中国科学：地球科学 SCIENTIA SINICA Terrae 2026年 第56卷 第1期：180–188
论 文
《中国科学》杂志社
SCIENCE CHINA PRESS

浮游植物与水体间氮碳化学计量的趋同

李婉珠[1]，王宝利[1,2*]，Stephen C. MABERLY[3]，刘丛强[1,2]

1. 天津大学地球系统科学学院，天津 300072
2. 天津环渤海滨海地球关键带国家野外科学观测研究站，天津 300072
3. UK Centre for Ecology & Hydrology, Lancaster Environment Centre, Lancaster LA1 4AP, UK
* 通讯作者，Email: baoli.wang@tju.edu.cn

2025-04-15收稿，2025-08-07修回，2025-09-09接受，2025-12-15网络版发表
国家自然科学基金项目(42293264、42293262)和国家资助博士后研究人员计划(GZC20241196)资助

摘要 浮游植物在生源要素生物地球化学循环中发挥着至关重要的作用，其元素比与可利用的无机营养物协同变化；然而，其中潜在的相互作用模式和机制仍不清楚。在此，基于大规模长期实地调查和培养实验，我们发现浮游植物氮:碳摩尔比与溶解无机氮:CO_2摩尔比随时间推移两者趋于相同。功能基因组学证据表明，这种氮碳化学计量趋同是由浮游植物群落演替及其相应的氮和碳新陈代谢来驱动。基于此，我们构建了一种理论模式来刻画这种化学计量趋同过程。浮游植物与水体间氮:碳摩尔比的差异越大，趋同速度越快。此外，用溶解无机碳替代CO_2可能会改变趋同方向。这种化学计量趋同模式既可用来表征浮游植物元素比对无机营养动态变化的响应，也可用来认识浮游植物群落结构随时间的演化方式。

关键词 浮游植物群落演替，新陈代谢，化学计量趋同，宏转录组，内陆水体

1 引言

浮游植物作为初级生产者，按比例从水中吸收同化无机营养物质，因此是生源要素生物地球化学循环的关键驱动因素(Hutchins和Tagliabue，2024； Litchman等，2015)。浮游植物化学计量学可以用来理解这些过程。浮游植物元素比与溶解无机营养物质之间的相互作用是浮游植物化学计量学的核心(Klausmeier等，2008； Sterner和Elser， 2002)； 然而它们之间的关系及其潜在机制仍不清楚。

自Redfield报道海洋浮游植物碳(C)、氮(N)和磷(P)的摩尔比为106:16:1以来(Redfield，1934； 1960)，浮游植物化学计量学受到广泛关注并逐步发展(Gerhard等，2022； Klausmeier等，2008； Quigg等，2003)。当前研究表明，海洋和淡水中的浮游植物元素比经常显著偏离Redfield比，并表现出明显的时间和空间变化(Geider和La Roche，2002； Lu等，2023； Sharoni和Halevy，2020； Sterner等，2008)。这些变化与当地环境因素(如水温)密切相关(Finkel等，2009； Mette等，2011；Schulhof等，2019； Volponi等，2023)。浮游植物N:C摩尔比具有物种特异性(Garcia等，2018)。此外，培养实验表明，即使是单一物种，在氮限制条件下与正常生长条件下相比，其N:C比也会显著不同(Hockin等，2012；Li等，2022b)。在自然环境中，N和C的生物可利用性显著影响着浮游植物N:C比，同时会引起浮游植物群落组成的改变(Klausmeier等，2004； Li等，2022b；Mette等，2011)。然而，目前尚不清楚浮游植物与水体之间N-C化学计量比的关系是否存在一定的规律。在此，我们假设浮游植物群落的N:C摩尔比会随时间推移，趋近于水体中生物可利用无机营养的N:C摩尔比(即本研究称之为化学计量趋同的过程)。

为了验证这一假设，本研究分析了英国湖区20个湖泊(ELs)和中国西南乌江15座水库(WRs)中浮游植物群落与无机营养物质的N-C化学计量比和相关环境参数的

中文引用格式：李婉珠, 王宝利, Maberly S C, 刘丛强. 2026. 浮游植物与水体间氮碳化学计量的趋同. 中国科学: 地球科学, 56(1): 180–188, doi: 10.1360/N072025-0139
英文引用格式：Li W, Wang B, Maberly S C, Liu C Q. 2026. Convergence of nitrogen and carbon stoichiometry between phytoplankton and water. Science China Earth Sciences, 69(1): 169–177, https://doi.org/10.1007/s11430-025-1697-y

© 2025《中国科学》杂志社

长期变化情况(附表S1)。本研究还建立了一个中国内陆水体全国尺度的数据集，来识别影响N-C化学计量变化的环境因素。此外，研究还分析了天津7座水库中微生物宏转录组测序数据以及室内培养实验中莱茵衣藻转录组测序数据，从群落和物种两个角度阐释浮游植物N:C摩尔比如何响应环境变化。本研究的主要目的在于理解浮游植物与水体之间N-C化学计量比的关系，并探讨其相关的调控机制。可见，本研究将为浮游植物化学计量学的认知增添一些新的见解。

2 理论框架

基于上述假设，我们提出了一种表征生源要素化学计量趋同的理论模式。在浮游植物元素比(R，碳标准化的摩尔比)与溶解无机营养比(R′，CO_2标准化的摩尔比)的关系图中(图1)，当R大于R′时(即平衡线$y=x$上方的点)，相对于浮游植物的需求，给定的营养物处于缺乏状态。如果此时该可利用的无机营养物不再减少，能够适应这种营养缺乏条件的物种将主导其所在浮游植物群落，同时矿化作用促进浮游植物中过量的营养释放到水中，最终通过I′区域浮游植物与无机营养物的化学计量比达到平衡。如果此时这种可利用营养物继续减少，由营养限制驱动的浮游植物群落演替将继续加强，两者的化学计量比将通过II′区域达到平衡。当R小于R′时，相对于浮游植物的需求，给定的营养物处于充足状态(即平衡线下方的点)，浮游植物通过群落演替提高对过量营养物的同化效率，通过区域I实现化学计量平衡。同样地，如果这种可利用营养物进一步增加，则通过区域II达到平衡(图1)。在此框架下，自然环境中营养物比例的变化不可能独立于浮游植物群落的变化(即虚线所示路径)。理论上，存在化学计量趋同的最短路径(即最优距离，称为L和L′)，该路径可通过以下方程计算：

$$L=\left|\sin\alpha\sqrt{x^2+y^2}\right| \quad (1)$$

$$\alpha=45-\arctan\frac{x}{y} \quad (2)$$

其中α是数据点(x, y)与平衡线($y=x$)之间的角度，x和y分别代表其对应的溶解无机营养物(R′)和浮游植物(R)的化学计量比(图1)。

3 材料与方法

实地调查在多种情景下开展(附表S1)。在时间序列上，分别于1991年、1995年、2000年、2005年、2010年和2015年对英国湖区的20个湖泊进行了季节性调查，并于2007年、2011年、2015年和2017年对中国西南地区乌

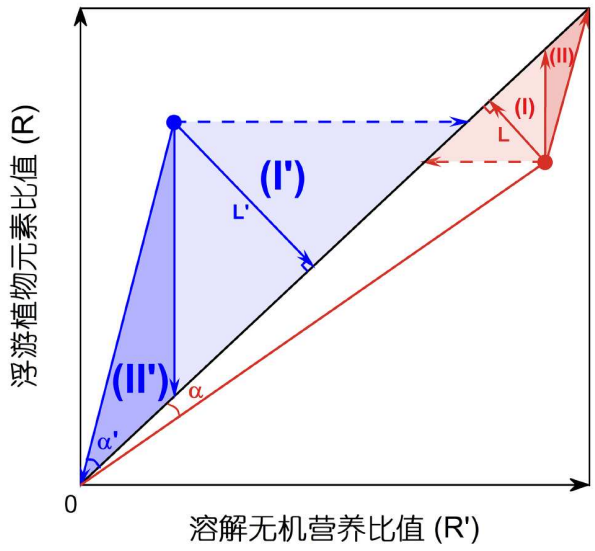

图1 浮游植物与水体间化学计量趋同的理论框架。蓝色实心圆：相对于浮游植物需求的营养缺乏情况；红色实心圆：营养充足情况；箭头：朝向平衡线(黑色实线：$y=x$)的化学计量趋同路线

江上15座水库进行了调查。在空间序列上，分别于2019年和2021年夏季对中国的56个内陆水体(包括湖泊、水库、河流湿地和滨海湿地)进行了全国范围的调查。此外，在2020年秋季对中国天津的7座水库进行了调查。共采集了1163个表层水样，测定了其中的浮游植物种类及相关的物理和化学参数。

通过实验室培养实验，来了解模式绿藻莱茵衣藻的C:N摩尔比随无机C和N可利用性的变化情况。为此，在培养基中设置不同的CO_2和NO_3^-浓度梯度(Li等，2022b)。收集处于对数生长期的藻细胞(附图S1)，以进行后续的细胞C和N含量测定和转录组分析。

在野外调查中，使用预先校准的多功能水质参数仪(YSI 6600，USA)现场测定水温(T)、溶解氧(DO)浓度和pH值。采用标准的化学分析方法测定营养盐浓度(包括硝酸态氮：NO_3-N，亚硝酸态氮：NO_2-N，氨态氮：NH_4-N，磷酸态磷：PO_4-P，溶解硅：DSi)、叶绿素a (Chl a)浓度以及阴阳离子浓度(包括Na^+，K^+，Mg^{2+}，Ca^{2+}，Cl^-，SO_4^{2-}和NO_3^-)。溶解无机磷(DIP)浓度参考PO_4-P浓度，溶解无机氮(DIN)浓度为NO_3-N、NO_2-N和NH_4-N浓度的总和。总碱度通过HCl滴定法确定。水体中碳酸解离常数根据T计算，并通过离子强度进行校正(Maberly，1996； Stumm和Morgan，1983)。使用碱度、pH值和校正后的解离常数计算CO_2、HCO_3^-和CO_3^{2-}的浓度，三者之和即为溶解无机碳(DIC)浓度。

将已知体积的水样用1%鲁哥试剂保存，随后使用光学显微镜对浮游植物种类进行鉴定和计数。根据Hilleb-

rand等(1999)的方法，对每种浮游植物的细胞体积按几何形状进行计算。然后，根据经验公式由生物体积计算出每种浮游植物的C和N含量(Conley等，1989；Menden-Deuer和Lessard，2000；Verity等，1992)。根据每种浮游植物的元素配额及其相对丰度，计算浮游植物群落整体的C和N含量。物种可变性和个体可塑性可以在群落水平上体现浮游植物对环境变化的响应(Matthiessen等，2025)。因此，该方法已体现了浮游植物的环境适应过程。此外，还计算了浮游植物群落平均细胞体积(Vol)、硅藻门的相对丰度(B%)和Shannon-Wiener指数(H′)。其详细信息见附录文本S1。在天津水库的实地调查中，对微生物进行了宏转录组测序，并使用外显子每千碱基片段百万比(FPKM)来评估其基因表达水平。每个代谢途径的相对表达水平为该途径的总FPKM与所有途径总FPKM的比值。在中国内陆水体的全国尺度调查中，还分析了微生物的C和N功能基因，以了解浮游植物元素化学计量比对环境变化的潜在反馈。

考虑到浮游植物细胞中C元素含量最高，因此本研究使用N:C摩尔比来表示其化学计量比(Galbraith和Martiny，2015)。浮游植物主要吸收水中溶解的CO_2作为碳源，但当水中CO_2浓度低于饱和阈值时，它们会利用HCO_3^-(Giordano等，2005； Maberly和Gontero，2017)。在本研究的数据中，89%的CO_2浓度值超过了水体溶解CO_2的饱和浓度； 因此，采用DIN:CO_2摩尔比来表示水体中其化学计量比。此外，也计算了DIN:DIC摩尔比。根据水体中DIN:CO_2摩尔比与浮游植物N:C摩尔比之间差异在采样时间内的变化，分析了它们向平衡线移动的平均速度。

使用Origin 2021软件制作数据散点图和柱形图。使用R软件(版本4.1.2)进行数据统计分析。使用“corrplot”软件包进行参数间Pearson相关性分析。Euclidean距离使用“vegan”软件包计算。使用“randomForest”和“rfPermute”软件包进行随机森林分析。

关于实验方法的更多细节参见附录文本S1。

4　结果

水体DIN:CO_2和DIN:DIC摩尔比均变化很大，最高可达10^4倍，中位值分别为1.4和1.0(图2；表1；附表S2)。相比之下，浮游植物N:C摩尔比变化较小，最高仅达10倍，中位值为0.2. 值得注意的是，大多数浮游植物N:C摩尔比显著偏离了Redfield比。同时，水体相关的物理和化学参数在时间和空间上表现出较大差异(附表S3–S5)。

与ELs相比，WRs的DIN和DIC浓度均高出约10倍，但两个区域却具有相似的CO_2浓度(附表S4和S5)。两个区域的DIN:CO_2比存在显著差异，但浮游植物N:C比的差异则小得多(图2；附表S2)。随时间的推移，两个区域的浮游植物N:C比增加，而DIN:CO_2比降低(图3)；因此，两者逐渐靠近平衡线(图4)。此外，这种N-C化学计量比的趋同伴随着CO_2浓度和B%的变化(图2)。这些湖泊和水库的N-C化学计量比呈现出明显的季节节律(图4a)；然而，在每个季节中，浮游植物与水体之间仍随时间发生N-C化学计量的趋同(附图S2)。

浮游植物N:C比的预测因子首要是生物参数，如Vol、Chl a浓度、H′和B%，其次是环境变量，如*T*和CO_2浓度。水体碳酸盐平衡体系相关参数(如pH值和CO_2浓度)是DIN:CO_2比和最优距离L(N:C)的关键预测因子(图5)。

对中国内陆水体的大规模调查中，C和N循环的功能基因(即*acsA*、*amyX*和*nirK3*)与浮游植物N:C比显著相关(附图S3)。在天津的不同水库中，浮游植物群落组成和代谢途径的基因表达均有显著差异(附图S4)。此外，浮游植物N:C比与蛋白质代谢相关基因表达显著正相关(图6a)。L(N:C)与RNA生物合成和翻译基因表达水平以及代谢途径基因表达的不相似性显著相关(图6b–d)。鉴于天津水库中DIN浓度是调控浮游植物N:C比的关键因素(Li等，2022b)，整体基因表达水平通过DIN浓度进行了标准化。当DIN和CO_2浓度较低时，DIN标准化基因表达的差异较大(图6e)。在DIN限制条件下，莱茵衣藻N:C摩尔比降低了76.4%，同时DIN标准化基因表达水平显著上调(图6f)。

5　讨论

5.1　浮游植物和水体之间的N-C化学计量趋同

本研究发现浮游植物和水体之间随着时间的推移存在N-C化学计量趋同现象。在英国湖泊和乌江水库中，这一趋同过程的演化方向和轨迹有所不同。乌江水库的趋同速度(平均速度：每年1.1×10^{-2})比英国湖区的(平均速度：每年0.3×10^{-2})快约四倍，这主要归因于乌江水库中浮游植物和水体之间存在较大的初始化学计量差异(图3；图4b)。可见，初始N-C化学计量比的差异程度会影响其趋同速度。

浮游植物元素比取决于其群落组成和其中每个物种的元素配额(Li等，2022b；Quigg等，2003；Sharoni和Halevy，2020)。实验室培养研究表明特定物种的元素比具有很高的可塑性(Garcia等，2018；Sauterey和Ward，2022)。本研究也发现莱茵衣藻N:C摩尔比在氮限制条件下明显偏低。然而，它们的N:C摩尔比在4天(即对数生

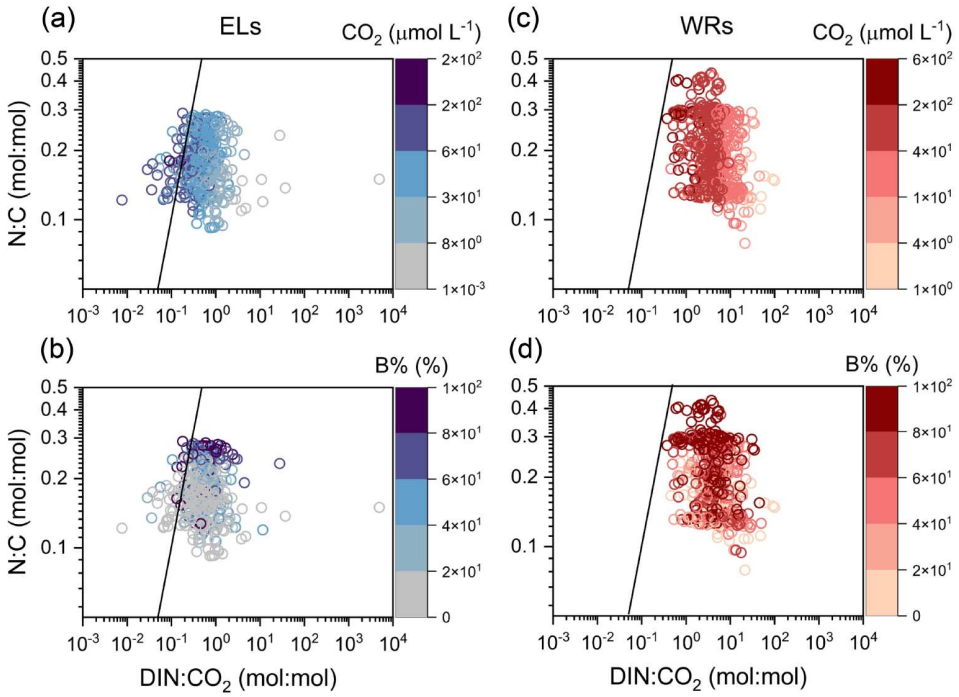

图2 CO_2浓度和B%梯度背景下浮游植物N:C摩尔比与DIN:CO_2摩尔比的关系。(a，b)为英国湖区(ELs)；(c，d)为中国乌江水库(WRs)。B%，硅藻相对丰度。每个图中的黑色实线为化学计量平衡线：$y=x$

表1 相关参数的平均值、中位值和范围

区域	溶解无机碳 (μmol L^{-1})	CO_2 (μmol L^{-1})	溶解无机氮 (μmol L^{-1})	碳含量(C) (μmol L^{-1})	氮含量(N) (μmol L^{-1})	DIN:CO_2 (mol:mol)	DIN:DIC (10^{-1} mol:mol)	N:C (10^{-1} mol:mol)
英国湖区	244.4[a)]±137.8[b)]	50.9±35.6	24.6±13.9	17.2±49.7	2.7±6.2	0.8±2.3	1.3±0.9	1.8±0.5
	232.3[c)]，81.7[d)]–539.0[e)]	42.6，12.5–129.7	22.2，6.5–49.7	4.5，0.3–64.1	0.8，0.0–10.4	0.5，0.1–1.8	1.1，0.2–2.9	1.8，1.2–2.6
乌江水库	2321.1±436.2	70.6±64.3	213.6±80.7	30.2±148.7	5.0±17.9	6.8±9.8	1.0±0.4	2.2±0.8
	2359.8，1536.1–3040.0	55.7，6.8–195.5	232.9，56.0–324.1	3.0，0.2–95.1	0.6，0.1–17.3	4.0，0.7–20.1	1.0，0.3–1.6	2.1，1.3–3.8
中国内陆水体	3829.4±3754.2	77.6±107.2	111.9±159.3	32.1±88.1	4.9±12.6	19.1±92.5	0.4±0.6	2.0±0.5
	2988.3，1110.3–8784.7	38.1，1.7–262.7	48.1，6.6–370.9	4.0，0.0–159.1	0.8，0.0–26.8	1.4，0.1–32.8	0.2，0.0–1.6	1.8，1.3–2.8
所有研究区域	1609.6±1886.0	61.1±60.3	124.8±120.8	24.4±101.8	3.9±12.6	10.2±149.0	1.1±0.7	1.9±0.6
	1756.8，93.9–3536.0	45.9，6.9–169.0	56.3，9.2–304.3	4.0，0.2–89.5	0.8，0.0–15.3	1.4，0.2–16.3	1.0，0.1–2.3	1.8，1.2–3.0

a)平均值；b)标准偏差；c)中位数；d)5%分位数；e)95%分位数

长期)这样短的时间内，仍然趋向初始的DIN:CO_2摩尔比(约0.05)变动(图6f)，这表明我们提出的理论体系在室内模拟实验中也适用。另一方面，这种现象似乎使浮游植物群落中元素比动态变化的解释变得复杂。但在自然水体中，某一浮游植物物种极端的元素可塑性不太可能发生；因为在群落水平上，其他更适应营养限制条件的物种将演替成为浮游植物群落中的优势种(Gerhard等，2022；Liu等，2024)。可见，竞争性优势种取代了物种的个体可塑性，而稳定浮游植物群落的化学计量比。本研究中，在相似的氮限制条件下，天津水库浮游植物N:C比(0.09)大约是培养实验中(0.05)的两倍，这也证实了浮游植物群落可以减轻单个物种的极端可塑性对自然水生系统中浮游植物群落元素比的影响。

自然选择导致适者生存，营养物可利用性是浮游植物多样性形成的重要驱动力(Katz等，2004；Lewitus等，2018；Sharoni和Halevy，2022)。几乎所有浮游植物都进化出了CO_2浓缩机制(CCMs)，通过利用HCO_3^-来应对CO_2限制(<10–30μmol L^{-1})，尽管这需要消耗能量(Pandey等，2024；Reinfelder，2011)。浮游植物还进化出一类固氮光合细菌，可以直接固定大气中的氮气(Hutchins

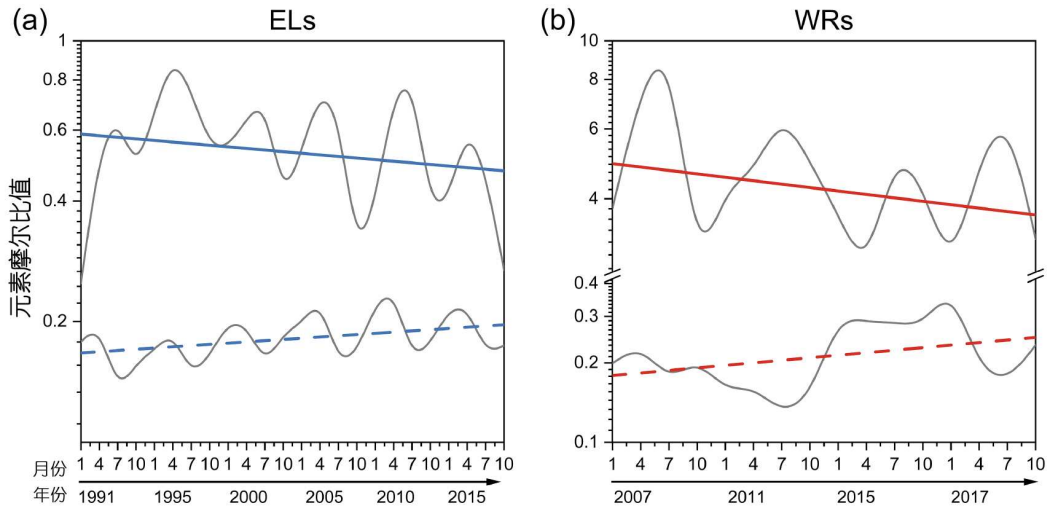

图 3　N-C化学计量比随时间变化。(a)为英国湖区湖泊(ELs)；(b)为中国乌江水库(WRs)。灰色线条表示随时间变化的N-C化学计量比中位值。实直线和虚直线分别是DIN:CO_2比和浮游植物N:C比随时间变化趋势

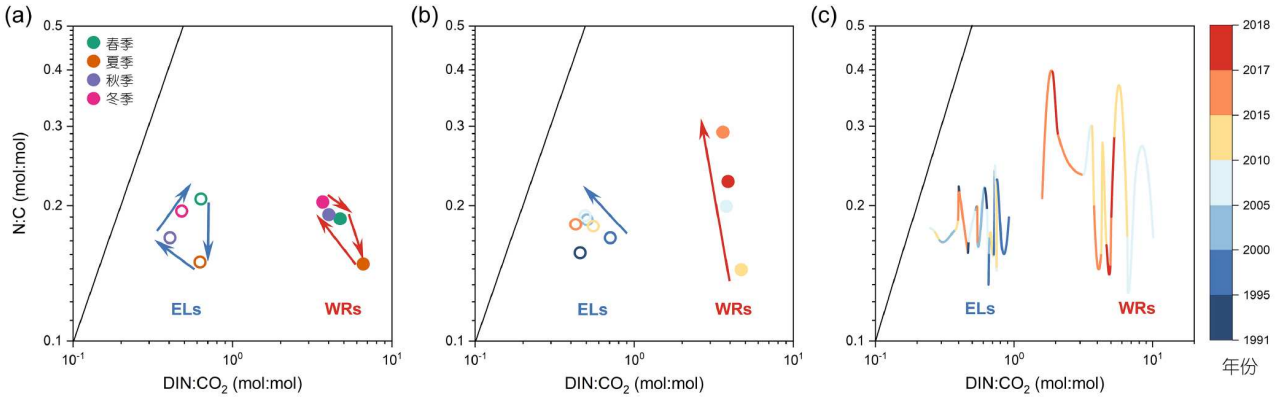

图 4　不同时间尺度下浮游植物N:C摩尔比与DIN:CO_2摩尔比的关系变化。(a)季节中位值变化；(b)年际中位值变化；(c)所有中位值年际变化。Els：英国湖区湖泊；WRs：中国乌江水库。符号颜色在图(a)中表示季节，在图(b，c)中表示年份。箭头表示化学计量比随时间的演化趋势。黑色实线为化学计量平衡线：$y=x$

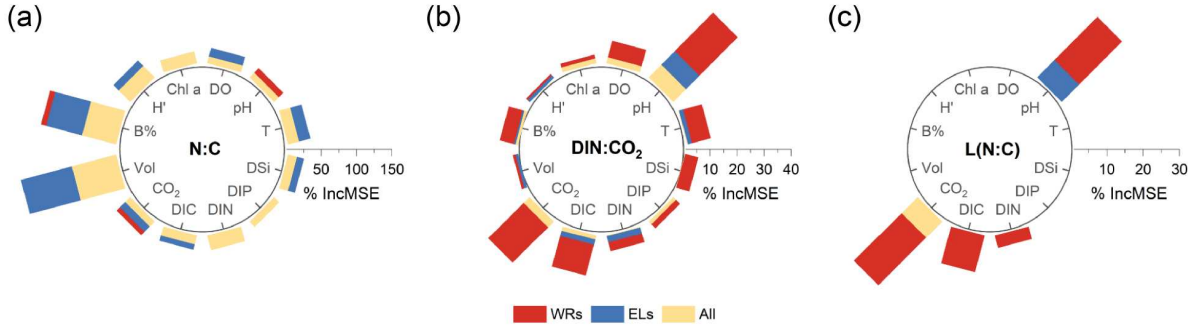

图 5　N-C化学计量趋同的随机森林分析。(a)为浮游植物N:C摩尔比；(b)为DIN:CO_2摩尔比；(c)为N-C化学计量趋同的理论最优距离L(N:C)。堆叠条形图包含所有研究区域(All，黄色)、英国湖区湖泊(ELs，蓝色)和中国乌江水库(WRs，红色)中预测变量对响应变量的显著均方误差(%IncMSE)

和Sañudo-Wilhelmy，2022；Meyer等，1978)；而且一些物种相较于NO_3^-，更偏好利用NH_4^+作为氮源(Liu等，2024；McCarthy等，1996)。可见，N和C的形态和浓度均会影响浮游植物群落构建。因此，本研究提出的N-C

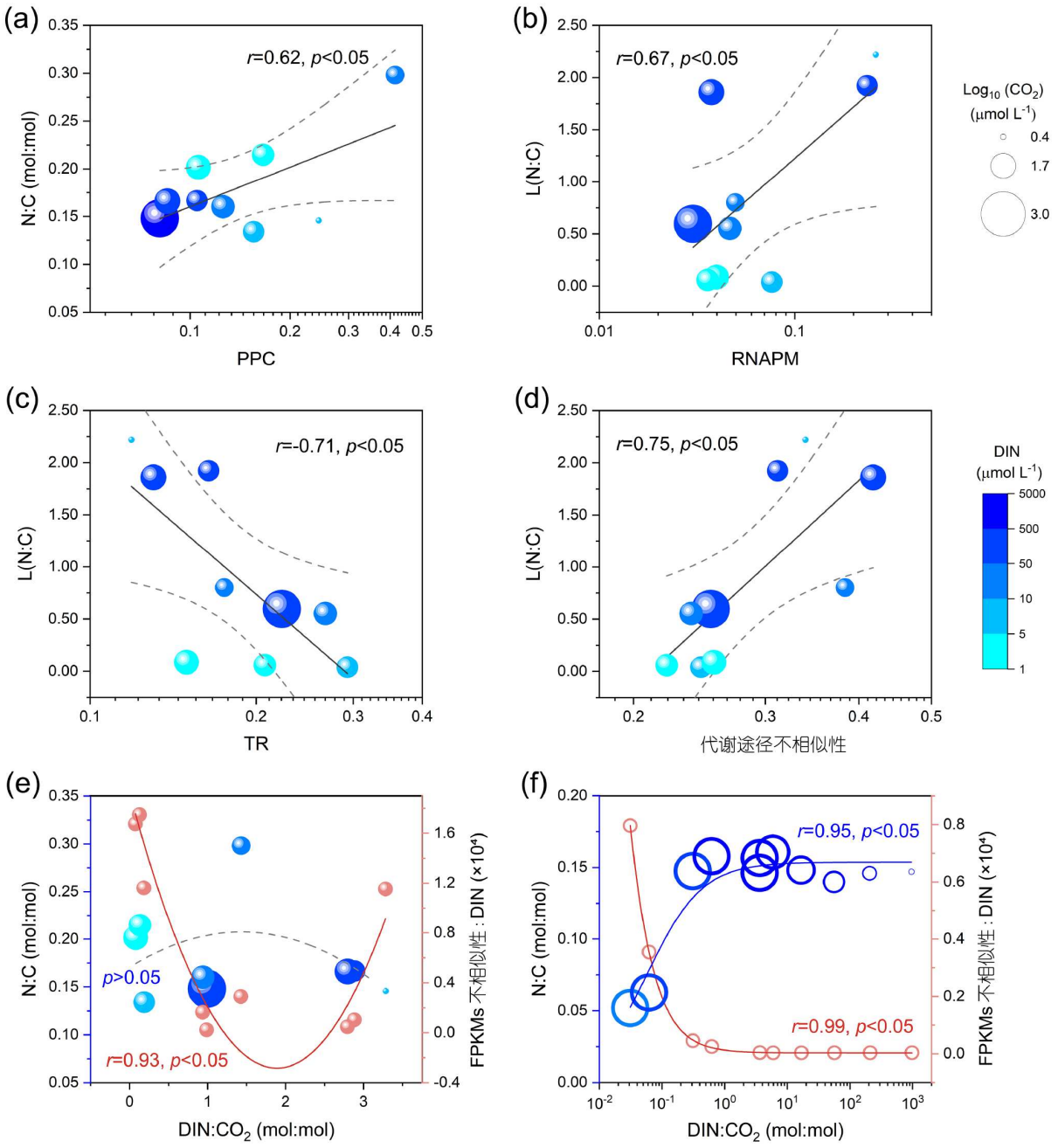

图 6 天津水库和培养实验中N-C化学计量比与微生物基因表达的关系。(a)翻译后修饰、蛋白质周转和伴侣蛋白途径(PPC)基因相对表达水平与浮游植物N:C摩尔比的关系；(b)RNA加工和修饰途径(RNAPM)基因相对表达水平与L(N:C)的关系；(c)翻译、核糖体结构和生物合成途径(TR)基因相对表达水平与L(N:C)的关系；(d)代谢途径不相似性与L(N:C)的关系。(a–d)中虚线表示95%的置信区间。(e)天津水库DIN:CO_2摩尔比分别与浮游植物N:C摩尔比(蓝色实心圆)和基于DIN标准化后的FPKMs不相似性(红色实心圆)的关系；(f)培养实验中DIN:CO_2摩尔比分别与莱茵衣藻N:C摩尔比(蓝色空心圆)和基于DIN标准化的FPKMs不相似性(红色空心圆)的关系。基因表达水平通过外显子每千碱基片段百万比(FPKM)来评估。蓝色圆的大小和饱和度分别表示溶解CO_2和无机氮(DIN)浓度，实线和虚线是拟合回归线。r为相关性系数；p为显著性水平

化学计量趋同模式可以用来定量评估浮游植物对环境中营养物可利用性变化的化学计量响应。

5.2 N-C化学计量趋同的调控机制

本研究的N-C化学计量趋同发生在理论框架的区域I中(图1；图4b)，表明该模式是可行的。浮游植物通过调整其群落组成，使其元素比值趋近于其生境中的无机营养元素比。浮游植物中的硅藻具有高效的CCMs，而且具有比其他类群更高的N:C摩尔比(Ardyna和Arrigo，2020；Garcia等，2018；Reinfelder，2011)。因此，B%

的增加将提高浮游植物群落的N:C比(图2)，并且B%、H′和Vol共同成为浮游植物N:C比的重要预测因子(图5a)。

浮游植物群落演替是浮游植物与环境因素相互作用的结果。因此，环境因素也是N-C化学计量趋同的重要预测因素(图5)。由于不同的浮游植物物种具有各自的最佳生长温度，因此*T*的变化可以触发其群落演替。例如，蓝藻在较高*T*时占主导，而硅藻在较低*T*时占优势(Xiao等，2018；Xu等，2021)。*T*下降有利于增加硅藻生物量，从而提高浮游植物N:C比，同时降低群落多样性(附图S5)。这与先前报道的全球变暖深刻影响着水生生态系统中浮游植物生长、群落动态变化和化学计量学的研究相一致(Schulhof等，2019；Sepúlveda和Cantarero，2022)。此外，光能利用效率也可以通过调节碳的同化和分配来影响浮游植物的元素比(Li等，2022a；Mette等，2011；Schulhof等，2019)。浮游植物光合作用可以调节水体碳酸盐平衡体系(附图S5)。因此，相关参数(如pH值)成为DIN:CO_2比和L(N:C)变化的重要预测因子(图5b、5c)。这些环境驱动因素通常表现出季节性节律(Wentzky等，2020)，最终导致N-C化学计量趋同的季节性波动(图4)。

功能基因组学分析提供了进一步的分子证据。浮游植物在一系列遗传指令下吸收无机营养合成生物大分子(如蛋白质和核酸)(Falkowski等，2008；Geider和La Roche，2002；Madsen，2011)。特定的浮游植物群落组成有其独特的代谢过程(附图S4)。因此，浮游植物基因表达水平可以反映化学计量变化和趋同(图6)。蛋白质合成与加工相关基因表达水平的增强提高了浮游植物的氮同化作用及其N:C摩尔比(图6a)，这归因于肽合成需要大量的氮(Hutchins和Sañudo-Wilhelmy，2022；Liefer等，2019)。同样，上调的核糖体生物合成基因表达水平(主要与细胞生长相关)使L(N:C)降低(图6c)，因为较小的L(N:C)对应于较高的浮游植物N:C比。这也与WRs中N:C比与L(N:C)之间显著的负相关关系相一致(附图S5)。RNA加工基因表达的下调和更加均一的细胞代谢调节也使L(N:C)显著降低(图6b、6d)，这是由于在N-C化学计量趋同后期，随着多种RNA生物合成的降低，细胞分裂减弱。浮游植物的N:C比与C和N循环的功能基因(即*acsA*、*amyX*和*nirK3*；附图S3)共同变化，表明通过矿化作用浮游植物对营养物可利用性产生了反馈。

从根本上来看，化学计量趋同可能是由资源优化驱动的。一旦达到平衡，环境中的无机营养元素比例与浮游植物同化的比例趋于一致。这种稳态最大限度地降低了与外部营养比例失衡相关的细胞代谢成本，从而使能量能够重新分配到核心的生理过程中。

5.3　理论框架的潜在应用

本研究证实了所提出的理论框架可以应用于描述浮游植物如何应对其生境中营养物的变动。该理论框架另一个潜在的应用是可以协助辨识，在化学计量分析涉及的营养元素中，哪个是限制性元素。传统的营养限制理论(如利比希最小值定律和布莱克曼限制因子定律)(Cullen，1991；de Baar，1994)并不能完全解释浮游植物整体的营养限制，主要是因为不同的浮游植物物种对同一营养元素具有不同的限制阈值(Browning和Moore，2023；Moore等，2013；Saito等，2008；Tilman等，1982)。通过化学计量学来辅助确定营养限制似乎比仅依赖水体中单个营养物浓度判断更可靠。例如，相对于DIC，DIN是限制因素；但相对于CO_2，DIN就不是(附图S6)。同样，水体中DIN:DIC比和DIN:CO_2比的影响因素有所不同，前者是DIN浓度，后者是pH值和CO_2浓度(附图S6)。因此，在应用该理论框架评估N-C化学计量趋同时，选择适合的C形态(即CO_2或DIC)至关重要。以海洋和内陆水体为例，当CO_2作为预先设定的C形态时，海洋可能会经历内陆水体N-C化学计量趋同过程；但对于DIC，海洋则不会有这样的经历，因为不同碳形态下化学计量趋同方向有所不同(图7)。

目前，人为干扰正在影响水生生态系统的N-C化学计量趋同过程。在理论框架内，当脉冲式人为营养输入超过浮游植物的需求时，化学计量比可能会偏离自然的演化轨迹。例如，人为向水中大量输入DIN，可能会推

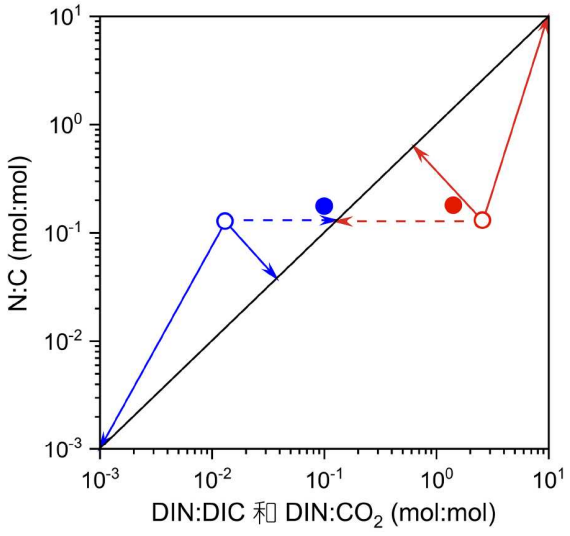

图 7　浮游植物N:C摩尔比与DIN:CO_2和DIN:DIC摩尔比的关系。红色标记为DIN:CO_2。蓝色标记为DIN:DIC。实心圆代表本研究中内陆水体化学计量比的中位值；空心圆表示Moore等(2013)研究中海水化学计量比的平均值。箭头表示朝向平衡线(黑色实线：$y=x$)的不同化学计量趋同路径

动化学计量沿着虚线轨迹快速趋同(图1)，而这种情况在自然条件下不会发生。从这个角度来看，该理论框架可用于识别一些极端的人为干扰事件。

6 结论

本研究发现，在浮游植物群落演替及其相应的N和C新陈代谢的驱动下，浮游植物和水体之间存在N-C化学计量趋同现象。在此构建了一个理论框架，证明了其可以定量描述这种化学计量趋同过程，并且可以表征浮游植物元素比对其生境中无机营养变化的响应和反馈。N-C化学计量趋同代表了一个自然的演化过程，但人为干扰会显著改变其趋同的轨迹和强度。未来的研究应联合野外实地调查和实验室培养实验，来进一步发展这一生态化学计量学的理论，特别是要关注其他元素计量比(如P:C)及其在不同水生生态系统类型中的调控机制。这些研究将加深对人类世不同水生生态系统中元素循环动态变化的理解。

致谢 感谢审稿专家对本文提出的建设性意见。

补充材料 补充材料为作者提供的原始数据，作者对其学术质量和内容负责，详见网络版(http://earthcn.scichina.com)。

数据可用声明 转录组和宏转录组的测序原始数据已保存到美国国家生物技术信息中心NCBI SRA数据库中，登陆号分别为PRJNA688010和PRJNA798457.

参考文献

Ardyna M, Arrigo K R. 2020. Phytoplankton dynamics in a changing Arctic Ocean. Nat Clim Chang, 10: 892–903

Browning T J, Moore C M. 2023. Global analysis of ocean phytoplankton nutrient limitation reveals high prevalence of co-limitation. Nat Commun, 14: 5014

Conley D J, Kilham S S, Theriot E. 1989. Differences in silica content between marine and freshwater diatoms. Limnol Oceanogr, 34: 205–212

Cullen J J. 1991. Hypotheses to explain high-nutrient conditions in the open sea. Limnol Oceanogr, 36: 1578–1599

de Baar H J W. 1994. von Liebig's law of the minimum and plankton ecology (1899–1991). Prog Oceanography, 33: 347–386

Falkowski P G, Fenchel T, Delong E F. 2008. The microbial engines that drive Earth's biogeochemical cycles. Science, 320: 1034–1039

Finkel Z V, Beardall J, Flynn K J, et al. 2009. Phytoplankton in a changing world: Cell size and elemental stoichiometry. J Plankton Res, 32: 119–137

Galbraith E D, Martiny A C. 2015. A simple nutrient-dependence mechanism for predicting the stoichiometry of marine ecosystems. Proc Natl Acad Sci USA, 112: 8199–8204

Garcia N S, Sexton J, Riggins T, et al. 2018. High variability in cellular stoichiometry of carbon, nitrogen, and phosphorus within classes of marine eukaryotic phytoplankton under sufficient nutrient conditions. Front Microbiol, 9: 543

Geider R, La Roche J. 2002. Redfield revisited: Variability of C:N:P in marine microalgae and its biochemical basis. Eur J Phycology, 37: 1–17

Gerhard M, Schlenker A, Hillebrand H, et al. 2022. Environmental stoichiometry mediates phytoplankton diversity effects on communities' resource use efficiency and biomass. J Ecol, 110: 430–442

Giordano M, Beardall J, Raven J A. 2005. CO_2 concentrating mechanisms in algae: Mechanisms, environmental modulation, and evolution. Annu Rev Plant Biol, 56: 99–131

Hillebrand H, Dürselen C, Kirschtel D, et al. 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. J Phycology, 35: 403–424

Hockin N L, Mock T, Mulholland F, et al. 2012. The response of diatom central carbon metabolism to nitrogen starvation is different from that of green algae and higher plants. Plant Physiol, 158: 299–312

Hutchins D A, Sañudo-Wilhelmy S A. 2022. The enzymology of ocean global change. Annu Rev Mar Sci, 14: 187–211

Hutchins D A, Tagliabue A. 2024. Feedbacks between phytoplankton and nutrient cycles in a warming ocean. Nat Geosci, 17: 495–502

Katz M E, Finkel Z V, Grzebyk D, et al. 2004. Evolutionary trajectories and biogeochemical impacts of marine eukaryotic phytoplankton. Annu Rev Ecol Evol Syst, 35: 523–556

Klausmeier C A, Litchman E, Daufresne T, et al. 2008. Phytoplankton stoichiometry. Ecol Res, 23: 479–485

Klausmeier C A, Litchman E, Levin S A. 2004. Phytoplankton growth and stoichiometry under multiple nutrient limitation. Limnol Oceanogr, 49: 1463–1470

Lewitus E, Bittner L, Malviya S, et al. 2018. Clade-specific diversification dynamics of marine diatoms since the Jurassic. Nat Ecol Evol, 2: 1715–1723

Li W, Wang B, Xiao J, et al. 2022a. Phytoplankton cell size control can be affected by photosynthetic light energy utilization. Front Microbiol, 13: 1008606

Li W, Yang M, Wang B, et al. 2022b. Regulation strategy for nutrient-dependent carbon and nitrogen stoichiometric homeostasis in freshwater phytoplankton. Sci Total Environ, 823: 153797

Liefer J D, Garg A, Fyfe M H, et al. 2019. The macromolecular basis of phytoplankton C:N:P under nitrogen starvation. Front Microbiol, 10: 763

Litchman E, de Tezanos Pinto P, Edwards K F, et al. 2015. Global biogeochemical impacts of phytoplankton: a trait-based perspective. J Ecol, 103: 1384–1396

Liu X, Zhang J, Wu Y, et al. 2024. Intensified effect of nitrogen forms on dominant phytoplankton species succession by climate change. Water Res, 264: 122214

Lu X, Yu W, Chen B, et al. 2023. Imbalanced phytoplankton C, N, P and its relationship with seawater nutrients in Xiamen Bay, China. Mar Pollution Bull, 187: 114566

Maberly S C. 1996. Diel, episodic and seasonal changes in pH and concentrations of inorganic carbon in a productive lake. Freshwater Biol, 35: 579–598

Maberly S C, Gontero B. 2017. Ecological imperatives for aquatic CO_2-concentrating mechanisms. J Exp Bot, 68: 3797–3814

Madsen E L. 2011. Microorganisms and their roles in fundamental biogeochemical cycles. Curr Opin Biotechnol, 22: 456–464

Matthiessen B, Hattich G S I, Pulina S, et al. 2025. Phytoplankton mean cell size and total biomass increase with nutrients are driven by both species composition and evolution of plasticity. Oikos, 2025: e10910

McCarthy J J, Garside C, Nevins J L, et al. New production along 140°W in the equatorial Pacific during and following the 1992 El Niño event. Deep–Sea Res Part II: Top Stud Oceanogr, 43: 1065–1093

Menden-Deuer S, Lessard E J. 2000. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. Limnol Oceanogr, 45: 569–579

Mette E M, Vanni M J, Newell J M, et al. 2011. Phytoplankton communities

and stoichiometry are interactively affected by light, nutrients, and fish. Limnol Oceanogr, 56: 1959–1975
Meyer J, Kelley B C, Vignais P M. 1978. Nitrogen fixation and hydrogen metabolism in photosynthetic bacteria. Biochimie, 60: 245–260
Moore C M, Mills M M, Arrigo K R, et al. 2013. Processes and patterns of oceanic nutrient limitation. Nat Geosci, 6: 701–710
Pandey P, Gupta R, Tiwari S, et al. Carbon concentrating mechanism in cyanobacteria: necessity and evolution. In: Mishra A K, Singh S S, eds. Cyanobacteria. London: Academic Press, 2024: 57–67
Quigg A, Finkel Z V, Irwin A J, et al. 2003. The evolutionary inheritance of elemental stoichiometry in marine phytoplankton. Nature, 425: 291–294
Redfield A C. On the proportions of organic derivatives in sea water and their relation to the composition of plankton. James Johnstone Memorial Volume, Liverpool: University Press of Liverpool, 1934: 176–192
Redfield A C. The biological control of chemical factors in the environment. Sci Prog, 11: 150–170
Reinfelder J R. 2011. Carbon concentrating mechanisms in eukaryotic marine phytoplankton. Annu Rev Mar Sci, 3: 291–315
Saito M A, Goepfert T J, Ritt J T. 2008. Some thoughts on the concept of colimitation: Three definitions and the importance of bioavailability. Limnol Oceanogr, 53: 276–290
Sauterey B, Ward B A. 2022. Environmental control of marine phytoplankton stoichiometry in the North Atlantic Ocean. Proc Natl Acad Sci USA, 119: e2114602118
Schulhof M A, Shurin J B, Declerck S A J, et al. 2019. Phytoplankton growth and stoichiometric responses to warming, nutrient addition and grazing depend on lake productivity and cell size. Glob Change Biol, 25: 2751–2762
Sepúlveda J, Cantarero S I. Phytoplankton response to a warming ocean. Science, 376: 1378–1379
Sharoni S, Halevy I. 2020. Nutrient ratios in marine particulate organic matter are predicted by the population structure of well-adapted phytoplankton. Sci Adv, 6: eaaw9371
Sharoni S, Halevy I. 2022. Geologic controls on phytoplankton elemental composition. Proc Natl Acad Sci USA, 119: e2113263118
Sterner R W, Andersen T, Elser J J, et al. 2008. Scale-dependent carbon: nitrogen:phosphorus seston stoichiometry in marine and freshwaters. Limnol Oceanogr, 53: 1169–1180
Sterner R W, Elser J J. Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere, Princeton: Princeton University Press.
Stumm W, Morgan J J. 1983. Aquatic chemistry, an introduction emphasizing chemical equilibria in natural waters. Ecol Model, 19: 227–230
Tilman D, Kilham S S, Kilham P. 1982. Phytoplankton community ecology: the role of limiting nutrients. Annu Rev Ecol Syst, 13: 349–372
Verity P G, Robertson C Y, Tronzo C R, et al. 1992. Relationships between cell volume and the carbon and nitrogen content of marine photosynthetic nanoplankton. Limnol Oceanogr, 37: 1434–1446
Volponi S N, Wander H L, Richardson D C, et al. 2023. Nutrient function over form: Organic and inorganic nitrogen additions have similar effects on lake phytoplankton nutrient limitation. Limnol Oceanogr, 68: 307–321
Wentzky V C, Tittel J, Jäger C G, et al. 2020. Seasonal succession of functional traits in phytoplankton communities and their interaction with trophic state. J Ecol, 108: 1649–1663
Xiao W, Liu X, Irwin A J, et al. 2018. Warming and eutrophication combine to restructure diatoms and dinoflagellates. Water Res, 128: 206–216
Xu H, Qin B, Paerl H W, et al. 2021. Environmental controls of harmful cyanobacterial blooms in Chinese inland waters. Harmful Algae, 110: 102127

（编委: 张锐）