

单细胞原生生物在海洋碳汇研究中的重要性和展望

汪光义^{1,2,3*} 白默涵^{1,2} 谢云轩^{1,2} 宋智泉^{1,2} 谢宁栋^{1,2} 张赛^{1,2}

(1. 天津大学环境科学与工程学院 天津 300072)

(2. 天津大学海洋生态环境研究中心 天津 300072)

(3. 天津大学海洋科学与技术学院 天津 300072)

摘要: 海洋是地球上最大的碳库, 通过对 CO₂ 的固定以及与大气物质和能量的交换, 海洋对全球气候的变化起到关键的调控作用。随着全球气候变化的加剧, 增加海洋碳汇已经成为应对全球气候变化的热门研究课题和主要途径之一。海洋微型生物在海洋的固碳过程及碳循环中起到关键的作用, 对海洋碳汇意义重大。本文综述了一类重要的海洋微型生物——单细胞原生生物在海洋碳汇研究中的重要性, 分析了其中的代表——网粘菌门(Labyrinthomycota)原生生物在海洋碳循环和次级生产中的意义, 并从清楚地认识海洋碳汇的过程和机制方面, 提出未来该领域急需解决的科学问题和可能的研究方案, 为丰富海洋碳汇研究的生物学基础提供理论依据。

关键词: 单细胞海洋原生生物, 海洋碳汇, 海洋碳循环

Perspective and significance of unicellular protists in ocean carbon sink

WANG Guang-Yi^{1,2,3*} BAI Mo-Han^{1,2} XIE Yun-Xuan^{1,2} SONG Zhi-Quan^{1,2}
XIE Ning-Dong^{1,2} ZHANG Sai^{1,2}

(1. School of Environmental Science and Engineering, Tianjin University, Tianjin 300072, China)

(2. Center for Marine Environmental Ecology, Tianjin University, Tianjin 300072, China)

(3. School of Ocean Science and Technology, Tianjin University, Tianjin 300072, China)

Abstract: The oceans are the largest carbon sink in the world and regulate the climate change through carbon fixation, the exchange of materials and energy with the atmosphere. As the global climate change becomes intensified, ocean carbon sink has become a popular research topic and one of major means to reduce global warming. Marine microbes play a pivotal role in ocean carbon fixation and ocean carbon cycling, makes an important meaning to ocean carbon sink. This paper summarizes the significance of unicellular marine protists in ocean carbon fixing and storage with an emphasis on members of Labyrinthomycota and their roles in marine carbon recycling and ocean

Foundation items: National Key Research and Development Program of China (2016YFA0601401); National Nature Science Foundation of China (31670044)

*Corresponding author: Tel: 86-22-87401790; E-mail: gywang@tju.edu.cn

Received: June 22, 2017; **Accepted:** August 30, 2017; **Published online** (www.cnki.net): September 11, 2017
基金项目: 国家重点研发计划项目(2016YFA0601401); 国家自然科学基金(31670044)

*通信作者: Tel: 86-22-87401790; E-mail: gywang@tju.edu.cn

收稿日期: 2017-06-22; 接受日期: 2017-08-30; 网络首发日期(www.cnki.net): 2017-09-11

secondary production. For better understanding of the processes and mechanisms for ocean carbon sink, several important topics and potential solutions were discussed. Hopefully, it will provide some useful information and guidelines for the biological aspects of ocean carbon sink.

Keywords: Unicellular marine protists, Ocean carbon sink, Ocean carbon cycle

海洋是个巨大的碳库, 其可溶性无机碳(DIC)的碳存量约为 3.74×10^{13} t, 可溶性有机碳(DOC)的碳存量约为 6.62×10^{11} t^[1]。在温室效应日趋显著的今天, 海洋增汇为我们解决气候问题提供了新的出路。海洋微型生物(包括个体大小为 $0.8 \mu\text{m}$ – $20.0 \mu\text{m}$ 的微型浮游生物和 $0.2 \mu\text{m}$ – $2.0 \mu\text{m}$ 的超微型浮游生物)在海洋碳汇中的重要作用正在逐渐被研究者所认识^[2]。随着“海洋微型生物碳泵”理论的提出^[1], 微型生物主导的海洋碳汇的过程和机制受到了前所未有的关注^[3-5]。单细胞原生生物是一类重要的海洋真核微型生物, 它们在海洋中拥有巨大的生物量和丰富的多样性^[6], 在海洋碳循环中起到重要的作用。既有部分单细胞原生生物通过光合作用直接参与无机碳的固定, 也有部分单细胞原生生物以消费者的身份参与以食物链、微生物环介导碳的流动。此外, 作为重要的分解者, 部

分海洋单细胞原生生物能够释放胞外酶, 参与海洋中动植物遗体的分解和海洋 DOC 的吸收与转化, 并为浮游植物等 CO_2 的固定者提供无机元素。因此, 对海洋碳汇的研究不应忽略单细胞原生生物在其中的作用。

1 海洋单细胞原生生物分类

原生生物是海洋中广泛存在的一类重要的真核生物, 大部分为单细胞生物^[6]。在传统的五界学说中, 原生生物自成一界(即原生生物界 Protista)。随着对生命进化认识的不断加深, 现代的生物系统发育分析将单细胞原生生物纳入真核生物域的超群(Supergroup)体系。在该体系中, 单细胞原生生物覆盖了真核生物的全部超群(表 1), 其主体被分入古虫界(Excavates)、囊泡藻界(Chromalveolata)和变形虫界(Amoebozoa)^[6]。

表 1 单细胞原生生物在真核生物域超群中的分布和特点

Table 1 Unicellular protists and their features in supergroups of the domain Eukarya

真核生物域超群 Supergroups of the domain Eukarya	代表性单细胞原生生物 Typical unicellular protists	该类群原生生物特点 Features of this group
泛植物界 Archaeplastida	绿藻 Chlorophyte algae	具有光合能力
变形虫界 Amoebozoa	变形虫 Amoebas	具有较好的迁移能力, 在海洋中分布广泛, 但总体丰度不高
有孔虫界 Rhizaria	根肿菌 Plasmodiophorids, 有孔虫 Foraminiferans, 棘骨虫 Acantharia	是较新划分的一个类群, 具有相对复杂的外骨骼结构
古虫界 Excavata	眼虫 Euglenids, 锐滴虫 Oxyomonads, 锥虫 Trypanosomids	大部分寄生在动物体内
囊泡藻界 Chromalveolata	主要包含囊泡虫类 Alveolata 和不等鞭毛类 Stramenopiles 两大分支, 其中囊泡虫类主要包含甲藻 Dinoflagellates、纤毛虫 Ciliates、顶复虫 Apicomplexans; 不等鞭毛类主要包含硅藻 Diatoms、褐藻 Brown algae、卵菌 Oomycetes、网粘菌 Labyrinthulids、蛙片虫 Opalinids、金藻 Golden algae 等	是单细胞原生生物最大的分类群, 具有多种营养类型
后鞭毛生物界 Opisthokonta	领鞭虫 Choanoflagellates、微孢子虫 Microsporidia	在海洋中广泛分布, 部分类群能够适应极地海洋环境, 与动物有着直接的进化关系

对于明确单细胞原生生物在海洋碳循环中的作用,理解它们在海洋碳汇研究中的重要性来说,以营养类型和生态功能为分类依据的功能类群划分意义远大于系统生物学类群划分。为此, Mitra 等将原生生物分为 4 类^[7]:第 1 类为严格异养型原生生物;第 2 类为严格自养型原生生物;第 3 类为混合营养型原生生物,此种原生生物可以光合自养,也常具备吞噬异养的能力;第 4 类为非常态混合营养型原生生物,此种原生生物仅在少数条件下可以进行吞噬异养行为。除第 1 类外,后 3 类原生生物均有光合能力,本文接下来分别讨论单细胞光合原生生物和单细胞严格异养型原生生物在海洋碳循环及碳汇研究中的意义。

2 单细胞光合原生生物在海洋碳汇中的作用

海洋生物通过光合作用固定 CO_2 是海洋碳循环中重要的一步,也是海洋碳汇重要的机制。全球海洋生物通过光合作用利用的碳量每年可达 $50 \text{ pg}^{[8]}$,硅藻、甲藻、矽藻等真核微藻为代表的一大类群具有光合能力的海洋浮游单细胞原生生物在其中起到了重要的作用^[9]。Jardillier 等^[10]研究认为,海洋中真核浮游生物的固碳量能够达到海洋浮游生物总固碳量的 44%,其固碳能力可以与众所周知的蓝绿藻类原核生物相媲美。作为海洋生态系统中的初级生产者,它们是构成海洋食物链和食物网的重要基础;通过光合作用,它们将海水中溶解的无机碳转化为有机碳,降低海水中 CO_2 分压,同时从海水中吸收硝酸盐、磷酸盐等溶解的营养盐,提高表层水的碱度,进一步降低水体中 CO_2 的分压,促进大气 CO_2 向海水中扩散^[11]。

传统的研究认为,光合原生生物产生的有机物在其生命过程中大部分转化为细胞成分保留在细胞体内,在细胞凋亡而解体后才以溶解物或胶体物质形式释放到水体中。现有研究表明,在光合原生生物合成的有机物中,有相当一部分以可溶性有机物(DOM)的形式直接释放到环境中,从而被异养生物所利用,用于次级生产^[12-13]。因

此,光合原生生物供给异养消费者的传统模型低估了它们的固碳能力以及它们在生态系统碳循环中的作用。

此外,许多单细胞光合原生生物既能够通过光合作用合成有机物,又能够摄食固体颗粒和微小生物体,或利用 DOM 来满足其生长和繁殖的需要。这类原生生物被称为混合营养型原生生物(Mixotrophic protists)^[14],主要属于甲藻门、黄藻门、褐藻门、金藻门、绿藻门、纤毛虫门,它们在近岸或开放海域等不同的生态系统中广泛存在^[15]。越来越多的证据表明,水生系统中大部分单细胞光合原生生物是混合营养型的,它们自养与异养的活动比率会受到光照、营养元素及其摄食颗粒等诸多因素影响。混合营养这一特性在海洋生态系统碳循环的理论和模型中一直被忽略,主要是因为传统实验室内的研究将原生生物置于严格的自养或异养条件下,对原生生物的混合营养活动了解较少,更缺乏适当的方法来阐释其在海洋生态系统碳循环中起到的作用。不过,最近有研究者在传统的食物网模型基础上加入混合营养型原生生物元素,构建出了新的食物网并加以模拟^[5]。结果表明,食物网进入稳定期的速度加快,初级生产的固碳量及浮游食物网中 DOC 含量都有所增加。在新的模型中,混合营养型原生生物一方面通过自养活动释放 DOM 供给细菌生长,而另一方面又可通过异养活动捕食细菌,这使得生态系统中碳传递效率更高。由此可见混合营养型原生生物在海洋固碳机制中的特殊性,它们是未来碳汇研究中的重要群体。环境因子和人类活动对这类原生生物营养特性的影响将是海洋碳增汇的重要课题。

3 单细胞异养原生生物——海洋碳汇研究不可忽视的一部分

海洋碳循环不仅依赖于光合生物对 CO_2 的固定,也依赖于异养生物通过呼吸作用产生的 CO_2 ^[16]。单细胞异养原生生物能够消费光合生物所

固定的碳, 通过自身的呼吸作用产生 CO_2 返还给自然环境, 并且可以通过海洋食物链参与固定碳的传递和转化, 在海洋碳循环过程中发挥重要的作用。

单细胞异养原生生物广泛分布于海洋中。在深度为 200–4 000 m 的全球海洋中^[17], 其丰度达 $(11\pm 1)-(72\pm 19)$ cells/mL, 生物量达 $(50\pm 14)-(280\pm 46)$ pg C/mL。近期的少量研究表明, 在近岸海域中单细胞异养原生生物生物量可超过浮游细菌, 它们对次级生产的贡献也要大于浮游的原核生物^[18]。

海洋中 95% 以上的有机碳是可溶性有机碳 (DOC)^[19], 部分单细胞异养原生生物产生的胞外酶被认为是产生 DOC 的机制之一^[1]。作为海洋生态系统中重要的消费者, 单细胞异养原生生物还能够通过捕食作用影响细菌的群落结构, 从而间接影响 DOC 的降解和转化^[20]。不同单细胞异养原生生物的个体大小和捕食特性的差异很大, 它们能够消费藻类、细菌以及其它原生生物等各种低级生物^[21-23], 从而占据多个营养级, 广泛参与到海洋碳循环过程中。在深海环境或某些极端环境中, 单细胞异养原生生物大量存在^[24-25], 并构成了牧食食物链和碎屑食物链的核心。由于光合作用的缺失, 深海微生物食物网的维持有赖于上层有机物的输入和原核生物的生产。如果说原核生物是深海食物网中碳输入的起点, 那么单细胞异养原生生物则是直接捕食这些原核生物的最主要的初级消费者^[26]。作为生态系统中连接原核生产者与高营养级消费者不可或缺的一环, 单细胞异养原生生物巨大的生物量中蕴含了大量的生物有机碳, 这些有机碳的流动方向和传递机制对碳汇的研究意义重大。

单细胞异养原生生物还是海洋环境中重要的分解者。特别是对于一些难降解的有机物, 部分单细胞异养原生生物降解能力很强, 如有研究表明墨西哥湾海域纤毛虫等异养原生生物对四肽 AVFA (丙氨酸-缬氨酸-苯丙氨酸-丙氨酸) 的分解能

力远远大于同一海域细菌^[27]。在海洋碳汇的研究中, 通过形成海洋惰性溶解有机碳 (RDOC) 碳库来进行储碳的机制受到特别关注。异养微生物利用海洋中的 DOC 产生 RDOC 的过程被认为是形成 RDOC 碳库的主要原因^[19], 然而单细胞异养原生生物能否通过自身的代谢产生 RDOC 还有待进一步研究。

4 网粘菌门原生生物在海洋碳汇和碳循环中的作用

网粘菌门 (Labyrinthulomycota) 有一个纲, 即网粘菌纲 (Labyrinthulomycetes)。这是一类大量且广泛分布于海洋的单细胞异养原生生物, 其显著特征是具有可提供细胞与基质间物理及营养联系的特殊结构的外质网, 以及由薄层蛋白与硫化多糖组成的细胞壁^[28]。这类原生生物作为许多鱼类和浮游动物的捕食对象, 是海洋食物链碳传递过程的重要一环, 而且在海洋有机物的矿化方面具有类似真菌的重要作用。它们能够降解许多有机聚合物, 包括孢粉素等一些很难降解的物质^[28], 对于海洋碳汇和碳循环过程具有重要而独特的意义。

网粘菌纲主要由盘根足虫目 (Labyrinthulida) 和破囊壶菌目 (Thraustochytrida) 组成^[29]。盘根足虫目微生物主要以寄生或共生的方式附着在活的海洋藻类和海草体内^[29], 并通过分泌胞外酶 (如蛋白酶) 降解、转化和利用宿主体内的有机物, 对海洋生态系统的碳循环过程具有一定的调节作用。相比于盘根足虫目微生物, 人们对于破囊壶菌目微生物 (即破囊壶菌) 的研究更多。破囊壶菌既可以独立浮游生活, 也可以在藻类、植物残渣上进行腐生, 还有少部分寄生在文蛤、鲍鱼等无脊椎动物身上^[30]。除了为高营养级的鱼类、浮游动物提供有机碳外, 破囊壶菌还为这些海洋生物提供了所必需的二十二碳六烯酸 (DHA) 等不饱和脂肪酸^[31]。破囊壶菌广泛分布在河口、大洋和沿海红树林地区, 具有高度的环境适应性, 在气候寒冷的高海拔地区海域, 甚至是在石油烃污染的海域, 均有破囊壶菌

被分离鉴定的报道^[30-33]。它们在种群数量上的优势也在部分海域得以体现。如在阿拉伯海域中,破囊壶菌的丰度极高,达到了 1.31×10^6 cells/L^[33];在日本夙川河和大阪海湾水域,破囊壶菌丰度最高可达 2.66×10^5 cells/L^[34];在印度洋赤道海域,破囊壶菌丰度最高可达 6.75×10^5 cells/L^[32];在北太平洋夏威夷海域,破囊壶菌的丰度最高可达 6.30×10^5 cells/L^[18]。破囊壶菌在海洋底泥中也有大量的分布,如在地中海砂质海岸,破囊壶菌的平均丰度达 4.23×10^4 cells/L,最高可接近 10^5 cells/L^[35]。此外,破囊壶菌个体细胞含碳量也很高,可达 1.65×10^{-4} $\mu\text{g C/细胞}$,远远高于细菌单细胞碳含量(是浮游细菌的近 700 倍),而且其细胞内碳氮比高达 10.4^[36]。有研究表明,在某些水域中破囊壶菌的生物量会高于细菌,如夏威夷海域破囊壶菌的生物量水平最高可达到同期细菌的 365.1%^[18]。破囊壶菌在海洋环境中的高生物量显示,它们对海洋有机碳库具有显著贡献。

作为环境中的分解者,多株破囊壶菌被证明可以分解并利用细菌残体、藻类碎屑甚至酒糟等有机废弃物^[37-39]。通过分泌脂肪酶、蛋白酶、纤维素酶、几丁质酶等^[31,40-41]一系列胞外酶,破囊壶菌能够将环境中的含碳有机物分解,释放出无机盐被环境中的生产者利用,对碳循环过程起到重要的作用。破囊壶菌胞外酶的研究和利用也是今后的研究热点之一。

传统的碳循环理论认为,细菌和古菌是海洋生态系统中有机物降解的核心。而破囊壶菌同样作为分解者,它们与细菌的竞争或协同机制受到了研究者广泛的关注。目前的研究尚未发现破囊壶菌能够合成抗生素或者利用细菌不能利用的物质,Raghukumar 等提出破囊壶菌采用了“Leftover-scavenger”的生存策略^[36],在这种策略下破囊壶菌能够将细菌分解后残余的有机物进行更彻底的分解。本课题组对深圳近海破囊壶菌的丰度及其环境中的十几项生物、化学和物理因子的多元逐步回归分析结果显示,破囊壶菌的丰度受细菌丰度的影响极大,这也暗示破囊壶菌可能与细菌协同

完成有机质的分解和转化^[42]。这对理解腐生原生生物在海洋生态系统碳循环中的位置有重要的借鉴意义。

破囊壶菌在近岸海域分布很广、丰度很高,而且对有机碎屑具有特殊的降解能力,因而对近岸碳汇有着重要的意义。但不恰当的人类扰动,如工业、生活污水的排放导致近岸海水重金属污染及海水盐度变化等,会影响破囊壶菌的生长、繁殖及其多样性^[43-45],从而干扰破囊壶菌参与碳循环的过程,进而影响海洋碳汇。进一步研究和理解破囊壶菌与人类活动的相互作用关系,将有助于更加深刻、全面地认识破囊壶菌在人类活动干扰下的近海碳汇中的实际作用。

5 讨论与展望

海洋微生物是海洋碳汇的重要参与者。包括单细胞光合原生生物在内的初级生产者将空气及海水表面的无机碳源固定为有机碳,为高营养级的消费者提供有机碳源。位于海水深层直至沉积层的单细胞异养原生生物是巨大海洋碳库的主要组成成员^[1]。基于微生物对海洋碳汇的影响,焦念志研究团队^[2,19]提出微生物碳汇的理论,解释了碳元素向深海沉积的过程及其影响因素。本文总结了一类重要的海洋微生物群体——单细胞原生生物的主要种类和营养类型,介绍了它们在海洋碳循环中的作用,以网粘菌门原生生物为例,讨论了单细胞原生生物对海洋碳库的显著贡献及其参与海洋碳汇的具体形式、过程和机制,并指出人类活动会干扰其参与碳循环的过程,进而影响海洋碳汇。

不过,目前我们对单细胞原生生物在海洋碳汇中的作用研究尚在起步阶段,对主要碳汇功能类群中小尺度内的单细胞原生生物的多样性、群体结构和丰度还缺乏全面的了解;特别是近海海域人类活动和气候变化对主要碳汇功能类群的原生生物的动态变化和相互之间的关系了解不够。持续的野外观测,结合组学方法有望解决这类问

题。基于可培养原生生物的生理生化研究有助于了解主要碳汇单细胞原生生物的储碳机制; 结合生物模式来具体估算主要单细胞原生生物的储碳能力也是未来要研究的课题之一。

原生生物复杂的营养模式及代谢网络也增加了定量评估它们对于海洋碳汇影响的难度。选择具有代表性的模式生物, 阐明它们的生长及代谢模式可以为明确近海海域微型生物对碳汇的贡献提供理论依据。网粘菌门原生生物便是很有代表性的研究对象。作为一类典型的海洋单细胞原生生物, 它们广泛分布于不同纬度和水深的海洋水体中。在特定的海域, 其生物量甚至远高于浮游细菌, 蕴含着大量的生物有机碳。在海洋, 特别是近岸海域中, 它们积极参与海洋碳循环过程。同时, 它们较易受到海域污染的影响, 也是研究人工干扰对海洋碳汇影响的绝佳对象。我国有着绵长的海岸线, 以网粘菌门生物为代表的单细胞原生生物广泛分布于我国近海海域。通过定性、定量的手段深入研究它们的多样性和丰度, 以及其固碳、储碳机制, 有助于提出合理的碳增汇方案及碳补偿机制。总之, 对单细胞原生生物的研究在海洋碳汇研究中十分重要, 该研究领域也是未来海洋微生物碳汇研究的热点之一。

REFERENCES

- [1] Jiao NZ, Herndl GJ, Hansell DA, et al. Microbial production of recalcitrant dissolved organic matter: long-term carbon storage in the global ocean[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2010, 8(8): 593-599
- [2] Jiao NZ. Carbon fixation and sequestration in the ocean, with special reference to the microbial carbon pump[J]. *Scientia Sinica Terrae*, 2012, 42(10): 1473-1486 (in Chinese)
焦念志. 海洋固碳与储碳——并论微型生物在其中的重要作用[J]. *中国科学: 地球科学*, 2012, 42(10): 1473-1486
- [3] Pozzato L, van Oevelen D, Moodley L, et al. Sink or link? The bacterial role in benthic carbon cycling in the Arabian Sea's oxygen minimum zone[J]. *Biogeosciences*, 2013, 10(11): 6879-6891
- [4] Jørgensen L, Stedmon CA, Granskog MA, et al. Tracing the long-term microbial production of recalcitrant fluorescent dissolved organic matter in seawater[J]. *Geophysical Research Letters*, 2014, 41(7): 2481-2488
- [5] Mitra A, Flynn KJ, Burkholder JM, et al. The role of mixotrophic protists in the biological carbon pump[J]. *Biogeosciences*, 2014, 11(4): 995-1005
- [6] Caron DA, Countway PD, Jones AC, et al. Marine protistan diversity[J]. *Annual Review of Marine Science*, 2012, 4: 467-493
- [7] Mitra A, Flynn KJ, Tillmann U, et al. Defining planktonic protist functional groups on mechanisms for energy and nutrient acquisition: incorporation of diverse mixotrophic strategies[J]. *Protist*, 2016, 167(2): 106-120
- [8] Field CB, Behrenfeld MJ, Randerson JT, et al. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components[J]. *Science*, 1998, 281(5374): 237-240
- [9] Medlin LK, Kooistra WHCF. Methods to estimate the diversity in the marine photosynthetic protist community with illustrations from case studies: a review[J]. *Diversity*, 2010, 2(7): 973-1014
- [10] Jardillier L, Zubkov MV, Pearman J, et al. Significant CO₂ fixation by small prymnesiophytes in the subtropical and tropical northeast Atlantic Ocean[J]. *The ISME Journal*, 2010, 4(9): 1180-1192
- [11] Yan GA, Liu YD. Aquatic ecosystems: carbon cycle and as atmospheric CO₂ sink[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(5): 827-833 (in Chinese)
严国安, 刘永定. 水生生态系统的碳循环及对大气 CO₂ 的汇[J]. *生态学报*, 2001, 21(5): 827-833
- [12] Wear EK, Carlson CA, Windecker LA, et al. Roles of diatom nutrient stress and species identity in determining the short- and long-term bioavailability of diatom exudates to bacterioplankton[J]. *Marine Chemistry*, 2015, 177: 335-348
- [13] Thornton DCO. Dissolved organic matter (DOM) release by phytoplankton in the contemporary and future ocean[J]. *European Journal of Phycology*, 2014, 49(1): 20-46
- [14] Flynn KJ, Stoecker DK, Mitra A, et al. Misuse of the phytoplankton-zooplankton dichotomy: the need to assign organisms as mixotrophs within plankton functional types[J]. *Journal of Plankton Research*, 2013, 35(1): 3-11
- [15] Mitra A, Castellani C, Gentleman WC, et al. Bridging the gap between marine biogeochemical and fisheries sciences; configuring the zooplankton link[J]. *Progress in Oceanography*, 2014, 129: 176-199
- [16] Worden AZ, Follows MJ, Giovannoni SJ, et al. Rethinking the marine carbon cycle: factoring in the multifarious lifestyles of microbes[J]. *Science*, 2015, 347(6223): 1257594
- [17] Pernice MC, Forn I, Gomes A, et al. Global abundance of planktonic heterotrophic protists in the deep ocean[J]. *The ISME Journal*, 2015, 9(3): 782-792
- [18] Li Q, Wang X, Liu XH, et al. Abundance and novel lineages of thraustochytrids in Hawaiian waters[J]. *Microbial Ecology*, 2013, 66(4): 823-830
- [19] Jiao NZ, Zhang CL, Li C, et al. Controlling mechanisms and climate effects of microbial carbon pump in the ocean[J]. *Scientia Sinica Terrae*, 2013, 43(1): 1-18 (in Chinese)
焦念志, 张传伦, 李超, 等. 海洋微型生物碳泵储碳机制及气候效应[J]. *中国科学: 地球科学*, 2013, 43(1): 1-18
- [20] Saleem M, Fetzer I, Harms H, et al. Trophic complexity in aqueous systems: bacterial species richness and protistan predation regulate dissolved organic carbon and dissolved total nitrogen removal[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2016, 283(1825): 20152724
- [21] Mohamed ZA, Al-Shehri AM. Grazing on *Microcystis aeruginosa* and degradation of microcystins by the heterotrophic flagellate

- Diphyllia rotans*[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2013, 96: 48-52
- [22] Wei J. Simulating on the seasonal variation of the microbial food loop and its role in the main food chain in the Yellow Sea with an ecosystem model[D]. Qingdao: Doctoral Dissertation of Ocean University of China, 2012 (in Chinese)
魏静. 黄海微食物环季节变化及对主食物链贡献的生态动力学模拟研究[D]. 青岛: 中国海洋大学博士学位论文, 2012
- [23] Dayel MJ, King N. Prey capture and phagocytosis in the choanoflagellate *Salpingoeca rosetta*[J]. PLoS One, 2014, 9(5): e95577
- [24] Kudryavtsev A, Pawlowski J. *Squamamoeba japonica* n. g. n. sp. (Amoebozoa): a deep-sea amoeba from the Sea of Japan with a novel cell coat structure[J]. Protist, 2013, 164(1): 13-23
- [25] Stoeck T, Filker S, Edgcomb V, et al. Living at the limits: evidence for microbial eukaryotes thriving under pressure in deep anoxic, hypersaline habitats[J]. Advances in Ecology, 2014, 2014: 532687
- [26] Rocke E, Pachiadaki MG, Cobban A, et al. Protist community grazing on prokaryotic prey in deep ocean water masses[J]. PLoS One, 2015, 10(4): e0124505
- [27] Liu ST, Riesen A, Liu ZF. Differentiating the role of different-sized microorganisms in peptide decomposition during incubations using size-fractionated coastal seawater[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2015, 472: 97-106
- [28] Collado-Mercado E, Radway JC, Collier JL. Novel uncultivated labyrinthulomycetes revealed by 18S rDNA sequences from seawater and sediment samples[J]. Aquatic Microbial Ecology, 2010, 58(3): 215-228
- [29] Pan JW, del Campo J, Keeling PJ. Reference tree and environmental sequence diversity of Labyrinthulomycetes[J]. Journal of Eukaryotic Microbiology, 2017, 64(1): 88-96
- [30] Singh P, Liu Y, Li L, et al. Ecological dynamics and biotechnological implications of thraustochytrids from marine habitats[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2014, 98(13): 5789-5805
- [31] Liu Y, Singh P, Sun Y, et al. Culturable diversity and biochemical features of thraustochytrids from coastal waters of Southern China[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2014, 98(7): 3241-3255
- [32] Damare V, Raghukumar S. Abundance of thraustochytrids and bacteria in the equatorial Indian Ocean, in relation to transparent exopolymeric particles (TEPs)[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2008, 65(1): 40-49
- [33] Raghukumar S, Ramaiah N, Raghukumar C. Dynamics of thraustochytrid protists in the water column of the Arabian Sea[J]. Aquatic Microbial Ecology, 2001, 24(2): 175-186
- [34] Ueda M, Nomura Y, Doi K, et al. Seasonal dynamics of culturable thraustochytrids (Labyrinthulomycetes, Stramenopiles) in estuarine and coastal waters[J]. Aquatic Microbial Ecology, 2015, 74(3): 187-204
- [35] Bongiorno L, Pignataro L, Santagelo G. Thraustochytrids (fungoid protist): an unexplored component of marine sediment microbiota[J]. Scientia Marina, 2004, 68(S1): 43-48
- [36] Raghukumar S, Damare VS. Increasing evidence for the important role of Labyrinthulomycetes in marine ecosystems[J]. Botanica Marina, 2011, 54(1): 3-11
- [37] Wahid MI, Yoshikawa T, Sakata T. Bacteriolytic activity and growth of marine isolates of labyrinthulids on dead bacterial cells[J]. Fisheries Science, 2007, 73(6): 1286-1294
- [38] Sathe-Pathak V, Raghukumar S, Raghukumar C, et al. Thraustochytrid and fungal component of marine detritus. 1. Field studies on decomposition of the brown alga *Sargassum cinereum* J. Ag[J]. Indian Journal of Marine Sciences, 1993, 22(3): 159-167
- [39] Taoka Y, Nagano N, Kai H, et al. Degradation of distillery lees (*Shochu kasu*) by cellulase-producing thraustochytrids[J]. Journal of Oleo Science, 2017, 66(1): 31-40
- [40] Gupta A, Singh D, Byreddy AR, et al. Exploring omega-3 fatty acids, enzymes and biodiesel producing thraustochytrids from Australian and Indian marine biodiversity[J]. Biotechnology Journal, 2016, 11(3): 345-355
- [41] Byreddy AR, Rao NM, Barrow CJ, et al. Evaluation of cell disruption method for lipase extraction from novel thraustochytrids[J]. Algal Research, 2017, 25: 62-67
- [42] Liu Y, Singh P, Liang YM, et al. Abundance and molecular diversity of thraustochytrids in coastal waters of Southern China[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2017, 93(6): fix070
- [43] Lin YC, Leño EM, Pang KL. Effects of Cu(II) and Zn(II) on growth and cell morphology of thraustochytrids isolated from fallen mangrove leaves in Taiwan[J]. Botanica Marina, 2010, 53(6): 581-586
- [44] Damare VS. Diversity of thraustochytrid protists isolated from brown alga, *Sargassum cinereum* using 18S rDNA sequencing and their morphological response to heavy metals[J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 2015, 95(2): 265-276
- [45] Tsu CKM, Fan KW, Chow RKK, et al. Zoospore production and motility of mangrove thraustochytrids from Hong Kong under various salinities[J]. Mycoscience, 2012, 53(1): 1-9