

## 植物碳同位素组成的环境影响因素及在水分利用效率中的应用

殷树鹏, 张成君, 郭方琴, 李晓丽, 张 云

(兰州大学 资源环境学院 环境科学系, 兰州 甘肃 730000)

**摘要:** 碳同位素组成 ( $\delta^{13}\text{C}$ ) 综合反映了植物光合作用过程中气孔的传导和  $\text{CO}_2$  的固定, 可以作为植物在环境中生理机能变化的指标, 用于研究植物生理与生态环境之间的关系。降水、温度、光照、土壤盐度、大气  $\text{CO}_2$  浓度等因素都会在不同程度上影响植物叶片气孔传导和  $\text{CO}_2$  的固定, 导致植物的  $\delta^{13}\text{C}$  发生变化。降水因素对  $\delta^{13}\text{C}$  影响最明显, 温度对  $\delta^{13}\text{C}$  产生的影响较复杂。一般情况下, 大气中  $\text{CO}_2$  通过影响植物叶片的内外压力, 使植物  $\delta^{13}\text{C}$  发生变化。植物  $\delta^{13}\text{C}$  不仅可以反映光合作用过程中对水分的利用效率, 而且与水分利用效率具有正相关性, 因此, 碳同位素技术在植物水分利用效率的研究中具有理论和现实意义。

**关键词:** 稳定碳同位素组成; 环境生态因子; 水分利用效率

**中图分类号:** P597; P597 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-7512(2008)01-0046-08

### Effect of Environmental Factors on Stable Carbon Isotopic Composition of Plants and Application in Water Use Efficiency

YIN Shu-peng, ZHANG Cheng-jun, GUO Fang-qin, LI Xiao-li, ZHANG Yun

(Department of Environmental Sciences, College of Resource and Environmental Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China)

**Abstract:** Carbon isotopic composition ( $\delta^{13}\text{C}$ ), which varies during the photosynthetic activity, can synthetically reflect both stomatal conductance and fixation of  $\text{CO}_2$ . As physiological index of species in environment,  $\delta^{13}\text{C}$  can be used to study the relationship between plant and ecological environment. The variations of carbon isotopic composition among distinct environmental factors were discussed. Furthermore, the influencing degree and mechanism were talked. Factors like precipitation, temperature, irradiance, salinity of soil,  $\text{CO}_2$  concentration in atmosphere, etc influence, in different degrees, the stomatal conductance and fixation of  $\text{CO}_2$  in plants, responding to change the  $\delta^{13}\text{C}$  value of plants. In these factors, precipitation is the most evident factor to the  $\delta^{13}\text{C}$  values, however, temperature is confound to reflect the  $\delta^{13}\text{C}$  values of plants. Atmospheric  $\text{CO}_2$  commonly influences the intercellular and ambient  $\text{CO}_2$  pressure of leaf, resulting to various  $\delta^{13}\text{C}$  values. The technique of carbon isotope used to study the water use efficiency of plants is

significant in theoretics and realities, for  $\delta(^{13}\text{C})$  values can not only reflect water use in the course of photosynthesis, but also the relationship between carbon isotopic composition and water use efficiency that is corrective.

**Key words:** stable carbon isotope composition; environmental ecology factors; water use efficiency

自 20 世纪 50 年代开始测定植物碳同位素丰度比以来,随着质谱测定技术的改进,稳定同位素分析在生态学领域取得了很大进展。20 世纪 80 年代, Farquhar 等<sup>[1]</sup>研究了碳同位素组成与水分利用效率的关系,并指出碳同位素组成偏正,对应植物的水分利用效率高。此后,越来越多的研究者投入到这方面的研究中来。国内利用碳同位素技术研究植物生理生态特征始于 20 世纪 90 年代初。

植物体中碳同位素( $^{13}\text{C}$  和  $^{12}\text{C}$ ) 丰度明显低于大气  $\text{CO}_2$  中的比例,由于植物在光合作用过程中优先吸收  $^{12}\text{C}$ ,造成碳同位素分馏。植物对碳同位素有不同的分馏作用,主要体现在两个方面:第一,具有不同光合作用的植物,其分馏方式不同,例如  $\text{C}_3$ 、 $\text{C}_4$  和 CAM 植物。第二,不同环境对植物的气孔导度和  $\text{CO}_2$  羧化过程影响不同。理论和实验研究结果表明,植物稳定碳同位素组成与水分利用效率具有高度相关性。因此,分析植物碳同位素组成评价植物水分利用效率具有理论和现实意义。

## 1 植物碳同位素组成与光合作用的关系

### 1.1 不同植物类型的碳同位素组成

根据光合作用方式的不同,陆生植物可以分为  $\text{C}_3$ 、 $\text{C}_4$  和景天酸代谢(Crassulacean Acid Metabolism, CAM)植物。三者的碳同位素组成存在较大差异。 $\text{C}_3$  植物的碳同位素组成平均值为  $-2.8\%$ ,这类植物主要包括树、灌木、寒冷地区的草; $\text{C}_4$  植物的碳同位素组成平均为  $-1.4\%$ ,主要包括热带草(禾本科,莎草科)、小部分灌木(大戟科,藜科)和苔属植物;CAM 植物的同位素值在  $\text{C}_3$  和  $\text{C}_4$  之间,平均为  $-1.5\%$ ,主要有沙漠中肉质植物、热带附生植物<sup>[2-4]</sup>。 $\text{C}_3$  植物适于生长在低温、高湿和高  $\text{CO}_2$  浓度的环境中。 $\text{C}_4$  植物生长在高温( $25\sim 35\text{ }^\circ\text{C}$ )、高光强、干燥、低  $\text{CO}_2$  浓度的热带以及亚热带地区,在高纬度(北纬  $45\sim 50\text{ }^\circ$ )、高海拔(大于  $2\ 500\text{ m}$ )或者低温(年平均气温低于  $0\text{ }^\circ\text{C}$ )很少见  $\text{C}_4$  植物的存

在<sup>[5]</sup>。CAM 植物主要生长在水分胁迫严重的沙漠中。

水生植物主要有沉水植物、挺水植物和浮游植物,其碳同位素组成的分布范围较宽,为  $-1.1\%\sim -5.0\%$ <sup>[6]</sup>。湖泊中的沉水植物主要有轮藻(Chara Vulgaris)、狐尾藻(Myriophyllum Spicatum)、眼子菜(Potamogeton Distinctus)、苦草(Vallisneria Gigantea)等,碳同位素组成偏重,为  $-1.83\%\sim -0.86\%$ ,与  $\text{C}_4$  植物碳同位素值相近<sup>[6-7]</sup>。挺水植物主要有莲(Nelumbo Nucifera)、茭笋(Zizania Caduciflora)、芦竹(Arundo Donax)、水龙(Jussiaea Repens)和慈姑(Sagittaria Trifolia)等。浮游植物主要为藻类。挺水植物和浮游植物的碳同位素组成相差不大,并且比沉水植物的碳同位素组成偏轻,为  $-2.4\%\sim -3.0\%$ <sup>[8]</sup>。

### 1.2 植物光合作用过程中碳同位素的分馏效应

$\text{C}_3$ 、 $\text{C}_4$  和 CAM 植物发生光合作用时,对  $\text{CO}_2$  的选择方式不同,导致了碳同位素分馏模式以及稳定碳同位素组成不同。研究表明,不同类型植物有不同的碳同位素分馏模式。

#### 1.2.1 $\text{C}_3$ 植物的分馏效应

Farquhar 等<sup>[1]</sup>最早提出了  $\text{C}_3$  植物的分馏模式:

$$\alpha = R_a/R_p = 1.0044(P_a - P_i) / (P_a + 1.027(P_i/P_a)) \quad (1)$$

(1)式中, $\alpha$  为碳同位素分馏系数,反映分馏的程度; $R_a$  和  $R_p$  分别为大气和植物中的碳同位素丰度; $P_a$  为植物叶片周围大气  $\text{CO}_2$  的分压(或浓度); $P_i$  为植物叶片内部的  $\text{CO}_2$  的分压(或浓度)。植物吸收大气中的  $\text{CO}_2$  时,由于叶片气孔对  $^{12}\text{CO}_2$  和  $^{13}\text{CO}_2$  的选择能力不同而形成的碳同位素分馏系数为  $1.0044$ ,进入叶肉细胞的  $\text{CO}_2$  在羧化酶的羧化作用下,形成的同位素分馏系数为  $1.027$ 。为了更简单地表示  $\text{C}_3$  植物在光合作用过程中的同位素分馏, Farquhar 等<sup>[9]</sup>提出了另一种表示  $\text{C}_3$  植物的分馏模式:

$$\Delta = a + (b - a)(P_i/P_a) = (4.4 + 22.6P_i/P_a) / 10^3 \quad (2)$$

$$\delta(^{13}\text{C}_p) = \delta(^{13}\text{C}_a) - a - (b - a)(P_i/P_a) \quad (3)$$

(2)、(3) 式中,  $\Delta$  为大气中  $\text{CO}_2$  与  $\text{C}_3$  植物之间的碳同位素分馏值;  $\delta(^{13}\text{C}_p)$  和  $\delta(^{13}\text{C}_a)$  分别为  $\text{C}_3$  植物和大气  $\text{CO}_2$  的碳同位素组成值;  $a$  为  $^{13}\text{CO}_2$  或  $^{12}\text{CO}_2$  由大气进入植物叶片内部的扩散系数(其值约为 0.44%),  $b$  指由 Rubisco 羧化酶所决定的分馏系数(约为 2.7%);  $P_i$  和  $P_a$  分别为植物叶片内外  $\text{CO}_2$  的分压力(或者浓度), 它们之间的关系为:

$$P_i = P_a - A/g \quad (4)$$

(4) 式中,  $A$  为植物对  $\text{CO}_2$  的吸收速率,  $g$  为植物叶片表面气孔的导系数。

$\text{C}_3$  植物光合作用时, 碳同位素分馏主要分两个阶段进行, 即扩散阶段和羧化阶段。扩散阶段是指外界  $\text{CO}_2$  进入植物叶肉细胞过程中发生的碳同位素分馏效应。此阶段又可分解为两个过程, 即大气  $\text{CO}_2$  通过扩散作用进入植物叶片内, 以及进入植物细胞的  $\text{CO}_2$  到达羧化酶的过程, 又称  $\text{CO}_2$  溶解过程。后者几乎不发生同位素分馏效应<sup>[9]</sup>。羧化阶段是指进入植物细胞的  $\text{CO}_2$  在羧化酶 RuBPCase 作用下形成糖类的过程。由于羧化阶段  $\text{CO}_2$  分馏程度可以近似用分馏系数  $b$  表示, 而扩散阶段的分馏程度用  $a$  表示, 显然, 羧化阶段比扩散阶段分馏程度大。同时羧化阶段与扩散阶段的反应速度明显不同, 相比之下, 前者较为缓慢。因此, 羧化作用在碳同位素分馏过程中占主导地位<sup>[10-11]</sup>。

由模式(2)知,  $\Delta$  与  $P_i/P_a$  呈正相关性。Farquhar 等<sup>[9]</sup>对不同种类植物  $\Delta$  与  $P_i/P_a$  的关系进行了研究, 结果表明,  $P_i/P_a$  为 0.3~0.85 时, 植物干物质的  $\Delta$  与  $P_i/P_a$  值呈正相关。对碱茅属和豆科植物的研究<sup>[12-13]</sup>结果同样表明,  $\Delta$  与  $P_i/P_a$  呈正相关性。由模式(3)知,  $\delta(^{13}\text{C}_p)$  与  $\delta(^{13}\text{C}_a)$  和  $P_i/P_a$  有关。Farquhar 等<sup>[10]</sup>的研究结果显示, 大气  $\text{CO}_2$  浓度在短时间内变化很小,  $\delta(^{13}\text{C}_a)$  可以看作是稳定的。根据此结果, 结合模式(3), 可以说明  $\delta(^{13}\text{C}_p)$  与  $P_i/P_a$  线性负相关。

### 1.2.2 $\text{C}_4$ 植物的分馏效应

Farquhar 等<sup>[12]</sup>提出  $\text{C}_4$  植物的碳同位素分馏模式为:

$$\Delta = a(P_a - P_i)/P_a + (b_1 + b_3\varphi) \cdot (P_i/P_a) = a + (b_1 + b_3\varphi - a)(P_i/P_a) \quad (5)$$

$$\delta_p = \delta_a - a - (b_1 + b_3\varphi - a)(P_i/P_a) \quad (6)$$

(5)、(6) 式中,  $b_1$  所决定的分馏系数由两部分组成, 即大气  $\text{CO}_2$  在叶片内的溶解和 PEP 羧化酶羧化过程, 其值为  $-0.79\% + 0.22\% = -0.57\%$ ,  $b_3$  为 Rubisco 羧化酶所决定的分馏系数(约为 2.7%)。  $\varphi$  为起初被 PEPCase 羧化, 最终到达植物维管束鞘细胞的  $\text{CO}_2$  占进入植物叶肉细胞总二氧化碳的百分比。

$\text{C}_4$  植物的光合作用途径不同于  $\text{C}_3$  植物。 $\text{C}_4$  植物进行光合作用时, 吸收的  $\text{CO}_2$  发生脱水反应, 转化为  $\text{HCO}_3^-$ , 而  $\text{HCO}_3^-$  更富集  $^{13}\text{C}$ 。在叶肉细胞的 PEPCase 羧化下生成  $\text{C}_4$  有机物,

生成的有机物被转移到维管束鞘细胞, 脱羧生成  $\text{CO}_2$ , 并再次被 Rubisco 羧化。由模式(6)可知, 由于  $\varphi$  的不确定性,  $\delta(^{13}\text{C})$  与  $P_i/P_a$  关系也不确定。Evan 等<sup>[14]</sup>研究植物的  $\delta(^{13}\text{C})$  与  $P_i/P_a$  的关系时指出, 玉米(*Zea Mays*)和苋属植物(*Amaranthus Edulis*)这 2 种  $\text{C}_4$  植物的  $\delta(^{13}\text{C})$  与  $P_i/P_a$  的线性关系受  $\varphi$  值的影响而变化。 $\varphi = 0.21$  时,  $\delta(^{13}\text{C})$  随  $P_i/P_a$  的变化较明显;  $\varphi = 0.34$  时,  $\delta(^{13}\text{C})$  随  $P_i/P_a$  变化不明显。把模式(6)中的已知参数代入公式整理可得:  $\delta(^{13}\text{C}_p) = \delta_a - 0.44\% - (-1.01\% + 2.7\%\varphi)(P_i/P_a)$ 。由理论计算可知,  $\varphi = 0.37$  时,  $\delta(^{13}\text{C}_p)$  与  $P_i/P_a$  没有任何关系。因此, 对于  $\text{C}_4$  植物, 若希望通过改变  $P_i/P_a$  而影响  $\delta(^{13}\text{C})$  时, 必须将  $\varphi$  作为一个重要因素, 只有在固定  $\varphi$ , 而且理论阈值( $\varphi = 0.37$ )上下波动较大时, 才能讨论  $\delta(^{13}\text{C}_p)$  与  $P_i/P_a$  的线性关系。

## 2 $\text{C}_3$ 、 $\text{C}_4$ 植物碳同位素组成与环境生态因子之间的关系

植物因光合作用方式不同而具有不同的碳同位素组成, 例如  $\text{C}_3$ 、 $\text{C}_4$ 、CAM 植物。不同种属的植物生长在相同的环境条件下, 其  $\delta(^{13}\text{C})$  也存在一定的差异。Button 等<sup>[15]</sup>对此进行了相关研究, 其结果显示, 这种差异性主要由遗传或代谢因素引起。虽然这种遗传或代谢因素对植物的碳同位素组成影响占主导, 但环境因素也不可忽略。许多环境因素, 例如, 降水(土壤湿度)、光照、温度、大气  $\text{CO}_2$ 、土壤盐度等也在不同程度地影响植物碳同位素值<sup>[10,16]</sup>。

## 2.1 降水因素对植物 $\delta(^{13}\text{C})$ 值的影响

降水是影响植物  $\delta(^{13}\text{C})$  的一个重要因素。Zhang 等<sup>[17]</sup>对中国西北的新疆、甘肃、内蒙古、柴达木盆地以及青藏高原 72 个地区陆生  $\text{C}_3$  植物的  $\delta(^{13}\text{C})$  进行了研究,结果表明,降水量大地区,植物碳同位素组成偏轻。为了避免不同种属的植物因遗传或者代谢因素对  $\delta(^{13}\text{C})$  的影响,Sun 等<sup>[18]</sup>对生长在南京、北京和兰州这三个地区的银杏(*Ginkgo biloba* L.)碳同位素组成进行了研究,其结果同样表明,随降水量减少, $\delta(^{13}\text{C})$  呈逐渐偏重趋势。王国安等<sup>[19-20]</sup>对中国北方的  $\text{C}_3$  草本植物的  $\delta(^{13}\text{C})$  进行了系统研究,并将  $\delta(^{13}\text{C})$  与降水量关系定量化。结果表明,即年平均降水量每增加 100 mm,  $\delta(^{13}\text{C})$  将偏负约 0.049%。虽然与 Stewart 等<sup>[21]</sup>对东澳大利亚  $\text{C}_3$  植物  $\delta(^{13}\text{C})$  与降水量的定量化有所差异(降水量每增加 100 mm,植物碳同位素值偏负 0.033%±0.007%),但  $\delta(^{13}\text{C})$  与降水量之间的负相关性的结果是一致的。

Farquhar<sup>[10]</sup>指出,降水量或土壤湿度降低时,为了减少体内水分的蒸发,植物往往关闭部分气孔,导致气孔的传导降低,造成叶片内  $\text{CO}_2$  分压( $P_i$ )降低, $P_i/P_a$  减小。有趣的是,植物在水分胁迫极为严重的条件下,其细胞内的  $\text{CO}_2$  分压由最小值逐渐增大,这种现象被称为“非气孔”现象。植物如果受“非气孔”现象的影响, $P_i/P_a$  与  $\delta(^{13}\text{C})$  之间则不再具有相关性<sup>[21-23]</sup>。

在  $\text{C}_4$  植物中,降水同样是影响碳同位素组成的一个重要因素。Tieszen 等<sup>[24]</sup>研究了 6 种  $\text{C}_4$  植物的  $\delta(^{13}\text{C})$  随季节性的变化规律。结果表明,其中 5 种  $\text{C}_4$  植物的  $\delta(^{13}\text{C})$  是在降水量最大的 7 月达到最大值,而在降水量很少的 12 月和 1 月,植物的  $\delta(^{13}\text{C})$  值最低。Wang<sup>[25]</sup>对 89 种分布在不同生境下  $\text{C}_4$  植物的  $\delta(^{13}\text{C})$  进行了研究,结果表明,随着半湿润、半干旱、干旱生境条件的变化, $\text{C}_4$  植物的  $\delta(^{13}\text{C})$  呈现略微偏负趋势。

目前虽然能够得出这样的结论,但却没有充分的理论解释。在  $\text{C}_4$  植物中, $\delta(^{13}\text{C})$  与  $P_i/P_a$  不一定呈线性相关, $\delta(^{13}\text{C})$  的变化同时取决于  $P_i/P_a$  和  $\varphi$  两个因素。在干旱环境(水分胁迫条件下)中,为了减少水分的蒸发,植物会关闭气孔, $P_i/P_a$  减小。如果是  $\text{C}_3$  植物,则稳定碳同位素组成偏正。对  $\text{C}_4$  植物而言,Wang 等<sup>[25]</sup>指出: $\delta(^{13}\text{C})$  会表现偏正或者偏负两种相对的结果。

理论计算的结果同实验结果相符, $\varphi$  小于理论阈值( $\varphi=0.37$ )时, $\delta(^{13}\text{C})$  与  $P_i/P_a$  呈线性正相关; $\varphi$  大于理论阈值( $\varphi=0.37$ )时, $\delta(^{13}\text{C})$  与  $P_i/P_a$  呈线性负相关;如果在理论阈值的附近波动,线性关系不明显。Marino 等<sup>[26]</sup>研究滨藜属  $\text{C}_4$  植物  $\delta(^{13}\text{C})$  与  $P_i/P_a$  和  $\varphi$  的关系时指出,在干旱胁迫的地区,并且  $\varphi<0.37$ ,植物为了减少水分的蒸发,会关闭气孔,造成  $\delta(^{13}\text{C})$  偏轻。相反,在降水量大的地区,并且  $\varphi<0.37$ , $P_i/P_a$  值逐渐增大,造成植物的  $\delta(^{13}\text{C})$  值逐渐偏重。无论是理论还是实验结果都证明, $\text{C}_4$  植物在  $\varphi<0.37$  时, $\delta(^{13}\text{C})$  与  $P_i/P_a$  呈线性正相关。

## 2.2 温度对植物 $\delta(^{13}\text{C})$ 的影响

从理论上讲,温度对植物  $\delta(^{13}\text{C})$  的影响主要体现在羧化酶上。Farquhar 等<sup>[27]</sup>认为,温度主要影响植物光合作用过程电子转移和羧化酶的活性,影响植物的光合作用速率和气孔的传导。 $\text{C}_3$  植物  $\delta(^{13}\text{C})$  随海拔高度增加而逐渐偏正的原因是,高海拔所对应的低温条件增强了植物的羧化酶活性。引起羧化酶活性增强又有两个可能的原因,即  $\text{O}_2$  与  $\text{CO}_2$  的分压比(或体积比)以及温度的变化,进一步说明植物  $\delta(^{13}\text{C})$  与温度呈负相关关系<sup>[28-29]</sup>。但文献<sup>[30]</sup>对树木年轮的研究结果显示,植物  $\delta(^{13}\text{C})$  与温度呈正相关关系。用树木年轮讨论碳同位素组成与温度的关系时,很难排除其它环境因子的干扰,例如降水因素。Zhang 等<sup>[17]</sup>对中国西北地区植物的  $\delta(^{13}\text{C})$  的研究结果表明,温度对  $\delta(^{13}\text{C})$  的影响不明显。

## 2.3 光照强度对 $\delta(^{13}\text{C})$ 的影响

光照强度的变化可影响植物叶片的气孔导度( $g_s$ )、叶片的向光性和叶绿素在叶内的分布、光合作用羧化酶(RuBPCase 和 PEPCase)的活性等,从而影响植物碳同位素组成。无论是阴生植物还是阳生植物,随光照的增强,气孔导通系数和光合速率几乎都呈平行变化趋势,二者随光照强度的增强而增大,在一定范围内与光照强度呈正相关,达到光的饱和点时则不再增强<sup>[31]</sup>。Hanba 等<sup>[32]</sup>对水曲柳(*Fraxinus Mandshurica*)、黑榆(*Ulmus Davidiana*)和赤杨(*Alnus Hirsuta*) 3 个种属不同高度树叶的  $\delta(^{13}\text{C})$  进行了研究,结果表明,林下树丛的叶层  $\delta(^{13}\text{C})$  为  $-2.14\% \pm 0.05\%$ ,而顶层为  $-2.05\% \pm 0.03\%$ ,并指出这种差异是由光照强度的不同而引起的。以上数据说明,植物  $\delta(^{13}\text{C})$  随光照强度

的增强而逐渐偏正,其主要原因是光照强度增加,植物叶内  $\text{CO}_2$  浓度 ( $C_i$ ) 降低,  $\delta(^{13}\text{C})$  偏正<sup>[10]</sup>。

## 2.4 大气 $\text{CO}_2$ 浓度对植物 $\delta(^{13}\text{C})$ 的影响

大气中的  $\text{CO}_2$  是植物进行光合作用的主要物质,低浓度的  $\text{CO}_2$  会限制光合作用的发生。对  $\text{C}_3$  植物而言,  $\text{CO}_2$  浓度降低,进入植物叶片细胞的二氧化碳就会减少,此时植物的羧化酶来不及对  $^{13}\text{C}$  分馏,直接合成了有机物,  $\delta(^{13}\text{C})$  会偏正;相反,大气  $\text{CO}_2$  浓度升高,  $\delta(^{13}\text{C})$  会偏负。随着大气  $\text{CO}_2$  浓度的上升,植物  $\delta(^{13}\text{C})$  逐渐偏负<sup>[33-34]</sup>。Feng 等<sup>[34]</sup> 对此进行了定量化研究,其结果显示,大气  $\text{CO}_2$  浓度每上升  $100 \mu\text{L/L}$ ,植物  $\delta(^{13}\text{C})$  负偏  $0.20\% \pm 0.01\%$ 。

Perry W 等<sup>[35]</sup> 报道,澳大利亚自进入工业革命以来,大气的  $\delta(^{13}\text{C}_a)$  随  $\text{CO}_2$  浓度的升高而逐渐偏负,尤其是 1960~2000 年,变化趋势极为明显。分析其原因可知,大气中  $\delta(^{13}\text{C}_a)$  含量相对稳定,约为  $-0.7\% \sim -0.6\%$ 。由于化石燃料的燃烧(其  $\delta(^{13}\text{C})$  相对偏负,约为  $-2.6\%$ ),造成大气贫  $\delta(^{13}\text{C})$  的  $\text{CO}_2$  气体大量排放,致使大气的  $\delta(^{13}\text{C}_a)$  偏负<sup>[36]</sup>。随着大气  $\text{CO}_2$  浓度升高,植物叶片气孔的开闭程度降低<sup>[37]</sup>,在一般情况下,气孔的部分关闭会使其传导速率下降,  $P_i$  减小,  $\delta(^{13}\text{C})$  偏正。但是,因大气  $\text{CO}_2$  浓度升高而造成的气孔部分关闭却与之截然不同。大气的  $\text{CO}_2$  浓度升高时,植物叶片内  $\text{CO}_2$  浓度 ( $C_i$ ) 会增大。为了保证光合作用的进行,要保持细胞间  $\text{CO}_2$  分压始终低于大气  $\text{CO}_2$  分压(约  $20\% \sim 30\%$ ),所以植物才通过调节气孔的开闭程度降低  $C_i$ <sup>[37]</sup>。Beerling 等<sup>[38]</sup> 的研究表明,因大气  $\text{CO}_2$  浓度升高导致植物气孔部分关闭,会伴随植物叶片气孔密度降低和叶片温度升高。温度升高,植物的光合作用能力增强,保证了  $P_i/P_a$  值的稳定性。植物叶片气孔的密度降低,同样会使  $P_i/P_a$  值保持稳定<sup>[39-40]</sup>。因此,植物  $P_i/P_a$  值与大气  $\text{CO}_2$  浓度的变化没有关系<sup>[38]</sup>。说明大气  $\text{CO}_2$  浓度升高,造成植物碳同位素组成偏轻的主要原因是  $\delta(^{13}\text{C}_a)$  偏负。

## 2.5 土壤盐分对植物 $\delta(^{13}\text{C})$ 的影响

盐分条件也是影响植物气孔导度的一个重要因素。随着土壤盐分的增加,植物叶片的气孔导度下降,引起  $\text{CO}_2$  的供应减少,  $C_i$  降低,从而影响 RuBPCase 对  $\text{CO}_2$  的固定作用和光合作用

过程中  $\text{CO}_2$  的同化速率<sup>[41-42]</sup>。文献<sup>[43-44]</sup> 对棉花、车前(Plantago Maritima L)在高盐度生境下植物  $\delta(^{13}\text{C})$  的变化情况的研究结果显示,两种植物在高盐度条件下表现出气孔导度下降,叶内  $\text{CO}_2$  浓度 ( $C_i$ ) 降低,  $\delta(^{13}\text{C})$  值偏正。但也有部分植物在盐度增大时,并不表现出植物  $C_i$  的变化。例如, Ball 等<sup>[45]</sup> 对蜡烛果树 (Aegiceras Corniculatum) 和海豆 (Avicennia Marina) 研究结果表明,盐度增大,  $C_i$  稳定,但是,羧化酶的再生能力降低,植物的光合作用能力下降,  $\delta(^{13}\text{C})$  偏正。Brugnoli 等<sup>[43]</sup> 对大豆的研究结果同样表明,盐度增大,并没有影响植物  $C_i$  的变化,而是改变植物对  $\text{CO}_2$  的同化速率,  $\delta(^{13}\text{C})$  偏正。这些研究结果的共同特点在于,土壤盐度增大,植物  $\delta(^{13}\text{C})$  相对偏正。

## 3 $\delta(^{13}\text{C})$ 在植物水分利用效率中的应用

利用  $\delta(^{13}\text{C})$  反映植物水分利用效率 (WUE) 的动态,已成为生态生理学家和农学家所关注的焦点之一。Farquhar 等<sup>[1]</sup> 首先研究了小麦的水分利用效率与  $\delta(^{13}\text{C})$  关系。随后,国内外许多学者对多种农作物的水分利用效率进行了研究。目前,农作物水分利用效率的研究仍然是一个热门的课题。

Farquhar 等<sup>[9]</sup> 提出,水分利用效率高的  $\text{C}_3$  植物,其  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  值相对较高,即 WUE 与  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  呈线性正相关。Farquhar 等<sup>[37]</sup> 在前人工作的基础上,推导出  $\text{C}_3$  植物  $\delta(^{13}\text{C})$  与 WUE 的关系:

$$\text{WUE} = A/E = (P_a - P_i) / 1.6\Delta W \quad (8)$$

$$\text{WUE} = P_a [1 - (\delta^{13}\text{C}_a - \delta^{13}\text{C}_p - a) / (b - a)] / 1.6\Delta W \quad (9)$$

(8)、(9) 式中, WUE 即植物的水分利用效率,表示单位水量通过叶片蒸腾散失时光合作用所形成的有机物量;  $A = [g \times (P_a - P_i) / 1.6]$ , 为光合效率;  $E = (g \times \Delta W)$ , 为蒸腾效率;  $\Delta W$  为叶内外水气压之差。为了更简单地表达植物  $\delta(^{13}\text{C})$  与 WUE 的关系, Condon 等<sup>[46-47]</sup> 提出的水分利用效率模式为:

$$W_T = A/T = [g_c(C_a - C_i)] / [g_w(W_i - W_a)] \quad (10)$$

$$W_T \approx 0.6C_a(1 - C_i/C_a) / (W_i - W_a) \quad (11)$$

(10)、(11) 式中,  $A$  和  $T$  分别同(8)、(9) 式中的  $A$  和  $E$ ;  $g_c$  和  $g_w$  分别表示植物叶片气孔对  $\text{CO}_2$  和  $\text{H}_2\text{O}$  的传导系数;  $W_i$  和  $W_a$  分别表示植

物叶片内外水蒸汽。显然,在大气  $\text{CO}_2$  浓度稳定的条件下,植物的水分利用效率与  $C_i/C_a$  和  $(W_i - W_a)$  有关<sup>[47]</sup>。如果  $C_i/C_a$  由 0.7 降到 0.6,植物的水分利用效率( $W_T$ )则增大 33%。有两个因素可以影响  $C_i/C_a$  值的变化,即气孔的传导和光合效率,两个因素中的一个因素发生了变化, $C_i/C_a$  的值就会改变,最终影响植物的水分利用效率。因此,气孔关闭(气孔传导降低)、 $A$  值增大、 $C_i$  值降低,都会提高植物的水分利用效率。这正好同植物的稳定碳同位素组成具有相同的影响因素。为此,可以通过测定植物的稳定碳同位素组成,推断植物水分利用效率<sup>[10]</sup>。理论上,由公式(9)可知, WUE 与  $\delta(^{13}\text{C}_p)$  呈正相关。实验中也有许多数据说明两者具有很好的正相关关系。例如,文献<sup>[48-51]</sup>对小麦(*T. Aestivum*)、花生(*A. Rachis Hypogaea*)和红豆(*Vigna Unguiculata*)碳同位素值与水分利用效率的关系进行了研究,结果表明,水分利用效率高的植物,其对应的碳同位素值相对较重。但是,有的报道却呈负相关,甚至没有相关性,例如,Delucia 等<sup>[52]</sup>关于大麦的一项研究表明, $\delta(^{13}\text{C})$ 与 WUE 负相关。Saranga 等<sup>[53]</sup>对沙漠植物的抗旱性与 WUE 的研究表明, $\delta(^{13}\text{C})$ 与 WUE 无相关性。进一步研究结果显示,在水分胁迫严重的条件下才会出现  $\delta(^{13}\text{C})$ 与 WUE 呈负相关的现象。Zhao 等<sup>[54]</sup>对 12 种黑杨(*Populus Deltoids*)繁殖体进行研究的结果也表明,水分胁迫导致的植物稳定碳同位素组成与 WUE 间的关系不明显,或者呈负相关。

#### 4 结 论

植物稳定碳同位素组成主要是受植物新陈代谢的影响,但环境生态因子的影响也不可忽略。植物在生长过程中,影响其稳定碳同位素组成的环境生态因子有:降水(水分胁迫、土壤湿度)、温度、 $\text{CO}_2$  浓度、光照条件、土壤盐分等。其中,降水(水分胁迫、土壤湿度)、温度、光照条件和土壤盐分是通过改变叶片气孔导度(开闭大小),而改变  $P_i/P_a$ ,影响植物的  $\delta(^{13}\text{C})$ ;降水因素影响最明显;温度的变化对  $\delta(^{13}\text{C})$  的影响复杂;大气  $\text{CO}_2$  浓度改变,虽然也影响植物叶片的气孔导度(开闭大小),但没有改变植物叶片的  $P_i/P_a$ ,主要通过改变大气  $\delta(^{13}\text{C}_a)$ ,进而影响植物的  $\delta(^{13}\text{C})$ 。植物碳同位素组成与其水分利用

效率呈正相关性,通过测定植物的稳定碳同位素组成,可以反映植物水分利用效率的高低。反常的结果仅限于植物在水分胁迫严重的情况。

#### 参考文献:

- [1] FARQUHAR GD, RICHARDS RA. Isotopic Composition of Plant Carbon Correlates With Water-use Efficiency of Wheat Genotypes [J]. Aust J Plant Physiol, 1984, 11: 539-552.
- [2] DAVIDSON GR. The Stable Isotope Composition and Measurement of Carbon in Soil  $\text{CO}_2$  [J]. Geochim Cosmochim Acta, 1995, 59: 2 485-2 489.
- [3] BIRD MI, CHIVAS AR, HEAD JA. Latitudinal Gradient in Carbon Turnover Times in Forest Soils [J]. Nature, 1996, 381: 143-146.
- [4] SMITH BN, EPSTEIN S. Two Categories of  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  Ratios for High Plants [J]. Plant Physiol, 1971, 47: 380-384.
- [5] 王国安. 稳定碳同位素在第四纪古环境研究中的应用 [J]. 第四纪研究, 2003, 23(5): 471-484.
- [6] 林清, 王绍令. 沉水植物稳定碳同位素组成及影响因素分析 [J]. 生态学报, 2001, 21(5): 806-809.
- [7] 张成君, 陈发虎, 尚华明, 等. 中国西北干旱区湖泊沉积物中有机质碳同位素组成的环境意义——以民勤盆地三角城古湖泊为例 [J]. 第四纪研究, 2004, 24(1): 88-94.
- [8] 黄亮, 吴莹, 张经, 等. 长江中游若干湖泊水生植物体内 C、N、P 及  $\delta(^{13}\text{C})$  分布 [J]. 地球学报, 2003, 24(6): 515-518.
- [9] FARQUHAR GD, O'LEARY MH, BERRY JA. On the Relationship Between Carbon Dioxide Discrimination and the Intercellular Carbon Dioxide Concentration in Leaves [J]. Aust J Plant Physiol, 1982, 9: 121-137.
- [10] FARQUHAR GD, EHLERINGER JR, HUBICK KT. Carbon Isotope Discrimination and Photosynthesis [J]. J Ann Rev Plant Physiol, 1989, 40: 503-537.
- [11] O'LEARY MH. Carbon Isotope in Photosynthesis [J]. Bioscience, 1988, 38(5): 328-336.
- [12] SEEMANN JR, CRITCHLEY C. Effects of Salt Stress on the Growth, Ion Content, Stomatal Behaviour and Photosynthetic Capacity of a Salt Sensitive Species, *Phaseolus Vulgaris* L [J]. Planta, 1985, 164: 151-162.
- [13] GUY RD, REID DM, KROUSE HR. Factors Affecting  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  Ratios of Inland Halophytes; I

- Controlled Studies on Growth and Isotope Composition of *Puccinellia Nuttalliana* [J]. *Can J Bot*, 1986, 64:2 693-2 699.
- [14] EVAN JR, SHARKEY ET, BERRY JA, et al. Carbon Isotope Discrimination Measured Concurrently With Gas Exchange to Investigate CO<sub>2</sub> Diffusion in Leaves of Higher Plants[J]. *Aust J Plant Physiol*, 1986, 13: 281-292.
- [15] BUTTON TW, SHIN-ICHI Yamsaki. Stable Carbon Isotope Ratios of Soil Organic Matter and Their Use As indicators of Vegetation and Climate Change [M]. New York: Marcel Dekker Inc, 1996: 47-82.
- [16] OSORIO J, PEREIRA JS. Genotypic Differences in Water Use Efficiency and <sup>13</sup>C Discrimination in *Eucalyptus Globules*[J]. *Tree Physiol*, 1994, 14: 871-882.
- [17] ZHANG Chenjun, CHEN Fahu, JIN Ming. Study on Modern Plant C-13 in Western China and Its Significance[J]. *Chinese Journal of Geochemistry*, 2003, 22(2):97-106.
- [18] SUN BN, DILCHER DL, BEERLING DJ, et al. Variation in *Ginkgo Biloba* L Leaf Characters Across a Climatic Gradient in China[J]. *PNAS*, 2003, 100(12):7 141-7 146.
- [19] 王国安, 韩家懋. 中国西北 C<sub>3</sub> 植物的碳同位素组成与年降水量关系初探[J]. *地质科学*, 2001, 36(4):494-499.
- [20] 王国安, 韩家懋. 中国北方黄土区 C<sub>3</sub> 草本植物碳同位素组成研究[J]. *中国科学: D 辑*, 2003, 33(6): 550-556.
- [21] STEWART GR, TURNBULL MH. <sup>13</sup>C Natural Abundance in Plant Communities Along a Rainfall Gradient: A Biological Integrator of Water Availability[J]. *J Plant Physiol*, 1995, 22:51-55.
- [22] MAJUMDAR S, GHOSH S, GLICK BR, et al. Activities of Chlorophyllase, Phosphoenolpyruvate Carboxylase and Ribulose-1, 5-Bisphosphate Carboxylase in the Primary Leaves of Soybean During Senescence and Drought[J]. *Plant Physiol*, 1991, 81: 473-480.
- [23] BRODRIBB T. Dynamics of Changing Intercellular CO<sub>2</sub> Concentration (C<sub>i</sub>) During Drought and Determination of Minimum Functional C<sub>i</sub> [J]. *Plant Physiol*, 1996, 111:179-185.
- [24] TIESZEN LL, BOUTTON TW. Stable Carbon Isotope in Terrestrial Ecological Research, in *Stable Isotope in Ecological Research*[C]// Rundel PW, Ehleringer JR, Nagy KA eds. Berlin: Springer-Verlag, 1989:167-195.
- [25] WANG Guoan, HAN Jiamao, ZHOU Liping, et al. Carbon Osetope Ratios of C<sub>4</sub> Plants in Loess Areas of North China[J]. *Science in China*, 2006, 49(1):97-102.
- [26] MARINO BD, MCELROY MB, SALAWITCH RJ, et al. Glacial-to-interglacial Variations in the Carbon Isotopic Composition of Atmospheric CO<sub>2</sub> [J]. *Nature*, 1992, 357(11):461-465.
- [27] FARQUHAR GD, WONG SC. An Empirical Model of Stomatal Conductance[J]. *Aust J Plant Physiol*, 1984, 11:191-220.
- [28] Körner C, FARQUHAR GD, WONG SC. Carbon Isotope Discrimination by Plants Follows Latitudinal and Altitudinal Trends [J]. *Oecologia*, 1991, 88:30-40.
- [29] MORECOFT MD, WOODWARD FI. Experiments on the Causes of Altitudinal Differences in the Leaf Nutrient Contents, Size and δ(<sup>13</sup>C) of *Alchemilla* Alpine [J]. *New Phytol*, 1996, 134: 471-479.
- [30] FRANCEY RJ, FARQUHAR GD. An Explanation of <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C Variation in Tree Rings [J]. *Nature*, 1982, 297:28-31.
- [31] FARQUHAR GD, van CAEMMERER S, BERRY JA. A Biochemical Model of Photosynthetic CO<sub>2</sub> Assimilation in Leaves of C<sub>3</sub> Species [J]. *Planta*, 1980, 149:78-90.
- [32] HANBA YT, SHIGETA Mori, LEI TT, et al. Variations in Leaf δ(<sup>13</sup>C) Along a Vertical Profile of Irradiance in a Temperate Japanese Forest [J]. *Oecologia*, 1997, 110:253-261.
- [33] Van de WATER PK, LEAVITT SW, BETANCOURT JL. Trends in Stomatal Density and <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C Ratios of *Pinus Flexilis* Needles During the Last Glacial-interglacial Cycle [J]. *Science*, 1994, 264:239-243.
- [34] FENG X, EPSTEIN S. Carbon Isotopes of Trees From Arid Environments and Implications for Reconstructing Atmospheric CO<sub>2</sub> Concentration [J]. *Geochim Cosmochim Acta*, 1995, 59:2 599-2 608.
- [35] SWANBOROUGH PW, BYRON B. δ(<sup>13</sup>C) and Water-use Efficiency in Australian Grass-trees and South African Conifers Over the Last Century [J]. *Oecologia*, 2003, 136:205-212.
- [36] 蒋高明, 黄银晓, 万国江, 等. 树木年轮 δ(<sup>13</sup>C) 值及其对我国北方大气 CO<sub>2</sub> 浓度变化的指示意义 [J].

植物生态学报,1997,21(2):155-160.

- [37] FARQUHAR GD, SHARKEY TD. Stomatal Conductance and Photosynthesis[J]. Annual Review of Plant Physiology Annu Rev Plant Physiol, 1982, 33: 317-345.
- [38] BEERLING DJ. Ecophysiological Responses of Woody Plants to Past CO<sub>2</sub> Concentrations [J]. Tree Physiology, 1996, 16:389-396.
- [39] AMTHOR JS. Terrestrial Higher-plant Response to Increasing Atmospheric [CO<sub>2</sub>] in Relation to the Global Carbon Cycle[J]. Global Change Biology, 1995, 1:243-274.
- [40] NAN CRYSTAL Arens, JAHREN AH, RONALD Amundson. Can C<sub>3</sub> Plants Faithfully Record the Carbon Isotopic Composition of Atmospheric Carbon Dioxide? [J]. Paleobiology, 2000, 26 (1):137-164.
- [41] SEEMANN JR, CRITCHLEY C. Effects of Salt Stress on the Growth, Ion Content, Stomatal Behaviour and Photosynthetic Capacity of a Salt Sensitive Species, Phaseolus Vulgaris L[J]. Planta, 1985, 164:151-162.
- [42] GUY RD, REID DM, KROUSE HR. Factors Affecting <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C Ratios of Inland Halophytes: I Controlled Studies on Growth and Isotope Composition of Puccinellia Nuttalliana [J]. Can J Bot, 1986,64:2 693-2 699.
- [43] ENRICO Brugnoli, Marco Lauteri. Effects of Salinity on Stomatal Conductance, Photosynthetic Capacity, and Carbon Isotope Discrimination of Salt-Tolerant (*Gossypium hirsutum* L.) and Salt-Sensitive (*Phaseolus vulgaris* L.) C<sub>3</sub> Non-Halophytes[J]. Plant Physiol, 1991, 95:628-635.
- [44] FLANAGAN LB, JEFFERIES RL. Stomatal Limitation of Photosynthesis and Reduced Growth of the Halophyte, *Plantago Maritima* L, at High Salinity Plant [J]. Cell Environ, 1988, 11 (4): 239-245.
- [45] BALL MC, FARQUHAR GD. Photosynthetic and Stomatal Response of Two Mangrove Species, *Aegiceras Corniculatum* and *Avicennia Marina* to Long Term Salinity and Humidity Conditions[J]. Plant Physiol, 1984, 74:1-6.
- [46] CONDON AG, RICHARDS RA, REBETZKE G J, et al. Improving Intrinsic Water-Use Efficiency and Crop Yield[J]. Crop Sci, 2002, 42:122-131.
- [47] CONDON AG, R RA, R GJ, et al. Breeding for High Water-use Efficiency[J]. Journal of Experimental Botany, 2004, 407(55): 2 447-2 460.
- [48] MALSE J, FARQUHAR GD. Effects of Soil Strength on the Relation of Water-use Efficiency and Growth to Carbon Isotope Discrimination in Wheat Seedlings[J]. Plant Physiol, 1988, 86:32-38.
- [49] HUBICK KT, FARQUHAR GD, SHORTER R. Correlation Between Water-use Efficiency and Carbon Isotope Discrimination in Diverse Peanut (*Arachis*) Germplasm[J]. Aust J Plant Physiol, 1986, 13: 803-816.
- [50] WRIGHT GC, NAGESWARA RAO RC, FARQUHAR GD. Water-use Efficiency and Carbon Isotope Discrimination Inpeanut Under Water Deficit Conditions[J]. Crop Sci, 1994, 34:92-97.
- [51] ISMAIL AM, HALL AE, BRAY EA. Drought and Pot Size Effects on Transpiration Efficiency and Carbon Isotope Discrimination of Cowpea Accessions and Hybrids [J]. Aust J Plant Physiol, 1994, 21:23-35.
- [52] DELUCIA EH, SCH LESINGER WH. Resource Fuse Efficiency and Drought to Lerance in Adjacent Great Basin and Sierran Plants[J]. Ecology, 2001, 72 (1): 51-58.
- [53] SARANGA Y, LASH IF, PATERSON AH, et al. Carbon Isotope Ratio in Cotton Varies With Growth Stage and Plant Organ[J]. Plant Science, 1999, 142 (1): 47-56.
- [54] ZHAO Fengjun, GAO Rongfu, SHEN Yingbai, et al. Foliar Carbon Isotope Composition ( $\delta^{13}\text{C}$ ) and Water Use Efficiency of Different *Populus Deltoids* Clones Under Water Stress[J]. Front For China, 2006, (1): 89-94.