

磷胁迫和不同栽植方式下云南松幼苗生物量及其分配的变化

尹艾萍,付玉嫔*,祁荣频,杨 卫,吴 涛,徐 亮

(云南省林业科学院 国家林业局云南珍稀濒危森林植物保护和繁育重点实验室;
云南省森林植物培育与开发利用实验室,云南 昆明 650204)

摘 要:研究云南松与旱冬瓜混栽对磷胁迫的反应。通过温室砂培试验研究了云南松与旱冬瓜 2 树种不同栽植方式下云南松幼苗的生长、生物量及其分配。供试营养液为 Hoagland 营养液,设置了缺磷($0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$)、低磷($31\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$)和适磷($62\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$)3 个水平。结果表明:(1)磷胁迫下,纯栽植或与旱冬瓜混栽,云南松幼苗的苗高、地径、根长、地上、地下和全株干重均低于对照,在低磷胁迫时差异不显著,缺磷时差异显著($P<0.05$);随着磷胁迫程度增加云南松幼苗根冠比增加。(2)不同栽植方式对云南松幼苗的影响表现为,磷胁迫下,随着旱冬瓜混栽比例(0、1、2 株)增加,云南松幼苗的苗高、地径、根长、根尖数、地上、地下、全株生物量、根冠比减少。磷胁迫可降低云南松幼苗的生物量,但它可通过地上部与地下部干物质分配来适应磷营养的胁迫;苗期混交旱冬瓜对云南松幼苗的生长有一定影响,但对旱冬瓜的生长是有利的;云南松幼苗以降低地下部分的生长来适应磷胁迫下地上部分与旱冬瓜幼苗对光照和空间的竞争。

关键词:磷胁迫;混栽;云南松;旱冬瓜;生物量

中图分类号: S791.257.01 **文献标志码:** A **文章编号:** 1001-7461(2011)05-0053-06

Biomass and Its Allocation Changes of *Pinus yunnanensis* Seedlings
under Phosphorus Stress and Different Planting Treatments

YIN Ai-ping, FU Yu-pin*, QI Rong-pin, YANG Wei, WU Tao, XU Liang

(Yunnan Academy of Forestry, Laboratory for Conservation of Rare/Endangered & Endemic Forest Plants of Yunnan and
State Administration; The Key Laboratory of Forestry Plant Cultivation and Utilization of Yunnan, Kunming, Yunnan 650204, China)

Abstract: To reveal responses of mixed plantation of *Pinus yunnanensis* and *Alnus nepalensis* to phosphorus stress, growth, biomass and allocation of *P. yunnanensis* seedlings were measured through sand culture experiments in green house. Hoagland nutrient solution was used and 3 levels of P concentrations ($0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$, $31\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ and $62\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$) were designed. The results were as follows. (1) Under P stress, height, diameter, root length, shoot biomass, root biomass and total biomass of *P. yunnanensis* seedlings were lower than those of the control when mixed or not mixed with *A. nepalensis*. Differences with the control were not remarkable ($P>0.05$) under low P stress ($31\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$), and remarkable ($P<0.05$) under the absence of P ($0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$). With the increase of P stress, root mass/shoot mass ratio of *P. yunnanensis* seedlings increased. (2) Under P stress, the height, diameter, root length, shoot biomass, root biomass, total biomass and root mass/shoot mass ratio of *P. yunnanensis* seedlings decreased with the increase of individuals of *A. nepalensis* mixed. It was concluded that biomass of *P. yunnanensis* seedlings would decrease under P stress. Besides, shoot and root mass would be re-allocated to adapt the stress. In the re-allocation, the decrease of root mass would strengthen competition of shoots growing with those of

收稿日期:2010-08-27 修回日期:2010-11-16
基金项目:云南省自然科学基金(2007C123M)。
作者简介:尹艾萍,女,助理研究员,主要从事森林培育方面的研究工作。
* 通讯作者:付玉嫔,副研究员。E-mail:yaf.ybfu@126.com

A. nepalensis. Mixed *A. nepalensis* in seedlings would affect the growth of *P. yunnanensis* seedlings, but benefit to the growth of *A. nepalensis*.

Key words: P stress; mixed plantation; *Pinus yunnanensis*; *Alnus nepalensis*; biomass

近年来,关于树种混交关系的研究较多,研究手段包括营造混交林^[1-6],或借助温室盆栽试验^[7-8]和同位素示踪元素³²P 的应用^[9]等,解决了混交林营造当中的一些实际问题,如,混交比例、混交时间顺序、混交方式等。但在生产实践当中,不同树种混交的效果存在着差异,而混交树种间的营养关系是否协调又是混交成功的重要方面。红壤在我国南方地区分布较为广阔,约占土地总面积的15.7%^[10]。而这类土壤贫瘠,氮、磷营养缺乏是植物生长的主要限制因子。但长期大量施用磷肥可能产生诸多环境问题^[11-12]。研究证明,混交林能提高林木生长量,一个合理的混交林单位蓄积量可比纯林提高1~2倍甚至3倍以上^[13]。固氮树种与菌根树种混交,固氮作用和菌根的富磷作用可使2树种的氮、磷养分互补^[14]。因此,可否应用树种混交的营养互补性来解决红壤的缺磷问题,本文中涉及的云南松(*Pinus yunnanensis*)和旱冬瓜(*Alnus nepalensis*)是云南省主要的分布树种、重要的多用途树种和造林树种。2树种无论在用材,还是生态恢复中都具有重要的作用,并在废矿区、岩溶地区等造林较困难的地段中作为先锋树种被广泛栽培。在云南各分布区普遍存在2树种的混交现象,并被誉为生产力最高的林分。目前关于人工营造2树种混交林分的相关研究报道还较少。此外,旱冬瓜有根瘤菌,具固氮作用,云南松具有菌根,能够提高根际的磷素有效性^[15-16],对低磷环境具有较强适应性^[14]。研究试图通过两者的混栽试验,初步了解2树种混交对低磷环境的适应、生物量变化及分配情况,以期对2树种的混交提供一些初步的试验依据。

1 材料与方法

1.1 研究材料

云南松、旱冬瓜种子均为2007年成熟期采集健壮母树上的种子。采集回来后分别进行处理,云南松晒干松球,球果开裂后收集种子,揉搓去除种翅,用0.5%高锰酸钾消毒后放到4℃冰箱内保存备用;旱冬瓜球果收集回来后通风阴干,抖落出种子,去除杂质低温4℃下保存备用。于1月份播种育苗。

1.2 试验方法

苗木培养基质为石英砂,将石英砂用清水浸泡、洗净,然后用0.5%盐酸浸泡24 h,再用清水洗净。将洗净的石英砂装入上口径为45 cm,深为35 cm,底径为22 cm的盆中,装至离上沿2 cm为宜,每盆

栽植3~5株幼苗。选取播种育苗后长势一致的云南松和旱冬瓜苗栽入事先处理好的湿沙中,成活后浇施平衡营养液。

在温室内进行砂培试验,设置4种栽植方式:纯栽植云南松3株(3云)、云南松与旱冬瓜3:1混栽(3云1旱)、云南松与旱冬瓜3:2混栽(3云2旱)、纯栽植旱冬瓜3株(3旱),各种栽植方式的营养液处理相同(表1)。苗木栽好后供给如下平衡营养液(上海植物生理学会,1985):KNO₃0.51 g·L⁻¹, Ca(NO₃)₂0.82 g·L⁻¹,MgSO₄·7 H₂O 0.49 g·L⁻¹, KH₂PO₄0.136 g·L⁻¹, H₃BO₃2.86 mg·L⁻¹, CuSO₄·5H₂O 0.08 mg·L⁻¹, Zn SO₄·H₂O 0.22 mg·L⁻¹, MnCl₂·4H₂O1.81 mg·L⁻¹, H₂MoO·4H₂O 0.09 mg·L⁻¹, Fe-EDTA 20 mg·L⁻¹。用平衡营养液处理1个月后,以清水彻底冲洗基质至没有养分,然后进行磷胁迫处理。低磷胁迫处理(LP)中磷素浓度为平衡营养液的50%,缺磷处理(SP)中磷素浓度为平衡营养液的0%,以平衡营养液为对照(CK)。共3个处理,每个处理5盆。间隔3 d浇灌相应营养液1次,每次每盆浇营养液100 mL,连续处理5个月。

调查及计算方法:营养液处理结束后进行幼苗生长量调查,并收获植株,分别测定2树种的根(粗根、细根)、茎、叶、地上、地下部分等的生物量。生物量测定时,将洗净擦干的幼苗的根与茎叶分开,105℃杀青10 min,于70℃烘至恒重后称取干重。有关计算方法为:

$$\text{根冠比} = \text{地下根系生物量} / \text{地上生物量} \quad (1)$$

$$\text{地上(茎叶)部分贡献率} = \text{地上部分生物量} / \text{总生物量} \quad (2)$$

表1 栽植方式及其磷营养液处理水平

Table 1 Cultivation patterns and levels of nutrient solution

栽植方式	3 云	3 云 1 旱	3 云 2 旱	3 旱
	LP	LP	LP	LP
营养液处理	SP	SP	SP	SP
	CK	CK	CK	CK

2 结果与分析

2.1 磷胁迫和与旱冬瓜混栽对云南松幼苗生长的影响

磷对植物的生长极为重要,不同的植物对磷的

需求表现不一样。从表 2 可以看出,低磷(LP)时,各生长量指标有下降趋势,但与对照差异不明显($P>0.05$)。缺磷(SP)条件下,纯栽云南松或混栽云南松,云南松幼苗的苗高、地径、根长、根尖数都比对照低,但仅苗高与对照之间差异明显($P<0.05$)。

混栽早冬瓜对云南松幼苗生长的影响较大。平衡营养液(CK)处理时,混栽早冬瓜后,云南松幼苗的苗高、根尖数比纯栽植云南松时降低了,但并不随混栽早冬瓜的比例增加而降低,仅其地径随混栽早冬瓜的比例增加而降低了,但差异均不显著,植株表现为苗高高、地径小、总生物量低、根系长。在 LP 条件下,云南松幼苗的苗高、地径、根长、根尖数都比纯栽云南松的处理降低了,且地径和根长的影响达到差异显著水平($P<0.05$)。SP 处理时,混栽早冬瓜对云南松幼苗的生长具有显著影响,混栽 1 株早冬瓜,云南松幼苗的苗高、地径、根长、根尖数比对照低 26.2%、20.6%、3.5% 和 24.4%;混栽 2 株早冬瓜,其苗高、地径、根长、根尖数分别比对照低 46.1%、15.8%、18.7% 和 36.7%。说明,缺磷影响云南松幼苗的苗高生长,混栽早冬瓜后影响加剧。

从表 3 中可以看出,云南松与早冬瓜 2 树种的生长及生物量差距极大,早冬瓜幼苗苗高是云南松的 3~6 倍,生物量是其的 8~50 倍,二者的生长极

不对称。二者混栽,基本表现为,云南松生长量下降,早冬瓜生长量提高。从表 4 可看出,早冬瓜在磷胁迫下生长量、生物量下降,对磷营养比较敏感。

表 2 磷胁迫下与早冬瓜不同比例混栽的云南松幼苗的生长量指标

Table 2 Indices of growth of <i>P. yunnanensis</i> seedlings mixed with <i>A. nepalensis</i>				
生长指标	混栽方式	CK	LP	SP
苗高/cm	3 云	13.59Aa	9.89Aa	6.00Ba
	3 云 1 早	8.11Aa	9.20Aa	5.98Ba
	3 云 2 早	10.01Aa	8.40Aa	5.40Ba
地径/cm	3 云	0.19Aa	0.19Aa	0.15Aa
	3 云 1 早	0.17Aa	0.13Ab	0.13Aa
	3 云 2 早	0.146Aa	0.13ABb	0.12ABa
根长/cm	3 云	22.99Aa	20.30ABa	17.97Ba
	3 云 1 早	17.10Aa	12.5Ab	16.5Aa
	3 云 2 早	17.10Aa	14.3ABb	13.9ABa
根尖数/个	3 云	8.80Aa	8.1Aa	6.1Aa
	3 云 1 早	8.20Aa	6.2Aa	6.2Aa
	3 云 2 早	9.00Aa	7.4ABa	5.7Ba

注:行中大写字母表示不同磷水平之间的差异显著性($P<0.05$),大写字母相同表示差异不显著;列中小写字母表示纯栽与不同混栽比例之间的差异显著性($P<0.05$),小写字母相同表示差异不显著,(表 3~表 6 同)。

表 3 平衡营养条件下(CK)与云南松混栽的早冬瓜幼苗的生物量及生长量

Table 3 Biomass and growth of *A. nepalensis* mixed with *P. yunnanensis*

混栽方式	地上干重/g	地下干重/g	全株干重/g	苗高/cm	地径/cm	根长/cm	侧枝数/枝
3 早	6.11a	2.30a	8.41a	44.63a	0.530a	22.32a	4.6a
3 云 1 早	16.16b	5.43b	21.59b	50.00a	0.807b	52.30b	9.3a
3 云 2 早	7.46a	3.42a	10.88a	50.88a	0.669a	38.08ab	6.0a

表 4 磷胁迫下早冬瓜生长量及生物量

Table 4 Biomass and growth of *A. nepalensis* under P stress

磷处理	地上干重/g	地下干重/g	全株干重/g	苗高/cm	地径/cm	根长/cm	侧枝数/枝
SP	2.08a	1.13a	3.21a	22.6a	0.311a	15.7a	0.0a
LP	3.34b	1.55a	4.89b	30.1b	0.440b	18.6ab	2.3b
CK	6.11c	2.30b	8.41c	44.6c	0.530b	22.32b	4.6b

2.2 磷胁迫和与早冬瓜混栽对云南松幼苗生物量的影响

云南松与早冬瓜混栽对磷胁迫的响应亦可以从生物量的变化上看出来(表 5),磷胁迫条件下云南松幼苗总生物量和各部分生物量下降。LP 时,纯栽云南松幼苗地上、地下生物量及全株生物量分别比对照低 27.6%、6.7%、23.3%,但未达到差异显著水平;SP 时,云南松幼苗地上生物量仅为对照的 1/2 以下,差异显著($P<0.05$),地下生物量也低于对

照,但差异不显著。说明缺磷会严重影响云南松幼苗地上部分的生长,而低磷对云南松幼苗的生长影响较小,云南松对低磷环境具有适应性。

CK 条件下,混栽云南松的地上部分、地下部分、全株生物量都比纯栽云南松减少了,且随着早冬瓜混栽比例增大云南松幼苗生物量降幅增大,纯栽云南松与混栽云南松之间差异显著,不同早冬瓜混栽比例之间云南松幼苗生物量差异不显著。LP 时,与早冬瓜混栽的云南松幼苗的地上、地下生物量、全株生物量

都低于对照,但差异都不显著。SP 时,混栽 1 株旱冬瓜,云南松幼苗地上生物量为对照的 78%,地下生物量为对照的 1.38 倍,全株生物量为对照的 88.9%;混栽 2 株旱冬瓜后,云南松幼苗的地上、地下及全株生物量均低于对照,云南松幼苗地上生物量为对照的 77.4%,地下生物量为对照的 77.8%,全株生物量为对照的 77.5%。表明,适磷条件下,混栽旱冬瓜显著降低了云南松的生物量,低磷条件下,对云南松生物量的影响较小,而缺磷条件下,混栽旱冬瓜则加剧了磷对云南松生长的胁迫,并使得云南松主动降低地上部分干物质的分配来适应磷胁迫。

表 3 和表 5 显示,在正常条件下,与云南松混栽有利于旱冬瓜幼苗的生长,而不利于云南松的生长。

表 5 磷胁迫下不同栽植方式的云南松幼苗的生物量

Table 5 Biomass of *P. yunnanensis* seedlings with different cultivation patterns under P stress

各部分生物量	混栽方式	CK	LP	SP
地上干重/g	3 云	0.58Aa	0.42Aa	0.24Ba
	3 云 1 旱	0.37Aab	0.32Aab	0.29Aa
	3 云 2 旱	0.31Ab	0.25Ab	0.24Aa
地下干重/g	3 云	0.15Aa	0.14Aa	0.13Aa
	3 云 1 旱	0.08Ab	0.07Ab	0.11Ab
	3 云 2 旱	0.09Ab	0.06Ab	0.07Ab
全株干重/g	3 云	0.73Aa	0.56Aa	0.37Ba
	3 云 1 旱	0.45Ab	0.39Ab	0.40Aa
	3 云 2 旱	0.40Ab	0.31Ab	0.31Aa
根冠比	3 云	0.281Aa	0.333ABa	0.415B a
	3 云 1 旱	0.243A a	0.251Aab	0.351Bab
	3 云 2 旱	0.279A a	0.232A b	0.292Ab

2.3 磷胁迫和与旱冬瓜混栽对云南松根冠比的影响

已有研究认为^[17-19],地下部分与地上部分生物量的大小反映植物对土壤养分或光照的需求和竞争能力。对草本或苗木,地下部分与地上部分生物量之比大于 1,表明对土壤养分的需求和竞争能力强;反之小于 1,则表明对光照的需求和竞争能力强。不论在磷胁迫下或混栽旱冬瓜条件下,云南松幼苗的根冠比均在 0.5 以下,表明云南松苗期对光照需求和竞争较强。

混栽和磷胁迫下云南松根冠比的变化如表 5 所示。平衡营养(CK)处理时,根冠比低于纯栽植的云南松根冠比,并随旱冬瓜混栽比例增加,云南松的根冠比增加;LP 和 SP 处理时,随着旱冬瓜混栽比例增加,云南松的根冠比减少,且差异达显著水平。纯栽植云南松时,磷胁迫下的云南松幼苗根冠比高于对照($P<0.05$),并随着磷胁迫的增加根冠比增加。

LP 处理比 CK 处理高 18.5%,SP 处理比 LP 处理高 24.6%,比 CK 处理高 47.7%。混栽 1 株旱冬瓜,云南松幼苗的根冠比增加,LP 和 SP 处理分别比对照高 3.3%和 44.4%,且在 SP 时差异达到显著水平($P<0.05$)。混栽 2 株旱冬瓜,SP 处理的云南松幼苗根冠比仅略高于对照(CK)4.7%,LP 处理的云南松幼苗的根冠比低于对照。

2.4 磷胁迫及不同混栽方式下云南松幼苗生物量的分配

生物量是衡量苗木生长状况的重要指标,其地上、地下生物量对总生物量的贡献大小反映其对地上和地下资源的竞争能力^[20],地上生物量分配多,植株对地上资源的竞争能力强,反之则表明对地下资源的竞争能力强。从表 6 可以看出,云南松幼苗分配到地上部分生物量的贡献率都在 60%以上,表明对地上资源的竞争较强。而在磷胁迫条件下,当混栽 0 株和 1 株旱冬瓜时,磷胁迫增加,云南松幼苗地上部分对总生物量的贡献率呈减少趋势,混栽 2 株旱冬瓜时无明显规律性。说明磷胁迫条件下,云南松幼苗增强了对地下资源的竞争能力,以降低地上部分生物量的分配来满足植株的正常生长。这与根冠比的变化规律是一致的。

混栽旱冬瓜对云南松幼苗的生物量分配也有影响,表现为,平衡营养(CK)条件下,混栽的云南松幼苗茎叶生物量对总生物量的贡献率增加,但混栽旱冬瓜比例增大后,茎叶贡献率则下降;LP、SP 条件下,随混栽旱冬瓜的比例(0、1、2 株)增加,云南松茎叶贡献率依次增加。说明与旱冬瓜混栽后,云南松对地下水养分竞争的竞争降低了,对地上空间的竞争提高了,在磷胁迫下这种表现更为明显。

表 6 云南松幼苗的地上部分生物量对总生物量的贡献率

Table 6 Contribution ratios of the aerial part biomass to the total of *P. yunnanensis*

生物量	混栽方式	CK	LP	SP
地上部分(茎叶) 的贡献率/%	3 云	78.4Aa	75.3Aa	66.1Ba
	3 云 1 旱	80.9Aa	80.5Aa	74.3Aab
	3 云 2 旱	78.6Aa	81.5Aa	78.2Ab

3 结论与讨论

3.1 云南松幼苗对低磷胁迫具有适应性

植物生长需要大量的磷,低磷胁迫下植物的生长会发生一些适应性的变化^[21],本研究中云南松在低磷条件下,无论混栽旱冬瓜与否,其生长或生物量都比平衡营养条件下下降了,但差异不显著,植株生长正常,说明其对低磷环境能适应^[14]。植物能根据

土壤养分的胁迫程度主动调节生物量的分配格局(根冠比、各部分生物量对总生物量的贡献率)^[22-24]。在低磷条件下,云南松幼苗根冠比高于对照,地上生物量贡献率低于对照。因此,云南松幼苗主要是通过调节生物量分配降低茎叶生物量增加根系比例,扩大吸收面积,从而适应磷营养的胁迫。

3.2 混栽旱冬瓜影响云南松幼苗的生长及生物量的分配

2个树种混栽或混交,在生物量的变化上,并不总是双赢的,为了达到营养、空间的协调等生物量的变化往往表现为此消彼涨,大多是以一个树种为优势树种,另一个树种在空间上,尤其是地上空间的竞争上表现相对较弱,如紫椴与落叶松混栽,表现为较大个体的落叶松占有优势,对混栽的紫椴有一定的影响,导致混栽紫椴生物量下降^[20]。本研究中云南松与旱冬瓜幼苗混栽亦是以生长较快、个体较大的旱冬瓜占有优势,混栽后云南松生长量、生物量下降,旱冬瓜则表现相反。总体趋势为,在营养平衡或低磷情况下,云南松幼苗的苗高、地径、根长、根尖数、各部分生物量及总生物量均下降,并随着旱冬瓜混栽比例增加呈下降趋势;在缺磷条件下,混栽旱冬瓜后生长量指标和生物量指标也减少了,但不随混栽比例的增加而降低,仅地下生物量显著下降。而旱冬瓜与云南松混栽后,其生长量和生物量都增加了。说明低磷胁迫下苗期混栽旱冬瓜,是以降低云南松的生物量来实现2树种的营养关系协调的。

此外,混交树种受地上空间、地下水分、养分的影响非常大,最直接的反应体现在生物量的分配上。研究中,营养供应平衡或磷胁迫条件下,混栽旱冬瓜后云南松根冠比下降,根系贡献率下降,茎叶贡献率增加,并且在磷胁迫下,云南松根冠比随旱冬瓜混栽比例增加依次下降,茎叶贡献率依次增加、根系贡献率依次降低。旱冬瓜根系发达,须根较多,云南松根系较少,为了适应低磷条件下与旱冬瓜混栽,主动通过降低根系的生长来实现地上部分对空间、光照的竞争。

3.3 云南松与旱冬瓜混栽,固氮作用不明显,菌根可能改善了磷营养供应状况

固氮树种因其具有固氮作用,往往对混交的非固氮树种具有促进生长、提高生产力的作用^[25]。本研究中旱冬瓜的固氮作用对云南松的影响不明显,混栽后反而导致云南松生物量的下降,这可能与苗期旱冬瓜根瘤形成少,固氮作用小有关,调查中也发现旱冬瓜幼苗根瘤形成较少。此外,对菌根和根瘤固氮菌的相互关系已有研究表明,接种上内生菌根菌,能有效改善宿主的磷营养状况(根际富磷作用),同时还能促进固氮植物的根瘤形成及其固氮作

用^[26],云南松为菌根植物,试验中观察到其苗期根系有菌根,其菌根的富磷作用可能改善了对需磷较高的旱冬瓜的磷营养状况,从表4及徐亮^[27]等研究结果表明旱冬瓜对磷需求较高,所以2树种混栽后,表现为旱冬瓜生物量提高。由于是苗期的试验结果,2树种的这种菌根菌与固氮菌的相互关系对二者营养状况的改善是否有作用还需进一步研究证明。

参考文献:

- [1] 沈国舫, 翟明普. 混交林研究: 全国混交林与树种间关系学术讨论会文集[C]. 北京: 中国林业出版社, 1997: 207-241.
SHEN G F, ZHAI M P. Researches on Mixed Forest Plantations; Proceedings of the Symposium on Mixed Forest Plantations and Interactions among Tree Species[C]. Beijing: China Forestry Publishing House, 1997: 207-241. (in Chinese)
- [2] 唐佩凯. 水曲柳与落叶松最佳混交方式的探索[J]. 林业科技, 1989(1): 18-20.
- [3] 张小平, 赵本虎. 四川人工混交林效益及优化模式[M]// 沈国舫, 翟明普, 主编. 混交林研究. 北京: 中国林业出版社, 1997: 211-216.
ZHANG X P, ZHAO B H. The Benefit and the Optimum Pattern of Mixed Plantations in Sichuan Province[M]// SHEN G F, ZHAI M P, eds. Researches on Mixed Forest Plantations. Beijing: China Forestry Publishing House, 1997: 211-216. (in Chinese)
- [4] 蒋三乃, 翟明普, 贾黎明. 混交林种间养分关系研究进展[J]. 北京林业大学学报, 2001, 23(2): 73-77.
JIANG S N, ZHAI M P, JIA L M. Advances on the research of interspecific nutrient interaction in mixed forest ecosystems [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2001, 23(2): 73-77. (in Chinese)
- [5] 张兴正. 福建含笑一杉木混交林的效益及机理分析[J]. 植物资源与环境学报, 2001, 10(3): 25-29.
ZHANG X Z. Analysis of benefit and mechanism of mixed forest of *Michelia fujianensis* and Chinese fir [J]. Journal of Plant Resources and Environment, 2001, 10(3): 25-29. (in Chinese)
- [6] 彭培好, 王金锡, 王成善. 人工桉柏混交林光合生理生态机理研究[J]. 四川林业科技, 2001, 22(4): 19-23.
PENG P H, WANG J X, WANG C S. Photo-physio ecological mechanism of mixed alder and cypress forest [J]. Journal of Sichuan Forestry Science and Technology, 2001, 22(4): 19-23. (in Chinese)
- [7] 王天华, 李政, 王沙生, 等. 不同营养条件下杨槐混交对生长和杨树光合作用的影响[J]. 北京林业大学学报, 1995, 17(4): 62-66.
WANG T H, LI M, WANG S S, et al. Studies on growth and photosynthesis of mixed plantations of poplar and black locust growing under different mineral nutrient regimes [J]. Journal of Beijing Forestry University, 1995, 17(4): 62-66. (in Chinese)
- [8] 张彦东, 王庆成, 李国江. 水曲柳落叶松种间关系与生长[M]// 沈国舫, 翟明普, 主编. 混交林研究. 北京: 中国林业出版社, 1997: 150-154.

ZHANG Y D, WANG Q C, LI G J. Growth and Interspecies Relation Between Larch and Ash Results from Greenhouse Culture[M]// SHEN G F, ZHAI M P, eds. Researches on mixed forest plantations. Beijing: China Forestry Publishing House, 1997:150-154. (in Chinese)

[9] 冯玉龙, 王文章, 陈杰. 长白落叶松与水曲柳磷素营养关系的研究[J]. 林业科学, 2000, 36(2): 20-25.

FANG Y L, WANG W Z, CHENG J. Studies on the nutrition relationship of phosphorus between *Larix olgensis* henry and *Fraxinus mandshurica* [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2000, 36(2): 20-25. (in Chinese)

[10] 鲁如坤. 我国土壤氮、磷、钾的基本状况[J]. 土壤学报, 1989, 26(3): 280-286.

LU R K. The basic situation of nitrogen, phosphorus and potassium in Chinese soil[J]. Acta Pedologica Sinica, 1989, 26(3): 280-286. (in Chinese)

[11] 李生秀. 植物营养与肥料学科的现状与展望[J]. 植物营养与肥料学报, 1999, 5(3): 193-205.

LI S X. The current state and prospect of plant nutrition and fertilizer science[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 1999, 5(3): 193-205. (in Chinese)

[12] GAHOONIA T S, NIELSEN N E. Root traits as tools for creating phosphorus efficient crop varieties[J]. Plant and Soil, 2004, 260: 47-57.

[13] 陈际伸. 混交林营造及其机理的研究概况[J]. 江西林业科技, 2001(2): 26-28.

CHEN J S. The survey of mixed forests and mixed mechanism of tree species[J]. Jiangxi Forestry Science and Technology, 2001, 2: 26-28. (in Chinese)

[14] 戴开结, 何方, 沈有信. 低磷胁迫下云南松幼苗的生物量及其分配[J]. 广西植物, 2006, 26(2): 183-186.

DAI K J, HE F, SHEN Y X. Biomass and its allocation of *Pinus yunnanensis* seedlings under phosphorus deficiency[J]. Guihaia, 2006, 26(2): 183-186. (in Chinese)

[15] MC EHHINNEY C, MITCHELL D T. Influence of ectomycorrhizal fungi on the response of Sitka spruce and Japanese larch to forms of phosphorus[J]. Mycorrhiza, 1995, 5: 409-415.

[16] READ D J, FRANCIS R. Mycorrhizal mycelium and nutrient cycling in plant communities[M]// Fitter A H, eds. Ecological Interaction in Soil. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1985: 193-207.

[17] HUSTON M A, SMITH T M. Plant succession: life history and competition[J]. American Naturalist, 1987, 130: 168-198.

[18] TILMAN D. Plant strategies and the structure and dynamics of plant communities[M]. Princeton: Princeton University Press, 1988: 52-97.

[19] WILSON J B. Shoot competition and root competition[J]. Journal of Applied Ecology, 1988, 25: 279-296.

[20] 王军邦, 王政权, 胡秉民, 等. 不同栽植方式下紫椴幼苗生物量分配及资源利用分析[J]. 植物生态学报, 2002, 26(6): 677-683.

WANG J B, WANG Z Q, HU B M, et al. Biomass allocation and resource use of *tilia amurensis* juvenile under different planting treatments [J]. Acta Phytocologica Sinica, 2002, 26(6): 677-683. (in Chinese)

[21] 戴开结, 沈有信, 周文君, 等. 在控制条件下云南松幼苗根系对低磷胁迫的响应[J]. 生态学报, 2005, 25(9): 2423-2426.

DAI K J, SHEN Y X, ZHOU W J, et al. Mechanism of *Pinus yunnanensis* seedlings root response to phosphorus deficiency under controlled conditions[J]. Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(9): 2423-2426. (in Chinese)

[22] HILBERT D W, LARIGUADERIE A, REYNOLDS J F. The influence of carbon dioxide and daily photon-flux density on optimal leaf nitrogen concentrations and root: shoot ratio[J]. Annals of Botany, 1991, 68: 365-376.

[23] WANG B L, SHEN J B, TANG C X, et al. Root morphology, proton release, and carboxylate exudation in lupin in response to phosphorus deficiency [J]. Journal of Plant Nutrition, 2008, 31: 557-570.

[24] 冷华妮, 陈益泰, 段红平. 磷胁迫对不同种源枫香生长及氮、磷吸收速率的影响[J]. 应用生态学报, 2009, 20(4): 754-760.

LENG H N, CHEN Y T, DUAN H P. Effects of phosphorus stress on the growth and nitrogen and phosphorus absorption of different *Formosan* sweet gum provenances[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2009, 20(4): 754-760. (in Chinese)

[25] 贾黎明. 固氮树种与非固氮树种混交林研究现状[J]. 世界林业研究, 1998, 11(1): 20-26.

JIA L M. The review of mixtures of nitrogen-fixing and non-nitrogen-fixing tree species [J]. World Forestry Research, 1998, 11(1): 20-26. (in Chinese)

[26] 李传函. 杨树和刺槐混植苗对 32P 的吸收和转移的研究[J]. 华中农业大学学报, 1988, 8(4): 399-401.

[27] 刘纪昌, 田砚亭, 范俊岗. 油松播种苗与豆科植物间根系磷素营养关系[J]. 河北林学院学报, 1989, 4(1/2): 1-6.

LIU J C, TIAN Y T, FAN J G. Interrelation of root P nutrition between Chinese pine and legume seedlings[J]. Journal of Hebei Forestry College, 1989, 4(1/2): 1-6. (in Chinese)

[28] 崔浪军, 梁宗锁, 韩蕊莲. 沙棘杨树混交林提高杨树生产力的研究进展[J]. 西北林学院学报, 2002, 17(1): 24-28.

CUI L J, LIANG Z S, HAN R L. Mechanism of poplar s productivity increased by mixture of seabuckthorn and poplar [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2002, 17(1): 24-28. (in Chinese)

[29] 赵忠, 王真辉. 菌根菌与根际微生物间的关系及其对宿主植物的影响[J]. 西北林学院学报, 2001, 16(4): 70-75.

ZHAO Z, WANG Z H. The relationships between mycorrhizal fungi and microbe of rhizosphere and their influences on host plant [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2001, 16(4): 70-75. (in Chinese)