

好氧不产氧光合异养细菌及其在海洋生态系统中的作用

焦念志 Michael E Sieracki 张瑶 杜海莲

(厦门大学环境科学中心海洋环境科学教育部重点实验室, 厦门 361005; Bigelow Laboratory for Ocean Sciences, ME 04575, USA. E-mail: jiao@xmu.edu.cn)

摘要 海洋生态系统中好氧不产氧光合异养细菌(AAPB)有着独特的生理特征和生态功能. AAPB 具有罕见的 3 裂方式, 形成“Y”形细胞, 并常集成自由漂浮的群体. 绝大多数 AAPB 是专性好氧的. AAPB 以细菌叶绿素(BChl a)为惟一的光合色素, 且细胞 BChl a 含量(分子数)明显比典型的厌氧光合菌低, 但其胡萝卜素含量很高且种类繁多. 除了普遍存在的含 Mg 的 BChl a 外, 有的 AAPB 还有含 Zn 的 BChl a. AAPB 具光捕获系统, 但常缺少光捕获系统. 尽管 AAPB 可利用光进行光合作用, 但其生长对光无依赖性, 它们具有控制自身光合作用的机制. AAPB 分布广泛, 在海洋特别是贫营养的大洋环境的生物量中占有重要份额, 在碳及其他生源要素生物地球化学循环中扮演着独特的角色. 同时 AAPB 对重金属的矿化作用、解毒以及在生物除污方面有着巨大潜力. AAPB 研究对于光合作用的起源与进化、环境调控, 以及海洋生态系统的结构与功能的深入认识具有重要意义.

关键词 好氧不产氧光合异养细菌 细菌叶绿素 微型生物 海洋生态系统

海洋面积占地球表面积的71%, 是地球上最大的碳库, 在全球碳循环中占有举足轻重的地位. 一直以来, 人们总是认为海洋初级生产力由浮游植物(藻类)通过产氧的光合作用机制来实现. 而实际上, 海洋中还存在着某些细菌所拥有的不产氧光合途径, 包括厌氧不产氧光合作用和好氧不产氧光合作用. 前者在整个海洋碳循环中的作用相对较小; 后者则拥有广阔的空间, 这种光合机制的承担者为“好氧不产氧光合异养细菌”(aerobic anoxygenic phototrophic bacteria, AAPB). AAPB 在 20 年前被发现^[1], 但直到最近, 其在海洋生态系统中的重要性才受到广泛的关注. AAPB 有着独特的生理生态特征, 如专性好氧; 营光合作用而生长却不全依赖于光^[2,3]; 细菌叶绿素 a (BChl a)含量比厌氧光合细菌低的多, 而含有丰富多样的类胡萝卜素; 有的种甚至具有自然界中惟一的含有 Zn 的 BChl a^[4]. BChl a 和浮游植物叶绿素(Chl a)比率在大洋海域高达 10%, 占总微生物量的 11%^[5]. AAPB 分布于全球海洋的真光层, 它的生态功能的确认, 意味着我们必须对建立在产氧光合作用基础上的海洋碳和能量循环重新认识^[6]. AAPB 代表了迄今尚未被完全认知的、对海洋碳循环影响至关重要的微生物类群^[5]. 本文就近几年国外在这方面的研究进展

及我们自己的工作阐述了 AAPB 的生理生态特征及其在海洋生态系统中的作用.

1 AAPB 细胞的基本特征

目前已发现的所有光合营养菌都有 G⁻细胞壁^[3]. 代表性海洋 AAPB(图 1)为圆柱状运动细胞, 具鞭毛, 有的可观察到许多纤毛. 一般地, AAPB 细胞长约 1.2 μm, 直径约 0.7 μm, 体积在 0.5 μm³, 湿重为 0.5 pg, 干重为 0.05 pg, 细胞中的 BChl a 与细胞干重之比为 2.4 μmol/g, 每个细胞的平均 BChl a 含量为 1.2 × 10⁻¹⁹ mol^[5]. AAPB 的分裂方式有 2 裂、4 裂以及罕见的 3 裂方式, 即形成“Y”形细胞^[3]. 5 ~ 10 个左右的子细胞被一种目前还未知的物质黏成一个自由漂浮的群体^[3]. 从自然海洋环境中分离到的 AAPB 菌落大都呈粉红色或桔红色.

2 AAPB 的生理生态特性

AAPB 是专性好氧的. 只有 *Roseobacter denitrificans* 可利用亚硝酸盐或三甲胺 N-氧化物作为电子受体^[7], 进行厌氧生长, 其他在厌氧条件下不能进行光合生长, 其原因很可能是由于光合反应中心(RC)的初级受体 QA 的蛋白环境产生高中点电势, 导致在

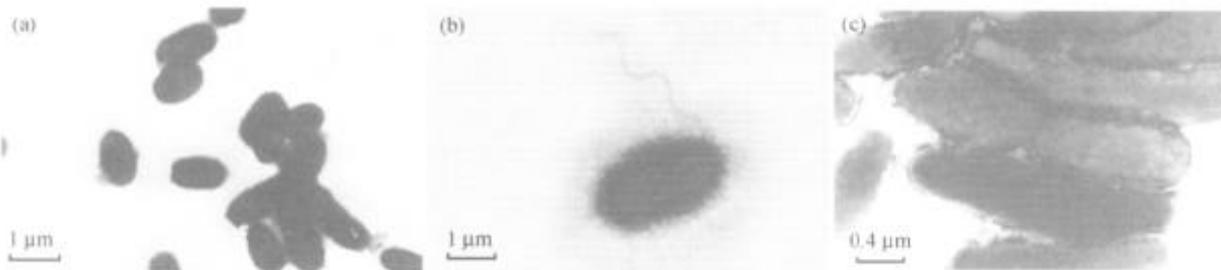


图 1 中国东海分离到的典型 AAPB 代表株

(a) 细胞群, (b) 细胞鞭毛, (c) 细胞分裂

厌氧条件下, 将 QA 完全还原, 阻止光导电荷的隔离; 或者是光合作用电子传递链的组分的还原干扰了光合电子的传递, 而且导致球形烯 3, 4 位置的 C=C 双键的光还原. 总之, 与 RC QA 的蛋白环境及 BChl a 合成的光调节系统有关^[3,8].

尽管 AAPB 利用光进行光合作用, 它的生长不一定依赖光. 它们具有控制自身光合作用的机制^[5]. AAPB 在以有机物为主要碳源和能源时生长最好. 有机底物被用作能源和碳源, 这与厌氧紫色光合细菌不同, 对于后者, 光被认为是在厌氧光合生长时能量 (ATP) 的主要来源, 而有机物是底物氧化源以提供还原力和生物合成的构建物质^[3]. 在厌氧光合细菌中, 高光强抑制 BChl a 的合成, 低光强刺激 BChl a 的合成^[9]. 在 AAPB 中, 低到 $20 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光强对 BChl a 有强烈的抑制作用^[10].

厌氧光合细菌的叶绿素有 a, b, c, d, e, f 等多种, 而目前在 AAPB 中发现的叶绿素只是 BChl a. 由于 BChl a 嵌合在色素-蛋白复合体中, 相应的活体吸收峰是 800 ~ 870 nm 近红外区, 在有机溶液中吸收峰在 370 ~ 390 nm 和 770 nm^[11]. AAPB 的细胞 BChl a 分子数目比典型的厌氧光合菌含量明显低. 除了普遍存在的含 Mg 的 BChl a 外, 在 *Acidiphilium rubrum* 中有一种含 Zn 的 BChl a^[4]. 以前, 所有天然的叶绿素被认为是起源于在二氢叶吩大环中含有 Mg 原子的卟啉. 含 Zn 的 BChl 的发现表明, 还可能其他尚未发现的菌绿素^[3].

AAPB 的光合色素含量低, 但辅助色素类胡萝卜素含量很高且种类繁多. 已确认的类胡萝卜素超过 20 种, 包括 β -Carotene, Spirilloxanthin, Bacteriorubixanthin, Zeaxanthin, Adonixanthin, Caloxanthin, Nostoxanthin, Erythroanthin 等. AAPB 细胞中 BChl 与类胡萝卜素的比例为 1 : 8 到 1 : 10^[12]. 这些极性类胡萝卜素与光捕集-光反应中心 (LH-RC) 复合

体相联, 参与光捕集系统 (LH) 将光能转移到 BChl a 分子, 高级性的类胡萝卜素没有对 LH 功能产生影响.

AAPB 有光捕获系统 (LH), 但常缺少光捕获系统 (LH)^[5]. AAPB 不能单独依靠光合作用自养生长, 卡尔文 (Calvin) 循环的关键酶 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶也没在 AAPB 中发现^[12]. 但光能增强底物运输, 增加对有机底物的消化以便进行生物合成, 这已在 *Erythromicrobium hydrolyticum*^[10] 的连续培养实验研究中得到证实. 因此, 有光合作用的异养细菌较缺乏光合色素的异养细菌更具竞争优势^[3]. AAPB 的光合作用的研究将会有助于我们对光合生理、光合作用器及进化起源的了解.

3 起源、系统发育和分类

在系统发育上与 AAPB 最接近的是 *Proteobacteria* α -亚族的紫色非硫光合细菌^[13]. 但 AAPB 的祖先以及光合作用的进化仍不清楚. B \acute{e} ja 等人^[14]对天然海洋细菌群落的光合基因组成和操纵子基因组进行分析, 发现这些光合基因族中包括来自以往未曾观察到的、分类地位上与 *Proteobacteria* 一个亚族十分相近的光合细菌的信息. 最近所绘的系统发育树显示, 好氧光合菌没有同源的族, 而是分布于光合和非光合细菌之间. AAPB 可能分化于共同的古代海洋需氧不产氧光合细菌. 进化上的适应使得它们要么永久丧失光合能力, 要么拥有对应于营养物水平的控制光合作用启闭的代谢机制. 这种情况同厌氧光合菌的系统发育类似, 而且已成为“非光合蛋白菌的祖先也是光合细菌, 只是光合基因在进化中丢失了”的理论基础^[3,15]. 另外, 最近在深海火山口发现的光合菌株 JF-1 表明, 光合作用也许起源于深海火山口, 然后逐渐分布到浅海生境. 但现有的数据远不足以对好氧光合菌的进化祖先下最后结论.

AAPB 的分类尚未完全明了. 通常可被化分为 2 个海洋属(*Erythrobacter* 和 *Roseobacter*) 和 6 个淡水属 (*Acidiphilium*, *Erythromicrobium*, *Erythromonas*, *Porphyrobacter*, *Roseococcus* 和 *Sandaracinobacter*). 而 DNA-DNA 杂交结合形态学和生理学的观察, 可提出有 4 个新属的假设, 海水属 *Erythrobacter* 和 *Roseobacter*^[16] 及淡水属 *Erythromicrobium* 和 *Roseococcus*^[17]. 尽管 DNA 的(G+C)含量在不同属中变化较大, 如 *Erythrobacter* 中变化范围为 57%~60% (摩尔百分比), 在 *Roseococcus thiosulfatophilus* 为 70.4 mol%, 但 DNA 的(G+C)含量并不能作为严格的分类依据. 甚至光合色素在系统分类上的重要性亦受到争议, 因为光合营养菌和非光合营养菌的 16S rRNA 序列差异非常小. 对此, 有两种理论解释: (1) 好氧光合菌可能起源于厌氧光合菌祖先的分枝, 因此好氧光合菌可呈现出从厌氧紫色菌进化到非光合菌的中间相; (2) 光合基因的潜在转移导致非光合菌获得光合基因^[18]. 无论如何, 由于光合色素的存在不仅产生可测的颜色, 而且常常决定一个种的利用能量的形式, 因而, BChl, RC, LH 色素-蛋白复合体以及与电子传递相关的元件仍应作为一个有效的分类标准^[3].

4 生态功能

AAPB 的适应环境极广, 甚至深海热泉口附近都有分布. JF-1 菌株可在 100% 的盐度, 5~42 及 pH 5.5~10.0 的环境中生存^[19], 而最具生态学意义的是 AAPB 在常规海区的广泛分布. 据 Kolber 等人^[5] 的调查结果, 在东北太平洋 48°N, 128°W 真光层水域中, AAPB 构成了微生物总群落的(11.3±1.7)%^[5]. 在这里, BChl a/Chl a 比值大约是 0.008. 而在 14°N, 104°W 东太平洋贫营养区域, 这一比值增加到 0.1. 据 Goericke 等人^[21] 报道, 当总色素含量降低时, AAPB 的色素所占的百分比反而增加, 认为大洋水域可能是 AAPB 的主要栖息地. Kolber 等人^[5] 估计全球海洋 BChl a/Chl a 平均值在 0.05~0.1. 如果这个数据可信, 它对我们目前已有的理论和认识将是一个巨大的冲击. 因为我们目前对海洋生态系统碳库及其在全球碳循环中的作用的建立是在初级生产力由浮游植物提供的基础上的, 而在实际研究中, 经常遇到氧动力学不平衡的问题, 即按光合作用速率所计算的氧值与实际不符. 如果 AAPB 对于整体海洋有机物的生产是重要的贡献者, 那么它将使现有的氧平衡

向净消费方向移动. 以往的模式中, 异养细菌是异养碳库中的主要成员. 如果将异养碳库中减少 5%~10%, 而在自养碳库中增加 5%~10%, 海洋碳循环的整个预算就产生了巨大的变化. 早在 1993 年焦念志等人^[21] 就提出了“初级生产力结构”的概念. 从“生产者组分结构”、“粒级结构”、“产品结构”和“功能性结构”四方面解析了初级生产力的构成及其内涵. 其中的“组分结构”明确指出, 微生物对初级生产力的贡献不容忽视, 应分别观测, 以对生态系统功能进行深入了解. AAPB 生态重要性的发现, 更加证明了开展这方面研究的必要性和重要性.

现场海洋生态学调查是我们认识自然的第一步, 也是我们下结论的最终依据. Goericke 等人^[20] 在南加利福尼亚沿岸的富营养、中营养和贫营养水域的对比研究表明, BChl a/Chl a 的平均水平在近岸是 0.011, 在中营养的大陆架和在贫营养的近岸水域则为 0.005. 这与 Kolber 等人^[5] 的结果显然有出入. 究竟 AAPB 在海洋生物生产和物质循环中占有什么地位, 只有通过广泛的自然生态学调查, 获取更详实、更具代表性的第一手数据, 才能全面、正确地评估.

目前, 样品分析的主要手段是高效液相色谱法(HPLC). HPLC 对于色素定性定量确实行之有效, 在已有的研究中大都采用过, 但 HPLC 无法研究 AAPB 在细菌总数中所占的份额. 这方面的一个进展是我们建立的表面荧光显微镜-红外摄像技术(EFM-IRP), 即利用 AAPB 的 Bchl a 的荧光特性, 在 350~500 nm 下激发, 采用高效红外 CCD 照相机在 750~1050 nm 红外区捕获发射荧光信号, 并通过计算机识别和计数(图 2). 这种方法不仅可以解决 AAPB 占细菌总数的比例问题, 而且还可使研究者直接观察到 AAPB 的形状, 进而研究其随环境的变化. 通过这种途径, 我们注意到, 贫营养海区 AAPB 主要是弧形或棒状的, 而近海较富营养海区的则以近圆形居多. 为了进一步提高分析速度, 我们还同时采用了流式细胞技术, 并初步取得良好效果. 我们基于这些技术对中国主要海区以及西太平洋海区 AAPB 的分布和变动规律进行了较系统的调查, 确认我国海区 AAPB 的广泛存在, 并发现从近岸到外海 AAPB 丰度上存在一个明显的递增梯度. 迄今为止的研究结果初步表明,

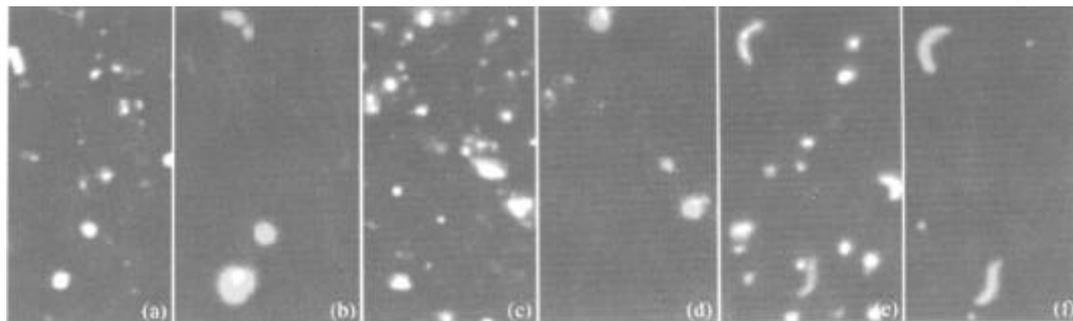


图 2 基于 EFM-IRP 技术的 AAPB 识别与定量

(a), (c), (e) 为 DAPI 染色的样品, 示所有细菌; (b), (d), (f) 为其染色样品的 AAPB. (a) 与 (b), (c) 与 (d), (e) 与 (f) 分别是同一个样品的同一个视野

我国近海(如长江口附近)AAPB 的贡献与 Goericke 等人^[20]在南加利福尼亚沿岸的结果相近或略低, 而在外海(如黑潮附近)则明显高. 进一步的深入研究正在进行中.

另外, AAPB 对氧化态重金属的还原使其在生物除污方面有着巨大的潜力. 众所周知, 由于工业的发展, 人类活动导致了严重的环境污染. 解决这类环境问题的优选方案是生物修复, 而微生物则是生物修复的主力军. 其机制包括对有毒有害物质的吸收和转化以及重金属的价态转换、金属沉淀等. 许多金属的转化与细菌的酶活性直接相关^[22]. 最近发现, AAPB 不仅可以将高毒性的重金属 Te () 转化为固体 Te(0), 而且对 Se, Pb 和 Mo 的不同价态的化合物有抗性^[23]. 这不仅可用于多种重金属离子工业污水的生物修复, 而且可用于自然界金属含量较低的矿石和矿渣中金属的富集, 如美国铜产量的大约 10% 是通过 *Thiobacillus* 和 *Leptospirillum* 细菌浸矿得到的. 自然界的金属 Te 是少见的, 而且常和硫元素结合在一起, 也常与铅、铜、汞、金形成碲化物. 因为自然界矿石含 Te 量较少, 对 Te 的提取是非常困难的. 因此, 通过 AAPB 将金属 Te 从矿石中或 Te 氧化物中富集纯化可能是提 Te 的有效途径^[3].

5 结束语

回顾海洋微生物研究的发展历史可见, 在过去的 20 年里, 每隔几年就有一项重大发现, 如 1979 年发现光合自养的蓝细菌 *Synechococcus*^[24], 成为当时已知的丰度最大的海洋自养生物; 1988 年发现具有独一无二的二乙烯基叶绿素的产氧光合自养原核生物^[25], 并于 1992 年定名为 *Prochlorococcus*^[26]. 它比 *Synechococcus* 颗粒更小(0.6~0.7 μm), 数量更大, 对海洋生态系统的生物生产和物质循环有举足轻重

的作用. 1990 年以来的研究证实: 海洋古菌(Archaea)不仅存在于海底热泉口等极端环境, 还广泛分布于正常海洋环境^[27,28]. 海洋病毒粒子(virus/phages)数量极大, 其主要功能是作为细菌及其他微型生物的消费者^[29,30]. 2000~2001 年, 发现 AAPB 光合作用在海洋生物量和初级生产力中占有重要份额^[5,31,32]等等. 这些新发现大大改变了以往对海洋生态系统的认识, 并对传统的理论和观念提出了严峻的挑战. 海洋微型生物虽然个体极小, 但数量极大, 加之其生态功能独特, 成为海洋生态系统中的巨人, 它们小则影响局部资源环境问题, 大则与全球变化关联. 微型生物研究已成为一个新的国际前沿热点, 并在解决资源环境等实际问题中发挥着前所未有的作用. 可以想见, 新方法、新技术的应用将进一步导致未知的海洋微型生物及其代谢机制方面的新发现, 并将推动学科不断向前发展.

致谢 本工作为国家自然科学基金(批准号: 40232021, 40176039 和 30170189)及国家重点基础研究规划(批准号: 2001CB409700 和 G2000078500)资助项目.

参 考 文 献

- 1 Shiba T, Simidu U, Taga N. Distribution of aerobic bacteria which contain bacteriochlorophyll a. *Appl Environ Microbiol*, 1979, 38: 43 ~ 45
- 2 Harashima K, Takamiya K. Photosynthesis and photosynthetic apparatus. In: Harashima K, Shiba T, Murata N, eds. *Aerobic photosynthetic bacteria*. Berlin: Springer-Verlag, 1989. 39 ~ 72
- 3 Yurkov V V, Beatty J T. Aerobic anoxygenic phototrophic bacteria. *Microbiol Mol Biol Rev*, 1998, 62: 695 ~ 724
- 4 Wakao N, Yokoi N, Ioyama N, et al. Discovery of natural photosynthesis using Zn-containing bacteriochlorophyll in an aerobic bacterium *Acidiphilium nubrum*. *Plant Cell Physiol*, 1996, 37: 889 ~ 896
- 5 Kolber Z S, Gerald F P, Andrew S L, et al. Contribution of aero-

- bic photoheterotrophic bacteria to the carbon cycle in the ocean. *Science*, 2001, 292: 2492 ~ 2495
- 6 Karl D M. Hidden in a sea of microbes. *Nature*, 2002, 415: 590 ~ 591
 - 7 Shioi Y, Doi M, Arata H, et al. A denitrifying activity in an aerobic photosynthetic bacterium, *Erythrobacter* sp. strain OCh114. *Plant Cell Physiol*, 1988, 29: 861 ~ 865
 - 8 Yurkov V V, Schoepp B, Vermeglio A. Electron transfer carriers in obligately aerobic photosynthetic bacteria from genera *Roseococcus* and *Erythromicrobium*. In: Matthis P, ed. *Photosynthesis: From light to biosphere*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1995. 543 ~ 546
 - 9 Bauer C E, Buggy J, Mosley C. Control of photosystem genes in *Rhodobacter capsulatus*. *Trends Genet Rev*, 1993, 9: 56 ~ 60
 - 10 Yurkov V V, Gernerden H. Impact of light/dark regime on growth rate, biomass formation and bacteriochlorophyll synthesis in *Erythromicrobium hydrolyticum*. *Arch Microbiol*, 1993, 159: 84 ~ 89
 - 11 Yurkov V V, Stackebrandt E, Beatty T. New obligately aerobic anoxygenic photosynthetic bacteria isolated from "black smoker" plume waters of the Juan de Fuca Ridge in the Pacific Ocean. abstr. 190B. In: International Symposium on Phototrophic Prokaryotes, 1997. 190
 - 12 Shimada K. Aerobic anoxygenic phototrophs. In: Blankenship R E, Madigan M T, Bauer C E, eds. *Anoxygenic photosynthetic bacteria*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1995. 105 ~ 122
 - 13 Yurkov V V, Stackebrandt E, Buss O, et al. Reorganization of the genus *Erythromicrobium*: description of "*Erythromicrobium sibiricum*" as *Sandaracinobacter sibiricus*, gen nov, sp nov, and "*Erythromicrobium ursincola*" as *Erythromonas ursincola*, gen nov, sp nov. *Int J Syst Bacteriol*, 1997, 47: 1172 ~ 1178
 - 14 Bèjà O, Marcelino T S, John F H, et al. Unsuspected diversity among marine aerobic anoxygenic phototrophs. *Nature*, 2002, 415: 630 ~ 635
 - 15 Woese C R. Bacterial evolution. *Microbiol Rev*, 1987, 51: 221 ~ 271
 - 16 Shiba T. *Roseobacter litoralis* gen nov, sp nov and *Roseobacter denitrificans* sp nov, aerobic pink-pigmented bacteria which contain bacteriochlorophyll a. *Syst Appl Microbiol*, 1991, 14: 140 ~ 145
 - 17 Yurkov V V, Gorlenko V M. New species of aerobic bacteria from the genus *Erythromicrobium* containing bacteriochlorophyll a. *Microbiology (New York)*, 1993, 61: 163 ~ 168
 - 18 Nagashima K V P, Hiraishi A, Shimada K, et al. Horizontal transfer of genes coding for the photosynthetic reaction centers of purple bacteria. *J Mol Evol*, 1997, 45: 131 ~ 136
 - 19 Yurkov V V, Krieger S, Stackebrandt E, et al. *Citromicrobium bathymonarium*, a novel aerobic bacterium isolated from deep sea hydrothermal vent plume waters that contains photosynthetic pigment-protein complexes. *J Bacteriol*, 1999, 181: 4517 ~ 4525
 - 20 Goericke R. Bacteriochlorophyll a in the Ocean: Is an oxyenonic bacterial photosynthesis important? *Limnol Oceanogr*, 2002, 47: 290 ~ 295
 - 21 焦念志, 王荣. 海洋初级生产力结构. *海洋与湖沼*, 1993, 24(4): 342 ~ 346
 - 22 Langenhoff A A M, Bronwers-Ceiler D L, Engelberting J H L, et al. Microbial reduction of manganese coupled to toluene oxidation. *FEMS Microbiol Ecol*, 1997, 22: 119 ~ 127
 - 23 Laverman A M, Blum J S, Schaefer J K, et al. Growth of strain SES-3 with arsenate and other diverse electron acceptors. *Appl Environ Microbiol*, 1995, 61: 3556 ~ 3561
 - 24 Waterbury J B, Watson S W, Guillard R R L, et al. Wider spread occurrence of a unicellular marine planktonic cyanobacterium. *Nature*, 1979, 277: 293 ~ 294
 - 25 Chisholm S W, Olson R J, Zettler E R, et al. A novel free-living prochlorophyte abundant in the oceanic euphotic zone. *Nature*, 1988, 334: 340 ~ 343
 - 26 Chisholm S W, Frankel S F, Goericke R, et al. *Prochlorococcus marinus* nov gen nov sp: An oxyphototrophic marine prokaryote containing divinyl chlorophyll a and b. *Arch Microbiol*, 1992, 157: 297 ~ 300
 - 27 Delong E F, Lin K, Prezelin B B, et al. High abundance of Archaea in Antarctic marine picoplankton. *Nature*, 1994, 371: 695 ~ 697
 - 28 Fuhrman J A, Davis A A. Widespread archaea and novel bacteria from the deep sea as shown by 16s rRNA gene sequences. *Mar Ecol Prog Ser*, 1997, 150(1-3): 275 ~ 285
 - 29 Bergh O, Borsheim K Y, Bratbak G, et al. High abundance of viruses found in aquatic environments. *Nature*, 1989, 340: 467 ~ 468
 - 30 Fuhrman J A. Marine virus and their biogeochemical and ecological effects. *Nature*, 1999, 399: 541 ~ 548
 - 31 Kolber Z S, van Dover C L, Niederman R A, et al. Bacterial photosynthesis in surface waters of the open ocean. *Nature*, 2000, 407: 178 ~ 179
 - 32 Bèjà O, Aravind L, Koonin E V, et al. Bacterial rhodopsin: Evidence for a new type of phototrophy in the sea. *Science*, 2000, 289: 1902 ~ 1906

(2002-08-12 收稿, 2003-01-23 收修改稿)