

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica



第 32 卷 第 21 期 Vol.32 No.21 **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 21 期

2012 年 11 月 (半月刊)

目次

白洋淀富营养化湖泊湿地厌氧氨氧化菌的分布及对氮循环的影响.....	王衫允,祝贵兵,曲冬梅,等 (6591)
造纸废水灌溉对滨海退化盐碱湿地土壤酶活性的响应.....	夏孟婧,苗颖,陆兆华,等 (6599)
图们江下游湿地生态系统健康评价.....	朱卫红,郭艳丽,孙鹏,等 (6609)
适应白洋淀湿地健康评价的 IBI 方法.....	陈展,林波,尚鹤,等 (6619)
基于 MODIS 的洞庭湖湿地面积对水文的响应.....	梁婕,蔡青,郭生练,等 (6628)
崇明东滩湿地不同潮汐带入侵植物互花米草根际细菌的多样性.....	章振亚,丁陈利,肖明 (6636)
中国东部亚热带地区树轮 $\delta^{13}\text{C}$ 方位变化的谐波分析.....	赵兴云,李宝惠,王建,等 (6647)
甘肃臭草型退化草地优势种群空间格局及其关联性.....	高福元,赵成章 (6661)
川西亚高山/高山森林土壤氧化还原酶活性及其对季节性冻融的响应.....	谭波,吴福忠,杨万勤,等 (6670)
模拟分类经营对小兴安岭林区森林生物量的影响.....	邓华卫,布仁仓,刘晓梅,等 (6679)
苹果三维树冠的净光合速率分布模拟.....	高照全,赵晨霞,张显川,等 (6688)
拟茎点霉 B3 与有机肥配施对连作草莓生长的影响.....	郝玉敏,戴传超,戴志东,等 (6695)
落叶松林土壤可溶性碳、氮和官能团特征的时空变化及与土壤理化性质的关系.....	苏冬雪,王文杰,邱岭,等 (6705)
人工固沙区与流沙区准噶尔无叶豆种群数量特征与空间格局对比研究.....	张永宽,陶冶,刘会良,等 (6715)
山地河流浅滩深潭生境大型底栖动物群落比较研究——以重庆开县东河为例.....	王强,袁兴中,刘红 (6726)
荣成俚岛人工鱼礁区游泳动物群落特征及其与主要环境因子的关系.....	吴忠鑫,张磊,张秀梅,等 (6737)
北黄海秋、冬季浮游动物多样性及年间变化.....	杨青,王真良,樊景凤,等 (6747)
鄂尔多斯市土地利用生态安全格局构建.....	蒙古军,朱利凯,杨倩,等 (6755)
村落文化林与非文化林多尺度物种多样性加性分配.....	高虹,陈圣宾,欧阳志云 (6767)
不同生计方式农户的环境感知——以甘南高原为例.....	赵雪雁 (6776)
两种预测模型在地下水动态中的比较与应用.....	张霞,李占斌,张振文,等 (6788)
四川黄龙沟少花鹤顶兰繁殖成功特征.....	黄宝强,寇勇,安德军 (6795)
硝化抑制剂对蔬菜土硝化和反硝化细菌的影响.....	杨扬,孟德龙,秦红灵,等 (6803)
新疆两典型微咸水湖水体免培养古菌多样性.....	邓丽娟,娄恺,曾军,等 (6811)
白洋淀异养鞭毛虫群落特征及其与环境因子的相关性.....	赵玉娟,李凤超,张强,等 (6819)
双酚 A 对萼花臂尾轮虫毒性及生活史的影响.....	陆正和,赵宝坤,杨家新 (6828)
孵化温度对双斑锦蛇初生幼体行为和呼吸代谢的影响.....	曹梦洁,祝思,蔡若茹,等 (6836)
黄玛草蛉捕食米蛾卵的功能反应与数值反应.....	李水泉,黄寿山,韩诗畴,等 (6842)
互惠-寄生耦合系统的稳定性.....	高磊,杨燕,贺军州,等 (6848)
超微七味白术散对肠道微生物及酶活性的影响.....	谭周进,吴海,刘富林,等 (6856)
专论与综述	
氮沉降对森林生态系统碳吸存的影响.....	陈浩,莫江明,张炜,等 (6864)
全球 CO_2 水平升高对浮游植物生理和生态影响的研究进展.....	赵旭辉,孔繁翔,谢薇薇,等 (6880)
跨界自然保护区——实现生物多样性保护的新手段.....	石龙宇,李杜,陈蕾,等 (6892)
研究简报	
会同和朱亭 11 年生杉木林能量积累与分配.....	康文星,熊振湘,何介南,等 (6901)
退化草地阿尔泰针茅生殖株丛与非生殖株丛的空间格局.....	任珩,赵成章,高福元,等 (6909)

期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 326 * zh * P * ¥70.00 * 1510 * 35 * 2012-11



封面图说: 白洋淀是华北地区最大的淡水湖泊湿地。淀区内沟壕纵横交织错落,村庄、苇地、园田星罗棋布,在水文、水化学、生物地球化学循环以及生物多样性等方面,具有非常复杂的异质性。随着上游城镇污废水、农田径流进入水域,淀区富营养化日益加剧。复杂的水环境特点、高度的景观异质性和良好的生物多样性,使得该地区成为探索规模性厌氧氨氧化反应的良好研究地点(详见本期第 6591—6598 页)。

彩图提供: 王为东博士 中国科学院生态环境研究中心 E-mail: wdwangh@yahoo.com

DOI: 10.5846/stxb201109141345

赵旭辉, 孔繁翔, 谢薇薇, 史小丽. 全球 CO₂ 水平升高对浮游植物生理和生态影响的研究进展. 生态学报, 2012, 32(21): 6880-6891.

Zhao X H, Kong F X, Xie W W, Shi X L. Effect of enhanced CO₂ level on the physiology and ecology of phytoplankton. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(21): 6880-6891.

全球 CO₂ 水平升高对浮游植物生理和生态影响的研究进展

赵旭辉^{1,2}, 孔繁翔¹, 谢薇薇^{1,3}, 史小丽^{1,*}

(1. 中国科学院南京地理与湖泊研究所, 湖泊与环境国家重点实验室, 南京 210008;

2. 中国科学院研究生院, 北京 100049; 3. 南京农业大学生命科学学院, 南京 210095)

摘要: 工业革命以来由于化石燃料的大量燃烧, 大气 CO₂ 水平不断增加, 预计在 21 世纪末将增至现有水平的两倍, 达到 750 μL/L。作为全球初级生产力的重要贡献者, 浮游植物应对 CO₂ 水平升高的生理生态响应必然会对水生生态系统和碳、氮等元素的生物地球化学循环产生重要影响。全球 CO₂ 水平的升高将显著改变水体的碳化学环境, 淡水生态系统(湖泊和河流)由于容量小变化比海洋更为显著。水体碳化学环境的改变首先会影响浮游植物个体, 在高 CO₂ 水平下, 浮游植物的细胞会有变小的趋势, 并且细胞的光合作用强度也会有不同程度的增加, 其中细胞较小或者不具有碳浓缩机制(CCM)的浮游植物增加较多, 此外浮游植物细胞的化学元素计量值也将显著改变。随后浮游植物个体水平上的变化会进一步影响水生生态系统, 例如水体初级生产力水平的提高, 浮游植物、浮游动物群落结构组成以及水体微食物网结构的变化等。此外浮游植物对 CO₂ 水平升高的生理生态响应程度还与水体的营养水平有关。总结了大气 CO₂ 水平升高对浮游植物生理生态影响的研究方法, 展望了未来可能的研究方向。

关键词: CO₂ 升高; 浮游植物; 初级生产力; 元素生态化学计量学; 群落结构

Effect of enhanced CO₂ level on the physiology and ecology of phytoplankton

ZHAO Xuhui^{1,2}, KONG Fanxiang¹, XIE Weiwei^{1,3}, SHI Xiaoli^{1,*}

1 State Key Laboratory of Lake Science and Environment, Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China

2 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

3 College of Life Science, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

Abstract: With the increase of global carbon emissions since the industrial revolution, atmospheric CO₂ level is expected to be twice higher than the present level at the end of this century, reaching to 750 μL/L. As atmospheric CO₂ is the most important source of soluble CO₂ in water due to the deliberate CO₂ sequestration, global CO₂ elevation would significantly alter carbonate chemical environments of aquatic ecosystems. When atmospheric CO₂ concentration doubles at the end of century, it is predicted that pH value of surface oceans would drop approximately 0.3 units, the concentration of bicarbonate ion would increase by 6%, and carbonate ion concentration would decrease by 50%. Considering the smaller buffering capacity of freshwater ecosystems than that of oceans, carbonate chemical environments of freshwater lakes and rivers may change more notably after the increase of CO₂ level. The shift of carbonate chemistry would in turn have dramatic effects on aquatic ecosystems. Phytoplankton has been used widely as an indicator of changes of aquatic ecosystems because

基金项目: 国家自然科学基金项目(310702420); 江苏省自然科学基金(BK2011877)

收稿日期: 2011-09-14; **修订日期:** 2012-04-06

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xshi@niglas.ac.cn

this relatively short-lived organism responds rapidly to subtle changes. Meanwhile, it contributes approximately 50% of the total global primary productivity, which plays a vital role in global carbon cycling. Therefore, the physiological and ecological responses of phytoplankton to global CO₂ elevation would have great significance on water ecosystems and biogeochemical cycle. Elevated carbon resource could enhance the photosynthetic activity of phytoplankton, particularly small phytoplankton or non-CCM (non-carbon concentration mechanism) phytoplankton. When CO₂ level increases, the cell size of phytoplankton would potentially decrease, and the elemental ratio of carbon to nitrogen in phytoplankton cell would increase up to more than 10%. Then, those changes in the individual phytoplankton cell would cause certain variations in the ecological level. Primary productivity would rise significantly as a result of enhanced photosynthetic activity of phytoplankton. The shift in assemblage composition of phytoplankton, and the variation of elemental ratio could affect the edibility of phytoplankton, which would alter the abundances and the community structure of zooplankton. Furthermore, the accumulating concentration of organic carbon in water would promote the growth and reproduction of heterotrophic bacterioplankton, which would strengthen the competition between bacterioplankton and phytoplankton for nutrients, such as nitrogen and phosphorus. More importantly, elevated CO₂ effects differ between oligotrophic and eutrophic water body. It is expected that effects on algal productivity in eutrophic aquatic ecosystems could be potentially larger, since in eutrophic water the input of nitrogen and phosphorus to the global biochemical cycle exceeds that of the carbon input by several orders of magnitude. Finally, we summarized the development of the methodology for studying the effect of enhanced CO₂ level on water ecosystems. Long-term in situ simulating experiment would be the best approach for studying the effect of enhanced CO₂ on natural phytoplankton community. In future research, picophytoplankton will attract more attention, since they are sensitive to the change of CO₂ level compared with large ones because of their high surface-area-to-volume ratio. In addition, more efforts should be exerted for freshwater ecosystems with respect to elevated CO₂ effects, as they are far less investigated than marine ecosystems even though they are closely linked to the survival of human being.

Key Words: elevated CO₂; phytoplankton; primary productivity; elemental stoichiometry; community structure

随着工业社会的迅速发展,煤矿和石油等化石燃料的大量燃烧,大气 CO₂ 浓度已经从工业前的 270 μL/L 升高至现在的 386 μL/L。如果人类的生活、生产方式没有较大的改变,预计到本世纪末,大气 CO₂ 的浓度可超过 750 μL/L^[1-2],这种变化必然对全球生态系统产生深远影响。已有大量研究表明全球 CO₂ 水平升高会显著增加陆地生态系统的初级生产力^[3]。水体作为大气 CO₂ 的重要碳汇,大气 CO₂ 浓度的升高必将会强烈地影响海洋、湖泊和河流等水体的 CO₂ 水—气交换,而 CO₂ 的水气扩散通量则会影响水体中浮游植物的生长和繁殖,进而对水生生态系统和生物地球化学循环产生深远影响^[4]。

浮游植物初级生产力几乎占据了全球总初级生产力的 50%^[5],而大气 CO₂ 浓度是决定浮游植物生长的重要因子之一^[6],因此有关浮游植物对大气 CO₂ 浓度升高的生态响应一直是热点问题。目前,关于大气 CO₂ 水平升高对海洋浮游植物生理生化和生态系统结构的影响研究相对较多^[7-10]。虽然淡水湖泊对全球碳平衡、气候调节,以及整个生物地球化学循环的影响要远远小于陆地和海洋生态系统,但作为内陆水体最重要的组成单元,湖泊生态系统与人类的生存和社会发展有着息息相关的联系,而目前还很少有关全球 CO₂ 水平升高对淡水生态系统影响的研究^[11-12],所以今后关于大气 CO₂ 水平升高对淡水浮游植物尤其是对其群落结构演变的研究对预测淡水生态系统物质循环和能量传递的变化将有着重要的意义。

本文综述了国内外关于全球 CO₂ 水平升高对浮游植物和水生生态系统影响的最新研究进展,回顾总结了大气 CO₂ 水平升高对水生生态系统浮游植物影响的研究方法。最后展望了全球 CO₂ 水平升高对水生生态系统影响的未来研究方向。

1 全球 CO₂ 水平升高对水体碳化学的影响

首先,大气 CO₂(CO_{2(g)})水平的升高引起了全球性的气候变暖,使表层水体的温度和矿化度也会随之升

高,这虽然会导致水体溶解性无机碳(DIC)和碱度的降低,但是其效果不显著^[14]。另一方面,由于大气-水体间 CO_2 的交换服从开放体系的亨利定律,大气 CO_2 分压逐渐升高的综合效果必然会增加表层水体中的 CO_2 浓度,引起方程(1)、(2)和(3)向右移动,最终造成水体中溶解性 CO_2 ($\text{CO}_{2(\text{aq})}$) 浓度增加,pH 值下降, HCO_3^- 含量升高,DIC 总量增加^[13,15-16]。



已有研究证明大气 CO_2 水平从工业前的 270 $\mu\text{L/L}$ 增加到现在的 386 $\mu\text{L/L}$,使海水的 pH 值下降了大约 0.12 个单位;如果大气中 CO_2 水平超过 700 $\mu\text{L/L}$,海洋中 pH 值将再下降 0.3 个单位, HCO_3^- 含量增加 6% 以上^[17], CO_3^{2-} 含量下降 50%,这些变化将会显著影响了海水中 Ca^{2+} 的迁移转化^[18],更重要的是这种变化的速度将超过过去两千万年间的最高速度^[19]。自然水体(包括海洋和淡水)的 pH 值一般在 7.0—8.2 之间,致使溶解态的 $\text{CO}_{2(\text{aq})}$ 仅占 DIC 的 0.5%—1%,而 CO_2 的水气扩散速度又一般会小于浮游植物固定 CO_2 的速度^[20], CO_2 作为自然水体中浮游植物的直接碳源,极有可能会成为浮游植物生长的限制因素之一,所以 CO_2 水平的升高对浮游植物的生长有着重要的影响。与海洋相比,淡水水体如湖泊和河流的水量都较小且具有更小的碱度,致使其应对大气 CO_2 水平升高的缓冲能力较弱,所以淡水水体 pH 值的下降幅度和 DIC 浓度的增加量可能会更加显著^[21],这对于淡水中浮游植物的生长影响将更大。

2 全球 CO_2 水平升高对浮游植物个体水平的影响

2.1 全球 CO_2 水平升高对浮游植物光合作用的影响

自然水体中的 DIC 主要以 HCO_3^- 离子存在,约占 92%; CO_2 的含量不足水体 DIC 的 1%,所以体中 $\text{CO}_{2(\text{aq})}$ 很难满足大部分浮游植物的正常生长^[22]。此外,核酮糖—2—磷酸羧化氧化酶(rubisco)作为浮游植物光合作用的关键酶,不仅现在的大气 CO_2 水平达不到其半饱和浓度,而且 rubisco 对 CO_2 的亲合力也较低,因此 rubisco 催化羧化反应的速率通常是限制浮游植物固定 CO_2 效率的重要因子^[23]。即便如此,很多浮游植物的光合作用速率还是达到了相对较高的水平,研究表明这是因为许多浮游植物为了保证 rubisco 羧化反应的效率,都自然进化形成了碳浓缩(Carbon Concentration Mechanism, CCM)机制^[24]。拥有 CCM 机制的浮游植物能利用水体中最大的碳库 HCO_3^- ,如在碳酸酐酶(CA)的催化作用下使 HCO_3^- 向 CO_2 转化或者浮游植物细胞直接吸收富集 HCO_3^- ^[25-28];此外,部分浮游植物的 CCM 机制还能增加细胞内 CO_2 向细胞膜外再泄漏的阻力,保证其有效地利用有限的 CO_2 ^[29-30]。不仅如此,其实无论海洋还是淡水中不同浮游植物种类之间 CCM 机制的效率是相距甚远的,其效率可以用颗粒态 rubisco 的半饱和浓度 K_m 与表观光合作用半饱和浓度 $K_{1/2}$ 的比值 R 表示,例如即使海洋中蓝藻种类之间的 R 值也可相差达 3 个数量级以上^[31-32]。所以,浮游植物间 CCM 机制的差异不仅体现在是否具有 CCM 机制,更多的会表现在 CCM 机制的效率上。

关于 CCM 机制的起因,现在普遍的观点是历史上低 CO_2 浓度的胁迫环境促使了 CCM 机制的产生和发展,浮游植物为了克服低碳源的限制,自然选择了 CCM 机制^[33-34]。目前对于 CCM 机制的研究已达到了分子水平^[24],低 CO_2 浓度会诱发浮游植物 CA 基因的表达,产生细胞外碳酸酐酶和细胞内碳酸酐酶^[35],胞外碳酸酐酶催化胞外的 HCO_3^- ,生成 CO_2 后再进入细胞内;胞内碳酸酐酶催化直接吸收入细胞内的 HCO_3^- ^[36]。例如莱茵衣藻 *Chlamydomonas reinhardtii* 的 CA 基因的存在及其在蛋白质合成和光合作用中的重要作用已经得到证实,将 *Chlamydomonas reinhardtii* 转移到较低 CO_2 浓度的水环境中可以检测到 CA 酶活性的显著增加^[37]。值得注意的是,因为 CCM 机制需要酶解并促使 HCO_3^- 穿透细胞膜,是一个消耗能量的过程;而 CO_2 是不带电荷的气体分子,穿透脂溶性的细胞膜是不需要消耗能量的被动运输过程,所以浮游植物可能更倾向于直接吸收 $\text{CO}_{2(\text{aq})}$,已有研究表明 CCM 机制在促进 HCO_3^- 吸收利用的同时,并不影响蓝藻对水体 CO_2 的直接利用^[38],甚至在一定 HCO_3^- 浓度范围内蓝藻对 CO_2 的吸收动力学是稳定的^[39]这可能是由于浮游植物吸收 HCO_3^- 和

CO₂ 的途径不同,但是这从侧面也证明了浮游植物对 CO_{2(aq)} 的喜好性,所以全球 CO₂ 水平的升高可能会削弱浮游植物对 CCM 机制的依赖性。

至于浮游植物对于 CO₂ 水平升高的生态响应也被证明具有明显的种间差异。具有 CCM 机制的浮游植物虽然可以适应较低的 CO₂ 浓度,但是由于 CCM 机制本身是耗能的^[40],浮游植物的生长速度会受到不同程度的限制,这种限制作用在深水区或者水底等光照较弱的区域更加显著^[22]。不具有 CCM 机制的浮游植物原本在较低 CO₂ 水平下的环境中生长会受到一定的限制;但当全球 CO₂ 水平升高后,碳限制程度的减弱会更有利于它们的生长和繁殖^[8]。目前的研究认为可以利用浮游植物中稳定性同位素¹³C 的相对丰度 $\delta^{13}\text{C}$ 值区分其是否具有 CCM 机制,根据浮游植物吸收利用 HCO₃⁻ 的生理过程会增强¹³C 的同位素分馏效应,若 $\delta^{13}\text{C} < -30\text{‰}$,认为浮游植物仅依靠 CO_{2(aq)},不具有 CCM 机制;若 $\delta^{13}\text{C} > -30\text{‰}$,证明其还吸收利用了 HCO₃⁻,具有 CCM 机制^[41-42]。研究发现,英国的 Windermere 湖中缺乏 CCM 机制的淡水藻类 *Chrysophytes* 和 *Synurophytes* 在高水平 CO₂ 条件下生长速度相对较快^[43];而硅藻 *Skeletonema costatum* 因为具有一定效率的 CCM 机制对 CO₂ 升高的生态响应并不显著^[15]。不仅如此,具有 CCM 机制的浮游植物也会如前所述因为 CCM 机制效率的不同,对全球 CO₂ 水平升高产生敏感程度不同的生理和生态响应^[15-16,43-44]。当大气 CO₂ 水平从 150 $\mu\text{L/L}$ 上升至 750 $\mu\text{L/L}$ 时,赤道太平洋中硅藻的丰度在减小,而棕囊藻 *Phaeocystis* 的优势却在增加,这可能就是因为两种藻类 CCM 机制效率不同的原因^[45]。淡水水体中,蓝藻由于具有较高 CCM 机制效率,在较低 CO₂ 水平水体中比其他浮游植物更具有竞争优势,但在未来高 CO₂ 水平水体中,其优势地位可能被取代^[46-47],这预示着未来的富营养化湖泊中发生水华的优势种可能会演化成其他种类。

CCM 机制不仅可以影响浮游植物对 CO₂ 的有效利用;另一方面,CO₂ 水平的升高也会反过来影响 CCM 机制。在高 CO₂ 浓度环境下,绿藻类 *Chlamydomonas* 经过 1000 时代的繁殖进化,不仅细胞体积有所减小,增殖速度加快,CCM 机制的效率也在降低,这证明 *Chlamydomonas* 正在逐代向高效利用细胞能量的方向进化^[48]。如果这个结果同样适用于其它浮游植物,这就意味着未来浮游植物 CCM 机制的种群差异性将减小,甚至消失,毕竟 CCM 机制是一个耗能的生理过程,其优势取决于它的耗能代价以及浮游植物生理代谢的需求程度^[24],因此浮游植物 CCM 机制是否能在未来较高 CO₂ 水平的环境中广泛存在还有待于后续研究。

2.2 全球 CO₂ 水平升高对浮游植物细胞大小的影响

浮游植物除了按照典型的营养类型和遗传因子的分类方法以外,也可以按照其形态大小进行分类,例如浮游藻类按照粒径大小可分为小型藻 (net-plankton > 20 μm),微型藻 (nanoplankton 2—20 μm) 和超微藻 (picoplankton < 2 μm)^[49]。浮游植物的新陈代谢速度与细胞的体积呈负幂函数关系,体积越小,比表面积越大,营养物质的扩散补给相对越充分,生物量和相对丰度也就越大^[50-51]。富营养水体中超微型浮游植物的比例相对较少,但在贫营养水体中超微型藻的数量可占浮游植物总量的 90% 以上^[10,52],并且固定了占总量 50%—70% 的碳^[11]。在大气 CO₂ 水平逐渐升高的趋势下,超微藻在低纬度、低营养水平水体中的比重可能会不断增加。

CO₂ 的补给情况与其它营养物质相似,同样受扩散速度的限制^[7],因此体积较小的浮游植物可以从全球 CO₂ 水平升高的趋势中受益更多。近年来的研究表明莱茵衣藻 (*Chlamydomonas reinhardtii*) 在高水平 CO₂ 的培养条件下粒径有变小的趋势^[43]。因此体积较小的浮游植物,例如淡水水体中的超微型蓝藻类 *Aphanocapsa*, *Aphanothece*, *Chroococcus*, *Coelosphaerium*, *Cyanodictyon* 等,都有可能会在将来较高 CO₂ 水平的环境中演变成竞争优势较强的优势种群^[11]。此外,气候变暖也会影响浮游植物细胞的大小,研究表明浮游植物的粒径会随着“温室效应”呈线性下降的趋势,在 15 $^{\circ}\text{C}$ 的基础上每升高一度,藻类粒径会下降 2.5%^[53],这种变化可以作为大气 CO₂ 水平升高对细胞大小带来的间接影响^[53-54]。

2.3 全球 CO₂ 水平升高对浮游植物化学元素组成的影响

浮游植物的化学元素组成是新陈代谢的结果,所以研究其化学元素组成一直是认识浮游植物生理过程的重要方向。传统观点认为浮游植物的化学元素组成是长期自然选择的结果,取决于周围环境中营养物质的元

素比例^[55-56]和光利用策略^[57],虽然不同浮游植物的元素组成具有种群差异性,但主要元素组成 C:N:P 比值通常保持在 106:16:1 附近,即著名的 Redfield 比值^[58]。但是近些年的研究却表明浮游植物的化学元素组成受水体 DIC 含量影响较大,大气 CO₂ 水平的上升将会显著改变浮游植物的化学元素组成,这就打破了 Redfield 比值不受外界影响的传统观点。大气 CO₂ 水平的升高不仅会影响浮游植物的光合作用速率,而且会进一步改变浮游植物的营养需求,最终改变浮游植物的化学元素组成。例如在营养充分的海水中当 CO_{2(aq)} < 10 μmol/L 时,CO₂ 水平的变化会显著改变 6 种海洋浮游藻类 C:N:P 的比值,尤其在光照不足时影响更加显著^[9]。

近年来关于大气 CO₂ 水平升高对浮游植物化学元素组成的影响研究更是取得了新进展。研究发现浮游植物化学元素组成对大气 CO₂ 水平升高的反应非常敏感,目前普遍的研究认为浮游植物细胞碳、氮的含量会因为光合作用的增强而增大,而其增大的变化幅度取决于浮游植物的来源地和种类^[9-13]。实验证明大气 CO₂ 水平从 380 μL/L 升至 750 μL/L 后,海洋中聚球藻 *Synechococcus* 细胞碳含量增加了 16%—18%,氮含量增加了 27%,而磷的含量变化不明显^[46]。同样在淡水湖泊中绿藻细胞的碳、氮元素组成在 CO₂ 水平升高后也发生了显著地提高^[58]。由于细胞化学元素应对大气 CO₂ 升高的敏感程度不同,导致细胞元素的含量比值也发生了显著的变化,如海洋中的固氮蓝藻 *Trichodesmium*,当大气 CO₂ 从现在的浓度 386 μL/L 升至 1500 μL/L,其 N:P 比值将会显著增大 16%—21%^[59];当 CO₂ 水平从 250 μL/L 升至 900 μL/L 后,*Trichodesmium* 的细胞 C:N 比值也增加了 8.27%^[60]。

尽管到目前为止大部分的研究都集中在 CO₂ 水平升高对浮游植物 C:N:P 比值的影响,并且对其他元素组成影响的研究也还较少^[61],但是其实大气 CO₂ 水平的提高对细胞化学元素的影响更主要的还是体现在对细胞化合物结构和含量的影响,高浓度 CO₂ 水平不仅增加了浮游植物的 C:N,同时糖类、脂肪酸和蛋白质的结构和含量也发生了变化^[18],甚至发现其细胞组成的 δ¹³C 会随 CO₂ 水平的升高呈现明显的降低^[62]。过多的 CO₂ 可能被浮游植物固定,并以糖类物质存储在细胞内^[63]。如对于海洋石球藻 *Emiliania huxleyi* 的研究表明颗粒型无机碳(PIC)/颗粒型有机碳(POC)将会随着全球 CO₂ 水平的升高而降低,这会抑制海洋中的钙化作用^[64],影响碳的大气—海洋循环。淡水绿藻 *Chlamydomonas*、*Chlorella* 和 *Scenedesmus* 在应对逐渐升高的 CO₂ 水平时,细胞中蛋白质和 N 元素的含量会有所提高,与此同时,叶绿素 a 的含量也会发生不同程度的提高^[65]。此外,最具有深远意义是 CO₂ 水平的升高后会显著增加透明胞外聚合颗粒物(TEP)的含量^[66],TEP 的 C:N:P 比值不仅明显高于 Redfield 比值,还会促进溶解性或胶体有机物转变为颗粒态有机物^[67],剧烈地改变碳、氮等元素的生物地球化学循环。

最后要强调的是,全球 CO₂ 水平升高对浮游植物化学元素计量值的影响还会受水体营养水平的影响,如氮、磷的限制,而且不同浮游植物还表现出了明显的种间差异。虽然已有大量研究证明许多浮游植物细胞的 C:N 和 C:P 会随大气 CO₂ 水平的升高而升高^[5,61-63],但是也存在生理响应完全不同或者相反的浮游植物,如硅藻 *T. weissflogii* 细胞中的 C:N 比值会随着大气 CO₂ 水平的升高而呈现逐渐降低的趋势,并且这种降低的趋势在 CO₂ 的低浓度范围内(<400 μL/L)比较显著^[9]。

3 全球 CO₂ 水平升高对水生生态系统的影响

浮游植物对全球 CO₂ 水平升高的响应首先会体现在个体水平上,包括光合作用、细胞大小和细胞化学元素组成等,随后不同种群的生物量也会发生变化,进而影响了浮游植物群落组成和结构,最后对整个水生生态系统产生深远影响。目前的研究主要集中在 CO₂ 水平升高对水生生态系统初级生产力、微食物网的影响,以及不同营养水平水生生态系统对 CO₂ 水平升高的生态响应。

3.1 浮游植物初级生产力的影响

浮游植物的初级生产力占据地球总初级生产力的 50% 以上^[5,68-69],所以研究全球 CO₂ 水平升高对浮游植物初级生产力的影响意义重大。早期人们的普遍认识是浮游植物必须通过水气交换和碳酸盐平衡系统才能接触 CO₂,并且 CO₂ 在水中的扩散速度远小于其在空气中的扩散速度,所以由于水体的缓冲作用,传统的观点

认为浮游植物与陆生绿色植物相比,其初级生产力对大气 CO₂ 浓度升高的响应可能不明显^[62,70]。其实得出这样的结论都是因为多数控制实验是在被 CO₂ 饱和的水体中进行的,忽视了浮游植物的碳固定、水体碳化学和水气交换过程之间的动力学关系^[71],而自然环境中很少出现这种完全饱和的情况。目前已有的研究已经证明虽然自然水体表层中 HCO₃⁻ 浓度大约为 2 mmol/L,而 CO_{2(aq)} 的浓度却极低,仅为 10 μmol/L 左右,浮游植物的羧化酶通常需要 25—35 μmol/L 的 CO_{2(aq)} 才能达到饱和,所以不具有 CCM 机制的浮游植物在进行光合作用时往往被较低的 CO₂ 扩散速率所限制,即使拥有 CCM 机制的浮游植物也可能会因为缺乏 CA 酶的活性中心(如锌元素)而表现出碳限制^[72-74],因此大气 CO₂ 浓度的升高必将增加浮游植物的光合作用,显著增大水生生态系统的初级生产力,已经有大量的研究证实大气 CO₂ 水平加倍后,水体初级生产力可提高约 10%—50%^[70-75]。此外,目前测定初级生产力时采用更加简单准确的¹⁴C 同位素的方法后发现超微型浮游植物(<2 μm)在淡水水体特别是其丰度较大的贫营养水体中贡献的初级生产力可能一直被低估,实际可达总初级生产力的 50% 以上,并且由于其具有较大的比表面积,吸收固定 CO₂ 的速度较快,所以大气 CO₂ 水平的升高可能会使超微型浮游植物贡献的初级生产力在总初级生产力中的比重上升^[76],特别是在一些贫营养水体中超微型藻类的优势可能会更加明显。

虽然目前对于全球 CO₂ 水平升高会提高水体(包括海洋和淡水)初级生产力的观点已经达到广泛的共识,但是全球 CO₂ 水平升高后也会引发其他的气候变化,如温度升高、水面风速下降等,这些气候变化因素会促进湖泊等静水水体分层趋于稳定,造成透光层的营养物质难以得到补充,引发严重的营养限制,最终也可能导致初级生产力的降低。例如刚果境内的贫营养湖随着 CO₂ 水平的升高,其初级生产力已经较工业前有所降低^[77]。所以,在研究全球 CO₂ 水平升高对初级生产力的影响时应当考虑各种因素的综合效果。

3.2 微食物网变化的影响

浮游动物的捕食以及异养浮游细菌分解的选择性也会对浮游植物的群落组成和结构产生影响^[47]。全球 CO₂ 水平升高会改变浮游植物的种群相对丰度以及细胞的元素化学组成,进而影响了浮游植物的可食性,改变了浮游动物,甚至鱼类的捕食习惯,破坏了浮游动物和异养浮游细菌的竞争平衡^[78]。例如在中营养和富营养的淡水湖泊中浮游植物的主要捕食者是 *Daphniid* 等,贫营养湖泊主要的捕食者是 *Calanoid copepod* 等^[79]。一方面,随着全球 CO₂ 水平的升高,这两种浮游动物会呈现不同适应程度的生态响应;另一方面,它们的食物结构也会因浮游植物群落结构的组成及 C:N:P 化学元素比值的变化而发生变化,因此这两种浮游动物的竞争平衡必然会随之发生变化,最终导致不同营养状态湖泊中的浮游动物种群结构也发生变化。异养浮游细菌承担着分解矿化浮游植物残体和生物分泌物的功能,这种分解过程直接影响到水生生态系统的营养环境^[80],包括营养盐和微量元素的含量,所以异养浮游细菌也是浮游植物群落演替的关键控制因素之一。大气 CO₂ 水平的升高首先会促进浮游植物的生长和繁殖,进而导致水体中有机碳含量的增加,为异养浮游细菌提供了更加丰富的营养物质,所以大气 CO₂ 水平的升高也间接促进了水体中异养浮游细菌数量的增加,加剧了其浮游植物对氮、磷等营养元素的竞争^[81]。此外,全球 CO₂ 水平升高后引起的气候变暖会加热自然水体,这会改变异养浮游细菌的分解速度和食物营养结构^[59, 82],最终间接地影响浮游植物的群落组成和结构^[83-84]。所以,全球 CO₂ 水平的升高趋势会直接或间接地改变微食物网的组成和结构,作为微食物网重要组成部分的浮游植物必然也会随之发生显著的变化。

3.3 不同营养水平水生生态系统对 CO₂ 水平升高的生态响应

水生生态系统应对全球 CO₂ 水平升高的生态响应主要还是取决于水体中浮游植物的种类和数量,而不同营养水平水体的浮游植物群落结构差异较大^[47],例如贫营养水体中微型藻和超微藻的数量较富营养水体更占优势,太平洋贫营养海域的培养实验表明在未来 100—200a,全球 CO₂ 水平的升高会使贫营养海域浮游植物的初级生产力可增加约 15%,其中占主导地位的是对 HCO₃⁻ 低亲和力的或者无 CCM 机制以及 CCM 机制效率较低的浮游植物;而富营养化的近海水生生态系统由于受 CO₂ 限制更加显著,全球 CO₂ 水平升高的生态响应也会更明显,研究证明 CO₂ 浓度加倍后,富营养海域中对 HCO₃⁻ 低亲和力的浮游植物的初级生产力可提

高达 40% 之多^[71]。

淡水水体如湖泊和河流的缓冲能力远低于海洋,全球 CO₂ 水平升高对湖泊和河流中浮游植物的影响可能更大,特别是对一些富营养化的湖泊,由于其氮、磷等营养元素充足,初级生产力和生物密度较大,会表现出更加强烈的碳限制,所以全球 CO₂ 水平升高对该水体初级生产力的影响更显著,尤其是 pH 值较低的富营养湖泊,有研究表明因 CO₂ 含量的加倍,富营养水体的初级生产力会增加 50% 以上^[71,76]。因此可以预测全球 CO₂ 水平升高可能会加剧富营养化湖泊中浮游植物过度繁殖所产生的水华现象。但是对于一些受有机物污染严重的湖泊和河流由于受污染物降解的影响,CO₂ 的含量已经接近饱和甚至过饱和,该水体中浮游植物对大气 CO₂ 水平提高的生态响应程度可能会比较迟钝^[71,85]。因此在研究水生生态系统应对全球 CO₂ 水平升高的生态响应时,要区别对待不同营养状况的水体,尤其更要加大力度研究富营养化问题日趋严重的湖泊和近海,预测 CO₂ 水平升高后这些水生生态系统的变化,为提前预防避免灾难性事件发生提供理论基础。

4 大气 CO₂ 水平升高对水生生态系统浮游植物影响的研究方法进展

目前有关陆地生态系统 CO₂ 水平控制实验已经相对成熟,因此存在大量的关于陆地生态系统,如热带雨林、草原、稻田等,对全球 CO₂ 水平升高响应的研究^[86-87],但是水生生态系统由于涉及 pH 值和水气交换平衡等复杂问题,CO₂ 水平控制实验不确定因素较多,确定单因素的生理生态效应时显得更具有挑战性,因此对水生生态系统的相关研究明显滞后于陆地生态系统研究^[73]。虽然目前已有的各种控制实验方案和实验结果的可比性仍然比较差,但是关于水生生态系统 CO₂ 浓度控制技术正在随着分析检测技术和控制技术的发展和逐渐走向完善。根据前人的控制实验方法,可以概括其发展历程(表 1)。大气 CO₂ 水平升高对水生生态系统浮游植物影响的研究方法主要有以下几种:

(1)直接 CO₂ 鼓气法 早期的关于浮游植物的 CO₂ 控制实验都是在室内直接向培养液中鼓入 CO₂^[37],根据鼓气的速度和 CO₂ 的浓度来控制培养液中的 CO_{2(aq)},CO₂ 的控制水平比较高,可达 1000 μL/L 以上,远远超出现有的和本世纪末的预测浓度,培养液的 pH 值也会显著降低^[21]。这一时期培养的浮游植物一般都是在保证营养元素充足条件下的单种或者几种混合培养^[12]。虽然该研究结果具有重要的指导作用,但是因为其与实际情况相差较大,不能用于解释和预测自然水体的生态响应。

(2)直接控制水体 DIC 和 pH 值法 水体中碳的各种形态(CO_{2(aq)}、HCO₃⁻、CO₃²⁻)是可以相互转化的,因此可以通过控制水体中的 DIC 和 pH 值来调节 CO_{2(aq)}^[9-10],因为其实验成本较低且控制相对容易,故在实验室内较常用,但是这种方法也存在较多问题,如重碳酸盐或酸碱的加入会使体系的 pH 值和碱度大幅改变,其中 HCO₃⁻ 浓度的大幅度改变可能会影响浮游植物的表观光合作用,增加了对实验结果解释的不确定因素^[88]。

(3)目前最理想的水生生态系统 CO₂ 控制实验是通过原位的野外试验模拟全球 CO₂ 水平升高对浮游植物的影响,充分考虑了自然环境的多种因素可能带来的影响^[62,84]。浮游植物的 CO₂ 控制实验也经历了从一次性批次培养向半连续或连续培养的方式转变,一直发展到现在的野外原位试验^[46],这不仅克服了室内实验浮游植物种群密度过大的问题,也解决了培养实验过程中 DIC、碱度、DO 和氮、磷等营养元素含量波动剧烈的难点。该方法通常先在水体中鼓入含有不同 CO₂ 水平的空气饱和一段时间,然后利用密闭流动气体的方法保持培养液上方的 CO₂ 水平,这样不仅考虑了 CO₂ 的浓度要求,也注重了 CO₂ 水气交换速率的影响^[71,82]。虽然 pH 值的控制还需要改善,但是由于是原位的培养实验,水体中的浮游植物种类和营养物质都是比较符合自然水体实际情况的。

水生生态系统的 CO₂ 浓度控制实验,不仅从控制方法和检测技术方面都已经有了较大的进步,而且控制实验的培养时间也有所增加^[21,62],从早期的数小时到后来的数月,这一方面是技术进步和资金投入增加的结果,另一方面也体现了人们认识的深入,短期小规模室内控制实验虽然能够解释和发现一些问题,如 CCM 机制的发现,但是对于浮游植物群落的演替和进化问题都需要较长时间的观察实验,所以增加浮游植物培养的实验周期和世代数是未来 CO₂ 浓度控制实验的发展方向之一。

表 1 CO₂ 浓度控制技术的发展概述Table 1 Overview of the development of technology on CO₂ manipulations

浮游植物种类 Phytoplankton species	CO ₂ 控制方法/培养时间 CO ₂ control method/Incubation time	CO ₂ 控制水平 Levels of CO ₂ concentration	发表年份 Published year
莱茵衣藻 <i>Chlamydomonas reinhardtii</i>	室内鼓气培养/2—24 h 不等	50000 μL/L	1988 ^[37]
海洋浮游植物群落 Marine phytoplankton community	室内鼓气/2 h	3、10、38、91 μmol/L	1997 ^[8]
硅藻 <i>Phaeodactylum tricornutum</i> 等	室内加稀 HCl 或稀 NaOH 溶液/POC > 50 mmol/L 后至少稳定 3d	1.5—37.7 μmol/L	1999 ^[9]
硅藻 <i>Thalassiosira pseudonana</i> , 绿藻 <i>Stichococcus bacillaris</i> , 甲藻 <i>Alexandrium fundyense</i> , 海石球藻 <i>Emiliania huxleyi</i> ,	室内先酸化高温去除背景 DIC, 再用 NaHCO ₃ 调节 CO ₂ 浓度, 密封后鼓入无 CO ₂ 的空气/8d	培养液 DIC 浓度 0.25、0.50、1.00、2.00 mmol/L	2000 ^[88]
海石球藻 <i>Emiliania huxleyi</i>	原位实验, 先鼓气饱和和培养液, 再密闭保持上浮气体 CO ₂ (g) 的浓度/19d	190、410、710 μL/L	2005 ^[82]
束毛藻属 <i>Trichodesmium</i>	室内半连续培养, 鼓气/浮游植物达到稳定期 7—10 世代	150、380、750、1250、1500 μL/L	2007 ^[59]
聚球藻 <i>Synechococcus</i> , 原绿球藻 <i>Prochlorococcus</i>	室内半连续培养, 鼓气/浮游植物达到稳定期至少 5d	380、750 μL/L	2007 ^[40]
河流浮游植物群落 Freshwater phytoplankton community	原位实验, 鼓气/90d	360、720 μL/L	2009 ^[84]

5 研究展望

综上所述,全球 CO₂ 水平升高必将会对水体碳化学环境、浮游植物、整个水生生态系统和生物地球化学循环产生重大影响。目前针对水生生态系统对 CO₂ 水平升高响应的相关研究还很薄弱,未来迫切需要开展以下方面的研究。

(1) 光合作用或者光呼吸途径的改变对浮游植物应对大气 CO₂ 浓度升高后的诱导变化具有重要作用^[37],但是其在分子生物学水平上的生理机制尚不清楚,这应当是未来研究一个突破口,需要进一步深入研究。

(2) 由于受传统显微镜观察法的限制,对于水体中具有重要生态意义的超微藻的研究一直进展缓慢,但是随着分子生物技术的引入和其对全球气候变化的特殊敏感性,对于水体中超微藻的研究必将更加深入。

(3) 目前关于水生生态系统的 CO₂ 控制实验基本上还是以是短期的室内实验为主,并且实验所用的浮游植物种类有限,不能完全模拟自然水体,实验结果的适用性具有很大的不确定性,因此为了模拟自然水体的真实情况,进行长期的野外中宇宙生态系统实验将是不可或缺的途径。

(4) 全球 CO₂ 水平升高等全球气候变化问题对水生生态系统的影响是多方面的,目前的研究还局限于 CO₂ 水平、温度和水体营养盐等因素,各种因素的综合生态效应也是未来研究的一个重要方向。

(5) 全球 CO₂ 水平升高会显著改变浮游植物的群落组成和结构,这一点具有重要的生态意义。目前对于淡水水生生态系统这方面的研究还很少,所以淡水浮游植物群落组成和结构对 CO₂ 水平升高的响应趋势是当前亟待解决的问题。

References:

- [1] Meehl G, Stocker T, Collins W, Friedlingstein P, Gaye A. Coauthors, 2007b: Global Climate Projections. Cambridge: Cambridge University Press, 2007: 747-845.
- [2] Houghton J T, Ding Y, Griggs D J, Noguer M, van der Linden P J, Dai X, Maskell K, Johnson C A. Climate Change 2001: the Scientific Basis. Cambridge: Cambridge University Press, 2001: 1-32.
- [3] Cao M K, Woodward F I. Dynamic responses of terrestrial ecosystem carbon cycling to global climate change. Nature, 1998, 393 (6682): 249-252.

- [4] Thomann R V, Mueller J A. Principles of Surface Water Quality Modeling and Control. New York; Harper and Row, Publishers, 1987.
- [5] Field C B, Behrenfeld M J, Randerson J T, Falkowski P. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science*, 1998, 281(5374): 237-240.
- [6] Urban O. Physiological impacts of elevated CO₂ concentration ranging from molecular to whole plant responses. *Photosynthetica*, 2003, 41(1): 9-20.
- [7] Riebesell U, Wolf-Gladrow D A, Smetacek V. Carbon dioxide limitation of marine phytoplankton growth rates. *Nature*, 1993, 361(6409): 249-251.
- [8] Hein M, Sand-Jensen K. CO₂ increases oceanic primary production. *Nature*, 1997, 388(6642): 526-527.
- [9] Burkhardt S, Zondervan I, Riebesell U. Effect of CO₂ concentration on the C:N:P ratio in marine phytoplankton: a species comparison. *Limnology and Oceanography*, 1999, 44(3): 683-690.
- [10] Burkhardt S, Riebesell U, Zondervan I. Effects of growth rate, CO₂ concentration, and cell size on the stable carbon isotope fractionation in marine phytoplankton. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 1999, 63(22): 3729-3741.
- [11] Callier C, Stockner J G. Freshwater autotrophic picoplankton: a review. *Journal of Limnology*, 2002, 61(1): 1-14.
- [12] Xia J R, Gao K S, Ye H B. Responses of growth and photosynthesis of *Anabena flos-aquae* to elevated atmospheric CO₂ concentration. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, 26(6): 652-655.
- [13] Riebesell U. Effects of CO₂ enrichment on marine phytoplankton. *Journal of Oceanography*, 2004, 60(4): 719-729.
- [14] Mehrbach C, Culbertson C H, Hawley J E, Pytkowicz R M. Measurement of the apparent dissociation constants of carbonic acid in seawater at atmospheric pressure. *Limnology and Oceanography*, 1973, 18(6): 897-907.
- [15] Rost B, Riebesell U, Burkhardt S, Stütemeyer D. Carbon acquisition of bloom-forming marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 2003, 48(1): 55-67.
- [16] Beardall J, Raven J A. The potential effects of global climate change on microalgal photosynthesis, growth and ecology. *Phycologia*, 2004, 43(1): 26-40.
- [17] Stumm W, Morgan J J, Drever J I. Aquatic Chemistry. New York: John Wiley and Sons, 1996: 206-315.
- [18] Beardall J, Stojkovic S, Larsen S. Living in a high CO₂ world: impacts of global climate change on marine phytoplankton. *Plant Ecology and Diversity*, 2009, 2(2): 191-205.
- [19] Houghton J, Ding Y, Griggs D, Noguer M, van der Linden P J, Dai X, Maskell K, Johnson C A. IPCC, 2001: Climate Change 2001: the Scientific Basis // Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2001: 25-37.
- [20] Chen C Y, Durbin E G. Effects of pH on the growth and carbon uptake of marine phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series*, 1994, 109(1): 83-94.
- [21] Xia J R, Gao K S. Effects of doubled atmospheric CO₂ concentration on the photosynthesis and growth of *Chlorella pyrenoidosa* cultured at varied levels of light. *Fisheries Science*, 2003, 69(4): 767-771.
- [22] Hepburn C D, Pritchard D W, Cornwall C E, Mcleod R J, Beardall J, Raven J A, Hurd C L. Diversity of carbon use strategies in a kelp forest community: implications for a high CO₂ ocean. *Global Change Biology*, 2011, 17(7): 2488-2497.
- [23] Badger M R, Andrews T J, Whitney S M, Ludwig M, Yellowlees D C, Leggat W, Price G D. The diversity and coevolution of Rubisco, plastids, pyrenoids, and chloroplast-based CO₂-concentrating mechanisms in algae. *Canadian Journal of Botany*, 1998, 76(6): 1052-1071.
- [24] Kaplan A, Reinhold L. CO₂ concentrating mechanisms in photosynthetic microorganisms. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1999, 50(1): 539-570.
- [25] Suzuki E, Shiraiwa Y, Miyachi S. The cellular and molecular aspects of carbonic anhydrase in photosynthetic microorganisms // Progress in Phycological Research. 1994, 10: 1-5.
- [26] Fisher M, Gokhman I, Pick U, Zamir A. A salt-resistant plasma membrane carbonic anhydrase is induced by salt in *Dunaliella salina*. *Journal of Biological Chemistry*, 1996, 271(30): 17718-17723.
- [27] Raven J A. Inorganic carbon acquisition by marine autotrophs. *Advances in Botanical Research*, 1997, 27: 85-209.
- [28] Nimer N A, Iglesias-Rodriguez M D, Merrett M J. Bicarbonate utilization by marine phytoplankton species. *Journal of Phycology*, 1997, 33(4): 625-631.
- [29] Salon C, Mir N A, Canvin D T. Influx and efflux of inorganic carbon in *Synechococcus* UTEX625. *Plant, Cell and Environment*, 1996, 19(3): 247-259.
- [30] Schwarz R, Friedberg D, Kaplan A. Is there a role for the 42 kilodalton polypeptide in inorganic carbon uptake by cyanobacteria?. *Plant Physiology*, 1988, 88(2): 284-288.

- [31] Badger M R, Price G D. The CO₂ concentrating mechanism in cyanobacteria and microalgae. *Physiologia Plantarum*, 1992, 84(4): 606-615.
- [32] Miller A G, Espie G S, Canvin D T. Physiological aspects of CO₂ and HCO₃⁻ transport by cyanobacteria; a review. *Canadian Journal of Botany*, 1990, 68(6): 1291-1302.
- [33] Spalding M. CO₂ acquisition; acclimation to changing carbon availability. *The Molecular Biology of Chloroplasts and Mitochondria in Chlamydomonas*, 1998, 1: 529-547.
- [34] Kaplan A, Ronen-Tarazi M, Zer H, Schwarz R, Tchernov D, Bonfil D J, Schatz D, Vardi A, Hassidim M, Reinhold L. The inorganic carbon-concentrating mechanism in cyanobacteria; induction and ecological significance. *Canadian Journal of Botany*, 1998, 76(6): 917-924.
- [35] Eriksson M, Villand P, Gardeström P, Samuelsson G. Induction and regulation of expression of a low-CO₂-induced mitochondrial carbonic anhydrase in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant Physiology*, 1998, 116(2): 637-641.
- [36] Fridlyand LE, Backhausen J E, Holtgreve S, Kitzmann C, Scheibe R. Quantitative evaluation of the rate of 3-phosphoglycerate reduction in chloroplasts. *Plant and Cell Physiology*, 1997, 38(11): 1177-1186.
- [37] Bailly J, Coleman J R. Effect of CO₂ concentration on protein biosynthesis and carbonic anhydrase expression in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant Physiology*, 1988, 87(4): 833-840.
- [38] Kaplan A, Badger M R, Berry J A. Photosynthesis and the intracellular inorganic carbon pool in the bluegreen alga *Anabaena variabilis*; response to external CO₂ concentration. *Planta*, 1980, 149(3): 219-226.
- [39] Volokita M, Zenvirth D, Kaplan A, Reinhold L. Nature of the inorganic carbon species actively taken up by the cyanobacterium *Anabaena variabilis*. *Plant Physiology*, 1984, 76(3): 599-602.
- [40] Fu F X, Warner M E, Zhang Y H, Feng Y Y, Hutchins D A. Effects of increased temperature and CO₂ on photosynthesis, growth, and elemental ratios in marine *synechococcus* and *prochlorococcus* (Cyanobacteria). *Journal of Phycology*, 2007, 43(3): 485-496.
- [41] Raven J A, Johnston A M, Kübler J E, Korb R, Meinrooy S G, Handley L L, Scrimgeour C M, Walker D I, Beardall J, Vanderklift M, Fredriksen S, Dunton K H. Mechanistic interpretation of carbon isotope discrimination by marine macroalgae and seagrasses. *Functional Plant Biology*, 2002, 29(3): 355-378.
- [42] Kevekordes K, Holland D, Häubner N, Jenkins S, Koss R, Roberts S, Raven J A, Scrimgeour C M, Shelly K, Stojkovic S, Beardall J. Inorganic carbon acquisition by eight species of *Caulerpa* (*Caulerpaceae*, *Chlorophyta*). *Phycologia*, 2006, 45(4): 442-449.
- [43] Raven J A, Beardall J. Carbon acquisition mechanisms of algae: carbon dioxide diffusion and carbon dioxide concentrating mechanisms. *Photosynthesis in Algae*, 2003, 1: 225-244.
- [44] Beardall J, Stojkovic S. Microalgae under global environmental change: implications for growth and productivity, populations and trophic flow. *Scienceasia*, 2006, 32(S1): 1-10.
- [45] Tortell P D, DiTullio G R, Sigman D M, Morel F M M. CO₂ effects on taxonomic composition and nutrient utilization in an Equatorial Pacific phytoplankton assemblage. *Marine Ecology Progress Series*, 2002, 236: 37-43.
- [46] Badger M R, Price G D. CO₂ concentrating mechanisms in cyanobacteria; molecular components, their diversity and evolution. *Journal of Experimental Botany*, 2003, 54(383): 609-622.
- [47] Reynolds C S. What factors influence the species composition of phytoplankton in lakes of different trophic status? *Hydrobiologia*, 1998, 369/370: 11-26.
- [48] Collins S, Bell G. Phenotypic consequences of 1,000 generations of selection at elevated CO₂ in a green alga. *Nature*, 2004, 431(7008): 566-569.
- [49] Sieburth J M, Smetacek V, Lenz J. Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnology and Oceanography*, 1978, 23(6): 1256-1263.
- [50] Cermeño P, Marañón E, Harbour D, Harris R P. Invariant scaling of phytoplankton abundance and cell size in contrasting marine environments. *Ecology Letters*, 2006, 9(11): 1210-1215.
- [51] Pahlow M, Riebesell U, Wolf-Gladrow D A. Impact of cell shape and chain formation on nutrient acquisition by marine diatoms. *Limnology and Oceanography*, 1997, 42(8): 1660-1672.
- [52] Chisholm S W. *Phytoplankton Size*. New York: Plenum Press, 1992: 1-34.
- [53] Moss B, McKee D, Atkinson D, Collings S E, Eaton J W, Gill A B, Harvey I, Hatton K, Heyes T, Wilson D. How important is climate? Effects of warming, nutrient addition and fish on phytoplankton in shallow lake microcosms. *Journal of Applied Ecology*, 2003, 40(5): 782-792.
- [54] Finkel Z V, Beardall J, Flynn K J, Quigg A, Rees T A V, Raven J A. Phytoplankton in a changing world: cell size and elemental stoichiometry. *Journal of Plankton Research*, 2009, 32(1): 119-137.
- [55] Sakshaug E, Holm-Hansen O. Chemical composition of *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve and *Pavlova* (*Monochrysis*) *lutheri* (Droop) Green as a function of nitrate-, phosphate-, and iron-limited growth. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1977, 29(1): 1-34.

- [56] Hecky R E, Campbell P, Hendzel L L. The stoichiometry of carbon, nitrogen, and phosphorus in particulate matter of lakes and oceans. *Limnology and Oceanography*, 1993, 38(4): 709-724.
- [57] Laws E A, Bannister T T. Nutrient- and light-limited growth of *Thalassiosira fluviatilis* in continuous culture, with implications for phytoplankton growth in the ocean. *Limnology and Oceanography*, 1980, 25(3): 457-473.
- [58] Sterner R W, Elser J J, Vitousek P. *Ecological Stoichiometry: the Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton: Princeton University Press, 2002: 24-78.
- [59] Hutchins D A, Fu F X, Zhang Y, Warner M E, Feng Y, Portune K, Bernhardt P W, Mulholland M R. CO₂ control of *Trichodesmium* N₂ fixation, photosynthesis, growth rates, and elemental ratios: implications for past, present, and future ocean biogeochemistry. *Limnology and Oceanography*, 2007, 52(4): 1293-1304.
- [60] Levitan O, Rosenberg G, Setlik I, Setlikova E, Grigel J, Klepetar J, Prasil O, Berman-Frank I. Elevated CO₂ enhances nitrogen fixation and growth in the marine cyanobacterium *Trichodesmium*. *Global Change Biology*, 2007, 13(2): 531-538.
- [61] Quigg A, Finkel Z V, Irwin A J, Rosenthal Y, Ho T Y, Reinfelder J R, Schofield O, Morel F M M, Falkowski P G. The evolutionary inheritance of elemental stoichiometry in marine phytoplankton. *Nature*, 2003, 425(6955): 291-294.
- [62] Tortell P D, Rau G H, Morel F M M. Inorganic carbon acquisition in coastal Pacific phytoplankton communities. *Limnology and Oceanography*, 2002, 45(7): 1485-1500.
- [63] Hessen D O, Anderson T R. Excess carbon in aquatic organisms and ecosystems: physiological, ecological, and evolutionary implications. *Limnology and Oceanography*, 2008, 53(4): 1685-1696.
- [64] Riebesell U, Zondervan I, Rost B, Tortell P D, Zeebe R E, Morel F M M. Reduced calcification of marine plankton in response to increased atmospheric CO₂. *Nature*, 2000, 407(6802): 364-367.
- [65] Xia J R, Gao K S. Impacts of elevated CO₂ concentration on biochemical composition, carbonic anhydrase, and nitrate reductase activity of freshwater green algae. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2005, 47(6): 668-675.
- [66] Chin W C, Orellana M V, Verdugo P. Spontaneous assembly of marine dissolved organic matter into polymer gels. *Nature*, 1998, 391(6667): 568-572.
- [67] Engel A, Passow U. Carbon and nitrogen content of transparent exopolymer particles (TEP) in relation to their Alcian Blue adsorption. *Marine Ecology Progress Series*, 2001, 219: 1-10.
- [68] Falkowski P G. The role of phytoplankton photosynthesis in global biogeochemical cycles. *Photosynthesis Research*, 1994, 39(3): 235-258.
- [69] Behrenfeld M J, Randerson J T, McClain C R, Feldman G C, Los S O, Tucker C J, Falkowski P G, Field C B, Frouin R, Esaias W E, Kolber D D, Pollack N H. Biospheric primary production during an ENSO transition. *Science*, 2001, 291(5513): 2594-2597.
- [70] Raven J A, Falkowski P G. Oceanic sinks for atmospheric CO₂. *Plant, Cell and Environment*, 1999, 22(6): 741-755.
- [71] Schippers P, Lürding M, Scheffer M. Increase of atmospheric CO₂ promotes phytoplankton productivity. *Ecology Letters*, 2004, 7(6): 446-451.
- [72] Ibelings B W, Maberly S C. Photoinhibition and the availability of inorganic carbon restrict photosynthesis by surface blooms of cyanobacteria. *Limnology and Oceanography*, 1998, 43(3): 408-419.
- [73] Meseck S L, Smith B C, Wikfors G H, Alix J H, Kapareiko D. Nutrient interactions between phytoplankton and bacterioplankton under different carbon dioxide regimes. *Journal of Applied Phycology*, 2007, 19(3): 229-237.
- [74] Bowes G. Facing the inevitable: plants and increasing atmospheric CO₂. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1993, 44(1): 309-332.
- [75] Morel F M M, Reinfelder J R, Roberts S B, Chamberlain C P, Lee J G, Yee D. Zinc and carbon co-limitation of marine phytoplankton. *Nature*, 1994, 369(6483): 740-742.
- [76] Fernández E, Marañón E, Morán XAG, Serret P. Potential causes for the unequal contribution of picophytoplankton to total biomass and productivity in oligotrophic waters. *Marine Ecology Progress Series*, 2003, 254: 101-109.
- [77] O'Reilly C M, Alin S R, Plisnier P D, Cohen A S, McKee B A. Climate change decreases aquatic ecosystem productivity of lake Tanganyika, Africa. *Nature*, 2003, 424(6950): 766-768.
- [78] Stockner J G, Macisaac E A. British Columbia lake enrichment programme: two decades of habitat enhancement for sockeye salmon. *Regulated Rivers: Research and Management*, 1996, 12(4/5): 547-561.
- [79] Ferguson A J D, Thompson J M, Reynolds C S. Structure and dynamics of zooplankton communities maintained in closed systems, with special reference to the algal food supply. *Journal of Plankton Research*, 1982, 4(3): 523-543.
- [80] Guo J, Hu Q L, Zhu J G, Zhang W J. Effects of atmospheric CO₂ enrichment on the population sizes of aquatic microbial and coliform group in paddy field ecosystem. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(3): 1300-1308.
- [81] Yoshimura T, Nishioka J, Suzuki K, Hattori H, Kiyosawa H, Watanabe Y W. Impacts of elevated CO₂ on phytoplankton community composition

- and organic carbon dynamics in nutrient-depleted Okhotsk Sea surface waters. *Biogeosciences Discuss*, 2009, 6(2): 4143-4163.
- [82] Engel A, Zondervan I, Aerts K, Beaufort L, Benthien A, Chou L, Delille B, Gattuso J P, Harlay J, Heemann C, Hoffmann L, Jacquet S, Nejstgaard J, Pizay M D, Rochelle-Newall E, Schneider U, Terbruggen A, Riebesell U. Testing the direct effect of CO₂ concentration on a bloom of the coccolithophorid *Emiliania huxleyi* in mesocosm experiments. *Limnology and Oceanography*, 2005, 50(2): 493-507.
- [83] Squires M M, Lesack L F W, Hecky R E, Guildford S J, Ramlal P, Higgins S N. Primary production and carbon dioxide metabolic balance of a lake-rich arctic river floodplain: partitioning of phytoplankton, epipelon, macrophyte, and epiphyton production among Lakes on the Mackenzie Delta. *Ecosystems*, 2009, 12(5): 853-872.
- [84] Hargrave C W, Gary K P, Rosado S K. Potential effects of elevated atmospheric carbon dioxide on benthic autotrophs and consumers in stream ecosystems: a test using experimental stream mesocosms. *Global Change Biology*, 2009, 15(11): 2779-2790.
- [85] Cole J J, Caraco N F, Kling G W, Kratz T K. Carbon dioxide supersaturation in the surface waters of lakes. *Science*, 1994, 265(5178): 1568-1570.
- [86] Heimann M, Reichstein M. Terrestrial ecosystem carbon dynamics and climate feedbacks. *Nature*, 2008, 451(7176): 289-292.
- [87] YangANG L X, Wang Y X, Zhu J G, Hasegawa T, Wang Y L. What have we learned from 10 years of free-air CO₂ enrichment (FACE) experiments on rice? Growth and development. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(6): 1573-1585.
- [88] Clark D R, Flynn K J. The relationship between the dissolved inorganic carbon concentration and growth rate in marine phytoplankton. *Proceedings of the Royal Society of Lond, Series B: Biological Sciences*, 2000, 267(1447): 953-959.

参考文献:

- [12] 夏建荣, 高坤山, 叶海波. 水华鱼腥藻生长与光合作用对大气 CO₂ 浓度升高的响应. *植物生态学报*, 2002, 26(6): 652-655.
- [80] 郭嘉, 户其亮, 朱建国, 张卫建. 大气 CO₂ 浓度升高对稻田水体细菌及大肠菌群数量的影响. *生态学报*, 2009, 29(3): 1300-1308.
- [87] 杨连新, 王云霞, 朱建国, Hasegawa T, 王余龙. 开放式空气中 CO₂ 浓度增高 (FACE) 对水稻生长和发育的影响. *生态学报*, 2010, 30(6): 1573-1585.

CONTENTS

Widespread of anaerobic ammonia oxidation bacteria in an eutrophic freshwater lake wetland and its impact on nitrogen cycle	WANG Shanyun, ZHU Guibing, QU Dongmei, et al (6591)
Responses of soil enzyme activities of degraded coastal saline wetlands to irrigation with treated paper mill effluent	XIA Mengjing, MIAO Ying, LU Zhaozhua, et al (6599)
Wetland ecosystem health assessment of the Tumen River downstream	ZHU Weihong, GUO Yanli, SUN Peng, et al (6609)
An index of biological integrity: developing the methodology for assessing the health of the Baiyangdian wetland	CHEN Zhan, LIN Bo, SHANG He, et al (6619)
MODIS-based analysis of wetland area responses to hydrological processes in the Dongting Lake	LIANG Jie, CAI Qing, GUO Shenglian, et al (6628)
The diversity of invasive plant <i>Spartina Alterniflora</i> rhizosphere bacteria in a tidal salt marshes at Chongming Dongtan in the Yangtze River estuary	ZHANG Zhengya, DING Chengli, XIAO Ming (6636)
Analyzing the azimuth distribution of tree ring $\delta^{13}\text{C}$ in subtropical regions of eastern China using the harmonic analysis	ZHAO Xingyun, LI Baohui, WANG Jian, et al (6647)
In the process of grassland degradation the spatial pattern and spatial association of dominant species	GAO Fuyuan, ZHAO Chengzhang (6661)
Activities of soil oxidoreductase and their response to seasonal freeze-thaw in the subalpine/alpine forests of western Sichuan	TAN Bo, WU Fuzhong, YANG Wanqin, et al (6670)
Simulating the effects of forestry classified management on forest biomass in Xiao Xing'an Mountains	DENG Huawei, BU Rencang, LIU Xiaomei, et al (6679)
The simulation of three-dimensional canopy net photosynthetic rate of apple tree	GAO Zhaoquan, ZHAO Chenxia, ZHANG Xianchuan, et al (6688)
The effect of <i>Phomopsis</i> B3 and organic fertilizer used together during continuous cropping of strawberry (<i>Fragaria ananassa</i> Duch) ...	HAO Yumin, DAI Chuanchao, DAI Zhidong, et al (6695)
Temporal and spatial variations of DOC, DON and their function group characteristics in larch plantations and possible relations with other physical-chemical properties	SU Dongxue, WANG Wenjie, QIU Ling, et al (6705)
Comparisons of quantitative characteristics and spatial distribution patterns of <i>Eremosparton songoricum</i> populations in an artificial sand fixed area and a natural bare sand area in the Gurbantunggut Desert, Northwestern China	ZHANG Yongkuan, TAO Ye, LIU Huiliang, et al (6715)
Comparison study on macroinvertebrate assemblage of riffles and pools: a case study of Dong River in Kaixian County of Chongqing, China	WANG Qiang, YUAN Xingzhong, LIU Hong (6726)
Nekton community structure and its relationship with main environmental variables in Lidao artificial reef zones of Rongcheng	WU Zhongxin, ZHANG Lei, ZHANG Xiumei, et al (6737)
Zooplankton diversity and its variation in the Northern Yellow Sea in the autumn and winter of 1959, 1982 and 2009	YANG Qing, WANG Zhenliang, FAN Jingfeng, et al (6747)
Building ecological security pattern based on land use: a case study of Ordos, Northern China	MENG Jijun, ZHU Likai, YANG Qianet al (6755)
Additive partition of species diversity across multiple spatial scales in community culturally protected forests and non-culturally protected forests	GAO Hong, CHEN Shengbin, OUYANG Zhiyun (6767)
Environmental perception of farmers of different livelihood strategies; a case of Gannan Plateau	ZHAO Xueyan (6776)
Application and comparison of two prediction models for groundwater dynamics	ZHANG Xia, LI Zhanbin, ZHANG Zhenwen, et al (6788)
Pollination success of <i>Phaius delavayi</i> in Huanglong Valley, Sichuan	HUANG Baoqiang, KOU Yong, AN Dejun (6795)
Mechanism of nitrification inhibitor on nitrogen-transformation bacteria in vegetable soil	YANG Yang, MENG Denglong, QIN Hongling, et al (6803)
Archaea diversity in water of two typical brackish lakes in Xinjiang	DENG Lijuan, LOU Kai, ZENG Jun, et al (6811)
Abundance and biomass of heterotrophic flagellates in Baiyangdian Lake, as well as their relationship with environmental factors	ZHAO Yujuan, LI Fengchao, ZHANG Qiang, et al (6819)
Effects of bisphenol A on the toxicity and life history of the rotifer <i>Brachionus calyciflorus</i>	LU Zhenghe, ZHAO Baokun, YANG Jiaxin (6828)
Effect of incubation temperature on behavior and metabolism in the Chinese cornsnake, <i>Elaphe bimaculata</i>	CAO Mengjie, ZHU Si, CAI Ruoru, et al (6836)
Functional and numerical responses of <i>Mallada besalis</i> feeding on <i>Coreyra cephalonica</i> eggs	LI Shuiquan, HUANG Shoushan, HAN Shichou, et al (6842)
Stability analysis of mutualistic-parasitic coupled system	GAO Lei, YANG Yan, HE Junzhou, et al (6848)
Effect of ultra-micro powder qiweibaishusan on the intestinal microbiota and enzyme activities in mice	TAN Zhoujin, WU Hai, LIU Fulin, et al (6856)
Review and Monograph	
The effects of nitrogen deposition on forest carbon sequestration: a review	CHEN Hao, MO Jiangming, ZHANG Wei, et al (6864)
Effect of enhanced CO ₂ level on the physiology and ecology of phytoplankton	ZHAO Xuhui, KONG Fanxiang, XIE Weiwei, et al (6880)
Transboundary protected areas as a means to biodiversity conservation	SHI Longyu, LI Du, CHEN Lei, et al (6892)
Scientific Note	
The energy storage and its distribution in 11-year-old chinese fir plantations in Huitong and Zhuting	KANG Wenxing, XIONG Zhengxiang, HE Jienan, et al (6901)
Spatial pattern of sexual plants and vegetative plants of <i>Stipa krylovii</i> population in alpine degraded grassland	REN Heng, ZHAO Chengzhang, GAO Fuyuan, et al (6909)

《生态学报》2013 年征订启事

《生态学报》是中国生态学学会主办的生态学专业性高级学术期刊,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,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

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 21 期 (2012 年 11 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 32 No. 21 (November, 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:1000717	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