

研究生创新教育系列丛书

海洋微生物学 (第二版)

张晓华等编著



科学出版社

研究生创新教育系列丛书

海洋微生物学

(第二版)

张晓华 等 编著

中国海洋大学教材建设基金资助

科学出版社

北京

内 容 简 介

本书主要由中国海洋大学等单位中从事海洋微生物学教学和科研的人员结合自己的教学和科研实践并参考国内外最新文献编写而成。全书共分16章,包括海洋微生物学概论、海洋原核生物的结构及特性、海洋细菌、海洋古菌、海洋真核微生物、海洋病毒、深海和极地海洋微生物、海洋微生物在生态系统中的作用、海洋环境中活的非可培养(VBNC)状态细菌、鱼类的微生物病害、海洋微生物的开发利用、海洋微生物的采样技术、海洋微生物的多样性研究技术、海洋微生物的分离与培养技术、海洋细菌的分类与鉴定技术、现代生物技术在海洋微生物研究中的应用。本书内容丰富,图文并茂,力求从个体和群体水平上阐述海洋微生物学的基本规律,突出该学科的重点、难点和生长点。

本书可作为海洋生物学、水产学、海洋学、海洋环境学、海洋生态学、海洋化学、海洋地质学、海洋药理学等相关专业高年级本科生和硕士研究生的教材,也可供相关专业研究人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

海洋微生物学/张晓华等编著. —2版. —北京:科学出版社,2016.7
(研究生创新教育系列丛书)
ISBN 978-7-03-049425-2

I. ①海… II. ①张… III. ①海洋微生物—研究生—教材
IV. ①Q939

中国版本图书馆CIP数据核字(2016)第167646号

责任编辑:王 静 岳漫宇 / 责任校对:彭 涛
责任印制:张 伟 / 封面设计:刘新新

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencecp.com>

北京崇华虎彩印刷有限公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2009年1月第一版于青岛海洋大学出版社出版

2016年8月第二版 开本:787×1092 1/16

2016年8月第一次印刷 印张:30 插页:3

字数:708 000

定价:138.00元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

《海洋微生物学》(第二版)编写委员会

主 编 张晓华^①

参编者 于 敏^① 李 筠^① 史晓翀^① 王 岩^① 刘吉文^① 汤开浩^①

张 锐^② 罗海伟^③ 李 静^① 徐婷婷^① 张增虎^① 乔延路^①

王 龙^① 刘 骥^① 苏 颖^① 柳敬丽^① 宋庆浩^① 刘 燕^①

韩彦琼^① 郑艳芬^① 王晓磊^① 刘 娜^① 王亚男^① 林禾雨^①

程景广^① 安 可^① 贾爱荣^④

注：①中国海洋大学；②厦门大学；③香港中文大学；④山东省科学院生物研究所

序 言

海洋微生物学是一门迅速发展着的学科，其内容涉及海洋生态、海洋化学、海洋地质过程、海洋生物工程、海洋水产、海洋医药、海洋环境管理等多学科领域。该学科本身的内涵以及同其他学科的交叉融合，使之成为近几十年来发展最快、应用最广的新兴学科之一。

该书在 2007 年第一版基础上进行了内容的修订与扩充。经典之中不乏新颖，紧跟学术潮流。近十年时间，正值海洋微生物学科蓬勃发展的重要阶段。各种新技术、新方法不断应用到海洋科学领域，为研究海洋微生物提供了前所未有的便利与机遇，使得人们对于海洋微生物的多样性、新型代谢途径及其在生物地球化学循环中的作用、海洋天然活性物质的开发利用、海洋病原微生物的防控、海洋污染物的生物修复、极端环境海洋微生物的多样性和生存机制等方面都有了更深层次的认知，开拓并发展了海洋微生物学研究的新领域，不断推陈出新。鼓舞人心的是，在此次蓬勃发展的科技大潮中，我国科学家通过不懈努力与卓绝探索，也取得了一系列高水平原创性研究成果，促进了学科发展。因此，有必要对该阶段的最新研究进展进行梳理总结，丰富海洋微生物学的学科内容。

该书与第一版相比，增加了国内外最新的研究进展，如深海和极地等极端环境中微生物的群落组成和生态功能、未培养海洋微生物的生态学作用，以及现代生物技术在海洋微生物学研究中的应用等。至此，本书已涵盖海洋微生物的细胞结构、生理生态、资源获取、开发利用、新技术应用等各个方面，具有内容丰富、数据详实、图文并茂、实用性强等特点，便于读者对海洋微生物学科知识的理解与掌握。我相信，该书的出版，必将推进我国海洋微生物学研究的不断发展，并为从事相关专业学习的学生和从事相关领域研究的科研工作者提供有益的参考与助力。

中国科学院院士 
2016 年 8 月于厦门

第二版前言

本书是《海洋微生物学》(2007年)的新版。作为“十一五”国家重点规划图书,该书的第一版得到了广大同行和青年学生的厚爱,已成为广大高等院校和科研院所的首本“海洋微生物学”教材。目前,海洋微生物学已成为现代科学最重要的领域之一。近些年来,新方法和新技术在海洋领域的应用,进一步推动了海洋微生物学科的迅速发展。为了紧随海洋微生物学快速发展的步伐,有必要对原有教材进行修订和提高。自《海洋微生物学》第一版出版以来,作者就开始对其中的内容进行更新和订正。经过8年多持续不断地修订,终于迎来了《海洋微生物学》第二版的面世。

《海洋微生物学》第二版在第一版的基础上,吸取各方面意见,主要在以下几个方面进行了修订。

(1) 更新内容。海洋微生物学是一门发展极为迅速的前沿学科。第二版除新增了“第7章 深海和极地海洋微生物”和“第16章 现代生物技术在海洋微生物研究中的应用”两个章节外,还参考国内外最新文献和书籍并结合科研团队的研究成果对其他14个章节的内容进行了大幅度更新,增加了海洋微生物学领域的前沿技术和最新研究成果。

(2) 增加插图和复习题。图片由原来的69幅,增加到176幅,其中重要图片特别制成彩插附于书后,其他图片可以通过使用手机扫描封底二维码看到彩色版本,利于读者对许多典型实验现象的理解,使课本更加生动、有趣。此外,每一章之后增加了复习题,便于学生对所学内容进行复习巩固。

(3) 增强实践性。本书增加了实验操作内容,如“第14章 海洋微生物的分离与培养技术”增加了海洋微生物分离培养的新方法及详细步骤,“第15章 海洋细菌的分类与鉴定技术”全面阐明了海洋新菌分类和鉴定的详细过程及基本步骤。

(4) 突出概念并提高可读性。针对在第一版教材使用过程中学生提出的建议,对教材中的概念进行了理顺,使概念更加突出。此外,书中语言的锤炼也从作者、审阅者、海洋微生物的初学者多个层面反复修改,力求增加可读性。

(5) 专家逐章审阅。由于本教材为综合性教材,而每位专家所熟悉的领域不同,因此编者聘请各个研究方向的专家对书写内容逐章审阅,严格把关。

全书共分16章,第1章为海洋微生物学概论;第2~6章讲述海洋微生物的形态、结构及特性,包括海洋细菌、海洋古菌、海洋真核微生物和海洋病毒;第7章讲述深海和极地海洋微生物;第8章讲述海洋微生物在海洋生态系统中的作用;第9章讲述海洋环境中活的非可培养(VBNC)状态细菌;第10章讲述鱼类的微生物病害;第11章讲述海洋微生物的开发利用;第12~16章讲述海洋微生物的研究技术,包括海洋微生物的采样技术、海洋微生物的多样性研究技术、海洋微生物的分离与培养技术、海洋细菌的分类与鉴定技术,以及现代生物技术在海洋微生物研究中的应用。

本书初稿完成后,承蒙潍坊医学院赵乃昕教授(第1章、第3章、第15章)、中国

科学院海洋研究所肖天研究员（第 2 章、第 8 章）、国家海洋局第三海洋研究所邵宗泽研究员（第 3 章）、国家海洋局第二海洋研究所许学伟研究员（第 3 章、第 12 章、第 15 章）、上海交通大学王风平教授（第 4 章）、同济大学张传伦教授（第 4 章）、天津科技大学孙军教授（第 5 章）、台湾海洋大学彭家礼教授（第 5 章）、中国海洋大学姜勇副教授（第 5 章）、中国海洋大学汪岷教授（第 6 章）、中国水产科学院黄海水产研究所史成银研究员（第 6 章）、中国水产科学院黄海水产研究所梁艳副研究员（第 6 章）、中国极地研究中心俞勇副研究员（第 7 章）、厦门大学张瑶教授（第 8 章）、兰州理工大学陈吉祥教授（第 9 章）、中国水产科学院黄海水产研究所莫照兰研究员（第 10 章）、中国海洋大学牟海津教授（第 11 章）、国家海洋局第一海洋研究所曲凌云研究员（第 11 章）、中国水产科学院黄海水产研究所李秋芬研究员（第 13 章）、山东大学威海分校杜宗军教授（第 14 章）、山东大学张熙颖副教授（第 14 章）、国家海洋局第三海洋研究所赖其良副研究员（第 15 章）、宁波大学张德民教授（第 16 章）给予审阅；在编写过程中还得到了国内外许多同仁的热心帮助，对他们的热心帮助深表谢意。

本书的部分研究内容和成果得到了国家自然科学基金项目（41276141、41476112 和 41521064）、科技部国际科技合作重点项目（2012DFG31990）、国家 863 计划项目（2012AA092103）、国家 973 计划项目（2013CB429700）和中国大洋协会国际海域资源调查与开发项目（DY125-15-R-03）的资助，本书的出版还获得了中国海洋大学教材出版基金的资助，编者在此一并表示诚挚的感谢。

近些年来，海洋微生物学发展非常迅速，新知识、新技术和新方法不断出现，所涉及的内容存在多学科交叉问题。限于我们的知识和水平，书中不当之处在所难免，恳请读者和同行专家提出宝贵意见。

编者谨识

2015 年 12 月

第一版前言

海洋微生物学是近几十年来发展最快的新兴学科之一。虽然 1838 年就发现海洋细菌的存在，但是由于科研手段的局限性，较长时期人们对海洋微生物存在的本质及其在世界大洋水团内物质循环中的重要性缺乏认识，甚至曾有人置疑高盐高静水压的海洋环境中会有细菌存在。随着现代科学技术的快速发展，各种探索海洋奥秘的大洋计划在经济发达国家相继启动，与海洋相关的研究已成为国际上关注的热点。在海洋环境中，海洋微生物以其在海洋中存在的特殊地位和作用，引起众多海洋相关学科学者的重视，已逐渐成为海洋科学研究中多学科的重要交叉点。海洋微生物学在这样的背景下得以快速发展，国内外从事海洋微生物学研究的队伍不断壮大，而且研究人员不再仅仅局限于生命和水产学科，其他如地质、化学、环境、生态、海洋、石油化工以及医药等相关学科的人员也涉足海洋微生物学的研究领域。近年来在此领域有大量的研究成果、方法相继报道，相关研究文献层出不穷，特别是对深海极端微生物的深入研究，大大地推动了海洋微生物学科的发展。现在，海洋微生物学已成为微生物学中一门极具生命力的分支与交叉学科。

20 世纪 80 年代以前，主要以培养法从表型水平研究海洋微生物，学科发展较慢，具有影响力的海洋微生物学专著也较少，主要有美国 C.E. Zobell 编著的 *Marine Microbiology* (1946)；苏联学者 A.E. 克里斯编著的《海洋微生物学（深海）》（1959，有中译本）；日本多贺信夫编写的《海洋微生物学》（1974）；R. R. Colwell 编写的 *Marine and Estuarine Microbiology Laboratory Manual* (1975)。此后，对海洋微生物的研究逐渐转入基因水平及分子生物学时期，有影响力的专著明显增多。主要有 R.R. Colwell 编写的 *Biotechnology in the Marine Sciences* (1984)；Brian Austin 编著的 *Marine Microbiology* (1987)；R. R. Colwell 和 D. J. Grimes 编写的 *Nonculturable Microorganisms in the Environment* (2000)；John Paul 编写的 *Marine Microbiology: Methods in Microbiology* (2001) 以及 C. B. Munn 编著的 *Marine Microbiology: Ecology & Applications* (2003)。

我国海洋微生物学的研究开创于 20 世纪 60 年代前后，中国海洋大学（原山东海洋学院）在我国海洋微生物学发展史上占有重要地位，时任教务长的薛廷耀教授是我国海洋微生物学的开创先师。他先是在中国科学院海洋研究所建立起海洋微生物研究室并兼任室主任，研究人员有孙国玉、丁美丽及陈騫，最早研究的是海洋小球菌及硫杆菌。随后，他在山东海洋学院海洋生物系建立了微生物实验室并主持教学和科研工作，助教人员为纪伟尚和徐怀恕，最先研究的是海洋发光细菌和铁细菌。他于 1962 年编译出版的《海洋细菌学》，是我国迄今仅有的一本系统阐述海洋微生物基础知识的论著。他还坚持在“东方红”号调查船上建立了海洋微生物调查实验室，为微生物的资源开发创造了条件。此后，徐怀恕教授（1936.7—2001.6）对开拓、发展我国海洋微生物学的研究作出了重要贡献，他和美国马里兰大学的著名海洋微生物学家 R. R. Colwell 教授一起在世界上

首次提出了“细菌的活的非可培养状态 (Viable but nonculturable state, VBNC)”理论,在国际上引起了很大的反响并负有盛名。在国内,他与其同仁一起本着“探究作用机理、联系实践应用、改革与创新研究方法”的原则,拓宽了海洋微生物学的研究领域,对海洋细菌腐蚀与附着的机理、VBNC 状态细菌的检测、海水养殖动物细菌性病害的诊断与免疫、有益菌的开发与利用等方面进行了大量开拓性研究;参与主持了海上有控生态系细菌学研究、欧盟项目和英国达尔文项目等多项国际合作项目。他和 R. R. Colwell 教授一起筹建了联合国教科文组织中国海洋生物工程中心 (UNESCO/BAC/BETCEN),徐怀恕教授任“中心”主任,R. R. Colwell 教授任“中心”顾问。该“中心”既是与国外联系的桥梁,又是科技信息交流的平台。通过“中心”的互动交流,与国外多所相关知名大学建立了科技交流或联合培养关系,极大地推动与促进了海洋微生物学科的发展以及人才的培养。

徐怀恕教授长期从事海洋微生物学研究,撰写海洋微生物学教材是他生前的夙愿。本实验室曾在 20 世纪 80 年代就开设了“海洋微生物学”本科课程,并自编了讲义(理论部分和实验部分)。实验室从 20 世纪 80 年代中期开始陆续培养海洋微生物学研究方向的硕士研究生,90 年代中期开始培养该方向的博士研究生。在科研和教学过程中,积累了大量有关海洋微生物的理论知识与实践经验。多年来,在原有讲义的基础上,不断进行补充与更新,已经有了相当的积累。针对目前国内缺乏较系统的海洋微生物学教材的现状,我们认为有必要尽快出版海洋特色鲜明、应用范围较广的《海洋微生物学》教材。本次编著的《海洋微生物学》教材,也是为了完成徐怀恕教授的遗愿。

全书共分 14 章,第 1 章讲述海洋环境中的微生物;第 2~6 章讲述海洋微生物的形态、结构及生物学特性,包括海洋细菌、海洋古菌、海洋真核微生物和海洋病毒;第 7 章讲述海洋微生物在海洋生态系统中的作用;第 8 章讲述海洋环境中活的非可培养状态细菌;第 9 章讲述鱼类的微生物病害;第 10 章讲述海洋微生物的利与弊;第 11~14 章讲述海洋微生物的研究方法,包括海洋微生物的采样技术、海洋细菌的定性和定量检测技术、海洋微生物的分离与培养技术以及海洋细菌的分类和鉴定技术。

本书初稿完成后,承蒙国家海洋局第一海洋研究所孙修勤研究员(第 1 章)、山东大学张长铠教授(第 2、第 10 章)、武汉大学陶天申教授(第 3 章)、中国科学院微生物研究所向华研究员(第 4 章)、中国海洋大学宋微波教授(第 5 章)、中国海洋大学胡晓钟教授(第 5 章)、中国海洋大学梁英教授(第 5 章)、青岛科技大学田黎研究员(第 5 章)、中国水产科学院黄海水产研究所梁艳博士(第 6 章)、中国科学院海洋研究所肖天研究员(第 7 章)、中国海洋大学俞开康教授(第 9 章)和国家海洋局第一海洋研究所陈皓文研究员(第 10 章)给予审阅;本书的大部分绘图由胡晓倩同学和贾爱荣同学绘制;本实验室多项国际合作项目的合作伙伴、英国赫里奥特-瓦特大学生命科学院院长、著名的海洋微生物学和鱼病学家 Brian Austin 教授在百忙中为本书作序;在编写过程中还得到了国内外许多同仁的热心帮助,对他们们的热心帮助深表谢意。

本书的部分研究内容和成果得到欧洲共同体国际合作项目(TS3-CT94-0269)、英国达尔文国际合作项目(162/8/065)、国家自然科学基金项目(39870581、30371119、

30371108)、教育部新世纪优秀人才支持计划(NCET-04-0645)、国家 863 计划项目(2007AA09Z434)及国家 973 计划项目(2006CB101803)的资助。本书的出版获得中国海洋大学教材出版基金的资助。编者在此一并表示诚挚的感谢。

近些年来,海洋微生物学发展非常迅速,新知识、新技术和新方法不断出现,所涉及的内容存在多学科交叉问题。由于我们的知识和水平有限,本书内容难免有疏漏和不足之处,恳切希望读者和同行专家提出宝贵意见。

编者谨识

2007年8月

目 录

第 1 章 海洋微生物学概论	1
1.1 海洋微生物及其研究意义	1
1.2 海洋微生物学的发展历程	2
1.3 海洋微生物的主要类群	7
1.4 海洋微生物的主要特征	10
1.5 海洋微生物的栖息环境	18
主要参考文献	27
复习思考题	27
第 2 章 海洋原核生物的结构及特性	29
2.1 海洋原核细胞的形态结构	29
2.2 海洋原核生物的营养及生长	47
2.3 海洋原核生物的能量产生过程	51
2.4 海洋细菌的密度感应和生物被膜	58
2.5 海洋原核生物的基因组学	63
主要参考文献	64
复习思考题	64
第 3 章 海洋细菌	65
3.1 细菌分类系统	65
3.2 海洋细菌的主要类群	67
3.3 产液菌门、热袍菌门和异常球菌-栖热菌门	70
3.4 绿弯菌门、硝化螺菌门和铁还原杆菌门	72
3.5 蓝细菌门和绿菌门	74
3.6 变形菌门	78
3.7 厚壁菌门和放线菌门	97
3.8 浮霉菌门、螺旋体门和酸杆菌门	100
3.9 拟杆菌门、疣微菌门、芽单胞菌门和黏胶球形菌门	102
主要参考文献	105
复习思考题	106
第 4 章 海洋古菌	108
4.1 古菌的分类系统	108
4.2 广域古菌门	110
4.3 泉生古菌门	117
4.4 奇古菌门	119
4.5 初生古菌门	121

4.6	纳米古菌门	122
4.7	其他古菌门类	123
4.8	古菌细胞膜脂及应用	123
	主要参考文献	125
	复习思考题	126
第 5 章	海洋真核微生物	128
5.1	真核微生物概述	128
5.2	原生动物	130
5.3	真核微藻	133
5.4	海洋真菌	138
	主要参考文献	142
	复习思考题	143
第 6 章	海洋病毒	144
6.1	海洋病毒的计数及形态观察	145
6.2	海洋病毒的产生和消亡	149
6.3	海洋病毒的多样性	151
6.4	海洋病毒对生物地球化学循环的影响	153
6.5	感染海洋生物的病毒	154
	主要参考文献	161
	复习思考题	162
第 7 章	深海和极地海洋微生物	163
7.1	深海微生物	163
7.2	极地微生物	182
7.3	海洋微生物的环境适应机制	185
	主要参考文献	192
	复习思考题	193
第 8 章	海洋微生物在生态系统中的作用	194
8.1	海洋食物网中的微食物环	194
8.2	海洋微生物在生物地球化学循环中的作用	203
8.3	海洋中微生物动态变化的控制因素	221
8.4	海洋微生物与环境变化	224
	主要参考文献	226
	复习思考题	227
第 9 章	海洋环境中活的非可培养 (VBNC) 状态细菌	228
9.1	VBNC 状态细菌的发现及主要细菌类群	228
9.2	诱导细菌进入 VBNC 状态的环境因素	232
9.3	VBNC 状态细菌的检测方法	235
9.4	VBNC 状态细菌的生物学特性	238
9.5	细菌进入 VBNC 状态的内在机制	241
9.6	VBNC 状态细菌的复苏研究	242

9.7 对细菌 VBNC 状态概念的争议	248
9.8 细菌 VBNC 状态的理论及实际意义	248
主要参考文献	252
复习思考题	252
第 10 章 鱼类的微生物病害	254
10.1 病害诊断	255
10.2 细菌性传染病	255
10.3 鱼类传染性病害的控制	269
主要参考文献	285
复习思考题	286
第 11 章 海洋微生物的开发利用	287
11.1 有益菌在海水养殖中的应用	288
11.2 海洋微生物产生的活性物质	301
11.3 海洋微生物的环境修复	312
11.4 海洋微生物与生物附着	315
11.5 海洋微生物的污损和防护	318
11.6 金属的微生物腐蚀及防护	321
11.7 微生物对木材的腐损及防护	324
11.8 海洋微生物的其他应用	324
主要参考文献	325
复习思考题	326
第 12 章 海洋微生物的采样技术	327
12.1 水样的采集	327
12.2 泥样的采集	333
12.3 检样的储存	337
12.4 海洋调查船	338
主要参考文献	340
复习思考题	340
第 13 章 海洋微生物的多样性研究技术	341
13.1 显微镜镜检计数法	341
13.2 培养计数法	347
13.3 流式细胞术	350
13.4 免疫学检测法	352
13.5 基于 PCR 的分子生态技术	354
13.6 荧光原位杂交技术	362
13.7 环境微生物组学技术	363
13.8 其他分子生物学技术	365
主要参考文献	366
复习思考题	367

第 14 章 海洋微生物的分离与培养技术	368
14.1 海洋异养细菌分离与培养的基础方法	368
14.2 特殊海洋异养细菌的分离培养	373
14.3 海洋化能自养菌的分离与培养	381
14.4 海洋光能营养菌的分离与培养	385
14.5 海洋古菌的分离与培养	388
14.6 海洋真菌的分离与培养	392
14.7 其他常见海洋微生物培养基配方	393
14.8 海洋微生物培养新技术	396
14.9 海洋微生物的保存方法	400
主要参考文献	403
复习思考题	404
第 15 章 海洋细菌的分类与鉴定技术	405
15.1 海洋细菌分类与鉴定的基本流程	405
15.2 形态特征分析方法	406
15.3 生理生化特征分析方法	408
15.4 化学特征分析方法	417
15.5 海洋细菌基因特征分析方法	418
15.6 细菌快速鉴定系统	423
15.7 海洋细菌新分类单元的命名及发表	424
15.8 展望	425
主要参考文献	425
复习思考题	426
第 16 章 现代生物技术在海洋微生物研究中的应用	427
16.1 转录组学技术及其应用	427
16.2 蛋白质组学技术及其应用	429
16.3 代谢组学技术及其应用	430
16.4 基因工程技术及应用	431
16.5 基因芯片技术及应用	432
16.6 基因敲除技术及应用	434
16.7 合成生物学技术及应用	435
16.8 基因调控技术及应用	439
16.9 蛋白质定向进化技术及应用	442
主要参考文献	444
复习思考题	445
名词索引	447
微生物中文名索引	454
微生物拉丁名索引	460
彩图	

第 1 章 海洋微生物学概论

地球约形成于 46 亿年前，那时地球的温度很高，直至 44 亿~35 亿年前，地球开始变冷，形成了海洋和大气。此后，起源于古代海洋的单细胞生物（蓝细菌）出现，这也是人们认为最早的一种生命形式。距今 21 亿~19 亿年前，生命形式发生了变化，一部分单细胞生物进化成多细胞生物。随之，生存环境也发生了改变，一些物种从海洋迁移到淡水或陆地。现今，海洋约占地球表面的 71%，海洋的平均深度约为 3800 m。浩瀚的蓝色海洋为生命提供的空间，几乎是陆地和淡水加在一起的 300 多倍。亘古至今，沧海桑田，但是微生物依然是海洋生态系统的重要组成部分，占海洋总生物量的 95% 以上。

1.1 海洋微生物及其研究意义

1.1.1 什么是海洋微生物？

海洋是地球上最大的生态系统，蕴藏着巨大的微生物生物量。那么到底什么是海洋微生物呢？不同的学者对海洋微生物的定义有不同的认识和理解。有些学者强调“源生地”观点，认为只有那些源生于海洋的“土著”类群才是真正的海洋微生物；另一些学者则坚持“适应性”观点，有些微生物类群可能最初源自陆生，但是因为辽阔的海洋并非封闭环境，此类群进入海洋后，逐渐适应了海洋环境并能长年累月地在海水中繁衍生息，这些类群也应该被认为是海洋微生物。

目前，广泛采用兼顾包容的做法，将海洋微生物定义为：分离自海洋环境，其正常生长需要海水，并可在寡营养、低温条件（也包括海洋中高压、高温、高盐等极端环境）下长期存活并能持续繁殖子代的微生物。有一些来源于陆地的耐盐或广盐种类，在淡水和海水中均可生长，则称为兼性海洋微生物。这是目前广为认同、普遍接受的定义。

需要明确的是，“分离”和“培养”是不同的概念。基于对 16S rRNA 基因序列的分析研究显示，海洋中的绝大多数微生物都未获得纯培养。现在普遍认为，能在实验室条件下培养出来的海洋微生物还不到总数的 1%，因此通过传统微生物学分离培养的方法获得的海洋微生物远远无法代表海洋中微生物的多样性及其所代表的真实类群。曾有些报道将海洋微生物定义为“来自海洋，并能在海水培养基上生长的微生物”，这种以培养法作为界定依据的观点是不准确的。

1.1.2 海洋微生物的研究意义

在对微生物世界展开详细研究的伊始，微生物学家就提出了一些问题，如海洋中微生物的多样性（diversity）、海洋微生物在海洋过程中的作用、海洋微生物与其他海洋生物的相互关系及它们对人类的重要性等。尽管先驱做了许多出色的工作，但是对这些

问题的研究进展仍十分缓慢。直至近几年,大多数微生物学家才意识到该领域研究的重要性。

微生物最主要、最明显的特征,就是它们非同一般的多样性及可利用资源的广谱性,它们几乎能够占据任何一个可想象到的地方。实际上,人们所认为的“可想象到的地方”,正在不断通过发现新的微生物群体而被刷新。在发现这些微生物的地方,人们曾认为不可能存在任何生命。原核生物(prokaryote)出现于35亿年前,是地球上的第一种生命形式,随后地球上出现了各种生命形式。它们是海洋初级生产者的重要组成部分,广泛参与元素循环、有机物降解及营养物质循环等过程,是海洋物质循环与能量流动的主要驱动力,对全球生态系统有着至关重要的作用。微生物作为地球上最早出现的生命形式,是地球上一些主要过程(如大气、海洋、土壤和岩石组分改变)的驱动力,其生命活动影响着地球的物理性质和地质化学特性。微生物能利用的资源范围极其广泛,因此它们几乎可以在地球上任何地方生长和繁殖。尽管微生物在环境中占优势,其生命活动也很活跃,但是由于人类在日常生活中用肉眼难以观察到,因而其存在的重要性也往往被忽视。

此外,海洋微生物有巨大的多样性,除了作为海洋生态系统的重要组成部分发挥着作用外,其生境、基因多样性还为人们研究生命起源与进化提供了重要基础。当前的主流观点认为生命起源于海洋。而作为公认的地球上最初的生命形式,海洋微生物具有高度多样的生境。其中,海底热液系统被认为与生命诞生初期的地球环境相似,因此,生活在此种生境下的微生物便成为科学家研究生命起源的理想对象。随着众多科学家的加入及对海洋微生物学基础知识的累积,海洋微生物已经日渐成为高科技产业的重要催化剂,在环境治理、节能减排、人类健康及生物材料等方面有更多的应用,并将带来巨大的经济和社会效益。

1.2 海洋微生物学的发展历程

1.2.1 1950年之前——海洋微生物的早期认识

海洋微生物学是一门开始较早而发展较晚的新兴学科。早在19世纪中叶就有关于海洋中微生物的研究报道,然而真正对海洋微生物进行较为详细的研究却始于19世纪末,但是这些研究也仅仅局限于较狭小的范围,即确定细菌在海洋中的存在及其组成。1838年,Ehrenberg第一次分离并描述了一种海洋细菌,即折叠螺旋体(*Spirochaeta plicatilis*); Cohn于1865年分离并报道了奇异贝日阿托氏菌(*Beggiatoa mirabilis*); Warming于1876年报道了紫硫螺菌(*Thiospirillum violaceum*)、罗氏硫螺菌(*T. rosenbergii*)及杆状无色硫杆菌(*Achromatium mulleri*)3种海洋细菌。在1939年出版的《伯杰氏鉴定细菌学手册》(*Bergey's Manual of Determinative Bacteriology*)第5版中,记载了1335种细菌,其中只有86种分离自海洋,人们对这些细菌的研究也极不全面,而且对于海洋酵母和霉菌知之甚少。但此时,人们已经开始认识到海洋微生物潜在的应用价值,并将目光转向海洋活性物质的开发利用,其中一个典型的例子即为头孢霉素——1945年,研究者从意大利撒丁海岸分离出一株头孢霉菌 *Cephalosporium acremonium*, 其产物对伤寒具有一定的治疗作用。经鉴定,该产物中含有 cephalosporin N 及 cephalosporin C 两种抗菌物质,此后经不断开发,其衍生物被广泛应用于临床。

20 世纪上半叶出现了两位对海洋微生物学的发展起重要推动作用的科学家——Selman Waksman (1888~1973) 和 Claude ZoBell (1904~1989)。Waksman 首次在美国 Woods Hole 海洋研究所建立了海洋细菌实验室, 主要研究海洋细菌的生物地球化学活性, 关注于细菌在有机物降解过程中发挥的作用, 并在此领域发表了一系列文章。ZoBell 也是海洋微生物学的奠基人和先驱科学家之一, 他学术思想严谨, 勤奋认真, 毕生致力于海洋微生物事业, 直至晚年仍按时进入实验室。他在海洋微生物的采样、培养、基本特征、分布规律等方面建立起配套的基础研究方法和基础理论。经过近 10 年的研究, 他试用了各种金属采样装置, 终于发现它们污染与抑菌的弊端, 并于 1941 年发明了 J-Z 海水采样瓶。J-Z 海水采样瓶仍然是至今最经济、简便的海洋细菌水样的采集装置。1932~1942 年, ZoBell 每周都在他所在的 Scripps 海洋研究所门前的栈桥采集海水 5~6 次进行细菌计数, 经过 10 年的统计得出了“海洋异养菌的数量变化与海水中有有机质的浓度有关, 与季节无关”的结论。他所撰写的《海洋微生物学》(1946 年) 被世界各国引为经典之作。

关于海洋微生物的研究意义, 早在 1914 年, Issatchenko 在他的著作《北冰洋细菌的研究》中, 就阐述了海洋细菌存在的重要性, 奠定了微生物在世界大洋水团内物质循环过程中的作用基础。随后, Waksman 和 ZoBell 又分别在 1934 年和 1946 年绘制出了海洋碳循环的概念图 (图 1-1), 强调了细菌在海洋生物地球化学循环中的核心地位。但在当时, 受研究方法与储备数据的限制, 人们尚无法验证细菌在海洋生态, 甚至生物地球化学循环中的重要作用。直到 30 年后, 人们构建海洋“微食物环 (microbial food loop)”理论时, 这一超前论断才重新进入了人们的视线并引起重视。

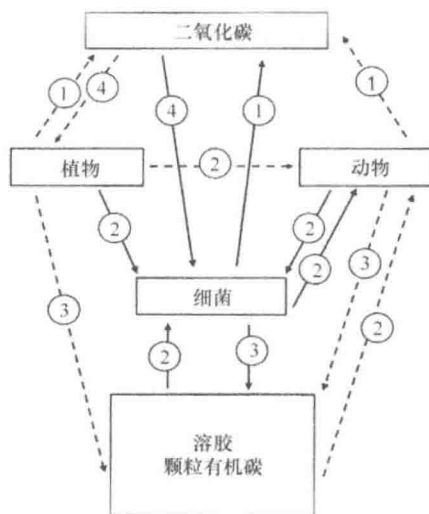


图 1-1 ZoBell 在 1946 年提出的海洋碳循环图 (经改编)

其中实线表示细菌参与的过程, 虚线表示细菌未参与的过程。线上序号含义: ①为呼吸作用; ②为营养摄入; ③为降解; ④为二氧化碳的固定

1.2.2 1950~1974 年

第二次世界大战之后, 海洋学与其他自然科学一样, 发展十分迅速。更多的研究者