

<https://doi.org/10.3799/dqkx.2024.146>



聚球藻 XM24 中发现疑似为硅酸转运子的基因

韩雅波¹, 孙 军^{1,2*}

1. 天津科技大学印度洋生态研究中心, 天津 300457

2. 中国地质大学(武汉)生物地质与环境地质国家重点实验室, 湖北武汉 430078

摘要: 硅是硅藻所必需的营养物质. 硅藻可以通过硅酸转运子(Silicon Transporter, SIT)蛋白吸收环境中的溶解硅, 在全球海洋的硅循环中起着重要作用. 海洋单细胞聚球藻(*Synechococcus*)也被发现可以进行硅的累积作用. 由于聚球藻进化出现的时间远远早于硅藻, 推测也可以像硅藻一样通过 SIT 这样的转运蛋白来吸收海洋中的溶解硅. 本研究在有硅和无硅两种条件下探究聚球藻中 SIT 存在的可能性, 最终找到 2 条疑似为 SIT 基因序列, 并成功预测得到其蛋白质序列及功能, 结果显示均与膜转运过程有关. 最终利用 AutoDock4 软件成功预测到蛋白质的活性位点.

关键词: SIT 基因; 聚球藻; 宏转录组; 蛋白质预测; 分子对接模拟; 海洋生物学.

中图分类号: Q172

文章编号: 1000-2383(2025)06-2444-08

收稿日期: 2024-10-07

A Gene Suspected to be Silicon Transporter was Found in *Synechococcus* sp. XM24

Han Yabo¹, Sun Jun^{1,2*}

1. Research Centre for Indian Ocean Ecosystem, Tianjin University of Science & Technology, Tianjin 300457, China

2. State Key Laboratory of Biogeology and Environmental Geology, China University of Geosciences (Wuhan), Wuhan 430078, China

Abstract: Silicate serves as a crucial nutrient for diatoms, which are capable of absorbing dissolved silicon from their surroundings through Silicon Transporter (SIT), thus playing a significant role in the global ocean's silicon cycle. Recent studies have indicated that marine single-celled *Synechococcus* also has the ability to accumulate silicon. Given that the evolution of *Synechococcus* predates that of diatoms, it is postulated that *Synechococcus* may utilize transporters such as SIT found in diatoms, to absorb dissolved silicon in the ocean. This research delves into the silicon accumulation in *Synechococcus* sp. XM24, particularly focusing on two key aspects. Firstly, the study investigates the potential presence of SIT in *Synechococcus* sp. XM24 under the condition of Depleted-Repleted silicate. Subsequently, two gene sequences suspected to encode SIT, were identified, and their protein sequences and functions were successfully predicted, shedding light on their involvement in membrane transport processes. Finally, AutoDock4 software was used to predict the active site of the protein.

Key words: SIT gene; *Synechococcus*; macrotranscriptome; protein prediction; molecular docking simulation; marine biology.

基金项目: 国家重点研发计划项目(No.2019YFC1407800); 国家自然科学基金项目(Nos. 41876134, 41676112); 教育部长江学者奖励计划(No. T2014253).

作者简介: 韩雅波(1998—), 男, 硕士研究生, 主要从事聚球藻的硅质化相关研究. ORCID: 0009-0003-2934-8625. E-mail: ybhan1222@163.com

* **通讯作者:** 孙军, ORCID: 0000-0001-7369-7871. E-mail: phytoplankton@163.com

引用格式: 韩雅波, 孙军, 2025. 聚球藻 XM24 中发现疑似为硅酸转运子的基因. 地球科学, 50(6):2444-2451.

Citation: Han Yabo, Sun Jun, 2025. A Gene Suspected to be Silicon Transporter was Found in *Synechococcus* sp. XM24. *Earth Science*, 50(6): 2444-2451.

0 引言

硅是硅藻所必需的一种营养物质.在没有硅的环境中,硅藻会停止细胞分裂并最终死亡.硅以正硅酸($\text{Si}(\text{OH})_4$)的形式被硅藻吸收(Amo and Brzezinski, 1999),是以一种依赖于 Na^+ 的协同运输进行转运,且 $\text{Si}(\text{OH})_4$ 与 Na^+ 的浓度之比为1:1(Bhattacharyya and Volcani, 1980).正硅酸被特定的硅酸转运子(Silicon Transporter, SIT)蛋白吸收进入细胞内(Bauerlein, 2000).SIT最初是在硅藻中发现的(Hildebrand *et al.*, 1997).目前基于硅藻对SIT进行了大量的研究,在36个属中发现了超过400条SIT基因序列(Lupas *et al.*, 1991; Hildebrand *et al.*, 1998; Armbrust *et al.*, 2004; Thamatrakoln *et al.*, 2006; Alverson, 2007; Sapriel *et al.*, 2009; Curnow *et al.*, 2012; Kang *et al.*, 2015; Marchenkov *et al.*, 2016, 2018).硅酸作为硅藻细胞内的重要pH缓冲物,扮演着维持细胞内稳定酸碱平衡的重要角色.硅酸的存在促进了碳酸氢盐的转化,从而为硅藻提供了更多的二氧化碳资源,进一步促进了其生长和代谢活动(Mann, 1999; Milligan and Morel, 2002).这个过程不仅使硅藻更有效地吸收了二氧化碳,同时也提高了其光合作用的效率,加速了生物质的合成和能量的获取.

蓝藻是一类广泛存在于自然环境中的微生物,其分布范围包括各种水域、土壤以及部分生物体内外.据化石记录显示,蓝藻已经存在了约27亿年,是地球上生命演化历程中的重要组成部分(Buick, 1992; Brasier *et al.*, 2002).聚球藻(*Synechococcus*)是海洋蓝藻最主要的代表性类群之一,其首次被发现可追溯至1979年(Waterbury *et al.*, 1979).作为一类微小而重要的单细胞藻类,聚球藻的直径通常在0.5~2.0 μm ,呈现出球状的形态(Johnson and Sieburth, 1979; Binder *et al.*, 1996).传统观点认为,硅藻在全球海洋的硅循环中起着主导作用,因为它们能够将表层海洋中的溶解硅输送到深海.这种观点在长期以来一直被广泛接受,并成为研究硅循环的基石(Struyf *et al.*, 2009),是研究硅碳耦合循环(silicon-carbon coupling cycle)的主要途径(孙军和魏玉秋, 2018).硅藻以其独特的硅质外壳在海洋中广泛分布,为硅循环的进行提供了坚实的基础(孙军等, 2016).然而,随着对海洋生态系统更深入的研究,我们发现单靠硅藻的观点很难解释大洋寡营养海域

中硅和碳之间的产出不平衡现象.相关研究发现,聚球藻这类超微型浮游植物主导着寡营养海区的初级生产力,对碳颗粒物的深层输出具有重要意义(Richardson and Jackson, 2007; Lomas and Moran, 2011; Wei *et al.*, 2022).这对硅藻在全球海洋硅循环的绝对地位有重要的挑战意义(孙军和魏玉秋, 2018).

在整个前寒武纪时期,浮游植物的进化密度相对较低,海洋硅的浓度保持在1.4 mM左右(Conley *et al.*, 2017),无定形硅的饱和度为2 mM(Krauskopf, 1956).自2012年第一次发现聚球藻可以进行硅的累积之后,众多研究人员对于硅累积的机制产生浓厚的兴趣,进行了一系列的研究工作(Baines *et al.*, 2012; Tang *et al.*, 2014; Deng *et al.*, 2015; Guidi *et al.*, 2016; Ohnemus *et al.*, 2016; Brzezinski *et al.*, 2017; Krause *et al.*, 2017).蓝藻在1~120 μM 的浓度范围内对Si缺乏专性需求,在80~100 μM 的浓度范围内对Si的富集变化较为明显,与硅藻相似(Brzezinski *et al.*, 2017).这些结果使我们推测,在硅浓度为1.4 mM的前寒武纪,蓝藻可能比硅藻更早地形成了硅累积机制,可以像硅藻一样通过SIT这样的转运蛋白来吸收海洋中的溶解硅.

目前对聚球藻的硅累积过程的机理还不清楚,为了深入探究聚球藻是否具有与硅累积相关的SIT基因,本研究设计室内培养实验并进行宏转录组学分析.室内培养实验设置了有硅和无硅两种条件,从生理生化参数测定(包括总生物硅和新生生物硅)及宏转录组测序分析两方面对聚球藻在两种环境条件下硅累积量的响应做出分析,寻找与硅酸转运相关的基因.

1 材料与方法

1.1 聚球藻来源

聚球藻 XM24 来自于 Zheng *et al.* (2018) 从厦门近岸分离出的藻种.

1.2 培养方法与培养条件

分别进行两组实验,有硅组与无硅组,培养基均为人工海水(补充材料表S1),此培养基为液体培养基,其中有硅组中硅酸盐的浓度为100 $\mu\text{mol/L}$,无硅组中硅酸盐的浓度即为不额外加硅酸盐的背景硅浓度,此浓度趋近于零,无法使用钼蓝法在紫外分光光度计下检测出来.实验所用培养瓶为聚碳酸酯瓶,以减少玻璃瓶中的硅对于培养体系的影响.

光照条件为 $100 \mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 培养体积为 400 mL, 温度为 25°C , 向培养液中添加 PDMPO 并使其终浓度为 $0.125 \mu\text{M}$ (Leblanc and Hutchins, 2005), 培养方式为半连续培养, 即通过每天定时监测细胞的生长, 确定细胞在生长周期的 $k/2$ 时期的数量, 通过公式:

(实际测得的细胞数量 $\div k/2$ 时期的细胞数量) \times 培养体积, (1)

来确定需要弃去的培养液, 再补充新鲜培养基和对应体积的 PDMPO 即可. PDMPO 可以在对聚球藻无毒害的情况下与细胞中产生的二氧化硅进行结合, 在特定的波长下产生荧光, 从而估计细胞对硅酸的摄入量. 每个条件设置 3 个平行样, 为后续宏转录组测序分析做准备. 在两组实验中, 无硅组除不加硅酸盐外, 其它培养基条件均与有硅组相同.

1.3 生物硅的测定方法

在聚球藻细胞状态稳定之后开始收样. 需要分别收取总 BSi (Biogenic Silica) 和新生 BSi 的样品, 使用 $0.6 \mu\text{m}$ 的 PC 膜, 过滤 5 mL 藻液, 将滤膜置于一 20°C 避光保存. 一共连续收取 5 d, 以减小误差.

总 BSi 是指细胞生命活动过程中吸收及利用的硅, 包含新生 BSi. 新生 BSi 是指细胞代谢过程中新产生的二氧化硅. 测定总 BSi 时需要使用热碱法 (Azam *et al.*, 1974) 提取细胞中的二氧化硅, 再使用硅钼蓝分光光度法 (白英丽等, 2019) (silicon molybdenum blue spectrophotometry) 在紫外分光光度计 812 nm 波长下测定吸光度. 具体步骤为: 将 $0.6 \mu\text{m}$ 的 PC 膜置于 60°C 干燥 $12\sim 24 \text{ h}$, 放入 15 mL 离心管, 加入 4 mL 的 NaOH 溶液 (浓度为 0.2 M), 混合均匀后沸水浴加热 $30\sim 40 \text{ min}$. 待混合液冷却后加入 1 mL 的盐酸 (浓度为 1 M), 混合均匀后静置 $10\sim 20 \text{ min}$. 从混合液中吸取 1 mL 上清液到新的离心管中, 加入 4 mL 超纯水, 混合均匀后加入 2 mL 钼酸盐 (酸性), 静置 $10\sim 30 \text{ min}$, 不超过 30 min , 再加入 3 mL 还原剂 (对甲替氨基酚—亚硫酸钠溶液 100 mL, 草酸溶液 60 mL, 浓硫酸与水比例为 1:3 的硫酸溶液 120 mL), 混合均匀后加盖反应 $2\sim 3 \text{ h}$, 最后在紫外分光光度计 812 nm 波长下测定.

测定新生 BSi 时需要使用热碱法提取细胞中的二氧化硅, 直接使用荧光分光光度计进行检测. 具体步骤为: 将 $0.6 \mu\text{m}$ 的 PC 膜置于 60°C 干燥 $12\sim 24 \text{ h}$, 放入 15 mL 离心管, 加入 4 mL 的 NaOH 溶液 (浓度为 0.2 M), 混合均匀后沸水浴加热 $30\sim 40 \text{ min}$.

待混合液冷却后加入 1 mL 的盐酸 (浓度为 1 M), 混合均匀后静置 $10\sim 20 \text{ min}$, 使用荧光分光光度计在 375 nm 下激发, 在 530 nm 处测定 PDMPO 的发射光谱.

1.4 T 检验

T 检验是一种经典的统计假设检验方法, 其主要目的是评估两个样本之间平均数差异是否显著. 本文使用此法来研究两种条件下聚球藻硅积累量的差异. 通常情况下, T 检验适用于样本量较小 ($n < 30$), 且总体标准差未知的情形. 应用条件包括: (1) 已知一个总体平均数; (2) 可以获取一个样本均数以及对应的样本标准差; (3) 样本数据来自正态分布或近似正态分布. 在 T 检验中涉及到两个基本的假设: (1) 零假设 (H_0): 假定两个样本的平均值之间不存在显著差异; (2) 备择假设 (H_1): 假定两个样本的平均值存在显著差异. 进行 T 检验时, 通常会设定一个显著性水平 (如 $\alpha = 0.01$), 用于判断是否拒绝零假设. 若 T 检验的计算得到的 P 值小于显著性水平 α , 那么就认为两个样本的平均值存在统计上的显著差异. 本文中得到的 $P < 0.01$, 说明两种条件下聚球藻的硅积累量具有显著性差异.

1.5 宏转录组测序

聚球藻藻种用 $0.2 \mu\text{m}$ 的 PC 膜进行过滤收集, 立即放入液氮速冻, 再转移至 -80°C 冰箱进行保存, 并在 3 个月内尽快进行测序. 本研究中的宏转录组测序由微科盟公司 (WEKEMO) 完成. 利用新一代测序技术 (Next Generation Sequencing) 进行检测, 按照链特异性建库方式建库后, 进行 Illumina 测序.

1.6 基因序列分析及蛋白质结构与功能预测

测序得到的差异基因序列经过提取并命名, 建立差异基因库, 用于与 XM24 参考基因组比对, 使用 TBtools (Chen *et al.*, 2023) 进行序列筛选, 打开 Blast Zone 模块, 先分别导入 XM24 参考基因组及差异基因序列建立本地数据库, 两数据库进行序列比对, 提取并提取出属于 XM24 的差异基因序列. 将得到的序列使用 Seqkit (Shen *et al.*, 2016) 软件翻译为蛋白质序列. 使用 PaddleHelix 平台的 HelixFold 模型 (Wang *et al.*, 2022) 进行蛋白质结构以及蛋白质功能的预测.

1.7 AutoDock4 分子对接模拟

本研究使用的小分子是硅酸 (Orthosilicic Acid), 其中含有 Si 原子. 而 Si 原子在分子对接中并不

常用,因此在 AutoDock4 (Morris *et al.*, 2009) 的参数文件中并不含有 Si 原子的参数,需要找到 AD4_parameters.dat 文件并将 Si 元素参数添加到其中,同时需要分别在 GPF 和 DPF 文件的首行添加代码 parameter_file AD4_parameters.dat 才可以正常运行 AutoDock4.

2 结果与讨论

2.1 有硅和无硅条件下聚球藻 XM24 的硅累积量变化

聚球藻在添加和不添加硅酸盐的培养基中分别生长,光照条件一致,使用半连续培养的方式保持细胞的状态在同一水平,待细胞状态稳定之后连续 5 天收取 BSi 样品,并使用 T 检验方法对得到的数据进行处理,结果如图 1. 图 1a 中有硅组的总 BSi 要显著高于无硅组 (*, 显著性水平 $P < 0.01$), 说明聚球藻可以适应有硅和无硅两种生存条件,并且细胞中的硅含量会随着环境中的硅含量的变化而变化. 事实上,无硅并不是完全做到去除培养基中的硅,在各种实验试剂制备以及培养容器制作过程中会不可避免的带入硅,因此这里的无硅是指没有引入额外的硅,背景硅含量是相同的 (Werner, 1977). 图 1b 中无硅状态下比有硅状态下新生 BSi 的量显著增加 (*, 显著性水平 $P < 0.01$), 说明外界环境中的硅含量会影响聚球藻对硅的利用. 无硅状态下新生 BSi 的量反而升高,可能有某些生理过程会需要部分硅来维持,比如可能会形成新的含硅细胞壁. 环境压力迫使聚球藻细胞对硅的循环加快,因此吸

收外界硅的过程会加快,导致新生 BSi 的量增加.

2.2 有硅和无硅条件下聚球藻 XM24 的宏转录组学分析

序列筛选及蛋白质的结构与功能预测. 宏转录组数据中差异基因的筛选标准为 $|\log_2(\text{FoldChange})| > 1$ 且 $pvalue < 0.05$, 这里的 $pvalue$ 已经是通过多重假设检验 (BH 方法) 校正得到的值,此时得到的是整个样品中的差异基因 (补充材料图 S3). 我们需要进一步筛选出我们感兴趣物种的序列,序列筛选时使用 TBtools 工具进行序列比对,一共筛选出 60 条属于 XM24 的差异基因序列. 将得到的 60 条序列使用 Seqkit 软件将其翻译为蛋白质氨基酸序列,按照不同长度将序列分为小于 100, 100~1 000, 1 000~2 000 和大于 2 000 这 4 类,分别包含 6 条、26 条、13 条和 15 条序列. 经过参考 SIT 的蛋白质序列长度,决定只分析长度在 100~1 000 的这 26 条蛋白质序列. 使用蛋白质预测模型 HelixFold 来预测 26 个蛋白质的结构,筛选出 pLDDT (per-residue local distance difference test) 得分超过 70 的蛋白质. pLDDT 是模型估计的一个 0~100 的置信度打分,置信度越高则模型接近真实结构的可能性越高 (置信度非常高: > 90 ; 高: $70 \sim 90$; 低: $50 \sim 70$; 非常低: < 50). 此处筛选出 3 个得分大于 70 的蛋白质. 并通过 PaddleHelix 公司平台的蛋白质功能预测模块与预测每个蛋白质的功能. 其中两个蛋白质成功预测出其功能 (A07_TRINITY_DN753_c0_g1 与 e_TRINITY_DN668_c0_g1), 一个蛋白质无法得出预测结果 (e_TRINITY_DN14139_c0_g1). A07_TRINITY_

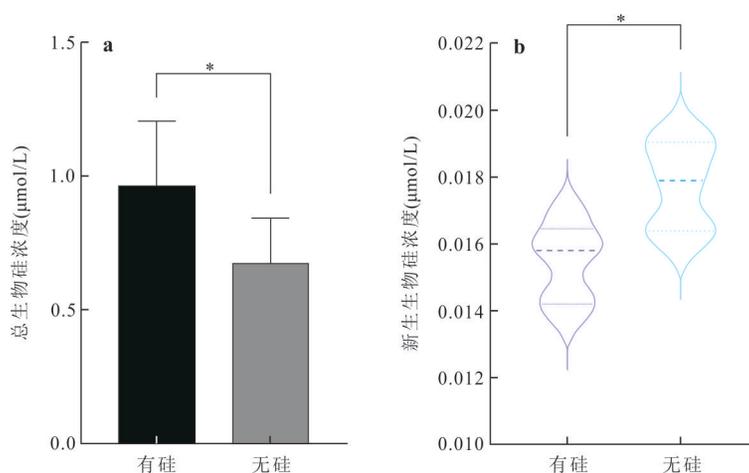


图1 有硅和无硅条件下,细胞中硅累积量的变化

Fig.1 Under Depleted-Repleted conditions, the amount of silicon accumulated in the cell changes

a. 表示总生物硅的浓度;b. 表示新生生物硅的浓度.* $P < 0.01$,代表具有显著差异

表 1 A07_TRINITY_DN753_c0_g1 蛋白质功能预测结果

Table 1 A07_TRINITY_DN753_c0_g1 protein function prediction results

Category	GO-Term	GO-Name	Confidence
Biological process	GO:0051179	Localization	0.66
Biological process	GO:0051234	Establishment of localization	0.65
Biological process	GO:0006810	Transport	0.65
Cellular component	GO:0031224	Intrinsic component of membrane	0.84
Cellular component	GO:0016021	Integral component of membrane	0.84
Cellular component	GO:0098796	Membrane protein complex	0.71

表 2 e_TRINITY_DN668_c0_g1 蛋白质功能预测结果

Table 2 e_TRINITY_DN668_c0_g1 protein function prediction results

Category	GO-Term	GO-Name	Confidence
Biological process	GO:0051179	Localization	0.55
Biological process	GO:0051234	Establishment of localization	0.54
Biological process	GO:0006810	Transport	0.53
Cellular component	GO:0031224	Intrinsic component of membrane	0.72
Cellular component	GO:0016021	Integral component of membrane	0.72

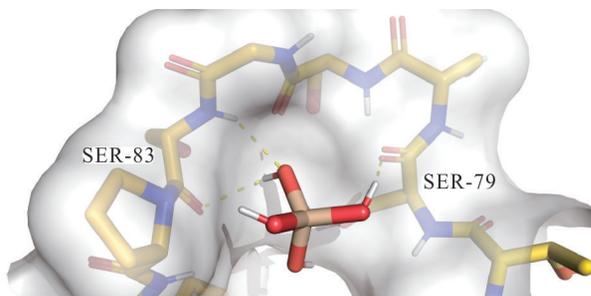


图 2 A07_TRINITY_DN753_c0_g1 蛋白质与硅酸分子对接结果

Fig. 2 The docking result of A07_TRINITY_DN753_c0_g1 protein and orthosilicic acid

白色为氢原子,红色为氧原子,蓝色为氮原子,黄色为碳原子,棕色为硅原子.SER代表丝氨酸残基,数字代表氨基酸残基在蛋白质中的位置

DN753_c0_g1、e_TRINITY_DN668_c0_g1 与 e_TRINITY_DN14139_c0_g1 的基因序列及翻译得到的蛋白质序列见补充材料 2. 差异基因对应参考基因组的位置见补充材料图 S1~S2. Gene Ontology (GO) 预测结果见表 1 与表 2.

补充材料图 S1~S2 展示出两条差异基因序列在参考基因组中的位置,已用数字将具体对应的碱基序号标出,“—”表示互补链,表明两条差异基因序列与参考基因组均为反向互补. 表 1 与表 2 分别展示出两条差异序列翻译得到的蛋白质所预测的功能结果,Confidence 表示预测置信度,此模型阈值为 0.5,大于 0.5 则视为结果可信. 两条序列表达的

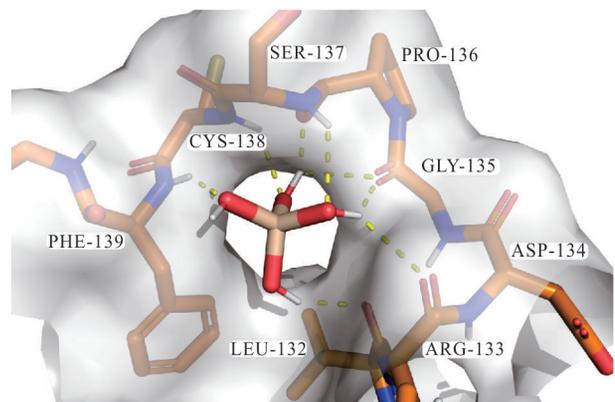


图 3 e_TRINITY_DN668_c0_g1 蛋白质与硅酸分子对接结果

Fig. 3 The docking result of e_TRINITY_DN668_c0_g1 protein and orthosilicic acid

白色为氢原子,红色为氧原子,蓝色为氮原子,橘黄色为碳原子,棕色为硅原子.LEU、ARG、ASP、GLY、PRO、CYS、PHE、SER 分别代表亮氨酸残基、天冬氨酸残基、甘氨酸残基、脯氨酸残基、半胱氨酸残基、苯丙氨酸残基、丝氨酸残基,数字代表氨基酸残基在蛋白质中的位置

蛋白质可能均与生物过程(Biological process)中细胞转运过程以及细胞组分(cellular component)中细胞膜组成有关. 此结果表明,这两种蛋白质极有可能与聚球藻 XM24 细胞的硅转运有关,即推测 A07_TRINITY_DN753_c0_g1 与 e_TRINITY_DN668_c0_g1 两条基因可能调控聚球藻 XM24 细胞对于硅酸盐的转运过程,是聚球藻中的 *SIT* 基因.

2.3 蛋白质与小分子的对接模拟

分子对接模拟使用 AutoDock4, 将以上预测得到的两种蛋白质作为受体, 硅酸分子(见补充材料 2)作为配体进行对接, 对接结果如图 2 和图 3, 是得到的最稳定的结构。

A07_TRINITY_DN753_c0_g1 蛋白质与硅酸分子的结合能为 -2.18 kcal/mol, 对接的主要位点为硅酸分子的羟基与蛋白质的残基 SER-80 和 SER-83, 一共形成了 3 条氢键。e_TRINITY_DN668_c0_g1 蛋白质与硅酸分子的结合能为 -3.31 kcal/mol, 对接的主要位点为硅酸分子的羟基与蛋白质的残基 LEU132、ARG-133、GLY-135、PRO-136、SER-137、CYS-138 和 PHE-139, 一共形成了 8 条氢键。此结果初步预测出硅酸分子可能与以上两个 SIT 类似蛋白质的结合位点。

3 结论

室内培养实验设定了有硅与无硅条件来探究不同条件对聚球藻硅累积的影响。有硅组的总 BSi 含量要显著高于无硅组 (*, $P < 0.01$), 说明聚球藻可以适应有硅和无硅两种生存条件, 并且细胞中的硅含量会随着环境中的硅含量的变化而变化。无硅组比有硅组新生 BSi 的量显著增加 (*, $P < 0.01$), 说明外界环境中的硅含量会影响聚球藻对硅的利用。可能是由于硅在聚球藻的生命活动中承担一定的作用, 在外界缺少硅酸时, 细胞感受到来自环境的压迫, 会加快细胞对于硅酸的利用, 以维持正常的生命活动, 导致无硅组的新生 BSi 含量增加。在确定硅酸盐浓度对细胞硅累积过程有显著影响后, 进一步进行宏转录组学分析。序列通过筛选最终得到 2 条疑似与聚球藻硅累积过程相关的基因, 并将其翻译为蛋白质, 预测蛋白质结构及功能。两条序列表达的蛋白质可能均与生物过程(biological process)中细胞转运过程以及细胞组分(cellular component)中细胞膜组成有关。此结果表明, 这两种蛋白质极有可能与聚球藻 XM24 细胞的硅酸转运有关。经过分子对接模拟, 初步确定两个蛋白质与硅酸分子结合的活性位点。本研究在不同条件下探究聚球藻中的 SIT 基因, 初步确定具有两个相关基因, 为以后进一步研究提供参考。未来将通过基因敲除与重组技术来验证并探究这两个基因更加完整的功能, 这会有助于确认其在硅酸盐运输中的直接作用。

References

- Alverson, A.J., 2007. Strong Purifying Selection in the Silicon Transporters of Marine and Freshwater Diatoms. *Limnology and Oceanography*, 52(4): 1420–1429. <https://doi.org/10.4319/lo.2007.52.4.1420>
- Amo, Y. D., Brzezinski, M. A., 1999. The Chemical Form of Dissolved Si Taken up by Marine Diatoms. *Journal of Phycology*, 35(6): 1162–1170. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.1999.3561162.x>
- Armbrust, E. V., Berges, J. A., Bowler, C., et al., 2004. The Genome of the Diatom *Thalassiosira Pseudonana*: Ecology, Evolution, and Metabolism. *Science*, 306(5693): 79–86. <https://doi.org/10.1126/science.1101156>
- Azam, F., Hemmingsen, B. B., Volcani, B. E., 1974. Role of Silicon in Diatom Metabolism: V. Silicic Acid Transport and Metabolism in the Heterotrophic Diatom *Nitzschia Alba*. *Archives of Microbiology*, 97(1): 103–114. <https://doi.org/10.1007/bf00403050>
- Bai, Y. L., Wang, J. L., Sun, H. T., et al., 2019. Determination of Silicon in Beryllium-Aluminium Alloy with High Content of Beryllium by Silicon Molybdenum Blue Spectrophotometry. *Metallurgical Analysis*, 39(9): 81–85 (in Chinese with English abstract).
- Baines, S. B., Twining, B. S., Brzezinski, M. A., et al., 2012. Significant Silicon Accumulation by Marine Picocyanobacteria. *Nature Geoscience*, 5(12): 886–891. <https://doi.org/10.1038/ngeo1641>
- Bäuerlein, E., 2000. Silicic Acid Transport and Its Control during Cell Wall Silicification in Diatoms. In: Hildebrand, M., ed., *Biomining: From Biology to Biotechnology and Medical Application*. Wiley-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, New Jersey, 159–173.
- Bhattacharyya, P., Volcani, B. E., 1980. Sodium-Dependent Silicate Transport in the Apochlorotic Marine Diatom *Nitzschia Alba*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 77(11): 6386–6390. <https://doi.org/10.1073/pnas.77.11.6386>
- Binder, B. J., Chisholm, S. W., Olson, R. J., et al., 1996. Dynamics of Picophytoplankton, Ultraphytoplankton and Bacteria in the Central Equatorial Pacific. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 43(4–6): 907–931. [https://doi.org/10.1016/0967-0645\(96\)00023-9](https://doi.org/10.1016/0967-0645(96)00023-9)
- Brasier, M. D., Green, O. R., Jephcoat, A. P., et al., 2002. Questioning the Evidence for Earth's Oldest Fossils. *Nature*, 416(6876): 76–81. <https://doi.org/10.1038/416076a>
- Brzezinski, M. A., Krause, J. W., Baines, S. B., et al., 2017. Patterns and Regulation of Silicon Accumulation in Syn-

- echococcus* Spp. *Journal of Phycology*, 53(4): 746–761. <https://doi.org/10.1111/jpy.12545>
- Buick, R., 1992. The Antiquity of Oxygenic Photosynthesis: Evidence from Stromatolites in Sulphate-Deficient Archaeal Lakes. *Science*, 255(5040): 74–77. <https://doi.org/10.1126/science.11536492>
- Chen, C.J., Wu, Y., Li, J.W., et al., 2023. TBtools-II: A “One for All, All for One” Bioinformatics Platform for Biological Big-Data Mining. *Molecular Plant*, 16(11): 1733–1742. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2023.09.010>
- Conley, D.J., Frings, P.J., Fontorbe, G., et al., 2017. Biosilicification Drives a Decline of Dissolved Si in the Oceans through Geologic Time. *Frontiers in Marine Science*, 4: 397. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00397>
- Curnow, P., Senior, L., Knight, M.J., et al., 2012. Expression, Purification, and Reconstitution of a Diatom Silicon Transporter. *Biochemistry*, 51(18): 3776–3785. <https://doi.org/10.1021/bi3000484>
- Deng, W., Monks, L., Neuer, S., 2015. Effects of Clay Minerals on the Aggregation and Subsequent Settling of Marine Synechococcus. *Limnology and Oceanography*, 60(3): 805–816. <https://doi.org/10.1002/lno.10059>
- Guidi, L., Chaffron, S., Bittner, L., et al., 2016. Plankton Networks Driving Carbon Export in the Oligotrophic Ocean. *Nature*, 532: 465–470. <https://doi.org/10.1038/nature16942>
- Hildebrand, M., Dahlin, K., Volcani, B.E., 1998. Characterization of a Silicon Transporter Gene Family in *Cylindrotheca fusiformis*: Sequences, Expression Analysis, and Identification of Homologs in Other Diatoms. *Molecular and General Genetics MGG*, 260(5): 480–486. <https://doi.org/10.1007/s004380050920>
- Hildebrand, M., Volcani, B.E., Gassmann, W., et al., 1997. A Gene Family of Silicon Transporters. *Nature*, 385: 688–689. <https://doi.org/10.1038/385688b0>
- Johnson, P.W., Sieburth, J.M., 1979. Chroococcoid Cyanobacteria in the Sea: A Ubiquitous and Diverse Phototrophic Biomass. *Limnology and Oceanography*, 24(5): 928–935. <https://doi.org/10.4319/lo.1979.24.5.0928>
- Kang, L., Feng, C.C., Chang, J., et al., 2015. Diversity and Expression of Diatom Silicon Transporter Genes during a Flood Event in the East China Sea. *Marine Biology*, 162(7): 1511–1522. <https://doi.org/10.1007/s00227-015-2687-8>
- Krause, J.W., Brzezinski, M.A., Baines, S.B., et al., 2017. Picoplankton Contribution to Biogenic Silica Stocks and Production Rates in the Sargasso Sea. *Global Biogeochemical Cycles*, 31(5): 762–774. <https://doi.org/10.1002/2017gb005619>
- Krauskopf, K.B., 1956. Dissolution and Precipitation of Silica at Low Temperatures. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 10(1–2): 1–26. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(56\)90009-6](https://doi.org/10.1016/0016-7037(56)90009-6)
- Leblanc, K., Hutchins, D.A., 2005. New Applications of a Biogenic Silica Deposition Fluorophore in the Study of Oceanic Diatoms. *Limnology and Oceanography: Methods*, 3(10): 462–476. <https://doi.org/10.4319/lom.2005.3.462>
- Lomas, M.W., Moran, S.B., 2011. Evidence for Aggregation and Export of Cyanobacteria and Nano-Eukaryotes from the Sargasso Sea Euphotic Zone. *Biogeosciences*, 8(1): 203–216. <https://doi.org/10.5194/bg-8-203-2011>
- Lupas, A., Van Dyke, M., Stock, J., 1991. Predicting Coiled Coils from Protein Sequences. *Science*, 252(5009): 1162–1164. <https://doi.org/10.1126/science.252.5009.1162>
- Mann, D.G., 1999. The Species Concept in Diatoms. *Phycologia*, 38(6): 437–495. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-38-6-437.1>
- Marchenkov, A.M., Bondar, A.A., Petrova, D.P., et al., 2016. Unique Configuration of Genes of Silicon Transporter in the Freshwater Pennate Diatom *Synedra acus* Subsp. *Radians*. *Doklady Biochemistry and Biophysics*, 471(1): 407–409. <https://doi.org/10.1134/S1607672916060089>
- Marchenkov, A.M., Petrova, D.P., Morozov, A.A., et al., 2018. A Family of Silicon Transporter Structural Genes in a Pennate Diatom *Synedra ulna* Subsp. *Danica* (KÜTZ.) Skabitsch. *PLoS One*, 13(8): e0203161. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0203161>
- Milligan, A.J., Morel, F.M.M., 2002. A Proton Buffering Role for Silica in Diatoms. *Science*, 297(5588): 1848–1850. <https://doi.org/10.1126/science.1074958>
- Morris, G.M., Huey, R., Lindstrom, W., et al., 2009. AutoDock4 and AutoDockTools4: Automated Docking with Selective Receptor Flexibility. *Journal of Computational Chemistry*, 30(16): 2785–2791. <https://doi.org/10.1002/jcc.21256>
- Ohnemus, D.C., Rauschenberg, S., Krause, J.W., et al., 2016. Silicon Content of Individual Cells of *Synechococcus* from the North Atlantic Ocean. *Marine Chemistry*, 187: 16–24. <https://doi.org/10.1016/j.marchem.2016.10.003>
- Richardson, T.L., Jackson, G.A., 2007. Small Phytoplankton and Carbon Export from the Surface Ocean. *Science*, 315(5813): 838–840. <https://doi.org/10.1126/science.1133471>
- Sapriel, G., Quinet, M., Heijde, M., et al., 2009. Genome-

- Wide Transcriptome Analyses of Silicon Metabolism in Phaeodactylum Tricornutum Reveal the Multilevel Regulation of Silicic Acid Transporters. *PLoS One*, 4(10): e7458. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0007458>
- Shen, W., Le, S., Li, Y., et al., 2016. SeqKit: A Cross-Platform and Ultrafast Toolkit for FASTA/Q File Manipulation. *PLoS One*, 11(10): e0163962. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0163962>
- Struyf, E., Smis, A., Van Damme, S., et al., 2009. The Global Biogeochemical Silicon Cycle. *Silicon*, 1(4): 207–213. <https://doi.org/10.1007/s12633-010-9035-x>
- Sun, J., Li, X.Q., Chen, J.F., et al., 2016. Progress in Oceanic Biological Pump. *Haiyang Xuebao*, 38(4): 1–21 (in Chinese with English abstract).
- Sun, J., Wei, Y.Q., 2018. Preliminary Thoughts on Silicon Accumulation in Synechococcus. *Acta Ecologica Sinica*, 38(14): 5234–5243 (in Chinese with English abstract).
- Tang, T.T., Kisslinger, K., Lee, C., 2014. Silicate Deposition during Decomposition of Cyanobacteria may Promote Export of Picophytoplankton to the Deep Ocean. *Nature Communications*, 5: 4143. <https://doi.org/10.1038/ncomms5143>
- Thamatrakoln, K., Alverson, A.J., Hildebrand, M., 2006. Comparative Sequence Analysis of Diatom Silicon Transporters: Toward a Mechanistic Model of Silicon Transport. *Journal of Phycology*, 42(4): 822–834. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2006.00233.x>
- Wang, G.X., Fang, X.M., Wu, Z.H., et al., 2022. HelixFold: An Efficient Implementation of AlphaFold2 Using PaddlePaddle. *ArXiv*. <https://doi.org/10.48550/arXiv.2207.05477>
- Waterbury, J.B., Watson, S.W., Guillard, R.R.L., et al., 1979. Widespread Occurrence of a Unicellular, Marine, Planktonic, Cyanobacterium. *Nature*, 277: 293–294. <https://doi.org/10.1038/277293a0>
- Wei, Y.Q., Sun, J., Li, L.Y., et al., 2022. Synechococcus Silicon Accumulation in Oligotrophic Oceans. *Limnology and Oceanography*, 67(3): 552–566. <https://doi.org/10.1002/lno.12015>
- Werner, D., 1977. The Biology of Diatoms. In: Werner, D., ed., Silicate Metabolism, University of California Press, Berkeley, 498.
- Zheng, Q., Wang, Y., Xie, R., et al., 2018. Dynamics of Heterotrophic Bacterial Assemblages within Synechococcus Cultures. *Applied and Environmental Microbiology*, 84(3): e01517–17. <https://doi.org/10.1128/aem.01517-17>

中文参考文献

- 白英丽, 王佳丽, 孙洪涛, 等, 2019. 硅钼蓝分光光度法测定高铍铝合金中硅. *冶金分析*, 39(9): 81–85.
- 孙军, 李晓倩, 陈建芳, 等, 2016. 海洋生物泵研究进展. *海洋学报*, 38(4): 1–21.
- 孙军, 魏玉秋, 2018. 聚球藻硅质化作用初探. *生态学报*, 38(14): 5234–5243.