



海洋浮游植物铁吸收研究进展

刘天任¹, 孔亮亮², 洪海征¹, 史大林^{1*}

1. 厦门大学海洋生物地球化学全国重点实验室, 厦门 361102

2. 中国海洋大学海洋生命学院, 青岛 266003

* 联系人, E-mail: dshi@xmu.edu.cn

2025-09-30 收稿, 2025-11-27 修回, 2026-01-29 接受, 2026-02-13 网络版发表

国家自然科学基金(42525601, 42421004)资助

摘要 铁(Fe)是限制海洋浮游植物生长的关键元素, 阐明浮游植物对其吸收与利用的机制, 是理解海洋碳汇过程以及科学评估铁施肥增汇潜力的重要科学基础. 本文系统综述了近20年来关于浮游植物铁吸收的主要研究进展. 首先, 结合“海洋微量元素及其同位素生物地球化学循环研究计划”观测数据, 介绍海洋中不同形态铁的分布特征和生物可利用性差异, 以及基于吸收速率常数表征铁生物可利用性的研究方法. 其次, 梳理并比较真核与原核浮游植物铁吸收机制: 真核浮游植物可通过细胞表面还原、胞吞以及Fe(II)'转运等途径获取铁; 原核浮游植物依赖外膜(孔蛋白、TonB依赖转运系统)与质膜转运系统的协同作用, 实现分级铁摄取. 此外, 本文分析了海洋酸化、暖化等全球变化因子对海水铁化学形态及生物可利用性的影响, 并探讨其对浮游植物铁吸收的调控作用. 最后, 本文提出若干亟待解决的科学问题: 现有关于海洋浮游植物铁吸收机制的研究仍主要集中于少数模式物种, 而对其他关键类群的相关机制仍认识有限; 实验室条件下揭示的铁吸收途径在真实海洋环境中对天然浮游植物群落的作用尚不明确; 亟需对全球变化多因子协同作用的影响, 以及中低纬度海域铁施肥的潜在效应开展系统评估.

关键词 海洋浮游植物, 铁的形态, 铁的生物可利用性, 铁吸收机制, 全球变化

海洋浮游植物作为海洋生态系统最主要的初级生产者, 其生物量虽不足全球光合生物总量的1%, 但却贡献了接近50%的全球初级生产力^[1,2]. 浮游植物通过光合作用将二氧化碳(CO₂)固定为有机碳, 其中一部分有机碳经由生物地球化学循环和物理输运等多重途径被转移并封存于深层海洋. 这一过程驱动海洋长期碳汇的形成, 是海洋生物碳泵的核心机制, 对全球碳循环具有重要意义^[3]. 因此, 浮游植物不仅驱动着海洋内部的物质循环与能量流动, 还在调节全球气候方面发挥关键作用.

铁是浮游植物生长不可或缺的微量元素, 其作为诸多功能蛋白的辅助因子, 广泛参与细胞内的生理和代谢过程. 例如, 在硅藻细胞中, 约50%的铁用于支持光合电子传递系统, 包括光系统 I 和 II、细胞色素以

及铁硫蛋白等关键组分^[4,5]. 此外, 铁还参与浮游植物的呼吸作用、固氮作用、硝酸盐同化、有机磷利用以及抗氧化应答等重要过程^[6-8](图1). 缺铁会导致浮游植物光合效率下降、呼吸作用受抑、氮磷同化能力降低, 进而抑制其生长并最终影响海洋初级生产力和生物碳泵作用^[9-11].

尽管铁是地壳中含量第四丰富的元素, 约占地壳总质量的5%^[12], 但其在海水中的浓度却极低. 其中, 开阔大洋表层海水中溶解铁的浓度通常仅为nmol/L级^[13,14], 且生物可利用性低^[15]. 自20世纪90年代以来的研究表明, 铁限制了全球约30%海域中浮游植物的生长和群落初级生产, 尤其在北太平洋副极地、赤道东太平洋及南大洋的高营养盐-低叶绿素(high-nutrient low-chlorophyll, HNLC)海区^[16].

引用格式: 刘天任, 孔亮亮, 洪海征, 等. 海洋浮游植物铁吸收研究进展. 科学通报

Liu T, Kong L, Hong H, et al. Advances in iron acquisition by marine phytoplankton (in Chinese). Chin Sci Bull, doi: 10.1360/CSB-2025-5610

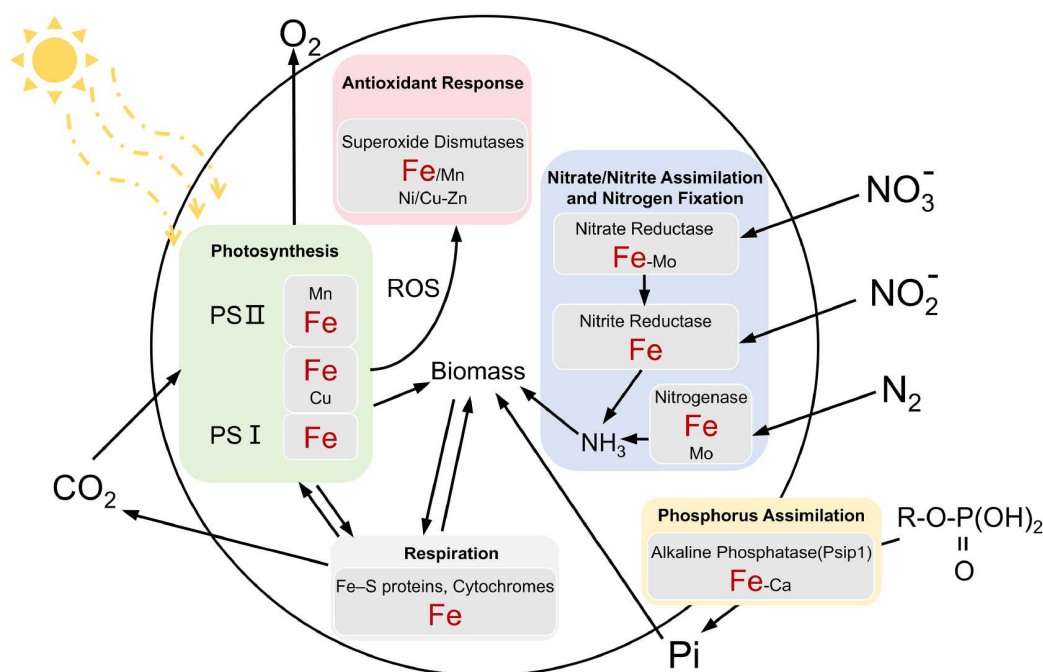


图1 铁参与的浮游植物生理代谢过程。实线箭头代表物质的转化或转运过程；光合作用：铁在光系统II(PS II)与光系统I(PS I)中参与电子传递；抗氧化应答：含铁、锰、铜/锌或镍等金属元素的超氧化物歧化酶(superoxide dismutase)通过清除活性氧来缓解氧化应激及毒性；硝酸/亚硝酸同化与氮固定：硝酸还原酶(nitrate reductase, 含铁、钼)将硝酸盐(NO_3^-)还原为亚硝酸盐(NO_2^-)，亚硝酸还原酶(nitrite reductase, 含铁)将 NO_2^- 还原为氨(NH_3)，以及固氮酶(nitrogenase, 含铁、钼)将氮气(N_2)还原固定为氨；磷同化过程：含铁的碱性磷酸酶(alkaline phosphatase Psp1)水解胞外有机磷化合物($\text{ROPO}(\text{OH})_2$)，生成可被吸收的无机磷(Pi)；细胞呼吸：含铁的铁硫蛋白(Fe-S proteins)及细胞色素(cytochromes)参与电子传递与能量生成

Figure 1 Phytoplankton physiological and metabolic processes that involved iron. Solid lines and arrows represent metabolic conversion or transport processes; photosynthesis: iron presents in both photosystem II (PS II) and photosystem I (PS I) and involves in electron transfer; antioxidant response: superoxide dismutases containing Fe, Mn, Cu/Zn, or Ni mitigate oxidative stress by removing reactive oxygen species; nitrate/nitrite assimilation and nitrogen fixation: nitrate reductase (Fe-Mo) reduces nitrate (NO_3^-) to nitrite (NO_2^-); nitrite reductase (Fe) reduces NO_2^- to ammonia (NH_3); nitrogenase (Fe-Mo) reduces and fixes N_2 to ammonia; phosphorus assimilation: Fe-containing alkaline phosphatase (Psp1) hydrolyzes extracellular organophosphates ($\text{ROPO}(\text{OH})_2$) and releases bioavailable inorganic phosphate (Pi); respiration: Fe-S proteins and cytochromes participate in electron transport and ATP production

工业革命以来，人类活动导致大气 CO_2 浓度持续上升，引发全球气候变暖、极端天气事件频发等一系列环境问题。在此背景下，探索有效的碳中和路径、践行低碳发展理念已成为国际社会的广泛共识。作为地球系统中最活跃的碳汇之一，自1850年以来海洋已吸收了约26%人类活动所排放的 CO_2 ，在缓解气候变化进程中发挥了不可替代的重要作用^[17]。鉴于浮游植物在全球碳循环中的关键地位，部分学者提出“海洋铁施肥”(iron fertilization)策略，即通过刺激浮游植物生长和固碳来增强海洋生物碳泵作用，从而促进大气 CO_2 向深海的封存，以减缓大气 CO_2 增加^[18]。迄今为止，国际上已开展了十余次原位铁施肥实验，主要的实验海区为HNLC海区。分析其结果表明，不同次铁施肥实验观测到的浮游植物群落结构的变化、初级生产力增益

的幅度、有机碳向深海输出的通量等差异较大，且大部分实验的生物泵效应低于理论预期^[19]。其中一个重要的原因是我们对不同浮游植物类群以及对现场天然浮游植物群落铁吸收利用机制的理解仍不充分。此外，在全球变化场景下，海洋酸化、海洋暖化、光照变化等环境因子变化，都将影响浮游植物对铁的吸收和利用。因此，深入阐明海洋浮游植物铁吸收的分子与生理机制及其对环境变化的适应策略，不仅有助于揭示铁对浮游植物生长的调控机理，而且可为阐明铁限制对海洋初级生产力和全球碳循环的影响，科学评估与优化海洋增汇方案提供关键科学依据。围绕上述目标，本文梳理浮游植物铁吸收机制的相关研究进展，并展望该领域尚待解决的重要科学问题与未来研究方向。

1 海洋中铁的化学形态与生物可利用性

海洋中的铁可根据其化学价态或物理形态(即粒径大小)进行分类^[20,21](图2)。从化学价态来看,铁主要以二价(Fe(II))和三价(Fe(III))两种形式存在。在含氧水体中,Fe(III)比Fe(II)更具热力学稳定性,是铁的主要化学形态^[22]。然而,Fe(III)与Fe(II)在海水中也存在动态转化过程,例如,在表层水体中,光化学反应可催化Fe(III)还原为Fe(II)^[23,24],但在碱性氧化的环境下,Fe(II)又会迅速被氧化成Fe(III)^[25]。这种持续的氧化还原过程构成了海洋中铁的动态循环系统,对铁的生物可利用性及浮游植物的生长具有重要影响。

依据粒径大小,海水中的铁可被分为颗粒态铁(particulate iron, $>0.45\ \mu\text{m}$)和溶解态铁(dissolved iron, $<0.45\ \mu\text{m}$),其中,溶解态铁还能进一步细分为粒径 $0.02\sim 0.45\ \mu\text{m}$ 的胶体铁(colloidal iron)和粒径小于 $0.02\ \mu\text{m}$ 的可溶性铁(soluble iron)^[20]。胶体铁主要包含与大分子有机配体络合的铁,以及氧化铁和氢氧化铁等无机胶体颗粒;可溶性铁则主要包括未络合的无机铁(dissolved unchelated inorganic iron, Fe'),以及与小分子配体络合的铁^[21,26]。其中,Fe'包括了水体中未络合的无机Fe(III)与Fe(II),即Fe(III)'与Fe(II)'之和^[27]。

在溶解态铁中,Fe'通常被认为具有较高的生物可利用性,易被浮游植物吸收利用^[28]。然而,在开阔大洋表层海水中,Fe'的浓度极低,通常仅有 $0.1\sim 1\ \text{pmol L}^{-1}$ (表S1),在溶解态铁总量中的占比不足1%^[29]。此外,其存在形态以化学性质稳定性较差的 $\text{Fe}(\text{OH})_x^{(3-x)+}$ 为主^[30]。已有研究表明,天然海水中超过99%的溶解态铁是以与铁载体(siderophore)、卟啉化合物(prphyrins)、腐殖质(humic substances)和糖类(saccharides)等有机配体络合的形式(Fe-ligand, Fe-L)存在^[22]。根据配体与铁的结合强度,可将其分为强配体(L_1 ,如铁载体,条件稳定常数 $K_{\text{FeL1}}^{\text{cond}}$ 数为 $10^{12}\sim 10^{13}\ \text{L mol}^{-1}$)和弱配体(L_2 ,如糖类,条件稳定常数 $K_{\text{FeL2}}^{\text{cond}}$ 为 $10^{11}\ \text{L mol}^{-1}$)^[22,31]。“海洋微量元素及其同位素生物地球化学循环研究计划(GEO-TRACES)^[32]的观测结果表明,在开阔大洋表层海水中,溶解态铁的浓度通常仅为 $0.01\sim 0.1\ \text{nmol L}^{-1}$,而铁配体普遍处于相对过量状态(表S1)。虽然有机配体可通过络合作用提高铁在海水中的溶解度^[33],但生成的络合物的化学性质显著影响铁的生物可利用性^[34,35]。

尽管天然海水中有机配体的形态复杂且难以鉴定,实验室条件下却可通过精准控制培养基中已知化学性

质的铁配体浓度,以调控不同形态铁的浓度,从而进一步开展生物可利用性研究。例如,乙二胺四乙酸(ethylenediaminetetraacetic acid, EDTA)是实验室中常用的铁络合剂,其本身无法透过细胞膜,不具备生物可利用性^[27]。Sunda等人^[36]已建立相关计算方法,可根据光照强度、水体pH和Fe-EDTA添加浓度等参数,精准量化水体中Fe'的含量。因此,研究人员常利用该体系控制Fe'浓度,进而探究浮游植物对Fe'的吸收利用机制。去铁胺B(desferrioxamine B, DFOB)则是一种含有羟肟酸基团、对铁具有极高亲和力的有机铁配体,其与铁络合的条件稳定常数达 $10^{16.5}\ \text{L mol}^{-1}$ 。不同于EDTA,该类有机配体对铁的亲和力极高且存在于开阔大洋的海水中^[37]。鉴于其环境相关性和强络合特性,去铁胺B络合铁(ferrioxamine B, FOB)在实验室中常被用于探究浮游植物对羟肟酸类铁载体络合铁或者强配体络合铁(Fe- L_1)的吸收利用机制^[38]。

在天然海水中,不仅铁的形态组成极其复杂,而且海水pH、温度以及所受光照强度等因素均会影响水体中铁的化学形态、光化学反应以及氧化还原反应等过程,进一步改变海水中铁的生物可利用性^[21,39]。因此,如何精准表征天然海水中溶解态铁的浮游植物可利用性,并实现不同海域、不同深度海水之间的比较,是海洋浮游植物铁吸收研究的一个核心难题。Lis等人^[40]比较了铁限制条件下不同浮游植物对两种不同底物(Fe'和FOB)的 k_{in}/SA 值,即归一化到细胞表面积(surface area, SA)的浮游植物铁吸收速率常数(k_{in});其中 k_{in} 通过计算“铁吸收速率/[Fe]”获得,[Fe]代表底物中目标铁化学形态的浓度。结果发现,在相同底物条件下,不同浮游植物的 k_{in}/SA 值相近,且以FOB为底物时的 k_{in}/SA 值显著低于以Fe'为底物时的值,表明 k_{in}/SA 能有效反映不同铁形态生物可利用性的差异^[41]。该方法已被应用于评估原位水体中溶解态铁的生物可利用性,具体做法是:选用能在目标海域生存的浮游植物,在室内铁限制条件下培养至稳定状态后,将其接种至原位采集的海水样品中,测定铁吸收速率并计算 k_{in}/SA 值,从而评估海水样品中铁的生物可利用性^[41]。此外,为深入探究光照及其他环境因子对海水中溶解态铁生物可利用性的影响,近期研究直接利用原位浮游植物群落开展实验。例如,Lory等人^[42]结合流式细胞分选与 ^{55}Fe 示踪技术,测定天然海水中不同浮游植物类群的短期铁吸收速率,并计算其 k_{in}/SA 值,该方法不仅可用于评估水体中溶解态铁的生物可利用性,还能揭示共存类群之间

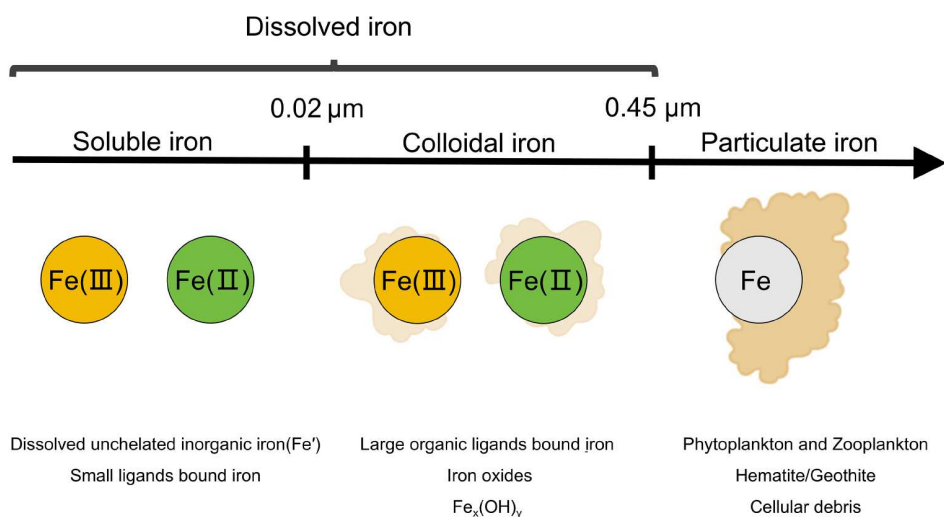


图2 海水中铁的主要化学形态

Figure 2 Major chemical speciation of iron in seawater

的铁竞争能力。

2 浮游植物铁吸收途径

作为海洋初级生产力的主要贡献者，浮游植物依赖高效而灵活的铁吸收机制以适应海水中铁的低浓度和复杂化学形态。近年来，随着室内培养体系的完善以及分子生物学技术的发展，不同浮游植物类群铁吸收的分子机制正逐渐被揭示^[29,30,43,44](图3)。

2.1 真核浮游植物铁吸收途径

2.1.1 细胞表面还原吸收途径

依赖于细胞表面Fe(III)还原酶活性进行的铁还原吸收机制最先在酿酒酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)中被发现。该系统由细胞表面的Fe(III)还原酶(ferric reductase, FRE)、多铜氧化酶(multicopper oxidase)以及Fe(III)透过酶(iron permease, FTR)组成，通过“Fe(III)还原—Fe(II)再氧化—Fe(III)转运”的级联反应实现铁的高效摄取^[45](图3)。

Jones等人^[46]最先发现浮游植物细胞膜上的还原酶能够直接还原胞外的Fe(III)⁺。随后的多项研究通过向培养体系中添加邻菲啰啉二磺酸盐(bathophenanthrolinedisulfonate, BPDS)或者菲啰啉(ferrozine, FZ)等能够与Fe(II)⁺强络合但不能被真核浮游植物吸收利用的配体，证实了假微型海链藻(*Thalassiosira pseudonana*)、大洋海链藻(*Thalassiosira oceanica*)、威氏海链藻(*Thalassiosira weissflogii*)和三角褐指藻(*Phaeodacty-*

lum tricornutum)等硅藻在吸收利用铁的过程中涉及Fe(III)还原过程^[47,48]。此外，海洋硅藻的基因组中也发现了酿酒酵母*S. cerevisiae*铁还原吸收系统的同源基因^[49]。Shaked等人^[27]基于上述研究结果提出了真核浮游植物Fe(III)还原吸收模型(Fe(II)_s)，即真核浮游植物可借助胞外还原酶吸收海水中的Fe(III)⁺和Fe(III)-L。然而，对于Fe(II)⁺再氧化和转运过程，尽管已有研究表明硅藻胞表面的Fe(II)⁺氧化受铜的可利用性调控，但目前仍缺乏直接实验证据将生理层面的氧化还原活性与分子层面的基因表达相关联，无法明确硅藻中与*S. cerevisiae*铁还原吸收系统同源的基因是否行使相同的生理功能^[29]。此外，*T. pseudonana*的多铜氧化酶同源基因所编码蛋白的亚细胞定位尚未明确，有学者推测*T. pseudonana*的Fe(III)透过酶可能不依赖于多铜氧化酶，而是具备直接吸收Fe(III)⁺的能力^[29]。因此，关于真核浮游植物铁还原吸收过程实际运行的分子机制仍有待深入研究予以阐明。

2.1.2 非细胞表面还原吸收途径

室内培养实验的结果显示，部分海洋真核浮游植物(如赫氏颗石藻(*Emiliania huxleyi*)和青绿藻(*Ostreococcus tauri*))的细胞表面未检测到铁还原酶活性^[30,50]。这意味着在以Fe(III)为主要价态的海水中，这类浮游植物的铁吸收可能不依赖细胞表面还原过程，而是通过直接吸收Fe(III)⁺或Fe(III)-L的方式来满足自身铁需求。目前，已在三角褐指藻*P. tricornutum*中发现了两种不依赖胞外还原酶活性的铁吸收途径：植物转铁蛋白

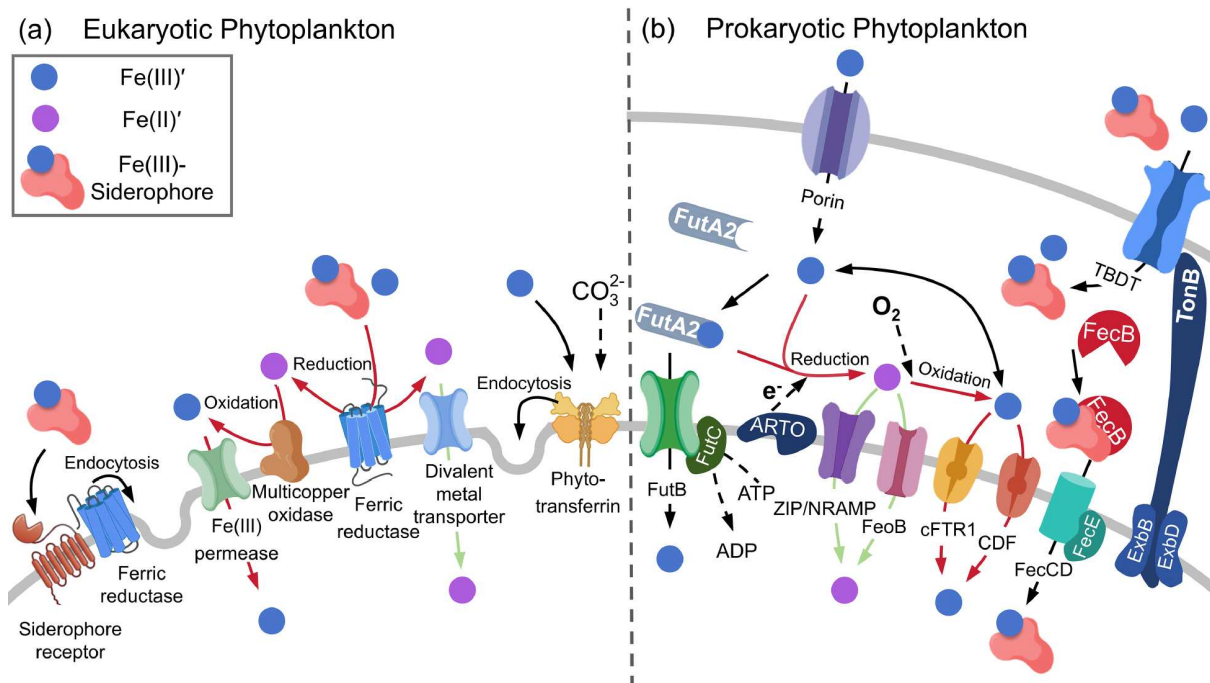


图3 真核与原核浮游植物铁吸收机制。(a) 真核浮游植物铁吸收机制；(b) 原核浮游植物铁吸收机制。实线箭头表示Fe转运或转化过程；虚线箭头表示其他物质的参与；红色箭头代表Fe(III)还原以及Fe(II)'再氧化-Fe(III)'转运吸收途径；绿色箭头代表金属转运蛋白介导Fe(II)'吸收途径；ATP: 三磷酸腺苷；ADP: 二磷酸腺苷；TBDT: TonB依赖的外膜转运体；TonB-ExbB-ExbD: TonB-ExbB-ExbD复合物；Fut: Fe(III)转运体；ARTO: 非传统呼吸末端氧化酶；FeoB: 亚铁转运蛋白B；cFTR1: 蓝藻Fe(III)透过酶1；Fec: 铁-柠檬酸转运系统

Figure 3 Eukaryotic and Prokaryotic Phytoplankton Iron Uptake Mechanisms. (a) Eukaryotic phytoplankton iron uptake mechanisms; (b) prokaryotic phytoplankton iron uptake mechanisms. Solid lines and arrows represent Fe conversion or transport processes; dashed arrows indicate participation of other substances; red arrows represent the pathway of Fe(III) reduction and Fe(II)' re-oxidation-Fe(III)' transport and uptake; green arrows represent the pathway of Fe(II)' uptake mediated by metal transport proteins; ATP: adenosine triphosphate; ADP: adenosine diphosphate; TBDT: TonB-dependent transporters; TonB-ExbB-ExbD: TonB-ExbB-ExbD complex; Fut: Fe(III) uptake transporters; ARTO: alternative respiratory terminal oxidase; FeoB: ferrous iron transporter B; cFTR1: cyanobacterial Fe(III) permease 1; Fec: ferric citrate uptake transport system

(phytoferritin, pTF)介导的胞吞途径和Fe(III)-铁载体(Fe(III)-siderophore)诱导的胞吞途径(图3)。

植物转铁蛋白是一类介导胞吞作用以直接摄取Fe(III)'的跨膜蛋白^[51]。该蛋白家族的编码基因广泛存在于浮游植物谱系中^[52]，包括硅藻中的铁饥饿诱导蛋白2A基因(*iron starvation-induced protein 2A*, *ISI-P2A*)^[53]和绿藻中的铁同化蛋白1基因(*iron assimilatory protein 1*, *FEA1*)^[54]，且在低铁条件下表达水平显著上调^[55,56]。进化分析显示，植物转铁蛋白与后生动物中的转铁蛋白(transferrin)存在趋同进化现象，两者都依赖碳酸根离子(CO_3^{2-})来协调Fe(III)'结合。这一特性使得植物转铁蛋白能够利用海水中相对丰富的 CO_3^{2-} 来获取痕量铁，但也使其对环境条件高度敏感。一旦海水中Fe(III)'浓度或 CO_3^{2-} 浓度发生变化，铁吸收效率就可能受到影响^[29,51]。值得注意的是，青绿藻*O. tauri*的植物转铁蛋白FEA1的表达受环境中铜的生物可利用性调

控，即在铁缺乏而铜充足的条件下，FEA1被强烈诱导表达，并能高效结合铁；然而，当铁与铜同时缺乏时，FEA1的表达显著受到抑制。这表明，FEA1在*O. tauri*细胞内建立了一种新型的铜-铁代谢关联，铜通过调控FEA1的表达，间接影响细胞对铁的吸收。但调控该铜-铁关联的分子机制仍待进一步探究^[57]。

Fe(III)-铁载体诱导的胞吞途径是近期在三角褐指藻*P. tricornutum*中新发现的一种铁吸收途径^[58]。该途径涉及三个关键蛋白：铁饥饿诱导蛋白1(*iron starvation-induced protein 1*, *ISIP1*)^[58]、铁载体结合蛋白1(*ferrichrome-binding protein 1*, *FBP1*)和铁还原酶2(*ferric reductase 2*, *FRE2*)^[59]。其中，ISIP1是一种硅藻特异性蛋白；基因敲低实验的结果显示，当ISIP1表达量降低时，*P. tricornutum*几乎失去对铁载体去铁胺B络合铁(FOB)的吸收能力^[58]。FBP1是一种铁载体受体蛋白，硅藻通过水平基因转移获得编码该蛋白的基因，且该

基因在进化过程中发生显著扩增. 部分硅藻物种可拥有多达五个旁系同源基因, 且这些基因所编码的蛋白可能对应识别不同的铁载体底物^[29]. FRE2是一类真核生物起源的Fe(III)还原酶, 针对其生理功能的研究结果表明该蛋白可能与铁的胞内还原相关, 而非介导Fe(III)在细胞表面的还原反应^[29,59]. 据此推测, 硅藻通过胞吞途径吸收Fe(III)-铁载体的过程可能首先由特定受体介导, 促使细胞将Fe(III)-铁载体吞至胞内; 随后, FRE2的还原酶活性被激活, 催化胞内Fe(III)-铁载体的解离并释放铁离子. 此外, 植物转铁蛋白介导的铁吸收同样依赖胞吞途径, 不同的胞吞吸收途径可能在细胞内部实现整合, 进而将铁转运至特定的代谢位点或者细胞器中^[60]. 另外, 赫氏颗石藻*E. huxleyi*缺乏胞外还原酶活性, 且其基因组中不存在*ISIP1*同源基因, 但仍具备铁载体吸收能力^[50]. 这表明该物种可能拥有更独特的吸收机制, 有待进一步研究予以揭示.

此外, 部分真核浮游植物中存在直接吸收Fe(II)'的途径(图3)^[50], 但具体的分子调控机制仍不明确. 现有研究推测, 真核浮游植物细胞内具有Fe(II)'转运能力的蛋白家族, 如锌铁转运蛋白(zinc/iron-regulated transporter-like protein, ZIP)、天然抗性相关的巨噬蛋白(natural resistance associated macrophage protein, NRAMP)和阳离子扩散蛋白(cation diffusion facilitator, CDF)等, 可能参与到该过程中^[29,45]. 例如, 当青绿藻*O. tauri*对Fe(II)'的吸收能力增强时, 细胞内铁调控转运蛋白1(iron-regulated transporter-like protein 1, Irt1)的表达被观察到显著上调^[61], 但其具体的功能和作用机制仍有待进一步阐明.

2.2 原核浮游植物铁吸收途径

聚球藻(*Synechococcus*)、原绿球藻(*Prochlorococcus*)以及束毛藻(*Trichodesmium* spp.)等蓝藻是海洋中重要的原核浮游植物类群. 这些蓝藻具有类似革兰氏阴性菌的外膜与周质空间结构, 因此它们对胞外铁的吸收利用与真核浮游植物存在差异(图3), 涉及跨外膜和跨质膜两个过程. 目前对蓝藻铁吸收与转运途径的认知主要源自淡水模式株——集胞藻*Synechocystis* PCC 6803^[30,43]. 近期的研究表明, 近岸海洋蓝藻也存在部分与集胞藻类似的铁吸收转运机制^[44].

2.2.1 跨外膜的铁转运途径

目前已知蓝藻细胞存在两种能够介导胞外铁跨外膜转运的途径: 孔蛋白(porin)介导的Fe(III)'转运途径和

TonB依赖的转运系统介导的Fe(III)'与Fe(III)-铁载体转运途径(图3).

孔蛋白通常是由16个反向平行的 β 折叠构成的一种非选择性的通道蛋白, 其所能转运的分子量具有上限. 因此, 当前的研究认为孔蛋白仅能以被动扩散的方式介导Fe(III)'跨外膜转运^[62].

TonB依赖的转运系统由定位于外膜上的TBDT和定位在质膜上的TonB-ExbB-ExbD复合物组成, 是一种能够跨外膜转运Fe(III)'与Fe(III)-铁载体的系统^[63]. TBDT是一类无需消耗能量即可高效结合胞外铁的外膜受体蛋白^[64]. 由于细胞外膜本身不能产生能量, TBDT必须借助TonB-ExbB-ExbD复合物从质膜获取能量, 将结合的铁转运至周质空间. TBDT蛋白的N-末端含有被称为“TonB盒(TonB box)”的保守区域, 可被TonB所识别. 当TonB与TBDT的TonB盒区域结合之后, TBDT便与TonB-ExbB-ExbD复合物产生联系. TonB-ExbB-ExbD复合物能将质膜上产生的质子动力势(proton motive force)通过TonB传递给外膜上的TBDT, 诱导TBDT的构象发生变化, 从而实现底物的跨外膜转运^[65]. 需要指出的是, TonB依赖的转运系统并不具有专一性, 不仅可以转运Fe(III)'与Fe(III)-L, 还能转运维生素B₁₂、糖类以及芳香族化合物等多种物质^[63,66,67].

2.2.2 跨质膜的铁转运机制

Fe(III)'进入周质空间后可通过四种机制实现跨质膜转运: (1) Fut介导Fe(III)'转运^[68]; (2) 由ARTO与FeoB或ZIP共同介导的Fe(II)'还原转运^[69,70]; (3) cFTR1介导Fe(III)'直接转运^[71]; (4) CDF介导Fe(III)'直接转运^[72](图3).

Fut转运系统由定位于周质空间的Fe(III)'结合蛋白FutA2和锚定在质膜上的FutB与FutC组成^[68]. 其中, FutA2对Fe(III)'具有较强的结合能力, 能够将所结合的Fe(III)'转运给FutB; FutB借助FutC水解ATP所产生的能量, 将Fe(III)'转运至胞内^[73]. 编码Fut系统的基因在蓝藻中普遍存在, 进一步表明该系统对蓝藻跨质膜吸收Fe(III)'的重要性^[69,70].

ARTO是一种定位在质膜上的酶, 能够利用呼吸电子传递链的电子将周质空间的Fe(III)'还原为Fe(II)'^[69]. 生成的Fe(II)'可通过质膜上的FeoB进入胞质, 此过程与真核浮游植物细胞对Fe(II)'的吸收机制具有一定相似性. 然而, 并非所有蓝藻都含有*FeoB*的同源基因, 有研究推测, 这类蓝藻可能依赖ZIP或NRAMP等非特异性的二价金属转运蛋白来完成铁的摄取^[70]. 值得注

意的是, 近期针对近岸蓝藻 *Synechococcus* sp. strain PCC 7002 的研究发现, 该物种的质膜上可能并不存在 Fe(II) 的转运途径^[44]。因此, Fe(II) 吸收机制在不同海洋蓝藻中的普遍性仍有待进一步阐明。此外, 周质空间中生成的 Fe(II) 还可被氧气重新氧化为 Fe(III) , 随后由质膜上的 cFTR1 转运进入胞质^[71]。该过程与真核浮游植物依赖细胞表面还原酶活性的铁吸收机制具有高度相似性(图3)。有研究进一步表明, 蓝藻质膜上的 CDF 家族金属转运蛋白也参与上述氧化还原耦联的铁转运过程, 或直接介导周质空间中 Fe(III) 的摄取与转运^[44,72]。

相较于多种 Fe(III) 转运途径, 目前在原核浮游植物中仅发现一种介导周质空间内 Fe(III) -铁载体跨质膜转运的机制, 且因其可转运铁-柠檬酸而得名^[74], 即由 Fec 介导的 Fe(III) -铁载体跨质膜转运。该转运系统由周质空间的底物结合蛋白 FecB、跨膜通道蛋白 FecC 和 FecD 以及 FecE 组成。 Fe(III) -铁载体进入周质空间后, 先被 FecB 捕获并转运至质膜, 随后由质膜上的 FecC/FecD 蛋白介导跨膜转运, 并由 FecE 通过水解 ATP 提供能量^[75]。

2.2.3 束毛藻特殊的铁吸收机制

束毛藻 (*Trichodesmium* spp.) 是一类丝状固氮蓝藻, 其藻丝由单列、连续且无分支的细胞组成, 每根藻丝平均包含约 100 个细胞。在天然海水中, 束毛藻既能以单藻丝形式存在, 也可在生物量较高时聚集成散射状或梭形的束状群落, 即束状体 (colonies)^[76]。束状体具备主动捕获含铁尘埃颗粒的能力, 可将含铁的尘埃颗粒富集于群落的核心区域, 并通过还原作用促进铁的溶解释放^[77]。此外, 固氮过程产生的 H_2 可作为电子供体, 进一步促进束状体对颗粒态铁的吸收与利用^[78]。

束毛藻束状体还常与产生铁载体的异养细菌共生。这些细菌分泌的铁载体能够通过有机络合反应促进尘埃中难溶性铁的溶解, 并将其转化为可利用形态供给束毛藻细胞使用^[79]。然而, 束毛藻细胞如何实现对 Fe(III) -铁载体以及 Fe(III) 的跨外膜和跨质膜转运目前尚不清楚。

3 全球变化对浮游植物铁吸收的影响

在全球变化背景下, 海洋酸化、海洋暖化以及光照等环境因子的变化不仅会改变海水中铁的浓度和形态, 还可以调控浮游植物的生长代谢过程, 进而影响浮游植物铁吸收^[80-82]。

3.1 海洋酸化

随着化石燃料燃烧、土地利用变化及工业生产等过程持续排放, 大气中 CO_2 浓度已从工业化前的 278 ppm 升至 2024 年的 422.45 ppm^[17]。大气 CO_2 浓度的持续增长导致海水中碳酸盐系统发生改变, 水体中溶解的 CO_2 和碳酸氢根 (HCO_3^-) 浓度升高, 而 pH 与 CO_3^{2-} 浓度降低, 形成海洋酸化^[83]。开阔大洋表层海水的平均 pH 已较工业革命前下降了 0.1 个单位。基于当前排放趋势与政策, 政府间气候变化专门委员会 (Intergovernmental Panel on Climate Change, IPCC) 预估 21 世纪末大气 CO_2 浓度可提升至约 800 ppm, 表层海水的 pH 将进一步下降约 0.3~0.4 个单位^[84]。海洋酸化不仅改变水体中的碳酸盐系统, 还会影响水体中铁的溶解度及其化学形态^[85], 进而对浮游植物的铁吸收利用及环境适应能力产生重要影响^[86]。

已有研究表明, 海水 pH 降低可提高 Fe(III) 的溶解度, 并在表层海水光化学过程产生的活性氧作用下促使 Fe(III) 还原为 Fe(II) ^[85]。同时, pH 下降还会延缓 Fe(II) 的再氧化过程^[25]。这种“增溶-缓氧化”的双重机制可能导致表层海水中 Fe(II) 浓度升高^[85]。然而, 在天然海水中, 未络合无机铁 (Fe') (包括 Fe(III) 和 Fe(II)) 在溶解态铁中所占比例极低, 超过 99% 的溶解态铁与有机配体结合形成稳定的有机络合物。因此, 有机配体与铁之间的络合-解离平衡对调控 Fe' 浓度具有重要作用, 是调控铁生物可利用性的关键机制, 其影响通常超过酸化对 Fe' 的增溶效应。Shi 等人^[87] 基于室内培养与大西洋表层海水原位实验, 揭示了海洋酸化可通过调节铁-有机配体解离平衡改变 Fe' 浓度, 从而显著影响浮游植物的铁吸收速率。该研究将铁配体划分为三类: (1) 含酸性结合基团的配体 (如 EDTA), 其与 Fe(III) 形成的络合物在 pH 8.1 的海水中解离时会释放约 2.3 个质子; 因此, 在质子浓度较高的酸性环境中, 此类络合物的解离受到抑制, 使得 Fe' 浓度下降, 进而显著降低浮游植物的铁吸收速率。(2) 可质子化配体 (如氮携菌素 Azotochelin), 其络合物解离时仅释放 0.1 个质子, 受 pH 变化影响极小; 因此, pH 变化对浮游植物吸收此类络合铁的影响相应也较小。(3) 依赖细胞表面还原酶活性的配体, 其络合的铁需借助还原酶介导的电子传递过程才解离释放, 而电子传递过程通常伴随质子的释放; 在酸性环境下, 推测较高的质子浓度会降低电子传递效率, 导致还原酶活性下降, 进而削弱浮游植物对该类配体络合铁

的吸收能力. 大西洋原位实验结果显示, 随着海水pH降低, 浮游植物对溶解态铁的吸收速率显著下降^[87]. 该结果进一步表明, 海洋酸化通过改变铁-有机配体的解离平衡, 降低了铁的浮游植物可利用性, 且其降低程度在不同海域因有机配体组成差异而有所不同.

此外, 部分浮游植物还存在依赖于 CO_3^{2-} 的植物转铁蛋白介导的 Fe(III) 吸收途径. 酸化引起的 CO_3^{2-} 浓度的下降可能干扰该吸收机制, 进而影响浮游植物对铁的吸收利用^[51]. 然而, 酸化对原位海区浮游植物群落植物转铁蛋白介导的 Fe(III) 吸收的影响程度, 仍有待进一步探究.

3.2 海洋暖化

大气中 CO_2 等温室气体浓度的升高还会导致全球气温上升, 在海-气交换作用下, 海洋表层温度随之升高, 引发海洋暖化^[88]. 海洋暖化可加速海冰融化、加剧海水层化, 并改变海洋环流格局^[89]. 关于南大洋铁输入的模型研究表明, 全球变暖加速海冰融化并增强大气沉降, 会增加铁的外源输入^[90]; 然而, 海水层化会抑制深层富铁水体向表层的垂向输送, 限制铁的内源补充^[91].

尽管如此, 目前关于海洋暖化如何直接影响浮游植物铁吸收的研究仍十分有限. 已有工作表明, 海洋暖化可通过改变海洋水体的物理化学性质来影响海水中铁的生物可利用性, 进而调控浮游植物对铁的吸收. 例如, 温度升高会加速海水中 Fe(II) 的氧化速率. 红海亚喀巴湾的观测显示, 当表层水温升高3~4℃时, 水体中 Fe(II) 的氧化速率约增至原先的4倍, 导致生物可利用性较高的 Fe(II) 含量显著降低^[92]. 升温还会显著加快水体中铁氧化物和氢氧化物的沉淀速率, 并增强颗粒态铁的稳定性^[93]. 此外, 海水层化效应的加剧还会延长表层水体的滞留时间和光照暴露时长, 进而影响表层海水中铁的光化学反应过程^[91].

3.3 光照变化

海洋暖化不仅直接作用于铁的生物地球化学循环, 还能通过改变上层海洋的动力过程与海冰覆盖, 间接影响水体光照环境. 例如, 在中低纬度海区, 暖化导致的混合层变浅使表层水体暴露于更高通量的光合有效辐射(photosynthetically active radiation, PAR)与紫外辐射(ultraviolet radiation, UVR)^[94]; 而在高纬度地区, 气候变暖加速海冰消融, 海冰覆盖面积减少, 显著增强了进

入水体的光辐射^[95]. 与此同时, 人为排放的氯氟烃等活性物质引起平流层臭氧耗损, 导致抵达海表的中波紫外线(ultraviolet radiation B, UVB)通量上升, 该现象在高纬度尤为显著^[96]; 而全球变暖引发的平流层冷却, 可能进一步加剧臭氧损耗^[97]. 尽管有研究显示臭氧层正逐渐恢复^[98], 但该过程受纬度、温室气体排放等多种因素调控, 具有显著的复杂性^[99]. 总之, 上述气候与大气化学过程共同作用正在改变表层海洋的光照格局^[94].

光不仅是海洋生态系统的主要能量来源, 也是调控水体中铁形态转化的关键因子. 例如, 含有 α -羟基羧酸基团的有机配体^[100], 因该基团同时具备羟基(-OH)与羧基(-COOH)双官能团, 且两个官能团中的氧原子均含孤对电子, 可与 Fe(III) 形成稳定配位键——这种配位作用使配体的电子轨道与 Fe(III) 的空轨道充分重叠, 进而形成 Fe(III) 有机络合物. 然而, 与通过异羟肟酸基团或儿茶酚基团络合形成的 Fe(III) 有机络合物相比, α -羟基羧酸基团形成的络合物光稳定性明显更弱, 在自然光照条件下, 该类络合物易发生配体到金属的电荷转移(ligand-to-metal charge transfer, LMCT)反应, LMCT过程会进一步促使配体氧化脱羧, 同时将与配体结合的 Fe(III) 还原为 Fe(II) , 最终导致 Fe(III) 有机络合物发生光解, 并释放出具有更高生物可利用性的 Fe(II) ^[101]. 在太阳光谱中, UVB对 Fe(III) 光还原的光化学效率最高; 而UVA与可见光虽能量较低, 却因穿透能力更强, 可在更深水层驱动 Fe(III) 的还原过程^[102]. 因此, 光照强度与光谱组成的改变将直接影响铁的光化学循环过程.

此外, 增强的光照还会促使海水中羟基自由基($\text{OH}^\cdot$)、超氧化物($\text{O}_2^\cdot$)、过氧化氢(H_2O_2)等活性氧的积累, 而这些活性氧是水体中铁氧化还原过程的关键调控因子^[39]. Xing等人的研究证实, 在天然水体中配体浓度较低时, 超氧化物可推动 $\text{Fe(III)}\text{-L}$ 以及胶体态 Fe(III) 发生还原反应, 调控铁形态转化与生物可利用性^[103]. 因此, 光照增强可能会通过改变水体中铁的形态以及生物可利用性, 间接影响浮游植物对铁的吸收. 值得注意的是, 光照强度的变化还会改变浮游植物对铁的需求和吸收速率^[104-107], 以及影响铁的还原吸收过程^[108]. 然而, 具体的调控机制仍需进一步研究.

4 展望

得益于分析技术的进步与研究的不断深入, 近年

来海洋浮游植物铁吸收相关研究取得了显著进展。这些成果从元素化学与细胞生理等层面深化了对浮游植物如何高效吸收海水中浓度极低且形态复杂的铁的理解。然而,该领域仍存在若干亟待解决的科学问题:

(1) 目前关于真核浮游植物铁吸收机制的研究多集中于少数模式藻种(如三角褐指藻*P. tricornutum*、假微型海链藻*T. pseudonana*),而对于其他具有重大生态意义的物种仍缺乏深入认识。例如,在碳循环和生物碳泵中具有重要作用的颗石藻(如*E. huxleyi*)^[109]、HNLC海区优势硅藻(如*Chaetoceros simplex*、*Fragilariopsis cylindrus*)^[110,111]以及微微型真核浮游植物(如*Ostreococcus lucimarinus*、*Micromonas pusilla*)^[112,113]等类群的铁吸收机制尚不明确。此外,关于原核浮游植物(如*Prochlorococcus*、*Synechococcus*)的铁吸收机制,目前主要沿用淡水模式蓝藻*Synechocystis* PCC 6803的相关研究成果^[30]。尽管近期已有关于近岸蓝藻铁吸收机制的探索^[44],但对广泛分布于中低纬开阔大洋的海洋蓝藻的铁吸收策略仍知之甚少。因此,未来应加强对上述生态关键类群铁吸收机制的研究,以深化对海洋浮游植物铁利用策略的理解,并为揭示原位浮游植物群落铁吸收过程与初级生产力之间的关系提供理论基础。

(2) 胞吞等不依赖转运蛋白或细胞表面还原酶活性的铁吸收机制的发现,拓展了人们对浮游植物铁吸收途径的认知。然而,在天然海洋环境中,溶解态铁的含量极低,通常为nmol/L水平,且其化学形态复杂多变^[114]。铁的化学形态及其生物可利用性是决定浮游植物能否有效摄取铁的关键因素^[34],但目前仍缺乏能够精准检测海水中铁化学形态并准确表征其生物可利用性的有效方法,这在很大程度上制约了对原位浮游植物铁吸收机制的深入解析。在此背景下,原位浮游植物究竟主要依赖何种机制摄取铁,以及如何在多种潜在吸收途径之间进行协调与优化以实现高效铁利用,仍是当前研究中的关键空白。值得注意的是,有研究者基于酿酒酵母*S. cerevisiae*的研究结果提出,通过“Fe(III)还原—Fe(II)再氧化—Fe(III)转运”的级联反应实现铁摄取的过程,仅在周围铁浓度达 $\mu\text{mol L}^{-1}$ 水平时才具备高效性,难以适用于寡营养海域的实际条件^[29]。与此不同的是,Shaked等人^[27]构建的Fe(II)_o模型整合了海水中不同铁形态的实测浓度数据和实验室培养获得的浮游植物对各类铁形态的还原速率常数,其估算结果表明:即使当海水中总溶解铁浓度处于pmol/L水平时,浮游植物仍可通过细胞表面还原途径同时吸收利用有机

配体络合铁(Fe-L)和Fe(III)_o,且由此产生的铁供给速率(约 $2 \times 10^{-19} \text{ molFe cell}^{-1} \text{ d}^{-1}$)在海洋浮游植物铁生理需求范围内($2 \times 10^{-20} \sim 4 \times 10^{-18} \text{ molFe cell}^{-1} \text{ d}^{-1}$),足以满足其生理需求。然而,上述模型主要基于实验室培养数据和化学参数的外推,未能充分考虑自然海洋环境中铁形态的动态变化以及浮游植物群落组成的复杂性。当前,针对原位浮游植物群落铁吸收机制的直接观测证据仍非常缺乏。在铁形态复杂、浓度极低且生物可利用性难以准确量化的情况下,不同海区的浮游植物群落究竟以何种机制为主导获取铁资源?对于具备多种铁吸收途径的物种而言,如何在不同环境条件下动态调控各途径的贡献比例以实现铁摄取效率的最大化?这些问题都亟待通过发展高灵敏度的铁形态分析技术与开展更多原位机制性研究加以阐明。

(3) 全球变化正在使海洋生态系统同时面临酸化、暖化、光照变化和层化加剧等多种环境压力。这些因子并非单独起作用,而是相互耦合,共同影响浮游植物的生理过程,尤其对其铁吸收效率和海洋初级生产力产生重要影响^[86,87,105,106,108,115]。然而,目前大多数研究仍集中在单一因子的影响上,对多因子如何协同或相互拮抗地调控浮游植物的铁吸收效率、细胞内铁的分配以及最终对初级生产力造成的影响,尚缺乏系统性认知。这一认知缺口限制了我们未来对海洋生态系统响应全球变化的精准预测。因此,未来需结合多因子胁迫实验与模型预测手段,系统探究多重环境压力对浮游植物铁吸收与利用的综合效应。

(4) 已实施的铁施肥实验多聚焦于高纬度的HNLC海域。然而,这些海域除铁限制外,低温、弱光照等因素也共同制约浮游植物的生长与固碳能力,导致浮游植物生长周期长、碳输出效率偏低,铁施肥对初级生产力及碳汇的提升效果常未达预期^[19]。近年来,随着对中低纬海域调查与研究的持续深入,人们对该区域初级生产过程及关键元素生物地球化学循环机制的认知愈发清晰^[116,117]。特别是对真光层分层结构、铁限制特征及生物固氮过程的理解不断加深,未来在该区域开展针对性的铁施肥实验,通过促进固氮藻生长与固氮作用、增加氮营养盐供给从而提升浮游植物群落初级生产力,有望成为海洋增汇的潜在途径^[118,119]。然而,当前针对束毛藻等关键固氮蓝藻类群的铁吸收利用机制仍不清晰,对哪种铁形态(如配体结合态铁、溶解态铁)是主要的吸收利用形态也不甚了解。因此,探究固氮蓝藻吸收利用铁的机制不仅能完善中低纬度海域铁-氮

耦合循环理论, 还能为精准评估铁施肥对固氮过程的调控效应以及优化施铁方案提供科学依据, 可成为未来重点探索的方向。

综上所述, 浮游植物铁吸收机制的研究仍面临众多挑战, 包括关键类群机制不清、铁形态生物可利用性难以量化、多因子协同效应不明等。因此, 未来研究需要通过多学科交叉融合(如海洋生物学、海洋化学、海洋物理等)、多技术手段结合(如同位素示踪、组学分析、基因编辑)以及多尺度系统整合(从分子、细胞、

到群落), 针对具生态意义的浮游植物开展精准控制下的系统实验, 深入解析浮游植物铁吸收机理及其影响因素。同时, 须加强长期原位观测(如航次调查与定点监测), 发展高灵敏度铁形态分析方法, 以真正理解原位海域天然浮游植物群落如何吸收利用铁。并且可以基于实验与观测数据, 构建“环境因子-铁吸收-初级生产力”的级联模型, 从而系统评估气候变化背景下海洋初级生产力的演变趋势, 为未来海洋生态系统功能预测提供科学支撑。

参考文献

- Field C B, Behrenfeld M J, Randerson J T, et al. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science*, 1998, 281: 237–240
- Falkowski P G, Katz M E, Knoll A H, et al. The evolution of modern eukaryotic phytoplankton. *Science*, 2004, 305: 354–360
- Basu S, Mackey K. Phytoplankton as key mediators of the biological carbon pump: their responses to a changing climate. *Sustainability*, 2018, 10: 869
- Raven J A. Predictions of Mn and Fe use efficiencies of phototrophic growth as a function of light availability for growth and of C assimilation pathway. *New Phytol*, 1990, 116: 1–18
- Strzepek R F, Harrison P J. Photosynthetic architecture differs in coastal and oceanic diatoms. *Nature*, 2004, 431: 689–692
- Morel F, Lam P, Saito M. Trace Metal Substitution in Marine Phytoplankton. In: Jeanloz R, Freeman K H, eds. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, Vol 48, 2020. 491–517
- Torcello-Requena A, Murphy A R J, Lidbury I D E A, et al. A distinct, high-affinity, alkaline phosphatase facilitates occupation of P-depleted environments by marine picocyanobacteria. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2024, 121: e2312892121
- Borowitzka M A, Beardall J, Raven J A. *The Physiology of Microalgae*. New York, Heidelberg: Springer International Publishing, 2016
- Greene R M, Geider R J, Falkowski P G. Effect of iron limitation on photosynthesis in a marine diatom. *Limnol Oceanogr*, 1991, 36: 1772–1782
- Milligan A J, Harrison P J. Effects of non-steady-state iron limitation on nitrogen assimilatory enzymes in the marine diatom *Thalassiosira weissflogii* (BACILLARIOPHYCEAE). *J Phycol*, 2000, 36: 78–86
- Finkel Z V, Beardall J, Flynn K J, et al. Phytoplankton in a changing world: cell size and elemental stoichiometry. *J Plankton Res*, 2010, 32: 119–137
- Taylor S R. Abundance of chemical elements in the continental crust: a new table. *Geochim Cosmochim Acta*, 1964, 28: 1273–1285
- Bowie A R, Achterberg E P, Blain S, et al. Shipboard analytical intercomparison of dissolved iron in surface waters along a north-south transect of the Atlantic Ocean. *Mar Chem*, 2003, 84: 19–34
- Kondo Y, Takeda S, Furuya K. Distinct trends in dissolved Fe speciation between shallow and deep waters in the Pacific Ocean. *Mar Chem*, 2012, 134–135: 18–28
- Kuma K, Matsunaga K. Availability of colloidal ferric oxides to coastal marine phytoplankton. *Mar Biol*, 1995, 122: 1–11
- Boyd P W, Jickells T, Law C S, et al. Mesoscale iron enrichment experiments 1993–2005: synthesis and future directions. *Science*, 2007, 315: 612–617
- Friedlingstein P, O'Sullivan M, Jones M W, et al. Global carbon budget 2024. *Earth Syst Sci Data*, 2025, 17: 965–1039
- de Baar H J W, Boyd P W, Coale K H, et al. Synthesis of iron fertilization experiments: from the Iron Age in the Age of Enlightenment. *J Geophys Res*, 2005, 110: 2004JC002601
- Yoon J E, Yoo K C, Macdonald A M, et al. Reviews and syntheses: ocean iron fertilization experiments-past, present, and future looking to a future Korean Iron Fertilization Experiment in the Southern Ocean (KIFES) project. *Biogeosciences*, 2018, 15: 5847–5889
- von der Heyden B P, Roychoudhury A N. A review of colloidal iron partitioning and distribution in the open ocean. *Mar Chem*, 2015, 177: 9–19
- Norman L, Cabanesa D J E, Blanco-Ameijeiras S, et al. Iron biogeochemistry in aquatic systems: from source to bioavailability. *CHIMIA*, 2014, 68: 764–771
- Rue E L, Bruland K W. Complexation of iron (III) by natural organic ligands in the Central North Pacific as determined by a new competitive ligand equilibration/adsorptive cathodic stripping voltammetric method. *Mar Chem*, 1995, 50: 117–138

- 23 Waite T D, Morel F M M. Photoreductive dissolution of colloidal iron oxides in natural waters. *Environ Sci Technol*, 1984, 18: 860–868
- 24 Gledhill M. The organic complexation of iron in the marine environment: a review. *Front Microbiol*, 2012, 3: 69
- 25 Millero F J, Sotolongo S, Izaguirre M. The oxidation kinetics of Fe(II) in seawater. *Geochim Cosmochim Acta*, 1987, 51: 793–801
- 26 Longhini C M, Sá F, Neto R R. Review and synthesis: iron input, biogeochemistry, and ecological approaches in seawater. *Environ Rev*, 2019, 27: 125–137
- 27 Shaked Y, Kustka A B, Morel F M M. A general kinetic model for iron acquisition by eukaryotic phytoplankton. *Limnol Oceanogr*, 2005, 50: 872–882
- 28 Morel F M M, Kustka A B, Shaked Y. The role of unchelated Fe in the iron nutrition of phytoplankton. *Limnol Oceanogr*, 2008, 53: 400–404
- 29 Lampe R H, Coale T H, McQuaid J B, et al. Molecular mechanisms for iron uptake and homeostasis in marine eukaryotic phytoplankton. *Annu Rev Microbiol*, 2024, 78: 213–232
- 30 Satak R, Camadro J M, Lesuisse E. Iron uptake mechanisms in marine phytoplankton. *Front Microbiol*, 2020, 11: 566691
- 31 Rue E L, Bruland K W. The role of organic complexation on ambient iron chemistry in the equatorial Pacific Ocean and the response of a mesoscale iron addition experiment. *Limnol Oceanogr*, 1997, 42: 901–910
- 32 Hong H, Ni J, Liu T, et al. Marine plankton community and nutrient cycling under global change: from GEOTRACES to BioGeoSCAPES programs (in Chinese). *Bull Natl Nat Sci Found China*, 2024, 38: 954–960 [洪海征, 倪靓, 刘天任, 等. 全球变化下的海洋浮游生物群落与元素循环: 从GEOTRACES到BioGeoSCAPES计划. *中国科学基金*, 2024, 38: 954–960]
- 33 Kuma K, Nishioka J, Matsunaga K. Controls on iron(III) hydroxide solubility in seawater: the influence of pH and natural organic chelators. *Limnol Oceanogr*, 1996, 41: 396–407
- 34 Shaked Y, Lis H. Disassembling iron availability to phytoplankton. *Front Microbiol*, 2012, 3: 123
- 35 Shaked Y, Buck K N, Mellett T, et al. Insights into the bioavailability of oceanic dissolved Fe from phytoplankton uptake kinetics. *ISME J*, 2020, 14: 1182–1193
- 36 Sunda W G, Price N M, Morel F M M. Trace metal ion buffers and their use in culture studies. *Memoirs of the Faculty of Science, Kagoshima University*, 2005
- 37 Mawji E, Gledhill M, Milton J A, et al. Hydroxamate siderophores: occurrence and importance in the Atlantic Ocean. *Environ Sci Technol*, 2008, 42: 8675–8680
- 38 Soria-Dengg S, Horstmann U. Ferrioxamines B and E as iron sources for the marine diatom *Phaeodactylum tricornutum*. *Mar Ecol Prog Ser*, 1995, 127: 269–277
- 39 Lueder U, Jørgensen B B, Kappler A, et al. Photochemistry of iron in aquatic environments. *Environ Sci-Processes Impacts*, 2020, 22: 12–24
- 40 Lis H, Shaked Y, Kranzler C, et al. Iron bioavailability to phytoplankton: an empirical approach. *ISME J*, 2015, 9: 1003–1013
- 41 Shaked Y, Twining B S, Browning T J, et al. Trace metal biogeochemistry in the ocean: from chemical principles to biological complexity. *Treatise Geochem (Third Edition)*, 2025, 4: 371–414
- 42 Lory C, Van Wambeke F, Fourquez M, et al. Assessing the contribution of diazotrophs to microbial Fe uptake using a group specific approach in the Western Tropical South Pacific Ocean. *ISME Commun*, 2022, 2: 41
- 43 Xi Y C, Liu L M, Yong C W, et al. Progress on physiological response and signal transduction mechanism of cyanobacteria in iron deficient environment (in Chinese). *Acta Hydrobiol Sin*, 2025, 49: 052519 [席怡操, 刘玲妹, 雍成文, 等. 蓝藻应对缺铁环境的生理响应与信号转导机制研究进展. *水生生物学报*, 2025, 49: 052519]
- 44 Yong C W, Deng B, Liu L M, et al. Diversity and evolution of iron uptake pathways in marine cyanobacteria from the perspective of the coastal strain *Synechococcus* sp. strain PCC 7002. *Appl Environ Microbiol*, 2023, 89: e01732
- 45 Blaby-Haas C E, Merchant S S. The ins and outs of algal metal transport. *Biochim Biophys Acta*, 2012, 1823: 1531–1552
- 46 Jones G J, Palenik B P, Morel F M M. Trace metal reduction by phytoplankton: the role of plasmalemma redox enzymes. *J Phycol*, 1987, 23: 237–244
- 47 Maldonado M T, Price N M. Nitrate regulation of Fe reduction and transport by Fe-limited *Thalassiosira oceanica*. *Limnol Oceanogr*, 2000, 45: 814–826
- 48 Shaked Y, Kustka A B, Morel F M M, et al. Simultaneous determination of iron reduction and uptake by phytoplankton. *Limnol Ocean Methods*, 2004, 2: 137–145
- 49 Maldonado M T, Allen A E, Chong J S, et al. Copper-dependent iron transport in coastal and oceanic diatoms. *Limnol Oceanogr*, 2006, 51: 1729–1743
- 50 Satak R, Botbol H, Blaiseau P L, et al. A comparative study of iron uptake mechanisms in marine microalgae: iron binding at the cell surface is a critical step. *Plant Physiol*, 2012, 160: 2271–2284
- 51 McQuaid J B, Kustka A B, Obornik M, et al. Carbonate-sensitive phytoferritin controls high-affinity iron uptake in diatoms. *Nature*, 2018, 555: 534–537

- 52 Morrissey J, Sutak R, Paz-Yepes J, et al. A novel protein, ubiquitous in marine phytoplankton, concentrates iron at the cell surface and facilitates uptake. *Curr Biol*, 2015, 25: 364–371
- 53 Allen A E, LaRoche J, Maheswari U, et al. Whole-cell response of the pennate diatom *Phaeodactylum tricornutum* to iron starvation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 10438–10443
- 54 Lelandais G, Scheiber I, Paz-Yepes J, et al. *Ostreococcus tauri* is a new model green alga for studying iron metabolism in eukaryotic phytoplankton. *BMC Genomics*, 2016, 17: 319
- 55 Bender S J, Moran D M, McIlvin M R, et al. Colony formation in *Phaeocystis antarctica*: connecting molecular mechanisms with iron biogeochemistry. *Biogeosciences*, 2018, 15: 4923–4942
- 56 Cohen N R, Ellis K A, Lampe R H, et al. Diatom transcriptional and physiological responses to changes in iron bioavailability across ocean provinces. *Front Mar Sci*, 2017, 4: 360
- 57 Scheiber I F, Pilátová J, Malych R, et al. Copper and iron metabolism in *Ostreococcus tauri*—the role of phytoferritin, plastocyanin and a chloroplast copper-transporting ATPase. *Metallomics*, 2019, 11: 1657–1666
- 58 Kazamia E, Sutak R, Paz-Yepes J, et al. Endocytosis-mediated siderophore uptake as a strategy for Fe acquisition in diatoms. *Sci Adv*, 2018, 4: eaar4536
- 59 Coale T H, Moosburner M, Horák A, et al. Reduction-dependent siderophore assimilation in a model pennate diatom. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2019, 116: 23609–23617
- 60 Turnšek J, Brunson J K, Viedma M P M, et al. Proximity proteomics in a marine diatom reveals a putative cell surface-to-chloroplast iron trafficking pathway. *eLife*, 2021, 10: e52770
- 61 Botebol H, Sutak R, Scheiber I F, et al. Different iron sources to study the physiology and biochemistry of iron metabolism in marine microalgae. *BioMetals*, 2014, 27: 75–88
- 62 Vergalli J, Bodrenko I V, Masi M, et al. Porins and small-molecule translocation across the outer membrane of Gram-negative bacteria. *Nat Rev Microbiol*, 2020, 18: 164–176
- 63 Noinaj N, Guillier M, Barnard, T J, et al. TonB-dependent transporters: regulation, structure, and function. *Annu Rev Microbiol*, 2010, 64: 43–60
- 64 Postle K. TonB system, *in vivo* assays and characterization. *Methods Enzymol*, 2007, 42: 245–269
- 65 Fresenborg L S, Graf J, Schatzle H, et al. Iron homeostasis of cyanobacteria: advancements in siderophores and metal transporters. In: Singh P K, Kumar A, Singh V K, et al., eds. *Advances in Cyanobacterial Biology*. London: Elsevier, 2020
- 66 Schauer K, Rodionov D, de Reuse H. New substrates for TonB-dependent transport: do we only see the ‘tip of the iceberg’? *Trends Biochem Sci*, 2008, 33: 330–338
- 67 Fujita M, Mori K, Hara H, et al. A TonB-dependent receptor constitutes the outer membrane transport system for a lignin-derived aromatic compound. *Commun Biol*, 2019, 2: 432
- 68 Katoh H, Hagino N, Grossman A R, et al. Genes essential to iron transport in the *Cyanobacterium synechocystis* sp. strain PCC 6803. *J Bacteriol*, 2001, 183: 2779–2784
- 69 Kranzler C, Lis H, Finkel O M, et al. Coordinated transporter activity shapes high-affinity iron acquisition in cyanobacteria. *ISME J*, 2014, 8: 409–417
- 70 Hopkinson B M, Barbeau K A. Iron transporters in marine prokaryotic genomes and metagenomes. *Environ Microbiol*, 2012, 14: 114–128
- 71 Xu N, Qiu G, Lou W, et al. Identification of an iron permease, cFTR1, in cyanobacteria involved in the iron reduction/re-oxidation uptake pathway. *Environ Microbiol*, 2016, 18: 5005–5017
- 72 Jiang H B, Lou W J, Du H Y, et al. Sll1263, a unique cation diffusion facilitator protein that promotes iron uptake in the *Cyanobacterium synechocystis* sp. strain PCC 6803. *Plant Cell Physiol*, 2012, 53: 1404–1417
- 73 Waldron K J, Tottey S, Yanagisawa S, et al. A periplasmic iron-binding protein contributes toward inward copper supply. *J Biol Chem*, 2007, 282: 3837–3846
- 74 Ferguson A D, Chakraborty R, Smith B S, et al. Structural basis of gating by the outer membrane transporter FecA. *Science*, 2002, 295: 1715–1719
- 75 Qiu G W, Koedooder C, Qiu B S, et al. Iron transport in cyanobacteria—from molecules to communities. *Trends Microbiol*, 2022, 30: 229–240
- 76 Letelier R M, Karl D M. Role of *Trichodesmium* spp. in the productivity of the subtropical North Pacific Ocean. *Mar Ecol Prog Ser*, 1996, 133: 263–273
- 77 Kessler N, Armoza-Zvuloni R, Wang S, et al. Selective collection of iron-rich dust particles by natural *Trichodesmium* colonies. *ISME J*, 2020, 14: 91–103
- 78 Eichner M, Basu S, Gledhill M, et al. Hydrogen dynamics in *Trichodesmium* colonies and their potential role in mineral iron acquisition. *Front Microbiol*, 2019, 10: 1565
- 79 Basu S, Gledhill M, de Beer D, et al. Colonies of marine cyanobacteria *Trichodesmium* interact with associated bacteria to acquire iron from dust.

- [Commun Biol](#), 2019, 2: 284
- 80 Garcia-Soto C, Cheng L, Caesar L, et al. An Overview of ocean climate change indicators: sea surface temperature, ocean heat content, ocean pH, dissolved oxygen concentration, arctic sea ice extent, thickness and volume, sea level and strength of the AMOC (Atlantic Meridional Overturning Circulation). [Front Mar Sci](#), 2021, 8: 642372
 - 81 Shi D L, Hong H Z, Shen R, et al. The complex effects of ocean acidification on the prominent N₂-fixing cyanobacterium *Trichodesmium* (in Chinese). [Front Sci](#), 2018, 12: 84–87 [史大林, 洪海征, 沈容, 等. 海洋酸化对优势固氮蓝藻束毛藻的影响及其机理. [前沿科学](#), 2018, 12: 84–87]
 - 82 Ye Y T, Shi D L. Effects of global change on key processes of primary production in marine ecosystems (in Chinese). [Chin J Plant Ecol](#), 2020, 44: 575–582 [叶幼亭, 史大林. 全球变化对海洋生态系统初级生产关键过程的影响. [植物生态学报](#), 2020, 44: 575–582]
 - 83 Doney S C, Fabry V J, Feely R A, et al. Ocean acidification: the other CO₂ problem. [Annu Rev Mar Sci](#), 2009, 1: 169–192
 - 84 Orr J C, Fabry V J, Aumont O, et al. Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. [Nature](#), 2005, 437: 681–686
 - 85 Millero F, Woosley R, DiTrollo B, et al. Effect of ocean acidification on the speciation of metals in seawater. [Oceanography](#), 2009, 22: 72–85
 - 86 Wang H, Sunda W G, Shen H, et al. Effect of increased carbon dioxide and iron limitation on coastal and oceanic strains of *Synechococcus*. [Limnol Oceanogr](#), 2025, 70: 2365–2380
 - 87 Shi D, Xu Y, Hopkinson B M, et al. Effect of ocean acidification on iron availability to marine phytoplankton. [Science](#), 2010, 327: 676–679
 - 88 Hoegh-Guldberg O, Bruno J F. The impact of climate change on the world's marine ecosystems. [Science](#), 2010, 328: 1523–1528
 - 89 Kim H M, Webster, P J, Curry J A. Impact of shifting patterns of Pacific Ocean warming on north Atlantic tropical cyclones. [Science](#), 2009, 325: 77–80
 - 90 Henley S F, Cavan E L, Fawcett S E, et al. Changing biogeochemistry of the southern ocean and its ecosystem implications. [Front Mar Sci](#), 2020, 7: 581
 - 91 Doney S C. Plankton in a warmer world. [Nature](#), 2006, 444: 695–696
 - 92 Shaked Y. Iron redox dynamics in the surface waters of the Gulf of Aqaba, Red Sea. [Geochim Cosmochim Acta](#), 2008, 72: 1540–1554
 - 93 Hoffmann L J, Breitbarth E, Boyd P W, et al. Influence of ocean warming and acidification on trace metal biogeochemistry. [Mar Ecol Prog Ser](#), 2012, 470: 191–205
 - 94 Beardall J, Stojkovic S, Gao K. Interactive effects of nutrient supply and other environmental factors on the sensitivity of marine primary producers to ultraviolet radiation: implications for the impacts of global change. [Aquat Biol](#), 2014, 22: 5–23
 - 95 Vincent W, Belzile C. Biological U V exposure in the polar oceans: Arctic-Antarctic comparisons. In: 8th SCAR International Biology Symposium, 2001. 176–181
 - 96 Hegglin M I, Shepherd T G. Large climate-induced changes in ultraviolet index and stratosphere-to-troposphere ozone flux. [Nat Geosci](#), 2009, 2: 687–691
 - 97 Häder D P, Helbling E W, Williamson C E, et al. Effects of UV radiation on aquatic ecosystems and interactions with climate change. [Photochem Photobiol Sci](#), 2011, 10: 242–260
 - 98 Neale P J, Hylander S, Banaszak A T, et al. Environmental consequences of interacting effects of changes in stratospheric ozone, ultraviolet radiation, and climate: UNEP Environmental Effects Assessment Panel, Update 2024. [Photochem Photobiol Sci](#), 2025, 24: 357–392
 - 99 Williamson C E, Zepp R G, Lucas R M, et al. Solar ultraviolet radiation in a changing climate. [Nat Clim Change](#), 2014, 4: 434–441
 - 100 Zhang G, Amin S A, Küpper F C, et al. Ferric stability constants of representative marine siderophores: marinobactins, aquachelins, and petrobactin. [Inorg Chem](#), 2009, 48: 11466–11473
 - 101 Barbeau K, Rue E L, Trick C G, et al. Photochemical reactivity of siderophores produced by marine heterotrophic bacteria and cyanobacteria based on characteristic Fe(III) binding groups. [Limnol Oceanogr](#), 2003, 48: 1069–1078
 - 102 Rijkenberg M J A, Gerringa L J A, Neale P J, et al. UVA variability overrules UVB ozone depletion effects on the photoreduction of iron in the Southern Ocean. [Geophys Res Lett](#), 2004, 31: L24310
 - 103 Xing G, Garg S, Waite T. Is superoxide-mediated Fe(III) reduction important in sunlit surface waters? [Environ Sci Technol](#), 2019, 53: 13179–13190
 - 104 Sunda W G, Huntsman S A. Interactive effects of light and temperature on iron limitation in a marine diatom: implications for marine productivity and carbon cycling. [Limnol Oceanogr](#), 2011, 56: 1475–1488
 - 105 Ye Y, Sunda W G, Hong H, et al. Effect of increased CO₂ on iron-light-CO₂ co-limitation of growth in a marine diatom. [Limnol Oceanogr](#), 2022, 67: 172–186
 - 106 Ye Y, Sunda W G, Hong H, et al. Interrelated influence of iron, light, and CO₂ on carbon fixation in a Southern Ocean diatom. [Limnol Oceanogr](#), 2023, 68: 1504–1516
 - 107 Zhang X, Sunda W G, Hong H, et al. Extreme plasticity in the photosystem composition of a low-light *Prochlorococcus* ecotype in response to

- iron and light. *Limnol Oceanogr Lett*, 2025, 10: 82–90
- 108 Kong L, Li M, Price N M. The influence of light on the availability of photoreactive and photostable iron (III)–ligand complexes to diatoms. *Limnol Oceanogr*, 2023, 68: 1091–1104
- 109 Wheeler G L, Sturm D, Langer G. *Gephyrocapsa huxleyi* (*Emiliania huxleyi*) as a model system for coccolithophore biology. *J Phycol*, 2023, 59: 1123–1129
- 110 Bozzato D, Jakob T, Wilhelm C, et al. Effects of iron limitation on carbon balance and photophysiology of the Antarctic diatom *Chaetoceros* cf. *simplex*. *Polar Biol*, 2021, 44: 275–287
- 111 Arrigo K R, Mills M M, Kropuenske L R, et al. Photophysiology in two major southern ocean phytoplankton taxa: photosynthesis and growth of *Phaeocystis antarctica* and *Fragilariopsis cylindrus* under different irradiance levels. *Integr Comp Biol*, 2010, 50: 950–966
- 112 Sofen L E, Antipova O A, Ellwood M J, et al. Trace metal contents of autotrophic flagellates from contrasting open-ocean ecosystems. *Limnol Oceanogr Lett*, 2022, 7: 354–362
- 113 Worden A Z. Picoeukaryote diversity in coastal waters of the Pacific Ocean. *Aquat Microb Ecol*, 2006, 43: 165–175
- 114 Tagliabue A, Bowie A R, Boyd P W, et al. The integral role of iron in ocean biogeochemistry. *Nature*, 2017, 543: 51–59
- 115 Liu Z, Wang Z, Zhu Y, et al. Physiological and molecular mechanisms of a marine diatom response to the interaction of warming and iron limitation. *Plant Cell Environ*, 2025, 49: 261–275
- 116 Ma W, Zhao Z, Wang T, et al. Contrasting supply dynamics of dissolved iron and nitrate shape the biogeography of nutrient-limiting conditions in the North Pacific. *Geophys Res Lett*, 2024, 51: e2024GL111335
- 117 Xiu P, Chai F. Impact of atmospheric deposition on carbon export to the deep ocean in the subtropical northwest Pacific. *Geophys Res Lett*, 2021, 48: e2020GL089640
- 118 Dai M, Luo Y, Achterberg E P, et al. Upper ocean biogeochemistry of the oligotrophic north Pacific subtropical gyre: from nutrient sources to carbon export. *Rev Geophys*, 2023, 61: e2022RG000800
- 119 Wen Z, Browning T J, Cai Y, et al. Nutrient regulation of biological nitrogen fixation across the tropical western North Pacific. *Sci Adv*, 2022, 8: eabl7564

补充材料

表S1 2011–2017年部分海区200 m以浅水体中未络合铁浓度([Fe'])、总溶解态铁浓度([DFe])以及总有机铁配体浓度([L])

本文以上补充材料见网络版csb.scichina.com. 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.

Summary for “海洋浮游植物铁吸收研究进展”

Advances in iron acquisition by marine phytoplankton

Tianren Liu¹, Liangliang Kong², Haizheng Hong¹ & Dalin Shi^{1*}

¹ State Key Laboratory of Marine Environment Science, Xiamen University, Xiamen 361102, China

² College of Marine Life Sciences, Ocean University of China, Qingdao 266003, China

* Corresponding author, E-mail: dshi@xmu.edu.cn

Marine phytoplankton, despite constituting less than 1% of the Earth's photosynthetic biomass, are responsible for nearly half of global net primary production each year. Serving as the foundation of the ocean's biological carbon pump, these microscopic organisms drive the long-term sequestration of atmospheric carbon dioxide into the deep ocean, thereby exerting a pivotal influence on both the global carbon cycle and climate regulation. Iron, a critical micronutrient for phytoplankton, functions as a cofactor in a range of essential metabolic activities, including photosynthesis, respiration, and nitrogen assimilation. However, in vast regions of the surface ocean—especially High-Nutrient, Low-Chlorophyll (HNLC) zones—the availability of dissolved iron is extremely limited, imposing a strong constraint on primary productivity. This widespread iron scarcity has sparked decades of research, not only to illuminate the biogeochemical dynamics of the ocean but also to evaluate the feasibility of iron fertilization as a means of climate intervention. The efficacy of such geoengineering strategies—and our broader capacity to anticipate future trends in marine productivity—rests upon a detailed mechanistic understanding of how phytoplankton access and metabolize iron under dynamic environmental conditions. This review synthesizes major advances over the past two decades in elucidating the physiological and molecular mechanisms of iron acquisition in marine phytoplankton. Our discussion begins with a synthesis of current knowledge on the distribution and chemical speciation of marine iron, drawing on insights from large-scale programs such as GEOTRACES. It is now widely recognized that iron bioavailability hinges not solely on total concentration but also on its chemical form—including inorganic ions, organic complexes, and colloidal particles—each of which presents distinct uptake challenges at the cellular level. We discuss analytical methodologies for assessing iron bioavailability, with particular emphasis on uptake rate constants. Building on this foundation, we compare the iron uptake mechanisms of model eukaryotic (e.g., *Bacillariophyceae*) and prokaryotic (e.g., *Synechococcus*) phytoplankton. Eukaryotes utilize a suite of strategies, such as surface-bound reductive uptake, phytotransferrin-mediated transport of Fe(III)', siderophore-induced endocytosis, and direct uptake of Fe(II)'. In contrast, prokaryotic taxa employ a multi-step, coordinated transport system, integrating outer-membrane components (e.g., porins and TonB-dependent transporters) with inner-membrane machinery such as the ferric uptake transporter (Fut) system and ferrous iron transporter B (FeoB). Beyond physiology, we explore how global environmental shifts—including ocean acidification, warming, and alterations in light regimes—modulate seawater iron chemistry and reshape bioavailability patterns. Acidification affects iron solubility and ligand dynamics, frequently diminishing the concentration of dissolved unchelated inorganic iron. Elevated temperatures accelerate Fe(II)' oxidation rates, intensify water-column stratification, and modify photochemical reaction kinetics. Changes in light quality and intensity, driven by factors like ozone depletion and sea-ice loss, further influence iron redox cycling and the cellular demand for iron. The interplay of these multiple stressors constitutes an emerging and urgent area of research. Despite substantial progress, significant gaps remain in our understanding. Much of the current mechanistic insight stems from a narrow selection of laboratory-cultured model organisms, leaving the iron uptake strategies of many ecologically dominant phytoplankton groups unresolved. Moreover, the *in situ* ecological relevance of uptake pathways characterized *in vitro* remains largely untested in natural assemblages experiencing real-world iron limitation. There is also a critical need for integrated assessments of how concurrent environmental drivers interact to influence phytoplankton iron acquisition. Finally, the implications of iron fertilization in mid-and low-latitude marine systems—which differ markedly from HNLC regions—require thorough evaluation. Resolving these outstanding questions will be essential to constructing a physiologically informed framework for predicting ocean productivity and carbon export under climate change. Future research efforts should prioritize the elucidation of iron acquisition mechanisms under combined low-iron and multi-stressor conditions, as a basis for improving the fidelity of biogeochemical and climate models.

marine phytoplankton, iron speciation, iron bioavailability, iron uptake mechanism, global change

doi: [10.1360/CSB-2025-5610](https://doi.org/10.1360/CSB-2025-5610)