

DOI: 10.20103/j.stxb.202312222785

王业迪, 王迎新, 陈哲, 田琳琳, 孙建. 青藏高原高寒草地不同植物功能群与土壤碳同位素特征及影响因素. 生态学报, 2024, 44(11): 4865-4875.  
Wang Y D, Wang Y X, Chen Z, Tian L L, Sun J. Characteristics and main drivers of different plant functional groups and soil carbon isotopes across alpine grassland of the Tibetan Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(11): 4865-4875.

# 青藏高原高寒草地不同植物功能群与土壤碳同位素特征及影响因素

王业迪<sup>1,2</sup>, 王迎新<sup>2</sup>, 陈哲<sup>2,3</sup>, 田琳琳<sup>1</sup>, 孙建<sup>2,\*</sup>

1 浙江农林大学林业与生物技术学院, 杭州 311300

2 中国科学院青藏高原研究所, 青藏高原地球系统与资源环境全国重点实验室, 北京 100101

3 青海师范大学, 青海省青藏高原生物多样性形成机制与综合利用重点实验室, 西宁 810016

**摘要:** 青藏高原海拔高、面积广, 是全球范围内最典型的高寒地区之一, 探究青藏高原高寒草地植物和土壤碳稳定同位素组成 ( $\delta^{13}\text{C}$ ) 特征及其控制要素, 对深刻理解高寒生态系统碳循环过程具有重要意义。研究采集并测定了青藏高原不同区域 135 个草地样点中的植物和土壤碳稳定同位素自然丰度, 探讨了不同植物功能群和表层 (0—10 cm) 土壤  $\delta^{13}\text{C}$  特征及其与气候、土壤因素的关系。结果表明: (1) 杂类草  $\delta^{13}\text{C}$  显著低于禾本科、莎草科和豆科植物  $\delta^{13}\text{C}$  ( $P < 0.05$ )。表层土壤  $\delta^{13}\text{C}$  与禾本科、莎草科、豆科植物  $\delta^{13}\text{C}$  呈显著正相关 ( $P < 0.05$ ), 与杂类草  $\delta^{13}\text{C}$  无显著相关关系, 且表层土壤  $\delta^{13}\text{C}$  对三种植物功能群  $\delta^{13}\text{C}$  的敏感性为禾本科 > 豆科 > 莎草科。(2) 在影响禾本科、莎草科、豆科植物和表层土壤  $\delta^{13}\text{C}$  的环境因子中, 气候因子的相对贡献率均大于土壤因子, 气候因子中太阳辐射相对贡献率最大, 杂类草  $\delta^{13}\text{C}$  与气候和土壤因子均不存在显著相关关系。研究表明, 太阳辐射是决定高寒草地生态系统植物和表层土壤  $\delta^{13}\text{C}$  的主要因子。研究可为青藏高原高寒草地植物和土壤  $\delta^{13}\text{C}$  特征与有机碳动态循环提供数据支撑和理论参考。

**关键词:** 青藏高原; 碳稳定同位素; 植物功能群; 表层土壤

## Characteristics and main drivers of different plant functional groups and soil carbon isotopes across alpine grassland of the Tibetan Plateau

WANG Yedi<sup>1,2</sup>, WANG Yingxin<sup>2</sup>, CHEN Zhe<sup>2,3</sup>, TIAN Linlin<sup>1</sup>, SUN Jian<sup>2,\*</sup>

1 College of Forestry and Biotechnology, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, China

2 State key Laboratory of Earth System Resources and Environment of Tibetan Plateau, Institute of Tibetan Plateau Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

3 Qinghai Provincial Key Laboratory of Biodiversity Formation Mechanism and Comprehensive Utilization in Qinghai-Tibetan Plateau, Qinghai Normal University, Xining 810016, China

**Abstract:** The Tibetan Plateau, characterized by its high altitude and extensive area, is one of the most prototypical alpine regions in the world. Exploring the characteristics and determinants of carbon stable isotope composition ( $\delta^{13}\text{C}$ ) in plants and soil across its alpine grasslands holds significant implications for comprehensively understanding carbon cycling processes within this unique ecosystem. Our study entailed the collection and measurement of carbon stable isotope natural abundances of plants and soils from 135 grassland sites across the Tibetan Plateau. The  $\delta^{13}\text{C}$  characteristics of different plant functional groups and surface soil (0—10 cm) were measured, and the relationships between  $\delta^{13}\text{C}$  abundances and climate,

**基金项目:** 第二次青藏高原综合科学考察研究 (2019QZKK0405)

**收稿日期:** 2023-12-22; **采用日期:** 2024-05-17

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: sunjian@itpcas.ac.cn

edaphic factors were determined. The results showed that: (1) The  $\delta^{13}\text{C}$  in Forb was significantly lower than that in Poaceae, Cyperaceae and Fabaceae ( $P < 0.05$ ). The  $\delta^{13}\text{C}$  of surface soil was significantly positively correlated with that in Poaceae, Cyperaceae and Fabaceae ( $P < 0.05$ ), but not with that in Forb. The sensitivity of surface soil  $\delta^{13}\text{C}$  to the three plant functional groups followed the order of Poaceae > Fabaceae > Cyperaceae. (2) Analysis of environmental factors influencing  $\delta^{13}\text{C}$  in Poaceae, Cyperaceae, Fabaceae, and surface soil indicated that a greater relative contribution of climate factors over edaphic factors, with solar radiation exerting the most substantial influence among climatic factors. Notably, no significant correlation was detected between the  $\delta^{13}\text{C}$  of Forb and climatic, edaphic factors. Our results also underscored solar radiation as a pivotal determinant of the  $\delta^{13}\text{C}$  characteristics in plants and surface soil. These findings can provide valuable empirical data and theoretical insights for the  $\delta^{13}\text{C}$  characteristics and organic carbon dynamic cycle of plants and soil in alpine grassland ecosystems.

**Key Words:** Tibetan Plateau; stable carbon isotope; plant functional group; surface soil

植物和土壤碳同位素组成( $\delta^{13}\text{C}$ )特征能够记录气候与土壤环境信息,综合反映植物生理生态特征及生态系统碳循环过程中的生物化学过程<sup>[1-3]</sup>。同时,碳稳定同位素技术凭借取样量小、干扰低和准确性高等特点,被广泛应用于生态系统植物-土壤碳转化影响研究中<sup>[4]</sup>。植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值能够记录植物生长过程中的环境因子信息,揭示植物对降水、温度等环境变化的响应规律,并反应植物的生存适应策略<sup>[5]</sup>。土壤  $\delta^{13}\text{C}$  不仅可以表征土壤有机质的来源和动态变化及其与环境的响应过程<sup>[6]</sup>,还能通过其在土壤中的垂直分布情况反映新旧碳混合程度和组分变化以及地表  $\text{C}_3$ 植物和  $\text{C}_4$ 植物分配比例的差异,进而推测植物群落的历史变迁和气候变化及其影响<sup>[7-8]</sup>。

植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  差异是植物进行光合作用过程中对碳稳定同位素的不同分馏程度造成的<sup>[2]</sup>。植物  $\delta^{13}\text{C}$  主要受羧化阶段碳同化途径的控制, $\text{C}_3$ 、 $\text{C}_4$ 和 CAM 植物不同羧化方式使得其  $\delta^{13}\text{C}$  有很大差异<sup>[9]</sup>;而对具有相同光合方式的植物而言,其  $\delta^{13}\text{C}$  所受环境因子影响的程度仍不能被忽视,环境效应可使同种植物  $\delta^{13}\text{C}$  差异达 3‰—5‰<sup>[10]</sup>。植物光合作用产生的有机质,除用于自身生长发育和自养呼吸,还以植物根系分泌物和凋落物的形式进入土壤,土壤  $\delta^{13}\text{C}$  能够记录地表植被  $\delta^{13}\text{C}$  的信息<sup>[11]</sup>。同时,土壤有机碳分解过程中也会发生同位素分馏,较轻的<sup>12</sup>C 会被土壤微生物优先识别分解,较重的<sup>13</sup>C 则在土壤中富集<sup>[12]</sup>。因此,凡是能够影响植物  $\delta^{13}\text{C}$  和土壤有机碳分解过程的因子均会对土壤  $\delta^{13}\text{C}$  产生影响<sup>[13]</sup>。

草地作为陆地生态系统的重要组成部分,储存了全球陆地碳储量的 34%<sup>[14]</sup>,然而关于草地生态系统植物和土壤  $\delta^{13}\text{C}$  对影响因子的响应关系还没有统一的结论。目前,有研究表明,高寒草甸植物  $\delta^{13}\text{C}$  与温度呈负相关<sup>[15]</sup>,而高寒草原植物  $\delta^{13}\text{C}$  与温度不存在显著相关关系<sup>[16]</sup>,可能是由于不同生态系统植物的光合最适温度不同。普遍研究认为,低温会限制土壤有机质的分解<sup>[17]</sup>,温度与土壤  $\delta^{13}\text{C}$  应存在正相关关系,Wang 等在高寒草甸与高寒草原均得出了同样的结论<sup>[18]</sup>。而 Jia 等在我国 400 mm 等降水线(植被类型包括高寒草地、半荒漠草原和温带典型草原等)进行土壤样品采样与分析,发现温度对土壤  $\delta^{13}\text{C}$  变化无显著影响<sup>[19]</sup>。通常来说,植物  $\delta^{13}\text{C}$  与降水量呈负相关,是因为当植物遭受水分胁迫时,其气孔导度会降低,使得  $G_i/C_a$ (叶片胞间  $\text{CO}_2$  浓度与大气  $\text{CO}_2$  浓度的比值)减低,最终导致叶片  $\delta^{13}\text{C}$  升高<sup>[2]</sup>。而周咏春等在高寒草甸生态系统中发现降水量并不是影响植物  $\delta^{13}\text{C}$  变化的因素<sup>[20]</sup>。大多数研究发现土壤  $\delta^{13}\text{C}$  与降水量呈显著负相关<sup>[13]</sup>,而 Yang 等在青藏高原研究却发现,土壤  $\delta^{13}\text{C}$  与降水量并不相关<sup>[16]</sup>。目前研究大部分集中在单一植物、优势种或土壤  $\delta^{13}\text{C}$  对某些环境因子的响应<sup>[21-23]</sup>或不同光合途径植物  $\delta^{13}\text{C}$  与土壤  $\delta^{13}\text{C}$  之间的联系<sup>[23-24]</sup>,对不同植物功能群  $\delta^{13}\text{C}$  与土壤  $\delta^{13}\text{C}$  之间的联系及其对环境因子的响应关系研究甚少。每个物种对生态系统产生的作用因自身大小和性质的不同而异,从而导致对生态系统过程的贡献也不相同。在大尺度研究中,单一物种的研究可能受到地理限制,而小尺度上,物种种类及分布变化复杂,难以准确了解物种与环境的相关格局<sup>[25]</sup>。植物

功能群的引入有助于弱化个别物种作用,强调集体作用,将研究层次提升到系统水平,同时能够简化复杂的生态系统,更有利于理解生态系统变化的过程<sup>[26]</sup>。因此,开展植物功能群  $\delta^{13}\text{C}$  与土壤  $\delta^{13}\text{C}$  之间的联系及其对环境因子的响应关系研究对深刻认识碳循环过程至关重要。

青藏高原是中纬度地区高寒生态系统面积最大的区域,高寒草地是其最重要的生态系统之一,对全球气候和环境变化十分敏感<sup>[27]</sup>。青藏高原高寒草地植物和土壤  $\delta^{13}\text{C}$  对气候变化具有重要指示意义<sup>[20]</sup>。青藏高原由于其独特的地理环境和气候,草地以多年生草本植物为主<sup>[28]</sup>,是研究高寒草地不同植物功能群和土壤  $\delta^{13}\text{C}$  特征及其影响因素的理想区域。本研究通过在青藏高原开展草地样带调查,探究不同植物功能群和土壤  $\delta^{13}\text{C}$  之间的联系及其对环境因子的响应关系。以期为青藏高原高寒草地植物和土壤  $\delta^{13}\text{C}$  特征和有机碳动态循环提供数据支撑和理论参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

青藏高原(26°00'—39°47'N, 73°19'—104°47'E)位于中国西南边陲(图1),是世界上海拔最高、分布最广的高原,平均海拔超过4000 m,被称为“世界屋脊”<sup>[29]</sup>。该地区整体气候为强辐射、日温差大,同时受地势格局和大气环流的制约,其年平均温度(Mean Annual Temperature, MAT)和年平均降水量(Mean Annual Precipitation, MAP)具有明显的区域分布格局,从东南到西北递减,且降水较集中在5—9月<sup>[30]</sup>。青藏高原大部分地区被天然草地覆盖,主要草地类型为高寒草甸和高寒草原,主要土壤类型包括高山草甸土和高山草原土等<sup>[29]</sup>。其表层土壤集中了60%—80%的地下生物量<sup>[31]</sup>。MAP和MAT是影响青藏高原高寒草地植物生长的两个重要气候因子,归一化植被指数(NDVI)整体由东南向西北呈下降趋势<sup>[32]</sup>。

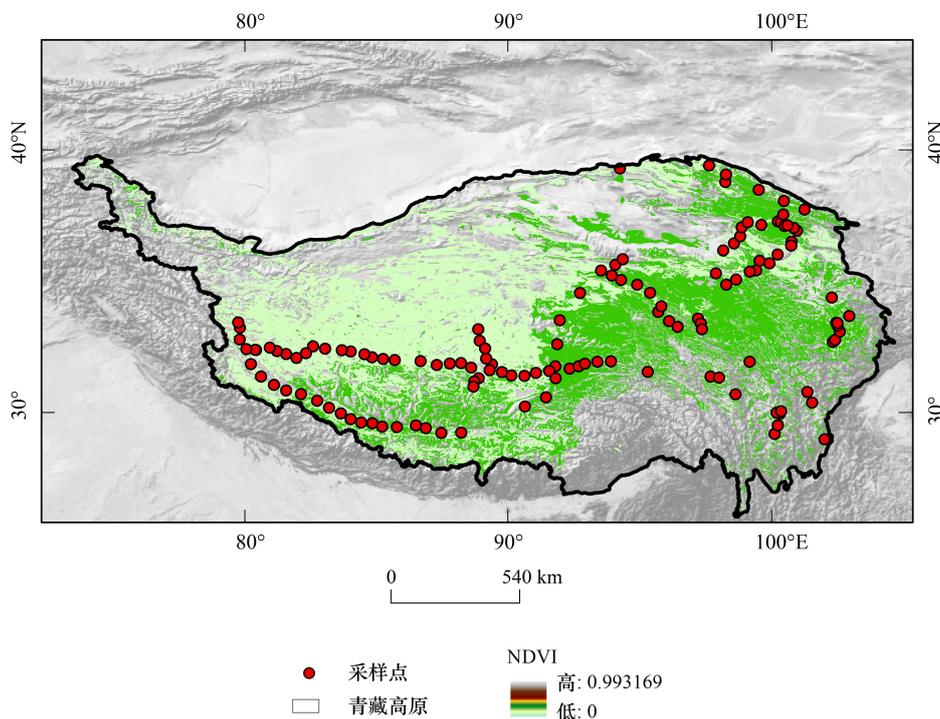


图1 研究区样点示意图

Fig.1 Sample sites in the study area of Tibetan Plateau

NDVI: 归一化植被指数 Normalized difference vegetation index

### 1.2 样品采集与指标测定

本研究于2020年7—8月间沿着两条天然降水样带共采集135个样地(图1)植物和土壤样品。为尽量

减少放牧对实验的影响,野外采样选择在扰动最小的地点。在每个样点随机设置 10 m×10 m 的样地,在其对角线上设置三个 0.5 m×0.5 m 的样方。本研究根据植物物种共同拥有一些关键的功能性状、对特定环境因子有相似的反应机制和生态系统主要过程有相似影响以及相同生活型等特点,将其划分为 4 个植物功能群:禾本科、莎草科、豆科及杂类草。将植物贴地剪取,按照不同植物功能群分类装入信封并在两天内简单烘干。在剪取植物的样方中使用直径 3.6 cm 的土钻取 0—10 cm 土壤样品(三个重复),放入塑封袋,并带回实验室用于相关的化学分析;同时,使用环刀法采集并测定 0—10 cm 土壤容重(Soil Bulk Density, SBD)。

植物样品置于 65 °C 的电热恒温烘箱中烘干至恒重,称重得到其地上生物量(Above-ground Biomass, AGB),并将其研磨且过 0.25 mm 网筛。土壤样品剔除植物根系后研磨并过 0.25 mm 网筛。采用电极法(1 份土壤:2.5 份蒸馏水)测定土壤 pH 值。采用 Vario MICRO Cube 元素分析仪(Elementar, Hanau, Germany)测量土壤全氮(Soil Total Nitrogen, STN)含量和土壤全碳(Soil Total Carbon, STC)含量;使用重铬酸钾氧化法测量土壤有机碳(Soil Organic Carbon, SOC)含量;用钼锑抗比色法测定土壤全磷(Soil Total Phosphorus, STP)含量<sup>[33]</sup>。土壤样品根据粒径进行分级,分别为:砂粒(Sand, >50 $\mu\text{m}$ )、粉粒(Silt, 2—50 $\mu\text{m}$ )和黏粒(Clay, <2 $\mu\text{m}$ ),并使用激光粒度测量仪(Mastersizer 2000, Malvern Instruments, Malvern, UK)采用湿式筛分进行分析<sup>[34]</sup>,因为 Clay 含量相对于 Sand 和 Silt 含量较少,故本研究取用了 Sand 和 Silt 作为土壤因子进行后续相关性分析。植物和土壤样品  $\delta^{13}\text{C}$  采用德国 Elementar 公司 isoprime100 稳定同位素质谱仪测定,并与国际标准物(Pee Dee Belemnite, PDB)比对后计算出样品的  $\delta^{13}\text{C}$  值,计算公式如下:

$$\delta^{13}\text{C} = [(R_{sa} - R_{st}) / R_{st}] \times 1000\text{‰} \quad (1)$$

式中,  $R_{sa}$  和  $R_{st}$  分别为植物和土壤样品以及标准样品的  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  的值。土壤样品测定前需要用 0.5 mol/L 的 HCl 酸化土壤样品以去除碳酸盐,并用蒸馏水洗涤三次<sup>[35]</sup>。

### 1.3 气候数据

2020 年 MAP 和 MAT 的数据来源于中国气象数据网(<http://data.cma.cn/>),依据 1 km 分辨率的栅格数据,使用 Anusplin 4.2 (Centre for Resource and 220 Environmental Studies, Australian National University, Canberra, Australia)进行空间插值。太阳辐射(Solar Radiation, SR)数据来源于哥白尼气候数据中心(<https://cds.climate.copernicus.eu/>)<sup>[36]</sup>,干燥度(Aridity Index, AI)数据来源于国家青藏高原科学数据中心<sup>[37—40]</sup>。利用 ArcGIS 10.2(ESRI, Redlands, USA)从气候数据库中提取研究区 135 个样点的数据。

### 1.4 数据处理与分析

在数据处理时,为避免野外实验过程中由于人为、外界等因素造成实验数据的较大偏差,本研究采用  $3\sigma$  准则对实验结果进行检验。检验公式如下:

$$\alpha = \sqrt{\frac{1}{n-1} \sum_{i=1}^n (A_i - \bar{A})^2} \quad (2)$$

$$\beta_i = A_i - \bar{A} \quad (3)$$

$$|\beta_i| > 3\alpha \quad (4)$$

式中,  $n$  代表数据的样本量;  $\alpha$  代表标准差;  $A_i$  代表样本值;  $\bar{A}$  代表样本值的平均值。为了后续更全面分析,使用 R 4.2.3 的“mice”包对剔除的土壤理化因子(土壤全氮与全碳含量)进行插补,采用 method = “rf”模拟 5 次,取平均结果。插补前后土壤理化因子与植物和土壤  $\delta^{13}\text{C}$  相关性分析结果未有大的差异。在 Microsoft Excel 2019 上进行数据整理,使用 Origin 2021 (Origin Lab Corporation, Northampton, Massachusetts, USA)进行单因素方差分析(One-Way ANOVA),比较不同植物功能群  $\delta^{13}\text{C}$  差异,并制作箱线图和表层土壤  $\delta^{13}\text{C}$  频数直方图以及不同植物功能群  $\delta^{13}\text{C}$  与表层土壤  $\delta^{13}\text{C}$  的线性拟合图。使用 R 4.2.3 的“corrplot”包做相关性热图,探讨不同功能群和表层土壤  $\delta^{13}\text{C}$  与环境与土壤因子的关系;使用“gbm”包中 method = “cv”分析计算气候和土壤因子对植物和土壤  $\delta^{13}\text{C}$  相对重要性。使用 ArcGIS 10.2 (ESRI, Redlands, USA)绘制研究区采样点分布图。在 Microsoft Excel 2019 中制作相对重要性图。

## 2 结果与分析

### 2.1 四种植物功能群地上生物量与碳稳定同位素 ( $\delta^{13}\text{C}$ ) 特征

青藏高原高寒草地四种植物功能群生物量如表 1 所示,平均占比情况为杂类草(42.50%)>禾本科(35.05%)>豆科(11.77%)>莎草科(10.68%)。

青藏高原高寒草地禾本科植物  $\delta^{13}\text{C}$  平均值为  $-26.33\text{‰}$ ,变化范围为  $-28.62\text{‰}$ — $-23.58\text{‰}$ ;莎草科植物  $\delta^{13}\text{C}$  平均值为  $-26.39\text{‰}$ ,变化范围为  $-28.85\text{‰}$ — $-22.99\text{‰}$ ;豆科植物  $\delta^{13}\text{C}$  平均值为  $-26.43\text{‰}$ ,变化范围为  $-29.26\text{‰}$ — $-23.20\text{‰}$ ;杂类草  $\delta^{13}\text{C}$  平均值为  $-26.83\text{‰}$ ,变化范围为  $-29.74\text{‰}$ — $-22.69\text{‰}$ 。禾本科、莎草科、豆科植物  $\delta^{13}\text{C}$  之间无显著差异,但其都显著高于与杂类草  $\delta^{13}\text{C}$  ( $P<0.05$ ) (图 2)。

表 1 四种不同植物功能群地上生物量特征

Table 1 Aboveground biomass characteristics of four different plant functional groups

植物功能群 Plant functional group	地上生物量平均值/( $\text{g}/\text{m}^2$ ) Mean above-ground biomass	地上生物量平均占比/% Average proportion of aboveground biomass
禾本科 Poaceae	39.59±47.46	35.05
莎草科 Cyperaceae	12.07±25.84	10.68
豆科 Fabaceae	13.29±18.49	11.77
杂类草 Forb	48.02±51.42	42.50

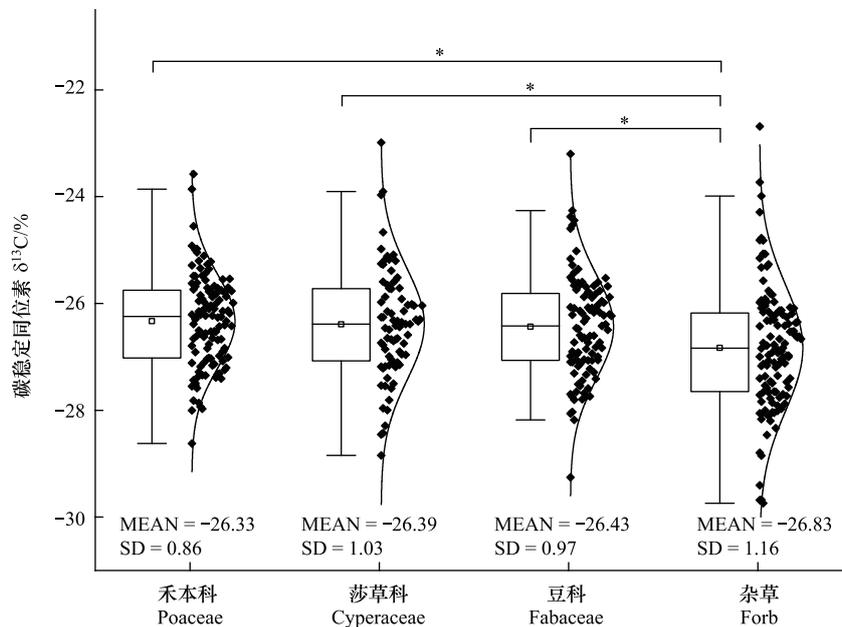


图 2 四种植物功能群(禾本科、莎草科、豆科、杂类草)碳稳定同位素特征( $\delta^{13}\text{C}$ )

Fig.2 Carbon stable isotope characteristics ( $\delta^{13}\text{C}$ ) of four plant functional groups (Poaceae, Cyperaceae, Fabaceae, Forb)

MEAN: 平均值; SD: 标准差; \* 表示两组功能群  $\delta^{13}\text{C}$  之间有显著差异 ( $P<0.05$ )

### 2.2 土壤碳稳定同位素 ( $\delta^{13}\text{C}$ ) 特征及其与地上不同植物功能群的关系

青藏高原高寒草地表层土壤  $\delta^{13}\text{C}$  平均值为  $-24.8\text{‰}$ ,变化范围为  $-27.67\text{‰}$ — $-21.28\text{‰}$  (图 3)。表层土壤  $\delta^{13}\text{C}$  与禾本科、莎草科、豆科植物  $\delta^{13}\text{C}$  呈显著正相关 ( $P<0.05$ ),与杂类草  $\delta^{13}\text{C}$  无显著相关关系 (图 4)。表层土壤  $\delta^{13}\text{C}$  对三种植物功能群  $\delta^{13}\text{C}$  敏感度不同,表现为禾本科 ( $R^2=0.32$ ,斜率=0.65)>豆科 ( $R^2=0.22$ ,斜率=0.49)>莎草科 ( $R^2=0.07$ ,斜率=0.29)。

### 2.3 环境因子与植物和土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 的关系

对可能影响植物功能群和表层土壤  $\delta^{13}\text{C}$  的因子进行相关性热图分析(图 5),结果表明禾本科植物  $\delta^{13}\text{C}$  与 MAP、MAT、STP、STN、SOC、Silt、SCN 呈显著负相关关系,与 SR、AI、SBD、pH、Sand 呈显著正相关关系( $P < 0.05$ )。莎草科植物  $\delta^{13}\text{C}$  与 STP、STN、SOC、Silt 呈显著负相关关系,与 SR、Sand 呈显著正相关关系( $P < 0.05$ )。豆科植物  $\delta^{13}\text{C}$  与 MAP、MAT、STP、STN、SCN、SOC、Silt 呈显著负相关关系,与 SR、SBD、pH、Sand 呈极显著正相关关系( $P < 0.05$ )。杂类草  $\delta^{13}\text{C}$  与各项气候与土壤因子都不相关。表层土壤  $\delta^{13}\text{C}$  与 MAP、STP、STN、Silt 呈极显著负相关关系,与 SR、pH 呈显著正相关关系( $P < 0.05$ )。植物和土壤  $\delta^{13}\text{C}$  对环境因子的响应关系具有一致性。

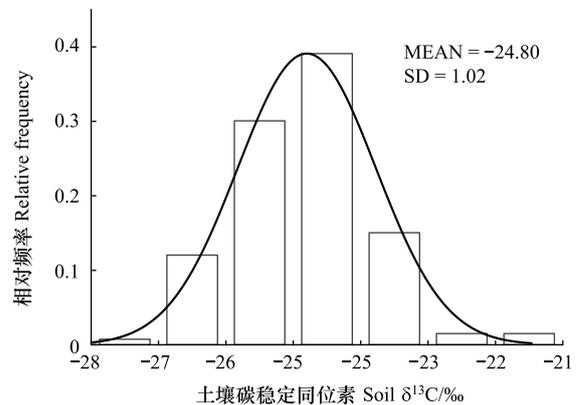


图 3 表层土壤碳稳定同位素特征( $\delta^{13}\text{C}$ )

Fig.3 Carbon stable isotope characteristics ( $\delta^{13}\text{C}$ ) of surface soil

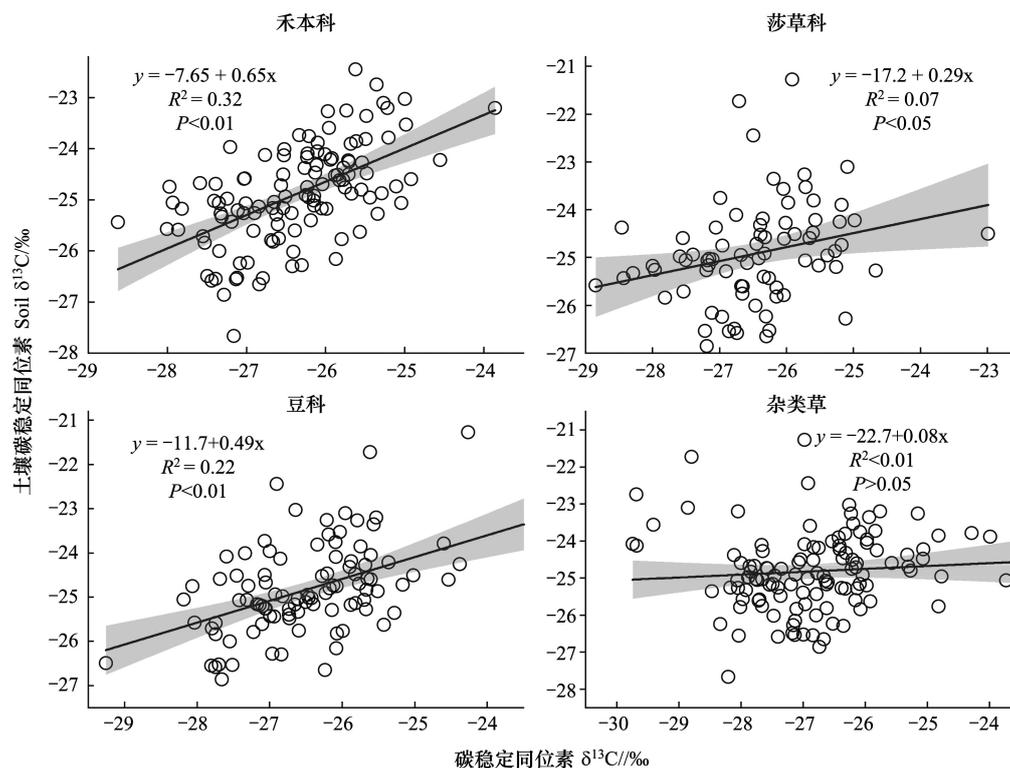


图 4 四种植物功能群(禾本科、莎草科、豆科、杂类草)与表层土壤  $\delta^{13}\text{C}$  的关系

Fig.4 Relationship between four plant functional groups(Poaceae, Cyperaceae, Fabaceae, Forb) and tsurface soil  $\delta^{13}\text{C}$

阴影区域表示 95%的置信区间

### 2.4 气候与土壤因子对植物和土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 的相对贡献率

选择对植物功能群或表层土壤  $\delta^{13}\text{C}$  显著影响的因子进行相对重要性分析(图 6),SR、MAT、STP、SCN 对禾本科植物  $\delta^{13}\text{C}$  相对贡献率较高,分别为 53.75%、8.16%、8.52%和 7.95%,且气候因子(73.34%)大于土壤因子(26.66%)。SR 和 STP 对莎草科植物  $\delta^{13}\text{C}$  相对贡献率较高,分别为 53.01%和 16.76%,且气候因子(53.01%)大于土壤因子(46.99%)。SR、MAT、STP 对豆科植物  $\delta^{13}\text{C}$  相对贡献率较高,分别为 46.00%、19.71%

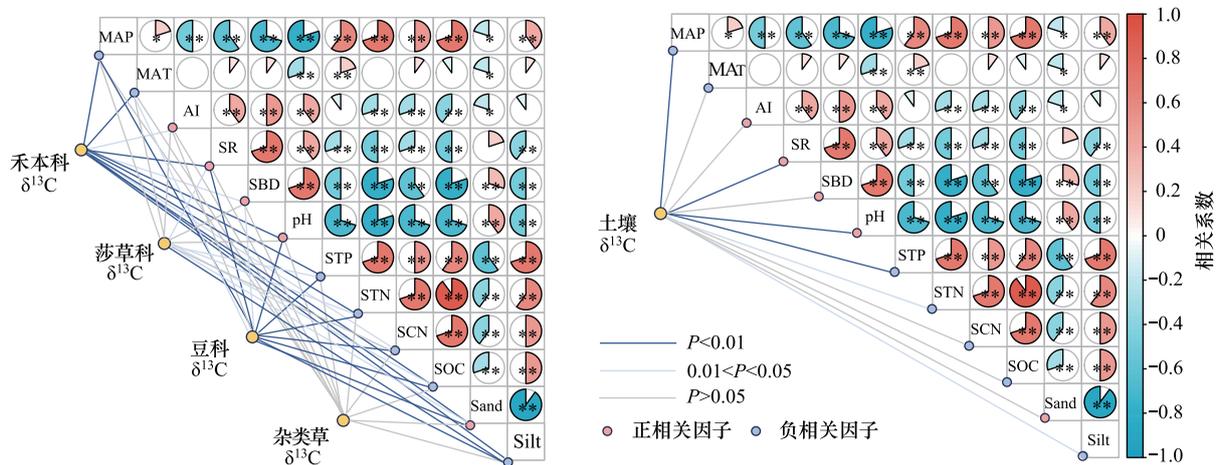


图5 四种植物功能群(禾本科、莎草科、豆科、杂类草)和表层土壤  $\delta^{13}\text{C}$  与环境因子的关系

Fig.5 Relationship between four plant functional groups (Poaceae, Cyperaceae, Fabaceae, Forb) and surface soil  $\delta^{13}\text{C}$  and environmental factors

MAP:年平均降水 Mean annual precipitation; MAT:年平均温度 Mean annual temperature; AI:干燥度 Aridity index; SR:太阳辐射 Solar radiation; SBD:土壤容重 Soil bulk density; STP:土壤全磷 Soil total phosphorus; STN:土壤全氮 Soil total nitrogen; SCN:土壤碳氮比 Soil C:N; SOC:土壤有机碳 Soil organic carbon; Sand:砂粒; Silt:粉粒

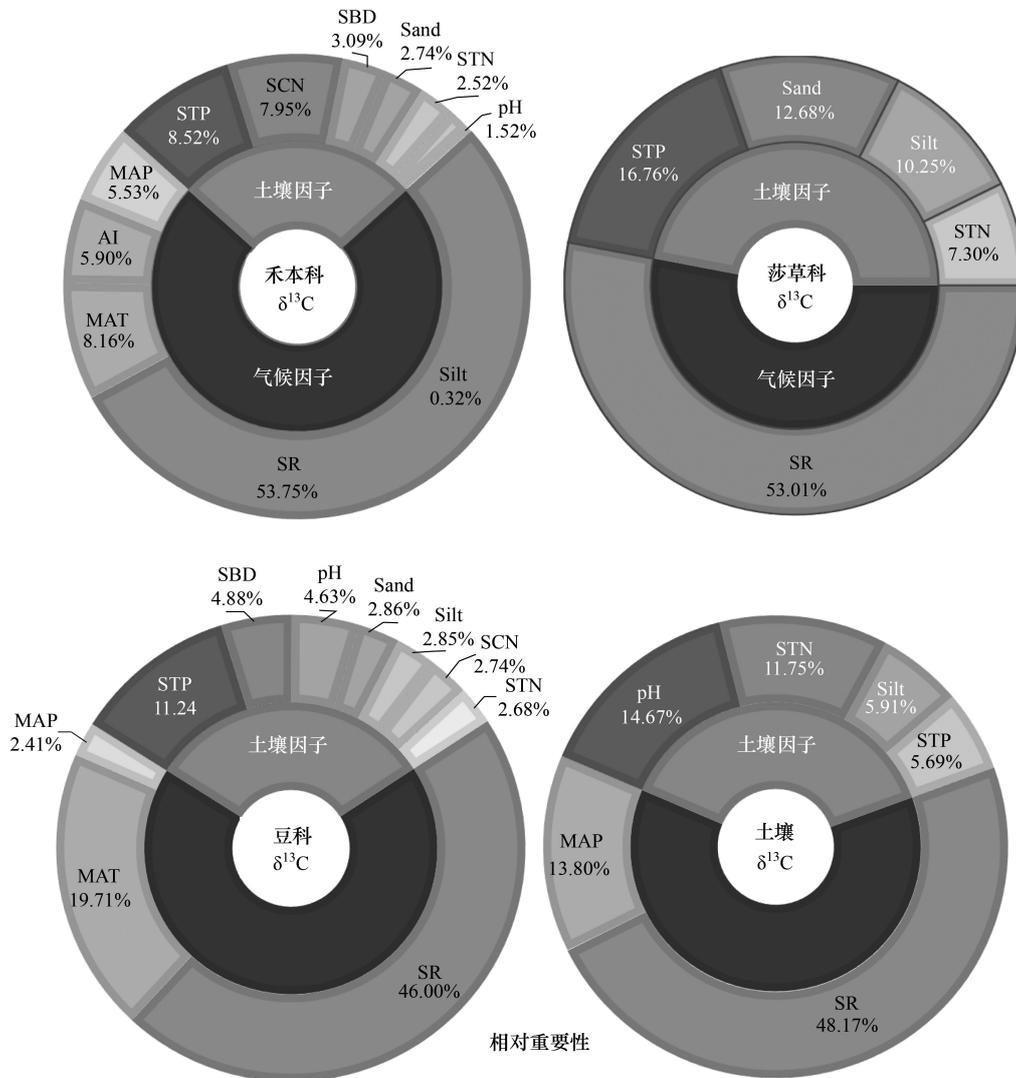
和 11.24%。且气候因子(68.12%)大于土壤因子(31.88%)。SR、MAP、pH 对表层土壤  $\delta^{13}\text{C}$  相对贡献率较高,分别为 48.17%、13.80%和 14.67%。且气候因子(61.98%)大于土壤因子(38.02%)。SR 在植物和土壤  $\delta^{13}\text{C}$  相对贡献率均最高,且气候因子对植物和土壤相对贡献率均大于土壤因子。

### 3 讨论

#### 3.1 高寒草地植物功能群与土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 特征

植物进行光合作用的途径包含  $\text{C}_3$ 、 $\text{C}_4$  和 CAM 三种,不同途径中碳同位素分馏程度不同,使其  $\delta^{13}\text{C}$  存在差异,因此植物  $\delta^{13}\text{C}$  可以用来判断植物光合途径类型<sup>[41]</sup>。在陆地植物中, $\text{C}_3$  植物  $\delta^{13}\text{C}$  为  $-35\text{‰}$ — $-20\text{‰}$ (平均值为  $-26\text{‰}$ ), $\text{C}_4$  植物  $\delta^{13}\text{C}$  为  $-15\text{‰}$ — $-7\text{‰}$ (平均值  $-12\text{‰}$ ),CAM 植物  $\delta^{13}\text{C}$  为  $-22\text{‰}$ — $-10\text{‰}$ (平均值为  $-16\text{‰}$ )<sup>[9]</sup>。本研究中,禾本科、莎草科、豆科和杂类草植物  $\delta^{13}\text{C}$  平均值分别为  $-26.33\text{‰}$ 、 $-26.39\text{‰}$ 、 $-26.43\text{‰}$  和  $-26.83\text{‰}$ ,总体变化范围为  $-29.74\text{‰}$ — $-22.69\text{‰}$ 。根据以往的调查研究,青藏高原植物群落中  $\text{C}_4$  植物稀少<sup>[42]</sup>,由于是按样方混合测定碳稳定同位素组成,所以把生物量占比小的  $\text{C}_4$  植物的碳稳定同位素差异淹没了。另外,本研究中四种植物功能群的  $\delta^{13}\text{C}$  平均值均低于  $-26\text{‰}$ ,可能由于研究区中植物皆为草本,通常来说植物  $\delta^{13}\text{C}$  表现为草本 < 灌木 < 乔木<sup>[43]</sup>。本研究中,禾本科、莎草科和豆科植物  $\delta^{13}\text{C}$  显著高于杂类草  $\delta^{13}\text{C}$  值 ( $P < 0.05$ ),杂类草通常具有更宽的生态位和多样的生长策略,可能是由于某些长根系或发达菌根的杂类草,在面对干旱胁迫时,能够吸收更深土壤层和更多的水分来应对水分胁迫<sup>[2]</sup>。另外,豆科植物与固氮菌根共生,其叶片氮含量较高。高氮含量有助于促进植物进行光合作用,Rubisco 酶对  $^{13}\text{C}$  歧视减少,进而导致其叶片的  $\delta^{13}\text{C}$  值升高<sup>[44]</sup>。这可能是豆科植物虽然拥有长根系,但与杂类草  $\delta^{13}\text{C}$  相比具有明显差异的原因。

本研究中,青藏高原表层土壤  $\delta^{13}\text{C}$  平均值为  $-24.8\text{‰}$ ,变化范围为  $-27.67\text{‰}$ — $-21.28\text{‰}$ 。相对植物而言,土壤  $^{13}\text{C}$  值更高,是因为微生物分解土壤有机质过程中大量  $^{12}\text{C}$  以  $\text{CO}_2$  形式进入大气中,而  $^{13}\text{C}$  则富集在土壤中<sup>[12]</sup>。青藏高原表层土壤  $\delta^{13}\text{C}$  随植物  $\delta^{13}\text{C}$  呈线性增加,表层土壤  $\delta^{13}\text{C}$  与禾本科、莎草科和豆科植物  $\delta^{13}\text{C}$  呈显著正相关 ( $P < 0.05$ ),证明了植物凋落物输入是土壤有机质的主要来源之一<sup>[11]</sup>。在青藏高原观测到的表层土壤和植物之间的同位素格局与世界其他草地生态系统的研究一致,如 Wang 等对中国北方内蒙古 2200 公

图 6 环境因子对  $\delta^{13}\text{C}$  的相对重要性Fig. 6 The relative importance of environmental factors to  $\delta^{13}\text{C}$ 

里半干旱草地样带进行调查研究,发现土壤与植物  $\delta^{13}\text{C}$  呈线性相关<sup>[45]</sup>, Cheng 等在北美高草草原也观察到土壤与植物  $\delta^{13}\text{C}$  存在很强的正相关关系<sup>[46]</sup>。然而土壤  $\delta^{13}\text{C}$  对三种植物功能群  $\delta^{13}\text{C}$  敏感度为禾本科 > 豆科 > 莎草科,可能是由于本研究区植物地上生物量平均占比情况为禾本科 (35.05%) > 豆科 (11.77%) > 莎草科 (10.68%)。虽然杂类草生物量占比高,但杂类草与其它功能群植物  $\delta^{13}\text{C}$  存在显著差异,可能导致表层土壤  $\delta^{13}\text{C}$  与杂类草  $\delta^{13}\text{C}$  未显著相关。另外,在草地生态系统中,根系向土壤输入的碳大于地上凋落物<sup>[47]</sup>。可能也是杂类草  $\delta^{13}\text{C}$  与表层土壤  $\delta^{13}\text{C}$  未显著相关的原因。

### 3.2 植物和土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 与环境因子的关系

不同植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  差异是由于光合作用过程中对  $\text{CO}_2$  固定的分馏效应不同所致,因此,影响植物光合作用的因素(降水、温度和土壤养分等)均会影响植物  $\delta^{13}\text{C}$ <sup>[41]</sup>。年平均降水量和年平均温度作为影响青藏高原高寒草地植物生长的两个重要气候因子<sup>[32]</sup>,与植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  均有显著相关性<sup>[48-49]</sup>。而越来越多的研究引入干燥度作为影响植物  $\delta^{13}\text{C}$  的气候因子,该指标比仅使用降水量或蒸发量能更确切地反映某地区水分的干湿状况<sup>[13]</sup>。较以往的研究不同,本研究引入了太阳辐射气候因子,发现在影响植物  $\delta^{13}\text{C}$  的环境因子中,太阳辐射占主导地位(禾本科 53.75%、莎草科 53.01%和豆科 46.00%),虽然年平均降水量、年平均温度和干燥度

对植物  $\delta^{13}\text{C}$  的变化也起到了作用,例如,其对禾本科  $\delta^{13}\text{C}$  的相对贡献率分别为 8.16%、5.93% 和 5.90%,但太阳辐射相对贡献率最大。

太阳辐射作为一种气候因子,对植物生长和光合作用的影响不容忽视<sup>[50]</sup>。大量研究表明,太阳辐射是影响植物生长发育最直接、最重要的气候因子<sup>[51]</sup>。例如,UVA 射线可以刺激植物生长,增强植物的生产力,并促进蛋白质、糖和酸的合成<sup>[52]</sup>,且可见光是绿色植物在光合作用中积累有机质的主要波段,远红外光产生的热效应可为植物生长和发育提供必要的热量<sup>[53]</sup>。此外,植物的光合作用效率直接受到光照强度的影响。在一定的光照强度范围内,光合作用强度随光照强度的增加而增加<sup>[54]</sup>,当光合速率提高时, $\text{CO}_2$ 在植物叶片中的浓度降低,从而导致 Rubisco 酶对 $^{13}\text{C}$  歧视减少,最终使得植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  增大<sup>[55]</sup>。同时,过强的光照强度会导致环境干燥度增大,植物为了减少水分蒸腾而关闭部分气孔,使得植物叶片  $\text{Ci}/\text{Ca}$  降低,从而叶片  $\delta^{13}\text{C}$  会增大<sup>[2]</sup>。当太阳辐射未达到植物光饱和点时,随着太阳辐射增加,植物光合效率会提高,进而导致植物  $\delta^{13}\text{C}$  增加;当太阳辐射过强时,植物为减少失水关闭气孔同样导致植物  $\delta^{13}\text{C}$  增加。本研究区域有较高的 SR 水平<sup>[50]</sup>,植物很容易达到光饱和点,故研究区植物  $\delta^{13}\text{C}$  与太阳辐射呈显著正相关关系( $P<0.05$ )。土壤中的氮和磷是植物生长必需的两种营养元素,它们在植物叶片的光合作用中起着至关重要的作用。氮是构成叶绿素分子的核心元素之一,土壤中氮的可利用性直接影响叶绿素的合成。叶绿素含量的增加可以增强植物对光能的捕获能力,进而提高光合作用速率<sup>[56]</sup>。磷对于植物体内三磷酸腺苷(ATP)的形成至关重要,而 ATP 是植物在光合作用过程中转换和储存能量的主要分子,磷的限制会减缓 ATP 的合成和能量传递,进而减弱植物的光合作用<sup>[57]</sup>。而本研究中土壤全氮和土壤全磷含量皆与植物  $\delta^{13}\text{C}$  呈显著负相关,这与刘万弟的研究并不一致<sup>[44]</sup>。植物  $\delta^{13}\text{C}$  与土壤有机碳、土壤全氮和土壤全磷含量均显著负相关( $P<0.05$ ),可能是因为太阳辐射在影响植物  $\delta^{13}\text{C}$  的环境因子中占主导地位,而太阳辐射又与土壤全氮和土壤全磷含量呈显著负相关( $P<0.05$ ),使得土壤和全磷含量与植物  $\delta^{13}\text{C}$  数据统计上呈负相关趋势。太阳辐射强的区域蒸发量大,土壤干燥,植被生长稀疏,土壤有机质累积少<sup>[58]</sup>,同时可能造成土壤侵蚀和沙化等问题,导致富含养分的上层土壤被移除,从而降低土壤全氮和全磷含量<sup>[59]</sup>。同时,李善家等人的研究得出了植物  $\delta^{13}\text{C}$  与叶片 N、P 均呈负相关的结论<sup>[60]</sup>,认为研究区植物具有较小的氮利用效率,从而使得这类植物  $\delta^{13}\text{C}$  值与叶片 N 含量之间存在负相关关系,甚至没有相关性<sup>[61]</sup>。

在影响土壤  $\delta^{13}\text{C}$  的土壤因子中,pH 与土壤  $\delta^{13}\text{C}$  呈显著正相关关系( $P<0.05$ ),且相对贡献率最高为 14.67%。土壤 pH 会通过影响土壤的微生物活动,从而影响土壤有机质的分解,进而对土壤  $\delta^{13}\text{C}$  产生影响。一般情况下,酸性土壤会抑制微生物的活动,在一定范围内,土壤 pH 越高,土壤有机碳分解越快,土壤  $\delta^{13}\text{C}$  也越大<sup>[62]</sup>。本研究中,土壤 Silt 含量也是影响土壤  $\delta^{13}\text{C}$  变化的重要因子,与土壤  $\delta^{13}\text{C}$  呈显著负相关( $P<0.05$ ),与 Zhao 等的研究结果一致<sup>[22]</sup>。这是因为土壤细颗粒粉粒能够促进有机复合物和微团聚体的生成,从而使土壤有机质稳定、不易于降解<sup>[63]</sup>。在影响土壤  $\delta^{13}\text{C}$  的气候因子中,土壤  $\delta^{13}\text{C}$  与年均降水量显著负相关,但不少报道指出年均降水量是影响了植物  $\delta^{13}\text{C}$  进而影响土壤  $\delta^{13}\text{C}$ 。如 Peri 等在阿根廷南部的森林研究中发现,土壤  $\delta^{13}\text{C}$  与年均降水量呈显著负相关,是由于叶片  $\delta^{13}\text{C}$  受年均降水量调控,而土壤有机碳主要来源于树木叶片凋落物<sup>[12]</sup>。Feng 等在中东亚地区的研究则认为主要原因是由于占优势的  $\text{C}_3$  植物  $\delta^{13}\text{C}$  随水分有效性的降低而增大<sup>[64]</sup>。太阳辐射对土壤  $\delta^{13}\text{C}$  并没有直接影响,然而太阳辐射相对贡献率占到了最大(48.17%),可能是由于太阳辐射对植物  $\delta^{13}\text{C}$  产生作用,进而间接导致土壤  $\delta^{13}\text{C}$  的变化。

### 3.3 研究局限性

本研究缺乏对植物生理和土壤酶指标的测试,导致生理过程无法被揭示。此外,植物和土壤  $\delta^{13}\text{C}$  的影响因子中,除气候和土壤因子外,还有其他因素发挥作用,如地形已被证实是影响植物和土壤  $\delta^{13}\text{C}$  已被证实与地形相关<sup>[65]</sup>。因此,后续可以更多地关注植物生理和土壤微生物过程,并应考虑更多的环境变量。综合分析植物和土壤  $\delta^{13}\text{C}$  对环境因子的响应。

## 4 结论

本研究通过对青藏高原高寒草地 135 个样点进行采样调查,研究发现禾本科、莎草科、豆科  $\delta^{13}\text{C}$  之间无显著差异,杂类草  $\delta^{13}\text{C}$  显著低于禾本科、莎草科和豆科植物  $\delta^{13}\text{C}$ 。表层土壤  $\delta^{13}\text{C}$  与禾本科、莎草科、豆科植物  $\delta^{13}\text{C}$  呈显著正相关,与杂类草  $\delta^{13}\text{C}$  无显著相关关系,且土壤  $\delta^{13}\text{C}$  对三种植物功能群  $\delta^{13}\text{C}$  的敏感性为禾本科>豆科>杂类草。综合研究气候和土壤因素与植物和土壤  $\delta^{13}\text{C}$  的关系,发现太阳辐射是决定高寒草地植物和土壤  $\delta^{13}\text{C}$  的主要因子。本研究可为青藏高原高寒草地植物和土壤  $\delta^{13}\text{C}$  特征与有机碳动态循环提供数据支撑和理论参考。

### 参考文献(References):

- [ 1 ] Dawson T E, Mambelli S, Plamboeck A H, Templer P H, Tu K P. Stable isotopes in plant ecology. *Annual review of ecology and systematics*, 2002, 33(1): 507-559.
- [ 2 ] Farquhar G, Ehleringer J, Hubick K T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual review of plant biology*, 1989, 40(1): 503-537.
- [ 3 ] Guittar J, Goldberg D, Klanderud K, Telford R J, Vandvik V. Can trait patterns along gradients predict plant community responses to climate change? *Ecology*, 2016, 97(10): 2791-2801.
- [ 4 ] 刘微, 吕豪豪, 陈英旭, 吴伟祥. 稳定碳同位素技术在土壤-植物系统碳循环中的应用. *应用生态学报*, 2008, (03): 674-680.
- [ 5 ] Xu M, Wang G A, Li X L, Cai X B, Li X L, Christie P, Zhang J L. The key factor limiting plant growth in cold and humid alpine areas also plays a dominant role in plant carbon isotope discrimination. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 961.
- [ 6 ] 朱书法, 刘丛强, 陶发祥.  $\delta^{13}\text{C}$  方法在土壤有机质研究中的应用. *土壤学报*, 2005, (03): 495-503.
- [ 7 ] Kirkels F M S A, de Boer H J, Concha Hernández P, Martes C R T, van der Meer M T J, Basu S, Usman M O, Peterse F. Carbon isotopic ratios of modern  $\text{C}_3$  and  $\text{C}_4$  vegetation on the Indian peninsula and changes along the plant-soil-river continuum-implications for vegetation reconstructions. *Biogeosciences*, 2022, 19(17): 4107-4127.
- [ 8 ] Liu C, Dong Y T, Li Z W, Chang X F, Nie X D, Liu L, Xiao H B, Bashir H. Tracing the source of sedimentary organic carbon in the Loess Plateau of China: an integrated elemental ratio, stable carbon signatures, and radioactive isotopes approach. *Journal of Environmental Radioactivity*, 2017, 167: 201-210.
- [ 9 ] 陈世莘, 白永飞, 韩兴国. 稳定性碳同位素技术在生态学中的应用. *植物生态学报*, 2002, (05): 549-560.
- [ 10 ] O'Leary M H. Carbon isotopes in photosynthesis. *BioScience*, 1988, 38(5): 328-336.
- [ 11 ] Ehleringer J, Buchmann N, Flanagan L. Carbon isotope ratios in belowground carbon cycle processes. *Ecological Applications*, 2000, 10: 412-422.
- [ 12 ] Peri P L, Ladd B, Pepper D A, Bonser S P, Laffan S W, Amelung W. Carbon ( $\delta^{13}\text{C}$ ) and nitrogen ( $\delta^{15}\text{N}$ ) stable isotope composition in plant and soil in Southern Patagonia's native forests. *Global Change Biology*, 18(1): 311-321.
- [ 13 ] 周咏春, 张文博, 程希雷, 徐新阳. 植物及土壤碳同位素组成对环境变化响应研究进展. *环境科学研究*, 2019, 32(4): 565-572.
- [ 14 ] Cheng J M, Wu G, Zhao L P, Li Y, Li W, Cheng J M. Cumulative effects of 20-year exclusion of livestock grazing on above- and belowground biomass of typical steppe communities in arid areas of the Loess Plateau, China. *Plant Soil and Environment*, 2018, 57: 40-44.
- [ 15 ] 周春丽, 李以康, 曹广民, 朋措吉, 宋明华, 徐兴良, 周华坤, 林丽. 碳氮稳定同位素技术在青藏高原高寒草甸生态系统研究中的应用: 进展与展望. *应用生态学报*, 2020, 31(10): 3568-3578.
- [ 16 ] Yang Y H, Ji C J, Chen L Y, Ding J Z, Cheng X L, Robinson D. Edaphic rather than climatic controls over  $^{13}\text{C}$  enrichment between soil and vegetation in alpine grasslands on the Tibetan Plateau. *Functional Ecology*, 2015, 29(6): 839-848.
- [ 17 ] Kato T, Tang Y H, Gu S, Cui X Y, Hirota M, Du M Y, Li Y N, Zhao X Q, Oikawa T. Carbon dioxide exchange between the atmosphere and an alpine meadow ecosystem on the Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2004, 124(1-2): 121-134.
- [ 18 ] Wang S Q, Fan J W, Song M H, Yu G R, Zhou L, Liu J Y, Zhong H P, Gao L P, Hu Z M, Wu W X, Song T. Patterns of SOC and soil  $^{13}\text{C}$  and their relations to climatic factors and soil characteristics on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Plant and Soil*, 2013, 363: 243-255.
- [ 19 ] Jia Y F, Wang G A, Tan Q Q, Chen Z X. Temperature exerts no influence on organic matter  $\delta^{13}\text{C}$  of surface soil along the 400 mm isopleth of mean annual precipitation in China. *Biogeosciences*, 2016, 13(17): 5057-5064.
- [ 20 ] 周咏春, 樊江文, 钟华平, 张文彦. 青藏高原草地群落植物碳同位素组成与海拔梯度的关系. *中国科学: 地球科学*, 2013, 43(1): 120-130.
- [ 21 ] 任书杰, 于贵瑞. 中国区域 478 种  $\text{C}_3$  植物叶片碳稳定性同位素组成与水分利用效率. *植物生态学报*, 2011, 35(02): 119-124.
- [ 22 ] Zhao Y F, Wang X, Ou Y S, Jia H X, Li J, Shi C M, Liu Y. Variations in soil  $\delta^{13}\text{C}$  with alpine meadow degradation on the eastern Qinghai-Tibet Plateau. *Geoderma*, 2019, 338: 178-186.
- [ 23 ] 喻阳华, 程雯, 杨丹丽, 钟欣平. 黔西北次生林优势树种叶片-凋落物-土壤连续体有机质碳稳定同位素特征. *生态学报*, 2018, 38(24): 8733-8740.
- [ 24 ] Rajagopalan G, Ramesh R, Sukumar R. Climatic implications of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{18}\text{O}$  ratios from  $\text{C}_3$  and  $\text{C}_4$  plants growing in a tropical montane habitat in southern India. *Journal of Biosciences*, 1999, 24(4): 491-498.
- [ 25 ] Pillar V D. On the identification of optimal plant functional types. *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10(5): 631-640.
- [ 26 ] 胡楠, 范玉龙, 丁彦彦, 廖秉华. 陆地生态系统植物功能群研究进展. *生态学报*, 2008, (07): 3302-3311.
- [ 27 ] 李洋, 王毅, 韩国栋, 孙建 汪亚峰. 青藏高原高寒草地土壤微生物量碳氮含量特征及其控制要素. *草业学报*, 2022, 31(06): 50-60.

- [28] Zhou T C, Hou G, Sun J, Zong N, Shi P L. Degradation shifts plant communities from S- to R-strategy in an alpine meadow, Tibetan Plateau. *Science of the Total Environment*, 2021, 800: 149572.
- [29] 孙乐, 王毅, 李洋, 孙建. 青藏高原高寒草地群落叶片功能性状对降水的非线性响应. *生态学报*, 2023, 43(02): 756-767.
- [30] Ma B B, Sun J. Predicting the distribution of *Stipa purpurea* across the Tibetan Plateau via the MaxEnt model. *BMC Ecology*, 2018, 18: 1-12.
- [31] 李若玮, 叶冲冲, 王毅, 韩国栋, 孙建. 基于 InVEST 模型的青藏高原碳储量估算及其驱动力分析. *草地学报*, 2021, 29(S1): 43-51.
- [32] Sun J, Qin X J. Precipitation and temperature regulate the seasonal changes of NDVI across the Tibetan Plateau. *Environmental Earth Sciences*, 2016, 75: 1-9.
- [33] 吴江航, 李洋, 王迎新, 刘向, 孙建. 高寒草地植物群落地上-地下净初级生产力权衡. *生态学报*, 2024, 44(2): 793-804.
- [34] Chaudhari S K, Singh R, Kundu D K. Rapid textural analysis for saline and alkaline soils with different physical and chemical properties. *Soil Science Society of America Journal*, 2008, 72(2): 431-441.
- [35] Harris D, Horwath W R, Van Kessel C. Acid fumigation of soils to remove carbonates prior to total organic carbon or carbon-13 isotopic analysis. *Soil Science Society of America Journal*, 2001, 65(6): 1853-1856.
- [36] Sabater J M. ERA5-Land monthly averaged data from 1950 to present, Copernicus Climate Change Service (C3S) Climate Data Store (CDS), 2019.
- [37] Ding Y X, Peng S Z. Spatiotemporal trends and attribution of drought across China from 1901-2100. *Sustainability*, 2020, 12(2): 477.
- [38] Ding Y X, Peng S Z. Spatiotemporal change and attribution of potential evapotranspiration over China from 1901 to 2100. *Theoretical and Applied Climatology*, 2021, 145(1): 79-94.
- [39] Peng S Z, Ding Y X, Liu W Z, Li Z. 1 km monthly temperature and precipitation dataset for China from 1901 to 2017. *Earth System Science Data*, 2019, 11(4): 1931-1946.
- [40] Peng S Z, Ding Y X, Wen Z M, Chen Y M, Cao Y, Ren J Y. Spatiotemporal change and trend analysis of potential evapotranspiration over the Loess Plateau of China during 2011 - 2100. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2017, 233: 183-194.
- [41] 张慧文. 天山现代植物和表土有机稳定碳同位素组成的海拔响应特征[D]. 兰州: 兰州大学, 2010.
- [42] 旺罗, 吕厚远, 吴乃琴, 除多, 韩家懋, 吴玉虎, 吴海斌, 顾兆炎. 青藏高原高海拔地区 C<sub>4</sub> 植物的发现. *科学通报*, 2004(13): 1290-1293.
- [43] 刘贤赵, 王国安, 李嘉竹, 王文文, 赵丽丽, 李宝江. 中国北方农牧交错带 C<sub>3</sub> 草本植物  $\delta^{13}\text{C}$  与温度的关系及其对水分利用效率的指示. *生态学报*, 2011, 31(1): 123-136.
- [44] 刘万弟, 李小伟. 宁夏针茅属植物叶片碳稳定同位素特征及其影响因素. *草地学报*, 2022, 30(8): 2058-2065.
- [45] Wang C, Wei H W, Liu D W, Luo W T, Hou J F, Cheng W X, Han X G, Bai E. Depth profiles of soil carbon isotopes along a semi-arid grassland transect in northern China. *Plant and Soil*, 2017, 417: 43-52.
- [46] Cheng X, Luo Y, Xu X, Sherry R, Zhang Q. Soil organic matter dynamics in a North America tallgrass prairie after 9 yr of experimental warming. *Biogeosciences*, 2011, 8(6): 1487-1498.
- [47] Huang J S, Liu W X, Yang S, Yang L, Peng Z Y, Deng M F, Xu S, Zhang B B, Ahirwal J, Liu L L. Plant carbon inputs through shoot, root, and mycorrhizal pathways affect soil organic carbon turnover differently. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 160: 108322.
- [48] 李明财, 易现峰, 李来兴, 张晓爱. 青藏高原东部典型高山植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  的季节变化. *西北植物学报*, 2005, (01): 77-81.
- [49] 周咏春, 樊江文, 钟华平, 张文彦. 青藏高原草地群落植物碳同位素组成与海拔梯度的关系. *中国科学: 地球科学*, 2013, 43(01): 120-130.
- [50] Liu J D, Liu J M, Linderholm H W, Chen D L, Yu Q, Wu D R, Haginoya S. Observation and calculation of the solar radiation on the Tibetan Plateau. *Energy Conversion and Management*, 2012, 57: 23-32.
- [51] Piedallu C, Gégout J C. Efficient assessment of topographic solar radiation to improve plant distribution models. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2008, 148(11): 1696-1706.
- [52] Chen Y C, Li T, Yang Q C, Zhang Y T, Zou J, Bian Z H, Wen X Z. UVA radiation is beneficial for yield and quality of indoor cultivated lettuce. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 1563.
- [53] Wiegand C L, Namken L N. Influences of plant moisture stress, solar radiation, and air temperature on cotton leaf Temperature. *Agronomy Journal*, 1966, 58(6): 582-586.
- [54] Duriyaprapan S, Britten E J. The effects of solar radiation on plant growth, oil yield and oil quality of Japanese mint. *Journal of Experimental Botany*, 1982, 33(6): 1319-1324.
- [55] Farquhar G D, Wong S C. An empirical model of stomatal conductance. *Functional Plant Biology*, 1984, 11(3): 191.
- [56] Evans J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C<sub>3</sub> plants. *Oecologia*, 1989, 78(1): 9-19.
- [57] Raghothama K G. Phosphate acquisition. *Annual Review of Plant Physiology*. 1999, 50(1): 665-693.
- [58] 毛德华, 王宗明, 韩信兴, 任春颖. 1982-2010 年中国东北地区植被 NPP 时空格局及驱动因子分析. *地理科学*, 2012, 32(9): 1106-1111.
- [59] 刘天源, 周天财, 孙建, 王毅, 叶冲冲. 青藏高原东缘沙化草甸植物氮磷的分配和耦合特征. *草业科学*, 2021, 38(02): 209-220.
- [60] 李善家, 张有福, 陈拓. 西北油松叶片  $\delta^{13}\text{C}$  特征与环境因子和叶片矿质元素的关系. *植物生态学报*, 2011, 35(06): 596-604.
- [61] 史作民, 程瑞梅, 刘世荣. 高山植物叶片  $\delta^{13}\text{C}$  的海拔响应及其机理. *生态学报*, 2004, (12): 2901-2906.
- [62] Motavalli P P, Palm C A, Parton W J, Elliott E T, Frey S D. Soil pH and organic C dynamics in tropical forest soils: evidence from laboratory and simulation studies. *Soil Biology and Biochemistry*, 1995, 27(12): 1589-1599.
- [63] Schimel D S, Braswell B H, Holland E A, McKeown R, Ojima D S, Painter T H, Parton W J, Townsend A R. Climatic, edaphic, and biotic controls over storage and turnover of carbon in soils. *Global Biogeochemical Cycles*, 1994, 8(3): 279-293.
- [64] Feng Z D, Wang L X, Ji Y H, Guo L L, Lee X Q, Dworkin S I. Climatic dependency of soil organic carbon isotopic composition along the S-N Transect from 34°N to 52°N in central-east Asia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2008, 257(3): 335-343.
- [65] 苏吴海. 山杏叶片水分利用效率对坡向的响应[D]. 兰州: 西北师范大学, 2022.