

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

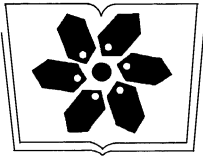
Acta Ecologica Sinica



第31卷 第20期 Vol.31 No.20 **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

(SHENGTAI XUEBAO)

第 31 卷 第 20 期 2011 年 10 月 (半月刊)

目 次

- 洋山港潮间带大型底栖动物群落结构及多样性..... 王宝强,薛俊增,庄 骅,等 (5865)
- 天津近岸海域夏季大型底栖生物群落结构变化特征..... 冯剑丰,王秀明,孟伟庆,等 (5875)
- 基于景观遗传学的滇金丝猴栖息地连接度分析..... 薛亚东,李 丽,李迪强,等 (5886)
- 三江平原湿地鸟类丰富度的空间格局及热点地区保护..... 刘吉平,吕宪国 (5894)
- 江苏沿海地区耕地景观生态安全格局变化与驱动机制 王 千,金晓斌,周寅康 (5903)
- 广州市主城区树冠覆盖景观格局梯度..... 朱耀军,王 成,贾宝全,等 (5910)
- 景观结构动态变化及其土地利用生态安全——以建三江垦区为例 林 佳,宋 戈,宋思铭 (5918)
- 基于景观安全格局的香格里拉县生态用地规划..... 李 晖,易 娜,姚文璟,等 (5928)
- 苏南典型城镇耕地景观动态变化及其影响因素..... 周 锐,胡远满,苏海龙,等 (5937)
- 放牧干扰下若尔盖高原沼泽湿地植被种类组成及演替模式..... 韩大勇,杨永兴,杨 杨,等 (5946)
- 放牧胁迫下若尔盖高原沼泽退化特征及其影响因子..... 李 珂,杨永兴,杨 杨,等 (5956)
- 近 20 年广西钦州湾有机污染状况变化特征及生态影响..... 蓝文陆 (5970)
- 万仙山油松径向生长与气候因子的关系 彭剑峰,杨爱荣,田沁花 (5977)
- 50 年来山东塔山植被与物种多样性的变化 高 远,陈玉峰,董 恒,等 (5984)
- 热岛效应对植物生长的影响以及叶片形态构成的适应性..... 王亚婷,范连连 (5992)
- 遮荫对濒危植物崖柏光合作用和叶绿素荧光参数的影响..... 刘建锋,杨文娟,江泽平,等 (5999)
- 遮荫对 3 年生东北铁线莲生长特性及品质的影响..... 韩忠明,赵淑杰,刘翠晶,等 (6005)
- 云雾山铁杆蒿茎叶浸提液对封育草地四种优势植物的化感效应..... 王 辉,谢永生,杨亚利,等 (6013)
- 杭州湾滨海滩涂盐基阳离子对植物分布及多样性的影响 吴统贵,吴 明,虞木奎,等 (6022)
- 藏北高寒草原针茅属植物 AM 真菌的物种多样性..... 蔡晓布,彭岳林,杨敏娜,等 (6029)
- 成熟马占相思林的蒸腾耗水及年际变化..... 赵 平,邹绿柳,饶兴权,等 (6038)
- 荆条叶性状对野外不同光环境的表型可塑性..... 杜 宁,张秀茹,王 炜,等 (6049)
- 短期极端干旱事件干扰后退化沙质草地群落恢复力稳定性的测度与比较..... 张继义,赵哈林 (6060)
- 滨海盐碱地土壤质量指标对生态改良的响应..... 单奇华,张建锋,阮伟建,等 (6072)
- 退化草地阿尔泰针茅与狼毒种群的小尺度种间空间关联..... 赵成章,任 珩 (6080)
- 延河流域植物群落功能性状对环境梯度的响应 龚时慧,温仲明,施 宇 (6088)
- 臭氧胁迫使两优培九倒伏风险增加——FACE 研究 王云霞,王晓莹,杨连新,等 (6098)
- 甘蔗//大豆间作和减量施氮对甘蔗产量、植株及土壤氮素的影响 杨文亭,李志贤,舒 磊,等 (6108)
- 湿润持续时间对生物土壤结皮固氮活性的影响..... 张 鹏,李新荣,胡宜刚,等 (6116)
- 锌对两个品种茄子果实品质的效应..... 王小晶,王慧敏,王 菲,等 (6125)
- Cd²⁺ 胁迫对银芽柳 PS II 叶绿素荧光光响应曲线的影响 钱永强,周晓星,韩 蕾,等 (6134)
- 紫茉莉对铅胁迫生理响应的 FTIR 研究 薛生国,朱 锋,叶 晟,等 (6143)

结缕草对重金属镉的生理响应	刘俊祥,孙振元,巨关升,等 (6149)
两种大型真菌子实体对 Cd ²⁺ 的生物吸附特性	李维焕,孟凯,李俊飞,等 (6157)
富营养化山仔水库沉积物微囊藻复苏的受控因子	苏玉萍,林慧,钟厚璋,等 (6167)
一种新型的昆虫诱捕器及其对长足大竹象的诱捕作用	杨瑶君,刘超,汪淑芳,等 (6174)
光周期对梨小食心虫滞育诱导的影响	何超,孟泉科,花蕾,等 (6180)
农林复合生态系统防护林斑块边缘效应对节肢动物的影响	汪洋,王刚,杜瑛琪,等 (6186)
中国超大城市土地利用状况及其生态系统服务动态演变	程琳,李锋,邓华锋 (6194)
城市综合生态风险评价——以淮北市城区为例	张小飞,王如松,李正国,等 (6204)
唐山市域 1993—2009 年热场变化	贾宝全,邱尔发,蔡春菊 (6215)
基于投影寻踪法的武汉市“两型社会”评价模型与实证研究	王茜茜,周敬宣,李湘梅,等 (6224)
长株潭城市群生态屏障研究	夏本安,王福生,侯方舟 (6231)
基于生态绿当量的城市土地利用结构优化——以宁国市为例	赵丹,李锋,王如松 (6242)
基于 ARIMA 模型的生态足迹动态模拟和预测——以甘肃省为例	张勃,刘秀丽 (6251)
专论与综述	
孤立湿地研究进展	田学智,刘吉平 (6261)
甲藻的异养营养型	孙军,郭术津 (6270)
生态工程领域微生物菌剂研究进展	文娅,赵国柱,周传斌,等 (6287)
我国生态文明建设及其评估体系研究进展	白杨,黄宇驰,王敏,等 (6295)
期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 440 * zh * P * ¥70.00 * 1510 * 49 * 2011-10	



封面图说: 壶口瀑布是黄河中游流经秦晋大峡谷时形成的一个天然瀑布。此地两岸夹山,河底石岩上冲刷成一巨沟,宽达 30 米,深约 50 米,最大瀑面 3 万平方米。滚滚黄水奔流至此,倒悬倾注,若奔马直入河沟,波浪翻滚,惊涛怒吼,震声数里可闻。其形其声如巨壶沸腾,故名壶口。300 余米宽的滚滚黄河水至此突然收入壶口,有“千里黄河一壶收”之说。

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

杜宁, 张秀茹, 王炜, 陈华, 谭向峰, 王仁卿, 郭卫华. 荆条叶性状对野外不同光环境的表型可塑性. 生态学报, 2011, 31(20): 6049-6059.
Du N, Zhang X R, Wang W, Chen H, Tian X F, Wang R Q, Guo W H. Foliar phenotypic plasticity of a warm-temperate shrub, *Vitex negundo* var. *heterophylla*, to different light environments in the field. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(20): 6049-6059.

荆条叶性状对野外不同光环境的表型可塑性

杜 宁^{1,2,3}, 张秀茹^{2,3,4}, 王 炜^{2,3}, 陈 华^{1,2,3}, 谭向峰^{2,3},
王仁卿^{1,2,3}, 郭卫华^{2,3,*}

(1. 山东大学环境研究院, 济南 250100; 2. 山东大学生命科学院生态学与生物多样性研究所, 济南 250100;
3. 山东大学山东省植被生态工程技术中心, 济南 250100; 4. 天津医科大学临床医学院, 天津 300270)

摘要:光照是影响植物生长和分布的重要环境因子。对生长在野外 5 种不同光环境下(林外、阔叶林林缘、阔叶林林下、针叶林林窗和针叶林林下)的荆条的叶片进行取样研究,通过对光合作用光响应曲线、叶绿素荧光、叶绿素含量、叶片氮磷含量以及叶片形态的测量,来反映荆条对不同光环境的表型可塑性。研究表明,荆条叶片对于野外不同的光环境具有很好的适应机制,叶片功能性状受到结构性状的调节。低光下通过高的比叶面积(SLA)、单位质量叶绿素含量、光系统 II 最大量子产量,低的暗呼吸速率、光饱和点、光补偿点、叶绿素 a,b 的比值来提高对光能的利用效率,维持生长;高光下则通过与 SLA 有关的叶片结构的变化对光合作用进行调节。大多数的叶性状只受到日光照总量的影响,SLA 的大小与日最高光强有关,可以对不同日变化模式的光照做出迅速的响应,是适应不同光照的敏感指标。尽管光照是不同光环境下影响荆条叶性状的主要环境因子,土壤养分含量同样会对叶性状产生影响,高土壤养分下的高叶长与叶柄长的比值体现了植物对资源获取和支撑结构之间分配的权衡。
关键词:荆条;叶性状;光环境;植被恢复

Foliar phenotypic plasticity of a warm-temperate shrub, *Vitex negundo* var. *heterophylla*, to different light environments in the field

DU Ning^{1,2,3}, ZHANG Xiuru^{2,3,4}, WANG Wei^{2,3}, CHEN Hua^{1,2,3}, TIAN Xiangfeng^{2,3}, WANG Renqing^{1,2,3}, GUO Weihua^{2,3,*}

1 Institute of Environmental Research, Shandong University, Ji'nan 250100, China

2 Institute of Ecology and Biodiversity, College of Life Sciences, Shandong University, Ji'nan, 250100, China

3 Shandong Provincial Engineering and Technology Research Center for Vegetation Ecology, Shandong University, Jin'an, 250100, China

4 Clinical College of Tianjin Medical University, Tianjin, 300270, China

Abstract: Light is an important factor affecting plant growth and species distribution. In the field, open forest, forest edge, forest gaps and forest understory are typical light environment for species to survive and growth, in which light intensity are different for 10 times and even more. Plant phenotypic plasticity, which allows plants to adapt to different light environments, plays an important role in how plants adapt to changes in lighting, and leaves play an especially important role. Leaves are the main organs plants use for gas exchange with the environment. Leaves have both structural and functional characteristics. Different species show different sensitivities to irradiance.

Vitex negundo Linn. var. *heterophylla* (Franch.) Rehd. is the dominant shrub of the warm temperate zone in China. It is an important native and pioneer species for vegetation restoration of Shandong Province, because of the high soil and water conservation ability. But up to now, studies related to its adaptation to irradiance are lacking. This study provides

基金项目:国家自然科学基金(30970166);山东省自然科学基金(2009ZRB1087;ZR2010CM062);山东省科技攻关项目(2009GG10002006)

收稿日期:2011-06-28; **修订日期:**2011-09-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: whguo@sdu.edu.cn

information related to this shrub and its use in vegetation restoration in Luzhong Mountains of Shandong Province.

We measured leaf photosynthetic light response curves, leaf chlorophyll fluorescence, leaf chlorophyll content, leaf nitrogen (N) and phosphorus (P) content and leaf morphology. We studied the response of *V. negundo* var. *heterophylla* to five different light environments in the field: open forest, broad-leaved forest edge broad-leaved forest understory, gaps in needle-leaf forests and needle-leaf forest understory. The results the leaf traits of *V. negundo* var. *heterophylla* acclimated well to different habitats. Leaf functional traits were adjusted by leaf structural traits. The species exhibited some shade tolerance based on its ability to modify the characteristics of its leaves. The species improved its light use efficiency and kept growing in low light by increasing its specific leaf area (SLA), its chlorophyll (Chl) content, and the maximal quantum yield of PSII, and by lowering its respiration rate, light saturation point, light compensation point, and Chl a to b ratio. Also, leaf structure, especially SLA, played an important role in the regulation of photosynthesis under high levels of irradiance. Most of the traits were only impacted by the daily total irradiance; however, the variation of SLA and leaf maximal fluorescence in the dark (F_m) was related to the highest irradiance levels. SLA was sensitive to different light conditions, and responded quickly to changes in lighting. Although light is the most important factor affecting the characteristics of *V. negundo* var. *heterophylla* leaves in this study, soil nutrient content also played an important role. Plants with higher nutrient levels had a higher ratio of leaf length to petiole length, revealing an investment tradeoff between resource obtaining and supporting structure.

Based on the low leaf N to P ratio, Luzhong Mountains is proved to be short of soil N . Adding N during vegetation restoration activities will assure an adequate supply of N . Also, *V. negundo* var. *heterophylla* can be planted in a variety of light environments because of its broad irradiance tolerance.

Key Words: *Vitex negundo* var. *heterophylla*; leaf characteristics; light environment; vegetation restoration

光照是影响植物生长和分布的重要环境因子^[1-2],植物对于不同光环境的适应是物种生存、生长、占据生态位的基础,良好的适应对森林物种的竞争能力非常重要^[3],植物对异质环境的适应能力可以用表型可塑性的大小来衡量。在野外,林外、林缘、林窗和林下是常见的物种生存的光环境^[4-5],它们的光照强度往往相差 10 倍甚至更多。要适应野外变化如此大的光环境,物种不同层次上的可塑性起着重要的作用,其中叶片的调节尤为关键^[3, 6]。

叶片是植物与外界环境进行气体交换的主要器官。叶性状对环境的适应主要包括结构型性状和功能型性状两大类,前者包括比叶面积、叶氮含量等叶片的生物化学结构特征性状,后者包括光合速率、呼吸速率等叶片的生长代谢指标^[7]。在叶片对光环境的适应中,结构性状和功能性状均具有重要的作用^[3, 5-6, 8]。低光下的叶片往往具有高的比叶面积(SLA)、高的氮素对于光捕获机构的分配比例(P_L)、低的暗呼吸速率(R_d)和光补偿点(LCP)^[1, 8-10];而高光下的叶片往往具有高的最大光合速率(A_{max})、高的电子传递速率和 RuBP 羧化酶的活性^[4-6, 11]。叶片对于不同光环境的适应对物种的重建模式和生态位分化具有重要的意义。但是不同物种对于光照的敏感性不同,具有不同的适应方式,相似的叶片氮含量,不同物种的光合作用可以相差 10 倍以上^[12],通过生化方面调节还是通过解剖方面调节来适应不同光照取决于物种的生态学习性^[5, 8]。

荆条(*Vitex negundo* var. *heterophylla*)是马鞭草科牡荆属的灌木^[13],作为我国暖温带的优势物种,是山东省进行植被恢复的重要乡土物种和先锋物种^[14],具有很强的水土保持能力。目前对荆条的研究主要有种子萌发特性的研究^[15-16]、荆条灌丛群落水平的研究^[17-18]以及荆条幼苗对于干旱响应的研究^[19]。作为一种暖温带先锋物种,荆条在暖温带林地的演替后期往往占据优势^[20],说明其对光照的响应具有很强的可塑性,但是关于荆条对光照适应性的研究还未见报道。在野外,除了光照的总量在不同生境中发生变化,光照日变化的情况也会有所不同,对林下的物种来说,由于林冠层分布模式不同,林窗和林缘往往具有不同的受光模式。除了光照,其它的环境因子,比如说土壤养分、空气温湿度等也都会对植物有着潜在的影响。

本研究选取野外不同光环境下生长的荆条成熟苗,对其叶片进行采样分析。主要研究如下问题:1. 荆条叶片对于野外不同光环境的适应及不同指标的可塑性差异;2. 相同光照总量下,光强日变化的差异是否会对荆条叶性状产生影响;3. 不同光环境下,除了光照,是否还有其它环境因子对荆条的叶性状产生影响。本研究的结果有助于理解荆条在野外的生长特性,对在暖温带利用荆条进行植被恢复具有指导意义。

1 材料与方法

1.1 实验地概况

实验在山东大学莱芜房干野外实验站进行(北纬 36°26', 东经 117°27'), 房干村位于泰山东麓,海拔高度 350—400 m,该地区属于暖温带季风型大陆气候,四季分明,雨热同期,年平均气温 12.4 °C 左右,年平均降水量为 600—830 mm,主要分布在 7、8 月份。地理区系属鲁中山区属地,地形为山地、丘陵,起伏虽小,但环境变化较大,区域范围内海拔 400 m 以上的大小山头就有 30 余座,既有林冠茂密、高度郁闭的地段;又有林冠层乔木稀少、林下灌丛茂盛的林隙;还有空间疏松、缺乏乔木和灌木的全光环境。土壤为典型的棕壤,枯落物层平均厚度为 4 cm。该地区的植被类型属于典型的暖温带植被,均为人工林,植被为各种落叶阔叶林和温性针叶林,现有资料表明各林分造林时间均不小于 20 年^[21]。

1.2 取样生境及实验材料选取

本区域典型的植被是落叶阔叶林和常绿针叶林,阔叶林的建群种为麻栎 (*Quercus acutissima*) 和刺槐 (*Robinia pseudoacacia*), 针叶林的建群种为侧柏 (*Platycladus orientalis*) 和黑松 (*Pinus thunbergii*), 于 2008 年 5 月选取落叶阔叶林林缘(生境 2) 和林下(生境 3), 常绿针叶林林窗(生境 4) 和林下(生境 5), 同时选取林外(生境 1) 的生境进行取样。5 个生境的基本信息如表 1 所示。林外和林缘的生境是由于多年来人为的伐林活动造成的,而林窗的形成则是由于上层乔木的自然死亡或者人为活动造成的。在每一种环境条件下,选择了 5—6 株成熟健康的荆条作为实验材料进行取样。

5 月份是荆条的营养生长期,叶片生长迅速,此时的营养生长为 6 月初的抽穗和以后的生殖生长奠定了基础。本研究中,在 5 月中下旬对不同生境下荆条的叶性状进行了测定。

表 1 荆条 5 个生境基本信息

Table 1 Description of selected habitats of *V. negundo* var. *heterophylla*

取样地点 Site	植被类型 Vegetation type	生长状态 Status	海拔 Altitude /m	坡向 Slope direction	坡度 Gradient /(°)	建群种 Constructive species	乔木层树高 Tree height /m	乔木层胸径 Diameter at breast height of tree layer /cm
生境 1 Habitat 1	—	林外	350	南偏西	30	—	—	—
生境 2 Habitat 2	落叶阔叶林	林缘	352	南偏西	20	麻栎、刺槐	20—30	10—30
生境 3 Habitat 3	落叶阔叶林	林下	352	南偏西	20	麻栎、刺槐	20—30	10—30
生境 4 Habitat 4	常绿针叶林	林窗	415	西	25	—	—	—
生境 5 Habitat 5	常绿针叶林	林下	415	西	25	侧柏、黑松	8—10	10—15

1.3 叶性状的测量与计算

1.3.1 叶片形态

选取当年生小枝上的健康掌状复叶 8 片,各个样地中所选小枝的生长方向均包括东南西北方向,为避免自遮荫,所选取的叶片为植株上层小枝顶端 1—2 片充分展开叶。所有小叶的面积(LA)利用数码相机和数字化方法获得,叶片在 80 °C 下烘干 48 h 后称量干重(LDW),然后计算比叶面积(SLA=LA/LDW,单位质量的叶面积),同时计算叶长与叶宽比(LL/LW)、叶长与叶柄长比(LL/PL)。为了减小误差,分析中只利用荆条掌状复叶的中间 3 片小叶。

1.3.2 叶片氮、磷含量

以同样的取样原则另选一批叶片经过烘干磨碎后测量叶片氮(N)、磷(P)含量。处理好的样品用浓硫酸

和高氯酸体积分数为 10:1 的酸液消化分解,定容后的溶液分别采用凯氏定氮法(KDY-9820,瑞邦兴业科技有限公司,北京,中国)和分光光度法(SpectraMAX 190, Molecular Devices Corporation, Sunnyvale, CA, USA)进行测定,最终的叶片氮磷含量以质量单位表示。

1.3.3 叶绿素含量

新鲜叶片用体积分数 95% 乙醇浸泡 24 h 后,用可见分光光度计(722s,棱光科技有限公司,上海,中国)测定提取液在 665 nm 和 649 nm 处的吸光度 D_{665} 和 D_{649} ,通过张治安等^[22]的方法计算叶绿素 a(Chl a)、叶绿素 b(Chl b)和总叶绿素(Chl t)的含量。叶片的叶绿素含量以质量和面积两种单位表示。

1.3.4 光合光响应曲线

光合作用和叶绿素荧光的测量选取完全展开的新生叶进行。

光合光响应曲线的测量用便携式光合仪(GFS-3000, Walz GmbH, Effeltrich, Germany)进行,测量时间为 5 月 20—23 日 09:00 至 11:30 之间,天气均为晴或多云,每个生境下选取 3—4 片叶。测量之前将叶片在 $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 光强下诱导 10—20 min 至稳定的光合速率,随后的测量共设置 2000、1500、1000、800、600、400、300、250、200、150、100、50、20、0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 14 个光强,叶室温度设为 28 °C,湿度设为 70%, CO_2 浓度设为 400 $\mu\text{mol/mol}$,每个光强下大约稳定 2 min 后记数。

利用非直角双曲线模型对光响应曲线进行拟合^[6, 23]:

$$A = \frac{\varphi Q + A_{\max} - \sqrt{(\varphi Q + A_{\max})^2 - 4k\varphi Q A_{\max}}}{2k} - R_d$$

其中, A 为叶片净光合速率, Q 为光合有效辐射, φ 为表观量子效率(Apparent quantum efficiency), A_{\max} 为最大净光合速率, k 为方程的曲率, R_d 为暗呼吸速率。并通过计算得到光补偿点(Light compensation point, LCP)和光饱和点(Light saturation point, LSP)。

1.3.5 叶绿素荧光

叶绿素荧光用便携式调制叶绿素荧光仪(Mini-PAM, Walz GmbH, Effeltrich, Germany)测定,叶片暗适应 30 min 后测量最小荧光(F_o)和最大荧光(F_m),据此计算光系统 II 最大量子产量 $F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$ ^[5],每种光环境下重复测量 6—8 片叶,所有的测量均在晴朗日子的 09:30—11:30 内完成。

1.4 环境因子测定

叶性状测量的同时,测量与植株生长相关的光照、气象和土壤环境因子。在所选植株上层用自动量程照度计(Model ST-85,北京师范大学光电仪器厂,北京,中国)测量光量子密度;用手持温湿度计(HM34C, VAISALA, Finland)测量空气的温度和湿度;用土壤三参数仪测定土壤的温湿度(WET Sensor, Delta-T Devices Ltd, Cambridge, U. K.)。光照探头和温湿度计在离地面 1—1.5 m 处测量,大约为荆条灌层生长的高度,测量于 5 月 15 日进行,当天天气晴朗,从 07:00—17:00 每 2 h 测 1 次。同时,从荆条的根际采集土壤样品,带回实验室后根据鲍士旦^[24]的方法,测定土壤全氮(N_t)、全磷(P_t)、有效氮(N_a)、有效磷(P_a)的含量以及 pH 值,全氮采用凯氏蒸馏定氮法;全磷采用氢氧化钠熔融钼锑抗比色法;有效氮采用碱解扩散法;有效磷采用 Olsen 法;pH 值采用数显酸度计法,土壤样品的测定在山东农业大学资源与环境研究所进行,5 个生境下的环境因子见表 2,两种林下光照日变化的差异见图 1。

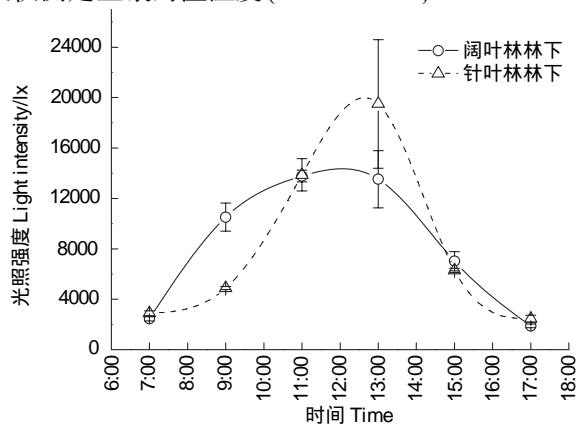


图 1 阔叶林林下和针叶林林下光环境日变化的差异

Fig. 1 Light diurnal variation in the understory of broadleaved forest and needle-leaf forest

表 2 荆条 5 个生境的环境因子

Table 2 Environment difference in the five habitats of *V. negundo* var. *heterophylla*

环境因子 Environmental factors	林外 Habitat 1	阔叶林林缘 Habitat 2	阔叶林林下 Habitat 3	针叶林林窗 Habitat 4	针叶林林下 Habitat 5
土壤全氮 Soil N _t /(g/kg) ^A	1.72 (0.03)	1.87 (0.04)	2.11 (0.04)	2.20 (0.02)	1.59 (0.01)
土壤全磷 Soil P _t /(g/kg) ^A	0.587 (0.003)	0.373 (0.003)	0.427 (0.018)	0.343 (0.003)	0.287 (0.003)
土壤有效氮 Soil N _a /(mg/kg) ^A	228.93 (7.24)	347.63 (9.14)	526.37 (12.06)	326.90 (7.46)	348.23 (2.10)
土壤有效磷 Soil P _a /(mg/kg) ^A	5.72 (0.24)	3.43 (0.24)	14.29 (1.14)	6.26 (0.53)	5.45 (0.68)
pH 值 ^A	6.17 (0.04)	6.57 (0.04)	6.65 (0.02)	6.69 (0.05)	6.56 (0.03)
空气温度 Air temperature/°C ^B	23.47 (3.07)	22.51 (3.00)	21.30 (2.64)	22.32 (2.45)	21.39 (2.02)
空气湿度 Air humidity/% ^B	43.32 (6.62)	45.86 (6.31)	49.72 (4.78)	45.31 (4.62)	46.37 (4.15)
土壤温度 Soil temperature/°C ^B	21.44 (2.30)	18.91 (2.07)	18.02 (1.52)	17.97 (1.53)	16.64 (1.36)
土壤湿度 Soil humidity/% ^B	13.36 (1.59)	15.59 (0.65)	14.37 (1.00)	18.54 (0.70)	13.19 (0.74)
光照强度 Light intensity/lx ^B	5.4×10 ⁴ (1.2×10 ⁴)	2.8×10 ⁴ (0.8× 10 ⁴)	0.82×10 ⁴ (0.22× 10 ⁴)	3.7×10 ⁴ (1.1×10 ⁴)	0.83×10 ⁴ (0.28×10 ⁴)

A: 土壤理化性质的测定每个生境 3 次重复; B: 从 7:00 至 17:00 每 2h 测定一次, 每次测定 3 次重复, 表中所示值为 6 个时间点的平均值; 括号中为标准误

1.5 统计分析

叶性状在不同生境下的变化用一般线性模型进行分析, 由于不同生境下的叶片在取样中大小存在差异, 因此 SLA、LL/LW、LL/PL 在方差分析时将叶面积作为协变量加入, 并将矫正后的值进行了多重比较(表 3 中划横线的值为矫正后的值)。在进行协方差分析之前, 对协方差的适用条件进行了检验, 发现协变量与因变量的斜率在不同组间无显著差异, 可以认为不同组间的斜率相同, 符合协方差分析的条件。不同生境的差异用一元方差分析进行(One-way ANOVA), 当存在显著差异后用 Tukey 方法进行多重比较。所有的数据在进行分析之前都进行正态性和方差齐性检验, 当不满足时对数据进行对数转换。叶性状之间的相关关系用皮尔逊(Pearson)相关系数表示。可塑性指数(PI)通过(最大值-最小值)/最大值获得。差异的显著性均在 $P \leq 0.05$ 的水平上进行, 统计分析用 SPSS13.0(SPSS Inc., IL, USA)软件完成。

2 结果

2.1 不同生境下荆条叶片结构型性状的差异

SLA 对光照的变化非常敏感, 是荆条叶片结构型性状中可塑性最大的(PI = 0.644)。如表 3 所示, 在野外随着光强的降低(林外>林窗或林缘>林下), 荆条叶片的 SLA、N_{mass}、P_{mass}、Chla_{mass}、Chlb_{mass} 均升高, LL/LW 虽然也有升高的趋势, 但是不同生境间差异并不显著, 其对不同光照的可塑性很低(PI = 0.071), 是叶片结构型性状中最稳定的指标。落叶阔叶林下荆条的 LL/PL 值显著高于其它生境。尽管单位质量的叶片氮、磷含量在不同生境间差异显著, 但是 N/P 并没有显著差异。不同于单位质量的叶片叶绿素含量, Chla_{area} 和 Chlb_{area} 不同生境间差异并不显著($P > 0.05$), 但是叶绿素 a、b 的比值在林下显著降低, 体现了叶片对低光环境的适应。相关分析表明(图 2), SLA 与 N_{mass}($r=0.949$; $P < 0.05$)、P_{mass}($r=0.869$; $P = 0.056$)、Chla_{mass}($r=0.984$; $P < 0.01$) 和 Chlb_{mass}($r=0.998$; $P < 0.001$) 正相关或接近正相关, 而与单位面积的叶绿素 a、b 含量相关性不显著($P > 0.1$)。

2.2 不同生境下荆条叶片功能型性状的差异

不同生境下荆条叶片的光合光响应曲线见图 3, 在利用光响应曲线计算出的各项生理指标中仅有 A_{max} 在不同生境间具有显著差异, 随着光照强度的降低而下降(表 2), 通过相关分析(图 2g; 图 4), A_{max} 与 SLA 接近负相关($r=-0.816$; $P = 0.092$), 与叶绿素含量(Chlt)不相关。尽管 R_d 和 LCP 的可塑性较高, 但是不同生境下并没有显著差异。LSP 的变化与光照强度有着良好的正相关关系, 尽管不同生境下并没有显著差异, ϕ 在不同生境间同样没有显著差异, 并且可塑性很低(PI = 0.234)。F_v/F_m 在林外和常绿针叶林的林窗生境中显著降低, 发生了明显的光抑制, 并且这种降低主要是由于最大荧光 F_m 的降低引起的。

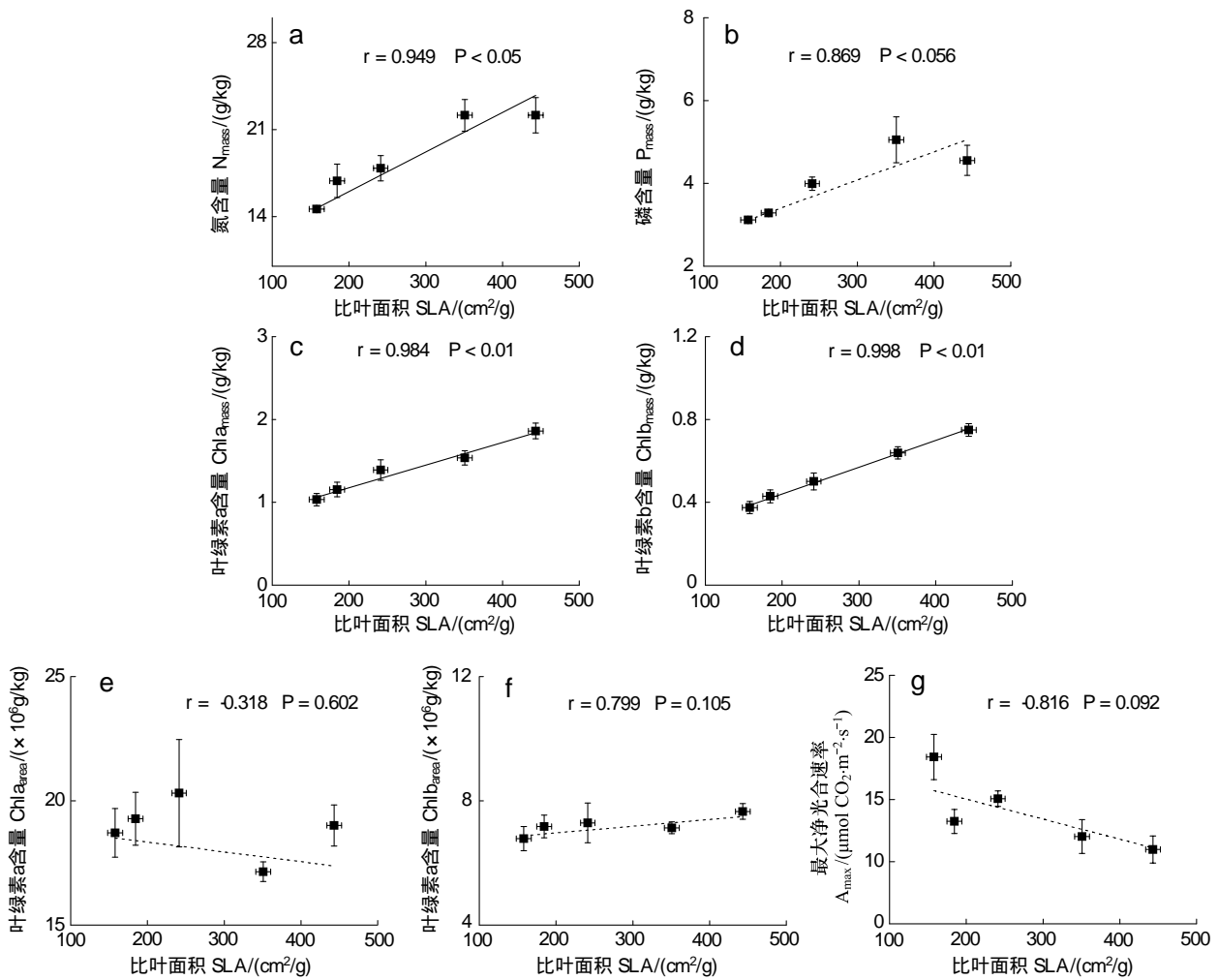


图2 比叶面积与叶片氮磷含量、叶绿素含量和最大净光合作用的相关关系

Fig. 2 Relationships between SLA versus leaf N content (a), P content (b), chlorophyll content (c,d,e,f), maximal net photosynthetic rate (g)

实线表示相关性显著,虚线表示相关性不显著;标准误在图中画出;SLA 每次测量 24 个重复,叶片 N、P 含量和叶绿素含量每次测量 4 个重复,光合作用每次测量 3—4 个重复

表3 荆条叶性状在不同生境下的差异

Table 3 Leaf traits of *V. negundo* var. *heterophylla* under different habitats

叶性状 Leaf Traits	林外 Habitat 1	阔叶林林缘 Habitat 2	阔叶林林下 Habitat 3	针叶林林窗 Habitat 4	针叶林林下 Habitat 5	可塑性指数 PI
结构性性状						
叶面积 LA/cm ²	4.15 (0.31) a	3.73 (0.29) a	3.62 (0.30) a	2.37 (0.23) b	2.50 (0.20) b	0.428
比叶面积 SLA/(cm ² /g)	155.99 (2.39) 157.74 (9.71) e	240.43 (4.22) 241.33 (9.41) c	442.70 (16.88) 443.38 (9.36) a	186.11 (2.28) 184.32 (9.74) d	352.36 (10.75) 350.82 (9.62) b	0.644
叶长叶宽比 LL/LW	2.93 (0.05) 2.95 (0.08)	2.99 (0.11) 2.99 (0.08)	3.02 (0.10) 3.03 (0.08)	2.91 (0.06) 2.89 (0.08)	3.13 (0.07) 3.11 (0.08)	0.071
叶长叶柄长比 LL/PL	8.13 (0.29) 8.66 (0.50) b	8.43 (0.45) 8.70 (0.49) b	11.01 (0.68) 11.22 (0.48) a	8.82 (0.60) 8.27 (0.50) b	8.68 (0.41) 8.21 (0.50) b	0.268
单位质量氮含量 N _{mass} /(g/kg)	14.60 (0.23) c	17.89 (1.02) b	22.15 (1.43) a	16.88 (1.33) bc	22.15 (1.27) a	0.341
单位质量磷含量 P _{mass} /(g/kg)	3.12 (0.05) c	3.99 (0.16) b	4.55 (0.36) ab	3.28 (0.03) c	5.05 (0.55) a	0.382
氮磷比 N/P	4.68 (0.07)	4.48 (0.18)	4.97 (0.53)	5.14 (0.42)	4.50 (0.45)	0.128
单位质量叶绿素 a 含量 Chl _a _{mass} /(g/kg)	1.03 (0.08) c	1.390 (0.12) bc	1.86 (0.10) a	1.154 (0.09) bc	1.54 (0.09) ab	0.446

续表

叶性状 Leaf Traits	林外 Habitat 1	阔叶林林缘 Habitat 2	阔叶林林下 Habitat 3	针叶林林窗 Habitat 4	针叶林林下 Habitat 5	可塑性指数 PI
单位质量叶绿素 b 含量 $Chlb_{mass}/(g/kg)$	0.37 (0.03) c	0.50 (0.04) bc	0.75 (0.03) a	0.43 (0.03) c	0.64 (0.04) ab	0.507
叶绿素 ab 比值 $Chl\ a/b$	2.76 (0.04) a	2.77 (0.06) a	2.48 (0.03) b	2.69 (0.02) a	2.41 (0.05) b	0.130
单位面积叶绿素 a 含量 $Chla_{area}/(g/cm^2)$ $\times 10^{-5}$	1.87 (0.09)	2.03 (0.22)	1.90 (0.08)	1.93 (0.11)	1.72 (0.04)	0.156
单位面积叶绿素 b 含量 $Chlb_{area}/(g/cm^2)$ $\times 10^{-6}$	6.78 (0.39)	7.29 (0.64)	7.66 (0.25)	7.17 (0.36)	7.13 (0.19)	0.115
功能型性状						
最大净光合速率 $A_{max}/(\mu mol\ CO_2\ m^{-2}\ s^{-1})$	18.42 (1.83) a	15.06 (0.62) ab	10.98 (1.09) b	13.23 (0.98) ab	12.03 (1.36) ab	0.404
呼吸速率 $R_d/(\mu mol\ CO_2\ m^{-2}\ s^{-1})$	2.21 (0.73)	0.25 (0.23)	0.91 (0.26)	2.162 (0.55)	1.90 (0.45)	0.588
光补偿点 $LCP/(\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1})$	40.48 (13.33)	7.01 (1.24)	14.54 (3.37)	52.44 (13.21)	37.35 (5.26)	0.866
光饱和点 $LSP/(\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1})$	433.29 (44.09)	353.99 (23.48)	282.14 (2.84)	418.08 (26.61)	339.52 (34.13)	0.349
表观量子效率 φ $/(\mu mol\ CO_2\ \mu mol\ quanta^{-1})$	0.047 (0.002)	0.044 (0.005)	0.041 (0.004)	0.036 (0.001)	0.040 (0.002)	0.234
最小荧光 F_o	203.17 (2.33)	200.33 (6.81)	216.83 (5.73)	207.00 (4.59)	214.00 (6.29)	0.076
最大荧光 F_m	930.00 (14.36) e	1092.33 (35.01) c	1259.83 (19.21) a	1012.33 (11.07) d	1174.67 (24.59) b	0.262
最大量子产量 F_v/F_m	0.781 (0.005) c	0.816 (0.005) a	0.828 (0.002) a	0.795 (0.005) b	0.818 (0.005) a	0.057

括号中为标准误;划横线的数据是通过叶面积矫正后的数据;不同的小写字母代表不同生境间具有显著差异($P < 0.05$); SLA, LL/LW, LL/PL: $n=24$; 叶片氮磷含量: $n=4$; 叶绿素含量: $n=4$; 叶绿素荧光: $n=6$; 光响应曲线: $n=3-4$

2.3 光照日变化模式对荆条叶性状的影响

在落叶阔叶林的林下和常绿针叶林的林下两种生境下,日光照的总量相似(表2),但是具有不同的变化模式(图1)。叶性状的各项指标中,仅有 SLA、LL/PL 和 F_m 在两生境下具有显著差异,常绿针叶林的林下光强变化幅度较大,最高光强高于落叶阔叶林下,由此造成较低的 SLA 和 F_m ,说明两者的变化可能与最高光照强度有关。

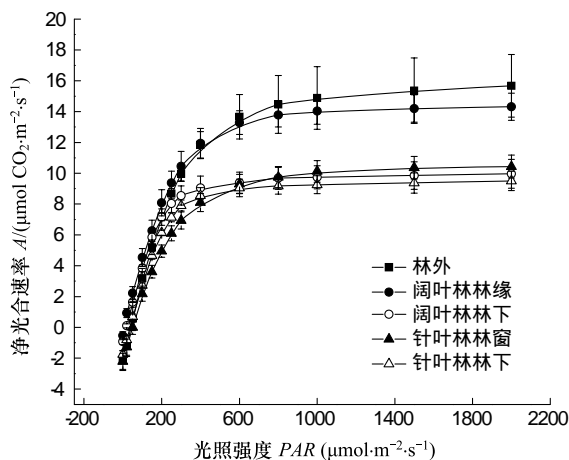


图3 荆条叶片不同光环境下的光响应曲线

Fig.3 Light response curves of *V. negundo* var. *heterophylla* in different light environments

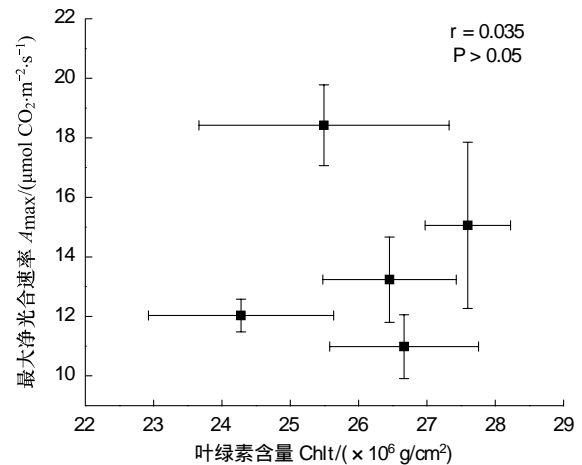


图4 叶绿素含量与最大净光合作用的相关关系

Fig.4 Relationships between chlorophyll content versus maximal net photosynthetic rate

3 讨论

荆条叶性状的可塑性体现了其对于野外的不同光照环境具有良好的适应能力,包括对不同的光照总量的适应、相同光照总量下,对不同光照日变化模式的适应以及对光照之外其它环境因子的适应。

3.1 荆条叶性状对于不同光照总量的适应

荆条通过叶片的可塑性来适应不同的光照环境,低光下提高叶片对光的吸收效率而高光下提高叶片对光的利用效率。首先,SLA 对光照条件的变化非常敏感,高的 SLA 可以用来适应低光环境因为将生物量分布在较大的叶面积上有利于叶片捕光^[1, 3, 5, 8-9, 25-26],这可以从三方面的优势来解释:首先是降低了二氧化碳的扩散阻力^[27];其次降低了叶片的建成和维持成本^[3];三是减少了对叶背面叶绿体的自遮荫^[28]。前两点优势结合低光下较低的光补偿点(LCP)和暗呼吸速率(R_d)保证了荆条个体在光照有限条件下保持碳获取,从而维持正常的生长。除了 SLA 的增加,叶绿素在氮素中分配比例的上升也是物种常见的适应低光的策略^[4, 9, 29],荆条叶片在生境 1—5 中 Chl/N 值分别为 0.096, 0.106, 0.118, 0.094, 0.098, 随光照变化的趋势并不十分明显。但是,荆条叶片中叶绿素 a、b 的比值随着光照的降低而减小,体现了氮素在叶绿体内的优化分配^[30]。大部分的叶绿素 b 存在于捕光色素复合体(LHCH)中,因此低的叶绿素 a、b 比值有利于叶片对光照的吸收,同时低的叶绿素 a、b 比值可以提高植物对蓝紫光的利用效率(因为叶绿素 a 在红光部分的吸收带偏向长光波方面,叶绿素 b 则在蓝紫光部分的吸收带较宽),维持光系统 I 和光系统 II 之间的能量平衡^[2, 25, 31],对其它物种的研究^[3, 5, 10, 25]也具有相似的结论。

荆条叶片中单位面积的最大光合速率随着光强的升高而增大,这与其他的研究结果^[4, 6, 9, 11, 23]一致。 A_{\max} 在高光下的升高并不是由于叶绿素含量的不同引起的(图 4),与表观量子效率也无关(表 2),更多的与 SLA 的变化有关(图 2g)。高光下低的 SLA,部分是由于栅栏组织细胞层的增加或者栅栏组织细胞的伸长造成的,从而造成了 RuBP 羧化酶等蛋白和细胞色素 f 等光合电子传递体的积累,刺激了暗反应的进行,进而提高了单位面积的光合作用能力^[8-9],还有的研究认为光合作用提高的原因是,高光下低的 SLA 增加了叶片单位面积叶绿体或叶肉细胞与胞间空气的接触面积^[29]。相对而言,荆条叶片在高光下的光饱和点较高,说明其能较好的适应高光照环境,然而 F_v/F_m 的下降说明荆条叶片在高光下还是发生了光抑制^[30],但是 F_o 并没有随之上升,也就是说荆条叶片在高光下以光保护为主,通过光保护机制来耗散过多的能量,并没有发生光伤害^[32-33]。

光合碳同化的量子效率指的是光合机构每吸收一个光量子所固定的 CO_2 或释放的 O_2 的分子数^[34]。耐荫植物具有较高的表观量子效率,正常情况下在 0.02—0.05 之间^[10, 31],而荆条叶片光合的表观量子效率在 0.036—0.047 之间,并且随光照环境的变化波动不大,说明荆条叶片的耐荫程度较高。

叶片对光能的吸收中,叶绿素起着主要的作用。荆条叶片中单位质量的叶绿素含量随着光强的升高而降低,而单位面积的叶绿素含量不受光照的影响,这与 Grassi 和 Bagnaresi^[3]、冯玉龙等^[25]、刘悦秋等^[31] 人的研究结果一致。较低的光照强度可以促进叶绿素的合成^[2],单位质量的叶绿素含量上升,可以提高光量子的利用效率^[8],另外叶绿素含量在高光下降低可以维持植物对光能吸收和利用的平衡,避免光破坏的发生^[2]。低光下高的单位质量的叶绿素含量一般来说适用于耐荫物种^[3]。单位质量的叶氮含量同样随着光强的升高而降低^[26],但是也有的研究^[3, 9]认为单位质量的氮含量与光照无关。SLA 的变化是影响叶氮含量随光强变化方式的主要因素^[26], N_{mass} 随 SLA 的减小而降低(图 2a),降低的原因可能是高光下叶片内干物质的积累对氮含量产生了稀释^[35],另外,强光下细胞内的储藏物质增多,细胞壁次生加厚,叶片同化组织对输导组织和结构组织的相对比例降低^[26, 36],也是导致 N_{mass} 下降的重要原因。

3.2 光照日变化的差异对叶性状的影响

除了光照总量上的差异,光强时间上的异质性对叶片活性和碳获取也有着重要的影响^[4]。已有的研究^[36-37]认为 SLA 对光照的变化非常敏感,并且主要是对整合的光强(总的光强)起响应而不是光强的峰值。本研究中,在相似的光照总量的情况下,针叶林下的光照变化幅度较大,7:00—11:00 和 15:00—17:00 光照强度较阔叶林下低,而 11:00—15:00 光照强度较阔叶林下高(图 1),导致 SLA 显著降低,这可能是由于荆条叶片的 SLA 受到了最大光强的影响,或者说 SLA 的变化与光照的变化幅度有关,并对瞬时变化的光强进行迅速的响应造成的。Poorter 等人^[36]认为叶片组成物质的变化(比如说非结构碳水化合物和氨基酸)可能对 SLA

的短期变化有着重要的影响,荆条叶片对不同光照变化模式的响应是否与叶片中物质的含量变化有关,还需要今后进一步的研究。但是,本研究的结果依然可以证实荆条叶片对于不同的林下生境具有很好的适应能力。

3.3 其它环境因子对荆条叶性状的影响

除了 SLA 和 F_m ,阔叶林下和针叶林下的荆条叶片 LL/PL 也有显著差异,不仅如此,荆条叶片在阔叶林下的 LL/PL 值显著高于其它四个生境(表 3),而在各环境因子中,阔叶林下的土壤有效氮和有效磷的含量几乎是其它样地的两倍甚至更多(表 2),这说明土壤养分含量可能对 LL/PL 值有着重要的影响。叶片和叶柄长度之间的比值体现的是植物对资源获取和支撑结构之间分配的权衡^[28],土壤养分含量(N 和 P)高的情况下,对叶片的投入加大,这是因为此条件下有利于保持叶片良好的生理活性,尽可能的优化碳获取;对支撑结构的投入比例减小,这是因为在阔叶林的林下,由于上层植被的影响,太阳光往往不能直接到达林下,因此林下物种吸收的光很大部分是散射光和瞬时变化的光,Robakowski 等人^[38]认为对林下物种来说,光斑贡献了 30%—80% 的日光总能量,因此对碳获取有重要的意义,这时候加大对叶柄的投入,使叶片保持固定的形态就显得不那么重要了。

3.4 利用荆条在暖温带进行植被恢复的策略

荆条作为我国暖温带灌木层的优势物种和乡土物种,在植被恢复中发挥着重要的作用。从本文的研究结果来看,荆条叶片中的 N/P 在 5 左右,如 Han 等人^[39]所述:氮磷比小于 14 往往说明土壤中氮匮乏,大于 16 往往说明磷匮乏,本研究区域氮缺乏明显,因此在植被恢复时需要在山区土壤中适量添加氮素,平衡植物营养。

在以往对荆条的认知中,我们认为荆条是一种先锋物种,较为喜光。本研究表明,荆条叶片对不同的光照环境有着很强的适应能力,这说明荆条不仅可以在群落演替初期发挥作用,在演替的后期同样作用很大,这也是我们在观察中发现荆条分布很广的原因。因此,在利用荆条进行植被恢复的时候,不同的光照环境下都可以进行栽植,当然,到底哪种光环境最适宜荆条的存活和生长,需要进一步的实验验证。

References:

- [1] Aleric K M, Kirkman L K. Growth and photosynthetic responses of the federally endangered shrub, *Lindera Melissifolia* (Lauraceae), to varied light environments. *American Journal of Botany*, 2005, 92(4): 682-689.
- [2] Chen S B, Song A Q, Li Z J. Research advance in response of forest seedling regeneration to light environmental heterogeneity. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16(2): 365-370.
- [3] Grassi G, Bagnaresi U. Foliar morphological and physiological plasticity in *Picea abies* and *Abies alba* saplings along a natural light gradient. *Tree Physiology*, 2001, 21(12/13): 959-967.
- [4] Ellsworth D S, Reich P B. Leaf mass per area, nitrogen content and photosynthetic carbon gain in *Acer saccharum* seedlings in contrasting forest light environments. *Functional Ecology*, 1992, 6(4): 423-435.
- [5] Li Z R, Zhang S B, Hu H, Li D Z. Photosynthetic performance along a light gradient as related to leaf characteristics of a naturally occurring *Cypripedium flavum*. *Journal of Plant Research*, 2008, 121(6): 559-569.
- [6] Katahata S I, Naramoto M, Kakubari Y, Mukai Y. Photosynthetic capacity and nitrogen partitioning in foliage of the evergreen shrub *Daphniphyllum humile* along a natural light gradient. *Tree Physiology*, 2007, 27(2): 199-208.
- [7] Zhang L, Luo T X. Advances in ecological studies on leaf lifespan and associated leaf traits. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28(6): 844-852.
- [8] Niinemets Ü, Kull O, Tenhunen J D. An analysis of light effects on foliar morphology, physiology, and light interception in temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. *Tree Physiology*, 1998, 18(10): 681-696.
- [9] Evans J R, Poorter H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment*, 2001, 24(8): 755-767.
- [10] Wang J H, Ren S F, Shi B S, Liu B X, Zhou Y L. Effects of shades on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Forsythia suspensa*. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(7): 1811-1817.
- [11] Niinemets Ü, Tenhunen J D. A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum*. *Plant, Cell and Environment*, 1997, 20(7): 845-866.

- [12] Evans J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C_3 plants. *Oecologia*, 1989, 78(1): 9-19.
- [13] Chen H B, Zheng Y J, Li F Z. Shandong Flora (Part 2). Qingdao: Qingdao Press, 1994: 1011-1012.
- [14] Wang R Q, Kauze F, You H H. Theory and practices for forest vegetation restoration: native forest with native trees-introduction of the Miyawaki's method for reconstruction of "Environmental protection forest (Ecological method to reforestation)". *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, 26 (Supplement): 133-139.
- [15] Sun X Q, Tian S X. Physiological condition of seeds of *Vitex negundo* var. *heterophylla* to germinate. *Forest Research*, 1988, 1(6): 688-690.
- [16] Wang X B, Han L B, Liu C X. Experiments on germination of seeds of *Vitex negundo* var. *heterophylla* — a superior shrub for soil and water conservation. *Liaoning Forestry Science and Technology*, 2007, (4): 30-32.
- [17] Zhang J T. Application of fuzzy mathematics to vegetation classification of scrub. *Vitex negundo* var. *heterophylla*. *Acta Phytocologica Sinica*, 1985, 9(4): 306-314.
- [18] Liu R T, Bi R C, Yan G Q, Wang L L, Cao Z P, Li P, Li R R. Study on ecological feature and spatial distribution pattern of *Vitex negundo* var. *heterophylla* community in Huoshan Mountain of Shanxi Province. *Journal of Shanxi Normal University: Natural Science Edition*, 2006, 20(2): 68-73.
- [19] Du N, Guo W H, Zhang X R, Wang R Q. Morphological and physiological responses of *Vitex negundo* L. var. *heterophylla* (Franch.) Rehd. to drought stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2010, 32(5): 839-848.
- [20] Li S Q, Yang B S, Wu D M. Community succession analysis of naturally colonized plants on coal gob piles in Shanxi mining areas, China. *Water, Air, and Soil Pollution*, 2008, 193(1/4): 211-228.
- [21] Wang R Q, Zhou G Y. Shandong Vegetation. Jinan: Shandong Science and Technology Press, 2000: 32-46.
- [22] Zhang Z A, Zhang M S, Wei R H. Guidance of Plant Physiological Experiment. Beijing: China Agriculture Science and Technology Press, 2004: 43-45.
- [23] Hikosaka K, Terashima I. Nitrogen partitioning among photosynthetic components and its consequence in sun and shade plants. *Functional Ecology*, 1996, 10(3): 335-343.
- [24] Bao S D. Soil Analysis in Agricultural Chemistry. Beijing: China Agriculture Press, 2000: 44-165.
- [25] Feng Y L, Cao K F, Feng Z L, Ma L. Acclimation of lamina mass per unit area, photosynthetic characteristics and dark respiration to growth light regimes in four tropical rainforest species. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(6): 901-910.
- [26] Zhang Y J, Feng Y L. The relationships between photosynthetic capacity and lamina mass per unit area, nitrogen content and partitioning in seedlings of two *Ficus* species grown under different irradiance. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2004, 30(3): 269-276.
- [27] Wright I J, Reich P B, Cornelissen J H C, Falster D S, Garnier E, Hikosaka K, Lamont B B, Lee W, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Villar R, Warton D I, Westoby M. Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytologist*, 2005, 166(2): 485-496.
- [28] Xu F, Guo W H, Xu W H, Wei Y H, Wang R Q. Leaf morphology correlates with water and light availability: what consequences for simple and compound leaves? *Progress in Nature Science*, 2009, 19(12): 1789-1798.
- [29] Oguchi R, Hikosaka K, Hirose T. Does the photosynthetic light-acclimation need changes in leaf anatomy? *Plant, Cell, and Environment*, 2003, 26(4): 505-512.
- [30] Kitajima K, Hogan K P. Increases of chlorophyll *a/b* ratios during acclimation of tropical woody seedlings to nitrogen limitation and high light. *Plant, Cell and Environment*, 2003, 26(6): 857-865.
- [31] Liu Y Q, Sun X Y, Wang Y, Liu Y. Effects of shades on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Urtica dioica*. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(8): 3457-3464.
- [32] Chen Y Z, Li X P, Xia L, Guo J Y. The application of chlorophyll fluorescence technique in the study of response of plants to environmental stresses. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 1995, 3(4): 79-86.
- [33] Maxwell K, Johnson G N. Chlorophyll fluorescence — a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51(345): 659-668.
- [34] Xu D Q. Photosynthesis Efficiency. Shanghai: Shanghai Technology Press, 2002: 1-1.
- [35] Niinemets Ü, Cescatti A, Rodeghiero M, Tosens T. Complex adjustments of photosynthetic potentials and internal diffusion conductance to current and previous light availabilities and leaf age in Mediterranean evergreen species *Quercus ilex*. *Plant, Cell, and Environment*, 2006, 29(6): 1159-1178.
- [36] Poorter H, Niinemets Ü, Poorter L, Wright I J, Villar R. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, 2009, 182(3): 565-588.
- [37] Chabot B F, Jurik T W, Chabot J F. Influence of instantaneous and integrated light-flux density on leaf anatomy and photosynthesis. *American Journal of Botany*, 1979, 66(8): 940-945.
- [38] Robakowski P, Wyka T, Samardakiewicz S, Kierzkowski D. Growth, photosynthesis, and needle structure of silver fir (*Abies alba* Mill.) seedlings

under different canopies. *Forest Ecology and Management*, 2004, 201(2/3): 211-227.

- [39] Han W X, Fang J Y, Guo D L, Zhang Y. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 2005, 168(2): 377-385.

参考文献:

- [2] 陈圣宾, 宋爱琴, 李振基. 森林幼苗更新对光环境异质性的响应研究进展. *应用生态学报*, 2005, 16(2): 365-370.
- [7] 张林, 罗天祥. 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展. *植物生态学报*, 2004, 28(6): 844-852.
- [10] 王建华, 任士福, 史宝胜, 刘炳响, 周玉丽. 遮荫对连翘光合特性和叶绿素荧光参数的影响. *生态学报*, 2011, 31(7): 1811-1817.
- [13] 陈汉斌, 郑亦津, 李法曾. 山东植物志(下册). 青岛: 青岛出版社, 1994: 1011-1012.
- [14] 王仁卿, 藤原一绘, 尤海梅. 森林植被恢复的理论和实践: 用乡土树种重建当地森林——宫胁森林重建法介绍. *植物生态学报*, 2002, 26(增刊): 133-139.
- [15] 孙秀琴, 田树霞. 荆条种子萌发生理条件的研究. *林业科学研究*, 1988, 1(6): 688-690.
- [16] 王晓蓓, 韩烈保, 刘春霞. 优良水土保持灌木——野生荆条种子发芽实验研究. *辽宁林业科技*, 2007, (4): 30-32.
- [17] 张金屯. 模糊聚类在荆条灌丛 (*Scrub. Vitex negundo* var. *heterophylla*) 分类中的应用. *植物生态学与地植物学丛刊*, 1985, 9(4): 306-314.
- [18] 刘任涛, 毕润成, 闫桂琴, 王雨露, 曹志鹏, 李萍, 李荣荣. 山西霍山荆条群落的生态特征及其空间分布的研究. *山西师范大学学报: 自然科学版*, 2006, 20(2): 68-73.
- [21] 王仁卿, 周光裕. 山东植被. 济南: 山东科学技术出版社, 2000: 32-46.
- [22] 张治安, 张美善, 蔚荣海. 植物生理学实验指导. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2004: 43-45.
- [24] 鲍士旦. 土壤农化分析. 北京: 中国农业出版社, 2000: 44-165.
- [25] 冯玉龙, 曹坤芳, 冯志立, 马玲. 四种热带雨林树种幼苗比叶重, 光合特性和暗呼吸对生长光环境的适应. *生态学报*, 2002, 22(6): 901-910.
- [26] 张亚杰, 冯玉龙. 不同光强下生长的两种榕树叶片光合能力与比叶重、氮含量及分配的关系. *植物生理与分子生物学学报*, 2004, 30(3): 269-276.
- [31] 刘悦秋, 孙向阳, 王勇, 刘音. 遮荫对异株荨麻光合特性和荧光参数的影响. *生态学报*, 2007, 27(8): 3457-3464.
- [32] 陈贻竹, 李晓萍, 夏丽, 郭俊彦. 叶绿素荧光技术在植物环境胁迫研究中的应用. *热带亚热带植物学报*, 1995, 3(4): 79-86.
- [34] 许大全. 光合作用效率. 上海: 上海科学技术出版社, 2002: 1-1.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 31 ,No. 20 October ,2011 (Semimonthly)

CONTENTS

- Community structure and diversity of macrobenthos in the intertidal zones of Yangshan Port WANG Baoqiang, XUE Junzeng, ZHUANG Hua, et al (5865)
- Variation characteristics of macrobenthic communities structure in tianjin coastal region in summer FENG Jianfeng, WANG Xiuming, MENG Weiqing, et al (5875)
- Analysis of habitat connectivity of the Yunnan snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus bieti*) using landscape genetics XUE Yadong, LI Li, LI Diqiang, WU Gongsheng, et al (5886)
- Study on the spatial pattern of wetland bird richness and hotspots in Sanjiang Plain LIU Jiping, LÜ Xianguo (5894)
- Dynamic analysis of coastal region cultivated land landscape ecological security and its driving factors in Jiangsu WANG Qian, JIN Xiaobin, ZHOU Yinkang (5903)
- Landscape pattern gradient on tree canopy in the central city of Guangzhou, China ZHU Yaojun, WANG Cheng, JIA Baoquan, et al (5910)
- Research on dynamic changes of landscape structure and land use eco-security; a case study of Jiansanjiang land reclamation area LIN Jia, SONG Ge, SONG Siming (5918)
- Shangri-La county ecological land use planning based on landscape security pattern LI Hui, YI Na, YAO Wenjing, WANG Siqi, et al (5928)
- Changes of paddy field landscape and its influence factors in a typical town of south Jiangsu Province ZHOU Rui, HU Yuanman, SU Hailong, et al (5937)
- Species composition and succession of swamp vegetation along grazing gradients in the Zoige Plateau, China HAN Dayong, YANG Yongxing, YANG Yang, et al (5946)
- Characteristics and influence factors of the swamp degradation under the stress of grazing in the Zoige Plateau LI Ke, YANG Yongxing, YANG Yang, et al (5956)
- Variation of organic pollution in the last twenty years in the Qinzhou bay and its potential ecological impacts LAN Wenlu (5970)
- Response of radial growth Chinese pine (*Pinus tabulaeformis*) to climate factors in Wanxian Mountain of He'nan Province PENG Jianfeng, YANG Airong, TIAN Qinhua (5977)
- Vegetation and species diversity change analysis in 50 years in Tashan Mountain, Shandong Province, China GAO Yuan, CHEN Yufeng, DONG Heng, et al (5984)
- Effect of urban heat island on plant growth and adaptability of leaf morphology constitute WANG Yating, FAN Lianlian (5992)
- Effects of shading on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters in leaves of the endangered plant *Thuja sutchuenensis* LIU Jianfeng, YANG Wenjuan, JIANG Zeping, et al (5999)
- Effects of shading on growth and quality of triennial *Clematis manshurica* Rupr. HAN Zhongming, ZHAO Shujie, LIU Cuijing, et al (6005)
- Allelopathic effect of extracts from *Artemisia sacrorum* leaf and stem on four dominant plants of enclosed grassland on Yunwu Mountain WANG Hui, XIE Yongsheng, YANG Yali, et al (6013)
- Effects of soil base cation composition on plant distribution and diversity in coastal wetlands of Hangzhou Bay, East China WU Tonggui, WU Ming, YU Mukui, et al (6022)
- Species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi of *Stipa* L. in alpine grassland in northern Tibet in China CAI Xiaobu, PENG Yuelin, YANG Minna, et al (6029)
- Water consumption and annual variation of transpiration in mature *Acacia mangium* Plantation ZHAO Ping, ZOU Lvliu, RAO Xingquan, et al (6038)
- Foliar phenotypic plasticity of a warm-temperate shrub, *Vitex negundo* var. *heterophylla*, to different light environments in the field DU Ning, ZHANG Xiuru, WANG Wei, et al (6049)

An case study on vegetation stability in sandy desertification land; determination and comparison of the resilience among communities after a short period of extremely aridity disturbanc	ZHANG Jiyi, ZHAO Halin (6060)
Response of soil quality indicators to comprehensive amelioration measures in coastal salt-affected land	SHAN Qihua, ZHANG Jianfeng, RUAN Weijian, et al (6072)
Fine-scale spatial associations of <i>Stipa krylovii</i> and <i>Stellera chamaejasme</i> population in alpine degraded grassland	ZHAO Chengzhang, REN Heng (6080)
The response of community-weighted mean plant functional traits to environmental gradients in Yanhe river catchment	GONG Shihui, WEN Zhongming, SHI Yu (6088)
Ozone stress increases lodging risk of rice cultivar Liangyoupeijiu; a FACE study	WANG Yunxia, WANG Xiaoying, YANG Lianxin, et al (6098)
Effect of sugarcane//soybean intercropping and reduced nitrogen rates on sugarcane yield, plant and soil nitrogen	YANG Wenting, LI Zhixian, SHU Lei, et al (6108)
Effect of wetting duration on nitrogen fixation of biological soil crusts in Shapotou, Northern China	ZHANG Peng, LI Xinrong, HU Yigang, et al (6116)
Effects of zinc on the fruits' quality of two eggplant varieties	WANG Xiaojing, WANG Huimin, WANG Fei, et al (6125)
Rapid light-response curves of PS II chlorophyll fluorescence parameters in leaves of <i>Salix leucopithecia</i> subjected to cadmium-ion stress	QIAN Yongqiang, ZHOU Xiaoxing, HAN Lei, et al (6134)
Physiological Response of <i>Mirabilis jalapa</i> Linn. to Lead Stress by FTIR Spectroscopy	XUE Shengguo, ZHU Feng, YE Sheng, et al (6143)
Physiological response of <i>Zoysia japonica</i> to Cd ²⁺	LIU Junxiang, SUN Zhenyuan, JU Guansheng, et al (6149)
Biosorption of Cd ²⁺ using the fruiting bodies of two macrofungi	LI Weihuan, MENG Kai, LI Junfei, et al (6157)
Factors regulating recruitment of <i>Microcystis</i> from the sediments of the eutrophic Shanzai Reservoir	SU Yuping, LIN Hui, ZHONG Houzhang, et al (6167)
A new type of insect trap and its trapping effect on <i>Cyrtotrachelus buqueti</i>	YANG Yaojun, LIU Chao, WANG Shufang, et al (6174)
Photoperiod influences diapause induction of Oriental Fruit Moth(Lepidoptera: Tortricidae)	HE Chao, MENG Quanke, HUA Lei, et al (6180)
Influence of edge effects on arthropods communities in agroforestry ecological systems	WANG Yang, WANG Gang, DU Yingqi, et al (6186)
Dynamics of land use and its ecosystem services in China's megacities	CHENG Lin, LI Feng, DENG Huafeng (6194)
Comprehensive assessment of urban ecological risks; the case of Huaibei City	CHANG Hsiaoifei, WANG Rusong, LI Zhengguo, et al (6204)
The dynamics of surface heat status of Tangshan City in 1993—2009	JIA Baoquan, QIU Erfa, CAI Chunju (6215)
A projection-pursuit based model for evaluating the resource-saving and environment-friendly society and its application to a case in Wuhan	WANG Qianqian, ZHOU Jingxuan, LI Xiangmei, et al (6224)
Research on ecological barrier to Chang-Zhu-Tan metropolitan area	XIA Benan, WANG Fusheng, HOU Fangzhou (6231)
Optimization of urban land structure based on ecological green equivalent; a case study in Ningguo City, China	ZHAO Dan, LI Feng, WANG Rusong (6242)
Dynamic ecological footprint simulation and prediction based on ARIMA Model; a case study of Gansu Province, China	ZHANG Bo, LIU Xiuli (6251)
Review and Monograph	
A prospect for study on isolated wetland	TIAN Xuezhi, LIU Jiping (6261)
Dinoflagellate heterotrophy	SUN Jun, GUO Shujin (6270)
Research progress of microbial agents in ecological engineering	WEN Ya, ZHAO Guozhu, ZHOU Chuanbin, et al (6287)
The progress of ecological civilization construction and its indicator system in China	BAI Yang, HUANG Yuchi, WANG Min, et al (6295)

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 20 期 (2011 年 10 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 31 No. 20 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
主 管 中国科学技术协会
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

Editor-in-chief FENG Zong-Wei
Supervised by China Association for Science and Technology
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
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@espg.net

Printed by Beijing Bei Lin Printing House,
Beijing 100083, China
Distributed by Science Press
Add:16 Donghuangchenggen North
Street, Beijing 100717, China
Tel:(010)64034563
E-mail:journal@espg.net

订 购 全国各地邮局
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

Domestic All Local Post Offices in China
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