

黑龙江西部3种杨树生长及生理特征比较

张政 张鹏*

(东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040)

摘要 针对松嫩平原杨树人工林立地品种配置吻合度低问题,以黑龙江西部适生杨树良种黑青杨(*Populus euramericana* 'N3016'×*P. ussuriensis*)、龙丰1号杨(*P. deltoides*×*P. simonii* 'LongFeng-1')、齐林1号杨(*P. euramericana*(Dode) cv. 'DN113')为对象,对比分析3个树种生长、枝叶元素化学计量关系、叶片生理特征。结果表明:3个树种年均径向生长速率为2.32~2.84 cm·a⁻¹,其中,龙丰1号杨径向生长速率最快,齐林1号杨次之,均显著高于黑青杨($P<0.05$);3个树种树干直径与树干高度之间呈二项式函数关系。龙丰1号杨和齐林1号杨枝含水率显著高于黑青杨($P<0.05$);龙丰1号杨叶片比叶面积高于其他2个树种。3个树种标准枝附属高级枝及叶元素含量和元素化学计量比均存在显著差异,其中,龙丰1号杨叶片和枝氮(N)和钾(K)含量最高,齐林1号杨次之,黑青杨最低,齐林1号杨叶片磷(P)含量高于龙丰1号杨和黑青杨;3个树种标准枝附属高级枝叶片C:N(质量比)为19.41~21.65, N:P(质量比)为6.01~9.40。3个树种叶片碳、氮代谢水平存在显著差异,其中,黑青杨叶片可溶性糖、淀粉、非结构性碳水化合物含量高于龙丰1号杨、齐林1号杨;黑青杨叶片硝态氮、铵态氮和可溶性蛋白含量高于齐林1号杨,但游离氨基酸含量低于其他2个树种($P<0.05$)。不同品种之间叶片激素水平存在差异,其中,黑青杨叶片水杨酸含量低于龙丰1号杨和齐林1号杨($P<0.05$);齐林1号杨叶片脱落酸含量低于龙丰1号杨($P<0.05$);龙丰1号杨叶片生长素含量低于齐林1号杨。3个树种叶片赤霉素含量无显著差异。

关键词 杨树;松嫩平原;生物量;含水率;碳、氮代谢;植物激素

中图分类号:Q945;S792.11 文献标志码:A doi:10.7525/j.issn.1673-5102.2025.05.014

Comparative Research on Growth and Physiological Characteristics of Three Poplar Varieties Grown in Western Heilongjiang

ZHANG Zheng ZHANG Peng*

(College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040)

Abstract In order to solve the problem of unmached species to site for poplar plantations in western Songnen Plain, three poplar varieties, namely HQ(*P. euramericana* 'N3016'×*P. ussuriensis*), LF(*P. deltoides*×*P. simonii* 'LongFeng-1') and 2111Y(*Populus euramericana*(Dode) cv. 'DN113') grown in western Heilongjiang as materials, the growth parameters, stoichiometric relationship of branches and leaves, and physiological characteristics of leaves were compared and analyzed. The results showed that the averaged annual radial growth rate was in a range of 2.32~2.84 cm·a⁻¹, of which LF had the highest radial growth rate, followed by 2111Y, significantly higher than that of HQ. A binomial function relationship between stem diameter and stem height existed in the poplar varieties. Branch water contents of LF and 2111Y were significantly higher than that of HQ ($P<0.05$). Specific leaf area of LF was higher than that of the other poplar varieties. There were significant differences in elements content and their stoichiometric ratio in the twigs and leaves of high-class twigs. Among them, the N and K contents in leaves and twigs of LF were the highest, followed by 2111Y, and HQ; P content in leaves of 2111Y was higher than that of the other poplars. Leaf C-to-N ratios of the three poplar varieties were in the range of 19.41~21.65; C-to-P ratios in the range of 6.01~9.40. There were significant differences in leaf C

基金项目:黑龙江省学科协同创新项目。

第一作者简介:张政(1999—),男,硕士研究生,主要从事森林培育研究。

* 通信作者;E-mail:zhangpeng@nefu.edu.cn。

收稿日期:2025年3月1日。

and N metabolism levels of the three poplar varieties. Among them, leaf content of soluble sugar, starch, and non-structure carbohydrates of HQ were higher than those of LF and 2111Y, and the contents of NO_3^- and NH_4^+ were higher than those of 2111Y, whereas leaf free amino acid content of HQ was lower than that of the other poplars. There was significant difference in plant hormone levels among the three poplar varieties, with salicylic acid contents in leaves of HQ and abscisic acid content in leaves of 2111Y significantly lower than the other poplars. The auxin content of LF leaves was lower than that of 2111Y leaves. There was no difference in leaf gibberellin content among the poplar varieties.

Key words *Populus*; Songnen Plain; biomass; water content; carbon and nitrogen metabolisms; plant hormone

松嫩平原位于东北地区中部,是寒区、旱区杨树典型分布区^[1],也是我国杨树工业资源材重要培育基地。受立地条件(气温低、降水量少、无霜期短等)限制,松嫩平原,特别是西部栽培区杨树基因资源相对匮乏;早期选育的适生品种主要包括小黑杨(*Populus nigra*)、银中杨(*P. alba*×*P. Berolinensis*)、青山杨(*P. pseudo-cathayana*×*P. deltoides*)、白城小黑(*P. simonii*×*P. nigra* ‘Baicheng’)等,其中,小黑杨是该区寒、旱、盐碱等立地的主栽品种^[2],小黑杨人工林面积在松嫩平原西部占比较大;导致该区主栽杨树品种单一、老化、人工林生产力低^[3],其他适生品种栽培区域较窄,尚不能满足杨树人工林适地适树的总体要求^[4]。加之,该区域多采用大面积、高密度、多代连作和中小径材短周期轮伐为主的杨树栽培模式^[5];大径级工业资源材严重匮乏,且立地-品种吻合度低、材性差、出材率低等问题尤为突出^[6]。因此,在松嫩平原杨树人工林培育与产业发展中,既需要选育更多新品种以适应松嫩平原不同区域、不同立地条件,解决杨树人工林造林用种难的问题,又要在选用适生良种的基础上构建基于精准水肥管理技术、高效林分结构构建与维持技术、无节良材促成技术、大径材林完整轮伐期生长量预估技术等多维一体的杨树大径级工业资源材精准高效培育技术体系,解决杨树人工林培育中缺少良法的问题。

2010年以来,黑龙江省林业科学院齐齐哈尔分院等科研单位经苗期筛选、无性系建立、品系评比、区域化试验示范等,先后选育出黑青杨(*P. euramericana* ‘N3016’×*P. ussuriensis*, 2013年审定为良种)、龙丰1号(*P. deltoides*×*P. simonii* ‘Longfeng-1’, 2018年审定为良种)、中雄4号(*P. deltoides*×*P. suaveolens* ‘Zhongxiong 4’, 2023年审定为良种)、齐林1号杨(*P. euramericana* (Dode) cv. ‘DN113’), 2024年审定为良种,原标记为2111Y)等新优品种。这些树种在干形(如通直度、圆满

度)、生长性状(如树高、胸径、材积)、材质材性(如木材密度、硬度、抗弯强度)、抗旱抗寒、抗病虫害(如杨灰斑病、锈病、烂皮病、溃疡病)等方面均表现出一定的优势^[7-8],初步确定适宜在齐齐哈尔、大庆、绥化、佳木斯、哈尔滨等辖区及环境相似的“三北”地区推广应用^[4]。然而,这些杨树良种在生产实践中的应用效果存在差异,相同树种在不同立地条件下、相同立地条件下不同杨树树种的生长表现、木材性质均存在差异。但是,导致杨树树种生长、木材性质差异的生态生理学、分子生物学机制较为复杂,有待系统研究。

立地条件、树种生物学特性、栽培模式等因素共同影响杨树生长表现、木材属性^[9]。植株对水分和矿质营养吸收、利用效率及水养分配、生物量分配是表征杨树产量与品质的重要特征^[10]。目前,针对松嫩平原西部栽培区选育的黑青杨、龙丰1号杨、齐林1号杨等新优树种,已开展生长规律、木材物理力学特征、抗旱抗寒性评价及抗病虫害评价等初步研究^[6],但上述树种生长特性差异的生理分子基础仍不清楚,亟待补充、完善。有关新优品种选育、生长规律、木材性质等的比较研究中,多以小黑杨为对照,缺乏新优杨树树种之间的直接比较;有关新优树种生长性状、品质形成生理分子机制的研究较少,且主要以杨树幼苗为试验材料。已有研究^[11-12]表明,树木生长、生理代谢具有年龄效应,杨树的生长表现、环境适应性及其调控会随林龄增加而显著变化。基于苗期试验获得的树种生理代谢特征,其结果无法等效于成年林木的生理代谢特征。因此,针对松嫩平原典型立地条件,以新优杨树树种中龄林、近熟林为对象,解析树种的形态学、生理学、分子生物学特征,是实现“适地适树适基因型”及杨树人工林高效培育和可持续发展的基础。

本研究针对松嫩平原黑龙江西部立地条件,以2013—2024年选育的杨树优良树种(黑青杨、龙丰

1号杨、齐林1号杨)为对象,在哈尔滨地区栽培的11 a杨树多树种对比试验林内,开展相同立地不同杨树树种枝叶生物量、水养权衡关系研究,综合杨树生长的结构基础、生理代谢基础,解析新优杨树树种生长表现差异及其生理学基础,旨在为松嫩平原西部栽培区杨树树种配置、实现适地适树的培育目标提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

该研究样地位于哈尔滨国家林业科技示范园内,气候类型为中温带大陆性季风气候,四季分明,冬季寒冷干燥,夏季短促,春季多风少雨,秋季多晴好天气,年平均气温为4.2℃,多年平均降水量569.1 mm,每年降水多集中在7—9月份。年平均无霜期为146 d,土壤为黑钙土,表土层厚度为20~30 cm。2013年4月,采用随机区组设计,4次重复,种植小黑14、黑青杨(HQ)、龙丰1号杨(LF)、齐林1号杨(2111Y)等8个杨树树种,株行距3.5 m×4 m,2根1千苗造林。

1.2 样品采集与测定

枝、叶样品采集:分别在试验林第1、2、3小区各选取2株杨树;在树高8 m处冠层中部南向取标准枝;按照枝上附属枝轮次,按1~4级小枝,分别测定各级枝的枝、叶鲜质量、叶面积等,取其中一份叶片置于超低温冰箱中-80℃保存备用;其余枝、叶样本烘干并称量干质量后备用。

采用微量法,利用各指标试剂盒(苏州科铭生物技术有限公司)测定硝态氮、铵态氮、叶绿素、游离氨基酸、非结构性碳水化合物含量及碳同化关键酶活性,测定步骤参见试剂盒说明书。烘干样品经过研磨、过筛、浸提等步骤,采用原子吸收光谱法、电感耦合等离子体质谱法测定碳(C)、氮(N)、钾(K)、磷(P)含量。

叶面积:采用数码相机拍照结合Image分析软件获得叶面积,另采用根系扫描仪结合软件分析校验。

树干含水率:用生长锥在胸高1.3 m处沿垂直于树干(由南到北)的方向钻取木芯,然后将木芯试样编号后用密封袋包裹,以防止水分蒸发;将取回的完整木芯称量鲜质量,记为 m_1 ;用锡纸将木芯包裹后放入烘箱内,在105℃下烘4 h后从中选定2~3个试样进行第1次试称,每隔1 h试称1次,至

最后2次称量试样质量不变时,即认为试样达到全干;将木芯从烘箱中取出后马上称量干质量,记为 m_0 ,试样含水率由式(1)计算得出:

$$W = \frac{m_1 - m_0}{m_1} \times 100\% \quad (1)$$

式中:W为试样含水率(%)。

1.3 数据处理

在进行统计分析之前,对试验数据进行正态分布和方差齐性检验;确定满足数据分析条件后,对3个树种生长参数(如树高、胸径、叶枝鲜质量比等)、碳氮代谢物含量(如非结构性碳水化合物、淀粉、叶绿素)进行单因素方差分析并用最小显著差数法(LSD)检验;设置显著性水平 $P < 0.05$;对枝叶样本元素含量进行双因素方差分析并检验;设置显著性水平 $P < 0.05$ 。采用Microsoft Office 2013制图。

2 结果与分析

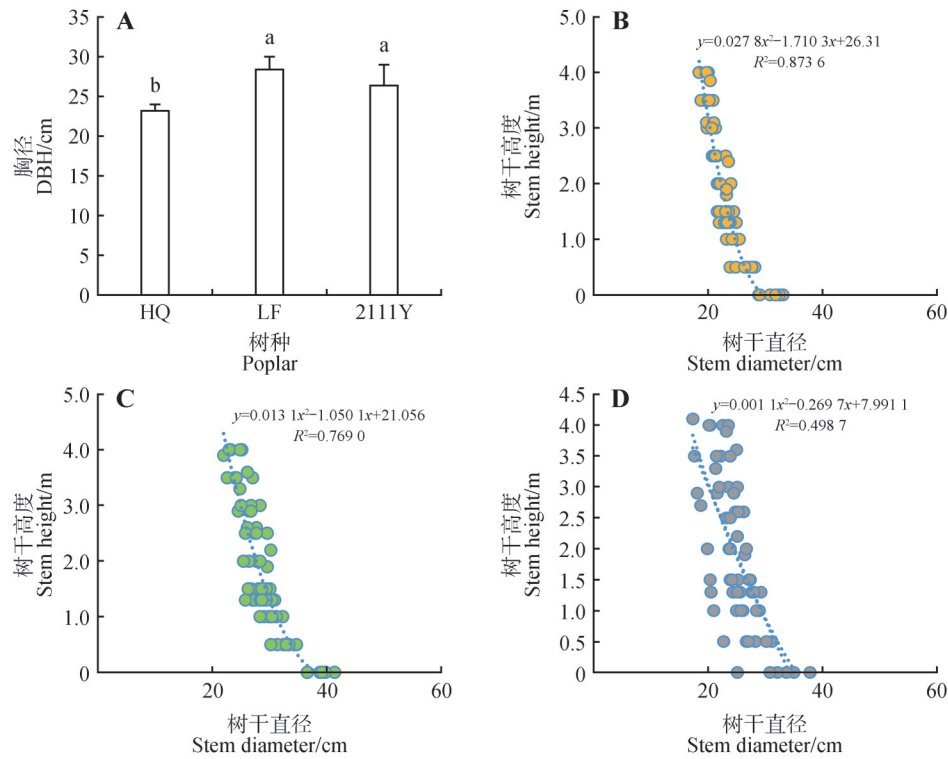
2.1 相同立地不同杨树树种生长特征

3个树种年均径向生长速率为2.32~2.84 cm·a⁻¹,其中,龙丰1号杨径向生长速率最快,齐林1号杨次之,2个树种径向生长速率均显著高于黑青杨($P < 0.05$;图1A)。3个树种树干直径与树干高度之间均存在二项式函数关系(图1),其中,黑青杨树高与对应树干直径的拟合关系达到显著水平, R^2 为0.87(图1B);齐林1号杨的拟合函数不显著(图1D)。

龙丰1号杨、齐林1号杨枝含水率显著高于黑青杨(表1);树干、叶含水率在3个树种间均无显著差异。3个树种叶枝鲜质量比无显著差异;但黑青杨叶枝干质量比显著高于龙丰1号杨。龙丰1号杨叶片的比叶面积高于其他2种杨树。

2.2 相同立地不同树种元素化学计量关系

3个树种3~4级小枝C、N、K、P质量分数分别为442.43~485.03、3.12~6.99、6.15~9.76、1.04~1.79 g·kg⁻¹;3~4级小枝的叶和枝C、N、K、P质量比分别为0.89~1.05、3.29~6.19、2.18~3.07、1.78~2.52(表2)。3个树种间,除了小枝P含量外,3级和4级小枝及叶C、N、K、P质量分数和元素计量比均存在显著差异,总体上,龙丰1号杨叶片和枝N、K质量分数最高,齐林1号杨次之,黑青杨最低;齐林1号杨叶片P元素质量分数最高,龙丰1号杨次之,黑青杨最低。此外,3个树种3级和4级小枝的叶片C:N(质量比)为19.41~21.65,N:P(质量比)为6.01~9.40(表3)。



A. 黑青杨、龙丰1号杨、齐林1号杨胸径; B. 黑青杨; C. 龙丰1号杨; D. 齐林1号杨。不同小写字母表示处理间差异显著($P < 0.05$)。
 A. Diameter at breast height of HQ, LF, 2111Y; B. Poplar HQ; C. LF; D. 2111Y. Different lowercase letters indicated significant difference between poplar varieties at $P < 0.05$.

图1 松嫩平原西部3种杨树生长速率及树干高度与直径关系模型

Fig.1 Radial growth rate and model of stem height and the corresponding diameter of three poplar varieties grown in west Songnen Plain

表1 相同立地条件下3种杨树枝叶生物量权衡关系

Table 1 Trade-off of branch and leaf biomass of three poplar varieties grown in west Songnen Plain

树种 Poplar	含水率 Water content/%			叶枝质量比 $m_L:m_B$				叶鲜质量与 叶面积比 $m_L:A_L/(g \cdot cm^{-2})$
	树干 Stem	枝 Branch	叶 Leaf	整枝(干) Branch(Dry)	整枝(鲜) Branch(Fresh)	1级小枝(鲜) Class I twig (Fresh)	2级小枝(鲜) Class II twig (Fresh)	
黑青杨 HQ	55±3 ^a	47±15 ^b	60±5 ^a	0.34±0.06 ^a	0.41±0.10 ^a	1.08±0.51 ^a	1.50±1.07 ^a	0.017 3±0.002 1 ^b
龙丰1号杨 LF	57±1 ^a	52±9 ^a	67±7 ^a	0.19±0.03 ^b	0.30±0.09 ^a	0.47±0.34 ^a	1.33±1.40 ^a	0.019 1±0.003 7 ^a
齐林1号杨 2111Y	58±2 ^a	54±12 ^a	64±06 ^a	0.20±0.09 ^{ab}	0.33±0.16 ^a	0.58±0.47 ^a	1.43±1.29 ^a	0.015 2±0.002 4 ^c

注:L.叶片;B.枝。同列不同小写字母表示处理间存在显著差异($P < 0.05$)。

Note:L. Leaf; B. Branch. Different lowercase letters in the same column indicated significant difference between poplar varieties at $P < 0.05$.

2.3 相同立地不同树种碳、氮代谢水平

3个树种叶片C、N代谢水平存在显著差异(表4~5)。其中,黑青杨叶片可溶性糖、淀粉和非结构碳水化合物含量高于龙丰1号杨、齐林1号杨($P < 0.05$),

齐林1号杨叶片蔗糖含量显著低于黑青杨、龙丰1号杨;黑青杨和龙丰1号杨叶片硝态氮、可溶性蛋白含量高于齐林1号杨,但铵态氮(黑青杨除外)、游离氨基酸含量低于齐林1号杨。

表 2 相同立地条件下 3 种杨树小枝、叶片元素质量分数及化学计量关系

Table 2 Mass fraction and stoichiometric relationship of the elements in twigs and leaves of standard branches of three poplar varieties grown in west Songnen Plain

树种 Poplar	3 级小枝 Third-class twigs(T_{III})											
	$\omega(C_T)/$ ($g \cdot kg^{-1}$)	$\omega(C_L)/$ ($g \cdot kg^{-1}$)	$m(C_L):$ $m(C_T)$	$\omega(N_T)/$ ($g \cdot kg^{-1}$)	$\omega(N_L)/$ ($g \cdot kg^{-1}$)	$m(N_L):$ $m(N_T)$	$\omega(K_T)/$ ($g \cdot kg^{-1}$)	$\omega(K_L)/$ ($g \cdot kg^{-1}$)	$m(K_L):$ $m(K_T)$	$\omega(P_T)/$ ($g \cdot kg^{-1}$)	$\omega(P_L)/$ ($g \cdot kg^{-1}$)	$m(P_L):$ $m(P_T)$
黑青杨 HQ	464.87±3.75 ^c	418.01±5.53 ^c	0.90±0.01 ^b	3.12±0.07 ^c	19.30±0.22 ^c	6.19±0.12 ^c	6.15±0.10 ^c	18.83±2.47 ^a	3.07±0.41 ^a	1.04±0.54 ^a	2.17±0.08 ^c	2.52±0.91 ^a
龙丰 1 号杨 LF	485.03±3.99 ^a	432.42±6.02 ^b	0.89±0.01 ^b	4.93±0.40 ^a	21.88±0.34 ^a	4.47±0.37 ^c	8.20±0.10 ^a	19.41±2.49 ^a	2.37±0.30 ^b	1.44±0.48 ^a	2.33±0.12 ^b	1.78±0.52 ^b
齐林 1 号杨 2111Y	478.76±5.95 ^b	455.38±6.47 ^a	0.95±0.02 ^a	4.36±0.17 ^b	21.12±0.24 ^b	4.85±0.20 ^b	7.13±0.09 ^b	17.83±2.49 ^a	2.50±0.34 ^b	1.23±0.51 ^a	2.48±0.18 ^a	2.32±0.78 ^a
树种 Poplar	4 级小枝 Fourth-class twigs(T_{IV})											
	$\omega(C_T)/$ ($g \cdot kg^{-1}$)	$\omega(C_L)/$ ($g \cdot kg^{-1}$)	$m(C_L):$ $m(C_T)$	$\omega(N_T)/$ ($g \cdot kg^{-1}$)	$\omega(N_L)/$ ($g \cdot kg^{-1}$)	$m(N_L):$ $m(N_T)$	$\omega(K_T)/$ ($g \cdot kg^{-1}$)	$\omega(K_L)/$ ($g \cdot kg^{-1}$)	$m(K_L):$ $m(K_T)$	$\omega(P_T)/$ ($g \cdot kg^{-1}$)	$\omega(P_L)/$ ($g \cdot kg^{-1}$)	$m(P_L):$ $m(P_T)$
黑青杨 HQ	442.43±4.49 ^c	434.38±5.49 ^c	0.98±0.02 ^b	4.13±0.17 ^c	20.78±0.33 ^c	5.04±0.17 ^a	6.98±0.23 ^c	18.65±2.37 ^b	2.67±0.33 ^a	1.57±0.49 ^a	3.42±0.24 ^b	2.47±1.07 ^a
龙丰 1 号杨 LF	471.05±10.95 ^a	445.68±5.90 ^b	0.95±0.03 ^c	6.99±0.13 ^c	22.96±0.38 ^a	3.29±0.07 ^c	9.76±0.08 ^a	21.30±2.58 ^a	2.18±0.27 ^b	1.79±0.26 ^c	3.55±0.06 ^b	2.02±0.27 ^b
齐林 1 号杨 2111Y	455.26±2.86 ^b	476.10±3.96 ^a	1.05±0.01 ^a	5.41±0.16 ^b	22.64±0.41 ^b	4.19±0.17 ^b	8.13±0.11 ^b	18.92±2.51 ^b	2.33±0.33 ^b	1.61±0.34 ^a	3.77±0.06 ^a	2.43±0.44 ^a

注: T_{III} 样株冠层中部标准枝附属 3 级小枝; T_{IV} 样株冠层中部标准枝附属 4 级小枝; T. 小枝; L. 叶片。同列不同小写字母代表不同树种间差异显著 ($P < 0.05$)。

Note: T_{III} represented the third-class twigs attached to a standard branch; T_{IV} represented the fourth-class twigs attached to a standard branch; T represented twig, L represented leaf; C, N, K, P represented carbon, nitrogen, potassium, and phosphorus, respectively. Different lowercase letters indicated significant difference between poplar varieties at the significance level of 0.05.

表 3 相同立地条件下 3 种杨树枝叶元素化学计量关系

Table 3 Element stoichiometric relationship of twigs and leaves of three poplar varieties grown in west Songnen Plain

树种 Poplar	T_{III}				T_{IV}			
	$m(C_T):m(N_T)$	$m(C_L):m(N_L)$	$m(N_T):m(P_T)$	$m(N_L):m(P_L)$	$m(C_T):m(N_T)$	$m(C_L):m(N_L)$	$m(N_T):m(P_T)$	$m(N_L):m(P_L)$
黑青杨 HQ	149.05±3.46 ^a	21.65±0.31 ^a	3.39±1.54 ^a	8.89±0.37 ^b	107.39±4.06 ^a	20.91±0.41 ^b	2.93±1.22 ^b	6.08±0.41 ^b
龙丰 1 号杨 LF	99.09±8.43 ^c	19.77±0.35 ^b	3.79±1.24 ^a	9.40±0.41 ^a	67.45±2.09 ^c	19.41±0.24 ^c	3.98±0.55 ^a	6.47±0.16 ^a
齐林 1 号杨 2111Y	109.92±4.74 ^b	21.56±0.38 ^a	4.08±1.34 ^a	8.55±0.63 ^c	84.29±2.68 ^b	21.03±0.39 ^a	3.48±0.63 ^a	6.01±0.15 ^b

注: T_{III} 样株冠层中部标准枝附属 3 级小枝; T_{IV} 样株冠层中部标准枝附属 4 级小枝; T. 小枝; L. 叶片。同列不同小写字母代表不同树种间差异显著, $P < 0.05$ 。

Note: T_{III} represented the third-class twigs attached to a standard branch; T_{IV} represented the fourth-class twigs attached to a standard branch; T represented twig, L represented leaf. Different lowercase letters indicated significant difference between poplar varieties at the significance level of 0.05.

2.4 相同立地不同树种叶片激素水平

3 个树种之间叶片激素水平 (赤霉素 GA 除外) 存在显著差异 (表 6)。其中, 龙丰 1 号杨叶片生长素含量低于齐林 1 号杨 ($P < 0.05$), 黑青杨叶片水杨

酸含量低于龙丰 1 号和齐林 1 号杨 ($P < 0.05$); 齐林 1 号杨叶片脱落酸水平低于龙丰 1 号杨 ($P < 0.05$) 和黑青杨。

表 4 相同立地条件下 3 种杨树叶片叶绿素和碳同化产物水平

Table 4 Leaf chlorophyll and carbon metabolite levels of three poplar varieties grown in west Songnen Plain

树种 Poplar	$\omega/(\text{mg}\cdot\text{g}^{-1})$							碳同化酶活性 Rubisco activity/ ($\text{nmol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$)
	叶绿素 a Chla	叶绿素 b Chlb	叶绿素 Chl	可溶性糖 SS	蔗糖 SU	淀粉 ST	非结构 碳水化合物 NSC	
黑青杨 HQ	0.60±0.12 ^a	0.33±0.02 ^a	0.93±0.14 ^a	38.59±3.56 ^a	17.40±1.20 ^a	30.67±2.21 ^a	69.26±5.69 ^a	84.40±9.12 ^a
龙丰 1 号杨 LF	0.63±0.04 ^a	0.30±0.02 ^a	0.93±0.06 ^a	33.58±2.08 ^b	18.81±1.28 ^a	24.07±1.89 ^b	57.65±1.18 ^b	66.45±15.24 ^a
齐林 1 号杨 2111Y	0.73±0.07 ^a	0.34±0.03 ^a	1.07±0.09 ^a	31.10±0.57 ^b	9.05±0.45 ^b	24.67±1.45 ^b	55.77±1.90 ^b	77.66±35.66 ^a

注: 同列不同小写字母代表不同树种间差异显著 ($P < 0.05$)。

Note: Different lowercase letters indicated significant difference between poplar varieties at the significance level of 0.05.

表 5 相同立地条件下 3 种杨树叶片氮代谢物水平

Table 5 Comparison of leaf nitrogen metabolite level of three poplar varieties grown in west Songnen Plain

树种 Poplar	ω			
	硝态氮 $\text{NO}_3^- \cdot \text{N}/(\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1})$	铵态氮 $\text{NH}_4^+ \cdot \text{N}/(\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1})$	游离氨基酸 AAs/ $(\text{mg}\cdot\text{g}^{-1})$	可溶性蛋白 Cpr/ $(\text{mg}\cdot\text{g}^{-1})$
黑青杨 HQ	302.40±41.59 ^a	52.64±1.20 ^a	0.26±0.01 ^c	108.30±4.57 ^a
龙丰 1 号杨 LF	337.05±36.82 ^a	47.66±0.98 ^b	0.30±0.02 ^b	103.86±2.07 ^a
齐林 1 号杨 2111Y	174.65±43.80 ^b	52.44±2.21 ^a	0.37±0.03 ^a	87.62±9.35 ^b

注: 同列不同小写字母代表不同树种间差异显著, $P < 0.05$ 。

Note: Different lowercase letters indicated significant difference between poplar varieties at the significance level of 0.05.

表 6 相同立地条件下 3 种杨树叶片激素水平

Table 6 Leaf hormone levels of three poplar varieties grown in west Songnen Plain

树种 Poplar	ω			
	生长素 IAA/ $(\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1})$	脱落酸 ABA/ $(\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1})$	水杨酸 SA/ $(\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1})$	赤霉素 GA/ $(\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1})$
黑青杨 HQ	0.92±0.02 ^{ab}	3.30±0.21 ^{ab}	1.59±0.07 ^b	0.91±0.03 ^a
龙丰 1 号杨 LF	0.90±0.10 ^b	3.43±0.07 ^a	1.90±0.07 ^a	0.93±0.13 ^a
齐林 1 号杨 2111Y	1.01±0.01 ^a	3.04±0.04 ^b	1.78±0.12 ^a	0.98±0.07 ^a

3 讨论

杨树具有喜光、速生、水养需求大等生物学特性。因此, 在新优品种选育、立地品种配置、培育模式构建时, 均要基于杨树基因型、生物学特性制定方案, 力求实现杨树人工林优质、稳产、高抗、多效的培育目标。然而, 在生产实践中, 难以同时实

现上述培育目标。对于南方型树种, 表现为生长快、密度低、材质软、变异性大等特点, 生长表现与材质材性之间存在权衡关系; 而北方型树种生长速率相对低, 但材质材性、耐寒耐旱性相对较高, 生长表现与抗逆性之间也存在权衡关系。从生态生理学角度看, 杨树在生长发育过程及环境适应

性上存在多种权衡关系,包括枝叶生物量权衡关系、水力学构造上的权衡关系及器官元素化学计量关系等。通过这些复杂且协调的权衡关系,可以确保杨树在生存安全的前提下迅速生长,并在种间竞争中处于优势地位。

植物分枝系统中,顶端小枝生长、代谢较为活跃,小枝内部构件的资源分配、形态构建及枝叶性状和生物量权衡关系能够反映植物生长状态和环境适应策略^[13]。不同植物枝叶生物量权衡关系存在显著差异。例如,金银木(*Lonicera maackii*)、小花溲疏(*Deutzia parviflora*)和连翘(*Forsythia suspensa*)等观赏灌木当年生小枝和叶片的生物量存在极显著异速生长关系,且小枝生物量增长速率大于叶生物量^[13];山楠(*Phoebe chinensis*)、巴东栎(*Quercus engleriana*)、苞欏柯(*Lithocarpus cleistocarpus*)等树种当年生小枝茎和叶生物量之间存在等速生长关系,而叶柄与叶片、小枝生物量之间存在显著的异速生长关系,且枝叶生物量权衡关系随叶片生活型的变化而变化^[14]。本研究中,3种杨树叶枝鲜质量比为0.30~0.41,品种间无显著差异,龙丰1号杨叶枝干质量比显著低于黑青杨;此外,龙丰1号杨和齐林1号杨标准枝附属小枝的叶枝比由低级枝到高级枝均呈递增加的趋势,其中,龙丰1号杨和齐林1号杨的1级小枝叶枝鲜质量比<0.6,3个树种2级小枝叶枝鲜质量比均>1.3(表1)。在大庆栽培区多品种对比试验林内,15 a黑青杨冠层中部标准枝的叶枝鲜质量比为0.43,略高于本研究中11 a黑青杨冠层中部标准枝的叶枝比,但年均径向生长速率显著低于本研究的结果^[1]。相同立地条件下,杨树顶端小枝的快速生长,有利于其拓展空间资源,获取更多的光资源,在多品种混种林分中占据竞争优势。

植物水力学构造(例如木质部导管密度、孔径大小、管壁厚度)、器官中水分分配及利用效率之间及其与植物器官生物量之间均存在权衡关系。早期研究^[15]表明,杨树器官(如根系、小枝)、整株的水分分配与利用效率可以稳定地反映器官或植株生物量特征,可用作杨树新优品种选育的可靠、高效指标。Zhao等^[16]的研究结果表明,杨树基因型、水力学特性与生物量之间存在显著相关性,木质部水力学安全参数与地上生物量呈正相关,地上生物量与叶枝比、树干/叶片的水力学阻力均呈负相关,高产基因型树种木质部导管抗栓塞能力

较弱,且茎-叶水力学阻力分割程度更小,这种权衡关系在树木生长过程中保持稳定。本研究中,3个树种均表现为叶片含水率(0.60~0.67)高于树干(0.55~0.58)和枝(0.47~0.54)含水率,树种之间相同器官(干和叶)水分储存能力并无显著差异。但在逆境条件(如干旱、盐碱)下,不同杨树树种器官含水率及水分利用效率可能存在显著差异,例如,在松嫩平原西部半干旱条件下,15 a黑青杨树干含水率高于同林龄、同栽培条件下的小黑杨和银中杨;黑青杨木质部导管构造(如年轮宽度、年轮截面中导管数量和理论导水率)与小黑杨、银中杨也存在差异^[1],且树种水分特征与其生长表现相一致,即银中杨、黑青杨木质部导水性、叶片蒸腾作用和水分利用效率较高,生长速率优于小黑杨。

植物器官元素化学计量关系(例如C:N和C:P)能够表征植物养分吸收、利用效率及其生存、生长策略。探究杨树元素化学计量关系对准确掌握杨树养分分配特征及科学指导人工林灌溉和施肥等至关重要。通常,植株C:N和C:P越低,生长速率越高^[17]。本研究中,3种杨树3级和4级小枝及叶元素含量和元素计量比均存在显著差异,其中,龙丰1号杨小枝的叶N和K含量高于黑青杨。在松嫩平原西部半干旱条件下,15 a黑青杨叶片K含量高于小黑杨和银中杨,N、P含量及C:K、N:K均低于小黑杨和银中杨^[1]。王亚飞等^[18]研究发现:毛白杨各器官N、P含量存在显著差异,且地上部N、P含量高于根系,枝、叶N含量随冠层高度降低呈递减趋势;叶片C:N、C:P与整株生物量之间呈显著相关性。树木生长过程中,根系吸收的矿质营养(N、P、K)被优先分配到叶器官,用于叶形态建成、光合色素合成及CO₂同化和光合产物合成、积累、再分配等^[1]。成熟叶片N:P<14,表示植株生长受N限制,N:P>16,则受P限制^[19]。本研究中,3个杨树树种叶片N:P为6.01~9.40(表3),暗示N是植株生长的限制元素。在相同立地且氮素受限条件下,氮素利用效率高的树种可能在竞争中占据优势;本研究中,龙丰1号杨和齐林1号杨叶片游离氨基酸水平高于黑青杨,生长表现也优于黑青杨。在松嫩平原西部半干旱条件下,15 a银中杨叶片硝态氮和铵态氮含量均显著低于小黑杨和黑青杨,但游离氨基酸水平较高^[1],表明银中杨具有更高的N代谢效率^[20-21];此外,银中杨叶片可溶性糖、非结构性碳水化合物含量低于其他2个树种,枝叶

生物量高于其他2个树种^[1]。由此说明,银中杨叶片合成的碳、氮代谢物优先分配、运输到小枝,促进小枝生长以获取更大的生长空间和环境资源^[22],本研究中叶片碳同化产物的结果与之一致。

4 结 论

受低温、半干旱、盐碱等立地条件限制,松嫩平原黑龙江西部杨树人工林培育存在用种难、盲从性大、主栽品种单一老化及近熟林、成熟林质量衰退、生产潜力降低等问题。针对松嫩平原困难立地条件,选育新优品种是破解上述瓶颈问题的关键所在。本研究中,相同立地条件下,11 a黑青杨、龙丰1号杨和齐林1号杨在生长表现上存在显著差异,其中,龙丰1号杨和齐林1号杨生长表现优于黑青杨,这种差异与枝叶生物量权衡、元素化学计量关系、枝叶水分分配及叶片碳氮代谢平衡等密切相关。今后,针对黑龙江西部良种选育,要基于“适地适树适基因型”原则,综合考虑典型立地条件、杨树基因型、树种生物学特性,特别要基于树种长期进化中已经建立的生物量-水力学-养分分配权衡关系定向选育,还要考虑林龄效应,在杨树人工林培育中设计全周期、复合经营模式,以实现该区杨树人工林高质多效培育和可持续发展的总目标。

参 考 文 献

- [1] 胡彦波,张鹏,张政,等.松嫩平原西部3种杨树生长、木材属性及形态生理学特征比较[J].生态学杂志,2024,43(10):2945-2952.
HU Y B, ZHANG P, ZHANG Z, *et al.* Comparison on growth performance, wood properties, and morpho-physiological characters among three poplar species in western Songnen Plain[J]. Chinese Journal of Ecology, 2024, 43(10): 2945-2952.
- [2] 朴志勇,赵存玉,王晓娟,等.小黑杨引种及山地速生丰产栽培技术[J].东北林业大学学报,2004,32(4):9-11.
PIAO Z Y, ZHAO C Y, WANG X J, *et al.* Introduction of *Populus simonii*×*P. nigra* and its fast-growing and high-yield cultivation techniques in mountainous region [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2004, 32(4): 9-11.
- [3] 王云铭,关丽鹏,赵清峰,等.齐齐哈尔地区小黑杨生长过程研究[J].防护林科技,2008(4):33-35.
WANG Y M, GUANG L P, ZHAO Q F, *et al.* Growth process of *Populus simonii*×*P. nigra* in Qiqihar region[J]. Protection Forest Science and Technology, 2008(4): 33-35.
- [4] 李晶,王福森,李树森,等.中雄4号杨选育研究[J].防护林科技,2020(1):31-34.
LI J, WANG F S, LI S S, *et al.* Selection of *Populus deltoides*×*Populus suaveolens* [J]. Protection Forest Science and Technology, 2020(1): 31-34.
- [5] 于东阳,梅芳,王军辉,等.杨树新杂种无性系生长与材性的联合选择[J].东北林业大学学报,2014,42(2):10-16.
YU D Y, MEI F, WANG J H, *et al.* Joint selection for growth and wood properties in poplar hybrid clones [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2014, 42(2): 10-16.
- [6] 徐晶,崔莹,王福森,等.东北地区不同间伐强度青山杨人工林生长及木材性状变异[J].植物研究,2024,44(2):248-258.
XU J, CUI Y, WANG F S, *et al.* Growth and wood character variation of *Populus pseudo-cathayana*×*Populus deltoides* plantation with different thinning intensity in north-east China [J]. Bulletin of Botanical Research, 2024, 44(2): 248-258.
- [7] 张宏伟,王福森.杂交新品种黑青杨的生长、抗性调查研究[J].防护林科技,2012(5):48-49.
ZHANG H W, WANG F S. Growth & resistance of new hybrid varieties of *Populus euramericana* “N3016”×*Populus ussuriensis* [J]. Protection Forest Science and Technology, 2012(5): 48-49.
- [8] 孙国语,马晓雨,易嘉欣,等.养分供给对黑青杨等杨树生长动态及养分分配的影响[J].植物研究,2021,41(5):690-699.
SUN G Y, MA X Y, YI J X, *et al.* Effects of nutrient supply on growth dynamics and nutrient allocation of poplars [J]. Bulletin of Botanical Research, 2021, 41(5): 690-699.
- [9] 张婧,张伟溪,丁昌俊,等.五个杨树品种生长、光合生理及根尖离子流速特性比较分析[J].植物研究,2024,44(1):96-106.
ZHANG J, ZHANG W X, DING C J, *et al.* Comparative analysis of growth, photosynthetic physiology and root tip ion flow characteristics of five poplar varieties [J]. Bulletin of Botanical Research, 2024, 44(1): 96-106.
- [10] 李潇,王汉时,王宏星,等.灌溉和施肥对‘新林1号’杨生长和光合生理特性的影响[J].植物研究,2025,45(1):77-87.
LI X, WANG H S, WANG H X, *et al.* Effects of irrigation and fertilization on growth and photosynthetic physiological characteristics of *Populus cathayana*×*canadensis* ‘Xinlin1’ [J]. Bulletin of Botanical Research, 2025, 45(1): 77-87.

- [11] 任天梦, 鲍雨, 苏亚勋, 等. 不同修枝处理对 10 年生三倍体毛白杨生长和光合特性的影响[J]. 植物研究, 2023, 43(6): 846-856.
REN T M, BO Y, SU Y X, *et al.* Effects of different pruning treatments on growth and photosynthetic characteristics of 10-year-old triploid *Populus tomentosa* [J]. Bulletin of Botanical Research, 2023, 43(6): 846-856.
- [12] 曹昊阳, 杜阿朋, 许宇星, 等. 尾巨桉人工林生物量分配格局的林龄效应及异速生长方程优化[J]. 浙江农林大学学报, 2024, 41(6): 1124-1133.
CAO H Y, DU A P, XU Y X, *et al.* Age effect on biomass distribution pattern and optimization of allometric-growth equation in *Eucalyptus urophylla* × *E. grandis* plantations [J]. Journal of Zhejiang A&F University, 2024, 41(6): 1124-1133.
- [13] 龙嘉翼, 赵宇萌, 孔祥琦, 等. 观赏灌木小枝和叶性状在林下庇荫环境中的权衡关系[J]. 生态学报, 2018, 38(22): 8022-8030.
LONG J Y, ZHAO Y M, KONG X Q, *et al.* Trade-offs between twig and leaf traits of ornamental shrubs grown in shade [J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(22): 8022-8030.
- [14] 杨冬梅, 毛林灿, 彭国全. 小枝内生物量分配关系研究: 异速生长分析[J]. 植物研究, 2011, 31(4): 472-477.
YANG D M, MAO L C, PENG G Q. Within-twig biomass allocation in evergreen and deciduous broad-leaved species: allometric scaling analyses [J]. Bulletin of Botanical Research, 2011, 31(4): 472-477.
- [15] ZHAO H Z, JIANG Y, ZHANG B, *et al.* Hydraulic efficiency at the whole tree level stably correlated with productivity over years in 9 poplar hybrids clones [J]. Forest Ecology and Management, 2021, 496: 119382.
- [16] ZHAO H, HUANG X, MA B L, *et al.* Productive poplar genotypes exhibited temporally stable low stem embolism resistance and hydraulic resistance segmentation at the stem-leaf transition [J]. Plant, Cell & Environment, 2025, 48: 992-1004.
- [17] 靖磊, 周延, 吕偲, 等. 洞庭湖湿地 3 个林龄杨树人工林叶与土壤碳氮磷生态化学计量特征[J]. 生态学报, 2018, 38(18): 6530-6538.
JING L, ZHOU Y, LÜ C, *et al.* Characterization of the soil and leaf C, N, and P stoichiometry of poplar plantations of three different stand ages in Dongting Lake wetland, China [J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(18): 6530-6538.
- [18] 王亚飞, 杨红青, 周欧, 等. 水氮耦合下高密度毛白杨纸浆林树木各器官化学计量特征[J]. 北京林业大学学报, 2023, 45(12): 68-79.
WANG Y F, YANG H Q, ZHOU O, *et al.* Chemical stoichiometry characteristics of various organs of trees in high-density *Populus tomentosa* pulp forests under water-nitrogen coupling [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2023, 45(12): 68-79.
- [19] KOERSELMAN W, MEULEMAN A F M. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation [J]. Journal of Applied Ecology, 1996, 33: 1441-1450.
- [20] HU Y B, LI C M, JIANG L P, *et al.* Growth performance and nitrogen allocation within leaves of two poplar clones after exponential and conventional nitrogen applications [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2020, 154(9): 530-537.
- [21] HU Y B, PEUKE A D, ZHAO X Y, *et al.* Effects of simulated atmospheric nitrogen deposition on foliar chemistry and physiology of hybrid poplar seedlings [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2019, 143: 94-108.
- [22] BERRILL J P, O' HARA K L. Estimating site productivity in irregular stand structures by indexing the basal area or volume increment of the dominant species [J]. Canadian Journal of Forestry Research, 2014, 44: 92-100.