应用生态学报 2019年5月 第30卷 第5期 http://www.cjae.net
Chinese Journal of Applied Ecology, May 2019, **30**(5): 1659-1666 DOI: 10.13287/j.1001-9332.201905.032

# 纬度梯度移栽对兴安落叶松针叶暗呼吸温度敏感性的影响

万丽娜[1,2] 王传宽[1,2] 全先奎[1,2*]
([1]东北林业大学生态研究中心, 哈尔滨 150040; [2]森林生态系统可持续经营教育部重点实验室, 哈尔滨 150040)

**摘 要** 叶片暗呼吸温度敏感性对研究森林生态系统碳循环及其对气候变化的响应具有重要意义,但其树种内的变异性及季节动态还不清楚.本研究于2018年在同质园内测定了移栽自4个纬度(塔河、松岭、黑河和带岭)的兴安落叶松针叶的暗呼吸温度敏感系数($Q_{10}$),旨在探索来自不同气候条件树木的$Q_{10}$的种内变异性及季节动态.结果表明:4个移栽地的$Q_{10}$具有明显的季节动态,其最大值均出现在生长季中期.4个移栽地树木的$Q_{10}$存在显著差异,其变动范围为(1.48±0.01)~(2.15±0.03),并且在每个生长季阶段中差异的变化格局一致,即来自低纬度高温地区的树木$Q_{10}$值较大.$Q_{10}$与针叶氮浓度、可溶性糖浓度、移栽地年均气温和年均降水量间均存在显著正相关关系.综上,$Q_{10}$在移栽地之间的差异及其季节动态主要由针叶养分含量和树木对移栽原地气候的长期适应引起的,这些因素在森林碳循环对气候变化响应的模型和预测中应该予以考虑.

**关键词** 气候变化; 兴安落叶松; 适应; 移栽; 同质园

**Effects of latitudinal transplanting on temperature sensitivity of leaf dark respiration for *Larix gmelinii*.**

WAN Li-na[1,2], WANG Chuan-kuan[1,2], QUAN Xian-kui[1,2*] ([1]*Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin* 150040, *China*; [2]*Ministry of Education Key Laboratory of Sustainable Forest Ecosystem Management, Northeast Forestry University, Harbin* 150040, *China*).

**Abstract**: Exploring the temperature sensitivity of leaf dark respiration is of significance for understanding forest carbon cycling and its response to climate change. However, its intra-specific variability and seasonality are not clear yet. In this study, we measured the temperature sensitivity coefficient ($Q_{10}$) of leaf dark respiration for Dahurian larch (*Larix gmelinii*) that were transplanted from four latitudinal sites (*i.e.*, Tahe, Songling, Heihe, and Dailing) in a common garden. Our specific aims were to explore the seasonal dynamics of $Q_{10}$ and compare differences in $Q_{10}$ among the individuals from the four latitudinal sites. The results showed that the $Q_{10}$ for the four sites exhibited similar seasonal trend, with the maximum $Q_{10}$ in the middle growing season. The inter-site difference in $Q_{10}$was significant, ranging from (1.48±0.01) to (2.15±0.03). Furthermore, the inter-site difference showed the same pattern across the whole growing season, *i.e.*, the warmer and lower latitudinal sites, the higher $Q_{10}$. The $Q_{10}$ was significantly and positively correlated with foliar nitrogen concentration and soluble sugar concentration, and mean annual temperature and mean annual precipitation in the transplanting sites. These findings suggested that the inter-site variation in $Q_{10}$ and its seasonality could be mainly attributed to the foliar nutrient concentration and adaptation of trees to the climatic conditions of the transplanting sites, which should be considered in modeling and predicting responses of forest carbon cycling to climate change.

**Key words**: climate change; *Larix gmelinii*; adaptation; transplant; common garden.

本文由中央高校基本科研业务费专项(2572017CY01)、黑龙江省青年科学基金项目(QC2016020)和国家科技支撑项目(2011BAD37B01)资助
This work was supported by the Fundamental Research Funds for the Central Universities (2572017CY01), the Heilongjiang Province Science Foundation for Youths (QC2016020), and the National Science and Technology Support Program of China (2011BAD37B01).
2019-01-18 Received, 2019-04-05 Accepted.
* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: quanxiankui@nefu.edu.cn

植物叶片呼吸每年向大气中释放的碳约占植物自养总呼吸碳(约 60 Gt)的 50%[1],大于人类活动碳排放量(约 10.3 Gt)[2],是生态系统呼吸中重要的组成部分,在调节陆地碳循环中起着重要作用.由于植物叶片呼吸对气候变化非常敏感,导致植物叶片呼吸的变化可以缓解或加速气候变化[3].有研究表明,叶片呼吸对气候变暖的正反馈响应可能导致全球年平均温度在 2100 年前增加 2.5 ℃[4-5].也有研究认为,叶片呼吸可以对温度产生热适应,将减弱气候变暖和生态系统碳释放间的正反馈[6-7].尽管已经进行了大量的相关研究,但叶片呼吸对温度升高响应的程度和一致性仍存在较大的不确定性[3,8-9].在短期增温条件下,随着温度的升高,叶片呼吸一般呈指数上升趋势[6],叶片呼吸随温度升高而增大的程度常用呼吸温度敏感系数($Q_{10}$)来表示.目前,通过增温研究 $Q_{10}$多为生长季内一次测定的结果,$Q_{10}$是否也会因叶片氮浓度和呼吸底物的不同而存在季节差异尚不清楚[9-11].这种不确定性不仅会影响树种间 $Q_{10}$的比较,而且在将 $Q_{10}$上推至生态系统水平时也会影响生态系统碳收支的计算[10].因此,研究 $Q_{10}$季节动态及其影响因子有助于我们深入了解叶片呼吸与气候变化间的关系,以及气候变化对生态系统碳循环的影响.

目前,关于 $Q_{10}$的研究多为不同树种间的比较[7,10],而对同一树种内的变异的研究较少.一个树种可以在多样的气候条件下生存而形成多个地理种源,并且不同种源树木间在呼吸代谢生理方面存在一定差异[11-12].对来自不同气候条件下的 54 个挪威云杉(*Picea abies*)种源的研究结果表明,叶片呼吸存在显著的种源间差异,并且来自低温环境下的种源具有较高的叶片呼吸[11].而有研究则认为,种源间叶片呼吸差异不明显,并不受其种子来源地气候条件的影响.例如:在同质园内对来自不同气候条件下的 14 个欧洲无梗花栎(*Quercus petraea*)种源和 10 个欧洲山毛榉(*Fagus sylvatica*)种源的幼苗研究结果表明,叶片呼吸均无显著种源差异,且与同质园内温度表现出较好的相关性.有研究认为,叶片呼吸对温度的响应和树木处在其适生区的位置有关,即:在树木适生区内,处在高纬低温边界位置的树木叶片呼吸对气温升高响应更为强烈[13-14].然而,目前关于同一树种树木叶片呼吸 $Q_{10}$是否存在种源差异,并且与树木所处适生区位置是否有关还鲜有报道.

兴安落叶松(*Larix gmelinii*)作为北方森林的优势树种之一,具有广阔的地理分布范围和多样的生长环境,分布最北界达北冰洋沿岸的冻原地带(72.5° N),南界为我国中温带的内蒙古克什克腾旗(43.5° N),西从叶尼塞河和贝加尔湖(约 90° E)以东一直延续到东部沿海.其对气候变化的响应对全球陆地生态系统碳平衡具有重要影响.前期研究表明,兴安落叶松针叶暗呼吸存在显著的种内差异和季节动态[12];然而,该树种针叶呼吸 $Q_{10}$是否存在种内和季节差异还不清楚.根据兴安落叶松在国内的适生区情况,本研究将生长在 4 个不同气候区域的兴安落叶松树木移栽至其适生区南缘的帽儿山生态站同质园,研究针叶呼吸 $Q_{10}$的季节动态和种内差异,以深入了解气候变化对兴安落叶松的影响,为预测该树种在气候变化条件下的生长、生存和分布规律提供理论依据.

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 研究区概况

研究样地设在黑龙江帽儿山森林生态系统研究站(45.4° N、127.5° E).海拔 200~600 m,坡度 3°~15°,土壤以暗棕色森林土为主.属大陆性季风气候,夏季湿热,冬季干冷.年平均气温和 7 月平均气温分别为 3.1 和 22.0 ℃,年平均降水量 629 mm.

本研究所需要的样地已于 2004 年秋布置完成.在 4 个地点选择 8 年生兴安落叶松人工林幼树为研究对象(表 1),在每个地点设定 4 块 20 m×30 m 固定样地.同时,将4个地点上的兴安落叶松林(乔木、

**表 1 兴安落叶松 4 个移栽原地的地理、气候、土壤和树木生长特征**

**Table 1 Geographical, climatic, soil and tree growth characteristics of the 4 original transplanting sites of *Larix gmelinii***

| 移栽地 Transplanting site | 纬度 Latitude (°) | 经度 Longitude (°) | 年平均气温 AMT (℃) | 年平均降水量 MAP (mm) | 树高 H (m) | 胸径 DBH (cm) | 土壤全氮 TN (g·kg$^{-1}$) | 土壤全磷 TP (g·kg$^{-1}$) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 带岭 Dailing | 47.08 | 128.90 | 1.34 | 621.27 | 7.45a | 15.21a | 5.17a | 0.75a |
| 黑河 Heihe | 49.22 | 127.20 | 0.62 | 554.08 | 7.39a | 15.52a | 2.64b | 0.65b |
| 松岭 Songling | 50.72 | 124.42 | −0.54 | 525.36 | 5.04b | 5.88b | 2.07c | 0.52b |
| 塔河 Tahe | 52.52 | 124.65 | −2.30 | 463.44 | 3.01c | 4.48c | 1.24d | 0.38c |

AMT: Annual mean temperature; MAP: Mean annual precipitation; H: Height of tree; DBH: Diameter at breast height; TN: Total nitrogen concentration of soil; TP: Total phosphorus concentration of soil. 同列不同小写字母表示 4 个移栽地间差异显著($P<0.05$) Different lowercase letters in the same row indicated significant difference among four transplanting sites at 0.05 level.

灌木、草本+枯落物+土壤 A 层和 B 层）移植到黑龙江帽儿山森林生态系统研究站的同质园内，形成 4 个处理.每个处理地有 4 块 25 m×25 m 重复样地，采取完全随机设计布置样地，样地间设置 2 m 的缓冲带.

### 1.2　暗呼吸速率测定

根据兴安落叶松当年生小枝的生长物候，选择在 2018 年生长季初期（6 月 10 日）、中期（8 月 2 日）和末期（9 月 10 日），选择天气晴朗的 6:00—12:30，在每块样地中选取 1 株标准木作为测定对象，每株标准树选取冠层上部向阳方的当年生枝新生针叶 1 簇进行活体测定.4 个移栽处理共 16 株标准树，每天每个处理测定 1 株，每次试验需要 4～5 d.测量前，采用黑色不透光袋子对针叶遮光暗处理 1 h，然后使用 Li-6400 便携式光合测定系统（安装 6400-02B 红/蓝光源和 6400-88 控温装置，Li-Cor，Lincoln，USA）和自制的控温装置进行呼吸-温度响应曲线的测定.自制控温装置为：将不同温度的水置于保温瓶内，然后根据测定需要，用水泵将不同温度的水抽入 6400-88 控温装置中.根据测定月份的温度情况，设定温度范围为 15～49 ℃，并以 2 ℃间距升温.在每个温度下至少稳定 5 min，当呼吸速率稳定后再进行测定.测定时设定叶室的相对湿度为（50±5）%，外界空气进入叶室的流速为 500 μmol · $s^{-1}$，$CO_2$浓度为 400 μmol · $mol^{-1}$，光合有效辐射为 0 μmol · $m^{-2}$ · $s^{-1}$.本研究采用呼吸速率降低前的温度与呼吸速率进行拟合，方程如下.

$$R_d = \alpha e^{\beta T} \quad (1)$$

式中：$\alpha$ 和 $\beta$ 为回归方程系数；$R_d$ 为暗呼吸速率（μ mol · $m^{-2}$ · $s^{-1}$），$R_d$最大值记为最大暗呼吸速率（$R_{d\text{-}max}$），对应测定温度记为暗呼吸最高温度（$T_{max}$）；$T$ 为 $T_{max}$以下的温度，15 ℃测定的 $R_d$记为（$R_{d\text{-}15}$），25 ℃测定的 $R_d$记为（$R_{d\text{-}25}$）.

$R_d$的 $Q_{10}$采用以下公式计算：

$$Q_{10} = e^{10\beta} \quad (2)$$

### 1.3　针叶养分含量测定

摘取与呼吸测定针叶位置相同的新鲜针叶约 10 g 放于 4 ℃冷藏箱保存，带回实验室后用微波炉杀青，然后将样品于 65 ℃烘箱中烘干至恒量（精度 0.0001 g），再将样品粉碎、过筛、装袋，最后采用全自动凯氏定氮仪（Kjeltec 8400，Foss，Danmark）测定针叶氮元素含量，采用苯酚浓硫酸法测定针叶可溶性糖浓度.

### 1.4　数据处理

采用软件 R 3.4.3（R Development Core Team，2018）对数据进统计分析，其中，方差分析和多重比较采用 agricolae 软件包完成，线性回归采用 car 软件包完成.用扫描仪将暗呼吸测定的针叶扫描成图像保存，然后使用 Win-SEEDLE（Regent，Canada）软件按照椭圆形状计算针叶单面叶面积.采用 Sigmaplot 10.0（SYSTAT，America）软件绘图.

## 2　结果与分析

### 2.1　针叶暗呼吸敏感性的季节动态

随着测定温度的增加，$R_d$在所有生长季阶段均表现为先增大后减小的趋势，但 $T_{max}$存在一定的生长季阶段差异.4 个移栽处理 $T_{max}$在生长季初期均为 41 ℃，在生长季中期则升高到 47 ℃，随后生长季末期下降为 45 ℃（塔河为 47 ℃）（图 1）.因此，本研究采用 $T_{max}$以下的温度和 $R_d$计算兴安落叶松针叶暗

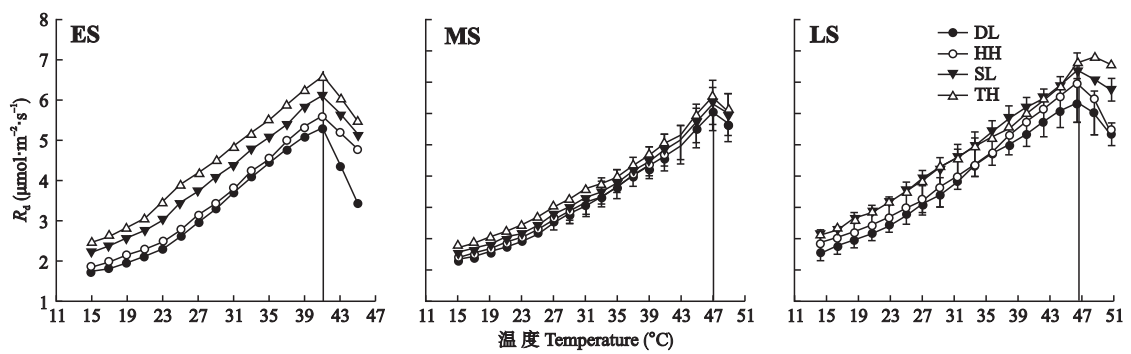



**图 1**　不同生长季阶段 4 个移栽处理兴安落叶松针叶暗呼吸速率（$R_d$）-温度响应曲线

**Fig.1**　Temperature response curves for leaf dark respiration（$R_d$）of *Larix gmelinii* trees transplanted from four sites in different growing-season stages（mean±SE，$n$=4）.

ES：生长季初期 Early growing season；MS：生长季中期 Mid growing season；LS：生长季末期 Late growing season. DL：带岭 Dailing；HH：黑河 Heihe；SL：松岭 Songling；TH：塔河 Tahe. 下同 The same below.

**表 2 兴安落叶松针叶暗呼吸和养分含量参数的重复测量方差分析**

**Table 2 Summary of the repeated measures analysis of variance for the characteristics of leaf dark respiration and nutrients of *Larix gmelinii* trees**

| 参数 Parameter | 移栽处理 Treatment | | 生长季 Season | | 移栽处理×生长季 Treatment×season | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | *F* | *P* | *F* | *P* | *F* | *P* |
| $Q_{10}$ | 39.40 | <0.01 | 708.19 | <0.01 | 7.14 | <0.01 |
| $R_{d\text{-}max}$ | 24.00 | <0.01 | 88.61 | <0.01 | 3.15 | <0.05 |
| $R_{d\text{-}15}$ | 12.57 | <0.01 | 157.57 | <0.01 | 3.24 | <0.05 |
| $R_{d\text{-}25}$ | 13.42 | <0.01 | 135.96 | <0.01 | 2.74 | <0.05 |
| N | 70.21 | <0.01 | 192.06 | <0.01 | 2.45 | <0.05 |
| SS | 154.76 | <0.01 | 1040.01 | <0.01 | 2.86 | <0.05 |

$Q_{10}$: 暗呼吸温度敏感系数 Temperature sensitivity coefficient of dark respiration; $R_{d\text{-}max}$: 最大暗呼吸速率 Maximum dark respiration; $R_{d\text{-}15}$: 15 ℃暗呼吸速率 Dark respiration measured under 15 ℃; $R_{d\text{-}25}$: 25 ℃暗呼吸速率 Dark respiration measured under 25 ℃; N: 氮浓度 Nitrogen concentration; SS: 可溶性糖浓度 Soluble sugar concentration.

呼吸 $Q_{10}$.结果表明,$Q_{10}$存在显著的季节差异(表2),4 个移栽处理 $Q_{10}$最大值均出现在生长季中期,而生长季初期和末期差异不明显(图 2).$Q_{10}$的范围为(1.48±0.01)~(2.15±0.03).

## 2.2 针叶暗呼吸敏感性的移栽处理比较

兴安落叶松针叶的 $R_{d\text{-}max}$、$R_{d\text{-}15}$、$R_{d\text{-}25}$和 $Q_{10}$均存在显著的处理差异(表 2).在生长季初期,移栽自塔河的针叶具有最大的$R_{d\text{-}max}$、$R_{d\text{-}15}$和$R_{d\text{-}25}$值,移栽自

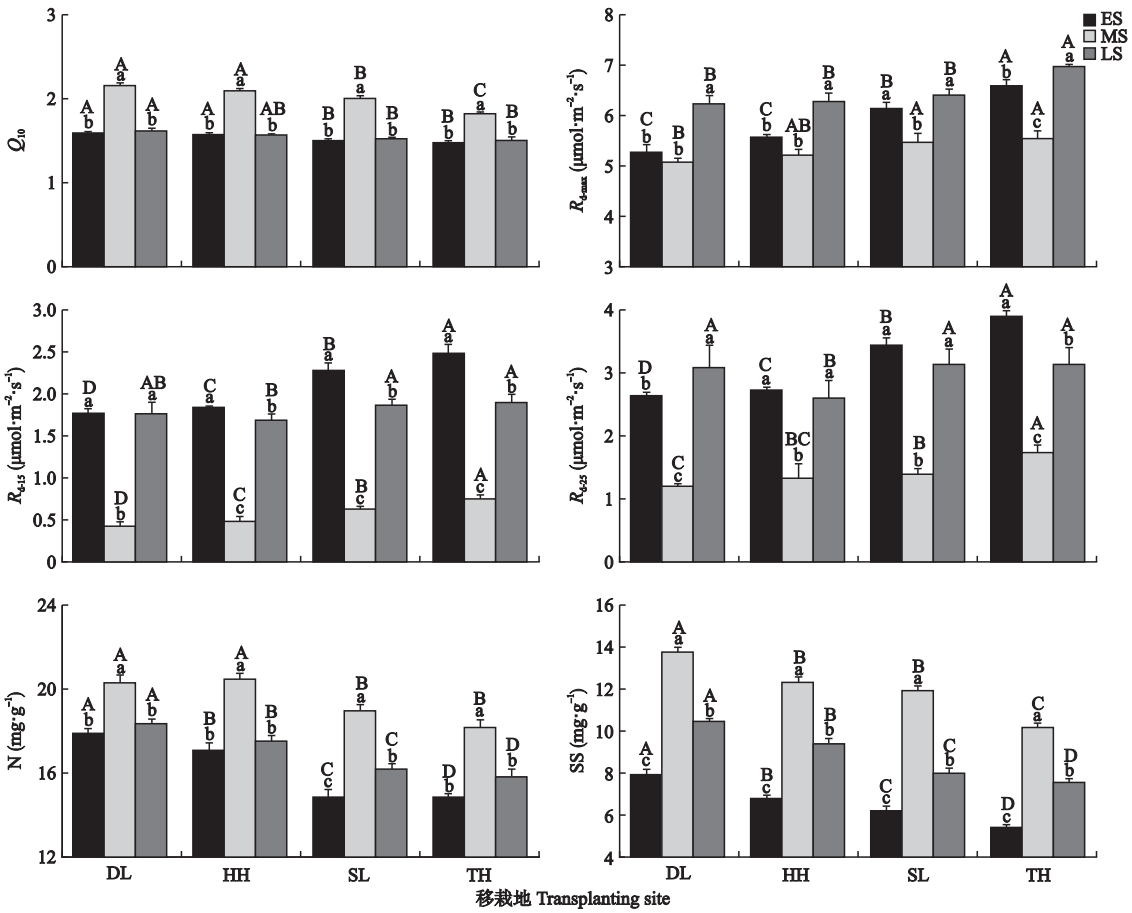



**图 2** 兴安落叶松针叶暗呼吸温度敏感系数($Q_{10}$)、最大暗呼吸速率($R_{d\text{-}max}$)、15 ℃暗呼吸速率($R_{d\text{-}15}$)、25 ℃暗呼吸速率($R_{d\text{-}25}$)、氮浓度(N)、可溶性糖浓度(SS)的生长季阶段和移栽处理比较

**Fig.2** Comparisons of temperature sensitivity coefficient of dark respiration ($Q_{10}$), maximum dark respiration ($R_{d\text{-}max}$), dark respiration measured under 15 ℃ ($R_{d\text{-}15}$), dark respiration measured under 25 ℃ ($R_{d\text{-}25}$), nitrogen concentration (N) and soluble sugar concentration (SS) of *Larix gmelinii* needles among 4 transplanting sites and 3 growing-season stages (mean±SE, $n$=4).

不同小写字母表示同一移栽地不同生长季阶段间差异显著,不同大写字母表示同一生长季阶段不同移栽地间差异显著性($P$<0.05) Different lowercase letters indicated significant difference among growing-season stages for one transplanting site, and different capital letters indicated significant difference among transplanting sites in the same growing season stage at 0.05 level.

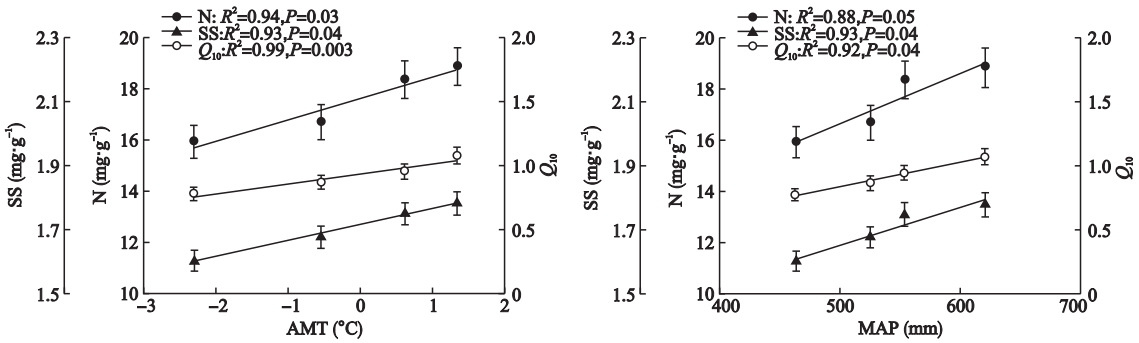



**图 3**　兴安落叶松针叶的暗呼吸温度敏感系数($Q_{10}$)、氮浓度(N)、可溶性糖浓度(SS)与移栽地年平均气温(AMT)、年平均降水量(MAP)的关系

**Fig.3**　Relationships between temperature sensitivity coefficient of dark respiration ($Q_{10}$), nitrogen concentration (N), soluble sugar concentration (SS) of *Larix gmelinii* needles and annual mean temperature (AMT), mean annual precipitation (MAP) of the transplanting sites (mean±SE, $n$=12).

带岭和黑河针叶的 $Q_{10}$ 显著大于其他移栽地;在生长季中期,塔河针叶的 $R_{d\text{-}max}$、$R_{d\text{-}15}$ 和 $R_{d\text{-}25}$ 均显著大于其他移栽地,而 $Q_{10}$ 明显小于其他移栽地;生长季末期,塔河和松岭针叶具有较大的 $R_{d\text{-}max}$、$R_{d\text{-}15}$ 和 $R_{d\text{-}25}$,带岭针叶 $Q_{10}$ 明显大于其他移栽地(图 2).

**2.3**　针叶暗呼吸敏感性的影响因素

$Q_{10}$、氮浓度(N)和可溶性糖浓度(SS)均受到移栽地气候的影响,分别与移栽地年平均气温、年平均降水间呈线性正相关关系(图 3).气候的差异导致来自低温少雨地区的树木具有较高的 N 和 SS(图 2),进而引起针叶暗呼吸 $Q_{10}$ 的差异,因此N和SS均与 $Q_{10}$ 存在显著正相关关系,相关系数($R^2$)分别为 0.72 和 0.80(图 4).具有高 N 和 SS 的带岭和黑河的树木也具有高的 $Q_{10}$.

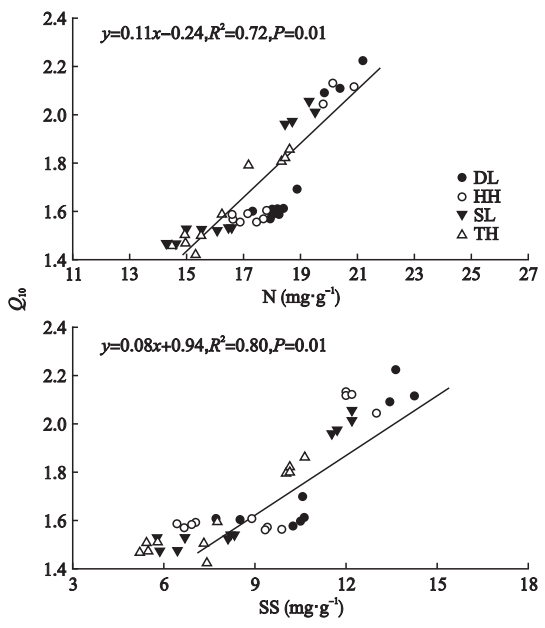



**图 4**　兴安落叶松针叶暗呼吸温度敏感系数($Q_{10}$)分别与针叶氮浓度(N)、可溶性糖浓度(SS)的关系

**Fig.4**　Relationships between temperature sensitivity coefficient of dark respiration ($Q_{10}$) and nitrogen concentration (N), soluble sugar concentration (SS) for the *Larix gmelinii* needles.

## 3　讨　　论

### 3.1　$Q_{10}$的季节差异

由于受到测定方法和环境的限制,目前对树木叶呼吸温度敏感性的研究多为生长季内一次测定的结果[15-18],而对其季节动态进行测定的研究较少.本研究结果表明,兴安落叶松针叶在温度较高的生长季中期具有最大的 $Q_{10}$(图 2),4 个移栽地 $Q_{10}$ 在生长季中期比初期和末期分别高出 34.4% 和 33.0%(带岭)、32.7% 和 33.6%(黑河)、33.9% 和 31.1%(松岭)、22.4% 和 20.9%(塔河).这与 Crous 等[17]对蓝桉(*Eucalyptus globulus*)叶光呼吸($R_{Light}$)的 $Q_{10}$ 研究结果相似,该研究结果表明温度高月份 $R_{Light}$ 的 $Q_{10}$ 显著大于温度低月份,且针叶氮浓度是引起差异的主要因素,虽然 $R_{Light}$ 与 $R_d$ 有一定差异,但两者对温度具有相似的敏感性.Way 等[19]研究了疏花桉(*Eucalyptus pauciflora*)$R_d$ 的 $Q_{10}$,结果表明 $Q_{10}$ 在生长季内虽然无明显规律,但 12 月的值显著高于 11 月.这种无规律性,一方面是因为该研究是对幼苗的室内控制试验,幼苗对温度的响应与大树相比存在一定差异[20],另一方面该研究测定 $R_d$ 温度曲线范围是 15~35 ℃,增温幅度的不同会导致 $Q_{10}$ 的差异[6,21].本试验在野外条件下研究了 22 年生兴安落叶松针叶暗呼吸在 $T_{max}$ 范围内 $Q_{10}$ 的季节动态,结果具有一定代表性.本研究中,兴安落叶松在生长盛季具有最小的 $R_d$,但却有最大的 $Q_{10}$,而在 $R_d$ 较大的生长季初期和末期,$Q_{10}$ 相对较小(图 2).说明如果仅根据生

长季内一次测定结果计算 $Q_{10}$ 并对 $R_d$ 进行尺度上推,会产生一定误差.根据树木生长的物候规律对叶片暗呼吸进行测定并分别计算 $Q_{10}$,有助于准确估计气候变化对叶片暗呼吸的影响.

N 和 SS 分别是叶片呼吸酶的重要组成部分和主要呼吸底物[14,22],两者浓度的季节性差异会影响叶片暗呼吸对温度变化的响应,进而导致 $Q_{10}$ 的季节差异.有研究认为,在高温条件下叶片呼吸对温度的响应主要受到相关酶类的限制,温度升高后,细胞质和线粒体中各种呼吸途径相关酶的活性增加,呼吸增强[6].氮是氨基酸和核酸的必要组成成分之一,氮缺乏会导致酶含量和酶活性下降[23],进而导致叶片呼吸敏感性降低.此外,也有研究认为,在高温条件下叶片呼吸敏感性也受到呼吸作用底物的限制,$Q_{10}$ 与底物浓度间呈显著正相关关系[6].这是因为在高温条件下,叶片需要较多的呼吸作用底物进行酶促反应,若底物供应不足,则温度升高对叶片呼吸的促进作用降低[6].本研究表明,兴安落叶松 $Q_{10}$ 与 N、SS 具有相似的季节动态(图 2),且 $Q_{10}$ 与 N、SS 间均呈显著正相关关系,N 和 SS 分别能单独解释 $Q_{10}$ 变异的 72%和 80%(图 4).因此,N 和 SS 的季节变化是引起 $Q_{10}$ 差异的原因之一.

### 3.2 $Q_{10}$ 的移栽处理差异

以往研究表明,由于对生长原地气候条件的长期适应,当同一树种不同适生区的树木种植到同质园内时,其叶片呼吸仍存在显著的差异[11,24-25].本研究也表明移栽自 4 个纬度地区的兴安落叶松树木 $R_d$ 存在明显不同,进而导致 $Q_{10}$ 的差异(图 1 和图 2).来自高纬低温地区的树木虽然具有较高的 $R_d$,却具有较小的 $Q_{10}$,并且 $Q_{10}$ 与移栽原地年平均降水量和年平均气温呈显著正相关关系(图 3).这表明 4 个地点的树木移栽至同质园中多年后仍受到移栽原地气候条件的影响.这种影响应是树木对原地环境长期适应的结果,并在短期的气候变化时间内不会发生改变[12,26].以往研究也发现,树木叶片呼吸受生长地气候条件的影响,但会因树木生长环境的不同而有所差异[20,27-28].生长在低温环境下的树木为了抵御不利的气候和获取足够养分,会将更多的光合产物用于维持呼吸[11,25,29].因此,在温度响应曲线低温测定阶段,来自高纬低温地区的塔河和松岭地区的树木具有高的 $R_d$(图 1 和图 2);随着测定温度的升高,4 个移栽地树木 $R_d$ 均呈增加趋势,但移栽自低纬高温地区的带岭和黑河地区的树木具有较大的增加幅度.生长季内带岭、黑河、松岭和塔河 $R_d$ 在最适温度范围内的平均增幅分别为 550.4%、501.8%、406.5%和 345.7%,进而导致移栽自带岭和黑河地区的树木具有较大的 $Q_{10}$(图 2).这表明,处在适生区低温位置的兴安落叶松树木针叶虽然具有较大的暗呼吸速率,但针叶暗呼吸速率对温度的敏感性却较小.出现该结果原因之一是来自低纬高温地区的树木针叶具有高的 N 和 SS(图 2),当温度升高时可以为暗呼吸提供较充足的酶和呼吸底物支持,进而有较大的 $Q_{10}$;另一原因是生长在高纬低温地区的树木具有较强的耐低温能力,而对短期增温的适应能力较弱,这是树木耐冷能力与生长能力间权衡的结果[13].此外,高纬低温地区土壤贫瘠(表 1),树木为了获取足够的养分含量需通过增大维持呼吸而实现[11,30],这是导致 $Q_{10}$ 差异的间接原因.

$Q_{10}$ 的差异并不能完全表征树木叶片呼吸的内在差异,但可以作为一个反映树木对气候变化适应能力的参数[31].本研究表明,移栽自 4 个纬度地区的兴安落叶松树木具有相似的 $T_{max}$,但来自塔河和松岭地区的兴安落叶松具有高的 $R_d$ 和较小的 $Q_{10}$.表明兴安落叶松针叶暗呼吸对气候变化能够产生一定的驯化,但会因适生区位置的不同而存在差异,长期生长在寒冷地区的树木仍具有较大的呼吸速率,但其对温度的敏感性却最小,这可以减少树木针叶呼吸因增温而导致的碳损失,进而有利于树木的生长[32-33].Drake 等[34]研究也认为,与温暖地区相比,生长在寒冷地区的树木可能更受益于变暖.本研究中,在增温条件下来自高纬寒冷地区兴安落叶松树木生长是否会因呼吸敏感性的减小而受益,还需要与原地测定结果进行比较,这是今后需要深入研究的内容.此外,本研究是在短时间内通过测定 $R_d$-温度响应曲线求得 $Q_{10}$,这与采用生长季内多次实时测定的 $R_d$ 和环境温度拟合求得的 $Q_{10}$ 有何差异还有待于研究.目前,在生长季内通过实时测定的兴安落叶松针叶 $R_d$ 和环境温度拟合计算 $Q_{10}$ 的研究还未见报到.对其他树种研究表明,随着生长季环境温度的增加,$R_d$ 增大,$Q_{10}$ 为正值[35];而当暗呼吸标准化到一定温度(如 20 或 25 ℃)时,计算的 $Q_{10}$ 为负值[12,36].$Q_{10}$ 的差异除了受到环境温度的影响外,还与叶片的发育程度、叶片结构、土壤养分等因素有关,不同测定方法间 $Q_{10}$ 的差异还需要深入研究[9].总之,本研究表明在研究气候变化对叶片呼吸的影响时,要考虑 $R_d$ 和 $Q_{10}$ 在树种内的变异.

## 4 结 论

兴安落叶松针叶呼吸 $Q_{10}$ 存在显著的季节和移

栽处理差异，在生长盛季具有最大的 $Q_{10}$，并且移栽自低纬高温地区的树木具有较大的 $Q_{10}$.针叶氮和可溶性糖浓度均与 $Q_{10}$显著正相关，是引起 $Q_{10}$季节和移栽处理差异的因素.$Q_{10}$与移栽原地年平均温度、年平均降水量均呈线性正相关，表明 4 个地点树木移栽至同质园中多年后却仍受到移栽原地气候条件的影响，这是树木对原地环境长期适应的结果.

**致谢**　感谢帽儿山森林生态站提供的野外基础支持.

**参考文献**


[1] Beer C, Reichstein M, Tomelleri E, *et al*. Terrestrial gross carbon dioxide uptake: Global distribution and covariation with climate. *Science*, 2010, **329**: 834-838

[2] Le QC, Andrew R, Canadell J, *et al*. Global carbon budget 2016. *Earth System Science Data*, 2016, **8**: 605-649

[3] Smith NG, Dukes JS. Plant respiration and photosynthesis in global-scale models: Incorporating acclimation to temperature and $CO_2$. *Global Change Biology*, 2013, **19**: 45-63

[4] Cox PM, Betts RA, Jones CD, *et al*. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature*, 2000, **408**: 184-187

[5] Fung IY, Doney SC, Keith L, *et al*. Evolution of carbon sinks in a changing climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, **102**: 11201-11206

[6] Atkin OK, Tjoelker MG. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *Trends in Plant Science*, 2003, **8**: 343-351

[7] Slot M, Kitajima K. General patterns of acclimation of leaf respiration to warmer temperatures across biomes and plant types. *Oecologia*, 2015, **177**: 885-900

[8] Reich PB, Sendall KM, Stefanski A, *et al*. Boreal and temperate trees show strong acclimation of respiration to warming. *Nature*, 2016, **53**: 633-636

[9] Sun J-W (孙金伟), Yuan F-H (袁凤辉), Guan D-X (关德新), *et al*. Dark respiration of terrestrial vegetations. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2013, **24**(6): 1739-1746 (in Chinese)

[10] Cavaleri MA, Oberbauer SF, Ryan MG. Foliar and ecosystem respiration in an old-growth tropical rain forest. *Plant, Cell and Environment*, 2008, **31**: 473-483

[11] Oleksyn J, Modrzýnski J, Tjoelker M, *et al*. Growth and physiology of *Picea abies* populations from elevational transects: Common garden evidence for altitudinal ecotypes and cold adaptation. *Functional Ecology*, 1998, **12**: 573-590

[12] Quan XK, Wang CK. Acclimation and adaptation of leaf photosynthesis, respiration and phenology to climate change: A 30-year *Larix gmelinii* common-garden experiment. *Forest Ecology and Management*, 2018, **411**: 166-175

[13] Reich PB, Sendall KM, Rice K, *et al*. Geographic range predicts photosynthetic and growth response to warming in co-occurring tree species. *Nature Climate Change*, 2015, **5**: 148-152

[14] Dusenge ME, Duarte AG, Way DA. Plant carbon metabolism and climate change: Elevated $CO_2$ and temperature impacts on photosynthesis, photorespiration and respiration. *New Phytologist*, 2019, **221**: 32-49

[15] Warren CR. Does growth temperature affect the temperature responses of photosynthesis and internal conductance to $CO_2$? A test with *Eucalyptus regnans*. *Tree Physiology*, 2008, **28**: 11-19

[16] Way DAS, Rowan F. Thermal acclimation of photosynthesis in black spruce [*Picea mariana* (Mill.) BSP]. *Plant, Cell and Environment*, 2010, **31**: 1250-1262

[17] Crous KY, Wallin G, Atkin OK, *et al*. Acclimation of light and dark respiration to experimental and seasonal warming are mediated by changes in leaf nitrogen in *Eucalyptus globulus*. *Tree Physiology*, 2017, **37**: 1069-1083

[18] Xu Z-F (徐振锋), Hu T-X (胡庭兴), Zhang L (张力), *et al*. Effects of simulated warming on the growth, leaf phenology, and leaf traits of *Salix eriostachya* in sub-alpine timberline ecotone of Western Sichuan, China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2009, **20**(1): 7-12 (in Chinese)

[19] Way DA, Oren R, Kroner Y. The space-time continuum: The effects of elevated $CO_2$ and temperature on trees and the importance of scaling. *Plant, Cell and Environment*, 2015, **38**: 991-1007

[20] Atkin OK, Bloomfield KJ, Reich PB, *et al*. Global variability in leaf respiration in relation to climate, plant functional types and leaf traits. *New Phytologist*, 2015, **206**: 614-636

[21] Heskel MA, Greaves HE, Turnbull MH, *et al*. Thermal acclimation of shoot respiration in an Arctic woody plant species subjected to 22 years of warming and altered nutrient supply. *Global Change Biology*, 2014, **20**: 2618-2630

[22] Lee T, Reich P, Bolstad P. Acclimation of leaf respiration to temperature is rapid and related to specific leaf area, soluble sugars and leaf nitrogen across three temperate deciduous tree species. *Functional Ecology*, 2005, **19**: 640-647

[23] Meziane D, Shipley B. Interacting components of interspecific relative growth rate: Constancy and change under differing conditions of light and nutrient supply. *Functional Ecology*, 1999, **13**: 611-622

[24] Lewis JD, Phillips NG, Logan BA, *et al*. Leaf photosynthesis, respiration and stomatal conductance in six *Eucalyptus* species native to mesic and xeric environments growing in a common garden. *Tree Physiology*, 2011, **31**: 997-1006

[25] Robson TM, Sánchez-Gómez D, Cano FJ, *et al*. Variation in functional leaf traits among beech provenances during a Spanish summer reflects the differences in their origin. *Tree Genetics & Genomes*, 2012, **8**: 1111-1121

[26] Heskel MA, O'Sullivan OS, Reich PB, *et al*. Conver-

gence in the temperature response of leaf respiration across biomes and plant functional types. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, **113**: 3832-3837

[27] Vanderwel MC, Slot M, Lichstein JW, *et al*. Global convergence in leaf respiration from estimates of thermal acclimation across time and space. *New Phytologist*, 2015, **207**: 1026-1037

[28] Scafaro AP, Xiang S, Long BM, *et al*. Strong thermal acclimation of photosynthesis in tropical and temperate wet-forest tree species: The importance of altered Rubisco content. *Global Change Biology*, 2017, **23**: 2783-2800

[29] Soolanayakanahally RY, Guy RD, Silim SN, *et al*. Enhanced assimilation rate and water use efficiency with latitude through increased photosynthetic capacity and internal conductance in balsam poplar (*Populus balsamifera* L.). *Plant, Cell and Environment*, 2009, **32**: 1821-1832

[30] Tjoelker MG, Oleksyn J, Reich PB, *et al*. Coupling of respiration, nitrogen, and sugars underlies convergent temperature acclimation in *Pinus banksiana* across wide-ranging sites and populations. *Global Change Biology*, 2008, **14**: 782-797

[31] Atkin OK, Bruhn D, Hurry VM, *et al*. The hot and the cold: Unravelling the variable response of plant respiration to temperature. *Functional Plant Biology*, 2005, **32**: 87-105

[32] Gunderson CA, Norby RJ, Wullschleger SD. Acclimation of photosynthesis and respiration to simulated climatic warming in northern and southern populations of *Acer saccharum*: Laboratory and field evidence. *Tree Physiology*, 2000, **20**: 87-96

[33] Martijn S, Joana ZC, Owenk A. Transient shade and drought have divergent impacts on the temperature sensitivity of dark respiration in leaves of *Geum urbanum*. *Functional Plant Biology*, 2008, **35**: 1135-1146

[34] Drake JE, Aspinwall MJ, Pfautsch S, *et al*. The capacity to cope with climate warming declines from temperate to tropical latitudes in two widely distributed *Eucalyptus* species. *Global Change Biology*, 2015, **21**: 459-472

[35] Wang Z-G (王兆国), Wang C-K (王传宽). Temporal dynamics and influencing factors of leaf respiration for three temperate tree species. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2013, **33**(5): 1456-1464 (in Chinese)

[36] Araki MG, Gyokusen K, Kajimoto T. Vertical and seasonal variations in temperature responses of leaf respiration in a *Chamaecyparis obtusa* canopy. *Tree Physiology*, 2017, **37**: 1269-1284

**作者简介** 万丽娜,女,1990 年生,硕士研究生.主要从事树木生理生态学研究.E-mail: 786801887@qq.com

**责任编辑** 杨 弘

万丽娜, 王传宽, 全先奎. 纬度梯度移栽对兴安落叶松针叶暗呼吸温度敏感性的影响. 应用生态学报, 2019, **30**(5): 1659-1666

Wan L-N, Wang C-K, Quan X-K. Effects of latitudinal transplanting on temperature sensitivity of leaf dark respiration for *Larix gmelinii*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, **30**(5): 1659-1666 (in Chinese)