

学校编码: 10384

密级_____

学号: 22620070153924

厦门大学

博士学位论文

海洋微型蓝细菌及其短尾噬菌体的多样性 与全球分布特征以及蓝细菌长尾噬菌体的 基因组学研究

Global distribution patterns and diversity of marine
picocyanobacteria and cyanobacterial podoviruses and the
genomics of cyanobacterial siphoviruses

黄思军

指导教师姓名: 焦念志 教授

专业名称: 环境科学

论文提交日期: 2011年11月

论文答辩日期: 2011年12月

2011年12月

厦门大学学位论文原创性声明

本人呈交的学位论文是本人在导师指导下,独立完成的研究成果。本人在论文写作中参考其他个人或集体已经发表的研究成果,均在文中以适当方式明确标明,并符合法律规范和《厦门大学研究生学术活动规范(试行)》。

另外,该学位论文为()课题(组)的研究成果,获得()课题(组)经费或实验室的资助,在()实验室完成。(请在以上括号内填写课题或课题组负责人或实验室名称,未有此项声明内容的,可以不作特别声明。)

声明人(签名):

年 月 日

厦门大学学位论文著作权使用声明

本人同意厦门大学根据《中华人民共和国学位条例暂行实施办法》等规定保留和使用此学位论文，并向主管部门或其指定机构送交学位论文（包括纸质版和电子版），允许学位论文进入厦门大学图书馆及其数据库被查阅、借阅。本人同意厦门大学将学位论文加入全国博士、硕士学位论文共建单位数据库进行检索，将学位论文的标题和摘要汇编出版，采用影印、缩印或者其它方式合理复制学位论文。

本学位论文属于：

（ ） 1.经厦门大学保密委员会审查核定的保密学位论文，
于 年 月 日解密，解密后适用上述授权。

（ ） 2.不保密，适用上述授权。

（请在以上相应括号内打“√”或填上相应内容。保密学位论文应是已经厦门大学保密委员会审定过的学位论文，未经厦门大学保密委员会审定的学位论文均为公开学位论文。此声明栏不填写的，默认为公开学位论文，均适用上述授权。）

声明人（签名）：

年 月 日

目 录

摘 要.....	VI
ABSTRACT.....	VIII
第一章 前言	1
1.1 海洋微生物生态学研究的发展历程.....	1
1.2 海洋微型蓝细菌研究的发展历程及现状.....	8
1.2.1 蓝细菌简介.....	8
1.2.2 原绿球藻	10
1.2.3 聚球藻.....	15
1.3 蓝细菌噬菌体研究的发展历程及现状.....	22
1.3.1 噬菌体及蓝细菌噬菌体简介.....	22
1.3.2 蓝细菌肌尾噬菌体.....	25
1.3.3 蓝细菌短尾噬菌体	29
1.3.4 蓝细菌长尾噬菌体.....	32
1.4 本论文的设计与研究意义.....	34
第二章 海洋微型蓝细菌的遗传多样性以及生态适应类型的研究....	36
2.1 研究背景.....	37
2.2 材料和方法	38
2.2.1 采样和环境参数的测定.....	38
2.2.2 DNA 提取, PCR 扩增和克隆文库构建	38
2.2.3 系统发育分析与统计分析.....	40
2.3 结果.....	41
2.3.1 采样站位的环境参数.....	41
2.3.2 海洋微型蓝细菌 16S-23S rRNA ITS 基因序列系统发育分析.....	44
2.3.3 统计分析.....	48
2.4 讨论.....	53
2.4.1 海洋原绿球藻的多样性与全球分布特征.....	53
2.4.2 海洋聚球藻的多样性与全球分布特征.....	55
第三章 蓝细菌短尾噬菌体的多样性与分布特征	57

3.1 研究背景	58
3.2 材料与方法	59
3.2.1 采样和环境参数的测定.....	59
3.2.2 DNA 提取, PCR 扩增和克隆文库构建.....	60
3.2.3 系统发育分析.....	61
3.2.4 统计分析.....	61
3.3 结果	61
3.3.1 采样站位的环境参数.....	61
3.3.2 蓝细菌短尾噬菌体全球分布的主要类群.....	62
3.4 讨论	68
3.4.1 蓝细菌短尾噬菌体的多样性.....	68
3.4.2 蓝细菌短尾噬菌体的全球分布特征.....	70
第四章 蓝细菌长尾噬菌体的基因组学研究	71
4.1 研究背景	72
4.2 材料和方法	74
4.2.1 蓝细菌长尾噬菌体 DNA 提取.....	74
4.2.2 蓝细菌长尾噬菌体基因组测序以及拼接.....	75
4.2.3 蓝细菌长尾噬菌体基因组注释.....	75
4.2.4 系统发育分析.....	75
4.3 结果	75
4.3.1 四株蓝细菌长尾噬菌体的全基因组.....	75
4.3.2 蓝细菌长尾噬菌体的比较基因组学.....	87
4.3.3 蓝细菌长尾噬菌体的溶源性.....	97
4.4 讨论	101
4.4.1 蓝细菌长尾噬菌体基因组的新类型.....	101
4.4.2 蓝细菌长尾噬菌体基因组不显著的溶源性特征.....	101
4.4.3 光合基因在蓝细菌噬菌体中的不均等分布.....	102
第五章 本论文的主要结论和创新点	104
5.1 主要结论	104
5.2 创新点	105
参 考 文 献	106
攻读博士学位期间完成的论文	122

致 谢.....123

厦门大学博硕士论文摘要库

Contents

ABSTRACT (In Chinese)..... VI

ABSTRACT (In English) VIII

Chapter 1 Preface.....1

1.1 Major progresses in microbial oceanography.....1

1.2 Major progresses and current research status of marine picocyanobacteria8

 1.2.1 Brief introduction about marine picocyanobacteria.....8

 1.2.2 Prochlorococcus..... 10

 1.2.3 Synechococcus..... 15

1.3 Major progresses and current research status of marine picocyanophage.22

 1.3.1 Brief introduction about phage and cyanophage.....22

 1.3.2 Cyanomyovirus.....25

 1.3.3 Cyanopodovirus.....29

 1.3.4 Cyanosiphovirus.....32

1.4 Design of this thesis and research significance34

Chapter 2 Genotypes and ecotypes of marine picocyanobacteria in global oceans36

2.1 Background.....37

2.2 Materials and Methods38

 2.2.1 Sampling and determination of environmental variables38

 2.2.2 DNA extraction, PCR amplification and clone library construction38

 2.2.3 Phylogenetic analysis.....40

2.3 Results.....41

 2.3.1 Environmental variables in the sampling sites.....41

 2.3.2 Phylogenetic analysis of picocyanobacterial 16S-23S ITS rRNA gene libraries44

 2.3.3 Staticstical analysis48

2.4 Discussion53

 2.4.1 Diversity and distribution pattern of Prochlorococcus53

 2.4.2 Diversity and distribution pattern of Synechococcus55

Chapter 3 Diversity and distribution of cyanopodoviruses in global oceans57

3.1 Background.....58

3.2 Materials and Methods	59
3.2.1 Sampling and determination of environmental variables	59
3.2.2 DNA extraction, PCR amplification and clone library construction	60
3.2.3 Phylogenetic analysis	61
3.2.4 Statistical analysis	61
3.3 Results.....	61
3.3.1 Analysis of environmental variables.....	61
3.3.2 Diversity of DNA polymerase gene in cyanopodoviruses.....	62
3.4 Discussion	68
3.4.1 Diversity of cyanopodoviruses	68
3.4.2 Distribution pattern of cyanopodoviruses in global oceans.....	70
Chapter 4 Genomics of cyanosiphoviruses.....	71
4.1 Background	72
4.2 Materials and Methods	74
4.2.1 Genomic DNA extraction of cyanosiphoviruses	74
4.2.2 Whole genome sequencing and assembly.....	75
4.2.3 Annotation.....	75
4.2.4 Phylogenetic analysis.....	75
4.3 Results.....	75
4.3.1 Complete genome sequences of four cyanosiphoviruses.....	75
4.3.2 Comparative genomic analysis results.....	87
4.3.3 Lysogeny signature in cyanosiphovirus genomes.....	97
4.4 Discussion	101
4.4.1 Subtypes of cyanosiphoviruses	101
4.4.2 Ancient lysogeny between cyanosiphoviruses and hosts.....	101
4.4.3 Photosynthetic genes in cyanosiphoviruses	102
Chapter 5 Conclusions and originality of this thesis	104
5.1 Major conclusions.....	104
5.2 Originality	105
References	106
Publications during graduate study	122
Acknowledgements	123

摘要

海洋微型蓝细菌（picocyanobacteria）是海洋中最重要的初级生产者之一。原绿球藻（*Prochlorococcus*）和聚球藻（*Synechococcus*）是海洋微型蓝细菌最重要的两个类群。它们具有很高的遗传多样性，各自的基因型（genotype）对海洋环境的适应而产生多样化，形成了一系列生态型（ecotype）。原绿球藻依据对光照强度的适应分为高光适应型（high-light adapted ecotypes）与低光适应型（low-light adapted ecotypes）两大类，两者又分别包括一些低一级的生态型。聚球藻同样也拥有近20个已知的基因型，其中I-IV型在海洋环境中丰度最高。然而，研究表明，现有的海洋微型蓝细菌的基因型还不足以覆盖它们所有的多样性，因此，认识新的海洋微型蓝细菌基因型是本论文研究的重点内容之一。

海洋微型蓝细菌的病毒，俗称蓝细菌噬菌体（cyanophage），可以通过裂解宿主来控制宿主的群落结构，同时释放C、N、P等营养元素；蓝细菌噬菌体还可以介导基因交换，对宿主的进化产生重要的影响。目前认识的海洋微型蓝细菌的噬菌体都是来自有尾噬菌体目（*Caudovirale*）的三个科：肌尾噬菌体（*Myoviridae*），短尾噬菌体（*Podoviridae*）与长尾噬菌体（*Siphoviridae*）。肌尾噬菌体与短尾噬菌体是海洋中最普遍的蓝细菌噬菌体类群；前者具有交叉感染不同宿主菌株的能力，而后者基本是宿主专一性的。前人对蓝细菌肌尾噬菌体遗传多样性的研究已经取得了非常重要的进展，然而，蓝细菌短尾噬菌体的遗传多样性与分布特征却鲜有研究。同时，随着基因组学时代的到来，蓝细菌肌尾噬菌体与短尾噬菌体的基因组研究也取得了举世瞩目的成绩，特别是在蓝细菌噬菌体中发现光合作用基因（photosynthesis genes）将这一领域推向海洋微型生物生态学的最前沿。但是，目前对蓝细菌长尾噬菌体的基因组研究还非常缺乏。因此，我们对聚球藻长尾噬菌体全基因组的分析将为这一领域提供非常重要的信息。

本论文从以下几个方面展开研究并取得了一些对海洋微型蓝细菌、微型蓝细菌短尾噬菌体的遗传多样性以及蓝细菌噬菌体基因组学的认识。

1. 基于16S-23S rRNA ITS基因序列对北大西洋、赤道太平洋与南太平洋、白令海与楚科奇海以及中国南海等海区微型蓝细菌的遗传多样性进行了较广泛的调查，证实了前人发现的高光型与低光型的原绿球藻生态类型以及适应性，并第一次揭示了聚球藻5.3类群的多样性，初步认识这一类群的分布特征。

发现聚球藻5.2类群中的某些基因型可能适应于高纬度、低温的中富营养条件的环境，甚至是极地海区。

2. 基于DNA聚合酶基因（DNA polymerase）在全球海洋尺度上探讨海洋微型蓝细菌短尾噬菌体的遗传多样性，发现蓝细菌短尾噬菌体某些类群遍布各种环境，而有些类群仅在有限的海洋环境发现。外海环境中蓝细菌短尾噬菌体的类群多样性明显低于河口环境。我们并未发现蓝细菌短尾噬菌体在不同的海洋环境中分布的特异性——即基因型的分布与环境因子没有显著的相关性，这可能与一株蓝细菌可以被多种不同的短尾噬菌体类群感染有关。
3. 本研究对四株聚球藻长尾噬菌体以及一株前人发表的原绿球藻长尾噬菌体（Sullivan et al., 2009）的全基因组进行比较分析，发现蓝细菌长尾噬菌体可以分为三个在遗传与形态上具有显著区分的类群。蓝细菌长尾噬菌体不编码光合作用基因，却与宿主共享部分与细胞DNA代谢相关的同源基因。通过对一些具代表性的同源基因的系统发育分析，我们认为海洋微型蓝细菌可能在进化的早期——主要基因型形成之前，通过前噬菌体的整合或者同源重组从噬菌体中获得与DNA代谢、复制或者整合相关的基因。然而，整合入海洋微型蓝细菌祖先的前噬菌体在进化过程中逐渐丢失，减小宿主的基因组大小，有利于宿主适应开阔大洋的寡营养条件。因而，海洋微型蓝细菌对噬菌体基因选择性的保留是其适应性的表现。

关键词：原绿球藻；海洋聚球藻；海洋微型蓝细菌噬菌体

Abstract

Picocyanobacteria of genera *Prochlorococcus* and *Synechococcus* are among the most important primary producers in the ocean. It has been known that there are distinct genetic populations of *Prochlorococcus* that adapt to different marine environments, forming genotypes and ecotypes, such as the high-light adapted and low-light adapted ones which respectively dominate upper and lower euphotic zone in the ocean. *Synechococcus* are also featured as their highly diverse populations that are distributed across much broader marine ecosystems than *Prochlorococcus*. Up to date, at least 20 clades of *Synechococcus* genotypes were delineated, among which clades I-IV appear to be most abundant. However, all the known genotypes cannot cover the whole community of marine picocyanobacteria and therefore, our study aims to extend our knowledge about picocyanobacterial diversity.

Viruses that infect marine picocyanobacteria (cyanophages) are important in the marine ecosystem. Firstly, they cause a great deal of host mortality and therefore are responsible for a significant amount of nutrient such as C, N, P releasing back to the environments. Secondly, they mediate horizontal gene transfer that can greatly influence the hosts' evolution. To date, all the cyanophage cultures fell into the *Caudovirale* order which includes three families, *Myoviridae*, *Podoviridae* and *Siphoviridae*. A decade ago, the finding of photosynthesis genes in cyanophage genomes led tremendous studies on the cyanophage-picocyanobacteria system. Although great efforts have been put in the research on genetic diversity and genomics of cyanomyoviruses, little is known about the genetic extent of cyanopodoviruses or the genomic information of cyanosiphoviruses. Thus, the present study has also focused on the genomics of cyanosiphoviruses and made the following progresses:

- 1 Our survey on the genetic diversity of *Prochlorococcus* and *Synechococcus* across global oceans revealed that although the distribution pattern of known genotypes in this study mostly agreed with previous studies, novel picocyanobacterial lineages were found and exhibit unexplored niche adaptations. Firstly, *Synechococcus* in subcluster 5.3 have greater diversity than expected and appear to have diversified into genotypes that adapted to different light conditions. Secondly, *Synechococcus* genotype CB5 in subcluster 5.2 was found dominant in the Bering Sea and the Chukchi Sea, suggesting that they might have adapted to

the meso-to-eutrophic high-latitude oceans.

- 2 We studied the genetic diversity of marine cyanopodoviruses using the gene marker of viral DNA polymerase and compared our results to those from the Chesapeake Bay previously published by Chen et al. (2009). We found a clade of cyanopodoviruses ubiquitous among all the sampling area in our study, while others were site-specific. Much fewer genotypes were detected among oceanic samples than coastal or estuarine ones, suggesting lower diversity of cyanopodoviruses in oligotrophic oceans. There was no environmental factors found that have significant correlation with the distribution of cyanopodovirus clades, which may be owing to, at least in part, the factor that one picocyanobacterial strain could be infected by genetically distant podoviruses.
- 3 Genomic study based on four *Synechococcus* siphoviruses in our work and one *Prochlorococcus* siphoviruses published previously (Sullivan et al., 2009) revealed three distinct cyanosiphovirus groups that reflect their morphological differences and phylogenetical distance. Compared to the monophyletic cyanomyoviruses (a single T4-like type) and cyanopodoviruses (a single T7-like type), cyanosiphoviruses are polyphyletic. We did not find photosynthesis genes in cyanosiphovirus genomes, which are commonly obtained by cyanopodoviruses and cyanomyoviruses. A bulk of homologous genes was detected between cyanosiphoviruses and their marine picocyanobacterial hosts, which are mostly related to DNA metabolism, replication and integration. Based on the phylogenetic analyses on those genes, we inferred that picocyanobacterial hosts had acquired those genes before the descent of their major lineages, possibly owing to prophage-integration.

Keywords: *Prochlorococcus*; *Synechococcus*; cyanophages that infect marine picocyanobacteria

第一章 前言

1.1 海洋微生物生态学研究的发展历程

海洋微生物 (marine microbes) 驱动着地球生物化学循环, 对海洋中碳、氮、磷、硫、硅等元素的循环起着至关重要的作用, 同时海洋微生物对全球变化 (global change) 的响应与影响是当前海洋生态学研究的热点。海洋微生物包括细菌 (bacteria), 古菌 (archaea) 以及原生生物 (protists), 它们一般属于单细胞生物, 粒径小于 100 微米 (μm), 需要使用显微镜才能观测到。我们通常所说的海洋微型生物是指粒径为 2-20 微米的纳微型浮游生物 (nanoplankton) 与 0.2-2 微米的皮微型浮游生物 (picoplankton)。海洋微型生物包括细菌、古菌与微型真核类, 它们是驱动海洋生物地球化学循环的主要生物因素。微型生物生态学是海洋生态学研究的焦点与取得重大进展的领域。一般认为病毒 (virus) 是一种有机体而非真正意义的生命体, 从而不被纳入严格意义的生物或微生物范畴。然而, 病毒对海洋生态系统的意义极其重要, 缺少它们对海洋微生物种群的调控与对地球生物化学循环的促进, 海洋将如同一潭死水。因此, 海洋病毒也是海洋微生物生态学研究的重要范畴之一。

生物技术的发展日新月异, 引领着生命科学领域的重大发现, 如晶体 X 射线衍射技术贡献于 DNA 双螺旋结构的发现, DNA 末端测序技术促进人类基因组计划, 以及聚合酶链式反应 (polymerase chain reaction, PCR) 应用于当今千千万万的生物学实验。新兴生物技术应用海洋微型生物生态学总是滞后于经典生命科学领域。然而, 正是这些稍微滞后的“引进”, 给人们认识海洋微生物及其生态效应带来了巨大的贡献, 如透射电子显微镜技术 (transmission electronic microscope, TEM)、落射荧光显微镜技术 (epi-fluorescence microscope, EFM)、流式细胞技术 (flow cytometry, FCM) 与现代分子生物学技术 (molecular technology)。

自 1674 年列文虎克 (Antoni van Leeuwenhoek) 自制显微镜观测到第一个细胞之后, 显微技术经过几百年的发展, 在 20 世纪实现了技术的革命, 科学家们发明了各种电子显微镜并改进了光学显微镜, 包括透射电子显微镜与落射荧光显微镜。这两种显微技术对观察、鉴定、计数微生物, 以及更加微小的病毒颗粒, 提供了方便而精细的工具, 对于发现海洋中非常重要的初级生产者——微型蓝细

菌，以及海洋浮游病毒功不可没。20 世纪 80 年代中期，流式细胞技术被应用于海洋微生物生态学研究。流式细胞技术对海洋微生物的快速检测极大地加速了人们对海洋中具有重大生态意义的微生物类群的认识，其中就包括发现海洋中最重要的初级生产者原绿球藻 (*Prochlorococcus*) 以及广泛分布的异养细菌 SAR11 类群。现代分子生物学技术也已深入世界上每个研究海洋微生物的实验室，该手段可在 DNA 与 RNA 水平上对具有重要生态功能的微生物类群进行鉴定与功能研究。随着 DNA 测序技术更新换代，高通量测序技术与“宏组学”的结合更开拓了人们对海洋微生物丰富的多样性与营养代谢功能的认识，并直接导致了四类基于高通量测序的分析手段盛行，分别是基因组学 (genomics)、宏基因组学 (metagenomics)、宏转录组学 (metatranscriptomics)、宏蛋白质组学 (metaproteomics)，引领海洋微生物生态学进入了“组学”时代。

基于技术的革新与进步，科学家陆续发现了海洋中丰富多彩的微型生物类群。20 世纪 70 年代，落射荧光显微镜与染色剂的使用证明了海洋中存在着大量的浮游细菌 (Ferguson and Rublee, 1976; Hobbie et al., 1977)。科学家使用 4', 6'-联脒-2-苯基吲哚 (4', 6'-diamidino-2-phenylindole hydrochloride, DAPI) 染色海水中微生物的 DNA，并利用荧光显微镜观测并计数这些细胞与颗粒。这也启发了人们去认识每一滴干净透亮的海水中蕴藏着的未知世界，以及广阔海洋中微生物对全球的影响。1979 年，科学家发现了海洋中一类重要的自养产氧原核微生物，聚球藻 (*Synechococcus*) (Johnson and Sieburth, 1979; Waterbury et al., 1979)，并通过使用荧光显微镜检测聚球藻含有的藻红蛋白 (phycoerythrin, PE)，发现它们广泛存在于海洋生态系统，而且丰度较高。在此之后，虽然人们观测到了一类近似聚球藻的海洋原核藻类，但是受当时条件的限制，对原绿球藻这一海洋中更重要的初级生产者的认识历时 13 年。人们在早期将原绿球藻误认为聚球藻的分支，直到 1988 年，美国麻省理工学院的科学家才确认它们是一类新种 (Chisholm et al., 1988)，并于 1992 年在实验室成功培养了该海洋藻类 (Chisholm et al., 1992)，最终将它们命名为海洋原绿球藻 (*Prochlorococcus marinus*)。同年，海洋微生物学界另一重大发现被提出，即浮游古菌 (planktonic archaea) 在海洋中的大量存在 (Fuhrman et al., 1992; DeLong, 1992)。虽然古菌在此之前就得到了很好的认识，但是普遍的观点认为古菌只是一类极端微生物，分布于极端环境，

如海底热液区，高盐区或者极酸环境。后来海洋古菌固碳功能的发现将其在海洋中的生态作用提高到了非常重要的地位 (Pearson et al., 2001; Wuchter et al., 2003)。20 世纪 80 年代末期，科学家发现海洋中存在大量病毒颗粒 (Bergh et al., 1989; Proctor and Fuhrman, 1990)，从而将另一类生态地位重大的范畴引入海洋微型生物生态学。由于病毒能够专一裂解宿主，它们对微生物群落的调控以及营养元素的循环具有重大的生态意义 (Suttle, 2005)。进入新世纪，随着组学时代的到来，通过发掘海洋微生物的宏基因组序列 (Venter et al., 2004; DeLong et al., 2006)，科学家相继发现一些极其重要的海洋细菌功能类群，如好氧不产氧光合细菌 (aerobic anoxygenic phototrophic bacteria, AAPB)，含视紫红质光合细菌 (proteorhodopsin-containing bacteria)，氨氧化细菌与古菌 (ammonia oxidizing bacteria, AOB; ammonia oxidizing archaea, AOA) 等。发现异养光合细菌对我们认识海洋碳循环与能量利用提供了新的视角，同时启发人们思考是否存在异养和自养微生物之间的明确界限；也正是这些发现，让人们明白一个生态学要点——“生态的界限是模糊的 (The boundaries of ecology are in the mind of the ecologist)” (Mackenzie et al., 1998)。事实上，细菌从异养到自养的生活方式应该是一个模糊的进化过程，因而在现今的生态系统中人们可以观察到这一过程中的各个组分，包括过渡阶段的类群，如兼有自养和异养功能的微生物 (图 1.1)。

如今，人们已经普遍认为海洋微生物在全球碳循环中扮演着至关重要的角色，这一认知过程先后产生了三项重大而且相互关联的理论，即生物泵 (biological pump)、微食物环 (microbial loop) 以及微型生物碳泵 (microbial carbon pump, MCP) 理论。早在 1967 年，Dugdale 与 Goering 就明确定义了新生产力 (new production)，即由真光层外源输入的氮支持的初级生产力。1979 年，Eppley 与 Peterson 提出了沉降的颗粒有机碳 (particulate organic carbon, POC) 通量与新生产力的关系，认为向下输出的 POC 与新生产力在统计上是相当的，他们的理论事实上引导了之后几十年的海洋碳通量研究。20 世纪 80 年代，科学家逐渐将向海洋深处输出生产力的过程总结为生物泵理论 (图 1.2) (Volk and Hoffert, 1985; Longhurst and Glenharrison, 1989)，并在此基础上认识全球变化，主要指人为活动引起的 CO₂ 排放与全球变暖 (global warming)，对生物泵效率的影响 (Cox et al., 2000; Orr et al., 2005; Riebesell et al., 2007)。同时期，人们已经意识到异养细菌可

以消耗相当一部分的总初级生产力 (Hagstrom et al., 1979; Fuhrman and Azam, 1980, 1982)。Azam 等于 1983 年提出了微食物环的概念, 即浮游植物光合作用以及浮游动物摄食过程中产生的溶解有机物 (dissolved organic matter, DOM) 通过细菌的吸收转化为细菌颗粒有机物 (particulate organic matter, POM), POM 通过原生生物摄食再次回到主食物链循环。1998 年, Azam 再次将微生物对海洋碳

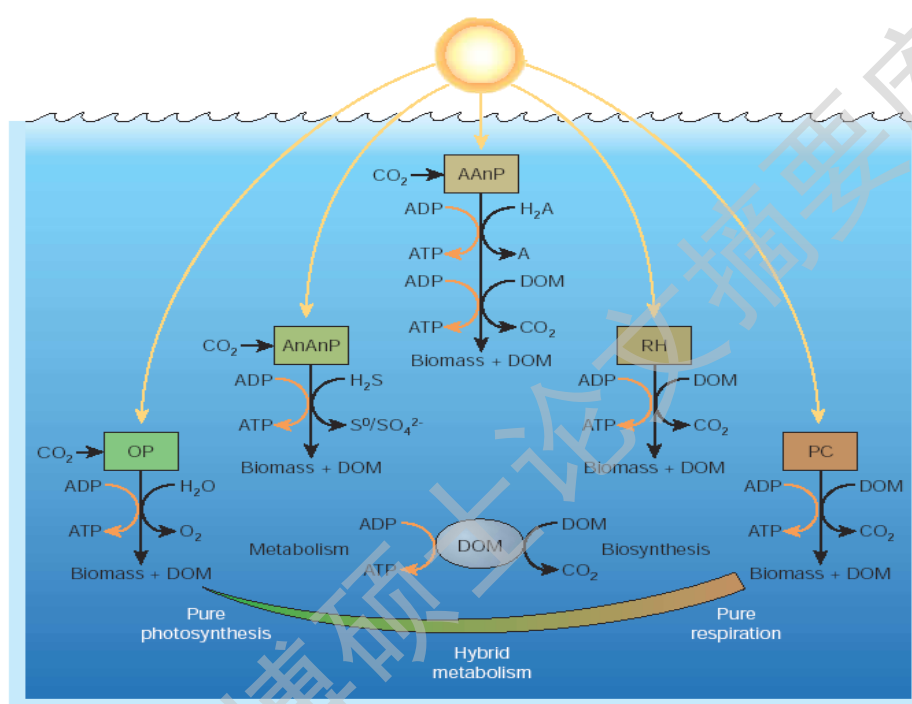


图 1.1 海洋生态系统中光能利用、生物能量固定与溶解有机物之间复杂的相互关系 (Karl, 2002)。海洋中主要的光合作用途径: 产氧光合作用, 好氧不产氧光合作用与厌氧不产氧光合作用, 以及另外两个光驱动的过程, 即基于视紫质与基于光敏色素的光利用与有机物利用过程。

Fig. 1.1 A current view of the complex relationships between sunlight, biological energy production and dissolved organic matter (DOM) in the open sea (Karl, 2002). Recent discoveries of new marine bacteria include all three modes of photosynthesis: oxygenic photosynthesis (OP), anaerobic anoxygenic photosynthesis (AnAnP) and aerobic anoxygenic photosynthesis (AAnP), as well as two other potentially important light-driven processes, rhodopsin-based (RH) and phytochrome-based (PC) interactions that involve both light and DOM.

Degree papers are in the "[Xiamen University Electronic Theses and Dissertations Database](#)". Full texts are available in the following ways:

1. If your library is a CALIS member libraries, please log on <http://etd.calis.edu.cn/> and submit requests online, or consult the interlibrary loan department in your library.
2. For users of non-CALIS member libraries, please mail to etd@xmu.edu.cn for delivery details.

厦门大学博硕士学位论文摘要库