

Xiong Z G, Liu Z H, Song C L, *et al.* Ecological significance and research progress of cyanobacterial blooms responding to low phosphorus stress by replacing phospholipids with non-phospholipids [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2025, 49(10): 102518. [熊珍贵, 刘正晗, 宋春雷, 等. 水华蓝藻以非磷脂替代磷脂响应低磷胁迫的生态学意义及其研究进展 [J]. 水生生物学报, 2025, 49(10): 102518.]

综述

## 水华蓝藻以非磷脂替代磷脂响应低磷胁迫的生态学意义及其研究进展

熊珍贵<sup>1</sup> 刘正晗<sup>2</sup> 宋春雷<sup>2</sup> 敖子强<sup>1</sup> 曹秀云<sup>2</sup>

(1. 贵州民族大学生态环境工程学院, 贵阳 550025; 2. 中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

**摘要:** 淡水蓝藻水华在全球范围内广泛发生, 磷是限制蓝藻生长繁殖的关键元素之一, 水体富营养化被认为是引发蓝藻大量增殖的主要原因。然而, 在极低的磷环境下, 蓝藻仍可维持较高的生物量, 其可能的内在机制为, 蓝藻能以非磷脂替代磷脂, 减少藻细胞这一重要磷的组分, 降低藻细胞对磷的需求, 进而克服低磷胁迫, 取得竞争优势甚至形成水华。文章综述了典型水华蓝藻在磷胁迫条件下如何调控脂质代谢, 利用硫脂(如硫代异鼠李糖甘油二酯, SQDG)和糖脂(如单半乳糖甘油二酯, MGDG, 双半乳糖甘油二酯, DGDG)替代磷脂[如磷脂酰甘油(PG)等]响应低磷胁迫的策略, 着重探讨了这一机制的生态学意义。文章从新的视角揭示了水华蓝藻的低磷响应策略, 探讨了驱动蓝藻水华发生的机制, 从而为其控制提供了新的思路, 在现有蓝藻水华防控方法主要基于控制高营养盐理论的背景下显得尤为重要。

**关键词:** 磷胁迫; 非磷脂; 磷脂替代机制; 生态适应; 水体富营养化; 蓝藻

**中图分类号:** X524 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3207(2025)10-102518-10

**doi:** 10.3724/1000-3207.2025.2025.0043 **CSTR:** 32229.14.SSSWXB.2025.0043



蓝藻, 也称为蓝绿藻或蓝细菌, 是一类具有光合作用的微生物, 和浮游真核藻类一起统称为浮游植物, 在地球的生态系统中扮演着至关重要的角色<sup>[1, 2]</sup>。它们不仅是最早的光合作用生物之一, 推动了地球大气中氧气的积累, 还为众多水生生态系统提供了基础的营养支持。然而, 蓝藻在某些条件下会大量繁殖, 形成蓝藻水华<sup>[3, 4]</sup>。这些水华在分解时不仅会耗尽水体中的氧气, 导致鱼类和其他水生生物的死亡, 还可能产生有毒物质, 危害人类健康和生态系统的平衡<sup>[5-8]</sup>。磷是蓝藻细胞中必需的元素, 广泛参与细胞膜构建、能量转换及DNA和RNA的合成等关键生理过程<sup>[9]</sup>。在许多水体中, 磷是限制蓝藻生长繁殖的关键营养元素, 其可用性直接影响蓝藻的代谢和生长<sup>[10, 11]</sup>。因此, 了解蓝藻对

低磷的响应策略及其内在机理对深入理解蓝藻水华的发生过程及其相应的控制对策至关重要。

磷胁迫指的是环境中可用磷的匮乏, 将对蓝藻的生长和代谢产生显著影响。在这样的条件下, 蓝藻发展出一系列适应机制, 例如通过上调磷转运蛋白基因以增加磷的吸收和转运<sup>[12]</sup>、分解储备在多聚磷酸体(Polyphosphate Bodies, PPB)内的磷<sup>[13]</sup>、分泌碱性磷酸酶(Alkaline phosphatase, AP)水解有机磷并释放出可供其利用的无机磷<sup>[14]</sup>和利用非磷脂替代磷脂在维持其细胞功能完整性的基础上降低细胞的磷需求<sup>[15, 16]</sup>等。研究这些机制对于揭示蓝藻在低磷环境下的生存策略及其取得竞争优势并形成水华的过程有重要意义。因此, 本文综述了蓝藻在磷胁迫下利用非磷脂替代磷脂降低藻细胞磷

收稿日期: 2025-02-13; 修订日期: 2025-03-11

基金项目: 国家自然科学基金(42177246和91951119); 湖北省重点研发计划项目(2022BCA066)资助 [Supported by the National Natural Science Foundation of China (42177246 and 91951119); Key Research & Development Program of Hubei Province (2022BCA066)]

作者简介: 熊珍贵(1998—), 男, 硕士; 主要研究方向为藻类营养响应。E-mail: 1625896482@qq.com

通信作者: 曹秀云(1972—), 女, 博士; 主要研究方向为蓝藻生理生态学。E-mail: caoxy@ihb.ac.cn

需求的内在机制与生态学意义, 为全面深入理解蓝藻水华的驱动机制, 进而为污染水体生态管理和防治提供科学依据。

## 1 水华蓝藻的磷胁迫

### 1.1 蓝藻水华过程中的磷胁迫情况

淡水蓝藻水华是一种全球性生态现象, 其发生范围涵盖温带、热带的湖泊、河流和水库等多种水体类型, 并在过去数十年中显著增加。研究表明, 自20世纪80年代以来, 全球约68%的湖泊经历了水华强度的持续上升<sup>[17, 18]</sup>。磷是水生生态系统尤其是淡水生态系统中限制蓝藻生长的关键营养元素, 蓝藻水华的发生与磷浓度密切相关<sup>[19]</sup>, 蓝藻水华常常发生在总磷浓度较高的富营养化湖泊(如北美五大湖、欧洲巴尔顿湖、中国太湖、非洲维多利亚湖等)<sup>[20—22]</sup>, 值得注意的是, 发生在富营养化湖泊中的蓝藻依然可能受到低磷胁迫, 例如, 我国大型浅水湖泊(如太湖、巢湖和滇池)水华发生时水柱中总磷浓度虽高, 但生物可利用性磷如溶解反应性磷(SRP)含量常常极低, 水华蓝藻仍然遭受磷的胁迫, 其证据为水华蓝藻常分泌胞外磷酸酶和提高磷的转运速率来响应低磷胁迫<sup>[23, 24]</sup>。此外, 蓝藻水华的发生并不仅限于富营养化水体。近年来的研究发现, 在一些寡营养水体中也观察到了蓝藻水华现象<sup>[25—28]</sup>。尽管部分湖泊处于较低的磷浓度下, 蓝藻仍能利用有限的磷资源维持较高的生物量, 这在某些湖泊和湿地的长时间监测中得到了证实<sup>[29]</sup>。类似地, 在新西兰南岛的多个湖泊中, 尽管采取了控制磷输入的措施, 蓝藻水华依然频繁发生<sup>[30]</sup>。因此, 克服磷胁迫可能在蓝藻水华发生和维持过程中起着重要作用。

### 1.2 磷胁迫对蓝藻生长的影响

在低磷胁迫时, 蓝藻的生长和代谢均受到明显影响, 例如, 在特定条件下, 蓝藻水华的形成与磷胁迫密切相关, 尤其在蓝藻水华的初期或冬春季节, 磷胁迫对蓝藻的生长具有显著影响<sup>[31—33]</sup>。当蓝藻无法克服低磷胁迫时, 将受到磷的限制。长期的磷限制会导致细胞内代谢活动(如光合作用、蛋白质合成)的下降, 影响细胞成分(如磷脂、DNA和RNA)的合成, 进而抑制细胞分裂和增殖。研究表明, 磷限制会导致蓝藻的代谢率和分裂频率下降, 进而减少其生物量<sup>[34, 35]</sup>。例如, 在亚热带的内陆湖泊中, 磷限制导致了蓝藻群落的物种多样性下降, 且低磷环境中蓝藻的生长速度普遍减缓<sup>[36]</sup>。尽管磷的胁迫和限制对大部分蓝藻的生长具抑制作用, 但低磷胁迫却为某些蓝藻的优势形成提供了契机。例如,

铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*)能够凭借其对低磷的高适应能力取得竞争优势<sup>[37, 38]</sup>。在室内培养时, *Microcystis aeruginosa* 在短期磷胁迫下(0—3d)生长速率下降, 但仍能依靠细胞内部磷储量维持生长<sup>[34]</sup>。值得注意的是, 蓝藻的营养胁迫可能相互作用, 例如, 集胞藻(*Synechocystis* sp. PCC 6803)在铁缺乏时其生长受到抑制, 但磷的缺乏却减轻了这一抑制过程, 使其生长得到恢复<sup>[39]</sup>。因此, 低磷胁迫对蓝藻生长的影响既有抑制也有促进作用, 且具有种类特异性。

## 2 磷胁迫下蓝藻的生理适应

在低磷胁迫条件下, 蓝藻可通过多种机制来适应(图1), 具体包括增强AP的分泌, 将有机磷转化为无机磷, 以提高磷的生物可利用性<sup>[40, 41]</sup>; 增加磷的转运速率, 如聚球藻(*Synechococcus* sp.)可通过 SphS-SphR 双组分系统(SphS为感应蛋白)迅速感应磷浓度的降低, 并上调高亲和力磷转运系统Pst2 的表达, 从而提高磷的吸收, 使蓝藻在磷胁迫下仍能高效获取磷<sup>[42—44]</sup>; 利用胞内储备的磷, 蓝藻可在磷充足时奢侈性吸收无机磷, 并以多聚磷的形式储存在PPB中<sup>[45—47]</sup>; 降低蓝藻细胞对磷的需求, 原绿球藻(*Prochlorococcus*)可利用非磷脂替代磷脂降低细胞的磷需求<sup>[48]</sup>。增加抗氧化酶(如超氧化物歧化酶)的分泌, 缓解蓝藻的氧化应激<sup>[49, 50]</sup>; 调节胞内化学计量学平衡; 通过非磷相关基因的表达, 实现细胞内碳、氮、磷比例的动态平衡<sup>[51]</sup>; 它们还通过分泌黏液和形成黏性聚集体, 增强对磷源的吸附能力, 并促进细菌附着, 从而提高磷的获取效率<sup>[52]</sup>; 这些综合性的适应策略使蓝藻在磷胁迫条件下, 能够有效调节其生理反应, 提升在动态水环境中的生存竞争力, 并与其他微生物的生态竞争中占据优势地位。

## 3 蓝藻以非磷脂替代磷脂响应低磷胁迫

### 3.1 蓝藻磷脂和非磷脂的组成及功能

蓝藻的细胞膜主要由磷脂和非磷脂构成, 这些脂质成分在蓝藻的环境适应和光合作用中发挥着关键作用<sup>[55—57]</sup>。磷脂酰甘油(PG)是类囊体膜中的主要磷脂之一, 除了为膜提供结构支持外, PG还通过与光系统 I 和 II 中的蛋白质复合物结合, 促进电子传递链的有效运行, 确保光合作用的正常进行<sup>[58, 59]</sup>。研究表明, PG的存在对于维持膜的流动性和使光捕获复合物稳定化至关重要。例如, 实验显示, 在缺乏PG的蓝藻突变体中, 光合作用效率显著下降, 表明PG对光合功能的必要性<sup>[60]</sup>。蓝藻细胞膜中含有丰富的非磷脂成分, 如单半乳糖甘油二酯(MGDG)



细胞膜的正常功能。这一过程不仅依赖于基因表达的调控,还涉及脂质合成途径的动态调节,通过多个关键分子和酶的协同作用得以实现<sup>[67–69]</sup>。在磷缺乏条件下,蓝藻的细胞膜磷脂成分将被糖脂和含硫脂类(如SQDG)等非磷脂替代。这一替代反应是蓝藻适应低磷环境的关键生化路径之一。具体而言,蓝藻通过酰基转移酶和糖基转移酶的协同作用,合成MGDG和DGDG等糖脂分子。这些糖脂替代了磷脂在膜中的位置,同时维持了膜的流动性和稳定性<sup>[70]</sup>。此外,SQDG的合成则是另一条重要的替代路径。SQDG的独特之处在于分子中含有硫基团,这使其在功能上部分替代磷脂,特别是在维持光系统中核心蛋白复合物的稳定性方面,具有至关重要的作用<sup>[71]</sup>。硫酸基转移酶在此过程中发挥着关键作用,帮助将硫酸基团引入脂质分子,从而实现这一替代反应。如图3所示,在磷充足条件下,磷脂(PG)的合成途径依赖于甘油磷酸(G3P)经磷脂酸(PA)转化为CDP-二酰基甘油(CDP-DAG),再经磷脂酰甘油磷酸(PGP)进一步合成磷脂酰甘油(PG)。然而,在低磷环境下,该途径受到抑制,而非磷脂合成途径被激活。蓝藻通过二酰基甘油(DAG)作为代谢中间体,通过 $sqaB$ 基因编码的SQDG合成酶催化生成SQDG,或通过 $mgdE$ 基因编码的MGDG合成酶催化生成DGDG。这种代谢重编程使得SQDG、MGDG和DGDG逐步取代PG,从而确保蓝藻在磷

匮乏环境下维持膜结构和光系统 II 的稳定性。随着磷脂替代反应的进行,蓝藻的细胞膜结构也需要进行相应调整,以适应新的脂质成分。这包括膜流动性、厚度及电荷分布的变化,从而优化膜中蛋白质复合物的功能。研究表明,替代反应过程中膜的特性(如流动性和极性)发生了显著变化,蓝藻能够通过这些调整在低磷环境下维持高效的光合作用<sup>[72]</sup>。非磷脂替代磷脂响应低磷胁迫的机制亦见诸淡水水华蓝藻微囊藻<sup>[73]</sup>,在磷浓度从0.05 mg/L降低到0.03 mg/L时,微囊藻(*Microcystis* sp.)细胞中SQDG的合成量显著增加,从13.6增加到142.3  $\mu\text{g/g}$ ,而PG的含量从2.1  $\mu\text{g/g}$ 降至1.2  $\mu\text{g/g}$ <sup>[73]</sup>。除绝对量的变化外,SQDG的比例亦会随磷浓度的降低而增加,例如,在铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa* NIES-843)的培养实验中,SQDG:PG比值从0.9增加到3.3;在磷受限的伊利湖微观生态实验中,该比值从6增加到11,而磷补充后降至3;此外,在伊利湖野外调查中,SQDG:PG比值与总溶解磷呈显著负相关关系<sup>[74]</sup>。这一结果暗示,当环境中磷的浓度降低时,PG含量和比例随之减少,而SQDG的含量和比例则明显增加,而蓝藻仍能在低磷环境中维持正常生长繁殖,暗示SQDG在低磷环境下对PG的替代作用。

此外,蓝藻通过多种转录因子调控与磷应答及非磷脂合成相关的基因,确保在低磷条件下迅速响应环境变化。尤其在磷浓度下降时,这些转录因子会激活糖脂合成相关基因的转录,从而促进脂质的重新分配<sup>[75]</sup>。具体而言,在磷缺乏时,蓝藻通过酰基转移酶和糖基转移酶(如 $mgdE$ )等关键酶的基因表达上调,促进糖脂(如MGDG、DGDG)的合成<sup>[76]</sup>。这种调控机制不仅包括基因转录的调节,还涉及酶的翻译后修饰,特别是磷酸化和去磷酸化修饰,调节酶的活性和稳定性。这使得蓝藻能够在短时间内应对磷浓度的剧烈变化。例如,当磷浓度急剧下降时,相关酶(如糖脂合成酶)的活性通过去磷酸化修饰被迅速激活,确保非磷脂(如糖脂和含硫脂类)的合成及膜功能的及时调整<sup>[63]</sup>。此外,蓝藻还通过泛素-蛋白酶体系统等机制,调节不需要或受损的蛋白质的降解,进一步维持细胞内蛋白质组的动态平衡<sup>[58, 77–78]</sup>。总之,蓝藻通过精细的基因表达调控和酶活性调节,在磷缺乏的环境中实现了磷脂的替代。这些替代过程不仅限于脂质合成的调控,还涉及膜结构的重塑,以确保在多变的环境条件下能够持续进行光合作用。通过这些调控机制,蓝藻能够维持其膜功能,并保证在磷缺乏条件下的光合作用效率。

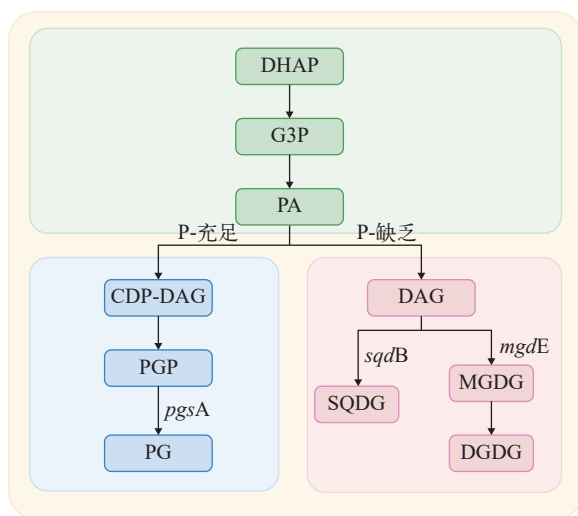


图3 非磷脂替代磷脂代谢途径示意图

Fig. 3 Schematic diagram of non-phospholipid substitution for phospholipid metabolism pathway

DHAP. 磷酸二羟基丙酮 Dihydroxyacetone phosphate; G3P. 3-磷酸甘油 Glycerol phosphate; PA. 磷脂酸 Phosphatidic acid; CDP-DAG. CDP甘油二酯 CDP-diacylglycerol; PGP. 磷脂酰甘油磷酸酯 Phosphatidylglycerol phosphate; DAG. 1, 2-二酰基-sn-甘油 Diacylglycerol

### 3.3 蓝藻脂质替代的种类特异性

不同蓝藻种类在应对磷缺乏时展现出多样化的生理和生化响应, 这种差异不仅表现在其脂质代谢策略上, 还与各自进化过程中形成的特定基因调控网络密切相关。例如, *Microcystis aeruginosa* 主要通过显著增加糖脂(如MGDG和DGDG)的合成来替代磷脂。在磷浓度降低时, 这些糖脂在其细胞膜中的比例明显升高, 有助于维持膜的稳定性和光合作用的效率<sup>[74]</sup>。而鱼腥藻属(*Anabaena* sp. PCC 7120)则主要通过增加SQDG的合成来应对磷限制。该种蓝藻在不显著改变糖脂比例的情况下, 通过上调SQDG合成相关基因来保持膜的功能完整性<sup>[79-80]</sup>。这一策略使其能够在极低磷条件下生存, 并维持高效的光合作用。不同种类蓝藻在基因组层面展现出特有的调控网络, 这些网络负责调节糖脂和SQDG的合成路径, 以确保其在低磷条件中的适应性。例如, 念珠藻属(*Nostoc* sp. PCC 7120)在面临低磷压力时, 其基因组中的某些转录因子能够快速上调, 与磷酸盐转运和非磷脂合成相关的基因发生相互作用, 确保细胞对低磷环境的适应<sup>[81-82]</sup>。这种种间差异不仅影响单个个体的生存, 还对生态系统中的群落结构和功能产生重要影响。深入研究不同蓝藻种类在脂质替代策略上的差异及其调控机制, 有助于揭示蓝藻在生态系统中的多样性及其功能角色, 同时为水体管理和蓝藻相关问题提供新的解决思路。

### 3.4 非磷脂替代的生态学意义

非磷脂替代在蓝藻中的生理功能不仅解答了磷循环过程中的关键问题, 还对水生生态系统的动态平衡产生了深远影响。蓝藻在低磷环境中通过非磷脂(如SQDG)的替代机制维持光合能力, 这一适应策略对水体生态系统中的营养循环至关重要。在很多湖泊和海洋中, 磷常常是主要限制性营养物质, 而蓝藻通过这种替代机制能够在低磷条件下维持其竞争力, 从而影响整个生态群落的动态平衡和物种组成<sup>[83-84]</sup>。这种能力使蓝藻能够在氮磷比失衡的水体中持续进行高效的光合作用, 进而影响生态系统的生产力。例如, 在某些富营养化水体中, 蓝藻能够迅速繁殖, 形成大规模藻华。这不仅影响水体的透明度和含氧量, 还导致鱼类和其他水生生物的生存环境恶化<sup>[85]</sup>。此外, 这种替代机制也可能影响水体中的磷循环, 因为蓝藻的代谢活动可能改变磷的可用性和再循环路径<sup>[86]</sup>。理解非磷脂替代在生态系统中的作用, 不仅有助于深入理解水生生态系统的复杂动态, 还为管理磷限制下的生态环境提供了新思路, 尤其在气候变化和人类活动加剧的背景下, 全球营养动态发生变化时尤为重要。

## 4 结论

### 4.1 当前研究的局限性

尽管在实验室条件下已有多项研究揭示了蓝藻适应机制的关键机制, 但这些研究仍存在若干显著局限。首先, 当前的研究多集中在少数几种模式蓝藻, 如集胞藻属(*Synechocystis* sp.)和鱼腥藻属(*Anabaena* sp.), 这限制了对这些机制在其他蓝藻物种中的普遍性理解。不同蓝藻物种可能根据其生态位展现出不同的生化适应策略, 因此, 在自然环境中进行采样和分析, 对于验证这些机制的广泛性至关重要。例如, 某些蓝藻可能会在缺磷的同时采取更为灵活的适应方式, 如通过改变其磷吸收亲和力或者增加有机磷的利用效率等途径, 这些现象亟待在自然环境中验证。其次, 尽管许多实验均在受控实验室条件下进行, 缺乏在自然环境中的验证。自然环境中多变的生态压力, 如温度波动、光照强度变化以及营养物质周期性变化, 可能显著影响蓝藻的代谢路径和适应策略, 因此, 实验室结果的外推性仍然有限。未来的研究应通过在自然环境中的长期监测, 尤其是多尺度的生态调查, 验证实验室中发现的适应机制在真实环境中的表现。例如, 温度、光照强度及水体富营养化的季节性变化等因素, 可能会影响蓝藻在实际水体中的生长与磷脂替代机制。现有研究主要聚焦于生物化学层面(如非磷脂合成酶的功能解析)和分子生物学层面(如基因表达调控网络的鉴定), 但对胞内代谢过程的动态整合研究仍显不足。例如, 已知糖脂和SQDG的合成依赖于二酰甘油(DAG)的分流代谢, 但DAG如何在不同脂质合成途径间动态分配、非磷脂合成过程如何与碳氮代谢及能量供应相耦合, 以及脂质替代反应如何与其他代谢途径(如碳水化合物储存)协调维持细胞稳态, 仍缺乏系统解析。这些问题的解答需结合代谢组学、同位素标记示踪技术及代谢通量分析, 揭示磷缺乏条件下蓝藻代谢网络的动态重构过程。尽管一些关键的酶和转录因子已被识别, 关于它们的调控网络及相互作用的复杂性尚未得到充分理解。这些酶如何被调控、它们之间如何协同作用以及如何整合到蓝藻的整体代谢网络中, 是当前研究未深入探索的领域。特别是在信号传导途径方面, 具体的分子机制仍不明确, 亟需进一步的分子生物学和遗传学研究, 以揭示背后的复杂机制。未来研究需着重探索转录因子与脂质合成基因的相互作用, 并使用基因编辑技术(如CRISPR/Cas9)系统性地验证特定基因在低磷环境中的作用。此外, 对糖脂和SQDG在不同环境条

件下具体功能变化及相互作用的理解仍不够深入。尽管已知这些脂质在细胞膜中替代磷脂,但它们在维持膜蛋白的功能性和结构稳定性方面的具体角色,以及在不同环境压力下如何发挥作用,仍需深入研究。对于这些替代反应在生态系统中的长期影响和适应性,尚缺乏系统性研究。蓝藻在生态系统中的角色不仅仅是初级生产者,它们的膜成分变化可能会对整个水生态系统的物质循环和能量流动产生影响,这需要在多尺度、多层面进行探讨。随着分子生物学技术的进步,尤其是高通量测序和代谢组学的广泛应用,研究人员有可能对蓝藻在不同环境中的代谢调控进行更全面的解析。然而,这也提出新的挑战,即如何整合大规模数据以形成对蓝藻适应机制的全面理解,并将这些基础研究成果转化为生态保护和水资源管理的实际应用。未来的研究需要在多样化的自然环境中验证这些机理,探索未解的分子调控网络,并评估这些替代反应对生态系统的长期影响,以推动蓝藻适应研究的进一步发展。

#### 4.2 未来研究方向和潜在的技术挑战

未来的研究方向应聚焦于全面解析蓝藻在低磷环境中的适应机制,同时探索其在多样化自然生态系统中的表现。这需要通过现场实验和长期生态监测,验证实验室中发现的替代机制是否能够在实际环境中广泛应用。特别是不同类型的生态系统中,如淡水湖泊、海洋、盐湖及极端气候区等,研究蓝藻的代谢灵活性和种群生物多样性如何在不同的环境压力下发挥作用尤为关键。技术上,单细胞RNA测序、宏基因组学、代谢组学和蛋白质组学等高通量技术的整合应用,将是揭示蓝藻复杂代谢网络的关键工具。这些技术使研究人员能够在分子水平上追踪细胞内部的动态变化,并识别出在特定环境压力下的重要代谢路径和调控因子。同时,CRISPR/Cas基因编辑技术可用于精确构建蓝藻基因突变体,从而验证特定基因在磷替代反应中的作用。然而,这些技术带来的数据复杂性及其体量增长对数据整合和分析提出了重大挑战,亟需开发先进的生物信息学工具和算法,以有效处理并解释这些多维数据。此外,实验室研究成果与现场采集的数据相结合,需依赖创新的分析方法和多学科合作。理解蓝藻适应机制不仅有助于基础科学进步,还能推动生物技术应用的创新,如开发用于环境修复或生物燃料生产的蓝藻改良技术。因此,未来的研究需在基础科学与应用科学之间建立紧密联系,以推动生态保护、环境治理及资源管理的可持续发展。

#### 4.3 蓝藻非磷脂替代磷脂机制在对防治蓝藻水华的应用前景

蓝藻的非磷脂替代磷脂机制为防治蓝藻水华提供了新的视角和应用前景。深入理解这一机制,可以开发生态友好型的控制策略,有效抑制蓝藻在水体中的过度繁殖。例如,通过调控水体中磷的可用性,或引入能够干扰或抑制蓝藻非磷脂路径的物质,可以显著降低蓝藻水华的发生频率。这不仅有助于维护水生态系统的平衡,还可在无化学杀藻剂依赖的情况下,提供一种可持续的水体管理方法。此外,该机制的研究还可能推动相关生物技术的发展,如设计出能够在特定条件下抑制蓝藻增殖的生物控制方法,从而为水资源保护和环境治理带来革命性突破。

(作者声明本文符合出版伦理要求)

#### 参考文献:

- [1] Kong F X, Gao G. Hypothesis on cyanobacteria bloom-forming mechanism in large shallow eutrophic lakes [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, **25**(3): 589-595. [孔繁翔, 高光. 大型浅水富营养化湖泊中蓝藻水华形成机理的思考 [J]. *生态学报*, 2005, **25**(3): 589-595.]
- [2] Qin B Q, Wang X D, Tang X M, *et al.* Drinking water crisis caused by eutrophication and cyanobacterial bloom in Lake Taihu: cause and measurement [J]. *Advances in Earth Science*, 2007, **22**(9): 896-906. [秦伯强, 王小冬, 汤祥明, 等. 太湖富营养化与蓝藻水华引起的饮用水危机——原因与对策 [J]. *地球科学进展*, 2007, **22**(9): 896-906.]
- [3] Qin B, Gao G, Zhu G, *et al.* Lake eutrophication and its ecosystem response [J]. *Chinese Science Bulletin*, 2013, **58**(9): 961-970.
- [4] Geng M, Zhang W, Hu T, *et al.* Eutrophication causes microbial community homogenization via modulating generalist species [J]. *Water Research*, 2022(210): 118003.
- [5] Jochimsen E M, Carmichael W W, An J S, *et al.* Liver failure and death after exposure to microcystins at a hemodialysis center in Brazil [J]. *The New England Journal of Medicine*, 1998, **338**(13): 873-878.
- [6] Lee K L, Jung K Y, *et al.* Effect of nitrogen and phosphorus on growth and microcystin production in three *Microcystis* species [J]. *Journal of Environmental Biology*, 2018, **39**(4): 413-418.
- [7] Chia M A, Jankowiak J G, Kramer B J, *et al.* Succession and toxicity of *Microcystis* and *Anabaena* (*Dolichospermum*) blooms are controlled by nutrient-dependent allelopathic interactions [J]. *Harmful Algae*, 2018(74): 67-77.
- [8] Qian Y P, Li X T, Tian R N. Effects of aqueous extracts from the rhizome of *Pontederia cordata* on the growth and interspecific competition of two algal species [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2019(168):

- 401-407.
- [9] Fei X, Li P, Li X, *et al.* Low-temperature- and phosphate deficiency-responsive elements control DGTT3 expression in *Chlamydomonas reinhardtii* [J]. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 2018, **65**(1): 117-126.
- [10] Hałemejko G Z, Chróst R. The role of phosphatases in phosphorus mineralization during decomposition of lake phytoplankton blooms [J]. *Archiv Fur Hydrobiologie*, 1984(101): 489-502.
- [11] Zhu G W, Qin B Q, Gao G, *et al.* Fractionation of phosphorus in sediments and its relation with soluble phosphorus contents in shallow lakes located in the middle and lower reaches of Changjiang River, China [J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2004, **24**(3): 381-388. [朱广伟, 秦伯强, 高光, 等. 长江中下游浅水湖泊沉积物中磷的形态及其与水相磷的关系 [J]. *环境科学学报*, 2004, **24**(3): 381-388.]
- [12] Surin B P, Rosenberg H, Cox G B. Phosphate-specific transport system of *Escherichia coli*: nucleotide sequence and gene-polypeptide relationships [J]. *Journal of Bacteriology*, 1985, **161**(1): 189-198.
- [13] 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.
- [14] McLaughlin K, Sohm J A, Cutter G A, *et al.* Phosphorus cycling in the sargasso sea: investigation using the oxygen isotopic composition of phosphate, enzyme-labeled fluorescence, and turnover times [J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2013, **27**(2): 375-387.
- [15] Van Mooy B A S, Rocap G, Fredricks H F, *et al.* Sulfolipids dramatically decrease phosphorus demand by picocyanobacteria in oligotrophic marine environments [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, **103**(23): 8607-8612.
- [16] Peng Z, Feng L, Wang X, *et al.* Adaptation of *Synechococcus* sp. PCC 7942 to phosphate starvation by glycolipid accumulation and membrane lipid remodeling [J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Molecular and Cell Biology of Lipids*, 2019, **1864**(12): 158522.
- [17] Ho J C, Michalak A M, Pahlevan N. Widespread global increase in intense lake phytoplankton blooms since the 1980s [J]. *Nature*, 2019, **574**(7780): 667-670.
- [18] Sukharevich V I, Polyak Y M. Global occurrence of cyanobacteria: causes and effects (review) [J]. *Inland Water Biology*, 2020, **13**(4): 566-575.
- [19] Petkuvienė J, Zilius M, Lubiene I, *et al.* Phosphorus cycling in a freshwater estuary impacted by cyanobacterial blooms [J]. *Estuaries and Coasts*, 2016, **39**(5): 1386-1402.
- [20] Huo D, Gan N, Geng R, *et al.* Cyanobacterial blooms in China: diversity, distribution, and cyanotoxins [J]. *Harmful Algae*, 2021(109): 102106.
- [21] Ndlela L L, Oberholster P J, Van Wyk J H, *et al.* An overview of cyanobacterial bloom occurrences and research in Africa over the last decade [J]. *Harmful Algae*, 2016(60): 11-26.
- [22] Massey I Y, Al osman M, Yang F. An overview on cyanobacterial blooms and toxins production: their occurrence and influencing factors [J]. *Toxin Reviews*, 2022, **41**(1): 326-346.
- [23] Yang L Y, Yang X Y, Ren L M, *et al.* Mechanism and control strategy of cyanobacterial bloom in Lake Taihu [J]. *Journal of Lake Sciences*, 2019, **31**(1): 18-27. [杨柳燕, 杨欣妍, 任丽曼, 等. 太湖蓝藻水华暴发机制与控制对策 [J]. *湖泊科学*, 2019, **31**(1): 18-27.]
- [24] Xu H, Chen J, Zhu G W, *et al.* Effect of concentrations of phosphorus and nitrogen on the dominance of cyanobacteria [J]. *Journal of Lake Sciences*, 2019, **31**(5): 1239-1247. [许海, 陈洁, 朱广伟, 等. 水体氮、磷营养盐水平对蓝藻优势形成的影响 [J]. *湖泊科学*, 2019, **31**(5): 1239-1247.]
- [25] Salmaso N, Capelli C, Shams S, *et al.* Expansion of bloom-forming *Dolichospermum lemmermannii* (Nostocales, Cyanobacteria) to the deep lakes south of the Alps: Colonization patterns, driving forces and implications for water use [J]. *Harmful Algae*, 2015(50): 76-87.
- [26] Sterner R W, Reint K L, Lafrancois B M, *et al.* A first assessment of cyanobacterial blooms in oligotrophic Lake Superior [J]. *Limnology and Oceanography*, 2020, **65**(12): 2984-2998.
- [27] Molot L A, Schiff S L, Venkiteswaran J J, *et al.* Low sediment redox promotes cyanobacteria blooms across a trophic range: implications for management [J]. *Lake and Reservoir Management*, 2021, **37**(2): 120-142.
- [28] Reint K L, Brookes J D, Carey C C, *et al.* Cyanobacterial blooms in oligotrophic lakes: shifting the high-nutrient paradigm [J]. *Freshwater Biology*, 2021, **66**(9): 1846-1859.
- [29] Lefler F W, Barbosa M, Zimba P V, *et al.* Spatiotemporal diversity and community structure of cyanobacteria and associated bacteria in the large shallow subtropical Lake Okeechobee (Florida, United States) [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2023(14): 1219261.
- [30] Smith V H, Wood S A, McBride C G, *et al.* Phosphorus and nitrogen loading restraints are essential for successful eutrophication control of Lake Rotorua, New Zealand [J]. *Inland Waters*, 2016, **6**(2): 273-283.
- [31] Wu P, Lu Y, Lu Y, *et al.* Response of the photosynthetic activity and biomass of the phytoplankton community to increasing nutrients during cyanobacterial blooms in Meiliang Bay, Lake Taihu [J]. *Water Environment Research*, 2020, **92**(1): 138-148.
- [32] Wei N, Chen A, Guo X, *et al.* Changes in nitrogen metabolism of phosphorus-starved bloom-forming Cyanobacterium *Microcystis aeruginosa*: Implications for nutri-

- ent management [J]. *Science of the Total Environment*, 2023(903): 166832.
- [33] Liang Z, Soranno P A, Wagner T. The role of phosphorus and nitrogen on chlorophyll a: Evidence from hundreds of lakes [J]. *Water Research*, 2020(185): 116236.
- [34] Ghaffar S, Stevenson R J, Khan Z. Effect of phosphorus stress on *Microcystis aeruginosa* growth and phosphorus uptake [J]. *PLoS One*, 2017, **12**(3): e0174349.
- [35] Paerl H W, Otten T G. Harmful cyanobacterial blooms: causes, consequences, and controls [J]. *Microbial Ecology*, 2013, **65**(4): 995-1010.
- [36] Tonetta D, Hennemann M C, Brentano D M, *et al.* Considerations regarding the dominance of *Cylindrospermopsis raciborskii* under low light availability in a low phosphorus lake [J]. *Acta Botanica Brasilica*, 2015, **29**(3): 448-451.
- [37] Paerl H W, Huisman J. Blooms like it hot [J]. *Science*, 2008, **320**(5872): 57-58.
- [38] Briddon C L, Szekeres E, Hegedüs A, *et al.* The combined impact of low temperatures and shifting phosphorus availability on the competitive ability of cyanobacteria [J]. *Scientific Reports*, 2022, **12**(1): 16409.
- [39] Qiu G W, Zheng W C, Yang H M, *et al.* Phosphorus deficiency alleviates iron limitation in *Synechocystis* cyanobacteria through direct PhoB-mediated gene regulation [J]. *Nature Communications*, 2024, **15**(1): 4426.
- [40] Li J, Wang Z, Cao X, *et al.* Effect of orthophosphate and bioavailability of dissolved organic phosphorous compounds to typically harmful Cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* [J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2015, **92**(1/2): 52-58.
- [41] Dyhrman S, Ammerman J, Van Mooy B. Microbes and the marine phosphorus cycle [J]. *Oceanography*, 2007, **20**(2): 110-116.
- [42] Harke M J, Berry D L, Ammerman J W, *et al.* Molecular response of the bloom-forming *Cyanobacterium*, *Microcystis aeruginosa*, to phosphorus limitation [J]. *Microbial Ecology*, 2012, **63**(1): 188-198.
- [43] Xiao M, Burford M A, Prentice M J, *et al.* Phosphorus storage and utilization strategies of two bloom-forming freshwater cyanobacteria [J]. *Proceedings Biological Sciences*, 2023, **290**(2003): 20231204.
- [44] Pitt F D, Mazard S, Humphreys L, *et al.* Functional characterization of *Synechocystis* sp. strain PCC 6803 *pstI* and *pst2* gene clusters reveals a novel strategy for phosphate uptake in a freshwater *Cyanobacterium* [J]. *Journal of Bacteriology*, 2010, **192**(13): 3512-3523.
- [45] Wan L, Chen X, Deng Q, *et al.* Phosphorus strategy in bloom-forming cyanobacteria (*Dolichospermum* and *Microcystis*) and its role in their succession [J]. *Harmful Algae*, 2019(84): 46-55.
- [46] Shi X, Yang L, Niu X, *et al.* Intracellular phosphorus metabolism of *Microcystis aeruginosa* under various redox potential in darkness [J]. *Microbiological Research*, 2003, **158**(4): 345-352.
- [47] Wang M, Zhan Y, Chen C, *et al.* Amplified cyanobacterial bloom is derived by polyphosphate accumulation triggered by ultraviolet light [J]. *Water Research*, 2022(222): 118837.
- [48] Van Mooy B A S, Fredricks H F, Pedler B E, *et al.* Phytoplankton in the ocean use non-phosphorus lipids in response to phosphorus scarcity [J]. *Nature*, 2009, **458**(7234): 69-72.
- [49] Peng G, Lin S, Fan Z, *et al.* Transcriptional and physiological responses to nutrient loading on toxin formation and photosynthesis in *Microcystis aeruginosa* FACHB-905 [J]. *Toxins*, 2017, **9**(5): 168.
- [50] Peng G, Wilhelm S W, Lin S, *et al.* Response of *Microcystis aeruginosa* FACHB-905 to different nutrient ratios and changes in phosphorus chemistry [J]. *Journal of Oceanology and Limnology*, 2018, **36**(4): 1040-1052.
- [51] Duan Z, Tan X, Paerl H W, *et al.* Ecological stoichiometry of functional traits in a colonial harmful *Cyanobacterium* [J]. *Limnology and Oceanography*, 2021, **66**(5): 2051-2062.
- [52] Duan Z, Tan X, Shi L, *et al.* Phosphorus accumulation in extracellular polymeric substances (EPS) of colony-forming cyanobacteria challenges imbalanced nutrient reduction strategies in eutrophic lakes [J]. *Environmental Science & Technology*, 2023, **57**(4): 1600-1612.
- [53] Lin S, Litaker R W, Sunda W G. Phosphorus physiological ecology and molecular mechanisms in marine phytoplankton [J]. *Journal of Phycology*, 2016, **52**(1): 10-36.
- [54] Xiao M, Burford M A, Wood S A, *et al.* Schindler's legacy: from eutrophic lakes to the phosphorus utilization strategies of cyanobacteria [J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2022, **46**(6): fuac029.
- [55] Thompson G A. Lipids and membrane function in green algae [J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Lipids and Lipid Metabolism*, 1996, **1302**(1): 17-45.
- [56] Jahns P, Latowski D, Strzalka K. Mechanism and regulation of the violaxanthin cycle: the role of antenna proteins and membrane lipids [J]. *Biochimica et Biophysica Acta(BBA)-Bioenergetics*, 2009, **1787**(1): 3-14.
- [57] Singh S, Sinha R P, Haeder D P. Role of lipids and fatty acids in stress tolerance in cyanobacteria [J]. *Acta Protozoologica*, 2002(41): 297-308.
- [58] Domonkos I, Laczkó-Dobos H, Gombos Z. Lipid-assisted protein-protein interactions that support photosynthetic and other cellular activities [J]. *Progress in Lipid Research*, 2008, **47**(6): 422-435.
- [59] Weier D, Müller C, Gaspers C, *et al.* Characterisation of acyltransferases from *Synechocystis* sp. PCC6803 [J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2005, **334**(4): 1127-1134.

- [60] Demé B, Cataye C, Block M A, *et al.* Contribution of galactoglycerolipids to the 3-dimensional architecture of thylakoids [J]. *The FASEB Journal*, 2014, **28**(8): 3373-3383.
- [61] Bertilsson S, Berglund O, Karl D M, *et al.* Elemental composition of marine *Prochlorococcus* and *Synechococcus*: implications for the ecological stoichiometry of the sea [J]. *Limnology and Oceanography*, 2003, **48**(5): 1721-1731.
- [62] Shemi A, Schatz D, Fredricks H F, *et al.* Phosphorus starvation induces membrane remodeling and recycling in *Emiliania huxleyi* [J]. *New Phytologist*, 2016, **211**(3): 886-898.
- [63] Peng Z, Miao X. Monoglucosyldiacylglycerol participates in phosphate stress adaptation in *Synechococcus* sp. PCC 7942 [J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2020, **522**(3): 662-668.
- [64] Aoki M, Sato N, Meguro A, *et al.* Differing involvement of sulfoquinovosyl diacylglycerol in photosystem II in two species of unicellular cyanobacteria [J]. *European Journal of Biochemistry*, 2004, **271**(4): 685-693.
- [65] Nakajima Y, Umena Y, Nagao R, *et al.* Thylakoid membrane lipid sulfoquinovosyl-diacylglycerol (SQDG) is required for full functioning of photosystem II in *Thermosynechococcus elongatus* [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2018, **293**(38): 14786-14797.
- [66] Kobayashi K, Fujii S, Sato M, *et al.* Specific role of phosphatidylglycerol and functional overlaps with other thylakoid lipids in Arabidopsis chloroplast biogenesis [J]. *Plant Cell Reports*, 2015, **34**(4): 631-642.
- [67] Hung C H, Endo K, Kobayashi K, *et al.* Characterization of *Chlamydomonas reinhardtii* phosphatidylglycerophosphate synthase in *Synechocystis* sp. PCC 6803 [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2015(6): 842.
- [68] Song Y, Li R, Song W, *et al.* *Microcystis* spp. and phosphorus in aquatic environments: a comprehensive review on their physiological and ecological interactions [J]. *The Science of the Total Environment*, 2023 (878): 163136.
- [69] Xu X, Miao X. Glyceroglycolipid metabolism regulation under phosphate starvation revealed by transcriptome analysis in *Synechococcus elongatus* PCC 7942 [J]. *Marine Drugs*, 2020, **18**(7): 360.
- [70] Hassan M J, Qi H, Cheng B, *et al.* Enhanced adaptability to limited water supply regulated by diethyl aminoethyl hexanoate (DA-6) associated with lipidomic reprogramming in two white clover genotypes [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022(13): 879331.
- [71] Sun Y, Song K, Liu L, *et al.* Sulfoquinovosyl diacylglycerol synthase 1 impairs glycolipid accumulation and photosynthesis in phosphate-deprived rice [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2021, **72**(18): 6510-6523.
- [72] Liebisch T, Başoğlu M, Jäger S, *et al.* Influence of reduced amounts of sulfoquinovosyl diacylglycerol on the thylakoid membranes of the diatom *Thalassiosira pseudonana* [J]. *Photosynthetica*, 2023, **61**(4): 425-431.
- [73] Liu Z, Wan L, Zhang J, *et al.* A novel strategy of bloom forming cyanobacteria *Microcystis* sp. in response to phosphorus deficiency: Using non-phosphorus lipids substitute phospholipids [J]. *Harmful Algae*, 2024(138): 102694.
- [74] Martin R M, Denney M K, Pound H L, *et al.* Sulfolipid substitution ratios of *Microcystis aeruginosa* and planktonic communities as an indicator of phosphorus limitation in Lake Erie [J]. *Limnology and Oceanography*, 2023, **68**(5): 1117-1131.
- [75] Endo K, Kobayashi K, Wada H. Sulfoquinovosyldiacylglycerol has an essential role in *Thermosynechococcus elongatus* BP-1 under phosphate-deficient conditions [J]. *Plant & Cell Physiology*, 2016, **57**(12): 2461-2471.
- [76] Bagnato C, Prados M B, Franchini G R, *et al.* Analysis of triglyceride synthesis unveils a green algal soluble diacylglycerol acyltransferase and provides clues to potential enzymatic components of the chloroplast pathway [J]. *BMC Genomics*, 2017, **18**(1): 223.
- [77] Sato N, Ebiya Y, Kobayashi R, *et al.* Disturbance of cell-size determination by forced overproduction of sulfoquinovosyl diacylglycerol in the *Cyanobacterium Synechococcus elongatus* PCC 7942 [J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2017, **487**(3): 734-739.
- [78] Sato N, Kamimura R, Tsuzuki M. Dispensability of a sulfolipid for photoautotrophic cell growth and photosynthesis in a marine *Cyanobacterium*, *Synechococcus* sp. PCC 7002 [J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2016, **477**(4): 854-860.
- [79] Cumino A C, Marcozzi C, Barreiro R, *et al.* Carbon cycling in *Anabaena* sp. PCC 7120. Sucrose synthesis in the heterocysts and possible role in nitrogen fixation [J]. *Plant Physiology*, 2007, **143**(3): 1385-1397.
- [80] Malatinszky D, Steuer R, Jones P R. A comprehensively curated genome-scale two-cell model for the heterocystous *Cyanobacterium anabaena* sp. PCC 7120 [J]. *Plant Physiology*, 2017, **173**(1): 509-523.
- [81] Gollan P J, Muth-Pawlak D, Aro E-M. Rapid transcriptional reprogramming triggered by alteration of the carbon/nitrogen balance has an impact on energy metabolism in *Nostoc* sp. PCC 7120 [J]. *Life*, 2020, **10**(11): 297.
- [82] Roumezi B, Xu X, Risoul V, *et al.* The Pkn22 kinase of *Nostoc* PCC 7120 is required for cell differentiation via the phosphorylation of HetR on a residue highly conserved in genomes of heterocyst-forming cyanobacteria [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2019(10): 3140.
- [83] Dolman A M, Rücker J, Pick F R, *et al.* Cyanobacteria and cyanotoxins: the influence of nitrogen versus phosphorus [J]. *PLoS One*, 2012, **7**(6): e38757.

- [84] Zhang Q, Jia L, Chen Y, *et al.* Molecular mechanisms of the cyanobacterial response to different phosphorus sources [J]. *Sustainability*, 2024, **16**(13): 5642.
- [85] Aubriot L. Nitrogen availability facilitates phosphorus acquisition by bloom-forming cyanobacteria [J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2019, **95**(2): 5195515.
- [86] Yang B, Li M, Phillips A, *et al.* Nonspecific phospholipase C4 hydrolyzes phosphosphingolipids and sustains plant root growth during phosphate deficiency [J]. *The Plant Cell*, 2021, **33**(3): 766-780.

## ECOLOGICAL SIGNIFICANCE AND RESEARCH PROGRESS OF CYANOBACTERIAL BLOOMS RESPONDING TO LOW PHOSPHORUS STRESS BY REPLACING PHOSPHOLIPIDS WITH NON-PHOSPHOLIPIDS

XIONG Zhen-Gui<sup>1</sup>, LIU Zheng-Han<sup>2</sup>, SONG Chun-Lei<sup>2</sup>, AO Zi-Qiang<sup>1</sup> and CAO Xiu-Yun<sup>2</sup>

(1. School of Ecological Environment Engineering, Guizhou Minzu University, Guiyang 550025, China; 2. Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China)

**Abstract:** Freshwater cyanobacterial blooms occur globally, with phosphorus (P) being a key limiting nutrient for cyanobacterial growth and proliferation. Eutrophication is widely recognized as the primary driver of cyanobacterial dominance. However, even under extremely low phosphorus conditions, cyanobacteria can maintain high biomass levels. A potential intrinsic mechanism involves their ability to substitute phospholipids with non-phosphorus lipids (e.g., sulfolipids and glycolipids), thereby reducing cellular phosphorus demand and overcoming P limitation, which grants them a competitive advantage to form blooms. This review synthesizes strategies employed by typical bloom-forming cyanobacteria to regulate lipid metabolism under phosphorus stress, particularly through replacing phospholipids (e.g., phosphatidylglycerol, PG) with sulfolipids (e.g., sulfoquinovosyldiacylglycerol, SQDG) and glycolipids (e.g., monogalactosyldiacylglycerol, MGDG; digalactosyldiacylglycerol, DGDG). The ecological implications of this adaptation mechanism are critically examined. By unveiling novel phosphorus-sparing strategies in cyanobacteria, this study provides new insights into the mechanisms driving bloom formation and proposes innovative approaches for bloom control. This is particularly significant given that current prevention and control methods primarily focus on reducing nutrient loads, underscoring the need to revisit conventional eutrophication management paradigms.

**Key words:** Phosphorus stress; Non-phospholipids; Phospholipid substitution mechanism; Ecological adaptation; Eutrophication; Cyanobacteria