

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201510029

赵峥, 尹芳园, 耿开友, 等. 生态因子对滇重楼花药开裂的影响 [J]. 广西植物, 2016, 36(10):1192-1197

ZHAO Z, YIN FY, GENG KY, et al. Effects of ecological factors on anther dehiscence of *Paris polyphylla* var. *yunnanensis* [J]. Guihaia, 2016, 36(10): 1192-1197

生态因子对滇重楼花药开裂的影响

赵 峥, 尹芳园, 耿开友, 侯秀丽, 王 斌, 王定康*

(昆明学院, 昆明 650214)

摘 要: 滇重楼为延龄草科重楼属植物, 具有极高的药用价值, 由于重楼传统药用部位生长缓慢、繁殖力低下, 以及人们对野生重楼资源的过度采挖使其资源日趋枯竭。滇重楼的花药在整个花期中存在开裂-关闭的现象, 花药的有效闭合应是保护花粉、延长花粉寿命、增强雄性适合度的一种适应机制。该研究以滇重楼为对象, 通过设计正交实验和对比实验, 观测其花药开裂过程中的光照强度、温度、湿度的变化, 探究光照强度、温度、湿度等生态因子对滇重楼花药开裂的影响以及滇重楼花药开裂与生态因子变化的关系。结果表明: (1) 在滇重楼花药开裂的过程中, 光照强度增强、温度升高、相对湿度下降; (2) 温度是影响滇重楼花药开裂时间的主导因子, 升温促进花药开裂, 降温促进花药关闭; (3) 高湿度及黑暗推迟花药开裂, 但并不能阻止花药开裂; (4) 低温可使滇重楼花药持续关闭, 而光照强度越高, 花药持续关闭所需的温度越低。该研究有利于解释滇重楼花药白天开裂夜晚关闭的现象与环境因子的关系, 对滇重楼的栽培育种提供理论指导。

关键词: 滇重楼, 生态因子, 花药开裂

中图分类号: Q948.1 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2016)10-1192-06

Effects of ecological factors on anther dehiscence of *Paris polyphylla* var. *yunnanensis*

ZHAO Zheng, YIN Fang-Yuan, GENG Kai-You, HOU Xiu-Li,

WANG Bin, WANG Ding-Kang*

(Kunming University, Kunming 650214, China)

Abstract: *Paris polyphylla* var. *yunnanensis* to Trilliaceae plants, have a very high medicinal value, because of the traditional medicinal part slow growth and low fertility. Due to the excessive excavation of the resources of wild *P. polyphylla* var. *yunnanensis* excessive excavation, the resource is dried up. Anther dehiscence is a multistage process involving localized cellular differentiation and degeneration, combined with changes to the structure and water status of the anther to facilitate complete opening and pollen release. Jasmonic acid has been shown to be a critical signal for dehiscence, although other hormones, particularly auxin, are also involved. Anther dehiscence is affected by light, temperature, humidity and other ecological factors. *P. polyphylla* var. *yunnanensis* of anther in the entire flowering cracking-closure phenomenon, anther effective closure should protect pollen, for extend the service life of pollen, the increase of a male fitness adaptation mechanism. We observed the effects of ecological factors, light intensity, temperature, humidity changes in anther dehiscence process of *P. polyphylla* var. *yunnanensis*. The effects of ecological factors such as light intensity,

收稿日期: 2015-11-26 修回日期: 2016-01-17

基金项目: 国家自然科学基金(31260073) [Supported by the National Natural Science Foundation of China(31260073)]。

作者简介: 赵峥(1980-), 女, 云南昆明人, 博士, 副教授, 主要从事植物繁殖生物学研究, (E-mail) zhaozheng2118@163.com。

*通讯作者: 王定康, 博士, 教授, 从事植物繁殖生物学研究, (E-mail) wdk117@163.com。

temperature, relative humidity and light quality on the anther dehiscence of *P. polyphylla* var. *yunnanensis* were studied by comparing experiments and orthogonal experiments. The main experimental results were as follows: Light intensity and temperature increased, humidity dropped in the process of anther dehiscence of *P. polyphylla* var. *yunnanensis*; Temperature was the main factor affecting anther dehiscence, temperature increasing encouraged anther opening and temperature decreasing encouraged anther closing; Dark and high humidity delayed anther dehiscence, but it did not prevent anther dehiscence; Low temperature kept anther remaining closed for a long time and increasing light intensity could reduce the temperature limiting anther dehiscence. The study explains the relationship between environmental factors and the phenomenon of anther opening in the daytime and closing at night, and provides the information for cultivation and breeding of *P. polyphylla* var. *yunnanensis*.

Key words: *Paris polyphylla* var. *yunnanensis*, ecology factor, anther dehiscence

滇重楼 (*Paris polyphylla* var. *yunnanensis*) 为延龄草科 (Trilliaceae) 重楼属 (*Paris* L.) 多年生宿根性草本植物, 主要分布于我国云、贵、川等地, 是一种珍贵的药用植物, 具有极高的药用价值 (李恒, 1998)。由于重楼传统药用部位根茎生长缓慢、繁殖力低下, 以及人们对野生重楼资源的过度采挖使得重楼资源日趋枯竭 (苏文华等, 2003; 李运昌, 1982; 袁理春等, 2003; 黄玮等, 2008; 陆辉等, 2006)。

植物开花后花药必须及时开裂才能保证正常散粉, 花药开裂为花药发育过程中需经历的最后一个阶段。花药开裂和花粉释放一直是植物生殖生物学研究的热点问题之一。花药开裂是一个多级的过程, 涉及药壁细胞结构分化、退化, 内源激素变化, 加上花药组织脱水促进花药完全开放和花粉释放 (Keijzer, 1987; Wilson et al, 2011), 而且低的相对湿度促进花药开裂, 高的相对湿度推迟或抑制花药开裂过程 (Linskensh, 1988; Yates et al, 1993; Liscim & Pacini, 1994)。现在普遍认为天气足够温暖和干燥有利于花药开裂 (Faegri & Vander, 1979), 花药的开裂受光照、温度、湿度等生态因子影响 (Wang et al, 2009; 毕廷菊等, 2012)。滇重楼的花药在正常天气情况下, 整个花期中均存在每天上午开裂、傍晚关闭, 下雨关闭、雨后开裂的现象 (王定康等, 2008)。而花药在整个花期中的有效闭合是保护花粉、延长花粉寿命, 增强雄性适合度的一种适应机制 (王定康等, 2008; Li et al, 2012)。滇重楼花药开裂伴随着气温的升高和空气湿度的降低, 花药开裂和关闭现象与光照、温度和湿度均有关 (Wang et al, 2009)。滇重楼花药开裂现象与生态因子变化的关系有待进一步研究。本文通过一系列实验来研究光照强度、温度、湿度、光质等生态因子对滇重楼花药开裂行为及花药开裂时间的影响情况。

1 材料与方法

1.1 研究地概况及实验材料

试验地位于昆明学院农学院 (25°03' N, 102°43' E), 年均气温为 15.1 °C, 年均降雨量为 1 075 mm, 海拔 1 891 m, 属低纬高原山地季风气候。滇重楼于 2014 年 3 月种植在遮荫棚中, 遮阴率约为 75%, 株行距 15 cm × 25 cm, 正常水肥管理。

1.2 方法

1.2.1 花药开裂过程观察 对植株进行标记, 观察花药开裂情况并记录相应的时间、温度、湿度、光照强度。用 SPSS 软件计算均值。因单朵花内最先完全开裂和最后完全开裂的单枚花药开裂时间相差不到 1 min, 因此取 50% 花药完全开裂的时间作为其花药开裂的时间, 下同。

1.2.2 花药开裂生态因子影响实验 实验在 BIC-300 人工气候箱中进行实验。每组实验开始前将实验植株置于环境条件设置为 15 °C、黑暗、70% RH 的 BIC-300 人工气候箱中 4.5 h, 使其花药处于持续关闭的状态。

1.2.2.1 正交实验 实验设光照强度 (A)、温度 (B) 和湿度 (C) 3 个因素, 根据自然状态滇重楼花药开裂时的生态因子数值设定因素水平, 每个因素包括 3 个水平 (表 1)。采用 $L_9(3^4)$ 的正交表进行正交实验, 因素 A、B、C 分别排列于第 1、2、3 列, 第 4 列为空列 (表 2)。记录这 9 个处理组合下花药开裂时间。采用直观分析法了解因素的主导效应及其优水平组合, 用 SPSS 软件进行交互作用分析及因素间的方差分析。

1.2.2.2 温度对比实验 在光照强度均为 2 000 lx, 相对湿度均为 45%~65%, 温度分别为 12、17、20、21、22、23、24 °C 的条件下进行对比实验。

表 1 实验的因素水平表

Table 1 Factors and levels of the experiment

水平 Level	A-光照强度 A-illumination intensity (lx)	B-温度 B-temperature ($^{\circ}$ C)	C-相对湿度 C-relative humidity (%)
1	0	20	90
2	2 000	25	55
3	5 500	28	20

表 2 $L_9(3^4)$ 正交试验因素水平表及试验实施Table 2 $L_9(3^4)$ orthogonal design for the experiment

实验号 Experiment number	A	B	C	空 Vacancy	处理组合 Treatment combination	实施方案 Embodiment
1	1	1	1	1	$A_1B_1C_1$	0 lx, 20 $^{\circ}$ C、 90%RH
2	1	2	2	2	$A_1B_2C_2$	0 lx, 25 $^{\circ}$ C、 55%RH
3	1	3	3	3	$A_1B_3C_3$	0 lx, 28 $^{\circ}$ C、 20%RH
4	2	1	2	3	$A_2B_1C_2$	2 000 lx, 20 $^{\circ}$ C、 55%RH
5	2	2	3	1	$A_2B_2C_3$	2 000 lx, 25 $^{\circ}$ C、 20%RH
6	2	3	1	2	$A_2B_3C_1$	2 000 lx, 28 $^{\circ}$ C、 90%RH
7	3	1	3	2	$A_3B_1C_3$	5 500 lx, 20 $^{\circ}$ C、 20%RH
8	3	2	1	3	$A_3B_2C_1$	5 500 lx, 25 $^{\circ}$ C、 90%RH
9	3	3	2	1	$A_3B_3C_2$	5 500 lx, 28 $^{\circ}$ C、 55%RH

1.2.2.3 光照强度对比实验 在湿度均为 45%~65%, 温度为 24 $^{\circ}$ C、光照强度分别为 100、1 000、3 000、5 500 lx 的环境条件下进行对比实验, 观察花药开裂过程并记录花药开裂时间。

2 结果与分析

2.1 花药开裂时间及开裂过程中生态因子的变化

滇重楼的花药具有每天上午开裂、晚上关闭的特性, 其花药开裂-关闭的同时伴随着光照强度、温度、湿度的变化。观测发现上午 8:43~9:29 滇重楼花药开裂, 花药开裂过程中温度升高 1.3 $^{\circ}$ C, 相对湿度降低 2.57%, 光照强度升高 496.7 lx。整个花药开裂过程所需时间均为 46 min; 在滇重楼花药开裂的过程中, 其全闭、半开、全开时的光照强度分别为 (2 000 \pm 53)、(2 353 \pm 26)、(2 497 \pm 26) lx; 温度

分别为 (20.8 \pm 0.06)、(21.7 \pm 0.06)、(22.1 \pm 0.06) $^{\circ}$ C; 相对湿度分别为 (69.07 \pm 0.26)%、(66.93 \pm 0.09)%、(66.5 \pm 0.06)%。

2.2 生态因子对滇重楼花药开裂的影响

2.2.1 $L_9(3^4)$ 正交实验结果及分析 处理组合 1-9 滇重楼花药完全开裂所需时间分别为 182、34、31、54、42、36、45、52、31 min (图 1)。

表 3 滇重楼花药开裂时间及生态因子变化

Table 3 Ecological factors on anther dehiscence of *Paris polyphylla* var. *yunnanensis*

花药开裂 状态 Status	时间 Time	光照强度 Illumination intensity (lx)	温度 Temperature ($^{\circ}$ C)	相对湿度 Relative humidity (%)
全闭 Closed	8:43	2 000 \pm 53	20.8 \pm 0.06	69.07 \pm 0.26
半开 Half-opened	9:16	2 353 \pm 26	21.7 \pm 0.06	66.93 \pm 0.09
全开 Opened	9:29	2 497 \pm 26	22.1 \pm 0.06	66.50 \pm 0.06

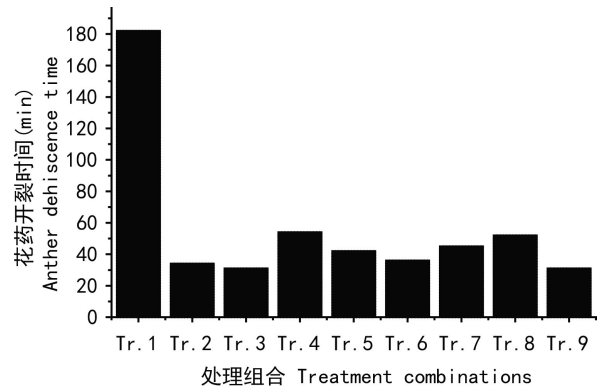


图 1 不同处理组合滇重楼花药开裂时间

Fig. 1 Anther dehiscence time of *Paris polyphylla* var. *yunnanensis* under different treatment combinations

实验结果很明显分为二类, 处理组合 1 为一类, 其余处理组合聚为一类。处理 1 光照强度、温度最低, 湿度最高, 大大延长了花药开裂时间; 处理组合 4、5、7、8 的花药开裂时间最接近自然状态值, 处理组合 2、3、6、9 的花药开裂时间偏短, 其温度值均高于自然状态值。

对实验结果按直观分析法进行分析 (表 4)。极差 R 分析结果为 $R_B > R_C > R_A$; 表明各因素对滇重楼花药开裂时间的影响主次顺序为温度 > 相对湿度 > 光照强度, 即温度为影响滇重楼花药开裂时间的主

表 4 $L_9(3^4)$ 正交实验结果的直观分析Table 4 Visual analysis on the $L_9(3^4)$ orthogonal test results

类别 Class	A	B	C
极差 Range	39.6	61	50.7
主次顺序 Important order	B>C >A		
最优水平 Optimal level	A_3	B_3	C_3
最优组合 Optimal combination	$A_3 B_3 C_3$		

要因子。各因素最优水平分别为 A_3 、 B_3 和 C_3 , 即滇重楼花药开裂时间最短的光照强度、温度及相对湿度为 5 500 lx、28 °C、20 RH。

用 SPSS 软件进行交互作用分析(图 2)。A × B、B × C、A × C 交互作用图中, 三条曲线的斜率相等, 基本没有交互作用。从图中还可以看出: 光照强度 A 由水平 1 到水平 2 花药开裂时间变化大, 由水平 2 到水平 3 的折线近乎水平, 花药开裂时间变化非常小; 说明黑暗可以推迟花药开裂, 而有光照时, 光照强度的强弱对花药开裂时间影响甚微。温度 B 由水平 1 到水平 2 花药开裂时间变化大, 由水平 2 到水平 3 花药开裂时间变化较小, 但依然有明显变化。而 C_2 、 C_3 的两条线几乎重合说明湿度从水平 2 到水平 3 花药开裂时间几乎不变, 湿度从水平 1 到水平 2 花药开裂时间变化较大。这验证了 Wang et al(2009) 的湿度对花药开裂时间影响的结论: 高湿度推迟花药开裂, 中低湿度对花药开裂时间无影响。对比 3 个交互作用图可以看出, 温度由 B_1 到 B_2 到 B_3 花药开裂时间的变化明显大于光照强度由 A_1 到 A_2 到 A_3 花药开裂时间的变化, 这验证了极差分析中温度对花药开裂时间影响程度大于光照强度对花药开裂时间的影响。

为进一步了解因素水平间影响花药开裂时间的差异显著性, 对其水平进行单因变量多因素的方差分析(表 5)。表 5 结果显示, 实验中光照强度、温度、相对湿度各水平对花药开裂时间无显著影响。但是从处理组合 1 可以看出黑暗、低温、高湿的环境能够大大延长花药开裂时间, 而处理组合 2、3 表明黑暗可以使滇重楼花药正常开裂, 处理组合 6、8 表明极端高湿也可以使滇重楼花药正常开裂。

由于滇重楼花期内昆明市的夜间温度常低于 20 °C, 低温是否调控着滇重楼花药夜间关闭不得而知, 故进一步增加温度及光照强度水平进行对比实验。

表 5 因素的水平间花药开裂时间的方差分析

Table 5 ANOVA of the anther dehiscence time between factorial levels

因变量 Dependent variable	花药开裂时间 Anther dehiscence time				
	变异来源 Source of variation	离差 平方和 SSD	自由度 df	均方 MS	F
A	3 044.667	2	1 522.333	0.806	0.554
B	6 422.000	2	3 211.000	1.700	0.370
C	5 100.667	2	2 550.333	1.350	0.426
误差 Error	3 778.667	2	1 889.333		
总计 Total	46 907.000	9			

注: $P<0.05$ 表示差异显著, $P<0.01$ 表示差异极显著。

Note: $P<0.05$ means significant difference, $P<0.01$ means extremely significant difference.

2.2.2 温度对滇重楼花药开裂的影响 从图 3 可以看出, 在 2 000 lx、55% RH 的环境条件下, ≤ 17 °C 时花药开裂时间 > 12 h, 20、21、22、23、24 °C 时花药开裂时间分别为 90、58、45、35、30 min, 花药开裂时间随着温度的升高而明显缩短, 在 2 000 lx、55% RH 时, 滇重楼花药在 1 h 之内开裂的最低温度为 21 °C, 高于这个温度其花药可以正常开裂, 否则将长时间保持关闭状态。

2.2.3 光照强度对滇重楼花药开裂的影响 图 3 结果显示, 在 45%~65% RH、24 °C, 光照强度为 100、1 000、3 000、5 500 lx 时, 花药均能开裂, 开裂时间分别为 28、24、24、22 min。当温度为 24 °C 时, 温湿度相同、光照强度越大, 花药开裂时间越短, 但是相差不明显。

3 讨论

温度的变化是影响滇重楼花药开裂时间的主导因子, 高湿度及黑暗推迟花药开裂, 但并不能阻止花药开裂, 而中低湿度及有光照时的不同光照强度对花药开裂时间几乎无影响。不同温度的对比实验证实, 在一定光照强度、相对湿度条件下, 低温能够使得花药 12 h 持续不开裂, 符合现在普遍认为花药只有在天气足够温暖和干燥, 能够便于传粉时才会开裂的观点(Faegri et al, 1979)。而光照强度越高, 要使花药持续不开裂所需温度越低。

综上所述, 可以解释滇重楼花药白天开裂夜晚

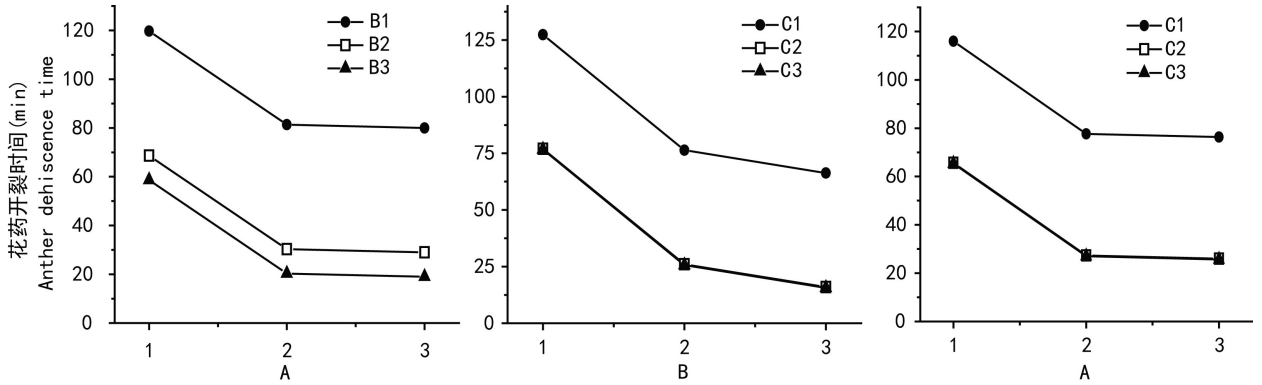


图2 光照强度-温度、温度-相对湿度、光照强度-相对湿度的交互作用图
Fig. 2 Interaction between pair wise of light intensity, temperature and relative humidity

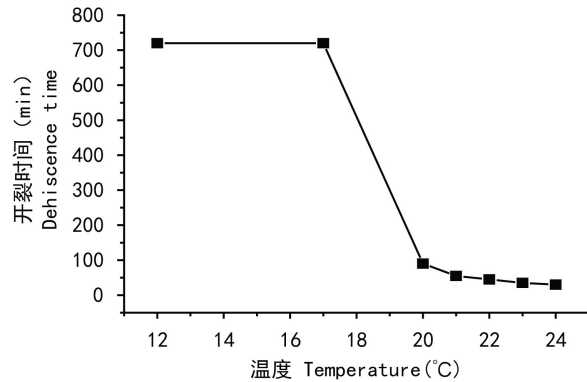


图3 不同温度下滇重楼花药开裂时间
Fig.3 *Paris polyphylla* var. *yunnanensis* anther dehiscence time at different temperatures

关闭的现象与环境因子的关系:白天光照强度由0逐渐增强,使得花药开裂的最低温要求降低,解除黑暗对花药开裂的推迟作用;同时,温度不断升高,湿度不断下降解除高湿度对花药开裂的推迟作用,随着温度升高到足以使花药正常开裂的温度,花药便逐渐开裂;而夜晚温度迅速降低并不断降低,使得花药关闭并整晚保持持续关闭状态,光照强度的减弱直至黑暗使得花药开裂的最低温升高,从而促进花药的关闭。

植物开花及花药开裂、散粉对植物繁殖和育种具有重要意义。滇重楼花药的适时开裂是保护花粉、延长花粉寿命、增强雄性适合度的一种适应机制(王定康等,2008),通过控制光照强度、温度、湿度、光质等环境因子对滇重楼花药开裂行为及花药开裂时间实现人为调控,为滇重楼的繁殖栽培、选种育种

提供重要支持。

参考文献:

- BI TJ, ZHOU HP, SU ZL, et al, 2012. Light effects on the style curvature and anther dehiscence of *Alpinia mutica* (Zingiberaceae) [J]. *Plant Divers Resour*, 34(5): 453-458. [毕廷菊,周会平,苏志龙,等,2012. 光对马来良姜花柱运动和花药开裂的影响 [J]. *植物分类与资源学报*, 34(5): 453-458.]
- FAEGRI K, VANDER PL, 1979. *The principles of pollination ecology* [M]. Oxford: Pergamon Press: 42.
- HUANG W, MENG FY, ZHANG WS, et al, 2008. Study on seed dormancy mechanism of *Paris polyphylla* var. *yunnanensis* [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 24(12): 242-246. [黄玮,孟繁蕴,张文生,等,2008. 滇重楼种子休眠机理研究 [J]. *中国农学通报*, 24(12): 242-246.]
- KEIJZER C, 1987. The processes of anther dehiscence and pollen dispersal. I. The opening mechanism of longitudinally dehiscing anthers [J]. *New Phytol*, 105: 487-498.
- LINSKENSCH C, 1988. The effect of temperature humidity and light on the dehiscence of tobacco anthers [C]. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen C*, 91: 369-375.
- LISCIM TC, PACINI E, 1994. Pollination ecophysiology of *Mercurialis annua* L. (Euphorbiaceae), an anemophilous species flowering all year round [J]. *Ann Bot*, 74: 125-135.
- LI H, 1998. *The genus Paris* (Trilliaceae) [M]. Beijing: Science Press: 35-36. [李恒, 1998. 重楼属植物 [M]. 北京: 科学出版社: 35-36.]
- LI J, WANG QF, GITURUC RW, et al, 2012. Reversible anther opening enhances male fitness in a dichogamous aquatic plant *Butomus umbellatus* L., the flowering rush [J]. *Aquat Bot*, 99: 27-33.
- LI YC, 1982. Studies on the introduction cultivation of Genus *Paris* L. I. A preliminary report on sexual propagation of *Paris polyphylla* var. *yunnanensis* [J]. *Acta Bot Yunnan*, 4(4): 429-431. [李运昌, 1982. 重楼属植物引种栽培的研究 I. 滇重楼的有性繁殖试验初报 [J]. *云南植物研究*, 4(4): 429-431.]
- LU H, XU JH, CHEN RP, et al, 2006. Status of the genus *Paris* L. resources of Yunnan and countermeasures for protection [J].

- J Yunnan Univ: Nat Sci Ed, 28(S1): 307-310. [陆辉,许继宏,陈锐平,等,2006. 云南重楼属植物资源现状与保护对策 [J]. 云南大学学报·自然科学版,28(S1):307-310.]
- SU WH, ZHANG GF, 2003. Relation between the photosynthesis of *Paris polyphylla* var. *Yunnanensis* and the environmental factors [J]. J Yunnan Univ: Nat Sci Ed, 25(6): 545-548. [苏文华,张光飞,2003. 滇重楼光合作用与环境因子的关系 [J]. 云南大学学报·自然科学版,25(6):545-548.]
- WANG DK, SUN GF, GUO LH, et al, 2008. Observation on the anther opening and closing phenomena of several species of *Paris Genus* [J]. J Anhui Agric Sci, 36(9): 3709-3710. [王定康,孙桂芳,郭丽红,等,2008. 几种重楼属植物花药开裂和关闭现象的研究 [J]. 安徽农业科学,36(9):3709-3710.]
- WANG DK, SUN GF, WANG LF, et al, 2009. A novel mechanism controls anther opening and closing in *Paris polyphylla* var. *Yunnanensis* [J]. Chin Sci Bull, 54(2): 244-248.
- WILSON ZA, SONG J, TAYLOR B, et al, 2011. The final split: the regulation of anther dehiscence [J]. J Exp Bot, 62(5): 1633-1649.
- YATES IE, SPARKS D, 1993. Environmental regulation of anther dehiscence and pollen germination in pecan [J]. J Am Soc Hortic Sci, 118: 699-706.
- YUAN LC, CHEN C, YANG LY, et al, 2003. Effects of temperature and gibberellin treatments on the second growth of seeds of *Paris polyphylla* var. *yunnanensis* [J]. Seed, 21(5): 33-34. [袁理春,陈翠,杨丽云,等,2003. 温度和赤霉素对滇重楼种子二次发育的影响 [J]. 种子,21(5):33-34.]
-
- (上接第 1171 页 Continue from page 1171)
- PANG DH, SHEN LN, JIANG ZC, et al, 2010. Daily variation of photosynthetic ecophysiological characteristics of lithophytic shrub dominant species in peak cluster depressions of Nongla, Guangxi [J]. Carsol Sin, 29: 293-300. [庞冬辉,沈利娜,蒋忠诚,等,2010. 广西弄拉峰丛洼地灌丛岩生优势种光合生理生态特征日变化研究 [J]. 中国岩溶,29:293-300.]
- RU WM, ZHANG JT, ZHANG F, et al, 2006. Species diversity and community structure of forest communities in Lishan Mountain [J]. Chin J Appl Ecol, 17(4): 561-566. [茹文明,张金屯,张峰,等,2006. 历山森林群落物种多样性与群落结构研究 [J]. 应用生态学报,17(4):561-566.]
- TANG ZH, ZHU YJ, TANG YD, et al, 2013. Study on community characteristics and species diversity of *Forsythia suspensa* (Thunb.) Vahl community in Henan [J]. J Centr S Univ For & Technol, 33(4): 28-33, 42. [汤正辉,祝亚军,谭运德,等,2013. 河南省连翘灌丛群落特征及物种多样性研究 [J]. 中南林业科技大学学报,33(4):28-33,42.]
- WANG JL, 2008. Studies on species diversity, productivity and individual growth of *Larix principis-rupprechtii* community in Liupan Mountain [D]. Lanzhou: Lanzhou University: 3. [王峻玲, 2008. 六盘山林区华北落叶松群落物种多样性、生产力及个体生长量的研究 [D]. 兰州:兰州大学:3.]
- WEI JL, XIE Q, LIANG XH, 2000. The pattern of secondary shrubbery and inter-relationship between populations in the stony mountain in Guilin, South China [J]. J Hechi Teach Coll: Nat Sci, 20(2): 1-4. [韦健琳,谢强,梁雪红, 2000. 桂林石山次生灌丛植物种群分布格局及种间相关性研究 [J]. 河池师范高等专科学校学报·自然科学版,20(2):1-4.]
- XIE JY, CHEN LZ, 1997. The studies of some aspects of biodiversity on scrubs in the warm temperate zone in China [J]. Acta Phytoec Sin, 21: 197-207. [谢晋阳,陈灵芝, 1997. 中国暖温带若干灌丛群落多样性问题的研究 [J]. 植物生态学报,21:197-207.]
- YU XX, ZHANG XM, WANG XB, 2008. Vegetation community features and succession law of natural shrubs in Beijing mountainous area [J]. J Beijing For Univ, 30: 107-111. [余新晓,张晓明,王雄宾, 2008. 北京山区天然灌丛植被群落特征与演替规律 [J]. 北京林业大学学报,30:107-111.]
- YUAN L, ZHOU HR, ZONG SL, et al, 2014. Structural characteristics and diversity of typical shrub plant community in the Urumqi region [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 3: 595-603. [袁蕾,周华荣,宗召磊,等,2014. 乌鲁木齐地区典型灌木群落结构特征及其多样性研究 [J]. 西北植物学报,3:595-603.]
- YUE M, REN Y, DANG GD, et al, 1999. Species diversity of higher plant communities in Foping National Reserve [J]. Biodivers Sci, 7(4): 263-269. [岳明,任毅,党高弟,等,1999. 佛坪国家级自然保护区植物群落物种多样性特征 [J]. 生物多样性,7(4):263-269.]
- ZENG QW, LI HS, CHEN GZ, et al, 2007. Quantitative classification and analysis of environmental variables of shrub communities in Hongkong [J]. Res Envir Sci, 20(5): 45-49. [曾绮微,李海生,陈桂珠,等,2007. 香港灌丛植被的数量分类与环境关系分析 [J]. 环境科学研究,20(5):45-49.]
- ZHANG GF, 2000. Species diversity of a shrub community in Tiantong region, Zhejiang Province and its implication for succession [J]. Biodivers Sci, 8(3): 271-276. [张光富, 2000. 浙江天童山区灌丛群落的物种多样性及其与演替的关系 [J]. 生物多样性,8(3):271-276.]
- ZHANG GF, SONG YC, 2002. Change of component structure of shrubland in Tiantong region, Zhejiang Province under different treatments [J]. Chin J Appl Ecol, 13(1): 16-20. [张光富,宋永昌, 2002. 不同处理措施下浙江天童灌丛群落组成结构的变化 [J]. 应用生态学报,13(1):16-20.]
- ZHANG SZ, LIU WZ, GUO XL, et al, 2010. Individual tree size distribution and species diversity of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* community in the west of Qingling [J]. For Res, 23(1): 65-70. [张宋智,刘文楨,郭小龙,等,2010. 秦岭西段锐齿栎群落林木个体大小分布特征及物种多样性 [J]. 林业科学研究,23(1):65-70.]
- ZHANG WY, TAO JP, 2007. Community characteristics of shrub vegetation by forest closing in Dagou Catchment Upper Reaches of Minjiang River [J]. For Res, 20: 515-519. [张炜银,陶建平, 2007. 岷江上游大沟流域自然封育灌丛群落特征 [J]. 林业科学研究,20:515-519.]
- ZHANG YR, OU YX, LI YL, et al, 2013. Shrub community characteristics and quantitative calculation of theirs biomass in southern China [J]. J Centr S Univ For & Technol, 33(9): 71-79. [张亚茹,欧阳旭,李跃林,等,2013. 我国南亚热带灌丛群落特征及生物量的定量计算 [J]. 中南林业科技大学学报,33(9):71-79.]