



珠江河口的浮游细菌生态学研究进展

李佳岭¹, 牟晓真^{2*}, 李文均^{1*}

¹中山大学生命科学学院, 广东 广州 510275

²美国肯特州立大学生物科学系, 俄亥俄州 肯特 44242

摘要: 河口地区是海陆交互作用的集中地带, 生态环境十分脆弱敏感, 物质循环机制复杂, 而浮游细菌(bacterioplankton)参与的生态过程是河口生态系统物质循环的重要环节。珠江河口是独特的典型亚热带河口。近年的研究表明, 浮游细菌在珠江河口生态系统物质循环中占有重要地位, 其生产力和丰度受噬菌原生动物(鞭毛虫)和病毒的控制, 而且其生物量与浮游植物的数量具有显著的相关性。珠江河口的优势浮游细菌类群为变形菌门(Proteobacteria)和蓝藻菌(Cyanobacteria)等, 浮游细菌丰度和群落结构变化主要受到盐度、温度、营养盐水平等因素的影响。珠江河口浮游细菌与地球物质循环功能鲜有报道, 而且珠江河口生态系统中有机质的浮游细菌转化机制和生态学效应更是没有深入研究。基于此, 本文全面综述了珠江河口浮游细菌种类组成、分布、生物量、地球物质循环及其环境影响因素等方面的研究进展, 有助于系统性地揭示近海生态系统的特征; 同时, 本文作者还对珠江河口浮游细菌生态学研究今后值得关注的科学问题进行了探讨。

关键词: 珠江河口, 浮游细菌, 生态学, 物质循环

河口是陆地和海洋交互作用的集中地带, 生物、物理、化学和地质过程常常耦合多变, 系统演变机制复杂, 生态环境十分敏感脆弱^[1]。河口既是上游江河流域物质的归宿, 又是海洋物质循环的开端。河口所在区域(例如长江口、黄河口、珠江口)常常人口稠密, 社会经济发达, 河口环境对所在地区人类居住与社会经济的可持续发展有重

要影响^[2]。在河口生态系统中, 浮游细菌是一类重要但常常被忽视的类群, 普遍存在于水体, 虽然个体微小, 但却是水生生物食物链的重要环节(图 1)^[3-4], 其种类组成、数量的时空变化、对有机质的分解和对初级生产力的固定都对河口生态系统结构、功能运转和环境产生明显影响。因此, 对河口浮游细菌的生态学研究具有十分重要的理

基金项目: 国家自然科学基金(3152800012); 广东省自然科学基金(2016A030312003); 广东省高等学校珠江学者岗位计划(2014)

*通信作者。Tel/Fax: +86-20-84111727; E-mail: 李文均 liwenjun3@mail.sysu.edu.cn, 牟晓真, xmou@kent.edu

收稿日期: 2017-09-21; 修回日期: 2017-12-29; 网络出版日期: 2018-01-24

论和实践意义。与我国其他河口(如黄河口)相比,珠江河口所在区域常年具有较高温度,是典型的亚热带河口。珠江河口冲击形成的珠江三角洲土地面积大约 39380 km²,居民众多超过 6×10⁷,是中国最大的工业化区域之一^[5-6]。自 20 世纪 80 年代以来,珠江河口海域特别是香港附近海域赤潮频繁发生,给渔业资源和生态环境带来严重危害。而且珠江河口的工厂及生活污水排放,以及沿岸的海产品养殖业的进行,频繁往来的船只造成的机油污染问题日益严重。工业化经济的发展和人类的活动使得珠江河口承受了沉重的环境压力,直接影响珠江河口生态系统的运转。而河口生态系统功能运转以及对环境污染反应的重要部分都由浮游微细菌承载,浮游微生物驱动河口能量流

动、物质循环(图 1)^[1-4]。因此,对珠江河口浮游细菌的生态研究显得尤其重要。近年来,不少学者在珠江河口浮游细菌生态学领域开展了许多卓有成效的工作^[7-12]。研究领域除微生物种类组成、丰度和时空分布,还涉及生产力、能量流动、物质循环等,为珠江河口生态系统研究奠定了基础,同时也极大地促进了浮游细菌生态学的发展^[13-17]。但是,针对近年来珠江河口浮游细菌生态学的综合描述以及对未来研究方向的展望,均未有涉及。本文综述了近年来珠江河口浮游细菌生态学的研究进展,以期为我国河口微生物生态学研究提供参考,为河口资源的可持续利用提供科学依据,并对珠江河口微生物生态领域的研究方向提供参考。

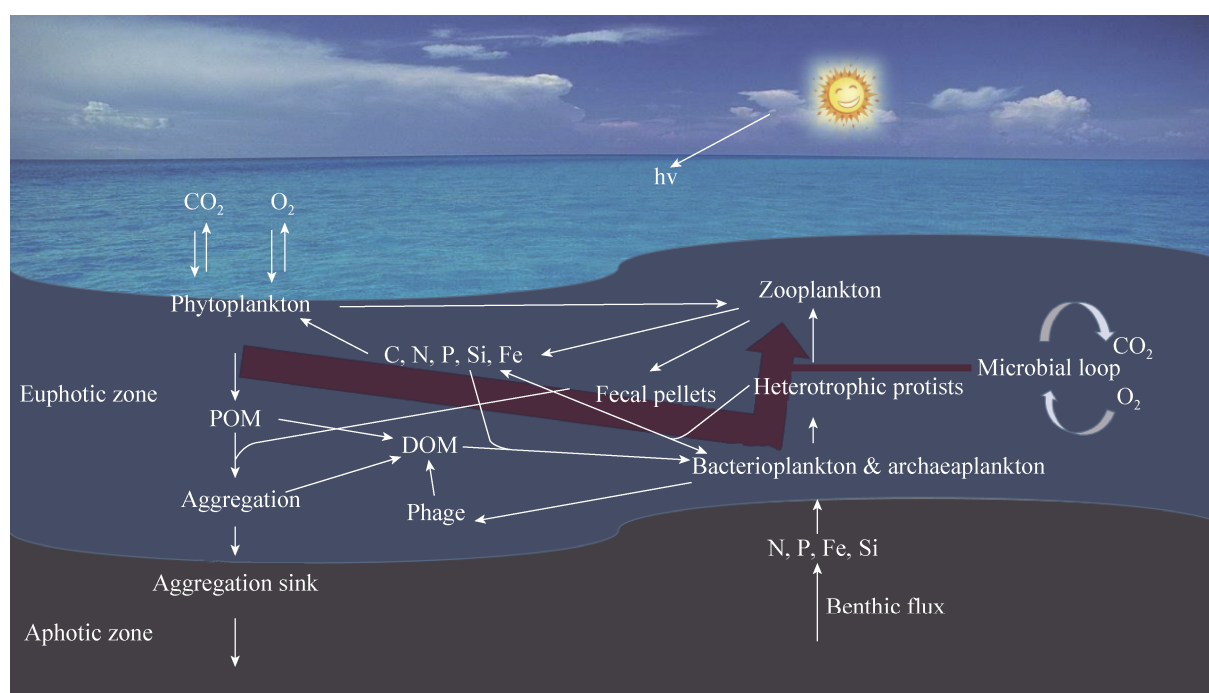


图 1. 普通海洋微生物食物网(修改自 Alexandra Z. Worden, Michael J. Follows, *et al.*, 2015)^[4]

Figure 1. A common marine microbial food webs, adapted from Alexandra Z. Worden, Michael J. Follows, *et al.*, 2015^[4]. Dissolved organic matter (DOM) and particulate organic matter (POM) from phytoplankton form a basic resource for bacterioplankton and archaeaplankton, which respire CO₂ (via the microbial loop, purple arrow); processes in the euphotic zone, where photosynthesis occurs, processes in the aphotic zone, where sunlight is unavailable^[4].

1 珠江河口浮游细菌初步研究现状

1.1 浮游细菌主要优势类群

由于径流和潮流的交汇作用, 珠江河口浮游细菌既有淡水和海水类群, 又有河口特有的淡水咸水混合类群, 从而形成了一个复杂多变的细菌群落^[2]。

多项研究表明, 珠江河口区域浮游细菌的主要类群为放线菌门(Actinobacteria)、蓝细菌门(Cyanobacteria)、浮霉菌门(Planctomycete)、厚壁菌门(Firmicute)、绿菌门(Chlorobi)、拟杆菌门(Bacteroidetes)、脱铁菌门(Deferribacteres)、疣微菌门(Verrucomicrobia)、绿弯菌门(Chloroflexi)、变形菌门(Proteobacteria)和酸杆菌门(Acidobacteria)^[5-8,10-12,14,18-25], 其中蓝细菌门和变形菌门为优势类群。蓝细菌门在海洋中数量庞大, 循环迅速, 能量转换效率高, 受到海洋生态学家的高度重视^[4]; 而变形菌门在多个河口区域的研究中均被报道为优势类群。此外, 有些学者还比较了更低级别分类水平上的优势类群。Wu 等^[7]研究发现珠江河口表层水的优势的类群为变形菌门的 γ -Proteobacteria 和厚壁菌门的芽孢菌属/梭菌属(*Bacillus/Clostridium*), 而不动杆菌(*Acinetobacter* spp.)作为优势物种分布相当广泛。Xia 等对南海区域细菌群落动态变化研究发现, α -、 β -和 γ -Proteobacteria 在香港岛附近的河口近岸区域占优势, 而蓝细菌门中聚球藻属(*Synechococcus*)和原绿球藻属(*Prochlorococcus*)为优势类群^[14]。与此同时, Zhang 等在比较研究珠江河口总群落(DNA-based)和活性群落(RNA-based)过程中, 变形菌门和蓝细菌门(*Synechococcus* 和 *Prochlorococcus*)是优势类群^[13]。

在科分类水平上, 大部分生活在珠江河口不同区域(近岸、河口和开放海域)的浮游细菌都展现了生态位的分离^[14]。而且对于功能相似的浮游细菌类群也表现出了生态位的分离, *Synechococcus* 和 *Prochlorococcus* 同时作为初级生产者, 这两者在珠江河口呈现了不同的生态位: 在大陆架和开放海水区域 *Prochlorococcus* 为主要的初级生产类群, 而在近岸和河水区域 *Synechococcus* 为主要的初级生产类群^[14]。

红细菌目(Rhodobacterales)主要分布在寒带和温带海洋生态系统中, 在热带和亚热带海洋生态系统报道甚少。Sun 等^[16]以红细菌目特有的 GTA (gene transfer agent) 基因簇上的 g5 (capsid protein-encoding gene) 基因为标记, 针对珠江河口不同区域的红细菌目进行研究, 结果发现此类群在珠江河口热带和亚热带环境中的分布广泛、多样性高, 具有很高的环境适应性。

在珠江河口, 浮游细菌的研究缺乏时间连续性或空间一致性^[5,7-15], 造成不同研究的数据之间难以直接比较。另外, 浮游细菌分为颗粒吸附型(particle-associated)和游离生活型(free-living), 多个不同地区的河口研究表明, 颗粒吸附型浮游细菌的多样性更高, 且独有的细菌种类更多^[12,26-27]。大部分珠江河口的研究仅仅局限于游离生活型或者颗粒吸附型的浮游细菌^[5,7-11,13-15], 仅有 Jing 等^[12]对颗粒吸附型与游离生活型的浮游细菌进行了比较研究。河口区域生态环境十分特殊, 如果珠江河口不充分调查浮游细菌 2 种组分, 可能造成对群落结构的认知存在偏差。

1.2 浮游细菌与环境之间关系的研究

微生物群落结构与环境因子的关系是微生物分子生态学研究的重点。现有研究表明, 珠江河

口区域的盐度、温度、营养盐水平等影响微生物群落结构变化^[2]。

1.2.1 盐度: 盐度在珠江河口浮游细菌群落分布中起着重要作用, 是影响其分布格局的主要环境因子^[10-11,15]。随着盐度的梯度变化, 表层水浮游细菌的丰度从近岸到开放海域展现出明显的变化梯度。在某些区域, 浮游细菌丰度与盐度水平呈现负相关。范艳君等^[28]研究珠江河口颗粒附着微生物群落沿环境梯度的空间分布特征时, 通过典范分析(CCA, canonical correspondence analysis)发现盐度和氮素相关营养盐水平是影响水体颗粒附着微生物群落分布格局的两个主要因素。盐度对厌氧氨氧化细菌类群的影响研究发现, *Candidatus Brocadia* 的丰度随着盐度的增加而减少, 而 *Candidatus Scalindua* 的丰度随着盐度的增加而增加^[20]。

1.2.2 温度: 温度也是一个重要的影响因子, 对细菌的群落结构和丰度变化起着重要的作用^[17]。珠江河口区域的研究展示 Moraxellaceae、Erythrobacteraceae、Flammeovirgaceae 和 Hyphomonadaceae 类群与温度呈现正相关关系^[14]。此外, 温度是海洋初级生产类群聚球藻 (*Synechococcus*) 细胞丰度的主要控制因素, 表现在夏季 (28–29 °C) 呈现较高的细菌丰度 (最高丰度为 1.43×10^5 cells/mL)^[14]。在香港附近区域, 随着温度从 16.7 °C 上升到 27.2 °C, 聚球藻的丰度也在最高温度附近达到最高峰^[28]。但是在珠江河口到南海区域的浮游细菌研究中表明, 从亚热带区域到热带区域, 细胞的丰度与温度并没有呈现相关性, 表明在 7 月和 9 月的采样时期温度并不是细菌生物量分布的控制因素^[18]。

1.2.3 营养盐: 营养盐是影响浮游细菌群落变化

的重要因子, 近岸水由于高的营养盐浓度, 导致浮游细菌生物量呈现较高水平, 而离岸海域营养贫瘠呈现较低浮游细菌生物量^[9]。近岸水的营养来源主要为地表径流、人类活动以及珠江水的大量输入。然而, 部分近岸的淡水区域营养盐(无机氮, 磷酸盐, 硅酸盐)与细菌的丰度并没有明显关系 ($P > 0.05$), 这是因为近岸淡水区域提供的营养盐量已经超过了浮游细菌的生长需求^[9]。在南海开放海域, 硝酸盐(NO_3^-)的浓度和细菌的群落(bacterial community)呈现强烈的相关性。因为在贫营养区域硝酸盐浓度很低, 它就成为影响细菌群落组分的限制因素。但是在河口和近岸区域, 硝酸盐的浓度可能不是细菌生长的限制因子^[9]。磷是近岸区域浮游细菌生产力的主要限制因素^[14]。现场实验和实验室添加磷元素培养实验发现, 离岸海域上涌流时期的浮游细菌的生产力增加了30%, 珠江河口附近的浮游细菌的生产力增加了20%。因为磷的增加会提高细胞的分裂从而增加细菌丰度^[9]。另外, 珠江河口香港近岸区域的研究发现磷也是浮游细菌氧消耗的限制因素^[8-9]。碳源在珠江河口离岸区域是浮游细菌总体生产力和细菌丰度的主要限制因素^[8], 可能是由于离岸水体比近岸水体的不稳定和半不稳定溶解有机碳(labile and semi-labile DOC)含量更低。而培养实验发现, 离岸区域无机碳源会刺激浮游细菌的生长^[8]。由于不同研究人员采样区域的选择差异性, 对离岸和近岸区域的定义也不一致。导致大部分营养盐对细菌影响研究之间没有直接可比性。

1.2.4 其他: 季节变化广泛引起多种环境因子的变化, 以致珠江河口的浮游细菌呈现出季节变化的规律。夏季可能由于大量的河水径流, 近岸和河口比南海开放海域呈现更高的细菌丰度。而冬

季却呈现相反趋势, 由于较高的初级生产力导致南海海域呈现出较高的细菌丰度^[12]。

1.3 浮游细菌与地球物质循环的初步研究

1.3.1 浮游细菌与碳循环: 细菌呼吸作用是理解细菌在水生生态系统碳流通的关键因素, 对评估细菌生长效率至关重要^[17]。水生生态系统中, 浮游细菌消耗氧气, 并产生大量的二氧化碳。珠江河口香港区域培养实验证明, 浮游细菌呼吸作用产生的二氧化碳占生态系统中总释放量的 50%, 其中不包括二氧化碳被浮游植物利用的部分。细菌相对较低的生长速率表明在这个区域大多数流通到细菌群落的碳源主要用于呼吸作用, 较少转化为细菌生物量^[9]。细菌生长效率也会受到海洋系统物质的成分和有效性的影响^[17]。

1.3.2 浮游细菌与氮循环: (1) 氨氧化细菌在河口氮循环中的作用至关重要^[14]。珠江河口研究表明, 河水和低盐度水域氨氧化细菌在表层水比底层水的丰度更高, 而珠江上游的氨氧化细菌类群比下游更为丰富。在夏季采样季节, 底层水和表层水厌氨氧化细菌的数量分别为 1.24×10^4 – 1.01×10^5 和 8.07×10^3 – 8.86×10^5 copies/L; 厌氨氧化细菌丰度与 NO_2^- 浓度呈现正相关, 与溶解氧 DO 及 pH 之间呈负相关^[14]。(2) 固氮细菌为河口生态系统中氮循环中另一重要成员, 为珠江河口水生生态系统提供新的氮源输入, 同时一定条件下也能提高碳源固定。Kong 等^[28]比较了从珠江河口到南海北部整个横断面区域固氮细菌多样性和丰度, 结果表明固氮菌类群包括异养变形菌、光合蓝细菌、Custer III 固氮细菌。 γ -Proteobacteria 是优势的固氮类群, 而光合蓝细菌所占比例较小。珠江河口区域的固氮细菌中未发现光合蓝细菌类群, 与南海北部区域完全不一致^[28]。

1.4 浮游细菌与其他生物

1.4.1 细菌与浮游植物: 浮游细菌的异养呼吸与浮游植物的光合作用之间的动态平衡在微生物碳循环中(二氮化碳的收支)起到重要作用^[10]。

异养细菌生物量(BB)与浮游植物(包括蓝细菌)生物量(BP)之间的比值反映浮游异养细菌在海洋生物化学循环中的重要性^[10,12]。研究表明 BB/BP 平均值在不同的区域(珠江口近岸区域、离岸海域、开放海域深水层)呈现显著差异, 近岸区域的 BB/BP 值明显低于离岸海域和开放海域深水层。这是因为亚热带地区的海水总是比河水的营养贫瘠, 而在营养富足的河水区域浮游异养细菌的生物量总是低于浮游植物的生物量^[10,12]。

浮游异养细菌的丰度与叶绿素的高低(浮游植物的数量, 包括蓝细菌)具有显著的相关性^[10], 这个相关性在南海开放海域比珠江河口更显著。通过计算细菌丰度与叶绿素(0.7 – $3.0 \mu\text{m}$ 和 $>3.0 \mu\text{m}$ 两个大小级别)的线性关系发现, 小型浮游植物(0.7 – $3.0 \mu\text{m}$)比大型浮游植物($>3.0 \mu\text{m}$)的细菌丰度/叶绿素的斜率更高^[12]。浮游植物的高生产力给异养细菌提供更多的易利用有机碳(labile DOC)。

1.4.2 浮游细菌与病毒: 细菌是海洋病毒的主要寄主, 细菌丰度的变化能影响和控制病毒的丰度。珠江河口研究发现, 病毒与细菌呈现了显著的正相关^[22,29]。病毒丰度与细菌丰度的比值(VBR)与细菌丰度呈现了明显的负相关关系。可能由于细菌丰度增加以后, 受到病毒感染的细菌数量也会随之增加, 并减少了病毒的保留时间。尽管部分研究揭示相似的结果, 但很多研究都发现 VBR 与细菌丰度正相关^[22]。随着 VBR 值的增加, 细菌丰度也随之增加, 更偏向于体积小的细菌类群。因为随着病毒数量的增加, 细菌类群会减小细胞体积,

以响应受到的正向选择压力。此理论也受到胶体聚合理论的支持(colloidal aggregation theory), 即更小的细菌在布朗运动时会减少遇到噬菌体的机率。

1.4.3 浮游细菌与鞭毛虫: 噬菌型原生动物鞭毛虫把细菌作为捕食对象, 细菌的生产力在添加鞭毛虫培养后明显减少^[29]。对多个不同营养浓度的珠江河口近岸水添加病毒和鞭毛虫后, 结果呈现一致性, 细菌的生产力比对照减少了40%, 而且病毒和鞭毛虫共同对细菌的影响存在显著的紧密控制(top-down control); 但鞭毛虫和病毒的添加对细菌的多样性(丰富度, richness)没有影响, 这一结果更新了细菌生产力和多样性的控制机制^[29]。在贫营养区域细菌生产力是受捕食者控制的, 而在营养充分的区域是受资源控制的^[29]。

2 珠江河口浮游细菌研究展望

2.1 浮游细菌在生态系统监测与修复中的作用

珠江河口污染生态学研究, 生物监测、修复比其他方法具有长远的优势。浮游细菌作为天然水域食物链中一个重要环节, 与水体质量关系密切^[1]。浮游细菌由于极易受环境中各种因素的影响而在短时间内发生改变, 对环境变化较为敏感, 有些类群在水体自净过程中发挥着重要作用。如海水水体富营养化时, 浮游细菌通过其生产力和对物质循环能力的快速生长, 对海洋环境的细微变化(包括污染、理化性质和生物环境)产生敏感而快速反应^[30]。随着富营养化程度的增加, 浮游细菌数量或生物量也会随之增加。因此, 浮游细菌群落或生物量的变化可在海洋水体生态监测中起到指示作用^[30]。

随着人们对海洋有益菌的深入了解, 利用海

洋微生物中潜在的有益菌改善水产养殖环境的研究也在国内外逐步发展。浮游细菌在改善由石油泄露引起的海洋环境修复中也发挥着越来越大的作用^[4]。因此, 应用浮游细菌进行污染修复将是今后珠江河口浮游细菌生态学研究的一个热点。珠江河口水生生态系统长期遭受环境污染的胁迫, 迫切需要开展浮游细菌的生物监测和修复。但关于珠江河口浮游细菌对水质污染的监测研究, 目前尚处于基础资料积累阶段, 仍需要大量的基础研究工作才能实现通过浮游微生物进行迅速判断污染事件和修复污染的生态系统。观测水体污染物(如抗生素、重金属)的波动与微生物类群的变化关系, 获得具有改善环境能力的有益浮游细菌类群, 是一项重要的基础研究工作。通过目前成熟的高通量测序技术进行珠江河口环境微生物种类和污染物关系探测不是一个难题。污染水富集培养可以筛选出具有改善环境能力的功能群落, 优化技术收集菌群并稳定培育, 在污染区域定点投放可达到水体修复的目的。利用浮游细菌群落结构特征的变化监测水生生态系统及其自净作用, 能为珠江河口水生生态系统的健康安全作出重要贡献。

2.2 加强珠江河口浮游细菌物质循环功能研究

在海洋食物网中(图 1), 浮游细菌作为主体与浮游植物、病毒、噬菌型原生动物-鞭毛虫之间的关系在珠江河口都有研究^[3]。但是有关珠江河口生态系统有机质(颗粒性有机质 POM 和溶解性有机质 DOM)的微生物转化机制和生态学效应尚未得到深入研究。在珠江河口, 陆源有机物由淡水源源不断输入, 海源有机物又由潮汐大量带入, 那么陆源有机物和海源有机物在河口混合过程中浮游细菌的行为, 陆源有机物对海洋的输入及其

在海洋环境中的循环和归宿,这些都仍是未知的。由于河口的特殊生境结构,对珠江河口浮游细菌生态学研究应具有多学科交叉的特色,融合生物学、海洋化学、物理学等学科知识,才能解答河口浮游微生物的生态学的复杂问题。随着现代测序技术的发展,通过宏基因组和宏转录组的手段探索珠江河口不同区域(淡水、淡海水混合、海水区域)浮游细菌组分的分布方式和相关代谢通路,辅以海洋化学检测有机物组分的方法,最终确定不同来源有机物在海岸混合过程中的行为。例如,在海洋化学研究中可将木质素作为生物标志物探索陆源有机物在海洋中的循环过程,木质素主要来源于陆地维管植物组织,迄今为止尚未在海洋生物体中检测到木质素的存在^[31],所以可以考虑将其作为生物标志物帮助我们了解陆源有机物从珠江河口到海洋的整个循环过程中浮游细菌的作用。因此,进一步深入解析河口有机物和浮游细菌种群的相互关系,完善河口区域碳生物地球化学循环模型,加强对全球性微生物群落、功能结构以及有机碳转化之间的立体构架认知,并建立高效生物降解的污染治理方法,具有重要的生态学和经济意义。

另外,浮游细菌与碳、氮、磷营养水平的关系在珠江河口的研究中都已涉及到,但对硫营养水平与浮游细菌的关系和参与硫循环的微生物类群的研究鲜有报道。硫是生命构成的基础元素,仅次于碳、氮、磷,较多海洋生物体内具有生物活性的物质属于含硫有机化合物^[32-33],涉及氨基酸、维生素(生物素和硫胺素)和氨基磺酸类(牛磺酸和磺基丙氨酸)等多种类别。然而硫化物又是一类有害大气污染物,同时它们又有自己的天然来源,因而微生物作用下的硫在海洋中的收支和循环的研究,是一个相当复杂的问题,存在很多

疑难。珠江河口含硫有机物如二甲基巯基丙酸内盐(DMSP)^[33]的微生物转化机制和生态学效应的研究,为研究全球海洋硫的循环和收支问题提供了新的参考依据。

3 结语

珠江河口是淡水与咸水相互作用的区域,环境因子变化剧烈,是一个特殊的、复杂的、动态的生态系统,因此,对珠江河口浮游细菌生态学研究应具有多学科交叉的特色,融合生物学、海洋化学、物理学等学科知识,方能解答河口浮游微生物生态学的复杂问题。其次,珠江河口浮游细菌研究工作多集中在分散的小尺度生态系统中,对大尺度空间调查的研究分割又不清晰,不同研究者对近岸与离岸的定义存在较大偏差。未来可以将对河口区按照盐度不同进行统一分区,对浮游细菌的组分通过粒径分级研究。再次,河口浮游细菌研究受到不同空间、时间尺度的制约,同时限于野外监测仪器的发展,所以河口生态系统中浮游微生物生态过程的研究进程缓慢。采用模拟观测这一种新颖的方式,能在我们收集样品时,保持微生物与微生物之间的原始关系,能一定程度解决多种因素制约下野外观测困难的问题^[4]。同时,量化河口生物地球化学变化是今后非常重要的研究目标^[4],当然这些须是野外原位实验和实验室检测相结合研究方能完整地解释多个环境因子的作用。

浮游细菌作为水生生态系统物质循环和能量流动中的重要环节,浮游细菌的种群动态变化和生产力的高低,对于河口生态系统结构功能以及特质循环都有着十分重要的影响。加强珠江河口浮游细菌生态学研究,对全面了解珠江河口生态

系统的结构和功能, 深入研究其微生物转化机制和生态学效应, 进而对珠江河口环境和可持续利用珠江河口资源具有重要的科学意义。目前, 本课题组对珠江口沿岸浮游细菌研究发现, 颗粒吸附型浮游细菌比游离生活型具有更高的多样性和细胞数目; 同时, 颗粒吸附型的总的类群与它的活性类群呈正相关^[34], 但是游离生活型浮游细菌总的类群却与它的活性类群呈现负相关。同时本课题组正对珠江河口近岸、离岸、珠江河口外大陆架区域的浮游细菌做综合的系统性调查, 通过对珠江河口淡水、淡咸混合水、咸水添加木质素(前体物)和 DMSP 的培养来探索陆源有机碳和海源有机碳在珠江河口水生生态系统中的物质循环过程。比较分析宏基因组和宏转录组数据的方法可以合理地推断不同样点所有酶和它们参与的代谢通路, 同时考虑微尺度空间分布的不均匀性(细菌活性, 死亡, 还有颗粒团), 因而可以就它们在河口中的生态角色进行假设^[35-36], 我们期望提升对珠江河口生态系统结构和功能的认知, 丰富元素生物地球化学循环模型。

参 考 文 献

- [1] Yang YF, Wang Q, Chen JF, Pang SX. Research advance in estuarine zooplankton ecology. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(2): 576–585. (in Chinese)
杨宇峰, 王庆, 陈菊芳, 庞世勋. 河口浮游动物生态学研究进展. *生态学报*, 2006, 26(2): 576–585.
- [2] Dai ZJ, Ren J, Zhou ZF. Research advance in definition and classification of estuaries. *Journal of Oceanography in Taiwan Strait*, 2000, 19(2): 254–260. (in Chinese)
戴志军, 任杰, 周作付. 河口定义及分类研究的进展. *台湾海峡*, 2000, 19(2): 254–260.
- [3] Li HB, Yang Q, Zhou F. Research advances on microbial food loop in marine ecosystem. *Marine Environmental Science*, 2012, 31(6): 927–932. (in Chinese)
李洪波, 杨青, 周峰. 海洋微食物环研究新进展. *海洋环境科学*, 2012, 31(6): 927–932.
- [4] Worden AZ, Follows MJ, Giovannoni SJ, Wilken S, Zimmerman AE, Keeling PJ. Rethinking the marine carbon cycle: factoring in the multifarious lifestyles of microbes. *Science*, 2015, 347(6223): 1257594.
- [5] Liu CG, Ning XR, Cai YM, Hao Q, Le FF. Bacterioplankton production in the Zhujiang River Estuary and the adjacent northern South China Sea. *Acta Oceanologica Sinica*, 2007, 29(2): 112–122. (in Chinese)
刘诚刚, 宁修仁, 蔡昱明, 郝锵, 乐凤凤. 南海北部及珠江口细菌生产力研究. *海洋学报*, 2007, 29(2): 112–122.
- [6] Sun FL, Wang YS. Distribution characteristics of bacterioplankton diversity in the Pearl River Estuary. *Ecological Science*, 2011, 30(6): 569–574. (in Chinese)
孙富林, 王友绍. 珠江口水体浮游细菌种群多样性空间分布特征. *生态科学*, 2011, 30(6): 569–574.
- [7] Wu M, Song LS, Ren JP, Kan JJ, Qian PY. Assessment of microbial dynamics in the Pearl River Estuary by 16S rRNA terminal restriction fragment analysis. *Continental Shelf Research*, 2004, 24(16): 1925–1934.
- [8] Yuan XC, He L, Yin KD, Pan G, Harrison PJ. Bacterial distribution and nutrient limitation in relation to different water masses in the coastal and northwestern South China Sea in late summer. *Continental Shelf Research*, 2011, 31(11): 1214–1223.
- [9] Yuan X, Yin K, Harrison PJ, Cai W, He L, Xu J. Bacterial production and respiration in subtropical Hong Kong waters: influence of the Pearl River discharge and sewage effluent. *Aquatic Microbial Ecology*, 2010, 58: 167–179.
- [10] Zhou WH, Long AM, Jiang T, Chen SY, Huang LM, Huang H, Cai CH, Yan Y. Bacterioplankton dynamics along the gradient from highly eutrophic Pearl River Estuary to oligotrophic northern South China Sea in wet season: Implication for anthropogenic inputs. *Marine Pollution Bulletin*, 2011, 62(4): 726–733.
- [11] Wang Y, Sheng HF, He Y, Wu JY, Jiang YX, Tam NY, Zhou HW. Comparison of the levels of bacterial diversity in freshwater, intertidal wetland, and marine sediments by using millions of illumina tags. *Applied and Environmental Microbiology*, 2012, 78(23): 8264–8271.
- [12] Jing HM, Liu HB. Contrasting bacterial dynamics in subtropical estuarine and coastal waters. *Estuaries and Coasts*, 2012, 35(4): 976–990.
- [13] Zhang Y, Zhao ZH, Dai MH, Jiao NZ, Herndl GJ. Drivers shaping the diversity and biogeography of total and active

- bacterial communities in the South China Sea. *Molecular Ecology*, 2014, 23(9): 2260–2274.
- [14] Xia XM, Guo W, Liu HB. Dynamics of the bacterial and archaeal communities in the Northern South China Sea revealed by 454 pyrosequencing of the 16S rRNA gene. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2015, 117: 97–107.
- [15] Hong HC, Qiu JW, Liang Y. Environmental factors influencing the distribution of total and fecal coliform bacteria in six water storage reservoirs in the Pearl River Delta Region, China. *Journal of Environmental Sciences*, 2010, 22(5): 663–668.
- [16] Sun FL, Wang YS, Wu ML, Jiang ZY, Sun CC, Cheng H. Genetic diversity of bacterial communities and gene transfer agents in Northern South China Sea. *PLoS One*, 2014, 9(11): e111892.
- [17] Yuan XC, Glibert PM, Xu J, Liu H, Chen MR, Liu HB, Yin KD, Harrison PJ. Inorganic and organic nitrogen uptake by phytoplankton and bacteria in Hong Kong waters. *Estuaries and Coasts*, 2012, 35(1): 325–334.
- [18] Zhou WH, Long AM, Jiang T, Chen SY, Huang LM, Huang H, Cai CH, Yan Y. Bacterioplankton dynamics along the gradient from highly eutrophic Pearl River Estuary to oligotrophic northern South China Sea in wet season: Implication for anthropogenic inputs. *Marine Pollution Bulletin. Marine Pollution Bulletin*, 2011, 62(4): 726–733.
- [19] Hu XJ, Liu Q, Li ZJ, He ZL, Gong YX, Cao YC, Yang YF. Metabolic and phylogenetic profile of bacterial community in Guishan coastal water (Pearl River Estuary), South China Sea. *Journal of Ocean University of China*, 2014, 13(5): 857–864.
- [20] Fu BB, Liu JW, Yang HM, Hsu TC, He BY, Dai MH, Kao SJ, Zhao MX, Zhang XH. Shift of anammox bacterial community structure along the Pearl Estuary and the impact of environmental factors. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2015, 120(4): 2869–2883.
- [21] Sun FL, Wang YS, Wu ML, Sun CC, Cheng H. Spatial and vertical distribution of bacterial community in the northern South China Sea. *Ecotoxicology*, 2015, 24(7/8): 1478–1485.
- [22] He L, Yin K, Yuan X, Li D, Zhang D, Harrison PJ. Spatial distribution of viruses, bacteria and chlorophyll in the northern South China Sea. *Aquatic Microbial Ecology*, 2009, 54: 153–162.
- [23] 刘吉文. 典型海域微生物群落结构及其生物地球化学意义. 中国海洋大学博士学位论文, 2014.
- [24] 范艳君, 朱玲. 珠江口颗粒附着微生物群落结构的研究 //2010 年中国水产学会学术年会论文摘要集. 西安, 2011.
- [25] Fan YJ, Zhu L, Zhu W, Gao ZQ, Zhuang ZM. Succession of particle-attached bacterial community structure along environmental gradient in the Pear River Estuary. *Progress in Fishery Sciences*, 2012, 33(3): 8–14. (in Chinese)
- 范艳君, 朱玲, 朱伟, 高志强, 庄志猛. 珠江口颗粒附着微生物群落沿环境梯度的演替. *渔业科学进展*, 2012, 33(3): 8–14.
- [26] Ghiglione JF, Conan P, Pujo-Pay M. Diversity of total and active free-living vs. particle-attached bacteria in the euphotic zone of the NW Mediterranean Sea. *FEMS Microbiology Letters*, 2009, 299(1): 9–21.
- [27] Garneau MÈ, Vincent WF, Terrado R, Lovejoy C. Importance of particle-associated bacterial heterotrophy in a coastal Arctic ecosystem. *Journal of Marine Systems*, 2009, 75(1/2): 185–197.
- [28] Jing HM, Zhang R, Stephen BP, Liu HB, Qian PY. Genetic diversity and temporal variation of the marine *Synechococcus* community in the subtropical coastal waters of Hong Kong. *Canadian Journal of Microbiology*, 2009, 55(3): 311–318.
- [29] Zhang R, Weinbauer MG, Qian PY. Viruses and flagellates sustain apparent richness and reduce biomass accumulation of bacterioplankton in coastal marine waters. *Environmental Microbiology*, 2007, 9(12): 3008–3018.
- [30] Zhang YB, Zhang JX, Sun XL. Advances in influence of seawater eutrophication on marine bacteria. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(10): 3225–3232. (in Chinese)
- 张瑜斌, 章洁香, 孙省利. 海水富营养化对海洋细菌影响的研究进展. *生态学报*, 2012, 32(10): 3225–3232.
- [31] Liu X, Wu Y, Zhang J. Tracing of lignin in marine environment of estuaries and continental shelf. *Marine Environmental Science*, 2001, 20(4): 61–66. (in Chinese)
- 刘星, 吴莹, 张经. 木质素在河口与陆架海洋环境中的示踪. *海洋环境科学*, 2001, 20(4): 61–66.
- [32] Sun L, Curson ARJ, Todd JD, Johnston AWB. Diversity of DMSP transport in marine bacteria, revealed by genetic analyses. *Biogeochemistry*, 2012, 110(1/3): 121–130.
- [33] 宋以柱. 中国黄海、渤海 DMS 和 DMSP 的浓度分布及影响因素研究. 中国海洋大学硕士学位论文, 2014.
- [34] Li JL, Salam N, Wang PD, Chen LX, Jiao JY, Li X, Xian WD, Han MX, Fang BZ, Mou XZ, Li WJ. Discordance between resident and active bacterioplankton in free-living and particle-associated communities in estuary ecosystem. *Microbial Ecology*, 2018, DOI: 10.1007/s00248-018-1174-4.
- [35] Azam F, Worden AZ. Microbes, molecules, and marine ecosystems. *Science*, 2004, 303(5664): 1622–1624.
- [36] Azam F, Malfatti F. Microbial structuring of marine ecosystems. *Nature Reviews Microbiology*, 2007, 5(10): 782–791.

Advances in ecological research of Pearl River Estuarine bacterioplankton

Jialing Li¹, Xiaozhen Mou^{2*}, Wenjun Li^{1*}

¹ School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, Guangdong Province, China

² Department of Biological Sciences, Kent State University, Kent 44242, OH, USA

Abstract: Estuarine ecosystems are characterized by extreme variations of salinity and nutrients. In such ecosystems, mechanisms of matter cycling are highly complex. Apart from the influences of fresh and marine water, and interaction between land and ocean, bacterioplankton also plays an important role in the matter cycling in estuarine aquatic ecosystems. Studies on bacterioplankton are, therefore, considered important for the understanding of matter cycling in the subtropical estuary such as that of the Pearl River Estuary. Previous studies in Pearl River Estuary show that the most dominant bacterioplankton groups were Proteobacteria and Cyanobacteria. While the bacterial community structure and abundance were influenced by salinity, temperature and nutrient concentration, their productions and abundance were limited by virus and flagellate, and there was positive relationship between bacterial biomass and phytoplankton. However, there were no comprehensive studies about function and cycle of earth matter of bacteria in Pearl River Estuary. Knowledge gaps still exist about mechanism for transformation of organic matter driven by microorganism and the corresponding ecological significance in this region. This review covers studies on estuarine bacterioplankton species composition, distribution, biomass, matter cycling and other relative environmental factors. Additionally, this article provides a future framework for Pearl River Estuary aquatic ecological system.

Keywords: Pearl River Estuary, bacterioplankton, ecology, matter cycling

(本文责编: 李磊)

Supported by the National Natural Science Foundation of China (NSFC) (3152800012), by the Natural Science Foundation of Guangdong Province, China (2016A030312003) and by the Guangdong Province Higher Vocational Colleges and Schools Pearl River Scholar Funded Scheme (2014)

*Corresponding author. Tel/Fax: +86-20-84111727; E-mail: Wenjun Li, liwenjun3@mail.sysu.edu.cn, Xiaozhen Mou, xmou@kent.edu
Received: 21 September 2017; Revised: 29 December 2017; Published online: 24 January 2018

牟晓真, 美国肯特州立大学终身副教授, 博士生导师。硕士毕业于中国科学院海洋研究所海藻化学室, 后赴美留学师从于国际著名微生物生态科学家 Robert E. Hodson 教授, 2006 年在美国佐治亚大学获得了海洋微生物生态学博士学位。之后在另一位国际著名的微生物生态科学家 Mary Ann Moran 教授的实验室从事了两年的博士后研究。2014 年 8 月起在美国肯特州立大学主持分子微生物生态实验室。先后主持了美国自然科学基金、美国能源部、美国地质调查局和环保局等政府部门、中国海外及港澳学者合作研究基金等重要课题。长期致力于研究海洋、淡水和土壤微生物在有机物生物地球化学循环过程中的作用, 多个研究成果在 *Nature* 等顶尖杂志发表。同时担任 *Advances in Microbiology*、*ISME Journal*、*Environmental Microbiology* 等多个一流国际期刊编委和审稿人。

