

原生动物的捕食作用对水细菌的影响

周可新 许木启 曹 宏

(中国科学院动物研究所, 北京 100080)

INFLUENCE OF PROTOZOAN GRAZING ON AQUATIC BACTERIA

ZHOU Ke Xin, XU Mu Qi and CAO Hong

(Institute of Zoology, The Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080)

关键词: 原生动物; 水细菌; 捕食作用; 影响

Key words: Protozoa; Aquatic bacteria; Grazing; Influence

中图分类号: Q893 文献标识码: A 文章编号: 1000-3027(2003)02-0191-005

原生动物和水细菌关系密切, Sanders 等^[1]指出无论在淡水或海洋生态系统中, 细菌和鞭毛虫的数量有着较为稳定的比例(约 1000: 1)。由于细菌细胞富含 N 和 P, 原生动物通过对细菌的捕食作用成为重要的无机盐再生者, 因而在水体的物质循环中占据重要地位^[2]。

原生动物是水细菌数量的主要调节者, 它沟通了细菌与后生动物之间的食物链。原生动物中的三大类: 鞭毛虫、肉足虫、纤毛虫都有一些专门吃细菌的种类, 如波豆虫属(*Bodo*)、屋滴虫属(*Oikomonas*)、鼻滴虫属(*Rhynchomonas*)、领鞭毛虫类(*Choanoflagellates*)、变形虫属(*Amoeba*)、四膜虫属(*Tetrahymena*)、钟虫属(*Vorticella*)、旋口虫属(*Spirostomum*)等。除了有固定的胞口外, 原生动物还发展了一些专门的结构以捕食细菌。如领鞭毛虫类有一根鞭毛伸出, 在鞭毛的基部有一个细柔的领子张开, 形成一个约 0.2 μ m 的空地。当鞭毛颤动时, 水流会冲进领内, 细菌就被粘在这个领上。纤毛虫在原生动物中是最高级的, 它摄食细菌的适应能力更为复杂。如缘毛类有三层反时针旋转的小膜, 外层起着过滤器

的作用, 内层把过滤的食物送入漏斗状的前庭。下毛类中的小膜已排列成带, 叫小膜口缘带, 能激起水流涌向口内的波动膜而滤食^[3]。

原生动物对细菌的掠食速度是惊人的。Fenchel 等^[4]对一池塘碎屑沉积物中的细菌进行了研究, 认为总细菌量中有 75% 被原生动物所食, 其余 25% 被轮虫、摇蚊幼虫、桡足类所食。Andersen 等^[5]发现异养的微型鞭毛虫对水体中细菌的去除率每天高达 5%—250%。

在污水处理厂中, 原生动物对水细菌的捕食作用有着实际的应用。由于原生动物的捕食作用可以大大降低出水中细菌的密度, 提高出水质量, 故有“清道夫”之称^[3]。

尽管原生动物和细菌个体微小, 但它们在水生生态系统中所起的作用却不容忽视。作者就原生动物的捕食作用对水细菌影响的研究进展做一系统的总结, 旨在加深人们对原生动物与细菌关系的认识。

1 原生动物对细菌的选择性与抗捕食细菌

通常情况下, 食菌原生动物对细菌的捕食是有

收稿日期: 2002-03-21; 修订日期: 2002-05-13

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30170159, 39970138); 中国科学院知识创新工程重要方向项目(KSCX2-SW-102); 中国科学院西部创新项目(KSCX1-07-03-B)的部分研究内容; 中国科学院知识创新工程领域前沿项目资助

作者简介: 周可新(1974—), 男, 河北省保定市人; 博士研究生; 研究方向: 水生动物生态学

通讯作者: 许木启

选择性的。首先体现在对大小的选择上。因为对于大的或小的细菌捕食效率往往较低,多数原生动物喜欢捕食中等大小的细菌。Hahn 等^[6]用不同直径的乳胶球模拟细菌,研究了一种食菌鞭毛虫——棕鞭藻(*Ochromonas* sp.)对食物大小的选择性,发现与直径 1.0 μm 的乳胶球相比,该种棕鞭藻对直径 0.5 μm 和 2.0 μm 乳胶球的吞噬速度分别低 10 和 200 倍。经计算,该种棕鞭藻对直径 1.0 μm 细菌的捕食速度为 $19.9 \pm 5.5 \text{ ind. / h}$,而对直径 0.5 μm 细菌的捕食速度仅为 $1.9 \pm 0.05 \text{ ind. / h}$ 。Jürgens 等^[7]发现即使生活在食物缺乏的环境中,鞭毛虫对细菌大小的选择性也没有多少降低。

Güde^[8]、Jürgens 等^[9]提出了抗捕食细菌(*Grazing-resistant bacteria*)的概念,主要指那些由于个体较大(丝状细菌、细菌聚集体和其他较大的细菌生长形式)而不易或完全不能被原生动物捕食的细菌。但直到现在,对这个概念还没有一个明确的定义。不同学者对抗捕食细菌大小下限的界定也有所不同,如 2.0 μm 、2.4 μm 、2.5 μm 、3 μm 、4 μm 、5 μm 、10 μm ^[10-15]。另外,影响捕食作用的因子很多,除大小外,细菌的运动性、形状以及细胞表面特征同样可以影响捕食作用,仅依据大小定义抗捕食细菌还有所局限。因此,抗捕食细菌的概念在应用上还存在一些限制。

研究表明,至少在淡水和近海域生态系统中,丝状菌有着广泛的分布。当原生动物捕食压力增加时,就会出现大量的丝状菌^[11, 14, 16]。除了丝状菌外,其他复杂的细菌形态型也曾被描述过,如螺旋形和星状的细菌^[17, 18]。实验室的研究证明丝状和其他复杂的形态型可以有效地保护细菌,使之不被原生动物捕食^[19, 20]。

原生动物对所捕食的细菌品系也有选择性^[21, 22]。如生活在厌氧而含硫化氢环境中的斜毛科(*Plagiopylidae*)和异毛目(*Heterotrichida*)的一些种类专吃硫化菌,海产帆口虫(*Pleuronema marina*)专吃蛋白质分解菌^[3]。

2 原生动物的捕食作用对水细菌种群形态的影响

由于观测手段的滞后,在自然生境中,捕食对单一菌种的影响还没有研究。但在实验室条件下,这方面的工作有了不少进展。

原生动物的捕食作用可以显著影响细菌种群的形态。Hahn 等^[19]在恒化培养实验中发现,在鞭毛虫捕食压力的作用下,丛毛单胞菌(*Comamonas acidovorans*)和弯杆菌(*Flectobacillus* spp.)转为丝状生

长。用同样的方法,假单胞菌(*Pseudomonas* sp.)在一种棕鞭藻(*Ochromonas* sp.)的捕食作用下,形成了悬浮小菌落(*Suspended microcolony*)^[23]。而一旦除去捕食者,这几种细菌又能恢复到引入原生动物捕食者之前的形态。

Shikano 等^[20]在分批实验中也发现其所研究的细菌品系在捕食作用下,一部分细菌体积变大,形成丝状菌。但除去原生动物捕食者后,该品系并没有恢复原来的形态,而是继续以丝状菌的形式生长。

无论是形成丝状菌还是悬浮小菌落,这些生长形式均能有效保护细菌不被原生动物捕食。但 Hahn 等^[6]认为,只有一小部分细菌品系可以依靠形态的改变以逃避原生动物的捕食。

如前文所述,细菌个体变小亦能降低原生动物的捕食效率,但在品系或种的水平上,由原生动物的捕食作用导致的细菌个体小型化还没有被观察到。

由于方法上的困难,现在还很难断定由捕食引发的细菌形态改变的原因究竟是什么,但似乎用细菌表现型的可塑性解释更为合理些。

有人认为由捕食诱导的细菌形态的改变是由原生动物捕食者释放的化学物质引发的^[22, 24],因为在浮游食物网中,种间外激素有着广泛应用^[25]。但截止目前,还未发现原生动物——细菌的相互作用中化学物质起作用的证据。

3 原生动物的捕食作用对水细菌群落形态的影响

原生动物捕食作用引起的水细菌群落中个体大小组成的改变已经被许多实验室的研究工作所证实。Güde^[8]在从活性污泥中分离的细菌群落的连续培养中发现,逐渐增加鞭毛虫的捕食活动可显著改变细菌群落的形态结构,群落从完全由杆状细胞组成到大型的弧状菌和丝状菌占优势。此后的二十余年,更多的研究工作表明原生动物捕食作用引起的细菌群落大小的改变是单方向的,即要么大型化,要么小型化^[26, 27]。只有 Hahn 等^[6]在恒化培养实验中发现细菌群落大小的改变是双向的,这个结果验证了 Güde^[28]于 1989 年提出的假说,即在原生动物的捕食压力下,细菌大型化和小型化同时发生。

Posch 等^[22]观察到了不同的反应,他所研究的细菌群落在三种原生动物捕食者的作用下均未出现个体大型化的趋势,仅三种中一种的捕食作用使该菌落的细菌个体小型化。Posch 认为这种现象出现的原因是他研究所用的菌落中缺乏能形成大的形态型的种类。

Hahn 等^[29]认为造成各实验不同结果的原因还可能是由于实验数据的缺乏或分析手段的滞后, 双向的微小变化被忽视了。

野外的研究工作同样证明了原生动物的捕食作用对菌落的影响。Sommaruga 等^[12]在研究 Rodo 湖的细菌时发现湖中的丝状菌特别多, 占到细菌总生物量的 45%—86%。最长的丝状菌有 210 μ m 长, 是最小的食菌鞭毛虫的 105 倍, 甚至大于许多食菌的纤毛虫和轮虫。同时, 湖中食菌微型鞭毛虫的数量也很多, 达到平均 1.2×10^4 ind./mL, 每小时能捕食细菌现存量的 4%—26%。Sommaruga 因此认为湖中大量出现的丝状菌正是高的原生动物捕食压力的结果。Güde^[28]、Pernthaler 等^[30]在研究自然生境中浮游生物群落时发现, 随着原生动物捕食压力的增加, 细菌的大型化和小型化同时发生, 因为二者均能降低细菌的被捕食死亡率。

原生动物的捕食作用使得水细菌群落中抗捕食形态型(丝状菌, 小菌落)比例的增加具有重要的生态意义。由于抗捕食形态型的出现通常是以牺牲细菌生长率为代价的, 低的细菌生长率使水体营养物质的更新速率降低, 能量的流转效率降低, 最终导致整个生态系统生产力的降低^[9]。

在研究原生动物的捕食作用对水细菌的影响时, 还应考虑细菌群落结构的自然变动。因为即使没有捕食压力的改变, 细菌群落结构的波动也是存在的^[31], 尽管相对于捕食活动造成的波动而言, 这种波动的幅度不大^[14, 16]。

4 原生动物的捕食作用对水细菌群落种类组成的影响

原生动物的捕食作用在影响细菌群落形态的同时, 也改变了菌落的种类组成。Güde^[8]在从活性污泥中分离出的细菌群落的连续培养中发现, 开始时嗜纤维菌属(*Cytophaga*)细菌占优势, 而引入原生动物捕食者后不久, 抗捕食的微环菌属(*Microcycylus*)细菌代替了嗜纤维菌成为优势菌, 而除去捕食者后, 嗜纤维菌再度成为优势菌。

Simek 等^[13]用原位杂交技术证明原生动物的捕食作用可以影响细菌群落的组成。实验开始时, 1—2.5 μ m 长的变形菌纲 β 亚纲(β -Proteobacteria)的杆状菌占优势, 引入舞行波豆虫(*Bodo saltans*)后的 1—2d 内, β 亚纲变形菌的数量持续减少, α 亚纲变形菌(α -Proteobacteria)的数量迅速增加而成为优势菌群。菌落的形态也相应发生了改变, 表现为丝状菌大量增加, 占到细菌总生物量的 60%—75%。这些丝状菌

均长于 3 μ m, 超过了舞行波豆虫可捕食大小的上限, 因而得到有效保护。此外, 鞭毛虫的捕食活动使 CFU(菌落形成单位)占到细菌总量的 88%, 远高于对照组的 30%。

Jürgens 等^[14]研究了从一个小池塘所取的水样在除去枝角类浮游动物后微生物区系的演替过程。开始时, 属于变形菌纲 β 亚纲噬纤维菌属和黄杆菌属(*Flavobacterium*)的生长迅速的小型球菌和杆菌占优势。此后, 随着异养微型鞭毛虫的大量出现, 这些小型细菌被大量捕食而数量逐渐减少, α 亚纲和 γ 亚纲变形菌的数量持续增加。 α 亚纲的变形菌主要由 3—6 μ m 长的杆状菌组成, 开始只占细菌总量的不到 1%, 但除去枝角类的 72h 后, 它们成为了优势菌群。

Weinbauer 等^[32]在研究富营养化的 PluBsee 湖时发现, 上层湖水中有 80%—100% 的细菌被异养微型鞭毛虫捕食。但原生动物对水细菌的大量捕食并不能降低浮游细菌的多样性。Hofle 等^[33]证实, 当发生浮游藻类的水华时, 数量达到顶峰的异养鞭毛虫对细菌的捕食压力很大, 但水体中浮游细菌的多样性没有降低。而水华发生后, 浮游细菌的多样性却显著降低, 但这是后生动物的捕食作用所致, 并非原生动物。这说明至少在富营养条件下, 原生动物的捕食作用并不能降低浮游细菌的多样性。对于贫营养的海洋生态系统而言, 细菌的群落结构似乎主要由营养条件决定, 而与原生动物的捕食作用关系不大。

5 原生动物的捕食作用对水细菌生理状态的影响

Simek 等^[13]认为原生动物的捕食作用对水细菌可以有两种影响结果: 一种为形成丝状菌、菌胶团等抗捕食的形态; 另一种是出现能快速生长的细菌品系, 因为高的种群增长率可以补充由于被捕食造成的种群数量的减少, 同样能使细菌品系得以延续。许多研究表明原生动物的捕食活动能增加细菌的活力, 促进细菌的生长。Fenchel 等^[4]在实验生态模型中证明由于有食菌原生动物的存在, 反而刺激了细菌对有机物质的分解速度。Verhagen 等^[34]在对一种硝化细菌——欧洲亚硝化单胞菌(*Nitrosomonas europaea*)的恒化培养实验中发现, 鞭毛虫的捕食作用可促进每个细菌细胞的硝化作用。Posch 等^[22]用³H 标记的胸腺嘧啶核苷和用¹⁴C 标记的亮氨酸做示踪物, 用舞行波豆虫(*Bodo saltans*)、瞬目膜袋虫(*Cyclidium glaucoma*)和一种棕鞭藻(*Ochromonas* sp.)

作为捕食者,研究了原生动物的捕食作用对单个细菌代谢的影响,发现原生动物捕食活动可以增加细菌的代谢活力,但对于同一细菌群落,不同原生动物捕食者的影响有所不同。此观点在野外工作中也得到了证实,在 Rimov 水库, Simek 等^[35]观察到鞭毛虫的总捕食率与活跃细菌的比例呈显著的正相关。

原生动物的捕食作用能促进细菌生长的原因如下:(1)使细菌生长维持在对数生长期,防止细菌种群的衰老,提高细菌酶的活力。(2)原生动物活动产生的溶解性有机物质可直接被细菌利用^[36]。(3)原生动物的捕食作用可以促进藻类的生长,因而提高了初级生产力,间接为细菌提供了更多的营养^[37]。(4)原生动物的捕食作用减少了细菌间对营养盐和生存空间的竞争。

Gorgio 等^[38]观察到了不同的反应。他在近海的研究中发现,由于原生动物倾向于捕食活跃的细菌,因而捕食的结果使水体中不活跃细菌的比例增加。Gorgio 认为不活跃的细菌也能逃避原生动物的捕食,因为不活跃的细菌通常比活跃细菌个体小^[39]。

6 结语

综上所述,食菌原生动物的捕食作用对水细菌的影响既可以表现在种群水平上,也可以表现在群落水平上。在种群水平上,一些类群通过暂时性或永久性地变为更大些的形态(丝状菌、小菌落)以逃避捕食。而另一些类群缺乏这种能力。在群落水平上,由捕食引起的细菌形态改变为变大或变小,或者同时向两个方向改变。在形态改变的同时,群落的种类组成也发生改变。此外,原生动物的捕食作用还能影响细菌的生理状态。

虽然近些年来科学家们对原生动物与水细菌的关系进行了许多卓有成效的研究,但截止目前,关于原生动物捕食作用对水细菌影响的研究还多仅限于实验室,野外的研究工作进行的较少,而且只研究了中营养和富营养的水体,对于贫营养水体中原生动物捕食作用对水细菌影响的研究还未见报道。

在漫长的协同进化过程中形成的原生动物与细菌之间的关系是非常复杂的。要想揭示这种复杂的关系,新方法、新技术的应用是必须的。近些年来,在此领域的方法学上有许多新的进展。如用于分析单细胞水平上微生物群落结构的荧光原位杂交法(FISH),以及被用来进行微生物群体多样性分析的变性梯度凝胶电泳法(DGGE)等。相信,随着新方法的进一步完善,将会了解到自然生态环境中微生物

更真实的生存状态。

参考文献:

- [1] Sanders RW, Caron DA. Relationships between bacteria and heterotrophic nanoplankton in marine and fresh waters: An inter ecosystem comparison[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 1992, **86**: 1—14
- [2] Nakano SI. The role of bacterivorous flagellates in the phosphorus cycling in lake Biwa, Japan[J]. *Rep Suwa Hydrobiol*, 1995, **9**: 53—60
- [3] Liu J K. Advanced hydrobiology[M]. Beijing: Science press. 1998, 151—176. [刘建康. 高级水生生物学. 北京: 科学出版社, 1999, 151—176]
- [4] Fenchel TM, Jørgensen B. Detritus food chains of aquatic ecosystems: the role of bacteria[J]. *Adv Microbial Ecology*, 1977, **1**: 1—58
- [5] Andersen P, Fenchel T. Bacterivory by microheterotrophic flagellates in seawater samples[J]. *Limnol Oceanogr*, 1985, **30**: 198—202
- [6] Hahn MW, Hofle MG. Flagellate predation on a bacterial model community: Interplay of size selective grazing, specific bacterial cell size, and bacterial community composition[J]. *Appl Environ Microbiol*, 1999, **65**: 4863—4872
- [7] Jürgens K, DeMott WR. Behavioral flexibility in prey selection by bacterivorous nanoflagellates [J]. *Limnol Oceanogr*, 1995, **40**: 1503—1507
- [8] Glde H. Grazing by protozoa as selection factor for activated sludge bacteria[J]. *Microb Ecol*, 1979, **5**: 225—237
- [9] Jürgens K, Glde H. The potential importance of grazing resistant bacteria in planktonic systems[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 1994, **112**: 169—188
- [10] Sime Ngando T, Bouredier G, Amblard C, et al. Short term variations in specific biovolumes of different bacterial forms in aquatic ecosystems[J]. *Microb Ecol*, 1991, **21**: 211—226
- [11] Jürgens K, Amdt H, Rothhaupt KO. Zooplankton mediated changes of bacterial community structure[J]. *Microb Ecol*, 1994, **27**: 27—42
- [12] Sommanuga R, Psenner R. Permanent presence of grazing resistant bacteria in a hypertrophic lake[J]. *Appl Environ Microbiol*, 1995, **61**: 3457—3459
- [13] Simek K, Vrba J, Pemthaler J, et al. Morphological and compositional shifts in an experimental bacterial community influenced by protists with contrasting feeding modes[J]. *Appl Environ Microbiol*, 1997, **63**: 587—595
- [14] Jürgens K, Pemthaler J, Schalla S, et al. Morphological and compositional changes in a planktonic bacterial community in response to enhanced protozoan grazing[J]. *Appl Environ Microbiol*, 1999, **65**: 1241—1250
- [15] Van Hammen EJ, Veninga M, Bloem J, et al. Genetic changes in the bacterial community structure associated with protistan grazers[J]. *Arch Hydrobiol*, 1999, **145**: 24—38
- [16] Simek K, Kojedka P, Nedoma J, et al. Shifts in the bacterial community composition associated with different microzooplankton size

- fractions in a eutrophic reservoir [J]. *Limnol Oceanogr*, 1999, **44**: 1634—1644
- [17] Güde H. Direct and indirect influences of crustacean zooplankton on bacterioplankton of Lake Constance [J]. *Hydrobiologia*, 1988, **159**: 63—73
- [18] Schmaljohann R, Pollinger U, Beman T. Natural populations of bacteria in lake Kinneret: observations with scanning electron and epifluorescence microscopy [J]. *Microb Ecol*, 1987, **13**: 1—12
- [19] Hahn MW, Moore ERB, Hofle MG. Bacterial filament formation, a defense mechanism against flagellate grazing, is growth rate controlled in bacteria of different phyla [J]. *Appl Environ Microbiol*, 1999, **65**: 25—35
- [20] Shikano S, Luckinbill LS, Kurihara Y. Changes of traits in a bacterial population associated with protozoan predation [J]. *Microb Ecol*, 1990, **20**: 75—84
- [21] Christoffersen K, Nybroe O, Jürgens K, et al. Measurement of bacterivory by heterotrophic nanoflagellates using immunofluorescence labelling of ingested cells [J]. *Aquat Microb Ecol*, 1997, **13**: 127—134
- [22] Posch T, Simek K, Viba J, et al. Predator induced changes of bacterial size structure and productivity studied on an experimental microbial community [J]. *Aquat Microb Ecol*, 1999, **18**: 235—246
- [23] Hahn MW, Moore ERB, Hofle MG. Role of microcolony formation in the protistan grazing defense of the aquatic bacterium *Pseudomonas* sp. MWH1 [J]. *Microb Ecol*, 2000, **39**: 175—185
- [24] Pernthaler J, Posch T, Simek K, et al. Contrasting bacterial strategies to coexist with a flagellate predator in an experimental microbial assemblage [J]. *Appl Environ Microbiol*, 1997, **63**: 596—601
- [25] Larsson P, Dodson S. Invited review—chemical communication in plankton animals [J]. *Arch Hydrobiol*, 1993, **129**: 129—155
- [26] Hahn MW, Hofle MG. Grazing pressure by a bacterivorous flagellate reverse the relative abundance of *Comamonas acidovorans* PX54 and *Vibrio* strain CB5 in chemostat cocultures [J]. *Appl Environ Microbiol*, 1998, **64**: 1910—1918
- [27] Leharon P, Servais P, Troussellier M, et al. Changes in bacterial community structure in seawater mesocosms differing in their nutrient status [J]. *Aqua Microb Ecol*, 1999, **19**: 255—267
- [28] Güde H. The role of grazing on bacteria in plankton succession. In: Sommer U Ed. Plankton Ecology. Succession in Plankton Communities [M]. Berlin: Springer, 1989, 337—369
- [29] Hahn MW, Hofle MG. Grazing of protozoa and its effect on populations of aquatic bacteria [J]. *FEMS Microbiol Ecol*, 2001, **35**: 113—121
- [30] Pernthaler J, Sattler B, Simek K, et al. Top down effects on the size biomass distribution of a freshwater bacterioplankton community [J]. *Aquat Microb Ecol*, 1996, **10**: 255—263
- [31] Psenner R, Sommaruga R. Are rapid changes in bacterial biomass caused by shifts from topdown to bottom up control [J]? *Limnol Oceanogr*, 1992, **37**(5): 1092—1100
- [32] Weinbauer M, Hofle MG. Significance of viral lysis and flagellate grazing as controlling factors of bacterioplankton production in an eutrophic lake [J]. *Appl Environ Microbiol*, 1998, **64**: 431—438
- [33] Hofle MG, Dominik K, Haas H. Seasonal dynamics of bacterioplankton community structure in a eutrophic lake as detected by 5S rRNA analysis [J]. *Appl Environ Microbiol*, 1999, **65**: 3164—3174
- [34] Verhagen FJM, Laanbroek HJ. Effects of grazing by flagellates on competition for ammonium between nitrifying and heterotrophic bacteria in chemostats [J]. *Appl Environ Microbiol*, 1992, **58**: 1962—1969
- [35] Simek K, Macek M, Sedá J, et al. Possible food chain relationships between bacterioplankton, protozoans, and cladocerans in a reservoir [J]. *Int Rev Ges Hydrobiol*, 1990, **75**: 583—596
- [36] Pussard M. Predation of the microflora, action of protozoa on the dynamics of bacteria population [J]. *Protistologica*, 1986, **22**: 105—110
- [37] Caron DA, Goldman JC, Dennett MR. Experimental demonstration of the roles of bacteria and bacterivorous protozoa in plankton nutrient cycles [J]. *Hydrobiologia*, 1988, **159**: 27—40
- [38] Gorgio PA, Gasol JM, Vaquer D, et al. Bacterioplankton community structure: protists control net production and the proportion of active bacteria in a coastal marine community [J]. *Limnol Oceanogr*, 1996, **41**: 1169—1179
- [39] Gasol JM, del Gorgio PA, Massana R, et al. Active versus inactive bacteria: size independence in a coastal marine plankton community [J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 1995, **128**: 91—97