

## 水域生境好氧不产氧光合细菌 (AAPB) 研究进展\*

张海涵\*\*, 王 燕, 刘凯文, 黄廷林, 李 楠, 杨尚业, 司 凡, 苗雨甜, 黄 鑫, 张梦瑶

(西安建筑科技大学, 陕西省环境工程重点实验室, 西北水资源与环境生态教育部重点实验室, 西安 710055)

**摘 要:** 好氧不产氧光合细菌 (aerobic anoxygenic photosynthesis bacteria, AAPB) 是广泛分布于海洋、湖泊及河流等典型水域生境中的异养原核生物, 能够以环境中有机物为营养物质来获取细胞生长及代谢所需的能量, 同时借助自身独特的菌绿素完成光合作用产能但不合成氧气, 在物质循环与能量流动中扮演着重要角色. 近年, 越来越多的 AAPB 种属被陆续报道, 基于光合基因, 例如光合反应中心 M 亚基 (*pufM*) 的分子系统发育分析显示, 大部分 AAPB 属于  $\alpha$ -、 $\beta$ -及  $\gamma$ -变形菌, 且丰度及多样性随生境的不同而呈现时空地理格局异质性. 本文对 AAPB 的栖息环境与生长特性、丰度与分布、生态功能以及环境驱动因子等方面的研究进展进行了回顾和综述. 目前, 针对水库生态系统 AAPB 的研究鲜见报道, 作者建议开展水库生境中 AAPB 多样性分布、环境驱动因素及生态功能研究, 丰富对于水生生态系统中功能微生物种群生态结构与代谢功能的认识.

**关键词:** 好氧不产氧光合细菌 (AAPB); 水域生境; 丰度与分布; *pufM* 基因; 驱动因子

## Aerobic anoxygenic photosynthesis bacteria (AAPB) associated with aquatic ecosystems\*

ZHANG Haihan\*\*, WANG Yan, LIU Kaiwei, HUANG Tinglin, LI Nan, YANG Shangye, SI Fan, MIAO Yutian, HUANG Xin & ZHANG Mengyao

(Key Laboratory of Northwest Water Resource, Environment and Ecology, Ministry of Education, Shanxi Key Laboratory of Environmental Engineering, School of Environmental and Municipal Engineering, Xi'an University of Architecture and Technology, Xi'an 710055, P.R. China)

**Abstract:** Aerobic anoxygenic photosynthesis bacteria (AAPB) are heterotrophic prokaryotes widely distributed in typical water habitats such as oceans, lakes, and rivers. They can use organic matter in the environment as nutrients to obtain energy for cell growth and metabolism absorb organic matter from environment to maintain cell growth and metabolism but also rely on its own unique chlorophyll to complete the photosynthesis without oxygen production, playing an important role in water material circulation and energy flow. In recent years, more and more AAPB species have been reported one after another. Based on molecular phylogenetic analysis of photosynthetic genes such as the M subgene (*pufM*) of the photosynthetic reaction center, most AAPB belong to Alpha-, Beta-, and Gamma- proteobacteria. Moreover, the abundance and diversity of AAPB show heterogeneity in spatial and temporal geographic pattern varying with habitats. This article reviews and summarizes the research progress on AAPB's habitats and growth characteristics, abundance and distribution, ecological functions, and environmental drivers. At present, there are few reports on AAPB in reservoir ecosystems. The author proposes to conduct research on AAPB diversity distribution, environmental driving factors and ecological functions in reservoir habitats to enrich the understanding of the ecological structure and metabolic functions of functional microbial populations in aquatic ecosystems.

**Keywords:** Aerobic anoxygenic photosynthesis bacteria (AAPB); aquatic ecosystems; abundance and distribution; *pufM* gene; driving factors

\* 2019-11-28 收稿; 2020-05-08 收修改稿.

国家自然科学基金项目 (51978561, 51979217)、陕西省重点研发计划项目 (2018ZDXM-SF-020, 2018KW-011, 2018ZDXM-SF-029, 2019ZDLSF06-02)、陕西省基金项目 (2019JLM-61) 和陕西高校青年创新团队项目联合资助.

\*\* 通信作者; E-mail: zhanghaihan@xauat.edu.cn.

光合细菌(photosynthesis bacteria, PB),地球上出现最早、自然界中普遍存在、具有原始光能合成体系的原核微生物<sup>[1]</sup>,根据 PB 所含光合色素、电子供体的不同及光合作用过程中是否产氧而分为产氧光合细菌(蓝细菌、原绿菌)和不产氧光合细菌(紫色细菌和绿色细菌)<sup>[2-3]</sup>。多年来,不产氧光合细菌在物种与模式、特性与功能及系统发育分析等方面成为研究热点<sup>[4-5]</sup>,它通过光合作用来减少二氧化碳,与水环境中溶解铁、硫等元素的氧化过程相关<sup>[6]</sup>,并应用于水体中含氮污染物的去除、水质的净化及水体的改善等方面<sup>[7]</sup>。目前,不产氧光合细菌还参与光合型微生物燃料电池的开发,且与其他生物电化学系统相比,该生物燃料电池具有较高的输出功率<sup>[2]</sup>。

好氧不产氧光合细菌(aerobic anoxygenic photosynthesis bacteria, AAPB)为一类具有不产氧功能的光合细菌<sup>[8-9]</sup>,它能够在好氧条件下,以还原性有机化合物作为电子供体,通过其体内含有的细菌叶绿素 *a* (BChl.*a*) 来获得光能进行光合作用,同时以环境中的有机质为营养物质来获取细胞生长及代谢所需的能量,且这一过程不释放氧气<sup>[10-17]</sup>。AAPB 借助光合作用产生的 ATP 可补充其生长所需的能量,不仅减少了其对有机碳的消耗,同时增加了进入细胞的溶解有机碳(dissolved organic carbon, DOC)的量,这使得 AAPB 在生物地球化学循环中作用重大<sup>[18-20]</sup>,被认为是全球海洋物质循环的重要贡献者<sup>[21]</sup>,其发现为探究功能菌群在海洋碳循环中的作用及贡献提供了新方向。

针对水域生境,为了探明不同水环境中 AAPB 多样性分布及其环境调控因素,本文对 AAPB 的栖息环境与生长特性、菌群丰度与分布、功能与意义以及影响因素等方面进行了综述。主要介绍 AAPB 的发现及其分子生物学鉴定方法,分析不同水体中 AAPB 丰度、多样性及影响其群落结构组成的主要环境因子,评价 AAPB 在水域生境中的重要地位与意义。

## 1 AAPB 细胞色素及研究方法

### 1.1 AAPB 的发现及细胞色素

1979 年,含有细菌叶绿素的专性好氧菌 *Erythrobacter longus* 首次被发现于日本 Tokyo 海湾<sup>[22]</sup>,1998 年, AAPB 菌株 JF-1(*Citromicrobium bathyomarimum*)成功分离于太平洋黑暗热液区<sup>[23]</sup>。随后不同栖息环境中的 AAPB 陆续被报道,且种群结构及组成随栖息环境的不同而发生显著改变。BChl.*a* 组成了 AAPB 光反应中心复合体的一部分,为 AAPB 的光捕获色素<sup>[16]</sup>,AAPB 通过体内的 BChl.*a* 来获得光能为自身的生长代谢提供部分能量,BChl.*a* 浓度影响着 AAPB 的能量传递,从而影响其在海洋生态系统碳循环中的作用大小,因此对 BChl.*a* 的研究可能对 AAPB 生理学的研究提供一定的科学线索。

Jiao 等<sup>[24]</sup>对太平洋、印度洋及中国海中 BChl.*a* 和 Chl.*a* 进行研究,垂向分布上,陆架 100 m 以上、大洋 150 m 以上水层均检测到 BChl.*a* 的存在,且陆架水体中 BChl.*a* 浓度高于大洋水体中 BChl.*a* 浓度,BChl.*a* 浓度及占比随水深变化不显著,表明 BChl.*a* 耐光变能力较强。水平分布上,BChl.*a* 浓度近岸高于外海,BChl.*a*/Chl.*a* 近岸低于外海,Lami 等<sup>[25]</sup>对南太平洋海水中 BChl.*a* 和 Chl.*a* 浓度进行研究,发现 BChl.*a* 存在于海洋的透光层,且 BChl.*a*/Chl.*a* 随水深增加而减小。Fauteux 等<sup>[26]</sup>的研究发现尽管 AAPB 丰度在冬季有明显降低,但仍可以在湖泊冰面下检测到,这与 Cottrell 等<sup>[27]</sup>的研究结果一致。综上,海洋中 BChl.*a* 在水体中的垂向分布差异显著,且在海洋碳循环中基于 BChl.*a* 进行的不产氧光合作用对基于进行 Chl.*a* 进行的光合作用具有重要的补充作用。

Mašín 等<sup>[10]</sup>对贫营养、中营养及富营养化湖泊中 BChl.*a* 浓度的垂向分布规律进行研究,发现贫营养化湖泊中 BChl.*a* 浓度最高值出现于表层水体,并随水深增加而逐渐减小;富营养化湖泊中 BChl.*a* 浓度最高值出现于底部,而表层没有检测到 BChl.*a* 的存在,结果表明 AAPB 丰度与 BChl.*a* 浓度呈正相关,营养化程度较高的湖泊中 AAPB 丰度较大,这可能是由于营养化程度较高的湖泊中颗粒附着物较多,导致 AAPB 丰度增加。Cottrell 等<sup>[28]</sup>对颗粒富集型河口 AAPB 细胞内 BChl.*a* 进行研究,发现与河口上游相比,河口下游由于颗粒物较富集, AAPB 丰度较高,并且其细胞内 BChl.*a* 含量相应较大,这为 Mašín 等<sup>[10]</sup>的研究结果提供一定的科学解释。研究表明营养化程度不同的水体中 BChl.*a* 浓度分布差异显著,从而影响着 AAPB 的丰度与分布。

除细菌叶绿素外, AAPB 体内还含有丰富的类胡萝卜素,其外观多以橙色为主,但这些类胡萝卜素并不

影响 AAPB 的能量传递,它们仅分布于细胞膜、细胞质上等<sup>[16]</sup>.

## 1.2 AAPB 分子生物学鉴定方法

目前,关于水环境中 AAPB 的检测方法主要包括实时荧光定量 PCR 法 (qPCR)<sup>[29]</sup>、红外快速脉冲速率 (IRFRR) 诱导荧光瞬态动力学法<sup>[20]</sup>、红外荧光显微镜法 (IREM)<sup>[30]</sup>、高效液相色谱法 (HPLC)<sup>[31]</sup> 和基于时间序列观察的蓝藻校准红外荧光显微镜法 (TIREM)<sup>[32]</sup>. 其中,qPCR 方法是基于对功能基因 *pufM* (编码光化学反应中心的小亚基) 进行系统发育分析来研究 AAPB 物种组成,但该方法的局限性在于 AAPB 菌群中某些种类未完全被认知,其在引物设计方面存在不足之处,不能够直接估算出 AAPB 丰度,*pufM* 功能基因扩增相关引物见表 1. IRFRR、IREM、HPLC 和 TIREM 这 4 种方法均是基于 BChl.*a* 的红外荧光作为诊断信号来对 AAPB 进行检测. 但由于 AAPB 细胞内 BChl.*a* 浓度低,且易受叶绿素的红外干扰,因此 IRFRR 和 IREM 方法都不能准确定量 AAPB;而 HPLC 方法虽然能够对色素进行定性定量研究,但无法研究 AAPB 占细菌总数的比例;TIREM 方法则不仅能够精确定量 AAPB,并且能够解决 AAPB 所占细菌总数比例的问题.

表 1 *pufM* 基因的引物类型  
Tab.1 The primer types of *pufM* gene

方法	引物名称	引物序列(5'-3')	参考文献
PCR	<i>pufM</i> -F	5'-CTKTTCGACTTCTGGGTSGG-3'	[33]
	<i>pufM</i> -R	5'-CCATSGTCCAGCGCCAGA-3'	
PCR	<i>pufM</i> -uniF	5'-GGNAAYTNTWYTAYAAAYCCNTTYCA-3'	[34]
	<i>pufM</i> -uniR	5'-YCCATNGTCCANCKCCARAA-3'	
PCR	<i>pufM</i> -67F	5'-TTCGACTTYTGGRNNGNCC-3'	[35]
	<i>pufM</i> -781R	5'-CCAKSGTCCAGCGCCAGAANA-3'	
PCR	<i>pufM</i> -F	5'-GGNAAYTGTITYTAYAAACC-3'	[36]
	<i>pufM</i> -R	5'-CCATSGTCCANCKCCARAA-3'	
PCR	<i>pufM</i> -557F	5'-TACGGSAACTGTWCTAC-3'	[37]
	<i>pufM</i> -750R	5'-CCATSGTCCAGCGCCAGAA-3'	
PCR	<i>PufM</i> -557F	5'-AGAGTTTGATCMTGGCTCAG-3'	[38]
	<i>PufM</i> -WAWR	5'-ACCTTGTACGACTTCAC-3'	
PCR	<i>pufM</i> -67F	5'-TTCGACTTYTGGRNNGNCC-3'	[39]
	<i>pufM</i> -781R	5'-CCA KSGTCCAGCGCCAGAANA-3'	
PCR	<i>pufM</i> -F	5'-TACGGSAACTGTWCTAC-3'	[1]
	<i>PufM</i> -WAWR	5'-AYNGCRAACCACCANGCCCA-3'	
qPCR	<i>pufM</i> -557F	5'-TACGGSAACTGTWCTAC-3'	[12,40]
	<i>pufM</i> -WAWR	5'-GCRAACCACCANGCCCA-3'	
qPCR	<i>pufM</i> -557F	5'-CGCACCTGGACTGGAC-3'	[41]
	<i>pufM</i> -750R	5'-CCCATGGTCCAGCGCCAGAA-3'	

基于对 AAPB 功能光合基因 *pufM* 的扩增,Du 等<sup>[42]</sup> 采用 qPCR 方法对海洋环境中的 AAPB 数量进行了研究分析;黄春萍等<sup>[43]</sup> 结合 qPCR 及克隆文库方法研究了川西高寒森林溪流环境中 AAPB 丰度、多样性变化及其环境影响因素;陈晓洁等<sup>[44]</sup> 通过 qPCR 及克隆文库方法对湖光岩玛珉湖中 AAPB 进行了检测. 尽管 qPCR 方法操作简便、速度快,应用较广,但该方法对引物的要求较高,并且未知种类的引物设计较困难,即存在较大的局限性.

Fauteux 等<sup>[27]</sup> 结合 IREM 和 HPLC 方法调查了淡水湖中 AAPB 丰度、细胞生理状态及 BChl.*a* 浓度的变化规律;Čepáková 等<sup>[45]</sup> 结合 IREM 和 HPLC 两种方法,通过测定 BChl.*a* 在特定波长处荧光信号的昼夜变化来分析 AAPB 的生长率和死亡率. 但基于 BChl.*a* 红外荧光信号所测定的 AAPB 丰度往往存在较大的误差,这是由于荧光信号受环境因素及细菌细胞生理状态影响,例如含 Chl.*a* 的蓝细菌(聚球藻、原绿球藻)在特定条件下可发出红外荧光而导致 AAPB 丰度计算存在显著性误差<sup>[46-47]</sup>,Zhang 等<sup>[48]</sup> 在检测东海 AAPB 动力学变化的过程中发现,聚球藻对 AAPB 丰度的计算带来了较大误差.

基于以上问题, Jiao 等<sup>[24]</sup>建立了 TIREM 方法, 该方法可对误差进行校正, 从而获得准确的 AAPB 丰度及所占比例. Jiang 等<sup>[49]</sup>采用 TIREM 方法发现内陆湖中优势 AAPB 菌群为  $\alpha$ -和  $\gamma$ -变形菌, 且种群结构组成受 pH 和盐度影响较大; Liu 等<sup>[50]</sup>利用 TIREM 方法检测到海洋环境中 AAPB 丰度存在显著的昼夜变化, 且生长速率快速. 目前来讲, TIREM 方法为计算 AAPB 丰度最为准确且操作简便的检测方法.

近年来, AAPB 成员陆续被发现报道, 表 2 为已发现的部分 AAPB 成员, 可以看出海洋环境中发现的 AAPB 大多以  $\alpha$ -变形菌为主, 但组成随海洋环境地理位置、气候条件及营养盐状态的不同而有所差异; 湖泊环境中 AAPB 中则多以  $\beta$ -变形菌为主, 即 AAPB 组成因栖息环境的不同及其他物理化学因素影响而呈现出显著差异性.

表 2 水域生境中已报道的好氧不产氧光合细菌  
Tab.2 The AAPB species reported in aquatic ecosystems

种属名称	分类地位	生态环境	参考文献
<i>Citromicrobium bathyomarinum</i>	Alphaproteobacteria	海洋	[17]
<i>Erythrobacter</i> sp. (赤杆菌属)	Alphaproteobacteria	海洋	[11, 51]
<i>Roseivivax</i> sp.	Alphaproteobacteria	海洋	[51]
<i>Sphingomonas</i> sp. (鞘氨醇单胞菌属)	Alphaproteobacteria	海洋	[36, 51]
Rhodospirillales (红螺菌目)	Alphaproteobacteria	河流	[52]
Rhodobacterales (红杆菌目)	Alphaproteobacteria	河流	[52]
<i>Loktanella vestfoldensis</i>	Alphaproteobacteria	咸水	[53]
<i>Rhodobacter sphaeroides</i> (类球红细菌)	Alphaproteobacteria	海洋	[23]
<i>Jannaschia</i> sp.	Alphaproteobacteria	海洋	[53]
<i>Roseobacter denitrificans</i>	Alphaproteobacteria	海洋	[23, 54]
<i>Roseobacter litoralis</i>	Alphaproteobacteria	海洋	[54-55]
<i>Erythromicrobium ramosum</i> (单菌胞属)	Alphaproteobacteria	海洋	[55]
<i>Erythromicrobium ramosum</i> (单菌胞属)	Alphaproteobacteria	海洋	[55]
<i>Methylobacterium</i> sp. (甲烷菌属)	Alphaproteobacteria	湖泊	[36, 56]
<i>Porphyrobacter</i> sp. (紫杆菌属)	Alphaproteobacteria	淡水	[57-58]
<i>Dinoroseobacter shibae</i>	Alphaproteobacteria	海洋	[59]
<i>Limnohabitans</i> sp.	Betaproteobacteria	湖泊	[60-61]
<i>Sphingomonadales</i> sp. (鞘脂单胞菌属)	Betaproteobacteria	河流	[52, 62]
<i>Sphingomonadales</i> sp. (鞘脂单胞菌属)	Betaproteobacteria	湖泊	[52, 62]
<i>Rubrivivax gelatinosus</i>	Betaproteobacteria	淡水	[53]
<i>Rhodoferrax</i> sp. (红育菌属)	Betaproteobacteria	河流	[63]
<i>Roseateles</i> sp.	Betaproteobacteria	海洋	[51]
<i>Congregibacter litoralis</i>	Gammaproteobacteria	海洋	[64]
<i>Congregibacter litoralis</i>	Gammaproteobacteria	河流	[63]

## 2 AAPB 栖息环境及多样性

### 2.1 AAPB 分布特征

AAPB 广泛分布于各种水域生境, 如海洋<sup>[9, 11, 13-14, 21, 65-69]</sup>、热液口<sup>[23]</sup>、河流及河口<sup>[12, 63, 70-71]</sup>、内陆盐湖<sup>[50]</sup>、淡水湖泊<sup>[10, 46, 72-75]</sup>等, 其丰度及群落组成随栖息环境不同而差异显著, AAPB 相关研究见表 3.

### 2.2 AAPB 丰度、多样性及其影响因素

基于对光合基因 *pufM* 功能基因系统发育分析, 大部分 AAPB 属于  $\alpha$ - $\beta$ -和  $\gamma$ -变形菌类群<sup>[21, 42, 63, 81]</sup>, 且其丰度及组成随栖息环境的不同而呈现出差异性<sup>[29]</sup>.

表3 AAPB 相关研究

Tab.3 The related researches on AAPB

研究国家及水体	时间	生境	研究方法与内容	研究结论	参考文献
日本, Uwa 海 农业养殖水域	2018 年	海洋	测定水温、浊度和电导率; DAPI 染色测定 Chl. <i>a</i> 、BChl. <i>a</i>	AAPB 丰度变化范围为 $8.50 \times 10^5 \sim 1.40 \times 10^6$ cells/mL, 较高温下, AAPB 生长速率较其他细菌快, 活性较高, 生存能力较强	[65]
美国, Delaware 河 Chesapeake 河	2007 年	河流 河口	采用 DAPI 染色; EM; <i>pufM</i> 的 qPCR; BChl. <i>a</i> 及 <i>pufM</i> 计算丰度	不同河流 AAPB 丰度差异显著, 且受不同环境因子显著影响, 颗粒附着型 AAPB 占比较大(31%~94%), 表明其易附于颗粒	[12]
日本, Uwa 海 农业养殖水域	2016 年	海洋	采用 EM、IREM 法测定细菌数、Chl. <i>a</i> 和 BChl. <i>a</i> ; 16S rRNA、 <i>pufM</i> 基因的 DGGE 分析	AAPB 丰度变化范围为 $6.8 \times 10^4 \sim 5.9 \times 10^5$ cells/mL, 占总细菌比例为 4.7%~24%, 对水产养殖区碳库贡献大	[76]
中国, Maocun 分水岭	2017 年	亚热带喀斯特 流域, 地表水交 换系统	测定水温、pH 和 DO 等; Aquamerck 碱度试剂盒、硬度试剂盒; 16S rRNA、 <i>pufM</i> 的 qPCR、San Pedro MiSeq 测序	AAPB 丰度范围为 $4.01 \times 10^2 \sim 6.59 \times 10^4$ <i>pufM</i> cells/mL, 占总细菌比例为 0.06%~0.12%, 门水平上, $\beta$ -变形菌、拟杆菌占优势	[41]
澳大利亚, 塔斯曼海	2016 年	海洋, 寒温带一 热带/亚热带, 季节性变化	测定水温、pH、盐度和营养盐等; <i>pufM</i> 的 qPCR、San Pedro MiSeq 测序; 相关性分析	AAPB 丰度范围为 $1.1 \times 10^2 \sim 1.4 \times 10^5$ <i>pufM</i> cells/mL, 受昼长、日照影响; 温度为 AAPB 组成及分布的主要影响因素	[77]
中国, 尕斯湖 洱海湖 青海湖	2010 年	内陆盐湖, 淡 水湖 咸水/高咸水湖	测定水温、pH 和 DO 等; 16S rRNA、 <i>pufM</i> 的 qPCR; TIREM 测定 AAPB 丰度	大多数 AAPB 属于 $\alpha$ -和 $\gamma$ -变形菌, 优势 AAPB 种群结构随采样深度不同而有所差异; pH、盐度对 AAPB 种群结构影响较大; DOC 浓度高, AAPB 丰度越低	[49]
中国, 太湖 巢湖	2011 年	富营养化湖泊	测定水温、pH、Chl. <i>a</i> 、TDN、TDP 和 TOC 等; 尼康(YS2-H)光学显微镜; 16S rRNA、 <i>pufM</i> 的 qPCR	富营养化湖泊中, AAPB 均以 $\alpha$ -、 $\beta$ -变形菌为主, 且微囊藻伴生的 AAPB 丰度较游离的 AAPB 丰度高	[72]
加拿大, 魁北克、劳伦特 地区湖泊	2016 年	淡水湖, 温带湖 泊, 富营养化, 季节性分层	测定 TN (TDN)、TP (TDP) 和 DOC; DAPI 染色, EM; 紫外/可见 Utrospec2100 Pro 分光光度计; FL3500-FT 荧光计; AAP-MAR 法测定单细胞活性	AAPB 丰度变化范围为 $3 \times 10^4 \sim 1 \times 10^5$ cells/mL, 光照对 AAPB 的生长可能存在潜在促进作用	[71]
西班牙, Blanes 海湾	2017 年	海洋	采用黑暗、光照循环对照法; 控制捕食者、磷含量法	AAPB 对捕食者、磷的变化响应较其他细菌大, 光照明显促进了 AAPB 的生长速率	[66]
瑞典, 哥特兰岛 流域, 波罗的海	2008 年	半咸水 水域	采用 qPCR 分析 <i>pufM</i> , IREM 测定 AAPB 的丰度; <i>pufM</i> 基因克隆文库构建与 RFLP	AAPB 丰度变化范围为 $4.0 \times 10^4 \sim 2.5 \times 10^5$ cells/mL, <i>pufM</i> 系统发育分析表明其大多为 $\alpha$ -和 $\gamma$ -变形菌, 但也发现了典型淡水环境中存在的 $\beta$ -变形菌	[53]
美国, Chesapeake 河口	2010 年	河流河口 颗粒富集	测定水温、电导率和盐度等; DAPI 染色, EM; 荧光计、HPLC 分别测 Chl. <i>a</i> 、BChl. <i>a</i> ; 16S rRNA、 <i>pufM</i> 的 qPCR 及 DGGE 分析	AAPB 丰度变化范围 $0.2 \times 10^6 \sim 0.8 \times 10^6$ cells/mL, 且在河口下游, 颗粒附着类 AAPB 丰度较高, 占总细菌比例为 30%~80%, 且其内 BChl. <i>a</i> 也高	[28]

续表 3

研究国家及水体	时间	生境	研究方法 with 内容	研究结论	参考文献
中国, 青藏高原湖泊	2017 年	内陆盐/高盐湖泊	测定 pH、盐度、营养盐、DOC; <i>pufM</i> 的 qPCR 及系统发育分析	AAPB 通过吸附颗粒物来适应高盐、强紫外辐照度等的恶劣青藏高原湖泊环境	[78]
中国, 东海	2007 年	海洋, 太平洋边缘海	测定水温、营养盐、盐度和 Chl. <i>a</i> ; DAPI 染色, TIREM 测定 BChl. <i>a</i> ; Epics Altra II 流式细胞仪测定聚球藻、原绿球藻及真核生物丰度	AAPB 丰度夏季最高, 冬季最低, 但其占比冬季最高, 表明低温不是其丰度的限制因素	[48]
北冰洋, Beaufort 海	2013 年	海洋	测定水温、pH、DO、溶解性有机物、营养盐和 Chl. <i>a</i> ; DAPI 染色, EM、IREM 及 16S rRNA、 <i>pufM</i> 的 PCR、TTGE	近海 AAPB 类群为 $\alpha$ -变形菌, 表层为 $\beta$ -变形菌, 河流输入是影响沿海地区 AAPB 分布的重要因素	[18]
中欧, Čertovo 湖 Plešné 湖	2008 年	淡水湖泊	测定水温、营养盐及 BChl. <i>a</i> 等; EM、IREM、荧光发射光谱法测定 AAPB 丰度	贫营养湖泊中 AAPB 占比较大, 且丰度及多样性受气候影响季节性差异显著	[79]
西班牙, Blanes 海湾	2014 年	海洋	测定水温、Chl. <i>a</i> 、营养盐和昼长, DAPI 染色细胞, Olympus BX51TF 荧光显微镜计数, HPLC 测定 BChl. <i>a</i>	AAPB 优势类群为 $\alpha$ -和 $\gamma$ -变形菌, 其分布主要受温度、Chl. <i>a</i> 及日照影响, 丰度与多样性受环境因素调控, 且季节性变化显著	[80]
中国, 南海永兴岛	2010 年	海洋	测定水温、光照强度、营养盐和 Chl. <i>a</i> ; 流式细胞仪测定聚球藻、原绿球藻及微型真核生物丰度, TIREM 测定 BChl. <i>a</i> 及 AAPB 丰度	AAPB 丰度存在明显的昼夜变化, 其细胞分裂频率在白天相对较高, 生长速率较快, 丰度主要受潮流及光照强度的影响	[50]
太平洋沿岸区	2012 年	海洋	测定水温、盐度、营养盐和 Chl. <i>a</i> ; qPCR; 1 $\times$ SYBR green I 染色, 流式细胞仪测定聚球藻、原绿球藻	AAPB 平均丰度约为 $1.11 \times 10^4$ cells/mL, 占总细菌比例为 1.2%, 主要类群为 $\alpha$ -和 $\gamma$ -变形菌, 且受浮游细菌、叶绿素、聚球藻及河流输入等环境因素共同调控	[11]
中欧, Plešné 湖 SteChlin 湖 Huntov pond 湖	2016 年	淡水湖泊	测定水温、pH、氧浓度和 TOC, 分光光度法测定 TN、TP 浓度, LI 250A 测光表测辐照度; DAPI 染色, IREM, 光学显微镜计数浮游动物, HPLC 分析 Chl. <i>a</i> 、BChl. <i>a</i> , FL200/PS 双通道动态荧光仪	夏季, AAPB 能够以自身快速的生长速率来应对原生物及浮游动物的捕食, 这对大多数水环境透光层中溶解有机质的再生极其重要	[45]
日本, Tama 河	2016 年	河流	测定水温、pH、DO、营养盐和水流速; PE、NA 培养基稀释涂布, 分光光度计测定菌落 OD <sub>660</sub> ; UV-VIS 分光光度计测定 BChl. <i>a</i>	首次对河流沉石生物膜中 AAPB 的系统发育及多样性进行研究, AAPB 多为 $\alpha$ -和 $\beta$ -变形菌, 且分离出了新型 AAPB 菌株, 证实了河流生物膜中富含新型 AAPB 这一结论	[52]
奥地利, Gossenköllesee 湖,	2013 年	湖泊	测定水温、pH、DOC 和营养盐, 分光光度法测定 Chl. <i>a</i> ; DAPI 染色, IREM 计数 CARD-FISH 定量测定细菌群落组成; <i>pufM</i> 的 PCR 扩增、测序	AAPB 丰度于 9 月达到最大, 为 $1.30 \times 10^5$ cells/mL, 主要受 DOC 及水体透明度影响, 以 $\alpha$ -变形菌为主	[62]

海洋环境中 AAPB 丰度高,如 Sato-Takabe 等<sup>[56]</sup>的研究发现日本 Uwa 海域环境中 AAPB 丰度变化范围为  $8.50 \times 10^5 \sim 1.40 \times 10^6$  cells/mL; Bibiloni-Isaksson 等<sup>[77]</sup>的研究发现澳大利亚塔斯曼海洋环境中 AAPB 丰度范围为  $1.1 \times 10^2 \sim 1.4 \times 10^5$  *pufM* cells/mL; Ritchie 等<sup>[11]</sup>的研究发现太平洋沿岸区 AAPB 平均丰度约为  $1.11 \times 10^4$  cells/mL. 此外,海洋环境中 AAPB 主要以  $\alpha$ -和  $\gamma$ -变形菌为主,温度、光照及 Chl. *a* 浓度为影响其分布及多样性的重要因素<sup>[67,77]</sup>. AAPB 丰度与 Chl. *a* 浓度呈正相关,表明其依赖于浮游植物所产生的 DOC,或是其和浮游植物的分布受相同因子制约<sup>[82]</sup>. 此外,溶解氧(DO)、总磷(TP)及 pH 对 AAPB 丰度影响也较大<sup>[83]</sup>,有研究表明,磷对细菌及浮游植物的生长起着限制性作用<sup>[84-85]</sup>. 河流输入也是影响沿海地区 AAPB 分布的重要因素<sup>[18]</sup>,当有河流输入时,当地盐度无显著影响,但浊度会显著增加<sup>[86]</sup>,从而促使颗粒物大量富集,导致 AAPB 丰度增大<sup>[12]</sup>. Auladell 等<sup>[1]</sup>的研究发现部分 AAPB 菌群丰度与种群结构存在显著的季节性变化,且与浮游植物之间存在较强的互作关系(如甲藻),并且已在各种海洋环境中观察到了大量附着型 AAPB. 可见,温度、光照及 Chl. *a* 为影响海洋环境中 AAPB 丰度及多样性的主要因素.

湖泊环境中 AAPB 呈现出丰度较高、多样性低的特点,其大多数也属于  $\alpha$ -和  $\gamma$ -变形菌,且组成随采样深度不同而呈现出差异性,pH 及盐度是控制 AAPB 多样性与群落结构组成的主要因素<sup>[75]</sup>. 如 Čuperová 等<sup>[62]</sup>的研究发现奥地利 Gossenköllesee 湖泊环境中 AAPB 丰度于 9 月中达到最大,为  $1.30 \times 10^5$  cells/mL,并且以  $\alpha$ -变形菌为主. 此外还发现 AAPB 丰度与水环境中 Chl. *a* 浓度、TP 浓度及总细菌数呈正相关,且其种群结构组成受 pH 及腐殖酸水平影响<sup>[11]</sup>. 半/高咸湖泊中,虽然 AAPB 优势类群也为  $\alpha$ -和  $\gamma$ -变形菌,但也发现了典型淡水环境中存在的  $\beta$ -变形菌<sup>[53]</sup>,盐度、DOC 为影响 AAPB 种群结构的重要因素,这可能是由于 AAPB 通过吸附颗粒物来提高丰度以适应恶劣的高盐度湖泊环境<sup>[78]</sup>. 贫/超贫营养湖泊中也发现了以  $\beta$ -变形菌为主要类群的 AAPB,其丰度与群落组成受 pH、电导率及硝酸盐浓度等环境因素显著影响<sup>[60]</sup>,这可能是由于 AAPB 能够在低营养条件下通过光合作用来补充自身的能量需求<sup>[35]</sup>. 可见,pH 及盐度为影响湖泊环境中 AAPB 丰度及多样性的主要因素.

各类河流及河口环境中的 AAPB 丰度与多样性均较高,如 Cottrell 等<sup>[28]</sup>的研究发现河流生境中 AAPB 丰度达到  $10^5$  cells/mL,并且在河口下游,颗粒附着类 AAPB 占总细菌比例高至 30%~80%; Waidner 等<sup>[63]</sup>的研究发现 Delaware 河流水体中优势 AAPB 菌群以  $\gamma$ -变形菌为主,其丰度与盐度呈正相关,其分布受盐度、营养盐等环境因子调控,且在盐度小于 5% 的水域内 AAPB 以 *Rhodospirillum rubrum*-like 为主. 可见,河流河口环境中颗粒附着型 AAPB 占据较大优势,且丰度及多样性受盐度影响较大.

### 2.3 AAPB 代谢多样性及其影响因素

研究表明,AAPB 具有代谢多样性的特点<sup>[87-89]</sup>,可利用多种碳(C)源来维持生长与代谢<sup>[90-91]</sup>,且不同 C 源对 AAPB 种群结构也会产生一定的影响,如赵吉睿等<sup>[92]</sup>的研究发现乌梁素海水体中 AAPB 菌群可利用葡萄糖、丙酮酸钠和酵母提取物等不同 C 源来进行生长,且菌群结构在经 C 源诱导后出现了 *Porphyrobacter tepidarius* 和 *Rhodobacter megalophilus* 等种类,使得  $\alpha$ -变形菌所占比例显著增加(约 65%). 此外,与 *Thiocapsa roseopersicina* 相近的序列在经丙酮酸钠诱导后成为了优势类群,使得  $\gamma$ -变形菌比例增大至 30%. AAPB 在光照条件下对 C 源的利用率较黑暗条件下有明显的提高,其细胞变大,细胞数有明显的增加,表明光照对 AAPB 的生长具有一定的促进作用<sup>[66,93-95]</sup>,但较高的光照强度会使菌绿素的表达受到影响,从而使其 C 源利用率受到抑制<sup>[96]</sup>.

此外,AAPB 还具有较高的生长速率,甚至超过总细菌群落的生长速率<sup>[97]</sup>,对这一现象的解释是在某种情况下,AAPB 与总细菌群落相比具有较高的细胞分裂频率<sup>[50]</sup>. 温度较高时,AAPB 生长速率明显高于其他细菌,活性较高,生存能力较强,且对温度变化的敏感程度较大,相对优势可能较高一些<sup>[65]</sup>. 尽管 AAPB 丰度相对较低,并且所占原核生物群落比例较小,但其生长速率远高于某些浮游细菌,在海洋物质循环中起着重大作用<sup>[98]</sup>,尤其是在 C 循环中. 因此,AAPB 在调控水体中有机物含量、种类和迁变过程发挥重要作用,具体机制尚不明确.

### 3 AAPB 在元素循环中的作用

#### 3.1 AAPB 脱氮特性及其影响因素

氮(N)循环是整个水圈物质循环的重要组成部分,在水体营养物质循环中占据重要地位<sup>[99]</sup>.而微生物凭借其快速的生长速率,在N循环中发挥着巨大的作用,成为全球生物地球化学循环的主要驱动者<sup>[100-102]</sup>.近年来,由于水环境中氮污染愈加严重,水体富营养化成为我国最重要的环境问题之一,为了解决这一问题,微生物脱氮技术以高效、经济、无二次污染等优点而被广泛应用与研究.目前,关于光合细菌是否具有脱氮作用的话题倍受争议<sup>[103]</sup>,直到1976年,具有反硝化脱氮功能的光合细菌——*Rhodospseudomonas sphaeroides*(红假单胞菌亚种)被发现,光合细菌的脱氮作用才得以肯定<sup>[104]</sup>.

近几年,关于不产氧光合细菌菌株脱氮的相关研究较多,它主要是利用多种氮代谢循环过程来降低水环境中有害氮素浓度如氨氮( $\text{NH}_3\text{-N}$ )、亚硝氮( $\text{NO}_2\text{-N}$ )等,其脱氮效果受多种因素影响,如C(N)源浓度、C/N、温度、pH、DO浓度和光照强度等.C(N)源不仅影响着菌体的生长,也决定着其脱氮活性.如*Alcaligenes faecalis* No.4只能依靠有机酸来进行硝化反应<sup>[105]</sup>,*Arthrobacter* sp.以柠檬酸盐、醋酸盐等为C源时才具有脱氮活性<sup>[106]</sup>.部分不产氧光合菌株如*Rhodobacter capsulatus* E1F1、*Rhodospseudomonas palustris* BisA53、*Rhodospseudomonas capsulata* AD2和*Rhodospirillum rubrum* S1等均能以硝氮( $\text{NO}_3\text{-N}$ )为唯一N源,但生长速率略低<sup>[107-110]</sup>.赵江艳等<sup>[111]</sup>采用琼脂振荡稀释法、显微技术、紫外可见吸收光谱法、TLC、HPLC等方法从福建泉州洛阳桥红树林潮间带泥水样中分离出了不产氧光合菌株——*Marichromatium gracile* Y28,其能够以 $\text{NO}_3\text{-N}$ 、 $\text{NO}_2\text{-N}$ 为N源生长,并且该菌株在以 $\text{NO}_2\text{-N}$ 为唯一N源、低DO水平下同时具有异氧硝化-反硝化作用<sup>[112]</sup>,且对 $\text{NO}_2\text{-N}$ 去除能力良好.另外,C/N也影响着微生物的脱氮率,如异养硝化功能菌*Bacillus* sp.在C/N为8时其对 $\text{NH}_3\text{-N}$ 的去除率较高,*Alcaligenes faecalis* No.4在C/N为10时其 $\text{NH}_3\text{-N}$ 去除率最高,且对化学需氧量有同步去除作用<sup>[105]</sup>,*Bacillus* MS30的最佳硝化条件为:C源为简单有机质,温度65℃,pH 7.5,盐度15 g/L<sup>[113]</sup>.综上所述,菌体只有在适宜的条件下才会表现出良好的脱氮效果<sup>[6]</sup>.

陈晨<sup>[36]</sup>采用传统涂布划线方法从内蒙古高山湖泊中分离筛选出了脱氮活性较强的AAPB菌株W2、W38,在以 $\text{NH}_3\text{-N}$ 为N源的情况下,两者的总氮去除率分别为36.48%、30.57%, $\text{NH}_3\text{-N}$ 去除率分别为95.66%、93.72%,结果表明,部分AAPB具有良好的脱氮功能,这对水环境生态系统N的转化具有重要意义.

#### 3.2 AAPB 在 C 及其他元素循环中的作用

AAPB对水环境中C循环的潜在贡献主要取决于其借助光合作用产生的ATP来补充细胞呼吸和依靠还原剂生成碳合成代谢以减少对现有有机碳的消耗<sup>[28]</sup>.它可以通过光合作用产生部分能量用于细胞生长与代谢,这一潜能可能会促进河流及淡水环境中的物质循环<sup>[50]</sup>,并且能够以自身较快的生长速率来应对原生生物及浮游动物的捕食,这对大多数水环境透光层中溶解有机质的再生意义重大<sup>[114]</sup>.在污染严重的富营养化湖泊中,AAPB等功能菌群的存在使得原本不稳定的生态系统得以维持和发展<sup>[115]</sup>.

AAPB对海洋、贫营养大洋及淡水等水环境中的生物量贡献重大,推动着C及其他元素的生物地球化学循环<sup>[1,28,32,70]</sup>,同时在污染物降解、环境修复、生物除污等方面潜力巨大<sup>[116]</sup>.例如从淡水湖中所分离出的MIM37菌株具有还原、矿化重金属,降解微囊藻毒素和多环芳烃类等多种致癌物等功能<sup>[94]</sup>.综上所述,AAPB以高多样性、快生长率、强竞争力广泛存在于不同水环境中,并在C及其他元素循环中扮演着重要角色<sup>[21]</sup>.

### 4 展望

本文对典型水环境中AAPB栖息环境、生物学功能进行了较全面的综述,但关于AAPB在饮用水水源水库中对有机物赋存形态和迁变特性研究尚且未见报道.水库作为半自然性水体是地球陆地水圈的重要组成部分,参与生态系统水文和生源要素物质循环.水库是碳、氮、硫等元素转化的重要场所,在流域尺度上的各类物质汇集在水库中,耦合多介质物理、化学和生物学过程,对水库水环境健康和城乡供水安全产生重要影响.微生物是驱动水库地球元素循环和生态系统运行的关键生物因子,物质循环与能量流动的基石,开拓水库微生物研究领域不仅有助于深入解析水库生态系统结构与功能,完善水圈微生物数据库,促进地球科学与生命科学间的深度交叉与融合,而且为我国水库微生物资源保育与可持续开发利用,发展基于微生物



群落代谢调控的水库水体/沉积物功能微生物修复技术提供重要科技支撑。

关于贫营养水源水库生境中 AAPB 的研究还需从多方面进行深度探究:(1) AAPB 是否存在于深水型贫营养水源水库生态系统中,其分布规律是否存在时空变化, AAPB 多样性及种群结构受哪些水质因子综合调控以及与水体有机物的关系等;(2)夏、秋季 AAPB 与藻类之间是否存在光与生态位的竞争关系及 AAPB 在藻华消涨过程中的代谢促进/抑制作用;(3)水源水库中 AAPB 的培养筛选、分离及其种群结构分析(基于 *pufM* 功能基因),解析功能菌株脱氮效率;(4)有关 AAPB 结构及生理代谢机制间的相互作用及调节,氮代谢机制及其如何作用于环境生理生态方面还需探索综合分析,对典型水环境中 AAPB 的深入探究将推动 AAPB 在水圈生物地球化学循环中的作用机制研究,有助于深入解析不同水圈(如寡营养水源水库生态系统)生境碳氮循环和能量流动中的地位和作用。

针对水库生境而言,后续研究重点将侧重于以下几个方面:(1)探究水源水库水体 AAPB 功能基因数量表达及种群结构组成时空演替特征及其与碳素循环的偶联关系;(2)高通量 DNA 测序及 qPCR 技术揭示 AAPB 种群在垂向水层中的变迁规律;(3)解析 AAPB 群落结构与水质(重点关注有机物)参数间的偶联机制;(4)采用共生网络分析方法探究游离型、颗粒附着型 AAPB 与藻类的互作关系,以期为水源水库中 AAPB 及其驱动水库生态系统 C、N 循环相关研究提供科学依据。

## 5 参考文献

- [ 1 ] Auladell A, Sánchez P, Sánchez O *et al.* Long-term seasonal and interannual variability of marine aerobic anoxygenic phototrophic bacteria. *The ISME Journal*, 2019, **13**(8): 1975-1987.
- [ 2 ] Qi X, Ren YW, Liang P *et al.* New insights in photosynthetic microbial fuel cell using anoxygenic phototrophic bacteria. *Bioresour Technol*, 2018, **258**: 310-317. DOI: 10.1016/j.biortech.2018.03.058.
- [ 3 ] Gerhart D. Forty-five years of developmental biology of photosynthetic bacteria. *Photosynthesis Research*, 1996, **48**(3): 325-352.
- [ 4 ] Yang SP, Lin ZH, Cui XH *et al.* Current taxonomy of anoxygenic phototrophic bacteria—A review. *Acta Microbiologica Sinica*, 2008, **48**(11): 1562-1566. [杨素萍,林志华,崔小华等.不产氧光合细菌的分类学进展.微生物学报,2008,48(11):1562-1566.]
- [ 5 ] Li Y, Li DJ. Progress in the research of marine anoxygenic photosynthetic bacteria. *Marine Science Bulletin*, 2004, **23**(4): 86-92. [李云,李道季.海洋中不产氧光合细菌的研究进展.海洋通报,2004,23(4):86-92.]
- [ 6 ] Posth NR, Bristow LA, Cox RP *et al.* Carbon isotope fractionation by anoxygenic phototrophic bacteria in euxinic Lake Cadagno. *Geobiology*, 2017, **15**(6): 798-816.
- [ 7 ] Jiang P. Study on nitrogen transformation and removal of inorganic nitrogen by anoxygenic phototrophic bacteria grown on nitrite as sole nitrogen source [Dissertation]. Quanzhou: Huaqiao University, 2014. [蒋鹏.一株以亚硝酸氮为唯一氮源生长的不产氧光合细菌对无机三态氮的去除和相互转化[学位论文].泉州:华侨大学,2014.]
- [ 8 ] Lehours AC, Cottrell MT, Dahan O *et al.* Summer distribution and diversity of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in the Mediterranean Sea in relation to environmental variables. *FEMS Microbiology Ecology*, 2010, **74**(2): 397-409. DOI: 10.1111/j.1574-6941.2010.00954.x.
- [ 9 ] Zhang CX, Shi F, Ming HX *et al.* The diversity of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in surface seawaters in Bohai and Yellow Sea in summer. *Marine Environmental Science*, 2015, **34**(2): 225-233. [张春鑫,石峰,明红霞等.渤海黄夏季表层海水中好氧不产氧光合细菌多样性分析.海洋环境科学,2015,34(2):225-233.]
- [ 10 ] Mašín M, Čuperová Z, Hojerová E *et al.* Distribution of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in glacial lakes of northern Europe. *Aquatic Microbial Ecology*, 2012, **66**(1): 77-86. DOI: 10.3354/ame01558.
- [ 11 ] Ritchie AE, Johnson ZI. Abundance and genetic diversity of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria of coastal regions of the Pacific Ocean. *Applied and Environmental Microbiology*, 2012, **78**(8): 2858-2866. DOI: 10.1128/aem.06268-11.
- [ 12 ] Waidner LA, Kirchman DL. Aerobic anoxygenic phototrophic bacteria attached to particles in turbid waters of the Delaware and Chesapeake estuaries. *Applied and Environmental Microbiology*, 2007, **73**(12): 3936-3944.
- [ 13 ] Lehours AC, Enault F, Boeuf D *et al.* Biogeographic patterns of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria reveal an ecological consistency of phylogenetic clades in different oceanic biomes. *Scientific Reports*, 2018, **8**(1): 2045-2322.
- [ 14 ] Jiao NZ, Zhang Y, Zeng YH *et al.* Distinct distribution pattern of abundance and diversity of aerobic anoxygenic phototro-

- phic bacteria in the global ocean. *Environmental Microbiology*, 2007, **9**(12): 3091-3099. DOI: 10.1111/j.1462-2920.2007.01419.x.
- [15] Eiler A. Evidence for the ubiquity of mixotrophic bacteria in the upper ocean; Implications and consequences. *Applied and Environmental Microbiology*, 2006, **72**(12): 7431-7437. DOI: 10.1128/aem.01559-06.
- [16] Yurkov VV, Beatty JT. Aerobic anoxygenic phototrophic bacteria. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 1998, **62**(3): 695-724. DOI: 10.1128/mmb.62.3.695-724.1998.
- [17] Yurkov VV, Csotonyi JT eds. New light on aerobic anoxygenic phototrophs. The Purple Phototrophic Bacteria. Dordrecht: Springer Netherlands, 2009; 31-55. DOI: 10.1007/978-1-4020-8815-5\_3.
- [18] Boeuf D, Cottrell MT, Kirchman DL *et al.* Summer community structure of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in the western Arctic Ocean. *FEMS Microbiology Ecology*, 2013, **85**(3): 417-432. DOI: 10.1111/1574-6941.12130.
- [19] Karl DM. Hidden in a Sea of microbes. *Nature*, 2002, **415**(6872): 590-591. DOI: 10.1038/415590b.
- [20] Kolber ZS, van Dover CL, Niederman RA *et al.* Bacterial photosynthesis in surface waters of the open ocean. *Nature*, 2000, **407**(6801): 177-179. DOI: 10.1038/35025044.
- [21] Yutin N, Suzuki MT, Teeling H *et al.* Assessing diversity and biogeography of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in surface waters of the Atlantic and Pacific Oceans using the Global Ocean Sampling expedition metagenomes. *Environmental Microbiology*, 2007, **9**(6): 1464-1475. DOI: 10.1111/j.1462-2920.2007.01265.x.
- [22] Shiba T, Simidu U, Taga N. Distribution of aerobic bacteria which *Conta* in Bacteriochlorophyll A. *Applied and Environmental Microbiology*, 1979, **38**(1): 43-45. DOI: 10.1128/aem.38.1.43-45.1979.
- [23] Yurkov VV, Beatty JT. Isolation of aerobic anoxygenic photosynthetic bacteria from black smoker plume waters of the Juan de Fuca ridge in the Pacific Ocean. *Applied and Environmental Microbiology*, 1998, **64**(1): 337-341. DOI: 10.1128/aem.64.1.337-341.1998.
- [24] Jiao NZ, Zhang F, Hong N. Significant roles of bacteriochlorophyll a supplemental to chlorophyll a in the ocean. *The ISME Journal*, 2010, **4**(4): 595-597. DOI: 10.1038/ismej.2009.135.
- [25] Lami R, Cottrell MT, Ras J *et al.* High abundances of aerobic anoxygenic photosynthetic bacteria in the south Pacific Ocean. *Applied and Environmental Microbiology*, 2007, **73**(13): 4198-4205. DOI: 10.1128/aem.02652-06.
- [26] Fauteux L, Cottrell MT, Kirchman DL *et al.* Patterns in abundance, cell size and pigment content of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria along environmental gradients in northern lakes. *PLoS ONE*, 2015, **10**(4): e0124035.
- [27] Cottrell MT, Kirchman DL. Photoheterotrophic microbes in the Arctic Ocean in summer and winter. *Applied and Environmental Microbiology*, 2009, **75**(15): 4958-4966. DOI: 10.1128/aem.00117-09.
- [28] Cottrell MT, Ras J, Kirchman DL. Bacteriochlorophyll and community structure of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in a particle-rich estuary. *The ISME Journal*, 2010, **4**(7): 945-954. DOI: 10.1038/ismej.2010.13.
- [29] Schwabach MS, Fuhrman JA. Wide-ranging abundances of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in the world ocean revealed by epifluorescence microscopy and quantitative PCR. *Limnology and Oceanography*, 2005, **50**(2): 620-628. DOI: 10.4319/lo.2005.50.2.0620.
- [30] Kolber ZS, Plumley FG, Lang AS *et al.* Contribution of aerobic photoheterotrophic bacteria to the carbon cycle in the ocean. *Science*, 2001, **292**(5526): 2492-2495.
- [31] Borrego CM, Garcia-Gil LJ. Separation of bacteriochlorophyll homologues from green photosynthetic sulfur bacteria by reversed-phase HPLC. *Photosynthesis Research*, 1994, **41**(1): 157-164. DOI: 10.1007/bf02184156.
- [32] Jiao NZ, Zhang Y, Chen Y. Time series observation based InfraRed Epifluorescence Microscopic (TIREM) approach for accurate enumeration of bacteriochlorophyll-containing microbes in marine environments. *Journal of Microbiological Methods*, 2006, **65**(3): 442-452. DOI: 10.1016/j.mimet.2005.09.002.
- [33] Allgaier M, Uphoff H, Felske A *et al.* Aerobic anoxygenic photosynthesis in *Roseobacter clade* bacteria from diverse marine habitats. *Applied and Environmental Microbiology*, 2003, **69**(9): 5051-5059. DOI: 10.1128/aem.69.9.5051-5059.2003.
- [34] Yutin N, Suzuki MT, Béjà O. Novel primers reveal wider diversity among marine aerobic anoxygenic phototrophs. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, **71**(12): 8958-8962. DOI: 10.1128/aem.71.12.8958-8962.2005.
- [35] Tank M, Thiel V, Imhoff JF. Phylogenetic relationship of phototrophic purple sulfur bacteria according to *topufl* and *pufM* genes. *International Microbiology: Official Journal of the Spanish Society for Microbiology*, 2009, **12**(3): 175-185.
- [36] Chen C. Detection of denitrification gene, assay on denitrification activity and isolation of aerobic anoxygenic phototrophic

- bacteria from the Inner Mongolia Plateau Lakes [Dissertation]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2014. [陈晨. 内蒙古高原湖泊好氧不产氧光合细菌的分离及其脱氮活性分析和脱氮功能基因的检测[学位论文]. 呼和浩特:内蒙古农业大学, 2014.]
- [37] Zhao BX. Seasonal changes and community structure and diversity of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in the surface seawater of the Dongji Island mussel aquaculture area [Dissertation]. Zhoushan: Zhejiang Ocean University, 2017. [赵本宣. 东极贻贝养殖区表层海水中 AAPB 群落结构和多样性随季节变化的研究 [学位论文]. 舟山: 浙江海洋大学, 2017.]
- [38] Tang K, Jia LJ, Yuan B *et al.* Aerobic anoxygenic phototrophic bacteria promote the development of biological soil crusts. *Frontiers in Microbiology*, 2018, **9**: 2715. DOI: 10.3389/fmicb.2018.02715.
- [39] Tarhriz V, Hirose S, Fukushima SI *et al.* Emended description of the genus *Tabrizicola* and the species *Tabrizicola aquatica* as aerobic anoxygenic phototrophic bacteria. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 2019, **112**(8): 1169-1175.
- [40] Yutin N, Béjà O. Putative novel photosynthetic reaction centre organizations in marine aerobic anoxygenic photosynthetic bacteria: Insights from metagenomics and environmental genomics. *Environmental Microbiology*, 2005, **7**(12): 2027-2033.
- [41] Li Q, Song A, Peng WJ *et al.* Contribution of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria to total organic carbon pool in a-aquatic system of subtropical Karst catchments, Southwest China: Evidence from hydrochemical and microbiological study. *FEMS Microbiology Ecology*, 2017, **93**(6): 1-8.
- [42] Du HL, Jiao NZ, Hu YH *et al.* Real-time PCR for quantification of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria based on *pufM* gene in marine environment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2006, **329**(1): 113-121.
- [43] Huang CP, Wu WF, Yang WQ *et al.* The diversity of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in a high-frigid forest stream of West Sichuan. *China Environmental Science*, 2017, **37**(6): 2332-2339. [黄春萍, 吴福忠, 杨万勤等. 川西高寒森林溪流好氧不产氧光合细菌多样性. 中国环境科学, 2017, **37**(6): 2332-2339.]
- [44] Chen XJ, Zeng YH, Jian JC *et al.* Genetic diversity and quantification of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in Huguangyan Maar Lake based on *pufM* DNA and mRNA analysis. *Microbiology China*, 2012, **39**(11): 1560-1572. [陈晓洁, 曾永辉, 简纪常等. 玛珥湖好氧不产氧光合细菌 *pufM* 基因 DNA 和 mRNA 的定量及多样性分析. 微生物学通报, 2012, **39**(11): 1560-1572.]
- [45] Cepáková Z, Hrouzek P, Žiškova E *et al.* High turnover rates of aerobic anoxygenic phototrophs in European freshwater lakes. *Environmental Microbiology*, 2016, **18**(12): 5063-5071. DOI: 10.1111/1462-2920.13475.
- [46] Zhang Y. Method for quantification of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria. *Chinese Science Bulletin*, 2004, **49**(6): 597-599.
- [47] Zhao ZH. Study on growth kinetics of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in the typical China Sea [Dissertation]. Xiamen: Xiamen University, 2011. [赵子豪. 典型中国海好氧不产氧光合异养细菌(AAPB)生长动力学之研究 [学位论文]. 厦门: 厦门大学, 2011.]
- [48] Zhang Y, Jiao NZ. Dynamics of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in the East China Sea. *FEMS Microbiology Ecology*, 2007, **61**(3): 459-469. DOI: 10.1111/j.1574-6941.2007.00355.x.
- [49] Jiang HC, Dong HL, Yu BS *et al.* Abundance and diversity of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in saline lakes on the Tibetan Plateau. *FEMS Microbiology Ecology*, 2008, **67**(2): 268-278. DOI: 10.1111/j.1574-6941.2008.00616.x.
- [50] Liu RL, Zhang Y, Jiao NZ. Diel variations in frequency of dividing cells and abundance of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in a coral reef system of the South China Sea. *Aquatic Microbial Ecology*, 2010, **58**: 303-310. DOI: 10.3354/ame01371.
- [51] Béjà O, Suzuki MT, Heidelberg JF *et al.* Unsuspected diversity among marine aerobic anoxygenic phototrophs. *Nature*, 2002, **415**(6872): 630-633. DOI: 10.1038/415630a.
- [52] Hirose S, Matsuura K, Haruta S. Phylogenetically diverse aerobic anoxygenic phototrophic bacteria isolated from epilithic biofilms in Tama River, Japan. *Microbes and Environments*, 2016, **31**(3): 299-306. DOI: 10.1264/jsm2.me15209.
- [53] Salka I, Moulisová V, Koblížek M *et al.* Abundance, depth distribution, and composition of aerobic bacteriochlorophyll a-producing bacteria in four basins of the central Baltic Sea. *Applied and Environmental Microbiology*, 2008, **74**(14): 4398-4404.
- [54] Shiba T. *Roseobacter litoralis* gen. nov., sp. nov., and *Roseobacter denitrificans* sp. nov., aerobic pink-pigmented bacteria

- which contain bacteriochlorophyll *a*. *Systematic and Applied Microbiology*, 1991, **14**(2): 140-145.
- [55] Yurkov V, Stackebrandt E, Holmes A *et al.* Phylogenetic Positions of Novel Aerobic, Bacteriochlorophyll *a*-Containing Bacteria and Description of *Roseococcus thiosulfatophilus* gen. nov., sp. nov., *Erythromicrobium ramosum* gen. nov., sp. nov., and *Erythrobacter litoralis* sp. nov. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1994, **44**(3): 427-434.
- [56] Sato-Takabe Y, Hamasaki K, Suzuki K. Photosynthetic characteristics of marine aerobic anoxygenic phototrophic bacteria *Roseobacter* and *Erythrobacter* strains. *Archives of Microbiology*, 2012, **194**(5): 331-341. DOI: 10.1007/s00203-011-0761-2.
- [57] Fuerst JA, Hawkins JA, Holmes A *et al.* *Porphyrobacter neustonensis* gen. nov., sp. nov., an aerobic bacteriochlorophyll-synthesizing budding bacterium from freshwater. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1993, **43**(1): 125-134. DOI: 10.1099/00207713-43-1-125.
- [58] Shiba T, Simidu U. *Erythrobacter longus* gen. nov., sp. nov., an aerobic bacterium which contains bacteriochlorophyll *a*. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1982, **32**(2): 211-217.
- [59] Piwosz K, Kaftan D, Dean J *et al.* Nonlinear effect of irradiance on photoheterotrophic activity and growth of the aerobic anoxygenic phototrophic bacterium *Dinoroseobacter shibae*. *Environmental Microbiology*, 2018, **20**(2): 724-733.
- [60] Caliz J, Casamayor EO. Environmental controls and composition of anoxygenic phototrophs in ultraoligotrophic high-altitude lakes (Central Pyrenees). *Environmental Microbiology Reports*, 2014, **6**(2): 145-151.
- [61] Kasalický V, Zeng YH, Piwosz K *et al.* Aerobic anoxygenic photosynthesis is commonly present within the genus *Limnohabitans*. *Applied and Environmental Microbiology*, 2018, **84**(1). DOI: 10.1128/aem.02116-17
- [62] Čuperová Z, Holzer E, Salka I *et al.* Temporal changes and altitudinal distribution of aerobic anoxygenic phototrophs in mountain lakes. *Applied and Environmental Microbiology*, 2013, **79**(20): 6439-6446. DOI: 10.1128/aem.01526-13.
- [63] Waidner LA, Kirchman DL. Diversity and distribution of ecotypes of the aerobic anoxygenic phototrophy gene *pufM* in the Delaware estuary. *Applied and Environmental Microbiology*, 2008, **74**(13): 4012-4021.
- [64] Fuchs BM, Spring S, Teeling H *et al.* Characterization of a marine gammaproteobacterium capable of aerobic anoxygenic photosynthesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, **104**(8): 2891-2896.
- [65] Sato-Takabe Y, Hamasaki K, Suzuki S. High temperature accelerates growth of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in seawater. *MicrobiologyOpen*, 2018, **8**(5): e00710. DOI: 10.1002/mb03.710.
- [66] Ferrera I, Sánchez O, Kolářová E *et al.* Light enhances the growth rates of natural populations of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria. *The ISME Journal*, 2017, **11**(10): 2391-2393. DOI: 10.1038/ismej.2017.79.
- [67] Kirchman DL, Stegman MR, Nikrad MP *et al.* Abundance, size, and activity of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in coastal waters of the West Antarctic Peninsula. *Aquatic Microbial Ecology*, 2014, **73**(1): 41-49. DOI: 10.3354/ame01709.
- [68] Hu YH. Genetic distribution of aerobic anoxygenic photosynthetic bacteria based on *pufM* gene in representative marine environments [Dissertation]. Xiamen: Xiamen University, 2006. [胡耀华. 代表性海区好氧不产氧光合细菌的光合基因 (*pufM*) 生态分布特征 [学位论文]. 厦门: 厦门大学, 2006.]
- [69] Cottrell MT, Mannino A, Kirchman DL. Aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in the mid-Atlantic bight and the north Pacific gyre. *Applied and Environmental Microbiology*, 2006, **72**(1): 557-564.
- [70] Waidner LA, Kirchman DL. Aerobic anoxygenic photosynthesis genes and operons in uncultured bacteria in the Delaware River. *Environmental Microbiology*, 2005, **7**(12): 1896-1908. DOI: 10.1111/j.1462-2920.2005.00883.x.
- [71] Ruiz-González C, Proia L, Ferrera I *et al.* Effects of large river dam regulation on bacterioplankton community structure. *FEMS Microbiology Ecology*, 2013, **84**(2): 316-331. DOI: 10.1111/1574-6941.12063.
- [72] Shi LM, Cai YF, Chen ZT *et al.* Diversity and abundance of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in two cyanobacterial bloom-forming lakes in China. *Annales De Limnologie-International Journal of Limnology*, 2010, **46**(4): 233-239.
- [73] Garcia-Chaves MC, Cottrell MT, Kirchman DL *et al.* Single-cell activity of freshwater aerobic anoxygenic phototrophic bacteria and their contribution to biomass production. *The ISME Journal*, 2016, **10**(7): 1579-1588.
- [74] Ferrera I, Sarmiento H, Priscu JC *et al.* Diversity and distribution of freshwater aerobic anoxygenic phototrophic bacteria across a wide latitudinal gradient. *Frontiers in Microbiology*, 2017, **8**: 175.
- [75] Song A, Peng WJ, He RX *et al.* Hydrochemistry characteristics in front of the Wulixia reservoir dam associated with feed-

- back from aerobic anoxygenic phototrophic bacteria. *Rock and Mineral Analysis*, 2017, **36**(2): 171-179.
- [76] Sato-Takabe Y, Nakao H, Kataoka T *et al.* Abundance of common aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in a coastal aquaculture area. *Frontiers in Microbiology*, 2016, **7**: 1996.
- [77] Bibiloni-Isaksson J, Seymour JR, Ingleton T *et al.* Spatial and temporal variability of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria along the east coast of Australia. *Environmental Microbiology*, 2016, **18**(12): 4485-4500.
- [78] Liu W, Jiang HC, Yang J *et al.* Salinity and DOC influence the distribution of free-living and particle-attached aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in the Qinghai-Tibetan lakes. *Geomicrobiology Journal*, 2018, **35**(3): 247-254.
- [79] Mašín M, Nedoma J, Pechar L *et al.* Distribution of aerobic anoxygenic phototrophs in temperate freshwater systems. *Environmental Microbiology*, 2008, **10**(8): 1988-1996.
- [80] Ferrera I, Borrego CM, Salazar G *et al.* Marked seasonality of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in the coastal NW Mediterranean Sea as revealed by cell abundance, pigment concentration and pyrosequencing of *pufM* gene. *Environmental Microbiology*, 2014, **16**(9): 2953-2965.
- [81] Hu YH, Du HL, Jiao NZ *et al.* Abundant presence of the gamma-like Proteobacterial *pufM* gene in oxic seawater. *FEMS Microbiology Letters*, 2006, **263**(2): 200-206.
- [82] Zhang Y, Jiao NZ, Cottrell MT *et al.* Contribution of major bacterial groups to bacterial biomass production along a salinity gradient in the South China Sea. *Aquatic Microbial Ecology*, 2006, **43**(3): 233-241.
- [83] Zhao BX, Zhao S, Li RW *et al.* Structure of aerobic anoxygenic phototrophic bacterial community in Zhoushan archipelago, East China Sea. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2017, **48**(1): 171-183. [赵本宣, 赵晟, 李汝伟等. 舟山海域好氧不产氧光合异养细菌群落结构分析. *海洋与湖泊*, 2017, **48**(1): 171-183.]
- [84] Zohary T, Roberts RD. Experimental study of microbial P limitation in the eastern Mediterranean. *Limnology and Oceanography*, 1998, **43**(3): 387-395.
- [85] Zweifel UL, Norrman B, Hagström A. Consumption of dissolved organic carbon by marine bacteria and demand for inorganic nutrients. *Marine Ecology Progress*, 1993, **101**(1/2): 23-32.
- [86] Cox EF, Ribes M, Kinzie RAI. Temporal and spatial scaling of planktonic responses to nutrient inputs into a subtropical embayment. *Marine Ecology Progress*, 2006, **324**(8): 19-35.
- [87] Koblížek M, Mlčoušková J, Kolber Z *et al.* On the photosynthetic properties of marine bacterium COL2P belonging to *Roseobacter* clade. *Archives of Microbiology*, 2010, **192**(1): 41-49.
- [88] Koblížek M, Janouskovec J, Obornik M *et al.* Genome sequence of the marine phototrophic bacterium *Erythrobacter* sp. strain NAP1. *Journal of Bacteriology*, 2011, **193**(20): 5881-5882. DOI: 10.1128/jb.05845-11.
- [89] Li Q. Experimental studies on carbon source utilization of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria(AAPB) and metabolic diversity of bacterial community in the East China Sea [Dissertation]. Xiamen: Xiamen University, 2011. [李强. 好氧不产氧光合异养菌碳源和光能利用及东海自然细菌群落碳源利用的研究 [学位论文]. 厦门: 厦门大学, 2011.]
- [90] Koblížek M, Bějã O, Bidigare RR *et al.* Isolation and characterization of *Erythrobacter* sp. strains from the upper ocean. *Archives of Microbiology*, 2003, **180**(5): 327-338.
- [91] Zhang Y. Ecological process studies on functional bacterial groups in the sea [Dissertation]. Xiamen: Xiamen University, 2006. [张瑶. 海洋典型功能细菌群的生态过程研究 [学位论文]. 厦门: 厦门大学, 2006.]
- [92] Zhao JR, Gong RH, Li CY *et al.* Influence of three kinds of carbon source on community structure of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in Lake Ulansuhai. *J Lake Sci*, 2014, **26**(1): 113-120. DOI: 10.18307/2014.0114. [赵吉睿, 巩瑞红, 李畅游等. 三种碳源对乌梁素海好氧不产氧光合细菌群落结构的影响. *湖泊科学*, 2014, **26**(1): 113-120.]
- [93] Biehl H, Wagner-Döbler I. Growth and bacteriochlorophyll a formation in taxonomically diverse aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in chemostat culture: Influence of light regimen and starvation. *Process Biochemistry*, 2006, **41**(10): 2153-2159.
- [94] Li Q. Environmental control of growth and BChl.a expression in aerobic anoxygenic photosynthetic bacterium [Dissertation]. Xiamen: Xiamen University, 2006. [李强. 环境因子对 AAPB 的生长和色素表达的影响 [学位论文]. 厦门: 厦门大学, 2006.]
- [95] Zhang XX, Liu YP, Yuan B *et al.* *Sphingomonas* sp. MIM37 possessing aerobic anoxygenic photosynthetic gene cluster and *Xanthorhodopsin*-like gene; Its genome draft and growth stimulation by illumination. *Microbiology*, 2015, **42**(8): 1520-1528. [张星星, 刘亚鹏, 袁博等. 含好氧不产氧光合基因簇和 *Xanthorhodopsin*-like 基因的 *Sphingomonas* sp.

- MIM37: 基因组及光促生长分析. 微生物学通报, 2015, **42**(8): 1520-1528.]
- [96] Hauruseu D, Koblížek M. Influence of light on carbon utilization in aerobic anoxygenic phototrophs. *Applied and Environmental Microbiology*, 2012, **78**(20): 7414-7419.
- [97] Koblížek M, Mašín M, Ras J *et al.* Rapid growth rates of aerobic anoxygenic phototrophs in the ocean. *Environmental Microbiology*, 2007, **9**(10): 2401-2406.
- [98] Ferrera I, Gasol JM, Sebastián M *et al.* Comparison of growth rates of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria and other bacterioplankton groups in coastal Mediterranean waters. *Applied and Environmental Microbiology*, 2011, **77**(21): 7451-7458.
- [99] Canfield DE, Glazer AN, Falkowski PG. The evolution and future of earth's nitrogen cycle. *Science*, 2010, **330**(6001): 192-196.
- [100] Arrigo KR. Marine microorganisms and global nutrient cycles. *Nature*, 2005, **437**(7057): 349-355.
- [101] Falkowski PG, Fenchel T, Delong EF. The microbial engines that drive earth's biogeochemical cycles. *Science*, 2008, **320**(5879): 1034-1039.
- [102] Gong J, Zhang XL. Contribution and mechanism of microbe-driving nitrogen cycling processes in coastal ecosystems. *Microbiology China*, 2013, **40**(1): 44-58. [龚骏, 张晓黎. 微生物在近海氮循环过程的贡献与驱动机制. 微生物学通报, 2013, **40**(1): 44-58.]
- [103] Li XL, Jin XD, Zhang XM. Study on isolation of denitrifying photosynthetic bacteria and their denitrifying conditions. *Journal of Shanxi University: Natural Science Edition*, 2002, **25**(4): 350-353. [李晓玲, 金晓弟, 张小民. 脱氮光合细菌的分离及其脱氮条件研究. 山西大学学报: 自然科学版, 2002, **25**(4): 350-353.]
- [104] Satoh T, Hoshino Y, Kitamura H. *Rhodopseudomonas sphaeroides* forma sp. denitrificans, a denitrifying strain as a subspecies of *Rhodopseudomonas sphaeroides*. *Archives of Microbiology*, 1976, **108**(3): 265-269.
- [105] Joo HS, Hirai M, Shoda M. Characteristics of ammonium removal by heterotrophic nitrification-aerobic denitrification by *Alcaligenes faecalis* No. 4. *Journal of Bioscience and Bioengineering*, 2005, **100**(2): 184-191.
- [106] Witzel KP, Overbeck HJ. Heterotrophic nitrification by *Arthrobacter* sp. (strain 9006) as influenced by different cultural conditions, growth state and acetate metabolism. *Archives of Microbiology*, 1979, **122**(2): 137-143.
- [107] Madigan MT, Jung DO. An overview of purple bacteria: Systematics, physiology, and habitats. *The Purple Phototrophic Bacteria*. Dordrecht: Springer Netherlands, 2009: 1-15.
- [108] Katoh T. Nitrate reductase in photosynthetic bacterium, *rhodospirillum rubrum*. Adaptive formation of nitrate reductase. *Plant and Cell Physiology*, 1963, **4**(2): 199-215.
- [109] Pino C, Olmo-Mira F, Cabello P *et al.* The assimilatory nitrate reduction system of the phototrophic bacterium *Rhodobacter capsulatus* E1F1. *Biochemical Society Transactions*, 2006, **34**(1): 127-129.
- [110] Alef K, Klemme JH. Assimilatory nitrate reductase of *Rhodopseudomonas capsulata* AD2: A molybdo-hemeprotein. *Zeitschrift Für Naturforschung C*, 1979, **34**(1/2): 33-37. DOI: 10.1515/znc-1979-1-210.
- [111] Zhao JY, Fu YN, Zhao CG *et al.* Identification and characterization of a purple sulfur bacterium from mangrove with rhodopin as predominant carotenoid. *Acta Microbiologica Sinica*, 2011, **51**(10): 1318-1325. [赵江艳, 傅英楠, 赵春贵等. 一株高含玫瑰红素的红树林海洋紫色硫细菌分离鉴定及特性. 微生物学报, 2011, **51**(10): 1318-1325.]
- [112] Hong X, Chen ZW, Zhao CG *et al.* Nitrogen transformation under different dissolved oxygen levels by the anoxygenic phototrophic bacterium *Marichromatium gracile*. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2017, **33**(6): 113-123.
- [113] Mével G, Prieur D. Heterotrophic nitrification by a thermophilic *Bacillus* species as influenced by different culture conditions. *Canadian Journal of Microbiology*, 2000, **46**(5): 465-473.
- [114] Koblížek M. Ecology of aerobic anoxygenic phototrophs in aquatic environments. *FEMS Microbiology Reviews*, 2015, **39**(6): 854-870.
- [115] He YP, Zeng YH, Yuan B *et al.* Phylogenetic diversity of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in eutrophic zone of lake ulansuhai based on gene *pufM*. *Microbiology China*, 2010, **37**(8): 1138-1145. [何一平, 曾永辉, 袁博等. 基于 *pufM* 基因的乌梁素海富营养化湖区好氧不产氧光合细菌系统发育多样性分析. 微生物学通报, 2010, **37**(8): 1138-1145.]
- [116] Jiao NZ, Sieracki ME, Zhang Y *et al.* Aerobic anoxygenic phototrophic bacteria and their roles in marine ecosystems. *Science China*, 2003, **48**(6): 530-534. [焦念志, Sieracki ME, 张瑶等. 好氧不产氧光合异养细菌及其在海洋生态系统中的作用. 科学通报, 2003, **48**(6): 530-534.]