

Doi: 10.11840/j.issn.1001-6392.2019.05.002

海洋硅质化超微型浮游植物迅游藻(Bolidophyceae) 的分类和生态学研究

王凤¹, 魏玉秋¹, 孙军^{2,3}, 张桂成^{2,3}

(1. 山东大学 海洋研究院, 山东 青岛 266000; 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. 天津科技大学 印度洋生态系统研究中心, 天津 300457)

摘 要: 超微型浮游植物(大小为 0.2~2 μm) 在海洋生态系统中起着关键作用, 也是海洋生态系统能量流动和物质循环的重要组成部分, 特别是在寡营养海区初级生产力方面起着主导地位, 对硅、碳颗粒物在大洋深层的输出具有重要意义。目前对超微型浮游植物的研究还远远落后于实际需要, 主要是因为该类群难以分离培养、鉴定和定量测定。迅游藻(Bolidophyceae) 是超微型浮游植物中的一类真核生物, 它包括迅游单胞藻目(Bolidomonadales) 和帕玛藻目(Parmales)。尽管迅游藻对浮游植物群落的细胞丰度贡献相对较小(< 0.1%), 但是其分布广泛, 是沿海和上升流区域中最丰富的浮游植物类群之一, 普遍存在于热带到极地海洋生态系统中。迅游藻是系统发育上最接近硅藻的原生藻群, 不同的是迅游藻细胞壁没有全部的硅质化。本文阐述了迅游藻的研究现状, 总结了迅游藻的发现, 以及近年来通过对迅游藻系统发育(基于 SSU rDNA 和 *rbcL* 基因的序列分析)、生态学和生理学研究获得的最新信息, 详细说明了迅游藻作为硅藻姊妹群的分类学地位, 对于厘清这些硅化藻类之间的进化联系有重要意义。同时还强调了迅游藻在海洋硅碳循环中的作用, 对海洋超微型浮游植物在全球生物地球化学循环中的地位做出了进一步的说明。

关键词: 迅游藻; 硅质化; 超微型浮游植物; 硅藻

中图分类号: P735; Q17

文献标识码: A

文章编号: 1001-6932(2019)05-0491-08

Taxonomy and ecology studies on the silicified picophytoplankton: Bolidophyceae

WANG Feng¹, WEI Yu-qiu¹, SUN Jun^{2,3}, ZHANG Gui-cheng^{2,3}

(1. Institute of Marine Science and Technology, Shandong University, Qingdao 266000, China;

2. Tianjin Key Laboratory of Marine Resources and Chemistry, Tianjin University of Science and Technology, Tianjin 300457, China;

3. Indian Ocean Ecosystem Research Center, Tianjin University of Science and Technology, Tianjin 300457, China)

Abstract: Picophytoplankton (0.2~2 μm) is an important part of the energy flow and material cycle of marine ecosystems, thus plays a key role in marine ecosystem. Picophytoplankton contributes greatly to primary productivity in oligotrophic waters, which is of great significance to the export of silicon and carbon particulates in the deep ocean. At present, the research on picophytoplankton can not meet the actual needs, because it is difficult to culture, identify and quantify. Bolidophyceae is a group of picoeukaryotes, including Bolidomonadales and Parmales. Although the contribution of Bolidophyceae to phytoplankton abundance is small (< 0.1%), it is widely distributed and is one of the most abundant phytoplankton in coastal and upwelling regions. Bolidophyceae spreads widely throughout marine ecosystem, from tropical to polar regions. Bolidophyceae is the Stramenopiles group phylogenetically nearest to the diatoms. Unlike diatoms, Bolidophyceae cell walls are not completely

收稿日期: 2019-02-24; 修订日期: 2019-05-29

基金项目: 国家自然科学基金(41876134; 41676112); 天津市自然科学基金(17JCZDJC40000); 天津市“131”创新群体项目(20180314); 天津市高等学校创新团队培养计划(TD12-5003); 长江学者奖励计划。

作者简介: 王凤(1994-), 硕士研究生, 主要从事海洋生物学研究。电子邮箱: wangfphycolgy@163.com。

通讯作者: 孙军, 博士, 教授, 主要从事浮游植物相关海洋学研究。电子邮箱: phytoplankton@163.com。

silicified. This paper describes the state of art of Bolidophyceae, summarizes its discovery, and the current information on taxonomy (sequence analysis based on SSU rDNA and *rbcL* genes), ecology and physiology. It explains in detail the taxonomic status of Bolidophyceae as a sister group of diatoms, which is also important to clarify the evolutionary relationship among these silicated alga. At the same time, this paper also emphasizes the role of Bolidophyceae in marine silicon-carbon coupling cycle, and further explains the status of marine picophytoplankton in the global biogeochemical cycle.

Keywords: Bolidophyceae; silification; picophytoplankton; diatoms

海洋浮游植物是低等植物, 广泛分布于热带到寒带海域, 浮游植物通过光合作用吸收 CO_2 释放 O_2 , 将太阳能转化为有机能 (郭术津等, 2014), 构成了海洋食物链的基础, 海洋生态系统的结构与功能直接受到浮游植物种类组成、群落结构和丰度变化的影响 (高月鑫等, 2018)。浮游植物能够在环境发生变化时, 灵敏而迅速地对环境变化做出响应 (杨阳等, 2016), 并且, 它还能通过碳通量、云反照率、海水光通量以及热通量反作用于全球的气候变化 (钱罡等, 2015)。浮游植物按其粒径可分为小型 (20~200 μm)、微型 (2~20 μm)、超微型 (0.2~2 μm) (李佳俊等, 2016)。由于其粒径较小, 肉眼难以分辨, 一般需要用显微镜或者电镜才能观察到 (李洪武等, 2012)。海洋中光合作用主要以浮游植物为主, 而浮游植物是包括原核和真核生物在内的主要单细胞功能群 (Kuwata et al, 2018)。Thorson 在海洋底栖无脊椎动物的繁殖和幼体生态学评论中, 证明了微型浮游生物在海洋生物生活中的重要意义 (李冠国等, 2011)。20 世纪 80 年代初, Waterbury 等 (1979) 揭示了小于 2 μm 的超微型浮游植物 (聚球藻 *Synechococcus*、原绿球藻 *Prochlorococcus* 和超微型真核藻类 picoeukaryote) 对初级生产力具有重要意义。20 世纪 90 年代中期发现聚球藻和原绿球藻在大洋寡营养区中占主导地位。Vaulot 等 (2008) 发现超微型真核藻类是非常多样化的微型浮游生物类群, 广泛分布在真核生物树的不同分支中。

异鞭藻门 (Heterokontophyta) 是超微型真核藻类, 其特征是具有两个不等鞭毛。异鞭藻门的多样性进化形成了形态多样的有机体组合, 例如形成单细胞鞭毛虫 (single-celled flagellates), 球虫 (coccoids) 和菌落 (colonies), 或形成复杂得多细胞菌体组织, 在多数水生生态环境系统中, 占主导地位 (Daughbjerg et al, 2001)。目前对异鞭藻门的研究, 主要应用分子技术来描述其在不同分类水平上的多

样性, 例如核苷酸序列测定和特异性 DNA 探针 (Daughbjerg et al, 2001)。现已发现的异鞭藻门, 主要包括硅鞭藻 (Dictyochophyceae) 和浮生藻 (Pelagophyceae), 虽然不具有多样性, 但是这些藻类在海洋生态系统中起着重要的作用 (Kuwata et al, 2018)。近 10 年间, 基于光学和电子显微镜发展, 结合核苷酸基因序列分析, 又发现了 3 类新的异鞭藻类 (Heterokonts), 包括 (褐枝藻纲 Phaeothamniophyceae、迅游藻纲 Bolidophyceae 和脂藻纲 Pinguiophyceae) (Bailey et al, 1995; Guillou et al, 1999a; Kawachi et al, 2000)。其中迅游藻通过 SSU rDNA 和 *rbcL* 基因序列的系统发育分析发现与某些硅藻具有姊妹关系, 因此被认为是硅藻的起源 (Daughbjerg et al, 2001)。不同的是迅游藻细胞壁没有全部的硅质化, 说明了迅游藻在研究硅化藻类之间的进化关系以及其在海洋硅-碳耦合循环中的重要地位。

近几年有少量研究发现迅游藻广泛分布于大西洋和地中海附近, 并基于系统发育分析提出了其与硅藻之间存在姊妹关系。目前国内对迅游藻的研究处于起步阶段, 对其在分类学上的地位, 与其他硅化藻类之间的进化关系, 以及调控海洋中硅碳循环的过程和意义尚不清楚。由于迅游藻这一硅质化藻类分布广泛, 研究其对海洋硅碳循环的影响以及对全球生物地球化学循环变化的响应正逐渐成为新的科学热点 (孙军等, 2018)。本文通过对近年来迅游藻的研究进行针对性的探讨, 期望对迅游藻与硅藻的姊妹关系有一个基本的认识, 为进一步阐明硅化藻类之间的进化联系提供基础。

1 迅游藻的研究现状

在 20 世纪 90 年代后期, 迅游藻被发现并由 Guillou 等人命名了该类群, 是系统发育上最接近硅藻的原生藻群 (Stramenopiles) (Kuwata et al,

2018)。迅游藻属单细胞的异鞭藻门 (Guillou et al, 1999a), 没有眼点 (eyespot) 和蛋白核 (pyrenoid), 但具有 DNA 环带, 其质体具有由 3 条类囊体构成的片层, 内质网有 2 层膜, 外膜与核膜的外侧相连。细胞内部结构简单, 仅有一个质体, 一个管状排列的线粒体嵴 (简称“嵴”, cristae) 和一个靠近基体的高尔基体。色素种类包括叶绿素 a 、叶绿素 c_1 、叶绿素 c_2 、叶绿素 c_3 、硅藻黄素 (diatoxanthin)、硅甲藻黄素 (diadinoxanthin)、岩藻黄素 (fucoxanthin) 和 19'-丁酰基氧化岩藻黄素 (19'-butanoyloxyfucoxanthin)。迅游藻具有两个不等鞭毛, 较长的鞭毛呈流苏状, 侧面含有 3 节管状茸毛, 而较短的鞭毛侧面是光滑的。与其他异鞭藻门藻类相比, 迅游藻的鞭毛基底部仅有两个基体, 没有微管或纤维状的鞭毛丝、螺旋过渡区 (transitional helix) 和副鞭毛杆 (paraflagellar rod) (图 1), 细胞壁硅质化不完全 (刘涛, 2017)。

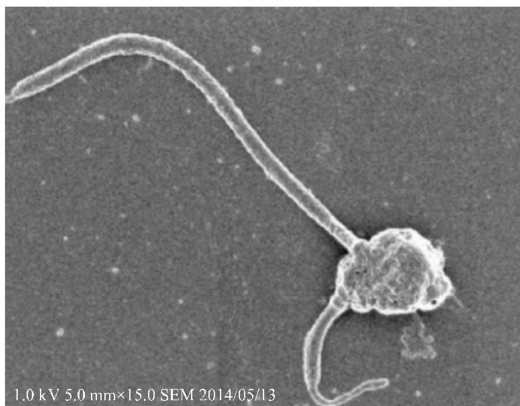


图 1 扫描电镜下的迅游藻细胞和鞭毛
(图片引自 Akira Kuwata 等)

迅游藻作为一类单细胞超微型真核藻类, 虽然自然丰度很少, 但仍然可以在分子调查中检测到 (Kuwata et al, 2018)。早期研究发现硅藻可能与一种较小的, 在系统发育上尚未确定的帕玛藻目 (Parnales) 之间存在密切的关系 (Mann et al, 1989)。特别是与帕玛藻 (Parnaleans) 细胞板的发育、形态和排列上存在许多相似之处。Booth 等 (1987) 分离培养出第一批帕玛藻, 并且根据核编码的 SSU rDNA 和质体 *rbcL* 序列系统发育分析发现, 帕玛藻属于迅游藻分支的一部分, 并将它们共同作为硅藻的姊妹群 (Ichinomiya et al, 2011)。有

研究猜测这两个形态不同的群体可能属于同一生物体的不同生活史阶段 (Guillou, 2011)。随后, 帕玛藻和迅游藻的倍性水平证明了这一假设, 并且进一步解决了硅藻的二倍体生命史起源 (Kessenich et al, 2014)。总之, 迅游藻和帕玛藻之间以及他们与硅藻之间的密切关系对于阐明硅藻的进化历史非常重要。迄今为止, 由于系统发育分析仅依赖于单一的帕玛藻株和一些迅游藻株, 因此不足以全面系统地确定该进化谱系中物种之间的关系 (Ichinomiya et al, 2016)。

2 迅游藻的结构分类与分布

迅游藻包括迅游藻目 (Bolidomonadales) 和帕玛藻目。迅游藻目仅有迅游藻科 (Bolidomonadaceae), 包括太平洋迅游藻 (*Bolidomonas pacifica*) 和地中海迅游藻 (*Bolidomonas mediterranea*) 2 个种 (刘涛 等, 2017), 细胞呈圆形或心形, 直径在 $1.2\sim 3\mu\text{m}$ 之间。*Bolidomonas* 属为单细胞, 无细胞壁。太平洋迅游藻是一种运动的单细胞藻类, 具有两个方向不同的鞭毛。长鞭毛的表面存在管状茸毛, 短鞭毛则是裸露的。鞭毛长度是其细胞直径的四倍, 这对于超微型真核浮游植物来说是一种独一无二的特征。在长鞭毛波浪状模式的驱动下, *Bolidomonas* 能够快速的游动, 但是不同种之间的游动方式不同。鞭毛长短和快速游动是将 *Bolidomonas* 与其他超微型浮游植物区分开来的重要特征 (Sara et al, 2013)。基于扫描电镜观察到的帕玛藻细胞壁硅板形态特征, 将帕玛藻目分为两科三属: 五叶藻科 (Pentalaminaceae) 有一个属, 即冕状五叶藻 (*Pentalamina corona*); 三船藻科 (Triparmaceae) 有两个属, 即三船藻属 (*Triparma*) 和四船藻属 (*Tetraparma*) (Booth et al, 1987)。帕玛藻无鞭毛, 每个细胞含有 1 个质体和 1 层由 5~8 个小板 (plate) 组成的硅化细胞壁。五叶藻属 (*Pentalamina*) 有 2 个相同大小的盾形板 (shield plate), 1 个较大的腹侧板 (ventral plate) 和 2 个三射形板 (triradiate dorsal plate)。四船藻属有 3 个相同大小的盾形板, 1 个较小的腹侧板, 1 个三射形板和 3 个带形板 (girdle plate)。三船藻属有 3 个相同大小的盾形板, 1 个较大的腹侧板, 1 个三射形板和 3 个带形板 (图 2) (Booth et al, 1988;

Kosman et al, 1993; Bravo-Sierra et al, 2003; Konno et al, 2007a; Konno et al, 2007b)。到目前为止, 因为帕玛藻难以分离培养, 有效的分子系统

发育和细胞形态可塑性的信息较少, 光合色素数据匮乏, 因此对自然水样中帕玛藻的分类学研究一直受到限制。

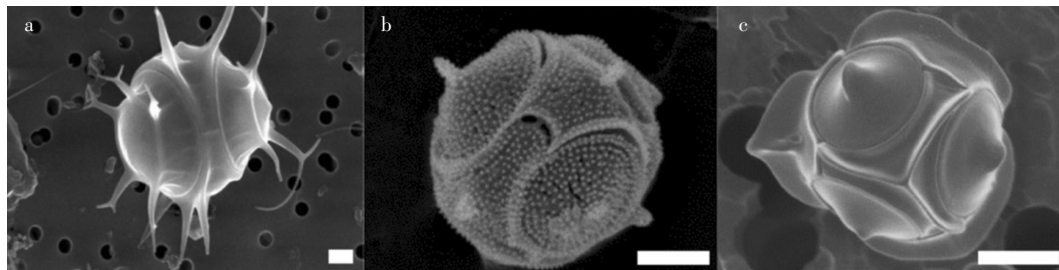


图2 帕玛藻目不同种的电镜图 (图片引自 Akira Kuwata 等)

(a) 冕状五叶藻 (*Pentalamina corona*); (b) 大洋四船藻 (*Tetraparma pelagica*); (c) 无棘三船藻 (*Triparma laevis* f. *inornata*)

海洋超微型浮游植物能够进行光合作用, 其分布受到光照、温度、营养盐、水流等因素的影响。关于迅游藻或帕玛藻的分布研究知之甚少 (Guilou, 2011)。先前的研究从赤道太平洋和地中海东部分离出太平洋迅游藻和地中海迅游藻种类, 通过 SSU rDNA 序列的数据库筛选, 发现迅游藻和帕玛藻在大洋中广泛分布。随后基于环境序列和 18S rRNA 序列的分析发现, 伊柳塞拉三船藻 (*Triparma eleuthera*) 数量最多、分布最广, 其次是太平洋三船藻 (*Triparma pacifica*)、地中海三船藻 (*Triparma mediterranea*) 和无棘三船藻 (*Triparma laevis*) (Ichinomiya et al, 2016)。大洋四船藻 (*Tetraparma pelagica*)、无棘三船藻、柱三船藻 (*Triparma columnacea*)、网状三船藻 (*Triparma retinervis*) 和条纹三船藻 (*Triparma strigata*) 广泛分布于极地到亚热带地区, 其中无棘三船藻在较冷的水域比较常见, 特别是在南极洲附近。切段四船藻 (*Tetraparma insecta*)、银四船藻 (*Tetraparma silverae*) 和杯柄四船藻 (*Tetraparma trullifera*) 主要分布在亚热带地区。相反, 冕状五叶藻 (*Pentalamina corona*)、细弱四船藻 (*Tetraparma gracilis*)、卡蒂四船藻 (*Tetraparma catinifera*) 和疣状三船藻 (*Triparma verrucosa*) 仅限于极地到亚极地区。伊柳塞拉三船藻 (*Triparma eleuthera*) 和太平洋三船藻 (*Triparma pacifica*) 经常出现在同一研究区域, 表明它们的生态位非常接近 (Ichinomiya et al, 2016)。

3 迅游藻与硅藻之间的姊妹关系

最初多基因系统分析发现硅藻和迅游藻分别形

成单谱系 (monophyletic lineage) (Derelle et al, 2016; Riisberg et al, 2009; Yang et al, 2012; Ševčíková et al, 2015)。硅藻种类繁多, 其硅质细胞壁和二倍体生活史在物种多样性方面发挥了重要作用。然而, 目前尚不清楚硅藻的二倍体生命周期是一种祖征, 还是一种衍征。Mann 等 (1989) 提出了从单倍体“前硅藻”到二倍体硅藻的生活史演化过渡的假设, 该假设预测, 从单倍体向硅藻的二倍体生命周期的演化经历了两个过渡阶段, 其中一个阶段是有鞭毛的单倍体细胞, 另一个阶段是裸鞭毛的二倍体细胞。Kessenich 等 (2014) 通过转录组学对迅游藻与硅藻密切关系的研究, 发现迅游藻目和帕玛藻目是硅藻二倍体生命周期的两个阶段, 其中迅游藻目为有鞭毛的单倍体, 帕玛藻目为裸鞭毛的二倍体。

在迅游藻类被发现之前, 帕玛藻最初被认为是具有硅质壳的领鞭毛虫 (choanoflagellates) (Silver et al, 1980)。通过透射电子显微镜发现帕玛藻中含有叶绿素, 其细胞切片中存在色素体, 这一结果进一步证实了帕玛藻是一类活跃的浮游植物 (Marchant et al, 1986)。尽管 Marchant 等人提出帕玛藻与金藻纲 (Chrysophyceae) 和硅藻存在形态相似性, 但是他们无法确定帕玛藻的分类学地位。随后 Daughjerg 等 (2001) 对迅游藻和帕玛藻进行了详细的系统发育研究和 DNA 序列比对, 发现两种菌株的 SSU rDNA 基因完全相同, 证明了迅游藻和帕玛藻属同一类群, 揭示了迅游藻作为硅藻姊妹群 (sister group) 的分类学地位。

迅游藻中硅化种的细胞壁形成和色素组成与硅藻具有很多相似性 (表 1)。硅藻和迅游藻中二氧

化硅的矿化过程都是在被称为二氧化硅沉积囊泡（silica deposition vesicle, SDV）的结构中进行（Preisig et al, 1994; Simpson et al, 1981）。室内培养发现，无棘三船藻无饰变型（*Triparma laevis* f. *inornata*）在足够的硅酸盐（100 μmol/L）浓度下，可以形成完整的硅质细胞壁（Yamada et al, 2014），其硅化的整个过程与硅藻相似，包括将硅转移穿过质膜，然后通过细胞质到达 SDV 内的聚合位点（Véronique, 2000）。当硅酸盐浓度低于 1 μmol/L 时，细胞几乎失去了所有的硅质板，这与硅藻的硅质化作用有所不同（Yamada et al, 2014）。在硅藻中，其硅质化细胞必须运输足够的硅以形成细胞壁，同时防止其在细胞质中发生不受控制的自聚合，细胞硅代谢过程必须受到严格的生理控制（Véronique, 2000）。另外，硅藻的 SDV 在质膜附近形成（Stoermer et al, 1965; Edgar et al, 1984; Lee et al, 1992; Idei et al, 2012），虽然迅游藻的盾形板和腹侧板 SDV 是在色素体周围产生，但是其带形板 SDV 与硅藻一样在质膜附近形成（Yamada et al, 2016）。在无棘三船藻细胞培养中还观察到了鞭毛细胞（Ichinomiya et al, 2016），说明迅游藻的生命周期可以在硅化无鞭毛和裸鞭毛（naked flagellated）阶段之间转换，其生命周期与中心纲硅藻非常相似，在有性生殖的二倍体营养阶段产生单倍体裸鞭毛细胞（Drebes, 1977）。根据物种细胞器基因组分析发现，迅游藻比硅藻有更多的祖源特征（Tajima et al, 2016）。例如，无棘

三船藻和硅藻的色素体和线粒体基因组成非常相似，只是基因顺序不同。无棘三船藻中没有内含子或重复区域，而这些内含子或重复区在一些硅藻物种中经常观察到（Kuwata et al, 2018; Secq et al, 2011）。

通过核编码基因 SSU rDNA 分析发现，硅藻的组源起初拥有两个鞭毛，一个具有管状茸毛，另一个短而光滑，这与单细胞迅游藻鞭毛结构极其相似（图 1）（Daugbjerg et al, 2001）。Guillou 等（1999a）也认为迅游藻鞭毛结构简单（基体位于核上方，没有螺旋过渡区），具有与硅藻相似的环状色素体 DNA，两者的特征色素都是岩藻黄素，这些都表明迅游藻与硅藻的亲缘（姊妹）关系。根据以往的研究推测，在硅藻早期进化过程中，其鞭毛特征经历二次还原，导致了鞭毛只在中心纲硅藻中存在，而在羽纹纲硅藻中已经退化（Daugbjerg et al, 2001）。鞭毛结构特征的变化被认为具有重要的进化意义（Moestrup Ø, 1982; Preisig, 1989），并已被用于原生生物分类的重要依据。例如，Saunders 等（1995）对 SSU rDNA 序列和形态学特征综合分析，揭示了一种以简化的鞭毛装置（reduced flagellar apparatus, RFA）为特征的谱系，该谱系包括硅藻、硅鞭藻和浮生藻。

另外，硅藻和迅游藻色素体编码的 *rbcL* 基因第 1 336 位都具有双氨基酸同源性状插入，其中包含甘氨酸和脯氨酸，这也支持了他们之间的亲缘关系。尽管地中海迅游藻中的前 32 bp 和太平洋迅游

表 1 迅游藻和硅藻性状比较

性状	硅化迅游藻	硅藻
细胞大小/μm	2~5	2~2 000
组织结构	单细胞	单细胞，常形成菌落
硅质细胞壁	有	有
鞭毛	有	有，中心纲硅藻的雄配子
色素体	有三个类囊体薄片，带形板	有三个类囊体薄片，带形板
线粒体	管状	管状
色素组成	叶绿素 <i>a</i> 、 <i>c</i> ，硅藻黄素，硅甲藻黄素，岩藻黄素，β-胡萝卜素	叶绿素 <i>a</i> 、 <i>c</i> ，硅藻黄素，硅甲藻黄素，岩藻黄素，β-胡萝卜素
细胞生长是否需要硅	否	是
SDV 的分布	色素体的内质网和质膜	质膜
物种数	12	30 000~100 000
海洋分布	分布广泛，但数量很少	分布广泛，且占主导地位
生存环境	极地和亚极地区	极地、沿海和上升流区域

注：SDV：二氧化硅沉积囊泡（修改自 Akira Kuwata 等）

藻中的 46 bp 基因尚未确定,但是 Daugbjerg 等 (2001) 预测硅藻和迅游藻的 *rbcL* 基因的总长度相同 (约为 1 473 bp)。对两种太平洋迅游藻藻株测定,发现其 SSU rDNA 序列和 *rbcL* 序列是相似的 (Guillou et al, 1999b)。目前, Daugbjerg 等 (2001) 发现的迅游藻二磷酸核酮糖羧化酶 (Rubisco) 间隔区长度大约为 38~40 bp,与硅藻的 Rubisco 间隔区 (38~43 bp) 非常相似,他们之间的序列差异为 39%~50%。由于目前发现的 Rubisco 间隔区相对较短,其发散序列太高,无法明确对齐,因此 Rubisco 间隔区不适合作为硅藻和迅游藻系统发育研究中的分子标记。

4 迅游藻在海洋生态系统中的意义

迅游藻在系统发育上最接近硅藻,具有典型的不等鞭毛结构,有硅质壳,是沿海、上升流和寡营养区域中最广布的浮游植物群之一。虽然以往研究已经使用了许多方法来评估海洋水域中特定浮游植物类群的丰度,但是迅游藻细胞粒径较小 ($< 2 \mu\text{m}$),无法通过普通的显微镜技术将其与自然海区样品中的其他浮游植物类群区分开来。高效液相色谱分析 (HPLC) 可以评估海洋中存在的主要藻类及其对叶绿素 *a* 的贡献 (Andersen et al, 1996)。然而,在自然水样中,硅藻和迅游藻的色素组成非常相似,因此不能根据它们的特征色素来区分 (表 1),迅游藻类可能是被忽视的海洋浮游植物的重要组成部分。根据相关研究表明,超微型浮游植物,如聚球藻在大洋寡营养区初级生产力方面起着主导地位 (约占总生产力的 60%~80%),对碳向深层输出具有重要意义 (孙军等, 2018)。特别是大洋寡营养盐生态系统中,由于进行光合作用的生物主要是超微型浮游植物 ($< 2 \mu\text{m}$),其中的迅游藻可能是大洋寡营养区域初级生产力的主要贡献者 (Guillou et al, 1999b)。

硅是地壳中第二大丰富的元素,是全球生物地球化学循环中最重要的组成部分。普遍认为硅藻是海洋生物硅化作用的最大贡献者,硅酸盐的供应速率可以调节以硅藻为主要优势类群的浮游植物固碳,并将其产生的有机质输送到大洋的深海区,进而影响海洋碳循环 (Véronique, 2000),成为海洋硅循环与碳循环之间互相作用的重要桥梁。硅藻的

生长受到溶解的硅酸盐的限制 (Véronique, 2000)。相比之下,迅游藻尽管拥有二氧化硅板,但是在没有二氧化硅的情况下,仍然可以生长 (Yamada et al, 2014),结合其在大洋寡营养区域对食物网和生物碳泵的重要作用,迅游藻对全球海洋生态系统中的硅—碳耦合循环以及其他元素循环都具有重要意义。

5 展望

由于电镜与分子技术的限制,迅游藻这类超微型真核单细胞藻类难以观察与分离,相关的生理和生态研究较少,其在生态系统和元素循环中的作用也未见报道。

因此,未来的研究应集中在以下几个方面:

(1) 迅游藻时空尺度上的分布变化及环境调控因子; (2) 迅游藻硅质化过程,其溶解硅的吸收和储存机理,分析硅质化过程起源,并与硅藻进行比较; (3) 迅游藻对海洋硅及相关元素循环的重要意义。

通过对迅游藻以上几个方面的研究,以期阐明海洋迅游藻及其他超微型真核浮游植物在全球海洋硅—碳耦合循环中的作用。

参 考 文 献

- Andersen R A, Bidigare R R, Keller M D, et al, 1996. A comparison of HPLC pigment signatures and electron microscopic observations for oligotrophic waters of the North Atlantic and Pacific Oceans. Deep-Sea Research. Part II Top. Stud. Oceanogr, 43: 517-537.
- Bailey J C, Bidigare R R, Christensen S J, et al, 1995. Phaeothamnio-phyceae classis nova: a new lineage of chromophytes based upon photosynthetic pigments, *rbcL* sequence analysis and ultrastructure. Protist, 149: 245-263.
- Booth B C, Marchant H J, 1987. Parmales, a new order of marine Chrysophytes, with descriptions of three new genera and seven new species. Journal of Phycology, 23: 245-260.
- Booth B C, Marchant H J, 1988. Triparmaceae, a substitute name for a family in the order Parmales (Chrysophyceae). Journal of Phycology, 24: 124.
- Bravo-Sierra E, Hernández-Becerril D U, 2003. Parmales (Chrysophyceae) from the Gulf of Tehuantepec, Mexico, including the description of a new species, *Tetraparma insecta* sp. Nov., and a proposal to the taxonomy of the group. Journal of Phycology, 39: 577-583.
- Daugbjerg N, Guillou L, 2001. Phylogenetic analyses of Bolidophyceae (Heterokontophyta) using *rbcL* gene sequences support their sister

- group relationship to diatoms. *Phycologia*, 40 (2): 153–161.
- Derelle R, López-García P, Timpano H, et al, 2016. A phylogenomic framework to study the diversity and evolution of stramenopiles (= Heterokonts). *Molecular. Biology. Evolution*, 33: 2890–2898.
- Drebes G, 1997. “Sexuality,” in *The Biology of Diatoms*, Oxford: Blackwell Scientific Publications, 250–283.
- Edgar L A, Pickett-Heaps J D, 1984. Valve morphogenesis in the pennate diatom *Navicula cuspidata*. *Journal of Phycology*, 20: 47–61.
- Guillou L, 2011. Characterization of the Parmales: much more than the resolution of a taxonomic enigma. *Journal of Phycology*, 47: 2–4.
- Guillou L, Chrétiennot-Dinet M J, Medlin L K, et al, 1999a. Bolidomonas: a new genus with two species belonging to a new algal class, the Bolidophyceae (Heterokonta). *Journal of Phycology*, 35: 368–381.
- Guillou L, Claustre H, Vault D, et al, 1999b. Diversity and Abundance of Bolidophyceae (Heterokonta) in Two Oceanic Regions. *Environmental. Microbiology*, 4528–4536.
- Ichinomiya M, Dos Santos A L, Gourvil P, et al, 2016. Diversity and oceanic distribution of the Parmales (Bolidophyceae), a picoplanktonic group closely related to diatoms. *Microbial. Ecology*, 10: 2419–2434.
- Ichinomiya M, Yoshikawa S, Kamiya M, et al, 2011. Isolation and characterization of Parmales (Heterokonta/Heterokontophyta/Stramenopiles) from the Oyashio region, Western North Pacific. *Journal of Phycology*, 47: 144–151.
- Idei M, Osada K, Sato S, et al, 2012. Gametogenesis and auxospore development in *Actinocyclus* (Bacillariophyta). *Plos One*, 7: e41890.
- Kawachi M, Inouye I, Honda D, et al, 2000. The Pinguiphyceae classis nova, chromophytes algae producing large amounts of omega-3 fatty acids. *Journal of Phycology*, 36: 35.
- Kessenich C R, Ruck E C, Schurko A M, et al, 2014. Transcriptomic Insights into the Life History of Bolidophytes, the Sister Lineage to Diatoms. *Journal of Phycology*, 50: 977–983.
- Konno S, Jordan R W, 2007a. An amended terminology for the Parmales (Chrysophyceae). *Phycologia*, 46: 612–616.
- Konno S, Ohira R, Harada N, et al, 2007b. Six new taxa of subarctic Parmales (Chrysophyceae). *Journal of Nannoplankton Research*, 29: 108–128.
- Kosman C A, Thomsen H A, and Østergaard J B, 1993. Parmales (Chrysophyceae) from Mexican, Californian, Baltic, Arctic and Antarctic waters with the description of a new subspecies and several new forms. *Phycologia*, 32: 116–128.
- Kuwata A, Yamada K, Ichinomiya M, 2018. Bolidophyceae, a sister picoplanktonic group of diatoms—a review. *Marine. Biogeochemistry*, 5.
- Lee M, Li C W, 1992. The origin of the silica deposition vesicle of diatoms. *Bot. Bull. Acad. Sin*, 33: 317–325.
- Mann D, Marchant H, 1989. The origins of the diatom and its life cycle. *The Chromophyte Algae: Problems and Perspectives*. Oxford, Clarendon Press, 307–323.
- Marchant H J, McEldowney A, 1986. Nanoplanktonic siliceous cysts from Antarctica are algae. *Marine Biology*, 92: 53–57.
- Moestrup Ø, 1982. Flagellar structure in algae: a review, with new observations particularly on the Chrysophyceae, Phaeophyceae (Fuco-phyceae), Euglenophyceae, and Reckertia. *Phycologia*, 21: 427–528.
- Preisig H R, 1989. The flagellar base ultrastructure and phylogeny of chromophytes. In: *The chromophyte algae: problems and perspectives*. 167–187.
- Preisig H R, 1994. Siliceous structures and silicification in flagellated protists. *Protoplasma*, 181: 29–42.
- Riisberg I, Orr R J S, Kluge R, et al, 2009. Seven gene phylogeny of Heterokonts. *Protist*, 160: 191–204.
- Sara L. Thomas, Douglas A. Campbell, 2013. Photophysiology of *Bolidomonas pacifica*. *J. Plankton Res*, 35(2): 260–269.
- Saunders G W, Potter D, Paskind M P, et al, 1995. Cladistic analyses of combined traditional and molecular data sets reveal an algal lineage. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 92: 244–248.
- Secq M P O Le, Green B R, 2011. Complex repeat structures and novel features in the mitochondrial genomes of the diatoms *Phaeodactylum tricornutum* and *Thalassiosira pseudonana*. *Gene*, 476: 20–26.
- Ševčíková T, Horák A, Klimeš V, et al, 2015. Updating algal evolutionary relationships through plastid genome sequencing: did alveolate plastids emerge through endosymbiosis of an ochrophyte? *Scientific Reports*, 5: 10134.
- Silver M W, Mitchell J G, Ringo D L, 1980. Siliceous nanoplankton. II. Newly discovered cysts and abundant choanoflagellates from the Weddell Sea, Antarctica. *Marine Biology*, 58: 211–217.
- Simpson T L, Volcani B E, 1981. *Silicon and Siliceous Structures in Biological Systems*, Hamburg: Springer Verlag GmbH.
- Stoermer E F, Pankratz H S, and Bowen C C, 1965. Fine structure of the diatom *Amphipleura pellucida*. II. Cytoplasmic fine structure and frustule formation. *American Journal of Botany*, 52, 1067–1078.
- Tajima N, Saitoh K, Sato S, et al, 2016. Sequencing and analysis of the complete organellar genomes of Parmales, a closely related group to Bacillariophyta (diatoms). *Current. Genetics*, 62: 887–896.
- Vault D, Eikrem W, Viprey M, et al, 2008. The diversity of small eukaryotic phytoplankton ($\leq 3 \mu\text{m}$) in marine ecosystems. *FEMS Microbiology. Reviews*, 32: 795–820.
- Véronique Martin-Jézéquel, 2000. Silicon metabolism in diatoms: implications for growth. *Journal of Phycology*, 36: 821–840.
- Waterbury J B, Watson S W, Guillard R R L, et al, 1979. Widespread occurrence of a unicellular, marine, planktonic, cyanobacterium. *Nature*, 277: 293–294.
- Yamada K, Yoshikawa S, Ichinomiya M, et al, 2014. Effects of silicon-limitation on growth and morphology of *Triparma laevis* NIES-2565 (Parmales, Heterokontophyta). *Plos One*, 9: e103289.
- Yamada K, Yoshikawa S, Ohki K, et al, 2016. Ultrastructural analysis of siliceous cell wall regeneration in the stramenopile *Triparma laevis* (Parmales, Bolidophyceae). *Phycologia*, 55: 602–609.
- Yang E C, Boo G H, Kim H J, et al, 2012. Supermatrix data highlight the phylogenetic relationships of photosynthetic Stramenopiles. Pro-

tist, 163: 217–231.

高月鑫, 江志兵, 曾江宁, 等, 2018. 春季长江口北支邻近海域浮游植物群落及其影响因子. 海洋通报, 37(4): 430–439.

郭术津, 李彦翘, 张翠霞, 等, 2014. 渤海浮游植物群落结构及与环境因子的相关性分析. 海洋通报, 33(1): 95–105.

李冠国, 范振刚, 等, 2011. 海洋生态学(第二版), 北京: 高等教育出版社, 74–82.

李洪武, 宋培学, 等, 2012. 海洋浮游生物学, 合肥: 中国科学技术大学出版社, 7–14.

李佳俊, 谭烨辉, 周林滨, 等, 2016. 南海东北部贫营养海区营养盐对

浮游植物生长的限制. 海洋通报, 35(5): 562–570.

刘涛, 等, 2017. 藻类系统学, 北京: 海洋出版社, 255–259.

钱罡, 魏玉秋, 孙军, 等, 2017. 2015年春季桑沟湾浮游植物群落研究. 海洋科学, 41(2): 44–52.

孙军, 魏玉秋, 2018. 聚球藻硅质化作用初探. 生态学报, 38(14): 5234–5243.

杨阳, 孙军, 关翔宇, 等, 2016. 渤海网采浮游植物群集的季节变化. 海洋通报, 35(2): 121–131.

(本文编辑: 袁泽轶)