

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 (SHENTAI 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.....	
火烧对黔中喀斯特山地马尾松林分的影响.....	王丽艳, 韩有志, 张成梁, 等 (6429)
内蒙古高原锦鸡儿属植物的形态和生理生态适应性.....	张喜, 崔迎春, 朱军, 等 (6442)
古尔班通古特沙漠西部梭梭种群退化原因的对比分析.....	马成仓, 高玉葆, 李清芳, 等 (6451)
白石砬子国家级自然保护区天然林的自然稀疏.....	司朗明, 刘彤, 刘斌, 等 (6460)
黑龙江省东完达山地区东北虎猎物种群现状及动态趋势.....	周永斌, 殷有, 殷鸣放, 等 (6469)
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	张常智, 张明海 (6481)
2010年广西兴安地区稻纵卷叶螟发生动态及迁飞轨迹分析	李超, 张智, 郭文超, 等 (6488)
B型烟粉虱对寄主转换的适应性	蒋春先, 齐会会, 孙明阳, 等 (6495)
利用PCR-DGGE方法分析不同鸡群的盲肠微生物菌群结构变化	周福才, 李传明, 顾爱祥, 等 (6505)
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	李永洙, Yongquan Cui (6513)
铜绿微囊藻对紫外辐射的生理代谢响应	张宏, 沈章军, 阳贵德, 等 (6522)
10种常见甲藻细胞体积与细胞碳、氮含量的关系	汪燕, 李珊珊, 李建宏, 等 (6532)
冬季太湖表层底泥产毒蓝藻群落结构和种群丰度	王燕, 李瑞香, 董双林, 等 (6540)
城市机动车道颗粒污染物扩散对绿化隔离带空间结构的响应	李大命, 孔繁翔, 于洋, 等 (6551)
新疆城镇化与土地资源产出效益的空间分异及其协调性	蔺银鼎, 武小刚, 郝兴宇, 等 (6561)
山东潍坊地下水硝酸盐污染现状及 $\delta^{15}\text{N}$ 溯源	杨宇, 刘毅, 董雯, 等 (6568)
增温对宁夏引黄灌区春小麦生产的影响	徐春英, 李玉中, 李巧珍, 等 (6579)
一种估测小麦冠层氮含量的新高光谱指数	肖国举, 张强, 张峰举, 等 (6588)
黄河上游灌区稻田 N_2O 排放特征	梁亮, 杨敏华, 邓凯东, 等 (6594)
专论与综述	张惠, 杨正礼, 罗良国, 等 (6606)
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、蛙蚧、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

邵剑文,张文娟,张小平.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.生态学报,2011,31(21):6410-6419.

Shao J W, Zhang W J, Zhang X P. Reproductive characteristics and adaptive evolution of pin and thrum flowers in endangered species, *Primula merrilliana*. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(21):6410-6419.

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^{1,2}, 张文娟¹, 张小平^{1,3,*}

(1. 安徽师范大学生命科学学院, 芜湖 241000; 2. 生物环境与生态安全安徽省高校重点实验室, 芜湖 241000;
3. 安徽省重要生物资源保护与利用研究重点实验室, 芜湖 241000)

摘要:二型花柱的维持机制和自然选择压力多年来一直是生态学和进化学研究领域的热点之一。通过实验室栽培和野外观察统计相结合的方法,对安徽羽叶报春两种花型(长柱花和短柱花)的形态特征、花粉活力、柱头可授性、花粉/胚珠比、自然授粉及结籽能力、自交亲和性等繁育特性进行了比较研究。结果表明:长、短柱花的花冠直径和裂片宽无明显差异,而花冠筒、雌蕊和雄蕊高、花粉数目及大小、P/O 比均有显著差异。在自然条件下,长柱花所接受的总花粉数要明显高于短柱花的总花粉数,但所接受的异型花花粉数和平均每果结籽数两者无显著差异。长柱花和短柱花的花粉和柱头活力相似,均能在较长时间内维持较高活力,仅在开花末期显著下降。两种花型的花在自花授粉、同型异花授粉、异型花授粉条件下均能结籽,但异型花授粉的结籽数均明显高于自花授粉和同型异花授粉结籽数。在长柱花各种授粉方式中,花粉萌发率无明显差异,但异型花花粉管的生长速度明显比同型异花花粉和自花花粉的快,而在短柱花柱头上表现为异型花授粉的萌发率最高,但只要萌发后在花柱中的生长速度无明显差异。此外,综合上述结果,对二种花型花部综合征的维持机制及自然选择压力进行了探讨。

关键词:安徽羽叶报春;二型花柱;繁育特性;花部综合征;选择压力

Reproductive characteristics and adaptive evolution of pin and thrum flowers in endangered species, *Primula merrilliana*

SHAO Jianwen^{1,2}, ZHANG Wenjuan¹, ZHANG Xiaoping^{1,3,*}

1 College of Life Science, Anhui Normal University, Wuhu 241000, China

2 The Key Laboratory of Biotic Environment and Ecological Safety in Anhui Province, Anhui Normal University, Wuhu 241000, China

3 The Key Laboratory of Conservation and Employment of Biological Resources of Anhui, Wuhu 241000, China

Abstract: The mechanism for maintenance and evolution of the distylous syndrome has attracted wide attention among ecological and evolutionary researchers. The reproductive characteristics, such as the viability of pollens and of stigmas, the ratio of pollen grains and ovules per flower, the fecundity of pistils and their ability of receiving pollens under natural conditions, and self-compatibility levels, of pin and thrum flowers in *Primula merrilliana* Schltr. were comparatively investigated by experiments in greenhouse and surveys in wild populations.

The studies of 13 wild populations indicated that the diameter of corolla and the width of corolla lobe were similar between pin and thrum morphs ($P > 0.05$). The corolla tube length of thrum (short-styled) flower (7.33 mm) was significantly longer than that of pin (long-styled) flower (6.35 mm). In thrum morph, anther (7.30 mm high) was at the mouth of the corolla tube, and the stigma (3.98 mm high) was situated near the middle of the tubular corolla. In pin morph, however, the stigma (6.50 mm high) was near the mouth of the corolla tube, and the anther (4.09 mm high) was

基金项目:国家自然科学基金项目(30840020, 30970292); 安徽省自然科学基金项目(090413078); 安徽高校省级科学的研究项目(KJ2011A132)

收稿日期:2011-05-15; 修订日期:2011-08-01

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: pinghengxu @ sina. com. cn

at the middle of the tube. The mean number of the pin pollen grains per flower was significantly higher than that of thrum, but the diameter of the former was distinctly smaller than that of the latter. No significant difference was observed in the number of ovule between the two morphs, so the ratio of pollen grains to ovule was obviously higher in pin morph than in thrum morph. Under natural conditions, total pollen deposition at long-styled stigma was significantly higher than at short-styled stigma, but the legitimate pollen grains number (from the opposite morph flower) and filled seeds per fruit were not different significantly between the two morphs.

In the cultivated condition, the longevity of pin and thrum flower was similar (about 20—21 days). The pollen viability and stigma receptivity of pin flower were also similar to those of thrum. Pollen and stigma of two types flower kept fairly high viability during both prophase and metaphase of flowering (about 16 days) and only reduced distinctly at the end of flowering. And this phenomenon was more obvious in the pollen viability of long-styled flower.

The results of artificial pollination indicated that self-compatibility in both morphs were similar, and that inter-morph, intra-morph and self pollinated all could bring filled seeds, but the mean filled seeds per fruit of inter-morph pollinated was higher than that of self- and intra-morph pollinated. The tubes of legitimate pollens (from the opposite morph flower) grew faster than those of illegitimate pollens (from the same morph or self flower) in pin style, but similarly in thrum style. The germination percentage of legitimate pollens was higher than that of illegitimate pollens at thrum stigma, but no such pattern was found in plants with pin stigma.

Based on the results above, the breeding system and the mechanism of maintenance of the distylous syndrome in *P. merrilliana* were discussed.

Key Words: *Primula merrilliana* Schltr.; distyly; reproductive characteristics; floral syndrome; selective pressure

二型花柱是指同一物种具有长柱花(即雌蕊柱头位于花冠筒口,而雄蕊花粉囊位于花冠筒中部)和短柱花(即雌蕊柱头位于花冠筒中部,而雄蕊花粉囊位于花冠筒口)两种类型的花朵,它是最常见的一种雌雄蕊异位^[1]。1583年首次在粉报春(*Primula farinosa* L.)和耳报春(*P. auricula* L.)中发现二型花柱现象的存在^[2],到目前为止,至少在23科发现有二型花柱的存在^[1,3],其中茜草科(Rubiaceae)、报春花科(Primulaceae)、亚麻科(Linaceae)、紫草科(Boraginaceae)中非常普遍^[4-5],而且它们之间没有明显的进化上的联系,很可能都是独立发生,平行演化而来的^[1]。二型花柱还常常伴随有自花授粉、相同类型花授粉不亲和的生理障碍,即有效传粉仅局限在两种花型间,如长柱花花粉授给短柱花柱头或短柱花花粉授给长柱花柱头才能正常结籽^[6,7]。此外,两种花型间还常伴有花粉大小和数目^[6,8]、柱头的形态和乳突长度等区别^[9-10]。已有研究表明,长柱花和短柱花不同的形态和生理差异是受一对S位点(S-locus)的复等位基因控制的,长柱花是隐性纯合基因型(s/s)控制的,短柱花是基因杂合型(S/s)控制的,显性纯合型(S/S)至今未见^[11-12]。多年来,两型花柱的维持机制和自然选择压力一直是生态学和进化学研究领域的热点之一^[1,7,13-14]。

安徽羽叶报春(*Primula merrilliana* Schltr.)是一种典型的二型花柱植物,隶属于报春花科(Primulaceae)报春花属(*Primula*)。该植物为两年生小草本,10—30枚羽状复叶簇生,花朵显著,粉红色至深红色,花期长,具较高的园艺开发价值^[15-16]。现仅零星分布于安徽南部山区,喜生长在海拔50—1000 m的落叶阔叶林下、林缘的沟谷或岩壁上^[17]。此外,它还是报春花科中极少数种类为2年生草本,具羽状复叶和散孔型花粉的典型代表,它对研究报春花科的系统进化和性状起源演化具有重要的意义^[17]。然而,近几十年来,由于人类活动的影响,其野生种群数量急剧下降,野生种群大小呈明显偏态分布,绝大多数种群仅由不到100个植株组成,而且小种群中两种花型的花朵数目比明显偏离1:1,花朵数/株、果数/株和籽数/果以及传粉效果均与种群大小有明显正相关性,小种群的生殖力已明显受影响,且大多分布于人类活动强烈的路边或耕地边,野生种群的生存现状令人担忧^[18]。安徽羽叶报春现已被列为安徽省重点保护植物^[19],并作为UV级珍稀濒危物种被《中国植物红皮书》第二卷收载。

安徽羽叶报春具典型的两型花,花粉囊和柱头分离,传粉离不开传粉昆虫的参与,且仅能通过有性生殖进行繁殖。因此,对其有性生殖过程及适应策略的研究是理解该植物适应进化潜力的重要基础。有关安徽羽叶报春的繁育特性已有部分研究^[20-21],但安徽羽叶报春两种花型花粉和柱头活力有无区别?自然条件下两种花型传粉和结籽能力如何?两花型的资源配置及维持机制?这些基础问题至今仍不清楚。本文拟通过实验室栽培实验和野外观察统计相结合的方法,对安徽羽叶报春两种花型的形态特征、花粉活力、柱头可授性、花粉/胚珠比、自然授粉及结籽能力、自交亲和性等繁育特性进行比较研究,以期弄清安徽羽叶报春两种花型的花部综合特征的异同及其形成和维持机制。

1 材料和方法

1.1 形态特征、自然条件下授粉效果和结籽数的统计

2005年4月中旬,在安徽羽叶报春分布区选择了13个自然种群(表1),每个种群随机挑选快要凋谢的长柱花和短柱花各15朵左右,依图1的标准测量花冠直径、花冠裂片宽、花筒长、雌蕊高、雄蕊高等花部形态特征。然后小心撕开花冠使柱头露出,在显微镜下统计柱头上长柱花和短柱花花粉粒数(短柱花花粉明显大于长柱花花粉)。并随机标记长、短柱花各20朵左右,在果期(5月中下旬)采收果实,解剖境下统计每果的饱满种子数。

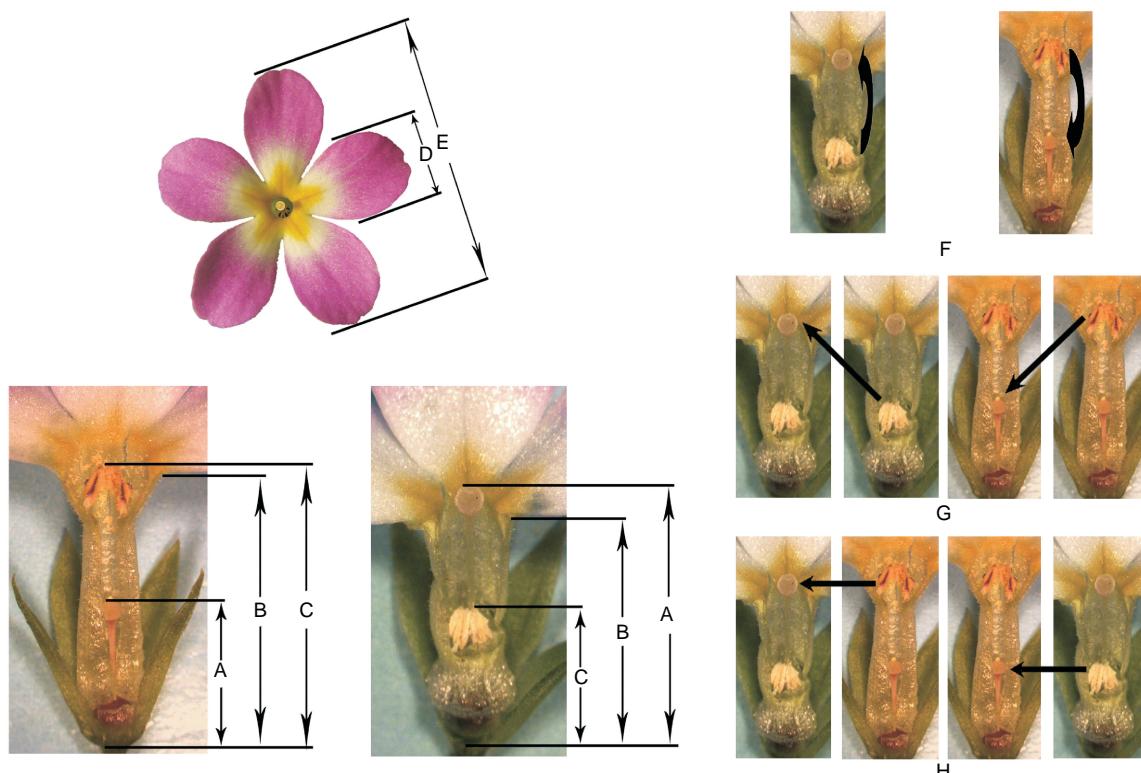


图1 花部特征测量及人工授粉示意图

Fig. 1 Floral traits measured and artificial pollination treatments in this study

A: 雌蕊长; B: 花筒长; C: 雄蕊高; D: 花冠裂片宽; E: 花冠直径; F: 自花授粉; G: 同型异花授粉; H: 异型花授粉

1.2 花粉/胚株比(P/O比)和花粉大小的统计

4月中旬,在上述13个种群中随机选取即将开放的长柱花和短柱花各10朵左右固定于FAA中带回实验室统计花粉胚株比。花粉计数时在解剖镜下小心取单花的全部花药置于1.5 mL离心管中,挤碎,用蒸馏水定容至1 mL,混匀后用移液器取5 μL悬浮液在显微镜下统计花粉数量,重复计数10次,用平均花粉数计算单花花粉总量。花粉大小测量是从上述各花朵中取5 μL悬浮液混匀后取10 μL在显微镜下随机测量30粒。

胚珠计数是在解剖镜下用解剖针小心挑破子房壁,拨出胚珠进行计数。每朵花的 P/O 比用该花的花粉总量除以胚珠数目得到。

1.3 花期统计及花粉活力和柱头可授性的测定

2005 年 10—11 月,分别从潭家桥(M)、六都种群(K)中挖取部分幼苗带回,用口径为 20 cm,深为 10 cm 的塑料花盆,选用中性校园腐殖土在实验室进行盆栽,每盆栽 3—10 株不等。适当浇水并控制光照。随机标记未开放的长、短柱花各 30 朵,观察记录开花动态及时间。

在上述栽培种群中随机标记长柱花和短柱花各 20—30 朵,分别于开花的第 1 天、第 8 天、第 16 天、花萎蔫后 1—3d 取花粉。每个时间段至少做 3 个重复。用固体培养基法测定花粉活力。培养基由 15% 蔗糖,1% 琼脂,0.002 mol/L H₃BO₃ 和 0.006 mol/L Ca(NO₃)₂ 组成,25 ℃恒温箱培养 24 h, 在显微镜下测定花粉萌发率^[22]。每个样品随机选取 5 个以上的视野,确保统计 100 粒以上的花粉,其中花粉管长度约等于或长于花粉粒直径时便认为其萌发。花粉萌发率计算方法:萌发率=萌发花粉粒数/花粉总数×100%。

表 1 调查研究的自然种群特征

Table 1 Traits of the investigated populations of *P. merrilliana*

编号 No.	位置(经度;纬度) Location (Latitude; Longitude)	生境 Habitat	海拔/m Altitude	个体数 Population size
A	黄山猴谷(30°05.791'N; 118°08.001'E)	路边	500	9
B	太平县郭村(30°07.385'N; 117°56.741'E)	路边	155	13
C	黄山剪刀峰(30°05.875'N; 118°08.015'E)	林下溪边	842	29
D	黄山剪刀峰(30°05.426'N; 118°08.222'E)	林下溪边	709	40
E	休宁县齐云山(29°48.898'N; 118°02.427'E)	耕地边	200	58
F	黄山温泉(30°06.167'N; 118°10.173'E)	林下溪边	673	95
G	太平县郭村(30°07.478'N; 117°56.831'E)	河边	170	107
H	休宁县齐云山(29°48.909'N; 118°02.348'E)	路边	166	119
I	休宁县齐云山(29°48.601'N; 118°01.499'E)	路边	395	211
J	黄山温泉(30°06.174'N; 118°09.989'E)	路边	741	256
K	石台县六都(30°14.076'N; 117°32.511'E)	林缘	152	970
L	石台县逢莱洞(30°14.067'N; 117°32.468'E)	林缘	77	>1500
M	太平县潭家桥(30°06.167'N; 118°10.106'E)	林下溪边	303	>3000

在上述栽培种群中标记长柱花和短柱花各 20—30 朵,分别于开花的第 1 天、第 8 天、第 16 天、第 24 天尽可能多地授以刚开放不久的异型花花粉。每种处理重复 5 朵花,观察统计座果情况,并在果实开裂前收集蒴果,在解剖镜下统计结籽数和未发育的胚珠数。柱头可授性计算公式:柱头可授性=结籽数/(结籽数+未发育的胚珠数)。

1.4 自交亲和性的测定

依 Dafni^[23]的方法对安徽羽叶报春的栽培种群进行下述人工授粉实验:(1)对照:不做处理;(2)自花授粉:开花的第 2 天,人工授自花花粉;(3)同型花授粉:开花第 2 天,人工授同型异花花粉;(4)异型花授粉:开花第 2 天,人工授异型花花粉。在(3)和(4)实验中,短柱花均去雄后授粉,长柱花均未去雄。以上实验的花粉供体均为开放第 2 天的花朵,每种处理至少做 10 个重复。观察座果状况,并于蒴果开裂前收集,于解剖镜下统计饱满种子数。

为了观察不同类型的花粉在雌蕊上的萌发、生长和受精情况,分别对长柱花和短柱花做了异型花、同型异花和自花授粉实验,并在授粉后 6、12、24、36 h 剪取雌蕊用 FAA 固定备用。每种处理至少做 3 个重复。荧光染色方法具体如下:取上述雌蕊用蒸馏水漂洗 3—5 次,每次 1—2 h,用 1 mol/L 的 NaOH 溶液软化 12 h,用蒸馏水冲洗 10—12 h,0.2% 的水溶性苯胺蓝染色 12 h,压片,在荧光显微镜下观察花粉萌发、花粉管生长和受精情况,并测量花粉管长度和花柱长度,计算相对生长位置。

1.5 数据分析

用SPSS(11.0)对上述实验数据进行统计分析。

2 结果

2.1 花部形态特征、自然条件下授粉效果和结籽数

13个自然种群的花部形态统计分析表明,长柱花的花冠直径((15.91 ± 0.15) mm, Mean \pm SE)、裂片宽((4.86 ± 0.08) mm)与短柱花的花冠直径((15.60 ± 0.14) mm)、裂片宽((4.76 ± 0.08) mm)差异不显著($t_{2,363} = 1.524, P = 0.128$ 和 $t_{2,363} = 0.834, P = 0.405$)。长柱花的花筒长((6.35 ± 0.06) mm)明显短于短柱花的花筒长((7.33 ± 0.07) mm)($t_{2,363} = 33.897, P < 0.001$)。两花型的雌、雄蕊明显分离(表2),短柱花的雌蕊与长柱花的雄蕊是近等高的($t_{2,363} = 0.072, P = 0.942$),而短柱花的雄蕊高却明显高于长柱花的雌蕊高($t_{2,363} = 8.243, P < 0.001$)。在自然条件下,长柱花所接受的总花粉数要明显高于短柱花的总花粉数,但所接受的异型花花粉数两者没有明显差别(表2)。长柱花平均每果结籽数((37.84 ± 1.64) 粒)与短柱花的平均每果结籽数((33.30 ± 1.79) 粒)没有显著差异($t_{2,200} = 0.428, P = 0.669$)。

2.2 花粉大小和花粉/胚株比(P/O比)

长、短柱花的花粉大小分别为(19.07 ± 0.21) μm 和(30.07 ± 0.42) μm ,两者相差约1.5倍。安徽羽叶报春的平均P/O比为 316.95 ± 10.68 。长柱花平均每花的花粉数为明显高于短柱花的($t_{2,234} = 28.754, P < 0.001$),但两者的胚珠数没有显著差异($t_{2,234} = 0.354, P = 0.723$),因此,长柱花的P/O比为 456.21 ± 10.15 要明显高于短柱花的 177.70 ± 4.91 ($t_{2,234} = 24.707, P < 0.001$)。花粉数($F_{12,223} = 1.891, P = 0.037$)、胚珠数($F_{12,223} = 19.782, P < 0.001$)和P/O比($F_{12,223} = 1.835, P = 0.044$)在各种群中差异显著。其中胚珠数与种群大小有正相关关系(长柱花 $r = 0.695, df = 13, P < 0.05$;短柱花 $r = 0.638, df = 13, P < 0.05$),其它参数与种群大小无显著的相关性。

表2 长柱花与短柱花的繁殖特征

Table 2 The reproductive traits of pin and thrum flowers

测量和统计的指标 Measured or investigated parameters	长柱花 Pin flower (Mean \pm SE)	短柱花 Thrum flower (Mean \pm SE)	<i>t</i>
花冠直径 Corolla diameter/mm	$15.91 \pm 0.15 (n = 181)$	$15.60 \pm 0.14 (n = 184)$	1.524 n. s.
花冠裂片宽 Corolla lobe width/mm	$4.86 \pm 0.08 (n = 181)$	$4.76 \pm 0.08 (n = 184)$	0.834 n. s.
花筒长 Corolla tube length/mm	$6.35 \pm 0.06 (n = 181)$	$7.33 \pm 0.07 (n = 184)$	11.112 ***
柱头高 Stigma height/mm	$6.50 \pm 0.06 (n = 181)$	$3.98 \pm 0.04 (n = 184)$	33.897 ***
花粉囊高 Anther height/mm	$4.09 \pm 0.05 (n = 181)$	$7.30 \pm 0.07 (n = 184)$	38.622 ***
花粉/花 Pollen grains per flower	$22491.1 \pm 456.90 (n = 118)$	$8522.9 \pm 165.02 (n = 118)$	28.754 ***
花粉直径 Pollen diameter/ μm	$19.07 \pm 0.21 (n = 30)$	$30.07 \pm 0.42 (n = 30)$	27.692 ***
胚珠 Ovules	$50.76 \pm 0.95 (n = 118)$	$50.27 \pm 1.01 (n = 118)$	0.354 n. s.
异型花粉数 Inter-morph pollen loads	$27.51 \pm 2.41 (n = 181)$	$26.51 \pm 2.54 (n = 184)$	0.286 n. s.
总花粉数 Total pollen deposition	$106.97 \pm 5.15 (n = 181)$	$49.15 \pm 3.71 (n = 184)$	9.132 ***
籽/果 Seeds per fruit	$37.84 \pm 1.64 (n = 104)$	$33.30 \pm 1.79 (n = 98)$	1.873 n. s.

* * * $P < 0.001$; n. s. : 不显著

2.3 花期、花粉活力和柱头可授性

在栽培种群中,长柱花开花持续时间((20.73 ± 0.60) d)与短柱花的((21.27 ± 0.61) d)无显著差异($t_{2,58} = 0.627, P = 0.037$)。刚开花时,长、短柱花的花粉活力相似,均为0.70左右($t_{2,22} = 0.344, P = 0.734$)。两花型花粉活力的变化趋势也相似,在前10 d内均能维持较高的活力,开花末期(约16 d后)显著下降(长柱花: $F_{3,49} = 21.523, P < 0.001$;短柱花: $F_{3,47} = 3.619, P = 0.020$),且长柱花比短柱花表现得更明显($t_{2,22} = 4.660, P < 0.001$)(图2)。两种花型的柱头活力表现也相似,均能在较长时间内(约16 d)维持较高活力,仅在开花末期才明显下降(长柱花: $F_{3,16} = 42.715, P < 0.001$;短柱花: $F_{3,16} = 52.621, P < 0.001$),但仍具有一定

的活性。

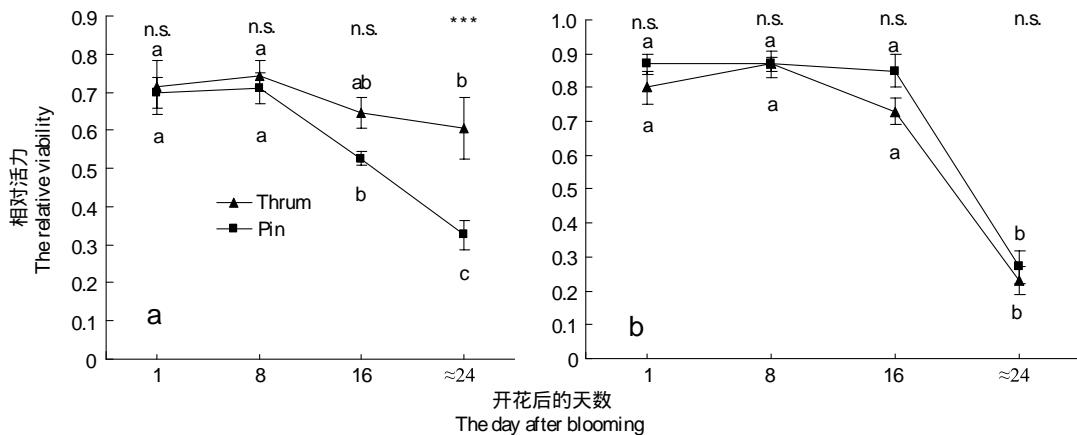


图 2 安徽羽叶报春花粉活力和柱头可授性

Fig. 2 The pollen viability and stigma acceptability of *P. merrilliana*

a, b, c 表示不同时间段差异显著; 花型间差异比较, *** $P<0.001$; n. s. : 不显著

2.4 自交亲和性

安徽羽叶报春在自花授粉、同型异花授粉、异型花授粉条件下均能结籽,但异型花授粉的结籽数明显高于自花授粉和同型花授粉结籽数(P型: $F_{4,136}=105.592$, $P<0.001$; T型: $F_{4,189}=149.375$, $P<0.001$)(表3)。除同型花授粉处理中短柱花的结籽数明显高于长柱花外,对照、自花授粉和异型花授粉两种花型间结籽数没有显著差异($P>0.05$)。在无传粉昆虫的实验室条件下安徽羽叶报春仍能极少量结籽。

表 3 安徽羽叶报春人工授粉实验的结籽数统计

Table 3 The mean number (mean±SE) of filled seeds under different pollination treatments in the cultivated population of *P. merrilliana*

花类型 Pollen recipient	对照 Control	自花授粉 Self-pollination	同型异花授粉 Intra-morph pollination	异型花间授粉 Inter-morph pollination	F
长柱花 Pin flower	1.42±0.53 c (n=88)	21.30±5.74 b (n=12)	19.44±5.56 b (n=10)	45.44±2.29 a (n=21)	105.592 ***
短柱花 Thrum flower	1.05±0.44 d (n=152)	28.47±7.60 c (n=11)	41.50±4.64 b (n=12)	50.40±1.60 a (n=10)	149.375 ***
t	0.520	0.761	3.074 **	0.146	

* * $P<0.01$; *** $P<0.001$

花粉管观察实验表明,在长柱花各授粉方式中,花粉管的萌发和生长速度依次为异型花花粉 > 同型异花花粉 > 自花花粉(图3),36 h 时仅有异型花花粉完成受精,另两种授粉方式花粉管均未生长到子房;在短柱花中,异型花花粉萌发率很好(检测的 16 个柱头花粉萌发均很好),花粉管生长速度也较快,24 h 已生长到子房,36 h 完成受精,而同型异花花粉和自花花粉萌发较差,同型异花花粉处理的 12 个柱头仅观察到 5 个柱头有花粉萌发,自花花粉处理的 12 个柱头中仅有 3 个柱头有花粉萌发,但花粉萌发后的生长速度与异型花花粉无显著差异,36 h 也能完成受精。

3 讨论

3.1 安徽羽叶报春的繁育系统和两种花型的资源配置

植物的繁育系统是与植物的繁殖紧密联系在一起的,是植物繁殖的核心内容之一^[24];是种群有性生殖的纽带,在决定植物的进化路线和表征变异上起着重要作用,对繁育系统多样化及其作用模式和机制的研究,是理解植物各类群进化的一个重要基础^[25];也是植物濒危和稀有现象的重要因素之一,对其深入研究对濒危和稀有物种的保护和管理具有重要意义^[26]。

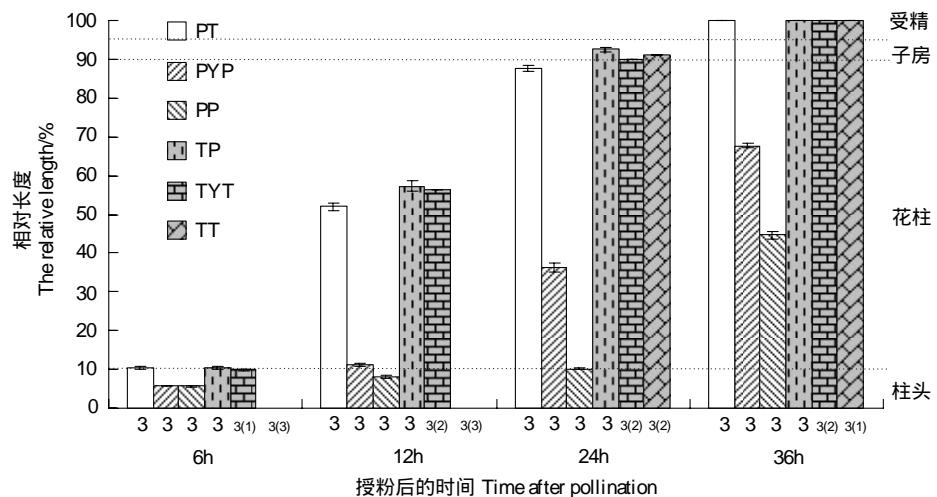


图3 安徽羽叶报春不同授粉方式下花粉管生长的相对长度(花粉管长/雌蕊长)

Fig. 3 The relative length (the length of pollen tube/the length of pistil) of pollen tube growth after different pollination treatments

PT: 长柱花×短柱花; PYP: 长柱花×异株长柱花; PP: 长柱花×自花; TP: 短柱花×长柱花; TYT: 短柱花×异株短柱花; TT: 短柱花×自花; 横坐标下的 n 为实验时的重复柱头数, (n') 为未观察到花粉萌发的柱头数; 各柱子下的数值为实验时的重复柱头数, 括弧中的数值为未观察到花粉萌发的柱头数

安徽羽叶报春的平均 P/O 比为 316.95, 依据 Cruden^[27] 的标准其繁育系统为混合交配式, 即有自交也有异交。人工授粉实验和花粉管生长观察也表明安徽羽叶报春虽具典型的异型花柱, 但是部分自交亲和的, 异型花、同型异花和自花授粉均能完成受精而结籽, 这和绝大多数报春花属植物为严格自交不亲和的远交繁育系统显著不同^[4-5]。Holsinger^[28]指出自交的适应进化主要是繁殖保障效应和自动选择优势两个方面优点, 但同时也会产生近交衰退等不利的影响。当近交衰退系数 $\delta < 0.5$ 时, 一个使自交率增加的基因能够成功侵入一个异交种群^[29]。对于 1、2 年生植物而言, 必需每年都要有相对较高的结籽数才能确保种群的维持, 这种繁殖保障效应就显得更为重要^[30]。安徽羽叶报春的这种自交亲和性的繁育系统与其独特的生活史类型是相适应的。安徽羽叶报春为 2 年生草本(报春花属多为多年生植物), 因具有异型花柱, 必需有昆虫的参与才能完成传粉, 而其有效传粉昆虫——截形蜂虻(*Bombylius major Linnaeus*)和中华雏蜂虻(*Bombylius major Linnaeus*)的传粉活动受环境条件的影响较大, 柱头所获得的异型花花粉数与种群大小和花朵的密度有明显的正相关性^[31], 绝大多数的小种群中(现存的大多数种群均为小种群)所获得的异型花花粉数均明显小于胚珠数(表 2), 自交亲和可以很好提高结籽率, 有助于维持子代种群的大小和一定的密度, 较好地保障繁殖成功。同属于毛茛叶报春组的另两种植物毛茛叶报春(*Primula ranunculoides Chen*)和堇叶报春(*Primula cicutariifolia Pax*)也是 2 年生草本, 前者虽是自交不亲和的, 但能进行无性繁殖保障生殖的成功, 后者已发展到花柱和花粉囊同高, 主要进行自花授粉的方式进行有性生殖。因此, 对于 2 年生这种特殊的生活史类型, 自交亲和的繁育系统具有一定适应意义。

有研究表明, 少数报春花属植物的长柱花具有一定的自交亲和性, 而短柱花却表现出严格的自交不亲和^[32]。安徽羽叶报春的这种自交亲和性在两种花型间的表现也明显不同。无论何种类型的花粉在长柱花柱头上均能很好地萌发, 只是萌发后在花柱中的生长速度明显不同, 异型花花粉生长速度最快, 而自花花粉生长速度最慢, 因此, 长柱花雌蕊对花粉的选择识别作用主要靠花柱控制花粉管生长速度来完成(图 3)。而短柱花对花粉的识别作用主要表现在花粉萌发阶段, 花粉萌发后花粉的生长速度不同类型花粉间没有明显区别(图 3), 而且短柱花的这种识别选择作用不同柱头间差异很大, 有的柱头是严格同型花花粉(含自花花粉)不亲和的, 有的是完全亲和的, 这种差异是个体间的差异还是不同发育时期的花朵间的差异还需进一步研究。

Cruden^[27]认为 P/O 值是两性花植物中表示性比的有效方法, 能够较好地反映繁育系统的基本类型。而

Preston^[33]认为解释 P/O 值一定要考虑能源配置,而不是繁育系统。表型选择的作用必须从雌性适合度和雄性适合度两个方面来理解^[34]。但也有人认为花部综合特征主要是与雄性功能的适合度紧密关联^[35],因为少数几次昆虫来访就可以使柱头上的花粉数超过胚珠数,而花粉的全部散出则需昆虫多次的访问^[36]。安徽羽叶报春的长柱花和短柱花的胚珠数大致相等,但花粉数前者是后者的近 3 倍,即两者在雄性投入上明显不同。这可能是因为长柱花柱头靠近花筒口,雌性功能已得到较好实现,但雄蕊位于花筒内,不利于花粉散出,必需增加雄性的投入才能使两性功能均得到较好的实现。而对于短柱花而言,花粉囊位于花筒口,有助于雄性功能的表达,柱头虽位于花筒内,但仍有机会获得足够的花粉,雌性功能的表达并没有受到太大的限制,因此这种两型花的 P/O 比的差异应是雄性功能的适合度所塑造的。

3.2 不同花型的传粉效果

自达尔文首次对报春花属植物黄花九轮草和欧报春(具二型花柱)的传粉进行实验研究以来,异型花柱的传粉生态和适应机制引起了学者们的广泛关注^[37-38]。很多研究表明异型花朵间的花粉流并不是均衡的^[37],已研究的 17 种具两型花柱的植物中,有 13 种植物短柱花将花粉传给长柱花柱头要明显高于反方向的花粉传播^[39]。一般认为由于长柱花花柱长达花筒口,容易和传粉者接触且接触面积较大,从而获得较多的合法花粉,花粉囊位于花筒内,花粉不易散出,因而表现出偏向雌性功能的分化;而短柱花花柱短,深藏在细长的花筒内,不易和传粉者接触而无法获得较多异型花花粉,花粉囊位于花筒口,花粉易散出,因而表现出偏向雄性功能的分化^[39-40]。从本文的研究结果来看,安徽羽叶报春长柱花柱头虽然可获得较多的花粉,但得到的异型花花粉数与短柱花没有明显区别(表 2),这可能是由于长柱花花粉囊虽位于花筒内,但囊内花粉总数是短柱花的近 3 倍而且花粉小(表 2),更易附着在传粉者的口器上,可以弥补其位置上的不利。结籽数统计也表明,长柱花和短柱花的每果籽数没有显著差异($t_{2,200} = 1.873$, $P = 0.063$),说明对于安徽羽叶报春而言,这种性别的趋异现象并不明显,或者可以说现在还没有证据表明两种花型已发生了性别的分化。

3.3 花部综合特征的自然选择压力

绝大多数虫媒传粉植物的花部特征如花色和花形、开花动态以及雌雄器官在花内的分布等等都是通过与传粉者在自然选择压力下协同进化而来的^[41]。在这些花部特征中,柱头的位置会显著影响到接受的花粉数量和质量,从而影响到结籽的数量和质量,它是自然选择的主要对象之一^[42]。避免雌雄蕊的相互干扰和促进异型花间的授粉是二型花柱中雌雄蕊分离和相对应着生的主要选择压力^[5, 37]。花柱越长,尤其在细长筒状花中,与传粉昆虫接触的几率和接触面积增加,因而获得的花粉也越多^[39, 43]。从花部综合特征来看,安徽羽叶报春短柱花花筒要比长柱花花筒长,花粉囊高也比长柱花的雌蕊长,长柱花的雄蕊高与短柱花的雌蕊近等高(表 2)。究其原因,应是避免雌雄蕊的相互干扰和促进异型花间的授粉这种选择压力的结果。

对于短柱花而言,由于雌蕊在细长的花筒内,花柱越长,越有利于与昆虫口器接触,从而获得更多的花粉,雌性功能得到更好的实现,Nishihiro^[44]研究发现在短柱花中,柱头接受的花粉数与雌蕊的长度有明显的正相关关系就很好地证明了这一点。雄蕊位于花筒口,为了避免雌雄蕊的干扰和雌性功能的更好实现,短柱花的花筒越长越好。但花筒的长度又受限于传粉昆虫的口器长,安徽羽叶报春的主要传粉昆虫为截形蜂虻和中华雏蜂虻,两者的口器长分别为(5.78 ± 0.40) mm 和(7.90 ± 0.18) mm^[31],野外还发现传粉时前者的数量约是后者的 2 倍,随机捕捉 6 只截形蜂虻和 3 只中华雏蜂虻,测量其口器长作为安徽羽叶报春传粉昆虫的口器长((6.49 ± 0.44) mm, $n = 9$),因此安徽羽叶报春短柱花的花筒应不能明显高于这个值,而短柱花筒的实际长度为(7.33 ± 0.07) mm,它是传粉昆虫所能承受的上限($P=0.056$)。花筒长度限制后,雌蕊越长,虽有利于接受花粉,但增加了自身雄蕊干扰的可能,因此此时的花柱长就是这对矛盾折中的结果。

对长柱花而言,花粉囊位于细花筒内,花筒越长,花粉越不易散出,雄性功能受限,因此其进化方向是花粉囊位置越高,花筒越短越好。雌蕊柱头位于花筒口附近,有助于柱头与传粉昆虫的口器接触,但柱头不宜超出花筒口太多,否则会降低与昆虫口器接触的几率,野外发现少数柱头明显高于花筒的花朵,其柱头几无花粉就证明了这一点。所以花筒的减短,花粉囊位置的增高,虽有利于雄性功能的实现,但却会增加雌雄蕊干扰的可

能,因此长柱花的花筒长度是雄性功能的表达和雌雄蕊干扰这对矛盾相互妥协的结果。因此也就不难理解长柱花的花筒((6.35 ± 0.06) mm)要明显短于短柱花的花筒((7.33 ± 0.07) mm)(表2),并且略短于传粉昆虫的口器长($P=0.3460$)。

综上所述,长柱花的花部综合特征是为实现雄性功能的表达和避免雌雄蕊干扰而形成的,短柱花综合特征是为了实现雌性功能的表达和避免雌雄蕊干扰而形成的。

References:

- [1] Barrett S C H, Jesson L K, Baker A M. The evolution and function of stylar polymorphisms in flowering plants. *Annals of Botany*, 2000, 85(S1): 253-265.
- [2] Ganders F R. The biology of heterostyly. *New Zealand Journal of Botany*, 1979, 17: 607-635.
- [3] Chen M L, You Y L, Zhang X P. Advances in the research of heterostyly. *Acta Prataculturae Sinica*, 2010, 19(1): 226-239.
- [4] Webb C J, Lloyd D G. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. II. Herkogamy. *New Zealand Journal of Botany*, 1986, 24: 163-178.
- [5] Darwin C. *The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species*. London: John Murray, 1877.
- [6] Darwin C. On the two forms, or dimorphic condition, in the species of *Primula*, and on their remarkable sexual relationships. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society*, 1862, 6(22): 77-96.
- [7] van Rossum F, De Sousa S C, Triest L. Morph-specific differences in reproductive success in the distylous *Primula veris* in a context of habitat fragmentation. *Acta Oecologica*, 2006, 30(3): 426-433.
- [8] Kurian V, Richards A J. A new recombinant in the heteromorphy 'S' supergene in *Primula*. *Heredity*, 1997, 78: 383-390.
- [9] Richards A J. *Plant Breeding Systems*. London and New York: Allen and Unwin, 1997.
- [10] Webster M A, Gilman P M. Analysis of late stage flower development in *Primula vulgaris* reveals novel differences in cell morphology and temporal aspects of floral heteromorphy. *New Phytologist*, 2006, 171(3): 591-603.
- [11] Dowrick V P J. Heterostyly and homostyly in *Primula obconica*. *Heredity*, 1956, 10: 185-199.
- [12] Manfield I W, Pavlov V K, Li J H, Cook H E, Hummel F, Gilman P M. Molecular characterization of DNA sequences from the *Primula vulgaris* S-locus. *Journal of Experimental Botany*, 2005, 56(414): 1177-1188.
- [13] Pérez-Barrales R, Arroyo J. Pollinator shifts and the loss of style polymorphism in *Narcissus papyraceus* (Amaryllidaceae). *Journal of Evolutionary Biology*, 2010, 23(6): 1117-1128.
- [14] Kálman K, Medvegy A, Péntes Z, Mihalik E. Morph-specific variation of floral traits associated with reciprocal herkogamy in natural populations of *Primula vulgaris* and *Primula veris*. *Plant Systematics and Evolution*, 2007, 268(1/4): 15-27.
- [15] Zhang X P, Chen M L. A study of genetic diversity of *Primula merrilliana* and *P. cicutariifolia* with assessing new ornamental resources. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2003, 12(3): 1-5.
- [16] Du D D, Shao J W. Research status and outlook of *Primula merrilliana*, an endangered species endemics to China. *Journal of Anhui Normal University: Natural Science*, 2010, 33(6): 562-565.
- [17] Chen F H, Hu C M. *Flora Reipublicae Popularis Sinicae*. Tomus 59 (2). Beijing: Science Press, 1990.
- [18] Shao J W, Zhang X P, Zhang Z X, Zhu G P. Effects of population size on reproductive success of the endangered and endemic species *Primula merrilliana*. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2008, 50(9): 1151-60.
- [19] Zhang G F. Study on rare and threatened plants of Anhui and their conservation. *Journal of Anhui normal University: Natural Science*, 2000, 28 (1): 36-39.
- [20] Chen M L. Reproductive biology of *Primula merrilliana*, an endangered plant endemic to Anhui Province. *Biodiversity Science*, 2007, 15(6): 599-607.
- [21] Chen M L. Comparative reproductive biology of *Primula merrilliana* Schltr. and *P. cicutariifolia* Pax. *Plant Systematics and Evolution*, 2009, 278 (1/2): 23-32.
- [22] Zhang Z L. *Guide for Plant Physiological Experiment*. Beijing: Higher Education Press, 1990.
- [23] Dafni A. *Pollination Ecology: A Practical Approach*. Oxford: Oxford University Press, 1992.
- [24] Zhang D Y. *The Evolution of Plant Life History and Reproductive Ecology*. Beijing: Science Press, 2004.
- [25] Guo Y H, Huang S Q, Chen J K. Breeding system and evolution of aquatic angiosperms. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1998, 22(1): 79-85.
- [26] Wang C Y, Dang C L. Plant mating system and its evolutionary mechanism in relation to population adaptation. *Journal of Wuhan Botanical*

- Research, 1999, 17(2): 163-172.
- [27] Cruden R W. Pollen-ovule ratios; a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. Evolution, 1977, 31(1): 32-46.
- [28] Holsinger K E. Pollination biology and the evolution of mating systems in flowering plants. Evolutionary Biology, 1996, 29: 107-149.
- [29] Lande R, Schemske D W. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. 1. Genetic models. Evolution, 1985, 39(1): 24-40.
- [30] Vogler D W, Kalisz S. Sex among the flowers; the distribution of plant mating systems. Evolution, 2001, 55(1): 202-204.
- [31] Shao J W, Zhang X P, Zhang Z X, Zhu G P. Identification of effective pollinators of *Primula merrilliana* and effects of flower density and population size on pollination efficiency. Acta Phytotaxonomica Sinica, 2008, 46(4): 537-544.
- [32] Washitani I, Ishihama F, Matsumura C, Nagai M, Nishihiro J, Nishihiro M A. Conservation ecology of *Primula sieboldii*: synthesis of information toward the prediction from the genetic/demographic fate of a population. Plant Species Biology, 2005, 20(1): 3-15.
- [33] Preston R E. Pollen-ovule ratios in the Cruciferae. American Journal of Botany, 1986, 73(12): 1732-1740.
- [34] Primack R B, Kang H. Measuring fitness and natural selection in wild plant populations. Annual Review of Ecology and Systematics, 1989, 20(1): 367-396.
- [35] Young H J, Stanton M L. Influences of floral variation on pollen removal and seed production in wild radish. Ecology, 1990, 71(2): 536-547.
- [36] Broyles S B, Wyatt R. The pollen donation hypothesis revisited: a response of Queller. The American Naturalist, 1997, 149(3): 595-599.
- [37] Lloyd D G, Webb C J. The evolution of heterostyly// Barrett S C H, ed. Evolution and Function of Heterostyly. Berlin: Springer-Verlag, 1992.
- [38] Lloyd D G, Webb C J. The selection of heterostyly// Barrett S C H, ed. Evolution and Function of Heterostyly. Berlin: Springer-Verlag, 1992.
- [39] Stone J L, Thomson J D. The evolution of distyly: pollen transfer in artificial flowers. Evolution, 1994, 48(5): 1595-1606.
- [40] Kohn J R, Barrett S C H. Experimental studies on the functional significance of heterostyly. Evolution, 1992, 46(1): 43-55.
- [41] Campbell D R, Waser N M, Price M V. Mechanisms of hummingbird-mediated selection for flower width in *Ipomopsis aggregata*. Ecology, 1996, 77(5): 1463-1472.
- [42] Johnston M O. Natural selection on floral traits in two species of Lobelia with different pollinators. Evolution, 1991, 45(6): 1468-1479.
- [43] Piper J G, Charlesworth B, Charlesworth D. Breeding system evolution in *Primula vulgaris* and the role of reproductive assurance. Heredity, 1986, 56(2): 207-217.
- [44] Nishihiro J, Washitani I, Thomson J D, Thomson B A. Patterns and consequences of stigma height variation in a natural population of a distylous plant, *Primula sieboldii*. Functional Ecology, 2000, 14(4): 502-512.

参考文献:

- [3] 陈明林, 游亚丽, 张小平. 花柱异型研究进展. 草业学报, 2010, 19(1): 226-239.
- [15] 张小平, 陈明林. 安徽羽叶报春与毛茛叶报春的遗传多样性研究与新资源评估. 植物资源与环境学报, 2003, 12(3): 1-5.
- [16] 杜丹丹, 邵剑文. 中国特有濒危植物安徽羽叶报春的研究现状及展望. 安徽师范大学学报: 自然科学版, 2010, 33(6): 562-565.
- [17] 陈封怀, 胡启明. 中国植物志. 第59卷(第二分册). 北京: 科学出版社, 1990.
- [19] 张光富. 安徽珍稀濒危植物及其保护. 安徽师范大学学报: 自然科学版, 2000, 28(1): 36-39.
- [20] 陈明林. 安徽特有植物安徽羽叶报春的繁殖生物学研究. 生物多样性, 2007, 15(6): 599-607.
- [22] 张志良. 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社, 1990.
- [24] 张大勇. 植物生活史进化与繁殖生态学. 北京: 科学出版社, 2004.
- [25] 郭友好, 黄双全, 陈家宽. 水生被子植物的繁育系统与进化. 水生生物学报, 1998, 22(1): 79-85.
- [26] 王崇云, 党承林. 植物的交配系统及其进化机制与种群适应. 武汉植物学研究, 1999, 17(2): 163-172.
- [31] 邵剑文, 张小平, 张中信, 朱国萍. 安徽羽叶报春的有效传粉昆虫及花朵密度和种群大小对传粉效果的影响. 植物分类学报, 2008, 46(4): 537-544.

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 Xiupei, 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 Xiupei, 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>Cnaphalocrois 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 Fucai, LI Chuanning, 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 Guojun, 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

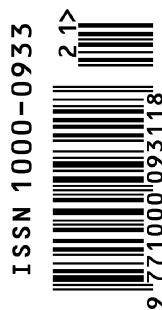
编辑部主任 孔红梅

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@ cspg. net	Distributed by Science Press Add: 16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel: (010) 64034563 E-mail: journal@ cspg. 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