中国科学: 地球科学 2019 年 第 49 卷 第 12 期: 1933 ~ 1944
SCIENTIA SINICA Terrae earthcn.scichina.com
《中国科学》杂志社 SCIENCE CHINA PRESS
进 展 中华人民共和国成立70周年专题

# 海洋微型生物碳泵理论的发展与展望

张传伦[1*], 孙军[2], 刘纪化[3], 蔡阮鸿[4]

1. 深圳海洋地球古菌组学重点实验室, 南方科技大学海洋科学与工程系, 深圳 518055;
2. 天津科技大学印度洋生态系统研究中心, 天津 300457;
3. 山东大学海洋研究院, 青岛 266237;
4. 厦门大学近海海洋环境科学国家重点实验室, 厦门大学海洋与地球学院, 厦门 361102
* E-mail: zhangcl@sustc.edu.cn

收稿日期: 2019-07-15; 收修改稿日期: 2019-11-08; 接受日期: 2019-11-11; 网络版发表日期: 2019-11-27
国家重点研发计划全球变化及应对重点专项项目(编号: 2018YFA0605800)、国家自然科学基金项目(批准号: 41876134、41606134、41530105)、国家自然科学基金委员会与联合国环境规划署合作研究项目(批准号: 41861144018)、国家自然科学基金重大研究计划重点支持项目(批准号: 91851210和91751207)、中国大洋矿产资源研究开发协会项目"(编号: DY135-E2-1-04)和深圳海洋地球古菌组学重点实验室项目(编号: ZDSYS201802081843490)资助

**摘要** 微生物是驱动海洋元素循环的主体, 在调节全球气候变化中起着重要作用. 近半个世纪海洋研究的一个谜团就是"为什么有着一个相当于大气$CO_2$碳总量的惰性溶解有机碳(Recalcitrant Dissolved Organic Carbon, RDOC)库在海洋中长期存在?". 生物泵(Biological Pump, BP)和微食物环(Microbial Loop, ML)研究加深了我们对生物在海洋碳循环中作用的理解, 但直到微型生物碳泵(Microbial Carbon Pump, MCP)理论的提出, 才真正阐释了海洋惰性溶解有机碳来源和存储的生物地球化学机制. MCP是由微型生物介导的溶解有机碳(非沉降)转化和迁移的海洋储碳新机制, 提出了RDOC产生的3个重要途径: (1) 微型生物特别是异氧细菌和古菌在有机质降解代谢过程中改造并分泌RDOC; (2) 病毒颗粒裂解宿主导致细胞的死亡并释放RDOC; (3) 原生动物等捕食者摄食微型生物并释放RDOC. MCP揭示了海洋RDOC的惰性机制, 定义了两类RDOC组分(RDOCc和RDOCt), 为调节气候和改善生态环境提供了可验证的理论. 为纪念中国科学家在海洋碳循环领域的突出贡献, 文章在回顾海洋微型生物与碳循环相关研究基础上, 系统总结并讨论了MCP理论提出以来中国在此领域的国际引领地位和影响力, 并展望了未来研究的方向.

**关键词** 微型生物碳泵, 生物泵, 微食物环, 惰性溶解有机碳, 海洋碳循环

## 1 引言

全球气候变化的加剧引发了全人类的持续关注. 联合国政府间气候变化专门委员会(IPCC)特别评估报告指出, 人类活动导致大气二氧化碳($CO_2$)持续升高是造成气候变化和自然灾害频发的主因. 海洋是地球系统中最大的活跃碳库, 在调节气候变化中扮演着至关重要的角色. 中国碳循环研究正在从陆地(陈泮勤等, 2004)逐渐延伸到海洋, 并聚焦陆海统筹, 把其作为未来碳循环及气候变化研究的突破方向(刘纪化等,

中文引用格式: 张传伦, 孙军, 刘纪化, 蔡阮鸿. 2019. 海洋微型生物碳泵理论的发展与展望. 中国科学: 地球科学, 49: 1933–1944, doi: 10.1360/SSTe-2019-0153
英文引用格式: Zhang C, Sun J, Liu J, Cai R. 2019. Advances in Microbial Carbon Pump and prospects for its future research (in Chinese). Scientia Sinica Terrae, 49: 1933–1944, doi: 10.1360/SSTe-2019-0153

© 2019 《中国科学》杂志社 

2015).

IPCC第五次气候变化评估报告(AR5)指出, 海洋碳汇从1980~1989年的(2.0±0.7)PgC $a^{-1}$增加至2000~2009年的(2.3±0.7)PgC $a^{-1}$, 即在此20年间, 海洋碳汇以每十年0.15PgC的速度增加(秦大河和Stocker, 2014). 同时, 海洋正在经历升温、缺氧、酸化等现象, 这个全球最大的生态系统正遭受人类活动的极大影响.

中国关于海洋碳循环的研究起步较晚, 前期主要跟随国际海洋碳循环相关的国际计划(唐启升, 1993), 例如, 国际地圈生物圈计划(IGBP)、海洋通量研究计划(JGOFS)、全球海洋真光层研究计划(GOEZE)等, 主要包括海洋中碳在水平和垂直方向的转移过程, 碳的沉积和再释放过程, 以及碳在微表层进行海-气交换的动力学过程等研究(张正斌等, 2005). 而中国在海洋碳循环的生物相关研究主要分为3个阶段: 早期中国海洋生物学基础研究阶段, 追踪国际主流和热点研究阶段, 以及中国海洋碳循环生物地球化学过程研究的崛起. 近10年来以中国科学家提出的微型生物碳泵(Microbial Carbon Pump, MCP)理论(图1)为标志的微生物海洋学研究阶段, 展示了中国海洋碳循环研究正走向一个新的高峰(焦念志等, 2011, 2013; 焦念志, 2012; 张传伦, 2018).

中国早期海洋生物研究主要源于科学家的自发兴趣. 例如, 1927年中山大学生物系主任费鸿年组织了海南岛沿海生物考察; 1934年中国科学社生物研究所等6个单位组织了海南生物科学采集团. 从20世纪30年代初开始, 国立北平研究院动物研究所先后对山东沿海的海产动物进行多次调查(薛攀皋, 1992). 早期工作主要针对部分海洋生物特别是鱼类、原生生物、珊瑚和水产等方面的基础生物学开展, 后期由于抗日战争和内战爆发而中止(郭金海, 2017). 新中国成立后, 国家陆续建立了一批海洋科学研究机构. 20世纪80年代初中国科学院、国家海洋局、教育部、地质矿产部、石油部、农牧渔业部、交通部和沿海省、市、自治区, 建立了100多个海洋科研调查机构, 随后即开展了一系列的海洋调查. 其中比较系统的包括: 渤海、北黄海西部海洋综合调查(1957~1958), 全国海洋综合调查(1958~1960), 南海中部、东北部综合调查(1974~

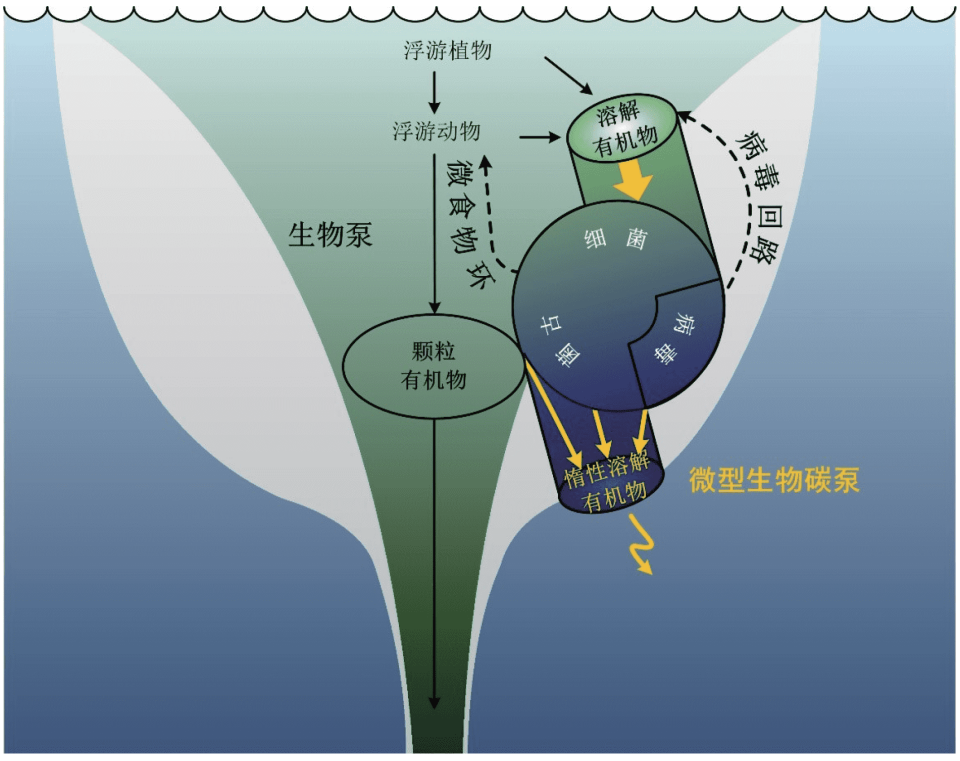



**图 1** 微型生物碳泵MCP对大洋惰性有机碳的贡献

源自Jiao等(2010)

1985), 全国海洋带和海涂资源综合调查(1980~1985), 全国海岛资源综合调查(1989~1993)和南沙群岛及其邻近海区综合科学调查(1988年至“九五”).

上述海洋科学考察主要成果如下: (1) 通过海洋生物分类、区系研究, 基本理清了中国近海各类动植物的种类、形态、生态、分布及资源情况, 初步划分了中国海区动植物区系. (2) 通过中国各海域浮游生物、底栖生物和游泳生物的海洋生态学系统研究, 揭示了种群组成、生活习性、季节变化、分布和移动, 以及与海洋环境的关系等, 并同期开展了生态系(ecosystem)概念性研究. (3) 海洋实验生态学研究方面, 经过30多年的努力, 在主要经济海产动植物的实验生态学研究方面取得显著进展, 其中海带、紫菜、对虾、梭鱼和牙鲆等20多种鱼的实验生态学研究较有成效, 成功地解决了苗种培育、育珠技术和人工养殖技术, 获得了经济效益(司徒尚纪, 2009).

## 2 中国海洋碳循环生物地球化学过程研究的崛起

关于海洋碳循环生物地球化学过程的启蒙研究, 是国际海洋通量研究计划(Joint Global Ocean Flux Study, JGOFS, 1988~2003). 此国际计划主要目的是从全球尺度研究海洋中控制碳及相关生物组成元素通量变化的过程机制, 估算其与大气、海床和陆地之间的交换以及海洋对大气$CO_2$的吸收、储存和转移能力, 并预测大气$CO_2$含量的变化趋势, 服务于气候和生物资源研究(Giese, 1994). 这是国际上首次以海洋碳循环为抓手, 将全球海洋过程与地域特征的耦合研究. JGOFS是美国牵头、面向全球、以碳循环链接物理海洋和生物海洋的“通用货币”, 并以生态系统模型和生态系研究为具体途径, 首次搭建了地球系统和海洋学科的桥梁. 该计划制定了一系列围绕$CO_2$观测为主的研究方法, 这些方法至今依然作为经典海洋学研究的基本方法和范例. 同期, 青岛海洋大学在文圣常、冯士筰的带领下, 率先开展了“九五”国家重大项目预研究“胶州湾生态动力学”, 这是中国最早的以海洋生态系统为核心的研究项目. 1990年, 王荣、宁修仁、李永琪等将这些方法和相关科学概念引入中国. 中国生物海洋学研究自此兴起(李永祺和吴宝铃, 1991; 王荣, 1991, 1993; 宁修仁, 1997).

随后, 国际上于1995年启动了IGBP的子计划“全球海洋生态系统动力学(GLOBEC)”, 中国科学家唐启升、苏纪兰等系统开展了生态系统动力学研究. 随后, 中国国家自然科学基金委启动了苏纪兰、唐启升领衔的“九五”重大课题“渤海生态系统动力学与生物资源持续利用”(唐启升等, 1996). 后续, 唐启升、苏纪兰继续领导了国家重点基础研究发展计划项目“东、黄海生态系统动力学与生物资源可持续利用(1999~2004)”和“我国近海生态系统食物产出的关键过程及其可持续机理”(唐启升等, 2005)项目, 持续推动着中国以碳循环为主线的生物海洋学研究.

此阶段中国生物海洋系列调查研究, 主要集中在真光层的初级生产和转运, 引入了新生产力(new production)、再生生产力(regenerated production)等概念(焦念志和王荣, 1993b), 并将“研究与生命活动有关的海洋学问题”(王荣, 1993)定义为“生物海洋学(Biological Oceanography)”.

海洋生物及有机碳的生产、转化和沉积过程是生物海洋学的中心问题, 其核心是浮游植物生产率和现场初级生产力的测定. 中国海洋初级生产力研究启萌于20世纪50年代末(朱树屏和郭玉洁, 1959), 其后费修绠对Doty和Oguri于1959发表的综述文章“应用$^{14}C$测定浮游生物初级生产力的方法”进行了翻译(费修绠, 1964), 国内初级生产力研究自此起步(彭作圣等, 1964). 1981年“西太平洋海洋生物学方法研讨会”和1982年“中国生态学会海洋生态专业委员会”的召开, 推动了中国海洋初级生产力的研究(宁修仁, 1984). 此后, 中国各海区的海洋初级生产力研究迅速发展起来(费尊乐和李武, 1994).

中国科学家进一步细化了初级生产力结构、光动力学及其产品结构, 并应用离子质谱法测定海洋新生产力, 开辟了中国新生产力研究领域(焦念志和王荣, 1993a, 1994; 焦念志等, 1993). 20世纪90年代, 细胞生物学和生物化学实验手段, 应用在浮游植物细胞不同分裂、生长阶段的测定, 如DNA的定量技术、DNA合成、ATP积累、碳和其他营养盐的同化比率. 通过荧光着色技术, 放射性同位素标记, 色素比活性, 蛋白质合成等技术, 建立了浮游植物生长的数学模式预测生长率(孙军和宁修仁, 2005), 由此确认了微型和超微型浮游植物对光合生产的重要贡献(刘诚刚等, 2010).

同期, 海洋生物储碳的研究亦成果显著. 由于海洋

生物个体的大小差异，通过个体丰度推算的生物量无法准确表征各物种的实际贡献. 海洋中生物颗粒物绝大多数是浮游植物，而浮游植物细胞体积与碳含量之间具有相关性. 国际上已取得了大量浮游植物细胞体积和碳含量之间关系的研究成果，而中国海区浮游植物转换生物量的研究几近空白. 1995年国家教委“九五”重大项目“胶州湾生态动力学预研究(1994~1997)”协同欧洲北海生态学模型ERSEM中浮游植物功能群的研究，首次对胶州湾浮游植物进行了细胞体积转换生物量的探索研究(孙军等, 1999, 2000, 2003), 提出了基于全球常见860多个属的细胞体积计算模型(几乎涵盖所有浮游植物), 得到广泛应用(Sun和Liu, 2003). 这些成果为深入研究海洋生态系统及碳循环过程提供了重要计算依据.

经典的二维和三维模式主要用于开展无机碳循环模式和简单生物地球化学循环模式研究，特别是三维模式，采用了Bacastow和Maier-Reimer(1990)提出的生化过程参数化方案. 金心和石广玉(2000a, 2001)采用GFDL(美国地球流体动力实验室)的海洋环流模式(MOM2), 研究了被动示踪物$^{14}C$在海洋中的分布, 进而用该模式研究了海洋对人为$CO_2$的吸收作用. 徐永福等(1997)通过由二维温盐环流动力学模式得到的定常流场驱动的海洋碳循环模式，重点研究了无机碳的循环. 浦一芬和王明星(2000)在大气和海洋之间的碳交换，光合作用和有机物氧化分解，碳酸钙的产生和溶解，悬浮颗粒物的下沉等过程的基础上，建立了二维碳循环模式，该模式包括6个状态变量. 邢如楠(2000)考虑了生物泵过程和江河流入而增加的碳，建立了三维全球海洋碳循环模式. 金心等利用包括海洋化学过程和生物过程的三维碳循环模式，研究了海洋对大气$CO_2$的吸收和生物泵在碳循环中的作用(金心和石广玉, 2000b, 2001).

刘茜等(2018)通过对中国邻近边缘海近10年碳通量的历史资料综合研究，提出中国边缘海在周年尺度上是大气$CO_2$的源，全年向大气的释放量为(9.5±53) TgC. 河流经过河口输送至中国边缘海的总碳量为(59.6±6.4)TgC $a^{-1}$，中国境内河口释放$CO_2$的总量为(0.74±0.02)TgC $a^{-1}$，西太平洋每年输入中国边缘海的总碳量为2.5PgC $a^{-1}$. 可见，西北太平洋输入中国边缘海的碳通量巨大，中国边缘海上层海洋颗粒有机碳输出通量为(240±80)TgC $a^{-1}$.

## 3 “微型生物碳泵”理论提出和发展的科学历程

海洋碳循环是涉及全球变化的一个博大命题，其关键在于研究碳循环的过程与机制，包括物理、化学和生物过程. “生物泵”是近30年海洋碳循环研究的热点之一(Azam等, 1983; Volk和Hoffert, 1985; 孙军, 2011, 2013; 孙军等, 2016). 生物泵起始于真光层，浮游植物通过光合作用将无机碳转化为溶解有机碳(Dissolved Organic Carbon, DOC)和颗粒有机碳(Particulate Organic Carbon, POC), 其中部分以POC的形式通过沉降等过程输送至深海，部分以DOC的形式向下扩散至深海(Azam等, 1983; 孙军等, 2016). 然而, 几十年的研究积累使人们认识到生物泵导致的颗粒有机碳POC向深海的输送十分有限，绝大多数POC在沉降途中被降解呼吸转化成$CO_2$及其他形式的有机碳(图2).

海洋中绝大部分有机物以溶解态存在，其中近95%是生物难以降解的惰性溶解有机碳(Recalcitrant Dissolved Organic Carbon, RDOC). 海洋中存在一个巨大的RDOC库, 成就了海洋的长周期储碳. 20世纪60年代末, 美国科学家Richard T. Barber在《自然》(Nature)杂志论述了海洋巨大溶解有机碳库的空间分布，发现巨大的碳库难以被生物降解, 称其形成机制为“未解之谜”(Barber, 1968), 引起了广泛关注. 后续几十年间, 海洋化学家不断研究海洋溶解有机碳库(Dissolved Organic Carbon Pool, DOC pool)的化学分子组成和空间分布. 碳14定年不断揭示不同海区DOC的年龄，特别是测得深海溶解有机碳的平均年龄约为5000年(Hedges, 1992). 海洋生物及生态学、海洋化学、物理海洋学领域的科研工作者均尝试从各自角度解释该巨大碳库的成因(Benner等, 1992; Hwang和Druffel, 2003; Hertkorn等, 2006; Hansell, 2013), 但均未取得重大的突破.

焦念志研究团队在系统研究基础上，提出了微型生物碳泵MCP理论框架，指出海洋微型生物是RDOC的主要贡献者，在海洋碳循环和全球气候变化研究领域产生了重大国际影响(Jiao等, 2010; Zhang等, 2018)(图1和2).

MCP概念的提出始于对一类特殊功能类群细菌好氧不产氧光合异养细菌(Aerobic Anoxygentic Phototrophic Bacteria, AAPB)的系统研究. AAPB是海洋微型

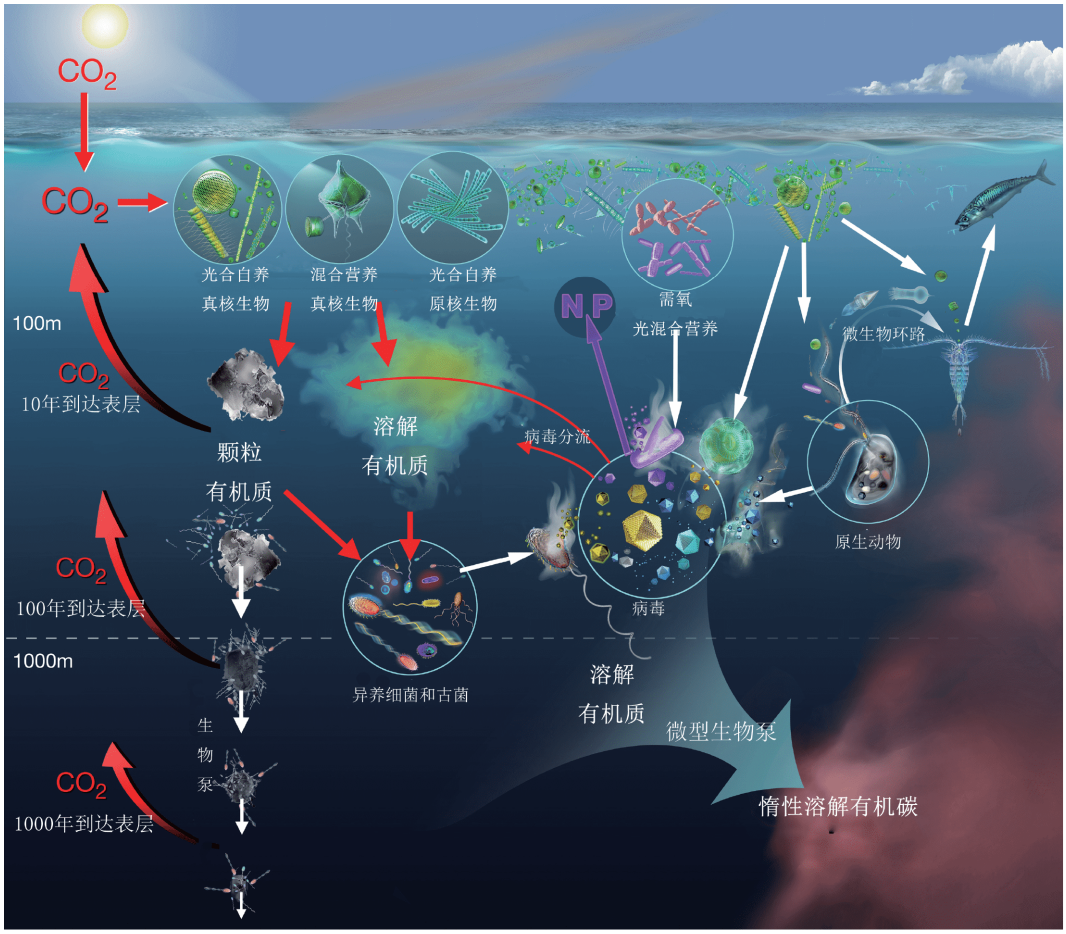



**图 2**　**参与海洋碳循环的三种机制示意图: 生物泵、微生物环路和微型生物碳泵**

源自Zhang等(2018)

生物中的一种重要功能类群, 由于其对氧的适应机制, 兼具自养和异养细菌的特点, 广泛分布于全球海洋真光层, 在海洋生态系统的能量递与碳循环中具有重要意义(焦念志, 2009). 然而, 以往对于AAPB的生态分布规律的认识存在理论与实际不符合的情况, 主要是由于原始AAPB计数方法不准确, 导致测量误差. 最初普遍使用的计数方法为红外落射荧光显微镜技术(InfraRed Epifluorescence Microscopy, IREM)使得AAPB计数值显著高于实际值. 焦念志等利用时间序列红外荧光显微数字化技术(TIREM)实现了对AAPB的准确定量(Jiao等, 2006), 并首次在全球范围调查了AAPB这一重要微型生物功能类群的分布格局, 澄清了以往现场实测结果的分歧, 纠正了以往理论上的偏颇认识, 查明了AAPB全球分布规律和关键调控机制(Jiao等, 2007, 2008).

对AAPB的研究激发了对海洋碳循环关键科学问题的深入思考. 例如: 多样性极高的异养细菌类群, 是否也同AAPB类似, 具有各自碳源利用特异性? 微型生物介导的碳分馏和转化效应在海洋碳循环中具有怎样的重要意义? 海洋巨大的溶解有机碳库的来源、形成机制受什么因素影响等. “微型生物碳泵”理论框架, 从全新的视角揭示了海洋微型生物是驱动海洋长周期储碳的源动力, 解释了海洋中巨大溶解有机碳库存在的原因和机制, 实现了海洋储碳理论框架的新突破.

## 4　“微型生物碳泵”理论核心认知及对海洋学科的影响

### 4.1　“微型生物碳泵”理论核心认知

MCP是由微型生物承担的转化DOC的非沉降型

海洋储碳新机制. 海洋中大部分新生成的DOC易被微生物利用, 在产生$CO_2$的同时, 还会伴随着经微生物介导而产生新的DOC过程. 据估计, 微生物产生的DOC中大约有5~7%是惰性溶解有机碳RDOC, 这部分DOC不会被迅速矿化, 可以积累在海洋中并长期存在, 从而形成海洋RDOC库, 实现海洋内部碳的封存(Koch等, 2014). MCP理论框架提出了产生RDOC的3个重要途径: 微型生物细胞在生长代谢过程中改造并分泌RDOC, 病毒颗粒裂解导致宿主细胞的死亡和裂解并释放RDOC, 以及原生动物等捕食者摄食微型生物细胞并释放RDOC.

MCP理论框架持续在丰富, 在具体研究过程中产生了一系列重要认知. 目前, 主要体现在3个方面.

#### 4.1.1 揭示RDOC生产的机制和过程、解释巨大的海洋RDOC库的成因

MCP理论对RDOC组成、形成机制、ML生物地球化学过程相互作用, 以及相关的群落迁移和营养动力学等方面的研究起到了重要促进作用. 早期研究通过测量常见的生化物质, 如碳水化合物、氨基酸和脂质, 推测RDOC的组成. 有些脂质比碳水化合物或蛋白质(水解成氨基酸)更耐生物降解, 可以在沉积物或岩石中保存上亿或上十亿年. 元古代岩石中的烷烃也被鉴定为异养细菌的生物标志物. 它们可能来自MCP活动并促成了比现代海洋大100~1000倍的DOC库(Ridgwell, 2011). 在近代海洋中, 泉古菌醇被确定为浮游奇古菌门的一种主要的甘油二烷基甘油四醚(GDGT)生物标志物. 对脂质溶解相的测量表明, GDGT的总丰度每升为数十纳克. 然而, 一旦生物死亡, 其核心脂质可能被纳入大颗粒(0.7~60μm), 迅速传输至深海, 成为深海RDOC碳库的重要组成部分(Zhang等, 2018).

超滤(Ultrafiltration)、反相透析(Reverse Osmosis)、电辅助透析(Electrically Assisted Dialysis)、固相萃取(Solid Phase Extraction, SPE)等技术被广泛运用于海洋DOC的分离(Hansell和Carlson, 2015), 改进的SPE法简单且高效地浓缩了海洋DOC, 通过傅里叶变换离子回旋共振质谱仪(Fourier Transform Ion Cyclotron Resonance Mass Spectrometry, FT-ICR MS)和高场核磁共振仪(Nuclear Magnetic Resonance, NMR)超高的分辨率, 可以解析海洋复杂DOC的分子组成(Dittmar等, 2008; Hertkorn等, 2013), 并在一定程度上推测分子结构, 例如多环芳烃类和高度芳香族化合物(Koch和Dittmar, 2006; Šantl-Temkiv等, 2013).

得益于超高磁场强度, FT-ICR MS能稳定地检测并区分复杂的天然DOC, 甚至同位素分子, 为DOC比对提供了“指纹图谱”(Hertkorn等, 2013; Šantl-Temkiv等, 2013; Medeiros等, 2015), 大大推动了海洋生物地球化学学科的发展. 富含羧基的不饱和脂环族化合物(Carboxyl-rich Alicyclic Molecules, CRAM)就是通过FT-ICR MS和NMR解析认知的一类重要RDOC化合物, 其广泛分布于深海, 是MCP转化活性有机质的产物, 并贡献于海洋储碳(Lechtenfeld等, 2015). 焦念志等利用大型生态模拟系统Aquatron Tower Tank证实了MCP能够高效的将浮游植物产生的活性DOC转化为与深海类似的RDOC(Jiao等, 2018a). 野外调查亦印证了MCP在储碳方面的贡献, 如赵诏等研究发现病毒颗粒裂解聚球藻(浮游植物的一大类群)产生了与深海类似的RDOC组分(Zhao等, 2017). 郑强等进一步揭示异养微生物群落参与浮游植物分泌物和细胞碎片的降解并产生RDOC(Zheng等, 2019). 蔡阮鸿等发现海水微生物群落演替驱动了沉积物DOC向RDOC转化(Cai等, 2019). 综合野外观察、室内实验、大型生态模拟系统、模型计算等, 焦念志等提出MCP是产生巨大海洋RDOC的重要机制, 也是维持RDOC库的主要机制(Jiao等, 2018a).

#### 4.1.2 厘清深海RDOC的惰性机制

MCP理论框架解释了海洋RDOC库的成因, 厘清维持深海DOC惰性的机制. 深海RDOC的惰性机制一直是科学谜题(Barber, 1968): 由于海洋层化, 占据70%海洋体积的深海充斥着低浓度的有机质(35~45μmol C $L^{-1}$), 但难以被微生物降解(Hansell, 2013). 焦念志等通过跨学科研究, 率先提出深海RDOC的惰性机制假说, 并定义了RDOCc和RDOCt两类RDOC组分: RDOCc是部分DOC分子由于其在海水中的浓度低于微生物利用的阈值而变得惰性; RDOCt则是一些结构复杂的DOC分子, 在特定的生态环境中耐受微生物降解(Jiao等, 2014).

Arrieta等(2015)富集了深海DOC并添加微生物开展培养实验, 结果发现富集的DOC支撑了微生物的生长, 依此提出深海RDOC库广泛存在着“被稀释”的活性DOC, 误认为RDOC不存在分子结构惰性, 并将

RDOC的惰性机制限定为“稀释效应”, 该研究引起国际上广泛讨论. Jiao等(2015)利用Arrieta等(2015)研究的原始数据证伪, 表明Arrieta等提出的“稀释效应主导论”是伪命题. Wang等(2018)进一步利用Arrieta等研究数据, 通过模型计算得出深海中近90%的RDOC是结构惰性分子RDOCt, 而RDOCc仅占小部分. Shen和Benner(2018)的富集培养实验也证实, 深海RDOC并非由稀释造成. 焦念志等于2018年进一步提出无论是分子结构惰性机制还是稀释的机制, 微生物的反复作用不容忽视, 即微生物群落的反复演替参与代谢DOC分子, 促进了活性DOC向RDOC转化, 微生物与DOC的耦联和演替实验证实了该观点(Cai等, 2019). 此外, 随着活性DOC被降解, 不断从高浓度被“稀释”到低浓度, 最终低于微生物吸收利用的阈值而成为RDOCc, 同时RDOCt不断被产生累积至巨大海洋RDOC库(Jiao等, 2018a). Li等(2019)在马里亚纳海沟不同水深的DOC调查研究中发现了活性有机质的相对含量随着水深增加而降低, 而惰性组分随着水深增加而增加, 亦证实了这一观点.

#### 4.1.3 为调节气候和改善生态环境提供可验证理论

海洋巨大的RDOC库与全球气候变化有不可割裂的关系(Rothman等, 2003; Sexton等, 2011). MCP理论解释了海洋巨大碳库的形成和维持机制, 亦厘清了海洋RDOC的惰性机制(Jiao等, 2018a); 因此, 有科学家提出: MCP是海洋RDOC影响气候变化的理论基础(Ridgwell, 2011). 以中国海为例, 若仅简单从“海-气通量”计算, 中国海是大气$CO_2$的“源”, 但考虑了河流、大洋输入、沉积输出以及微型生物碳泵(DOC转化输出)作用后, 中国海则是重要的储碳区(焦念志等, 2018)(图3). 太平洋时间序列观测站ALOHA展示的DOC数据表明, 海洋DOC浓度在缓慢地增加(Church等, 2002), 这与MCP不断转化活性有机碳并累积至RDOC库相关联. 此外, 由于大气$CO_2$浓度持续增加, 导致全球海洋增温, 未来加剧海洋层化现象, 这将减弱深层海水营养盐向海洋表层输运, 进而改变浮游植物群落生态结构, 最终降低BP向深海的垂直输送效率. 同时也有研究表明, 在海洋增温和层化加剧的情景下, MCP介导的DOC输入会增加, 因此MCP效率将比BP更显著, 将会对缓解全球气候变化产生更有利的影响(Roshan和Devries, 2017). MCP同时有着改善近海海洋生态环境的潜力和功能. 发展中国家过度施肥导致过量无机营养盐输入河流并最终汇入大海. 过量的营养盐可能在近海区域引起富营养化, 诱发赤潮或绿潮(焦念志等, 2018; Jiao等, 2018b). 尽管表面看来赤潮或绿潮爆发过程中固定$CO_2$产生了更多有机碳, 但这些有机碳很快被异养微生物群落呼吸降解成$CO_2$. 此外, 赤潮或绿潮爆发后产生大量的活性有机碳可引发水体环境的激发效应(priming effects)(Bianchi, 2011), 进一步促进了水体中RDOC的降解, 降低MCP效率, 可能造成该水域净碳汇成负值. 这也解释了为何河口常是大气$CO_2$的源而非汇(Jiao等, 2011, 2018b).

### 4.2 “微型生物碳泵MCP”理论的国际影响力

微型生物碳泵MCP理论原文发表在英国《自然》(Nature)子刊《自然—微生物学综述》(Nature Reviews Microbiology)上, 并被该期刊网站首页、期刊封面及目录作为亮点展示. 自MCP理论发表以来, 该文章持续被美国基本科学指标数据库(Essential Science Indicators, ESI)遴选为高引用率文章. 美国《科学》(Science)杂志对MCP进行了专题报道, 评价MCP为“巨大碳库的幕后推手”(Stone, 2010), 《科学》还出版了有关MCP的增刊.

鉴于MCP理论的重要性, 国际海洋研究科学委员会(Scientific Committee on Oceanic Research, SCOR)专门设立了MCP科学工作组(2008), 该工作组由中国科学家领衔, 并由来自美洲、欧洲、亚洲等12个国家的26名科学家成员组成. 国际海洋湖沼科学促进会(Association for the Sciences of Limnology and Oceanography, ASLO)遴选MCP为4个新兴前沿论题之一, 并资助召开专题研讨会(2011). 大型国际联合研究计划海洋生物地球化学与生态系统集成研究(Integrated Marine Biogeochemistry and Ecosystem Research, IMBER)遴选MCP为未来研究3个战略研讨主题之一(2013). IMBER开放科学大会总结中评选MCP为研究亮点(2014). 北太平洋海洋科学组织(North Pacific Marine Science Organization, PICES)与世界最早建立的海洋科学组织——国际海洋考察理事会(International Council for the Exploration of the Sea, ICES)建立了以MCP为基点之一的PICES-ICES联合工作组, 这是该组织建立110多年来第二个联合工作组(2015). 以MCP理论为核心的《微型生物在海洋碳储库及气候

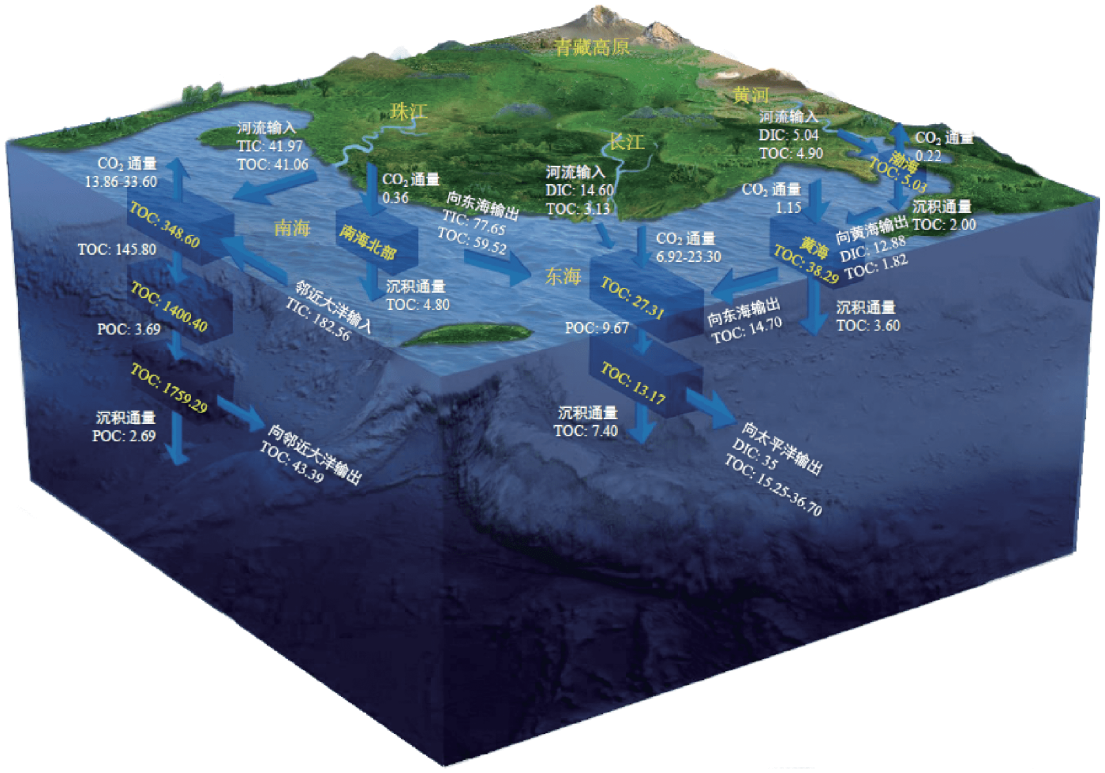



**图 3　中国海主要碳通量**

源自焦念志等(2018), 通量单位为Tg(百万吨)

变化中的作用》项目获得2015年“国家自然科学奖二等奖”. 久负盛名的国际学术品牌美国“戈登研究会”(Gordon Research Conferences, GRC)遴选MCP为“海洋生物地球化学论坛”(Ocean Biogeochemistry)开坛的3个主题之一(焦念志等, 2016). 中国科学院学部打造的国际学术论坛雁栖湖会议首期国际论坛由中、美、加、欧四国院士共同发起, 针对中国在全球变化背景下应对气候谈判、实施减排增汇及发展低碳经济的迫切需要, 遴选“陆海统筹论碳汇”为主题, 围绕“海洋碳汇过程与机制”等议题产出丰硕的学术成果, 例如《National Science Review》特邀与会专家以MCP理论为基点撰写综述文章并出版专辑. 此外, 中国科学家为最大限度地汇聚国内外海洋碳汇领域的智力资源, 系统深入开展海洋碳汇理论机制研究, 成立全国海洋碳汇联盟(COCA)、“中国未来海洋联合会”(CFO), 打造海洋科学与技术交流与协作平台, 促进科技引领和创新驱动, 为实施海洋强国战略做贡献.

## 5　“微型生物碳泵”理论的未来发展

BP和MCP等理论框架促进了我们对海洋碳循环的理解. MCP理论的提出极大推动了海洋生态系统中微生物参与的碳循环过程研究, 这对预测海洋在气候变化中的作用具有十分重要的意义. IPCC特别评估报告《变化中的海洋与冰冻圈》引入了MCP理论框架, 并将陆海统筹增加海洋碳汇等减缓气候变化的措施纳入其中. 当前, 微型生物碳汇被公认为是改变中国海碳“源”与“汇”格局的关键因素(焦念志等, 2018), 这将会为中国在碳排放的国际谈判中提供直接支撑.

随着全球变化问题的持续升温, 海洋RDOC及MCP成为越来越受关注的研究热点. MCP明确考虑了海洋RDOC储藏量的重要性, 并为探索其形成机制和持久性提供了一个有效的解释. 但是由于微生物群落和DOC化合物化学结构的双重复杂性, MCP的详细过程还没有被完全了解. 因此, 越来越多的研究正在通过先进的微生物学和地球化学分析技术, 如微生物组学

和有机物的超高分辨率解析技术，来解决上述问题(Zhang等, 2018).

MCP是海洋RDOC的产生的生物学机制，而水团变化则是驱动RDOC库循环的物理学过程. 目前, 迫切需要全面解析全球范围的环境变化效应，包括海洋增温和酸化，以及相关的脱氧作用和营养物质等多重压力对海洋碳循环的影响. 综上，本文提出深化和丰富微型生物碳泵理论研究的建议.

第一，增加对不同自然环境中微生物群落的研究, 包括深海和海沟环境. 这些研究应该系统整合组学方法(如宏基因组、宏转录组、宏蛋白质组和代谢组学)、微型生物类群(如病毒、细菌、古菌、浮游植物和浮游动物)以及海洋生态系统类型, 以全面了解海洋微型生物的代谢活动及其对环境时空变化响应的敏感性.

第二，加强对微型生物代谢与DOC分子组成与化学结构之间关系的集成研究. 结合高分辨光谱、质谱和高场核磁共振等技术(例如，高精度三维荧光光谱EEM、FT-ICR MS和NMR等)对DOC组成进行解析, 并结合微型生物群落的变化进行集成分析. 这些分析将有助于深入了解RDOCt和RDOCc的形成机制(Robinson等, 2018), 尤其是在各营养条件和生态系统水平上对DOC的归宿进行全面细致的研究. 值得指出的是, 应该在经典的细菌和微藻类群研究基础上，加强浮游古菌在碳循环中作用的研究. 这些古菌, 如奇古菌, 被认为在海洋碳循环中起着重要作用. 目前我们仍不清楚古菌DOC的产生(或同化)机制(Zhang等, 2018)，其深入研究在很大程度上受限于海洋古菌分离和培养. 因此, 依托基因组信息, 开发富集和分离海洋古菌的新技术尤为重要.

第三，将生物生态研究和物理海洋学研究紧密结合，是深入阐释RDOC海洋生物地球化学循环机制不可或缺的步骤. 这要求在深入认识微生物生态(包含群落、基因、转录组、蛋白组学等)和有机地球化学的基础上，与物理海洋学过程(例如大洋环流、水团混合、上升流、下降流、扩散等)结合, 并基于此量化生物地球化学循环中各环节的RDOC. 这些“宏伟”目标将为海洋碳交易提供坚实的理论研究基础，服务于中国的海洋强国战略，提升中国在气候变化谈判中的国际话语权.

在MCP理论基础上，中国科学家结合中国近海的实际情况，可以有效地实施一项碳减排增汇生态工程, 包括减少陆地过度施肥和增加近海碳汇(Jiao等, 2011). 这是一种“陆海统筹”观点，即合理减少农田土壤施用的氮、磷等无机化肥(目前中国农田施肥严重过量、大量流失)，从而降低河流营养盐排放量，使MCP在近海更加高效地转化产生惰性有机碳，并由物理输运带入大洋深层而起到长期储碳. 欧美科学家在各种自然环境中收集的统计资料及河流实验的结果佐证了以上观点(Taylor和Townsend, 2010). “降低陆地施肥，增加近海碳汇”是一个既现实可行又无环境风险的增汇途径, 能够助力中国的陆海统筹生态工程, 为生态补偿提供量化的科学依据. 此增汇途径能够使低碳经济政策落到实处，促进海洋生态安全和生态文明建设，实现生态系统的可持续发展，助推中国海洋强国战略目标的实现.

**致谢** 三位审稿人对论文提出了宝贵意见, 在此表示衷心感谢. 中国科学院生态环境研究中心邓晔和山东大学海洋研究院刘洋提供了文字帮助, 在此一并致谢. 该综述文章的写作受益于多个资助机构支持开展的研究项目.

## 参考文献

陈泮勤, 等, 著. 2004. 地球系统碳循环. 北京: 科学出版社

费修绠. 1964. 应用$^{14}$C测定浮游生物初级生产力的方法. 海洋与湖沼, 6: 297–308

费尊乐, 李武. 1994. 西威佛斯海洋水色研究计划概述. 黄渤海海洋, 12: 51–60

郭金海. 2017. 1935年太平洋科学协会海洋学组中国分会的成立与影响. 中国科技史杂志, 38: 266–293, 379

焦念志. 2009. 海洋微型生物生态学(第二版). 北京: 现代教育出版社

焦念志. 2012. 海洋固碳与储碳——并论微型生物在其中的重要作用. 中国科学: 地球科学, 42: 1473–1486

焦念志, 李超, 王晓雪. 2016. 海洋碳汇对气候变化的响应与反馈. 地球科学进展, 31: 668–681

焦念志, 王荣. 1993a. 新生产力——一个新的海洋学研究领域. 海洋与湖沼, 24: 205–211

焦念志, 王荣. 1993b. 海洋初级生产力的结构. 海洋与湖沼, 24: 340–344

焦念志, 王荣. 1994. 海洋初级生产光动力学及产品结构. 海洋学报, 16: 85–91

焦念志, 王荣, 黄庆文. 1993. $^{15}$N示踪-离子质谱法测定新生产力的研究. 海洋与湖沼, 24: 65–71

焦念志, 梁彦韬, 张永雨, 刘纪化, 张瑶, 张锐, 赵美训, 戴民汉, 翟惟

东, 高坤山, 宋金明, 袁东亮, 李超, 林光辉, 黄小平, 严宏强, 胡利民, 张增虎, 王龙, 曹纯洁, 罗亚威, 骆庭伟, 王南南, 党宏月, 王东晓, 张偲. 2018. 中国海及邻近区域碳库与通量综合分析. 中国科学: 地球科学, 48: 1393–1421

焦念志, 骆庭伟, 张瑶, 张锐, 汤凯, 陈锋, 曾永辉, 张永雨, 赵艳琳, 郑强, 李彦玲. 2011. 海洋微型生物碳泵-从微型生物生态过程到碳循环机制效应. 厦门大学学报, 50: 387–401

焦念志, 张传伦, 李超, 王晓雪, 党宏月, 曾庆路, 张锐, 张瑶, 汤凯, 张子莲, 徐大鹏. 2013. 海洋微型生物碳泵储碳机制及气候效应. 中国科学: 地球科学, 43: 1–18

金心, 石广玉. 2000a. 海洋环流模式模拟自然和核辐$^{14}$C的分布. 大气科学, 24: 341–354

金心, 石广玉. 2000b. 海洋对人为$CO_2$吸收的三维模式研究. 气象学报, 58: 40–48

金心, 石广玉. 2001. 生物泵在海洋碳循环中的作用. 大气科学, 25: 683–688

李永祺, 吴宝铃. 1991. 生物海洋学的研究状况. 黄渤海海洋, 4: 45–50

刘诚刚, 宁修仁, 郝锵, 乐凤凤. 2010. 海洋浮游植物溶解有机碳释放研究进展. 地球科学进展, 25: 123–132

刘纪化, 张飞, 焦念志. 2015. 陆海统筹研发碳汇. 科学通报, 60: 3399–3405

刘茜, 郭香会, 尹志强, 周宽波, Roberts E G, 戴民汉. 2018. 中国邻近边缘海碳通量研究现状与展望. 中国科学: 地球科学, 48: 1422–1443

宁修仁. 1984. 西太平洋初级生产力和对国内研究工作的几点建议. 东海海洋, 2: 78–83, 72

宁修仁. 1997. 微型生物食物环. 东海海洋, 15: 67–69

彭作圣, 李丕廉, 费修绠. 1964. $^{14}$C安瓿的封装技术. 海洋与湖沼, 6 : 433–434, 436

浦一芬, 王明星. 2000. 海洋碳循环模式(I)——一个包括海洋动力学环流、化学过程和生物过程的二维碳模式的建立. 气候与环境研究, 5: 129–140

秦大河, Stocker T. 2014. IPCC第五次评估报告第一工作组报告的亮点结论. 气候变化研究进展, 10: 1–6

司徒尚纪. 2009. 中国南海海洋文化. 广州: 中山大学出版社

孙军. 2011. 海洋浮游植物与生物碳汇. 生态学报, 31: 5372–5378

孙军. 2013. 海洋浮游植物与渔业碳汇计量. 渔业科学进展, 34: 90–96

孙军, 刘东艳, 钱树本. 1999. 浮游植物生物量研究I. 浮游植物生物量细胞体积转化法. 海洋学报, 21: 75–85

孙军, 刘东艳, 钱树本. 2000. 浮游植物生物量研究II. 胶州湾网采浮游植物细胞体积转换生物量. 海洋学报, 22: 102–109

孙军, 刘东艳, 钟华, 张利永. 2003. 浮游植物粒级研究方法的比较. 青岛海洋大学学报, 33: 917–924

孙军, 宁修仁. 2005. 海洋浮游植物群落的比生长率. 地球科学进展, 20: 939–945

孙军, 李晓倩, 陈建芳, 郭术津. 2016. 海洋生物泵研究进展. 海洋学报, 38: 1–21

唐启升. 1993. 正在发展的全球海洋生态系统动态研究计划(GLOBEC). 地球科学进展, 8: 62–65

唐启升, 范元炳, 林海. 1996. 中国海洋生态系统动力学研究发展战略初探. 地球科学进展, 11: 160–168

唐启升, 苏纪兰, 张经. 2005. 我国近海生态系统食物产出的关键过程及其可持续机理. 地球科学进展, 20: 1280–1287

王荣. 1991. 发展生物海洋学研究. 海洋科学, 15: 17–21

王荣. 1993. 生物海洋学. 地球科学进展, 8: 70–71

邢如楠. 2000. 带生物泵三维全球海洋碳循环模式. 大气科学, 24: 333–340

徐永福, 王明星, 金向泽. 1997. 二维海洋温盐环流碳循环模式. 大气科学, 21: 62–69

薛攀皋. 1992. 中国科学社生物研究所-中国最早的生物学研究机构. 中国科技史料, 13: 47–57

张传伦. 2018. 微型生物碳泵-海洋生物地球化学研究的新模式. 中国科学: 地球科学, 48: 805–808

张正斌, 宫海东, 刘莲生, 张闯. 2005. 海洋碳循环过程中的海水微表层泵. 中国科学B辑: 化学, 35: 459–465

朱树屏, 郭玉洁. 1959. 十年来我国海洋浮游植物的研究. 海洋与湖沼, 2: 223–229

Arrieta J M, Mayol E, Hansman R L, Herndl G J, Dittmar T, Duarte C M. 2015. Dilution limits dissolved organic carbon utilization in the deep ocean. Science, 348: 331–333

Azam F, Fenchel T, Field J, Gray J, Meyer-Reil L, Thingstad F. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. Mar Ecol Prog Ser, 10: 257–263

Bacastow R, Maier-Reimer E. 1990. Ocean-circulation model of the carbon cycle. Clim Dyn, 4: 95–125

Barber R T. 1968. Dissolved organic carbon from deep waters resists microbial oxidation. Nature, 220: 274–275

Benner R, Pakulski J D, McCarthy M, Hedges J I, Hatcher P G. 1992. Bulk chemical characteristics of dissolved organic matter in the ocean. Science, 255: 1561–1564

Bianchi T S. 2011. The role of terrestrially derived organic carbon in the coastal ocean: A changing paradigm and the priming effect. Proc Natl Acad Sci USA, 108: 19473–19481

Cai R, Zhou W, He C, Tang K, Guo W, Shi Q, Gonsior M, Jiao N. 2019. Microbial processing of sediment-derived dissolved organic matter: Implications for its subsequent biogeochemical cycling in overlying seawater. J Geophys Res-Biogeosci, doi: 10.1029/2019JG005212

Church M J, Ducklow H W, Karl D M. 2002. Multiyear increases in dissolved organic matter inventories at Station ALOHA in the North

Pacific Subtropical Gyre. Limnol Oceanogr, 47: 1–10
Dittmar T, Koch B, Hertkorn N, Kattner G. 2008. A simple and efficient method for the solid-phase extraction of dissolved organic matter (SPE-DOM) from seawater. Limnol Oceanogr Methods, 6: 230–235
Giese M. 1994. Joint global ocean flux study (JGOFS). Environ Sci Pollut Res, 1: 177
Hansell D A. 2013. Recalcitrant dissolved organic carbon fractions. Annu Rev Mar Sci, 5: 421–445
Hansell D A, Carlson C A. 2015. Biogeochemistry of Marine Dissolved Organic Matter. 2nd ed. Amsterdam: Elsevier
Hedges J I. 1992. Global biogeochemical cycles: Progress and problems. Mar Chem, 39: 67–93
Hertkorn N, Benner R, Frommberger M, Schmitt-Kopplin P, Witt M, Kaiser K, Kettrup A, Hedges J I. 2006. Characterization of a major refractory component of marine dissolved organic matter. Geochim Cosmochim Acta, 70: 2990–3010
Hertkorn N, Harir M, Koch B P, Michalke B, Schmitt-Kopplin P. 2013. High-field NMR spectroscopy and FTICR mass spectrometry: Powerful discovery tools for the molecular level characterization of marine dissolved organic matter. Biogeosciences, 10: 1583–1624
Hwang J, Druffel E R M. 2003. Lipid-like material as the source of the uncharacterized organic carbon in the ocean? Science, 299: 881–884
Jiao N, Zhang Y, Chen Y. 2006. Time series observation based InfraRed Epifluorescence Microscopic (TIREM) approach for accurate enumeration of bacteriochlorophyll-containing microbes in marine environments. J Microbiol Methods, 65: 442–452
Jiao N, Zhang Y, Zeng Y, Hong N, Liu R, Chen F, Wang P. 2007. Distinct distribution pattern of abundance and diversity of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in the global ocean. Environ Microbiol, 9: 3091–3099
Jiao N, Zhang C, Chen F, Kan J, Zhang F. 2008. 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. 217–267
Jiao N, Herndl G J, Hansell D A, Benner R, Kattner G, Wilhelm S W, Kirchman D L, Weinbauer M G, Luo T, Chen F, Azam F. 2010. Microbial production of recalcitrant dissolved organic matter: Long-term carbon storage in the global ocean. Nat Rev Microbiol, 8: 593–599
Jiao N, Tang K, Cai H, Mao Y. 2011. Increasing the microbial carbon sink in the sea by reducing chemical fertilization on the land. Nat Rev Microbiol, 9: 75
Jiao N, Robinson C, Azam F, Thomas H, Baltar F, Dang H, Hardman-Mountford N J, Johnson M, Kirchman D L, Koch B P, Legendre L, Li C, Liu J, Luo T, Luo Y W, Mitra A, Romanou A, Tang K, Wang X, Zhang C, Zhang R. 2014. Mechanisms of microbial carbon sequestration in the ocean-future research directions. Biogeosciences, 11: 5285–5306
Jiao N, Legendre L, Robinson C, Thomas H, Luo Y W, Dang H, Liu J, Zhang R, Tang K, Luo T, Li C, Wang X, Zhang C. 2015. Comment on “Dilution limits dissolved organic carbon utilization in the deep ocean”. Science, 350: 1483
Jiao N, Cai R, Zheng Q, Tang K, Liu J, Jiao F, Wallace D, Chen F, Li C, Amann R, Benner R, Azam F. 2018a. Unveiling the enigma of refractory carbon in the ocean. Natl Sci Rev, 5: 459–463
Jiao N, Wang H, Xu G, Aricò S. 2018b. Blue carbon on the rise: Challenges and opportunities. Natl Sci Rev, 5: 464–468
Koch B P, Dittmar T. 2006. From mass to structure: An aromaticity index for high-resolution mass data of natural organic matter. Rapid Commun Mass Spectrom, 20: 926–932
Koch B P, Kattner G, Witt M, Passow U. 2014. Molecular insights into the microbial formation of marine dissolved organic matter: Recalcitrant or labile? Biogeosciences, 11: 4173–4190
Lechtenfeld O J, Hertkorn N, Shen Y, Witt M, Benner R. 2015. Marine sequestration of carbon in bacterial metabolites. Nat Commun, 6: 6711
Li P, Tao J, Lin J, He C, Shi Q, Li X, Zhang C. 2019. Stratification of dissolved organic matter in the upper 2000 m water column at the Mariana Trench. Sci Total Environ, 668: 1222–1231
Medeiros P M, Seidel M, Powers L C, Dittmar T, Hansell D A, Miller W L. 2015. Dissolved organic matter composition and photochemical transformations in the northern North Pacific Ocean. Geophys Res Lett, 42: 863–870
Ridgwell A. 2011. Evolution of the ocean’s “biological pump”. Proc Natl Acad Sci USA, 108: 16485–16486
Robinson C, Wallace D, Hyun J H, Polimene L, Benner R, Zhang Y, Cai R, Zhang R, Jiao N. 2018. An implementation strategy to quantify the marine microbial carbon pump and its sensitivity to global change. Natl Sci Rev, 5: 474–480
Roshan S, Devries T. 2017. Efficient dissolved organic carbon production and export in the oligotrophic ocean. Nat Commun, 8: 2036
Rothman D H, Hayes J M, Summons R E. 2003. Dynamics of the Neoproterozoic carbon cycle. Proc Natl Acad Sci USA, 100: 8124–8129
Šantl-Temkiv T, Finster K, Dittmar T, Hansen B M, Thyrhaug R, Nielsen N W, Karlson U G, Bertilsson S. 2013. Hailstones: A window into the microbial and chemical inventory of a storm cloud. PLoS ONE, 8: e53550
Sexton P F, Norris R D, Wilson P A, Pälike H, Westerhold T, Röhl U, Bolton C T, Gibbs S. 2011. Eocene global warming events driven by

ventilation of oceanic dissolved organic carbon. Nature, 471: 349–352

Shen Y, Benner R. 2018. Mixing it up in the ocean carbon cycle and the removal of refractory dissolved organic carbon. Sci Rep, 8: 2542

Sun J, Liu D. 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. J Plankton Res, 25: 1331–1346

Stone R. 2010. The invisible hand behind a vast carbon reservoir. Science, 328: 1476–1477

Taylor P G, Townsend A R. 2010. Stoichiometric control of organic carbon-nitrate relationships from soils to the sea. Nature, 464: 1178–1181

Volk T, Hoffert M I. 1985. Ocean carbon pumps: Analysis of relative strengths and efficiencies in ocean-driven atmospheric $CO_2$ changes. In: The Carbon Cycle and Atmospheric $CO_2$: Natural Variations Archean to Present. American Geophysical Union. 99–110

Wang N, Luo Y W, Polimene L, Zhang R, Zheng Q, Cai R, Jiao N. 2018. Contribution of structural recalcitrance to the formation of the deep oceanic dissolved organic carbon reservoir. Environ Microbiol Rep, 10: 711–717

Zhang C, Dang H, Azam F, Benner R, Legendre L, Passow U, Polimene L, Robinson C, Suttle C A, Jiao N. 2018. Evolving paradigms in biological carbon cycling in the ocean. Natl Sci Rev, 5: 481–499

Zhao Z, Gonsior M, Luek J, Timko S, Ianiri H, Hertkorn N, Schmitt-Kopplin P, Fang X, Zeng Q, Jiao N, Chen F. 2017. Picocyanobacteria and deep-ocean fluorescent dissolved organic matter share similar optical properties. Nat Commun, 8: 15284

Zheng Q, Chen Q, Cai R, He C, Guo W, Wang Y, Shi Q, Chen C, Jiao N. 2019. Molecular characteristics of microbially mediated transformations of *Synechococcus*-derived dissolved organic matter as revealed by incubation experiments. Environ Microbiol, 21: 2533–2543

(责任编委: 焦念志)