

土壤水分胁迫和大气CO₂浓度对光合分馏及后光合分馏的影响

丁兵兵¹ 张永娥² 余新晓^{1*} 贾国栋¹ 王渝淞¹ 郑鹏飞¹ 蒋涛¹ 夏娟娟¹

(¹北京林业大学水土保持与荒漠化防治教育部重点实验室, 北京 100083; ²中国水利水电科学研究院泥沙研究所, 北京 100038)

摘要 对植物光合和后光合分馏进行分析,有助于提升对植物生理和水分管理等的认识。本研究通过测定大气、侧柏叶片和枝条韧皮部可溶性化合物的 $\delta^{13}\text{C}$,探讨了光合作用时大气和叶片间碳同位素的分馏($\Delta C_{\text{a-leaf}}$)和光合作用后叶片到枝条间的碳同位素分馏($\Delta C_{\text{leaf-phlo}}$)对土壤含水量(SWC)和大气CO₂浓度(C_{a})的响应。结果表明: $\Delta C_{\text{a-leaf}}$ 在SWC为田间持水量(FC)的95%~100%(95%~100%FC)且 C_{a} 为400 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 时达到最大值(13.06‰),在SWC为35%~45%FC且 C_{a} 为800 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 时达到最小值(8.63‰);气孔导度和叶肉细胞导度均与 $\Delta C_{\text{a-leaf}}$ 呈显著线性正相关,相关系数分别为0.43和0.44;而 $\Delta C_{\text{leaf-phlo}}$ 并未受到SWC和 C_{a} 的显著影响。本研究不仅可以提高对碳同位素的分馏机制的认识,而且可以为植物对未来气候变化的生存适应性提供理论依据。

关键词 土壤含水量; CO₂浓度; 碳同位素; 光合分馏; 后光合分馏

Effects of soil water stress and atmospheric CO₂ concentration on photosynthetic and post-photosynthetic fractionation. DING Bing-bing¹, ZHANG Yong-e², YU Xin-xiao^{1*}, JIA Guo-dong¹, WANG Yu-song¹, ZHENG Peng-fei¹, JIANG Tao¹, XIA Juan-juan¹ (¹Ministry of Education Key Laboratory of Soil and Water Conservation and Desertification Combating, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; ²Institute of Sediment Research, China Institute of Water Resources and Hydropower Research, Beijing 100038, China).

Abstract: Analysis of plant photosynthesis and post-photosynthetic fractionation can improve our understanding of plant physiology and water management. By measuring $\delta^{13}\text{C}$ in the atmosphere, and $\delta^{13}\text{C}$ of soluble compounds in leaves and branch phloem of *Platycladus orientalis*, we examined discrimination pattern, including atmosphere-leaf discrimination during photosynthesis ($\Delta C_{\text{a-leaf}}$) and leaf-twig discrimination during post-photosynthesis ($\Delta C_{\text{leaf-phlo}}$), in response to changes of soil water content (SWC) and atmospheric CO₂ concentration (C_{a}). The results showed that $\Delta C_{\text{a-leaf}}$ reached a maximum of 13.06‰ at 95%–100% field water-holding capacity (FC) and C_{a} 400 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, and a minimum of 8.63‰ at 35%–45% FC and C_{a} 800 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$. Both stomatal conductance and mesophyll cell conductance showed a significant linear positive correlation with $\Delta C_{\text{a-leaf}}$, with a correlation coefficient of 0.43 and 0.44, respectively. $\Delta C_{\text{leaf-phlo}}$ was not affected by SWC and C_{a} . Our results provide mechanism of carbon isotopes fractionation and a theoretical basis for plant survival strategies in response to future climate change.

Key words: soil water content; CO₂ concentration; carbon isotope; photosynthetic fractionation; post-photosynthetic fractionation.

有研究表明,在植物叶片光合过程中叶片新合成化合物的 $\delta^{13}\text{C}$ 与大气 CO₂ 中的 $\delta^{13}\text{C}$ 差别较大,会发生明显的分馏^[1-2]。光合作用中的 CO₂ 扩散主要包括 3 个步骤:首先是大气中的 CO₂ 到达叶片表面,然后从叶表面进入气孔,最后通过气孔到达叶绿体基质中进行光合作用^[3]。早期研究忽略了叶肉细胞导度(g_m)的影响,认为胞间 CO₂ 浓度(C_i)等于或接近于叶绿体内的 CO₂ 浓度(C_c),但 g_m 不是无限大的,是受特定物种以及环境影响的,忽略了 g_m 对 C_i 和 C_c 的潜在影响,将会对光合作用¹³C 分馏产生误估,因此,在研究光合¹³C 分馏时要考虑 g_m 的影响^[4-7]。此外,有研究表明,后光合分馏会对植物器官中新合成化合物的 $\delta^{13}\text{C}$ 产生影响^[8-9]; Gessler 等^[10]认为,叶片内 $\delta^{13}\text{C}$ 与枝条韧皮部 $\delta^{13}\text{C}$ 差异的 30% 与后光合分馏有关。与光合分馏相比,后光合分馏尚未得到很好的定义。Zhao 等^[11]和 Badeck 等^[12]认为,后光合分馏可以归为稳定同位素动力学。它描述了代谢物和分子内不同反应位置的碳同位素特征的差异。由于光合分馏和后光合分馏均对呼吸 CO₂ 的碳同位素特征有影响,因此,有关光合、后光合分馏的研究对生态系统 CO₂ 通量拆分的研究具有重要意义^[13]。此外,在生物地球化学和植物生理学的研究中,也必须充分了解光合分馏和后光合分馏的性质,以便进行等通量观测^[12]。

在过去的 160 年中,大气 CO₂ 浓度(C_a)已从 280 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 增加到近 400 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,并且可能以每年 0.4% 的增速超过 700 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ^[11]。同时,日益变暖和干燥的气候加剧了土壤水分胁迫,特别是在那些蒸发远远超过降水的地区。在这种情况下,研究 SWC 和 C_a 对光合分馏和后光合分馏的影响具有重大意义。有研究表明,光合作用对土壤含水量(SWC)和 C_a 的变化有敏锐的响应,因此光合分馏对 SWC 和 C_a 的变化也非常敏感^[14-16]。然而,关于 SWC 和 C_a 的变化是否会影响后光合分馏以及后光合分馏对 SWC 和 C_a 变化的响应研究还很少。加强相关研究有助于揭示碳同位素在叶片内以及从叶片运输到枝条韧皮部的分馏机制,以预测未来气候变化条件下植物的生理适应性,便于加强水分管理。

叶片可溶性化合物中的碳同位素($\delta^{13}\text{C}_{\text{leaf}}$)通常作为一段时间内(几个小时到 1~2 d)植物胞间(C_i)与 C_a 分压比(C_i/C_a)的整合指标^[17]。因此,探究 $\delta^{13}\text{C}_{\text{leaf}}$ 的变化,并比较植物叶片内和枝条韧皮部可溶性化合物的 $\delta^{13}\text{C}$ 是描述光合分馏($\Delta C_{\text{a-leaf}}$)和

后光合分馏($\Delta C_{\text{leaf-phlo}}$)的有效方法。本研究的目的是:1)分析 $\Delta C_{\text{a-leaf}}$ 对 SWC 和 C_a 的响应;2)探究 g_m 是否对 $\Delta C_{\text{a-leaf}}$ 产生影响;3)确定 SWC 和 C_a 的变化是否对 $\Delta C_{\text{leaf-phlo}}$ 有影响,以及 $\Delta C_{\text{leaf-phlo}}$ 如何响应 SWC 与 C_a 的相互作用。

1 材料与方法

1.1 试验设计

本试验在北京首都圈生态站进行。该生态站位于北京市海淀区西北部苏家坨镇境内的鹫峰国家森林公园(40°03' N, 116°05' E)内。试验于 2017 年 5 月选择生长状况良好、长势一致的侧柏(*Platycladus orientalis*)幼苗栽植于规格为 27 cm×27 cm 的塑料盆栽容器中,幼苗平均高度为(100±5) cm,平均地径为 1.5~2.0 cm。盆栽所用土壤取自生态站当地,且尽量按原状土的结构放置于盆栽桶中,田间持水量(FC)约为 26.2%。经过两个月的复壮后,将盆栽侧柏幼树置于改装后的 FH-230 高照度培养室(可控制温度、湿度、CO₂ 浓度等)中,进行正交试验(5 个 SWC 和 3 个 C_a)。

为了模拟生态站的野外自然环境,培养室内的环境条件设置为:白天 07:00—19:00,照明系统打开,温度为(25±0.5) °C,相对湿度为 60%;夜间 19:00—9:00,照明系统关闭,温度为(18±0.5) °C,相对湿度为 80%。本试验使用两个培养室来模拟不同的 C_a ,当前环境大气 CO₂ 浓度约为 400 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,故一个培养室的 CO₂ 浓度稳定维持在 400 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ (C_{400});未来大气 CO₂ 浓度会持续增加,可能会超过 700 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,故另一个培养室的 CO₂ 浓度维持在 600 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ (C_{600})和 800 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ (C_{800})(因为只有两个培养室,所以 C_{600} 处理试验完成后再进行 C_{800} 处理试验)。为了研究梯度 SWC 的影响,在不同的 C_a 下,培养室内均放置 5 盆侧柏幼树,分别对应 5 个不同的 SWC: 35%~45%FC(SWC 的范围为 9.17%~11.79%)、50%~60%FC(SWC 的范围为 13.10%~15.72%)、60%~70%FC(SWC 的范围为 15.72%~18.34%)、70%~80%FC(SWC 的范围为 18.34%~20.96%)、95%~100%FC(SWC 的范围为 24.89%~26.20%)。在任何给定的 C_a 下,以不同的 SWC 条件培养 5 棵幼树,让它们适应两周,且每个正交试验均重复两次。

1.2 采样与测量

1.2.1 叶片光合生理特征的测定 由于培养室内的光照条件保持稳定,几乎所有的叶片都暴露于相似

的光照强度下,所以不用考虑冠层梯度对叶片光合生理参数的影响。在培养两周后,于7月中旬,选取每棵幼树冠层中上部3片完全舒展的成熟叶,用便携式光合测定仪(Li-6400,LI-COR Inc., USA)对净光合速率(P_n)、气孔导度(g_s)等叶片生理参数进行测定。

1.2.2 同位素的测定 测量完叶片的 P_n 、 g_s 等参数后,在每株幼树树冠的中上部迅速采集3片叶子和3根枝条样本,并用锡纸包好,置于液氮中进行低温保存。

为了获得叶片可溶性化合物,可根据 Gessler 等^[18]提出的方法收集叶片渗出液,将50 mg新鲜研磨的叶片样品与100 mg聚乙烯吡咯烷酮(PVPP)混合,在2.0 mL的离心管中加入蒸馏水至1.75 mL,将这些混合物在5℃下恒温培养1 h。收集枝条韧皮部可溶性化合物的方法与叶片相似,将75 mg树枝韧皮部样品置于2.0 mL的离心管中,用1.75 mL蒸馏水浸泡24 h。然后,将叶片和枝条样品在100℃下煮3 min,再用离心机(12000× g)离心5 min。将所得的10 μ L上清液置于锡囊中,并在70℃下烘干后,将这些锡囊送到中国科学院植物分子生理学重点实验室进行分析,用稳定同位素比率质谱仪(DELTA-plus-XP, Thermo Fisher Scientific Inc., USA)测定叶片和枝条中可溶性化合物的 $\delta^{13}C$ 值,测量精度为 $\pm 0.1\%$ 。

在取样当天,还需在取样前用气袋和气泵对培养室内的空气进行取样(每个处理重复3次),将这些气袋收集的气体样品也立即送往中国科学院植物分子生理学重点实验室,用稳定同位素比率质谱仪(DELTA-plus-XP, Thermo Fisher Scientific Inc., USA)测定 $\delta^{13}C$ 值,测量精度为 $\pm 0.1\%$ 。

1.2.3 碳同位素的计算 碳元素稳定同位素有 ^{13}C 和 ^{12}C 两种,为了比较两者的同位素组成,通常用 δ 表示碳同位素比, δ 定义为:

$$\delta^{13}C = (R_{sa}/R_{st} - 1) \times 1000\% \quad (1)$$

式中: R_{st} 为标准物中 ^{13}C 与 ^{12}C 的比值; R_{sa} 为样品中 ^{13}C 与 ^{12}C 的比值。

光合作用中 ^{13}C 的分馏值(Δ_{mea})计算方法如下^[19]:

$$\Delta_{mea} = (\delta^{13}C_a - \delta^{13}C_{leaf}) / (1 + \delta^{13}C_{leaf}) \quad (2)$$

式中: $\delta^{13}C_a$ 是 $\delta^{13}C$ 在大气中的值; $\delta^{13}C_{leaf}$ 是 $\delta^{13}C$ 在叶片可溶性化合物中的值。在本研究中, Δ_{mea} 等于光合作用中 ^{13}C 从空气到叶片的分馏值(ΔC_{a-leaf})。

从叶片运输到韧皮部的可溶性化合物的 ^{13}C 分馏值($\Delta C_{leaf-phlo}$, 即后光合分馏)计算公式如下:

$$\Delta C_{leaf-phlo} = \frac{\delta^{13}C_{phlo} \delta^{13}C_{leaf}}{1 + \delta^{13}C_{leaf}} \approx \delta^{13}C_{phlo} - \delta^{13}C_{leaf} \quad (3)$$

式中: $\delta^{13}C_{phlo}$ 是 $\delta^{13}C$ 在枝条韧皮部可溶性化合物中的值。

可参考 Zhang 等^[20]的方法,采用气体交换法结合叶片可溶性化合物的测定,进行 g_m 的计算。

1.3 数据处理

采用 Excel 2010 和 SPSS 25.0 软件对数据进行统计分析。采用双因素和 LSD 法进行方差分析和多重比较($\alpha = 0.05$),用 Pearson 法进行相关分析。利用 Excel 2010 软件作图。图中误差线为标准偏差,表中数据为平均值 \pm 标准差。

2 结果与分析

2.1 不同土壤含水量和 CO_2 浓度下侧柏叶片气体交换特征

在任何给定的 CO_2 浓度(C_a)下,随土壤含水量(SWC)的增加,叶片气体交换参数(P_n 、 g_s 等)也不断增加,在70%~80%FC时达到最大值,随着SWC继续增加,各参数会有小幅下降;在任何给定的SWC下, C_a 的升高都会使 P_n 和 C_i 也增加,而 g_s 随 C_a 的升高而降低。此外,除了当SWC为50%~60%外, g_m 也随 C_a 的增加而趋于下降。这与 g_s 的变化模式相似(图1)。

2.2 不同土壤含水量和 CO_2 浓度下侧柏叶片和枝条韧皮部的 $\delta^{13}C$ 特性

叶片的 $\delta^{13}C_{leaf}$ 介于 -28.18% ~ -25.18% 之间,而枝条韧皮部的 $\delta^{13}C_{phlo}$ 范围为 -29.15% ~ -23.78% 。在任何给定的 C_a 下,当 SWC 处于最低(35%~45%FC)时, $\delta^{13}C_{leaf}$ 和 $\delta^{13}C_{phlo}$ 均达到最大值。一般情况下,当 SWC 一定时,随着 C_a 的增加, $\delta^{13}C_{leaf}$ 趋于下降,而 $\delta^{13}C_{phlo}$ 通常在 C_a 为 $600 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 时达到较高值(图2)。此外,在任何给定的 C_a 下, $\delta^{13}C_{phlo}$ 与 $\delta^{13}C_{leaf}$ 均显著相关,相关系数都高于0.75(表1)。

表1 不同 CO_2 浓度(C_a)下 $\delta^{13}C_{leaf}$ 与 $\delta^{13}C_{phlo}$ 的相关系数
Table 1 Correlation coefficients between $\delta^{13}C_{leaf}$ and $\delta^{13}C_{phlo}$ under different CO_2 concentrations (C_a)

	C_a ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	$\delta^{13}C_{phlo}$
$\delta^{13}C_{leaf}$	400	0.95*
	600	0.75*
	800	0.82*

* $P < 0.05$.

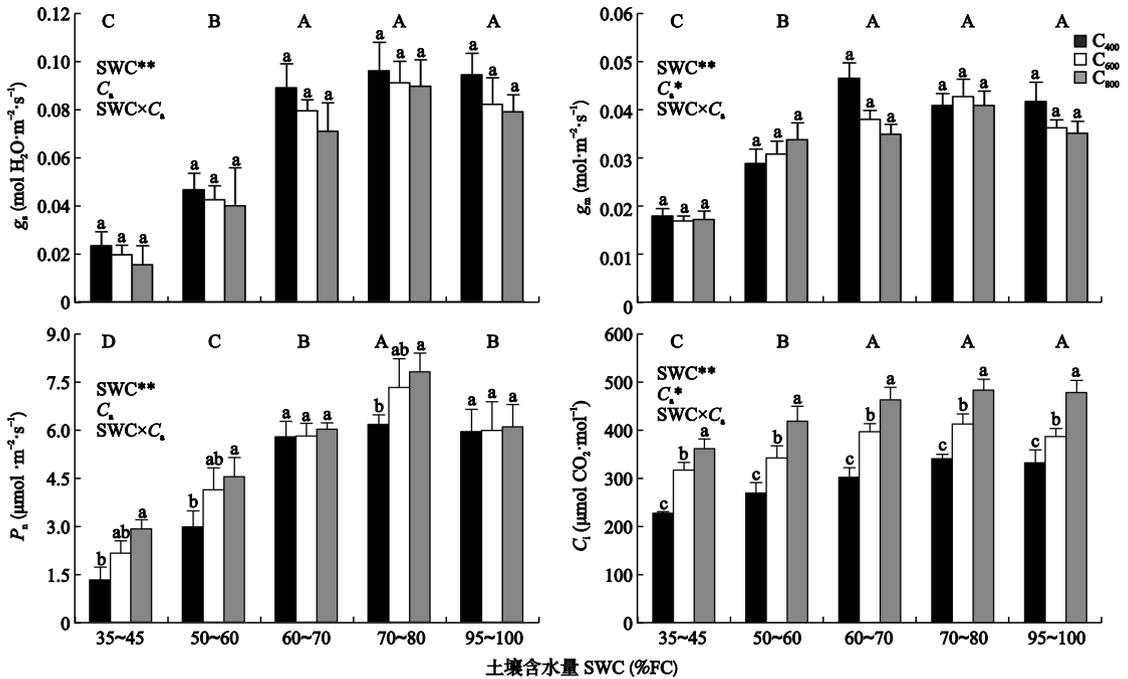


图 1 不同土壤含水量和 CO₂ 浓度下侧柏幼树的气体交换特征

Fig.1 Gas exchange properties of *Platycladus orientalis* saplings under different soil water contents and CO₂ concentrations.

不同大、小写字母分别表示同一 CO₂ 浓度下不同土壤含水量和同一土壤含水量在不同 CO₂ 浓度间差异显著 ($P < 0.05$)。Different capital and small letters indicated significant difference among different soil water content under the same CO₂ concentration and different CO₂ concentration within the same soil water content at 0.05 level. g_s : 气孔导度 Stomatal conductance; g_m : 叶肉细胞导度 Mesophyll cell conductance; P_n : 净光合速率 Net photosynthetic rate; C_i : 胞间 CO₂ 浓度 Intercellular CO₂ concentration. SWC: 土壤含水量 Soil water content; FC: 田间持水量 Field capacity; C_a : CO₂ 浓度 CO₂ concentration. C₄₀₀: 400 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{mol}^{-1}$; C₆₀₀: 600 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{mol}^{-1}$; C₈₀₀: 800 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{mol}^{-1}$. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$. 下同 The same below.

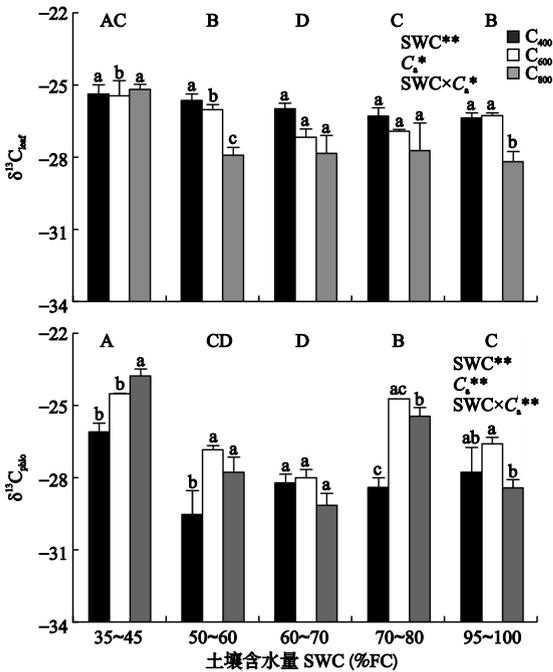


图 2 不同土壤含水量和 CO₂ 浓度下叶片、枝条韧皮部可溶性化合物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值

Fig.2 $\delta^{13}\text{C}$ of water-soluble chemical compound in leaf ($\delta^{13}\text{C}_{\text{leaf}}$) and twig phloem ($\delta^{13}\text{C}_{\text{phlo}}$) of *Platycladus orientalis* saplings under different soil water contents and CO₂ concentrations.

2.3 土壤含水量和 CO₂ 浓度对侧柏 $\Delta\text{C}_{\text{a-leaf}}$ 的交互作用以及 $\Delta\text{C}_{\text{a-leaf}}$ 与气孔导度和叶肉细胞导度的关系

$\Delta\text{C}_{\text{a-leaf}}$ 值介于 8.63‰ ~ 13.06‰ 之间, 在 95% ~ 100% FC × C₄₀₀ 时达到最大值, 在 35% ~ 45% FC × C₈₀₀ 时达到最小值 (图 3)。回归分析表明, $\Delta\text{C}_{\text{a-leaf}}$ 与气孔导度 (g_s) 和叶肉细胞导度 (g_m) 之间均呈显著正相关, R^2 分别为 0.43 和 0.44, 表明 g_s 和 g_m 对 $\Delta\text{C}_{\text{a-leaf}}$ 的影响相似 (图 4)。

2.4 土壤含水量和 CO₂ 浓度对侧柏 $\Delta\text{C}_{\text{leaf-phlo}}$ 的交互作用

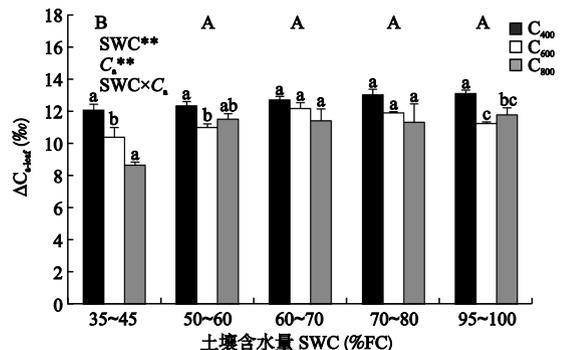


图 3 不同土壤含水量和 CO₂ 浓度下侧柏幼树的 $\Delta\text{C}_{\text{a-leaf}}$
Fig.3 $\Delta\text{C}_{\text{a-leaf}}$ of *Platycladus orientalis* saplings under different soil water contents and CO₂ concentrations.

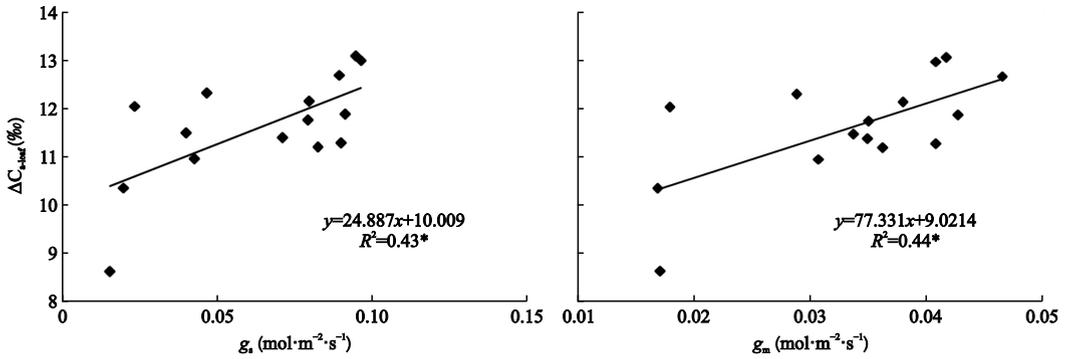


图4 ΔC_{a-leaf} 与气孔导度(g_s)和叶肉细胞导度(g_m)的相关关系

Fig.4 Correlations between ΔC_{a-leaf} and stomatal conductance (g_s) and mesophyll cell conductance (g_m) ($n=15$).

* $P<0.05$.

表2 不同土壤含水量和 CO_2 浓度下侧柏幼树的 $\Delta C_{leaf-phlo}$

Table 2 $\Delta C_{leaf-phlo}$ of *Platycladus orientalis* saplings under different soil water contents (SWC) and CO_2 concentrations (C_a)

CO_2 浓度 C_a ($\mu mol \cdot mol^{-1}$)	土壤含水量 SWC (%FC)				
	35~45	50~60	60~70	70~80	95~100
400	$-0.73 \pm 0.09b$	$-0.90 \pm 0.30b$	$-2.24 \pm 0.92a$	$-2.13 \pm 0.22b$	$-2.42 \pm 0.37b$
600	$0.92 \pm 0.34a$	$-0.82 \pm 0.21ab$	$-0.84 \pm 0.34a$	$0.19 \pm 0.01a$	$-0.34 \pm 0.14a$
800	$1.40 \pm 0.13a$	$0.15 \pm 0.16a$	$-1.31 \pm 0.39a$	$1.27 \pm 0.44a$	$-0.25 \pm 0.17a$

SWC **, C_a **, SWC $\times C_a$ *. * $P<0.05$; ** $P<0.01$. FC: 田间持水量 Field water-holding capacity. 同列不同小写字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$) Different letters in the same column meant significant difference among treatments at 0.05 level.

$\Delta C_{leaf-phlo}$ 的变化范围为 $-2.41\% \sim -4.10\%$ 。在给定的 C_a 下, $\Delta C_{leaf-phlo}$ 随 SWC 的增加并没有呈现出明显的变化规律, 在给定的 SWC 下, 水溶性化合物中的 ^{13}C 随着 C_a 的升高也没有表现出明显的响应趋势。表明从叶片到枝条韧皮部, 仅有少数情况下出现 ^{13}C 富集的现象(表2)。

3 讨论

3.1 侧柏幼苗气体交换特征对不同土壤含水量和 CO_2 浓度的响应

植物光合生理特性受相对湿度、空气温度、 C_a 、SWC 等复杂环境因素的调控, 培养室可以控制上述试验变量, 消除其他因素的影响。本研究重复试验表明, SWC 的增加刺激了 g_s 、 g_m 、 P_n 和 C_i 的增加; 张永娥等^[21] 的研究也有类似的发现。在严重的干旱胁迫条件下, 幼树根系缺水导致叶片保卫细胞内溶质含量降低, 从而增加细胞水势, 使细胞失水并关闭气孔^[22], 当 SWC 增加时, g_s 也随之增加。本研究中, g_m 对 SWC 的变化具有与 g_s 相同的敏感性。这一点与 Flexas 等^[23] 的发现类似。他们的研究表明, 严重的土壤水分胁迫导致葡萄叶片的 g_m 从 $0.22 mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 降低到 $0.02 mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, 但是经过两天的水合作用后, g_m 能恢复到原始水平。在严重

的干旱条件下 (35%~45%FC), 由于较低的 g_m 水平和羧化效率, 有限的 CO_2 同化能力导致 P_n 达到最小值。当 SWC 条件得到改善时, P_n 主要受二磷酸核酮糖羧化酶活性和叶绿体内 CO_2 浓度 (C_c) 的调控, 高浓度的 C_a 可以提升二磷酸核酮糖羧化酶活性, 促进 C_i 的增加, 从而可能进一步增加 C_a , 导致 P_n 随着 C_a 和 SWC 的增加而增加。

回归分析结果表明, P_n 对 g_s 和 g_m 的线性回归系数分别为 0.83 和 0.80, 而 P_n 对 C_i 的回归系数为 0.51, 说明 g_s 和 g_m 是影响 P_n 的主要因素。 g_s 与 g_m 之间也存在高度显著相关。这与 Ethier 等^[24] 的研究结果一致, Bogelein 等^[7] 和 Li 等^[25] 也发现, g_s 与 g_m 之间存在类似的显著关系。

3.2 不同土壤含水量和 CO_2 浓度下 $\delta^{13}C_{leaf}$ 和光合 ^{13}C 分馏的变化

$\delta^{13}C_{leaf}$ 的变化已广泛用于揭示植物叶水平对不同环境条件的响应^[26]。本试验结果表明, SWC 和 C_a 对 $\delta^{13}C_{leaf}$ 有明显的影响, $\delta^{13}C_{leaf}$ 在干旱和低 C_a 条件下有较高的值。干旱对侧柏幼树叶片水平上稳定碳同位素组成的影响与 Peuke 等^[27] 对耐性和敏感生态型山毛榉 (*Fagus sylvatica*) 的研究结果相似。Nie 等^[28] 还发现, 在中国亚热带, 几乎所有选定物种的 $\delta^{13}C_{leaf}$ 在旱季的表现都比雨季更积极。迄今为

止,诸多研究已经证实,在叶片水平 ΔC_{a-leaf} 与叶面水分利用效率之间呈现负相关关系^[29-30]。本研究,在 95%~100%FC×C₄₀₀时 ΔC_{a-leaf} 达到峰值,在 35%~45%FC×C₈₀₀时达到最小值,说明 C_a 升高可以缓解干旱引起的光合吸收抑制,且蒸腾能力可能保持不变或降低^[31-32]。g_s 和 g_m 对 ΔC_{a-leaf} 具有相似的正效应,可能是由于较低的 g_s 和 g_m 使 C_e 降低,从而导致光合¹³C 分馏过程减慢。这与史作民等^[33]的研究结果类似。但 Warren^[34]认为,某些高山植物。如桉树 (*Eucalyptus robusta*) 在光合作用过程中,叶肉抗性对 CO₂ 扩散的影响远大于气孔抗性,可能是物种特异性造成的。

3.3 不同土壤含水量和 CO₂ 浓度下 $\Delta C_{leaf-phlo}$ 的变化

本研究中,不同的 SWC 下 $\Delta C_{leaf-phlo}$ 没有明显的变化规律。虽然在不断升高的 C_a 条件下¹³C 更有可能从叶片富集到韧皮部,但这一趋势并不显著。在大多数情况下,与叶片可溶性化合物相比,树枝韧皮部中的¹³C 会贫化^[18]。但是,Boegelein 等^[7]发现,落叶阔叶树的 $\Delta C_{leaf-phlo}$ 在很大程度上会受冠层高度的影响,即在山毛榉中上部冠层的枝韧皮部可溶性化合物中检测到¹³C 富集,但在下部冠层中未检测到这种富集。Eglin 等^[9]发现,阳光直照的山毛榉树冠枝条 $\delta^{13}C$ 值高于叶片可溶性化合物的 $\delta^{13}C$ 值。在本研究中,培养室白天光照强度为 200~240 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,远远小于野外条件(范围为 40~1500 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,平均约为 350 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。因此,本研究中枝条韧皮部相对于叶片未出现明显的¹³C 富集现象可能与培养室内光照条件较弱有关。也有一些研究提出,植物器官间 $\delta^{13}C$ 的差异主要受不同组织化学组分的影响。目前对后光合分馏的机理研究并不全面,需进一步加强相关研究,以进一步提升对植物生理和水分管理等方面的认识。

4 结 论

在本研究中,基于叶片和枝条韧皮部可溶性化合物的碳同位素特征值,探究了不同 SWC 和 C_a 对 ΔC_{a-leaf} 和 $\Delta C_{leaf-phlo}$ 的影响。结果表明,光合生理特征 (P_n、g_s 等) 受 SWC 和 C_a 的影响,且 g_m 与 g_s 对 SWC 的变化具有相似的敏感性。 ΔC_{a-leaf} 在 95%~100% FC×C₄₀₀时达到最大值,在 35%~45%FC×C₈₀₀时达到最小值,表明高 CO₂ 浓度可以缓解土壤水分胁迫对光合的抑制作用,且蒸腾能力可能保持不变或下降。g_s 和 g_m 对 ΔC_{a-leaf} 的影响相似,回归系数分别为 0.43

和 0.44,表明需要考虑叶肉细胞对光合碳固定的抗性。 $\Delta C_{leaf-phlo}$ 的变化范围为 -2.41‰~-4.10‰,但 $\Delta C_{leaf-phlo}$ 对不同 SWC 和 C_a 没有显著的响应趋势,枝条韧皮部相对于叶片未出现明显的¹³C 富集现象,可能与培养室内光照条件较弱有关。

参考文献

- [1] Farquhar GD, O'Leary MH, Berry JA. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentrations in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1982, **13**: 281-292
- [2] Drake BL. Using models of carbon isotope fractionation during photosynthesis to understand the natural fractionation ratio. *Radiocarbon*, 2014, **56**: 29-38
- [3] Flexas J, Ribas-Carbó M, Diaz-Espejo A, et al. Mesophyll conductance to CO₂: Current knowledge and future prospects. *Plant, Cell and Environment*, 2008, **31**: 602-621
- [4] Lauer MJ, Boyer JS. Internal CO₂ measured directly in leaves: Abscisic acid and low leaf water potential cause opposing effects. *Plant Physiology*, 1992, **98**: 1310-1316
- [5] Flexas J, Ribas-Carbo M, Bota J, et al. Decreased Rubisco activity during water stress is not induced by decreased relative water content but related to conditions of low stomatal conductance and chloroplast CO₂ concentration. *New Phytologist*, 2006, **172**: 73-82
- [6] Seibt U, Rajabi A, Griffiths H, et al. Carbon isotopes and water-use efficiency: Sense and sensitivity. *Oecologia*, 2008, **155**: 441-454
- [7] Boegelein R, Hassdenteufel M, Thomas FM, et al. Comparison of leaf gas exchange and stable isotope signature of water-soluble compounds along canopy gradients of co-occurring Douglas-fir and European beech. *Plant, Cell and Environment*, 2012, **35**: 1245-1257
- [8] Kodama N, Ferrio JP, Brüggemann N, et al. Short-term dynamics of the carbon isotope composition of CO₂ emitted from a wheat agroecosystem-physiological and environmental controls. *Plant Biology*, 2011, **13**: 115-125
- [9] Eglin T, Fresneau C, Lelarge-Trouverie C, et al. Leaf and twig $\delta^{13}C$ during growth in relation to biochemical composition and respired CO₂. *Tree Physiology*, 2009, **29**: 777-788
- [10] Gessler A, Tcherkez G, Peuke AD, et al. Experimental evidence for diel variations of the carbon isotope composition in leaf stem and phloem sap organic matter in *Ricinus communis*. *Plant, Cell and Environment*, 2008, **31**: 941-953
- [11] Zhao N, Meng P, He YB, et al. Interaction of CO₂ concentrations and water stress in semiarid plants causes diverging response in instantaneous water use efficiency and carbon isotope composition. *Biogeoscience*, 2017, **14**: 3431-3444
- [12] Badeck FW, Tcherkez G, Nogues S, et al. Post-photosynthetic fractionation of stable carbon isotopes between plant organs: A widespread phenomenon. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 2005, **19**: 1381-1391
- [13] Brandes E, Kodama N, Whittaker K, et al. Short-term variation in the isotopic composition of organic matter allocated from the leaves to the stem of *Pinus sylvestris*:

- Effects of photosynthetic and postphotosynthetic carbon isotope fractionation. *Global Change Biology*, 2006, **12**: 1922–1939
- [14] Robredo A, Perez-López U, Lacuesta M, *et al.* Influence of water stress on photosynthetic characteristics in barley plants under ambient and elevated CO₂ concentrations. *Biologia Plantarum*, 2010, **54**: 285–292
- [15] Adiredjo AL, Navaud O, Lamaze T, *et al.* Leaf carbon isotope discrimination as an accurate indicator of water-use efficiency in sunflower genotypes subjected to five stable soil water contents. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2014, **200**: 416–424
- [16] Luo HH, Zhang YL, Zhang WF. Effects of water stress and rewetting on photosynthesis, root activity and yield of cotton with drip irrigation under mulch. *Photosynthetica*, 2016, **54**: 65–73
- [17] Pons TL, Flexas J, von Caemmerer S, *et al.* Estimating mesophyll conductance to CO₂: Methodology potential errors and recommendations. *Journal of Experimental Botany*, 2009, **60**: 2217–2234
- [18] Gessler A, Rennenberg H, Keitel C. Stable isotope composition of organic compounds transported in the phloem of European beech; Evaluation of different methods of phloem sap collection and assessment of gradients in carbon isotope composition during leaf-to-stem transport. *Plant Biology*, 2004, **6**: 721–729
- [19] Farquhar GD, Richards RA. Isotopic composition of plant carbon correlates with water use efficiency of wheat genotypes. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1984, **11**: 539–552
- [20] Zhang Y, Yu XX, Chen LH, *et al.* Whole-plant instantaneous and short-term water-use efficiency in response to soil water content and CO₂ concentration. *Plant and Soil*, 2019, **444**: 281–298
- [21] 张永娥, 余新晓, 陈丽华, 等. 不同土壤含水量下侧柏幼树叶片水分利用效率特征. *应用生态学报*, 2017, **28**(7): 2149–2154 [Zhang Y-E, Yu X-X, Chen L-H, *et al.* Foliar water use efficiency of *Platycladus orientalis* sapling under different soil water contents. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, **28**(7): 2149–2154]
- [22] 于贵瑞, 王秋风. 植物光合-蒸腾与水分利用的生理生态学. 北京: 科学出版社, 2010: 66–69 [Yu G-R, Wang Q-F. *Ecophysiology of Plant Photosynthesis Transpiration and Water Use*. Beijing: Science Press, 2010: 66–69]
- [23] Flexas J, Baron M, Bota J, *et al.* Photosynthesis limitations during water stress acclimation and recovery in the drought-adapted *Vitis* hybrid Richter-110 (*V. berlandieri* × *V. rupestris*). *Journal of Experimental Botany*, 2009, **60**: 2361–2377
- [24] Ethier GJ, Livingston NJ. On the need to incorporate sensitivity to CO₂ transfer conductance into the Farquhar-von Caemmerer-Berry leaf photosynthesis model. *Plant, Cell and Environment*, 2004, **27**: 137–153
- [25] Li Y, Peng SB, Huang JL, *et al.* Components and magnitude of mesophyll conductance and its responses to environmental variations. *Plant Physiology Journal*, 2013, **49**: 1143–1154
- [26] Hasselquist NJ, Allen MF, Santiago LS. Water relations of evergreen and drought-deciduous trees along a seasonally dry tropical forest chronosequence. *Oecologia*, 2010, **164**: 881–890
- [27] Peuke AD, Gessler A, Rennenberg H. The effect of drought on C and N stable isotopes in different fractions of leaves, stems and roots of sensitive and tolerant beech ecotypes. *Plant, Cell and Environment*, 2006, **29**: 823–835
- [28] Nie YP, Chen HS, Wang KL, *et al.* Seasonal variations in leaf δ¹³C values: Implications for different water-use strategies among species growing on continuous dolomite outcrops in subtropical China. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2014, **36**: 2571–2579
- [29] Medrano H, Flexas J, Galmes J. Variability in water use efficiency at the leaf level among Mediterranean 434 plants with different growth forms. *Plant and Soil*, 2009, **317**: 17–29
- [30] Cornejo-Oviedo EH, Voelker SL, Mainwaring DB, *et al.* Basal area growth carbon isotope discrimination and intrinsic water use efficiency after fertilization of Douglas-fir in the Oregon Coast Range. *Forest Ecology and Management*, 2017, **389**: 285–295
- [31] Miranda AJ, Perez LU, Lacuesta M, *et al.* The type of competition modulates the ecophysiological response of grassland species to elevated CO₂ and drought. *Plant Biology*, 2015, **17**: 298–310
- [32] Bernacchi CJ, Leakey ADB, Heady LE, *et al.* Hourly and seasonal variation in photosynthesis and stomatal conductance of soybean grown at future CO₂ and ozone concentrations for 3 years under fully open-air field conditions. *Plant, Cell and Environment*, 2006, **29**: 2077–2090
- [33] 史作民, 冯秋红, 程瑞梅, 等. 叶肉细胞导度研究进展. *生态学报*, 2010, **30**(17): 4791–4803 [Shi Z-M, Feng Q-H, Cheng R-M, *et al.* The research progress of mesophyll conductance. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, **30**(17): 4792–4803]
- [34] Warren CR. The photosynthetic limitation posed by internal conductance to CO₂ movement is increased by nutrient supply. *Journal of Experimental Botany*, 2004, **55**: 2313–2321

作者简介 丁兵兵, 男, 1997年生, 硕士研究生。主要从事森林生态水文研究。E-mail: fbhbfh@163.com

责任编辑 张凤丽

开放科学(资源服务)标识码(OSID):

