



## 大洋最小含氧带生物地球化学循环及微生物多样性研究进展

靳蕊<sup>1,2#</sup>, 何耀东<sup>1,2#</sup>, 李佳倩<sup>1,2</sup>, 汪光义<sup>1,2\*</sup>

<sup>1</sup> 天津大学环境科学与工程学院, 天津 300072

<sup>2</sup> 天津大学海洋生态环境研究中心, 天津 300072

**摘要:** 大洋的最小含氧带(oxygen minimum zones, OMZs)具有特殊的水动力和氧含量特征, 该区域是氮流失的主要场所, 也是各类生化反应发生的重要区域。OMZs 的存在会对浮游生物的丰度、多样性、分布模式及呼吸方式产生较大影响。大洋 OMZs 中存在广泛的反硝化、厌氧氨氧化、甲烷厌氧氧化和隐性厌氧硫氧化作用等都是海洋物质循环的关键环节。全球海洋 OMZs 的规模在人类活动和全球变暖等因素的影响下也呈现出逐渐扩大的趋势。低氧环境的变化可以通过微生物多样性和群落结构稳定性进行判断, 因此了解该区域的多样性水平是十分必要的。现有研究虽然对海洋 OMZs 的生物地球化学循环、微生物多样性和生态效应有了一定的认识, 但对该区域总体情况和微生物生态学研究现状的系统性综合论述还较少, 对海洋低氧环境的微生物活性、群落结构稳定性和分子代谢过程的研究还有较大的探讨空间。本文介绍了海洋低氧环境的分布情况和生态环境效应, 全面且详细地论述了 OMZs 内各物质循环过程和微生物多样性的研究现状, 指出尚未很好解决的生态学问题。

**关键词:** 海洋低氧环境, 微生物, 生物地球化学循环, OMZs, 微生物多样性

氧是大多数生物生长和进行代谢所不可缺少的物质, 溶解氧(dissolved oxygen, DO)是调节海洋环境生物化学过程的关键因子, 也是影响海洋生物生长繁殖的要素之一, 其浓度变化对全球碳氮循环均会产生重要影响<sup>[1]</sup>。海洋中氧浓度降低将对各类物质循环过程、微生物多样性和生物

迁移演化造成影响, 甚至破坏海洋生态系统的稳定性。在 1972 年, 研究人员提出最小含氧带(oxygen minimum zones, OMZs)这一概念, 主要用于指大洋水体中氧含量缺乏的水层<sup>[2–3]</sup>。OMZs 具有独特的水动力条件和氧含量特征, 其内部的生物活性、微生物群落结构和物质循环过程也不

基金项目: 大洋“十三五”深海生物资源计划(DY135-B2-09); 国家重点研发项目(2017YFC1404501)

#共同第一作者。

\*通信作者。E-mail: gywang@tju.edu.cn

收稿日期: 2020-09-29; 修回日期: 2020-11-17; 网络出版日期: 2020-12-14

同于非低氧环境,这使得越来越多的研究者将目光投至 OMZs<sup>[4-6]</sup>。

OMZs 是氮(如  $\text{NO}_2^-$ 、 $\text{NO}_3^-$ )通过反硝化(denitrification)和厌氧氨氧化(anammox)向大气流失的主要区域,也可以间接减轻海洋生物对  $\text{CO}_2$  的封存<sup>[4]</sup>。微生物多样性和群落结构稳定性是推断低氧环境变化的重要指标,因此该区域的生物多样性和独特的生物地球化学循环过程成为了学者们关注和研究的重点内容<sup>[2,7-11]</sup>。本文将概述海洋低氧环境的分类、分布及其生态效应,并对海洋低氧环境的主要生物地球化学循环过程进行归纳,重点总结论述低氧环境下海洋微生物多样性的研究进展,以期对 OMZs 内的各类物质循环过程和微生物多样性研究提供全面的参考。

## 1 海洋低氧环境概述

### 1.1 不同含氧环境的划分

海洋环境可以根据氧含量划分为不同的含氧区域,但至今没有统一的划分阈值。大多数生物学家对海洋中不同含氧区域研究时,通常采用如下分类原则,如表 1 所示:当溶解氧值大于 2 mL/L (2.86 mg/L)时,即溶氧饱和度大于 30%,水体被称为含氧水体(oxic);当溶解氧值大于 0 mL/L (0 mg/L)且小于等于 2 mL/L (2.86 mg/L)时,即溶氧饱和度在 30%–0%,这种水体被称为低氧水体(hypoxic);当溶解氧值为 0 mL/L (0 mg/L)时,水体被称为缺氧水体(anoxic)<sup>[12-13]</sup>。整体而言,当 DO 小于 5 mg/L,水生生物生长繁殖就会受到抑制;当 DO 小于 2 mg/L,生物逃离,各种动植物生存受到威胁,拖网无法捕捉到大型动物,因此多数学者将低氧环境的阈值界定为 2 mg/L,即当海水中 DO 含量低于 2 mg/L 时,称

之为低氧环境<sup>[12-14]</sup>。

### 1.2 全球海洋低氧环境的分类和分布情况

**1.2.1 海洋低氧环境的分类情况:**低氧环境普遍分布于大洋中深层、河口富营养区域及海湾峡湾水力交换周期长且水动力较弱的区域,但由于海流、季风、降水等自然因素和大范围人类活动的影响,低氧环境的持续时间和生消模式也有所不同<sup>[11,15-17]</sup>。根据影响其形成过程主要因素的不同,低氧环境可分为自然因素主导的低氧环境和人类活动主导的低氧环境。自然因素主导的低氧环境主要分布在上升流区、海流交汇处、深海盆地、半封闭的峡湾以及大洋的中部水层,例如:印度洋北部具有最强烈上升流的阿拉伯海,以及东太平洋沿岸(即秘鲁-智利)的 Humboldt 洋流区和太平洋赤道附近的潜流区,大洋 OMZs 主要存在于 200–1000 m 水层<sup>[6,18]</sup>。而人为因素主导的低氧环境则更为复杂多变,具有更强的不可预测性,其主要分布在河流入海口、近海海湾以及近海沿岸海域,例如:波罗的海、墨西哥湾、黑海以及长江口等低氧环境<sup>[19-20]</sup>。此类低氧环境多与大量营养物质进入水体而引发的富营养化有关,丰富的营养物质促进了浮游生物的大量繁殖,随后浮游生物死亡分解而消耗溶解氧,且底层水体无法及时补充被消耗的溶氧而造成大面积低氧环境出现。

表 1. 不同含氧区域划分依据<sup>[13]</sup>

Table 1. The dividing evidence of different oxygen regions<sup>[13]</sup>

Oxygen	Oxic	Hypoxic	Anoxic
Saturation/%	>30	30–0	0
DO/(mL/L)	>2	2–0	0
DO/(mg/L)	>2.86	2.86–0	0

另一方面,低氧环境也可根据出现的时间规律性分为4大类:间歇性(episodic)低氧环境、周期性(periodic)低氧环境、季节性(seasonal)低氧环境和持续性(persistent)低氧环境<sup>[21]</sup>。其中,季节性低氧环境具有与季节相关的明显规律,也是最常见的低氧环境类型,如墨西哥湾北部的OMZ就属于典型的季节性低氧区域。在巴基斯坦和印度西部的边缘海域,因季风驱动而形成的季节性低氧环境随气候的变化在进一步发展<sup>[15,22]</sup>。持续性低氧环境也称为永久性低氧环境,包括波罗的海和大洋中层的OMZs<sup>[19]</sup>。实际上,经过长时间的观测,无论是何种原因所导致的低氧环境,大部分区域均呈现出逐步扩大的趋势。

**1.2.2 全球海洋低氧环境的分布及扩张情况:**全球海洋OMZs分布情况<sup>[27]</sup>:其主要分布在太平洋[东北亚北极太平洋(northeast subarctic Pacific, NESAP)、热带北太平洋东部(eastern tropical North Pacific Ocean, ETNP)和热带南太平洋东部(eastern tropical South Pacific Ocean, ETSP)]、大西洋[非洲西北部的上升流区(Namibian upwelling, NAM)]和印度洋北部[阿拉伯海(Arabian Sea, AS)和孟加拉湾(Bay of Bengal, BB)]<sup>[5,23-24]</sup>。热带太平洋东部和阿拉伯海是最大和氧气消耗最快的低氧环境。热带太平洋东部的缺氧海域受全球变暖和冰川融化影响而逐步扩张,赤道潜流(equatorial undercurrent, EUC)的减弱也将促使低氧环境进一步垂直扩展,甚至接近于海洋表面<sup>[6,25-26]</sup>。北太平洋、赤道太平洋、南大洋和北冰洋的含氧量持续下降,造成了全球海洋60%以上的氧含量损失<sup>[23]</sup>。

自1960年以来,全球海洋含氧量下降了2%以上,不同海盆和不同深度的含氧量变化较大<sup>[21]</sup>。

预计到2100年,海水溶解氧浓度在全球气候变暖和深海气体通量减少等综合作用下将普遍下降,全球海洋溶解氧存量将减少1%–7%<sup>[28]</sup>。海洋氧含量的大幅下降将使低氧环境进一步扩张,从而干扰海-气界面的物质交换和海洋微生物群落的稳定性。大陆架上缺氧环境的垂直扩张可能影响沉积物和水柱中的生物多样性和物质循环过程,导致海洋生态系统结构和功能发生改变<sup>[24]</sup>。此外,从对北大西洋东部热带海域最低溶解氧浓度的观测和模拟中可以看出,热带海域的低氧环境在规模上呈现出逐步增加的趋势,脱氧现象在低氧核心区十分明显<sup>[27]</sup>。综合先前猜想和长时间观测结果的佐证,海洋低氧环境的垂直和水平规模都处于不断增加的状态,OMZs将持续出现扩张的局面。

### 1.3 海洋低氧环境的生态效应

海洋中的无氧环境通常被学者称为“死区(dead zone)”,全球海洋中完全缺乏溶解氧的海域体积在过去50年中已经增加了4倍多<sup>[17]</sup>。而在沿海区域中的“死区”更是在近半个世纪中增长了10倍,无氧环境已经严重影响到海洋生产能力和生物多样性,以及生物地球化学循环过程<sup>[29]</sup>。海洋低氧和无氧“死区”范围的持续扩大,将对渔业生产、海洋生物多样性、观光旅游业、海洋生态系统结构稳定性等多方面造成重大影响,不断加速海洋生态环境的恶化,导致严重的经济损失与环境灾害。

首先,海洋低氧环境会直接影响海洋生物的生长、繁殖和代谢,溶解氧含量的逐步降低会使原本生活在该区域的海洋生物死亡或迁移,低氧环境也会进一步恶化<sup>[30]</sup>。其次,低氧环境中氧含量的不足不仅影响低氧核心层的生物地球化学

循环, 也会对上部氧跃层和下部氧跃层的物质循环产生影响<sup>[30]</sup>。大洋低氧环境的垂直扩张将会使大量海洋生物的生存环境受到威胁, 海洋生态环境进一步恶化<sup>[5]</sup>。对于近岸海域, 低氧环境对沉积物-水界面中的主要生源要素的生物地球化学循环产生一定影响<sup>[31]</sup>。此外, 低氧环境下的氮和碳均以多种多样的化学形态相互转换(如:  $\text{NH}_4^+$ 、 $\text{NO}_2^-$ 、 $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{N}_2\text{O}$ 、 $\text{N}_2$ 、 $\text{CH}_4$ 、 $\text{CO}_2$ )。其中, 由碳、氮损失所释放出的  $\text{N}_2\text{O}$ 、 $\text{CH}_4$ 、 $\text{CO}_2$  等是重要的温室气体, 会对全球气候变化造成不可忽视的影响<sup>[30]</sup>。此外, 在 OMZs 内形成的  $\text{H}_2\text{S}$  和  $\text{CH}_4$ , 也对海洋生物的生存构成威胁; 低氧环境中的溶解锰含量也会增加, 水中溶解氧水平的变化(富氧-低氧-缺氧)将造成不同结合态金属的再分配<sup>[32]</sup>。

## 2 海洋低氧环境的生物地球化学循环

### 2.1 低氧环境下的氮循环

在海洋低氧环境下各类化学元素循环与周转的研究中, 氮循环是众多研究人员关注的重点内容之一。在 OMZs 海区, 除溶解氧含量低外, 另一个突出现象就是无机氮的缺乏, 无机氮(主要是  $\text{NO}_2^-$  和  $\text{NO}_3^-$ )通过异养反硝化作用和厌氧氨氧化作用生成气态氮而逸出, 从而造成大量的氮缺失<sup>[30]</sup>。海洋中氮循环的具体过程如图 1 所示, 其中最主要的固氮方式是生物固氮( $\text{N}_2 \rightarrow \text{NH}_4^+$ ), 氮的移除则主要通过微生物的反硝化作用和厌氧氨氧化作用实现。除此之外, 硝酸盐同化作用和

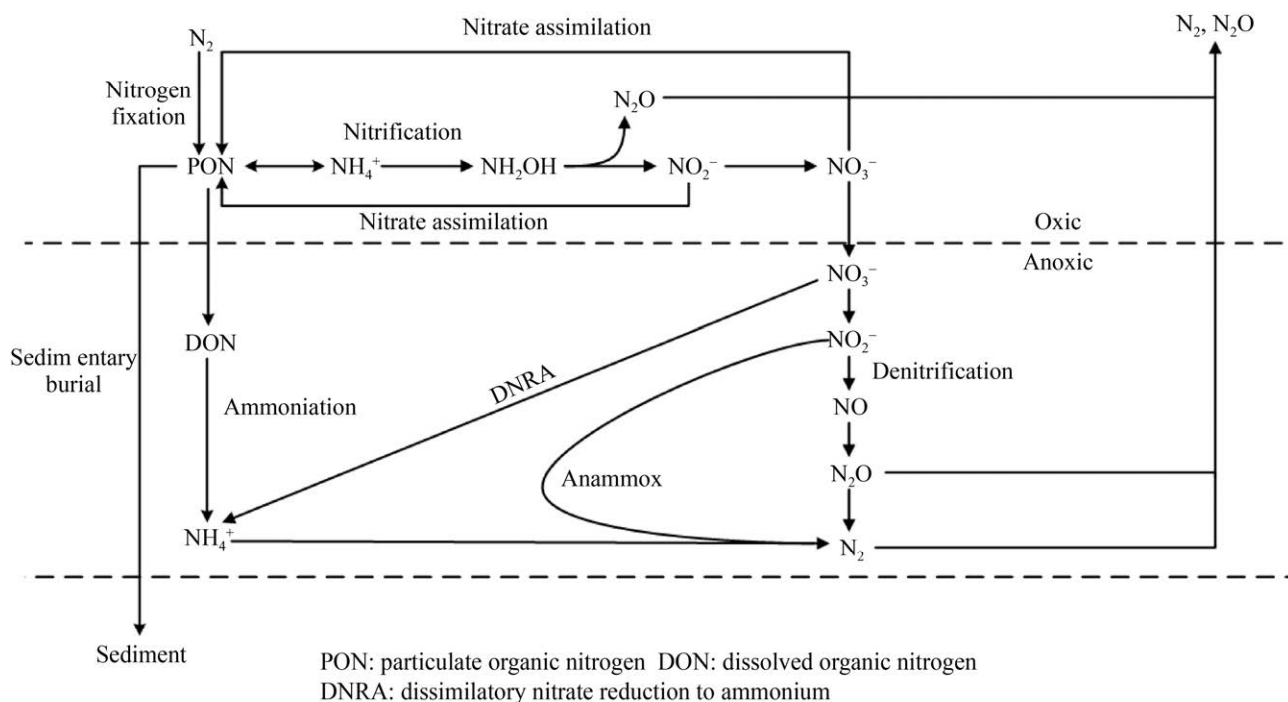


图 1. 海洋氮循环过程<sup>[32,35-36]</sup>

Figure 1. Marine nitrogen cycle process<sup>[32,35-36]</sup>.

硝酸盐异化还原为铵(DNRA)的过程也被认为是无机氮汇过程中不可忽视的重要方式<sup>[33-34]</sup>。

OMZs 是大洋氮流失的重点区域,在该区域内发生着活跃的反硝化和厌氧氨氧化过程。其中,反硝化过程可以将  $\text{NO}_3^-$  逐步还原为  $\text{N}_2\text{O}$  和  $\text{N}_2$ ,厌氧氨氧化过程则是  $\text{NO}_2^-$  和  $\text{NH}_4^+$  共同反应产生  $\text{N}_2$ <sup>[35]</sup>。一般来说,这 2 种作用方式在 OMZs 中是同时存在的,但在某些指定海域中,氮流失则以其中一种形式为主导。例如,在南太平洋东部的智利-秘鲁沿岸 OMZ 中,约有 72% 的  $\text{N}_2$  是由反硝化作用所产生的<sup>[37]</sup>;而在黑海 OMZ 中则有 40% 的氮是通过厌氧氨氧化过程流失的;在热带太平洋东部 OMZ 中也有约 50% 的氮损失是以厌氧氨氧化方式产生  $\text{N}_2$  而实现的<sup>[38-39]</sup>。除了这些造成氮损失的反应之外,有报道还发现在 OMZ 的氧跃层中有硝化作用的发生,这种固氮反应甚至在某些海域会超过反硝化作用或厌氧氨氧化作用。例如在非洲西北部上升流区,OMZ 的亚硝酸盐氧化速率通常超过厌氧氨氧化速率<sup>[34,40]</sup>。因此,在不同海域 OMZ 中存在的主要氮循环作用方式有所差异,各反应对整体氮循环的贡献也仍在讨论。因此,在讨论 OMZ 对全球氮预算带来的影响时,也要将 OMZ 中的固氮作用纳入考量。另外,在对 OMZ 环境进行研究时,也要结合实际情况进行具体分析,探明该区域内各含氮物质的转化途径是构建海洋低氧环境氮循环体系的重点。

SAR11 细菌是目前已知最小的自由生活的细胞,其在海洋中具有丰富的生物量。巨大的数量使它在地球碳循环中成为一个重要的有机碳消费者。SAR11 细菌是与海洋缺氧和氮流失有重要关系的细菌,普遍分布于缺氧核心区,拥有较

高的丰度和活性,具有独特的地理学特征。研究人员通过单扩增基因组(SAG)技术确定了在缺氧海水中 SAR11 细菌的代谢基础,SAR11 硝酸还原酶(*nar*)基因在功能性缺氧核心区表达量最高,因此该细菌可作为 OMZs 中氮循环研究的重要对象<sup>[41]</sup>。有学者利用宏基因组(MAGs)对北冰洋 SAR11 细菌的多样性进行分析时,也指出该细菌有明显的生物地理学特征,在低氧低温低亚硝酸盐含量的环境下更为聚集<sup>[42]</sup>。在热带太平洋东部(ETP) OMZs 内的古菌 *amoA* 基因和 *nrfA* 基因都具有高丰度,与硝化作用和厌氧氨氧化过程紧密联系<sup>[43]</sup>。此外,存在微真核生物在低氧或缺氧环境中参与氮循环的证据,部分微真核生物具有对硝酸盐进行储存和异化还原的能力。某些真菌还能够将生境中大量硝酸盐转化成氮氧化物,与某些氮循环细菌和古菌共同参与大洋 OMZs 氮循环过程。现有研究已经从多个典型低氧环境中分离出多株具有硝酸盐还原活性的真菌菌株,如阿拉伯海 OMZ 中分离出的 *Aspergillus terreus*、*Rhodotorula minuta* 和 *Aspergillus cervinus* 都能有效地将硝酸盐异化还原为铵<sup>[44-45]</sup>。因此,真菌在低氧环境下具有参与氮循环的能力,且某些发酵酵母可以在完全缺氧的条件下生存。

## 2.2 低氧环境下的碳循环

在海洋低氧环境下,碳循环的基本过程包括:浮游植物通过光合作用利用海水中溶解的  $\text{CO}_2$  生成有机碳,其中部分有机碳通过呼吸作用再次转化回  $\text{CO}_2$ ,而部分有机碳则通过一系列复杂过程沉积进入海底,进一步通过厌氧发酵反应产生  $\text{CH}_4$ ;  $\text{CH}_4$  在向上释放的过程中,可以在氧气充足区域通过甲烷氧化反应(methane oxidation)生成  $\text{CO}_2$ ,若在低氧甚至缺氧环境则由相关低氧

环境微生物通过甲烷厌氧氧化反应(anaerobic oxidation of methane, AOM)转化为  $\text{CO}_2$  或  $\text{HCO}_3^-$  等物质<sup>[46-47]</sup>。甲烷厌氧氧化过程的电子受体种类很多, 包括单质硫( $\text{S}_0$ )、砷酸盐( $\text{AsO}_4^{3-}$ )、 $\text{Fe(III)}$ 、 $\text{Mn(IV)}$ 、硫酸盐( $\text{SO}_4^{2-}$ )、硝酸盐( $\text{NO}_3^-$ )和亚硝酸盐( $\text{NO}_2^-$ )等<sup>[25,48]</sup>。功能性微生物群是 AOM 过程进行的重要动力, 其中参与含碳物质迁移转化的菌群包括: 甲烷厌氧氧化古菌(ANME)、NC10 细菌、不可培养微生物 marine benthic group-D (MBG-D)和 *Candidatus methanoperedens nitroreducens* 古菌等<sup>[49]</sup>。

甲烷厌氧氧化过程在 OMZs 的碳循环中占有不可替代的重要地位, 是该区域甲烷消耗的主要方式。有研究人员指出甲烷厌氧氧化过程的最终电子受体可能是硝酸盐或亚硝酸盐, 并且 *Methyloirabilis* sp.和其他硝酸盐还原或反硝化微生物也可能参与这一过程<sup>[50]</sup>。NC10 细菌可以通过自身独特的产氧好氧甲烷氧化途径, 将厌氧甲烷氧化作用与亚硝酸盐反硝化作用联系起来, 也可以说是将碳氮循环连接起来。参与催化介导亚硝酸盐型甲烷厌氧氧化过程(N-DAMO)的功能性菌群 *Candidatus methyloirabilis oxyfera* (*M. oxyfera*)就是 NC10 细菌的重要成员<sup>[51]</sup>。在热带北太平洋东部的 OMZ 核心区, 甲烷的浓度出现峰值(105 nmol/L), 且该区域具有较高的甲烷通量和甲烷生成能力<sup>[52]</sup>。在深海沉积物中, 甲基辅酶 M 还原酶(*mcrA*)基因往往与甲烷八叠球菌科(*Methanosarcinaceae*)聚类在一起, 而颗粒甲烷单加氧酶(*pmoA*)基因则与 I 型甲烷氧化菌和 *M. oxyfera* 联系密切。因此, 甲烷厌氧氧化反应是低氧或缺氧状态下碳循环的重要环节, 是生物地球化学碳氮硫耦合循环的关键过程, OMZs 内

的功能性菌群对该过程的发生起着主要的驱动作用。

OMZs 是颗粒有机碳(particulate organic carbon, POC)再矿化过程中起关键作用的海区, 该区域通过降低 POC 的再矿化率, 使 POC 能够下沉至相对较深的水层<sup>[53]</sup>。有学者通过对东热带北大西洋的 OMZs 中小颗粒 POC (直径<100  $\mu\text{m}$ )的垂直净瞬时通量进行了长期观测, 综合分析各方数据表明: 在 OMZs 上部和中部分之间存在一层富含厌氧异养细菌小颗粒的永久层, 这可能在减弱小颗粒 POC 通量方面起着关键作用, 也将影响海洋生物碳泵(biological carbon pump, BCP)的效率<sup>[54]</sup>。还有研究人员通过宏基因组和蛋白质组学相结合的方法进行探究, 揭示了原绿球菌(*Prochlorococcus*)、蓝细菌(*Cyanobacteria*)和噬藻体(*Cyanophage*)在贫营养缺氧海区对碳氮循环的重要贡献, 并在丰度上占优势, 且蓝藻对此区域的颗粒通量有积极的贡献<sup>[10]</sup>。

此外, 有较多学者针对低氧底泥中有机碳含量进行了多方面的讨论, 研究结果揭示了深海沉积物能够蕴含大量的有机物成分, 且生产力将是影响沉积物中有机质增加的主要因素<sup>[55]</sup>。有研究人员指出缺氧水域的扩张会增加沉积物中有机碳的储存量, 从而逐步影响低氧环境下的整体碳循环过程<sup>[56]</sup>。综上所述, 低氧区碳循环是海洋生物地球化学循环的重要组成部分, 也是全球变化研究的热点所在。尝试探明低氧环境下的碳循环机理是进一步模拟沉积物中有机碳迁移转化过程的关键, 也是研究人员关注的重点。

### 2.3 低氧环境下的硫循环

硫循环是全球海洋生物地球化学循环的重要组成部分, 海洋中存在的一些与硫代谢相关的

微生物群, 可以通过硫的氧化还原反应在各自的海洋生境中发挥着重要的作用。海洋中的硫主要以可溶性硫酸盐、沉积矿物和有机态(DMS 和 DMSP)的形式存在, 海洋生态系统中硫循环主要包括硫的氧化、硫的同化及异化硫酸盐还原作用。OMZs 中的硫还原氧化过程包括溶解性硫酸盐和有机碳在硫酸盐还原菌的作用下产生  $\text{CO}_2$  和  $\text{H}_2\text{S}$ , 随后在  $\gamma$  变形菌硫氧化菌(GSOs)的作用下,  $\text{H}_2\text{S}$  或由沿岸沉积物平流移动等方式带来的硫单质与  $\text{NO}_3^-$  共同反应获得硫氧化物、 $\text{N}_2$  和  $\text{N}_2\text{O}$ <sup>[25]</sup>。接下来, 某些 OMZ 微生物, 可将硫氧化物进一步氧化为多硫化物(polyS), 其中较为主要的包括广泛存在的“*Candidatu. Marinimicrobia*”门成员。这些微生物群体可以将硫氧化物储存并随后再生为  $\text{H}_2\text{S}$ , 进而有可能被其他硫氧化菌再次使用。

硫循环在低氧环境下存在某些特殊转化过程, 如在智利上升流区的 OMZ 中存在强烈的隐性厌氧硫循环, 其中大部分为硫酸盐还原过程<sup>[57]</sup>。此外, 在东热带南太平洋海区、印度西南海岸上升流区和秘鲁沿岸上升流水体中都发现了隐性厌氧硫循环的存在, 且远洋硫酸盐的还原和氧化是全球海洋碳氮硫循环不可或缺的部分<sup>[58-59]</sup>。在海洋碳循环过程中, 三分之一的碳矿化是通过硫酸盐还原作用进行的, 该过程释放出的铵态氮是海洋中氮流失的关键物质, 因此硫循环和碳氮循环密不可分, 广泛存在的隐性厌氧硫循环更是受到越来越多研究者的关注<sup>[60]</sup>。

硫循环在 OMZs 内是十分活跃的, 低氧环境相关微生物的代谢活动可以促进硫循环的进行, 一些研究揭示了硫氧化细菌在 OMZs 内对硫吸收转化的高度亲和力, 探明了低氧海区隐性硫循环的生理生态学过程, 为构建海洋生态系统硫循环

体系提供理论基础<sup>[61]</sup>。研究人员通过对典型低氧环境不同氧浓度梯度内各功能基因的转录情况进行分析, 证实了硫氧化菌可以利用氧化氮进行厌氧硫氧化的假设<sup>[62]</sup>。在阿拉伯海 OMZ 中存在可培养且能够利用环境中  $\text{NO}_3^-$  的硝酸盐还原菌, 以及可以将硫代硫酸盐氧化为硫酸盐的硫氧化细菌(SOB), 主要 SOB 包括  $\alpha$ -变形菌门, *Citricella thiooxidans* 和 *Achromobacter xylosoxydans*<sup>[63]</sup>。总之, 硫循环在海洋生态系统中占有重要地位, 在低氧环境下的硫循环与碳氮循环密不可分, 隐性厌氧硫循环是近年来的研究热点, 探明该过程的整体作用途径和关键作用环节是完善 OMZs 硫循环的重要一环。

## 2.4 低氧环境下的磷循环

磷是引起海水富营养化的关键元素, 而富营养化则是引起近海低氧环境出现的重要因素之一<sup>[64]</sup>。磷通过食物网从陆地转移到海洋沉积物, 然后通过各类转化而回到陆地, 海洋生态系统中的磷循环主要包括不溶性无机磷的可溶化、磷的同化作用、有机磷的矿化作用和磷酸酯的利用等途径。在低氧环境下沉积物中磷元素的释放增强, 底水中磷含量陡增, 富营养化加剧, 促进了底水缺氧环境的扩张<sup>[64]</sup>。在沿岸上升流区的真光层中, 溶解性有机磷(DOP)含量在上升流前后基本保持一致, 但溶解性无机磷(DIP)的含量却大幅度增加, 这一变化会改变沉积物中各形态磷的分布, 海底沉积物转变为海洋水体磷的来源, 沉积物上覆水中磷酸盐的含量也进而受到影响。在季风盛行期间, 沿岸上升流区出现大面积低氧环境, 沉积物中的含磷物质占比出现显著的变化, 钙磷和铁磷含量明显增加, 而有机磷含量降低<sup>[65-66]</sup>。磷循环与铁、硫的地球化学转化密切相关, 有学

者对厦门湾沿岸缺氧沉积物中的 P-Fe-S 生物地球化学过程进行了探讨, 并说明沉积物中磷的再活化主要受异化铁还原和硫酸盐还原的控制, 缺氧环境使铁还原和硫酸盐还原均得到增强, 进一步促进了磷的持续释放<sup>[67]</sup>。这也点明磷的释放过程受其他还原性物质的影响, 且与硫循环密不可分。

在黑海 OMZs 区域出现磷的 3 个极值水层, 分别在上边界出现溶解态磷的最小值, 在下边界出现溶解态磷的最大值, 而在中部则出现颗粒态磷的峰值。这些磷元素特征稳定存在且基本上是由于吸附在金属氧化物沉降颗粒上的磷酸盐和大型趋磁细菌的胞内聚合物多聚磷酸盐所引起的<sup>[68]</sup>。研究人员通过对黑海缺氧区域环境条件和特定区域多聚磷酸盐激酶表达量的测定, 提出猜想: 大型趋磁细菌可以在缺氧区域上下穿梭, 在上部吸收磷酸盐, 而在下部释放磷酸盐, 为底层微生物提供营养, 推动磷在缺氧环境下的输送<sup>[69-70]</sup>。相比于长期以来被学者认可的磷酸盐由金属氧化物进行转运这一被动过程来说, 细菌微生物转运缺氧环境下的溶解性磷酸盐能更好的定量解释磷酸盐的分布特征。在远洋环境中如类似细菌对硫化物的反应以及对磷循环的影响机制还未明确, 有较大研究空间。

### 3 海洋低氧环境的微生物多样性

#### 3.1 低氧环境下原核生物多样性

原核生物是微生物组成的重要部分, 细菌和古菌是研究最多的原核生物类群。在 OMZs 水域, 由于营养和各种可利用能量的陡然变化, 使微生物群落在丰度、组成和代谢活动方面存在差异<sup>[71-72]</sup>。有部分细菌适合在低氧环境下生长并占据重要生态位, 如: SAR11 细菌、NC10 细菌和

原绿球菌等<sup>[40,73]</sup>。低氧区细菌多由  $\alpha$ -变形菌门、SAR11 进化枝和 *Nitrospina* 菌群主导, 也基本都会存在一些功能性菌群, 如硝酸盐还原菌(NRB)、亚硝酸盐氧化菌(NO<sub>3</sub>-)、氨氧化细菌(AOB)和硫酸盐还原菌(SRB)。低氧环境不仅影响某些微生物的功能活性, 而且促使微生物形成独特的群落结构和多样性特征。

在低氧环境中不同海域 OMZ 的原核生物群落物种组成差异较大, 孟加拉湾以 *Oleiphilaceae*、*Turicibacteraceae* 和 *Dehalobacteriaceae* 为主, 阿拉伯海主要为  $\gamma$ -变形菌门、*Planctomycetia* 和 *Chloroflexi*, 秘鲁沿岸 OMZ 以 *Pythiaceae*、*Polymastigidae* 和 *Cafeteriaceae* 为代表, 而智利 OMZ 群落组成则是 *Sulfolobaceae* 和 *Thermoproteaceae* 占优势<sup>[74-76]</sup>。在受季风影响较大的低氧海域, 季风转换会导致海域内的水文和营养物质发生大范围变化, 水柱中的生物群落也会随季风变化而出现相对规律性的改变<sup>[77]</sup>。在阿拉伯海 OMZ 区域生存的细菌和古菌群落, 其多样性随深度变化明显, 该区域的群落多样性也显著高于表层, 且存在大量不可培养的古菌<sup>[74]</sup>。孟加拉湾 OMZ 和非 OMZ 区域的微生物群落在代谢能力和遗传多样性方面存在显著差异, 且与其他 OMZ 相比, 其微生物群落组成具有独特性<sup>[75]</sup>。OMZs 环境下的群落组成明显不同于表层和深海,  $\alpha$ -,  $\gamma$ -,  $\delta$ -变形菌门在 OMZ 中占优势<sup>[78]</sup>。脱氧现象会改变海洋 OMZs 中的细菌多样性和群落组成, 细菌丰度在 OMZs 的边缘出现最大值, 关键菌群对氧浓度也十分敏感。

在低氧环境下, 原核生物群落除变形菌门始终占有绝对优势外, 各类功能性菌群也是原核生物群落的重要组成部分。在低氧核心区, 含厌氧



氨氧化还原酶基因(*hzo*)的厌氧氨氧化细菌和含亚硝酸还原酶基因(*nirS*)的反硝化细菌均占有绝对优势,其中厌氧氨氧化细菌主要为 *Candidatus Scalindua*,反硝化细菌大多数隶属于 *Halomonas*、*Xanthomonas*、*Thiohalomonas* 和 *Marinobacter*<sup>[79–80]</sup>。有学者利用宏基因组学方法得到了 2 种未培养的各类硝化菌基因组,丰富了硝化菌群的进化关系,并且该类硝化菌在开放水域的 OMZ 内十分丰富,对缺氧环境有极强的适应能力<sup>[81]</sup>。总之,OMZs 中存在很多未发现的原核生物多样性,对某些功能性菌群的基因组学研究还有待深入,部分分离出的可培养细菌虽然表现出一定的降解活性和潜力,但仍需进一步的研究来确认。

综上所述,在低氧环境下原核生物群落结构和多样性不同于富氧环境,大量参与氮硫循环的厌氧细菌和古菌在 OMZs 下聚集,并占据特殊的生态位。现有研究成果一部分集中于对低氧环境原核生物群落结构及多样性的调查方面,另一部分涉及分离培养适应在低氧环境下生存的菌株并评价其代谢活性,但不可培养菌株的功能活性还有很大研究空间。时间序列也是解释微生物群落变化的重要研究手段,低氧环境下群落随季节或季风影响的研究还不全面,在多方面都有很大的发展空间值得探寻。后续研究人员可以充分利用宏基因组或转录组技术对 OMZs 中物种进化关系、功能活性及多样性水平进行全面分析,尝试形成一个全面准确的低氧环境理论体系。

### 3.2 低氧环境下微真核生物多样性

微生物真核生物通过参与全球生物地球化学过程,在海洋生态系统中发挥着重要作用<sup>[82–84]</sup>。在氧浓度极低、营养物质不足且处于中深层的 OMZs 中,仍然存在多种可以适应该极端环境并

通过复杂多变的呼吸方式进行生存的微生物真核生物<sup>[85]</sup>。有研究人员推断,在 OMZs 中的微真核生物可能通过捕食或与原核生物共生来发挥重要的生态作用,也可以控制原核生物种群和介导海洋主要生物地球化学循环过程<sup>[86]</sup>。现有研究多数着眼于 OMZs 中的细菌和古菌多样性、功能基因及代谢途径的探索,也有部分涉及到缺氧沉积物中底栖小型动物多样性研究,但对于 OMZs 这种极端低氧环境中的远洋微真核生物多样性及群落分布模式的研究较少。

在热带北太平洋东部的永久性 OMZs 中,不同粒级的微真核生物群落表现出不同的群落结构,在粒径 >30  $\mu\text{m}$  的浮游真核生物群落中 *Gymnodyniales* 占优势,而在 1.6–30.0  $\mu\text{m}$  粒级的群落中则 *Syndiniales* 具有主导地位<sup>[87]</sup>。在智利北部 OMZ 核心区,粒径为 0.2–1.6  $\mu\text{m}$  的微真核生物多样性比氧跃层增加了 4 倍多,且是粒径 >1.6  $\mu\text{m}$  的微真核生物多样性的 2 倍,因此 OMZs 内的微真核生物多样性在不同深度和不同粒径间存在明显差异<sup>[86]</sup>。在近岸低氧环境中,表层富氧水体的微真核生物物种组成不同于底层低氧水体的物种组成,表层水体中的优势物种为 *Prasinophytes* 和 *Bacillariophytes*,而微真核生物类群中的 *Syndiniales*、*Dinoflagellate* 和不可培养的 *alveolates* 则在底层低氧水体中占优势。有研究指出,溶解氧浓度对真菌和真菌类异养原生生物的丰度存在显著正相关,在不同氧浓度梯度下物种组成有所差异,因此有研究者尝试探明低氧环境对海洋真菌丰度和多样性的影响模式<sup>[72,88]</sup>。现有对真菌多样性的探究主要通过对 ITS 区进行测序分析,也有研究人员利用多种引物获得环境样本中的真菌数据,并与培养法结合拟共同揭示 OMZs 环

境样本中较客观的真菌多样性<sup>[89-90]</sup>。通过培养法调查低氧环境真菌多样性时,有研究者分离得到与厌氧反硝化有关的真菌 *Aspergillus* sp. 和 *Humicola* sp., 且该类群真菌占优势,是能够在低氧环境下生存的真菌类群的重要成员。现有研究多处于对厌氧代谢现象的解释上,而对于相关功能菌群的活性、丰度和关键基因的探索都有非常广阔的发展空间。

综上所述,微真核生物的粒级大小和深度在塑造群落结构和多样性方面起关键性作用,探明典型 OMZs 环境下微真核生物的空间分布格局及其对环境的选择性,将有助于构建在特殊生境下整体化学循环和真核-原核生物相互作用关系体系。现有研究未对大洋永久性 OMZs 环境下浮游真菌丰度的绝对定量和多样性进行全面系统探究,这方面的研究仍然存在较大发展空间。今后研究可重点关注利用宏转录组或宏蛋白组数据解释真菌代谢过程,阐明严重缺氧对浮游生物群落的影响以及各种群在海洋 OMZs 等特殊生态位中的作用。

## 4 结语

海洋中的 OMZs 总体呈现出持续扩张的趋势,这种低氧和无氧环境将对海洋生物多样性和海洋生态系统稳定性等方面造成重大影响,加速海洋生态环境的恶化。OMZs 是海洋氮流失的重要区域,在区域内各类微生物参与重要的代谢活动,控制生命必须元素的循环。虽然现有研究对大洋 OMZs 的物质循环、物种多样性、群落结构功能和极端环境下微生物适应性等方面有了一定程度的认识,但对某些具体问题的解决依然有较大的探讨空间,可从以下几方面进行深入。

(1) OMZs 的界定标准和定量单位尚不统一。现有研究中对 OMZs 的界定基本根据研究人员所研究的内容决定,也通常使用经验值划分,不同 OMZs 采取的标准可能不同,因此建立统一的界定标准是对大洋 OMZs 进行深入研究的基础。

(2) OMZs 中主要元素的生物地球化学循环过程尚未完全探明,尤其是微生物代谢途径的探索。现有研究已充分说明在 OMZs 内存在反硝化和厌氧氨氧化 2 种过程,但二者的相对贡献仍需讨论。探明不同元素间的联系将有助于更好地理解海洋生物地球化学循环过程。

(3) OMZs 环境下的微生物生态学研究及其对生态系统的影响有较大发展空间。现有研究多集中于浮游原核生物的部分功能基因和氮代谢现象研究,立足分子水平讨论代谢过程和环境适应性的研究还较少。利用多组学及分子学手段,揭示低氧环境中原核与真核微生物的组成结构及代谢途径,可以帮助我们更深入地了解、探明特殊生境下微生物协同介导的化学循环过程。

## 参考文献

- [1] Stramma L, Johnson GC, Sprintall J, Mohrholz V. Expanding oxygen-minimum zones in the tropical oceans. *Science*, 2020, 320(5876): 655–658.
- [2] Paulmier A, Ruiz-Pino D. Oxygen minimum zones (OMZs) in the modern ocean. *Progress in Oceanography*, 2009, 80(3/4): 113–128.
- [3] Stramma L, Schmidtko S, Levin LA, Johnson GC. Ocean oxygen minima expansions and their biological impacts. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2010, 57(4): 587–595.
- [4] Sturdivant SK, Díaz RJ, Cutter GR. Bioturbation in a declining oxygen environment, *in situ* observations from Wormcam. *PLoS One*, 2012, 7(4): e34539.
- [5] Wright JJ, Konwar KM, Hallam SJ. Microbial ecology of expanding oxygen minimum zones. *Nature Reviews Microbiology*, 2012, 10(6): 381–394.

- [6] Busecke JJM, Resplandy L, Dunne JP. The equatorial undercurrent and the oxygen minimum zone in the Pacific. *Geophysical Research Letters*, 2019, 46(12): 6716–6725.
- [7] Li JL, Li N, Li FC, Zou T, Yu SX, Wang YC, Qin S, Wang GY. Spatial diversity of bacterioplankton communities in surface water of northern South China Sea. *PLoS One*, 2014, 9(11): e113014.
- [8] Sen K, Bai MH, Sen B, Wang GY. Disentangling the structure and function of mycoplankton communities in the context of marine environmental heterogeneity. *Science of the Total Environment*, 2020: 142635.
- [9] Beman JM, Carolan MT. Deoxygenation alters bacterial diversity and community composition in the ocean's largest oxygen minimum zone. *Nature Communications*, 2013, 4: 2705.
- [10] Fuchsman CA, Palevsky HI, Widner B, Duffy M, Carlson MCG, Neibauer JA, Mulholland MR, Keil RG, Devol AH, Rocap G. Cyanobacteria and cyanophage contributions to carbon and nitrogen cycling in an oligotrophic oxygen-deficient zone. *The ISME Journal*, 2019, 13(11): 2714–2726.
- [11] Breitburg D, Levin LA, Oschlies A, Grégoire M, Chavez FP, Conley DJ, Garçon V, Gilbert D, Gutiérrez D, Isensee K, Jacinto GS, Limburg KE, Montes I, Naqvi SWA, Pitcher GC, Rabalais NN, Roman MR, Rose KA, Seibel BA, Telszewski M, Yasuhara M, Zhang J. Declining oxygen in the global ocean and coastal waters. *Science*, 2018, 359(6371): eaam7240.
- [12] 池连宝. 长江口及邻近海域低氧区的时空变化特征与关键过程研究. 中国科学院大学(中国科学院海洋研究所)博士学位论文, 2019.
- [13] Gooday AJ, Jorissen F, Levin LA, Middelburg JJ, Naqvi SWA, Rabalais NN, Scranton M, Zhang J. Historical records of coastal eutrophication-induced hypoxia. *Biogeosciences*, 2009, 6(8): 1707–1745.
- [14] Morgan-Smith D, Clouse MA, Herndl GJ, Boisdansky AB. Diversity and distribution of microbial eukaryotes in the deep tropical and subtropical North Atlantic Ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2013, 78: 58–69.
- [15] Rabalais NN, Díaz RJ, Levin LA, Turner RE, Gilbert D, Zhang J. Dynamics and distribution of natural and human-caused hypoxia. *Biogeosciences*, 2010, 7(2): 585–619.
- [16] Sturdivant SK, Díaz RJ, Llansó R, Dauer DM. Relationship between hypoxia and macrobenthic production in Chesapeake Bay. *Estuaries and Coasts*, 2014, 37(5): 1219–1232.
- [17] Long MC, Deutsch C, Ito T. Finding forced trends in oceanic oxygen. *Global Biogeochemical Cycles*, 2016, 30(2): 381–397.
- [18] Zhang J, Gilbert D, Gooday AJ, Levin L, Naqvi SWA, Middelburg JJ, Scranton M, Ekau W, Peña A, Dewitte B, Oguz T, Monteiro PMS, Urban E, Rabalais NN, Ittekkot V, Kemp WM, Ulloa O, Elmgren R, Escobar-Briones E, Van der Plas AK. Natural and human-induced hypoxia and consequences for coastal areas: synthesis and future development. *Biogeosciences*, 2010, 7(5): 1443–1467.
- [19] Carstensen J, Conley DJ, Bonsdorff E, Gustafsson BG, Hietanen S, Janas U, Jilbert T, Maximov A, Norkko A, Norkko J, Reed DC, Slomp CP, Timmermann K, Voss M. Hypoxia in the Baltic Sea: biogeochemical cycles, benthic fauna, and management. *AMBIO*, 2014, 43(1): 26–36.
- [20] Rabalais NN, Turner RE, Díaz RJ, Justić D. Global change and eutrophication of coastal waters. *ICES Journal of Marine Science*, 2009, 66(7): 1528–1537.
- [21] Levin LA, Ekau W, Gooday AJ, Jorissen F, Middelburg JJ, Naqvi SWA, Neira C, Rabalais NN, Zhang J. Effects of natural and human-induced hypoxia on coastal benthos. *Biogeosciences*, 2009, 6(10): 2063–2098.
- [22] Baustian MM, Rabalais NN. Seasonal composition of benthic macroinfauna exposed to hypoxia in the northern Gulf of Mexico. *Estuaries and Coasts*, 2009, 32(5): 975–983.
- [23] Schmidt S, Stramma L, Visbeck M. Decline in global oceanic oxygen content during the past five decades. *Nature*, 2017, 542(7641): 335–339.
- [24] Stramma L, Prince ED, Schmidt S, Luo JG, Hoolihan JP, Visbeck M, Wallace DWR, Brandt P, Körtzinger A. Expansion of oxygen minimum zones may reduce available habitat for tropical pelagic fishes. *Nature Climate Change*, 2012, 2(1): 33–37.

- [25] Bertagnolli AD, Stewart FJ. Microbial niches in marine oxygen minimum zones. *Nature Reviews Microbiology*, 2018, 16(12): 723–729.
- [26] Hoogakker BAA, Lu ZL, Umling N, Jones L, Zhou XL, Rickaby REM, Thunell R, Cartapanis O, Galbraith E. Glacial expansion of oxygen-depleted seawater in the eastern tropical Pacific. *Nature*, 2018, 562(7727): 410–413.
- [27] Garcia HE, Weathers K, Paver CR, Smolyar I, Boyer TP, Locarnini RA, Zweng MM, Mishonov AV, Baranova OK, Seidov D, Reagan JR. World ocean atlas 2018, volume 3: dissolved oxygen, apparent oxygen utilization, and oxygen saturation. NOAA Atlas NESDIS, 2018 [2020-07-22]. <https://www.nodc.noaa.gov/OC5/woa18/pubwoa18.html>.
- [28] Stramma L, Visbeck M, Brandt P, Tanhua T, Wallace D. Deoxygenation in the oxygen minimum zone of the eastern tropical North Atlantic. *Geophysical Research Letters*, 2009, 36(20): L20607.
- [29] Diaz RJ, Rosenberg R. Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. *Science*, 2008, 321(5891): 926–929.
- [30] Li XG, Song JM, Yuan HM, Li N, Duan LQ, Wang QD. The oxygen minimum zones (OMZs) and its eco-environmental effects in ocean. *Marine Sciences*, 2017, 41(12): 127–138. (in Chinese)  
李学刚, 宋金明, 袁华茂, 李宁, 段丽琴, 王启栋. 深海大洋最小含氧带(OMZ)及其生态环境效应. *海洋科学*, 2017, 41(12): 127–138.
- [31] Lü Y, Chen FR, Yang YQ, Cheng J, Wu SJ. Study on profile distribution of nutrients and exchange fluxes at sediment-water interface in inner Pearl River estuary in spring. *Earth and Environment*, 2006, 34(4): 1–6. (in Chinese)  
吕莹, 陈繁荣, 杨永强, 程俊, 吴世军. 春季珠江口内营养盐剖面分布和沉积物-水界面交换通量的研究. *地球与环境*, 2006, 34(4): 1–6.
- [32] Tian DF, Li XG, Song JM, Li N. Process and mechanism of nitrogen loss in the ocean oxygen minimum zone. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, 30(3): 1047–1056. (in Chinese)  
田东凡, 李学刚, 宋金明, 李宁. 海洋最小含氧带氮流失过程与机制. *应用生态学报*, 2019, 30(3): 1047–1056.
- [33] Wang SY, Zhu GB, Zhuang LJ, Li YX, Liu L, Lavik G, Berg M, Liu ST, Long XE, Guo JH, Jetten MSM, Kuypers MMM, Li FB, Schwark L, Yin CQ. Anaerobic ammonium oxidation is a major N-sink in aquifer systems around the world. *The ISME Journal*, 2020, 14(1): 151–163.
- [34] Jayakumar A, Chang BX, Widner B, Bernhardt P, Mulholland MR, Ward BB. Biological nitrogen fixation in the oxygen-minimum region of the eastern tropical North Pacific Ocean. *The ISME Journal*, 2017, 11(10): 2356–2367.
- [35] Casciotti KL. Nitrogen and oxygen isotopic studies of the marine nitrogen cycle. *Annual Review of Marine Science*, 2016, 8: 379–407.
- [36] Kuypers MMM, Marchant HK, Kartal B. The microbial nitrogen-cycling network. *Nature Reviews Microbiology*, 2018, 16(5): 263–276.
- [37] Dalsgaard T, Thamdrup B, Farías L, Revsbech NP. Anammox and denitrification in the oxygen minimum zone of the eastern South Pacific. *Limnology and Oceanography*, 2012, 57(5): 1331–1346.
- [38] Kuypers MMM, Sliekers AO, Lavik G, Schmid M, Jørgensen BB, Kuenen JG, Damsté JSS, Strous M, Jetten MSM. Anaerobic ammonium oxidation by anammox bacteria in the Black Sea. *Nature*, 2003, 422(6932): 608–611.
- [39] Lam P, Lavik G, Jensen MM, van de Vossenberg J, Schmid M, Woebken D, Gutiérrez D, Amann R, Jetten MSM, Kuypers MMM. Revising the nitrogen cycle in the Peruvian oxygen minimum zone. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(12): 4752–4757.
- [40] Füssel J, Lam P, Lavik G, Jensen MM, Holtappels M, Günter M, Kuypers MMM. Nitrite oxidation in the Namibian oxygen minimum zone. *The ISME Journal*, 2011, 6(6): 1200–1209.
- [41] Tsementzi D, Wu JY, Deutsch S, Nath S, Rodriguez-R LM, Burns AS, Ranjan P, Sarode N, Malmstrom RR, Padilla CC, Stone BK, Bristow LA, Larsen M, Glass JB, Thamdrup B, Woyke T, Konstantinidis KT, Stewart FJ. SAR11 bacteria linked to ocean anoxia and nitrogen loss. *Nature*, 2016, 536(7615): 179–183.

- [42] Kraemer S, Ramachandran A, Colatriano D, Lovejoy C, Walsh DA. Diversity and biogeography of SAR11 bacteria from the Arctic Ocean. *The ISME Journal*, 2020, 14(1): 79–90.
- [43] Pajares S, Soto-Jiménez MF, Merino-Ibarra M. Molecular and isotopic evidence of the distribution of nitrogen-cycling microbial communities in the oxygen minimum zone of the Tropical Mexican Pacific. *FEMS Microbiology Ecology*, 2019, 95(10): fiz143.
- [44] Stief P, Fuchs-Ocklenburg S, Kamp A, Manohar CS, Houbraken J, Boekhout T, de Beer D, Stoeck T. Dissimilatory nitrate reduction by *Aspergillus terreus* isolated from the seasonal oxygen minimum zone in the Arabian Sea. *BMC Microbiology*, 2014, 14: 35.
- [45] Manohar CS, Menezes LD, Ramasamy KP, Meena RM. Phylogenetic analyses and nitrate-reducing activity of fungal cultures isolated from the permanent, oceanic oxygen minimum zone of the Arabian Sea. *Canadian Journal of Microbiology*, 2015, 61(3): 217–226.
- [46] Sun ZL, He YJ, Li J, Huang W, Li Q, Li JW, Wang F. Progress and environmental effect in seafloor anaerobic oxidation of methane. *Advances in Earth Sciences*, 2012, 27(11): 1262–1273. (in Chinese)  
孙治雷, 何拥军, 李军, 黄威, 李清, 李季伟, 王丰. 海洋环境中甲烷厌氧氧化机理及环境效应. *地球科学进展*, 2012, 27(11): 1262–1273.
- [47] Zhang Y, Zhao MX, Cui Q, Fan W, Qi JG, Chen Y, Zhang YY, Gao KS, Fan JF, Wang GY, Yan CL, Lu HL, Luo YW, Zhang ZL, Zheng Q, Xiao W, Jiao NZ. Processes of coastal ecosystem carbon sequestration and approaches for increasing carbon sink. *Science China Earth Sciences*, 2017, 60(5): 809–820.
- [48] Li N, Li XG, Song JM. Key biogeochemistry processes of marine carbon cycle. *Chinese Journal of Marine Environmental Science*, 2005, 24(2): 75–80. (in Chinese)  
李宁, 李学刚, 宋金明. 海洋碳循环研究的关键生物地球化学过程. *海洋环境科学*, 2005, 24(2): 75–80.
- [49] Liu JX, Chen H, Xue D, Gao YH, Liu JL, Yang J. Advances in microbial mediated anaerobic oxidation of methane and its influencing factors. *Chinese Journal of Ecology*, 2020, 39(3): 1033–1044. (in Chinese)  
刘俊霞, 陈槐, 薛丹, 高永恒, 刘建亮, 杨军. 微生物介导的甲烷厌氧氧化过程及其影响因子研究进展. *生态学杂志*, 2020, 39(3): 1033–1044.
- [50] Thamdrup B, Steinsdóttir HGR, Bertagnolli AD, Padilla CC, Patin NV, Garcia-Robledo E, Bristow LA, Stewart FJ. Anaerobic methane oxidation is an important sink for methane in the ocean's largest oxygen minimum zone. *Limnology and Oceanography*, 2019, 64(6): 2569–2585.
- [51] Wang WQ, Wang BX, Zhang WJ, Wang TE. Reviews on anaerobic methane oxidation and influencing factor in marine sediment. *Marine Environmental Science*, 2011, 30(5): 747–751. (in Chinese)  
王维奇, 王宝霞, 张文娟, 王天鹅. 海洋沉积物甲烷厌氧氧化及其影响因子研究进展. *海洋环境科学*, 2011, 30(5): 747–751.
- [52] Chronopoulou PM, Shelley F, Pritchard WJ, Maanoja ST, Trimmer M. Origin and fate of methane in the eastern tropical north pacific oxygen minimum zone. *The ISME Journal*, 2017, 11(6): 1386–1399.
- [53] Pozzato L, van Oevelen D, Moodley L, Soetaert K, Middelburg JJ. Carbon processing at the deep-sea floor of the Arabian Sea oxygen minimum zone: a tracer approach. *Journal of Sea Research*, 2013, 78: 45–58.
- [54] Rasse R, Dall'Olmo G. Do oceanic hypoxic regions act as barriers for sinking particles? a case study in the eastern tropical north Atlantic. *Global Biogeochemical Cycles*, 2019, 33(12): 1611–1630.
- [55] Kurian S, Kessarkar PM, Purnachandra Rao V, Reshma K, Sarkar A, Pattan JN, Naqvi SWA. Controls on organic matter distribution in oxygen minimum zone sediments from the continental slope off western India. *Journal of Marine Systems*, 2020, 207: 103118.
- [56] Ruvalcaba Baroni I, Palastanga V, Slomp CP. Enhanced organic carbon burial in sediments of oxygen minimum zones upon ocean deoxygenation. *Frontiers in Marine Science*, 2020, 6: 839.
- [57] Al Azhar M, Canfield DE, Fennel K, Thamdrup B, Bjerrum CJ. A model-based insight into the coupling of nitrogen and sulfur cycles in a coastal upwelling system. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2014, 119(3): 264–285.

- [58] Kamaleson AS, Gonsalves MJ, Kumar S, Jineesh VK, LokaBharathi PA. Spatio-temporal variations in sulfur-oxidizing and sulfate-reducing bacterial activities during upwelling, off south-west coast of India. *Oceanologia*, 2019, 61(4): 427–444.
- [59] Callbeck CM, Lavik G, Ferdelman TG, Fuchs B, Gruber-Vodicka HR, Hach PF, Littmann S, Schoffelen NJ, Kalvelage T, Thomsen S, Schunck H, Löscher CR, Schmitz RA, Kuypers MMM. Oxygen minimum zone cryptic sulfur cycling sustained by offshore transport of key sulfur oxidizing bacteria. *Nature Communications*, 2018, 9: 1729.
- [60] Pufahl PK, Squires AD, Murphy JB, Quesada C, Lokier SW, Álvaro JJ, Hatch J. Ordovician ironstone of the Iberian margin: coastal upwelling, ocean anoxia and Palaeozoic biodiversity. *The Depositional Record*, 2020, 6(3): 581–604.
- [61] Crowe SA, Cox RP, Jones C, Fowle DA, Santibañez-Bustos JF, Ulloa O, Canfield DE. Decrypting the sulfur cycle in oceanic oxygen minimum zones. *The ISME Journal*, 2018, 12(9): 2322–2329.
- [62] Carolan MT, Smith JM, Beman JM. Transcriptomic evidence for microbial sulfur cycling in the eastern tropical North Pacific oxygen minimum zone. *Frontiers in Microbiology*, 2015, 6: 334.
- [63] Menezes LD, Fernandes GL, Mulla AB, Meena RM, Damare SR. Diversity of culturable sulphur-oxidising bacteria in the oxygen minimum zones of the northern Indian Ocean. *Journal of Marine Systems*, 2020, 209: 103085.
- [64] Sulu-Gambari F, Hagens M, Behrends T, Seitaj D, Meysman FJR, Middelburg J, Slomp CP. Phosphorus cycling and burial in sediments of a seasonally hypoxic marine basin. *Estuaries and Coasts*, 2018, 41(4): 921–939.
- [65] Mackey KRM, Mioni CE, Ryan JP, Paytan A. Phosphorus cycling in the red tide incubator region of Monterey bay in response to upwelling. *Frontiers in Microbiology*, 2012, 3: 33.
- [66] Mathew D, Gireeshkumar TR, Balachandran KK, Udayakrishnan PB, Shameem K, Deepulal PM, Nair M, Madhu NV, Muraleedharan KR. Influence of hypoxia on phosphorus cycling in Alappuzha mud banks, southwest coast of India. *Regional Studies in Marine Science*, 2020, 34: 101083.
- [67] Liu J, Krom MD, Ran XB, Zang JY, Liu JH, Yao QZ, Yu ZG. Sedimentary phosphorus cycling and budget in the seasonally hypoxic coastal area of Changjiang Estuary. *Science of the Total Environment*, 2020, 713: 136389.
- [68] Pan F, Guo ZR, Cai Y, Liu HT, Wu JY, Fu YY, Wang B, Gao AG. Kinetic exchange of remobilized phosphorus related to phosphorus-iron-sulfur biogeochemical coupling in coastal sediment. *Water Resources Research*, 2019, 55(12): 10494–10517.
- [69] Lin P, Klump JV, Guo LD. Dynamics of dissolved and particulate phosphorus influenced by seasonal hypoxia in Green Bay, Lake Michigan. *Science of the Total Environment*, 2016, 541: 1070–1082.
- [70] Schulz-Vogt HN, Pollehne F, Jürgens K, Arz HW, Beier S, Bahlo R, Dellwig O, Henkel JV, Herlemann DPR, Krüger, S, Leippe T, Schott T. Effect of large magnetotactic bacteria with polyphosphate inclusions on the phosphate profile of the suboxic zone in the Black Sea. *The ISME Journal*, 2019, 13(5): 1198–1208.
- [71] Fernandes GL, Shenoy BD, Menezes LD, Meena RM, Damare SR. Prokaryotic diversity in oxygen depleted waters of the Bay of Bengal inferred using culture-dependent and -independent methods. *Indian Journal of Microbiology*, 2019, 59(2): 193–199.
- [72] Liu XH, Sen B, Zhao Y, Bai MH, He YD, Xie YX, Li JY, Wang GY. Gradients of three coastal environments off the south china sea and their impacts on the dynamics of heterotrophic microbial communities. *Science of the Total Environment*, 2019, 659: 499–506.
- [73] Padilla CC, Bristow LA, Sarode N, Garcia-Robledo E, Gómez Ramírez E, Benson CR, Bourbonnais A, Altabet MA, Girguis PR, Thamdrup B, Stewart FJ. NC10 bacteria in marine oxygen minimum zones. *The ISME Journal*, 2016, 10(8): 2067–2071.
- [74] Bandekar M, Ramaiah N, Jain A, Meena RM. Seasonal and depth-wise variations in bacterial and archaeal groups in the Arabian Sea oxygen minimum zone. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2018, 156: 4–18.

- [75] Rajpathak SN, Banerjee R, Mishra PG, Khedkar AM, Patil YM, Joshi SR, Deobagkar DD. An exploration of microbial and associated functional diversity in the OMZ and non-OMZ areas in the Bay of Bengal. *Journal of Biosciences*, 2018, 43(4): 635–648.
- [76] Matys ED, Sepúlveda J, Pantoja S, Lange CB, Caniupán M, Lamy F, Summons RE. Bacteriohopanepolyols along redox gradients in the humboldt current system off northern Chile. *Geobiology*, 2017, 15(6): 844–857.
- [77] Shenoy DM, Suresh I, Uskaikar H, Kurian S, Vidya PJ, Shirodkar G, Gauns MU, Naqvi SWA. Variability of dissolved oxygen in the Arabian Sea oxygen minimum zone and its driving mechanisms. *Journal of Marine Systems*, 2020, 204: 103310.
- [78] Fernandes GL, Shenoy BD, Damare SR. Diversity of bacterial community in the oxygen minimum zones of Arabian Sea and bay of Bengal as deduced by illumina sequencing. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 10: 3153.
- [79] Qian G, Wang J, Kan JJ, Zhang XD, Xia ZQ, Zhang XC, Miao YY, Sun J. Diversity and distribution of anammox bacteria in water column and sediments of the Eastern Indian Ocean. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 2018, 133: 52–62.
- [80] Bandekar M, Ramaiah N, Meena RM. Diversity and abundance of denitrifying and anammox bacteria from the Arabian Sea oxygen minimum zone. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2018, 156: 19–26.
- [81] Sun X, Kop LFM, Lau MCY, Frank J, Jayakumar A, Lückner S, Ward BB. Uncultured *Nitrospina*-like species are major nitrite oxidizing bacteria in oxygen minimum zones. *The ISME Journal*, 2019, 13(10): 2391–2402.
- [82] Wang GY, Bai MH, Xie YX, Song ZQ, Xie ND, Zhang S. Perspective and significance of unicellular protists in ocean carbon sink. *Microbiology China*, 2018, 45(4): 886–892. (in Chinese)  
汪光义, 白默涵, 谢云轩, 宋智泉, 谢宁栋, 张赛. 单细胞原生生物在海洋碳汇研究中的重要性和展望. *微生物学通报*, 2018, 45(4): 886–892.
- [83] Wang YQ, Sen K, He YD, Xie YX, Wang GY. Impact of environmental gradients on the abundance and diversity of planktonic fungi across coastal habitats of contrasting trophic status. *Science of the Total Environment*, 2019, 683: 822–833.
- [84] Wang X, Singh P, Gao Z, Zhang XB, Johnson ZI, Wang GY. Distribution and diversity of planktonic fungi in the west pacific warm pool. *PLoS One*, 2014, 9(7): e101523.
- [85] Xu ZM, Wang M, Wu WX, Li YF, Liu Q, Han YY, Jiang Y, Shao HB, McMinn A, Liu HB. Vertical distribution of microbial eukaryotes from surface to the Hadal zone of the Mariana trench. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 2023.
- [86] Parris DJ, Ganesh S, Edgcomb VP, DeLong EF, Stewart FJ. Microbial eukaryote diversity in the marine oxygen minimum zone off northern Chile. *Frontiers in Microbiology*, 2014, 5: 543.
- [87] Duret MT, Pachiadaki MG, Stewart FJ, Sarode N, Christaki U, Monchy S, Srivastava A, Edgcomb VP. Size-fractionated diversity of eukaryotic microbial communities in the Eastern Tropical North Pacific oxygen minimum zone. *FEMS Microbiology Ecology*, 2015, 91(5): fiv037.
- [88] Duan YB, Xie ND, Song ZQ, Ward CS, Yung CM, Hunt DE, Johnson ZI, Wang GY. A high-resolution time series reveals distinct seasonal patterns of planktonic fungi at a temperate coastal ocean site (Beaufort, North Carolina, USA). *Applied and Environmental Microbiology*, 2018, 84(21): e00967-18.
- [89] Tang XX, Yu LB, Xu W, Zhang XS, Xu XST, Wang QL, Wei SP, Qiu YK. Fungal diversity of deep-sea sediments in mid-oceanic ridge area of the east pacific and the south Indian Oceans. *Botanica Marina*, 2020, 63(2): 183–196.
- [90] Jebaraj CS, Raghukumar C, Behnke A, Stoeck T. Fungal diversity in oxygen-depleted regions of the Arabian Sea revealed by targeted environmental sequencing combined with cultivation. *FEMS Microbiology Ecology*, 2010, 71(3): 399–412.

# Advances in biogeochemical cycles and microbial diversity in the oxygen minimum zone

Rui Jin<sup>1,2#</sup>, Yaodong He<sup>1,2#</sup>, Jiaqian Li<sup>1,2</sup>, Guangyi Wang<sup>1,2\*</sup>

<sup>1</sup> School of Environmental Science and Engineering, Tianjin University, Tianjin 300072, China

<sup>2</sup> Center for Marine Environmental Ecology, Tianjin University, Tianjin 300072, China

**Abstract:** Oxygen minimum zones (OMZs) are characterized with special hydrodynamic and vertical oxygen profiles and are the main areas of nitrogen loss through fascinating biogeochemical reactions. The presence of OMZs affects the abundance, diversity, distribution, and respiration of plankton. There are some extensive reaction in OMZs, such as denitrification, anammox, anaerobic oxidation of methane, and cryptic anaerobic sulfide oxidation, which are the key parts of the ocean material cycle. Under the influence of human activities and global warming, the area of the OMZs is also expanding. The changes of the ocean hypoxic environment can be determined by microbial diversity and the stability of the community structure, so it is necessary to understand the diversity level of the area. With limited understanding of the biogeochemical cycle and microbial diversity in OMZs, the comprehensive discussion on the biogeochemical, microbiological and ecological features of OMZs remains to be rare. Particularly, there are still many gap knowledge on the microbial activity, community structure stability and metabolic network in these hypoxic environments of the world's ocean. This paper summarized the distribution and biogeochemical features of these marine hypoxic environments, and particularly discussed nutrient cycling processes and microbial communities in OMZs. Finally, it identified the current information gap and pointed out the future research directions in these interesting ocean habitats.

**Keywords:** marine hypoxic environments, microorganism, biogeochemical cycle, OMZs, microbial diversity

(本文责编: 张晓丽)

Supported by the Deep Sea Biological Resources Plan (DY135-B2-09) and by the National Key Research and Development Project (2017YFC1404501)

<sup>#</sup>Those authors contributed equally to this work.

<sup>\*</sup>Corresponding author. E-mail: gywang@tju.edu.cn

Received: 29 September 2020; Revised: 17 November 2020; Published online: 14 December 2020

汪光义, 2000 年在美国加州大学戴维斯分校, 获得微生物博士学位, 同年进入加州大学伯克利分校化学工程系进行博士后研究, 之后, 在夏威夷大学海洋学系任教多年。2009 年回国, 任北京大学深圳研究生院特聘教授, 组建了北京大学藻类新能源重点工程实验室, 并兼任主任。2013 年至今为天津大学特聘教授、博士生导师, 并担任天津大学环境科学与工程学院“海洋生态环境研究中心”主任。主要从事海洋异养真核微生物生态方面的研究, 具体研究领域包括海洋真菌和异养原生生物生态、地质化学及生物技术等, 目前已发表 SCI 论文 60 余篇, 担任 2 本国际期刊编委, 曾被邀为 25 家国际知名杂志审稿。

