

六个杨树无性系苗木生长、生物量 和光合作用的研究*

朱春全 王世绩 王富国 张 启 钮利民 袁国文

摘要 六个杨树无性系苗木(2年生根1年生干)叶面积、苗高和地径的季生长用 Richards 方程模拟,根据模拟参数分别计算最大绝对生长速率,平均绝对生长速率,生长期和拐点。结果为:六个无性系之间在生长速率、拐点和生长期方面均有明显的差异;最好的欧美杨 64 号生长季末的总生物量是赤峰杨 34 号的六倍多;六个无性系的总生物量与它们的总叶面积、平均单个叶片的面积、叶面积的平均生长速率和每株树的日净光合总量等呈正相关,而与单位叶面积的日净光合总量呈负相关;总生物量生产依赖于叶面积、苗高、直径的生长速率及其生长期。

关键词 杨树、无性系苗、生长、生物量、光合作用

树木年生物量生产和分配是各器官季节生长的结果,不同树种在特定环境下的季节生长模式反应了它们的遗传和适应性差异。因此,认识不同树种或无性系各器官的季节生长模式对提高短周期人工林生产力是十分必要的。前人的研究表明:以茎干材为收获产品的作物生产力与叶面积之间存在着密切相关;杂交杨树单个叶片的面积通常能预测树干的材积^[1]。叶面积生长是森林生产力的重要特征。叶片光合产物是各器官生长的物质基础,Lambers 和 Poorter^[2]对光合作用与生长速率的关系作了综述:生长速度快的树种和灌木较生长速度慢的种类具有较高的单位叶面积的光合速率,但是,有些差异是由于在自然生境中养分贫瘠或者水分供应不足引起的表现型上的差异,而不是种类本身的差异。又指出,在比较相似生活型的种类时,生长快和生长慢的种类具有相似的单位叶面积光合速率。在树木叶片光合速率与生产力之间关系方面有许多矛盾的结果^[1]。因此,比较不同树种或无性系生长、生物量和叶片光合作用之间的关系具有十分重要的意义。

本研究以不同杨树无性系苗木叶面积、苗高、地径的季节生长分析为主,并比较它们在生物量积累和光合速率方面的差异。旨在揭示制约不同无性系生产力高低的关键因素,为选育无性系和制定合理栽培措施提供依据。

1 材料和方法

试验在辽宁省建平县黑水林场苗圃(119°25' E,41°31' N)进行,土壤为冲积型沙质潮土,pH 为 8.15~8.25,地下水位为 2.5~3.0 m。该地区属寒冷半干旱地区,年平均温度为 5.5 C,最高最低温度分别为 41.5 C、-31.4 C。平均无霜期为 128 d,平均年降水量为 380 mm。

试验材料为:赤峰 34 号杨(*Populus simonii* Carr. × *P. pyramidalis* Bge. cv. 'Chifengensis 34') (简称 P34),昭林 6 号(*P. × xiaozhuanica* W. Y. Hsu et Liang cv. 'Zhaoling-

1994-02-21 收稿。

朱春全副研究员,王世绩(中国林业科学研究院林业研究所 北京 100091);王富国,张 启,钮利民,袁国文(辽宁省建平县黑水国营机械化林场)。

* 参加外业工作的有裴连峰、刘 文、董作义等同志,在此谨向他们表示感谢!

6') (P06), 欧美杨 47 号 (*P. × euramericana* (Dode) Guineir cl. 'N2136') (P47), 欧美杨 48 号 (*P. × euramericana* cl. 'N3014') (P48), 欧美杨 64 号 (*P. × euramericana* cl. 'N3016') (P64) 和帝国杨 (*P. deltoides* Bartr. cv. 'Imperial') (P51) 等六个无性系。1 年生根于 1993 年春季移植, 密度为 $0.7 \text{ m} \times 0.5 \text{ m}$ 。每个无性系 3 个小区、每小区 60 株, 在其中一小区选取 10 株苗木作为试材, 测量叶片中脉的长度、苗高(最初的芽鳞痕到茎顶端的距离)和地径(当年生苗根径)。叶长和苗高用直尺测定, 精确到 1.0 mm , 地径用数字测微卡尺测定, 精确到 0.1 mm 。叶长、苗高和地径从 5 月至 9 月每 10 天测定一次, 在生长旺盛时期苗高和地径每 5 天测定一次。在生长季末收获所有的苗木用于测定根、茎和叶生物量。六个无性系不同伸展阶段单个叶片的叶面积用 LI-3000A 面积仪 (Li-cor, Inc. USA) 测定, 并同时测定其叶长, 建立叶面积与叶长之间的回归模型, 用于计算各无性系的叶面积。

六个无性系每株叶面积、苗高和地径平均值分别用 Richards 方程模拟^[3]:

$$Y = A(1 + e^{(b-kt)})^{-1/v} \quad (1)$$

其中, Y 分别是叶面积、苗高或地径, A 、 b 、 k 和 v 分别是对应方程中的参数。

瞬时绝对生长率 (AGR)、平均绝对生长率 (A_m)、拐点(最大绝对生长率出现的时间, t_l)、最大绝对生长率 (AGR_{max}) 和生长期 (D_g) 分别用下列方程计算:

$AGR = Y'(t) = kAe^{(b-kt)} / [v(1 + e^{(b-kt)})^{(1+v)/v}]$; $A_m = Ak/2(v+2)$; 令 $Y''(t) = 0$, 可以得到: $t_l = (b - \ln v) / k$; $AGR_{max} = A(1 + e^{(b-kt)})^{-1/v}$; $D_g = 2(v+2)/k$ 。其中 A 、 b 、 k 和 v 是经方程(1)确定的参数。

不同无性系完全伸展叶片的光合作用日变化模式于 6 月 3 日和 8 月 26 日、28 日用 LI-6200 便携式光合系统测定, 从日出至日落每一小时测定各无性系的 2~4 个叶片(每个叶片 2 次重复)。单位叶面积的日净光合总量根据日变化曲线的积分求得, 而每株树的日净光合总量则以单位叶面积的日净光合总量乘以各无性系的平均每株叶面积总量求得。

用最小二乘法建立六个无性系总生物量与总叶面积、平均单个叶片的面积、叶面积的平均绝对生长速率、每株树的日净光合总量、单位叶面积的日净光合总量等的直线回归模型; 分别建立了各无性系苗高与单株总叶面积的幂函数模型。

2 结 果

各无性系叶面积、苗高、地径生长过程模拟的曲线和实测的数据见图 1, 模拟的参数和确定系数 (r^2) 见表 1。Richards 方程很好拟合各无性系的生长数据 ($r^2 > 0.989$)。在生长的最初 30 d, 各无性系之间的叶面积、苗高和地径的生长没有明显的差异。在 30 d 以后, 引进的无性系的叶面积、苗高和地径明显地较乡土无性系快。在引进的无性系中, P64 的叶面积、苗高和地径生长速度最快而 P51 则最慢, P48 的叶面积和树高的生长速度比 P47 快而地径的生长速度则较 P47 慢。在乡土无性系中, P06 的叶面积、苗高和地径的生长均较 P34 快。

从表 2 中可见, 各无性系的 AGR 具有明显的差异, 表现在 t_l 、 AGR_{max} 、 A_m 和 D_g 等的不同。各无性系叶面积、苗高和地径的 AGR 变化曲线的 t_l 出现的先后顺序分别为: P06、P34、P51、P47、P48、P64; P06、P34、P51、P47、P64、P48 和 P06、P34、P51、P64、P47、P48。速生期出现的时期, P06 和 P34 在 8 月中下旬、P51 和 P47 在 7 月底 8 月初、而 P48 和 P64 则在 7 月初至 8 月中。各无性系叶面积、苗高和地径的 AGR_{max} 值的大小顺序分别为: P64、P48、P47、P51、P06、

表 1 6个无性系 Richards 方程模拟的参数、确定系数

无性系	项 目	参 数				r^2
		A	b	k	v	
P34	叶面积	0.255 0	12.110 5	0.058 0	1.341 1	0.991 8
	苗 高	143.40	9.111 6	0.046 6	1.000 0	0.989 2
	地 径	1.456 4	9.515 3	0.043 1	2.334 5	0.995 9
P06	叶面积	0.309 1	11.433 5	0.055 9	1.054 8	0.996 6
	苗 高	175.86	6.253 7	0.036 6	0.431 0	0.991 9
	地 径	1.527 9	11.147 3	0.051 3	2.621 9	0.997 3
P47	叶面积	0.729 4	13.129 5	0.061 6	1.065 1	0.999 1
	苗 高	255.21	22.442 2	0.101 1	2.882 1	0.995 6
	地 径	2.510 0	32.622 9	0.136 2	7.915 8	0.996 6
P48	叶面积	1.034 5	10.504 9	0.050 0	0.692 9	0.999 7
	苗 高	290.64	17.207 8	0.075 1	2.242 1	0.994 4
	地 径	2.307 7	30.868 0	0.128 4	7.087 8	0.999 0
P51	叶面积	0.582 9	14.461 1	0.068 2	1.203 1	0.998 7
	苗 高	215.02	20.615 4	0.094 3	2.584 9	0.994 7
	地 径	2.159 0	22.677 2	0.098 4	5.036 3	0.998 3
P64	叶面积	1.184 8	10.619 1	0.048 5	0.800 0	0.999 4
	苗 高	312.37	18.043 8	0.079 7	2.402 4	0.995 3
	地 径	2.768 4	19.848 8	0.082 8	4.542 5	0.997 9

表 2 6个无性系绝对生长速率模拟曲线的有关指标

无性系	项 目	AGR_{max}	A_m	$D_g(d)$	t_l	日期(月-日)	备 注
P34	叶面积	0.003 4	0.002 2	115	204	07-23	叶面积生长单 位为 m^2/d , 苗 高、地径生长单 位为 cm/d
	苗 高	1.490 3	1.113 8	129	195	07-14	
	地 径	0.011 2	0.007 2	201	201	07-20	
P06	叶面积	0.003 6	0.003 0	109	190	07-09	叶面积生长单 位为 m^2/d , 苗 高、地径生长单 位为 cm/d
	苗 高	1.958 4	1.323 8	133	194	07-13	
	地 径	0.013 2	0.008 0	180	198	07-17	
P47	叶面积	0.011 0	0.007 3	99	212	07-31	叶面积生长单 位为 m^2/d , 苗 高、地径生长单 位为 cm/d
	苗 高	4.150 0	2.642 4	97	211	07-30	
	地 径	0.029 1	0.017 2	146	224	08-12	
P48	叶面积	0.014 3	0.009 6	108	217	08-05	叶面积生长单 位为 m^2/d , 苗 高、地径生长单 位为 cm/d
	苗 高	3.983 6	2.572 7	113	218	08-06	
	地 径	0.027 3	0.016 3	142	225	08-13	
P51	叶面积	0.009 4	0.006 2	94	209	07-28	叶面积生长单 位为 m^2/d , 苗 高、地径生长单 位为 cm/d
	苗 高	3.450 2	2.211 2	97	208	07-27	
	地 径	0.024 6	0.015 1	143	214	08-02	
P64	叶面积	0.015 3	0.010 3	116	224	08-12	叶面积生长单 位为 m^2/d , 苗 高、地径生长单 位为 cm/d
	苗 高	4.394 6	2.827 6	110	215	08-03	
	地 径	0.028 4	0.017 5	158	221	08-09	

P34;P64、P47、P48、P51、P06、P34 和 P47、P64、P48、P51、P06、P34。各无性系叶面积、苗高和地径 A_m 的大小顺序分别为 P64、P48、P47、P51、P06、P34;P64、P47、P48、P51、P06、P34 和 P64、P47、P48、P51、P06、P34。一般来说,P34、P06、P64 和 P48 的生长期较 P47 和 P51 长。

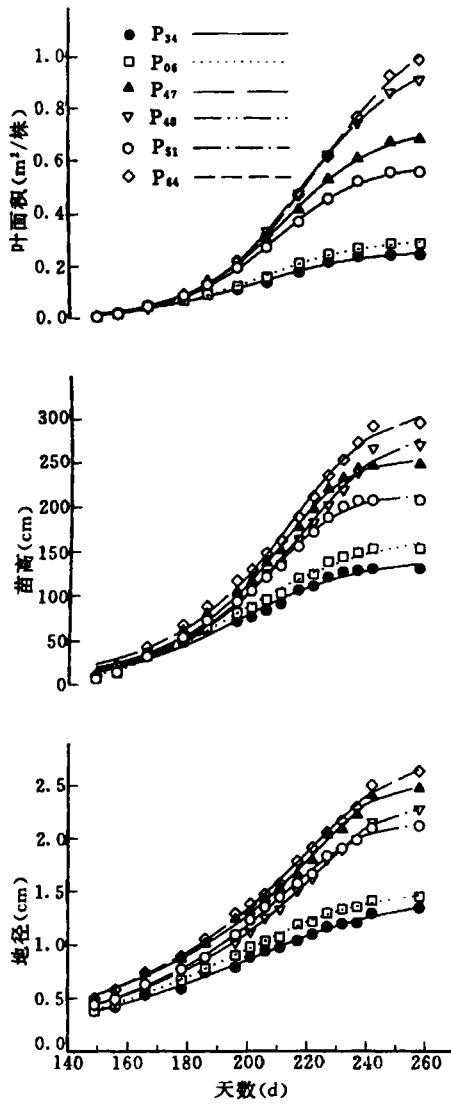


图1 6个杨树无性系叶面积(上)、苗高(中)和地径(下)生长模拟曲线

各无性系的平均单株总生物量与它们的平均单株总叶面积(A)、平均单个叶片的面积(B)、叶面积的平均生长速率(C)、生长季末单株日净光合总量(D)、第154天单位叶面积的日净光合总量(E)和第239天单位叶面积的日净光合总量(F)之间的关系见图3。单株总生物量与平均单株总叶面积(A)、平均单个叶片的面积(B)、叶面积的平均生长速率(C)和生长季末单株日光合总量(D)之间存在着紧密的正线性相关(相关系数 $r > 0.9$),而与不同时间的单位叶面积的净日光合总量之间存在着负线性相关关系($r = -0.83$ 和 -0.61)。无性系之间光合总量的差异较总生物量和总叶面积之间的差异小。

各无性系单株总叶面积增长与苗高的生长均具有紧密的幂函数关系($r > 0.99$),只是当高生长停止以后叶面积仍有一定的增加(见图4)。对于无侧枝的六个杨树无性系苗木来说,可用

比较叶面积、苗高和地径的AGR变化模式,除了P47具有较高的地径最大生长速率以外,P64具有高的生长速度和长的生长期,P47、P48和P51具有相对较高的生长速率但具有较短的生长期,而P06和P34则具有低的生长速率和长的生长期。

各无性系根、茎和叶生物量,根、茎以及叶占全株总生物量的百分数分别见图2中的A和B。向叶、茎和根分配的大小顺序为P48、P51、P34、P47、P06、P64;P64、P48、P47、P51、P06、P34和P34、P06、P51、P47、P64、P48。总生物量的大小顺序为P64、P47、P48、P51、P06、P34。无性系之间叶生物量的差异较总生物量、根和茎生物量的差异小。

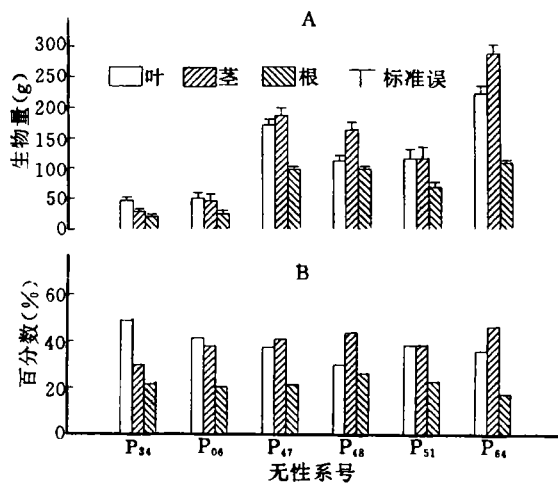


图2 6个杨树无性系叶、茎、根生物量(A)、叶、茎、根占总生物量的百分数(B)

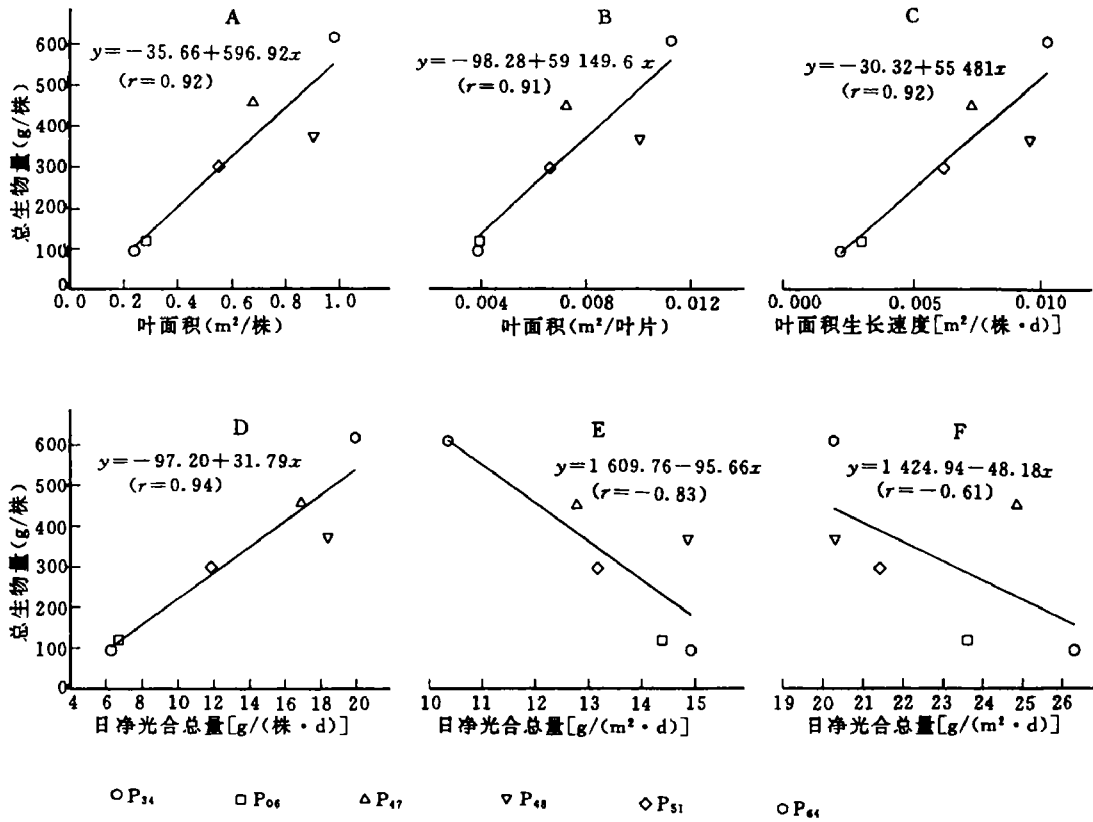


图3 各无性系的平均单株总生物量分别与单株总叶面积(A)、平均单个叶片的面积(B)、叶面积的平均生长速率(C)、生长季末单株日净光合总量(D)、第154天单位叶面积日净光合总量(E)和第239天单位叶面积的日净光合总量(F)之间的关系

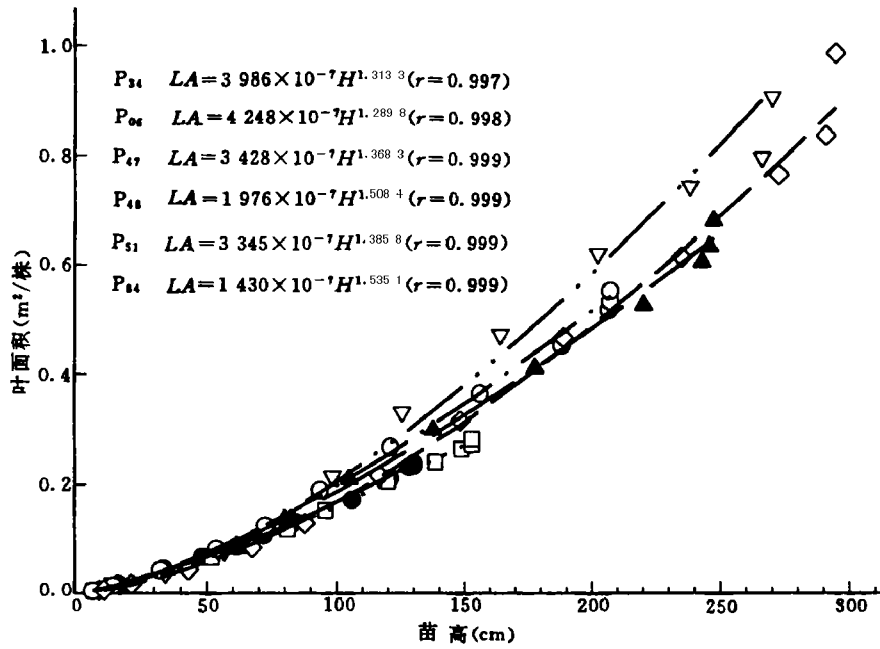


图4 各无性系单株总叶面积与苗高的幂函数(图例同图1)

这些模型预测单株总叶面积。

3 结语与讨论

(1)不同无性系的季节生长模式。叶面积、苗高和地径的季节生长模式随着无性系的不同而异。引进无性系的生长速率较乡土无性系的高;各无性系之间的叶面积生长的差异较苗高和地径的差异大,反映了不同器官生长模式的差异;P34 和 P06 具有最长的生长期,是长期适应环境的结果,在引进的无性系中,P64 具有最长的生长期,说明该无性系对这一地区的生态环境具有很好的适合性,在以年为单位的时间轴上具有较宽的生态位,而 P51 则具有最短的生长期,说明该无性系受某种环境因子的限制或者在遗传特性上对该环境具有较差的适合性,P48 和 P47 则介于 P64 和 P51 之间。

根据叶面积的生长,可以将六个无性系划分为 3 种类型:a. P34 和 P06,叶片小、绝对生长速率低(最大绝对生长速率 AGR_{max} 和平均绝对生长速率 A_m)、低的总叶面积(LA_T),但是具有长的生长期。b. P47 和 P51 具有中等大小的叶片和 AGR_{max} 、 A_m 和 LA_T ,但是具有短的生长期。c. P48 和 P64 具有大的叶片,高的 AGR_{max} 、 A_m 和 LA_T 以及较长的生长期(见图 1 和表 2)。

苗高和地径的生长,六个无性系在生长速率、速生期和生长期等方面具有明显的差异。P64 具有高的生长速率、长的速生期和生长期,P47 和 P48 也具有较高的生长速率,但是具有短的速生期和生长期,P51 则具有较低的生长速率、短的速生期和生长期,P34 和 P06 则具有很低的增长速率。

在生长季节的早期和中期,P47 的高和径生长均较 P48 的高,但是 P47 的高生长在中后期则较 P48 的低,P48 的苗高在生长季末大于 P47。地径的生长,P47 在中后期与 P48 相比没有下降,在生长季末明显大于 P48,P48 和 P47 在高和径生长上各占优势。无性系之间不同器官在生长特性上各有优势,在进行无性系选育时应注意器官季节生长特性的筛选。

(2)生物量生产、叶面积生长和光合作用。最好的无性系 P64 的总生物量是最差的无性系 P34 总生物量的 6 倍多。这六个无性系的研究结果表明:高生物量生产并不直接由于高单位叶面积的光合速率,总生物量生产主要取决于叶面积、高和径的生长速率和生长期的长短。

前人的研究证明杨树的生物量生产力与总叶面积有密切的关系^[4]。在本项研究中,大多数无性系的总生物量与其总叶面积密切相关,P48 具有较高的总叶面积,但具有相对较低的总生物量(图 2-A),叶面积随着树高的生长增长得最快(见图 4)。因此,P48 具有较高的总叶面积(图 1),并且在各无性系中生物量向叶分配的百分数也最高(见图 2-B),在生物量生产与叶面积的关系方面是一个例外,值得进一步探讨。

生物量高的无性系一般具有较大的单个叶片,在一定条件下叶片的大小可以作为选择速生杨树无性系的一个关键因子。总之,在与总生物量的关系方面,单株总叶面积、单个叶片的面积具有较高的可靠性,而单位叶面积的光合速率则呈负相关,不宜直接把单位叶面积的光合速率作为选择速生杨树无性系的指标。

参 考 文 献

- 1 Hinckley T M, Braatne J, Ceulemans R, et al. Growth dynamics and canopy structure. In *Ecophysiology of short rotation forest crops*. London and New York:Elsevier Applied Science, 1992. 1~34.

- 2 Lambers H, Poorter H. Inherent variation in growth rate between higher plants: A search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research*, 1992, 23:188~216.
- 3 Causton D R, Venus J C. *The biometry of plant growth*. Edward Arnold, 1981. 86~171.
- 4 Ridge C R, Hinckley T M, Stettler R F, et al. Leaf growth characteristics of fast-growing poplar hybrids *Populus trichocarpa* × *P. deltoides*. *Tree Physiology*, 1986, 1:209~216.

Comparison of Growth, Biomass and Photosynthesis among Six Poplar Clones in Cold Semi-arid Area of Northeast China

Zhu Chunquan Wang Shiji Wang Fuguo
Zhang Qi Nu Limin Yuan Guowen

Abstract The seasonal growth of leaf area, height and diameter in six poplar clones (one-year old shoot/two-year old root) in 1993 was simulated with Richard function. The absolute growth rate, mean absolute growth rate, duration of growth and the point of inflexion were calculated using the parameters in the fitted functions respectively. There were significant differences among the six clones in growth rate, point of inflexion and duration of growth. A more than sixfold difference was found between the total biomass production of the best introduced clone *Populus* × *euramericana* cl. 'N3106' and that of the worst native clone *Populus simonii* × *P. pyramidalis* cv. 'Chifengensis 34'. There is a linear correlations between the total biomass productions of these six clones with their total leaf area, individual leaf area, mean AGR of leaf area, and daily total net photosynthesis per tree, but a negative correlation with daily total net photosynthesis per unit leaf area. The high biomass production depends on the growth rate of leaf area, height and diameter, and the duration of growth.

Key words poplar, clone, growth, biomass, photosynthesis

Zhu Chunquan, Associate Professor, Wang Shiji (The Research Institute of Forestry, CAF Beijing 100091); Wang Fuguo, Zhang Qi, Nu Limin, Yuan Guowen (The Heishui Forest Farm, Jianping County, Liaoning Province).