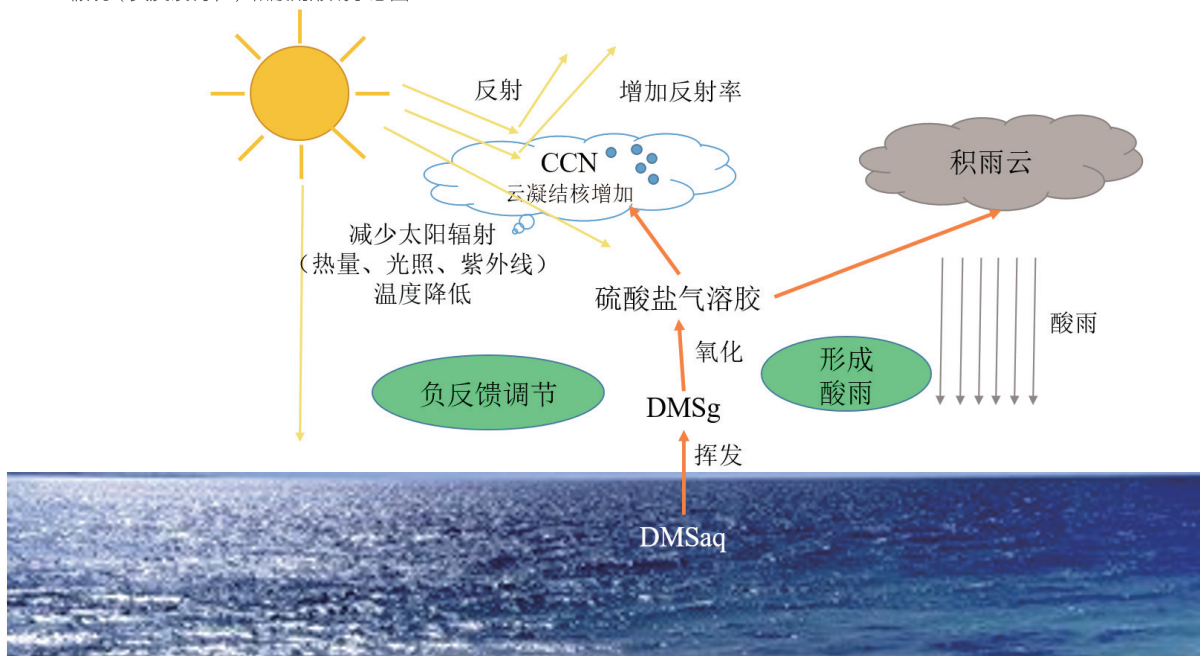


CLAW假说（负反馈调节）和酸雨形成示意图



海洋浮游微藻与二甲基硫化物

撰文·供图 张家卫 任雪琰 陈长平 高亚辉

二甲基硫 (dimethylsulfide), 简称 DMS, 是全球硫循环中一种重要的硫化物质。研究表明, DMS 主要是由前体物质二甲基巯基丙酸内盐 (dimethylsulfoniopropionate, 简称 DMSP) 经过 DMSP 裂解酶 (DMSP lyase, DLA) 分解而来, 占海洋中硫排放的 95%。大气中天然硫排放的一半来自于海洋, 而海水中的 DMS 释放量占全球大气硫来源的 23%, 是海洋排放的最主要的挥发性硫化物。Charlson 等 (1987) 提出 CLAW 假说且认为, DMS 对温室效应和全球变暖有着负反馈调节: 二甲基硫从表层海水进入大气后, 其氧化产物形成硫酸盐气溶胶, 增加了云凝结核 (cloud condensation nuclei, CCN) 的数量; CCN 数量的增加可以提高云层对太阳光的反射率, 减少热量的输入, 降低温室效应; 二甲基硫还是酸雨的主要贡献者。

海洋浮游微藻 DMS 前体物 DMSP 合成途径

藻细胞通过同化还原硫酸盐, 在体内合成 DMS 前体物 DMSP。其过程如下: 海水中的硫酸盐通过主动运输作用进入藻细胞内, 与胞内 ATP 结合形成腺嘌呤-5'-磷酸硫酸 (APS); APS 自身的磺基转移给巯基载体 Car-SH, 同时被还原成亚硫酸盐, 进一步被铁氧化还原蛋白还原为硫化物; 硫化物与 O-乙酰丝氨酸反应形成半胱氨酸 (Cys), Cys 巯基转移给 O-磷酸高丝氨酸生成高半胱氨酸, 高半胱氨酸经过甲基化作用形成蛋氨酸 (甲硫氨酸, Met), 而 Met 是 DMSP 的前体物质。蛋氨酸在经过一系列脱羧、脱氨、氧化、去甲基化过程后形成 DMSP。Green 和 Uchida 分别运用同位素标记法在石莼 (*Ulva lactuca*) 和寇氏隐甲藻 (*Cryptothecodinium conii*) 中发现该过程。

海洋浮游微藻 DMS 的合成及其去除途径

DMS主要来源于前体物质DMSP, 而DMSP主要存在于海洋浮游微藻细胞中, 是细胞的硫代谢产物。浮游微藻细胞吸收海水中硫酸盐, 通过同化还原作用形成DMSP。DMSP降解有两条主要途径: 途径一为一部分DMSP经过细胞内酶分解形成DMS, 而大部分DMSP通过自主释放、细胞死亡裂解、浮游动物摄食、细菌或病毒侵染以及酶催化裂解等形式释放到海水中, 形成溶解态的DMSP (dissolved DMSP, DMSP_d)。其中5%~10%的DMSP_d通过藻细胞或者细菌产生的DMSP裂解酶或者乙酰辅酶A转移酶DddD作用, 裂解产生DMS和丙烯酸。DMS的去除途径包括细菌消耗、光化学氧化生成DMSO或者通过海气交换排放到大气中。途径二为去甲基化途径, 不产生DMS, 即DMSP在酶蛋白DmdA作用下分解为甲硫醇, 从而进入包含这条途径的细菌的中心代谢。

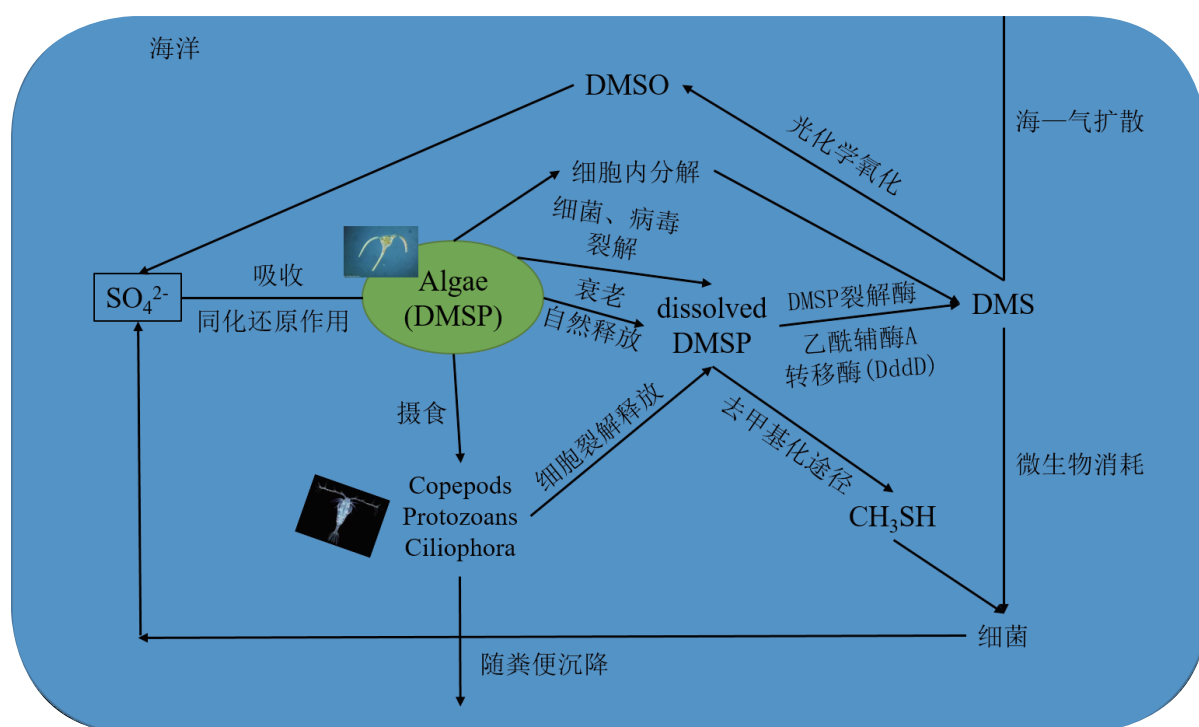
不同类群海洋浮游微藻的 DMS (P) 产量

1. 定鞭藻类与甲藻类

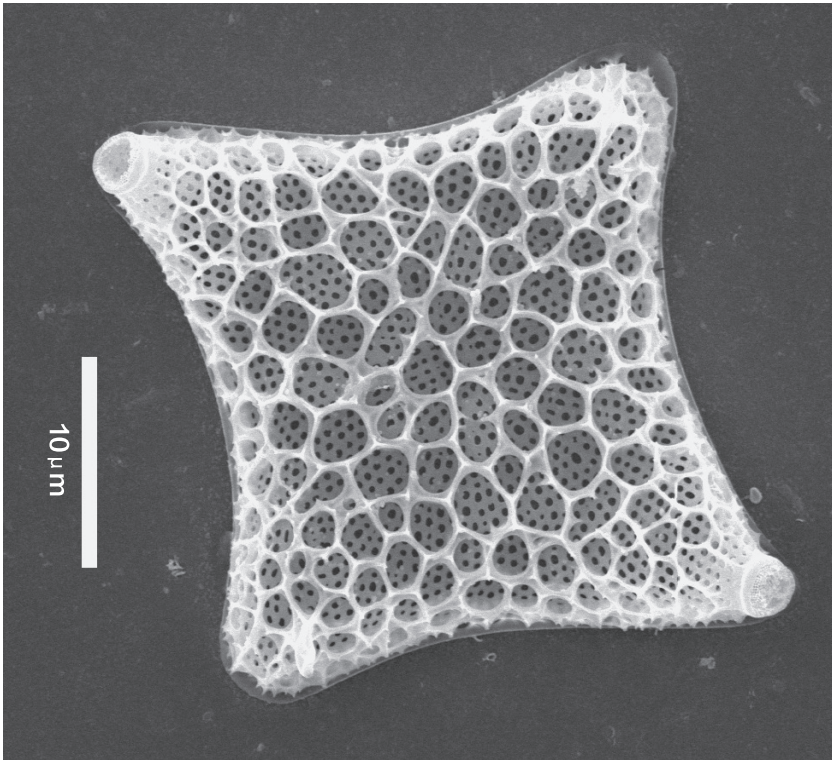
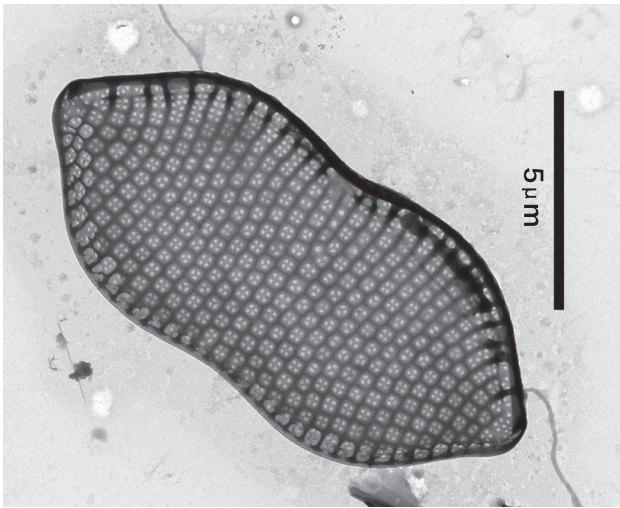
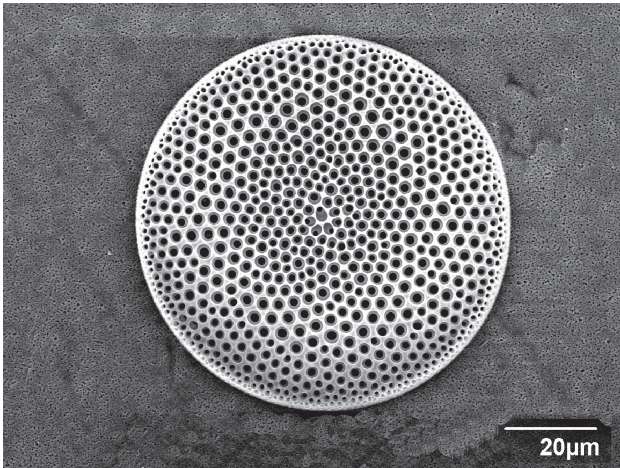
定鞭藻类和甲藻类是海洋浮游微藻中DMS的主要生产者, 但不同种类之间具有一定的差异。例如, 1989年Keller报道了一些浮游微藻的单细胞DMSP产量, 发现定鞭藻类的赫尔德拉金色藻 (*Chrysochromulina herdlansis*) 和刺球金色藻 (*C. ericina*) 的DMSP产量分别能达到412.69 pmol和251.49 pmol; 甲藻类的微小亚历山大藻 (*Alexandrium minutum*) 产量为14.20 pmol, 而矮小异帽藻 (*Heterocapsa pyhmaea*) 产量只有0.15 pmol。

2. 硅藻类

一般认为硅藻并不是海洋浮游微藻中产DMS的典型藻类, 但研究发现仍有一部分硅藻能够生产DMS, 同时由于硅藻是海洋浮游微藻的最主要群体, 所以对其DMS产量的研究不能忽视。



海洋中DMS的合成和去除途径



上：蛇目圆筛藻 中：缢缩纱网藻 下：网状盒形藻

Keller (1989) 研究发现, 硅藻门中心纲硅藻类单细胞DMSP产量相比羽纹纲较高, 如拟货币直链藻 (*Melosira nummuloides*) 产量为34.5pg, 布氏双尾藻 (*Ditylum brightwellii*) 为9.81pg, 平滑菱形藻 (*Nitzschia laevis*) 仅有0.52pg。

影响 DMS (P) 产生的因素

海水中DMS的产生与浮游微藻密切相关, 它在海水中的分布并非均一稳定。2003年我国科研人员在中国近海的研究表明, DMS和DMSP在不同地理水域分布并不相同, 呈现出沿海地区水域DMS (P) 含量高, 离岸距离更远的近海水域含量较低的趋势。此外, 海水中DMS的含量还因季节更替呈现出春季夏季较高、秋季较低的趋势。总之, 影响DMS产量的主要因素概括起来有以下几类。

1. 温度

海洋浮游微藻细胞内含有DMSP裂解酶, 可以催化DMSP裂解生成DMS。Amandine等 (2013) 对甲藻的研究表明, 在不同种的甲藻细胞内,

DMSP裂解酶的含量存在差异, 并与DMSP含量呈正相关性, 可以推测DMSP裂解酶对DMS的含量有影响。

Bidyut等 (2014) 对四种棕囊藻 (*Phaeocystis* sp.) 的研究表明, 温度变化对DMSP裂解酶活性具有一定的影响, 总体表现为20°C左右酶活性最高, 从而证明温度是影响海洋浮游微藻DMS产量的因素之一。

2. 光照

根据Berdalet等 (2011) 对微小亚历山大藻的研究表明, 微小亚历山大藻的细胞内DMSP在光照条件下含量增加, 而在黑暗条件下含量降低,

从而推测光照强度能够促进海洋浮游微藻的光合作用,从而促进其生长与增进DMS产量。Sunda等(2002)的研究也表明,藻类DMSP的生产量及其裂解生成DMS的含量与光照辐射压力(紫外线强度)相关,光照辐射越强,产量越高。

3. 盐度

海水中的盐度对维持海洋浮游微藻细胞膜形态及其通透性具有重要的作用,通过Barbara等(2016)对圆柱拟脆杆藻(*Fragilariopsis cylindrus*)的研究结果推测,在低盐度条件下(例如10‰),胞内DMSP可能会进入培养液中,细胞内的含量减少使得DMSP裂解酶含量也减少,因而细胞生产DMS的含量较低。相反,高盐度条件(例如70‰)则可提升藻细胞所生产DMSP浓度。

4. pH

pH也是影响DMSP裂解酶活性的重要因素之一。Bidyut(2014)对四种棕囊藻的研究结果发现,DMSP裂解酶的最适宜活性区间为pH 4~6,活性最高在pH 5处。

5. 二氧化碳

至2100年,大气中CO₂体积分数可能会提升至0.066%~0.079%,这将有可能导致海水酸化以及全球平均温度提升4.9~6.1℃。根据现有数据预

测,届时海水的pH将会由8.2降至7.8,因而导致海水中碳酸盐和碳酸氢盐平衡改变。CO₂含量对不同浮游微藻释放的DMS含量影响不同,比如DMSP产量较少的硅藻在提高温度以及提高碳通量的条件下表现出DMS产量减少的趋势。

海洋DMS的研究在海洋生物地球过程中具有十分重要的意义,通过对浮游微藻群落结构及生物量、细胞内DMSP的降解转化以及DMS的海气通量、产生及消解的研究,对研究全球酸雨形成、气候变化等问题具有重大意义。

备注

本文受科技基础资源调查专项课题(2018FY100202)资助。

作者简介

张家卫,厦门大学生命科学院博士生,研究方向为海洋藻类多样性与生态学机制。

任雪琰,厦门大学生命科学院本科生,研究方向为海洋硅藻与二甲基硫化物。

陈长平,厦门大学生命科学院副教授,研究方向为海洋藻类学与硅藻分类学。

高亚辉,厦门大学生命科学院教授,博士生导师,研究方向为海洋硅藻分类学与生态学。

(责编 桑新华)



具尾鳍藻