

北极地区深海微生物研究进展及对策

李友训¹, 关翔宇², 高焱¹, 黄博¹, 王先磊¹, 王继业¹

(1. 青岛国家海洋科学研究中心, 山东 青岛 266071; 2. 中国地质大学(北京), 北京 100083)

摘要: 对北极地区深海微生物研究进展进行了综述和展望分析, 并提出强化我国北极深海微生物研究的对策, 以期对相关研究和决策提供参考。综述表明北极深海微生物具有丰富的多样性, 是数量巨大的遗传基因资源承载者, 群落结构表现出显著的空间分布差异, 在北极深海食物链中可能发挥着基础性作用。展望分析提出聚焦北极深海这一特殊的极端环境, 开展微生物多样性和地理分布特征研究、新颖遗传生化功能挖掘以及多尺度生态系统下微生物与环境变化的研究具有重要意义和价值。建议我国顶层布局、构建北极深海微生物协同研究体系, 提升专用配套仪器装备保障能力, 全面推进相关研究工作。

关键词: 北极; 深海; 微生物

中图分类号: P7; Q938 文献标识码: A

文章编号: 1000-3096(2016)12-0138-08

doi: 10.11759/hyxx20160318001

1977 年, 美国阿尔文号深潜器在加拉帕戈斯群岛发现“海底生命绿洲”^[1], 开启了人类研究深海生物的新时代。近 20 a 来, 伴随大洋钻探等综合性国际海洋研究计划的实施, 在分子生物学、生物地球化学等交叉学科技术的支撑下, 深海微生物研究不断升温, 已在生态系统与全球环境变化^[2]、海洋生物地球化学循环^[3]、新型先导化合物发现^[4-5]、生物与遗传资源多样性^[6]等领域取得重要突破。北冰洋是地球上独特的极端环境地区, 大部分海域长为冰面覆盖, 为微生物进化提供了得天独厚的极端条件^[7], 被认为是地球微生物资源宝库之一。但与此同时, 极端条件也加大了北极地区深海微生物研究的难度, 每一项关于该地区深海微生物的研究都来之不易。目前, 相关研究进展已经初步揭示了北极地区深海微生物具有独特的生理生化功能、可观的遗传基因资源蕴藏^[8], 展示出巨大的资源开发潜力。同时, 根据北极地区生态系统演变研究的结果^[9], 微生物在北极加速变暖及全球环境变化中的角色与作用亟待深入解析^[10]。本文对北极地区深海微生物研究进展进行了综述和展望分析, 并提出我国在该地区加强深海微生物研究的对策, 以期对相关研究工作提供参考, 为相关部门部署北极研究战略提供依据。

1 北极地区深海微生物研究的主要进展

1.1 微生物群落结构及分布特征

1.1.1 生物多样性及优势种群信息

相关研究表明, 北极地区深海微生物存在丰富

的多样性。例如在近太平洋的北极深海沉积物中, 细菌群落由变形菌(Proteobacteria)、酸杆菌(Acidobacteria)、拟杆菌(Bacteroides)、绿弯菌(Chloroflexi)、放线菌(Actinobacterium)等 13 个门及暂时无法鉴定归类的类群组成, 其中优势种群是 γ -变形菌(γ -Proteobacteria)等变形细菌^[11-12]。对楚科奇海、白令海等海区深海沉积物的微生物多样性研究发现, 细菌群落组成涵盖的门类情况大体相似, 但优势种群往往各有不同^[13-14]。在北极点附近 3 500 m 深的深海沉积物中, 硫还原细菌和化能自养细菌是优势细菌种群, 其中变形菌、拟杆菌和绿弯菌分别占细菌群落的 47.25%、46.02%和 3.34%。甲烷氧化奇古菌(Thaumarchaeota)和产甲烷广古菌(Euryarchaeota)是该站点的古菌优势种群, 分别占 96.66%和 3.21%^[15]。在北冰洋扩张脊玄武岩中发现了 γ -变形菌等分属 8 个门的细菌和 Marine Group I(MGI)泉古菌(Crenarchaeota)^[16]。此外, 对斯瓦尔巴特群岛附近沉积物的研究发现 *Beggiatoa* 硫细菌广泛存在。该菌在罕见生物圈十分常见, 能够积累

收稿日期: 2016-03-18; 修回日期: 2016-05-19

基金项目: 中国海洋发展研究中心青年项目(AOCQN201312); 山东省软科学研究计划(2016RKF01011)

[Foundation: Foundation of China Association of Marine Affairs, No.AOCQN201312; Soft Science Research Project of Shandong Province, No. 2016RKF01011]

作者简介: 李友训(1976-), 男, 山东青州人, 博士, 副研究员, 电话: 0532-85834223, E-mail: liyouxun@126.com; 王继业(1964-), 通信作者, 男, 山东龙口人, 博士, 研究员, 电话: 0532-85800376, E-mail: wjy@nocq.org

硝酸盐, 研究发现其活性没有受到低温影响, 但没有发现该菌对当地硫还原过程的重要贡献^[17]。

1.1.2 空间分布特征

多项研究表明北极地区深海微生物群落在宏观尺度上具有显著的空间差异化分布特征。在加拿大和格陵兰之间的 Baffin 湾的北部, 大陆架沉积物中微生物丰度较高, 深海海盆中部微生物较少, 硫酸盐与硫酸盐还原基因(*dsra*)在分布上存在相关性。其中锰和铁是影响群落结构的主要地球化学参数, 有机质的丰度是影响微生物多样性和丰度的重要因素^[18]。根据 2002~2006 年连续 5 a 对白海的研究, 水体深部的微生物群落结构比较稳定, 但沉积物中微生物参与碳、硫等元素循环的速率比楚科奇海、喀拉海海区偏低, 例如表层沉积物中细菌的硫还原效率仅有 18~260 $\mu\text{g}/(\text{dm}^3 \cdot \text{d})$ ^[19]。在北冰洋洋中脊, 深海古菌类群(DSAG)在来自 52 个界面的总群落中约占 50%, 甚至在个别界面群落全部由 DSAG 组成。环境因子分析表明该分布规律与有机碳、氧化铁及可溶性铁、锰密切相关, DSAG 可能直接或间接参与铁、锰元素循环^[20]。

北极地区深海微生物的差异化空间分布在局部环境中以成层分布的形式体现。在弗拉姆海峡水深 1 200~5 600 m 的断面上, 随着深度增加, 海底表层沉积物中细菌生命力和丰度明显下降。在沉积物柱面上, 从 1 cm 表层到 5 cm 深度, 细菌生命力从 20%~60% 下降为 10%~40%^[21]。取自被冰面长年覆盖的罗曼诺夫海岭水深 1 200 m 处, 长为 428 m 的沉积物柱, 从上到下可分为氨氧化、溶解有机碳和硫氧化 3 层。其中细菌群落分布显示出明显的逐层特征, 而古菌只能在最底层检测到^[22]。取自北冰洋洋中脊, 长度为 2 m 的沉积物柱中, 微生物群落也展现出显著的成层分布特征, 这一分布特征与总有机碳、铁、锰以及孔隙水中的硫酸盐浓度等环境因子存在显著相关性^[20]。基于氢酶活性分析的研究表明罗曼诺夫海岭海底内部微生物氢酶活性只能在沉积物表面 190 m 以下检测到, 尤其在下层含有机碳多的环境中酶活较强, 最大值出现在沉积物表面以下 270 m 的位置, H_2 代谢速率达 80 $\text{nmol}/(\text{g} \cdot \text{min})$ ^[23]。在西伯利亚北极地区 37~3 427 m 深的海水中, 细菌群落的酶活、氧消耗及矿化作用密切相关, 表现出受可利用能源即腐殖质沉积流影响的成层分布特性^[24]。对 Baffin 湾 40 个沉积物样品的高通量测序结果显示, 在洋底沉积物表面以下 0~4.7 m, 随着深度增加, 微生物多样性

表现出迅速下降的趋势^[25], 主要原因可能是受有机质含量迅速下降的影响。

1.2 在深海食物链中的作用

一系列研究直接或间接证明微生物是北极深海生态系统的主要初级生产者。对北大西洋北侧西南巴伦支海 Hakon Mosby 泥火山附近微小底层生物(包括微生物和小型底栖生物)的研究表明, 在火山口上生物量、酶生化活性比周边环境显著升高。原因可能是火山口区域提供了更多的化学元素, 引发了更多的微生物化能合成作用, 从而在寡营养的深海环境中形成了“化能合成绿洲”, 直接支撑了小型底栖生物的繁荣^[26]。对 Hausgarten 观测站附近深海断面连续 5 a 的研究表明, 小型底栖生物群落结构与细菌丰度、微生物酶活有显著相关性^[27]。对北冰洋扩张脊海底玄武岩中微生物群落的富集培养研究发现无机自养的产甲烷古菌和铁还原细菌广泛存在, 其介导的元素循环可能在低温海底环境变化中发挥着重要作用^[16]。一项对 Knipovich 海岭附近、3 500 m 深处活动泥火山微生物群落的研究表明, 最早移植到新生岩石上生长的细菌主要是 γ -和 ϵ -变形菌等自养细菌, 古菌则都属泉古菌门^[28]。另一项研究表明, 生活在北极深海的线虫类在同样的供给条件下, 优先利用细菌提供的有机碳, 却对上层由浮游植物提供的有机碳利用程度较差, 为微生物在北极深海食物链中的基础性作用提供了有力证明^[29]。

1.3 遗传资源

北极深海储存的数量巨大、独特的遗传基因资源在部分研究中得到初步揭示。对北极地区深海环境样品 18S rDNA 的大规模平行测序分析表明, 仅在平均 0.5 g 左右的沉积物样品中, 就可得到 7 500 条左右的特异性序列。这些序列既包括在当地深海生存的真核生物信息, 也包括部分从上层海水中游离沉淀而来的遗传资源。由于北极特殊的低温环境, 与其他海域相比具备更有利于环境 DNA 保存的特征, 因此可以认为北极深海是全球 DNA 资源的重要仓库之一^[8]。在另一项报道中发现, 在东弗拉姆海峡 Hausgarten 观测站的不同水深截面(水深 1 284~3 535 m、长度 54 km)和等深截面(水深 2 500 m、长度 123 km)上, 微生物稀有种群^[6, 30-31]比例高达 62%, 表明北极地区存在独特的深海遗传资源^[32-33]。2014 年, 通过宏基因组测序, 拼接出北极斯瓦尔巴特群岛附近 2 株深海甲烷氧化古菌(AOA)基因组框架图。这 2 个框架

图中具有特殊的基因岛, 内含与细胞壁生物合成、渗透压耐受、抗菌活性等有关特殊基因, 为深入解析北极深海甲烷氧化古菌的代谢活性与遗传功能, 提供了重要数据基础^[34]。利用我国第3次北极科考在S24站位采集的深海沉积物构建的宏基因组文库, 成功筛选出几乎包含几丁质脱乙酰酶全部功能区域的克隆, 并得到了基因克隆表达分析结果的初步验证^[35]。

1.4 生理生化功能

1.4.1 群落活性

对东弗拉姆海峡深海微生物群落的原位富集分析表明, 在加入外源甲壳素供给1周内, 微生物群落丰度、甲壳素代谢活性均无明显改变, 但群落结构的T-RFLP分析图谱会发生变化。连续供给1a之后, 微生物数量、代谢活性都明显增强^[36]。同样在弗拉姆海峡Hausgarten观测站附近2500m的深海环境中, 对人工沉积物、处理过的深海沉积物, 在几丁质供给下的微生物群落演变分析表明, 沉积物颗粒越小, 有机物含量越多, 微生物多样性和活性就越高。加入外源几丁质的沉积物样品与未加几丁质的样品相比, 需1a左右才能观察到明显的群落活性差异^[37]。

1.4.2 特殊代谢活性

一株从北极寒冷沉积物环境(-1℃)中分离的细菌*Colwellia psychrerythraea* strain 34H, 加入自身的细胞外多糖(EPS), 比加入其他防冻剂, 更易于从-80℃复苏, 有望在超低温冷冻辅助剂领域进行开发利用^[38]。在Baffin湾沉积物中发现属于*Burkholderiales*目的变形菌, 与铁锰等金属密切相关, 可能参与金属还原^[25]。从楚科奇海台到马卡洛夫海盆深海环境中分离出*Cyclocasticus*等多种能在低温下降解、矿化多聚环状芳香烃化合物的微生物^[39], 为多聚环状芳香烃化合物生物降解研究提供了新的思路。对来自斯瓦尔巴特群岛附近深海沉积物中嗜热脱硫菌(*Desulfotomaculum* spp.)的研究发现, 在50℃环境条件下, 可培养出与原位环境不同的硫氧化、矿化代谢组合^[40], 随着北极地区气候加速变暖, 该类细菌组合可能会在群落及环境变化中发挥更重要的作用。在西南巴伦支海麻面海区, 发现高浓度微生物源霍烷, 表明该地区微生物可能对有机物有很强的转化降解能力, 为寻找耐受、降解石油污染微生物提供了线索^[41]。一项研究从北冰洋Jan Mayen热液活动区分离到嗜热的*Geobacillus* sp. 12AMOR1, 从该菌基因组克隆、表达获取的淀粉酶能够在76.4℃具有稳定的淀粉降解能力, 展现了良好的应用前景^[42]。从我国第4次北极科

考水深3156m处采集的海洋沉积物分离到19株细菌, 利用平板扩散法筛选获得了对植物病原真菌尖刀镰孢菌(*Fusarium oxysporum*)具有明显抑制作用的活性菌株^[43]。从采自马卡洛夫海盆4000m的深沉积物样品分离到的*Sphingobium* sp. strain C100, 能够在25℃条件下降解萘、二甲基萘、菲等化合物, 其基因组框架图已公布^[44]。此外, 对来自北冰洋楚科奇海和加拿大海盆、水深超过2000m的沉积物中分离得到的70余株放线菌进行基因分析、抗菌活性检测和发酵化合物分析, 结果表明蕴藏着聚酮化合物等种类丰富、结构新颖的次级代谢产物, 具有巨大的药用潜力^[45]。

1.5 新型微生物菌株分离

从西北冰洋1149m深海沉积物中分离到革兰氏阴性、杆状、非运动性菌株PAMC 27266^T, 经系统发育、基因组及脂肪酸分析将该菌株鉴定为新种*Sediminicola arcticus* sp. nov.的模式菌株^[46]。从我国第4次北极考察中在马卡洛夫海盆4000m水深采集的沉积物样品中分离到革兰氏阴性、氧化酶阴性、过氧化氢酶弱阳性、杆状、具有鞭毛运动活性的菌株D104^T, 经系统发育、脂肪酸等分析, 鉴定为新种*Marinomonas profundimaris* sp. nov.的模式菌株^[47]。从北冰洋Mohs中脊约600m深的氢氧化铁沉积低温环境中分离到属于*Planctomycetales*目的菌株Pr1d^T, 经过系统发育和生化特征分析, 被鉴定为新属新种*Bythoypirellula goksoyri* gen. nov., sp. nov.的模式菌株^[48]。中国极地研究中心从北极地区3050m深海沉积物中分离到玫瑰考克氏菌*Kocuria rosea* ATCC 187^T^[49]。从喀拉海555m深水沉积物中分离得到三株在该水深独有的真菌, 分别为Ascomycete gen. sp., *Gliomastix luzulae* (Fuckel)和*Phoma* sp.^[50]。我国第2次北极科考在2200m水深采集的沉积物中分离得到了菌株BSs20135^T, 经过多相分类研究, 结果表明该菌株代表新种*Glaciecola arctica* sp. nov.^[51-52]。

2 北极地区深海微生物研究展望

大洋钻探等重大研究计划的实施和交叉学科技术的发展使深海微生物研究逐渐成长为具有重要科学意义的交叉学科方向^[53]。相关研究已在热液活动区等典型的深海极端环境取得初步突破^[54-55]。北极深海是地球上独一无二的极端环境^[56], 目前正面临着环境急剧变化的冲击。尽管该地区微生物研究刚刚起步, 但其科学意义、应用前景值得期待。

2.1 多样性和地理分布研究

目前对北极地区深海细菌和古菌群落组成的研究不多,对真菌多样性研究的报道几乎没有。仅有的研究数据难以全面体现该地区深海微生物的多样性、时空演变及地理分布特征,成为进一步开展功能分析、研究环境演变等重大科学问题的制约因素。因此,从更广的环境覆盖度上开展多样性及地理分布研究,获得足够的群落结构和优势种群数据,形成系统的数据体系,是北极地区深海微生物研究需要解决的基础问题。特别是在目前北极环境面临急剧变化的情况下,这一研究需求显得尤为迫切。目前深海微生物的实验室研究技术已经具备一定的基础,但从北极深海采集样品的难度、乃至在北极各种深海环境直接观测微生物多样性的技术还存在严重局限。

2.2 新颖生理生化功能的发掘

根据前文所述,现有的报道尽管数量少,但已初步揭示了北极深海微生物个体特殊的生理生化功能,一定程度上展示了在医药、食品工业等领域的应用潜力。此外,系统发育和功能基因分析也为北极深海微生物的独特性和功能价值研究提供了一些线索。目前陆地微生物资源大多经过反复筛选,可利用的生理生化功能与活性逐渐枯竭^[57],北极深海微生物作为独特功能的物质承载,在新颖生理和遗传功能的发掘方面具有重大潜力。首先是针对北极深海微生物的精细化环境模拟、培养及鉴定研究将会不断解析特殊的生理生化功能。其次是大数据分析方法和思维将有助于从基础数据中获取新颖的遗传规律,发现独特的功能。第三,借助深海装备技术和微观物理观测方法,对北极地区深海环境原位研究将解析微生物功能提供直接证据。

2.3 微生物与环境变化研究

在北极深海部分站点,相关研究已经初步揭示了微生物群落结构及代谢水平受外源营养物质影响的一些变化规律;发现了在改变培养温度条件下,可富集出与原位培养不同的代谢组合。深海微生物在全球气候和环境演变中发挥着一定的调节作用,这一科学问题已经在其他海区的研究中获得证实^[3, 58],但北极深海微生物群体在全球物质和能量循环过程中发挥的作用、全球变化对北极深海微生物多样性的影响等基础性重大科学问题,至今未见相关报道。在当前北极加速变暖的形势下,解析北极深海微生物群落结构演变及其与环境变化的相互关系将具有重

大科学意义。首先,建立整个北极、区域、深海及生境等不同尺度的生态系统模型,分别解析北极地区深海微生物在不同尺度生态系统中的功能,同时研究深海微生物影响不同尺度生态系统之间交互作用的规律,是全面解析北极深海微生物与环境演变关系的研究重点。其次,北极地区深海微生物在碳、氮、硫等重要元素循环中的作用和角色将很可能是解释区域环境变化规律的重要因素。最后,深海微生物在北极地区不同界面能量传递中的作用同样具有重要研究价值。

3 强化北极地区深海微生物研究的策略建议

由于大部分海区长年被冰面覆盖等因素制约,目前北极深海微生物研究主要依托于综合大洋钻探计划、极地计划及国家层面的北极科考工作,相比热液活动区等热点海域研究数量和进展比较落后。北极地区是全人类共同的资源和财富,我国一直致力于积极参与北极事务,在北极地区深海微生物研究方面已形成一定基础。主要依托于我国第2、3、4次北极科考采集的样品,在多样性研究、功能基因分析、菌株分离及活性筛选方面开展了一系列工作,解析了北极太平洋扇区等海域深海微生物群落的结构、分离到了多种具有特殊生理功能或新颖的微生物菌株、通过宏基因组学方法尝试了功能基因的分离等。但我国目前北极深海微生物研究的系统性、精确性水平还有一定差距,对理论与资源竞争的科技支撑力度亟待提高。随着新一轮蓝色圈地运动,该地区资源、权益竞争日趋白热化,深海微生物研究与开发需求日益迫切。面对日趋严峻的竞争形势,立足科技体制机制改革的契机,应当从全国层面宏观布局,强化北极地区深海微生物研究。

3.1 将深海微生物生态与资源研究列入北极科考工作的重要内容

将深海微生物研究列入国家北极科考工作的重要部署。一是依托北极黄河站,开展包括深海微生物在内的深海生态系统综合研究工作,重点研究深海微生物在不同尺度生态系统中的作用。二是将资源调查、开发利用、生物多样性、全球环境变化等北极地区深海微生物研究内容列入极地认知、海洋权益维护、环境安全等具有重大意义的综合性研究项目。三是在适当时机,推动高水平、广泛国际合作的

北极研究计划, 占据相关领域的国际前沿, 发挥科技在资源、权益竞争中的作用。

3.2 发展协同创新体系, 推进北极地区深海微生物研究

以科技体制改革为契机, 发展完善我国北极地区深海微生物协同创新研究体系。一是以布局一批重点项目为抓手, 吸引海洋地质、生态、化学、生物物理等交叉学科领域科技力量积极开展深海微生物研究, 有效整合提升研究水平。二是以学会或创新联盟等形式, 推动资源调查、基础研究、开发研究等各环节的有效衔接与数据共享。三是在研究北极深海微生物资源及其与全球环境安全领域, 积极倡导军民融合科技发展。

3.3 提升深海微生物研究专用配套仪器装备保障能力

开发专用仪器、突破技术封锁, 推进深海微生物资源与开发研究专用仪器装备国产化, 全面提升保障能力。一是借鉴我国深海拖曳系统、深海多波束等重要海洋仪器装备开发经验, 突破国外技术封锁, 依托我国蛟龙、海马等深潜装备, 独立研发深海原位采样装置、深海原位培养装置、深海生物量原位监测设备等深海微生物研究专用仪器等。二是围绕深海微生物研究需求, 整合机械、电子、光学等交叉学科技术, 研发特色采样、处理、培养及分析装备, 为深海微生物研究提供设备保障。三是改进、优化物理化学等微观研究装备与仪器, 将北极深海微生物原位观测研究向微观尺度推进。

参考文献:

- [1] Corliss J B, Dymond J, Gordon L I, et al. Submarine thermal springs on the Galapagos Rift[J]. *Science*, 1979, 203(4385): 1073-1083.
- [2] Head I M, Jones D M, Larter S R. Biological activity in the deep subsurface and the origin of heavy oil[J]. *Nature*, 2003, 426(6964): 344-352.
- [3] Steinberg D K, Carlson C A, Bates N R, et al. Overview of the US JGOFS Bermuda Atlantic Time-series Study (BATS): a decade-scale look at ocean biology and biogeochemistry[J]. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography*, 2001, 48(8-9): 1405-1447.
- [4] Wang Yanting, Xue Yarong, Liu Changhong. A brief review of bioactive metabolites derived from deep-sea fungi[J]. *Marine Drugs*, 2015, 13(8): 4594-4616.
- [5] Thornburg C C, Zabriskie T M, McPhail K L. Deep-sea hydrothermal vents: potential hot spots for natural products discovery?[J]. *Journal of Natural Products*, 2010, 73(3): 489-499.
- [6] Sogin M L, Morrison H G, Huber J A, et al. Microbial diversity in the deep sea and the underexplored "rare biosphere"[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103(32): 12115-12120.
- [7] Callaghan T V, Bjorn L O, Chernov Y, et al. Biodiversity, distributions and adaptations of Arctic species in the context of environmental change[J]. *Ambio*, 2004, 33(7): 404-417.
- [8] Pawlowski J, Christen R, Lecroq B, et al. Eukaryotic richness in the abyss: insights from pyrotag sequencing[J]. *Plos One*, 2011, 6(4): e18169. doi: 10.1371/journal.pone.0018169.
- [9] Post E, Forchhammer M C, Bret-Harte M S, et al. Ecological dynamics across the Arctic associated with recent climate change[J]. *Science*, 2009, 325(5946): 1355-1358.
- [10] Vincent W F. Microbial ecosystem responses to rapid climate change in the Arctic[J]. *Isme Journal*, 2010, 4(9): 1089-1090.
- [11] Li Huirong, Yu Yong, Luo Wei, et al. Bacterial diversity in surface sediments from the Pacific Arctic Ocean[J]. *Extremophiles*, 2009, 13(2): 233-246.
- [12] 苏玉环, 李会荣, 李筠, 等. 北极太平洋扇区深海沉积物的细菌多样性研究[J]. *高技术通讯*, 2006, 16(7): 752-756.
Su Yuhuan, Li Huirong, Li Yun, et al. Investigation on bacterial diversity of deep-sea sediments from Pacific Arctic[J]. *Chinese High Technology Letters*, 2006, 16(7): 752-756.
- [13] 陈丽蓉. 北极深海沉积物中微生物的多样性研究[D]. 杭州: 浙江理工大学, 2012.
Chen Lirong. The investigation on microbial diversity of Arctic deep sea sediments[D]. Hangzhou: Zhejiang Sci-Tech University, 2012.
- [14] 李莎. 北极深海沉积物中细菌多样性的研究[D]. 武汉: 华中师范大学, 2010.
Li Sha. The investigation on microbial diversity of Arctic deep sea sediment[D]. Wuhan: Central China Normal University, 2010.
- [15] Li Yan, Liu Quan, Li Chaolun, et al. Bacterial and archaeal community structures in the Arctic deep-sea sediment[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2015, 34(2): 93-113.
- [16] Lysnes K, Thorseth I H, Steinsbu B O, et al. Microbial community diversity in seafloor basalt from the Arctic spreading ridges[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2004, 50(3): 213-230.

- [17] Jørgensen B B, Dunker R, Grönke S, et al. Filamentous sulfur bacteria, *Beggiatoa* spp., in arctic marine sediments (Svalbard, 79°N)[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2010, 73(3): 500-513.
- [18] Algora C, Gründger F, Adrian L, et al. Geochemistry and microbial populations in sediments of the Northern Baffin Bay, Arctic[J]. Geomicrobiology Journal, 2013, 30(8): 690-705.
- [19] Savichev A S, Rusanov I I, Zakharova E E, et al. Microbial processes of the carbon and sulfur cycles in the White Sea[J]. Microbiology, 2008, 77(6): 734-750.
- [20] Jørgensen S L, Thorseth I H, Pedersen R B, et al. Quantitative and phylogenetic study of the Deep Sea Archaeal Group in sediments of the Arctic mid-ocean spreading ridge[J]. Frontiers in Microbiology, 2013, 4: 299. doi: 10.3389/fmicb.2013.00299.
- [21] Quéric N V, Soltwedel T, Arntz W E. Application of a rapid direct viable count method to deep-sea sediment bacteria[J]. Journal of Microbiological Methods, 2004, 57(3): 351-367.
- [22] Forschner S R, Sheffer R, Rowley D C, et al. Microbial diversity in Cenozoic sediments recovered from the Lomonosov Ridge in the Central Arctic Basin[J]. Environmental Microbiology, 2009, 11(3): 630-639.
- [23] Soffientino B, Spivack A J, Smith D C, et al. Hydrogenase activity in deeply buried sediments of the Arctic and North Atlantic Oceans[J]. Geomicrobiology Journal, 2009, 26(7): 537-545.
- [24] Bienhold C, Boetius A, Ramette A. The energy-diversity relationship of complex bacterial communities in Arctic deep-sea sediments[J]. Isme Journal, 2012, 6(4): 724-732.
- [25] Algora C, Vasileiadis S, Wasmund K, et al. Manganese and iron as structuring parameters of microbial communities in Arctic marine sediments from the Baffin Bay[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2015, 91(6): pii: fiv056. doi: 10.1093/femsec/fiv056.
- [26] Soltwedel T, Portnova D, Kolar I, et al. The small-sized benthic biota of the Hakon Mosby Mud Volcano (SW Barents Sea slope)[J]. Journal of Marine Systems, 2005, 55(3): 271-290.
- [27] Hoste E, Vanhove S, Schewe I, et al. Spatial and temporal variations in deep-sea meiofauna assemblages in the Marginal Ice Zone of the Arctic Ocean[J]. Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers, 2007, 54(1): 109-129.
- [28] Thorseth I H, Torsvik T, Torsvik V, et al. Diversity of life in ocean floor basalt[J]. Earth and Planetary Science Letters, 2001, 194(1-2): 31-37.
- [29] Ingels J, Van den Driessche P, De Mesel I, et al. Preferred use of bacteria over phytoplankton by deep-sea nematodes in polar regions[J]. Marine Ecology Progress Series, 2010, 406(12): 121-133.
- [30] Zinger L, Amaral-Zettler L A, Fuhrman J A, et al. Global patterns of bacterial beta-diversity in seafloor and seawater ecosystems[J]. Plos One, 2011, 6(9): doi: e2457010.1371/journal.pone.0024570.
- [31] Rappe M S, Giovannoni S J. The uncultured microbial majority[J]. Annual Review of Microbiology, 2003, 57: 369-394.
- [32] Jacob M, Soltwedel T, Boetius A, et al. Biogeography of deep-sea benthic bacteria at regional scale (LTER HAUSGARTEN, Fram Strait, Arctic)[J]. Plos One, 2013, 8(9): e72779. doi: 10.1371/journal.pone.0072779.
- [33] Buttigieg P L, Ramette A. Biogeographic patterns of bacterial microdiversity in Arctic deep-sea sediments (HAUSGARTEN, Fram Strait)[J]. Frontiers in Microbiology, 2015, 5: 660. doi: 10.3389/fmicb.2014.00660.
- [34] Park S J, Ghai R, Martin-Cuadrado A B, et al. Genomes of two new ammonia-oxidizing archaea enriched from deep marine sediments[J]. Plos One, 2014, 9(5): e96449. doi: 10.1371/journal.pone.0096449.
- [35] 贾志娟. 北极深海沉积物宏基因组文库构建及一种新的几丁质脱乙酰酶基因鉴定[D]. 武汉: 华中师范大学, 2012.
- Jia Zhijuan. Construction of metagenomic library of Arctic deep-sea sediment and identification of a novel chitin deacetylase gene[D]. Wuhan: Central China Normal University, 2012.
- [36] Kanoz C, Ramette A, Quéric N V, et al. Response of benthic microbial communities to chitin enrichment: an in situ study in the deep Arctic Ocean[J]. Polar Biology, 2008, 32(1): 105-112.
- [37] Kanoz C, Ramette A. Microbial colonisation of artificial and deep-sea sediments in the Arctic Ocean[J]. Marine Ecology-an Evolutionary Perspective, 2009, 30(4): 391-404.
- [38] Marx J G, Carpenter S D, Deming J W. Production of cryoprotectant extracellular polysaccharide substances (EPS) by the marine psychrophilic bacterium *Colwellia psychrerythraea* strain 34H under extreme conditions[J]. Canadian Journal of Microbiology, 2009, 55(1): 63-72.
- [39] Dong C, Bai X, Sheng H, et al. Distribution of PAHs and the PAH-degrading bacteria in the deep-sea sediments of the high-latitude Arctic Ocean[J]. Biogeosciences, 2015, 12(7): 2163-2177.
- [40] Hubert C, Arnosti C, Bruechert V, et al. Thermophilic anaerobes in Arctic marine sediments induced to mineralize complex organic matter at high temperature[J]. Environmental Microbiology, 2010, 12(4): 1089-1104.
- [41] Boitsov S, Petrova V, Jensen H K B, et al. Petroleum-related hydrocarbons in deep and subsurface

- sediments from South-Western Barents Sea[J]. Marine Environmental Research, 2011, 71(5): 357-368.
- [42] Wissuwa J, Stokke R, Fedoy A E, et al. Isolation and complete genome sequence of the thermophilic *Geobacillus* sp. 12AMOR1 from an Arctic deep-sea hydrothermal vent site[J]. Standards in Genomic Sciences, 2016, 11: 16. doi: 10.1186/s40793-016-0137-y.
- [43] 赵惠娅, 方海霞, 王燕, 等. 北极海洋沉积物可培养细菌多样性及抗植物病原真菌活性菌株筛选[J]. 广东农业科学, 2012, 39(17): 149-153.
- Zhao Huiya, Fang Haixia, Wang Yan, et al. Diversity of bacteria isolated from marine sediment of Arctic and screening of strains with antifungal activity against plant pathogenic fungi[J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2012, 39(17): 149-153.
- [44] Dong Chunming, Bai Xiuhua, Lai Qiliang, et al. Draft genome sequence of *Sphingobium* sp. strain C100, a polycyclic aromatic hydrocarbon-degrading bacterium from the deep-sea sediment of the Arctic Ocean[J]. Genome Announcements, 2014, 2(1): pii: e01210-13. doi: 10.1128/genomeA.01210-13.
- [45] 张迪. 北冰洋深海放线菌次生代谢基因与抗菌活性筛查及其产物分离研究[D]. 威海: 山东大学, 2013.
- Zhang Di. Deep marine sediment-derived actinomycetes of the Arctic Ocean: secondary metabolism genes analysis and anti-bacterial activity screening and products separation[D]. Weihai: Shandong University, 2013.
- [46] Hwang C Y, Lee I, Cho Y R, et al. *Sediminicola arcticus* sp. nov., a psychrophilic bacterium isolated from deep-sea sediment, and emended description of the genus *Sediminicola*[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2015, 65(Pt 5): 1567-1571.
- [47] Bai Xiuhua, Lai Qiliang, Dong Chunming, et al. *Marinomonas profundimaris* sp. nov., isolated from deep-sea sediment sample of the Arctic Ocean[J]. Antonie Van Leeuwenhoek International Journal of General and Molecular Microbiology, 2014, 106(3): 449-455.
- [48] Storesund J E, Ovreas L. Diversity of *Planctomycetes* in iron-hydroxide deposits from the Arctic Mid Ocean Ridge (AMOR) and description of *Bythopirellula goksoyri* gen. nov., sp nov., a novel *Planctomycete* from deep sea iron-hydroxide deposits[J]. Antonie Van Leeuwenhoek International Journal of General and Molecular Microbiology, 2013, 104(4): 569-584.
- [49] Yu Yong, Li Huirong, Zeng Yinxin, et al. Isolation and phylogenetic assignation of actinomycetes in the marine sediments from the Arctic Ocean[J]. Acta Oceanologica Sinica, 2005, 24(6): 135-142.
- [50] Bubnova E N. Fungal diversity in bottom sediments of the Kara Sea[J]. Botanica Marina, 2010, 53(6): 595-600.
- [51] Zhang Yanjiao, Zhang Xiyang, Mi Zihao, et al. *Glaciicola arctica* sp. nov., isolated from Arctic marine sediment[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2011, 61(Pt 10): 2338-2341.
- [52] 张燕娇. 深海和极地细菌的多项分类学研究及深海细菌 *Rheinheimera nanhaiensis* E407-8 的基因组学分析[D]. 济南: 山东大学, 2012.
- Zhang Yanjiao. Polyphasic taxonomy of bacterial from deep-sea and pole region and genomic analysis of *Rheinheimera nanhaiensis* E407-8 from deep-sea[D]. Jinan: Shandong University, 2012.
- [53] 党宏月, 宋林生, 李铁刚, 等. 海底深部生物圈微生物的研究进展[J]. 地球科学进展, 2005, 20(12): 1306-1313.
- Dang Hongyue, Song Linsheng, Li Tiegang, et al. Progresses in the studies of subseafloor deep biosphere microorganisms[J]. Advances in Earth Science, 2005, 20(12): 1306-1313.
- [54] Jannasch H W, Mottl M J. Geomicrobiology of deep-sea hydrothermal vents[J]. Science, 1985, 229(4715): 717-725.
- [55] Huber J A, Mark Welch D, Morrison H G, et al. Microbial population structures in the deep marine biosphere[J]. Science, 2007, 318(5847): 97-100.
- [56] Ramirez-Llodra E, Brandt A, Danovaro R, et al. Deep, diverse and definitely different: unique attributes of the world's largest ecosystem[J]. Biogeosciences, 2010, 7(9): 2851-2899.
- [57] Bhatnagar I, Kim S. Immense essence of excellence: marine microbial bioactive compounds[J]. Marine Drugs, 2010, 8(10): 2673-2701.
- [58] Schippers A, Neretin L N, Kallmeyer J, et al. Prokaryotic cells of the deep sub-seafloor biosphere identified as living bacteria[J]. Nature, 2005, 433(7028): 861-864.

Progress on microbial research in the deep Arctic

LI You-xun¹, GUAN Xiang-yu², GAO Yan¹, HUANG Bo¹, WANG Xian-lei¹, WANG Ji-ye¹

(1. National Oceanographic Center of Qingdao, Qingdao 266071, China; 2. China University of Geoscience, Beijing 100083, China)

Received: Mar. 18, 2016

Key words: the Arctic; deep-sea; micro-organisms

Abstract: To provide a reference to advance related research in China, this article reviews microbial research progress in the deep Arctic, discusses prospects, and makes recommendations for macro-strategies. The rich diversity and enormous genetic resource of deep Arctic micro-organisms is described. In addition, it is determined that microbial communities exist as distinct spatial and stratified distributions and are found to play an important role in the deep Arctic food web. It is of great value to study the diversity and bio-geography of the deep Arctic micro-organisms, identify their novel genetic and biochemical functions, and investigate their roles in multiscale ecosystems related to the global climate change. Therefore, a top-down design including a collaborative innovation system construction and developments of special deep-sea instruments are proposed to accelerate the deep Arctic microbial research in China.

(本文编辑: 刘珊珊)