



岩溶区水生生态系统微藻的生物碳泵效应

严壮¹, 汪夏雨¹, 李为^{1*}, 余龙江^{1,2}

¹华中科技大学生命科学与技术学院, 生物技术系资源生物学与生物技术研究所, 湖北 武汉 430074

²分子生物物理教育部重点实验室, 湖北 武汉 430074

摘要: 微藻在水生生态系统的碳固定中扮演重要角色。本文综述了岩溶区水生生态系统生物碳泵的提出、岩溶区微藻生物碳泵作用、影响微藻固碳的主要环境因素以及岩溶区微藻固碳的研究进展, 并提出了亟待解决的关键科学问题, 为深入研究岩溶区水生生态系统微藻固碳能力及生物碳泵机制、科学认识岩溶生态系统的碳汇潜力、丰富和完善岩溶碳循环理论提供参考。

关键词: 岩溶区水生生态系统, 微藻, 固碳, 生物碳泵效应, 环境因素

自 18 世纪中期工业革命以来, 人类活动使得大气中温室气体尤其是 CO₂ 含量急剧上升, 从 1750 年约 280 μL/L 升高到 2017 年约 405 μL/L, 导致全球变暖、海平面上升、极端天气频现等一系列全球气候变化问题, 给各国经济带来了巨大的影响^[1-3]。2016 年签署的《巴黎气候变化协定》提出“把全球平均气温升幅控制在工业化前水平以上低于 2 °C 之内, 并努力将气温升幅限制在工业化前水平以上 1.5 °C 之内”, 再次引起了研究者对全球碳循环的关注^[4]。全球碳循环研究中一个重要问题是大气 CO₂ 的收支不平衡, 即存在一个巨大的遗漏汇^[5-6]。岩溶学家指出, 碳酸盐岩的溶蚀会吸收大气 CO₂, 这种岩溶作用所形成的大气 CO₂

汇可能是遗漏汇的重要组成部分^[7], 并认为岩溶区水生生态系统具有与海洋类似的“生物碳泵”效应, 即在水循环的作用下, 水生生物的光合作用与岩溶过程相耦合, 将碳酸盐岩风化形成的溶解无机碳(dissolved inorganic carbon, DIC)转变为有机碳, 从而形成相对稳定的碳汇^[8]。深入开展相关研究将对科学认识岩溶生态系统的碳汇潜力及其在全球碳循环中的地位具有重要意义。

微藻作为岩溶区水生生物的主要组成部分, 在岩溶水生生态系统的碳吸收及碳沉降中发挥重要作用。微藻是指那些在显微镜下才能辨别其形态的微小的藻类类群, 目前全球已知微藻类群约 2 万余种, 占全部藻类的 70%, 其中大部分属于

基金项目: 国家自然科学基金(41572342)

*通信作者。Tel: +86-27-87792432; E-mail: hulwei_009@163.com

收稿日期: 2018-10-19; 修回日期: 2019-04-22; 网络出版日期: 2019-05-06

蓝藻门(Cyanophyta)、绿藻门(Chlorophyta)、金藻门(Chrysophyta)和红藻门(Rhodophyta)^[9]。微藻具有生长速率快、光合效率高、环境适应性好等优点,广泛分布于河流、湖泊以及海洋中,其光合固碳效应为全球初级生产力作出了巨大的贡献,被认为是世界上最主要和最有效的固碳方式之一^[10-11]。探究岩溶区水生微藻的碳泵效应将有助于深入研究岩溶区水生生态系统的生物碳泵机制。本文综述了岩溶区水生生态系统生物碳泵的提出、岩溶区微藻生物碳泵作用、影响微藻固碳的主要环境因素以及岩溶区微藻固碳的研究进展,并提出了亟待解决的关键科学问题,为深入研究岩溶区水生生态系统的生物碳泵机制、科学认识岩溶生态系统的碳汇潜力、丰富和完善岩溶碳循环理论提供参考。

1 岩溶区水生生态系统生物碳泵的提出

生物泵(biological pump, BP)最早是由 Volk 和 Hoffert 提出的海洋碳循环机制之一^[12],也称为生物

碳泵(biological carbon pump, BCP),是指大气碳通过光合作用被转化为有机碳,然后经过食物网消费、传递等一系列生物过程最终沉降至海洋深层的过程^[13]。

海洋生物碳泵理论同样适用于陆地生态系统^[14],对于具有特殊水文地质背景的岩溶生态系统可能尤为重要。刘再华等^[8,15]将海洋生物碳泵理论引入到岩溶系统碳循环研究中,综合考虑了岩溶作用、全球水循环和水生生物的光合作用,计算了全球水循环形成的碳汇约占陆地碳汇的25%,其中通过“生物碳泵”作用形成的碳汇量为0.233 Pg C/a,由此提出了考虑水-岩-气-生相互作用的碳酸盐岩风化碳汇模型,指出碳酸盐岩风化形成的 DIC 在汇入海洋的过程中会被陆地水生光合生物利用转化,最终形成有机碳埋藏,从而成为稳定的岩溶碳汇;在此基础上,提出了岩溶地表水生生态系统生物碳泵模型(图 1),认为陆地生物碳泵效应是受到 DIC 浓度控制即 DIC 施肥效应的合作用,生物量的累积过程和累积强度均受到 DIC 施肥效应的影响^[16-17]。经过进一步研究,刘再华等^[18]又提出偶联水生光合作用的岩溶风化固碳模型(图 2),指出硅酸盐岩和碳酸盐岩流域中

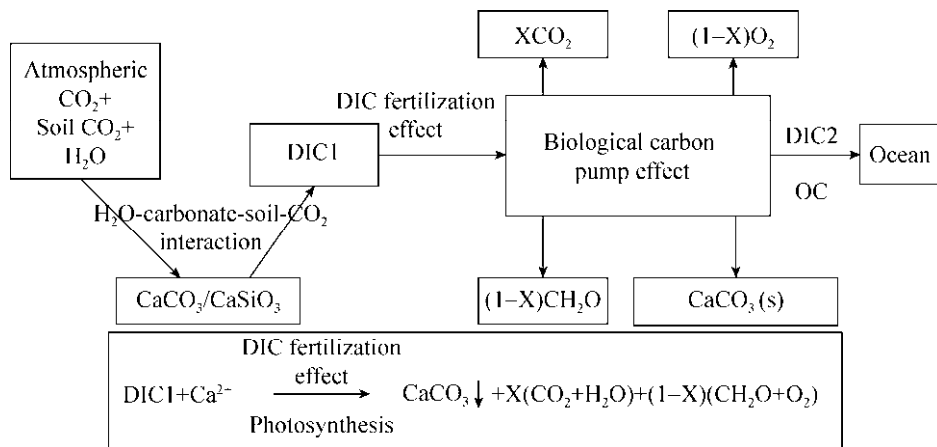


图 1. 岩溶地表水生生态系统生物碳泵机制图

Figure 1. Schematic diagram of biological carbon pump in karst surface aquatic ecosystems. Modified from Ref. [16], CH₂O refers to organic carbon transformed from dissolved inorganic carbon DIC1 through the biological carbon pump effect.

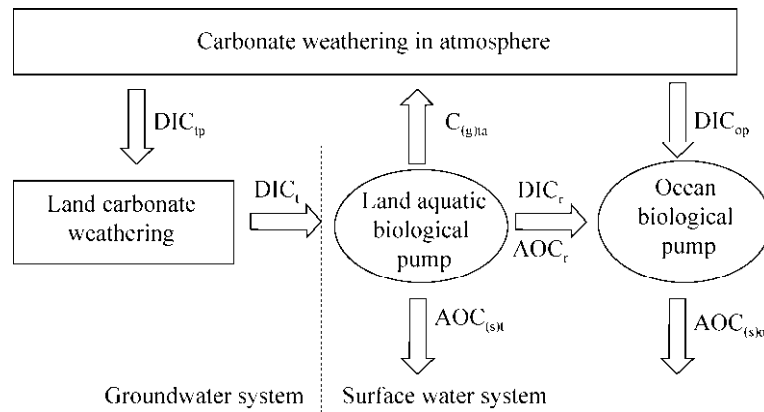


图 2. 偶联水生光合作用的岩溶风化固碳模型

Figure 2. A carbon sequestration model by carbonate mineral weathering coupled with aquatic photosynthesis. Modified from Ref. [18], DIC_{lp} : Carbon sink resulting from precipitation on the land; DIC_{op} : Carbon sink resulting from precipitation in the ocean; DIC_l : Carbonate mineral weathering carbon flux on the land; $C_{(g)ta}$: Carbon source flux from waters on the land; DIC_r : DIC flux from rivers to the ocean; AOC_r : AOC flux from rivers to the ocean; $AOC_{(st)}$: AOC sedimentary flux in surface water systems on land; $AOC_{(so)}$: AOC sedimentary flux in the ocean.

碳酸盐矿物溶解和 DIC 生成的快速动力学与碳酸盐岩风化所产生 DIC 的水生光合作用吸收相偶联(简称 CCW, coupled carbonate weathering), 所产生的部分内源有机碳(autochthonous organic carbon, AOC)进一步埋藏而成为长期稳定的碳汇, 而且, 他们的估算表明 CCW 对大气 CO_2 的吸收可能很大, 并可能随着全球气候和土地利用的变化而增加。

章程等^[19]和张强等^[20]采用碳同位素模型分别对桂林会仙岩溶湿地和贵州草海流域典型水生植物的固碳量进行了估算, 发现岩溶作用每年所产生的 DIC 中约有一半被水生植物光合作用转化为有机碳固定下来。陈波等^[21]和 Liu 等^[17]分别通过对冬季和夏季茂兰拉桥表层岩溶泉及其中游和下游池水水化学的昼夜动态监测和 $\delta^{13}C_{DIC}$ 定期取样分析, 分别结合采用水面静态箱 CO_2 测定和浮动 CO_2 通量监测室测定获得的岩溶水与空气 CO_2 交换通量, 估算了中游池和下游池固定下来的有机碳通量, 均发现以沉水植物轮藻为主大量生长的

中游池显著高于下游池。刘文等^[22]对广西五里峡水库不同地点不同深度水体进行了现场监测及分析, 认为热分层背景下浮游生物分布及其光合/呼吸作用过程、有机质分解对水体 DIC 含量及 $\delta^{13}C_{DIC}$ 变化影响显著。孙海龙等^[23]对珠江流域水化学组成的时空变化进行了研究, 发现西江流域中由水生光合生物对 DIC 利用形成的有机碳即内源有机碳形成的碳汇通量约占传统计算模式碳汇(DIC)通量的 40%。上述研究表明岩溶区水生生态系统中存在由水生光合生物介导的类似于海洋的“生物碳泵”效应。微藻作为岩溶区生长较快的重要水生光合生物, 深入研究岩溶区水生生态系统中微藻的“生物碳泵”效应及其机制对科学认识陆地碳循环尤其是岩溶地区碳循环机制具有重要意义。

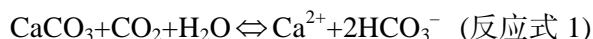
2 岩溶区微藻生物碳泵作用

2.1 岩溶区水体特点及 DIC 来源

由于岩溶作用, 岩溶区水体具有富钙偏碱的

特性, pH 通常偏碱性、富含 Ca^{2+} , DIC 以 HCO_3^- 为主要形式, HCO_3^- 浓度可达 1–5 mmol/L^[20]。

岩溶区流域水体中的 DIC 主要来源于岩石中碳酸盐矿物以及在硅酸盐基岩中所占比例极小的碳酸盐矿物的风化溶解^[8,15,24–26], 以方解石的溶解为例, 发生可逆反应^[15,25] (反应式 1)。



2.2 微藻的碳浓缩机制

与植物不同, 大多数微藻生活在 CO_2 匮乏的水生生态系统中, 这就导致蓝藻、绿藻、硅藻等多种微藻进化出了 CO_2 浓缩机制(carbon dioxide concentrating mechanism, CCM), 以获取更多的无机碳源, 增强自身的光合效率, 减轻来自于 CO_2 供应匮乏的压力^[27]。原核和真核藻类的 CCM 有所差别, 但都包含 3 个部分: (1) 无机碳吸收系统, 使细胞内达到高水平的无机碳(inorganic carbon, Ci); (2) 酶系统, 包含多种多样的碳酸酐酶(carbonic anhydrase, CA), 催化多种形式的 Ci 间的相互转化, 协助 Ci 转运体吸收并富集 Ci; (3) 包含核酮糖-1,5-二磷酸羧化/加氧酶(rubisco)的特殊结构, 如蓝藻中的羧酶体和真核藻类中的蛋白核。CCM 运行时, 细胞会通过主动运输的方式将 $\text{CO}_2/\text{HCO}_3^-$ 转运到细胞内富集, 形成一个无机碳池, 从而提高 Rubisco 位点的 CO_2 浓度, 供其利用进行卡尔文循环。从表观上看, CCM 能增加 CO_2/O_2 比率, 减少流向光呼吸的碳通量, 促进 CO_2 的羧化进而提高光合作用效率^[10,28]。

在一些微藻的 CCM 酶系统中, 除了胞内 CA 外, 还存在一种胞外 CA, 通常位于细胞壁、质膜或周质空间, 能催化细胞表面与水界面上 HCO_3^- 的脱水反应, 使其转变为 CO_2 , 供藻细胞吸收利用^[29]。莱茵衣藻(*Chlamydomonas reinhardtii*)作为

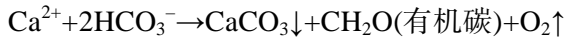
1 种模式生物已被大量研究, 相关报道证明低浓度 CO_2 促进其胞外 CA(CAH1)基因的大量表达, 进而引发一系列转录因子启动 CCM 中其他功能基因的表达^[30–31]。其他微藻的胞外 CA 同样在低浓度 CO_2 条件下表现出活性增加的现象, 但具体的调控机制尚不清楚^[32–33]。微藻的 CCM 使水体中的 DIC 得以充分利用, 尤其是具有胞外 CA 的微藻, 在 HCO_3^- 形式 DIC 的固定中发挥了重要作用。

岩溶作用使得岩溶区的水体环境富钙偏碱, CO_2 浓度低且富含 HCO_3^- , 可以推测, 岩溶区水生生态系统中的微藻具有独特的群落结构及生长特征, 且与 CCM 机制强弱紧密相关。目前, 关于岩溶区藻类群落结构与多样性特征的研究已有部分报道^[34–35], 不过, 这些报道所用研究方法大多是基于传统的显微镜检与形态鉴定方法, 存在准确性差、耗时费力及稀有种属被忽视的局限性。随着分子生物学及相关技术的发展, 基于基因序列特征差异性的微藻群落鉴定也得到了普遍认可^[36–37], 并被广泛应用于微藻生态学研究领域^[38–39]。有关岩溶水生态环境对微藻的群落结构组成及多样性有何影响、对其 CCM 的调控机制如何等问题尚不清楚, 需要进一步深入研究。

2.3 微藻的钙化作用

类似于海洋生态系统, 陆地淡水生态系统中亦存在微藻的生物钙化作用, 是水体沉积物形成以及碳循环的重要组成部分^[40], 而且由于岩溶作用导致水体 Ca^{2+} 浓度较高, 钙化现象更为显著。目前已有学者对影响岩溶区钙化作用的微藻进行了研究, 如 Liu 等^[41]以单生卵囊藻为对象进行了模拟实验研究, 发现岩溶水中的钙沉积速率比非岩溶水要高, 说明岩溶区水生微藻在利用 HCO_3^- 进行光合作用的同时, 会使 Ca^{2+} 大量沉积, 用化

学反应式表示如下:



总体而言表现为净碳汇效应^[8]。而且,由于藻类表面沉积碳酸钙,会加速其沉降过程,进而加速有机碳的沉降,促进生物碳泵效应^[42]。

2.4 微藻的沉降与 POC 降解

微藻在生长过程中会不断向环境中释放多种代谢产物,如糖类、氨基酸、脂类、有机酸、抑制和促进因子以及毒素等,这些物质统称为胞外产物(extracellular products, ECP)。ECP 是水生生态系统中化学物质的重要来源,在水生生态系统的碳循环中起重要作用^[43]。此外,微藻细胞死亡后的残体可以形成水体颗粒性有机碳(particulate organic carbon, POC)。POC 在沉降过程中,一部分由于氧化作用转变为 CO_2 返回大气,剩余的部分则以生物残体、粪球及各种有机物与无机碎片组成的有机聚合体的形式沉降到底部后被埋藏^[44-45]。降解率和埋藏率随环境不同会有较大差异,在一些边缘海区如墨西哥西北边缘海区的陆架和陆坡处,由于初级生产力和沉积速率均很高,再加上海水深度较小,许多有机物未经充分降解就埋藏到沉积物中,有机碳的平均埋藏效率高达 23.3% 和 38.2%^[46]。目前有关岩溶区水生生态系统中有机碳埋藏方面的研究尚鲜见报道,深入研究岩溶区水生生态系统沉积物中有机碳的降解过程十分重要,对准确估算岩溶区水生生态系统净埋藏有机碳、进而估算岩溶碳汇潜力具有重要意义。

2.5 溶解有机碳(dissolved organic carbon, DOC) 的去向与储碳

海洋生物泵向深海输出的 POC 十分有限,绝大多数 POC 在沉降过程中会被降解成 CO_2 ,最后到达海底埋葬的有机碳量大约只占海洋初级生

产力的 0.1%。但全球大洋深海中稳定存在着大约 40 $\mu\text{mol/L}$ 的 DOC,一般被认为是难以降解的惰性 DOC (recalcitrant dissolved organic carbon, RDOC),是海洋中的一个巨大碳库^[47-48]。焦念志等^[49]在提出的海洋“微型生物碳泵(microbial carbon pump, MCP)”理论中解释了 RDOC 的成因,认为 DOC 会被浮游动物、细菌及古菌等微生物利用,其中一部分会转变为 RDOC,能长期储存于海洋中不参与大气 CO_2 循环,达到海洋储碳的效果,并指出 MCP 不依赖于沉降过程,而是依赖于微生物的生态过程。同时,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^[14,50]。因此,尽管陆地水生生态系统中大量的 DOC 会流向海洋^[51],但若其中一部分在进入海洋之前通过 MCP 形成了 RDOC,难以分解利用,亦可被看作是陆地水生生态系统中的“储碳”。

MCP 运行的关键在于微生物对 DOC 的转化,包括细菌和古菌的吸收利用、病毒裂解作用以及原生动物捕食等^[52],在岩溶区水生生态系统中也存在类似的过程。李强等^[53]以广西柳江梯级筑坝河流为研究区采集不同层位水样,通过室内培养实验,结果显示岩溶水体中可以存在约 24.63 $\mu\text{mol/L}$ 且难以被微生物利用的 RDOC。然而,有关岩溶水体中 RDOC 形成的机制尚有待深入研究。

3 影响微藻固碳的主要环境因素

3.1 无机碳的影响

从光合作用的化学反应式来看,增加无机碳相当于增加了反应底物,有利于提高微藻光合固碳的效率。在自然条件下,水体中的无机碳有 4 种存在形式,即 CO_2 、 H_2CO_3 、 HCO_3^- 和 CO_3^{2-} ,水

体 pH 值的变化影响其比例^[54]。CO₂ 和 HCO₃⁻ 是微藻所利用的无机碳的主要形式, 因此环境中游离 CO₂ 浓度与 HCO₃⁻ 浓度对微藻的固碳作用影响较大。王玮蔚等^[55]采用生化参数与基因表达量作为相关指标, 研究了 CO₂、HCO₃⁻ 两种无机碳对蛋白核小球藻(*Chlorella pyrenoidosa*)生长的影响, 结果显示在中低盐度条件下, 2 倍空气的 CO₂ 浓度及高 HCO₃⁻ 浓度是蛋白核小球藻的最适生长条件。Pierangelini 等^[56]通过鼓气的方法控制拟柱胞藻(*Cylindrospermopsis raciborskii*)培养过程中的 CO₂ 浓度, 并对其生长、光合作用及 CCM 进行了研究, 结果显示高 CO₂ 浓度使其生长速率和光合速率明显增加, 但是 CCM 受到抑制, 无机碳亲和力呈下降趋势。

3.2 光照的影响

光照是微藻生长与代谢的必需条件之一, 为光合作用和其他一系列光诱导生理反应提供了驱动力^[57], 但过高的光照强度会产生光抑制现象, 使光反应速率降低^[58]。Wang 等^[59]对雨生红球藻(*Haematococcus pluvialis*)的研究表明, 高光照条件导致了光系统 II(PSII)反应中心 D1 蛋白、锰稳定蛋白 PsbO 和几种主要膜脂的减少, 影响了其生长与代谢。聂磊等^[60]对广东英德岩溶区 2 种光照生境下的石生蓝藻进行了研究, 结果显示阴生生境下生长的石生蓝藻, 其光合放氧速率、叶绿体光化学活性、CA 活性等明显高于阳生生境下生长的蓝藻。此外, Yang 等^[57]指出光谱分布(波长)对微藻的光合作用同样至关重要, 并以 1 种淡水微藻(*Ettlia oleoabundans*)为对象进行了研究, 结果显示红光对其生长与油脂产量有显著影响。

3.3 pH 的影响

pH 是微藻生长过程中的 1 个重要指标, pH

的不同导致水体中各种化合物组分的差异, 从而对微藻吸收利用无机碳及营养元素产生影响。不同微藻对水体 pH 的适应性不同, 对于大多数微藻来说, 最适合生长的条件是中性或弱碱性。同时, 微藻的生长与代谢亦会改变环境中的 pH, 因而关注环境中 pH 的变化对微藻生长及固碳十分重要。目前有关 pH 对微藻生长与固碳的研究已有众多报道, 如莱茵衣藻在中性环境中的生长速率最高; 斜生栅藻(*Scenedesmus obliquus*)则更适用于 pH=10 的碱性环境^[61]; 蛋白核小球藻在 pH 为 6.7-7.0 时光合效率最高^[62]。Qiu 等^[63]在 500 mL 培养体系中研究了 pH 对小球藻(*Chlorella sorokiniana* DOE1412)细胞生长和油脂生产的影响, 结果显示 pH 约 6.0 时达到最高。

3.4 温度的影响

温度作为影响微藻光合作用和固碳效率的重要因素^[11], 选择合适的温度条件培养微藻, 有助于获得更高的生长速率^[64]。有研究表明, 将螺旋藻(*Spirulina*)的培养温度从 25 °C 增加至 40 °C 时, 其碳水化合物含量增加了近 50%^[65]。Sung 等^[66]研究了小球藻 *Chlorella* sp. KR-1 培养过程中的调控因素, 发现温度在 40 °C 时, 其生长速率有所下降。Maeda 等^[67]筛选出的小球藻 *Chlorella* sp. T-1 能耐受高温, 35 °C 时其生长速率最高, 但 45 °C 条件下仍能保持稳定的固碳作用。

3.5 氮和磷的影响

氮和磷是影响微藻生长的重要营养元素, 培养液中氮的缺失会造成微藻生物量受限, 磷的缺失会使光合作用受到抑制, 从而影响微藻的生长^[68]。在水生生态系统中, 氮磷比通常作为关键因子被用于预测藻细胞生物量的季节性变化^[69]。武汉市东湖的富营养化造成水体总氮、总磷过量, 对湖中藻类的种类、数量及分布造成较大影响^[70], 但

两者之中哪一种为藻类生长的限制因子, 目前并没有定论。大量研究表明, 地中海初级生产力的主要限制因子可能是磷^[71-72], 而南太平洋则可能是氮限制^[73]。Wang 等^[74]对长江流域 40 多个湖泊浮游藻类的研究表明, 水体总磷含量对浮游微藻生长的影响要远大于总氮含量。

3.6 盐度的影响

水体盐度是微藻生存的限制因子之一, 对维持藻细胞渗透压、提供所必需的营养以及维持生理代谢具有重要作用。微藻对盐度有一定的适应范围和耐受极限^[75]。徐宁等^[76]以锥状斯氏藻(*Scrippsiella trochoidea*)为研究对象, 发现该藻的最适盐度为 25, 此时细胞浓度和比生长速率均达到最大, 当盐度继续升高时, 则会抑制其生长。李文权等^[77]通过 ¹⁴C 同位素示踪法研究盐度对聚生角毛藻(*Chaetoceros socialis*)光合速率的影响时发现, 当水体中盐度低于 26 时, 聚生角毛藻的光合速率随盐度升高而升高, 当水体中盐度高于 26 时, 光合速率随盐度升高而降低。Beardall 等^[78]研究表明盐度会影响蓝藻 CO₂ 的同化, 如铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*)在盐度高于 2 时其生长和碳同化受到显著抑制。

3.7 微量元素的影响

微藻生长所必需的微量元素虽然不多, 但有些微量元素对微藻生长和代谢过程均具有重要作用, 通常主要作为一些反应酶的辅助因子参与到诸多生化反应过程中, 从而影响微藻的光合作用及其细胞增殖。微量元素如铁(Fe)、锰(Mn)、锌(Zn)、铜(Cu)、镍(Ni)以及稀土元素如镧(La)、铈(Ce)等均表现出低质量浓度促进微藻生长、高质量浓度抑制微藻生长的现象^[79]。

铁作为微藻生长发育所必需的矿质营养元素

之一, 在微藻光合作用、呼吸作用、固氮作用、蛋白质与核酸合成等生理代谢过程中发挥极为重要的作用。Martin 等^[80-82]通过中尺度原位铁富集实验及微宇宙实验研究, 发现在高营养盐、低叶绿素海区, 微量元素铁是限制海洋微藻初级生产力的主要因子, 铁的供应增加可提高微藻的光合速率。Lin 等^[83]的研究发现, 铁浓度过高或过低都会一定程度限制栅藻(*Scenedesmus rubescens*)的氮吸收。锌是微藻光合作用和代谢相关酶类如 CA、酸性磷酸酶和碱性磷酸酶等的组成成分^[84]。胡晗华等^[85]研究了低中高 3 种浓度下赤潮藻微小原甲藻(*Prorocentrum minimum*)的生长和生理响应, 发现低锌浓度(1.4 pmol/L)对赤潮藻微小原甲藻的生长和光合作用均有限制作用, 低锌浓度下生长的微小原甲藻需在更高的光照强度下光合作用才能达到饱和。

4 岩溶区微藻固碳的研究进展

岩溶区特殊的富钙偏碱的水化学条件使岩溶区水生微藻的生长及固碳能力有别于非岩溶区。Wu 等^[86]研究了 3 个岩溶湖泊即阿哈湖、百花湖和红枫湖中微藻的物种组成、净光合速率和胞外 CA 活性, 发现湖泊中微藻 CA 活性与藻体密度呈正相关, 具有胞外 CA 的微藻影响藻类的生产力, 表明在中国岩溶湖泊中, 胞外 CA 对限制微藻光合作用的 CO₂ 的有效利用具有促进作用。Liu 等^[41]的研究显示, 在实验室封闭系统中, 以岩溶水培养单生卵囊藻(*Oocystis solitaria* Witttr)时, 其吸收利用 DIC 的能力更高, 是非岩溶水培养时的 4.6 倍, 其促进 Ca²⁺沉积的能力也高于非岩溶水环境。王培等^[87]从岩溶区寨底地下河出口筛选出小球藻(*Chlorella*), 将其与非岩溶区小球藻置于实验室封

闭系统中,均以岩溶水进行培养,比较了这两种小球藻对岩溶水中 Ca^{2+} 和 HCO_3^- 的利用率,结果显示岩溶水中约 40% 的 HCO_3^- 能被岩溶区小球藻吸收利用并转化为有机碳,而非岩溶区小球藻则只有约 30% 的利用率,表明岩溶区小球藻较非岩溶区小球藻的碳汇能力更大;随后,王培等^[88]又以筛选自寨底地下河出口的念珠藻(*Nostoc* sp.)作为研究对象,以岩溶水进行室内培养,结果显示念珠藻的光合作用将岩溶水中 65% 的 HCO_3^- 转化为稳定化合物,其中 18.46% 以胞外 CaCO_3 形式被沉淀,81.54% 被微藻转化为有机物。Wang 等^[89]的室内模拟实验结果表明,岩溶区小球藻(*Chlorella vulgaris*)能在不同程度上利用岩溶水中的 HCO_3^- 并转化为有机物,而且岩溶水对微藻的生长具有明显的促进作用,表现出施肥效应。Li 等^[90]以贵州西南岩溶区的红枫湖为例,采用双向同位素标记法研究了 CA 对微藻的 HCO_3^- 和 CO_2 利用途径的影响,发现胞外 CA 能增加微藻对大气中无机碳的利用,具有胞外 CA 的微藻在该岩溶区具有较强的固碳能力。Xie 等^[42]构建了 1 个存在不同 pH 梯度的微藻生物岩溶模拟系统,运用双向同位素标记法和质量守恒方程对其中的方解石溶解、 CaCO_3 再沉积及无机碳同化 3 个关键过程进行了定量监测,结果显示当 pH 值从 7 增加至 9 时,虽然微藻光合固碳量增加,但其中方解石溶解、 CaCO_3 再沉积以及来源于方解石溶解的无机碳同化均呈现降低的趋势,说明微藻生物岩溶系统中存在 1 个特定的 pH 值,使得整个系统的 CO_2 封存总量最小。

我们设计了独特的野外微宇宙水箱实验装置,在自然岩溶水体中开展微藻培养实验,通过添加筛选自岩溶区水体的微藻,人为扰动自然条

件下的岩溶水体环境以形成具有不同微藻多样性及 CA 活性的岩溶水体环境,研究了典型岩溶区自然条件下水生生态系统中微藻及其胞外 CA 作用下无机碳转化为相对稳定有机碳的能力即稳碳能力,发现胞外 CA 活性高的微藻群落表现出较强的稳碳能力。

5 结语和展望

已有科学家在岩溶区水生微藻固碳方面开展了相关研究,并认为岩溶区水生生态系统中的微藻在岩溶碳循环中表现为净碳汇效应,为科学认识岩溶生态系统的碳汇潜力奠定了一定基础。目前有关岩溶区水生微藻固碳方面的研究一般是基于室内模拟实验研究,需要加强自然岩溶条件下水生生态系统中微藻生物碳泵效应及过程机制方面的研究,一些关键科学问题尚有待于深入研究,例如,微藻将无机碳转化为相对稳定有机碳即稳碳的实际能力究竟有多大?微藻沉降下来的有机碳有多少可转化为难降解的惰性有机碳?微藻种群组成及多样性的影响及其机制如何?另一方面,精确估算岩溶区水生生态系统中微藻生物碳泵效应的碳汇量、其受气候和土地利用方式的影响以及微藻生物碳泵效应对岩溶水环境的影响和水质净化的作用等一系列问题亦有待于进一步探索。

参考文献

- [1] Kumar K, Dasgupta CN, Nayak B, Lindblad P, Das D. Development of suitable photobioreactors for CO_2 sequestration addressing global warming using green algae and cyanobacteria. *Bioresource Technology*, 2011, 102(8): 4945–4953.
- [2] 关毅. 2017 年大气碳水平达 80 万年以来最高. 自然杂志,

- 2018, 40(5): 362
- [3] Karl TR, Trenberth KE. Modern global climate change. *Science*, 2003, 302(5651): 1719–1723.
- [4] Rogelj J, den Elzen M, Höhne N, Fransen T, Fekete H, Winkler H, Schaeffer R, Sha F, Riahi K, Meinshausen M. Paris agreement climate proposals need a boost to keep warming well below 2 °C. *Nature*, 2016, 534(7609): 631–639.
- [5] Broecker WS, Takahashi T, Simpson HJ, Peng TH. Fate of fossil fuel carbon dioxide and the global carbon budget. *Science*, 1979, 206(4417): 409–418.
- [6] Melnikov NB, O'Neill BC. Learning about the carbon cycle from global budget data. *Geophysical Research Letters*, 2006, 33(2): L02705.
- [7] Yuan DX. Progress in the study on karst processes and carbon cycle. *Advance in Earth Sciences*, 1999, 14(5): 425–432. (in Chinese)
袁道先. “岩溶作用与碳循环”研究进展. 地球科学进展, 1999, 14(5): 425–432.
- [8] Liu ZH, Dreybrodt W. Significance of the carbon sink produced by H₂O-carbonate-CO₂-aquatic phototroph interaction on land. *Science Bulletin*, 2015, 60(2): 182–191.
- [9] 陈峰, 姜悦. 微藻生物技术. 北京: 中国轻工业出版社, 1999: 1–2.
- [10] Wang YJ, Duanmu DQ, Spalding MH. Carbon dioxide concentrating mechanism in *Chlamydomonas reinhardtii*: inorganic carbon transport and CO₂ recapture. *Photosynthesis Research*, 2011, 109(1/3): 115–122.
- [11] Zhou WG, Ruan RS. Biological mitigation of carbon dioxide via microalgae: recent development and future direction. *Scientia Sinica*, 2014, 44(1): 63–78. (in Chinese)
周文广, 阮榕生. 微藻生物固碳技术进展和发展趋势. 中国科学: 化学, 2014, 44(1): 63–78.
- [12] Volk T, Hoffert MI. Ocean carbon pumps: analysis of relative strengths and efficiencies in ocean-driven atmospheric CO₂ changes//Sundquist ET, Broecker WS. The Carbon Cycle and Atmospheric CO₂: Natural Variations Archean to Present. Washington, DC: American Geophysical Union, 1985: 99–110.
- [13] Chisholm SW. Stirring times in the southern ocean. *Nature*, 2000, 407(6805): 685–687.
- [14] Liang C, Balsler TC. Microbial production of recalcitrant organic matter in global soils: implications for productivity and climate policy. *Nature Reviews Microbiology*, 2011, 9(1): 75.
- [15] Liu ZH, Dreybrodt W, Wang HJ. A new direction in effective accounting for the atmospheric CO₂ budget: considering the combined action of carbonate dissolution, the global water cycle and photosynthetic uptake of DIC by aquatic organisms. *Earth-Science Reviews*, 2010, 99(3/4): 162–172.
- [16] Chen CY, Liu ZH. The role of biological carbon pump in the carbon sink and water environment improvement in karst surface aquatic ecosystems. *Chinese Science Bulletin*, 2017, 62(30): 3440–3450. (in Chinese)
陈崇瑛, 刘再华. 喀斯特地表水生生态系统生物碳泵的碳汇和水环境改善效应. 科学通报, 2017, 62(30): 3440–3450.
- [17] Liu H, Liu ZH, Macpherson GL, Yang R, Chen B, Sun HL. Diurnal hydrochemical variations in a karst spring and two ponds, Maolan Karst Experimental Site, China: biological pump effects. *Journal of Hydrology*, 2015, 522: 407–417.
- [18] Liu ZH, Macpherson GL, Groves C, Martin JB, Yuan DX, Zeng SB. Large and active CO₂ uptake by coupled carbonate weathering. *Earth-Science Reviews*, 2018, 182: 42–49.
- [19] Zhang C, Xie YQ, Ning LD, Yu H, Wang JL, Li F. Characteristics of δ¹³C in typical aquatic plants and carbon sequestration in the Huixian karst wetland, Guilin. *Carsologica Sinica*, 2013, 32(3): 247–252. (in Chinese)
章程, 谢运球, 宁良丹, 玉宏, 汪进良, 李凤. 桂林会仙岩溶湿地典型水生植物 δ¹³C 特征与固碳量估算. 中国岩溶, 2013, 32(3): 247–252.
- [20] Zhang Q. The stability of carbon sink effect related to carbonate rock dissolution: a case study of the Caohai lake geological carbon sink. *Acta Geoscientica Sinica*, 2012, 33(6): 947–952. (in Chinese)
张强. 岩溶地质碳汇的稳定性——以贵州草海地质碳汇为例. 地球学报, 2012, 33(6): 947–952.
- [21] Chen B, Yang R, Liu ZH, Yan H, Zhao M. Effects of aquatic phototrophs on diurnal hydrochemical and δ¹³C_{DIC} variations in an epikarst spring and two spring-fed ponds of Laqiao, Maolan, SW China. *Geochimica*, 2014, 43(4): 375–385. (in Chinese)
陈波, 杨睿, 刘再华, 晏浩, 赵敏. 水生光合生物对茂兰拉桥泉及其下游水化学和 δ¹³C_{DIC} 昼夜变化的影响. 地球化学, 2014, 43(4): 375–385.
- [22] Liu W, Pu JB, Yu S, Zhang C, Ou YY, Yuan DX, Yang H, Tang

- W. Preliminary research on the feature of dissolved inorganic carbon in Wulixia Reservoir in summer, Guangxi, China. *Environmental Science*, 2014, 35(8): 2959–2966. (in Chinese)
- 刘文, 蒲俊兵, 于爽, 章程, 区绎如, 袁道先, 杨会, 唐伟. 广西五里峡水库夏季溶解无机碳行为的初步研究. *环境科学*, 2014, 35(8): 2959–2966.
- [23] Sun HL, Liu ZH, Yang R, Chen B, Yang MX, Zeng QR. Spatial and seasonal variations of hydrochemistry of the peral river and implications for estimating the rock weathering-related carbon sink. *Earth and environment*, 2017, 45(1): 57–65. (in Chinese)
- 孙海龙, 刘再华, 杨睿, 陈波, 杨明星, 曾庆睿. 珠江流域水化学组成的时空变化特征及对岩石风化碳汇估算的意义. *地球与环境*, 2017, 45(1): 57–65.
- [24] Blum JD, Gazis CA, Jacobson AD, Page Chamberlain C. Carbonate versus silicate weathering in the Raikhot watershed within the High Himalayan Crystalline Series. *Geology*, 1998, 26(5): 411–414.
- [25] Gombert P. Role of karstic dissolution in global carbon cycle. *Global and Planetary Change*, 2002, 33(1-2): 177–184.
- [26] 沈照理, 朱宛华, 钟佐燊. 水文地球化学基础. 北京: 地质出版社, 1993: 55–66.
- [27] Spalding MH. Microalgal carbon-dioxide-concentrating mechanisms: *Chlamydomonas* inorganic carbon transporters. *Journal of Experimental Botany*, 2008, 59(7): 1463–1473.
- [28] Matsuda Y, Colman B. Induction of CO₂ and bicarbonate transport in the green alga *Chlorella ellipsoidea*: 1. Time course of induction of the two systems. *Plant Physiology*, 1995, 108(1): 247–252.
- [29] Hopkinson BM, Meile C, Shen C. Quantification of extracellular carbonic anhydrase activity in two marine diatoms and investigation of its role. *Plant Physiology*, 2013, 162(2): 1142–1152.
- [30] Yoshioka S, Taniguchi F, Miura K, Inoue T, Yamano T, Fukuzawa H. The novel Myb transcription factor LCR1 regulates the CO₂-responsive gene *Cah1*, encoding a periplasmic carbonic anhydrase in *Chlamydomonas reinhardtii*. *The Plant Cell*, 2004, 16(6): 1466–1477.
- [31] Ohnishi N, Mukherjee B, Tsujikawa T, Yanase M, Nakano H, Moroney JV, Fukuzawa H. Expression of a low CO₂-inducible protein, LCI1, increases inorganic carbon uptake in the green alga *Chlamydomonas reinhardtii*. *The Plant Cell*, 2010, 22(9): 3105–3117.
- [32] Nimer NA, Iglesias-Rodriguez MD, Merrett MJ. Bicarbonate utilization by marine phytoplankton species. *Journal of Phycology*, 1997, 33(4): 625–631.
- [33] Rost B, Riebesell U, Burkhardt S, Sültemeyer D. Carbon acquisition of bloom-forming marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 2003, 48(1): 55–67.
- [34] Li YX, Tian YP, Li Y. Tufa algae and biological karstification at Huanglong, Sichuan. *Carsologica Sinica*, 2011, 30(1): 86–92. (in Chinese)
- 李永新, 田友萍, 李银. 四川黄龙钙华藻类及其生物岩溶作用. *中国岩溶*, 2011, 30(1): 86–92.
- [35] Tang YH, Pan H. Characteristics of tufa algae community and bio-karstification at the Malinghe waterfall in Guizhou. *Carsologica Sinica*, 2013, 32(3): 280–286. (in Chinese)
- 唐宇宏, 潘鸿. 贵州马岭河瀑布钙华藻类群落特征及生物岩溶作用. *中国岩溶*, 2013, 32(3): 280–286.
- [36] Nübel U, Garcia-Pichel F, Muyzer G. PCR primers to amplify 16S rRNA genes from cyanobacteria. *Applied and Environmental Microbiology*, 1997, 63(8): 3327–3332.
- [37] Casamayor EO, Schäfer H, Bañeras L, Pedrós-Alió C, Muyzer G. Identification of and spatio-temporal differences between microbial assemblages from two neighboring sulfurous lakes: comparison by microscopy and denaturing gradient gel electrophoresis. *Applied and Environmental Microbiology*, 2000, 66(2): 499–508.
- [38] Wu QL, Chatzinotas A, Wang JJ, Boenigk J. Genetic diversity of eukaryotic plankton assemblages in Eastern Tibetan Lakes differing by their salinity and altitude. *Microbial Ecology*, 2009, 58(3): 569–581.
- [39] Liu XL, Hou WG, Dong HL, Wang S, Jiang HC, Wu G, Yang J, Li GY. Distribution and diversity of cyanobacteria and eukaryotic algae in Qinghai-Tibetan lakes. *Geomicrobiology Journal*, 2016, 33(10): 860–869.
- [40] Liu F, Li XM, Fan WH. Effects of calcium concentration on biocalcification of *Synechococcus*. *Advances in Environmental Protection*, 2013, 3(18): 59–62. (in Chinese)
- 刘菲, 李晓敏, 范文宏. 钙离子浓度对聚球藻 *Synechococcus* 钙化过程的影响. *环境保护前沿*, 2013, 3(18): 59–62.
- [41] Liu Y, Liu ZH, Zhang JL, He YY, Sun HL. Experimental study on the utilization of DIC by *Oocystis solitaria* Witttr and

- its influence on the precipitation of calcium carbonate in karst and non-karst waters. *Carbonates and Evaporites*, 2010, 25(1): 21–26.
- [42] Xie TX, Wu YY. The biokarst system and its carbon sinks in response to pH changes: a simulation experiment with microalgae. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 2017, 18(3): 827–843.
- [43] Fogg GE. The extracellular products of algae. *Oceanography and Marine Biology*, 1966, 4: 195–212.
- [44] Simon M, Grossart HP, Schweitzer B, Ploug H. Microbial ecology of organic aggregates in aquatic ecosystems. *Aquatic Microbial Ecology*, 2002, 28(2): 175–211.
- [45] Honjo S. Seasonality and interaction of biogenic and lithogenic particulate flux at the panama basin. *Science*, 1982, 218(4575): 883–884.
- [46] Jiang YX, Xing L, Zhang HL, Jiang YQ, Zhao MX. Study on the degradation of marine sedimentary organic matter and model development. *Marine Geology & Quaternary Geology*, 2014, 34(4): 173–180. (in Chinese)
蒋宇轩, 邢磊, 张海龙, 姜一晴, 赵美训. 海洋沉积有机物质的降解及其模式. *海洋地质与第四纪地质*, 2014, 34(4): 173–180.
- [47] Jiao NZ, Li C, Wang XX. Response and feedback of marine carbon sink to climate change. *Advances in Earth Science*, 2016, 31(7): 668–681. (in Chinese)
焦念志, 李超, 王晓雪. 海洋碳汇对气候变化的响应与反馈. *地球科学进展*, 2016, 31(7): 668–681.
- [48] Arrieta JM, Mayol E, Hansman RL, Herndl GJ, Dittmar T, Duarte CM. Dilution limits dissolved organic carbon utilization in the deep ocean. *Science*, 2015, 348(6232): 331–333.
- [49] Jiao NZ, Herndl GJ, Hansell DA, Benner R, Kattner G, Wilhelm SW, Kirchman DL, Weinbauer MG, Luo TW, Chen F, Azam F. Microbial production of recalcitrant dissolved organic matter: long-term carbon storage in the global ocean. *Nature Reviews Microbiology*, 2010, 8(8): 593–599.
- [50] Benner R. Biosequestration of carbon by heterotrophic microorganisms. *Nature Reviews Microbiology*, 2011, 9(1): 75.
- [51] Pohlman JW, Bauer JE, Waite WF, Osburn CL, Chapman NR. Methane hydrate-bearing seeps as a source of aged dissolved organic carbon to the oceans. *Nature Geoscience*, 2011, 4(1): 37–41.
- [52] Jiao NZ, Zhang CL, Li C, Wang XX, Dang HY, Zeng QL, Zhang R, Zhang Y, Tang K, Zhang ZL, Xu DP. Controlling mechanisms and climate effects of microbial carbon pump in the ocean. *Scientia Sinica Terrae*, 2013, 43(1): 1–18. (in Chinese)
焦念志, 张传伦, 李超, 王晓雪, 党宏月, 曾庆璐, 张锐, 张瑶, 汤凯, 张子莲, 徐大鹏. 海洋微生物碳泵储碳机制及气候效应. *中国科学: 地球科学*, 2013, 43(1): 1–18.
- [53] Li Q, Huang YD, He RX, Yu S, Song A, Cao JH. The concentration of recalcitrant dissolved organic carbon in the karst hydrosphere and its existing mechanism. *Rock and Mineral Analysis*, 2018, 37(5): 475–478. (in Chinese)
李强, 黄雅丹, 何若雪, 于爽, 宋昂, 曹建华. 岩溶水体惰性有机碳含量及其存在机理. *岩矿测试*, 2018, 37(5): 475–478.
- [54] 沈照理, 朱宛华, 钟佐桑. 水文地球化学基础. 北京: 地质出版社, 1993: 58–60.
- [55] Wang WW, Sun X, Wang DM, Shen J, Xu NJ. Effects of salinity and inorganic carbon on the growth, extracellular carbonic anhydrase activity and *ca* gene expression of *Chlorella pyrenoidos*. *Journal of Fisheries of China*, 2014, 38(7): 920–928. (in Chinese)
王玮蔚, 孙雪, 王冬梅, 沈佳, 徐年军. 盐度和无机碳对蛋白核小球藻生长、胞外碳酸酐酶活性及其基因表达的影响. *水产学报*, 2014, 38(7): 920–928.
- [56] Pierangelini M, Stojkovic S, Orr PT, Beardall J. Elevated CO₂ causes changes in the photosynthetic apparatus of a toxic cyanobacterium, *Cylindrospermopsis raciborskii*. *Journal of Plant Physiology*, 2014, 171(12): 1091–1098.
- [57] Yang Y, Weathers P. Red light and carbon dioxide differentially affect growth, lipid production, and quality in the microalga, *Ettlia oleoabundans*. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2015, 99(1): 489–499.
- [58] Zhang SS, Liu H. Outdoor *Chlorella sorokiniana* cultivation using photobioreactor in summer. *Journal of Food Science and Biotechnology*, 2015, 34(3): 260–266. (in Chinese)
张姗姗, 刘和. 夏季室外光生物反应器培养 *Chlorella sorokiniana*. *食品与生物技术学报*, 2015, 34(3): 260–266.
- [59] Wang BB, Zhang Z, Hu Q, Sommerfeld M, Lu YH, Han DX. Cellular capacities for high-light acclimation and changing lipid profiles across life cycle stages of the green alga

- Haematococcus pluvialis*. *PLoS One*, 2014, 9(9): e106679.
- [60] Nie L, Xiao HD, Hou YJ, Yang ZC, Peli E. The physiological activities and biokarst processes of rocky cyanobacteria under different light intensities. *Earth Science Frontiers*, 2012, 19(6): 254–259. (in Chinese)
聂磊, 萧洪东, 侯雨佳, 杨志聪, Peli E. 不同光照条件下石灰岩表面蓝藻生物岩溶侵蚀能力与生理活性研究. *地学前缘*, 2012, 19(6): 254–259.
- [61] Xu H, Liu ZP, Yuan L, Yang LZ. Effect of pH on growth of several freshwater algae. *Environmental Science & Technology*, 2009, 32(1): 27–30. (in Chinese)
许海, 刘兆普, 袁兰, 杨林章. pH对几种淡水藻类生长的影响. *环境科学与技术*, 2009, 32(1): 27–30.
- [62] Zhi YL, Jin XC, Zhong Y, Li H, Liu CG, Dai SG, Zhuang YY. Photosynthetic bicarbonate utilization by the freshwater green microalgae *Chlorella pyrenoidosa* and *Scenedesmus obliquus*. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2008, 28(8): 1519–1525. (in Chinese)
支彦丽, 金相灿, 钟远, 李贺, 刘春光, 戴树桂, 庄源益. 淡水绿藻的光合碳酸氢盐利用探讨. *环境科学学报*, 2008, 28(8): 1519–1525.
- [63] Qiu RH, Gao S, Lopez PA, Ogden KL. Effects of pH on cell growth, lipid production and CO₂ addition of microalgae *Chlorella sorokiniana*. *Algal Research*, 2017, 28: 192–199.
- [64] González-Fernández C, Sialve B, Bernet N, Steyer JP. Impact of microalgae characteristics on their conversion to biofuel. Part II: Focus on biomethane production. *Biofuels, Bioproducts and Biorefining*, 2012, 6(2): 205–218.
- [65] Ogbonda KH, Aminigo RE, Abu GO. Influence of temperature and pH on biomass production and protein biosynthesis in a putative *Spirulina* sp. *Bioresource Technology*, 2007, 98(11): 2207–2211.
- [66] Sung KD, Lee JS, Shin CS, Park SC, Choi MJ. CO₂ fixation by *Chlorella* sp. KR-1 and its cultural characteristics. *Bioresource Technology*, 1999, 68(3): 269–273.
- [67] Maeda K, Owada M, Kimura N, Omata K, Karube I. CO₂ fixation from the flue gas on coal-fired thermal power plant by microalgae. *Energy Conversion and Management*, 1995, 36(6/9): 717–720.
- [68] Minhas AK, Hodgson P, Barrow CJ, Adholeya A. A review on the assessment of stress conditions for simultaneous production of microalgal lipids and carotenoids. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 546.
- [69] Kim HS, Hwang SJ, Shin JK, An KG, Yoon CG. Effects of limiting nutrients and N:P ratios on the phytoplankton growth in a shallow hypertrophic reservoir. *Hydrobiologia*, 2007, 581(1): 255–267.
- [70] Li YG, Li ZK, Geng YH, Hu HJ, Yin CT, Ouyang YX, Gui JP. Effect of N, P concentration on growth rate. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(2): 317–325.
- [71] Diaz F, Raimbault P, Boudjellal B, Garcia N, Moutin T. Early spring phosphorus limitation of primary productivity in a NW Mediterranean coastal zone (Gulf of Lions). *Marine Ecology Progress*, 2001, 211: 51–62.
- [72] Zohary T, Robarts RD. Experimental study of microbial P limitation in the eastern Mediterranean. *Limnology and Oceanography*, 1998, 43(3): 387–395.
- [73] Dufour P, Berland B. Nutrient control of phytoplanktonic biomass in atoll lagoons and Pacific ocean waters: studies with factorial enrichment bioassays. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1999, 234(2): 147–166.
- [74] Wang HJ, Liang XM, Jiang PH, Wang J, Wu SK, Wang HZ. TN:TP ratio and planktivorous fish do not affect nutrient-chlorophyll relationships in shallow lakes. *Freshwater Biology*, 2008, 53(5): 935–944.
- [75] Whitton BA, Potts M. The ecology of cyanobacteria: their diversity in time and space. Dordrecht: Kluwer Academic, 2000: 281–306.
- [76] Xu N, Lü SH, Chen JF, He LS, Xie LC, Qi YZ. The influence of water temperature and salinity on the growth of *Scrippsiella trochoidea*. *Marine Environmental Science*, 2004, 23(3): 36–38. (in Chinese)
徐宁, 吕颂辉, 陈菊芳, 何丽诗, 谢隆初, 齐雨藻. 温度和盐度对锥状斯氏藻生长的影响. *海洋环境科学*, 2004, 23(3): 36–38.
- [77] Li WQ, Wang X, Li SY. Effects of light intensity and environment factors on marine primary productivity. *Journal of Xiamen University (Natural Science)*, 1989, 28(4): 423–426. (in Chinese)
李文权, 王宪, 李淑英. 光照强度及环境要素对海洋初级生产力的影响. *厦门大学学报(自然科学版)*, 1989, 28(4): 423–426.
- [78] Beardall J, Giordano M. Ecological implications of microalgal and cyanobacterial CO₂ concentrating mechanisms, and their

- regulation. *Functional Plant Biology*, 2002, 29(3): 335–347.
- [79] Li W, Yang J, Liu HB, Su YP. Effects of trace elements on the occurrence and development of water-blooms. *Freshwater Fisheries*, 2008, 38(5): 74–79. (in Chinese)
李威, 杨健, 刘洪波, 苏彦平. 微量元素对水华发生、发展的影响. *淡水渔业*, 2008, 38(5): 74–79.
- [80] Martin JH, Gordon M, Fitzwater SE. The case for iron. *Limnology and Oceanography*, 1991, 36(8): 1793–1802.
- [81] Boyd PW, Watson AJ, Law CS, Abraham ER, Trull T, Murdoch R, Bakker DCE, Bowie AR, Buesseler KO, Chang H, Charette M, Croot P, Downing K, Frew R, Gall M, Hadfield M, Hall J, Harvey M, Jameson G, LaRoche J, Liddicoat M, Ling R, Maldonado MT, McKay RM, Nodder S, Pickmere S, Pridmore R, Rintoul S, Safi K, Sutton P, Strzepek R, Tanneberger K, Turner S, Waite A, Zeldis J. A mesoscale phytoplankton bloom in the polar Southern Ocean stimulated by iron fertilization. *Nature*, 2000, 407(6805): 695–702.
- [82] Coale KH, Johnson KS, Chavez FP, Buesseler KO, Barber RT, Brzezinski MA, Cochlan WP, Millero FJ, Falkowski PG, Bauer JE, Wanninkhof RH, Kudela RM, Altabet MA, Hales BE, Takahashi T, Landry MR, Bidigare RR, Wang XJ, Chase Z, Strutton PG, Friederich GE, Gorbunov MY, Lance VP, Hiltling AK, Hiscock MR, Demarest M, Hiscock WT, Sullivan KF, Tanner SJ, Gordon RM, Hunter CN, Elrod VA, Fitzwater SE, Jones JL, Tozzi S, Koblizek M, Roberts AE, Herndon J, Brewster J, Ladizinsky N, Smith G, Cooper D, Timothy D, Brown SL, Selph KE, Sheridan CC, Twining BS, Johnson ZI. Southern ocean iron enrichment experiment: carbon cycling in high-and low-Si waters. *Science*, 2004, 304(5669): 408–414.
- [83] Lin Q, Gu N, Lin JD. Effect of ferric ion on nitrogen consumption, biomass and oil accumulation of a *Scenedesmus rubescens*-like microalga. *Bioresource Technology*, 2012, 112: 242–247.
- [84] Boyer GL, Brand LE. Trace elements and harmful algal blooms//Anderson DM, Cembella AD, Hallegraeff GM. *Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms*. Berlin: Springer Verlag, 1998: 489–508.
- [85] Hu HH, Shi YJ, Cong W, Cai ZL, Ouyang F. Response of *Prorocentrum minimum* growth to zinc limitation. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, 14(7): 1140–1142. (in Chinese)
胡晗华, 石岩峻, 丛威, 蔡昭铃, 欧阳藩. 微小原甲藻的生长及其对锌限制的响应. *应用生态学报*, 2003, 14(7): 1140–1142.
- [86] Wu YY, Li PP, Wang BL, Liu CQ, He M, Chen C. Composition and activity of external carbonic anhydrase of microalgae from karst lakes in China. *Phycological Research*, 2008, 56(2): 76–82.
- [87] Wang P, Cao JH, Li L, Yang H, Li GC. Utilization of Ca^{2+} and HCO_3^- in karst water by chlorella from different sources. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2013, 37(4): 626–631. (in Chinese)
王培, 曹建华, 李亮, 杨慧, 李光超. 不同来源小球藻对岩溶水 Ca^{2+} 、 HCO_3^- 利用的初步研究. *水生生物学报*, 2013, 37(4): 626–631.
- [88] Wang P, Hu QJ, Cao JH, Li L. Experimental study on utilization efficiency of Ca^{2+} and HCO_3^- in karst water by *Nostoc. Guizhaia*, 2014, 34(6): 799–805. (in Chinese)
王培, 胡清菁, 曹建华, 李亮. 念珠藻对岩溶水中 Ca^{2+} 、 HCO_3^- 利用效率实验研究. *广西植物*, 2014, 34(6): 799–805.
- [89] Wang P, Hu QJ, Yang H, Cao JH, Li L, Liang Y, Wang KR. Preliminary study on the utilization of Ca^{2+} and HCO_3^- in karst water by different sources of *Chlorella vulgaris*. *Carbonates and Evaporites*, 2014, 29(2): 203–210.
- [90] Li HT, Wu YY, Zhao LH. Effects of carbon anhydrase on utilization of bicarbonate in microalgae: a case study in Lake Hongfeng. *Acta Geochimica*, 2018, 37(4): 519–525.

Biological carbon pump effect of microalgae in aquatic ecosystems of karst areas

Zhuang Yan¹, Xiayu Wang¹, Wei Li^{1*}, Longjiang Yu^{1,2}

¹ Institute of Resource Biology and Biotechnology, Department of Biotechnology, College of Life Science and Technology, Huazhong University of Science and Technology, Wuhan 430074, Hubei Province, China

² Key Laboratory of Molecular Biophysics, Ministry of Education, Wuhan 430074, Hubei Province, China

Abstract: Microalgae play an important role in carbon sequestration in aquatic ecosystems. This review focuses on the proposal of biological carbon pump in aquatic ecosystems at karst areas, the role of microalgae biological carbon pump, the main environmental factors that affect microalgal carbon sequestration, and the research progress in carbon sequestration by microalgae in karst areas. By solving the key scientific problems to be put forward, we can provide the information of in-depth study on biological carbon pump mechanism by microalgae in karst aquatic ecosystems. Besides, the carbon sink potential of karst ecosystems will be scientifically understood and the karst carbon cycle theory also will be enriched.

Keywords: karst aquatic ecosystem, microalgae, carbon sequestration, biological carbon pump effect, environmental factors

(本文责编: 李磊)

Supported by the National Natural Science Foundation of China (41572342)

*Corresponding author. Tel/Fax: +86-27-87792432; E-mail: hulwei_009@163.com

Received: 19 October 2018; Revised: 22 April 2019; Published online: 6 May 2019

李为, 博士, 华中科技大学生命科学与技术学院副教授, 中国地质学会岩溶地质专业委员会委员, 自然资源部岩溶生态系统与石漠化治理重点实验室学术委员会委员。先后主持多项国家自然科学基金项目、中国地质调查局地质调查工作项目子课题, 在微生物及碳酸酐酶的岩溶碳汇作用及其机制、微生物及碳酸酐酶的生物矿化作用及其机理等方面取得较系统的研究成果。已在 *Geoderma*、*Plant and Soil*、*Applied Soil Ecology*、*Bioresource Technology*、*Chemical Engineering Journal*、*Colloids and Surfaces B: Biointerfaces* 等学术期刊发表 SCI 论文 10 余篇, 授权专利 7 项, 获省科技进步一等奖 1 项, 作为副主编出版生物技术与生物工程系列 iCourse 教材 1 部。

