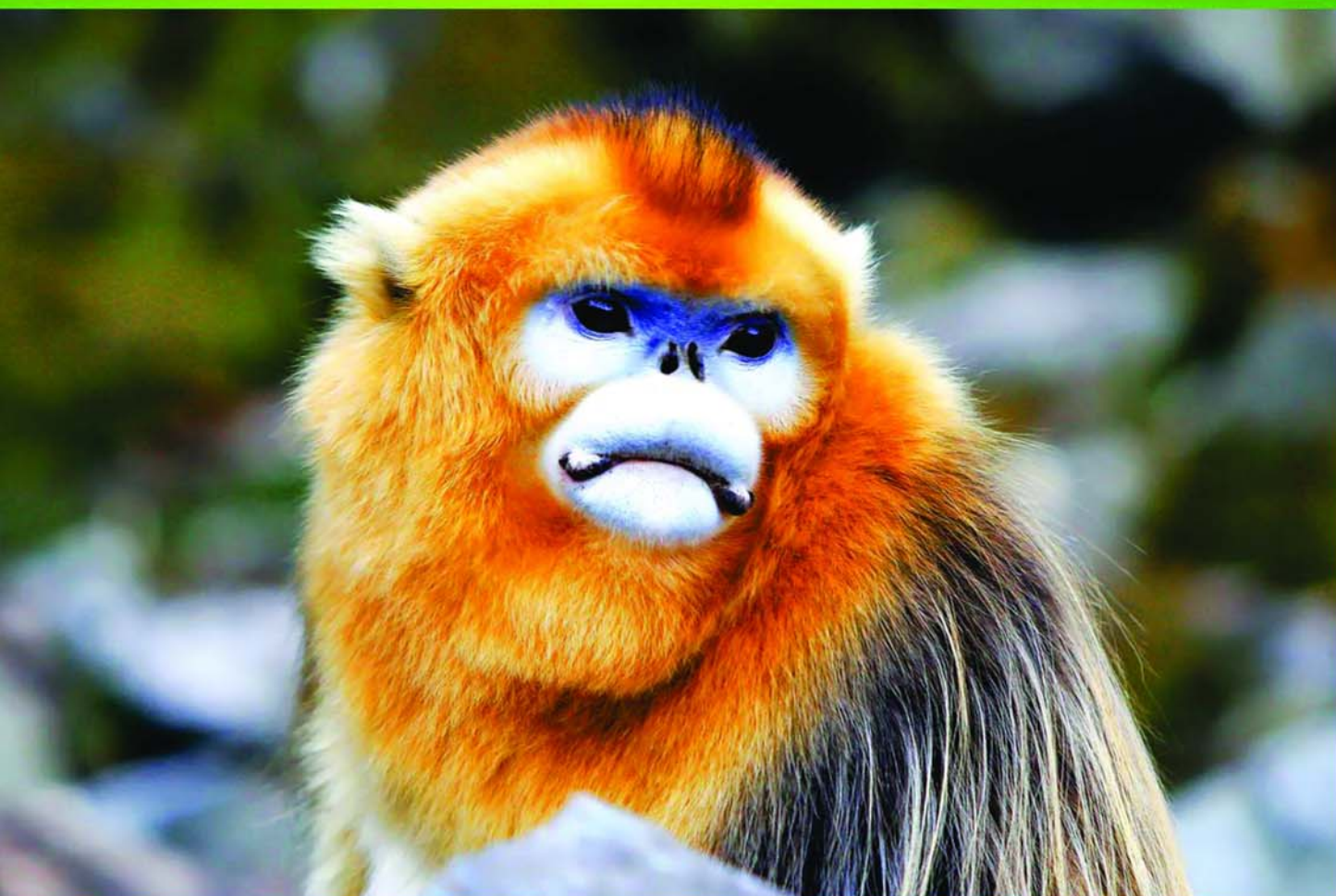


ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

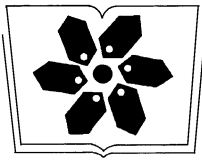
Acta Ecologica Sinica



第32卷 第2期 Vol.32 No.2 **2012**

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 32 卷 第 2 期

2012 年 1 月 (半月刊)

目 次

北部湾秋季底层鱼类多样性和优势种数量的变动趋势	王雪辉,邱永松,杜飞雁,等 (333)
中国大陆鸟类和兽类物种多样性的空间变异	丁晶晶,刘定震,李春旺,等 (343)
粉蝶盘绒茧蜂中国和荷兰种群学习行为及 EAG 反应的比较	王国红,刘 勇,戈 峰,等 (351)
君主绢蝶的生物学及生境需求	方健惠,骆有庆,牛 犇,等 (361)
西南大西洋阿根廷滑柔鱼生物学年间比较	方 舟,陆化杰,陈新军,等 (371)
城市溪流中径流式低坝对底栖动物群落结构的影响	韩鸣花,海燕,周 斌,等 (380)
沉积再悬浮颗粒物对马氏珠母贝摄食生理影响的室内模拟	栗志民,申玉春,余南涛,等 (386)
太平洋中西部海域浮游植物营养盐的潜在限制	徐燕青,陈建芳,高生泉,等 (394)
几株赤潮甲藻的摄食能力	张清春,于仁成,宋静静,等 (402)
高摄食压力下球形棕囊藻凝聚体的形成	王小冬,王 艳 (414)
大型绿藻浒苔藻段及组织块的生长和发育特征	张必新,王建柱,王乙富,等 (421)
链状亚历山大藻生长衰亡相关基因的筛选	仲 洁,隋正红,王春燕,等 (431)
太湖春季水体固有光学特性及其对遥感反射率变化的影响	刘忠华,李云梅,吕 恒,等 (438)
程海富营养化机理的神经网络模拟及响应情景分析	邹 锐,董云仙,张祯祯,等 (448)
沙质海岸灌化黑松对蛀食胁迫的补偿性响应	周 振,李传荣,许景伟,等 (457)
泽陆蛙和饰纹蛙蝌蚪不同热驯化下选择体温和热耐受性	施林强,赵丽华,马小浩,等 (465)
麦蚜和寄生蜂对农业景观格局的响应及其关键景观因子分析	赵紫华,王 颖,贺达汉,等 (472)
镉胁迫对芥蓝根系质膜过氧化及 ATPase 活性的影响	郑爱珍 (483)
生姜水浸液对生姜幼苗根际土壤酶活性、微生物群落结构及土壤养分的影响	韩春梅,李春龙,叶少平,等 (489)
九州虫草菌丝体对 Mn 的耐性及富集	罗 毅,程显好,张聪聪,等 (499)
土霉素暴露对小麦根际抗生素抗性细菌及土壤酶活性的影响	张 昊,张利兰,王 佳,等 (508)
氮沉降对杉木人工林土壤有机碳矿化和土壤酶活性的影响	沈芳芳,袁颖红,樊后保,等 (517)
火炬树雌雄母株克隆生长差异及其光合荧光日变化	张明如,温国胜,张 瑾,等 (528)
湖南乌云界自然保护区典型生态系统的土壤持水性能	潘春翔,李裕元,彭 亿,等 (538)
祁连山东段高寒地区土地利用方式对土壤性状的影响	赵锦梅,张德罡,刘长仲,等 (548)
沙质草地生境中大型土壤动物对土地沙漠化的响应	刘任涛,赵哈林 (557)
腾格里沙漠东南缘可培养微生物群落数量与结构特征	张 威,章高森,刘光琇,等 (567)
塔克拉玛干沙漠南缘玉米对不同荒漠化环境的生理生态响应	李 磊,李向义,林丽莎,等 (578)
内蒙古锡林河流域羊草草原 15 种植物热值特征	高 凯,谢中兵,徐苏铁,等 (588)
不同密度条件下芨芨草空间格局对环境胁迫的响应	张明娟,刘茂松,徐 驰,等 (595)
环境因子对巴山冷杉-糙皮桦混交林物种分布及多样性的影响	任学敏,杨改河,王得祥,等 (605)
海藻酸铈配合物对毒死蜱胁迫下菠菜叶片抗坏血酸-谷胱甘肽循环的影响	栾 霞,陈振德,汪东风,等 (614)
城市化进程中城市热岛景观格局演变的时空特征——以厦门市为例	黄聚聪,赵小锋,唐立娜,等 (622)
基于遥感和 GIS 的川西绿被时空变化研究	杨存建,赵梓健,任小兰,等 (632)
亚热带城乡复合系统 BVOC 排放清单——以台州地区为例	常 杰,任 远,史 琰,等 (641)
研究简报	
不同水分条件下毛茛苔草枯落物分解及营养动态	侯翠翠,宋长春,李英臣,等 (650)
大山雀对巢箱颜色的识别和繁殖功效	张克勤,邓秋香,Justin Liu,等 (659)
期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 330 * zh * P * ¥ 70.00 * 1510 * 37 * 2012-01	



封面图说: 雄视——中国的金丝猴有川、黔、滇金丝猴三种,此外还有越南和缅甸金丝猴两种。金丝猴是典型的森林树栖动物,常年栖居于海拔 1500—3300m 的亚热带山地、亚高山针叶林、针阔叶混交林,常绿落叶阔叶混交林中,随着季节的变化,只在栖息的生境中作垂直移动。川金丝猴身上长有柔软金色长毛,十分漂亮。个体大,嘴角处有瘤状突起的是雄性金丝猴的特征。川金丝猴只分布在中国的四川、甘肃、陕西和湖北省。属国家一级重点保护、CITES 附录一物种。

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

DOI: 10.5846/stxb201012161800

周振, 李传荣, 许景伟, 刘立川, 张丹, 黄超, 王晓磊. 沙质海岸灌化黑松对蛀食胁迫的补偿性响应. 生态学报, 2012, 32(2): 0457-0464.

Zhou Z, Li C R, Xu J W, Liu L C, Zhang D, Huang C, Wang X L. The compensatory growth of shrubby *Pinus thunbergii* response to the boring stress in sandy coast. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(2): 0457-0464.

沙质海岸灌化黑松对蛀食胁迫的补偿性响应

周 振^{1,2}, 李传荣^{1,2,*}, 许景伟³, 刘立川⁴, 张 丹^{1,2}, 黄 超^{1,2}, 王晓磊^{1,2}

(1. 泰山森林生态站, 泰安 271018; 2. 山东农业大学农业生态与环境重点实验室, 泰安 271018;

3. 山东省林业科学研究院, 济南 250014; 4. 胶南市林业局, 胶南 266400)

摘要: 黑松 (*Pinus thunbergii*) 在特定的沙质海岸环境中形成了与之相适应的灌化树形。由蛀食胁迫诱发的黑松补偿性响应是其自我保护和适应不良环境的一种重要机制, 目前尚缺乏相关研究。通过比较蛀食前后植株补偿性生长特征的变化来阐明补偿性响应的机理及其在灌化过程中的作用。结果表明: (1) 蛀食胁迫后, 当年和次年枝的数量明显增加, 且对当年枝的影响大于翌年枝, 可见这种补偿响应具有持续性, 但强度有减弱的趋势。同样, 叶构件的补偿响应也具有持续性但强度差别不显著。(2) 当年枝和叶构件的补偿性生长与其在 1 年枝上的位置密切相关, 蛀食后近顶端枝和叶长度分别为未蛀枝上同部位的 1.75 与 1.43 倍, 而近底端补偿性生长不明显。(3) 在密度效应的影响下, 蛀食枝的芽死亡率上升 5.4 倍, 营养芽产量上升 1.55 倍, 而生殖芽产量差异不显著, 因此蛀食胁迫诱发的补偿性响应更倾向于投资营养生长。(4) 主枝遭蛀食胁迫停止生长后, 分枝数增多, 枝计盒维数增加 25%。树冠计盒维数随枝条受害率的增加呈现“先增后减”的变化趋势。通过非线性回归分析表明, 两者呈“后峰型”曲线函数关系。(5) 枝和叶构件的总生物量在两条件下差异不显著, 属等量补偿性生长。本研究认为: 灌化黑松响应蛀食胁迫的补偿性生长机理可用顶端优势去除理论解释, 且具有持续效应, 这种枝构型改变方式将最终导致黑松灌化形态的形成; 同时, 补偿性响应还包括芽命运和计盒维数的变化。因此, 可将芽命运和计盒维数作为反映植物补偿性生长的指标。

关键词: 沙质海岸; 黑松; 蛀食; 补偿性生长; 构筑型

The compensatory growth of shrubby *Pinus thunbergii* response to the boring stress in sandy coast

ZHOU Zhen^{1,2}, LI Chuanrong^{1,2,*}, XU Jingwei³, LIU Lichuan⁴, ZHANG Dan^{1,2}, HUANG Chao^{1,2}, WANG Xiaolei^{1,2}

1 Taishan Forest Ecosystem Research Station, Tai'an 271018, China

2 Key Laboratory of Agricultural Ecology and Environment, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China

3 Shandong Academy of Forest Sciences, Ji'nan 250014, China

4 Jiaonan Forestry Administration, Jiao'nan 266400, China

Abstract: *Pinus thunbergii* is one of the main tree species of the coastal forest in Shandong peninsula, China, and plays important roles in resisting natural perturbation and maintaining its ecological functions. Adapted to the sandy ocean coast habitats and the windy conditions, the species has developed shrubby crown due to compensatory response, an important mechanism to adapt the stress environments, induced by the insect boring wounds through still unknown mechanisms. For the purpose of sustainable management of *P. thunbergii* forests, this study elucidated the mechanism of compensatory response and its role in the formation process of crown architecture by comparing growth characteristics of the pre- and post-boring treatments. We randomly sampled 20 trees from the coastal pine forests for monitoring the morphological changes of

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30872070); 国家“十一五”科技支撑项目 (2006BAD03A1405); 国家“十一五”科技支撑项目 (2009BADB2B05)

收稿日期: 2010-12-16; **修订日期:** 2011-05-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chrli@sdaa.edu.cn

buds and the crown dimension during March 2009 and May 2010, and identified the shoots into three age categories according to the morphological responses to the stressing perturbation. The results showed that 1) the current and next year shoots clearly increased by 1.56 and 1.4 times after the boring, while the treatment effect on the current shoots was higher than that of the next year. It indicated that the compensatory response was persistent but gradually decreased. The compensatory response of leaf module showed similar trend but was statistically insignificant among shoots of different ages. 2) A close relationship between the compensatory growth and the position of one year shoots was found, and the branch length and leaf module near the top was increased 1.75 and 1.43 times in average, respectively, after the boring, but the compensatory growth near the bottom was not tested significant. 3) The process of adapted architecture begun with the change of bud module quantity and forms. The mortality of bud increased by 5.4 times which could be explained by density effect, and the number of vegetative bud increase after boring. The production of vegetative bud increased by 1.55 times on average, but the production of generative bud had no significant difference. These results suggested that the boring induced compensatory response stimulates invest in vegetative growth. 4) The shoot leaders stopped growing after the boring and the number of bifurcation was increased resulting in a 25% improvement in the box-counting dimension (D_b) of shoot. There was a post-peak functional relationship between the crown dimension and damage rate of shoot: the crown dimension reached the maximum while the damage rate was also increased to about 70%. This compensatory response might enhance the competitive ability of the species for space. 5) The total shoot and leaf biomass did not have significant differences between pre- and post treatment indicating an equal-compensatory growth. This study revealed that apical dominance removal and the consequent compensatory responses to the boring wounds resulted in some drastic changes in crown architecture of *Pinus thunbergii* in the stressed coastal environments. The morphological changes of bud and their deviating normal development, as well as the crown dimension could be used as the indicators of this compensatory growth. Further studies should focus on the physiological mechanisms of the stress responses of the species.

Key Words: sandy coast; *Pinus thunbergii*; boring; compensatory growth; crown architecture

补偿性响应是植物对不良环境的一种适应机制,也是衡量植物对取食胁迫耐受性强弱的重要指标,国内外已有报道^[1-2]。Juan Fornoni 认为取食胁迫诱发的补偿性生长改变了植物的生长发育方式,而植物耐受性的种群差异也将影响取食者的种群数量与结构。因此,将植物耐受性与协同进化理论相结合有助于探究植物抵御胁迫的机理^[3]。Heil Martin 的研究表明补偿性生长不仅与植物的构件受损程度有关,而且与植物的种类有关^[4]。刘海东等认为在内陆沙丘地带克隆植物比伴生的非克隆植物具有更强的补偿性生长能力,即对放牧的耐受能力更强^[5]。朱志红等认为补偿性生长模式随生境条件发生可塑性变化,分株各部分之间生物量分配的负偶联关系是补偿性生长模式随生境条件变化的基础^[6]。王文娟等研究了密集型克隆植物对放牧扰动和生境资源变化的生物量分配和补偿生长的响应特性,验证了克隆植物的觅食模型和植物个体补偿反应的假说^[7]。韩国栋等研究了不同放牧强度下草原植物群落多样性的变化格局及其对草地生产力的影响^[8]。以上研究表明,补偿性生长与植物种类、生境条件及取食强度密切相关,但多基于放牧等取食行为对草原群落植物生长的影响,而将补偿性响应理论应用于沙质海岸黑松灌化过程的研究尚未见报道。

黑松(*Pinus thunbergii*)是沿海防护林的主要组成树种^[9],但由于沙质海岸环境恶劣,各种胁迫因子的协同作用常导致其树势衰弱和枝活力下降,进而虫害危害程度增加。实地调查发现:受害植株遭蛀食胁迫后多发生补偿性生长现象,且树形明显灌化。目前解释补偿性响应的机理主要有顶端优势去除和源库关系改变理论^[10],且普遍采用枝、叶及芽构件的补偿性生长表征植物的对取食胁迫的耐受性^[11]。另外,Kurzfeld-Zexer 认为枝构型改变方式及是否具有持续性对树形变化起重要作用^[12],它们决定了蛀食胁迫与树形灌化过程之间的关系。然而对于补偿性响应机理及其在黑松灌化过程中的作用目前尚无系统研究。本研究以分析黑松蛀食后的补偿性生长特征为切入点,旨在阐明补偿性响应的产生机理及其在黑松灌化过程中的作用,为塑造适

应沙质海岸防护要求的黑松构筑型人工调控技术提供科学依据。

1 研究地点概况

试验地设在山东省胶南市灵山湾国家森林公园(N35°35′—36°08′, E119°30′—120°11′),海拔低于 13 m,属暖温带海洋性季风气候,年均风速 3.4 m/s,年均气温 12.1 ℃,年均日照时数 2447.1 h,年均太阳辐射 120.5×4.18 J/cm²,年均降水量 798.3 mm。该公园的森林均为 20 世纪 50 年代营造的,主要树种有黑松、刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、白蜡树(*Fraxinus chinensis*)、火炬松(*Pinus taeda*)等。

2008 年春季,公园内虫害严重爆发,枝受害率达 75%,主要害虫为松梢螟(*Dioryctria rubella hampson*),属鳞翅目螟蛾科昆虫,卵散产于叶梢基部,以幼虫在枯梢及球果内越冬。翌年 3 月下旬以幼虫蛀食新枝为害,被害枝枯黄弯垂,在海风作用下易发生风折。

2 研究方法

2.1 样地设置与调查

本研究沿垂直海岸线方向设置 1 个 1000 m × 20 m 的样带。2009 年 3 月份在样带中随机选取 20 株黑松样木。每株样木随机选取 2008 年生成的样枝 5 对,包括蛀食和未蛀两种枝。为了便于说明,将样枝定义为 1 年枝,其上新发出的侧枝为当年枝(2009 年生成),由当年枝生出的侧枝为翌年枝(图 1)。芽类型包括营养芽、生殖芽、休眠芽、死亡芽 4 种。5 月份采用非破坏性方法记录 1 年枝上的营养芽、生殖芽和休眠芽数量。为了便于定位当年枝和叶构件的位置,将 1 年枝由顶端至底端 20 等分。11 月份调查不同部位的叶构件和当年枝长度及其上着生的叶数量。2010 年 5 月份复查 1 年枝上的营养枝、生殖枝和休眠芽数量,根据存活芽总量的差值确定死亡芽数量,并调查翌年枝及其上着生的叶数量。采用直接收获法收集 3 种枝和叶构件,在 85 ℃ 条件下烘至绝干状态称重,获得枝和叶生物量数据。

2.2 计算与分析

芽产量可用于比较蛀食前后枝构件对营养和生殖生长的投资变化^[10]。其计算公式为:

$$\text{营养芽产量} = \frac{2010 \text{ 年营养芽总量}}{2009 \text{ 年营养芽总量}}$$

$$\text{生殖芽产量} = \frac{2010 \text{ 年生殖芽总量}}{2009 \text{ 年营养芽总量}}$$

本研究在野外测定枝和叶构件的鲜重 $W_{\text{鲜}}(\text{g})$,取部分鲜重样品带回实验室。计算出样品含水量 P ,用以计算干物质重 $W_{\text{干}}(\text{g})$ 。定义补偿性指数(CI)为蛀食和未蛀条件下生物量的比值^[13]。若生物量在两条条件下差异显著,且 $CI > 1$,则为超补偿性生长;若 $CI < 1$,则为不足补偿或部分补偿。若差异不显著,则为等量补偿。

分形维数是描述分形特征的参数。计盒维数(Box-counting dimension)是分形维数的一种,它反映的是分形体对空间的占据程度或种群利用生态空间的能力^[14]。本研究引用计盒维数(D_b)来描述黑松枝和树冠的空间占据能力,其计算公式如下:

$$D_b = - \lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \frac{\log(N(\varepsilon))}{\log(\varepsilon)}$$

式中, ε 与 $N(\varepsilon)$ 分别为格子边长和非空格子数。

采用随机抽样法计算枝受害率。在每株样木上随机抽取 50 个样枝,统计蛀食枝占有样枝的百分比,即为枝受害率。

使用 Originpro8.0 软件作图,利用 SPSS 12.0 进行数据分析。为了消除 1 年枝长度对当年枝生长的影响,利用 Wilcoxon 符号秩检验法将相似长度的 1 年枝配对,得到 75 对有效数据。然后应用该法比较蛀食和未蛀

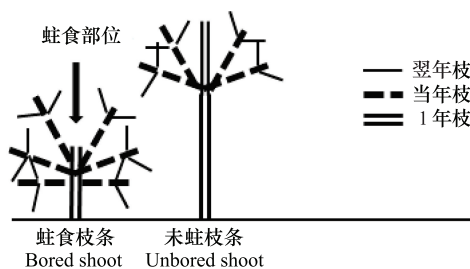


图 1 枝条定义示意图

Fig. 1 Schematic graph of shoot definition

枝各项指标的差异,运用非线性回归分析法(Non-linear regression)分析枝受害率与树冠计盒维数的关系,并进行拟合。

3 结果分析

3.1 蛀食对枝和叶数量的影响

2008 年幼虫在枝内部蛀食危害,2009 年枝顶端区域死亡,下方有侧芽错位着生。图 2A 显示,蛀食和未蛀枝上的当年枝数量差异显著($T=10.58$, $P<0.01$),前者是后者的 1.56 倍。受蛀食的影响,当年枝上的叶数量与未蛀枝差异显著($T=19.21$, $P<0.01$),分别为 250.16 和 151.83(图 2C)。图 2B 表示翌年枝在蛀食和未蛀两条条件下的数量差异显著($T=15.39$, $P<0.01$),前者是后者的 1.4 倍。同样,翌年枝上的叶数量在两条件下也差异显著($T=17.82$, $P<0.01$),分别为 221.03 和 130.85(图 2D)。因此,补偿性生长过程中的枝构型改变方式为主枝生长短小,侧枝和叶数量增加。通过比较蛀食对当年与次年枝和叶数量的影响可知:蛀食对侧枝和叶数量的影响具有持续性,但对侧枝的影响强度具有减弱趋势,而对叶数量的影响强度不减弱。

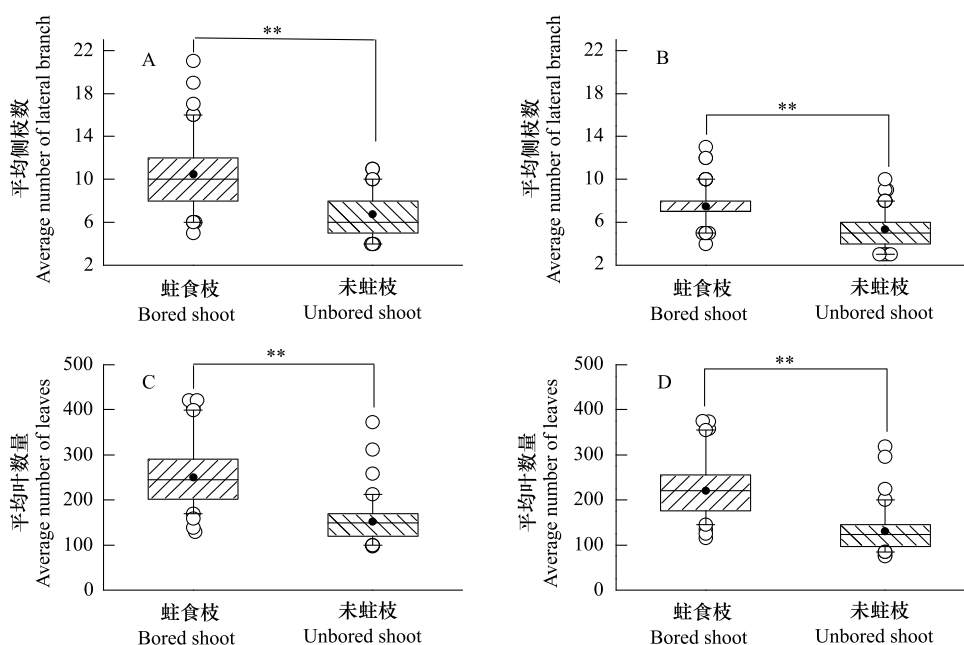


图 2 蛀食对当年(A 和 C)与次年(B 和 D)枝和叶数量的影响

Fig. 2 The effect of boring on the amount of shoots and leaves in current (A & C) and next year (B & D)

盒状图显示平均值(●),25%、75%的置信区间(盒),5%和95%的置信区间(腿线)及异常值(○);* * $P<0.01$ 差异显著; $n=75$

3.2 蛀食对枝和叶长的影响

侧枝和叶构件长度可表示主枝的营养供给状况^[15]。由图 3 可知,蛀食枝顶端区域枯死,无侧枝和叶着生,近顶端侧枝长度明显高于近底端,其最大长度为 22.5 cm,是最小长度的 1.86 倍,是未蛀条件下侧枝平均长度的 1.75 倍。叶长的变化趋势为:越靠近顶端叶长度越小,但与未蛀枝上的差异越明显。蛀食枝上近顶端叶的长度为 10.3 cm,为未蛀枝上同部位的 1.43 倍,而底部的叶长度差异小,为 13.6 cm 和 13.9 cm。以上结果表明:蛀食诱发的补偿性生长与其在 1 年枝上的位置密切相关。在蛀食胁迫下,当年枝和叶越靠近顶端,其补偿性生长越明显,而越靠近底端越不明显。

3.3 蛀食对芽命运的影响

沙质海岸海风胁迫严重,受其影响黑松会形成与其相适应的形态结构,其形成过程起始于芽分化和生长变化。由图 4A 可知:蛀食枝上死亡芽数量是未蛀枝的 5.4 倍($T=23.85$, $P<0.01$)。这可用密度效应解释:蛀食胁迫诱发侧芽丛生,导致芽个体在争夺有限资源的过程中相互影响,死亡数增加。图 4B 显示了 1 年枝上营养芽数量的差异($T=11.89$, $P<0.01$),蛀食条件下的平均数量为 6.88,而未蛀枝上的为 5.12。因此,蛀食

胁迫导致营养芽数量增加,也验证了蛀食促使侧枝数量增加的结论。休眠芽和生殖芽数量在两条条件下数量差异不显著($T=1.24$, $P>0.05$; $T=1.17$, $P>0.05$)。

营养芽和生殖芽产量可反映植物对营养和生殖生长的投资力度^[16]。由图 4C 可知:蛀食枝上营养芽产量是未蛀枝的 1.55 倍($T=22.31$, $P<0.01$),而蛀食胁迫对生殖芽产量的影响不显著($T=1.59$, $P>0.05$)。由此可知,蛀食胁迫诱发的补偿性响应倾向于投资营养生长。

3.4 蛀食对枝和叶生物量的影响

生物量是黑松枝和叶构件生产力的重要体现^[17]。由表 1 可知:蛀食和非蛀条件下,除当年枝生物量差异不显著外,其他枝和叶构件的生物量均差异显著,但其总生物量差异不显著,属等量补偿性生长。该结果可用最后产量恒值法则解释:补偿性生长导致构件的密度增加,个体之间资源竞争激烈,相互制约,导致生物量基本保持恒定。

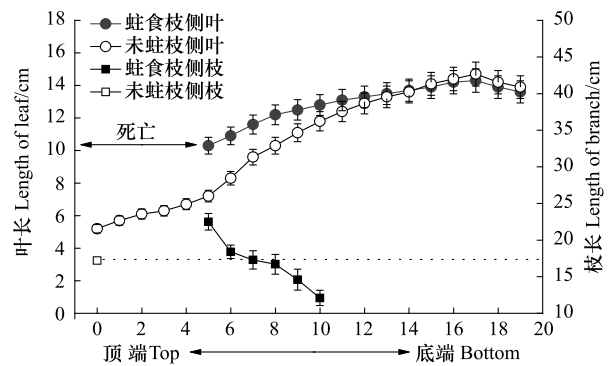


图 3 当年枝与叶长度和其在 1 年枝上位置的关系 (平均值 $\pm$ 标准差)

Fig. 3 Relationship between the position and the length of current year shoot and leaf on one year shoot (Means $\pm$ SD)

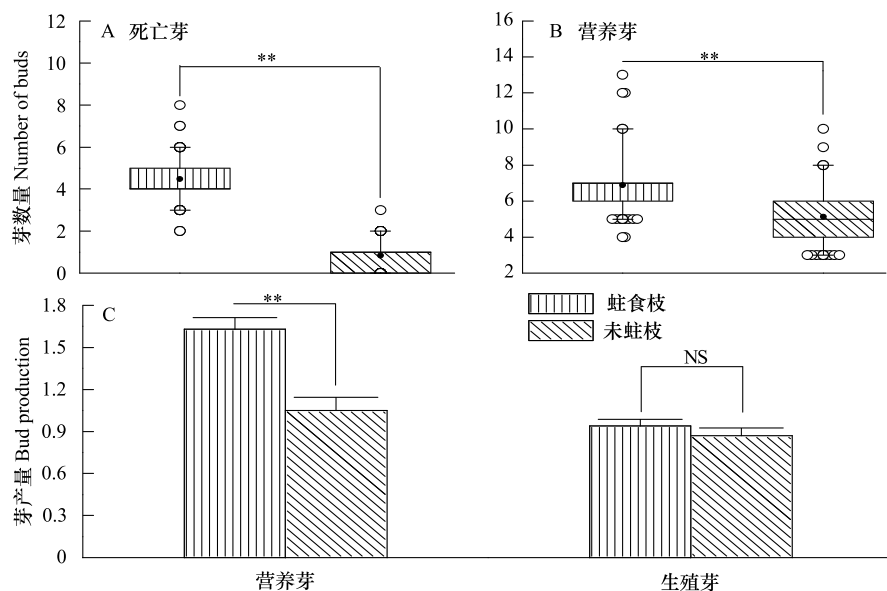


图 4 蛀食对芽命运的影响

Fig. 4 The effect of boring on the bud fate

直方图误差棒代表 95% 的置信区间; * *: $P<0.01$ 差异显著, NS: $P>0.05$ 差异不显著

3.5 蛀食对枝和树冠计盒维数的影响

黑松的树体结构是典型的分数维体,而计盒维数是树体结构分析的最有效手段之一^[18]。由图 5 可知,枝计盒维数在两条条件下差异明显($T=9.42$, $P<0.01$),蛀食后增加 25%。由图 6 可知:树冠计盒维数随受害率的增加呈现“先增后减”的变化趋势。通过非线性回归分析表明,两者呈“后峰型”函数关系($R^2=0.9892$)。当受害率为 70% 时,树冠计盒维数达到最大值 1.96,是最小值的 1.49 倍。当受害率大于 70% 后,计盒维数随之降低,其原因可能是叶构件受害严重,影响了同化作用的进行,进而导致树势衰弱和生长缓慢。

以上结果表明:枝构件受蛀食后,主枝停止生长,分枝数量增多,计盒维数显著增加。当这种枝构型改变方式在整个树冠普遍发生并持续表达时,黑松树形逐渐灌化。但影响是有限度的,超过受害阈值,便会影响植

物的生长与发育。

表 1 蛀食对枝和叶构件生物量的影响

Table 1 The effect of boring on the biomass of the shoot and leaf module

项目 Item	蛀食枝生物量 Biomass of bored shoot/g	未蛀枝生物量 Biomass of unbored shoot/g	<i>T</i>
1 年枝 One year shoot	10.318	19.197	109.096 **
当年枝 Current year shoot	55.970	52.485	1.806 NS
翌年枝 Next year shoot	18.704	17.163	3.073 **
枝总生物量 Sum biomass of shoot	84.992	88.845	1.913 NS
1 年叶 One year leaf	82.642	102.591	6.637 **
当年叶 Current year leaf	172.871	156.338	2.659 **
翌年叶 Next year leaf	15.886	20.387	7.423 **
叶总生物量 Sum biomass of leaf	271.399	279.316	1.177 NS

* * : $P<0.01$, 差异显著; NS: $P>0.05$, 差异不显著; $n=75$

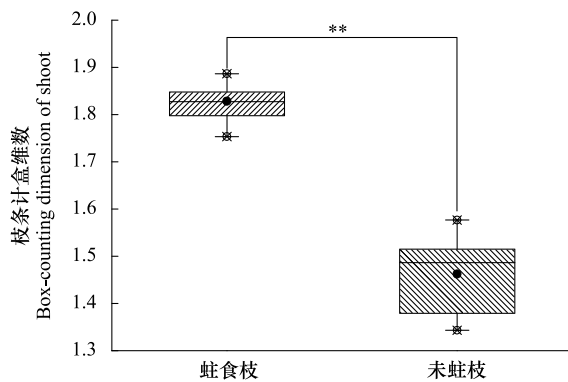


图 5 蛀食对枝计盒维数的影响

Fig. 5 The effect of boring on the box-counting dimension of the shoot

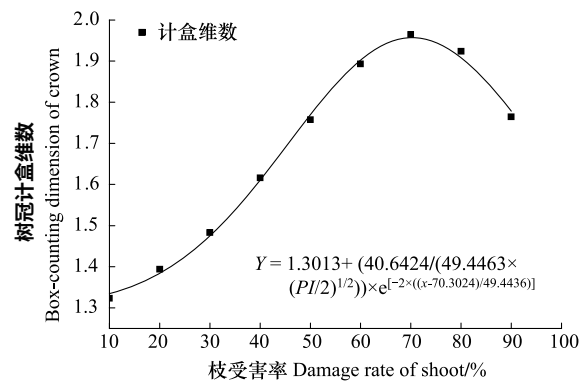


图 6 枝受害率与树冠计盒维数的关系

Fig. 6 Relationship between the damage rate of shoot and the box-counting dimension of crown

4 结论与讨论

4.1 补偿性响应产生的机理

植物具有忍耐外界取食和破坏的能力,这种能力使地上生物量在受到损害时快速恢复^[19-20]。大量研究表明,植物遭取食后具有补偿性响应^[21]。目前解释其产生的理论主要有顶端优势去除和源库关系改变理论。顶端优势指顶芽优先生长而侧芽受抑制的现象。生长素由顶端分生组织和刚展开的幼叶产生,能抑制侧芽的生长发育,并促使养分供应已有的分生组织^[22]。细胞分裂素能促进细胞分裂和侧芽萌发,并能有效调动养分^[23-24]。当植物被取食顶端分生组织后,生长素的形成被阻断,导致生长素与细胞分裂素之比减少,刺激了侧枝或芽分生组织的活动,使植物产生更多的分枝,扩大了冠层光合作用面积,恢复正常生长^[25-26];而 Honkanen 等提出用源库理论解释补偿性生长机理,并研究了补偿性响应后碳水化合物在植株内分配方式的变化。通常枝和芽是积累和消耗同化物质的库,而叶片是输出同化物质的源。虫害导致枝顶端死亡,1 年枝生长受阻,抑制了营养体的生长速度,并使本应供给主枝生长的剩余同化物质向枝条的其他部位分配,造成侧枝和球果数量增加^[27]。如果是源库改变导致了补偿性生长,则当年枝的长度变化与其在主枝上的位置无关^[10]。但本研究结果显示:当年枝和叶构件越靠近顶端区域其补偿性生长越明显(图 3),这充分支持顶端优势去除理论。研究表明,顶端优势的打破对木本植物的补偿性生长具有重要作用,且响应部位多位于枝的中上部^[28]。

4.2 补偿性响应在灌化过程中的作用

Whitham 等发现沼泽松(*Pinus edulis*)遭受蛀干害虫取食后将导致侧芽丛生和构型改变^[28]。本研究结果表明:蛀食胁迫可诱发枝构型发生改变,主枝顶部死亡并生长短小,侧枝数量明显增加,且具有持续性。这种持续性和广泛性的枝构型改变方式将最终导致树形发生灌化^[12]。Tarara 的研究表明风向是导致葡萄树冠不对称(偏冠)的主要因素,而何亚平等认为云南松冠形受自身及其他非生物环境因素的影响,如地形、光照等^[29-30]。可见树形灌化可能受多种因素影响,而本文以蛀食这一沙质海岸主要胁迫因素为研究对象,探究其在黑松灌化过程中的重要作用,其他干扰胁迫(如海风、海雾、土壤等)的影响作用有待于进一步研究。

同时,可以预见沙质海岸正常与灌化黑松的防护效能不同,而目前国内外对构筑型可塑性与防护效能关系的研究较为贫乏,沙质海岸灌化黑松与防护效能的关系还需进一步研究。

4.3 黑松植株的补偿性响应特征

植物在个体水平上的补偿性生长主要有 3 种观点:适度取食可以促进植物生长,使得生物量超过正常生长植物,表现为超补偿;频繁取食后,生物量远远低于正常生长植物,表现为不足补偿;取食前后其生物量相差不明显,则表现为等补偿^[13]。国内外学者对何种条件易于引起超补偿至今仍存在争论。放牧优化假说(Grazing optimization hypothesis, GOH)和增长率模型(Growth rate model, GRM)均认为生物量补偿与取食量关系密切,中度放牧或轻度取食易发生超补偿,而限制资源模型(Limiting resource model, LRM)认为耐受性依赖于资源类型与取食的相互作用^[31-32]。Gao 等提出一个简化 LRM 模型,并证明刈割与水分和养分具有相反的互作效应,前者为协力互作,将加剧取食对植物的负面影响,而后者为拮抗互作,能减轻负面影响^[33]。何维明通过人为除叶模拟山羊啃食、虫害胁迫,结果表明干扰显著影响沙地柏当年生枝的生长特征,而对生物量分配的影响不显著^[34]。本研究中黑松遭蛀食后,表现为等补偿性,其原因可能与害虫取食量较大或沙质土壤立地条件有关,其发生超补偿的危害阈值需进一步研究。

芽命运指不同类型的芽将发育成具有不同功能的枝。营养枝可拓展生存空间,合成碳水化合物供植株生长需要;生殖枝上所结球果数量多少决定了种群扩散能力。前人的研究表明,植物的营养生长和生殖生长之间存在对养分的竞争^[35]。Tomas Polak 等认为松柏科植物的营养生长优先级高于生殖生长^[36]。这与本研究结果一致,即蛀食胁迫诱发的补偿性生长更倾向于投资营养生长。灌化黑松的树冠和枝计盒维数明显增加,对空间的占据程度或种群利用生态空间的能力也明显提高。因此,除了构件数量、长度、生物量等指标外,还可将芽命运和计盒维数作为反映补偿性响应的重要指标。

References:

- [1] McNaughton S J. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos*, 1983, 40(3): 329-336.
- [2] McLaren J R, Turkington R. Biomass compensation and plant responses to 7 years of plant functional group removals. *Journal of Vegetation Science*, 2011, DOI: 10.1111/j.1654-1103.2011.01263.x.
- [3] Fornoni J. Ecological and evolutionary implications of plant tolerance to herbivory. *Functional Ecology*, 2011, 25(2): 399-407.
- [4] Heil M. Plastic defence expression in plants. *Evolutionary Ecology*, 2010, 24(3): 555-569.
- [5] Liu H D, Yu F H, He W M, Chu Y, Dong M. Are clonal plants more tolerant to grazing than co-occurring non-clonal plants in inland dunes?. *Ecological Research*, 2007, 22(3): 502-506.
- [6] Zhu Z H, Xi B, Li Y N, Zang Y M, Wang W J, Liu J X, Guo H. Compensatory growth of *Carex scabrostris* in different habitats in alpine meadow. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34(3): 348-358.
- [7] Wang W J, Zang Y M, Li Y N, Xi B, Guo H, Zhu Z H. Effects of grazing disturbance pattern and nutrient availability on biomass allocation and compensatory growth in *Kobresia humilis*. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(5): 2186-2194.
- [8] Han G D, Jiao S Y, Bi L G T, Ao D G W. Effects of plant species diversity and productivity under different stocking rates in the *Stipa breviflora* Griseb. desert steppe. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(1): 182-188.
- [9] Xu J W, Li C R, Wang W D, Qiao Y J, Cheng H Y, Wang Y H. Biomass and productivity of *Pinus thumbergii* protective forests in sandy coastal area. *Journal of Northeast Forestry University*, 2005, 33(6): 29-32.
- [10] Nozawa A, Ohgushi T. How does spittlebug oviposition affect shoot growth and bud production in two willow species? *Ecological Research*, 2002, 17(5): 535-543.
- [11] Stowe K A, Marquis R J, Hochwender C G, Simms E L. The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage. *Annual Review of Ecology and*

- Systematics, 2000, 31: 565-595.
- [12] Kurzfeld-Zexer L, Wool D, Inbar M. Modification of tree architecture by a gall-forming aphid. *Trees*, 2010, 24(1): 13-18.
- [13] Trlica M J, Rittenhouse L R. Grazing and plant performance. *Ecological Applications*, 1993, 3(1): 21-23.
- [14] Ma K M, Zu Y G. Fractal properties of the spatial pattern of *Larix gmelini* population: box-counting dimension. *Bulletin of Botanical Research*, 2000, 20(1): 104-111.
- [15] Utsumi S, Ohgushi T. Plant regrowth response to a stem-boring insect: a swift moth-willow system. *Population Ecology*, 2007, 49(3): 241-248.
- [16] Sun S C, Chen L Z. Bud demography of *Quercus liaotungensis*: the fates of buds. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(3): 385-390.
- [17] Zhao X, Zhang X Y, Li Q S, Zhou M X. Influence of sandy desertification on *Tamarix* community in Ejn Oasis. *Journal of Desert Research*, 2004, 24(4): 467-472.
- [18] Ye W H. The application of fractal geometry on forestry and ecology. *World Forestry Research*, 1993, 6(1): 17-24.
- [19] Billbrough C J, Richards J H. Growth of sagebrush and bitterbrush following simulated winter browsing: mechanisms of tolerance. *Ecology*, 1993, 74(2): 481-492.
- [20] Salemaa M, Vanha-Majamaa I, Gardner P J. Compensatory growth of two clonal dwarf shrubs, *Arctostaphylos uva-ursi* and *Vaccinium uliginosum* in a heavy metal polluted environment. *Plant Ecology*, 1999, 141(1/2): 79-91.
- [21] Mabry C M, Wayne P W. Defoliation of the annual herb *Abutilon theophrasti*: mechanisms underlying reproductive compensation. *Oecologia*, 1997, 111(2): 225-232.
- [22] Phillips I D J. Apical dominance. *Annual Review of Plant Physiology*, 1975, 26: 341-367.
- [23] Bangerth F, Li C J, Gruber J. Mutual interaction of auxin and cytokinins in regulating correlative dominance. *Plant Growth Regulation*, 2000, 32(2/3): 205-217.
- [24] Fetene M, Beck E. Reversal of direction of photosynthate allocation in *Urtica dioica* L. plants by increasing cytokinin import into the shoot. *Botanica Acta*, 1993, 106: 235-240.
- [25] Cline M, Wessel T, Iwamura H. Cytokinin/auxin control of apical dominance in *Ipomoea nil*. *Plant and Cell Physiology*, 1997, 38(6): 659-667.
- [26] Lortie C J, Aarssen L W. Fitness consequences of branching in *Verbascum thapsus* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany*, 2000, 87(12): 1793-1796.
- [27] Honkanen T, Haukioja E, Suomela J. Effects of simulated defoliation and debudding on needle and shoot growth in Scots pine (*Pinus sylvestris*): implications of plant source/sink relationships for plant-herbivore studies. *Functional Ecology*, 1994, 8(5): 631-639.
- [28] Whitham T G, Mopper S. Chronic herbivory: impacts on architecture and sex expression of pinyon pine. *Science*, 1985, 228(4703): 1089-1091.
- [29] Tarara J M, Ferguson J C, Hoheisel G A, Perez Peña J E. Asymmetrical canopy architecture due to prevailing wind direction and row orientation creates an imbalance in irradiance at the fruiting zone of grapevines. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2005, 135(1/4): 144-155.
- [30] He Y P, Fei S M, Xu J, Chen X M, Jiang J M, Tu D L. Crown inclination of *Pinus yunnanensis* gap border trees and the influencing factors in the mountain area of southwest of Sichuan, southwestern China. *Journal of Beijing Forestry University*, 2007, 29(6): 66-71.
- [31] Dyer M I, Turner C L, Seastedt T R. Herbivory and its consequences. *Ecological Applications*, 1993, 3(1): 10-16.
- [32] Hilbert D W, Swift D M, Detling J K, Dyer M I. Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis. *Oecologia*, 1981, 51(1): 14-18.
- [33] Gao Y, Wang D L, Ba L, Bai Y G, Liu B. Interactions between herbivory and resource availability on grazing tolerance of *Leymus chinensis*. *Environmental and Experimental Botany*, 2008, 63(1/3): 113-122.
- [34] He W M. Physiological and growth responses of *Sabina vulgaris* to disturbance of leaf removal. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2001, 12(2): 175-178.
- [35] Westley L C. The effect of inflorescence bud removal on tuber production in *Helianthus tuberosus* L. (Asteraceae). *Ecology*, 1993, 74(7): 2136-2144.
- [36] Polák T, Rock B N, Campbell P E, Soukupová J, Solcová B, Zvářka K, Albrechtová J. Shoot growth processes, assessed by bud development types, reflect Norway spruce vitality and sink prioritization. *Forest Ecology and Management*, 2006, 225(1/3): 337-348.

参考文献:

- [6] 朱志红, 席博, 李英年, 臧岳铭, 王文娟, 刘建秀, 郭华. 高寒草甸不同生境粗喙藁草补偿生长研究. *植物生态学报*, 2010, 34(3): 348-358.
- [7] 王文娟, 臧岳铭, 李英年, 席博, 郭华, 朱志红. 放牧格局和生境资源对矮蒿草 (*Kobresia humilis*) 分株生物量分配和补偿性生长的影响. *生态学报*, 2009, 29(5): 2186-2194.
- [8] 韩国栋, 焦树英, 毕力格图, 敖登高娃. 短花针茅草原不同载畜率对植物多样性和草地生产力的影响. *生态学报*, 2007, 27(1): 182-188.
- [9] 许景伟, 李传荣, 王卫东, 乔勇进, 程鸿雁, 王月海. 沿海沙质岸黑松防护林的生物量及生产力. *东北林业大学学报*, 2005, 33(6): 29-32.
- [14] 马克明, 祖元刚. 兴安落叶松种群格局的分形特征: 计盒维数. *植物研究*, 2000, 20(1): 104-111.
- [16] 孙书存, 陈灵芝. 辽东栎芽库统计: 芽的命运. *生态学报*, 2001, 21(3): 385-390.
- [17] 赵雪, 张小由, 李启森, 周茅先. 额济纳绿洲沙漠化对怪柳群落影响的研究. *中国沙漠*, 2004, 24(4): 467-472.
- [18] 叶万辉. 分数几何在森学和生态学上的应用. *世界林业研究*, 1993, 6(1): 17-24.
- [30] 何亚平, 费世民, 徐嘉, 陈秀明, 蒋俊明, 涂代伦. 川西南山地云南松林窗边界木偏冠现象与影响因素. *北京林业大学学报*, 2007, 29(6): 66-71.
- [34] 何维明. 沙地柏对除叶干扰的生理和生长响应. *应用生态学报*, 2001, 12(2): 175-178.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol.32 ,No.2 January ,2012(Semimonthly)

CONTENTS

Dynamics of demersal fish species diversity and biomass of dominant species in autumn in the Beibu Gulf, northwestern South China Sea	WANG Xuehui, QIU Yongsong, DU Feiyan, et al (333)
Spatial variation in species richness of birds and mammals in mainland China	DING Jingjing, LIU Dingzhen, LI Chunwang, et al (343)
Comparative study on learning behavior and electroantennogram responses in two geographic races of <i>Cotesia glomerata</i>	WANG Guohong, LIU Yong, GE Feng, et al (351)
Biological characteristics and habitat requirements of <i>Parnassius imperator</i> (Lepidoptera: Parnassidae)	FANG Jianhui, LUO Youqing, NIU Ben, et al (361)
Annual variability in biological characteristics of <i>Illex argentinus</i> in the southwest Atlantic Ocean	FANG Zhou, LU Huajie, CHEN Xinjun, et al (371)
The impact of run-of stream dams on benthic macroinvertebrate assemblages in urban streams	HAN Minghua, YU Haiyan, ZHOU Bin, et al (380)
Effect of suspended sediment on the feeding physiology of <i>Pinctada martensii</i> in laboratory	LI Zhimin, SHEN Yuchun, YU Nantao, et al (386)
Potential nutrient limitation of phytoplankton growth in the Western and Central Pacific Ocean	XU Yanqing, CHEN Jianfang, GAO Shengquan, et al (394)
Ingestion of selected HAB-forming dinoflagellates	ZHANG Qingchun, YU Rencheng, SONG Jingjing, et al (402)
Formation of aggregation by <i>Phaeocystis globosa</i> (Prymnesiophyceae) in response to high grazing pressure	WANG Xiaodong, WANG Yan (414)
Growth and reproduction of the green macroalga <i>Ulva prolifera</i>	ZHANG Bixin, WANG Jianzhu, WANG Yifu, et al (421)
Screening of growth decline related genes from <i>Alexandrium catenella</i>	ZHONG Jie, SUI Zhenghong, WANG Chunyan, et al (431)
Analysis of inherent optical properties of Lake Taihu in spring and its influence on the change of remote sensing reflectance	LIU Zhonghua, LI Yunmei, LU Heng, et al (438)
Neural network modeling of the eutrophication mechanism in Lake Chenghai and corresponding scenario analysis	ZOU Rui, DONG Yunxian, ZHANG Zhenzhen, et al (448)
The compensatory growth of shrubby <i>Pinus thunbergii</i> response to the boring stress in sandy coast	ZHOU Zhen, LI Chuanrong, XU Jingwei, et al (457)
Selected body temperature and thermal tolerance of tadpoles of two frog species (<i>Fejervarya limnocharis</i> and <i>Microhyla ornata</i>) acclimated under different thermal conditions	SHI Linqiang, ZHAO Lihua, MA Xiaohao, et al (465)
Effects of landscape structure and key landscape factors on aphids-parasitoids-hyper parasitoids populations in wheat fields	ZHAO Zihua, WANG Ying, HE Dahan, et al (472)
Effects of cadmium on lipid peroxidation and ATPase activity of plasma membrane from Chinese kale (<i>Brassica alboglabra</i> Bailey) roots	ZHENG Aizhen (483)
Effects of ginger aqueous extract on soil enzyme activity, microbial community structure and soil nutrient content in the rhizosphere soil of ginger seedlings	HAN Chunmei, LI Chunlong, YE Shaoping, et al (489)
Manganese tolerance and accumulation in mycelia of <i>Cordyceps kyusyuensis</i>	LUO Yi, CHENG Xianhao, ZHANG Congcong, et al (499)
Influence of oxytetracycline exposure on antibiotic resistant bacteria and enzyme activities in wheat rhizosphere soil	ZHANG Hao, ZHANG Lilan, WANG Jia, et al (508)
Effects of elevated nitrogen deposition on soil organic carbon mineralization and soil enzyme activities in a Chinese fir plantation	SHEN Fangfang, YUAN Yinghong, FAN Houbao, et al (517)
Differences in clonal growth between female and male plants of <i>Rhus typhina</i> Linn. and their diurnal changes in photosynthesis and chlorophyll fluorescence	ZHANG Mingru, WEN Guosheng, ZHANG Jin, et al (528)
Soil water holding capacity under four typical ecosystems in Wuyunjie Nature Reserve of Hunan Province	PAN Chunxiang, LI Yuyuan, PENG Yi, et al (538)
The effect of different land use patterns on soil properties in alpine areas of eastern Qilian Mountains	ZHAO Jinmei, ZHANG Degang, LIU Changzhong, et al (548)
Responses of soil macro-fauna to land desertification in sandy grassland	LIU Rentao, ZHAO Halin (557)
Characteristics of cultivable microbial community number and structure at the southeast edge of Tengger Desert	ZHANG Wei, ZHANG Gaosen, LIU Guangxiu, et al (567)
Physiological and ecological responses of maize to different severities of desertification in the Southern Tklamakan desert	LI Lei, LI Xiangyi, LIN Lisha, WANG Yingju, et al (578)
Characterization of caloric value in fifteen plant species in <i>Leymus chinensis</i> steppe in Xilin River Basin, Inner Mongolia	GAO Kai, XIE Zhongbing, XU Sutie, et al (588)
Spatial pattern responses of <i>Achnatherum splendens</i> to environmental stress in different density levels	ZHANG Mingjuan, LIU Maosong, XU Chi, et al (595)
Effects of environmental factors on species distribution and diversity in an <i>Abies fargesii</i> - <i>Betula utilis</i> mixed forest	REN Xuemin, YANG Gaihe, WANG Dexiang, et al (605)
Effects of alginate cerium complexes on ascorbate- glutathione cycle in spinach leaves under chlorpyrifos stress	LUAN Xia, CHEN Zhende, WANG Dongfeng, et al (614)
Analysis on spatiotemporal changes of urban thermal landscape pattern in the context of urbanisation: a case study of Xiamen City	HUANG Jucong, ZHAO Xiaofeng, TANG Lina, et al (622)
The analysis of the green vegetation cover change in western Sichuan based on GIS and Remote sensing	YANG Cunjian, ZHAO Zijian, REN Xiaolan, et al (632)
An inventory of BVOC emissions for a subtropical urban-rural complex: Greater Taizhou Area	CHANG Jie, REN Yuan, SHI Yan, et al (641)
Scientific Note	
Litter decomposition and nutrient dynamics of <i>Carex lasiocapa</i> under different water conditions	HOU Cuicui, SONG Changchun, LI Yingchen, et al (650)
Nest-box color preference and reproductive success of great tit	ZHANG Keqin, DENG Qiuxiang, Justin Liu, et al (659)

《生态学报》2012 年征订启事

《生态学报》是中国生态学学会主办的自然科学高级学术期刊,创刊于 1981 年。主要报道生态学研究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;新书评介和学术、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 70 元/册,全年定价 1680 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

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 32 卷 第 2 期 (2012 年 1 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA
(Semimonthly, Started in 1981)
Vol. 32 No. 2 2012

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



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元