

用¹³C脉冲标记法研究玉米光合碳分配及其向地下的输入

何敏毅¹, 孟凡乔^{1*}, 史雅娟², 吴文良¹

(1. 中国农业大学资源与环境学院, 北京 100094; 2. 中国科学院生态环境研究中心, 北京 100085)

摘要: 研究玉米生长对土壤有机碳的贡献对了解农田碳平衡与农业生产之间的关系具有重要意义. 应用 4 次¹³C脉冲标记对不同生育时期(苗期、拔节、抽雄和灌浆期)玉米光合碳在玉米-土壤系统中的分配特征进行了为期 1 个生长季的研究. 结果表明, 留在地上部的¹³C占玉米净吸收¹³C的百分含量, 在灌浆期标记时最大, 为 80.01%. 在不同生育时期, 玉米向地下转移的¹³C比例分别为 43.24%、46.46%、30.30%和 19.99%; 此部分¹³C中有 34.68%~77.56%被根际呼吸消耗, 16.63%~57.02%存在于根部, 5.05%~8.30%通过根际沉积转化为土壤有机碳. 整个生育期内, 玉米分配到地上部、根部、根际呼吸和土壤有机碳中的光合碳量, 分别占净吸收碳量的 62.39%、17.88%、17.07%和 2.67%. 在拔节、抽雄和灌浆期, 玉米的根际呼吸分别占土壤呼吸总量的 67.07%、63.31%和 28.82%; 同时其根际激发效应使土壤原有有机碳分解分别增加了 31.11%、79.09%和 120.83%. 以大田玉米地上部干重 18 t·hm⁻²、含碳量 42% 计算, 玉米在其生育期内输入到地下的总碳量为 4.6 t·hm⁻², 其中有 2.1 t·hm⁻²通过根际呼吸进入大气, 2.2 t·hm⁻²存在于根中, 0.33 t·hm⁻²转化为土壤有机碳.

关键词: 玉米; 土壤有机碳; ¹³C脉冲标记; 根际沉积; 根际激发效应

中图分类号: X144 文献标识码: A 文章编号: 0250-3301(2008)02-0446-08

Estimating Photosynthesized Carbon Distribution and Inputs into Belowground in a Maize Soil Following ¹³C Pulse-labeling

HE Min-yi¹, MENG Fan-qiao¹, SHI Ya-juan², WU Wen-liang¹

(1. College of Resources and Environmental Sciences, China Agricultural University, Beijing 100094, China; 2. Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China)

Abstract: Evaluating the contribution of maize growth to soil organic carbon is important for the understanding of the relationship of farmland carbon balance and agriculture production. 4 times of ¹³C pulse-labelling were used to estimate the photosynthesized carbon distribution at different development stages (seedling, elongation, heading and grain-filling) in maize-soil system, and quantify the carbon inputs into each part of belowground in whole growth season. The result indicated that the ¹³C retained aboveground reached its maximum: 80.01% among net assimilated ¹³C at grain-filling stage labelling. For the 4 labelling stages, the ¹³C transferred into belowground is 43.24%, 46.46%, 30.30% and 19.99% respectively, and of the ¹³C input into belowground, 34.68%~77.56% was respired by rhizosphere, 16.63%~57.02% was remain in roots and 5.05%~8.30% was incorporated into soil organic carbon by rhizodeposition. During the whole growth season of maize, the photosynthesized carbon allocated to aboveground, roots, rhizosphere respiration and soil organic carbon was 62.39%, 17.88%, 17.07% and 2.67% of the net assimilated carbon. At elongation, heading and grain-filling stages, maize's rhizosphere respiration accounted for 67.07%, 63.31% and 28.82% of the total CO₂ efflux from the soil respectively, during the same period rhizosphere priming effect led to 31.11% 79.09% and 120.83% increase of decomposition of original soil organic carbon respectively. Based on the calculation of 18 t·hm⁻² dry matter of maize for farmland production and its C content is 42%, the total carbon transferred into belowground is 4.6 t·hm⁻², among which 2.1 t·hm⁻² was respired by rhizosphere, 2.2 t·hm⁻² was retained in roots and 0.33 t·hm⁻² was incorporated into soil organic carbon.

Key words: maize; soil organic carbon; ¹³C pulse-labelling; rhizodeposition; rhizosphere priming effect

华北平原是我国主要的夏玉米产区. 研究玉米生长对土壤有机碳的影响, 对该区农田碳平衡非常必要. 但使用传统方法定量农田土壤有机碳的输入和输出时, 往往存在以下不足: ①输入方面, 只研究作物凋落物的分解, 却不能定量土壤有机碳的另一重要来源——根际沉积物(rhizodeposits)^[1,2], 它包括根系分泌物和进入土壤的根毛、根细胞脱落物等, 产生根际沉积物的过程称为根际沉积

(rhizodeposition)^[1]; ②输出方面, 未能区分土壤呼吸, 或是区分方法对土壤扰动较大^[3].

¹⁴C/¹³C脉冲标记技术是一种新式的研究土壤有

收稿日期: 2007-03-09; 修订日期: 2007-06-05
基金项目: 国家自然科学基金项目(30300056, 30270220)
作者简介: 何敏毅(1982~), 男, 硕士研究生, 主要研究方向为土壤碳循环, E-mail: hmy8329@163.com
* 通讯联系人, E-mail: mengfq@public3.bta.net.cn

机碳输入、输出的方法,有着灵敏度高、扰动小和理论上较合理等优点.它可以定量根际沉积碳^[1]、植物输入到根部的碳^[4,5]和根际呼吸(进而区分土壤呼吸)^[4,6~8].只要在植物生育期内进行一系列脉冲标记,便能合理估算植物输入到地下各组分的碳量^[9~11].在同位素的选择上,¹³C不需任何防护,而且¹³C与¹²C的性质差异,比¹⁴C与¹²C要小,因而¹³C被视为更“可靠”的示踪物^[12].此外,植物的根际激发效应(rhizosphere priming effect),可促进或者抑制土壤原有有机碳的分解^[13,14].用脉冲标记法将土壤呼吸区分为土壤有机碳的微生物呼吸和根际呼吸后,再与裸土呼吸作对比,就可确定该效应^[11,13].

目前,国内外鲜有学者使用¹³C脉冲标记法研究玉米生长期间对土壤碳固持的影响.本研究的目的在于探讨不同生育时期玉米光合碳在玉米-土壤系统中的分配,从而定量玉米在整个生育期内向地下各组分转移的光合碳,进而区分土壤呼吸、确定根际激发效应.

1 材料与方法

1.1 玉米种植

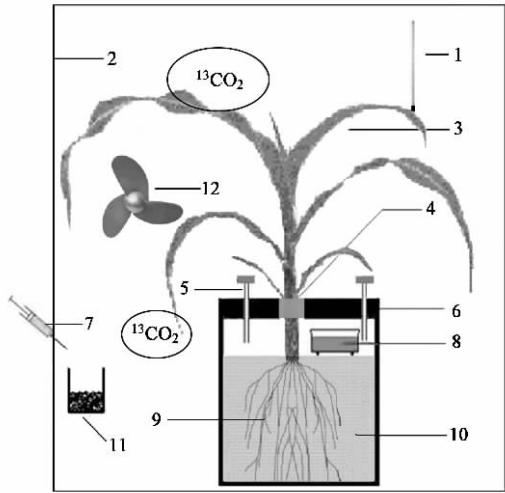
试验于中国农业大学资源与环境学院网室中进行.试验用盆(PVC柱)大小为20 cm×35 cm(直径×高).土壤取自河北曲周实验站田间0~20 cm土层.土壤质地:粘粒 9.58%;粉砂粒 28.68%;砂粒 61.74%.土壤 pH 值 7.7(水土比为 2.5:1);有机质 13.59 g·kg⁻¹;全氮 0.98 g·kg⁻¹;速效磷 14.99 mg·kg⁻¹;速效钾 117.75 mg·kg⁻¹.每盆装风干土约 9.5 kg(土深 27 cm 左右),种植玉米 1 株.

1.2 ¹³C脉冲标记

玉米出苗后第 24、53 和 66 d 时进入拔节、抽雄和灌浆期,第 99 d 将其收获.4 次标记分别在出苗后 17、29、57、72 d 进行,因而它们分别落在苗期、拔节、抽雄和灌浆期.

每次选取 3 盆玉米,进行¹³C脉冲标记.脉冲标记装置如图 1 所示.标记在 1 个由透明农用地膜制成的标记室中进行.标记前,首先在土壤与隔板间的空间中放入 3.5 mol·L⁻¹的 NaOH 溶液.接着将土壤和隔板间的空气与标记空气隔开:把隔板和 PVC 柱的接合处用中性硅酮密封胶密封,并在玉米茎与隔板的间隙中涂上真空绝缘硅树脂.检查密闭性:把气球套在一空心管上,在另一管管口用吸耳球鼓气,根据气球膨胀状态判定密封性好坏,然后把空心管管口堵住.将风扇、玉米植株和¹³C丰度(¹³C在全部碳元

素中所占比例)为 98%的 Ba¹³CO₃放入标记室内,然后将整个标记室密封.



1. 温度计;2. 农用地膜;3. 玉米植株;4. 真空绝缘硅树脂;
5. 空心管;6. 隔板;7. HCl 溶液;8. NaOH 溶液;9. 玉米根系;
10. 土壤;11. ¹³C丰度为 98%的 Ba¹³CO₃;12. 风扇

图 1 ¹³C脉冲标记示意

Fig. 1 ¹³C pulse labelling

标记于 09:00 点开始(晴天在网室内标记;阴雨天在温室内标记).用注射器向装有 Ba¹³CO₃的烧杯中注入一定量 1 mol·L⁻¹的 HCl 溶液(计算好盐酸的用量,使得室内 CO₂浓度为 360 μL·L⁻¹左右),开动风扇,标记开始.此后每隔 1.5 h,向烧杯中注入 1 次盐酸,以维持 CO₂浓度.标记时间持续 7 h.标记结束后,把玉米置于通风处,以防地上部呼吸产生的¹³CO₂被重新吸收.每次标记时,另选 3 株玉米作为空白(¹³C自然丰度)对照.另外,在玉米刚进入拔节、抽雄、灌浆期时,分别选取 3 株,测定地上部生物量.

1.3 取样

标记结束后,每 3 d 更换 1 次 NaOH 溶液.每天定时用空气泵在土壤与隔板间注入一定量无 CO₂的空气,用于提供氧气.此外,同期收集 3 个空盆的土壤呼吸,其所处条件与种植玉米用盆一致.标记结束后第 27 d,对玉米进行破坏性取样.从基部剪断玉米植株,将全部土壤反复过 2 mm 筛,挑出根系,并把土壤平铺于农用地膜上.把挑出的根连同附着于根上的土壤用水浸泡,轻轻振荡,20 min 后,过 1 mm 筛,并把筛上的根系冲洗干净.然后把浸泡和冲洗玉米根的用水、沉淀的泥浆均匀地洒在平铺于地膜上的土壤中.将土壤用多次划网格取样的方式缩分,最后取约 50 g 土壤.将玉米地上部和根分别置于

105℃下杀青 30 min,60℃下烘干.

1.4 测量

1.4.1 土壤呼吸量

将过量 BaCl₂ 加入到 NaOH 溶液中,形成 BaCO₃ 沉淀.以酚酞作指示剂,用稀盐酸滴定未与 CO₂ 反应的 NaOH,根据稀盐酸和 NaOH 的体积、浓度计算吸收的 CO₂ 量.

1.4.2 土壤呼吸的¹³C丰度

将沉淀的 BaCO₃ 搅拌均匀,用针筒吸入一定量悬浊液,并排净空气;接着吸入 H₂SO₄ 溶液,立即将针头插入到橡皮塞中.待针筒中的 CO₂ 达到一定体积时,将其注入到 5 mL 真空采血瓶中,备用.

1.4.3 土壤有机碳的¹³C丰度

从 50 g 土壤样品中取约 20 g 土壤置于白色平板上,挑去残留细根.然后,将其浸泡在 100 mL 去离子水中振荡 30 min,使土壤中水溶性有机碳充分溶解于水.土壤溶液静置一段时间后,将上清液收集于烧杯内,防止在以后冲洗 HCl 时,失去水溶性有机碳.在上清液中滴入 HCl 溶液,使得上清液的 pH<3 (用于去除可溶性碳酸盐).再往泥浆中加入 3 mol·L⁻¹ 的 HCl 溶液 50 mL,用于去除泥浆中的碳酸盐.反应 2 d 后,将除净碳酸盐的土壤冲洗至中性,并把上清液倒回烧杯中,在 60℃ 条件下烘干、研磨,过 0.15 mm 筛,备用.

1.4.4 地上部、根部的¹³C丰度

将玉米各部分分别烘干、缩分、研磨,过 0.15 mm 筛,备用.上述各类样品的 ¹³C 丰度,分别在 DELTA^{plus} XP 型质谱仪中测定.

1.4.5 土壤有机碳、植物体含碳量

土壤有机碳用重铬酸钾外加热法测定.植物体含碳量在 DELTA^{plus} XP 型质谱仪中测定.

1.5 计算方法

玉米光合固定的¹³C最终进入到玉米地上部、根部、土壤有机碳和土壤呼吸这 4 个组分中(不计地上部呼吸损失).

进入各组分的¹³C量(mg):

$$^{13}C_i = C_i \times \frac{(F_i - F_{自然})}{100} \times 1\,000 \quad (1)$$

式中,C_i 为该组分的碳总量;F_i 为该组分的¹³C 丰度.

本试验没有计算因玉米地上部呼吸散失的¹³C,因此玉米净吸收的¹³C量是:

$$^{13}C_{净吸收} = ^{13}C_{地上部} + ^{13}C_{根部} +$$

$$^{13}C_{土壤有机碳} + ^{13}C_{土壤呼吸(根际呼吸)} \quad (2)$$

由于根际呼吸包含在土壤呼吸中,都被 NaOH 溶液所吸收,那么玉米输入到根际呼吸中的¹³C量,也就等于玉米输入到土壤呼吸中的¹³C量.

¹³C在各组分中的分配比例(%):

$$P^{13}C_i = \frac{^{13}C_i}{^{13}C_{净吸收}} \times 100 \quad (3)$$

输入到各组分的碳量(g):

$$SC_i = \Delta C_{地上部} \times \frac{P^{13}C_i}{P^{13}C_{地上部}} \quad (4)$$

式中,ΔC_{地上部} 为每一生育时期地上部碳量的变化量.以地上部作为参照是考虑到地上部的生物量和含碳量可以准确定量.

本研究使用上述公式计算玉米根际呼吸、输入到土壤有机碳和根部的碳量,是基于这种认识:本试验中 4 次标记时¹³C 的分配规律,分别代表玉米苗期、拔节、抽雄和灌浆期各自吸收的光合碳的平均分配规律.所以该计算方法是一个估算,但这种估算对于研究整个生态系统尺度的碳平衡非常有意义^[1].

试验数据分析和制图采用 Excel、SAS 和 Photoshop 软件.

2 结果与分析

2.1 玉米生物量

玉米地上部生物量变化曲线呈现 S 型,见图 2.收获时,其地上部干重为 132.98 g·株⁻¹,比大田中玉米的生物量^[15]明显要少.究其原因,主要是由于盆中土壤只有 9.5 kg,玉米根系不能充分生长,也吸收不到足够的营养物质.

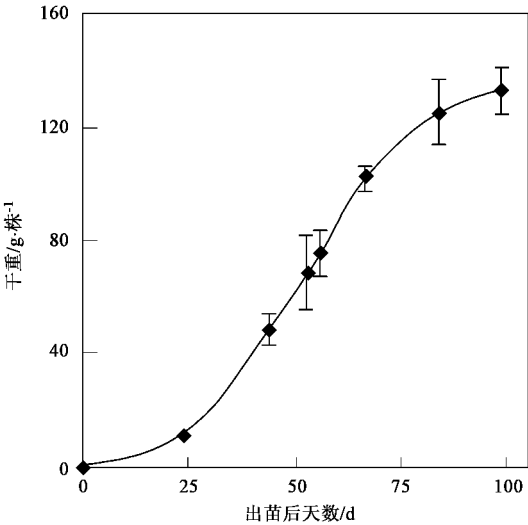


图 2 玉米地上部生物量变化

Fig.2 Changes with time in aboveground dry matter of maize plant

2.2 根际呼吸中¹³C的积累

从表 1 可见根际呼吸中¹³C的积累在 4 次标记中都显示出相似的规律.根际呼吸产生的绝大部分¹³C:69.76%~80.02%,都出现在标记结束后 9 d 内.然后随时间推移,¹³C的积累速率迅速降低,最后

3 d 中产生的¹³C只占总量的 1.10%~1.44%.因此本研究认为,27 d 后根际呼吸产生的¹³C量微小,可以忽略.即使再延长示踪期(标记结束到最后取样的时间间隔),¹³C在玉米-土壤系统各组分中的分配比例也不会产生显著变化.

表 1 标记结束后不同时段产生的¹³C占根际呼吸产生的¹³C总量的比例¹⁾/%

时段	0~9 d	10~18 d	19~24 d	25~27 d
苗期	88.02±0.85 a	7.16±0.73 a	3.37±0.29 a	1.44±0.16 a
拔节	80.60±1.96 b	13.82±2.24 b	4.48±0.67 b	1.10±0.15 b
抽雄	77.60±1.33 b	15.44±0.96 b	5.54±0.29 c	1.42±0.15 a
灌浆	69.76±2.72 c	23.60±2.02 c	5.43±0.69 bc	1.21±0.19 ab

1)同一列数据后的相同字母表示差异不显著($p < 0.05$)

2.3 ¹³C的分配

玉米不同生育时期¹³C的分配见图 3.固定在地上的¹³C占净吸收¹³C的百分含量,在灌浆期时由于玉米籽粒的生长而达到最大,为 80.01%;拔节期最小,为 53.51%;前 2 次标记时,没有显著差异.而¹³C在根部的变化与地上部截然相反:在玉米生育前期,由苗期时的 14.80%,增加到拔节期的 26.62%.然后,随着玉米生长,进入到根部的¹³C越来越少,到了灌浆期,只有 3.31%.分配到根际呼吸中的¹³C在苗期最高,为 26.14%,然后减少;并且在后 3 次标记时没有显著差异,在 15.52%~16.65%之间.转化为土壤有机碳的¹³C,其变化规律与根部相似,都是拔节期最高,为 3.84%,然后逐渐减少,到灌浆期时,只有 1.16%.

4 次标记,玉米向地下转移的¹³C总量分别占净吸收量的 43.24%、46.49%、30.30%和 19.99%;前 2 次没有显著差异,后 2 次明显降低.在向地下转移的¹³C中(图 4),除拔节期外,这部分¹³C绝大部分都被根际呼吸所消耗,在灌浆期时消耗最大,达 77.56%;苗期和抽雄期没有显著差异,为 55.12%和 60.04%.进入土壤有机碳中的¹³C的比例除拔节期的 8.30%外,其余 3 次都在 5.05%~5.80%之间,并且没有显著差异.分配到根中的¹³C与根际呼吸则相反:在拔节期时最高,为 57.02%;此后随玉米生长该比例一直下降,到灌浆期时只有 16.63%.

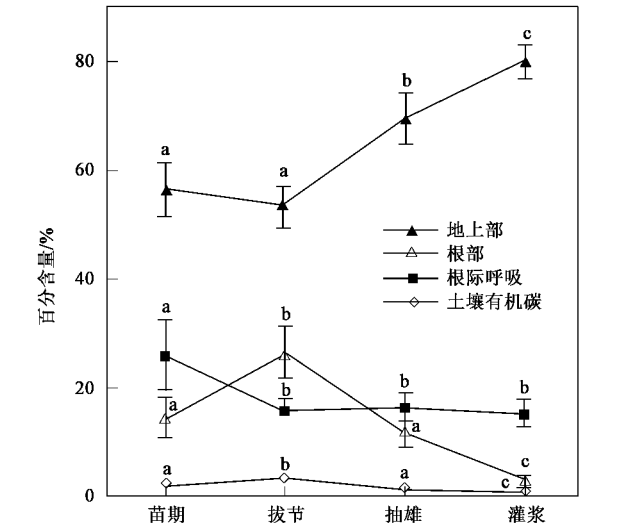


图 3 ¹³C在土壤-玉米体系各组分中的分配

Fig.3 Percentage distribution of the net assimilated ¹³C in maize-soil system

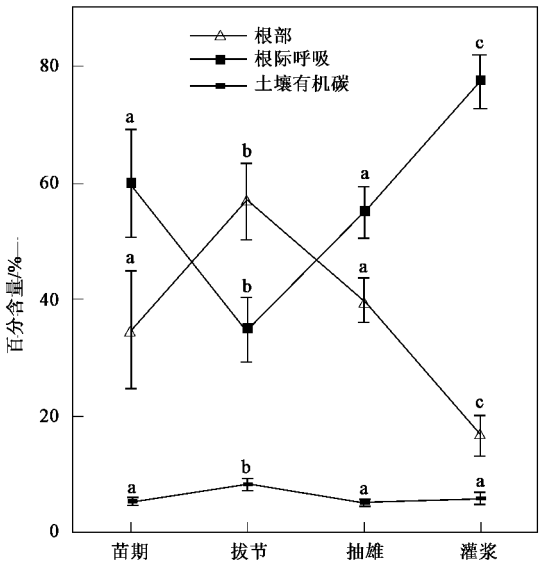


图 4 输入到地下部分的¹³C在地下各组分中的分配

Fig.4 Percentage distribution of the ¹³C transformed into belowground

2.4 盆栽玉米输入到地下各组分的碳量

2.4.1 根际呼吸

玉米的根际呼吸量及种植玉米用盆的土壤呼吸

总量见表 2. 玉米的根际呼吸在拔节期最高为 7.21 g·盆⁻¹, 其余 3 个生育时期在 2.25 ~ 3.40 g·盆⁻¹ 之间; 整个生育期内根际呼吸总量为 15.65 g·盆⁻¹. 在盆栽条件下, 玉米的根际呼吸在拔节、抽雄和灌浆期分别占土壤呼吸总量的 67.07%、63.31% 和

28.82%. 总体而言, 自拔节到收获, 玉米的根际呼吸总量占土壤呼吸总量的 51.94%. 本试验没有收集第 1 次标记前的土壤呼吸, 原因由于是此时玉米植株较为矮小, 密封不易实施.

2.4.2 土壤有机碳

表 2 根际呼吸量及其占土壤呼吸总量的比例

Table 2 Rhizosphere respiration and its proportion in total soil respiration					
项目	苗期	拔节	抽雄	灌浆	总量(除苗期)
根际呼吸/g·盆 ⁻¹	2.25 ± 0.71	7.21 ± 1.1	3.40 ± 0.68	2.79 ± 0.58	13.40
土壤呼吸总量/g·盆 ⁻¹		10.75	5.37	9.68	25.80
根际呼吸占土壤呼吸的比例/%		67.07	63.31	28.82	51.94

玉米根系通过根际沉积, 将一部分碳转化为土壤有机碳, 其数量在拔节期最大, 达 1.73 g·株⁻¹ (图 5); 其余 3 个生育时期则较低, 在 0.20 ~ 0.31 g·株⁻¹ 之间, 没有显著差异. 盆栽玉米在整个生育期内向土壤有机碳中输入的碳量为 2.45 g·株⁻¹.

2.4.3 根部

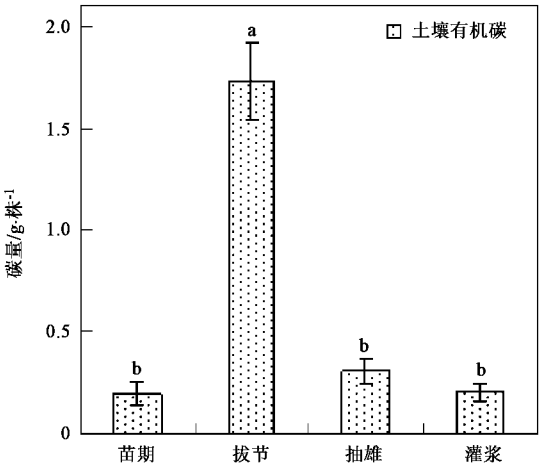
通过计算得到玉米在整个生育期内输入到根部的总碳量为 16.40 g·株⁻¹.

综上所述, 盆栽条件下, 玉米输入到地下的总碳量为 34.50 g·株⁻¹, 占净吸收碳量的 37.61%, 见表 3. 其中输入到根部、根际呼吸和土壤有机碳中的碳量, 分别为净吸收碳量的 17.88%、17.07% 和 2.67%.

3 讨论

3.1 同位素技术

定量研究植物的根际沉积和根际呼吸, 除脉冲标记法外, 还包括连续标记法和 ¹³C 自然丰度法^[16, 17]. 连续标记法是指在植物生长的某个生育时期, 甚至是整个生育期内, 在特殊的标记室中对植物进行不间断标记. 该法持续时间长, 碳同位素的分配



柱上方相同字母表示差异不显著 ($p < 0.05$)

图 5 不同生育时期玉米输入到土壤有机碳中的碳量

Fig. 5 The contributions of photosynthesized carbon to soil organic carbon at different development stage of maize

代表了植物全部光合碳的分配, 得到的数据较为可靠^[1]. 但它对设备的要求很高, 除了要保持空气中 ¹⁴CO₂/¹³CO₂ 的浓度一定外, 还要保持空气的温度、湿度和外界相一致, 因而不容易实施, 也需要庞大的费用.

表 3 玉米在生育期内输入到各组分的碳量及其占净吸收碳量的比例

Table 3 Net photosynthesized carbon distribution and inputs into each part of maize-soil system during maize growing season					
项目	地上部	根部	根际呼吸	土壤有机碳	地下部总量
碳量/g·株 ⁻¹	57.23	16.40	15.65	2.45	34.50
百分含量/%	62.39	17.88	17.07	2.67	37.61

¹³C 自然丰度法以 C₃ 植物与 C₄ 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值 ($\delta^{13}\text{C}$ 值与 ¹³C 丰度为一一对应关系) 有明显差异为基础. 使用该法时, 必须把 C₄ 植物种在原先一直种植 C₃ 植物的土壤中 (或相反)^[16, 18]. 因而只有在一直以来都种植 C₃ 或 C₄ 植物的土壤上, 才能使用该法, 这就极大限制了它的应用.

相比而言, 脉冲标记法较易掌握, 设备和环境条件要求简单、费用低, 而且能够提供植物各生育时期光合碳的分配信息. 虽然, 1 次脉冲标记得到的碳同位素分配信息, 不能代表植物整个生育期全部光合碳的分配, 但只要在不同生育时期进行多次标记, 便可合理地估算植物输入到地下各组分的碳量. 有学

者在研究多年生雀麦草(*Bromus erectus* Huds)的根际碳流时,发现使用不同的标记方式:脉冲标记 1 h 和连续标记 298 h、78 d,得到的关于¹⁴C在根系、土壤呼吸和土壤有机碳中的分配并没有显著差异^[10].

3.2 示踪期

使用脉冲标记法时,要确保示踪期结束时¹⁴C/¹³C已经分配稳定.很多学者认为,当标记所加同位素几乎不再从根际呼吸中出现时,碳同位素便已经分配稳定^[4,11,19~21].本试验中,在最后 3 d 内,只有很少部分的¹³C在玉米根际呼吸中出现,因此可以认为此时¹³C的分配已基本稳定.而且,随着时间推移,这些根际沉积碳的结构和生物化学性质将日益复杂,从而变得更抗微生物降解^[22].因此,本研究认为,用脉冲标记法研究玉米分配到地下各组分的碳量时,4 周的示踪期是合适的.

3.3 分配规律

Kuzyakov 等^[1,16]总结前人研究指出:大麦和小麦转移到地下的碳,占总吸收碳量(净吸收碳+地上部呼吸损失的碳)的 20%~30%.这部分碳中,约有一半存在于根部;1/3 进入根际呼吸;其余的通过根际沉积转化为土壤有机碳.对于玉米,本研究发现,在整个生育期内分配到地下的碳,占玉米净吸收碳的 37.61%;这部分碳中,进入根部、根际呼吸和土壤有机碳中的量分别占 47.54%、45.38% 和 7.09% (表 4).此结论基本上与 Kuzyakov 等总结的相似,但也有差异:①前者总结的分配比例是以植物总吸收的碳

为分母,而本研究是以净吸收的碳做参照,所以本研究中玉米分配到地下的碳的比例要显得高;②本试验的示踪期较长,使得更多的根际沉积物被分解,因而根际呼吸所占的比例要增大,而进入土壤有机碳中的比例要减小;③本试验中,玉米的地上根处于土壤和隔板的空间中,这部分根的呼吸也算入到根际呼吸中.

本试验发现,随着玉米的生长,其分配到地下的碳的比例越来越少.这一结论与其他学者研究小麦、大麦得到的结论一致^[4,19,20].

3.4 大田玉米输入到地下的碳量

结合表 3 的分配比例,以华北平原玉米地上部干重 18 t·hm⁻²、含碳量 42% 计算,玉米在其生育期内输入到地下的总碳量是 4.6 t·hm⁻²,其中有 2.1 t·hm⁻²被根际呼吸消耗,释放回大气中;进入植物根部的碳量为 2.2 t·hm⁻²;另有 0.33 t·hm⁻²转化为土壤有机碳的一部分,见表 4.将本结论与小麦、牧草输入到地下的碳量作对比(表 4),表中数据显示,除转化为土壤有机碳的碳量高于小麦而低于牧草外,玉米输入地下其它 2 部分的碳量都要高于玉米和小麦.此外,玉米把 20.54% 的光合碳输入到土壤有机碳和根部中,该比例比小麦(21%)和牧草(36%)都要低.但玉米输入到这 2 部分碳量为 2.53 t·hm⁻²,远高于小麦 1.5 t·hm⁻²和牧草 2.0 t·hm⁻²,这是玉米有更大的生物量所致.

其他研究发现^[23],芦苇(*Phragmites australis*)

表 4 不同植物光合碳的分配及输入到地下的碳量¹⁾

项目	占净吸收的比例/%			占地下总量的比例/%			进入各组分的碳量/t·hm ⁻²		
	小麦*	牧草*	玉米	小麦*	牧草*	玉米	小麦*	牧草*	玉米
地上部	67	43	62.39						
地下部分总量	33	57	37.61	100	100	100	2.4	3.2	4.6
根部	17	29	17.88	52	50	47.54	1.2	1.6	2.2
土壤有机碳	4	7	2.67	12	13	7.09	0.3	0.4	0.33
根际呼吸	12	21	17.07	36	38	45.38	0.9	1.2	2.1

1)*:数据来自文献[1],小麦地上部干重为 12 t·hm⁻²,牧草为 6 t·hm⁻²,两者含碳量均为 40%

输入到土壤有机碳中的碳量为 0.45 t·hm⁻²,比上述 3 种植物都要高.水稻(*Oryza sativa* L.cv. Aoino-Kaze)输入到土壤有机碳和根中的碳量分别为^[5]:0.2 t·hm⁻²和 0.865 t·hm⁻²,要低于小麦、牧草和玉米.大麦(*Hordeum vulgare* L.cv. Alexis)向地下转移的总碳量为 1.652 t·hm⁻²,其中根际呼吸消耗 0.349 t·hm⁻²,0.303 t·hm⁻²进入根中,0.955 t·hm⁻²转化为土壤有机碳^[9].不过对这些结论作对比时,需要注意:除植物种类不同外,各研究所处的环境条件如土

壤、水分、温度等都不一致;示踪期长短也各不相同.

3.5 土壤呼吸的区分

利用脉冲标记法计算根际呼吸量和区分土壤呼吸,在很多文献中都有涉及^[4,6,8,11].Kuzyakov 等^[7]认为用脉冲标记法得到的根际呼吸量,与用¹³C自然丰度法得到的结果是一致的^[7].根际呼吸还可区分为:活根呼吸和根际微生物利用根源有机物的呼吸^[24].由于在分开这两部分呼吸中存在许多技术性困难,目前仅少数工作涉及.Hill 等^[25]用¹⁴C连续标记小麦

(*Triticum aestivum* L., var. Consort) 2 d, 发现活根呼吸和根际微生物呼吸产生的¹⁴C之比为3:1. 在草类植物(*Lolium perenne* L.)中, 活根呼吸产生的¹⁴C占总吸收¹⁴C的1.4%~3.5%, 后者占0.9%~6.8%^[11].

3.6 根际激发效应

根际激发效应受到植物种类和环境条件比如: 土壤性质、土壤微生物、土壤有机碳含量和 N 肥施用等影响^[26]. 许多情况下, 由于根际沉积物中存在许多易被微生物利用的有机物, 这使得根际土壤中的微生物大量繁殖, 进而促进土壤有机碳分解^[7]. 有研究发现, 莴苣(*Lactuca sativa* L.)在不同生育时期和 N 肥水平下, 其根际激发效应促进土壤原有有机碳的分解达1.5~3.0倍^[8]. 根际激发效应也会抑制土壤有机碳的分解达1~3成^[13]. 其原因可能是: 根系和根际微生物为争夺有限的土壤“肥力”而产生竞

争; 或者土壤微生物首先利用来自根系的有机物, 因而使得其对土壤有机碳的分解降低^[27].

本试验中, 造成种植玉米用盆和空盆的土壤有机碳分解速率不同的因素有水分、温度等环境条件, 但最主要的是玉米的根际激发效应(试验中已尽量保持2种盆所处条件一致). 忽略其它因素干扰, 通过对比种植玉米用盆和空盆的土壤原有有机碳的微生物呼吸量, 可间接确定根际激发效应^[13, 28], 见表5. 表5中种植玉米用盆的土壤有机碳分解量, 等于表2中的土壤呼吸总量减去根际呼吸量. 可以看到玉米根际激发效应促进了土壤有机碳分解, 在拔节、抽雄和灌浆期, 促进程度分别为31.11%、79.09%和120.83%. 总体上, 玉米自拔节到收获, 其根际激发效应使得土壤原有有机碳的分解增加近80%, 折合碳量为0.57 g•kg⁻¹.

表 5 根际激发效应¹⁾
Table 5 Rhizosphere priming effects

项目	拔节	抽雄	灌浆	总量(除苗期*)
有机碳分解(种植玉米用盆)/g•盆 ⁻¹	3.54	1.97	6.89	12.40
有机碳分解(空盆)/g•盆 ⁻¹	2.70±0.17	1.10±0.08	3.12±0.17	6.92±0.42
根际激发效应/g•盆 ⁻¹	+0.84	+0.87	+3.77	+5.48
根际激发效应的程度/%	+31.11	+79.09	+120.83	+79.19

1) * 表示由于未收集苗期种植玉米用盆的土壤呼吸, 所以未能得到该时期的根际激发效应; + 表示促进土壤有机碳分解

4 结论

(1)通过试验发现, 用¹³C脉冲标记玉米后, 经过近4周的示踪期, ¹³C在玉米-土壤系统中的分配已基本稳定.

(2)玉米光合碳的分配随着玉米生长而发生变化. 在整个生育期内, 玉米净吸收的光合碳分配到地上部、根部、根际呼吸和土壤有机碳中的比例分别为: 62.39%、17.88%、17.07%和2.67%.

(3)从拔节到收获, 盆栽玉米的根际呼吸占土壤呼吸总量的51.94%. 玉米根际激发效应对土壤原有有机碳的分解有促进作用, 随着玉米的生长, 其促进程度不断增大: 在拔节、抽雄期和灌浆期, 分别使土壤有机碳的分解加速了约31%、79%和120%.

(4)大田玉米在其生育期内把2.53 t•hm⁻²碳固定在地下; 玉米根际呼吸产生的总碳量为2.1 t•hm⁻².

参考文献:

[1] Kuzyakov Y, Schneckenberger K. Review of estimation of plant rhizodeposition and their contribution to soil organic matter formation [J]. Archives of Agronomy and Soil Science, 2004, **50**: 115-132.

[2] Hütsch B W, Augustin J, Merbach W. Plant rhizodeposition-an important source for carbon turnover in soils[J]. J Plant Nutr Soil Sci, 2002, **165**: 397-407.

[3] Hanson P J, Edwards N T, Garten C T, *et al* . Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: a review of methods and observations[J]. Biogeochemistry, 2000, **48**: 115-146.

[4] Gregory P J, Atwell B J. The fate of carbon in pulse labelled crops of barley and wheat[J]. Plant and Soil, 1991, **136**: 205-213.

[5] Lu Y H, Watanabe A, Kimura M. Input and distribution of photosynthesized carbon in a flooded rice soil [J]. Global Biogeochemical Cycles, 2002, **16**(4): 32-1-32-8.

[6] Kuzyakov Y, Kretschmar A, Stahr K. Contribution of *Lolium perenne* rhizodeposition to carbon turnover of pasture soil[J]. Plant and Soil, 1999, **213**: 127-136.

[7] Kuzyakov Y, Cheng W. Photosynthesis controls of rhizosphere respiration and organic matter decomposition[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2001, **33**: 1915-1925.

[8] Kuzyakov Y, Siniakina S V, Ruehlmann J, *et al* . Effect of nitrogen fertilisation on below-ground carbon allocation in lettuce[J]. J Sci Food Agric, 2002, **82**: 1432-1441.

[9] Jensen B. Rhizodeposition by ¹⁴ CO₂-pulse-labelled spring barley grown in small field plots on sandy loam [J]. Soil Biology & Biochemistry, 1993, **25**(11): 1553-1559.

[10] Warembourg F R, Estelrich H D. Towards a better understanding of carbon flow in the rhizosphere: a time-dependent approach using carbon-14[J]. Biol Fertil Soils, 2000, **30**: 528-534.

[11] Kuzyakov Y, Ehrensberger H, Stahr K. Carbon partitioning and below-ground translocation by *Lolium perenne*[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2001, **33**: 61-74.

[12] Simard S W, Durall D M, Jones M D. Carbon allocation and carbon transfer between *Betula papyrifera* and *Pseudotsuga menziesii* seedlings using a ¹³C pulse-labelling method[J]. Plant and Soil, 1997, **191**: 41-55.

[13] Kuzyakov Y. Review: Factors affecting rhizosphere priming effects [J]. J Plant Nutr Soil Sci, 2002, **165**: 382-396.

[14] 黄文昭,赵秀兰,朱建国,等.土壤碳库激发效应研究[J].土壤通报, 2007, **38**(1): 149-154.

[15] 杨青华,高尔明,马新明,等.不同土壤类型对玉米干物质积累动态及其分布的影响[J].玉米科学, 2000, **8**(1): 55-57.

[16] Kuzyakov Y, Domanski G. Carbon input by plants into the soil. Review[J]. J Plant Nutr Soil Sci, 2000, **163**: 421-431.

[17] Cheng W X. Measurement of rhizosphere respiration and organic matter decomposition using natural ¹³C[J]. Plant and Soil, 1996, **183**: 263-268.

[18] 刘启明,朴河春,郭景恒,等.应用 $\delta^{13}\text{C}$ 值探讨土壤中有机碳的迁移规律[J].地质地球化学, 2001, **29**(1): 32-35.

[19] Keith H, Oades J M, Martin J K. Input of carbon to soil from wheat plants[J]. Soil Biology & Biochemistry, 1986, **18**: 445-449.

[20] Swinnen J, Veen J A V, Merckx R. ¹⁴C pulse-labelling of field-grown spring wheat: an evaluation of its use in rhizosphere carbon budget estimation[J]. Soil Biology & Biochemistry, 1994, **26**(2): 161-170.

[21] Neergaard de A, Gorissen A. Carbon allocation to roots, rhizodeposits and soil after pulse labelling: a comparison of white clover (*Trifolium repens* L.) and perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.)[J]. Biol Fertl Soils, 2004, **39**: 228-234.

[22] Warembourg F R, Estelrich H D. Plant phenology and soil fertility effects on below-ground carbon allocation for an annual (*Bromus madritensis*) and a perennial (*Bromus erectus*) grass species[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2001, **33**: 1291-1303.

[23] Richert M, Saarnio S, Juutinen S, *et al*. Distribution of assimilated carbon in the system Phragmites australis- waterlogged peat soil after carbon-14 pulse labeling[J]. Biol Fertl Soils, 2000, **32**: 1-7.

[24] Fu S L, Cheng W X, Susfalk R. Rhizosphere respiration varies with plant species and phenology: a greenhouse pot experiment[J]. Plant and Soil, 2002, **239**: 133-140.

[25] Hill P, Kuzyakov Y, Jones D, *et al*. Response of root respiration and root exudation to alterations in root C supply and demand in wheat [J]. Plant Soil, 2007, **291**: 131-141.

[26] 陈春梅,谢祖彬,朱建国.土壤有机碳激发效应研究进展[J].土壤, 2006, **38**(4): 359-365.

[27] Kuzyakov Y, Cheng W. Photosynthesis controls of CO₂ efflux from maize rhizosphere[J]. Plant and Soil, 2004, **263**: 85-99.

[28] Fu S L, Cheng W X. Defoliation affects rhizosphere respiration and rhizosphere priming effect on decomposition of soil organic matter under a sunflower species: *Helianthus annuus* [J]. Plant and Soil, 2004, **263**: 345-352.