

三种类型高寒草地内甘肃马先蒿的光合碳分配

徐隆华^{1,3} 姚步青¹ 张春辉^{1,3} 马真¹ 王文颖² 王慧春² 周华坤^{1*}

(¹中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810008; ²青海师范大学, 西宁 810008; ³中国科学院大学, 北京 100049)

摘要 基于三江源区果洛州军牧场不同退化程度草地, 采用原位¹³CO₂脉冲标记的方法示踪了¹³C在甘肃马先蒿-土壤系统中的转移与分配, 探讨了未退化天然草甸、重度退化高寒草甸(黑土滩)与建植5年的人工草地内代表性植物——甘肃马先蒿光合碳的分配情况。结果表明: 标记当天, 不同类型草地上¹³C固定百分比在39%~71%, 说明标记的效率较高且分配差异较大; 3种类型草地土壤碳分配比例平均为8.6%, 说明光合固定碳在甘肃马先蒿植株-土壤系统的分配与转移速度非常迅速; 脉冲标记21 d后, 甘肃马先蒿植株 $\delta^{13}\text{C}$ 值下降5%~27%的¹³C分配到地下。黑土滩恢复治理为人工草地5年后, 甘肃马先蒿固定的光合碳转移到土体中的含量显著增加。甘肃马先蒿对于维持草地群落多样性和稳定性具有一定生态学意义, 应根据草地的经济利用特性予以合理灭除。

关键词 ¹³C脉冲标记; 光合碳; 甘肃马先蒿; 黑土滩; 人工草地

Allocation of photosynthetically fixed carbon in *Pedicularis kansuensis* in three types of alpine grassland. XU Long-hua^{1,3}, YAO Bu-qing¹, ZHANG Chun-hui^{1,3}, MA Zhen¹, WANG Wen-ying², WANG Hui-chun², ZHOU Hua-kun^{1*} (¹Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China; ²Qinghai Normal University, Xining 810008, China; ³University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China).

Abstract: The in-situ ¹³CO₂ pulse labeling technique was used to trace the translocation and allocation of ¹³C in *Pedicularis kansuensis*-soil system and assess the dynamic changes of photosynthetically fixed carbon in *P. kansuensis* growing in natural meadow, severely degraded alpine meadow (black beach) and artificial grassland established 5 years in the army ranch of Guoluo Prefecture in the Three Rivers Headwaters region. Results showed that, on the day when carbon was labeled, 39%–71% of the ¹³C was assimilated in the three types of grassland, suggesting that the labeling was in high efficiency and had a great allocation difference. On average, 8.6% of carbon was allocated to soil in the three types of grassland, indicating that the carbon was quickly translocated and allocated unevenly in the *P. kansuensis*-soil system. The $\delta^{13}\text{C}$ values declined in shoots and roots and 5%–27% of the assimilated ¹³C was transferred to soil pools after labeling 21 days. The amount of fixed ¹³C translocated in soil increased significantly five years after the conversion of “black beach” to artificial grassland. While *P. kansuensis* has a certain ecological significance for maintaining the diversity and stability of the community, it should be eliminated rationally according to the economic utilization of grassland.

Key words: ¹³C pulse labeling; photosynthetically fixed carbon; *Pedicularis kansuensis*; black beach; artificial grassland.

国家自然科学基金项目(31472135、31172247、31201836、31260127)、国家科技支撑课题(2014BAC05B03)、青海省重点实验室发展专项资金计划(2014-Z-Y01)、青海省应用基础研究项目(2015-ZJ-711)和青海省自然科学基金青年项目(2015-ZJ-919Q、2015-ZJ-918Q)资助。

收稿日期: 2015-07-27 接受日期: 2015-12-13

* 通讯作者 E-mail: hkzhou@nwipb.cas.cn

植物通过光合作用吸收大气中的 CO_2 , 将光合固定的碳输送到植物体各个部位, 并通过根系转移到土壤, 再经土壤微生物的作用以 CO_2 或 CH_4 等气体的形式释放到大气, 或以有机质形式固定在土壤中(王智平, 2005)。因此, 碳是植物体主要组成元素, 也是土壤有机质重要组成部分。我国草原植被碳储量约 3.06 Pg, 草原土壤碳储量约 41.03 Pg, 草原总碳储量约 44.09 Pg, 大约占世界草原总碳储量的 9%~16% (Ni, 2002; Schuman *et al.*, 2002; 王智平, 2005)。所以, 草地碳循环在全球碳循环过程中起着重要作用(Wang *et al.*, 2005; Fang *et al.*, 2007; Hafner *et al.*, 2012; Zhang *et al.*, 2013; 赵亮等, 2014)。

甘肃马先蒿 (*Pedicularis kansuensis*) 作为高寒草甸退化后毒杂草阶段的代表性植物, 反映了高寒草甸的退化程度和退化生态系统向顶极群落的恢复演替进程, 是衡量高寒草甸演替进程的重要指示植物(陈哲等, 2010, 2011)。目前大量研究集中在甘肃马先蒿的入侵规律、数量特征(王长庭等, 2009)、生物量分配(陈哲等, 2010, 2011; Guo *et al.*, 2012)、半寄生性(Bao *et al.*, 2015a)、化感作用(邓建梅等, 2009; 后源等, 2011; Bao *et al.*, 2015b)等方面。先前的研究从生产和经济效益角度皆认为, 甘肃马先蒿是造成草地退化的毒杂草(Dong *et al.*, 2013), 利用叶面喷施除草剂等措施来灭除甘肃马先蒿(赵新全, 2010); 但是也有研究认为, 可利用甘肃马先蒿的寄生性, 降低禾本科和豆科的竞争优势, 促进退化草地上次要物种的繁殖生长来达到恢复草地多样性的目的(Bao *et al.*, 2015a), 甘肃马先蒿对于维持草地群落结构稳定性具有一定的生态学意义。

草地退化程度的不同以及建植人工草地改变了下垫面植被和土壤的理化性质(牛书丽等, 2004; Dong *et al.*, 2013), 甘肃马先蒿对此有怎样的响应, 进而如何影响草地土壤碳循环过程, 我们了解很少。目前关于光合碳在甘肃马先蒿-土壤系统中分配与转化的影响还不甚清楚, 主要是因为传统的有机碳测定方法无法区分新合成的光合碳与土壤原来的有机碳。稳定同位素示踪技术是研究植物碳固定、分配及转移的重要手段, 由于 ^{13}C 具有安全、稳定、易操作等优点, 被广泛应用于生物地球化学过程的研究中(林光辉, 2013)。本文利用原位 $^{13}\text{CO}_2$ 脉冲标记的方法探讨不同类型草地上甘肃马先蒿光合碳分配的不同规律: 1) 确定新固定的碳在茎叶、根、土体中

的分配情况以及新碳在甘肃马先蒿植株-土壤生态系统中的流动情况; 2) 评价不同土地利用方式下甘肃马先蒿新同化物分区模式的不同; 3) 评估不同土地利用方式对光合碳转移到土壤的影响。这对于全面认识高寒草地优势毒杂草-土壤间碳循环具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 样地与试验设计

^{13}C 脉冲标记试验于 2011 年 8 月在黄河源区果洛州玛沁县军牧场进行 (34°17'N—34°25'N, 100°26'E—100°43'E), 海拔 4120 m。该地区气候具有典型的高原大陆性气候特点, 无明显的四季之分, 仅有冷暖季之别, 冷季漫长、干燥而寒冷, 暖季短暂、湿润而凉爽。温度年差较小而日差较悬殊, 太阳辐射强烈。日照充足, 各地历年日照平均值在 2500 h 以上, 年总辐射量在 623.8~629.9 $\text{kJ} \cdot \text{cm}^{-2}$ 。冷季持续时间长达 7~8 个月, 且风大雪多; 暖季湿润, 长 4~5 个月。平均气温在 0 °C 以下, 全年无绝对无霜期。年降水量为 420~560 mm, 多集中在 5—10 月。土壤为高山草甸土和高山灌丛草甸土, 土壤表层和亚表层中的有机质含量丰富。矮蒿草草甸为该地主要的冬春草场(周华坤等, 2006)。本次标记试验选择 3 种类型草地, 分别是未退化天然草甸、黑土滩及建植 5 年的人工草地。未退化天然草甸从未开垦过, 作为冬季牧场放牧草地, 以矮蒿草 (*Kobresia humilis*) 为优势种, 伴有丛生禾草及少量杂类草; 黑土滩是严重退化草地, 植被以一二年生毒杂草为主, 禾本科、莎草科植物消失殆尽(周华坤等, 2003); 本试验的人工草地是由黑土滩翻耕、播种、封育建植 5 年的垂穗披碱草单播人工草地。3 种类型草地的生物量及土壤基本理化性质如表 1 所示。

1.2 脉冲标记

每种类型的草地随机选取 3 个标记小区作为重

表 1 三种类型草地样方生物量和土壤基本理化性质
Table 1 Above-ground biomass and basic soil characteristics of the three grasslands

草地类型	地上生物量(g) (以 25 cm×25 cm 计)	根冠比	有机碳 ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 值 (‰)
NG	17.9±2.2 a	4.71	45.3±6.6 a	-24.41
DG	7.8±1.5 b	0.84	38.4±14.8 a	-24.68
AG	4.2±1.0 c	3.9	44.7±6.5 a	-24.62

数据为平均值±标准偏差, 不同小写字母表示不同类型草地间差异显著 ($P<0.05$)。NG: 未退化天然草甸, DG: 黑土滩, AG: 5 龄人工草地。

复。为防止 ^{13}C 标记污染,各小区间隔至少为5 m以上。开始标记前一天午后,在每个小区安装一个柱形标记室。标记室由透明的PVC壁和丙烯酸膜组成。安装时将标记室置于5 cm深的土中,周围用眼孔为45 μm 的尼龙网包被,深入土中10 cm。尼龙网可防止室外的植物根进入标记室,但不影响与外界的营养和水分交换。标记室周围塞满细土以防气体泄漏。标记室内径1 m,内高0.4 m(体积0.314 m^3 合314 L)。室内壁涂以去雾化剂以减小标记过程中的水汽凝结(凝结的水汽可增大光强,也可溶解标记的 CO_2)。2011年8月1日11:00开始标记,用 ^{13}C 脉冲法标记时,将含有高纯度 ^{13}C 的 CO_2 贮存在高压瓶中, CO_2 瓶和各标记室间通过一个直径为4 mm的管子相连接。共注入10 L ^{13}C 。这样标记室内新增加气体量为3.18%,地表新增12.738 L $^{13}\text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2}$ 。标记室顶膜完全密闭后开始标记。气体流速为0.25 L $\cdot \text{min}^{-1}$ 。注入 CO_2 的体积很小,因此对标记室内气压没有影响。标记40 min后停止 CO_2 注入,标记室继续封闭5 h。标记期间,垂直安装的电扇可保持标记室内气体流通。根据对已报道的叶和群落水平植物光合作用大小的估计,室内 CO_2 将迅速下降到一个很低的水平(Shi *et al.*, 2001; Cui *et al.*, 2003; Kato *et al.*, 2006; Wu *et al.*, 2010)。标记完成后移去标记室。

1.3 样品采集与制备

分别于标记当天和第21天,每个标记小区内各随机挖取包括根系在内的5株甘肃马先蒿,每种类型草地内共计采集15株甘肃马先蒿,编号后装入档案袋带回实验室,采集每株甘肃马先蒿根际直径5 cm,深20 cm的土体,编号后装入自封袋带回实验室。甘肃马先蒿根、茎叶和花等器官经冲洗后,在70 $^{\circ}\text{C}$ 烘干48 h,称重并计算根、茎叶和花等器官的生物量。植物样品烘干后粉碎待测定其全C和 $\delta^{13}\text{C}$ 值。土壤样品过2 mm的土壤筛,过筛的土壤样品风干后贮存在4 $^{\circ}\text{C}$ 条件下,供测定其全C和 $\delta^{13}\text{C}$ 值。

同时,用样方法测定了3种类型草地的地上生物量,样方面积为1 m \times 1 m,取样重复4次。用土钻测定了地下生物量,土钻直径5 cm,重复4次。

1.4 样品测定与分析方法

测定仪器用EA-IRMS(元素分析仪-同位素比率质谱分析联用仪,Flash EA1112 HT-DELTA V Advantage Scientific, Inc., USA)测定。其原理为:样品

在元素分析仪中高温燃烧后生成 CO_2 ,质谱仪通过检测 CO_2 的 ^{13}C 与 ^{12}C 比率,并与国际标准物(Pee Dee Belemnite 或 PDB) 比对后计算出样品的 $\delta^{13}\text{C}$ 比率值。 $\delta^{13}\text{C}$ 测定精度: $\pm 0.1\text{‰}$ 。

甘肃马先蒿光合固定 ^{13}C 进入根、茎叶、土体中(不考虑呼吸损失),各组分固定 ^{13}C 量(mg)计算公式如下:

$$^{13}\text{C}_i = \frac{F_1 - F_{ul}}{100} \quad (1)$$

式中, C_i 为各组分碳量(g); F_1 为标记组分 ^{13}C 丰度(%); F_{ul} 为不标记组分 ^{13}C 丰度(%)。

各组分 ^{13}C 分配比例 $P^{13}\text{C}_i$ (%):

$$P^{13}\text{C}_i = \frac{^{13}\text{C}_i}{^{13}\text{C}} \times 100 \quad (2)$$

式(2)中, ^{13}C 为根、茎叶、土体固定 ^{13}C 量之和。

^{13}C 固定百分比(%)为甘肃马先蒿-土壤系统光合固定 ^{13}C 总量占加入该系统 ^{13}C 总量的百分比(林光辉 2013)。

采用Microsoft Excel 2007对甘肃马先蒿的地上、地下生物量、各组分丰度、 ^{13}C 含量和分配比例做描述性统计,用Origin 8.5软件(USA, OriginLab Corporation)对数据进行绘图,使用IBM SPSS Statistics 19统计分析软件中的Duncan法对数据进行差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 三种类型草地甘肃马先蒿生物量

如表2所示,甘肃马先蒿的茎叶生物量表现为黑土滩>5龄人工草地>未退化天然草甸,未退化天然草甸上甘肃马先蒿根干质量显著小于其他两种类型草地。黑土滩上根冠比最小,也就是说甘肃马先蒿对地上部器官投入要高于未退化天然草地和5龄人工草地对其投入。维持低的根冠比是甘肃马先

表2 三种类型草地上单株甘肃马先蒿地上和地下生物量(g)

Table 2 Above- and below-ground biomass of *Pedicularis kansuensis* individual in three types of grassland

草地类型	茎叶干质量	根干质量	地上生物量	根冠比
NG	0.13 \pm 0.11 b	0.03 \pm 0.01 a	0.32 \pm 0.27 a	0.23 \pm 0.09
DG	0.37 \pm 0.32 a	0.05 \pm 0.03 b	0.68 \pm 0.57 b	0.14 \pm 0.09
AG	0.33 \pm 0.32 a	0.06 \pm 0.05 b	0.54 \pm 0.48 a	0.18 \pm 0.16

数据为平均值 \pm 标准偏差,不同小写字母表示不同类型草地间甘肃马先蒿生物量差异显著($P < 0.05$)。NG: 未退化天然草甸, DG: 黑土滩, AG: 5龄人工草地。

表3 甘肃马先蒿-土壤系统各组分 ^{13}C 含量的动态变化 ($^{13}\text{C} \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2}$)Table 3 Dynamic changes of ^{13}C amounts in the components of *Pedicularis kansuensis*-soil system

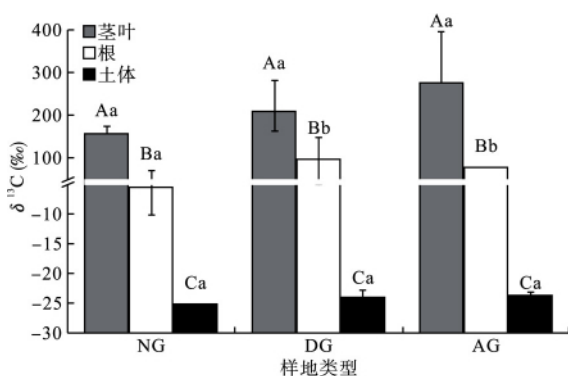
处理	茎叶	根	土体
标记当天			
NG	47.6±25.4 Aa	13.3±0.1 Ba	3.1±0.6 Ba
DG	64.8±3.4 Aa	41.6±9.0 Bb	8.3±0.0 Cb
AG	51.3±23.9 Aa	49.9±6.5 Bb	16.4±0.1 Dc
标记 21 d			
NG	12.7±5.2 Ab	5.4±0.0 Ba	1.0±0.0 Cb
DG	57.9±1.0 Aa	32.5±0.1 Bb	7.0±0.0 Dc
AG	14.2±1.7 Ab	22.4±1.4 Bc	13.2±0.1 Da

不同大写字母表示同一处理不同组分差异显著,不同小写字母表示不同处理同一组分差异显著 ($P < 0.05$)。NG: 未退化天然草甸, DG: 黑土滩, AG: 5 龄人工草地。

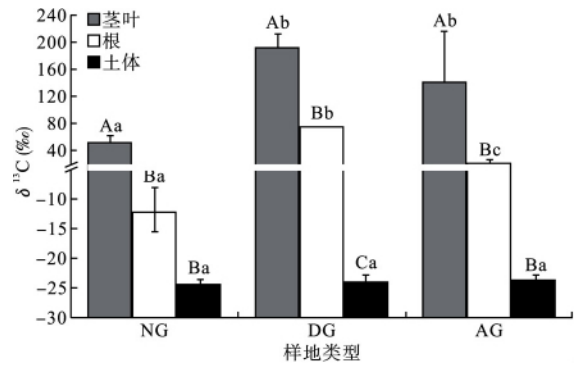
蒿适应高寒生境的一种策略。根冠比越小说明甘肃马先蒿在该生境下长势越好,茎叶面积和数量愈大,表明该草地生态系统退化程度越大。茎叶是进行光合作用的器官,制造合成有机物质输送到根系和繁殖器官来维持植株的生长繁殖,黑土滩上甘肃马先蒿茎叶面积和数量较大,表明吸收的 ^{13}C 更多,合成的光合同化物越多,输送到根中的 ^{13}C 相应更多(表3)。

2.2 甘肃马先蒿-土壤系统 ^{13}C 丰度动态变化

脉冲标记后光合固定 ^{13}C 在甘肃马先蒿-土壤系统中进行转移与分配。由图1可以看出,光合固定碳转移较快,脉冲标记当天不同类型草地上甘肃马先蒿 $\delta^{13}\text{C}$ 值均表现为茎叶>根>土体,土体中差异不大;甘肃马先蒿茎叶中的 $\delta^{13}\text{C}$ 值表现为5龄人工

图1 标记当天3种类型草地上甘肃马先蒿-土壤系统中各组分 $\delta^{13}\text{C}$ 丰度Fig.1 ^{13}C abundances in the components of *Pedicularis kansuensis*-soil system on the day when the three types of grassland were labeled

不同大写字母表示同一处理不同组分差异显著,不同小写字母表示不同处理同一组分差异显著 ($P < 0.05$)。NG: 未退化天然草甸, DG: 黑土滩, AG: 5 龄人工草地。

图2 标记 21 d 3 种类型草地上甘肃马先蒿-土壤系统中各组分 $\delta^{13}\text{C}$ 丰度Fig.2 ^{13}C abundances in the components of *Pedicularis kansuensis*-soil system after labeling 21 days in the three types of grassland

不同大写字母表示同一处理不同组分差异显著,不同小写字母表示不同处理同一组分差异显著 ($P < 0.05$)。NG: 未退化天然草甸, DG: 黑土滩, AG: 5 龄人工草地。

草地>黑土滩>未退化天然草甸,但差异不显著 ($P > 0.05$); 黑土滩上甘肃马先蒿根的 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著高于未退化天然草甸 ($P < 0.05$)。可以看出,黑土滩中甘肃马先蒿的根部对光合固定新碳的富集程度较大。

2.3 甘肃马先蒿-土壤系统 ^{13}C 分配动态变化

为进一步分析甘肃马先蒿-土壤系统中新固定的 ^{13}C 动态变化及分配情况(表3、表4),本研究以单位面积计算不同类型草地上甘肃马先蒿植株-土壤系统各组分固定 ^{13}C 数量 ($^{13}\text{C} \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2}$)及其分配比例。标记当天,同一类型草地上甘肃马先蒿茎叶分配比例未退化天然草甸最高为74.4%,5龄人工草地最低为43.6%,而根中分配比例最高的是5龄人工草地为42.4%,而天然草甸中最低为20.8%;土体中 ^{13}C 分配比例5龄人工草地>黑土滩>未退化天然草甸且 ^{13}C 含量差异显著 ($P < 0.05$)。5龄人工草地上甘肃马先蒿 ^{13}C 固定百分比为71.6%,高于黑土

表4 标记后甘肃马先蒿-土壤系统各组分 ^{13}C 的分配Table 4 Distribution of ^{13}C in *Pedicularis kansuensis*-soil system after labeling

处理	^{13}C 分配比例 (%)			^{13}C 固定百分比
	茎叶	根	土体	
标记当天				
NG	74.4	20.8	4.8	39.0
DG	56.5	36.3	7.2	69.8
AG	43.6	42.4	13.9	71.6
标记 21 天				
NG	66.5	28.3	5.2	11.6
DG	59.4	33.4	7.2	59.3
AG	28.5	45.0	26.5	30.3

NG: 未退化天然草甸, DG: 黑土滩, AG: 5 龄人工草地。

滩及未退化天然草甸的69.8%和39.0%。

标记第21天,未退化天然草甸和黑土滩上的甘肃马先蒿-土壤系统光合同化 ^{13}C 主要集中在茎叶(平均为63%)中,其次是根中、土中(分别平均为30.9%和6.2%)。而在5龄人工草地上,甘肃马先蒿-土壤系统光合同化 ^{13}C 主要集中在根(占到45%)中,其次为茎叶和土中(分别为28.5%和26.5%)。 ^{13}C 固定比例表现为黑土滩中最高,是因为茎叶中 ^{13}C 损失最少。从标记当天到标记第21天,5龄人工草地上甘肃马先蒿同化的 ^{13}C 损失最大,其次为未退化天然草甸,黑土滩上甘肃马先蒿 ^{13}C 损失最少,说明光合同化 ^{13}C 总量在黑土滩上甘肃马先蒿-土壤系统内积累的最多。

3 讨论

一些研究已经报道了土地利用方式的改变对生态系统碳封存的显著影响(Hafner *et al.*, 2012; Zou *et al.*, 2013)。本研究结果表明,甘肃马先蒿的碳分室对于黑土滩转变为人工草地的响应。黑土滩恢复治理为人工草地后,甘肃马先蒿有较低的地上碳分配,但是在土体中的碳分配是上升的。这些结果显示,碳的转移是由土地利用的变化引起甘肃马先蒿植株生长和根冠比差异引起的。

3.1 土地利用方式的不同对甘肃马先蒿-土壤系统 ^{13}C 动态变化的影响

由于 ^{13}C 同位素具有安全、稳定、方便、可靠等优点, ^{13}C 脉冲标记成为研究碳固定、分配与转移的重要手段,能够动态监测光合碳的去向(Zou *et al.*, 2013)。与以往试验相比,本试验进行原位标记,标记当天,不同类型草地上 ^{13}C 固定百分比在39%~71%,可以看出其标记的效率较高,更能真实反映光合碳在土壤-植物系统的动态分配情况。有研究发现,玉米和蚕豆固定 ^{13}C 比例为41%~67%(Fan *et al.*, 2008),黑麦草不足50%(Butler *et al.*, 2004),柳枝稷为42%~79%(Chaudhary *et al.*, 2012)。本研究与Fan等(2008)的研究结果相似。本试验中,甘肃马先蒿光合固定 ^{13}C 量主要指茎叶、根和土体固定 ^{13}C 之和。许多研究表明,标记1~2 h后土壤即可检测到 ^{13}C (Leake *et al.*, 2006; Katovská *et al.*, 2007)。本研究发现在标记当天,3种类型草地土壤碳分配比例平均为8.6%,其中5龄人工草地上达到了13.9%,说明光合碳在甘肃马先蒿植株-土壤系统的分配与转移速度非常迅速。

脉冲标记后,甘肃马先蒿植株主要依靠叶片的光合作用将 ^{13}C 固定在植物体内,并在植物-土壤系统中进一步分配,标记21 d后, ^{13}C 分配到地下的比例在天然草甸、黑土滩和5龄人工草地上分别是5.2%、7.2%和26.5%。Kuzuyakov等(2000)用脉冲标记实验共同研究了地上-地下碳的分配,发现牧草植物同化的碳大约30%~50%进入到地下,Hafner等(2012)研究发现,标记27 d后20%~40%的光合碳进入到地下。以上研究得出的结果与本研究一致。光合固定的碳将分配到地下部用于根系生长,不断以根际沉积物(尹云峰等,2010)的形式损失 ^{13}C ,同时茎叶和根呼吸也释放 ^{13}C ;再加上植株不断生长,生物量继续增加,未标记部分同化 ^{13}C 稀释了甘肃马先蒿光合固定的 ^{13}C ,因此导致了21 d后植株 $\delta^{13}\text{C}$ 值的下降。Butler等(2004)在黑麦草标记后的1、2、3、5、8 d分别进行采样,根 $\delta^{13}\text{C}$ 值表现出先降低后增加再降低的趋势,而尹云峰等(2010)在水稻生长的120 d后采样发现根和茎叶的 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异较小。Hafner等(2012)在放牧和不放牧的草地上进行标记实验,标记27 d后发现<2%的 ^{13}C 进入到地下活根中,而Wu等(2010)在矮蒿草草甸上标记32 d后发现30.9%的 ^{13}C 留在活根中。Leake(2006)研究发现,施用石灰促进了 ^{13}C 在牧草茎的分配,而在根的分配却减少。Fan等(2008)标记研究了共存的临近物种玉米和蚕豆在碳分配上的机制,发现碳分配到根中的比例混播形式比单播偏高。因此,植物种类、示踪期长短、物候期、草地类型和管理方式等均会对 ^{13}C 值产生影响(Kuzuyakov *et al.*, 2001, 2002)。本研究是在标记21 d后再次进行采样,采样时间间隔较长,未能对 $\delta^{13}\text{C}$ 值细微变化进行跟踪。

比较3种土地利用类型上甘肃马先蒿地上地下碳库的分配模式(表3),可以看出,标记21 d后黑土滩的茎叶、根和土体中的碳与其他两种类型草地有显著差异,且5龄人工草地中根部和土体占据较高的 ^{13}C 分配比例(表4),说明根部可能产生更多的分泌物并增加根际沉积,并且比黑土滩的分解速度更快。这可能是因为人工草地的甘肃马先蒿有较高的根冠比和良好的土壤理化环境,增强了土壤有机质的转化率。

3.2 土地利用方式的不同对甘肃马先蒿 ^{13}C 分配贡献的影响

陈哲等(2010, 2011)对未退化高寒草甸和黑土

滩上甘肃马先蒿的生长状况进行研究,发现甘肃马先蒿在黑土滩上占据较大的生态位,说明甘肃马先蒿对群落的光合碳贡献值高,可以说明黑土滩上群落的 ^{13}C 动态变化。王长庭等(2009)对三江源区不同建植期人工草地群落植物种的相对重要值进行了研究,结果表明,在建植5年的人工草地上,甘肃马先蒿的重要值最大,因此可以用甘肃马先蒿植株 ^{13}C 的动态变化来说明建植5年的人工草地群落的 ^{13}C 变化。

标记当天,光合碳分配到土中的含量人工草地显著高于天然草地和黑土滩,这是由于人工草地土壤理化性状优于黑土滩和天然草地(王长庭等,2008;Feng *et al.* 2010),提高了 ^{13}C 在土体中的固定速率和数量,但是茎叶中光合碳分配比例黑土滩高于人工草地。标记21 d后, ^{13}C 固定百分比最大值是黑土滩上的59.3%,这主要是因为黑土滩上的甘肃马先蒿表现的“根深叶茂”,长势明显优于天然草甸和人工草地内的甘肃马先蒿(陈哲等,2010,2011),因此甘肃马先蒿植株固定的光合同化物总和在黑土滩上高于其他两种类型草地。由以上可知,甘肃马先蒿光合碳分配贡献在黑土滩上大于5龄人工草地。

甘肃马先蒿茎叶通过光合作用将加入植物-土壤系统的 ^{13}C 固定,然后向下运送至根系,根系以根际分泌物的形式输入到根际土壤并不断向土体扩散。不同类型草地上根际沉积物组成差异及根际微生物呼吸可能影响甘肃马先蒿-土壤系统 ^{13}C 的分配,天然草甸、黑土滩和人工草地的根际分泌物有显著不同,其影响机制有待进一步研究。甘肃马先蒿分配较少的碳到地下碳库,5%~27%的碳储存在土体中,黑土滩恢复治理为人工草地5年后,土体中碳显著上升,这可能与地下生物量高和地下碳库输入增多有关。光合固定的 ^{13}C 通过根系将根际沉积物输入土壤,被土壤微生物所吸收和利用,其 ^{13}C 在土壤中分配、固定及其与微生物的作用机制是今后深入研究的重点。

总之,土地利用变化通过改变甘肃马先蒿的根冠比影响光合碳分配转移,黑土滩恢复治理为人工草地后,甘肃马先蒿在土体中固定的光合碳显著增加。因此,在进行草地恢复时,应该考虑物种的固碳能力,保持物种多样性,维持群落稳定性,合理进行灭除。

4 结 论

研究表明, $^{13}\text{CO}_2$ 脉冲标记是研究不同类型草地上甘肃马先蒿光合碳固定与分配的有效手段。光合碳在甘肃马先蒿-土壤系统内分配与转化非常迅速,脉冲标记当天和21天分别有8.6%和13.0%光合碳分配在土壤中。甘肃马先蒿光合碳分配贡献在黑土滩上显著高于5龄人工草地。5龄人工草地土体中固定的 ^{13}C 明显高于未退化天然草甸和黑土滩。甘肃马先蒿对于维持草地群落多样性和稳定性具有一定生态学意义,应根据高寒草地的“生产稳定性”标准合理灭除甘肃马先蒿。

参考文献

- 陈哲,周华坤,赵新全,等. 2010. 高寒草甸退化对甘肃马先蒿生长状况与花期资源分配的影响. 生态环境学报, 19(12): 2800-2807.
- 陈哲,周华坤,赵新全,等. 2011. 三江源区不同建植期人工草地甘肃马先蒿生物量分配. 西北植物学报, 31(5): 995-1002.
- 邓建梅,杨顺义,沈慧敏. 2009. 12种有毒植物的化感效应比较研究. 西北植物学报, 29(5): 867-873.
- 后源,程晓月,任国华,等. 2011. 青藏高原“黑土滩”常见毒草对甘肃马先蒿的化感作用. 西北植物学报, 31(8): 1651-1656.
- 林光辉. 2013. 稳定同位素生态学. 北京: 高等教育出版社.
- 牛书丽,蒋高明. 2004. 人工草地在退化草地恢复中的作用及其研究现状. 应用生态学报, 15(9): 1662-1666.
- 王长庭,龙瑞军,王启兰,等. 2008. 三江源区高寒草甸不同退化演替阶段土壤有机碳和微生物量碳的变化. 应用与环境生物学报, 14(2): 225-230.
- 王长庭,龙瑞军,王启兰,等. 2009. 三江源区不同建植年代人工草地群落演替与土壤养分变化. 应用与环境生物学报, 15(6): 737-744.
- 王智平,陈全胜. 2005. 植物近期光合碳分配及转化. 植物生态学报, 29(5): 845-850.
- 尹云峰,杨玉盛,高人,等. 2010. 植物富集 ^{13}C 标记技术的初步研究. 土壤学报, 47(4): 790-793.
- 赵亮,李奇,陈懂懂,等. 2014. 三江源区高寒草地碳流失原因、增汇原理及管理实践. 第四纪研究, 34(4): 795-802.
- 周华坤,赵亮,赵新全,等. 2006. 短穗兔耳草的克隆生长特征. 草业科学, 23(12): 60-64.
- 周华坤,周立,赵新全,等. 2003. 江河源区“黑土滩”型退化草场的形成过程与综合治理. 生态学杂志, 22(5): 51-55.
- 赵新全. 2010. 三江源区退化草地生态系统恢复与可持续管理. 北京: 科学出版社.
- Bao GS, Suetsugu K, Wang HS, *et al.* 2015a. Effects of the hemiparasitic plant *Pedicularis kansuensis* on plant commu-

- nity structure in a degraded grassland. *Ecological Research*, **30**: 507–515.
- Bao GS, Suetsugu K, Wang HS, et al. 2015b. Does endophyte symbiosis resist allelopathic effects of an invasive plant in degraded grassland? *Fungal Ecology*, **17**: 114–125.
- Butler JL, Bottomley PJ, Griffith SM, et al. 2004. Distribution and turnover of recently fixed photosynthate in ryegrass rhizospheres. *Soil Biology and Biochemistry*, **36**: 371–382.
- Chaudhary DR, Saxena J, Lorenz N, et al. 2012. Distribution of recently fixed photosynthate in a switchgrass plant-soil system. *Plant, Soil and Environment*, **58**: 249–255.
- Cui XY, Tang YH, Gu S, et al. 2003. Photosynthetic depression in relation to plant architecture in two alpine herbaceous species. *Environmental and Experimental Botany*, **50**: 125–135.
- Dong QM, Zhao XQ, Wu GL, et al. 2013. A review of formation mechanism and restoration measures of “black-soil-type” degraded grassland in the Qinghai-Tibetan Plateau. *Environmental Earth Sciences*, **70**: 2359–2370.
- Fan FL, Zhang FS, Qu Z, et al. 2008. Plant carbon partitioning below ground in the presence of different neighboring species. *Soil Biology and Biochemistry*, **40**: 2266–2272.
- Fang JY, Guo ZD, Piao SL, et al. 2007. Terrestrial vegetation carbon sinks in China, 1981–2000. *Science in China Series D: Earth Sciences*, **50**: 1341–1350.
- Feng RZ, Long RJ, Shang ZH, et al. 2010. Establishment of *Elymus natans* improves soil quality of a heavily degraded alpine meadow in Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Plant and Soil*, **327**: 403–411.
- Guo H, Weiner J, Mazer SJ, et al. 2012. Reproductive allometry in *Pedicularis* species changes with elevation. *Journal of Ecology*, **100**: 452–458.
- Hafner S, Unteregelsbacher S, Seeber E, et al. 2012. Effect of grazing on carbon stocks and assimilate partitioning in a Tibetan montane pasture revealed by ^{13}C pulse labeling. *Global Change Biology*, **18**: 528–538.
- Kato T, Tang YH, Gu S, et al. 2006. Temperature and biomass influences in interannual changes in CO_2 exchange in an alpine meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, **12**: 1285–1298.
- Kaštovská E, Šantrucková H. 2007. Fate and dynamics of recently fixed C in pasture plant-soil system under field conditions. *Plant and Soil*, **300**: 61–69.
- Kuzyakov Y, Domanski G. 2000. Carbon input by plants into the soil: Review. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, **163**: 421–431.
- Kuzyakov Y, Cheng W. 2001. Photosynthesis controls of rhizosphere respiration and organic matter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, **33**: 1915–1925.
- Kuzyakov Y, Siniakina SV, Ruehlmann J, et al. 2002. Effect of nitrogen fertilization on below-ground carbon allocation in lettuce. *Journal of the Science Food and Agriculture*, **82**: 1432–1441.
- Leake JR, Ostle NJ, Rangel-Castro JI, et al. 2006. Carbon fluxes from plants through soil organisms determined by field ^{13}C pulse-labeling in an upland grassland. *Applied Soil Ecology*, **33**: 152–175.
- Ni J. 2002. Carbon storage in grasslands of China. *Journal of Arid Environments*, **50**: 205–218.
- Schuman GE, Janzen HH, Herrick JE. 2002. Soil carbon dynamics and potential carbon sequestration by rangelands. *Environmental Pollution*, **116**: 391–96.
- Shi S, Han F, Li H. 2001. Midday depression of photosynthesis of *Gentiana straminea* and *Saussurea superba* in alpine *Kobresia humilis* meadow. *Acta Phytophysiologica Sinica*, **27**: 123–128.
- Wang WY, Wang QJ, Wang CY, et al. 2005. The effect of land management on carbon and nitrogen status in plants and soils of alpine meadows on the Tibetan Plateau. *Land Degradation and Development*, **16**: 405–415.
- Wu YB, Tan HC, Deng YC, et al. 2010. Partitioning pattern of carbon flux in a *Kobresia* grassland on the Qinghai-Tibetan Plateau revealed by field ^{13}C pulse-labeling. *Global Change Biology*, **16**: 2322–2333.
- Zhang YJ, Yang GW, Liu N, et al. 2013. Review of grassland management practices for carbon sequestration. *Acta Prataculturae Sinica*, **22**: 290–299.
- Zou JR, Zhao L, Xu SX, et al. 2013. Livestock enclosure with consequent vegetation changes alters photo-assimilated carbon cycling in a *Kobresia* meadow. *Biogeosciences Discuss*, **10**: 17633–17661.

作者简介 徐隆华,女,博士研究生,主要进行人工草地生态学
研究。E-mail: xulh1016@163.com
责任编辑 张 敏
