

# 生长光强对亚热带自然林两种木本植物稳定碳同位素比、 细胞间 CO<sub>2</sub> 浓度和水分利用效率的影响

林植芳 林桂珠 孔国辉

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

张鸿彬

(中国科学院地球物理研究所, 广州 510640)

**摘要** 生长于 100%、40% 和 16% 自然光下的荷木和黧蒴幼苗叶片稳定碳同位素比 ( $\delta^{13}\text{C}$ , ‰), 细胞间 CO<sub>2</sub> 浓度 (C<sub>i</sub>) 和水分利用效率 (WUE) 有一定的差别。16% 和 40% 弱光下,  $\delta^{13}\text{C}$  的负值增加 -0.54‰ 到 -0.89‰, C<sub>i</sub> 增大 8.1-13.2  $\mu\text{l L}^{-1}$ , WUE 则下降 6-24%。结果表明, 叶片的水分和气体交换特性受生长光强的调节, 叶片的  $\delta^{13}\text{C}$  值可反映其生长过程中受光的强弱状况。

**关键词** 生长光强; 碳同位素比; 细胞间 CO<sub>2</sub> 浓度; 水分利用效率; 荷木; 黧蒴

## EFFECT OF GROWTH IRRADIANCE ON STABLE CARBON ISOTOPE RATIO, INTERCELLULAR CO<sub>2</sub> CONCENTRATION AND WATER-USE EFFICIENCY OF TWO WOODY PLANT IN SUBTROPICAL NATURAL FOREST

Lin Zhifang Lin Guizhu Kong Guohui

(South China Institute of Botany, Academia Sinica, Guangzhou 510650)

Zhang Hongbin

(Institute of Geophysics, Academia Sinica, Guangzhou 510640)

**Abstract** Pot seedlings of *Schima superba* and *Castanopsis fissa* were grown under 100%, 40% and 16% of natural light. The light intensity was controlled by using black sieve-cloth. Leaf samples were collected in March, June and September after treatments for one and more than one year. Stable carbon isotope ratio ( $\delta^{13}\text{C}$  value) was determined by a ratio mass-spectrometer, then the intercellular CO<sub>2</sub> concentration (C<sub>i</sub>) and water-use efficiency (WUE) were calculated from the  $\delta^{13}\text{C}$  values.

The decrease of growth irradiance resulted in the rise of both C<sub>i</sub> and negative value of  $\delta^{13}\text{C}$  (‰), and the reduction of WUE. Under 40% and 16% of irradiance, the  $\delta^{13}\text{C}$  value of *Schima su-*

*perba* leaves increased  $-0.76\text{‰}$  and  $-0.89\text{‰}$ , while that in *Castanopsis fissa* leaves increased  $-0.54\text{‰}$  and  $-0.66\text{‰}$ , respectively. The calculated  $C_i$  went up by  $11-13\mu\text{L L}^{-1}$  in *Schima superba* and by  $8-10\mu\text{L L}^{-1}$  in *Castanopsis fissa* under low irradiance. Water-use efficiency of seedlings in 100% natural irradiance was about  $4\mu\text{mol CO}_2 \text{mmol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$ , but it was reduced by 6—12% (in 40% light) or 8—24% (in 16% light). It is concluded that more  $^{12}\text{C}$  and less  $^{13}\text{C}$  were fixed during photosynthesis of these two woody species under low irradiance. The properties of exchange in water and  $\text{CO}_2$  were regulated by growth irradiance, and the  $\delta^{13}\text{C}$  value might reflect the incident light status of leaves in the life duration.

**Key words** Growth irradiance; Carbon isotope ratio; Intercellular  $\text{CO}_2$  concentration; Water-use efficiency; *Schima superba* and *Castanopsis fissa*

光对植物的形态建成和生理功能有显著的影响。在群落结构甚为复杂的亚热带自然林中,随着冠层垂直剖面光强的降低,叶片的形态特征、光合速率、矿质元素和水分含量皆发生相应的变化<sup>(1,2)</sup>。处于群落顶层的优势乔木树种,从幼苗到大树的生长发育过程中,也经历了生态微环境中由弱光到强光的变化。因此,了解这些优势树种在不同生长光强下的生理生态特性变化,将有助于阐明其对光环境变化的适应,并可为人工育苗加速森林树种的生长发育与更新提供依据。

稳定碳同位素比 ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$ ) 分析是评估  $C_3$  植物叶片中细胞间平均  $\text{CO}_2$  浓度 ( $C_i$ ) 的有效方法,而  $C_i$  与水分利用效率 (WUE) 之间有一定的数量关系,因此,利用  $C_i$  或  $C_i/\text{Ca}$  及叶片与空气之间水蒸汽压梯度 ( $\Delta W$ ) 即可计算植物的水分利用效率<sup>(3)</sup>。近年来,稳定碳素比已被广泛用于检测植物的水分利用效率的研究上,对一些农作物,如花生、棉花、小麦、大麦、番茄的不同品种的  $\delta^{13}\text{C}$  值或  $\Delta$  值 (植物样品的  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  与空气  $\text{CO}_2$  的  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  间的差别,代表由于气孔扩散阻力和 RuBPCase 羧化作用对  $^{13}\text{C}$  的一定的排斥作用) 及水分利用效率的分析<sup>(3-8)</sup>, 被视为选育良种的可靠指标之一。

我们曾报告亚热带森林中几种木本植物不同冠层高度叶片的稳定性碳同位素比 ( $\delta^{13}\text{C}$  值) 的差别,提出  $\delta^{13}\text{C}$  值可能作为叶片光合作用活跃期的平均光辐射状况的指标,  $\delta^{13}\text{C}$  的负值较低,反映叶片在生长期中受到较多的光辐射<sup>(9)</sup>。为了进一步证实这一观点的正确性,并研究亚热带自然林优势建群种的光生理生态特性,本文分析了人为控制不同生长光强下二种木本植物幼苗叶片的  $\delta^{13}\text{C}$ , 并推算了  $C_i$ ,  $C_i/\text{Ca}$  和 WUE 的变化。

## 1 材料和方法

荷木 (*Schima superba*) 和黧蒴 (*Castanopsis fissa*) 幼苗采自广东省鼎湖山自然保护区的常绿季风阔叶林林下。此两种植物为该阔叶林的重要建群树种。幼苗盆栽,设三种光强处理: 100% 自然光, 40% 和 16% 自然光。遮光处理由不同孔径与层数的黑色聚酯网布大棚控制。1992 年春季开始光照试验, 1993 年 3 月、6 月、9 月分别采样分析。水肥条件按常规管理, 光强以 Li—Cor 190 量子计和 Li—Cor 1600 稳态气孔计的光量子探头测定。生长旺盛的 8 月份中, 三种处理在白天的平均叶面入射光强分别为  $823$ 、 $330$  和  $138\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。每个光处理共有 25 盆苗。

取植株顶端下数第4—5位成熟叶片, 80℃烘干, 研磨过60目筛, 供 $\delta^{13}\text{C}$ 值分析用。参照 Tieszen 等的方法<sup>[10]</sup>, 将叶片粉末于密封条件下高温(800℃)氧化, 收集释出之 CO<sub>2</sub>, 经液 N<sub>2</sub> 和减压等除去 O<sub>2</sub> 和 H<sub>2</sub>O, 纯化的 CO<sub>2</sub> 用 MAT-251 质谱计测定其中的<sup>13</sup>C 与<sup>12</sup>C 的比率, 以 PDB 化石的碳同位素比为标准, 按下列公式计算 $\delta^{13}\text{C}$ 值<sup>[10]</sup>, Ci 和 WUE<sup>[3,11]</sup>

$$\delta^{13}\text{C} (-\text{‰}) = [(R \text{ 样} - R \text{ 标}) / R \text{ 标}] \times 1000 \quad (1)$$

$$-22.6 \text{ Ci}/\text{Ca} = \delta^{13}\text{C} \text{ 叶} + 12.1 \quad (2)$$

$$\text{WUE} = (\text{Ca} - \text{Ci}) / 1.6 \Delta W \quad (3)$$

式中: R 为<sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C 的绝对值之比, Ca 为外界 CO<sub>2</sub> 浓度,  $\Delta W$  为叶片与空气的水蒸汽压浓度梯度。 $\Delta W = V(1 - \text{RH})$ , V 是所给温度的饱和蒸汽压, RH 是相对湿度, 1.6 为水蒸汽扩散比 CO<sub>2</sub> 扩散高 1.6 倍

## 2 结果与讨论

### 2.1 生长光强对叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响

不同植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值主要取决于其光合作用途径的差别。C<sub>3</sub>植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值也受到环境因子的影响而有些变动<sup>[12]</sup>。光强对 C<sub>3</sub>植物, 尤其是木本植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响仍知之不多。从表 1 可见, 生长在不同光强下的亚热带自然林植物荷木和黧蒴幼苗叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值呈现一定的规律性变化。不论在春季(3月)、夏季(6月)或秋季(9月)取样测定, 100%自然光下生长的叶片有最低的 $\delta^{13}\text{C}$ 负值, 随光强降低,  $\delta^{13}\text{C}$ 负值增大。将二次(荷木)或三次(黧蒴)不同时间采样的测定值平均, 计算低光下 $\delta^{13}\text{C}$ 值的变化, 则在 40%和 16%光下生长的荷木叶片的 $\delta^{13}\text{C}$  (-‰) 分别增加-0.76‰和-0.89‰, 黧蒴的 $\delta^{13}\text{C}$ 负值相应增加-0.54‰和-0.66‰。若按光强每下降 10%计算 $\delta^{13}\text{C}$ 负值的增大速率, 则荷木为 0.105%—0.126%/10%光, 黧蒴为 0.08—0.09%/10%光, 弱光下荷木叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的下降速率比黧蒴快些。结果表明, 与自然光下生长相比, 阴蔽条件下的荷木和黧蒴幼苗光合作用过程同化了空气中较多的<sup>12</sup>C 和较少的<sup>13</sup>C。这与我们前文<sup>[9]</sup>中荷木等几个树种在不同阴蔽度群落冠层的叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 负值顺序为密闭型>中间型>开放型的趋势一致。

表 1 生长光强对叶片碳同位素比值(‰)的影响

Table 1 Effect of growth irradiance on carbon isotope ratio of leaves (‰)

种类 Species	采样日期 (月/日) Sampling date (M/D)	相对光强 Relative irradiance		
		100%	40%	16%
荷木 <i>Schima superba</i>	3/22	-26.41	-27.42	-27.65
	9/9	-28.19	-28.69	-28.73
	平均 Average	-27.3	-28.06	-28.19
黧蒴 <i>Castanopsis fissa</i>	3/22	-28.99	-29.37	-29.59
	6/1	-28.47	-28.86	-28.69
	9/9	-27.97	-28.82	-29.13
	平均 Average	-28.48	-29.02	-29.14

### 2.2 生长光强对叶片 Ci 和 Ci/Ca 的影响

从公式 2 和表 1 的 $\delta^{13}\text{C}$ 数值及试验区的 Ca (340 $\mu\text{l L}^{-1}$ ) 计算 Ci 及 Ci/Ca。结果如表 2 所示。

荷木和黛蕨的  $C_i/C_a$  及  $C_i$  在弱光下增大, 生长于 40% 和 16% 光下的叶片中  $C_i$  比自然光下的叶片平均高 11.2—13.2  $\mu\text{l L}^{-1}$  (荷木) 和 8.1—9.9  $\mu\text{l L}^{-1}$  (黛蕨)。通常, 典型的木本  $C_3$  植物的  $C_i/C_a$  约为 0.6—0.7 左右<sup>[5]</sup>,  $C_i$  为 220—260  $\mu\text{l L}^{-1}$  之间。三种光强下的两种木本植物的  $C_i/C_a$  在 0.365 到 0.774 之间, 弱光使叶片的  $C_i/C_a$  增大 0.033—0.039 (荷木) 和 0.024—0.029 (黛蕨)。 $C_i$  的大小与光合速率, 气孔对  $\text{CO}_2$  的导度和  $C_a$  有关,  $C_i = C_a - P_n/g$ <sup>[13]</sup>。在  $C_a$  相对恒定时, 叶片的  $C_i$  增高是  $P_n/g$  下降的结果。光调节光合作用速率和气孔开闭, 荷木叶片的  $\text{CO}_2$  交换随入射于叶片的光量子通量增高而增大<sup>[14]</sup>, 弱光下生长的荷木和黛蕨  $C_i$  的增大可能是  $P_n/g$  下降, 且主要是光合能力下降导致  $P_n$  降低之故。这在无气孔限制条件下以氧电极测定不同光强下光合放氧速率的结果中已得到证实 (另文报道)。

Farquhar 等<sup>[11]</sup> 提出  $\delta^{13}\text{C}$  值和  $C_i$  之间有一定的数量关系,  $\delta^{13}\text{C}$  值是  $C_3$  植物白天时  $C_i$  大小的可靠指标。我们利用 Farquhar 等的理论, 从叶片  $\delta^{13}\text{C}$  值的测定证明  $C_i$  可受植物生长环境光强的调节。叶片中  $\delta^{13}\text{C}$  值检测的是其中的有机碳化合物中  $^{13}\text{C}$  和  $^{12}\text{C}$  的配比, 这种配比是光合羧化反应和气孔行为对  $^{13}\text{C}$  的识别力或排斥程度的差异引起的。与从瞬间直接作  $P_n$  和  $g$  测定而计算  $C_i$  或  $C_i/C_a$  的方法不同, 稳定碳同位素比法所得的结果反映植物对环境因子长期适应的综合表现, 因而在评估叶片生理状况上有其特有的优点, 可以较全面反映环境因子长期作用下的实际效应。

表 2 生长光强对叶片  $C_i$  和  $C_i/C_a$  的影响

Table 2 Effect of growth irradiance on intercellular  $\text{CO}_2$  concentration and ratio of  $C_i/C_a$  in leaves

种类 Species	采样时间 (月/日) Sampling date (M/D)	相对光强 Relative irradiance					
		100%		40%		16%	
		$C_i$	$C_i/C_a$	$C_i$	$C_i/C_a$	$C_i$	$C_i/C_a$
荷木	3/22	215.8	0.635	230.5	0.678	233.9	0.688
<i>Schinus molle</i>	9/9	242.1	0.712	249.6	0.734	250.2	0.736
	平均 Average	228.9	0.673	240.1	0.706	242.1	0.712
黛蕨	3/22	254.1	0.747	259.8	0.764	263.1	0.774
<i>Castanopsis fissa</i>	6/1	246.3	0.724	252.1	0.741	249.6	0.734
	9/9	238.8	0.702	251.5	0.739	256.2	0.752
	平均 Average	246.4	0.724	254.5	0.748	256.3	0.753

$C_i - \mu\text{l L}^{-1}$

### 2.3 生长光强对光合作用水分利用效率的影响

过去常用两种方法研究植物的水分利用效率, 一是短期测定光合速率 (A) 和蒸腾速率 (E), 以  $A/E$  ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ ) 表示水分利用效率。另一种方法是测定植物在较长期生长过程中形成的干物量和耗水量, 以  $g \text{ DW kg}^{-1} \text{H}_2\text{O}$  表示水分利用效率。然而, 这两种方法都有一定的局限性。Martin 和 Thorstenson 认为, 用轻便的手提式装置测定光合速率和蒸腾速率的方法得到的 WUE 只代表某特定时间内植物部分叶片的行为<sup>[7]</sup>。Wright 等<sup>[8]</sup> 则指出, 在大田试验中从季节用水和生物量计算 WUE 仍有一定的难度和误差, 而且人们对短期所得的结果 (第一种方法) 与长期整体测定结果 (第二种方法) 之间的关系尚未完全确定, 因此, 需要一种新的, 可靠的评价 WUE 的方法。由于叶片的  $\delta^{13}\text{C}$  值与 WUE 有强相关性<sup>[3]</sup>, 目前已在农作物不同品种的 WUE 比较上受到高度重视。孙谷畴等曾比较鼎湖山人工松林中的马尾松、荷

木、九节等成年植株实测的水分利用效率(A/E)与由 $\delta^{13}\text{C}$ 值计算的WUE之间的关系,发现两者的相关性达到 $\gamma^2=0.9^{(15)}$ 。据此本文利用叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值来评价长期的人工控制光强对荷木和黛蕨的WUE的影响。

图1可见,荷木幼苗在3月(23°C, RH 38.1%,  $\Delta W-17.7$  mbar)和9月(31.9°C, RH 64.4%,  $\Delta W-16.8$  mbar) WUE的变幅在 $3.32-4.39\mu\text{mol CO}_2 \text{mmol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$ 之间。100%光强下的WUE在3月和9月皆较高,光强下降则WUE也降低。16%光下的WUE只为自然光下的74—88%。三种光强相比,40%光与100%光下的WUE的差别比40%与16%光之间WUE的差别大。图1还看出,荷木在3月份的WUE比9月的高。黛蕨的WUE在3月和9月的变幅为 $2.72-3.76\mu\text{mol CO}_2 \text{mmol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$ 之间(图2),与荷木不同的是其在9月的WUE比3月高。而且,在生长旺盛,高温高湿的6月(31.8°C, RH76.8%,  $\Delta W-10.9$  mbar),黛蕨的WUE明显增大到 $5.04-5.37\mu\text{mol CO}_2 \text{mmol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$ 。除个别数据外,三个季节代表月份的WUE以100%光下最大,16%光下最小。这些结果显示WUE受到生长光强的调节,自然光下两种植物的较高水分利用效率与其在群落中作为冠层顶部树种的特性相应。荷木的最大净光合率、光补偿点和光饱和点比黛蕨高,无论在100%, 40%和16%光强及无气孔开闭限制条件下的光合速率,或连体条件下的光合速率均高于黛蕨(待发表资料)。本文中荷木的平均 $\delta^{13}\text{C}$ 值和相对湿度较低的3月时WUE比黛蕨高,表明荷木对光强和水分状况的适应更强。从本文的结果还可看到,除光环境的影响之外WUE与植物在不同季节时的水分亏缺程度有关。因此,利用 $\delta^{13}\text{C}$ 值估测自然条件下植物的WUE时必需在不同时期采样分析,以获得较为准确的结果。

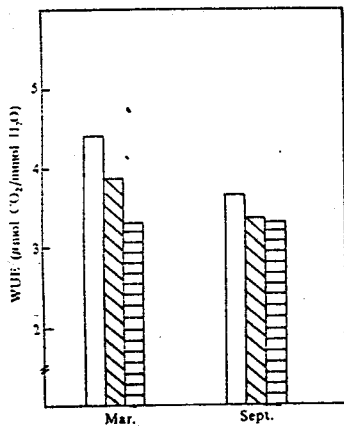


图1 生长光强对荷木幼苗水分利用效率的影响

Fig. 1 Effect of growth irradiance on water-use efficiency of *Schima subperla* seedlings  
light: □100%, ▨40%, ▤16%

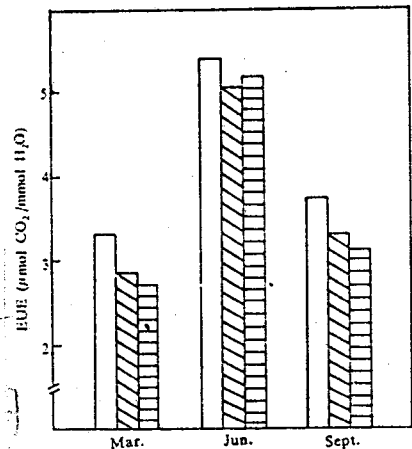


图2 生长光强对黛蕨幼苗水分利用效率的影响

Fig. 2 Effect of growth irradiance on water-use efficiency of *Castanopsis fissa* seedlings  
light: □100%, ▨40%, ▤16%

## 参考文献

- 林植芳, 林桂球, 李双顺等. 鼎湖山植物叶片的一些与光合作用有关的结构特征. 中国科学院华南植物研究所集刊, 第5集, 1988, 216—223
- 林植芳, 李双顺, 林桂球. 叶片氮素、叶绿素和水分在亚热带森林中的分布图式. 中国科学院华南植物研究所集刊, 第8集, 1992, 276—281

- 3 Farquhar G D, Richards R A. Isotopic composition of plant carbon correlated with water-use efficiency of wheat genotypes. *Aust J Plant Physiol*, 1984, 11: 539—522
- 4 Ehleringer J R. Carbon isotope discrimination and transpiration efficiency. *Crop Sci*, 1991, 31 (6): 1611—1615
- 5 Hubick K T, Farquhar G D. Carbon isotope discrimination selecting for water-use efficiency. *Aust Cottongrower*, 1987, 8 (3): 66—68
- 6 Hubick K T, Farquhar G D. Carbon isotope discrimination and the ratio of carbon gained to water lost in barley cultivars. *Plant Cell Environ*, 1989, 12: 795—804
- 7 Martin B, Thorstenson Y R. Stable carbon isotope composition ( $\delta^{13}\text{C}$ ), water-use efficiency, and biomass productivity of *Lycopersicon esculentum*, *Lycopersicon pennsylvanicum*, and the  $F_1$  hybrid. *Plant Physiol*, 1988, 88: 213—217
- 8 Wright G C, Hubick K T, Farquhar G D. Discrimination in carbon isotope of leaves correlated with water-use efficiency of field-grown peanut cultivars. *Aust J Plant Physiol*, 1988, 15: 815—825
- 9 Ehleringer J R, Field C B, Lin Z F et al. Leaf carbon isotope and mineral composition in subtropical plants along an irradiance cline. *Oecologia*, 1986, 70: 520—526
- 10 Tieszen L L, Hein D, Quorthup S A et al. Use of  $\delta^{13}\text{C}$  value to determine vegetation selectivity in East African herbivores. *Oecologia*, 1979, 37: 351—359
- 11 Farquhar G D, O'Leary M H, Berry J A. On the relationship between isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Aust J Plant Physiol*, 1982, 9: 121—137
- 12 林植芳. 稳定性碳同位素在植物生理生态研究中的应用. *植物生理学通讯*, 1990, 3: 1—6
- 13 Moss D N, Rawlin S L. Concentration of dioxide inside leaves. *Nature*, 1963, 197: 300—321
- 14 Sun G C, Ehleringer J R. Gas exchange in *Schima superba*, a subtropical monsoonal forest tree. *Photosynthetica*, 1986, 20 (2): 158—163
- 15 孙谷畴, 林植芳, 林桂珠等. 亚热带人工松林 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 比率和水分利用效率. *应用生态学报*, 1993, 4 (3): 63—70