

# 海洋浮游细菌生长率和被摄食的研究综述

张武昌<sup>1,2</sup>, 赵丽<sup>1,2</sup>, 陈雪<sup>1,2,3</sup>, 赵苑<sup>1,2</sup>, 董逸<sup>1,2</sup>, 李海波<sup>1,2,3</sup>, 肖天<sup>1,2</sup>

(1. 中国科学院海洋研究所海洋生态与环境科学重点实验室, 山东青岛 266071; 2. 青岛海洋科学与技术国家实验室海洋生态与环境科学功能实验室, 山东青岛 266071; 3. 中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要:** 海洋浮游细菌利用海水中的溶解有机碳合成自身物质, 是海洋浮游生态系统的二次生产者。微型浮游动物是细菌的主要摄食者, 也是细菌生产向较高营养级传递的中介。研究海洋浮游细菌的生长率和被(微型浮游动物的)摄食率对理解海洋浮游生态系统的功能具有重要作用。本文综述了利用改变海水中生物类群组成(或功能)的培养方法研究海洋浮游细菌生长率和被摄食率的历程和现状, 为我国的同类研究提供借鉴。改变海水中生物类群组成(或功能)进行培养的方法有海水分粒级培养、海水稀释培养和添加选择性抑制剂培养。这些方法各有其局限性, 应用并不广泛。细菌及其主要摄食者异养鞭毛虫群落在自然海区和实验室内都有生长周期, 鞭毛虫的生长周期落后于细菌, 因此细菌的生长率有时会小于被摄食率, 有时会大于被摄食率。我国这方面的研究相对落后, 应值得引起重视, 建议从海水稀释培养法入手开展相关研究。

**关键词:** 海洋浮游细菌; 生长率; 摄食率

中图分类号: Q958.8 文献标识码: A  
doi: 10.11759/hyqx20151029001

文章编号: 1000-3096(2016)05-0151-08

海洋浮游细菌(本文统称细菌)是海洋生态系统中的重要生产者, 可以摄取水体中的溶解有机碳并将其转变成颗粒有机碳。与浮游植物的初级生产相对应, 细菌的生产被称为二次生产(bacterioplankton secondary production)<sup>[1]</sup>。细菌被微型浮游动物摄食, 微型浮游动物又被个体较大的浮游动物摄食, 从而将细菌生产传递到经典生物链。因此研究海洋浮游细菌的生长(丰度的增长)和微型浮游动物对细菌的摄食, 对了解海洋浮游微食物网生产功能具有重要意义。

在自然海水中细菌的动态(表观生长率)是细菌生长和被摄食两种因素共同作用的结果。研究人员在实践中发现, 将自然海水中的细菌与其摄食者分开十分困难<sup>[2-3]</sup>。目前有两种方法来估算细菌的被摄食率, 第一种方法是计数摄食者体内细菌个数; 第二种方法是通过改变生物类群组成(或其生态功能)进行培养, 根据表观生长率的变化估计被摄食率, 这种方法也可以用来估计细菌的生长率<sup>[4]</sup>。

改变细菌及微型浮游动物类群组成(或功能)的方法有3种: (1)海水分粒级培养法, 分级过滤去除全部或一定粒级的摄食者; (2)水稀释培养法, 将自然海水和过滤海水(通过过滤去除细菌及其摄食者)按一定的比例混合从而改变生物的丰度; (3)海水生物抑制剂法, 生物抑制剂包括真核生物抑制剂和原核

生物抑制剂, 海水真核生物抑制剂法是改变细菌生长率的唯一方法。本文对这三种方法分别论述。

## 1 海水分粒级培养法

海水分粒级培养即将海水用一定孔径的滤膜过滤, 以去除比细菌粒级大的摄食者, 把通过滤膜的海水进行培养, 通过培养前后细菌丰度的变化来估计细菌的生长率。如果同时培养过滤的海水和原始海水, 两者之间细菌生长率的不同可以用来估计细菌的被摄食率。

Ivanov<sup>[5]</sup>最早用“海水培养法(Seawater culture technique)”估计水体中细菌的生长, 通过培养自然海水, 监测培养前后细菌的生长<sup>[6]</sup>。但是Ivanov<sup>[5]</sup>没有考虑微型浮游动物对细菌的摄食, 同时也没有准

收稿日期: 2015-10-29; 修回日期: 2016-03-03

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(41576164); 中国科学院战略性先导科技专项(XDA11030202.2); 国家重点基础研究发展计划资助项目(2014CB441504)

[Foundation: National Natural Science Foundation of China, No. 41576164; Strategic Priority Research Program of the Chinese Academy of Sciences, No. XDA11030202.2; National Key Basic Research Program of PR China, No. 2014CB441504]

作者简介: 张武昌(1973-), 山东济南人, 研究员, 博士, 主要从事微型浮游动物纤毛虫生态学, 电话: 0532-82898937, E-mail: wuchangzhang@qdio.ac.cn

确计数细菌的方法。Gak 等<sup>[7]</sup>开始意识到细菌存在捕食者,在估计细菌生长的时候,用过滤较大颗粒的方法去除细菌的捕食者,这是真正意义的用海水分粒级培养法估计细菌的生长率,不过此时还没有准

确计数细菌的方法。Fuhrman 等<sup>[1]</sup>是 Hobbie 等<sup>[8]</sup>发明准确计数海水细菌方法后第一个用分粒级培养法估计细菌生长的研究,随后又有一些研究用该方法估计了细菌的生长率(表 1)。

表 1 海水分粒级培养得出的不同海区细菌的生长率

Tab. 1 Growth rate of marine bacterioplankton in different ocean regions (seawater size-fractionation incubation)

海区	滤膜孔径(μm)	培养时间(h)	生长率(d <sup>-1</sup> )	参考文献
斯克利普斯海区	3	-	0.48~2.64	[1]
乔治亚近岸	3	40	0.792	[9]
乔治亚近岸	3	5, 10	0.72	[10]
Skidaway, 盐沼	3	19	0.00~2.88	[11]
亚热带东南太平洋(47°S)	3	>40	0.00~4.32	[12]
北加利福尼亚陆架区	3	16~18, 30~34	-1.2~0.72	[13]
中国南海	2	24	0.57	[14]

各种孔径的滤膜对细菌摄食者的滤过效率是分粒级培养法面临的主要问题。Fuhrman 等<sup>[1]</sup>用 3 μm 的滤膜去除细菌的摄食者,但没有检验滤膜对细菌摄食者的滤过效率。Wright 等<sup>[15]</sup>通过比较孔径为 1、3、8、12、37、120、270 μm 滤膜的滤过效果,建议用孔径为 1 μm 的滤膜过滤进行培养。Fuhrman 等<sup>[1]</sup>发现即使孔径为 1 μm 的滤膜也有一些鞭毛虫会穿过,这一结果被 Cynar 等<sup>[3]</sup>证实。由于滤膜不能有效地把捕食者和细菌分离,所以这种方法测定细菌的生长率并不准确,自 Ducklow 等<sup>[6]</sup>以后就没人再使用这种方法。

虽然海水分粒级培养法不再用来估计细菌的生长率,但是在研究不同粒级微型浮游动物对细菌的影响方面却有很多发现。首先,小粒级的微型浮游动物是细菌的主要摄食者<sup>[7, 16]</sup>;第二,多级过滤培养的结果发现微型浮游动物存在多个营养级<sup>[14, 17-18]</sup>;第三,Sherr 等<sup>[19]</sup>发现微型浮游动物倾向选择摄食正在分裂的较大的细菌。

海水分粒级培养实验再现了细菌和鞭毛虫的自然周期。在自然海区,细菌和鞭毛虫的丰度存在周期变化,变化的周期约为 10~20 d<sup>[20-22]</sup>,而两者的周期存在一定的相位差(即摄食者的生长落后饵料生物),这一现象被 Tanaka 等<sup>[22]</sup>称为“摄食者-饵料生物涡(predator-prey eddy)”。Andersen 等<sup>[23]</sup>将自然海水用孔径为 8 μm 的滤膜过滤,培养过程(大于 400 h)中重现了细菌和鞭毛虫的变化周期,细菌和鞭毛虫的摄食关系符合洛特卡-沃尔泰勒模型。

## 2 海水稀释培养法

测定细菌的生长率时为了去除摄食者的影响,

Kirchman 等<sup>[24]</sup>首先用孔径为 0.2 μm 的滤膜过滤海水,去掉细菌和摄食者,用过滤海水稀释自然海水以达到减少摄食者丰度的目的,然后培养一段时间,测定细菌的生长率。这一方法仅有一个稀释度而且没有去除所有的微型浮游动物。随后,一些研究者采用了这种单一稀释度的海水稀释培养法进行了细菌生长率的研究,有的研究为了进一步减少摄食者丰度,用孔径为 0.2 μm 的滤膜过滤的海水稀释较大孔径滤膜过滤的海水(表 2)。这些方法只是最大可能地去除摄食者,但是都不能完全去除摄食者,因此这种方法没有得到更多的应用。

Landry 等<sup>[28]</sup>将其之前发明的用来估计浮游植物生长率和被微型浮游动物摄食率的稀释培养法<sup>[29]</sup>应用到估计浮游细菌的生长率和被摄食率上来,稀释培养首先将海水分别用 0.2 μm 和 1 μm 滤膜进行过滤,然后用自然海水对过滤海水进行不同倍数的稀释,自然海水在混合后海水中的体积比例即为稀释度,培养 24 h 后,通过回归分析的方法估计细菌生长率和被摄食率(表 3)。

稀释培养法有 3 个理论假设:第一,细菌的生长依赖水体中的溶解有机物,生长率不会受细菌丰度变化及摄食者丰度变化的影响;第二,细菌的死亡率与捕食者的丰度成正比;第三,假设细菌初始丰度  $P_0$  和  $t$  时刻丰度  $P_t$  符合指数公式:  $P_t = P_0 e^{(k-g)t}$  ( $k$  为每天的生长率,  $g$  为每天的被摄食率)。因此,在自然海水中,细菌丰度的变化率为:

$$r_n = \frac{1}{t} \ln\left(\frac{P_t}{P_0}\right) = k - g$$

在稀释海水中,细菌丰度的变化率为:

$$r_d = k - xg$$

其中  $x$  为稀释度。通过测量不同稀释度培养后细菌

表 2 单一稀释度海水稀释培养法得出的不同海区细菌的生长率

Tab. 2 Growth rate of marine bacterioplankton in different ocean regions (seawater dilution incubation with only one dilutability)

海区	稀释度	培养时间(h)	生长率(d <sup>-1</sup> )	参考文献
基尔湾	-	-	0.44(0.24)*	[25]
乔治亚近岸	1 : 1	40	0.528	[9]
纽约湾	1 : 10	40	1.44~2.64	[24]
Sippewisset 盐沼	1 : 10	20	3.84	
北加利福尼亚陆架区	1 : 10	16~18, 30~34	1.2~2.16	[13]
Vineyard Sound	1 : 20	32, 48, 72	0.24~5.76	
西北大西洋(1500 m)	1 : 20	32, 48, 72	-0.72~9.6	[26]
斯克利普斯海区	1 : 50~1 : 5**	80	1.92	[27]
埃塞克斯河口	1 : 10***	24	2.16	[15]
西北大西洋	1 : 2~1 : 10	6~12	-1.92~5.14(平均 1.94)	[6]

\*: 这个实验仅有 40% 的细菌生长, 高值表示活性较高的个体的生长率, 低值表示总体的生长率

\*\*: 稀释的海水用 1 或 0.6 μm 的膜过滤

\*\*\*: 稀释的海水用 1 μm 的膜过滤

丰度的变化率, 可得出生长率  $k$  和被摄食率  $g$ 。

目前已经进行过多稀释度海水稀释培养实验的海区 14 个(表 3), 从南极到热带的夏威夷和 Kakapoto

环礁, 这些结果得出细菌的生长率和被摄食率分为 0.04~3.12 d<sup>-1</sup>、0~5.52 d<sup>-1</sup>。在有的海区, 细菌生长率高于被摄食率<sup>[28, 36]</sup>, 而有的海区相反<sup>[3, 35]</sup>。

表 3 多稀释度海水稀释培养法得出的不同海区细菌的生长率和被摄食率

Tab. 3 Growth rate and microzooplankton grazing rate of marine bacterioplankton in different ocean regions (seawater dilution incubation with several dilutabilities)

海区	培养时间(h)	生长率(d <sup>-1</sup> )	被摄食率(d <sup>-1</sup> )	参考文献
夏威夷	24	1.2~1.9	0.5~1.1	[28]
凯尔卡特海和北海	>20~30	0.48~3.12	0.48~5.52	[30]
亚北极东北太平洋	48	0.16~0.57	0.32~0.43	[31]
南极半岛附近海区	48	0.5~0.8	0	[32]
法属波利尼西亚塔卡波托环礁	1, 24	约 0.9	平均 0.25	[33]
加拿大北极区	24, 48	3~5 月: <0.2, 6~9 月: 0.6~1.0	0.15~0.88	[34]
麦克默多海峡	24, 48	9~11 月: 0.4~0.65; 11 月~1 月: 0.15~0.3	0.05~0.73	[34]
红海	36	0.61~0.72	0.73~0.89	[35]
阿卡巴湾	36	0.86~1.3	0.75~1.06	[35]
密西西比河羽状流区	24	0.8	0.5	[36]
西北地中海	24	表层 0.88±0.43 (HNA 1.18±0.60, LNA 0.47±0.28) DCM 0.71±0.23 (HNA 0.36±0.23, LNA 0.90±0.46)	0.75±0.23 (HNA 1.02±0.31, LNA 0.37±0.19) 0.58±0.29 (HNA 0.26±0.17, LNA 0.77±0.50)	[37]
东南极(30°~80°E)海区	24	0.4~2.6	0.3~2.3	[38]
亚南极海区	24	0.14~0.87	0.2~1.03	[39]
南极半岛西部海区	72	0.04~0.82 (HNA 0.17~0.95, LNA 0.03~0.17)	0.08~0.38 (HNA 0.08~0.43, LNA 0.06~0.20)	[40]

HNA: 高核酸含量细菌; LNA: 低核酸含量细菌; DCM: 叶绿素最大层

微型浮游动物对细菌的摄食压力在水华和非水华期不同。例如在极区, 当有水华发生时, 微型浮游动物摄食全部细菌, 而没有水华发生时, 对细菌几乎不摄食<sup>[34]</sup>。

细胞核染色使人们能够估计细菌的核酸含量<sup>[41]</sup>, 根据细胞内核酸含量的多少将细菌分为高核酸含量 (high nucleic acid, HNA) 细菌和低核酸含量 (low nucleic acid, LNA) 细菌。流式细胞仪技术和稀释培养方法的结合可以分别估算出 HNA 细菌和 LNA 细菌的生长率及被摄食率。用这一方法发现 HNA 和 LNA 细菌的生长和被摄食率在不同的水层不同。在地中海西北部和南极半岛西部海区, 表层 HNA 细菌的生长率和被摄食率都高于 LNA; 而在叶绿素最大层 (deep chlorophyll maximum, DCM), 趋势正好相反, LNA 细菌的生长率和被摄食率都高于 HNA<sup>[37, 40]</sup>。

稀释培养法可以同时测定微型浮游动物对细菌、蓝细菌和自养真核生物的摄食, 因此可以比较微型浮游动物对 pico-级浮游生物不同类群的摄食选择性。在夏威夷海区, 微型浮游动物对细菌的摄食率大于对蓝细菌的摄食率。在 Mississippi River plume, 微型浮游动物选择摄食自养真核生物<sup>[36]</sup>。在寡营养海区 (如 Gulf of Aqaba and the Northern Red Sea), 微型浮游动物对细菌和浮游植物的摄食率很高, 但是对蓝细菌的摄食率极低甚至没有摄食<sup>[35]</sup>。在太平洋环礁, 微型浮游动物对细菌的摄食率小于对蓝细菌的摄食率<sup>[33]</sup>。

### 3 海水生物抑制剂方法

在细菌生长和被摄食的研究中使用的选择性生物抑制剂包括真核生物抑制剂和原核生物抑制剂。在海水中添加选择性生物抑制剂, 不会改变海水中原有细菌和微型浮游动物的组成, 但会改变它们的功能, 通过抑制细菌的生长或微型浮游动物的摄食可以改变细菌的表现生长率, 从而估计细菌的生长率和被摄食率。真核生物抑制剂限制真核生物摄食者的活动, 使得微型浮游动物的摄食率为零, 因此可以估计细菌的生长率。原核生物抑制剂限制细菌生长, 使得细菌的生长率为零, 因此可以估计微型浮游动物的摄食率。

理想的选择性生物抑制剂应对目标生物有较好的抑制作用, 同时自身不能作为细菌的底物直接促进细菌生长, 也不能杀死或促使浮游植物、微型浮游动物释放体内有机物质从而间接促进细菌的生长, 或

者限制微型浮游动物排泄从而间接抑制细菌的生长。

Newell 等<sup>[42]</sup>, Sherr 等<sup>[43]</sup>, Taylor 等<sup>[44]</sup>对真核生物抑制剂和原核生物抑制剂的效果进行了探索, 他们在实验室内用纯培养或从海水中分离获得的原生动物, 通过添加不同浓度的抑制剂和不添加抑制剂作为对照的方法进行研究 (表 4)。得到检验的真核抑制剂有环己酰亚胺、双硫胺甲酰、秋水酰胺、秋水仙碱、中性红和灰黄霉素等, 它们对目标生物的抑制效果不同, 其中双硫胺甲酰和中性红对鞭毛虫和纤毛虫都有很好的抑制作用, 其他抑制剂不能同时对两类生物有很好的抑制。得到检验的原核生物抑制剂有吡硫头孢菌素、氯霉素、青霉素和凡可霉素, 在受试浓度下, 吡硫头孢菌素对细菌生长没有影响, 而氯霉素、青霉素和凡可霉素在较高浓度下可以抑制细菌生长。目前没有检测真核生物抑制剂能否作为细菌生长的底物的报道。

Taylor 等<sup>[44]</sup>检验了几种真核生物抑制剂对浮游植物的影响。加入不同真核生物抑制剂的单种浮游植物与对照 (不加入抑制剂) 相比, 不同浮游植物生长率有不同程度的降低。例如, 硅藻对双硫胺甲酰、环己酰亚胺和中性红敏感。浮游植物的死亡会导致水体中溶解物质增加, 从而提高细菌的生长率。Sherr 等<sup>[43]</sup>发现真核生物受到抑制后, 会减少释放营养盐, 从而使得细菌的生长率的估计偏低。

目前还没有发现哪种选择性抑制剂能抑制全部目标生物而又没有副作用, 所以 Taylor 等<sup>[44]</sup>建议慎用选择性抑制剂。此后, 只在 Delaware Estuary<sup>[45]</sup>, 红海<sup>[46]</sup>, Vineyard Sound<sup>[47]</sup> 和智利北部海区<sup>[48]</sup> 用选择性抑制剂法进行了研究。其中, Coffin 等<sup>[45]</sup> 没有给出细菌的生长率和被摄食率, 而是直接给出了细菌二次生产力。在红海, 细菌的生长率为  $0.014\sim 0.097\text{ h}^{-1}$ , 微型浮游动物对细菌的摄食率为  $0.010\sim 0.108\text{ h}^{-1}$ <sup>[46]</sup>。在 Vineyard Sound, 细菌的生长率为  $0\sim 0.47\text{ d}^{-1}$ <sup>[47]</sup>。在智利北部海区, 细菌的生长率和被摄食率的范围都是为  $0\sim 0.07\text{ h}^{-1}$ <sup>[48]</sup>。

### 4 小结与展望

水体中细菌数量的绝大多数是自由生活的细菌, 附着在颗粒上的细菌只是一小部分<sup>[49]</sup>, 因此研究细菌的生长率主要是自由生活细菌的生长率。Ducklow 等<sup>[6]</sup>认为细菌生长率的测定是估计细菌生产力的基础, 放射性同位素吸收法测定的细菌生产力需要细菌的生长率计算将同位素的吸收率转换成细菌生物

表 4 生物抑制剂对细菌、鞭毛虫和纤毛虫的影响

Tab.4 Influence of biological inhibitors on bacterioplankton, flagellate, and ciliate

中文名称	英文名称	浓度 (mg/L)	作用原理	对鞭毛虫	对纤毛虫	对细菌的影响	参考文献
真核生物抑制剂							
环己酰亚胺	Cycloheximide	1, 10, 100	抑制 80S 核糖体调控	完全抑制	部分抑制	时无作用	[42-43]
双硫胺甲酰	Thiram	1, 10, 100	抑制蛋白合成	完全抑制	完全抑制	10、100 mg/L 时部分抑制	[42-43]
秋水酰胺	Demicolcine	0.1~1.0	-	无作用	-	无作用	[43]
秋水仙碱	Colchicine	25~200	抑制微管微丝聚合	无作用	部分抑制	无作用	[43]
中性红	Neutral Red	-	刺激自噬作用并抑制内吞作用	完全抑制	完全抑制		[43]
灰黄霉素	Griseofulvin	-	抑制微管微丝聚合	部分抑制	完全抑制		[43]
原核生物抑制剂							
吡硫头孢菌素	Cephapirin	1, 10, 100	-	无作用	-	无作用	[42-43]
氯霉素	Chloramphenicol	1	-	无作用	-	抑制率为 90%	[42-43]
青霉素	Penicillin	-	-	部分抑制	无作用	浓度大时有影响	[43]
凡可霉素	Vancomycin	100~200	-	无作用	-	浓度大时有影响	[43]

量增长的转换系数<sup>[1]</sup>，但是细菌生长率测定工作困难重重，进展缓慢，如今的转换系数仍旧是用实验室内培养的细菌测定的。

目前，还没有文献研究微生物的群体感应(Quorum Sensing)<sup>[50]</sup>对细菌的生长率和被浮游动物摄食率的影响，特别采用海水稀释培养法进行研究的实验条件下与自然海区中存在浮游动物摄食压力下细菌的生长率相差较大是否与微生物的群体感应相关还没有结论，因此相关的研究亟待开展。

目前常用的三种研究方法中，海水分粒级培养法不能有效的把捕食者和细菌分开，因此不能准确的估算细菌的生长率，在 Ducklow 等<sup>[6]</sup>以后就很少有人用这个方法专门研究细菌的生长率，仅在研究分辨摄食细菌的微型浮游动物所处的粒级方面开展了一些研究；选择性生物抑制剂法也有很大的副作用，结果并不准确，因此这个方法也没有得到广泛的应用。单一稀释度海水稀释培养法同海水分粒级培养法一样，很难通过稀释完全分离细菌和捕食者，因此得到的数据也不准确；而多稀释度海水稀释培养法并不试图将细菌及其摄食者分割开来，而是通过改变水体中细菌和其摄食者的比例来改变细菌的表观生长率，结果相对准确。从已有的细菌生长率和被摄食率的结果来看，用海水分粒级培养法和生物

抑制剂法得到的细菌生长率比多稀释度培养法得到的数值低(表 1、表 3)，而用单一稀释度培养得到的结果之间差异较大(表 2)。

综上所述，虽然多稀释度海水稀释培养法是建立在三个理论假设的基础上，结果也存在一定的偏差，但综合来看是目前比较理想的测定细菌生长率和被摄食的方法。

我国的微食物环研究较国外起步较晚，在细菌的生长率和被微型浮游动物摄食率的研究方面还较落后，Chen 等<sup>[14]</sup>在南海用海水分粒级培养法研究了不同粒级的微型浮游动物对细菌的影响。建议我国的研究者可以从多稀释度海水稀释培养法入手开展相关研究。

参考文献:

- [1] Fuhrman J A, Azam F. Bacterioplankton secondary production estimates for coastal waters of British-Columbia, Antarctica, and California[J]. Applied and Environmental Microbiology, 1980, 39(6): 1085-1095.
- [2] Fuhrman J A, Mcmanus G B. Do bacteria-sized marine eukaryotes consume significant bacterial production[J]. Science, 1984, 224(4654): 1257-1260.
- [3] Cynar F J, Estep K W, Sieburth J M. The detection and

- characterization of bacteria-sized protists in protist-free filtrates and their potential impact on experimental marine ecology[J]. *Microbial Ecology*, 1985, 11(4): 281-288.
- [4] Strom S. Bacterivory: interactions between bacteria and their grazers[J]. *Microbial ecology of the oceans*, 2000: 351-386.
- [5] Ivanov M. The method for estimation of bacterial biomass in the water body[J]. *Mikrobiologiya*, 1955, 24: 79-89.
- [6] Ducklow H W, Hill S M. The growth of heterotrophic bacteria in the surface waters of warm core rings[J]. *Limnology and Oceanography*, 1985, 30(2): 239-259.
- [7] Gak D, Romanova E, Romanenko V, et al. Estimation of changes in number of bacteria in the isolated water samples[J]. *Microbial production and decomposition in fresh waters* Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1972: 78-82.
- [8] Hobbie J E, Daley R J, Jasper S. Use of nuclepore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1977, 33(5): 1225-1228.
- [9] Newell S Y, Christian R R. Frequency of dividing cells as an estimator of bacterial productivity[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1981, 42(1): 23-31.
- [10] Newell S Y, Fallon R D. Bacterial productivity in the water column and sediments of the Georgia (USA) coastal zone-Estimates via direct counting and parallel measurement of thymidine incorporation[J]. *Microbial Ecology*, 1982, 8(1): 33-46.
- [11] Christian R R, Hanson R B, Newell S Y. Comparison of methods for measurement of bacterial-growth rates in mixed batch cultures[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1982, 43(5): 1160-1165.
- [12] Hanson R B, Shafer D, Ryan T, et al. Bacterioplankton in Antarctic Ocean Waters during Late Austral Winter - Abundance, Frequency of Dividing Cells, and Estimates of Production[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1983, 45(5): 1622-1632.
- [13] Ferguson R L, Buckley E N, Palumbo A V. Response of marine bacterioplankton to differential filtration and confinement[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1984, 47(1): 49-55.
- [14] Chen B H, Liu H B, Wang Z L. Trophic interactions within the microbial food web in the South China Sea revealed by size-fractionation method[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2009, 368(1): 59-66.
- [15] Wright R T, Coffin R B. Measuring microzooplankton grazing on planktonic marine-bacteria by its impact on bacterial production[J]. *Microbial Ecology*, 1984, 10(2): 137-149.
- [16] Hagström Å, Azam F, Andersson A, et al. Microbial loop in an oligotrophic pelagic marine ecosystem - possible roles of cyanobacteria and nanoflagellates in the organic fluxes[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1988, 49(1-2): 171-178.
- [17] Rassoulzadegan F, Sheldon R W. Predator-prey interactions of nanozooplankton and bacteria in an oligotrophic marine-environment[J]. *Limnology and Oceanography*, 1986, 31(5): 1010-1021.
- [18] Wikner J, Hagström A. Evidence for a tightly coupled nanoplanktonic predator-prey link regulating the bacterivores in the marine-environment[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1988, 50(1-2): 137-145.
- [19] Sherr B F, Sherr E B, Mcdaniel J. Effect of protistan grazing on the frequency of dividing cells in bacterioplankton assemblages[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1992, 58(8): 2381-2385.
- [20] Fenchel T. Ecology of heterotrophic microflagellates .4. Quantitative occurrence and importance as bacterial consumers[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1982, 9(1): 35-42.
- [21] Andersen P, Sorensen H M. Population-dynamics and trophic coupling in pelagic microorganisms in eutrophic coastal waters[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1986, 33(2): 99-109.
- [22] Tanaka T, Taniguchi A. Predator-prey eddy in heterotrophic nanoflagellate-bacteria relationships in a bay on the northeastern Pacific coast of Japan[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1999, 179: 123-134.
- [23] Andersen P, Fenchel T. Bacterivory by microheterotrophic flagellates in seawater samples[J]. *Limnology and Oceanography*, 1985, 30(1): 198-202.
- [24] Kirchman D, Ducklow H, Mitchell R. Estimates of bacterial-growth from changes in uptake rates and biomass[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1982, 44(6): 1296-1307.
- [25] Meyer-Reil L-A. Bacterial growth rates and biomass production[C]//Rheinheimer G. *Microbial ecology of a brackish water environment*. Berlin: Springer, 1977: 223-236.
- [26] Höfle M G. Degradation of putrescine and cadaverine in seawater cultures by marine-bacteria[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1984, 47(4): 843-849.
- [27] Ammerman J, Fuhrman J, Hagstroem A, et al. Bacterioplankton growth in seawater: I. Growth kinetics and cellular characteristics in seawater cultures[J]. *Marine ecology progress series Oldendorf*, 1984, 18(1): 31-39.
- [28] Landry M R, Haas L W, Fagerness V L. Dynamics of microbial plankton communities - experiments in Kaneohe Bay, Hawaii[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1984,

- 16(1-2): 127-133.
- [29] Landry M R, Hassett R P. Estimating the grazing impact of marine micro-zooplankton[J]. *Marine Biology*, 1982, 67(3): 283-288.
- [30] Geider R J. Use of radiolabeled tracers in dilution grazing experiments to estimate bacterial-growth and loss rates[J]. *Microbial Ecology*, 1989, 17(1): 77-87.
- [31] Rivkin R B, Putland J N, Anderson M R, et al. Micro-zooplankton bacterivory and herbivory in the NE subarctic Pacific[J]. *Deep-Sea Research Part Ii-Topical Studies in Oceanography*, 1999, 46(11-12): 2579-2618.
- [32] Bird D F, Karl D M. Uncoupling of bacteria and phytoplankton during the austral spring bloom in Gerlache Strait, Antarctic Peninsula[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 1999, 19(1): 13-27.
- [33] Sakka A, Legendre L, Gosselin M, et al. Structure of the oligotrophic planktonic food web under low grazing of heterotrophic bacteria: Takapoto Atoll, French Polynesia[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2000, 197: 1-17.
- [34] Anderson M R, Rivkin R B. Seasonal patterns in grazing mortality of bacterioplankton in polar oceans: a bipolar comparison[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2001, 25(2): 195-206.
- [35] Sommer U, Berninger U G, Bottger-Schnack R, et al. Grazing during early spring in the Gulf of Aqaba and the Northern Red Sea[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2002, 239: 251-261.
- [36] Jochem F J. Photo- and heterotrophic pico- and nanoplankton in the Mississippi River plume: distribution and grazing activity[J]. *Journal of Plankton Research*, 2003, 25(10): 1201-1214.
- [37] Scharek R, Latasa M. Growth, grazing and carbon flux of high and low nucleic acid bacteria differ in surface and deep chlorophyll maximum layers in the NW Mediterranean Sea[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2007, 46(2): 153-161.
- [38] Pearce I, Davidson A T, Thomson P G, et al. Marine microbial ecology off East Antarctica (30-80 degrees E): Rates of bacterial and phytoplankton growth and grazing by heterotrophic protists[J]. *Deep-Sea Research Part Ii-Topical Studies in Oceanography*, 2010, 57(9-10): 849-862.
- [39] Pearce I, Davidson A T, Thomson P G, et al. Marine microbial ecology in the sub-Antarctic Zone: Rates of bacterial and phytoplankton growth and grazing by heterotrophic protists[J]. *Deep-Sea Research Part Ii-Topical Studies in Oceanography*, 2011, 58(21-22): 2248-2259.
- [40] Garzio L M, Steinberg D K, Erickson M, et al. Micro-zooplankton grazing along the Western Antarctic Peninsula[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2013, 70(3): 215-232.
- [41] Li W K W, Jellett J F, Dickie P M. DNA distributions in planktonic bacteria stained with TOTO or TO-PRO[J]. *Limnology and Oceanography*, 1995, 40(8): 1485-1495.
- [42] Newell S Y, Sherr B F, Sherr E B, et al. Bacterial response to presence of eukaryote inhibitors in water from a coastal marine-environment[J]. *Marine Environmental Research*, 1983, 10(3): 147-157.
- [43] Sherr B F, Sherr E B, Andrew T L, et al. Trophic interactions between heterotrophic protozoa and bacterioplankton in estuarine water analyzed with selective metabolic-inhibitors[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1986, 32(2-3): 169-179.
- [44] Taylor G T, Pace M L. Validity of eukaryote inhibitors for assessing production and grazing mortality of marine bacterioplankton[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1987, 53(1): 119-128.
- [45] Coffin R B, Sharp J H. Microbial trophodynamics in the Delaware Estuary[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1987, 41(3): 253-266.
- [46] Weisse T. The Microbial loop in the Red-Sea - dynamics of pelagic bacteria and heterotrophic nanoflagellates[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1989, 55(2-3): 241-250.
- [47] Caron D A, Lim E L, Miceli G, et al. Grazing and utilization of chroococcoid cyanobacteria and heterotrophic bacteria by protozoa in laboratory cultures and a coastal plankton community[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1991, 76(3): 205-217.
- [48] Cuevas L A, Morales C E. Nanoheterotroph grazing on bacteria and cyanobacteria in oxic and suboxic waters in coastal upwelling areas off northern Chile[J]. *Journal of Plankton Research*, 2006, 28(4): 385-397.
- [49] Li J T, Wei B B, Wang J N, et al. Variation in abundance and community structure of particle-attached and free-living bacteria in the South China Sea[J]. *Deep-Sea Research Part Ii-Topical Studies in Oceanography*, 2015, 122: 64-73.
- [50] Delle Side D, Giuffreda E, Tredici S M, et al. Quorum sensing: Complexity in the bacterial world[J]. *Chaos Solitons & Fractals*, 2015, 81: 551-555.

# Marine bacterioplankton growth rate and grazing on bacterioplankton by microzooplankton: a review

ZHANG Wu-chang<sup>1, 2</sup>, ZHAO Li<sup>1, 2</sup>, CHEN Xue<sup>1, 2, 3</sup>, ZHAO Yuan<sup>1, 2</sup>, DONG Yi<sup>1, 2</sup>, LI Hai-bo<sup>1, 2, 3</sup>, XIAO Tian<sup>1, 2</sup>

(1. Key Laboratory of Marine Ecology and Environmental Science, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China; 2. Laboratory for Marine Ecology and Environmental Science, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266071, China; 3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Received:** Oct. 29, 2015

**Key words:** marine bacterioplankton; growth rate; microzooplankton grazing rate

**Abstract:** Marine bacterioplanktons are secondary producers in the marine planktonic ecosystem. They synthesize particle organic carbon from dissolved organic carbon in seawater. Microzooplanktons are the main predator of marine bacterioplanktons and are the link between bacterioplankton secondary production and higher trophic levels. Determining the growth rate of marine bacterioplankton and the rate at which they are grazed by microzooplankton is important for understanding the function of the marine planktonic ecosystem. In order to provide a reference for the initiation of such a study in our country, this review summarizes previous studies that have assessed marine bacterioplankton growth rates and microzooplankton grazing rates by changing the composition (or function) of these biological groups in seawater. These studies used three different ways to change the composition (or function) of these biological groups in seawater: seawater size-fractionation incubation, seawater dilution incubation, and biological inhibitors addition incubation. These methods were not widely used. Bacterioplanktons and flagellates have distinct growth cycles in both field and laboratory environments. The growth cycle of flagellates falls behind that of bacterioplanktons; thus, the growth rate of bacterioplanktons might be higher or lower than the grazing rate of the microzooplankton. Studies of marine bacterioplankton growth rates and microzooplankton grazing rates are rare in China. We suggested beginning our studies using the seawater dilution incubation method.

(本文编辑: 李晓燕)