

沉水植物稳定碳同位素组成及影响因素分析

林 清, 王绍令

(中国科学院寒区旱区环境与工程研究所冻土工程国家重点实验室, 兰州 730000)

摘要:青康公路沿线一些河流和湖泊中同种沉水植物——龙须眼子菜(*Potamogeton pectinatus*)的稳定碳同位素组成($\delta^{13}\text{C}$)变化在 -10.92% ~ 22.07% 之间,这些龙须眼子菜的 $\delta^{13}\text{C}$ 值大小为盐湖水>淡水湖>河流。根据沉水植物的碳同位素分馏模式,对影响龙须眼子菜碳同位素组成的环境因素进行了探讨。结果表明,龙须眼子菜的碳同位素组成受水体环境因素影响。

关键词:沉水植物; 龙须眼子菜; 稳定碳同位素组成; 环境因素

The composition of stable carbon isotope and some influencing factors of submerged plant

LIN Qing, WANG Shao-Ling (Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute, The State Key Laboratory of Geocryology and Engineering, Chinese Academy of Science, Lanzhou 730000, China)

Abstract: The stable carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$) of *Potamogeton pectinatus* in rivers and lakes along the Xining-Yushu highway range from -22.07% to -10.92% . Among the three types of water bodies, *P. pectinatus* growing in rivers and saltwater lakes show the lowest and highest $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios, respectively. Based on the fractionation model of stable carbon isotope in submerged plant, the important environmental factors may influence the $\delta^{13}\text{C}$ of submerged plants, including concentration and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratio of dissolved inorganic carbon (DIC).

Key words: submerged plant; *P. pectinatus*; stable carbon isotopic composition; environmental factors

文章编号:1000-0933(2001)05-0806-04 中图分类号:Q178.1 文献标识码:A

沉水植物广泛分布在湖泊和池沼的静水或流速缓慢的河流中,是水生植被的重要组成成分之一。

植物光合作用在空气和水环境中有不同的特点,水环境保证了植物能从水及通过根从基底获得养分。与陆相环境不同,由于 CO_2 在水中的扩散仅是空气中的 10^{-4} ,而且浓度也比空气中低(在 15C 时为 $6\mu\text{M}$),因而对沉水植物讲,水中 CO_2 的供给相对不足。大多数沉水植物不仅发育了良好的表面扩散边界层,而且还具有如CAM暗反应来固定无机碳或 C_4 过程增加对 CO_2 的亲合力的体系以及能有效利用溶解 HCO_3^- 作为光合作用碳源的系统^[1]。许多沉水植物具有的一些生理学特征还可能指示了无机碳的富集,这些特征有①低的 CO_2 补偿点;②对无机碳有较高和整体亲合力;③光呼吸受抑制^[2]。尽管如此,对于沉水植物来说,光合作用和生长受无机碳供应的限制仍是一个普遍的现象。因此,沉水植物的光合作用与陆生植物有着不同之处^[3]。

植物碳同位素组成($\delta^{13}\text{C}$)是植物光合途径的特征性指标^[4~6]。 C_3 途径植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 为 -23% ~ -36% ,平均为 -27% ; C_4 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 为 -10% ~ -18% ,平均为 -13% 甚至更低;而CAM途径植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 根据功能类型而变化,一般界于 C_3 和 C_4 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 之间^[7]。水生植物 $\delta^{13}\text{C}$ 分布范围较宽,为 -11% ~ 50% ^[8]。然而,沉水植物由于具有较低的光合生产力并且仅分布在特定的水体范围内,较少受到人们的

基金项目:国家自然科学基金(项目号:49572117)和国家与中国科学院青藏高原研究(KZ951-A1-204-03-04)资助项目

收稿日期:1999-09-29 修回日期:1999-08-09

作者简介:林清(1966~),男,贵州人,博士,副研究员。主要从事地球化学研究。

注意。青康公路沿线分布了众多的河流及湖泊,有利于研究沉水植物 $\delta^{13}\text{C}$ 同环境因素之间的关系。本文通过对沿线一些河流及湖泊中特定种属的沉水植物的碳同位素组成的分析,结合沉水植物光合作用中的碳同位素分馏的模式,对影响沉水植物的碳同位素组成的因素进行了分析。

1 取样和分析

1997 年 9~10 月间,对青康公路沿线河流、湖泊中的沉水植物样品进行了取样。新鲜的沉水植物标本均直接从水体浅水处捞取,均选择外表特征相同的沉水植物进行取样,所取样品立即装入干净铝合金标本盒中并用冰柜冷冻保存。实验室中将样品解冻,经用 2 次蒸馏水清洗干净,冷冻干燥后保存。经过鉴定,这些沉水植物为龙须眼子菜(*Potamogeton pectinatus*),是多年生沉水草本植物。

样品在进行碳同位素组成分析之前经以下处理去除无机碳:①用稀盐酸(0.5M)浸泡 72h;②蒸馏水清洗至中性;③用分析纯无水乙醇 2 次清洗后在低温条件下烘干。沉水植物样品的稳定碳同位素采用真空管燃烧-质谱分析法完成,其分析过程为:①将样品适量装入细石英管中,同时装入适量氧化铜及铂丝;②抽真空后密封;③在 800°C 下燃烧 2h,后送 MAT-251 质谱测定。样品的碳同位素组成以 PDB 为标准表示:

$$\delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = (R_{\text{样品}}/R_{\text{标准}} - 1) \times 1000$$

其中 $R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$ 。碳同位素分析在中国科学院西安黄土与第四纪地质国家重点实验室完成。

2 结果和讨论

2.1 沉水植物的碳同位素组成

表 1 分析了一些沉水植物样品的碳同位素组成和环境变量。从分析的结果来看,龙须眼子菜的碳同位素组成变化在 $-10.92\text{‰} \sim -22.07\text{‰}$ 之间,而来自鄂陵湖的陆生草本植物小嵩草(*Kobresia pygmaea*)的 $\delta^{13}\text{C}$ 为 -25.4‰ ,这表明沉水植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 比陆生草本植物要高。从水体特征上讲,河流(清水河、湟源)中龙须眼子菜的 $\delta^{13}\text{C}$ 比相应淡水湖泊(托索湖、鄂陵湖)中同种植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 低,而淡水湖泊相应比咸水湖泊(青海湖、豆错)中同种植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 低。

2.2 沉水植物碳同位素分馏及影响因素分析

沉水植物的碳同位素分馏可以表示为^[9]:

$$\epsilon_p = 10^3 [(\delta^{13}\text{C}_d + 1000)/(\delta^{13}\text{C}_p + 1000) - 1] \approx \delta^{13}\text{C}_d - \delta^{13}\text{C}_p \quad (1)$$

其中, $\delta^{13}\text{C}_d$ 和 $\delta^{13}\text{C}_p$ 分别为溶解无机碳和沉水植物的碳同位素组成。

ϵ_p 和溶解无机碳浓度的关系可以用下式表示^[10,11]:

$$\epsilon_p = \epsilon_i + (C_i/C_e)(\epsilon_f - \epsilon_i) = \epsilon_f + [(C_e - C_i)/C_e](\epsilon_i - \epsilon_f) = \epsilon_f + \gamma/C_e(\epsilon_i - \epsilon_f) \quad (2)$$

ϵ_i 和 ϵ_f 分别是 CO_2 从外部环境迁移至细胞光合固定位置和光合固定 CO_2 产生的同位素效应,一般情况下,光合固定 CO_2 对 ^{13}C 的辨别能力大于因 CO_2 扩散对 ^{13}C 的辨别能力,即 $\epsilon_f > \epsilon_i$ 。 C_e 是溶解二氧化碳浓度, C_i 为细胞内部的 CO_2 浓度, γ 为细胞外部和内部的 CO_2 浓度梯度($C_e - C_i$),也代表沉水植物对碳的需求。

(1)、(2)式就构成了沉水植物碳同位素分馏模式。从这两式中可以看出,影响沉水植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的因素有:

①溶解无机碳的浓度(C_e);②溶解无机碳的碳同位素组成($\delta^{13}\text{C}_d$);③沉水植物的生长速率(γ)。

2.2.1 水中溶解无机碳的浓度 在一定温度下,水中溶解二氧化碳的浓度可以由下式计算:

$$C_e = a \times p_{\text{CO}_2}$$

a 为溶解度系数(亨利系数),同温度和盐度有关^[12]; p_{CO_2} 是大气二氧化碳的分压。

在水中,随着温度或盐度的升高, a 值降低,因而水中溶解二氧化碳的浓度就降低。由于式(2)中的第二项系数为负数($\epsilon_f > \epsilon_i$),因此 C_e 越低则 ϵ_p 越小,从而沉水植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 越大。相反,随温度或盐度的降低, C_e

表 1 龙须眼子菜的 $\delta^{13}\text{C}$ 及环境变量

Table 1 The carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$) of *Potamogeton pectinatus* and some environmental factors

取样点 Sample Site	海拔 Altitude (m)	年平均 气温 MAAT (°C)	年平均 降水 MAAP (mm)	水体类型 Type of water body	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)
托索湖①	4086	-5.0	514.6	淡水湖⑦	-16.48
鄂陵湖②	4268	-4.5	340.1	淡水湖	-18.32
豆错③	4200	-4.1	326.3	咸水湖⑧	-13.66
青海湖④	3200	-0.5	338.4	咸水湖	-10.92
清水河⑤	4410	-4.9	503.6	河流⑨	-21.86
湟源⑥	2640	2.0	400.0	河流	-22.07

①Tuosuohe ②Ngoring ③Dou cuo. ④Qinghaihu ⑤Qingshuihe ⑥Huangyuan ⑦Freshwater lake ⑧Saltwater lake ⑨River

增高,则沉水植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 降低。这也说明了咸水湖泊中生长的龙须眼子菜具有较高的 $\delta^{13}\text{C}$ 。

沉水植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 不仅同溶解无机碳浓度有关,而且同利用的形式也有一定的关系。水中无机碳的存在形式主要有 CO_2 (包括游离 CO_2 和 H_2CO_3)、 HCO_3^- 和 CO_3^{2-} 。水溶液中无机碳离子平衡计算结果表明(图 1),在 pH 值小于 6.4 时,水中主要存在的无机碳形式是 CO_2 ;而 pH 为 6.4~10.3 时,水中主要存在的无机碳形式是 HCO_3^- ;当 pH 大于 10.3 时,水中主要存在的无机碳形式 CO_3^{2-} 。在上述水体中,pH 值一般界于 7.8 至 9.5 之间,因而水中主要的无机碳形式为 HCO_3^- 。

沉水植物在进行光合作用中,游离 CO_2 是最容易利用的碳源^[13]。由于水中主要存在的无机碳离子形态为 HCO_3^- ,游离 CO_2 低,因而生长在其中的沉水植物可能会较多地利用 HCO_3^- 。而沉水植物在利用 HCO_3^- 中,质子偶联的极性运输方式可能起重要的作用。这种方式是沉水植物通过光照后 H^+ -ATP 酶活性提高,导致叶表皮细胞中 pH 降低,结果使 $\text{HCO}_3^-/\text{CO}_2$ 的比率降低,即更多的 CO_2 得到利用。

龙须眼子菜主要以 C_3 途径来固定无机碳,碳的同化主要依赖水溶液中游离 CO_2 ^[14]。一些研究结果表明,眼子菜还可以利用 HCO_3^- 作为光合作用的碳源^[15],并且在眼子菜光合作用中对碳起固定作用的两种酶——RuBPe(核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶)和 PEPc(烯醇丙酮磷酸羧化酶)均具有较高的活性^[16]。由于 HCO_3^- 比溶解 CO_2 富集^[17],使眼子菜具有相对较高的碳同位素组成,这与他人获得的眼子菜碳同位素组成的结果是相似的^[8,18]。因而同陆生草本植物相比,龙须眼子菜的 $\delta^{13}\text{C}$ 较高。

2.2.2 水中无机碳离子的碳同位素组成 陆生植物进行光合作用所利用的碳源是大气 CO_2 ,其现今的同位素组成大约保持在 -8% 左右^[19]且变化相对较小。因此,无论一种陆生高等植物生长在何处,碳同位素组成的差别均较小。由于沉水植物由于所利用的溶解无机碳在碳同位素组成受许多环境因素所影响,具有较大变化范围,因而同一种沉水植物生长在不同水体中就可能有不同的碳同位素组成。而影响水体无机碳同位素组成($\delta^{13}\text{C}_d$)的因素主要是水生生物的光合作用和水体同大气交换。

在光合作用中,沉水植物优先选择 ^{12}C 进行光合作用,因而在沉水植物生长旺盛时,如果水中溶解的无机碳得不到补充,则溶解无机碳中 ^{13}C 相对富集,这一过程可以用封闭体系效应来描述^[20]。对于河流环境来说,由于水的流动和补给,降低了光合作用中无机碳的扩散边界层并使无机碳能得到较快的补充,因而溶解无机碳中 ^{13}C 在沉水植物生长旺盛时不出现 ^{13}C 相对富集现象。而对于湖泊环境来说,情况就不同了。在湖泊中,由于沉水植物生长所需的无机碳的扩散及与大气的交换速率较慢,造成 ^{13}C 在溶解无机碳中的相对富集,即 $\delta^{13}\text{C}_d$ 升高,因而使沉水植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 升高。因此,河流中龙须眼子菜的 $\delta^{13}\text{C}$ 比淡水湖泊生长的同种植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 低。

对于任何水体,大气和水体表面的 CO_2 的交换均是非常重要的过程。这一过程同位素分馏受温度和 pH 值控制。在一定的 pH 值时,如果水体与大气 CO_2 交换处于平衡条件下, $\delta^{13}\text{C}_d$ 可以由相应温度计算出来。计算结果表明(图 2),温度上升, $\delta^{13}\text{C}_d$ 降低。但对于一特定区域内的水体,平均水温的变幅不大,因而温度对 $\delta^{13}\text{C}_d$ 的影响较小。此外,计算结果还表明,水的 pH 值是影响 $\delta^{13}\text{C}_d$ 的主要因素,pH 值增高相应的 $\delta^{13}\text{C}_d$ 也增高。由于咸水湖泊的 pH 一般高于淡水湖泊,因而这可能是造成咸水湖泊中沉水植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 高的另一原因。

2.2.3 沉水植物生长速率 从式(2)可见,对于同一种沉水植物,生长速率的快慢不同对碳的需求是不同的。当沉水植物生长速率较快时,对碳的需求较高,则 γ 值相应较大,因而 ϵ_p 小,相应的 $\delta^{13}\text{C}_p$ 高。而当沉

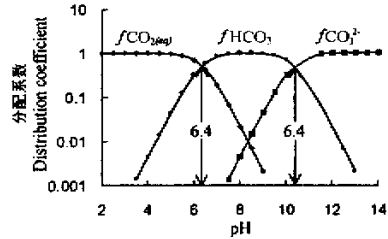


图 1 25°C 时纯水中溶解无机碳不同形态的分配系数随 pH 的变化

Fig. 1 Distribution coefficient of inorganic carbon species in pure water as a function of pH at 25°C

水植物生长速率较慢时, 相应的 $\delta^{13}\text{C}_p$ 低。

3 结论

上述龙须眼子菜碳同位素分析结果表明, 同一种沉水植物由于生长在不同的水环境中有不同的 $\delta^{13}\text{C}$, 受水体中溶解无机碳浓度和碳同位素组成的影响, 因而沉水植物 $\delta^{13}\text{C}$ 可以作为不同水体环境及其变化的重要指标。

(1) 沉水植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 随溶解无机碳浓度的升高而降低, 因而咸水湖泊中生长的龙须眼子菜的 $\delta^{13}\text{C}$ 高于淡水湖泊中生长的沉水植物。

(2) 湖泊同河流相比, 由于湖泊中沉水植物光合作用消耗的无机碳补给速率慢, 因而其对 ^{13}C 的辨别能力降低, 造成湖泊中龙须眼子菜具有比河流中同种植物高的 $\delta^{13}\text{C}$ 。

(3) 水体中溶解无机碳的 $\delta^{13}\text{C}_d$ 越高, 相应沉水植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 也越高。

参考文献

- [1] Madsen T V, Breinholt M. Effects of air contact on growth, inorganic carbon sources, and nitrogen uptake by an amphibious freshwater macrophyte. *Plant Physiology*, 1995, **107**: 149~154.
- [2] Williams T G, Colman B. Quantification of the contribution of CO_2 , HCO_3^- , and external carbonic anhydrase to photosynthesis at low dissolved inorganic carbon in *Chlorella saccharophila*. *Plant Physiology*, 1995, **107**: 245~251.
- [3] Madsen T V, Maberly S C. Diurnal variation in light and carbon limitation of photosynthesis by two species of submerged freshwater macrophytes. *Freshwater Biology*, 1991, **26**: 175~187.
- [4] 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.
- [5] Sternberg L O, DeNiro M J, Johnson H B. Isotope ratios of cellulose from plants having different photosynthetic pathways. *Plant Physiology*, 1984, **74**: 557~561.
- [6] O'Leary M H. Carbon isotope fraction in plants. *Phytochemistry*, 1981, **20**: 553~567.
- [7] Larcher W. 植物生理生态学. 北京: 中国农业出版社, 1997. 47~128.
- [8] Keely J E, Sandquist D R. Carbon: freshwater plants. *Plant Cell Environment*, 1992, **15**: 1021~1035.
- [9] Jasper J P, Hayes J M, Mix A C, et al. Photosynthetic fraction of ^{13}C and concentrations of dissolved CO_2 in the central equatorial Pacific during last 255,000 years. *Paleoceanography*, 1994, **9**: 781~789.
- [10] Farquhar G D, O'Leary M H, Berry J A. On the relationship between carbon isotope discrimination and the inter-cellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1982, **9**: 121~137.
- [11] Hayes J M. Factors controlling ^{13}C contents of sedimentary organic compounds: Principle and evidence. *Marine Geology*, 1993, **113**: 111~125.
- [12] 斯基罗 G. 化学海洋学(2). 北京: 海洋出版社, 1982. 2~116.
- [13] Van T K, Haller W T, Bowes G. Comparison of the Photosynthetic characteristics of three submerged aquatic plants. *Plant Physiology*, 1976, **58**: 761~768.
- [14] Winter L. Short-term fixation of ^{14}C by the submerged aquatic angiosperm *Potamogeton pectinatus*. *Journal of Experimental Botany*, 1978, **29**: 1169~1172.
- [15] Sand-Jensen K. Photosynthetic carbon sources of stream macrophytes. *J Exp. Bot.*, 1983, **34**: 198~210.
- [16] Beer S, Wetzel R G. Photosynthesis in submersed macrophytes of a temperate lake. *Plant Physiology*, 1982, **70**: 488~492.
- [17] Mook W G, Bommerson J C, Staverman W H. Carbon isotope fraction between dissolved bicarbonate and gaseous carbon dioxide. *Earth and Planetary Science Letters*, 1974, **22**: 169~176.
- [18] Osmond C B, Valaane N, Haslam S M, et al. Comparisons of $\delta^{13}\text{C}$ values in leaves of aquatic macrophytes from different habitats in Britain and Finland; some implications for photosynthetic processes in aquatic plants. *Oecologia*, 1981, **50**: 117~124.
- [19] Wahlen M. Carbon dioxide, carbon monoxide and methane in the atmosphere: abundance and isotopic composition. In: Lajtha K, Michener R H eds. *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*, Blackwell Scientific Publications, Oxford. 1994. 93~113.
- [20] Deuser J W, Boggs E, Guillard R. Carbon isotope relationship between plankton and seawater. *Geochem Cosmochim Acta*, 1968, **32**: 657~660.

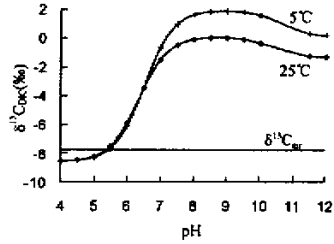


图 2 与大气平衡条件下水中溶解无机碳同位素组成随 pH 的变化

Fig. 2 The $\delta^{13}\text{C}$ of dissolved inorganic carbon in equilibrium with atmospheric CO_2 at 5°C, 25°C as a function of pH