

ISSN 1000-0933

CN 11-2031/Q

生态学报

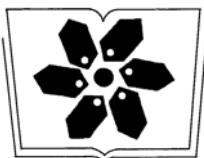
Acta Ecologica Sinica



第34卷 第5期 Vol.34 No.5 **2014**

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 34 卷 第 5 期 2014 年 3 月 (半月刊)

目 次

前沿理论与学科综述

- 干旱指标研究进展..... 李柏贞,周广胜 (1043)
- 气候变化对作物矿质元素利用率影响研究进展..... 李堃清,吴正云,张 强,等 (1053)
- 森林生态系统中植食性昆虫与寄主的互作机制、假说与证据 曾凡勇,孙志强 (1061)
- 线虫区系分析指示土壤食物网结构和功能研究进展..... 陈云峰,韩雪梅,李钰飞,等 (1072)
- 中国省际水足迹强度收敛的空间计量分析 赵良仕,孙才志,郑德凤 (1085)
- 高原河谷城市植被时空变化及其影响因素——以青海省西宁市为例..... 高 云,谢苗苗,付梅臣,等 (1094)
- 土地利用和环境因子对表层土壤有机碳影响的尺度效应——以陕北黄土丘陵沟壑区为例.....
..... 赵明月,赵文武,钟莉娜 (1105)
- 赤子爱胜蚓和毛利远盲蚓对添加造纸污泥土壤的化学和生物学特征的影响.....
..... 陈旭飞,张 池,戴 军,等 (1114)

个体与基础生态

- 钾与信号抑制剂对外生菌根真菌分泌乙酸的调控作用..... 杨红军,李 勇,袁 玲,等 (1126)
- 砷诱导蚕豆气孔保卫细胞死亡的毒性效应..... 薛美昭,仪慧兰 (1134)
- 石油污染土壤中苯酚降解菌 ad049 的鉴定及降解特性..... 胡 婷,谷 洁,甄丽莎,等 (1140)
- 紫花苜蓿对铜胁迫生理响应的傅里叶变换红外光谱法研究..... 付 川,余顺慧,黄怡民,等 (1149)
- 播种期对晚季稻香气 2-乙酰-1-吡咯啉含量和产量的影响 杨晓娟,唐湘如,闻祥成,等 (1156)
- 外源钙(Ca)对毛葱耐镉(Cd)胁迫能力的影响 王巧玲,邹金华,刘东华,等 (1165)
- 基于植被指数的北京军都山荆条灌丛生物量反演研究..... 高明亮,官兆宁,赵文吉,等 (1178)
- 三种暖季型草坪草对二氧化硫抗性的比较..... 李 西,王丽华,刘 尉,等 (1189)
- 恩施烟区无翅桃蚜在烤烟田空间动态的地统计学分析..... 夏鹏亮,王 瑞,王昌军,等 (1198)
- 啮齿动物捕食和搬运蒙古栎种子对种群更新的影响..... 张晶虹,刘丙万 (1205)
- 高原鼠兔有效洞穴密度对高寒草甸优势植物叶片和土壤氮磷化学计量特征的影响.....
..... 李倩倩,赵 旭,郭正刚 (1212)
- 光、温限制后铜绿微囊藻和斜生栅藻的超补偿生长与竞争效应..... 谢晓玲,周 蓉,邓自发 (1224)

种群、群落和生态系统

- 人工巢箱繁殖鸟类主要巢捕食者及其影响因素..... 张 雷,李东来,马锐强,等 (1235)
- 泉州湾埭埔潮间带大型底栖动物群落的时空分布..... 卓 异,蔡立哲,郭 涛,等 (1244)

不同尺度因子对滦河流域大型底栖无脊椎动物群落的影响..... 张海萍,武大勇,王赵明,等 (1253)

呼兰河湿地夏、秋两季浮游植物功能分组演替及其驱动因子..... 陆欣鑫,刘 妍,范亚文 (1264)

江西桃红岭国家级自然保护区梅花鹿生境适宜性评价..... 李 佳,李言阔,缪沪君,等 (1274)

景观、区域和全球生态

中国自然保护综合地理区划..... 郭子良,崔国发 (1284)

近 10 年来蒙古高原植被覆盖变化对气候的响应 缪丽娟,蒋 冲,何 斌,等 (1295)

人类活动与气候变化对洪湖春旱的影响 刘可群,梁益同,周金莲,等 (1302)

2000—2010 年武汉市中心城区湖泊景观变化 谈永利,王宏志,张 欢,等 (1311)

资源与产业生态

三江源区冬虫夏草资源适宜性空间分布..... 李 芬,吴志丰,徐 翠,等 (1318)

期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 282 * zh * P * ¥90.00 * 1510 * 30 * 2014-03



封面图说：插秧季节的桂西——2009—2011 年,我国广西、云南、贵州、四川、重庆等西南地区遭受了百年不遇的特大旱灾,其中广西西北部、云南大部、贵州西部等石漠化地区最为严重,农作物大面积绝收,千百万人 and 大牲畜饮水困难,这种危害是巨大的、现实的。从对 2009—2011 年我国西南地区旱灾程度及其对植被净初级生产力影响结果显示:2009—2011 年西南地区年均降水量和湿润指数明显低于 1980—2008 年均值,植被净初级生产力低于 2001—2008 年均值,造成的碳损失约占我国总碳汇的 7.91%。全球气候变暖给大气环流提供了动力,也造成了许多极端灾害天气,因此如何应对气候变化形势显得更加紧迫。

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/stxb201307091871

杨红军,李勇,袁玲,时安东.钾与信号抑制剂对外生菌根真菌分泌乙酸的调控作用.生态学报,2014,34(5):1126-1133.

Yang H J, Li Y, Yuan L, Shi A D. Regulation of potassium supply and signal inhibitors on acetate effluxes by ectomycorrhizal fungi. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(5): 1126-1133.

钾与信号抑制剂对外生菌根真菌分泌乙酸的调控作用

杨红军,李 勇,袁 玲*,时安东

(西南大学资源环境学院,北碚 400715)

摘要: 外生菌根真菌是森林生态系统中的重要成分,参与树木养分的吸收利用。试验液体培养外生菌根真菌,设置不同供钾水平,添加钙信号抑制剂,研究了它们的有机酸和氢离子分泌,以及乙酸分泌对供钾和信号抑制剂的响应。结果表明,供试菌株的生长、氮、磷、钾含量和吸收量因菌株不同而异,生物量变化于 52.91—121.72 mg/瓶之间,相差 1 倍以上。外生菌根真菌吸收养分的差异可能与它们对土壤养分环境的长期适应、进化、选择有关。在外生菌根真菌的培养液中,分别检测出草酸、乙酸、苹果酸、柠檬酸和丁二酸等,以及大量的氢离子,说明菌根真菌能分解土壤含钾矿物,释放钾离子,改善寄主植物的钾营养。其中,乙酸分泌量较大,具有普遍性,低钾刺激分泌乙酸,高钾时分泌减少,其分泌速率与供钾浓度和菌丝吸钾量之间呈显著负相关($r = -0.734$, $r = -0.617$, $n = 60$)。钾对菌根真菌分泌乙酸的调控作用具有改善森林钾素营养,防止土壤养分淋失的生理和生态意义。此外,在低钾条件下,阴离子通道和钙信号抑制剂抑制外生菌根真菌分泌乙酸。说明钙信号和阴离子通道参与了乙酸分泌,缺钾可能是刺激乙酸分泌的原初信号,通过信号转导和一系列级联反应促进乙酸分泌。

关键词: 外生菌根真菌;钾;信号抑制剂;乙酸分泌;土壤生态

Regulation of potassium supply and signal inhibitors on acetate effluxes by ectomycorrhizal fungi

YANG Hongjun, LI Yong, YUAN Ling*, SHI Andong

College of Resources & Environment, Southwest University, Beibei 400715, China

Abstract: Potassium (K), an element required slightly lower than nitrogen (N), is one of the essential major nutrients for trees in forests. K deficiency inhibits tree growth and limits forest productivities. Ectomycorrhizal fungi are one of important microorganisms in forests. Many forest trees have evolved mutualistic symbioses with the fungi that contribute to their nutrition and growth. In the fungus-tree associations, the fungi obtain carbohydrates from host trees and, in turn, provide the plants with mineral nutrients such as phosphorus (P), calcium (Ca), magnesium (Mg) and K. In our present experiment, ectomycorrhizal fungi isolated from pine and eucalyptus forests were grown in liquid culture media with various K supplies (26, 130, and 650 mg/L K_2SO_4) and with Ca^{2+} signal and anion channel inhibitors such as Trifluoperazine, TFP; Verapamil, VP; Ruthenium red, RR and Niflumic acid, NIF. The efflux of acetate and protons by the fungal isolates in the response to the K supplies and inhibitors were studied in vitro in order to understand the mechanisms of ectomycorrhizal fungi to improve the nutrition of host plants. The results indicated that the fungal species varied greatly in both growth and nutrient absorption (N, P and K). The hyphae biomass at harvest, for example, showed at least twice difference, ranging from 52.91 mg/flask to 121.72 mg/flask. The reasons for the variations in growth and nutrition could be explained by the biological adaption to soil nutrient environments where they lived for a long time through evolution and

基金项目: 国家自然科学基金(40771112, 41171215);中央高校基本科研业务费专项资金资助(XDJK2014C105, XDJK2012C035);西南大学博士基金项目(SWU112083);西南大学研究生科技创新基金项目(Ky2009022)

收稿日期: 2013-07-09; **修订日期:** 2013-11-25

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lingyuanh@aliyun.com

selection. Oxalate, acetate, malate, citrate, succinate and large amount of protons were detected in the culture solutions. Taking into the account of dissolution and decomposition of minerals and rocks caused by protons and organic acids, ectomycorrhizal fungi could thus make K in mineral structures available for the host plants. In addition, all study fungi released acetate into liquid culture media and the low K supply stimulated significantly the acetate efflux. The efflux rate correlated negatively with K concentration in culture solutions ($r = -0.734$, $n = 60$) and fungal K absorption ($r = -0.617$, $n = 60$). In forest soils, therefore, the influence of K on acetate efflux by the external hyphae of ectomycorrhizas could be physiologically and ecologically important for the improvement of tree K nutrition at low K supply but prevention against K leaching in fertile soils. The inhibitors of Ca signals and anion channels decreased the acetate efflux by ectomycorrhizal fungal isolates in culture solutions with low K supply. It seems reasonable to suggest both Ca signals and anion channels involved the process of the fungal acetate exudation in this case. The primary signal of K deficiencies could act as the intracellular second messenger to react on calmodulin (CaM), by which changed the Ca^{2+} distribution inside and outside of the hyphae cells, and then stimulated the cascade reactions responsible for acetate efflux, including gene expression, acetate synthesis and anion channel activation. Concerning the difference between the ectomycorrhizas in the field and the fungal isolates *in vitro*, further investigation is necessary to carry out on the mechanisms of the detail processes with ectomycorrhizal trees.

Key Words: ectomycorrhizal fungi; potassium; signal inhibitor; acetate secretion; soil ecology

森林是陆地生态系统中的重要成分,具有调节气候、涵养水源、净化空气等多种多样的生态功能。钾是森林需要量最多的营养元素之一,缺钾抑制树木生长发育,造成森林退化和衰亡^[1]。在土壤生态系统中,钾是最丰富的矿质元素之一,但绝大部分为矿物结构钾,难于被树木吸收利用(土壤有效钾仅为全钾的 1%—3%),难于满足树木营养需要^[2]。因此,活化土壤无效钾对于森林钾素营养十分重要。外生菌根真菌是森林生态系统的重要组成部分。优良的外生菌根真菌与树木根系形成菌根之后,能活化土壤养分,改善树木营养,促进生长发育,提高抗病耐旱能力^[3-7]。在欧洲的森林土壤中,存在大量的低分子有机酸,包括乙酸、草酸、甲酸、丁二酸和苹果酸等,其浓度在外延菌丝尖端的土壤中高达 1000 $\mu\text{g}/\text{kg}$,能溶解土壤岩石和矿物,释放钾、钙、镁等矿质元素^[8-10]。其中,乙酸的电离系数高达 1.8×10^{-4} ,能电离大量的氢离子,产生较强的溶解作用。因此,尽管土壤严重石砾化,但由于外生菌根真菌的存在,森林仍能正常生长而不发生退化和衰亡^[11]。此外,外生菌根真菌感染花旗松之后,吸收钾离子的数量增加,其原因是菌根与钾离子的亲和力($1/K_m$)和最大吸收速率($I_{\max}$)提高,使之能适应钾含量极低的土壤环境^[12]。研究表明,钙、钾与 $\text{Ca}^{2+}/\text{K}^{+}$ -ATP 酶和阴离子通道活性直接相关^[13-16]。因此,外生菌根真

菌分泌乙酸可能同样受外源钾、钙信号传导和阴离子通道的影响,但目前未见有关报道。

试验设置不同供钾条件,研究了外生菌根真菌的生长和乙酸分泌,以及乙酸分泌对信号抑制剂的响应。旨在探讨钾素营养丰缺条件下,外生菌根真菌分泌乙酸的调控机理,为改善森林钾素营养,保持森林健康奠定理论基础。

1 材料与方法

1.1 供试菌种

在预备试验的基础上,试验选用我国不同生态条件下,具有代表性的外生菌根真菌为供试菌株,包括彩色豆马勃(*Pisolithus tinctorius*, Pt 715),从四川省凉山州干热河谷的桉树林土壤(pH 值 6.95)中分离获得;松乳菇(*Lactarius deliciosus*, Ld 2)和双色牛肝菌(*Boletus bicolor*, Bo 15),来源于北亚热带重庆市金佛山的马尾松林土壤(pH 值 4.23);土生空团菌(*Cenococcum geophilum*, Cg 04)广泛分布于寒温带的油松森林土壤中,采自于内蒙古大青山(pH 值 6.47)^[17],由内蒙古农业大学白淑兰教授捐赠。菌种保存于西南大学资源环境学院微生物实验室。试验前,将保存菌株接种于 Pachlewski 固体平板培养基上, $(25 \pm 1)^\circ\text{C}$ 暗培养 14—21 d 备用。

1.2 试验设计

用 1.146 g/L NaH_2PO_4 代替 Pachlewski 培养液中的 KH_2PO_4 , 分别加入 0.026、0.130、0.650 g/L K_2SO_4 形成低钾、正常供钾和高钾培养液(分别用 K_1 、 K_2 和 K_3 表示,下同),各取 20 mL 置于 150 mL 三角瓶中,蒸汽灭菌(121 $^{\circ}\text{C}$, 30 min)、冷却,接种一块直径为 6 mm 的圆形固体菌块,(25 $\pm$ 1) $^{\circ}\text{C}$ 暗培养 14 d。考虑到不同菌株的生物量差异较大,在进一步试验前先将生物量较小的合并,尽量保持各培养瓶中的菌株生物量基本一致。然后,每瓶加入 0.1 mol/L CaCl_2 溶液 1 mL 预处理 24 h,再分别加入 20 mL 含有信号抑制剂的 K_1 、 K_2 和 K_3 培养液。其中抑制剂的种类和浓度如下:钙调蛋白抑制剂三氟拉嗪(TFP),150 $\mu\text{mol/L}$;内膜钙通道抑制剂钨红(RR),8 $\mu\text{mol/L}$;钙离子通道抑制剂异搏定(VP),150 $\mu\text{mol/L}$ 和阴离子通道抑制剂尼弗灭酸(NIF),15 $\mu\text{mol/L}$,以不加抑制剂者为对照。在(25 $\pm$ 1) $^{\circ}\text{C}$ 条件下,暗培养 48 h。试验为 4 个菌株 $\times$ 3 种供钾水平 $\times$ 4 种抑制剂的 3 因素试验,各处理重复 5 次。

1.3 测定项目与方法

过滤收集菌丝,去离子水洗净,烘干测定生物量,用硫酸-过氧化氢消化,并依次用靛酚蓝比色法、钼蓝比色法和火焰光度法测定其氮、磷、钾含量^[18]。收集滤液,用 PHS-3C 精密酸度计测定培养液氢离子浓度,再经酸化后用高效液相色谱仪(日本 HITACHI 公司生产)测定有机酸含量。其色谱条件为:Diode Array L-7455 紫外检测器,检测波长 210 nm; Ion-300 有机酸分析专用柱(Phenomenex, Torrance, CA, USA),柱温 35 $^{\circ}\text{C}$,压力 450 psi;2.5 mmol/L 硫酸为流动相,流速 0.5 mL/min,进样量 20 μL 。测定的有机酸包括草酸、柠檬酸、苹果酸、丁二

酸、乙酸等,其保留时间(min)依次是 9.57、11.52、13.31、15.95、20.72。

1.4 数据处理

试验数据用 Excel 整理,SPSS (SPSS Statistics 17.0)进行 LSD 法多重比较($P < 0.05$)和 Pearson 法相关分析。

2 结果与分析

2.1 外生菌根真菌的生长

2.2 外生菌根真菌的养分含量与吸收量

图 2 可见,供试菌株不同,含氮量及氮吸收量也不一样。培养 14 d 之后,Bo 15、Pt 715 和 Cg 04 的菌丝氮含量无显著差异,但显著高于 Ld 2,相差 1 倍以上。Cg 04 的氮吸收量最高,达到 2127.54 $\mu\text{g/瓶}$,Bo 15、Pt 715 和 Ld 2 间无显著差异,变化于 1108.43—1449.52 $\mu\text{g/瓶}$ 之间。

培养 14 d 之后,Bo 15 的菌丝磷含量最高,达到 13.38 mg/g^{-1} 干重,显著高于 Pt 715、Cg 04 和 Ld 2,相差 1.74—2.21 倍。Bo 15 的磷吸收量最高,达到 760.72 $\mu\text{g/瓶}$,Cg 04 最低,仅 400.31 $\mu\text{g/瓶}$,Pt 715 和 Ld 2 居于 Bo 15 和 Cg 04 之间(图 2)。

图 2EF 是供试菌株的含钾量及钾吸收量。培养 14 d 之后,Bo 15 和 Cg 04 的菌丝钾含量相似,但显著高于 Ld 2 和 Pt 715。钾吸收量 Cg 04 最高,达到 419.71 $\mu\text{g/瓶}$,Pt 715 最低,仅 185.09 $\mu\text{g/瓶}$,高低之间相差 2.27 倍,Ld 2 和 Bo 15 介于二者之间。

2.3 外生菌根真菌的有机酸分泌

在外生菌根真菌的培养液中,有机酸的种类和浓度因菌株不同而异(表 1)。在各菌株的培养液中均检测出草酸和乙酸;Ld 2 的培养液中检测到苹果酸;Pt 715 和 Ld 2 的培养液中存在柠檬酸;Ld 2 和 Bo 15 的培养液中有丁二酸。从有机酸的总浓度看,Pt 715 最高,Cg 04 最低,相差近 3 倍。需要指出的是,尽管供试菌株不同,但菌丝培养液中的乙酸浓度相似,变化于 32.04—36.06 mg/L 之间。相对于其他有机酸,乙酸的浓度值最高,占有机酸总浓度的 26.66%—76.39%,说明乙酸是外生菌根真菌分泌的主要有机酸之一。

2.4 外生菌根真菌的氢离子分泌

培养液中的氢离子浓度变化于 0.04—0.53 mg/L 之间。其中,Pt 715 最高,Ld 2 和 Bo 15 次之,Cg 04

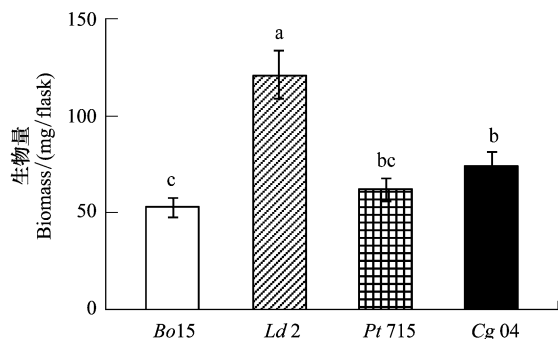


图 1 不同外生菌根真菌的生物量

Fig.1 Fungal biomass

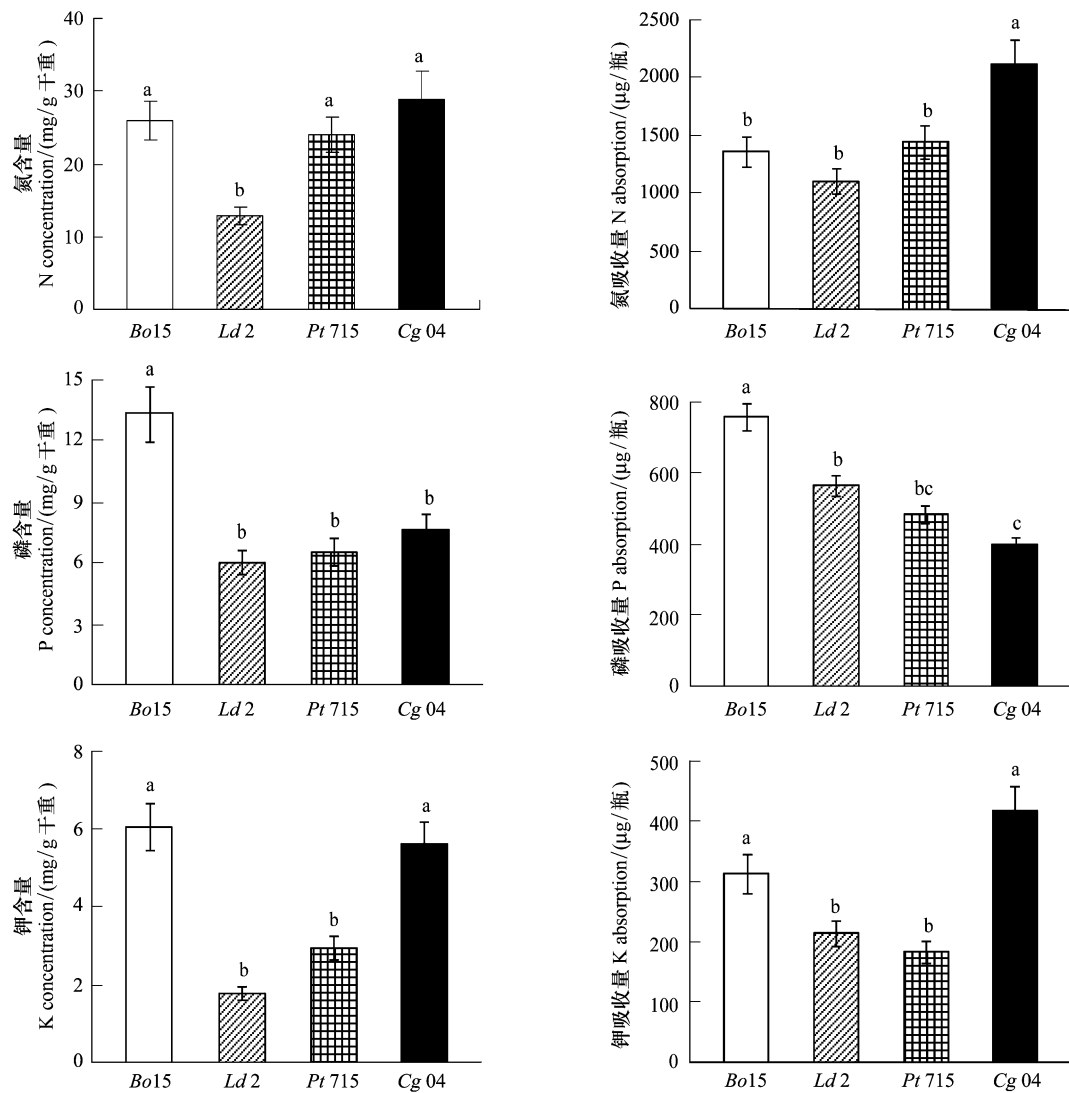


图2 外生菌根真菌的营养含量与吸收量

Fig.2 Fungal nutrient concentration and absorption

表1 培养液有机酸浓度

Table 1 The concentrations of organic acids in the liquid culture mediums

菌株 Strain	草酸/(mg/L) Oxalate	苹果酸/(mg/L) Malate	柠檬酸/(mg/L) Citric acid	丁二酸/(mg/L) Succinate	乙酸/(mg/L) Acetate	5种有机酸浓度 $\sum X$
Bo15	23.78ab	ND	ND	30.11a	32.04a	85.93b
Ld2	16.41bc	24.16a	21.17b	20.41b	36.06a	118.21ab
Pt715	30.77a	ND	58.64a	ND	32.50a	121.91a
Cg04	11.13c	ND	ND	ND	36.01a	47.14c

ND 表示未检出

最低,高低相差 9.17 倍(表 2)。计算表明,培养液中的有机酸电离产生氢离子浓度为 $1.20 \times 10^{-3} - 4.56 \times 10^{-2}$ mg/L,仅占总氢离子浓度 1.37%—8.59%,故外生菌根真菌能直接分泌大量的氢离子。

2.5 钾和钙信号/阴离子通道抑制剂对外生菌根真菌分泌乙酸的影响

表 3 可见,4 株外生菌根真菌中,Bo 15 和 Ld 2 分泌乙酸的平均速率最高,变化于 0.90 mg g^{-1} 干重 d^{-1} — 1.05 mg g^{-1} 干重 d^{-1} 之间,Pt 715 次之,为 0.75 mg g^{-1} 干重 d^{-1} ,Cg 04 最低,仅 0.54 mg g^{-1} 干重 d^{-1} 。

供钾水平显著影响外生菌根真菌分泌乙酸。外生菌根真菌分泌乙酸的速率低钾时最高,正常供钾次之,

高钾最低,平均值分别为 1.31 mg g⁻¹干重 d⁻¹(低钾)、 (高钾)。
0.74 mg g⁻¹干重 d⁻¹(正常供钾)和0.37 mg g⁻¹干重 d⁻¹

表 2 培养液氢离子浓度
Table 2 The concentrations of hydrogen ion in the liquid culture mediums

菌株 Strain	Bo15	Ld 2	Pt715	Cg04
ΣH ⁺ /(mg/L)	0.25b	0.44ab	0.53a	0.04c
有机酸电离 H ⁺ /(mg/L)	3.45×10 ⁻³ b	1.87×10 ⁻² ab	4.56×10 ⁻² a	1.20×10 ⁻³ c
H ⁺ ionized from organic acids				
ΣH ⁺ -有机酸电离 H ⁺ /(mg/L)	0.25b	0.42ab	0.49b	0.04c
ΣH ⁺ - H ⁺ ionized from organic acids				

在同一行中,有不同字母的数据表示差异显著($p=0.05$)

表 3 钾和信号抑制剂对外生菌根真菌分泌乙酸速率的影响
Table 3 Effects of potassium and signal inhibitors on the secretion rate of acetate by ectomycorrhizal fungi

钾水平 K levels	信号抑制剂 Signal inhibitor/ (μmol/L)	外生菌根真菌乙酸分泌速率/(mg g ⁻¹ 干重 d ⁻¹) Rate of acetate efflux by ectomycorrhizal fungi			
		Bo15	Ld 2	Pt715	Cg04
K ₁	CK	1.78a	2.68a	1.75a	1.57a
	RR	1.09c	1.72bc	1.67a	0.38c
	TFP	1.22bc	1.42d	0.98c	0.36c
	NIF	0.67d	1.65c	0.35d	1.25b
	VP	1.23bc	1.84b	1.32b	1.36a
	均值 averages	1.20	1.86	1.21	0.98
K ₂	CK	1.23b	1.82b	1.46b	0.43c
	RR	0.78d	0.98e	0.41d	0.42c
	TFP	0.86d	0.91ef	0.48d	0.38c
	NIF	1.06c	0.77f	0.47d	0.40c
	VP	0.84d	0.36g	0.44d	0.39c
	均值 averages	0.95	0.97	0.65	0.40
K ₃	CK	1.32b	0.35g	0.39d	0.40c
	RR	0.31e	0.33g	0.40d	0.11d
	TFP	0.35e	0.30g	0.34d	0.27cd
	NIF	0.32e	0.33g	0.35d	0.21cd
	VP	0.39e	0.29g	0.37d	0.26cd
	均值 Averages	0.54	0.37	0.25	
钾效应 Effect of K		P=0.1674 NS	P=0.0001 *	P=0.0001 *	P=0.0001 *
抑制剂效应 Effect of Inhibitor		P=0.8399 NS	P=0.0003 *	P=0.0095 *	P=0.0248 *
钾×抑制剂效应 Effect of K × Inhibitor		P=0.1981 NS	P=0.0001 *	P=0.0001 *	P=0.0001 *
菌株效应 Effect of strain		P=0.5596			

表中同列不同字母代表差异显著($P\leq 0.05$); *表示 0.01 水平差异显著,NS 表示差异不著性

钙信号抑制剂对外生菌根真菌分泌乙酸速率的影响因菌株和供钾条件不同而异。在低钾条件下,钙信号/阴离子通道抑制剂不同程度地抑制菌根真菌分泌乙酸(仅 RR 对 Pt 715 和 VP 对 Cg 04 例外)。在正常供钾条件下,钙信号/阴离子通道抑制剂不同程度地抑制 Bo 15、Ld 2 和 Pt 715 分泌乙酸,但对 Cg 04 分泌乙酸无显著影响。在高钾条件下,钙信号/阴离子通道抑制剂对 Bo 15 分泌乙酸表现出抑制作用,但对 Ld 2、Pt 715 和 Cg 04 分泌乙酸无显著影响

(仅 RR 对 Cg 04 例外)。

2.6 外生菌根真菌乙酸和氢离子分泌速率与钾的相关性

表 4 可见,外生菌根真菌的乙酸分泌速率与培养液中钾浓度和外生菌根真菌的钾吸收量呈极显著负相关,与氢离子分泌速率极显著正相关,相关系数分别为 $r = -0.734^*$ 、 $r = -0.617^*$ 、 $r = 0.404^*$ ($n = 60$)。氢离子分泌速率与培养液中钾浓度以及钾吸收量呈极显著负相关,相关系数分别为 $r = -0.453^*$ 、

$r = -0.643^*$ ($n = 60$)。供钾浓度与外生菌根真菌钾的吸收量呈极显著正相关,相关系数为 $r = 0.471^*$ ($n = 60$)。

表 4 外生菌根真菌乙酸和氢离子分泌速率与钾的相关性

Table 4 Correlation coefficients among potassium, proton and acetate efflux of ectomycorrhizal fungi

相关系数 Correlation coefficients	钾浓度 K concentration	钾吸收量 K absorbed	氢离子分泌速率 Secretion rate of H ⁺	乙酸分泌速率 Secretion rate of acetate
钾浓度 K concentration	1			
钾的吸收量 K absorbed	0.471 [*]	1		
氢离子分泌速率 Secretion rate of H ⁺	-0.453 [*]	-0.643 [*]	1	
乙酸分泌速率 Secretion rate of acetate	-0.734 [*]	-0.617 [*]	0.404 [*]	1

* 表示极显著 ($P \leq 0.01$)

3 讨论

3.1 外生菌根真菌的养分含量与吸收量

外生菌根是外生菌根真菌与树木根系形成的共生体。从结构上看,外生菌根的菌套包蔽根系,外延菌丝广泛分布于土壤,是菌根吸收养分的重要器官,菌丝吸收的养分转移到树木根系内部,再运输至地上部营养植物,发挥它们的生理功能。因此,菌丝养分含量的高低以及外生菌根真菌吸收养分的能力与寄主植物的营养吸收密切相关^[19]。供试菌株氮、磷、钾含量因菌种(株)不同而异。在南方菌株中,Bo 15 的养分含量显著高于 Ld 2,其中钾含量前者是后者的 3 倍以上,这表明 Bo 15 吸收养分的能力可能远远强于 Ld 2。相对于南方菌株,北方菌株 Cg 04 的氮、钾含量和吸收量相对较高,磷含量和吸收量相对较低,这可能与长期所处的土壤环境有关。在内蒙古大青山森林土壤中,氮、钾元素的含量显著高于南方菌株所在的土壤环境。说明外生菌根真菌吸收养分的能力可能与它们对土壤养分环境的长期适应、进化、选择有关,这与袁玲等研究结果一致^[20]。

3.2 外生菌根真菌的有机酸分泌

从供试外生菌根真菌的培养液中,分别检测到草酸、柠檬酸、苹果酸、丁二酸和乙酸等有机酸,类似现象也发生在欧洲高度酸化和砾石化的森林中^[21]。这些有机酸均与钙、镁、铁、铝有较强的络合能力^[22-23]。因此,它们能不同程度地络合岩石和土壤矿物晶格中的这些金属离子,使之风化分解,释放钾离子^[24]。但是,外生菌根真菌分泌有机酸的能力因菌株不同而异。供试菌株 Cg 04 来自于我国北方大青山,土壤含钾丰富,有机酸分泌总量最低;其余 3 株 Bo 15、Pt 715 和 Ld 2 均来自我国南方的酸性或强

酸性缺钾土壤,有机酸分泌总量是前者的 2 倍以上。从生物进化与环境相适宜的角度看,在长期缺钾的土壤环境中,外生菌根真菌为了获得钾营养,自然选择或进化出了较强的有机酸分泌能力。值得注意的是,在供试菌株的培养液中均检测到较高浓度的乙酸。众所周知,乙酸的分子量小,电离系数大,酸性强,故溶解土壤矿物质和岩石的作用强^[25]。在森林生态系统中,土壤含钾矿物的分解风化是树木钾素营养的主要来源。外生菌根真菌均能分泌乙酸的现象表明,树木钾营养对菌根真菌具有普遍的依赖性。此外,外生菌根真菌还能直接分泌大量的氢离子,类似植物根系^[26]。氢离子的直径为 0.38 Å,远小于钾离子(1.38 Å)。同位素示踪试验表明,氢离子能进入 2:1 型膨胀性或非膨胀性含钾矿物的晶层和晶格,取代其中的钾离子^[27]。因此,外生菌根真菌分泌的氢离子不仅能直接溶解含钾矿物,而且还能释放层间和晶隙钾,提高土壤溶液中的钾离子浓度^[10]。

3.3 钾对外生菌根真菌分泌乙酸和氢离子的调控作用

培养液中的钾离子浓度和外生菌根真菌的吸钾量分别与它们分泌乙酸和氢离子的速率呈显著负相关,说明外源钾浓度越低,外生菌根真菌分泌乙酸和氢离子的速率越快,反之亦然。如果类似现象发生在森林生态系统中,即外生菌根真菌和菌根植物感受到土壤供钾不足时,它们分泌乙酸和氢离子的速率增加,促进含钾矿物分解风化,释放钾离子,供给树木营养;相反,若土壤溶液中的钾离子丰富,外生菌根真菌和菌根植物分泌乙酸和氢离子的速率降低,含钾矿物风化缓慢,可避免土壤钾的淋溶损失。因此,在森林土壤生态系统中,钾对外生菌根真菌分

泌乙酸和氢离子的调控作用具有改善森林钾素营养,防止土壤养分淋失的生理和生态意义。

3.4 信号介导对外生菌根真菌分泌乙酸的影响

供试外生菌根真菌因供钾条件不同,分泌乙酸对钙信号/阴离子通道抑制剂的响应也不一样。低钾供应时,刺激外生菌根真菌分泌乙酸,故缺钾可能作为一种原初信号,以不同方式激活了乙酸合成酶相关基因表达或相关合成酶的活性,进而使乙酸合成与分泌增加,钙信号/阴离子通道抑制剂对供试菌株分泌乙酸均表现出抑制效应。在预备试验中,这些钙信号抑制剂在短期时间内对乙酸分泌无抑制现象,随着时间的延长,抑制作用才逐渐显现。因此,推测在外生菌根真菌缺钾时,原初信号可能作用于细胞内的第二信使——钙调素(CaM),改变细胞内外的钙离子分布,通过信号传递启动级联反应,促进乙酸合成酶基因的表达或提高乙酸合成酶活性,刺激阴离子通道分泌乙酸。相反,在高钾供应时,*Bo* 15分泌乙酸的速率显著高于*Ld* 2、*Pt* 715和*Cg* 04,钙信号/阴离子通道抑制剂仍然对*Bo* 15分泌乙酸表现出抑制作用;但信号/阴离子通道抑制剂对乙酸分泌速率较低的*Ld* 2、*Pt* 715和*Cg* 04无显著影响。说明在供钾改善的条件下,不存在缺钾信号,外生菌根真菌的乙酸合成酶基因或相关合成酶可能处于低活性状态,分泌乙酸的合成分泌速率较低,钙信号/阴离子通道抑制剂的抑制作用也减弱。

4 结论

(1)外生菌根真菌可分泌草酸、乙酸、苹果酸、柠檬酸和丁二酸等有机酸,以及大量氢离子,有益于分解土壤含钾矿物,释放钾离子,改善寄主植物的钾营养。

(2)外生菌根真菌分泌乙酸具有普遍性,供钾浓度与乙酸分泌速率呈负相关。在森林土壤中,钾对菌根真菌分泌乙酸的这种调控作用具有改善森林钾素营养,防止土壤养分淋失的生理和生态意义。

(3)在低钾条件下,阴离子通道和钙信号抑制剂抑制外生菌根真菌分泌乙酸。

References:

- [1] Cairney J W G. Ectomycorrhizal fungi: the symbiotic route to the root for phosphorus in forest soils. *Plant and Soil*, 2011, 344(1/2): 51-71.
- [2] Mengel K, Uhlenbecker K. Determination of available interlayer potassium and its uptake by ryegrass. *Soil Science Society of America Journal*, 1993, 57(3): 761-766.
- [3] Guo Q P, Li Y H, Zhang B Q, Zhang Y F. Experimental research on screening excellent ectomycorrhizal fungi of *Picea meyeri* Mast. *Agricultural Information and Technology*, 2012, (9): 31-32.
- [4] Yuan L, Huang J G, Christie P, Li X L. Influence of potassium supply on growth and uptake of nitrogen, phosphorus, and potassium by three ectomycorrhizal fungal isolates in vitro. *Journal of Plant Nutrition*, 2005, 28(2): 271-284.
- [5] Feddermann N, Finlay R, Boller T, Elfstrand M. Functional diversity in arbuscular mycorrhiza-the role of gene expression, phosphorous nutrition and symbiotic efficiency. *Fungal Ecology*, 2010, 3(1): 1-8.
- [6] Vander Heijden M G A, Bardgett R D, van Straalen N M. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 2008, 11(3): 296-310.
- [7] Luan Q S, Wu Y H, Bai H M. Advances of antagonistic mechanism of ectomycorrhizal fungi to pathogenes. *Liaoning Forestry Science & Technology*, 2009, (5): 52-54.
- [8] Jentschke G, Brandes B, Kuhn A J, Schroder W H, Godbold D L. Interdependence of phosphorus, nitrogen, potassium and magnesium translocation by the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus*. *New Phytologist*, 2001, 149(2): 327-338.
- [9] van Schöll L, Kuyper T W, Smits M M, Landeweert R, Hoffland E, van Breemen N. Rock-eating mycorrhizas: their role in plant nutrition and biogeochemical cycles. *Plant and Soil*, 2008, 303(1/2): 35-47.
- [10] Yuan L, Huang J G, Li X L, Christie P. Biological mobilization of potassium from clay minerals by ectomycorrhizal fungi and eucalypt seedling roots. *Plant and Soil*, 2004, 262(1): 351-361.
- [11] Landeweert R, Hoffland E, Finlay R D, Kuyper T W, van Breemen N. Link plants to rocks: ectomycorrhizal fungi mobilize nutrients from minerals. *Trends in Ecology & Evolution*, 2001, 16(5): 248-254.
- [12] Arocena J M, Glowa K R. Mineral weathering in ectomycorrhizosphere of subalpine fir (*Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt.) as revealed by soil solution composition. *Forest Ecology and Management*, 2000, 133(1/2): 61-70.
- [13] Dong H, Li B, Guo F, Guo H C, Wang Y L, Li C Y. Role of sodium pump Na^+/K^+ -ATPase in hypoxic injury of cortical neurons in rats. *Academic Journal of Second Military Medical University*, 2008, 29(2): 171-176.
- [14] Tang X L, Li X F, Ling G Z, Gu M H, Yu Y H. The involvement of Ca^{2+} signal in the regulation of Al-Induced secretion of organic acids in rye. *Scientia Agricultura Sinica*, 2008, 41(8): 2279-2285.
- [15] Yang T B, Poovaiah B W. Calcium/calmodulin-mediated signal

- network in plants. *Trends in Plant Science*, 2003, 8 (10): 505-512.
- [16] Bouche N Y A, Snedden W A, Fromm H. Plant-specific calmodulin-binding proteins. *Annual Review Plant Biology*, 2005, 56(1) : 435-466.
- [17] Bai S L, Liu Y, Zhou J, Dong Z, Fan R. Resources investigation and ecological study on ectomycorrhizal fungi in Daqingshan Mountains, Inner Mongolia. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26 (3): 837-841.
- [18] Yang J H, Wang C L, Dai H L. *Agrochemical Analysis of Soil and Environmental Monitoring*. Beijing: China Land Press, 2008.
- [19] Ma Q, Huang J G. Mycorrhizae and their effects on mineral nutrients of plants. *Journal of Jilin Agricultural Sciences*, 2003, 28(2) : 41-43.
- [20] Yuan L, Fang D H, Wang Z H, Wei X Y, Huang J G. Effects of potassium on the secretion of proton and oxalate by ectomycorrhizal fungi and the concentrations of nitrogen, phosphorus and potassium in their hyphae. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(2) : 254-258.
- [21] Li Q, Huang J G. Advances of improvement of potassium nutrition in trees by ectomycorrhiza fungi. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2011, 39(6) : 107-110.
- [22] Fox T R, Comerford N B, McFee W W. Phosphorous and aluminum release from a spodic horizon mediated by organic acids. *Soil Science Society of America Journal*, 1990, 54 (4): 1763-1767.
- [23] Gadd G M. Fungal production of citric and oxalic acid: importance in metal speciation, physiology and biogeochemical processes. *Advances in Microbial Physiology*, 1999, 41: 47-92.
- [24] Welch S A, Barker W W, Banfield J F. Microbial extracellular polysaccharides and plagioclase dissolution. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 1999, 63(9) : 1405-1419.
- [25] Wang D S, Wang J. Mechanism of soil mineral potassium release extracted by low-molecular-weight organic acids. *Journal of Liaoning Technical University: Natural Science*, 2009, 28(S1) : 259-261.
- [26] Liu Z M, Huang J G. Effects of potassium on the secretion of Hydron by ectomycorrhizal Fungi and Nitrogen, phosphorus and Potassium Absorption. *Gansu Agriculture Science and Technology*, 2009, (1): 25-27.
- [27] Wallander H. Use of strontium isotopes and foliar K content to estimate weathering of biotite induced by pine seedlings colonized by ectomycorrhizal fungi from two different soils. *Plant and Soil*, 2006, 222(1/2): 215-229.

参考文献:

- [3] 郭全平, 李玉环, 张北勤, 张彦峰. 青杆优良外生菌根真菌筛选试验研究. *农业科技与信息*, 2012, (9): 31-32.
- [7] 栾庆书, 吴元华, 白慧敏. 外生菌根真菌对病原菌拮抗作用机理研究进展. *辽宁林业科技*, 2009, (5): 52-54.
- [13] 董惠, 李彬, 郭芳, 郭会彩, 王永利, 李春岩. Na^+ , K^+ -ATP 酶在大鼠皮质神经元缺氧性损伤中的作用. *第二军医大学学报*, 2008, 29(2) : 171-176.
- [14] 唐新莲, 黎晓峰, 凌桂芝, 顾明华, 王永雄. Ca^{2+} 信号参与铝诱导黑麦根系分泌有机酸的调控. *中国农业科学*, 2008, 41 (8): 2279-2285.
- [17] 白淑兰, 刘勇, 周晶, 董智, 樊荣. 大青山外生菌根真菌资源与生态研究. *生态学报*, 2006, 26(3) : 837-841.
- [18] 杨剑虹, 王成林, 代享林. *土壤农化分析与环境监测*. 北京: 中国大地出版社, 2008.
- [19] 马琼, 黄建国. 菌根及其在植物吸收矿质元素营养中的作用. *林农业科学*, 2003, 28(2) : 41-43.
- [20] 袁玲, 方德华, 汪智慧, 魏兴元, 黄建国. 钾对外生菌根真菌的分泌作用及氮、磷、钾含量的影响. *生态学报*, 2001, 21 (2): 254-258.
- [21] 李倩, 黄建国. 外生菌根真菌改善树木钾素营养的研究进展. *贵州农业科学*, 2011, 39(6) : 107-110.
- [25] 王东升, 王君. 低分子量有机酸作用下土壤矿物钾释放机制. *辽宁工程技术大学学报: 自然科学版*, 2009, 28 (S1): 259-261.
- [26] 刘志敏, 黄建国. 钾对外生菌根真菌分泌氢离子及吸收氮磷钾的影响. *甘肃农业科技*, 2009, (1): 25-27.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol.34, No.5 Mar., 2014 (Semimonthly)

CONTENTS

Frontiers and Comprehensive Review

- Advance in the study on drought index LI Bozhen, ZHOU Guangsheng (1043)
- State-of-the-art review of the impact of climatic change on bioavailability of mineral elements in crops
..... LI Longqing, WU Zhengyun, ZHANG Qiang, et al (1053)
- Mechanism, hypothesis and evidence of herbivorous insect-host interactions in forest ecosystem
..... ZENG Fanyong, SUN Zhiqiang (1061)
- Approach of nematode fauna analysis indicate the structure and function of soil food web
..... CHEN Yunfeng, HAN Xuemei, LI Yufei, et al (1072)
- A spatial econometric analysis of water footprint intensity convergence on a provincial scale in China
..... ZHAO Liangshi, SUN Caizhi, ZHENG Defeng (1085)
- Pattern dynamics of vegetation coverage of Plateau Valley-City in the Western China; a case study in Xining
..... GAO Yun, XIE Miaomiao, FU Meichen, et al (1094)
- Scale effect analysis of the influence of land use and environmental factors on surface soil organic carbon; a case study in the
hilly and gully area of Northern Shaanxi Province ZHAO Mingyue, ZHAO Wenwu, ZHONG Lina (1105)
- Effects of *Eisenia foetida* and *Amyntas morrisi* on the chemical and biological properties of soil amended with the paper mill
sludge CHEN Xufei, ZHANG Chi, DAI Jun, et al (1114)

Autecology & Fundamentals

- Regulation of potassium supply and signal inhibitors on acetate effluxes by ectomycorrhizal fungi
..... YANG Hongjun, LI Yong, YUAN Ling, et al (1126)
- Arsenic induces guard cell death in leaf epidermis of *Vicia faba* XUE Meizhao, YI Huilan (1134)
- Identification and characteristics of phenol degrading bacteria ad049 screened from oil contaminated soil
..... HU Ting, GU Jie, ZHEN Lisha, YANG Jiu, et al (1140)
- Physiological response of *Medicago sativa* L. to copper stress by FTIR spectroscopy
..... FU Chuan, YU Shunhui, HUANG Yimin, et al (1149)
- Effects of sowing date on 2-acetyl-1-pyrroline content and yield of late season aromatic rice
..... YANG Xiaojuan, TANG Xiangru, WEN Xiangcheng, et al (1156)
- Effects of exogenous calcium (Ca) on tolerance of *Allium cepa* var. *agrogarum* L. to cadmium (Cd) stress
..... WANG Qiaoling, ZOU Jinhua, LIU Donghua, et al (1165)
- The study of *Vitex negundo* shrubs canopy biomass inversion in Beijing Jundu mountainous area based on vegetation indices
..... GAO Mingliang, GONG Zhaoning, ZHAO Wenji, et al (1178)
- Comparison study of sulfur dioxide resistance of three warm-season turf grasses LI Xi, WANG Lihua, LIU Wei, et al (1189)
- Geostatistical analysis on spatial dynamics of the apterous *Myzus persicae* in flue-cured tobacco fields of Enshi tobacco area, China ...
..... XIA Pengliang, WANG Rui, WANG Changjun, et al (1198)
- Patterns of seed predation and removal of Mongolian oak (*Quercus mongolica*) by rodents
..... ZHANG Jinghong, LIU Bingwan (1205)
- Effect of available burrow densities of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) on leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry of dominant
plants and soil in alpine meadow LI Qianqian, ZHAO Xu, GUO Zhenggang (1212)

- Overcompensation and competitive effects of *Microcystis aeruginosa* and *Scenedesmus obliquus* after low temperature and light stresses XIE Xiaoling, ZHOU Rong, DENG Zifa (1224)

Population, Community and Ecosystem

- The main nest predators of birds breeding in artificial nest-boxes and its influencing factors ZHANG Lei, LI Donglai, MA Ruiqiang, et al (1235)
- Temporal and spatial variation of macrobenthic communities in the intertidal zone of Xunpu, Quanzhou Bay ZHUO Yi, CAI Lizhe, GUO Tao, et al (1244)
- The influence of variables at different scales on stream benthic macroinvertebrates in Luanhe River Basin ZHANG Haiping, WU Dayong, WANG Zhaoming, et al (1253)
- Relationships between environmental variables and seasonal succession in phytoplankton functional groups in the Hulan River Wetland LU Xinxin, LIU Yan, FAN Yawen (1264)
- Habitat assessment of sika deer (*Cervus nippon*) in the Taohongling National Nature Reserve, Jiangxi Province, China LI Jia, LI Yankuo, MIAO Lujun, et al (1274)

Landscape, Regional and Global Ecology

- The comprehensive geographical regionalization of China supporting natural conservation GUO Ziliang, CUI Guofa (1284)
- Response of vegetation coverage to climate change in Mongolian Plateau during recent 10 years MIAO Lijuan, JIANG Chong, HE Bin, et al (1295)
- Impact analysis of human activities and climate change on Honghu lake's spring drought LIU Kequn, LIANG Yitong, ZHOU Jinlian, et al (1302)
- Lakes evolution of central Wuhan during 2000 to 2010 DAN Yongli, WANG Hongzhi, ZHANG Huan, et al (1311)

Resource and Industrial Ecology

- The spatial distribution of *Ophiocordyceps sinensis* suitability in Sanjiangyuan Region ... LI Fen, WU Zhifeng, XU Cui, et al (1318)

《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 象伟宁

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 5 期 (2014 年 3 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 34 No. 5 (March, 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

国内外公开发刊

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 90.00 元