

海洋细菌 SAR86 研究进展

王 丹, 吴冬梅, 刘嘉佩, 王健鑫

(浙江海洋大学 海洋微生物分子生态与应用实验室, 浙江 舟山 316000)

摘要: 变形菌门是海洋环境中最主要的微生物类群, 其中属于 γ -变形菌门的海洋细菌 SAR86 成为近来研究的热点之一。本文从海洋细菌 SAR86 的系统发育多样性、生态分布、基因组学以及在海洋生物地球化学循环中的作用等四个方面对相关研究进行回顾与展望。

关键词: SAR86; 多样性; 生态分布; 基因组

中图分类号: Q938.1 **文献标识码:** A

文章编号: 1000-3096(2018)09-0135-08

DOI: 10.11759/hyxx20180819001

微生物在全球海洋中是生物量和生产力的主要贡献者, 是生命和非生命系统联系的关键环节, 是生源要素循环的重要驱动力^[1]。浮游细菌作为海洋微生物的重要组成部分, 在微生物食物环中发挥至关重要的作用, 其生产力相当于整个海洋初级生产力的 10%~80%^[2], 并承担海洋中 75%~95% 有机质的分解任务^[3], 其中变形菌门作为海洋环境中最主要的浮游细菌类群, 在碳、氮等物质循环中发挥着重要作用。

SAR86 是一类与 γ -变形菌纲系统发育地位相近, 但生理和代谢功能极其多样的细菌类群, 1991 年在马尾藻海首次发现其 16S rRNA 序列, 根据文库序列比对将其划归到 γ -变形菌纲^[4], 2000 年被证明在全球海洋中广泛存在^[5], 但至今还未得到纯培养菌株。海洋细菌 SAR86 在丰度上也占据重要地位, 部分海域中 SAR86 占到微生物细胞总数的 10%, 是海洋环境中的优势微生物类群^[6-7]。本文综述了海洋细菌 SAR86 遗传多样性、环境生态适应和地球化学功能等方面的研究进展, 并对未来研究趋势进行了展望。

1 海洋细菌 SAR86 系统发育多样性

近年来, 随着对微生物多样性研究的深入, 系统发育多样性的研究逐渐占据了主导地位, 它不仅克服了传统微生物分离培养方法的限制, 而且提供了一种科学且简便的定量研究方法^[8]。海洋细菌 SAR86 最早也是通过 rRNA 基因同源性分析方法被发现, 并证实其在海洋中普遍存在^[5-6], 然而关于 SAR86 的系统发育分析, 相关研究报道仍然较少。Sabehi 等^[9]为了识别新的含有视紫红质(PRs)的基因片段, 构建了 BAC 文库, 将 PCR 扩增后得到的 16S

rDNA, ITS 和 23SrDNA 的序列比对后构建系统进化树, 将 SAR86 类群分为 I 型、II 型、III 型 3 个亚支, 其中 III 型亚支又分为 2 个亚群(III a 和 III b), 从序列相似性及种的判定标准来看, SAR86 类群可以划分为 3~4 个种, 或 8~10 个亚种级分类单元; 同时基于 PRs 的氨基酸序列构建了新的系统发育进化树, 发现 SAR86 I 型和 II 型的亲缘性较远。Dupont 等^[10]利用海洋环境宏基因组测序信息及收集到的 2 个单细胞测序结果, 组合成 SAR86 的全基因组(包括 A、B、C、D 四个组分), 通过系统进化分析发现 SAR86A、B、D 属于 I 型亚支, 而 SAR86C 属于 II a 亚支; 另外利用 PR 蛋白的保守序列重新构建系统进化树, 证实 SAR86 与 γ -变形杆菌(特别是假单胞菌、海洋螺菌等)的同源性较高。

2 海洋细菌 SAR86 的生态分布

世界海洋微生物普查计划(ICoMM)对全球海洋微生物焦磷酸测序数据和脂质数据的分析发现, 在所有环境中, 排名前 20 位的最丰富微生物类群包括 γ -变形杆菌纲的 10 个类群^[11], 其中就有 SAR86 类群。Giovannoni 和 Stingl 的研究发现, 海洋中广泛分布的浮游细菌至少有 20 个主要类群, 包括 SAR11 和

收稿日期: 2018-08-19; 修回日期: 2018-11-08

基金项目: 国家自然科学基金(31270160, J1310037); 浙江省科技厅公益性技术研究与应用项目(2015C31003)

[Foundation: National Natural Science Foundation of China, No.31270160 and No.J1310037; Zhejiang Provincial public welfare technology application and research of China, No.2015C31003]

作者简介: 王丹(1994-), 女, 吉林长春人, 硕士研究生, 主要研究方向为海洋微生物生态, E-mail: 1300869358@qq.com; 王健鑫, 通信作者, 教授, 主要从事海洋微生物生态的研究, E-mail: zswjx2575@163.com

SAR86, 栖息的环境有表层海水、海洋真光层、近岸生态系统等^[12], 因此海洋细菌 SAR86 可以占据海洋环境中的多种生态位^[13], 并通过广泛参与海洋地球化学循环来影响海洋生态环境。

从大尺度水平分布上来看, SAR86 类群在全球五大洋中均有分布(见表 1), 其中, 太平洋^[14-22]、大西洋^[7, 23-34]相关研究报道最多, 并多为优势物种^[35]。从垂直空间分布来看, SAR86 多分布在海水表层^[15-18, 36-37], 偶有报道在深海混合水团中发现^[26]; SAR86 的垂直分布也随着海流等因素影响而发生季节性变化, 研究表明 SAR86 通常分布在水深 100 m 以上海域, 但在春季因水体对流混合作用, SAR86 会分布至 150 m 水深处, 夏季又上升至 50 m 左右^[38]。从全年季节变化来看, SAR86 在夏季(6~8 月)相对丰度最高, 春季(4~5 月)与秋季(9~10 月)的相对丰度均比冬季有所增加^[38]。从栖息环境类型上来看, SAR86 主要在表层海水中广泛分布^[24, 29, 39], 在海山环境、厌氧沉积环境等特殊环境中未见相关报道; SAR86 在近海丰度较远海高^[40], 尤以内湾和河口区更高, 这也符合海洋细菌普遍的分布规律。

海洋细菌 SAR86 的分布同样也受环境因素影响, 研究表明盐度对 SAR86 影响不大, 无论在盐度低的淡水水域, 还是盐度高的海域, 以及盐度变化大的河口区域, SAR86 都能很好的生存^[41]; 然而 SAR86 受温度的影响比较明显^[42], 研究发现 SAR86B 生活在温暖水域, 而 SAR86C 和 SAR86D 生活在较冷的沿海水域^[10]; Crump 等^[43]对切萨皮克湾季节性缺氧水体的研究发现, SAR86 丰度在缺氧水体的表层占据优势地位, 类似结果在南太平洋最小含氧区(OMZ)也被发现^[17]。另外 Sjöstedt 等对马尾藻海的研究发现, SAR86 丰度与亚硝酸盐浓度呈负相关^[44]。Lanfranchi 和 Bosch 的研究表明, 在短期柴油污染实验后, SAR86 的种系数量减少^[45]。

SAR86 的分布和丰度与海洋生态系统中其他生物体也有着复杂的相关性, 报道最多的是浮游植物。早期对俄勒冈海岸硅藻爆发期间浮游细菌的研究发现, 优势种群 SAR86 的丰度并没有发生显著变化^[46], 但后续研究表明 SAR86 会受到浮游植物爆发的影响; Thiele 等^[47]在南大西洋的铁施肥实验(简称 LOHAFEX)中发现, 浮游植物爆发过程中检测到 SAR86 的序列数量和细胞总数都有所增加; El-Swaiss 等^[48]对西北大西洋浮游细菌季节性变化的研究表明, SAR86 种群在秋季赤潮发生时期会出现; Korlević 等^[49]在亚得里

亚海的研究也发现, SAR86 类群在浮游植物爆发期被检测到; Yang 等^[50]在厦门海域研究发现, 赤潮能够刺激海水中 SAR86 种群丰度的增加; Li 等^[51]通过宏蛋白质组学技术发现, 甲藻赤潮爆发期间, SAR86 是细菌群落的主要类群之一。

SAR86 细菌的分布还与 SAR11 等相关微生物有着生态位互补或竞争关系, Tinta 等^[52]对亚得里亚海、地中海的近岸生态系统研究发现, 浮游植物爆发会刺激海水中 SAR86 细菌丰度增加, 并使 SAR11 种群的优势地位发生改变; SAR86 的某些功能与 SAR11 类群具有明显的互补性而非竞争性, 这可能是 SAR86 能够在海洋环境中广泛存在并处于优势生态位的一个原因^[53]; Aylward 等^[54]对转录模式的研究也证实无论在沿岸还是大洋生态系统, SAR86 和 SAR11 之间都表现出特定的生态作用关系。另外, 也有研究表明海洋古菌 MGII 类群的丰度与 SAR86 有显著相关性^[55]。

3 海洋细菌 SAR86 的基因组学研究

基因组是指一个生物体中所有携带遗传信息的遗传物质总和, 开展海洋微生物基因组学研究不仅有助于了解海洋微生物生理生化、多样性特征及其在海洋生态系统中的地位, 而且对微生物功能基因鉴定和生物进化有着积极的促进作用。由于 SAR86 至今还无法进行纯培养, 所以 Dupont 等^[10]利用宏基因组学技术进行测序和拼接, 装配了两个几乎完整的基因组 SAR86A 和 B, 其中 SAR86A 基因组由 41 个重叠群组成, 序列总长为 1.25Mbp; SAR86B 基因组由 31 个拼接片段组成, 序列总长为 1.70Mbp; 两个基因组分别含有 1 316 和 1 712 个开放阅读框。鉴于宏基因组组装可能产生的偏差, Dupont 等还采取了单细胞测序方法对两个鉴定为 SAR86 的单细胞重新扩增测序, 得到了 SAR86C 和 D, 总长度分别为 750 和 925Kbp, 分别位于 142 和 194 个重叠群之间, 具体基因组信息如表 2 所示。

Dupont 等对组装后的 SAR86 基因组进行代谢预测和分析, 在维生素与辅助因子合成方面, SAR86A、C 和 D 中缺少部分维生素生物合成途径中的相关基因, 包括 B12、B6、生物素、泛酸、硫胺素和视黄醇; 在糖利用方面, SAR86A 和 B 都可以进行糖酵解, SAR86B 可以进行完全氧化的磷酸戊糖途径, 但产生的脂肪酶和酰基辅酶 α 合成酶含量较少; 在脂质 β 氧化方面, SAR86 在 β 氧化的产物中, 酰基辅酶 α

表 1 SAR86 在全球海洋分布情况一览表

Tab. 1 Distribution of SAR86 in the global ocean

大洋名称	采样站点	生态系统类型	样品来源	所在国家	参考文献
太平洋	蒙特利湾	大洋	海水	美国	[14]
	夏威夷时间序列站	大洋	表层水	美国	[15]
	南加州湾	大洋	海水	美国	[16]
	巴拿马湾	大洋	海水	美国	[10]
	热带南太平洋东部低氧区	大洋	表层海水	—	[17]
	东海, 西太平洋	大洋	表层海水	中国, 日本	[18]
	厦门海域	近岸	海水	中国	[19]
	长江口	河口	海水	中国	[19]
	北海	大洋	海水	中国	[20]
	智利水域	大洋	海水	智利	[21]
大西洋	马克萨斯岛	大洋	海水	法属波利尼西亚	[22]
	北大西洋	大洋	海水	墨西哥	[23]
	亚马逊河	河口	表层水	巴西	[24]
	维哥湾	大洋	海水	西班牙	[25]
	南非大西洋断面	大洋	海水	南非	[7]
	马尾藻海	大洋	表层水	美国东部	[4]
	豪猪湾	大洋	深海混合水团	—	[26]
	地中海	大洋	海水	美国东部	[27]
	西北地中海	大洋	海水	美国	[28]
	地中海	大洋	表层水	美国东部	[29]
	地中海	大洋	海水	美国东部	[30]
	上游区	大洋	海水	美国	[31]
	圣佩德罗海洋时间序列站	大洋	海水	美国	[32]
	缅因湾地区	大洋	海水	美国/加拿大	[33]
	切萨皮克湾	河口	海水	美国东海岸	[34]
	黑尔戈兰湾	大洋	海水	德国	[39]
印度洋	红海	大洋	海水	—	[56]
	桑给巴尔	大洋	海水	坦桑尼亚	[10]
	埃拉特港	大洋	海水	以色列	[9]
南冰洋	南极边缘海	大洋	表层水	美国	[20]
	南极半岛西部沿海水域	大洋	海水	—	[57]
北冰洋	楚科奇海	大洋	表层水	—	[6]
	西部	大洋	海水	—	[58]

表 2 SAR86 基因组信息一览表^[10]

Tab. 2 Genomic characteristics of SAR86^[10]

特征	基因组类型			
	SAR86A	SAR86B	SAR86C	SAR86D
大小(Mbp)	1.25	1.7	0.75 ^a	0.925 ^a
开放阅读框	1316	1712	859 ^a	1111 ^a
GC 含量	32.8	32.6	31.2	30.1
核心基因占比	92.5	93.4	54.2	48.6

脱氢酶、烯酰辅酶 A 水合酶含量比 Ehhadh 抗体和酮脂酰 CoA 硫解酶要高; 在抗生素抗性方面, SAR86 中含有大环内酯类抗生素, 可以快速产生抑菌作用。另外 Teira 等^[59]利用放射自显影和原位杂交技术, 研究了 SAR86 对碳酸氢盐、亮氨酸和淀粉三种物质的利用情况, 结果显示 SAR86 优先选择利用淀粉。Mou 等^[60]利用荧光免疫和 16S rDNA 技术研究了浮游海

洋细菌在溶解有机碳(DOC)转移和利用中的作用,发现 SAR86 可以吸收二甲巯基丙酸(DMSP)、甜菜碱(GlyB)、羟基苯甲酸(pHBA)和香草酸(VanA)等溶解有机碳的典型化学物组分。

综上所述, SAR86 可能是需氧的化能异养型微生物, 基于蛋白质生成 ATP, 可以通过一种特殊的扩大自身基因组的能力来降解脂质和碳水化合物, 随着更多的 SAR86 基因组被测序, 将有助于进一步探究其生物学和生态学特征。

4 海洋细菌 SAR86 在生物地球化学循环中的作用

关于 SAR86 在海洋中的生态作用, 其细胞中含有的变形菌视紫质(PR)是研究热点。PR 是一种质子泵型的视紫红质, 是迄今为止除叶绿体外, 人类在自然界生物体中发现的另一种能将光能转化为化学能的功能单位^[1]。SAR86 可利用 PR 将光能转化为细胞膜内外质子梯度化学势能, 直接产生 ATP 和能量^[34, 39, 56], SAR86 也利用 PR 的光合作用直接获取光能, 从而减少呼吸作用对有机碳的消耗, 并通过充氮降低氧气供应的方法对细胞呼吸作用进行抑制, 从而对海洋固碳及其他碳循环具有间接影响, 这种利用 PR 的新型光合作用使 SAR86 在海洋生态系统的物质能量循环中具有关键作用。Beja 等^[14]利用激光光解技术计算出环境原位上每一个 SAR86 细菌细胞内, 含有 2.4×10^4 个 PR 分子, 如此高的分子含量, 说明 SAR86 对于海洋碳循环和能量流动的作用不容忽视。另外 Dupont 等^[61]发现, 高丰度的浮游细菌如 SAR86、SAR11 等在叶绿素含量最高的亚表层水体中, 表现出低水平的转录活性, 并且与硝酸盐代谢速率无关。

SAR86 在微食物环中同样具有重要作用。微食物环是指海水中的溶解有机碳被细菌利用, 细菌被原生动物(鞭毛虫、纤毛虫)摄食, 原生动物被浮游动物摄食, 上述生物又产生溶解有机碳, 碳在这个环形回路中循环利用的过程^[62], 在海洋生态系统的能量流动和物质循环中起着重要作用^[63]。海水中的溶解有机物(DOM)主要来源是浮游生物, 部分 DOM 虽然不能被浮游动物吸收, 但却可以与颗粒性溶解有机物(POM)一起被细菌吸收并增加细菌生物量。由于 SAR86 基因组中缺少有关鞭毛形成、趋化和运动、胞外聚合物(EPS)生产、已知介导颗粒粘附等其它途径所需的基因, 这意味着 SAR86 是自由生活的浮游

生物^[10]。由于 SAR86 可被鞭毛虫、纤毛虫等原生动物所摄食, 而后者又被小型浮游动物所摄食^[64], 因此说明 SAR86 不仅是分解者, 也是生产者, 并且在有机碳转换过程中起到重要作用。

SAR86 等海洋微生物还能够降解海洋有机污染物^[65], 对海洋环境保护和污染物治理有积极作用; 另有研究表明, SAR86 可以利用藻类产生的有机物质进行生长和繁殖, 一定程度上可以缓解赤潮危害^[66], 如加以利用可作为调控赤潮的有效手段^[67]。

5 海洋细菌 SAR86 未来研究的方向和领域

对于不可培养微生物的基础和应用研究是海洋微生物研究的核心方向, 鉴于海洋细菌 SAR86 的特点与重要性, 借助分子生态学的研究手段从基因、细胞、个体和群落水平上对 SAR86 进行基础研究, 并进一步优化改良培养技术和手段, 将会为人类利用海洋微生物以及保护海洋环境有至关重要的作用。未来对于 SAR86 的研究可从以下四个方面开展工作:

(1) 纯培养技术突破: 随着 SAR86 宏基因组学和蛋白组学研究的深入, 更多的序列信息将有助于指导我们优化培养基组分(如利用 KOMODO 网站预测), 同时利用高通量稀释培养、流式细胞分选以及其他新技术, 用于 SAR86 纯培养菌株的分离。

(2) 生态分布模式解析: 为深入理解 SAR86 的全球地理分布, 还需利用 Python 或 Perl 等工具, 对全球所有海洋和微生物的分子序列数据库和环境指标数据库进行整理和分析, 并构建科学的数学模型, 解析 SAR86 细菌不同生态型与分子序列及环境的关系, 重点关注缺氧、酸化等特殊海域的 SAR86 分布规律。

(3) 加强遗传进化研究: 目前对于 SAR86 系统发育多样性的研究还非常有限, 对于遗传多样性、代谢多样性等的了解更为欠缺, 下一阶段不仅可以加强对 SAR86 与其他 SAR 家族细菌以及 γ -变形菌的进化分析, 还可以利用 KEEG、PICRUST 等新的功能预测软件, 进一步加强遗传和代谢等功能多样性研究。

(4) 开展功能应用研究: 鉴于 SAR86 在生物地球化学循环中的显著作用, 建议重点关注与污染物降解、重金属生物转化与修复、相关的功能基因研究, 也可深入研究 SAR86 的抗生素抗性基因合成及

作用机制, 并将上述 SAR86 的特殊功能基因克隆转入工程菌, 推进小试、中试乃至工业化生产。

6 小结

SAR86 因其生物量丰度高、分布广泛, 逐渐成为海洋细菌的研究热点, 近年来借助分子生态学技术发展, 在系统发育和多样性、基因组功能和生物化学循环等方面取得了积极进展, 丰富了人类对于 SAR 细菌类群的认识, 但其生物学特性、代谢途径和生态功能等仍有诸多未知之处, 相信通过可培养技术发展和分子序列数据库完善, 对 SAR86 的基础研究会更加深入, 并有助于其资源开发和利用。

参考文献:

- [1] 焦念志. 海洋微生物生态学[M]. 科学出版社, 北京, 2006, 261.
Jiao Nianzhi. marine microbial ecology[M]. Science Press, Beijing, 2006, 261.
- [2] Kirchman D L, Keel R G, Simon M, et al. Biomass and production of heterotrophic bacterioplankton in the oceanic subarctic Pacific[J]. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 1993, 40: 967-988.
- [3] Boyd P W, Sherry N D, Berges J A, et al. Transformations of biogenic particulates from the pelagic to the deep ocean realm[J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 1999, 46: 2761-2792.
- [4] Britschgi T B, Giovannoni S J. Phylogenetic analysis of a natural marine bacterioplankton population by rRNA gene cloning and sequencing[J]. Applied and Environmental Microbiology, 1991, 57: 1707-1713.
- [5] González J M, Simó R, Massana R, et al. Bacterial community structure associated with a dimethylsulfoxide-producing North Atlantic algal bloom[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2000, 66: 4237-4246.
- [6] Malmstrom R R, Straza T R, Cottrell M T, et al. Diversity, abundance, and biomass production of bacterial groups in the Western Arctic Ocean[J]. Aquatic Microbial Ecology, 2007, 47: 45-55.
- [7] Schattner M, Fuchs B M, Amann R, et al. Latitudinal distribution of prokaryotic picoplankton populations in the Atlantic Ocean[J]. Environmental Microbiology, 2010, 11: 2078-2093.
- [8] 田春杰, 陈家宽, 钟扬. 微生物系统发育多样性及其保护生物学意义[J]. 应用生态学报, 2003, 14: 609-612.
Tian Chunjie, Chen Jiakuan, Zhong Yang. Phylogenetic diversity of microbes and its perspectives in conservation biology[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2003, 14: 609-612.
- [9] Sabehi G, Béjà O, Suzuki M T, et al. Different SAR86 subgroups harbour divergent proteorhodopsins[J]. Environmental Microbiology, 2010, 6: 903-910.
- [10] Dupont C L, Rusch D B, Shibu Y, et al. Genomic insights to SAR86, an abundant and uncultivated marine bacterial lineage[J]. Isme Journal, 2012, 6: 1186-1199.
- [11] Amaral-zettler L A, Artigas L F, Baross J A, et al. A Global Census of Marine Microbes[J]. Wiley-Blackwell, 2010, 12, 223-245.
- [12] Giovannoni S J, Stingl U. Molecular diversity and ecology of microbial plankton[J]. Nature, 2005, 437: 343-348.
- [13] Lindh M V, Sjöstedt J, Casini M, et al. Local environmental conditions shape generalist but not specialist components of microbial metacommunities in the Baltic Sea[J]. Frontiers in microbiology, 2016, 7: 1-10.
- [14] Béjà O, Spudich E N, Spudich J L, et al. Proteorhodopsin phototrophy in the ocean[J]. Nature, 2001, 411: 786-789.
- [15] La Torre J R, Christianson L M, Béjà O, et al. Proteorhodopsin genes are distributed among divergent marine bacterial taxa[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2003, 100: 12830-12835.
- [16] Beman J M, Steele J A, Fuhrman J A, et al. Co-occurrence patterns for abundant marine archaeal and bacterial lineages in the deep chlorophyll maximum of coastal California[J]. Isme Journal, 2011, 5: 1077-1085.
- [17] Stevens H, Ulloa O. Bacterial diversity in the oxygen minimum zone of the eastern tropical south pacific[J]. Environmental microbiology, 2010, 10: 1244-1259.
- [18] Li YY, Chen X H, Xie Z X, et al. Bacterial diversity and nitrogen utilization strategies in the upper layer of the Northwestern Pacific Ocean[J]. Frontiers in microbiology, 2018, 9: 1-14.
- [19] 魏博. 含 Rhodopsin 基因微生物的分子生态学初步研究[D]. 厦门: 厦门大学, 2008.
Wei Bo. The preliminary molecular ecology study on microorganism containing rhodopsin gene[D]. Xiamen: Xiamen University, 2008.
- [20] Alonso C, Pernthaler J. Concentration-dependent patterns of leucine incorporation by coastal picoplankton[J]. Applied & Environmental Microbiology, 2006, 72: 2141-2147.
- [21] Claustre H, Sciandra A, Vaulot D. Introduction to the special section bio-optical and biogeochemical conditions in the South East Pacific in late 2004: The BIOSOPE program[J]. Biogeosciences Discussions, 2008, 5: 605-640.
- [22] West N J, Cécile L, Manes C D, et al. Distinct spatial patterns of SAR11, SAR86, and Actinobacteria Diversity

- along a Transect in the Ultra-oligotrophic South Pacific Ocean[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 234-234.
- [23] Venter J C, Remington K A, Heidelberg J F, et al. Environmental genome shotgun sequencing of the Sargasso Sea[J]. *Science*, 2004, 304: 66-74.
- [24] Satinsky B M, Zielinski B L, Doherty M, et al. The Amazon continuum dataset: Quantitative metagenomic and metatranscriptomic inventories of the Amazon River plume, June 2010[J]. *Microbiome*, 2014, 2: 17-17.
- [25] Alonsogutiérrez J, Lekunberri I, Teira E, et al. Bacterioplankton composition of the coastal upwelling system of 'Ría de Vigo', NW Spain[J]. *Fems Microbiology Ecology*, 2010, 70: 493-505.
- [26] Gallagher J M, Carton M W, Eardly D, et al. Spatio-temporal variability and diversity of water column prokaryotic communities in the Eastern North Atlantic[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2010, 47: 249-262.
- [27] Gómezconsarnau L, González J M, Coll-Lladó M, et al. Light stimulates growth of proteorhodopsin-containing marine Flavobacteria[J]. *Nature*, 2007, 445: 210-213.
- [28] Laghdass M, West N J, Batailler N, et al. Impact of lower salinity waters on bacterial heterotrophic production and community structure in the offshore NW-Mediterranean Sea[J]. *Environmental Microbiology Reports*, 2010, 2: 761-769.
- [29] Zhou J, Song X, Zhang C Y, et al. Distribution patterns of microbial community structure along a 7000-mile latitudinal transect from the Mediterranean Sea across the Atlantic Ocean to the Brazilian Coastal Sea[J]. *Microbial Ecology*, 2018, 1-18.
- [30] Teira E, Martínezgarcía S, Lonborg C, et al. Growth rates of different phylogenetic bacterioplankton groups in a coastal upwelling system[J]. *Environmental Microbiology Reports*, 2010, 1: 545-554.
- [31] Milici M, Deng Z L, Tomasch J, et al. Co-occurrence analysis of microbial taxa in the Atlantic Ocean reveals high connectivity in the free-living bacterioplankton[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 1-20.
- [32] Chow C T, Sachdeva R, Cram J A, et al. Temporal variability and coherence of euphotic zone bacterial communities over a decade in the Southern California Bight[J]. *ISME Journal*, 2013, 7: 2259-2273.
- [33] Li W K, Andersen R A, Gifford D J, et al. Planktonic microbes in the gulf of Maine Area[J]. *PlosOne*, 2011, 6: e20981.
- [34] 阚金军, 孙军. 河口细菌群落多样性及其控制因素: 以切萨皮克湾为例[J]. *生物多样性*, 2011, 19: 770-778.
- Kan Jinjun, Sun Jun. Bacterial community biodiversity in estuaries and its controlling factors: a case study in Chesapeake Bay[J]. *Biodiversity Science*, 2011, 19: 770-778.
- [35] Kan J, Suzuki M T, Wang K, et al. High temporal but low spatial heterogeneity of bacterioplankton in the Chesapeake Bay[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2007, 73: 6776-6789.
- [36] Agogue H, Lamy D, Neal P R, et al. Water mass-specificity of bacterial communities in the North Atlantic revealed by massively parallel sequencing[J]. *Molecular Ecology*, 2011, 20: 258-274.
- [37] Rusch D B, Halpern A L, Sutton G G, et al. The sorcerer II global ocean sampling expedition: Northwest Atlantic through Eastern Tropical Pacific[J]. *PLoS Biology*, 2007, 5: e77.
- [38] Treusch A H, Vergin K L, Finlay L A, et al. Seasonality and vertical structure of microbial communities in an ocean gyre[J]. *ISME Journal*, 2009, 3: 1148-1163.
- [39] Eilers H, Pernthaler J, Glöckner F O, et al. Culturability and in situ abundance of pelagic bacteria from the North Sea[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2000, 66: 3044-3051.
- [40] Morris R M, Frazar C D, Carlson C A. Basin-scale patterns in the abundance of SAR11 subclades, marine Actinobacteria (OM1), members of the Roseobacter clade and OCS116 in the South Atlantic[J]. *Environmental Microbiology*, 2012, 14: 1133-1144.
- [41] 咎帅君. 辽河口海水及沉积环境细菌丰度时空变化与群落结构浅析[D]. 大连: 大连海洋大学, 2015.
- Zan Shuaijun. Spatial and Temporal distribution of bacteria in the seawater and sediment of Liao He Estuary and the community structure analysis[D]. Dalian: Dalian Ocean University, 2015.
- [42] Tada Y, Taniguchi A, Hamasaki K. Phylotype-specific productivity of marine bacterial populations in eutrophic seawater, as revealed by bromodeoxyuridine immunocytochemistry combined with fluorescence in situ hybridization[J]. *Microbes & Environments*, 2009, 24: 315-321.
- [43] Crump B C, Peranteau C, Beckingham B, et al. Respiratory succession and community succession of bacterioplankton in seasonally anoxic estuarine waters[J]. *Applied & Environmental Microbiology*, 2007, 73: 6802-6810.
- [44] Sjöstedt J, Martiny J B, Munk P, et al. Abundance of broad bacterial taxa in the Sargasso Sea explained by environmental conditions but not water mass[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2014, 80: 2786-2795.
- [45] Lanfranconi M P, Bosch R, Nogales B. Short-term changes in the composition of active marine bacterial assemblages in response to diesel oil pollution[J]. *Microbial Biotechnology*, 2010, 3: 607-621.
- [46] Morris R M, Longnecker K, Giovannoni S J. Pirellula

- and OM43 are among the dominant lineages identified in an Oregon coast diatom bloom[J]. *Environmental Microbiology*, 2010, 8: 1361-1370.
- [47] Thiele S, Fuchs B M, Ramaiah N, et al. Microbial community response during the iron fertilization experiment LOHAFEX[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2012, 78: 8803-8812.
- [48] Elswais H, Dunn K A, Bielawski J P, et al. Seasonal assemblages and short-lived blooms in coastal North-West Atlantic Ocean bacterioplankton[J]. *Environmental Microbiology*, 2015, 17: 3642-3661.
- [49] Korlević M, Ristova P P, Garić R, et al. Bacterial diversity in the South Adriatic Sea during a strong deep winter convection year[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2014, 81: 1715-1726.
- [50] Yang C, Li Y, Zhou B, et al. Illumina sequencing-based analysis of free-living bacterial community dynamics during an Akashiwo sanguine bloom in xiamen sea, china[J]. *Scientific Reports*, 2015, 5: 8476-8476.
- [51] Li D X, Zhang H, Chen X H, et al. Metaproteomics reveals major microbial players and their metabolic activities during the blooming period of a marine dinoflagellate *prorocentrum donghaiense*[J]. *Environmental Microbiology*, 2018, 20: 632-644.
- [52] Tinta T, Vojvoda J, Mozetiā P, et al. Bacterial community shift is induced by dynamic environmental parameters in a changing coastal ecosystem (northern Adriatic, northeastern Mediterranean sea)--a 2-year time-series study[J]. *Environmental Microbiology*, 2015, 17: 3581-3596.
- [53] 张偲, 张长生, 田新朋, 等. 中国海洋微生物多样性研究[M]. 中国科学院院刊, 2010, 25: 651-658.
Zhang Si, Zhang Changsheng, Tian Xinpeng, et al. marine biodiversity of China[M]. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 2010, 25: 651-658.
- [54] Aylward F O, Eppley J M, Smith J M, et al. Microbial community transcriptional networks are conserved in three domains at ocean basin scales. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*[J], 2015, 112: 5443-5448.
- [55] Parada A E, Fuhrman J A. Marine archaeal dynamics and interactions with the microbial community over 5 years from surface to seafloor[J]. *ISME Journal*, 2017, 11: 2510-2525.
- [56] Man D, Wang W, Sabehi G, et al. Diversification and spectral tuning in marine proteorhodopsins[J]. *Embo Journal*, 2014, 22: 1725-1731.
- [57] Nikrad M P, Cottrell M T, Kirchman D L. Growth activity of gammaproteobacterial subgroups in waters off the west antarctic peninsula in summer and fall[J]. *Environmental Microbiology*, 2014, 16: 1513-1523.
- [58] Tada Y, Taniguchi A, Nagao I, et al. Differing growth responses of major phylogenetic groups of marine bacteria to natural phytoplankton blooms in the Western North Pacific Ocean[J]. *Applied & Environmental Microbiology*, 2011, 77: 4055-4065.
- [59] Teira E, Hernandomorales V, Guerrerofejóo E, et al. Leucine, starch and bicarbonate utilization by specific bacterial groups in surface shelf waters off Galicia (NWSpain)[J]. *Environmental Microbiology*, 2017, 19: 2379-2390.
- [60] Mou X, Hodson R E, Moran MA. Bacterioplankton assemblages transforming dissolved organic compounds in coastal seawater[J]. *Environmental Microbiology*, 2010, 9: 2025-2037.
- [61] Dupont C L, Mccrow J P, Valas R, et al. Genomes and gene expression across light and productivity gradients in eastern subtropical pacific microbial communities[J]. *ISME Journal*, 2015, 9: 1076-1092.
- [62] Azam F, Fenchel T, Field J, et al. The ecological role of water-column microbes in the sea[J]. *Marine Ecology Progress*, 1983, 10: 257-263.
- [63] 肖天. 海洋细菌在微食物环中的作用[J]. *海洋科学*, 2000, 24: 4-6.
Xiao Tian. The roles of marine bacteria in microbial food loop[J]. *Marine Sciences*, 2000, 24: 4-6.
- [64] 韦静静. 西太平洋微型生物群落结构及其影响因素的初步研究[D]. 厦门: 厦门大学, 2015.
Wei Jingjing. A preliminary study on microbial community structures and their influencing factors in the Western Pacific waters[D]. Xiamen: Xiamen University, 2015.
- [65] 李祎, 郑伟, 郑天凌. 海洋微生物多样性及其分子生态学进展[J]. *微生物学通报*, 2013, 40: 655-668.
Li Wei, Zheng Wei, Zheng Tianling. Advances in research of marine microbial diversity and molecular ecology[J]. *Microbiology China*, 2013, 40: 655-668.
- [66] 杨彩云. 两种特殊生境下若干重要功能微生物的响应特征: 1. 厦门海域微生物对赤潮生消过程的响应; 2. 永久冻土固氮微生物对全球变暖的响应[D]. 厦门: 厦门大学, 2013.
Yang Caiyun. Response characteristics of several important functional microorganisms in two special habitats: 1. Response of microbes in Xiamen sea area to red tide production and elimination process; 2. Response of nitrogen-fixing microorganisms in permafrost to global warming[D]. Xiamen: Xiamen University, 2013.
- [67] 苏建强, 俞志明. 海洋细菌对赤潮藻生长及其产毒量的影响[J]. *海洋与湖沼*, 2003, 34: 45-50.
Su Jianqiang, Yu Zhiming. Effects of marine bacteria on the growth and toxicity of red tide algae[J]. *Oceanologia Et Limnologia Sinica*, 2003, 34: 45-50.

Progress in research on the marine bacteria SAR86

WANG Dan, WU Dong-mei, LIU Jia-pei, WANG Jian-xin

(Laboratory of Molecular Ecology and Application of Marine Microorganisms, Zhejiang Ocean University, Zhoushan 316000, China)

Received: Aug. 19, 2018

Key words: SAR86; diversity; ecological distribution; genomics

Abstract: Proteobacteria are the most important marine microbes. The marine bacteria SAR86 (genus, γ -proteobacteria) is one of the recent hot research topics. This paper reviews the progress in research regarding the phylogenetic diversity, ecological distribution, and genomics of SAR86. The study also reviews its roles in marine biogeochemical cycles and forecasts the trends of future research.

(本文编辑: 康亦兼)