

“微型生物碳泵”理论阐释了海洋微型生物储碳新机制，涉及分子生物学机理和生物地球化学过程，是多学科交叉研究的一个宏大命题。

焦念志

## 海洋微型生物储碳过程与机制概论

焦念志<sup>1,2\*</sup> 汤凯<sup>1,2</sup> 张瑶<sup>1,2</sup> 张锐<sup>1,2</sup> 徐大鹏<sup>1,2</sup> 郑强<sup>1,2</sup>

(1. 厦门大学 近海海洋环境科学国家重点实验室 福建 厦门 361005)

(2. 厦门大学 海洋微生物与地球圈层研究所 福建 厦门 361005)

**摘要:** 在全球气候环境演变的背景下，认识海洋微型生物对碳循环的贡献，需要了解其过程和机制。最近提出的“微型生物碳泵”理论阐释了海洋储碳的一个新机制：微型生物活动把溶解有机碳从活性向惰性转化，从而构成了海洋储碳。这个过程当中，自养与异养细菌、病毒、原生动物等具有不同生理特性微型生物类群扮演着不同的生态角色，本文将围绕微型生物碳泵主线分别论述之。

**关键词:** 微型生物碳泵，海洋碳循环，溶解有机碳，细菌，病毒

## Microbial processes and mechanisms in carbon sequestration in the ocean

JIAO Nian-Zhi<sup>1,2\*</sup> TANG Kai<sup>1,2</sup> ZHANG Yao<sup>1,2</sup> ZHANG Rui<sup>1,2</sup>

XU Da-Peng<sup>1,2</sup> ZHENG Qiang<sup>1,2</sup>

(1. State Key Laboratory of Marine Environmental Science, Xiamen University, Xiamen, Fujian 361005, China)

(2. Institute of Marine Microbes and Ecospheres, Xiamen University, Xiamen, Fujian 361005, China)

基金项目：国家重大科学研究计划项目(No. 2013CB955700)，国家自然科学基金项目(No. 91028001, 41276131, 41176095, 40906059)，国家海洋局公益性项目(No. 201105021)

\*通讯作者：Tel: 86-592-2185752; 信箱: jiao@xmu.edu.cn

收稿日期：2012-12-03; 接受日期：2012-12-12

**Abstract:** The oceans are full of microorganisms, which play a significant role in global carbon cycle. Microbial carbon sequestration in the ocean, as a cutting-edge scientific issue, receives a great deal attention in the context of global climate change. Based on the microbial carbon pump conceptual framework, microbes are major producers of recalcitrant dissolved organic carbon (RDOC) that can stay in ocean water column for long time storage. Different microbial groups contribute to RDOC carbon pool in different ways. This paper addresses groups such as autotrophic and heterotrophic microorganisms, viruses and protozoa with respect to their various ecological characteristics and specific roles in RDOC formation.

**Keywords:** Microbial carbon pump, Ocean carbon cycle, Dissolved organic matter, Bacteria, Virus

微型生物(包括自养、异养、原核、真核的单细胞生物以及病毒)个体虽小,但生物量极大,是海洋生态系统生物量和能流的主要承担者<sup>[1]</sup>。微型生物是海洋中与溶解有机碳(Dissolved organic carbon, DOC)联系最密切的生物组分。Azam 等提出了海洋微食物环(Microbial loop)的概念<sup>[2-3]</sup>,即

海洋中相当数量的溶解有机碳被微型生物吸收利用,而后经原生动物的摄食并通过桡足类等中型浮游动物进入经典食物链(图 1)。通常在高生产力及富营养环境下,光合作用对 DOC 生产贡献较大;而在寡营养环境下 DOC 生产受到原生动物摄食作用的影响较明显<sup>[3]</sup>。微型生物通过光合

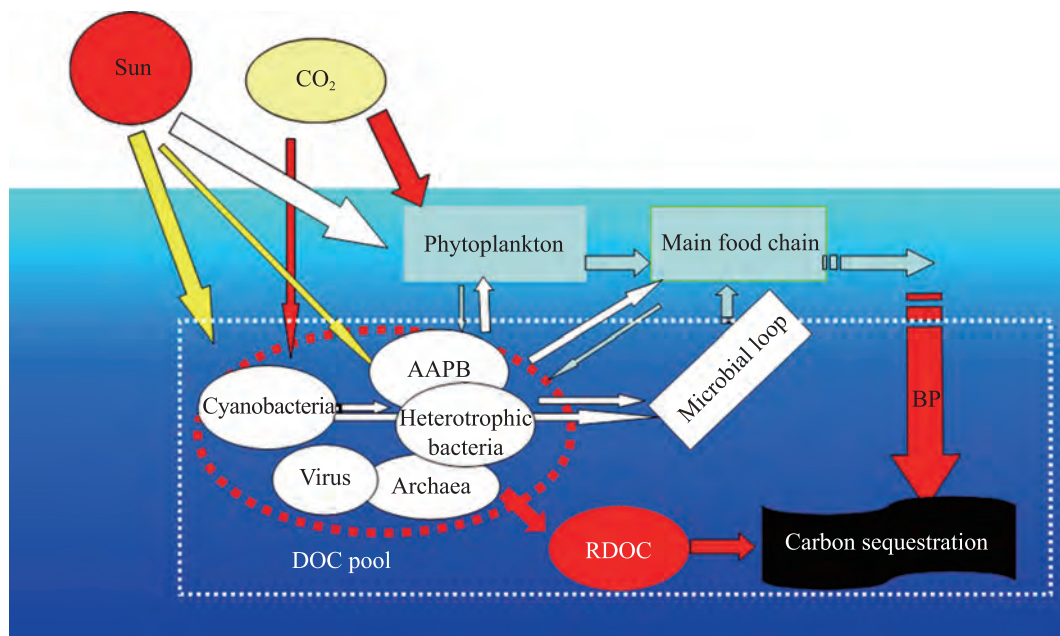


图 1 海洋微型生物与溶解有机碳的相互作用网络

Fig. 1 Network of interactions between marine microorganisms and dissolved organic carbon (DOC)

注: AAPB: 好氧不产氧光合细菌; DOC pool: 溶解有机碳库; RDOC: 惰性溶解有机碳; BP: 生物泵。

Note: AAPB: Aerobic anoxygenic phototrophic bacteria; DOC pool: Dissolved organic carbon pool; RDOC: Recalcitrant dissolved organic carbon; BP: Biological pump.

作用、异养代谢, 病毒裂解作用和原生动物的摄食等, 可以带来 DOC 组分重新分配, 而且微型生物被认为是最主要的惰性溶解有机碳(Recalcitrant dissolved organic carbon, RDOC)来源<sup>[4]</sup>。由此可见, 微型生物在海洋碳循环过程发挥重要作用。本文着重介绍微型生物与 DOC 的相互关系, 探讨微型生物储碳过程与机制的研究焦点。

## 1 “微型生物碳泵”与 RDOC

海洋碳循环的过程与机制不仅在于物理的、化学的过程与机制, 还在于生物的过程与机制, 如人们所熟知的“生物泵”(Biological pump, BP), 就是其中一个至关重要的海洋 CO<sub>2</sub> 吸收生物机制<sup>[5-6]</sup>, 是近 30 年来海洋碳循环研究的一个焦点<sup>[7-8]</sup>。然而, 研究者逐渐认识到 BP 导致的颗粒有机碳(Particle organic carbon, POC)向深海的输出是十分有限的<sup>[6]</sup>, 其他有机碳的去向及存在形式令人困惑。焦念志等提出了基于微型生物生态过程的“微型生物碳泵”(Microbial carbon pump, MCP)的前沿理论框架<sup>[4,9-10]</sup>, 它解释了一部分海洋碳的去向, 指出微型生物生态过程能产生 RDOC (图 1), 可长期储存在海洋中。MCP 不仅储碳, 而且释放无机氮、磷, 从而保障海洋初级生产力的可持续性<sup>[4]</sup>。与 BP 相比, “微型生物碳泵”不依赖于沉降和物理搬运过程; 与其他海洋 CO<sub>2</sub> 吸收机制“溶解度泵”相比, MCP 不存在化学平衡移动, 不会导致海洋酸化<sup>[4]</sup>。微型生物碳泵的机制有主动机制如通过微型生物代谢分泌 RDOC, 及被动机制如病毒与原生动物的促动的 RDOC 释放等<sup>[4,9]</sup>。

海洋 DOC 被生物利用的能力是连续的且范围很大, 包括周转时间在几分钟到几小时的活性溶解有机碳(Labile dissolved organic carbon, LDOC)<sup>[11-12]</sup>、周转时间在几周至几年之间的半活性溶解有机碳(Semi-labile dissolved organic car-

bon, SLDOC)<sup>[13-15]</sup>, 以及可以在海洋中停留几十年到千年尺度的 RDOC<sup>[16-20]</sup>。LDOC 是海水中最具有生物活性的有机组分, 包括溶解的自由化合物如中性单糖和溶解氨基酸。由于微型生物的快速利用, 这些化合物周转很快, 因此在海洋中只能维持在纳摩尔水平<sup>[16,19,21-22]</sup>。从表层到深海, DOC 的浓度随深度而降低(图 2), 一般认为 RDOC 从表层到深海浓度是几乎不变的, 超出深海 RDOC 部分的 DOC 被定义为 SLDOC, DOC 浓度发生垂直变化的则主要是 SLDOC<sup>[15-16,23]</sup>。在海洋中, 初级生产力是海洋中有机物质的最终来源, 活着的有机体的生物量占海洋有机物质的比重不超过 1%, 有 90%的有机物质是非生物的 DOC<sup>[24]</sup>。相对于陆地上的有机碳储库, 海洋 DOC 库的形成过程还不清楚, 具体的来源以及化学结构都还不明了。最新的研究可以推知大部分海洋

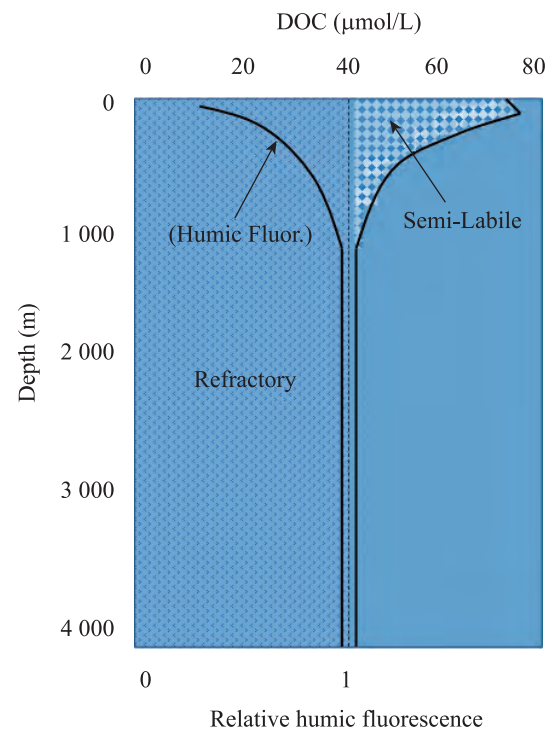


图 2 海洋中溶解有机碳的浓度及分布(仿自文献[26])  
Fig. 2 Abundance and distribution of dissolved organic carbon in the ocean (after reference [26])

Note: DOC: Dissolved organic carbon.

DOC 是低分子量 DOC (<1 000 Da)<sup>[25]</sup>, 也是抗微型生物降解的, 即 RDOC, 同时在分子水平亦未被鉴定出来。生物地球化学研究现在及将来对海洋 DOC 的研究热点也将主要立足于 3 个方面, 包括 RDOC 的真实年龄谱和循环、海洋碳循环中 DOC 的角色, 及 DOC 的微型生物过程, 包括产生、转化与矿化以及海洋细菌循环海洋 RDOC 的可能途径等。海洋碳库 RDOC 的 4 个主要的可能来源包括光化学反应、沉积物输入、陆源输入及微型生物代谢, 其中微型生物代谢对 RDOC 生产的影响是研究者今后所需面临的重要科学问题。

## 2 光合微型生物与 DOC 的关系

海洋中的光合作用贡献了地球一半的光合作用总量。根据光合作用演化的过程, 它又可以分为两类——不产氧光合作用和产氧光合作用。

### 2.1 产氧光合微型生物

原核微型蓝细菌(主要包括聚球藻和原绿球藻)是海洋中最重要的初级生产者之一, 而且也是地球上数量最多的光合微型生物类群<sup>[27-28]</sup>。原绿球藻具有一种独特的光合色素——二乙基叶绿素, 是迄今在环境中发现的唯一不以正常叶绿素 a 为主要光合色素的自养生物。原绿球藻经过长期的进化, 分化成两个生态类型——高光适应型和低光适应型。这两类的原绿球藻在色素组成上有明显的差别: 高光适应型具有较低的叶绿素 b/二乙基叶绿素 a 的比值, 而后的比值比较高<sup>[29]</sup>。原绿球藻在自然海区的丰度非常高, 最大记录达到  $7 \times 10^5$  个/mL<sup>[30]</sup>。它们主要分布在北纬 45°至南纬 40°的热带和温带寡营养的大洋海区<sup>[31]</sup>。由于对光适应的不同, 高光型原绿球藻一般分布在真光层 100 m 以内, 而低光型原绿球藻主要生长在真光层的 100 m-200 m 层<sup>[32]</sup>。聚球藻是一个更古老、多样性更高的类群, 它们在全球都有分布, 可以跨越赤道到极地。多样化的基因

型为它们多样的环境适应做了诠释。

蓝细菌在固定 CO<sub>2</sub> 成自身有机物的同时, 也在释放大量的 LDOC 到周围环境, 这些 LDOC 能够快速的被异养细菌利用<sup>[33]</sup>。蓝细菌在寡营养海区贡献了上层海洋近 40% 的 POC 总量, 约 10% 的光合作用产物以 LDOC 的形式释放, 生物泵和微型生物碳泵的效率也正是依赖于这部分微型生物和一些真核光合藻类的光合作用固碳量<sup>[33-35]</sup>。

### 2.2 不产氧光合微型生物

不产氧光合作用通常被认为是所有光合类型的祖先<sup>[36]</sup>, 包括厌氧不产氧和好养不产氧两种光合作用过程<sup>[37]</sup>。厌氧不产氧光合细菌往往被限制在有光的缺氧区域<sup>[38]</sup>。而约 30 年前被发现的好氧不产氧光合异养细菌(AAPB), 承担着好氧不产氧光合作途径, 在现代海洋中有着广阔的生存空间。和产氧光合微型生物相比, 不产氧的光合微型生物含有一个相对简单的光合反应器件——光合基因簇<sup>[39]</sup>(图 3)。AAPB 广泛分布于几乎全球海洋的真光层, 并具有独特的生理特征和生态功能, 在海洋生物量中占有重要份额, 在碳及其他生源要素的生物地球化学循环中扮演着独特的角色<sup>[37,39]</sup>。AAPB 营好氧异养生长兼有光合作用功能, 依靠呼吸消耗有机质底物来维持其生长代谢, 同时光能作为其异养代谢的能量补充。其光合作用能流对全球碳循环、能量循环有着重要的意义。AAPB 光合作用产生的 ATP 减少了其在吸收溶解有机碳的过程中对呼吸代谢产生能量的需求, 这样既减少了被异养呼吸代谢释放的二氧化碳的量, 又增加了进入细胞的 DOC 的量。因此 AAPB 对于海洋碳循环的潜在贡献就在于能够用光驱动产生 ATP 和还原力进行碳的合成代谢, 以补充或代替呼吸作用产生 ATP, 保留细胞体内存在的有机碳<sup>[37,40]</sup>。

尽管 AAPB 光合作用的主要电子供体还不清楚, 但 DOC 是还原剂的可能来源<sup>[41]</sup>。因此, 在大



洋上层水体中浮游植物与光合细菌丰度之间的显著差异可能是由它们光合作用的电子供体来源造成的——浮游植物所需的电子供体是水, 而光合细菌所需的电子供体是 DOC<sup>[42]</sup>, 从而导致光合细菌在海洋生态系统中的低丰度, 并且不能完全依靠光合作用进行自养生长。在海洋生态系统中, 尤其是近岸海域有着丰富的 DOC, 包括浮游植物产生的 DOC、陆源 DOC 和腐殖质 DOC。我们在中国东海、南海的研究揭示了 AAPB 与叶绿素之间显著的阳性相关性, 暗示了 AAPB 对浮游植物产生 DOC 可能存在一定的依赖<sup>[43]</sup>。我们

在横跨北太平洋和南大西洋全球尺度上的研究也验证了 AAPB 丰度及其占总原核生物群落的比例与叶绿素浓度的阳性相关<sup>[44]</sup>。因此, 可以推测, 来源于浮游植物的 DOC 可能是限制 AAPB 分布的关键因子。尽管相比于其他类型的 DOC, 非 AAPB 的异养细菌也更喜好浮游植物产生 DOC<sup>[45]</sup>, 但其可利用的碳源谱更广, 如陆源 DOC 和腐殖质 DOC。而 AAPB 对碳源的要求更专一, 利用 PDOC, 代谢产生其他类型的 DOC (如 RDOC), 这一特性使其在海洋碳循环中发挥着碳分馏的重要作用。



图 3 AAPB 光合基因簇的组成结构

Fig. 3 Photosynthetic gene cluster composition and structure in AAPB species

注: 绿色: *bch* 基因; 红色: *puf* 基因和调节基因; 粉色: *puh* 基因; 橙色: *crt* 基因; 蓝色: *hem* 和 *cyc* 基因; 黄色: *LhaA* 基因; 白色: 不确定或者不相关基因; 灰色: 假设基因。箭头方向代表了假设的转录方向。

Note: Green: *bch* genes; Red: *puf* and regulators genes; Pink: *puh* genes; Orange: *crt* genes; Blue: *hem* and *cyc* gene; Yellow: *LhaA* gene; Blank: Uncertain or unrelated genes; Grey: Hypothetical protein. The horizontal arrows represent putative transcripts.

### 3 微型生物代谢与 DOC 利用

#### 3.1 异养细菌

海洋浮游异养细菌在代谢活性以及基因多样性等方面均超过了其他微型生物, 是碳循环中不可缺少的“主角”。通常认为没有一类细菌能够在各类 DOC 的利用中都占主导地位, 细菌发挥各自代谢特点, 充分吸收 DOC 以获取生存空间, 与此同时推动了海洋食物环中能流和物流循环<sup>[46]</sup>。例如, 个体小且基因组小的 SAR11 类群, 偏好氨基酸、能利用二甲基巯基丙酸内盐 (Dimethylsulfoniopropionate, DMSP)<sup>[47]</sup>; 玫瑰杆菌 (*Roseobacter*) 分支类群是海洋里的“多面手”, 可以利用 DMSP、有机酸、喜好浮游植物来源碳

水化合物等<sup>[48]</sup>; 鞘脂单胞菌目细菌拥有降解复杂化合物如芳香类物质的能力<sup>[48]</sup>; 拟杆菌类群某些细菌能利用 N-乙酰基-D-葡萄糖胺、浮游植物产生的高分子量溶解有机碳如多糖等<sup>[48]</sup>。 $\gamma$ -变形菌类群 (例如交替单胞菌目细菌) 能利用 N-乙酰基-D-葡萄糖胺、降解芳香族化合物、能进行甲基营养代谢等<sup>[48]</sup>。可见, 海洋异养细菌 DOC 利用展现了多样化特点。

#### 3.2 古菌

古菌在海洋碳循环过程的作用也不可忽视。早期研究认为, 古菌多分布于海底热液、陆地热泉、火山口以及盐碱湖等极端环境, 是一类极端生命形式<sup>[49-50]</sup>。直到 1992 年, Fuhrman 等<sup>[51]</sup>才通过分子生物学方法检测到太平洋 100 m 和 500 m

水体中的浮游古菌。至此,浮游古菌被发现是海洋微生物的重要组成部分之一。尤其是在真光层以下的深海大洋,海洋泉古菌 Marine Group I 类群的生物量可占总原核生物量的 20%,有些海域甚至几乎与细菌丰度相当,远高于其在表层的比例<sup>[52-53]</sup>。因此,泉古菌作为深海的的优势类群在海洋碳循环中发挥着重要的作用。最近的一些研究表明古菌能够利用无机碳作为碳源进行化能自养代谢<sup>[54-56]</sup>;而对唯一分离到的非极端环境泉古菌种 *Nitrosopumilus maritimus* 的研究表明其自养代谢依靠氧化氨提供能源<sup>[57]</sup>。另外一些研究也表明大洋古菌能够吸收氨基酸<sup>[54,58-60]</sup>,因此也具有异养功能或混合营养功能<sup>[61]</sup>。大洋总氨基酸库的主要成分是 L 型-氨基酸,它能够被异养原核生物群落有效的吸收利用;而 D 型-氨基酸则被认为是保守的,难以被吸收。然而研究发现,在海洋中层和深层水体中泉古菌对 D 型-氨基酸的代谢是导致总原核生物群落对 D 型-/L 型-天冬氨酸吸收比率随深度增高的主要原因<sup>[59,62-63]</sup>,这表明海洋泉古菌是深海有机碳代谢的主要贡献者,同时更是深海有机碳库形成的重要贡献者。我们在中国南海冷涡系统与非冷涡系统的比较研究也揭示了泉古菌对 D 型-天冬氨酸的有效代谢,并且代谢活性在冷涡站位要显著高于冷涡系统外站位。经过对各种理化因子的比较分析发现,造成泉古菌在冷涡内外差异的关键因子是有机碳库的差异。由于气旋冷涡造成的深层海水上涌,导致发荧光的有机质(主要为腐殖质有机质)组分在冷涡系统内比冷涡系统外显著增多,从而使得上涌带来的深海泉古菌类群在冷涡中心的上层水体中分布较多,且有机碳代谢活性较高。这一研究提供了深海泉古菌与腐殖质这类惰性溶解有机碳组分紧密相关的证据,并暗示了泉古菌是深海海洋有机碳库的关键贡献者<sup>[63]</sup>。

### 3.3 DOC 利用关键基因

基因组为细菌利用 DOC 的潜在能力提供了信息。不同细菌类群的基因组存在差异,造成了它们的关键物质与能量代谢途径可能有所不同,DOC 代谢转化因而各有特点。例如,海洋 *Roseobacter* 基因组研究表明该类群具有完整糖酵解途径,而且有 Entner-Doudoroff 途径作为补充,强化其代谢碳水化合物化合物的能力<sup>[64]</sup>;而 SAR11 基因组缺乏几个关键糖酵解酶,仅通过非传统的 Entner-Doudoroff (缺乏基因 *eda*)途径进行碳水化合物代谢<sup>[65]</sup>。

对于大多数低分子量 DOC,可能需要通过特异性转运蛋白主动运输,进入细胞后才能被细菌代谢转化(图 4)<sup>[48]</sup>。转运蛋白是主要细胞膜蛋白,种类繁多,其中主动转运蛋白数量最多,包括 ABC 转运蛋白、TonB 依赖型转运蛋白(TonB-dependent transporter, TBDT)、TRAP 转运蛋白、磷酸转运体系等(图 4)。ABC 转运蛋白承担了碳水化合物、氨基酸等营养物质的转运工作。TBDT 允许革兰氏阴性菌转运铁载体,血红素和维生素 B12 等<sup>[66-67]</sup>。最近发现细菌也可以利用 TBDT 获取各种碳水化合物、有机酸、氨基酸甚至高分子量的 DOC 如多糖水解后的寡糖等<sup>[66]</sup>。研究表明,ABC 转运蛋白也是 *Roseobacter* 重要的核心蛋白,且碳水化合物 ABC 转运蛋白类型较多,如它们存在能转运五碳糖的转运蛋白<sup>[68]</sup>;而 SAR11 氨基酸 ABC 转运蛋白类型较多<sup>[46]</sup>;它们对 DOC 的偏好或与此有关。*Roseobacter* 和 SAR11 的 ABC 转运蛋白基因丰富,但极其缺乏 TBDT 基因;拟杆菌类群、 $\gamma$ -变形菌类群、鞘脂单胞菌目细菌的 TBDT 基因数量较多而 ABC 转运蛋白基因较少。我们在功能上定义及证实了转运 DOC 的 TBDT 大量存在,而且该类转运蛋白在海洋环境分布极其广泛<sup>[69]</sup>。TBDT 是鞘脂单胞菌目、拟杆菌和  $\gamma$ -变

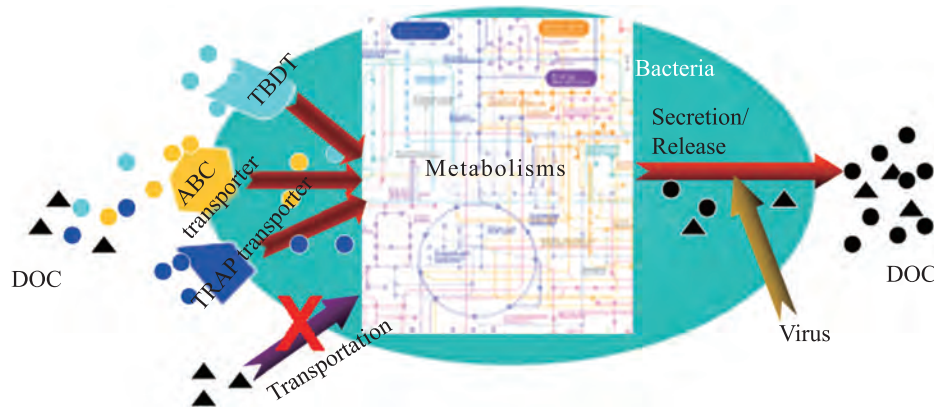


图 4 关键代谢基因(如转运蛋白基因)可以反映细菌利用 DOC 的微观过程

Fig. 4 Implications for DOC assimilation by key genes (e.g. transporter genes)

Note: DOC: Dissolved organic carbon; TBDT: TonB-dependent transporter.

形菌某些类群底物利用模式多样的关键分子基础, 例如, 它们存在可以转运 N-乙酰基-D-葡萄糖胺及五碳糖的 TBDT<sup>[69]</sup>。近些年, 研究者开始通过蛋白质组发现 SAR11、*Roseobacter* 细菌 ABC 转运蛋白表达对细菌生长极为重要<sup>[70-71]</sup>。我们对分离到的两株来自鞘脂单胞菌目的 *Citromicrobium* 属的细菌进行蛋白质组分析工作, 发现 TBDT 种类与丰度都存在高表达现象(占到质膜蛋白表达数量的 50%以上)<sup>[69]</sup>。在 Sargasso 海区、南大西洋近岸等海域微生物群落宏蛋白质组研究发现, 在不同海区由于 DOC 的组成差异及其他环境因子的影响, 造就了不同的具有竞争优势的细菌类群, 与碳源、氮源转运密切相关 ABC 转运蛋白及 TBDT 等功能蛋白表现活跃, 表明它们在群落应对各种营养状况过程中发挥了重要作用<sup>[72-74]</sup>。自养微生物原绿球藻基因组具有利用如 DNA、尿素、寡肽、氨基酸、氰酸酯的基因。在弱光层生存的原绿球 MIT9313 中含有糖转运体<sup>[75]</sup>; 聚球藻 WH8102 的基因组包含氰酸酯和磷酸盐的转运蛋白<sup>[76]</sup>, 聚球藻 CC9311 基因组含有少量羧酸转运蛋白<sup>[77]</sup>, 且它们均含尿素和氨基酸的转运体<sup>[76-77]</sup>。

可见, 转运蛋白是指示微生物代谢同化

DOC 种类的一把“钥匙”, 对物质营养循环有启示作用。因此, 转运过程的基因或蛋白分子指标分析可以探究异养细菌 DOC 利用微观过程。此外, DOC 的大部分研究都集中在高分子量物质 (>1 000 Da), 细菌无法直接通过转运蛋白对其加以利用。海水中胞外酶的活性有被检测到, 推测细菌或通过胞外酶对高分子量 DOC 进行酶解成小分子化合物, 进而加以利用<sup>[78]</sup>。胞外酶的组成与活性, 将影响细菌对 DOC 的转化。因此, 转运蛋白及胞外酶等将是微生物与 DOC 相互作用的分子机制研究聚焦点。

#### 4 病毒裂解作用与 DOC 释放

海洋病毒类群包括海洋环境中可以侵染真核微生物(包括浮游植物和浮游动物)、细菌和古菌的病毒颗粒, 其中噬菌体(细菌/古菌病毒)是海洋病毒类群的主体。病毒是海洋微生物类群中个体最小、丰度最高的组成部分<sup>[79]</sup>。据统计, 病毒在海洋中的浓度平均约为  $3 \times 10^9$  个/L, 总数则达到  $4 \times 10^{30}$  个/L 之多<sup>[80-81]</sup>。在不同环境间病毒的丰度相差较大, 有些可达几个数量级<sup>[82-83]</sup>, 但病毒与细菌/古菌的丰度比一般为 10 左右。

在海洋生态系统中, 病毒的生态功能主要通

过感染和裂解宿主影响其丰度、生产力、群落结构和多样性等生态特性<sup>[84]</sup>, 从而影响物质和能量在海洋微生物食物网中的流动<sup>[85-86]</sup>。但不同于原生动捕食所造成的细菌生产力和生物量向海洋食物网上层传递, 病毒的裂解使得细菌生产力和营养物质重新回到或保持在可以被其他细菌利用的营养水平, 形成了海洋生态系统中物质和能量循环的“微生物环”之外的“病毒环”。例如, 与无病毒的生态系统相比, 有病毒的生态系统可以造成高达 50% 细菌死亡率、细菌的呼吸将会增加 27%、而向原生动物的输出则会减少 37%, 最终导致微型浮游动物的生产力减少 20%<sup>[87]</sup>。“病毒环”的另一影响是产生大量的溶解有机碳, 海洋碳库中大约有 1/4 的碳流经这一病毒回路、海洋光合作用所固定的碳的 6%–26% 经过“病毒环”回流到 DOC 碳库<sup>[85,88-89]</sup>。“病毒环”的存在改变了海洋碳流的途径, 减少了向上层营养级的碳的输送, 在海洋碳循环中起到至关重要的作用(图 5)。此外, 病毒释放的物质除了一部分成为溶解态的有机物质外, 还有相当一部分以颗粒态的形式存在, 比如一些结构类物质, 像脂质、大的蛋白, 还有细胞壁等<sup>[90-91]</sup>, 从而贡献于海洋 POC 库。

在深海中, 病毒感染原核异养生物可以将大量溶解的有机碳释放到深海中; 在营养匮乏的深海, 营养物的这种注入尤为重要。然而, 目前绝大部分的海洋病毒生态学研究还局限于海洋表层和真光层部分, 我们对真光层以下的海洋病毒的认识十分有限。即使如此, 人们推测病毒对深海生态系统的结构和功能也起着重要作用<sup>[92-93]</sup>。首先, 随着深度的增加, 细菌两大主要致死因素(捕食和裂解)中的捕食因为鞭毛虫等捕食者数量的急剧减少而变得微不足道, 因此在深海生态系统中, 病毒裂解就成为细菌最主要的致死因素<sup>[94-95]</sup>。已有研究表明深海沉积物中的病毒类群具有很高的生产力<sup>[92]</sup>。其次, 虽然病毒丰度随着

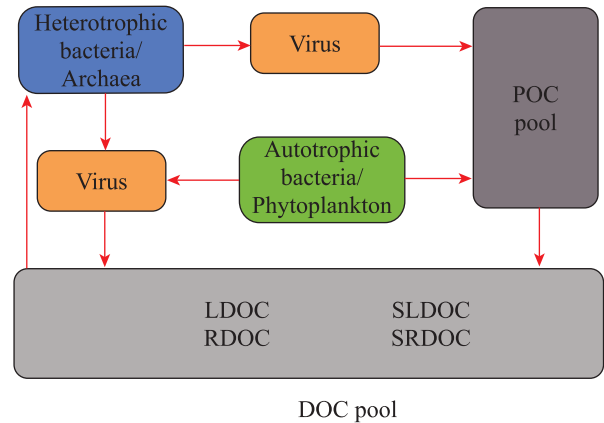


图 5 海洋病毒参与的主要海洋碳循环途径

### Fig. 5 Modelling virus-mediated carbon flow in marine carbon cycles

注: “病毒环”指的是海洋溶解有机物通过病毒裂解异养细菌和蓝细菌回流到海洋溶解有机物库中的途径, “病毒环”的存在改变了营养物质在海洋生态系统中的流向。POC pool: 颗粒有机碳库; DOC pool: 溶解有机碳库; LDOC: 活性溶解有机碳; SLDOC: 半活性溶解有机碳; RDOC: 惰性溶解有机碳; SRDOC: 半惰性溶解有机碳。

Note: The flow of dissolved organic carbon liberated from the viral lysis of marine heterotrophic and autotrophic microbes back to the DOC pool in environment is called “viral loop”, which indicates that it could influence the pathways for the utilization of nutrients at different trophic levels. POC pool: Particle organic carbon pool; DOC pool: Dissolved organic carbon pool. LDOC: Labile dissolved organic carbon; SLDOC: Semi-labile dissolved organic carbon; RDOC: Recalcitrant dissolved organic carbon; SRDOC: Semi-recalcitrant dissolved organic carbon.

深度增加而降低, 但其降低的幅度远小于细菌, 因此深海环境中的病毒细菌比比表层海水更高。再次, 深海环境下常年较低的温度理论上会降低病毒的降解率, 有利于病毒的存活。此外, 病毒特有的“溶源性”生活方式有助于病毒适应宿主数量相对较少的深海环境<sup>[96]</sup>。因此, 我们有理由相信深海浮游病毒也许在海底生态系统中扮演着比海洋表层病毒更为重要角色。

## 5 原生动捕食与 DOC 释放

在海洋环境中, 原生动具有高度的多样性及广泛的摄食对象<sup>[97]</sup>, 其摄食可以改变海洋浮



游植物的群落组成<sup>[98-99]</sup>和细菌类群分布<sup>[100]</sup>。在这一过程中, 大小为 2  $\mu\text{m}$ –20  $\mu\text{m}$  的异养鞭毛虫 (Heterotrophic nanoflagellates, HNF) 扮演着重要角色。有研究报道海洋中 <1  $\mu\text{m}$  的微型生物的摄食者大都是 <5  $\mu\text{m}$  的鞭毛虫, 5  $\mu\text{m}$ –20  $\mu\text{m}$  的鞭毛虫则摄食体型稍大、1  $\mu\text{m}$ –10  $\mu\text{m}$  的生物<sup>[101]</sup>。HNF 的丰度在不同水生系统中差异较大, 在海洋表层水中一般在 100–10 000 个/mL<sup>[102]</sup>。虽然存在争议, HNF 和细菌的数量通常保持相对稳定, 二者的比例约为 1:1 000<sup>[103]</sup>。HNF 的摄食随细菌丰度的变化而波动, 二者呈正相关, 它们可以摄食 25% 甚至 100% 的细菌日生产量<sup>[103-105]</sup>。同样, HNF 对自养生物也有较大的摄食压力: Caron 等报道, 在美国东北部沿岸海区 HNF 能够摄食大约 54% 的蓝藻生产力<sup>[106]</sup>; Kuosa 报道在 Baltic 海的夏季和秋季, HNF 能够消耗大约 32%–42% 的初级生产力<sup>[107]</sup>。

海洋浮游纤毛虫大小一般为 20  $\mu\text{m}$ –200  $\mu\text{m}$ , 主要包括无壳的寡毛类和丁丁虫类<sup>[107]</sup>, 它们是海洋环境中典型的浮游植物摄食者<sup>[108-110]</sup>。相对于 HNF, 纤毛虫所摄食食物的粒径范围要大一些, 一般在 20  $\mu\text{m}$  以内<sup>[111-112]</sup>: 丁丁虫能够摄食其壳体口径一半大小的食物<sup>[113]</sup>, 当食物大小为其壳体口径的 25% 时, 摄食率最高<sup>[114]</sup>。除 HNF 和纤毛虫外, 海洋生态系统中另一大类原生动物摄食者是营吞噬性营养的腰鞭毛虫, 这一类原生动物既可摄食 <1  $\mu\text{m}$  的细菌, 也可摄食 >200  $\mu\text{m}$  的链状硅藻, 因此, 它们的食物粒径范围要远大于 HNF 和纤毛虫<sup>[115]</sup>。同时, 有研究报道混合营养的腰鞭毛虫也可进行摄食活动: Bockstahler 和 Coats<sup>[116]</sup> 在 3 种常见的可形成赤潮的腰鞭毛虫的食物中发现了硅藻和 <20  $\mu\text{m}$  的纤毛虫; Yoo 等<sup>[117]</sup> 发现一种自养的腰鞭毛虫也可以硅藻为食物。

近年来研究发现, 食物在原生动物体内经一系列消化及代谢作用后, 代谢产物及未消化的食物碎片通过原生动物的体表排出体外, 溶解有机

碳是其中的组分之一: 纤毛虫 *Uronema* sp. 和 *Euplotes* sp. 分别能够将其所摄食细菌碳量的 9% 和 3% 以 DOC 的形式释放<sup>[118]</sup>; 在原生动物摄食微型藻类的实验中发现约 16%–37% 的藻类碳量会在摄食过程中释放出来<sup>[119]</sup> (图 6)。原生动物的摄食过程还能释放其他物质, 例如溶解氨基酸<sup>[120]</sup>, 溶解有机磷 (例如可溶性 DNA)<sup>[121]</sup> 以及痕量金属元素 (例如 Fe、Zn、Mn)<sup>[122]</sup> 等。因此, 原生动物不仅具有链接微食物环与经典食物链以传递物质与能量的作用, 它们也是海洋溶解有机碳和其他营养元素的重要来源之一<sup>[123]</sup>。大分子溶解有机物及小的胶体颗粒组成了海洋部分惰性溶解有机物<sup>[124]</sup>, 而原生动物的捕食是这些物质的来源途径之一: Nagata 等<sup>[125]</sup> 在以 <sup>3</sup>H 标记的细菌做为异养鞭毛虫食物的研究中发现异养鞭毛虫能够释放类似于脂质体的大分子有机复合物, 这些有机复合物可能是由其消化液泡中的消化酶 (酸性磷酸酶) 和未消化完全的细菌的细胞膜 (含有大量脂质) 所形成。在随后的研究中, Tranvik<sup>[126]</sup> 以一种混合营养的淡水鞭毛虫为对象对其进行自养及摄食细菌条件下的比较实验, 其研究发现: 与自养相比, 鞭毛虫摄食细菌时可释放更多的 >0.02  $\mu\text{m}$  的胶质颗粒并且这些颗粒具有更高的惰性。在海洋环境中, 混合营养的鞭毛虫同样大量存在<sup>[127]</sup>, 上述结果很有可能可以推广到海洋混合营养的鞭毛虫, 这一推论有待进一步研究工作的验证。有研究表明原生动物及其食物的种类组成对所释放的 DOC 及溶解碳水化合物化合物的成分有显著影响: 与腰鞭毛虫 *Prorocentrum minimum* 相比, 纤毛虫 *Strombidinopsis acuminatum* 在摄食藻类 *Cryptomonas* sp. 的实验发现了更高的总溶解碳水化合物与溶解有机碳比例和更低的单糖与总溶解碳水化合物比例, 这一差异很有可能是由于不同原生动物类群对有机物质具有不同的消化、同化及分泌作用所导致的<sup>[119]</sup>。因此, 海洋

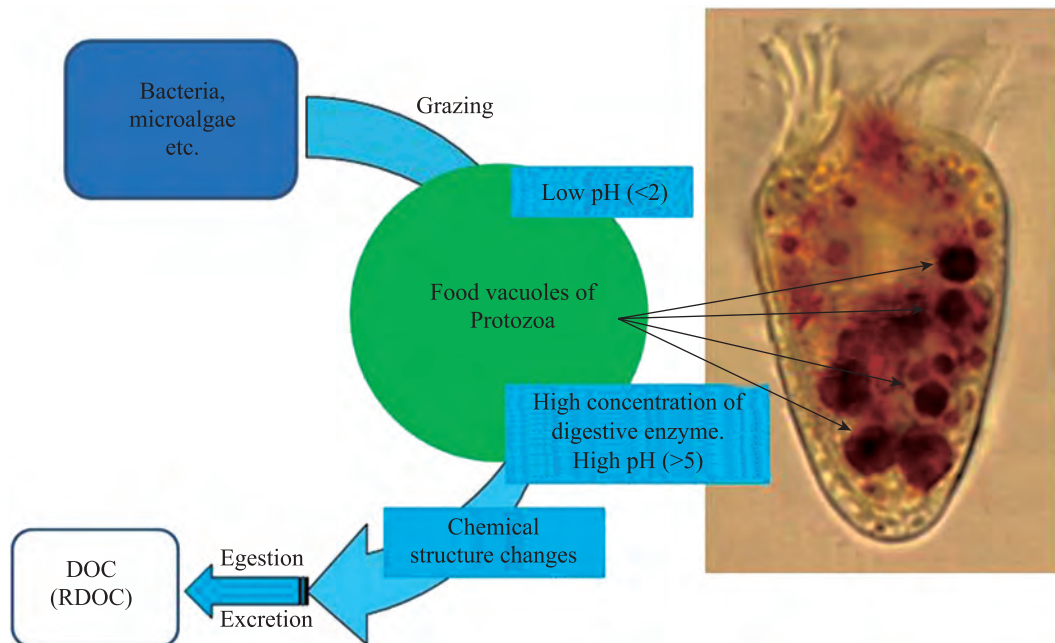


图 6 原生动捕食引起 DOC (RDOC)的释放

Fig. 6 Release of DOC (RDOC) by protozoa grazers

注: 食物(细菌、微型藻类等)在原生动物摄食者体内经一系列的消化作用后, 产物通过分泌(主要为代谢废物)和排泄作用(主要为不能同化的食物残渣)排出体外, 是海洋 DOC 潜在的重要来源途径之一。DOC: 溶解有机碳; RDOC: 惰性溶解有机碳。

Note: The release of dissolved organic carbon by protozoa grazing on prey (bacteria, microalgae etc.) includes excretion of assimilated C and egestion of unassimilated C from grazer's food vacuoles which is a potentially important source of marine dissolved organic carbon. DOC: Dissolved organic matter; RDOC: Recalcitrant dissolved organic carbon.

原生动物及其食物在环境中的大量存在, 以及时刻发生的摄食活动使得它们在海洋碳循环中发挥着重要作用。

综上所述, 由于海洋原生动物及其食物具有高度的多样性(包括不同的生境、大小、类群等)<sup>[128]</sup>, 可以想象这两大功能类群其营养及代谢方式同样具有高度的多样性。不同的营养与代谢方式对摄食过程所释放的 DOC 会产生各种各样的影响, 有理由相信这其中的 DOC 化学组成也可能具有高度的多样性。因此, 对原生动物摄食在 DOC 碳库积累及循环中的作用及 DOC 的化学组成尤其是其中 RDOC 的比例的探索, 将直接贡献于海洋碳循环及 RDOC 碳库来源的研究。

## 6 结语

海洋微生物世界多姿多彩, 它们在全球尺度上起着营养循环和气候调节的作用。近些年, 海洋权益成为国家核心战略之一, 海洋科技将大有作为。在全球变暖的气候背景下, 微型生物碳循环研究变得现实而又迫切, 其中微型生物储碳过程与机制研究, 将成为海洋学和微生物学等领域研究者协同创新的契机, 引领我国在海洋碳循环研究取得长足进步。

## 参考文献

- [1] Copley J. All at sea[J]. Nature, 2002, 415: 572-574.
- [2] Azam F, Malfatti F. Microbial structuring of marine ecosystems[J]. Nature Reviews Microbiology, 2007,

- 5: 782–791.
- [3] Azam F, Smith DC, Steward GF, et al. Bacteria-organic matter coupling and its significance for oceanic carbon cycling[J]. *Microbial Ecology*, 1993, 28: 167–179.
- [4] Jiao NZ, Herndl GJ, Hansell DA, et al. Microbial production of recalcitrant dissolved organic matter: long-term carbon storage in the global ocean[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2011, 8: 593–599.
- [5] Wassmann P. Retention versus export food chains: Processes controlling sinking loss from marine pelagic systems[J]. *Hydrobiologia*, 1998, 363: 29–57.
- [6] Gehlen M. Reconciling surface ocean productivity, export fluxes and sediment composition in a global biogeochemical ocean model[J]. *Biogeosciences*, 2006, 3: 521–537.
- [7] Eppley RW, Peterson BJ. Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean[J]. *Nature*, 1979, 282: 677–680.
- [8] Ducklow HW, Steinberg DK, Buesseler KO. Upper ocean carbon export and the biological pump[J]. *Oceanography*, 2001, 14: 50–58.
- [9] Jiao NZ. Carbon fixation and sequestration in the Ocean, with special reference to the microbial carbon pump (in Chinese)[J]. *Scientia Sinica Terrae*, 2012, 42: 1473–1486.
- [10] Jiao NZ, Zhang CL, Li C, et al. Marine microbial carbon pump and its climatic effects (in Chinese)[J]. *Scientia Sinica Terrae*, 2013 (in press).
- [11] Williams PM, Druffel ERM. Radiocarbon in dissolved organic matter in the central North Pacific Ocean[J]. *Nature*, 1987, 330: 246–248.
- [12] Bauer JE, Williams PM, Druffel ERM.  $^{14}\text{C}$  activity of dissolved organic carbon fractions in the northcentral Pacific and Sargasso Sea[J]. *Nature*, 1992, 357: 667–670.
- [13] Ogura N. Rate and extent of decomposition of dissolved organic matter in the surface water[J]. *Marine Biology*, 1972, 13: 89–93.
- [14] Carlson CA, Ducklow HW, Michaels AF. Annual flux of dissolved organic carbon from the euphotic zone in the northwestern Sargasso Sea[J]. *Nature*, 1994, 371: 405–408.
- [15] Carlson CA, Ducklow HW. Dissolved organic carbon in the upper ocean of the central equatorial Pacific Ocean, 1992: Daily and finescale vertical variation[J]. *Deep-Sea Research*, 1995, 42: 639–656.
- [16] Fuhrman JA, Ferguson RL. Nanomolar concentrations and rapid turnover of dissolved free amid acids in seawater: agreement between chemical and microbiological measurements[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1986, 33: 237–242.
- [17] Keil RG, Kirchman DL. Dissolved combined amino acids in marine waters as determined by a vaporphase hydrolysis method[J]. *Marine Chemistry*, 1991, 33: 243–259.
- [18] Carlson CA, Ducklow HW. Growth of bacterioplankton and consumption of dissolved organic carbon in the Sargasso Sea[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 1996, 10: 69–85.
- [19] Rich J, Gosselin M, Sherr E, et al. High bacterial production, uptake and concentrations of dissolved organic matter in the Central Arctic Ocean[J]. *Deep Sea Research II*, 1997, 44: 1645–1663.
- [20] Carlson CA, Bates NR, Ducklow HW, et al. Estimation of bacterial respiration and growth efficiency in the Ross Sea, Antarctic[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 1999, 19: 229–244.
- [21] Keil RG, Kirchman DL. Utilization of dissolved protein and amino acids in the northern Sargasso Sea[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 1999, 18: 293–300.
- [22] Skoog A, Biddanda B, Benner R. Bacterial utilization of dissolved glucose in the upper water column of the Gulf of Mexico[J]. *Limnology and Oceanography*, 1999, 44: 1625–1633.
- [23] Hansell DA, Carlson CA, Suzuki Y. Dissolved organic carbon export with North Pacific Intermediate Water formation[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2002, 16: 77–84.
- [24] Cauwet G. Organic chemistry of seawater particulates-concepts and developments[J]. *Marine Chemistry*, 1977, 5: 551–552.
- [25] Ogawa H. Bulk chemical aspects of dissolved organic matter in seawater Review: The recent

- findings and unsolved problems[B]. In *Dynamics and Characterization of Marine Organic Matter*, 2000, pp. 311–337. Edited by N Handa, E Tanoue and T Hama, Terra Sci Pub Comp, Tokyo/Kluwer Acad Pub, Dordrecht..
- [26] Ogawa H, Taenoe E. Dissolved organic matter in oceanic waters[J]. *Journal of Oceanography*, 2003, 59: 129–147.
- [27] Johnson PW, Sieburth JM. Chroococcoid cyanobacteria in the sea: a ubiquitous and diverse phototrophic biomass[J]. *Limnology and oceanography* 1979, 24: 928–935.
- [28] Chisholm SW, Olson RJ, Zettler ER, et al. A novel free-living prochlorophyte abundant in the oceanic euphotic zone[J]. *Nature*, 1988, 334: 340–343.
- [29] Moore LR, Rocap G, Chisholm SW. Physiology and molecular phylogeny of coexisting Prochlorococcus ecotype[J]. *Nature*, 1998, 393: 465.
- [30] Campbell L, Landry M, Constantinou J, et al. Response of microbial community structure to environmental forcing in the Arabian Sea[J]. *Deep sea research part II*, 1998, 45: 2301–2325.
- [31] Partensky F, Hess W, Vaulot D. Prochlorococcus, a marine photosynthetic prokaryote of global significance[J]. *Microbiology and molecular biology reviews*, 1999, 63: 106–127.
- [32] Johnson ZI, Zinser ER, Coe A, et al. Niche partitioning among Prochlorococcus ecotypes along ocean-scale environmental gradients[J]. *Science*, 2006, 311: 1737–1740.
- [33] Kirchman DL, Suzuki Y, Garside C, et al. High turnover rates of dissolved organic carbon during a spring phytoplankton bloom[J]. *Nature*, 1991, 352: 612–614.
- [34] Burkill P, Leakey R, Owens N, Mantoura R. Synechococcus and its importance to the microbial foodweb of the northwestern Indian Ocean[J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 1993, 40: 773–782.
- [35] Richardson TL, Jackson GA. Small phytoplankton and carbon export from the surface ocean[J]. *Science*, 2007, 315: 838–840.
- [36] Xiong J, Fischer WM, Inoue K, et al. Molecular evidence for the early evolution of photosynthesis[J]. *Science*, 2000, 289: 1724–1730.
- [37] 焦念志, 骆庭伟, 张瑶, 等. 海洋微型生物碳泵——从微生物生态过程到碳循环机制效应[J]. *厦门大学学报: 自然科学版*, 2011, 50: 387–401.
- [38] Yurkov VV, Beatty T. Aerobic anoxygenic phototrophic bacteria[J]. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 1998, 62: 695–724.
- [39] Zheng Q, Zhang R, Koblížek M, et al. Diverse arrangement of photosynthetic gene clusters in aerobic anoxygenic phototrophic bacteria[J]. *PLoS ONE*, 2011, 6: e25050.
- [40] Kolber ZS, Plumley FG, Lang AS, et al. Contribution of aerobic photoheterotrophic bacteria to the carbon cycle in the ocean[J]. *Science*, 2001, 292: 2492–2495.
- [41] Zhang Y, Jiao NZ. Dynamics of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in the East China Sea[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2007, 61: 459–469.
- [42] Jiao NZ, Zhang Y, Zeng YH, et al. Distinct distribution pattern of abundance and diversity of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in the global ocean[J]. *Environmental Microbiology*, 2007, 9(12): 3091–3099.
- [43] Norrman B, Zweifel UL, Hopkinson Jr CS, et al. Production and utilization of dissolved organic carbon during an experimental diatom bloom[J]. *Limnology and Oceanography*, 1995, 40: 898–907.
- [44] Jiao NZ, Zheng Q. The microbial carbon pump: from genes to ecosystems[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2011, 77: 7439–7444.
- [45] Malmstrom RR, Kiene RP, Cottrell MT, et al. Contribution of SAR11 bacteria to dissolved dimethylsulfoniopropionate and amino acid uptake in the North Atlantic Ocean[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2004, 70: 4129–4135.
- [46] Kujawinski EB. The impact of microbial metabolism on marine dissolved organic matter[J]. *Annual Review of Marine Science*, 2011, 3: 567–599.
- [47] Woese CR, Fox GE. Phylogenetic structure of the



- prokaryotic domain: the primary kingdoms[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1977, 74: 5088–5090.
- [48] Woese CR, Magrum LJ, Fox GE. Archaeobacteria[J]. Journal of Molecular Evolution, 1978, 11: 245–252.
- [49] Fuhrman JA, McCallum K, Davis AA. Novel major archaeobacterial group from marine plankton[J]. Nature, 1992, 356: 148–149.
- [50] Karner MB, Delong EF, Karl DM. Archaeal dominance in the mesopelagic zone of the Pacific Ocean[J]. Nature, 2001, 409: 507–510.
- [51] Zhang Y, Sintes E, Chen J, et al. Role of mesoscale cyclonic eddies in the distribution and activity of Archaea and Bacteria in the South China Sea[J]. Aquatic Microbial Ecology, 2009, 56: 65–79.
- [52] Herndl GJ, Reinthaler T, Teira E, et al. Contribution of Archaea to total prokaryotic production in the deep Atlantic Ocean[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2005, 72: 2303–2309.
- [53] Ingalls AE, Shah SR, Hansman RL, et al. Quantifying archaeal community autotrophy in the mesopelagic ocean using natural radiocarbon[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2006, 103: 6442–6447.
- [54] Wuchter C, Abbas B, Coolen MJL, et al. Archaeal nitrification in the ocean[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2006, 103: 12317–12322.
- [55] Könneke M, Bernhard AE, de la Torre JR, et al. Isolation of an autotrophic ammonia-oxidizing marine archaeon[J]. Nature, 2005, 437: 543–546.
- [56] Ouverney CC, Fuhrman JA. Marine planktonic archaea take up amino acids[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2000, 66: 4829–4833.
- [57] Teira E, Aken HVM, Veth C, et al. Archaeal uptake of enantiomeric amino acids in meso- and bathypelagic waters of the North Atlantic[J]. Limnology and Oceanography, 2006, 51: 60–69.
- [58] Kirchman DL, Elifantz H, Dittel AI, et al. Standing stocks and activity of Archaea and Bacteria in the western Arctic Ocean[J]. Limnology and Oceanography, 2007, 52: 495–507.
- [59] Hallam SJ, Mincer TJ, Schleper C, et al. Pathways of carbon assimilation and ammonia oxidation suggested by environmental genomic analyses of marine Crenarchaeota[J]. Plos Biology, 2006, 4: 520–536.
- [60] Varela MM, Aken HVM, Sintes E, et al. Latitudinal trends of Crenarchaeota and Bacteria in the meso- and bathypelagic water masses of the North Atlantic[J]. Environmental Microbiology, 2008, 10: 110–124.
- [61] Pérez MT, Pausz C, Herndl GJ. Major shift in bacterioplankton utilization of enantiomeric amino acids between surface waters and the ocean's interior[J]. Limnology and Oceanography, 2003, 48: 755–763.
- [62] Wagner-Döbler I, Biebl H. Environmental Biology of the Marine Roseobacter Lineage[J]. Annual Reviews Microbiology, 2006, 60: 255–280.
- [63] Schwabach MS, Tripp HJ, Steindler L, et al. The presence of the glycolysis operon in SAR11 genomes is positively correlated with ocean productivity[J]. Environmental Microbiology, 2010, 12: 490–500.
- [64] Shultis DD, Purdy MD, Banchs CN, et al. Outer membrane active transport: structure of the BtuB: TonB complex[J]. Science, 2006, 312: 1396–1399.
- [65] Noinaj N, Guillier M, Barnard TJ, et al. TonB-dependent transporters: regulation, structure, and function[J]. Annual Review of Microbiology, 2010, 64: 43–60.
- [66] Tang K, Huang HZ, Jiao NZ et al. Phylogenomic analysis of marine *Roseobacters*[J]. PLoS ONE, 2010, 5: e11604.
- [67] Tang K, Jiao NZ, Liu KS, et al. Distribution and functions of TonB-dependent transporters in marine bacteria and environments: Implications for dissolved organic matter utilization[J]. PLoS ONE, 2012, 7: e41204.
- [68] Sowell SM, Norbeck AD, Lipton MS, et al. Proteomic analysis of stationary phase in the marine bacterium "*Candidatus Pelagibacter ubique*"[J]. Applied Environmental Microbiology, 2008, 74: 4091–4100.

- [69] Tang K, Zong R, Zhang F, et al. Characterization of the photosynthetic apparatus and proteome of *Roseobacter denitrificans*[J]. *Current Microbiology*, 2009, 60: 124–133.
- [70] Sowell SM, Wilhelm LJ, Norbeck AD, et al. Transport functions dominate the SAR11 metaproteome at low-nutrient extremes in the Sargasso Sea[J]. *The ISME Journal*, 2009, 3: 93–105.
- [71] Morris RM, Nunn BL, Frazer C, et al. Comparative metaproteomics reveals ocean-scale shifts in microbial nutrient utilization and energy transduction[J]. *The ISME Journal*, 2010, 4: 673–685.
- [72] Sowell SM, Abraham PE, Shah M, et al. Environmental proteomics of microbial plankton in a highly productive coastal upwelling system[J]. *The ISME Journal*, 2011, 5: 856–865.
- [73] Palenik B, Brahamsha B, Larimer FW, et al. The genome of a motile marine *Synechococcus*[J]. *Nature*, 2003, 424: 1037–1042.
- [74] Palenik B, Ren QH, Dupont CL, et al. Genome sequence of *Synechococcus* CC9311: insights into adaptation to a coastal environment[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103: 13555–13559.
- [75] Rocap G, Larimer FW, Lamerdin J, et al. Genome divergence in two *Prochlorococcus* ecotypes reflects oceanic niche differentiation[J]. *Nature*, 2003, 424: 1042–1047.
- [76] Arnosti C. Microbial extracellular enzymes and the marine carbon cycle[J]. *Annual Review of Marine Science*, 2011, 3: 401–425.
- [77] Bergh O, Børshiem KY, Bratbak G, et al. High abundance of viruses found in aquatic environments[J]. *Nature*, 1989, 340: 467–468.
- [78] Wommack KE, Colwell RR. Virioplankton: viruses in aquatic ecosystem[J]. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2000, 64: 69–114.
- [79] Weinbauer MG. Ecology of prokaryotic viruses[J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2004, 28: 127–181.
- [80] Clasen JL, Brigden SM, Payet JP, et al. Evidence that viral abundance across oceans and lakes is driven by different biological factors[J]. *Freshwater Biology*, 2008, 53: 1090–1100.
- [81] Magagnini M, Corinaldesi C, Monticelli LS, et al. Viral abundance and distribution in mesopelagic and bathypelagic waters of the Mediterranean[J]. *Deep Sea Research Part I*, 2007, 54: 1209–1220.
- [82] Weinbauer MG, Rassoulzadegan F. Are viruses driving microbial diversification and diversity[J]. *Environmental Microbiology*, 2004, 6: 1–11.
- [83] Fuhrman JA. Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects[J]. *Nature*, 1999, 399: 541–548.
- [84] Wilhelm SW, Suttle CA. Viruses and nutrient cycles in the sea[J]. *Bioscience*, 1999, 49: 781–788.
- [85] Murray AG, Eldridge PM. Marine viral ecology: incorporation of bacteriophage into the microbial planktonic food web paradigm[J]. *Journal of Plankton Research*, 1994, 16: 627–641.
- [86] Suttle CA. Marine viruses—major players in the global ecosystem[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2007, 5: 801–812.
- [87] Brussaard CPD, Wilhelm SW, Thingstad F, et al. Global-scale processes with a nanoscale drive: the role of marine viruses[J]. *The ISME Journal*, 2008, 2: 575–578.
- [88] Noble RT, Fuhrman JA. Breakdown and microbial uptake of marine viruses and other lysis products[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 1999, 20: 1–11.
- [89] Middelboe M, Jorgensen NOG. Viral lysis of bacteria: an important source of dissolved amino acids and cell wall compounds[J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2006, 86: 605–612.
- [90] Danovaro R, Dell’Anno A, Corinaldesi C, et al. Major viral impact on the functioning of benthic deep-sea ecosystems[J]. *Nature*, 2008, 454: 1084–1087.
- [91] Corinaldesi C, Dell’Anno A, Magagnini M, et al. Viral decay and viral production rates in continental-shelf and deep-sea sediments of the Mediterranean Sea[J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2010, 72: 208–218.
- [92] Wells LE, Deming JW. Significance of bacterivory and viral lysis in bottom waters of Franklin Bay, Canadian Arctic, during winter[J]. *Aquatic*

- Microbial Ecology, 2006, 43: 209–221.
- [93] Fonda-Umani S, Malisana E, Focaracci F, et al. Disentangling the impact of viruses and nanoflagellates on prokaryotes in bathypelagic waters of the Mediterranean Sea[J]. Marine Ecology Progress Series, 2010, 418: 73–85.
- [94] Weinbauer M, Brettar I, Höfle M. Lysogeny and virus-induced mortality of bacterioplankton in surface, deep, and anoxic waters[J]. Limnology and Oceanography, 2003, 48: 1457–1465.
- [95] Strom SL, Loukos H. Selective feeding by protozoa: Model and experimental behaviors and their consequences for population stability[J]. Journal of Plankton Research, 1998, 20: 831–846.
- [96] Kim S, Park MG, Moon C, et al. Seasonal variations in phytoplankton growth and microzooplankton grazing in a temperate coastal embayment, Korea[J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2007, 71: 159–169.
- [97] Pomeroy LR, Williams PJ, Azam F, et al. The microbial loop[J]. Oceanography, 2007, 20: 28–33.
- [98] Strom SL, Loukos H. Selective feeding by protozoa: Model and experimental behaviors and their consequences for population stability[J]. Journal of Plankton Research, 1998, 20: 831–846.
- [99] Kim S, Park MG, Moon C, et al. Seasonal variations in phytoplankton growth and microzooplankton grazing in a temperate coastal embayment, Korea[J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2007, 71: 159–169.
- [100] Jurgens K, Matz C. Predation as a shaping force for the phenotypic and genotypic composition of planktonic bacteria[J]. Antonie Van Leeuwenhoek, 2002, 81: 413–434.
- [101] Sherr BF, Sherr EB. Proportional distribution of total numbers, biovolume, and bacterivory among size classes of 2–20  $\mu\text{m}$  nonpigmented marine flagellates[J]. Marine Microbial Food Webs, 1991, 5: 227–237.
- [102] Boenigk J, Arndt H. Bacterivory by heterotrophic flagellates: community structure and feeding strategies[J]. Antonie Van Leeuwenhoek, 2002, 81: 465–480.
- [103] Sanders RW, Caron DA, Berninger UG. Relationships between bacteria and heterotrophic nanoplankton in marine and fresh waters: an inter-ecosystem comparison[J]. Marine Ecology Progress Series, 1992, 86: 1–14.
- [104] McManus GB, Fuhrman JA. Control of marine bacterioplankton populations: measurement and significance of grazing[J]. Hydrobiologia, 1988, 159: 51–62.
- [105] Pace ML. Bacterial mortality and the fate of bacterial production[J]. Hydrobiologia, 1988, 159: 41–50.
- [106] Caron DA, Lim EL, 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, 1992, 76: 205–217.
- [107] Kuosa H. Picoplanktonic algae in the northern Baltic Sea: seasonal dynamics and flagellate grazing[J]. Marine Ecology Progress Series, 1991, 73: 269–276.
- [108] Lynn DH. The Ciliated Protozoa: Characterization, Classification and Guide to the Literature[B], 3rd ed. 2008, Springer, Dordrecht. pp: 141–173.
- [109] Steklfox-Widdicombe CE, Archer SD, Burkill PH, et al. Microzooplankton grazing in *Phaeocystis* and diatom-dominated waters in the southern North Sea in spring[J]. Journal of Sea Research, 2004, 51: 37–51.
- [110] Karayanni H, Christaki U, Van Wambeke F, et al. Influence of ciliated protozoa and heterotrophic nanoflagellates on the fate of primary production in the northeast Atlantic Ocean[J]. Journal of Geophysical Research, 2005, 110: C07S15.
- [111] Rassoulzadegan F, Laval-Peuto M, Sheldon RW. Partitioning of the food ration of marine ciliates between pico- and nanoplankton[J]. Hydrobiologia, 1988, 159: 75–88.
- [112] Johnson M, Gorokhova E, Larsson U. Annual variability in ciliate community structure, potential prey and predators in the open northern Baltic Sea proper[J]. Journal of Plankton Research, 2004, 26: 67–80.
- [113] Heinbokel JF. Studies on the functional role of

- tintinnids in the Southern California Bight. II. Grazing rates of field populations[J]. *Marine Biology*, 1978, 47: 191–197.
- [114] Dolan JR, Claustre H, Carlotti F, et al. Microzooplankton diversity: relationships of tintinnid ciliates with resources, competitors and predators from the Atlantic coast of Morocco to the eastern Mediterranean[J]. *Deep-Sea Research I*, 2002, 49: 1217–1232.
- [115] Lessard EJ. The trophic role of heterotrophic dinoflagellates in diverse marine environments[J]. *Marine Microbial Food Webs*, 1991, 5: 49–58.
- [116] Bockstahler KR, Coats WD. Spatial and temporal aspects of mixotrophy in Chesapeake Bay dinoflagellates[J]. *Journal of Protozoology*, 1993, 40: 49–60.
- [117] Yoo YD, Jeong HJ, Kim MS, et al. Feeding by phototrophic red-tide dinoflagellates on the ubiquitous marine diatom *Skeletonema costatum*[J]. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 2009, 56: 413–420.
- [118] Taylor GT, Iturriaga R, Sullivan CW. Interactions of bacterivorous grazers and heterotrophic bacteria with dissolved organic matter[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1985, 23: 129–141.
- [119] Strom SL, Benner R, Ziegler S, et al. Planktonic grazers are a potentially important source of marine dissolved organic carbon[J]. *Limnology and Oceanography*, 1997, 42: 1364–1374.
- [120] Nagata T, Kirchman DL. Release of dissolved free and combined amino acids by bacterivorous marine flagellates[J]. *Limnology and Oceanography*, 1991, 36: 433–443.
- [121] Alonso MC, Rodriguez V, Rodriguez J, et al. Role of ciliates, flagellates and bacteriophages on the mortality of marine bacteria and on dissolved-DNA concentration in laboratory experimental systems[J]. *Journal of Experimental Marine Biology*, 2000, 244: 239–252.
- [122] Huchins DA, Bruland KW. Grazer mediated regeneration and assimilation of Fe, Zn and Mn from planktonic prey[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1994, 110: 259–269.
- [123] Caron DA, Goldman JC. Nutrient regeneration by marine protozoa. In: Capriulo GM. *The ecology of marine protozoa*[B]. New York: Oxford University Press. pp: 283–306. Kirchman DL. *Microbial Ecology of the Ocean*[B]. 2000, New York: Wiley-Liss Press. pp: 13–46.
- [124] Koike I, Hara S, Terauchi K, et al. Role of submicrometer particles in the ocean[J]. *Nature*, 1990, 345: 242–244.
- [125] Nagata T, Kirchman DL. Release of macromolecular organic complexes by heterotrophic marine flagellates[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1992, 83: 233–240.
- [126] Tranvik L. Colloids and dissolved organic matter excreted by a mixotrophic flagellate during bacterivory and autotrophy[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1994, 60: 1884–1888.
- [127] Stoecker DK. Mixotrophy among dinoflagellates[J]. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 1999, 46: 397–401.
- [128] Fenchel T. The microbial loop-25 years later[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2008, 366: 99–103.