环境因子对好氧不产氧光合细菌脂肪酸组成的影响

邹丽洁, 焦念志

(厦门大学 环境科学研究中心 海洋环境科学国家重点实验室, 福建 厦门 361005)

摘要:对赤杆菌属(Erythrobacter)、柠檬酸微菌属(Citromicrobium)和玫瑰杆菌(Roseobacter)分支的9株 好氧不产氧光合细菌(AAPB)的脂肪酸组成进行分析,并以10株非AAPB菌为参照,从脂肪酸角度考察 光照、温度、营养等重要环境因子对 AAPB 的影响。结果显示, AAPB 的脂肪酸以 C_{18:1 w7c} 为主, 该成 分在 Roseobacter 分支中含量最高,不同种脂肪酸对环境因子的响应不同,低温和寡营养条件主要作用 于不饱和脂肪酸(UFA); 二羟基脂肪酸在寡营养和光照双重作用下有较明显的升高。此外,结合非 AAPB 的比较也为 AAPB 脂肪酸研究提供了新的视角,如温度实验显示,由于不饱和脂肪酸的比例较 高, AAPB 可能在寒冷海域有更好的竞争优势,而从饥饿培养试验来看, AAPB 的异养能力似乎比非 AAPB 更弱。

关键词: 好氧不产氧光合细菌; 脂肪酸; 环境因子 中图分类号: Q938 文献标识码: A 文:

好氧不产氧光合细菌(Aerobic Anoxygenic Phototrophic Bacteria, AAPB)在海洋中广泛分布, 是能 够利用光能推动质子泵产生 ATP 的异养细菌类群, 这类细菌的光合作用能减少异养呼吸代谢过程中 CO₂的释放, 增加保存于真光层的有机碳。到目前为 止,已报道的 AAPB 类群包括 33 个属的 52 个种^[1], 随着对这类细菌的分布和生态意义的深入研究^[2-4], 该类群的生理生态多样性也被广泛揭示:具有光合 能力的"Citromicrobium"属的 AAPB 被发现于没有 光照的深海热液口^[5]、该属细菌 JL354 的基因组中存 在两套光合操纵子^[6]; Roseobacter 分支的情况更为 复杂, 它们占据多样的生态位, 利用的有机物类型 广泛,个体间异养能力差异很大^[7-9]。尽管如此,环境 因子对这几类 AAPB 都有显著的调控作用: 寡营养 条件能刺激细胞进行反馈调控,诱导 puf 操纵子的表 达以合成更多细菌叶绿素^[10](Bacteriochlorophyll, BChl); 温度可直接影响细胞内各种酶类的活性而影 响细菌整个生理代谢过程, AAPB 的生态分布与温度 的相关性得到了 Sargasso Sea 和东海等生态调查的 支持^[11-12]; 光照主要影响细菌的光合能力, 对长赤 细菌(Erythrobacter longus)、玫瑰杆菌(Roseobacter denitrificans)等多株 AAPB 的培养实验均证明瞬时光 照可刺激细菌生长、甚至光暗周期的比例也能影响 细菌叶绿素的合成^[13-16]。由此可见,自然海区环境的 复杂性使 AAPB 进化出多样的适应机制。

生命过程是形成海洋碳库的重要环节、微食物

文章编号: 1000-3096(2012)09-0009-08

环概念的提出更突出了微生物对海洋溶解有机质的 分流改造作用,因此不同环境条件下微生物生理指 标的研究必不可少。脂肪酸作为细胞膜的重要组成 成分对外界环境变化敏感、常被用作评估微生物生 存状态的指标^[17-18]、脂肪酸对温度的响应主要有两 种形式,一方面通过结构变化调整相变温度,维持 细胞膜的流动性,另一方面,脂肪酸可以参与蛋白 修饰调控, 如在光修复过程中脂肪酸能够加速 D1 蛋 白的合成^[19]。已有的研究显示本实验涉及的 AAPB 种属含不饱和脂肪酸(Unsaturated fatty acids, UFAs) 的比例较高^[20]、杨等^[21]还报道了一种特殊的脂肪酸 C18: 2007 13, 并认为这可能是 AAPB 所特有的。然而到 目前为止, AAPB 这个功能类群的脂肪酸研究主要集 中在菌株的脂肪酸组成及生物合成、与环境因子相 关的报道很少、本文即以此为出发点、结合非 AAPB(非 AAPB 是指遗传上与 AAPB 相近但缺乏 puf 基因而不具备光合能力的类群)一起探讨 AAPB 的脂 肪酸如何响应环境变化。

Marine Sciences / Vol. 36, No. 9 / 2012

收稿日期: 2011-06-06; 修回日期: 2011-12-19

基金项目:国家 973 计划项目(2011CB808800);国家海洋局项目 (201105021);国家基金委项目(41191021)

作者简介: 邹丽洁(1984-), 女, 浙江嘉兴人, 硕士研究生, 主要从事海 洋微生物生态学研究, E-mail: 2008354@163.com; 焦念志, 通信作者, 电话: 0592-2187869, E-mail: jiao@xmu.edu.cn

1 材料和方法

1.1 菌株信息及培养条件

菌株信息如表1所列。根据16SrDNA序列、所 选菌株分别属于 Erythrobacter, "Citromicrobium"和 Roseobacter 分支。

细菌在 28℃的 RO 平板上黑暗培养。培养基为: 酵母浸膏 1.0 g/L; 蛋白胨 1.0 g/L; 乙酸钠 1.0 g/L; 维生素(B₁₂: 20 μg/L; Biotin: 2.05 × 10⁻⁹ mol/L)、微量

表1 实验用菌株信息

Tab. 1	Information	of the	studied	strains

元素及15%琼脂。细胞在接近平台期收获,整个培养 过程大约需要 4~5 d。除了正在考察的环境因素随 实验设计变化外、其他所有菌株均在上述标准化的 培养条件下生长。

1.2 脂肪酸提取和分析

脂肪酸检测采用 MIDI 方法(Microbial Identification System 6.0), 收获和提取步骤按照 Sherlock MIS 公司提供的标准操作流程执行、具体如下:

菌株分类		AAPB 菌株	非 AAPB 菌株				
"Citromicrobium"	JL359	Citromicrobium.bathyomarinum	JL346	Citromicrobium.bathyomarinum			
	JL354	Citromicrobium.bathyomarinum	JL523	Citromicrobium.bathyomarinum			
			JL1373	Citromicrobium.bathyomarinum			
Erythrobacter	DSM6997	Erythrobacter.longus	JL993	Erythrobacter.aquimaris			
	DSM8509	Erythrobacter.litoralis	JL271	Erythrobacter.vulgari			
	JL475	Erythrobacter.litoralis	JL1033	Erythrobacter.vulgari			
			JL990	Erythrobacter.vulgari			
			JL316	Erythrobacter.citreus			
Roseobacter 分支	JL351	Roseobacter.sp	JL126	Roseobacter.sp			
	JL1447	Rhodobacteraceae Jannaschia	JL262	Roseobacter.sp			
	DSM6996	Roseobacter.litoralis					
	DSM7001	Roseobacter.denitrificans					

收获: 从四分划线培养的平板上的第三分区上 取约 40 mg 的菌体细胞放入洁净培养管中;

皂化: 每管加入 1.0 mL 试剂 1(45g 氢氧化钠, 150 mL 甲醇, 150 mL 蒸馏水), 盖子密封, 振荡后沸 水浴 30 min;

甲基化: 培养管冷却后加入 2 mL 试剂 2(325 mL 6.0 mol/L 盐酸, 275 mL 甲醇), 加盖后短暂振摇, 80 水浴 10 min;

抽提: 管子冷却后加入 1.25 mL 试剂 3(200 mL 乙烷, 200 mL 甲基-3-丁基醚), 封盖后在医用摇台上 轻轻翻转 10 min 左右, 开盖将管底的水相部分抽出 抛弃:

碱洗: 在有机相中加入 3 mL 试剂 4(0.3 mol/L 氢 氧化钠溶液), 翻转 5 min 后取 2/3 有机相加入气相色 谱管中待测。

脂肪酸成分分析采用配备氢火焰离子化检测器 (FID)和 Ultra²2 色谱柱的 Agilent 6850 气象色谱仪, 通过样品出峰峰值及保留时间与标准样品(MIDI, Inc.)的比较来确定脂肪酸的种类及相对含量,借助 MIDI 公司提供的菌种库信息可进行细菌种属鉴定。

1.3 数据分析

脂肪酸组成的统计学分析采用 Past 软件 (PAlaeontological STatistics, ver. 1.34), 16s rDNA 序 列经 Clustal X(1.8)比对后用 Mega3.1 软件进行 NJ 法 聚类和建树。脂肪酸聚类分析由 MIS Sherlock 软件 完成。Erythrobacter litoralis HTCC2594 的基因组信 息来自 KEGG (Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes).

结果 2

2.1 细胞脂肪酸组成

本文对 19 株细菌进行了脂肪酸检测, 结果显示这 些细菌共含有 56 种不同的脂肪酸成分, 链长从 9 碳到 20碳不等、大部分种类集中在14碳至18碳、支链脂肪 酸及二羟基脂肪酸也比较常见。表 2 列举了部分主要 脂肪酸的检测结果, C_{14:0} C_{16:0} 及 C_{18:0} 等饱和偶碳链脂 肪酸类型为绝大多数菌株共有。从脂肪酸比例上看, C_{18:1}, C_{18:0}, C_{16:0}为所测菌株的主要脂肪酸,其中 C_{18:1 w7}c 含量较高,在 AAPB 及非 AAPB 中分别占 63.45% 和 48.93%。检测的 19 株菌中有 18 株含有 C_{18:1 w7}c_{11-methyl}, 该成分也是 α-变形菌中常见的种类^[20]。此外, AAPB 脂 肪酸组成中还包括一些奇数脂肪酸如 C_{17:0}, C_{17:1} 及少 量环式脂肪酸如 C_{19:0 cyclo w8co}

表 2	脂肪酸检测日	E要结果		
Tab. 2	Main Resu	lts of Cellula	Fatty Acid	Compositions

脂肪酸(%)	14:0	14:0 20H	15:0 20H	16:0	16:0 20H	Summed feature 3	17: w8c	17:1 w6c	17:0	Summed feature 8	18:0	18:1 w7c 11-methyl
JL1447	1.06			0.94		0.85				77.35	2.31	1.21
JL351				3.76			0.47		0.82	65.96	10.14	9.60
DMS7001	0.53			3.80						88.33	2.82	0.43
DMS6996				3.35			0.68			79.07	2.16	1.76
JL359	2.55	4.42	4.26	5.35	0.82	0.85	1.79	21.96	1.35	47.21	3.26	1.87
JL354	2.21	3.94	1.22	2.83	0.83			8.18		62.35		4.05
DMS6997	1.83	2.24	8.49	5.83			5.83	4.22	8.48	55.81	1.60	
DMS8509	2.13	1.79	4.30	3.79	0.96	0.91	8.31	26.97	0.63	33.54	1.49	5.49
JL475	0.52	4.92	3.90	4.86	2.39	1.31	1.14	2.33	1.11	60.49	1.23	11.13
JL523	2.36	1.87	1.13	13.71	0.32	1.38	0.77	16.03	0.71	46.65	8.86	1.69
JL1373	1.18	4.01	2.66	4.66	0.56	1.05	0.95	17.92	0.33	60.24	1.19	1.87
JL993	1.43	4.08	0.77	3.33		10.42		1.20		11.42	1.93	3.53
JL990	1.27		6.16	10.28		2.73	17.32	3.13	6.91	9.31	4.99	5.90
JL346	1.33	6.94	1.22	4.81	1.07			3.73		73.69	1.47	3.37
JL1033	0.99	3.75	4.42	8.51	1.60	1.21	2.70	6.11	1.57	62.61	2.27	2.84
JL271	1.06	15.11	2.27	7.80	1.18	19.03		5.07		38.73	1.46	7.57
JL262	0.42	0.69		10.70		4.55	0.62	0.34	0.43	61.12	0.98	4.58
JL126				4.51	7.56		1.18			70.24	2.95	9.12
JL316	1.66	3.27	0.92	4.25	4.39	4.11				55.25		6.79

注: Summed feature 3: 16: 1 w6c/16:1 w7c; Summed feature 8: 18:1 w6c/18: 1 w7c

从检测结果来看脂肪酸组成与系统分类密切相 关, *Roseobacter* 分支的显著特点是含有较多不饱和 脂肪酸(均值为 82.93%), 尤其是 $C_{18:1 w7c}$ 的比例达到 61.12%到 88.33%, 这类物质被认为是 α -变形菌纲的 典型脂肪酸^[22], 从检测值看 $C_{18:1 w7c}$ 在 AAPB 菌中的 均 值 达 到 为 77.2%, 高 于 非 AAPB 的 64.17%(p=0.034), 而 $C_{16:0}$ 则表现出相反的趋势。 *Erythrobacter* 和 "*Citromicrobium*"含羟基脂肪酸种 类较多, 以 14 碳至 16 碳的二羟基饱和脂肪酸为主, 这可能与这两个属含有鞘糖脂有关。二者在不饱和 脂肪酸含量上并没有显著差异。

图1比较了基于16s rDNA 和基于脂肪酸组成所 构建的系统进化树,从进化距离分析, Roseobacter 分支的菌株在脂肪酸建树上聚类较接近而在16s rDNA 树上进化距离较远, Erythrobacter 的菌株则相 反,这种差异在 JL1033 和 JL990 的比较中更为明显, 虽然两株菌的16s rDNA 非常相似,但脂肪酸组成差 异显著: JL990 具有较多的支链脂肪酸,而总不饱和 脂肪酸比例比 JL1033 低 30%。16s rDNA 的聚类建 立在基因水平上而脂肪酸建树体现的是表达水平的 聚类,这两者的差异是进化过程中不同的环境压力 和细菌适应性造成的,因此我们建议在以 16s rDNA 为主要参考指标的系统进化研究中应当结合功能基 因的分析,才能得到更准确的推断。

2.2 温度、光照及营养的影响

温度实验用到三株非 AAPB 和四株 AAPB 菌, 设置的温度梯度为 12℃, 20℃, 28℃。结果显示, 较 低的温度能够增加 AAPB 的不饱和脂肪酸的比例, 降低 C_{16:0} 和 C_{18:0}, 而支链脂肪酸、正反式脂肪酸等 没有显著变化。图 2 显示的是 12℃, 20℃相对于 28℃ 时细菌总不饱和脂肪酸的变化率。AAPB 的变化幅度 为 2.5% 到 12.7%, 平均 5.8%, 其中发生主要变化的 成分是 C_{18:1 w7c}; 非 AAPB 对低温的响应方式与 AAPB 类似但不饱和脂肪酸的变化幅度较大,为 9.2% 到 47.3%,均值 20.3%,其中 C_{16:1}是主要变化 成分。此外大部分菌株的二羟基脂肪酸在低温时比例下降,这与 *Sphingomonas* sp.等的报道一致。



图 1 基于脂肪酸组成(左)和基于 16s rDNA(右)构建的系统进化树比较

Fig. 1 Comparison of fatty acid-based (left) and 16S rDNA-based (right) neighbor-joining phylogenetic trees.





Fig. 2 Change rates of total unsaturated fatty acids (UFAs) at different temperatures

灰色区域:非AAPB 白色区域:AAPB

Rate $_{(20)} = (UFA_{20} - UFA_{28}) / UFA_{28}$ Rate $_{(12)} = (UFA_{12} - UFA_{28}) / FA_{28}$

Gray area: non-AAPB White area: AAPB

Rate $_{(20)}$ = (UFA $_{20}$ - UFA $_{28}$) / UFA $_{28}$ Rate $_{(12)}$ = (UFA $_{12}$ -UFA $_{28}$) / FA $_{28}$

光照的响应主要是通过比较持续光照和持续黑 暗两种处理方式对细菌脂肪酸的影响来考察。然而 实验发现在 RO 培养基充足的营养条件下两种处理 方式没有显著的差别。考虑到海洋细菌普遍长期处 于营养限制环境中、因此本文也观测了 AAPB 脂肪 酸随营养物质消耗的变化,采用的菌株为 AAPB 菌 JL475 和非 AAPB 菌 JL316, 实验方案为: 细菌在标 准的 RO 液体培养基中预培养 3d 以耗尽培养基中的 营养物质, 随后取 100 mL 培养物与 400 mL 灭菌海 水混合,24h后一半培养物进行光照处理,另一半继 续黑暗培养。结果显示, JL316 的不饱和脂肪酸在整 个培养过程中保持稳定而 AAPB 菌的 UFA%逐渐下 降、该趋势在 20 h 后更加明显、至培养结束时 AAPB 的 UFA%共减少了 28%, 其中变化最大的成分是十 八碳不饱和脂肪酸(图 3)。光照的引入并没有对脂肪 酸整体组成产生显著影响,但值得关注的是羟基脂 肪酸的变化, JL475 光照培养体系(JL475L)的主要羟 基脂肪酸C_{14:0 20H}的比例从开始的8.7%上升至13.1% 最后回到 9.2%(图 4), 在引入光照的 18 h 内有 50% 的增长, 而对照组 JL475 黑暗培养体系(JL475D)以及 JL316 的光(JL316L)、暗(JL316D)培养中都没有观察

海洋科学 / 2012 年 / 第 36 卷 / 第 9 期



图 3 随营养消耗 18 碳不饱和脂肪酸含量的时间序列曲 线

Fig. 3 Time serial contents of 18-carboned UFAs under nutrient deficiency.





到这种现象。

3 讨论

3.1 不饱和脂肪酸

对于海洋细菌而言,低温对脂肪酸的影响主要 有提高不饱和度,缩短链长,增加支链脂肪酸或反 式脂肪酸的比例等^[23]。本研究中,温度的降低(28℃ 至12℃)提高了AAPB的UFA%同时伴随饱和脂肪酸 比例的下降,这种适应机制在海洋细菌中非常普遍, 在碳链中引入双键降低了相变温度,因而在低温下 能够保证细胞膜的流动性。低温下 JL316 中 C_{16:1} 增 加的现象已在多株嗜寒细菌中发现^[24],该成分被认 为是寒冷诱导的主要脂肪酸成分之一^[25],而 AAPB 菌响应的成分主要是 18 碳的不饱和脂肪酸,这可能

与 AAPB 中 C_{16:1} 的比例很低有关。

不饱和脂肪酸也参与细胞的营养调控^[26], 脂肪 酸的早期研究显示饥饿状态下细菌的磷脂含量会显 著下降, 给细胞膜流动性带来显著的影响^[27]。本实验 中, 碳源不足可能是导致 AAPB 脂肪酸合成终端的 18 碳不饱和脂肪酸比例下降的原因, *Erythrobacter litoralis* HTCC2594 的基因组分析显示该属的细菌脂 肪酸合成主要是从头合成方式, 即通过脂肪酸合酶 途径不断增加两个碳单位的乙酰辅酶 A 合成 C_{16:0}, C_{16:0} 作为 18 烷酰 CoA 去饱和酶的底物合成 C_{18:0} 及 C_{18:1}, 因此在碳源缺乏的情况下细菌倾向于维持 C_{16:0} 而减少 C_{18:1}的含量, 这与我们在 AAPB 中观察 到的现象一致。此外, 细胞的油酸和硬脂酸的比例是 细胞膜流动性和信号传导的指示^[28, 29], 因此 AAPB 中较低的 C_{18:1}/ C_{18:0} 比例可能也反过来限制了碳源 利用。

本研究所涉及的 AAPB 种属普遍具有较高的不 饱和脂肪酸、尤其在 Roseobacter 分支中、虽然 Bchl. a与脂肪酸之间的联系尚未发现,然而研究普遍认为 碳碳双键是细胞氧化的敏感部位,这似乎与 AAPB 集中分布于氧化威胁较大的真光层相互矛盾^[3,30]。由 此,考察了 AAPB 的生理特性,其中类胡萝卜素的 特殊性可能有助于解释这个矛盾。类胡萝卜的主要 功能有两方面, 一是作为辅助色素参与捕光, 二是 起到抵御氧化胁迫的作用。目前的研究认为、AAPB 普遍含有较多的类胡萝卜素,不论在总量上还是在 类胡萝卜素和细菌叶绿素的比值上^[31, 32, 33]、大量极 性类胡萝卜素是均匀分布的,即说明 AAPB 的大部 分类胡萝卜素没有参与能量传递^[34],因此,抗氧化的 功能尤为凸显,虽然至今没有实证,但研究者普遍 认为抗氧化机制是其主要功能之一[1],因此类胡萝 卜素的保护作用可能是关键所在。

3.2 羟基脂肪酸

羟基脂肪酸是本研究中对环境变化较敏感的成 分, JL475 和 JL316 被认为具有类似的二羟基脂肪酸 分布^[21], 然而光照下二羟基脂肪酸在两个功能类群 中体现出不同的变化趋势, 那么这类脂肪酸在 AAPB 发挥特殊生理功能时具有怎样的作用呢?羟 基脂肪酸主要通过饱和或不饱和脂肪酸的羟基化或 者说分子修饰而来, 最近在 AAPB 菌 *Erythrobacter*.sp 的研究中发现了特殊的酶氧化作用,该酶能作 用于烯酸并产生相应的羟基脂肪酸, 巧合的是这个 过程同样受到光照和低温的诱导, 与本研究的调控 类似。尽管二羟基脂肪酸的合成机制未明,脂肪酸的 羟基化并不能直接拿来比较,但这些过程为我们提 供了可能联系。本实验中,羟基脂肪酸的这种变化仅 出现在 AAPB 中,而这个类群区别于非 AAPB 的最 本质的特征是具有 Bchl.a,因此,推测羟基脂质可能 响应于光照刺激,如果是这样,寡营养条件下 JL475 的 C_{14:0 20H} 在光诱导下的变化(图 4)就可以解释了: 在黑暗预培养阶段 AAPB 积累大量 Bchl.a,光照刺 激下,细胞光合作用活跃,二羟基组分积累,而 Bchl.a 合成受持续光照的抑制,因此,18 h以后光合 作用削弱并伴随着羟基脂肪酸的下降。非 AAPB 菌 JL316因为不含细菌叶绿素而没有这种波动现象,这 暗示了羟基脂肪酸可能参与 Erythrobacter 属的 AAPB 光合调控。

3.3 从脂肪酸对环境的响应看 AAPB 的生 理生态特征

研究显示,细胞膜流动性的改变可能作为初级信 号启动去饱和酶基因的表达^[24, 35],但也有学者指出 去饱和酶基因对温度的变化并不敏感,如负责引入 第一个双键的 desC 基因^[36, 37], 但改变细胞膜流动性 依然是海洋微生物应对低温胁迫的主要方式之一。 本研究所有菌株中都观察到了不饱和脂肪酸比例随 温度的降低而增加、但 AAPB 菌的 UFA%变化率比 非 AAPB 小,这个现象得到膜电位研究的支持^[38], 报道显示,在不同温度条件下 AAPB 的膜电位保持相 对较高且较稳定的状态。膜电位高说明细胞膜的通 透性较低、相应的流动性变化较小即与本实验中脂 肪酸不饱和度的变化小相对应,这种状态下 AAPB 的细胞状态优于非 AAPB, 说明稳定性利于细胞生 存, 由此,推测 AAPB 在低温海域将得益于脂肪酸的 稳定性而获得生存优势。这个推测也得到了野外试 验的证明,如 Cottrell 等^[39]报道的 AAPB 在冬天比夏 天更具有相对与普通异养细菌的竞争优势。

AAPB 的特殊光合能力被认为有利于该类群在 寡营养海域的分布,本研究发现,富营养条件下 AAPB 的脂肪酸主要成分几乎未受光照影响,而饥 饿和光照同时作用时,十八碳单不饱和脂肪酸的比 例明显降低,主要表现出饥饿胁迫的效应,因此,从 脂肪酸变化情况来看,虽然 AAPB 能够利用光能, 但它们首先是异养细菌,首要受营养条件的影响, 光照不会对细胞膜结构造成显著影响。此外,与非 AAPB 的对照发现, JL316 的主要脂肪酸在整个营养 试验过程中均没有显著的变化,可能源于该类群较 好的异养能力,这也可能是 AAPB 在缺少 DOC 的大 洋环境中比例较低的原因之一。

AAPB 作为重要的海洋功能类群,还有许多特 征有待发现和深入了解,本文初步探讨了脂肪酸方 面的研究,并结合 AAPB 的生理生态特征指出些许 功能类群相关的特性,同时也为 AAPB 研究提供了 新的视角。

参考文献:

- Yurkov V, Csotonyi J. New light on aerobic anoxygenic phototrophs[M]. The Netheriands: Springer. 2009.
- [2] Jiao N, Zhang Y, Zeng Y, et al. Distinct distribution pattern of abundance and diversity of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in the global ocean[J]. Environ Microbiol, 2007, 9: 3091-3099.
- [3] Kolber Z S, Plumley F G, Lang A S, et al. Contribution of aerobic photoheterotrophic bacteria to the carbon cycle in the ocean[J]. Science, 2001, 292: 2492-2495.
- [4] Shiba T, Shioi Y, Takamiya K, et al. Ecology of aerobic phototrophic bacteria[J]. Trends Microb Ecol, 1993, 171: 55-58.
- [5] Yurkov V V, Krieger S, Stackebrandt E, et al. Citromicrobium bathyomarinum, a novel aerobic bacterium isolated from deep-sea hydrothermal vent plume waters that contains photosynthetic pigment-protein complexes[J]. J Bacteriol, 1999, 181: 4517-4525.
- [6] Jiao N, Zhang R, Zheng Q. Coexistence of two different photosynthetic operons in citromicrobium bathyomarinum j1354 as revealed by whole-genome sequencing[J]. J Bacteriol, 192: 1169-1170.
- [7] Brinkhoff T, Giebel H A, Simon M. Diversity, ecology, and genomics of the roseobacter clade: A short overview[J]. Arch Microbiol, 2008, 189: 531-539.
- [8] Labrenz M, Lawson P A, Tindall B J, et al. Roseisalinus antarcticus gen. nov., sp. nov., a novel aerobic bacteriochlorophyll a-producing alpha-proteobacterium isolated from hypersaline ekho lake, antarctica[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2005, 55: 41-47.
- [9] Martinez-Checa F, Quesada E, Martinez-Canovas M J, et al. *Palleronia marisminoris* gen. nov., sp. nov., a moderately halophilic, exopolysaccharide-producing bacterium belonging to the 'alphaproteobacteria', iso-

lated from a saline soil[J]. Int J Syst Bacteriol, 2005, 55: 2525-2530.

- [10] Suyama T, Shigematsu T, Suzuki T, et al. *Photosyn-thetic apparatus* in roseateles depolymerans 61a is transcriptionally induced by carbon limitation[J]. Appl Environ Microbiol, 2002, 68:1665-1673.
- [11] Sieracki M E, Gilg I C, Thier E C, et al. Distribution of planktonic aerobic anoxygenic photoheterotrophic bacteria in the northwest atlantic[J]. Limnol Oceanogr, 2006, 51: 38-46.
- [12] Zhang Y, Jiao N. Dynamics of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in the east china sea[J]. Fems Microbiology Ecology, 2007, 61: 459-469.
- [13] Biebl H, Wagner-Dobler I. Growth and bacteriochlorophyll a formation in taxonomically diverse aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in chemostat culture: Influence of light regimen and starvation[J]. Process Biochem, 2006, 41:2153-2159.
- [14] Cooney M J, Johnston W A, Pohl S, et al. Influence of photoperiod on pigmentation and metabolic efficiency of the marine aerobic anoxygenic photosynthetic bacterium erythrobacter longus strain nj3y[J]. Aquat Microb Ecol, 2006, 43:303-309.
- [15] Li Q, Jiao N Z, Peng Z Q. Environmental control of growth and bchl a expression in an aerobic anoxygenic phototrophic bacterium, erythrobacter longus (dsmz6997)[J]. Acta Oceanologica Sinica, 2006, 25: 138-144.
- [16] Yurkov V V, Gemerden H. Impact of light/dark regimen on growth rate, biomass formation and bacteriochlorophyll synthesis in erythromicrobium hydrolyticum [J]. Arch Microbiol, 1993, 159 84-89.
- [17] Berge J P, Barnathan G. Fatty acids from lipids of marine organisms: Molecular biodiversity, roles as biomarkers, biologically active compounds, and economical aspects[J]. Mar Biotechnol, 2005, 96: 49-125.
- [18] Nichols D S, McMeekin T A. Biomarker techniques to screen for bacteria that produce polyunsaturated fatty acids[J]. J Microbiol Methods, 2002, 48: 161-170.
- [19] Tyystjarvi T, Herranen M, Aro E M. Regulation of translation elongation in cyanobacteria: Membrane targeting of the ribosome nascent-chain complexes controls the synthesis of d1 protein[J]. Mol Microbiol, 2001, 40: 476-484.

- [20] Rontani J F, Christodoulou S, Koblizek M. Gc-ms structural characterization of fatty acids from marine aerobic anoxygenic phototrophic bacteria[J]. Lipids, 2005, 40: 97-108.
- [21] Yang H, Ma X, Li Q, et al. Distributions of phospholipid and glycolipid fatty acids in two strains of different functional *Erythrobacter* sp. Isolated from south china sea [J]. Front Earth, 2009, 3:91-99.
- [22] Labrenz M, Collins M D, Lawson P A, et al. Antarctobacter heliothermus gen. nov., sp. nov., a budding bacterium from hypersaline and heliothermal ekho lake[J]. Int J Syst Bacteriol, 1998, 48 Pt 4: 1363-1372.
- [23] Whyte L G, Slagman S J, Pietrantonio F, et al. Physiological adaptations involved in alkane assimilation at a low temperature by rhodococcus sp. Strain q15[J]. Appl Environ Microbiol, 1999, 65: 2961-2968.
- [24] Mannisto M K, Puhakka J A. Temperature- and growth-phase-regulated changes in lipid fatty acid structures of psychrotolerant groundwater proteobacteria[J]. Arch Microbiol, 2001, 177:41-46.
- [25] Wada M, Fukunaga N, Sasaki S. Effect of growth temperature on phospholipid and fatty acid compositions in a psychrotrophic bacterium, pseudomonas sp. Strain e-3
 [J]. Plant Cell Physiol, 1987, 28: 1209-1217.
- [26] Kieft T L, Wilch E, Oconnor K, et al. Survival and phospholipid fatty acid profiles of surface and subsurface bacteria in natural sediment microcosms[J]. Appl Environ Microb, 1997, 63: 1531-1542.
- [27] Oliver J D, Stringer W F. Lipid composition of a psychrophilic marine *Vibrio* sp. During starvation- induced morphogenesis[J]. Appl Environ Microbiol, 1984, 47: 461-466.
- [28] Ntambi J M, Miyazaki M. Regulation of stearoyl-coa desaturases and role in metabolism[J]. Prog in Lipid Res, 2004, 43: 91-104.
- [29] Sampath H, Ntambi J M. The fate and intermediary metabolism of stearic acid[J]. Lipids, 2005, 40: 1187-1191.
- [30] Waidner L A, Kirchman D L. Aerobic anoxygenic phototrophic bacteria attached to particles in turbid waters of the delaware and chesapeake estuaries[J]. Appl Environ Microbiol, 2007, 73:3936-3944.
- [31] Harashima K, Nakada H. Carotenoids and ubiquinone in aerobically grown cells of an aerobic photosynthetic

bacterium, erythrobacter species och114[J]. Agric Biol Chem, 1983, 47: 1057-1063.

- [32] Shiba T. Roseobacter litoralis gen. nov, sp.nov. and roseobacter denitrificans sp.nov., aerobic pink-pigmented bacteria which contain bacteriochlorophyll a[J]. System Appl Microbiol, 1991, 14: 140-145.
- [33] Yurkov V V, Beatty J T. Aerobic anoxygenic phototrophic bacteria[J]. Microb Mol Biol Rev, 1998, 62: 695-724.
- [34] Koblizek M, Beja O, Bidigare R R, et al. Isolation and characterization of *Erythrobacter* sp. strains from the upper ocean[J]. Arch Microb, 2003, 180: 327-338.
- [35] Singh S C, Sinha R P, Hader D-P. Role of lipids and fatty acids in stress tolerance in cyanobacteria[J]. Acta Protozool, 2002, 41: 297-308.

- [36] Deshnium P, Paithoonrangsarid K, Suphatrakul A, et al. Temperature-independent and -dependent expression of desaturase genes in filamentous cyanobacterium spirulina platensis strain c1 (*Arthrospira* sp. Pcc 9438)[J]. FEMS Microbiol Lett, 2000, 184:207-213.
- [37] Kis M, Zsiros O, Farkas T, et al. Light-induced expression of fatty acid desaturase genes[J]. Proc Natl Acad Sci U S A, 1998, 95: 4209-4214.
- [38] Jiao N, Yang Y, Luo T. Membrane potential based characterization by flow cytometry of physiological states in an aerobic anoxygenic phototrophic bacterium[J]. Aquat Microb Ecol, 2004, 37: 149-158.
- [39] Cottrell M T, Kirchman D L. Photoheterotrophic microbes in the arctic ocean in summer and winter[J]. Appl Environ Microbiol, 2009, 75: 4958-4966.

Impact of environmental factors on fatty acid patterns of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria

ZOU Li-jie, JIAO Nian-zhi

(State Key Laboratory of Marine Environmental Sciences, Xiamen University, Xiamen 361005, China)

Received: Jun.,6,2011

Key words: Aerobic Anoxygenic Phototrophic bacteria; Fatty acid; Environmental factors

Abstract: Fatty acid regulation is a crucial acclimation process which seems neglected by investigators of Aerobic anoxygenic phototrophic bacteria (AAPB). In the present study, cellular fatty acid compositions of 9 AAPB strains phylogenetically related to genera *Erythrobacter*, "*Citromicrobium*" and *Roseobacter* clade were analyzed, along with 10 non-AAPB strains for comparison. The dominant fatty acid component in tested strains was $C_{18:1 w7c}$, which has the highest content in *Roseobacter* clade. Fatty acid compositions respond differently to environmental factors. Low temperature and oligotrophic conditions mainly affect unsaturated fatty acids (UFAs). An increase of 2-OH fatty acids was detected when nutrient and light act as the joint pressure for AAPB. In addition, taking non-AAPB strains into consideration provided a new perspective in AAPB research and some explanations related to ecological phenomenon were suggested. For example, AAPB may have advantages in cold marine areas owing to the high percentage of UFAs and the heterotrophic ability of AAPB was comparatively weaker than non-AAPB strains.

(本文编辑:康亦兼)