

海洋细菌生态学的若干前沿课题及其研究新进展

王新^{1, 2, 3}, 周艳艳^{1, 2}, 郑天凌^{1, 2*}

⁽¹⁾厦门大学滨海湿地生态系统教育部重点实验室, 厦门大学生命科学院, 厦门 361005)

⁽²⁾厦门大学近海海洋环境科学国家重点实验室, 厦门 361005)

⁽³⁾浙江省农业科学院植物保护与微生物研究所, 杭州 310021)

摘要:海洋细菌在海洋生态系统中的重要作用随着微食物环的提出被深入认识和充分肯定。本文概述了海洋细菌在微食物环中的重要生态作用及微食物环的研究进展, 海洋细菌在碳的生物地球化学循环中的重要性, 海洋细菌的活性及其群落结构与功能, 分析了藻际环境特性和藻际微生物在赤潮多发海域的生态作用, 提出了我国海洋细菌生态学研究的若干新思考与新任务, 强调了基于“以菌治藻”的新理念, 开展针对于赤潮灾害防除的“微食物环-赤潮-关键微生物菌群-耦合互作”这一重要科学问题研究的必要性及紧迫性。

关键词:海洋细菌; 微食物环; 生态作用; 赤潮; 藻际微生物

中图分类号: Q938 **文献标识码:** A **文章编号:** 0001-6209 (2010) 03-0291-07

随着 1983 年 Azam 等^[1]提出微食物环概念的二十几年来, 海洋细菌作为海洋微食物环的核心, 其在海洋生态系统中的作用研究受到海洋科学家、生态学家的重视, 在海洋生态系统的能量流动、物质循环及维持生态系统多样性中的重要性被人们广泛认可。对海洋细菌生态作用及微食物环的研究, 海洋细菌在碳的生物地球化学循环过程中的作用研究, 以及海洋细菌生态活性与其群落结构功能关系的研究都取得了重要的进展。在当今近海海洋环境污染严重, 海洋赤潮频发的严峻形势下, 基于细菌在海洋环境中的重要生态作用, 拓展海洋细菌生态学研究的领域, 采用“以菌治藻”理念, 开展“微食物环-赤潮-关键微生物菌群-耦合互作”这一重要科学问题的研究十分必要。本文在对海洋细菌生态学研究若干重要领域综述的基础上, 着重对海洋细菌在赤潮的生态防控领域的研究进行了探讨。

1 海洋细菌与微食物环

1.1 海洋细菌、有机质和微食物环

海洋环境中存在大量有机物质, 其中溶解有机

物 (Dissolved Organic Material, DOM) 占有有机质总量的 90% 以上^[2]。溶解有机碳 (Dissolved Organic Carbon, DOC) 是海洋 DOM 的主要成分, 也是碳这一地球上最重要的生源要素在海洋中的存在形式。然而海洋环境中的 DOC 因粒径关系不能被浮游动物或更高级的生物利用, 从而脱离经典食物链。从 20 世纪 70 年代后期开始, 随着海洋生物分析和观测技术, 特别是微生物学实验技术的进展, 海洋微生物尤其是海洋细菌在海洋食物链中的重要作用得到了新的认识^[3]。1983 年 Azam 等^[1]提出微生物食物环的概念, 即海洋中相当数量的有机物是通过异养细菌和蓝细菌的利用, 转化为自身颗粒物质, 即次级生产力, 后经原生动物的摄食进入主食物链 (图 1)。多年来的研究表明, 海洋初级生产力经过经典食物链进入高营养级的只是一部分, 大多经过微食物环向上一营养级传递^[4], Fuhrman^[5]认为平均有 50% 的光合作用固定的有机碳经过细菌作用通过微食物环。微食物环提出 20 多年来的研究取得了重大进展, 人们认识到海洋中数量巨大的异养细菌不仅是无机元素再生的分解者, 也是海洋中有机颗粒

基金项目: 国家“863 计划”(2008AA09Z408); 国家自然科学基金重点项目、主任基金项目和面上项目 (40930847, 30940002, 40876061); 长江学者和创新团队发展计划项目 (40821063)

*通信作者。Tel: +86-592-2183217; E-mail: microzh@xmu.edu.cn

作者简介: 王新 (1979-), 男, 河南镇平人, 博士, 主要方向为环境微生物学。E-mail: wx@xmu@163.com

收稿日期: 2009-10-11; 修回日期: 2009-12-15

的重要生产者^[6]。而作为海洋食物链的有机组成部分,微食物环具有相对独立、生态效率独特和营养物质更新快等特点,在海洋生态系统的能量流动、物质循环以及维持海洋生物多样性等方面具有重要的生态作用^[7-8]。

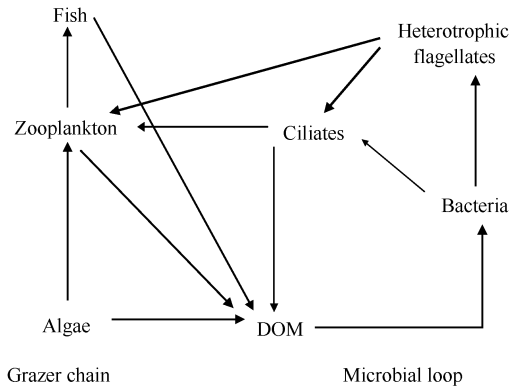


图 1 微食物环和经典食物链的耦合(据文献[4]修改)

Fig 1 Coupling of the microbial loop and grazer chain (Modified from reference [4]).

1.2 微食物环研究进展

多年来对微食物环的研究主要集中在微食物环的组分及其与环境因子相互关系,微食物环中能流和物流过程及其调控机制等方面^[8]。微食物环中各组份个体微小,传统的研究方法已不能满足研究的需要,表面荧光显微技术(Epifluorescence microscopy, EFM)、荧光原位杂交技术(Fluorescence in situ hybridization, FISH)、流式细胞术(Flow cytometry, FCM)、实时 PCR(Real-time PCR)以及分子生态学技术等方法的建立大大促进了微食物环更多组分的发现,促进了微食物环研究的深入和发展。Waterbury等^[9]在1979年应用荧光显微技术发现了海洋中能量转换效率高的微型光合原核生物(picoplankton)——*Synechococcus*(聚球蓝细菌属),在世界大多数海区,它对浮游植物总生物量的贡献为20%,对总初级生产力的贡献达60%,是海洋光合浮游生物的一个重要组成部分。20世纪80年代末,流式细胞测定技术的应用促成了另一种微型浮游植物原绿球藻(*Prochlorococcus*, PRO)的发现,其特殊的光合色素系统使其具有独特的生态位和无可替代的生态学意义,引起全球范围内海洋科学家的极大关注,成为90年代海洋生态学的研究热点之一^[10]。DeLong^[11]和 Fuhrman^[12]的研究发现了在极端环境下存在的古菌,在大洋、近海、沿岸海区均有大量分布,和细菌一样是海洋DOM的主要利用者^[8],在生态系统中扮演着举足轻重的独特角色。好氧不产氧光合细菌(aerobic anoxygenic phototrophic bacteria, AAPB)的发现^[13]引起了科学界的极大关注,这一迄今没有被充分估算的细菌固碳组分,对目前的海洋初级生产力理论产生了巨大

的冲击,使得人们必须对业已建立的产氧光合作用基础上的海洋碳和能量循环进行重新认识^[14-15]。20世纪90年代以来,随着各种生物技术在病毒生态学领域的应用,科学家发现了病毒在海洋环境中的含量高、分布广泛,逐渐认识到病毒在海洋微食物环中的重要作用。Bratk等^[16]认为,病毒状颗粒(VIPs)的致死作用是调节藻类种群结构、生物量和生产力的重要因子。而噬菌体对细菌的裂解作用更是改变了研究人员对微食物环中能流和物流过程的认识^[17]。此外,病毒还可以在宿主间传递遗传信息,对维持浮游生物的多样性有一定的作用。病毒在海洋环境中生态作用的发现是20世纪末海洋生态领域重要的发现之一^[18-19]。

微食物环是存在于海洋环境中一个重要的、高效的生态系统,除了上述一些重大突破性进展以外,对于其结构功能^[20]、物流和能流模型^[21-22]、不同生境及环境因子作用下的微食物环或其组分的变化^[23-26]的研究都是一些热点问题,并取得了一定的结果,大大拓展了微食物环研究的内容,加深了人们对微食物环重要生态作用的认识。但关于微食物环中的组分尤其是异养细菌活性、功能及其调控机制的研究还相当不足。

2 海洋细菌在碳的生物地球化学循环中的作用

碳和其它生源要素的生物地球化学循环及其机制的研究是多年来极具挑战性的国际前沿课题,这些研究直接关系到全球与区域性的气候与环境变迁,也是众多国际研究计划的主要研究内容。海洋环境中溶解有机碳的转化和流动依赖于微食物环的作用,因此异养细菌在海洋环境中的生态过程是碳的生物地球化学循环及其机制研究中的重要问题^[4]。海洋细菌在碳的生物地球化学循环过程中的重要作用主要表现在以下几个方面:(1)海洋细菌是重要的POC库。微生物在海洋上层生态系统中的生物量占生命、非生命颗粒有机碳总量的26-62%^[27]。异养细菌是海洋微生物的主要部分,其种类和生理多样性使其可以适应更为广泛的生存环境,在寡营养海区,细菌生物量含量高于浮游植物和碎屑,是颗粒有机物的主要部分。(2)海洋细菌在颗粒碳通量中的贡献。海洋环境中另外一种有机碳存在形式即POC在较低的粒径范围内不具有生物可利用性,必须经过细菌的作用转化后才得以流动。(3)细菌在溶解有机碳转化和利用过程中的作用。海洋的溶解有机碳主要通过微食物环进入其生物地球化学转化过程中,在这个过程中异养细菌起主要作用。(4)病毒在碳循环过程中的作用。病毒通过裂解初级和次级生产者从而介入POC到DOC的转化过程,并对海洋生物泵产生调节作用,同时,一些

病毒也可以被异养鞭毛虫和纤毛虫吸收利用,从而进入食物链^[18]。

此外,海洋细菌在海洋生物泵(biological pump)中也具有重要的作用^[8, 28-29]。海洋生物泵即起始于海洋浮游植物通过光合作用固定CO₂生产的有机物,经过消费、传递、沉降和分解等一系列生物学过程使得碳从海洋表层向深层转移。在生物泵的作用中,一方面有生命和无生命的颗粒有机碳直接或者间接的向海洋深层转移;另一方面,光合作用释放部分可溶性产物,各类生物的代谢活动也产生大量的溶解有机物;这些有机物经异养微生物利用后通过微食物环再进入主食物链,并可能形成较大的沉降颗粒。

3 海洋细菌的群落结构、功能与活性

3.1 海洋环境中细菌群落结构与功能

细菌群落结构是其整体功能的基础,在海洋环境中有着重要的意义,一直是微生物生态学研究的重点问题^[30]。作为微食物环核心的异养细菌在海域中的群落结构特征与其在海洋环境中的活性特征密切相关,是研究的热点问题。海洋环境中异养细菌的数量分布、群落结构特征存在着时空的差异^[31-33],其群落结构的控制因素尚不清楚,但可以肯定的是,在一定的海区,异养细菌的群落结构特征受某一种或者几种环境因素的调控。Benjamin等^[34]运用T-RFLP分析了北太平洋东亚区的细菌群落结构变化和海区化学生物等参数之间关系,发现异养细菌群落结构的稳定依赖于浮游植物生产力和光,这和Gonzalez^[35]与Suzuki等^[36]的研究结果类似,他们发现异养细菌的群落结构特征和叶绿素a的水平相关。Benjamin同时发现该海域的异养细菌对氨基酸、N-乙酰葡糖胺、几丁质等营养物质并不是全部响应,说明一种特殊的DOM对它们起重要作用,类似于Cottrell和Kirchman^[37]、Zubkov等^[38]在不同海域的研究结果。对于异养细菌本身的代谢活性及其对海域的生态功能的研究海洋细菌生态学的重要方面。Davey等^[39]在北大西洋东北海域中对海水中细菌胞外酶活性的分布及细菌群落结构进行了研究,结果表明细菌胞外酶活性和细菌群落结构存在着空间分布的差异,并且两者之间有一定的关联。随着研究的深入,研究人员倾向于在细菌群落中寻找出具有特定生态功能的细菌,这些细菌有可能是在微食物环中起主要作用的生态功能菌。Cottrell和Kirchman等人^[40]开始尝试用FISH技术对一些系统发育上特殊的群落进行研究,发现它们也有着特殊的功能。Cho和Giovannoni^[41]通过对海洋贫营养海域的变型杆菌在不同温度和碳浓度条件下的生长特性的研究,发现它们的活性特征和它们的系统发育地位密切相关。采用培养和非培养

技术相结合相结合的方式,对微生物群落中具有特殊功能的特殊种的研究工作得以开展^[42-44],相关的研究表明在一定的细菌群落结构中起关键作用的是该群落中处于优势地位的种属。因此,由群落结构的整体作用和特性的研究到其活性和主要生态功能类群的研究,是对海洋环境微生物的活性与其群落结构关系研究的深入,是微生物在微食物环中重要作用研究的重要方面。

3.2 细菌胞外酶活性及其生态意义

海洋环境中细菌的活性是指微生物的生理状态及其与周围环境相互作用的能力,海洋细菌在环境中的生态作用即是细菌的活性在环境中作用的结果。微食物环在海洋环境中具有重要作用的基础是海洋异养细菌吸收海水中的DOM所进行的二次生产,因此异养细菌对DOM的吸收利用状况是海洋微食物环生态作用过程的关键步骤。海水中的DOM只有一小部分的是可以直接通过细胞膜被异养微生物所利用的可利用溶解有机物(Usable Dissolved Organic Carbon, UDOM),远远无法满足细菌的营养和生长需要,约80% - 90%的DOM以大分子形式存在,只有通过胞外酶的解聚作用使之分解为小分子有机物,方可被细菌吸收利用。异养微生物,特别是异养细菌,是水环境中胞外酶的主要生产者^[45]。通过水解作用,胞外酶使多糖蛋白质核酸等天然高聚物裂解,逐步变为可穿过细胞质膜而被吸收利用的小分子物质。这一关键的生化过程对生活于温度、含氧量、营养盐和DOM等因子波动性很大的水环境中的微生物具有十分重要的意义。另一方面,DOM的组分变化可通过“抑制诱导”机制,调控胞外酶在细菌体内的合成,从而对细菌适应环境的能力起到塑造作用。因此,胞外酶活性是海洋环境中有机物与细菌互相作用的中介,表示细菌对相关有机组分改造程度及它对有机物的改造能力,是海洋细菌进行物质转换和吸收的第一步,在一定程度上代表了细菌的活性。细菌胞外酶活性已经成为一个重要的海洋生态学参数^[46]。

4 藻际微生物及其在赤潮多发海域的生态作用

海洋微藻在生长过程中会不断向周围环境中释放大量的胞外产物(Extracellular products, ECP),使得微藻的周围聚集了大量的微生物,形成一个具有独特结构和功能的藻际微生物群落。1972年,Bell^[47]认为,微藻胞外产物对细菌食物链有着很重要的作用,形成了一个自微藻细胞向外到一定距离的对细菌生长有刺激作用的区域,他把这个区域命名为“藻际环境”(Phycosphere)。细菌可以自由生长在藻际环境,或依附在藻细胞表面,或在藻细胞内成为藻的内共生菌^[48]。藻际环境中生存的细菌和

微藻有着独特的生态关系,微藻在新陈代谢过程中产生并分泌于胞外的有机物质,被周围细菌摄取利用,一部分经细菌代谢后以矿物或其他形式释放回海洋中,又为藻类生长提供营养及必需的生长因子,藻菌之间的相互作用在微食物环中物质循环过程中起着关键性的作用^[4, 8]。细菌对微藻分泌物的趋化性^[35, 49]表明微藻对藻际细菌群落结构的形成有着可能是决定性的作用,一些研究也表明藻际细菌和海洋中的自由细菌在系统发育上有着明显的区别^[50-51]。此外,藻际细菌对微藻的生长、繁殖、孢囊形成、死亡都具有重要的影响^[52-53]。

藻际细菌在海洋环境中是和海洋中 DOM 主要贡献者——微藻紧密联系在一起,这种紧密联系的生态关系在海洋环境中具有重要的意义。一方面很多藻际细菌本身就是受微藻胞外产物的诱导而停留在藻细胞上或其附近,从而形成了具有一定结构和功能的藻际细菌群落,因此藻际细菌必然具有高效利用微藻胞外产物的能力,这在海洋生源物质的生物地球化学循环过程中具有重要意义。另一方面,目前的藻菌关系的研究表明^[54],细菌和微藻之间存在复杂的相互作用关系,这种复杂的生态关系同样会存在于藻际细菌和海洋微藻之间,并且因为联系的紧密,在一定条件下产生的生态作用结果会更明显。藻际细菌的存在表明微藻和藻际细菌之间形成了某种特殊小型生态系统,微藻和藻际细菌之间存在某种形式的平衡状态,当这种平衡被打破之后,或有利于微藻的增长,或促使其衰亡。在赤潮多发海域,这种生态关系会因为赤潮的发生而更为明显,赤潮的发生使得海洋中的生产者相对单一,并且具有较高的丰度,从而在一定程度上放大了这种生态关系。已有的研究表明在一些赤潮发生的过程中细菌胞外酶活性有显著的变化,在赤潮消亡的过程中细菌可能起到重要的作用。因此藻际细菌和赤潮藻之间的生态关系的研究对从生态系统平衡的角度去调控赤潮具有重要的理论意义和实用价值^[55-57]。

国内在藻菌关系研究方面起步较晚,较为薄弱,国内文献中很大一部分是综述性文章。随着国内对赤潮问题的日益重视和相关项目的设立,近年来藻菌关系的研究才逐渐开展起来。其中对原核藻类的研究较多,目前研究者们已分离到多株原核藻类的溶藻细菌,对真核藻类的研究较少。本实验室多年来致力于藻菌关系研究,提出了“以菌治藻”的理念,并取得一些初步结果,对藻菌之间的相互关系进行了一定程度的研究^[53, 58-59],分离获得了多株具有抑(杀)藻作用的微生物^[60],以赤潮藻塔玛亚历山大藻为模型系统的探讨了藻际环境微生物与赤潮藻的生态关系^[61-63]。然而,至今在赤潮科学领域,人们对藻菌关系的研究仍相当不足,尤其是赤潮频发海域的藻菌生态关系,因而急需开展针对于

赤潮频发海域的“微食物环 赤潮 关键微生物菌群”耦合互作这一重要科学问题的研究!

5 结束语

近些年来,随着海洋细菌学研究方法的发展,生物分子生态学方法的建立,海洋细菌在海洋环境中的生态作用越来越多地为人们所认识和重视,并成为研究热点。在国际联合研究中,如沿岸带陆、海相互作用(LOICZ),全球海洋生态系统动力学研究(GLOBEL),大海洋生态系统(LME),全球海洋观测研究(GOOS)和欧共体海洋科学与工程计划(MAS),都强调了海洋微生物生态研究的内容。与此同时,国际上许多组织也将赤潮研究列入计划,如联合国教科文组织的政府间海洋学委员会(DC)设立了赤潮专家组,DC/SCOR(国际海洋研究会)成立了相应的赤潮生态研究工作组,FAO、UNEP、UNDP、ICES、IST、WHO、AEA等都组织参与了赤潮研究。而我国在该领域的研究,近年来虽然在几个相关研究项目中也附带有相关内容,但相当零星、分散,至今研究基础仍然相当薄弱。作为一个海洋大国,面对海洋污染和赤潮灾害问题实际,着眼于我国国民健康和海洋生态环境安全,国家应加大对海洋微生物的研究,特别是海洋中关键微生物菌群调控赤潮研究的投入,以拓展和深化该领域的研究,提升我国在此领域的国际竞争力。

我国著名学者,中科院院士孙枢、苏纪兰指出^[64-65],保证海洋资源的可持续开发,是目前资源与环境科学的主要发展战略之一。因而,面对赤潮问题日趋严重的态势,如何深入研究赤潮灾害的发生机制和有效防治显得尤为重要。赤潮的发生、发展、维持和消亡是一个由多种理化、生物因子参与共同作用的复杂过程,目前对其发生的机制研究尚缺乏有深度的探讨,现行的各种防治手段均不理想,仍停留在以缓解富营养化状况为主的间接对策上。而让人欣慰的是,当今赤潮科学中的菌藻关系的研究和有效的赤潮微生物防治技术已开始倍受关注。人们相信,基于数量庞大、分布广泛、多样性丰富的海洋细菌及其重要作用,以微食物环为核心,探究有效调控赤潮生消的重要微生物因子,充分利用其与赤潮生物的互作特点与规律,将可能成为解决赤潮灾害这一复杂问题的金钥匙。

参考文献

- [1] Azam F, Fenchel T, Field JG, et al. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine Ecology Progress Series*, 1983, 10: 257-263.
- [2] 宁修仁. 微型生物食物环. 东海海洋 (*Donghai Marine Science*), 1997, 15(1): 66-68.

- [3] Pomeroy LR. The ocean ' s food web, a changing paradigm. *Bioscience*, 1974, 24(9): 499-504.
- [4] Azam F. Microbial control of oceanic carbon flux: the plot thickens. *Science*, 1998, 280(5364): 694-696.
- [5] Fuhrman JA. Bacterioplankton roles in cycling of organic matter: the microbial food web // Falkowski PG, Woodhead AD. Primary productivity and biogeochemical cycles in the sea. New York: Plenum Press 1992: 361-383.
- [6] Tsai AY, Chiang KP, Chang J, et al. Seasonal variations in trophic dynamics of nanoflagellates and picoplankton in coastal waters of the western subtropical Pacific Ocean. *Aquatic Microbial Ecology*, 2008, 51(3): 263-274.
- [7] Pomeroy LR, Williams PJ, Azam F, et al. The Microbial Loop. *Oceanography*, 2007, 20(2): 28-33.
- [8] Azam F, Malfatti F. Microbial structuring of marine ecosystems. *Nature Reviews Microbiology*, 2007, 5(12): 782-791.
- [9] Waterbury JB, Watson SW, Guillard RL, et al. Widespread occurrence of a unicellular, marine, planktonic, cyanobacterium. *Nature*, 1979, 277(5694): 293-294.
- [10] Partensky YF, Hess WR, Vaulot D. Prochlorococcus, a Marine Photosynthetic Prokaryote of Global Significance. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 1999, 63(1): 106-127.
- [11] DeLong EF. Archaea in coastal marine environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1992, 89: 5685-5689.
- [12] Fuhrman JA, McCallum K, Davis AA. Novel major archaeobacterial group from marine plankton. *Nature*, 1992, 356(6365): 148-149.
- [13] Kolber ZS, Plumley FG, Lang AS, et al. Contribution of aerobic photoheterotrophic bacteria to the carbon cycle in the ocean. *Science*, 2001, 292(5526): 2492-2495.
- [14] 焦念志, Sieracki ME, 张瑶, 等. 好氧不产氧光合异养细菌及其在海洋生态系统中的作用. *科学通报 (Chinese Science Bulletin)*, 2003, 48(6): 530-534.
- [15] Karl DM. Hidden in a sea of microbes. *Nature*, 2002, 415(6872): 590-591.
- [16] Bratbak G, Egge JK, Heldal M. Viral mortality of the marine alga *Emiliana huxleyi* (Haptophyceae) and termination of algal blooms. *Marine Ecology Progress Series*, 1993, 93: 39-48.
- [17] Sawstrom C, Lisle J, Anesio AM, et al. Bacteriophage in polar inland waters. *Extremophiles*, 2008, 12(2): 167-175.
- [18] Fuhrman JA. Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects. *Nature*, 1999, 399: 541-548.
- [19] 王慧, 柏仕杰, 蔡雯蔚, 郑天凌, 等. 海洋病毒-海洋生态系统结构与功能的重要调控者. *微生物学报 (Acta Microbiologica Sinica)*, 2009, 49(5): 551-559.
- [20] Gilbert D, Amblard C, Bourdier G, et al. The microbial loop at the surface of a peatland: Structure, function, and impact of nutrient input. *Microbial Ecology*, 1998, 35(1): 83-93.
- [21] Anderson TR, Ducklow HW. Microbial loop carbon cycling in ocean environments studied using a simple steady-state model. *Aquatic Microbial Ecology*, 2001, 26(1): 37-49.
- [22] Paves HJ, Gonzalez HE. Carbon fluxes within the pelagic food web in the coastal area off Antofagasta (23 degrees S), Chile: The significance of the microbial versus classical food webs. *Ecological Modelling*, 2008, 212(3-4): 218-232.
- [23] Pringault O, Tesson S, Rochelle-Newall E. Respiration in the Light and Bacterio-Phytoplankton Coupling in a Coastal Environment. *Microbial Ecology*, 2009, 57(2): 321-334.
- [24] Elbouni J, Guemazi W, Ayadi H, et al. Abundance and biomass of prokaryotic and eukaryotic microorganisms coupled with environmental factors in an arid multi-pond solar saltern (Sfax, Tunisia). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2009, 89(2): 243-253.
- [25] Christ RJ, Tomasz A, Kalinowska K, et al. Abundance and Structure of Microbial Loop Components (Bacteria and Protists) in Lakes of Different Trophic Status. *Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2009, 19(9): 858-868.
- [26] Chauhan A, Cherrier J, Williams HN. Impact of sideways and bottom-up control factors on bacterial community succession over a tidal cycle. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2009, 106(11): 4301-4306.
- [27] Cho BC, Azam F. Major role of bacteria in biogeochemical fluxes in the ocean ' s interior. *Nature*, 1988, 332(6163): 441-443.
- [28] Hemdl GJ, Agogu H, Baltar F, et al. Regulation of aquatic microbial processes: the ' microbial loop ' of the sunlit surface waters and the dark ocean dissected. *Aquatic Microbial Ecology*, 2008, 53(1): 59-68.
- [29] Fenchel T. The microbial loop - 25 years later. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2008, 366(1-2): 99-103.
- [30] Fuhrman JA. Microbial community structure and its functional implications. *Nature*, 2009, 459(7244): 193-199.

- [31] Jean-François G, Mari e L, Philippe L. Spatial and temporal scales of variation in bacterioplankton community structure in the NW Mediterranean Sea *Aquatic Microbial Ecology*, 2005, 40(3): 229-240.
- [32] Fuhrman JA, Steele JA. Community structure of marine bacterioplankton: patterns, networks, and relationships to function *Aquatic Microbial Ecology*, 2008, 53(1): 69-81.
- [33] Zhou WH, Li T, Cai CH, et al. Spatial and temporal dynamics of phytoplankton and bacterioplankton biomass in Sanya Bay, northern South China Sea *Journal of Environmental Sciences*, 2009, 21(5): 595-603.
- [34] Benjamin AS, Mooy V, Allan H. Relationship between bacterial community structure, light, and carbon cycling in the eastern subarctic North Pacific *Limnology and Oceanography*, 2004, 49(4): 1056-1062.
- [35] Gonzalez JM, Simo R, Massana R, et al. Bacterial community structure associated with a dimethylsulfoniopropionate-producing North Atlantic algal bloom. *Applied and Environmental Microbiology*, 2000, 66(10): 4237-4246.
- [36] Suzuki MT, Preston CM, Chavez FP, et al. Quantitative mapping of bacterioplankton populations in seawater: field tests across an upwelling plume in Monterey Bay *Aquatic Microbial Ecology*, 2001, 24(2): 117-127.
- [37] Cottrell MT, Kirchman DL. Natural assemblages of marine proteobacteria and members of the cytophaga-flavobacter cluster consuming low- and high-molecular-weight dissolved organic matter *Applied and Environmental Microbiology*, 2000, 66(4): 1692-1697.
- [38] Zubkov MV, Fuchs BM, Burkill PH, et al. Comparison of cellular and biomass specific activities of dominant bacterioplankton groups in stratified waters of the Celtic Sea *Applied and Environmental Microbiology*, 2001, 67(11): 5210-5218.
- [39] Davey K, Kirby R, Turley C, et al. Depth variation of bacterial extracellular enzyme activity and population diversity in the northeastern North Atlantic Ocean *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2001, 48(4-5): 1003-1017.
- [40] Cottrell MT, Kirchman DL. Community composition of marine bacterioplankton determined by 16S rRNA gene clone libraries and fluorescence in situ hybridization *Applied and Environmental Microbiology*, 2000, 66(12): 5116-5122.
- [41] Cho JC, Giovannoni SJ. Cultivation and growth characteristics of a diverse group of oligotrophic marine Gammaproteobacteria *Applied and Environmental Microbiology*, 2004, 70(1): 432-440.
- [42] La Valley KJ, Jones S, Gomez-Chiarri M, et al. Bacterial Community Profiling of the Eastern Oyster (*Crassostrea virginica*): Comparison of Culture-Dependent and Culture-Independent Outcomes *Journal of Shellfish Research*, 2009, 28(4): 827-835.
- [43] Nehme B, Gilbert Y, Letoumeau V, et al. Culture-Independent Characterization of Archaeal Biodiversity in Swine Confinement Building Bioaerosols *Applied and Environmental Microbiology*, 2009, 75(17): 5445-5450.
- [44] Kisand V, Wikner J. Combining culture-dependent and -independent methodologies for estimation of richness of estuarine bacterioplankton consuming riverine dissolved organic matter *Applied and Environmental Microbiology*, 2003, 69(6): 3607-3616.
- [45] M nster U. Extracellular enzyme activity in eutrophic and polyhumic lakes //Chr st RJ. Microbial ectoenzymes in aquatic environment New York; Springer-Verlag 1991: 60-83.
- [46] 郑天凌, 徐美珠, 张瑶, 等. EEA一种新的、重要的海洋生态学参数及其应用. 台湾海峡 (*Journal of Oceanography In Taiwan Strait*), 2001, 20(4): 453-461.
- [47] Bell W, Mitchell R. Chemotactic and growth responses of marine bacteria to algal extracellular products *Biological Bulletin*, 1972, 143(2): 265-277.
- [48] Lewis J, Kennaway G, Franca S, et al. Bacterium-dinoflagellate interactions: investigative microscopy of *Alexandrium* spp. (Gonyaulacales, Dinophyceae). *Phycologia*, 2001, 40(3): 280-285.
- [49] Casamatta DA, Wickstrom CE. Sensitivity of Two Disjunct Bacterioplankton Communities to Exudates from the Cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* K tzing *Microbial Ecology*, 2000, 40(1): 64-73.
- [50] Crump BC, Ambrust EV, Baross JA. Phylogenetic Analysis of Particle-Attached and Free-Living Bacterial Communities in the Columbia River, Its Estuary, and the Adjacent Coastal Ocean *Applied and Environmental Microbiology*, 1999, 65(7): 3192-3204.
- [51] Rooney-Varga JN, Giewat MW, Savin MC, et al. Links between Phytoplankton and Bacterial Community Dynamics in a Coastal Marine Environment *Microbial Ecology*, 2005, 49(1): 163-175.
- [52] Adachi M, Kanno T, Okamoto R, et al. Population Structure of *Alexandrium* (Dinophyceae) Cyst Formation-Promoting Bacteria in Hiroshima Bay, Japan *Applied and Environmental Microbiology*, 2003, 69(11): 6560-6568.

- [53] Zheng TL, Su JQ, Maskaoui K, et al Microbial modulation in the biomass and toxin production of a red-tide causing alga *Marine Pollution Bulletin*, 2005, 51 (8-12): 1018-1025.
- [54] 郑天凌, 苏建强. 海洋微生物在赤潮生消过程中的作用. *水生生物学报 (Acta Hydrobiologica Sinica)*, 2003, 27(3): 291-295.
- [55] 杨小茹, 苏建强, 郑天凌. 化感作用在赤潮调控中的意义及前景. *环境科学学报 (Acta Scientiae Circumstantiae)*, 2008, 28(2): 219-226.
- [56] Daufresne T, Lacroix G, Benham D, et al Coexistence of algae and bacteria: a test of the carbon hypothesis *Aquatic Microbial Ecology*, 2008, 53(3): 323-332.
- [57] Allgaier M, Riebesell U, Vogt M, et al Coupling of heterotrophic bacteria to phytoplankton bloom development at different pCO₂ levels: a mesocosm study *Biogeosciences*, 2008, 5(4): 1007-1022.
- [58] 郑天凌, 田蕴, 苏建强, 等. 海洋赤潮生物与厦门海域几种细菌的生态关系研究. *生态学报 (Acta Ecologica Sinica)*, 2002, 22(12): 2063-2070.
- [59] Su JQ, Yu ZM, Tian Y, et al Biological activity of a red-tide alga—*A. tamarense* under co-cultured condition with bacteria *Journal of Environmental Sciences*, 2005, 17(6): 1047-1050.
- [60] Su JQ, Yang XR, Zheng TL, et al Isolation and characterization of a marine algicidal bacterium against the toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarense* *Harmful Algae*, 2007, 6(6): 799-810.
- [61] Su JQ, Yang XR, Zheng TL, et al An efficient method to obtain axenic cultures of *Alexandrium tamarense*—a PSP-producing dinoflagellate *Journal of Microbiological Methods*, 2007, 69(3): 425-430.
- [62] 杨小茹, 苏建强, 郑小伟, 等. 基于分子技术的 1 株产毒藻藻际细菌多样性分析. *环境科学 (Environmental Science)*, 2009, 30(1): 259-267.
- [63] 王新, 周立红, 郑天凌, 等. 塔玛亚历山大藻藻际细菌溶藻过程. *生态学报 (Acta Ecologica Sinica)*, 2007, 27(7): 2864-2871.
- [64] 孙枢, 李晓波. 我国资源与环境科学近期发展战略刍议. *地球科学进展 (Advances in Earth Science)*, 2001, 16(5): 726-733.
- [65] 苏纪兰, 唐启升. 我国海洋生态系统基础研究的发展——国际趋势和国内需求. *地球科学进展 (Advances in Earth Science)*, 2005, 20(2): 139-144.

Recent advances in marine bacterial ecology—A review

Xin Wang^{1,2,3}, Yanyan Zhou^{1,2}, Tianling Zheng^{1,2*}

(¹ Key Laboratory of Ministry of Education for Coast and Wetland Ecosystems, School of Life Sciences, Xiamen University, Xiamen 361005, China)

(² State Key Laboratory of Marine Environmental Science, College of Marine Science & Environmental Science, Xiamen University, Xiamen 361005, China)

(³ Institute of Plant Protection and Microbiology, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou 310021, China)

Abstract: The role of marine bacteria playing in the marine ecosystem and the biogeochemical cycles of carbon, and the advances in microbial loop research were reviewed in this paper. The community structure and function and especially the bacterial activity in marine environment and the ecological function of phycosphere bacteria in the frequent occurrence area of Harmful algal blooms (HABs) were discussed as well. The importance and urgency to carry out the study on the coupling effect of “microbial loop - HABs - key microbial groups” were suggested based on the need of frontier research topics.

Keywords: Marine bacteria; Microbial loop; Ecological function; HABs; Phycosphere microorganisms

(本文责编: 张晓丽)

Supported by the National Programs for High Technology Research and Development of China (2008AA09Z408), the National Nature Science Foundation of China (40930847, 30940002, 40876061) and the Program for Changjiang Scholars and Innovative Research Team in University (40821063)

* Corresponding author. Tel: +86-592-2183217; E-mail: microzh@xmu.edu.cn

Received: 11 October 2009 / Revised: 15 December 2009