DOI: 10.5846/stxb201408291720

谭丽菊,肖慧,Craig A. Carlson,王江涛.海水中天然细菌对不同生源要素有机物的矿化作用.生态学报,2016,36(1): - . Tan L J, Xiao H, Craig A. Carlson, Wang J T.Mineralization of different dissolved organic matter containing various biogenic elements by natural bacteria in seawater. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(1): - .

海水中天然细菌对不同生源要素有机物的矿化作用

谭丽菊¹,肖 慧², Craig A. Carlson³, 王江涛^{1,*}

1 中国海洋大学化学化工学院,青岛 266100

2 中国海洋大学海洋生命学院,青岛 266003

3 美国加州大学圣芭芭拉分校海洋科学系,加州 圣芭芭拉 CA93106-6150

摘要:海洋异养细菌是微食物网中非常重要的一部分,它消耗海洋中的溶解有机物并进行细菌的二次生产。细菌对不同种类的溶解有机物分解速率不同,并且有机物的生物利用率影响细菌的生长。本文研究了含有不同生源要素的4种溶解有机物(DOM)在海洋异养细菌存在下的矿化作用及对细菌生长的影响。结果表明:添加不同生源要素的有机物,对海洋天然异养细菌的生长均有促进作用,其比生长速率(μ)的大小顺序为:N >C >P >S >对照组,说明含氮有机物更有助于细菌的生长;细菌生长效率(BGE)的大小顺序为:对照组>C >P >N >S,说明细菌的二次生产跟有机物的分解速率没有直接相关性;单个细菌对有机物的消耗速率 *I* 为:N >C >P >S >对照组,说明细菌生长速率与有机物消耗速率直接相关;有机物的生物可利用性顺序为:N >C >P >S >对照组,与有机物的消耗速率顺序一致。上述结果表明,具有相同结构但不同生源要素的有机物的矿化速率存在差异,含氮有机物最容易分解,其次是含碳有机物,然后是含磷有机物,含硫有机物分解最慢,说明细菌对含有不同生源要素有机物的分解利用存在差异。

关键词:异养细菌;溶解有机物;生源要素;矿化作用

Mineralization of different dissolved organic matter containing various biogenic elements by natural bacteria in seawater

TAN Liju¹, XIAO Hui², Craig A. CARLSON³, WANG Jiangtao^{1,*}

1 College of Chemistry and Chemical Engineering, Ocean University of China, Qingdao 266100, China

2 College of Marine Life Sciences, Ocean University of China, Qingdao 266003, China

3 Marine Science Institute, University of California, Santa Barbara, California 93106, USA

Abstract: Heterotrophic bacteria in seawater play an important role in biogeochemical cycling of biogenic elements. The decomposition rate of different dissolved organic matter (DOM) is related to the amount of heterotrophic bacteria, and the biological utilization ratio of DOM influences the growth of bacteria. In this study, mineralization and the effect of four kinds of DOM with similar structure but different biogenic elements on bacterial growth were investigated. The results suggested that organic matter added to cultures promoted the growth of natural marine heterotrophic bacteria, and the order of specific growth rate (μ) was as follows: N > C > P > S > control. DOM with nitrogen and carbon was the most effective in accelerating the growth of bacteria. The order of bacterial growth efficiency was as follows: Control > C > P > N > S; these results indicated that bacterial secondary production has no direct correlation with the decomposition rate of organic matter. The consumption rate of organic matter per individual bacterium (I) was in the following order: N > C > P > S > control, which was the same for biological availability of different organic matter. These results suggested that the mineralization rate

基金项目:国家海洋局海洋生态环境科学与工程重点实验室开放基金(MESE-2014-03)

收稿日期:2014-08-29; 修订日期:2015-06-01

^{*} 通讯作者 Corresponding author.E-mail: jtwang@ ouc.edu.cn

is different for various organic matters having similar structure but different biogenic elements. The organic matter with nitrogen was decomposed most easily, followed by carbonaceous organic matter and organic phosphorus, but organic sulfur remained somewhat refractory to decomposition.

Key Words: heterotrophic bacteria; dissolved organic matter; biogenic element; mineralization

海洋细菌是海洋生物群落的重要组成部分,与海洋动、植物有着密切的关系,在海洋生态系统中的物质转 化,如 C、N、S、P 等元素的生物循环中起着重要的作用^[1]。众多研究表明,海洋中有 25%—40%的浮游植物初 级生产以溶解有机物(DOM)的形式被异养细菌吸收,并通过微食物网向上传递给浮游动物^[2-3]。相对 DOM 的总量而言,其组分结构和可利用程度与细菌的二次生产有着更为密切的关系^[4]。通过矿化作用,细菌对与 有机物密切相关的生源要素的再生和循环过程起着重要作用。对碳而言,浮游细菌能积累从大气中固定的 碳,通过微食物网进入传统食物链,直至海洋深处,从而促进碳在全球范围内的循环^[5],在寡营养海区,DOC 的分解和细菌生物量的增加有直接的关系^[6],在淡水中也有类似的规律^[7]。有机物中的不稳定组分,如葡萄 糖和氨基酸等,在细菌每天吸收的有机碳中比例占到10%—30%,甚至更高[8]。因此,这种低分子量的有机分 子是细菌能量的主要提供者。氮是核酸及蛋白质的主要组成成分,是构成生物体的必需元素。细菌的碳氮比 较低,因此,它在氮循环中的功能更为受到重视^[9]。磷在海洋中循环主要是靠生物进行的,生物作用是造成 海洋磷分布不均的主要因素。海洋环境中浮游植物只能吸收溶解无机磷,细菌能够利用溶解态有机磷,通过 细胞质膜外的酶将有机磷分解为无机磷^[10],然后提供给浮游植物。硫是构成生命物质所必须的元素,它是一 些必需氨基酸、蛋白质、多糖、维生素和辅酶的组成成分。硫的氧化过程是由多种化能自养硫细菌完成的,它 的转化是一个复杂的过程^[11]。由此可见,细菌对以上各元素的生物地球化学循环都具有重要作用。在天然 的海洋环境中,存在着不同的可溶性有机物和种类丰富的海洋异养细菌。不同种类的细菌可能会优先选择某 一种或者某几种特定的可溶性有机物分解利用^[6,8],天然海洋中的细菌可能会出现只利用有机物中的氨基、 磷基或硫基,而不破坏其他碳链的情况,但是还有一部分细菌可以利用所有类型的可溶性有机物^[8],所以这 些细菌可以继续分解那些没有被破坏的碳链。因此,在实验室条件下,用 DOC 浓度的变化衡量有机物的降解 是目前常用的方法[5-6,12]。本论文在实验室条件下培养天然异养细菌,研究异养细菌和含有不同生源要素有 机物的相互作用,讨论不同类型有机物的矿化速率和对细菌生长的影响。

1 材料和方法

1.1 样品收集和处理

海水采集时间为 2012 年 3 月,地点为美国加利福尼亚州圣芭芭拉近岸海水,采样深度 5m。水样采集后, 先用孔径为 3.0µm 的聚碳酸酯滤膜过滤,除去浮游藻类,再用 0.22µm 核孔滤膜过滤,除去细菌。用 8 体积除 去细菌的过滤海水和 2 体积仅除去浮游藻类的海水混合成 4 升的培养液,置于系列具塞聚四氟乙烯桶中,分 别加入不同种类的有机物,使培养液中的有机物浓度(以碳计)升高 10µmol/L 左右,在 16℃恒温条件下避光 培养。每个培养条件平行做双份。培养液所含有机物种类及浓度如表 1 所示。

1.2 有机物分子结构

葡萄糖具有简单的碳链结构,普遍存在于海水中,属于最易分解的有机分子之一。为了消除有机物本身 分子结构的影响,选择了具有葡萄糖基本结构的有机物。细菌对这些有机物碳链部分的分解作用类似,但天 然水体中细菌因其自身生命活动需要会选择性分解含有不同生源要素的有机物。天然海水中有机物种类繁 多,本文只考虑了4种有机分子作为研究对象,见图1所示。有机试剂均购自美国 Sigma 公司。

1.3 细菌生物量测定

采用 DAPI(4'6-二脒基-2-苯基吲哚)染色,荧光显微镜计数,按照文献 12 的方法进行细菌生物量的测定,

简述如下:

	Table 1	Organic mat	ter species a	and concent	rations in v	arious bacte	rial cultures	(in carbon)	
体系编号 The No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
溶解有机物 Dissolved organic matter (DOM)	对! Co	照组 ntrol	含碳和 Dissolved carbon	有机物 1 organic (DOC)	含氮存 Dissolved nitrogen	有机物 d organic (DON)	含磷和 Dissolve phosphore	有机物 d organic us(DOP)	含硫 Dissolve sulphu	有机物 ed organic r(DOS)
初始浓度(以碳计) Original concentration /(µmol/L)	73.64	69.28	86.45	83.31	95.72	93.89	81.81	86.95	81.21	86.50

表1 培养体系所含有机物种类及浓度(以碳计)

1.3.1 准备工作

从接种开始每隔 12h 取样对细菌生物量进行分析。 取 8mL 水样,加入 10%的福尔马林固定液 2mL,置于 4℃冰箱中冷藏保存,在 3 天之内测定完毕。将孔径为 0.22μm 的核孔滤膜置于 Irgalan Black 染料中浸泡 15min 染色,用于细菌的过滤。DAPI 染液用 0.22μm 核 孔滤膜过滤过的 Milli-Q 水配制,浓度为 20μg/mL,避光 冷藏保存。

1.3.2 细菌生物量计算

取 2mL(细菌生物量少时,为 5mL)已固定的水样 到专用滤器中,在<0.07atm 负压下抽滤到 0.5mL,停止 抽气,加入 0.5mL DAPI 溶液,避光染色 3min,继续抽滤 至干。在载玻片上滴加少量无荧光显微镜油,将滤膜取 下放在镜油上,再在滤膜上滴加少量镜油,盖上盖玻片, 压实,编号之后在专用盒中冷冻保存,用 Olympus AX-



Fig.1 Organic matters added in the bacteria inoculums

70 荧光显微镜计数,随机均匀选取 10 个视野计数被染色的细菌个体。细菌丰度(BA)用公式(1)计算:

$$BA(\text{cells/ml}) = \frac{A \times S_1}{S_2 \times V} \tag{1}$$

式中,A为10个视野的平均细菌数; S_1 为滤膜的有效过滤面积; S_2 为视野面积;V为过滤水样体积。用换算因子 15fgC/cell(将每个细菌数换算成碳含量)计算细菌生物量(BB)^[12](μ molC/L)。

1.4 DOC 分析

从接种开始定时取样,对培养液中的 DOC 进行分析。采用高温燃烧法,用岛津 TOC-V_{CPH}有机碳自动分 析仪测定^[12]。为了消除可能存在的玷污,样品从培养桶中直接取样到 DOC 测样瓶中。DOC 含量包括浮游细 菌中的碳含量,但是浮游细菌碳含量占 DOC 的含量较小,因此可以忽略不计。

2 结果和讨论

2.1 细菌生物量和有机物浓度的变化

由于细菌的指数生长期较短,一般在3天左右,之后由于大量存在的噬菌体摄食,生物量会出现较大波动,因此,细菌生物量监测到第6天。体系中有机物的分解较缓慢,监测到第15天。细菌生物量和有机物浓度随时间的变化曲线如图2所示。由图2可以看出,在含碳、含氮和含磷有机物的培养液中,细菌生长较快,指数生长期结束时生物量较大,而对照组和含硫有机物体系中细菌生长缓慢,最终生物量较小。由有机物分

解曲线可见,虽然有机物的初始浓度不同,在培养结束时,DOC 浓度均为 70μmol/L 左右,说明此时有机物已 经比较稳定,在短时间内不易分解。





Fig.2 Organic matter concentration and bacteria biomass (µmolC/L) in the whole cultivation process a 到 j 分别为对照组和加含碳、含氮、含磷和含硫的有机物,培养时间以天(day)计,简写为 d

2.2 细菌比生长速率(µ)

细菌在指数生长期的生长速率用比生长速率(µ)来表示,按公式(2)进行计算^[13]:

$$\mu = \frac{\ln BA_1 - \ln BA_0}{t_1 - t_0} \tag{2}$$

式中, BA_0 是初始 t_0 时的细菌数, BA_1 为指数生长末期 t_1 时的细胞数, 由图 2 可见, 大部分体系的指数生长末期 为第 3 天, 因此, 本文选取第 3 天的生物量和时间计算 μ 值。不同体系中的 μ 值如表 2 所示。

Table 2 Specific growth rate (μ) in various bacterial cultures					
体系 System	μ值(1/d) μ(1/d)	平均值(1/d) Average of μ	大小顺序 The order of μ		
对照 Control	Control-1	0.81	0.78	N>C>P>S>Control	
	Control-2	0.75			
含碳有机物 Adding DOC	C-1	1.36	1.25		
	C-2	1.15			
含氮有机物 Adding DON	N-1	1.46	1.26		
	N-2	1.06			
含磷有机物 Adding DOP	P-1	1.02	1.16		
	P-2	1.30			
含硫有机物 Adding DOS	S-1	0.84	0.87		
	S-2	0.90			

表 2 不同体系中的比生长速率值

C-1和C-2分别表示含碳有机物的2个平行样,N-1和N-2分别表示含氮有机物的2个平行样,以此类推

由表2可以看出,加入含氮有机物的体系细菌生长速率最高(μ=1.26),其次是碳(μ=1.25),二者差异非 常小;含磷有机物体系中细菌生长速率(μ=1.16)比含有机氮和有机碳的体系要低,但明显高于含硫有机物 (μ=0.87)和对照组的细菌生长速率(μ=0.78)。比生长率的高低,反映了细菌活性的强弱^[12],通过结果中的 大小顺序,可以看出在含氮和含碳有机物体系中细菌活性最强。细菌比生长速率可能受到溶解有机物质量、 无机盐、温度等各种因素的影响^[14],在本文其他因子一致的情况下,有机物种类不同决定了细菌的活性,含氮 有机物最能促进细菌的生长,含硫有机物的促进作用最弱,跟对照组数值差异不大。

2.3 细菌增长效率(BGE)

BGE 是水生系统中细菌通过二次生产将 DOC 转化为自身颗粒有机物的效率,是一个描述水体细菌功能和生态角色的重要参数^[15-16],也是评价微生物群落碳收支的关键指标^[17]。该参数有不同的计算方法,本文用 Carlson 等^[18]提出的公式(3)进行计算:

$$BGE = \frac{\Delta BB}{-\Delta DOC} \times 100$$
(3)

式中,ΔBB为指数生长期前后细菌生物量的变化,ΔDOC为细菌指数生长期前后体系中 DOC 浓度的变化。由图 2 可见,大部分体系在第 3 天时能达到指数生长期,因此,本文计算 BGE 的公式为:

$$BGE = \frac{B B_3 - B B_0}{DOC_0 - DOC_3} \times 100$$
(4)

式中,BB₃和 BB₀分别为第 3 天和初始时细菌生物量,DOC₀和 DOC₃分别为体系中初始和第 3 天时有机物的含量。该公式的优点是可以利用指数生长期细菌生物量和 DOC 的数据,误差相对较小,且不需要测定细菌呼吸 所消耗的碳量。不同体系中 BGE 的值见表 3。

由表 2 可见, BGE 的值从含硫有机物的 24% 到对照组的 54%, 不同体系有较大的差异。大小顺序与细菌 比生长速率的顺序不同, 说明细菌生长和转化有机物为自身组织的效率没有直接的关系。

作为评价微生物群落碳收支的关键指标^[19],BGE 与细菌本身的生理条件密切相关。BGE 旨在对异养微 生物次级生产与呼吸代谢两大生态过程之间的相对关系进行综合比较^[20],可以更客观地反映细菌生长过程 中对有机碳源的利用效率,更有助于了解异养微生物对微食物网能量流动与物质循环的贡献^[19]。研究表明, BGE 与多种因素有关。一般认为温度和营养物质的可利用性是影响 BGE 的最主要影响因子。Lee 等认为相 对于温度,底物质量是调控 BGE 最主要的因子^[21],而 DOC 的浓度高低对其影响不大^[12]。Halewood 等研究了 圣芭芭拉近岸水体的 BGE,结果显示,在一年中,BGE 最高值出现在 12 月,为 52%,最低值出现在 3 月,为 5%,其大小与海水中 DOC 浓度没有相关性^[12]。本文对照组用同海域的水样测得的 BGE 为 54%,比文献值略

高,可能是由于文献所用培养体系的温度为12—20℃之间,跟本文固定的16℃恒温不同导致。另外,由表3 可见,在本文温度、光照和菌种等其他因子完全一致的情况下,只有有机物的种类不同,而不同体系的 BGE 有 相对较大的差异,说明不同有机物转化为细菌自身组织的比例不同。由结果可知,相对于外源有机物,海洋本 身所产生的有机物更有助于转化为细菌自身物质,而含硫有机物被细菌的利用效率最低。

体系 System	BGE/% BGE	BGE 平均值/% Average of BGE/%	大小顺序 The order of BGE			
对照 Control	Control-1	54	54	Control > C > P > N > S		
	Control-2	54				
含碳有机物 Adding DOC	C-1	36	35.5			
	C-2	35				
含氮有机物 Adding DON	N-1	29	26			
	N-2	23				
含磷有机物 Adding DOP	P-1	40	31			
	P-2	22				
含硫有机物 Adding DOS	S-1	24	24			
	S-2	24				

表 3 不同培养体系中的细菌增长效率(BGE)
 Table 3
 Bacterial growth efficiency (BGE) in various bacterial cultures

2.4 有机碳的消耗速率

用2种方法分析了不同有机物的矿化速率,一种为体系总体情况,一种为单个细菌分解有机物的速率,分 别计算如下。

2.4.1 DOC 生物可利用性

引用参数%BDOC 表示有机物分解速率,也可以表示有机物的生物可利用性^[12],用公式(5)计算:

$$\%BDOC = \frac{C_{DOC0} - C_{DOC1}}{C_{DOC0}} \times 100$$
(5)

式中, Cpoco 和 Cpoci 分别表示培养初期和结束时 DOC 的浓度。计算结果如图 3 和表 4 所示。由图 3 可见,含 氮有机物分解的最充分,然后是含碳有机物,含磷和含硫有机物分解略慢,天然水体中的有机物分解最慢。

表 4 DOC 的生物可利用性%BDOC 值					
Table 4 Values of %BDOC showing the bioavailability of DOC in various bacterial cultures					
体系	%BDOC	平均值	大小顺序		
System	%BDOC	Average of%BDOC	The order of%BDOC		
对照 Control	Control-1	4.94	4.88	N>C>P>S>Control	
	Control-2	4.81			
含碳有机物 Adding DOC	C-1	20.11	19.83		
	C-2	19.55			
含氮有机物 Adding DON	N-1	23.07	24.58		
	N-2	26.08			
含磷有机物 Adding DOP	P-1	16.87	17.09		
	P-2	17.30			
含硫有机物 Adding DOS	S-1	14.12	15.87		
	S-2	17.61			

%BDOC(bioavailability of DOC)代表有机物的生物可利用性

由表4可以看出,含氮有机物的生物利用性最强,分解最快。其次是含碳有机物,然后是含磷有机物,天



图 3 在培养周期内有机物的生物可利用性 Fig.3 The bioavailability of different DOC in the whole culture process in various bacterial cultures

然有机物的生物可利用性最小。本文所取圣芭芭拉近岸天然海水中 DOC 浓度在 66.6—80.4µmol/L 之间,3 月时,DOC 浓度为(71.5±0.8)µmol/L^[12]。Halewood 等研究了该海区 DOC 的降解速率,结果表明,在 7 天内, DOC 浓度降低为 69µmol/L,26 天时降低为 68µmol/L,降低幅度为 4.3%左右^[12],跟本文对照组研究结果相 近。在有外源性有机物加入的培养体系中,有机物的增加给细菌生长提供了相对丰富的营养,导致细菌生命 活动加快,从而使有机物的分解量增加。研究表明,DOM 的生物可利用性与其来源和性质有密切的关系^[22], 同时与水体中可能存在的无机营养盐有关^[23-24]。在本文其他条件均一致的情况下,有机分子的生源要素组 成成为影响其生物可利用性的唯一因子。在海水中各元素相对平衡的条件下,加上外源有机物后,其降解要 同时伴随着 N 的参与,因此含氮有机物的降解速率更快一些,其生物利用性也最高。

2.4.2 有机碳的平均消耗速率

为了消除体系中细菌总量对分解有机物的影响,参照营养盐在藻类生长过程中的吸收速率^[25-26],提出单个细菌对有机碳的消耗速率公式:

$$I = \frac{C_0 - C_1}{B(t_1 - t_0)}$$
(6)

式中,I为单个细胞对有机碳的消耗速率,单位为 μ mol/cell/d; C_0 、 C_1 分别为起始和指数生长期结束时的 DOC 浓度(μ mol/L), t_0 、 t_1 分别为起始和指数生长期结束时的时间,B(cells/L)为指数生长期间细菌丰度的平均含量,用公式(7)计算:

$$B = \frac{B_1 - B_0}{\ln B_1 - \ln B_0}$$
(7)

式中, B_0 和 B_1 分别为起始和指数生长期时的细菌丰度(cells/L)。

不同体系中单个细菌对有机碳的消耗速率如表5所示:

通过表 5 可以看出,在有外源性有机物添加的体系中,含氮有机物的平均消耗速率最高,含硫有机物的平 均消耗速率最低,与细菌比生长速率和有机物消耗百分数的大小顺序一致,表明含有不同生源要素的有机物 对细菌生长的促进作用有差异,从而造成有机物本身的矿化作用速率不同。其中,含氮有机物最容易被细菌 吸收利用,同时矿物作用速率也最快,含硫有机物则相反。

Table 5 Consumption rate of organic matter per individual bacteria in various bacterial cultures (µmol/cell/d)						
	体系 System	消耗速率 I(×10 ⁻⁹) Consumption rate of DOC(×10 ⁻⁹)	I平均值(×10 ⁻⁹) Average of I(×10 ⁻⁹)	大小顺序 The order of I		
对照 Control	Control-1	1.87	1.39	N>C>P>S>Control		
	Control-2	0.91				
含碳有机物 Adding DOC	C-1	3.82	3.48			
	C-2	3.13				
含氮有机物 Adding DON	N-1	4.33	4.39			
	N-2	4.45				
含磷有机物 Adding DOP	P-1	1.95	3.38			
	P-2	4.81				
含硫有机物 Adding DOS	S-1	2.26	3.10			
	S-2	3.93				

表 5 不同体系中单个细菌对有机碳的消耗速率(单位为 μmol/cell/d)

3 结论

由以上结果和分析可见,含有不同生源要素的有机物会对异养细菌的生长产生不同的影响,其中,含氮有 机物对细菌生长的促进作用最明显,其生物利用性最强,分解速率也最快,其次是含磷有机物,含硫有机物对 细菌生长的促进作用最弱,分解速率也最慢,生物利用性最低。可见,天然水体中的有机物种类和细菌长成密 切相关,但细菌生长效率与有机物种类关系不大。

参考文献(References):

- [1] 陈碧鹃, 李秋芬, 陈聚法, 马绍赛, 崔毅, 辛福言. 乳山湾东流区细菌数量的分布及与环境因子关系的研究. 海洋水产研究, 1997, 18 (2): 79-85.
- [2] Cheerier J, Bauer J E, Druffel E R M. Utilization and turnover of labile dissolved organic matter by bacterial heterotrophs in eastern North Pacific surface waters. Marine Ecology-Progress Series, 1996, 139: 267-279.
- [3] 孙书存, 陆健健. 微型浮游生物生态学研究概述. 生态学报, 2001, 21(2): 302-308.
- [4] Uwe Münster, Ryszard J Chróst. Origin, composition, and microbial utilization of dissolved organic matter // Overbeck J, Chróst R J, eds. Aquatic Microbial Ecology: Biochemical and Molecular Approaches. New York: Springer-Verlag, 1990; 8-46.
- [5] Craig A Carlson, Dennis A Hansell, Norman B Nelson, David A Siegel, William M Smethie, Samar Khatiwala, Meredith M Meyers, Elisa Halewood. Dissolved organic carbon export and subsequent remineralization in the mesopelagic and bathypelagic realms of the North Atlantic basin. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 2010, 57(16): 1433-1445.
- [6] Craig E Nelson, Craig A Carlson. Tracking differential incorporation of dissolved organic carbon types among diverse lineages of Sargasso Sea bacterioplankton. Environmental Microbiology, 2012, 14(6): 1500-1516.
- [7] Masanori Fujii, Hisaya Kojima, Tomoya Iwata, Jotaro Urabe, Manabu Fukui. Dissolved organic carbon as major environmental factor affecting bacterioplankton communities in mountain lakes of Eastern Japan. Microbial Ecology, 2012, 63(3): 496-508.
- [8] Laura Gomez-Consarnau, Markus V Lindh, Josep M Gasol, Jarone Pinhassi. Structuring of bacterioplankton communities by specific dissolved organic carbon compounds. Environmental Microbiology, 2012, 19(4): 2361-2378.
- [9] David L Kirchman, Richard G Keel, Meinhard Simon, Nicholas A Welschmeyer. Biomass and production of heterotrophic bacterioplankton in the oceanic subarctic pacific. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 1993, 40(5): 967-988.
- [10] Karin Björkmen, David W Karl. Bioavailability of inorganic and organic phosphorus compounds to natural assemblages of microorganisms in Hawaiian coastal waters. Marine Ecology Progress Series, 1994, 111: 265-273.
- [11] 张晓华. 海洋微生物学. 青岛: 中国海洋大学出版社, 2007.
- [12] Elisa R Halewood, Craig A Carlson, Mark A Brzezinski, Daniel C Reed, Jo Goodman. Annual cycle of organic matter partitioning and its availability to bacteria across the Santa Barbara Channel continental shelf. Aquatic Microbial Ecology, 2012, 67: 189-209.
- [13] 李洪波,肖天,赵三军,岳海东.海洋异养浮游细菌参数的测定和估算.海洋科学,2005,29(2):58-63.

- [14] Nelson D Sherry, Philip W Boyd, Kugako Sugimoto, Paul J Harrison. Seasonal and spatial patterns of heterotrophic bacterial production, respiration, and biomass in the subarctic NE Pacific. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 1999, 46 (11-12): 2557-2578.
- [15] Enora Briand, Olivier Pringault, Séverine Jacquet, Jean-Pascal Torrtéon. The use of oxygen microprobes to measure bacterial respiration for determining bacterioplankton growth efficiency. Limnology and Oceanography, 2004, 2: 406-416.
- [16] Ram A S P, Nair S, Chandramohan D. Bacterial growth efficiency in the tropical estuarine and coastal waters of Goa, southwest coast of India. Microbial Ecology, 2003, 45(1): 88-96.
- [17] Paul A del Giorgio, Jonathan J Cole. Bacterial growth efficiency in natural aquatic systems. Annual Review of Ecology and Systematics, 1998, 29: 503-541.
- [18] Craig A Carlson, Hugh W. Ducklow. Growth of bacterioplankton and consumption of dissolved organic carbon in the Sargasso Sea. Aquatic Microbial Ecology, 1996, 10: 69-85.
- [19] 王生福,宋星宇,黄良民,谭烨辉.海洋浮游细菌生长效率研究进展.海洋科学,2012,36(5):130-138.
- [20] Paul A del Giorgio, Jonathan J Cole, André Cimbleris. Respiration rates in bacteria exceed phytoplankton production in unproductive aquatic systems. Nature, 1997, 385(6612): 148-151.
- [21] Choon Weng Lee, Chui Wei Bong, Yiisiang Hii. Temporal variation of bacterial respiration and growth efficiency in tropical coastal waters. Applied and Environmental Microbiology, 2009, 75(24): 7594-7601.
- [22] Michael W Lomas, Nicholas R Bates. Potential controls on interannual partitioning of organic carbon during the winter/spring phytoplankton bloom at the Bermuda Atlantic time-series study (BATS) site. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 2004, 51(11): 1619-1636.
- [23] Rainer M W Amon, Ronald Benner. Bacterial utilization of different size classes of dissolved organic matter. Limnology and Oceanography, 1996, 41(1): 41-51.
- [24] Rainer M W Amon, Hans-Peter Fitznar, Ronald Benner. Linkages among the bioreactivity, chemical composition, and diagenetic state of marine dissolved organic matter. Limnology and Oceanography, 2001, 46(2): 287-297.
- [25] Christine Ferrier-Pagès, Markus Karner, Fereidoun Rassoulzadegan. Release of dissolved amino acids by flagellates and ciliates grazing on bacteria. Oceanologica Acta, 1998, 21(3): 485-494.
- [26] 白洁, 张昊飞, 李岿然, 孙靖. 海洋异养浮游细菌生物量及生产力的制约因素. 中国海洋大学学报: 自然科学版, 2004, 34(4): 594-602.