

## 海洋浮游细菌生长效率研究进展

## Research progress on marine bacterial growth efficiency

王生福<sup>1,2</sup>, 宋星宇<sup>1</sup>, 黄良民<sup>1</sup>, 谭焯辉<sup>1</sup>

(1.中国科学院 南海海洋研究所 海洋生物资源可持续利用重点实验室, 广东 广州 510301; 2.中国科学院 研究生院, 北京 100039)

中图分类号: Q938

文献标识码: A

文章编号: 1000-3096(2012)05-0130-09

异养浮游细菌对溶解性有机碳(Dissolved Organic Carbon, DOC)的降解消耗是海洋食物网中物质循环和能量流通的主要途径, 如在寡营养生态系统中浮游细菌对物质循环和能量流动的贡献是最大的<sup>[1]</sup>。1983年 Azam 等<sup>[2]</sup>科学家提出了微食物环的概念, 即相当数量的溶解性有机物(Dissolved Organic Matter, DOM)和颗粒性有机物(Particulate Organic Matter, POM)通过原核生物和非常小的真核生物的利用, 转化成自身的颗粒有机物, 然后被原生动物(主要是鞭毛虫和纤毛虫)捕食后再传递到后生动物, 从而进入经典食物链向高营养层传递, 在此过程中异养浮游细菌扮演次级生产者的角色; 另一方面, 海洋浮游细菌(主要是异养浮游细菌)能将生物营养转化中遗失的溶解性有机物和颗粒性有机物分解转化为无机营养盐, 促进营养盐循环, 并成为海洋群落呼吸释放 CO<sub>2</sub> 的主要贡献者, 从而起到分解者或还原者的作用。细菌生产力(Bacterial Production, BP)和细菌呼吸率(Bacterial Respiration, BR)分别是反映上述两个生态过程的重要参数, 在现场研究中实际以水体异养微生物(包括细菌和古菌)为对象并对其生态功能进行衡量<sup>[3-5]</sup>。深入了解浮游细菌在海洋生物地球化学循环中的双重角色是目前微生物生态研究的核心内容<sup>[6-8]</sup>。

细菌生长效率(Bacterial Growth Efficiency, BGE)反映了水生生态系统中溶解有机碳通过异养细菌二次生产转化为自身颗粒有机物的效率, 定义为:

$$BGE = \frac{BP}{BP + BR}$$

BGE 是描述水体异养微生物功能和生态角色的重要参数<sup>[9]</sup>, 也是评价微生物群落碳收支的关键指标<sup>[10-11]</sup>。此外, 细菌生长效率与其本身的生理条件密切相关, 因而可以作为反映水体中细菌生长环境的

一个有效指标<sup>[12]</sup>。细菌生长效率概念的提出, 旨在对异养微生物次级生产与呼吸代谢两大生态过程之间的相对关系进行综合研究<sup>[13]</sup>。近年来细菌生长效率研究越来越受到关注, 这得益于人们对细菌呼吸代谢生态学意义的重新审视<sup>[14-15]</sup>。与单纯的细菌生产力研究相比, 细菌生长效率的研究可以弥补异养微生物生长代谢过程中的实际需碳量、对有机碳源的利用效率及损耗比例、系统的营养状态、CO<sub>2</sub> 产出等信息的不足, 因而能够更客观地反映异养微生物对微食物环能量流动与物质循环的贡献, 并有助于深入开展海洋碳循环体系的生物地球化学研究<sup>[12,16-17]</sup>。过去测量 BP 时很少同步测量 BR, 以致不同海区浮游细菌需碳量(Bacterial Carbon Demand, BCD)到目前为止还是绝大部分未知<sup>[14]</sup>。在全球气候变化以及海洋碳循环研究深入的大环境下, 此方面研究工作的进一步开展有利于深入分析海洋碳的源汇问题, 并揭示海洋生态系统在其中所发挥的具体作用<sup>[14,17-19]</sup>。

## 1 细菌生长效率及相关参数研究方法 与实验技术进展

### 1.1 细菌生产力

异养细菌生产力的研究方法主要包括[甲基-<sup>3</sup>H]胸腺嘧啶示踪法<sup>[20]</sup>、[<sup>3</sup>H]亮氨酸示踪法<sup>[21]</sup>、细胞分

收稿日期: 2011-07-25; 修回日期: 2011-10-22

基金项目: 中国科学院创新方向/领域前沿资助项目(KZCX2-YW-Q07, KZCX2-YW-T001, KZCX2-YW-213, SQ200805); 国家自然科学基金项目(U0633007, 40906057, 40531006); 广东省科技计划项目(2005A30501001)

作者简介: 王生福(1987-), 男, 山东临沂人, 硕士研究生, 主要从事海洋微生物生态学研究, 电话: 020-89023219, E-mail: wangshengfu601@163.com; 黄良民, 通信作者, hlm@scsio.ac.cn

裂频率法(FDC)<sup>[22]</sup>、分级或稀释培养中细胞数量的增加法<sup>[23]</sup>、测定放射性标记的氨基酸或葡萄糖(<sup>14</sup>C-glucose)<sup>[24]</sup>等,这些方法的原理及特点的详细阐述见文献[9,25]。此外,还可以根据细菌丰度(Bacterial Abundance, BA)的变化来估算 BP<sup>[10,26]</sup>。目前国内外比较常用的是 <sup>3</sup>H 胸腺嘧啶示踪法和 <sup>3</sup>H 亮氨酸示踪法,后者也是国标仲裁方法。

## 1.2 细菌呼吸率

目前细菌呼吸率的测定方法主要有两种:

(1) 经典的以氧浓度变化为基础的溶解氧滴定法<sup>[11,27-29]</sup>

$$BR = \frac{DO_0 - DO_t}{t}$$

其中 DO<sub>0</sub>, DO<sub>t</sub> 分别为样品培养前后溶解氧浓度, t 为培养时间。

呼吸熵(respiratory quotients, RQ)的引入把测定细菌呼吸率的氧单位转变为以碳为单位,定义为:

$$RQ = \frac{CO_2 \text{ 产生量}}{O_2 \text{ 消耗量}}$$

RQ 大小取决于所利用的底物组成,范围为 0.7~1.1,通常假定 RQ=1<sup>[11-12,27-28]</sup>。这种方法具有很高的灵敏性和准确性<sup>[10,30]</sup>,也是最常用的方法<sup>[11,27-29]</sup>,后面总结 BGE 的时空分布规律及其调控机制几乎都是基于这种测量方法计算和分析得出的,但是这种方法局限性带来的潜在影响已经成为 BGE 研究工作深入开展的瓶颈<sup>[31]</sup>。

(2) 以二氧化碳浓度变化为基础的库仑呼吸测量法<sup>[32-33]</sup>

Toolan<sup>[32]</sup>指出库仑呼吸测量法是基于碳的呼吸率,因而能与初级生产无机碳固定率作对比,并且由于其不需要运用到呼吸熵,所以要比以测氧气浓度变化为基础的方法优越。水体中由于 CO<sub>2</sub> 与 CO<sub>3</sub><sup>2-</sup> 相平衡,为了测量通过呼吸产生的 CO<sub>2</sub>,故应测量总溶解无机碳(TCO<sub>2</sub>):

$$TCO_2 = [CO_2] + [HCO_3^-] + [CO_3^{2-}]^{[34]}$$

海水中的 TCO<sub>2</sub> 利用库仑滴定法来测量<sup>[32]</sup>。但溶解氧滴定法和库仑呼吸法都需要对实验水样进行至少 24 h 的培养才能得出测量结果,这就存在以下两方面的问题:一方面,这些测量方法长时间培养过程中的容器效应无法忽视,如为了研究异养细菌,其必须和其他浮游生物相分离,通常经过 0.6~2 μm 滤膜过滤,但完全分离是不可能达到的,所以 BR 的变化除了细菌外还归因于其他有机体,并且过滤可能

会破坏原有细菌聚合的结构,也会改变原有的捕食关系<sup>[35]</sup>。如果过滤的过程中细胞破碎,则有机和无机物质都会释放出来。此外长期培养可能诱发细菌群落组成的变化<sup>[36-37]</sup>或营养物质的消耗<sup>[11]</sup>。因此结果可能不能代表初始的细菌群落。另一方面,这也难以与基于 <sup>3</sup>H 同位素示踪法测量细菌生产力的快速性相匹配(培养时间可在 0.5 h 以内)并带来相关的误差。在这种背景下, Briand 等<sup>[10]</sup>以及 Eichinger 等<sup>[38]</sup>利用高精度连续测量技术将自然水体细菌呼吸率的有效测量时间大大缩减,使培养更接近系统的原始状态,提高了实验的可重复性和精度; Pringault 等<sup>[39]</sup>在 2009 年也曾报道过利用氧气微电极连续测量技术开展 BGE 相关研究。

## 1.3 细菌生长效率

早期 BGE 的值通常基于放射性同位素示踪简单有机化合物的吸收、融合和呼吸测量得到的<sup>[40-41]</sup>,这种方法具有较高的灵敏性,它可以使吸收和呼吸速率经过短期培养后就能测定,即使在生产力不高的水域也能应用。但是在短期培养过程中,细胞内的碳库不能达到平衡,并且细胞内部的同位素稀释和不稳定状态都会使放射性标记化合物产生的生物量偏高,所以这些值现在被认为过高估计自然浮游细菌的实际生长效率<sup>[14,33,42-46]</sup>,此外,细菌可能同时利用多种有机底物,所以只标记单种化合物不能反应细菌利用底物的复杂情况,并可能造成 BGE 的过高估计<sup>[14,45,47]</sup>。目前主要有两种 BGE 的测定方法:第一种方法,在相对短的培养时间内(通常小于 36 h 或小于周转时间)测量 BR 和 BP,这种方法在细菌呼吸率测定方法中已进行了详细阐述。第二种方法是稀释培养,将少量自然条件下的细菌群落接种到过滤无菌水上,观察这些细菌的生长,时间一般为数天或数周<sup>[33,45,48-49]</sup>。在这种长期试验中,监测 DOC 和 POC 的变化很容易,BGE 可通过下式估算得出:

$$BGE = \frac{\Delta DOC}{\Delta POC}$$

有研究结果表明过滤法和稀释法得到的 BGE 数据具有一定的一致性<sup>[11]</sup>。无论采用哪种方法,细菌和天然 DOC 的来源都将分离,并且细菌和微生物捕食者相分离与营养物质的再生渠道不耦合,这可能对于维持自然系统中高 BGE 有重要作用。在长期稀释试验中,难降解 DOC 的消耗量将增加,营养物质的消耗将增大,在短期过滤法实验中只用大部分可

降解性 DOC 被利用, 避免有机物的过度消耗。在长期培养中, 异养鞭毛虫的生长不可避免, 因此摄食将对细菌生物量和 BGE 产生重大影响<sup>[44,50]</sup>, 并且在长期培养中, 有毒代谢产物的积累将使 BGE 降低<sup>[51]</sup>。无论是培养时间多长, BR、BP 都是变化的, 所以培养时间的长短和这些方法的融合对于 BGE 的计算都很重要。近期报道的缩短培养时间的技术改进(如前面提到的高精度溶解氧测量方法减少呼吸率部分测量时间)对整个 BGE 估算的质量都有明显改善, 但目前 BGE 的精确测量对于微生物生态学家仍旧是一大挑战。

## 2 细菌生长效率的生态学研究进展

### 2.1 细菌生产力

海洋异养细菌二次生产是细菌生长效率研究中的重要组成部分。研究结果表明不同海域的细菌生产力分布存在较大差异<sup>[52-53]</sup>, 国内在东海、渤海、南海等主要海区及一些近岸海域也已开展了细菌生物量和生产力的研究<sup>[53-59]</sup>, 并对细菌在微食物环和碳循环中的作用, 细菌生产力的测定方法、时空分布、影响因子以及调控机制等进行了阐述和分析<sup>[8,54-55,60-61]</sup>。在海洋环境中, 细菌在海洋生物量中占据支配地位, BP 占据初级生产力(Primary Production, PP)的量从 0 ~ >100%, 且 BP 常常和水体初级生产成正相关<sup>[26]</sup>。研究发现在法国的比斯开湾 BR 高于 BP<sup>[62]</sup>, 这说明细菌首先要满足自身新陈代谢的需要<sup>[12]</sup>, 且 BP 比 BR 更容易变化<sup>[13]</sup>, 即 BR 相对更保守, 因此 BGE 可以表示为 BP 的方程<sup>[11,27]</sup>, 且 BGE 和 BP 呈正相关<sup>[11]</sup>, 作者对印度洋细菌生长效率的分析也满足此相关性(未发表数据)。在目前的研究中, Pradeep 等<sup>[11]</sup>通过对印度西南近岸的河口研究认为 BP 可以解释热带河口 BGE 83% 的变化, 而 Roland 和 Cole 则报道在温带的哈德逊河口 70% 的 BGE 是由 BP 引起的<sup>[63]</sup>。

### 2.2 细菌呼吸率

生物呼吸作用被认为是海洋生物圈碳流通的重要组成部分<sup>[17]</sup>, 细菌呼吸的变化能显著影响水体中总碳含量和气体平衡状况<sup>[64]</sup>, 也可能限制碳的再矿化和生物碳在海洋上层的输出<sup>[13,65]</sup>。异养细菌呼吸在浮游群落呼吸中占有较大的比例(20% ~ 90%)<sup>[66-69]</sup>, 甚至在一些低生产力海域, 真光层细菌呼吸率能超过初级生产力<sup>[13,62]</sup>, 尽管有学者认为不同海域真光

层生产和呼吸在整体上是平衡的<sup>[16]</sup>。虽然呼吸和系统生产力在大尺度空间范围内呈现整体正相关, 但在较小范围内两个过程常存在较大程度的不一致性<sup>[70-72]</sup>。细菌呼吸和浮游植物生产之间的不平衡说明在生产力较低的水体, 生物系统是 CO<sub>2</sub> 的源<sup>[13]</sup>。Kirchman 等<sup>[28]</sup>的最新研究表明细菌呼吸占总呼吸的比例在 3% 到 60% 之间波动, 平均值低于低纬度海域的 50%<sup>[73]</sup>, 从而推断在北冰洋海区细菌呼吸消耗的有机碳比低纬度的要少。

研究认为 BGE 和 BP 随着初级生产力梯度的变化而变化, 但 BR 随着这种梯度变化较小, 这种微生物呼吸甚至浮游生物群落呼吸的相对稳定性已经被人们所认识<sup>[13]</sup>。过去常常认为细菌呼吸与细菌次级生产是同步过程, 二者密切相关, 因此在研究有机碳在水体中的流通时, 细菌呼吸通常并不直接测量, 而是由细菌生产力和假定的细菌生长效率计算出来<sup>[12]</sup>:

$$BR = \frac{BP}{BGE} - BP$$

这导致 BGE 成了固定不变的常数<sup>[14]</sup>。越来越多的现场实验数据表明, 试图从细菌生产力的测量来推断细菌呼吸率常常出现问题, 因为 BP 与 BR 的相关性往往很低, 控制细菌呼吸的因素可能与调节细菌生产力的因素不相同, 它们很可能存在着不同的调控机理<sup>[12,14,68]</sup>。显然, 只有将 BP 与 BR 结合起来进行同步现场研究才能更准确地反映异养微生物在海洋生物地球化学循环中所起的作用。理解什么因素影响呼吸的量级和变化还需要进一步的工作来探讨。

### 2.3 细菌需碳量

细菌生产力只是细菌合成后留存在体内的碳量, 而相当部分的碳被细菌吸收后又通过呼吸作用释放出来。浮游细菌需碳量为细菌生产力和细菌呼吸消耗碳量之和<sup>[12]</sup>。

$$BCD = BP + BR = \frac{BP}{BGE} = \frac{\mu BB}{BGE}$$

其中  $\mu$  为比生长效率, BB 为细菌生物量(Bacterial Biomass)。在海洋碳循环中, 细菌需碳量和浮游植物固定的碳之间的平衡是一个重要因素。在一些海域的真光层中呼吸和生产能够达到整体平衡<sup>[16]</sup>, 但细菌碳需求往往大于初级生产力的产物(POC+DOC), 微食物环内存储的有机物质可以暂时缓冲这种 BCD 和 PP 之间的不匹配, 但细菌生长仍需要大量外源性溶解有机碳<sup>[9,18]</sup>。Ram 等<sup>[27]</sup>的研究表明在夏季印度季风盛行期, BCD 高于 PP, 说明河口转变为异养生态

系统,这与 González 等<sup>[62]</sup>的研究相一致。在非季风季节,BCD 占据了 PP 的 65%~91%,说明浮游植物生产的有机碳已经足够可以满足真光层中 BP 的需求,即很大一部分浮游植物初级生产产生的有机碳进入微食物环<sup>[7]</sup>。

## 2.4 细菌生长效率

多个海区的 BGE 现场研究结果表明 BGE 存在明显的时间和空间波动性<sup>[74-76]</sup>,这进一步证明假设细菌利用有机质的效率是常数是错误的<sup>[77]</sup>。研究结果表明,细菌生长效率在不同海区波动很大,从<0.1 到>0.6 的 BGE 值均有报道<sup>[12,15,65,78-79]</sup>,作者对大亚湾和印度洋细菌生长效率的研究也是如此(未发表数据)。即使在同一研究海域,BGE 也常存在平面分布的显著差异。一般来说,BGE 值在河口、上升流和近岸水域较高,平均值可达到 0.3 以上<sup>[11,80-81]</sup>,而在外海贫营养水域中,BGE 一般为 0.15 左右<sup>[12,27-78]</sup>,这种从河口到外海 BGE 降低的变化趋势和初级生产力的分布相一致<sup>[11-12]</sup>,这可能是由于高活性细菌的比例随着生产力的提高而增加<sup>[81-82]</sup>,同时这种变化也反映了营养盐和 DOM 的系统变化<sup>[27]</sup>。BGE 同样可能存在周日变化或季节性的分布差异,但此方面的信息仍较为缺乏<sup>[27,42,79,83-86]</sup>。迄今为止,已开展细菌生长效率研究的海域仍十分零散,与全球范围内细菌生物量和细菌生产力研究相比,细菌生长效率相关研究仍缺乏广泛性与系统性。

BGE 调控机制的研究也是目前海洋微生物生态学中日益受到关注的问题。海洋异养浮游细菌生长效率是一个揉合细菌代谢多方面特征的参数,因而受多种因子影响。目前研究较多的主要有溶解性有机物的性质及含量(DOM 的来源、分子结构、分子量大小、生化组成、能量含量等)<sup>[11-12,27,49,85-89]</sup>、无机营养物质浓度及组成(如 N:P)<sup>[11,49,85,90]</sup>、盐度<sup>[91]</sup>、海水温度<sup>[11,65,84,92]</sup>、微量元素(如铁)含量<sup>[93]</sup>、海洋异养浮游动物的摄食能力<sup>[8,11,75]</sup>、噬菌体(如病毒)的感染<sup>[8,94-95]</sup>以及异养细菌自身的生理状态<sup>[96]</sup>。但海洋 BGE 最关键调控因子的研究至今仍有争论,这涉及细菌生产力与细菌呼吸率对环境因子响应的差异性问题——即使一个环境参数对细菌生产力和细菌呼吸率均有明显调控作用,如果其调控机制同步且影响程度接近,那它对 BGE 的调控作用并不明显,此方面的研究至今仍相当匮乏。目前对自然海区中 BGE 分布的高度变动性存在两种常见的解释模型,

一种认为 BGE 主要受温度调控<sup>[65,84]</sup>,即温度和 BGE 之间呈负相关,且温度单独就可以解释细菌生长效率 54%的变化,这种温度的调控作用说明在低纬度海域有较大部分的碳被呼吸消耗掉,因此食物网和生物碳的垂直输出在极地要比在热带区域高<sup>[65]</sup>;另一种观点则认为 BP 比 BR 更容易变化,因而 BGE 主要受 BP 变化的影响<sup>[13]</sup>,并且与无机营养盐及有机营养物质的可利用性有关<sup>[11-13,78]</sup>。前者认为 BGE 变化来源于 BP 和 BR 受温度影响机理存在较高的不一致性,这种细菌生产和呼吸对温度的响应差异可能是因为这些新陈代谢过程中两者活动能量的不同<sup>[97]</sup>,也可能是温度对细菌细胞水平的直接效应<sup>[84]</sup>。后者则认为它们受营养物质的调控作用存在明显差异。近年来海洋 BGE 的现场研究结果也存在类似的分歧,例如 Hoppe 等<sup>[18]</sup>认为温度的决定性是一个常见因子,营养物质和底物的可利用性或者摄食可能在某些限制区域或时间段对微生物活性起决定作用,但是这些因子的影响都被温度的调节能力所覆盖。而 López-Urrutia 等<sup>[98]</sup>对 JGOFS 海洋计划的部分调查数据进行再分析后认为细菌生长效率主要受营养物质可利用性的调控。Lee 等<sup>[99]</sup>通过多因素相关性分析显示 BP 取决于 PP,而 BR 取决于底物质量(例如 DOC/DON)和温度,底物质量是调控 BGE 最主要的因子,并指出底物质量相对于温度而言常常是一个更重要的因子。Apple 等<sup>[84]</sup>通过对 Monie 湾的调查认为该水域细菌生长效率受温度和有机物质量的双重影响,这和先前 Pomeroy 等的研究相一致<sup>[100]</sup>。这种争议不仅体现在地域分布特征上,也体现在影响季节变化的机制上<sup>[27,79,84,87]</sup>。

最新研究结果表明,光照也可能是 BGE 的关键调控因子。可见光和紫外光可以改变异养微生物二次生产中的合成速率<sup>[101-102]</sup>,而光照对细菌呼吸率也可能存在直接的调控机制<sup>[39]</sup>。Aboudi 等<sup>[79]</sup>发现,DOM 的光转化效应可能对 BR 和 BP 产生不同的作用,进而可能对细菌生长效率产生复杂的影响。

## 3 研究展望

综上所述,异养细菌生长效率具有明显的波动性,调控机制也较为复杂,不论海洋 BGE 的关键调控因子是否具有普遍性或存在区域特性,细菌生长效率的研究还需要大量的现场及实验工作。对 BGE 测量精度与估算方法的改进以及新的测量技术在现场研究中的普及、应用,也是目前 BGE 研究中需要

解决的问题。

(1)经典 BR 测量方法的局限性成为 BGE 研究中一个日益受到关注的问题,高精度的 BGE 测量技术,特别是能适用于贫营养、低细菌生物量海区的测量技术仍有待进一步发展。由于高精度连续测量技术可以较精确地监测溶解氧浓度的变化过程,减弱容器效应,并有利于细菌呼吸对环境响应的动态变化分析,目前已成为 BGE 相关研究的一种有效监测手段,并可在近岸海区广泛应用。同时,开展针对 BGE 不同测量方法的对比研究,有利于不同时期不同海区研究结果的综合分析。

(2)针对目前 BGE 关键调控因子的不确定性,在今后的工作中尚需进一步研究主要环境参数,包括海洋中可溶性有机物、无机营养盐、温度、光照等对 BGE 的具体影响机制,以及不同海区关键影响因子的区域性差异以及物理过程对 BGE 分布的潜在影响。

现已证明 BP 和 BR 之间存在不同的调控机理,但在自然海区中,这种不一致性的具体信息和影响机制还不十分清楚。因此,针对 BP 与 BR 对不同环境因子响应差异性研究将是今后细菌生态学研究需要关注的重要科学问题。此外,细菌生长代谢对环境变化响应敏感,但 BGE 对环境变化,特别是短时间尺度变化的动态响应机制还有待于进一步开展。细菌生长效率作为衡量异养细菌利用有机碳效率的重要指标,在评价生态系统结构与功能、海洋生物地球化学循环关键过程中,特别是碳通量相关的生态科学研究中,还需要结合与之密切关联的初级及次级生产过程及群落呼吸代谢特征,进行深入的耦合分析。

(3)国内在海洋异养细菌呼吸率和细菌生长效率方面鲜有正式报道,今后尚需要针对不同纬度(从黄渤海至南海)、不同性质的海域(从近岸河口、海湾至外海贫营养海区)开展现场观测与实验研究,探索细菌生长效率的时空分布差异和调控机制,以期深入了解我国不同海区异养微生物在生态系统中的地位与功能,以及中国海域生态系统代谢平衡对全球海洋碳收支的贡献。

参考文献:

- [1] Cotner J, Biddanda B. Small players, large role: microbial influence on biogeochemical processes in pelagic aquatic ecosystems[J]. *Ecosystems*, 2002, 5:10-121.
- [2] Azam F, Fenchel T, Field J G, et al. The ecological role of water-column microbes in the sea[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1983, 10: 257-263.
- [3] Azam F, Malfatti F. Microbial structuring of marine ecosystems[J]. *Nature*, 2007, 5: 782-791.
- [4] Gasol J M, Pinhassi J, Alonso-Sáez L, et al. Towards a better understanding of microbial carbon flux in the sea[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2008, 53: 21-38.
- [5] Obernosterer I, Christaki U, Lefevre D, et al. Rapid bacterial mineralization of organic carbon produced during a phytoplankton bloom induced by natural iron fertilization in the Southern Ocean[J]. *Deep Sea Research Part II*, 2008, 55: 777-789.
- [6] Pomeroy L R, Wiebe W J, Deibel D, et al. Bacterial responses to temperature and substrate concentration during the Newfoundland spring bloom[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1991, 75(2-3): 143-159.
- [7] Ducklow H, Carlson C. Oceanic bacterial production[J]. *Advances in Microbial Ecology*, 1992, 12: 113-181.
- [8] 肖天. 海洋细菌在微食物环中的作用[J]. *海洋科学*, 2000, 24(7): 4-6.
- [9] 李洪波, 肖天, 赵三军, 等. 海洋异养浮游细菌参数的测定和估算[J]. *海洋科学*, 2005, 29(2): 58-63.
- [10] Briand E, Pringault O, Jacquet S, et al. The use of oxygen microprobes to measure bacterial respiration for determining bacterioplankton growth efficiency[J]. *Limnology and Oceanography*, 2004, 2: 406-416.
- [11] Pradeep R A S, Nair S, Chandramohan D. Bacterial growth efficiency in the tropical estuarine and coastal waters of Goa, southwest coast of India[J]. *Microbial Ecology*, 2003, 45: 88-96.
- [12] Del Giorgio P A, Cole J J. Bacterial growth efficiency in natural aquatic systems[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1998, 29: 503-541.
- [13] Del Giorgio P A, Cole J J, Cimleris A. Respiration rates in bacteria exceed phytoplankton production in unproductive aquatic systems[J]. *Nature*, 1997, 385: 148-151.
- [14] Jahnke R, Craven D. Quantifying the role of heterotrophic bacteria in the carbon cycle: A need for respiration rate measurements[J]. *Limnology and Oceanography*, 1995, 40(2): 436-441.
- [15] Del Giorgio P A, Williams P J L. *Respiration in aquatic ecosystems*[M]. Oxford: Oxford University Press, 2005.

- [16] Williams P J L. The balance of plankton respiration and photosynthesis in the open oceans[J]. *Nature*, 1998, 394: 55-57.
- [17] Del Giorgio P A, Duarte C M. Respiration in the open ocean[J]. *Nature*, 2002, 420: 379-384.
- [18] Hoppe H G, Gocke K., Koppe R, et al. Bacterial growth and primary production along a north-south transect of the Atlantic Ocean[J]. *Nature*, 2002, 416: 168-171.
- [19] Sarmiento H, Montoya J, Va'zquez-Domí'nguez E, et al. Warming effects on marine microbial food web processes: how far can we go when it comes to predictions? [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 2010, 365: 2137-2149.
- [20] Fuhrman J A, Azam F. Thymidine incorporation as a measure of heterotrophic bacterioplankton production in marine surface waters: evaluation and field results [J]. *Marine Biology*, 1982, 66: 109-120.
- [21] Smith D C, Azam F. A simple, economical method for measuring bacterial protein synthesis rates in seawater using <sup>3</sup>H-leucine[J]. *Marine Microbial Food Webs*, 1992, 6(2): 107-114.
- [22] Hagström A, Larsson U, Horstedt P, et al. Frequency of dividing cells, a new approach to the determination of bacterial growth rates in aquatic environments[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1979, 37(5): 805-812.
- [23] Moriarty D J W. 6 Techniques for Estimating Bacterial Growth Rates and Production of Biomass in Aquatic Environments[J]. *Methods in Microbiology*, 1990, 22: 211-234.
- [24] Bianchi A, Van W F, Garcin J. Bacterial utilization of glucose in the water column from eutrophic to oligotrophic pelagic areas in the eastern North Atlantic Ocean[J]. *Journal of Marine Systems*, 1998, 14: 45-55.
- [25] 赵三军, 岳海东, 肖天. 海洋异养细菌生物量与生产力的研究方法[J]. *海洋科学*, 2002, 26(1): 21-23.
- [26] Cole J J, Findlay S, Pace M L. Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview[J]. *Marine ecology Progress Series*, 1988, 43: 1-10.
- [27] Pradeep R A S, Nair S, Chandramohan D. Bacterial growth efficiency in a tropical estuary: Seasonal variability subsidized by allochthonous carbon[J]. *Microbial Ecology*, 2007, 53: 591-599.
- [28] Kirchman D L, Hill V, Cottrell M T, et al. Standing stocks, production, and respiration of phytoplankton and heterotrophic bacteria in the western Arctic Ocean[J]. *Deep Sea Research Part II*, 2009, 56: 1237-1248.
- [29] Sherr B F, Sherr E B. Community respiration/production and bacterial activity in the upper water column of the central Arctic Ocean[J]. *Deep Sea Research Part I*, 2003, 50: 529-542.
- [30] Carignan R, Blais A M, Vis C. Measurement of primary production and community respiration in oligotrophic lakes using the Winkler method[J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1998, 55(5): 1078-1084.
- [31] Gasol J M, Pinhassi J, Alonso-Saez L, et al. Towards a better understanding of microbial carbon flux in the sea[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2008, 53(1): 21-38.
- [32] Toolan T. Coulometric carbon-based respiration rates and estimates of bacterioplankton growth efficiencies in Massachusetts Bay[J]. *Limnology and Oceanography*, 2001, 46(6): 1298-1308.
- [33] Carlson C A, Ducklow H W. Growth of bacterioplankton and consumption of dissolved organic carbon in the Sargasso Sea[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 1996, 10: 69-85.
- [34] Goyet C, Brewer P G. Biochemical properties of the oceanic carbon cycle[C]//Willebrand J and Anderson D L T. *Modelling oceanic climate interactions*. NATO ASI Series, VI Springer-Verlag, 1993. 271-297.
- [35] Pomeroy L R, Sheldon J E, Sheldon J W M. Changes in bacterial numbers and leucine assimilation during estimations of microbial respiratory rates in seawater by the precision Winkler method[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1994, 60(1): 328-332.
- [36] Massana R, Pedros-Alíó C, Casamayor E O, et al. Changes in marine bacterioplankton phylogenetic composition during incubations designed to measure biogeochemically significant parameters[J]. *Limnology and Oceanography*, 2001, 46(5): 1181-1188.
- [37] Gattuso J P, Peduzzi S, Pizay M D, et al. Changes in freshwater bacterial community composition during measurements of microbial and community respiration[J]. *Journal of Plankton Research*, 2002, 24(11): 1197-1206.

- [38] Eichinger M, Sempere R, Gregori G, et al. Increased bacterial growth efficiency with environmental variability: results from DOC degradation by bacteria in pure culture experiments[J]. *Biogeosciences*, 2010, 7: 1861-1876.
- [39] Pringault O, Tesson S, Rochelle-Newall E. Respiration in the light and bacterio-phytoplankton coupling in a coastal environment[J]. *Microbial Ecology*, 2009, 57(2): 321-334.
- [40] Crawford C C, Hobbie J E, Webb K L. The utilization of dissolved free amino acids by estuarine microorganisms[J]. *Ecology*, 1974, 55(3): 551-563.
- [41] Hopkinson C S, Buffam I, Hobbie J, et al. Terrestrial inputs of organic matter to coastal ecosystems: an intercomparison of chemical characteristics and bioavailability[J]. *Biogeochemistry*, 1998, 43(3): 211-234.
- [42] Coffin R B, Connolly J P, Harris P S. Availability of dissolved organic carbon to bacterioplankton examined by oxygen utilization[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1993, 101: 9-22.
- [43] Del Giorgio P A, Gasol J M, Vaque D, et al. Bacterioplankton community structure: protists control net production and the proportion of active bacteria in a coastal marine community[J]. *Limnology and Oceanography*, 1996, 41(6): 1169-1179.
- [44] Linley E A S, Newell R C. Estimates of bacterial growth yields based on plant detritus[J]. *Bulletin of Marine Science*, 1984, 35(3): 409-425.
- [45] Bjornsen P K. Bacterioplankton growth yield in continuous seawater cultures[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1986, 30:191-196.
- [46] King G M, Berman T. Potential effects of isotopic dilution on apparent respiration in <sup>14</sup>C heterotrophy experiments[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1984, 19:175-180.
- [47] Hopkinson C S Jr, Sherr B, Wiebe W J. Size fractionated metabolism of coastal microbial plankton[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1989, 51: 155-166.
- [48] Zweifel U L, Norrman B, Hagstrom A. Consumption of dissolved organic carbon by marine bacteria and demand for inorganic nutrients[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1993, 101: 23-32.
- [49] Kroer, N. Bacterial growth efficiency on natural dissolved organic matter[J]. *Limnology and Oceanography*, 1993, 38(6):1282-1290.
- [50] Findlay S, Carlough L, Crocker M T, et al. Bacterial growth on macrophyte leachate and fate of bacterial production[J]. *Limnology and Oceanography*, 1986, 31(6): 1335-1341.
- [51] Landwall P, Holme T. Removal of inhibitors of bacterial growth by dialysis culture[J]. *Microbiology*, 1977, 103(2):345-352.
- [52] Morgan J A, Quinby H L, Ducklow H W. Bacterial abundance and production in the western Black Sea[J]. *Deep Sea Research Part II*, 2006, 53: 1945-1960.
- [53] 刘诚刚, 宁修仁, 蔡昱明, 等. 南海北部及珠江口细菌生产力研究[J]. *海洋学报(中文版)*, 2007, 29(2): 112-122.
- [54] 肖天, 王荣. 东海异养细菌生产力的时空分布[J]. *海洋与湖沼*, 2000, 31(6): 664-670.
- [55] 肖天, 王荣. 渤海异养细菌生产力[J]. *海洋学报(中文版)*, 2003, 25(2): 58-65.
- [56] 郑天凌, 王斐, 徐美珠, 等. 台湾海峡海域细菌产量、生物量及其在微食物环中的作用[J]. *海洋与湖沼*, 2002, 33(4): 415-423.
- [57] 彭安国, 黄奕普, 刘广山, 等. 大亚湾细菌生产力研究[J]. *海洋学报(中文版)*, 2003, 25(4): 83-90.
- [58] 刘子琳, 越川海, 宁修仁, 等. 长江冲淡水区细菌生产力研究[J]. *海洋学报(中文版)*, 2001, 23(4): 93-99.
- [59] 宋星宇, 刘华雪, 黄良民, 等. 南海北部夏季基础生物生产力分布特征及影响因素[J]. *生态学报*, 2010, 30(23): 6409-6417.
- [60] 刘华雪, 宋星宇, 黄良民, 等. 海洋细菌生产力调控机制研究进展[J]. *生态科学*, 2008, 27(1): 61-64.
- [61] 肖天. 海洋浮游细菌的生态学研究[J]. *地球科学进展*, 2001, 16(1): 60-64.
- [62] Gonzalez N, Anadon R, Viesca L. Carbon flux through the microbial community in a temperate sea during summer: role of bacterial metabolism[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2003, 33: 117-126.
- [63] Roland F, Cole J J. Regulation of bacterial growth efficiency in a large turbid estuary[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 1999, 20: 31-38.
- [64] Sherr E, Sherr B. Temporal offset in oceanic production and respiration processes implied by seasonal changes in atmospheric oxygen: the role of heterotrophic microbes[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 1996, 11: 91-100.

- [65] Rivkin R B, Legendre L. Biogenic carbon cycling in the upper ocean: effects of microbial respiration[J]. *Science*, 2001, 291: 2398-2340.
- [66] Legendre L, Courties C, Troussellier M. Flow cytometry in oceanography 1989-1999: environmental challenges and research trends[J]. *Cytometry*, 2001, 44: 164-172.
- [67] Smith E M, Kemp W M. Planktonic and bacterial respiration along an estuarine gradient: responses to carbon and nutrient enrichment[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2003, 30: 251-261.
- [68] Smith E M, Kemp W M. Size structure and the production/respiration balance in a coastal plankton community[J]. *Limnology and Oceanography*, 2001, 46(3): 473-485.
- [69] Biddanda B A, Cotner J B. Love handles in aquatic ecosystems: the role of dissolved organic carbon drawdown, resuspended sediments, and terrigenous inputs in the carbon balance of Lake Michigan[J]. *Ecosystems*, 2002, 5(5): 431-445.
- [70] Robinson C, Serret P, Tilstone G, et al. Plankton respiration in the eastern atlantic ocean[J]. *Deep Sea Research Part I*, 2002, 49:787-813.
- [71] Serret P, Robinson C, Fernandez E, et al. Latitudinal variation of the balance between plankton photosynthesis and respiration in the eastern Atlantic Ocean[J]. *Limnology and Oceanography*, 2001, 46(7): 1642-1652.
- [72] Aristegui J, Harrison W G. Decoupling of primary production and community respiration in the ocean: implications for regional carbon studies[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2002, 29: 199-209 .
- [73] Robinson C. Heterotrophic bacterial respiration[C]// Kirchman D L. *Microbial Ecology of the Oceans*. Second edition. New York: Wiley-Liss, 2008: 299-327.
- [74] Russell J B, Cook G M. Energetics of bacterial growth: balance of anabolic and catabolic reactions[J]. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 1995, 59(1): 48-62.
- [75] Lee C W, Bong C W. Bacterial respiration, growth efficiency and protist grazing rates in mangrove waters in Cape Rachado, Malaysia[J]. *Asian Journal of Water, Environment and Pollution*, 2007, 4(1): 11-16.
- [76] Lee C W, Kudo I, Yokokawa T, et al. Dynamics of bacterial respiration and related growth efficiency, dissolved nutrients and dissolved oxygen concentration in a subarctic coastal embayment[J]. *Marine and Freshwater Research*, 2002, 53(1): 1-7.
- [77] Middelboe M, Sondergaard M. Bacterioplankton Growth Yield: Seasonal Variations and Coupling to Substrate Lability and  $\beta$ -Glucosidase Activity[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1993, 59(11): 3916-3921.
- [78] Del Giorgio P A, Cole J J. *Bacterial energetics and growth efficiency*[C]//Kirchman D L. *Microbial Ecology of the Oceans*. Second edition. New York: Wiley-Liss, 2008: 289-325.
- [79] Abboudi M, Jeffrey W H, Ghiglione J F, et al. Effects of photochemical transformations of dissolved organic matter on bacterial metabolism and diversity in three contrasting coastal sites in the Northwestern Mediterranean Sea during summer[J]. *Microbial Ecology*, 2008, 55(2): 344-357.
- [80] La Ferla R, Azzaro F, Azzaro M, et al. Microbial contribution to carbon biogeochemistry in the Central Mediterranean Sea: Variability of activities and biomass[J]. *Journal of Marine Systems*, 2005, 57: 146-166.
- [81] Alonso-Saez L, Gasol G M, Aristegui J, et al. Large-scale variability in surface bacterial carbon demand and growth efficiency in the subtropical northeast Atlantic Ocean[J]. *Limnology and Oceanography*, 2007, 52(2): 533-546.
- [82] Del Giorgio P A, Prairie Y T, Bird D F. Coupling between rates of bacterial production and the abundance of metabolically active bacteria in lakes, enumerated using CTC reduction and flow cytometry[J]. *Microbial Ecology*, 1997, 34(2): 144-154.
- [83] Del Giorgio P A, Scarborough G. Increase in the proportion of metabolically active bacteria along gradients of enrichment in freshwater and marine plankton: implications for estimates of bacterial growth and production rates[J]. *Journal of Plankton Research*, 1995, 17: 1905-1924.
- [84] Apple J K, Del Giorgio P A, Michael K W. Temperature regulation of bacterial production, respiration, and growth efficiency in a temperate salt-marsh estuary[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2006, 43: 243-254.
- [85] Lemee R, Rochelle-Newall E, Wambeke F V, et al. Seasonal variation of bacterial production, respiration



- and growth efficiency in the open NW Mediterranean Sea[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2002, 29: 227-237.
- [86] Reinthaler T, Herndl G J. Seasonal dynamics of bacterial growth efficiencies in relation to phytoplankton in the southern North Sea[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2005, 39: 7-16.
- [87] Pomeroy L R, Wiebe W J. Temperature and substrates as interactive limiting factors for marine heterotrophic bacteria[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2001, 23: 187-204.
- [88] 白洁, 张昊飞, 李岍然, 等. 海洋异养浮游细菌生物量及生产力的制约因素[J]. *中国海洋大学学报(自然科学版)*, 2004, 34(4): 594-602.
- [89] Goldman J C, Caron D A, Dennett M R. Regulation of gross growth efficiency and ammonium regeneration in bacteria by substrate C: N ratio[J]. *Limnology and Oceanography*, 1987, 32(6):1239-1252.
- [90] Yuan X C, Yin K D, Harrison P J, et al. Variations in Apparent Oxygen Utilization and Effects of P Addition on Bacterial Respiration in Subtropical Hong Kong Waters[J]. *Estuaries and Coasts*, 2011, 34: 536-543.
- [91] Griffiths R, Caldwell B, Morita R Y. Observations on microbial percent respiration values in arctic and subarctic marine waters and sediments[J]. *Microbial Ecology*, 1984, 10: 151-164.
- [92] Sampou P, Kemp W. Factors regulating plankton community respiration in Chesapeake Bay[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1994, 110:249-249.
- [93] Tortell P, Maldonado M, Price N. The role of heterotrophic bacteria in iron-limited ocean ecosystems[J]. *Nature*, 1996, 383: 330-332.
- [94] Middelboe M, Jorgensen N, Kroer N. Effects of viruses on nutrient turnover and growth efficiency of noninfected marine bacterioplankton[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1996, 62(6):1991-1997.
- [95] Motegi C, Nagata T, Miki T, et al. Viral control of bacterial growth efficiency in marine pelagic environments[J]. *Limnology and Oceanography*, 2009, 54(6): 1901-1910.
- [96] Ingraham J L, Marr A G. Effect of temperature, pressure, pH, and osmotic stress on growth. In *Escherichia coli and Salmonella: Cellular and Molecular Biology*, Second edition[M]. Washington: ASM Press, 1996: 1570-1578.
- [97] Zumdahl S S. *Chemistry*[M]. Lexington: DC Heath and Co, 1989.
- [98] Lopez-Urrutia A, Moran X A G. Resource limitation of bacterial production distorts the temperature dependence of oceanic carbon cycling[J]. *Ecology*, 2007, 88(4): 817-822.
- [99] Lee C W, Bong C W, Hii Y S. Temporal variation of bacterial respiration and growth efficiency in tropical coastal waters[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2009, 75(24): 7594-7601.
- [100] Pomeroy L R, Wiebe W J. Temperature and substrates as interactive limiting factors for marine heterotrophic bacteria[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2001, 23, 187-204.
- [101] Hernandez K L, Quinones R A, Daneri G, et al. Solar UV radiation modulates daily production and DNA damage of marine bacterioplankton from a productive upwelling zone (36 S), Chile[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2007, 343: 82-95.
- [102] Hernandez K L, Quinones R A, Daneri G, et al. Effects of solar radiation on bacterioplankton production in the upwelling system off central-southern Chile[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2006, 315: 19-31.

(本文编辑: 梁德海)