兴安落叶松光合特性对环境的适应及其影响因素

全先奎, 王传宽*

东北林业大学生态研究中心, 哈尔滨 150040

* 联系人, E-mail: wangck-cf@nefu.edu.cn

2016-02-16 收稿, 2016-03-27 修回, 2016-03-29 接受, 2016-06-17 网络版发表

国家科技支撑计划(2011BAD37B01)和教育部长江学者和创新团队发展计划(IRT_15R09)资助

摘要 研究树木光合特性对环境的适应及其影响因素对阐明森林生态系统碳循环及其对气候变化的响应和适应对策具有重要意义. 兴安落叶松(*Larix gmelinii*)作为我国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, 是研究树木对环境适应及其机理的理想树种. 本研究将水热条件不同的6个种源兴安落叶松种植在帽儿山森林生态系统研究站的同质园内30年后, 测定其光合特性及其相关因子. 结果表明: (i) 单位面积最大净光合速率($P_{\max-a}$)、表观光量子效率(AQY)、暗呼吸速率(R_a)、最大羧化速率($V_{\max}$)、最大光电子传输速率($J_{\max}$)、磷酸丙酮糖利用效率(TPU)、光呼吸速率(R_p)和光补偿点(LCP)均存在显著的种源差异($P<0.05$). 除了LCP和 R_p 为相反趋势外, 其他参数均随着种子来源地生长季平均气温(T_s)和干燥度指数(AI =平均年蒸发量/平均年降水量)的增大而增大($P<0.05$), 这表明叶光合特性受树木原产地长期环境条件的影响而产生遗传适应, 其中温度和降水是该变异性的主要驱动因子; (ii) $P_{\max-a}$ 和其他光合参数AQY, $V_{\max}$, $J_{\max}$, TPU间均存在显著正相关关系, 而与LCP和 R_p 存在显著负相关关系($P<0.05$); $P_{\max-a}$ 和叶片氮含量也存在显著正相关关系($P<0.05$); 随着各相关因子的增大, 来自较大 T_s 环境下的种源树木具有更大的 $P_{\max-a}$ 增加/减少幅度; (iii) $P_{\max-a}$ 和同质园内3日平均气温、月平均气温、生长季平均气温、3日平均相对湿度、月降雨量均呈线性正相关关系, 而 R_a 则均为线性负相关关系(生长季平均气温为正相关)($P<0.05$), 这表明叶光合特性对同质园内的气候条件产生了一定的驯化; 但随着种子来源地 T_s 的增大, $P_{\max-a}$ 和各环境因子间回归方程的截距显著减小, 而 R_a 和各环境因子间回归方程的截距则为显著增大(生长季平均温除外)($P<0.05$). 本研究结果表明, 不同种源兴安落叶松叶光合特性和环境间的相关性是表型驯化和遗传适应综合作用的结果.

关键词 兴安落叶松, 光合特性, 表型驯化, 遗传适应, 气候变化

树木在长期的进化和选择过程中形成了通过改变其形态结构和生理特征等来响应环境变化的能力. 然而, 在目前全球气候变化加剧的背景下, 树木能否通过这种能力去适应急剧的气候变化已成为当今研究的热点问题^[1,2]. 光合作用作为森林生态系统物质循环和能量流动的重要环节, 其对环境的适应及其机理受到生态学家广泛关注^[3~6]. 同一树种长期生长在不同地理环境中可形成多个种源, 而把不同种源

树木种植到相同环境下, 通过分析其光合特性的种源间差异, 可以深入研究树木光合作用和环境间的关系^[7~9]. 有研究认为, 树木光合生理会对新的环境做出较快的调整而表现出较强的驯化能力, 因而种源间光合特征差异不明显. 例如, Bresson等人^[6]对同质园内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, 叶片形态和光合生理特征的种内差异大于种

引用格式: 全先奎, 王传宽. 兴安落叶松光合特性对环境的适应及其影响因素. 科学通报, 2016, 61: 2273–2286

Quan X K, Wang C K. Responses and influencing factors of foliar photosynthetic characteristics of *Larix gmelinii* to changing environments (in Chinese). Chin Sci Bull, 2016, 61: 2273–2286, doi: 10.1360/972015-1136

间差异,且主要受环境的影响,而受基因调控的程度较小.对香脂杨(*Populus balsamifera*)光合特性的研究^[10]也得到了相似的结论.Tjoelker等人^[11]研究了20个种源33年生班克松(*Pinus banksiana*)单位质量叶片暗呼吸(R_m)的季节动态发现, R_m 对生长季温度存在明显的驯化现象,认为气温升高后树木主要通过对温度的驯化进行调节,而基因的作用则较小.然而,该研究是将所有种源 R_m 混合在一起和温度建立关系,并没有考虑单个种源和温度间的关系,而不同种源对温度的驯化程度会有所差异.另有研究则认为,生长在变化环境中的树木会逐步在生理、结构等方面产生遗传适应,从而产生光合生理的种源差异.例如,Oleksyn等人^[13]对54个种源的挪威云杉(*Picea abies*)研究结果表明,单位质量最大净光合速率(P_{max-m})和 R_m 及其相关因子均存在明显的种源间差异,并和种子来源地的气候存在一定的相关性,认为这是基因调控下的结果.不同水分条件下的6种桉树(*Eucalyptus*)、不同土壤基质条件下的5种铁心木(*Metrosideros polymorpha*)以及6种欧洲山毛榉的光合生理研究均得出相似的结果^[12-14].然而,这些研究多为一次测定结果的比较,并没有比较分析光合特性在生长季内及年际间和环境因子的关系.当环境发生变化后,树木可以通过短期驯化和长期适应进行调整,如何在野外条件下区分这两种变异性及其驱动因素仍有待于研究.

兴安落叶松(*Larix gmelinii*)作为我国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,是研究树木和环境间关系及其影响因素的理想树种.以往的模型预测,随着环境的变化,兴安落叶松在我国的增长面积将减小,甚至北移出境^[15,16];但这一预测还有待于野外实测数据的验证.本研究将生长在不同环境条件下的6个种源的兴安落

叶松种子播种在其自然分布区南缘的帽儿山生态站同质园中,构成了6个环境变化水平,其温度和降水分别增加了0.5~5.4℃和59~163 mm,但蒸发量却减少了107~506 mm.树木生长30年后,测定其光合特性和环境间的关系,并探讨这种相关性是环境控制下的表型性驯化还是基因控制下的遗传适应,以便深入了解和预测该树种在气候变化条件下的生长和生存.假设:(i)光合特性存在显著的种源差异,来自低温环境下的种源树木因具有较高的叶片氮含量^[11,17-19],而具有较强的光合速率^[20,21]; (ii)来自低温环境下的种源树木种植在高温环境后,其光合最适温度升高,具有更高的光合CO₂利用效率,因而具有更强的光合速率^[22,23]; (iii)光合速率和暗呼吸速率均随同质园内的温度和降雨的增加而增大,但来自于低温环境下的种源树木对温度和降雨的变化表现出更高的敏感性.

1 材料和方法

(i)研究地概况.本研究样地设立于东北林业大学帽儿山森林生态系统国家野外科学观测研究站内,1989~2009年平均年降水量为629 mm,平均年蒸发量为864 mm,年平均气温3.1℃.同质园内土壤、地形、气候条件一致,平均海拔300 m,平均坡度10°~15°,土壤为暗棕色森林土.在兴安落叶松国内自然分布区内,选取6个代表性种源为研究对象,其平均年降水量变化范围为425.1~622 mm,年平均气温变化范围为-2.3~2.6℃(表1).前期实验于1980年秋采种,1981年育苗,1983年春将6个种源的2年生实生苗栽种在生态站试验样地内^[24].样地设计按完全随机区组设计,重复5次,80株小区设计,双行排列,按株行距1.5 m×2.0 m定植,四周设有保护行,1997和2001年间伐2次,株行距现为4.5 m×2.5 m^[24].

表1 6个种源兴安落叶松树木种子来源地地理和气候条件(1975~2005)

Table 1 The geographic and climatic conditions of six seed-source original sites of *L. gmelinii* trees (1975–2005)

种源	纬度(°N)	经度(°E)	年平均气温(°C)	平均年降水量(mm)	平均年蒸发量(mm)	相对湿度(%)	无霜期(d)
塔河	52.19	124.22	-2.30	467.44	970.66	68	90
根河	50.62	121.95	-0.50	466.00	1100.00	70	81
中央站	50.45	125.20	0.58	482.48	1370.08	69	100
三站	49.62	126.80	-0.29	534.99	1125.51	70	90
乌伊岭	48.67	129.42	-0.49	569.78	1043.16	73	105
鹤北	47.55	130.42	2.60	554.33	1237.79	74	139

(ii) 光合测定. 每个种源选取3株标准树, 在每株标准树周围搭建触及冠层的木架, 然后选取每株标准树冠层上部向阳方的3个当年生小枝前端2~3 cm长枝条上的新生针叶进行活体测定. 在2009~2011年每年的5~9月的每月中旬, 选择天气晴朗的上午, 采用LI-6400便携式CO₂/H₂O红外分析仪(LI-COR, Lincoln, 美国)和6400-02B红/蓝光源叶室(LI-COR, Lincoln)测定针叶气体交换过程以及相应的环境因子. 每次测定需要3~6 d. 测定时设定叶室的温度25℃, 相对湿度控制在(50±5)%左右, 外界空气进入叶室的流速500 μmol s⁻¹. 测定时先将叶室密封圈夹住小枝位置的针叶去掉, 然后采用饱和光强对小枝前端针叶进行充分光诱导, 当光合速率稳定后开始测定. 测定光响应曲线时, 光量子通量密度(photosynthetic photon flux density, PPFD)梯度为: 2000, 1500, 1200, 800, 400, 200, 150, 100, 50, 0 μmol photons m⁻² s⁻¹, CO₂浓度设定为400 μmol CO₂ mol⁻¹. 光响应曲线采用Prado和De Moraes^[25]非线性方程进行拟合:

$$P_n = P_{\max-a}(1 - e^{-k(\text{PAR-LCP})}), \quad (1)$$

式中k为常数, PAR(photosynthetic active radiation)是光合有效辐射. 测定输出参数包括单位面积最大净光合速率($P_{\max-a}$, μmol m⁻² s⁻¹)、净光合速率(P_n , μmol m⁻² s⁻¹)、光补偿点(light compensated point, LCP, μmol m⁻² s⁻¹)等. 用200 μmol photons m⁻² s⁻¹以下的PPFD和 P_n 分别为横、纵坐标进行线性回归, 回归直线的斜率及其与横坐标的截距分别为单位面积表观光量子效率(apparent quantum yield, AQY, nmol μmol⁻¹)和暗呼吸速率(R_a , μmol m⁻² s⁻¹).

测定CO₂响应曲线时, CO₂浓度梯度设置为: 400, 200, 150, 100, 50, 600, 800, 1200, 1500 μmol CO₂ mol⁻¹, 饱和光强为1500 μmol photons m⁻² s⁻¹. CO₂响应曲线采用以下模型进行拟合^[26,27]:

$$P_n = \min(W_c, W_j, W_i) \times (1 - \Gamma^*/C_i) - R_a, \quad (2)$$

式中 W_c , W_j , W_i 分别为由Rubisco活力、RuBP再生速率和有机磷的再生支持的潜在的CO₂同化速率, Γ^* 为CO₂补偿点, C_i 为胞间CO₂浓度. W_c , W_j , W_i 的数学表达式分别为

$$W_c = \frac{V_{\max} \cdot C_i}{C_i + K_c(1 + O/K_o)}; \quad W_j = \frac{J \cdot C_i}{4.5C_i + 10.5\Gamma^*};$$

$$J = f(J_{\max}); \quad W_i = \frac{3\text{TPU}}{\left(1 - \frac{\Gamma^*}{C_i}\right)}, \quad (3)$$

式中, $V_{\max}$ (maximum rate of carboxylation, μmol m⁻² s⁻¹)为单位面积最大Rubisco羧化速率, $J_{\max}$ (maximum electron transport rate, μmol m⁻² s⁻¹)为单位面积最大电子传递速率, K_c 和 K_o 分别为CO₂和O₂的Michaelis-Menten常数, O 为细胞间O₂浓度, TPU(triose phosphate utilization rate, μmol m⁻² s⁻¹)为单位面积光合产物磷酸丙糖的利用速率, 将CO₂曲线测得的数值及相关参数带入到方程可以求出 $V_{\max}$, $J_{\max}$, TPU^[26,27]. 用低于200 μmol CO₂ mol⁻¹以下的胞间CO₂浓度和 P_n 分别为横、纵坐标进行线性回归, 回归直线与横坐标的截距为光呼吸速率(R_p).

用于光合测定的针叶先用扫描仪扫描成图像, 然后用Photoshop软件打开, 用魔棒工具选取图形和待测叶片, 用直方图工具读取像素值, 根据像素和面积的比值计算出叶面积, 本研究采用叶子单侧的面积对光合特性参数进行计算. 随后将叶子在65℃下烘干至恒重(精度0.0001 g), 获取其比叶重(leaf mass per area, LMA, g cm⁻²):

$$\text{LMA} = \text{叶片干质量} / \text{叶面积}. \quad (4)$$

平均生长季干燥度指数(aridity index, AI)由下式获得:

$$\text{AI} = \text{平均生长季蒸发量} / \text{平均生长季降水量}. \quad (5)$$

(iii) 元素测定. 测定光合的同时摘取与光合测定针叶位置相同的新鲜针叶100 g, 放于4℃冷藏箱保存后带回实验室分析. 在实验室内, 将样品置于65℃烘箱中烘至恒重(精度0.0001 g), 然后将样品粉碎、过筛、装袋, 用于元素含量测定. 单位质量叶片氮含量(N_m , mg g⁻¹)采用全自动凯氏定氮仪(Kjeltec 8400, Foss, Hillerød, 丹麦)测定. 单位面积叶片氮含量(N_a , g m⁻²)采用以下公式获得:

$$N_a = N_m / \text{LMA}. \quad (6)$$

(iv) 数据分析. 以每株标准木为统计单位, 每株标准木光合参数及相关因子值由3簇针叶的平均值求得. 在分析气候因子和光合参数间关系时, 日均温和日相对湿度均采用每次光合测定所用3天的平均值, 月均温和月降雨量均采用两次测定期间的平均值和累计量. 应用SPSS13.0统计软件对数据进行相关分析和方差分析, 并用Duncan法进行多重比较, 方差分析前对所有数据进行方差齐性检验和正态分布检验. 采用线性回归中的全部回归法分析光合参数和相关因子间的关系. 采用协方差分析比较分析线性回归方程的斜率和截距的显著性差异, 因在分析

时发现多数情况下种子来源地生长季平均气温(T_s) <15.5 种源、 $T_s \geq 16.5$ 种源和 $15.5 \leq T_s < 16.5$ 种源间存在明显差异, 所以将6个种源分成3组进行检验分析.

光响应曲线采用SPSS13.0统计软件中的非线性回归模块进行拟合计算相关参数, CO_2 响应曲线采用Sharkey等人^[27]文章中提供的分析软件进行拟合计算相关参数. 计算光合参数的遗传分化时, 采用SPSS13.0统计软件中的方差成分统计模块, 将年设为固定因素, 将种源设为随机因素, 采用严格最大似然估计法计算随机因素的种内误差(σ_p^2)、种间误差(σ_i^2)和残差(σ_e^2), 最后用水平间差异占总体差异的比例来表示遗传分化程度(D), 即为 $D = \sigma_p^2 / (\sigma_p^2 + \sigma_i^2 + \sigma_e^2)$ ^[4].

2 结果

2.1 光合特性及其相关因子的种源比较

兴安落叶松6种源树木各光合特性参数均存在显著的种源差异($P < 0.05$, 图1), 其中 $P_{\max-a}$, AQY, R_a , $V_{\max}$, $J_{\max}$ 和TPU表现出相似的种源差异的规律, 均为来自中央站和根河种源树木具有较大值, 来自于塔

河和乌伊岭种源则有较小值, 而LCP和 R_p 则表现出相反的种源差异趋势. $P_{\max-a}$, LCP, R_a , AQY, $V_{\max}$, $J_{\max}$, TPU和 R_p 总体平均值分别为 $(8.44 \pm 0.22) \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $(51.04 \pm 0.61) \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $(1.82 \pm 0.05) \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $(30.65 \pm 0.53) \text{nmol } \mu\text{mol}^{-1}$, $(118.72 \pm 3.4) \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $(172.33 \pm 4.25) \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $(14.07 \pm 0.28) \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 和 $(2.01 \pm 0.01) \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (图1). $P_{\max-a}$, R_a , LCP和AQY的遗传分化明显, 其 D 值分别为50.07%, 43.7%, 38.41%, 30.19%. 而 $V_{\max}$, $J_{\max}$, TPU和 R_p 虽然种源间差异显著, 但 D 值较小, 分别为14.62%, 13.32%, 13.19%和10.2%(表2).

兴安落叶6种源树木 $P_{\max-a}$ 和其他光合特性参数间存在显著的相关关系, 但相关趋势和程度因参数和种源的不同而有所差异($P < 0.01$, 图2). 其中 $P_{\max-a}$ 和AQY, $V_{\max}$, $J_{\max}$ 及TPU间均存在线性正相关关系, 和LCP及 R_p 间则存在线性负相关关系($P < 0.01$, 图2). 差异检验分析表明, $P_{\max-a}$ 和其他参数间线性回归方程的斜率和截距均存在显著的种源差异($P < 0.01$). T_s 较高树木的 $P_{\max-a}$ 随其他参数的增大而具有更高的增大/减小程度, 而 $P_{\max-a}$ 的初始值则表现出相反的趋势.

图1 6个种源兴安落叶松树木单位叶面积最大净光合速率($P_{\max-a}$)、暗呼吸速率(R_a)、最大羧化速率($V_{\max}$)、最大电子传递速率($J_{\max}$)、磷酸丙糖利用率(TPU)、表观量子效率(AQY)、光补偿点(LCP)、光呼吸速率(R_p)比较($\bar{x} \pm \text{SE}$, $n=42$). 小写字母表示种源间差异显著($P < 0.05$)

Figure 1 Comparison of leaf-area-based maximum net photosynthetic rate ($P_{\max-a}$), dark respiratory rate (R_a), maximum rate of carboxylation ($V_{\max}$), maximum electron transport rate ($J_{\max}$), triose phosphate utilization rate (TPU), apparent quantum yield (AQY), light compensation point (LCP), photorespiratory rate (R_p) for the six provenances of *L. gmelinii* trees ($\bar{x} \pm \text{SE}$, $n=42$). Different letters indicate significant differences among the six provenances ($P < 0.05$)

表 2 6 个种源兴安落叶松树木光合参数的遗传分化^{a)}

Table 2 Genetic differentiation of photosynthetic characteristics for *L. gmelinii* among the six provenances^{a)}

光合参数	代码	单位	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>D</i>
最大净光合速率	$P_{\max-a}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	14.30	0.001	50.07
暗呼吸速率	R_a	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	9.54	0.001	43.70
光补偿点	LCP	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	11.55	0.001	38.41
表观光量子效率	AQY	$\text{nmol } \mu\text{mol}^{-1}$	8.31	0.001	30.19
最大羧化速率	$V_{\max}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	7.36	0.010	14.62
最大电子传递速率	$J_{\max}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	5.15	0.010	13.32
磷酸丙糖利用率	TPU	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	4.86	0.010	13.19
光呼吸速率	R_p	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	4.56	0.050	10.20

a) *D*: 遗传分化度, 即种源间差异占总体差异的比例($\sigma_p^2/(\sigma_p^2+\sigma_i^2+\sigma_e^2)$), *F*和*P*表示费舍尔统计检验值和差异显著水平

图 2 6 个种源兴安落叶松树木单位叶面积最大净光合速率($P_{\max-a}$)和最大羧化速率($V_{\max}$)、最大电子传递速率($J_{\max}$)、磷酸丙酮糖利用率(TPU)、表观光量子效率(AQY)、光补偿点(LCP)、光呼吸速率(R_p)间关系。 F_a 和 F_b 分别表示 3 个回归方程间截距和斜率协方差分析的费舍尔统计检验值, *和**分别表示差异显著水平 $P<0.05$ 和 $P<0.01$

Figure 2 Relationships between leaf-area-based maximum net photosynthetic rate ($P_{\max-a}$) and maximum rate of carboxylation ($V_{\max}$), maximum electron transport rate ($J_{\max}$), triose phosphate utilization rate (TPU), apparent quantum yield (AQY), light compensation point (LCP), photorespiratory rate (R_p) for the six provenances of *L. gmelinii* trees. F_a and F_b stand for Fisher's test values for intercepts and slopes of regression equations, respectively. * and ** represent significant ($P<0.05$) and highly significant ($P<0.01$) differences, respectively

6个种源兴安落叶松树木 N_a 存在显著的种源差异,并随着种子来源地 T_s 的升高而增大($P<0.01$,图3). N_a 和 $P_{\max-a}$, R_a 间均存在显著的线性正相关关系($P<0.05$,图3),但随着 N_a 的增大, $P_{\max-a}$ 和 R_a 的增大系数和初始值均具有显著的种源差异($P<0.01$),来自于高 T_s 环境下的种源树木具有更高的增大系数,而初始值呈相反趋势.

6个种源兴安落叶松树木光合特性参数和种子来源地气候间存在一定的相关关系,而相关趋势和程度因气候因子的不同而有所差异(图4). 所有光合特性参数和种子来源地年平均气温间的相关性均不显著(图4(a)~(d)). $P_{\max-a}$, TPU, AQY, R_a , $J_{\max}$, $V_{\max}$ 和 T_s 及AI间均呈线性正相关关系(图4(e)~(l)). T_s 和AI每增加1个单位,各光合特性参数增加的单位量分别为:1.01和3.96($P_{\max-a}$), 0.57和1.01(TPU), 2.07和7.62(AQY), 0.15和6.66(R_a), 7.66和32.52($V_{\max}$), 6.96和30.20($J_{\max}$). LCP和 R_p 与种子来源地 T_s 及AI间均呈线性负相关关系, T_s 和AI每增加1个单位,LCP减少的单位量为2.69和10.38,而 R_p 则分别为0.59和0.15.

2.2 光合特性和同质园内环境因子关系

$P_{\max-a}$ 和3日平均气温、月平均气温及平均生长季气温均呈线性正相关关系,而和年平均气温呈线性负相关关系($P<0.05$),但相关方程的截距却存显著的种源差异($P<0.05$). T_s 较高的树木其 $P_{\max-a}$ 随3日平均气温、月平均气温和平均生长季气温的升高具有更小的起始

值(图5(a)~(c)),而随年平均气温的升高具有更大的起始值(图5(d)). R_a 和3日平均气温、月平均气温及年平均气温均呈线性负相关关系,相关方程的截距也均存在显著的种源差异($P<0.05$). T_s 较高的树木其 R_a 随3日平均气温、月平均气温和年平均气温的升高具有更大的起始值(图5(e), (f), (h)). R_a 和平均生长季气温呈线性正相关关系,且相关方程的截距存在显著的种源差异($P<0.05$), T_s 较高的树木具有更小的起始值(图5(g)).

$P_{\max-a}$ 和3日平均相对湿度、月降雨量均呈线性正相关关系,而 R_a 则均为线性负相关关系(图6). 随着种子来源地 T_s 的增大,3日平均相对湿度、月降雨量和 $P_{\max-a}$ 间相关方程的斜率均逐步增大而截距则均显著减小($P<0.05$),而和 R_a 间则表现为相反趋势.

3 讨论

3.1 光合特性的种源差异

与假设相符的是兴安落叶松各光合特性参数均存在显著的种源差异($P<0.05$,图1),并且叶片氮含量较高的种源具有更大的 $P_{\max-a}$ (图3). 这是因为高的氮含量可以使叶片将更多的氮分配到羧化系统、光合电子传递和光合磷酸化组分、捕光色素蛋白复合体等光合机构中,进而提高光合速率^[28]. Lewis等人^[12]对6种桉树研究也发现叶氮含量和光合速率及暗呼吸速率间存在显著的正线性相关关系($P<0.05$). 随着氮含量的增大,净光合速率表现出相应的增强趋势,这在

图3 6个种源兴安落叶松树木单位叶面积最大净光合速率($P_{\max-a}$)、暗呼吸速率(R_a)和单位面积叶片氮含量(N_a)间关系,以及 N_a 的种源比较. F_a 和 F_b 分别表示3个回归方程间截距和斜率协方差分析的费舍尔统计检验值,*和**分别表示差异显著水平 $P<0.01$ 和 $P<0.001$.柱状图中不同字母表示水平间差异显著($P<0.01$)

Figure 3 Relationships between leaf-area-based maximum net photosynthetic rate ($P_{\max-a}$), dark respiratory rate (R_a) and leaf nitrogen concentration (N_a) for the six provenances of *L. gmelinii* trees. F_a and F_b stand for Fisher's test values for slopes and intercepts of regression equations, respectively. * and ** represent significant ($P<0.01$) and highly significant ($P<0.001$) differences, respectively. The bar chart showed the comparisons of N_a among the six provenances (mean $\pm$ SE, $n=42$). Different letters indicate significant differences among the six provenances ($P<0.01$)

图 4 6 个种源兴安落叶松树木光合特性参数和种子来源地年平均气温、生长季平均气温、生长季平均干燥度指数间关系 ($\bar{x} \pm SE$, $n=42$). 其他代码同图 1

Figure 4 Relationships between photosynthetic characteristics and annual mean temperature, growing season mean temperature, growing season mean aridity index of the seed-source original sites among the six *L. gmelinii* provenances (mean $\pm$ SE, $n=42$). The other codes see Figure 1

其他相近试验中也有所体现^[29~31]。然而和假设不同的是, 来自高 T_s 环境下的种源具有较高的 N_a , 并且和 P_{max-a} 成线性正相关关系(图3)。根据“叶经济谱”(leaf economics spectrum)理论^[20], 植物会根据所处生境的资源条件和自身功能的需求, 对资源进行分配利用^[32,33], 并表现在植物器官的结构和生理性状上^[34]。以往研究结果显示, 来自低温环境下的树木具有较高的叶片氮含量, 主要是因为低温的高纬/高海拔

地区土壤相对贫瘠, 树木为了获取足够的养分含量需要将更多的光合产物投入到地下根系的生长, 因此通过提高叶片氮含量增大净光合速率而实现^[3,6,11,19]。本研究 P_{max-a} 较高的种子来源地具有相对较高的 T_s 和AI, 导致土壤水分和养分含量降低, 因此树木需要维持较高的叶片氮含量以提高光合速率获取更多的水分和养分。然而, 无论是以往研究, 还是本研究, 均缺少种子来源地土壤水分和养分含量数据,

图5 6个种源兴安落叶松树木单位叶面积最大净光合速率($P_{\max-a}$)及暗呼吸速率(R_a)和同质园内3日平均气温、月平均气温、生长季平均气温及年平均气温间关系, F_a 和 F_b 分别表示3个回归方程间截距和斜率协方差分析的费舍尔统计检验值, *和**分别表示差异显著水平 $P<0.05$ 和 $P<0.01$

Figure 5 Leaf-area-based maximum net photosynthetic rate ($P_{\max-a}$) and dark respiratory rate (R_a) in relation with 3-day mean temperature, month mean temperature, growing season mean temperature, and annual mean temperature in the common garden for the six *L. gmelinii* provenances. F_a and F_b stand for Fisher's test values for intercepts and slopes of the regression equations, respectively. * and ** represent significant ($P<0.05$) and highly significant ($P<0.01$) differences, respectively

图6 6个种源兴安落叶松树木单位叶面积最大净光合速率($P_{\max-a}$)及暗呼吸速率(R_a)和同质园内3日平均相对湿度、月降雨量间关系, F_a 和 F_b 分别表示3个回归方程间截距和斜率协方差分析的费舍尔统计检验值, *和**分别表示差异显著水平 $P<0.05$ 和 $P<0.01$

Figure 6 Leaf-area-based maximum net photosynthetic rate ($P_{\max-a}$) and dark respiratory rate (R_a) in relation with 3-day mean relative humidity and month precipitation in the common garden for the six *L. gmelinii* provenances. F_a and F_b stand for Fisher's test values for intercepts and slopes of the regression equations, respectively. * and ** represent significant ($P<0.05$) and highly significant ($P<0.01$) differences, respectively

土壤状况的改变对光合特性的影响有待于今后深入研究. 此外, 本研究也表明叶经济谱性状不仅能够反映养分供应状况, 也可以用以研究树木对气候变化的响应策略^[35,36].

树木光合作用受到各种环境因子综合作用的影响, 在不同的时空尺度上, 其影响因子会有所不同. 以往研究表明, 种子来源地的纬度或者海拔高度和光合特性间具有良好的相关性^[13,37], 而随着纬度或海拔高度的变化, 树木生境的温度、降水、土壤等条件均发生变化, 因此该相关性无法准确解释环境因子对光合特性的影响. 此外, 当分析单一环境因子和光合特性间关系时, 也会出现不同的结果. 如同质园内最大净光合速率和种子来源地年均温关系有正相关^[37]、无关^[6,11]和负相关^[3,13,37]关系. 在本研究中, $P_{\max-a}$ 和种子来源地年平均气温间相关性较差, 而和生长季均温间为正相关关系(图4). 这是因为在温度较高的生长季内, 光合酶的活性增强, 光合最适温度升高, 因此 $P_{\max-a}$ 增强. 以往研究认为, 净光合速率随种子来源地年平均气温的降低而升高的直接原因是叶片氮含量的升高, 这是温度、降水和土壤等环境因素综合作用的结果. 本研究发现, 用表征温度和降水综合状况的参数AI和光合特性建立关系时, 相关性总体上要好于温度, 并且可以较为合理地解释其原因. 前期研究也表明, 兴安落叶松的生长是温度和水分综合作用的结果^[24]. 因此, 光合特性的种源差异是对树木种子来源地环境条件长期适应的结果, 其中温度和降水是主要的驱动因子, 相似的结论在其他研究中也得以体现^[3,6,13].

同一树种对气候暖化的响应存在明显的种源差异, 在一定范围内, 随着温度的升高生长在低温地区的种源具有更高的生长率和成活率^[38-42]. 其中原因之一是温度超过了高温种源树木光合作用的最适温度, 光和CO₂利用率降低, 净光合速率下降^[40]. 较高的AQY和较低LCP表明, 叶具有较强的光能利用效率, 而较大的 $V_{\max}$, $J_{\max}$ 和TPU可以使叶片具有更高的CO₂同化速率, 进而使净光合速率增大. 本研究结果表明, AQY, LCP, $V_{\max}$, $J_{\max}$ 和TPU与 $P_{\max-a}$ 间均为正相关关系, 而LCP与 $P_{\max-a}$ 间为负相关关系, 并且随着AQY, $V_{\max}$, $J_{\max}$ 和TPU的增大及LCP的减小, 来自较大 T_s 环境条件下的种源树木表现出更大的 $P_{\max-a}$ 增加量(图2). 这表明光和CO₂利用能力的差异是导致 $P_{\max-a}$ 产生种源差异的原因. 但和本研究假设不符的

是来自高 T_s 地区种源树木具有更高的光和CO₂利用能力. 原因主要有以下两方面: 其一是因为温度仍是兴安落叶松光合作用的限制因子之一, 来自高 T_s 地区种源树木光合酶的活性较强并对温度的升高具有更强的适应能力; 其二是因为同质园所内的温度仍在6个种源树木可受范围之内, 并未超出其最适温度, 光合特性间的差异仍主要受种子来源地气候条件的影响. $P_{\max-a}$, AQY, LCP, $V_{\max}$, $J_{\max}$, TPU和 R_p 均存在显著的种源差异($P<0.05$), 并且均和种子来源地 T_s 及AI间呈线性相关关系进一步证明其已对种子来源地的气候产生了适应. 需要说明的是本研究发现表征潜在最大光合能力的指标(AQY和LCP, $V_{\max}$, $J_{\max}$ 和TPU)的遗传分化比例低, 范围为38.41%~13.19%; 而反映现实光合能力的指标 $P_{\max-a}$ 遗传分化比例高, 为50.07%(表2). 这表明在现阶段种源间光合能力受种子来源地气候条件的影响较大, 但随着树木对现在环境的适应, 光合能力差异有缩小的可能. 此假设的成立与否还需通过长期监测或者对其自交后代的研究进行验证. 此外, $P_{\max-a}$ 是光合固碳和呼吸消耗综合作用的结果, 光呼吸等耗能过程的强弱也会影响 $P_{\max-a}$. 在本研究中来自高 T_s 地区种源树木具有较小的 R_p , 并且随 $P_{\max-a}$ 的增大而减小, 这表明较低的光呼吸消耗也是 $P_{\max-a}$ 增大的原因. 这是因为在生长季温度较低地区的树木需要较大的 R_p 以保护光合机构免遭低温的破坏. 引起光合能力种源差异的其他耗能过程还有待于今后深入研究.

3.2 光合特性变异性的季节差异

作为反映光合能力强弱的两个重要参数, $P_{\max-a}$ 和 R_a 对环境的适应性及其机理, 对研究气候变化对树木碳循环的影响具有重要作用; 而温度和降水作为两个重要的环境因子, 和光合作用间的关系备受关注.

随着3日平均气温、月平均气温和平均生长季气温的增大, $P_{\max-a}$ 均表现出增强的趋势(图5(a)~(c)), 这和假设相一致. 这是因为, 随着温度的升高, 光合酶的活性增大, 细胞膜的流动性增强, 光合电子传递速率加快, 因而 $P_{\max-a}$ 升高^[43]. 此外, 较高温度一般出现在生长季盛季, 此时叶片已成熟, 其形态结构和养分含量均达到最佳状态, 因而使得温度和 $P_{\max-a}$ 相关性增强. 有所不同的是, 随着温度的升高, 来自高 T_s 环境下生长的树木具有更高的 $P_{\max-a}$ 增大系数, 以及显著减小的 $P_{\max-a}$ 起始值($P<0.05$). 这表明在温度较

低时,来自高 T_s 环境下的种源树木会将更多的光合产物投入到维持消耗中而 $P_{\max-a}$ 较小,但随着温度的升高,该类种源树木将逐步具有更高的 $P_{\max-a}$.该结果说明,总体上 $P_{\max-a}$ 对同质园内的温度已产生了一定程度的驯化,但在对温度的响应方式上,仍表现出一定的种源差异,这应是树木对种子来源地气候遗传适应的结果.该结果也表明随着气候的暖化,生长在 T_s 较高环境下的兴安落叶松树木单叶尺度上的固碳能力有增加的可能,这是因为在光合最适温度范围内,来自高 T_s 环境下的树木对温度的升高具有更强的适应能力^[44].然而,单叶碳平衡还需要考虑叶呼吸(尤其是夜间暗呼吸)的碳消耗,因此气候变化对叶碳利用效率的影响有待于进一步研究.与以往研究结果不同的是,本研究发现随着年均温的增大, $P_{\max-a}$ 却表现出减小的趋势(图5(d)).这是因为本研究进行的2010年虽然生长季温度较高,但非生长季温度明显低于其他年份(数据未给出),进而导致年均温偏低;而 $P_{\max-a}$ 主要受生长季温度的影响,所以当用年均温和 $P_{\max-a}$ 建立关系时出现了相悖的相关性.这提示在季节变化明显的地区,分析年均温的变化对光合能力的影响时需慎重,而采用生长季节均温会更为合理.

与假设不同的是, R_a 随3日平均气温和月平均气温的升高均表现出减小的趋势(图5(e), (f)),这是因为在温度较低的生长季初期和后期,叶片 $P_{\max-a}$ 较小,光合产物主要用于叶片的生长和维持呼吸,而在温度较高的生长盛季叶片已成熟,光合产物主要用于树木其他器官的生长,维持呼吸减弱.Tjoelker等人^[11]对3个同质园内33年生的20个班克松的叶片 R_m 研究表明, R_m 和1日平均气温、3日平均气温及月平均气温间均存在线性负相关关系,并认为这是一种驯化的表现.然而,该研究未对种源间相关程度是否存在差异进行分析.本研究结果表明,来自较大 T_s 环境下种源树木的 R_a 随3日平均气温和月平均气温变化的起始值显著高于其他种源($P<0.01$),这和其在生长阶段初期较高的生长和维持呼吸有关;而随着生长季温度的升高, R_a 呈增大趋势,但来自较大 T_s 环境下种源树木具有更小的 R_a 起始值(图5(g)).该结果一方面说明环境变化下的 R_a 受到外界环境和内在遗传基因的共同影响,在研究气候暖化对树木叶片呼吸的影响时应考虑种源的差异;另一方面说明 R_a 对温度的响应存在不同时间尺度上的差异,在模拟温度变化

对 R_a 的影响时应予以考虑.

随着3日平均相对湿度和月降雨量的增大, $P_{\max-a}$ 均表现增大的趋势,而 R_a 则表现出相反趋势,这和部分假设相一致(图6).相关研究表明,在一定范围内,随着降水的增加,光合速率增大,而呼吸减小^[45,46].其原因一方面是因为随着水分条件的改善,土壤水分可利用性增强,空气相对湿度升高,叶片的气孔导度增大,进而净光合速率增强,呼吸减弱^[47-49].另一方面,由于降水主要集中在生长季盛季,而此时温度和叶片等其他因子也都处于最佳阶段,因此净光合速率也达到最高值,而用于维持呼吸的消耗也相对减小.与以往研究不同的是,本研究结果表明,来自较大 T_s 环境下种源树木的 $P_{\max-a}/R_a$ 随3日平均相对湿度、月降雨量的增大而具有较高的增大/减小系数,以及显著减小/增大的起始值($P<0.01$).这表明随着水分状况的改善(降雨量增多,相对湿度增大),来自较大 T_s 环境下的树木为了提高水分利用效率,而具有更大的净光合速率增量和呼吸减小量;但在水分状况较差时,会将更多的光合产物用于维持消耗,因而 R_a 较大, $P_{\max-a}$ 减小^[50].与较短的日、月时间尺度不同,在长时间的季节和年尺度上随着生长季降雨量和年降雨量的变化, $P_{\max-a}$ 和 R_a 均无明显变化趋势(数据未给出).这是因为在较小的时间尺度上,水分和温度、叶龄等因子能较好同步达到最适状态,因而相关性较好.而在大尺度上,气候变化导致我国东北地区降水在季节内和年际间分配不均匀^[51,52],因此在分析水分因子和光合能力间关系时会出现不确定性.为了更好地理解气候变化条件下水分因子和光合作用间的关系,一方面需要注意观测的时间尺度,另一方面需考虑树木对环境变化的自适应现象.

4 结论

本研究发现,兴安落叶松光合特性参数 $P_{\max-a}$, AQY, R_a , $V_{\max}$, $J_{\max}$, TPU, R_p 和LCP均存在显著差异,除了LCP和 R_p 为相反趋势外,其他参数均随着种子来源地 T_s 和AI的增大而增大($P<0.05$).这表明叶光合特性受树木种子来源地长期环境条件的影响而产生遗传适应,其中温度和降水是该变异性的主要驱动因子. $P_{\max-a}$ 和AQY, $V_{\max}$, $J_{\max}$, TPU及 N_a 间均存在显著正相关关系,而与LCP和 R_p 间均存在显著负相关关系($P<0.05$).随着各相关因子的增大,来自较大 T_s 环境下的种源树木具有更大的 $P_{\max-a}$ 增加/减少幅度.

$P_{\max-a}$ 和同质园内3日平均气温、月平均气温、生长季平均气温、3日平均相对湿度、月降雨量均呈线性正相关关系($P<0.05$),但随着 T_s 的增大, $P_{\max-a}$ 和各相关因子间回归方程的斜率逐步增大而截距逐渐减小,并且截距差异显著($P<0.05$)。 R_a 和同质园内3日平均气温、月平均气温、3日平均相对湿度、月降雨量均呈线性负相关关系,但来自于 T_s 较高环境下的种源树木

具有显著增大的方程截距($P<0.05$); R_a 和生长季平均气温间则表现出相反的规律。本研究结果说明,不同种源兴安落叶松叶光合特性和环境间的相关性是表型驯化和遗传适应综合作用的结果。为了更好地理解气候变化条件下环境因子和光合作用间的关系,一方面需要注意观测时间尺度,另一方面需考虑树木对环境变化的自适应现象。

致谢 感谢黑龙江帽儿山森林生态系统国家野外科学观测研究站和林木遗传育种国家重点实验室(东北林业大学)提供的野外基础支持。

参考文献

- Shaw R G, Etterson J R. Rapid climate change and the rate of adaptation: Insight from experimental quantitative genetics. *New Phytol*, 2012, 195: 752–765
- Reyer C P, Leuzinger S, Rammig A, et al. A plant's perspective of extremes: Terrestrial plant responses to changing climatic variability. *Glob Chang Biol*, 2013, 19: 75–89
- Oleksyn J, Modrzyński J, Tjoelker M G, et al. Growth and physiology of *Picea abies* populations from elevational transects: Common garden evidence for altitudinal ecotypes and cold adaptation. *Funct Ecol*, 1998, 12: 573–590
- Vitasse Y, Delzon S, Bresson C C, et al. Altitudinal differentiation in growth and phenology among populations of temperate-zone tree species growing in a common garden. *Can J For Res*, 2009, 39: 1259–1269
- Alberto F, Bouffier L, Louvet J M, et al. Adaptive responses for seed and leaf phenology in natural populations of sessile oak along an altitudinal gradient. *J Evol Biol*, 2011, 24: 1442–1454
- Bresson C C, Vitasse Y, Kremer A, et al. To what extent is altitudinal variation of functional traits driven by genetic adaptation in European oak and beech? *Tree Physiol*, 2011, 31: 1164–1174
- Wyka T P, Oleksyn J, Żytkowiak R, et al. Responses of leaf structure and photosynthetic properties to intra-canopy light gradients: A common garden test with four broadleaf deciduous angiosperm and seven evergreen conifer tree species. *Oecologia*, 2012, 170: 11–24
- Martin R E, Asner G P, Sack L. Genetic variation in leaf pigment, optical and photosynthetic function among diverse phenotypes of *Metrosideros polymorpha* grown in a common garden. *Oecologia*, 2007, 151: 387–400
- Frei E S, Scheepens J F, Armbruster G F J, et al. Phenotypic differentiation in a common garden reflects the phylogeography of a widespread Alpine plant. *J Ecol*, 2012, 100: 297–308
- Silim S N, Ryan N, Kubien D S. Temperature responses of photosynthesis and respiration in *Populus balsamifera* L.: Acclimation versus adaptation. *Photosynth Res*, 2010, 104: 19–30
- Tjoelker M, Oleksyn J, Reich P, et al. Coupling of respiration, nitrogen, and sugars underlies convergent temperature acclimation in *Pinus banksiana* across wide-ranging sites and populations. *Glob Chang Biol*, 2008, 14: 782–797
- Lewis J D, Phillips N G, Logan B A, et al. Leaf photosynthesis, respiration and stomatal conductance in six *Eucalyptus* species native to mesic and xeric environments growing in a common garden. *Tree Physiol*, 2011, 31: 997–1006
- Cordell S, Goldstein G, Mueller-Dombois D, et al. Physiological and morphological variation in *Metrosideros polymorpha*, a dominant Hawaiian tree species, along an altitudinal gradient: The role of phenotypic plasticity. *Oecologia*, 1998, 113: 188–196
- Robson T M, Sánchez-Gómez D, Cano F J, et al. Variation in functional leaf traits among beech provenances during a Spanish summer reflects the differences in their origin. *Tree Genet Genomes*, 2012, 8: 1111–1121
- Zhang X S. A vegetation-climate classification system for global change studies in China (in Chinese). *Quat Sci*, 1993, 13: 157–169 [张新时. 研究全球变化的植被-气候分类系统. 第四纪研究, 1993, 13: 157–169]
- Li F, Zhou G S, Cao M C. Responses of *Larix gmelinii* geographical distribution to future climate change: A simulation study (in Chinese). *Chin J Appl Ecol*, 2006, 17: 2255–2260 [李峰, 周广胜, 曹铭昌. 兴安落叶松地理分布对气候变化响应的模拟. 应用生态学报, 2006, 17: 2255–2260]
- Oleksyn J, Reich P B, Żytkowiak R, et al. Needle nutrients in geographically diverse *Pinus sylvestris* L. populations. *Ann Forest Sci*, 2002, 59: 1–18

- 18 Oleksyn J, Reich P B, Zytowski R, et al. Nutrient conservation increases with latitude of origin in European *Pinus sylvestris* populations. *Oecologia*, 2003, 136: 220–235
- 19 Reich P B, Oleksyn J, Tjoelker M G. Needle respiration and nitrogen concentration in Scots pine populations from a broad latitudinal range: A common garden test with field-grown trees. *Funct Ecol*, 1996, 10: 768–776
- 20 Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428: 821–827
- 21 Reich P B, Tjoelker M G, Machado J-L, et al. Universal scaling of respiratory metabolism, size and nitrogen in plants. *Nature*, 2006, 439: 457–461
- 22 Battaglia M, Beadle C, Loughhead S. Photosynthetic temperature responses of *Eucalyptus globulus* and *Eucalyptus nitens*. *Tree Physiol*, 1996, 16: 81–89
- 23 Sendall K M, Reich P B, Zhao C M, et al. Acclimation of photosynthetic temperature optima of temperate and boreal tree species in response to experimental forest warming. *Glob Chang Biol*, 2015, 21: 1342–1357
- 24 Yang C P, Jiang J, Tang S S, et al. The provenance test of 21-year old *Larix gmelinii* at Maoershan Area (in Chinese). *J Northeast Forestry Univ*, 2002, 30: 1–5 [杨传平, 姜静, 唐盛松, 等. 帽儿山地区 21 年生兴安落叶松种源试验. *东北林业大学学报*, 2002, 30: 1–5]
- 25 Prado C H, De Moraes J A. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under field conditions. *Photosynthetica*, 1997, 33: 103–112
- 26 Farquhar G D, von Caemmerer S, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, 1980, 149: 78–90
- 27 Sharkey T D, Bernacchi C J, Farquhar G D, et al. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C₃ leaves. *Plant Cell Environ*, 2007, 30: 1035–1040
- 28 Grassi G, Magnani F. Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak trees. *Plant Cell Environ*, 2005, 28: 834–849
- 29 Wilson K B, Baldocchi D D, Hanson P J. Spatial and seasonal variability of photosynthetic parameters and their relationship to leaf nitrogen in a deciduous forest. *Tree Physiol*, 2000, 20: 565–578
- 30 Iio A, Yokoyama A, Takano M, et al. Interannual variation in leaf photosynthetic capacity during summer in relation to nitrogen, leaf mass per area and climate within a *Fagus crenata* crown on Naeba Mountain, Japan. *Tree Physiol*, 2008, 28: 1421–1429
- 31 Gunderson C A, O'Hara K H, Campion C M, et al. Thermal plasticity of photosynthesis: The role of acclimation in forest responses to a warming climate. *Glob Chang Biol*, 2010, 16: 2272–2286
- 32 Westoby M, Wright I J. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends Ecol Evol*, 2006, 21: 261–268
- 33 Funk J L, Cornwell W K. Leaf traits within communities: Context may affect the mapping of traits to function. *Ecology*, 2013, 94: 1893–1897
- 34 Navas M L, Roumet C, Bellmann A, et al. Suites of plant traits in species from different stages of a Mediterranean secondary succession. *Plant Biol*, 2010, 12: 183–196
- 35 Lavorel S. Plant functional effects on ecosystem services. *J Ecol*, 2013, 101: 4–8
- 36 Xu Z Z, Shimizu H, Ito S, et al. Effects of elevated CO₂, warming and precipitation change on plant growth, photosynthesis and peroxidation in dominant species from North China grassland. *Planta*, 2014, 239: 421–435
- 37 Tjoelker M G, Oleksyn J, Lorenc-Plucinska G, et al. Acclimation of respiratory temperature responses in northern and southern populations of *Pinus banksiana*. *New Phytol*, 2009, 181: 218–229
- 38 Schmidting R. Use of provenance tests to predict response to climate change: Loblolly pine and Norway spruce. *Tree Physiol*, 1994, 14: 805–817
- 39 Reich P B, Oleksyn J. Climate warming will reduce growth and survival of Scots pine except in the far north. *Ecol Lett*, 2008, 11: 588–597
- 40 Drake J E, Aspinwall M J, Pfautsch S, et al. The capacity to cope with climate warming declines from temperate to tropical latitudes in two widely distributed *Eucalyptus* species. *Glob Chang Biol*, 2015, 21: 459–472
- 41 Rehfeldt G E, Tchekakova N M, Parfenova Y I, et al. Intraspecific responses to climate in *Pinus sylvestris*. *Glob Chang Biol*, 2002, 8: 912–929
- 42 Savva Y, Denneler B, Koubaa A, et al. Seed transfer and climate change effects on radial growth of jack pine populations in a common garden in Petawawa, Ontario, Canada. *Forest Ecol Manag*, 2007, 242: 636–647
- 43 Lambers H, Chapin F S III, Pons T L. *Plant Physiological Ecology*. 2nd ed. New York: Springer-Verlag New York Inc., 2008
- 44 Vårhammar A, Wallin G, McLean C M, et al. Photosynthetic temperature responses of tree species in Rwanda: Evidence of pronounced negative effects of high temperature in montane rainforest climax species. *New Phytol*, 2015, 206: 1000–1012

- 45 Ball M C, Farquhar G D. Photosynthetic and stomatal responses of two mangrove species, *Aegiceras corniculatum* and *Avicennia marina*, to long term salinity and humidity conditions. *Plant Physiol*, 1984, 74: 1–6
- 46 Metcalfe D B, Meir P, Aragao L E, et al. Shifts in plant respiration and carbon use efficiency at a large-scale drought experiment in the eastern Amazon. *New Phytol*, 2010, 187: 608–621
- 47 Xu G B, Liu X H, Qin D H, et al. Relative humidity reconstruction for northwestern China's Altay Mountains using tree-ring delta $\delta^{18}\text{O}$. *Chin Sci Bull*, 2014, 59: 190–200
- 48 Ran F, Zhang X L, Zhang Y B, et al. Altitudinal variation in growth, photosynthetic capacity and water use efficiency of *Abies faxoniana* Rehd. et Wils. seedlings as revealed by reciprocal transplantations. *Trees*, 2013, 27: 1405–1416
- 49 Liu X P, Fan Y Y, Long J X, et al. Effects of soil water and nitrogen availability on photosynthesis and water use efficiency of *Robinia pseudoacacia* seedlings. *J Environ Sci*, 2013, 25: 585–595
- 50 Quan X K, Wang C K. Comparison of foliar water use efficiency among 17 provenances of *Larix gmelinii* in the Mao'ershan area (in Chinese). *Chin J Plant Ecol*, 2015, 39: 352–361 [全先奎, 王传宽. 帽儿山 17 个种源落叶松针叶的水分利用效率比较. *植物生态学报*, 2015, 39: 352–361]
- 51 Sun J Q, Ao J. Changes in precipitation and extreme precipitation in a warming environment in China. *Chin Sci Bull*, 2013, 58: 1395–1401
- 52 Ma Z G, Fu C B. Some evidence of drying trend over northern China from 1951 to 2004. *Chin Sci Bull*, 2006, 51: 2913–2925

Responses and influencing factors of foliar photosynthetic characteristics of *Larix gmelinii* to changing environments

QUAN XianKui & WANG ChuanKuan

Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Investigating tree photosynthetic capacity is important for understanding the carbon cycles of terrestrial ecosystems and their responses and adaptation to climatic change. Dahurian Larch (*Larix gmelinii*) is one of the dominant tree species in Chinese boreal forests with a broad bio-geographic range under divergent habitats, and thus an ideal tree species for exploring tree adaptation to environment. In this study, we measured the foliar photosynthesis and associated physiological parameters of 30-year-old Dahurian larch trees from six provenances in a common garden at the Maoershan Forest Ecosystem Research Station in Northeast China for three years (2009–2011). The six provenances were located across the natural distribution range of the larch, spanning approximately 4° in latitude (48°–52°N), 5°C in mean annual temperature (–2.3–2.6°C), and 200 mm in mean annual precipitation (425–622 mm). To access the top canopy of the sampled trees, we constructed 15-m-high wooden scaffolds at the site. Three representative trees from each provenance were selected for the measurements per month from mid May to mid September. We measured three fully expanded sunlit fascicles on young short shoots at the top of the canopy of each tree *in situ* with an infrared gas analyzer. On non-rainy days, light and CO₂ response curves were measured between 06:30 and 12:00 hours under optimal conditions. Our goal was to explore impacts of environmental changes on foliar photosynthetic characteristics of the larch and their driving factors. The main results were summarized as follows: (i) The leaf-area-based maximum net photosynthetic rate ($P_{\max-a}$), dark respiratory rate (R_a), apparent quantum yield (AQY), maximum rate of carboxylation ($V_{\max}$), maximum electron transport rate ($J_{\max}$) and triose phosphate utilization rate (TPU) all increased significantly ($P<0.05$) with increasing mean growing-season temperature (T_s) and aridity index (AI) of the seed-source original sites, while the light compensation point (LCP) and photorespiratory rate (R_p) showed an opposite trend. This suggests that the leaf photosynthetic characteristics genetically adapt to the original site conditions of the tree seed-sources, among which the temperature and precipitation are the major driving factors. (ii) $P_{\max-a}$ was positively correlated with AQY, $V_{\max}$, $J_{\max}$, TPU, and leaf nitrogen concentration, but negatively with LCP and R_p ($P<0.05$). However, the trees from higher T_s habitats had higher sensitivity of $P_{\max-a}$ associated with other characteristics. (iii) $P_{\max-a}$ was significantly and positively correlated with 3-day mean temperature, mean monthly temperature, mean growing season temperature, 3-day mean relative humidity, and mean monthly precipitation of the common garden, while the R_a showed opposite trends with the environmental factors except for the mean growing season temperature. This indicates that the leaf photosynthetic characteristics acclimate to the environmental conditions of the common garden. However, the trees from higher T_s habitats had lower intercepts of the regression equations of $P_{\max-a}$ associated with the environmental factors, and had the opposite trends for R_a except for the mean growing season temperature. The results suggest that the relationships between foliar photosynthetic characteristics and environment are jointly controlled by both phenotypic acclimation to current site conditions and genotypic adaptation to the original environment of the seed-source. These findings provide insights on understanding the survival, reproduction and distribution of Dahurian larch to changing environments.

Larix gmelinii, photosynthetic characteristics, phenotypic acclimation, genotypic adaptation, climatic change

doi: 10.1360/972015-1136