

# 生态化学计量学在水生态系统中的研究与应用

邢伟<sup>1</sup>, 刘寒<sup>1,2</sup>, 刘贵华<sup>1\*</sup>

(1. 中国科学院武汉植物园, 武汉 430074; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要:** 生态化学计量学主要是研究碳、氮、磷等元素在各种生态过程中平衡的一门科学, 其核心问题是揭示生物体元素组成的差异对生态功能的影响。由于生态化学计量学研究可以把生态实体的各个层次在元素水平上统一起来, 因此生态化学计量学已成为许多生态系统的新兴研究工具。目前, 生态化学计量学的研究与应用已深入到生态学的各个层次(分子、细胞、个体、种群、群落、生态系统及区域等不同尺度)。该文围绕生态化学计量学的两个重要组成理论, 并结合笔者近年来的研究, 归纳总结了生态化学计量学在水生态系统中的研究与应用及未来研究重点, 希望有助于推动我国生态化学计量学在水生态系统中的应用研究。

**关键词:** 生态化学计量学; 水生态系统; 动态平衡; 生长速率; 水生植物; 食物链

中图分类号: Q 948.8

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2015)05-0608-12

## Ecological Stoichiometry in Aquatic Ecosystems: Studies and Applications

XING Wei<sup>1</sup>, LIU Han<sup>1,2</sup>, LIU Gui-Hua<sup>1\*</sup>

(1. Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China;

2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Abstract:** Ecological stoichiometry studies the balance between multiple chemical elements in ecological processes. It is a theory, a way of thinking and a tool. The key problem for ecological stoichiometry is to reveal the effects of variations in the elemental composition of organisms in regards to ecological functions. Ecological stoichiometry can permeate all aspects of ecology because it can unify all ecological processes (from molecules to the biosphere). Key principles (homeostasis and growth rate hypothesis) of ecological stoichiometry are based upon elemental stoichiometry which is the core of ecological stoichiometry. Combined with our own research, we reviewed a number of new achievements in ecological stoichiometry in aquatic ecosystems. This review will help advance studies and applications of ecological stoichiometry in aquatic ecosystems in China.

**Key words:** Ecological stoichiometry; Aquatic ecosystem; Homeostasis; Growth rate; Aquatic plants; Food chain

生态化学计量学(ecological stoichiometry)综合了生物学、化学和物理学的基本原理, 利用生态过程中多重化学元素的平衡关系, 为研究碳、氮、磷等元素在生态系统过程中的耦合关系提供了一种综合方法<sup>[1, 2]</sup>。生态化学计量学主要研究生态过程

中化学元素的比例关系, 因此跨越了从基因到生态系统的各个层次<sup>[3]</sup>, 为从个体到生态系统统一化理论的构建提供了新思路<sup>[1]</sup>。

生态化学计量学是一种理论, 一种思维, 也是一种工具<sup>[1]</sup>, 可渗透到生态学的各个方面, 并拓

收稿日期: 2015-06-03, 退修日期: 2015-07-06。

基金项目: 国家自然科学基金(31370479); 国家水专项(2012ZX07103003)。

作者简介: 邢伟(1977-), 男, 博士, 副研究员, 研究方向为水生植物环境生物学(E-mail: xingwei108@wbgcas.cn)。

\* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: liugh@wbgcas.cn)。

展到不同的生态系统类型。生态化学计量学研究最早是针对海洋生态系统开展的<sup>[4]</sup>, 如 Redfield 比值等; 后被湖泊生态学家应用到湖泊生态系统的研究中, 如氮磷比值变化导致的藻类暴发等<sup>[5]</sup>; 后又被广泛应用到水体之外的陆地生态系统中, 如森林演替与衰退等<sup>[6]</sup>。目前生态化学计量学理论已被广泛应用到种群动态、生物体营养动态、微生物营养、寄主-病原关系、生物共生关系、消费者驱动的养分循环、限制性元素的判断、养分利用效率、生态系统比较分析和全球碳氮磷生物地球化学循环、资源竞争理论等研究中<sup>[7]</sup>。虽然水生态系统生态化学计量学的研究早于陆地生态系统, 但是研究范畴、理论深度却远不及陆地生态系统, 尤其是国内的研究大多集中于森林生态系统和草原生态系统<sup>[8-11]</sup>。基于此, 笔者围绕生态化学计量学的两个重要组成理论及研究进展, 并结合本人近些年的研究结果, 归纳总结了生态化学计量学在水生态系统中的研究与应用, 并提出了未来研究重点, 希望有助于推动我国生态化学计量学在水生态系统中的研究与应用。

## 1 化学计量内稳定性

化学计量内稳定性(stoichiometric homeostasis)是指生物在变化的环境中保持其身体内化学元素组成相对恒定的一种能力, 它是生态化学计量学存在的前提和基础, 是生物在长期进化过程中适应环境变化的结果<sup>[3, 9]</sup>; 它反映了生物对环境变化的生理和生化的适应<sup>[12, 13]</sup>, 其强弱与物种的生态策略和适应性有关<sup>[14]</sup>。研究表明, 从早期的原核生物到后期的原核生物, 再到单细胞真核生物、多细胞真核生物, 化学计量内稳定性可能是逐渐增强的<sup>[15]</sup>, 如藻类和真菌的内稳定性低于其他低等植物, 低等植物低于高等植物, 植物低于动物<sup>[3, 16, 17]</sup>。

普遍认为, 自养生物的化学计量内稳定性低于异养生物<sup>[16, 17]</sup>。自养生物和异养生物的化学计量内稳定性存在本质上的差别<sup>[18]</sup>, 因为元素的化学计量内稳定性受生物有机体基本生理过程的调节, 包括吸收、利用、合成和释放等<sup>[19]</sup>。例如, 浮游植物营养物质贮存依靠离子平衡的调整; 而浮游动物的N、P则以氨基酸、蛋白质或高能大分子等形态保

存<sup>[16]</sup>, 因此, 浮游植物的元素组成变化范围较大, 表现为弱稳态或非稳态特性, 而浮游动物则具有较高的稳态强度<sup>[20]</sup>。还有研究表明, 水生草食性动物的生长速率和适合度对一些特定的大分子物质(例如多不饱和脂肪酸、必需氨基酸或者甾醇类<sup>[21, 22]</sup>)有较强的响应, 而不是单一的元素或者大量的碳水化合物、蛋白质或者脂肪<sup>[23]</sup>。

化学计量内稳定的差异不仅表现在不同类型的生物上, 而且还表现在不同的化学元素上。Karimi等<sup>[24]</sup>对淡水无脊椎动物的研究表明, 大量元素的内稳定性高于微量元素, 微量元素高于非必需元素。但这种关系并不绝对, 外界养分的供应状况、光照强度、物种和器官的差异、生长发育阶段等都会影响到生物体和元素的化学计量内稳定性<sup>[25, 26]</sup>。Xing等<sup>[27]</sup>对云南高原湖泊沉水植物的研究表明, 钙元素具有较强的化学计量内稳定性, 甚至超过了大量元素氮、磷的内稳定性。我们推测可能与云南湖泊大多地处喀斯特地形有关, 但仍需作进一步研究。除此之外, 不同环境下生物组成的其他化学元素是否也具有较强的化学计量内稳定性也有待深入研究。

目前, 国外关于化学计量内稳定性研究大多集中于浮游动物或浮游藻类等特定生物上<sup>[16, 19, 23, 28, 29]</sup>。国内化学计量内稳定性研究起步相对较晚, 与国外的研究相比, 国内针对浮游动物和浮游植物的化学计量内稳定性研究则很少<sup>[19]</sup>; 而且, 当时正值陆地生态系统研究的高峰期, 使得国内关于化学计量内稳定性研究增加了一些其他类型的物种, 如草原草本植物、水生植物等<sup>[9, 26, 27, 30, 31]</sup>。总体来看, 尽管取得了一些研究成果, 但发展水平和深度还有限, 比如缺乏对生态系统水平的内稳定性研究。Yu等<sup>[9]</sup>对内蒙古羊草草原的研究表明, 生态化学计量内稳定性高的物种具有较高的优势度和稳定性, 这说明生态化学计量内稳定性是生态系统结构、功能和稳定性维持的重要机理。Yu等<sup>[9, 26]</sup>还比较研究了内蒙古C<sub>3</sub>优势的草原草和美国中部C<sub>4</sub>优势的草原草的内稳定性指数, 结果发现具有相同的内稳定性。与草原生态系统相比, 国内对湖泊、湿地、溪流、水库等水生态系统水平的化学计量内稳定性研究则相对缺乏<sup>[27]</sup>, 没有把物种的化学计量内稳定性与生态系统的稳定性联系起

来, 还只是局限于物种个体水平的化学计量内稳定性研究, 希望国内的研究以后在这方面有所加强。

## 2 生长速率

生长速率(growth rate hypothesis)是有机体生态化学计量控制的基本途径, 该理论提供了生态化学计量控制生命进化、细胞生物学特性、种群动态和生态系统功能机制的基本框架<sup>[1-3, 5]</sup>。这种与多重元素化学计量比、RNA分配和有机体生活史相关的机制被称之为生长速率理论<sup>[3, 32]</sup>。生长速率理论认为生物体必须改变它们的元素比值以适应生长速率的改变。目前生长速率理论的研究焦点主要集中在C:N:P元素的计量关系上<sup>[1, 7, 33]</sup>。

生长速率理论认为, 快速生长的生物一般拥有较低的氮磷比, 因为它们把大部分的资源配置到rRNA(高P)的合成中而不是蛋白质(高N)中<sup>[1, 3, 5]</sup>。如图1所示, 不管是水生植物还是陆生植物, 其生长速率与N、P含量均成正比<sup>[34]</sup>。然而, 浮游藻类却之相反, 它们在外界资源相对缺乏的情况下, 仍可以维持正常的新陈代谢, 如低速生长的浮游藻类仍可拥有较高比例的色素和蛋白含量以及较高的氮磷比<sup>[32]</sup>。低速生长的浮游藻类在遭受营养胁迫时有短期奢侈吸收限制性营养盐的能力, 这种能力会导致氮磷比产生较高的可变性, 继而引起氮磷比和藻类生长速率之间不一定是一条线性函数<sup>[35, 36]</sup>。

自生长速率假说诞生以来, 国内外涌现了大量对生长速率在不同生物类型中是否成立的验证研究<sup>[37-42]</sup>。研究表明, 生长速率假说在浮游动物、细菌和果蝇中是成立的<sup>[32, 37-39]</sup>; 但也有研究表明, 生长速率假说在节肢动物(大型蚤, *Daphnia magna*等)中的成立具有一定条件, 当大型蚤食物来源遭受P和胆固醇的共同限制时, 生长速率假说则不成立<sup>[40]</sup>。对浮游藻类生长速率假说的研究也表明, 生长速率假说在一定条件下才成立<sup>[41]</sup>。由于植物具有贮存物质的功能以及RNA中的P占植物全磷的比例较低<sup>[37]</sup>, 使得植物是否符合生长速率假说具有很大的不确定性。有一些研究表明植物生长符合生长速率假说<sup>[13, 42, 43]</sup>, 也有一些研究不支持生长速率假说<sup>[44]</sup>。为了避免由于植物贮存物质功能对生长速率假说验证的影响, Matzek等<sup>[44]</sup>将N:P比换成更可靠的蛋白质:RNA比, 并以14种松树为实验材料, 也没发现生长速率与蛋白质:RNA比之间具有任何的相关性, 不支持生长速率假说(图2)。因此, 植物中的N:P比与生长速率的关系还有待进一步验证。

还有一些研究探讨了养分供应与维管植物生长速率假说的关系。研究结果表明, 营养条件可以改变N:P比与生长速率的关系, 即在P限制条件下, 垂枝桦(*Betula pendula*)幼苗N:P比与生长率呈负相关, 而N限制下, N:P比与生长率呈正相关<sup>[36]</sup>。我们对沉水植物的研究表明, 微齿眼子菜

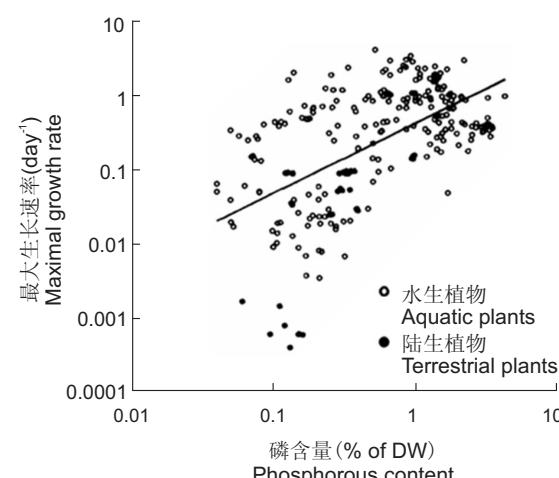
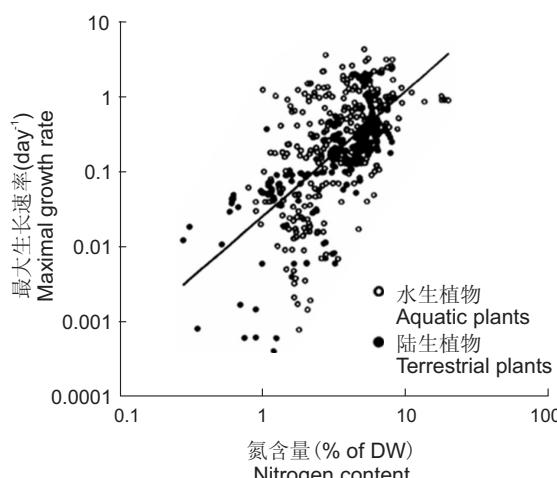


图1 生长速率与N、P含量关系图(引自文献[34])

Fig. 1 Relationships of growth rate and N-P contents (Cited from reference [34])

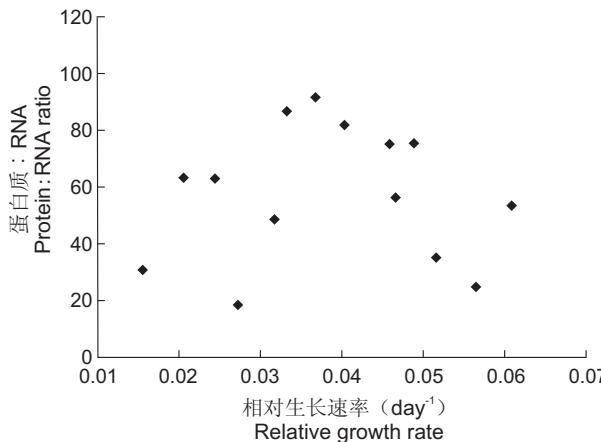


图 2 松树的生长速率与蛋白质:RNA 比的关系  
(引自文献 [44])

Fig. 2 Relationship of growth rate and protein:RNA ratio in pines (Cited from reference [44])

(*Potamogeton maackianus*)、金鱼藻 (*Ceratophyllum demersum*)、穗状狐尾藻 (*Myriophyllum spicatum*) 等在短期 N、P 加富情况下, 生长速率与 N:P 比无明显相关性, 然而与蛋白质:RNA 比呈负相关关系, 但均不显著(未发表数据)。此外, 生长速率的快慢也调节着其与 N:P 比的关系, 对湿地生态系统的红树植物研究表明, 红树科两种植物物种间的 N:P 比与生长率呈负相关, 而物种内没有发现规律<sup>[45]</sup>。

### 3 生态化学计量学特征及其驱动因素

#### 3.1 生态化学计量学特征及其分布格局

生态化学计量学通过研究 C、N、P 等元素之间的计量比把不同尺度和不同研究领域的生物体有机地统一起来<sup>[1, 3, 5, 7]</sup>。不同尺度下的 C:N:P 比及其变化规律是生态化学计量学研究的重点内容。在此, 我们着重阐述国内外在全球与区域尺度和个体水平上的生态化学计量学特征的研究进展。

在全球与区域尺度上, Redfield<sup>[46]</sup>首次证明了海洋浮游植物具有恒定的 C:N:P 比值(摩尔比为 106:16:1), 但海洋生态学家们后来对不同海域, 尤其是近海区域的研究表明, 海洋浮游植物的 C:N:P 比具有较大的可变性<sup>[47, 48]</sup>, 认为导致这种差异的原因是 Redfield 的研究区是寡营养的远洋水域, 其浮游植物的生物量和营养盐浓度都比较低, 很少受到悬浮沉积物的干扰<sup>[35]</sup>, 而后

人研究的是营养和浮游植物生物量均较大的近海区域, 受干扰较大。Elser 等<sup>[32]</sup>对全球陆地生态系统和淡水生态系统相对应的多细胞食草动物(初级消费者)的研究表明, 两种不同生境的初级消费者具有相近的 C:N:P 比值, 尽管它们的个体大小和物种特性等均不相同。Xia 等<sup>[49]</sup>对中国华东地区水生植物叶 C、N、P 的化学计量学特征与格局作了细致的研究, 结果表明 4 种生活型水生植物叶的 C、N、P 含量存在显著差异; 随着温度的增加, 叶 N 含量和叶 N:P 比随之增加, 然而叶 P 含量却在减少。Wang 等<sup>[50]</sup>对中国西藏高原水生植物叶的研究则表明, 随着温度的降低, 叶 N、P 含量均上升, N:P 比例下降, 可能是因为青藏高原的低温诱导植物积累 N、P 营养盐用以抵消低温和短生长季对生长带来的不利影响。Xing 等<sup>[27, 51]</sup>对长江中下游和云南高原湖泊沉水植物的 C:N:P 比值进行了系统的研究, 但并未对 N:P 比与温度或降雨等环境因子的关系作进一步的研究。笔者在此对国内外不同区域水生植物的生物量 C:N:P 比值进行了归纳(表 1)。

表 1 不同区域水生植物的 C:N 比、C:P 比和 N:P 比  
(生物量平均值)

Table 1 Biomass C:N, C:P and N:P ratios of aquatic plants in different regions

水生植物采集地 Collection area	碳氮比 C:N	碳磷比 C:P	氮磷比 N:P	文献来源 Reference
华东地区	14:1	113:1	8:1	Xia 等 <sup>[49]</sup>
青藏高原	14:1	135:1	11:1	Wang 等 <sup>[50]</sup>
云南高原湖泊	51:1	158:1	4:1	Xing 等 <sup>[27]</sup>
长江中下游湖泊	25:1	107:1	4:1	Xing 等 <sup>[51]</sup>
英国 Spey 河流域	17:1	221:1	13:1	Demars 等 <sup>[52]</sup>

在个体水平上, 生物体 C、N、P 的组成及分配是相互联系、不可分割的一个整体, 它们的相互作用及与外界环境的关系共同决定着生物体的营养水平和生长发育过程<sup>[1, 25]</sup>。生长速率的验证研究就是个体水平上的化学计量学特征研究, 物种特性和外界环境的变化均会影响生物体的元素比例及其生长速率<sup>[1, 3, 5]</sup>。国外对水体浮游藻类和浮游动物物种个体的研究相对较多, 例如, Middleton 等<sup>[53]</sup>研究了外界营养盐的添加对丝状绿藻——转板藻 (*Mougeotia parvula*) 的化学计量特征和生长的影响, 指出在 N、P 添加的情况下, 转板藻的 C:N、

C:P 和 N:P 比的变化范围分别为 6~41、85~999、4~118；尽管实验开始阶段的外界 N、P 浓度范围较大，但转板藻的比生长速率却没发生预期的改变。Van de Waal 等<sup>[54]</sup>研究了 N、P 营养限制对蓝藻和鞭毛藻毒素产量及毒素类型的影响，N 限制条件下 N 丰富的毒素类型减少，然而 P 限制却会引起 N 丰富的麻痹性贝类毒素含量的上升，而且细胞内 N 丰富毒素的含量与 N:P 比呈正相关关系。与大量国外水体浮游动植物的研究相比，国内早期对湿地植物的研究相对不足，但近年来已有大量的研究报道，比如，王维奇等<sup>[55]</sup>的研究表明闽江河口湿地互花米草 (*Spartina alterniflora*) 植物体地上器官的 C:N、C:P 和 N:P 比均高于短叶茳芏 (*Cyperus malaccensis*)。Li 等<sup>[56]</sup>研究水位的增加对沉水植物化学计量特征的影响表明，水位的增加对沉水植物体内 C、N、P 的含量和 C:N:P 比的影响相对较小，只对金鱼藻叶的 N、P 量含、微齿眼子菜和竹叶眼子菜 (*Potamogeton wrightii*) 的叶 P 含量有非常显著的影响。吴统贵等<sup>[57]</sup>对杭州湾湿地草本植物叶片 N、P 含量及 N:P 进行了季节性研究，结果表明 N、P 含量随生长季节的变化而变化，在生长初期显著高于其他生长季节，生长旺季逐渐降低并达到最小值，随后叶片成熟不再生长时 N、P 含量逐渐回升，叶片衰老时再次下降；叶片 N:P 比在生长初期较小，生长旺季先升高后降低，叶片成熟不再生长时又逐渐增加并趋于稳定。从更长的时间尺度看，植物的演替过程对植物的生态化学计量学特征有着较为深刻的影响，但演替类型和演替阶段的不同，生态化学计量学特征的变化趋势也不一致<sup>[58]</sup>。

### 3.2 驱动因素

生态化学计量学特征因尺度、生境、植物类型等环境与非环境因素的变化而发生改变<sup>[58]</sup>。驱动水生态系统化学计量特征分布格局的主要因素有光照、温度、营养等<sup>[50, 59~62]</sup>。生态化学计量学特征沿纬度和经度的变化趋势实际上就是温度和降水因素驱动下的分布格局。

在光照因素方面，以海洋、湖泊、溪流等水生态系统的光照：营养假说 (Light : Nutrient hypothesis) 的研究最为盛行<sup>[59, 60, 63]</sup>。光照：营养假说把

光照作为生物体的能量，因此生态化学计量学研究的 C 与 N、P 营养的平衡即为光照与 N、P 营养的平衡。Striebel 等<sup>[59]</sup>的研究表明，光照可以改变浮游植物的 C:P 计量关系，随着光照辐射的增强，浮游植物群落生物量和 C:P 比增长加快；无论是贫营养还是富营养的湖泊中，水蚤生物量的增长都是中等光强时最大。Dickman 等<sup>[60]</sup>把光照：营养假说应用到食物链的实验中，光照、营养和食物链长度都能影响从藻类到鱼类的能量传递效率。Fantai 等<sup>[63]</sup>通过对室内外溪流附着藻类的研究，也验证了光照：营养假说的正确性。

关于温度对植物生态化学计量分布格局的驱动有 3 个假说：(1) 温度-植物生理假说：高寒和高纬度生境的植物叶有较高的 N、P 含量，因为温度可直接影响植物的生理过程(光合、呼吸)，促进植物的驯化和适应<sup>[64]</sup>；(2) 温度-生物地球化学假说：土壤的生物地球化学可通过土壤 N、P 的可利用性来影响植物叶 N、P 含量，因为温度可影响微生物的活性，低温生境下，微生物活性较低，土壤 N、P 可利用性也较低，植物因外界 N、P 营养盐供给不足导致其叶 N、P 含量偏低<sup>[65]</sup>；(3) 生长速率假说(此内容在前面 2 小节已阐述，在此不再赘述)。虽然上述假说均是基于陆地生态系统的研究而提出来的，但亦可应用到水生态系统中。Xia 等<sup>[49]</sup>用温度-生物地球化学假说和温度-植物生理假说分别解释了我国华东地区水生植物 N 和 P 的化学计量格局；Wang 等<sup>[50]</sup>用温度-植物生理假说阐释了低温诱导的西藏高寒高原水生植物 N、P 的化学计量特征格局。

降水对水生态系统的化学计量特征虽然没有直接的影响，但间接影响较大。例如，降水丰富的区域，大量降雨随地表径流进入湖泊、湿地、河流等水生态系统，使水位上升和水体浑浊度增加，造成水体光衰减增加、透明度下降等不利影响，可导致生物体 C:N 和 C:P 的显著减少<sup>[66]</sup>。与水生态系统相比，草原、森林等生态系统的化学计量特征受降水的影响则较大。He 等<sup>[8, 67]</sup>的研究表明，在内蒙古温带草原植物生长主要受到降水的限制，西藏高寒草原主要受到温度限制，新疆山地草原可能是由二者共同决定的。

## 4 生态化学计量学在水生态系统中的未来研究重点

### 4.1 气候变化下水生态系统的生态化学计量学研究

生态化学计量学的快速发展让其应用扩展到更新的研究领域,如气候变化问题等。目前研究较多的是空气二氧化碳浓度升高和氮沉降对水生态系统内生物体 C:N:P 比的影响及元素组成变化对生态过程的影响<sup>[3, 68, 69]</sup>。

无论是海洋生态系统还是淡水生态系统,空气中二氧化碳浓度的升高均可增加浮游植物的 C:N 比和 C:P 比<sup>[70, 71]</sup>。但大量的研究表明,空气中二氧化碳浓度的升高对浮游植物 N:P 比的影响还不确定<sup>[69]</sup>。有研究证实海洋蓝藻的 N:P 比可随环境二氧化碳浓度的升高而增加<sup>[72]</sup>,然而另一些研究则没有发现这种影响<sup>[73, 74]</sup>。二氧化碳可诱导浮游植物较高的 C:N 比和 C:P 比,导致浮游动物的食物质量下降,引起浮游动物群落组成和最终整个水生态系统结构的变化<sup>[68]</sup>。对陆地生态系统植物的研究表明,大气二氧化碳增加会提高 C<sub>3</sub> 草本植物的 C:N 比和 C:P 比,但对 C<sub>4</sub> 草本植物的 C:N、C:P 比没有显著影响<sup>[69]</sup>;然而大气二氧化碳浓度的升高对水生态系统 C<sub>3</sub> 和 C<sub>4</sub> 水生植物化学计量特征的影响还未见明确报道。

研究表明,低氮沉降的湖泊,浮游藻类一般受 N 限制;高氮沉降的湖泊,浮游藻类的生长受 P 限制<sup>[62]</sup>。大气氮沉降导致湖泊氮负荷的增加,引起浮游藻类的 P 限制,继而影响湖泊食物网的功能,因为 P 限制的藻类对浮游动物这样的消费者而言,其食物质量是较差的;而且, N:P 比的增加会导致浮游植物多样性的减少,因为相对少的物种拥有更强的 P 利用竞争能力<sup>[62, 69]</sup>。

### 4.2 生态化学计量学与水生态系统食物网

生态化学计量平衡对水生态系统食物网的动态有显著的调控作用,如水生动物和食物两者元素组成的不同会影响动物的觅食行为、消费者种群稳定以及种群组成<sup>[75]</sup>,同样对食物网的营养动态和生物地球化学循环也具有一定影响<sup>[76]</sup>。Urabe 和 Elser 等<sup>[77, 78]</sup>通过使用高 C:P 比的藻类饲养水蚤的实验直接证明了 P 限制。大量的藻-水蚤实验表明,

低 C:P 比和 C:N 比的藻代表食物质量较高,高 C:P 比和 C:N 比的藻则代表食物质量较差<sup>[23, 79, 80]</sup>。当捕食者获取的食物趋向于 C 比例增加的时候,即食物质量较差时,其必须通过提高营养传递效率<sup>[81]</sup>或增加 C 排除途径<sup>[82]</sup>才能更好地适应恶劣的食物状况。

能量通过食物链的传递效率是一项重要的生态系统功能,它能调节一些生物属性,如食物链长度、生物量等,以及生态系统服务,如鱼类产量、生态系统碳输出和有机体内污染物浓度等<sup>[23, 60, 83]</sup>。Hessen 等<sup>[23]</sup>指出,水生态系统中营养利用效率或碳的传递效率比陆地生态系统高。Dickman 等<sup>[60]</sup>的藻-水蚤-鱼三级营养水平的实验研究表明,食物链传递效率受藻类(食物)质量和食物链长度的限制,而且还证实了在低光和高营养状态下,三级营养水平(浮游植物到食肉鱼类)的传递效率最高。这也说明了捕食者更喜欢捕食低 C 或者高 N、P 的食物。另外一种适应恶劣食物状况的方法就是将多余的碳转化或排泄体外。多余碳在水蚤体内的归宿已经研究得非常透彻,摄取的碳可用于生长、储存、繁殖、呼吸代谢消耗或以未消化的颗粒或溶解有机碳的形式排泄掉<sup>[23, 84, 85]</sup>。

生态化学计量平衡不仅可以通过上行效应控制较高营养级的种群结构,还可以通过下行效应或营养级联控制较低营养级的种群结构和最终生态系统的结构与功能<sup>[86-89]</sup>。下行控制的经典案例就是枝角类和桡足类对自养生物——藻类 N、P 营养的限制,即消费者能通过限定养分来限制自养生物的生长<sup>[86]</sup>。枝角类,尤其是水蚤,比桡足类拥有较高的 P 和较低的 N 含量<sup>[90]</sup>,因此,枝角类水蚤有较低的 N:P 比,而桡足类却有较高的体内 N:P 比。当桡足类占优势时,因体内较高的 N:P 比,其固持 N 而循环 P,藻类就会受到 N 限制而不受 P 限制;当枝角类占优势时,因体内较低的 N:P 比,其固持 P 而循环 N,藻类就会受到 P 限制而不受 N 限制(图 3)。

营养级联(trophic cascade)是指食物网顶端的生物种群的变化,通过体型大小的选择性捕食,在营养级自上向下传递,对初级生产力产生较大影响<sup>[91]</sup>。最早是由 Carpenter<sup>[92]</sup>等在湖泊生态学中

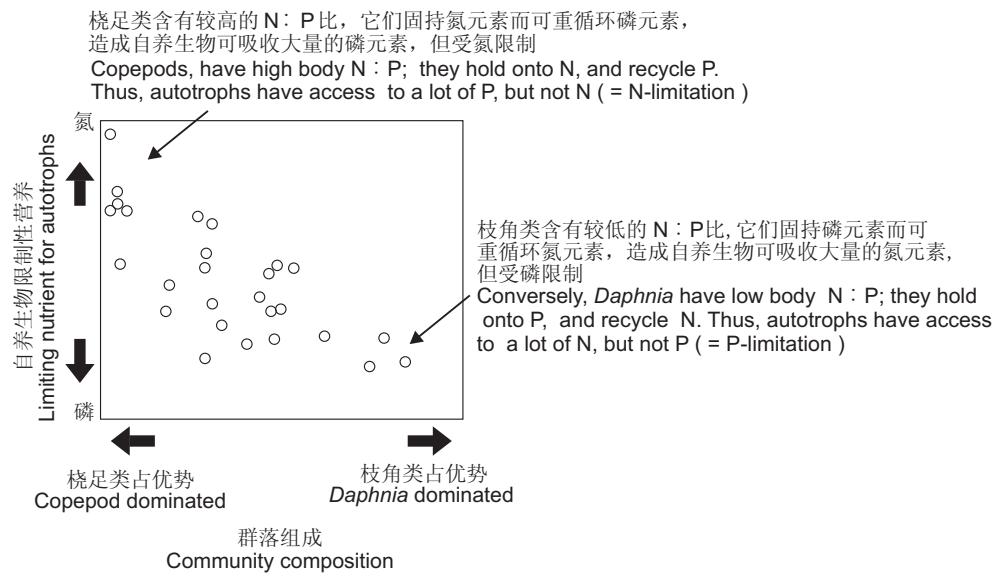


图3 消费者通过限定养分来限制自养生物的生长 (引自文献[86, 87])

Fig. 3 Consumer community composition showing the nutrients that limit autotrophs (Cited from references [86, 87])

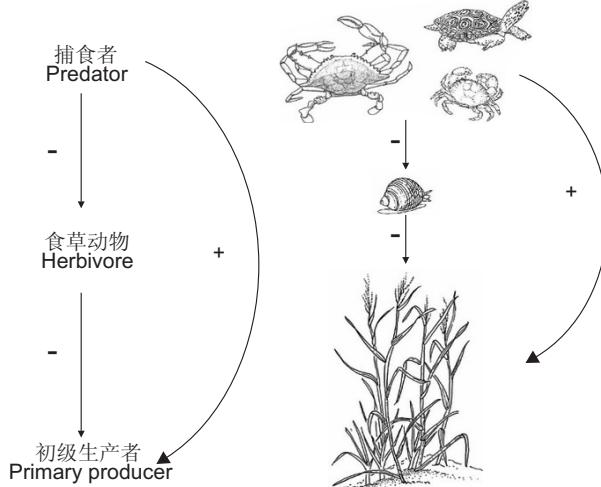
使用的术语。营养级联反应与生物操纵有相似之处但又不相同, 营养级联反应是为了解释湖泊内和湖泊之间基本的初级生产过程的差异; 生物操纵是为了减少水体不良特征的出现(如湖泊下层脱氧、蓝绿藻水华和沿岸带大型植物过多)而改善水质的湖泊管理工具<sup>[93]</sup>。营养级联反应至少要涉及3个营养级(图4), 自然条件下4或5个营养级的营养级联反应也是存在的, 但并不常见<sup>[89]</sup>。近些年国外盐

沼生态系统的营养级联研究发现, 盐沼生态系统在强烈的消费者控制之下, 这些消费者有雪雁、乌龟、螃蟹、蜗牛等<sup>[89, 94]</sup>。

#### 4.3 生态化学计量学与富营养化湖泊生态恢复

目前, 富营养化湖泊治理的首要任务就是湖泊营养盐的去除, 但是营养盐去除的投资巨大, 因此, 在集中控磷、还是控氮、或是两者都控的问题上争论激烈<sup>[95-97]</sup>。从生态化学计量学的角度来讲, 单一元素的去除会驱使湖泊生态系统进入一种元素化学计量失衡的状态, 元素的失衡会导致生产者可利用性营养盐浓度与形态的改变, 继而造成生产者和消费者种群结构的改变, 从而对整个生态系统造成意想不到的后果<sup>[35, 98]</sup>。Xing等<sup>[51]</sup>的研究表明, 元素失衡(沉水植物C和Si含量较低)是富营养化湖泊沉水植被退化的主要原因, 具有较高化学计量内稳性的沉水植物可以在富营养化湖泊中维持生存下来, 并建议富营养化湖泊沉水植物的恢复应优先选择眼子菜科物种, 如竹叶眼子菜、篦齿眼子菜(*Potamogeton pectinatus*)等<sup>[27]</sup>。

还有研究指出, 富营养化湖泊沉水植物的衰退是由氨胁迫引起的<sup>[99, 100]</sup>。氨胁迫也可由生态化学计量学解释: 氨胁迫引起沉水植物体内ATP酶的升高和可溶性碳水化合物的下降; 即体内N、P含量增加, C反而下降, C:N:P比例失衡; 增加碳



+ 代表正作用; - 代表负作用。

+ represents positive interaction; - represents negative interaction.

图4 盐沼生态系统的三水平营养级联示意图

(引自文献[88, 89])

Fig. 4 Schematic of a three-level trophic cascade in salt marshes (Cited from references [88, 89])

源 (more C production) 是唯一出路, 然而, 沉水植物在 C 的获取能力方面比浮游藻类要弱 (无机碳利用策略和光能的获取), 造成沉水植物在与藻类竞争时处于劣势而逐渐衰退。

综上所述, 虽然目前生态化学计量学在水生态系统的研究与应用方面取得了一定的进展, 但仍存在很多不足之处, 还需在尺度、生态系统类型 (海洋、湖泊、湿地、水库、溪流等)、功能群和物种等层面进行长期、系统、深入的研究。

## 参考文献:

- [ 1 ] 贺金生, 韩兴国. 生态化学计量学——探索从个体到生态系统的统一化理论 [J]. 植物生态学报, 2010, 34(1): 2-6.
- [ 2 ] Elser J, Sterner R, Gorokhova E, Fagan W, Markow T, Cotner J, Harrison J, Hobbie S, Odell G, Weider L. Biological stoichiometry from genes to ecosystems [J]. *Ecol Lett*, 2000, 3(6): 540-550.
- [ 3 ] Sterner RW, Elser JJ. *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere* [M]. Princeton: Princeton University Press, 2002.
- [ 4 ] Elser JJ. Ecological stoichiometry: from sea to lake to land [J]. *Trends Ecol Evol*, 2000, 15(10): 393-394.
- [ 5 ] 曾德慧, 陈广生. 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索 [J]. 植物生态学报, 2005, 29(6): 1007-1019.
- [ 6 ] Sardans J, Peñuelas J. Tree growth changes with climate and forest type are associated with relative allocation of nutrients, especially phosphorus, to leaves and wood [J]. *Glob Ecol Biogeogr*, 2013, 22(4): 494-507.
- [ 7 ] 王绍强, 于贵瑞. 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征 [J]. 生态学报, 2008, 28(8): 3837-3947.
- [ 8 ] He J, Fang J, Wang Z, Guo D, Flynn D, Geng Z. Stoichiometry and large-scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grassland biomes of China [J]. *Oecologia*, 2006, 149(1): 115-122.
- [ 9 ] Yu Q, Chen Q, Elser J, He N, Wu H, Zhang G, Wu J, Bai Y, Han X. Linking stoichiometric homeostasis with ecosystem structure, functioning and stability [J]. *Ecol Lett*, 2010, 13(11): 1390-1399.
- [ 10 ] Han WX, Fang JY, Reich PB, Ian Woodward F, Wang ZH. Biogeography and variability of eleven mineral elements in plant leaves across gradients of climate, soil and plant functional type in China [J]. *Ecol Lett*, 2011, 14(8): 788-796.
- [ 11 ] Zhang SB, Zhang JL, Slik JWF, Cao KF. Leaf element concentrations of terrestrial plants across China are influenced by taxonomy and the environment [J]. *Glob Ecol Biogeogr*, 2012, 21(8): 809-818.
- [ 12 ] Hessen DO, Ågren GI, Anderson TR, Elser JJ, Ruiter PC. Carbon sequestration in ecosystems: the role of stoichiometry [J]. *Ecology*, 2004, 85(5): 1179-1192.
- [ 13 ] Elser JJ, Fagan WF, Kerkhoff AJ, Swenson NG, Enquist BJ. Biological stoichiometry of plant production: metabolism, scaling and ecological response to global change [J]. *New Phytol*, 2010, 186(3): 593-608.
- [ 14 ] Jeyasingh PD, Weider LJ, Sterner RW. Genetically-based trade-offs in response to stoichiometric food quality influence competition in a keystone aquatic herbivore [J]. *Ecol Lett*, 2009, 12(11): 1229-1237.
- [ 15 ] Williams RJP, Da Silva JJRF. *The Natural Selection of the Chemical Elements: The Environment and Life's Chemistry* [M]. Oxford: Clarendon Press, 1996.
- [ 16 ] Persson J, Fink P, Goto A, Hood JM, Jonas J, Kato S. To be or not to be what you eat: regulation of stoichiometric homeostasis among autotrophs and heterotrophs [J]. *Oikos*, 2010, 119(5): 741-751.
- [ 17 ] Sterner RW, Clasen J, Lampert W, Weisse T. Carbon: phosphorus stoichiometry and food chain production [J]. *Ecol Lett*, 1998, 1(3): 146-150.
- [ 18 ] Frost PC, Evans-White MA, Finkel ZV, Jensen TC, Matzek V. Are you what you eat? Physiological constraints on organismal stoichiometry in an elementally imbalanced world [J]. *Oikos*, 2005, 109(1): 18-28.
- [ 19 ] 苏强. 浮游动物化学计量学稳定性特征研究进展

- [J]. 生态学报, 2012, 32(22): 7213–7219.
- [20] Saikia SK, Nandi S. C and P in aquatic food chain: a review on C : P stoichiometry and PUFA regulation [J]. *Knowl Manag Aquat Ecosyst*, 2010, 398: 3.
- [21] von Elert E, Martin-Creuzburg D, Le Coz JR. Absence of sterols constrains carbon transfer between cyanobacteria and a freshwater herbivore (*Daphnia galeata*) [J]. *Proc R Soc Lond B*, 2003, 270(1520): 1209–1214.
- [22] Anderson TR, Boersma M, Raubenheimer D. Stoichiometry: linking elements to biochemical [J]. *Ecology*, 2004, 85(5): 1193–1202.
- [23] Hessen DO, Elser JJ, Sterner RW, Urabe J. Ecological stoichiometry: An elementary approach using basic principles [J]. *Limnol Oceanogr*, 2013, 58(6): 2219–2236.
- [24] Karimi R, Folt CL. Beyond macronutrients: element variability and multielement stoichiometry in freshwater invertebrates [J]. *Ecol Lett*, 2006, 9(12): 1273–1283.
- [25] Güsewell S. N : P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance [J]. *New Phytol*, 2004, 164(2): 243–266.
- [26] Yu Q, Elser JJ, He NP, Wu HL, Chen QS, Zhang G, Han XG. Stoichiometric homeostasis of vascular plants in the Inner Mongolia grassland [J]. *Oecologia*, 2011, 166(1): 1–10.
- [27] Xing W, Wu H, Shi Q, Hao B, Liu H, Liu G. Multielement stoichiometry of submerged macrophytes across Yunnan plateau lakes (China) [J]. *Sci Rep*, 2015, 5: 10186.
- [28] Villar-Argaiz M, Medina-Sánchez JM, Carrillo P. Linking life history strategies and ontogeny in crustacean zooplankton: implications for homeostasis [J]. *Ecology*, 2002, 83(7): 1899–1914.
- [29] Klausmeier CA, Litchman E, Daufresne T, Levin SA. Phytoplankton stoichiometry [J]. *Ecol Res*, 2008, 23(3): 479–485.
- [30] 蒋利玲, 何诗, 吴丽凤, 颜远烽, 翁少峰, 刘静, 王维奇, 曾从盛. 闽江河口湿地3种植物化学计量内稳定性特征 [J]. 湿地科学, 2014, 12(3): 293–298.
- [31] Yu Q, Wilcox K, La Pierre KJ, Knapp AK, Han X, Smith MD. Stoichiometric homeostasis predicts plant species dominance, temporal stability and responses to global change [J]. *Ecology*, 2015, 96(9): 2328–2335.
- [32] Elser JJ, Fagan W, Denno RF, Dobberfuhl DR, Folarin A, Huberty A, Interlandi S, Kilham SS, McCauley E, Schulz KL, Siemann EH, Sterner RW. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs [J]. *Nature*, 2000, 408(6812): 578–580.
- [33] Ågren GI. Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities [J]. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2008, 39(1): 153–170.
- [34] Nielsen SL, Enriquez S, Duarte CM, Sand-Jensen K. Scaling maximum growth rates across photosynthetic organisms [J]. *Funct Ecol*, 1996, 10(2): 167–175.
- [35] Glibert PM, Fullerton D, Burkholder JM, Cornwell JC, Kana TM. Ecological stoichiometry, biogeochemical cycling, invasive species, and aquatic food webs: San Francisco estuary and comparative systems [J]. *Rev Fish Sci*, 2011, 19: 358–417.
- [36] Ågren GI. The C : N : P stoichiometry of autotrophs-theory and observations [J]. *Ecol Lett*, 2004, 7(3): 185–191.
- [37] Elser JJ, Acharya K, Kyle M, Cotner J, Makino W, Markow T, Watts T, Hobbie S, Fagan W, Schade J, Hood J, Sterner RW. Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota [J]. *Ecol Lett*, 2003, 6(10): 936–943.
- [38] Watts T, Woods HA, Hargard S, Elser JJ, Markow TA. Biological stoichiometry of growth in *Drosophila melanogaster* [J]. *J Insect Physiol*, 2006, 52(2): 187–193.
- [39] Hessen DO, Jensen TC, Kyle M, Elser JJ. RNA responses to N- and P-limitation: reciprocal regulation of stoichiometry and growth rate in *Brachionus* [J]. *Funct Ecol*, 2007, 21(5): 956–962.
- [40] Lukas M, Sperfeld E, Wacker A. Growth rate hypothesis does not apply across colimiting conditions: cholesterol limitation affects phosphorus homeostasis of an aquatic herbivore [J]. *Funct Ecol*, 2011, 25(6): 1206–1214.
- [41] Flynn KJ, Raven JA, Rees TAV, Finkel Z, Quigg

- A, Beardall J. Is the growth rate hypothesis applicable to microalgae [J]. *J Phycol*, 2010, 46(1): 1–12.
- [42] Niklas KJ. Plant allometry, leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry, and interspecific trends in annual growth rates [J]. *Ann Bot*, 2006, 97(2): 155–163.
- [43] Yu Q, Wu H, He N, Lü X, Wang Z, Elser JJ, Wu J, Han X. Testing the growth rate hypothesis in vascular plants with above- and below-ground biomass [J]. *PLoS ONE*, 2012, 7(3): e32162.
- [44] Matzke V, Vitousek PM. N : P stoichiometry and protein: RNA ratios in vascular plants: an evaluation of the growth-rate hypothesis [J]. *Ecol Lett*, 2009, 12(8): 765–771.
- [45] Reef R, Ball MC, Feller IC, Lovelock CE. Relationships among RNA: DNA ratio, growth and elemental stoichiometry in mangrove trees [J]. *Funct Ecol*, 2010, 24(5): 1064–1072.
- [46] Redfield AC. The biological control of chemical factors in the environment [J]. *Am Sci*, 1958, 46(3): 205–221.
- [47] Geider R, La Roche J. Redfield revisited: variability of C : N : P in marine microalgae and its biochemical basis [J]. *Eur J Phycol*, 2002, 37(1): 1–17.
- [48] Klausmeier CA, Litchman E, Daufresne T, Levin SA. Optimal nitrogen-to-phosphorus stoichiometry of phytoplankton [J]. *Nature*, 2004, 429(6988): 171–174.
- [49] Xia C, Yu D, Wang Z, Xie D. Stoichiometry patterns of leaf carbon, nitrogen and phosphorus in aquatic macrophytes in eastern China [J]. *Ecol Eng*, 2014, 70: 406–413.
- [50] Wang Z, Xia C, Yu D, Wu Z. Low-temperature induced leaf elements accumulation in aquatic macrophytes across Tibetan Plateau [J]. *Ecol Eng*, 2015, 75: 1–8.
- [51] Xing W, Wu HP, Hao BB, Liu GH. Stoichiometric characteristics and responses of submerged macrophytes to eutrophication in lakes along the middle and lower reaches of the Yangtze River [J]. *Ecol Eng*, 2013, 54: 16–21.
- [52] Demars BOL, Edwards AC. Tissue nutrient concentrations in freshwater aquatic macrophytes: high inter-taxon differences and low phenotypic response to nutrient supply [J]. *Freshw Biol*, 2007, 52(11): 2073–2086.
- [53] Middleton CM, Frost PC. Stoichiometric and growth responses of a freshwater filamentous green alga to varying nutrient supplies: slow and steady wins the race [J]. *Freshw Biol*, 2014, 59(11): 2225–2234.
- [54] Van de Waal DB, Smith VH, Declerck SAJ, Stam ECM, Elser JJ. Stoichiometric regulation of phytoplankton toxins [J]. *Ecol Lett*, 2014, 17(6): 736–742.
- [55] 王维奇, 徐玲琳, 曾从盛, 全川, 张林海. 闽江河口湿地互花米草入侵机制 [J]. 自然资源学报, 2011, 26(11): 1900–1907.
- [56] Li W, Cao T, Ni L, Zhang X, Zhu G, Xie P. Effects of water depth on carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of five submersed macrophytes in an in situ experiment [J]. *Ecol Eng*, 2013, 61: 358–365.
- [57] 吴统贵, 吴明, 刘丽, 萧江华. 杭州湾滨海湿地 3 种草本植物叶片 N、P 化学计量学的季节变化 [J]. 植物生态学报, 2010, 34(1): 23–28.
- [58] 曾冬萍, 蒋利玲, 曾从盛, 王维奇, 王纯. 生态化学计量学特征及其应用研究进展 [J]. 生态学报, 2013, 33(18): 5484–5492.
- [59] Striebel M, Spörl G, Stibor H. Light-induced changes of plankton growth and stoichiometry: Experiments with natural phytoplankton communities [J]. *Limnol Oceanogr*, 2008, 53(2): 513–522.
- [60] Dickman EM, Newell JM, Gonzalez MJ, Vanni MJ. Light, nutrients, and food-chain length constrain planktonic energy transfer efficiency across multiple trophic levels [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105(47): 18408–18412.
- [61] Cross WF, Hood JM, Benstead JP, Huryn AD, Nelson D. Interactions between temperature and nutrients across levels of ecological organization [J]. *Glob Chang Biol*, 2015, 21(3): 1025–40.
- [62] Elser J, Andersen T, Baron J, Bergstrom A, Jansson M, Kyle M, Nydick K, Steger L, Hessen D. Shifts in lake N : P stoichiometry and nutrient limitation driven by atmospheric nitrogen deposition

- tion[J]. *Science*, 2009, 326(5954): 835–837.
- [63] Fanta SE, Hill WR, Smith TB, Roberts BJ. Applying the light: nutrient hypothesis to stream periphyton [J]. *Freshw Biol*, 2010, 55(5): 931–940.
- [64] Weih M, Karlsson PS. Growth response of mountain birch to air and soil temperature: is increasing leaf-nitrogen content an acclimation to lower air temperature[J]. *New Phytol*, 2001, 150(1): 147–155.
- [65] Aerts R, Chapin FS. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns[J]. *Adv Ecol Res*, 1999, 30: 1–67.
- [66] Sardans J, Rivas-Ubach A, Peñuelas J. The elemental stoichiometry of aquatic and terrestrial ecosystems and its relationships with organismic lifestyle and ecosystem structure and function: a review and perspectives [J]. *Biogeochemistry*, 2012, 111(1–3): 1–39.
- [67] He JS, Wang L, Flynn DFB, Wang XP, Ma WH, Fang JY. Leaf nitrogen: phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes[J]. *Oecologia*, 2008, 155(2): 301–310.
- [68] Van de Waal DB, Verschoor AM, Verspagen JMH, van Donk E, Huisman J. Climate-driven changes in the ecological stoichiometry of aquatic ecosystems[J]. *Front Ecol Environ*, 2009, 8(3): 145–152.
- [69] Sardans J, Rivas-Ubach A, Peñuelas J. The C : N : P stoichiometry of organisms and ecosystems in a changing world: a review and perspectives [J]. *Perspect Plant Ecol Evol Syst*, 2012, 14(1): 33–47.
- [70] Finkel ZV, Beardall J, Flynn KJ, Quigg A, Rees TAV, Raven JA. Phytoplankton in a changing world: cell size and elemental stoichiometry[J]. *J Plankton Res*, 2010, 32: 119–137.
- [71] Chase JM. Are there real differences among aquatic and terrestrial food webs[J]. *Trends Ecol Evol*, 2000, 15(10): 408–412.
- [72] Fu FX, Warner ME, Zhang YH, Feng YY, Hutchins DA. Effects of increased temperature and CO<sub>2</sub> on photosynthesis, growth, and elemental ratios in marine *Synechococcus* and *Prochlorococcus* (Cyanobacteria) [J]. *J Phycol*, 2007, 43(3): 485–496.
- [73] Fu FX, Zhang YH, Warner ME, Feng YY, Sun J, Hutchins DA. A comparison of future increased CO<sub>2</sub> and temperature effects on sympatric *Heterosigma akashiwo* and *Procentrum minimum* [J]. *Harmful Algae*, 2008, 7: 76–90.
- [74] Bellerby RGJ, Schulz KG, Riebesell U, Neill C, Nondal G, Heegaard E, Johannessen T, Brown KR. Marine ecosystem community carbon and nutrient uptake stoichiometry under varying ocean acidification during the PeECE III experiment[J]. *Biogeosciences*, 2008, 5: 1517–1527.
- [75] White TC. The Inadequate Environment: Nitrogen and the Abundance of Animals [M]. New York: Springer-Verlag, 1993.
- [76] Urabe J, Sterner RW. Regulation of herbivore growth by the balance of light and nutrients[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1996, 93(16): 8465–8469.
- [77] Urabe J, Clasen J, Sterner RW. Phosphorus limitation of *Daphnia* growth: Is it real? [J]. *Limnol Oceanogr*, 1997, 42(6): 1436–1443.
- [78] Elser JJ, Hayakawa K, Urabe J. Nutrient limitation reduces food quality for zooplankton: *Daphnia* response to seston phosphorus enrichment[J]. *Ecology*, 2001, 82(3): 898–903.
- [79] Hessen DO, Færøvig PJ, Andersen T. Light, nutrients, and P : C ratios in algae: grazer performance related to food quality and quantity [J]. *Ecology*, 2002, 83(7): 1886–1898.
- [80] Vrede T, Persson J, Aronsen G. The influence of food quality (P : C ratio) on RNA : DNA ratio and somatic growth rate of *Daphnia*[J]. *Limnol Oceanogr*, 2002, 47(2): 487–494.
- [81] Sterner RW, Schulz KL. Zooplankton nutrition: recent progress and a reality check[J]. *Aquat Ecol*, 1998, 32(4): 261–279.
- [82] Hessen DO, Anderson TR. Excess carbon in aquatic organisms and ecosystems: physiological, ecological, and evolutionary implications[J]. *Limnol Oceanogr*, 2008, 53(4): 1685–1696.
- [83] Richardson TL, Jackson GA. Small phytoplankton and carbon export from the surface ocean [J].

- Science, 2007, 315: 838–840.
- [84] He X, Wang WX. Stoichiometric regulation of carbon and phosphorus in P-deficient *Daphnia magna* [J]. *Limnol Oceanogr*, 2008, 53(1): 244–254.
- [85] Anderson TR, Hessen DO, Elser JJ, Urabe J. Metabolic stoichiometry and the fate of excess carbon and nutrients in consumers [J]. *Am Nat*, 2005, 165(1): 1–15.
- [86] Elser JJ, Elser MM, MacKay NA, Carpenter SR. Zooplankton-mediated transitions between N- and P-limited algal growth [J]. *Limnol Oceanogr*, 1988, 33(1): 1–14.
- [87] Cease AJ, Elser JJ. Biological stoichiometry [J]. *Nat Edu Knowl*, 2013, 4(5): 3.
- [88] Silliman BR, van de Koppel J, Bertness MD, Stanton LE, Mendelsohn IA. Drought, snails, and large-scale die-off of southern US salt marshes [J]. *Science*, 2005, 310(5755): 1803–1806.
- [89] Silliman BR, Angelini C. Trophic cascades across diverse plant ecosystems [J]. *Nat Edu Knowl*, 2012, 3(10): 44.
- [90] Andersen T, Hessen DO. Carbon, nitrogen, and phosphorus content of freshwater zooplankton [J]. *Limnol Oceanogr*, 1991, 36(4): 807–814.
- [91] Carpenter SR, Kitchell JF, Hodgson JR. Cascading trophic interactions and lake productivity [J]. *Bioscience*, 1985, 35(10): 634–639.
- [92] Carpenter SR, Kitchell JF. The Trophic Cascade in Lakes [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1993.
- [93] 邱东茹, 吴振斌. 生物操纵、营养级联反应和下行影响[J]. 生态学杂志, 1998, 17(5): 27–32.
- [94] Holdredge C, Bertness MD, Altieri AH. Role of crab herbivory in die-off of New England salt marshes[J]. *Conserv Biol*, 2009, 23(3): 672–679.
- [95] Carpenter SR. Phosphorus control is critical to mitigating eutrophication [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105(32): 11039–11040.
- [96] Conley DJ, Paerl HW, Howarth RW, Boesch DF, Seitzinger SP, Havens KE, Lancelot C, Likens GE. Controlling eutrophication: nitrogen and phosphorus [J]. *Science*, 2009, 323 (5917): 1014–1015.
- [97] 王海军, 王洪铸. 富营养化治理应放宽控氮、集中控磷[J]. 自然科学进展, 2009, 19(6): 599–604.
- [98] Glibert PM. Ecological stoichiometry and its implications for aquatic ecosystem sustainability [J]. *Curr Opin Env Sust*, 2012, 4(3): 272–277.
- [99] Cao T, Ni L, Xie P, Xu J, Zhang M. Effects of moderate ammonium enrichment on three submersed macrophytes under contrasting light availability [J]. *Freshw Biol*, 2011, 56 (8): 1620 – 1629.
- [100] Yuan G, Cao T, Fu H, Ni L, Zhang X, Li W, Song X, Xie P, Jeppesen E. Linking carbon and nitrogen metabolism to depth distribution of submersed macrophytes using high ammonium dosing tests and a lake survey [J]. *Freshw Biol*, 2013, 58(12): 2532–2540.

(责任编辑: 张平)