

【综 述】

海洋浮游植物对磷限制的响应机制

高 玉¹, 姜海波^{1,2}

(1. 华中师范大学 生命科学学院, 湖北 武汉 430079; 2. 南方海洋科学与工程广东省实验室(珠海), 广东 珠海 519080)

摘 要: 海洋浮游植物是全球初级生产力的重要贡献者, 它们的生物量主要受到氮、磷、铁等营养元素的限制。磷元素作为浮游植物所必需的元素, 在寡营养海域的真光层海水中十分缺乏, 是浮游植物生长的限制因子。磷元素的缺乏不仅直接影响浮游植物的生长繁殖及物种演替, 还对海洋碳、氮生物地球化学循环产生深远影响。全球变暖加剧海水层化, 进而减少垂直混合带来的营养盐补充。面对不断变化的海洋环境, 浮游植物通过减缓细胞生长、加强磷吸收和储存、分解有机磷、磷脂替代、降低细胞对磷酸盐的依赖等方式, 应对海洋环境中的磷限制。本文总结了近年来海洋浮游植物应对磷限制响应机制的最新研究进展, 主要从生理响应和生态效应方面综述了海洋磷限制对浮游植物的影响以及浮游植物响应海洋磷限制的策略, 希望对海洋浮游植物和海洋环境科学相关研究具有借鉴意义。

关键词: 浮游植物; 海洋磷限制; 响应机制

中图分类号: Q178.53

文献标识码: A

文章编号: 1007-6336(2021)05-0798-07

Mechanisms by which marine phytoplankton respond to phosphorus limitation

GAO Yu¹, JIANG Hai-bo^{1,2}

(1. School of Life Sciences, Central China Normal University, Wuhan 430079, China; 2. Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory (Zhuhai), Zhuhai 519080, China)

Abstract: Marine phytoplankton are important contributors to global primary productivity, and their biomass is limited by nutrients such as nitrogen, phosphorus and iron. As an essential element for cell metabolism, phosphorus is scarce in the euphotic zone of oligotrophic ocean and becomes a limiting factor for phytoplankton growth. Low concentration of phosphorus not only directly affects the growth, reproduction and succession of phytoplankton, but also has a profound impact on marine carbon and nitrogen biogeochemical cycle. Global warming intensifies the stratification of water column and causes less nutrients supply and vertical mixing. As an adaption to the changing marine environments, phytoplankton have evolved multiple strategies to cope with the phosphorus limitation such as decreasing growth rate, enhancing phosphorus absorption and storage, hydrolyzing organic phosphorus, replacing phospholipid with sulfolipid and reducing phosphorus demand. In this paper, we summarized the updated prospective of the mechanisms by which marine phytoplankton respond to phosphorus limitation as well as the ecological effects of phosphorus limitation on marine ecosystems. The review is believed to be helpful to the relevant research of marine phytoplankton and marine environmental science.

Key words: phytoplankton; ocean phosphorus limitation; adaptive mechanisms

收稿日期: 2020-07-10, 修订日期: 2020-12-28

基金项目: 国家自然科学基金重大研究计划项目(91951111): “全球变暖减轻固氮蓝细菌在寡营养海域铁限制效应的机制及其生态效应”; 国家自然科学基金面上项目(31770033): “外膜孔蛋白在蓝细菌铁吸收中的作用机理研究”

作者简介: 高 玉(1998—), 女, 湖北广水人, 硕士研究生, 主要从事浮游植物生理生态学研究, E-mail: gaoyu@mails.cnu.edu.cn

通讯作者: 姜海波(1980—), 男, 湖北襄阳人, 教授, 博导, 主要从事浮游植物生理生态学研究, E-mail: haibojiang@ccnu.edu.cn

磷(P)是海洋浮游植物生长繁殖必需的营养元素之一,是核酸(RNA和DNA)、蛋白质、膜脂等重要有机分子的组成成分,参与浮游植物的生长繁殖和能量传递等重要过程^[1]。大洋远离大陆,缺乏陆源性磷输入,且磷循环为底泥沉积循环,海水中磷的含量通常较低,磷元素的缺乏使其成为浮游植物生长繁殖的限制性因子。典型的磷限制海域包括北大西洋、地中海、红海、墨西哥湾等,其中,北大西洋西部马尾藻海中溶解态活性磷(SRP)的浓度通常小于10 nmol/L^[2]。磷限制会影响海洋浮游植物生长及群落演替,从而影响海洋初级生产力^[3]。同时,磷元素与其他营养元素(氮、铁、铜等)之间存在共限制情况,海洋磷循环影响着其他元素的生物地球化学循环,进而对海洋生态系统产生深远影响^[4]。

在长期进化过程中,海洋浮游植物发展了一系列生理代谢机制和群体响应策略,以适应海洋磷限制环境。随着未来全球变暖加剧,升温与营养盐限制的相互作用将对海洋浮游植物产生更复杂的影响。目前,海洋浮游植物适应磷限制的研究,主要集中在生理学变化和生态学效应方面,对于磷胁迫条件下浮游植物细胞内部的信号转导和分子机制了解相对较少,需要更深入广泛地开展研究。

本文简述了海洋磷限制的现象、磷限制产生的生态学效应、海洋浮游植物在磷限制条件下的响应策略与吸收机制、浮游植物磷限制的信号转导机制、未来全球变暖对海洋磷限制产生的一系列影响等。通过认识海洋浮游植物的磷限制现状及磷限制响应机制,可以了解磷元素的缺乏对海洋浮游植物的影响、海洋磷限制对海洋生态系统和元素生物地球化学循环的生态学效应,从而能够更深入地理解海洋浮游植物的生长及群落演替规律,预测未来海洋生态系统的变化趋势。

1 海洋磷循环及磷限制的生态学效应

磷是海洋浮游植物生长繁殖必需的元素之一,海水中的磷主要以溶解态无机磷(DIP)和溶解态有机磷(DOP)两种形式存在,浮游植物可直接吸收利用溶解态无机磷,对有机磷的吸收速率

较低,通常在无机磷耗尽时,某些微藻才吸收有机磷^[5]。现有的观测结果显示,溶解态有机磷在大洋表层浓度最高,其浓度随着海洋深度的增加不断降低,而溶解态无机磷则相反,其浓度在海水表层很低,随着深度的增加而增加^[6]。大洋不同于沿岸海域,外源的磷输入有限,磷循环主要通过不完全的沉积型循环实现,进入海洋的磷大部分被颗粒物吸附或沉积于海底底泥中,不易被浮游植物获取,再次循环进入水体的磷只是很少一部分,且与碳、氮循环相比,磷循环更为缓慢^[7],大洋中溶解态无机磷的匮乏影响着浮游植物的分布以及海洋初级生产力。根据目前已有的认识,全球磷循环途径总结如图1所示,自然环境中的物质交换及人为的外源输入构成了海洋环境中的磷循环,海水中不同形式的含磷化合物相互转换,供浮游植物吸收利用。

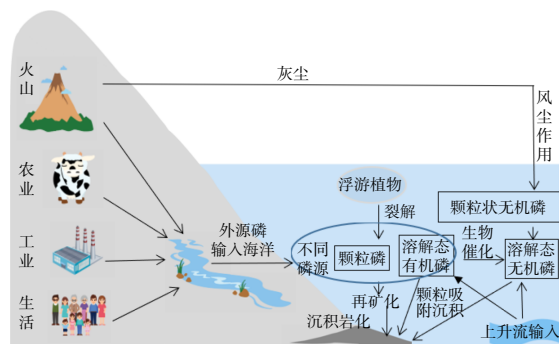


图1 全球磷循环示意图

Fig. 1 Schematic diagram of global phosphorus cycle

早在20世纪50年代,科学家便认识到当氮磷比超过Redfield比值16:1时,可能会引起化学剂量上的磷限制^[8]。现有研究表明,北大西洋、地中海、红海、墨西哥湾等区域都表现出磷限制^[9]。无论是在开阔大洋还是沿海水域,磷限制都会对浮游植物的生长及生态系统产生重要的影响,溶解态无机磷是限制远洋初级生产力的重要因素之一。

磷限制的生态学效应主要表现在两个方面:(1)磷限制会影响海洋浮游植物的生长及群落演替^[3],当大洋中磷浓度过低时,无法支持初级生产者的增长,从而影响海洋初级生产力,且营养盐比率是决定浮游植物群落中物种组成的重要因素之一^[10];(2)磷限制会影响磷元素在全球的生物地球化学循环,而磷循环又与氮、铁等营养

元素的循环紧密相连,从而间接影响其他营养元素在海洋甚至全球的生物地球化学循环^[11]。

2 浮游植物对磷限制的响应

2.1 磷限制对浮游植物细胞组成的影响

海洋浮游植物的生境是不断变化的,外界营养供应的改变会对浮游植物的基因表达及细胞组成产生影响。磷限制对浮游植物的影响体现在以下几个方面:(1)细胞内蛋白质含量及RNA含量降低^[12];(2)磷存储、有机磷利用及砷酸盐解毒相关基因转录增加^[13];(3)细胞内总氨基酸含量增加,氨基酸组成改变,细胞碳水化合物储存减少^[14];(4)细胞中参与磷酸盐转化的相关酶类的数量减少^[15]。

2.2 磷限制条件下细胞的响应方式

2.2.1 减缓细胞生长

磷被称为浮游植物的“代谢元素”,参与许多关键的生理代谢过程,尤其是能量代谢的相关过程。研究表明,在长期磷胁迫条件下,浮游植物可通过减缓细胞生长的方式来降低细胞对磷元素的需求,这种现象在蓝藻 *Nodularia spumigena*、*Anabaena* sp. strain 90 藻株等多种浮游植物类群中均有报道^[16-17]。

2.2.2 增强碱性磷酸酶活性

当水体中磷元素的含量较低时,浮游植物碱性磷酸酶(AP)的表达和活性升高,细胞通过水解有机磷提高磷的生物可利用性。AP活性与磷营养水平之间呈明显的负相关性,这种现象已在强壮前沟藻(*Amphidinium carterae*)及米氏凯伦藻(*Karenia mikimotoi*)等多种浮游植物中都有发现,AP活性可作为磷胁迫的指示因子之一^[18]。

2.2.3 细胞膜磷脂替代

在磷限制的海域,浮游植物通常用非磷脂类代替细胞膜磷脂来缓解磷胁迫。比如,海洋硅藻和蓝藻在面对磷限制时,会使用硫代异鼠李糖甘油二酯(SQDG)代替磷脂酰甘油(PG),以减少细胞对磷元素的需求,促进种群的生长繁殖^[19-20]。

2.2.4 增加细胞体积及菌落形成

在磷限制条件下,部分浮游植物会通过增加细胞体积的方式来减缓磷胁迫,硅藻门的威氏海链藻(*Thalassiosira weissflogii*)、甲藻门的东海原

甲藻(*Prorocentrum donghaiense*)和强壮前沟藻(*A. carterae*)等物种都可通过增加细胞体积的方式来应对无机磷限制引起的胁迫^[21-22]。此外,部分浮游植物如蓝藻门的束毛藻(*Trichodesmium*)可形成各种形状的宏观菌落,菌落中存在不同的微生物群,相关附生菌的酶活性和营养循环可提高束毛藻利用磷元素的效率^[23]。

2.3 磷限制条件下浮游植物的磷吸收机制

2.3.1 分解有机磷产生无机磷

藻类优先吸收利用正磷酸盐,正磷酸盐是藻类可直接吸收利用的磷形式。在正磷酸盐不足时,浮游植物可吸收利用其他形式的磷,以维持其生长繁殖。浮游植物可利用碱性磷酸酶和C-P裂解酶等系统,将胞外不同形式的有机磷分解为无机磷,再在高亲和力和转运系统及低亲和力转运系统的帮助下将其运送至胞内,供细胞生长所用^[24-25]。

2.3.2 奢侈吸收机制

在高磷环境下,一些藻类如丝状蓝藻、针杆藻等,能够过量吸收磷元素并以聚磷酸盐(polyphosphate, polyP)的形式储存于藻细胞内。当外界磷浓度降低时,细胞利用胞内储存的磷来维持种群的正常生长和繁殖^[26]。蓝藻中聚磷酸盐的产生通常由编码聚磷酸盐激酶的ppK基因控制,该基因可逆地将磷酸盐添加到聚磷酸盐链的末端^[27]。

2.3.3 共生体代谢耦合

海洋浮游植物可与周围环境中的细菌互惠共生,实现共生体的代谢耦合,完成营养元素的交换^[28]。在安大略湖富营养化的海湾中,浮游生物的聚磷酸盐回收机制使磷元素得到了有效的循环,同时加强了磷碳耦合,促进了藻类—细菌间的协同作用,使浮游生物能够不断获取营养^[29]。

除了上述三种方式外,部分浮游植物还可通过重复利用磷元素的方式维持细胞对磷的需求。藻类死亡后藻体中释放出的含磷营养物质,大部分沉降到底泥中,而有一些则被藻类活细胞直接吸收利用,为藻类的生长繁殖提供营养^[30]。根据最新的研究进展,浮游植物的磷吸收途径总结如图2所示,浮游植物细胞可通过转运蛋白从外界环境中直接吸收正磷酸盐,或通过酶的作

用,将各种形式的有机磷源转化为正磷酸盐进行吸收,并以聚磷酸盐的形式储存起来,以供细胞在环境缺磷时使用。

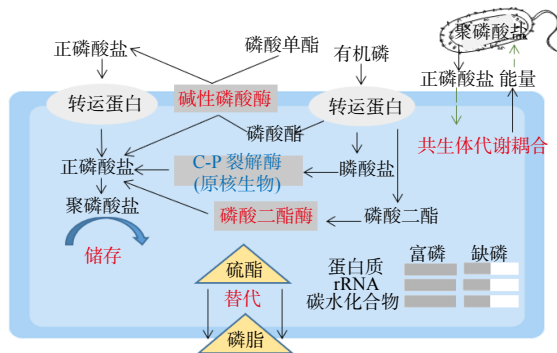


图2 浮游植物响应磷限制示意图

Fig. 2 Schematic diagram of phytoplankton response to phosphorus restriction

3 浮游植物磷限制信号转导机制

在长期进化过程中,细菌进化出各种机制来促进磷的吸收。大肠杆菌中的磷同化相关基因受到一个双组分系统调节,该系统是由传感器蛋白、组氨酸激酶 PhoR 和转录因子 PhoB 组成的。当环境中的磷含量较低时,PhoR 通过自身磷酸化被激活,PhoR 再通过磷酸化激活 PhoB,磷酸化的 PhoB 可以激活或抑制磷同化吸收相关基因的转录。这对细菌吸收利用环境中不同形式的磷源具有重要作用^[31]。

浮游植物中也存在类似的 PhoBR 双组分系统。在磷限制条件下,原绿球藻磷调节通路中的传感器激酶复合物 PhoBR 表达上调,随后高亲和力磷酸转运体系统 PstABCS、Pho 操纵子及碱性磷酸酶活性也上调^[15]。此外,双组分系统 PhoBR 在调节海洋蓝藻 *Synechococcus* sp. WH8102 的磷转运和代谢中起关键作用,其中,调节因子 SYNW1019(PtrA)参与了磷胁迫的响应,在磷胁迫下,ptrA 突变体不能上调磷酸酶活性,PtrA 可能参与了一个信号级联反应^[32]。

蓝藻 *Synechocystis* sp. PCC 6803 中的缺磷响应系统被认为类似于大肠杆菌,其 SphS-SphR 双组分系统由组氨酸激酶 SphS 和其同源反应调节因子 SphR 组成,通过控制碱性磷酸酶的 *phoA* 基因表达以应对磷酸盐限制^[33]。在外界磷源充

足条件下,蓝藻中 Pho 调控子关闭基因表达;当蓝藻细胞处于无机磷饥饿状态时,Pho 调控子调控基因表达,促进磷的吸收代谢^[34-35]。Pho 调控子的组成和排列在海洋蓝藻中呈现出高度的变化,*Synechococcus* sp. WH8102 中的 Pho 调控子主要由碱性磷酸酶、磷转运或磷代谢的基因组成^[36]。

在衣藻中,一种假定的磷调节蛋白 Psr1 也参与调节磷反应基因的转录^[37],但目前尚缺乏足够的证据证明该机制在其他真核藻类中广泛存在。目前有关浮游植物在磷限制条件下信号转导方面的研究较少,主要集中在蓝藻和衣藻中,根据现有知识,蓝藻和衣藻的磷限制信号转导模式总结如图3所示。

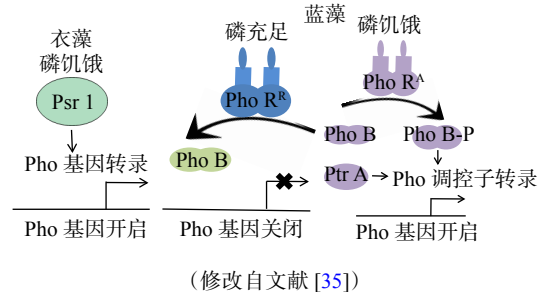


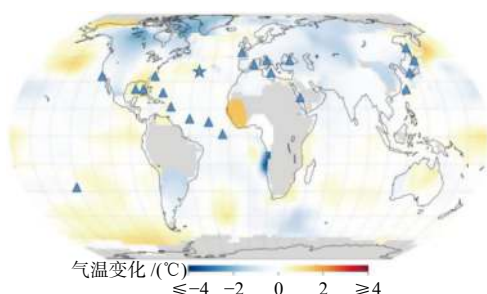
图3 衣藻及蓝藻中可能的磷限制响应模式

Fig. 3 Possible signal transduction mechanisms of phytoplankton respond to phosphorus restriction

4 未来环境变化对海洋磷限制的影响

自1975年以来,海洋温度以每10年0.15℃~0.20℃的速度升高,全球地表温度变化情况如图4所示,海域颜色变化表示不同地区地表温度平均值的差异,暖化会加剧海洋层化,进一步限制垂直营养盐输送,从而加剧海洋表层的磷限制^[38]。图4中蓝色三角标注了目前已检测到磷限制的区域,蓝色五角星为最典型的磷限制海域——北大西洋,其溶解性无机磷浓度仅为0.2~1.0 nmol/L。此外,地中海、红海、墨西哥湾等海域也出现了磷限制现象^[35],但是这些海域因受人为活动影响较为严重,全球变暖可能会导致局部营养盐分布不均,甚至导致赤潮暴发。因此,全球气候变化将会对海洋磷循环产生十分复杂的影响,包括海水表层生物可利用磷的浓度、垂直混合和上升流引起的营养盐补充以及浮游

植物对磷的吸收和利用效率等,从而间接影响全球初级生产力以及碳、氮等元素的生物地球化学循环^[39]。



(▲为目前已检测到磷限制的区域,★为最典型的磷限制海域——北大西洋;全球气温变化图源自 NASA,海洋磷限制区域情况参考[9][25][39]等文献)

图4 全球气温变化及海洋磷限制区域分布

Fig. 4 Distribution map of global temperature change and marine phosphorus restriction area

浮游植物的生物量及其贡献的海洋初级生产力与海洋变暖密切相关。研究表明,上层海洋变暖引起垂直分层的变化,通过限制营养盐供应间接影响浮游植物,对浮游植物生物量有负效应^[40]。海洋温度升高使得浮游植物丰富度减少,导致浮游植物群落结构发生改变^[41]。此外,全球 CO₂ 含量的增加及海水表层温度的升高,会影响海洋初级生产者细胞内磷元素的代谢过程,比如脂肪(FA)和氨基酸(AA)组成,从而影响海洋食物链中初级生产者的营养价值^[42]。

面对海洋变暖,一些浮游植物可以通过调整细胞通路、重新分配元素比例和提高非光化学猝灭(NPQ)等方式适应环境变化,使其在面对全球变暖和营养缺乏时具有更大的优势^[43]。此外,垂直迁移到较冷的海水层是一些海洋生物适应海洋变暖的策略,然而这种向下的垂直迁移会受到磷和铁等元素的营养限制^[44]。

5 存在的问题

尽管目前对于海洋浮游植物磷限制的研究已经取得了一些进展,但其中大部分研究集中在浮游植物的生理学响应和局部海域的生态学调查方面,许多其他问题尚未得到解决。

(1)研究发现在全球范围内存在海洋磷限制情况,但磷限制海域的具体范围有待细化,磷限

制在多大程度上影响了整体海洋初级生产力和不同类群的初级生产者尚不明确。

(2)目前仅初步了解蓝藻及衣藻中的磷限制信号转导系统,对于大部分浮游植物的磷限制信号转导途径和调控机制缺乏更深一步的认识,种群之间响应磷限制的异同有待深入研究。

(3)浮游植物调节磷营养吸收、储存和利用的具体代谢网络机制尚未被建立,磷限制条件下浮游植物细胞内磷代谢的调控机制研究还不够深入。

(4)目前的研究结果表明,浮游植物对多种营养盐限制的响应不是简单的叠加效应,而是具有耦合效应。但磷限制与其他营养盐限制的耦合、互作效应以及转变和演替规律尚不明确。

(5)全球变暖引起海洋环境一系列的变化,影响了不同营养元素的生物地球化学循环,海洋磷限制与多种复杂的环境因子间存在着相互作用,未来环境变化对海洋磷循环及浮游植物生长造成的影响将更为复杂,对未来的海洋科学研究也提出了更高的要求。

基于现阶段海洋磷限制研究的许多不足,未来需要更广泛的海洋航次调查和更深入的生物学机制研究,以加强对海洋磷限制和海洋生态系统变化规律的认识。

参考文献:

- [1] FEI X W, LI P, LI X H, et al. Low-temperature-and phosphate deficiency-responsive elements control DGT3 expression in *Chlamydomonas reinhardtii*[J]. *The Journal of Eukaryotic Microbiology*, 2018, 65(1): 117-126.
- [2] MARTIN P, DYHRMAN S T, LOMAS M W, et al. Accumulation and enhanced cycling of polyphosphate by Sargasso Sea plankton in response to low phosphorus[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(22): 8089-8094.
- [3] THINGSTAD T F, KROM M D, MANTOURA R F C, et al. Nature of phosphorus limitation in the ultraoligotrophic eastern Mediterranean[J]. *Science*, 2005, 309(5737): 1068-1071.
- [4] WALWORTH N G, FU F X, WEBB E A, et al. Mechanisms of increased *Trichodesmium* fitness under iron and phosphorus co-limitation in the present and future ocean[J]. *Nature Communications*, 2016, 7: 12081.
- [5] VILIČIĆ D, ŠILOVIĆ T, KUZMIĆ M, et al. Phytoplankton distribution across the southeast Adriatic continental and shelf

- slope to the west of Albania (spring aspect)[J]. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2011, 177(1/2/3/4): 593-607.
- [6] BREMBU T, MÜHLROTH A, ALIPANAH L, et al. The effects of phosphorus limitation on carbon metabolism in diatoms[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 2017, 372(1728): 20160406.
- [7] PASEK M A, SAMPSON J M, ATLAS Z. Redox chemistry in the phosphorus biogeochemical cycle[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(43): 15468-15473.
- [8] REDFIELD A C. The biological control of chemical factors in the environment[J]. *American Scientist*, 1958, 46: 205-221.
- [9] HARDISON D R, SUNDA W G, SHEA D, et al. Increased toxicity of *Karenia brevis* during phosphate limited growth: ecological and evolutionary implications[J]. *PLoS One*, 2013, 8(3): e58545.
- [10] FORTIN N, MUNOZ-RAMOS V, BIRD D, et al. Toxic cyanobacterial bloom triggers in Missisquoi Bay, Lake Champlain, as determined by next-generation sequencing and quantitative PCR[J]. *Life*, 2015, 5(2): 1346-1380.
- [11] BROWNING T J, ACHTERBERG E P, YONG J C, et al. Iron limitation of microbial phosphorus acquisition in the tropical North Atlantic[J]. *Nature Communications*, 2017, 8: 15465.
- [12] DYHRMAN S T, JENKINS B D, RYNEARSON T A, et al. The transcriptome and proteome of the diatom *Thalassiosira pseudonana* reveal a diverse phosphorus stress response[J]. *PLoS One*, 2012, 7(3): e33768.
- [13] HALEY S T, ALEXANDER H, JUHL A R, et al. Transcriptional response of the harmful raphidophyte *Heterosigma akashiwo* to nitrate and phosphate stress[J]. *Harmful Algae*, 2017, 68: 258-270.
- [14] GROSSE J, BURSON A, STOMP M, et al. From ecological stoichiometry to biochemical composition: variation in N and P supply alters key biosynthetic rates in marine phytoplankton[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 1299.
- [15] CASEY J R, MARDINOGLU A, NIELSEN J, et al. Adaptive evolution of phosphorus metabolism in *Prochlorococcus*[J]. *Msystems*, 2016, 1(6): e00065-16.
- [16] TEIKARI J, ÖSTERHOLM J, KOPF M, et al. Transcriptomic and proteomic profiling of *Anabaena* sp. strain 90 under inorganic phosphorus stress[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2015, 81(15): 5212-5222.
- [17] MOHLIN M, WULFF A. Interaction effects of ambient UV radiation and nutrient limitation on the toxic cyanobacterium *Nodulariaspumigena*[J]. *Microbial Ecology*, 2009, 57(4): 675-686.
- [18] LIN X, ZHANG H, HUANG B Q, et al. Alkaline phosphatase gene sequence characteristics and transcriptional regulation by phosphate limitation in *Karenia brevis* (Dinophyceae)[J]. *Harmful Algae*, 2012, 17: 14-24.
- [19] MÜHLROTH A, WINGE P, EL ASSIMI A, et al. Mechanisms of phosphorus acquisition and lipid class remodeling under P limitation in a marine microalga[J]. *Plant Physiology*, 2017, 175(4): 1543-1559.
- [20] ABIDA H, DOLCH L J, MEÍ C, et al. Membrane glycerolipid remodeling triggered by nitrogen and phosphorus starvation in *Phaeodactylum tricornutum*[J]. *Plant Physiology*, 2014, 167(1): 118-136.
- [21] LI M Z, SHI X G, GUO C T, et al. Phosphorus deficiency inhibits cell division but not growth in the dinoflagellate *Amphidinium carterae*[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 826.
- [22] ZHANG X, ZHANG J P, SHEN Y, et al. Dynamics of alkaline phosphatase activity in relation to phytoplankton and bacteria in a coastal embayment Daya Bay, South China[J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2018, 131: 736-744.
- [23] TZUBARI Y, MAGNEZI L, BE'ER A, et al. Iron and phosphorus deprivation induce sociality in the marine bloom-forming cyanobacterium *Trichodesmium*[J]. *The ISME Journal*, 2018, 12(7): 1682-1693.
- [24] LIN S J, LITAKER R W, SUNDA W G, et al. Phosphorus physiological ecology and molecular mechanisms in marine phytoplankton[J]. *Journal of Phycology*, 2016, 52(1): 10-36.
- [25] SOSA O A, REPETA D J, DELONG E F, et al. Phosphate-limited ocean regions select for bacterial populations enriched in the carbon-phosphorus lyase pathway for phosphonate degradation[J]. *Environmental Microbiology*, 2019, 21(7): 2402-2414.
- [26] CHEN X Y, DOLINOVA I, SEVCU A, et al. Strategies adopted by *Aphanizomenon flos - aquae* in response to phosphorus deficiency and their role on growth[J]. *Environmental Sciences Europe*, 2020, 32(1): 45.
- [27] SCANLAN D J, OSTROWSKI M, MAZARD S, et al. Ecological genomics of marine picocyanobacteria[J]. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2009, 73(2): 249-299.
- [28] COOPER M B, SMITH A G. Exploring mutualistic interactions between microalgae and bacteria in the omics age[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2015, 26: 147-153.
- [29] LI J Y, PLOUCHAR T, ZASTEP A, et al. Picoplankton accumulate and recycle polyphosphate to support high primary productivity in coastal Lake Ontario[J]. *Scientific Reports*, 2019, 9(1): 19563.
- [30] CHUAI X M, DING W, CHEN X F, et al. Phosphorus release from cyanobacterial blooms in Meiliang Bay of Lake Taihu, China[J]. *Ecological Engineering*, 2011, 37(6): 842-849.
- [31] WANNER B L. Phosphorus assimilation and control of the phosphate regulon[M]//NEIDHARDT F C, CURTISS R I, GROSS C A, et al. *Escherichia Coli* and *Salmonella*: Cellular and Molecular Biology. 2nd edition. Washington, DC: American Society for Microbiology, 1996.
- [32] OSTROWSKI M, MAZARD S, TETU S G, et al. PtrA is required for coordinate regulation of gene expression during phosphate stress in a marine *Synechococcus*[J]. *The ISME*

- [Journal](#), 2010, 4(7): 908-921.
- [33] SUZUKI S, FERJANI A, SUZUKI I, et al. The SphS-SphR two component system is the exclusive sensor for the induction of gene expression in response to phosphate limitation in *Synechocystis*[J]. [The Journal of Biological Chemistry](#), 2004, 279(13): 13234-13240.
- [34] SU Z C, OLMAN V, XU Y. Computational prediction of Pho regulons in cyanobacteria[J]. [BMC Genomics](#), 2007, 8: 156.
- [35] DYHRMAN S T. Nutrients and their acquisition: phosphorus physiology in microalgae[M]//BOROWITZKA M A, BEARDALL J, RAVEN J A. *The Physiology of Microalgae*. Cham: Springer, 2016: 155-183.
- [36] TETU S G, BRAHAMSHA B, JOHNSON D A, et al. Microarray analysis of phosphate regulation in the marine cyanobacterium *Synechococcus* sp. WH8102[J]. [The ISME Journal](#), 2009, 3(7): 835-849.
- [37] GROSSMAN A, TAKAHASHI H. Macronutrient utilization by photosynthetic eukaryotes and the fabric of interactions[J]. [Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology](#), 2001, 52: 163-210.
- [38] SKAU L F, ANDERSEN T, THRANE J E, et al. Growth, stoichiometry and cell size; temperature and nutrient responses in haptophytes[J]. [PeerJ](#), 2017, 5(2): e3743.
- [39] D'ALELIO D, RAMPONE S, CUSANO L M, et al. Machine learning identifies a strong association between warming and reduced primary productivity in an oligotrophic ocean gyre[J]. [Scientific Reports](#), 2020, 10(1): 3287.
- [40] LEWANDOWSKA A M, BOYCE D G, HOFMANN M, et al. Effects of sea surface warming on marine plankton[J]. [Ecology Letters](#), 2014, 17(5): 614-623.
- [41] LI W K W, MCLAUGHLIN F A, LOVEJOY C, et al. Smallest algae thrive as the arctic ocean freshens[J]. [Science](#), 2009, 326(5952): 539.
- [42] BERMÚDEZ R, FENG Y Y, ROLEDA M Y, et al. Long-term conditioning to elevated pCO₂ and warming influences the fatty and amino acid composition of the diatom *Cylindrotheca fusiformis*[J]. [PLoS One](#), 2015, 10(5): e0123945.
- [43] SPUNGIN D, BERMAN-FRANK I, LEVITAN O. *Trichodesmium*'s strategies to alleviate phosphorus limitation in the future acidified oceans[J]. [Environmental Microbiology](#), 2014, 16(6): 1935-1947.
- [44] JORDA G, MARBÀ N, BENNETT S, et al. Ocean warming compresses the three-dimensional habitat of marine life[J]. [Nature Ecology & Evolution](#), 2020, 4(1): 109-114.

(上接第 775 页)

- [7] 赖俊翔, 陈宪云, 柯珂, 等. 广西防城港市近岸海域营养盐分布及富营养化研究[J]. [海洋技术](#), 2013, 32(3): 63-69, 91.
- [8] 姜宁. 广西北部湾海域赤潮演变趋势分析及其防控思路[J]. [海洋开发与管理](#), 2019, 36(11): 82-85.
- [9] 高东阳, 李纯厚, 刘广锋, 等. 北部湾海域浮游植物的种类组成与数量分布[J]. [湛江海洋大学学报](#), 2001, 21(3): 13-18.
- [10] 赖廷和, 邱绍芳. 北海近岸水域浮游植物群落结构及数量周年变化特征[J]. [海洋通报](#), 2005, 24(5): 27-32.
- [11] 姜发军, 赖俊翔, 庄军莲, 等. 2010年秋季北部湾广西沿岸表层浮游植物分布特征[J]. [海洋环境科学](#), 2013, 32(3): 414-418, 423.
- [12] 庄军莲, 许铭本, 张荣灿, 等. 广西防城港湾周年浮游植物生态特征[J]. [应用生态学报](#), 2011, 22(5): 1309-1315.
- [13] 叶朝放, 梁丽君. 防城港东西湾浮游植物的多样性分布和水质评价[J]. [大众科技](#), 2014, 16(8): 62-65.
- [14] 吕少梁, 王学锋, 曾嘉维, 等. 防城港海域浮游植物群落结构及其环境适应性[J]. [南方水产科学](#), 2017, 13(4): 17-25.
- [15] GB 17378-2007, 海洋监测规范[S].
- [16] GB/T 12763-2007, 海洋调查规范[S].
- [17] GB 17378.7-1998, 海洋监测规范 第7部分: 近海污染生态调查和生物监测[S].
- [18] 杨世民, 董树刚. 中国海域常见浮游硅藻图谱[M]. 青岛: 中国海洋大学出版社, 2006.
- [19] 胡俊, 池仕运, 郑金秀, 等. 基于CoCA分析的长江干流浮游动植物群落交互影响研究[J]. [生态环境学报](#), 2018, 27(12): 2200-2207.
- [20] 朱鑫华, 吴鹤洲, 徐凤山, 等. 黄渤海沿岸水域游泳动物群落多样性及其相关因素的研究[J]. [海洋学报](#), 1994, 16(3): 102-112.
- [21] CLARKE K R, WARWICK R M. *Change in the marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*[M]. 2nd ed. Plymouth: Plymouth Marine Laboratory, 2001.
- [22] LEPŠ J, ŠMILAUER P. *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*[M]. Cambridge: Cambridge university press, 2003.