原绿球藻生态型和亚生态型分化与环境适应性研究进展

严威^{1,2*}, 冯雪金², 张伟¹, 张锐², 焦念志²

1. 中国地质大学(武汉)海洋学院, 武汉 430074;

2. 厦门大学近海海洋环境科学国家重点实验室, 厦门大学海洋与地球学院, 福建省海洋碳汇重点实验室, 厦门 361002

* 通讯作者, E-mail: yanwei@cug.edu.cn

收稿日期: 2020-03-12; 收修改稿日期: 2020-06-11; 接受日期: 2020-06-23; 网络版发表日期: 2020-08-18

国家自然科学基金项目(批准号: 41906110、41876150、41861144018、91751207)、中央高校基本科研业务费项目(编号: 26420190053、20720190141、20720170107)、近海海洋环境科学国家重点实验室(厦门大学)访问学者与开放课题基金项目(编号: MELRS1911)资助

摘要 原绿球藻(*Prochlorococcus*)属于海洋蓝细菌,是目前已知数量最多、细胞体积最小的产氧光合微生物,主要分布于热带和亚热带大洋的真光层,是海洋生物地球化学循环的关键参与者。原绿球藻在适应地球海洋环境的漫长过程中不断进化,是古老生命体——蓝细菌的最新进化形态之一。原绿球藻通过多样的生态型和亚生态型,提高其基因组多样性和环境适应能力,从而使原绿球藻作为一个整体,成为其所在环境的主导物种。文章综述了原绿球藻在生态型分类和分布、生态型分化、亚生态型分化及对环境适应性等方面的研究成果,分析了原绿球藻生态型和亚生态型分化的作用和意义,并在此基础上讨论了未来的重点研究方向。

关键词 原绿球藻, 生态型, 亚生态型, 环境适应性

1 引言

我们的地球有约46亿年的历史,但是在早期的地质历史时期,大气中是没有氧气的。约35亿年前,最古老的自养产氧光合微生物——蓝细菌在海洋中出现,开始积累氧气,改变了缺氧的大气环境,促成了有氧的地球大气的形成(Des Marais, 2000; Olson, 2006)。原绿球藻(*Prochlorococcus*)属于海洋蓝细菌,是目前已知数量最多,细胞体积最小的产氧光合微生物,主要分布于南北纬45°之间开阔大洋的真光层,其细胞丰度可以达到 $10^4 \sim 10^5 \text{ cells mL}^{-1}$,全球年平均丰度可达 3×10^{27} 个细

胞(Chisholm等, 1992, 2017; Partensky等, 1999; Flombaum等, 2013; Biller等, 2015)。原绿球藻可以占到其分布海区光合生物生物量和净初级生产力的约50%,每年总固碳量达40亿吨(Vaulot等, 1995; Campbell等, 1997; DuRand等, 2001; Johnson等, 2006; Flombaum等, 2013; Biller等, 2015)。因为其极高的丰度,原绿球藻成为海洋生物地球化学循环的关键参与者和海洋初级生产力的主要贡献者。

原绿球藻在适应地球海洋环境的漫长过程中不断进化,是古老生命体——蓝细菌的最新进化形态之一。原绿球藻通过多样的生态型分化,提高其基因组多样

中文引用格式: 严威, 冯雪金, 张伟, 张锐, 焦念志. 2021. 原绿球藻生态型和亚生态型分化与环境适应性研究进展. 中国科学: 地球科学, 51(1): 35–45, doi: 10.1360/SSTe-2020-0063

英文引用格式: Yan W, Feng X, Zhang W, Zhang R, Jiao N. 2020. Research advances on ecotype and sub-ecotype differentiation of *Prochlorococcus* and its environmental adaptability. Science China Earth Sciences, 63(11): 1691–1700, <https://doi.org/10.1007/s11430-020-9651-0>

性和环境适应能力,从而使原绿球藻作为一个整体,丰度远超过其他竞争者,成为其所在环境的主导物种(Johnson等, 2006; Biller等, 2015; Chisholm, 2017). 数量巨大的原绿球藻对海洋固碳和全球气候造成重大影响,而这种影响在未来全球气候变暖的趋势下将进一步增强(Flombaum等, 2013, 2020). 因此,在当前全球气候变化的大背景下,研究原绿球藻生态型分化及环境适应性有重要的科学意义和现实意义.

本文综述了原绿球藻在生态型分类、生态型分化、亚生态型分化及环境适应性方面的研究成果,分析了原绿球藻生态型分化的作用和意义,并在此基础上讨论了未来的重点研究方向.

2 原绿球藻的生物学特征

原绿球藻从首次在海洋中发现到最终定名,经历了多年的时间. Olson等(1985)通过船载流式细胞仪,发现有一种发弱红色荧光的细胞大量存在于大洋海区. Chisholm等(1988)利用船载流式细胞仪在代表性海区进行研究,最终确认它是一种新的蓝细菌,并于1992年正式将这种含有二乙基叶绿素a和b的蓝细菌命名为原绿球藻(*Prochlorococcus*)(Chisholm等, 1992). 原绿球藻主要分布于热带和亚热带开阔大洋寡营养海区的真光层,因此,具有对此类环境相适应的生物学特征. 例如,原绿球藻细胞直径0.45~0.7 μm ,是目前已知最小的非共生产氧光合微生物,有利于原绿球藻对海洋真光层的中深层有限光能的利用(Partensky和Garczarek, 2010; Biller等, 2015). 同时,微小的细胞使原绿球藻具有较大的表面积体积比(SA:V ratio),有利于吸收寡营养海区低浓度的营养物质(Partensky和Garczarek, 2010; Biller等, 2015). 原绿球藻拥有特殊的光合系统,其最主要的特征是以二乙基叶绿素a和b为主要捕光色素,使原绿球藻的吸收光谱出现微小的红移,有利于吸收在大洋真光层中占主导的蓝光(Biller等, 2015). 除此以外,原绿球藻的光合系统不含藻胆体,而以Pcb蛋白作为捕光天线蛋白,从而进一步增强了原绿球藻对低光环境的适应能力(Biller等, 2015). 因为原绿球藻长期适应于高盐度、寡营养的大洋环境,对重金属和过氧化氢等物质敏感,所以相对于其他细菌或藻类,原绿球藻较难在实验室中培养. 目前,只有少数实验室从海洋中成功分离出原绿球藻(Mann等, 2002; Ro-

cap等, 2003; Dufresne等, 2005; Kettler等, 2007; Moore等, 2007; Biller等, 2014; Cubillos-Ruiz等, 2017; Yan等, 2018a, 2018b).

3 原绿球藻生态型分类和环境分布

目前,已发现的原绿球藻生态型共12个. 通过对不同光强适应的特性、环境分布和分子进化分析,这12个生态型可以分为两大类群,即高光型适应类群(high-light-adapted, HL)和低光型适应类群(low-light-adapted, LL)(Campbell和Vaulot, 1993; Moore和Chisholm, 1999; West和Scanlan, 1999). HL类群有6个生态型:HLI、HLII、HLIII、HLIV、HLV和HLVI,其中HLI和HLII型有人工培养的代表株系;LL类群也有6个生态型LLI、LLII/III、LLIV、LLV、LLVI和LLVII,其中LLI、LLII/III和LLIV型有人工培养的代表株系(Rocap等, 2002; Martiny等, 2009; Lavin等, 2010; Rusch等, 2010; West等, 2011; Huang等, 2012; Biller等, 2015). 需要指出的是,LLII/III型最初被定义为两个不同的生态型(LLII和LLIII),但目前研究认为他们之间生理和进化差异有待进一步确认,暂归为一个生态型(LLII/III)(Biller等, 2015).

研究发现,HL类群原绿球藻中的HLI和HLII分布于南北纬45°之间的开阔大洋的整个真光层,以真光层的中上层为主,占全部原绿球藻的90%以上(Johnson等, 2006). 从全球海洋整体角度,HLII型的丰度远高于HLI型. HLI型主要分布于南北纬20°~45°相对低温的海区,而HLII型主要分布于南北纬0°~30°相对高温的海区(Johnson等, 2006; Biller等, 2015). 室内生理学研究发现:HLI型可以耐受较低温度(11℃),而HLII型则只能在15℃以上生长;HLII型可以在较高温度(>28℃)生长,HLI型则不能(Johnson等, 2006). LL类群中的LLI、LLII/III和LLIV主要分布在真光层的中深层,其中LLI型一般分布在中层和深层,而LLII/III和LLIV则较为专一的适应于真光层深层的低光环境(Rocap等, 2002; Ahlgren等, 2006; Johnson等, 2006; Zinser等, 2007). 室内生理学研究也确认,在低光条件下,LL型原绿球藻较HL型原绿球藻生长速率快,在高光条件下则反之(Moore等, 1998). 全部12个原绿球藻生态型的进化关系和生态分布特征汇总于图1和表1.

需要指出的是, 目前研究认为LLI型同时具有HL型和LL型两者的特征, 属于过渡类型, 即中光型原绿球藻(Partensky和Garczarek, 2010; Yan等, 2018a). 近年来, 研究表明在真光层以下的深海环境中存在原绿球藻, 例如, 在西太平洋200~1000m的深海(Jiao等, 2014)、马里亚纳海沟(Guo等, 2018)都发现了原绿球藻, 在南海深海中发现了较多原绿球藻病毒基因(Liang等, 2019). 基于原位rRNA活性检测的研究发现, HLII型原绿球藻可以在真光层的深层甚至弱光层存在, 并保持一定rRNA活性(Jiao等, 2014). 这些发现对于进一步研究原绿球藻的生态型分布和分化具有重要的意义. 近年来, 基于环境16S、ITS和*rpoC1*基因序列的分子多样性研究发现, 海洋环境中至少存在7个无人

工培养株系的原绿球藻生态型(HLIII、HLIV、HLV、HLVI、LLV、LLVI和LLVII), 由于这些环境生态型均没有可培养的代表株系, 因此其生态适应特征主要由其环境分布和与可培养生态型的进化关系推测而来(Martiny等, 2009; Lavin等, 2010; Rusch等, 2010; West等, 2011; Huang等, 2012; Shibl等, 2014; Biller等, 2015).

以上这些前期的研究成果, 发现了原绿球藻生态型的主要生理学和生态学差异, 同时揭示了原绿球藻生态型分化的复杂性. 随着环境宏基因组、单细胞基因组和新的分离纯化技术在海洋微生物学中的应用, 更多原绿球藻的生态型可能被发现, 这将有助于认识原绿球藻与海洋环境协同进化的关系.

图1 原绿球藻16S-23S rRNA ITS序列的系统发育关系树

以聚球藻WH5701作为外群, 分枝上数值表示以Maximum Likelihood法构建进化树1000次重复抽样检测的Bootstrap值, 仅显示大于70%支持率的数值. 标尺0.05代表5%的碱基替代率. 彩色分支代表含人工培养株系的生态型

表 1 原绿球藻各生态型特征比较^{a)}

生态型	代表株系	基因组特征	分布特征	参考文献
HLI	MED4 MIT9515	基因组大小: 1.65~1.70Mbp GC含量: 30~31% 编码基因数: 1950~1980	(1) 主要分布在亚热带海域 (2) 通常分布在真光层的中上层	Ahlgren等, 2006 Johnson等, 2006 Malmstrom等, 2010 Rocap等, 2002
HLII	AS9601 MIT9301 MIT9215 MIT9312 MIT9123 XMU1401	基因组大小: 1.64~1.80Mbp GC含量: 31~32% 编码基因数: 1850~2100	(1) 主要分布在低纬度海域 (2) 通常分布在真光层 (3) 丰度最高的原绿球藻生态型	Ahlgren等, 2006 Johnson等, 2006 Malmstrom等, 2010 Rocap等, 2002 Yan等, 2018b
HLIII	无		(1) 发现于高营养盐低叶绿素的赤道海域 (2) 这一海域通常是铁限制区域, 可能适应铁含量低的环境	Huang等, 2012 West等, 2011 Rusch等, 2010 Malmstrom等, 2013
HLIV	无		(1) 发现于高营养盐低叶绿素的赤道海域 (2) 这一海域通常是铁限制区域, 可能适应铁含量低的环境	Huang等, 2012 West等, 2011 Rusch等, 2010 Malmstrom等, 2013
HLV	无		(1) 发现于赤道水域表层, 该区域为铁限制海域 (2) HLIII、HLIV和HLV株系生理上的区别还未知	Huang等, 2012
HLVI	无		(1) 发现于中国南海真光层的中层或底层 (2) 被认为最适光强为中低光强	Huang等, 2012
LLI	NATL1A NATL2A PAC1 XMU1403 XMU1408	基因组大小: 1.75~1.95Mbp GC含量: 34~36% 编码基因数: 2000~2300	(1) 在真光层中层分布最多 (2) 不同于其他LL型, 在整个水体的混合层都能大量分布, 这与其能承受光休克的能力有关	Ahlgren等, 2006 Malmstrom等, 2010 Rocap等, 2002 Yan等, 2018a
LLII/III*	MIT9211 SS120	基因组大小: 1.65~1.80Mbp GC含量: 36~38% 编码基因数: 1900~2050	通常分布于真光层的深层	Kettler等, 2007 Ahlgren等, 2006 Malmstrom等, 2010 Rocap等, 2002
LLIV	MIT9303 MIT9313 MIT0701	基因组大小: 2.40~2.60Mbp GC含量: 50~51% 编码基因数: 2300~3250	通常在真光层的底层分布最多, 对光很敏感	Ahlgren等, 2006 Malmstrom等, 2010 Rocap等, 2002
LLV	无		真光层下层的氧极小区分布最多, 该区域耗氧层延伸到上层水体	Lavin等, 2010
LLVI	无		真光层下层的氧极小区分布最多, 该区域耗氧层延伸到上层水体	Lavin等, 2010
LLVII	无		发现于亚热带真光层深层	Martiny等, 2009

a) *LLII/III型最初被定义为两个不同的生态型(LLII和LLIII), 但目前研究认为他们之间生理和进化差异有待进一步确认, 暂归为一个生态型(LLII/III). 本表格参考自Biller等(2015)

4 原绿球藻生态型分化

原绿球藻的生态型分化包括生态型分化和亚生态型分化两个层次.

4.1 生态型分化

原绿球藻生态型分化的本质是基因组分化. 随着高通量测序技术的发展, 已有许多原绿球藻株系的全基因组数据被公开(表2). 目前发现, 原绿球藻大多数具有较小的基因组, 只有一个环状染色体, 没有质粒(Biller等, 2014, 2015). 原绿球藻生态型基因组分化最明显的特征是发生了不同程度的基因组流线型化, 即基因组的减小(Kettler等, 2007; Luo等, 2011, 2017). 其中, HLI型和HLII型的基因组只有1.60~1.80Mbp, 编码1800~2100个基因, 是目前已知最小的非共生光合自养生物的基因组(Hess, 2011). LLI型基因组略大(1.75~1.95Mbp), 编码2000~2300个基因. LLII/III型基因组较小(1.65~1.80Mbp), 编码1900~2050个基因, 与HLI、II型接近. LLIV型的基因组较大(2.40~2.60Mbp), 编码2300~3250个基因, 接近于一些海洋聚球藻的基因组(Kettler等, 2007; Biller等, 2014). 原绿球藻生态型基因组的详细信息参见表1和表2.

原绿球藻的生态型从共同祖先分化后, 各生态型的基因组丢失了不同的功能基因簇, 同时也获得了各自特有的功能基因簇, 逐步形成了它们之间的差异(Coleman等, 2006; Kettler等, 2007; Luo等, 2011, 2017). 这种差异主要是高光强适应、DNA修复等功能相关的基因簇的不同, 例如, HL型和LLI型原绿球藻基因组含有较多的编码高光诱导蛋白的基因(*hli*)和DNA修复相关的基因(*lhr*、*phrB*), 而LLII/III型和LLIV型则缺乏这些基因或含有较少的拷贝数(Kettler等, 2007; Partensky和Garczarek, 2010; Luo等, 2011). 同时, 原绿球藻基因组的GC%在生态型分化过程中, 也出现明显的差异. HLI型和HLII型较低, 约为31%, LLI型约35%和LLII/III型约为37%, 而LLIV型较高约为50%, 接近于海洋聚球藻(Kettler等, 2007; Luo等, 2017). 另外, 不同生态型在核糖体RNA操纵子的数量上也存在差异, HLI、II型和LLI、LLII/III型均只有1个, 而LLIV型与一些海洋聚球藻相似, 有两个核糖体RNA操纵子(Kettler等, 2007; Rocap等, 2003).

原绿球藻不同的生态型共享一个庞大的泛基因组

(pan genome). Kettler等(2007)对12株原绿球藻和4株聚球藻的全基因组序列进行研究后发现, 原绿球藻共有1273核心基因, 这些基因主要与其细胞生存的核心功能相关, 例如光合作用、叶绿素合成等. 与核心基因相对应的是非核心基因, 这些基因只存在于部分株系的基因组中(Kettler等, 2007). 核心基因与非核心基因一起组成了原绿球藻的泛基因组. Kettler等(2007)发现原绿球藻泛基因组包含5736个基因. Baumdicker等(2012)通过对22个原绿球藻和聚球藻的基因组的分析, 计算出原绿球藻的泛基因组包含了57792个基因. 随着全基因组测序数据增加, 原绿球藻的泛基因组随之扩大, Biller等(2015)通过对41个原绿球藻的基因组的研究, 估算出全球海洋中原绿球藻泛基因组超过84000个基因, 相当于人类基因组的4倍(Chisholm, 2017). 这表明, 迄今发现的原绿球藻基因只是其泛基因组中的很小一部分. 同时, 庞大的泛基因组规模也暗示了原绿球藻存在复杂的生态位和亚生态位, 以及与之对应的多样的生态型和亚生态型. 最近, Tschoeke等(2020)通过对原绿球藻全基因组和环境单细胞基因组的研究, 发现原绿球藻生态型存在较大基因组进化差异和与之对应的环境适应性差异, 而这些差异接近于分类学通常认为的属水平的差异.

综上所述, 海洋真光层中主要环境因子差异, 例如, 光强和温度的差异决定了原绿球藻生态位和与之对应的生态型分化. 这种分化使不同的生态型共享了一个庞大的泛基因组, 使原绿球藻作为一个整体, 在保持单个细胞基因组较小的情况下, 仍然具有较高的基因多样性和环境适应性.

4.2 原绿球藻亚生态型分化

原绿球藻在生态型分化的基础上, 发生了亚生态型分化, 这是其对海洋环境中亚生态位适应的结果. 海洋环境宏基因组学研究发现, 海洋中存在复杂而多样的原绿球藻亚生态型. Thompson等(2013)通过分析100多个宏基因组的数据, 认为海洋环境中至少有35种不同的原绿球藻生态型和亚生态型. Delmont和Eren(2018)以及Kent等(2016)通过对TARA Oceans和GOS等海洋宏基因组数据库的研究, 发现不同生态型和亚生态型存在着全球分布的差异. Farrant等(2016)通过对TARA Oceans数据库中*petB*基因序列的分析, 发现原绿球藻和聚球藻均存在复杂的亚生态型. Larkin等

表 2 部分已公布的原绿球藻基因组

株系	生态型	基因组 (bp)	%GC	基因数 sequences	分离地点	分离深度 (m)	年份	NCBI登录号	参考文献
MIT9515	HLI	1704176	30.8	1964	Equatorial Pacific	15	1995	CP000552	Kettler等, 2007
EQPAC1	HLI	1654739	30.8	1958	Equatorial Pacific	30	不详	JNAG00000000	Biller等, 2014
MED4	HLI	1657990	30.8	1962	Mediterranean Sea	5	1989	BX548174	Rocap等, 2003
XMU1401	HLII	1657660	31.3	1952	Western Tropical North Pacific	100	2014	PESY00000000	Yan等, 2018b
MIT0604	HLII	1780061	31.2	2092	North Pacific	175	2006	CP007753	Biller等, 2014
AS9601	HLII	1669886	31.3	1938	Arabian Sea	50	1995	CP000551	Kettler等, 2007
GP2	HLII	1624310	31.2	1878	Western Pacific	150	1992	JNAH00000000	Biller等, 2014
MIT9107	HLII	1699937	31	1994	Tropical Pacific	25	1991	JNAI00000000	Biller等, 2014
MIT9116	HLII	1685398	31	1984	Tropical Pacific	25	1991	JNAJ00000000	Biller等, 2014
MIT9123	HLII	1697748	31	1999	Tropical Pacific	25	1991	JNAK00000000	Biller等, 2014
MIT9201	HLII	1672416	31.3	1987	Tropical Pacific	Surface	1991	JNAL00000000	Biller等, 2014
MIT9202	HLII	1691453	31.1	2019	South Pacific	79	1992	DS999537	Biller等, 2014
MIT9215	HLII	1738790	31.1	2043	Equatorial Pacific	5	1992	CP000825	Kettler等, 2007
MIT9301	HLII	1641879	31.3	1927	Sargasso Sea	90	1993	CP000576	Kettler等, 2007
MIT9302	HLII	1745343	31.1	2016	Sargasso Sea	100	1993	JNAM00000000	Biller等, 2014
MIT9311	HLII	1711064	31.2	1978	Gulf stream	135	1993	JNAN00000000	Biller等, 2014
MIT9312	HLII	1709204	31.2	1979	Gulf Stream	135	1993	CP000111	Biller等, 2014
MIT9314	HLII	1690556	31.2	1979	Gulf stream	180	1993	JNAO00000000	Biller等, 2014
MIT9321	HLII	1658664	31.2	1962	Equatorial Pacific	50	1993	JNAP00000000	Biller等, 2014
MIT9322	HLII	1657550	31.2	1961	Equatorial Pacific	Surface	1993	JNAQ00000000	Biller等, 2014
MIT9401	HLII	1666808	31.2	1969	Sargasso Sea	Surface	1994	JNAR00000000	Biller等, 2014
SB	HLII	1669823	31.5	1932	Western Pacific	40	1992	JNAS00000000	Biller等, 2014
XMU1403	LLI	1746033	35.2	2, 042	Western Pacific	150	2014	QJUF00000000	Yan等, 2018a
XMU1408	LLI	1795147	34.1	2, 059	Western Pacific	150	2014	QJUE00000000	Yan等, 2018a
MIT0801	LLI	1929203	34.9	2278	Sargasso Sea	40	2008	CP007754	Biller等, 2014
NATL1A	LLI	1864731	35	2248	North Atlantic	30	1990	CP000553	Kettler等, 2007
NATL2A	LLI	1842899	35.1	2209	North Atlantic	10	1990	CP000095	Kettler等, 2007
PAC1	LLI	1841163	35.1	2254	North Pacific	100	1992	JNAX00000000	Biller等, 2014
LG	LLII/III	1754063	36.4	1989	Sargasso Sea	120	1988	JNAT00000000	Biller等, 2014
MIT0601	LLII/III	1707342	37	1936	North Pacific	125	2006	JNAU00000000	Biller等, 2014
MIT0602	LLII/III	1750918	36.3	2002	North Pacific	125	2006	JNAV00000000	Biller等, 2014
MIT0603	LLII/III	1752482	36.3	2012	North Pacific	125	2006	JNAW00000000	Biller等, 2014
MIT9211	LLII/III	1688963	38	1952	Equatorial Pacific	83	1992	CP000878	Kettler等, 2007
SS35	LLII/III	1751015	36.4	1988	Sargasso Sea	120	1988	JNAZ00000000	Biller等, 2014
SS52	LLII/III	1754053	36.4	1985	Sargasso Sea	120	1988	JNBE00000000	Biller等, 2014
SS120	LLII/III	1751080	36.4	1982	Sargasso Sea	120	1988	AE017126	Dufresne等, 2003
SS2	LLII/III	1752772	36.4	1986	Sargasso Sea	120	1988	JNAY00000000	Biller等, 2014
SS51	LLII/III	1746977	36.4	1977	Sargasso Sea	120	1988	JNBD00000000	Biller等, 2014
MIT0701	LLIV	2592571	50.6	3082	South Atlantic	150	2007	JNBA00000000	Biller等, 2014

(续表)

株系	生态型	基因组 (bp)	%GC	基因数 sequences	分离地点	分离深度 (m)	年份	NCBI登录号	参考文献
MIT0702	LLIV	2583057	50.6	3084	South Atlantic	150	2007	JNBB00000000	Biller等, 2014
MIT0703	LLIV	2575057	50.6	3078	South Atlantic	150	2007	JNBC00000000	Biller等, 2014
MIT9303	LLIV	2682675	50	3243	Sargasso Sea	100	1992	CP000554	Kettler等, 2007
MIT9313	LLIV	2410873	50.7	3002	Gulf Stream	135	1993	BX548175	Kettler等, 2007
MIT1303	LLIV	2560150	50.5	2401	North Pacific	150	2013	LVHK01000000	Cubillos-Ruiz等, 2017
MIT1306	LLIV	2498944	50.5	2348	North Pacific	150	2013	LVHL01000000	Cubillos-Ruiz等, 2017
MIT1312	LLIV	2561499	50.5	3164	North Pacific	150	2013	LVHM01000000	Cubillos-Ruiz等, 2017
MIT1313	LLIV	2590341	50	3171	North Pacific	150	2013	LVHN01000000	Cubillos-Ruiz等, 2017
MIT1318	LLIV	2584744	50	3181	North Pacific	150	2013	LVHO01000000	Cubillos-Ruiz等, 2017
MIT1320	LLIV	2500454	50.3	3100	North Pacific	150	2013	LVHP01000000	Cubillos-Ruiz等, 2017
MIT1323	LLIV	2440679	50.6	2975	North Pacific	150	2013	LVHQ01000000	Cubillos-Ruiz等, 2017
MIT1327	LLIV	2591587	50.3	3108	North Pacific	150	2013	LVHR00000000	Cubillos-Ruiz等, 2017
MIT1342	LLIV	2548000	50.3	3164	North Pacific	150	2013	LVHS01000000	Cubillos-Ruiz等, 2017

(2016)通过环境ITS的高通量测序分析,发现HLI型原绿球藻可能存在4个不同的亚类群,其分布受到不同的环境因子影响。通过对海洋环境中*rpoCI*基因序列的克隆文库和高通量测序,发现HLII型原绿球藻的不同亚类群存在明显的分布差异(Shibl等, 2016; Kent等, 2019; Larkin等, 2020)。

海洋环境单细胞基因组学和分离株系的全基因组研究表明,原绿球藻的亚生态型存在基因组差异。Kashtan等(2014, 2017)分析了BATS和HOTS站位三个季节的100多个HLII型原绿球藻单细胞基因组,发现HLII型存在复杂和多样的亚类群,而且这些亚类群的基因组存在着明显的基因簇组成差异。同时,他们推算出每个亚类群可能存在数百万年的分化历史。一项在红海开展的单细胞基因组研究表明,HLII型原绿球藻存在红海特有的基因簇(Thompson等, 2019)。另外,基于基因组重排的比较基因组研究发现,不同的亚生态型有不同的基因组结构和附属基因,而这些附属基因具有适应不同环境的潜能(Yan等, 2018a)。

原绿球藻基因组可以划分为两类区域,即基因组成和排列顺序较为保守的共线性区域(syntenic regions)和变异较大的基因岛(genomic islands)。核心基因主要集中在共线性区域,而非核心基因则主要集中在基因岛。通过比较HLI型和HLII型的全基因组发现,这两个生态型的16S基因序列相似性高达99.2%,但基

因组却存在10~15%的差异,而这些差异主要发生在基因岛区域(Coleman等, 2006)。虽然基因岛上许多基因的功能还不明确,但研究表明这些基因与原绿球藻对环境的适应性有关,同时,这些研究还发现病毒介导的水平基因转移主要发生在基因岛(Coleman等, 2006; Kettler等, 2007; Avrani等, 2011; Luo等, 2011)。因此,基因岛可能是原绿球藻不同生态型和亚生态型之间基因交流和共享泛基因组的重要区域。

综上所述,目前对原绿球藻的研究已逐步从生态型深入到亚生态型。这些研究发现并确认了海洋环境中存在复杂而多样的原绿球藻亚生态型,适应于不同亚生态位。相对于生态型的研究,当前亚生态型的研究还不系统,其分化的主导机制和环境分布的影响因子还不明确。

5 原绿球藻对环境适应性

原绿球藻生态型和亚生态型的分化反映了其适应地球海洋环境的漫长的进化过程。分子进化研究推测,海洋原绿球藻和聚球藻的共同祖先可能分化于820~640Ma,而原绿球藻各生态型共同祖先的分化,可能开始于650~540Ma(Blank和Sanchez-Baracaldo, 2010; Sanchez-Baracaldo等, 2014)。当前全球海洋中总丰度最高的HLII型原绿球藻的亚生态型分化至少持续

了数百万年(Kashtan等, 2014)。

原绿球藻生态型分化是对热带和亚热带寡营养大洋环境适应的结果。热带和亚热带开阔大洋真光层的表层具有高光辐射、高温和极端贫营养的特点, 而真光层的中层和深层光强迅速减弱, 温度和营养盐浓度出现剧烈变化, 具有较大的环境因子梯度(Biller等, 2015)(图2)。HLI型和HLII型极小的基因组, 使其在寡营养的环境中能够利用较少的能量和营养物质生长, 增加竞争优势(Partensky和Garczarek, 2010)。LLI型和LLII/III型的基因组流线型化, 让细胞体积得以缩小, 使其在真光层的中层和深层低光环境中, 相对于其他较大的单细胞藻类具有更强的光吸收能力。但是, 原绿球藻流线型化的基因组, 降低了原绿球藻个体细胞的代谢潜能, 环境适应能力下降。

LL型原绿球藻生存的真光层的中层和深层环境因子出现剧烈变化, 促进了生态型和亚生态型的分化。基因序列多样性分析和比较基因组学分析均表明, LL型原绿球藻的多样性高于HL型原绿球藻, 环境适应性更强(Rocap等, 2002; Zinser等, 2006; Garczarek等, 2007; Lavin等, 2010; Shibl等, 2014; Yan等, 2018a)。原绿球藻通过生态型和亚生态型的分化, 提高基因组多样性和环境适应能力, 使其作为一个整体, 数量远超过竞争者, 成为所处环境的主导物种。光强和温度等

主要环境因子决定了原绿球藻主要生态位和与之对应的生态型分化, 其他环境因子则影响了原绿球藻亚生态位和与之对应的亚生态型分化; 不同的环境条件下存在不同的原绿球藻生态型和亚生态型组成比例, 当环境发生变化, 原绿球藻生态型和亚生态型组成比例随之发生变化。图2概念性地展示了原绿球藻生态型和亚生态型分化过程和环境适应性。

原绿球藻对全球海洋初级生产力以及固碳存在重要影响。在全球变暖、大洋表层升温、海水层化更加严重和海洋表层更加贫营养化的情况下, 对营养盐需求相对较少的原绿球藻的丰度可能增加30%, 并且有向极地方向扩大分布的趋势(Flombaum等, 2013, 2020)。原绿球藻生态型和亚生态型对气候变化的适应和反馈作用特别值得关注。目前推测, 丰度最高且适应高温的HLII型可能会向高纬度地区扩大分布范围, 而适应低温的HLI型的分布可能会更加远离低纬度地区(Biller等, 2015)。原绿球藻不同的亚生态型对全球气候变化的响应尚未见报道, 值得进一步研究。

6 展望

综上所述, 原绿球藻被正式发现和定名以来, 因为其巨大的生物量和在海洋碳循环中的重要作用, 成为

图2 原绿球藻生态型和亚生态型分化示意图

(a) 概念性的展示了原绿球藻生态型和亚生态型分化过程和环境影响因素。光照强度、温度、营养盐浓度和其他环境因子影响了原绿球藻生态型和亚生态型的分化。图中圆圈代表了原绿球藻的基因组, 圆圈的外围部分代表了基因组生态型的分化, 圆圈中的方框部分代表了基因组亚生态型的分化。(b) 展示了原绿球藻不同的生态型和亚生态型适应不同的环境。图中圆圈的数量代表了不同生态型的相对丰度大小。本图绘制参考了Biller等(2015)、Partensky和Garczarek(2010)

了海洋微生物学家的研究焦点. 国内外在原绿球藻研究领域已取得了一定进展, 对原绿球藻生态型分布、生理特征和基因组差异的研究较为系统和全面, 揭示了光照和温度是决定生态型分化主要的环境适应影响因素, 明确了原绿球藻生态型的分布特征、主要生态位等基本问题.

原绿球藻的研究已逐步从生态型发展到亚生态型. 原绿球藻亚生态型的研究, 当前主要聚焦在分子生态学领域, 已确认了原绿球藻存在复杂和多样的亚生态型. 但是, 对亚生态型基因组分化、生理差异、分布差异和环境适应性等, 还未有系统性研究. 这限制了人们对原绿球藻作为一个整体与地球海洋环境协同进化的认识. 我们认为以下四个方面的问题值得深入研究:

(1) 通过分离培养技术创新, 从海洋环境中获得新的原绿球藻生态型和亚生态型的株系; 通过比较基因组学分析, 进一步了解原绿球藻生态型和亚生态型的差异.

(2) 通过海洋环境宏基因组学和单细胞基因组学的方法, 分析原绿球藻生态型和亚生态型在海洋环境中的分布、基因组差异和影响因素.

(3) 通过基因组、转录组、蛋白质组和代谢组等多组学联用方法, 研究原绿球藻生态型和亚生态型的环境适应性.

(4) 利用大数据构建全球原绿球藻总丰度以及生态型和亚生态型相对丰度的模型系统, 在目前全球气候变暖的大背景下, 预测原绿球藻在未来海洋中的变化和潜在影响.

参考文献

- Ahlgrén N A, Rocap G, Chisholm S W. 2006. Measurement of *Prochlorococcus* ecotypes using real-time polymerase chain reaction reveals different abundances of genotypes with similar light physiologies. *Environ Microbiol*, 8: 441–454
- Avrani S, Wurtzel O, Sharon I, Sorek R, Lindell D. 2011. Genomic island variability facilitates *Prochlorococcus*-virus coexistence. *Nature*, 474: 604–608
- Baumdicker F, Hess W R, Pfaffelhuber P. 2012. The infinitely many genes model for the distributed genome of bacteria. *Genome Biol Evol*, 4: 443–456
- Biller S J, Berube P M, Berta-Thompson J W, Kelly L, Roggensack S E, Awad L, Roache-Johnson K H, Ding H, Giovannoni S J, Rocap G, Moore L R, Chisholm S W. 2014. Genomes of diverse isolates of the marine cyanobacterium *Prochlorococcus*. *Sci Data*, 1: 140034
- Biller S J, Berube P M, Lindell D, Chisholm S W. 2015. *Prochlorococcus*: The structure and function of collective diversity. *Nat Rev Microbiol*, 13: 13–27
- Blank C E, Sanchez-Baracaldo P. 2010. Timing of morphological and ecological innovations in the cyanobacteria—A key to understanding the rise in atmospheric oxygen. *Geobiology*, 8: 1–23
- Campbell L, Liu H, Nolla H A, Vulot D. 1997. Annual variability of phytoplankton and bacteria in the subtropical North Pacific Ocean at Station ALOHA during the 1991–1994 ENSO event. *Deep Sea Res Part I-Oceanogr Res Pap*, 44: 167–192
- Campbell L, Vulot D. 1993. Photosynthetic picoplankton community structure in the subtropical North Pacific Ocean near Hawaii (station ALOHA). *Deep Sea Res Part I-Oceanogr Res Pap*, 40: 2043–2060
- Chisholm S W. 2017. *Prochlorococcus*. *Curr Biol*, 27: R447–R448
- Chisholm S W, Frankel S L, Goericke R, Olson R J, Palenik B, Waterbury J B, West-Johnsrud L, Zettler E R. 1992. *Prochlorococcus marinus* nov. gen. nov. sp.: An oxyphototrophic marine prokaryote containing divinyl chlorophyll a and b. *Arch Microbiol*, 157: 297–300
- Chisholm S W, Olson R J, Zettler E R, Goericke R, Waterbury J B, Welschmeyer N A. 1988. A novel free-living prochlorophyte abundant in the oceanic euphotic zone. *Nature*, 334: 340–343
- Coleman M L, Sullivan M B, Martiny A C, Steglich C, Barry K, DeLong E F, Chisholm S W. 2006. Genomic islands and the ecology and evolution of *Prochlorococcus*. *Science*, 311: 1768–1770
- Cubillos-Ruiz A, Berta-Thompson J W, Becker J W, van der Donk W A, Chisholm S W. 2017. Evolutionary radiation of lanthipeptides in marine cyanobacteria. *Proc Natl Acad Sci USA*, 114: E5424–E5433
- Delmont T O, Eren A M. 2018. Linking pangenomes and metagenomes: The *Prochlorococcus* metapangenome. *PeerJ*, 6: e4320
- Des Marais D J. 2000. When did photosynthesis emerge on Earth? *Science*, 289: 1703–1705
- Dufresne A, Garczarek L, Partensky F. 2005. Accelerated evolution associated with genome reduction in a free-living prokaryote. *Genome Biol*, 6: R14
- Dufresne A, Salanoubat M, Partensky F, Artiguenave F, Axmann I M, Barbe V, Duprat S, Galperin M Y, Koonin E V, Le Gall F, Makarova K S, Ostrowski M, Oztas S, Robert C, Rogozin I B, Scanlan D J, Tandeau de Marsac N, Weissenbach J, Wincker P, Wolf Y I, Hess W R. 2003. Genome sequence of the cyanobacterium *Prochlorococcus marinus* SS120, a nearly minimal oxyphototrophic genome. *Proc Natl Acad Sci USA*, 100: 10020–10025
- DuRand M D, Olson R J, Chisholm S W. 2001. Phytoplankton

- population dynamics at the Bermuda Atlantic Time-series station in the Sargasso Sea. *Deep Sea Res Part II-Top Stud Oceanogr*, 48: 1983–2003
- Farrant G K, Doré H, Cornejo-Castillo F M, Partensky F, Ratn M, Ostrowski M, Pitt F D, Wincker P, Scanlan D J, Iudicone D, Acinas S G, Garczarek L. 2016. Delineating ecologically significant taxonomic units from global patterns of marine picocyanobacteria. *Proc Natl Acad Sci USA*, 113: E3365–E3374
- Flombaum P, Gallegos J L, Gordillo R A, Rincón J, Zabala L L, Jiao N, Karl D M, Li W K W, Lomas M W, Veneziano D, Vera C S, Vrugt J A, Martiny A C. 2013. Present and future global distributions of the marine Cyanobacteria *Prochlorococcus* and *Synechococcus*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 110: 9824–9829
- Flombaum P, Wang W L, Primeau F W, Martiny A C. 2020. Global picophytoplankton niche partitioning predicts overall positive response to ocean warming. *Nat Geosci*, 13: 116–120
- Garczarek L, Dufresne A, Rousvoal S, West N J, Mazard S, Marie D, Claustre H A, Raimbault P, Post A F, Scanlan D J, Partensky F A. 2007. High vertical and low horizontal diversity of *Prochlorococcus* ecotypes in the Mediterranean Sea in summer. *FEMS Microbiol Ecol*, 60: 189–206
- Guo R, Liang Y, Xin Y, Wang L, Mou S, Cao C, Xie R, Zhang C, Tian J, Zhang Y. 2018. Insight into the pico- and nano-phytoplankton communities in the deepest biosphere, the Mariana Trench. *Front Microbiol*, 9: 2289
- Hess W R. 2011. Cyanobacterial genomics for ecology and biotechnology. *Curr Opin Microbiol*, 14: 608–614
- Huang S, Wilhelm S W, Harvey H R, Taylor K, Jiao N, Chen F. 2012. Novel lineages of *Prochlorococcus* and *Synechococcus* in the global oceans. *ISME J*, 6: 285–297
- Jiao N, Luo T, Zhang R, Yan W, Lin Y, Johnson Z I, Tian J, Yuan D, Yang Q, Zheng Q, Sun J, Hu D, Wang P. 2014. Presence of *Prochlorococcus* in the aphotic waters of the western Pacific Ocean. *Biogeosciences*, 11: 2391–2400
- Johnson Z I, Zinser E R, Coe A, McNulty N P, Woodward E M S, Chisholm S W. 2006. Niche partitioning among *Prochlorococcus* ecotypes along ocean-scale environmental gradients. *Science*, 311: 1737–1740
- Kashtan N, Roggensack S E, Rodrigue S, Thompson J W, Biller S J, Coe A, Ding H, Martinen P, Malmstrom R R, Stocker R, Follows M J, Stepanauskas R, Chisholm S W. 2014. Single-cell genomics reveals hundreds of coexisting subpopulations in Wild *Prochlorococcus*. *Science*, 344: 416–420
- Kashtan N, Roggensack S E, Berta-Thompson J W, Grinberg M, Stepanauskas R, Chisholm S W. 2017. Fundamental differences in diversity and genomic population structure between Atlantic and Pacific *Prochlorococcus*. *ISME J*, 11: 1997–2011
- Kent A G, Baer S E, Mougnot C, Huang J S, Larkin A A, Lomas M W, Martiny A C. 2019. Parallel phylogeography of *Prochlorococcus* and *Synechococcus*. *ISME J*, 13: 430–441
- Kent A G, Dupont C L, Yooseph S, Martiny A C. 2016. Global biogeography of *Prochlorococcus* genome diversity in the surface ocean. *ISME J*, 10: 1856–1865
- Kettler G C, Martiny A C, Huang K, Zucker J, Coleman M L, Rodrigue S, Chen F, Lapidus A, Ferreira S, Johnson J, Steglich C, Church G M, Richardson P, Chisholm S W. 2007. Patterns and implications of gene gain and loss in the evolution of *Prochlorococcus*. *PLoS Genet*, 3: e231
- Larkin A A, Blinbry S K, Howes C, Lin Y, Loftus S E, Schmaus C A, Zinser E R, Johnson Z I. 2016. Niche partitioning and biogeography of high light adapted *Prochlorococcus* across taxonomic ranks in the North Pacific. *ISME J*, 10: 1555–1567
- Larkin A A, Garcia C A, Ingolia K A, Garcia N S, Baer S E, Twining B S, Lomas M W, Martiny A C. 2020. Subtle biogeochemical regimes in the Indian Ocean revealed by spatial and diel frequency of *Prochlorococcus* haplotypes. *Limnol Oceanogr*, 65: S220–S232
- Lavin P, González B, Santibáñez J F, Scanlan D J, Ulloa O. 2010. Novel lineages of *Prochlorococcus* thrive within the oxygen minimum zone of the eastern tropical South Pacific. *Environ Microbiol Rep*, 2: 728–738
- Liang Y, Wang L, Wang Z, Zhao J, Yang Q, Wang M, Yang K, Zhang L, Jiao N, Zhang Y. 2019. Metagenomic analysis of the diversity of DNA viruses in the surface and deep sea of the South China Sea. *Front Microbiol*, 10: 1951
- Luo H, Friedman R, Tang J, Hughes A L. 2011. Genome reduction by deletion of paralogs in the marine cyanobacterium *Prochlorococcus*. *Mol Biol Evol*, 28: 2751–2760
- Luo H, Huang Y, Stepanauskas R, Tang J. 2017. Excess of non-conservative amino acid changes in marine bacterioplankton lineages with reduced genomes. *Nat Microbiol*, 2: 17091
- Malmstrom R R, Coe A, Kettler G C, Martiny A C, Frias-Lopez J, Zinser E R, Chisholm S W. 2010. Temporal dynamics of *Prochlorococcus* ecotypes in the Atlantic and Pacific oceans. *ISME J*, 4: 1252–1264
- Malmstrom R R, Rodrigue S, Huang K H, Kelly L, Kern S E, Thompson A, Roggensack S, Berube P M, Henn M R, Chisholm S W. 2013. Ecology of uncultured *Prochlorococcus* clades revealed through single-cell genomics and biogeographic analysis. *ISME J*, 7: 184–198
- Mann E L, Ahlgren N, Moffett J W, Chisholm S W. 2002. Copper toxicity and cyanobacteria ecology in the Sargasso Sea. *Limnol Oceanogr*, 47: 976–988

- Martiny A C, Tai A P K, Veneziano D, Primeau F, Chisholm S W. 2009. Taxonomic resolution, ecotypes and the biogeography of *Prochlorococcus*. *Environ Microbiol*, 11: 823–832
- Moore L R, Chisholm S W. 1999. Photophysiology of the marine cyanobacterium *Prochlorococcus*: Ecotypic differences among cultured isolates. *Limnol Oceanogr*, 44: 628–638
- Moore L R, Coe A, Zinser E R, Saito M A, Sullivan M B, Lindell D, Frois-Moniz K, Waterbury J, Chisholm S W. 2007. Culturing the marine cyanobacterium *Prochlorococcus*. *Limnol Oceanogr Meth-ods*, 5: 353–362
- Moore L R, Rocoap G, Chisholm S W. 1998. Physiology and molecular phylogeny of coexisting *Prochlorococcus* ecotypes. *Nature*, 393: 464–467
- Olson J M. 2006. Photosynthesis in the Archean era. *Photosynth Res*, 88: 109–117
- Olson R J, Vaulot D, Chisholm S W. 1985. Marine phytoplankton distributions measured using shipboard flow cytometry. *Deep-Sea Res Part I-Oceanogr Res Pap*, 32: 1273–1280
- Partensky F, Garcezarek L. 2010. *Prochlorococcus*: Advantages and Limits of Minimalism. *Annu Rev Mar Sci*, 2: 305–331
- Partensky F, Hess W R, Vaulot D. 1999. *Prochlorococcus*, a marine photosynthetic prokaryote of global significance. *Microbiol Mol Biol Rev*, 63: 106–127
- Rocoap G, Distel D L, Waterbury J B, Chisholm S W. 2002. Resolution of *Prochlorococcus* and *Synechococcus* ecotypes by using 16S-23S ribosomal DNA internal transcribed spacer sequences. *AEM*, 68: 1180–1191
- Rocoap G, Larimer F W, Lamerdin J, Malfatti S, Chain P, Ahlgren N A, Arellano A, Coleman M, Hauser L, Hess W R, Johnson Z I, Land M, Lindell D, Post A F, Regala W, Shah M, Shaw S L, Steglich C, Sullivan M B, Ting C S, Tolonen A, Webb E A, Zinser E R, Chisholm S W. 2003. Genome divergence in two *Prochlorococcus* ecotypes reflects oceanic niche differentiation. *Nature*, 424: 1042–1047
- Rusch D B, Martiny A C, Dupont C L, Halpern A L, Venter J C. 2010. Characterization of *Prochlorococcus* clades from iron-depleted oceanic regions. *Proc Natl Acad Sci USA*, 107: 16184–16189
- Sanchez-Baracaldo P, Ridgwell A, Raven J A. 2014. A neoproterozoic transition in the marine nitrogen cycle. *Curr Biol*, 24: 652–657
- Shibl A A, Haroon M F, Ngugi D K, Thompson L R, Stingl U. 2016. Distribution of *Prochlorococcus* ecotypes in the Red Sea basin based on analyses of *rpoC1* sequences. *Front Mar Sci*, 3: 104, doi: 10.3389/fmars.2016.00104
- Shibl A A, Thompson L R, Ngugi D K, Stingl U. 2014. Distribution and diversity of *Prochlorococcus* ecotypes in the Red Sea. *FEMS Microbiol Lett*, 356: 118–126
- Thompson C C, Silva G G Z, Vieira N M, Edwards R, Vicente A C P, Thompson F L. 2013. Genomic taxonomy of the genus *Prochlorococcus*. *Microb Ecol*, 66: 752–762
- Thompson L R, Haroon M F, Shibl A A, Cahill M J, Ngugi D K, Williams G J, Morton J T, Knight R, Goodwin K D, Stingl U. 2019. Red Sea SAR11 and *Prochlorococcus* single-cell genomes reflect globally distributed pangenomes. *Appl Environ Microbiol*, 85: e00369
- Tschoeke D, Salazar V W, Vidal L, Campeão M, Swings J, Thompson F, Thompson C. 2020. Unlocking the genomic taxonomy of the *Prochlorococcus* collective. *Microb Ecol*, 80: doi: 10.1101/2020.03.09.980698
- Vaulot D, Marie D, Olson R J, Chisholm S W. 1995. Growth of *Prochlorococcus*, a photosynthetic prokaryote, in the equatorial Pacific Ocean. *Science*, 268: 1480–1482
- West N J, Lebaron P, Strutton P G, Suzuki M T. 2011. A novel clade of *Prochlorococcus* found in high nutrient low chlorophyll waters in the South and Equatorial Pacific Ocean. *ISME J*, 5: 933–944
- West N J, Scanlan D J. 1999. Niche-partitioning of *Prochlorococcus* populations in a stratified water column in the eastern North Atlantic Ocean. *Appl Environ Microbiol*, 65: 2585–2591
- Yan W, Wei S, Wang Q, Xiao X, Zeng Q, Jiao N, Zhang R. 2018a. Genome rearrangement shapes *Prochlorococcus* ecological adaptation. *Appl Environ Microbiol*, 84: doi: 10.1128/AEM.01178-18
- Yan W, Zhang R, Wei S, Zeng Q, Xiao X, Wang Q, Yan H, Jiao N. 2018b. Draft genome sequence of *Prochlorococcus* marinus strain XMU1401, isolated from the western Tropical North Pacific Ocean. *Genome Announc*, 6: doi: 10.1128/genomeA.01431-17
- Zinser E R, Coe A, Johnson Z I, Martiny A C, Fuller N J, Scanlan D J, Chisholm S W. 2006. *Prochlorococcus* ecotype abundances in the North Atlantic Ocean as revealed by an improved quantitative PCR method. *Appl Environmental Microbiol*, 72: 723–732
- Zinser E R, Johnson Z I, Coe A, Karaca E, Veneziano D, Chisholm S W. 2007. Influence of light and temperature on *Prochlorococcus* ecotype distributions in the Atlantic Ocean. *Limnol Oceanogr*, 52: 2205–2220

(责任编辑: 张传伦)