

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

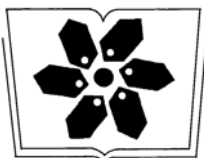
Acta Ecologica Sinica



第34卷 第10期 Vol.34 No.10 **2014**

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 34 卷 第 10 期 2014 年 5 月 (半月刊)

目 次

前沿理论与学科综述

- 景观可持续性与景观可持续性科学..... 赵文武,房学宁 (2453)
- 生态系统服务付费的诊断框架及案例剖析 朱文博,王 阳,李双成 (2460)
- 湿地植物根表铁膜研究进展..... 刘春英,陈春丽,弓晓峰,等 (2470)
- 水生生态环境中捕食信息素的生态学效应..... 覃光球,卢豪良,唐振柱,等 (2481)
- 脊椎动物传播植物肉质果中的次生物质及其生态作用 潘 扬,罗 芳,鲁长虎 (2490)

个体与基础生态

- 中亚热带天然林土壤 CH_4 吸收速率对模拟 N 沉降的响应 陈朝琪,杨智杰,刘小飞,等 (2498)
- 塔里木盆地南缘早生芦苇生态特征与水盐因子关系..... 贡 璐,朱美玲,塔西甫拉提·特依拜,等 (2509)
- 黄刺玫叶片光合生理参数的土壤水分阈值响应及其生产力分级..... 张淑勇,夏江宝,张光灿,等 (2519)
- 亚热带杉木和米老排人工林土壤呼吸对凋落物去除和交换的响应..... 余再鹏,万晓华,胡振宏,等 (2529)
- 施钾提高蚜害诱导的小麦茉莉酸含量和叶片相关防御酶活性..... 王 伟,张月玲,苏建伟,等 (2539)
- 高浓度 O_3 及太阳辐射减弱对冬小麦 PS II 光合活性及光能耗散的影响 孙 健,郑有飞,吴荣军,等 (2548)
- 蜡样芽孢杆菌 B3-7 在大田小麦根部的定殖动态及其对小麦纹枯病的防治效果 黄秋斌,张 颖,刘凤英,等 (2559)
- 有限供水下冬小麦全程耗水特征定量研究..... 张兴娟,薛绪掌,郭文忠,等 (2567)
- 抗真菌转基因水稻生态适合度评价..... 李 伟,郭建夫,袁红旭,等 (2581)
- 花生叶片蛋白组对 UV-B 辐射增强的响应 杜照奎,李钧敏,钟章成,等 (2589)
- 南海南部悬浮颗粒物脂肪酸组成..... 刘华雪,柯常亮,李纯厚,等 (2599)
- 年龄、集群、生境及天气对鄱阳湖白鹤越冬期日间行为模式的影响..... 袁芳凯,李言阔,李凤山,等 (2608)
- [树]麻雀羽再生的能量预算和水代谢散热调节 杨志宏,吴庆明,杨 渺,等 (2617)
- 低剂量杀虫剂对星豹蛛捕食效应的影响及其机理 李 锐,李 娜,刘 佳,等 (2629)
- 空心莲子草叶甲对越冬保护的响应与控害效能..... 刘雨芳,王秀秀,李 菲,等 (2638)
- ### 种群、群落和生态系统
- 气候变化对鄱阳湖白鹤越冬种群数量变化的影响..... 李言阔,钱法文,单继红,等 (2645)
- 不同退耕年限下菜子湖湿地土壤磷素组分特征变化..... 刘文静,张平究,董国政,等 (2654)

查干湖湿地浮游植物与环境因子关系的多元分析	李然然,章光新,张 蕾 (2663)
闽江河口区淡水和半咸水潮汐沼泽湿地土壤产甲烷菌多样性.....	曾志华,杨民和,余晨兴,等 (2674)
环境及遗传背景对延河流域植物叶片和细根功能性状变异的影响.....	郑 颖,温仲明,宋 光,等 (2682)
衡阳紫色土丘陵坡地植被恢复阶段土壤特性的演变.....	杨 宁,邹冬生,杨满元,等 (2693)
海平面上升影响下广西钦州湾红树林脆弱性评价.....	李莎莎,孟宪伟,葛振鸣,等 (2702)
中国南方 3 种主要人工林生物量和生产力的动态变化.....	杜 虎,曾馥平,王克林,等 (2712)
杉木人工林土壤真菌遗传多样性.....	何苑擘,周国英,王圣洁,等 (2725)
科尔沁固定沙地植被特征对降雨变化的响应.....	张腊梅,刘新平,赵学勇,等 (2737)
黄土丘陵区退耕还林地刺槐人工林碳储量及分配规律.....	申家朋,张文辉 (2746)
景观、区域和全球生态	
南亚热带森林演替过程中小气候的改变及对气候变化的响应.....	刘效东,周国逸,陈修治,等 (2755)
黄淮海平原典型站点冬小麦生育阶段的干旱特征及气候趋势的影响.....	徐建文,居 辉,刘 勤,等 (2765)
资源与产业生态	
基于 GIS 的山西省矿产资源规划环境影响评价	刘 伟,杜培军,李永峰 (2775)
基于效益分摊的水电水足迹计算方法——以密云水库为例	赵丹丹,刘俊国,赵 旭 (2787)
学术信息与动态	
全球土地计划第二次开放科学大会 (GLP 2 nd Open Science Meeting) 会议述评	段宝玲,卜玉山 (2796)
期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 348 * zh * P * ¥ 90.00 * 1510 * 36 * 2014-05	



封面图说: 鄱阳湖越冬的白鹤群——白鹤为国家一级保护动物,世界上白鹤东部种群的迁徙路线是从俄罗斯西伯利亚的雅库特,向南迁飞 5100km 到中国长江下游的鄱阳湖越冬,其中途经俄罗斯的雅纳河、印迪吉尔卡河和科雷马河流域,进入中国后主要停歇地有扎龙、林甸、莫莫格以及双台河口、滦河口、黄河三角洲和升金湖等地。多年的监测表明,世界 90% 以上的白鹤种群都在鄱阳湖越冬。越冬初期和末期是白鹤补充能量的关键阶段,因此,研究鄱阳湖国家级自然保护区越冬白鹤种群数量和当地气候变化的相关性具有重要意义。

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/stxb201212151805

潘扬, 罗芳, 鲁长虎. 脊椎动物传播植物肉质果中的次生物质及其生态作用. 生态学报, 2014, 34(10): 2490-2497.

Pan Y, Luo F, Lu C H. Secondary substances and their ecological effects on seed dispersal in vertebrate-dispersed fleshy fruit plants. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(10): 2490-2497.

脊椎动物传播植物肉质果中的次生物质及其生态作用

潘 扬, 罗 芳, 鲁长虎*

(南京林业大学森林资源与环境学院, 南京 210037)

摘要: 在种子植物-动物的互惠关系中, 植物果实成熟后需要吸引种子传播者取食果实, 传播其种子至适宜萌发的生境, 同时又要防御种子捕食者过度消耗种子。果实内的次生物质(如: 配糖生物碱、大黄素、辣椒素)在此过程中起到重要的调控作用。依赖脊椎动物传播的肉质果中往往含有与植物茎、叶内相同的次生物质, 其种类繁多, 主要分为含氮化合物、酚类化合物和萜类化合物。未成熟果实内富含次生物质(如: 单宁、大黄素), 主要保护未成熟种子不被潜在的捕食者和食果动物取食, 这些次生物质的含量通常随果实成熟而降低; 其它次生物质(如: 脱辅基类胡萝卜素)的含量随果实成熟而增多, 可能起到吸引食果动物的作用。在对脊椎动物捕食的抵御中, 果实内不同类型的次生物质促使成熟果实对所有脊椎动物都有毒性(专毒性)或者仅对种子捕食者有毒性(泛毒性)。肉质果内的次生物质对植物-食果动物相互关系的调控作用, 还可以通过调节动物取食频次和数量、抑制和促进种子萌发、改变种子在肠道的滞留时间、吸引传播者等生态作用而实现。某种次生物质往往集多种生态作用于一身。目前对肉质果内次生物质与脊椎动物相互关系的探讨还不够深入。未来研究需要综合考虑植物次生物质与果实生理生化、形态学等特征对食果者的综合调控机理; 次生物质在种子传播后的调控作用对植物种群或群落结构和分布格局的影响; 从动植物协同进化角度探讨植物次生物质的产生、防御和吸引策略与脊椎动物对果实的选择和消费之间的关系等。开展脊椎动物传播肉质果实中次生物质的研究, 对完善种子传播机制、植物繁殖和更新格局, 丰富动植物相互作用、协同进化理论具有重要的意义。

关键词: 次生物质; 肉质果实; 食果动物; 协同进化

Secondary substances and their ecological effects on seed dispersal in vertebrate-dispersed fleshy fruit plants

PAN Yang, LUO Fang, LU Changhu*

College of Forest Resources and Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China

Abstract: Plant species which depend on vertebrates for dispersing their seeds in flesh fruits to safe sites for establishment often face the trade-off between attracting seed dispersers and preventing their seeds from over consumption by seed predators. Secondary substances such as glycoalkaloids, emodin, and capsaicinoids in fleshy fruits play an important role for regulating this process. There are diverse secondary substances in vertebrate-dispersed fleshy fruits, but they are often the same as those found in the stems and leaves, and mostly belong to the three major categories: nitrogen-containing compounds (e.g. glycoalkaloids and capsaicinoids), phenolic compounds (e.g. emodins and tannins), and terpenoids (e.g. saponins). The content of some secondary substances such as tannins and emodins is abundant in immature fruits, which deters the potential predators or pre-mature disposal by frugivores; the content decreases with the fruit maturity. Other secondary substances (e.g. apocarotenoids) increase with the maturation, which may promote the consumption by dispersers. Secondary substances in vertebrate-dispersed fleshy fruits may modify the relationship between animals and

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(30970470); 江苏高校优势学科建设工程项目

收稿日期: 2012-12-15; **网络出版日期:** 2014-02-20

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

plants by altering the fruit consumability: depending on the type of the secondary substances, the fleshy fruits could be toxic to all vertebrates (non-specific or general toxic) or only to some species (specific or directed toxic). Secondary compounds might be able to regulate animal feeding frequency and the amount of consumption by causing frugivores to leave the fruit plant sooner in a foraging bout; early departure from the plant might reduce the number of fruits consumed by a particular animal, but may increase the overall the likelihood of seed dispersal away from parent plant by other dispersers. Secondary substances in ripe fruit pulp can inhibit pre-dispersal seed germination or enhance post-dispersal seed germination. Gut retention time of seeds in vertebrates could be altered by some secondary substances, permitting either more rapid passage via laxative effects or slower passage rates by constipating effects. The colors, odors, and flavors of the fleshy fruits can be modified by secondary substances, which can attract dispersers by providing foraging and rewarding cues recognized by frugivores. A single secondary substance can have multiple ecological functions. Our knowledge of secondary substances in flesh fruits and their interactions with vertebrate animals are still limited. Future research need to consider diverse aspects of plant secondary substances such as the comprehensive regulatory mechanisms of fruit physiological biochemistry and morphology characteristics to the frugivores; the regulatory mechanisms of secondary substances for plant population and community structure and distribution patterns post dispersal; and the coevolution between the production of secondary substances and their defense and attraction strategies of plants and the selection and consumption of fleshy fruits by vertebrate animals. The research of secondary substances in vertebrate-dispersed fleshy fruits will enhance our knowledge of seed dispersal mechanisms, plant generation and recruitment patterns, and animal-plant interaction and their coevolution.

Key Words: secondary substances; fleshy fruit; frugivore; coevolution

在协同进化过程中,植物-食果动物之间形成了较稳定的互惠关系^[1-3]。食果动物包括种子传播者和种子捕食者,种子捕食者如昆虫、真菌和部分脊椎动物,以种子为食物而缺乏传播作用,植物对此类捕食者有防御作用^[3]。种子传播者多为脊椎动物,主要包括鸟类、灵长类、翼手类等,通过取食果肉获得食物;作为回报,传播者多以体内传播的方式将种子搬运至新的地点,实现植物种群的扩散^[4-5]。

植物次生物质是植物次生代谢过程产生的一系列小分子化学物质,亦称植物次生代谢物(PSMs),是植物与其它类型生物在长期演化过程中产生的。国内外学者对植物茎、叶内次生物质的一系列研究^[6-9]表明,食草动物对植物茎、叶的取食压力,通常促使植物茎、叶等部位产生较多次生物质防御捕食;而次生物质又反过来潜在影响动物的取食行为、种间关系和分布^[10]。因此,对植物次生物质的研究是目前动、植物关系与生态系统中生物多样性维持机制研究的热点之一。

从依赖脊椎动物传播的肉质果角度看,肉质果营养丰富,季节性限制较强,具有强吸引性和短时效性^[11],除了在形态结构、物候等方面抵御食果动物的捕食外^[3],植物如何在挂果期内既能吸引动物传

播者取食果实传播种子,又能防御种子捕食者过度消耗种子?果实内的次生物质是否在此过程中起到至关重要的调控作用?尽管国内在非肉质果内次生物质对植物-啮齿类互惠关系的调控方面做了大量工作^[12-14],但涉及肉质果内次生物质对植物-食果动物之间的研究还远远不够^[15],国外在这方面研究却很丰富。鉴于此,本文从脊椎动物传播植物肉质果中的次生物质类型、含量变化规律、生态作用等方面展开论述,并提出未来研究需要关注的方向,以期能促进植物与动物之间种子传播和互惠关系的深入研究。

1 果实中次生物质类型

植物次生物质种类繁多,根据次生物质的基本结构特点,Dixon^[16]将其分为萜类化合物、酚类化合物和含氮化合物三大类。很多依赖脊椎动物传播的肉质果实中含有与植物茎、叶内相同的次生物质^[17]。这些次生物质通常在果肉内分布居多,果皮和种子(仁)中也可能同时含有。近些年,对依赖脊椎动物体内传播(主要是鸟类)的茄属、辣椒属、樱桃属等肉质果的研究表明,果肉内的次生物质类型丰富,包括3大类7个类型(表1)。

表 1 脊椎动物传播肉质果中常见次生物质

Table 1 Common secondary substances in fleshy fruits of vertebrate-dispersed plants

类别 Category	分离部位 Separation position	植物属名 Plant genus	植物种名 Plant species
含氮化合物 Nitrogen-containing Compounds			
配糖生物碱 Glycoalkaloids (GAs)	果肉、果皮 Pulp, pericarp	茄属 <i>Solanum</i>	北美刺龙葵 <i>S. carolinense</i> ^[18] , 少花龙葵 <i>S. americanum</i> ^[18-19] , <i>S. asperum</i> ^[20]
辣椒素 Capsaicinoids	种子 Seed	辣椒属 <i>Capsicum</i>	五彩椒 <i>C. annuum</i> ^[20-23] , <i>C. chacoense</i> ^[22,24]
氰苷 Cyanogenic Glycosides	果肉、种皮、种仁 Pulp, seed coat, kernel	樱桃属 <i>Prunus</i>	杏 <i>P. armeniaca</i> ^[25-26]
		唐棣属 <i>Amelanchie</i>	桤叶唐棣 <i>A. alnifolia</i> ^[27]
酚类化合物 Phenolic Compounds			
大黄素 Emodin	果肉、种子 Pulp, seed	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	地中海沙棘 <i>R. alaternus</i> ^[28-29]
单宁 Tannins	果肉、种子、果皮 Pulp, seed, pericarp	葡萄属 <i>Vitis</i>	葡萄 <i>V. vinifera</i> ^[30-32]
花青素 Anthocyanins	果皮、种子 Pericarp, seed	葡萄属 <i>Vitis</i> , 越橘属 <i>Vaccinium</i>	葡萄 <i>V. vinifera</i> ^[32-34] , 北方高丛蓝莓 <i>V. corymbosum</i> ^[34]
萜类化合物 Terpenoids			
皂苷 Saponins	果肉、种子 Pulp, seed	常春藤属 <i>Hedera</i> ; 茄属 <i>Solanum</i> 冬青属 <i>Ilex</i>	常春藤 <i>H. helix</i> ^[35] 牛茄子 <i>S. surattense</i> ^[36] 美国冬青 <i>I. opaca</i> , 北美冬青 <i>I. verticillata</i> ^[37]

2 果实中次生物质含量的变化规律

肉质果中次生物质的含量随果实成熟而发生变化。许多学者认为:未成熟果实中通常富含次生物质,可以保护未成熟种子不被潜在的捕食者和食果动物取食,而大多数次生物质在果实成熟过程中逐渐递减,从而在种子成熟后促进食果者对果实进行取食^[15,35,37-38]。葡萄(*Vitis vinifera*)中酚类化合物浓度在果实发育过程中的变化就表现出明显的规律。果实从形成初始,直到果实转熟颜色转变时,单宁的浓度随着果实的增重而增加,但颜色刚转变的果实对于鸟类适口性较差;在果实进一步成熟、体积增大的过程中,单宁浓度逐渐下降^[30-31];而葡萄中花青素在果实颜色转变时就开始积累,在成熟过程中浓度不断增加,直到果实发育后期浓度才有所下降^[33]。Tsahar 等^[28]定量分析了地中海沙棘(*Rhamnus alaternus*)果实成熟前后大黄素浓度变化与种子捕食者对种子破坏的相关性。大黄素浓度在果实成熟过程第 1 阶段内上升,在成熟前达到 1 个高峰,直至果实成熟时大黄素浓度才降低到最低限度。在沙棘果实逐渐成熟第一个月份里,大黄素浓度与无脊椎动物或微生物捕食种子之间存在显著负相关,与其它含有低浓度大黄素的植物果肉相比,高浓度种子

受损更少。这验证了多数学者的看法,即未成熟果实中的次生物质能减少种子成熟之前被捕食的可能性,在果实和种子成熟后这些次生物质会弱化或消失。

但需指出,很多肉质果实植物在种子成熟后很长时间内其果肉和种子中也会存在次生物质,甚至一些次生物质的含量随着果实成熟而逐渐增多。Estrada 等^[39]研究发现,辣椒属植物五彩椒(*Capsicum annuum*)的果实在发育早期(开花后 14 d)即能检测到辣椒素,且其在开花 21 d 后依然保持较低含量,但在开花 28 d 后辣椒素含量逐渐增加,在辣椒发育最后阶段(开花后 42 d)辣椒素水平达到最高;游离酚的积累与辣椒素完全相反,发育早期的含量远远高于发育的最后阶段。肉质果内的一些挥发性次生物质,如番茄(*Solanum lycopersicum*)内的脱辅基类胡萝卜素(Apocarotenoids)在果实成熟末期才释放,在果实成熟过程中,脱辅基类胡萝卜素的含量可增至 40 倍^[40];成熟草莓(*Fragaria* × *ananassa*)中大多数含硫挥发物的含量是未成熟草莓中的 2 倍多^[41]。

3 果实中次生物质的生态作用

3.1 防御作用

有学者曾提出关于成熟果实内次生物质对脊椎

动物防御作用的两个对立假说:①专毒性假说(Directed Toxicity Hypothesis),即成熟果实中的次生物质具有选择性,对非种子传播的食果实者毒性大,但对种子传播者没有或者有极少毒性。②泛毒性假说(General Toxicity Hypothesis),即果实中的次生物质没有选择性,对所有食果动物都有毒性,毒性模式与消费者对植物潜在的好处无关^[38]。

很多学者对这两种假说的论证,主要从某类(种)特定次生物质的防御作用是否针对种子捕食者而展开研究的。很多研究支持专毒性假说,其中涉及到的次生物质只针对种子捕食者,这类次生物质主要是氰苷和辣椒素。Struempf 等^[25]发现樱桃属(*Prunus*)和接骨木属(*Sambucus*)成熟果实中的苦杏仁甙(Amygdalin,一种芳香族氰苷)对雪松太平鸟(*Bombycilla cedrorum*)无抑制作用,雪松太平鸟可以在4 h内消费5—6倍足以杀死实验鼠剂量的苦杏仁甙。相同的研究表明,辣椒中的辣椒素对哺乳类(如啮齿类等种子捕食者)有强烈的毒性刺激,但是对传播鸟类无抑制作用^[42]。Levey 等^[22]通过对2种野生辣椒(*C. chacoense*和*C. annuum*)果实进行录像检测,发现成熟果实仅被鸟类取食,野外啮齿类都躲避这2种辣椒,不取食和贮藏种子;而且笼养啮齿类也都避免取食成熟五彩椒种子^[42]和含有辣椒素的人造果实^[43]。

然而,也有研究支持泛毒性假说,这类次生物质不单针对种子传播者,对所有食果者皆有毒性,主要是生物碱。Cipollini 和 Levey^[18]给2种种子传播者和2种捕食者投喂2种不同配糖生物碱(GAs)浓度的天然茄属果实,发现种子捕食者和传播者都喜欢低GAs浓度的少花龙葵(*Solanum americanum*)果实,高GAs浓度的北美刺龙葵(*S. carolinense*)果实对所有动物均有抑制作用。他们在另一研究^[44]中,通过记录雪松太平鸟对3种含有不同澳洲茄边碱 α -solamargine(一种配糖生物碱)天然浓度人造果实的取食量,发现太平鸟受到了各种浓度 α -solamargine的强烈抑制,而且不同浓度产生的作用是一样的。

3.2 调节动物取食频次和数量

果实中的次生物质能够有效调节食果动物的取食行为。鸟类取食时往往被迫在较短时间内离开母树,以避免一次过多摄入同种特殊的次生物质^[38]。Barnea 等^[35]对山楂(*Crataegus monogyna*)、常春藤

(*Hedera helix*)、欧洲冬青(*Ilex aquifolium*)肉质果肉中皂苷(Saponins)和类黄酮(Flavonoids)的研究中,发现当不同鸟类取食同种果实时,它们在树上都花费相似的较短的时间(1.3—5.3 min),而且每次只取食很少数量的果实(4—6个/min)。这些发现都间接证实了果肉内温和的有毒物质可能阻止鸟类在一次取食中消费过多果实的假说。一些学者认为,母树能通过这种策略选择性地获得较多的短期访问者,可能会使鸟类传播相似数量的种子,在进化上这会使果实植物更具优势^[38,45]。鸟类虽较早离开母树,减少了某种鸟类的果实摄取量,但是能提高种子传播到远离母树某些地方的可能性。

3.3 抑制和促进种子萌发

成熟果肉中的次生物质既能阻止传播前种子的萌发,又能提高传播后种子的萌发^[45]。通过食果鸟类在消化作用中对果肉的移除,促进萌发过程的开始;或者通过传播后残留于种子中的次生物质,保护种子免受其它种子捕食者的取食,使种子活性和种子萌发得以提高。

种子萌发抑制剂很大程度存在于一些植物的成熟果肉中。比如,成熟茄属果实常含有GAs,它们能延迟或抑制其种子的萌发^[46],甚至对通过鸟类肠道的种子也有同样的效果^[21]。同样,Yagihashi^[47]等人对花楸属植物(*Sorbus commixta*)的研究结果显示,种子萌发抑制剂存在于果肉中,其种子必须需要鸟类取食和消化后才能萌发。Tewksbury^[21]等在一些喂养实验中,发现取食含有辣椒素食物的鸟类,排出种子的萌发率往往比对照组要高,次生物质对种子活性的积极影响也许来自其对微生物和无脊椎有害生物的防御,而不是直接促进种子萌发。

3.4 改变种子在肠道的滞留时间

果实中的次生物质能改变种子通过肠道的速率,产生种子较快通过的轻泻剂效应^[48]或减缓种子通过速率的便秘效应^[19]。

家鸡和旅鸫(*Turdus migratorius*)分别被强迫食下含有浓度为3.7—37 mg/kg和0.07—70 mg/kg的大黄素果实后,都产生了强烈的腹泻^[49]。相反,黄臀鹌(*Pycnonotus xanthorrhous*)取食含大黄素(0.01%食物湿重)的食物后,增加了排便期间的平均时间,表现出便秘效应^[29]。辣椒素和GAs也能影响肠道里种子的通过。Tewksbury 等^[23]给小嘴拟霸鹟

(*Elaenia parvirostris*) 和弯嘴嘲鸫(*Toxostoma curvirostre*) 2 种鸟类,喂有注射辣椒素和对照溶液的非辛辣辣椒,记录鸟类直到最后一粒种子被排出的排便时间,与对照组相比,辣椒素平均增加了两种鸟类 15%—20% 的种子滞留时间。Wahaj 等^[19]发现给雪松太平鸟投喂含有北美刺龙葵天然果实 GAs 溶液的人造果实后,与对照组相比,雪松太平鸟表现出明显的便秘效果。

靠动物传播的植物可以通过控制传播者肠道滞留时间,继而影响种子的活性和分布。种子以较快速度通过脊椎动物肠道,可以减少肠道对种子活性的负面影响^[23]。然而,便秘效应对鸟类来说是有益的,因为鸟类会有更高的消化效率^[50]。从植物的角度来说,传播者的便秘效应可能在相当长的一段时间内使其肠道携带种子,这会增加传播者将种子带到更远地方的可能性^[51],也会影响种子沉积模式,包括传播者排便次数、每次排便的种子数量、推测的传播距离^[19],提高种子果肉彻底分离的可能性,而这对于那些果肉剥离后才能萌发的种子来说是至关重要的^[52]。相对于那些移动较多的动物(如燕雀类鸟类和蝙蝠)来说,果实被移动较少的动物(如小型哺乳动物)取食传播时,植物更能从动物的便秘效应中获利^[45]。

3.5 对动物传播者的吸引作用

成熟肉质果实中的次生物质能提供食果者容易识别的觅食线索(如颜色、气味和味道),这些线索与其果实回报(如糖、脂质、蛋白质、维生素和矿物质)有关^[38,46]。食果者能否利用次生物质预测果实质量,需要依赖于次生物质与果肉营养回报的相关性^[38]。

视觉吸引剂包括如越橘属(*Vaccinium*)果实中的花青素(水溶性红色、蓝色和黑色)和辣椒属果实中的类胡萝卜素(脂溶性黄色、橙色、红色和棕色),这些次生物质都能在视觉上引诱动物前来取食^[34,53]。Saxton 等^[32]对葡萄中单宁、花青素与灰胸绣眼鸟(*Zosterops lateralis*)和乌鸫(*Turdus merula*)的取食关系进行了探讨。当喂食含相同次生物质绿色和紫色人造葡萄时(野外葡萄皆紫色且含较高次生物质),夏季时 2 种鸟类对这两种颜色的葡萄都没有偏好;但秋冬季时灰胸绣眼鸟较多啄食绿色人造葡萄,可能是因为绣眼鸟无法通过消化途径处理次生物质,

所以认为紫色是果实含有高单宁酸毒性的线索,尽量避免取食紫色果实;而乌鸫只吞食紫色人造葡萄,可能是因为其储备冬天代谢和营养的需要,而且乌鸫整吞果实能较快排出或呕出种子,所以紫色葡萄中次生物质对其影响不大。

除了视觉吸引剂,还有一些次生物质可以起到嗅觉吸引剂的作用。果实味道和气味是多种化合物的混合作用^[54-55],在某些特定条件下,甚至一种“不好”的味道(如涩味),如果与果实回报有关,都能成为引诱剂^[56]。香柏酮在葡萄柚(柑橘属, *Citrus*)果实的成熟过程中显著增加,这种化合物是成熟果实含有臭味的主要原因,成为动物取食的引诱剂^[57]。Borges 等^[58]的研究也指出,孟加拉榕(*Ficus benghalensis*)果实通过释放挥发性次生物质吸引食果动物的取食,夜间果实主要释放脂类化合物引诱蝙蝠对其种子进行传播,而白天果实主要产生萜类化合物吸引鸟类取食。

3.6 综合作用

脊椎动物传播肉质果内的次生物质并不单独表现其中某一种作用,往往是综合多种效应于一身。次生物质的进化是植物对多功能性选择的结果^[59]。因为次生物质生产成本较高,选择压力可能导致这些次生化合物能在不同环境下产生各异的功能或目的,此外这种多功能性与它们作为化学防御的主要作用不矛盾^[60]。同一种花青素可以充当花的引诱剂、抗氧化剂、植物抗毒素和抗菌剂^[61]。茄属成熟果实包含生物碱,有多种生物活性,包括萌发抑制作用、对哺乳动物的轻泻剂效应、对鸟类的便秘效应、对草食动物和更多其它动物的抑制性作用^[46]。辣椒属成熟果实中的辣椒素也具有多种功能,既能防御种子捕食者,又能对真菌和无脊椎昆虫起到抑制作用^[42],其对种子萌发和种子肠道滞留时间的影响又可以进一步促进种子传播^[24]。很多生物碱还可以同时表现出异株克生、抗菌和对动物的毒性效应。因此,相同的次生物质可能采取多种行为模式的行动去阻止不同的生物群体。

4 研究展望

肉质果中次生物质对植物-食果动物之间的调控作用是复杂的,然而对肉质果内的次生物质与脊椎动物之间相互作用的研究还不够深入。目前研究

主要关注植物通过产生次生物质、次生物质在果实成熟过程中的含量变化对捕食和传播者行为的调控机理^[18,22-24,28],而果实次生物质的产生与果实营养成分相互关联,同时果实形态、挂果期长短等特征也必然对这一调控过程产生影响^[62-63]。果实内次生物质通过改变果实颜色(如花青素)和释放味道(如挥发性脂质化合物)在吸引种子传播者、防御种子捕食者等方面已得到较多的探讨和关注^[64-65],这些次生物质大多随着果实的成熟而增多,食果动物可以通过视觉、嗅觉感知它们的变化,然而食果动物如何感知随果实成熟而不断减少或消失的次生物质?结合果实营养、形态、挂果期长短等因素,食果动物又如何对同果期植物果实进行选择?这些都需要进一步进行探讨。因此,未来研究需要综合考虑果实次生物质与其它生理生化、形态学等特征对脊椎动物的综合调控机理。

从肉质果实形成开始,果肉和种子内的次生物质经历种子传播和种子萌发过程,次生物质在种子传播后的调控作用对植物种群或群落结构和分布格局的影响应受到重视。肉质果实植物虽无法回避食果动物的取食,但其利用果实(种子)内次生物质,通过影响食果动物的取食时间、取食频次、取食数量、肠道内种子滞留时间(轻泻剂或便秘效应)等方式实现调控。肉质果实通过食果动物肠道时,果肉被消化,种子形态和生理发生了变化,可能影响传播后种子的活性和萌发;种子被一次性大规模集中或多次分散排出以及种子传播距离的远近,也可能改变种子在传播后微生境下的存活率和萌发率,这势必对植物更新起到一定的影响^[66],甚至改变植物种群或群落的结构和分布格局。被沉积的种子暴露在各种生物有机体存在的环境中,种子内的次生物质如何调控传播后的种子与种子捕食者和病原微生物的关系,目前这方面的研究尚很匮乏^[24]。因此,从群落或种群角度,研究肉质果实中次生物质对传播后种子活性和萌发率、植物种群或群落结构和分布格局的影响,以及次生物质对传播后的种子与其它生物相互关系的调控作用都是今后研究的方向。

依赖动物传播的植物面临如何吸引种子传播者,同时又排斥非传播捕食者的进化难题,次生物质与此进化问题密切相关。从动植物协同进化的角度探讨植物次生物质的产生、防御和吸引策略将是探

讨上述难题的一个思路,比如食果动物对果实的选择压力如何促使果实内次生物质的产生;次生物质的进化如何对脊椎动物的果实选择和消费产生影响;同一进化地理条件下的远缘植物类群或不同进化条件下具有亲缘关系的植物类群在次生物质含量及其生态调控方面是否存在差异等。

作为 21 世纪植物化学生态学值得关注的前沿领域之一^[67],植物次生物质与其它生物类群进化关系的相关研究需要多学科各种领域的整合,比如植物化学、植物学、动物学、微生物生理学、生态学、进化生物学等。理解脊椎动物和果实之间相互作用的性质,对互利共生物种间的保护有重要意义。未来果实次生物质的研究将能开辟食果动物-果实相互关系研究的新角度,有助于完善种子传播机制和动植物协同进化理论,扩充动植物相互作用的理论体系。

致谢: 美国阿拉巴马州农工大学王勇教授和李建强博士帮助写作,特此致谢。

References:

- [1] Bascompte J, Jordano P, Melián C J, Olesen J M. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2003, 100(16): 9383-9387.
- [2] Lu C H. Biology of mistletoe (*Viscum coloratum*) and its seed dispersal by frugivorous birds. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(4): 834-839.
- [3] Janzen D H. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1971, 2: 465-492.
- [4] Janzen D H. Dispersal of seeds by vertebrate guts//Futuyma D J, Slatkin M, eds. *Coevolution*. Sunderland, MA: Sinauer Associates, 1983: 232-262.
- [5] Herrera C M. Determinants of plant-animal coevolution: The case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. *Oikos*, 1985, 44(1): 132-141.
- [6] Mick E H, Byron B L, Meredith M F, Rafferty C M. Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2007, 8(4): 157-178.
- [7] Mithofer A, Boland W. Plant defense against herbivores: Chemical aspects. *Annual Review of Plant Biology*, 2012, 63: 431-450.
- [8] Xu D, Zhong Y Y, Zeng L, Chen Y, Cen Y J, Beattie G A C 2. Repellency effects of secondary compounds of *Ajuga nipponensis* Makino against citrus red mite *Panonychus citi* (McGregor). *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(8): 3839-3847.
- [9] Wang R L, Sun Y L, Liang X T, Song Y Y, Su Y J, Zhu-Salzman Keyan, Zeng R S. Effects of six plant secondary

- metabolites on activities of detoxification enzymes in *Spodoptera litura*. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(16): 5191-5198.
- [10] Karasov W H, Martínez del R C. *Physiological Ecology: How Animals Process Energy, Nutrients, and Toxins*. New Jersey: Princeton University Press, 2007: 413-420.
- [11] Li Z Y, Wei Y, Rogers E. Food choice of white-headed Langurs in Fusui, China. *International Journal of Primatology*, 2003, 24(6): 1189-1205.
- [12] Wang B, Chen J. Scatter-hoarding rodents prefer slightly astringent food. *PloS One*, 2011, 6(10): e26424.
- [13] Bascompte J, Jordano P, Melián C J, Olesen J M. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2003, 100(16): 9383-9387.
- [14] Wang B, Chen J. Seed size, more than nutrient or tannin content, affects seed caching behavior of a common genus of old world rodents. *Ecology*, 2009, 90(11): 3023-3032.
- [15] Lu C H. Chemical defense of fruits (seeds) and the adaptive strategies of frugivorous animals. *Chinese Journal of Ecology*, 2005, 24(5): 567-572.
- [16] Dixon R A. Natural products and plant disease resistance. *Nature*, 2001, 411: 843-847.
- [17] Hartmann T. Diversity and variability of plant secondary metabolism; a mechanistic view. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1996, 80(1): 177-188.
- [18] Cipollini M L, Levey D J. Why are some fruit toxic? Glycoalkaloids in *Solanum* and fruit choice by vertebrates. *Ecology*, 1997, 78(3): 782-798.
- [19] Wahaj S A, Levey D J, Sanders A K, Cipollini M L. Control of gut retention time by secondary metabolites in ripe *Solanum* fruits. *Ecology*, 1998, 79(7): 2309-2319.
- [20] Pinto F D L, Uchoa D E D, Silveira E R, Pessoa O D L, Braz-Filho R, Silva F M, Theodoro P N E T, Espíndola L S. Antifungal glycoalkaloids, flavonoids and other chemical constituents of *Solanum asperum* Rich (Solanaceae). *Quimica Nova*, 2011, 34(2): 284-288.
- [21] Tewksbury J J, Nabhan G P, Norman D, Suzán H, Tuxill J, Donovan J. Conservation of wild chiles and their biotic associates. *Conservation Biology*, 1999, 13(1): 98-107.
- [22] Levey D J, Tewksbury J J, Cipollini M L, Carlo T A. A field test of the directed deterrence hypothesis in two species of wild chili. *Oecologia*, 2006, 150(1): 61-68.
- [23] Tewksbury J J, Jevey D J, Huizinga M, Haak D C, Traveset A. Costs and benefits of capsaicin-mediated control of gut retention in dispersers of wild chilies. *Ecology*, 2008, 89(1): 107-117.
- [24] Tewksbury J J, Reagan M K, Machnicki N J, Carlo T A, Haak D C, Peñaloza A L C, Levey D J. Evolutionary ecology of pungency in wild chilies. *Proceedings of the National Academy of the Sciences of the United States of America*, 2008, 105(33): 11808-11811.
- [25] Struempf H M, Schondube J E, Martinez del Rio C. The cyanogenic glycoside amygdalin does not deter consumption of ripe fruit by *Cedar Waxwings*. *The Auk*, 1999, 116(3): 749-758.
- [26] Zhao Y Y. Amygdalin content in four stone fruit species at different developmental stages. *Scienceasia*, 2012, 38: 218-222.
- [27] Mazza G, Cottrell T. Carotenoids and cyanogenic glucosides in saskatoon berries (*Amelanchier alnifolia* Nutt.). *Journal of Food Composition and Analysis*, 2008, 21(3): 249-254.
- [28] Tsahar E, Friedman J, Izhaki I. Impact on fruit removal and seed predation of a secondary metabolite, emodin, in *Rhamnus alaternus* fruit pulp. *Oikos*, 2002, 99(2): 290-299.
- [29] Tsahar E, Friedman J, Izhaki I. Secondary metabolite emodin increases food assimilation efficiency of Yellow-vented Bulbuls (*Pycnonotus xanthopygos*). *The Auk*, 2003, 120(2): 411-417.
- [30] Kennedy J A, Matthews M A, Waterhouse A L. Changes in grape seed polyphenols during fruit ripening. *Phytochemistry*, 2000, 55(1): 77-85.
- [31] Downey M O, Harvey J S, Robinson S P. Analysis of tannins in seeds and skins of Shiraz grapes throughout berry development. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 2003, 9(1): 15-27.
- [32] Saxton V P, Mulder I V O, Creasy G L, Paterson A M, Ross J G, Trought M C T. Comparative behavioural responses of silvereyes (*Zosterops lateralis*) and European blackbirds (*Turdus merula*) to secondary metabolites in grapes. *Ecological Society of Australia*, 2011, 36(3): 233-239.
- [33] Fourmand D, Vicens A, Sidhoum L, Souquet J M, Moutounet M, Cheynier V. Accumulation and extractability of grape skin tannins and anthocyanins at different advanced physiological stages. *Journal of Agriculture and Food Chemistry*, 2006, 54(19): 7331-7338.
- [34] Steyn W J. Prevalence and functions of anthocyanins in fruits// Gould K, Davies K, Winefield C, eds. *Anthocyanins: Biosynthesis, Functions, and Applications*. New York: Springer Science+Business Media, 2009: 86-105.
- [35] Barnea A, Harborne J B, Pannell C. What parts of fleshy fruits contain secondary Compounds toxic to birds and why. *Biochemical Systematics and Ecology*, 1993, 21(4): 421-429.
- [36] Lu Y Y, Luo J G, Kong L Y. Steroidal alkaloid saponins and steroidal saponins from *Solanum surattense*. *Phytochemistry*, 2011, 72(7): 668-673.
- [37] Garguillo M B, Stiles E W. Development of secondary metabolites in the fruit pulp of *Ilex opaca* and *Ilex verticillata*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 1993, 120(4): 423-430.
- [38] Cipollini M L, Levey D J. Secondary metabolites of fleshy vertebrate-dispersed fruits: adaptive hypothesis and implications for seed dispersal. *American Naturalist*, 1997, 150(3): 346-372.
- [39] Estrada B, Bernal M A, Díaz J, Pomar F, Merino F. Fruit development in *Capsicum annuum*; changes in capsaicin, lignin, free phenolics, and peroxidase patterns. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2000, 48(12): 6234-6239.
- [40] Mathieu S, Cin V D, Fei Z, Li H, Bliss P, Taylor M G, Klee H J, Tieman D M. Flavour compounds in tomato fruits; identification of loci and potential pathways affecting volatile composition. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60(1): 325-337.
- [41] Du X, Song M, Rouseff R. Identification of new strawberry sulfur volatiles and changes during maturation. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2011, 59(4): 1293-1300.

- [42] Tewksbury J J, Nabhan G P. Directed deterrence by capsaicin in chilies. *Nature*, 2001, 412: 403-404.
- [43] Mason J R, Bean N J, Shah P S, Clark L. Taxon-specific differences in responsiveness to capsaicin and several analogs: correlates between chemical structure and behavioral aversiveness. *Journal of Chemical Ecology*, 1991, 17(12): 2539-2551.
- [44] Levey D J, Cipollini M L. A glycoalkaloid in ripe fruit deters consumption by Cedar Waxwings. *The Auk*, 1998, 115(2): 359-367.
- [45] Cipollini M L. Secondary metabolites of vertebrate-dispersed fruits: evidence for adaptive functions. *Revista Chilena de Historia Natural*, 2000, 73: 421-440.
- [46] Campbell P L, Staden J V. Utilization of solasodine from fruits for long-term control of *Solanum mauritianum*. *South African Forestry Journal*, 1998, 155(1): 57-60.
- [47] Yagihashi T, Hayashida M, Miyamoto T. Effects of bird ingestion on seed germination of *Sorbus commixta*. *Oecologia*, 1998, 114(2): 209-212.
- [48] Murray K G, Russell S, Picone C M, Murray W K. Fruit laxatives and seed passage rates in frugivores: consequences for plant reproductive success. *Ecology*, 1994, 75(4): 989-994.
- [49] Sherburne J A. Effect of seasonal changes in the abundance and chemistry of the fleshy fruits of northeastern woody shrubs on patterns of exploitation by frugivorous birds[D]. Ithaca: Cornell University, 1972.
- [50] Levey D J, Tewksbury J J, Izhaki I, Haak D C. Evolutionary ecology of secondary compounds in ripe fruit case studies with capsaicin and emodin//Dennis A J, Schupp E W, Green R J, Westcott D A, eds. *Seed Dispersal: Theory and its Application in a Changing World*. Wallingford: CABI Publishing, 2007: 37-58.
- [51] Murray K G. Avian seed dispersal of three neotropical gap-dependent plants. *Ecological Monographs*, 1988, 58(4): 271-298.
- [52] Barnea A, Yom-Tov Y, Friedman J. Does ingestion by birds affect seed germination. *Functional Ecology*, 1991, 5(3): 394-402.
- [53] Britton G, Hornero-Mendez D. Carotenoids and colour in fruit and vegetables//Tomas-Barberan F A, Robins R J, eds. *Phytochemistry of fruits and vegetables*. Oxford: Clarendon Press, 1997: 11-28.
- [54] Crouzet J, Sakho M, Chassagne D. Fruit aroma precursors with special reference to phenolics//Tomas-Barberan F A, Robins R J, eds. *Phytochemistry of fruits and vegetables*. Oxford: Clarendon Press, 1997: 109-123.
- [55] Sanz C, Olias J M, Perez A G. Aroma biochemistry of fruits and vegetables//Tomas-Barberan F A, Robins R J, eds. *Phytochemistry of fruits and vegetables*. Oxford: Clarendon Press, 1997: 125-156.
- [56] Clifford M N. Astringency//Tomas-Barberan F A, Robins R J, eds. *Phytochemistry of fruits and vegetables*. Oxford: Clarendon Press, 1997: 87-108.
- [57] Ortuno A, Garcia-Puig D, Fuster M D, Perez M L, Sabater F, Porras I, Garcia-Lidon A, Del Rio J A. Flavanone and nootkatone levels in different varieties of grapefruit and pummelo. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 1995, 43(1): 1-5.
- [58] Borges R M, Ranganathan Y, Krishnan A, Ghara M, Pramanik G. When should fig fruit produce volatiles? Pattern in a ripening process. *Acta Oecologica*, 2011, 37(6): 611-618.
- [59] Schmitt T M, Hay M E, Lindquist N. Constraints on chemically mediated coevolution: multiple functions for seaweed secondary metabolites. *Ecology*, 1995, 76(1): 107-123.
- [60] Wink M, Schimmer O. Modes of action of defensive secondary metabolites//Wink M, ed. *Function of Plant Secondary Metabolites and their Exploitation in Biotechnology*. Sheffield: Academic Press, 1999: 1-16.
- [61] Cooper-Driver G A, Bhattacharya M. Role of phenolics in plant evolution. *Phytochemistry*, 1998, 49(5): 1165-1174.
- [62] Izhaki I, Tsahar E, Paluy I, Friedman J. Within population variation and interrelationships between morphology, nutritional content, and secondary compounds of *Rhamnus alaternus* fruits. *New Phytologist*, 2002, 156(2): 217-223.
- [63] Gazetta E, Schaefer H M, Galetti M. Does attraction to frugivores or defense against pathogens shape fruit pulp composition?. *Oecologia*, 2008, 155: 277-286.
- [64] Schaefer H M. Why fruits go to the dark side. *Acta Oecologica*, 2011, 37(6): 604-610.
- [65] Rodríguez A, Alquézar B, Peña L. Fruit aromas in mature fleshy fruits as signals of readiness for predation and seed dispersal. *New Phytologist*, 2013, 197: 36-48.
- [66] Li N, Bai B, Lu C H. Recruitment limitation of plant population: from seed production to sapling establishment. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(21): 6624-6632.
- [67] Kong C H. Frontier fields of plant chemical ecology in the 21st century. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2002, 13(3): 349-353.

参考文献:

- [2] 鲁长虎. 槲寄生的生物学特征及鸟类对其种子的传播. *生态学报*, 2003, 23(4): 834-839.
- [8] 徐迪, 钟耀垣, 曾玲, 陈永, 岑伊静, Beattie GAC2. 紫背金盘 (*Ajuga nipponensis*) 次生物质对桔全爪螨 (*Panonychus citi*) 的驱避作用. *生态学报*, 2008, 28(8): 3839-3847.
- [9] 王瑞龙, 孙玉林, 梁笑婷, 宋圆圆, 苏娟娟, 朱克岩, 曾任森. 6种植物次生物质对斜纹夜蛾解毒酶活性的影响. *生态学报*, 2012, 32(16): 5191-5198.
- [15] 鲁长虎. 果实(种子)化学防御与食果实动物的适应对策. *生态学杂志*, 2005, 24(5): 567-572.
- [66] 李宁, 白冰, 鲁长虎. 植物种群更新限制——从种子生产到幼树建成. *生态学报*, 2011, 31(21): 6624-6632.
- [67] 孔垂华. 21世纪植物化学生态学前沿领域. *应用生态学报*, 2002, 13(3): 349-353.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol.34, No.10 May, 2014 (Semimonthly)

CONTENTS

Frontiers and Comprehensive Review

- Landscape sustainability and landscape sustainability science ZHAO Wenwu, FANG Xuening (2453)
- A diagnostic framework of payments for ecosystem services and associated case studies
..... ZHU Wenbo, WANG Yang, LI Shuangcheng (2460)
- Progress in research of iron plaque on root surface of wetland plants
..... LIU Chunying, CHEN Chunli, GONG Xiaofeng, et al (2470)
- Ecological effects of predator chemical cues in aquatic ecosystem QIN Guangqiu, LU Haoliang, TANG Zhenzhu, et al (2481)
- Secondary substances and their ecological effects on seed dispersal in vertebrate-dispersed fleshy fruit plants
..... PAN Yang, LUO Fang, LU Changhu (2490)

Autecology & Fundamentals

- Responses of CH₄ uptake rates to simulated N deposition in a nature forest in mid-subtropical China
..... CHEN Chaoqi, YANG Zhijie, LIU Xiaofei, et al (2498)
- Ecological characteristics of *Phragmites australis* and their relationship to water-salt indicators in dry habitats of the southern
marginal zones of the Tarim Basin, China GONG Lu, ZHU Meiling, TASHPOLAT · Tiyp, et al (2509)
- Threshold effect of soil moisture on photosynthetic and physiological parameters in *Rosa xanthina* L. and its photosynthetic
productivity classification ZHANG Shuyong, XIANG Jiangbao, ZHANG Guangcan, et al (2519)
- Contrasting responses of soil respiration to litter manipulation in subtropical *Mytilaria laosensis* and *Cunninghamia lanceolata*
plantations YU Zaipeng, WAN Xiaohua, HU Zhenhong, et al (2529)
- Potassium application for increased jasmonic acid content and defense enzyme activities of wheat leaves infested by aphids
..... WANG Yi, ZHANG Yueling, SU Janwei, et al (2539)
- Combined effects of elevated O₃ concentration and reduced solar irradiance on photosynthetic activity and energy dissipation
of winter wheat SUN Jian, ZHENG Youfei, et al (2548)
- Colonization dynamics of *Bacillus cereus* B3-7 on wheat roots and control efficiency against sharp eyespot of wheat
..... HUANG Qiubin, ZHANG Ying, LIU Fengying, et al (2559)
- Quantitative study of water consumption characteristics of winter wheat under deficit irrigation
..... ZHANG Xingjuan, XUE Xuzhang, GUO Wenzhong, et al (2567)
- Assessment on the ecological fitness of anti-fungal transgenic rice LI Wei, GUO Jianfu, YUAN Hongxu, et al (2581)
- A proteomic analysis of *Arachis hypogaea* leaf in responses to enhanced ultraviolet-B radiation
..... DU Zhaokui, LI Junmin, ZHONG Zhangcheng, et al (2589)
- Composition of fatty acids from suspended particulate matter in southern South China Sea
..... LIU Huaxue, KE Changliang, LI Chunhou, et al (2599)
- The influence of age, flock size, habitat, and weather on the time budget and the daily rhythm of wintering Siberian Cranes
in Poyang Lake YUAN Fangkai, LI Yankuo, LI Fengshan, et al (2608)
- The energy budget and water metabolism heat regulation of tree sparrows *Passer montanus* of toba compensatory regeneration
..... YANG Zhihong, WU Qingming, YANG Miao, et al (2617)
- The effect of low-dose of pesticide on predation of spider and its preliminary mechanisms LI Rui, LI Na, LIU Jia, et al (2629)
- Response of the alligator weed flea beetle, *Agasicles hygrophila* (Coleoptera: Chrysomelidae) to overwintering protection and
its controlling effect on alligator weed *Alternanthera philoxeroides* (Amaranthaceae: Alternanthera)
..... LIU Yufang, WANG Xiuxiu, LI Fei, et al (2638)

Population, Community and Ecosystem

- The effect of climate change on the population fluctuation of the Siberian crane in Poyang Lake LI Yankuo, QIAN Fawen, SHAN Jihong, et al (2645)
- Characteristics of soil phosphorus fractions in wetlands with various restoration age in caizi lake, Anhui Province LIU Wenjing, ZHANG Pingjiu, DONG Guozheng, et al (2654)
- Multivariate analysis of the relations between phytoplankton assemblages and environmental factors in Chagan Lake Wetland LI Ranran, ZHANG Guangxin, ZHANG Lei (2663)
- Diversity of methanogen communities in tidal freshwater and brackish marsh soil in the Min River estuary ZENG Zhihua, YANG Minhe, SHE Chenxing, et al (2674)
- The influence of environment and phylogenic background on variation in leaf and fine root traits in the Yanhe River catchment, Shaanxi, China ZHENG Ying, WEN Zhongming, SONG Guang, et al (2682)
- Changes of soil properties in re-vegetation stages on sloping-land with purple soils in hengyang of Hunan Province, South-central China YANG Ning, ZOU Dongsheng, YANG Manyuan, et al (2693)
- Vulnerability assessment on the mangrove ecosystems in qinzhou bay under sea level rise LI Shasha, MENG Xianwei, GE Zhenming, et al (2702)
- Dynamics of biomass and productivity of three major plantation types in southern China DU Hu, ZENG Fuping, WANG Kelin, et al (2712)
- Fungal diversity in *Cunninghamia lanceolata* plantation soil HE Yuanhao, ZHOU Guoying, WANG Shenjie, et al (2725)
- Response of sandy vegetation characteristics to precipitation change in Horqin Sandy Land ZHANG Lamei, LIU Xinping, ZHAO Xueyong, et al (2737)
- Characteristics of carbon storage and sequestration of *Robinia pseudoacacia* forest land converted by farmland in the Hilly Loess Plateau Region SHEN Jiapeng, ZHANG Wenhui (2746)

Landscape, Regional and Global Ecology

- Forest microclimate change along with the succession and response to climate change in south subtropical region LIU Xiaodong, ZHOU Guoyi, CHEN Xiuzhi, et al (2755)
- Drought variations of winter wheat in different growth stages and effects of climate trend in Huang-Huai-Hai Plain, China XU Jianwen, JU Hui, LIU Qin, et al (2765)

Resource and Industrial Ecology

- A method of environment assessment of mineral resources planning for shanxi provinces base on GIS LIU Wei, DU Peijun, LI Yongfeng (2775)
- A new approach to assess the water footprint of hydropower: a case study of the Miyun reservoir in China ZHAO Dandan, LIU Junguo, ZHAO Xu (2787)

《生态学报》2014 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,280 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 祖元刚

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 34 卷 第 10 期 (2014 年 5 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 34 No. 10 (May, 2014)

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