

南海北部细菌丰度和细菌生产力分布 及其与环境因子相关性

季风云^{1,2}, 郭立梅^{1,2}, 李洪波², 明红霞², 苏洁², 咎帅君³,
关春江², 马悦欣¹, 王建宁⁴, 赵文¹, 樊景凤²

(1. 大连海洋大学 水产与生命学院 辽宁 大连 116023; 2. 国家海洋环境监测中心 辽宁 大连 116023; 3. 大连理工大学 环境学院 辽宁 大连 116023; 4. 厦门大学 海洋与地球学院 福建 厦门 361005)

摘要:以2014年8月南海北部海水样品为研究对象,利用平板计数法和流式细胞仪计数法对南海北部表层和垂直海域可培养细菌和细菌总数分布状况进行研究,对细菌生产力进行测定,并结合环境因子进行相关性分析。结果表明:珠江口到南海北部海域,水平方向可培养细菌总数变化范围是 $3.70 \times 10^2 \sim 1.42 \times 10^3$ CFU/mL,细菌总数变化范围是 $5.12 \times 10^5 \sim 1.61 \times 10^6$ cells/mL,细菌生产力的变化范围是 $0.03 \sim 0.40$ mg/m³/h;垂直方向上可培养细菌变化范围是 $1.08 \times 10^3 \sim 9.00 \times 10^3$ CFU/mL,细菌生产力变化范围是 $0.01 \sim 0.08$ mg/m³/h,其中表层海水中的细菌生产力明显高于底层。与环境因子相关性分析表明,水平方向上,影响南海北部表层海水细菌总数和细菌生产力的主要因素是温度、盐度、硝酸盐(NO₃-N)、硅酸盐(SiO₃-Si)、亚硝酸盐(NO₂-N)和磷酸盐(PO₄-P)($P < 0.05$);垂直方向上,影响南海北部可培养细菌总数的主要因素是NO₂-N($P < 0.05$),影响细菌生产力的主要影响因素是温度和盐度($P < 0.05$)。可见,南海北部表层海水中细菌总数高于可培养细菌总数2~3个数量级,表明该海域表层海水存在大量不可培养细菌;细菌的生命活动在海水表层相较底层更为活跃。

关键词:南海北部;可培养细菌总数;细菌总数;细菌生产力

中图分类号:Q178.53 文献标识码:A 文章编号:1007-6336(2017)03-0354-06

DOI:10.13634/j.cnki.mes.2017.03.006

Abundance and production of bacteria and their correlations with environmental factor

Ji Feng-yun^{1,2}, Guo Li-mei^{1,2}, Li Hong-bo², Ming Hong-xia², Su Jie², Zan Shuai-jun³,
Guan Chun-jiang², Ma Yue-xin¹, Wang Jian-ning⁴, Zhao Wen¹, Fan Jing-feng²

(1. Dalian Ocean University, Institute of Aquaculture and Life, Dalian 116023, China; 2. National Marine Environmental Monitoring Center, Dalian 116023, China; 3. Dalian University of Technology, School of Environmental Science & Technology, Dalian 116023, China; 4. Xiamen University, Institute of Marine Microbes and Ecospheres (IME), Xiamen 361005, China)

Abstract: Distribution of abundance and production of bacteria and their correlations with environmental factor were investigated, using plate count method and flow cytometry, in the surface and vertical waters of the northern south China sea in August 2014. The cultivable bacterial abundance ranged from 3.70×10^2 CFU/mL to 1.42×10^3 CFU/mL, the total bacterial abundance ranged from 5.12×10^5 cells/mL to 1.61×10^6 cells/mL and the bacterial productions varied from 0.03 mg/m³/h to 0.40 mg/m³/h in horizontal distribution. In vertical distribution, the cultivable bacterial abundance ranged from 1.08×10^3 CFU/mL to 9.00×10^3 CFU/mL and the bacterial productions varied

收稿日期:2016-05-17, 修订日期:2016-07-26

基金项目:全球变化与海气交互作用(GASI-03-01-02-05);国家重点研发计划“全球变化及应对专项”(2016YFA0601401);海洋公益性行业科研专项(201305030,201405007)

作者简介:季风云(1988-),女,吉林龙井人,硕士研究生,主要从事海洋微生物生态学方面的研究,E-mail:jifengyun321@126.com

通讯作者:樊景凤(1972-),女,研究员,主要从事海洋微生物学和生态学,E-mail:jffan@nmemc.org.cn

from 0.01 mg/m³/h to 0.08 mg/m³/h, respectively. The correlation analysis results showed that the environmental factors affecting the abundance of total bacteria and bacterial productivity included temperature, salinity, nitrate (NO₃-N), silicate (SiO₃-Si), nitrite (NO₂-N), and phosphate (PO₄-P) ($P < 0.05$). NO₂-N was the main influencing factor to cultivable bacteria abundance ($P < 0.05$), while bacterial productivity was highly correlated with temperature and salinity in vertical distribution of northern south China sea ($P < 0.05$). The total bacterial abundance was 2~3 orders of magnitude higher than cultivable bacteria, suggesting that there were many uncultured bacterium in surface water of northern south China sea and bacterial activities in the surface maybe more active than in the bottom.

Key words: northern South China Sea; cultivable bacteria; total bacteria; bacterial productivity

细菌在海洋的地球生物化学循环过程中扮演着重要的角色,它能降解有机物,并释放微量元素和营养盐,从而刺激浮游植物的生长繁殖。因此,细菌不仅影响初级生产力,在海洋碳循环过程中也发挥重要作用,影响着海洋对CO₂的吸收和释放。细菌能够利用海水中浮游动物所不能利用的溶解有机质,有助于提高海洋生态系统中总生态效率。它被认为在浮游植物初级生产的物质循环中扮演着重要的角色^[1]。因此,了解海水中细菌丰度有助于我们对海洋这一生态系统有更进一步的认识。

在海洋生态系统中细菌的丰度受温度和营养盐等因素的影响^[2],温度影响调控新陈代谢酶的活性,进而影响细菌的生命活动。颗粒氮在随水团沉降和运动过程中,部分被浮游动物滤食,部分被细菌降解成游离胺和小分子游离溶解有机氮,细菌的生命活动也离不开营养盐,因此,了解海水中营养盐对细菌和细菌生产力的影响,是研究海洋生态系统的重要环节之一。

南海作为中国最大的外海,也是位于中国最南面的陆缘海。南海北部紧邻珠江口,珠江大量的陆源淡水的注入,使南海海域表层海水盐度、营养盐等环境因子有较明显的变化,因而从珠江口到南海北部的细菌空间分布也会有一定的变化。目前,关于细菌在南海北部水平和垂直方向的分布状况以及异养细菌与环境因子关系的数据及研究较少。本文选择南海北部作为研究对象,采用平板计数法、流式细胞仪计数法以及液体闪烁计数法来了解海水中可培养细菌、细菌总数和细菌生产力在水平和垂直方向的分布,并结合环境因子探讨南海北部细菌丰度和细菌生产力的影响因素。

1 材料与方法

1.1 样品的采集

本实验样品搭载 973 “海洋微型生物碳泵储碳过程与机制研究”项目,使用中国科学院南海海洋研究所“实验 1”科考船,于 2014 年 8 月 20 日进行样品采集,样品采集后在现场进行培养。样品采集站位水平方向为: A9、J2、J4、K3、seats,垂直方向采集的是 K3 和 seats 站位的 75 m、200 m、1000 m。具体采样站位如图 1。

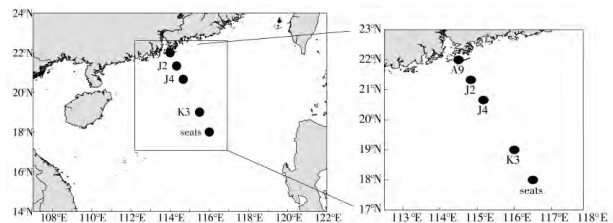


图 1 采样站位

Fig. 1 Distribution of sampling stations

1.2 海洋环境参数

温度和盐度由“实验 1”科考船配备的海鸟 CTD 测定,营养盐(NO₃-N、SiO₃-Si、NO₂-N 和 PO₄-P) 数据使用 AA3 仪器测定。

1.3 细菌和异养细菌丰度的测定

采用 2216E 平板涂布培养计数方法:用无菌陈海水对每个样品依次进行 10 倍稀释,然后取样品原倍、10⁻¹ 和 10⁻² 三个梯度各 0.1 mL 均匀涂布于 2216E 培养基上,每个梯度各做 3 个平行,以涂布法接种并置于 25℃ 培养箱培养 2~7 d 后取平均菌落数为 30~300 之间的平板计数并统计单位水体可培养细菌数。

用预先经稀盐酸浸泡并冲洗烘干的棕色聚乙氧基对苯甲酸酯(PEB)瓶,采集 100 cm³ 水样,经孔径为 50 μm 的筛绢预过滤后,取 1 cm³ 于 Falcon 进样管中,加入 SYBR Green I 染色剂(终浓度 1/

10000, 体积比) 避光染色 15 min, 用 BD FACSCalibur 型流式细胞仪测定细菌总数。

1.4 细菌生产力

每个样品各加入 20 cm³ 海水于 50 cm³ 事先灭菌的带螺盖玻璃培养瓶中, 并在其中一个培养瓶中加入 2 cm³ 甲醛溶液, 混匀作为对照组, 其余两个作为实验组。3 个平行样各加入 1 cm³ 的 ³H-亮氨酸工作液 (5 uCi/cm³) 混匀, 用锡纸包裹两层, 置现场温度避光培养 2 h。取出后实验组中加入 2 cm³ 甲醛摇匀。样品用直径 25 mm、0.7 μm 混合纤维膜过滤, 并用 2 cm³ 5% 的三氯乙酸淋洗培养瓶加入滤器, 抽滤至干; 分别用 5% 三氯乙酸和 80% 乙醇淋洗滤筒内壁和滤膜; 待滤膜自然干燥后放入闪烁瓶中, 冷冻保存带回实验室。在陆上实验室, 向闪烁瓶中加入 0.5 cm³ 乙酸乙酯, 再加入 10 cm³ 闪烁液, 混匀、避光静置 2 h 后, 用 Perkin Elmer 公司的 Tri-carb 2009TR 低本底液体闪烁计数器测量 ³H 放射性活度, 并根据下式计算细菌生产力:

$$Ri = \frac{Us - Ub}{Sa \cdot T \cdot V} \quad (1)$$

$$BP = 1.55 \times 10^5 \cdot Ri \quad (2)$$

式中: Ri 为亮氨酸吸收率, 单位为 mmol/(dm³·h); Us 为样品放射性活度值, 单位为 Bq; Ub 为空白样放射性活度值, 单位为 Bq; Sa 为 ³H 在亮氨酸中的放射性比活度, 单位为 Bq/mmol; T 为样品培养时间, 单位为 h; V 为样品体积, 单位为 dm³; BP 为细菌生产力, 单位为 μg/(dm³·h); 1.55×10^6 为细菌吸收 1mol 亮氨酸转换为碳生产量(以 μg 计) 的转换系数, 单位为 μg/mmol。

1.5 数据统计分析

数据分析采用 Surfer 8.0、SPSS 17.0 和 CANOCO 5.0 分别对采样站位地理位置进行制图及对细菌丰度和温度、盐度和营养盐等环境参数之间做皮尔森相关性分析和 RDA(冗余度) 分析。

2 结果与讨论

2.1 可培养细菌总数、细菌总数与细菌生产力的分布

8 月南海北部各站位表层海水环境要素、可培养细菌总数、细菌总数和细菌生产力的水平分布如表 1。结果显示, 近珠江口的 A9 站位的水

温、盐度均低于其他 4 个站位, A9 站位的 NO₃-N、SiO₃-Si 和 NO₂-N 均高于离岸较远的其他 4 个站位。可培养细菌总数变化范围是 $3.70 \times 10^2 \sim 1.42 \times 10^3$ CFU/mL, 从珠江口到南海北部, 其数量增加了一个数量级; 细菌总数变化范围是 $5.12 \times 10^5 \sim 1.61 \times 10^6$ cells/mL, 除 A9 站位为 1.61×10^6 cells/mL 外, 其余站位均为 10⁵ 数量级; 细菌生产力的变化范围是 0.03 ~ 0.40 mg/m³/h, A9 站位明显高于其它站位。

由结果可知, 从珠江口到南海北部海域, 可培养细菌总数逐渐增高, 而细菌总数和细菌生产力逐渐降低。这表明, 珠江口海域存在大量不可培养细菌。长江口与本研究可培养细菌的数量级一致^[3]。渤海湾天津海域的可培养细菌平均值比本研究高一个数量级, 推测因渤海湾靠近陆地, 陆源径流注入影响该海域水环境^[4], 而本研究中除 A9 站位, 其余站位主要在深海区, 营养盐较珠江口海域低, 因而出现这一结果。A9 站位由于靠近珠江口, 陆源注入的径流携带大量的营养盐, 使珠江口水域的营养盐高于南海北部海域, 李和阳等人研究珠江口内湾的可培养细菌和细菌总数结果显示其数量级与本研究中 A9 站位一致^[5]。有报道指出, 陆源输入的营养盐 (NO₃-N、SiO₃-Si、NO₂-N 和 PO₄-P) 对于细菌的生长和分布具有重要影响^[6]。高营养盐的环境条件为细菌的生长繁殖创造了良好的条件, 因而出现近珠江口海域高细菌总数和细菌生产力的结果。有研究显示南海南部海域细菌总数为 10⁵ cells/mL^[7], 这一结果与本文一致, 说明南海深海海域环境较稳定。

8 月南海北部 K3 和 seats 站位环境要素、可培养细菌总数和细菌生产力的垂直分布如表 2。K3 和 seats 站位的垂直方向, 温度逐降低, 盐度表层低于底层, NO₃-N, SiO₃-Si 和 PO₄-P 逐渐增大。在 K3 站位, 可培养细菌的变化范围是 $1.08 \times 10^3 \sim 9.00 \times 10^3$ CFU/mL, 细菌生产力变化范围是 0.01 ~ 0.08 mg/m³/h, 随深度的增加, 细菌生产力逐渐减小; seats 站位, 可培养细菌的变化范围是 $1.32 \times 10^3 \sim 2.26 \times 10^3$ CFU/mL, 细菌生产力变化范围是 0.01 ~ 0.06 mg/m³/h, 其中表层海水中细菌生产力最高。

表 1 可培养细菌总数、细菌总数与细菌生产力的水平分布
Tab.1 Numbers of cultured bacteria total and bacterial productivity in horizontal distribution

站位	温度/°C	盐度	NO ₃ -N	SiO ₃ -Si	NO ₂ -N	PO ₄ -P	可培养细菌	细菌总数	细菌生产力
			/μmol·L ⁻¹	/μmol·L ⁻¹	/μmol·L ⁻¹	/μmol·L ⁻¹	总数/CFU·mL ⁻¹	/cells·mL ⁻¹	/mg·m ⁻³ ·h ⁻¹
A9	27.68	19.98	59.29	56.24	5.68	0.40	6.15 × 10 ²	1.61 × 10 ⁶	0.40
J2	29.32	33.25	0.09	0.63	0.02	0.18	3.70 × 10 ²	6.57 × 10 ⁵	0.18
J4	30.02	33.51	0.09	0.25	0.01	0.17	7.00 × 10 ²	5.12 × 10 ⁵	0.03
K3	29.78	33.37	0.06	1.29	0.02	0.19	1.42 × 10 ³	6.58 × 10 ⁵	0.08
seats	29.61	33.27	0.13	0.75	0.01	0.20	1.32 × 10 ³	5.74 × 10 ⁵	0.19

由结果可知,南海北部海域垂直断面分布大量的可培养细菌,在垂直方向的分布没有明显的规律,这一结果与东海和黄海水域相似^[8]。长江口垂直断面可培养细菌数量级与本研究结果一致^[3]。本研究中 K3 和 seats 站位的垂直断面均表现出表层细菌生产力高于底层,推测因浮游植物

主要在真光层内生长繁殖,而以浮游植物为食物的浮游动物摄食和排泄也多发生于真光层内,因生物的频繁活动,使得水体中溶解有机物浓度增加,尽管细菌的生长不受光的限制,但充足的营养物质环境,使得真光层内细菌生产力显著高于真光层以下的水层。

表 2 可培养细菌总数与细菌生产力的垂直分布
Tab.2 Numbers of cultured bacteria and bacterial productivity in vertical distribution

站位	深度/m	温度/°C	盐度	NO ₃ -N	SiO ₃ -Si	NO ₂ -N	PO ₄ -P	可培养细菌总	细菌生产力
				/μmol·L ⁻¹	/μmol·L ⁻¹	/μmol·L ⁻¹	/μmol·L ⁻¹	数/CFU·mL ⁻¹	/mg·m ⁻³ ·h ⁻¹
K3	0	29.78	33.37	0.06	1.29	0.02	0.19	1.42 × 10 ³	0.08
	75	22.27	34.22	1.6	2.08	0.27	0.36	9.00 × 10 ³	0.03
	200	15.63	34.56	15.00	17.80	0.01	1.12	1.87 × 10 ³	0.01
	1000	4.36	34.53	34.47	108.36	0.01	8.95	1.08 × 10 ³	0.01
seats	0	29.61	33.27	0.13	0.75	0.01	0.20	1.32 × 10 ³	0.06
	75	21.10	34.34	2.48	3.64	0.25	0.42	2.26 × 10 ³	0.01
	200	14.35	34.53	18.77	22.20	0.01	1.26	1.40 × 10 ³	0.02
	1000	4.60	34.52	36.29	106.98	0.01	2.30	2.00 × 10 ³	0.01

2.2 可培养细菌总数、细菌总数和细菌生产力与环境因子的关系

水平方向,可培养细菌总数、细菌总数和细菌生产力与环境因子的关系如图 2。细菌总数与 NO₃-N、SiO₃-Si、NO₂-N、PO₄-P 和细菌生产力呈极显著正相关(P < 0.01),与温度和盐度呈极显著负相关(P < 0.01);细菌生产力与 NO₃-N、SiO₃-Si、NO₂-N 和 PO₄-P 呈显著正相关(P < 0.05),与温度呈极显著负相关(P < 0.01),与盐度呈显著负相关(P < 0.05)。结果表明,南海北部表层海水中温度、盐度、NO₃-N、SiO₃-Si、NO₂-N 和 PO₄-P 对细菌总数和细菌生产力均有影响。

温度影响细菌酶的活性,对于控制细菌新陈代谢速率有重要作用,所以海水温度是影响细菌总数和细菌生产力的重要因素,大量室内培养和野外观测都报道了海水温度与细菌数量呈正相关的现象^[9-10]。而在本研究中,细菌总数和细菌生产力与温度呈显著负相关,推测在珠江口附近的

A9 站位高营养盐,为细菌的生命活动提供了丰富的营养物质,在深海大洋表层海水中,环境较稳定,尽管温度适宜,但营养盐显著低于珠江口水域,从而限制了细菌的生命活动,因而出现这一结果。细菌总数与盐度呈负相关,推测可能大部分营养盐来源于外源输入,随河水注入河口沿岸水域,且随着海水的稀释而逐渐下降,因此呈现与盐度负相关的关系^[11]。水体中的营养盐是细菌维持生命活动、生长繁殖最重要的营养源,在真光层海水中,细菌可以吸收利用铵盐并作为氮源^[12],铵盐可以支持细菌 35% ~ 60% 的氮需求^[13]。有研究表明,氨氮和有机氮是细菌主要的氮源,大部分的 NO₃-N 可能被转运到近岸和深海陆架^[14]。由于理化因子的影响,NO₃-N 作为细菌的氮源之一,在海洋生态系统中发挥着重要的生态作用,细菌同化吸收 NO₃-N,在支持细菌生产力方面的作用不容忽视。在硝态氮丰富的泰晤士河口内部,细菌对硝态氮吸收较多^[15],有学者研究表明,在

中国南海珠江口盐度梯度上,通过功能基因 *nasA* 揭示出硝酸盐同化细菌的丰度受到盐度和营养盐的共同影响,从近岸的珠江口到南海北部的环境梯度上硝酸盐同化细菌的丰度在近岸较高^[16],这与本文的细菌总数与 $\text{NO}_3\text{-N}$ 和 $\text{NO}_2\text{-N}$ 呈正相关的结论相一致。在长江口海域,可培养细菌与 $\text{NO}_3\text{-N}$ 和 $\text{PO}_4\text{-P}$ 呈显著正相关 ($P < 0.05$)^[4],而在珠江口低氧区,可培养细菌与 $\text{NO}_3\text{-N}$ 和 $\text{PO}_4\text{-P}$ 呈显著正相关 ($P < 0.05$)^[2],渤海湾与 $\text{NO}_2\text{-N}$ 呈显著正相关 ($P < 0.05$)^[17]。目前细菌在海洋生态系统中的丰度数据有限,而有限的数据显示在不同海区细菌的丰度差异较大,最主要的原因可能与调查的海区、研究方法等因素有关^[18]。细菌在海洋生态系统中所发挥的重要功能还未被完全认识。以后对该领域的研究应从分子水平出发,有助于充分认识细菌在海洋生态系统中的作用,从而揭示该功能类群对海洋生态系统的重要贡献。

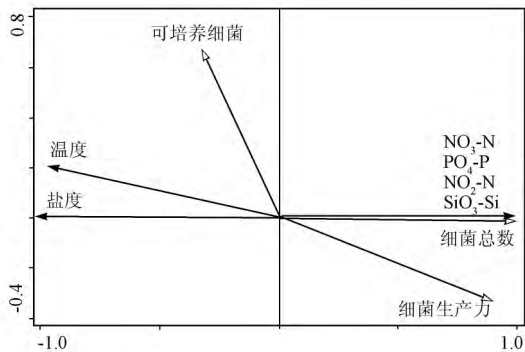


图2 水平方向可培养细菌总数、细菌总数和细菌生产力与环境因子的关系

Fig. 2 RDA analysis of culturable bacterial abundance, total bacteria and production with environment factors in horizontal distribution

在 K3 的垂直断面,可培养细菌与温度和 $\text{NO}_2\text{-N}$ 呈显著正相关 ($P < 0.05$),细菌生产力与温度显著正相关 ($P < 0.05$),与盐度呈显著负相关 ($P < 0.05$) (如图4);在 seats 站位,可培养细菌与 $\text{NO}_2\text{-N}$ 呈显著正相关 ($P < 0.05$),与 $\text{NO}_3\text{-N}$ 和 $\text{SiO}_3\text{-Si}$ 呈显著负相关 ($P < 0.05$),细菌生产力与温度显著正相关 ($P < 0.05$),与盐度呈极显著负相关 ($P < 0.01$),与 $\text{NO}_3\text{-N}$ 和 $\text{PO}_4\text{-P}$ 呈显著负相关 ($P < 0.05$) (如图3)。结果表明影响南海北部垂直断面水域可培养细菌总数的主要因素是温度和 $\text{NO}_2\text{-N}$,影响细菌生产力的主要因素是温

度和盐度。

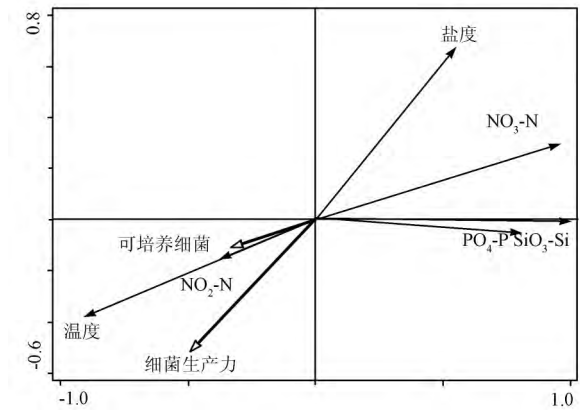


图3 K3 站位垂直方向可培养细菌总数、细菌总数和细菌生产力与环境因子的关系

Fig. 3 RDA analysis of culturable bacterial abundance and production with environment factors in vertical distribution

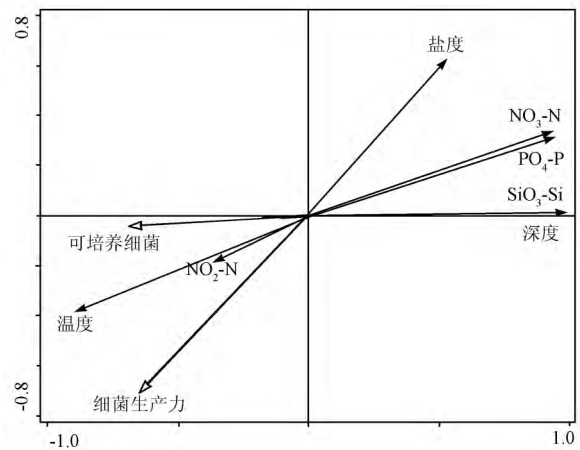


图4 seats 站位垂直方向可培养细菌总数、细菌总数和细菌生产力与环境因子的关系

Fig. 4 RDA analysis of bacterial abundance and production with environment factors in vertical distribution

海水温度可影响海洋细菌的新陈代谢能力,直接对其生产力产生很大影响。水温也可显著影响海区的初级生产力,导致海区的溶解有机质含量发生改变,从而对细菌生产力产生间接影响。在垂直断面,太阳辐射引起表层水温变化,通过海水内部的热交换向深层传递,由于受风力、热力及水团相互作用等影响,使水温在垂直方向的上部表现出较显著地温跃层,在本研究中出现,垂直断面可培养细菌和细菌生产力与水温呈显著正相关^[19]。在水体中,研究发现深层水比表层水中 $\text{NO}_3\text{-N}$ 吸收比例大^[20]。在大西洋中部海湾,底层水中细菌的吸收能力是表层水的 2.5 倍^[21]。有研究发现全球典型海洋环境中,硝酸盐同化细菌

分布具有区域性特点,垂直梯度上,硝酸盐同化细菌功能基因多样性指数(Shannon)揭示了其在东海陆架底层(90 m)和南海及印度洋中层海水(500~800 m)^[22]的群落组成尤其丰富,推测受到真光层浮游植物氮源利用的影响,硝酸盐同化细菌的分布海区更广泛,可以分布到整个水体,这与NO₃-N异化过程不同,NO₃-N同化还原过程不受氧的限制^[23],而NO₃-N被异化还原成氮气或者铵的过程主要发生在低氧或缺氧的环境中,硝酸盐同化细菌可以分布到任何水层,因而在垂直方向上,出现本结论中可培养细菌和细菌生产力与NO₃-N呈现正相关的现象。

3 结 论

(1) 从珠江口到南海北部海域,水平方向,可培养细菌总数变化范围是 $3.70 \times 10^2 \sim 1.42 \times 10^3$ CFU/mL,细菌总数变化范围是 $5.12 \times 10^5 \sim 1.61 \times 10^6$ cells/mL,细菌总数和细菌生产力的趋势均为逐渐降低;垂直方向由表层到底层,可培养细菌变化范围是 $1.08 \times 10^3 \sim 9.00 \times 10^3$ CFU/mL,其趋势为先增加后降低,细菌生产力变化范围是 $0.01 \sim 0.08$ mg/m³/h,其趋势为逐渐降低。

(2) 影响南海北部水平方向表层海水细菌总数和细菌生产力的主要因子是温度、盐度、NO₃-N、SiO₃-Si、NO₂-N和PO₄-P($P < 0.05$);南海北部垂直断面水域影响可培养细菌总数的主要因子是NO₂-N,影响细菌生产力的主要因子是温度和盐度($P < 0.05$)。

致谢:感谢厦门大学提供航次营养盐及温度盐度资料;感谢中科院南海海洋研究所“实验1号”船长及全体船员在样品采集过程中给予的帮助。

参考文献:

[1] CHO B C, AZAM F. Major role of bacteria in biogeochemical fluxes in the ocean's interior[J]. *Nature*, 1988, 332(6163): 441-443.
 [2] WHITE P A, KALFF J, RASMUSSEN J B, et al. The effect of temperature and algal biomass on bacterial production and specific growth rate in freshwater and marine habitats[J]. *Microbial Ecology*, 1991, 21(1): 99-118.
 [3] 杜萍,刘晶晶,曾江宁,等.长江口低氧区异养细菌及氮磷细菌分布[J]. *应用生态学报*, 2011, 22(5): 1316-1324.
 [4] 乔旭东.渤海湾天津海域的细菌学研究[D].青岛:中国海洋大学,2005.
 [5] 李和阳,陈明霞,李刚,等.深圳海域细菌总数及可培养细菌总数的分布及其在环境评价中的应用研究[J]. *海洋环境科*

学, 2011, 30(4): 487-491.
 [6] 季云,李道季.长江口邻近海域浮游细菌分布与环境因子的关系[J]. *海洋通报*, 2007, 26(6): 9-18.
 [7] 侯瑞,白洁,刘小沙,等.南海南部海域异养浮游细菌生长对外源营养物的响应[J]. *中国海洋大学学报*, 2015, 45(10): 103-108.
 [8] 赵三军,肖天,岳海东.秋季东、黄海异养细菌(*Heterotrophic Bacteria*)的分布特点[J]. *海洋与湖沼*, 2003, 34(3): 295-305.
 [9] PUDDU A, LA FERLA R, ALLEGRA A, et al. Seasonal and spatial distribution of bacterial production and biomass along a salinity gradient (Northern Adriatic Sea) [M] // TAMMINEN T, KUOSA H. *Eutrophication in Planktonic Ecosystems: Food Web Dynamics and Elemental Cycling*. Netherlands: Springer, 1998: 271-282.
 [10] TUOMI P, SUOMINEN K, AUTIO R. Phytoplankton and bacterioplankton production and bacterial biomass in a fjord-like bay-open sea gradient[J]. *Hydrobiologia*, 1999, 393: 141-150.
 [11] 宋星宇,刘华雪,黄良民,等.南海北部夏季基础生物生产力分布特征及影响因素[J]. *生态学报*, 2010, 30(23): 6409-6417.
 [12] WHEELER P A, KIRCHMAN D L. Utilization of inorganic and organic nitrogen by bacteria in marine systems[J]. *Limnology and Oceanography*, 1986, 31(5): 998-1009.
 [13] TUPAS L M, KOIKE I, KARL D M, et al. Nitrogen metabolism by heterotrophic bacterial assemblages in Antarctic coastal waters[J]. *Polar Biology*, 1994, 14(3): 195-204.
 [14] YUAN X C, GLIBERT P M, XU J, et al. Inorganic and organic nitrogen uptake by phytoplankton and bacteria in Hong Kong waters[J]. *Estuaries and Coasts*, 2012, 35(1): 325-334.
 [15] MIDDELBURG J J, NIEUWENHUIZE J. Nitrogen uptake by heterotrophic bacteria and phytoplankton in the nitrate-rich Thames estuary[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2000, 203: 13-21.
 [16] CAI H Y, JIAO N Z. Diversity and abundance of nitrate assimilation genes in the northern south China Sea[J]. *Microbial Ecology*, 2008, 56(4): 751-764.
 [17] 乔旭东,唐学玺,肖慧,等.渤海湾近岸海域的细菌数量分析[J]. *中国海洋大学学报*, 2007, 37(2): 273-276.
 [18] STEPANAUSKAS R, SIERACKI M E. Matching phylogeny and metabolism in the uncultured marine bacteria, one cell at a time[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(21): 9052-9057.
 [19] 白洁,张昊飞,李岩然,等.海洋异养浮游细菌生物量及生产力的制约因素[J]. *中国海洋大学学报*, 2004, 34(4): 594-602.
 [20] ALLEN A E, HOWARD-JONES M H, BOOTH M G, et al. Importance of heterotrophic bacterial assimilation of ammonium and nitrate in the Barents Sea during summer[J]. *Journal of Marine Systems*, 2002, 38(1/2): 93-108.
 [21] BRADLEY P B, SANDERSON M P, FRISCHER M E, et al. Inorganic and organic nitrogen uptake by phytoplankton and heterotrophic bacteria in the stratified Mid-Atlantic Bight[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2010, 88(4): 429-441.
 [22] JIANG XX, DANG HY, JIAO N Z. Ubiquity and diversity of heterotrophic bacterial *nasA* genes in diverse marine environments[J]. *PLoS One*, 2015, 10(2): e0117473.
 [23] GONZÁLEZ P J, CORREIA C, MOURA I, et al. Bacterial nitrate reductases: molecular and biological aspects of nitrate reduction[J]. *Journal of Inorganic Biochemistry*, 2006, 100(5/6): 1015-1023.