

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica



第31卷 第21期 Vol.31 No.21 **2011**

中国生态学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 31 卷 第 21 期

2011 年 11 月 (半月刊)

目 次

基于景观格局理论和理想风水模式的藏族乡土聚落景观空间解析——以甘肃省迭部县扎尕那村落为例·····	史利莎,严力蛟,黄璐,等 (6305)
武夷山风景名胜区景观生态安全度时空分异规律·····	游巍斌,何东进,巫丽芸,等 (6317)
旅游地道路生态持续性评价——以云南省玉龙县为例·····	蒋依依 (6328)
城市空间形态紧凑度模型构建方法研究·····	赵景柱,宋瑜,石龙宇,等 (6338)
丹顶鹤多尺度生境选择机制——以黄河三角洲自然保护区为例·····	曹铭昌,刘高焕,徐海根 (6344)
西南喀斯特区域水土流失敏感性评价及其空间分异特征·····	凡非得,王克林,熊鹰,等 (6353)
流域尺度海量生态环境数据建库关键技术——以塔里木河流域为例·····	高凡,闫正龙,黄强 (6363)
雌雄异株植物鼠李的生殖分配·····	王娟,张春雨,赵秀海,等 (6371)
长白山北坡不同年龄红松年表及其对气候的响应·····	王晓明,赵秀海,高露双,等 (6378)
不同高寒退化草地阿尔泰针茅种群的小尺度点格局·····	赵成章,任珩,盛亚萍,等 (6388)
残存银杏群落的结构及种群更新特征·····	杨永川,穆建平, TANG Cindy Q, 等 (6396)
濒危植物安徽羽叶报春两种花型的繁育特性及其适应进化·····	邵剑文,张文娟,张小平 (6410)
神农架海拔梯度上 4 种典型森林的乔木叶片功能性状特征·····	罗璐,申国珍,谢宗强,等 (6420)
不同植被恢复模式下煤矸石山复垦土壤性质及煤矸石风化物的变化特征·····	王丽艳,韩有志,张成梁,等 (6429)
火烧对黔中喀斯特山地马尾松林分的影响·····	张喜,崔迎春,朱军,等 (6442)
内蒙古高原锦鸡儿属植物的形态和生理生态适应性·····	马成仓,高玉葆,李清芳,等 (6451)
古尔班通古特沙漠西部梭梭种群退化原因的对比分析·····	司朗明,刘彤,刘斌,等 (6460)
白石砬子国家级自然保护区天然林的自然稀疏·····	周永斌,殷有,殷鸣放,等 (6469)
黑龙江省东完达山地区东北虎猎物种群现状及动态趋势·····	张常智,张明海 (6481)
基于 GIS 的马铃薯甲虫扩散与河流关系研究——以新疆沙湾县为例·····	李超,张智,郭文超,等 (6488)
2010 年广西兴安地区稻纵卷叶螟发生动态及迁飞轨迹分析·····	蒋春先,齐会会,孙明阳,等 (6495)
B 型烟粉虱对寄主转换的适应性·····	周福才,李传明,顾爱祥,等 (6505)
利用 PCR-DGGE 方法分析不同鸡群的盲肠微生物菌群结构变化·····	李永洙, Yongquan Cui (6513)
鸡粪改良铜尾矿对 3 种豆科植物生长及基质微生物量和酶活性的影响·····	张宏,沈章军,阳贵德,等 (6522)
铜绿微囊藻对紫外辐射的生理代谢响应·····	汪燕,李珊珊,李建宏,等 (6532)
10 种常见甲藻细胞体积与细胞碳、氮含量的关系·····	王燕,李瑞香,董双林,等 (6540)
冬季太湖表层底泥产毒蓝藻群落结构和种群丰度·····	李大命,孔繁翔,于洋,等 (6551)
城市机动车道颗粒物扩散对绿化隔离带空间结构的响应·····	蔺银鼎,武小刚,郝兴宇,等 (6561)
新疆城镇化与土地资源产出效益的空间分异及其协调性·····	杨宇,刘毅,董雯,等 (6568)
山东潍坊地下水硝酸盐污染现状及 $\delta^{15}\text{N}$ 溯源·····	徐春英,李玉中,李巧珍,等 (6579)
增温对宁夏引黄灌区春小麦生产的影响·····	肖国举,张强,张峰举,等 (6588)
一种估测小麦冠层氮含量的新高光谱指数·····	梁亮,杨敏华,邓凯东,等 (6594)
黄河上游灌区稻田 N_2O 排放特征·····	张惠,杨正礼,罗良国,等 (6606)
专论与综述	
植物源挥发性有机物对氮沉降响应研究展望·····	黄娟,莫江明,孔国辉,等 (6616)
植物种群更新限制——从种子生产到幼树建成·····	李宁,白冰,鲁长虎 (6624)
研究简报	
遮荫对两个基因型玉米叶片解剖结构及光合特性的影响·····	杜成凤,李潮海,刘天学,等 (6633)
学术信息与动态	
科学、系统与可持续性——第六届工业生态学国际大会述评·····	石海佳,梁赛,王震,等 (6641)
期刊基本参数: CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 340 * zh * P * ¥70.00 * 1510 * 37 * 2011-11	



封面图说: 鹤立——丹顶鹤是世界 15 种鹤数量极小的一种,主要栖息在沼泽、浅滩、芦苇塘等湿地,以捕食小鱼虾、昆虫、蛙蚺、软体动物为主,也吃植物的根茎、种子、嫩芽。善于奔驰飞翔,喜欢结群生活。丹顶鹤属迁徙鸟类,主要在我国的黑龙江、吉林、俄罗斯西伯利亚东部、朝鲜北部以及日本等地繁殖。在长江下游一带越冬。在中国文化中有“仙鹤”之说。被列为中国国家一级重点保护野生动物名录,濒危野生动植物种国际贸易公约绝对保护的 CITES 附录一物种名录。

彩图提供: 陈建伟教授 国家林业局 E-mail: cites.chenjw@163.com

李宁, 白冰, 鲁长虎. 植物种群更新限制——从种子生产到幼树建成. 生态学报, 2011, 31 (21): 6624-6632.

Li N, Bai B, Lu C H. Recruitment limitation of plant population: from seed production to sapling establishment. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31 (21): 6624-6632.

植物种群更新限制 ——从种子生产到幼树建成

李 宁, 白 冰, 鲁长虎*

(南京林业大学森林资源与环境学院, 南京 210037)

摘要:更新限制是指种子由于各种原因, 不能够萌发并生长成幼树。它作为解释生物多样性的理论, 一直受到国内外群落生态学家关注。从种源限制、传播限制和建成限制 3 个角度, 对更新限制机制研究进展进行了综述。从种源限制而言, 时空因素是影响植物种群更新限制的重要因素, 因为植物结实量存在明显时空变化, 造成植物更新个体出现明显的时空规律。从传播限制而言, 传播数量、距离和食果动物行为均限制植物种群更新。数量上, 缺乏有限传播者势必减少传播数量, 但如果种子拥有较高质量, 则能逃脱数量限制; 距离上, 植物更新个体显示出明显的 Janzen-Connell 格局, 但传播距离趋向稳定, 形成植物种群的进化稳定对策; 食果动物行为上, 不同传播者对更新贡献存在差异, 捕食者直接降低更新, 融入两类动物行为的模型更能反映食果动物对更新的限制。从建成限制而言, 环境因子制约植物生长。小尺度下, 微生境的好坏对于植物幼苗建成至关重要; 大尺度下, 植物提供较好的广告效应则能摆脱生境限制。将传播者行为、捕食者行为与幼苗的空间分布格局、种子传播机理模型等结合, 建立植物更新限制机理模型应是更新限制未来的研究热点。选择稀有种和古老种为主题的长期更新限制研究, 为种群恢复提供指导, 也是未来重要研究方向。

关键词:更新限制; 种源限制; 传播限制; 建成限制

Recruitment limitation of plant population: from seed production to sapling establishment

LI Ning, BAI Bing, LU Changhu*

College of Forestry Resource and Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China

Abstract: Recruitment limitation, which occurs when seeds do not germinate and successfully develop into saplings, can result from three broadly defined mechanisms: (i) source limitation, which occurs when recruitment is limited by low population-level seed availability; (ii) dissemination limitation, which occurs when recruitment is limited by a failure of dispersing seeds to reach potential recruitment sites; and (iii) establishment limitation, which occurs when recruitment is limited by unsuitable biotic or abiotic environmental conditions. Recruitment limitation is an active research area for community ecologists as it potentially explains biodiversity patterns. In this article, we review research on recruitment limitation including source limitation, dissemination limitation and establishment limitation. Source limitation may occur in the early stages of plant regeneration and it is affected by small population sizes, temporal changes of plant productivity and habitat patch quality. Spatiotemporal changes in the condition are the main factors influencing plant recruitment. Mast seeding and high habitat patch quality may attract frugivores, helping plants avoid source limitation. Dispersal rate and distance, as well as frugivore behavior, could affect plant dissemination limitation which is the most important cycle in recruitment limitation. A lack of effective dispersers will reduce the number of seeds dispersed, which restricts recruitment.

基金项目:国家自然科学基金面上项目 (30970470); 南京林业大学优秀博士学位论文创新基金项目

收稿日期: 2011-04-25; 修订日期: 2011-08-22

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: luchanghu@njfu.com.cn

But high quality of seeds may help it escape limitation. For distance-restricted recruitment, recruitment patterns of plant species conform to those predicted by the Janzen-Connell hypothesis. Species with seeds capable of long distance dispersal are less impacted by spatially non-random mortality than those with seeds moving shorter distances. Through coevolution, the specific dispersal kernel of a plant population should be an evolutionary stable strategy that optimizes plant recruitment. For plants restricted by the behavior of animal dispersal vectors, non-random movement of frugivores would lead to seed aggregation, causing high density-dependent mortality. Different dispersers can make different contributions to recruitment. However, predators always decrease the density of seeds and seedlings. Few studies have incorporated animal behavior into seed dispersal models; a modified model incorporating animal behavior can better reflect the pattern of recruitment. Environmental factors play important roles in establishment limitation. At small scales, environmental conditions can affect seedling recruitment. For instance, soil nutrients are important for seedling growth and poor or excessive soil nutrients may limit growth. Seedling growth is also influenced by water availability. Shade-tolerant species can adapt to low light conditions, but late-succession species need better light conditions. Seedlings show greater survival and growth in canopy gaps than beneath the canopy. Living with heterospecific neighborhood can enhance seedling growth. At large scales, different vegetation types vary in their suitability for sapling establishment. However, plant species can avoid habitat limitation by attracting animal dispersal vectors. Future research should focus on developing a mechanistic model of plant recruitment limitation by incorporating behavior of dispersers and predators, and the spatial pattern of seedlings. Forest and wildlife managers also need to work together to account for spatial mechanisms of recruitment limitation for rare species over the long-term.

Key Words: recruitment limitation; source limitation; dissemination limitation; establishment limitation

种子植物天然更新有两种方式,即无性繁殖和有性繁殖(种子繁殖),后者是种子植物最重要的繁殖方式。大多数种子植物天然更新指成熟种子离开母树后,在适宜生境中萌发出幼苗、建成幼树的过程^[1-2]。然而种子离开母树后,并非所有种子的命运都相同^[3]。因为群落中剩余的生态位是有限的,仅有少量种子能成功建成幼树完成更新,多数种子常受到更新限制而死亡^[4]。

更新限制是指由于各种原因,种子不能够萌发并生长成幼树(从种子到幼树阶段受到限制)。它主要是来自以下 3 种机制:种子可获得性低,导致有效传播率低,引起种源限制;种子不能扩散到合适地点而受到传播限制;扩散到微生境后,受生物和非生物因素影响而不能生长成幼树,导致建成限制(图 1)^[4-6]。3 种机制直观地反映植物-环境因子、植物-食果动物和植物-植物之间的关系,它作为解释生物多样性的理论,一直受到国内外群落生态学家关注^[3, 7-11]。从 2000 至 2010 年,食果动物与种子传播(Frugivores and seed dispersal, FSD)会议中有关更新限制的文章逐渐增多,更多支持更新限制的证据被发现。2010 年在法国蒙特利埃举行第 5 届 FSD 会议(Frugivores and Seed Dispersal: Mechanisms and Consequences of a Key Interaction for Biodiversity)中,种子传播机制及其对生物多样性的影响作为大会主题备受关注,这也标示着联系种子传播和维持生物多样性的更新限制已成为国际研究的主流。

在植物群落中,为何存在高的物种多样性?物种间如何避免竞争达到稳定共存?群落中剩余的生态位有限,每种植物如何在有限的生态位下完成更新?这些正是更新限制所关注的重点。鉴于此,本文从种源限制、传播限制和建成限制 3 个角度,对更新限制机制的研究进展进行综述,通过对更新过程中 3 个关键环节的案例分析,期以揭示每个环节中影响植物种群更新的限制因子,并更好地从理论和实践上探寻植物种群续存和生物多样性维持的理论机制。

1 种源限制

种源限制是指种子生产量低而导致有效传播低,更新幼苗数量受到种子生产量大小的限制(图 1)^[4]。种源限制主要源于以下两种状况:植物种群呈小种群状,种子可利用性低,从而降低了有效传播的数量;植物种

子生产量呈现出明显的时空变化,导致种子有效传播出现明显的时空特征,造成小斑块、小年内植物种子有效传播较低^[12]。

国外研究者常选择在固定大样地中,设计种子增加实验,判断额外增加种子是否发芽,以此确定植物更新是否受到种源限制影响。受植物生活史周期长短所限,实验对象大多选取短命植物。很多大样地实验发现,种子额外增加和更新幼苗数量呈正相关;种子格局呈现出明显的时空变化^[13-14]。这说明种源限制一直存在于植物种群更新限制的起始阶段,且存在明显的时空变化。

时空因素是影响植物种群更新限制的重要因素。从时间尺度而言,大小年果树结实是影响种源限制的重要因子。大年果实生产量增加,果实的广告效应也明显增加^[15]。如我国特有的珍稀树种南方红豆杉(*Taxus chinensis* var. *mairei*),其“果实”假种皮红色,大年中“果实”的高产量促使大量的捕食者前来捕食,而捕食者中除了主要传播者红嘴蓝鹊(*Urocissa erythrorhyncha*)外,其他小型鸟类也参与进来。这些额外的种子捕食增加了植物传播的潜在几率。而小年,仅红嘴蓝鹊等少数传播者会去采食,传播者、传播次数均小于大年^[16-17]。红松(*Pinus koraiensis*)结实有以3—5 a为周期的大小年之分,大年多余的种子生存下来,提高了土壤种子库密度,从而促进更新^[18]。因此,随着大小年结实量的变化,吸引鸟类的广告效应呈现出明显差别。吸引额外种子捕食者,造成更多的种子传播是造成更新幼苗呈现大小年差异的主要原因。从空间尺度而言,动物眼中的植物果实呈现出明显的斑块化分布。在不同质量斑块中,动物移动符合理想自由分布规律^[19]。因此,高质量斑块中种子传播次数显然大于低质量斑块,这样更新幼苗也显现出明显的空间变化规律。

然而种源限制仅是从果实结实量上限制更新。当种子离开母体后,种子若想成功更新成幼苗还需面对更多的挑战,如传播限制、建成限制。

2 传播限制

传播限制是更新限制的关键环节之一,它主要指种子离开母体后,由于各种原因不能到达合适的萌发地点,从而导致植物种群更新失败(图1)。受到破碎化影响,生境中种子传播者丧失导致植物有效传播次数的减少,从而引起数量上限制传播^[8];离开母树后,种子到达的位置与母树过近,从而由于母树下大量的捕食者及真菌而丧失萌发可能,引起距离限制传播^[20];种子的被动运动过程与食果动物行为相关。异质的环境常造成动物行为方式产生差异,直接影响种子到达的地点,从而导致动物行为限制传播。这3种机制从数量、距离和动物行为的方面体现了植物种群更新传播限制的原因。传播限制是解释植物生物多样性维持的理论^[7],逐渐成为国内外该领域研究的热点。

传播限制是解释植物生物多样性维持的理论^[7],逐渐成为国内外该领域研究的热点。

2.1 数量限制传播

种源充足不受限制时,也未必能促进更新。如果缺乏有效传播者、缺乏有效传播次数依然会影响植物种群更新,这种情况常称为数量限制传播^[12]。

有效传播者是指能将植物种子直接运送至远离出生地区域的动物类群。然而如何吸引有效传播者,降低捕食者,这对于植物种群进化来说是一个很重要的问题。在植物群落中,植物种群和当地传播者、捕食者构成了一个相对稳定的互利共生关系。传播者丧失意味着这种关系被扰乱,种子传播次数下降,不利于更新。对坦桑尼亚东部乌萨姆巴拉山梧桐科特有树种(*Leptonychia usambarensis*)更新研究发现,破碎化将森林分为连续片段和破碎片段,破碎片段中植物种子的传播次数明显要比连片森林少,从而直接影响了树种的更新,这可能是由破碎化片段中鸟类传播者减少造成的^[8, 21]。对印度东喜马拉雅山溪桫(*Chisocheton paniculatus*)、红果葱臭木(*Dysoxylum binectariferum*)和腺叶暗罗(*Polyalthia simiarum*)等3个树种的更新研究发现,干扰生境中

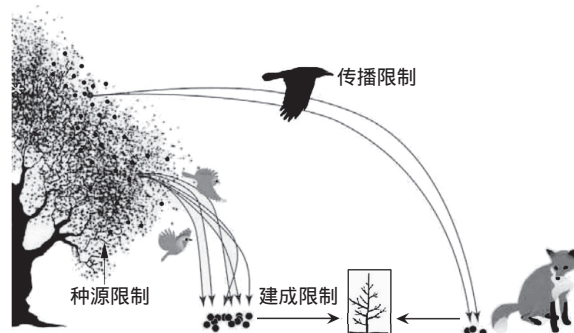


图1 植物种群更新限制^[11]

Fig. 1 Population recruitment limitation of plant^[11]

溪桫扩散限制显著大于其他两个,但3个树种都呈现出幼苗、幼树下降的趋势。这说明干扰打破了犀鸟类与这些大种子植物之间的互利共生关系,传播者的丧失导致植物群落更新成功率低、走向单一而丧失群落多样性^[9]。同样,对新西兰两种大种子植物琼楠(*Beilschmiedia tarairi*)和棒果木(毛利果)(*Corynocarpus laevigatus*)的更新研究发现,传播者丧失引起的传播失败造成更新幼苗下降率达66%—81%^[10]。因此,有效传播者在植物更新中扮演很重要的角色,一旦其丧失,原有的互利共生关系被扰乱,从而导致植物种群更新失败,降低群落中物种多样性。

但并非所有种子有效传播次数减少都会降低更新,像拥有高营养果实或高质量种子的树种则能逃逸数量限制。从果实营养而言,高营养的果实在动物最优食谱中占据关键的地位,它常是动物优先利用的食物。因此,高营养的果实常能吸引传播者采食促进传播而逃离限制,它是靠果实营养取胜的^[22]。从种子质量而言,种子形态进化中产生两种策略,一种是果实形态小而数量多,称为r策略;而另一种形态大而数量少,称为K策略。对于r物种,有效传播者减少的确会降低其更新,因为它是靠数量逃逸更新限制;而对于K物种而言,次数减少未必会降低其更新,因为它是靠种子质量取胜^[23]。在智利中部连片的森林中,食果动物数量是破碎化森林的2.4倍,被鸟取食后种子的萌发率是未被取食种子的2.2倍,但连片森林中马基树(*Aristotelia chilensis*)更新幼苗的数量却不如破碎化森林,这暗示减少食果动物传播次数,未必会降低更新,幼苗更新的成功受到种子质量的影响^[24]。

总体上来说,传播次数下降会降低大多数植物更新成功率。但对于某些植物,传播次数下降并不一定会降低其更新,因为它们本身就具有高的生存能力。

2.2 距离限制传播

距离是衡量植物之间空间关系的重要因子,它能够客观反映更新幼树、同种成树、不同种成树之间的空间关系^[25]。在植物种群更新中,密度或距离制约的幼苗死亡率会降低物种在一个地点取代自身的可能性,从而为其它物种的定居提供了可能,这样的生态学过程最终提高整个植物群落的多样性^[26-28]。因此,以距离作为更新限制研究主题,能够揭示群落中物种多样性维持的机制。

Janzen 和 Connell 等以距离、密度两个因素提出空间逃逸假说(J-C假说),认为种子扩散以母树为中心,邻近母树的种子和幼苗存在较高的死亡率,这种对植物的更新限制有助于维持群落物种多样性。J-C假说主要由以下两个过程构成:(1)大多数植物种子自然掉落在母树周围,种子密度和与母树距离呈现出明显的负相关(图2A),且距离的远近随结果期变化而波动;(2)在母树附近存在大量的植物病原菌或捕食者,种子和幼苗是他们的食物来源,这就导致了母树附近种子和幼苗的高死亡率^[29-30]。在这两个生态过程的相互

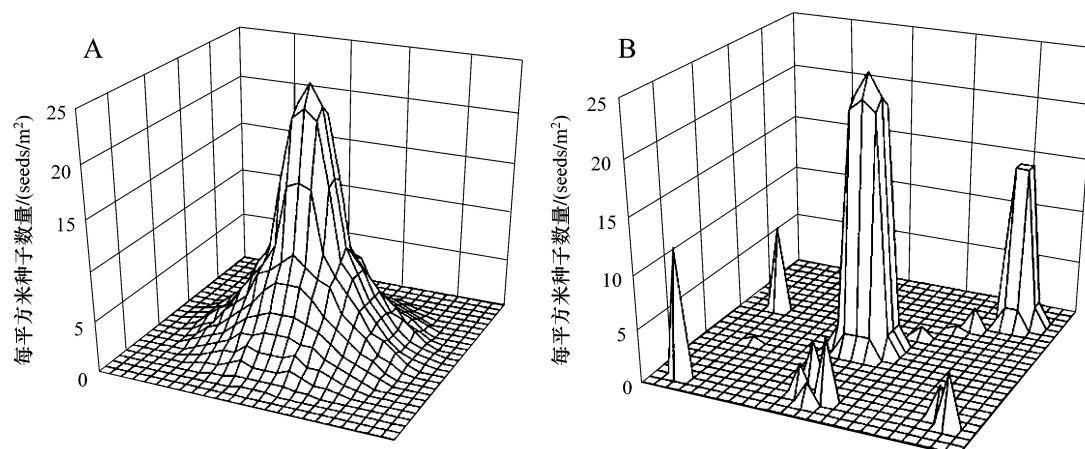


图2 种子密度的距离及空间效应^[4]

Fig. 2 Distance and space effect of seed density^[4]

A 随着距母树距离增加,种子密度呈现出下降趋势;B 种子密度与食果动物栖树之间关系,栖树区域种子密度高

作用下,植物更新显示出随与母树距离而变化的种群增补曲线(population recruitment curve, PRC)。随着距离的增加,植物更新个体的数量也呈上升状,且逐渐趋于稳定。曲线存在一定范围,在此范围内种子得以萌发,部分能建成幼树^[31]。达到稳定时,与母树距离可定义为植物种群更新的临界逃逸距离。在距离之内的种子或幼苗将受到距离限制而制约其生长^[32]。近年来,验证各类型植物群落 J-C 假说一直成为群落生态学家所关注的热点。

对法属圭亚那高大苦油楝(*Carapa procera*),白利利堪蔷薇木(*Licania alba*)和亚马逊沃埃苏木(*Vouacapoua americana*)等3种不同传播能力植物的 PRC 研究表明,在生活史早期的3个阶段中,3种植物 PRC 变化显示出一个特点:改变均远离同种成体;树种的远距离传播受到空间非随机死亡率的影响要低于近距离^[33]。在连片的亚马逊低地森林中,对11个常见树种约1050颗实验幼苗的生存研究表明,在远离母树的区域(F-site)所有树种幼苗存活率要比近母树的区域(N-site)高40%,幼苗平均寿命长75%,这说明在热带雨林中植物更新早期阶段具有明显的负密度制约效应,反映出典型的 J-C 模型结果^[20]。同样在该区域,Swamy 等^[3]比较15种常见树种空间分布及种子掉落的空间格局发现,所有树种更新幼苗的空间分布格局与依据种子掉落密度预测的格局均不相似。种子效率(种子生长成幼树的成功率)和幼苗、同种成树之间距离有明显关系,更新区域中最远距离可达到最近距离的30倍以上。更新幼树和种子密度格局的显著不耦合暗示着母树周围高密度种子分布区域几乎所有幼树更新失败。本结果以空间直观模型预测和野外实际观察相结合,为 J-C 假说提供了强有力的支持。J-C 格局在外来种入侵环节中也扮演重要角色。在美国康涅狄格州的封闭树冠森林,比较2个外来种和6个本地种更新发现,J-C 格局在本地种和外来种中都很显著,外来种挪威枫(*Acer platanoides*)的扩散限制很可能限制了他们在封闭树冠森林的入侵能力^[34]。对鼎湖山针阔混交林锥栗(*Castanopsis chinensis*)种子距离制约研究表明,锥栗种子被脊椎动物取食,不呈现距离制约格局;而被病原体侵染的种子命运则支持距离制约假说^[35]。这表明,无论是外来种和本地常见种,它们的更新均显示出明显的 J-C 格局,说明距离效应在群落多样性维持中,始终扮演着重要的角色。

虽然距母树近的种子死亡率较高,但母树所在的生境确实是适合种群续存的适宜生境。然而离开母树一定是利大于弊么?离开“家”后,种子要去面对未知的环境。种子传播事件仅提高部分种子的多态性,从而在适宜环境出现时进化。传播的距离即是对环境多样性的响应,也是对不可预测环境的响应^[36]。因此,传播并不是一味远离母树,在最远传播距离上存在着一定的阈值。在长久进化过程中,植物种群的传播距离已经趋向稳定,最终达到种子传播距离的进化稳定对策(ESS)。

2.3 食果动物行为限制传播

离开母树后的种子运动常是被动过程,它是由食果动物行为策略所决定。随着尺度的推绎,动物的栖树选择、移动行为、栖息地利用等均显著影响种子格局分布^[37]。高隐蔽的栖树能为动物提供良好的安全条件,却只能提供植物萌发较差的光条件。不同异质生境下,动物的移动模式常表现出显著差异^[38],随着生境异质性的增加,动物也表现出不同的生境选择偏好,种子空间分布格局也受到动物栖树选择的显著影响(图2B)^[2, 39]。

定向传播(directed dispersal, DrD)假说认为动物传播具有定向性,往往将种子搬运到适宜萌发的区域,这种提高种子到达适宜幼树建成区域的概率(非随机)对于植物适合度是有利的^[1]。但是,这种定向搬运增加种子沉积,可能会提高密度依赖死亡,进而损害生境的适宜性,所以,一些学者据此否定 DrD 对植物适合度有利的假定^[40]。这也说明了在动物种子传播系统中,动物非随机移动常导致种子聚集(图2B),造成高密度依赖死亡率,从而直接限制植物种群更新。

目前,对于食果动物行为限制传播研究是以野外收集动物行为、种子空间格局数据为基础,构建基于个体的空间直观模型。通过模型的数学模拟和真实情况核实,以此开发融入动物行为限制的植物更新模型。Russo 等^[41]在大尺度下,结合动物行为制定随机空间直观模拟模型,预测灵长类传播树种肉豆蔻(*Virola calophylla*)的种子格局,发现肉豆蔻种群的传播空间尺度很大,因为蜘蛛猴(*Ateles paniscus*)经常将种子传播至

100 m 外。模拟的种子格局为异质性,这种异质性是因为聚合种子(在夜栖地传播)和分散种子(在觅食地和休息地疏散)造成。相较于没有融入传播者行为的模型,融入动物行为后模型对肉豆蔻种子格局预测更好。这说明将传播行为纳入模型后,更能客观反映更新个体格局。用个体直观模型去模拟蜥蜴特有种(*Podarcis lilfordi*)与一种多年生灌木(*Daphne rodriguezii*)传播及种子命运发现,蜥蜴消化能力对幼苗萌发的影响程度、蜥蜴的移动速度、生境选择、活动节律仅对更新产生小的影响。传播距离和更新可能性存在着权衡;最优的更新区域并不是成年树种密度最大的区域。这说明不同种传播者行为对于植物更新贡献存在差异。但捕食者常直接降低种子及幼苗的密度^[42]。Mari 等^[43]将种子捕食者移动策略(理想自由分布)融入种子传播模型,进行数学模型发现,植物更新呈现出“驼峰模式”,而这种驼峰模式可以由捕食者对距离或种子丰富度响应来决定。

因此,动物行为对于植物种群更新产生一定的影响,但可能会由于传播者或捕食者类群差异而贡献不同。所以,收集植物的主要传播者或捕食者行为,并将其融入种子传播模型中,才能更好地反映植物种群更新的真实格局。

3 建成限制

并非所有逃脱传播限制的种子都能萌发出幼苗。种子所到达的生境,常决定它能否成功更新。生境常包含多种限制因素,如土壤、水分、阳光、种间竞争、种内竞争和捕食者等,前三者常被称为非密度制约,而后三者称为密度制约^[7]。由环境中密度制约和非密度制约导致植物种群更新失败,称为建成限制(图 1)。种子质量特征决定了植物是否能逃离建成限制。K 物种种子质量较高,在生境中建成幼树几率大,易逃离建成限制;r 物种种子质量较低,常通过多次传播到达适宜生境以完成更新^[23]。然而什么样的生境才是植物种群更新的适宜生境?通常群落生态学家们将母树或幼树所在的生境作为适宜生境^[3,11,44],在适宜生境中幼树建成可能性最高。因为在这样的生境中,影响更新的因子相对较弱,从而促使植物顺利完成最后的更新过程。但大多数植物种群更新事实是:幼树更新成功率远低于母树繁殖投入成本,更新受到环境中生态因子强烈影响而建成限制。随着空间尺度的变化,影响更新成功因子也呈现明显的空间变化规律。

3.1 微生境限制

从小尺度而言,微生境限制主要关注幼苗建成和生长机会的可利用性。微生境生态因子决定着幼树建成。不同种植物的微生境限制因子呈现出不同的变化规律。

土壤养分正是幼苗生长所必须的非生物因素。土壤贫瘠常不利于植物种群更新。在美国加利福尼亚北部比较入侵种芹叶牻牛儿苗(*Erodium cicutarium*)在两种土壤中的幼苗建成发现,在蛇纹土壤中的幼苗比在非蛇纹土壤中受到生物和非生物因子变化的影响更大。这也暗示芹叶牻牛儿苗种子传播可能存在对土壤类型选择^[45]。然而并非土壤养分越高,越能促进幼苗萌发。Henry 等^[46]设计不同梯度土壤养分下,野胡萝卜(*Daucus carota*)、贯叶连翘(*Hypericum perforatum*)、隐稷(*Panicum clandestinum*)和山茱萸属(*Cornus racemosa*)等 4 种植物幼苗建成,结果表明在高肥力浓度下,植物物种更新及多样性均呈下降趋势,这说明高肥力浓度会导致植物受到较强的建成限制。

水分、光和植物邻居也对幼苗建成起着很重要的作用。以水分因子而言,水分胁迫造成超过 70% 的油橄榄(*Olea europaea*)幼苗死亡,这说明水分(主要是雨量)是影响油橄榄更新波动的最主要因子^[47]。以光因子而言,演替晚期忍耐种则需要更高的光条件,耐阴性较强的物种则对光条件要求较低^[48]。在喀麦隆克鲁普国家公园中,生长在光隙内二沟槽小鞋木豆木(*Microberlinia bisulcata*)和二小叶四鞋木(*Tetraberlinia bifoliolata*)比在非光隙内要拥有更强的生存和生长能力^[49]。以植物邻居而言,常见树种成树的丰度(大尺度)、稀有种同种幼苗的密度(小尺度)都强烈影响幼苗死亡率,小尺度下不同种个体反而促进幼苗生长^[50]。这说明,植物种类不同,微生境中主导限制因子也出现变化。

因此,微生境的土壤、水分、光隙和植物邻居等因子限制着幼苗的生长机会,且不同种植物中主导因子存在差异。这说明,微生境的好坏对于植物幼苗建成至关重要。

3.2 生境限制

从大尺度而言,生境限制关注的是适宜幼树生长生境的可利用程度。尺度扩大后,微生境因子就可适当忽略,而大尺度因子对于植物建成就起着不可替代的作用,如植被类型。

不同植被类型对于植物幼苗生长的适宜度存在差异。像竹林并非是适宜幼苗更新的生境。竹子对幼苗、幼树存在消极效应,但是竹子对于森林动态的影响可能开始于森林更新的更早期阶段,即种子格局阶段。Rother 等^[51]对巴西竹林中桃金娘科、樟科、茜草科、蝶形科和山榄科等 26 种植物种子雨密度和组成研究发现,种子雨密度在竹林生境中并无很大改变。种子多样性在竹林生境中更高,竹林中上层的高大林木似乎对维持竹林中种子雨起关键作用。这说明,纵使是不利的生境,只要目标植物在不利生境中能为食果动物提供良好的庇护所,就能摆脱生境限制。在皖南仙寓山,南方红豆杉处于竹林群落的边缘。当南方红豆杉结实时,红色的“果实”产生大量的广告效应,从而吸引大量食果鸟类前来觅食^[15-16]。这说明,当处于不利生境中,只要能提供良好的广告效应,植物就能改变自身的命运。

因此,环境中大尺度因子,如植被类型,常从生境上限制植物种群更新。但只要植物能够提供较好的广告,如良好的庇护所、充裕的食物,则能完全摆脱大尺度下的生境限制。

4 研究展望

从种子生产到幼树建成是植物生活史中最脆弱的阶段。3 种限制机制从源头、传播过程、传播后生境限制着植物种群更新,最终导致植物群落不会变为单一,促使丰富的生物多样性出现。因此,更新限制常为解释生物多样性维持的重要理论。

然而大多数关于更新限制的研究仅从植物、生态因子角度去考虑哪些因子对植物种群更新起重要的作用,并客观分析各种限制之间的关系。但研究忽视了动物移动行为对于植物更新的影响及更新限制 3 种机制的强度,也很少有人关注种子捕食者对幼苗的消极效应,仅有少量从模型角度去验证食果动物栖息地利用对于种子格局的影响^[41-43]。因此,更新限制的下一步研究重点应是传播者行为、捕食者行为与幼苗的空间分布格局、种子传播机理模型等结合,建立适合植物更新机理模型。同时,从不同尺度下,开展植物更新限制长期研究,有助于探寻更新限制不同机制的强弱,从而寻找更新限制中最关键的环节。

稀有种在群落中常体现出稀有种优势;而古老植物很多都是进化上孑遗种,具有许多特殊的生物学特性^[17-18, 52]。这两类植物的野外种群却都呈现出衰退状。因此,开展以稀有种和古老种为主题的长期更新限制的研究,可以有效地探寻物种种群续存的致危因素,为稀有种的种群恢复提供指导,这应是更新限制的研究热点之一。

References:

- [1] Howe H F, Smallwood J. Ecology of seed dispersal. *Annual Reviews of Ecological System*, 1982, 13(1): 201-228.
- [2] Wiegand T, Martinez I, Huth A. Recruitment in tropical tree species: revealing complex spatial patterns. *The American Naturalist*, 2009, 174(4): 106-140.
- [3] Swamy V, Terborgh J, Dexter K G, Best B D, Alvarez P, Coenejo F. Are all seeds equal? Spatially explicit comparisons of seed fall and sapling recruitment in a tropical forest. *Ecology Letters*, 2010, 14(2): 195-201.
- [4] Schupp E W, Milleron T, Russo S E. Dissemination limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forests//Levey D J, Silva W R, Galetti M, eds. *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. Wallingford: CABI Publishing Press, 2002: 19-33.
- [5] Clark J S, Macklin E, Wood L. Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. *Ecological Monographs*, 1998, 68(2): 213-235.
- [6] Clark J S, Silman M, Kern R, Macklin E, HilleRisLambers J. Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forests. *Ecology*, 1999, 80(5): 1475-1494.
- [7] Terborgh J, Pitman N, Silman M, Schlichter H, Núñez V P. Maintenance of tree diversity in tropical forests//Levey D J, Silva W R, Galetti M, eds. *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. Wallingford: CABI Publishing Press, 2002: 1-16.
- [8] Cordeiro N J, Ndangalasi H J, McEntee J P, Howe H F. Disperser limitation and recruitment of an endemic African tree in a fragmented landscape.

- Ecology, 2009, 90(4): 1030-1041.
- [9] Sethi P, Howe H F. Recruitment of Hornbill-Dispersed Trees in hunted and logged forests of the Indian Eastern Himalaya. Conservation Biology, 2009, 23(3): 710-718.
- [10] Wotton D M, Kelly D. Frugivore loss limits recruitment of large-seeded trees. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2011, preprint.
- [11] Shea K. How the wood moves. Science, 2007, 315(5816): 1231-1232.
- [12] Münzbergová Z, Herben T. Seed, dispersal, microsite, habitat and recruitment limitation: identification of terms and concepts in studies of limitations. Oecologia, 2005, 145(1): 1-8.
- [13] Sagnard F, Pichot C, Dreyfus P, Jordano P, Fady B. Modelling seed dispersal to predict seedling recruitment: recolonization dynamics in a plantation forest. Ecological Modeling, 2007, 203(3/4): 464-474.
- [14] Norghauer J M, Newbery D M. Recruitment limitation after mast-seeding in two African rain forest trees. Ecology, 2010, 91(8): 2303-2312.
- [15] Valido A, Schaefer H M, Jordano P. Color, design, and reward: phenotypic integration of fleshy fruit displays. Journal of Evolutionary Biology, 2011, 24(4): 751-760.
- [16] Deng Q S, Zhu Q Q, Lu C H. Natural regeneration of *taxus chinensis* var. *mairei* and its seed dispersal by frugivorous birds. Chinese Journal of Ecology, 2008, 27(5): 712-717.
- [17] Lu C H, Zhu Q Q, Deng Q S. Effect of frugivorous birds on the establishment of a naturally regenerating population of Chinese yew in ex situ conservation. Integrative Zoology, 2008, 3(3): 186-193.
- [18] Lu C H. Hoarding behavior of Eurasian nutcracker (*Nucifraga caryocatact*) and its role in seed dispersal of Korean pine (*Pinus koraiensis*). Acta Zoologica Sinica, 2002, 48(3): 317-321.
- [19] Hakoyama H. The ideal free distribution when the resource is variable. Behavioral Ecology, 2003, 14(1): 109-115.
- [20] Swamy V, Terborgh J. Distance-responsive natural enemies strongly influence seedling establishment patterns of multiple species in an Amazonian rain forest. Journal of Ecology, 2010, 98(5): 1096-1107.
- [21] Cordeiro N J, Howe H F. Forest fragmentation severs mutualism between dispersal agents and an endemic African tree. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2003, 100(24): 14052-14054.
- [22] Schupp E W, Jordano P, Gómez J M. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. New Phytologist, 2010, 188(2): 333-353.
- [23] Muller-Landau H C. The tolerance-fecundity trade-off and the maintenance of diversity in seed size. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107(9): 4242-4247.
- [24] Valdivia C E, Simonetti J A. Decreased frugivory and seed germination rate do not reduce seedling recruitment rates of *Aristolelia chilensis* in a fragmented forest. Biodiversity and Conservation, 2007, 16(6): 1593-1602.
- [25] Sánchez J M C, Greene D F, Quesada M. A field test of inverse modeling of seed dispersal. American Journal of Botany, 2011, 98(4): 698-703.
- [26] Augspurger C K. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. Ecology, 1984, 65(6): 1705-1712.
- [27] Clark D A, Clark D B. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. The American Naturalist, 1984, 124(6): 769-788.
- [28] Howe H F. Scatter- and clump-dispersal and seeding demography: hypothesis and implications. Oecologia, 1989, 79(3): 417-426.
- [29] Janzen D H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. The American Naturalist, 1970, 104(940): 501-528.
- [30] Connell J H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees//den Boer P J, Gradwell G R, eds. Dynamics of Populations. Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation, 1971: 298-313.
- [31] Zhu Y, Mi X C, Ma K P. A mechanism of plant species coexistence: the negative density-dependent hypothesis. Biodiversity Science, 2009, 17(6): 594-604.
- [32] Norghauer J M, Malcolm J R, Zimmerman B L, Felfili J M. An experimental test of density- and distant-dependent recruitment of mahogany (*Swietenia macrophylla*) in Southeastern Amazonia. Oecologia, 2006, 148(3): 437-446.
- [33] Jansen P A, Bongers F, van der Meer P J. Is farther seed dispersal better? Spatial patterns of offspring mortality in three rainforest tree species with different dispersal abilities. Ecography, 2008, 31(1): 43-52.
- [34] Martin P H, Canham C D. Dispersal and recruitment limitation in native versus exotic tree species: life-history strategies and Janzen-Connell effects. Oikos, 2010, 119(5): 807-824.
- [35] Du Y J, Peng S J, Xu G L, Huang Z L, Huang Y J. Study of distance-dependence on *Castanopsis chinensis* seed in coniferous and broad-leaved mixed forest of Dinghushan, China. Journal of Plant Ecology, 2007, 31(6): 998-1006.
- [36] Snyder R E. Leaving home ain't easy: non-local seed dispersal is only evolutionarily stable in highly unpredictable environments. Proceedings of the

- Royal Society B: Biological Sciences, 2010, 278: 739-744.
- [37] García D, Zamora R, Amico G C. The spatial scale of plant-animal interactions: effects of resource availability and habitat structure. *Ecological Monographs*, 2011, 81(1): 103-121.
- [38] Barraquand F, Benhamou S. Animal movements in heterogeneous landscapes: identifying profitable places and homogeneous movement bouts. *Ecology*, 2008, 89(12): 3336-3348.
- [39] van Loon A H, Soomers H, Schot P P, Bierkens M F P, Griffioen, Wassen M J. Linking habitat suitability and seed dispersal models in order to analyse the effectiveness of hydrological fen restoration strategies. *Biological Conservation*, 2011, 144(3): 1025-1035.
- [40] Spiegel O, Nathan R. Incorporating density dependence into the directed-dispersal hypothesis. *Ecology*, 2010, 91(5): 1538-1548.
- [41] Russo S E, Portnoy S, Augspurger C K. Incorporating animal behavior into seed dispersal models; implications for seed shadows. *Ecology*, 2006, 87(12): 3160-3174.
- [42] Santamaría L, Rodríguez-Pérez J, Larrinaga A R, Pias B. Predicting spatial patterns of plant recruitment using animal-displacement kernels. *PLoS One*, 2007, 2(10): 1-9.
- [43] Mari L, Casagrandi R, Gatto M, Avgar T, Nathan R. Movement strategies of seed predators as determinants of plant recruitment patterns. *The American Naturalist*, 2008, 172(5): 694-711.
- [44] Calviño-Cancela M. Seed and microsite limitations of recruitment and the impacts of post-dispersal seed predation at the within population level. *Plant Ecology*, 2007, 192(1): 35-44.
- [45] Baythavong B S, Stanton M L, Rice K J. Understanding the consequences of seed dispersal in a heterogeneous environment. *Ecology*, 2009, 90(8): 2118-2128.
- [46] Henry M, Stevens H, Bunker D E, Schnitzer S A, Carson W P. Establishment limitation reduces species recruitment and species richness as soil resources rise. *Journal of Ecology*, 2004, 92(2): 339-347.
- [47] Rey P J, Alcántara J M. Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology*, 2000, 88(4): 622-633.
- [48] Ren H, Wang J. Recruitment limitations of native tree species under plantations: a preliminary review. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18(8): 1855-1860.
- [49] Norghauer J M, Newbery D M. Seed fate and seedling dynamics after masting in two African rain forest trees. *Ecological Monographs*, 2011, Preprint.
- [50] Queenborough S A, Burslem D F R P, Garwood N C, Valencia R. Neighborhood and community interactions determine the spatial pattern of tropical tree seedling survival. *Ecology*, 2007, 88(9): 2248-2258.
- [51] Rother D C, Rodrigues R R, Pizo M A. Effects of bamboo stands on seed rain and seed limitation in a rainforest. *Forest Ecology and Management*, 2009, 257(3): 885-892.
- [52] Yue H J, Tong C, Zhu J M, Huang J F. Seed rain and soil seed bank of endangered *Taxus chinensis* var. *mairei* in Fujian, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(6): 4389-4400.

参考文献:

- [16] 邓青珊, 朱琼琼, 鲁长虎. 南方红豆杉的天然更新格局及食果鸟类对其种子的传播. *生态学杂志*, 2008, 27(5): 712-717.
- [18] 鲁长虎. 星鸦的贮食行为及其对红松种子的传播作用. *动物学报*, 2002, 48(3): 317-321.
- [31] 祝燕, 米湘成, 马克平. 植物群落物种共存机制: 负密度制约假说. *生物多样性*, 2009, 17(6): 594-604.
- [35] 杜彦君, 彭闪江, 徐国良, 黄忠良, 黄玉佳. 鼎湖山针阔混交林锥栗种子距离制约研究. *植物生态学报*, 2007, 31(6): 998-1006.
- [48] 任海, 王俊. 试论人工林下乡土树种定居限制问题. *应用生态学报*, 2007, 18(8): 1855-1860.
- [52] 岳红娟, 全川, 朱锦懋, 黄佳芳. 濒危植物南方红豆杉种子雨和土壤种子库特征. *生态学报*, 2010, 30(6): 4389-4400.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 31, No. 21 November, 2011 (Semimonthly)

CONTENTS

Landscape spatial analysis of a traditional tibetan settlement based on landscape pattern theory and feng-shui theory; the case of Zhagana, Diebu, Gansu Province	SHI Lisha, YAN Lijiao, HUANG Lu, et al (6305)
Temporal-spatial differentiation and its change in the landscape ecological security of Wuyishan Scenery District	YOU Weibin, HE Dongjin, WU Liyun, et al (6317)
Evaluation of eco-sustainability of roads in a tourism area; a case study within Yulong County	JIANG Yiyi (6328)
Study on the compactness assessment model of urban spatial form	ZHAO Jingzhu, SONG Yu, SHI Longyu, et al (6338)
A multi-scale analysis of red-crowned crane's habitat selection at the Yellow River Delta Nature Reserve, Shandong, China	CAO Mingchang, LIU Gaohuan, XU Haigen (6344)
Assessment and spatial distribution of water and soil loss in karst regions, southwest China	FAN Feide, WANG Kelin, XIONG Ying, et al (6353)
Construction of an eco-environmental database for watershed-scale data; an example from the Tarim River Basin	GAO Fan, YAN Zhenglong, HUANG Qiang (6363)
Reproductive allocation in dioecious shrub, <i>Rhamnus davurica</i>	WANG Juan, ZHANG Chunyu, ZHAO Xiuhai, et al (6371)
Age-dependent growth responses of <i>Pinus koraiensis</i> to climate in the north slope of Changbai Mountain, North-Eastern China	WANG Xiaoming, ZHAO Xiuhai, GAO Lushuang, et al (6378)
Fine-scale spatial point patterns of <i>Stipa krylovii</i> population in different alpine degraded grasslands	ZHAO Chengzhang, REN Heng, SHENG Yaping, et al (6388)
Community structure and population regeneration in remnant <i>Ginkgo biloba</i> stands	YANG Yongchuan, MU Jianping, TANG Cindy Q., et al (6396)
Reproductive characteristics and adaptive evolution of pin and thrum flowers in endangered species, <i>Primula merrilliana</i>	SHAO Jianwen, ZHANG Wenjuan, ZHANG Xiaoping (6410)
Leaf functional traits of four typical forests along the altitudinal gradients in Mt. Shennongjia	LUO Lu, SHEN Guozhen, XIE Zongqiang, et al (6420)
Reclaimed soil properties and weathered gangue change characteristics under various vegetation types on gangue pile	WANG Liyan, HAN Youzhi, ZHANG Chengliang, et al (6429)
Influence of fire on stands of <i>Pinus massoniana</i> in a karst mountain area of central Guizhou province	ZHANG Xi, CHUI Yingchun, ZHU Jun, et al (6442)
Morphological and physiological adaptation of <i>Caragana</i> species in the Inner Mongolia Plateau	MA Chengcang, GAO Yubao, LI Qingfang, et al (6451)
A comparative study on reasons of degenerated of <i>Haloxylon ammodendron</i> population in the western part of Gurbantunggut desert	SI Langming, LIU Tong, LIU Bin, et al (6460)
Self-thinning of natural broadleaved forests in Baishilazi Nature Reserve ...	ZHOU Yongbin, YIN You, YIN Mingfang, et al (6469)
Population status and dynamic trends of Amur tiger's prey in Eastern Wandashan Mountain, Heilongjiang Province	ZHANG Changzhi, ZHANG Minghai (6481)
The relationship between the occurrence of Colorado Potato Beetle, <i>Leptinotarsa decemlineata</i> , and rivers based on GIS: a case study of Shawan Country	LI Chao, ZHANG Zhi, GUO Wenchao, et al (6488)
Occurrence dynamics and trajectory analysis of <i>Cnaphalocrosis medinalis</i> Guenée in Xing'an Guangxi Municipality in 2010	JIANG Chunxian, QI Huihui, SUN Mingyang, et al (6495)
Adaptability of B-biotype <i>Bemisia tabaci</i> (Gennadius) to Host Shift	ZHOU Fucui, LI Chuanming, GU Aixiang, et al (6505)
Structural change analysis of cecal bacterial flora in different poultry breeds using PCR-DGGE ...	LI Yongzhu, Yongquan Cui (6513)
Effect of chicken manure-amended copper mine tailings on growth of three leguminous species, soil microbial biomass and enzyme activities	ZHANG Hong, SHEN Zhangjun, YANG Guide, et al (6522)
Physiological response of <i>Microcystis</i> to solar UV radiation	WANG Yan, LI Shanshan, LI Jianhong, et al (6532)
Relationship between cell volume and cell carbon and cell nitrogen for ten common dinoflagellates	WANG Yan, LI Ruixiang, DONG Shuanglin, et al (6540)
The community structure and abundance of microcystin-producing cyanobacteria in surface sediment of Lake Taihu in winter	LI Daming, KONG Fanxiang, YU Yang, et al (6551)
Influence of green belt structure on the dispersion of particle pollutants in street canyons	LIN Yinding, WU Xiaogang, HAO Xingyu, et al (6561)
Spatio-temporal variation analysis of urbanization and land use benefit of oasis urban areas in Xinjiang	YANG Yu, LIU Yi, DONG Wen, et al (6568)
Nitrate contamination and source tracing from NO_3^- - $\delta^{15}\text{N}$ in groundwater in Weifang, Shandong Province	XU Chunying, LI Yuzhong, LI Qiaozhen, et al (6579)
The impact of rising temperature on spring wheat production in the Yellow River irrigation region of Ningxia	XIAO Guoju, ZHANG Qiang, ZHANG Fengju, et al (6588)
A new hyperspectral index for the estimation of nitrogen contents of wheat canopy	LIANG Liang, YANG Minhua, DENG Kaidong, et al (6594)
The feature of N_2O emission from a paddy field in irrigation area of the Yellow River	ZHANG Hui, YANG Zhengli, LUO Liangguo, et al (6606)
Review and Monograph	
Research perspective for the effects of nitrogen deposition on biogenic volatile organic compounds	HUANG Juan, MO Jiangming, KONG Guohui, et al (6616)
Recruitment limitation of plant population: from seed production to sapling establishment	LI Ning, BAI Bing, LU Changhu (6624)
Scientific Note	
Response of anatomical structure and photosynthetic characteristics to low light stress in leaves of different maize genotypes	DU Chengfeng, LI Chaohai, LIU Tianxue, et al (6633)

2009 年度生物学科总被引频次和影响因子前 10 名期刊★

(源于 2010 年版 CSTPCD 数据库)

排序 Order	期刊 Journal	总被引频次 Total citation	排序 Order	期刊 Journal	影响因子 Impact factor
1	生态学报	11764	1	生态学报	1.812
2	应用生态学报	9430	2	植物生态学报	1.771
3	植物生态学报	4384	3	应用生态学报	1.733
4	西北植物学报	4177	4	生物多样性	1.553
5	生态学杂志	4048	5	生态学杂志	1.396
6	植物生理学通讯	3362	6	西北植物学报	0.986
7	JOURNAL OF INTEGRATIVE PLANT BIOLOGY	3327	7	兽类学报	0.894
8	MOLECULAR PLANT	1788	8	CELL RESEARCH	0.873
9	水生生物学报	1773	9	植物学报	0.841
10	遗传学报	1667	10	植物研究	0.809

★《生态学报》2009 年在核心版的 1964 种科技期刊排序中总被引频次 11764 次,全国排名第 1;影响因子 1.812,全国排名第 14;第 1—9 届连续 9 年入围中国百种杰出学术期刊;中国精品科技期刊

编辑部主任 孔红梅

执行编辑 刘天星 段 靖

生 态 学 报
(SHENGTAI XUEBAO)
(半月刊 1981 年 3 月创刊)
第 31 卷 第 21 期 (2011 年 11 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA
(Semimonthly, Started in 1981)
Vol. 31 No. 21 2011

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel:(010)62941099 www.ecologica.cn Shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	冯宗炜	Editor-in-chief	FENG Zong-Wei
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717	Published by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail:journal@csppg.net	Distributed by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel:(010)64034563 E-mail:journal@csppg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元