

山西蟒河珍稀植物群落谱系结构研究

张滋庭, 张滋芳*, 王凯 (山西师范大学生命科学学院, 山西临汾 041004)

摘要 [目的]探讨山西蟒河珍稀植物的濒危机制。[方法]以山西蟒河国家级自然保护区珍稀植物群落为研究对象, 分别对5个空间尺度(100、400、900、1 600和2 500 m²)和6个径级(DBH < 5 cm, 5 cm ≤ DBH < 10 cm, 10 cm ≤ DBH < 15 cm, 15 cm ≤ DBH < 20 cm, 20 cm ≤ DBH < 25 cm, DBH ≥ 25 cm)的谱系结构及其在不同研究方向上的改变规律进行分析, 据此分析群落成因。[结果]珍稀植物群落谱系聚集程度和空间尺度是正相关的。随着径级的增大, 群落谱系整体上都表现为谱系聚集, 谱系结构聚集程度相对平稳。[结论]山西蟒河珍稀植物群落不同空间尺度和不同径级下都表现出显著的谱系结构, 说明在蟒河珍稀植物群落构建过程中, 生态位理论的作用更加重要, 而中性理论的谱系随机并不相符。

关键词 群落构建; 谱系结构; 空间尺度; 径级; 蟒河国家级自然保护区

中图分类号 S184 文献标识码 A 文章编号 0517-6611(2018)15-0003-04

Phylogenetic Structure of Rare Plant Communities in Shanxi Mang River

ZHANG Zi-ting, ZHANG Zi-fang, WANG Kai (College of Life Sciences, Shanxi Normal University, Linfen, Shanxi 041004)

Abstract [Objective] The aim was to explore the endangered mechanism of rare plant communities in Shanxi Mang River. [Method] As the research object of rare plant community for the national natural protection area of Mang River, Shanxi, it was analyzed the change rules of five space sizes (100, 400, 900, 1 600 and 2 500 m²) and six diameter classes (DBH < 5 cm, 5 cm ≤ DBH < 10 cm, 10 cm ≤ DBH < 15 cm, 15 cm ≤ DBH < 20 cm, 20 cm ≤ DBH < 25 cm, DBH ≥ 25 cm) for the phylogenetic structure of plant communities and different researching directions to research the cause of the construction of communities. [Result] The degree of phylogenetic aggregation for the rare plant communities was bigger and bigger with the improvement of diameter class. The community revealed the phylogenetic aggregation, and the aggregation degree of phylogenetic structure was relatively steady. [Conclusion] In the research, it is the phylogenetic structure at different space sizes and diameter classes for the rare plant communities of Mang River, Shanxi, all of these reveal that the roles of niche theory is more important and the communities of neural theory is inconsistent at random.

Key words Community construction; Pedigree structure; Space scale; Diameter level; Mang River National Nature Reserve

目前植物群落动态的研究主要集中在物种多样性、出生率和补员率变化等方面, 对于群落内的物种关系、分布格局和聚群过程的动态变化关注较少。群落谱系结构结合了物种的进化历史, 反映了群落的组成特征, 对于了解长期的群落构建、种间关系和群落聚群等过程有着重要作用^[1]。由于植物一些重要的功能特征具有较强的谱系保守性, 因此, 谱系结构在一定程度上也体现了群落物种的功能结构^[2-3]。局部群落的谱系结构会受到很多因素的影响, 可以总结为生物和非生物2个方面的因素, 可以某个群落的谱系结构去分析, 从而得到局域生境在进化过程中对进化的选择倾向^[4]。研究表明, 谱系结构的变化受到很多方面的影响, 如尺度、生态特征、环境因子、海拔梯度等^[5-8]。依赖于空间和时间尺度, 某一个群落的谱系调查显示其为聚集或发散的格局, 那么很有可能与环境过滤或者竞争排斥作用等群落聚群规则之间有着关联^[9-10]。

在群落谱系结构的研究中, 目前的研究中有3种机制可以作为谱系结构形成的原因: 竞争排斥、生境过滤、中性过程^[4, 11]。一般来说, 当物种之间有着高度的亲缘关系, 那么其生态的特征就会产生类似^[12]。如果某个群落中, 其成因是竞争排斥占据主要的地位, 则亲缘关系近的物种就会互相排斥, 最后导致群落中亲缘关系远的共同存在, 称之为谱系发散; 如果占主导的是生境过滤, 那就是亲缘关系离得近的物种共同存在, 因为它们的生态特征类似适应这种过滤, 那就

是谱系聚集的特点; 如果中性过程占主导, 物种的分布趋向随机, 则呈现谱系随机^[4]。因此, 对群落进行谱系结构分析是研究其群落构建机制的较好方法之一, 所得到的研究结果具有重要的参考价值, 可依其判断在群落构成中占主导地位的是生态位过程(竞争排斥和生境过滤)还是中性过程, 从而进一步分析群落生态学问题和基本知识^[13]。

目前, 群落谱系结构在研究热带森林的群落构建时, 被应用并得到了理论和实践结合的印证^[14]。Kembel等^[15]对巴拿马样地的研究结果显示, 空间尺度在增大时(100 m²及更大的空间尺度), 谱系结构呈现聚集的状态, 表明它们之间是正相关的。Sival等^[16]研究表明, 如果空间狭小, 那么生态特征类似的物种就不能共存, 其谱系就是发散的状态。Letcher^[17]对不同进化演替状态下的植物群落进行分析, 发现演替越深入, 谱系就越分散, 它们的发散程度是更加接近那些径级较大的群落。黄建雄等^[18]从整体上分析了谱系结构、环境因子、空间因子和群落动态, 发现空间因子占主要地位。但应用不同研究方式和方向分析谱系结构所得出的结果也有差别, 由此计算得出的群落构建机制也会不同。鉴于此, 笔者通过分析蟒河自然保护区珍稀植物群落的谱系结构探讨了珍稀植物的濒危机制, 以期对珍稀植物群落的保护和恢复提供借鉴。

1 材料与方法

1.1 研究区概况 蟒河自然保护区位于山西省阳城县城蟒河镇, 地理坐标为112°22'10"~112°31'35"E、35°12'30"~35°17'20"N。境内地貌复杂, 山峰陡峭, 岩壁林立, 沟壑纵横, 指柱山是其海拔最高的山峰, 高达1 572.6 m, 最低为

作者简介 张滋庭(1992—), 男, 山西吕梁人, 硕士研究生, 研究方向: 群落生态学。*通讯作者, 硕士研究生, 研究方向: 群落生态学。

收稿日期 2018-01-10

300.0 m。该区属暖温带半湿润大陆性季风气候,年均气温 14 ℃,无霜期 220 d,年降水量 600~980 mm。比较典型的植物有栓皮栎 (*Quercus variabilis*) 林、榿子栎 (*Q. baronii* Skan) 林、鹅耳枥 (*Carpinus cardata*) 林、山茱萸 (*Cornus officinalis*) 林、荆条 (*Vitex negundo* var. *Heterophylla*) 灌丛、黄栌 (*Cotinus coggygria*) 灌丛、连翘 (*Forsythiasus pensa*) 灌丛等。主要土壤类型为山地褐土,山麓河谷为冲积土,海拔 1 500 m 以上为山地棕壤。

1.2 方法

1.2.1 样方的设置。由于蟒河自然保护区旅游干扰较为严重,在选择样方时尽量避免人为干扰,选取较空旷区(干扰较少)的小环境,采用典型取样法,以珍稀植物为目标物种设置样方,每个样方调查物种类型包括乔木、灌木和草本。设置乔木群落的样方面积为 10 m × 10 m,并且在每一个样方中沿对角线设置 2 个 5 m × 5 m 灌木层样方,然后在这个样方中再设置 4 个 1 m × 1 m 草本层样方。共设置 46 个乔木样方,92 个灌木样方,184 个草本样方。记录每个物种的学名、个数、冠幅(盖度)等,并且详细记录样方地点的信息,如海拔、坡向和坡度等。利用网格法,设置 10 m × 10 m 的样方 25 个,20 m × 20 m 的样方 16 个,30 m × 30 m 的样方 9 个,40 m × 40 m 的样方 4 个,50 m × 50 m 的样方 2 个;对调查样地中所有胸径 1 cm 的个体,记录其树名、株数、胸径、树高、冠幅等。同时记录各样地的基本情况,包括海拔、坡向和坡度等^[19]。

1.2.2 谱系树的构建。统计所调查物种的科和属。将得到的资料逐一输入植物谱系库软件 PhyloMatic^[6]中,软件将被子植物分类系统(APG)当作数据库,信息输入后可智能地自动输出谱系树。使用软件 Phylocom^[1]提供的算法 BLADJ,利用分子及化石定年数据^[14],谱系树中那些不同的分化节点相隔的时间便可以准确地推断出来。其原理是将已经知道的分化时间节点作为固定值,将并不了解的整合成为平均值。以这种方法得出的分支长度是物质连续 2 次分化时间的间隔长度(每百万年为单位),从而比分支长度为 1 时得到的数据更为精确、更加可靠,所以得到的结果可信度更高,利用这种方法得到偶的谱系树是可以用来对群落的谱系结构进行分析和研究的^[20]。

1.2.3 谱系指数的选择。净谱系亲缘关系指数(net relatedness index, NRI)^[3]是近年来发展的一个比较可靠的分析方法,来代表群落谱系结构,与另一种谱系指数净最近间亲缘关系指数(net nearest taxa index, NTI)^[4]做对比,NRI 比较注重从整体上的研究,从整体上反映群落的谱系结构^[21]。因此,该研究把 NRI 作为分析方法。假设在调查中所统计到的物种可以合并在一起形成一个小库,该指数先计算出样方中所有物种对的平均谱系距离(mean phylo-genetic distance, MPD),当固定物种与个体的数量,然后从大的物种库中将刚才得到的库中所有的物种名随机抽取 999 次,就可以计算出这个小库中的物种在随机零模型下的 MPD 的分布,再去分析所得到的数据,并且把它们标准化,然后得到 NRI。公式为^[4]:

$$NRI_{\text{sample}} = -1 \times \frac{MPD_{\text{sample}} - MPD_{\text{randsample}}}{SD(MPD_{\text{randsample}})}$$

式中,MPD_{sample}为观察值;MPD_{randsample}为物种在谱系树上通过随机后获得的平均值,SD 为标准偏差。若 NRI > 0,说明小样方的物种在谱系结构上聚集;若 NRI < 0,说明小样方的物种在谱系结构上发散;若 NRI = 0,说明小样方的物种在谱系结构上随机。

1.2.4 分析方法。主要进行 2 种分析研究:①空间尺度。分别计算 10 m × 10 m、20 m × 20 m、30 m × 30 m、40 m × 40 m、50 m × 50 m 5 个空间尺度的样方,根据所得到的数据区计算不同空间尺度下的 NRI 值,而且对每一个得到的 NRI 值都进行 NRI = 0 的 *t* 检验^[13]。②树种径级水平。将样方中的个体划分为 6 个径级:Ⅰ径级, DBH < 5 cm;Ⅱ径级:5 cm ≤ DBH < 10 cm;Ⅲ径级:10 cm ≤ DBH < 15 cm;Ⅳ径级:15 cm ≤ DBH < 20 cm;Ⅴ径级:20 cm ≤ DBH < 25 cm;Ⅵ径级:DBH ≥ 25 cm。计算 6 个径级整体的 NRI 值,然后分别计算出不同空间尺度下的 NRI 值^[13]。利用 R 语言和 SPSS 软件对数据进行统计分析,采用 Excel 2007 软件绘图。

2 结果与分析

2.1 不同空间尺度下的群落谱系结构 调查 5 个空间尺度,得出其 NRI 平均值(表 1)。结果表明,NRI 在不同空间尺度上所得到的数值均大于 0。对所得数值进行 *t* 检验,NRI 平均值等于 0 的假设值,所有得到的数据均达到极显著水平,珍稀植物的群落所得出的结论都是谱系聚集,并且在 5 个空间尺度上进行分析,NRI 平均值是向着变大的方向进行的,即群落谱系结构是随空间尺度的增大而增大的,聚集程度也是在不断增加。多重比较分析表明,10 m × 10 m 和 20 m × 20 m 尺度下的 NRI 平均值和其他数据相比有很大差异,30 m × 30 m、40 m × 40 m、50 m × 50 m 尺度下的谱系聚集程度和其他数据相比较,并且数据差异不大。

表 1 5 个空间尺度上群落 NRI 分布及平均值为 0 的 *t* 检验

Table 1 Distributions of NRI values at five spatial scales and *t*-test of hypothesis that mean of NRI is zero

尺度 Scale	NRI 平均值 Mean of NRI	标准差 Standard deviation	<i>t</i>	<i>P</i>
10 m × 10 m	0.234 2	0.433 2	1.874	0.001 ***
20 m × 20 m	0.425 4	0.365 2	2.167	0.001 ***
30 m × 30 m	0.835 4	0.273 1	6.548	0.01 **
40 m × 40 m	0.878 6	0.327 3	12.497	0.15
50 m × 50 m	0.953 4	0.321 6	17.896	0.30

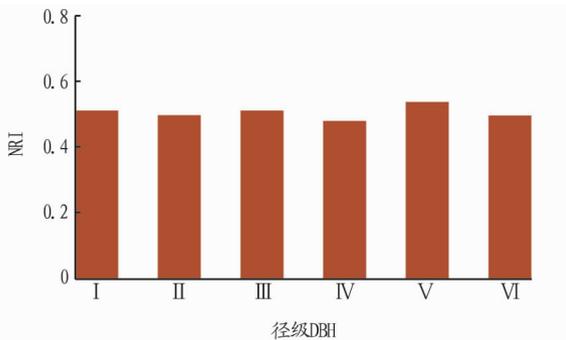
注:*** *P* < 0.01; ** *P* < 0.001

Note:*** *P* < 0.01; ** *P* < 0.001

2.2 不同径级下的群落谱系结构 分析 6 个径级群落总的 NRI 可知,珍稀植物群落几乎都是表现出谱系聚集,随着径级的增大,从 I 级到 VI 群落谱系结构聚集程度相对平稳(图 1)。

从不同空间尺度的角度分析不同径级的群落谱系结构可以看出,这些空间尺度下的谱系都是聚集趋势,随着径级的增大,谱系指数越来越小,珍稀植物群落的谱系结构越来越

越向发散结构发展,当 $DBH \geq 25$ cm 时,相比珍稀植物群落谱系指数较前一个径级的大,聚集程度比 V 级 ($20 \text{ cm} \leq DBH < 25 \text{ cm}$) 大,这与所有径级珍稀植物群落总体的 NRI 值的发展趋势相符。10 m × 10 m 空间尺度下所有径级的 NRI 值全部小于其他 4 个空间尺度下各自对应径级的 NRI 值,其余 4 个空间尺度各径级的 NRI 值是随着空间尺度的增加而增大的(图 2)。



注: I. $DBH < 5$ cm; II. $5 \text{ cm} \leq DBH < 10$ cm; III. $10 \text{ cm} \leq DBH < 15$ cm; IV. $15 \text{ cm} \leq DBH < 20$ cm; V. $20 \text{ cm} \leq DBH < 25$ cm; VI. $DBH \geq 25$ cm

图 1 不同径级群落总体上的 NRI 值

Fig. 1 Overall NRI of communities at different diameter classes

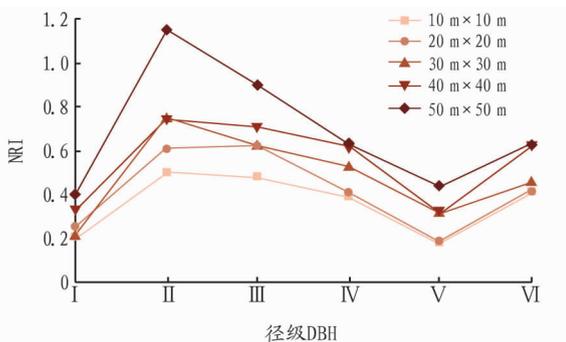


图 2 不同空间尺度下不同径级的群落 NRI 分布

Fig. 2 Distributions of NRI of different diameter classes at different spatial scales

3 结论与讨论

一般而言,基因树与物种树 2 种方法都用于构建进化树。并且在进行超矩阵方法时需要先假定 1 个物种中所包含的全部基因都是在相同的生态环境改变中有着一样的进化历史^[22]。事实上,因为物种的基因之间是存在杂交、水平转移和重复这些不可避免的因素,该假定是和真实的情况有一定的出入的。这些物种所处的系统位置在构建进化树时对构建所需的评定标准似然值等影响是非常微弱的,数次计算后可以看见它们的系统位置有时会发生改变,不是很稳定。导致这些产生的因素可能有物种的错误鉴定、信息位点稀少等。也有研究表明,把这些错误都剔除,可提高系统发育树的准确性。在尺度较大的情况下对系统发育进行研究,会经常存在不同程度的取样缺失^[6-7]。也有研究指出,如果取样不够完全,系统发育树进行分析时对系统发育关系的计算会有一些的错误,而在这种情况下,谱系得出的结果通常

更为精确。谱系的研究对于系统发育树的构建有一定的校正作用^[8-9]。

该研究表明,近缘物种一般共同生活在低海拔山谷环境中,也就是说在这个环境中占主要地位的是生境过滤;在陡坡及山脊生境,群落是与之相反的组成,说明物种间的竞争排斥在这样的生态环境下占有主导作用^[10]。同时,在取样时发现,干扰较小的样地中,稀有种具有较高的系统发育多样性指数,与优势种之间的亲缘关系不近,得出的数据印证了生态位分化假说,也就是说稀有物种由于其在时间和空间上的生态位比较多,使其可与其他优势种共同生存,该研究结果对当地的生态保护以及生物多样性的研究等都有重要意义,是制定保护政策和可持续发展战略重要的参考依据,也为分析全球变化对群落物种的影响提供了依据^[22]。

3.1 不同空间尺度下的群落谱系结构 空间尺度是影响谱系结构变化的重要因子^[4,23]。一般来说,随着空间尺度的增加,谱系结构有逐渐聚集的趋势^[15]。该研究中,随着研究尺度的增加,群落的整体谱系结构和近缘种谱系结构均表现为聚集,且聚集程度持续增加。在古田山 24 hm² 常绿阔叶林群落不同尺度(取样半径为 5、25、50、75、100 m)的谱系研究中所得出的结论是聚集(先增加后下降),并且在 5 ~ 50 m 尺度聚集程度增加^[14],与该研究结果一致。可见,生境过滤作用在蟒河珍稀植物群落构建和发展中起主导作用,空间尺度越大,生境过滤作用越强。同时谱系结构的动态变化及其生态过程的效应强度也受到研究尺度的影响^[13]。

3.2 不同径级下的群落谱系结构 植物群落的谱系结构和树种径级大小是存在关联性的,该研究中树种径级大小的判断依据就是空间代时间,对 6 个径级的数据进行分析发现整体上均呈聚集表现,并且径级增大,聚集程度降低,在研究 5 个不同空间尺度下不同径级群落的谱系结构时发现,所得到的谱系结构其聚集程度会随着径级增大而减少,这和 6 个径级的整体趋势有着高度的一致性,群落的谱系随着径级的增大而呈现出发散的结构,究其原因,可能是高大的乔木种子难以扩散到其他地方,所有小树种群密度增加从而聚集在一起,所有其群落谱系便会呈现出聚集,并且由于物种之间径级增大,相同物种的竞争排斥会越来越强,则存活下来的物种之间距离就会变大,所以从整体上看是得出谱系发散的结论^[1]。这与 Swenson 等^[21]的研究结果一致,即当种群是小径级时谱系聚集或随机,当大径级时谱系结构则是朝着发散的格局进行^[13]。

现有的研究表明,对于群落谱系的分析虽然有着不同的结果,如谱系聚集、谱系发散、谱系随机,但整体分析发现在大部分的植物群落中,物种间的亲缘关系经常是非随机的格局存在规律^[5]。在该研究中,几乎不同空间尺度和不同径级下的群落类型都有着谱系结构,而与中性理论是预测出物种的分布没有规律,是随机的,甚至群落构建和谱系结构都是随机^[4]的研究结果不同,表明与中性理论相比,生态理论对于该研究环境中的植物群落构建过程更加重要^[13]。

该研究是把群落谱系学应用于植物群落干扰及恢复研

究中的一次探索性研究^[24]。有研究表明,人为干扰对鳞河地区森林群落谱系结构产生了显著影响,但是海拔的不同、物种的不同以及群落结构的不同所造成的影响也不同^[18]。同时不同的尺度研究会对该地区的谱系结构得出不同的结论。在对研究所在地区谱系的研究方法和手段上,今后需要引入其他方式方法,寻找合适的基因信息来构建系统树,与生态特征相结合来加以校正,可以更加精准地找出物种之间的亲缘远近^[25-26]。此外,获得谱系树后,还可以再利用更为合理的统计模型和指数,增加统计分析和解决问题的能力^[13]。

参考文献

- [1] 牛红玉,王峰峰,练璐瑜,等.群落构建研究的新进展:进化和生态相结合的群落谱系结构研究[J].生物多样性,2011,19(3):275-283.
- [2] PRINZING A, REIFFERS R, BRAAKHEKKE W G, et al. Less lineages-more trait variation; Phylogenetically clustered plant communities are functionally more diverse[J]. Ecology letters, 2008, 11(8): 809-819.
- [3] 周道玮. 植物功能生态学进展[J]. 生态学报, 2009, 29(10): 5644-5655.
- [4] WEBB C O, ACKERLY D D, MCPECK M A, et al. Phylogenies and community ecology[J]. Annual review of ecology and systematics, 2002, 33: 475-505.
- [5] PAUSAS J G, VERDÚ M. The jungle of methods for evaluating phenotypic and phylogenetic structure of communities[J]. BioScience, 2010, 60(8): 614-625.
- [6] 刘巍,曹伟.长白山植物群落谱系结构及环境因子对其的影响[J].干旱区资源与环境,2013,27(5):63-68.
- [7] LIU J L, QIAN H, JIN Y, et al. Disentangling the drivers of taxonomic and phylogenetic beta diversities in disturbed and undisturbed subtropical forests[J]. Scientific reports, 2016, 6: 1-11.
- [8] 宋凯,米湘成,贾琪,等.不同程度人为干扰对古田山森林群落谱系结构的影响[J].生物多样性,2011,19(2):190-196.
- [9] 卜文圣,许涵,臧润国,等.不同采伐干扰方式对热带山地雨林谱系结构的影响[J].林业科学,2014,50(4):15-21.
- [10] 柴永福,岳明.植物群落构建机制研究进展[J].生态学报,2016,36(15):4557-4572.

- [11] KRAFT N J B, CORNWELL W K, WEBB C O, et al. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities[J]. American naturalist, 2007, 170(2): 271-283.
- [12] BURNS J H, STRAUSS S Y. More closely related species are more ecologically similar in an experimental test[J]. PNAS, 2011, 108(13): 5302-5307.
- [13] 姜晓燕,梁山峰,毕润成,等.山西霍山植物群落谱系结构的格局[J].西北植物学报,2016,36(12):2505-2512.
- [14] 黄建雄,郑凤英,米湘成.不同尺度上环境因子对常绿阔叶林群落的谱系结构的影响[J].植物生态学报,2010,34(3):309-315.
- [15] KEMBEL S W, HUBBELL S P. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community[J]. Ecology, 2006, 87: 86-99.
- [16] SILVA I A, BATALHA M A. Phylogenetic overdispersion of plant species in southern Brazilian savannas[J]. Brazilian journal of biology, 2009, 69(3): 843-849.
- [17] LETCHER S G. Phylogenetic structure of angiosperm communities during tropical forest succession[J]. Proceedings biological sciences, 2010, 277(1678): 97-104.
- [18] 黄建雄,叶万辉,练璐瑜,等.谱系结构、环境因子及空间因子对群落动态变化的影响[J].科学通报,2014,59(35):3471-3478.
- [19] 何艳华,闫明,张钦弟,等.五鹿山国家级自然保护区物种多样性海拔格局[J].生态学报,2013,33(8):2452-2462.
- [20] WOESE C R, FOX G E. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: The primary kingdoms[J]. Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America, 1977, 74(11): 5088-5090.
- [21] SWENSON N G, ENQUIST B J, THOMPSON J, et al. The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities[J]. Ecology, 2007, 88(7): 1770-1780.
- [22] 陈子英,谢长富,毛俊杰.冰河子遗的夏绿林:台湾水青冈[M].台北:行政院农业委员会林务局,2011:1-26.
- [23] CAVENDER-BARES J, KEEN A, MILES B. Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale[J]. Ecology, 2006, 87: 109-122.
- [24] 许格希,史作民,唐敬超,等.物种多度和径级尺度对于评价群落系统发育结构的影响:以尖峰岭热带山地雨林为例[J].生物多样性,2016, 25(6): 617-628.
- [25] 房帅,原作强,蒲菲,等.长白山阔叶红松林木本植物系统发育与功能性状结构[J].科学通报,2014,59(24):2342-2348.
- [26] 任思远,王婷,祝燕,等.暖温带-北亚热带过渡带落叶阔叶林群落不同径级系统发育结构的变化[J].生物多样性,2014,22(5):574-582.

(上接第2页)

活,烟叶自身的细胞结构也遭到破坏。而随着存储时间的延长,酶活性逐渐增加则可能与烤烟烟叶表面的微生物活动有关。烤烟烟叶表面微生物分泌酶从而导致烤烟烟叶的酶活性发生变化,因此烟叶表面的微生物分泌物可能加速烤烟陈化,促进陈化的进行从而改善烤烟烟叶的内在质量。利用微生物进行烤烟的人工陈化可以提高陈化效率,对存储期间烤烟品质的改善具有积极作用,并有待于进一步的深入研究。

参考文献

- [1] 于建军. 卷烟工艺学[M]. 北京:中国农业出版社,2003.
- [2] 官长荣,刘霞,郭瑞,等.淀粉代谢及影响烤烟淀粉含量的因素[J].云南农业大学学报,2006,21(6):745-748.
- [3] 张西仲,徐晓燕,韩忠明,等.烤烟片烟陈化过程中化学成分及相关酶活性的分析[J].贵州农业科学,2008,36(6):24-26.
- [4] 钱卫,田敏,李丽莉,等.烤烟叶面微生物5种水解酶的产生、温度稳定性及其在烟叶人工陈化中的应用[J].山东大学学报(理学版),2006, 41(5):155-160.
- [5] 赵铭钦,王豹祥,邱立友,等.不同陈化时期的烟叶酶活性变化及其同工酶谱分析[J].烟草科技,2006(3):52-54.

- [6] RUAN A D, MIN H. Studies on microbiological degradation of tobacco tar[J]. Journal of environmental science and health, 2005, 40(11): 2073-2083.
- [7] 朱广廉,张爱琴.植物生理学实验[M].北京:北京大学出版社,1990.
- [8] 李玲.植物生理学模块实验指导[M].北京:科学出版社,2009.
- [9] 官长荣,李艳梅,杨立均.水分胁迫下离体烟叶中脂氧合酶活性、水杨酸与茉莉酸积累的关系[J].中国农业科学,2003,36(3):269-272.
- [10] 张志良,吴光耀.植物生物化学技术和方法[M].北京:农业出版社,1986.
- [11] 赵铭钦,邱立友,张维群,等.陈化期间烤烟叶片中生物活性变化的研究[J].华中农业大学学报,2000,19(6):537-542.
- [12] 赵铭钦,王豹祥,邱立友,等.不同陈化时期烤烟叶片中酶活性及其相关化学成分分析[J].中国农业大学学报,2006,11(4):7-10.
- [13] 韩锦峰,朱大恒,杨素勤,等.不同陈化时期烤烟几种酶活性及其相关化学成分的分析[J].中国烟草科学,1999(1):1-2.
- [14] 王瑞新.烟草化学[M].北京:中国农业出版社,2003.
- [15] 李丛民.植物多酚对烟草制品品质的影响[J].烟草科技,2000(1):27-28.
- [16] 张荣平.脂氧合酶在植物体内的生理功能[J].莱阳农学院学报,1993, 10(1):47-51.
- [17] 朱大恒,陈锐,陈再根,等.烤烟自然醇化与人工发酵过程中微生物变化及其与酶活性关系的研究[J].中国烟草学报,2001,7(2):26-30.