

# 通过树木年轮 $\delta^{13}\text{C}$ 重建大气 $\text{CO}_2$ 浓度的可靠性探讨

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 510275. \* 联系人, Email: slpeng@ms.gzb.ac.cn)

**摘要** 为了探讨利用树木年轮碳同位素比及其模型重建历史大气  $\text{CO}_2$  浓度的可靠性, 对南亚热带条件下生长的几个主要树种的一些相关生理指标进行了测定. 结果发现叶片光合速率  $A$  和气孔导度  $g$  的比值  $A/g$  和细胞间  $\text{CO}_2$  浓度  $C_i$  随环境和树种特性有较大的变化, 与前人对幼苗控制实验所取得的关于这两个值不变的结论不同, 从而对以  $C_i$  恒定为前提通过树木年轮  $\delta^{13}\text{C}$  重建大气  $\text{CO}_2$  浓度的可靠性提出了怀疑. 根据目前对  $C_i$  等值变化机理的认识水平和大气  $\text{CO}_2$  浓度变化幅度, 通过树木年轮  $\delta^{13}\text{C}$  的分析难以精确地重建区域性大气  $\text{CO}_2$  浓度的变化.

**关键词**  $A/g$   $C_i$  树木年轮  $\delta^{13}\text{C}$  大气  $\text{CO}_2$  浓度重建

随着温室效应对陆地生态系统和人类的生产生活影响的增大, 温室气体尤其是  $\text{CO}_2$  浓度的变化越来越受到人们的关注. 研究空气  $\text{CO}_2$  浓度变化的历史有助于判断其今后的趋向, 以便提前采取相应的应变措施. 然而大气  $\text{CO}_2$  浓度的直接仪器测量开始较晚<sup>[1]</sup>, 长期和系统性的资料十分缺乏, 因此便产生了一系列的替代方法, 如利用冰芯气泡的分析、生物化石资料间接推算等. 由于树木年轮  $\delta^{13}\text{C}$  与大气  $\text{CO}_2$  浓度具有一定的关系, 人们便尝试通过树木年轮  $\delta^{13}\text{C}$  的研究来重建大气  $\text{CO}_2$  浓度变化史<sup>[1, 2]</sup>, 其依据主要是 Farquhar 等人<sup>[3]</sup>的计算公式:

$$\delta^{13}\text{C} = \delta a - a - (b - a)C_i / C_a, \quad (1)$$

其中,  $\delta^{13}\text{C}$  和  $\delta a$  分别为植物体内和大气  $\text{CO}_2$  的碳同位素比,  $a$  为空气扩散到气孔时产生的分部效应,  $b$  是光合羧化酶 RuP<sub>2</sub> 对 C 同位素的分部效应,  $C_a$  和  $C_i$  分别为大气和细胞间  $\text{CO}_2$  浓度.

Wong 等人<sup>[4]</sup>在对 *Eucalyptus pauciflora* 和 *Zea mays* 等幼苗的控制实验中发现, 植物叶片的气孔导度  $g$  与光合速率  $A$  几乎是成比例地变化, 因而导致了在环境  $\text{CO}_2$  浓度  $C_a$  不变的情况下, 细胞间  $\text{CO}_2$  浓度  $C_i (= C_a - A/g)$  的稳定. 随后, 他们对这两个种进行了系统的控制实验, 得出  $A/g$  在不同的光强、营养和水分状况下都保持稳定的结论, 并根据这一结果及其他人关于这一比率的研究结论, 推算出  $C_3$  和  $C_4$  植物的  $C_i$  在环境  $\text{CO}_2$  浓度为  $320 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$  时分别稳定于  $220$  和  $100 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$  的结果<sup>[4-7]</sup>. 孙谷畴等人<sup>[8]</sup>在对荷木的实验中, 也测得了类似的结果. 有人根据这些结果和测得的树木年轮  $\delta^{13}\text{C}$  值, 通过(1)式定量地重建了大气  $\text{CO}_2$  浓度  $C_a$  或大气  $\text{CO}_2$  的 C 同位素比  $\delta a$  的历史变化<sup>[1, 2, 8, 9]</sup>.

然而, 这方面的研究也面临着较大的难题, 因为在同一棵树不同半径上  $\delta^{13}\text{C}$  的值存在非同步的变化, 差别可达  $4\%$ , 而同一群落中的不同植株之间存在的差别也可达  $2\% \sim 3\%$ <sup>[10]</sup>, 并且造成这些差别的原因尚不明确; 部分地区年轮  $\delta^{13}\text{C}$  的值与区域大气  $\text{CO}_2$  浓度的变化还存在相反的趋势<sup>[11]</sup>. 显然, 许多未知因子需要深入探讨才能减少不确定性, 提高研究的精度和可靠性. 为此, 我们于 1999 年 6 月中旬对南亚热带几个树种在自然条件下  $g$ ,  $A$  和  $C_i$  的变化进行了测定, 目的是探讨上述  $A/g$  和  $C_i$  不变的结论向其他树种推广的可能性, 和根据  $C_i$  恒定来重建大气  $\text{CO}_2$  浓度变化的可靠性.

## 1 材料与方法

实验共测定了8个树种,分别在鼎湖山自然保护区的3个地点进行;庆云寺后侧亚热带季风常绿阔叶林测定黄果厚壳桂(*Cryptocarya concinna*)、云南银柴(*Aporosa yunnanensis*);招待所旁针阔叶混交林测定锥栗(*Castanopsis chinensis*)和马尾松(*Pinus massonina*);树木园西北向道旁低地针阔叶混交林测定九节(*Psychotria rubra*)、罗伞(*Abraisia quinquegona*)、藜蒴(*Cantanosia fissia*)和荷木(*Schima superba*)等.样地概况见文献[12, 13].

分林缘全光照下和林内低光强下进行,按照日进程从8:00到18:00,两个种结合测定一日,每个种选3~5年生健康植株,选3~5个健康成熟的叶片(从枝条顶端向下数第3或4片叶),每2h用英国产便携式LCA-4光合蒸腾测定仪测定 $A$ ,  $g$ ,  $C_i$ ,  $C_a$ 以及环境温度、相对湿度和入射光强 $Q$ 等指标,每个叶片取3或4个记录,每个树种各时间点的值为9~18个数据的平均值.

## 2 结果分析

实验期间天气基本稳定,环境温度、湿度分别在27℃和82%之间波动,变化较小,一天之中波动最大的为光照,早上8:00约 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右,中午12:00左右接近 $2000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (林外),因此可以认为,实验期间光照是主要的影响因子.

### 2.1 $A/g$ 的变化

从图1可以看到,各树种 $A/g$ 的值在一天之内有或大或小的波动,未能证实Wong等人<sup>[4-7]</sup>的结论.其中,两个阴性树种黄果厚壳桂、云南银柴和两个阳性树种锥栗和马尾松变化较小,尤其是黄果厚壳桂和马尾松在林外的 $A/g$ 值一天之内仅在100左右波动,可谓相当稳定,与Wong等人<sup>[5-7]</sup>的测定值较为接近,但波动稍大;而其他4个树种的 $A/g$ 值则在一天之内变化相当大,尤其是荷木,早上8:00时林内和林外分别处于7.3和42.7的最低值,随着光照的增强,到12:00左右林外植物达到149.8的峰值,随后由于光抑制作用而下降,到14:00左右出现最低值,之后随着光抑制的解除,到16:00出现另一个达170的峰值后迅速下降,而林内植物的值则未发生光抑制现象,而是持续攀升,在14:00左右出现160.5的最高值,随后迅速下降.值得指出的是,由于各树种测定时环境状况差别不大,尤其是藜蒴和荷木、九节和罗伞是在同一样地同一天测定的,它们之间表现出的 $A/g$ 值的差异只能是由于树种特性的差异所造成的;而 $A/g$ 值较为稳定的阴性树种黄果厚壳桂和云南银柴是在同一样地同一天测定的,它们与其他树种所表现出的差异,究竟是与环境状况有关,还是与树种特性有关,或是两者兼而有之,尚需要进一步研究.

林内植物 $A/g$ 的值普遍远远低于林外同种植物的值,即使对于 $A/g$ 值在林外较为稳定的黄果厚壳桂和云南银柴等也不例外,说明林内外环境状况的差别起了较大的作用,其中林内温度较林外低约2℃,湿度则高约10%,中午光强差别最大时可达 $1800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,早晚则减小.由于一天之内温度和湿度波动很小,它们影响的大小和方向,还有待进一步的实验.可以肯定的是,波动较大的光照起了较大的影响.

从 $A/g$ 与光强之间关系的分析明显地看出,光强在一定范围内的增大可引起 $A/g$ 的增大,但它们之间并非线性关系,在低光强下 $A/g$ 随光强的增大而迅速增大,而光强超过一定限度时

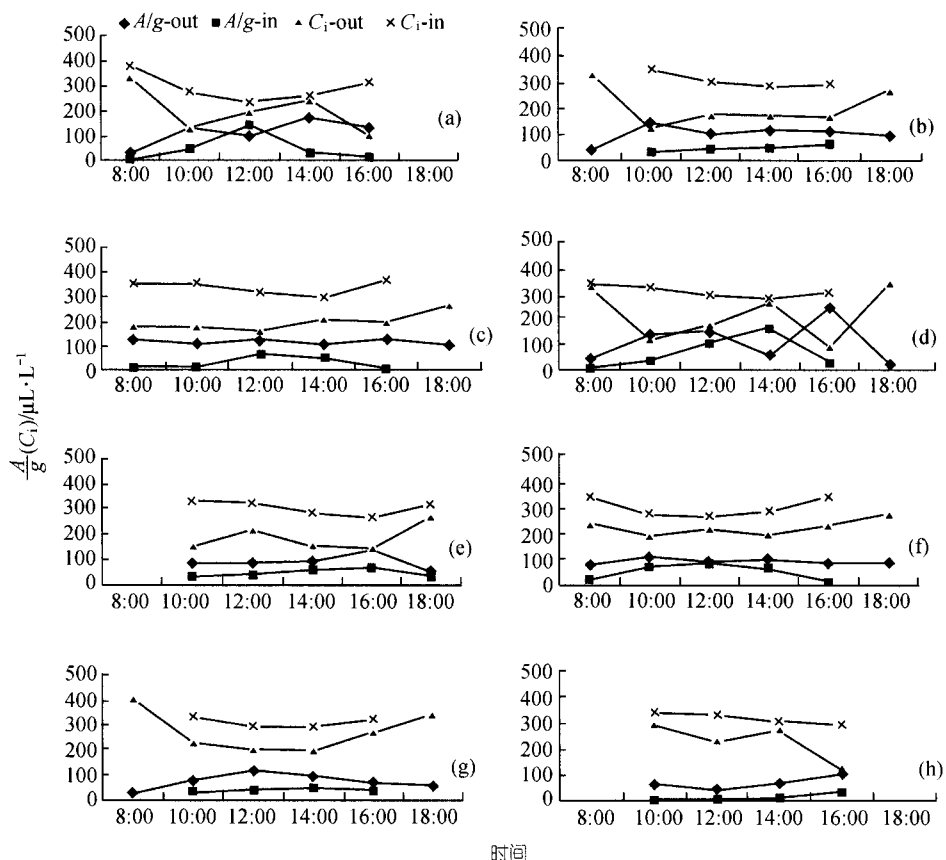


图 1 各树种林内外  $A/g$  和  $C_i$  一天内的变化

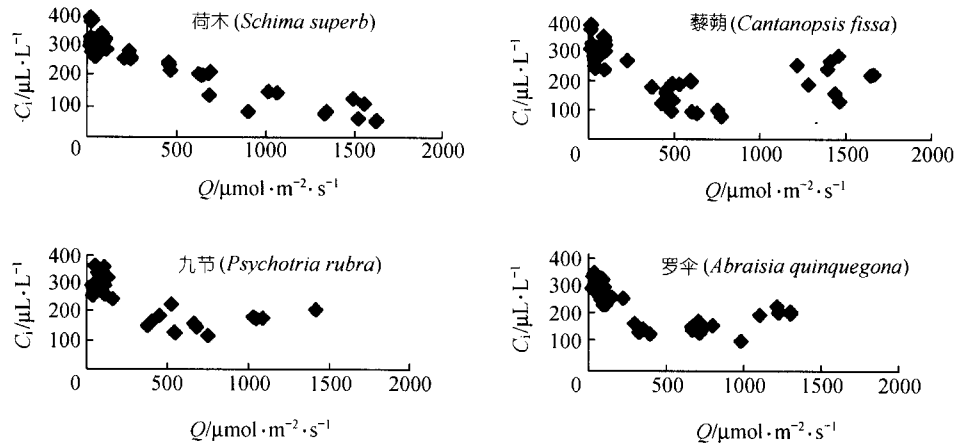
(a) 藜蒻(*Cantantopsis fissa*), (b) 九节(*Psychotria rubra*), (c) 黄果厚壳桂(*Cryptocarya concinna*), (d) 荷木(*Schima superba*), (e) 罗伞(*Abraisia quinquegona*), (f) 云南银柴(*Aporosa yunnanensis*), (g) 锥栗(*Castanopsis chinensis*), (h) 马尾松(*Pinus massoniana*). 林内和林外分别计为-in 和-out

产生的光抑制又会造成  $A/g$  降低. 这说明  $A/g$  值在较大的环境波动情况下保持稳定的可能性是不大的.

## 2.2 $C_i$ 值的变化

各树种  $C_i$  值与  $A/g$  一样并不保持稳定(图 1 和 2), 而是有或大或小的波动, 但它与  $A/g$  的波动方向相反, 即基本在中午 12:00 或 14:00 达到最低值, 而在早晚处于高值; 林外植物在中午发生光抑制而出现峰值, 林内植物则波动幅度较林外小, 未出现光抑制造成  $C_i$  升高的现象, 但其值远远高于林外高光强下同一植物的  $C_i$  值. 从图 2 可以看出, 在一定范围内光强的升高导致  $C_i$  的降低, 其中荷木表现最为明显; 而光强增大到一定程度, 由于光抑制的出现,  $C_i$  又有所回升. 另外, 从同时于同一样地测定的藜蒻和荷木、九节和罗伞  $C_i$  值的不同变化, 可以看出树种的特性也对其产生了较大的影响.

从  $C_i$  日均值的对比来看, 在林外最大的为锥栗的  $261.98 \mu L \cdot L^{-1}$ , 最小的为罗伞  $178.36 \mu L \cdot L^{-1}$ , 相差达  $83.62 \mu L \cdot L^{-1}$ ; 林内的  $C_i$  则相对较为稳定, 测定期间除黄果厚壳桂和马尾松偏高为  $331.64$  和  $314.85 \mu L \cdot L^{-1}$  以外, 其他均波动在  $290 \sim 300 \mu L \cdot L^{-1}$  之间. 根据以上对比分

图2 几个树种  $C_i$  值随光强  $Q$  的变化

析, 这些波动与环境因子和树种的特性都有一定的关系, 也就是说, 在植物生长过程中千变万化的环境条件下,  $C_i$  保持恒定且各物种具有近似值的可能性是不大的。

### 3 讨论

#### 3.1 两种实验结果差异的分析

本文对南亚热带几个主要树种的实验结果未能证明 Wong 等人<sup>[4-7]</sup>关于  $A/g$  和  $C_i$  不变的结论, 产生这一结果差异的主要原因可能是: (i) 树种的差异: 在这次测定的几个树种中, 也存在着较大的差别, 有  $A/g$  和  $C_i$  相对稳定的, 也有波动幅度较大的, 这其中有环境条件差异的原因, 也有树种特性所造成的差异, 说明本实验与 Wong 等人所测定的树种之间存在差异的可能性是存在的; 然而本研究中荷木的  $C_i$  值具有较大的波动, 远不同于孙谷畴等人<sup>[8]</sup>在控制环境下测定的稳定于  $230 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$  的荷木的  $C_i$  值, 这却无法用树种的差异来解释; (ii) 实验环境和手段的差异: Wong 等人的实验是通过盆栽苗控制环境而进行测定的, 他们测定的温度、湿度等都有一定的变化幅度, 其中光照控制在  $120 \sim 2000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  之间; 他们的  $A, g$  值通过气体交换法进行测定,  $C_i$  则通过前两个值间接推算而来<sup>[5-7]</sup>; 而本实验是在野外自然条件下, 利用较先进的 LCA-4 光合蒸腾测定仪同时直接测定  $A, g$  和  $C_i$  值, 实验期间温度、湿度虽变化不大, 但光照条件波动幅度较大, 尤其是在林内, 光照强度基本都低于  $120 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 这就使得本研究的光照范围较大。在我们的测定结果中, 各树种的  $A/g$  和  $C_i$  值不仅在光强低于  $120 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时与高光强下差别较大, 而且在光强  $120 \sim 2000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  之间时, 也有较大的波动, 特别是有多个种在中午光强达到  $1500 \sim 2000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  之间时出现光抑制现象导致  $A/g$  下降而  $C_i$  上升(其他种测定时的最高光强因未达到  $1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  而无法比较), 且部分树种变化幅度极大, 而 Wong 等人的实验则未出现这一情况, 说明仅仅用实验环境的差异来解释是不够的。同时, 实验手段或方法之间的差别也有可能存在, 但这两种方法都是经过长期检验的, 不可能导致结果产生如此大的差别。

#### 3.2 利用树木年轮 $\delta^{13}\text{C}$ 重建大气 $\text{CO}_2$ 浓度变化史的可靠性探讨

将公式(1)转换可得:

$$C_a = [(b-a) C_i] / (\delta a - a - \delta^{13}C),$$

代入参数  $a$  (4.4‰),  $b$  (27‰),  $\delta^{13}C$  (-25‰ ~ -30‰),  $\delta a$  (-8.0‰) 的值<sup>[3]</sup>, 得到:

$$C_a = 1.284 C_i \sim 1.794 C_i.$$

很明显,  $C_i$  值的波动对  $C_a$  有相当大的影响, 约  $1 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$  的变化即可造成利用  $C_3$  植物年轮  $\delta^{13}C$  算出的  $C_a$  值波动达  $1.284 \sim 1.794 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$ . 而不同作者报道的大气  $\text{CO}_2$  浓度增高速率为每年  $1 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$ <sup>[14]</sup>,  $1.38 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$ <sup>[15]</sup>,  $1.5 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$ <sup>[16]</sup>. 在这样的变幅下, 除非  $C_i$  保持相当严格的恒定或能够较精确地推算出, 且不考虑  $\delta^{13}C$  测定时的误差、 $\delta a$  的波动和环境变化及测定误差引起的参数  $b$  的变化, 才能考虑使用年轮  $\delta^{13}C$  来重建大气  $\text{CO}_2$  浓度变化, 而这在目前情况下几乎是不可能的. 在仅有的几例关于  $C_i$  值的报道中, Wong 等人直接测定的短期的  $C_i$  值的最大波动也达  $14 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$ , 严格说不能算恒定; Dupouey 等人<sup>[17]</sup>的研究发现, 过去 40 年中几个物种  $C_i$  值的增幅达到  $20 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$ , Polley 等人<sup>[18]</sup>、Van de Water 等人<sup>[19]</sup>都有类似的报道, 尽管幅度不同.

另一方面, 即使  $C_i$  不变, 将公式中其他参数作为常数来重建大气  $\text{CO}_2$  浓度变化史的做法也是不可取的. 对  $C_3$  植物而言, 公式(1)中  $a$  和  $b$  的变化对大气  $\text{CO}_2$  浓度重建的精度也有重要影响. 其中  $a$  为气孔对 C 同位素的分部效应, 仅与 C 同位素原子的扩散性能有关, 为 4.4‰;  $b$  为光合羧化酶 RuP<sub>2</sub> 对 C 同位素的分部效应, 它在很多研究中作为常数来对待<sup>[1, 8, 9]</sup>. 然而它是随温度、湿度、酸碱度和金属离子浓度的变化而不断变化的<sup>[20]</sup>. Whelan 等人<sup>[21]</sup>曾报道, 温度每升高 1℃,  $b$  升高 1.2‰. 不过也有人发现  $b$  值与温度无关<sup>[22]</sup>. 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<sup>[3, 23, 24]</sup>, 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, 而且  $b$  值与  $C_i$  的变化是否存在一定的关系或存在怎样的关系也没有人进行过探讨, 但这样大的一个变化范围, 若简单地采用取均值等方法来将其作为常数, 势必产生虚假或错误的结果. 因此, 对  $b$  值的更深入的研究, 将有助于减少年轮  $\delta^{13}C$  在重建大气  $\text{CO}_2$  浓度变化历史方面应用的不确定性.

另外, 关于年轮  $\delta^{13}C$  值与降水量、湿度、温度及入射光强的相关关系的报道<sup>[25]</sup>、同一群落中不同树木年轮  $\delta^{13}C$  的不同步变化<sup>[8]</sup>和叶片  $\delta^{13}C$  从强光下到林冠内的减小趋势<sup>[26]</sup>, 都说明气候条件和局部小生境因子的差别对  $\delta^{13}C$  的影响可能涵盖区域性大气  $\text{CO}_2$  浓度变化的影响. 这也从另一个方面说明, 若不剔除其他因子的影响, 通过年轮  $\delta^{13}C$  来重建区域大气  $\text{CO}_2$  浓度变化是难以取得准确结果的.

#### 4 结论

研究证明, 南亚热带几种主要树种的  $A/g$  值在环境变化较大的情况下不能保持稳定, 故而在大气  $\text{CO}_2$  浓度保持稳定时, 细胞间  $\text{CO}_2$  浓度  $C_i$  值仍会出现较大变化, 实测的  $C_i$  值也证明了这一点. 对比分析发现,  $C_i$  的变化与环境 and 物种特性都有一定的关系. 而  $C_i$  仅仅  $1 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$  的变化, 即会导致计算出的大气  $\text{CO}_2$  浓度较大幅度的变化. 这就说明了在目前对  $C_i$  变化认识水平以及大气  $\text{CO}_2$  浓度的变幅下, 以  $C_i$  保持恒定为前提通过树木年轮  $\delta^{13}C$  重建区域大气  $\text{CO}_2$  浓度的做法是不可靠的.

**致谢** 本工作作为国家自然科学基金重大资助项目 (批准号: 39899370)、广东省自然科学基金重大资助项目 (批准号: 980952) 和中国科学院“九五”重大资助项目 (批准号: KZ951-B1-110, KZ95T-40-02-03).

## 参 考 文 献

- 1 Marino B D, McElroy M B. Isotopic composition of atmospheric CO<sub>2</sub> inferred from carbon in C<sub>4</sub> plant cellulose. *Nature*, 1991, 349: 127 ~ 131
- 2 Francey R J. Reconstruction of atmospheric CO<sub>2</sub> levels from <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C in tree rings. In: Pearman G I, ed. *Carbon Dioxide and Climate: Australian Research*. Canberra: Australian Academy of Science, 1980. 95 ~ 104
- 3 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 Physiol*, 1982, 9: 121 ~ 137
- 4 Wong S C, Cowan I R, Farquhar G D. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. *Nature*, 1979, 282(22): 424 ~ 426
- 5 Wong S C, Cowan I R, Farquhar G D. Leaf conductance in relation to rate of CO<sub>2</sub> assimilation. I. Influence of nitrogen nutrition, phosphorus nutrition, photon flux density, and ambient partial pressure of CO<sub>2</sub> during ontogeny. *Plant Physiol*, 1985, 78: 821 ~ 825
- 6 Wong S C, Cowan I R, Farquhar G D. Leaf conductance in relation to rate of CO<sub>2</sub> assimilation. II. Effects of short-term exposures to different photon flux densities. *Plant Physiol*, 1985, 78: 826 ~ 829
- 7 Wong S C, Cowan I R, Farquhar G D. Leaf conductance in relation to rate of CO<sub>2</sub> assimilation. III. Influences of water stress and photo-inhibition. *Plant Physiol*, 1985, 78: 830 ~ 834
- 8 孙谷畴, 林植芳. 亚热带常绿阔叶林树木年轮的 <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C 和空气 CO<sub>2</sub> 浓度变化. *应用生态学报*, 1992, 3(4): 291 ~ 295
- 9 林植芳, 梁春, 彭长连, 等. 鼎湖山地区人类活动对马尾松年轮 <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C 的影响. *生态学报*, 1997, 17(2): 124 ~ 132
- 10 Leavitt S W, Long A. Sampling strategy for stable carbon isotope analysis of tree rings in pine. *Nature*, 1984, 311: 145 ~ 147
- 11 Francey R J. Tasmanian tree rings belie suggested anthropogenic <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C trends. *Nature*, 1981, 290: 232 ~ 235
- 12 彭少麟, 张祝平. 鼎湖山地带性植被的生物量、生产力和能量利用效率. *中国科学, B 辑*, 1994, 24(5): 497 ~ 502
- 13 彭少麟, 张祝平. 鼎湖山针阔叶混交林的生物量和生产力. *生态学报*, 1994, 14(3): 300 ~ 305
- 14 Pearman G I. Preliminary studies with a new global carbon cycle model. In: Pearman G I, ed. *Carbon Dioxide and Climate: Australian Research*. Canberra: Australian Academy of Science, 1980. 79 ~ 89
- 15 Tans P P, Fung I Y, Takahashi T. Observational constraint on the global atmospheric CO<sub>2</sub> budget. *Science*, 1990, 247: 1431 ~ 1438
- 16 Keeling C D, Mook W G, Tans P P. Recent trends in the <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C ratio of atmospheric carbon dioxide. *Nature*, 1979, 277: 121 ~ 122
- 17 Dupouey J L, Leavitt S W, Choisnel E, et al. Modeling carbon isotope fractionation in tree rings based on effective evapotranspiration and soil water status. *Plant Cell and Environment*, 1993, 16: 939 ~ 947
- 18 Polley H W, Johnson H B, Marino B D, et al. Increase in C<sub>3</sub> plant water-use efficiency and biomass over Glacial to present CO<sub>2</sub> concentrations. *Nature*, 1993, 361: 61 ~ 63
- 19 Van de Water P K, Leavitt S W, Betancourt J L. Trends in stomatal density and <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C ratio of *Pinus flexilis* needles during last Glacial-Interglacial cycle. *Science*, 1994, 264: 239 ~ 243
- 20 O'Leary M H. Heavy atom isotope effects in enzyme-catalyzed reactions. In: Gandour R, Schowen R L, eds. *Transition States of Biochemical Processes*. New York: Plenum, 1978. 285~316
- 21 Whelan T, Sackett W M, Benedict C R. Enzymatic fractionation of carbon isotope by phosphoenopyruvate carboxylase from C<sub>4</sub> plants. *Plant Physiol*, 1973, 51: 1051 ~ 1054
- 22 Christeller J T, William A L, Troughton J H. Isotope discrimination by Ribulose-1,5-Bisphosphate carboxylase. *Plant Physiol*, 1976, 57: 580~582
- 23 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
- 24 Wong W W, Benedict C R, 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
- 25 Feng X, Epstein S. Carbon isotopes of trees from arid environments and implications for reconstructing atmospheric CO<sub>2</sub> concentration. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 1995, 59 (12): 2599 ~ 2608
- 26 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 (Berlin)*, 1986, 70: 520 ~ 526

(1999-12-06 收稿, 2000-03-07 收修稿)