

# 温度和无机碳浓度对龙须眼子菜 (*Potamogeton pectinatus*) 碳同位素分馏的影响

林 清

(广西师范学院资源与环境科学学院, 南宁 530001)

**摘要:** 温度和无机碳浓度是沉水植物碳同位素分馏的重要影响因素。通过在 16、19、22、25、28、31℃ 6 个温度条件和溶解无机碳浓度 (DIC) 为 0.0001 mol·L<sup>-1</sup> 和 0.001 mol·L<sup>-1</sup> 两种条件下培养沉水植物——龙须眼子菜 (*Potamogeton pectinatus*), 获得了不同条件下生长的龙须眼子菜植物样品, 随后进行了定量和碳同位素组成 ( $\delta^{13}\text{C}_\text{p}$ ) 分析。分析结果表明, 随生长温度的升高, 龙须眼子菜  $\delta^{13}\text{C}_\text{p}$  均升高, 具有明显的温度相关性 ( $R^2 > 0.90$ )。在 DIC 浓度为 0.0001 mol·L<sup>-1</sup> 时, 随着生长温度的升高,  $\delta^{13}\text{C}_\text{p}$  从 -14.83‰ 增加至 -13.47‰; 而在 DIC 浓度为 0.001 mol·L<sup>-1</sup> 时,  $\delta^{13}\text{C}_\text{p}$  从 -18.56‰ 增加至 -15.15‰。同一生长温度条件下, DIC 浓度对  $\delta^{13}\text{C}_\text{p}$  也有明显影响,  $\delta^{13}\text{C}_\text{p}$  随 DIC 浓度增高而降低。在不同生长温度条件下, DIC 浓度对  $\delta^{13}\text{C}_\text{p}$  的影响大小随生长温度的增高而降低, 在温度为 16℃ 时, 两个 DIC 浓度下的  $\delta^{13}\text{C}_\text{p}$  相差 3.73‰; 而在温度为 31℃ 时, 这一差值减少为 1.68‰。同时, 通过建模进行计算, 获得了不同温度下龙须眼子菜 (*P. pectinatus*) 碳同位素分馏与初始 DIC 浓度的关系, 并对有关的参数的意义进行了探讨。

**关键词:** 龙须眼子菜 (*P. pectinatus*); 温度; 无机碳浓度; 碳同位素组成

文章编号: 1000-0933(2008)02-0570-07 中图分类号: Q178, Q945.11, Q948 文献标识码: A

## Effects of temperature and dissolved inorganic carbon concentration on the carbon isotopic fractionation of *Potamogeton pectinatus*

LIN Qing

Faculty of Resource and Environmental Science, Education University of Guangxi, Guangxi Nanning 530001, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(2): 0570 ~ 0576.

**Abstract:** Many factors including internal and external variables are responsible for the carbon isotopic composition ( $\delta^{13}\text{C}$ ) of submersed plants and make it complex to interpret and apply in ecological studies. In order to assess the effects of temperature and dissolved inorganic carbon (DIC) concentration on the carbon isotopic fractionation in the growth of submersed plants, *Potamogeton pectinatus* was cultivated with tubers at six temperatures from 16℃ to 31℃ with a increment of 3℃ and two DIC concentrations, 0.0001 mol·L<sup>-1</sup> and 0.001 mol·L<sup>-1</sup>. Plant materials were collected and weighed after they were cultured for 50 days in illumination incubator lighting with 16:8 (Day:Dark). And their carbon isotopic compositions were analyzed.

**基金项目:** 国家自然科学基金资助项目 (40373012); 广西自然科学基金资助项目 (0339038)

**收稿日期:** 2006-12-06; **修订日期:** 2007-07-17

**作者简介:** 林清 (1966 ~), 男, 贵州人, 博士, 研究员, 主要从事地球化学研究. E-mail: qlin@gxtc.edu.cn

**致谢:** 高海蓉、陆明东、李璐、胡爽、曾小玲、梁夏、杨士连、赖世才等同学参加了实验工作, 中国科学院地球环境研究所生物地球化学实验室刘禹、曹蕴宁为碳同位素测定提供了帮助, 特此表示感谢!

**Foundation item:** The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 40373012), the Project of National Natural Science Foundation of Guangxi (No. 0339038)

**Received date:** 2006-12-06; **Accepted date:** 2007-07-17

**Biography:** LIN Qing, Ph. D., Professor, mainly engaged in geochemistry. E-mail: qlin@gxtc.edu.cn

In general, temperature and inorganic carbon concentration exerts a stronger influence on the growth and carbon isotopic fractionation of *P. pectinatus*. Net growth rates of *P. pectinatus* had a high positive correlation with temperature ( $R^2 > 0.9$ ). At high DIC concentration ( $0.001 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ), net growth rates of *P. pectinatus* ranged from  $0.64 \text{ mg} \cdot \text{min}^{-1}$  to  $0.91 \text{ mg} \cdot \text{min}^{-1}$  with the average Q10 of 1.3, where at low DIC concentration ( $0.0001 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ), they varied from  $0.38 \text{ mg} \cdot \text{min}^{-1}$  to  $0.75 \text{ mg} \cdot \text{min}^{-1}$  with the average Q10 of 1.9. In the same time, with the increase of temperature from  $16^\circ\text{C}$  to  $31^\circ\text{C}$ , the  $\delta^{13}\text{C}$  values of *P. pectinatus* increase from  $-14.83\text{‰}$  to  $-13.47\text{‰}$  at DIC of  $0.0001 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ , where the values increase from  $-18.56\text{‰}$  to  $-15.15\text{‰}$  at DIC of  $0.001 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ . The difference of  $\delta^{13}\text{C}$  between the two DIC concentrations is  $3.73\text{‰}$  at the temperature of  $16^\circ\text{C}$ , and is  $1.68\text{‰}$  at the temperature of  $31^\circ\text{C}$ . The results implied that the DIC concentration has larger effects on carbon fractionation of this plant at low temperature than that at high temperature.

Carbon isotopic fractionation of *P. pectinatus* was modeled by using a diffusion equation. The parameters, A and B were calculated by using the  $\delta^{13}\text{C}$  values at two DIC concentrations of the same temperature. The results show these parameters all have highly corrective coefficients with temperature and might be used to predict the carbon isotopic fractionation of *P. pectinatus*.

**Key Words:** *Potamogeton pectinatus*; temperature; dissolved inorganic carbon;  $\delta^{13}\text{C}$

陆生植物碳同位素组成( $\delta^{13}\text{C}$ )可以指示其光合作用途径<sup>[1~4]</sup>. 一般情况下, 陆生 C3 植物的为  $-23\text{‰} \sim -36\text{‰}$ , 平均为  $-27\text{‰}$ ; C4 植物的  $\delta^{13}\text{C}$  为  $-10\text{‰} \sim -18\text{‰}$ , 平均为  $-13\text{‰}$ ; 而 CAM 植物的  $\delta^{13}\text{C}$  功能变化而有所不同, 可以处于 C3 和 C4 植物之间<sup>[5]</sup>. 多数情况下, 同一种陆生植物由于具有相同的光合作用途径, 植物  $\delta^{13}\text{C}$  随生长环境变化而具有一定的变化, 其中温度、大气  $\text{CO}_2$  分压和湿度均是植物  $\delta^{13}\text{C}$  的重要影响因素<sup>[6~8]</sup>. 温度降低可以使得植物的  $\delta^{13}\text{C}$  值增加, 而降水的增加可以使之降低, 而大气  $\text{CO}_2$  浓度增加的影响对于 C3 植物来说, 碳同位素组成变轻. 对于水生植物来说, 由于影响沉水植物碳同位素组成( $\delta^{13}\text{C}_{\text{SP}}$ )的因素较多<sup>[9~12]</sup>, 内部的因素主要是沉水植物光合作用途径的差异, 而外部的环境因素有水中溶解无机碳(DIC)的浓度和碳同位素组成( $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ )、沉水植物所利用无机碳的种类、扩散边界层效应以及温度等.

溶解无机碳是沉水植物碳同位组成有影响的重要环境因素之一. 对于沉水植物来说, 溶解的游离  $\text{CO}_2$  是其光合作用的最容易利用的碳源. 然而在大多数天然淡水水体中 ( $\text{pH} > 7$ ), 尽管在水与大气保持平衡 ( $\text{CO}_2$  体积比浓度为  $0.035\%$ ) 时, 水中  $\text{CO}_2$  浓度可达  $0.47 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$  ( $25^\circ\text{C}$ ), 但由于游离  $\text{CO}_2$  在溶解无机碳(DIC)3 种形式 ( $\text{CO}_2$ 、 $\text{HCO}_3^-$  和  $\text{CO}_3^{2-}$ ) 中所占的比例相对较低,  $\text{HCO}_3^-$  占优势<sup>[13]</sup>, 并且游离  $\text{CO}_2$  随 pH 的增加急剧降低, 当 pH 值由 7.0 升高到 8.5 时,  $\text{HCO}_3^-/\text{CO}_2$  从 4 倍将增大到 140 倍<sup>[14]</sup>. 同时, 水中  $\text{CO}_2$  的扩散仅为空气中的万分之一, 再加上厚的细胞外扩散边界层 ( $100 \sim 500 \mu\text{m}$ )<sup>[15]</sup> 的限制, 可用于沉水植物光合作用的  $\text{CO}_2$  极为有限. 为了适应这种游  $\text{CO}_2$  有限的环境, 大多数沉水植物不仅发育了良好的充分利用水中溶解无机碳的结构, 而且还形成可以利用  $\text{HCO}_3^-$  的酶系统<sup>[16]</sup>.  $\text{HCO}_3^-$  的碳同位素与游离  $\text{CO}_2$  相比, 在沉水植物生长的温度下, 其溶解无机碳同位素组成比  $\text{CO}_2$  重  $7\text{‰} \sim 11\text{‰}$ <sup>[17]</sup>, 因此以  $\text{HCO}_3^-$  为碳源的沉水植物将具有更高的碳同位素组成.

温度也是沉水植物碳同位素分馏的重要影响另一重要因素. 作为环境变量, 温度不仅可以改变  $\text{CO}_2$  在水中的溶解度, 同时还可以改变无机碳 3 种形式的碳同位素分馏<sup>[17]</sup>. 对于植物, 温度可以通过改变植物光合作用过程中生化反应的速率来改变植物的碳同位素分馏. 然而, 温度效应是通过植物体内生物化学和生理学方面进行调节来实现 Q10 (温度上升  $10^\circ\text{C}$  反应速率增加值) 值变化于 1.2 到 6.6 之间<sup>[18]</sup>, 说明温度并不单纯改变反应速率, 而且还暗示在温度的变化过程中不同反应过程之间存在平衡的改变. 因此, 温度对沉水植物碳同位素分馏的影响可能是外部因素和内部因素综合作用的结果, 但目前还没有更多将两者联系起来的工作报道.

龙须眼子菜(又叫菹齿眼子菜或红线草, *Potamogeton pectinatus*)是一种全球广布的沉水大型植物<sup>[19]</sup>,它广泛出现在温带的各种水体中<sup>[20]</sup>。龙须眼子菜具有良好的环境适应能力,不仅可以在海拔高度 5000m 以上的水体中出现,而且在淡水水体、盐水湖、碱水湖中甚至是富营养化的湖泊中均可以分布,甚至构成单优群落<sup>[21~23]</sup>。青海湖的盐度达  $14.1 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ ,龙须眼子菜在青海湖 151 码头和渔场的湖边仍形成单优群落<sup>[21]</sup>;云南程海的 pH 值达到 9.2,是我国碱度已知最高的湖泊,龙须眼子菜生长良好<sup>[22]</sup>。这种广泛的生态分布特性,使之成为关注的研究对象。

已有研究表明,龙须眼子菜的光合作用主要为 C3 途径<sup>[24]</sup>,为了解不同温度 and 无机碳浓度对沉水植物碳同位素分馏的影响,本文以龙须眼子菜(*Potamogeton pectinatus*)作为研究对象,进行了不同温度和溶解无机碳浓度的系列培养实验研究,观察其生长情况并测定了培养植物的碳同位素组成,探讨这种植物在不同温度和溶解无机碳共同作用下的碳同位素分馏。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料和培养

龙须眼子菜块茎是该种植物繁殖的一种较好方式<sup>[25,26]</sup>。龙须眼子菜块茎采集自云南永胜县程海湖,直接从湖湾沿岸浅滩边收集,块茎取回后放置于 4℃ 冷藏处理。培养前将龙须眼子菜块茎取出后置于室温下 2h 左右让其适应其后的常温培养。块茎种植前在 5% 硫酸铜溶液中浸泡处理 5min,然后用蒸馏水清洗 2 次后并浸在蒸馏水中。

培养所用的底泥为经处理后的广西北海银滩的细砂,该种细砂主要成分 95% 为石英砂。培养液采用改进的 Gerloff 培养液<sup>[27]</sup>,其中主要成分见表 1。

用直径为 14cm,高为 40cm 的圆柱形玻璃水族缸中进行培养(5 升培养液),所有水族缸中均种植数量相同且重量相近的块茎。无机碳浓度设置 2 组,通过加入  $\text{NaHCO}_3$  来获得所需要的无机碳浓度。L 表示低浓度,其中无机碳浓度为  $0.0001 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ,M 表示中等浓度,其中无机碳浓度为  $0.001 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 。水族缸用透明 PVC 膜封闭,分别置于光照恒温培养箱(LRH-250-G 智能型)中,设置温度为 16、19、22、25、28、31℃ 6 个点,温度变化幅度小于  $\pm 0.5^\circ\text{C}$ ,每个条件下设置

2 个重复。培养中光照  $16 \text{ h}$  ( $350 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )、黑暗 8h 的方式进行,培养时间为 50d。

### 1.2 取样和分析

培养结束后立即将龙须眼子菜植物全部收集,并快速用吸水纸吸干表面水分后称重(包括块茎),以确定同样重量的块茎在不同温度下的净生长速率,净生长速率可用式(1)来计算:

$$\mu_w = \frac{W_e - W_i}{t} \quad (1)$$

式中,  $W_i$ 、 $W_e$  为每个培养的初始重量和最后重量(湿重),  $t$  为培养时间(min)。事实上,由(1)式计算出的速率是平均净生长速率。

培养结束后所得的龙须眼子菜除去块茎后,在碳同位素分析前用稀盐酸处理并清洗干净,于 70℃ 条件下烘干。将同一条件下的两个平行样品进行混合进行碳同位素组成分析。分析时将植物样品研磨粉碎,取 10mg 样品经过 850℃ 下催化氧化燃烧制成  $\text{CO}_2$ ,经纯化后在 MAT-251 质谱上测定其碳同位素比值。实验所用测试标准为炉黑标准( $-22.57\text{‰}$ ),碳同位素组成以 PDB 标准来表示,分析系统误差为  $\pm 0.2\text{‰}$ 。实验分析在中国科学院地球环境研究所生物地球化学实验室完成。

表 1 培养液成分

Table 1 Culture Medium

元素 Elements	浓度 Concentration ( $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ )
Ca	20
K	25.2
Mg	2.4
$\text{N}(\text{NO}_3^-)$	21
P	3.1
$\text{S}(\text{SO}_4^{2-})$	3.5
Cl	1.7
Zn	0.23
Mn	0.32
B	0.28
Mo	0.0016

$$\delta^{13}\text{C} \text{ ‰} = [(R_{\text{sample}} - R_{\text{standard}}) / R_{\text{standard}}] \times 10^3 \quad (2)$$

培养液中无机碳的同位素组成由培养用的  $\text{NaHCO}_3$  的碳同位素组成直接计算,其  $\text{NaHCO}_3$  的碳同位素组成的分析结果为 2‰。

## 2 结果

### 2.1 不同温度和 DIC 浓度下龙须眼子菜净生长速率状况

龙须眼子菜净生长速率在不同的 DIC 浓度下随温度的升高而升高,有相同的变化趋势(图 1)。在 DIC 浓度为  $0.0001 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$  时,净生长速率变化在  $0.38 \text{ mg} \cdot \text{min}^{-1}$  至  $0.75 \text{ mg} \cdot \text{min}^{-1}$  之间,与温度的相关系数为 0.97 ( $R^2$ ),平均  $Q_{10}$ (温度上升  $10^\circ\text{C}$  时反应速率增加的倍数)为 1.9;而在 DIC 浓度为  $0.001 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$  时,净生长速率变化在  $0.64 \text{ mg} \cdot \text{min}^{-1}$  至  $0.91 \text{ mg} \cdot \text{min}^{-1}$  之间,与温度的相关系数为 0.98 ( $R^2$ ),平均  $Q_{10}$  为 1.3。

净生长速率随无机碳浓度的升高而高,但随温度的升高同两个 DIC 浓度之间的净增长速率之间的差距变小。在温度为  $16^\circ\text{C}$  时,两个 DIC 浓度下净生长速率的差距为  $0.25 \text{ mg} \cdot \text{min}^{-1}$ ,而在温度为  $31^\circ\text{C}$  时,净生长速率的差距仅为  $0.16 \text{ mg} \cdot \text{min}^{-1}$ ,下降了 1.6 倍。

从所得结果来看,在所培养的温度范围内,龙须眼子菜还没有达到最适生长温度,这种差异可能是所采用块茎培养中龙须眼子菜在生长中出现的适应性结果,与他人所得的结果有一定的差异<sup>[28]</sup>。

### 2.2 不同温度和 DIC 条件龙须眼子菜碳同位素组成特征

龙须眼子菜的碳同位素组成( $\delta^{13}\text{C}$ )在不同的温度和无机碳浓度下不同(图 2)。随着温度的升高,  $\delta^{13}\text{C}$  值均升高。在 DIC 浓度为  $0.0001 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$  时,随着温度的升高,  $\delta^{13}\text{C}$  值从  $-14.83\text{‰}$  增加至  $-13.47\text{‰}$ ,相关系数 0.90 ( $R^2$ );而在 DIC 浓度为  $0.001 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$  时,  $\delta^{13}\text{C}$  值从  $-18.56\text{‰}$  增加至  $-15.15\text{‰}$ ,与温度的相关系数为 0.93 ( $R^2$ )。

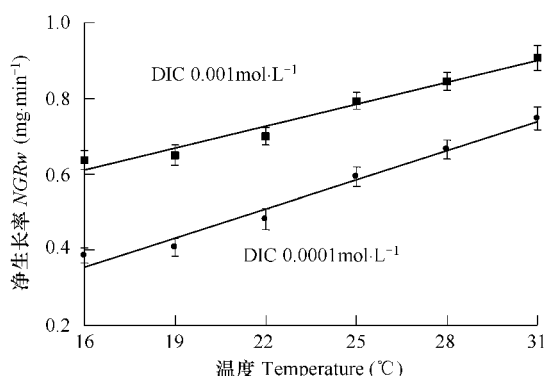


图 1 不同温度和无机碳下龙须眼子菜净生长速率

Fig. 1 The average net growth rates of *P. pectinatus* under different temperature calculated from fresh weight

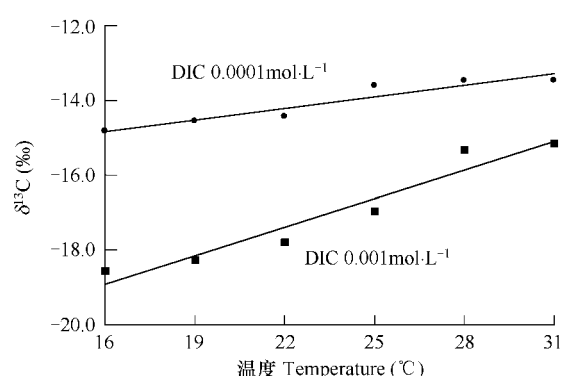


图 2 不同温度和 DIC 浓度龙须眼子菜的碳同位素组成

Fig. 2 The  $\delta^{13}\text{C}$  of *P. pectinatus* under different temperature and inorganic carbon concentration

分析结果可以看出, DIC 浓度高时,龙须眼子菜  $\delta^{13}\text{C}$  低,而 DIC 浓度低时,则龙须眼子菜  $\delta^{13}\text{C}$  高。随着温度的升高,不同浓度 DIC 之是的龙须眼子菜的碳同位素差异变小,变化趋势与净生长速率之间的变化趋势一致。在温度为  $16^\circ\text{C}$  时,两个 DIC 浓度下  $\delta^{13}\text{C}$  相差  $3.73\text{‰}$ ,而温度为  $31^\circ\text{C}$  时,二者相差减少为  $1.68$ 。

从所得的分析结果来看,作为一种 C3 途径的沉水植物,龙须眼子菜的碳同位素组成明显比陆生 C3 植物要低,分馏明显降低。此外,由于龙须眼子菜在高 pH 条件下仍可以良好生长,可能表明其有能利用  $\text{HCO}_3^-$  的某种能力,因而使得碳同位素分馏减少。

## 3 讨论

对于沉水植物来说,其碳同位素组成受 DIC 浓度和生长速率控制,这种过程的碳同位素分馏可以表示如下<sup>[29~34]</sup>:

$$\Delta = A + B \times \mu / [DIC] \quad (6)$$

式中,  $\Delta = (\delta^{13}C_{DIC} - \delta^{13}C_p) / (1 + \delta^{13}C_p)$ ,  $\mu$  为净生长速率,  $A$ ,  $B$  为常数,  $[DIC]$  取初始时的无机碳浓度。

经过计算, 同一温度条件下决定龙须眼子菜碳同位素分馏的数值(图3)。通过回归分析, 参数  $A$  和  $B$  与温度( $T$ )的关系为:

$$A (\text{‰}) = -0.30 \times T + 26.97 \quad (R^2 = 0.95) \quad (7)$$

$$B (\text{‰}) = 0.25 \times T - 8.67 \quad (R^2 = 0.97) \quad (8)$$

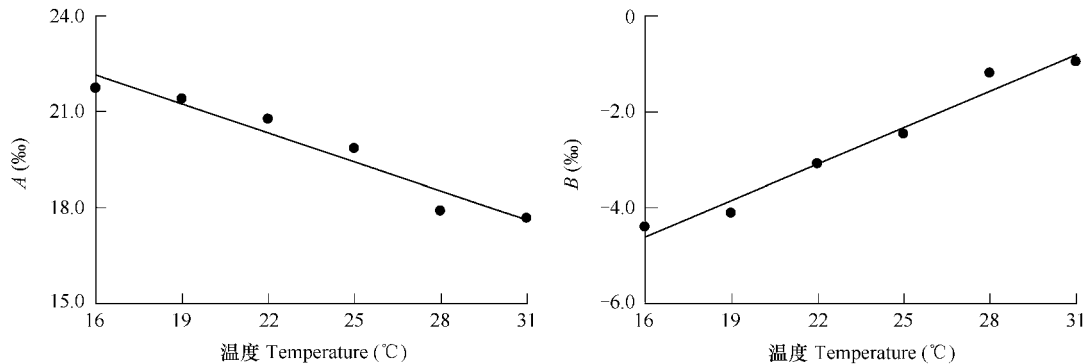


图3 不同温度下龙须眼子菜碳同位素分馏  $A$  值和  $B$  值

Fig. 3 The  $A$  and  $B$  value of *P. pectinatus* under different temperature

在所研究的温度范围内, 得到的参数  $A$  为正值。参数  $A$  代表了与碳同化和吸收产生的同位素分馏效应的总和<sup>[31, 32]</sup>, 与生物所具有的碳同化过程有关, 所得的值从 16°C 的 21.72‰ 至 31°C 的 17.65‰, 随着温度的上升而降低, 表现了较好的温度依赖性 ( $R^2 = 0.95$ )。这一结果表明, 温度升高降低龙须眼子菜碳同化过程中的同位素分馏。

参数  $B$  在实验温度范围内均为负值, 代表了生长速率以及碳扩散进入以及渗漏过程有关的碳同位素分馏<sup>[31, 32]</sup>。 $B$  值随温度的升高而升高, 表明随着温度的升高, 扩散和渗漏所产生的碳同位素分馏加大。这一数值不能与单纯水中扩散所产生的碳同位素分馏 (0.7‰) 相比较, 可能是水生植物对无机碳阻力或者是一定渗漏造成的。

温度对龙须眼子菜碳同位素组成的影响表面在多个方面, 首先是对扩散过程有影响, 温度越高则同位素分馏越低; 其次温度对反应速率有影响, 反应速率越高则同位素分馏越小; 第三, 温度对酶活性有影响, 温度增高酶活性的降低, 酶活性的变化可能对酶固定所产生的同位素分馏没有影响, 但可以引起反应速率的变化而引起同位素分馏的改变; 第四, 温度还可以改变溶解无机碳中  $CO_2$ ,  $HCO_3^-$  和  $CO_3^{2-}$  之间的同位素组成的分馏, 使得利用不同种类的沉水植物有同位素的改变。而 DIC 浓度的改变一方面使得扩散通量产生变化, 使得低的无机碳浓度下生长的沉水植物具有低的同位素分馏, 另一方面 DIC 浓度不同还使得在封闭体系中可利用的无机碳浓度下降, 从而产生小的同位素分馏。

上述过程仅是针对稳态的碳同位素分馏, 而对于由于封闭体系由于无机碳被沉水植物固定所引起溶解无机碳浓度降低并且碳同位素变重的过程变化没有完全考虑。事实上, 25°C 时培养龙须眼子菜, 如果 DIC 初始浓度为  $0.0001 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ , 则最终的 DIC 浓度约只有原来浓度的 0.9% (移去  $CO_2$  使 pH 从 7.1 到 10.6); 而 DIC 初始浓度为  $0.001 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ , 则最终的 DIC 浓度约为原来浓度的 10% (移去  $CO_2$  使 pH 从 8.1 到 11.1)。由于沉水植物吸收使余下无机碳同位素变重的过程与 DIC 浓度有关, 因此这一过程不能单纯用 Rayleigh 过程描述<sup>[35]</sup>, 只能用封闭效应来说明<sup>[36]</sup>。对此需要进一步研究。

但是, 为了能进一步了解无机碳浓度对龙须眼子菜碳同位素组成的影响, 引入净生长速率与无机碳浓度的关系——Michaelis-Menten 方程来描述生长过程:

$$\mu = V_{\max} ([DIC] / (K_m + [DIC])) \quad (9)$$

式中, 净生长速率( $\text{mg} \cdot \text{min}^{-1}$ ),  $V_{\max}$  为最大生长速率( $\text{mg} \cdot \text{min}^{-1}$ ),  $K_m$  为常数, 两个参数均可以由净生长率浓度的关系上可以得出. 经过计算,  $25^\circ\text{C}$  时  $V_{\max}$  和  $K_m$  分别为  $8.0 \text{mg} \cdot \text{min}^{-1}$  和  $2.68 \text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ .

式(6)可变为:

$$\Delta = A + B \times V_{\max} / (K_m + [\text{DIC}]) \quad (10)$$

式中, 参数  $A$ ,  $B$  和常数  $V_{\max}$ ,  $K_m$  只与温度有关, 与生长速率无关, 因此式(10)完全可以说明龙须眼子菜碳同位素分馏变化与  $\text{DIC}$  浓度之间的关系. 由于  $B$  值在研究的范围内为负值, 因此随龙须眼子菜生长中  $\text{DIC}$  浓度的降低, 碳同位素分馏也降低, 同时  $\text{DIC}$  的碳同位素组成增加的程度也降低.

对于无机碳浓度下降所引起的生长速率下降或生长受限制, (9) 式可以很好地表示. 然而, 实验过程中当  $\text{DIC}$  下降到一定程度时 ( $\text{DIC}$  为  $0.0001 \text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  培养液  $\text{pH}$  达到 10.6;  $\text{DIC}$  为  $0.001 \text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  培养液  $\text{pH}$  达到 11.1), 龙须眼子菜将基本上停止了生长. 所得的实验分析结果代表了植物整个生长过程中产生的分馏.

#### 4 结论

上述结果表明, 温度无机碳浓度对龙须眼子菜  $\delta^{13}\text{C}$  有重要影响, 是一个综合作用. 温度和无机碳浓度与  $\delta^{13}\text{C}$  关系的建立, 为研究沉水植物碳同位素的分馏以及在生态学方面有重要的应用. 通过分析, 可以得到以下几个结论.

(1) 随温度的升高, 龙须眼子菜碳同位素分馏减少. 龙须眼子菜碳同位素组成的变化与温度有明显的关联性.

(2) 高初始无机碳浓度条件下培养的龙须眼子菜具有较大同位素分馏, 随初始无机碳浓度的降低, 龙须眼子菜碳同位素分馏减少.

(3) 温度较低时, 初始无机碳浓度对龙须眼子菜碳同位素分馏影响较大, 随着温度的升高, 初始无机碳浓度差异对碳同位素分馏影响减少. 温度和无机碳浓度表现了相应的综合效应.

#### References:

- [1] O'Leary M H. Carbon isotope fractionation in plants. *Phytochemistry*, 1981, 20: 553—568.
- [2] Bender M M. Variation in the  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ratios of plants in relation to the pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation. *Phytochemistry*, 1971, 10: 1239—1244.
- [3] Bender M M, Rouhani I, Vines H M, *et al.*  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ratio changes in CAM plant. *Plant Physiol.*, 1972, 52: 427—430.
- [4] Smith B N, Epstein S. Two categories of  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ratios for higher plants. *Plant Physiol.*, 1971, 47: 380—384.
- [5] Hattersly P W. C4 photosynthetic pathway variation in grasses (Poaceae): Its significance for arid and semi arid lands. In: Chapman G P, ed. *Decertified Grass lands: Their Biology and Management*. London: The Linnaean Society of London, 1992. 181—212.
- [6] Körner C H, Farquhar G D, Wang S C. Carbon isotope discriminate by plants follows latitudinal and altitudinal trends. *Oecologia*, 1991, 88: 30—40.
- [7] Farquhar G D, O'Leary M H, Berry J A. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Aust. J. Plant Physiology*, 1982, 9: 121—137.
- [8] Ehleringer J R, Hall A E, Farquhar G D. *Stable isotopes and plant carbon/water relations*. San Diego: Academic Press, 1993.
- [9] Keeley J E, Sternberg L O, DeNiro M J. The use of stable isotopes in the study of photosynthesis of freshwater plants. *Aquatic Botany*, 1986, 26: 213—223.
- [10] Keeley J E, Sandquist D R. Carbon: freshwater plants. *Plant Cell Environment*, 1992, 15: 1021—1035.
- [11] Osmond C B, Valaane N, Haslam S M, *et al.* Comparisons of  $^{13}\text{C}$  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.
- [12] Lin Q, Wang S L. The composition of stable carbon isotope and some influencing factors of submerged plant. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21: 806—809.
- [13] Madsen T V. Growth and photosynthetic acclimation by *Ranunculus aquatilis* L. in response to inorganic carbon availability. *New Phytologist*, 1993, 125: 707—715.
- [14] Sand-Jensen K. Photosynthetic carbon sources of stream macrophytes. *Journal of Experimental Botany*, 1983, 139: 198—210.
- [15] Madsen T V. Resistance to  $\text{CO}_2$  fixation in the submerged aquatic macrophyte *Callitriche stagnalis* Scop. *Journal of Experimental Botany*, 1984, 35:

338—347.

- [16] 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.
- [17] Mook W G, Bommerson J C, Staverman W H. Carbon isotope fractionation between dissolved and bicarbonate and gaseous carbon dioxide. *Earth and Planetary Science Letters*, 1974, 22: 169—176.
- [18] Olesen B, Madsen T V. Growth and physiological acclimation to temperature and inorganic carbon availability by two submerged aquatic macrophyte species, *Callitriche cophocarpa* and *Elodea Canadensis*. *Functional Ecology*, 2000, 14: 252—260
- [19] Sculthorpe C D. The biology of aquatic vascular plants. New York: St. Martin's Press, 1967. 610.
- [20] Wu Z Y, eds. Vegetation of China. Beijing: Science Press, 1980. 61—81, 750.
- [21] Chen Y D. Studies on the Potamogetonaceae in Qinghai Lake. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1987, 11(3): 228—235.
- [22] Shan Z G, Li J L. Study on aquatic vegetation in chenghai lake, Yunnan. *Journal of Yunnan Normal University*, 1994, 14(1): 66—71.
- [23] Yu G Y, Liu Y D, Qiu C Q, *et al.* Macrophyte succession in Dianchi Lake and relations with the environment. *Journal of Lake Sciences*, 2000, 12(1): 73—80.
- [24] Winter K. Short-term fixation of  $^{14}$  carbon by submerged aquatic angiosperm *Potamogeton pectinatus*. *Journal of Experimental Botany*, 1978, 29: 1169—1172.
- [25] Chen K N, Qiang S, Li W C, *et al.* Studies on reproduction diversity in *Potamogeton pectinatus*. *Acta Phytocologica Sinica*, 2003, 27(5): 672—676.
- [26] Van Wijk R J. Ecological studies on *Potamogeton pectinatus* L. III. Reproductive strategies and germination ecology. *Aquat. Bot.*, 1989, 33: 271—299.
- [27] Gerloff G G, Krombholz P H. Tissue analysis as a measure of nutrient availability for the growth of angiosperm aquatic plants. *Limnol. Oceanogr.*, 1966, 11: 529—537.
- [28] Chen K N, Qiang S, Li W C, *et al.* Photosynthetic rate in *Potamogeton pectinatus* L. and factors of influence. *Journal of Lake Sciences*, 2002, 14(4): 357—362.
- [29] Farquhar G D, Ehleringer J R, Hubick K T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol.*, 1989, 40: 503—537.
- [30] Goericke R, Montoya J P, Fry B. Physiology of isotopic fractionation in algae and Cyanobacteria. In: K. Lajtha and R. H. Michener, eds. *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. Lond: Blackwell Science Publishers, 1994. 187—221.
- [31] Jasper J P, Hayes J M. photosynthetic fractionation of  $^{13}$ C and concentrations of dissolved  $\text{CO}_2$  in the central equatorial Pacific during the last 255000 years. *Paleocenography*, 1994, 9: 781—789.
- [32] Hayes J M. Factors controlling  $^{13}$ C contents of sedimentary organic compounds: Principles and evidence. *Mar. Geol.*, 1993. 111—125.
- [33] Laws E A, Popp B N, Bidigare R R. Effect of growth rate and  $\text{CO}_2$  concentration on carbon isotopic fractionation by the marine diatom *Phaeodactylum tricornutum*. *Limnol. Oceanogr.*, 1997, 4: 1552—1560.
- [34] Laws E A, Popp B N, Bidigare R R, *et al.* Dependence of phytoplankton carbon isotopic composition on growth rate and  $[\text{CO}_2]_{\text{aq}}$ : Theoretical considerations and experimental results. *Geochim Cosmochim Acta*, 1995, 59: 1131—1138.
- [35] Zeebe R E, Wolf-Gladrow D.  $\text{CO}_2$  in the seawater: equilibrium, kinetics, isotopes. Amsterdam: Elsevier Science B. V., 2003. 1—165.
- [36] Deuser W, Degens E, Guillard R. Carbon isotope relationship between plankton and seawater. *Geochim Cosmochim Acta*, 1968, 32: 657—660.

#### 参考文献:

- [12] 林清, 王绍令. 沉水植物碳同位素分馏及其影响因素分析. *生态学报*, 2001, 21: 806—809.
- [20] 吴征镒主编. 中国植被. 北京: 科学出版社, 1980. 61—81, 750.
- [21] 陈耀东. 青海湖眼子菜科植物的研究. *水生生物学报*, 1987, 11(3): 228—235.
- [22] 单振光, 李加联. 程海水生植被研究. *云南师范大学学报*, 1994, 14(1): 66—71.
- [23] 余国营, 刘永定, 丘昌强, 等. 滇池水生植被演替及其与水环境变化的关系. *湖泊科学*, 2000, 12(1): 73—80.
- [25] 陈开宁, 强胜, 李文朝, 等. 莖齿眼子菜繁殖多样性研究. *植物生态学报*, 2003, 27(5): 672—676.
- [28] 陈开宁, 强胜, 李文朝, 等. 莖齿眼子菜光合速率及影响因素. *湖泊科学*, 2002, 14(4): 357—362.