

C₃ 植物稳定碳同位素组成与盐分的关系

韦莉莉, 严重玲*, 叶彬彬, 郭晓音

(厦门大学生命科学学院, 厦门 361005)

摘要:植物在盐生环境中 $\delta^{13}\text{C}$ 值的改变可能包含两个成分:一个是盐分对 CO_2 的扩散、传递或光合速率的影响而引起的 $\delta^{13}\text{C}$ 值的改变;另一个是光合途径的转换引起的 $\delta^{13}\text{C}$ 值的变化, $\delta^{13}\text{C}$ 值的大小与诱导发生 CAM 或 C_4 代谢的程度有关。植物组织的 $\delta^{13}\text{C}$ 值随盐度的变化趋势除了与植物本身固有的耐盐性有关以外,盐度和胁迫时间是影响植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的重要因素。根据盐生条件下同位素分馏特点可知,盐生植物与非盐生植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 随盐度的变化趋势有所不同。对非盐生植物而言,在低盐度和短期的盐处理下,随盐度的增加和胁迫时间的延长植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值增大,这个阶段限制光合作用的主要因素是气孔导度;但是如果盐度过低, $\delta^{13}\text{C}$ 变化很小,则难以表现出应有的相关性;随着胁迫的加强,当限制光合作用的非气孔因素成为主导因素时,由于光合作用受到强烈抑制(光合结构遭到破坏), $\delta^{13}\text{C}$ 将随之降低。对盐生植物而言,其 $\delta^{13}\text{C}$ 与最适盐度有关。最适盐度下,植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 低于其它盐度条件下的 $\delta^{13}\text{C}$ 值。盐生条件下,有些 C_3 植物可能发生光合途径的转换,无论诱导发生的是 C_4 代谢还是 CAM 代谢, $\delta^{13}\text{C}$ 值均趋于增大。但是,一般情况下,盐处理诱导的光合途径的改变对植物组织整体的 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响很小。在密闭环境中或郁闭林地,植物和土壤呼吸释放的 CO_2 再次参与光合作用,也会改变植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值。为了更加全面地考察植物 $\delta^{13}\text{C}$ 与盐度的关系,需要设置较大的盐度范围和进行长期的胁迫处理,才能够获得相对充分的数据,才有利于全面分析植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值与耐盐性的关系。

关键词:盐分;碳同位素组成($\delta^{13}\text{C}$);同位素歧视;盐生植物;非盐生植物

文章编号:1000-0933(2008)03-1270-09 中图分类号:Q948, Q945 文献标识码:A

Relationship between salinity and stable carbon isotope composition of C_3 plants

WEI Li-Li, YAN Chong-Ling*, YE Bin-Bin, GUO Xiao-Yin

School of Life Sciences, Xiamen University, Xiamen 361005, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(3): 1270 ~ 1278.

Abstract: There are two components of variation in carbon isotope composition (expressed as the ratio of stable carbon isotope relative to PDB, denoted $\delta^{13}\text{C}$) of plant tissues under salinity conditions; one is the effect of physiological processes; the other is the high salinity-induced switch from C_3 -photosynthesis to Crassulacean acid metabolism or C_4 -photosynthesis. The former is a main factor affecting plant $\delta^{13}\text{C}$ values, whereas the later generally has no significant effect on whole tissue $\delta^{13}\text{C}$. The relationship between $\delta^{13}\text{C}$ and salinity is relevant to intrinsic salt-tolerance, salinity level and the period when plants grow under saline conditions. Non-halophyte and halophytes have different response patterns in $\delta^{13}\text{C}$ to salinity in terms of the mechanism of carbon isotope discrimination. For non-halophytes, $\delta^{13}\text{C}$ values will increase with increasing salinity when the stomatal closure is the major factor in restricting photosynthesis. As non-stomatal limitation

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30470301、30530150、40673064、30710103908)和福建省高校创新团队培育计划资助项目

收稿日期:2007-06-27; **修订日期:**2007-12-12

作者简介:韦莉莉(1970~),女,安徽淮南人,博士生,主要从事环境生态学和污染生态学。

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yel@xmu.edu.cn.

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30470301、30530150、40673064、30710103908) and "Program for Innovative Research Team in Science and Technology in Fujian Province University"

Received date:2007-06-27; **Accepted date:**2007-12-12

Biography: WEI Li-Li, Ph. D. candidate, mainly engaged in environmental sciences and pollution ecology. E-mail: welliy@yahoo.com.cn

becomes the key factor with the stress intensified, however, the values of plant $\delta^{13}\text{C}$ may decline. It should be noted that the correlation between $\delta^{13}\text{C}$ and salinity is not exhibited by mild stress treatment. For halophytes, the lowest $\delta^{13}\text{C}$ occurs at a favourable salinity, and the values increase when the salinity is lower or higher than the optimum level. In dense woodlands, the CO_2 derived from respiration recaptured by leaves using photosynthesis may alter their plant's $\delta^{13}\text{C}$ due to the different $\delta^{13}\text{C}$ from that of the air. So, further investigations are necessary covering a large range of salinity and duration of treatment, to explore the response of plant $\delta^{13}\text{C}$ to salinity, and the salt-tolerance of species.

Key Words: salinity; stable carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$); isotope discrimination; halophyte; non-halophyte

土壤盐分是盐渍化土壤和滨海湿地主要的无机环境,人们期望利用植物稳定碳同位素组成(通常以碳同位素比值的形式表示,即 $\delta^{13}\text{C}$)对盐分的综合响应的特点,探讨 $\delta^{13}\text{C}$ 是否可以作为植物耐盐性的指示指标。然而,关于土壤盐分与植物 $\delta^{13}\text{C}$ 之间关系的研究并未得到一致的结果。本文试图通过盐度对植物影响的过程和机理的讨论,结合前人研究成果,分析盐分与植物 $\delta^{13}\text{C}$ 之间可能存在的关系。

1 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值与土壤盐分的关系

植物组织的碳同位素组成($\delta^{13}\text{C}$)或同位素分馏值(Δ)对土壤盐度的响应已有大量研究(表1)。Farquhar 等^[1]在综述盐分对 Δ 值的影响中,认为无论是盐生植物还是非盐生植物,其 Δ 均随着盐度的增加而减小,即植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 随盐度的增加而增大。后来的学者们对多种植物进行了研究,大部分的实验结果与上述一致,即 $\delta^{13}\text{C}$ 与盐度之间存在显著正相关关系,随着盐度的增加植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值增大。这些植物包括禾本科农作物大麦(*H. vulgare*)、小麦(*T. aestivum*)、水稻(*O. sativa*),耐盐性植物芦苇(*Phragmites australis*)等,还包括盐生植物,如秋茄(*K. candel*)、草海桐(*S. Sericea*)、白红树(*L. racemosa*)等。然而,有些植物,如胡萝卜(*D. carota*)、海榄雌(*A. germinans*)等其 $\delta^{13}\text{C}$ 值的变化与盐度之间没有表现出明显的相关性。

表1 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值对土壤盐度的响应

Table 1 Response of $\delta^{13}\text{C}$ to salinity

物种 Species	耐盐性 Salinity tolerance	处理盐度 Salinity	处理时间 Duration of trial	$\delta^{13}\text{C}$ 与盐度的关系 Relationship between $\delta^{13}\text{C}$ and salinity	参考文献 Reference
棉花 <i>Gossypium hirsutum</i>	耐盐 salt-tolerance	0, 50, 250 mmol/L	52d	正相关关系 positive relationship	[2]
大豆 <i>Phaseolus vulgaris</i>	不耐盐 salt-sensitive	0, 50, 150 mmol/L	37d	正相关关系 positive relationship	[2]
水稻 <i>Oryza sativa</i>	中等盐敏感性作物 salt-sensitive	51.68 mmol/L	10d; 13d	正相关关系 positive relationship	[3]
不同基因型水稻 <i>Oryza sativa</i>	不同耐盐性 various of salt-tolerance	0.11 mmol/L	25d; 33d	处理 33d 表现出正相关关系; 而 25d 时没有表现出明显的 相关性 a positive relationship at 33d; no relationship at 25d	[4]
阿月浑子树 <i>Pistacia vera</i>	甜土植物 non-halophyte	0, 75, 150, 225 mmol/L	30d, 60d	正相关关系(叶、茎、根); 根 茎的值在不同盐度之间没有 显著差异 ^a positive relationship for leaf, stem and root; no relationship for whole rootstock	[5]
胡萝卜 <i>Daucus carota</i>	甜土植物 non-halophyte	1 ~ 80 mmol/L	56d	呈线性正相关关系,但是相关 性不显著 a positive relationship	[6]
杂交番杏属植物 <i>Carpobrotus</i>	甜土植物 non-halophyte	约 270d About 270d	约 9 个月 About 9 months	正相关关系(变化范围 - 28‰ ~ - 22‰) positive relationship (rang from - 28‰ ~ - 22‰)	[7]

续表

物种 Species	耐盐性 Salinity tolerance	处理盐度 Salinity	处理时间 Duration of trial	$\delta^{13}\text{C}$ 与盐度的关系 Relationship between $\delta^{13}\text{C}$ and salinity	参考文献 Reference
四种类型小麦 (<i>Karchia</i> CWI10990, <i>Shorawaki</i> BW20313, <i>Pastor</i> CM85836, <i>Baviacora</i> BW18103)	耐盐(前两种) salt-tolerance 和耐旱(后两种) drought-tolerance	85,137,171mmol/L	从秧苗到灌浆期 (From seedling to grain filling stage)	正相关关系 positive relationship	[8]
小麦 <i>Triticum aestivum</i> , cv. Tanit (非耐盐 性), <i>T. durum</i> , cv. Ben Bachir(耐盐性)	不同耐盐性 various of salt-tolerance	50,100 mmol/L	21d	正相关关系 positive relationship	[9]
大麦 <i>Hordeum vulgare</i>	—	17 ~ 239mmol/L	210 ~ 240d	正相关关系 positive relationship	[10]
大麦 <i>Hordeum vulgare</i>	耐盐作物 salt-tolerance	0,225mmol/L	14d	正相关关系 positive relationship	[11]
桉树 (<i>Eucalyptus</i> <i>camaldulensis</i> Dehnh)	耐盐植物 salt-tolerance	34 ~ 308mmol/L	—	正相关关系 positive relationship	[12]
冰叶日中花 <i>Mesembryanthemum</i> <i>crystallinum</i>	盐生植物 halophyte	0,400 mmol/L	63d	正相关关系 positive relationship	[13]
草海桐 <i>Scaevola sericea</i>	盐生植物 halophyte	85,165mmol/L	长期 Long time	正相关关系 positive relationship	[14]
秋茄 <i>Kandelia candel</i>	盐生植物 halophyte	85, 250, 430 mmol/L	约 60d About 60d	正相关关系 positive relationship	[15]
白红树 <i>Laguncularia</i> <i>racemosa</i>	盐生植物 halophyte	0,256,513mmol/L	—	正相关关系 positive relationship	[16]
海榄雌 <i>Avicennia germinans</i> 美国红树(大红树) <i>Rhizophora mangle</i>	盐生植物 halophyte	0,103,274mmol/L	—	没有表现出直接的相关性 ^a no relationship	[17]
美国红树(大红树) <i>Rhizophora mangle</i>	盐生植物 halophyte	100,250,500mmol/L	—	正相关关系 positive relationship	[18]

a 表示没有显著相关性 no relationship

从表 1 中可以看出,盐度与 $\delta^{13}\text{C}$ 之间的关系与植物本身的耐盐性强弱或对盐分的敏感性有关。同一种植物不同器官对盐度的适应性不同,因此不同器官的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与盐度之间的相关性也不同。阿月浑子树的叶、茎和根的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与盐度之间呈显著正相关关系,但是根状茎的 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化不显著。同时,盐度的大小及处理时间是影响植物组织 $\delta^{13}\text{C}$ 值的外界因素。在相对较低的盐度范围内,随盐度的增加植物对 ^{13}C 的排斥减小,即 $\delta^{13}\text{C}$ 值趋向于更正。但是如果盐度过低,或处理时间很短,植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 变化很小,因同时受到其它环境因素的干扰,可能得到不显著的相关关系的结果。例如,大红树(*R. mangle*)在 0 ~ 274mmol/L 的低盐度处理下,没有表现出两者的相关性,而在 103 ~ 496mmol/L 的盐度处理下,表现出显著的正相关关系。4 种不同基因型水稻在 0 和 111mmol/L 条件下,处理 25d 时没有表现出显著的相关性,处理长达 33d,植物的 $\Delta^{13}\text{C}$ 与盐度之间才表现出显著的负线性关系。

2 盐生条件下 C_3 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值的变化机制

盐生环境中植物组织 $\delta^{13}\text{C}$ 值的改变可能包含两个成分:一个是盐分对植物生理活动的影响而引起的 $\delta^{13}\text{C}$ 值的改变;另一个是盐胁迫下植物光合代谢途径的转换引起的 $\delta^{13}\text{C}$ 值的变化。但是,并非所有的植物在

盐生环境下都会发生光合代谢的转换。因此,对许多植物而言,生理生化的改变是盐生条件下 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化的主要因素。

2.1 植物生理活动对碳同位素产生的分馏效应

植物的碳同位素组成以相对比值的形式表示:

$$\delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = (R_{\text{sample}} / R_{\text{standard}} - 1) \times 1000 \quad (1)$$

R_{sample} 是植物组织的 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, R_{standard} 是标准物(美国南卡罗来纳州白垩纪皮狄组拟箭石化石)的 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ (也称 Pee Dee Belemnite)。植物对 ^{13}C 表现为正的分馏效应,即植物在吸收大气 CO_2 的过程中偏向于吸收较多的 $^{12}\text{CO}_2$,而吸收较少的 $^{13}\text{CO}_2$,引起植物组织中 ^{13}C 的相对含量低于大气。同位素效应的主要成分是 CO_2 中的 ^{13}C 和 ^{12}C 通过气孔的扩散率不同引起的分馏效应以及羧化酶对 CO_2 的分馏效应。在描述 C₃植物光合作用过程中的同位素效应的模型中, Farquhar 等的模型得到最为广泛的发展和验证^[1,19]:

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{plant}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{air}} - a - (b - a) C_i / C_a \quad (2)$$

式中, $\delta^{13}\text{C}_{\text{air}}$ 是大气 CO_2 的碳同位素比值; a 是气孔扩散引起的同位素效应, b 表示主要由核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)引起的同位素效应, a 和 b 是相对稳定的,通常假定 a 为 4.4‰, b 为 29‰。 C_i 和 C_a 分别是细胞间隙 CO_2 浓度和叶片周围大气 CO_2 浓度,两者的比值表示叶片细胞内外 CO_2 分压差。大气 CO_2 的碳同位素组成相当稳定, Farquhar^[19] 在 1982 年的论文中指出北纬地区为 -6.7‰, 1991 年 Griffiths^[20] 的报道为 -7.9‰或 -8.0‰, Feng^[21] 根据南极冰心和夏威夷冒纳罗亚火山的观察资料,建立了大气稳定碳同位素比值的拟合方程为,

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{air}} = -6.429 - 0.006 \times \exp [0.0217(t - 1740)] \quad (3)$$

式中, t 为时间。根据这个公式计算所得 1996 ~ 2006 年间的 $\delta^{13}\text{C}_{\text{air}}$ 变化为 -7.98‰ ~ -8.35‰。现在通常采用 -8.0‰作为 $\delta^{13}\text{C}_{\text{air}}$ 值。因此,植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值主要取决于 C_i , 而且两者成负相关关系。因为 C_i 与气孔导度(g_c 或 g_s)和净光合速率(A)有关:

$$C_i = C_a - A/g_c \text{ 或 } C_i = C_a - 1.6A/g_s \quad (4)$$

式中, g_c 和 g_s 分别是 H_2O 和 CO_2 扩散的气孔导度。因此,植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与 A/g_s 密切相关。在胁迫条件下,如果气孔导度的降低幅度大于 CO_2 吸收速率,则 A/g_s 比值增加,进而引起 C_i 减小和 $\delta^{13}\text{C}$ 值变大。反之,则 A/g_s 比值降低,引起 C_i 变大和 $\delta^{13}\text{C}$ 值减小。如果 A 和 g_s 以同样的幅度降低,则 C_i 或 $\delta^{13}\text{C}$ 值保持不变。随着环境盐度的增加秋茄(*K. candel*)的 A 和 g_s 均降低。在高盐环境(430 mmol/L NaCl)下,气孔导度的降低程度大于光合速率。因而,叶片的 C_i/C_a 低于低盐环境(85 mmol/L NaCl)下的叶片,同时表现出前者的 $\delta^{13}\text{C}$ 值高于后者^[15]。当中国枸杞(*L. barbarum*)生长于高于 103 mmol/L 的 NaCl 处理条件下, Na^+ 和 Cl^- 则会破坏光合酶系统而使光合速率降低。然而, C_i 的变化并不明显,因为气孔导度的降低幅度更大^[22]。

盐分胁迫对植物的影响可以分为渗透胁迫和离子胁迫两个方面。渗透胁迫使气孔导度降低而限制 CO_2 的扩散,同时因 C_i 的降低也影响光合羧化酶对 CO_2 的羧化效率。离子毒害因伤及光合结构,从而抑制光合速率,同时造成细胞间 CO_2 的积累,导致 C_i 升高。由此可见, C_i 的变化方向(增加或者降低)是判断盐生环境中植物光合作用的气孔限制和非气孔限制的重要依据^[23]。 $\delta^{13}\text{C}$ 与胞间 C_i 的关系密切,因而也可以作为光合限制因素的判据之一。 Lissner 等^[24] 和 Choi 等^[25] 分别利用气体交换的方法和稳定碳同位素技术对高盐胁迫下芦苇(*P. australis*)的光合作用的研究,得到一致的结果,即气孔限制是光合作用降低的主要限制因素。然而,当叶片在胁迫条件下发生气孔的非均匀性关闭时,利用气体交换系统测定的 g_s 会发生偏差,使计算的 C_i 值偏高,从而导致非气孔限制为主要限制因素的错误结论^[26]。 Brugnoli 和 Lauteri 在研究盐度对棉花(*G. hirsutum*)和大豆(*P. vulgaris*)的光合作用影响的实验中发现,与对照相比,大豆在 50 mmol/L NaCl 条件下 C_i 基本保持不变,在高盐度(150 mmol/L NaCl)条件下反而升高,但是其碳同位素辨别(Δ)却随盐度增加而降低(即 $\delta^{13}\text{C}$ 随盐度增加而增加)^[2]。他们通过实验验证了大豆在盐胁迫下气孔发生了非均匀性关闭。并指出利用气体交换测定的 C_i 是对 g_s 的加权, C_i 的大小受气孔导度的影响。与气体交换测定的 C_i 不同的是, Δ 计算

的 G_i 是对光合速率的加权。因此当气孔发生非均匀性关闭时, 气体交换系统测定的 G_i 偏高, 而植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 或 Δ 不会受到气孔是否发生非均匀性关闭的干扰^[2]。由此可见, 在分析盐分条件下植物的光合作用的限制因素时, 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值的变化方向是更为可靠的判据。

据此推测, 在盐生条件下, 盐生植物和非盐生植物的生理响应不同, 反映在他们的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与盐度之间的关系也不同。在盐生植物的最适盐度下, 其生理活性最强, 气孔导度和光合速率均高于其它盐度(包括无盐条件)下的相应值, 因而其 $\delta^{13}\text{C}$ 值最低。而对于非盐生植物来说, 无盐条件是最佳环境, 此时的 $\delta^{13}\text{C}$ 值最低。因此, 非盐生植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值将随着盐度的增加或胁迫时间的延长而增大。但是, 随着盐胁迫的加强, 一旦限制光合作用的主导因素由气孔因素转变为非气孔因素时, 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 则会随之降低。

2.2 光合途径的转换对 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响

自然界中大部分的陆生植物利用 C_3 途径进行光合作用, 大约有 18 个科(包括 8000 ~ 10000 种)的植物属于 C_4 植物^[27], CAM 植物一般只限于那些生存于特殊生境的植物类群, 大约包括 33 个科^[28]。由于光合作用过程中对 ^{13}C 的歧视不同, 致使不同光合代谢类型的植物具有不同的碳同位素组成。 C_3 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 $-20\text{‰} \sim -35\text{‰}$ (平均为 -26‰), C_4 植物为 $-7\text{‰} \sim -15\text{‰}$ (平均为 -12‰), CAM 植物为 $-10\text{‰} \sim -22\text{‰}$ (平均为 -16‰)^[29]。根据 $\Delta p = \delta a - \delta p$, 假设 δa 为 -8‰ , 则同位素分馏值(Δp)的范围分别为 $12\text{‰} \sim 27\text{‰}$, $-1\text{‰} \sim 7\text{‰}$, $3\text{‰} \sim 14\text{‰}$ 。兼性植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值介于 C_3 和 C_4 植物之间, 取决于两种代谢途径的组成比例。大量实验证实, C_4 或 CAM 代谢是可以诱导的。 Cl^- 可以活化 PEPCase, 在高浓度 Cl^- 存在的条件下, C_3 光合途径中的 PEPCase 活性大大增加, 促使 C_3 盐生植物转变为 CAM 光合途径。 C_4 和 CAM 植物较 C_3 植物具有更大的抗逆能力, 能更好地适应干旱、盐渍等不良环境, 盐生植物这种代谢途径的转变, 可以更有利于提高其对盐渍生境的适应能力。

2.2.1 C_3 -CAM 兼性植物

CAM 与 C_3 途径之间的转换与环境密切相关。干旱^[30~33]、强光^[34~36]、低温^[35]等均可能诱导 CAM 代谢的发生。盐胁迫因造成生理干旱而成为 CAM 代谢的诱因之一^[32,37,38]。冰叶日中花(*M. crystallinum*)是典型的 C_3 -CAM 兼性植物。在一般低盐度的土壤中, *M. crystallinum* 是 C_3 植物, 当生活在较高的盐度条件下, 则转变成 CAM 植物。CAM 途径是对不利环境条件的适应, 具有高效的光合速率和水分利用效率^[39,40]。CAM 途径的诱导也决定于植物自身的遗传因素和发育阶段^[33], 并不是所有的植物在盐分胁迫下都能够诱发 CAM 代谢。如 *D. clavellatum* 在盐分胁迫下没有表现出 CAM 代谢特征^[41]。CAM 的诱导往往只发生在植物体的某些部分或某个发育阶段, 成熟叶片尤其是发生肉质化的叶片容易被诱导发生 CAM 代谢^[34,42]。

目前已经发现的 C_3 -CAM 兼性植物主要存在于 Aizoaceae, Crassulaceae, Portulacaceae 及 Vitaceae 几个属。 C_3 -CAM 兼性植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值的大小与诱导发生 CAM 代谢的程度有关。当盐生环境改变植物的光合途径, 使 C_3 植物向 CAM 途径转化时, 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值将随之降低, 降低的幅度由胁迫的程度决定^[43]。Pierce 等监测了 50 种凤梨科植物全天的气体交换模式、叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值和夜间组织的酸化, 其中 13% 的植物的叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值为典型的 C_3 途径, 但是这些植物表现出夜间的组织酸化和少量的 ($<10\%$) 夜间 CO_2 吸收^[44]。然而, 利用叶片全组织的 $\delta^{13}\text{C}$ 值判断植物的光合类型, 在兼性或中间型植物的光合作用的研究中受到限制。因为全叶组织的 $\delta^{13}\text{C}$ 值是植物对环境的长期适应的综合的反映, 不能够充分体现短期或微弱的 CAM 代谢所产生的植物组织碳同位素组成的变化。例如, 有的专性 CAM 植物与 C_3 -CAM 兼性植物的碳同位素辨别(Δ)只相差 $2\text{‰} \sim 4\text{‰}$ ^[40]。尤其在野外实验中, CAM 代谢往往被长期的总体变化所掩盖^[45]。对热带蕨类植物的研究发现, 虽然夜间 *P. crassifolium* 和 *P. veitchii* 的可滴定酸含量增加, 即光合作用向 CAM 代谢转换, 但是叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值在 $25.9\text{‰} \sim 22.6\text{‰}$ 之间, 表现为典型的 C_3 光合特征^[46]。虽然全叶组织的 $\delta^{13}\text{C}$ 值在反映盐分胁迫下 CAM 代谢的诱导存在缺陷, 但是在线即时同位素分析技术为示踪短期的 CAM 代谢提供了可行的方法。Borland *et al.* 利用在线分析技术测定 *Clusia minor* L. 叶片同位素分馏值。在雨季, 阳生叶片的 Δ 值从黎明时的 17.1‰ 上升到中午的 22.7‰ , 下午 Δ 值又从 22.2‰ 下降到 17‰ 。表明阳生叶片在雨季以 C_3 代谢为主, 结合有机酸的变

化,发现有微弱的 C₄代谢发生。而荫生叶则表现为完全的 C₃代谢,其 Δ 值在一天中的变化范围为 27‰ ~ 19.2‰,是气孔限制引起的变化。在旱季,叶片的光合代谢全部转化为 CAM 途径,气孔在白天关闭 4 ~ 5h,有机酸在夜间积累。黎明后 3h 测定的 Δ 值为 6.4‰ ~ 9.1‰。可见,CAM 代谢在旱季起着非常重要的作用^[47]。

2.2.2 C₃-C₄中间型植物

在一定条件下,C₃和 C₄两种代谢途径在某些植物中可以相互转化。这些植物一般具有类似 Kranz 结构的叶片特征,降低了的表观光呼吸速率,具有一定的固定 CO₂为 C₄酸的能力^[48],这类植物即 C₃-C₄中间型植物。目前发现的 C₃-C₄中间型植物包括苋科莲子草属(*Alternanthera*)、菊科黄花菊属(*Flaveria*)、十字花科 *Moricandia* 属、禾本科的黍属(*Panicum*)和 *Neurachne* 属、粟米草属(*Mollugo*)、紫茉莉科叶子花属(*Bougainvillea*)、*Eleocharis* 属和银胶菊属(*Parthenium*)等^[49]。不同的发育时期,同一种植物也可能发生两种光合途径的转换。有些植物在局部器官或细胞具有不同的光合模式。典型的 C₃植物烟草(*N. tabacum*)的茎和叶柄中靠近维管组织的细胞具有 C₄光合代谢特点,PEPC 固定的无机碳不是来自气孔,而是由维管组织中的 C₄有机酸脱羧释放的 CO₂^[27]。环境调控在光合类型之间的相互转化过程中起着决定性的作用。淹水、高温、低浓度的 CO₂等条件等均可以诱导 C₃植物中 C₄代谢途径的增强^[50]。盐胁迫也能使 C₃植物诱导出类似 C₄植物的特征,随着类似 C₄途径的出现,他们的光呼吸强度和 CO₂补偿点降低。其原因是当 C₄代谢诱导发生时,甘氨酸脱羧酶(GDC)集中分布在维管束鞘细胞的线粒体内^[51],叶肉细胞中的 DGC 则丧失,致使植物的光呼吸降低。黄花菊属(*Flaveria*)中 C₃-C₄中间型植物的同位素组成与同属中 C₃植物的相似,只有当 C₄代谢固定的 CO₂占 50% 以上时,其 $\delta^{13}\text{C}$ 值才显著降低^[52]。

由此可见,C₃-CAM 兼性植物和 C₃-C₄中间型植物的同位素组成介于 C₃和 C₄植物之间,与 CAM 代谢或 C₄代谢在 C₃代谢中所表现的程度有关。在盐胁迫下,诱导的 C₄代谢产生的同位素分馏对 $\delta^{13}\text{C}$ 值的变化的贡献很小,不易区分,只有结合其他分析手段,通过观察植物的维管束结构、甘氨酸脱羧酶在叶肉细胞和维管束鞘细胞中的分布,测定 C₄代谢关键酶的活性,以及对光呼吸和 CO₂饱和点等参数的分析,才能够确定是否有光合代谢途径的转换发生。

2.3 光合 CO₂的来源是影响 $\delta^{13}\text{C}$ 值的不可忽略的因素

在密闭冠层内,大气 CO₂的同位素组成(δa)随高度变化而呈现梯度变化。这个梯度变化是由于冠层的光合作用能力以及植物呼吸和土壤的降解作用引起的。一方面,由于光合作用对¹³C 产生歧视,使大气中剩下的 CO₂富含¹³C。另一方面,降解所释放的 CO₂的同位素组成使土壤 CO₂的¹³C 含量非常低。盐生环境中,植物的呼吸作用增强,在郁闭度较高的林地,呼吸释放的 CO₂在冠层内与大气混合构成植物吸收的无机碳源,从而影响冠层内外不同位置的叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值。近年来,关于植物呼吸释放的 CO₂中¹³C 的含量与以往的结果不同。一些新的研究结果发现,CO₂中¹³C 的含量比呼吸底物的¹³C 的含量高,即植物呼吸过程中富集¹³C^[53]。这些气体再次被植物利用,必然会引起植物组织 $\delta^{13}\text{C}$ 值偏高。

3 结论及展望

植物在盐生环境中 $\delta^{13}\text{C}$ 值的改变可能包含两个成分:一个是盐分对 CO₂的扩散、传递或光合速率的影响而引起的 $\delta^{13}\text{C}$ 值的改变;另一个是光合途径的改变引起的 $\delta^{13}\text{C}$ 值的变化, $\delta^{13}\text{C}$ 值的大小与诱导发生 CAM 或 C₄代谢的程度有关。盐胁迫通过抑制植物叶片的气孔导度、光合作用、蒸腾效率等一系列生理反应而对¹³C 产生歧视,使植物组织的¹³C 含量低于大气 CO₂。植物组织的 $\delta^{13}\text{C}$ 值随盐度的变化趋势与植物本身的耐盐性有关,不同器官的表现也存在差异。盐度和胁迫时间是影响植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的重要因素。对非盐生植物而言,在低盐度短期的盐处理下,随盐度的增加和胁迫时间的延长植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值增大。但是如果盐度过低, $\delta^{13}\text{C}$ 变化很小,表现不出显著的相关性。对盐生植物而言,其 $\delta^{13}\text{C}$ 与最适盐度有关,最适盐度条件下,植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 低于其它盐度条件下的 $\delta^{13}\text{C}$ 值。盐分处理可能诱导有些 C₃植物发生光合途径的转换,无论诱导 C₄代谢还是 CAM 代谢,植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值趋于增大。在密闭环境中或郁闭的林地,植物和土壤呼吸释放的 CO₂再次参与光合作

用,也会改变植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值。

在上述实验中,大多采用盆栽实验,盐处理的时间和盐度梯度都有限,难以充分观察盐度对植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响。今后在探索盐度与植物 $\delta^{13}\text{C}$ 相关性的实验中,需要设置较大的盐度范围和进行长期的胁迫处理,才能够获得相对充分的数据,以便全面分析植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值与耐盐性的关系。

References:

- [1] Farquhar G D, Ehleringer J R, Hubick K T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 1989, 40: 503—537.
- [2] Brugnoli E, Lauteri M. 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_3 non-halophytes. *Plant Physiol*, 1991, 95: 628—635.
- [3] Shaheen R, Hood-Nowotny R C. Carbon isotope discrimination: potential for screening salinity tolerance in rice at the seedling stage using hydroponics. *Plant Breeding*, 2005, 124 (3): 220—224.
- [4] Poss J A, Zeng L H, Grieve C M. Carbon isotope discrimination and salt tolerance of rice genotypes. *Cereal Research Communications*, 2004, 32 (3): 339—346.
- [5] Hokmabadi H, Arzani K, Grierson P F. Growth, chemical composition, and carbon isotope discrimination of pistachio (*Pistacia vera* L.) rootstock seedlings in response to salinity. *Australian Journal of Agricultural Research*, 2005, 56 (2): 135—144.
- [6] Gibberd M R, Turner N C, Storey R. Influence of saline irrigation on growth, ion accumulation and partitioning, and leaf gas exchange of carrot (*Daucus carota* L.). *Annals of Botany*, 2002, 90 (6): 715—724.
- [7] Weber E, D'Antonio C M. Germination and growth responses of hybridizing *Carpobrotus* species (*Aizoaceae*) from coastal California to soil salinity. *American Journal of Botany*, 1999, 86 (9): 1257—1263.
- [8] Shaheen R, Hood-Nowotny R C. Effect of drought and salinity on carbon isotope discrimination in wheat cultivars. *Plant Science*, 2005, 168 (4): 901—909.
- [9] Ouerghi Z, Cornic G, Roudani M, *et al.* Effect of NaCl on photosynthesis of two wheat species (*Triticum durum* and *T-aestivum*) differing in their sensitivity to salt stress. *Journal of Plant Physiology*, 2000, 156 (3): 335—340.
- [10] Isla R, Aragues R, Royo A. Validity of various physiological traits as screening criteria for salt tolerance in barley. *Field Crops Research*, 1998, 58 (2): 97—107.
- [11] Jiang Q Z, Roche D, Monaco T A, *et al.* Gas exchange, chlorophyll fluorescence parameters and carbon isotope discrimination of 14 barley genetic lines in response to salinity. *Field Crops Research*, 2006, 96 (2-3): 269—278.
- [12] Poss J A, Grattan S R, Suarez D L, *et al.* Stable carbon isotope discrimination: an indicator of cumulative salinity and boron stress in *Eucalyptus camaldulensis*. *Tree Physiology*, 2000, 20 (16): 1121—1127.
- [13] Winter K, Holtum J A M. The effects of salinity, crassulacean acid metabolism and plant age on the carbon isotope composition of *Mesembryanthemum crystallinum* L., a halophytic C-3-CAM species. *Planta*, 2005, 222 (1): 201—209.
- [14] Goldstein G, Drake D R, Alpha C, *et al.* Growth and Photosynthetic Responses of *Scaevola sericea*, A Hawaiian Coastal Shrub, to Substrate Salinity and Salt Spray. *International Journal of Plant Sciences*, 1996, 167(2): 171—179.
- [15] Kao W Y, Tsai H C, Tsai T T. Effect of NaCl and nitrogen availability on growth and photosynthesis of seedlings of a mangrove species, *Kandelia candel* (L.) Druce. *Plant Physiol*, 2001, 158: 841—846.
- [16] Sobrado M A. Leaf characteristics and gas exchange of the mangrove *Laguncularia racemosa* as affected by salinity. *Photosynthetica*, 2005, 43(2): 217—221.
- [17] Ish-Shalom-Gordon N, Lin G, Sternberg L D S L. Isotopic fractionation during cellulose synthesis in two mangrove species; Salinity effects. *Phytochemistry*, 1992, 31(8): 2623—2626.
- [18] Lin G H, Sternberg L D S L. Effect of Growth Form, Salinity, Nutrient and Sulfide on Photosynthesis, Carbon Isotope Discrimination and Growth of Red Mangrove (*Rhizophora mangle* L.). *Australian Journal of Plant Physiology*, 1992, 19(5): 509—517.
- [19] Farquhar G D, OLeary M H, Berry J A. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1982, 9: 121—137.
- [20] Griffiths H. Application of stable isotope technology in physiological ecology. *Func Ecol*, 1991, 5: 254—269.
- [21] Feng X B. Long term ci/ca response of trees in western north America to atmospheric CO_2 concentration derived from carbon isotope chronologies.

- Oecologia, 1998, 117: 19—25.
- [22] Zheng G Q, Xu X, Xu Z Z, *et al.* The effect of salt stress on the stomatal and non-stomatal limitation of photosynthesis of *Lycium barbarum*. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2002, 22(6): 1355—1359.
- [23] Xu D Q. Some Problems in Stomatal Limitation Analysis of Photosynthesis. Plant Physiology Communications, 1997, 33(4): 241—244.
- [24] Lissner J, Schierup H H, Comin F A, *et al.* Effect of climate on the salt tolerance of two *Phragmites australis* populations. Part II: diurnal CO₂ exchange and transpiration. Aquat. Bot. 1999b, 64: 335—350.
- [25] Choi W J, Ro H M, Chang S X. Carbon isotope composition of *Phragmites australis* in a constructed saline wetland. Aquatic Botany, 2005, 82(1): 27—38.
- [26] Flexas J, Bota J, Loreto F, *et al.* Diffusive and Metabolic Limitations to Photosynthesis under Drought and Salinity in C₃ Plants. Plant Biology, 2004, 6: 269—279.
- [27] Julian M H, Quick W P. Characteristics of C₄ photosynthesis in stems and petioles of C₃ flowering plants. Nature, 2002, 415: 451—454.
- [28] Black C C, Osmond C B. Crassulacean acid metabolism photosynthesis: 'working the night shift'. Photosynthesis Research, 2003, 76(1-3): 329—341.
- [29] Chen S P, Bai Y F, Han X G. Applications of stable carbon isotope techniques to ecological research. Acta Phytoecologica Sinica, 2002, 26(5): 549—560.
- [30] Zotz G, Winter K. Short-term regulation of Crassulacean acid metabolism activity in a tropical hemiepiphyte, *Clusia uvitana*. Plant Physiology, 1993, 102(3): 835—841.
- [31] Winter K, Lüttge U, Winter E, *et al.* Troughton. Seasonal shift from C₃ photosynthesis to Crassulacean Acid Metabolism in *Mesembryanthemum crystallinum* growing in its natural environment. Oecologia, 1978, 34(2): 225—237.
- [32] Winter K, Ziegler H. Induction of crassulacean acid metabolism in *Mesembryanthemum crystallinum* increases reproductive success under conditions of drought and salinity stress. Oecologia, 1992, 92(4): 475—479.
- [33] Cushman J C, Borland A M. Induction of Crassulacean acid metabolism by water limitation. Plant, Cell & Environment, 2002, 25(2): 295.
- [34] Earnshaw M J, Winter K, Ziegler H, *et al.* Altitudinal changes in the incidence of crassulacean acid metabolism in vascular epiphytes and related life forms in Papua New Guinea. Oecologia, 1987, 73(4): 566—572.
- [35] Haag-Kerwer A, Franco A C, Lüttge U. The effect of temperature and light on gas exchange and acid accumulation in the C₃-CAM plant *Clusia minor* L. Journal of Experimental Botany, 1992, 43(248): 345—352.
- [36] Zotz G, Winter K. A one-year study on carbon, water and nutrient relationships in a tropical C₃-CAM hemi-epiphyte, *Clusia uvitana* Pittier. New Phytologist, 1994, 127(1): 45—60.
- [37] von Willert D J, Detlef K. Ultrastructure and crassulacean acid metabolism in *Mesembryanthemum crystallinum* leaves during normal and NaCl-induced ageing. Planta, 1972, 107(3): 227—237.
- [38] Winter K, Gademann R. Daily changes in carbon dioxide and water vapor exchange, chlorophyll fluorescence, and leaf water relations in the halophyte *Mesembryanthemum crystallinum* during the induction of crassulacean acid metabolism in response to high sodium chloride salinity. Plant Physiology, 1991, 95(3): 768—776.
- [39] Pierce S, Winter K, Griffiths H. The role of CAM in high rainfall cloud forests: an in situ comparison of photosynthetic pathways in Bromeliaceae. Plant, Cell & Environment, 2002, 25(9): 1181.
- [40] Griffiths H. Carbon isotope discrimination and the integration of carbon assimilation pathways in terrestrial CAM plants. Plant, Cell and Environment, 1992, 15(9): 1051—1062.
- [41] Neales T F, Fraser M S, Roksandic Z. Carbon isotope composition of the halophyte *Disphyma clavellatum* (Haw.) Chinnock (Aizoaceae), as affected by salinity. Australian Journal of Plant Physiology, 1983, 10(5): 437—444.
- [42] Jones M B. The effect of leaf age on leaf resistance and CO₂ exchange of the CAM plant *Bryophyllum fedtschenkoi*. Planta, 1975, 123(1): 91—96.
- [43] Winter K, Holtum J A M. How Closely Do the ¹³C Values of Crassulacean Acid Metabolism Plants Reflect the Proportion of CO₂ Fixed during Day and Night? Plant Physiol, 2002, 129: 1843—1851.
- [44] Pierce S, Winter K, Griffiths H. Carbon isotope ratio and the extent of daily CAM use by Bromeliaceae. New Phytologist, 2002, 156(1): 75.
- [45] Holtum J A M, Aranda J, Virgo A, *et al.* ¹³C values and crassulacean acid metabolism in *Clusia* species from Panama. Trees - Structure and Function, 2004, 18(6): 658—668.

- [46] Holtum J A M, Winter K. Degrees of crassulacean acid metabolism in tropical epiphytic and lithophytic ferns. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1999, 26(8): 749—757.
- [47] Borland A M, Griffiths H, Broadmeadow M S J, *et al.* Short-term changes in carbon-isotope discrimination in the C_3 -CAM intermediate *Clusia minor* L. growing in Trinidad. *Oecologia*, 1993, 95(3): 444—453.
- [48] Edwards G E, Ku M S B. Biochemistry of C_3 - C_4 intermediates. In: Hatch M D, Boardman N K eds. *The Biochemistry of Plants*, Academic Press. New York, 1987, 275—325.
- [49] Cheng Z Q, Zhang W J. C_3 - C_4 intermediate plants. *Plant Physiology Communication*, 1988, 2: 72—76.
- [50] Niu S L, Jiang G M, Li Y K. Environmental regulations of C_3 and C_4 plants. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(2): 308—314.
- [51] Hyltonl C M, Rawsthorne S, Smith A M, *et al.* Glycine decarboxylase is confined to the bundle-sheath cells of leaves of C_3 - C_4 intermediate species. *Planta*, 1988, 175(4): 452—459.
- [52] Monson R K, Teeri J A, Ku M S B, *et al.* Carbon-isotope discrimination by leaves of *Flaveria* species exhibiting different amounts of C_3 -and C_4 -Cycle co-function. *Planta*, 1988, 174(2): 145—151.
- [53] Hymus G J, Maseyk K, Valentini R, *et al.* Large daily variation in ^{13}C -enrichment of leaf-respired CO_2 in two *Quercus* forest canopies. *New Phytologist*, 2005, 167: 377—384.

参考文献:

- [22] 郑国琦, 许兴, 徐兆桢, 等. 盐胁迫对枸杞光合作用的气孔与非气孔限制. *西北植物学报*, 2002, 22(6): 1355—1359.
- [23] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题. *植物生理学通讯*, 1997, 33(4): 241—244.
- [29] 陈世苹, 白永飞, 韩兴国. 稳定性碳同位素技术在生态学研究中的应用. *植物生态学报*, 2002, 26(5): 549—560.
- [51] 牛书丽, 蒋高明, 李永庚. C_3 与 C_4 植物的环境调控. *生态学报*, 2004, 24(2): 308—314.