温度变化对典型海洋定鞭藻有机质C∶N∶P的影响*

崔家璇[1,2]，秦 肖[1,3]，涂佳敏[1,4]，曹 中[1,2]，张传莉[1,2]，丁 杨[1,2**]，毕 蓉[1,2]

（1. 中国海洋大学 深海圈层与地球系统前沿科学中心 海洋化学理论与工程技术教育部重点实验室，山东 青岛 266100；
2. 青岛海洋科技中心 海洋生态与环境科学功能实验室，山东 青岛 266237；
3. 上海交通大学 海洋学院，上海 200240；4. 中国科学院大学 广州地球化学研究所，广东 广州 510630）

摘 要： 本文系统研究了温度变化（12、18和24 ℃）对两种典型定鞭藻（大洋桥石藻*Gephyrocapsa oceanica*、球等鞭金藻*Isochrysis galbana*）胞内颗粒有机质C∶N∶P（POC、PON、POP）含量与比值的影响。结果表明，尽管升温对两种定鞭藻POC、PON、POP含量与比值无显著影响，但其对两种微藻的影响具有一定的规律。升温总体导致两种微藻胞内POC、PON、POP含量下降（4%～25%），其中大洋桥石藻胞内POC和PON含量较高、球等鞭金藻胞内POP含量较高。升温总体导致两种微藻POC∶PON下降（～14%）、PON∶POP升高（～20%）、POC∶POP几乎无变化。本研究量化了温度变化对海洋典型定鞭藻胞内POC、PON、POP含量与比值的影响，为深入理解全球气候变化背景下定鞭藻对海洋碳循环的反馈效应具有重要意义。

关键词： 全球变暖；颗石藻；球等鞭金藻；颗粒有机碳；颗粒有机氮；颗粒有机磷

中图法分类号： P734 **文献标志码：** A **文章编号：** 1672-5174(2025)03-045-10

DOI： 10.16441/j.cnki.hdxb.20240067

引用格式： 崔家璇，秦肖，涂佳敏，等. 温度变化对典型海洋定鞭藻有机质C∶N∶P的影响[J]. 中国海洋大学学报（自然科学版），2024，54(3)：45-54.

Cui Jiaxuan，Qin Xiao，Tu Jiamin，et al. The effect of temperature on C∶N∶P stoichiometry of particulate organic matters in typical marine haptophytes[J]. Periodical of Ocean University of China，2024，54(3)：45-54.

全球气候变化以及人类活动正在影响海洋生态系统，温室气体的排放以及海洋热浪和厄尔尼诺等区域气候事件引起海表温度的变化[1-2]。例如，1974—2014年温室气体的排放导致全球平均海表温度上升0.5 ℃[3]。根据模型预测，到本世纪末，全球平均海表温度将进一步增加1.8～3.2 ℃[4]。北大西洋（0°—60°N）平均海表温度从1800年的23.7 ℃上升到2000年的24.6 ℃，预计2100年将达到29.8 ℃[5]。同样，1960—2017年我国近海年平均海表温度呈现显著上升趋势，平均每十年上升0.15 ℃[6-7]。温度变化将直接影响浮游植物细胞酶活性和分子理化性质，导致细胞生长与生理状态的改变[8-9]。另一方面，海表温度升高将通过加剧海水层化等限制海洋初级生产力，进而影响海洋中的物质循环[5,10]。

定鞭藻是海洋生态系统中重要的浮游植物类群，在全球海洋环境中广泛分布[11]。按照是否进行钙化作用，典型的定鞭藻藻种可分为两大类。第一类是以赫氏艾密里藻（*Emiliania huxleyi*）和大洋桥石藻（*Gephyrocapsa oceanica*）为代表的颗石藻。颗石藻既能进行光合作用，也能进行钙化作用，可在某些高纬度海域形成大规模水华[12]，影响全球碳循环[11,13]。第二类代表性定鞭藻是球等鞭金藻（*Isochrysis galbana*），该藻种只进行光合作用，不能进行钙化作用。球等鞭金藻具有独特的生物化学组成（如，富含多种不饱和脂肪酸），在调节海洋食物网结构与功能方面发挥着重要作用[14-15]。对于定鞭藻的研究，当前多数集中在对赫氏艾密里藻生理变化的研究[16-17]。少数研究报道了赫氏艾密里藻胞内颗粒有机质C∶N∶P（POC、PON、POP）对温度变化的响应，如，升温会使POC∶PON（颗粒有机碳和颗粒有机氮之比）降低6%[18]、PON∶POP（颗粒有机氮和颗粒有机磷之比）升高74%[19]。然而，当前对于其他典型定鞭藻的研究相对匮乏，尤其是对于进行钙化作用和不进行钙化作用的定鞭藻POC、PON、POP含量与比值的同步研究鲜有报道。

本研究以两种典型定鞭藻（大洋桥石藻和球等鞭金藻）为研究对象，探究温度变化对定鞭藻胞内POC、

* 基金项目：崂山实验室科技创新项目（LSKJ202204005）资助
Supported by Laoshan Laboratory Science and Technology Innovation Project（LSKJ202204005）
收稿日期：2024-02-27；修订日期：2024-04-29
作者简介：崔家璇（2000— ），女，硕士生，主要研究方向为海洋生物地球化学。E-mail：cuijiaxuan3001@163.com
** 通信作者：丁 杨，女，实验师。E-mail：dingyang12@ouc.edu.cn

PON、POP 含量与比值的影响。通过实验室培养，开展大洋桥石藻和球等鞭金藻的同步研究，同时结合关于赫氏艾密里藻的文献数据，以期系统认识典型定鞭藻 POC、PON、POP 含量与比值对温度变化的响应规律，研究结果可为深入认识海洋碳循环提供基础。

1 研究方法

1.1 微藻培养

本实验选取的藻种分别为大洋桥石藻（分离自中国东海，由厦门大学近海海洋环境科学国家重点实验室高坤山教授团队提供）和球等鞭金藻（由中国海洋大学海洋生命学院唐学玺教授团队提供）。采用单培养方式对微藻进行批培养，培养瓶置于 12、18 和 24 ℃的恒温培养箱中，光照强度为 100 μmol·m^2·s^{-1}，光暗比为 12 h∶12 h。本研究设置 12～24 ℃的温度区间，是因为该温度范围涵盖了两种微藻的最适生长温度[20-22]。另外，根据 IPCC SRES A1F1 情景下运行的海洋环流模型，设置 6 ℃的温度变化梯度[5]。该温度设置已被用于探究温度变化对微藻生长、生化组成的影响[18,23-24]，因此也可用于研究不同温度条件下定鞭藻 POC、PON、POP 含量与比值的变化。微藻培养瓶每天早晚定时各摇动一次，以防止藻种贴壁生长。用自然海水（取自青岛沙子口沿岸）配制微藻培养液，盐度为 30。自然海水依次经脱脂棉和 0.2 μm 醋酸纤维滤膜过滤后，在 121 ℃条件下灭菌 20 min。参考 Provasoli's enriched seawater 改良配方[25-26]添加营养盐，即在自然海水中添加硝酸钠、磷酸二氢钾以及微量营养盐（必需微量元素和维生素），使培养液中的硝酸根浓度为 882 μmol·L^{-1}、磷酸根的浓度为 36 μmol·L^{-1}。两种定鞭藻均按照以上实验条件驯化至少 17 代再开展正式实验。培养实验中，初始接种密度为 10^4 cells·mL^{-1}，微藻培养瓶（Corning，美国）的培养体积为 225 mL，每个实验处理设置 3 个平行。

1.2 样品测定

自接种日起，每天定时取 1 mL 藻液用 Lugol 试剂固定后使用生物显微镜（OLYMPUS CX41，日本）和血球计数板（Glaswarenfabrik Karl Hecht GmbH，德国）进行细胞计数。接种第 6 天起，24 ℃下的大洋桥石藻细胞密度极低，不再对其进行观察记录。

所有培养条件下的藻细胞生长到达平台期时，使用滤膜（Whatman GF/F，25 mm）收集微藻样品[27-30]，用于测定颗粒有机碳（Particulate organic carbon，POC）、颗粒有机氮（Particulate organic nitrogen，PON）、颗粒有机磷（Particulate organic phosphorus，POP）含量。批培养模拟自然条件下定鞭藻水华状态，平台期对应水华期间定鞭藻丰度最高时期[31]。GF/F 滤膜使用前需进行预处理：550 ℃灼烧 24 h 后，在 80 ℃下用 5%盐酸浸泡约 30 min，之后使用超纯水冲洗滤膜至 pH 为中性后烘干备用。过滤后滤膜置于 −80 ℃超低温冰箱保存。

POC、PON 的测定利用空白样、Acetanilide 标准（总有机碳（Total organic carbon；TOC）=（71.10±0.23）%（w/w），总有机氮（Total organic nitrogen；TN）=（10.34±0.09）%（w/w））和低有机碳含量土壤标准（Low organic content soil standard OAS，TOC=（1.61±0.09）%（w/w），TN=（0.133±0.023）%（w/w））进行质量控制，TOC 测定的标准偏差为 0.02%（n=6），TN 测定的标准偏差为 0.007%（n=6）。

用于 POP 测定的滤膜也需先冻干，之后在坩埚中进行高温灼烧（550 ℃，24 h），把有机磷酸盐转化为可溶性正磷酸盐[33]。样品冷却至室温后转移至带盖试管中，加 5 mL 稀硫酸混合后沙浴 1 h（96 ℃）。等样品再次冷却至室温后，采用磷钼蓝法显色并用分光光度计（HITACHI U-2910，日本）测量吸光度（光源波长为 880 nm），利用 Lambert-Beer law 计算得到样品中 POP 含量。

1.3 数据分析

本研究测定了大洋桥石藻和球等鞭金藻指数生长期最大生长速率（μ_{max}，d^{-1}）。μ_{max} 是根据指数期的细胞密度计算得出的，定义为

$$\mu_{max}=\frac{\ln N_2-\ln N_1}{t_2-t_1},$$

式中 N_1 和 N_2 分别代表 t_1 和 t_2（d）时间的细胞密度（cells·mL^{-1}）。

通过单因素方差分析（ANOVA）检验温度变化对大洋桥石藻和球等鞭金藻 μ_{max}、POC、PON、POP 以及 POC∶PON、PON∶POP、POC∶POP（颗粒有机碳与颗粒有机磷之比）等参数的影响。进行 ANOVA 检验之前，分别使用 Shapro-Wilk 检验和 Levene 检验对所有数据进行正态性和方差齐性检验，必要时进行数据转换。通过 Kruskal-Wallis H 检验 POC、PON、POP 含量在藻种之间是否存在显著性差异。所有统计分析均使用 IBM SPSS Statistics 25 完成。统计分析的显著性水平设定为 $p<0.05$。

2 结果

2.1 种群生长

球等鞭金藻 μ_{max} 对温度变化有显著响应（ANOVA，p=0.034；见表 1）。随着温度升高，球等鞭金藻 μ_{max} 呈先下降后上升的趋势：24 ℃时 μ_{max}（平均值±SD）达最大值（1.26±0.38）d^{-1}，18 ℃时达最小值（0.38±0.02）d^{-1}（见图 1，表 2）。大洋桥石藻 μ_{max} 对

温度变化均无显著响应(ANOVA，$p>0.05$；见表 1)。12 ℃时大洋桥石藻 μ_{max} 最大(0.63±0.06) d^{-1}，18 ℃时最小(0.55±0.03) d^{-1}(见图 1，表 2)。

表 1　温度变化对大洋桥石藻和球等鞭金藻的 μ_{max}、平台期细胞密度和 POC、PON、POP 含量与比值影响的单因素方差分析(ANOVA)结果

Table 1　One-way analysis of variance (ANOVA) was performed to examine the effect of temperature on μ_{max}, and cell density, per-cell contents and molar ratios of POC, PON, POP at the early stationary phase in *Gephyrocapsa oceanica* and *Isochrysis galbana*

藻种 Species	变量 Variables	平方和 Sum of squares	自由度 *df*	均方 Mean square	检验统计量 *F*	显著性水平 *p*
大洋桥石藻 *Gephyrocapsa oceanica*	$\rho_{平台期}$/(10^6 cell·mL^{-1})	65.333	1	65.333	0.062	0.809
	μ_{max}/d^{-1}	0.010	1	0.010	5.123	0.086
	POC/(pg·cell^{-1})	10.712	1	10.712	0.787	0.401
	PON/(pg·cell^{-1})	0.317	1	0.317	0.778	0.403
	POP/(pg·cell^{-1})					0.863[a]
	POC∶PON/(mol·mol^{-1})	0.007	1	0.007	0.059	0.819
	POC∶POP/(mol·mol^{-1})					0.926[a]
	PON∶POP/(mol·mol^{-1})					0.986[a]
球等鞭金藻 *Isochrysis galbana*	$\rho_{平台期}$/(10^6 cell·mL^{-1})	19 542.568	2	9 771.284	2.455	0.136
	μ_{max}/d^{-1}	1.279	2	0.639	8.893	**0.034**
	POC/(pg·cell^{-1})	4.786	2	2.393	0.510	0.645
	PON/(pg·cell^{-1})	0.072	2	0.036	1.058	0.449
	POP/(pg·cell^{-1})	0.003	2	0.002	0.640	0.587
	POC∶PON/(mol·mol^{-1})	1.861	2	0.931	0.534	0.633
	POC∶POP/(mol·mol^{-1})	216.147	2	108.073	0.105	0.904
	PON∶POP/(mol·mol^{-1})	0.407	2	0.024	0.515	0.642

注：a：Welch ANOVA 分析，大洋桥石藻 POP、POC∶POP、PON∶POP 的 Statistic 分别为 0.037、0.009、0.000，df1 分别为 1、1、1，df2 分别为 2.367、5.101、5.307。显著结果($p<0.05$)以粗体显示。a：For POP, POC∶POP, and PON∶POP in *Gephyrocapsa oceanica*, Welch ANOVA analysis with Statistic of 0.037, 0.009, and 0.000, with df1 of 1, 1, and 1, and with df2 of 2.367, 5.101, and 5.307, respectively. Significant results ($p<0.05$) are shown in bold.

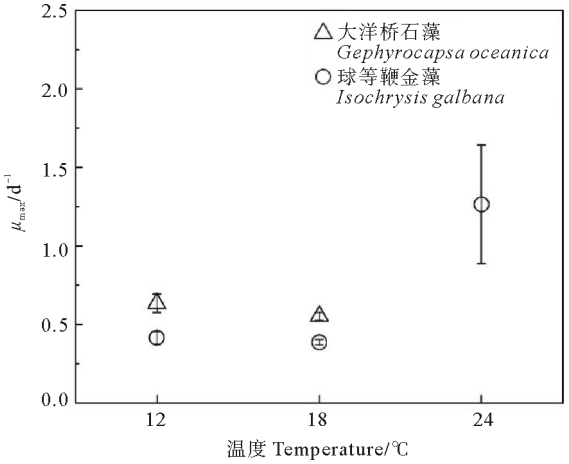

图 1　温度变化对大洋桥石藻和球等鞭金藻最大比生长速率 μ_{max}(d^{-1}，平均值±SD)的影响

Fig. 1　The effects of the changing temperature on μ_{max}(d^{-1}, mean±SD) in *Gephyrocapsa oceanica* and *Isochrysis galbana*

球等鞭金藻和大洋桥石藻平台期细胞密度对温度变化均无显著响应(ANOVA，$p>0.05$；见表 1)。球等鞭金藻在平台期的细胞密度为(3.04±0.70)×10^6 cells·mL^{-1}。12 ℃时，球等鞭金藻在培养的第 12 天到达平台期，18 ℃时在第 13 天到达平台期，而 24 ℃时在第 9 天到达平台期(见图 2)。大洋桥石藻在培养的第 4 天进入指数生长期，在第 10 天到达平台期(见图 2)，其平台期细胞密度为(2.54±0.31)×10^6 cells·mL^{-1}。在 24 ℃条件下，大洋桥石藻在第 1—3 天细胞密度增长较快，第 4 天起细胞密度快速降低。

2.2 POC、PON、POP 含量

大洋桥石藻胞内 POC、PON、POP 含量对温度变化均无显著响应(ANOVA，$p>0.05$；见表 1)，且呈现相同的变化趋势，即随着温度升高而降低(见图 3(a)—(c))。其胞内POC、PON、POP含量的变化范围分别

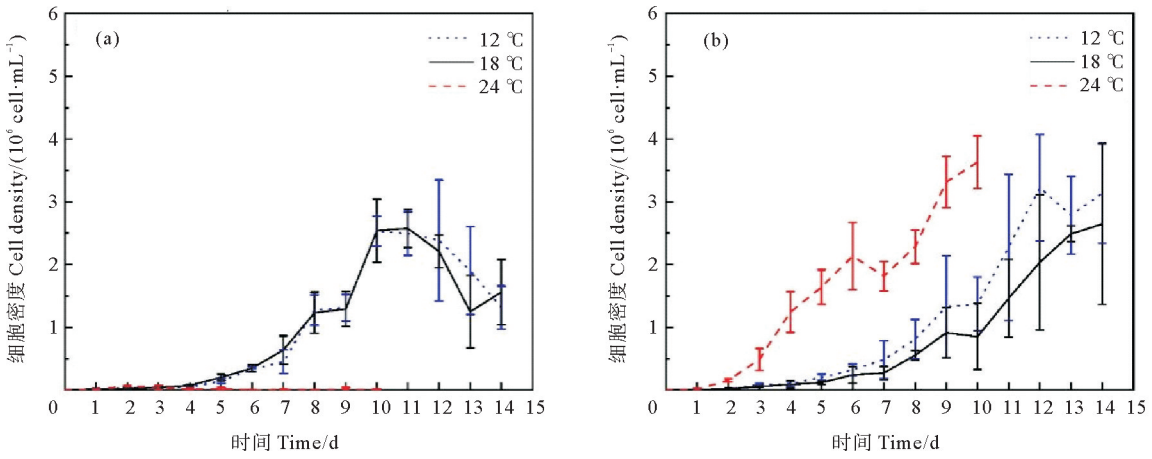

图 2 不同温度条件下大洋桥石藻(a)和球等鞭金藻(b)细胞密度(10^6 cell·mL^{-1},平均值±SD)变化图

Fig. 2 The effects of the changing temperature on cell density (10^6 cell·mL^{-1}, mean±SD) in *Gephyrocapsa oceanica* and *Isochrysis galbana*

表 2 不同温度条件下大洋桥石藻和球等鞭金藻的 μ_{max}、平台期细胞密度和 POC、PON、POP 含量与比值(平均值±SD)变化

Table 2 The changes of μ_{max} (mean±SD), cell density, per-cell contents and molar ratios of POC, PON and POP at the early stationary phase in *Gephyrocapsa oceanica* and *Isochrysis galbana* under different temperature

藻种 Species	变量 Variables	温度 Temperature		
		12 ℃	18 ℃	24 ℃
大洋桥石藻[1] *Gephyrocapsa oceanica*	μ_{max}/d^{-1}	0.63±0.06^a	0.55±0.03^a	
	$\rho_{平台期}$/(10^6 cell·mL^{-1})	2.51±0.27^a	2.56±0.37^a	
	POC/(pg·cell^{-1})	16.35±3.06^b	14.28±4.23^b	
	PON/(pg·cell^{-1})	3.03±0.49^b	2.67±0.76^b	
	POP/(pg·cell^{-1})	0.23±0.03^a	0.22±0.01^b	
	POC∶PON/(mol·mol^{-1})	6.28±0.23^b	6.22±0.44^b	
	PON∶POP/(mol·mol^{-1})	26.20±2.34^a	26.27±6.85^b	
	POC∶POP/(mol·mol^{-1})	161.38±13.44^a	163.44±43.83^b	
球等鞭金藻 *Isochrysis galbana*	μ_{max}/d^{-1}	0.41±0.04^c	0.38±0.02^c	1.26±0.38^a
	$\rho_{平台期}$/(10^6 cell·mL^{-1})	3.05±0.26^c	2.57±0.75^c	3.63±0.42^a
	POC/(pg·cell^{-1})	7.52^d	7.37±3.63^c	5.63±0.68^a
	PON/(pg·cell^{-1})	0.92^d	1.05±0.28^c	0.80±0.12^a
	POP/(pg·cell^{-1})	0.30^d	0.25±0.02^c	0.24±0.06^a
	POC∶PON/(mol·mol^{-1})	9.59^d	7.96±1.95^c	8.27±0.85^a
	PON∶POP/(mol·mol^{-1})	6.75^d	9.41±3.21^c	8.09±3.62^a
	POC∶POP/(mol·mol^{-1})	64.69^d	78.02±43.85^c	65.51±24.17^a

注:1:在本实验中,24 ℃条件下大洋桥石藻不能正常生长,故缺乏该条件下数据。a:n=3,b:n=5,c:n=2,d:n=1。1: *Gephyrocapsa oceanica* could not survive at 24 ℃ in this experiment, and thus there was a lack of data under this temperature condition. a:n=3;b:n=5;c:n=2;d:n=1.

为 9.32～19.93 pg·cell^{-1}、1.78～3.39 pg·cell^{-1}、0.19～0.25 pg·cell^{-1}。

球等鞭金藻胞内 POC、PON、POP 对温度变化同样无显著响应(ANOVA, p>0.05;见表 1)。POC、POP 含量均随温度升高而降低(见图 3(a),(c)),变化范围分别为 4.80～9.93 pg·cell^{-1}、0.17～0.30 pg·cell^{-1}。球等鞭金藻胞内 PON 含量(0.71～1.24 pg·cell^{-1})则随温度升高呈现先增加后降低的趋势(见图 3(b))。

对比球等鞭金藻和大洋桥石藻的实验结果可以发现,两种藻的胞内 POC、PON 含量存在显著差异(p ≤

0.002；见表 3）。大洋桥石藻胞内 POC 和 PON 含量比球等鞭金藻高至少 2.3 倍。尽管两种微藻胞内 POP 含量无明显差异（$p=0.091$；见表 3），但球等鞭金藻胞内 POP 含量略高于大洋桥石藻（见图 3(c)）。

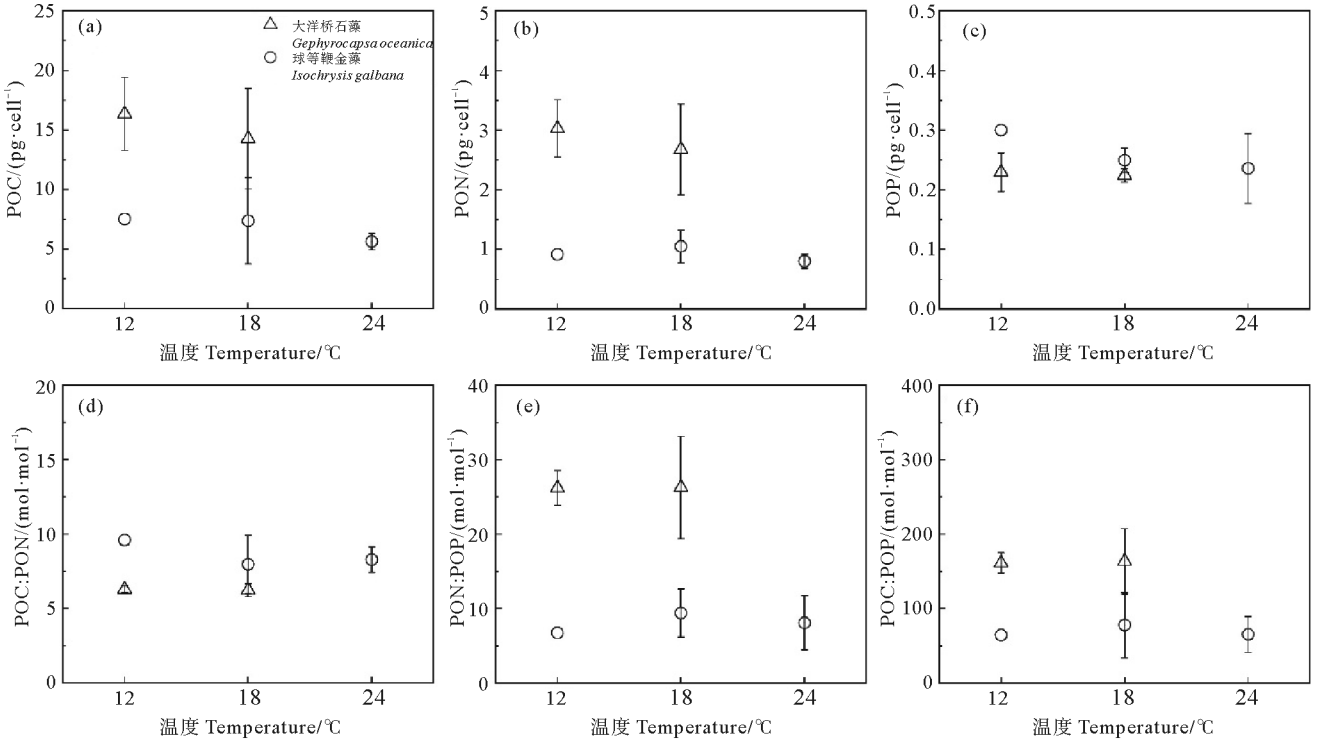

图 3　温度变化对大洋桥石藻和球等鞭金藻 POC、PON、POP 含量（(a)—(c)，pg·cell^{-1}，平均值±SD）及比值（(d)—(f)，mol·mol^{-1}，平均值±SD）的影响

Fig. 3　The effects of the changing temperature on per-cell contents ((a)—(c), pg·cell^{-1}, mean±SD) and molar ratios ((d)—(f), mol·mol^{-1}, mean±SD) of POC, PON and POP in *Gephyrocapsa oceanica* and *Isochrysis galbana*

表 3　不同藻种 POC、PON、POP 含量的 Kruskal-Wallis *H* 检验（Kruskal-Wallis *H* Test）结果

Table 3　Kruskal-Wallis *H* Test was performed to examine the differences of algae species onper-cell contents of POC, PON and POP

变量 Variables	样本数量 *N*	检验统计量 *H*	自由度 *df*	显著性水平 *p*
POC（pg·cell^{-1}）	16	9.894	1	**0.002**
PON（pg·cell^{-1}）	16	10.588	1	**0.001**
POP（pg·cell^{-1}）	14[a]	2.861	1	0.091

注：a：两个 POP 数据因为是离散点而被删除。显著结果（$p<0.05$）以粗体显示。a：Two POP data pointswere removed because they were discrete points. Significant results ($p<0.05$) are shown in bold.

2.3 POC、PON、POP 比值

大洋桥石藻胞内 POC∶PON、PON∶POP、POC∶POP 对温度变化均无显著响应（ANOVA，$p>0.05$；见表 1）。其胞内 POC∶PON 随温度升高而降低，POC∶POP、PON∶POP 则随温度升高而升高（见图 3(d)—(f)）。POC∶PON、PON∶POP、POC∶POP 变化范围分别为 5.63～6.77 mol·mol^{-1}、18.00～31.42 mol·mol^{-1}、110.21～204.05 mol·mol^{-1}。

球等鞭金藻胞内 POC∶PON、PON∶POP、POC∶POP 对温度变化同样均无显著响应（ANOVA，$p>0.05$；见表 1）。其胞内 POC∶PON 随温度升高呈现先降低后增加的变化趋势，相反，POC∶POP、PON∶POP 则随温度升高呈现先增加后降低的变化趋势（见图 3(d)—(f)）。POC∶PON、PON∶POP、POC∶POP 变化范围分别为 6.58～9.59 mol·mol^{-1}、5.96～12.28 mol·mol^{-1}、47.01～109.03 mol·mol^{-1}。

3　讨论

3.1 温度对种群生长的影响

对于球等鞭金藻，本研究发现其 μ_{max} 在 24 ℃时比其他温度条件显著增加约 59%。尽管升温并没有显著增加其细胞密度，但是极大的促进了球等鞭金藻细胞分裂、繁殖速度，使其更快的达到平台期。以往的研究同样表明，球等鞭金藻更适合在 20～25 ℃温度之间生长[21-22]。对比不同温度条件下球等鞭金藻 μ_{max} 变化，

我们发现，球等鞭金藻 μ_{max} 对温度变化表现出不同适应性：球等鞭金藻可能在相对高的温度下（本研究中24 ℃）有更强适应性。

对于大洋桥石藻，温度变化（12～18 ℃）对 μ_{max} 和平台期细胞密度几乎无影响，且在24 ℃条件下培养至第4天起藻细胞密度开始快速下降。研究发现，分离自澳大利亚东海岸的大洋桥石藻最适生长温度为20 ℃[34]，而分离自南大西洋的大洋桥石藻最适生长温度至少为25 ℃[35]。微藻分离海域不同，是其最适生长温度不同的原因之一。本研究中大洋桥石藻分离自中国东海，东海冬、春季海表温度为19.5～22.0 ℃[36]。大洋桥石藻为该海域优势物种之一，能够在冬、春季气温较低时快速生长，形成水华[20]。这与本实验中大洋桥石藻能够适应低温，且在24 ℃条件下无法生长的结果相符。

通过对比两种微藻，我们认为相对于大洋桥石藻，球等鞭金藻的种群生长对升温有更强的适应力。未来海洋环境中温度持续升高很有可能削弱部分海域大洋桥石藻的竞争优势，进而改变浮游植物群落结构以及海洋生态系统结构与功能。

3.2 温度对 POC、PON、POP 含量及比值的影响

微藻胞内 POC、PON、POP 含量差异与细胞体积有关，即，细胞体积越大，胞内 POC 和 PON 含量通常越高。本研究中，球等鞭金藻和大洋桥石藻的细胞体积大小与其胞内 POC 和 PON 含量高低（大洋桥石藻＞球等鞭金藻）相符。根据佟善英[37]的研究，在20 ℃氮充足条件下，大洋桥石藻细胞体积约为75～100 μm^3。球等鞭金藻细胞体积明显小于大洋桥石藻细胞，仅为（24.30±15.43）μm^3[38]。球等鞭金藻更高的胞内 POP 含量则是需要合成更多磷脂膜以及核糖体以维持较高的 μ_{max} 和细胞密度[39-40]。本研究进一步表明，虽然温度变化能改变微藻胞内 POC、PON、POP 含量，但并不改变两种微藻间的相对差异。

尽管本研究中升温对两种定鞭藻 POC、PON、POP 含量与比值均无统计学上的显著影响，但升温确实导致微藻 POC、PON、POP 含量和比值发生明显变化（最大变化量为25%）。Sheward 等[41]通过集成数据同样发现，升温对赫氏艾密里藻 POC、PON、POP 含量与比值影响并不显著，升温使其 POC 含量降低、POC∶POP 和 PON∶POP 升高；并且温度与 pCO_2 等环境条件的耦合作用能够明显改变赫氏艾密里藻细胞中有机碳的分配。因此本研究将针对两种定鞭藻 POC、PON、POP 含量与比值在升温条件下的变化趋势进行讨论，该结果将为温度或多种环境因素耦合变化条件下多种定鞭藻 POC、PON、POP 含量及比值变化的对比研究提供数据基础。升温使得球等鞭金藻和大洋桥石藻 POC∶PON 总体呈现降低趋势（见图3，表2）。当温度由12 ℃升高至24 ℃，球等鞭金藻 POC∶PON 下降14%。升温（12～18 ℃）使得大洋桥石藻 POC∶PON 仅降低1%，但其胞内 POC、PON 含量分别下降13%、12%。本研究结果显示，相对于 PON，POC 的下降幅度更大，因此 POC 更大的下降幅度是导致微藻 POC∶PON 下降的主要原因之一（见图3（a），（b），（d））。Toseland 等[42]研究表明，较高的温度将增加真核浮游植物对 N 的需求，加快蛋白质的合成，这与本研究中升温条件下 PON 下降幅度更小的结果相符。与球等鞭金藻不同的是，大洋桥石藻等颗石藻作为钙化浮游植物的代表性物种，藻细胞能够通过钙化作用产生 PIC（颗粒无机碳，Particulate inorganic carbon）[43]。PIC∶POC 代表颗石藻细胞中碳酸钙与光合作用产生有机碳之比，其比值对认识海洋碳循环具有重要意义[43-44]。Bi 等[18]研究表明，不同 pCO_2 条件下，升温会使赫氏艾密里藻 POC 含量显著降低8%，PIC 含量和 PIC∶POC 分别显著升高28%和41%。Gerecht 等[45]研究则发现不同磷浓度培养条件下，升温使得颗石藻 *Coccolithus pelagicus* 的 POC 含量无明显变化，PIC 含量和 PIC∶POC 均降低40%～60%。由此可见，升温与其他环境耦合变化将改变颗石藻细胞中碳的分配和钙化作用程度。然而，目前温度变化对大洋桥石藻 POC 和 PIC 含量变化的影响未见报道，相关数据亟待补充。

升温导致大洋桥石藻和球等鞭金藻 PON∶POP 总体呈现升高趋势，尤其是球等鞭金藻 PON∶POP 随温度升高而升高20%。这主要是由球等鞭金藻 POP 含量随温度升高而下降（～20%）导致的。全球生态系统模型结果表明，在较高温度下浮游植物产生核糖体的数量将减少、合成蛋白质速率将增加，进而使得 PON∶POP 增加[40-42]。升温导致大洋桥石藻和球等鞭金藻 POC∶POP 总体几乎无变化。与大洋桥石藻和球等鞭金藻的结果相反，Bi 等[18]发现赫氏艾密里藻 POC∶POP 总体随升温呈现下降趋势。这可能与赫氏艾密里藻部分培养条件与本研究中两种微藻不同有关，例如，赫氏艾密里藻为半连续培养，大洋桥石藻和球等鞭金藻为批培养。微藻生长速率、样品收获时间等培养条件能够显著改变微藻 POC、PON、POP 含量与比值[27,46]，后续需对相同培养条件下的多种定鞭藻 POC、PON、POP 含量与比值开展对比研究。

3.3 未来海洋升温背景下定鞭藻 POC、PON、POP 含量及比值变化的生态学意义

本研究发现，与大洋桥石藻相比，球等鞭金藻对升温有更强的适应性。这一结果表明，在以定鞭藻为主要浮游植物类群的部分海域，大洋桥石藻可能在未来

海洋升温条件下逐渐失去竞争优势。Krumhardt 等[43]研究表明，随着海表温度升高，最适生长温度较低的颗石藻可能会向北迁移或者被暖水种取代。随着海表温度持续升高，当温度高于微藻最适生长温度后，部分浮游植物生长速率急剧下降，这将导致其所在海域生物多样性和初级生产力下降，进而影响海洋生态系统结构与功能以及物质循环过程[47]。

升温导致两种定鞭藻胞内 POC、PON、POP 含量总体呈下降趋势，尤其是微藻胞内 POC 含量下降高达 25%。Barton 等[48]对 18 种海洋微藻光合作用和呼吸作用的研究发现，呼吸作用对温度变化更敏感，导致微藻固碳速率随温度的升高而下降，这与本研究中 POC 含量随温度升高而下降的趋势一致。相反，Zhang 等[49]通过室外培养实验发现，在低营养盐浓度条件下，升温能促进微藻的光合固碳作用并使得 POC 浓度增加。可见，微藻固碳能力受温度、营养盐浓度等多因素耦合影响。另一方面，颗石藻的钙化作用在海洋固碳过程中同样发挥重要作用。未来海洋环境中升温、pCO_2 升高等多种条件耦合变化，以往的生物模型和海洋酸化培养实验表明，升温能补偿部分海洋酸化导致的 PIC∶POC 下降[41,43]。Bi 等[18]同样发现，升温和 pCO_2 升高耦合变化条件下赫氏艾密里藻 PIC∶POC 总体降低，这表明赫氏艾密里藻钙化作用被削弱，将固定更多的碳并成为碳汇。本研究中 POC 的降低表明升温会削弱微藻的固碳能力。但上述以往的研究发现，升温与低营养盐浓度、pCO_2 升高等环境条件的耦合作用反而促进了碳的固定。目前温度变化对定鞭藻光合固碳能力和钙化作用的研究大多集中于赫氏艾密里藻，温度变化以及多种环境条件耦合作用对多种定鞭藻光合固碳能力和钙化作用影响的同步对比研究亟待开展。

升温条件下，两种定鞭藻中 POC∶PON 总体均下降，而 POC∶POP 总体上几乎无变化。浮游植物 POC∶PON 和 POC∶POP 升高通常被认为其作为饵料的食物质量降低，浮游动物摄食 POC∶PON 和 POC∶POP 较高的浮游植物时，将降低氮磷元素在海洋生态系统中的循环效率、降低能量向更高营养级的转移效率[41,50-51]。本研究发现，升温导致大洋桥石藻 POC∶PON 降低 1%，球等鞭金藻 POC∶PON 降低 14%。这表明与大洋桥石藻相比，升温条件下球等鞭金藻以元素为基础的食物质量升高的趋势更大。因此，相对于大洋桥石藻，球等鞭金藻为优势种的海域，浮游植物-浮游动物营养级传递效率可能会更高。需要指出的是，某些生物化学组分，如，必需脂肪酸，也是重要的食物质量指标[52-54]。未来研究应同步关注元素与生物化学组分的变化，以期更为全面地认识全球变暖条件下定鞭藻这一重要浮游植物类群在海洋生态系统中的重要作用。

4　结论

本研究定量评估并对比了温度变化对两种定鞭藻（大洋桥石藻和球等鞭金藻）POC、PON、POP 含量与比值的影响。

（1）球等鞭金藻在种群生长方面对温度变化具有较强适应力，而大洋桥石藻因分离自温度较低海域使其在 24 ℃无法正常生长。

（2）升温使两种定鞭藻的胞内 POC、PON、POP 含量总体呈现下降趋势，但两者因细胞体积不同导致的元素胞内含量种间差异明显。胞内 POC 和 PON 含量的排序为：大洋桥石藻＞球等鞭金藻，胞内 POP 含量的排序为：球等鞭金藻＞大洋桥石藻。

（3）升温使两种定鞭藻 POC∶PON 总体呈现降低趋势，PON∶POP 总体上呈现升高趋势。POC 的大幅下降导致 POC∶PON 降低，而 POP 的大幅下降导致 PON∶POP 升高。

总之，本研究发现升温对大洋桥石藻和球等鞭金藻 POC、PON、POP 含量与比值的影响具有一定的规律：随着温度升高两种定鞭藻胞内 POC、PON、POP 总体上呈现含量降低、POC∶PON 比值降低、PON∶POP 比值升高的变化趋势。目前已有研究结果表明，尽管升温并非对所有定鞭藻 POC、PON、POP 含量及比值有显著影响，但将通过改变海洋浮游植物的群落结构、钙化作用以及 POC、PON、POP 含量与比值，进而影响海洋碳循环以及生态系统结构与功能。本研究结果为进一步探究未来海洋环境变化条件下定鞭藻的生理生态学意义奠定基础。浮游植物 POC、PON、POP 含量与比值受多种生物以及环境因素的影响[27,40]，未来研究可考虑在多重环境因素变化条件下系统厘清定鞭藻 POC、PON、POP 含量与比值以及 PIC 含量的变化规律。

致谢：感谢中国海洋大学张海龙、李莉和金贵娥对测试样品提供的帮助，感谢万丽娜在实验过程中的帮助。感谢厦门大学高坤山教授和中国海洋大学海洋生命学院唐学玺教授提供微藻。

参考文献：

[1] Wang C. Three-ocean interactions and climate variability: A review and perspective[J]. Climate Dynamics, 2019, 53(7-8): 5119-5136.

[2] Oliver E C J, Benthuysen J A, Darmaraki S, et al. Marine heatwaves[J]. Annual Review of Marine Science, 2021, 13: 313-342.

[3] Pachauri R K, Meyer L A. IPCC, 2014: Climate change 2014:

Synthesis report[M]. Contribution of Working Groups Ⅰ, Ⅱ and Ⅲ to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Switzerland: IPCC: Geneva, 2014.

[4] Jackson R, Gabric A. Climate change impacts on the marine cycling of biogenic sulfur: A review[J]. Microorganisms, 2022, 10(8): 1581.

[5] 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.

[6] 薛佩珍, 龙星玥, 薛潇, 等. 南海海表温度时空分布特征及其对不同厄尔尼诺事件的响应[J]. 宁夏大学学报(自然科学版), 2022, 43(3): 1-5.
Xue P Z, Long X Y, Xue X, et al. Temporal and spatial distribution characteristics of sea surface temperature in the South China Sea and its response to different El NINO events[J]. Journal of Ningxia University (Natural Science Edition), 2022, 43(3): 1-5.

[7] 李琰, 范文静, 骆敬新, 等. 2017年中国近海海温和气温气候特征分析[J]. 海洋通报, 2018, 37(3): 296-302.
Li Y, Fan W J, Luo J X, et al. Climatic characteristics of sea surface temperature and air temperature over the China seas in 2017[J]. Marine Science Bulletin, 2018, 37(3): 296-302.

[8] Barton S, Yvon Durocher G. Quantifying the temperature dependence of growth rate in marine phytoplankton within and across species[J]. Limnology and Oceanography, 2019, 64(5): 2081-2091.

[9] Dutkiewicz S, Scott J R, Follows M J. Winners and losers: Ecological and biogeochemical changes in a warming ocean[J]. Global Biogeochemical Cycles, 2013, 27(2): 463-477.

[10] 孙强, 薛存金, 刘敬一, 等. 全球海洋初级生产力与海洋环境要素时空关联模式挖掘分析[J]. 海洋环境科学, 2020, 39(3): 340-347.
Sun Q, Xue C J, Liu J Y, et al. Spatiotemporal association patterns between marine net primary production and environmental parameters in a view of data mining[J]. Marine Environmental Science, 2020, 39(3): 340-347.

[11] Eikrem W, Medlin L K, Henderiks J, et al. Haptophyta[M]. Switzerland: Springer International Publishing AG, 2017: 893-953.

[12] Sukhanova I, Flint M. Anomalous blooming of coccolithophorids over the eastern Bering Sea shelf[J]. Oceanology, 1998, 38(4): 557-560.

[13] Ziveri P, de Bernardi B, Baumann K, et al. Sinking of coccolith carbonate and potential contribution to organic carbon ballasting in the deep ocean[J]. Deep Sea Research Part Ⅱ: Topical Studies in Oceanography, 2007, 54(5-7): 659-675.

[14] Kong F, Ran Z, Xie H, et al. Effects of three microalgal diets varying in LC-PUFA composition on growth, *Fad*, and *Elovl* expressions, and fatty acid profiles in juvenile razor clam *Sinonovacula constricta*[J]. Fishes, 2023, 8(10): 484.

[15] Edding M, Tala F. Copper transfer and influence on a marine food chain[J]. Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology, 1996, 57(4): 617-624.

[16] Xu H, Liu H, Chen F, et al. Ocean acidification affects physiology of coccolithophore *Emiliania huxleyi* and weakens its mechanical resistance to copepods[J]. Marine Environmental Research, 2023, 192: 106232.

[17] 于娟, 赵丽军, 杨桂朋, 等. 海水pH对颗石藻生长以及二甲基硫产生的影响[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2015, 45(2): 72-79.
Yu J, Zhao L J, Yang G P, et al. The influence of seawater pH on the growth and dimethylsulfide production of *Emiliania huxleyi*[J]. Periodical of Ocean University of China, 2015, 45(2): 72-79.

[18] Bi R, Ismar S M H, Sommer U, et al. Simultaneous shifts in elemental stoichiometry and fatty acids of *Emiliania huxleyi* in response to environmental changes[J]. Biogeosciences, 2018, 15(4): 1029-1045.

[19] Feng Y, Roleda M Y, Armstrong E, et al. Environmental controls on the elemental composition of a Southern Hemisphere strain of the coccolithophore *Emiliania huxleyi*[J]. Biogeosciences, 2018, 15(2): 581-595.

[20] 张健, 李佳芮, 纪大伟, 等. 黄东海夏、冬季颗石藻群落及其分布研究[J]. 海洋科学, 2016, 40(2): 41-54.
Zhang J, Li J R, Ji D W, et al. Distribution of coccolithophores in the Yellow Sea and East China Sea in summer and winter[J]. Marine Sciences, 2016, 40(2): 41-54.

[21] 郭兵, 龚阳敏, 万霞, 等. 光强和温度对球等鞭金藻(*Isochrysis sphaerica*)生长及其脂肪酸的影响[J]. 中国油料作物学报, 2011, 33(3): 295-301.
Guo B, Gong Y M, Wan X, et al. Effect of light intensity and temperature on growth and fatty acid composition of *Isochrysis sphaerica*[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2011, 33(3): 295-301.

[22] 梁英, 刘春强, 陈书秀, 等. 温度对球等鞭金藻8701叶绿素荧光参数及生长的影响[J]. 海洋湖沼通报, 2011(2): 43-51.
Liang Y, Liu C Q, Chen S X, et al. Effects of temperature on the chlorophyll fluorescence parameters and growth of *Isochrysis galbana* 8701[J]. Transactions of Oceanology and Limnology, 2011(2): 43-51.

[23] Cao Z, Bi R, Zhang C, et al. Quantification of multiple environmental controls on lipid biomarkers in common marine diatoms and dinoflagellates[J]. Marine Biology, 2023, 170: 136.

[24] Bi R, Cao Z, Ismar-Rebitz S M H, et al. Responses of marine diatom-dinoflagellate competition to multiple environmental drivers: Abundance, elemental, and biochemical aspects[J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 12: 731-786.

[25] Ismar S M H, Hansen T, Sommer U. Effect of food concentration and type of diet on *Acartia* survival and naupliar development[J]. Marine Biology, 2008, 154(2): 335-343.

[26] Provasoli L. Growing Marine Seaweeds[M]. Oxford: Pergamon Press, 1963: 9-17.

[27] Bi R, Arndt C, Sommer U. Stoichiometric responses of phytoplankton species to the interactive effect of nutrient supply ratios and growth rates[J]. Journal of Phycology, 2012, 48(3): 539-549.

[28] Xu K, Gao K, Villafañe V E, et al. Photosynthetic responses of *Emiliania huxleyi* to UV radiation and elevated temperature: Roles of calcified coccoliths[J]. Biogeosciences, 2011, 8(6): 1441-1452.

[29] Jiang X, Zhang Y, Hutchins D A, et al. Nitrogen-limitation exacerbates the impact of ultraviolet radiation on the coccolithophore

Gephyrocapsa oceanica[J]. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, 2022, 226: 112368.

[30] Jin P, Gao K, Beardall J. Evolutionary responses of a coccolithophorid *Gephyrocapsa oceanica* to ocean acidification[J]. Evolution, 2013, 67(7): 1869-1878.

[31] Bi R, Ismar-Rebitz S M H, Sommer U, et al. Ocean-related global change alters lipid biomarker production in common marine phytoplankton[J]. Biogeosciences, 2020, 17(24): 6287-6307.

[32] Sharp J H. Improved analysis for "particulate" organic carbon and nitrogen from seawater[J]. Limnology and Oceanography, 1974, 19(6): 984-989.

[33] Hansen H P, Koroleff F. Determination of Nutrients[M]. Weinheim, Germany: Wiley-VCH, 1999: 159-228.

[34] Larsen S H, Beardall J. The effect of temperature and salinity on DMSP production in *Gephyrocapsa oceanica* (Isochrysidales, Coccolithophyceae)[J]. Phycologia, 2023, 62(2): 152-163.

[35] Buitenhuis E T, Pangerc T, Franklin D J, et al. Growth rates of six coccolithophorid strains as a function of temperature[J]. Limnology and oceanography, 2008, 53(3): 1181-1185.

[36] 王平，毛克彪，孟飞，等. 中国东海海表温度时空演化分析[J]. 国土资源遥感，2020，32(4)：227-235.
Wang P, Mao K B, Meng F, et al. Spatiotemporal evolution of sea surface temperature in the East China Sea[J]. Remote Sensing for Natural Resources, 2020, 32(4): 227-235.

[37] 佟善英. 钙化浮游植物颗石藻环境变化生理学研究[D]. 厦门：厦门大学，2018.
Tong S Y. Studies on Environmental Change Physiology of Calcifying Phytoplankton (Coccolithophores)[D]. Xiamen: Xiamen University, 2018.

[38] 魏晓雪，田晨，冯剑丰，等. 磷限制条件下单胞藻胞内磷储量差异机理研究[J]. 环境科学研究，2022，35(6)：1398-1406.
Wei X X, Tian C, Feng J F, et al. Mechanism of intracellular phosphorus storage differences in several unicellular algae under phosphorus limitation[J]. Research of Environmental Sciences, 2022, 35(6): 1398-1406.

[39] Elser J, Sterner R, Gorokhova E, et al. Biological stoichiometry from genes to ecosystems[J]. Ecology Letters, 2000, 3(6): 540-550.

[40] Moreno A R, Martiny A C. Ecological stoichiometry of ocean plankton[J]. Annual Review of Marine Science, 2018, 10: 43-69.

[41] Sheward R M, Liefer J D, Irwin A J, et al. Elemental stoichiometry of the key calcifying marine phytoplankton *Emiliania huxleyi* under ocean climate change: A meta-analysis[J]. Global Change Biology, 2023, 29(15): 4259-4278.

[42] Toseland A, Daines S J, Clark J R, et al. The impact of temperature on marine phytoplankton resource allocation and metabolism [J]. Nature Climate Change, 2013, 3(11): 979-984.

[43] Krumhardt K M, Lovenduski N S, Iglesias-Rodriguez M D, et al. Coccolithophore growth and calcification in a changing ocean [J]. Progress in Oceanography, 2017, 159: 276-295.

[44] Findlay H S, Calosi P, Crawfurd K. Determinants of the PIC: POC response in the coccolithophore *Emiliania huxleyi* under future ocean acidification scenarios[J]. Limnology and Oceanography, 2011, 56(3): 1168-1178.

[45] Gerecht A C, Šupraha L, Edvardsen B, et al. High temperature decreases the PIC/POC ratio and increases phosphorus requirements in *Coccolithus pelagicus* (Haptophyta)[J]. Biogeosciences, 2014, 11(13): 3531-3545.

[46] Chen M, Bi R, Chen X, et al. Stoichiometric and sterol responses of dinoflagellates to changes in temperature, nutrient supply and growth phase[J]. Algal Research, 2019, 42: 101609.

[47] Thomas M K, Kremer C T, Klausmeier C A, et al. A global pattern of thermal adaptation in marine phytoplankton[J]. Science, 2012, 338(6110): 1085-1088.

[48] Barton S, Jenkins J, Buckling A, et al. Evolutionary temperature compensation of carbon fixation in marine phytoplankton[J]. Ecology Letters, 2020, 23(4): 722-733.

[49] Zhang Y, Ma S, Yang X, et al. Effect of ocean warming on pigment and photosynthetic carbon fixation of plankton assemblage in Pingtan Island of Southeast China[J]. Marine Environmental Research, 2023, 192: 106196.

[50] Kwiatkowski L, Aumont O, Bopp L, et al. The impact of variable phytoplankton stoichiometry on projections of primary production, food quality, and carbon uptake in the global ocean[J]. Global Biogeochemical Cycles, 2018, 32(4): 516-528.

[51] Boersma M, Aberle N, Hantzsche F M, et al. Nutritional limitation travels up the food chain[J]. International Review of Hydrobiology, 2008, 93(4-5): 479-488.

[52] Thomas P K, Kunze C, Van de Waal D B, et al. Elemental and biochemical nutrient limitation of zooplankton: A meta-analysis [J]. Ecology Letters, 2022, 25(12): 2776-2792.

[53] Taipale S, Strandberg U, Peltomaa E, et al. Fatty acid composition as biomarkers of freshwater microalgae: Analysis of 37 strains of microalgae in 22 genera and in seven classes[J]. Aquatic Microbial Ecology, 2013, 71(2): 165-178.

[54] Brett M T, Müller-Navarra D C, Ballantyne A P, et al. *Daphnia* fatty acid composition reflects that of their diet[J]. Limnology and Oceanography, 2006, 51(5): 2428-2437.

The Effect of Temperature on C∶N∶P Stoichiometry of Particulate Organic Matters in Typical Marine Haptophytes

Cui Jiaxuan[1,2], Qin Xiao[1,3], Tu Jiamin[1,4], Cao Zhong[1,2], Zhang Chuanli[1,2], Ding Yang[1,2], Bi Rong[1,2]
(1. Frontiers Science Center for Deep Ocean Multispheres and Earth System, Key Laboratory of Marine Chemistry Theory and Technology, Ministry of Education, Ocean University of China, Qingdao 266100, China; 2. Laboratory for Marine Ecology and Environmental Science, Qingdao Marine Science and Technology Center, Qingdao 266237, China; 3. School of Oceanography, Shanghai Jiaotong University, Shanghai 200240, China; 4. Guangzhou Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510630, China)

Abstract: As sea surface temperature continues to rise, the growth and chemical composition of marine phytoplankton change clearly. Haptophytes is a key phytoplankton group in marine ecosystems. Typical species of haptophytes can photosynthesize and calcify simultaneously, driving marine carbon cycle. To date, most studies have focused on physiological changes of *Emiliania huxleyi*, while simultaneous studies on C∶N∶P stoichiometry of particulate organic matters (POC, PON, and POP) in various haptophytes are still scarce. In this study, the effect of temperature (12, 18 and 24 ℃) on the per-contents and molar ratios of POC, PON and POP in typical haptophytes (*Gephyrocapsa oceanica* and *Isochrysis galbana*) were tested. Overall, although warming had no significant effect on per-contents and molar ratios of POC, PON and POP in both species, its effect on the two species showed certain patterns. Specifically, warming reduced per-cell contents of POC, PON and POP (4%～25%) in both species. Per-cell contents of POC and PON were higher in *G. oceanica*, while per-cell contents of POP were higher in *I. galbana*. Warming resulted in a decrease in POC∶PON (～14%), an increase in PON∶POP (～20%), and no clear changes in POC∶POP in both species. This study quantifies the effect of temperature on per-contents and molar ratios of POC, PON and POP in typical haptophytes, which is of great significance for a better understanding of the feedback of haptophytes on marine carbon cycle in the context of global climate change.

Key words: global warming; coccolithophores; *Isochrysis galbana*; particulate organic carbon; particulate organic nitrogen; particulate organic phosphorus

责任编辑 徐 环