

CO₂浓度升高对浮游藻类元素化学计量值的影响*

王秀娟^{1,2}, 刘米雪^{1,2}, 李胜男^{1,2}, 史小丽^{1,3**}

(1: 中国科学院南京地理与湖泊研究所湖泊与环境国家重点实验室, 南京 210008)

(2: 中国科学院大学, 北京 100049)

(3: 江苏省区域现代农业与环境保护协同创新中心, 淮阴 223300)

摘要: 通过梅梁湾和东太湖的四季原位实验, 研究 CO₂ 浓度升高对不同营养水平淡水生态系统中浮游藻类 C、N、P 元素计量值的影响. 实验设置了 270、380 和 750 ppm 共 3 个 CO₂ 浓度, 分别代表工业革命前、当前和 IPCC 预测的 21 世纪末的 CO₂ 浓度. 结果表明梅梁湾水体营养盐浓度在四季均高于东太湖水体营养盐浓度, 但梅梁湾原位实验中浮游藻类 C、N、P 含量却普遍低于东太湖原位实验中浮游藻类营养元素含量, 并且前者在季节上变化更大. CO₂ 浓度升高使梅梁湾原位实验中浮游藻类 C:P 比明显增加, N:P 比略有增加, 这种增加归因于藻细胞内 C、N 含量的升高, 而东太湖浮游藻类化学计量值对 CO₂ 浓度变化的响应不显著. 因此浮游藻类元素化学计量值对 CO₂ 浓度变化的响应程度与水体营养盐的绝对浓度无关, 而与浮游藻类的生长是否受营养盐限制有关, 只有当藻类生长受到水体营养盐浓度限制时, CO₂ 浓度升高才会显著改变其元素组成.

关键词: CO₂ 浓度; 元素化学计量值; 湖泊; 营养状况; 梅梁湾; 东太湖; 浮游藻类

The effect of CO₂ enrichment on elemental stoichiometry of phytoplankton under different trophic status

WANG Xiujuan^{1,2}, LIU Mixue^{1,2}, LI Shengnan^{1,2} & SHI Xiaoli^{1,3**}

(1: *State Key Laboratory of Lake Science and Environment, Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, P.R.China*)

(2: *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, P.R.China*)

(3: *Collaborative Innovation Center of Modern Agriculture and Environmental Protection in Jiangsu Province, Huaiyin 223300, P.R.China*)

Abstract: Seasonal *in situ* microcosm experiments were carried out in Lake Taihu to assess the seasonal effects of CO₂ on the carbon: nutrient stoichiometry of phytoplankton in freshwater ecosystems with different trophic status. The experimental treatments were three concentrations of CO₂, 270, 380 and 750 ppm, which represent the level for preindustrial, present and the prediction for the end of this century, respectively. Although nutrient concentrations were higher in the Meiliang Bay than those in the East Taihu, the later one has generally higher major nutrient contents of phytoplankton. Meanwhile, the nutrient contents of phytoplankton showed seasonal variation in the Meiliang Bay, while relatively stable in the East Taihu. The rise of CO₂ could largely increase the C:P ratio of phytoplankton and slightly increase the N:P ratio of phytoplankton of microcosms in the Meiliang Bay, but did not have significant impact on those two stoichiometric values in the microcosms of the East Taihu. The rise of elemental ratios were due to the increase of C and N content in phytoplankton under high CO₂ treatments. Rising CO₂ concentration is likely to have a more significant impact on particulate elemental ratios if phytoplankton is in nutrients-limited status, regardless of the nutrient concentrations of surrounding waters.

Keywords: CO₂ concentrations; elemental stoichiometry; lake; nutrient status; Meiliang Bay; East Taihu; phytoplankton

* 国家自然科学基金项目(31270507)和江苏省区域现代农业与环境保护协同创新中心项目(HSXT109)联合资助. 2016-08-17 收稿; 2017-02-14 收修改稿. 王秀娟(1990~), 女, 硕士研究生; E-mail: zihuanwxj@163.com.

** 通信作者; E-mail: xlshi@niglas.ac.cn.

由于化石燃料的大量使用,大气 CO₂ 浓度已经从工业化前的 280 ppm 上升到 400 ppm, 预计到 21 世纪末将会上升到 700~1000 ppm^[1]. 大气 CO₂ 浓度升高会导致水体碳化学发生一系列的变化, 如 pH 值下降、溶解性 CO₂ 和 HCO₃⁻ 浓度升高^[2]. 与海洋相比, 淡水生态系统如湖泊和河流等具有更小的碱度和缓冲能力, 大气 CO₂ 浓度增加对于淡水水体碳化学环境的影响将更大^[3]. CO₂ 的水气扩散速度通常小于浮游植物对 CO₂ 的固定速度^[4], 作为自然水体中浮游植物的直接碳源, CO₂ 是浮游植物生长的限制因素之一, 水体碳化学环境改变会影响浮游藻类的生理生态特性和生活史, 因此 CO₂ 浓度升高会对浮游藻类有重要的影响^[5].

浮游藻类在全球生物地球化学循环中具有重要的作用, 其化学计量值已经引起人们的广泛关注^[6]. 浮游藻类的 C、N、P 营养元素比例决定了浮游藻类作为浮游动物的食物质量, 从而对水生生态系统中食物网的结构和功能产生级联效应 (cascading effects)^[7]. 浮游藻类元素化学计量值对 CO₂ 水平上升的响应可能与生态系统的营养状况有关. 已有研究表明 CO₂ 上升仅仅在低营养盐水平下会改变浮游藻类化学计量值^[8], 也有研究表明 C、N、P 元素比值会随着 CO₂ 水平的升高而升高^[9], 但在低营养水平下升高的程度更明显^[10], 因此仍需要更多的研究进一步探究这个问题.

目前已有一些纯培养的实验来研究 CO₂ 浓度变化对浮游藻类化学计量值的影响^[7,9-11], 但这些结果很难被推广到自然生态系统中. 在全球气候变化和富营养化的背景下, 理解并预测多个因素的多重影响, 如 CO₂ 浓度和营养盐浓度升高对水生生态系统的影响显得尤为迫切. 本研究在梅梁湾和东太湖 2 个营养水平有差异的太湖湖区, 进行不同 CO₂ 水平的原位培养实验, 揭示 CO₂ 浓度变化对不同营养水平环境中浮游藻类元素化学计量值的影响, 为准确预测未来湖泊生态系统演变机制和过程提供科学依据.

1 材料与方法

1.1 原位实验

四季原位模拟实验分别在太湖生态系统研究站 (2012 年 4、7、9、12 月) 和东电站 (2013 年 8、11 月和 2014 年 1、4 月) 进行. 将预先通过 80 μm 筛网 (去除大型浮游动物) 的梅梁湾和东太湖的湖水, 置于 200 L 的聚乙烯实验大桶内, 并将其分别放置在太湖站和东电站附近的人工水池内, 保证实验期间水温和光照条件与太湖一致. 设置 3 个 CO₂ 浓度: 270 ppm (工业化前水平), 由当地空气通过碳酸钠溶液吸收获取; 380 ppm (现有水平), 直接鼓入空气; 750 ppm (预测 2100 年将要达到的水平), 用 CO₂ 加富器 (CO₂ enrichlor CE-300, China) 将空气和纯 CO₂ 混合制备而成. 3 种 CO₂ 浓度的空气通过气石从大桶底部鼓入水体, 每个 CO₂ 浓度梯度设置 3 个平行. 用 CO₂ 分析仪 (Testo 535, Germany, 仪器的误差范围 ±50 ppm) 跟踪并及时修正 CO₂ 浓度 (CO₂ 浓度变化幅度低于 5%), 鼓气速率为 1.0 L/min. 实验期间每日在桶内添加营养盐 (KH₂PO₄、NH₄Cl 和 NaNO₃ 的溶液) 确保桶内和太湖水体的营养盐水平基本一致. 实验期间每日采样测定水体理化和营养盐参数, 每隔 3 d 采样测定元素组成和浮游藻类组成, 样品为实验装置内的混合样.

1.2 水样测定与分析

现场用多参数水质分析仪 (Model 6600; Yellow Spring Instruments, USA) 测定水体 pH 值、水温、溶解氧和电导率等水体理化参数. 铵态氮 (NH₄⁺-N)、硝态氮 (NO₃⁻-N)、磷酸盐 (PO₄³⁻-P) 浓度用连续流动漂流仪 (Skalar SA 1000, Breda, Netherlands) 测定. 总氮 (TN)、总磷 (TP)、总溶解性氮 (TDN) 和总溶解性磷 (TDP) 浓度用过硫酸钾氧化法测定^[12].

1.3 元素组成分析

取 1 L 水样过滤到预先称重过的 GF/F 玻璃纤维滤膜 (Whatman, 马弗炉中 500℃ 灼烧 12 h) 上, 用 5 ml 0.17 mol/L Na₂SO₄ 溶液冲洗滤膜 3 次, 保存于 -20℃. 颗粒性有机碳 (POC) 和颗粒性有机氮 (PON) 浓度用元素分析仪测定: 将滤膜置于含浓盐酸蒸气的干燥器中熏蒸 8 h 以上, 以去除其中的无机碳. 取出滤膜, 置于电热恒温箱中, 45℃ 温度下烘干, 将烘干后的膜研磨, 在元素分析仪 (EA3000, Italy) 上测定 POC、PON 浓度. 总颗粒性磷 (TPP) 与 TP 浓度测定方法一致, 1% 过硫酸钾溶液消解后, 采用钼酸铵分光光度法测定 (GB 11893-1989).

1.4 浮游藻类分析

取 500 ml 水样用鲁哥试剂 (终浓度 1%) 固定, 在显微镜下观察计数. 计数时仅关注优势种, 且只鉴别到

属的水平.

1.5 数据分析

用 SPSS 16.0 和 Origin 8.0 软件进行统计分析和绘图. 其中统计学检验 (*t*-test, ANOVA) 中 *P*<0.05 表示存在显著性差异. 所有参数均表示为算数平均值±标准差 (SD).

2 结果

梅梁湾湖区春季浮游藻类主要是绿藻门、硅藻门、蓝藻门, 优势属分别是转板藻 (*Mougeotia*)、针杆藻 (*Synerdra*) 和微囊藻 (*Microcystis*), 其他 3 个季节微囊藻的细胞丰度对总浮游藻类的贡献率均超过了 90%. 东太湖春、夏、秋季的浮游藻类主要是蓝藻和绿藻, 其中鱼腥藻 (*Anabaena*)、微囊藻、栅藻 (*Scenedesmus*)、小球藻 (*Chlorella*) 和空星藻 (*Coelastrum*) 是主要的优势属, 冬季浮游藻类主要是硅藻门和金藻门, 其中小环藻和金粒藻 (*Chrysococcus*) 是优势属.

太湖梅梁湾水体的 TDN 和 TN 浓度显著高于东太湖, 特别是 NH₄⁺-N 浓度相对较高, 冬季为 0.70 mg/L, 其他季节也在 0.30 mg/L 左右, 而东太湖水体 TDN 主要由 NO₃⁻-N 组成, 全年浓度在 0.35~0.58 mg/L 之间, 其中春季浓度最高. 此外梅梁湾水体 TP 浓度也基本高于东太湖水体, 但东太湖 TDP 和 PO₄³⁻-P 浓度在春、夏、秋季略高于梅梁湾, 东太湖 PO₄³⁻-P 浓度在 0.075~0.140 mg/L 之间, 梅梁湾 PO₄³⁻-P 浓度处于 0.02~0.14 mg/L 之间 (图 1).

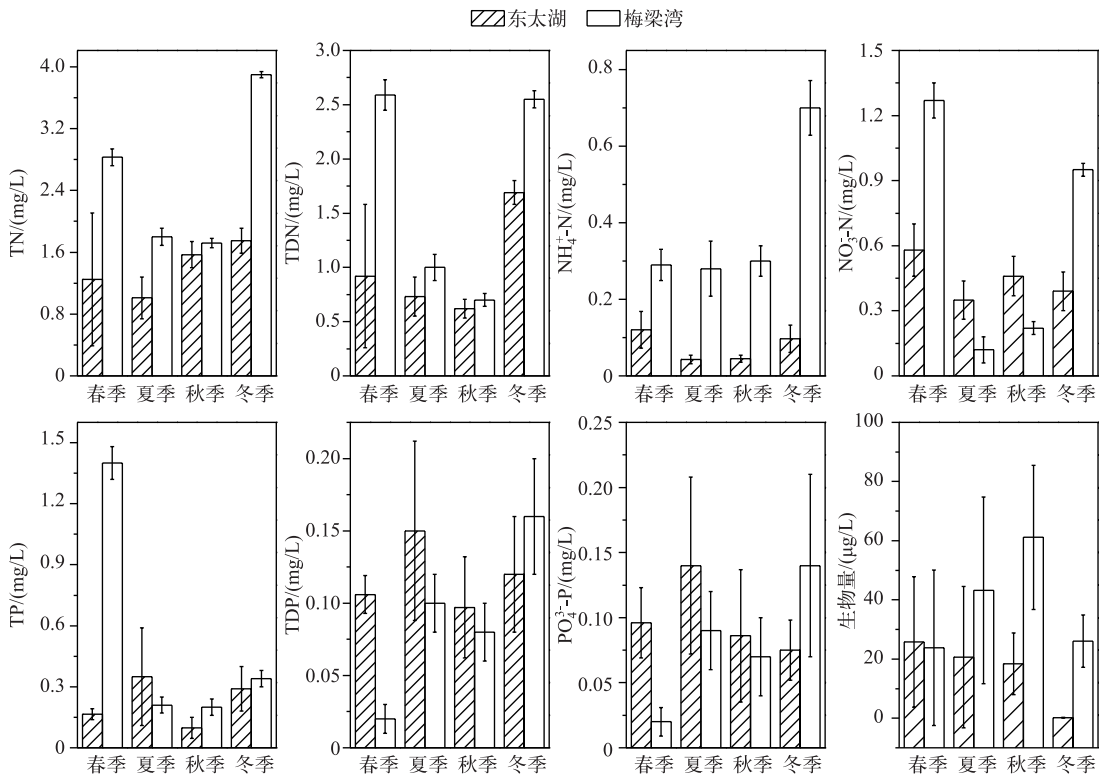


图 1 东太湖和梅梁湾原位实验中营养盐浓度和生物量季节变化

Fig.1 Nutrient concentrations and biomass in microcosms of East Taihu and Meiliang Bay

梅梁湾原位实验中, 浮游藻类 C 含量季节差异较大, 秋季达到最大值 400 mg/g (DW), 冬季则低于检测限, 春、夏季浮游藻类 C 含量在 750 ppm CO₂ 浓度下显著高于其他两组处理 (图 2). 东太湖原位实验中浮游藻类 C 含量全年差异性较小, 普遍高于梅梁湾 (秋季除外), 处于 50~300 mg/g (DW) 之间. 梅梁湾原位实验

中浮游藻类 N 含量在秋季达到最高值(47 mg/g(DW)), 冬季低于检测极限, 普遍低于东太湖浮游藻类 N 含量. 此外 750 ppm CO₂ 浓度时梅梁湾浮游藻类 N 含量在夏、秋季有所升高, 而东太湖浮游藻类 N 含量在冬季则有所下降(图 2). 梅梁湾原位实验中, 浮游藻类 P 含量最高出现在夏季, 达到 1.94 mg/g(DW), 春季最低, 为 0.78 mg/g(DW), 东太湖春、夏、秋季实验中浮游藻类 P 含量平均水平均在 15 mg/g(DW) 左右, 冬季下降到 0.78 mg/g(DW), 明显高于梅梁湾实验中浮游藻类 P 含量. 此外除了东太湖春季实验, CO₂ 水平升高没有改变浮游藻类 P 含量(图 2).

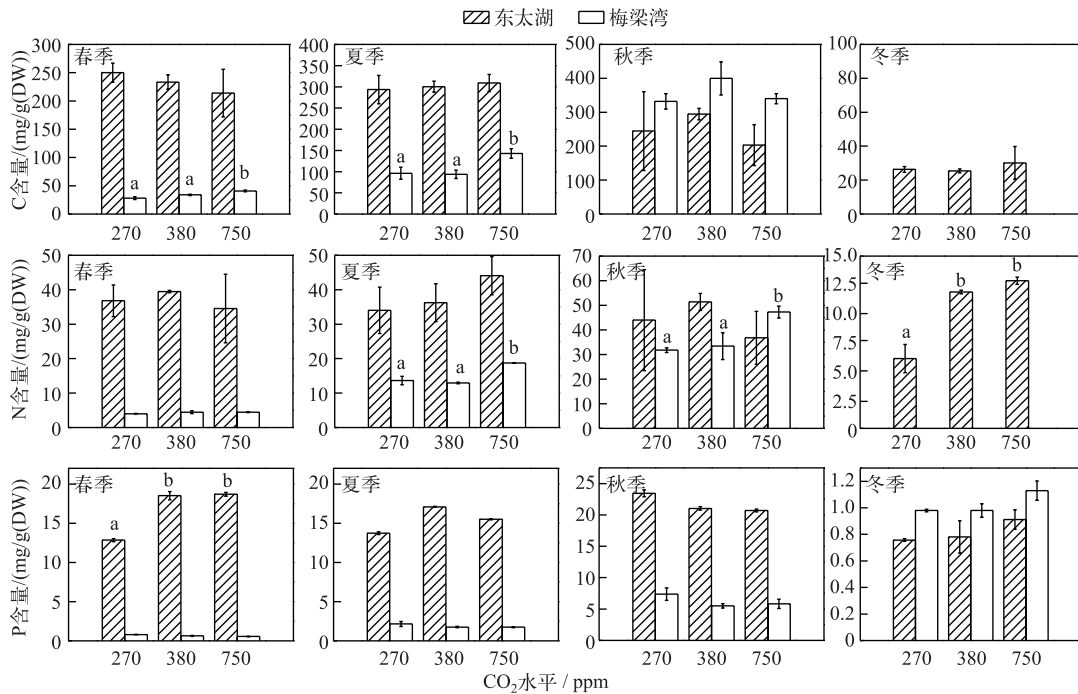


图 2 东太湖和梅梁湾浮游藻类 C、N、P 含量

Fig.2 C, N, P contents of phytoplankton in East Taihu and Meiliang Bay

浮游藻类元素计量值 C:P 比在梅梁湾培养实验中处于 86~211 之间, 而在东太湖原位实验中处于 25~98 之间, 梅梁湾四季浮游藻类 C:P 比均高于东太湖浮游藻类 C:P 比. 此外随着 CO₂ 浓度的升高, 梅梁湾浮游藻类 C:P 比在春、夏、秋季均有升高, 其中春季的升高程度最大, 东太湖浮游藻类 C:P 比在春季随着 CO₂ 浓度的升高有所下降, 而在其它季节无显著变化. 梅梁湾实验中浮游藻类 N:P 比在春、夏、秋季处于 9~24 之间, 季节间差异不大, 而东太湖原位实验中浮游藻类 N:P 比在春、夏、秋季相对较低, 比值为 5 左右, 冬季则上升到最高值(34). 另外随着 CO₂ 水平的上升, 梅梁湾浮游藻类 N:P 比在春、夏、秋季也随之升高, 然而东太湖浮游藻类 N:P 比仅在春季略有下降, 其他季节没有明显的变化(图 3).

3 讨论

3.1 浮游藻类胞内营养盐浓度

梅梁湾是重污染湖区, 水体浊度高, 从春末到初秋蓝藻水华频频发生^[13], 而太湖东部湖区是草型湖区, 水质较清, 无脊椎动物和鱼类多样性丰富^[14], 因此这 2 个湖区生态环境差异较大. 水体营养盐的测定结果表明, 梅梁湾水体营养盐浓度在全年均高于东太湖, 只有可溶性磷和 PO₄³⁻-P 浓度在某些季节低于东太湖水体. 特别是夏、秋季水华期间, 由于较强的反硝化作用^[15], 梅梁湾水体 NH₄⁺-N 浓度相对较高. NH₄⁺-N 比 NO₃⁻-N 更有利于蓝藻的生长^[16-17], 这可能是梅梁湾湖区微囊藻占优势的原因之一.

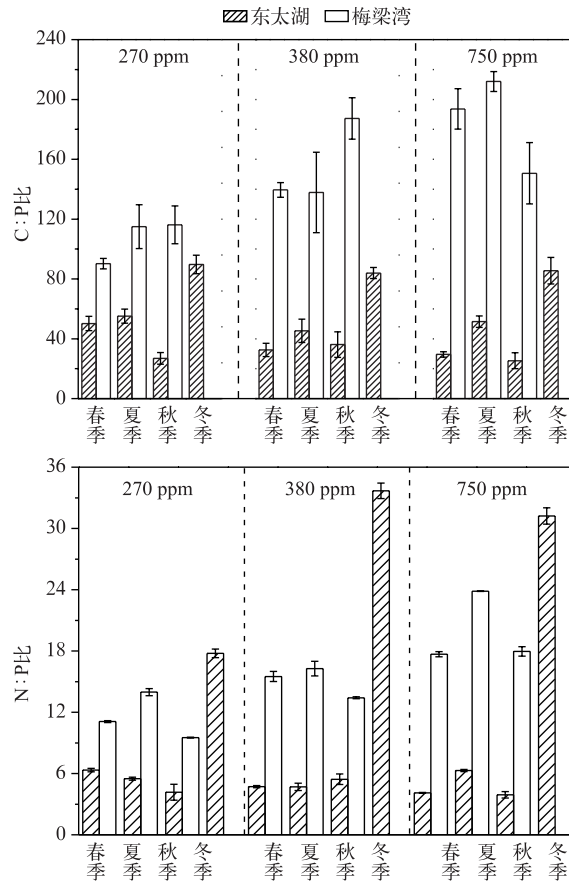


图3 东太湖和梅梁湾浮游藻类 C:P 比和 N:P 比

Fig.3 The ratios of C:P and N:P of phytoplankton in East Taihu and Meiliang Bay

虽然梅梁湾水体营养浓度较高,但由于浮游藻类生物量大,需要大量的营养盐支持其生长和生物量的维持,因此浮游藻类仍然受到营养盐的限制. 已有研究表明^[18] 梅梁湾浮游藻类在春、冬季主要是 P 限制,夏、秋季受 N 和 P 的双重限制. 虽然东太湖营养水平低于梅梁湾,但浮游藻类生物量也相对较低,因此 N、P 等营养盐可能不是其限制因子. Xu 等^[19] 的研究结果表明,东太湖浮游藻类的主要限制因子是铁,添加 N 或 (和)P 都没有影响藻类生长. 本研究表明,东太湖浮游藻类营养盐元素含量普遍高于梅梁湾浮游藻类营养盐元素含量(图 1),进一步验证了虽然梅梁湾水体中营养盐浓度高,但浮游藻类的营养限制程度更高. 此外,与东太湖相比,梅梁湾湖区的颗粒性 C、N、P 含量表现出较高的季节差异. 由于水体营养盐环境能满足浮游藻类生长的程度有很大差别,通常淡水生态系统中颗粒态元素组成差异性大^[20]. 由于受 N 或 P 限制的影响,浮游藻类细胞内的 N、P 含量可能会在几个数量级内变化^[3]. 因此梅梁湾浮游藻类元素含量季节差异大进一步说明该湖区的浮游藻类在不同季节受到的限制因子有所不同,而东太湖浮游藻类元素含量相对变化小,也说明该湖区浮游藻类受 C、N、P 的限制更小.

3.2 CO₂ 浓度升高对浮游藻类元素计量值的影响

现有研究表明浮游藻类元素化学计量值对 CO₂ 浓度上升的响应趋势和程度与水体营养状态有很大关系^[10]. CO₂ 浓度升高会使浮游藻类 C:N 比或 C:P 比升高^[3,11],特别是在低营养状态下升高程度更大^[8,21]. 但也有研究表明 CO₂ 浓度变化没有影响元素化学计量值^[11,22]. 本研究选取梅梁湾和东太湖两个营养状态不同的湖区. 梅梁湾原位实验结果表明,CO₂ 浓度升高使浮游藻类 C:P 比明显升高,N:P 比略有增加,而在东

太湖原位实验中浮游藻类元素化学计量值没有明显的变化. 虽然东太湖水体营养盐浓度普遍低于梅梁湾水体营养盐浓度, 但 CO_2 浓度升高并没有对东太湖浮游藻类元素计量值有很大的影响, 相反的, 梅梁湾浮游藻类元素计量值对 CO_2 浓度升高的响应更明显. 由于梅梁湾湖区浮游藻类受 N、P 限制的程度高于东太湖浮游藻类, 因此本研究结果表明, 当浮游藻类的生长受水体营养盐浓度限制时, 浮游藻类元素化学计量值对 CO_2 浓度变化的响应更大, 而与水体营养盐浓度的绝对值没有太大关系.

此外藻细胞内的营养盐比例可以反映其生存环境下的营养盐比例^[23]. 梅梁湾湖区水体中 TDN:TDP 比相对较高, 因此梅梁湾原位实验中浮游藻类 N:P 比普遍高于东太湖. 浮游藻类的 N:P 比一方面受水体 N:P 比的影响, 另一方面也受藻生长速率的影响. 通常藻的 N:P 比与水体 N:P 比呈显著正相关, 但当藻的生长速率比较高时, 藻的 N:P 比与水体 N:P 比的关系不大^[24]. Reinfelder^[25] 认为水体颗粒态物质元素计量值, 如 C:N 比、C:P 比和 N:P 比随 CO_2 浓度的升高而升高, 更多的是因为颗粒态 N 或 P 含量会随 CO_2 浓度的变化而变化, 而不是因为 C 含量发生变化. 太湖梅梁湾的实验结果表明, 元素比值(C:N 比、C:P 比和 N:P 比)随着 CO_2 浓度的升高而上升, 可以归因于藻细胞内 C 和/或 N 含量的变化.

梅梁湾湖区春季浮游藻类多样性最高, 主要是绿藻门、硅藻门、蓝藻门, 优势属分别是转板藻、针杆藻和微囊藻, 其他 3 个季节微囊藻的细胞丰度对总浮游藻类的贡献率均超过了 90%, CO_2 浓度升高没有对微囊藻的数量有显著影响^[26]. 东太湖春、夏、秋季的浮游藻类主要是蓝藻门和绿藻门, 其中鱼腥藻、微囊藻、栅藻、小球藻和空星藻是主要的优势属, 冬季浮游藻类主要是硅藻门和金藻门, 其中小环藻和金粒藻是优势属. 结果表明 CO_2 浓度升高对藻的影响非常复杂, 存在种间或种内的差异. CO_2 浓度升高有利于蓝藻门鱼腥藻和绿藻门空星藻的生长^[26]. 不同种类的浮游藻类其细胞内的元素组成存在很大的差异, 当水体营养盐不足以满足浮游藻类生长的条件下, 浮游藻类元素计量值的可变化幅度在一定程度上决定了该藻的生存和生长能力, 变化幅度大的藻比变化幅度小的藻更具有竞争力^[23,27]. 此外随着 CO_2 浓度的变化, 不同种类藻对胞内元素含量的调整策略存在差异, 例如 CO_2 浓度的上升可使绿藻纲, 如衣藻 (*Chlamydomonas*) 和小球藻 (*Chlorella*) 细胞内蛋白质含量或 N 含量升高^[28], 但颗石藻 (*Emiliania huxleyi*) 的元素化学计量值并没有随 CO_2 浓度的变化发生改变^[9]. 梅梁湾原位实验中, 春季和夏季随着 CO_2 浓度的上升, 浮游藻类 C:P 比有明显的增加, 也可能是春、夏季梅梁湾主要优势属转板藻和微囊藻, 对 CO_2 浓度变化的响应更大, 但目前还没有 CO_2 升高对转板藻元素计量值影响的研究, 而室内 CO_2 浓度升高对微囊藻的影响也只是聚焦在对微囊藻生长和光合活性的影响.

致谢:感谢中国科学院太湖生态系统研究站提供的实验平台;也感谢赵旭辉和魏利军在实验期间给予的帮助.

4 参考文献

- [1] IPCC. Summary for Policymakers of Climate Change 2007: The Physical Science Basis, Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2007.
- [2] Godbold JA, Calosi P. Ocean acidification and climate change: advances in ecology and evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 2013, **368**(1627): 1-5.
- [3] Fu FX, Warner ME, Zhang Y *et al.* Effects of increased temperature and CO_2 on photosynthesis, growth, and elemental ratios in marine *Synechococcus* and *Prochlorococcus* (Cyanobacteria). *Journal of Phycology*, 2007, **43**(3): 485-496.
- [4] Papista E, Acs E, Boeddi B. Chlorophyll-a determination with ethanol—A critical test. *Hydrobiologia*, 2002, **485**: 191-198.
- [5] Riebesell U, Wolgastrow DA, Smetacek V. Carbon-dioxide limitation of marine-phytoplankton growth rates. *Nature*, 1993, **361**(6409): 249-251.
- [6] Klausmeier CA, Litchman E, Daufresne T *et al.* Phytoplankton stoichiometry. *Ecological Research*, 2008, **23**(3): 479-485.
- [7] Burkhardt S, Zondervan I, Riebesell U. Effect of CO_2 concentration on C:N:P ratio in marine phytoplankton: A species comparison. *Limnology and Oceanography*, 1999, **44**: 683-690.

- [8] Li W, Gao K, Beardall J. Interactive effects of ocean acidification and nitrogen-limitation on the diatom *Phaeodactylum tri-cornutum*. *PLoS ONE*, 2012, **7**(12): 1-8. DOI:10.1371/journal.pone.0051590.
- [9] Verschoor AM, Van Dijk MA, Huisman J. Elevated CO₂ concentrations affect the elemental stoichiometry and species composition of an experimental phytoplankton community. *Freshwater Biology*, 2013, **58**(3): 597-611.
- [10] Verspagen JMH, Van de Waal DB, Finke JF. Contrasting effects of rising CO₂ on primary production and ecological stoichiometry at different nutrient levels. *Ecology Letters*, 2014, **17**(8): 951-960.
- [11] Engel A, Zondervan I, Aerts K *et al.* Testing the direct effect of CO₂ concentration on a bloom of the *coccolithophorid* *Emiliania huxleyi* in mesocosm experiments. *Limnology and Oceanography*, 2005, **50**(2): 493-507.
- [12] Ebina J, Tsutsui T, Shirai T. Simultaneous determination of total nitrogen and total phosphorus in water using peroxodisulfate oxidation. *Water Research*, 1983, **17**(12): 1721-1726.
- [13] Liu X, Lu X, Chen Y. The effects of temperature and nutrient ratios on *Microcystis* blooms in Lake Taihu, China: An 11-year investigation. *Harmful Algae*, 2011, **10**(3): 337-343.
- [14] Gu Xiaohong, Zhang Shengzhao, Bai Xiuling *et al.* Evolution of community structure of aquatic macrophytes in East Taihu Lake and its wetlands. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, **25**: 1541-1548. [谷孝鸿, 张圣照, 白秀玲等. 东太湖水生植物群落结构的演变及其沼泽化. *生态学报*, 2005, **25**(7): 1541-1548.]
- [15] McCarthy MJ, Lavrentyev PJ, Yang L *et al.* Nitrogen dynamics and microbial food web structure during a summer cyanobacterial bloom in a subtropical, shallow, well-mixed, eutrophic lake (Lake Taihu, China). *Hydrobiologia*, 2007, **581**: 195-207.
- [16] Blomqvist P, Pettersson A, Hyenstrand P. Ammonium-nitrogen: A key regulatory factor causing dominance of non-nitrogen-fixing cyanobacteria in aquatic systems. *Archiv für Hydrobiologie*, 1994, **132**(2): 141-164.
- [17] Hyenstrand P, Blomqvist P, Pettersson A. Factors determining cyanobacterial success in aquatic systems: A literature review. *Ergebnisse der Limnologie*, 1998, **51**: 41-62.
- [18] Xu H, Paerl HW, Qin BQ *et al.* Nitrogen and phosphorus inputs control phytoplankton growth in eutrophic Lake Taihu, China. *Limnology and Oceanography*, 2010, **55**(1): 420-432.
- [19] Xu H, Zhu GW, Qin BQ *et al.* Growth response of *Microcystis* spp. to iron enrichment in different regions of Lake Taihu, China. *Hydrobiologia*, 2013, **700**(1): 187-202.
- [20] Hecky RE, Campbell P, Hendzel LL. The stoichiometry of carbon, nitrogen, and phosphorus in particulate matter of lakes and oceans. *Limnology and Oceanography*, 1993, **38**(4): 709-724.
- [21] Gervais F, Riebesell U. Effect of phosphorus limitation on elemental composition and stable carbon isotope fractionation in a marine diatom growing under different CO₂ concentrations. *Limnology and Oceanography*, 2001, **46**(3): 497-504.
- [22] 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.
- [23] Sterner RW, Elser JJ. Ecological stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere. Princeton: Princeton University Press, 2002.
- [24] Bi R, Arndt C, Sommer U. Stoichiometric responses of phytoplankton species to the interactive effect of nutrient supply ratios and growth rates. *Journal of Phycology*, 2012, **48**(3): 539-549.
- [25] Reinfelder JR. Carbon dioxide regulation of nitrogen and phosphorus in four species of marine phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series*, 2012, **466**: 57-67.
- [26] Shi X, Zhao X, Zhang M *et al.* The effect of elevated CO₂ on aphytoplankton communities to show seasonal variations in the highly eutrophic Lake Taihu. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2016, **73**: 1-10.
- [27] Talmy D, Blackford J, Hardman-Mountford N *et al.* Flexible C:N ratio enhances metabolism of large phytoplankton when resource supply is intermittent. *Biogeosciences Discuss*, 2014, **11**(4): 5179-5214.
- [28] Xia JR, Gao KS. Impacts of elevated CO₂ concentration on biochemical composition, carbonic anhydrase, and nitrate reductase activity of freshwater green algae. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2005, **47**(6): 668-675.