

生态化学计量学研究进展

程 滨¹, 赵永军^{2,3}, 张文广³, 安树青^{2,3,*}

(1. 淮南师范学院生命科学系, 淮南 232001; 2. 污染控制和资源化研究国家重点实验室, 南京大学生命科学学院, 南京 210093;
3. 南京大学湿地生态研究所, 南京 210093)

摘要:生态化学计量学结合生物学、化学和物理学等基本原理, 研究能量和碳、氮、磷等化学元素在生态系统中, 特别是各种生态系统过程(如竞争、捕食、寄生、共生等)参与者中的变化, 以及它们之间的动态平衡, 并分析这种平衡对生态系统的影响。目前, C:N:P 化学计量学研究已深入到生态学的各个层次(细胞、个体、种群、群落、生态系统)及区域等不同尺度。近年来, 由于认识到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。其中, C:N:P 化学计量学是各种生态过程研究中的核心内容。论述了生态化学计量学在物种、群落、生态系统等各层次的应用现状, 并指出了 C:N:P 化学计量学研究的应用前景和发展趋势, 以期引起同行的重视并推动该领域的进一步发展。
关键词:生态化学计量学; 相对增长率; 生物地球化学; 养分循环; 食物网; 种间关系

The research advances and prospect of ecological stoichiometry

CHENG Bin¹, ZHAO Yongjun^{2,3}, ZHANG Wenguang³, AN Shuqing^{2,3,*}

1 Department of Life Science, Huainan Normal University, Huainan 232001, China

2 The State Key Laboratory of Pollution Control and Resource Reuse, School of Life Science, Nanjing University, Nanjing 210093, China

3 Institute of Wetland Ecology, Nanjing University, Nanjing 210093, China

Abstract: Ecological stoichiometry is the study of mass balance of multiple chemical elements in ecological ecosystems; it analyzes the constraints and consequences of these mass balances during ecosystem processes such as competition, predation, parasitism, and mutualisms, based on general laws of physics, chemistry, and biology. At present, C:N:P stoichiometry has been incorporated successfully into many levels of biology from molecular, cellular, individuals, population and communities to ecosystem and globe. Thus, ecologists have become aware that stoichiometry could provide a new tool to study ecology in most ecosystems. Along with this trend, C:N:P stoichiometry is actively used in ecological interactions since C, N and P are the three most important elements during ecological interactions. This article reviews the application of C:N:P stoichiometry to the studies of ecological problems at different levels, including species, community and ecosystem. Meanwhile, we also put forward some perspectives for future research to be conducted with an aim to promote this discipline of research in the world.

Key Words: biogeochemistry; ecological stoichiometry; food web; interspecific relationship; nutrient cycling; relative growth rate

生物学发展到今天, 变得越来越专业化^[1]。不同领域的生物学研究面临着系统化的困难^[1], 研究成果也很难统一起来。因此, 现代生物学家试图寻找新的研究方法把生物界不同层次水平的研究连接统一起来; 而生态化学计量学可能正是其中的一种^[2]。

自 Lindeman^[3]发表关于营养级动态的研究后, 生态学家逐渐选择能量作为研究生态系统生态学的主要

基金项目: 国家 973 资助项目(2008CB418004, 2008ZX07526); 国家水专项资助项目(2008ZX07010-001-004, 2008ZX07526-002-003)

收稿日期: 2009-11-03; 修订日期: 2009-12-01

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: anshq@nju.edu.cn

视点。但能量测定都是以生产者固定的 CO_2 为测量依据,生态系统的复杂性使能量测算工作艰难,能建立起能流模型的生态系统至今寥寥无几^[4]。自从 Redfield 把化学计量学引入到生态系统中,不仅关注生态系统中的碳素循环,更是把 N、P 元素引入到研究中来^[5-6]。Elser^[2] 第 1 次明确提出了生态化学计量学概念。此后,生态化学计量学与能量守恒定律、生物进化的自然选择原理、分子生物学中心法则等理论进一步融合^[7],得到发展。2002 年,Sterner 和 Elser 出版了《生态化学计量学:从分子到生物圈的元素生物学》一书,标志着生态化学计量学理论的确立。Elser^[2] 认为生态化学计量学简单来说就是研究生态学系统中能量和化学元素间平衡的一门学科。张丽霞等^[8] 在国内第 1 次对生态化学计量学进行综述,认为:生态化学计量学是研究有机体的特性及行为与生态系统间的相互关系,关注有机体个体的 N、P 相对比例;关注个体水平上能量与 N、P 元素之间平衡的维持;这涉及生物的适合度、能量和物质供给的改变对物种间的相互作用的影响。该定义突出了生态化学计量学研究的核心与本质。

迄今生态化学计量学理论已被普遍认同,Ecology 杂志曾刊登“Ecological stoichiometry”特别专栏,介绍欧美多个国家相关研究小组的最新研究进展。最近我国学者张丽霞等^[8] 和曾德慧等^[9] 对化学计量学的研究做了较为详细的阐述,但仅限于宏观尺度,缺乏分子水平的机理研究。本文重点介绍生态化学计量学的应用成果与最新进展,以促进世界各国相关研究工作的开展。

1 生态化学计量学的应用

自 Reiners^[10] 提出生态化学计量学,揭开化学计量学在生态学中应用的序幕,生态学家们 20a 时间内取得了巨大成绩。结果表明,生态化学计量学影响着寄主-病原、物种共生、群落结构与动态^[11-15]、营养级动态^[11-12,16-17]、生物的营养限制、生态系统养分循环与供求平衡^[18-19] 和全球生物地球化学循环等关系^[20]。因此,生态化学计量学已成为连接分子生物学、细胞、种群、群落和生态系统等不同尺度生物学研究的新工具^[21],为研究营养级动态、生物多样性和生物地球化学循环提供了崭新的视点^[21]。

1.1 分子水平上的生态化学计量学

维持生物体内 C、N、P 化学计量动态平衡,不是内稳态,而是生物体内的基因机制。这些机制引发生物体基因进化,生物体对各种元素的不同需求,最终影响各种生态动态和生物地球化学循环。生长率假说是分子水平生态化学计量学研究中极为典型的理论,在缺少 P 储存的生物体中,C:N:P 很大程度上依赖于快速生长的细胞对 rRNA 的需求^[22],因此该假说把 C:N:P 值和 rRNA 分配的研究与不同生物区系 rDNA 组成研究相结合,将营养元素分配、有机体功能、以及生态学动态紧密的联系起来^[2]。

生长率假说的分子生物学基础与 rDNA 基因主要结构有关^[2]。每个 rDNA 转录单元包括一个转录部分(rm 基因)和一个非转录部分(IGS)。rm 基因是结构基因,控制着生物性状的发育和表现,在很大的物种范围内是高度保守的^[23-24]。IGS 则携带有控制基因表达的调控系统,即启动子、增强子和终止子等,因此可以调整 rDNA 的代谢^[25-27]。IGS 重复区域的变化是非常剧烈的,在同一个细胞内,IGS 的限制位点和长度都在不断的发生着变化^[26,28-29],配子产生、无性繁殖体发生有丝分裂、甚至体细胞发生有丝分裂的时候,都是机体 IGS 结构可能发生变化的时间^[30]。这种变化会改变 IGS 调控系统的多样性和片断长度,从而改变 rRNA 复制数、片段长度和序列组成,进而改变 rRNA 的合成、核糖体的生产、生长率和 RNA 转录率,最终导致 C:N:P 比值改变和生物的进化^[2,31]。

RNA 与生物体生长直接相关^[32]。rRNA 占核糖体组分的 50%—60%,是细胞生长的核心组织。当生长率较高时,稳定状态的 rRNA 通常可占总 RNA 的 80%—90%。在细胞中,大约需要 1000 万个核糖体来支持蛋白质合成^[33]。由于核糖体合成的中心过程是 P 分配^[32],因此对于缺少 P 储存的生物体在生长迅速的细胞中 rRNA 对 P 的需求程度决定生物体的 C:N:P 值^[21-22]。由于 rRNA 对 P 元素的大量需求,使核糖体成为生态系统中一个具有生物地球化学循环重要性的 P 储藏库^[2]。在生理 P 限制时,生长率、RNA 含量、P 含量三者与物种紧密的联系在一起;核糖体功能差异及蛋白质周转率的不同,造成生长率、P 含量、RNA 含量之间的关系在不同物种间的差异,但当 P 不是生物生长的限制因子时,这种相关性就变的松弛下来^[32]。

在生态化学计量学中,一般认为与 RNA 分配相关的分子机制与生长率的进化有着必然联系。低 C:N:P 值的生物,有生长率高、IGS 区长、rDNA 储存多的特点,生物在高 C:N:P 比值环境中的更易发生变异;相反,生长缓慢的物种(高 C:N:P 值,IGS 区短,rDNA 拷贝少)则更能忍耐低营养环境^[2]。高 RNA 分配的消费者核糖体基因组中的变化,能够在高质食物时产生生长优势,但更易受化学计量不均衡的食物影响,它们的种群动态特别不稳定,容易发生特定灭绝^[12]。Punidan^[34]还发现,P 获得可以影响捕食者与猎物之间的关系,该研究可以帮助我们理解物种存在和维持的可塑性,进而进一步了解自然种群中影响基因多样性和微进化的机制。另外,最近 Matze 和 Vitousek^[35]研究发现,维管束植物可以通过调整体内蛋白质和 RNA 的比例平衡,来提高其生长率或加快蛋白质的合成。一般而言,生长快速的植物其叶片具有较高的 N、P 含量和 RNA 含量,而蛋白质和 RNA 的比及 N:P 比则较低。该方法可以作为评价植物生长快慢的一种手段。除此之外,Vrede^[36]等通过建立浮游植物生长模型还发现了植物的生长率与蛋白质中的 N 含量和 RNA 中的 P 含量关系密切。

1.2 细胞和个体的生态化学计量学

生物体的相对组成结构决定了有机体的 N:P 化学计量值。在生物有机体中,富含 N 的大分子包括蛋白质、核酸和 ATP,富含 P 的大分子包括核酸和 ATP,其中核酸的 N:P 值极低,ATP 在有机体中的含量极少。有机体储藏的绝大多数糖类和脂类几乎不含 N、P(多糖——几丁质除外),因此在 N:P 化学计量学研究中通常被忽略。所以,对细胞和整个有机体 N:P 值起决定因素的是蛋白质对核酸的相对丰度^[21]。

生物细胞器是由生物大分子通过不同的排列和结合方式形成的,由于生物大分子的 N、P 含量差异大,所以造成不同细胞器的 N:P 值是各不相同。细胞膜由于磷脂组分富含 P,有研究认为,不同物种间磷脂在总生物量中所占的比率是相似的^[5]。典型的动物细胞中,富含 N 的细胞质占据了一半以上的体积;线粒体的 N:P 值通常很高,哺乳动物线粒体 N:P 约为 80:1^[37];高尔基体的 N:P 则约为 17:1^[21]。核糖体由 rRNA 和蛋白质两部分组成^[38],所以 P 含量较高,用细胞碎片法可测量出细胞核中 N 约为 12.6%,P 约为 2.5% (N:P 约为 11:1)^[37]。研究生物机体的化学计量时,也应该考虑胞外物质的元素和生化组成,如无脊椎动物的外骨骼和外壳一般由富含氮的多糖几丁质构成,脊椎动物连接组织和骨骼中,纤维蛋白胶原质是主要的胞外蛋白结构,可占高等脊椎动物总蛋白的 1/3 以上。对脊椎动物而言,骨骼是决定整个有机体化学计量值的组织,它的 N:P 值很低,约为 0.8:1,因此大大降低了脊椎动物的 N:P 值^[39]。也有研究认为,真核生物的 P 含量并非与这么多因素相关,是以线粒体中 ATP 的生产为基础的。第一,整个有机体的 RNA 含量与线粒体密度成比例,其值是个体质量的 $10^{-1/4}$;第二,单细胞真核生物的 P 含量比例随细胞质量的增大而减少,而多细胞动物的 P 含量比例却相对趋于稳定,这可能是由于多细胞生物 RNA 中的 P 含量相对于单细胞生物有所减少^[40]。另一方面,生物体的 N:P 值也影响着机体内某些结构的含量。当营养限制生长时,消费者为了最大化吸收短缺元素,尽可能高效的用于生长,于是产生了多种形态学和生理学适应^[41-42]。早期研究发现,藻类的 N:P 值能够决定叶绿素产量。

细胞是构成生物体的基本单位,细胞的基本结构,包括细胞器的种类和生物大分子等,基本相似,生物大分子和细胞器的 N:P 比值也大致相近,因此有理由相信,不同物种 N:P 比值可能有相似需求。Redfield^[43]指出,自然条件下的许多植物和动物的 C:N:P 的平均摩尔比率为 106:16:1,如浮游植物和鲤科鱼类的 N:P 值都是 16:1^[44-46]。现实中所观察的数据与这些比值有些偏离,不同物种间的 C:N:P 值经常是不同的,有的彼此之间甚至差距很大^[47-49],自然界有机体的 C:P 经常成倍背离 Redfield 比值^[2,43]。对自养者而言,N:P 值比动物和微生物变化更大;虽然陆生环境和水生环境中的自养者,在“X:C(X 代表其它元素)”值上不同,排除过量摄取所带来的变动性后,它们的“X:C”化学计量值还是很相似的^[50]。总之,有机体的化学计量值的差异比我们想象的复杂^[7],偏离产生的原因目前还不很清楚。

1.3 种群生态化学计量学

物种有不同的生活史,需要不同的细胞和生物化学投入,这些投入导致机体间的 N:P 值的差异。生物体的生活史调整能引起其机体的 C:N:P 值的变化^[13];食物及生物体自身的化学计量学状况也会影响机体的生

活史^[51-52]。有机体的生活史与 N:P 化学计量学之间是密切相关的。生活史包括由多种选择压力导致的一系列特征^[53],例如生物生长率和个体大小。

1.3.1 相对生长率与生态化学计量学

相对生长率是全部生活史策略的一个核心参数^[54]。研究相对生长率与生态化学计量学之间的关系,对理解种群生活史特征的适应价值非常重要。生物体和外界环境的 N:P 值影响生物的相对生长率。首先,机体 N:P 比值是决定生物相对生长率的主要因素。高生长率时,生物体不断增大 P 的摄入量来满足体内合成核糖体的需要,所以机体内 P 丰度的变化直接影响生物生长率的进化。例如,机体 N:P 值低的水蚤类浮游动物生长迅速、繁殖期短;而 N:P 值极高的桡脚类浮游动物则生长缓慢、繁殖期长^[48]。因为生物体在快速生长时,需要核糖体快速合成蛋白质作为支持,因此快速生长的有机体一般 C:N:P 值较低。生物的生长率一般随年龄的增加而降低,这是通过机体 N:P 值的调控作用来实现的。生物体内的 RNA 含量一般会随其年龄的增大而降低,导致生长所需蛋白质的合成不足,生长速率也就随之减慢。环境的 N:P 值也影响着生物生长率,主要是通过食物的化学计量来实现的。食物中各种元素的相对含量与消费者本身存在一定差异^[10,14,49],这促成生物对其食物的选择性摄食。研究证明,消费者常常选择具有低“C:X(X 代表其它元素)”值富含 N、P 元素的高质量食物^[43,55-56]。高质食物的缺乏,必然会改变生物的适应对策,而 k-选择和 R-选择对物种的生长率影响显然是不同的。

生长率大小影响生物的 C:N:P 值方面,对异养生物与自养生物是不同的:对异养生物而言,N:C、P:C 值随机体生长率的增大而增大^[57-58],N:P 值则随异养生物生长率的增大而减小^[35,59]。而自养生物 N:P 值的表现却复杂的多,大部分与异养生物有相同趋势,也有试验证实植物的 N:P 值通常在低生长率时增长,有个最大值,然后在高生长率时有所降低^[60],这一现象的解释机制还不能统一^[50,61-62]。

1.3.2 生物个体大小与生态化学计量学

生物体个体大小与其自身的 N:P 值有关。从细菌到多细胞动物的体型范围内,N:P 值随体型的增大而增大;而在更大的体型范围内,N:P 值随体型的增大而减小^[63]。影响 N:P 值的因素主要分为两点:(I)有机体大小和相对生长率之间的关系。大体型的脊椎动物和无脊椎动物,相对生长率一般随体型的增大而降低,即 N:P 值随体型增大而增大。但是,由于各种复杂因素的存在,动物体内的 N:P 值随着体型的增大只在一定范围增加。研究证明,大小在 100 mg 左右脊椎动物的骨骼结构能降低整个有机体的 N:P 值,因为骨骼具有很低的 N:P 比值。(II)体型的增加可能伴随组织器官的增大^[13]。一方面,对于不同的组织器官来说,随动物体型的增大而增大的速率是不同的,增长速率大的组织器官对机体的 N:P 比值影响更大。另一方面,同一种组织器官,对机体的影响也随体型的变化而剧烈变化,比如骨骼对灵长类动物机体 N:P 的影响与对鱼类的影响差别极大。某些动物到成年会发育出幼年不曾出现的组织器官,这些新器官对动物本身的 N:P 值具有更大的影响力,例如两栖类动物青蛙。体型大小与机体 N:P 值之间的关系暗示着消费者对食物质量(P 含量)的依赖。生长迅速的动物为了维持高生长率,需要高 P 含量的食物维持机体的低 N:P 值,因此有机体的 N:P 值可以作为确定物种分类或判别某物种关键生活史阶段的辅助工具。此外,近来,Mulder 和 Elser^[64]研究发现对于草地系统中的土壤无脊椎动物,较大个体的生物量大小与土壤中的 P 含量关系密切,若土壤中可利用 P 含量越高,则个体较大的无脊椎动物的生物量越大。

1.4 群落与生态系统中的生态化学计量学

1.4.1 种间水平上的生态化学计量学

生态化学计量学影响生物的种间关系,包括捕食、寄生和竞争等^[65]。Tilman 基于植物资源竞争理论提出资源比率假说,是生态学中最完善的化学计量学方法。假说认为,物种限制性资源比率为某值时表现为强竞争者,而当限制性资源比率改变时,物种可能成为竞争能力较弱的物种。资源比率的变化可能引起物种间的竞争结局的改变,从而影响群落结构和演替进程。生态化学计量学特征可以通过其它途径影响群落动态^[51]。首先,化学计量学通过影响捕食、寄生、共生和竞争等对种群调节起决定作用^[4,66]。第二,群落动态还

受食物质量(营养成分含量)的限制^[13],食物质量决定生物在其生存环境中的成功存活^[52]。高品质食物丰富时,群落内各种生物都大量的发展起来;营养条件恶化时,耐受性差的物种或个体大量死亡,使种群动态发生变化。一般来说,食草动物和食腐动物比食肉动物更易受食物质量的影响^[67]。同一个体在生长发育的不同阶段,对同种元素的需求是不同的,高营养需求阶段的营养不足对生物生长有明显的影响。这种特殊阶段效应也会影响群落结构和动态。即使是不能被食用的生产者,也能影响群落的结构和动态,它们通过两个途径来影响群落的结构和动态^[68]:第一,不能被食用的生产者能够对被食用的生产者的营养含量施加影响,间接选择群落中的食草动物是营养限制还是 C 限制。第二,不能被食用的生产者调节可被食用的生产者的营养成分,把营养含量竞争力差的食草动物排除在群落之外。食物数量的增加也可以把生物从 P 限制转变到 N 限制,如某些肉食植物^[69]。生态化学计量学特征也会影响生态系统功能,限制元素的缺乏能够引起元素总循环利用率的降低,限制其它元素循环和释放的比例。Sterner^[43]指出,有机体与其环境间的生态化学计量学关系,是研究生态系统功能的一个有效方法。

1.4.2 食物网与养分循环中的生态化学计量学

C:N:P 值、食物网和营养物质循环三者之间相互作用、相互影响。C:N:P 值影响着食物网结构和生物地球化学循环,而食物网结构和营养物质循环又反作用于 C:N:P 化学计量,食物网与营养物质循环之间的关系也是密切的。例如,在淡水生态系统中,N:P 化学计量极大的影响着物种组成、生产力、营养限制、营养级结构^[70],食物网和营养级结构的改变又必然会导致 C:N:P 化学计量学特征的改变。因此,可以用 N:P 化学计量学作为研究食物网、营养级动态和生物地球化学循环相互作用机制的一个途径。

消费者是三者关系的中心环节,它对不同 C:N:P 值食物的需求改变了环境的 C:N:P 值,并引导营养物质循环和决定食物网结构。首先,消费者影响 C 元素的转化率。生物对食物中“C:X(X 代表其它元素)”值所能承受的限度叫做元素比率阈值^[71]。如果食物组成超过这个阈值,消费者就消耗掉多余的 C,导致 C 同化率的降低、C 化合物释放的增加、或呼吸的增加^[72-74],导致 C 转化率的降低^[75]。就有可能影响全球 C 循环。此外,Hessen^[20]研究认为,生产者有更大的灵活性和高“C:X(X 代表其它元素)”值,而消费者有低“C:X”值,更易受化学计量学调节,当食物中的 C 元素值接近消费者 C 元素值时,食物网中 C 的利用效率较大,消费者可以通过其自身固有的 C:N:P 值影响 N、P 循环的相对比率。当食物网结构适合高 N:P 消费者时,食物中 N:P 往往低于消费者体内的 N:P 值,从而造成消费者的低 N:P 循环,导致 N 滞留和 P 释放,此时,生产者的生长主要受 N 限制,对 N 的循环利用能力明显低于 P。当低 N:P 消费者占优势时,N:P 循环比率高,则生产者容易受 P 限制^[20]。机体 N:P 比值对理解生态系统营养循环是关键的。消费者影响 N、P 循环的程度是受消费者和其猎物的体型大小共同决定的。在生物界存在这样一条规律,从细菌到多细胞动物的体型范围内,N:P 值是随体型的增大而增大,该体型范围内大体型有机体的 P 循环效率比 N 大。在更大的体型范围内,N:P 随个体增大而减少也改变大动物对营养循环的影响^[63]。Cross^[76]在分析淡水底栖生态系统后认为,消费者影响生态系统的化学计量学的方式是多样的。消费者 N:P 需求影响着食物网的结构,生态系统中的食物链并不是固定不变的,它在进化历史和短时间内都可以发生变化。消费者在不同的个体发育阶段,对食物 C:N:P 值的要求是不同的,所以消费者在个体发育的不同阶段会选择不同的食物。而消费者食物的改变会引起食物链的改变。消费者食性的季节性特点、消费者的营养方式、自然界食物条件的改变引起主要食物组成变化等,都能使食物网结构有所变化。

相反,食物网结构也能影响生物体的 N、P 获得。食物网是一系列食物关系交错连结形成的网状结构,食物网结构的改变就意味着食物关系的改变。不同食物的 C:N:P 值是不同的,消费者从不同食物中获取的营养物质的相对比率也是不同的。食物网结构的改变对 N、P 循环的相对比率会产生影响。食物网结构的变化改变了生态系统中的优势物种,通过优势物种机体 C:N:P 值对 N、P 循环的相对比率产生影响。

另外,Knoll^[77]等发现,草食动物对初级生产者的生物量和营养元素的比例有着直接或间接的影响。利用生态化学计量学理论,参照生产者营养元素的化学计量比可以预测和比较草食动物体内矿化的营养元素的化

学计量学特征。

1.4 全球尺度下不同环境(如土壤)中的生态化学计量学

土壤 C:N:P 比是有机质或其它成分中的碳素与氮素、磷素总质量的比值,是土壤有机质组成和质量程度的一个重要指标。由于土壤 C:N:P 比是反映土壤内部碳氮磷循环的主要指标,综合了生态系统功能的变异性,容易测量,而且有助于确定生态过程对全球变化的响应,因而成为确定土壤碳氮磷平衡特征的一个重要参数,而且凋落物和土壤 C:N:P 比值也可成为碳氮磷矿化作用和固持作用的指标。Tian^[78]等在观测中国土壤的 C:N:P 比时发现,土壤 C:N:P 比主要受区域水热条件和成土作用特征的控制,由于气候、地貌、植被、母岩、年代、土壤动物等土壤形成因子和人类活动的影响,土壤碳氮磷总量变化很大,使得土壤 C:N:P 比的空间变异性较大,我国土壤(250 cm 深)中的 C:N 比、C:P 比和 N:P 比平均值为 11.9、61 和 5.2, C:N:P 比为 60:5:1。此外, Cleveland 和 Liptzin^[79]研究还发现,从全球尺度考虑,土壤中的 C:N:P 平均比值类似于海洋中的 Redfield 比值,其元素比值关系为 C:N:P = 186:13:1。

土壤中的氮、磷是植物生长所必需的矿质营养元素和生态系统中最常见的限制性元素,二者之间具有重要的相互作用,并在植物体内存在功能上的联系。植物叶氮、磷含量反映了土壤氮、磷的有效性,了解植物叶氮、磷含量及其比例大小能更深入的认识生态化学计量学、全球碳模拟和宏观生态学的变化。Reich and Oleksyn^[80]收集了全球 452 个地点 1280 种植物的 5087 个观测数据,探讨了全球尺度叶氮磷含量的格局和 N:P 比与地理学、温度和其他气候因素的广泛尺度上变异性的关系。其研究结果认为,植物叶氮磷含量从热带到干旱的中纬度地区增加;而高原或高纬度地区叶氮磷含量减少,其原因在于植物生理的化学计量学随温度改变和土壤基质年龄的生物地理梯度的变化。另外,他们还发现植物体中 N:P 比随着平均温度和朝向赤道而增加,是因为磷在古老的赤道土壤是一个主要限制元素,而氮在更年轻和高纬土壤中是主要的限制性元素。此外, Elser^[81]等发现,由于人类活动增加了生态系统的 N 输入,在低 N 沉积下,湖泊中浮游植物生长一般为 N 限制,而在高 N 下,其生长主要是 P 限制。从全球角度来看,人类的直接或间接干扰将导致生态系统 N 循环的变化,进而改变生态过程。如:生物地球化学循环、营养动力和生物多样性的变化。目前,全球尺度土壤氮磷限制或植物氮磷比等方面的研究还很不完善,尚需进一步开展关于植物凋落物和土壤 C:N:P 比随着水热梯度的变化特征及植物叶 C:N:P 比空间格局的变化原因与养分限制的有效预测等方面的分析与探讨^[80]。

毋庸置疑,随着人类活动的增加,人类对生态系统的影响将更加多维和复杂化。要对于干扰做出准确的评估,更好的保护生态系统,就需要现代的生态学具有更大的预测力和指导力。把化学计量学引入到生态系统研究中来,使人们更好的完善现有生态系统研究,大大推进其研究进程。

2 生态化学计量学的研究发展趋势

化学计量学通过简单的 C:N:P 值,融合分子生物学、细胞生物学等传统生物学知识,成功应用到群落生态学、食物网和营养物质循环、生态系统生态学等多个领域,并与生物的主要生活史特征和进化紧密的联系。这是以前的理论所不能做到的。化学计量学因此是推进当前生物学整合研究的新工具。

任何理论和模型都不是完美的,都具有一定的局限性,化学计量学自然也不例外。首先,化学计量学对植物的研究很不充分。绝大多数的生态化学计量学规律都是由动物和微生物的研究提出的,对植物的研究很少。一方面是由植物本身的复杂性决定的,植株大小、繁殖状况、植物根型、植被类型、植物生活型、气候区等都对植物化学计量学有所影响^[82]。另一方面,植物与动物和微生物不同,有初级生长和次级生长之分,两个生长阶段的 N:P 化学计量是不同的^[83]。第二,化学计量学目前的研究对象多是营养结构相对简单的浮游生物等水生生态系统,对陆地上复杂的生态系统研究还不够深入,这可能是由于的土壤异质性、植物及其消费者分子机制的不确定性等因素使研究工作难以进行。第三,在生态化学计量学理论的研究上,仍存在对模式生物的研究,对其它物种进行的试验并不多。最后,对大尺度水平的研究还很不够,生态化学计量学是一个与尺度密切相关的概念,不同层次水平的化学计量学特征是不同的。目前的化学计量学对分子、细胞等小尺度的研究较充分,但对于大一些的尺度,如生态系统尺度的研究,还很不全面。鉴于上面这些分析,生态化学计量

学今后的研究将主要集中在以下几个方面:

(1) 植物生态化学计量学的开展

植物作为生产者,是生物圈的重要组成部分,对生态系统的作用不可或缺。植物生态化学计量学的开展是生态化学计量学研究的一个重要部分。植物生态化学计量学需要深入研究的重要问题包括:植物体自身 C:N:P 值与环境 C:N:P 值之间的关系及差异;种群或群落内,植物能够自我调节以适应环境的 C、N、P 比率阈值范围^[82];植物本身的繁殖对其元素比率的影响;在植物初级生长和次级生长的临界点上,植株 N:P 值的变化模式;一个种群或群落内的营养元素含量的变动性;繁殖影响植株元素比率的机制等等。另外,利用生态化学计量学理论解释赤潮现象,可能是植物生态化学计量学未来研究的一个重要方面。水体环境中恰当的 C:N:P 值可能是赤潮生物大规模爆发的重要机制^[84]。不过,目前本研究才刚刚起步,关于生态系统水环境养分供应与植物需求平衡机制的探索还需进一步开展。

(2) 陆地生态系统生态化学计量学的推进

陆地生态系统比水生生态系统要复杂的多,研究起来比较困难,但作为人类生存的主要场所,陆地生态系统的研究至关重要。而且,生态化学计量学理论要想最终确立,尚需进一步研究,使其在陆地生态系统中得到验证。陆地生态化学计量学需开展的主要研究有:

通过分析人类活动对氮磷沉降的直接和间接干扰,探讨陆地生态系统碳氮磷平衡特征的变化对全球生物地球化学循环、植物-凋落物-土壤相互作用的养分调控、土壤微生物数量、多样性及其体内营养元素比值的影响。

建立多元素循环的简化生态系统模型,综合考虑生物量、凋落物和土壤中碳和养分的耦合、养分限制和净第一性生产力提供能量的作用、分解者的再循环作用,以及导致对养分间接竞争的化学计量学抑制过程。最终来探讨竞争能力和生产分解者的碳:养分比对于维持生态系统的作用。

进一步开展元素化学计量比平衡和非平衡的陆地生态系统比较研究,抓住 C、N、P 元素平衡的趋势与格局。通过对生态系统植物、凋落物和土壤中碳氮磷元素组成比的分析,探讨生态系统元素平衡的 C:N:P 比临界值,预测养分循环速率,揭示陆地碳氮磷元素之间的交互作用及平衡制约关系,促进陆地生态化学计量学理论的发展。

(3) 人工湿地生态系统生态化学计量学的探索

目前,人工湿地生态系统已广泛应用于污水处理,但其脱氮效果却存在较大差异。在人工湿地微生物反硝化系统中,反硝化菌可以利用碳源作为电子供体, NO_3^- 和 NO_2^- 作为电子受体,将 NO_3^- 和 NO_2^- 还原成氮气,同时达到去除有机物的效果。由此可见,碳源是反硝化过程所不可少的一种物质,而进水的 C:N:P 比更是影响生物脱氮除氮效果的重要因素。探讨 C:N:P 元素化学计量比对湿地氮净化效果的影响及其规律,对人工湿地技术在控制水污染中的推广应用,以及对实际工程中的设计管理都有着重要的意义。此外,不同进水 C:N:P 比对湿地系统植物根区微生物数量和种类的影响机制,也是未来该领域研究的重要内容。

(4) 对全球变化进行研究

全球变化早已成为生态学家们关注的热点问题之一,虽然对其进行的研究极多,但由于地球系统的复杂性,全球变化研究面临着多方面的挑战,主要是两个方面,一是面临众多学科的交叉,从中找出客观存在的基本规律相当困难,二是研究系统简单,常用的牛顿质点动力学不能描写连续现象^[85]。生态化学计量学是在生物学、生态学和分析化学的交叉下产生的,研究世界的基本组成物质元素和能量,更接近事实的本相,而且与 C、N、P 的全球循环都直接相关。因此,应以生态化学计量学为桥梁,进一步开展全球变化的 C、N、P 循环等问题的研究。

References:

- [1] Maienschein J. Transforming Traditions in American Biology. Baltimore. USA: The Johns Hopkins University Press, 1991: 1880-1915.
- [2] Elser J J, Sterner R W, Gorokhova E, Fagan W F, Markow T A, Cotner J B, Harrison J F, Hobbie S E, Odell G M, Weider L W. Biological

- stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters*, 2000,3:540-550.
- [3] Hagen J B. An Entangled Bank: The Origins of Ecosystem Ecology. New Brunswick (N J) : Rutgers University Press, 1992:245-251.
- [4] Li Bo. Ecology. Beijing: Higher Education Press, 2000:234-247.
- [5] Reinhardt S B, Van Vleet E S. Lipid composition of twenty-two species of Antarctic midwater species and fish. *Marine Biology*, 1986,91:149-159.
- [6] Sterner R W, Elser J J, Hessen D O. Stoichiometric relationships among producers, consumers, and nutrient cycling in pelagic ecosystems. *Biogeochemistry*, 1992,17:49-67.
- [7] Michaels A F. The ratios of life. *Science*, 2003,300:906-907.
- [8] Zhang L X, Bai Y F, Han X G. Application of N:P stoichiometry to ecology studies. *Acta Botanica Sinica*, 2003,45(9):1009-1018.
- [9] Zeng D H, Chen G S. Ecological stoichiometry: a science to explore the complexity of living systems. *Acta Phytocological Sinica*, 2005,29(6):1007-1019.
- [10] Reiners W A. Complementary models for ecosystems. *American Naturalist*, 1986,127:59-73.
- [11] Urabe J, Sterner R W. Regulation of herbivore growth by the balance of light and nutrients. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1996,93:8465-8469.
- [12] Andersen T. Pelagic Nutrient Cycles: Herbivores as Sources and Sinks. Berlin: Springer-Verlag, 1997:116-122.
- [13] Andersen T, Elser J J, Hessen D O. Stoichiometry and population dynamics. *Ecology*, 2004,7:884-900.
- [14] White T C R. The inadequate environment: nitrogen and the abundance of animals. New York, USA: Springer-Verlag, 1993:425pp.
- [15] Sterner R W, Hessen D O. Algal nutrient limitation and the nutrition of aquatic herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1994,25:1-29.
- [16] Sterner R. W, Elser J J, Fee E J, Guildford S J, Chrzanowski T H. The light: nutrient ratio in lakes: the balance of energy and materials affects ecosystem structure and process. *American Naturalist*, 1997,150:663-684.
- [17] Elser J J, Chrzanowski T H, Sterner R W, Mills K H. Stoichiometric constraints on food-web dynamics: a whole-lake experiment on the Canadian Shield. *Ecosystems*, 1998,1(1):120-136.
- [18] Sterner R W. The ratio of nitrogen to phosphorus resupplied by herbivores: zooplankton and the algal competitive arena. *American Naturalist*, 1990,136:209-229.
- [19] Urabe J, Nakanishi M, Kawabata K. Contribution of metazoan plankton to the cycling of N and P in Lake Biwa. *Limnology and Oceanography*, 1995,40:232-241.
- [20] Hessen D O, Agren G I, Anderson T R, Elser J J, Ruiters P C. Carbon sequestration in ecosystems: The role of stoichiometry. *Ecology*, 2004,85(5):1179-1192.
- [21] Elser J J, Dobberfuhl D, MacKay N A, Schampel J H. Organism size, life history, and N:P stoichiometry: towards a unified view of cellular and ecosystem process. *Bioscience*, 1996,46:674-684.
- [22] Hessen D O, Lyche A. Inter and intraspecific variation in zooplankton elemental composition. *Archiv für Hydrobiologie*, 1991,121:343-353.
- [23] Goldman W E, Goldberg G, Bowman L H, Steinmetz D, Schlessinger D. Mouse rDNA: Sequences and evolutionary analysis of spacer and mature RNA regions. *Molecular and Cellular Biology*, 1983,3:1488-1500.
- [24] Elwood H J, Olsen G J, Sogin M L. The small-subunit ribosomal RNA gene sequences from the hypotrichous ciliates *Oxytricha nova* and *Stylonychia pustulata*. *Molecular Biology and Evolution*, 1985,2:399-410.
- [25] Reeder R H, Dunaway M. Spacer regulation of *Xenopus* ribosomal gene transcription: Competition in oocytes. *Cell*, 1983,35:449-456.
- [26] Paul E A, Clark F E. Soil Microbiology and Biochemistry. USA: Academic Press, 1996.
- [27] Grimaldi G, Di Nocera P O. Multiple repeated units in *Drosophila melanogaster* ribosomal DNA spacer stimulate rRNA precursor transcription. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1988,85:5502-5506.
- [28] Boseley P, Moss T, Machler M, Portmann R, Birnstiel M. Sequence organisation of the spacer DNA in a ribosomal gene unit of *Xenopus laevis*. *Cell*, 1979,17:19-31.
- [29] Ganley A R D, Scott B. Extraordinary ribosomal spacer length heterogeneity in a neotryphod endophyte hybrid: implications for concerted evolution. *Genetics*, 1998,150:1652-1637.
- [30] Cullis C A, Charlton L. The induction of ribosomal DNA changes in flax. *Plant Science Letters*, 1981,20:213-217.
- [31] Evers R, Grummt I. Molecular evolution of the mammalian ribosomal gene terminator sequences and the transcription termination factor TTF-I. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1995,92:5827-5831.
- [32] Elser J J, Acharya K, Kyle M, Cotner J, Makino W, Markow T. Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota. *Ecology Letters*, 2003,6:936-943.
- [33] Lewin B. Gene Expression. Vol. 2. Eucaryotic Chromosomes. New York: John Wiley and Sons, 1980:22-27.

- [34] Punidan D J, Lawrence J W. Phosphorus availability mediates plasticity in life-history traits and predator-prey interactions in *Daphnia*. *Ecology Letters*, 2005, 8: 1021-1028.
- [35] Matzek V, Vitousek P M. N:P stoichiometry and protein: RNA ratios in vascular plants: an evaluation of the growth-rate hypothesis. *Ecology Letters*, 2009, 12: 765-771.
- [36] Vrede T, Dobberfuhl D R, Kooijman SALM, Elser J J. Fundamental connections among organism C:N:P stoichiometry, macromolecular composition, and growth. *Ecology*, 2004, 85 (5), 1217-1229.
- [37] Bowen H J M. Environmental chemistry of the elements. London (UK): Academic Press, 1979: 333-335.
- [38] Campana T, Schwartz L M. RNA and associated enzymes. *Advanced cell biology*. New York: Van Nostrand Reinhold, 1981: 877-944.
- [39] Frausto da Silva J J R, Williams R J P. The biological chemistry of the elements. Oxford (UK): Clarendon Press, 1991: 268-298.
- [40] James F, Andrew P, James H. The metabolic basis of whole-organism RNA and phosphorus content. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102 (33): 11923-11927.
- [41] Olsen Y, Jensen A, Reinertsen H, Borsheim K Y, Haldal M, Langeland A. Dependence of the rate of release of phosphorus by zooplankton on the P:C ratio in the food-supply, as calculated by a recycling model. *Limnology and Oceanography*, 1986, 31: 34-44.
- [42] Thomas R A, Maarten B, David R. Stoichiometry: Linking elements to biochemicals. *Ecology*, 2004, 85 (5): 1193-1202.
- [43] Sterner R W, Elser J J. *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton: Princeton University Press, 2002: 344-392.
- [44] Meybeck M. Carbon, nitrogen, and phosphorus transport by world rivers. *American Journal of Science*, 1982, 282: 401-450.
- [45] Hecky R E, Kilham P. Nutrient limitation of phytoplankton in fresh-water and marine environments-a review of recent-evident on the effects of enrichment. *Limnology and Oceanography*, 1988, 33: 796-822.
- [46] Sterner R W, George N B. Carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry of cyprinid fishes. *Ecology*, 2000, 81: 127-140.
- [47] Burns C W. Differences in chemical composition between two species of *Daphnia* and some freshwater algae cultured in the laboratory. *Limnology and Oceanography*, 1975, 20: 1005-1011.
- [48] Andersen T, Hessen D O. Carbon, nitrogen, and phosphorus content of freshwater zooplankton. *Limnology and Oceanography*, 1991, 36: 807-814.
- [49] Hessen D O. Nutrient element limitation of zooplankton production. *American Naturalist*, 1992, 140: 799-814.
- [50] Goran I. Agren. The C:N:P stoichiometry of autotrophs: theory and observations. *Ecology*, 2004, 7: 185-191.
- [51] Ergon T, Lambin X, Stenseth N C. Life-history traits of voles in a fluctuating population respond to the immediate environment. *Nature*, 2001, 411: 1043-1045.
- [52] Kumud A, Jeffrey D J, Paula B. Dietary effects on life history traits of riverine *Bosmina*. *Freshwater Biology*, 2005, 50: 965-975.
- [53] Stearns S C. *The Evolution of Life Histories*. Oxford. UK: Oxford University Press, 1992: 249-265.
- [54] Arendt J D. Adaptive intrinsic growth rates: an integration across taxa. *The Quarterly Review of Biology*, 1997, 72: 149-177.
- [55] Fagan W F, Siemann E H, Denno R F, Mitter C, Huberty A, Woods H A. Nitrogen in insects: implications for trophic complexity and species diversification. *American Naturalist*, 160: 748-802.
- [56] Schade J, Kyle M, Hobbie S, Fagan W, Elser J J. Stoichiometric tracking of soil nutrients by a desert insect herbivore. *Ecology Letters*, 2003, 6: 96-101.
- [57] Agren D I. The ideal nutrient productivities and nutrient proportions. *Plant, Cell and Environment*, 1988, 11: 613-620.
- [58] Agren D I, Bosatta E. *Theoretical Ecosystem Ecology-Understanding Element Cycles*. Cambridge: Cambridge University Press, 1998.
- [59] Makino W, Cotner J B, Sterner R W, Elser J J. Are bacteria more like plants or animals? Growth rate and resource dependence of bacterial C:N:P stoichiometry. *Functional Ecology*, 2003, 17: 121-130.
- [60] Terry K L, Laws E A, Burns D J. Growth rate variation in the N:P requirement ratio of phytoplankton. *Journal of Phycology*, 1985, 21: 323-329.
- [61] Agren D I. Theory for growth of plants derived from the nitrogen productivity concept. *Physiologia Plantarum*, 1985, 64: 17-28.
- [62] Droop M R. The nutrient status of algal cells in continuous culture. *Journal of Marine Biology*, 1974, 54: 825-855.
- [63] Naiman R J. Animal influences on ecosystem dynamics. *BioScience*, 1988, 38: 750-752.
- [64] Mulder C, Elser J J. Soil acidity, ecological stoichiometry and allometric scaling in grassland food webs. *Global Change Biology*, 2009, 15: 2730-2738.
- [65] Hall S R, Smith V H, Lytle D A. Constraints of primary producer N:P stoichiometry along N:P supply ratio gradients. *Ecology*, 2005, 86 (7): 1894-1904.
- [66] Raubenheimer D, Simpson S J. Nutrient transfer functions: the site of integration between feeding behaviour and nutritional physiology. *Chemoecology*, 1998, 8: 61-68.
- [67] Boersma M, Elser J J. Too much of a good thing: on stoichiometrically balanced diets and maximal growth. *Ecology*, 2006, 87 (5): 1325-1330.

- [68] Hall S R, Leibold M A, Lytle D A, Smith V H. Inedible producers in food webs: Controls on stoichiometric food quality and composition of grazers. *American Naturalist*, 2006, 167(5): 626-635.
- [69] Wakefield A E, Gotelli N J, Wittman S E, Ellison A M. Prey addition alters nutrient stoichiometry of the carnivorous plant *Sarracenia purpurea*. *Ecology*, 2005, 86(7): 737-743.
- [70] Elser J J, Urabe J. The stoichiometry of consumer-driven nutrient cycling: theory, observations, and consequences. *Ecology*, 1999, 80: 735-751.
- [71] Urabe J, Watanabe Y. Possibility of N or P limitation for planktonic cladocerans: an experimental test. *Limnology and Oceanography*, 1992, 37: 244-251.
- [72] Darchambeau F, Faerovig P J, Hessen D O. How *Daphnia* copes with excess carbon in its food. *Oecologia*, 2003, 136: 336-346.
- [73] Zanutto F P, Gouveia S M, Simpson S J, Raubenheimer D, Calder P C. Nutritional homeostasis in locusts: is there a mechanism for increased energy expenditure during carbohydrate overfeeding? *Journal of Experimental Biology*, 1997, 200: 2473-2484.
- [74] Trier T M, Mattson W J. Diet-induced thermogenesis in insects: a developing concept in nutritional ecology. *Environmental Entomology*, 2003, 32: 1-8.
- [75] DeMott W R, Gulati R D, Siewertsen K. Effects of phosphorus-deficient diets on the carbon and phosphorus balance of *Daphnia magna*. *Limnology and Oceanography*, 1998, 43: 1147-1161.
- [76] Cross W F, Benstead J P, Frost P C, Thomas S A. Ecological stoichiometry in freshwater benthic systems: recent progress and perspectives. *Freshwater Biology*, 2005, 50(11): 1895-1912.
- [77] Knoll L B, McIntyre P B, Vanni M J, Flecker A S. Feedbacks of consumer nutrient recycling on producer biomass and stoichiometry: separating direct and indirect effects. *Oikos*, 2009, 118: 1732-1742.
- [78] Tian H, Chen G, Zhang C, T Melillo J M, Hall C A S. 2009. Pattern and variation of C:N:P ratios in China's soils: a synthesis of observational data. *Biogeochemistry*, 2009, 10.1007/s10533-009-9382-0.
- [79] Cleveland C C, Liptzin D. C:N:P stoichiometry in soil: is there a "Redfield ratio" for the microbial biomass? *Biogeochemistry*, 2007, 85: 235-252.
- [80] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(30): 11001-11006.
- [81] Elser J J, Andersen T, Baron J S, Bergström A K, Jansson M, Kyle M, Nydick K R, Steger L, Hessen D O. Shifts in lake N:P stoichiometry and nutrient limitation driven by atmospheric nitrogen deposition. *Science*, 2009, 326: 835-837.
- [82] Marcos M, Karlsson P S. Nutrient stoichiometry in *Pinguicula vulgaris*: nutrient availability, plant size, and reproductive status. *Ecology*, 2005, 86(4): 982-991.
- [83] Karl J, Edward D C. N, P, and C stoichiometry of *Eranthis hyemalis* (Ranunculaceae) and the allometry of plant growth. *American Journal of Botany*, 2005, 92(8): 1256-1263.
- [84] Hu Z X, Xu N, Li A Q, Duan S S. Effects on different N: P ratios on the growth of *Pseudonitzschia pungens*, *Prorocentrum donghaiense* and *Phaeocystis globosa*. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2008, 4: 482-487.
- [85] Fu C F, An Z S, Qiang X K, Song Y G, Chang H. Strategy, Challenge and Progress of Global Change Science. *Arid Zone Research*, 2006, 23(1): 1-7.

参考文献:

- [4] 李博. 生态学. 北京: 高等教育出版社, 2000: 234-247.
- [9] 曾德慧, 陈广生. 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索. *植物生态学报*, 2005, 29(6): 1007-1019.
- [84] 胡章喜, 徐宁, 李爱强, 段舜山. 氮磷比对 3 种典型赤潮藻生长的影响. *水生生物学报*, 2008, 4: 482-487.
- [85] 符超峰, 安芷生, 强小科, 宋友桂, 常宏. 全球变化研究进展和面临的挑战及应对策略. *干旱区研究*, 2006, 23(1): 1-7.