

DOI: 10.5846/stxb202202180392

魏杰, 王晶苑, 温学发. 植物光合与呼吸过程  $\text{CO}_2$  及其  $\delta^{13}\text{C}$  的变异特征与影响因素研究进展. 生态学报, 2023, 43(10): 4319-4331.

Wei J, Wang J Y, Wen X F. Research progress on variations and influencing factors of  $\text{CO}_2$  and its  $\delta^{13}\text{C}$  during photosynthesis and respiration in plants. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(10): 4319-4331.

# 植物光合与呼吸过程 $\text{CO}_2$ 及其 $\delta^{13}\text{C}$ 的变异特征与影响因素研究进展

魏 杰\*, 王晶苑, 温学发

中国科学院地理科学与资源研究所生态系统网络观测与模拟重点实验室, 北京 100101

**摘要:** 植物光合与呼吸作用是生态系统碳循环的关键过程, 其  $\text{CO}_2$   $\delta^{13}\text{C}$  的变异特征与影响因素分析是解析植物碳分配模式、代谢关键过程以及生态系统光合与呼吸组分拆分的理论基础。然而, 关于不同时间尺度上光合与呼吸  $\text{CO}_2$  及其  $\delta^{13}\text{C}$  的变异特征及其影响因素仍然缺少清晰认识。从植物碳过程及其同位素效应、观测技术与方法、变异特征与影响因素以及应用实践与研究进展等方面论述了植物光合与呼吸碳过程及其  $\delta^{13}\text{C}$  的时间变化特征, 揭示了气孔、叶肉和羧化限制等生物因素以及温度、湿度和光照等非生物因素对碳过程及其同位素效应的影响。总结了存在的问题, 并展望了未来的研究方向, 以期为今后该领域的研究提供理论依据和有效支撑。

**关键词:** 光合过程; 呼吸过程; 同位素效应; 变异特征; 驱动机制

## Research progress on variations and influencing factors of $\text{CO}_2$ and its $\delta^{13}\text{C}$ during photosynthesis and respiration in plants

WEI Jie\*, WANG Jingyuan, WEN Xuefa

Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

**Abstract:** Plant photosynthesis and respiration are key processes of ecosystem carbon cycle. The variation characteristics and influencing factors of  $\text{CO}_2$   $\delta^{13}\text{C}$  can provide theoretical basis for the analysis of plant carbon allocation patterns, key metabolic processes, and the decomposition of photosynthetic and respiratory components in ecosystems. However, there is still a lack of clear understanding of photosynthetic and respiratory  $\text{CO}_2$  and its variation characteristics and influencing factors of  $\delta^{13}\text{C}$  at different time scales. From the aspects of plant carbon process and its isotope effect, observation techniques and methods, variation characteristics and influencing factors, application practice and research progress, the obviously diurnal and seasonal variation of  $\text{CO}_2$  assimilation rate and its  $\delta^{13}\text{C}$  in plant carbon photosynthesis and respiration process were summarized. The effects of biotic factors such as stomatal, mesophyll and carboxylation restriction, as well as abiotic factors such as temperature, humidity and light on carbon processes and their isotopic effects were discussed. The existing problems were summarized and the future research directions were prospected in order to provide theoretical basis and effective support for the future research in this field.

**Key Words:** photosynthetic process; respiratory process; isotope effect; variation characteristic; driving mechanism

基金项目: 国家自然科学基金(41830860, 42077302)

收稿日期: 2022-02-18; 采用日期: 2023-02-13

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: weijie@igsnr.ac.cn

植物光合与呼吸过程是陆地生态系统碳循环的重要组成部分,其与大气之间的  $\text{CO}_2$  交换量是人为释放  $\text{CO}_2$  量的 15—20 倍<sup>[1]</sup>。光合过程是植物碳过程的起始环节,由于受到叶片气孔、叶肉和羧化作用等影响,大气中的  $\text{CO}_2$  通过气孔进入叶片合成初级光合产物的过程存在同位素效应<sup>[2-5]</sup>。呼吸过程的底物供应来自于叶片光合产物的转化和迁移,由于底物和分馏驱动的同位素效应,叶片、茎秆和根系等呼吸释放  $\text{CO}_2$   $\delta^{13}\text{C}$  具有明显时空分布特征<sup>[6-7]</sup>。植物光合与呼吸过程  $\text{CO}_2$  及其  $\delta^{13}\text{C}$  的变异特征与驱动机制可以为植物与生态系统碳循环过程解析以及模型模拟研究提供理论基础和数据支撑<sup>[8-10]</sup>。

植物光合与呼吸过程  $\text{CO}_2$  及其  $\delta^{13}\text{C}$  具有明显的日变化和季节变化特征,主要受控于气孔导度、叶肉导度、羧化作用和光合产物供应等生物因素以及光照、温度和湿度等气象因素<sup>[6, 11-15]</sup>。叶片扩散分馏和羧化分馏导致光合产物同位素组成的差异<sup>[16-18]</sup>;而葡萄糖合成和淀粉累积过程、韧皮部蔗糖释放/回收过程以及新老碳的混合等导致茎秆和根系呼吸  $\text{CO}_2$   $\delta^{13}\text{C}$  变异特征与叶片存在一定的时间滞后效应<sup>[7, 19]</sup>。

到目前为止,关于不同时间尺度上光合与呼吸  $\text{CO}_2$   $\delta^{13}\text{C}$  的变异特征及其影响因素仍然缺少清晰认识。弥补这一知识空白对于植物碳分配模式<sup>[9, 20]</sup>、碳代谢关键过程<sup>[6, 8, 14, 21]</sup>以及生态系统呼吸组分拆分等研究至关重要<sup>[5, 22-23]</sup>。本文系统梳理了植物光合与呼吸碳过程的同位素效应及其时间变化特征与影响因素,总结了存在的问题,并展望了未来的研究方向,以期今后该领域的研究提供理论依据和有效支撑。

## 1 植物碳过程及其同位素效应概述

植物碳过程主要包括光合过程和后羧化过程两部分,光合过程是植物碳过程的起始环节,吸收大气  $\text{CO}_2$  合成初级光合产物;后羧化过程是光合产物转化和迁移环节,用于维持植物生长和抵御环境胁迫(图 1)。

### 1.1 光合过程及其同位素效应

光合过程主要发生在叶片的叶绿体内,包括原初反应、光反应和暗反应(图 2)。其中,原初反应主要发生在叶绿体的类囊体,是光合过程的初始环节;光反应主要发生在叶绿体类囊体膜,包括光反应 1 和光反应 2 两个过程,提供必需的酶和 ATP<sup>[16, 24-25]</sup>;根据光合途径的不同,暗反应主要分为  $\text{C}_3$  途径、 $\text{C}_4$  途径和景天科酸代谢途径(Crassulacean acid metabolism, CAM)<sup>[6, 17, 26]</sup>。以  $\text{C}_3$  途径为例,光合过程包括:大气  $\text{CO}_2$  通过边界层到达气孔并进入叶肉细胞,在核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶(Rubisco)作用下,  $\text{CO}_2$  与核酮糖-1,5-二磷酸(RuBP)合成甘油酸-3-磷酸(PGA),在甘油醛磷酸脱氢酶作用下被还原型辅酶 II(NADPH)和  $\text{H}^+$  还原形成甘油醛-3-磷酸(PGald),即初级光合产物。 $\text{C}_3$  途径,即卡尔文循环,是所有植物光合作用碳同化的基本途径,也是植物合成葡萄糖和淀粉的光合产物的唯一途径; $\text{C}_4$  和 CAM 途径并不普遍存在,且只能固定和转运  $\text{CO}_2$ ,而不能形成葡萄糖和淀粉等光合产物。光照、温度、水分等条件适宜时,光合作用形成的葡萄糖转化为蔗糖,部分蔗糖进一步合成淀粉并暂时储存在叶片中;在环境胁迫条件下,光合作用受限,光合产物供应不足,淀粉则转化为蔗糖,

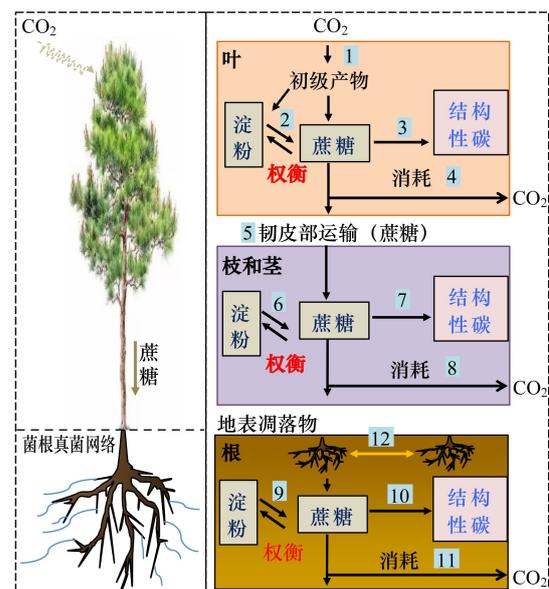


图 1 植物光合与呼吸碳过程及其同位素效应示意图<sup>[6-7]</sup>

Fig.1 Schematic diagram of carbon processes and their isotopic effects during plant photosynthesis and respiration<sup>[6-7]</sup>

1 表示光合产物合成过程,其同位素效应主要为光合同位素分馏;2, 6 和 9 表示后羧化过程中与淀粉代谢相关的碳过程,其同位素效应主要为蔗糖与淀粉之间相互转化过程中的分馏效应;3, 7 和 10 表示后羧化过程中与不同化合物之间碳分配的相关过程,其同位素效应主要为 NSC 与 SC 相互转化过程中的分馏效应;4, 8 和 11 表示呼吸过程,其同位素效应主要为呼吸分馏;5 表示韧皮部运输过程,其同位素效应主要为蔗糖装载、运输和卸载中的分馏效应;12 表示通过菌根真菌网络进行的地下碳交换过程,其同位素效应主要为具有不同同位素信号的碳组分交换过程中的平衡分馏效应。1 为植物叶片光合过程  $\text{CO}_2$  同化过程,2—12 为后羧化过程中碳的储存、转化、迁移和释放过程

供叶片生长、呼吸等代谢作用<sup>[6-7, 11]</sup>。

在光合碳合成过程中,由于扩散分馏和羧化分馏等同位素效应的存在,植物优先利用较轻的 $^{12}\text{CO}_2$ ,导致植物体内有机物 $^{13}\text{C}$ 贫化<sup>[2-3, 27]</sup>。扩散分馏主要发生在大气 $\text{CO}_2$ 通过边界层和气孔进入叶绿体的过程中, $\text{CO}_2$ 通过边界层、气孔和细胞内转移过程的分馏系数分别为2.9‰、4.4‰和1.8‰。其中, $\text{CO}_2$ 在细胞内转移过程中的分馏包括气态 $\text{CO}_2$ 溶于水的扩散分馏(0.7‰)和 $\text{CO}_2$ 在溶液中的平衡分馏(1.1‰, 25℃)<sup>[2-3]</sup>。羧化分馏主要发生在 $\text{CO}_2$ 与核酮糖-1,5-双二磷酸/磷酸烯醇式丙酮酸在羧化酶催化作用下的羧化过程,其分馏系数为29‰<sup>[2-3]</sup>。呼吸分馏主要包括光呼吸分馏和暗呼吸分馏,其中,光呼吸分馏系数为8‰;不同研究者计算得到的暗呼吸分馏系数不同,目前应用较多的分馏系数为0‰。

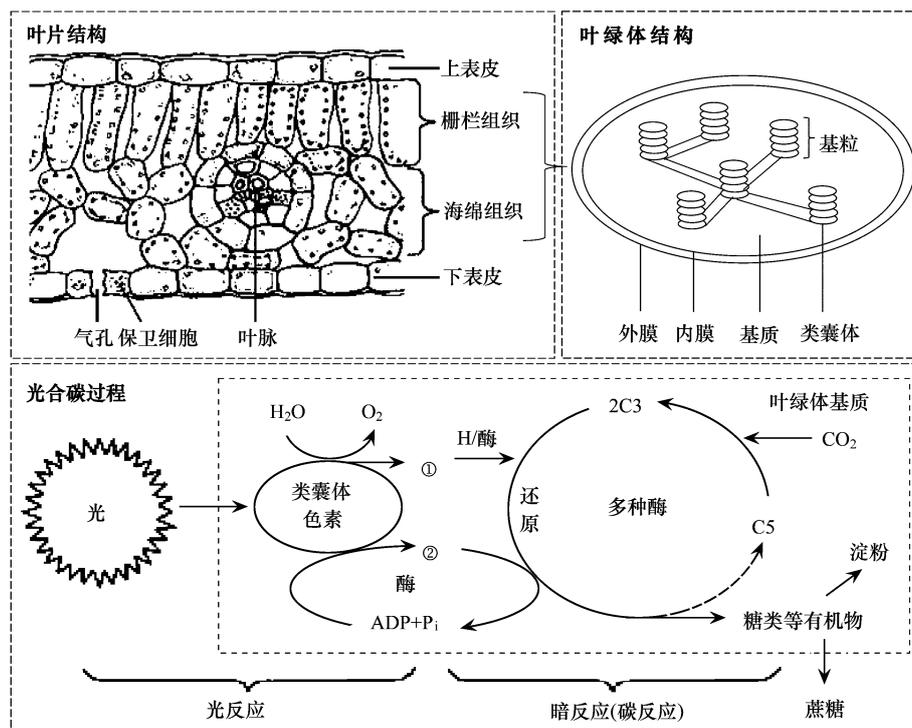


图2 叶片结构、叶绿体结构以及光合碳合成过程

Fig.2 Structure of leaf and chloroplast and the photosynthetic carbon synthesis

## 1.2 后羧化过程及其同位素效应

叶片后羧化过程主要发生在叶绿体基质和细胞质中,光合过程形成的甘油醛-3-磷酸等主要通过两种途径进入下一步反应,其中一部分在叶绿体基质内形成果糖-6-磷酸,进一步转化为ADP-葡萄糖,最后形成淀粉,暂时储存在叶绿体中;一部分则通过叶绿体被膜上的转运器运出叶绿体,在细胞质中形成蔗糖<sup>[19, 28]</sup>。其次,叶绿体中的淀粉在适当条件下转化成蔗糖;细胞质中的蔗糖主要用于叶片呼吸,合成纤维素和木质素,通过筛管向茎秆和根系运输,并在茎秆和根系中进行NSC和SC的转化,并通过呼吸代谢释放 $\text{CO}_2$ 等<sup>[6, 23]</sup>。蔗糖由叶片向茎秆和根系的运输过程主要是在韧皮部筛管中完成的,包括叶片韧皮部装载、维管束的运输以及在茎秆和根系韧皮部中卸载,其中,蔗糖转运蛋白、转化酶和单糖转运蛋白对于蔗糖等运输至关重要<sup>[29]</sup>。根系中的细根通常与丛枝菌根或外生菌根共生,形成菌根真菌网络<sup>[8, 30]</sup>,并基于此网络,进行地下碳交换<sup>[8-9]</sup>。

后羧化过程中的同位素效应与代谢途径以及特定有机质输出等有关<sup>[6, 28, 31]</sup>,主要包括叶片后羧化分馏过程、叶片-茎秆-根系运输过程以及茎秆和根系中物质转化和混合等过程的同位素效应(表1)。叶片后羧化过程的同位素效应主要包括葡萄糖合成过程中的同位素效应(分馏驱动,包括碎分裂分馏以及和酶相关的分馏等)、淀粉累积过程中的同位素效应(底物驱动,主要为淀粉与蔗糖相互转化等)、呼吸(苹果酸脱羧)过程中

的同位素效应(底物驱动,主要为葡萄糖分解)、以及光促进暗呼吸过程中的同位素效应(底物驱动,包括丙酮酸脱羧等)<sup>[6]</sup>。叶片-茎秆-根系的运输过程的同位素效应主要包括蔗糖在韧皮部蔗糖中的释放/回收过程中的同位素效应(底物驱动,主要为不同来源蔗糖的混合)、以及不同代谢过程和滞留时间的蔗糖混合过程中的同位素效应(底物驱动,主要为蔗糖混合过程的平衡分馏)<sup>[6, 28]</sup>。茎干和根系后羧化过程的同位素效应主要包括物质转换过程中的同位素效应(底物驱动,主要为可溶性糖、淀粉等相互转化)、PEPC 重新固定 CO<sub>2</sub> 过程中的同位素效应(分馏驱动,包括 PEPC 排斥<sup>13</sup>C、溶解和水合过程等)、碳交换过程中的同位素效应(底物驱动,主要为不同 δ<sup>13</sup>C 可溶性碳的交换过程)和呼吸过程中的同位素效应等<sup>[6, 31]</sup>。

表 1 植物光合与后羧化碳过程及其同位素效应<sup>[3, 7]</sup>

Table 1 Photosynthetic and post-carboxylated carbon processes and their isotope effects in plants<sup>[3, 7]</sup>

植物碳过程 Carbon processes in plant	不同器官碳过程 Carbon processes in different plant organ	碳同位素效应 Carbon isotope effect	分馏系数 Fractionation factor
光合过程 Photosynthetic process	扩散过程(叶片)	大气 CO <sub>2</sub> 通过边界层的扩散分馏	2.9‰
		大气 CO <sub>2</sub> 通过气孔的扩散分馏	4.4‰
		气态 CO <sub>2</sub> 溶于水过程中的扩散分馏	0.7‰ (25℃)
		CO <sub>2</sub> 在溶液平衡过程中的平衡分馏	1.1‰ (25℃)
	羧化过程(叶片)	核酮糖-1,5-二磷酸羧化过程中的羧化分馏	30.0‰
		光呼吸分馏	8.0‰
		暗呼吸分馏	0.0‰或-6‰
后羧化过程 Post-carboxylated processes	合成和转化过程(叶片)	葡萄糖合成过程中的分裂分馏	—
		淀粉累积过程中的酶促分馏	—
		呼吸(苹果酸脱羧)过程中的脱羧分馏	5.7‰(磷酸戊糖途径)
		光促进暗呼吸过程中的脱羧分馏	—
	运输过程(叶片-茎秆-根系) 转化过程(茎秆和根系)	蔗糖运输过程的动力学分馏和平衡分馏	—
		物质转换过程中的同位素效应	8.9‰
		PEPc 重新固定 CO <sub>2</sub> 过程中的同位素效应	5.7‰
	碳交换过程中的同位素效应	—	

## 2 光合与呼吸关键过程观测技术与方法

植物光合过程的关键参数叶肉导度是光合作用的重要影响因素,也是叶片尺度模型以及区域甚至全球尺度的碳循环模型的输入参数,其测定方法通常包括叶绿素荧光法、曲线拟合法和碳同位素分馏在线联测法<sup>[32-34]</sup>。叶绿素荧光法通常基于光呼吸补偿点( $\Gamma^*$ )和日间线粒体呼吸速率( $R_L$ )计算获得,而 $\Gamma^*$ 和 $R_L$ 的经典测定方法 Laisk 法的理论基础和准确性受到了广泛质疑,且二者的测定误差对光合速率计算结果影响显著<sup>[25, 35]</sup>。此外,叶片对光的吸收能力及其在光系统中的分配比例等经验系数均存在不确定性。虽然 $\Gamma^*$ 也是碳同位素分馏在线联测法的输入参数,但其对该方法中叶肉导度的计算影响很小<sup>[36]</sup>。曲线拟合法易于理解、便于操作,但其拟合模型因光合作用的发生状态不同而不同,不利于推广<sup>[33]</sup>。越来越多的研究者认为,碳同位素分馏在线联测法更适合多种环境条件下叶肉导度的准确计算<sup>[26, 36]</sup>,而叶绿素荧光法中的 Laisk 法在低辐射条件下可能导致叶片呼吸速率的低估<sup>[35]</sup>。

植物呼吸过程 CO<sub>2</sub>及其 δ<sup>13</sup>C 的观测方法主要包括微气象学方法(涡度协方差法和通量梯度法)和箱式法。微气象学方法多用于冠层、生态系统或区域尺度上 CO<sub>2</sub>通量观测,其中,通量梯度法直接观测两个高度处 CO<sub>2</sub>浓度,结合湍流扩散系数,即可计算呼吸通量;或者直接观测两个高度处 δ<sup>13</sup>C 即可得到同位素通量比值,适用于湍流较弱和有效风浪区较小的情况。涡度协方差法已成为生态系统尺度 CO<sub>2</sub>通量观测的标准化、规范化方法;但易受复杂地形和复杂气象条件的制约与影响。箱式法是单株植物或叶片尺度上的 CO<sub>2</sub>通量观测方

法。箱式法则从早期的静态箱-碱液吸收滴定<sup>[37]</sup>、静态箱-气相色谱测定<sup>[38]</sup>以及静态箱(放置离体叶片、茎秆或根系)-稳定同位素质谱仪<sup>[7, 35]</sup>等人工离线测定模式,逐渐发展到自动箱-红外光谱测定<sup>[39-42]</sup>等自动在线测定模式,已成为目前通用的方法。

以上观测技术与方法通常在自然条件(同位素自然丰度)或人工条件(同位素脉冲标记/连续标记)下进行。基于自然条件或人工条件下的  $\text{CO}_2$  及其  $\delta^{13}\text{C}$  的连续观测以及植物体不同器官和组分碳含量及其  $\delta^{13}\text{C}$  组成,与生物和气象要素等相结合,前人开展了植物体内关键碳过程、碳分配模式以及生态系统光合与呼吸组分拆分等研究<sup>[7, 19, 41, 43]</sup>。

### 3 光合过程 $\text{CO}_2$ 及其 $\delta^{13}\text{C}$ 变异特征与影响因素

光合过程  $\text{CO}_2$  及其  $\delta^{13}\text{C}$  日变化特征通常表现为单峰曲线或双峰曲线,气孔导度、叶肉导度和羧化作用是光合过程的关键限制因素<sup>[5, 25, 44-45]</sup>。

#### 3.1 光合过程 $\text{CO}_2$ 及其 $\delta^{13}\text{C}$ 变异特征

叶片光合过程  $\text{CO}_2$  日变化特征通常表现为单峰曲线或双峰曲线,即光合  $\text{CO}_2$  同化速率在上午或下午达到峰值,而中午由于气孔开度降低或关闭,光合  $\text{CO}_2$  同化速率降至最低,出现“午休”现象<sup>[44-45]</sup>。其季节变异普遍表现为“单峰型”,即光合  $\text{CO}_2$  同化速率在生长季中期达到最高,而在生长季初期和末期较低。此外,少量研究发现了植物光合  $\text{CO}_2$  同化速率的“双峰型”变化趋势,即光合  $\text{CO}_2$  同化速率在生长季初期逐渐升高并达到峰值,随后逐渐回落至低谷,在生长季中期前后再次逐渐升高并达到峰值,并在末期快速回落。与植物光合  $\text{CO}_2$  同化速率变化趋势相似,光合过程  $\text{CO}_2$   $\delta^{13}\text{C}$  通常表现为“单峰型”或“双峰型”两种类型,即上午或下午分馏较大,而中午前后分馏较小的变异特征<sup>[3, 27]</sup>。

#### 3.2 光合过程的影响因素

光合过程的影响因素通常包括生物因素和非生物因素。早期一些研究认为  $\text{CO}_2$  从气孔下腔到叶绿体羧化位点的扩散阻力趋近于无穷小,从而简单地把生物影响因素划分为气孔限制和非气孔限制两个因素<sup>[35]</sup>。随着叶肉导度研究的深入,发现不同植物叶肉导度存在差异,并且随着光照、温度、湿度等环境条件发生变化。因此,叶肉导度是光合过程的重要限制因素,进而将光合过程的影响因素进一步细分为气孔限制、叶肉限制和羧化限制三个限制因素<sup>[35-36]</sup>。

光合过程的非生物影响因素主要包括光照、温度和湿度的环境因素。其中,强光、高温和低湿等环境下,植物气孔开度降低或关闭,导致光合作用原料供给不足和  $\text{CO}_2$  同化速率降低<sup>[2-3]</sup>。低光强下发育的叶片,叶肉细胞壁厚度增加,碳酸酐酶和水孔蛋白等活性降低,叶绿体的位置改变,导致叶肉限制显著偏高<sup>[46-47]</sup>。羧化过程中的核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶和甘油醛磷酸脱氢酶等酶活性降低,产生光抑制并阻止光合产物合成<sup>[25, 45, 48]</sup>。气孔限制和叶肉限制条件下,扩散分馏是光合过程同位素效应的主要控制因素,此时, $^{12}\text{CO}_2$  优先通过边界层和气孔进入叶片,溶于水后进一步输送到羧化位点。由于气孔限制和叶肉限制导致的分馏效应远低于羧化分馏,因此,其分馏系数低于气孔和叶肉不受限制时的分馏系数,导致初级光合产物  $\delta^{13}\text{C}$  偏正<sup>[6-7, 36, 49]</sup>。羧化限制条件下,由于酶活性降低和光抑制效应,用于酶促羧化反应的 $^{12}\text{CO}_2$  明显减少,导致初级光合产物  $\delta^{13}\text{C}$  偏正<sup>[3, 34]</sup>。光合过程的分馏效应使得植物体有机质  $\delta^{13}\text{C}$  比大气偏负 20%左右<sup>[2-3]</sup>。

### 4 呼吸过程 $\text{CO}_2$ 及其 $\delta^{13}\text{C}$ 变异特征与影响因素

叶片<sup>[27, 50]</sup>、茎秆<sup>[15, 51]</sup>和根系<sup>[13, 52]</sup>呼吸过程  $\text{CO}_2$  及其  $\delta^{13}\text{C}$  日变化通常表现为单峰曲线或双峰曲线,达到峰值的时间一般在中午 12 点到晚上 22 点之间<sup>[27, 50]</sup>,主要受控于光合产物供应<sup>[52]</sup>、物候<sup>[53-54]</sup>等生物因素以及土壤温度<sup>[55]</sup>、湿度<sup>[56-57]</sup>、氮含量<sup>[58]</sup>等非生物因素。呼吸过程  $\text{CO}_2$   $\delta^{13}\text{C}$  变异的驱动机制通常包括呼吸底物合成和转化过程的同位素效应、PEPc 重新固定  $\text{CO}_2$  过程中的同位素效应、呼吸脱羧过程的同位素效应以及碳交换过程中的同位素效应等<sup>[6-7]</sup>。

#### 4.1 呼吸过程 CO<sub>2</sub>及其 δ<sup>13</sup>C 变异特征

植物呼吸主要包括叶片呼吸、茎秆呼吸和根系呼吸过程,其 CO<sub>2</sub>及其 δ<sup>13</sup>C 日变化通常表现为单峰曲线或双峰曲线。叶片呼吸包括光呼吸和暗呼吸两部分,受到温度、湿度、光照、O<sub>2</sub>和 CO<sub>2</sub>等环境条件的共同影响<sup>[32, 59–61]</sup>。光呼吸需要叶绿体、过氧化物体和线粒体的协同作用,代谢途径中的几种主要物质(乙醇酸,乙醛酸和甘氨酸)都是二碳化合物(也称为 C<sub>2</sub>循环),主要受控于叶绿体内 O<sub>2</sub>和 CO<sub>2</sub>浓度,表现为高 O<sub>2</sub>和低 CO<sub>2</sub>浓度促进光呼吸<sup>[62–63]</sup>。暗呼吸也称作细胞呼吸或线粒体呼吸,在有光和无光条件下均可进行,包括白天的非光呼吸和夜间呼吸,白天暗呼吸通常低于夜间,这可能是光照抑制暗呼吸作用引起的,即 kok 效应<sup>[32, 35]</sup>。茎秆呼吸和根系呼吸过程底物来源主要包括光合产物由地上向地下的运输过程以及地下碳向上运输过程,具体过程请见 4.2 和 4.3 节。

叶片呼吸、茎秆呼吸和根系呼吸过程的同位素效应主要与呼吸底物合成和转化过程、脱羧过程和碳交换过程等有关。光呼吸分馏主要与丙酮酸或谷氨酸脱羧过程有关,释放的 CO<sub>2</sub><sup>13</sup>C 贫化,其 δ<sup>13</sup>C 通常表现为早晚偏正、中午偏负的趋势,总的分馏系数为 7‰–8‰<sup>[62, 64]</sup>。叶片暗呼吸、茎秆呼吸和根系呼吸过程的同位素效应主要与呼吸底物合成和转化过程、PEPc 重新固定 CO<sub>2</sub>过程以及呼吸脱羧过程有关<sup>[6–7]</sup>。呼吸底物合成和转化过程的同位素效应首先发生在葡萄糖合成过程的醛缩酶缩合作用,使<sup>13</sup>C 在己糖的 C-3 和 C-4 位置相对富集,而<sup>12</sup>C 在磷酸丙糖中相对富集,导致呼吸释放的 CO<sub>2</sub>相对于底物更加富集<sup>13</sup>C<sup>[6, 65–66]</sup>。PEPc 重新固定 CO<sub>2</sub>主要包括三个分馏过程,即 PEPc 排斥<sup>13</sup>C,分馏系数约为 2.2‰;CO<sub>2</sub>进入水中溶解平衡,使得气态中富集<sup>13</sup>C,分馏系数为 1.1‰;水合作用平衡分馏富集<sup>13</sup>C,分馏系数为 9‰;PEPc 重新固定 CO<sub>2</sub>总的分馏作用达到 5.7‰<sup>[3, 67]</sup>。呼吸脱羧过程的同位素效应在糖酵解、TCA 和 PPP 途径中均有发生,且与葡萄糖合成过程相反。糖酵解途径及其后的丙酮酸脱氢酶复合物(PDH)的脱羧反应利用葡萄糖 C-3 和 C-4 位置的碳,释放出<sup>13</sup>C 相对富集的 CO<sub>2</sub><sup>[7, 12]</sup>。PPP 过程产生的 CO<sub>2</sub>来自于<sup>13</sup>C 相对贫化的葡萄糖 C-1 位置,其对<sup>13</sup>C 和<sup>12</sup>C 的分馏作用分别为 9.6‰和 4‰,使得 CO<sub>2</sub>的<sup>13</sup>C 相对呼吸底物贫化<sup>[68]</sup>。

#### 4.2 光合产物向下运输过程对呼吸 CO<sub>2</sub>及其 δ<sup>13</sup>C 的影响机制

蔗糖作为茎秆呼吸和根系呼吸底物的主要来源,主要通过韧皮部筛管由叶片向下迁移(图 3),其运输方式包括通过蔗糖转运蛋白的质外体装载、沿着共质体的运输以及扩散过程<sup>[15, 41, 51]</sup>。蔗糖运输的驱动机制目前仍存在争议,包括基于质量流量模型的源库膨压差驱动机制<sup>[69–70]</sup>和基于均匀膨压以及膨压和溶质浓度扰

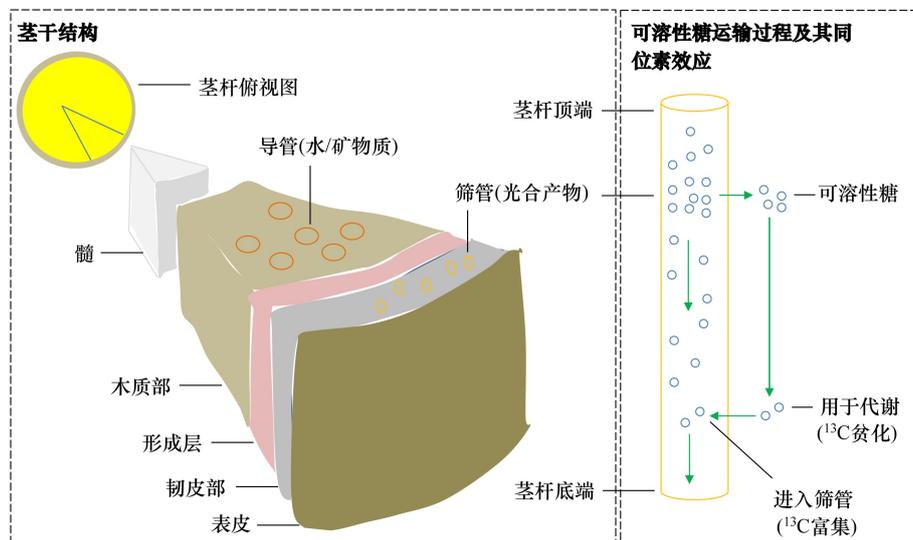


图 3 茎秆结构与可溶性糖在茎秆中的运输过程及其同位素效应

Fig.3 Stem structure and the transport process and isotope effect of soluble sugar in stem

动的长距离快速分布机制<sup>[71]</sup>两种观点。氧化还原电位控制的蔗糖转运以及蔗糖与植物激素间的信号传达是碳水化合物分配的重要控制因素<sup>[72]</sup>。茎秆呼吸过程不仅受控于蔗糖供应,还取决于茎秆利用现有蔗糖的能力<sup>[6, 73]</sup>。

蔗糖从筛管渗出后的代谢反应中发生排斥<sup>13</sup>C 的分馏,导致呼吸释放的 CO<sub>2</sub><sup>13</sup>C 贫化;根据质量守恒,重新回收到韧皮部中的蔗糖中<sup>13</sup>C 更加富集(图 3)<sup>[6, 28]</sup>。白天韧皮部蔗糖主要由醛缩酶/转酮醇酶的反应产物丙糖转化而来,其<sup>13</sup>C 相对贫化;而夜间韧皮部蔗糖由暂时淀粉降解而来,其<sup>13</sup>C 相对富集<sup>[66, 74]</sup>。不同代谢过程和滞留时间蔗糖具有不同的 δ<sup>13</sup>C 值,其混合过程明显减弱了茎秆中淀粉 δ<sup>13</sup>C 值的昼夜变异,并且随着向基部运输距离增加而增强<sup>[7]</sup>。茎秆基部和根韧皮部蔗糖的 δ<sup>13</sup>C 值通常没有明显的昼夜变化<sup>[70, 75]</sup>,表明运输过程中蔗糖混合过程可能不是呼吸释放 CO<sub>2</sub>的 δ<sup>13</sup>C 值昼夜变异的主要控制因素,而呼吸过程所利用底物(可溶性糖、淀粉、脂类/氨基酸、或储存的和新鲜的同化物等)的昼夜变化可能是这一现象的主要控制因素<sup>[7, 76-77]</sup>。

#### 4.3 根系 CO<sub>2</sub>向上运输过程对呼吸 CO<sub>2</sub>及其 δ<sup>13</sup>C 的影响机制

根系呼吸通常被认为是土壤呼吸的重要组成部分,但最近的研究表明,很大一部分根系呼吸释放的 CO<sub>2</sub>继续储存在根系中,并通过木质部导管,与水 and 矿物质等同步向地上部分输送,并通过茎干呼吸或叶片呼吸释放到大气中,进而影响 CO<sub>2</sub>排放速率的日变化和季节变异特征<sup>[78]</sup>。除根系自身呼吸产生的 CO<sub>2</sub>外,根系还可以从土壤中吸收溶解无机碳,但在大多数情况下,由于根系-土扩散梯度限制,植物从土壤中吸收的 CO<sub>2</sub>很少,表明根木质部中的大部分 CO<sub>2</sub>来自根系呼吸。Aubrey 和 Teskey 研究发现,通过木质部蒸腾流运输到地上部分的 CO<sub>2</sub>是根系呼吸释放到土壤中 CO<sub>2</sub>的 2 倍<sup>[79]</sup>。已有的研究表明,根系来源的 CO<sub>2</sub>对茎秆呼吸的贡献比例最高可达 12%<sup>[79-81]</sup>。定量分析根系木质部 CO<sub>2</sub>通量,对于了解根系呼吸作用具有重要意义,并将重新定义根系代谢的能量成本以及地下碳分配的估算,提高对于根呼吸和森林碳循环的理解<sup>[78]</sup>。

不同植物根系通过菌根真菌网络进行地下碳交换,其交换的量级及其同位素组成对根系呼吸以及从根系运输至地上部分的 CO<sub>2</sub>浓度及其 δ<sup>13</sup>C 具有显著影响(图 4)。几乎所有陆地植物都存在地下真菌菌根网络<sup>[82]</sup>,前人的研究多关注于对养分吸收的贡献,但是对于碳交换的研究相对较少<sup>[8, 82-83]</sup>。通过对挪威云杉大树进行长期连续原位标记研究发现,地下碳交换在细根总碳量中占比达到 40%<sup>[8]</sup>,而对花旗松幼苗开展控制实验研究的结果表明,地下碳交换只占到整个标记期间总碳量的 0.1%<sup>[9]</sup>。根系碳交换通常双向进行,而不是根据供需梯度决定交换方向,因此,其对参与碳交换的植物根系呼吸底物均有显著影响<sup>[8]</sup>。

## 5 应用实践与研究进展

### 5.1 碳分配模式及其影响因素分析

基于自然条件下 CO<sub>2</sub>及其 δ<sup>13</sup>C 的连续观测以及植物体不同器官和组分碳含量及其 δ<sup>13</sup>C 组成,与生物和气象要素等相结合,前人开展了植物碳在植物体内分配模式和迁移速率及其内在驱动机制研究<sup>[7, 41]</sup>。将箱式法与涡度协方差法相结合,Wingate 等分析了光合碳同位素分馏与植物茎秆、土壤和生态系统呼吸同位素信号的相关关系,发现呼吸释放 CO<sub>2</sub> δ<sup>13</sup>C 值变异幅度低于光合分馏,并且具有 2—10d 的延迟,可能是新合成碳与植物体内碳混合过程引起的分馏效应导致的<sup>[11]</sup>。将涡度协方差法与手动和自动箱式法相结合,Brændholt 等分析了日尺度、季节尺度和年际尺度上温带山毛榉林树干、根系和土壤呼吸 CO<sub>2</sub>的相对贡献,结果发现,冬季茎秆呼吸和土壤呼吸对生态系统呼吸的贡献分别为 6%和 52%,夏季茎秆呼吸、根系呼吸和土壤呼吸对生态系统呼吸的贡献分别为 16%、17%和 49%<sup>[41]</sup>。Brændholt 等利用自动箱-红外光谱技术对森林土壤、茎秆和根系 CO<sub>2</sub>及其 δ<sup>13</sup>C 通量开展了两个月的连续观测,发现不同生态系统单元(完整土壤、沟状土壤、树干和粗根)呼吸 CO<sub>2</sub> δ<sup>13</sup>C 值差异较小<sup>[41]</sup>。

基于人工条件下的同位素脉冲/连续标记方法研究了标记 CO<sub>2</sub>进入树木及其释放到土壤和大气中的情况<sup>[19, 43]</sup>。脉冲标记在量化碳分配、评估碳分配在植物生长过程中的作用、资源获取和碳储存等应用广泛。根据 47 项相关研究的数据,Epron 等发现阔叶和针叶树种之间的转移速率不同,并且随着温度和土壤含水量

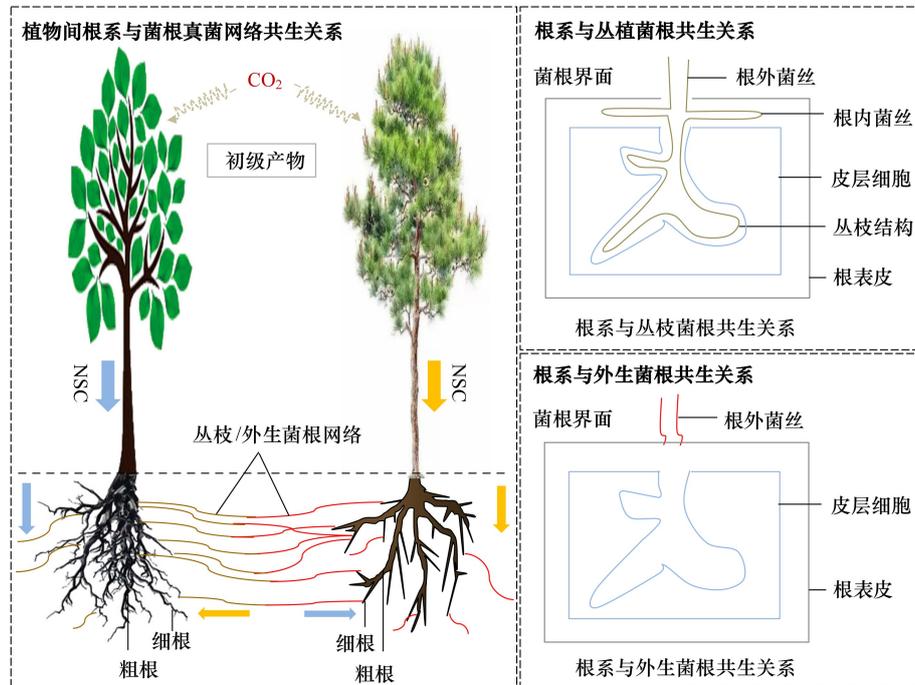


图4 植物间根系与菌根真菌网络共生关系、根系与丛植菌根共生关系以及根系与外生菌根共生关系示意图

Fig.4 Symbiotic relationship between roots and mycorrhizal fungi network, roots and arbuscular mycorrhizal, and roots and ectomycorrhizal among plants

的降低以及干旱的增强而降低<sup>[84]</sup>。标记的碳在韧皮部溶液(转移库)和成熟叶(源器官)中的半衰期较短,而在库器官(生长组织、季节性贮藏)中的半衰期较长。在高时间分辨率下,植物呼吸  $\text{CO}_2$   $\delta^{13}\text{C}$  观测提供了新合成的碳在呼吸底物库中平均停留时间的最佳估测值,并为不同器官分别建模提供了理论和数据基础。Studer 等利用脉冲标记和连续标记方法研究了植物-土壤系统中碳的迁移、分配和储存时间,结果发现当第 8d 达到  $^{13}\text{C}$  输入和输出平衡时,两种方法得到的结果才达到一致<sup>[19]</sup>。

与脉冲标记方法更适用于从叶片到茎秆和根系等的最小迁移时间研究不同,连续标记方法则更适用于平均迁移时间研究。针对全球升温对植物呼吸的影响,Drake 等开展了大树冠层脉冲标记实验,并对叶片、冠层、根系和土壤呼吸  $\text{CO}_2$  及其  $\delta^{13}\text{C}$  值进行了连续观测,结果发现实验升温  $3^\circ\text{C}$  并没有导致叶片和冠层呼吸速率的增加,也没有改变整株植物不同器官呼吸贡献的相对比例以及碳的平均储存时间,呼吸对变暖的完全适应可能会抑制正的气候变暖反馈<sup>[43]</sup>。总的来看,标记的碳中 10% 用于地上部分呼吸,40% 用于地下部分呼吸,其余 50% 储存在植物体内。

## 5.2 生态系统光合与呼吸组分拆分

生态系统光合与呼吸是构成净生态系统碳交换量(NEE)的重要组分,基于生态系统光合和呼吸过程,理论上 NEE 可细分为总生态系统光合通量、生态系统叶片光呼吸通量、生态系统叶片暗呼吸通量以及生态系统非叶片呼吸通量<sup>[85]</sup>。叶片光合过程中,边界层、气孔、叶肉、羧化限制以及光呼吸和暗呼吸等产生的同位素效应导致光合产物  $^{13}\text{C}$  贫化而大气  $\text{CO}_2$  的  $^{13}\text{C}$  富集的过程称为光合碳同位素判别<sup>[2-3]</sup>。呼吸过程中,后羧化过程的同位素效应导致呼吸释放的  $\text{CO}_2$  的  $^{13}\text{C}$  贫化,进而使得大气  $\text{CO}_2$  的  $^{13}\text{C}$  贫化<sup>[86]</sup>。基于生态系统光合产物和呼吸  $\text{CO}_2$  的同位素组成( $\delta^{13}\text{C}$ )的差异可以实现 NEE 组分光合和呼吸通量的拆分,该技术称为同位素通量拆分方法。生态系统非叶片呼吸  $\delta^{13}\text{C}$  和冠层尺度光合判别( $^{13}\Delta_{\text{canopy}}$ )是同位素通量拆分方法中两个关键参数。传统的基于涡度协方差系统观测的生态系统光合和呼吸通量拆分通常采用温度/光照响应函数等统计拆分方法<sup>[87-88]</sup>,但存在温度敏感性变化、自相关以及忽略光对叶片呼吸的抑制作用(即 Kok 效应)造成光照条

件下呼吸通量被高估等问题<sup>[23, 88]</sup>。而高时间分辨率大气 CO<sub>2</sub>和 δ<sup>13</sup>C 数据与涡度协方差通量观测相结合的同位素通量拆分方法,不借助与温度或光照相关的功能函数关系,通过独立计算可实现昼夜和日尺度光合和呼吸通量的拆分,有效避免了涡度协方差技术通常采用的温度/光照响应函数等统计拆分方法存在的自相关及高估白天呼吸通量等问题<sup>[5, 22]</sup>。

生态系统光合和呼吸通量同位素组成的差异是生态系统 NEE 光合和呼吸通量拆分的理论基础。Wehr 和 Saleska 利用完整生长季的同位素通量数据分析发现,NEE 大的日变化可能是由通量塔采样足迹在高通量和低通量区域之间的变化引起的,而这是涡度协方差技术无法发现的<sup>[22]</sup>。结果表明光合作用的同位素特征随季节变化在-24‰和-28‰之间,在生长季的大部分时间里,生态系统碳输入和输出之间的同位素差异保持在-0.5‰左右。Wehr 等基于温带落叶林 3 年以上的同位素通量观测研究,发现基于同位素通量拆分理论计算的生态系统呼吸在 6—7 月仅为夜间 NEE 的一半左右,首次在生态系统尺度上发现了 Kok 效应<sup>[23]</sup>。Oikawa 等研究表明,基于 Reichstein 方法和人工神经网络方法利用夜间 NEE 来推断日间生态系统呼吸高估了日间 GPP 和生态系统呼吸的量级,可能是由于植物夜间呼吸速率高于白天导致的,进一步证实了 Kok 效应的存在<sup>[89]</sup>。Chen 等选择植物生长旺季高温干旱和低温湿润两个时期作为对比研究时段,基于大气 CO<sub>2</sub> δ<sup>13</sup>C 比值和通量廓线观测系统 7 个高度的大气 CO<sub>2</sub>和 δ<sup>13</sup>C 数据以及涡度协方差通量数据,利用同位素通量拆分和统计拆分两种理论实现了小时尺度的 NEE 拆分,同位素通量拆分理论在高温干旱的中午时段估算的呼吸通量低于夜间,而统计拆分方法没有捕捉到这种白天呼吸通量的降低,推测与 Kok 效应和研究区季节性干旱有关<sup>[5]</sup>。

## 6 结论与展望

植物光合与呼吸过程 CO<sub>2</sub>及其 δ<sup>13</sup>C 的时间变异特征能够反映植物碳分配方式、碳代谢关键过程以及植物与环境相互作用等重要生理生态过程,可以为植物和生态系统碳循环过程和模型模拟研究提供理论依据和数据支撑。随着观测技术和方法的进步,逐步实现了非破坏性的野外原位高频观测,有效获取了小时尺度或更小时间尺度上植物光合与呼吸 CO<sub>2</sub>及其 δ<sup>13</sup>C 的变异特征,揭示了植物体内碳的分配模式和迁移时间以及生态系统光合与呼吸拆分等问题<sup>[5, 22]</sup>。

由于光合与呼吸涉及碳合成、转化和迁移等多种代谢过程,其内在机理和分馏机制仍需进一步研究。光合过程的关键限制因素(比如:叶肉导度)并不能直接观测,需要多种手段相结合以有效提升计算的准确性<sup>[34]</sup>。由于白天的呼吸代谢是由光合作用、光呼吸和氮同化等相互作用的结果,这些相互作用在细胞代谢水平如何整合及其对脱羧过程的影响仍不清楚,导致无法预测光下叶片呼吸 CO<sub>2</sub>通量及其对环境条件的响应机制<sup>[32]</sup>。此外,Laisk 方法和 Kok 方法通常低估了白天叶片呼吸,为了更好地理解叶片呼吸代谢的机制,叶片对辐射和 CO<sub>2</sub>摩尔分数的响应还有待进一步研究<sup>[35]</sup>。虽然前人已经对非结构性碳水化合物与结构性碳水化合物相互转化的条件及其对碳同位素组成的影响开展了大量研究,但仍需将实验方法与对广泛植物种类和环境条件的实地研究相结合,以进一步确定非结构性碳水化合物在近期和未来的双重作用及其对呼吸 CO<sub>2</sub>及其 δ<sup>13</sup>C 变异特征的影响机制。在不同植物种类中,根系 CO<sub>2</sub>通过木质部导管运移地上部分的比例及其对植物和生态系统碳动态和同位素特征的影响等研究很少<sup>[79]</sup>。植物间地下碳交换的过程、方向和量级仍不清楚,植被本身和环境条件对上述过程的影响仍需进一步研究<sup>[8-9]</sup>。

### 参考文献 (References):

- [ 1 ] Landman W. Climate change 2007: The physical science basis. South African Geographical Journal, 2010, 92: 86-87.
- [ 2 ] 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. Functional Plant Biology, 1982, 9(2): 121.
- [ 3 ] Farquhar G D, Ehleringer J R, Hubick K T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1989, 40: 503-537.

- [ 4 ] Hikosaka K, Niinemets Ü, Anten N P R. Canopy Photosynthesis: From Basics to Applications. Dordrecht: Springer Netherlands, 2016.
- [ 5 ] Chen C H, Wei J, Wen X F, Sun X M, Guo Q J. Photosynthetic carbon isotope discrimination and effects on daytime NEE partitioning in a subtropical mixed conifer plantation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2019, 272/273: 143-155.
- [ 6 ] Brüggemann N, Gessler A, Kayler Z, Keel S G, Badeck F, Barthel M, Boeckx P, Buchmann N, Brugnoli E, Esperschütz J, Gavrichkova O, Ghashghaie J, Gomez-Casanovas N, Keitel C, Knohl A, Kuptz D, Palacio S, Salmon Y, Uchida Y, Bahn M. Carbon allocation and carbon isotope fluxes in the plant-soil-atmosphere continuum: a review. *Biogeosciences*, 2011, 8: 3457-3489.
- [ 7 ] Werner C, Gessler A. Diel variations in the carbon isotope composition of respired CO<sub>2</sub> and associated carbon sources: a review of dynamics and mechanisms. *Biogeosciences*, 2011, 8(9): 2437-2459.
- [ 8 ] Klein T, Siegwolf R T W, Körner C. Belowground carbon trade among tall trees in a temperate forest. *Science*, 2016, 352(6283): 342-344.
- [ 9 ] Pickles B J, Wilhelm R, Asay A K, Hahn A S, Simard S W, Mohn W W. Transfer of <sup>13</sup>C between paired Douglas-fir seedlings reveals plant kinship effects and uptake of exudates by ectomycorrhizas. *New Phytologist*, 2017, 214: 400-411.
- [ 10 ] Ivanov Y V, Kartashov A V, Zlobin I E, Sarvin B, Stavrianidi A N, Kuznetsov V V. Water deficit-dependent changes in non-structural carbohydrate profiles, growth and mortality of pine and spruce seedlings in hydroculture. *Environmental and Experimental Botany*, 2019, 157: 151-160.
- [ 11 ] Wingate L, Ogee J, Burrell R, Bosc A, Devaux M, Grace J, Loustau D, Gessler A. Photosynthetic carbon isotope discrimination and its relationship to the carbon isotope signals of stem, soil and ecosystem respiration. *New Phytologist*, 2010, 188(2): 576-589.
- [ 12 ] Werner R A, Buchmann N, Siegwolf R T W, Kornel B E, Gessler A. Metabolic fluxes, carbon isotope fractionation and respiration—lessons to be learned from plant biochemistry. *New Phytologist*, 2011, 191(1): 10-15.
- [ 13 ] Lai Z R, Lu S, Zhang Y Q, Wu B, Qin S G, Feng W, Liu J B, Fa K Y. Diel patterns of fine root respiration in a dryland shrub, measured *in situ* over different phenological stages. *Journal of Forest Research*, 2016, 21(1): 31-42.
- [ 14 ] Gong J N, Wang B, Jia X, Feng W, Zha T S, Kellomäki S, Peltola H. Modelling the diurnal and seasonal dynamics of soil CO<sub>2</sub> exchange in a semi-arid ecosystem with high plant-interspace heterogeneity. *Biogeosciences*, 2018, 15(1): 115-136.
- [ 15 ] Salomón R L, Stepe K, Crous K Y, Noh N J, Ellsworth D S. Elevated CO<sub>2</sub> does not affect stem CO<sub>2</sub> efflux nor stem respiration in a dry *Eucalyptus* woodland, but it shifts the vertical gradient in xylem [CO<sub>2</sub>]. *Plant, Cell & Environment*, 2019, 42(7): 2151-2164.
- [ 16 ] Tholen D, Zhu X G. The Mechanistic Basis of Internal Conductance: A Theoretical Analysis of Mesophyll Cell Photosynthesis and CO<sub>2</sub> Diffusion. *Plant Physiology*, 2011, 156(1): 90-105.
- [ 17 ] Tholen D, Ethier G, Genty B, Pepin S, Zhu X G. Variable mesophyll conductance revisited: theoretical background and experimental implications. *Plant, Cell & Environment*, 2012, 35(12): 2087-2103.
- [ 18 ] Busch F A, Holloway-Phillips M, Stuart-Williams H, Farquhar G D. Revisiting carbon isotope discrimination in C<sub>3</sub> plants shows respiration rules when photosynthesis is low. *Nature Plants*, 2020, 6: 245-258.
- [ 19 ] Studer M, Siegwolf R, Abiven S. Carbon transfer, partitioning and residence time in the plant-soil system: a comparison of two <sup>13</sup>CO<sub>2</sub> labelling techniques. *Biogeosciences*, 2014, 11: 1637-1648.
- [ 20 ] Galiano L, Timofeeva G, Saurer M, Siegwolf R, Martínez-Vilalta J, Hommel R, Gessler A. The fate of recently fixed carbon after drought release: towards unravelling C storage regulation in *Tilia platyphyllos* and *Pinus sylvestris*. *Plant, Cell & Environment*, 2017, 40(9): 1711-1724.
- [ 21 ] Martínez-Vilalta J, Sala A N, Asensio D, Galiano L, Hoch G, Palacio S, Piper F I, Lloret F. Dynamics of non-structural carbohydrates in terrestrial plants: a global synthesis. *Ecological Monographs*, 2016, 86(4): 495-516.
- [ 22 ] Wehr R, Saleska S R. An improved isotopic method for partitioning net ecosystem-atmosphere CO<sub>2</sub> exchange. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2015, 214/215: 515-531.
- [ 23 ] Wehr R, Munger J W, McManus J B, Nelson D D, Zahniser M S, Davidson E A, Wofsy S C, Saleska S R. Seasonality of temperate forest photosynthesis and daytime respiration. *Nature*, 2016, 534(7609): 680-683.
- [ 24 ] Tomás M, Flexas J, Copolovici L, Galmés J, Hallik L, Medrano H, Ribas-Carbó M, Tosens T, Vislap V, Niinemets Ü. Importance of leaf anatomy in determining mesophyll diffusion conductance to CO<sub>2</sub> across species: quantitative limitations and scaling up by models. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(8): 2269-2281.
- [ 25 ] Xiao Y, Zhu X G. Components of mesophyll resistance and their environmental responses: A theoretical modelling analysis. *Plant, Cell & Environment*, 2017, 40: 2729-2742.
- [ 26 ] Ma W T, Tcherkez G, Wang X M, Schäufele R, Schnyder H, Yang Y S, Gong X Y. Accounting for mesophyll conductance substantially improves <sup>13</sup>C-based estimates of intrinsic water-use efficiency. *New Phytologist*, 2021, 229(3): 1326-1338.
- [ 27 ] Wingate L, Seibt U, Moncrieff J B, Jarvis P G, Lloyd J. Variations in <sup>13</sup>C discrimination during CO<sub>2</sub> exchange by *Picea sitchensis* branches in the field. *Plant, Cell & Environment*, 2007, 30(5): 600-616.

- [28] Hobbie E A, Werner R A. Intramolecular, compound-specific, and bulk carbon isotope patterns in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants: a review and synthesis. *New Phytologist*, 2004, 161(2): 371-385.
- [29] 张懿, 张大兵, 刘曼. 植物体内糖分子的长距离运输及其分子机制. *植物学报*, 2015, 50(1): 107-121.
- [30] 何新华, 段英华, 陈应龙, 徐明岗. 中国菌根研究 60 年: 过去、现在和将来. *中国科学: 生命科学*, 2012, 42(6): 431-454.
- [31] Badeck F W, Tcherkez G, Nogués S, Piel C, Ghashghaie J. Post-photosynthetic fractionation of stable carbon isotopes between plant organs—a widespread phenomenon. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 2005, 19(11): 1381-1391.
- [32] Tcherkez G, Gauthier P, Buckley T N, Busch F A, Barbour M M, Bruhn D, Heskell M A, Gong X Y, Crous K Y, Griffin K, Way D, Turnbull M, Adams M A, Atkin O K, Farquhar G D, Cornic G. Leaf day respiration: low CO<sub>2</sub> flux but high significance for metabolism and carbon balance. *New Phytologist*, 2017, 216(4): 986-1001.
- [33] 朱凯, 袁凤辉, 关德新, 吴家兵, 王安志. 植物叶肉导度的测定及计算方法综述. *应用生态学报*, 2019, 30(5): 1772-1782.
- [34] 巩晓颖, 马薇婷, 余咏枝, 李蕾. 植物叶肉导度的测定方法及其研究进展. *应用生态学报*, 2020, 31(6): 1882-1888.
- [35] Gong X Y, Tcherkez G, Wenig J, Schäufele R, Schnyder H. Determination of leaf respiration in the light: comparison between an isotopic disequilibrium method and the Laisk method. *New Phytologist*, 2018, 218(4): 1371-1382.
- [36] Gu L H, Sun Y. Artefactual responses of mesophyll conductance to CO<sub>2</sub> and irradiance estimated with the variable J and online isotope discrimination methods. *Plant, Cell & Environment*, 2014, 37(5): 1231-1249.
- [37] Lundegårdh H. Carbon dioxide evolution of soil and crop growth. *Soil Science*, 1927, 23(6): 417-453.
- [38] Midwood A J, Millard P. Challenges in measuring the δ<sup>13</sup>C of the soil surface CO<sub>2</sub> efflux. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 2011, 25(1): 232-242.
- [39] Plain C, Gerant D, Maillard P, Dannoura M, Dong Y W, Zeller B, Priault P, Parent F, Epron D. Tracing of recently assimilated carbon in respiration at high temporal resolution in the field with a tuneable diode laser absorption spectrometer after in situ <sup>13</sup>CO<sub>2</sub> pulse labelling of 20-year-old beech trees. *Tree Physiology*, 2009, 29(11): 1433-1445.
- [40] Savage K, Phillips R, Davidson E. High temporal frequency measurements of greenhouse gas emissions from soils. *Biogeosciences*, 2014, 11(10): 2709-2720.
- [41] Brændholt A, Ibrom A, Ambus P, Larsen K S, Pilegaard K. Combining a quantum cascade laser spectrometer with an automated closed-chamber system for δ<sup>13</sup>C measurements of forest soil, tree stem and tree root CO<sub>2</sub> fluxes. *Forests*, 2019, 10(5): 432.
- [42] 魏杰, 陈昌华, 王晶苑, 温学发. 箱式通量观测技术和方法的理论假设及其应用进展. *植物生态学报*, 2020, 44(4): 318-329.
- [43] Drake J E, Furze M E, Tjoelker M G, Carrillo Y, Barton C V M, Pendall E. Climate warming and tree carbon use efficiency in a whole-tree <sup>13</sup>CO<sub>2</sub> tracer study. *New Phytologist*, 2019, 222(3): 1313-1324.
- [44] Flexas J, Barbour M M, Brendel O, Cabrera H M, Carriquí M, Díaz-Espejo A, Douthe C, Dreyer E, Ferrio J P, Gago J, Gallé A, Galmés J, Kodama N, Medrano H, Niinemets Ü, Peguero-Pina J J, Pou A, Ribas-Carbó M, Tomás M, Tosens T, Warren C R. Mesophyll diffusion conductance to CO<sub>2</sub>: An unappreciated central player in photosynthesis. *Plant Science*, 2012, 193/194: 70-84.
- [45] 韩吉梅, 张旺锋, 熊栋梁, Jaime FLEXAS, 张亚黎. 植物光合作用叶肉导度及主要限制因素研究进展. *植物生态学报*, 2017, 41(8): 914-924.
- [46] Flexas J, Díaz-Espejo A, Conesa M A, Coopman R E, Douthe C, Gago J, Gallé A, Galmés J, Medrano H, Ribas-Carbo M, Tomás M, Niinemets Ü. Mesophyll conductance to CO<sub>2</sub> and Rubisco as targets for improving intrinsic water use efficiency in C<sub>3</sub> plants. *Plant, Cell & Environment*, 2016, 39(5): 965-982.
- [47] Galmés J, Molins A, Flexas J, Conesa M À. Coordination between leaf CO<sub>2</sub> diffusion and Rubisco properties allows maximizing photosynthetic efficiency in *Limonium* species. *Plant, Cell & Environment*, 2017, 40(10): 2081-2094.
- [48] Atkin O K, Evans J R, Ball M C, Lambers H, Pons T L. Leaf respiration of snow gum in the light and dark. interactions between temperature and irradiance. *Plant Physiology*, 2000, 122(3): 915-923.
- [49] Kohn M J. Carbon isotope compositions of terrestrial C<sub>3</sub> plants as indicators of (paleo)ecology and (paleo)climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(46): 19691-19695.
- [50] Sun W, Resco V, Williams D G. Diurnal and seasonal variation in the carbon isotope composition of leaf dark-respired CO<sub>2</sub> in velvet mesquite (*Prosopis velutina*). *Plant, Cell & Environment*, 2009, 32(10): 1390-1400.
- [51] Salomón R L, Valbuena-Carabaña M, Gil L, McGuire M A, Teskey R O, Aubrey D P, González-Doncel I, Rodríguez-Calcerrada J. Temporal and spatial patterns of internal and external stem CO<sub>2</sub> fluxes in a sub-Mediterranean oak. *Tree Physiology*, 2016, 36(11): 1409-1421.
- [52] Makita N, Kosugi Y, Kamakura M. Linkages between diurnal patterns of root respiration and leaf photosynthesis in *Quercus crispula* and *Fagus crenata* seedlings. *Journal of Agricultural Meteorology*, 2014, 70(3): 151-162.
- [53] Savage K, Davidson E A, Tang J. Diel patterns of autotrophic and heterotrophic respiration among phenological stages. *Global Change Biology*,

- 2013, 19(4): 1151-1159.
- [54] Lak Z A, Sandén H, Mayer M, Rewald B. Specific root respiration of three plant species as influenced by storage time and conditions. *Plant and Soil*, 2020, 453: 615-626.
- [55] Chen T T, Lin C F, Song T T, Guo R Q, Cai Y Y, Chen W Y, Xiong D C, Jiang Q, Chen G S. Does root respiration of subtropical Chinese fir seedlings acclimate to seasonal temperature variation or experimental soil warming? *Agricultural and Forest Meteorology*, 2021, 308/309: 108612.
- [56] Hasibeder R, Fuchslueger L, Richter A, Bahn M. Summer drought alters carbon allocation to roots and root respiration in mountain grassland. *New Phytologist*, 2015, 205(3): 1117-1127.
- [57] Paudel I, Bar-Tal A, Rotbart N, Ephrath J, Cohen S. Water quality changes seasonal variations in root respiration, xylem CO<sub>2</sub>, and sap pH in citrus orchards. *Agricultural Water Management*, 2018, 197: 147-157.
- [58] Jing H, Liu Y, Wang G L, Liu G B. Effects of nitrogen addition on root respiration of trees and understory herbs at different temperatures in *Pinus tabulaeformis* forest. *Plant and Soil*, 2021, 463: 447-459.
- [59] Ayub G, Smith R A, Tissue D T, Atkin O K. Impacts of drought on leaf respiration in darkness and light in *Eucalyptus saligna* exposed to industrial-age atmospheric CO<sub>2</sub> and growth temperature. *New Phytologist*, 2011, 190(4): 1003-1018.
- [60] 王兆国, 王传宽. 三种温带树种叶片呼吸的时间动态及其影响因子. *生态学报*, 2013, 33: 1456-1464.
- [61] 谢双泽. 水分亏缺对不同抗旱性小麦穗部光呼吸特性及其关键酶基因表达的影响[D]. 西安: 西北农林科技大学, 2017.
- [62] Ehlers I, Augusti A, Betson T R, Nilsson M B, Marshall J D, Schleucher J. Detecting long-term metabolic shifts using isotopomers: CO<sub>2</sub>-driven suppression of photorespiration in C<sub>3</sub> plants over the 20th century. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(51): 15585-15590.
- [63] Walker X J, Mack M C, Johnstone J F. Stable carbon isotope analysis reveals widespread drought stress in boreal black spruce forests. *Global Change Biology*, 2015, 21(8): 3102-3113.
- [64] Ghashghaie J, Badeck F W, Lanigan G, Nogués S, Tcherkez G, Deléens E, Cornic G, Griffiths H. Carbon isotope fractionation during dark respiration and photorespiration in C<sub>3</sub> plants. *Phytochemistry Reviews*, 2003, 2(1): 145-161.
- [65] Tcherkez G, Nogués S, Bleton J, Cornic G, Badeck F, Ghashghaie J. Metabolic origin of carbon isotope composition of leaf dark-respired CO<sub>2</sub> in French bean. *Plant Physiology*, 2003, 131(1): 237-244.
- [66] Tcherkez G, Farquhar G, Badeck F, Ghashghaie J. Theoretical considerations about carbon isotope distribution in glucose of C<sub>3</sub> plants. *Functional Plant Biology*, 2004, 31(9): 857-877.
- [67] Gessler A, Tcherkez G, Karyanto O, Keitel C, Ferrio J P, Ghashghaie J, Kreuzwieser J, Farquhar G D. On the metabolic origin of the carbon isotope composition of CO<sub>2</sub> evolved from darkened light-acclimated leaves in *Ricinus communis*. *New Phytologist*, 2009, 181(2): 374-386.
- [68] Bathellier C, Tcherkez G, Bligny R, Gout E, Cornic G, Ghashghaie J. Metabolic origin of the δ<sup>13</sup>C of respired CO<sub>2</sub> in roots of *Phaseolus vulgaris*. *New Phytologist*, 2009, 181(2): 387-399.
- [69] Münch E. *Die Stoffbewegungen in der Pflanze*. Gustav Fischer, Jena, Germany.
- [70] Gessler A, Keitel C, Kodama N, Weston C, Winters A J, Keith H, Grice K, Leuning R, Farquhar G D. δ<sup>13</sup>C of organic matter transported from the leaves to the roots in *Eucalyptus delegatensis*: short-term variations and relation to respired CO<sub>2</sub>. *Functional Plant Biology*, 2007, 34(8): 692-706.
- [71] Thompson M V. Scaling phloem transport: elasticity and pressure-concentration waves. *Journal of Theoretical Biology*, 2005, 236(3): 229-241.
- [72] Rolland F, Baena-Gonzalez E, Sheen J. Sugar sensing and signaling in plants: conserved and novel mechanisms. *Annual Review of Plant Biology*, 2006, 57: 675-709.
- [73] Dietze M C, Sala A, Carbone M S, Czimczik C I, Mantooth J A, Richardson A D, Vargas R. Nonstructural Carbon in Woody Plants. *Annual Review of Plant Biology*, 2014, 65: 667-687.
- [74] Gessler A, Tcherkez G, Peuke A D, Ghashghaie J, Farquhar G D. Experimental evidence for diel variations of the carbon isotope composition in leaf, stem and phloem sap organic matter in *Ricinus communis*. *Plant, Cell & Environment*, 2008, 31(7): 941-953.
- [75] Rascher K G, Múguas C, Werner C. On the use of phloem sap δ<sup>13</sup>C as an indicator of canopy carbon discrimination. *Tree Physiology*, 2010, 30(12): 1499-1514.
- [76] Werner C, Wegener F, Unger S, Nogués S, Priault P. Short-term dynamics of isotopic composition of leaf-respired CO<sub>2</sub> upon darkening: measurements and implications. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 2009, 23(16): 2428-2438.
- [77] Lehmeier C A, Lattanzi F A, Gamnitzer U, Schäufele R, Schnyder H. Day-length effects on carbon stores for respiration of perennial ryegrass. *New Phytologist*, 2010, 188(3): 719-725.
- [78] Bloemen J, Teskey R O, McGuire M A, Aubrey D P, Steppe K. Root xylem CO<sub>2</sub> flux: an important but unaccounted-for component of root respiration. *Trees*, 2016, 30: 343-352.

- [79] Aubrey D P, Teskey R O. Root-derived CO<sub>2</sub> efflux via xylem stream rivals soil CO<sub>2</sub> efflux. *New Phytologist*, 2009, 184(1): 35-40.
- [80] Levy P E, Meir P, Allen S J, Jarvis P G. The effect of aqueous transport of CO<sub>2</sub> in xylem sap on gas exchange in woody plants. *Tree Physiology*, 1999, 19(1): 53-58.
- [81] Teskey R O, McGuire M A. CO<sub>2</sub> transported in xylem sap affects CO<sub>2</sub> efflux from *Liquidambar styraciflua* and *Platanus occidentalis* stems, and contributes to observed wound respiration phenomena. *Trees*, 2005, 19(4): 357-362.
- [82] van der Heijden M G A, Martin F M, Selosse M A, Sanders I R. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *The New Phytologist*, 2015, 205(4): 1406-1423.
- [83] Heijden M G A. Underground networking. *Science*, 2016, 352(6283): 290-291.
- [84] Epron D, Bahn M, Derrien D, Lattanzi F A, Pumpanen J, Gessler A, Höglberg P, Maillard P, Dannoura M, Gérard D, Buchmann N. Pulse-labelling trees to study carbon allocation dynamics: a review of methods, current knowledge and future prospects. *Tree Physiology*, 2012, 32(6): 776-798.
- [85] 陈昌华, 王晶苑, 魏杰, 温学发. 生态系统光合与呼吸拆分的同位素理论、方法和应用进展. *应用生态学报*, 2022, 33(6): 1441-1450.
- [86] Bowling D R, Ballantyne A P, Miller J B, Burns S P, Conway T J, Menzer O, Stephens B B, Vaughn B H. Ecological processes dominate the <sup>13</sup>C land disequilibrium in a Rocky Mountain subalpine forest. *Global Biogeochemical Cycles*, 2014, 28: 352-370.
- [87] Griffis T J, Black T A, Gaumont-Guay D, Drewitt G B, Nesic Z, Barr A G, Morgenstern K, Kljun N. Seasonal variation and partitioning of ecosystem respiration in a southern boreal aspen forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2004, 125: 207-223.
- [88] Vickers D, Thomas C K, Martin J G, Law B. Self-correlation between assimilation and respiration resulting from flux partitioning of eddy-covariance CO<sub>2</sub> fluxes. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2009, 149(9): 1552-1555.
- [89] Oikawa P Y, Sturtevant C, Knox S H, Verfaillie J, Huang Y W, Baldocchi D D. Revisiting the partitioning of net ecosystem exchange of CO<sub>2</sub> into photosynthesis and respiration with simultaneous flux measurements of <sup>13</sup>CO<sub>2</sub> and CO<sub>2</sub>, soil respiration and a biophysical model, CANVEG. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2017, 234/235: 149-163.