北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

长白落叶松水曲柳混栽对长白落叶松生长发育及防御能力的影响

宗晓东 王楷 张春文 叶懿 任英杰 刘曼红 孟昭军 严善春

Effects of *Larix olgensis-Fraxinus mandshurica* mixed planting on the growth, development and defense capacity of *Larix olgensis*

Zong Xiaodong, Wang Kai, Zhang Chunwen, Ye Yi, Ren Yingjie, Liu Manhong, Meng Zhaojun, Yan Shanchun

引用本文:
宗晓东, 王楷, 张春文, 叶懿, 任英杰, 刘曼红, 孟昭军, 严善春. 长白落叶松水曲柳混栽对长白落叶松生长发育及防御能力的影响[J]. 北京林业大学学报, 2026, 48(8):109–118. doi: 10.12171/j.1000–1522.20260043
Zong Xiaodong, Wang Kai, Zhang Chunwen, Ye Yi, Ren Yingjie, Liu Manhong, Meng Zhaojun, Yan Shanchun. Effects of *Larix olgensis–Fraxinus mandshurica* mixed planting on the growth, development and defense capacity of *Larix olgensis*[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(8):109–118. doi: 10.12171/j.1000–1522.20260043

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20260043

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

带状混交对长白落叶松防御蛋白活性的影响

Effects of banding mixed forest on activity of defensive proteins in *Larix olgensis*

北京林业大学学报, 2022, 44(11): 82–89. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210249

造林密度和混交比例对水曲柳生长形质及空间利用能力的影响

Effects of planting density and mixed proportion on growth form quality and spatial utilization ability of *Fraxinus mandshurica*

北京林业大学学报, 2024, 46(3): 60–68. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220172

小兴安岭长白落叶松径向生长的周向异质性及影响因素

Circumferential heterogeneity and influencing factors of radial growth of *Larix olgensis* in Lesser Khingan Mountains of northeastern China

北京林业大学学报, 2023, 45(10): 47–58. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230177

丛枝菌根真菌对银中杨叶片物质代谢及化学防御的影响

Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on metabolism and chemical defense of *Populus alba* × *P. berolinensis* leaves

北京林业大学学报, 2021, 43(5): 86–92. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200172

邻域竞争对长白落叶松生物量及其分配的影响

Effects of neighborhood competition on biomass and its allocation of *Larix olgensis*

北京林业大学学报, 2025, 47(4): 92–102. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230322

长白落叶松家系多性状综合评价

Comprehensive multi–trait evaluation of *Larix olgensis* progeny families

北京林业大学学报, 2025, 47(11): 85–95. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250308

DOI:10.12171/j.1000−1522.20260043

长白落叶松−水曲柳混栽对长白落叶松生长发育及防御能力的影响

宗晓东[1]　王　楷[2]　张春文[1,3]　叶　懿[1]　任英杰[4]
刘曼红[1]　孟昭军[1]　严善春[1]
（1. 东北林业大学，黑龙江 哈尔滨 150040；2. 内蒙古自治区林业和草原监测规划院，内蒙古 呼和浩特 010020；3. 黑龙江林业职业技术学院，黑龙江 牡丹江 157011；4. 重庆市林业投资开发有限责任公司，重庆 401147）

摘要:【目的】探究长白落叶松−水曲柳混栽对长白落叶松生长发育及防御能力的影响，揭示混栽环境下长白落叶松生长特征与防御策略的动态变化规律，以期为东北地区长白落叶松人工林的混交配置、可持续经营及生态防护林建设提供科学理论依据与实践参考。**【方法】**本试验以盆栽幼树模拟混栽样地，设置长白落叶松−水曲柳 1∶1 混栽（HZ1）、3∶3 混栽（HZ3）及长白落叶松对照处理，测定长白落叶松的生长发育指标（苗高、地径、各器官干质量及生物量分配格局）、叶片营养物质含量（氨基酸、可溶性糖、蛋白质）、物理防御指标（比叶重、叶片厚度、叶片密度）以及化学防御指标（抗氧化酶活性、次生物质含量），系统探究不同混栽处理对长白落叶松生长发育与防御特征的影响差异。**【结果】**（1）与对照组相比，混栽后长白落叶松的树高及各器官干质量显著升高（$P < 0.05$），但地径显著降低（$P < 0.05$）；生物量向叶片和根系倾斜分配，体现了混生环境下植株优先争夺光照与养分的适应性策略；同时针叶比叶重和叶片厚度显著提高（$P < 0.05$），物理防御屏障得到强化。（2）混栽后长白落叶松针叶内氨基酸、可溶性糖及蛋白质含量整体高于对照组，表明混栽提升了植株的生理代谢活性与营养储备水平。（3）长白落叶松针叶内抗虫性次生物质（单宁、木质素）含量高于对照组，其中单宁含量在多数时间点显著高于对照组（$P < 0.05$）；而与抗逆、抗氧化相关的总酚含量显著低于对照组（$P < 0.05$），抗虫化学防御能力增强；抗氧化酶（CAT、POD、SOD）的活性整体低于对照组，反映混交林环境胁迫压力更小，植株实现了资源的优化配置。**【结论】**长白落叶松−水曲柳混栽可协同提升长白落叶松的生长能力与防御能力，植株通过调整生物量分配与防御物质合成策略，实现了生长与防御的优化平衡。研究结果证实了针阔混交模式在提升人工林生产力与抗逆性方面的双重优势，可为东北林区长白落叶松人工林的结构优化与可持续经营提供了理论依据与实践指导。

关键词：长白落叶松；水曲柳；混栽；生长发育；物理防御；化学防御
中图分类号：S791.22；S792.41　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**1000−1522(2026)08−0109−10
引文格式：宗晓东，王楷，张春文，等. 长白落叶松−水曲柳混栽对长白落叶松生长发育及防御能力的影响［J］. 北京林业大学学报，2026，48(8)：109−118. Zong Xiaodong, Wang Kai, Zhang Chunwen, et al. Effects of *Larix olgensis-Fraxinus mandshurica* mixed planting on the growth, development and defense capacity of *Larix olgensis*［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(8): 109−118.

Effects of *Larix olgensis-Fraxinus mandshurica* mixed planting on the growth, development and defense capacity of *Larix olgensis*

Zong Xiaodong[1]　Wang Kai[2]　Zhang Chunwen[1,3]　Ye Yi[1]　Ren Yingjie[4]
Liu Manhong[1]　Meng Zhaojun[1]　Yan Shanchun[1]
(1. Northeast Forestry University, Harbin 150040, Heilongjiang, China;
2. Monitoring & Planning Institute of Inner Mongolia Forestry and Grassland Administration, Hohhot 010020, Inner Mongolia, China;

收稿日期：2026−01−23　**修回日期：**2026−05−12
基金项目：2024 黑龙江省自然科学基金联合基金培育项目（PL2024D001）。
第一作者：宗晓东。主要研究方向：昆虫化学生态学。Email：zongxd2022@163.com　地址：150040 黑龙江省哈尔滨市香坊区和兴路 26 号东北林业大学林学院。
责任作者：孟昭军，副教授。主要研究方向：森林昆虫，昆虫化学生态学。Email：mengzj2018@nefu.edu.cn　地址：同上。严善春，教授。主要研究方向：昆虫化学生态学。Email：yanshanchun@163.com　地址：同上。
本刊网址：https://j.bjfu.edu.cn；https://journal.bjfu.edu.cn

3. Heilongjiang Forestry Vocational and Technical College, Mudanjiang 157011, Heilongjiang, China;
4. Chongqing Forestry Investment and Development Company, Chongqing 401147, China)

Abstract: [**Objective**] To investigate the effects of mixed planting of *Larix olgensis* and *Fraxinus mandshurica* on the growth, development and defense capacity of the former, and to reveal the dynamic patterns of growth characteristics and defense strategies of *L. olgensis* under the mixed planting conditions, with the aim of providing scientific theoretical basis and practical references for mixed planting configuration, sustainable management and ecological shelterbelt construction of *L. olgensis* plantations in Northeast China. [**Method**] Potted saplings were used to simulate mixed planting plots. Three treatments were set: 1∶1 mixed planting (HZ1) and 3∶3 mixed planting (HZ3) of *L. olgensis* and *F. mandshurica*, and monoculture control. Growth and development indices (including seedling height, ground diameter, dry weight of various organs and biomass allocation pattern), nutrient contents in leaves (amino acids, soluble sugars, proteins), physical defense indices (leaf mass per area, leaf thickness, leaf density), and chemical defense indices (antioxidant enzyme activity, secondary metabolite content) of *L. olgensis* were determined. The differences in growth, development, and defense-related characteristics of *L. olgensis* under different mixed planting patterns were systematically investigated. [**Result**] (1) Compared with the control group, *L. olgensis* in mixed planting showed significantly greater tree height and dry mass of all organs ($P < 0.05$), but a significantly smaller ground diameter ($P < 0.05$). Biomass allocation was biased toward leaves and roots, reflecting the adaptive strategy of plants to prioritize competition for light and nutrients in mixed environments. Meanwhile, leaf mass per area and leaf thickness of needles were significantly higher in the mixed planting treatment ($P < 0.05$), indicating the enhancement of physical defense barriers. (2) The contents of amino acids, soluble sugars, and proteins in the needles of *L. olgensis* under mixed planting were generally higher than those in the control group, indicating that mixed planting enhanced the physiological metabolic activity and nutrient reserve levels of the plants. (3) The contents of insect-resistance secondary metabolites (tannins and lignin) in the needles of *L. olgensis* were higher than those in the control group, with tannin content being significantly higher at most time points ($P < 0.05$). In contrast, the total phenol content associated with stress resistance and antioxidant activity was significantly lower ($P < 0.05$), indicating enhanced chemical defense capability against insects. The activities of antioxidant enzymes (CAT, POD, and SOD) were generally lower than those in the control group, reflecting smaller environmental stress pressure in mixed forests and optimized resource allocation by the plants. [**Conclusion**] Mixed planting of *L. olgensis* and *F. mandshurica* can synergistically enhance the growth capacity and defense capacity of *L. olgensis*. The plants achieved an optimized balance between growth and defense by adjusting biomass allocation and defense substance synthesis strategies. The research results verified the dual advantages of coniferous-broadleaved mixed planting patterns in enhancing plantation productivity and stress resistance from the perspective of physiological and ecological mechanisms, providing theoretical basis and practical guidance for structural optimization and sustainable management of *L. olgensis* plantations in Northeast forest regions.

Key words: *Larix olgensis*; *Fraxinus mandshurica*; mixed planting; growth and development; physical defense; chemical defense

人工林是我国森林资源体系的核心组成部分，在保障木材供给、维护区域生态安全中发挥着不可替代的作用。但随着我国林业生产的发展，人工纯林因树种单一、结构简单和生物多样性低，在进入中龄阶段后易暴发大面积病虫害，造成严重损失。将生产力较低的纯林改造为近自然的混交林，是推动人工林可持续经营的重要途径之一[1]。长白落叶松（*Larix olgensis*）−水曲柳（*Fraxinus mandshurica*）混交林作为一种成功的混交方式，在东北地区被广泛推广营造，与纯林相比，该混交模式在生态效益、经济效益等方面均具有显著优势，尤其对林木的根系发育、生长量及材积量等生长发育指标有明显促进作用[2−3]。国内外大量混交林研究均证实了合理树种搭配的生长促进效应：甜栗栎（*Quercus castaneifolia*）

与波斯榉（*Zelkova carpinifolia*）可改善目标树种的生长状况；与纯林相比，各混交比例的西南桦（*Betula alnoides*）和红锥（*Castanopsis hystrix*）对西南桦的树高、胸径等均有显著促进作用[4−5]。对于混交模式下林木生长状态的评价，可从生理与形态两大维度开展：氨基酸、糖类及蛋白质等营养物质是衡量植物新陈代谢和生理状态的重要指标，能较好地反映植物体内的营养积累状况[6−8]；而植物的苗高、地径及各部分干物质质量是植物生长发育最常用的形态学与生物量指标，既能直观体现苗木生长状态，又能从“生长量”和“物质积累”两个维度综合反映植物的发育状况[9]。

混交模式在促进林木生长的同时，也会通过改变林分微环境与种间关系，调控目标树种的抗逆能力，而这一效应的核心是植物防御策略的适应性调整。植物防御，也称植物抗性，指植物抵御外界各种不良生存条件的能力，包括对不同病虫害、各种不良环境因子及各种物理、化学刺激的抵抗能力等，是植物进化过程中一种可遗传的性状[10−11]。根据植物对植食昆虫及外界环境胁迫的防御及抵抗方式，可分为物理防御（physical defense）和化学防御（chemical defense）[12]。植物的物理防御能力与叶片的结构特征有着十分密切的联系[13]。比叶重（LMA）是反映植物叶片形态特征的重要生理指标，也是评价植物物理防御能力的常用指标之一，其主要受叶片密度和厚度协同作用的影响[14−15]。植物的化学防御主要是通过植物挥发物、次生代谢物及防御蛋白 3 种途径实现的[16]。植物次生代谢物的合成是其体内化学防御的重要策略之一，如与抗虫性密切相关的单宁、木质素等，与植物抗逆、抗氧化相关的植物多酚等[17−18]。植物通过合成这些次生代谢物可以有效提高自身适应力、抗虫性、抗病性、竞争能力等[19]。植物体内的防御酶是植物抵抗外界胁迫的又一重要防线。以过氧化氢酶（CAT）、过氧化物酶（POD）、超氧化物歧化酶（SOD）等为代表的抗氧化酶系，能有效清除植物体内因环境胁迫带来的过量活性氧，免于受到氧化胁迫伤害，从而显著提高植物对于不利环境的适应能力[20−21]。

目前关于长白落叶松防御特性的研究，多集中于纯林环境下的胁迫响应，而混栽环境如何调控长白落叶松物理与化学防御策略的变化，尚未得到系统解析。作为混交林的主要目标树种，长白落叶松在混交环境下生理状态如何变化，采取何种生长−防御策略以适应复杂环境，有待研究。基于此，本文选取长白落叶松和水曲柳幼树为研究对象，拟通过对比分析对照组长白落叶松纯林、处理组长白落叶松−水曲柳 1∶1 株间混栽与长白落叶松−水曲柳 3∶3 带状混栽 3 个不同处理下长白落叶松的营养物质含量、叶片物理防御能力、次生物质含量及防御酶活性的变化，系统探究长白落叶松与水曲柳混栽对长白落叶松生长发育及防御功能的影响，以期明确混栽环境下长白落叶松的生长−防御对策，并为东北地区长白落叶松人工林的混交配置、结构优化以及可持续经营提供重要依据。

1　材料与方法

1.1　供试树种及试验设置

试验地位于黑龙江省尚志市东北林业大学帽儿山试验林场（45°14′～45°29′ N，127°29′～127°44′ E，），平均海拔 300 m。试验选用 3 年生长白落叶松苗木，选择标准为苗高约 45 cm，地径 > 0.5 cm，冠幅 20 cm 以上；水曲柳选用 2 年生苗木，选择标准为苗高约 60 cm，地径 > 0.6 cm，冠幅 25 cm 以上。该龄级苗木生长健壮、适应性强，具有较高的造林成活率。试验用幼苗于 2020 年 5 月统一种植在装有营养土的营养钵（底径 12.0 cm × 外口径 17.5 cm × 14.5 cm），之后不额外施肥，夏季 1 d 浇水 1 次，春秋季 3 d 浇水 1 次，株行距为 50 cm × 50 cm，混栽生长 1 年后备用。试验设置长白落叶松对照组（CK 组）、长白落叶松−水曲柳 1∶1 株间混栽组（HZ1 组）、长白落叶松−水曲柳 3∶3 带状混栽组（HZ3 组）3 个处理，每个处理设置 18 行 × 15 株。不同混栽处理下树木分布情况如图 1 所示。

1.2　植物材料的采集与保存

混栽 1 年后，于 2021−07−25、2021−08−10、2021−08−25 及 2021−09−10 日 4 个时间点分别采集长白落叶松针叶样本。每次采集时，分别选取长势一致的 3 株长白落叶松针叶为 1 次重复，每种混栽处理 3 次重复，每个重复采摘 30 g 针叶。将针叶置于冰箱−40 ℃ 冷冻保存，用于测定后续的针叶内营养物质、次生物质含量、抗氧化酶活性。

混栽 2 年后，于 2022 年 9 月末按上述方法再次采集长白落叶松针叶，用于测定叶片的物理防御指标。生长季结束后在每种混栽处理下的苗区中随机选取 5 株长白落叶松植株，用于测定其生长发育指标。

1.3　长白落叶松生长发育指标及营养物质含量的测定

为明确混栽对长白落叶松生长状态与营养积累的影响，本研究从形态生长和生理代谢 2 个维度开展测定。在形态指标方面，随机选取每种混栽处理的 5 株长白落叶松，测定每株的苗高及地径。用枝

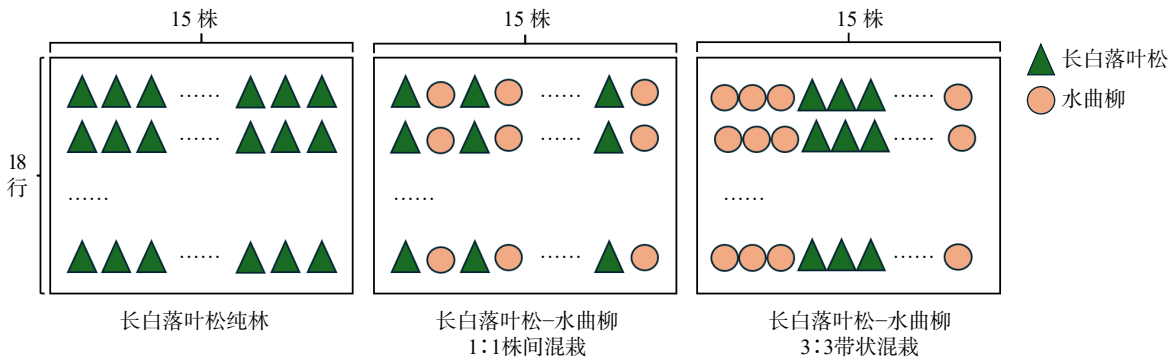


图 1 不同混栽处理下树木分布情况

Fig. 1 Trees distribution under different mixed planting treatments

剪将苗木的根、茎、枝、叶 4 个部分分别剪下收集，在 80 ℃ 烘箱中烘干至质量恒定后，分别测定苗木各部分的干质量及总干质量，计算叶质量比、根质量比和茎质量比，分析生物量分配格局，解析混生环境下植株的资源分配策略；在生理指标方面，采用苏州格锐思生物科技有限公司试剂盒测定针叶内氨基酸、可溶性糖及蛋白质含量，评价植株的整体代谢活性与营养储备水平。

1.4 长白落叶松叶片物理防御指标的测定

林木的生长发育与营养积累是其防御能力构建的物质基础，在明确混栽对长白落叶松生长发育与营养积累影响的基础上，进一步解析其物理防御能力的变化规律。叶片结构性状是植物抵御生物与非生物胁迫的第一道物理屏障，其机械强度直接决定了植株对植食性昆虫啃食及强风、干旱等逆境的抵抗能力。为明确混栽模式对长白落叶松物理防御能力的调控效应，本研究采集针叶后，选取 20 片针叶扫描计算平均叶面积，10 片针叶通过游标卡尺测定平均厚度；80 ℃ 烘干 48 h 至质量恒定后称取干质量，据此计算比叶重（叶片干质量与叶片面积的比值，LMA）与叶片密度（叶片干质量和叶片面积与叶片厚度乘积的比值）。

1.5 长白落叶松叶片抗氧化酶活性和次生物质含量测定

次生代谢物质与抗氧化酶系统共同构成了植物应对外界胁迫的核心化学防御体系。为明确混栽对长白落叶松化学防御策略的调控规律，本研究针对抗虫与抗逆次生代谢物两类关键防御指标开展系统测定。具体包括与植食性昆虫防御密切相关的单宁、木质素含量，以及与非生物胁迫抗性相关的总酚含量，分析混栽对植株不同类型化学防御物质积累的定向调控作用。

1.6 数据分析

为系统解析长白落叶松–水曲柳混栽模式对长白落叶松生长发育、营养积累及物理与化学防御能力的调控效应，明确不同混栽处理间各核心指标的差异显著性，使用 IBM SPSS Statistics 26 软件，分别针对长白落叶松的生长发育指标（苗高、地径、各器官干物质质量）、叶片营养物质含量（氨基酸、可溶性糖、蛋白质）、物理防御性状（比叶重、叶片厚度、叶片密度）、防御相关次生代谢物含量（单宁、木质素、总酚）及抗氧化防御酶活性（CAT、POD、SOD）开展单因素方差分析（one-way ANOVA），并采用 Duncan 多重比较法完成组间差异显著性检验。采用 WPS Office 内的表格功能进行数据整理汇总，所有测定指标的数据均以平均值 ± 标准误表示，采用 Origin 2024 软件制作相关图表。

2 结果与分析

2.1 混栽对长白落叶松生长发育指标及营养物质含量的影响

混栽组（HZ1 与 HZ3）长白落叶松的树高、叶干质量、茎干质量、枝干质量、根干质量生长指标都显著大于 CK 组（$P < 0.05$），表明混栽处理显著促进长白落叶松地上与地下生物量积累，以适应混交环境的竞争（表 1）。混栽组（HZ1 与 HZ3）的叶质量比和根质量比均大于 CK 组，说明混栽促使长白落叶松将更多生物量分配至叶片与根系，有利于提升光合能力与养分吸收能力；但其茎质量比与枝质量比都小于 CK 组，推测这是混交初期植株为应对种间光照竞争而采取的适应性异速生长策略（表 1）。

图 2A 显示：HZ1 组长白落叶松针叶内氨基酸含量在整个时间段都高于 CK 组；HZ3 组长白落叶松针叶内氨基酸含量在整个时间段也都高于 CK 组，且在除 2021−07−25 之外的其他 3 个时间点都显著高于 CK 组（$P < 0.05$），这表明 3∶3 带状混栽模式（HZ3）对长白落叶松针叶氨基酸积累的促进作用更为显著，能更有效地提升植株的氮素营养水平。不同混栽处理的长白落叶松针叶内氨基酸含量，在 2021−07−25 至 2021−09−10 内总体呈现先升高后降

表 1　不同处理长白落叶松生长发育指标的差异

Tab. 1　Differences in growth and development indicators of *L. olgensis* under different treatments

生长指标	CK	HZ1	HZ3
树高/cm	114.52 ± 5.52b	148.41 ± 8.69a	142.22 ± 6.28a
地径/cm	1.79 ± 0.03a	1.59 ± 0.16b	1.59 ± 0.13b
叶干质量/g	15.75 ± 0.63b	21.45 ± 1.15a	20.73 ± 0.74a
叶质量比	0.12	0.14	0.13
茎干质量/g	39.26 ± 0.73b	45.48 ± 1.86a	46.08 ± 2.25a
茎质量比	0.30	0.29	0.29
枝干质量/g	36.57 ± 2.30b	42.27 ± 3.75a	40.69 ± 2.07a
枝质量比	0.28	0.27	0.25
根干质量/g	37.31 ± 3.50b	49.17 ± 2.23a	51.82 ± 1.03a
根质量比	0.29	0.31	0.33
总干质量/g	130.89 ± 5.25b	159.37 ± 4.68a	159.31 ± 6.72a

注：不同小写字母表示同一指标不同处理之间差异显著（$P < 0.05$）。CK表示纯长白落叶松组，HZ1表示长白落叶松−水曲柳1∶1混栽组，HZ3表示长白落叶松−水曲柳3∶3混栽组。下同。

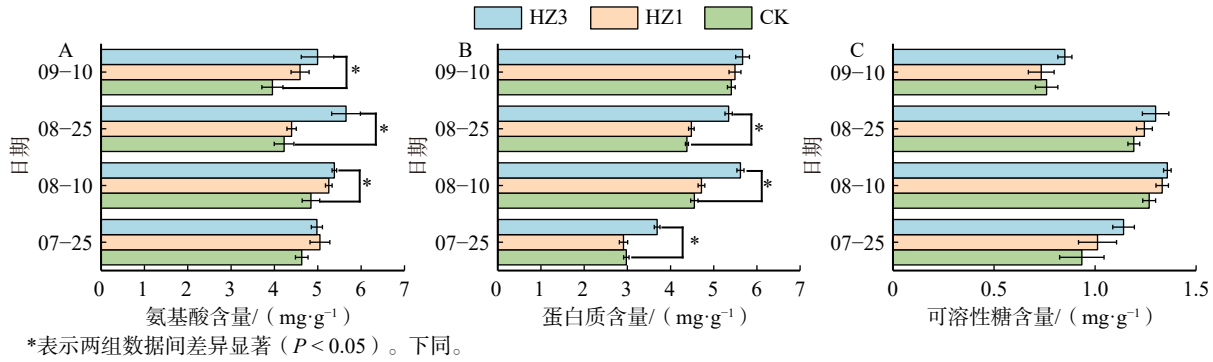


图 2　不同混栽处理长白落叶松针叶内 3 种营养物质含量的比较

Fig. 2　Comparison of three nutrient contents in *L. olgensis* needles under different mixed planting treatments

低的变化趋势，CK 组与 HZ1 组在 2021−08−10 达到最大值，HZ3 组在 2021−08−25 达到最大值。这一动态变化与长白落叶松的生长节律高度吻合，8 月中下旬为植株生长旺盛期，对氨基酸的需求和合成量均达到峰值。

图 2B 显示：HZ1 组长白落叶松针叶内蛋白质含量在除 2021−07−25 外的其他 3 个时间点均高于 CK 组；HZ3 组长白落叶松针叶内蛋白质含量在整个时间段也都高于 CK 组，且在除 2021−09−10 之外的其他 3 个时间点显著高于 CK 组（$P < 0.05$），这进一步证实了 3∶3 混栽模式（HZ3）在提升植株蛋白质合成能力方面的优势。蛋白质作为生命活动的主要承担者，其含量升高反映了植株整体生理代谢活性的增强。不同混栽处理的长白落叶松针叶内蛋白质含量，在 2021−07−25 至 2021−09−10 内总体呈现逐渐升高的变化趋势，并在 2021−09−10 达到最大值，这表明在生长季后期，植株仍保持着较高的蛋白质合成速率，为越冬和次年生长积累了充足的营养储备。

图 2C 显示：混栽组（HZ1 与 HZ3）长白落叶松针叶内可溶性糖含量在大多时间点均高于 CK 组，但是不显著，说明混栽对长白落叶松针叶可溶性糖积累的促进作用相对较弱，植株碳代谢的变化幅度小于氮代谢。不同混栽处理的长白落叶松针叶内可溶性糖含量，在 2021−07−25 至 2021−09−10 内总体呈现先升高再降低的变化趋势，并在 2021−08−10 达到最大值，这与植株光合速率的季节变化一致，8 月光照充足、温度适宜，光合产物积累量最高。

2.2　混栽对长白落叶松物理防御指标的影响

图 3 显示，混栽组（HZ1 与 HZ3）长白落叶松针叶的叶片厚度（LT）、比叶重（LMA）都显著大于 CK 组（$P < 0.05$），表明混栽增强了长白落叶松针叶的物理结构强度，形成了更坚固的物理防御屏障，可有效

抵御虫害啃食与机械损伤，提升抗逆性。混栽组（HZ1 与 HZ3）长白落叶松针叶的叶片密度（LD）虽然高于 CK 组（图 3C），但是差异不显著。

2.3 混栽对长白落叶松叶片次生物质含量的影响

混栽组（HZ1 与 HZ3）长白落叶松针叶内单宁的含量均高于 CK 组，且在除 2021−08−25 之外的其他 3 个时间点大多均达到显著水平（图 4A）。单宁作为一类重要的抗虫次生代谢物质，其含量的显著升高表明混栽模式能够有效增强长白落叶松对植食性害虫的化学防御能力。混栽组（HZ1 与 HZ3）长白落叶松针叶内木质素的含量均高于 CK 组，但是均不显著（图 4B）。混栽组（HZ1 与 HZ3）长白落叶松针叶内总酚的含量均显著低于 CK 组（图 4C）。这一结果表明，混栽环境下长白落叶松对总酚类次生代谢物的合成投入大大减少。

2.4 混栽对长白落叶松针叶抗氧化酶活性的影响

混栽组（HZ1 与 HZ3）长白落叶松针叶内 CAT 的活性均低于 CK 组，尤其在 2021−09−10，HZ1 组与 HZ3 组 CAT 的活性都要显著低于 CK 组（$P < 0.05$）（图 5A）。这表明混栽环境下长白落叶松受到的氧化胁迫压力显著小于纯林，且这种环境改善效应随生长季推进逐渐增强，至生长季末期差异达到

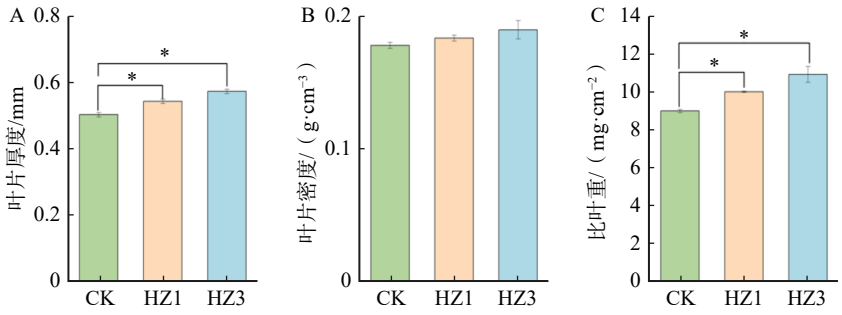


图 3 不同混栽处理下长白落叶松叶片厚度、密度及比叶重的比较

Fig. 3 Comparison of needle thickness, needle density, and specific leaf weight of *L. olgensis* under different mixed planting treatments

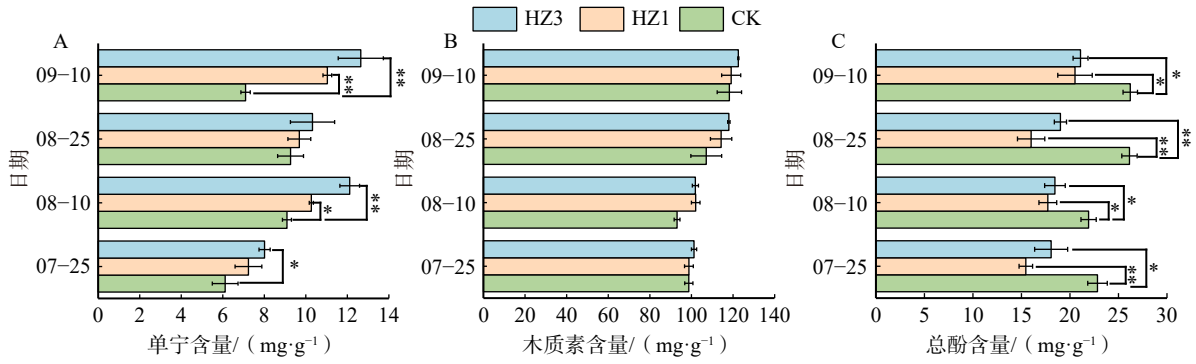


图 4 不同混栽处理长白落叶松针叶内 3 种次生物质含量的比较

Fig. 4 Comparison of three secondary metabolite contents in the needles of *L. olgensis* under three mixed-species planting treatments

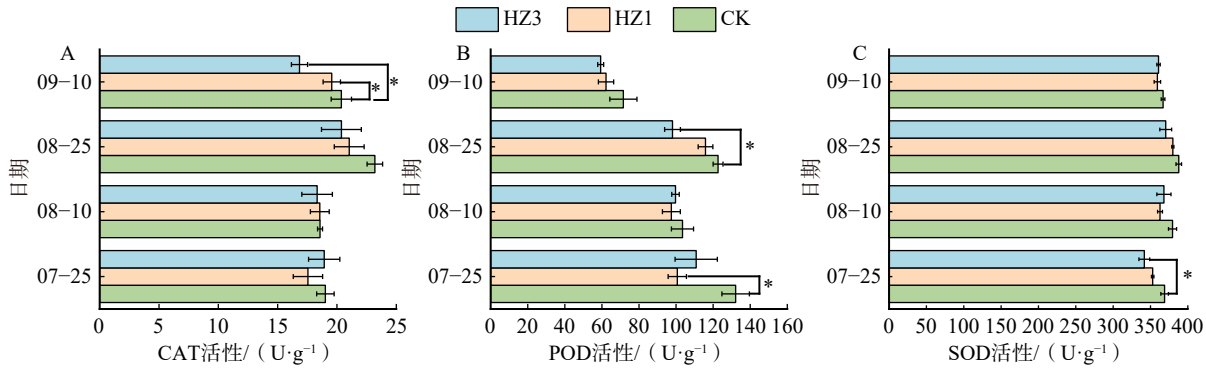


图 5 不同混栽处理长白落叶松针叶内 3 种抗氧化酶活性的比较

Fig. 5 Comparison of activities of three antioxidant enzymes in *L. olgensis* needles under different mixed culture treatments

显著水平。

混栽组（HZ1 与 HZ3）长白落叶松针叶内 POD 活性也均低于 CK 组，达到显著性水平的时间点 HZ1 与 HZ3 分别对应 2021−07−25 与 2021−08−25（图 5B），不同时间点的显著性差异反映了两种混栽模式环境改善效应的时间进程不同，HZ1 组的效应出现更早，而 HZ3 组的效应在生长季中期更为突出。混栽组（HZ1 与 HZ3）长白落叶松针叶内 POD 活性，在 2021−07−25 至 2021−09−10 内总体呈现逐步降低的趋势，在 2021−08−25 有回升的现象，在 2021−09−10 达到最小值，这一动态变化与植株生长节律相匹配，生长季后期植株代谢活动减弱，活性氧产生量减少，相应的抗氧化酶活性也随之降低。混栽组（HZ1 与 HZ3）长白落叶松针叶内 SOD 的活性整体低于 CK 组，但仅在 2021−07−25 HZ3 组与 CK 组差异性达到显著水平（$P < 0.05$，图 5C）。

综上，CAT、POD、SOD 这 3 种抗氧化酶的活性整体均低于纯林对照，三者变化趋势高度一致，共同证实了混交林微环境更适宜长白落叶松生长，植株无需消耗大量资源维持高抗氧化防御水平，从而实现了资源向生长和抗虫防御的优化配置。

3　讨　　论

人工纯林结构单一、生物多样性低，易导致生产力下降和病虫害频发，已成为制约我国林业可持续发展的问题之一，将纯林改造为近自然混交林是提升人工林生态系统稳定性和多功能性的关键途径[1]。长白落叶松–水曲柳混交林作为东北地区典型的成功混交模式，已被证实具有显著的生长优势和生态效益。然而，现有研究多聚焦于混交林的生长效应和土壤改良作用，对目标树种防御策略的系统解析仍较为缺乏，混栽环境下长白落叶松如何协调生长与防御的资源分配尚不明确。基于此，本研究从生长发育、物理防御和化学防御 3 个维度，系统探究了不同混栽模式对长白落叶松的调控效应，旨在揭示混交林种间互作的生理机制，为东北人工林的科学经营提供理论支撑。

3.1　混栽对长白落叶松生长发育指标及营养物质含量的影响

前期研究[22−23]表明，长白落叶松–水曲柳混交对林木生长发育有显著的影响作用，混交林中长白落叶松直径、树高、材积（单）生长量和单位面积蓄积量等林木指标均明显高于对应纯林树种。本试验结果与其相似，混栽处理下长白落叶松的干物质积累量更高，生长发育状况更好。这种生长优势可能源于混栽改善了微气候，优化了光、热、水及土壤养分的利用效率[24]。值得注意的是，本研究中混交组长白落叶松虽然树高显著增加，但地径却显著小于纯林。这并非是生长不良的表现，而是一种适应性的异速生长策略。在混交初期，种间对光照资源的竞争加剧，植物倾向于将有限的碳同化产物优先分配给树高生长，以尽快突破冠层获取光能，而暂时牺牲了径向生长。Poorter 等[25]指出，这种“细高”形态是植物在遮荫或竞争环境下争夺光照空间的典型生存策略。随着林分郁闭度的稳定和冠层位置的确立，这种资源分配模式通常会向径向生长回调。

植物的营养物质种类繁多，其不仅能为植物提供代谢所需能量，对植物的生长发育及抵抗环境内的胁迫也都有着重要的意义[26]。本研究中 HZ1 组与 HZ3 组长白落叶松叶片氨基酸、蛋白质及可溶性糖含量均高于 CK 组，且 HZ3 组长白落叶松叶片的氨基酸和蛋白质的含量显著升高，说明混栽环境下的长白落叶松针叶内营养物质积累量高，生理代谢较活跃，对环境营养的吸收转换能力强，具有较好的生长状态。充足的碳氮储备不仅直接驱动了株高和生物量的快速增加，也为植物合成次生防御物质提供了丰富的前体物质，从生理基础上提升了植株的整体活力[27]。同时，这些营养物质的大量积累也从另一方面提高了长白落叶松对于外界胁迫的整体抗性。

3.2　混栽对长白落叶松物理防御指标的影响

叶片形态性状是植物长期进化形成的抵御生物与非生物胁迫的第一道防线。Sancho-Knapik 等[28]研究发现，高比叶重的栎属（*Quercus*）植物能够发育出非常坚韧的叶片，从而更好地抵抗食草动物的啃食和机械损伤，是植物物理防御的一种重要方式。同时，坚韧的叶片也能使其更好地承受机械损伤，如强风、暴雨等自然因素造成的损害[29]。Peeters[30]试验发现植食性昆虫的密度与植株的比叶重、叶片厚度、角质层厚度等呈显著负相关。本研究发现，混栽组（HZ1 与 HZ3）长白落叶松针叶的叶片厚度、比叶重及叶片密度也都大于长白落叶松纯林，且叶片厚度和比叶重都得到显著提高，表明混栽环境下的长白落叶松物理防御能力得到大幅增强。这一结果进一步证实了混交林能通过调控目标树种的叶片结构性状，构建更坚固的物理防御屏障，从而降低植食性昆虫的危害风险。

3.3　混栽对长白落叶松抗氧化酶活性和次生物质含量的影响

植物体内一些特殊的次生物质与其抗虫性间存在很强的关联性[31−32]。本试验中选取的单宁和木质素正是具有此类功能的次生物质。姜虹等[33]对于长

白落叶松−水曲柳混交林的研究表明，长白落叶松与水曲柳混交后长白落叶松单宁、黄酮及木质素的含量增加，提高了长白落叶松体内的化学防御能力，本试验结果与其一致。研究结果显示，混栽组（HZ1 与 HZ3）的单宁和木质素含量在 7—9 月均高于 CK 组，这表明混交增强了长白落叶松对虫害的化学防御能力，提高了抗虫性。

在不利环境因素的胁迫下，植物会提高自身抗氧化防御酶的活性，进行自我调节以抵抗其负面影响[21]。本研究结果显示，混栽组（HZ1 与 HZ3）长白落叶松的叶片总酚含量及 3 种抗氧化酶活性均低于 CK 组，似乎表明纯林长白落叶松展现出更强的抗氧化及抗逆境胁迫能力。但实际上，这一结果的产生主要源于混交林的生态优势。众所周知，混交林对林内小气候、土壤、水分等生态条件有着显著的改善作用。对于长白落叶松−水曲柳这一较为成功的混交体系而言，混交后的生态系统无疑更稳定，也更适宜林木生长。因此，生长在纯林生态系统中的长白落叶松，面临的环境胁迫压力远大于混栽组（HZ1 与 HZ3）中的长白落叶松，为了对抗这些环境胁迫，纯林长白落叶松会将自身更多的能量集中于此，体内相关化学防御物质的含量及活性自然就会升高。

本研究通过系统解析长白落叶松−水曲柳混栽模式对长白落叶松生长发育与防御能力的调控机制，理论上丰富了针阔混交林种间互作的生理机制研究，实践上为东北区长白落叶松人工林的混交配置与可持续科学经营提供了理论依据。但本研究仅针对混交初期幼树，未来需开展长期定位观测，以揭示不同林龄阶段长白落叶松生长−防御策略的动态变化规律。

4 结　　论

本研究针对人工纯林面临的生产力下降与抗逆性薄弱的问题，通过盆栽模拟试验，系统探究了长白落叶松−水曲柳混栽对长白落叶松生长发育、营养状况及防御功能的影响，研究得到以下结论。

（1）混栽处理对长白落叶松的生长发育和养分积累表现出明显的促进作用。相较于纯林对照，两种混栽模式均显著提升了长白落叶松的高生长能力与全株生物量积累，同时优化了植株的生物量分配格局，提升了光合器官与根系的资源占比，更利于植株在混生环境中高效获取光照、养分等核心资源，形成了适配种间共存的优势生长策略。

（2）混栽能有效强化长白落叶松的物理防御能力。相较于纯林对照，两种混栽模式均显著提升了长白落叶松针叶厚度与比叶重，构建了更坚韧的物理防御屏障，既能增强对植食性昆虫啃食的抵抗能力，也能更好地应对强风、干旱等非生物胁迫带来的机械损伤与生理压力。

（3）混栽驱动长白落叶松的化学防御策略发生了定向优化。混栽后长白落叶松针叶内单宁与木质素含量整体高于对照，强化了针对植食性昆虫的靶向抗性；同时降低了总酚含量及 CAT、POD、SOD 等抗氧化酶活性，表明混交林营造的优良微环境有效缓解了植株的非生物胁迫压力，使其无需维持高能耗的广谱防御体系。这种“降本增效”的生理调节机制，实现了代谢资源从冗余防御转向生长发育与特异性抗虫防御的优化配置，体现了植株在混栽环境下的适应性生存策略。

参 考 文 献

[1] 陈幸良, 巨茜, 林昆仑. 中国人工林发展现状、问题与对策 [J]. 世界林业研究, 2014, 27(6): 54−59.
Chen X L, Ju X, Lin K L. Development status, issues and countermeasures of China’s plantations [J]. World Forestry Research, 2014, 27(6): 54−59.

[2] 宋林, 范春楠, 卜文圣. 落叶松与水曲柳混交林特征研究综述 [J]. 吉林林业科技, 2010, 39(5): 19−22.
Song L, Fan C N, Bu W S. Review on characteristics of the mixed forest of *Larix* spp. and *Fraxinus mandshurica* [J]. Journal of Jilin Forestry Science and Technology, 2010, 39(5): 19−22.

[3] 冯健, 王骞春, 陆爱君, 等. 辽东山区落叶松−水曲柳混交林植物多样性和土壤特性研究 [J]. 西北农林科技大学学报 (自然科学版), 2021, 49(6): 27−37.
Feng J, Wang Q C, Lu A J, et al. Plant diversity and soil characteristics of larch-manchurian ash mixed stand in eastern Liaoning [J]. Journal of Northwest A& F University (Natural Science Edition), 2021, 49(6): 27−37.

[4] Rouhi-Moghaddam E, Hosseini S M, Ebrahimi E, et al. Comparison of growth, nutrition and soil properties of pure stands of *Quercus castaneifolia* and mixed with *Zelkova carpinifolia* in the Hyrcanian forests of Iran [J]. Forest Ecology and Management, 2008, 255(3): 1149−1160.

[5] 邹扬东, 王春胜, 尹海锋, 等. 混交比例对西南桦和红锥早期生长与竞争的影响 [J]. 中南林业科技大学学报, 2023, 43(11): 93−99.
Zou Y D, Wang C S, Yin H F, et al. Effects of mixing ratios on early growth and competition of *Betula alnoides* and *Castanopsis hystrix* [J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2023, 43(11): 93−99.

[6] 宋奇超, 曹凤秋, 巩元勇, 等. 高等植物氨基酸吸收与转运及生物学功能的研究进展 [J]. 植物营养与肥料学报, 2012, 18(6): 1507−1517.
Song Q C, Cao F Q, Gong Y Y, et al. Current research progresses of amino acids uptake, transport and their biological roles in

higher plants [J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2012, 18(6): 1507−1517.

[7] 张霞, 王峰. 植物蛋白质的特性及应用价值分析 [J]. 现代农业科技, 2014, 40(1): 289−291.
Zhang X, Wang F. Analysis on the characteristics and application value of plant proteins [J]. Modern Agricultural Science and Technology, 2014, 40(1): 289−291.

[8] 赵江涛, 李晓峰, 李航, 等. 可溶性糖在高等植物代谢调节中的生理作用 [J]. 安徽农业科学, 2006, 34(24): 6423−6425, 6427.
Zhao J T, Li X F, Li H, et al. Research on the role of the soluble sugar in the regulation of physiological metabolism in higher plant [J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2006, 34(24): 6423−6425, 6427.

[9] 赵翊博, 张广涛, 刘尖, 等. 氮磷配施对闽楠容器苗生长及根系形态的影响 [J]. 西南林业大学学报 (自然科学), 2025, 45(2): 1−10.
Zhao Y B, Zhang G T, Liu J, et al. Effects of combined application of nitrogen and phosphorus on the growth and root morphology of *Phoebe bournei* container seedlings [J]. Journal of Southwest Forestry University (Natural Science), 2025, 45(2): 1−10.

[10] 张峰源, 曾钰洁. 植物抗性的研究进展 [J]. 林业科技情报, 2019, 51(1): 1−3.
Zhang F Y, Zeng Y J. Research progress on plant resistance [J]. Forestry Science and Technology Information, 2019, 51(1): 1−3.

[11] 王诗宇, 王志兴, 张丽丽, 等. 植物防御反应的研究进展 [J]. 江苏农业科学, 2021, 49(19): 39−45.
Wang S Y, Wang Z X, Zhang L L, et al. Research progress on plant defense responses [J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2021, 49(19): 39−45.

[12] 付靖媛. 樟科植物叶片物理防御性状及种子幼苗脂肪酸研究 [D]. 昆明: 云南大学, 2022.
Fu J Y. The physical defense traits of leaves and fatty acid of seeds and seedlings of Lauraceae[D]. Kunming: Yunnan University, 2022.

[13] 李本末, 陈宇炜, 王冬, 等. 极端干旱区不同生境优势灌木叶片解剖结构特征及其影响因素 [J]. 应用生态学报, 2025, 36(8): 2370−2378.
Li B M, Chen Y W, Wang D, et al. Leaf anatomical structure of dominant shrubs and their influencing factors across habitats in hyper-arid region [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2025, 36(8): 2370−2378.

[14] 孟浩峰, 雷长英, 张旺锋, 等. 系统调控下棉花比叶重的变化机制 [J]. 棉花学报, 2021, 33(2): 144−154.
Meng H F, Lei C Y, Zhang W F, et al. Variation mechanism of leaf mass per area in cotton under the systematic regulation [J]. Cotton Science, 2021, 33(2): 144−154.

[15] 吴一苓, 李芳兰, 胡慧. 叶脉结构与功能及其对叶片经济谱的影响 [J]. 植物学报, 2022, 57(3): 388−398.
Wu Y L, Li F L, Hu H. The structure and function of leaf veins and their influence on leaf economic spectrum [J]. Chinese Bulletin of Botany, 2022, 57(3): 388−398.

[16] 张苏芳, 孔祥波, 王鸿斌, 等. 植物对昆虫不同防御类型及内在联系 [J]. 应用昆虫学报, 2013, 50(5): 1428−1437.
Zhang S F, Kong X B, Wang H B, et al. Different strategies of plant resistance to insects and their interactions [J]. Chinese Journal of Applied Entomology, 2013, 50(5): 1428−1437.

[17] 赖城玲, 张珺, 申屠旭萍, 等. 植物次生代谢物对植食性昆虫防御作用的研究进展 [J]. 应用昆虫学报, 2022, 59(5): 969−978.
Lai C L, Zhang J, Shentu X P, et al. Review of how secondary metabolites defend plants against herbivorous insects [J]. Chinese Journal of Applied Entomology, 2022, 59(5): 969−978.

[18] 王沫, 姜礅, 孟昭军, 等. 美国白蛾生长发育对寄主植物不同次生代谢物质的适应性 [J]. 东北林业大学学报, 2020, 48(3): 100−104.
Wang M, Jiang D, Meng Z J, et al. Adaptability of larval growth and development in *Hyphantria cunea* to different host plant secondary metabolites [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2020, 48(3): 100−104.

[19] Iason G. The role of plant secondary metabolites in mammalian herbivory: ecological perspectives [J]. The Proceedings of the Nutrition Society, 2005, 64(1): 123−131.

[20] 于威, 郝天龙. 几种防御性酶在植物抗病方面的研究进展 [J]. 北京农业, 2014, 34(36): 133−134.
Yu W, Hao T L. Research progress of several defensive enzymes in plant disease resistance [J]. Beijing Agriculture, 2014, 34(36): 133−134.

[21] 刘聪, 董腊媛, 林建中, 等. 逆境胁迫下植物体内活性氧代谢及调控机理研究进展 [J]. 生命科学研究, 2019, 23(3): 253−258.
Liu C, Dong L A, Lin J Z, et al. Research advances on regulation mechanism of reactive oxygen species metabolism under stresses [J]. Life Science Research, 2019, 23(3): 253−258.

[22] 陈志国, 王树臣, 车志文. 落叶松水曲柳、落叶松胡桃楸混交林的调查研究 [J]. 东北林业大学学报, 1991, 19(增刊 1): 99−105.
Chen Z G, Wang S C, Che Z W. Study on both *Larix gmelini* × *Fraxinus mandshurica* and *Larix gmelini* × *Juglans mandshurica* mixed stand [J]. Journal of Northeast Forestry University, 1991, 19(Suppl.1): 99−105.

[23] 陈婷萱, 谢海萍, 王晋旭, 等. 不同混交模式对杉木人工林叶功能性状的影响 [J]. 北京林业大学学报, 2025, 47(12): 97−108.
Chen T X, Xie H P, Wang J X, et al. Effects of different mixed patterns on the functional traits of leaves in *Cunninghamia lanceolata* plantation [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(12): 97−108.

[24] Forrester D I, Bauhus J. A review of processes behind diversity-productivity relationships in forests [J]. Current Forestry Reports, 2016, 2(1): 45−61.

[25] Poorter H, Niklas K J, Reich P B, et al. Biomass allocation to

leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control [J]. New Phytologist, 2012, 193(1): 30−50.

[26] Wang L, Ju C, Han C, et al. The interaction of nutrient uptake with biotic and abiotic stresses in plants [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2025, 67(3): 455−487.

[27] Züst T, Agrawal A A. Trade-offs between plant growth and defense against insect herbivory: an emerging mechanistic synthesis [J]. Annual Review of Plant Biology, 2017, 68: 513−534.

[28] Sancho-Knapik D, Martín-Sánchez R, Alonso-Forn D, et al. Trade-offs among leaf toughness, constitutive chemical defense, and growth rates in oaks are influenced by the level of leaf mass per area [J]. Annals of Forest Science, 2023, 80(1): 39.

[29] Kenzo T, Mohamad M, Ichie T. Leaf toughness increases with tree height and is associated with internal leaf structure and photosynthetic traits in a tropical rain forest [J]. Frontiers in Forests and Global Change, 2022, 5: 1002472.

[30] Peeters P J. Correlations between leaf structural traits and the densities of herbivorous insect guilds [J]. Biological Journal of the Linnean Society, 2002, 77(1): 43−65.

[31] 林秀琴, 黄金水, 蔡守平, 等. 木麻黄内含物含量与对星天牛抗性关系的研究 [J]. 中南林业科技大学学报, 2014, 34(5): 37−41.
Lin X Q, Huang J S, Cai S P, et al. Correlation of inclusions contents of different *Casuarina* spp. strains and resistibility to *Anoplophora chinensis* [J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2014, 34(5): 37−41.

[32] 崔晓宁, 席驳鑫, 赵晓东, 等. 寄主营养和次生代谢物质对牛角花齿蓟马 (缨翅目: 蓟马科) 产卵选择的影响 [J]. 植物保护, 2023, 49(3): 92−99.
Cui X N, Xi B X, Zhao X D, et al. Effects of host plant nutrients and secondary metabolites on the oviposition selectivity of *Odontothrips loti* (Thysanoptera: Thripidae) [J]. Plant Protection, 2023, 49(3): 92−99.

[33] 姜虹, 严善春, 薛羿, 等. 落叶松林型对其针叶内几种防御蛋白活力和次生代谢物含量的影响 [J]. 林业科学研究, 2018, 31(3): 24−28.
Jiang H, Yan S C, Xue Y, et al. Effects of forest type on activity of several defense proteins and contents of secondary metabolites in larch needles [J]. Forest Research, 2018, 31(3): 24−28.

（责任编辑 赵田芸
责任编委 马履一）