

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

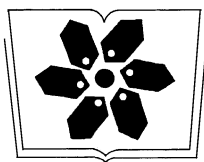
Acta Ecologica Sinica



第 33 卷 第 17 期 Vol.33 No.17 **2013**

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 33 卷 第 17 期 2013 年 9 月 (半月刊)

目 次

前沿理论与学科综述

- 植物角质层蜡质的化学组成研究综述 曾 琼, 刘德春, 刘 勇 (5133)
- 中国滨海盐沼湿地碳收支与碳循环过程研究进展 曹 磊, 宋金明, 李学刚, 等 (5141)

个体与基础生态

- 秸秆隔层对盐碱土水盐运移及食葵光合特性的影响 赵永敢, 逢焕成, 李玉义, 等 (5153)
- 盐地碱蓬二型性种子及其幼苗对盐渍环境的适应性 刘 艳, 周家超, 张晓东, 等 (5162)
- 不同抗旱性花生品种的根系形态发育及其对干旱胁迫的响应 丁 红, 张智猛, 戴良香, 等 (5169)
- 夏季苹果新梢生理指标与抗苹果绵蚜的关系 王西存, 周洪旭, 于 毅, 等 (5177)
- 花期海蓬子对盐胁迫的生理响应 刘伟成, 郑春芳, 陈 琛, 等 (5184)
- 白蜡多年卧孔菌生物学特性及驯化栽培 鲁 铁, 图力古尔 (5194)
- 重度火烧迹地微地形对土壤微生物特性的影响——以坡度和坡向为例
..... 白爱芹, 傅伯杰, 曲来叶, 等 (5201)
- 秸秆还田与施肥对稻田土壤微生物生物量及固氮菌群落结构的影响 刘骁蓓, 涂仕华, 孙锡发, 等 (5210)
- 大穗型小麦叶片性状、养分含量及氮素分配特征 王丽芳, 王德轩, 上官周平 (5219)
- 复合不育剂 EP-1 对小鼠空间记忆与焦虑行为的影响 王晓佳, 秦婷婷, 胡 霞, 等 (5228)

种群、群落和生态系统

- 小兴安岭阔叶红松混交林林隙特征 刘少冲, 王敬华, 段文标, 等 (5234)
- 高寒矮嵩草群落退化演替系列氮、磷生态化学计量学特征 林 丽, 李以康, 张法伟, 等 (5245)
- 中亚热带人工针叶林生态系统碳通量拆分差异分析 黄 昆, 王绍强, 王辉民, 等 (5252)
- 高寒山区一年生混播牧草生态位对密度的响应 赵成章, 张 静, 盛亚萍 (5266)
- 乳山近海大型底栖动物功能摄食类群 彭松耀, 李新正 (5274)

景观、区域和全球生态

- 采伐干扰对大兴安岭落叶松-苔草沼泽植被碳储量的影响 牟长城, 卢慧翠, 包 旭, 等 (5286)
- 西南喀斯特地区轮作旱地土壤 CO₂ 通量 房 彬, 李心清, 程建中, 等 (5299)
- 干湿季节下基于遥感和电磁感应技术的塔里木盆地北缘绿洲土壤盐分的空间变异性
..... 姚 远, 丁建丽, 雷 磊, 等 (5308)
- 东北温带次生林和落叶松人工林土壤 CH₄ 吸收和 N₂O 排放通量 孙海龙, 张彦东, 吴世义 (5320)
- 新疆东部天山蝶类多样性及其垂直分布 张 鑫, 胡红英, 吕昭智 (5329)
- 玉米农田空气动力学参数动态及其与影响因子的关系 蔡 福, 周广胜, 明惠青, 等 (5339)

天山北坡家庭牧场复合系统对极端气候的响应过程..... 李西良,侯向阳,丁 勇,等 (5353)

大城市边缘区景观破碎化空间异质性——以北京市顺义区为例..... 李 灿,张凤荣,朱泰峰,等 (5363)

资源与产业生态

基于 GLBM 模型的中国大陆阿根廷滑柔鱼鱿钓渔业 CPUE 标准化 陆化杰,陈新军,曹 杰 (5375)

三峡库区古夫河水质时空分异特征..... 冉桂花,葛继稳,苗文杰,等 (5385)

城乡与社会生态

汉、藏、回族地区农户的环境影响——以甘肃省张掖市、甘南藏族自治州、临夏回族自治州为例.....

..... 赵雪雁,毛笑文 (5397)

研究简报

中国近海浮游动物群落结构及季节变化..... 杜明敏,刘镇盛,王春生,等 (5407)

海洋污染物对菲律宾蛤仔的免疫毒性..... 丁鉴锋,闫喜武,赵力强,等 (5419)

衰亡期沉水植物对水和沉积物磷迁移的影响..... 王立志,王国祥 (5426)

伊洛河流域外来草本植物分布格局..... 郭屹立,丁圣彦,苏 思,等 (5438)

期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 316 * zh * P * ¥90.00 * 1510 * 32 * 2013-09



封面图说: 帽儿山次生林林相——帽儿山属于长白山山脉的张广才岭西坡,松花江南岸支流阿什河的上游,最高海拔 805m,由侏罗纪中酸性火山岩构成,是哈尔滨市附近的最高峰,因其貌似冠状而得名。东北林业大学于 1958 年在此建立了实验林场。山上生长着松树、榆树、杨树及各种灌木等,栖息着山鸡、野兔等野生动物,在茂密的草地上还生长有各种蘑菇。其地带性植被为温带针阔混交林,目前状况为天然次生林。部分地方次生林转变为落叶松人工林后,落叶松林地的凋落物层影响了林地土壤水分的格局。

彩图及图说提供: 陈建伟教授 北京林业大学 E-mail: cites.chenjw@163.com

DOI: 10.5846/stxb201205260781

曾琼, 刘德春, 刘勇. 植物角质层蜡质的化学组成研究综述. 生态学报, 2013, 33(17): 5133-5140.

Zeng Q, Liu D C, Liu Y. The overview and prospect of chemical composition of plant cuticular wax. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(17): 5133-5140.

植物角质层蜡质的化学组成研究综述

曾 琼, 刘德春, 刘 勇*

(江西农业大学农学院, 南昌 330045)

摘要:角质层是植物与外界的第一接触面, 而角质层蜡质则是由位于角质层外的外层蜡质和深嵌在角质层中的内层蜡质两部分构成。植物角质层蜡质成分极其复杂, 具有重要的生理功能。综述了有关植物角质层蜡质的化学组成信息, 探讨了目前植物角质层蜡质化学成分研究中存在的一些问题, 展望了角质层蜡质成分的研究前景。

关键词:角质层; 蜡质; 化学组成

The overview and prospect of chemical composition of plant cuticular wax

ZENG Qiong, LIU Dechun, LIU Yong*

College of Agriculture, Jiangxi Agriculture University, Nanchang 330045, China

Abstract: Plant cuticle covering the aerial surfaces of land plants serves as a hydrophobic barrier. Plant cuticle possesses two layers of waxes: the intracuticular waxes embedded in the cuticle and the epicuticular waxes covering the cuticle. The functions of plant waxes in the cuticle are vital and include regulation of nonstomatal water loss and gas exchange, protection against UV radiation and pathogens, and construction of a microenvironment suitable for certain plants. The chemical composition of plant waxes is complicated and can vary not only from species to species, but also among different parts of the same plant. In the past decades, knowledge on the composition of cuticular waxes from diverse plant species has been accumulated. This review summarizes the current research progression on chemical composition of the plant waxes, discuss problems and foregrounds that exist in the present studies and explore potential research topics of the future.

Plant cuticular waxes are complex mixtures of long chain (ranging from 20 to almost 40 carbons) aliphatic and cyclic compounds. There are two wax biosynthetic pathways to synthesize aliphatic wax components, including acyl-reduction pathway, which leads to the formation of primary alcohols and wax esters, and decarbonylation pathway, which gives rise to aldehydes, alkanes, secondary alcohols, and ketones. Aliphatic compounds with unbranched, fully saturated hydrocarbon backbones, including *n*-alkanes, *n*-aldehydes, *n*-alcohols and fatty acids, have been detected in the plant cuticle in most of the plant species studied to date and proportions of these compounds vary in different species. Except for these ubiquitous constituents, some specific wax compounds were also discovered from the cuticular waxes of special plants. The taxon-specific wax constituents contain fully saturated aliphatic chains with 29 or 31 carbons, which usually possess two alcohol or keto functional functional groups, leading to the possibility of positional isomerism, such as secondary alcohols, corresponding ketones, alkanediols and ketols. Most cyclic compounds discovered in plant waxes are triterpenoids, and are at trace levels in most plant species. However, triterpenoids can accumulate to very high concentration in some specific plants, such as *Prunus laurocerasus*, *Vitis vinifera*, *Tilia tomentosa* and so on. Although there are more than 200 basic triterpenoid carbon skeletons detected to date, the most abundant triterpenoid constituents detected in plant waxes are

基金项目:国家自然科学基金项目(31160384); 江西省自然科学基金项目(2009GZN0024); 江西省教育厅青年科学基金项目(GJJ12251)

收稿日期:2012-05-26; **修订日期:**2012-09-25

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

pentacyclic triterpenoids and its derivatives. Moreover, there are some compounds extracted from plant surface, such as phytosterols, alkaloids, palmitic and stearic acids, but whether they are components of cuticular wax mixtures was not confirmed to date. In some plant species, constituents other than waxes, including diterpenoids and flavonoids, are located at or near the plant surface and can be extracted with wax compounds simultaneously.

In the end, to promote the understanding of the chemical composition of plant cuticular waxes, there are some problems needed to be solved. First of all, we should improve the wax extraction method to make sure we can extract the different layer waxes quickly and effectively. Secondly, the exact wax composition from different wax layers must be studied to elucidate the biological function of each wax layer. Finally, explore new strategies to identify some special wax compounds that are difficult to be identified due to the lacking of standard samples.

Key Words: cuticle; wax; chemical composition

在大部分高等植物地上部分的表皮细胞外,覆盖着一层脂肪性物质,被称为角质膜或角质层。植物角质层蜡质是由角质层外的外蜡质层和镶嵌在角质层中的内蜡质层构成。植物角质层蜡质具有多种生理和生态学功能,如阻止植物非气孔性失水、维持植物表面清洁、抵御病虫害和非生物逆境^[1-5]等。植物角质层蜡质的化学组成极其复杂。一般来说,植物角质层蜡质的形态结构、含量和成分组成会随着植物种类、组织器官及发育时期的变化而发生改变^[6]。另外,环境因素,如光照、温度、湿度^[7-8]等的变化,也会导致植物蜡质含量和组成的改变,并有可能诱导特异蜡质成分的生成。本文综述了植物中已经发现的各种蜡质成分及其结构特征,并对植物蜡质成分研究中存在的问题和研究前景进行了探讨。

1 植物角质层蜡质化学成分组成

植物角质层蜡质成分的研究涵盖了众多科属。如:禾本科 *Poaceae*、蔷薇科 *Rosaceae*、豆科 *Leguminosae*、十字花科 *Cruciferae*、芸香科 *Rutaceae* 等。植物角质层蜡质成分包括长链脂肪酸($C>18$)和由长链脂肪酸衍生而来的醛、醇、烷、酮、酯等,还包含一些三萜类化合物和小分子次生代谢产物。蜡质合成前体长链脂肪酸在质体中合成之后,经过两个途径合成最终的蜡质成分,其中酰基还原途径生成初级醇和酯类物质,脱羧途径生成醛、烷烃、次级醇、酮^[9-11]。本文按合成途径的不同对蜡质成分进行分类介绍。

1.1 长链脂肪酸

长链脂肪酸是蜡质合成的前体物质,因此几乎存在于所有植物的蜡质成分中,是一种普遍成分。这类化合物的主要特征是具有不分支的碳氢骨架,C链长度在14以上,大部分是偶数碳原子饱和脂肪酸。例如,辣椒 *Chili pepper* 和茄子 *Solanum melongena* 表面蜡质成分中含有大量的 C_{16} — C_{32} 脂肪酸^[12]。番茄 *Solanum lycopersicum* 果实蜡质成分中含有 C_{16} 、 C_{18} 和 C_{24} 脂肪酸^[13]。落地生根 *Kalanchoe daigremontiana* 近轴端和远轴端叶片内外表皮的蜡质成分中含有0.2%—3%的脂肪酸^[14]。另外,有些植物蜡质中还含有偶数碳原子不饱和脂肪酸,这类不饱和脂肪酸在小麦 *Triticum aestivum* Linn 叶片^[15]和杨梅 *Myrica rubra* 果实^[16]的角质层蜡质中均有发现。

1.2 酰基还原途径产物

1.2.1 初级醇

初级醇是长链脂肪酸通过酰基还原途径合成的产物。这类化合物的结构特征是在末端连有一个羟基官能团,C链长度在20—36之间。初级醇是普遍存在于植物角质层蜡质中的一种重要成分。例如,不同品种的甘蔗 *Saccharum* 表皮蜡质成分中含有32%—40%的初级醇,其中 C_{28} 醇占了总醇含量的81%—87%^[17]。豌豆 *Pisum sativum* 叶片近轴端蜡质成分中含有71%的初级醇^[18]。落地生根近轴端和远轴端叶片内外表皮的蜡质成分中包含了4%—8%的初级醇^[14]。另外,在苹果 *Malus domestica*^[19]、桤叶唐棣 *Amelanchier alnifolia*^[20]、甜樱桃 *Prunus avium*^[21]、柑橘 *Citrus*^[22]等多种植物表皮蜡质成分中都可以检测到初级醇。初级

醇还可以延伸成一系列的 C 原子数在 36—70 间的同系化合物,并且每一种 C 链长度的化合物都有许多同分异构体。这类物质在猪笼草 *Nepenthes*^[23] 和甘蓝 *Brassica oleracea*^[24] 中均有发现。

1.2.2 酯类物质

由于酸和醇可以发生酯化反应,使其酯化产物也成为蜡质成分的一员。植物蜡质成分中的酯类物质主要有烷基酯、酮酯、芳香酯、交内酯和甘油酯。烷基酯是植物中最普遍的酯类物质。

脂肪酸能够和甲醇发生酯化反应,产生一系列的脂肪酸甲酯同系物,这类化合物的酰基长度从 C₂₀—C₃₄ 不等。类似的,20—30 个碳原子数的伯醇和醋酸,长链脂肪酸和次级醇也能发生酯化反应。在一些植物的蜡质混合物中,还存在由中链二醇形成的 β -双酮酯。这类化合物在不同植物器官中的分布情况已经在大麦 *Hordeum vulgare* 中做了集中研究^[25]。

植物的角质层蜡质还包含了一系列具有芳香环结构的代谢产物,它来源于脂肪族化合物与苯基的代谢反应。例如,蚕豆 *Vicia faba* 花瓣的角质层蜡质中发现的由脂肪酸和肉桂醇反应形成的脂肪族芳香酯^[26]。红豆杉 *Chinese yew* 中出现的脂肪酸和苯丙醇、苯丁醇的酯化产物都属于这一类物质^[27]。植物角质层蜡质中还存在其它芳香族化合物,例如,加州希蒙得木 *Simmondsia chinensis* 叶片蜡质成分中的长链脂肪酸和苯甲醇或苯乙醇的酯化产物^[28],大麦^[29] 中的 5-烷基间二苯酚。

许多植物脂类蜡质中还包括交内酯和甘油酯。交内酯是由两个或是多个羟基脂肪酸在 α, ω 二醇之间形成酯键而得到的一种低聚物。甘油酯是由两个脂肪酰基酯化甘油 C-1 和 C-3 位置上的基团,而已酸或辛酸的酰基连接在 C-2 位置上所形成的一种甘油酯^[30]。

1.3 脱羧途径产物

1.3.1 烷烃

烷烃是脱羧途径的主要产物,主要由 17 个 C 原子以上的奇数碳原子烷烃组成,是植物中最常见的一类蜡质成分。例如,番茄果实表皮蜡质成分以奇数碳原子烷烃为主,其中 C₂₉ 烷烃和 C₃₁ 烷烃所占的比例最高^[13]。小麦叶片蜡质成分中烷烃的碳原子数变化范围为 C₂₁—C₃₁,主要为奇数碳原子饱和烷烃,占已分离出蜡质的 13.2%^[15]。杨梅中的烷烃碳链长度主要集中在 17—19 之间,占蜡质总量的 16%^[16]。在芝麻 *Sesamum indicum* 叶片中,由 C₂₇、C₂₉、C₃₁、C₃₃、C₃₅ 烷组成的烷烃物质占总蜡质含量的 59%^[31]。茄属植物 *Solanum* 叶片表面蜡质以烷烃为主,其中含量最高的是 C₃₁ 烷烃和 C₃₃ 烷烃^[32]。另外,落地生根^[14]、豌豆^[18]、苹果^[19]、桉叶唐棣^[20]、甜樱桃^[21]、柑橘^[22]、竹子 *bamboo*^[33] 等多种植物不同组织的表皮蜡质成分中都含有不同数量的烷烃成分。植物中也存在不饱和烷烃,主要为二烯烃和三烯烃。如 2004 年 Bauer 等在番茄中发现的不饱和烷烃主要为 C₃₃—C₃₅ 二烯烃和 C₃₅ 三烯烃^[34]。

1.3.2 醛

醛类物质也是脱羧途径的产物,在植物蜡质中也很常见,且大多数是具有偶数碳原子的正醛。例如,落地生根近轴端和远轴端叶片内外表皮的蜡质中含有 C₃₂—C₃₄ 醛,占总蜡质含量的占 3%—7%^[14]。甘蔗表皮蜡质成分中含有 55%—60% 的醛和固醇脂,其中 C₂₈ 醛占醛含量的 73%—80%^[17]。猪笼草角质层蜡质的主要成分为 C₃₀ 和 C₃₂ 醛^[23]。芝麻叶片中含有大量的 C₃₀、C₃₂ 和 C₃₄ 醛^[31]。葡萄柚 *Citrus paradisi* 果实表皮蜡质中含有 40% 左右的醛类物质^[35]。另外,在苹果^[19]、番茄^[13]、柑橘^[22]、树莓 *Rubus corchorifolius* 和山楂 *Crataegus pinnatifida* 的蜡质成分中都发现了醛类物质^[36]。

1.3.3 次级醇、酮及其延伸产物

除了普遍存在于各种植物中的蜡质成分外,一些特定的植物种类所特有的蜡质成分在它们的总蜡质含量中所占的比例也很高。这类化合物的主体结构是完全饱和的含有 29 或 31 个碳原子数的脂肪醇或脂肪酮。与植物角质层中普遍存在的蜡质成分相比,这类植物种类特异性蜡质成分大多数含有二级官能团,因此它们会延伸出许多位置异构体。这些蜡质成分的链长和官能团的位置都可以通过 GC-MS 鉴定出来^[37]。这类具有二级官能团的蜡质成分主要包括次级醇、相应的酮、烷二醇和酮醇等,它们也是脱羧途径产物。

通常可以将植物中发现的次级醇分为三类。第一类植物表皮蜡质中所含的次级醇具有相对广泛的链长分布和大量的位置异构体,羟基官能团通常位于 C_4 和 C_{12} 之间。草莓 *Strawberry* 叶片^[38]、苹果果实^[39]和玫瑰 *Rosa rugosa* 花瓣^[40]的角质层蜡质成分中所含的次级醇就属于这一类化合物。第二类碳链长度在 C_{27} — C_{33} 之间,主要为 C_{29} 或 C_{31} 次级醇,它们通常含有羟基位于碳链中心相邻位置的异构体。例如,豌豆叶片角质层蜡质中所含有的 C_{31} 次级醇(三十一-16-醇和三十一-15-醇)和少量其它次级醇同系物^[41]。山字草 *clarkia*^[42]、甘蓝和油菜 *Brassica campestris*^[43]叶片角质层蜡质中含有大量的 C_{29} 次级醇(二十九-15-醇和二十九-14-醇)和少量其它碳链长度的次级醇。第三类碳链长度在 C_{27} — C_{33} 之间,主要为 C_{29} 或 C_{31} 次级醇,但是羟基位于碳链的 C_{10} 或 C_{12} 上。例如,二十九-10-醇是罂粟科 *Poppy*^[44],裸子植物科 *Gymnosperm*^[45],蔷薇科^[46]和其它各种维管植物^[37]叶片角质层蜡质的主要成分。二十九-12-醇是藏药翁布 *Myricaria germanica* 叶片角质层蜡质的主要成分^[47]。

角质层蜡质成分中含有第二和第三类次级醇的,通常还会出现与它们相对应的酮。不同植物中,这种酮的含量差异很大。例如,甘蓝、油菜叶片和拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 茎上的蜡质成分中 C_{29} 酮(二十九-15-酮)的含量相对较高。但是,在韭葱 *Allium porrum*^[48]、烟斗藤 *Aristolochia durior* 和芍药 *Paeonia lactiflora*^[49]叶片蜡质成分中发现了对称性的 C_{31} 酮(三十一-16-酮),却没有发现相应的次级醇(三十一-16-醇)。研究者在石刁柏 *Asparagus* 叶片蜡质成分中发现了对称性的 C_{27} 酮(二十七-14-酮)^[50],在非州苏铁 *Cycas revoluta* 植物叶片蜡质中检测出了与不对称的次级醇相对应的酮(二十九-10-酮)^[51]。

和次级醇相关的蜡质成分还包括烷二醇和酮醇,这两种蜡质成分以 C_{29} 同系物为主,按照官能团的位置可分为两类。第一类的烷二醇和酮醇通常和相应的对称性次级醇同时出现,其中一个官能团位于中心碳原子上,第二个官能团位于相邻的碳原子上。例如,芸苔属 *Brassica* 植物叶片蜡质成分中发现的二十九-14,15-二醇、15-羟基-14-酮-二十九烷和 14-羟基-15-酮-二十九烷^[52]。第二类烷二醇和酮醇通常和不对称的次级醇同时出现,其中一个官能团位于第 10 个碳原子上,另一个官能团位于 C_3 — C_{16} 之间。这一类物质中的二十九烷二醇通常出现在裸子植物和罂粟科植物蜡质成分中,在莲花 *Nelumbo nucifera* 蜡质成分中含量尤其高^[53]。同时在这些植物的蜡质成分中也发现了 10-羟基-4-酮-二十九烷和 10-羟基-5-酮-二十九烷等成分。研究发现,所有作为植物角质层蜡质中重要成分而出现的酮、烷二醇和酮醇,它们的碳链长度和异构体模式都是和同种或者其它种类植物中出现的次级醇相对应,表明在蜡质成分合成途径中先合成次级醇,再衍生出酮、烷二醇和酮醇。

许多禾本科植物和桉树 *Eucalyptus* 叶片蜡质成分中还存在大量的无环 β -二酮^[54]。这类化合物的主要特点是碳原子数在 C_{27} — C_{33} 之间,在 1,3 位置上分别存在一个羰基官能团。不同植物蜡质成分中含有不同种类的 β -二酮。在大麦、小麦的叶片蜡质成分中,14,16-三十一烷二酮属于主要成分,但是在黄杨木 *Buxus Sinica* 的叶片蜡质成分中主要的 β -二酮成分是 8,10-三十一烷二酮^[55]。植物表皮蜡质中还存在一些 β -二酮衍生物,包括在 C_4 — C_9 之间或 C_{25} 位置上含有羟基或羰基官能团的二酮^[56]。这些衍生物通常以混合物的形式出现,具有相同的碳链长度。

1.4 三萜类化合物

三萜类化合物由 6 个异戊二烯单位聚合而成。研究发现,许多植物的角质层蜡质中都存在三萜类化合物。虽然它们在模式植物拟南芥^[57]中含量很少,但是在一些特殊植物种类的蜡质成分中,它们所占的比例却很高^[58]。根据碳链结构、碳原子的数量、性质、功能团的位置、三萜类物质和其它化合物结合而形成的衍生物种类等可以对三萜类化合物进行分类。

在植物角质层蜡质成分中发现的三萜类化合物大多数含有 5 个缩合的碳环,主要为齐墩果烷、乌斯烷、羽扇豆烷、蒲公英烷、粘霉烷型的衍生物。在种子植物叶片的角质层蜡质中,普遍存在齐墩果烷、乌斯烷、羽扇豆烷型的三萜类化合物。例如,在月桂樱桃 *Prunus laurocerasus* 叶片角质层蜡质中,齐墩果烷和乌斯烷型的三萜类化合物是主要的蜡质成分^[59]。在李子 *Prunus* 叶片角质层蜡质成分中,齐墩果烷型衍生物是主要的三萜类

化合物^[60]。不同的植物种类所含的三萜类化合物不一致。例如,在番茄果实的角质层蜡质中,存在齐墩果烷型、乌斯烷型的三萜类化合物和等量的 δ -香树精。在丝路蓟 *Cirsium arvense* 和蓖麻 *Ricinus communis* 植物叶片角质层蜡质成分中,乌斯烷或羽扇豆烷的衍生物分别是它们的主要蜡质成分^[61]。而血桐属 *Macaranga* 植物茎的角质层蜡质成分中的主要的三萜类化合物为蒲公英烷^[62]。

至今为止,在植物角质层蜡质中发现的三萜类化合物在 3β 位置上都存在一个羟基官能团。在生物合成途径中, 3β -醇是第一步反应的直接产物,因此它普遍存在于高等植物的三萜类化合物中。在大部分情况下, 3β -三萜类化合物经常和其相应的酮一起出现在植物角质层蜡质成分中。例如,在几种血桐属植物茎的角质层蜡质成分中出现了蒲公英赛酮^[60],而粘酶酮存在于大戟属 *Euphorbia* 植物叶片角质层蜡质成分中,软木三萜酮是葡萄柚果实角质层蜡质的主要成分^[63]。

在植物角质层蜡质成分中,只鉴别出了少数的具有不同数量官能团的三萜类化合物。例如,在一些植物角质层蜡质中发现了羽扇豆烷型、齐墩果烷型和乌斯烷型三萜类化合物的 28 号碳原子氧化产物。这些氧化物包括:红二醇、熊果醇、桦木醇和含氧酸齐墩果酸、乌索酸^[36,64]。目前,其它的含氧三萜类化合物还没有鉴定出来,因为这些亲脂性混合物中极性相似而无法区分。

在植物角质层蜡质成分中还存在许多三萜类化合物的衍生物。主要为烷基醚、烷基酯和酰基酯。例如,羽扇豆烷醇、 β - α -香树脂醇和相应的甲醚^[65]、醋酸酯^[66]、长链脂肪酸酯类^[67]同时存在于植物角质层蜡质中。乌苏酸、齐墩果酸和它们相应的甲酯同时存在植物角质层蜡质成分中^[68]。

1.5 小分子次级代谢产物

在许多植物的角质层蜡质成分中都含有植物固醇,包括 β -谷甾醇和豆甾醇。在禾本科植物叶片蜡质成分中就存在这一类物质^[69]。它们的结构和五环三萜化合物结构很相似,可以主动或被动运输到植物角质层的不同部位。植物固醇可以在细胞质膜^[58]上积累,这使得植物组织内的固醇相对集中,当溶剂分子进入植物组织内部时,就会提取出细胞膜上的植物固醇。因此,目前还不能断定是否植物固醇真正存在于植物角质层蜡质混合物中。研究者在某些植物的表皮提取物中还检测到了生物碱和 C_{16} 、 C_{18} 自由脂肪酸,但目前还没有直接的证据说明这些成分属于角质层蜡质成分^[44]。

在一些特殊情况下,除了蜡质外的一些其它化学成分也可能存在植物表面。这类物质包括双萜类物质和类黄酮。烟草 *Nicotiana tabacum* 植物中的双萜类物质通过腺毛渗透到叶片上,并可以将植物表面覆盖的相当厚^[70]。在一些蕨类植物 *Pteridophyta* 和不同的被子植物 *Angiospermae* 叶片表面,特别是在报春花科 *Primulaceae* 和唇形科 *Lamiaceae* 植物叶片表面,存在一层厚厚的黄酮类物质,它的颗粒相对比较大,由于类黄酮的极性较高和其特殊的化学结构,使它们与典型的蜡质化合物存在明显的区别,这一特点也降低了类黄酮和蜡质一起运输的机率^[71]。另外,天然维生素 E 也被列为植物角质层蜡质成分中的一种,其中, α -、 γ - 和 ε -维生素 E 通常一起存在于植物角质层蜡质成分中^[34]。

2 问题与展望

植物角质层蜡质成分经过几十年的研究已经取得了丰硕的成果,研究者们已经对多种植物的角质层蜡质有了细致深入的研究,相关的研究报道也越来越多。但是,从现有的文献报道来看,还存在以下一些问题。

2.1 植物蜡质成分提取方法需要进一步改进

植物角质层蜡质可以分为分布在角质层表面的外角质层蜡质和镶嵌在角质层内部的内角质层蜡质。因此要对植物蜡质成分进行细致的分析,首先要有科学的蜡质提取方法保证能够充分的提取出不同层次的角质层蜡质。目前植物蜡质成分的主要提取方法可以概括为有机溶剂浸泡法和黏合剂提取法两种。由于有机溶剂能够在很短的时间内渗入角质层内部,因此使用有机溶剂浸泡法无法区分内外角质层蜡质。黏合剂提取法主要使用火胶棉、阿拉伯胶、碳水化合物聚合膜等物质涂布在植物器官表面,黏取外角质层蜡质。该方法虽然能够分别提取出内外角质层蜡质,但使用该方法提取的蜡质往往并不充分,且操作较繁琐,不适合微小器官和组织的蜡质提取。另外,不同种类的植物甚至相同植物的不同组织适宜的蜡质提取方法也不同,因此研究者

们需要对蜡质提取方法做进一步的研究改进,以保证能够高效快速的提取出各种植物的角质层蜡质。

2.2 植物不同层次的蜡质成分差异需要进一步研究

目前,大多数有关蜡质成分的研究采用的蜡质提取方法都是有机溶剂法,关于植物内外角质层蜡质成分的研究相对较少。因此,许多植物内外角质层蜡质成分是否存在差异,这种差异对植物内外角质层的功能有什么影响还需要进一步的研究。通过扫描电镜可以发现,在植物外角质层上还沉积着一些蜡质晶体,不同种类植物的表面具有不同结构和成分的蜡质晶体。但是,不同结构的蜡质晶体的具体化学组成及其所起的生物学功能,还需要进一步的研究。另外,内外角质层蜡质是否可以进一步细分为不同的层次?植物蜡质在角质层上的横向分布是否有规律,这种分布规律是否对角质层的生物功能有影响?在不同类型的表皮细胞上的蜡质成分是否有区别,同一细胞不同部位蜡质成分是否有区别?解决这些问题对我们进一步阐明植物角质层执行其生物功能的具体机理具有重要的意义。

2.3 一些特殊蜡质成分需要进一步研究鉴定

随着气相色谱-质谱联用(GC-MS)技术的发展,目前已经可以对大多数的蜡质成分进行准确的分离和鉴定,但是对于一些特殊的蜡质成分,比如三萜类化合物,其结构的确认还需与标准品进行质谱比对或查看相关文献,而有些特殊标准品在市场中无法购买或难以制备,为其结构鉴定增加了难度。这些特殊的蜡质成分结构复杂,很可能具有重要的生理功能。

References:

- [1] Schreiber L, Skrabbs M, Hartmann K D, Diamantopoulos P, Simanova E, Santrucek J. Effect of humidity on cuticular water permeability of isolated cuticular membranes and leaf disks. *Planta*, 2001, 214(2): 274-282.
- [2] Niemietz A, Wandelt K, Barthlott W, Koch K. Thermal evaporation of multi-component waxes and thermally activated formation of nanotubules for superhydrophobic surfaces. *Progress in Organic Coatings*, 2009, 66(3): 221-227.
- [3] Bourdenx B, Bernard A, Domergue F, Pascal S, Léger A, Roby D, Pervent M, Vile D, Haslam R P, Napier J A, Lessire R, Joubès J. Overexpression of *Arabidopsis ECERIFERUM1* promotes wax very-long-chain alkane biosynthesis and influences plant response to biotic and abiotic stresses. *Plant Physiology*, 2011, 156(1): 29-45.
- [4] Uppalapati S R, Ishiga Y, Doraiswamy V, Bedair M, Mittal S, Chen J, Nakashima J, Tang Y, Tadege M, Ratet P, Chen R, Schultheiss H, Mysore K S. Loss of abaxial leaf epicuticular wax in *Medicago truncatula* *irg1/palm1* mutants results in reduced spore differentiation of anthracnose and nonhost rust pathogens. *The Plant Cell*, 2012, 24(1): 353-370.
- [5] Wang Z Y, Xiong L M, Li W B, Zhu J K, Zhu J H. The plant cuticle is required for osmotic stress regulation of abscisic acid biosynthesis and osmotic stress tolerance in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 2011, 23(5): 1971-1984.
- [6] Knight T G, Wallwork M A B, Sedgley M. Leaf epicuticular wax and cuticle ultrastructure of four *Eucalyptus* species and their hybrids. *International Journal of Plant Sciences*, 2004, 165(1): 27-36.
- [7] Geyer U, Schönherr J. The effect of the environment on the permeability and composition of *Citrus* leaf cuticles. *Planta*, 1990, 180(2): 147-153.
- [8] Xu S J, Jiang P A, Wang Z W, Wang Y. Crystal structures and chemical composition of leaf surface wax depositions on the desert moss *syntrichia caninervis*. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2009, 37(6): 723-730.
- [9] Kunst L, Samuels A L. Biosynthesis and secretion of plant cuticular wax. *Progress in Lipid Research*, 2003, 42(1): 51-80.
- [10] Riederer M. Introduction: Biology of the plant cuticle // Riederer M, Müller C, eds. *Biology of the Plant Cuticle*. Oxford, UK: Blackwell, 2006: 1-8.
- [11] Kunst L, Samuels L. Plant cuticles shine: advances in wax biosynthesis and export. *Current Opinion in Plant Biology*, 2009, 12(6): 721-727.
- [12] Bauer S, Schulte E, Thier H P. Composition of the surface waxes from bell pepper and eggplant. *European Food Research and Technology*, 2005, 220(1): 5-10.
- [13] Leide J, Hildebrandt U, Reussing K, Riederer M, Vogg G. The developmental pattern of tomato fruit wax accumulation and its impact on cuticular transpiration barrier properties: effects of a deficiency in a beta-ketoacyl-coenzyme A synthase (LeCER6). *Plant Physiology*, 2007, 144(3): 1667-1679.
- [14] van Maarseveen C, Jetter R. Composition of the epicuticular and intracuticular wax layers on *Kalanchoe daigremontiana* (Hamet et Perr. de la Bathie) leaves. *Phytochemistry*, 2009, 70(7): 899-906.
- [15] Wang M F, Cheng J L, Cheng D F, Yuan G H. Epicuticular wax on wheat leaves and its relationship with cultivars resistance to wheat aphids. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2008, 14(3): 341-346.
- [16] Tang Y M, Hong F, Guo J P, Shao Z Y. Fatty acids and waxes in kernel of *myrica rubra*. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2008, 16(4): 370-372.

- [17] Asikin Y, Takahashi M, Hirose N, Hou D X, Takara K, Wada K. Wax, policosanol, and long-chain aldehydes of different sugarcane (*Saccharum officinarum* L.) cultivars. *European Journal of Lipid Science and Technology*, 2012, 114(5): 583-591.
- [18] Gniwotta F, Vogg G, Gartmann V, Carver T L, Riederer M, Jetter R. What do microbes encounter at the plant surface? Chemical composition of pea leaf cuticular waxes. *Plant Physiology*, 2005, 139(1): 519-530.
- [19] Belding R D. Epicuticular Wax of Apple and Its Relationship to Sooty Blotch Incidence and Captan Retention [D]. Raleigh: North Carolina State University, 1996.
- [20] Knowles L O, Knowles N R, Tewari J P. Aliphatic components of the epicuticular wax of developing saskatoon (*Amelanchier alnifolia*) fruit. *Canadian Journal of Botany*, 1996, 74(8): 1260-1264.
- [21] Peschel S, Franke R, Schreiber L, Knoche M. Composition of the cuticle of developing sweet cherry fruit. *Phytochemistry*, 2007, 68(7): 1017-1025.
- [22] Sala J M, Lafuente T, Cuñat P. Content and chemical composition of epicuticular wax of 'Navelina' oranges and 'Satsuma' mandarins as related to rindstaining of fruit. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 1992, 59(4): 489-495.
- [23] Riedel M, Eichner A, Meimberg H, Jetter R. Chemical composition of epicuticular wax crystals on the slippery zone in pitchers of five *Nepenthes* species and hybrids. *Planta*, 2007, 225(6): 1517-1534.
- [24] Shepherd T, Robertson G W, Griffiths D W, Birch A N E, Duncan G. Effects of environment on the composition of epicuticular wax from kale and swede. *Phytochemistry*, 1995, 40(2): 407-417.
- [25] Mikkelsen J D. Biosynthesis of esterified alkan-2-ols and β -diketones in barley spike epicuticular wax: synthesis of radioactive intermediates. *Carlsberg Research Communications*, 1984, 49(3): 391-416.
- [26] Griffiths D W, Robertson G W, Shepherd T, Ramsay G. Epicuticular waxes and volatiles from faba bean (*Vicia faba*) flowers. *Phytochemistry*, 1999, 52(4): 607-612.
- [27] Jetter R, Klinger A, Schäffer S. Very long-chain phenylpropyl and phenylbutyl esters from *Taxus baccata* needle cuticular waxes. *Phytochemistry*, 2002, 61(5): 579-587.
- [28] Gütz P G, Marner F J. Esters of benzyl alcohol and 2-phenyl-ethanol-1 in epicuticular waxes from jojoba leaves. *Zeitschrift für Naturforschung, Section C, Biosciences*, 1986, 41(7/8): 673-676.
- [29] García S, García C, Heinzen H, Moyna P. Chemical basis of the resistance of barley seeds to pathogenic fungi. *Phytochemistry*, 1997, 44(3): 415-418.
- [30] Tulloch A P, Bergter L. Epicuticular wax of *Juniperus scopulorum*. *Phytochemistry*, 1981, 20(12): 2711-2716.
- [31] Kim K S, Park S H, Jenks M A. Changes in leaf cuticular waxes of sesame (*Sesamum indicum* L.) plants exposed to water deficit. *Journal of Plant Physiology*, 2007, 164(9): 1134-1143.
- [32] Silva K M M, Agra M F, Santos D Y A C, Oliveira A F M. Leaf cuticular alkanes of *Solanum* subg. *Leptostemonum* Dunal (Bitter) of some northeast Brazilian species: composition and taxonomic significance. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2012, 44: 48-52.
- [33] Li R C, Luo G M, Meyers P A, Gu Y S, Wang H, Xie S C. Leaf wax n-alkane chemotaxonomy of bamboo from a tropical rain forest in Southwest China. *Plant Systematics and Evolution*, 2012, 298(4): 731-738.
- [34] Bauer S, Schulte E, Thier H P. Composition of the surface wax from tomatoes. *European Food Research and Technology*, 2004, 219(5): 487-491.
- [35] McDonald R E, Nordby H E, McCollum T G. Epicuticular wax morphology and composition are related to grapefruit chilling injury. *Hortscience*, 1993, 28(4): 311-312.
- [36] Griffiths D W, Robertson G W, Shepherd T, Birch A N, Gordon S C, Woodford J A. A comparison of the composition of epicuticular wax from red raspberry (*Rubus idaeus* L.) and hawthorn (*Crataegus monogyna* Jacq.) flowers. *Phytochemistry*, 2000, 55(2): 111-116.
- [37] Holloway P J, Jeffree C E, Baker E A. Structural determination of secondary alcohols from plant epicuticular waxes. *Phytochemistry*, 1976, 15(11): 1768-1770.
- [38] Baker E A, Hunt G M. Secondary alcohols from *Fragaria* leaf waxes. *Phytochemistry*, 1979, 18(6): 1059-1060.
- [39] Verardo G, Pagani E, Geatti P, Martinuzzi P. A thorough study of the surface wax of apple fruits. *Analytical and Bioanalytical Chemistry*, 2003, 376(5): 659-667.
- [40] Mladenova K, Stoianova-Ivanova B, Camaggi C M. Composition of neutral components in flower wax of some decorative roses. *Phytochemistry*, 1977, 16(2): 269-272.
- [41] Macey M J K, Barber H N. Chemical genetics of wax formation on leaves of *Pisum sativum*. *Phytochemistry*, 1970, 9(1): 5-12.
- [42] Hunt G M, Holloway P J, Baker E A. Ultrastructure and chemistry of *Clarkia elegans* leaf wax; a comparative study with *Brassica* leaf waxes. *Plant Science Letters*, 1976, 6(6): 353-360.
- [43] Holloway P J, Brown G A, Baker E A, Macey M J K. Chemical composition and ultrastructure of the epicuticular wax in three lines of *Brassica napus* (L.). *Chemistry and Physics of Lipids*, 1977, 19(2): 114-127.
- [44] Jetter R, Riederer M. Cuticular waxes from the leaves and fruit capsules of eight *Papaveraceae* species. *Canadian Journal of Botany*, 1996, 74(3): 419-430.
- [45] Riederer M. The cuticles of conifers: structure, composition and transport properties. *Ecological Studies, Analysis and Synthesis*, 1989, 77(23):

157-192.

- [46] Wollrab V. Secondary alcohols and paraffins in the plant waxes of the family Rosaceae. *Phytochemistry*, 1969, 8(3): 623-627.
- [47] Jetter R. Long-chain alkanediols from *Myricaria germanica* leaf cuticular waxes. *Phytochemistry*, 2000, 55(2): 169-176.
- [48] Gabriela-Anca M, Post-Beittenmiller D. Epicuticular wax on leek in vitro developmental stages and seedlings under varied growth conditions. *Plant Science*, 1998, 134(1): 53-67.
- [49] Meusel I, Neinhuis C, Markstädter C, Barthlott W. Ultrastructure, chemical composition and recrystallization of epicuticular waxes: transversely ridged rodlets. *Canadian Journal of Botany*, 1999, 77(5): 706-720.
- [50] Scora R W, Mueller E, Guelz P G. Wax components of *Asparagus officinalis* L. (Liliaceae). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 1986, 34(6): 1024-1026.
- [51] Osborne R, Stevens J F. Epicuticular waxes and glaucousness of *Encephalartos* leaves. *Phytochemistry*, 1996, 42(5): 1335-1339.
- [52] Holloway P J, Brown G A. The ketol constituents of *Brassica* epicuticular waxes. *Chemistry and Physics of Lipids*, 1977, 19(1): 1-13.
- [53] Barthlott W, Neinhuis C, Jetter R, Bourauel T, Riederer M. Waterlily, poppy, or sycamore; on the systematic position of *Nelumbo*. *Flora*, 1996, 191(2): 169-174.
- [54] Horn D H S, Kranz Z H, Lamberton J A. The composition of *Eucalyptus* and some other leaf waxes. *Australian Journal of Chemistry*, 1964, 17(4): 464-476.
- [55] Dierickx P J. New β -diketones from *Buxus sempervirens*. *Phytochemistry*, 1973, 12(6): 1498-1499.
- [56] Tulloch A P, Baum B R, Hoffman L L. A survey of epicuticular waxes among genera of Triticeae. 2. Chemistry. *Canadian Journal of Botany*, 1980, 58(24): 2602-2615.
- [57] Jenks M A, Tuttle H A, Eigenbrode S D, Feldmann K A. Leaf epicuticular waxes of the eceriferum mutants in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 1995, 108(1): 369-377.
- [58] Jetter R, Sodhi R. Chemical composition and microstructure of waxy plant surfaces: triterpenoids and fatty acid derivatives on leaves of *Kalanchoe daigremontiana*. *Surface and Interface Analysis*, 2011, 43(1): 326-330.
- [59] Jetter R, Schäffer S, Riederer M. Leaf cuticular waxes are arranged in chemically and mechanically distinct layers: evidence from *Prunus laurocerasus* L. *Plant, Cell and Environment*, 2000, 23(6): 619-628.
- [60] Ismail H M, Brown G A, Tucknott O G, Holloway P J, Williams A A. Nonanal in epicuticular wax of golden egg plums (*Prunus domestica*). *Phytochemistry*, 1977, 16(6): 769-770.
- [61] Tulloch A P, Hoffman L L. Epicuticular wax of *Cirsium arvense*. *Phytochemistry*, 1982, 21(7): 1639-1642.
- [62] Markstädter C, Federle W, Jetter R, Riederer M, Hölldobler B. Chemical composition of the slippery epicuticular wax blooms on *Macaranga* (Euphorbiaceae) ant-plants. *Chemoecology*, 2000, 10(1): 33-40.
- [63] Nordby H E, McDonald R E. Friedelin, the major component of grapefruit epicuticular wax. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 1994, 42(3): 708-713.
- [64] Wollenweber E, Doerr M, Siems K, Faure R, Bombarda I, Gaydou E M. Triterpenoids in lipophilic leaf and stem coatings. *Biochemical Systematics and Ecology*, 1999, 27(1): 103-105.
- [65] Smith R M, Martin-Smith M. Triterpene methyl ethers in leaf waxes of *Saccharum* and related genera. *Phytochemistry*, 1978, 17(8): 1307-1312.
- [66] Manheim B S, Mulroy T W. Triterpenoids in epicuticular waxes of *Dudleya* species. *Phytochemistry*, 1978, 17(10): 1799-1800.
- [67] Gulz P G, Muller E, Moog B. Epicuticular leaf waxes of *Tilia tomentosa* Moench and *Tilia x europaea* L., *Tiliaceae*. *Zeitschrift für Naturforschung, C Biosciences*, 1988, 43(3): 173-176.
- [68] Bakker M I, Baas W J, Sijm D T H M, Kollöffel C. Leaf wax of *Lactuca sativa* and *Plantago major*. *Phytochemistry*, 1998, 47(8): 1489-1493.
- [69] Avato P, Bianchi G, Pogna N. Chemosystematics of surface lipids from maize and some related species. *Phytochemistry*, 1990, 29(5): 1571-1576.
- [70] Severson R F, Arrendale R F, Chortyk O T, Johnson A W, Jackson D M, Gwynn G R, Chaplin J F, Stephenson M G. Quantitation of the major cuticular components from green leaf of different tobacco types. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 1984, 32(3): 566-570.
- [71] Wollenweber E, Dietz V H. Occurrence and distribution of free flavonoid aglycones in plants. *Phytochemistry*, 1981, 20(5): 869-932.

参考文献:

- [15] 王美芬, 陈巨莲, 程登发, 原国辉. 小麦叶片表面蜡质及其与品种抗蚜性的关系. *应用与环境生物学报*, 2008, 14(3): 341-346.
- [16] 唐玉敏, 洪枫, 郭建平, 邵志宇. 杨梅核脂脂肪酸及蜡质成分分析. *热带亚热带植物学报*, 2008, 16(4): 370-372.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 33, No. 17 Sep. ,2013 (Semimonthly)

CONTENTS

Frontiers and Comprehensive Review

- The overview and prospect of chemical composition of plant cuticular wax ZENG Qiong, LIU Dechun, LIU Yong (5133)
- Research progresses in carbon budget and carbon cycle of the coastal salt marshes in China
..... CAO Lei, SONG Jinming, LI Xuegang, et al (5141)

Autecology & Fundamentals

- Effects of straw interlayer on soil water and salt movement and sunflower photosynthetic characteristics in saline-alkali soils
..... ZHAO Yonggan, PANG Huancheng, LI Yuyi, et al (5153)
- Adaptations of dimorphic seeds and seedlings of *Suaeda salsa* to saline environments
..... LIU Yan, ZHOU Jiachao, ZHANG Xiaodong, et al (5162)
- Responses of root morphology of peanut varieties differing in drought tolerance to water-deficient stress
..... DING Hong, ZHANG Zhimeng, DAI Liangxiang, et al (5169)
- The relationship between physiological indexes of apple cultivars and resistance to *Eriosoma lanigerum* in summer
..... WANG Xicun, ZHOU Hongxu, YU Yi, et al (5177)
- Physiological responses of *Salicornia bigelovii* to salt stress during the flowering stage
..... LIU Weicheng, ZHENG Chunfang, CHEN Chen, et al (5184)
- Biological characteristics and cultivation of fruit body of wild medicinal mushroom *Perenniporia fraxinea*
..... LU Tie, BAU Tolgor (5194)
- The study of characteristics of soil microbial communities at high severity burned forest sites for the Great Xingan Mountains: an
example of slope and aspect BAI Aiqin, FU Bojie, QU Laiye, et al (5201)
- Effect of different fertilizer combinations and straw return on microbial biomass and nitrogen-fixing bacteria community in a paddy
soil LIU Xiaoqian, TU Shihua, SUN Xifa, et al (5210)
- Structural characters and nutrient contents of leaves as well as nitrogen distribution among different organs of big-headed wheat
..... WANG Lifang, WANG Dexuan, SHANGGUAN Zhouping (5219)
- Effects of EP-1 on spatial memory and anxiety in *Mus musculus* WANG Xiaojia, QIN Tingting, HU Xia, et al (5228)

Population, Community and Ecosystem

- Gap characteristics in the mixed broad-leaved Korean pine forest in Xiaoxing'an Mountains
..... LIU Shaochong, WANG Jinghua, DUAN Wenbiao, et al (5234)
- Soil nitrogen and phosphorus stoichiometry in a degradation series of *Kobresia humilis* meadows in the Tibetan Plateau
..... LIN Li, LI Yikang, ZHANG Fawei, DU Yangong, et al (5245)
- An analysis of carbon flux partition differences of a mid-subtropical planted coniferous forest in southeastern China
..... HUANG Kun, WANG Shaoqiang, WANG Huimin, et al (5252)
- The niche of annual mixed-seeding meadow in response to density in alpine region of the Qilian Mountain, China
..... ZHAO Chengzhang, ZHANG Jing, SHENG Yaping (5266)
- Functional feeding groups of macrozoobenthos from coastal water off Rushan PENG Songyao, LI Xinzhen (5274)

Landscape, Regional and Global Ecology

- Effects of selective cutting on vegetation carbon storage of boreal *Larix gmelinii*-*Carex schmidtii* forested wetlands in Daxing'anling,
China MU Changcheng, LU Huicui, BAO Xu, et al (5286)
- CO₂ flux in the upland field with corn-rape seed rotation in the karst area of southwest China
..... FANG Bin, LI Xinqing, CHENG Jianzhong, et al (5299)
- Monitoring spatial variability of soil salinity in dry and wet seasons in the North Tarim Basin using remote sensing and electromagn-
etic induction instruments YAO Yuan, DING Jianli, LEI Lei, et al (5308)
- Methane and nitrous oxide fluxes in temperate secondary forest and larch plantation in Northeastern China
..... SUN Hailong, ZHANG Yandong, WU Shiyi (5320)
- Butterfly diversity and vertical distribution in eastern Tianshan Mountain in Xinjiang
..... ZHANG Xin, HU Hongying, LÜ Zhaozhi (5329)

- Dynamics of aerodynamic parameters over a rainfed maize agroecosystem and their relationships with controlling factors CAI Fu, ZHOU Guangsheng, MING Huiqing, et al (5339)
- The response process to extreme climate events of the household compound system in the northern slope of Tianshan Mountain LI Xiliang, HOU Xiangyang, DING Yong, et al (5353)
- Analysis on spatial-temporal heterogeneities of landscape fragmentation in urban fringe area; a case study in Shunyi district of Beijing LI Can, ZHANG Fengrong, ZHU Taifeng, et al (5363)
- Resource and Industrial Ecology**
- CPUE Standardization of *Illex argentinus* for Chinese Mainland squid-jigging fishery based on generalized linear Bayesian models LU Huajie, CHEN Xinjun, CAO Jie (5375)
- Spatial-temporal differentiation of water quality in Gufu River of Three Gorges Reservoir RAN Guihua, GE Jiwen, MIAO Wenjie, et al (5385)
- Urban, Rural and Social Ecology**
- Comparison environmental impact of the peasant household in han, zang and hui nationality region; case of zhangye, Gannan and Linxia in Gansu Province ZHAO Xueyan, MAO Xiaowen (5397)
- Research Notes**
- The seasonal variation and community structure of zooplankton in China sea DU Mingmin, LIU Zhensheng, WANG Chunsheng, et al (5407)
- Immunotoxicity of marine pollutants on the clam *Ruditapes philippinarum* DING Jianfeng, YAN Xiwu, ZHAO Liqiang, et al (5419)
- Influence of submerged macrophytes on phosphorus transference between sediment and overlying water in decomposition period WANG Lizhi, WANG Guoxiang (5426)
- Distribution patterns of alien herbs in the Yiluo River basin GUO Yili, DING Shengyan, SU Si, et al (5438)

《生态学报》2013 年征订启事

《生态学报》是由中国科学技术协会主管,中国生态学学会、中国科学院生态环境研究中心主办的生态学高级专业学术期刊,创刊于 1981 年,报道生态学领域前沿理论和原始创新性研究成果。坚持“百花齐放,百家争鸣”的方针,依靠和团结广大生态学科工作者,探索生态学奥秘,为生态学基础理论研究搭建交流平台,促进生态学研究深入发展,为我国培养和造就生态学科人才和知识创新服务、为国民经济建设和发展服务。

《生态学报》主要报道生态学及各分支学科的重要基础理论和应用研究的原始创新性科研成果。特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评价和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大 16 开本,300 页,国内定价 90 元/册,全年定价 2160 元。

国内邮发代号:82-7,国外邮发代号:M670

标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路 18 号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

本期责任副主编 张利权

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 33 卷 第 17 期 (2013 年 9 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 33 No. 17 (September, 2013)

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	王如松	Editor-in-chief	WANG Rusong
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 90.00 元