

· 东北森林资源建设 Construction of Forest Resources In Northeast China ·

## 复幼处理对小黑杨叶片营养成分及光合特性的影响

叶洲辰<sup>1</sup>, 杨顺<sup>1</sup>, 于添化<sup>1</sup>, 杨佳楠<sup>1</sup>, 司思<sup>2</sup>, 季晓慧<sup>2\*</sup>, 史绍林<sup>1\*</sup>

(1. 齐齐哈尔大学 生命科学与农林学院, 黑龙江 齐齐哈尔 161006; 2. 黑龙江省林业科学院 齐齐哈尔分院, 黑龙江 齐齐哈尔 161005)

**摘 要:** 探究不同复幼处理措施对小黑杨叶片营养成分、次生代谢物质和光合特性的影响, 为今后林业实践中小黑杨复幼体系的建立提供理论依据。采用埋干和埋根 2 种方式对小黑杨无性系优良单株 (40 年生) 进行复幼处理并扦插培养成幼苗 (母树扦插苗为对照组), 测量并分析 3 种扦插苗间含水量、总黄酮质量分数和光饱和点等指标的差异。结果表明, 复幼处理能显著提高小黑杨叶片含水量及营养元素质量分数, 其中, 埋干扦插苗叶片相对含水量 (81.600%)、全钾质量分数 (2.332%) 最高; 埋根扦插苗叶片中总酚 (1.633%)、总黄酮 (6.214%) 等次生代谢产物质量分数均显著高于其他 2 种叶片。埋根和埋干扦插苗叶片的光饱和点 (1 585.093、1 730.273  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ ) 和  $\text{CO}_2$  饱和点 (1 132.690、1 123.560  $\mu\text{mol}/\text{mol}$ ) 等均高于母树, 一定程度上提高了小黑杨的光合作用能力。由此可见, 复幼处理会对小黑杨叶片的营养成分及光合特性产生积极影响。

**关键词:** 小黑杨; 复幼处理; 埋干; 埋根; 扦插; 营养成分; 光响应曲线, 光响应参数

**中图分类号:** Q945.48; S722.8+9

**文献标识码:** A

**DOI:** 10.7525/j.issn.1006-8023.2025.06.005

## Effects of Rejuvenation Treatment on Nutritional Composition and Photosynthetic Characteristics of *Populus simonii* × *P. nigra* Leaves

YE Zhouchen<sup>1</sup>, YANG Shun<sup>1</sup>, YU Tianhua<sup>1</sup>, YANG Jianan<sup>1</sup>, SI Si<sup>2</sup>, JI Xiaohui<sup>2\*</sup>, SHI Shaolin<sup>1\*</sup>

(1. College of Life Science and Agroforestry, Qiqihar University, Qiqihar 161006, China; 2. Qiqihar Branch of Heilongjiang Academy of Forestry, Qiqihar 161005, China)

**Abstract:** Exploring the effects of different rejuvenating treatment measures on the nutritional composition, secondary metabolites and photosynthetic characteristics of *Populus simonii* × *P. nigra* leaves, and providing a theoretical basis for the establishment of the rejuvenating system of *P. simonii* × *P. nigra* in forestry practice in the future. The 40-year-old superior clones of *P. simonii* × *P. nigra* were rejuvenated and cut into seedlings (the mother tree cutting seedlings were used as the control group) by two methods of buried stems and buried roots. The differences in water content, total flavonoid content, and light saturation point among the three cutting seedlings were measured and analyzed. The results showed that the rejuvenating treatment could significantly increase the water content and nutrient element mass fraction of *P. simonii* × *P. nigra* leaves. Among them, the relative water content (81.600%) and total potassium mass fraction (2.332%) of the leaves of the buried stem cutting seedlings were the highest. The contents of secondary metabolites such as total phenolics (1.633%) and total flavonoids (6.214%) in the leaves of buried root cutting seedlings were significantly higher than those in the other two leaves. The light saturation point (1 585.093, 1 730.273  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ ) and  $\text{CO}_2$  saturation point (1 132.690, 1 123.560  $\mu\text{mol}/\text{mol}$ ) of the leaves of the buried root and stem cutting seedlings were higher than those of the mother tree, which improved the photosynthetic capacity of *P. simonii* × *P. nigra* to a certain extent. It can be seen that rejuvenating treatment will have a positive impact on the nutritional composition and pho-

收稿日期: 2025-03-05

基金项目: 黑龙江省省属科研院所科研业务费项目 (CZKYF2023-1-C029); 黑龙江省省属高等学校基本科研业务费科研项目 (145209142; 145209220); 黑龙江省大学生创新创业训练计划项目 (S202410232104)。

第一作者简介: 叶洲辰, 博士, 讲师。研究方向为植物资源开发与利用研究。E-mail: yzc1196247235@163.com

\* 通信作者: 季晓慧, 硕士, 高级工程师。现从事林业植物科研相关工作。E-mail: xiao\_ji1013@163.com

史绍林, 博士, 副教授。研究方向为植物资源开发与利用研究。E-mail: 1010560260@qq.com

引文格式: 叶洲辰, 杨顺, 于添化, 等. 复幼处理对小黑杨叶片营养成分及光合特性的影响 [J]. 森林工程, 2025, 41 (6): 1145-1155.

YE Z C, YANG S, YU T H, et al. Effects of rejuvenation treatment on nutritional composition and photosynthetic characteristics of *Populus simonii* × *P. nigra* leaves [J]. Forest Engineering, 2025, 41 (6): 1145-1155.

tosynthetic characteristics of *P. simonii*×*P. nigra* leaves.

**Keywords:** *Populus simonii*×*P. nigra*; rejuvenation treatment; buried stem; buried root; cuttings; nutritional composition; light response curve, light response parameters

## 0 引言

农田防护林作为生态建设的重要组成部分,具有降低风速、防止土壤风蚀、保护农田生态系统的功能,同时对调节周围大气、植物和土壤环境,以及维护农田小气候平衡等有显著效果,是农田生态系统的屏障。1979年以来中国“三北”防护林体系建设工程开始致力于提高森林覆盖率,其中,黑龙江省防护林建设区域人工造林面积115.89万hm<sup>2</sup>,杨树人工林为69.07万hm<sup>2</sup>,而小黑杨占70%以上<sup>[1]</sup>。

小黑杨(*Populus simonii*×*P. nigra*)隶属杨柳科(Salicaceae)杨属(*Populus*),由中国经青杨派与黑杨派人工杂交育成。该树种喜冷湿气候,生长快,适应能力强,具有性状稳定、抗寒、耐旱和抗病虫等优点,可应用于工业用材、碳汇造林、环境保护及城市绿化中,是一种极为重要的生态资源和生物能源,具有较高的生态价值、经济价值与社会价值<sup>[2]</sup>。鉴于小黑杨品种具有适应性及抗逆性强等特点,综合性状表现优良,深受广大生产单位的欢迎和喜爱,因此生产中对小黑杨等优良树种需求仍极为迫切。然而,小黑杨品种老化、退化、品系多而混杂等现象频发,现已成为黑龙江省林业生产及环境建设中亟待解决的严重问题。其主要表现在林木生长势下降、树叶变黄脱落、病虫害严重、苗木日灼严重、风倒风折、造林成活率低、越冬抗寒抗旱能力减弱以及防护效能减退等方面<sup>[3]</sup>。

已有研究表明,幼龄期植株具有旺盛的生长能力、良好的生根能力以及较强的抗逆性征,但随其年龄增长,这些优良能力及抗性会逐渐减弱甚至丧失(年龄效应),出现生长势和不定器官发生能力弱、生长不良和抵抗不良环境能力差等情况<sup>[4]</sup>。目前,中国小黑杨苗木繁殖方式主要为扦插繁殖,其核心是诱导外植体产生不定根,然而不定根发生会受年龄等限制因素影响,

即母树年龄越大,无性繁殖材料呈现相对幼态的性状越困难,但幼年林木表型性状不稳定,又难以准确预测林木生长和结实特性<sup>[2]</sup>。因此,为保持小黑杨优良种性同时克服其年龄效应,可以通过低位截干、根萌发苗和连续组培继代繁殖等不同方式,对成熟小黑杨进行复幼处理,以重现与保持其优良的幼态性状<sup>[4]</sup>。本研究以成熟小黑杨(40年生)无性系优良单株为试验材料,通过埋干和埋根2种措施对其进行幼化和复壮,同时将获得的2种萌生穗条与母树进行性状比对,进而探究不同复幼处理方式对小黑杨叶片营养成分及光合特性的影响,旨在为今后林业实践中小黑杨复幼体系的建立提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料培养与处理

从黑龙江省齐齐哈尔市龙江县龙兴镇(123°21′38.03″—123°21′43.58″E, 47°21′43.58″—47°21′53.81″N,海拔257 m)筛选出3株40年生成熟小黑杨无性系优良单株,见表1,并于2023年4月在黑龙江省齐齐哈尔市富拉尔基区国家杨树樟子松良种基地(123°56′35.38″E, 47°20′52.15″N)进行埋干和埋根复幼处理。1)埋干方法:从3株优树中下部采集1~3 cm粗的枝条,并剪成50 cm长,进行横顺垄沟平埋,覆土2~3 cm,常规田间管理;2)埋根方法:从3株优树下挖掘并收集1~3 cm粗的根系,然后剪成50 cm长的根段,进行横顺垄沟平埋,覆土2~3 cm,常规田间管理。2024年3月将埋干和埋根处理获得的萌生穗条及优良母树枝条分别剪成扦插穗(长10~12 cm,粗0.8~1.2 cm),在齐齐哈尔大学温室中进行覆膜扦插培养。每个处理扦插10株,重复3次。扦插2月后,选取幼苗自顶端起第4~6片完全展开且大小一致的成熟叶片观测相关指标,以母树插穗的叶片作为对照组。

表1 小黑杨优良单株来源

Tab. 1 The source of superior individual plant of *P. simonii* × *P. nigra*

序号 Number	优树编号 Elite tree number	地点 Location	地理坐标 Geographical coordinates	海拔/m Altitude	树高/m Tree height	胸径/cm DBH
1	1047	龙江县 龙兴镇	123°21′43.58″E 47°21′43.58″N	257	26.7	48.3
2	1048	龙江县 龙兴镇	123°21′43.39″E 47°21′53.61″N	257	28.9	47.1
3	1049	龙江县 龙兴镇	123°21′38.03″E 47°21′53.81″N	257	26.7	49.0

## 1.2 测定指标及方法

### 1.2.1 叶片含水量和光合色素质量分数

参考王飞等<sup>[5]</sup>的方法,从每组小黑杨扦插苗中剪取长势良好的成熟叶片称量鲜质量;叶片完全浸入去离子水8 h后称量饱和鲜质量;最后转移叶片到105℃烘箱杀青30 min,以80℃烘干至恒重后称量干质量,并进一步计算叶片含水量、干物质质量分数、饱和含水量及相对含水量。参考杜安娜等<sup>[6]</sup>的方法,采用紫外分光光度计分别在665 nm(叶绿素a)、649 nm(叶绿素b)和470 nm(类胡萝卜素)波长下测得吸光度值并计算各色素质量分数,试验重复3次求取平均值。

### 1.2.2 叶片总酚和总黄酮质量分数

参考田建华<sup>[7]</sup>的Folin-Ciocalteu比色法,利用0.1 mg/mL没食子酸标准液绘制标准曲线,测得3种扦插苗的样品提取液在765 nm波长下的吸光度值,并结合标准曲线计算出叶片总酚质量分数,试验重复3次求取平均值。采用刘玉明等<sup>[8]</sup>研究使用的 $\text{NaNO}_2$ -Al( $\text{NO}_3$ )<sub>3</sub>-NaOH比色法,测得3种扦插苗的样品提取液在510 nm波长下的吸光度值,并结合绘制的芦丁标准曲线计算出叶片总黄酮质量分数,试验重复3次求取平均值。

### 1.2.3 叶片全钾、全磷、全氮和全碳质量分数

称取小黑杨叶片样品0.5~1.0 g,加入10 mL浓硫酸后滴加6滴 $\text{H}_2\text{O}_2$ ,放入消煮炉持续沸腾10 min,稍冷却后滴加 $\text{H}_2\text{O}_2$ 溶液再消煮,重复3~5次直至消煮液变为无色或清亮,冷却后定容,即为叶片的钾、磷、氮待测液。利用FP640火焰光度计(上海仪电分析仪器有限公司)分别测量0.1、2、5、8、10 g/mL钾标准溶液的电流强度,绘制钾标准曲线,根据叶片待测液的电流强度计算叶片全钾质量分数<sup>[9]</sup>。采用钼锑抗比色法<sup>[9]</sup>,向上述待测液中加入钼锑抗显色剂,在700 nm波长下测定吸光度值,并结合磷标准曲线计算出叶片全磷质量分数。测定全氮质量分数采用KDN-102F自动定氮仪测定法(上海纤检仪器有限公司)<sup>[9]</sup>。称取研磨过筛的小黑杨叶片样品0.02~0.03 g于锥形瓶中,加入 $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$ - $\text{H}_2\text{SO}_4$ 溶液消煮5 min,冷却后加入邻菲罗啉指示剂,采用重铬酸钾容量法<sup>[9]</sup>测定全碳质量分数。

### 1.2.4 叶片光合生理指标

于2024年春季(5月),在温室中选择8:00—16:00时间段,以母树插穗的叶片作为对照组,对不同复幼处理的小黑杨扦插苗叶片进行光合生理指标测定。从每组小黑杨扦插苗中选取5株作为样本,每株选取自顶端起第4~6片完全展开的功能叶进行测定。使用Li-6400便携式光合作用测量仪(北京力高泰科技有限公

司)测量小黑杨叶片的光响应曲线和 $\text{CO}_2$ 响应曲线。测量光响应曲线时,设置温度为室温,环境 $\text{CO}_2$ 浓度为400  $\mu\text{mol}/\text{mol}$ ,红蓝光强梯度为2 000、1 800、1 500、1 200、1 000、800、600、400、200、150、100、50、20、0  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ ;测量 $\text{CO}_2$ 响应曲线时,设置温度为室温,红蓝光强为1 500  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ , $\text{CO}_2$ 浓度梯度为400、300、200、100、50、400、400、600、800、1 000、1 200、1 500、1 800  $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 。光响应和 $\text{CO}_2$ 响应曲线的相关参数分别根据叶子飘等研究的光合作用对光响应的机理模型<sup>[10]</sup>和光合作用对 $\text{CO}_2$ 的响应模型<sup>[11]</sup>求得。

## 1.3 数据处理

使用SPSS statistics 27软件对3种小黑杨扦插苗的含水量、光合色素和营养元素质量分数等各项数据进行单因素方差分析,计算出各组数据的平均值和标准差并以( $\bar{x}\pm s$ )表示;计算前所有数据进行方差齐性检验,设置显著性水平为0.05,选用最小显著差异法(least significant difference, LSD)、图基诚实显著差异法(Tukey's honestly significant difference, Tukey's HSD)和沃勒-邓肯检验(Waller-Duncan)进行事后多重比较;采用Microsoft Excel 2019进行数据整理以及图表绘制。

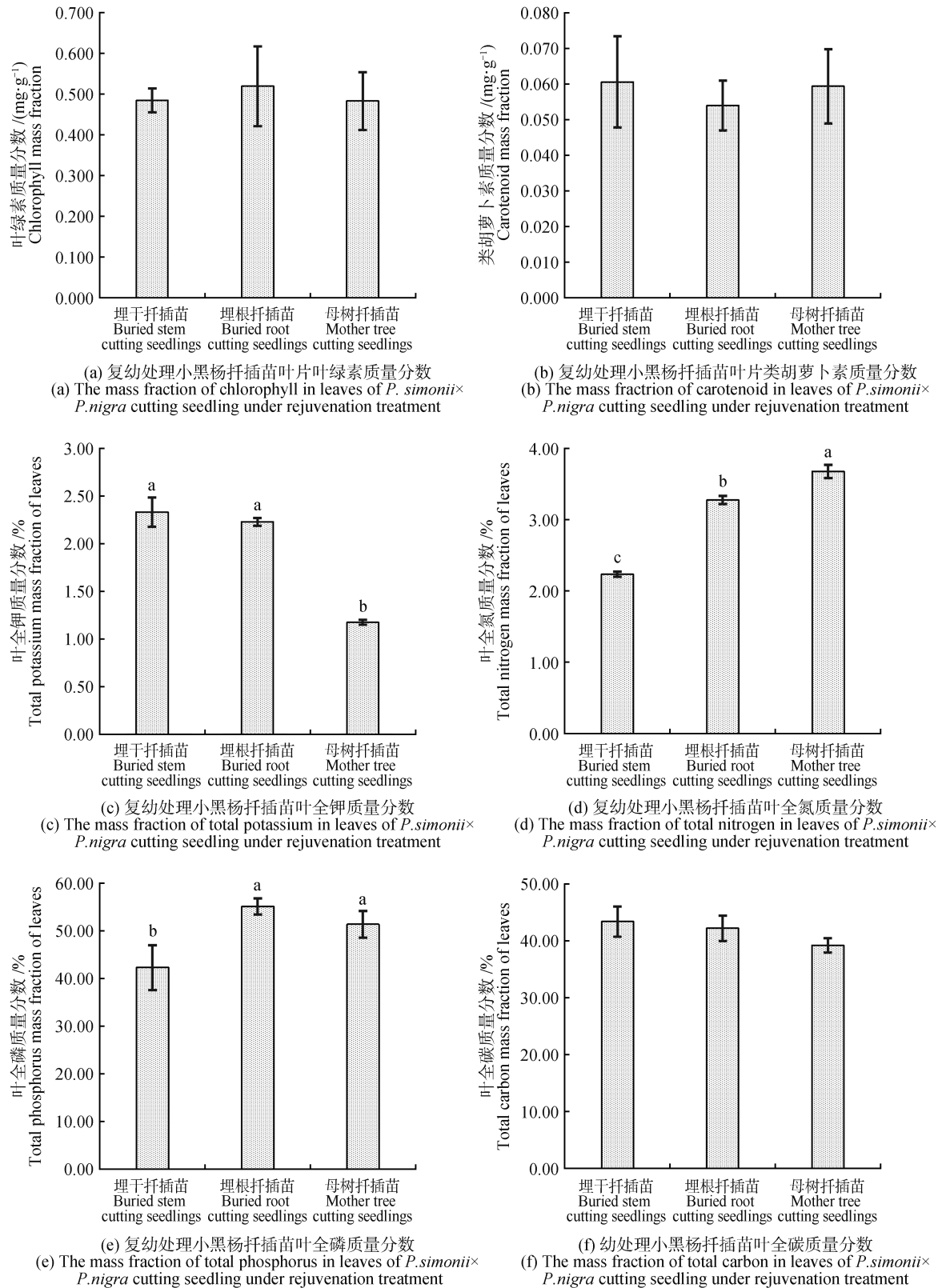
## 2 结果与分析

### 2.1 复幼处理对小黑杨扦插苗叶片含水量的影响

小黑杨扦插苗叶片含水量测定结果见表2,由表2可知,埋干和埋根复幼处理小黑杨扦插苗叶片含水量和饱和含水量均显著高于小黑杨母树扦插苗(对照组)叶片( $P<0.05$ ),而其叶片干物质质量分数均显著低于对照组叶片,但以上指标在2种复幼处理之间并无显著差异;2种复幼处理小黑杨扦插苗叶片相对含水量均与对照组叶片无显著差异,但埋干处理扦插苗叶片相对含水量却显著高于埋根处理扦插苗叶片。由此说明,复幼处理可以有助于小黑杨植株叶片恢复幼嫩状态。

### 2.2 复幼处理对小黑杨扦插苗叶片光合色素及营养物质的影响

埋根处理小黑杨扦插苗叶片叶绿素质量分数高于埋干处理和母树扦插苗(对照组),而其叶片类胡萝卜素质量分数却低于埋干处理和母树扦插苗,但叶片叶绿素和类胡萝卜素质量分数在埋干、埋根处理及母树扦插苗之间均差异不显著,如图1所示。同时,由图2可知,复幼处理小黑杨扦插苗叶片的总酚和总黄酮质量分数均不同程度高于母树扦插苗,埋根处理扦插苗2指标的增幅均达到显著水平,埋干处理扦插苗仅总



不同小写字母表示处理间在0.05水平差异显著( $P < 0.05$ )。下同。

Different lowercase letters indicate significant differences between treatments at 0.05 level ( $P < 0.05$ ). The same as below.

图1 复幼处理小黑杨扦插苗叶片光合色素和营养元素质量分数

Fig. 1 The mass fraction of photosynthetic pigments and nutrient elements in leaves of *P. simonii* × *P. nigra* cutting seedling under rejuvenation treatment

表 2 复幼处理对小黑杨扦插苗叶片含水量和干物质质量分数的影响  
Tab. 2 Effects of rejuvenation treatment on water content and dry matter mass fraction in leaves of

处理 Treatment	含水量 Water content	干物质质量分数 Dry matter mass fraction	饱和含水量 Saturated water content	相对含水量 Relative water content
埋干扦插苗 Buried stem cutting seedlings	88.700 ± 0.012a	9.300 ± 0.002b	972.400 ± 0.217a	81.600 ± 0.103a
埋根扦插苗 Buried root cutting seedlings	87.600 ± 0.019a	8.400 ± 0.009b	1 100.700 ± 1.252a	65.100 ± 0.052b
母树 Mother tree	68.500 ± 0.025b	24.000 ± 0.035a	321.700 ± 0.561b	68.500 ± 0.049ab

注:同一行不同小写字母表示不同处理间差异显著( $P < 0.05$ )。

Note: Different lowercase letters in the same row indicate significant differences between different treatments ( $P < 0.05$ ).

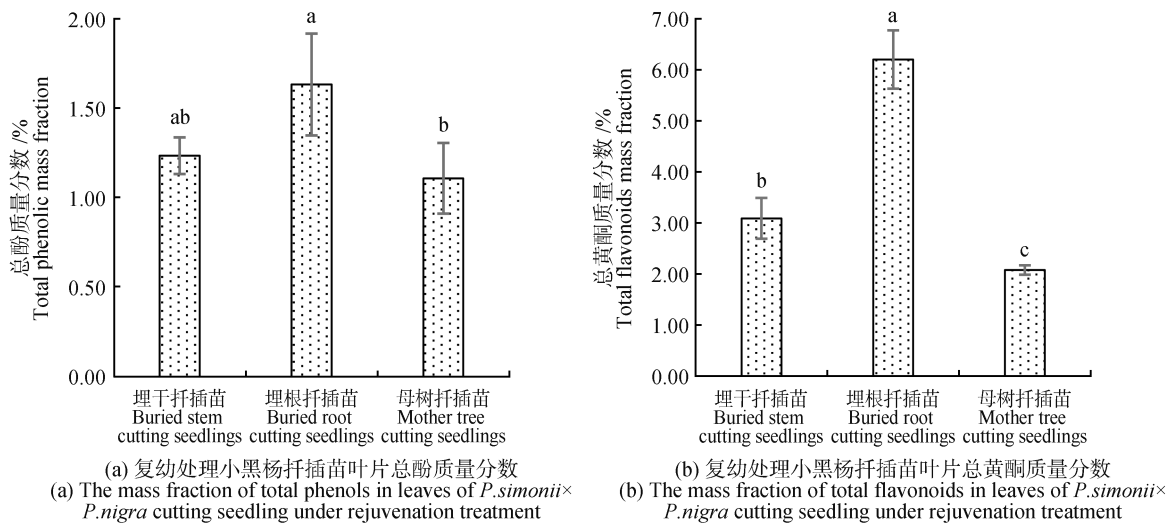


图 2 复幼处理小黑杨扦插苗叶片总酚和总黄酮质量分数  
Fig. 2 The mass fraction of total phenols and total flavonoids in leaves of *P. simonii* × *P. nigra* cutting seedling under rejuvenation treatment

酚质量分数增幅显著;埋根处理扦插苗两指标也均高于埋干处理,且其总黄酮质量分数与埋干处理差异显著。由图 1 可知,埋干和埋根复幼处理小黑杨扦插苗叶片全钾质量分数均显著高于母树扦插苗叶片,其叶片全氮质量分数却均显著低于母树扦插苗叶片,叶片全碳质量分数均与母树扦插苗无显著差异,且埋根复幼处理叶片全氮质量分数显著高于埋干处理,而其全钾和全碳质量分数与埋干处理相近;埋干处理扦插苗叶片全磷质量分数为 42.332%,显著低于埋根处理和母树扦插苗,而埋根处理扦插苗与母树扦插苗差异不显著。以上结果表明,复幼处理有助于小黑杨叶片的光合色素及营养物质质量分数恢复幼态水平。

### 2.3 复幼处理对小黑杨扦插苗叶片的光响应曲线及其特征参数的影响

随光合有效辐射强度(PAR)增大,3种处理小黑杨

扦插苗叶片净光合速率( $P_n$ )的变化趋势基本一致,如图 3 所示。其中,在 PAR 值在 400.000  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  以下时,3种处理小黑杨扦插苗叶片  $P_n$  均呈现出快速上升趋势;当 PAR 值达到光饱和点(LSP)后, $P_n$  不再随 PAR 值增大而发生显著变化,推测此时植物进入光抑制状态。由表 3 可知,复幼处理小黑杨扦插苗叶片表观量子效率( $\Phi$ )、最大净光合速率( $P_{n,\text{max}}$ )及光饱和点(LSP)均比母树扦插苗有不同程度增加,但仅埋干处理扦插苗叶片的  $P_{n,\text{max}}$  比相应母树扦插苗显著增加,增幅达到 27.032%,其余处理各指标增幅均未达到显著水平;同时复幼处理扦插苗叶片暗呼吸速率( $R_d$ )和光补偿点(LCP)均比母树扦插苗有所下降,也仅埋干处理扦插苗与母树扦插苗差异达到显著水平,降幅分别达到 67.102% 和 25.146%。

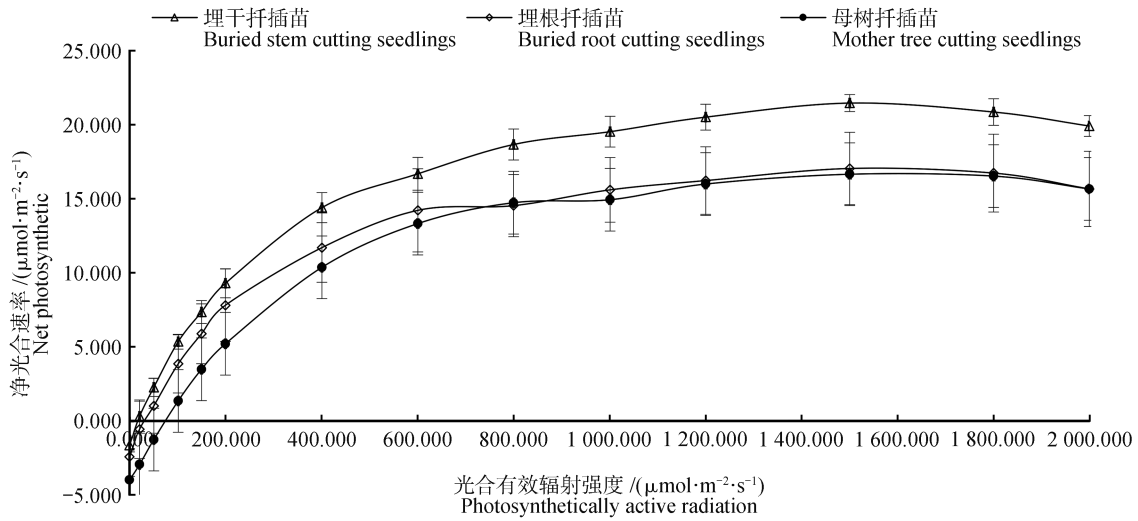


图3 复幼处理小黑杨扦插苗叶片光响应曲线

Fig. 3 The light response curve in leaves of *P. simonii* × *P. nigra* cutting seedling under rejuvenation treatment

表3 复幼处理小黑杨扦插苗叶片光响应特征参数

Tab. 3 The light response characteristic parameters in leaves of *P. simonii* × *P. nigra* cutting seedling under rejuvenation treatment

处理 Treatment	表观量子效率 Apparent quantum yield	最大净光合速率/ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) Maximum net photosynthetic rate	光饱和点/ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) Light saturation point	光补偿点/ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) Light compensation point	暗呼吸速率/ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) Dark respiration rate
埋干扦插苗 Buried stem cutting seedlings	0.054 ± 0.002a	20.851 ± 0.682a	1 730.273 ± 404.380a	18.092 ± 9.148b	1.387 ± 0.655b
埋根扦插苗 Buried root cutting seedlings	0.050 ± 0.005a	16.458 ± 2.428b	1 585.093 ± 110.371a	34.876 ± 28.997ab	2.373 ± 1.542ab
母树扦插苗 Mother tree cutting seedlings	0.047 ± 0.004a	16.414 ± 2.103b	1 513.517 ± 84.161a	71.948 ± 16.861a	4.216 ± 0.898a

注:同一列不同小写字母表示不同处理间差异显著( $P < 0.05$ )。下同。

Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant differences between different treatments ( $P < 0.05$ ). The same as below.

另外,各处理小黑杨扦插苗叶片光能利用效率(LUE)均呈现相似的单峰形变化曲线,即先随着PAR值的增大而迅速上升,达到峰值后又随着PAR值的增大而缓慢持续降低,但复幼处理扦插苗比母树扦插苗上升速度更快、幅度更大,降低得却更慢,且复幼处理扦插苗始终高于母树扦插苗,如图4所示。其中,埋根和埋干处理小黑杨扦插苗叶片LUE值均约在PAR为101.383  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 的低光强范围内达到最大值,分别约为5.00%和5.26%,而母树扦插苗在PAR约为200.000  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时达到峰值,约为2.63%,埋根和埋干处理扦插苗叶片的LUE峰值均显著高于母树叶片,推测复幼处理可以促进小黑杨叶片吸收利用光辐射效率。

### 2.4 复幼处理对小黑杨叶片的CO<sub>2</sub>响应曲线及其特征参数的影响

由图5可知,CO<sub>2</sub>响应曲线和光响应曲线的变化趋

势大致相同。在低CO<sub>2</sub>浓度下,小黑杨叶片的净光合速率( $P_n$ )随CO<sub>2</sub>浓度增大而快速上升。当CO<sub>2</sub>浓度增大到1 000.000~1 300.000  $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 时,母树叶片首先达到CO<sub>2</sub>饱和点(CSP)并出现相应的最大净光合速率( $P_{n,max}$ );随着CO<sub>2</sub>浓度继续增大,幼苗和母树叶片的 $P_n$ 逐渐呈现下降趋势。经复幼处理后扦插苗叶片的最大净光合速率( $P_{n,max}$ )、CO<sub>2</sub>饱和点(CSP)均有明显的增加,见表4。埋根处理后扦插苗叶片的羧化效率(CE)值为0.093,相比母树叶片减少了11.429%;而复幼处理后扦插苗叶片的CSP值得到了显著提高。此外,埋根处理后小黑杨叶片的CO<sub>2</sub>补偿点值( $T$ )高于母树叶片,而光呼吸速率值( $R_p$ )却低于母树叶片。上述结果表明,复幼处理可以促进小黑杨叶片CO<sub>2</sub>同化进而显著提升叶片光合作用能力。

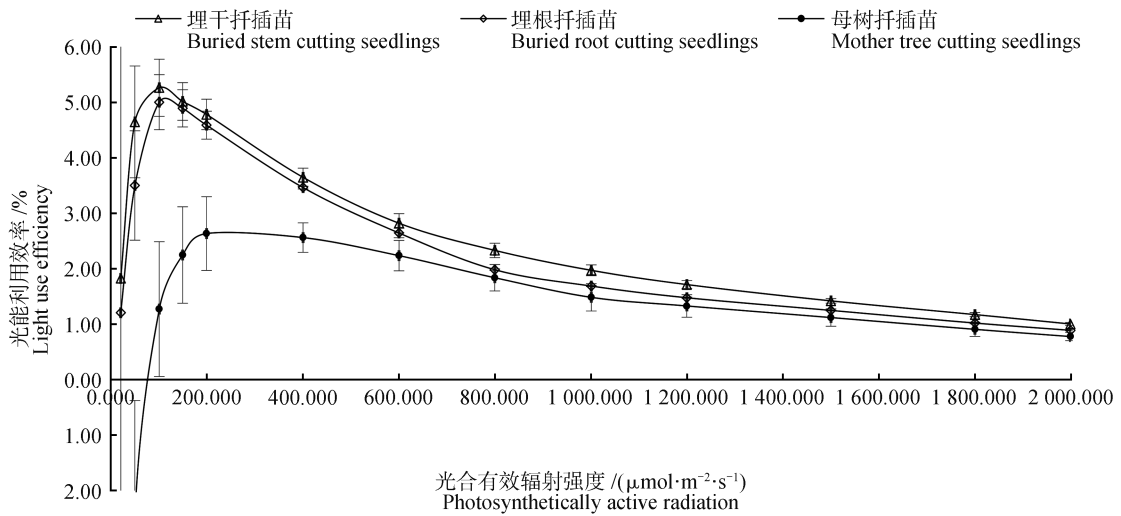


图 4 复幼处理小黑杨扦插苗叶片光能利用效率曲线

Fig. 4 The light use efficiency curve in leaves of *P. simonii* × *P. nigra* cutting seedling under rejuvenation treatment

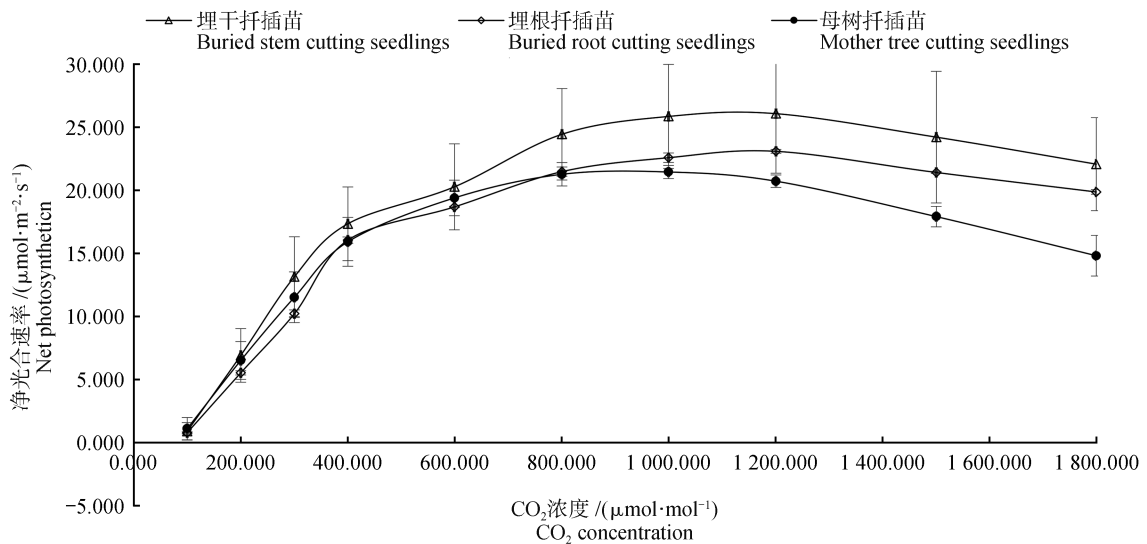


图 5 复幼处理对小黑杨叶片 CO<sub>2</sub> 响应曲线的影响

Fig. 5 Effects of rejuvenation treatment on CO<sub>2</sub> response curve in leaves of *P. simonii* × *P. nigra*

表 4 复幼处理对小黑杨叶片 CO<sub>2</sub> 响应特征参数的影响

Tab. 4 Effects of rejuvenation treatment on CO<sub>2</sub> response characteristic parameters in leaves of *P. simonii* × *P. nigra*

处理 Treatment	羧化效率 Carboxylation efficiency	最大净光合速率/ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) Maximum net photosynthetic rate	CO <sub>2</sub> 饱和点/ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ ) CO <sub>2</sub> saturation point	CO <sub>2</sub> 补偿点/ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ ) CO <sub>2</sub> compensation point	光呼吸速率/ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) Photorespiration rate
埋干扦插苗 Buried stem cutting seedlings	0.105 ± 0.016a	25.746 ± 4.358a	1 123.560 ± 20.171a	90.407 ± 11.105a	8.175 ± 0.418a
埋根扦插苗 Buried root cutting seedlings	0.093 ± 0.002a	22.876 ± 0.211a	1 132.690 ± 4.205a	94.708 ± 1.181a	7.693 ± 0.134a
母树扦插苗 Mother tree cutting seedlings	0.105 ± 0.021a	21.636 ± 0.508a	948.067 ± 96.632b	90.588 ± 11.571a	8.076 ± 0.563a

### 3 讨论

#### 3.1 不同复幼处理对小黑杨扦插苗叶片含水量的影响

杨树(*Populus*)因其营养繁殖能力强、生长速度快,已成为世界中纬度地区栽培面积最广、木材产量最高的造林绿化树种<sup>[2]</sup>,目前已成为“三北”(即东北、华北、西北)平原地区绿化建设的主栽树种之一。然而小黑杨品种老化、退化等问题频发,严重影响了其造林成活率和造林质量。因此通过复幼保持小黑杨优良种性同时克服其成熟效应,这对于林业实践应用具有十分深远的意义。植物生长发育、吸收养分和积累有机物等各项基本生命活动均离不开水分的作用,朱李奎<sup>[12]</sup>在研究中发现截干处理后银杏(*Ginkgo biloba*)叶片含水量高于成年叶片,且叶绿体降解延迟,表明截干后的银杏叶片具有延缓衰老的特征,这与本研究结果相一致,即埋干和埋根复幼处理小黑杨扦插苗的叶片含水量和饱和含水量均显著高于母树叶片。

#### 3.2 复幼处理对小黑杨扦插苗叶片营养物质的影响

次生代谢产物是植物长期应对复杂生存环境而进化出具有保护和调节等生理功能的重要化合物,例如积累具有抗紫外线、抗病虫害等功效的黄酮类化合物;利用体内酚类物质清除自由基以抵抗机体氧化等<sup>[13]</sup>。张子杰<sup>[14]</sup>对刺槐(*Robinia pseudoacacia*)根繁幼化的生理差异与分子机制进行研究,发现多年生复幼个体的总酚质量分数显著高于母树;苏西娅<sup>[13]</sup>研究表明,银杏(*Ginkgo biloba*)叶片中丰富的黄酮类化合物会随其林龄增长逐渐降低;钟磊<sup>[15]</sup>采用树木修剪的方式对银杏植株进行复幼处理,并通过qRT-PCR检测发现5个黄酮合成候选基因全部上调,说明复幼促进了叶片中总黄酮的合成;朱李奎<sup>[12]</sup>研究发现截干复幼处理可以有效提高银杏(*Ginkgo biloba*)叶片内总黄酮醇苷。本试验中埋根处理小黑杨扦插苗叶片中总酚和总黄酮质量分数均高于母树和埋干扦插苗,这说明在次生代谢产物积累方面,埋根处理的复幼程度可能更好,且具有更强的缓和伤害能力,这是林木抵御逆境、保持自身遗传机制稳定的一种表现<sup>[16]</sup>。刘杰等<sup>[4]</sup>认为植株根系可以保持胚胎干细胞特征,不存在年龄效应的积累,具有重新分化的能力,而地上部分距离根系越远,年龄的积累越明显。氮、磷、钾等是植物体必需的大量元素,具有构成细胞结构、调节酶活性等重要作用<sup>[17]</sup>,叶片营养元素质量分数丰富的林木往往生长迅速、光合效率高<sup>[18]</sup>。罗丽莹<sup>[19]</sup>研究发现,闽楠(*Phoebe bournei*)叶

片钾质量分数随着林龄增长总体呈减少趋势。何斌等<sup>[20]</sup>研究表明,马尾松(*Pinus massoniana*)叶片全氮质量分数随林龄的增长而显著增加,这也与本试验结果相符。孙慧敏<sup>[16]</sup>研究表明,复幼过程与部分基因片段的钝化和激活有关,一个或一组基因通常受控于一个调节机制,但小黑杨复幼后其插穗生理变化特征的调控机理仍有待研究。

#### 3.3 复幼处理对小黑杨扦插苗叶片光合特性的影响

光合色素作为植物进行光合作用的关键性物质,承担着吸收和传递光能的重要作用,所以叶片中叶绿素和类胡萝卜素等光合色素质量分数的多寡一定程度上能够体现出叶片植株代谢能力的强弱和新生苗的生长状态<sup>[21]</sup>。刘婧等<sup>[18]</sup>研究表明,随着柠条锦鸡儿(*Caragana korshinskii*)林龄增加,叶片中叶绿素质量分数呈下降趋势;洪汉辉等<sup>[22]</sup>研究发现,白杨(*Populus tomentosa* Carr)苗木叶片中叶绿素质量分数会随插穗年龄的增加而逐渐降低,这与本试验结果相一致,故推测复幼处理有助于提高小黑杨叶片中叶绿素的质量分数,进而提升其光合作用能力。测定林木光响应曲线是研究其光合作用能力的重要方法,需结合文献<sup>[10]</sup>计算出表观量子效率、最大净光合速率、光饱和点、光补偿点和暗呼吸速率等光合特征参数。其中,表观量子效率( $\Phi$ )反映了叶片对光能的利用情况,尤其是对弱光的利用能力<sup>[23]</sup>;程程<sup>[24]</sup>在研究不同树龄国槐(*Sophora japonica*)的表观量子效率试验中发现,随着国槐的衰老,其表观量子效率值逐渐下降,树龄和表观量子效率总是以负相关的关系呈现,这与本研究中经复幼处理后扦插苗叶片的表观量子效率高于母树叶片的的结果相符。叶片净光合速率能直观表现其光合作用强度变化,反映叶片积累有机物的能力,其最大值一定程度上代表了叶片最大光合能力<sup>[25]</sup>。骆丹等<sup>[25]</sup>认为西南桦(*Betula alnoides*)幼林冠层最大光合速率和光饱和点随冠层上升而显著增大,说明其光合能力及对光的利用能力随冠层升高而增大。本研究表明,经复幼处理后扦插苗叶片的表观量子效率和最大净光合速率均高于母树叶片,推测复幼处理可能具有提高小黑杨叶片利用光能进行光合作用积累有机物的能力。植物光饱和点越高且光补偿点越低,其对强光和弱光的利用能力则越强,同时对光强的利用范围也越广,从而更有利于植物有机物的积累和对光环境的适应<sup>[26]</sup>。本试验中复幼处理大幅拓宽了叶片的光强利用范围,提升了对光环境的适应能力。暗呼吸速率反映了植物呼吸作用的强弱,与植物的耐弱光性有关,其值越低意味着越

有利于光合产物的积累。王晓荣等<sup>[23]</sup>在研究中发现,楸树(*Catalpa bungei*)和栓皮栎(*Quercus variabilis*)具有较高的暗呼吸速率,意味着其对有机物的消耗较大,而厚皮香(*Ternstroemia gymnanthera*)、杜英(*Elaeocarpus decipiens*)、杨梅(*Morella rubra*)、钩栗(*Castanopsis tibetana*)、油桐(*Vernicia fordii*)的暗呼吸速率相对较低,代表着这些树种在弱光条件下仍具有相对较强的光合产物积累能力。本研究发现,经复幼处理后扦插苗叶片的暗呼吸速率低于母树,说明前者对有机物消耗较少,更有利于光合产物的积累。耿晓东等<sup>[27]</sup>研究发现,对泡桐进行截干复幼处理可以提高其光合效率,制造更多光合产物,原因在于植物正常的发育阶段转变受基因的阶段性表达和表观遗传调控影响。光能利用效率指单位面积的叶片经光合作用积累同化物所含的能量与其所接收的太阳辐射能的比值,主要与叶面积和光合作用强度有关<sup>[17]</sup>。本试验中经复幼处理后扦插苗叶片的光能利用效率相比母树叶片得到了显著提高,推测复幼处理可以提高小黑杨叶片吸收利用光辐射的能力从而对光合作用产生积极影响。测定CO<sub>2</sub>响应曲线可以直观展现叶片净光合速率与胞间CO<sub>2</sub>浓度的表征关系<sup>[28]</sup>。张琦等<sup>[29]</sup>研究认为罗汉松(*Podocarpus macrophyllus*)较低的光呼吸速率表明其对能量的利用效率更高。吕扬等<sup>[30]</sup>研究发现,小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla* Lam)叶片的羧化效率高于黄柳(*Salix gordejewii* Chang et Skv),展示出较强的CO<sub>2</sub>同化能力,即叶片对于CO<sub>2</sub>的利用能力更强。CO<sub>2</sub>补偿点和CO<sub>2</sub>饱和点是反映林木利用CO<sub>2</sub>效率的重要指标<sup>[28]</sup>。潘越等<sup>[28]</sup>表明最大净光合速率和CO<sub>2</sub>饱和点的提高以及补偿点的降低,均能增强叶片的CO<sub>2</sub>同化能力,依靠光合作用高效利用CO<sub>2</sub>积累有机物。本研究中复幼处理提升了小黑杨叶片的最大净光合速率和CO<sub>2</sub>饱和点;同时与母树相比,经埋干处理后小黑杨叶片具有更低的CO<sub>2</sub>补偿点和更高的光呼吸速率,综合说明埋干处理能更好提升小黑杨叶片对CO<sub>2</sub>的利用率,尤其是提升对低水平CO<sub>2</sub>的利用能力,对小黑杨叶片的光合作用能力具有积极影响,这与上述光响应曲线分析结果相一致。尽管对小黑杨进行埋根和埋干复幼处理后叶片营养成分及光合特性得以提升,但更深层次的复幼机理尚不明确。有学者认为相关基因的表达以及某些特异性蛋白是揭示复幼机制的关键,但结论尚未得到证实,有待持续关注与深入研究。

#### 4 结论

本研究采用埋干和埋根2种方式对小黑杨无性系优良单株(40年生)进行复幼处理,以母树扦插苗为研

究对照,分析不同复幼处理措施对小黑杨叶片营养成分、次生代谢物质和光合特性的影响。复幼处理显著提高了小黑杨叶片中总酚、总黄酮等次生代谢产物以及碳磷钾等营养元素的质量分数,有利于增强小黑杨抵御逆境的能力,从而提高其在黑龙江地区寒冷干旱环境中的生长适应性。埋干处理扦插苗的光补偿点和暗呼吸速率相比母树扦插苗显著降低了67.102%和25.146%;同时复幼处理对叶片的光能利用效率、最大净光合速率和CO<sub>2</sub>饱和点等均有积极影响,由此说明复幼处理有助于小黑杨积累有机物以及提高生长效能且埋干处理效果更突出。埋干和埋根技术均可以使小黑杨植株发生幼化,从而达到复壮的效果,并进一步提高其在黑龙江地区寒冷干旱环境中的生长适应性。其中,埋干处理在叶片含水量和营养元素质量分数、光响应特征参数等方面综合优于埋根处理,而埋根处理在提升小黑杨次生代谢产物水平方面效果显著,后续可借助组学分析深入阐释小黑杨复幼调控网络中相关候选基因或蛋白的分子调节机制。

#### 参 考 文 献

- [1] 国家林业局. 三北防护林体系建设30年发展报告: 1978—2008[M]. 北京:中国林业出版社,2008.  
State Forestry Administration. 30-year Development report of three-north shelterbelt system construction: 1978—2008 [M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2008.
- [2] 易嘉欣,马晓雨,孙国语,等. 铅锌复合胁迫对小黑杨、黑青杨生长及生理的影响[J]. 东北林业大学学报, 2022, 50(4): 15—20.  
YI J X, MA X Y, SUN G Y, et al. Characteristics of lead-zinc composite stress on the growth and physiological response of *Populus simonii*×*P. nigra* and *P. euramericana* 'N3016'×*P. ussuriensis* [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2022, 50(4): 15—20.
- [3] 杨本涛. 黑龙江省退化防护林成因及修复对策[J]. 林业勘查设计, 2020, 49(1): 45—46.  
YANG B T. Causes and restoration countermeasures of degraded shelterbelt in Heilongjiang Province [J]. Forest Investigation Design, 2020, 49(1): 45—46.
- [4] 刘杰,孙宇涵,袁存权,等. 林木根萌复幼方式的研究进展[J]. 分子植物育种, 2022, 20(14): 4867—4872.  
LIU J, SUN Y H, YUAN C Q, et al. A review for rejuvenation of root-sprout in trees [J]. Molecular Plant Breeding, 2022, 20(14): 4867—4872.
- [5] 王飞,郭树江,张卫星,等. 不同年代梭梭同化枝解剖结构特征及其对土壤条件的响应[J]. 西北植物学报, 2021, 41(3): 473—479.

- WANG F, GUO S J, ZHANG W X, et al. Anatomic structure characteristics of assimilating shoots of *Haloxylon ammodendron* in different ages and their response to soil conditions [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, 41(3): 473-479.
- [6] 杜安娜, 张玉革, 李慧, 等. 土壤酸化对草甸草原植物形态性状和光合色素含量的影响[J]. *应用生态学报*, 2025, 36(2): 473-480.
- DU A N, ZHANG Y G, LI H, et al. Effects of soil acidification on plant morphological traits and photosynthetic pigments in a meadow steppe [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2025, 36(2): 473-480.
- [7] 田建华. Folin-Ciocalteu 比色法测定沙棘叶中多酚的含量[J]. *食品工程*, 2022(1): 35-38.
- TIAN J H. Determination of polyphenols in seabuckthorn leaves by Folin-Ciocalteu colorimetric method [J]. *Food Engineering*, 2022(1): 35-38.
- [8] 刘玉明, 李珂娴, 何颖, 等.  $\text{NaNO}_2\text{-Al}(\text{NO}_3)_3\text{-NaOH}$  比色法测定枇杷花水提液中总黄酮含量[J]. *中华中医药学刊*, 2018, 36(1): 248-251.
- LIU Y M, LI K X, HE Y, et al. Research on determination of total flavonoids content in water extraction of flowers of *Eriobotrya japonica* (thunb.) lindl [J]. *Chinese Archives of Traditional Chinese Medicine*, 2018, 36(1): 248-251.
- [9] 中国土壤学会农业化学专业委员会. 土壤农业化学常规分析方法[M]. 北京: 科学出版社, 1983.
- Agricultural Chemistry Committee of Chinese Soil Society. Conventional analysis methods of soil agricultural chemistry [M]. Beijing: Science Press, 1983.
- [10] YE Z P, SUGGETT D J, ROBAKOWSKI P, et al. A mechanistic model for the photosynthesis-light response based on the photosynthetic electron transport of photosystem II in C3 and C4 species [J]. *The New Phytologist*, 2013, 199(1): 110-120.
- [11] 叶子飘, 段世华, 安婷, 等.  $\text{C}_4$  作物电子传递速率对  $\text{CO}_2$  响应模型的构建及应用[J]. *植物生态学报*, 2018, 42(10): 1000-1008.
- YE Z P, DUAN S H, AN T, et al. Construction of  $\text{CO}_2$ -response model of electron transport rate in  $\text{C}_4$  crop and its application [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2018, 42(10): 1000-1008.
- [12] 朱李奎. 截干幼化促进银杏叶片类黄酮积累的研究[D]. 扬州: 扬州大学, 2019.
- ZHU L K. Juvenilization promoting flavonoid accumulation in *Ginkgo biloba* leaves by truncating [D]. Yangzhou: Yangzhou University, 2019.
- [13] 苏西娅. 截干对银杏类黄酮代谢及相关调控基因的影响[D]. 南京: 南京林业大学, 2020.
- SU X Y. Effects of truncated treatment on flavonoid metabolism and related regulatory genes of *Ginkgo biloba* [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2020.
- [14] 张子杰. 刺槐根繁幼化的生理差异与分子机制研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2022.
- ZHANG Z J. Physiological differences and molecular mechanisms of rejuvenation during root-based vegetative propagation in *Robinia pseudoacacia* [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2022.
- [15] 钟磊. 银杏“矮桩平台式”插穗培育和扦插生根技术研究及应用[D]. 扬州: 扬州大学, 2024.
- ZHONG L. Cutting selection and rooting of dwarf stump platform cultivation in *Ginkgo biloba* [D]. Yangzhou: Yangzhou University, 2024.
- [16] 孙慧敏. 竹类植物衰老与复壮过程中的DNA甲基化研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2013.
- SUN H M. Research on the features of DNA methylation in bamboo during aging and rejuvenation [D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2013.
- [17] 杨培蓉, 吕宁宁, 刘子晗, 等. 氮磷钾配施对杉木幼苗生长和光合特性的影响[J]. *安徽农业大学学报*, 2024, 51(4): 537-547.
- YANG P R, LYU N N, LIU Z H, et al. Effects of different N, P, K fertilization ratios on the growth and photosynthetic characteristics of *Cunninghamia lanceolata* seedlings [J]. *Journal of Anhui Agricultural University*, 2024, 51(4): 537-547.
- [18] 刘婧, 缙倩倩, 王国华, 等. 晋西北丘陵风沙区柠条锦鸡儿叶片与土壤生态化学计量特征[J]. *植物生态学报*, 2023, 47(4): 546-558.
- LIU J, GOU Q Q, WANG G H, et al. Leaf and soil ecological stoichiometry of *Caragana korshinskii* in windy and sandy hilly region of northwest Shanxi, China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2023, 47(4): 546-558.
- [19] 罗丽莹. 不同林龄闽楠叶片功能性状与土壤及微生物的协同关系[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2021.
- LUO L Y. Synergistic relationship of leaf functional traits on soil and microorganisms in different forest ages of *Phoebe bournei* [D]. Changsha: Central South University of Forestry and Technology, 2021.
- [20] 何斌, 李青, 冯图, 等. 不同林龄马尾松人工林针叶功能性状及其与土壤养分的关系[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2020, 44(2): 181-190.
- HE B, LI Q, FENG T, et al. Variation in leaf functional traits of different-aged *Pinus massoniana* communities and relationships with soil nutrients [J]. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 2020, 44(2): 181-190.

- [21] HERNANDEZ J O, PARK B B. The leaf trichome, venation, and mesophyll structural traits play important roles in the physiological responses of oak seedlings to water-deficit stress [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(15): 8640.
- [22] 洪汉辉, 康向阳, 汪晓峰. 年龄效应对白杨硬枝扦插苗生长及其茎皮部解剖结构和叶片生化指标的影响[J]. *西北植物学报*, 2018, 38(2): 274-281.  
HONG H H, KANG X Y, WANG X F. Impact of age effect on growth traits, anatomical structure of bark and biochemical parameters of leaves in hardwood cuttings of white poplar [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2018, 38(2): 274-281.
- [23] 王晓荣, 胡兴宜, 唐万鹏, 等. 模拟长江滩地水淹胁迫对3种树种幼苗生理生态特征的影响[J]. *东北林业大学学报*, 2015, 43(1): 45-49.  
WANG X R, HU X Y, TANG W P, et al. Effects of waterlogging stress on ecophysiological characteristics of tree seedlings of three species in flooding land of Yangtze River [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2015, 43(1): 45-49.
- [24] 程程. 国槐古树光合特性和生理特性的研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2018.  
CHENG C. Photosynthetic characteristics and physiological properties of ancient *Sophora Japonica* [D]. Yangling: Northwest A&F University, 2018.
- [25] 骆丹, 王春胜, 曾杰. 西南桦幼林冠层光合特征及其对造林密度的响应[J]. *中南林业科技大学学报*, 2020, 40(4): 44-49.  
LUO D, WANG C S, ZENG J. Photosynthetic characteristics in crown and its response to planting density of young *Betula alnoides* [J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2020, 40(4): 44-49.
- [26] 呼亚捷, 孙英华, 吴正保, 等. 南疆地区4个鲜食枣品种(系)光合特性研究[J]. *贵州农业科学*, 2024, 52(4): 73-80.
- [27] 耿晓东, 陈叙仲, 蔡齐飞, 等. 截干对泡桐根冠协同生长及平茬接干的影响[J]. *河南农业大学学报*, 2022, 56(4): 568-578.  
GENG X D, CHEN X Z, CAI Q F, et al. Effect of cutting trunk on root-crown synergistic growth and trunk elongation by stumping in *Paulownia* [D]. *Journal of Henan Agricultural University*, 2022, 56(4): 568-578.
- [28] 潘越, 王宝庆, 王季姣, 等. 不同山葡萄品种CO<sub>2</sub>响应模型拟合及评价[J]. *中国农业科技导报*, 2024, 26(4): 58-66.  
PAN Y, WANG B Q, WANG J J, et al. CO<sub>2</sub> response model fitting and evaluation of *Vitis amurensis* [J]. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2024, 26(4): 58-66.
- [29] 张琦, 唐志璇, 储歆彤, 等. 雀舌罗汉松与大叶罗汉松光合能力的比较[J]. *现代农业科技*, 2023(12): 117-119, 128.  
ZHANG Q, TANG Z X, CHU X T, et al. Comparison of photosynthetic capacity between *Podocarpus macrophyllus* and *Podocarpus macrophyllus* [J]. *Modern Agricultural Science and Technology*, 2023(12): 117-119, 128.
- [30] 吕扬, 刘廷玺, 闫雪, 等. 科尔沁沙丘-草甸相间地区黄柳和小叶锦鸡儿光合速率对光照强度和CO<sub>2</sub>浓度的响应[J]. *生态学杂志*, 2016, 35(12): 3157-3164.  
LYU Y, LIU T X, YAN X, et al. Response of photosynthetic rate of *Salix gordejvii* and *Caragana microphylla* to light intensity and CO<sub>2</sub> concentration in the dune-meadow transitional area of Horqin sandy land [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2016, 35(12): 3157-3164.