

DOI: 10.5846/stxb201803260593

孙军, 魏玉秋. 聚球藻硅质化作用初探. 生态学报, 2018, 38(14): - - .
作者. 题目. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(14): - - .

聚球藻硅质化作用初探

孙 军^{1,2,*}, 魏玉秋³

1 天津科技大学海洋与环境学院, 天津 300457

2 天津科技大学天津市海洋资源与化学重点实验室, 天津 300457

3 山东大学海洋研究院, 青岛 266000

摘要: 硅元素是全球生地化循环的重要组成成分之一, 对海洋生态系统中以浮游植物主导的初级生产力和硅碳循环具有重要的意义。普遍认为硅藻主导着全球海洋的硅循环, 成为海洋硅循环和碳循环交互作用的重要桥梁。海洋单细胞聚球藻对海洋食物网和能量流具有关键启动和支撑作用, 是全球碳循环中固碳过程的主要贡献者, 近年又被发现其具有重要的硅质化作用, 为我们提供了一个在海洋中(特别是寡营养海域), 除硅藻之外, 连接硅碳循环交互作用的新视角, 对硅藻在全球海洋硅碳循环的绝对地位具有重要的挑战意义。面对聚球藻在大洋中如此巨大的生物量, 甚至高于硅藻, 我们有必要弄清楚其碳沉降机制以及准确的模拟其硅循环, 然而关于其在海洋硅循环的研究极少, 硅质化作用的吸收和储存机理以及环境调节机制也不清楚; 另外, 其对世界海洋硅碳循环的调节作用也未见报道。为此, 本文通过前人对海洋单细胞聚球藻硅质化作用研究的基础上进行有针对性的探讨, 可望对海洋单细胞聚球藻硅质化作用及其对硅碳循环的调控机制有一个基本的认识, 为深入研究聚球藻在全球海洋硅循环中的作用提供基础。

关键词: 聚球藻; 硅质化; 调控机制; 硅碳循环

题目

作者

单位

Abstract: Silicon (Si), as one of the important components of the global biogeochemical cycles, is of great significance to the primary productivity dominated by phytoplankton and the silicon and carbon cycles in marine ecosystem. It is well known that diatoms dominate the silicon cycle of the global ocean, and become an important bridge for the interaction between the silicon cycle and carbon cycle. Individual cells of *Synechococcus* play a key role in starting and supporting marine food web and energy flow, thus they become the main contributors in global carbon cycle, recently, they were also found to have important function in Si accumulation, which provides us a new perspective in silicon and carbon cycles in open ocean in addition to diatoms, however, the discovery of Si accumulation by marine *Synechococcus* shows a large challenge to the absolute position of diatoms in the global silicon and carbon cycles. For such a huge biomass of *Synechococcus* in the ocean, even higher than that of diatoms, it is necessary to understand what is the mechanism of carbon sinking and to accurately simulate its silicon cycle, nevertheless, the researches on Si accumulation by marine *Synechococcus* are very rare, the mechanism of Si absorption and storage as well as the role of regulation mechanism are not clear. In addition, its regulatory effect on the silicon carbon cycle has not been reported. Therefore, based on the previous studies in Si accumulation of individual cells of *Synechococcus*, we hope that there will be a basic understanding of Si accumulation by marine *Synechococcus* and their regulatory mechanism of silicon and carbon cycles in marine ecosystem.

基金项目: 国家自然科学基金(41676112 和 41276124); 天津市高等学校创新团队培养计划(TD12-5003); 教育部长江学者奖励计划

收稿日期: 2018-03-28; **修订日期:** 2018-06-26

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: phytoplankton@163.com

Key Words: *Synechococcus*; Silicon accumulation; Regulatory mechanism; Silicon and carbon cycles

硅元素是全球生化循环的重要组成部分之一^[1]。陆源的溶解硅(Dissolved silicate)通过河流输送到海洋中,对海洋生态系统中以浮游植物(Phytoplankton)主导的初级生产力和硅碳循环具有重要的意义^[2]。因此海洋中溶解硅的生物学调控成为海洋科学的研究热点。海洋硅元素是浮游植物主要组成部分——硅藻(Bacillariophyceae)生长代谢的必要营养元素^[3]。硅藻通过吸收海水中溶解硅来构建它们的硅质壁(frustule)或者“硅藻膜”,生物硅酸作为有效的pH缓冲物,有助于碳酸氢盐转换吸收更多的CO₂,进而硅藻通过更有效的光合作用快速生长而广泛分布^[4-5];在生活史方面,硅藻的分裂不受光的限制,在昼夜循环(Diurnal cycle)期间都可以进行分裂^[6],能够在营养盐丰富的冷水区发生水华(Bloom);另外其高密度的硅质化细胞壁导致了快速的沉降速率,由此向海底输出大量的净增碳,海洋中约40%的净增碳输出(~1.5–2.8 G t C a⁻¹)由硅藻固定。总之,硅藻通过吸收、代谢和转换陆源输入的溶解硅,将硅循环和碳循环紧密相连,对海洋生物碳泵(Biological carbon pump)具有重要作用^[7-8]。尽管海洋浮游植物其他类群,比如硅鞭藻(Silicoflagellates),同样可以吸收溶解硅,降低了硅藻对生源硅(Biogenic silica, BSi)储量的重要性,但是由于其物种数和丰度相对较少,生长速率相对较低,而海洋食物链中硅藻作为向更高营养级输出能量的主要来源,目前普遍认为硅藻作为主要的有机体将海洋表层溶解硅输送到深层海洋,主导着全球海洋的硅循环,成为海洋硅循环和碳循环交互作用的主要桥梁^[9],这就是硅碳耦合循环(Silicon-carbon coupling cycle)(图1)。

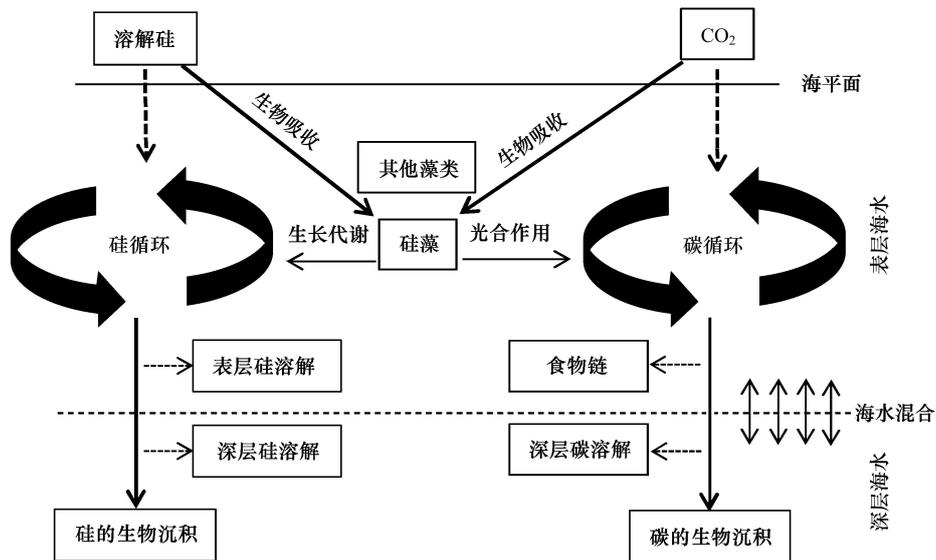


图1 硅藻在海洋硅循环和碳循环交互作用中的意义

Fig.1 The significance of diatoms in marine silicon cycle interacting with carbon cycle

单细胞的聚球藻(*Synechococcus*)是一类粒径小于2 μm的海洋蓝藻(Cyanobacterium)^[10],广泛存在各类海洋环境中,甚至在极地海洋中都有发现,特别是在寡营养海域同单细胞原绿球藻(*Prochlorococcus*)具有较高的细胞丰度(量级在10³—10⁵)^[11-12]。由于该类超微型浮游植物(Picophytoplankton)细胞粒径较小,不易输送,长期被认为在大气到海洋的碳汇过程中不占优势^[13]。但是,最近相关研究表明超微型浮游植物在寡营养海区初级生产力方面(约占总生产力的60%—80%)起着主导地位,对碳颗粒物的深层输出具有重要意义^[14-15]。2012年,Baines(2012)等^[16]通过同步加速X射线荧光显微镜(Synchrotron X-ray fluorescence microscopy, SXRF)首次提出海洋单细胞聚球藻具有硅质化作用,其细胞内展现出不同的硅硫比(Si/S)和硅磷比(Si/P)。在室内培养中,Baines等同样发现不同菌株的聚球藻都cunz硅累积的现象(图2)。因此,单细胞

聚球藻的硅质化(Silicon accumulation)为我们提供了一个在海洋(特别是寡营养海域)中连接硅碳循环交互作用的新视角。尽管这类超微型海洋蓝藻的硅碳转换方式以及向深层海洋的输出机制暂不明确,但是其通过生物量标准化的 Si/S 和 Si/P 可以达到硅藻细胞的 50%。因此,如此丰富和广布的超微型浮游植物的聚集和其捕食者的粪便颗粒物都极大地促进了海洋表层硅碳颗粒物向深层海洋的运输。另外,最新的研究发现大洋真光层中 $\geq 75\%$ 的生物硅是由“碎屑”组成,而不是活体硅藻细胞^[17]。单细胞聚球藻对生物硅的贡献可能归属于这 75%的碎屑池(Pool)内^[18]。因此面对聚球藻在大洋中如此巨大的生物量,甚至高于硅藻,我们有必要厘清其碳沉降机制以及准确地模拟其对硅碳耦合循环的贡献,同时单细胞聚球藻硅质化的发现极有可能否定硅藻在全球海洋硅循环的绝对地位。

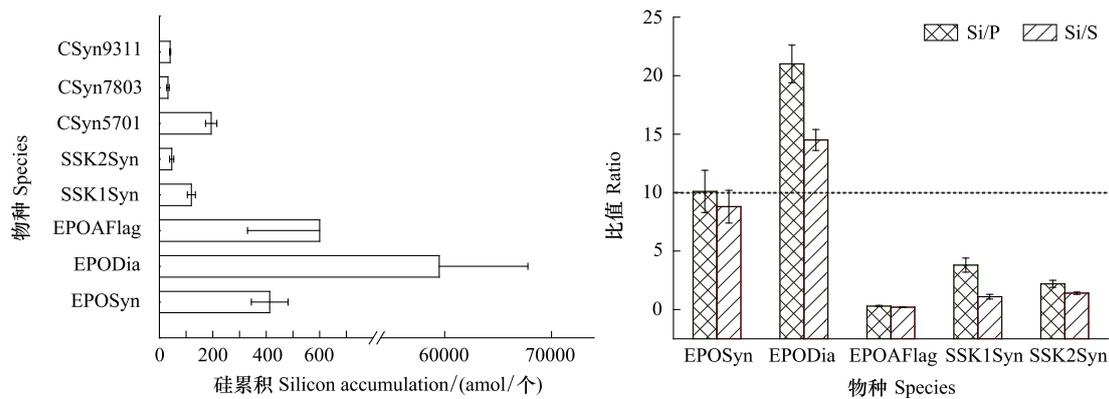


图2 现场和培养聚球藻的硅积累量(amol/个)以及 Si/P 和 Si/S 比,修改自 Baines (2012) 等^[16]

Fig.2 Silicon content, Si/P and Si/S of individual cells in field-collected and cultured *Synechococcus*

EPO: 赤道太平洋, equatorial Pacific Ocean; SS: 马尾藻海, Sargasso Sea; C: 培养, Culture; Syn: 聚球藻, *Synechococcus*; Dia: 硅藻, diatoms; AFlag: 自养鞭毛虫, autotrophic flagellates

从 2012 年 Baines 等发现了海洋单细胞聚球藻的硅质化以后,一系列研究调查了该类超微型蓝藻对不同元素循环和其在海洋中垂直碳输出的潜在影响。比如, Tang (2014) 等^[19]通过室内培养发现,聚球藻在降解期间,硅和镁可以积累在蛋白质和碳水化合物丰富的细胞外聚合物(Extracellular polymeric substances, EPS); Deng (2015) 等^[20]从聚球藻的外聚物和溶解有机物中提取的碎屑碳具有很高的沉降速率(440—660 m/d),是单个聚球藻细胞碳沉降速率的 2—3 倍; Guidi (2016) 等^[21]在塔拉海发现聚球藻和其噬菌体对寡营养海区环流的碳输出具有重要的作用;由于聚球藻属的基因多样性,包含不同的适应温度、营养盐和光照等分化枝; Ohnemus (2016) 等^[22]通过分子技术鉴定不同水层聚球藻积累硅的优势聚球藻群体; Brzezinski (2017) 等^[23]选取了 6 种聚球藻属克隆菌株进行室内培养,研究其细胞内硅积累机制,以及不同营养元素对聚球藻硅积累的调节作用; Krause (2017) 等^[24]解释了如何在大洋中进行聚球藻硅积累的区域性测量,并提出在海洋超微型蓝藻中接近一半以上的生物硅的积累是来自聚球藻的贡献,尽管大多数生物硅并不保存在活体聚球藻细胞内。聚球藻在海洋中硅碳以及其他元素的垂直输出过程比之前所认为的更为重要。尽管近几年国外这些少量的报道发现了聚球藻的硅质化以及对海洋硅碳循环具有重要的意义,但是在聚球藻硅积累过程中,由于方法技术的限制,并未能解决聚球藻硅质化的吸收机制(比如硅积累的是颗粒态还是溶解态?硅在细胞内还是细胞外累积?)和调节机制(比如影响聚球藻硅质化过程、分布和量的主要因素),以及调控海洋中硅碳循环的过程和意义。由于聚球藻的细胞丰度高、广泛分布和基因多样性,研究其对海洋硅碳循环、其他元素循环的影响以及对全球环境变化的响应正逐渐成为新的科学热点。本文通过近年来对海洋单细胞聚球藻硅质化作用研究的基础,进行了有针对性的探讨,期望对海洋单细胞聚球藻硅质化作用及其对硅碳循环的调控机制有一个基本的认识,为深入研究聚球藻在全球海洋硅循环和硅碳耦合循环中的作用提供前提基础。

1 海洋单细胞聚球藻硅的积累

1.1 聚球藻硅积累量的差异性

Baines(2012)等^[16]通过同步加速 X 射线荧光显微镜技术,率先在单细胞聚球藻的 X-射线荧光光谱中发现了不同硅积累量(图 2),该发现也证实了在先前的研究中,就有发现在淡水湖中蓝藻和蜡状芽孢杆菌(*Bacillus cereus*)硅积累的相关报道^[25-27]。有趣的是,在不同的海域以及培养条件下,单细胞聚球藻内硅积累量变化很大,甚至在相同的培养条件下硅的积累量变化也很大(表 1,图 2);但是到目前为止,这种造成单细胞聚球藻硅积累量变化差异如此巨大的原因并不清楚。根据海洋硅藻的研究发现,硅的积累量的差异性首先受到环境中硅酸盐浓度的影响,而且在一定硅酸盐的浓度下,硅藻硅的积累量和硅酸盐呈正相关关系^[28]。通过室内聚球藻培养发现,即使在硅酸盐浓度很高的环境下,聚球藻的硅积累量并不是很高,甚至低于硅酸盐浓度较低的培养环境,然而同种聚球藻在不同生长速率的条件下与硅积累的量存在负相关性(即生长速率越慢,硅积累量相对增加),因此 Baines(2012)等^[16]否定了聚球藻硅积累量的巨大差异与环境硅酸盐浓度有关的观点,猜测生长速率可能是影响聚球藻硅积累量差异的原因。另外,硅酸盐并不是聚球藻生长的必要生长元素,因为在没有硅酸盐的培养液中($<1 \mu\text{mol}$),聚球藻的生长速率不受影响,而高硅酸盐也不会提高其生长速率。在北大西洋,Ohnemus(2016)等^[22]同样发现,尽管上层海洋中硅酸盐的浓度变化比较小($0.6-1.3 \mu\text{mol}$),但是不同水层以及聚球藻细胞间硅的积累量具有明显的差异性,而且这种差异与环境硅酸盐浓度没有相关性($r=-0.22; P=0.52$)。总之,海洋中硅酸盐浓度的变化不是影响聚球藻细胞内硅积累量差异性的主要原因。

表 1 自然海区 and 室内培养聚球藻在不同生长条件下的硅积累量

Table 1 Silicon content of field-collected and cultured *Synechococcus* in different growth conditions

海域 Study area	细胞类型 Cell type	生长条件 Growth condition	方法 Method	硅积累量 Silicon content/ (amol/个)	文献引用 Reference
太平洋 Pacific Ocean	野生聚球藻	上升流区	SXRF	413±69	Baines(2012)等 ^[16]
马尾藻海 Sargasso Sea	野生聚球藻	气旋涡流	SXRF	120±15	
马尾藻海 Sargasso Sea	野生聚球藻	反气旋涡流	SXRF	26±9	
室内培养 Culture	WH5701	自然海水-Si	热碱法	94±21	
室内培养 Culture	WH7803	自然海水-Si	热碱法	16±32	
室内培养 Culture	CC9311	人工海水+Si	热碱法	58±3	
北大西洋 North Atlantic Ocean	野生聚球藻	SML-6月	SXRF	57±2	Ohnemus(2016)等 ^[22]
北大西洋 North Atlantic Ocean	野生聚球藻	SML-10月	SXRF	42±1	
北大西洋 North Atlantic Ocean	野生聚球藻	DCM-6月	SXRF	16±1	
北大西洋 North Atlantic Ocean	野生聚球藻	DCM-10月	SXRF	60±2	
室内培养 Culture	WH5701	120 μmol Si	热碱法	44±16	Brzezinski(2017)等 ^[23]
室内培养 Culture	CC9311	120 μmol Si	热碱法	16±8	
室内培养 Culture	CC9902	120 μmol Si	热碱法	4±1	
室内培养 Culture	CC9605	120 μmol Si	热碱法	11±2	
墨西哥湾 Gulf of Mexico	野生聚球藻	沿岸流	热碱法	44	Krause(2017)等 ^[24]
百慕大 Bermuda	野生聚球藻	自然海水	热碱法	46	

自然海水-Si:自然海水不添加硅元素;人工海水+Si:人工海水添加硅元素;SML:表混合层;DCM:叶绿素最大层;SXRF:同步加速 X 射线荧光显微镜;120 μmol Si:人工海水硅酸盐的浓度为 120 μmol

1.2 聚球藻硅积累的过程机理

由于 SXRF 方法不能解决聚球藻细胞硅积累形式和位置的限制,目前我们对硅质化作用的吸收和储存机理并不清楚。Baines(2012)等^[16]计算了太平洋和马尾藻海聚球藻细胞内溶解硅的浓度,发现其细胞内硅浓

度明显高于外界环境硅浓度,推测聚球藻累积的硅由于储存在细胞内才导致了细胞内外显著的浓度差。尽管在一些极端环境下,比如热泉、沉积物和硅酸浓度高的淡水湖泊,发现了部分蓝藻通过矿化机制或非特异性聚合作用可以吸收硅酸盐作为细胞壁的一部分,但是考虑到其复杂特殊的生长条件,在大洋中并不可能实现,因此该矿化机制或非特征性聚合作用很难解释海洋中聚球藻的硅质化作用^[29-31]。前面 2.1 提到的蜡状芽孢杆菌在内生孢子形成期间,会吸收硅作为孢衣的一部分,储存在从细胞质分离出来形成的两个膜的夹层中间^[27]。因此,我们猜测是否聚球藻也像蜡状芽孢杆菌一样,在细胞分裂期间吸收硅,累积在细胞壁与细胞膜之间新形成的细胞周质间隙内,提供保护功能。但是这种硅吸收提供保护功能的机制却很难解释海洋中目前研究的所有聚球藻几乎都有不同量的硅累积。硅藻可以在细胞内形成大量的无定形硅被包裹在有机配体内或者共价结合作为有机硅的一部分,因而在硅藻细胞内外形成了巨大的溶解硅浓度差^[6]。虽然海洋聚球藻在细胞内外也形成了巨大的溶解硅浓度差^[16],但是这种有机硅以及配体是否在海洋聚球藻中存在并没有任何相关报道。Tang(2014)等^[19]在裂解的聚球藻细胞外发现硅酸盐可以大量的聚合在细胞外的有机碎屑中。尽管这种硅的累积是在裂解的细胞外聚合物中,但是 Tang(2014)等猜测细胞外聚合物累积的硅是来自细胞内,细胞裂解释放大量细胞内的硅酸,使得在细胞周围的硅酸升高,而裂解后的聚球藻细胞生成大量的胞外聚合物,正好作为聚合这些硅的有机场所。类似的硅累积现象也在淡水的培养细菌中发现^[32]。总之,尽管我们目前还不能完全确定硅在聚球藻细胞内的储存形式和吸收机制,但是我们更倾向于海洋聚球藻硅积累过程是在细胞内进行,并形成了细胞内外明显的硅浓度差。至于聚球藻细胞内的硅是否以硅酸还是转换成不溶性颗粒硅的形式保存,我们现在还并不确定,不过接下来的第 4 部分会对其储存形式进行讨论。另外,针对 SXRF 方法的缺陷,Deng(2015)等^[33]通过在样品扫描格栅处安置真空低温液氮改进样品的保存状态,防止样品细胞结构和化学的性质改变,从而方便在今后的研究中追踪硅元素的分布并且量化聚球藻细胞内/外的硅累积量。

2 海洋聚球藻硅累积的分布特征

2.1 海域差异

海洋聚球藻单细胞内硅累积量具有明显的差异性,生长速率可能是影响聚球藻硅累积量差异的主要原因。而聚球藻在不同海域以及室内培养条件硅累积量表现出来的差异性(表 1),Baines(2012)等^[16]猜测是某种存在不同大洋中或培养基中的环境启动子或者不同的基因序列造成的,但是 Baines(2012)等并没有提供可靠的实验证据来证明这种猜测。聚球藻在海洋中确实具有适应不同温度、营养盐和光照的多样性基因,已经通过分子手段鉴定出很多种不同的聚球藻进化分支,而这些进化分支可适应不同的生态位^[34]。同时,聚球藻在不同的海域的细胞丰度也具有明显的差异,比如在中国南海北部平均细胞丰度为 5.13×10^3 个/mL^[35];印度洋平均细胞丰度为 2.65×10^3 个/mL^[36];北大西洋平均细胞丰度为 7.4×10^3 个/mL^[22];马尾藻海平均细胞丰度为 $4-15 \times 10^3$ 个/mL^[24]。因此,我们猜测聚球藻在不同海洋中细胞丰度的显著差异以及由基因多样性造成的广泛生态适应进化枝,是造成不同海洋区域聚球藻硅累积量差异的主要原因。

2.2 水层差异

根据广义线性模型统计单细胞聚球藻硅累积量的垂直变化受到深度的影响明显($P < 0.05$)。目前对于聚球藻的硅累积量在海洋中不同水层(SML:表混合层;DCM:叶绿素最大层)的差异性主要有两种不同观点:(1)SML < DCM;(2)SML > DCM(图 3)^[16,22]。海洋 SML 和 DCM 之间,聚球藻在丰度、粒径大小和生长速率存在明显的差异。我们^[35]发现海洋中聚球藻细胞丰度垂直分布的高值区主要在 DCM 层,同时我们结合上面 3.1 讨论的细胞丰度可能是造成聚球藻硅累积量区域性差异的原因,DCM 层的高细胞丰度可能导致了聚球藻硅累积量的增加。另外,我们^[36]在印度洋发现聚球藻的细胞粒径随深度的增加而先增加后减小,在 150m 达到粒径最大值($1 \mu\text{m}$),其细胞粒径在 DCM 层明显大于 SML 层。因此,我们猜测聚球藻不同水层细胞粒径的变化可能也是影响其硅累积量垂直差异的原因。海洋中表层光照和温度适合聚球藻的快速生长,而 DCM 层由于光照等限制,其生长速率明显低于 SML 层^[37-38]。因此 Baines(2012)等^[16]认为生长速率是造成了聚球藻硅累积量 SML < DCM 的主要原因。Ohnemus(2016)等^[22]在马尾藻海聚球藻硅累积量垂直变化差异与主要环

境参数的相关性研究中发现,聚球藻单细胞内硅的累积量的垂直差异与细胞丰度($r=+0.34$; $P=0.31$)和不同细胞粒径大小($r=+0.26$; $P=0.44$)的生物硅含量没有相关性,因此提出聚球藻丰度和细胞粒径大小不是影响聚球藻硅累积量在 SML 和 DCM 之间差异的主要原因。但是由于 Ohnemus (2016) 等人样品采集数量、样品时空变化以及海域研究范围的限制,对于聚球藻细胞丰度和粒径大小与硅累积量垂直差异的相关性需要未来更多的海域研究和数据来支持。

海洋聚球藻群落组成从 SML 到 DCM 是多变的,不同水层由不同分化枝的聚球藻主导^[39]。在马尾藻海, SML 层的聚球藻由菌株 III 主导,而 DCM 层的聚球藻优势菌株为 II 和 XVI^[40-41],因此 Ohnemus (2016) 等^[22]提出聚球藻硅累积量的深度差异是由不同优势的聚球藻菌株随深度交替的结果;而细胞丰度受到生长速率的影响,而细胞丰度与聚球藻硅累积量的深度差异没有相关性,因而推断生长速率不是导致聚球藻硅累积量的深度差异的主要原因。Brzezinski (2017) 等^[23]通过设置不同梯度的光辐照强度来改变室内培养聚球藻的生长速率,同样发现聚球藻硅累积量的差异性与生长速率没有相关性。目前,我们更倾向于由聚球藻的基因多样性导致了硅累积量的时空分布变化。总之,聚球藻硅质化具有明显的时空分布特征,说明海洋聚球藻硅质化在海洋中是一种普遍现象,而聚球藻在硅累积量的时空差异性与目前所研究的环境影响因子的相关性较低,同时也说明了在海洋生态系统中,影响聚球藻硅累积过程以及时空变化的影响因子较少,至于具体的影响因子目前还不十分清楚,需要未来更多的研究和验证。

3 聚球藻硅累积过程的调控机制

海洋中几乎所有的单细胞聚球藻都具有硅质化作用,而海洋环境中的硅酸盐浓度并不影响其生长速率,至于其他影响因素对聚球藻硅累积过程调控机制的研究几乎处于空白,但是它们的营养生理学和影响聚球藻丰度自然分布的资源分配为我们提供了一个新维度。最近,Brzezinski (2017) 等^[23]选取代表 4 种生态位的 6 株聚球藻进行室内培养,发现聚球藻的硅质化过程可能是在细胞内进行,而且单细胞聚球藻对硅质化过程具有一系列的调控机制。海洋中真核硅藻可以通过膜结合液泡吸收保存硅酸盐并控制细胞内 pH 变化而不至于在细胞内发生一系列生化反应等严重后果^[27],无定形硅可以从包裹可溶性硅酸的液泡中自发地沉淀^[42-43]。但是与真核硅藻细胞内全部硅酸盐自由相和结合相划分不同的是,在原核聚球藻细胞内具有两类硅质小泡,分别为水溶性和非水溶性硅质小泡,聚球藻细胞内硅酸造成的 pH 变化可能是通过这两类硅质小泡来调控的。前面 2.1 讲述的硅酸在聚球藻细胞内(2–24 mmol)与环境硅酸(0.6–1.3 μmol)形成巨大浓度差可能就是由第一类水溶性硅质小泡造成的,该类硅质小泡内的可溶性硅可能与有机配体结合,具有热力学不稳定性,因此通过热减法采用高温和热碱可以迅速造成聚球藻细胞内可溶性硅与有机配体的分离而被检测到^[44]。而非水溶性硅质小泡中的硅我们目前还没有方法确定是否和硅藻一样为水合的固体无定形硅。

硅藻的硅酸盐吸收积累调控机制主要是由细胞内配体结合的硅质池大小^[45-46]、细胞外硅酸盐的浓度^[47]、生长速率(细胞内硅累积量与生长速率成反比)^[48]、转运方式的转换^[49-50]和胞内乳白石英的沉淀^[51]等调控因子的相互作用。海洋中聚球藻的生长速率和硅累积量虽然不受环境中硅酸盐浓度的影响,但是室内培养的聚

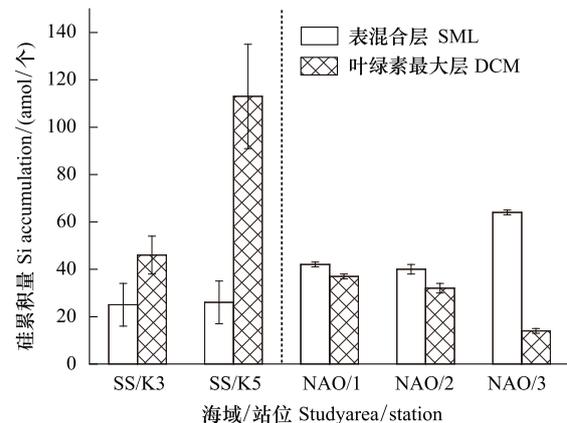


图3 不同海域/站位聚球藻在 SML 和 DCM 的硅累积量 (amol/个),修改自 Baines (2012) 等^[16]和 Ohnemus (2016) 等^[22]

Fig.3 Silicon content of SML and DCM of field-collected *Synechococcus* in different oceans/stations. SS: 马尾藻海, Sargasso Sea; NAO: 北大西洋, North Atlantic Ocean; SML: 表混合层 (<15m), surface mixed layer; DCM: 叶绿素最大层, deep chlorophyll maximum

球藻硅积累量与溶液中的硅酸浓度具有一定双线性响应,当硅酸盐的浓度达到 80—100 μmol 时,聚球藻硅积累的速率会突然增加,说明在一定范围浓度下的硅酸盐可以影响单细胞聚球藻的硅积累速率(图 4)^[23]。硅藻细胞在一定浓度的 $[\text{Si}(\text{OH})_4]$ 环境下,由于其对硅的吸收通过协助扩散而展现线性相关^[52-53],因此根据图 4b 的聚球藻硅吸收速率线性响应,我们猜测在低硅酸盐浓度下,尽管运输的蛋白通道可能处于饱和状态,但是聚球藻对细胞外硅酸盐的吸收方式可能是协助扩散。海洋中>97%的 $[\text{Si}(\text{OH})_4]$ 以非解离状态存在^[54],生物膜载体蛋白对无电荷 $[\text{Si}(\text{OH})_4]$ 的转运需要 HPO_4^{2-} 阴离子的协助^[55],尽管在硅藻和某些淡水聚球藻菌株细胞内 HPO_4^{2-} 的吸收需要 Mg^{2+} ^[56],但是 Brzezinski (2017) 等^[23]发现聚球藻硅积累量受控于正磷酸盐的浓度,因此我们猜测正磷酸盐转运体对硅酸吸收过程的电荷平衡具有重要意义。图 4a 聚球藻硅吸收速率的双线性响应与硅藻双相硅吸收动力学相似^[52],硅藻对硅吸收由低浓度的双曲线函数到高浓度的线性函数是由于其吸收方式由主动运输转换为协助扩散,因此我们根据 Brzezinski (2017) 等人的猜测,随着环境中硅酸盐浓度的增加,单细胞聚球藻通过转换成主动运输的方式来吸收环境中的溶解硅^[23]。总之,室内培养的聚球藻硅积累速率与硅酸盐的相关性以及其在不同浓度与硅藻相反的运输转换需要结合其他影响因子进一步验证。目前,我们认为聚球藻细胞内硅积累量的变化是由细胞硅积累速率和生长速率的动态平衡来维持的,同时,该平衡机理和转运模型为我们构建海洋聚球藻硅质化过程硅积累的调控机制提供了基础。

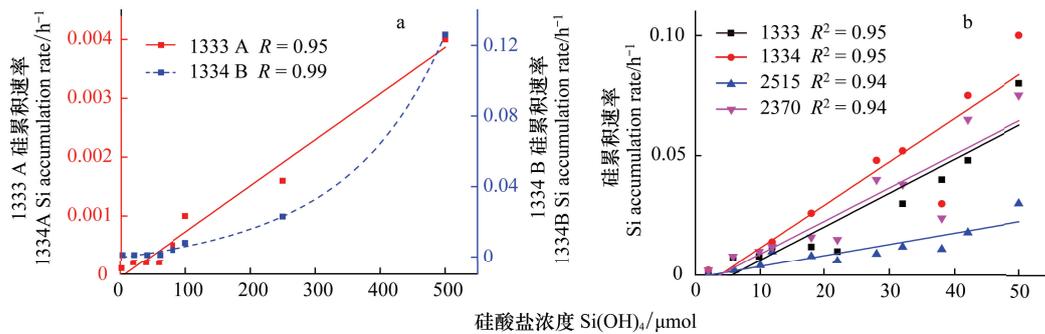


图 4 不同硅酸盐浓度 ($\mu\text{mol/L}$) 培养环境下的不同聚球藻菌株 (1333/1334/2515/2370) 硅积累速率 (h^{-1}), 修改自 Brzezinski (2017) 等^[23]

Fig. 4 The specific rate of Si accumulation as a function of $[\text{Si}(\text{OH})_4]$ from 0 to 500 μmol for *Synechococcus* clones 1333/1334/2515/2370

4 聚球藻硅质化对海洋硅碳循环的重要意义

尽管海洋聚球藻对硅积累的吸收机理和环境控制机制都不清楚,但是其硅质化积累的硅现存量对海洋不同水层颗粒硅库具有很大的贡献。在赤道东太平洋,活体聚球藻和硅藻含有的生物硅分别占总生物硅的 2%—11% 和 2%—31%;根据分粒级生物硅分析,超微型浮游生物的生物硅约占总生物硅的 $14\% \pm 3\%$,其中很大一部分是由聚球藻贡献^[16]。从北大西洋的统计数据显示,真光层聚球藻对深层硅的输出量约占 11%,真光层每天的硅输出量为 2—12 $\mu\text{mol Si m}^{-2}$ ^[19],活体聚球藻含有的生物硅占总生物硅的 1%—4% (硅藻水华期间),占 0.4—3 μm 超微型浮游生物硅库的 1%—34%^[22]。最近相关研究发现超微型蓝藻,比如聚球藻,对海洋碳的输出量相当巨大 ($0.6—1.9 \times 10^8 \text{ g C}$),特别是寡营养海域,聚球藻对碳量的输出约占总颗粒碳通量的 2%—13%,每天输出的碳量为 0.026 g C m^{-2} ^[14,15,57-58]。因此,单细胞聚球藻对食物网和能流具有关键启动和支撑作用,成为寡营养海域以至全球硅碳循环中固硅和固碳过程的重要贡献者。海洋单细胞聚球藻“如果”只是将外界硅“碎屑”与细胞外壁简单地结合和交换,尽管可能对新生硅的意义较小,但是其结合的生物硅可占到上层海洋生物硅储量的 50%,也就是说,上层海洋中一般的生物硅都经过聚球藻沉降到深层海洋,对海洋硅聚合和沉降(海洋颗粒物“微泡”的形成可能来源于聚球藻的胞外聚合硅)以及硅循环具有重要意义^[19]。不过,目前我们认为海洋聚球藻将溶解硅吸收到细胞内并以无定形硅的形式储存在细胞内,结合聚球藻在大洋中广泛分布和巨大的细胞丰度(量级在 $10^3—10^6$)^[58-60],海洋中这 50% 的生物硅是直接新生于聚球藻

而非“碎屑”结合。总之,海洋单细胞聚球藻的硅质化作用不但改变我们之前对硅藻主要控制全球海洋硅碳循环的认识,而且单细胞聚球藻对海洋固硅和固碳的重要作用,使其成为连接海洋硅碳循环交互作用重要的新桥梁,对全球海洋硅碳循环具有重要意义。

5 未来海洋聚球藻硅质化待解决的科学问题及研究内容

针对单细胞聚球藻硅质化作用机理及其对海洋硅碳循环调控机制认识的不足,未来的研究将集中在以下几个方面:(1)海洋聚球藻硅累积量与其时空分布规律、海洋环境调控机制;(2)聚球藻硅质化过程中溶解硅的吸收和储存机理的多样性和进化及其影响因素;(3)聚球藻对海洋硅碳循环中的重要意义及调控机制。

通过上述科学问题的研究,可望对全球海洋生态系统中单细胞聚球藻硅质化作用及其对硅碳循环的调控机制有一个基本和系统的认识,为深入研究单细胞聚球藻在全球海洋硅循环中的作用提供前提基础。

参考文献(References):

- [1] Wollast R, Mackenzie F T. The global cycle of silica//Aston S R, ed. *Silicon Geochemistry and Biochemistry*. San Diego: Academic Press, 1983: 39-76.
- [2] Ragueneau O, Schultes S, Bidle K, Claquin P, Moriceau B. Si and C interactions in the world ocean: importance of ecological processes and implications for the role of diatoms in the biological pump. *Global Biogeochemical Cycles*, 2006, 20(4): GB4S02.
- [3] 孙军, 刘东艳, 钱树本. 浮游植物生物量研究. *海洋学报*, 1999, 21(2): 75-85.
- [4] Mann D G. The species concept in diatoms. *Phycologia*, 1999, 38(6): 437-495.
- [5] Milligan A J, Morel F M M. A proton buffering role for silica in diatoms. *Science*, 2002, 297(5588): 1848-1850.
- [6] Martin-Jézéquel V, Hildebrand M, Brzezinski M A. Silicon metabolism in diatoms: implications for growth. *Journal of Phycology*, 2000, 36(5): 821-840.
- [7] Tréguer P, Nelson D M, van Bennekom A J, DeMaster D J, Leynaert A, Quéguiner B. The silica balance in the world ocean: a reestimate. *Science*, 1995, 268(5209): 375-379.
- [8] Prentice I C, Farquhar G D, Fasham M J R, Goulden M L, Heimann M, Jaramillo V J, Kheshgi H S, Le Quééré C, Scholes R J, Wallace D W R. The carbon cycle and atmospheric CO₂//Houghton J T, DING Y, Griggs D J, Noguer M, van der Linden P J, Dai X, Maskell K, Johnson C A, eds. *Climate Change 2001: the Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001: 183-237
- [9] Struyf E, Smis A, van Damme S, Meire P, Conley D J. The global biogeochemical silicon cycle. *Silicon*, 2009, 1(4): 207-213.
- [10] Binder B J, Chisholm S W, Olson R J, Frankel S L, Worden A Z. Dynamics of picophytoplankton, ultraphytoplankton and bacteria in the central equatorial Pacific. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 1996, 43(4/6): 907-931.
- [11] Zhang F, He J F, Lin L, Jin H Y. Dominance of picophytoplankton in the newly open surface water of the central Arctic Ocean. *Polar Biology*, 2015, 38(7): 1081-1089.
- [12] Campbell L, Liu H B, Nolla H A, Vaultot D. Annual variability of phytoplankton and bacteria in the subtropical North Pacific Ocean at Station ALOHA during the 1991-1994 ENSO event. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 1997, 44(2): 167-192.
- [13] Buesseler K O. The decoupling of production and particulate export in the surface ocean. *Global Biogeochemical Cycles*, 1998, 12(2): 297-310.
- [14] Richardson T L, Jackson G A. Small phytoplankton and carbon export from the surface ocean. *Science*, 2007, 315(5813): 838-840.
- [15] Lomas M W, Moran S B. Evidence for aggregation and export of cyanobacteria and nano-eukaryotes from the Sargasso Sea euphotic zone. *Biogeosciences*, 2011, 8(1): 203-216.
- [16] Baines S B, Twining B S, Brzezinski M A, Krause J W, Vogt S, Assael D, McDaniel H. Significant silicon accumulation by marine picocyanobacteria. *Nature Geoscience*, 2012, 5(12): 886-891.
- [17] Krause J W, Brzezinski M A, Landry M R, Baines S B, Nelson D M, Selph K E, Taylor A G, Twining B S. The effects of biogenic silica detritus, zooplankton grazing, and diatom size structure on silicon cycling in the euphotic zone of the eastern equatorial Pacific. *Limnology and Oceanography*, 2010, 55(6): 2608-2622.
- [18] Marquez I A. The consequences of mesoscale eddies on diatom production and the coupling of Si and organic matter export in the Sargasso Sea[D]. Alabama: University of South Alabama, 2015.
- [19] Tang T T, Kisslinger K, Lee C. Silicate deposition during decomposition of cyanobacteria may promote export of picophytoplankton to the deep ocean. *Nature Communications*, 2014, 5: 4143.

- [20] Deng W, Monks L, Neuer S. Effects of clay minerals on the aggregation and subsequent settling of marine *Synechococcus*. *Limnology and Oceanography*, 2015, 60(3): 805-816.
- [21] Guidi L, Chaffron S, Bittner L, Eveillard D, Larhlimi A, Roux S, Darzi Y, Audic S, Berline L, Brum J R, Coelho L P, Espinoza J C I, Malviya S, Sunagawa S, Dimier C, Kandels-Lewis S, Picheral M, Poulain J, Searson S, Tara Oceans Consortium Coordinators, Stemmann L, Not F, Hingamp P, Speich S, Follows M, Karp-Boss L, Boss E, Ogata H, Pesant S, Weissenbach J, Wincker P, Acinas S G, Bork P, de Vargas C, Iudicone D, Sullivan M B, Raes J, Karsenti E, Bowler C, Gorsky G. Plankton networks driving carbon export in the oligotrophic ocean. *Nature*, 2016, 532(7600): 465-470.
- [22] Ohnemus D C, Rauschenberg S, Krause J W, Brzezinski M A, Collier J L, Geraci-Yee S, Baines S B, Twining B S. Silicon content of individual cells of *Synechococcus* from the North Atlantic Ocean. *Marine Chemistry*, 2016, 187: 16-24.
- [23] Brzezinski M A, Krause J W, Baines S B, Collier J L, Ohnemus D C, Twining B S. Patterns and regulation of silicon accumulation in *Synechococcus* spp. *Journal of Phycology*, 2017, 53(4): 746-761.
- [24] Krause J W, Brzezinski M A, Baines S B, Collier J L, Twining B S, Ohnemus D C. Picoplankton contribution to biogenic silica stocks and production rates in the Sargasso Sea. *Global Biogeochemical Cycles*, 2017, 31(5): 762-774.
- [25] Krivtsov V, Bellinger E G, Sigee D C. Elemental composition of *Microcystis aeruginosa* under conditions of lake nutrient depletion. *Aquatic Ecology*, 2005, 39(2): 123-134.
- [26] Sigee D C, Levado E. Cell surface elemental composition of *Microcystis aeruginosa*: high-Si and low-Si subpopulations within the water column of a eutrophic lake. *Journal of Plankton Research*, 2000, 22(11): 2137-2153.
- [27] Hirota R, Hata Y, Ikeda T, Ishida T, Kuroda A. The silicon layer supports acid resistance of *Bacillus cereus* spores. *Journal of Bacteriology*, 2010, 192(1): 111-116.
- [28] Paasche E. Silicon and the ecology of marine plankton diatoms. I. *Thalassiosira pseudonana* (*Cyclotella nana*) grown in a chemostat with silicate as limiting nutrient. *Marine Biology*, 1973, 19(2): 117-126.
- [29] Schultze-Lam S, Harauz G, Beveridge T J. Participation of a cyanobacterial S layer in fine-grain mineral formation. *Journal of Bacteriology*, 1992, 174(24): 7971-7981.
- [30] Nelson D M, Riedel G F, Millan - Nunez R, Lara-Lara J R. Silicon uptake by algae with no known Si requirement. I. True cellular uptake and pH-induced precipitation by *Phaeodactylum tricorutum* (Bacillariophyceae) and *Platymonas* sp. (*Prasinophyceae*). *Journal of Phycology*, 1984, 20(1): 141-147.
- [31] Benning L G, Phoenix V R, Yee N, Tobin M J. Molecular characterization of cyanobacterial silicification using synchrotron infrared micro-spectroscopy. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 2004, 68(4): 729-741.
- [32] Konhauser K O, Urrutia M M. Bacterial clay authigenesis: a common biogeochemical process. *Chemical Geology*, 1999, 161(4): 399-413.
- [33] Deng J J, Vine D J, Chen S, Nashed Y S G, Jin Q L, Phillips N W, Peterka T, Ross R, Vogt S, Jacobsen C J. Simultaneous cryo X-ray ptychographic and fluorescence microscopy of green algae. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(8): 2314-2319.
- [34] Tai V, Palenik B. Temporal variation of *Synechococcus* clades at a coastal Pacific Ocean monitoring site. *The ISME Journal*, 2009, 3(8): 903-915.
- [35] 魏玉秋, 孙军, 丁昌玲. 2014 年夏季南海北部超微型浮游植物分布及环境因子影响. *海洋学报*, 2015, 37(12): 56-65.
- [36] Wei Y Q, Sun J, Zhang X D, Wang J, Huang K. Picophytoplankton size and biomass around equatorial eastern Indian Ocean. *MicrobiologyOpen*, doi: 10.1002/mbo3.629.
- [37] DuRand M D, Olson R J, Chisholm S W. Phytoplankton population dynamics at the Bermuda Atlantic Time-series station in the Sargasso Sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2001, 48(8/9): 1983-2003.
- [38] Liu H B, Campbell L, Landry M R. Growth and mortality rates of *Prochlorococcus* and *Synechococcus* measured with a selective inhibitor technique. *Marine Ecology Progress Series*, 1995, 116: 277-287.
- [39] Mazard S, Ostrowski M, Partensky F, Scanlan D J. Multi-locus sequence analysis, taxonomic resolution and biogeography of marine *Synechococcus*. *Environmental Microbiology*, 2012, 14(2): 372-386.
- [40] Zwirgmaier K, Jardillier L, Ostrowski M, Mazard S, Garczarek L, Vault D, Not F, Massana R, Ulloa O, Scanlan D J. Global phylogeography of marine *Synechococcus* and *Prochlorococcus* reveals a distinct partitioning of lineages among oceanic biomes. *Environmental microbiology*, 2008, 10(1): 147-161.
- [41] Ahlgren N A, Rocap G. Culture isolation and culture-independent clone libraries reveal new marine *Synechococcus* ecotypes with distinctive light and N physiologies. *Applied and Environmental Microbiology*, 2006, 72(11): 7193-7204.
- [42] Lewin J C. Silicon metabolism in diatoms: I. Evidence for the role of reduced sulfur compounds in silicon utilization. *The Journal of general physiology*, 1954, 37(5): 589-599.

- [43] Iler R K. The Chemistry of Silica; Solubility, Polymerization, Colloid and Surface Properties, and Biochemistry. New York; Wiley, 1979.
- [44] Brzezinski M A, Nelson D M. The annual silica cycle in the Sargasso Sea near Bermuda. Deep Sea Research Part I; Oceanographic Research Papers, 1995, 42(7): 1215-1237.
- [45] Hildebrand M. Silicic acid transport and its control during cell wall silicification in diatoms//Baeuerlein E, ed. Biomineralization; From Biology to Biotechnology and Medical Application. New York; Wiley, 2000: 171-188.
- [46] Mark H, Richard W. Components and control of silicification in diatoms//Müller W E G, ed. Silicon Biomineralization. Berlin, Heidelberg: Springer, 2003: 11-57.
- [47] Paasche E. Silicon and the ecology of marine plankton diatoms. II. Silicate-uptake kinetics in five diatom species. Marine Biology, 1973, 19(3): 262-269.
- [48] Claquin P, Martin-Jézéquel V, Kromkamp J C, Veldhuis M J W, Kraay G W. Uncoupling of silicon compared with carbon and nitrogen metabolisms and the role of the cell cycle in continuous cultures of *Thalassiosira pseudonana* (Bacillariophyceae) under light, nitrogen, and phosphorus control. Journal of Phycology, 2002, 38(5): 922-930.
- [49] Hildebrand M, Volcani B E, Gassmann W, Schroeder J I. A gene family of silicon transporters. Nature, 1997, 385(6618): 688-689.
- [50] Thamtrakoln K, Hildebrand M. Silicon uptake in diatoms revisited; a model for saturable and nonsaturable uptake kinetics and the role of silicon transporters. Plant Physiology, 2008, 146(3): 1397-1407.
- [51] Schmid A M M, Schulz D. Wall morphogenesis in diatoms: deposition of silica by cytoplasmic vesicles. Protoplasma, 1979, 100(3/4): 267-288.
- [52] Del Amo Y, Brzezinski M A. The chemical form of dissolved Si taken up by marine diatoms. Journal of Phycology, 1999, 35(6): 1162-1170.
- [53] Hildebrand M, Dahlin K, Volcani B E. Characterization of a silicon transporter gene family in *Cylindrotheca fusiformis*; sequences, expression analysis, and identification of homologs in other diatoms. Molecular and General Genetics MGG, 1998, 260(5): 480-486.
- [54] Stumm W, Morgan J J. Aquatic Chemistry: Chemical Equilibria and Rates in Natural Waters. 3rd ed. New York: John Wiley & Sons, 2012.
- [55] van Veen H W. Phosphate transport in prokaryotes: molecules, mediators and mechanisms. Antonie van Leeuwenhoek, 1997, 72(4): 299-315.
- [56] Ritchie R J, Trautman D A, Larkum A W D. Phosphate uptake in the cyanobacterium *Synechococcus R-2* PCC 7942. Plant and Cell Physiology, 1997, 38(11): 1232-1241.
- [57] Stukel M R, Landry M R. Contribution of picophytoplankton to carbon export in the equatorial Pacific: a reassessment of food web flux inferences from inverse models. Limnology and Oceanography, 2010, 55(6): 2669-2685.
- [58] Partensky F, Blanchot J, Vault D. Differential distribution and ecology of *Prochlorococcus* and *Synechococcus* in oceanic waters; a review. Bulletin de l'Institut océanographique, Monaco, 1999, 19: 457-476.
- [59] Li W K, McLaughlin F A, Lovejoy C, Carmack E C. Smallest algae thrive as the Arctic Ocean freshens. Science, 2009, 326(5952): 539-539.
- [60] Buitenhuis E T, Li W K W, Vault D, Lomas M W, Landry M R, Landry F, Karl D M, Ulloa O, Campbell L, Jacquet S, Lantoine F, Chavez F, Macias D, Gosselin M, McManus G B. Picophytoplankton biomass distribution in the global ocean. Earth System Science Data, 2012, 4(1): 37-46.