

陈瑶, 张瑶, 焦念志. 台湾海峡南部海域好氧不产氧光合异养细菌对上升流的响应[J]. 海洋学报, 2021, 43(6): 98–107, doi:10.12284/hyxb2021068

Chen Yao, Zhang Yao, Jiao Nianzhi. Response of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria to upwelling in the southern Taiwan Strait of China[J]. Haiyang Xuebao, 2021, 43(6): 98–107, doi:10.12284/hyxb2021068

台湾海峡南部海域好氧不产氧光合 异养细菌对上升流的响应

陈瑶¹, 张瑶^{2*}, 焦念志^{2*}

(1. 国家海洋局厦门海洋环境监测中心站, 福建 厦门 361008; 2. 厦门大学 海洋与地球学院 近海海洋环境科学国家重点实验室, 福建 厦门 361101)

摘要: 国内外关于好氧不产氧光合异养细菌 (AAPB) 和上升流之间关系的研究甚少。本文采用“基于蓝细菌校正的时序红外显微技术”研究了台湾海峡南部近岸上升流中心区 AAPB 对上升流变化的响应。研究结果发现, 在上升流涌升的初始阶段, AAPB 和总异养细菌丰度较低; 随着上升流的发展, 两者丰度均增加并在上升流的成熟期达到最高值; 而当上升流衰退时, AAPB 和总异养细菌丰度开始下降。在上升流发展过程中, AAPB 丰度与叶绿素 *a* 浓度在一定范围内呈显著正相关, 但同时受环境低磷浓度的限制, 总异养细菌丰度与氮、磷、硅营养盐均有显著正相关, 表明叶绿素 *a* 指示的浮游植物所释放的溶解有机碳和环境中的磷限制可能对 AAPB 起着更为直接和重要的作用, 而营养盐则可能在总异养细菌对上升流的响应中起着重要作用。本研究有助于我们理解 AAPB 在碳及其他生源要素循环中的作用及其调控机制。

关键词: 好氧不产氧光合异养细菌; 台湾海峡; 上升流

中图分类号: P714^{+.5}

文献标志码: A

文章编号: 0253-4193(2021)06-0098-10

1 引言

好氧不产氧光合异养细菌 (Aerobic Anoxygenic Phototrophic Bacteria, AAPB) 是广泛分布于海洋表层的好氧、严格不产氧、异养和兼具光合能力的细菌功能类群^[1-9]。与其他细菌相比, AAPB 具有较大的细胞体积和更高的生长速率^[6, 10-15], 因此在生态系统中发挥着举足轻重的作用。

上升流是海洋中水体向上涌升的现象, 其将深层营养盐带至表层可导致浮游植物的显著响应^[16-18]。作为东海和南海海水交换的重要通道, 台湾海峡存在两

种类型的上升流: 一种是由于地形的抬升以及终年存在的东北向南海暖流所导致的地形上升流, 主要分布于台湾浅滩; 另一种为夏季西南季风引起的风生上升流, 主要分布于海峡西南部近岸^[16, 19]。

夏季台湾海峡盛行西南季风, 使得该海区主要受寡营养盐的南海水影响。但在西南季风的作用下, 台湾海峡近岸发生上升流, 从而使得该海区在上升流海域具有较高的初级生产力^[20]。近岸上升流所带来的丰富营养盐影响着海区浮游植物的生物量、生产力和种群结构, 并会导致近岸上升流区发生季节性的水华。研究表明, 上升流期间, 浮游植物群落结构变化

收稿日期: 2020-12-14; 修订日期: 2021-02-18。

基金项目: 科技部重点研发计划(2016YFA0601400)。

作者简介: 陈瑶 (1980—), 女, 浙江省永康市人, 博士, 主要研究方向为海洋生态学。E-mail: baby_680@126.com

* 通信作者: 张瑶, 教授, 博士生导师, 主要研究方向为微生物海洋学。E-mail: yaozhang@xmu.edu.cn; 焦念志, 中国科学院院士, 主要研究海洋微生物碳泵、海洋微生物生理生态、分子生态学以及相关的资源环境效应。E-mail: jiao@xmu.edu.cn

较大,如2005年和2006年夏季对台湾海峡上升流区的研究发现,浮游植物群落组成与结构对上升流响应十分明显,南澳附近海区在上升流盛期(2005年夏季),硅藻占明显优势,而在非上升流期(2004年夏季),则由蓝藻占优势。2005年夏季调查期间,近岸上升流区浮游植物也以硅藻占优势,而其他海区则以蓝藻占优势。此外,2005年夏季,在南澳附近跟踪一个上升流过程中,上升流所带来的氮营养盐的补充是冰河拟星杆藻(*Asterionellopsis glacialis*)等硅藻成为优势种的主要因素^[18]。

对于上升流海域,国内外学者对其生物地球化学过程已经做了相当多的研究,涉及的领域包括其水文化学特征,微型浮游生物、原生动物、浮游植物及浮游动物等浮游生物的群落结构特征,各浮游生物间的捕食与被捕食关系,浮游生物与营养盐、水文动力学等环境因子的关系,浮游生物的代谢动力学等^[17,19,21-30]。而在全球海洋碳循环中起着重要作用的AAPB对上升流系统的响应却鲜有报道,目前为止,仅查阅到Cuadrat等^[31]在巴西一个被上升流影响的Arraial do Cabo近岸海域的研究中对AAPB稍有提及,但该文仅研究了上升流引发的浮游植物水华对AAPB丰度和分子多样性的影响,并未跟踪整个上升流过程中AAPB的变化。

本文采用“基于蓝细菌校正的时序红外显微技术(Time-series Observation-based Cyanobacteria-calibrated InfraRed Epifluorescence Microscopy, TIREM)”对AAPB细胞丰度进行计数,开展了AAPB对台湾海峡南部上升流事件(包括涌升和衰退阶段)整个过程的响应研究。该方法创建于2006年^[32],修正了蓝细菌所导致的AAPB显微计数中的阳性误差^[33-34],迄今已被国内外多项研究引用^[12,35-41]。应用该方法,Jiao等^[10]获得了AAPB丰度近海高于大洋的全球海洋分布格局;Jiang等^[37]在对青藏高原盐湖中AAPB分布的研究中发现,基于TIREM和qPCR检测的AAPB丰度分布基本一致;Zhang等^[42]在评论TIREM方法带动微型生物碳泵科学理论发现的作用时指出,TIREM是基于AAPB所含有的细菌叶绿素a荧光的检测方法,比qPCR等基于基因的方法更体现活性细胞分布。本研究应用TIREM开展AAPB对上升流过程的响应研究,有助于我们进一步理解AAPB在碳及其他生源要素生物地球化学循环中所扮演的独特角色及其调控机制。

2 材料和方法

2.1 研究海域和采样站位

2006年6月20日至7月1日,本研究针对台湾

海峡南部上升流生态系统,在东山岛、南澳岛以及汕头一带的近岸至外海区域设置了3个断面,分别为A断面、B断面和C断面(图1)。该区域覆盖了深度在40 m上下的近岸区(东山上升流)、深度小于30 m的台湾浅滩区域(浅滩上升流)、深度小于200 m的陆架坡折区以及陆架外水深大于200 m的区域。

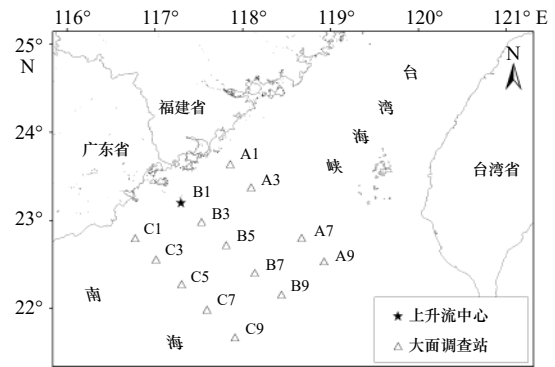


图1 台湾海峡站位

Fig. 1 Location of the stations in the Taiwan Strait

本研究利用“延平2号”考察船在6月20-22日(以最短的时间确保大面调查期间海区基本处于相近的天气条件)对主要断面与测站进行观测。在大面调查过程中,根据温、盐特征确定近岸上升流中心区域,并选择上升流中心区域B1站^[43-44],于6月26日至7月1日每日上午约9时进行时间序列观测,跟踪上升流的涌升阶段至衰退阶段AAPB丰度的变化,探讨了AAPB对上升流事件的响应规律和潜在机制。

2.2 AAPB和异养细菌丰度

用一个20 L的固定在SeaBird CTD(SBE 9/11 plus, SeaBird Inc., USA)上的覆盖有聚四氟乙烯涂层的Go-Flo采样瓶(General Oceanic Inc., USA)采集表层海水。样品采集后,马上取20 mL用20 μm孔径的筛绢预过滤,然后滤液用终浓度为1%的多聚甲醛固定15 min,最后将固定液过滤到0.2 μm孔径的黑色聚碳酸酯膜(PC膜, Millipore)上。取1/4的PC膜用30 μL内含10 μg/mL 4'6-二脒基-2-苯基吲哚(4'6-diamidino-2-phenylindole, DAPI)的防荧光淬灭封片剂(antifade mountants Citifluor(Ted Pella) : Vectashield(VectoLabs)=4 : 1)制成玻片,将玻片冷冻至航次结束后进行分析。AAPB和总异养细菌的精确计数用TIREM进行检测^[32]。

2.3 环境参数

温度和盐度等参数采用Sea-Bird 19型CTD进行现场观测,在观测之前对CTD进行校正。现场观测时取CTD由底部上升至表面过程时的探头数据以避

免探头刚下水时导致的偏差。

叶绿素 *a* 浓度通过将一定量海水过滤到 0.7 μm 孔径的 GF/F 滤膜 (Whatman) 上, 经抽提后用岛津 (RF-5301PC, 日本) 荧光分光光度计进行测定^[45]。

磷酸盐、硝酸盐、亚硝酸盐、铵盐和硅酸盐浓度通过取 200~500 mL 水样滤过 0.45 μm 孔径的醋酸纤维素膜, 立刻在现场用 Tri-223 同步自动分析仪进行分析测定, 测定方法参照文献 [46-47]。

2.4 数据分析

所有的 AAPB 和总异养细菌测量重复至少 5 次。使用 ArcGIS 10.6 软件绘制站位图; 使用 Surfer 10.0 软件绘制 AAPB、总异养细菌和各环境因子的时空分布图; 使用 SPSS 13 和 SigmaPlot 12.0 软件对 AAPB、总异养细菌和各环境因子间的相关性进行分析和制图。

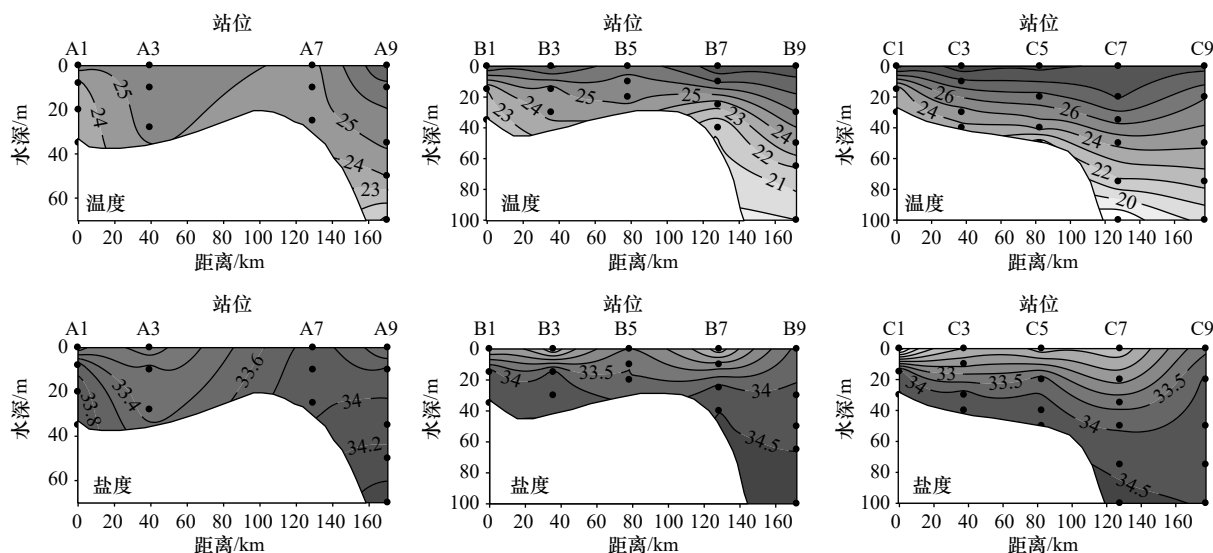


图 2 台湾海峡南部海域大面站温度(单位: $^{\circ}\text{C}$)和盐度的垂直分布

Fig. 2 Vertical distribution of temperature (unit: $^{\circ}\text{C}$) and salinity in the southern Taiwan Strait

位的水温更低, 盐度更高, 可见该站位是典型的上升流区域。

2006 年 6 月 26 日至 7 月 1 日, B1 站位的温盐变化见图 3。可见, B1 站位表层一直覆盖着一层高温、低盐的冲淡水, 该冲淡水由弱变强, 影响的深度由浅至深变化。B1 站的 10 m 层以下, 水体温度基本上低于 23.5°C , 盐度则高于 34。从温盐的变化我们可以看到, 上升流从 26 日开始涌升, 29-30 日达到成熟, 同一水层水温最低, 盐度较高, 但到了 7 月 1 日, 同一水层温度升高, 盐度降低, 上升流开始衰退。

3.2 营养盐的变化

从营养盐浓度(单位: $\mu\text{mol/L}$)垂直剖面分布(图 4)来看, 3 条断面各项营养盐浓度基本上都是表层低、底层高。A、B 断面各项营养盐随着近岸上升流和浅

3 结果

3.1 温度和盐度的变化

从垂直剖面分布(图 2)来看, A 断面 A1 和 A7 站位处可以明显看到温度和盐度等值线抬升的现象, 35 m 深的水可涌升至表层。B 断面也存在明显的近岸上升流(B1 站位)和浅滩上升流(B7 站位), 但该断面的上升流水无法像 A 断面一样涌升到表层, 这是因为其被来自西南方的强冲淡水阻隔了, 我们可以看到 B 断面的表层覆盖着明显的高温低盐水体。C 断面因为没有切过浅滩, 所以不存在浅滩上升流; 但在其近岸也存在近岸上升流, 上升流的影响范围不如 B 断面明显, 因该断面比 B 断面更为明显地受到冲淡水的影响。不同断面相比, 表层以下同一水层 B1 站

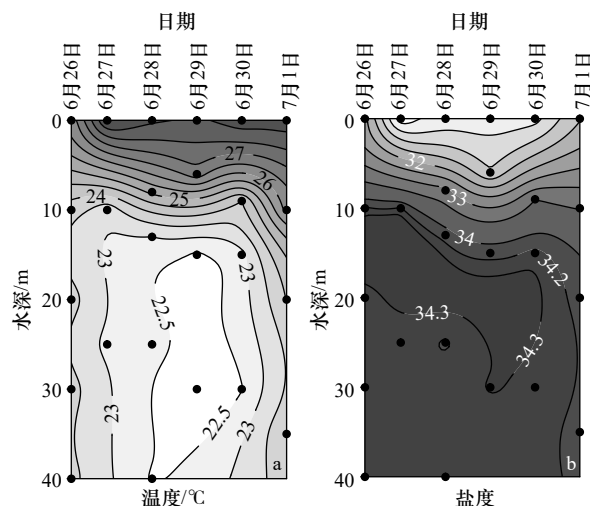
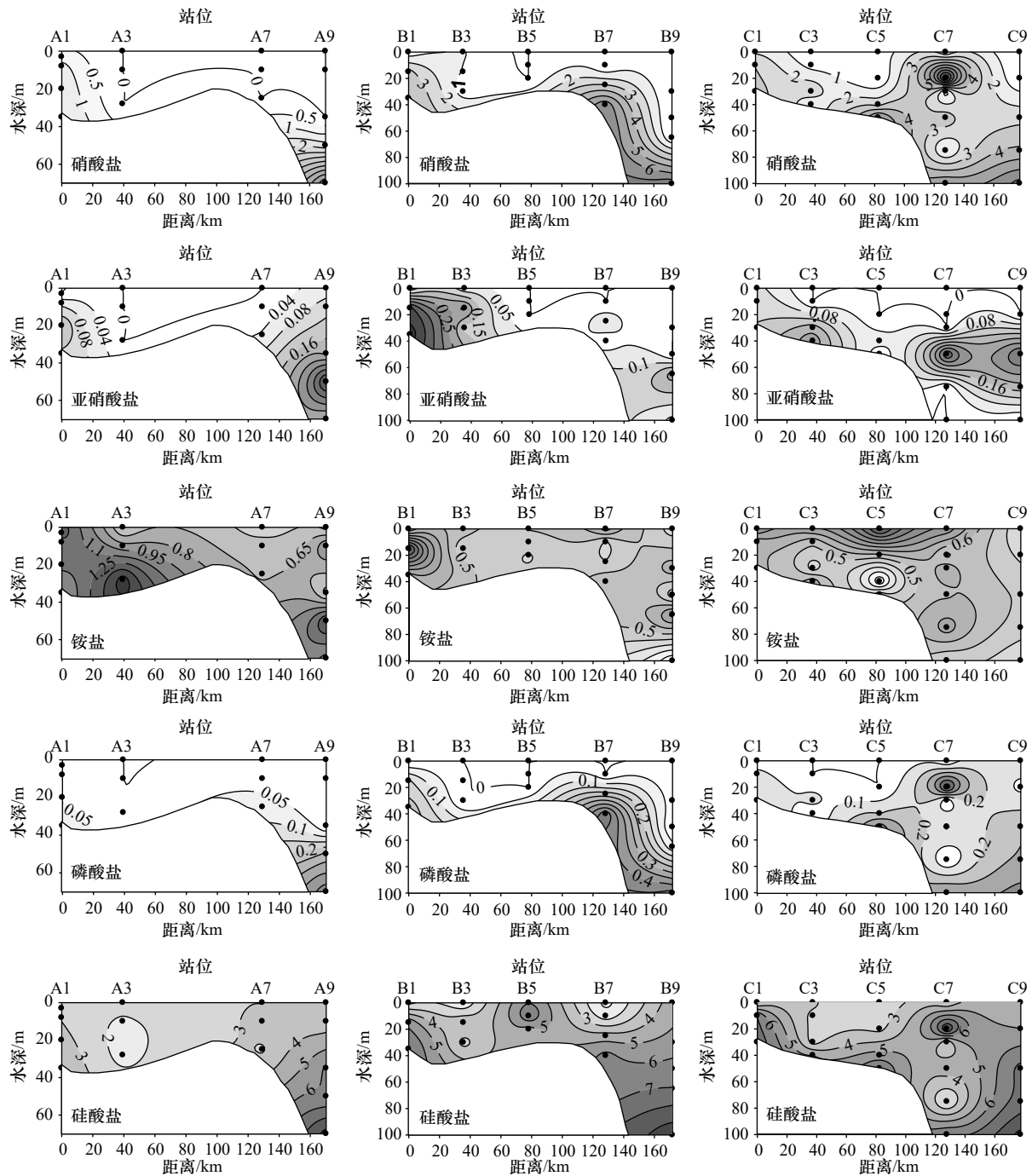


图 3 B1 站位温度(a)和盐度(b)剖面动态变化

Fig. 3 Variation of temperature (a) and salinity (b) at Station B1

图4 台湾海峡南部海域大面站营养盐浓度(单位: $\mu\text{mol/L}$)的垂直分布Fig. 4 Vertical distribution of nutrients concentration (unit: $\mu\text{mol/L}$) in the southern Taiwan Strait

滩上升流分别有不同程度的涌升, C断面因受冲淡水影响较大, 各项营养盐的涌升不如A、B断面明显。与水温 and 盐度相似, 同一水层 B1 站位各项营养盐浓度基本上处于相对较高水平, 可见该站位受上升流影响较明显。

2006年6月26日至7月1日, B1站除铵盐外的其他4项营养盐基本上都是从表层到底层逐渐升高的趋势(图5)。时间尺度上, 硝酸盐大体上是先降低

后升高再降低的趋势, 在6月30日达到最高值, 但到7月1日, 硝酸盐浓度又有所下降。其他4项营养盐在时间尺度上也基本与硝酸盐同样的变化趋势。与其他营养盐不同, 磷酸盐在6月29日达到高值后就开始下降, 到了7月1日基本上都低于检测限。

3.3 叶绿素 *a*、总异养细菌和 AAPB 的变化

叶绿素 *a* 浓度(单位: $\mu\text{g/L}$)在2006年6月26日至7月1日的变化趋势为先升高后降低的趋势, 在6月

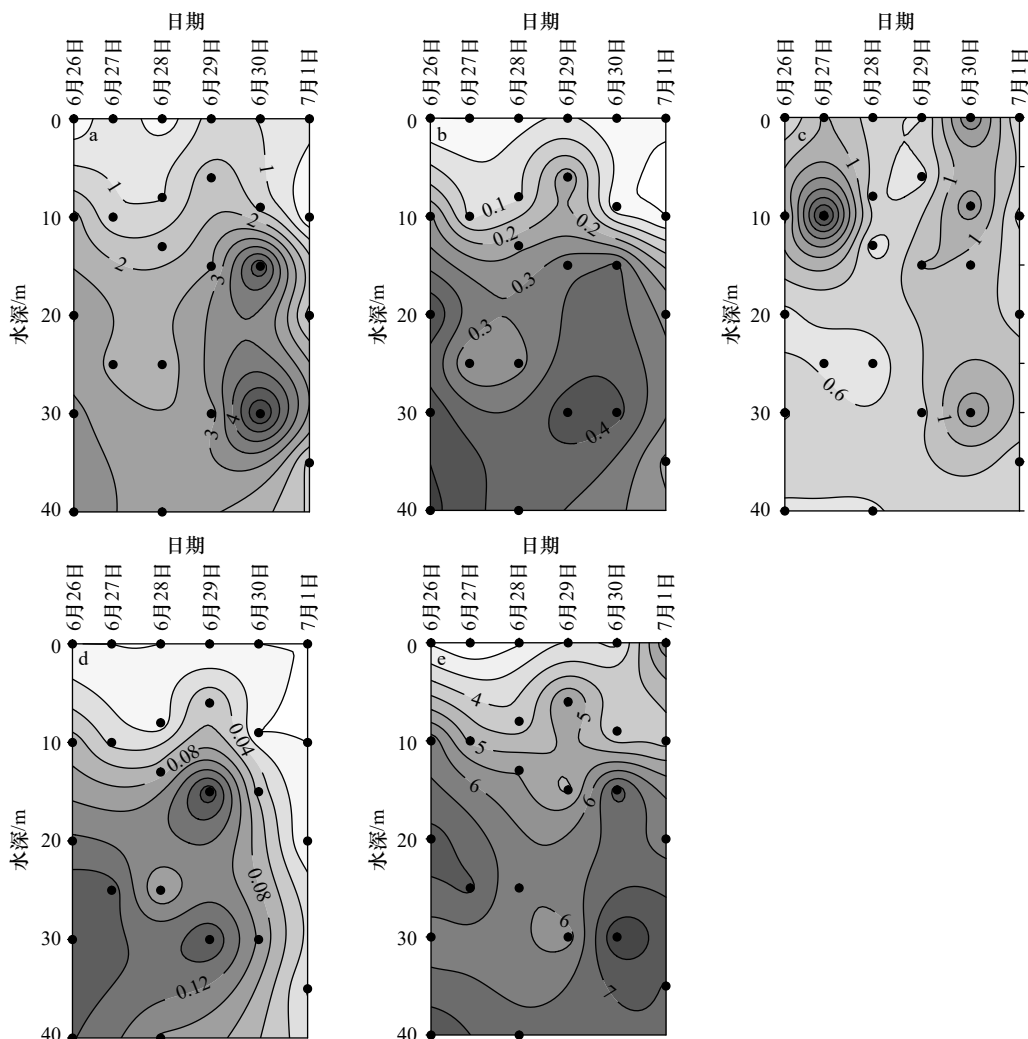


图 5 B1 站位营养盐浓度(单位: $\mu\text{mol/L}$)的剖面动态变化

Fig. 5 Variation of nutrients concentration (unit: $\mu\text{mol/L}$) at Station B1

a. 硝酸盐; b. 亚硝酸盐; c. 铵盐; d. 磷酸盐; e. 硅酸盐

a. NO_3^- -N; b. NO_2^- -N; c. NH_4^+ -N; d. PO_4^{3-} -P; e. SiO_3^{2-} -Si

30 日达到最高值, 7 月 1 日又开始下降, 营养盐和叶绿素 *a* 的变化趋势大体一致。AAPB 丰度(单位: cell/mL)和总异养细菌丰度(单位: cell/mL)也是先升高后降低的变化趋势, 但它们与磷酸盐一致地在 6 月 29 日达到最高值, 之后开始下降, 两者高值中心的位置与营养盐、叶绿素 *a* 的位置大体一致, 都位于 15 m 和 30 m 水层处, 只是时间稍有差异。AAPB%(AAPB 占总异养细菌的百分比)则因受 AAPB 和总异养细菌的共同影响, 其分布模式不同于两者; AAPB% 在 6 月 26 日表层达到最高值, 其中下层则是随着时间的推移而逐渐升高(图 6)。

4 讨论

研究表明, 上升流的过程可分为 3 个阶段: 涌升

初始阶段、成熟阶段和衰退阶段^[48]。在涌升初始阶段, 浮游植物需要时间来适应新的物理、化学和生物环境, 而使得营养盐浓度较高, 浮游植物现存量较低, 硅藻比例也不高; 在成熟阶段, 浮游植物大量消耗营养盐, 浮游植物现存量较高, 硅藻比例也较高, 营养盐的浓度则与上升流的强弱有关; 在衰退阶段, 营养盐被消耗殆尽, 浮游植物现存量下降, 同时硅藻的比例减小。

B1 站位各项因子的变化特征表明, 在涌升初始阶段, 营养盐浓度相对较高, 而叶绿素 *a* 浓度较低, 浮游植物的粒径结构在初始阶段以皮米粒级和纳米粒级为主(两者贡献达 60%), 此阶段硅藻虽是优势类群, 但相对后期而言, 此时的比例仍然较低^[43]。经过 5 d 适应阶段以后, 浮游植物生物量在 6 月 30 日达到最

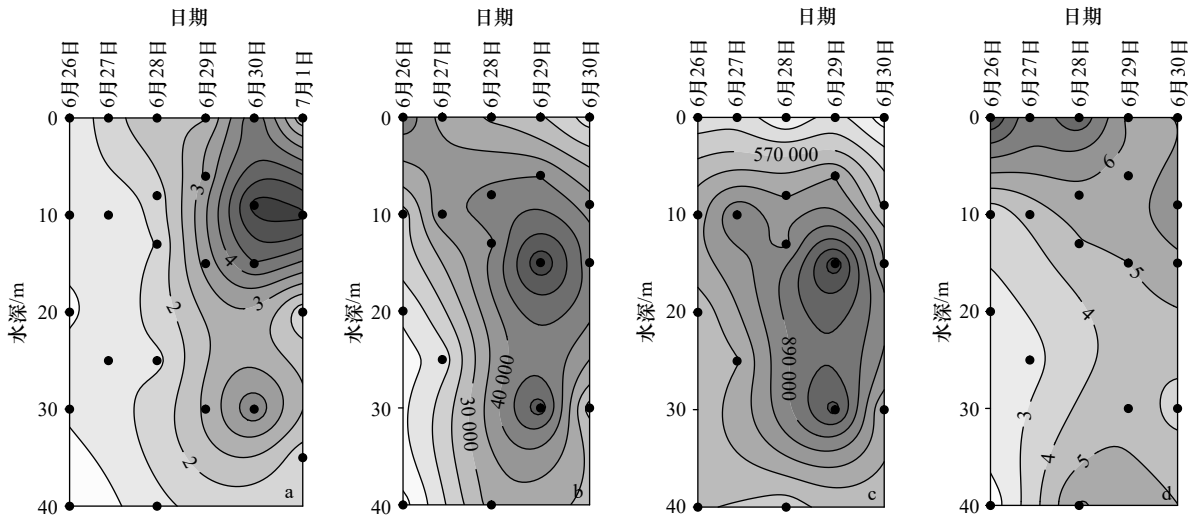


图6 B1 站位叶绿素 *a* 浓度(单位: $\mu\text{g/L}$)(a)、AAPB 丰度(单位: cell/mL)(b)、总异养细菌丰度(单位: cell/mL)(c)和 AAPB%(d)的剖面动态变化

Fig. 6 Variation of chlorophyll *a* concentration (unit: $\mu\text{g/L}$) (a), AAPB abundance (unit: cell/mL) (b), total bacterial abundance (unit: cell/mL) (c) and AAPB% (d) at Station B1

大值,毫米粒级浮游植物的比例高达 70%,硅藻的比例则高达 70%,该时期应属于上升流的成熟时期^[43]。紧接着在 7 月 1 日,因浮游植物生长消耗了大量营养盐以及上升流减弱所导致的营养盐浓度下降,其中磷酸盐的浓度低于检测限, N/P 比值明显增加,碱性磷酸酶活性较高 ($70 \text{ nmol}/(\text{L}\cdot\text{h})$),磷胁迫增强^[49],浮游植物进入营养盐限制状态,其生物量开始下降,毫米粒级的浮游植物减少,微米粒级的浮游植物增加,硅藻比例下降,呈现上升流衰退阶段的特征^[43]。

从图 6 可见, AAPB、总异养细菌对上升流的发展

也有着较明显的响应。在上升流的涌升初始阶段, AAPB 和总异养细菌丰度较低;随着上升流的发展,两者的丰度增加并在上升流的成熟期达到最高值;而随着上升流的衰退, AAPB 和总异养细菌丰度开始下降。可见上升流所引发的各项环境因子的变化对 AAPB 和总异养细菌起着重要的调控作用。对 AAPB 与各项环境因子进行相关性分析发现,当叶绿素 *a* 浓度小于 $3.5 \mu\text{g/L}$ 时, AAPB 丰度与叶绿素 *a* 浓度具有显著正相关性;而当叶绿素 *a* 浓度大于 $3.5 \mu\text{g/L}$ 时,两者相关性消失(图 7);未发现 AAPB 与其他环境因

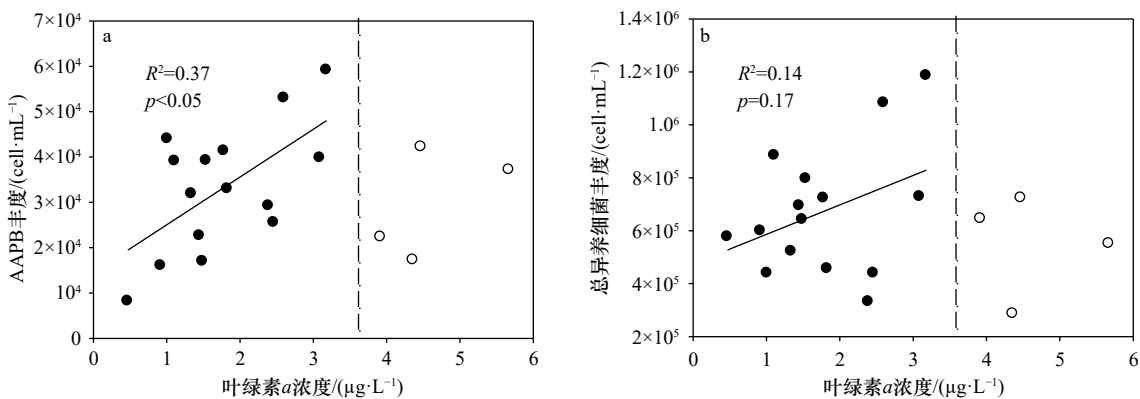


图 7 台湾海峡南部海域上升流事件中 AAPB 丰度(a)、总异养细菌丰度(b)和叶绿素 *a* 浓度的相关关系

Fig. 7 Plots of AAPB abundance (a) and total bacterial abundance (b) vs chlorophyll *a* concentration in the development of upwelling in the southern Taiwan Strait

实心圆代表叶绿素 *a* 浓度较低的站位, AAPB 丰度与叶绿素 *a* 浓度显著正相关;空心圆代表叶绿素 *a* 浓度较高的站位, AAPB 和总异养细菌丰度与叶绿素 *a* 浓度无相关性

The solid circles represent the stations with low chlorophyll *a* concentration where AAPB abundance is positively correlate with chlorophyll *a* concentration; the open circles represent the stations with high chlorophyll *a* concentration where AAPB abundance and total bacterial abundance display little correlation with chlorophyll *a* concentration

子有显著的相关性,可见叶绿素 *a* 在 AAPB 对上升流的响应中起着相当重要的作用。这可能与上升流成熟期硅藻比例增加有关系,因为我们在东海赤潮高发区 AAPB 对赤潮的响应研究中发现当硅藻发生赤潮时, AAPB 丰度明显升高了^[38];这也与 Sieracki 等^[50]在马尾藻海的研究结果相一致,他们发现短期的硅藻水华伴随着 AAPB 丰度的增加。与本文的研究结果一致, Cuadrat 等^[31]在巴西一个被上升流影响的 Arraiado Cabo 近岸海域研究中发现,受上升流影响,该海域具有高丰度的 AAPB。作者认为,在上升流及随后的浮游植物水华后, AAPB 可能利用来自深层冷水的营养盐及存在于表层的丰富光能来生长,尤其是在贫营养的热带和亚热带环境^[31]。其他研究也指出了浮游植物水华与 AAPB 丰度之间的紧密关系,可能与浮游植物产生的溶解有机质有助于 AAPB 的生长有关^[10, 35]。

当叶绿素 *a* 浓度较高时, AAPB 丰度与叶绿素 *a* 浓度相关性消失,这与我们先前在东海的研究相似^[35],该研究发现,在秋季和冬季叶绿素 *a* 浓度较低的时候, AAPB 丰度与叶绿素 *a* 浓度显著正相关;而在春季和夏季,以秋、冬季叶绿素 *a* 浓度最高值(1.5 $\mu\text{g/L}$)为分界点,当叶绿素 *a* 浓度低于该分界点时, AAPB 丰度与叶绿素 *a* 浓度显著正相关,当叶绿素 *a* 浓度高于该分界点时,相关性消失。一个可能的原因是 AAPB 光合电子传递链被高浓度的外源溶解有机碳(Dissolved Organic Carbon, DOC)所抑制,因为一些电子载体(如醌类和细胞色素类)为光合和呼吸电子传递链所共用,强呼吸作用会抑制光合电子传递链,所以当叶绿素 *a* 浓度很高时,浮游植物为 AAPB 供应了充足的 DOC,从而可能导致 AAPB 表达更少甚至不表达细菌叶绿素 *a*^[35]。

总异养细菌丰度与叶绿素 *a* 浓度相关性的缺乏进一步验证了相比于非 AAPB(总异养细菌中除 AAPB 外的细菌), AAPB 与浮游植物所释放的 DOC 关系更为密切的假设^[10, 51]。虽然 AAPB 与营养盐没有直接的相关关系,但是营养盐可能通过一些间接的方式如对叶绿素 *a* 的调控而影响 AAPB 的分布。

AAPB 和总异养细菌丰度变动与磷酸盐浓度一致,在 6 月 29 日达到最高值,之后开始下降,两者高值中心的位置与营养盐、叶绿素 *a* 的位置大体一致,都位于 15 m 和 30 m 水层处,只是时间稍有差异。这与 Hojerová 等^[13]对地中海的研究一致,其研究发现,在地中海东部,夏天会导致显著的分层,叶绿素 *a* 浓度最大层在 85~105 m,真光层(0~100 m)的所有站

位均为磷限制(小于 0.025 mol/L), AAPB 在整个真光层中均有发现,但大部分站点 AAPB 丰度都较低, AAPB 有 2 个最大值,第 1 个位于 25 m 层,第 2 个与叶绿素最大层重叠(80~100 m)。本研究中, AAPB 与叶绿素 *a* 浓度最高值出现的时间稍有差别, AAPB 与磷酸盐浓度都在 6 月 29 日达到最高值,6 月 30 日开始下降,而叶绿素 *a* 浓度在 6 月 30 日达到最高值,这可能与 6 月 30 日磷酸盐浓度下降导致磷限制有关。AAPB 利用光能只是其异养代谢的补充,利用光能可以帮助它们以生物量形式储存更多的碳(否则会被呼吸消耗掉),这在培养实验中已经得到证实^[2, 52],所以在细菌生长被能量或碳限制的条件下比异养细菌可能更有生态优势,但是在磷限制情况下,光合器官不足以为 AAPB 提供足够的代谢优势^[13]。还有很多研究表明^[53-55], AAPB 生长受到磷限制的控制, AAPB 较大的细胞限制了营养盐的扩散,而它们较大的基因组需要更多的磷,因此磷饥饿环境可能对 AAPB 是一种不利因素^[9],磷限制不仅限制了 AAPB 也限制了总异养细菌的生长。

与 AAPB 不一致的是,营养盐可能直接在总异养细菌对上升流的响应中起着重要的作用。通过分析发现,硝酸盐(当硝酸盐浓度低于 4.00 $\mu\text{mol/L}$ 时, $R^2=0.21$, $p=0.06$)、亚硝酸盐($R^2=0.25$, $p<0.05$)和总氮(当总氮浓度低于 6.00 $\mu\text{mol/L}$ 时, $R^2=0.28$, $p<0.05$)在不同程度上与总异养细菌具有一定的正相关性;磷酸盐与总异养细菌呈极显著正相关关系($R^2=0.41$, $p<0.01$);硅酸盐当其浓度低于 6.00 $\mu\text{mol/L}$ 时,也与总异养细菌呈极显著正相关关系($R^2=0.66$, $p<0.01$)。这与刘材材等^[56]的研究一致,他们发现,长江口上升流区相对近岸海域异养细菌丰度较高,异养细菌分布与营养盐之间的相关性具有一定的区域性,即富营养化海域营养盐与异养细菌的相关性相对较差,而营养盐含量较低海域则与异养细菌的丰度呈正相关性。原因可能是,当营养盐含量处于过剩状态下(也就是本研究中较高水平)时,营养盐为异养细菌的非主要限制因子,导致异养细菌与高浓度营养盐的相关性消失,这与上行控制由寡营养向富营养的生态系统减弱的理论相一致^[56]。

此外,台湾海峡南部近岸区域存在东北向的沿岸流,流速为 20~50 cm/s,使得我们对该区域的 B1 站位进行观测时,每日所观测的可能并非同一水体,而是季风驱动的先后抵达 B1 站位的不同上升流水体(该水体在 B1 站位的状态与其抵达 B1 站位之前的历程有关)。可见,台湾海峡近岸上升流是一个十分复杂的系统,还需要更多的研究来探明其变化及生物响

应机制。

5 结论

本文采用“基于蓝细菌校正的时序红外显微技术”开展了 AAPB 对台湾海峡南部上升流事件整个过程的响应研究。结果表明,随着上升流的涌升、成熟和衰退, AAPB 和总异养细菌丰度也相应地经历了一个从低到高再降低的发展过程。在上升流发展过程中,叶绿素 *a* 浓度和环境磷限制对 AAPB 丰度影响较大,表明叶绿素 *a* 指示的浮游植物所释放的 DOC 和

环境中的磷浓度相对其他环境因子可能对 AAPB 起着更为直接和重要的作用。与 AAPB 不同,氮、磷、硅营养盐均不同程度地在总异养细菌对上升流的响应中起着重要作用。本研究极大地提升了人们对 AAPB 在碳等重要生源要素生物地球化学循环中所承担的独特作用及其调控机理的认识。

致谢: 温盐数据由厦门大学的胡建宇老师和陈照章老师提供,叶绿素 *a* 数据由厦门大学的黄邦钦老师提供,营养盐数据由福建省海洋研究所张钊老师提供,在此表示感谢。

参考文献:

- [1] Shiba T, Simidu U, Taga N. Distribution of aerobic bacteria which contain bacteriochlorophyll *a*[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1979, 38(1): 43–45.
- [2] Kolber Z S, Plumley F G, Lang A S, et al. Contribution of aerobic photoheterotrophic bacteria to the carbon cycle in the ocean[J]. *Science*, 2001, 292(5526): 2492–2495.
- [3] Rathgeber C, Beatty J T, Yurkov V. Aerobic phototrophic bacteria: new evidence for the diversity, ecological importance and applied potential of this previously overlooked group[J]. *Photosynthesis Research*, 2004, 81(2): 113–128.
- [4] Ruiz-González C, Garcia-Chaves M C, Ferrera I, et al. Taxonomic differences shape the responses of freshwater aerobic anoxygenic phototrophic bacterial communities to light and predation[J]. *Molecular Ecology*, 2020, 29(7): 1267–1283.
- [5] Sato-Takabe Y, Hirose S, Hori T, et al. Abundance and spatial distribution of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in Tama River, Japan[J]. *Water*, 2020, 12(1): 150.
- [6] Ferrera I, Sarmiento H, Priscu J C, et al. Diversity and distribution of freshwater aerobic anoxygenic phototrophic bacteria across a wide latitudinal gradient[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 175.
- [7] Selyanin V, Hauruseu D, Koblížek M. The variability of light-harvesting complexes in aerobic anoxygenic phototrophs[J]. *Photosynthesis Research*, 2016, 128(1): 35–43.
- [8] Sato-Takabe Y, Nakao H, Kataoka T, et al. Abundance of common aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in a coastal aquaculture area[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 1996.
- [9] Koblížek M. Ecology of aerobic anoxygenic phototrophs in aquatic environments[J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2015, 39(6): 854–870.
- [10] Jiao Nianzhi, Zhang Yao, Zeng Yonghui, et al. Distinct distribution pattern of abundance and diversity of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in the global ocean[J]. *Environmental Microbiology*, 2007, 9(12): 3091–3099.
- [11] Lami R, Cottrell M T, Ras J, et al. High abundances of aerobic anoxygenic photosynthetic bacteria in the South Pacific Ocean[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2007, 73(13): 4198–4205.
- [12] Liu Rulong, Zhang Yao, Jiao Nianzhi. Diel variations in frequency of dividing cells and abundance of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in a coral reef system of the South China Sea[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2010, 58(3): 303–310.
- [13] Hojerová E, Mašín M, Brunet C, et al. Distribution and growth of aerobic anoxygenic phototrophs in the Mediterranean Sea[J]. *Environmental Microbiology*, 2011, 13(10): 2717–2725.
- [14] Sato-Takabe Y, Hamasaki K, Suzuki S. High temperature accelerates growth of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in seawater[J]. *Microbiologyopen*, 2019, 8(5): e00710.
- [15] Kolářová E, Medová H, Píwosz K, et al. Seasonal dynamics of aerobic anoxygenic phototrophs in freshwater lake Vlkov[J]. *Folia Microbiologica*, 2019, 64(5): 705–710.
- [16] 洪华生, 丘书院, 阮五崎, 等. 闽南-台湾浅滩渔场上升流区生态系研究[M]. 北京: 科学出版社, 1991.
Hong Huasheng, Qiu Shuyuan, Ruan Wuqi, et al. Minnan-Taiwan Bank Fishing Ground Upwelling Ecosystem Study[M]. Beijing: China Science Press, 1991.
- [17] Wang Dazhi, Hong Huasheng, Huang Bangqin, et al. Phytoplankton biomass (Chl-*a*) in the Taiwan Strait (1997–1999)[J]. *Chinese Journal of Oceanology Limnology*, 2002, 20: 33–46.
- [18] 王玉珏. 台湾海峡上升流区浮游植物对氮营养盐的生理生态响应[D]. 厦门: 厦门大学, 2007.
Wang Yujue. Physiological-ecological responses of phytoplankton to nitrogenous nutrients in the Taiwan Strait upwelling area[D]. Xiamen: Xiamen University, 2007.
- [19] Shang Shaoling, Zhang Caiyun, Hong Huasheng, et al. Hydrographic and biological changes in the Taiwan Strait during the 1997–1998

- El Niño winter[J]. *Geophysical Research Letters*, 2005, 32(11): L11601.
- [20] 张彩云. 台湾海峡叶绿素 a 对海洋环境多尺度时间变动的响应研究[D]. 厦门: 厦门大学, 2006.
Zhang Caiyun. Response of chlorophyll a concentrations to multi-scale environmental variations in the Taiwan Strait[D]. Xiamen: Xiamen University, 2006.
- [21] Bak R P M, Nieuwland G. Seasonal variation in bacterial and flagellate communities of deep-sea sediments in a monsoonal upwelling system[J]. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 1997, 44(6/7): 1281–1292.
- [22] Caffrey J M, Hollibaugh J T, Bano N, et al. Effects of upwelling on short-term variability in microbial and biogeochemical processes in estuarine sediments from Elkhorn Slough, California, USA[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2010, 58(3): 261–271.
- [23] Cuevas L A, Daneri G, Jacob B, et al. Microbial abundance and activity in the seasonal upwelling area off Concepción (~36°S), central Chile: a comparison of upwelling and non-upwelling conditions[J]. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2004, 51(20/21): 2427–2440.
- [24] Huang Bangqin, Hong Huasheng, Wang Haili. Size-fractionated primary productivity and the phytoplankton-bacteria relationship in the Taiwan Strait[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1999, 183: 29–38.
- [25] Huang Bangqin, Lin Xueju, Hong Huasheng. Spatial and temporal variations of *Synechococcus* and picoeukaryotes in the Taiwan Strait, China[J]. *Chinese Journal of Oceanology Limnology*, 2009, 27(1): 22–30.
- [26] Kerkhof L J, Voytek M A, Sherrell R M, et al. Variability in bacterial community structure during upwelling in the coastal ocean[J]. *Hydrobiologia*, 1999, 401: 139–148.
- [27] Kuznar J, Espinoza J C, Avaria S, et al. Microbiological effects produced by a coastal upwelling off central Chile[J]. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 2009, 44(1): 189–196.
- [28] Montero P, Daneri G, Cuevas L A, et al. Productivity cycles in the coastal upwelling area off concepcion: the importance of diatoms and bacterioplankton in the organic carbon flux[J]. *Progress in Oceanography*, 2007, 75(3): 518–530.
- [29] Zdanowski M K, Figueiras F G. CFU bacterial fraction in the estuarine upwelling ecosystem of Ria de Vigo, Spain: variability in abundance and their ecophysiological description[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1999, 182: 1–15.
- [30] Zheng Tianling, Hong Huasheng, Wang Fei, et al. The distribution characteristics of bacterial β -glucosidase activity in Taiwan strait[J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2002, 45(1–12): 168–176.
- [31] Cuadrat R R C, Ferrera I, Grossart H P, et al. Picoplankton bloom in global south? A high fraction of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in metagenomes from a coastal bay (Arraial do Cabo-Brazil)[J]. *Omicron Journal of Integrative Biology*, 2016, 20(2): 76–87.
- [32] Jiao Nianzhi, Zhang Yao, Chen Yao. Time series observation based InfraRed Epifluorescence Microscopic (TIREM) approach for accurate enumeration of bacteriochlorophyll-containing microbes in marine environments[J]. *Journal of Micro Biological Methods*, 2006, 65(3): 442–452.
- [33] Zhang Yao, Jiao Nianzhi. Method for quantification of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2004, 49(6): 597–599.
- [34] Schwalbach M S, Fuhrman J A. Wide-ranging abundances of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in the world ocean revealed by epifluorescence microscopy and quantitative PCR[J]. *Limnology and Oceanography*, 2005, 50(2): 620–628.
- [35] Zhang Yao, Jiao Nianzhi. Dynamics of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in the East China Sea[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2007, 61(3): 459–469.
- [36] Zhang Yao, Jiao Nianzhi, Hong Ning. Comparative study of picoplankton biomass and community structure in different provinces from subarctic to subtropical oceans[J]. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2008, 55(14/15): 1605–1614.
- [37] Jiang Hongchen, Dong Hailiang, Yu Bingsong, et al. Abundance and diversity of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in saline lakes on the Tibetan plateau[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2009, 67(2): 268–278.
- [38] Chen Yao, Zhang Yao, Jiao Nianzhi. Responses of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria to algal blooms in the East China Sea[J]. *Hydrobiologia*, 2011, 661(1): 435–443.
- [39] Mentés A, Szabó A, Somogyi B, et al. Differences in planktonic microbial communities associated with three types of macrophyte stands in a shallow lake[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2018, 94(2): fix164.
- [40] Korponai K, Szabó A, Somogyi B, et al. Dual bloom of green algae and purple bacteria in an extremely shallow soda pan[J]. *Extremophiles*, 2019, 23(4): 467–477.
- [41] Szabó-Tugyi N, Vörös L, Balogh K V, et al. Aerobic anoxygenic phototrophs are highly abundant in hypertrophic and polyhumic waters[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2019, 95(8): fiz104.
- [42] Zhang Fei, Liu Jihua, Li Qiang, et al. The research of typical microbial functional group reveals a new oceanic carbon sequestration mechanism-A case of innovative method promoting scientific discovery[J]. *Science China Earth Science*, 2016, 59(3): 456–463.
- [43] 胡俊. 台湾海峡南部浮游植物类群组成及其对上升流的响应研究[D]. 厦门: 厦门大学, 2009.
Hu Jun. Studies on phytoplankton community structure and its responses to upwelling in southern Taiwan Strait[D]. Xiamen: Xiamen University, 2009.
- [44] Hu Jun, Lan Wenlu, Huang Bangqin, et al. Low nutrient and high chlorophyll a coastal upwelling system—A case study in the southern Taiwan Strait[J]. *Estuarine Coastal Shelf Science*, 2015, 166: 170–177.

- [45] Parsons T R, Maita Y, Lalli C M. A Manual of Chemical and Biological Methods for Seawater[M]. New York, USA: Pergamon Press, 1984.
- [46] Pai Sucheng, Yang C C, Riley J P. Formation kinetics of the pink azo dye in the determination of nitrite in natural waters[J]. *Analytica Chimica Acta*, 1990, 232: 345–349.
- [47] Pai Sucheng, Yang C C, Riley J P. Effects of acidity and molybdate concentration on the kinetics of the formation of the phosphoantimonymolybdenum blue complex[J]. *Analytica Chimica Acta*, 1990, 229: 115–120.
- [48] Habeebrehman H, Prabhakaran M P, Jacob J, et al. Variability in biological responses influenced by upwelling events in the Eastern Arabian Sea[J]. *Journal of Marine Systems*, 2008, 74(1/2): 545–560.
- [49] 林丽贞. 台湾海峡南部上升流区浮游植物的磷胁迫与限制[D]. 厦门: 厦门大学, 2007.
Lin Lizhen. Phosphorus stress of phytoplankton in upwelling area in southern Taiwan Strait[D]. Xiamen: Xiamen University, 2007.
- [50] Sieracki M E, Gilg I C, Thier E C, et al. Distribution of planktonic aerobic anoxygenic photoheterotrophic bacteria in the northwest Atlantic[J]. *Limnology and Oceanography*, 2006, 51(1): 38–46.
- [51] Lamy D, Jeanthon C, Cottrell M T, et al. Ecology of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria along an oligotrophic gradient in the Mediterranean Sea[J]. *Biogeosciences*, 2011, 8(4): 973–985.
- [52] Shioi Y, Doi M, Arata H, et al. A denitrifying activity in an aerobic photosynthetic bacterium, *Erythrobacter* sp. Strain OCH 114[J]. *Plant and Cell Physiology*, 1988, 29(5): 861–865.
- [53] Ferrera I, Sánchez O, Kolářová E, et al. Light enhances the growth rates of natural populations of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria[J]. *The ISME Journal*, 2017, 11(10): 2391–2393.
- [54] Fauteux L, Cottrell M T, Kirchman D L, et al. Patterns in abundance, cell size and pigment content of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria along environmental gradients in northern lakes[J]. *Plos One*, 2015, 10(4): e0124035.
- [55] Mašín M, Čuprová Z, Hojerová E, et al. Distribution of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in glacial lakes of northern Europe[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2012, 66(1): 77–86.
- [56] 刘材材, 项凌云, 张昊飞, 等. 长江口异养细菌生态分布特征及其与环境因子的关系[J]. *海洋环境科学*, 2009, 28(S1): 1–4.
Liu Caicai, Xiang Lingyun, Zhang Haofei, et al. Distribution and relationship between heterotrophic bacteria and environmental factors in Changjiang Estuary[J]. *Marine Environmental Science*, 2009, 28(S1): 1–4.

Response of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria to upwelling in the southern Taiwan Strait of China

Chen Yao¹, Zhang Yao², Jiao Nianzhi²

(1. Xiamen Marine Environmental Monitoring Central Station, State Oceanic Administration, Xiamen 361008, China; 2. State Key Laboratory of Marine Environmental Science, College of Ocean and Earth Sciences, Xiamen University, Xiamen 361101, China)

Abstract: There is little information about the relationship between aerobic anoxygenic photoheterotrophic bacteria (AAPB) and upwelling. In this work, the response of AAPB to upwelling in the southern Taiwan Strait was examined, using the “Time-series observation-based cyanobacteria-calibrated InfraRed Epifluorescence Microscopy, TIREM”. The results showed that in the initial stage of upwelling, the abundances of AAPB and total heterotrophic bacteria were low; with the development, their abundances both increased and reached the highest value at the mature stage of upwelling; notably, when the upwelling declined, they began to decrease. During the developmental process of upwelling, AAPB abundance was positively correlated with chlorophyll *a* concentration in a certain range, and limited by low phosphorus concentration, while total heterotrophic bacteria abundance was positively correlated with nitrogen, phosphorus and silicon nutrients concentration, suggesting that dissolved organic carbon released by phytoplankton and phosphorus limitation might play a more direct and important role in AAPB, while nutrients probably acted as an important role in the response of total heterotrophic bacteria to upwelling. This study will help to better understand the unique role of AAPB in the biogeochemical cycle of carbon and other biogenic elements.

Key words: aerobic anoxygenic phototrophic bacteria; Taiwan Strait; upwelling