

ISSN 1000-0933

CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica



第 32 卷 第 22 期 Vol.32 No.22 **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 22 期

2012 年 11 月 (半月刊)

目 次

CO ₂ 浓度和温度升高对噬藻体 PP 增殖的联合作用	牛晓莹,程 凯,荣茜茜,等 (6917)
1956—2009 年内蒙古苏尼特左旗荒漠草原的降水格局	陈 军,王玉辉 (6925)
两个污水处理系统的能值与经济综合分析	李 敏,张小洪,李远伟,等 (6936)
退化草地阿尔泰针茅种群个体空间格局及关联性	赵成章,任 珩 (6946)
地表覆盖栽培对雷竹林凋落物养分及其化学计量特征的影响	刘亚迪,范少辉,蔡春菊,等 (6955)
福州酸雨区次生林中台湾相思与银合欢叶片的 12 种元素含量	郝兴华,洪 伟,吴承祯,等 (6964)
“雨花露”水蜜桃主要害虫与其捕食性天敌的关系	柯 磊,施晓丽,邹运鼎,等 (6972)
大兴安岭林区 10 小时时滞可燃物湿度的模拟	胡天宇,周广胜,贾丙瑞 (6984)
陕北风沙区不同植被覆盖下的土壤养分特征	李文斌,李新平 (6991)
南方型杨树人工林土壤呼吸及其组分分析	唐罗忠,葛晓敏,吴 麟,等 (7000)
黑河下游土壤水盐对生态输水的响应及其与植被生长的关系	鱼腾飞,冯 起,刘 蔚,等 (7009)
树木胸径大小对树干液流变化格局的偏度和时滞效应	梅婷婷,赵 平,倪广艳,等 (7018)
外来植物紫茎泽兰入侵对土壤理化性质及丛枝菌根真菌(AMF)群落的影响	于文清,刘万学,桂富荣,等 (7027)
基于 Landsat TM 的热带精细地物信息提取的模型与方法——以海南岛为例	王树东,张立福,陈小平,等 (7036)
雪被去除对川西高山冷杉林冬季土壤水解酶活性的影响	杨玉莲,吴福忠,杨万勤,等 (7045)
不同土壤水分处理对水稻光合特性及产量的影响	王唯逍,刘小军,田永超,等 (7053)
木蹄层孔菌不同居群间生长特性、木质素降解酶与 SRAP 标记遗传多样性	曹 宇,徐 晔,王秋玉 (7061)
加拿大一枝黄花入侵对土壤动物群落结构的影响	陈 雯,李 涛,郑荣泉,等 (7072)
间作对玉米品质、产量及土壤微生物数量和酶活性的影响	张向前,黄国勤,卞新民,等 (7082)
接种 AM 真菌对玉米和油菜种间竞争及土壤无机磷组分的影响	张宇亭,朱 敏,钱岩相注,等 (7091)
大亚湾冬季不同粒级浮游生物的氮稳定同位素特征及其与生物量的关系	柯志新,黄良民,徐 军,等 (7102)
太湖水华期间有毒和无毒微囊藻种群丰度的动态变化	李大命,叶琳琳,于 洋,等 (7109)
锌胁迫对小球藻抗氧化酶和类金属硫蛋白的影响	杨 洪,黄志勇 (7117)
基于国家生态足迹账户计算方法的福建省生态足迹研究	邱寿丰,朱 远 (7124)
能源活动 CO ₂ 排放不同核算方法比较和减排策略选择	杨喜爱,崔胜辉,林剑艺,等 (7135)
基于生境等价分析法的胶州湾围填海造地生态损害评估	李京梅,刘铁鹰 (7146)
县级生态资产价值评估——以河北丰宁县为例	王红岩,高志海,李增元,等 (7156)
专论与综述	
丛枝菌根提高宿主植物抗旱性分子机制研究进展	李 涛,杜 娟,郝志鹏,等 (7169)
城市土壤碳循环与碳固持研究综述	罗上华,毛齐正,马克明,等 (7177)
基于遥感的光合有效辐射吸收比率(FPAR)估算方法综述	董泰锋,蒙继华,吴炳方 (7190)
光衰减及其相关环境因子对沉水植物生长影响研究进展	吴明丽,李叙勇 (7202)
浮游动物化学计量学稳态性特征研究进展	苏 强 (7213)
研究简报	
2010 年两个航次獐子岛海域浮游纤毛虫丰度和生物量	于 莹,张武昌,张光涛,等 (7220)
基于熵值法的我国野生动物资源可持续发展研究	杨锡涛,周学红,张 伟 (7230)
残落物添加对农林复合系统土壤有机碳矿化和土壤微生物量的影响	王意锟,方升佐,田 野,等 (7239)
人工湿地不同季节与单元之间根际微生物多样性	陈永华,吴晓芙,张珍妮,等 (7247)
期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 338 * zh * P * ¥70.00 * 1510 * 36 * 2012-11	

封面图说:水杉农田防护林中的小麦熟了——水杉曾广泛分布于北半球,第四纪冰期以后,水杉属的其他种类全部灭绝,水杉却在中国川、鄂、湘边境地带得以幸存,成为旷世奇珍,野生的水杉是国家一级保护植物。由于水杉耐水,适应力强,生长极为迅速,其树干通直挺拔,高大秀颀,树冠呈圆锥形,姿态优美,自发现后被人们在中国南方广泛种植,不仅成为了湖边、道路两旁的绿化观赏植物,更成为了农田防护林的重要树种。此图中整齐划一的水杉防护林像忠实的哨兵一样,为苏北农村即将成熟的麦田站岗。

彩图提供:陈建伟教授 北京林业大学 E-mail: cites.chenjw@163.com

DOI: 10.5846/stxb201110141522

苏强. 浮游动物化学计量学稳态性特征研究进展. 生态学报, 2012, 32(22): 7213-7219.

Su Q. The framework of stoichiometry homeostasis in zooplankton elemental composition. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(22): 7213-7219.

浮游动物化学计量学稳态性特征研究进展

苏 强^{1,2,*}

(1. 中国科学院计算地球动力学重点实验室, 北京 100049; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 稳态性是有机体的基本属性, 也是生态化学计量学理论成立的前提和基础。一般来讲, 浮游植物的元素组成变化较大, 而浮游动物具有明显的稳态性特征。浮游动物稳态性特征的研究不仅有助于了解水生生态系统的能量流动和物质循环, 同时也对研究营养元素如何调节生物生长、繁殖和代谢起到促进作用。在综述生态化学计量学研究的基础上, 主要介绍了稳态性的概念和浮游动物稳态性特征的基本框架及变化规律, 以期为促进国内相关研究工作的开展提供参考。

关键词: 稳态性; 生态化学计量学; 浮游动物; P; 脂肪酸

The framework of stoichiometry homeostasis in zooplankton elemental composition

SU Qiang^{1,2,*}

1 Key Laboratory of Computational Geodynamics, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

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

Abstract: Food webs, constituting the functional processes of energy flow and material cycling, are one of the most complex phenomena in modern biology. Integrating interspecific interactions in food webs has been a central organizing theme in ecology since its classical development.

Ecological stoichiometry deals with the balance of energy and chemical elements in ecological interactions and especially in trophic relationships. It offers an integrative framework for such analyses, as all organisms are composed of the same major elements, whose balance affects production, nutrient cycling, and food-web dynamics. In ecological stoichiometry, animals maintain homeostasis in body nutrient composition.

Homeostasis, the resistance to change of the internal milieu of an organism compared to its external world, is a fundamental life process. Homeostasis in ecological stoichiometry is observable in the patterns of variation in nutrients in organisms relative to their external world, including the resources they eat. Homeostasis was defined by Kooijman as follows: “the term homeostasis is used to indicate the ability of most organisms to keep the chemical composition of their body constant, despite changes in the chemical composition of the environment, including their food.”

Based on the vast range of empirical and theoretical studies, a number of reviews of ecological stoichiometry have recently appeared. These have highlighted that there is often a mismatch in the elemental composition of food compared to consumers, with notable implications for individual performance and nutrient transfer efficiency. Within the framework of homeostasis, the chemical composition of consumers is relatively homeostatic regardless of the chemical composition of their food and their divergent life history strategies set their stoichiometric requirements. According to stoichiometric theory, with considerable empirical support, consumer elemental composition and relative growth rate ultimately determines its stoichiometric requirements. Limiting nutrients are retained by the consumers at higher efficiencies, while other nutrients

基金项目: 中国科学院研究生院院长基金项目 (095101MY00, Y15102EN00)

收稿日期: 2011-10-14; 修订日期: 2012-04-24

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: Sqiang@gucas.ac.cn

may be consumed in excess and egested or excreted. Consumers with high body N or P content and high growth rates require food with high N or P content, respectively, to maintain optimal growth. Consumers with a high nutrient demand (higher P: C or N: C ratio) are more susceptible to reductions in growth or fitness if their food resources are low in the required nutrients. On the other hand, consumers with low body N or P, or low relative growth rates have lower requirements and are less likely to suffer due to reduced food quality.

Phytoplankton stoichiometric composition could vary widely with fluctuations in nutrient supply. However, zooplankton are thought to be strictly homeostatic, which suggests that zooplankton may approach a direct phosphorus limitation. The mismatch between phytoplankton and zooplankton in stoichiometric composition has important ecological consequences. Studies of stoichiometric homeostasis in zooplankton could increase understanding of energy flow and material cycling in aquatic ecosystems, and stoichiometric regulation in growth, reproduction, and metabolism of zooplankton. This paper reviews the definition of homeostasis in ecological stoichiometry and the framework of homeostasis in zooplankton. It aims to provide insight and a theoretical foundation for related studies in China.

Key Words: homeostasis; ecological stoichiometry; zooplankton; P; fatty acids

生物体如同复杂的分子,由元素组成,其生长、繁殖以及代谢均涉及营养元素的吸收、利用和重组^[1]。与化学反应一样,要遵循质量守恒定律^[2],并保持动态平衡状态。因此,生物的元素组成及动态平衡是生命特征的必要参数^[2],也是生态化学计量学的主要研究内容。

生态化学计量学的主体思想是将“生物实体”(分子、细胞器、细胞和有机体等)元素组成的特异性与功能相联系^[2]。元素供给的多寡决定了生物学功能的实现,而功能的实现也必然表现为营养元素特定的比例关系。因此,生物与资源(包括食物)之间便建立起相互制约的动态平衡关系,不同的平衡关系则意味着不同的生态效应^[1]。

有机体稳态性是生态化学计量学理论成立的前提和基础^[1-4]。浮游植物的元素组成变化较大,而浮游动物营养元素组成相对稳定^[5],具有明显的稳态性特征^[6],受饵料生物元素组成的影响较弱^[7]。

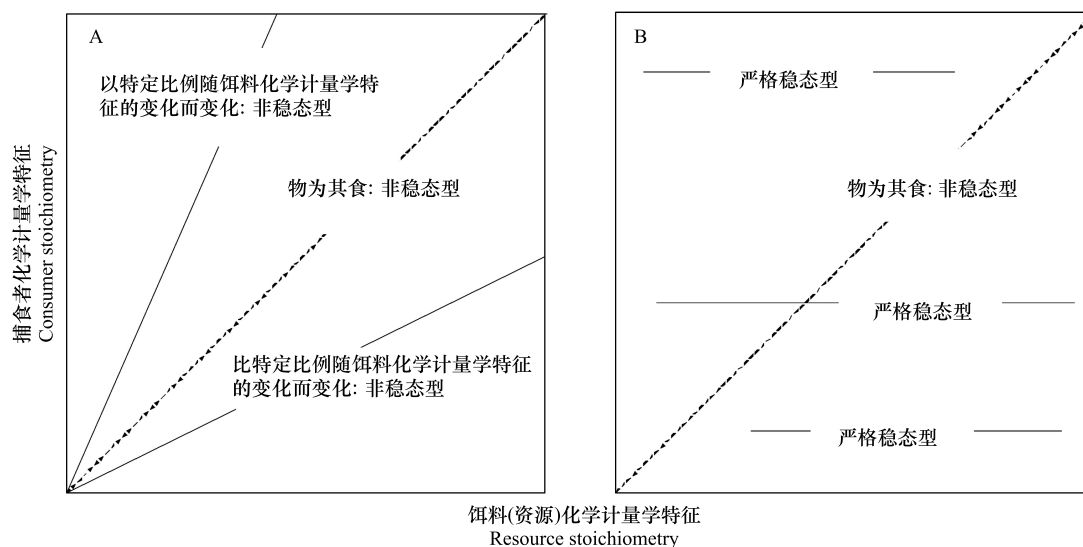
生态化学计量学稳态性的定义是,“即使在环境(包括饵料)元素组成发生变化的情况下,大部分有机体依然有能力保持体内化学组成的恒定”^[2,8],即在外界营养供应不平衡的条件下,有机体维持自身营养元素组成相对稳定的状态^[1]。这种与外界保持相对恒定的内在平衡状态即为稳态性^[2]。稳态性是生命的本质特征,也包括温度、水分、pH 值等参数的稳定性,生态化学计量学中的稳态性特征主要指营养元素(C:N:P)。

浮游动物稳态性特征的研究有助于了解水生生态系统及生物生理的基本过程,国际上对此已经开展了较为深入的研究,但在国内起步较晚^[2-3,9]。鉴于此,本文在综述生态化学计量学研究的基础上,主要介绍了稳态性的概念和浮游动物稳态性特征的基本框架及变化规律,以期为促进国内相关研究工作的开展提供参考。

1 稳态性特征的研究原理

有机体会受外界营养物质的影响,其元素组成反映了营养供给的物质组成比例^[1]。如果有机体完全表现为其摄取营养物质,并保持了外界营养供给的比例,即“物为其食”。此时有机体与环境的化学计量关系应为正相关,且斜率为1,截距为0(图1A)^[1]。但有机体的元素配比变化范围有限,尚不存在绝对意义上的非稳态生命形式。同样,如果有机体元素组成比例与营养供给无关,此时二者化学计量关系曲线应为斜率为0的水平线(图1B)^[1]。但绝对稳态的生命形式也是不存在的,例如个体发育阶段,其稳态性特征会发生改变^[10]。

注:横坐标和纵坐标表示元素的化学计量,如N%、P%或者N:P。A图虚线(斜率为1,截距为0)表示有机体完全表现为其摄取营养物质,实线表示有机体受外界营养的影响,但按不同比例保留特定元素;B图实线(斜率为0,截距大于0)代表有机体具有严格稳态性特征^[1]。有机体的稳态性特征,可以根据其与环境化学计量学的线性关系确定^[1]:

图1 稳态性的理论模式^[1]Fig. 1 Generalized stoichiometric patterns^[1]

$$\frac{dy}{y} = \frac{1}{H} \frac{dx}{x} \quad (1)$$

式中, x 指外界营养物质的供应量, y 指有机体中对应的营养物质含量, x 和 y 可以是浓度百分比或元素配比,如 %P、%N 或 N:P 等。公式 1 可转化为:

$$y = cx^{\frac{1}{H}} \quad (2)$$

式中, c 为积分常数。转换后, x 和 y 的关系可以表达为一般线形关系,

$$\log(y) = \log(c) + \frac{\log(x)}{H} \quad (3)$$

因此,可以由外界与有机体中的元素配比,得出线性曲线。其中 $1/H$ 为稳态系数,范围介于 1 和 0 之间。当 $1/H$ 为 1 时,表明有机体非稳态,即不能保持自身特定的元素组成,随着外界元素组成的变化而变化;当 $1/H$ 趋近于 0 时,表明有机体严格稳态,即外界环境变化不能影响其自身元素组成的特殊性^[1]。

有学者将 $0 < 1/H < 0.25$ 界定为稳态型, $0.25 < 1/H < 0.5$ 为弱稳态型, $0.5 < 1/H < 0.75$ 为弱敏感型, $1/H > 0.75$ 为敏感型^[4]。一般认为,浮游植物属于非稳态型,而浮游细菌和浮游动物为稳态或者弱稳态型^[11]。稳态系数不仅可以明确个体的稳态性特征^[4],同时对生态系统稳定性而言,优势种的稳态强度也是重要的参考依据^[12]。

2 浮游动物的稳态性研究

稳态性是有机体生理学和生态学的基本框架^[13]。浮游动物与饵料营养物质组成(如 N:P)的不平衡性,及其自身的稳态性特征,决定了浮游动物的生长策略和代谢模式。因此,稳态性研究可以体现浮游动物-浮游植物-营养物质之间的交互关系^[14],有助于阐明水生生态系统的能量流动和物质循环,以及营养元素对生长、繁殖和代谢的调节作用。

2.1 浮游动物稳态性特征的基本框架

元素组成的稳态性受有机体基本的生理过程调节,包括吸收、利用、合成和释放等。自养生物和异养生物的稳态性存在本质上的差异^[15]。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^[4]。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^[16]。研究表明,浮游动物存在严格的 N:P 和 N:C 的稳态性,以及非常严格 P:C 稳态^[4]。然而鞭毛虫比较特殊,从营养方式来区分,包括营光合作用的植物性鞭毛虫和无光合作

用能力的异养鞭毛虫^[17]。其中,植物性鞭毛虫有分自养型与混合营养型两类^[18]。因此,混合营养型鞭毛虫,与浮游植物相似,体内营养物质组成随环境变化而变化^[14],表现出非稳态特征。例如,鞭毛虫的 N、P 的稳态性均较低(图 2)^[19]。

浮游动物经常面临与饵料生物元素配比不平衡的问题^[20],即浮游植物的 N:P 较高,而浮游动物较低。在不平衡的资源环境中,摄食是维持元素或生化组成稳定性的主要途径^[15]。浮游动物可以改变摄食率或选择性摄食,调节元素的利用性以适应生长的需要。但浮游动物也会受到饵料生物的影响^[20],存在变化的稳态系数^[4]。研究表明,浮游动物并不是严格的稳态,其 C:N:P 在不同饵料条件下也存在变化^[21]。当浮游植物与浮游动物元素配比差异较大时,浮游动物表现为稳态;但若二者相互匹配,则表现出非稳态特征^[20]。此外,浮游动物的化学计量稳态性特征也与生长速率的变化有关^[22]。因此,浮游动物具有相对的稳态性特征,稳态参数高于浮游植物,并存在可变性。

2.2 稳态性在个体发育过程中的变化

有机体的稳态性不仅具有种间差异性特征,在个体发育中也存在种内变化,与生命周期、性别及粒径有关^[13]。浮游动物的元素组成并非严格稳态,随生长阶段和粒径大小的变化而改变^[23]。浮游动物幼体 P 含量较高,生长速度较快,这符合生长速率假说(GRH)^[6]。浮游动物生长以 rRNA 主导的蛋白质合成为基础,随着生长速率增加,rRNA 的需求也提高;而 rRNA 属于高 P 组分,其含量的增加势必导致体内 P 增多,进而影响自身的稳态性特征^[10]。因此,外界 P 含量的变化,可以影响浮游动物体内 P 含量、生长率以及稳态性特征^[5]。

浮游动物的元素组成随着生长而改变,但仍具有相对恒定的稳态性^[24]。为了降低捕食风险,浮游动物的卵中蓄积了较多的 P,幼体借此迅速生长,此时体内元素组成变化较大;而成体则将新物质用于替换原有单位,保持相对稳定的平衡。因此,浮游动物生长初期会需要较多的 C,对 C 的供应比较敏感;而在成体阶段,C 的积累减缓,并逐步释放,用以维持生命和繁殖(图 3)^[10, 25]。所以,浮游动物的稳态性特征也具有变阻特性,这是稳态调节与生态环境相适应的结果^[10]。

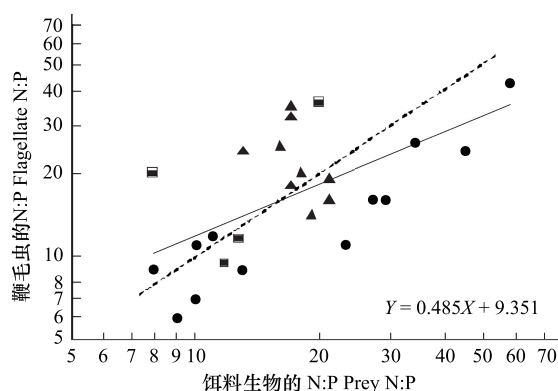


图 2 原生鞭毛虫 N:P 的稳态系数表明其存在弱稳态特征^[19]

Fig. 2 Flagellates appear to be weakly homeostatic by the degree of N:P homeostasis^[19]

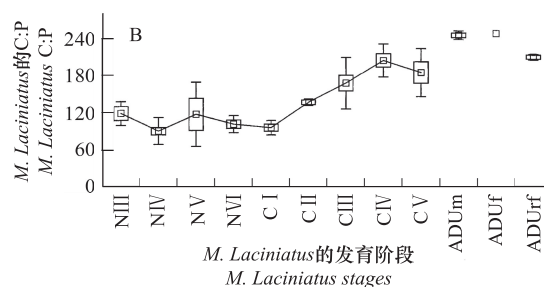


图 3 某种水蚤 (*Mixodiaptomus laciniatus*) 在个体发育阶段 C:P 的变化过程^[10]

Fig. 3 C:P ratios in *Mixodiaptomus laciniatus* stages^[10]

2.3 不同营养物质的稳态性

浮游动物的稳态性与个体发育以及饵料营养价值(P 含量)有关。一方面,随着个体发育,粒径增加,浮游动物体内的 N:P 会降低^[26];另一方面,向 P 限制藻饵中添加磷酸盐,也会促进浮游动物生长^[27]。此外,脂肪酸对浮游动物生长也具有重要意义。研究表明,P 和脂肪酸,均能控制浮游动物的生长^[27]。对脂肪酸而言,浮游动物的稳态强度普遍较低^[28]。

浮游植物的生物量并不是决定浮游动物生物量关键因子,其营养结构,特别是 P 的含量对于浮游动物才是至关重要的(图 4)^[29]。作为初级捕食者,浮游动物会受到 P 限制的作用。当外界 C:P>300 时,浮游动物

会出现严重的 P 限制问题^[16]。当藻饵 P 含量增加时,浮游动物生长率和繁殖率也会提高,其体内 P 含量也会增加,稳态性特征发生偏移^[5]。因此,有学者认为,浮游植物体内 P 含量的季节变化,决定了浮游动物的种群结构和时空分布特征^[27]。

但也有研究表明,浮游动物 P 的稳态性与其对 P 的敏感性没有直接关系^[25]。例如两种 P 含量不同的水蚤,虽然对饵料 P 匮乏的敏感性不同,却均表现为严格的稳态性特征^[25]。这与浮游动物的吸收及排泄等调节作用有关,浮游动物能够减少限制性营养物质(例如 P)的排出率,并释放更多的过量元素(例如 C),进而维持自身的稳态特征^[27]。

与 P 的限制性作用类似,浮游植物的脂肪酸也可以影响浮游动物^[28],例如蚤的生长率随着脂肪酸浓度的增加而提高(图 5)^[30]。浮游动物的脂肪酸具有非稳态特征^[27-28, 31],这也使得脂肪酸能够作为摄食关系研究的主要标记物^[31]。同时,也正是由于浮游动物脂肪酸的非稳态特征,浮游植物的脂肪酸才得以传递至鱼类体内^[31]。

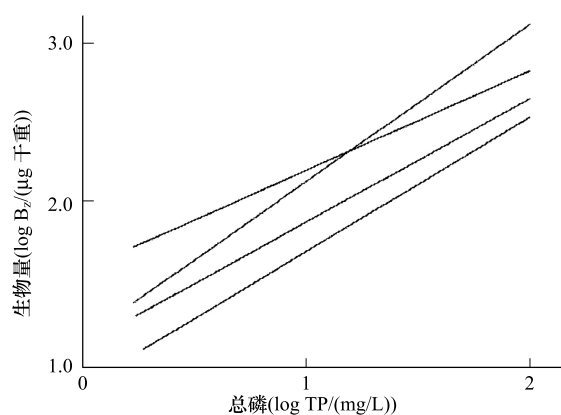


图 4 浮游动物的模拟研究表明,总磷可以预测浮游动物的生物量^[29]

Fig. 4 The zooplankton-phosphorus models is better predictor of zooplankton biomass^[29]

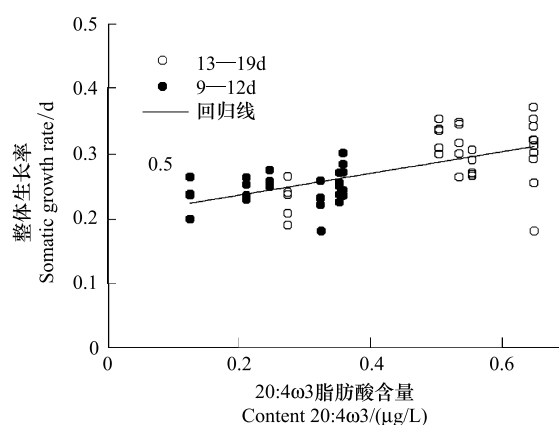


图 5 大型蚤 (*Daphnia magna*) 生长率与饵料中脂肪酸 (eicosatetraenoic acid) 含量的关系^[30]

Fig. 5 The relationship between somatic growth rates for *Daphnia magna* and the content of eicosatetraenoic acid (20:4ω3) in the food^[30]

低 P 藻饵含较多的饱和脂肪酸以及较少的不饱和脂肪酸,如 EPA 和 DHA,这种低质饵料可以满足水蚤对脂肪酸需求^[28]。因此,浮游植物的营养价值也取决于脂肪酸。例如,硅藻和甲藻 EPA 的含量较高,而蓝细菌 EPA 和 P 的含量都较低^[27]。此外,P 和脂肪酸对浮游动物的影响是相对的,若以低 C:P 的浮游植物为食,会增强脂肪酸对浮游动物的影响作用;在高 C:P 条件下,P 则更加重要^[27]。

3 展望

浮游动物的稳态性存在个体发育过程^[10, 23, 25],以及特定元素或有机物的变化^[27-28]。目前认为,维持稳态性可以使有机体在短暂的环境压力后迅速恢复^[32],从而保证有机体缓慢生长^[33]。但稳态型生物的进化优势尚不明确,而弱稳态有机体具有更高的适应性^[4]。弱稳态有机体更适应外界环境的变化,它们可以贮存多余的营养物质,在饵料或资源匮乏时使用,进而保证生长^[4, 7]。因此,在浮游动物个体或者群体层面上,研究稳态性的生理及生态意义是未来发展的重要方向。

此外,浮游动物的稳态性决定了生长策略和生理过程,包括营养物质的获取、同化、储藏以及释放等^[15]。高 C:P 的浮游动物,为了维持自身稳态性,可能吸收较多的 C^[23];而低 C:P 的稳态型浮游动物,在 P 匮乏时,则通过呼吸或者排泄释放过量的 C^[16]。所以,未来有必要加强从浮游动物生理及生化等层面研究稳态性的生物学意义。

稳态性是有机体的基本属性,对于浮游动物稳态性特征的研究不仅有助于人们了解水生生态系统的能量流动和物质循环,同时也对研究营养元素对生物生长、繁殖和代谢的调节作用具有积极的促进作用。

References:

- [1] Sterner R W, Elser J J, Vitousek P M. Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere. New Jersey: Princeton University Press, 2002.
- [2] Zeng D H, Chen G S. Ecological stoichiometry: a science to explore the complexity of living systems. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2005, 29(6): 1007-1019.
- [3] He J S, Han X G. Ecological stoichiometry: searching for unifying principles from individuals to ecosystems. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34(1): 2-6.
- [4] Persson J, Fink P, Goto A, Hood J M, Jonas J, Kato S. To be or not to be what you eat: regulation of stoichiometric homeostasis among autotrophs and heterotrophs. *Oikos*, 2010, 119(5): 741-751.
- [5] Small G E, Pringle C M. Deviation from strict homeostasis across multiple trophic levels in an invertebrate consumer assemblage exposed to high chronic phosphorus enrichment in a Neotropical stream. *Oecologia*, 2010, 162(3): 581-590.
- [6] Nakazawa T. The ontogenetic stoichiometric bottleneck stabilizes herbivore-autotroph dynamics. *Ecological Research*, 2011, 26(1): 209-216.
- [7] Tsoi W Y, Hadwen W L, Fellows C S. Spatial and temporal variation in the ecological stoichiometry of aquatic organisms in an urban catchment. *Journal of the North American Benthological Society*, 2011, 30(2): 533-545.
- [8] Koojiman S A L M. The stoichiometry of animal energetics. *Journal of Theoretical Biology*, 1995, 177(2): 139-149.
- [9] Wang S Q, Yu G R. Ecological stoichiometry characteristics of ecosystem carbon, nitrogen and phosphorus elements. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(8): 3937-3947.
- [10] Villar-Argaiz M, Medina-Sánchez J M, Carrillo P. Linking life history strategies and ontogeny in crustacean zooplankton: implications for homeostasis. *Ecology*, 2002, 83(7): 1899-1914.
- [11] 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(1): 121-130.
- [12] Yu Q, Chen Q S, Elser J J, He N P, Wu H H, Zhang G M, Wu J G, Bai Y F, Han X G. Linking stoichiometric homeostasis with ecosystem structure, functioning and stability. *Ecology Letters*, 2010, 13(11): 1390-1399.
- [13] Kay A D, Rostampour S, Sterner R W. Ant stoichiometry: elemental homeostasis in stage-structured colonies. *Functional Ecology*, 2006, 20(6): 1037-1044.
- [14] Grover J P, Chrzanowski T H. Stoichiometry and growth kinetics in the "smallest zooplankton"-phagotrophic flagellates. *Archiv Für Hydrobiologie*, 2006, 167(1/4): 467-487.
- [15] Frost P C, Evans-White M A, Finkel Z V, Jensen T C, Matzek V. Are you what you eat? Physiological constraints on organismal stoichiometry in an elementally imbalanced world. *Oikos*, 2005, 109(1): 18-28.
- [16] Saikia S K, Nandi S. C and P in aquatic food chain: a review on C: P stoichiometry and PUFA regulation. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 2010, 398, doi: 10.1051/kmae/2010024.
- [17] Li F C, Cao W R, Kang X J. Diversity and ecological function of free-living heterotrophic flagellates. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(9): 5023-5029.
- [18] Pan K. Experimental ecological study on feeding and growth of marine heterotrophic flagellates. [D]. Xiamen: Xiamen University, 2006.
- [19] Chrzanowski T H, Lukomski N C, Grover J P. Element stoichiometry of a mixotrophic protist grown under varying resource conditions. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 2010, 57(4): 322-327.
- [20] Laspoumaderes C, Modenutti B, Balseiro E. Herbivory versus omnivory: linking homeostasis and elemental imbalance in copepod development. *Journal of Plankton Research*, 2010, 32(11): 1573-1582.
- [21] Elser J J, Fagan W F, Kerkhoff A J, Swenson N G, Enquist B J. Biological stoichiometry of plant production: metabolism, scaling and ecological response to global change. *New Phytologist*, 2010, 186(3): 593-608.
- [22] Cross W F, Benstead J P, Rosemond A D, Wallace J B. Consumer-resource stoichiometry in detritus-based streams. *Ecology Letters*, 2003, 6(8): 721-732.
- [23] Hillebrand H, Frost P, Liess A. Ecological stoichiometry of indirect grazer effects on periphyton nutrient content. *Oecologia*, 2008, 155(3): 619-630.
- [24] Jensen T C, Hessen D O. Does excess dietary carbon affect respiration of *Daphnia*? *Oecologia*, 2007, 152(2): 191-200.
- [25] Ferrão-Filho A D S, Tessier A J, Demott W R. Sensitivity of herbivorous zooplankton to phosphorus-deficient diets: testing stoichiometric theory and the growth rate hypothesis. *Limnology and Oceanography*, 2007, 52(1): 407-415.

- [26] Carrillo P, Reche I, Cruzpizarro L. Intraspecific stoichiometric variability and the ratio of nitrogen to phosphorus resupplied by zooplankton. *Freshwater Biology*, 1996, 36(2): 363-374.
- [27] Gulati R D, Demott W R. The role of food quality for zooplankton; remarks on the state-of-the-art, perspectives and priorities. *Freshwater Biology*, 1997, 38(3): 753-768.
- [28] Boersma M, Becker C, Malzahn A M, Vernooij S. Food chain effects of nutrient limitation in primary producers. *Marine and Freshwater Research*, 2009, 60(10): 983-989.
- [29] Hessen D O. Nutrient element limitation of zooplankton production. *The American Naturalist*, 1992, 140(5): 799-814.
- [30] Becker C, Feuchtmayr H, Brepohl D, Santer B, Boersma M. Differential impacts of copepods and cladocerans on lake seston, and resulting effects on zooplankton growth. *Hydrobiologia*, 2004, 526(1): 197-207.
- [31] Boersma M, Aberle N, Hantzsche F M, Schoo K L, Wiltshire K H, Malzahn A M. Nutritional limitation travels up the food Chain. *International Review of Hydrobiology*, 2008, 93(4/5): 479-488.
- [32] Montecchiario F, Hirschmugl C J, Raven J A, Giordano M. Homeostasis of cell composition during prolonged darkness. *Plant Cell and Environment*, 2006, 29(12): 2198-2204.
- [33] Montecchiario F, Giordano M. Compositional homeostasis of the dinoflagellate *Protoceratium reticulatum* grown at three different pCO₂. *Journal of Plant Physiology*, 2010, 167(2): 110-113.

参考文献:

- [2] 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.
- [3] 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. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 2-6.
- [9] 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. *生态学报*, 2008, 28(8): 3937-3947.
- [17] 李凤超, 曹卫荣, 康现江. 自由生活的异养鞭毛虫多样性及生态功能. *生态学报*, 2009, 29(9): 5023-5029.
- [18] 潘科. 海洋异养鞭毛虫摄食与生长的实验生态学研究 [D]. 厦门: 厦门大学, 2006.

CONTENTS

The combined effects of elevated CO ₂ and elevated temperature on proliferation of cyanophage PP	NIU Xiaoying, CHENG Kai, RONG Qianqian, et al (6917)
Precipitation pattern of desert steppe in Inner Mongolia, Sunite Left Banner: 1956—2009	CHEN Jun, WANG Yuhui (6925)
Emergy and economic evaluations of two sewage treatment systems	LI Min, ZHANG Xiaohong, LI Yuanwei, et al (6936)
Individual spatial pattern and spatial association of <i>Stipa krylovii</i> population in Alpine Degraded Grassland	ZHAO Chengzhang, REN Heng (6946)
Litter characteristics of nutrient and stoichiometry for <i>Phyllostachys praecox</i> over soil-surface mulching	LIU Yadi, FAN Shaohui, CAI Chunju, et al (6955)
Characteristics of leaf element concentrations of twelve nutrients in <i>Acacia confusa</i> and <i>Leucaena glauca</i> in secondary forests of acid rain region in Fuzhou	HAO Xinghua, HONG Wei, WU Chengzhen, et al (6964)
Relationships between main insect pests and their predatory natural enemies in “Yuhualu” juicy peach orchard	KE Lei, SHI Xiaoli, ZOU Yunding, et al (6972)
Simulating 10-hour time-lag fuel moisture in Daxinganling	HU Tianyu, ZHOU Guangsheng, JIA Bingrui (6984)
Soil nutrient characteristics under different vegetations in the windy and sandy region of northern Shaanxi	LI Wenbin, LI Xinpeng (6991)
Partitioning of autotrophic and heterotrophic soil respiration in southern type poplar plantations	TANG Luozhong, GE Xiaomin, WU Lin, et al (7000)
Soil water and salinity in response to water deliveries and the relationship with plant growth at the lower reaches of Heihe River, Northwestern China	YU Tengfei, FENG Qi, LIU Wei, et al (7009)
Effect of stem diameter at breast height on skewness of sap flow pattern and time lag	MEI Tingting, ZHAO Ping, NI Guangyan, et al (7018)
Invasion of exotic <i>Ageratina adenophora</i> Sprengel. alters soil physical and chemical characteristics and arbuscular mycorrhizal fungus community	YU Wenqing, LIU Wanxue, GUI Furong, et al (7027)
Models and methods for information extraction of complex ground objects based on LandSat TM images of Hainan Island, China	WANG Shudong, ZHANG Lifu, CHEN Xiaoping, et al (7036)
Effects of snow pack removal on soil hydrolase enzyme activities in an alpine <i>Abies faxoniana</i> forest of western Sichuan	YANG Yulian, WU Fuzhong, YANG Wanqin, et al (7045)
Effects of different soil water treatments on photosynthetic characteristics and grain yield in rice	WANG Weixiao, LIU Xiaojun, TIAN Yongchao, et al (7053)
Growth characteristics, lignin degradation enzyme and genetic diversity of <i>Fomes fomentarius</i> by SRAP marker among populations	CAO Yu, XU Ye, WANG Qiuyu (7061)
Effects of the invasion by <i>Solidago canadensis</i> L. on the community structure of soil animals	CHEN Wen, LI Tao, ZHENG Rongquan, et al (7072)
Effects of intercropping on quality and yield of maize grain, microorganism quantity, and enzyme activities in soils	ZHANG Xiangqian, HUANG Guoqin, BIAN Xinmin, et al (7082)
Influence of mycorrhizal inoculation on competition between plant species and inorganic phosphate forms	ZHANG Yuting, ZHU Min, XIAN Yanxiangwa, et al (7091)
The stable nitrogen isotope of size-fractionated plankton and its relationship with biomass during winter in Daya Bay	KE Zhixin, HUNG Liangmin, XU Jun, et al (7102)
Dynamics of toxic and non-toxic <i>Microcystis</i> spp. during bloom in the large shallow hypereutrophic Lake Taihu	LI Daming, YE Linlin, YU Yang, et al (7109)
Activities of antioxidant enzymes and Zn-MT-like proteins induced in <i>Chlorella vulgaris</i> exposed to Zn ²⁺	YANG Hong, HUANG Zhiyong (7117)
Ecological footprint in Fujian based on calculation methodology for the national footprint accounts	QIU Shoufeng, ZHU Yuan (7124)
The comparison of CO ₂ emission accounting methods for energy use and mitigation strategy: a case study of China	YANG Xiai, CUI Shenghui, LIN Jianyi, et al (7135)
Ecological damage assessment of Jiaozhou Bay reclamation based on habitat equivalency analysis	LI Jingmei, LIU Tieying (7146)
The value assessment of county-level ecological assets: a case in Fengning County, Hebei Province	WANG Hongyan, GAO Zhihai, LI Zengyuan, et al (7156)
Review and Monograph	
Molecular basis for enhancement of plant drought tolerance by arbuscular mycorrhizal symbiosis: a mini-review	LI Tao, DU Juan, HAO Zhipeng, et al (7169)
A review of carbon cycling and sequestration in urban soils	LUO Shanghua, MAO Qizheng, MA Keming, et al (7177)
Overview on methods of deriving fraction of absorbed photosynthetically active radiation (FPAR) using remote sensing	DONG Taifeng, MENG Jihua, WU Bingfang (7190)
Research progress on influencing of light attenuation and the associated environmental factors on the growth of submersed aquatic vegetation	WU Mingli, LI Xuyong (7202)
The framework of stoichiometry homeostasis in zooplankton elemental composition	SU Qiang (7213)
Scientific Note	
Abundance and biomass of planktonic ciliates in the sea area around Zhangzi Island, Northern Yellow Sea in July and August 2010	YU Ying, ZHANG Wuchang, ZHANG Guangtao, et al (7220)
Research of wildlife resources sustainable development based on entropy method in China	YANG Xitao, ZHOU Xuehong, ZHANG Wei (7230)
Influence of residue composition and addition frequencies on carbon mineralization and microbial biomass in the soils of agroforestry systems	WANG Yikun, FANG Shengzuo, TIAN Ye, et al (7239)
Seasonal changes in microbial diversity in different cells of a wetland system constructed for municipal sewage treatment	CHEN Yonghua, WU Xiaofu, ZHANG Zhenni, et al (7247)

《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 22 期 (2012 年 11 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 32 No. 22 (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