

球石藻及其生态功能

张健¹, 李佳芮¹, 杨璐¹, 岳娜娜²

(1. 国家海洋信息中心, 天津 300171; 国家海洋局第一海洋研究所, 山东 青岛 266061)

摘要: 球石藻(Coccolithophore)是一类在全球海洋中广泛分布的海洋微型浮游植物, 它们在海洋浮游植物功能群落中是一类极其重要的钙化生物类群, 也是海洋中生源无机碳的重要来源, 并且在海洋的碳循环过程中起到重要的作用。球石藻由于快速增殖而发生水华的过程中能够释放大量的具有挥发性的二甲基硫(DMS)和丙烯酸(acrylic acid), 它们是影响气候变化, 特别是引起区域性环境效应(温室效应)的关键性物质。本文针对球石藻的生物学特征及其生态重要性作了简要阐述。

关键词: 球石藻; 生态功能

中图分类号: Q948.1 文献标识码: A

文章编号: 1000-3096(2018)02-0150-09

DOI: 10.11759/hyxx20140710003

球石藻(coccolithophore)在地球上出现的最早记录可以追溯到距今约 2.2 亿年前的晚三叠纪^[1]。球石藻外表覆盖碳酸钙(CaCO₃)质地的外壳而被世人认为是海洋中保存的较为完整的藻类化石。球石藻分为化石球石藻(fossil coccolithophore)和今生球石藻(living coccolithophore), 人们研究最多、最深入的是化石球石藻, 而往往忽略了今生球石藻作为一类重要的海洋浮游植物类群, 在全球性或区域性气候、物质循环和海洋环境等方面的重要影响。本文结合国外对于球石藻, 尤其是球石藻的研究成果, 对球石藻的生理、生态特征及其对于生态环境的重要作用作了阐述, 以期为国内球石藻研究提供参考和借鉴。

1 球石藻概述

1.1 球石藻简介

球石藻(coccolithophore)在地球上出现的最早记录可以追溯到距今约 2.2 亿年前的晚三叠纪^[1]。由于其外表覆盖碳酸钙(CaCO₃)质地的外壳而被世人认为是海洋中保存的较为完整的藻类化石。在现代海洋中, 球石藻一直作为海洋和咸水水域的重要生物类群, 在全球性或区域性气候、物质循环和海洋环境等方面有着重要的影响, 是环境科学、大气科学、地质科学、生物科学和材料科学等学科重要的研究对象。

今生球石藻(living coccolithophore)指的是生活在现今海洋中, 在其生活史的某些阶段具有碳酸钙质的外壳, 并且在海洋生态系统中发挥着重要作用

的活的球石藻类群^[2]。球石藻不同于化石球石藻(fossil coccolithophore), 化石球石藻指的是在海洋的海底沉积物和地壳中所发现的球石藻化石种类群。球石藻是当今海洋生态系统中最为重要的基础生产者之一, 尤其是在海洋的无机碳循环过程中起到重要作用。它具有独特的碳酸盐反向泵(carbonate counter pump)和有机碳泵(organic carbon pump)机制, 对于海洋中碳的生物地球化学循环具有重要作用^[3]。

球石藻在其分类学划分上属于定鞭藻门(Haptophyta)、球石藻纲(Coccolithophyceae)^[4]。它们是海洋中初级生产者的组成部分, 每年向海洋中贡献的平均浮游植物生物量约为 15%^[5]。它们可以产生由碳酸钙构成的外壳, 其覆盖于细胞表面而呈鳞片状颗粒, 人们将这些颗粒称之为球石粒(coccolith)。球石藻最早是由 Ehrenberg(1795—1876)于 1836 年在观察波罗的海鲁根(Rugen)岛的石灰粉中发现的, 但是由于当时条件所限, 他只观察到了球石粒的结构, 并且认为这只是一种无机矿物质。随后 Huxley 在 1858 年研究大洋沉积物中碳酸钙的残留物时提出了“Coccolith”这一名词。此后, Sorby^[6]报道球石粒是来源于有机体的。于是早期的关于球石藻的研究就集中在球石粒和球石藻的细胞个体是有机物还是无机

收稿日期: 2017-12-12; 修回日期: 2017-12-12

基金项目: 国家重点基础研究发展规划项目(2006CB400605)

[Foundation: National key basic research development planning project, No.2006CB400605]

作者简介: 张健(1978-), 男, 山东青岛人, 研究方向为生物工程, 电话: 022-24012559; 15522509169, E-mail: 889900hhhhh@163.com

物的争论上^[7]。最后,球石粒与球石藻的从属关系是由 Murray^[8]和他的同仁所研究清楚的。Jordan 等^[9]在 1994 年提出,球石藻的球石粒是由晶体状的方解石(calcite)按照一定的排列方式组成的,并且根据组成球石粒的单位方解石的大小和形状,球石藻的类型可以分为全球石藻(holococcolith)和异球石藻(heterococcolith)两大类:球石粒完全由相同大小和形状的方解石构成的,称为全球石藻;球石粒由不同大小和形状的方解石构成的,称为异球石藻。

Paasche^[10]在研究球石藻的生态分布时发现,球石藻广泛的生活于全球范围内的大洋和近海水域中,并且更趋向于生活在相对高硝酸盐、低磷酸盐、高光和低微型浮游动物丰度的水体中,它们是大洋和高纬度海洋中发生水华的常见类群,同时也是十分重要的一个浮游植物类群。到目前为止,已经有接近 70 属的 200 多种球石藻物种被记录下来。它们广泛地分布于地球海洋中,在过去的地质年代中,它们对于大洋底的碳酸钙沉积具有着非常重大的贡献。球石藻每年都会发生很多次水华(每毫升海水里含有的球石藻细胞数目超过 1 000 个),因在水面上漂浮的球石粒和球石藻像一面面反射阳光的小镜子,使水面光亮无比,因此球石藻的水华又被称为白水(White water)。

1.2 分类学特征

以往的研究中球石藻在其分类学上属于原生生物界(Protista, Haeckel, 1866)、定鞭藻门(Haptophyta, Hibberd, 1976)、定鞭藻纲(Haptophyceae, Hibberd, 1976)、金胞藻目(Coccolithophorales, Schiller, 1926)。在目以下又分成两大类群^[11-14]:全球石藻(Holococcolithophore)和异球石藻(Heterococcolithophore)。目前,有学者提出将球石藻统一划入球石藻纲的建议,并受到学术界的广泛认可,其具体划分意见请参考 Jordan 等^[15]于 1994 年所发表的文章。

通过观察球石粒的形态特征来对球石藻进行分类学鉴定是既常用又较为准确的鉴定球石藻种类的方法之一。球石粒的形态是千变万化、多种多样的,前面提到的全球石藻的球石粒结构是一种最简单的球石粒组成方式(组成其球石粒的晶体的形状大小都基本相同)。而大多数的球石藻都是由异球石粒(组成其球石粒的晶体大小形状皆不同)经过复杂的排列组成方式而形成的,因为它们要比松散而不牢固的全球石藻的球石粒更加的紧密而且坚固^[16]。

一般情况下,可以用偏光显微镜(polarizing microscope)通过分辨不同球石粒的结构形态来确定球

石藻的种类。当然,相比偏光显微镜而言,更加准确的分辨方法是通过扫描电子显微镜(SEM, Scanning Electron Microscope)来鉴定球石藻物种,但是其花费要比偏光显微镜高昂的多。而通过特征性光合色素化学分类法(Chemotaxonomy)和高效液相色谱技术(HPLC, High Performance Liquid Chromatography),可以识别不同的浮游植物群落,包括球石藻群落的生命标志物,来进行较为准确的定量分析。例如,定鞭藻类的生命标志物是 19'-己酰氧基岩藻黄素(19'-hexanoyloxyfucoxanthin),而它最早是由 Arpin 等^[17]于 1976 年从赫氏艾密里藻(*Emiliania huxleyi*)中分离提取得到的,赫氏艾密里藻的 SEM 照片见图 1。

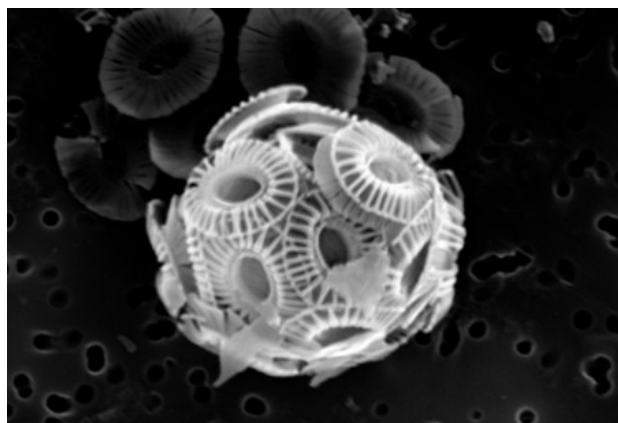


图 1 *Emiliania huxleyi* 的 SEM 照片
Fig. 1 SEM image of *Emiliania huxleyi*

1.3 形态学特征

球石藻大多是具有双鞭毛结构的单细胞藻类,其偶尔经历球菌状、变形虫状、四集藻状或丝状的生活史阶段。球石藻的细胞直径大小一般为 10~30 μm 。

球石粒(coccolith):是指球石藻的细胞表面经过钙化作用(calcification)而形成的一些碳酸钙质的鳞片(scale)或小板(plate)。它们是由晶体状的方解石(calcite)构成,通过高尔基体(Golgi apparatus)参与分泌形成的,其主要成分为 CaCO_3 ^[18]。球石粒的形态主要是以圆形、椭圆形为主,少数个体呈菱形、方形等,直径一般为 1~20 μm 。球石粒是由晶粒按照不同的排列方式构成的,一圈晶粒联结成一个环(cycle),或者同心的两个或两个以上的环构成一个盾(shield),而最为典型的球石粒是由上、下两个盾所组成,在两个盾片的中间通过一个中心管(central tube)连结起来。球石粒在藻体细胞上分为远端面 and 近端面,近端面附着在细胞表面的黏液层上或者是埋在黏液层中,

通常向内凹陷；远端面则朝向外面，一般向外凸出。球石粒上所对应的的上、下两个盾分别称作远端盾和近端盾。根据球石粒的形态和盾的数目，常见球石粒分为盘石型、盾石型和棒石型^[19]。尽管如此，Young^[20]提出球石粒也存在很多种其他的类型，例如，赫氏艾密里藻(*E. huxleyi*)的球石粒(图 2)类型为“placolith”型。球石粒的不同形态是球石藻物种划分的重要依据。而球石粒对于球石藻体的作用虽然目前还不完全明了，但是一般猜想有以下几个方面内容：(1)保护作用^[21]：附着于球石藻细胞表面上的球石粒有助于球石藻体在细胞外形成隔离膜，而隔离膜能够阻挡水体中的细菌、病毒以及浮游动物，如挠足类等的损害。同时，当球石藻受到外界的物理冲击时，球石粒也能起到良好的缓冲作用，从而保证球石藻的正常生长与繁殖。(2)漂浮作用^[22]：球石藻的球石粒使得球石藻的细胞表面凹凸不平，从而能够有效的减缓球石藻向水层底部的沉降速度。同时，球石粒的增多与减少也能够调节球石藻在水中的位置，这么做的意义是能让球石藻更加有效的接受阳光照射以及靠近营养更为丰富的水域。(3)光调控^[23]：球石藻细胞上的球石粒能够反射从太阳射入到水中的阳光，从而保护细胞免于受到高强度光照的损伤。同时，球石粒的折射作用能将阳光送入海水下层较低的透光区，从而能够影响低弱光区中各种浮游生物的生存繁衍。

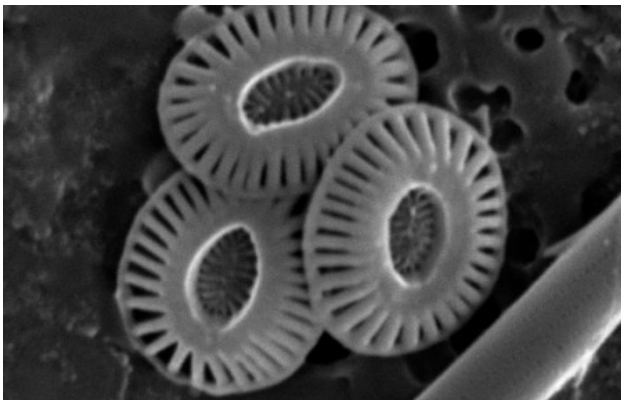


图 2 *Emiliana huxleyi* 的球石粒 SEM 照片
Fig. 2 SEM image of *Emiliana huxleyi* coccolith

鞭毛(flagella)：球石藻的细胞一般具有能自由活动的两条长度相等或几近相等的裸露鞭毛。球石藻的鞭毛具有和真核细胞鞭毛相同的典型的 9+2 型纤维管构造，其在形态发生学上有着十分重要的意义，常常被认为是进化保守的特征表现^[24]。

附着鞭毛(haptonema)：又被称为定鞭毛，是一个在球石藻个体中普遍存在且长度可变的细胞结构，具有与典型的 9+2 型真核鞭毛所不同的内部结构，其内部具有新月形排列或轮环状排列的 6~7 个微管，同时具有内质网的折叠结构，从横截面上能够看到单个微管和三层膜。与真核鞭毛不同，球石藻附着鞭毛中的每个鞭毛杆都是由 3 个融合的微管组成的。附着鞭毛在球石藻细胞上的具体功能目前还没有研究清楚，不过有以下几种猜想：(1)附着作用：帮助球石藻附着在其他藻类个体细胞上，如中心硅藻(central diatom)等。(2)感受作用：作为球石藻与外界的感受器官。(3)捕食作用：帮助球石藻捕捉水体中的浮游有机物^[25]。

1.4 生理学特征

细胞器：球石藻的细胞内部含有许多种细胞器，其中最为重要的是叶绿体(chloroplast)和高尔基体。前者是球石藻细胞进行光和作用生成氧气和有机物的主要场所，而后者是球石藻控制球石粒生成及其膜系统形成的主要细胞器。球石藻一般具有 1~2 个叶绿体，每个叶绿体内都有一个淀粉核(pyrenoid)。球石藻的球石粒主要在高尔基体中形成，成熟后分泌到细胞外，继而附着在细胞膜上，此过程一般只需要 2 h 左右。球石藻细胞内的内质网连接细胞内的各个胞器，构成网状系统，这也对球石藻细胞的生长和代谢起到了至关重要的作用^[26]。图 3 示球石藻细胞的内部结构。

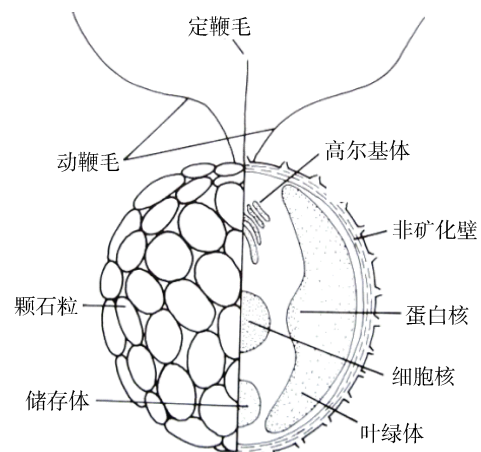


图 3 球石藻内部结构
Fig. 3 Internal structure of coccolithophore

色素：球石藻主要含有叶绿素 a 和叶绿素 c，同时也含有一些类胡萝卜素(carotenoids)。Arpin 等^[17]在 1976 年研究赫氏艾密里藻时发现并成功提取了

19'-hexanoyloxyfucoxanthin (19'-己酰氧基岩藻黄素); Jeffrey 和 Wright^[27]在 1987 年也在赫氏艾密里藻(*E. huxleyi*)中发现了一种新的叶绿素 c, 并且将其命名为叶绿素 c₃。由于这些色素能在特定的光波波长中作为指示信号, 因此成为化学分类法的重要依据。

内容物: 球石藻的细胞内含有可溶于水的碳水化合物(carbohydrate), 类似于脂质(lipids)和金藻昆布多糖(chrysolaminarin)^[28]。

生活史: 球石藻有着较为复杂的生活史, 某些种具有异相的世代交替现象。球石藻的生活史的主要类型为单双倍体生活史, 包含两个独立的单倍体和双倍体世代, 并且均可以进行二分裂的无性繁殖^[29]。双倍体世代的球石藻多为异球石藻, 而单倍体世代的球石藻多为全球石藻。Young 等^[30]在 1999 年所做的培养实验表明, 大多数的全球石藻处于单倍体时期, 并且它们极有可能是异球石藻生活史中的一部分。但是这种假说只在一些球石藻物种中被证实, 如细孔钙盘藻(*Calcidiscus leptoporus*)、赫氏艾密里藻(*E. huxleyi*)等。Klaveness^[31]在 1972 年发现赫氏艾密里藻(*E. huxleyi*)能够在其生活史中产生两种不同类型的球石藻个体, 包括具鞭毛的、能自由活动的类型和裸露的、不具有活动能力的类型。并且证实具有运动能力的球石藻是双倍体, 而无运动能力的球石藻是单倍体。这说明了赫氏艾密里藻(*E. huxleyi*)的生活史中包含有性世代, 但是, 作为有性生殖的代表性特征的配子融合现象还未被发现。Kamptner^[32]在 1937 年发现了球石藻休眠孢子(resting spore)的存在, 并证实球石藻通过形成休眠孢子来帮助其渡过不良的环境条件时期。

1.5 代表物种

1. 赫氏艾密里藻(*E. huxleyi*)见图 1 和图 2。迄今为止, 它是人们研究最多的球石藻物种。这可能是因为它分布广泛、外形美丽并且经常大面积发生水华的缘故。它常被当作模式种来进行研究^[33], 这可能是由于其具有广温、广盐分布的特点, 并且易于在实验室内进行细胞培养^[34]。当赫氏艾密里藻(*E. huxleyi*)发生水华时, 其藻体数目通常要比其他种类球石藻的藻体数目之和还要多, 经常占到细胞总数的 80% 以上。球石藻发生水华时, 它们的球石粒有的附着在细胞表面, 而有的脱落进入水中, 并且球石粒数目会逐步增加。有学者指出, 这可能是由于球石藻细胞大量产生球石粒但是却无法将它们束缚在表面。也有学者认为, 这是由于球石藻细胞的大量死亡而裂

解后的结果。大量的球石粒漂浮在水面上, 反射阳光, 造成水华海域表面异常的光亮。因此, 这种反光现象能够被遥感卫星观测下来^[35]。

赫氏艾密里藻(*E. huxleyi*)在其生活史中有以下几种不同的细胞类型: (1) C 型细胞: 这是一种最为常见的细胞类型, 能够产生球石粒, 但是不能自由活动, 能够通过正常的无性繁殖保持其细胞类型的延续^[36]。(2) N 型细胞: 细胞外不具有球石粒, 也不具有运动能力, 但是具备一定的二分裂能力。N 型细胞与 C 型细胞在遗传学上具有一定的亲缘相似性, 因此可以将其看作实验室培养中的突变种^[37]。(3) S 型细胞: 能够自由活动, 但是细胞表面不具有球石粒, 具有一定的分裂能力。N 型细胞与 C 型细胞能够自发的转变为 S 型细胞, 但是这种各个细胞类型间的相互转换机制, 目前还不是非常的了解^[38]。另外将纯种培养的赫氏艾密里藻(*E. huxleyi*)在限制水体中无机碳含量的条件下进行培养, 其会产生 N 型细胞个体和 S 型细胞个体^[39], 如果再通过与大气中 CO₂ 浓度相同的情况下进行培养, 则赫氏艾密里藻与大洋桥石藻这两类物种都会出现 N 型细胞和 S 型的细胞个体^[40]。Laguna 等^[41]于 2001 年发现, 如果以黏稠度(viscosity)较硬的培养基进行培养时, 赫氏艾密里藻(*E. huxleyi*)也能由 C 型细胞转化为 N 型细胞或者 S 型细胞。而对于没有球石粒覆盖的球石藻, 现在对其沉积物采集(sediment trap)和生态分布的调查中仍然做不到通过偏光显微镜或电子显微镜来观察, 因而需要寻求另外的方式去解决这个问题。Marsh^[42]于 2003 年认为通过找寻其特定 DNA 的方法也许可以达到目的。

赫氏艾密里藻(*E. huxleyi*)之所以备受专家学者的关注, 很大的原因是由于其在环境条件适宜时能够迅速繁殖而发生大规模水华。因而, 人们较为关心的是哪些环境因素对于赫氏艾密里藻产生水华具有促进或者抑制作用, 从而对其水华能进一步了解和调控。有学者认为, 赫氏艾密里藻(*E. huxleyi*)水华是由于特定海域内的水体中的硅酸盐消耗而产生的。也有学者发现, 赫氏艾密里藻的水华一般发生在表层水中(0~200 m), 其对于高强度的光照具有显著的趋向性, 因而认为高强度的光照是促进赫氏艾密里藻发生水华的关键因素。Egge 等^[43]在 1994 年对赫氏艾密里藻(*E. huxleyi*)的水华进行研究时发现, 当水中的无机磷酸盐有限, 而硝酸盐浓度较高时, 赫氏艾密里藻(*E. huxleyi*)比其他的浮游植物群体更加具

有明显的竞争优势,这可以用来解释赫氏艾密里藻的快速生长。Townsend^[44]和 Riegman^[45]的培养实验证明,当水体中的氮磷比(N/P)增高时,赫氏艾密里藻(*E. huxleyi*)就会很容易发生水华。因此,人们认为,水体中的硝酸盐和磷酸盐的浓度比是影响赫氏艾密里藻(*E. huxleyi*)发生水华的先决条件。Merrett^[46]在1996年通过对赫氏艾密里藻(*E. huxleyi*)无机碳利用机制的研究而得出,赫氏艾密里藻能够利用水体中较低的CO₂浓度,从而在其他种类无法继续生存的条件下,其仍能保持正常生长而依然不受限制。有不少学者在研究赫氏艾密里藻水华时发现,其水华现象总是发生在硅藻的水华之后^[47]。总之,目前对于球石藻的水华影响因素还没有完全的定论,因此,尽快研究清楚这些因素会增强人们预见和防范水华的能力。

2. 大洋桥石藻(*Gephyrocapsa oceanica*)见(图4)。同赫氏艾密里藻一样,大洋桥石藻(*G. oceanica*)也是一类广泛分布于世界海洋中的球石藻类群,有时在特定海域中的细胞丰度比赫氏艾密里藻还大。它的藻体细胞呈椭球形,球石粒(图5)盖片结构的中央有一骨针(桥)式结构。大洋桥石藻(*G. oceanica*)死亡后,其钙质的球石粒会沉积到海底,积聚在一起成为海洋底钙质软泥(calcareous oozes),它是海洋沉积无机碳的一大来源,同时,也是科学工作者研究地球生物地层、生物生长年代、海洋地质等的重要化石资料^[48]。

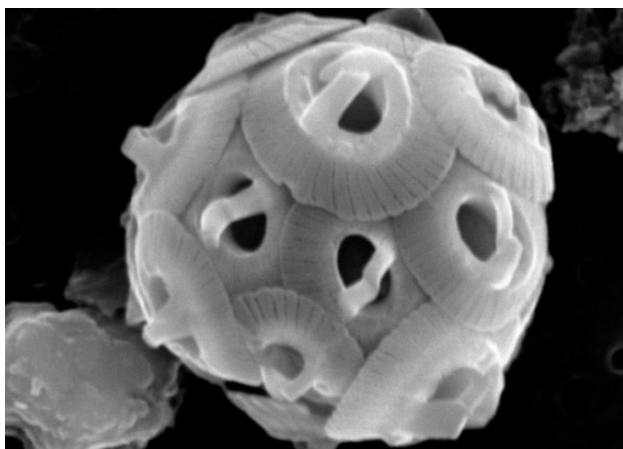


图4 *Gephyrocapsa oceanica* 的 SEM 照片
Fig. 4 SEM image of *Gephyrocapsa oceanica*

2 球石藻的生态重要性

2.1 球石藻的碳循环

今生颗石藻在整个海洋的碳循环过程中扮演着重要的角色,这与其独特的生理生态功能是分不开的。

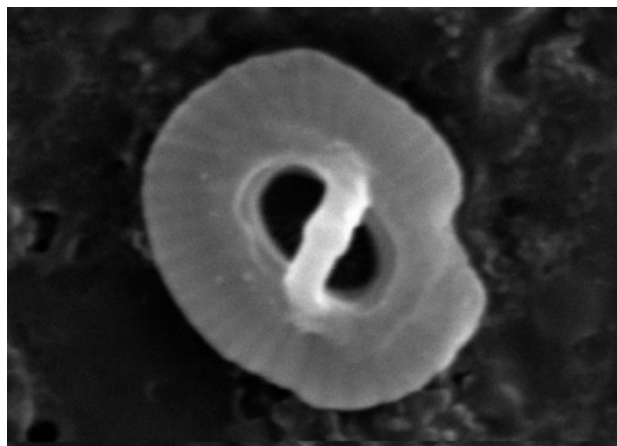


图5 *Gephyrocapsa oceanica* 的球石粒 SEM 照片
Fig. 5 SEM image of *Gephyrocapsa oceanica* coccolith

今生颗石藻可以同时进行光合作用(photosynthesis)和钙化作用(calcification)。光合作用能够消耗二氧化碳,而钙化作用则会放出二氧化碳(光合作用的反应方程式是: $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{CH}_2\text{O} + \text{O}_2$; 钙化作用的反应方程式是: $\text{Ca}^{2+} + 2\text{HCO}_3^- \rightarrow \text{CaCO}_3 + \text{CO}_2$)。钙化作用过程在海洋的真光层(0~200 m)中是普遍而大量存在的。颗石藻在其细胞表面沉积碳酸钙(CaCO_3)具有重要的意义。首先,碳酸钙的沉积不仅仅是简单的将海洋中溶解的无机碳(DIC)结合到颗粒态的碳酸钙中,其同时还会降低水体中的pH而改变水体中DIC体系的平衡。其次,碳酸钙在海洋中的沉降驱动了海水中碳酸盐的反向泵过程,最终导致溶解在海水中的CO₂向大气中释放^[3]。当颗石藻死亡以后,其钙质外壳便沉降到海底,从而会将部分的无机碳(CaCO_3)从海水中带离并沉积于海床和海底。根据估算,海洋中碳酸钙的全部沉积量约有20%~80%都是由颗石藻所贡献,但会依季节和地理位置的不同而有所差异^[49]。因此,颗石藻的数量及其颗石粒的多寡,都会直接影响海洋中碳酸钙的沉积量^[50]。颗石藻光合作用和钙化作用的相互耦合对于全球气候变化具有重要影响。在过去的2000万年间,全球的二氧化碳分压($p\text{CO}_2$)基本保持在 300×10^{-6} ,波动范围在冰期的 180×10^{-6} 到间冰期的 280×10^{-6} 之间^[51-52]。工业革命以后,由于化石燃料的大量燃烧,全球的二氧化碳分压已经达到 370×10^{-6} 。如果工业生产与排放一直保持逐年增加,那么到21世纪末,全球的二氧化碳分压将达到 750×10^{-6} ,最终会导致海水的pH下降0.4个单位,而CO₂⁻³下降50%左右^[53]。同时,二氧化碳分压增大而引起的全球气温变暖会增加海洋水体的稳定性,使水体混合层的深度变浅,增加混合层的平

均光强, 减弱混合层以下营养盐的补充^[54]。Rost 等^[55]经过研究指出, 这些变化将会促进全球颗石藻的生长。同时, 环境变化也会减弱颗石藻细胞的钙化作用^[56], 还会进一步改变浮游植物的群落组成情况^[57], 明显改变颗石藻在群落中所占的比例^[58]。

2.2 球石藻的水华

在较高纬度的海域中, 球石藻经常会发生水华现象(bloom), 如白令海峡(56°N, 163°W)、北大西洋(48°N, 21°W)及黑海。覆盖在球石藻细胞表面的钙质球石粒(coccolith)由于大量脱落会使得海水呈现乳白色。球石藻水华时的细胞密度一般为 $1 \times 10^6 \sim 10 \times 10^6$ 个/L, 也有记录达到 115×10^6 个/L, 相应的球石粒的密度一般能达到 350×10^6 颗/L^[59-61]。球石藻的水华可以覆盖广大区域, 有的甚至达到数十万 km^2 ^[62]。在1978~1986年, 球石藻每年所形成的水华面积大约为 $1.4 \times 10^6 \text{ km}^2$ ^[63]。除了赫氏艾密里藻之外, 其他种类的球石藻如大洋桥石藻等也能形成大面积的水华^[64], 但是卫星图片和随后的海洋调查显示, 大部分的水华基本上都是由赫氏艾密里藻(*E. huxleyi*)所形成的^[65]。球石藻由于细胞表面具有球石粒, 因此其具有独特的光学特性, 覆盖在球石藻表面的球石粒像一面面的小镜子, 会对海水的光透性产生影响。据统计, 球石藻发生的水华可以增加约6.2%~9.7%的海洋反射率, 这会引起全球 0.35 W/m^2 平均辐射强度的减弱, 其对全球温度降低的贡献是显著的^[66]。同时, 水华会产生大量的细胞有机碳和无机碳的传输, 从而对整个碳循环产生重要影响。不过现今对球石藻发生水华现象的开始与结束的发生机制, 还未有确切的了解^[67]。

2.3 球石藻的其他生态学效应

球石藻在海水的渗透压改变时会产生一种叫做二甲基巯基丙酸(dimethyl sulphoniopropionate, DMSP)的物质, DMSP经过藻体内的DMSPlase的作用会形成二甲基硫(DMS), 其产量是硅藻和除了棕囊藻之外其他海藻的100倍^[68]。经研究发现, 一般的藻类细胞在正常的生理代谢状况下只会产生少量的DMS, 但当细胞受到损伤时则会产生高浓度的DMS, 某些细菌中也含有很高浓度的DMSPlase^[69-70]。当DMS通过球石藻藻体产生并释放到大气后, 会立刻被空气中的氢氧根(OH⁻)和硝酸盐类氧化形成甲基磺酸(methanesulphonic acid, MAC)的气溶胶(submicron aerosol)^[71], 这类混合物会加强地球对阳光的反射并形成云凝结核(cloud condensation nuclei, CCN), 它

是云和雾形成所需要的主要物质。不仅如此, 当海洋中藻类释放的DMS增多时会产生连锁反应, 即云雾增多和反射率的增强会降低地球所受的光照量与强度^[72-73]。另外, DMS被氧化后的混合物会降低大气水分中的pH值, 从而造成酸雨^[74], 导致对地球与生态环境造成不良的影响。

3 球石藻的未来研究方向

球石藻具有全球性分布的特征, 尤其在副极地较高纬度海区, 球石藻更是优势种类。据相关报道, 球石藻每年都会发生无数次水华。球石藻的水华能够对周围环境产生十分重要的影响, 这与其特殊构造和成分构成具有紧密联系。首先, 球石藻具有反射太阳光的作用, 其能使海水温度下降而使空气升温, 改变环境条件, 从而影响周边生物的正常生活。其次, 球石粒主要成分是碳酸钙, 在其生产的过程中伴随着二氧化碳的产生, 因此必然对大气和水体中二氧化碳的含量产生作用。最后, 球石藻在海水的渗透压改变时会产生二甲基巯基丙酸, 对生态环境具有重要影响。目前, 对于球石藻发生水华的原因虽尚无定论, 但是现有的研究从光照、营养盐、基因测序等方面做了许多卓有成效的工作。今后, 对于球石藻水华的原因机制可以采用生态学、遗传学、分子生物学等学科联合的手段开展研究。相信不久的将来, 球石藻的方方面面将得到更加全面的研究, 人们也将会对其有更加深入的了解。

参考文献:

- [1] Bown P R. Calcareous Nannofossil Biostratigraphy[M]. London: Chapman & Hall, 1998: 15-20.
- [2] Billard C, Inouye I. What is new in coccolithophore biology?[C]//Thierstein H R, Young J R. Coccolithophore: from molecular processes to global impact. Berlin: Springer-Verlag Berlin, 2004: 35-37.
- [3] 孙军. 球石藻的有机碳泵和碳酸盐反向泵[J]. 地球科学进展, 2007, 22(12): 1231-1239.
Sun Jun. Organic carbon pump and carbonate reverse pump[J]. Earth Science Progress, 2007, 22 (12): 1231-1239.
- [4] Silva P C, Thronsen J, Eikrem W. Revisiting the nomenclature of haptophytes[J]. Phycologia, 2007, 46(4): 471-475.
- [5] Berger W H. Biogenous deep-sea sediments: production, preservation and interpretation[J]. Chemical Oceanography, 1976. 5: 265-383.
- [6] Sorby H C. On the organic origin of the so-called. Crys-

- talloids of the chalk[J]. *Annals and Magazine of Natural History*, 1861, 3(8): 193-200.
- [7] Siesser W G. Historical background of coccolithophore studies[M]. *Coccolithophores*. Cambridge: Cambridge University Press, 1994: 1-11.
- [8] Murray J, Renard A F. Deep-Sea Deposit[M]. Edinburgh: HMSO Edinburgh, 1891: 1-25.
- [9] Jordan R W, Kleijne A. A classification system for living coccolithophores[C]//Winter A, Siesser W G. *Coccolithophores*. Cambridge: Cambridge University Press, 1994: 83-105.
- [10] Paasche E. A review of the coccolithophorid *Emiliana huxleyi* (Prymnesiophyceae), with particular reference to growth, coccolith formation, and calcification photosynthesis interactions[J]. *Phycologia*, 2002, 40(6): 503-529.
- [11] Honjo S. Coccoliths production, transportation, sedimentation[J]. *Marine Micropaleontology*, 1976, 1: 65-79.
- [12] Black M. The fine structure of the mineral parts of the Coccolithophorid[J]. *Proceedings of the Linnean Society of London*, 1963, 174: 41-46.
- [13] Cros L, Kleijne A, Zeltner A. New example of holococcolith-heterococcolith combination coccosphere and implications for coccolithophorid biology[J]. *Marine Micropaleontology*, 1999, 39: 1-34.
- [14] Geisen M, Billard C, Broerse A T C. Life-cycle association involving pairs of holococcolithophorids species. Intra specific variation or cryptic specification?[J]. *European Journal of Phycology*, 2002, 37: 531-550.
- [15] Jordan R W, Kleijne A. A classification system for living coccolithophores[C]//Winter A, Siesser W G. *Coccolithophores*. Cambridge: Cambridge University Press, 1994: 83-106.
- [16] Young J R, Davis S A, Bown P R. Coccolith ultrastructure and biomineralisation[J]. *Journal of Structural Biology*, 1999, 126: 195-215.
- [17] Arpin N, Svec W A, Liaaen-Jensen S. New fucoxanthin-related carotenoids from *Coccolithus huxleyi*[J]. *Phytochemistry*, 1976, 15: 529-532.
- [18] Wilbur K M, Watabe N. Experimental studies in calcification in mollusks and the algae *Coccolithus huxleyi*[J]. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1963, 109: 82-112.
- [19] 郝诒纯, 茅绍智. 微体古生物学教程[M]. 武汉: 中国地质大学出版社, 1993: 77-98.
Hao Yichun, Mao Shaozhi. Course of microbody paleontology[M]. Wuhan: China University of Geosciences Press, 1993: 77-98.
- [20] Young J R. Functions of Coccoliths[C]//Winter A, Siesser W G. *Coccolithophores*. Cambridge: Cambridge University Press, 1994: 63-82.
- [21] Braarud T, Gaarder K R, Markali J. Coccolithophorids studied in the electron microscope[J]. *Nytt Mag Bott*, 1952, 1: 129-134.
- [22] Westbroek P, Jong E W, Bosch L. Coccolith formation wasteful and functional[J]. *Ecol Bull*, 1983, 291-299.
- [23] Brownlee C, Taylor A. Calcification in Coccolithophores[C]//Theirstein H R, Young J R. *Coccolithophore from molecular process to global impacts*. Springer: Springer-Verlag, 2004: 31-50.
- [24] Pienaar R N. Ultrastructure and calcification of coccolithophores[C]//Winter A, Siesser W G. *Coccolithophores*. Cambridge: Cambridge University Press, 1994: 13-37.
- [25] Kawachi M, Inouye I. Functional roles of the haptonema and the spine scales in the feeding process of *Chrysochromulina spinifera* (Fournier) Pienaar et Norris(Haptophyta, Prymnesiophyta)[J]. *Phycologia*, 1995, 34: 193-200.
- [26] Paasche E. Coccolith formation[J]. *Nature*, 1962, 193: 1094-1095.
- [27] Jeffrey S W, Wright S W. A new spectrally distinct component in preparations of chlorophyll c from the microalga *Emiliana huxleyi*(Prymnesiophyceae)[J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1987, 894: 180-188.
- [28] Christensen T. "Algae. A Taxonomic Survey"[M]. Odense: Odense AiO Tryk, 1980.
- [29] Billard C. Life cycles[M]//Green J C, Leadbeater B S C. *The Haptophyte Algae*. Oxford: Clarendon Press, 1994: 167-180.
- [30] Young J R, Davis S A, Bown P R. Coccolith ultrastructure and biomineralisation[J]. *Journal of Structural Biology*, 1999, 126: 195-215.
- [31] Klaveness D. *Coccolithus huxleyi*(Lohmann) Kamptner and I.M orphological investigations on the vegetative cell and the process of coccolith formation[J]. *Protistologica*, 1972a, 8: 335-346.
- [32] Kamptner E. Über auersporen bei marinen Coccolithineen[J]. *Akademie der Wissenschaften in Wien*, 1937, 146: 67-76.
- [33] Westbroek P, Brown C W, van Bleijswijk J. A model system approach to biological climate forcing. The example of *Emiliana huxleyi*[J]. *Global and Planetary Change*, 1993, 8: 27-46.
- [34] Paasche E. A review of the coccolithophorid *Emiliana huxleyi*(Prymnesiophyceae) with particular references to growth, coccolith formation, and calcification-photosynthesis interactions[J]. *Phycologia*, 2002, 40(6): 503-529.
- [35] Tyrrell T, Taylor A H. A modeling study of *Emiliana huxleyi* in the N E Atlantic[J]. *Journal of Marine Sys-*

- tems, 1996, 9: 83-112.
- [36] Paasche E, Klaveness D. A physiological composition of coccolith-forming and naked cells of *Coccolithus huxleyi*[J]. Arch Mikrobiol, 1970, 73: 143-152.
- [37] Green J C, Course P A, Tarran G A. The life-cycle of *Emiliana huxleyi*, a brief review and a study of relative ploidy levels analysed by flow cytometry[J]. J Mar Syst, 1996, 9: 33-44.
- [38] Nanninga H J, Tyrrell T. Importance of light for the formation of algal blooms by *Emiliana huxleyi*[J]. Marine Ecology Progress Series, 1996, 136(1-3): 195-203.
- [39] Fritz J J. Carbon fixation and coccolith detachment in the coccolithophore *Emiliana huxleyi* in nitrate-limited cyclostats[J]. Marine Biology, 1999, 133: 509-518.
- [40] Shiraiwa Y. Physiological regulation of carbon fixation in the photosynthesis and calcification of coccolithophorid[J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part B, 2003, 136: 775-783.
- [41] Laguna R, Romo J, Read B A et al. Induction of phase variation events in the life cycle of the marine coccolithophorids *Emiliana huxleyi*[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2001, 67: 3824-3831.
- [42] Marsh M E. Regulation of CaCO₃ formation in coccolithophores[J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part B, 2003, 136: 743-754.
- [43] Aksnes D L, Egge J K, Rosland R. Representation of *Emiliana huxleyi* in phytoplankton simulation models[J]. A first approach Sarsia, 1994, 79: 291-300.
- [44] Townsend D W, Keller M D, Holligan P M, et al. Blooms of the coccolithophore *Emiliana huxleyi* with respect to hydrography in the Gulf of Marine[J]. Continental Shelf Research, 1994, 14(9): 979-1000.
- [45] Riegman R, Stolte W, Noordeloos A M. Nutrient uptake and alkaline phosphate (EC 3: 1: 3: 1), a ctivity of *Emiliana huxleyi* (Prymnesiophyceae) during growth under N and P limitation in continuous cultures[J]. Journal of Phycology, 2000, 36: 87-96.
- [46] Nimer N A, Merrett M J. The development of a CO₂-concentrating mechanism in *Emiliana huxleyi*[J]. New Phytologist, 1996, 133: 383-389.
- [47] Holligan P M, Fernández E, Aiken J. A biogeochemical study of the coccolithophore, *Emiliana huxleyi*, in the North Atlantic[J]. Global Biogeochemical Cycles, 1993, 7: 879-900.
- [48] Ajani P, Hallegraeff G M, Pritchard T. Historic overview of algal blooms in marine and estuarine waters of New South Wales, Australia[J]. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales, 2001, 123: 1-22.
- [49] Geisen M, Billard C, Broerse A T C. Life-cycle association involving pairs of holococcolithophorids species: Intraspecific variation or cryptic speciation?[J]. European Journal of Phycology, 2002, 37: 531-550.
- [50] Marsh M E. Regulation of CaCO₃ formation in coccolithophores[J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part B, 2003, 136: 743-754.
- [51] Berner R A. Atmospheric carbon dioxide levels over phanerozoic time[J]. Science, 1990, 249: 1382-1386.
- [52] Petit J R, Jouzel J, Raynaud D, et al. Climate and atmospheric history of the past 420000 years from the Vostok ice core[J]. Nature, 1999, 399: 429-436.
- [53] IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). Climate Change 2007: The Physical Science Basis—Summary for Policymakers, Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change[M]. Switzerland: IPCC Secretariat, 2007: 1-18.
- [54] Houghton J T, Ding Y, Griggs D J, et al. Climate Change 2001: The Scientific Basis: Contributions of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2001: 1-375.
- [55] Rost B, Riebesell U. Coccolithophores and the biological pump: responses to environmental changes[C]// Thierstein H R, Young J R. Coccolithophores: From Molecular Processes to Global impact. Berlin: Springer, 2004: 99-127.
- [56] Zondervan I, Zeebe R E, Rost B, et al. Decreasing-marine biogenic calcification: A negative feedback on rising atmospheric p(CO₂)[J]. Global Biogeochemical Cycles, 2001, 15(2): 507-516.
- [57] Tortell P D, Giocoma R D, Sigman D M., et al. CO₂ effects on taxonomic composition and nutrient utilization in an Equatorial Pacific phytoplankton assemblage[J]. Marine Ecology Progress Series, 2002, 236: 37-43.
- [58] Rost B, Riebesell U, Burckhardt S, et al. Carbon acquisition of bloomforming marine phytoplankton[J]. Limnology and Oceanography, 2003, 48: 55-67.
- [59] Berge G. Discoloration of the sea due to *Coccolithus huxleyi* “bloom”[J]. Sarsia, 1962, 6: 27-40.
- [60] Balch W M, Holligan P M, Ackleson S G. Biological and optical properties of mesoscale coccolithophore blooms in the Gulf of Maine[J]. Limnology and Oceanography, 1991, 36(4): 629-643.
- [61] Holligan P M, Fernández E, Aiken J. A biogeochemical study of the coccolithophore, *Emiliana huxleyi*, in the North Atlantic[J]. Global Biogeochemical Cycles, 1993, 7: 879-900.
- [62] Fernández E, Boyd P, Holligan P M. Production of organic and inorganic carbon within a large-scale coccolithophore bloom in the northeast Atlantic Ocean[J]. Marine Ecology Progress Series, 1993, 97: 271-285.

- [63] Brown C W, Yoder J A. Distribution pattern of coccolithophorid blooms in the western north Atlantic Ocean[J]. *Continental Shelf Research*, 1994b, 14: 175-197.
- [64] Westbroek P, Brown C W, van Bleijswijk J. A model system approach to biological climate forcing, The example of *Emiliana huxleyi*[J]. *Global and Planetary Change*, 1993, 8: 27-46.
- [65] Tyrrell T, Merico A. *Emiliana huxleyi*: bloom observations and the conditions that induce them[C]// Thierstein H R, Young J R. *Coccolithophores. From Molecular Processes to Global Impact*. Berlin, Heidelberg, Germany : Springer, 2004: 75-97.
- [66] Tyrrell T, Holligan PM, Mobley C D. Optical impacts of oceanic coccolithophore blooms[J]. *Journal of Geophysical Research*, 1999, 104: 3223-3241.
- [67] Shiraiwa Y. Physiological regulation of carbon fixation in the photosynthesis and calcification of coccolithophorid[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B*, 2003, 136: 775-783.
- [68] Keller M D, Bellows W K, Guillard R R L. Dimethyl sulfide production in marine phytoplankton: Review[J]. *ACS Symposium Series*, 1989, 393: 167-182
- [69] Steinke M, Kirst G O. Enzymatic cleavage of dimethyl sulfoniopropionate(DMSP) in cell-free extracts of the marine macroalga *Enteromorpha clathrata*(Roth) Grev (Ulvales, Chlorophyta)[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1996, 201: 73-85.
- [70] De Souza M P, Yoch D C. Purification and characterization of DMSP lyase from an *Alcaligenes*-like dimethylsulfide producing marine isolate[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1995, 61: 21-26.
- [71] Andreae M O, Crutzen P J. Atmospheric aerosols: biogeochemical sources and role in atmospheric chemistry[J]. *Science*, 1997, 276: 1052-1058.
- [72] Charlson R J. Gas to particle conversion and CCN production[M]. Dordrecht: Dordrecht Press, 1993: 275-286.
- [73] Burkill P H, Archer S D, Robinson P D. Dimethyl sulfide biogeochemistry within a coccolithophores bloom (DISCO): an overview[J]. *Deep-Sea Research II*, 2002, 49: 2863-2885.
- [74] Charlson R J, Wigley T M L. Sulfate aerosol and climate change[J]. *Scientific American*, 1994, 270: 48-57.

Coccolithophores and their characteristics

ZHANG Jian¹, LI Jia-rui¹, YANG Lu¹, YUE Na-na²

(1. National Marine Data and Information Service, Tianjin 300171, China; 2. The First Institute of Oceanography, SOA, Qingdao 266061, China)

Received: Dec. 12, 2016

Key words: coccolithophore; ecology characteristic

Abstract: Coccolithophores (LC) are a class of marine micro-phytoplankton that are widely distributed in the global oceans. They constitute one of the marine phytoplankton functional groups that play important roles in calcification and in the carbon cycle of the ocean through inorganic carbon fixation. During the rapid proliferation of living coccolithophores, large amounts of volatile dimethyl sulfide (DMS) and acrylic acid are released, which have a profound influence on climate change, particularly causing regional environmental effects (greenhouse). This article briefly discusses about the biological characteristics and the ecological importance of living coccolithophores.

(本文编辑: 梁德海)