弧菌在海洋有机碳循环中的重要作用

张晓华^{1,2*}, 林禾雨¹, 王晓磊¹, Brian AUSTIN³

1. 中国海洋大学海洋生命学院, 青岛 266003;

2. 青岛海洋科学技术国家实验室海洋生态学和环境科学实验室, 青岛 266071;

3. Institute of Aquaculture, University of Stirling, Stirling FK9 4LA, UK

* E-mail: xhzhang@ouc.edu.cn

收稿日期: 2017-10-27; 收修改稿日期: 2018-08-17; 接受日期: 2018-09-17; 网络版发表日期: 2018-10-26

国家自然科学基金项目(批准号: 41730530、91751202和41476112)和国家重点研发计划项目(编号: 2016YFA0601303)资助

摘要 弧菌(*Vibrio*)属于变形菌门中的 γ -变形菌纲, 是一类兼具遗传多样性与生态多样性的异养细菌, 广泛分布于海洋环境中, 尤其是近岸区域. 弧菌是这些生境中可培养细菌的优势类群, 其占比可高达10%. 弧菌的分布受各种环境因子的控制, 尤其是温度、盐度和溶解有机碳. 弧菌可以利用多种大分子有机化合物, 包括几丁质(大多数弧菌可以参与其代谢)、褐藻胶和琼脂等. 许多弧菌具有很短的复制时间(代时短至10min), 可使它们在短时间内内发展达到较高的生物量. 尽管弧菌通常只占总微生物种群的一小部分(约占近岸水体总浮游细菌的1%), 但已有研究表明, 它们在各种富营养条件下(如发生藻类水华时增加的有机物以及来自撒哈拉沙漠沙尘暴沉降的铁离子)可爆发性繁殖. 因此, 弧菌可能对海洋(尤其边缘海区域)有机碳循环产生巨大的影响. 在基因组学和相关研究领域的探索, 将会在分子水平上揭示更多的关于弧菌介导的生物转化和再矿化机制.

关键词 弧菌, 生态, 碳循环, 海洋, 有机碳

1 引言

异养微生物介导的有机质矿化过程是海洋碳循环的重要组成部分. 海洋浮游植物和自养微生物固定CO₂产生的有机碳, 约半数被水体中的异养微生物降解、转化或重新组装, 同时产生新的有机碳(Azam和Malfatti, 2007; Arnosti, 2014). 因此, 异养微生物的丰度、群落组成和代谢活性变化对海洋碳收支具有重要影响. 尽管普遍认为异养微生物在驱动有机碳矿化过程中发挥着关键作用, 但人们对有机碳矿化过程中反

应的发生位置、具体作用过程及作用机制等缺乏深入了解.

弧菌属(*Vibrio*)是海洋异养细菌中最好的模式类群之一, 在海洋环境中分布广泛, 而且与其他海洋异养细菌相比, 许多弧菌的生长速度非常快, 代时也短得多. 例如, 副溶血弧菌(*Vibrio parahaemolyticus*)的代时约为10min(Fujino等, 1951; Sakazaki等, 1963; Joseph等, 1982), 这与交替单胞菌(*Alteromonas*)约1h的代时(Feller等, 1994), 玫瑰杆菌(*Roseobacter*)约1.3h的代时(Bruhn等, 2005)和SAR11约40h的代时(Simu和Hag-

中文引用格式: 张晓华, 林禾雨, 王晓磊, Austin B. 2018. 弧菌在海洋有机碳循环中的重要作用. 中国科学: 地球科学, 48: 1527–1539, doi: 10.1360/N072018-00168

英文引用格式: Zhang X, Lin H, Wang X, Austin B. 2018. Significance of *Vibrio* species in the marine organic carbon cycle—A review. Science China Earth Sciences, 61: 1357–1368, <https://doi.org/10.1007/s11430-017-9229-x>

ström, 2004)相比较短得多. 弧菌的主要表型特征为菌体呈直杆状或弯曲棒状, 属于化能有机营养的革兰氏阴性菌, 通过极性鞭毛运动, 并且需要 Na^+ 来维持生长(Farmer等, 2005). 以坎贝氏弧菌(*V. campbellii*)为代表的某些弧菌可以进行生物发光, 这一过程是由群体感应(quorum sensing)来调控的(Gomez-Gil等, 2014).

许多弧菌是人们熟知的病原细菌, 能够引起人类或海洋动物发病. 霍乱弧菌(*V. cholerae*)是人类流行性霍乱病的病原菌, 它在1854年首次被Pacini发现并描述(Farmer等, 2005); 副溶血弧菌可通过未煮熟的或被污染的海鲜进入人体而引起人类严重的肠胃炎; 创伤弧菌(*V. vulnificus*)可通过暴露于温暖海水中的伤口进入人体, 导致严重的菌血症以及皮肤和软组织感染(Farmer等, 2005; Phillips和Satchell, 2017). 鳗弧菌(*V. anguillarum*)、哈维氏弧菌(*V. harveyi*)、坎贝氏弧菌、溶藻弧菌(*V. alginolyticus*)和副溶血弧菌可造成严重的水产养殖动物病害, 从而给全球水产养殖业造成严重的经济损失(Farmer等, 2005; Austin和Zhang, 2006; Hickey和Lee, 2017). 此外, 溶珊瑚弧菌(*V. coralliilyticus*)可引起严重的珊瑚疾病, 但其他弧菌却是珊瑚正常微生物区系中的组成部分(Chimetto Tonon等, 2017; Rubio-Portillo等, 2018).

在过去的40多年里, 人们也发现了许多非病原性的弧菌种类, 包括双氮养弧菌(*V. diazotrophicus*, 一类固氮细菌; Guerinot等, 1982)、费氏弧菌(*V. fischeri*, 引起鱿鱼*Euprymna scolopes*生物发光的共生细菌; Beijerinck, 1889; Lehmann和Neumann, 1896; Ruby等, 2005)、非典型弧菌(*V. atypicus*, 与健康虾体相关; Wang等, 2010)和黄海弧菌(*V. marisflavi*, 从海水中分离; Wang等, 2011).

弧菌在全球范围内的河口和海洋环境中普遍存在, 特别是在近岸区域(Thompson等, 2006). 它们很容易在常规培养基(如海水2216E琼脂培养基)和选择性培养基(如硫代硫酸盐柠檬酸盐胆盐蔗糖琼脂培养基, TCBS)上生长, 并能进行多种代谢活动(Thompson等, 2006). 弧菌也能够迅速应对营养物质浓度的波动, 并在改变的微生境中表现出爆发性繁殖的趋势(Martinez等, 2013), 比如在浮游植物水华(Gilbert等, 2012)和沙尘沉降(Westrich等, 2016)的环境中. 这表明当我们判断弧菌在有机大分子物质循环中的总体贡献时, 应当考虑到弧菌在短时间内的爆发现象. 目前, 弧菌在海

洋(尤其是在近岸环境)有机碳循环中的作用很有可能被低估了(Thompson和Polz, 2006; Takemura等, 2014).

本综述的目的是概述海洋环境中弧菌种群的分布特征以及环境驱动因素, 探讨它们在海洋有机碳循环中的潜在作用.

2 海洋环境中弧菌群落的动态变化

2.1 弧菌的丰度

弧菌广泛分布于河口和海洋环境中, 并表现出两种不同的生长策略: (1) 作为自由生活的浮游细菌; 或(2) 附着于海洋颗粒和/或活体宿主, 在此可与宿主共生或引起宿主发病(Thompson和Polz, 2006).

弧菌在常规的非选择性和选择性培养基上很容易培养, 因此其在微生物生态学的前分子时代研究中是极为常见的. 通常情况下, 在基于培养的研究中弧菌可占到多达10%的易培养海洋细菌(Eilers等, 2000), 在河口和近岸海域水体中的平均丰度为 $10^3 \sim 10^6 \text{ CFU L}^{-1}$ (图1). 相比之下, 在非培养方法的研究中, 弧菌种群一般仅占近岸海域浮游细菌总数的1%左右(Thompson和Polz, 2006), 在河口和近岸海域水体的平均丰度为 $10^4 \sim 10^8$ 16S rRNA copies L^{-1} (图1). 此外, 弧菌已被反复证明在海洋生物(如鱼类、虾类、软体动物、珊瑚、海绵、浮游动物、藻类和海草)的表面和内部都可达到很高的密度(Thompson和Polz, 2006).

2.2 弧菌群落的多样性

迄今为止, 人们已经发现和描述了超过110种弧菌(图2), 而且将来可能会有更多的弧菌被发现. 然而, 不同种类的弧菌可能存在于不同的海洋环境中. 目前, 海洋环境中弧菌群落的多样性研究主要是基于分离培养的弧菌进行的(Tall等, 2013; Amin等, 2016). 然而, 由于16S rRNA基因的种间分辨率较低, 利用16S rRNA基因相似性的方法作为弧菌属系统发育的主要种间标志物已经失效. 多位点序列分析(multilocus sequence analysis, MLSA)和其他新的系统发育标志物(例如, 铁吸收调节基因*fur*)已经被用作替代方法(Thompson等, 2005; Pascual等, 2010; Machado and Gram, 2015). 最近, 有研究利用环境样本替代分离后的弧菌菌株对弧菌群落的多样性开展了研究(如Siboni等, 2016). 在该研究中, 首先从海水中提取DNA, 然后使用弧菌特有的16S rRNA

图1 弧菌在不同海洋环境中的丰度

橙色圆圈代表基于培养的方法; 绿色和深绿色(来自本实验室的未公开数据)圆圈代表基于非培养的方法

基因引物进行高通量测序, 可以直观有效地探究弧菌的群落多样性。

2.3 环境因子对弧菌群落的影响

在海洋环境中, 浮游弧菌种群的丰度和群落组成主要受以下因素的影响: 水文梯度(如温度、盐度、pH、水深、溶解氧和浊度)、无机和有机营养物质(如铵盐、硝酸盐、磷酸盐、硅酸盐、溶解和颗粒有机碳)、悬浮有机颗粒的碳/氮比、色素(如叶绿素 a 和褐色素)、原生动物和病毒的捕食, 以及宿主生物(如海洋动物和藻类)的丰度等(Takemura等, 2014; Siboni等, 2016; Davis等, 2017; Kopprio等, 2017; Kauffman等, 2018)。大量的生物和非生物因素以及它们之间的相互作用, 增加了弧菌生态研究的复杂度。

与总弧菌数量相关性最强的环境参数是温度和盐度。随着温度(2.5~32.5°C)和盐度(0~27ppt; 1ppt=1×10⁻¹² g/L)的增加, 弧菌的丰度也会随之增加(Takemura等, 2014)。据报道, 在过去半个世纪, 北海浮游细菌群落中, 弧菌种类优势度的增加与海表温度的升高具有密切相关性(Vezzulli等, 2012)。事实上, 由于弧菌丰度与周围环境温度之间的密切关系, 已经有科学家提出弧菌可

以作为全球变暖或气候变化的微生物标记(Vezzulli等, 2012; Vezzulli等, 2016; Baker-Austin等, 2017)。我们在长江口的研究表明, 随着盐度从5.0增加到32.5, 弧菌的丰度也从10增加到6×10⁵ cell mL⁻¹(未发表数据)。通常而言, 这两个参数对水体中总弧菌(包括自由生活的和颗粒附着的弧菌)丰度的影响最大, 当然其相关性的大小还取决于所研究的参数的变化范围(Takemura等, 2014)。与盐度和温度相比, 其他环境参数(包括溶解氧、氮、磷酸盐、pH、叶绿素 a 和浊度等)通常对总弧菌数量的影响程度较小, 甚至存在差异(Takemura等, 2014)。然而, 有时在对弧菌与个别环境参数的相互关系作出总体结论时会出现一定的困难, 其主要原因是它们之间的相关性可能取决于所检测参数的范围(正如上面提到的温度和盐度), 或者是由于已检测到的参数并不是平等的(Takemura等, 2014; Davis等, 2017)。

此外, 已经有报道指出溶解有机碳(dissolved organic carbon, DOC)对弧菌的生态具有很强的影响(Takemura等, 2014)。DOC为生活在河口和海洋生境中的弧菌提供了所需的大量营养成分。弧菌可以吸收、代谢和产生有机质, 从而改变其化学性质和生物利用度。然而, 在海洋环境中检测到的大部分DOC具有不同的

图2 115种弧菌的系统发育树

基于每种弧菌标准菌株的16S rRNA基因序列构建了Neighbor-Joining系统发育树。以菌株*Shewanella denitrificans* OS217^T作为外群,其分支由1000次自举统计估算得到,内部节点的圆圈表示自举支持值超过50%;较大的圆圈表示更大的自举值

来源,并且具有高度可变的化学成分,这些成分对不同弧菌而言可能具有不同的生物利用度或者偏好性。事实上,在弧菌的生态学研究中,人们很少对DOC的化学成分进行分析。

病毒是弧菌的重要致死因子,对弧菌的生态具有较强的影响。最近,人们从受感染的弧菌中鉴定出一个无尾dsDNA病毒谱系,这些病毒具有广泛的宿主范

围,可以杀死属于4个种的34株弧菌(Kauffman等, 2018)。由病毒裂解引起的弧菌死亡,意味着大量的DOC会从弧菌细胞释放到海水中,这些DOC可以被其他浮游生物吸收,从而影响元素循环的路径和速率。因此,弧菌和病毒之间的相互作用很可能是碳循环中的一个重要过程。

然而,环境因子对总弧菌的影响趋势不一定适应

于单种弧菌, 部分原因是由于弧菌与环境因子以及宿主(包括浮游植物和浮游动物)之间的关系具有种类特异性(Takemura等, 2014). 总弧菌种群与已被充分研究的病原弧菌(如霍乱弧菌、副溶血弧菌和创伤弧菌等)之间, 既有相同的也有不同的环境参数相关性. 对于副溶血弧菌和创伤弧菌来说, 在同一分析中, 温度常常比盐度对其丰度的影响更大; 而对于霍乱弧菌来说, 不同的生物变量(包括特定的浮游植物和浮游动物类群)可能比非生物参数的相关性更强(Takemura等, 2014; Davis等, 2017; Kopprio等, 2017). 然而人们很少对生物参数(尤其是浮游植物或浮游动物的不同类群)进行研究, 因此很难对其得出普遍性结论(Takemura等, 2014). 最近, 人们已经证明颗粒附着弧菌的丰度与浮游植物的群落组成之间存在着显著的相关性, 弧菌的丰度与海洋环境中硅藻和针胞藻的相关性比与甲藻的相关性更高. 这可能与从浮游植物中释放出的溶解有机质(dissolved organic matter, DOM)的生物可利用度相关(Main等, 2015).

最后, 弧菌可在不利的环境条件下(如寡营养、过高或过低的温度、高盐、极端pH和阳光辐射等)进入休眠状态, 即活的非可培养状态(viable but non-culturable state, VBNC; Xu等, 1982). 这种生理状态是一个可逆的状态, 一旦环境条件再次变得有利时, 它将结束这一状态并且重新复苏(Oliver, 2010). 然而, 从“休眠”状态进入“复苏”状态的条件并不完全清楚.

2.4 弧菌的爆发

在水体中, 弧菌是微生物总群落中丰度相对较低的类群(Thompson和Polz, 2006). 然而, 近年来, 越来越多的证据表明弧菌种群能够在水体中爆发, 在此期间弧菌可能成为总细菌类群中的主要成员. 这通常是弧菌对某些非生物或生物因素做出的反应, 有时具体因素并不明确. 最近的几项研究表明, 弧菌丰度的增加与藻类(如硅藻和褐藻)爆发(Miller等, 2005; Gilbert等, 2012)或微量营养元素(如铁离子)的增加有关(Westrich等, 2016). 这些爆发现象, 以前可能会因其在环境中存在时间较短而被错过或忽略(Takemura等, 2014).

首次报道的弧菌爆发现象被称之为“乳海(milky sea)”. 由生物发光导致的乳白色海洋, 其特征是在大陆架或近岸表层海水中出现持续而大量的发光现象, 这种现象可能覆盖数千平方公里的区域, 并持续数天

(Lapota等, 1988; Miller等, 2005). 其中的一个实例发生在西北印度洋, 其范围大到可以通过卫星探测到(超过17700km²). 这一爆发现象在连续三个晚上被观察到(Miller等, 2005). 有证据表明, 进行发光的生物体是哈维氏弧菌(或者其邻近物种, 例如坎贝氏弧菌), 其与单细胞藻类(即球形棕囊藻)相关联, 在表层水体中爆发生长, 并在乳海形成过程中发挥重要作用(Lapota等, 1988). 然而, 当时对哈维氏弧菌的鉴定完全基于其表型, 而不是目前更现代和准确的分子特征, 这可能会导致鉴定错误(Lapota等, 1988).

Gilbert等(2012)在英国普利茅斯附近的一个温带沿海站点发现了强烈的弧菌爆发现象, 表明弧菌具有快速生长的潜力并成为全部细菌群落的重要组成部分. 在一个月內, 某单一弧菌物种由在16S rRNA基因中仅占0~2%, 迅速繁殖到在细菌群落中占54%, 这是在6年连续检测中观察到的细菌类群中最大的一个爆发现象(Gilbert等, 2012). 巧合的是, 弧菌的爆发伴随着一种硅藻(扁角毛藻)的爆发, 后者在浮游植物群落中通常是相当罕见的. 据推测, 由异常增殖的硅藻所分泌的有机营养物质可能促进了弧菌的繁殖(Gilbert等, 2012).

此外, Westrich等(2016)观测到撒哈拉沙漠的沙尘在加勒比海和亚热带大西洋的沉降, 促进了其海洋表面水体中弧菌的爆发. 随着撒哈拉沙漠的沙尘沉降到加勒比海和亚热带大西洋, 该海域中的可溶解铁离子浓度处于较高水平, 使得可培养的弧菌数量在24h内迅速增加到原有水平的30倍. 而且, 弧菌在总微生物群落中的相对丰度从1%增加到20%(Westrich等, 2016). 由于在研究中通常采样不够频繁, 因此这种弧菌爆发现象是否常见尚未可知. 然而, 迄今为止的观察结果表明, 弧菌能够在海洋环境中(特别是在表层水体中)快速繁殖.

3 弧菌介导的有机质降解

3.1 有机碳底物

目前所有已描述过的弧菌都属于专性异养细菌, 它们依靠有机物来获取碳源. 一般来说, 弧菌能利用大量的有机碳化合物, 并以此作为碳源和能量来源, 大多数弧菌种类能够利用的有机碳源超过40种(Farmer等, 2005). 弧菌可以利用的有机碳源如下: 多糖(如几丁

质、海藻酸、琼脂等), 双糖(如麦芽糖、纤维二糖、乳糖等), 单糖(如葡萄糖、D-甘露醇、果糖等)以及其他化合物(如多羟基醇、烷烃、脂类、卵磷脂等)(表1). 列表中的有机碳底物主要是通过表型实验获得的, 这些表型实验往往是通过使用试剂盒进行传统的弧菌新种分类鉴定而进行, 比如API ZYM和Biolog微孔板.

多糖是海洋中溶解有机物和颗粒有机物的重要组成部分, 是海洋中有机碳循环的核心组成部分. 许多多糖来自于大型藻类细胞壁(如海藻酸、琼脂、岩藻多糖和海带多糖)或浮游动物的外骨骼(如几丁质).

几丁质, 由N-乙酰葡萄糖胺单体通过 β -1,4-糖苷键连接组成, 是海洋环境中最丰富的有机化合物之一. 据估计, 全球海洋中每年产生大约 10^{11} 吨几丁质(主要来自于浮游动物和甲壳类动物的外骨骼以及硅藻壳); 这种多聚物必须不断被微生物再矿化, 才能维持海洋中持续的初级生产力(Li和Roseman, 2004). 据估计, 几丁质在所有海洋细菌生产力中所占的比例高达10%(Kirchman和White, 1999). 尽管几丁质可能也会被许多其他海洋细菌所利用, 但弧菌被认为是最常见的几丁质降解细菌. 本实验室前期从中国边缘海分离的581株弧菌中, 有56.8%的菌株具有几丁质降解活性, 而其他海洋细菌可以降解几丁质的比例只有2.5%(未发表数据). 因此, 弧菌能够水解以几丁质代表的多聚物这一特性, 可以使其在浮游细菌群落内建立起重要的营养链(Thompson和Polz, 2006).

褐藻胶是广泛存在于褐藻细胞壁基质的一种多糖(约占褐藻干重的50%以上), 也是海洋环境中有机质的一个重要来源. 褐藻胶由多聚甘露糖醛酸和多聚古罗糖醛酸组成, 这两个组分以不同的方式在同聚或杂聚体中通过(1,4)-糖苷键连接和排列. 在我们前期的筛查中, 11.2%的弧菌菌株(65/58)可以降解褐藻胶(未发表

数据). 琼脂是红藻细胞壁的主要组成部分, 由琼脂糖和琼脂果胶两部分组成. 琼脂糖是其主要组成部分, 由 α -(1,3)和 β -(1,4)-糖苷键连接的琼脂二糖单元组成, 其中每一个单元都是由半乳糖和吡喃半乳糖单体组成. 据报道, 许多弧菌能够水解和代谢琼脂糖, 并以此作为其碳源和能源(Zhang和Sun, 2007; Chi等, 2012).

此外, 弧菌还可以代谢石油中的化合物, 如烷烃、芳香烃和苯甲酸酯(West等, 1984). 在墨西哥湾“深水地平线(Deepwater Horizon)”石油泄漏事件中, 弧菌在表层海水样品(占总细菌数量的31%以上; Hamdan和Fulmer, 2011)和被石油泡沫污染的盐沼植物样品(占细菌总数的57%; Liu和Liu, 2013)中均被发现是石油相关微生物群落中的优势类群.

3.2 弧菌对微生境中营养加富的响应

弧菌对有机碳底物有相当高的亲和力, 因此弧菌可以在高营养条件(如动物内脏、浮游植物或浮游动物)的微生境中生长. 事实上, 需钠弧菌(*V. natriegens*)和副溶血弧菌对葡萄糖的半饱和常数分别为29和 $500\mu\text{mol L}^{-1}$, 而大多数典型海水的葡萄糖浓度范围一般在 $14\text{n mol L}^{-1}\sim 2\mu\text{mol L}^{-1}$ (Thompson和Polz, 2006).

弧菌种群能够对营养加富作出迅速反应, 并在发生改变的微生境中爆发性繁殖(Martínez等, 2013). 在添加 $100\mu\text{mol L}^{-1}$ 葡萄糖和 $16\mu\text{mol L}^{-1}$ 硝酸盐的微生境中, 伴随着原绿球蓝细菌目(Prochlorales)和立克次氏体目(Rickettsiales)相对丰度的降低, 属于 γ -变形菌纲的弧菌目(Vibrionales)的丰度大量增加(占细菌总数的59%, 而对照组则低于1%). 此外, 在添加 $100\mu\text{mol L}^{-1}$ 葡萄糖、 $16\mu\text{mol L}^{-1}$ 硝酸盐和 $1\mu\text{mol L}^{-1}$ 甲基磷酸酯(MPN)的微生境中, 弧菌目的丰度(44%)与对照组相比也有显著的增加(Martínez等, 2013).

表 1 弧菌利用的有机碳底物^{a)}

有机碳类型	特定的有机碳源
多糖	几丁质, 海藻酸, 琼脂, 海带多糖, 淀粉, 木聚糖, 岩藻多糖, 甘露聚糖, 纤维素和果胶
二糖	麦芽糖, 纤维二糖, 乳糖, 水杨苷, 海藻糖, 蔗糖和七叶苷
单糖	D-葡萄糖, D-甘露醇, D-果糖, D-半乳糖, α -D-岩藻糖, L-阿拉伯糖, D-阿拉伯糖醇, D-半乳糖醛酸酯, D-甘露醇, D-甘露糖, D-山梨醇, D-木糖和肌肉肌醇
小分子化合物	甘油, 乙醇和醋酸盐
其他化合物	多羟基醇, 脂类, 卵磷脂, 明胶, 酪蛋白, DNA, 粘液蛋白和烃类化合物(烷烃和芳香烃)

a) 数据来源于Farmer等(2005); 并非所有弧菌种类都能利用上表中的所有有机碳

4 有机碳存储和产物

4.1 细胞中的碳水化合物成分

弧菌的细胞壁中含有与其他革兰氏阴性菌相同的三种脂多糖(lipopolysaccharide, LPS), 即脂质A、核心多糖和O-多糖侧链(Farmer等, 2005). 脂质A部分由 β -(1'-6)-糖苷键相连的葡萄糖胺双糖骨架和两个磷酸基团构成. 霍乱弧菌的核心多糖区含有酮基-3-脱氧-D-甘露糖-辛酮糖酸(keto-3-deoxy-D-mannose-octulosonic acid, KDO)、D-葡萄糖、庚糖、D-果糖和乙醇胺磷酸. 其O-多糖侧链则是一种大约17~18单位长的4-氨基-4,6-二脱氧-D-甘露糖(D-perosamine)的均聚物(Farmer等, 2005). 在弧菌细胞膜上, 主要的脂肪酸通常是C16:1 ω 7c/iso-C15:02-OH, C16:0, C18:1 ω 7c和C14:0(Wang等, 2010; Wang等, 2011). 弧菌主要的极性脂通常是磷脂酰乙醇胺和磷酸酰甘油(Gao等, 2012; Doi等, 2016).

许多弧菌的细胞被荚膜包裹. 荚膜的碳水化合物成分可能因菌株而异; 糖类包括 α -N-乙酰唑诺沙胺、 α -N-乙酰半乳糖胺糖醛酸、鼠李糖胺和岩藻糖胺(Farmer等, 2005).

当弧菌受病毒感染或被原生动动物摄食时, 一些细胞内的碳水化合物成分将被释放到环境中, 或者被原生动动物用作营养来源, 用于进一步的生物转化或再矿化过程.

4.2 碳储存

弧菌能够在碳缺乏的条件下存活一个月或甚至更长时间, 这是由于弧菌的碳存储功能可使其在能量来源不稳定(例如有时某些生存资源可能受到限制)的环境中生存(Thompson和Polz, 2006). 在霍乱弧菌中, 在碳源(如葡萄糖)过量的情况下可以形成碳内含物(如甘油或聚- β -羟基丁酸), 而在碳缺乏的情况下则消耗这些碳内含物(Thompson和Polz, 2006). Øvreås等(2003)报道, 当海水微生境中添加过量的葡萄糖和营养盐(硝酸盐和磷酸盐)时, 一类富含碳颗粒(即聚- β -羟基丁酸)的灿烂弧菌大型细胞成为了优势类群.

4.3 碳产物

弧菌能够同时参与呼吸和发酵代谢, 并将有机碳转化为细胞物质, 同时产生能量代谢的废物. 在有氧

或无氧呼吸过程中, 大量的代谢终产物被排出细胞(Farmer等, 2005; Thompson和Polz, 2006). D-葡萄糖代谢中的常见代谢终产物包括有机酸(即甲酸、乙酸、乳酸、琥珀酸和丙酮酸)、丙酮、乙醇和二氧化碳, 在某些情况还可能产生氢气(Farmer等, 2005; Thompson和Polz, 2006).

5 弧菌介导的碳循环的分子机制

5.1 胞外水解酶

在海洋环境中, 大多数溶解态和颗粒态有机物是以复杂的聚合物形式存在的, 这些聚合物首先必须被水解成低聚物或单体后, 才能被细胞吸收. 这些过程是由具有不同底物特异性的胞外水解酶催化完成的. 弧菌和其他革兰氏阴性菌通过一系列特定的步骤将复杂的有机物降解. 这些复杂的聚合物必须在胞外被部分水解, 才能被运输进入周质空间; 然后, 在周质空间其他酶的作用下降解成单体, 才能够被输送到细胞质中(Thompson和Polz, 2006).

在弧菌中已鉴定出各种各样的胞外多糖水解酶, 其中包括几丁质酶、琼胶酶、昆布多糖酶和淀粉酶等(表2). 一般而言, 几丁质酶、蛋白酶和脂酶是定位于细胞表面或被分泌至胞外的水解酶类, 而碱性磷酸酶和氨肽酶的活性却似乎集中在细胞周质间隙(Thompson和Polz, 2006).

5.2 弧菌基因组

全基因组测序能够极大地扩展我们对弧菌生物学(包括生态学)的理解, 并为我们阐明海洋中营养物质的循环提供了前所未有的机会. 传统的弧菌表型特征鉴定是不仅昂贵而且耗时, 并且局限于有限数量的微生物特征. 直接从弧菌的全基因组序列中获得其相应的表型信息, 可以成为一种可靠并且有可行性的替代方法. 此外, 来自弧菌全基因组序列的基因组信息已经证实了许多先前发表的生物学和生态学特征(报道(Amaral等, 2014)).

目前, 尽管只有19种弧菌具有完整的基因组序列, 但是GenBank数据库中已收录了超过1500个弧菌基因组(Lin等, 2018). 迄今为止, 已经被测序的所有弧菌都具有两条染色体. 染色体1通常较大, 拥有相对恒定的大小(约3Mb), 编码行使许多基本功能的约2700个蛋

表 2 弧菌中鉴定出的代表性胞外水解酶^{a)}

细菌类群	酶和家族	Genbank 存取号	降解产物	参考文献
<i>Vibrio</i> sp. V134	β -Agarase AgaV, GH16	ABL06969	NA4, NA6	Zhang和Sun, 2007
<i>Vibrio</i> sp. PO-303	β -Agarase AgaB, GH50	BAG71427	NA2	Araki等, 1998
<i>Vibrio</i> sp. PO-303	β -Agarase AgaC, GH118	BAF03590	NA4, NA6, NA8	Dong等, 2006
<i>Vibrio</i> sp. JT0107	β -Agarase AgaA, GH86	BAA03541	NA2	Sugano等, 1993
<i>Vibrio</i> sp. PO-303	β -Agarase AgaD, GH16	BAF34350	NA2, NA	Dong等, 2007
<i>Vibrio</i> sp. F-6	Agarase AG-a, GH50	EU699809	NA4, NA6	Fu等, 2008
<i>Vibrio</i> sp. CN41	β -Agarase AgaA _{CN4} , GH50	HM563685	DP4, DP6, DP8	Liao等, 2011
<i>V. campbellii</i> HY01	β -glucosidase (laminarinase) LamN, GH3	EDL69935	Glucose	Wang等, 2015
<i>Vibrio</i> sp. G21	endo- β -1, 4-glucanase Cel5A, GH5	ADJ93836	cellobiose	Gao等, 2010
<i>Vibrio</i> sp. MA-138	β -1, 4-mannanase Man5C, GH5	BAG69482	M1-5	Tanaka等, 2009
<i>V. parahaemolyticus</i> KN1699	chitinase Pa-Chi, GH18	BAF91600	(GlcNAc) ₂	Kadokura等, 2007
<i>V. cholerae</i> E1	chitinase ChiA, GH18	AAC72236	GlcNAc	Connell等, 1998
<i>V. harveyi</i> BB7	chitinase ChiA, GH18	AAC46383	(GlcNAc) ₂₋₆	Svitil等, 1997
<i>V. proteolyticus</i> 442	chitinase ChiA, GH18	BAF76068	(GlcNAc) ₂	Itoi等, 2007
<i>V. proteolyticus</i> NBRC 13287	chitinase (reducing end-specific), GH19	BAE86996	(GlcNAc) ₂	Honda等, 2008
<i>V. furnissii</i> NCTC 11218	chitodextrinase EndoI, GH18	AAC44673	(GlcNAc) ₂ , (GlcNAc) ₃	Keyhani和Roseman, 1996
<i>V. harveyi</i> 650	β -N-acetylglucosaminidases, GH20	HM175716	GlcNAc	Suginta等, 2010
<i>V. carchariae</i> (= <i>V. harveyi</i>) <i>LMG7890</i> ^T	endochitinase A, GH18	Q9AMP1	(GlcNAc) ₂	Suginta等, 2004
<i>Vibrio</i> sp. <i>AX-4</i>	β -1, 3-xylanase Xyl4, GH26	BAD51934	X1-3	Kiyohara等, 2005
<i>Vibrio</i> sp. <i>XY-214</i>	endo-1, 3- β -xylanase TxyA, GH26	BAA94698	xylooligosaccharides	Araki等, 2000
<i>Vibrio</i> sp. W13	alginate lyase Algb, PL7	KC777293	DP2-5	Zhu等, 2015
<i>V. alginovor</i> sp. SA2 ^T	polysaccharide-decomposing enzyme AlyB, PL7	NC_007088.5	L-Lysine	Doi等, 2017
<i>Vibrio</i> sp. SY08	alginate lyase AlySY08, PL7	KY214288	UADs	Li等, 2016
<i>Vibrio</i> sp. NJU-03	alginate lyase AlgNJU-03, PL7	GAK20697.1	DP2-4	Zhu等, 2018
<i>Vibrio</i> sp. QD-5	alginate lyase Aly-IV, PL7	PRJNA382465	DP1-3	Chao等, 2017

a) GH, 糖苷水解酶; NA2, 新琼二糖; NA4, 新琼四糖; NA6, 新琼六糖; NA8, 新琼八糖; GlcNAc, β -d-N-乙酰葡萄糖胺; M1-5: 甘露糖、甘露二糖、甘露三糖、甘露四糖和甘露戊糖; X1-3: 木二糖、木三糖和木四糖; PL: 多糖裂合酶家族; DP: 低聚合度寡糖; UAD: 不饱和海藻胶二糖

白, 如核糖体蛋白、DNA复制单元和极性鞭毛等。相比之下, 染色体2较小(约1Mb), 编码大约1000个蛋白, 仅含有较少的必需基因, 但是含有许多通过水平转移而来的未知功能的基因, 这也许能够解释为什么弧菌具有快速的复制速率和其占据广泛生态位的能力(Lukjancenko和Ussery, 2014; Lin等, 2018)。

所有弧菌种类的一个显著特点是其基因组具有很高的可塑性, 这使它们具有广泛的代谢范围, 并可利用

各种各样的碳源。水体中的DOM为弧菌提供了大量所需的营养物质, 使其可以在河口和海洋环境中生活。DOM中的化学成分是高度可变的。中性糖可占表层水体DOC的2~6%, 而在深层水体中占0.3~0.9%(Benner, 2002)。水体中含量最丰富的可被水解的中性糖是葡萄糖、半乳糖、海藻糖、甘露糖和木糖(Benner, 2002), 而且在弧菌基因组中能够发现几乎所有用来代谢这些常见糖类的水解酶编码基因(Grimes等, 2009)。此外,

在弧菌基因组中也发现了能够降解多糖(如几丁质、纤维素等)的水解酶编码基因(Grimes等, 2009; Lin等, 2018).

海洋微生物宏基因组技术的出现, 为我们提供了一个对生态系统的代谢和物种分类进行描述和预测的模型(Gilbert和Dupont, 2011). 最近, 已有研究成功对自然环境中低丰度的霍乱弧菌DNA进行全基因组富集, 并直接对数据进行基因型和宏基因组分析(Vezzulli等, 2017). 宏基因组数据显示, 尽管弧菌在环境中的丰度较低, 但弧菌可以显著地改变特定生态位中的碳、氮和其他微生物的代谢(Thurber等, 2009).

6 结论与展望

总而言之, 弧菌在海洋环境中分布广泛, 并且可以利用各种各样的有机碳源. 弧菌极短的增殖时间可以使其在响应营养加富时进行爆发性繁殖. 弧菌无疑是海洋有机碳循环的关键参与者, 尤其是在边缘海域. 我们提出了弧菌类群在海洋有机碳循环中的一种潜在作用模式(图3). 然而, 弧菌对海洋有机碳循环的准确贡献还需要进一步研究.

首先, 尽管对于弧菌丰度及其群落组成的研究已

经在许多海洋环境中开展, 但一些地区(例如中国边缘海域)仍未进行相关研究. 目前, 我们已知的大多数关于弧菌生态学的信息都来自于可培养的弧菌. 事实上, 环境中有许多未被培养的弧菌, 所以在未来应该同时采用基于培养和非培养的手段来进行研究. 此外, 由于许多弧菌在不利的环境条件下会进入VBNC状态, 因此需要对这些细胞的活性进行探究.

其次, 事实证明, 除温度和盐度外, DOC对弧菌分布也有很强的影响. 然而, DOC的作用是多因素的, 因为多数DOC具有不同的有机成分, 这些成分可能会对弧菌的生长产生不同的影响. 显然, 分析DOC的化学成分(如葡萄糖、几丁质和褐藻胶)及其与弧菌分布之间的相关性, 将会给弧菌生态学研究提供更多的信息. 此外, 弧菌和病毒之间的相互作用可能是碳循环中的一个重要过程, 但其详细的贡献和作用机制尚需要进一步阐明.

再次, 目前已经证明弧菌能够利用许多不同类型的有机碳化合物. 然而, 弧菌能够利用的有机碳底物范围, 在很大程度上是通过传统表型实验获得的. 未来, 人们应该对有机碳底物的范围(尤其是来自各种浮游植物和浮游动物的多糖)进行彻底的研究.

最后, 弧菌种群和有机质之间的相互作用在海洋

图3 弧菌在海洋有机碳循环中的潜在作用模式

T, 温度; S, 盐度; P, 磷酸; N, 氮盐; Si, 硅酸盐; E, 胞外酶; POC, 颗粒有机碳; DOC, 溶解有机碳

系统的生物地球化学循环中发挥至关重要的作用。目前, 仅对弧菌介导的生物转化和再矿化过程的分子组分及其机制已经进行了少量的研究, 我们仍需要开展更多的工作来阐明这些过程的遗传基础。另外, 弧菌中存在哪些分子机制使其能最大程度地利用海洋和河口栖息地中各种各样DOM, 也是我们以后工作中亟待解决的问题。全基因组序列已经提高了我们对弧菌适应性、生理特征和生态特征的理解, 而宏基因组数据的出现(对未被培养的弧菌种类特别有用), 将进一步阐明弧菌在海洋有机碳循环中所扮演的重要角色。

参考文献

- Amaral G R S, Dias G M, Wellington-Oguri M, Chimetto L, Campeão M E, Thompson F L, Thompson C C. 2014. Genotype to phenotype: Identification of diagnostic vibrio phenotypes using whole genome sequences. *Int J Syst Evol Microbiol*, 64: 357–365
- Amin A K M R, Feng G, Al-saari N, Meirelles P M, Yamazaki Y, Mino S, Thompson F L, Sawabe T, Sawabe T. 2016. The first temporal and spatial assessment of vibrio diversity of the surrounding seawater of coral reefs in ishigaki, Japan. *Front Microbiol*, 7: 1185
- Araki T, Hayakawa M, Lu Z, Karita S, Morishita T. 1998. Purification and characterization of agarases from a marine bacterium, *Vibrio* sp. PO-303. *J Mar Biotechnol*, 6: 260–265
- Araki T, Hashikawa S, Morishita T. 2000. Cloning, sequencing, and expression in *Escherichia coli* of the new gene encoding beta -1,3-Xylanase from a marine bacterium, *Vibrio* sp. strain XY-214. *Appl Environ Microbiol*, 66: 1741–1743
- Arnosti C. 2014. Patterns of microbially driven carbon cycling in the ocean: Links between extracellular enzymes and microbial communities. *Adv Oceanogr*, 2014: 1–12
- Austin B, Zhang X H. 2006. *Vibrio harveyi*: A significant pathogen of marine vertebrates and invertebrates. *Lett Appl Microbiol*, 43: 119–124
- Baker-Austin C, Trinanès J, Gonzalez-Escalona N, Martínez-Urtaza J. 2017. Non-cholera *Vibrios*: The microbial barometer of climate change. *Trends Microbiol*, 25: 76–84
- Azam F, Malfatti F. 2007. Microbial structuring of marine ecosystems. *Nat Rev Microbiol*, 5: 782–791
- Beijerinck M W. 1889. Le *Photobacterium luminum*, bactérie lumineuse de la Mer du Nord. Archives Néerlandaises des Sciences Exactes et Naturelles, 23: 401–427
- Benner R. 2002. Chemical composition and reactivity. In: Hansell D A, Carlson C A, eds. Biogeochemistry of Marine Dissolved Organic Matter. New York : Academic. 59–90
- Bruhn J B, Nielsen K F, Hjelm M, Hansen M, Bresciani J, Schulz S, Gram L. 2005. Ecology, inhibitory activity, and morphogenesis of a marine antagonistic bacterium belonging to the *Roseobacter* Clade. *Appl Environ Microbiol*, 71: 7263–7270
- Chan K, Woo M, Lo K, French G. 1986. Occurrence and distribution of halophilic vibrios in subtropical coastal waters of Hong Kong. *Appl Environ Microbiol*, 52: 1407–1411
- Chao Y, Wang S, Wu S, Wei J, Chen H. 2017. Cloning and characterization of an alginate lyase from marine *Vibrio* sp. QD-5. Preprints
- Chi W J, Chang Y K, Hong S K. 2012. Agar degradation by microorganisms and agar-degrading enzymes. *Appl Microbiol Biotechnol*, 94: 917–930
- Chimetto Tonon L A, Thompson J R, Moreira A P B, Garcia G D, Penn K, Lim R, Berlinck R G S, Thompson C C, Thompson F L. 2017. Quantitative detection of active vibrios associated with white plague disease in *Mussismilia braziliensis* corals. *Front Microbiol*, 8: 2272
- Connell T D, Metzger D J, Lynch J, Folster J P. 1998. Endochitinase is transported to the extracellular milieu by the eps-encoded general secretory pathway of *Vibrio cholerae*. *J Bacteriol*, 180: 5591–5600
- Davis B J K, Jacobs J M, Davis M F, Schwab K J, DePaola A, Curriero F C. 2017. Environmental determinants of *Vibrio parahaemolyticus* in the Chesapeake Bay. *Appl Environ Microbiol*, 83: e01147-17
- Doi H, Chinen A, Fukuda H, Usuda Y. 2016. *Vibrio alginivoris* sp. nov., an alginate- and agarose-assimilating bacterium isolated from the gut flora of a turban shell marine snail. *Int J Syst Evol Microbiol*, 1: 3164–3169
- Doi H, Tokura Y, Mori Y, Mori K, Asakura Y, Usuda Y, Fukuda H, Chinen A. 2017. Identification of enzymes responsible for extracellular alginate depolymerization and alginate metabolism in *Vibrio alginivoris*. *Appl Microbiol Biotechnol*, 101: 1581–1592
- Dong J, Hashikawa S, Konishi T, Tamaru Y, Araki T. 2006. Cloning of the novel gene encoding-agarase C from a marine bacterium, *Vibrio* sp. strain PO-303, and characterization of the gene product. *Appl Environ Microbiol*, 72: 6399–6401
- Dong J, Tamaru Y, Araki T. 2007. Molecular cloning, expression, and characterization of a β -agarase gene, *agaD*, from a marine bacterium, *Vibrio* sp. strain PO-303. *Biosci Biotech Biochem*, 71: 38–46
- Eilers H, Pernthaler J, Glockner F O, Amann R. 2000. Culturability and *in situ* abundance of pelagic bacteria from the North Sea. *Appl Environ Microbiol*, 66: 3044–3051
- Eiler A, Johansson M, Bertilsson S. 2006. Environmental influences on *Vibrio* populations in northern temperate and boreal coastal waters (Baltic and Skagerrak Seas). *Appl Environ Microbiol*, 72: 6004–6011

- Farmer J J, Janda J M, Brenner F W, Cameron D N, Birkhead K M. 2005. Genus I. *Vibrio* Pacini 1854. In: Brenner D J, Kreig N R, Staley J T, eds. *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*. 2nd ed. New York: Springer Science Business Media. 494–546
- Feller G, Narinx E, Arpigny J L, Zekhnini Z, Swings J, Gerday C. 1994. Temperature dependence of growth, enzyme secretion and activity of psychrophilic Antarctic bacteria. *Appl Microbiol Biotechnol*, 41: 477–479
- Fu W, Han B, Duan D, Liu W, Wang C. 2008. Purification and characterization of agarases from a marine bacterium *Vibrio* sp. F-6. *J Ind Microbiol Biotechnol*, 35: 915–922
- Fujino T, Okuno Y, Nakada D, Aoyama A, Fukai K, Mukai T, Ueha T. 1951. On the bacteriological examination of shirasu food poisoning (in Japanese). *J Jpn Assoc Inf Dis*, 25: 11
- Gao Z, Ruan L, Chen X, Zhang Y, Xu X. 2010. A novel salt-tolerant endo- β -1,4-glucanase Cel5A in *Vibrio* sp. G21 isolated from mangrove soil. *Appl Microbiol Biotechnol*, 87: 1373–1382
- Gao Z M, Xiao J, Wang X N, Ruan L W, Chen X L, Zhang Y Z. 2012. *Vibrio xiamenensis* sp. nov., a cellulase-producing bacterium isolated from mangrove soil. *Int J Syst Evol Microbiol*, 62: 1958–1962
- Gilbert J A, Dupont C L. 2011. Microbial metagenomics: Beyond the genome. *Annu Rev Mar Sci*, 3: 347–371
- Gilbert J A, Steele J A, Caporaso J G, Steinbrück L, Reeder J, Temperton B, Huse S, McHardy A C, Knight R, Joint I, Somerfield P, Fuhrman J A, Field D. 2012. Defining seasonal marine microbial community dynamics. *ISME J*, 6: 298–308
- Girard L, Peuchet S, Servais P, Henry A, Charni-Ben-Tabassi N, Baudart J. 2017. Spatiotemporal dynamics of total viable *Vibrio* spp. in a NW Mediterranean coastal area. *Microbes Environ*, 32: 210–218
- Gomez-Gil B, Thompson C C, Matsumura Y, Sawabe T, Iida T, Christen R. 2014. Family Vibrionaceae (Chapter 225). In: Rosenberg E, DeLong E, Thompson F L, Lory S, Stackebrandt E, eds. *The Prokaryotes*. 4th ed. New York: Springer. 88
- Grimes D J, Johnson C N, Dillon K S, Flowers A R, Noriega N F, Berutti T. 2009. What genomic sequence information has revealed about *Vibrio* ecology in the ocean—A Review. *Microb Ecol*, 58: 447–460
- Guerinot M L, West P A, Lee J V, Colwell R R. 1982. *Vibrio diazotrophicus* sp. nov., a Marine Nitrogen-Fixing Bacterium. *Int J Systematic Bacteriol*, 32: 350–357
- Hamdan L, Fulmer P. 2011. Effects of COREXIT® EC9500A on bacteria from a beach oiled by the Deepwater Horizon spill. *Aquat Microb Ecol*, 63: 101–109
- Hickey M E, Lee J L. 2017. A comprehensive review of *Vibrio* (*Listonella*) *anguillarum*: Ecology, pathology and prevention. *Rev Aquacult*, 161
- Honda Y, Taniguchi H, Kitaoka M. 2008. A reducing-end-acting chitinase from *Vibrio proteolyticus* belonging to glycoside hydrolase family 19. *Appl Microbiol Biotechnol*, 78: 627–634
- Itoi S, Kanomata Y, Koyama Y, Kadokura K, Uchida S, Nishio T, Oku T, Sugita H. 2007. Identification of a novel endochitinase from a marine bacterium *Vibrio proteolyticus* strain No. 442. *BBA-Proteins Proteom*, 1774: 1099–1107
- Joseph S W, Colwell R R, Kaper J B. 1982. *Vibrio Parahaemolyticus* and related halophilic vibrios. *Crit Rev Microbiol*, 10: 77–124
- Kadokura K, Rokutani A, Yamamoto M, Ikegami T, Sugita H, Itoi S, Hakamata W, Oku T, Nishio T. 2007. Purification and characterization of *Vibrio parahaemolyticus* extracellular chitinase and chitin oligosaccharide deacetylase involved in the production of hetero-disaccharide from chitin. *Appl Microbiol Biotechnol*, 75: 357–365
- Kauffman K M, Hussain F A, Yang J, Arevalo P, Brown J M, Chang W K, VanInsberghe D, Elsherbini J, Sharma R S, Cutler M B, Kelly L, Polz M F. 2018. A major lineage of non-tailed dsDNA viruses as unrecognized killers of marine bacteria. *Nature*, 554: 118–122
- Keyhani N O, Roseman S. 1996. The chitin catabolic cascade in the Marine Bacterium *Vibrio furnissii*. *J Biol Chem*, 271: 33414–33424
- Kirchman D, White J. 1999. Hydrolysis and mineralization of chitin in the Delaware Estuary. *Aquat Microb Ecol*, 18: 187–196
- Kiyohara M, Sakaguchi K, Yamaguchi K, Araki T, Nakamura T, Ito M. 2005. Molecular cloning and characterization of a novel β -1,3-xylanase possessing two putative carbohydrate-binding modules from a marine bacterium *Vibrio* sp. strain AX-4. *Biochem J*, 388: 949–957
- Kopprio G A, Streitenberger M E, Okuno K, Baldini M, Biancalana F, Fricke A, Martinez A, Neogi S B, Koch B P, Yamasaki S, Lara R J. 2017. Biogeochemical and hydrological drivers of the dynamics of *Vibrio* species in two Patagonian estuaries. *Sci Total Environ*, 579: 646–656
- Lapota D, Galt C, Losee J R, Huddell H D, Orzech J K, Nealson K H. 1988. Observations and measurements of planktonic bioluminescence in and around a milky sea. *J Exp Mar Biol Ecol*, 119: 55–81
- Lehmann K B, Neumann R. 1896. *Atlas und Grundriss der Bakteriologie und Lehrbuch der speziellen bakteriologischen Diagnostik*. 1st ed. J F Lehmann, München
- Li X, Roseman S. 2004. The chitinolytic cascade in Vibrios is regulated by chitin oligosaccharides and a two-component chitin catabolic sensor/kinase. *Proc Natl Acad Sci USA*, 101: 627–631
- Li S, Wang L, Hao J, Xing M, Sun J, Sun M. 2016. Purification and characterization of a new alginate lyase from marine bacterium *Vibrio* sp. SY08. *Mar Drugs*, 15: 1
- Liao L, Xu X W, Jiang X W, Cao Y, Yi N, Huo Y Y, Wu Y H, Zhu X F,

- Zhang X Q, Wu M. 2011. Cloning, expression, and characterization of a new β -Agarase from *Vibrio* sp. strain CN41. *Appl Environ Microbiol*, 77: 7077–7079
- Lin H, Yu M, Wang X, Zhang X H. 2018. Comparative genomic analysis reveals the evolution and environmental adaptation strategies of vibrios. *BMC Genomics*, 19: 135
- Liu Z, Liu J. 2013. Evaluating bacterial community structures in oil collected from the sea surface and sediment in the northern Gulf of Mexico after the *Deepwater Horizon* oil spill. *Microbiol Open*, 2: 492–504
- Lukjancenko O, Ussery D W. 2014. *Vibrio* chromosome-specific families. *Front Microbiol*, 5: 73
- Main C R, Salvitti L R, Whereat E B, Coyne K J. 2015. Community-level and species-specific associations between phytoplankton and particle-associated *Vibrio* species in Delaware's Inland Bays. *Appl Environ Microbiol*, 81: 5703–5713
- Martínez A, Ventouras L A, Wilson S T, Karl D M, DeLong E F. 2013. Metatranscriptomic and functional metagenomic analysis of methylphosphonate utilization by marine bacteria. *Front Microbiol*, 4: 340
- Machado H, Gram L. 2015. The *fur* gene as a new phylogenetic marker for *Vibrionaceae* species identification. *Appl Environ Microbiol*, 81: 2745–2752
- Miller S D, Haddock S H D, Elvidge C D, Lee T F. 2005. Detection of a bioluminescent milky sea from space. *Proc Natl Acad Sci USA*, 102: 14181–14184
- Oberbeckmann S, Fuchs B M, Meiners M, Wichels A, Wiltshire K H, Gerdt G. 2012. Seasonal dynamics and modeling of a *Vibrio* community in coastal waters of the North Sea. *Microb Ecol*, 63: 543–551
- Oliver J D. 2010. Recent findings on the viable but nonculturable state in pathogenic bacteria. *Fems Microbiol Rev*, 34: 415–425
- Øvreås L, Bourne D, Sandaa R, Casamayor E, Benlloch S, Goddard V, Smerdon G, Heldal M, Thingstad T. 2003. Response of bacterial and viral communities to nutrient manipulations in seawater mesocosms. *Aquat Microb Ecol*, 31: 109–121
- Pascual J, Macián M C, Arahal D R, Garay E, Pujalte M J. 2010. Multilocus sequence analysis of the central clade of the genus *Vibrio* by using the 16S rRNA, *recA*, *pyrH*, *rpoD*, *gyrB*, *rctB* and *toxR* genes. *Int J Syst Evol Microbiol*, 60: 154–165
- Phillips K E, Satchell K J F. 2017. *Vibrio vulnificus*: From oyster colonist to human pathogen. *PLoS Pathog*, 13: e1006053
- Rizzo L, Fraschetti S, Alifano P, Tredici M S, Stabili L. 2016. Association of *Vibrio* community with the Atlantic Mediterranean invasive alga *Caulerpa cylindracea*. *J Exp Mar Biol Ecol*, 475: 129–136
- Rubio-Portillo E, Gago J F, Martínez-García M, Vezzulli L, Rosselló-Móra R, Antón J, Ramos-Esplá A A. 2018. *Vibrio* communities in scleractinian corals differ according to health status and geographic location in the Mediterranean Sea. *Syst Appl Microbiol*, 41: 131–138
- Rubio-Portillo E, Yarza P, Peñalver C, Ramos-Esplá A A, Antón J. 2014. New insights into *Oculina patagonica* coral diseases and their associated *Vibrio* spp. communities. *ISME J*, 8: 1794–1807
- Ruby E G, Urbanowski M, Campbell J, Dunn A, Faini M, Gunsalus R, Lostroh P, Lupp C, McCann J, Millikan D, Schaefer A, Stabb E, Stevens A, Visick K, Whistler C, Greenberg E P. 2005. Complete genome sequence of *Vibrio fischeri*: A symbiotic bacterium with pathogenic congeners. *Proc Natl Acad Sci USA*, 102: 3004–3009
- Sakazaki R, Iwanami S, Fukumi H. 1963. Studies on the enteropathogenic facultatively halophilic bacteria *Vibrio parahaemolyticus*. I. Morphological, cultural and biochemical properties and its taxonomical position. *Jpn J Med Sci Biol*, 16: 161–188
- Siboni N, Balaraju V, Carney R, Labbate M, Seymour J R. 2016. Spatiotemporal dynamics of *Vibrio* spp. within the Sydney harbour estuary. *Front Microbiol*, 7: 460
- Simu K, Hagström A. 2004. Oligotrophic bacterioplankton with a novel single-cell life strategy. *Appl Environ Microbiol*, 70: 2445–2451
- Sneha K G, Anas A, Jayalakshmy K V, Jasmin C, Das P V V, Pai S S, Pappu S, Nair M, Muraleedharan K R, Sudheesh K, Nair S. 2016. Distribution of multiple antibiotic resistant *Vibrio* spp. across Palk Bay. *Region Stud Mar Sci*, 3: 242–250
- Sugano Y, Matsumoto T, Kodama H, Noma M. 1993. Cloning and sequencing of *agaA*, a unique agarose 0107 gene from a marine bacterium, *Vibrio* sp. strain JT0107. *Appl Environ Microbiol*, 59: 3750–3756
- Suginta W, Chuenark D, Mizuhara M, Fukamizo T. 2010. Novel β -N-acetylglucosaminidases from *Vibrio harveyi* 650: Cloning, expression, enzymatic properties, and subsite identification. *BMC Biochem*, 11: 40
- Suginta W, Vongsuwan A, Songsiririthigul C, Prinz H, Estibeiro P, Duncan R R, Svasti J, Fothergill-Gilmore L A. 2004. An endochitinase A from *Vibrio carchariae*: Cloning, expression, mass and sequence analyses, and chitin hydrolysis. *Archives Biochem Biophys*, 424: 171–180
- Svitil A L, Chadhain S, Moore J A, Kirchman D L. 1997. Chitin degradation proteins produced by the marine bacterium *Vibrio harveyi* growing on different forms of chitin. *Appl Environ Microbiol*, 63: 408–413
- Takemura A F, Chien D M, Polz M F. 2014. Associations and dynamics of *Vibrionaceae* in the environment, from the genus to the population level. *Front Microbiol*, 5: 38

- Tall A, Hervio-Heath D, Teillon A, Boisset-Helbert C, Delesmont R, Bodilis J, Tournon-Bodilis A. 2013. Diversity of *Vibrio* spp. isolated at ambient environmental temperature in the Eastern English Channel as determined by *pyrH* sequencing. *J Appl Microbiol*, 114: 1713–1724
- Tanaka M, Umemoto Y, Okamura H, Nakano D, Tamaru Y, Araki T. 2009. Cloning and characterization of a β -1,4-mannanase 5C possessing a family 27 carbohydrate-binding module from a marine bacterium, *Vibrio* sp. strain MA-138. *Biosci Biotech Biochem*, 73: 109–116
- Thompson F L, Austin B, Swings J. 2006. The Biology of Vibrios. Washington D C: American Society for Microbiology
- Thompson F L, Gevers D, Thompson C C, Dawyndt P, Naser S, Hoste B, Munn C B, Swings J. 2005. Phylogeny and molecular identification of vibrios on the basis of multilocus sequence analysis. *Appl Environ Microbiol*, 71: 5107–5115
- Thompson J R, Polz M F. 2006. Dynamics of *Vibrio* populations and their role in environmental nutrient cycling. In: Thompson F L, Austin B, Swings J, eds. The Biology of Vibrios. Washington D C: ASM Press. 190–203
- Thompson J R, Randa M A, Marcelino L A, Tomita-Mitchell A, Lim E, Polz M F. 2004. Diversity and dynamics of a north atlantic coastal *Vibrio* community. *Appl Environ Microbiol*, 70: 4103–4110
- Turner J W, Good B, Cole D, Lipp E K. 2009. Plankton composition and environmental factors contribute to *Vibrio* seasonality. *ISME J*, 3: 1082–1092
- Thurber R V, Willner-Hall D, Rodriguez-Mueller B, Desnues C, Edwards R A, Angly F, Dinsdale E, Kelly L, Rohwer F. 2009. Metagenomic analysis of stressed coral holobionts. *Environ Microbiol*, 11: 2148–2163
- Vezzulli L, Brettar I, Pezzati E, Reid P C, Colwell R R, Höfle M G, Pruzzo C. 2012. Long-term effects of ocean warming on the prokaryotic community: Evidence from the vibrios. *ISME J*, 6: 21–30
- Vezzulli L, Grande C, Reid P C, Hlaout P, Edwards M, Hfle M G, Brettar I, Colwell R R, Pruzzo C. 2016. Climate influence on *Vibrio* and associated human diseases during the past half-century in the coastal North Atlantic. *Proc Natl Acad Sci USA*, 113: E5062–E5071
- Vezzulli L, Grande C, Tassistro G, Brettar I, Hfle M G, Pereira R P A, Mushi D, Pallavicini A, Vassallo P, Pruzzo C. 2017. Whole-genome enrichment provides deep insights into *Vibrio cholerae* Metagenome from an African River. *Microb Ecol*, 73: 734–738
- Vezzulli L, Pezzati E, Moreno M, Fabiano M, Pane L, Pruzzo C, Pruzzo C. 2009. Benthic ecology of *Vibrio* spp. and pathogenic *Vibrio* species in a coastal Mediterranean environment (La Spezia Gulf, Italy). *Microb Ecol*, 58: 808–818
- Wang H, Liu J, Wang Y, Zhang X H. 2011. *Vibrio marisflavi* sp. nov., a novel marine bacterium isolated from seawater near the Yellow Sea Cold Water Mass, China. *Int J Syst Evol Microbiol*, 61: 568–573
- Wang Y, Zhang X H, Yu M, Wang H, Austin B. 2010. *Vibrio atypicus* sp. nov., isolated from the digestive tract of the Chinese prawn (*Penaeus chinensis* O'sbeck). *Int J Syst Evol Microbiol*, 60: 2517–2523
- Wang Z, Robertson K L, Liu C, Liu J L, Johnson B J, Leary D H, Compton J R, Uddhakul V, Legler P M, Vora G J. 2015. A novel *Vibrio* beta-glucosidase (LamN) that hydrolyzes the algal storage polysaccharide laminarin. *Fems Microbiol Ecol*, 91: fiv087
- West P A, Okpokwasili G C, Brayton P R, Grimes D J, Colwell R R. 1984. Numerical taxonomy of phenanthrene-degrading bacteria isolated from the Chesapeake Bay. *Appl Environ Microbiol*, 48: 988–993
- Westrich J R, Ebling A M, Landing W M, Joyner J L, Kemp K M, Griffin D W, Lipp E K. 2016. Saharan dust nutrients promote *Vibrio* bloom formation in marine surface waters. *Proc Natl Acad Sci USA*, 113: 5964–5969
- Xu H S, Roberts N, Singleton F L, Attwell R W, Grimes D J, Colwell R R. 1982. Survival and viability of nonculturable *Escherichia coli* and *Vibrio cholerae* in the estuarine and marine environment. *Microb Ecol*, 8: 313–323
- Zhang W, Sun L. 2007. Cloning, characterization, and molecular application of a beta-agarase gene from *Vibrio* sp. strain V134. *Appl Environ Microbiol*, 73: 2825–2831
- Zhu B, Tan H, Qin Y, Xu Q, Du Y, Yin H. 2015. Characterization of a new endo-type alginate lyase from *Vibrio* sp. W13. *Int J Biol Macromol*, 75: 330–337
- Zhu B, Sun Y, Ni F, Ning L, Yao Z. 2018. Characterization of a new endo-type alginate lyase from *Vibrio* sp. NJU-03. *Int J Biol Macromol*, 108: 1140–1147

(责任编辑: 张锐)