

美国岩榆愈伤组织的诱导及不定芽形成¹⁾

彭 冶 张金池

(南京林业大学,南京,210037)

摘 要 以顶芽、嫩茎、叶片为外植体,对美国岩榆进行组织培养的初步研究。结果表明,用顶芽作外植体诱导愈伤组织的最佳培养基为 MS + BA2.0 mg · L⁻¹ + IBA2.0 mg · L⁻¹,诱导愈伤增殖的最佳培养基为 MS + BA1.0 mg · L⁻¹ + NAA1.0 mg · L⁻¹ + IBA1.0 mg · L⁻¹;以幼叶为外植体产生愈伤的最佳培养基为 MS + BA2.0 mg · L⁻¹ + IBA2.0 mg · L⁻¹,诱导其愈伤增殖的最佳培养基为 MS + BA1.0 mg · L⁻¹;用嫩茎段作外植体诱导愈伤组织的最佳培养基配比为 MS + BA2.0 mg · L⁻¹ + NAA0.5 mg · L⁻¹。诱导不定芽分化产生的外植体是嫩茎段,其最佳培养基组合为 MS + BA1.0 mg · L⁻¹ + NAA1.0 mg · L⁻¹ + IBA1.0 mg · L⁻¹。

关键词 美国岩榆;组织培养;愈伤组织;不定芽

分类号 Q949.737.2; Q813.12

Callus Induction and Bud Formation of *Ulmus thomasi*/Peng Ye, Zhang Jinchi(College of Forest Resources and Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, P. R. China)//Journal of Northeast Forestry University. -2007, 35(12). -6~8

The callus of *Ulmus thomasi* was induced to form by using the tip bud, young stem and young leaf as explants. Result shows that the optimum culture medium for callus induction with tip bud as explants is MS + BA 2.0 mg · L⁻¹ + IBA 2.0 mg · L⁻¹, that for callus proliferation is MS + BA 1.0 mg · L⁻¹ + NAA 1.0 mg · L⁻¹ + IBA 1.0 mg · L⁻¹. As for leaves, the optimal culture medium for callus induction is MS + BA 2.0 mg · L⁻¹ + IBA 2.0 mg · L⁻¹, and the culture medium, MS + BA 1.0 mg · L⁻¹, is suitable for callus proliferation. The appropriate culture medium for callus induction with young stem as explants is MS + BA 2.0 mg · L⁻¹ + NAA 0.5 mg · L⁻¹. The callus from leaf and tip bud could not induce to form adventitious buds, while the callus from young stem could induce to form adventitious buds using MS + BA 1.0 mg · L⁻¹ + NAA 1.0 mg · L⁻¹ + IBA 1.0 mg · L⁻¹ as culture medium.

Key words *Ulmus thomasi*; Tissue culture; Callus; Adventitious buds

石灰岩山地生态环境脆弱,林木生长极其缓慢,抗外界干扰保持系统稳定的阈值较低,原产地受干扰后自我修复能力差,历来被认为是造林成活率低的恶劣生境条件。但石灰岩山地也有原生植被被适应性强的特点,无论人工造林还是封山育林,只要树种选择适宜,石灰岩山地生产潜力不亚于非岩石裸露区^[1]。因此,进行适宜石灰岩山地造林树种的选育工作,既丰富了石灰岩山地退耕还林工程的植物资源,也为区域生态工程建设提供了技术支持和保障。

美国岩榆(*Ulmus thomasi*)又称木栓榆,属榆科榆属植物,是南京林业大学近年从美国引进的优良树种。它是一种高大乔木,生长迅速,树干通直,根系发达,材质坚硬、韧性强,是优良水土保持和用材树种。它适应性强,耐干旱贫瘠,尤其适于石灰岩山地生长,在美国是石灰岩山区主要造林树种之一,多用于木材生产、农田林网及环境保护等方面。而其有性繁殖周期较长,最低结实年限为20 a,大小年现象明显,间隔期3~4 a,种子在春季成熟,易丧失发芽能力,发芽率低^[2]。运用组织培养技术,对美国岩榆快繁技术开展相关工作,有利于这一优良树种在我国石灰岩山地植被恢复工作中的推广和应用。

本研究以2年生美国岩榆实生苗的顶芽、叶片和嫩茎为外植体,对愈伤组织的诱导和丛生芽的形成进行了初步探索。

1 材料与方法

美国岩榆(*Ulmus thomasi*)外植体取自南京林业大学树木园苗圃。

外植体消毒方法:取2年生美国岩榆营养枝顶芽为初始

外植体(每1个芽留着生部分的成年枝约1 cm),在中性洗洁精浸泡10~30 min,流水冲洗数小时,以75%的酒精约浸泡1 min,0.15%升汞溶液消毒3 min,无菌水冲洗3~7次,用无菌滤纸吸干水分,进行接种。顶芽萌发抽出新梢后,再剪成长0.5~1.0 cm的小段(每段带1个顶芽或1~2个节),每节留上部1~2叶剪残,其余叶剪除,接种到不同培养基上;取新萌发的幼叶冲洗干净,75%酒精约浸泡1 min,0.15%升汞溶液消毒2 min,无菌水冲洗3~7次,用无菌滤纸吸干水分,剪成1 cm × 1 cm的小块,接种到不同培养基(叶片正面朝上,按自然生长的习性)。

顶芽离体培养的最佳培养基筛选:为促进顶芽生长和萌动,只选用了6-BA、IAA 2种激素添加于MS基本培养基(含3.0%蔗糖,0.6%琼脂,pH值5.9~6.0)。并设计了4组实验,即MS+6-BA0.5+IAA0.5,MS+6-BA1.0+IAA1.0,MS+6-BA1.0+IAA2.0,MS+6-BA2.0+IAA2.0,每天观察生长并统计。

叶片离体培养的最佳培养基筛选:只选用了6-BA、IBA 2种激素添加于MS基本培养基(含3.0%蔗糖,0.6%琼脂,pH值5.9~6.0)。设计了4组实验,即MS+6-BA0.5+IBA0.5,MS+6-BA1.0+IBA1.0,MS+6-BA1.0+IBA2.0,MS+6-BA2.0+IBA2.0,每天观察生长并统计。

嫩茎诱导愈伤组织的最佳培养基筛选:设计4组实验,MS,MS+6-BA2.0,MS+6-BA2.0+NAA0.5,MS+6-BA2.0+IBA1.0,观察激素种类、质量浓度、配比对诱导美国岩榆愈伤组织形成的影响。每天观察愈伤组织诱导率及长势。

愈伤组织分化成芽的最佳培养基筛选:设计9组实验,1/2MS+NAA0.1+IBA0.1,1/2MS(含1.5%蔗糖)+NAA0.1+IBA0.1,1/4MS(含0.75%蔗糖)+NAA0.1+IBA0.1,1/2MS(CaCl₂加倍)+6-BA1.0+NAA1.0+IBA,MS+6-BA1.0+NAA1.0+IBA1.0,MS+6-BA2.0+NAA0.5,MS+6-BA2.0+NAA1.0,MS+6-BA2.0+IBA0.5,MS+6-BA2.0+IBA1.0,

1) 国家“948”项目(200135)。

第一作者简介:彭冶,女,1969年12月生,南京林业大学森林资源与环境学院,讲师。

收稿日期:2007年8月29日。

责任编辑:潘 华。

30~60 d 后统计分化成芽率。

以上实验激素用量单位为 mg/L , 培养温度 $25\text{ }^{\circ}\text{C}$, 光照强度 $2\,000\text{ lx}$, 光照时间 14 h 。

2 结果与分析

2.1 不同外植体愈伤组织的诱导效应

美国岩榆顶芽接种于各培养基上, $3\sim 5\text{ d}$ 即开始萌动、抽生新梢。具体表现见表 1。

表 1 说明高质量浓度的 6-BA 对愈伤组织的形成作用显著, 质量浓度较低的培养基中愈伤组织形成能力均较差, 而芽萌动较好。当 6-BA 质量浓度为 2.0 mg/L 时, 外植体出现

了愈伤。另外, 顶芽的离体培养中, 外植体的污染情况十分严重。各组外植体在接种 4 d 后出现不同程度的污染, 15 d 后各组外植体中污染率高达 90% 以上。

1 cm 左右的叶片小块接种到不同培养基后, 在第 9 d 观察到愈伤出现, 叶形成愈伤组织的速度大于顶芽, 愈伤组织往往在叶背面先形成, 尤其叶边缘最先形成愈伤组织, 因此在叶边缘能明显看到形成的愈伤组织团。具体见表 2。从表 2 中可看出, 与顶芽类似, 高质量浓度的 6-BA 促进愈伤组织的形成。当 6-BA 质量浓度为 2.0 mg/L 时, 外植体所形成的愈伤最多。以叶片为外植体污染率明显下降, 各组中污染率仅为 1% 左右。

表 1 美国岩榆顶芽离体培养生长情况

编号	培养基配方	接种后 3 d	接种后 3~10 d	接种后 11~15 d
1	$\text{MS}+6\text{-BA } 0.5\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}+\text{IAA } 0.5\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$	极少数芽颜色变绿	部分芽芽鳞爆开, 新梢抽出, 生长较缓慢	
2	$\text{MS}+6\text{-BA } 1.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}+\text{IAA } 1.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$	极少数芽颜色变绿	多数芽芽鳞爆开, 新梢抽出较长	
3	$\text{MS}+6\text{-BA } 2.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}+\text{IAA } 2.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$	少数芽颜色变绿	大部分芽抽枝, 生长较壮, 少数外植体基部有愈伤组织产生	少数愈伤组织继续生长
4	$\text{MS}+6\text{-BA } 1.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}+\text{IAA } 2.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$	极少数芽颜色变绿	多数芽芽鳞爆开, 新梢抽出较长	少数愈伤组织继续生长

表 2 美国岩榆叶片离体培养生长情况

编号	培养基配方	接种后 3 d 情况	接种后 9 d 情况
1	$\text{MS}+6\text{-BA } 0.5\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}+\text{IBA } 0.5\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$	基本无变化	叶片失绿, 干涸
2	$\text{MS}+6\text{-BA } 1.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}+\text{IBA } 1.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$	叶片边缘有轻微褶皱	叶片边缘组织略膨胀, 产生愈伤较少, 呈淡绿色
3	$\text{MS}+6\text{-BA } 2.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}+\text{IBA } 2.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$	叶片边缘明显褶皱	叶片边缘组织明显膨胀, 愈伤较多, 呈淡绿色
4	$\text{MS}+6\text{-BA } 1.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}+\text{IBA } 2.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$	叶片边缘有轻微褶皱	叶片边缘组织略膨胀, 产生愈伤较少, 呈淡绿色

以嫩茎段为外植体接种于各培养基后, 7 d 左右基部即有愈伤组织产生。具体表现见表 3。这表明, 与顶芽及叶片类似, 高质量浓度 6-BA 即可有效促进嫩茎段分化产生愈伤组

织。在配合有少量 NAA 的情况下, 可加快它的愈伤组织生长, 且产生的愈伤组织质地较致密, 适于进行下一步诱导。

表 3 美国岩榆嫩茎段离体培养生长情况

编号	培养基配方	接种后生长情况
1	MS	接种后外植体生长缓慢, 15 d 左右基部有少量愈伤组织产生; 愈伤组织白色不透明, 表面较干燥, 成粗粒状
2	$\text{MS}+6\text{-BA } 2.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$	接种后外植体生长较快, 7 d 左右基部产生愈伤组织, 15 d 左右愈伤组织生长较明显, 呈堆积状, 白色、乳黄色、淡绿色、浅褐色不等, 半透明, 表面湿润, 质地疏松
3	$\text{MS}+6\text{-BA } 2.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}+\text{NAA } 0.5\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$	接种后外植体生长快, 7 d 左右基部产生愈伤组织, 10 d 左右愈伤组织生长明显, 呈堆积状, 白色或淡褐色, 半透明水浸状, 表面湿润, 质地较致密
4	$\text{MS}+6\text{-BA } 2.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}+\text{IBA } 1.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$	接种后外植体生长较快, 7 d 左右基部产生愈伤组织, 15 d 左右愈伤组织生长明显, 呈堆积状, 浅褐色为主, 不透明, 表面较干燥, 质地较疏松

2.2 愈伤组织丛生芽的诱导分化

将各外植体诱导形成愈伤组织继代后, 接入诱导分化培养基。顶芽诱导产生的愈伤组织在 $\text{MS}+\text{BA } 1.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}+\text{IBA } 1.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 培养基中有明显增殖。愈伤组织呈透明状的颗粒, 生长极为旺盛, 但出现疯长现象, 最终变黄老化, 没有形成丛生芽。叶片诱导产生的愈伤组织在 $\text{MS}+\text{BA } 1.0\text{ mg}\cdot$

L^{-1} 培养基中有增殖, 颜色为淡绿色, 呈颗粒状, 表面干燥, 长势较好, 但最终也褐变老化而无丛生芽出现。

嫩茎段分化产生的白色或淡褐色、表面湿润、质地较致密的愈伤组织一般在培养后 $7\sim 10\text{ d}$, 即观察到了丛生芽, 具体情况见表 4。

表 4 美国岩榆嫩茎段的愈伤组织诱导丛生芽情况

编号	激素种类及配比	愈伤组织长势
1	$1/2\text{MS}+\text{NAA } 0.1\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}+\text{IBA } 0.1\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$, 含蔗糖 1.5%	接种后 3 d 内即开始变褐, 表面干燥
2	$1/4\text{MS}+\text{NAA } 0.1\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}+\text{IBA } 0.1\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$	接种后 3 d 内即开始变褐, 表面萎缩, 干燥
3	$1/2\text{MS}+\text{NAA } 0.1\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}+\text{IBA } 0.1\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$, 含蔗糖 0.75%	接种 5 d 后开始变褐, 表面干燥, 同时边缘有新的愈伤产生, 半透明, 生长较慢
4	$1/2\text{MS}+6\text{-BA } 1.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}+\text{NAA } 1.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$, CaCl_2 含量加倍	接种后边缘有新的愈伤组织生长, 15 d 内颜色未变褐, 表面湿润, 质地保持疏松
5	$\text{MS}+6\text{-BA } 1.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}+\text{NAA } 1.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}+\text{IBA } 1.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$	接种后边缘有新的愈伤组织生长, 多数愈伤组织产生不定芽, 不定芽产生后 10 d 左右可伸长至 $1.5\sim 2.0\text{ cm}$, 亦有部分腋芽抽枝
6	$\text{MS}+6\text{-BA } 2.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}+\text{NAA } 0.5\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$	接种后边缘有新的愈伤组织生长, 多数愈伤组织产生不定芽, 不定芽数量较多, 腋芽抽枝也较多
7	$\text{MS}+6\text{-BA } 2.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}+\text{NAA } 1.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$	接种后边缘有新的愈伤组织生长, 少数愈伤组织产生不定芽, 腋芽抽枝较多
8	$\text{MS}+6\text{-BA } 2.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}+\text{IBA } 0.5\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$	接种后愈伤组织较致密, 色泽由半透明转为白色, 表面较干燥, 有少数不定芽产生, 腋芽抽枝较多
9	$\text{MS}+6\text{-BA } 2.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}+\text{IBA } 1.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$	接种后愈伤组织较致密, 色泽由半透明转为白色, 表面较干燥, 有少数不定芽产生, 腋芽抽枝也较少

实验结果表明,在高质量浓度的外源激素作用下,最终愈伤中都出现了不定芽,但未观察到有不定根的形成。不定芽在 $MS+6-BA\ 2.0\ mg\cdot L^{-1}+NAA\ 0.5\ mg\cdot L^{-1}$ 和 $MS+6-BA\ 1.0\ mg\cdot L^{-1}+NAA\ 1.0\ mg\cdot L^{-1}+IBA\ 1.02\ mg\cdot L^{-1}$ 种培养基组合的诱导率最高。虽然 $MS+6-BA\ 2.0\ mg\cdot L^{-1}+NAA\ 0.5\ mg\cdot L^{-1}$ 培养基诱导率高,但其诱导形成的不定芽生长较弱。因此, $MS+6-BA\ 1.0\ mg\cdot L^{-1}+NAA\ 1.0\ mg\cdot L^{-1}+IBA\ 1.0\ mg\cdot L^{-1}$ 为美国岩榆愈伤组织诱导不定芽的最佳条件。

在大量元素减半并减少蔗糖含量的条件下,愈伤组织生长不利并迅速褐化,说明蔗糖作为培养基主要碳源,其含量不足可造成愈伤组织褐化。 $CaCl_2$ 含量加倍的情况下,虽然可缓解愈伤组织的褐化,但生长缓慢。

3 结论与讨论

美国岩榆的顶芽接种后污染严重,主要是由于其芽鳞间的微小间隙内可能存有大量污染物质,常规清洗手段无法清除,以升汞为消毒剂的短时间处理也无法杀灭其中的真菌和孢子。若延长消毒时间或提高消毒剂浓度,都会大大提高外植体的死亡率,添加吐温类物质增加消毒剂黏度所产生的影响也不大,建议试用性能较温和、渗透性较强、可较长时间消毒的消毒剂,如过氧化氢、次氯酸钠等^[3]。

诱导美国岩榆愈伤产生的最佳外植体为幼叶,其出愈时间短,愈伤增殖情况较好,最佳培养基为 $MS+6-BA\ 2.0\ mg\cdot L^{-1}+IBA\ 2.0\ mg\cdot L^{-1}$ 。而诱导分化不定芽的最佳外植体为嫩茎段,诱导嫩茎段形成愈伤的最佳培养基配比为 $MS+6-BA\ 2.0\ mg\cdot L^{-1}+NAA\ 0.5\ mg\cdot L^{-1}$ 。诱导分化不定芽的最

佳培养基配比为 $MS+6-BA\ 1.0\ mg\cdot L^{-1}+NAA\ 1.0\ mg\cdot L^{-1}+IBA\ 1.0\ mg\cdot L^{-1}$ 。在此配比条件下,20 d 左右即可诱导出不定芽,再经过 10 d 左右不定芽可萌发,芽苗长度在 1 cm 左右,此芽苗又可诱导不定芽。以 30 d 为 1 个周期,每 1 个外植体可诱导出 5 个左右的不定芽,1 a 可诱导 11 次左右,则年增殖约 4.88×10^7 个。大量形成的嫩梢使快速繁殖系数大大提高,若能诱导形成根,通过炼苗即可满足生产的需要。因此,进一步开展该项研究具有一定的意义。

细胞分裂素与生长素的比例适当,能诱导并促进愈伤组织的形成^[4]。本实验中单独使用生长素类激素或生长调节剂,不能诱导形成愈伤组织。细胞分裂素 6-BA 对愈伤组织的产生以及分化形成不定芽有重要作用,配合 NAA 以及 IBA 则有利于愈伤分化和生长。

本研究中,未观察到不定根形成,可能与未使用 2,4-D 有关。在国内外报道的研究中,木本植物组织培养诱导生根相对较困难,美国岩榆也是如此,其生根生理机制目前仍不十分清楚,这有待于我们进一步研究^[5]。

参 考 文 献

- [1] 周政贤,聂朝俊. 贵州石漠化退化土地及植被恢复模式[J]. 贵州科学,2002,20(1):1-6.
- [2] 美国农业部林务局. 美国木本植物手册[M]. 李霆,陈幼生,译. 北京:中国林业出版社,1984.
- [3] 潘瑞炽. 植物组织培养[M]. 广州:广东高等教育出版社,2000.
- [4] 沈慧娟. 木本植物组织培养[M]. 北京:中国农业科学技术出版社,1992.
- [5] Bruce E H, Tim D D, Don E R. Researching the controls of adventitious rooting[J]. Physiologia Plantarum, 1992, 84(2):310-311.

(上接 5 页)

表 7 不同立地条件下长白落叶松树根中各养分质量分数 %

种 类	样地 类型	全钾(K_2O)		全氮		全磷(P_2O_5)	
		平均值	标准偏差	平均值	标准偏差	平均值	标准偏差
粗根	好	0.110	0.026 5	0.316	0.157 4	0.099	0.012 7
	中	0.112	0.030 3	0.251	0.049 0	0.099	0.009 9
	差	0.144	0.044 5	0.255	0.079 5	0.133	0.034 3
中根	好	0.156	0.046 7	0.280	0.108 7	0.139	0.034 3
	中	0.166	0.038 5	0.544	0.248 3	0.155	0.017 2
	差	0.178	0.023 9	0.358	0.070 3	0.140	0.014 9
小根	好	0.308	0.043 2	0.509	0.081 4	0.214	0.013 5
	中	0.280	0.095 7	0.694	0.096 7	0.189	0.038 2
	差	0.342	0.065 0	0.577	0.097 7	0.229	0.047 5

3 类根系(粗、中、小根)养分质量分数的平均值成对二样本 t 检验结果表明,除了粗根和中根中氮的质量分数无显著差异外,在中根中钾和磷的质量分数均极显著的高于粗根,分别高出 36.88% 和 31.82%;中根和小根中钾、氮、磷的质量分数比较结果表明,小根均极显著的高于中根,并分别高出 85.63%、50.51%、45.52%。

3 结论

长白落叶松人工幼林,其不同器官中氮、磷、钾的质量分数受立地条件的影响而表现出不同。立地指数为 17(好)、13(中)和 11(差)的长白落叶松人工幼林在树干边材中,钾和氮的质量分数无显著差异,而磷的质量分数存在显著差异;树干心材中的钾、氮、磷的质量分数在 3 种立地条件下均无显著差异;死树皮中钾、氮、磷的质量分数无显著差异;在好、中、差 3 种立地条件之间,活树皮中氮、磷的质量分数无显著差异,但钾的质量分数却存在显著的差异;立枯枝中钾、氮、磷的质量分数无显著差异;在好、中、差 3 种立地条件之间,活枝中

钾、磷的质量分数无显著差异,但氮的质量分数却存在显著差异;针叶中钾的质量分数无显著差异,但氮、磷的质量分数却存在显著差异;粗根中钾、氮的质量分数在好、中、差 3 种立地条件之间无显著差异,但磷的质量分数却存在显著的差异;中根中钾、氮、磷的质量分数无显著差异;小根中钾、磷的质量分数也无显著差异,但氮的质量分数却存在显著的差异。

长白落叶松人工幼林同一器官由于形成和死亡时间的不同,氮、磷、钾的质量分数亦不同。树干边材中氮、磷、钾的质量分数均显著高于树干心材;粗根心材和粗根边材中钾、氮、磷的质量分数无显著差异,其中钾为 0.036%、0.054%;氮为 0.059%、0.081%;磷为 0.045%、0.062%。活枝和活树皮中氮、磷、钾的质量分数均显著高于相应的立枯枝和死树皮;小根中氮、磷、钾的质量分数显著高于中根,而中根中磷、钾的质量分数又显著高于粗根。

参 考 文 献

- [1] 姜春玲,王丽华,冯玉龙,等. 长白落叶松生理生态特性的初步研究[J]. 哈尔滨师范大学自然科学学报,1998,14(6):99-103.
- [2] 李国范,曹福存,刘桂丰. 长白落叶松生殖生物学特性研究[J]. 植物研究,1994,14(3):280-286.
- [3] 冯玉龙,王丽华,敖红,等. 长白落叶松生理生态特性的 CO_2 响应及意义[J]. 植物研究,1999,19(1):53.
- [4] 冯玉龙,王文章,敖红. 长白落叶松无性系选择生理指标的研究[J]. 林业科学,2000,36(1):80-85.
- [5] Liu Shirong, Li Xuemin, Niu Limin. The degradation of soil fertility in pure larch plantations in the northeastern part of China[J]. Ecological Engineering, 1998, 10(1):75-86.
- [6] Lei Xiangdong, Lu Yuanchang, Peng Changhui, et al. Growth and structure development of semi-natural larch-spruce-fir (*Larix olgensis*-*Picea jezoensis*-*Abies nephrolepis*) forests in northeast China: 12-year results after thinning[J]. Forest Ecology and Management, 2007:165-177.