.97—105.78 t/hm<sup>2</sup>) and Dailing (61.49—91.89 t/hm<sup>2</sup>). Notably, the plant residue carbon density in the Korean pine and oak forest plot in Dailing was 6.69 t/hm<sup>2</sup>, considerably higher than in other regions, whereas the plant residue carbon density in Qinghe and Wuying was relatively lower. No significant differences in soil carbon density were observed across the regions. However, for carbon content, no significant variations were found between latitudes in the surface soil (0—10 cm) and middle soil (20—40 cm). In contrast, the average carbon content in the deep soil (> 40 cm) of Dailing was 20.56 mg/g, significantly higher than that in Qinghe (3.94 mg/g) and Wuying (11.10 mg/g). However, the soil carbon density among different latitudes was not significant, and the fluctuation range of soil carbon density was 79.03—118.25 t/hm<sup>2</sup>. The total carbon density of the forest in Qinghe (189.96—235.66 t/hm<sup>2</sup>) was the highest, while that in Wuying (146.59—182.58 t/hm<sup>2</sup>) was the lowest. With the increase in latitude, the total carbon density of the forest showed a decreasing trend. The carbon densities of vegetation, soil, and residues account for 42%—64%, 35%—54%, and 1%—4% of the total carbon density respectively. The carbon density of different mycorrhizal tree species in the Xiaoxing'anling Mountains showed distinct regional characteristics. The carbon density of vegetation was mainly contributed by ectomycorrhizal tree species, accounting for 57% to 99% of the total vegetation carbon density, the proportion of ectomycorrhizal tree species carbon density increased with the increase in latitude, but had a decreasing trend with the stand age. Vegetation carbon density was significantly positively correlated with age diversity, basal Area, and maximum tree height. It also showed a marginally significant positive correlation with rainfall and altitude. Plant residue carbon density is significantly positively correlated with rainfall and altitude. Soil carbon density has no significant correlation with any of the factors. Vegetation carbon density is significantly negatively correlated with plant residues carbon density.

**Key Words:** forest carbon density; stand factor; community structure; soil organic carbon; carbon allocation

森林生态系统是陆地生态系统的主要组成部分,是地球上重要的碳库。森林每年固定的碳可占到整个陆地生态系统的80%以上,在缓解全球变暖和温室效应方面发挥着重要作用<sup>[1-2]</sup>。北半球中纬度和高纬度地区的森林具有较强的碳吸收能力。我国东北地区的森林面积占全国森林总面积的三分之一,是我国陆地生态系统碳汇的核心贡献区,厘清该区碳汇现状及未来变化特征对实现我国“碳中和”目标至关重要<sup>[3]</sup>。森林碳密度分异受气候、土壤性质、植被类型以及人为干扰等多种生态因子的影响<sup>[4]</sup>,森林生态系统碳密度在不同的气候带上存在差异显著<sup>[4-5]</sup>,而森林的碳储存能力和碳密度差异往往也与树种的生长特性、生物量积累以及森林结构的复杂性密切相关<sup>[6-7]</sup>。此外,海拔、坡度和方位角等地形因子也显著影响森林碳密度,随着海拔升高,植被碳密度明显减少,气候数据分析表明,年均气温与碳密度呈正相关关系<sup>[8]</sup>。土壤有机碳含量同样是影响生态系统碳密度的一个重要因素,土壤有机碳和微生物数量对森林土壤碳储存能力具有重要影响<sup>[9]</sup>。森林采伐、农业扩展等人类活动也对森林碳储存能力产生了不可忽视的影响,在易受到人为干扰的老龄森林区域,碳密度显著下降<sup>[10]</sup>。小兴安岭地区是我国重要的森林资源区,植被类型丰富,包括针叶林、阔叶林和混交林,这些林分类型对碳储存能力存在显著差异<sup>[11]</sup>,有研究发现,针叶林的平均碳密度约为74.25 t/hm<sup>2</sup>,而阔叶林则高达85.2 t/hm<sup>2</sup><sup>[12]</sup>。这种差异主要源于不同树种的生长特性和生物量积累。此外,森林的年龄和结构复杂性也会导致碳储量的差异,在成熟森林中,碳储存能力可能达到极值<sup>[6]</sup>。有研究利用遥感和GIS技术对小兴安岭森林的碳储量进行空间分析,发现不同纬度的碳密度差异显著。东部地区的平均碳密度较高,增加了20%,而西部由于林地退化等问题,碳密度减少了12%<sup>[13]</sup>。这些研究为小兴安岭区域碳管理和碳汇的有效利用提供了重要依据,强调了保护天然森林、生态系统的修复以及合理利用土地资源的必要性。森林植被碳密度(Forest Vegetation Carbon Density, VCD)是指单位面积内森林植被的碳储量,它是用于衡量森林碳储存能

力的一项关键指标<sup>[14]</sup>。森林植被碳密度覆盖了单位面积内森林树木、灌木以及草本植物等活体植物生物量中的有机碳储量<sup>[15]</sup>。当前森林植被碳密度的估算一般采用以下方法:地面清查法、遥感技术法以及模型预测法。地面清查法是森林碳密度估算较为传统的办法,一般流程为测量森林植被的树木生物量,之后依据碳含量系数开展计算,而生物量一般借助树木的胸径、树高、树种等基本参数构建树木生物量异速生长方程来推算<sup>[16]</sup>。与遥感技术和模型预测法相比,地面清查法避免了数据误差和模型假设的局限性,能够更真实地反映局部森林生态系统的碳储量,且清查法能够通过提供精确的现场数据,为遥感技术和模型预测提供验证和校准基础,从而提高了森林碳密度估算的准确性和可靠性。植物残体碳密度(Plant Residues Carbon Density, RCD)作为森林碳储存的一部分,具体指森林中植物残体,即凋落物贮存的碳储量<sup>[17]</sup>。植物残体碳密度的测量通常包括两个步骤:一是植物残体的生物量估算,二是碳储量的估算。生物量估算可以通过采样和测量森林残体的质量进行,而碳含量通常通过生物质的碳含量系数进行计算,常见测量方法包括直接采样法、估算法等;森林土壤碳储量(Forest Soil Carbon Density, SCD),即森林土壤中所储存的有机碳的密度,而森林土壤碳储量的测量一般通过土壤采样和实验室分析的方法来实施,常用的测量方法包括:土壤采样法<sup>[18]</sup>、遥感、模型模拟<sup>[19]</sup>等。尽管国内外对森林碳密度的研究已有一定积累,但由于气候、林龄、树种、立地条件、种间差异等诸多不确定性因素,想要同时对较大范围地区的森林碳密度进行精确研究和计算是不现实的,目前大尺度格局研究大多在全球或全国范围内基于现存的网络数据进行估算,伴随较大研究尺度带来的试验误差也会较大<sup>[20]</sup>,因此需要在较小尺度上对不同区域森林生态系统分别进行研究,从而实现试验的精确性,通过树木胸径、树高等参数利用异速生长方程清算森林植被生物量的方法在小尺度研究区域内被广泛应用<sup>[3,21]</sup>。本研究为明析小兴安岭东北天然林资源保护工程区不同区域森林碳密度的差异性和碳分配的规律性,围绕所处区中不同林分类型森林展开,由于现有研究大多集中在森林植被层的单一碳库研究,忽视了林下植被层、土壤层、枯落物层的碳库,这限制了对森林生态系统碳固定功能的全面理解,因此本研究充分考虑到了上述碳库在森林生态系统中的重要性,精确化探究天然林资源保护工程区不同森林类型碳密度的分配规律,为更大尺度的碳密度估算研究和评估天保工程区生态效益提供数据支撑和理论依据<sup>[22]</sup>。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区域概况

本研究地选择小兴安岭,其是我国重要的国有林区和重要的天然林资源保护工程区。其气候属于属温带大陆性季风气候,该地区四季较分明,冬季严寒、干燥,降水集中于夏季,夏季温暖,水热同期;年平均气温约为 $-0.3\text{ }^{\circ}\text{C}$ ,年平均降水量约 $676\text{ mm}$ ,年平均相对湿度为 $78\%$ 。选择小兴安岭从低纬度至高纬度,且处于天然林资源保护工程区的清河林业局( $46.2^{\circ}\text{N}$ ,  $129.33^{\circ}\text{E}$ )、带岭林业局( $47.23^{\circ}\text{N}$ ,  $128.86^{\circ}\text{E}$ )和五营林业局( $48.11^{\circ}\text{N}$ ,  $129.24^{\circ}\text{E}$ ),主要林分类型为温带针阔叶混交林和落叶阔叶林,主要树种包括紫椴(*Tilia amurensis*)、白桦(*Betula platyphylla*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、黄檗(*Phellodendron amurense*)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)、红松(*Pinus koraiensis*)、兴安落叶松(*Larix gmelinii*)、五角槭(*Acer mono*)、青楷槭(*Acer tegmentosum*)、花楷槭(*Acer ukurunduense*)等,林下植被包括毛榛子(*Corylus mandshurica*)、刺五加(*Acanthopanax senticosus*)等。

### 1.2 样地设置

本研究于2022年8月开展,按照纬度梯度在地处小兴安岭天保工程区每个山脉中各选择三个林场样点,保证每个林场之间纬度间隔至少 $1^{\circ}$ ,结合当地林相图,在每个林场各自选取具有代表性的且具有一定龄级梯度的天然次生林,每个林班内设置3个 $20\text{ m}\times 30\text{ m}$ 重复调查样地,重复样地内树种组成大致不变,从而代表该林分类型平均水准,共计27块样地,并记录每个样地的经纬坐标、坡度、坡向、海拔高度、郁闭度等样地信息。样地概况见表1。

表 1 不同类型森林立地条件与样地特征

Table 1 Site conditions and plot characteristics of different types of forests

地点 Site	林分类型 Forest types	代码 Code	海拔 Altitude/m	坡向 Aspect	坡度 Slope/(°)	经理龄级 Age classes	最大年龄 Max Age/year	平均胸径 Mean DBH/cm	林分密度 Stand density/ (stems/hm <sup>2</sup> )	树种组成 Overstory composition
清河	山杨榿树林	QTP	173.73 (20.41)	西南	11	II	58	9.44 (0.49)	3028	3TM2PC1UD1JM1FM1AM+ SR+PA+AK+PD
	槭树榿树林	QTA	269.3 (27.26)	西南	14	III	84	12.17 (2.33)	1544	6TM2AM1UD1PA+KP+QM
	槭树柞木林	QQA	158.7 (23.41)	西南	31	IV	89	12.83 (0.91)	1594	5QM2AM2TM1JM+UD
带岭	白桦落叶 松林	DLB	406.54 (10.26)	东南	9	I	42	14.31 (0.45)	1483	5LG3BP1FM1UD+PA+AM
	红松柞木林	DQK	388.67 (3.79)	西南	13	III	62	9.1 (0.88)	2517	4QM2KP1TM1AM1AK1BP+ UD+PK
	胡桃楸红 松林	DKJ	411.67 (10.21)	东南	12	V	98	11.18 (1.86)	1717	3KP2JM1UD1AM1TM+PA+ BP+PK
五营	红松白桦林	WBP	309.9 (4.45)	西南	7	I	45	11.53 (1.20)	1928	8BP2PK+UD+AF+PM+LG
	白桦冷杉林	WAB	319.2 (21.00)	东北	6	III	73	13.65 (2.50)	1556	4AF3BP2PK1LG+KP+PM
	白桦榿树林	WTB	332.67 (17.00)	西	8	V	73	13.09 (0.39)	1661	4TM3BP1LG1AF1PK+UD+ KP+AT+PC+AM

括号内数值为标准差( $n = 3$ ),QH,DL,WY 分别表示清河、带岭、五营地区,使用地区首字母加前两种优势树种首字母表示不同林分类型;QTP: 清河山杨榿树林 *Tilia-Populus* stand of Qinghe; QTA: 清河槭树榿树林 *Tilia-Acer* stand of Qinghe; QQA: 清河槭树柞木林 *Quercus-Acer* stand of Qinghe; DLB: 带岭白桦落叶松林 *Larix-Betula* stand of Dailing; DQK: 带岭红松柞木林 *Quercus-Pinus koraiensis* stand of Dailing; DKJ: 带岭胡桃楸红松林 *Pinus koraiensis-Juglans* stand of Dailing; WBP: 五营红松白桦林 *Betula-Pinus koraiensis* stand of Wuying; WAB: 五营白桦冷杉林 *Abies-Betula* stand of Wuying; WTB: 五营白桦榿树林 *Tilia-Betula* stand of Wuying; AF: 冷杉 *Abies fabri*; AK: 山槐 *Albizia kalkora*; AM: 五角槭 *Acer mono*; AT: 青楷槭 *Acer tegmentosum*; BP: 白桦 *Betula platyphylla*; FM: 水曲柳 *Fraxinus mandshurica*; JM: 胡桃楸 *Juglans mandshurica*; KP: 红松 *Pinus koraiensis*; PK: 红皮云杉 *Picea koraiensis*; PC: 青杨 *Populus cathayana*; PD: 山杨 *Populus davidiana*; PA: 黄槿 *Phellodendron amurense*; LG: 落叶松 *Larix gmelinii*; TM: 糠榿 *Tilia mandshurica*; SR: 暴马丁香 *Syringa reticulata*; UD: 春榆 *Ulmus davidiana*; QM: 蒙古栎 *Quercus mongolica*; 树种组成中数字表示该树种胸高断面面积所占成数;+表示组成比例<5%

### 1.3 森林碳密度测定与计算

乔木层:对样地内所有胸径  $DBH \geq 2$  cm 的乔木进行每木检尺,测得每株乔木的胸径,利用对应树种的特定异速生长方程估算样地内各树的生物量,乘以对应树种的碳浓度系数得到单株乔木的碳储量,累加样地内所有乔木再除以样地面积得到乔木层碳密度。

灌木草本层:在每个调查样地的四角和中心位置,按照“五点采样法”设立 5 个  $1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$  的临时采样样方,采用收获法分林下木本植物叶、木质组织和草本,分别测定鲜重,并取部分新鲜样品称量,带回实验室在  $65^\circ\text{C}$  下烘干至绝干重,测定样干重,计算含水率和干湿比,计算得到样地灌木草本层总干重。将样品粉碎后过 100 目筛,利用 Multi N/C 2100 分析仪 (Analytik Jena AG, Germany) 燃烧法测定各组分的碳浓度;最后利用所测得的生物量和碳浓度换算成灌木草本层碳密度。

枯落物层:基于灌木草本层生物量测定的临时采样样方,分枯枝、未分解和半分解收集样方内所有植物残体,测定各组分的鲜重;并立即取部分新鲜样品称量,带回实验室在  $65^\circ\text{C}$  下烘干至绝干重,测定样干重,计算含水率和干湿比,基于总鲜重和含水率计算出各组分的生物量(干重),将样品粉碎后过 100 目筛,并用 Multi N/C 2100 分析仪 (Analytik Jena AG, Germany) 燃烧法测定其碳浓度;最后利用所测得的枯落物各组分干重和测定碳浓度换算成枯落物碳密度。

土壤层使用连续根钻法进行收集测定。每块样地随机选取 5 个样点,使用内径 5 cm 的根钻取土,每 10 cm 为一层,取至 50 cm 深,共采集 5 层土壤,称量鲜重后自然风干,剔除根系以及石砾测定干重并在  $65^\circ\text{C}$  下烘干至绝干重,计算含水率,利用 Multi N/C 2100 分析仪 (Analytik Jena AG, Germany) 燃烧法测定不同层次土

壤有机碳浓度进而获得各层土壤碳密度(公式 1)。

$$C_i = (M_i \times [\text{SOC}]_i) / (\pi \times D^2) \quad (1)$$

式中 $C_i$ 为第 $i$ 层碳密度( $\text{g}/\text{cm}^2$ )<sup>[23]</sup>, $M_i$ 为第 $i$ 层土壤重量( $\text{g}$ ), $[\text{SOC}]_i$ 为第 $i$ 层有机碳浓度( $\text{mg}/\text{g}$ ), $\pi$ 为圆周率, $D$ 为土钻半径 $5\text{ cm}$ ,最终换算为单位面积碳储量( $\text{t}/\text{hm}^2$ ),即土壤有机碳密度。

#### 1.4 林分因子

选择每个样地内胸径最大的 5 棵树,使用超声波树木测高仪(Vertex IV, Haglöf, Dalarna, Sweden)测定树高,取平均值为样地水平内最大树高。对样地内 $\text{DBH} \geq 10\text{ cm}$ 所有活立木于胸高位置平行等高线的位置钻取左右各两个树芯,内部腐朽考虑钻取更多,尽量取至髓心,晾晒风干后粘入木槽后打磨以增强年轮辨析度,并扫描至 WinDendro 2003(Regent Instruments Inc., Quebec, Canada)进行定年分析得到各乔木个体的年龄,基于所有个体计算样地的平均年龄和年龄多样性指数。

#### 1.5 其他变量

本研究气象数据提取自 Climate AP (<https://web.climateap.net/>),利用空间(经纬度)的关系得到 2012—2022 年逐年年均温和年降水量,取 11 年的均值作为年均温(Mean Annual Temperature, MAT)、年降水(Mean Annual Precipitation, MAP)。将乔木按菌根类型分为丛枝菌根树种(Arbuscular mycorrhiza, AM)和外生菌根树种(Ectomycorrhiza, ECM),菌根类型分类依据来源于前人文献结果<sup>[24—27]</sup>。

#### 1.6 数据处理与分析

本研究数据分析以样地为统计试验单位,采用单因素方差分析(one-way ANOVA)和最小显著性差异(LSD)检验不同林分类型碳密度差异。年龄多样性以乔木的年龄作为基础,年龄每 10 年划分一组,利用 Shannon-Wiener 指数(公式 2)计算年龄多样性。

$$H = - \sum_{i=1}^s P_i \ln P_i \quad (2)$$

式中 $H$ 为 Shannon-Wiener 多样性指数, $S$ 为总年龄组数; $P_i$ 为第 $i$ 个龄组株数占总株数比例。

采样各组分碳密度累加得到样地总碳密度,统计分析和作图用 R 4.1.2 完成。

## 2 结果与分析

### 2.1 森林植被碳密度差异

小兴安岭不同纬度各龄级森林植被层碳密度存在显著差异。随着纬度上升,清河、带岭、五营三个地区植被层碳密度在不同龄级森林间的波动范围依次为 $73.22\text{—}144.5\text{ t}/\text{hm}^2$ 、 $63.63\text{—}107.27\text{ t}/\text{hm}^2$ 、 $60.68\text{—}85.22\text{ t}/\text{hm}^2$ ;方差分析结果显示,三个地区各林型植被层碳密度存在显著差异( $F_{8,18} = 8.56, P < 0.001$ )。总体而言,纬度较低地区的槭树柞木林植被碳密度均值最高,高纬度地区红松白桦林、红松柞木林、白桦落叶松林的植被碳密度均值最低,且同一地区植被层碳密度由低龄级到高龄级呈上升趋势(图 1)。

小兴安岭不同菌根类型树种碳密度随着林龄的差异性在不同纬度地区存在较明显差异(图 2)。总体而言,小兴安岭森林植被外生菌根和丛枝菌根树种碳密度波动范围依次为 $41.62\text{—}128.94\text{ t}/\text{hm}^2$ 和 $0.82\text{—}60.28\text{ t}/\text{hm}^2$ ,除带岭的胡桃楸红松林的丛枝菌根碳密度高于其外生菌根树种碳密度外,其余各林型植被碳密度以外生菌根类型(ECM)为主。外生菌根树种植被碳密度( $F_{8,18} = 5.85, P < 0.05$ )和丛枝菌根树种植被碳密度在不同类型森林间均存在显著差异( $F_{8,18} = 5.39, P < 0.05$ )。除清河地区各林型外生菌根树种碳密度随着林龄呈显著增加外,其余两个地区各菌根类型树种碳密度随林龄无明显变化趋势(图 2)。

不同纬度森林植物残体碳密度存在显著差异( $F_{8,18} = 9.92, P < 0.01$ ),清河、带岭和五营各林分类型的植物残体碳密度波动依次为 $2.26\text{—}4.71\text{ t}/\text{hm}^2$ 、 $4.72\text{—}6.69\text{ t}/\text{hm}^2$ 、 $4.28\text{—}5.30\text{ t}/\text{hm}^2$ 。具体而言,带岭地区红松柞木林的残体碳密度均值最高,显著高于其他所有地区和林型,而槭树柞木林和槭树椴树林的残体碳密度均值最低,显著低于其他地区林型,其余林型的残体碳密度差异不显著,就植物残体碳密度而言,带岭与五营两个高

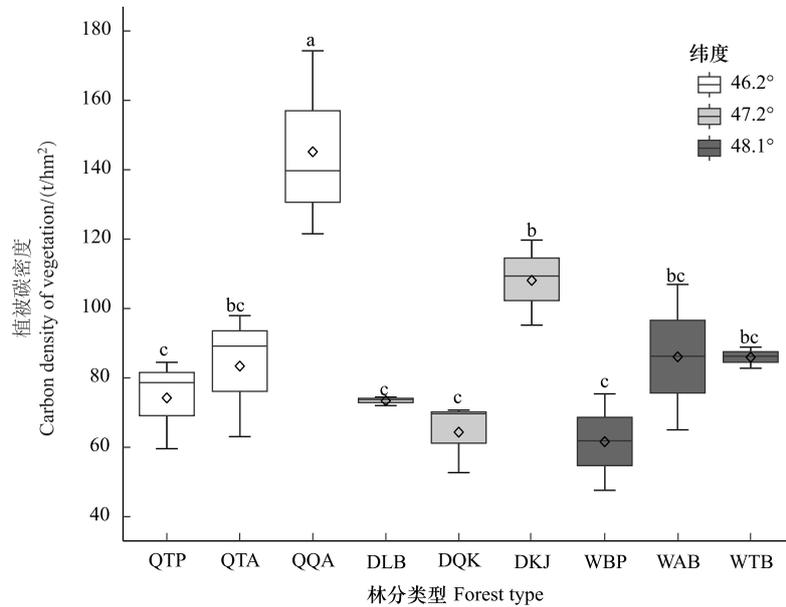


图 1 小兴安岭不同纬度各林分类型植被层碳密度差异

Fig.1 Differences in carbon density of vegetation layers among different forest types at different latitudes in Xiaoxing'anling

使用地区首字母加前两种优势树种首字母表示表示不同林分类型, QTP: 清河山杨桦树林; QTA: 清河槭树桦树林; QQA: 清河槭树柞木林; DLB: 带岭白桦落叶松林; DQK: 带岭红松柞木林; DKJ: 带岭胡桃楸红松林; WBP: 五营红松白桦林; WAB: 五营白桦冷杉林; WTB: 五营白桦桦树林; 不同颜色分别代表各林分所处纬度, 基于采样时林场 GPS 定位获得; 小写字母表示林型间植被碳密度经 LSD 的显著性分组 ( $\alpha=0.05$ ), 误差线为标准误差 ( $n=3$ ); 箱形图底部和顶部代表第 25 和第 75 百分位数, 中心线为中位数, 方框上方和下方的须表示四分位距 1.5 倍以内的数据, 菱形为平均数

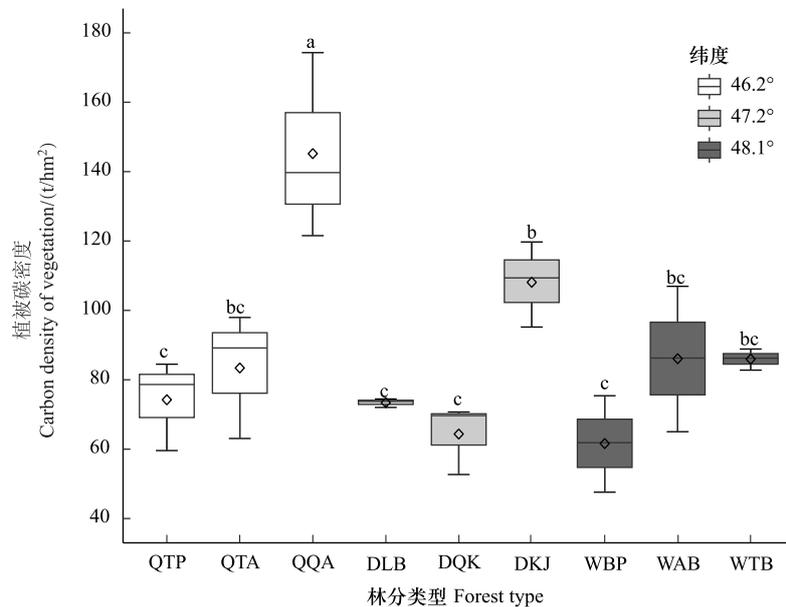


图 2 不同菌根类型植被碳密度

Fig.2 Vegetation carbon density of different mycorrhizal growth types

AM: 丛枝菌根树种; ECM: 外生菌根树种; 误差线上大写字母和小写字母分别表示不同林型间同一菌根类型植被碳密度和同一林型内不同菌根类型植被碳密度经 LSD 的显著性分组 ( $\alpha=0.05$ ), 误差线为标准误差 ( $n=9$ )

纬度地区要显著高于清河(图3)。

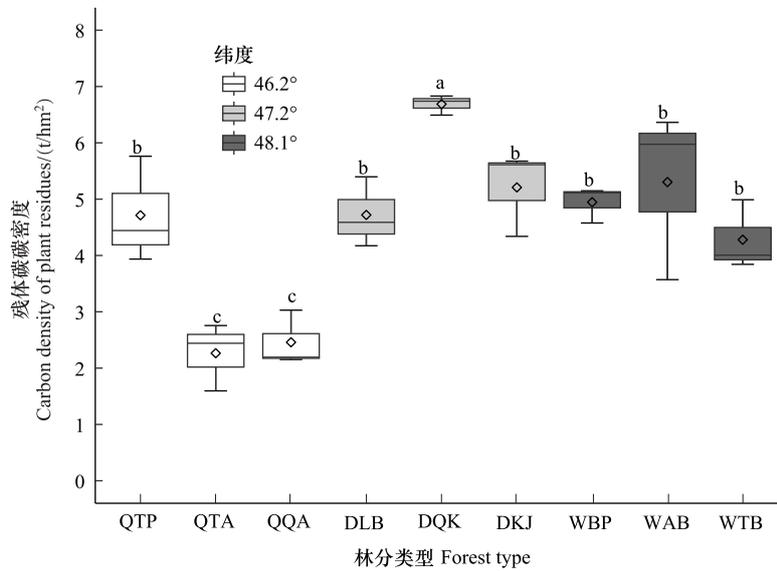


图3 小兴安岭不同纬度各林分类型植物残体碳密度差异

Fig.3 Differences in carbon density of plant residues among different forest types at different latitudes in Xiaoxing'anling

## 2.2 不同纬度森林土壤有机碳密度差异

不同纬度地区森林土壤0—50 cm层次碳含量存在显著差异( $F_{1,401} = 431.18, P < 0.001$ ),土壤有机碳含量随土壤层次的加深而降低;清河、带岭和五营地区的森林土壤有机碳含量在各层次间的波动范围依次为1.99—107.23 mg/g、11.37—97.93 mg/g和8.72—82.04 mg/g;表层土壤(0—10 cm)有机碳含量随纬度升高呈下降趋势,10 cm以下土壤有机碳含量随纬度无明显变化趋势;清河地区各林型20—30 cm土壤层有机碳含量显著高于带岭地区各林型( $F_{2,78} = 6.13, P < 0.01$ ),五营地区各林型土壤有机碳含量与其它两地各林型无显著差异( $P > 0.05$ ),清河地区各林型30—40 cm( $F_{2,78} = 4.93, P < 0.01$ )与40—50 cm( $F_{2,78} = 4.43, P < 0.01$ )土壤层土壤有机碳含量显著高于五营地区各林型(图4)。

三个纬度地区各林型土壤碳密度均无显著差异( $F_{8,18} = 2.07, P = 0.095$ )(图5),且森林土壤碳密度无明显变化趋势,清河、带岭和五营各林型土壤碳密度波动范围依次为79.03—101.74 t/hm<sup>2</sup>、83.19—118.25 t/hm<sup>2</sup>、79.13—96.82 t/hm<sup>2</sup>。

## 2.3 森林生态系统碳密度分配及其影响因子

小兴安岭不同纬度各林分类型间总碳密度存在显著差异( $F_{8,18} = 5.41, P < 0.05$ ),清河、带岭、五营地区森林总碳密度波动依次为179.64—226.67 t/hm<sup>2</sup>、154.24—231.56 t/hm<sup>2</sup>、145.70—188.20 t/hm<sup>2</sup>。相同地区内森林总碳密度随龄级增加呈升高趋势,高纬度地区森林总碳密度显著低于低纬度地区总碳密度(图6)。

清河地区丛枝菌根树种、外生菌根树种占总植被碳密度的比例波动范围分别为10.14%—42.70%、57.30%—89.86%;带岭地区为9.18%—54.33%、45.67%—90.82%、五营地区为0.89%—5.13%、94.87%—

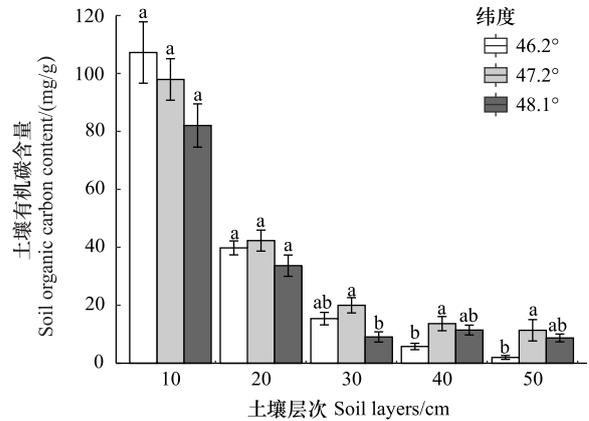


图4 小兴安岭不同纬度各林分类型土壤有机碳含量垂直变化

Fig.4 Vertical variation of soil organic carbon content in different forest types at different latitudes in Xiaoxing'anling

QH、WY、DL:清河、五营、带岭地区;图中小写字母表示林型间植被碳密度经LSD的显著性分组( $\alpha = 0.05$ ),误差线为标准误差( $n = 9$ )

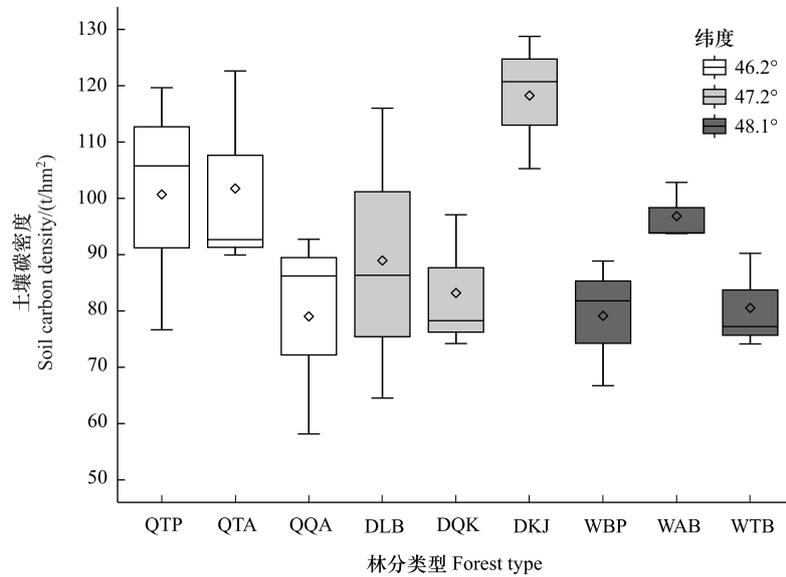


图 5 小兴安岭不同纬度各林分类型土壤碳密度

Fig.5 Soil carbon density of different forest types at different latitudes in Xiaoxing'anling

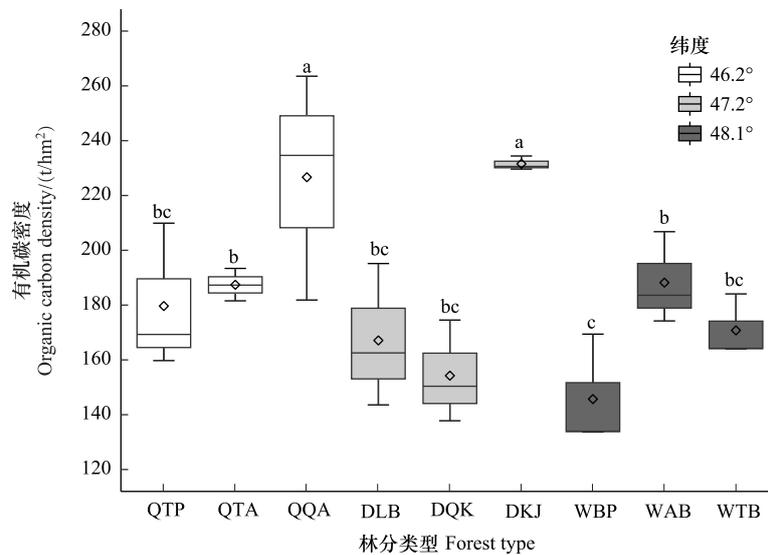


图 6 生态系统总碳密度差异

Fig.6 Differences in total carbon density of ecosystems

98.69%。由此可见,小兴安岭地区森林植被主要为外生菌根树种,丛枝菌根树种占比较少的清河和五营地区,外生菌根树种碳分配比例随林龄增大而升高,且随纬度增加,丛枝菌根树种所占比例有所减少,丛枝菌根树种占比相对较高的带岭地区,外生菌根树种碳密度随林龄增大而降低的趋势(图 7)。

清河地区不同林型森林植被、土壤、残体占总碳密度的分配波动分别为 41.56%—64.17%、34.74%—55.82%、1.09%—2.62%,带岭地区为 41.70%—46.68%、51.07%—53.94%、2.25%—4.38%、五营地区为 42.10%—50.42%、47.08%—54.47%、2.50%—3.43%。在同一地区内,土壤碳密度分配比例随林龄增大而升高,植被碳密度分配比例随林龄增大而降低;不同纬度间植被和土壤碳分配比例没有明显的差异和变化趋势,而高纬度地区植物残体碳分配比例相较于低纬度的清河地区有增加趋势(图 8)。

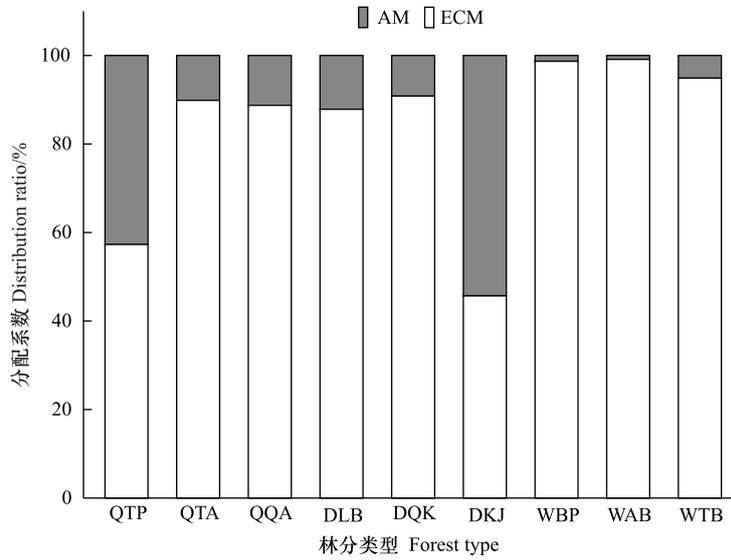


图 7 菌根类型植被碳密度分配

Fig.7 Distribution of carbon density in mycorrhizal vegetation types

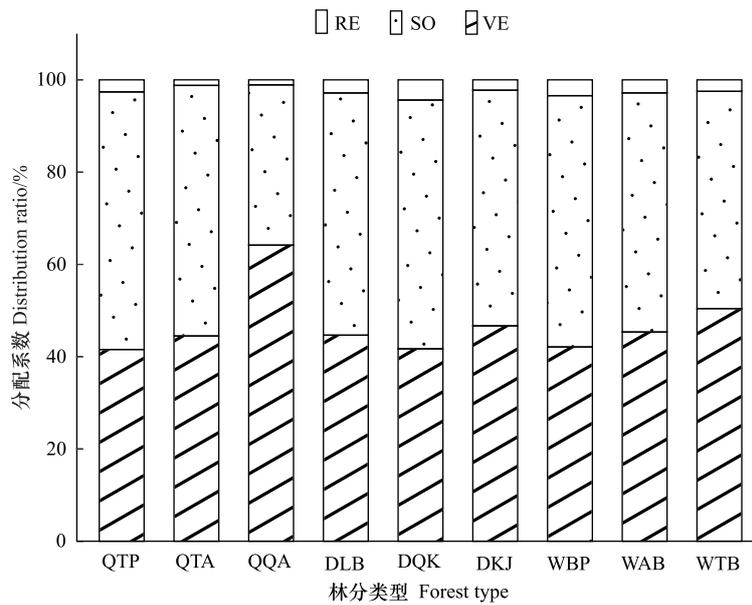


图 8 生态系统碳密度分配

Fig.8 Ecosystem carbon density allocation

在结构方程模型中,植物碳密度(VCD)受到年龄多样性(A.D,  $\beta=0.33$ ,  $P<0.001$ )、胸高断面积(BA,  $\beta=0.33$ ,  $P<0.01$ )和最大树高(H.M,  $\beta=0.25$ ,  $P<0.05$ )的显著正向影响,非生物因素中降雨量(MAP,  $\beta=0.47$ ,  $P=0.058$ )和海拔(AL,  $\beta=0.38$ ,  $P=0.087$ )对其具有边缘显著影响。此外,植物残体碳密度(RCD)也受到降雨(MAP,  $\beta=0.61$ ,  $P<0.01$ )和海拔(AL,  $\beta=0.52$ ,  $P<0.001$ )的显著影响。土壤碳密度(SCD)未能显著受到坡度、温度、降雨和海拔等因素的影响,所有相关路径的  $P$  值均大于 0.05,说明这些变量对土壤碳密度的影响不明显。土壤密度对植物密度和残体碳密度的影响也未达到显著性。路径结果显示植被碳密度与残体碳密度间有显著负相关关系( $\beta=-0.75$ ,  $P<0.05$ )。

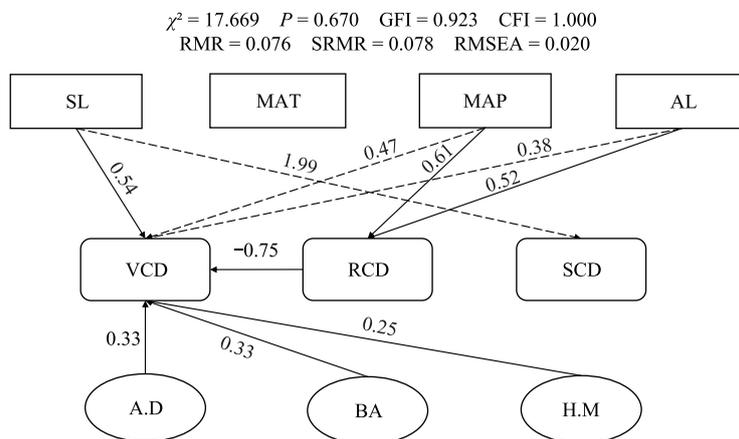


图9 森林碳密度与影响因素的路径分析

Fig.9 Path analysis of forest carbon density and influencing factors

图中实线部分为显著相关路径,虚线部分为边缘显著路径,不显著路径未在图中标注;SL:坡度 Slope;MAT:年均温度 Mean Annual Temperature;MAP:年均降雨量 Mean Annual Precipitation;AL:海拔 Altitude;VCD:植被碳密度 Vegetation Carbon Density;RCD:残体碳密度 Residues Carbon Density;SCD:土壤碳密度 Soil Carbon Density;A.D:年龄多样性指数 Age Diversity Index;BA:胸高断面积 Basal Area;H.M:最大树高 High.Max;图中数字表示回归系数  $\beta$

### 3 讨论

#### 3.1 植被碳密度分异

植被碳密度存在显著的纬度格局,其随着纬度的升高呈现出降低趋势;而同一纬度地区,植被碳密度在各林分类型间存在显著分异(图1)。林龄是决定森林碳密度的重要因子之一,龄级较大的森林植被碳密度显著高于同地区其他龄级森林,造成次生林间林龄差异的原因是采伐和造林时间的不同,从而导致森林再生的时间也不相同。本研究植被碳密度波动范围在  $61.49\text{--}154.57\text{ t/hm}^2$  低于前人遥感估算结果 ( $200\text{--}250\text{ t/hm}^2$ )<sup>[28]</sup>,高于国外学者利用遥感对北方温带森林碳密度 ( $40\pm 15.4\text{--}62.1\pm 20.7\text{ t/hm}^2$ ) 估算结果<sup>[29]</sup>。遥感测算结果具有较多不确定性,本研究方法相比之下精确度相对较高。此外,植被层碳密度随纬度的升高有下降的趋势,温度、降水、植被类型、土壤特性等因素共同决定了森林植被层的碳密度<sup>[30]</sup>。随着纬度升高,温度降低、生长季节缩短、降水减少等因素使得植物的生长速度变慢,碳的吸收和积累能力降低,导致高纬度地区森林植被层的碳密度相对较低<sup>[31]</sup>。由于几乎所有的陆地植被都与菌根真菌形成共生关系,这些真菌在调节森林养分和森林碳循环的过程中发挥重要作用<sup>[32]</sup>,因此本研究将森林内乔木按菌根类型划分为丛枝菌根树种和外生菌根树种,有研究表明温带地区外生菌根树种占比较高<sup>[33]</sup>,本研究发现不同纬度地区不同菌根类型树种碳密度所占比例有明显差异,其中外生菌根树种碳密度占植被总碳密度比例较大,而高纬度地区丛枝菌根占比有所降低(图2、图7),在不利气候条件、早期演替阶段和物种丰富度较低的情况下,外生菌根通过获取土壤有机质中的氮、竞争有机氮资源和产生低质量的枯落物,减少枯落物分解速率,从而增加森林的碳储量。

#### 3.2 土壤有机碳密度分异格局

土壤表层有机碳含量存在明显的纬度格局,随着纬度的升高而降低,但是土壤碳密度无明显的纬度变化格局(图4、图5)。土壤有机碳是森林土壤参与碳循环中的重要成分,也是生态系统中的关键性的生态因子。土壤碳密度主要受气候、地形、土壤质地和土地利用方式等因素共同影响<sup>[34-35]</sup>,以及更高的树种多样性会增加土壤有机碳储存能力<sup>[36]</sup>。表层土壤有机碳含量显著高于深层地区,且地区随纬度的增加呈减少趋势(图4),这是由于表层土壤疏松、孔隙丰富,这就为表层土壤的物质交换提供了便利条件和畅通的环境,因此土壤有机碳的累积、分解以及转化等过程在表层土壤中更加活跃<sup>[37]</sup>,这一特点是表层土壤能更快积累有机碳的重

要原因,而在深层土壤中,土壤较为紧实,主要以异养微生物为主,因此不利于有机质的形成,导致深层土壤有机碳含量显著低于表层土壤<sup>[38]</sup>。另外本研究发现区域内土壤有机碳密度在不同纬度和林型之间差异并不显著(图5),这可能与不同纬度地区土地利用方式、土壤类型、质地以及湿度等因素相关<sup>[39]</sup>。此外,土壤理化性质在一定地理格局内可能具有较强的稳定性,本研究所选地带土壤类型多为暗棕壤,尽管不同纬度的植被和植物残体碳密度存在显著差异,但土壤类型的一致性导致有机碳储存能力在这些区域内相对一致。可能在气候差异更明显或受到外部激烈干扰的地区,土壤有机碳含量、土壤结构、微生物群落以及养分等因素表现出更大的差异性,进而对碳密度产生显著影响。在未来的研究中,考虑土壤微生物的群落结构和其与碳储存的关系<sup>[39]</sup>,可能会为理解不同区域的碳动态提供更多的见解,同时,进一步探讨其他如水文条件、森林经营活动等外部因素对碳密度的长期影响,亦是优化森林碳汇经营的重要方向。

### 3.3 森林碳密度及其分配格局

森林总碳密度在不同纬度间差异显著。研究发现随着纬度升高,森林总碳密度有下降的趋势(图6),出现该现象的原因可能是植被层碳密度占总碳密度分配较大,土壤碳密度占比虽然也较高,但其在不同纬度和林分类型间没有显著差异,而植物残体在生态系统中碳分配比例又很少,由此导致植被碳密度在小兴安岭不同纬度总碳密度变化中起到主导作用。此外,随着纬度的升高,土壤和植物残体碳密度所占比例有所增加,而植被碳密度比例相对应有减少趋势(图8),符合前人研究结果中植被与土壤碳密度比值随纬度升高而降低的结论<sup>[40]</sup>。在同一地区内,随着龄级增加,植被层碳密度分配比例也有所上升,多结构、多物种群落是长期提高森林生产力的重要指标<sup>[41]</sup>。本研究结果中土壤碳密度占森林总碳密度较低,低于前人对北方温带森林生态系统碳分配的研究(57.7±7.9)%<sup>[42]</sup>,可能原因在于本研究土壤样本只采集至50 cm深,高于50 cm层次的土壤有机碳被忽略,因此低估了研究区域内土壤碳密度分布,在本研究区域内,土壤质地和土地利用类型区别不大,则土壤有机碳密度分配差异可能较为有限。植物残体碳密度在不同林分类型间存在显著差异,但是不同纬度和林分类型间没有明显的分布规律,带岭地区的红松柞木林植物残体碳密度比例显著高于其他林分类型,而低纬度地区清河槭柞木林和槭柞木林的残体碳密度则明显低于其他地区(图3)。带岭地区植物残体碳密度分配比例略高,这可能与其丰富的植物残体量以及较为复杂的森林结构密切相关,影响植物残体碳密度的因素有很多,例如林分类型,年均温度,营林措施等。清河地区的年均温度较高,可能导致森林植物残体的分解速度加快,进而降低了该地区的植物残体碳密度。

### 3.4 森林碳密度影响因素

本研究发现随着纬度的升高,森林植被碳密度呈现出显著下降的趋势,本研究选取了可能影响森林碳密度的生物因子和非生物因子指标,对植被、残体、和土壤碳密度拟合结构方程模型(图9),结果显示植被碳密度显著受到年龄多样性、胸高断面面积和最大树高的显著正向影响,降雨和海拔对植物碳密度的影响达到了边缘显著正相关。由此可见立地条件和林龄是影响植被碳密度的重要因素<sup>[43]</sup>,植被碳密度受多种环境因子的共同作用,各个因子之间相互影响,形成了复杂的生态效应,从而对森林植被碳密度产生关键性作用<sup>[44-46]</sup>。该结果表明树木生长的个体特征,如树木的年龄、生长规模以及树高等均对植物碳密度的分布具有重要的驱动作用。树木的年龄多样性与碳密度的关系可能表明具有更多年龄层次的林地系统可以在不同阶段吸收和存储更多的有机碳。胸高断面面积和树木高度的正向关系也表明了树木的生长特征直接影响到其碳储量的累积。这些结果与已有文献中的发现一致,许多研究表明,较大、较高的树木能够更有效地进行碳固定<sup>[47-48]</sup>。降雨和海拔作为气候变量,通过影响植物的生长状况和生物量积累间接影响碳密度<sup>[30,49]</sup>。在一些地区,降水量的变化对植物生长有着重要的影响,而海拔的变化通常会带来气候条件的差异,进而影响植被生长和碳固定能力。与植物碳密度相反,土壤碳密度未能显著受到温度、降雨和海拔等环境因素的影响,除坡度呈边缘显著外所有相关路径的 $P$ 值均大于0.05,表明这些因素对研究范围内土壤碳密度的影响较为微弱,原因可能是本研究所取局部尺度内土壤理化性质差异较小,而土壤相较于地上部分又具有较强的稳定性,因此在本研究各指标对土壤碳的影响较弱<sup>[50]</sup>,并不能直观地影响土壤碳密度的分布格局,尽管在一些研究中,土壤碳密度

常常受到气候条件、地形因素以及植物群落特征的影响,但本研究结果提示土壤碳储量的变化可能更多地受到其他因素如土壤类型、土壤有机质含量等的控制。土壤碳密度对植物密度和植物残体碳密度的影响也未显示出显著性,这可能反映土壤碳密度与植物生长之间的关系较为复杂,可能需要考虑更为精细的生态过程,如土壤微生物活动和有机质分解等因素<sup>[39]</sup>,尽管土壤碳密度在本研究中未表现出显著影响,但气候和环境因子在碳储量中的作用仍值得进一步深入研究。路径分析结果还表明植被碳密度与残体碳密度之间存在显著负相关关系。这意味着随着植被碳密度的增加,植物残体的碳储量可能呈现出减少的趋势。这可能与森林生态系统中植物竞争和碳分配机制有关,较高的植被碳密度可能导致个体之间的竞争加剧,限制树木的生长状况和资源获取<sup>[51]</sup>,从而减少了植物残体的积累,进而影响残体碳的储存。这表明在高植被密度的林分中,残体有机碳的分配和储存可能受到竞争压力的调节,而不是单纯依赖于植物的生物量。此外,在本研究中选取的各林分类型可能经历了不同的营林措施,这些人为干预可能导致残体碳密度未能按照自然过程积累。这也可能是我们观察到残体碳密度与植被碳密度之间呈负相关的原因之一。因此在探讨各组分碳密度的影响因素时,考虑人为措施的影响是不可忽视的重要方向。

#### 4 结论

小兴安岭不同纬度和不同林分类型间植被和残体碳密度存在显著差异,土壤碳含量在不同层次和不同纬度间存在显著差异,表层土壤碳含量随纬度升高而降低,土壤碳密度无显著差异。森林总碳密度随纬度增加而降低,植物残体碳密度随纬度增加而升高,同一地区内土壤碳密度占总碳密度比例随林龄增加而升高。清河、五营地区外生菌根树种碳密度分配比例高于丛枝菌根树种,外生菌根占比高的地区内外生菌根树种碳密度占比随林龄增加而升高。植被碳密度与年龄多样性、胸高断面积、样地内最大树高呈显著正向影响,与降雨和海拔呈边缘显著正向影响,植物残体碳密度受到降雨和海拔的显著正向影响,土壤碳密度与各项因素无显著相关关系,植物碳密度与残体碳密度呈显著负相关关系。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] 朱教君,高添,于立忠,杨凯,孙涛,卢德亮,刘志华,楚瀛东,张金鑫,滕德雄,朱苑,孙一荣,王绪高,王高峰. 森林生态系统碳汇: 概念、时间效应与提升途径. *应用生态学报*, 2024,35(9): 2313-2321.
- [ 2 ] Beer C, Reichstein M, Tomelleri E, Giais P, Jung M, Carvalhais N, Rödenbeck C, Arain M A, Baldocchi D, Bonan G B, Bondeau A, Cescatti A, Lasslop G, Lindroth A, Lomas M, Luysaert S, Margolis H, Oleson K W, Rouspard O, Veenendaal E, Viovy N, Williams C, Woodward F I, Papale D. Terrestrial gross carbon dioxide uptake: global distribution and covariation with climate. *Science*, 2010, 329(5993): 834-838.
- [ 3 ] Wang C K. Biomass allometric equations for 10 co-occurring tree species in Chinese temperate forests. *Forest Ecology and Management*, 2006, 222 (1/2/3): 9-16.
- [ 4 ] Zhang T, Niinemets Ü, Sheffield J, Lichstein J W. Shifts in tree functional composition amplify the response of forest biomass to climate. *Nature*, 2018, 556(7699): 99-102.
- [ 5 ] Dixon R K, Solomon A M, Brown S, Houghton R A, Trexler M C, Wisniewski J. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science*, 1994, 263(5144): 185-190.
- [ 6 ] Stephenson N L, Das A J, Condit R, Russo S E, Baker P J, Beckman N G, Coomes D A, Lines E R, Morris W K, Rüger N, Álvarez E, Blundo C, Bunyavejchewin S, Chuyong G, Davies S J, Duque, Ewango C N, Flores O, Franklin J F, Grau H R, Hao Z, Harmon M E, Hubbell S P, Kenfack D, Lin Y, Makana J R, Malizia A, Malizia L R, Pabst R J, Pongpattananurak N, Su S H, Sun I F, Tan S, Thomas D, van Mantgem P J, Wang X, Wiser S K, Zavala M A. Rate of tree carbon accumulation increases continuously with tree size. *Nature*, 2014, 507(7490): 90-93.
- [ 7 ] 代林利,周丽丽,伍丽华,刘丽,黄樱,彭婷婷,邱静雯,何宗明,曹光球. 不同林分密度杉木林生态系统碳密度及其垂直空间分配特征. *生态学报*, 2022, 42(2): 710-719.
- [ 8 ] 王文杰,王凯,王媛媛,温慧,于景华,王庆贵,韩士杰. 东北针叶林与阔叶林乔灌草组成特征及碳汇功能对比研究. *北京林业大学学报*, 2022, 44(10): 52-67.
- [ 9 ] Li C, Wang R H, Li Z Z, Xu Y. Spatial differentiation of soil organic carbon density and influencing factors in typical croplands of China. *Huanjing Kexue*, 2021, 42(5): 2432-2439.
- [ 10 ] Erb K H, Kastner T, Plutzer C, Bais A L S, Carvalhais N, Fetzel T, Gingrich S, Haberl H, Lauk C, Niedertscheider M, Pongratz J, Thurner M,

- Luyssaert S. Unexpectedly large impact of forest management and grazing on global vegetation biomass. *Nature*, 2018, 553(7686): 73-76.
- [11] Pan Y D, Birdsey R A, Fang J Y, Houghton R, Kauppi P E, Kurz W A, Phillips O L, Shvidenko A, Lewis S L, Canadell J G, Ciais P, Jackson R B, Pacala S W, McGuire A D, Piao S L, Rautiainen A, Sitch S, Hayes D. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 2011, 333(6045): 988-993.
- [12] 蔡慧颖, 邸雪颖, 金光泽. 小兴安岭谷地云冷杉林的碳密度与生产力. *应用生态学报*, 2014, 25(10): 2794-2802.
- [13] 浮媛媛. 中国东北林区主要树种地上生物量与密度的遥感估算与模拟研究[D]. 长春: 东北师范大学, 2020.
- [14] 魏书精, 罗碧珍, 孙龙, 胡海清. 黑龙江省温带森林火灾碳排放的计量估算. *生态学报*, 2014, 34(11): 3048-3063.
- [15] 王兴昌, 王传宽. 森林生态系统碳循环的基本概念和野外测定方法评述. *生态学报*, 2015, 35(13): 4241-4256.
- [16] 张志, 田昕, 陈尔学, 何祺胜. 森林地上生物量估测方法研究综述. *北京林业大学学报*, 2011, 33(5): 144-150.
- [17] Randerson J T. Global warming and tropical carbon. *Nature*, 2013, 494(7437): 319-320.
- [18] Batjes N H. Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *European Journal of Soil Science*, 1996, 47(2): 151-163.
- [19] Burke I C, Yonker C M, Parton W J, Cole C V, Flach K, Schimel D S. Texture, climate, and cultivation effects on soil organic matter content in U.S. grassland soils. *Soil Science Society of America Journal*, 1989, 53(3): 800-805.
- [20] Avitabile V, Herold M, Heuvelink G B M, Lewis S L, Phillips O L, Asner G P, Armston J, Ashton P S, Banin L, Bayol N, Berry N J, Boeckx P, de Jong B H J, DeVries B, Girardin C A J, Kearsley E, Lindsell J A, Lopez-Gonzalez G, Lucas R, Malhi Y, Morel A, Mitchard E T A, Nagy L, Qie L, Quinones M J, Ryan C M, Ferry S J W, Sunderland T, Laurin G V, Gatti R C, Valentini R, Verbeeck H, Wijaya A, Willcock S. An integrated pan-tropical biomass map using multiple reference datasets. *Global Change Biology*, 2016, 22(4): 1406-1420.
- [21] Chave J, Réjou-Méchain M, Búrquez A, Chidumayo E, Colgan M S, Delitti W B C, Duque A, Eid T, Fearnside P M, Goodman R C, Henry M, Martínez-Yrizar A, Mugasha W A, Muller-Landau H C, Mencuccini M, Nelson B W, Ngomanda A, Nogueira E M, Ortiz-Malavassi E, Pélissier R, Ploton P, Ryan C M, Saldarriaga J G, Vieilledent G. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology*, 2014, 20(10): 3177-3190.
- [22] 魏亚伟, 周旺明, 于大炮, 周莉, 方向民, 赵伟, 包也, 孟莹莹, 代力民. 我国东北天然林保护工程区森林植被的碳储量. *生态学报*, 2014, 34(20): 5696-5705.
- [23] 蔺佳玮, 张全智, 王传宽. 帽儿山干扰系列次生林碳密度恢复. *生态学报*, 2023, 43(21): 8793-8802.
- [24] Gao Y Q, Yuan Y, Li Q K, Kou L, Fu X L, Dai X Q, Wang H M. Mycorrhizal type governs foliar and root multi-elemental stoichiometries of trees mainly *via* root traits. *Plant and Soil*, 2021, 460(1): 229-246.
- [25] Lu M Y, Jin G Z. Variation in functional traits among different mycorrhizal types and life history stages of temperate broadleaf tree species. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2024, 65: 125833.
- [26] Bönisch E, Blagodatkaya E, Dirzo R, Ferlian O, Fichtner A, Huang Y Y, Leonard S J, Maestre F T, von Oheimb G, Ray T, Eisenhauer N. Mycorrhizal type and tree diversity affect foliar elemental pools and stoichiometry. *New Phytologist*, 2024, 242(4): 1614-1629.
- [27] 王薪琪. 5种温带人工林土壤和微生物碳氮动态——不同菌根类型树种的效应[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2019.
- [28] 肖湘. 小兴安岭森林生态系统碳密度遥感估算[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2015.
- [29] Thurner M, Beer C, Santoro M, Carvalhais N, Wutzler T, Schepaschenko D, Shvidenko A, Kompter E, Ahrens B, Levick S R, Schullius C. Carbon stock and density of northern boreal and temperate forests. *Global Ecology and Biogeography*, 2014, 23(3): 297-310.
- [30] 潘磊, 肖文发, 唐万鹏, 雷静品, 史玉虎, 黄志霖, 曾立雄, 庞宏东. 三峡库区森林植被气候生产力模拟. *生态学报*, 2014, 34(11): 3064-3070.
- [31] 王新闯, 齐光, 于大炮, 周莉, 代力民. 吉林省森林生态系统的碳储量、碳密度及其分布. *应用生态学报*, 2011, 22(8): 2013-2020.
- [32] van der Heijden M G A, Martin F M, Selosse M A, Sanders I R. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New Phytologist*, 2015, 205(4): 1406-1423.
- [33] Tedersoo L, Bahram M, Zobel M. How mycorrhizal associations drive plant population and community biology. *Science*, 2020, 367(6480): eaba1223.
- [34] Han L F, Sun K, Jin J, Xing B S. Some concepts of soil organic carbon characteristics and mineral interaction from a review of literature. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 94: 107-121.
- [35] 樊子豪, 崔鸿侠, 沈琛琛, 陈吉臻, 肖文发, 刘常富, 黄志霖. 神农架林区天然次生林土壤有机碳分布及影响因素. *生态学报*, 2024, 44(16): 7130-7139.
- [36] Lange M, Eisenhauer N, Sierra C A, Bessler H, Engels C, Griffiths R I, Mellado-Vázquez P G, Malik A A, Roy J, Scheu S, Steinbeiss S, Thomson B C, Trumbore S E, Gleixner G. Plant diversity increases soil microbial activity and soil carbon storage. *Nature Communications*, 2015, 6: 6707.
- [37] 渠开跃, 冯慧敏, 代力民, 周莉. 辽东山区不同林型土壤有机碳剖面分布特征及碳储量研究. *土壤通报*, 2009, 40(6): 1316-1320.

- [38] 李龙, 秦富仓, 姜丽娜, 姚雪玲. 赤峰市敖汉旗土壤有机碳含量的垂直分布及其影响因素. *生态学报*, 2019, 39(1): 345-354.
- [39] Mayer M, Prescott C E, Abaker W E A, Augusto L, Cécillon L, Ferreira G W D, James J, Jandl R, Katzensteiner K, Laclau J P, Laganière J, Nouvellon Y, Paré D, Stanturf J A, Vanguelova E I, Vesterdal L. Tamm review: influence of forest management activities on soil organic carbon stocks; a knowledge synthesis. *Forest Ecology and Management*, 2020, 466: 118127.
- [40] Wen D, He N P. Forest carbon storage along the north-south transect of Eastern China: Spatial patterns, allocation, and influencing factors. *Ecological Indicators*, 2016, 61: 960-967.
- [41] Bongers F J, Schmid B, Bruelheide H, Bongers F, Li S, von Oheimb G, Li Y, Cheng A P, Ma K P, Liu X J. Functional diversity effects on productivity increase with age in a forest biodiversity experiment. *Nature Ecology & Evolution*, 2021, 5(12): 1594-1603.
- [42] 张全智, 王传宽. 6种温带森林碳密度与碳分配. *中国科学: 生命科学*, 2010, 40(7): 621-631.
- [43] Liu Y C, Yu G R, Wang Q F, Zhang Y J. How temperature, precipitation and stand age control the biomass carbon density of global mature forests. *Global Ecology and Biogeography*, 2014, 23(3): 323-333.
- [44] Jia W W, Sun H M, Li F R. Prediction model system with dummy variables for carbon storage of larch plantation in Heilongjiang Province, China. *The Journal of Applied Ecology*, 2019, 30(3): 814-822.
- [45] Forrester D I. The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: From pattern to process. *Forest Ecology and Management*, 2014, 312: 282-292.
- [46] Augusto L, Boča A. Tree functional traits, forest biomass, and tree species diversity interact with site properties to drive forest soil carbon. *Nature Communications*, 2022, 13: 1097.
- [47] 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.
- [48] Li Y, Bao W K, Bongers F, Chen B, Chen G K, Guo K, Jiang M X, Lai J S, Lin D M, Liu C J, Liu X J, Liu Y, Mi X C, Tian X J, Wang X H, Xu W B, Yan J H, Yang B, Zheng Y R, Ma K P. Drivers of tree carbon storage in subtropical forests. *Science of The Total Environment*, 2019, 654: 684-693.
- [49] Körner C. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 2007, 22(11): 569-574.
- [50] Wiesmeier M, Urbanski L, Hobbey E, Lang B, von Lützw M, Marin-Spiotta E, van Wesemael B, Rabot E, Ließ M, Garcia-Franco N, Wollschläger U, Vogel H J, Kögel-Knabner I. Soil organic carbon storage as a key function of soils-A review of drivers and indicators at various scales. *Geoderma*, 2019, 333: 149-162.
- [51] Kunstler G, Falster D, Coomes D A, Hui F, Kooyman R M, Laughlin D C, Poorter L, Vanderwel M, Vieilledent G, Wright S J, Aiba M, Baraloto C, Caspersen J, Cornelissen J H C, Gourlet-Fleury S, Hanewinkel M, Herault B, Kattge J, Kurokawa H, Onoda Y, Peñuelas J, Poorter H, Uriarte M, Richardson S, Ruiz-Benito P, Sun I F, Ståhl G, Swenson N G, Thompson J, Westerlund B, Wirth C, Zavala M A, Zeng H C, Zimmerman J K, Zimmermann N E, Westoby M. Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature*, 2015, 529(7585): 204-207.