

树木年轮 $\delta^{13}\text{C}$ 含量幼龄效应的定量化探讨

侯爱敏, 彭少麟, 周国逸, 温达志

(中国科学院华南植物研究所, 广州, 510650)

摘要:从实验测得的林内外 Ci/Ca 差值出发, 根据已有定量方程, 对树木年轮 $\delta^{13}\text{C}$ 含量的幼龄效应进行了定量化探讨, 得出林内外植物 Ci/Ca 的差别将平均造成林内植物 $\delta^{13}\text{C}$ 低于林外植物 $\delta^{13}\text{C}$ 约 5.2‰, 并由此指出林外比林内植物光合羧化酶 RuP_2 对 CO_2 中 ^{13}C 和 ^{12}C 的分部效应 b 必然要高 2‰~4‰, 才能补偿由 Ci/Ca 和 δa 的差别所造成的林内外树木 $\delta^{13}\text{C}$ 的差值, 因此在研究中不应简单地将 b 作为常数对待。这一结论对于定量地研究和应用树木年轮 $\delta^{13}\text{C}$ 进行环境 CO_2 和 δa 重建具有重要意义。

关键词:树木年轮 $\delta^{13}\text{C}$; 幼龄效应

A quantitative explanation of the juvenile effects of tree-ring $\delta^{13}\text{C}$

HOU Ai-Min, PENG Shao-Lin, ZHOU Guo-Yi, WEN Da-Zhi (South China Institute of Botany, CAS, Guangzhou 510650, China)

Abstract: Using the results of the discrepancy of Ci/Ca inside and outside the forest and the equations of tree-ring $\delta^{13}\text{C}$, we tried to quantitatively explain the juvenile effects of tree-ring $\delta^{13}\text{C}$ content. It was found that the discrimination of the RuP_2 against ^{13}C must be 2‰~4‰ greater outside than that inside the forest to compensate for the great discrepancy of $\delta^{13}\text{C}$ made by the different contribution from Ci/Ca and δa . This conclusion is of great importance to the application of tree-ring $\delta^{13}\text{C}$ in the reconstruction of the historical variation of environmental CO_2 and δa .

Key words: tree-ring; $\delta^{13}\text{C}$; juvenile effects

文章编号: 1000-0933(2001)03-0430-04 中图分类号: S718.45 文献标识码: A

树木年轮中的 $\delta^{13}\text{C}$ 即年轮中 ^{13}C 与 ^{12}C 的比率经 PDB 标准换算来的一个指标, 为负值, 其值比大气中 ^{13}C 与 ^{12}C 的相对比率 (δa) 为低 (即绝对值大), 这是由于光合作用同化 CO_2 时气孔扩散作用和光合羧化酶反应对 CO_2 中 ^{13}C 和 ^{12}C 不同的分部效应造成的。

许多研究者都报道了树木年轮 $\delta^{13}\text{C}$ 含量存在的“幼龄效应 (Juvenile effect)”, 即树木幼年期年轮中 $\delta^{13}\text{C}$ 较负的现象^[1~4], 但对其原因却众说纷纭, 有人认为可能与随年龄而变化的树木生理过程有关^[1,5], 也有人认为是由土壤微生物和林内植物呼吸导致近地面层及林内 CO_2 浓度较高或 δa 较小所致^[6,7], 然而一株生长于旷地上的树木中幼龄效应的缺失却使人对与年龄有关的生理效应的存在产生了怀疑, 同时也有人证明 CO_2 浓度不足以高到导致树木幼龄效应高达 2‰~0.3‰ 的差值^[8], 因此有人依据幼年树木多生长于林下, 提出幼龄效应可能与幼年期遮荫叶子较多有关或受“林冠效应” (即冠层与林内光照的差别) 的影响^[9,2], 但至今尚未有人对其进行从定量的角度进行探讨。

C_3 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的计算公式为^[10]:

$$\delta^{13}\text{C} = \delta a - a - (b - a) \text{Ci}/\text{Ca} \quad (1)$$

其中 a 为气孔对 C 同位素的分部效应, 仅与 C 同位素原子的原子量有关, 为 4.4‰; b 为光合羧化酶

基金项目: 国家自然科学基金和广东省自然科学基金重大资助项目 (39899370, 980952), 中国科学院“九五”特别支持资助项目 (KZ95T-40-02-03)

收稿日期: 1999-07-18, 修订日期: 1999-12-20

作者简介: 侯爱敏 (1975~), 女, 河南省洛阳人, 博士。主要从事树木年轮及全球变化研究。

RuP_2 对 C 同位素的分部效应, 这里暂时采用 Farquhar 等人^[10]的测定结果, 为 27‰, δa 为大气 C 同位素比, 这里取 -8‰^[11], C_i 和 C_a 分别为细胞内和环境 CO_2 浓度, 将 δa 和 a, b 的值代入公式(1), 得

$$\delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = -12.4 - 22.6C_i/C_a \quad (2)$$

从公式(2)可以看到, 在 $\delta a, a$ 和 b 不变的情况下, C_i/C_a 的微小波动便会影响到 $\delta^{13}\text{C}$ 的值。通过精确地测定幼树与成年树生长的不同环境中 C_i/C_a 的变化, 可以找到通过影响 C_i/C_a 而造成幼龄效应的因子, 并对公式(1)中其它的参数如 b 值随环境因子的变化进行一些探讨, 这对于利用公式(1)重建环境 CO_2 浓度和 δa 变化历史具有重要的意义。因此, 本研究定量地研究了林内外不同环境条件下 C_i/C_a 的变化, 以对年轮 $\delta^{13}\text{C}$ 幼龄效应进行一些量化的探讨。

1 研究材料与方法

本实验测定了 5 个树种, 分别在鼎湖山自然保护区的两个地点进行: 招待所旁针阔叶混交林测定锥栗 (*Castanopsis chinensis*); 树木园西北向道旁阔叶针阔叶混交林测定九节 (*Psychotria rubra*)、罗伞 (*Abraisia quinquegona*)、藜蒴 (*Castanopsis fissa*) 和荷木 (*Schima superba*) 等。每个种测定 1 日, 在林缘 100% 光强下和林内约 40% 光强下进行, 选取 3~5 个健康成熟的叶片, 按照日进程从 8:00 到 18:00, 每 2h 用美国产 LCA-4 光合蒸腾测定仪测定 C_i, C_a 、环境温度 T 、相对湿度 RH 和入射光强 Q 等指标, 结果输入电脑进行统计分析。

2 结果分析

尽管在野外复杂的条件下, 每个物种测定时的环境条件都与其它物种有所差别, 然而各物种 C_i/C_a 的变化却都表现出类似的趋势, 各个物种在林内 40% 光强下的 C_i/C_a 值普遍高于林外 100% 光强下的 C_i/C_a 值, 其中九节平均高 0.2269, 锥栗高 0.1863, 荷木高 0.2531, 藜蒴高 0.2304, 罗伞高约 0.262。

从图中可以看出, 林外植物的 C_i/C_a 波动较大, 由于实验期间天气基本稳定, 环境温度、湿度及环境 CO_2 浓度分别在 27℃、82% 和 390 $\mu\text{mol/L}$ 之间波动, 变化较小, 一日之中波动最大的为光照, 从早上 8:00 的约 100 $\mu\text{mol/m}^2\text{s}$ 左右, 到中午 12:00 左右的接近 2000 $\mu\text{mol/m}^2\text{s}$ (林外), 因此可以认为, 实验期间光照是主要的影响因子。从早上 8:00 接近 0.8 的水平, C_i/C_a 随光强的增大而迅速减小, 一般在 10:00 左右达到 0.3 左右的最小值; 后又逐渐回升, 到中午 12:00 或 14:00 左右出现一个峰值, 可能是由过高的光强造成光抑制导致光合的下降所致; 到 16:00 左右, 普遍达到了另一个低值, 说明光合重新回升; 随着光强的降低, 各

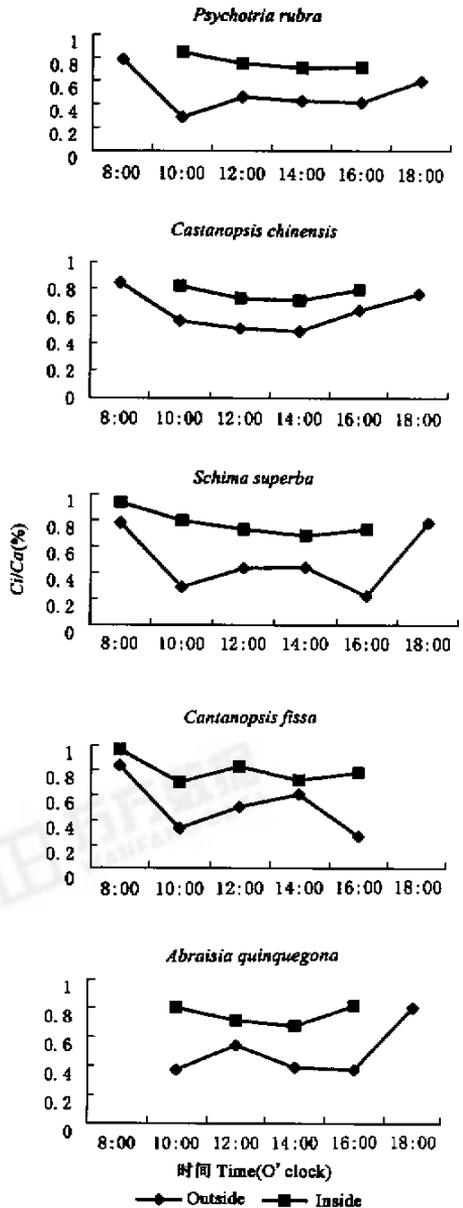


图 1 林内外 C_i/C_a 的变化

Fig. 1 Variation of C_i/C_a outside and inside the forest

注: 横轴为时间, 纵轴为 C_i/C_a , 图例均一致。

物种的 C_i/C_a 开始回升,到 18:00 左右,部分阳性物种已测不到光合, C_i/C_a 已升到 1 以上。

各物种在林内的 C_i/C_a 的变化与林外既有相似又有区别,它们一般变化较为平缓,早上 8:00 时处于接近 1 的高值,部分阳性物种尚未达到光补偿点, C_i/C_a 值为 1 以上;随着光强的增加, C_i/C_a 缓慢降低,一般不会出现中午 12:00 或 14:00 的峰值,相反,在中午林外光强过大许多物种出现光抑制而导致 C_i/C_a 升高时,林内植物往往是光合最大的时刻,故而常出现 C_i/C_a 的谷值,一般为 0.6 左右;16:00 以后,林内植物光合速率迅速降低, C_i/C_a 也就回升,到 18:00 时光强已低于光补偿点, C_i/C_a 超过 1。

3 讨论

综合实验结果可知,林内外不同的环境差异造成同一物种在林内外 C_i/C_a 达 0.2 以上的差别。根据公式(2),这种差别将造成林内外 $\delta^{13}\text{C}$ 平均达 5.2‰ 左右的差值,这远远超出了幼龄效应约 2‰~3‰ 的差值^[8,2],说明必然有其它因子产生了补偿。

根据公式(1),有可能产生差别的为两个因子: δa 和光合羧化酶 RuP₂ 的分部效应 b 。

Sternberg 等^[6]的实验证明,由于土壤微生物和林内植物呼吸排出的 δa 较负的 CO₂ 被植物光合重新利用,造成从林冠层到林内地面,植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 逐渐变负,并证明这种因素可解释冠层与林内及林内外叶片之间约 37‰ 左右的 $\delta^{13}\text{C}$ 差别。然而也有人发现即使在密林中,林内与林外大气的 δa 也无甚差别^[2]。假定 Sternberg 等的实验结果被证实,林内较负的 δa 与 C_i/C_a 的影响相互叠加,将会造成林内外 $\delta^{13}\text{C}$ 更大的差别。

鉴于 C_i/C_a 与 δa 两个因子所造成的 $\delta^{13}\text{C}$ 的差别远远超出幼龄效应差值的范围, b 值必然有达到 2‰~4‰ 的变化才能进行补偿。然而在很多研究中, b 值是被作为常数来对待的^[6,12,13],这样做的不合理之处在于: b 值仅仅 0.1‰ 的变化就可导致 $\delta^{13}\text{C}$ 约 0.05‰~0.08‰ 的波动(取 C_i/C_a 的平均变化范围 0.5~0.8),而且 b 值并不是不变的,它的变化一般受温度、湿度、酸碱度和金属离子浓度的影响^[14]。据 Whelan 等^[15]的报道,温度每升高 1℃, b 升高 1.2‰,而林外温度平均比林内温度高达 2~3℃,根据公式(1),可造成林外 $\delta^{13}\text{C}$ 比林内平均减少 1.4‰~2.9‰。然而 Christeller 等^[16]却发现大豆叶片的 b 值与温度无关。目前对于 b 值在不同的光照、湿度、酸碱度等环境状况下的变化的研究仍未有统一的结果,各实验的 b 值结果落在 27‰~38‰ 之间^[15,17,18],这种差别反映的到底是实验条件的差别还是 b 值的变化尚不知道。也许只有对 b 值有了更深入的研究之后,才有可能更确切地解释树木年轮 $\delta^{13}\text{C}$ 的幼龄效应。

值得指出的是,公式(1)忽略了细胞内到同化点 CO₂ 浓度差、叶片自身呼吸和光合产物形成时的二次分部效应等等的影响^[10]。尽管这些因素的影响可能很小,但若精确地解释 $\delta^{13}\text{C}$ 的幼龄效应,有必要将它们考虑在内。

本文结果表明,同种植物在林内高出林外的 C_i/C_a 平均达 0.2 以上,这将造成林内低于林外植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 约 5.2‰,远远高于幼龄效应 2‰~3‰ 的差值,说明 δa 和 b 值的差别必然产生了补偿,尤其是林外植物的 b 值必须要高于林内植物约 2‰~4‰ 才能补偿前两个因素所造成的 $\delta^{13}\text{C}$ 差值。故而对 b 值在不同条件下的变化需要进行深入的研究,而不能简单地将其作为常数来对待。

参考文献

- [1] Craig H S. Carbon-13 Variation in Sequoia Rings and the Atmosphere. *Science*, 1954, **119**: 141~143.
- [2] Francey R J and G D Farquhar. An explanation of ¹³C/¹²C variations in tree rings. *Nature*, 1982, **197**: 28~31.
- [3] Lipp J, Trimborn P, Fritz P, et al. Stable Isotopes in tree-ring cellulose and climatic change. *Tellus* 1991, **43B**: 322~330.
- [4] 林植芳,梁春,彭长连,等. 鼎湖山地区人类活动对马尾松年轮 ¹³C/¹²C 的影响, *生态学报*, 1997, **17**(2): 124~132.
- [5] Schleser G H and Jayasekera R. $\delta^{13}\text{C}$ -variations of leaves in forests as an indication of reassimilated CO₂ from the soil. *Oecologia*, 1985, **65**: 536~542.
- [6] Sternberg L D S L, Mulkey S S and S J Wright. Ecological interpretation of leaf carbon isotope ratios: influence

of respired carbon dioxide. *Ecology*, 1989, **70**(5): 1317~1324.

- [7] Medina E and Minchin P. Stratification of $\delta^{13}\text{C}$ values of leaves in Amazonian rain forests. *Oecologia (Berl.)*, 1980, **45**:377~8.
- [8] Francey R J. Tasmanian tree rings belie suggested anthropogenic $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ trends. *Nature*, 1981, **290**: 232~235.
- [9] Schleser G H. Investigations of the $\delta^{13}\text{C}$ patterns in leaves of *Fagus sylvatica* L. *Journal of Experimental Botany*. 1990, **41**:565~572
- [10] Farquhar G D, O'Leary M H and J A Berry. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon Dioxide Concentration in Leaves. *Aust. J. Plant Physiol.*, 1982, **9**: 121~137.
- [11] Griffiths H. Application of stable isotope technology in physiological ecology. *Func. Ecol*, 1991, **5**:254~269.
- [12] Marino B D and McElroy M B. Isotopic composition of atmospheric CO_2 inferred from carbon in C_4 plant cellulose, *Nature*. 1991, **349**: 127~131.
- [13] Meinzer F C, Rundel P W, Goldstein G, *et al.* Carbon isotope composition in relation to leaf gas exchange and environmental conditions in Hawaiian *Metrosideros* polymorpha popvlations. *Oecologia*, 1992, **91**:301~311.
- [14] O'Leary M H. Heavy atom isotope effects in enzyme-catalyzed reactions. In: Eds R. Gandour and R. L. Schowen. *Transition States of Biochemical Processes*. Plenum: New York, 1978. 285~316.
- [15] Whelan T, Sackett W M and Benedict C R. Enzymatic fractionation of carbon isotope by phosphoenopyruvate carboxylase from C_4 plants. *Plant Physiol.*, 1973, **51**:1051~1054.
- [16] Christeller J T, William A L and Troughton J H. Isotope discrimination by Ribulose-1,5-Bisphosphate carboxylase. *Plant Physiol.*, 1976, **57**:580~582.
- [17] Estep M E, Tabita F R, Parker P L, *et al.* Carbon isotope fractionation by Ribulose-1,5-Bisphosphate carboxylase from various organisms. *Plant Physiol.*, 1978, **61**:680~684.
- [18] Wong W W, Benedict C R and Kohel R J. Enzymic fractionation of the stable carbon isotope of carbon dioxide by Ribulose-1,5-Bisphosphate carboxylase. *Plant Physiol.*, 1979, **63**:852~856