



评述

海洋固碳与储碳——并论微型生物在其中的重要作用

焦念志*

厦门大学近海海洋环境科学国家重点实验室, 厦门 361005

* E-mail: jjiao@xmu.edu.cn

收稿日期: 2012-04-23; 接受日期: 2012-07-18

国家重点基础研究发展计划重大科学研究计划项目(编号: 2013CB955700)、国家自然科学基金重大计划(批准号: 91028001)和国家海洋公益性行业科研专项(编号: 201105021)资助

摘要 气候变化受到全球关注, 大气 CO₂ 含量与气候变化息息相关. 海洋是地球上最大的活跃碳库, 在气候变化中扮演着举足轻重的作用, 一个根本的机制就是生物固碳. 然而, 海洋浮游植物光合固碳量远远大于海洋调节大气 CO₂ 的能力和容量. 本文指出, “固碳”不等于“储碳”, 只有长期储存在海洋中的那部分碳才能对气候变化起到调节作用. 但已知的海洋储碳机制(包括依赖于理化过程的“溶解度泵”以及依赖于颗粒有机碳沉降的“生物泵”等)并不能解释海洋碳汇有关的若干现象和问题. 究其原因, 还在于没有认识占海洋总有机碳 90%以上的溶解有机碳(DOC)的形成机制. 在对上述问题分析的基础上论述了基于微型生物对DOC转化并形成惰性DOC(RDOC)的微型生物碳泵(Microbial Carbon Pump, MCP)储碳机制, 探讨了海洋碳汇研发所面临的挑战及前景.

关键词海洋微型生物
固碳
储碳
生物泵
微型生物碳泵

大气 CO₂ 增加导致全球气候变化加剧, 成为当今人类社会可持续发展最严峻的挑战之一, 业已引起国际社会高度关注. 早在 1992 年联合国大会就通过了《联合国气候变化框架公约》, 第一次把全面控制 CO₂ 等温室气体排放、应对全球气候变暖给人类经济和社会带来不利影响纳入国际法框架. 2005 年 2 月 16 日, 《京都议定书》正式生效, 首次以法规的形式限制主要发达国家温室气体排放指标. CO₂ 减排是政府控制温室效应的主要措施, 而固碳过程以及储碳机制则是科学研究面临的首要任务. 2001 年, 国际地圈生物圈计划(IGBP)、世界气候研究计划(WCRP)、全球环境变化国际人文因素计划(IHDP)和生物多样性国际计划(DIVERSITAS)联合启动了全球碳计划(GCP),

将碳循环研究推向新一轮高潮. 我国 CO₂ 排放量 2009 年超过美国成为世界第一, 中国政府已郑重承诺到 2020 年单位 GDP 的 CO₂ 排放量减少到 2005 年的 40%~45%. 2011 年进一步落实为 2015 年单位 GDP 的 CO₂ 排放量比 2010 年下降 17%, 积极应对气候变化、减排增汇(减少 CO₂ 排放、增加 CO₂ 吸收和储藏)已经成为我国经济社会发展的战略共识.

增汇的方式很多, 包括物理方式、化学方式和生物方式. 最经济、安全、有效、“和谐”的方式当属生物储碳, 因而, 生物固碳过程与储碳机制已经成为当前研究热点^[1]. 海洋占地球表面积的 71%, 是地球上极为重要的碳汇. 海洋每年从大气中净吸收大约 22 亿吨的碳, 业已吸收了工业革命以来人类排放

英文引用格式: Jiao N Z. Carbon fixation and sequestration in the ocean, with special reference to the microbial carbon pump (in Chinese). *Sci Sin Terrae*, 2012, 42: 1473-1486

CO₂ 的~48%^[2], 发挥着全球气候变化缓冲器的作用. 本文着重讨论海洋储碳的生物学过程与机制及其存在问题, 指出“固碳”不等于“储碳”, 论述海洋储碳中微生物的重要作用和新近认识的“海洋微生物碳泵”储碳机制; 展望海洋碳汇研发所面临的挑战及前景.

1 已知的海洋固碳-储碳主要机制及存在的问题

海洋吸收大气 CO₂ 的已知机制主要包括“溶解度泵(Solubility pump)”、“碳酸盐泵(Carbonate pump)”和“生物泵(Biological pump)”(图 1). 溶解度泵的原理在于 CO₂ 在海水中化学平衡以及物理输运. 尤其是低温和高盐造成的高密度海水在重力作用下携带通过海气交换所吸收的 CO₂ 输入到深海, 进入千年尺度的碳循环, 构成了海洋储碳^[3]. 与溶解度泵相关联的碳酸盐泵主要基于海水 CO₂ 体系平衡和碳酸盐析出及沉降^[4]. 值得注意的是碳酸盐析出会放出等当量的 CO₂, 只有碳酸盐的沉积才构成储碳^[5]. 生物泵指的是海洋中有机物生产、消费、传递等一系列生物学过程以及由此导致的颗粒有机碳(POC)由海洋表层向深

层乃至海底的转移过程^[6,7](图 1). 这个过程由浮游植物光合作用开始, 沿着食物链从初级生产者逐级向高营养级传递有机碳, 并产生 POC 沉降(例如, 浮游动物的粪便“打包效应(Packing effects)”可以抵御微生物降解而更有效地沉降), 从而将一部分碳封存在海洋中长期不参与大气 CO₂ 循环, 起到“海洋储碳”的作用. 整个过程由生物主导、并借助沉降作用把碳“泵”到海洋深处, 所以称之为生物泵^[7]. 生物泵与上述理化过程机制是相互关联的: 海-气 CO₂ 分压差(pCO₂)驱动海水吸收 CO₂、初级生产者固定 CO₂ 生产有机碳与碳酸盐体系相互制约. 特别是, 钙质浮游植物颗石藻(Coccolithophorids)等生物生产过程同时涉及生物泵和碳酸盐泵, 其有机质的生产吸收 CO₂, 属于生物泵; 而其颗石的生产属于碳酸盐泵^[5]. 不同的机制在不同的环境下所发挥的作用并不一样, 例如, 溶解度泵在北大西洋和南极海区非常高效, 而在中、低纬度的海区则效率不高, 因为海洋水柱有显著的层化作用, 阻碍了水体混合和输运, 表层海洋所吸收的 CO₂ 不能有效地进入深海. 而这种情况下, 基于生物泵形成的 POC 沉降可以突破海水层化作用, 构成了表层向深海碳转运的主要机制.

海洋生物泵对于海洋固碳与储碳至关重要, 如

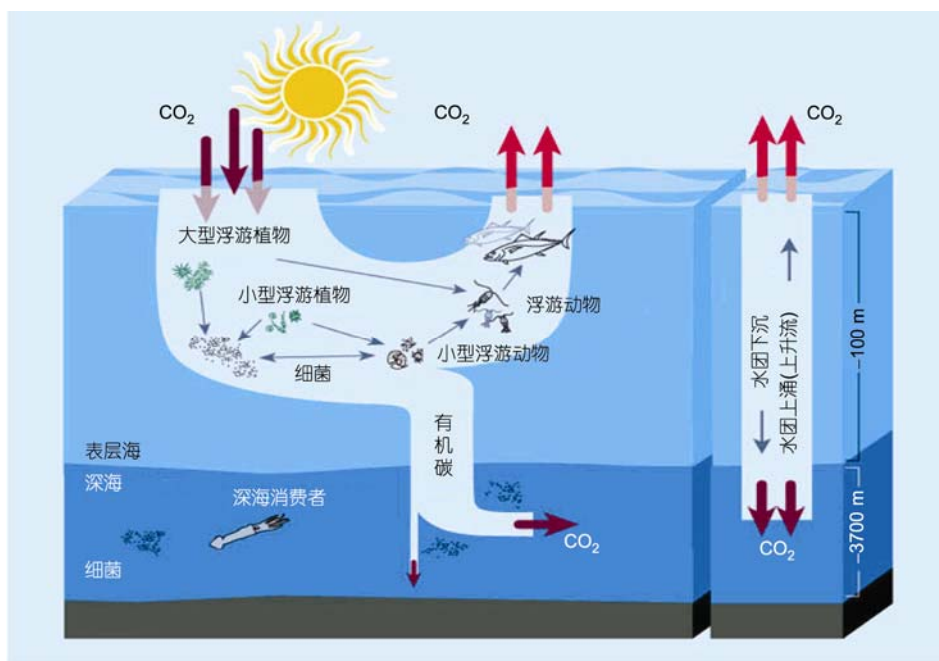


图 1 海洋固碳与储碳的主要过程

左侧示生物过程, 右侧示物理过程. 据文献[7]修改

果没有生物泵作用, 大气 CO_2 将比现在的含量高出 200 ppmv (1 ppmv = 1 $\mu\text{L/L}$)^[8]. 海洋生物泵研究已有 30 多年历史. 从 20 世纪 80 年的末启动的全球海洋通量联合研究计划(JGOFS)对真光层输出生产力、新生产力的大量观测, 到 21 世纪以来 VERTIGO 计划对弱光层(Twilight zone)进一步的研究^[9], 海洋学家为此付出了极大的努力, 运用了沉积物捕集器(Sediment traps)、 ^{15}N 同位素示踪实验法以及 ^{234}Th 同位素平衡法等手段获取了大量的实测数据, 为认识海洋碳循环、海洋储碳、海洋在气候变化中的作用做出了巨大贡献.

然而, 时至今日, 海洋生物泵的研究仍然面临着许多难题. 例如: 河口等高生产力海域为什么常常是 CO_2 的“源”(释放 CO_2)而不是“汇”(吸收 CO_2)^[10,11]? 浮游植物作为有机碳的生产者, 为什么除了近海以外其分布与有机碳浓度的分布趋势并不一致^[12]? 为什么生物泵通量沿水深增加会迅速衰减、减少的碳到哪里去了、不同形式碳之间是怎样分配的? 怎样完整地认识海洋生物泵? 怎样评估生物泵的储碳效应? 贫营养海区常常是异养的(异养生物量高于自养生物量, 甚至是呼吸速率高于光合作用速率), 怎么能够储碳? 为什么在“生物泵”机制尚未形成的新元古代, 地球海洋却积累了迄今已知的最大有机碳库^[13]? 在实践上, 已知的机制尚很难用于增加海洋碳汇. “溶解度泵”不是研发对象(CO_2 溶到水里与水反应构成碳酸体系, CO_2 增加会导致化学平衡移动, 产生海洋酸化等生态灾害). “沉降生物泵”可以通过人工施肥促进(例如高氮低叶绿素(HNLC)海区添加微量元素铁), 但不适合于近海, 因为近海水体混合扰动强烈、POC 再悬浮、使沉降过程受限; 更重要的是近海营养盐较高甚至已经富营养化, 再施肥会引发生态灾害(如“赤潮”). 即便在外海也不能轻易施肥驱动“生物泵”, 因为有不少实际问题(造成低氧层、酸化层、赤潮毒素、多样性破坏、生态失衡等)尚未解决.

2 固碳不等于储碳

海洋真光层的浮游植物光合作用, 每天从大气吸收的碳超过一亿吨^[14]. 尽管浮游植物固碳量如此之巨, 由于所形成的 POC 在沉降过程中不断被降解, 真正沉降出真光层的 POC 不足表层初级生产力的 15%, 而到达海底被埋葬的 POC 只有初级生产力的

0.1%^[15]. 可见, 生物泵的效率并不高, 所储的碳量远远小于固定的碳量. 显然, 固碳不等于储碳.

生物固碳和储碳有密切的联系, 但也有本质的不同. 前者众所周知, 只要生物把 CO_2 转化为有机碳就实现了生物固碳. 然而, 生物固定下来的有机碳可以很快被降解矿化再次形成 CO_2 返回到大气中去, 对调节大气 CO_2 、缓解气候变化没有实质性作用. 生物储碳指的是把碳长期与大气隔离的生物学机制. 就气候变化而言, 短时间固碳是没有意义的. 所以, 碳离开大气的时间十分关键. 陆地上的生物储碳界定年限大致为 20 年^[16], 而海洋方面全球通量联合研究计划的基本共识是 100 年.

尤其在近海, 固碳不等于储碳、营养盐浓度高不见得生产力就高, 生产力高也不等于有更多的碳被储存. 海洋环境中超出生态平衡的过量固碳导致有机物质大量增加反而成了培养细菌的温床, 而细菌的大量滋生不仅很快就把固定的有机碳呼吸成为 CO_2 再返回到大气中去, 而且消耗大量的氧气, 使得生态系统缺氧, 动物受害甚至死亡. 死亡的动物尸体进一步被细菌分解, 进入恶性循环. 在缺氧的环境下, 厌氧细菌得以发展产生大量的有毒有害物质, 包括甲烷、硫化氢等, 有害气体进入大气要么加剧温室效应、要么造成环境灾害. 这种效应小则表现为富营养化、赤潮频发、水质败坏、出现大面积缺氧区、渔业资源遭到破坏、导致沿海经济受损; 大则影响气候变化, 甚至引发灾难. 有证据表明地球历史上的生物大灭绝与此有关^[17,18].

因此, 维持适当的营养盐水平而避免富营养化、保持较高的生产力而避免出现缺氧区是保持较高储碳能力和生态系可持续发展的基本原则. 就生物泵效率而言, POC 在被降解之前能够沉降多深是这部分碳能否被储存的关键^[19], 如果沉降深度不够大, 意味着 POC 在上层海洋就会被降解并形成 CO_2 而很快返回到大气中, 对调节气候变化没有贡献. POC 的沉降速率及其可降解程度取决于 POC 的性质以及沉降过程中生物与环境的相互作用^[20,21]. 包括细菌、古菌以及噬菌体(病毒)在内的微型生物在 POC 的转化过程中扮演着极为重要的角色. 微型生物作用结果不仅是有将有机碳转化为 CO_2 , 而且也会产生惰性溶解有机碳(RDOC), 使有机碳进入海洋碳循环的慢速循环(图 2). 初级生产力形成的绝大部分有机碳都经过快速循环, 在海洋中的滞留时间从几小时到数月、至多数年

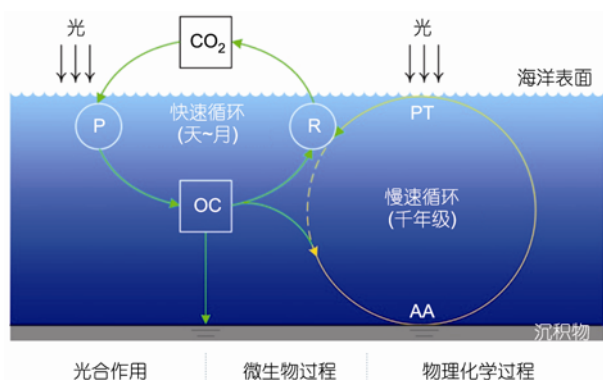


图2 海洋中碳循环的快速循环(左侧)与慢速循环(右侧)示意图

只有沉降到海底或者进入慢速循环的碳才起到长期储碳的作用^[22]。P, 光合作用; R, 呼吸作用; PT, 光化学转换; AA, 聚集和吸附; OC, 有机碳

之后即返回到大气中。只有通过 POC 沉降到深海或者经由微型生物主导转化形成 RDOC(详见下“微型生物碳泵”)进入慢速循环, 才能起到储碳的作用。

3 海洋固碳储碳中微型生物的重要作用

海洋微型生物是一个生态学概念, 指的是个体小于 20 μm 的微型浮游生物和小于 2 μm 的超微型浮游生物, 包括各类自养、异养、真核、原核的单细胞生物以及没有细胞结构但有生态功能的浮游病毒/噬菌体。海洋微型生物个体虽小, 但数量极大, 每升海水中生活着相当于全球人类数量的微型生物。近 30 年来, 随着技术的进步, 微型生物功能类群的新发现接踵而至: 聚球藻(Synechococcus)^[23]、原绿球藻^[24]、海洋浮游古菌(Archaea)^[25]、浮游病毒(Planktonic virus/phages)^[26]、好氧不产氧光合异养细菌(Aerobic Anoxygenic Phototrophic Bacteria, AAPB)^[27]、含视紫质细菌(PR)^[28]、海洋厌氧氨氧化细菌(Anammox bacteria)^[29]、深海固碳古菌和细菌^[30,31]。

微型生物新功能类群的不断发现极大地改变了以往对海洋生态系统结构和功能的认识: 以往被忽视的微型生物是全球海洋生命有机碳的主体组分、是海洋生态系统碳流和能流的主要承担者。例如, 只有 0.7 μm 的海洋原绿球藻是个体最小、数量最多的原核光合自养生物(图 3)。尤其是在浮游植物生长受到严重限制的贫营养大洋原绿球藻发展的最好, 丰度达

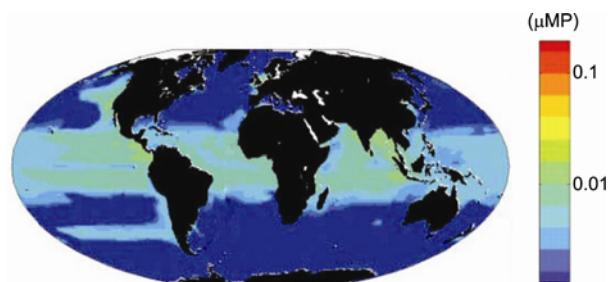


图3 超微型自养原核生物原绿球藻的优势分布区域(黄绿-浅蓝色)占全球海洋面积的重要份额^[32]
0~50 m 平均

每毫升 10 万个细胞, 是热带亚热带贫营养海区的主要初级生产者^[32]。微型生物常具有特殊的生态功能, 例如, 原绿球藻具有迄今发现的所有自养生物所不具有的一类光合色素(Divinyl chlorophyll), 可在极弱的光照条件下进行高效的光合作用, 其生产力占总量的比例在大洋真光层深处达 90%^[33]。微型生物常常具有更小的营养吸收半饱和常数、更高的生产效率、更具有竞争力; 在生源要素生物地球化学循环当中的作用是不言而喻的。新近研究表明, 原绿球藻这类本来被认为“non-sinking”的超微型生物与粒径较大的浮游植物具有同等重要的贡献^[34]。

一直以来, 海洋中的光能利用被认为是浮游植物(藻类)通过产氧的光合作用机制来实现。而实际上, 海洋中还存在着某些细菌所拥有的不产氧的光合作用途径。例如, AAPB、以及含有视紫质的细菌和古菌。AAPB 代表了迄今尚未被完全认知的、对海洋碳循环有重要作用的微型生物类群^[35]。由细菌和古菌承担的不产氧光能利用途径的发现, 意味着我们必须对建立在产氧光合作用基础上的海洋碳循环和能量循环理论重新认识^[36,37]。最近研究发现, 古菌在颗粒碳的分布和物质通量上占有特殊地位, 古菌类群与 CO₂、甲烷等温室气体密切相关。特别是, 古菌可以在无光的深海固定 CO₂, 真光层以下大约 83% 的浮游古菌具有自养功能^[38,39], 其贡献相当于真光层新生产力的量^[30]。这种“无光固碳”, 打破了“万物生长靠太阳”的千年古训。

微型生物特殊功能的认识导致一系列新概念、新理论的提出, 正在推动着学科迅速向前发展。例如: 认识到微型生物与 DOC 的关系, 导致了“微食物环(Microbial loop)”^[40]概念的提出, 改变了对细菌基本功能的定位: 异养细菌在海洋生态系统中的作用不

仅仅是分解矿化呼吸, 异养细菌吸收 DOC 并将其转化成自身 POC、从而将碳向高层次营养级传递, 构成了海洋碳循环的重要一环. 又如, 海洋浮游病毒作为海洋中数量最多的生命粒子(可达到每升 10^{10}), 一个重要的生态作用是作为其他微型生物的消费者, 使得许多浮游生物细胞成为无内容物的“ghost”, 同时把微生物 POC 转化为 DOC, 形成了“病毒环/病毒回路(Viral shunt)”^[26]; 高达 50% 的细菌死亡率由病毒引起, “病毒回路”改变了海洋生态系统中物质循环和能量流动的途径, 病毒回路的存在可使系统中的呼吸和生产力较无病毒的系统高出约 1/3^[26].

进入新世纪以来, 海洋微型生物研究取得了长足发展, 2004 年, 美国科学家在大西洋的正常海水中发现了 148 个潜在的全新物种和 120 万个可能的新基因^[41], 被 *Science* 评为十大科技进展之一; *Nature* 2007 年发表了微型生物生态学(Microbial Ecology)专辑、海洋专业学术期刊 *Oceanography*(2007)发表了微型生物专辑(A Sea of Microbes)、*Science*(2008)发表了数篇微型生物综述文章、*Nature Insight*(2009)发表了微型生物海洋学(Microbial Oceanography)专辑, 2010 年 *Science* 杂志封面报道微型生物与 DOC 的关系, 2011 年 *Science* 出版了“海洋微型生物碳泵”增刊^[42]. 这些都表明微型生物这个新兴学科正在迅速崛起.

总之, 微型生物是隐藏在海洋中的巨人^[37]. 它们是海洋生物量和生产力的主要贡献者, 是物质和能流的主要承担者; 它们具有最高的生物多样性, 是生命和非生命系统联系的关键环节, 是生源要素循环的主要驱动力. 微型生物不仅与 POC 碳库有关, 更与 DOC 碳库有关. 最近, 基于 AAPB 生态分布规律的认识, 提出

了基于惰性 DOC 生产的“海洋微型生物碳泵”储碳机制^[22,43], 再次印证之前提出的一个论断“微型生物在很大程度上决定着海洋在调节气候变化中的作用”^[44].

4 我国的研究进展及“微型生物碳泵”理论

我国的海洋微型生物生态学研究起步较晚, 但近十几年来取得了长足进展, 这里仅就“固碳与储碳”主线举例说明从方法学研究到认识自然现象及其调控机制、再到提炼科学理论, 层层突破、不断深化的发展过程: 20 个世纪 90 年代初, 从初级生产力“结构”入手研究碳循环的生物学过程^[45], 认识到微型生物在近海的重要性^[46,47]; 进而聚焦重要微型生物功能类群, 包括具有特有色素 DVChl a 的超微型生物原绿球藻和具有细菌叶绿素的 AAPB; 发现原本分布于热带亚热带大洋贫营养海区的原绿球藻在西太平洋温带宽陆架浅海的大量存在^[43]、揭示原绿球藻举足轻重的生态地位、对环境变化的指示意义^[48,49], 并据以探讨三峡大坝对东海生态系统的可能产生的影响^[50]; 建立了包括细菌叶绿素、视紫质介导的不产氧光能利用在内的上层海洋碳循环新模型^[51](图 4); 纠正了长期存在的方法误区实现了 AAPB 的准确定量^[52]、查明了 AAPB 全球尺度上的分布格局^[50]、阐释了 AAPB 分布规律上理论推测与实际分布不符的原因, 指出 AAPB 等不产氧光合作用对海洋碳汇至关重要^[43,50,53]; 在此基础上, 揭示了微型生物的碳分馏转化效应, 进而认识到微型生物主导的由低浓度活性碳库向高浓度惰性碳库的碳泵功能, 即“海洋微型生物碳泵”^[22,43,54].

海洋中 DOC 碳库比 POC 碳库大得多, 占海洋总

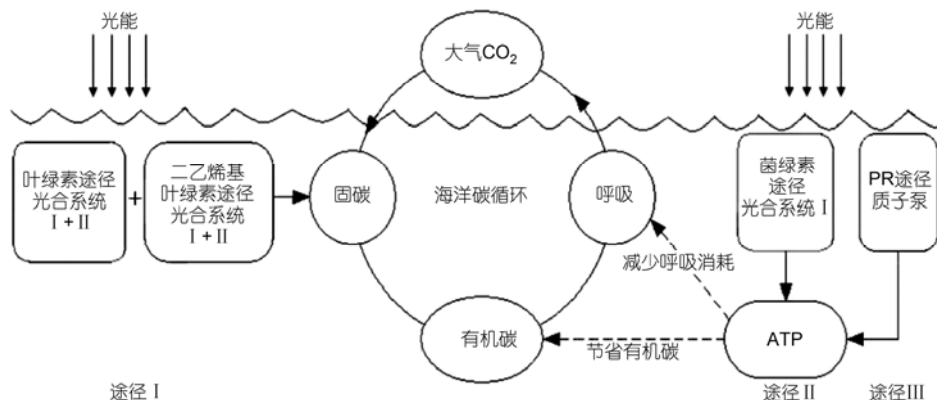


图 4 包括细菌光能利用在内的上层海洋碳循环模型^[51]

有机碳库的 90%以上. 按照生物可利用性可将 DOC 分为三类: 很容易被降解的活性 DOC(Labile DOC, LDOC)、可被缓慢降解的半活性 DOC(Semi-Labile DOC, SLDOC), 以及难以被生物降解的惰性 DOC (Recalcitrant DOC, RDOC). 海洋中 LDOC 的浓度通常为 nM 级, 滞留时间只有几分钟到几天, SLDOC 能够在表层海水存在几个月到若干年, 而 RDOC 可在海洋被长期储藏, 其周转时间在现代海洋中大约为 5000 年, 在地球历史上某些时期则在万年时间尺度. 海洋中累积了大量的 RDOC, 现代海洋中 RDOC 的储量约为 6500 亿吨碳^[55], 可与大气 CO₂ 的碳量相媲美, 是一个巨大的碳汇.

那么,“海洋中的 RDOC 是怎么形成的”就成为关注的焦点. 新近研究表明, 海洋中数量巨大的微生物是海洋 RDOC 的重要来源^[43]. 长期培养实验证实细菌可以把 LDOC 高效地转化为 RDOC^[56]. 细菌 RDOC 包括朊蛋白、肽聚糖、脂质体类似物质、甲基氨基糖类、N-乙酰氨基糖类、聚脂多糖以及某些 D 型氨基酸等等. 微生物被捕食或被病毒裂解的过程也可以产生 RDOC. 微生物的这种过程将低浓

度的 LDOC 和 SLDOC 有效地吸收利用除了提供生长代谢所需的碳源和能源之外, 还将一部分碳转化形成 RDOC、并逐渐积累形成巨大的 RDOC 碳库, 就象抽水泵把水从“低水位”(低浓度)的 LDOC 和 SLDOC 碳库抽到“高水位”(高浓度)的 RDOC 碳库, 故称之为“微型生物碳泵(Microbial Carbon Pump, MCP)”^[22,54] (图 5). 与经典生物泵依赖于 POC 的沉降机制不同, 微型生物碳泵不依赖于沉降过程, 而是依赖于微生物的生态过程^[22,43].

MCP 不仅把 LDOC 迅速吸收并部分转化为 RDOC, 维持着一个巨大的海洋有机碳库, 而且在这个过程中对海洋溶解有机物的组分进行了改造: 活性溶解有机物中的碳:氮:磷比值是 199:20:1, 而惰性溶解有机物中的碳:氮:磷比值是 3511:202:1^[57], 也就是说, MCP 相对多地保留碳在有机形态、相对多地释放氮磷到无机形态. 而无机氮、磷正是浮游植物等初级生产者所需要的. 因而, MCP 不仅有“储碳”作用, 而且促进营养再循环, 促进海洋初级生产力^[22,54] (图 6). 与经典生物泵相比, MCP 不受沉降与再悬浮等物理过程影响, 可以在任何水层存在; 与溶解度泵

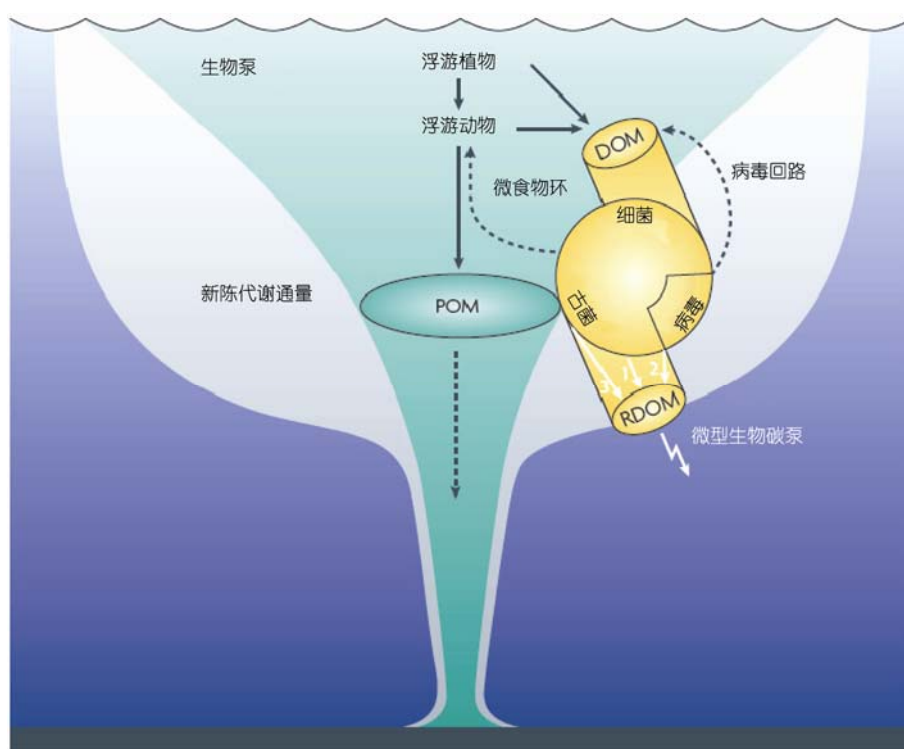


图 5 海洋碳循环的主要生物学机制

绿色示“生物泵”(Biological Pump), 黄色示“微型生物碳泵”(Microbial Carbon Pump, MCP). 据 Jiao 等^[22]



图6 “海洋微型生物碳泵”储碳效应示意图——微型生物生态过程储存碳、释放氮磷^[54]

相比, MCP 的产物 RDOC 不存在化学平衡移动、不会导致海洋酸化。由于 RDOC 在海洋中周转慢, 储藏时间长, 不会象“溶解度泵”那样引起生态系统的剧烈变化。同位素证据表明在地球历史上存在巨大的海洋 DOC 碳库, 这种海洋碳库的波动与古气候变化有密切的关联^[13,58-60]。MCP 在地史过程中可能发挥过比现代海洋中更大的作用, 认识其过程机制将对反演古气候、预测未来变化大有裨益。

针对上述已知机制无法回答的科学难题, MCP 理论指出, “固碳≠储碳”, 初级生产力水平高不等于储碳量多。在河口以及浮游植物大量繁殖的富营养海区, 尽管初级生产力量值很高、沉积物中有机物的量很大, 但所形成的有机碳的主要成分都是活性的, 在富营养条件下大部分很快就被异养过程呼吸转化为 CO_2 , 对“储碳”没多大贡献。陆源输入的有机碳也可以在河口海生有机碳的促进下被呼吸释放 CO_2 ; 浮游植物生物量与海区储碳量也不成正比。所以这些海区不见得是大气“汇”(吸收 CO_2)、而常常是“源”(释放 CO_2)。海洋中可测到的溶解有机碳绝大部分是经由 MCP 转化之后的 RDOC。大洋海区虽然生产力水平低, 表观上呼吸作用甚至超过光合作用, 但因伴随着呼吸作用 MCP 将活性有机碳转化为惰性的 RDOC, 构成了储碳。在新元古代, 地球海洋中还没有进化出多细胞动物, 没有浮游动物的“打包效应”, 经典生物泵尚未形成; 但有细菌、蓝细菌、古菌、病毒等微生物, 正因为没有捕食者, 它们得以极大地发展、使海洋中充满了微生物。同时, 病毒不断地将微生物裂解转化为 DOC(包含一部分 RDOC)。如此, 在 MCP 的持续作用下 RDOC 不断积累, 形成了

巨大的有机碳库。

对这些科学难题的回答形成了超常规的海洋增汇思路: 通过减少陆地施肥/排污来促进近海储碳效率。即, 在近海富营养化的情况下, 减少营养盐输入, 维持生产力-呼吸水平最佳平衡以及活性有机碳向惰性有机碳的最大转化, 降低储碳成本、达到“固碳”-“储碳”效应最大化。这将是一个成本低、无风险、可实施、有多重效益的增汇途径^[61]。

鉴于 MCP 的重要性, 国际海洋科学研究委员会(SCOR)为此设立了“海洋微型生物碳泵”科学工作组(Microbial Carbon Pump in the Ocean)SCOR-WG134(http://www.scor-int.org/Working_Groups/wg134.htm 和 <http://mme.xmu.edu.cn/mcp/>)。MCP 被 *Science* 评论为“巨大碳库的幕后推手”^[62]; 国际海洋湖沼与海洋科学促进会(ASLO)遴选 MCP 为“ASLO 前沿论题”; 2011 年 *Science* 出版了 MCP 增刊(<http://science.imirus.com/Mpowered/book/vscim11/i2/p1>)。最近美国学者发表文章指出 MCP 理论同样适合于陆地土壤^[63,64], 从而 MCP 理论的应用覆盖了主要地球环境。

5 MCP 与经典生物泵的比较

与生物泵相比, MCP 不受水深和再悬浮的影响。传统生物泵依赖的是碳的垂直运输, 只有把 POC 转移到深海或者埋藏在沉积物中才能起到储碳作用。而 MCP 依赖的是 RDOC 的形成, 这个过程可发生在包括真光层在内的任何水层。生物泵的驱动力是碳的固定和沉降, 而 MCP 的驱动力是碳的惰性转化。MCP 产生的 RDOC 可以在近海积累, 也可以随海流输出到大洋, 进入长周期储碳。要全面了解陆架边缘海固碳储碳能力和潜力, 必须开展 MCP 与生物泵同步研究。MCP 与经典生物泵互补, 涵盖了“沉降”和“非沉降”过程, 构成了关于海洋储碳的生物学机制较全面的认识。这两种不同机制的重要性会随着时空而改变。沿着水深梯度, 在真光层生物泵的 POC 输出通量超过 MCP 的储碳通量, 而在真光层之下 POC 迅速衰减、但 MCP 变化不大、RDOC 持续生成。沿着营养梯度, 从富营养到寡营养海域, 生物泵介导的 POM 输出效率逐渐降低, 生物群落中占据主导地位的是蓝细菌、异养细菌以及古菌, 初级生产力的很大部分以 DOC 的形式产出, 其中的一部分会最终转

化为 RDOC. 因此, MCP 在寡营养体系中作用相对更重要. 当一个系统从较高的生产力转化为较低的生产力的时候, MCP 以及生物泵介导的 POC 输出之间的相对重要性也可能会发生改变.

在全球变化的背景下, 海洋升温将加剧海洋层化、减弱水柱混合, 从而减少来自深水向真光层的营养盐补充, 使得表层水更加贫瘠. 在这种情况下, 初级生产过程及其产品结构将发生变化, DOC 比例上升、POC 比例下降. 气候变化引起的生物泵和 MCP 的变化可能是惊人的, 这一点可以从南极罗斯海和亚热带的马尾藻海的对比研究略见一斑: 罗斯海初级生产力的 89% 以 POC 形式存在, 而马尾藻海初级生产力的 86% 流向 DOC^[65]. 由此推知, 气候变暖将削弱基于 POC 沉降的经典生物泵, 而基于 DOC 的 MCP 的重要性将增强. MCP 理论为 RDOC 的产生及其调控机制、全球变化可能引发的海洋生态系统不良后果提供了可验证的假设情景. 由于人类造成的大气 CO₂ 增加将会对海洋中的化学状况产生影响, 特别是对微生物在海洋中的结构分布, 多样性以及功能产生巨大影响, 这一影响已经成为一项全球性的挑战. CO₂ 以及海洋温度的同时升高会增强微生物的活性, 使得 DOC 周转更快. 由于我们对海洋碳分馏的过程及其影响机制了解不多, 所以, 深层次的多学科交叉渗透就显得非常必要.

6 MCP 研究需要学科交叉、古今结合

MCP 是一个涵盖复杂生物地球化学过程的理论框架. MCP 的研究涉及生物学、生态学、地球化学、物理海洋学、海洋沉积学等多个学科领域, 需要应用先进的技术手段、需要多学科交叉联合攻关. 例如, 微生物碳源利用方面, 不仅需要现场生态学调查, 而且需要室内生理学实验; 不仅需要研究其生理生态学过程, 还需要研究其分子生物学机制; 从细胞水平到群落水平, 从功能基因, 到环境基因组学、到蛋白质组学. 又如, RDOC 的分析方面, 不仅需要测定 RDOC 的量值, 还需要了解 RDOC 的组成; 不仅要用先进的分离测定技术, 还需要根据化学信息学方法, 推演数以千计的 RDOC 组分. 再如, RDOC 是一个相对于环境特性和生物特性的概念, 环境变了、生物变了, RDOC 的内涵也就变了. 例如, 在真光层, AAPB 这类功能微生物群对有机碳的利用有很高的选择性,

这就意味着对于 AAPB 来说有更多的 RDOC 留在水中不被利用. 相反, 深海中的古菌比例较高, 而 RDOC 是深海主要的 DOC 组分, 古菌可能具有利用其他细菌不能利用的碳源的能力, 因而对应于古菌的 RDOC 可能相对较少. 对于种属特异性和功能类群特异性的 RDOC 的研究能够加深对有机碳在海洋中存在、转移、转化等过程的理解. 另外, 海洋中的 RDOC 可能还有其他来源, 在研究 MCP 的时候, 应注意到这一点. 还有, RDOC 不能只看年龄, 来自海底的“Old DOC”不一定是 RDOC, 因为这些年龄老的 DOC 有相当一部分可以被细菌古菌利用, 很快就转化为无机碳.

值得指出的是, 气候变化难以通过实验证实, 但可以通过历史分析来反演. 同位素证据表明在地球历史上存在巨大的 RDOC 碳库, 海洋碳库的波动与古气候变化有密切相关^[17,18,60]. 海洋 DOC 碳库在地球气候变化中扮演着一个类似“调和-反馈”的角色, 在稳定的地质时期对气候变化起“平衡”作用; 在地质突变发生时起“响应-缓冲”作用; 在地质突变后产生“调节-反馈”效应. 伴随着“地质事件”随之而来的是“生物演变”, 前者是剧变、后者是缓变; 前者造就了地球系统构架, 后者对这个构架不断改造和修饰, 足够的改造修饰可以改变整个地球系统的面貌. 海洋微生物是碳循环的主要承担者和地球系统的主要修饰者. 从微生物入手, 结合同位素手段, 联系古今, 有可能找到认识有机碳库的产生、积累、转化及其与气候变化关系的一把钥匙. 在微生物的作用下, DOC 可转化成 CO₂, POC, RDOC 分别进入不同的碳循环途径和循环周期. POC 的沉降可以形成地质记录, RDOC 则起到储碳作用、甚至协助储存 POC 的作用, 而 CO₂ 吸收和再生绝不仅仅是一个简单的循环, 而是伴随着复杂的氧化还原反应, DOC 碳库的消长与之密切相关. 值得注意的是, 缺氧的条件下, 动物可能会灭绝, 但 MCP 仍然工作. 而富氧条件下也并不意味着 DOC 碳库就可以都被氧化, MCP 可以维持一个相对稳定的 DOC 碳库, 这就是其妙处. 缺氧环境中 DOC 的出路受堵, 而 MCP 还在继续, 虽然效率可能降低, 但可导致 RDOC 库的积累. 当富氧条件出现时, 这个巨大的碳库可能被氧化, 并促使 CaCO₃ 的大量生成和沉积, 表现为同位素负偏, 给出气候反演的证据. CaCO₃ 的生成和沉积绝不仅仅是一个理化过程, 而是由生物主导的过程. 生物主导也不

仅仅限于人们熟知的钙化生物(如: 颗石藻)、所有的自养、异养、原核、真核微生物都参与其中, 因为所有的生物都呼吸, 生物控制的钙化作用还在于细胞的跨膜离子交换钙调机制. 事实上, 微型生物在氮、硫循环中具有同理的机制. 为了获取有关的现代过程参数并反演过去, 必须开展代表情景场所比较研究. 通过多学科交叉渗透、跨越时空的反演、将会导致对海洋碳循环乃至全球变化调控机制认识上的突破.

7 我国面临的挑战及前景

海洋作为地球表层最大的碳汇, 正在发生着一系列变化. 海洋碳汇赖以存在的生态基础正在以惊人的速度消失. 浮游植物群“蓝色碳汇”正在全球范围内以高于热带雨林 2~15 倍的速率消失^[66]. 相对于开发陆地森林“绿色碳汇”, 这类“蓝色碳汇”的保护和利用更具挑战性. 特别是靠人类最近、受人为活动影响最大的陆架边缘海, 尤其值得关注和研发. 尽管陆架边缘海仅占全球海洋面积的 8%, 但每年从大气吸收 CO₂ 的量可相当于开阔大洋的 20%以上^[67], 有着巨大的研发潜力.

我国海洋国土占国土总面积的 1/3, 管辖海域 3×10⁶ km², 主权国土 3×10⁵ km². 我国海域有着世界上最宽广的陆架海和最深的边缘海, 占世界陆架边缘海总面积的 12%, 纵跨温带、亚热带、热带. 中国海的突出特点是同时受到长江、黄河、珠江等陆地径流的强烈作用和世界最大边界流之一——黑潮(Kuroshio Current)的强烈作用, 海区环境时空变化剧烈. 与大洋碳循环不同, 陆架边缘海碳循环受控于多变的环境条件和复杂的调控机制. 大量陆源输入营养盐和上升流带来的营养盐, 导致陆架海高的初级生产力. 由于水浅, 形成的 POC 可以较快地到达海底沉积物中去, 本来生物泵效率应该很高. 然而, 水浅也有其负面效应: POC 再悬浮严重. 所以, 高生产力的近海不见得一定是大气 CO₂ 的汇, 反而常常是 CO₂ 的源(季节性的源尤为常见). 而河口生态系统大都是大气 CO₂ 的源^[10,68]. 一方面, 在水动力作用下沉降到底部的 POC 再悬浮, 导致相当部分有机碳再次被矿化形成 CO₂; 另一方面, 陆源输入的有机碳有一部分在陆架海被矿化, 加之上升流带上来的高 CO₂ 的深层水, 最后反而使部分海区成大气 CO₂ 的源.

全球大多数的陆架边缘海是大气的碳汇, 相当于大洋碳汇总量的 20%~30%. 我国海域以陆架海为主, 初步研究显示, 东海总体上是一个碳汇, 南海总体上可能是大气 CO₂ 的源^[69]. 在深入研究储碳过程与机制的基础上研发海洋碳汇已成为摆在我们面前的一项重要任务. 我国拥有 3×10⁵ km² 主权海洋国土, 然而, 这些海域主要是浅水近海, 受到长江、黄河、珠江等陆地径流的强烈影响, 河口区被认为是大气 CO₂ 的源^[10,68]. 在河口海域, 大量陆源输入营养盐导致初级生产力很高. 由于水浅 POC 有相当部分会再悬浮, 很快被矿化形成 CO₂; 即便是沉降到海底也会被沉积物中大量的微生物迅速降解. 有机物质的降解消耗大量氧气, 会形成缺氧区(Hypoxia). 东海的长江口季节性缺氧区达 12000 km²^[70], 南海的珠江口常年性缺氧区约为 72 km²^[71]. 形成缺氧区的根本原因在于富营养化, 富营养化的根本原因在于陆源营养盐过量输入. 每年全球大约有 54 Mt 的氮和 8.5 Mt 的磷从陆地输出到近海^[72], 施肥是这些营养盐的主要来源. 在过去的 30 年间, 近岸海域的富营养化现象越来越严重, 已导致了許多海湾和河口缺氧区的出现、赤潮的频繁爆发和大型绿藻引起的藻华事件等^[73], 营养盐污染和富营养化已成为沿海生态环境的主要威胁. 在我国, 进入长江并被带到东海的无机氮的水平在过去 30 年增加了 3 倍多^[74]. 事实上, 我国的化肥使用已严重过量. 国际公认的化肥施用安全上限是 225 kg/hm², 而目前我国农用化肥单位面积平均施用量达到 435 kg/hm², 是安全上限的近 2 倍^[75].

最近, 美国学者指出, MCP 原理也适用于陆地土壤和其他环境的储碳^[63,64]. 进而, 我们提出了陆海统筹增加近海碳汇的观点^[61]. 根据 MCP 的生态学原理, 可以实施增汇生态工程. 目前, 我国近海的氮、磷等营养盐过剩, 不仅造成富营养化、引发“赤潮”等看得见的生态灾害, 更需要我们重视的是: 营养盐多了并不利于有机碳的储存. 因为过多的营养盐会促进 DOC 的降解^[11,76], 不利于微型生物储碳^[61]. 众所周知, 铵盐可以被细菌迅速利用, 而硝酸盐也可以被具有硝酸盐还原酶基因的异养细菌利用, 环境氮的可得性可以诱导硝酸盐还原酶基因^[77]. 编码硝酸盐还原酶的基因(如, *nasA* 基因)在富营养水域比贫营养水域中更丰富^[77]. 陆源营养盐输入增加会降低 C/N 和 C/P 比值, 促进 DOC 被异养微生物降解, 由营养盐造成的呼吸作用加剧, 甚至会超过由营养盐增加引起

的生产力提高, 这可以进一步解释为什么高生产力的河口海区, 却常常是 CO_2 这个怪现象. 珠江口已经出现这种情形^[11]. 与此相反, 降低营养盐输入将有利于 DOC 惰性化, 有利于微生物储碳, 当氮磷营养盐成为限制性营养盐时, 微生物细胞就开始积累碳^[61,78-80](图 7), 即使是在富营养水域, 只要 C/N 达到一定阈值时, 细胞仍然可以储碳, 甚至产生不易降解的化合物或聚合物^[81], 即便是细胞被噬菌体裂解成为 DOC 释放到水里, 这部分碳也不易降解(即 RDOC), 从而起到储碳的作用. 据此原理, 可以利用 MCP 的生源要素调控机制, 通过陆海统筹, 科学施肥, 减少化肥流失, 降低陆源营养盐向海洋排放, 避免有机碳被活化呼吸成 CO_2 , 从而把陆源输入的有机碳和河口生产的有机碳更好地保存在水中, 并随后由海流带入大洋进入长周期储碳(图 8).

就微生物范畴而言, 进行 MCP 增汇是一个既现实可行、又无环境风险的增汇途径. 与其他一般生态工程(试图开拓生态位获益)不同, 这个生态工程的

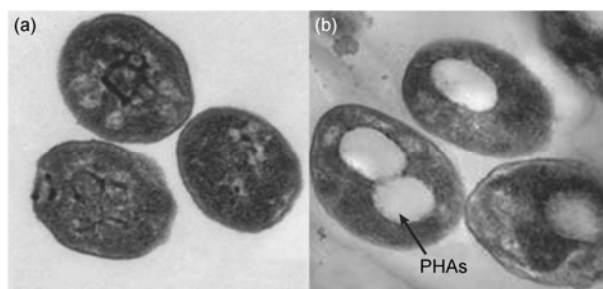


图 7 降低氮源供给促进微生物细胞储碳
(a) 氮充足条件下细菌呼吸作用活跃; (b) 氮限制条件下细菌以聚合物方式储存碳^[61]

理念“不是改造自然生态系统、而是复原/修复自然生态系统”, 即: 针对过度富营养化的海区, 通过减少营养盐输入, 提高 C/N 和 C/P 比值, 降低有机碳被降解的可能性, 保留更多有机碳在海洋中, 增加微生物碳汇. 就自养生物而言, 一般认为增加营养盐会提高生产力, 并有可能增强生物泵. 这在贫营养的环境中是正确的. 大洋施铁肥增加固碳储碳的生态工程

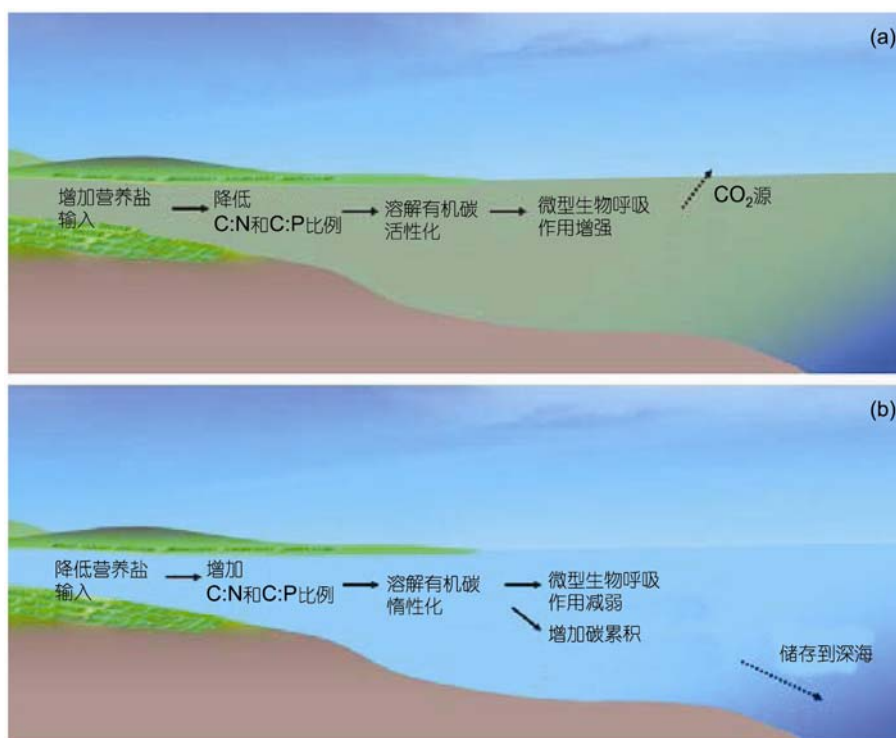


图 8 增加微生物碳汇原理示意图

(a) 陆地大量营养输入导致近海溶解有机碳活化并被呼吸致使近海水域经常是 CO_2 的“源”; (b) 通过实施海陆统筹生态恢复工程提高微生物碳泵的储碳能力, 有利于近海水域变成 CO_2 的“汇”^[61]

正是基于这个原理. 然而, 在富营养化的环境中, 增加营养盐不仅无益于生产力的提高, 甚至导致呼吸效应的加剧. 对于一个生态系统的储碳功能来说, 营养盐处在什么水平是决定其功能效应的关键之所在. 因此, 开展多指标的现场观测研究和对比研究, 对于了解一个生态系统营养盐浓度拐点具有十分重要的意义: 既保证自养生产力得到足够营养盐供给, 又避免异养呼吸作用不至于过强. 通过理论计算、现场实验验证、并结合生物泵和 MCP 的对比研究可给出一个特定生态系统的“最佳营养盐浓度”, 用于指导储碳实践, 既达到和维持高的生产力和生物泵效应, 又保持低的呼吸率和高高的储碳效应.

随着人们认识全球变化对人类生存环境造成的潜在危险日益增大, 遏制全球变暖、保护地球生态环境的呼声也越来越高, 一些雄心勃勃的“地球工程(Geoengineering)”业已提上议事日程. 例如: 在太空地日平衡轨道上架设反光板; 在大气平流层播撒硫酸盐气溶胶; 在海上向高空喷射海水制造反光盐; 向大洋施铁肥增加固碳与储碳, 等等. 然而, 这些“地球工程”不仅成本高昂, 可能会带来潜在的环境问题、对地球许多区域的气候及生态系统造成不可估量的影响. 例如, 向大气中播撒硫酸盐颗粒, 可能会对臭氧层造成不可弥补的伤害. 在海洋施肥可能引起藻类大规模生长, 短时间大量积累的有机物质在海洋上层就可引起缺氧、甚至导致动物死亡, 等等. 与这些地球工程相比, 基于 MCP 的生态工程, 不是企图改造自然, 而是尽量减少人为活动对自然生态系

统的影响. 这种生态工程只需要减少陆地土壤化肥施肥量、减少肥料和水土流失, 几乎没有成本、没有风险、没有不良后效.

目前, 在海洋生物碳汇方面, 国内外还没有统一的规范和标准, 我国应该把握此战略时机, 在陆海统筹思想指导下, 尽快开展海洋增汇方面的系统研究, 通过室内培养实验、船载模拟现场培养实验、海洋现场围隔实验(Mesocosm), 获取大量的数据资料和生态过程参数, 并在此基础上建立有关数学模型, 模拟不同环境条件和生态情景下的生物泵与 MCP 的调控机制和变动规律. 从而建立海洋储碳研究的整套观测技术和分析方法、并建立海洋碳汇评价的指标体系、指标准体系、以及评价标准体系等. 这方面研究将填补国际空白, 起到先导与引领作用, 并服务于我国的“减排”、“增汇”国家需求. 这方面研发将产生巨大的生态环境效益、社会经济效益、以及国际政治效应.

中国是世界上受气候变化影响的脆弱地区之一, 未来气候变化对中国区域旱涝灾害、水资源、生物多样性、生态系统、农林牧渔业和人体健康等将产生重要影响, 并将对中国的社会经济发展带来一系列挑战. MCP 正是着眼于海洋碳循环和全球气候变化的大背景, 将研究深入到海洋微型生物这些“看不见的主角”上, 从新的角度探索海洋碳循环的机制, 并在此基础上提出海洋增汇途径. 对于缓解我国 CO₂ 减排的压力, 保障经济平稳较快发展, 提高我国在气候问题国际谈判方面的话语权、主动权以及国际政治地位都具有战略意义.

致谢 感谢国家科技部“全球变化”重大科学计划“海洋微型生物碳泵过程与机制研究”项目组成员的讨论和建议.

参考文献

- 1 Lal R. Carbon sequestration. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2008, 363: 815–830
- 2 Sabine C L, Feely R A, Gruber N, et al. The oceanic sink for anthropogenic CO₂. *Science*, 2004, 305: 367–371
- 3 Raven J, Falkowski P. Oceanic sinks for atmospheric CO₂. *Plant Cell Environ*, 1999, 22: 741–755
- 4 Volk T, Hoffert M I. Ocean carbon pumps: Analysis of relative strengths and efficiencies in ocean-driven atmospheric CO₂ changes. In: Sundquist E T, Broecker W S, eds. *The Carbon Cycle and Atmospheric CO₂ Natural Variations Archean to Present*. Washington DC: AGU, 1985. 99–110
- 5 Elderfield H. Climate change: Carbonate mysteries. *Science*, 2002, 296: 1618–1621
- 6 Falkowski P G, Barber R T, Smetacek V. Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary production. *Science*, 1998, 281: 200–206
- 7 Chisholm S. Stirring times in the Southern Ocean. *Nature*, 2000, 407: 685–687
- 8 Parekh P, Dutkiewicz S, Follows M, et al. Atmospheric carbon dioxide in a less dusty world. *Geophys Res Lett*, 2006, 33: L03610
- 9 Buesseler K O, Trull T W, Steinberg D K, et al. VERTIGO (VERTical Transport In the Global Ocean): A study of particle sources and flux

- attenuation in the North Pacific. *Deep-Sea Res PT II*, 2008, 55: 1522–1539
- 10 Chen C T A, Borges A V. Reconciling opposing views on carbon cycling in the coastal ocean: Continental shelves as sinks and near-shore ecosystems as sources of atmospheric CO₂. *Deep-Sea Res PT II*, 2009, 56: 578–590
 - 11 Yuan X, Yin K, Harrison P J, et al. Bacterial production and respiration in subtropical Hong Kong waters: Influence of the Pearl River discharge and sewage effluent. *Aquat Microb Ecol*, 2010, 58: 167–179
 - 12 Hansell D A, Carlson C A, Repeta D J, et al. Dissolved organic matter in the ocean: A controversy stimulates new insights. *Oceanography*, 2009, 22: 52–61
 - 13 Rothman D H, Hayes J M, Summons R E. Dynamics of the Neoproterozoic carbon cycle. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100: 8124–8129
 - 14 Behrenfeld M J, O'Malley R T, Siegel D A, et al. Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. *Nature*, 2006, 444: 752–755
 - 15 IPCC. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. In: Houghton J T, Ding Y, Griggs D J, et al, eds. *Climate Change 2001: The Scientific Basis*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001
 - 16 IPCC. Good practice guidance for land use, land-use change and forestry. In: Penman J G M, Hiraishi T, Krug T, et al, eds. *Hayama: IPCC/IGES*, 2003
 - 17 Li C, Love G D, Lyons T W, et al. A stratified redox model for the ediacaran ocean. *Science*, 2010, 328: 80–83
 - 18 Shen Y, Farquhar J, Zhang H, et al. Multiple S-isotopic evidence for episodic shoaling of anoxic water during Late Permian mass extinction. *Nat Commun*, 2011, 2: 210
 - 19 Kwon E Y, Primeau F, Sarmiento J L. The impact of remineralization depth on the air-sea carbon balance. *Nat Geosci*, 2009, 2: 630–635
 - 20 Henson S A, Sanders R, Madsen E, et al. A reduced estimate of the strength of the ocean's biological carbon pump. *Geophys Res Lett*, 2011, 38: L04606
 - 21 Sanders R, Morris P J, Poulton A J, et al. Does a ballast effect occur in the surface ocean? *Geophys Res Lett*, 2010, 37: 1–5
 - 22 Jiao N Z, Herndl G J, Hansell D A, et al. Microbial production of recalcitrant dissolved organic matter: Long-term carbon storage in the global ocean. *Nat Rev Microbiol*, 2010, 8: 593–599
 - 23 Waterbury J B, Watson S W, Guillard R R L, et al. Widespread occurrence of a unicellular, marine, planktonic, cyanobacterium. *Nature*, 1979, 277: 293–294
 - 24 Chisholm S W, Olson R J, Zettler E R, et al. A novel free-living prochlorophyte abundant in the oceanic euphotic zone. *Nature*, 1988, 334: 340–343
 - 25 Fuhrman J A. Novel major archaeobacterial group from marine plankton. *Nature*, 1992, 356: 148–149
 - 26 Fuhrman J A. Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects. *Nature*, 1999, 399: 541–548
 - 27 Kolber Z, Van Dover C, Niederman R, et al. Bacterial photosynthesis in surface waters of the open ocean. *Nature*, 2000, 407: 177–179
 - 28 Béjà O, Suzuki M T, Heidelberg J F, et al. Unsuspected diversity among marine aerobic anoxygenic phototrophs. *Nature*, 2002, 415: 630–633
 - 29 Schmid M, Walsh K, Webb R, et al. *Candidatus* "Scalindua brodae", sp nov., *Candidatus* "Scalindua wagneri", sp nov., two new species of anaerobic ammonium oxidizing bacteria. *Syst Appl Microbiol*, 2003, 26: 529–538
 - 30 Baltar F, Arístegui J, Gasol J M, et al. Prokaryotic carbon utilization in the dark ocean: Growth efficiency, leucine-to-carbon conversion factors, and their relation. *Aquat Microb Ecol*, 2010, 60: 227–232
 - 31 Herndl G J, Reinthaler T, Teira E, et al. Contribution of Archaea to total prokaryotic production in the deep Atlantic Ocean. *Appl Environ Microbiol*, 2005, 71: 2303–2309
 - 32 Follows M J, Dutkiewicz S, Grant S, et al. Emergent biogeography of microbial communities in a model ocean. *Science*, 2007, 315: 1843–1846
 - 33 Jiao N Z, Chen N H, Ni I H. Chromatographic evidence of the presence of *Prochlorococcus* in the East China Sea. *Acta Oceanograph Taiwan*, 2000, 38: 61–68
 - 34 Richardson T L, Jackson G A. Small phytoplankton and carbon export from the surface ocean. *Science*, 2007, 315: 838–840
 - 35 Nelson N B, Carlson C A, Steinberg D K. Production of chromophoric dissolved organic matter by Sargasso Sea microbes. *Mar Chem*, 2004, 89: 273–287
 - 36 Beatty J T. On the natural selection and evolution of the aerobic phototrophic bacteria. *Photosynth Res*, 2002, 73: 109–114
 - 37 Karl D M. Hidden in a sea of microbes. *Nature*, 2002, 415: 590–591
 - 38 Hallam S J, Mincer T J, Schleper C, et al. Pathways of carbon assimilation and ammonia oxidation suggested by environmental genomic analyses of marine Crenarchaeota. *PLoS Biol*, 2006, 4: e95
 - 39 Ingalls A E, Shah S R, Hansman R L, et al. Quantifying archaeal community autotrophy in the mesopelagic ocean using natural radiocarbon.

- Proc Natl Acad Sci USA, 2006, 103: 6442–6447
- 40 Azam F, Fenchel T, Field J, et al. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar Ecol Prog Ser*, 1983, 10: 257–263
- 41 Venter J C, Remington K, Heidelberg J F, et al. Environmental genome shotgun sequencing of the Sargasso Sea. *Science*, 2004, 304: 66–74
- 42 Jiao N Z, Azam F, Sanders S. *Microbial Carbon Pump in the Ocean*. Washington DC: Science/AAAS, 2011
- 43 Jiao N Z, Zhang C L, Chen F, et al. Frontiers and technological advances in microbial processes and carbon cycling in the ocean. In: Mertens L P, ed. *Biological Oceanography Research Trends*. New York: NOVA Science Publishers Inc, 2008. 217–267
- 44 Copley J. All at sea. *Nature*, 2002, 415: 572–574
- 45 焦念志, 王荣. 海洋初级生产力的结构. *海洋与湖沼*, 1993, 24: 340–344
- 46 Jiao N Z, Wang R. Size structures of microplankton biomass and production in Jiaozhou Bay, China. *J Plankton Res*, 1994, 16: 1609–1625
- 47 焦念志, 肖天. 胶州湾的微生物二次生产力. *科学通报*, 1995, 40: 829–832
- 48 Jiao N Z, Yang Y H, Koshikawa H, et al. Influence of hydrographic conditions on picoplankton distribution in the East China Sea. *Aquat Microb Ecol*, 2002, 30: 37–48
- 49 Jiao N Z, Yang Y H, Hong N, et al. Dynamics of autotrophic picoplankton and heterotrophic bacteria in the East China Sea. *Cont Shelf Res*, 2005, 25: 1265–1279
- 50 Jiao N Z, Zhang Y, Zeng Y H, et al. Distinct distribution pattern of abundance and diversity of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in the global ocean. *Environ Microbiol*, 2007, 9: 3091–3099
- 51 焦念志, 冯福应, 魏博. 形菌视紫质——海洋光能生物利用的新途径. *科学通报*, 2006, 5: 887–894
- 52 Jiao N Z, Zhang Y, Chen Y. Time series observation based infrared epifluorescence microscopic (TIREM) approach for accurate enumeration of bacteriochlorophyll-containing microbes in marine environments. *J Microbiol Meth*, 2006, 65: 442–452
- 53 Jiao N Z, Zhang F, Hong N. Significant roles of bacteriochlorophylla supplemental to chlorophylla in the ocean. *ISME J*, 2009, 4: 595–597
- 54 焦念志. *海洋微生物生态学*. 第2版. 北京: 科学出版社, 2009
- 55 Ogawa H, Tanoue E. Dissolved organic matter in oceanic waters. *J Oceanogr*, 2003, 59: 129–147
- 56 Ogawa H, Amagai Y, Koike I, et al. Production of refractory dissolved organic matter by bacteria. *Science*, 2001, 292: 917–920
- 57 Hopkinson C S, Vallino J J. Efficient export of carbon to the deep ocean through dissolved organic matter. *Nature*, 2005, 433: 142–145
- 58 Bartley J K, Kah L C. Marine carbon reservoir, Corg-Ccarb coupling, and the evolution of the Proterozoic carbon cycle. *Geology*, 2004, 32: 129
- 59 McFadden K A, Huang J, Chu X, et al. Pulsed oxidation and biological evolution in the Ediacaran Doushantuo Formation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 3197
- 60 Schmitt J, Schneider R, Elsig J, et al. Carbon isotope constraints on the deglacial CO₂ rise from ice cores. *Science*, 2012, doi: 10.1126/science.1217161
- 61 Jiao N Z, Tang K, Cai H Y, et al. Increasing the microbial carbon sink in the sea by reducing chemical fertilization on the land. *Nat Rev Microbiol*, 2011, 9: 75–76
- 62 Stone R. The invisible hand behind a vast carbon reservoir. *Science*, 2010, 328: 1476–1477
- 63 Benner R. Biosequestration of carbon by heterotrophic microorganisms. *Nat Rev Microbiol*, 2011, 9: 75–75
- 64 Liang C, Balsler T C. Microbial production of recalcitrant organic matter in global soils: Implications for productivity and climate policy. *Nat Rev Microbiol*, 2011, 9: 75
- 65 Carlson C A, Ducklow H W, Hansell D A, et al. Organic carbon partitioning during spring phytoplankton blooms in the Ross Sea polynya and the Sargasso Sea. *Limnol Oceanogr*, 1998, 43: 375–386
- 66 Achard F, Eva H D, Stibig H J, et al. Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science*, 2002, 297: 999–1002
- 67 Thomas C D, Cameron A, Green R E, et al. Extinction risk from climate change. *Nature*, 2004, 427: 145–148
- 68 Cai W J, Dai M H, Wang Y C. Air-sea exchange of carbon dioxide in ocean margins: A province-based synthesis. *Geophys Res Lett*, 2006, 33: L12603
- 69 Zhai W, Dai M, Cai W J, et al. The partial pressure of carbon dioxide and air-sea fluxes in the northern South China Sea in spring, summer and autumn. *Mar Chem*, 2005, 96: 87–97
- 70 Chen C C, Gong G C, Shiah F K. Hypoxia in the East China Sea: One of the largest coastal low-oxygen areas in the world. *Mar Environ Res*, 2007, 64: 399–408
- 71 Dai M, Guo X, Zhai W, et al. Oxygen depletion in the upper reach of the Pearl River estuary during a winter drought. *Mar Chem*, 2006, 102: 159–169

- 72 Mackenzie F T, Ver L M, Lerman A. Century-scale nitrogen and phosphorus controls of the carbon cycle. *Chem Geol*, 2002, 190: 13–32
- 73 沈国英, 黄凌风, 郭丰. 海洋生态学. 第3版. 北京: 科学出版社, 2010
- 74 Yan W, Mayorga E, Li X, et al. Increasing anthropogenic nitrogen inputs and riverine DIN exports from the Changjiang River basin under changing human pressures. *Global Biogeochem Cy*, 2010, 24: GB0A06
- 75 蒋高明. 中国生态环境危急. 海口: 海南出版社, 2011
- 76 Zweifel U L, Norrman B, Hagstrom A. Consumption of dissolved organic carbon by marine bacteria and demand for inorganic nutrients. *Mar Ecol Prog Ser*, 1993, 101: 23–32
- 77 Cai H Y, Jiao N Z. Diversity and abundance of nitrate assimilation genes in the northern South China Sea. *Microbial Ecol*, 2008, 56: 751–764
- 78 Carlson C A, Giovannoni S J, Hansell D A, et al. Effect of nutrient amendments on bacterioplankton production, community structure, and DOC utilization in the northwestern Sargasso Sea. *Aquat Microb Ecol*, 2002, 30: 19–36
- 79 Gasol J M, Vázquez-Domínguez E, Vaqué D, et al. Bacterial activity and diffusive nutrient supply in the oligotrophic Central Atlantic Ocean. *Aquat Microb Ecol*, 2009, 56: 1–12
- 80 Lauro F M, McDougald D, Thomas T, et al. The genomic basis of trophic strategy in marine bacteria. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 15527–15533
- 81 Kadouri D, Jurkevitch E, Okon Y, et al. Ecological and agricultural significance of bacterial polyhydroxyalkanoates. *Crit Rev Microbiol*, 2005, 31: 55–67