

海洋氮循环控制着海洋初级生产力。近海生态系统中微生物是氮循环的重要贡献者, 研究近海微生物驱动的氮循环将有利于进一步理解并预测人类活动及气候变化对近海生态系统功能与服务的影响。

龚骏

微生物在近海氮循环过程的贡献与驱动机制

龚骏* 张晓黎

(中国科学院烟台海岸带研究所 环境微生物学实验室 山东 烟台 264003)

摘要: 人类活动导致海岸带氮超载而富营养化, 进而引起更多的生态环境问题。在全球变化背景下, 进一步揭示微生物驱动的氮循环过程的驱动机制及贡献, 对评价与预测近海生态系统服务功能变化、管理决策等至关重要。本文介绍了固氮、氨化、硝化、反硝化、硝酸盐铵化、厌氧氨氧化过程在近海多种生境沉积物中的生物地球化学(速率、通量、贡献)与微生物生态学(功能类群丰度)特征及时空变化规律, 阐述温度、溶氧、盐度、活性溶解有机碳、无机氮、沉水植物、底栖动物活动等因素对各过程速率的影响及对各竞争性类群或过程(氨氧化细菌/氨氧化古菌, 反硝化/硝酸盐铵化/厌氧氨氧化)的调控机制, 并简析了海岸带微生物氮循环研究所面临的机遇与挑战。

关键词: 近岸海洋环境, 富营养化, 海洋氮循环, 微生物生态, 生物地球化学

Contribution and mechanism of microbe-driving nitrogen cycling processes in coastal ecosystems

GONG Jun* ZHANG Xiao-Li

(Laboratory of Environmental Microbiology, Yantai Institute of Coastal Zone Research,
Chinese Academy of Sciences, Yantai, Shandong 264003, China)

Abstract: Human activities introduced increased amounts of nitrogen in coastal oceans, caus-

基金项目: 中科院重要方向性项目(No. KZCX2-YW-JC203); 国家自然科学基金项目(No. 41206155)

*通讯作者: Tel: 86-535-2109123; 信箱: jgong@yic.ac.cn

收稿日期: 2012-10-07; 接受日期: 2012-11-26

ing eutrophication and numerous ecological and environmental problems. It is crucial to better illustrate and understand the function and contribution of the microbe-driving nitrogen cycle within the coastal ecosystems, especially under the global change background. This review focuses on the rates, fluxes, contribution and functional gene quantity of microbes in nitrogen fixation, ammonification, nitrification, denitrification, dissimilatory nitrate reduction to ammonium, and anammox in coastal sediments. The controls of major physiochemical and biological factors (e.g. temperature, dissolved oxygen, salinity, labile dissolved organic carbon, dissolved inorganic nitrogen, submerged macrophytes and benthic animals) on these processes, as well as functionally related microbial groups and pathways (e.g. ammonia-oxidizing bacteria and archaea and nitrate reduction), are summarized.

Keywords: Nearshore coastal environments, Eutrophication, Marine nitrogen cycle, Microbial ecology, Biogeochemistry

在 20 世纪, 人类活动导致海岸带系统中的氮盐增长近 50%; 近几年我国海洋质量公报也显示, 由陆源输入到我国海岸带系统中的营养盐逐年大幅增加, 其中无机氮(DIN)的输入增长最为显著, 该现状无疑将牵连众多的环境生态问题。例如, 过多的 DIN 可能加速水体富营养化并与全球变化共同作用, 导致水体大面积经常性缺氧、绿潮赤潮频发、生物多样性及渔业产能降低、海水愈加酸化、新种类的入侵等重大生态环境问题^[1-3]。在此背景下, 理解海岸带系统中氮(N)的转化过程与控制机制, 对相关生态环境问题、海洋增汇的科学决策与对策的提出等至关重要^[4-6]。

微生物是全球生物地球化学循环的驱动者^[7-9]。在河口、潮滩、湿地、浅海等海岸带生态系统(水深小于 50 m)中, 通常情况下, 由于水深较浅光照基本不受限制, 水体氧化还原梯度不大; 相比较而言, 沉积物在垂直方向上的氧化还原梯度明显, 是微生物介导一系列氧化还原反应耦合的重要场所; 同时, 沉积物为大量无脊椎动物及沉水植物提供栖息地, 存在着复杂的物理、化学、生物间的相互作用, 因此近海沉积物中的

氮循环在整个生态系统中占有举足轻重的地位。

在微生物作用下, 沉降于沉积物表面的有机质、大型沉水植物(如海藻、海草)根系分泌的有机质的降解是浅海底栖氮循环的驱动力^[10]。同时, 有机质在沉积物中矿化产生的营养盐最终进入上覆水, 从而维持了水体的初级生产^[11]。沉积物中有机质的数量、性质与空间分布也影响到底栖营养盐再生。因此, 海岸带沉积物氮循环与碳循环过程紧密联系, 对氮循环中某一过程的理解也必须考虑碳氮过程间的相互作用, 对氮循环调控理解的深化也必将促进碳循环过程的研究^[12]。

近年来, 分子生物学、基因组学、宏基因组学等不依赖微生物培养的研究方法在微生物多样性与生态研究中广泛应用, 使我们认识到一些新的氮循环功能类群及过程(例如古菌氨氧化、厌氧氨氧化)的存在^[13](图 1)。有关方法学、多样性的研究历史与进展等相关内容, 国内学者已做了很好的介绍与报道^[14-19], 在此不作详述。本文主要聚焦于近岸多种生境沉积物中的微生物驱动的氮循环过程, 从生物地球化学的速率、通量、贡献及各功能类群丰度定量的角度, 阐述环境与生物因素对其的调控机制。

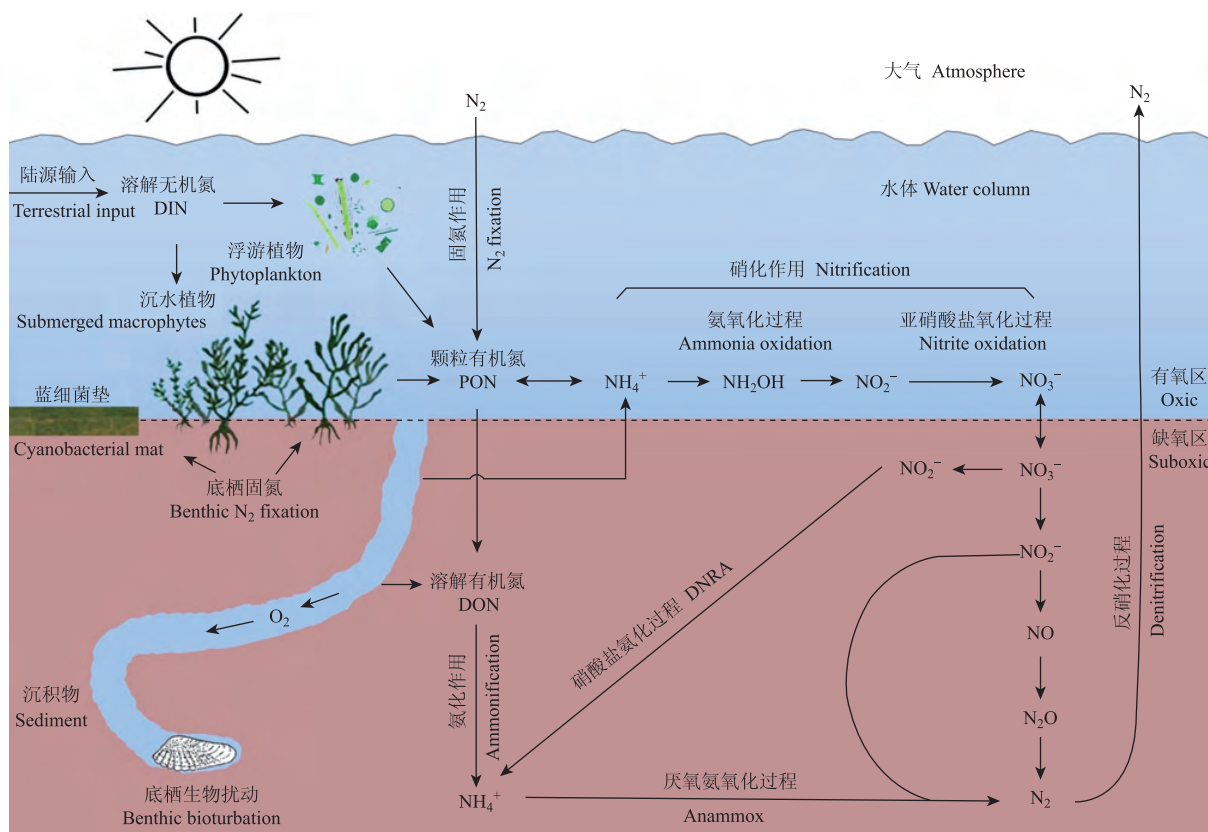


图1 微生物驱动的近海氮循环关键过程示意图

Fig. 1 Key processes in the biogeochemical cycling of nitrogen driven by microbes in coastal ecosystems

1 固氮过程

固氮过程(Nitrogen fixation)指 N_2 通过微生物固定成为化合态 N 的专性厌氧过程。由于将每个 N_2 分子还原成氨的代谢耗能较高,因此,异养型固氮菌的固氮能力受到碳源与能量的限制,光合固氮菌(如蓝细菌)的固氮速率一般比异养或化能自养型固氮菌都要高;但在一些湿地与海草区,异养固氮速率也会比较高^[20]。

在无海草生长的浅海、潮间带沉积物区域,由于光照相对充足,底栖固氮蓝细菌通常能大量生长形成蓝细菌垫。利用乙炔还原法测定固氮速率的结果表明,蓝细菌垫区域的固氮速率明显高于对照沉积物区域,且固氮速率在热带最高^[21-22]。然而,蓝细菌垫的分布面积通常较小,且固氮主

要为其自身生长所用,对大多数浅海区域总体氮收支的贡献都很小。例如,夏威夷 Kaneohe 湾中微生物垫的固氮速率可达 $76 \text{ g-N}/(\text{m}^2 \cdot \text{y})$,但其贡献率只占该海湾年氮输入量的 0.3%^[23]。同样,盐沼中蓝细菌垫的自养固氮也不及微生物异养固氮重要^[24]。

在无海藻、海草及蓝细菌垫生长的区域,主要为异养与化能自养型细菌固氮,速率较低,约 $0.002\text{--}0.650 \text{ g-N}/(\text{m}^2 \cdot \text{y})$ 。由于异养固氮需要合适的、可利用碳源的支持,固氮速率的最高值一般出现在富含有机质的沉积物区域。在寡营养、无蓝细菌垫的底栖环境中,微生物可用于代谢的碳源可能是固氮潜力的一个限制因子。向沉积物中添加糖类可大幅提高异养菌固氮速率^[25],表明无植物、蓝细菌垫生长的近海底栖环境虽具有较高

的固氮潜力,但由于缺乏合适的、可被利用的碳源而没能实现。总体来看,尽管无植物、蓝细菌垫定植的沉积物区域面积较大,其对温带河口、盐沼及海滨泻湖的总氮预算贡献仍较小(4%–11%)^[23,26]。

海藻、海草床是由大量有根植物在浅海区固着生长所形成的独特生境,具有较高的生产力。在热带,微生物固氮作用可为海草床提供约 50% 的氮需求^[27],从而维持较高的生物量与生产力;而在温带,海水及沉积物中存在较高的可利用氮,故而生物固氮并不重要,其贡献只有约 6%–12%^[28]。海草床系统在有光条件下的固氮速率总是高于黑暗条件下,这是因为植物光合作用促进了植物根系有机物的分泌,从而为固氮菌提供碳源,驱动了根际的异养固氮^[29]。另外,根际的硫酸盐还原菌(SRB)被特异性抑制后,其固氮速率下降 70%–90%,这是因为硫酸盐还原过程中产生的约 17% 的能量提供给了固氮过程,另外醋酸盐也支持了固氮活性^[30]。 $\delta^{15}\text{N}$ 稳定同位素方法测定结果显示佛罗里达湾、西太平洋热带、地中海西北部海草中 $\delta^{15}\text{N}$ 自然丰度都较低(1.1–2.2 个单位),证明海草群落可通过微生物固氮吸收大量的 N^[31–32]。总之,固氮菌得益于海藻、海草根部分有机碳的供给,而植物则得到被固定的有机氮,通过此互惠策略,固氮菌能克服有机碳源的限制,从而满足海草床系统较高的氮需求及维持初级生产。

珊瑚礁区域沉积物主要由碳酸盐组成,有机碳含量低,微生物固氮对该区域的氮流贡献超过 70%^[33]。在法属波利尼西亚的 Tikehau 泻湖,由于有蓝细菌生长,沉积物的固氮速率为 0.42–4.65 g·N/(m²·y),白天高于夜间;底栖固氮的贡献占整个泻湖底栖初级生产 N 需求的 25%–28%^[34–35]。最近,在珊瑚虫 *Montastrea* 的组织中发现了一种共生的球状蓝细菌,免疫学分析

显示其有固氮酶存在;在这些共生体中 $\delta^{15}\text{N}$ 的自然丰度也较低,但其重要性及对整个珊瑚礁生态系统的贡献还需进一步研究^[36–37]。虽然热带生境中固氮速率最高,但温带海岸带沉积物中同样可能存在高固氮活性的热点生境有待发掘。

除了活性有机碳源、温度、光照外,其他理化因子如 O₂、pH、DIN、盐度、微量活性金属也会影响微生物的固氮活性(表 1)^[38–39]。在有 O₂ 条件下,尽管固氮菌能成活,但固氮酶活性被抑制;然而,在海岸带沉积物的有氧层只有约几个毫米深,因此溶氧不是调控海洋沉积物中固氮活性的主要因子^[40]。孔隙水中 50–100 μmol/L 的 NH₄⁺ 可严重抑制盐沼沉积物中的固氮活性^[41]。向海草定植的沉积物中添加 1 mmol/L 的氯化铵后,固氮活性仅下降了 30%^[42]。因此,植物根际有机碳的释放可能是海草床系统中固氮作用的主要调控因子。Fe 在水层中的含量低但在沉积物中非常丰富,因此 Fe 可能成为水体固氮的限制性因子但在沉积物中却不会^[43]。

2 氨化过程

氨化作用(Ammonification)是微生物分解大分子(如核酸、蛋白质、多氨基糖类)及小分子化合物产生 NH₄⁺ 的过程,是营养盐矿化(Mineralization)或营养盐再生(Regeneration)的重要形式之一。在浅海环境中,浮游植物暴发死亡及海藻、海草残败后形成颗粒有机物(POM)或颗粒有机氮(PON)沉降或释放融解有机氮(DON)是 N 再生的主要来源。在海草生长的沉积物中 25% 的 NH₄⁺ 来自于有机氮的脱氨基。近海沉积物中核酸降解产生的尿素、大型动物排泄产生的尿素及其水解产生的 NH₄⁺ 都是上覆水浮游植物吸收 N 的重要来源^[44–46]。在白令海大陆架,约 80% 的 NH₄⁺ 来自于尿素水解^[46]。在浅海生态系统(水深<50 m)中,沉积物中再生的 N 约占浮游植物 N 需求的

20%–80%^[47]。

含氮有机物矿化速率通常通过测定 NH_4^+ 的产量来实现。由于植物残体的沉降, 沉水植物所在的沉积物区的氨化速率比对照区明显要高^[48–49]; 同样, 将硅藻 *Ditylum brightwellii* 加入到沉积物柱样后, 5 d 内刺激氨化作用增长约 2/3^[47]。通常在沉积物表层多为易降解的有机氮, 而在深层则是难以降解的有机氮^[50–51]。海草的残体由 25%–30% 的纤维、8% 的木质素组成, 其矿化速率较低; 而浮游植物细胞含有较多活性氮, 矿化速率较高。说明有机质的可降解程度与量对氨化过程产生直接影响。由于氨化过程在有氧与厌氧等各类环境中普遍存在, 其他环境因子对该过程的影响还不太清楚。

3 硝化过程

硝化过程(Nitrification)分为氨氧化(Ammonia oxidation)与亚硝酸盐氧化(Nitrite oxidation)两个有氧步骤。当水体中 NO_3^- 浓度高时, 通过扩散进入沉积物中供反硝化利用; 但多数情况下, 用于反硝化的 NO_3^- 源于沉积物中 DON 与 PON 矿化 NH_4^+ 后氧化而来, 因此硝化/氨氧化过程可以限制其他过程(厌氧氨氧化、DNRA、反硝化及初级生产), 这也正是硝化/氨氧化过程的重要之处^[52–54]。硝化过程与反硝化过程的耦合使近海生态系统的氮转化为 N_2 或 N_2O 的形式, 是缓解海

岸带氮富营养化的主要途径。氨氧化菌氧化 NH_4^+ 产生 NO_2^- , 再由亚硝酸盐氧化菌进一步氧化 NO_2^- 生成 NO_3^- 。

3.1 影响硝化作用的主要因素

硝化菌营专性有氧生活, 其在沉积物中的垂直分布也仅局限于溶解氧(DO)扩散的深度, 通常 1.0–6.5 mm。海岸带沉积物中硝化速率的调控取决于温度、溶氧、 NH_4^+ 、pH、盐度、抑制化合物、光照、沉积物类型、有机质含量、植物根系与生物扰动程度等因素(表 1)^[41]。硝化速率在季节上的差异非常明显, 在不同地域、沉积物类型间却较相近。在夏季硝化速率通常较低, 这是因为夏季微生物呼吸作用增强, O_2 向下扩散只能到达约 1–2 mm 的表层沉积物, 在有机质丰富的沉积物中, 溶氧成为硝化作用的限制性因子; 另外植物生长旺盛从而加剧对 NH_4^+ 的竞争, 硫化物对硝化细菌的抑制作用也会降低硝化活性。

由于异养细菌与 O_2 的亲合度要高于硝化菌, 因此在低溶氧时, 异养细菌比硝化菌更具竞争优势。当溶解氧浓度为 1.1–6.2 $\mu\text{mol/L}$ 时, 氨氧化作用受到抑制; 在低溶氧($[\text{O}_2] < 10 \mu\text{mol/L}$)情况下, 氨氧化菌在产生 NO_2^- 的同时也产生 N_2O 。硝化细菌 *Nitrosomonas europaea* 在低氧情况下可利用 NO_2^- 作为电子受体进行反硝化。在近海沉积物中溶氧的昼夜变化非常明显: 白天底栖微藻光合作用释放氧气, 使溶氧通常达到饱和水平的 2–3

表 1 不同理化因子对近海氮循环过程速率影响的一般规律

Table 1 General effects of variable physiochemical factors on rates of nitrogen cycling processes

	O_2	T	LDOC	H_2S	NH_4^+	NO_2^-	NO_3^-
固氮 Nitrogen fixation	↘	↗	↗	↗	↘	↘	↘
硝化 Nitrification	↗	↗	↘	↘	↗	↘?	N
反硝化 Denitrification	↘	↘	↗	↘	N	↗	↗
Anammox	↘	↘	?	?	↗	↗	↗
DNRA	↘	↗	↗	↗	N	↗	↗

注: ↗: 激活; ↘: 抑制; T: 温度(>16 °C); LDOC: 活性(生物可利用)溶解有机碳; N: 无直接影响; ?: 不清楚。

Note: ↗: Stimulative; ↘: Inhibitive; T: Temperature (>16 °C); LDOC: Labile dissolved organic carbon; N: No effect; ?: Not known.

倍, 硝化活性被抑制 15%–25%; 夜间由于微生物呼吸耗氧, 则呈现完全的厌氧状态, 在此情况下, 氨氧化菌表现出反硝化活性可能是对如此迅速变化环境的一种适应^[43]。

在有海草生长的区域, 海草释放的氧气进入根际可能激活硝化活性, 如在穿叶眼子菜 *Potamogeton perfoliatus* 生长区, 沉积物硝化速率是对照区的 20 倍^[55]。另外, 大型动物挖洞穴、换气活动带来的扰动以及生物体本身分泌的 NH_4^+ 也能显著增加沉积物中 O_2 与 NH_4^+ 的浓度, 从而提高硝化活性^[56]。

沉积物对 NH_4^+ 的吸附能力随着盐度增加而降低。有数据显示, 在低盐沉积物中, 由于较高的 NH_4^+ 浓度, 硝化及耦合的反硝化速率也较高; 而随着离子强度的增加, 硝化受到抑制^[57,59]。

3.2 氨氧化古菌 vs. 氨氧化细菌

氨氧化古菌(AOA)的发现及证明其在自然界中广泛存在是近年来氮循环研究的重要突破之一。同氨氧化细菌(AOB)一样, AOA 也具有氨单氧化酶(如 *amoA*)基因并具有氨氧化功能。由于两者同时存在并具有相同的功能, 以前测得的氨氧化速率数据及其变化规律依然具有参考价值, 但应认识到这些数据实际上是 AOA 与 AOB 共同贡献的结果。近来, 很多研究都通过定量 PCR 等技术分析两大类群对应功能基因 *amoA* 的相对丰度, 以此来推断 AOA 与 AOB 对氨氧化的相对贡献及其环境调控机制。尽管从 *amoA* 基因拷贝数推断其负责的宏观效能不一定十分准确(忽视了基因表达情况、菌体生理状况等), 但该方法仍提供了大量有价值的数据并揭示了一些普遍性规律。

NH_4^+ 浓度、盐度、硫化物、有机质、pH 等都会影响近海环境中氨氧化细菌和氨氧化古菌的比例^[60–61]。近海生态系统中 AOA 丰度通常高于 AOB^[62–64], 但 AOA 丰度与硝化潜势并不显著相关^[65]; 在河口的淡水区、微好氧的海湾底泥、

冰川下沉积物、红树周围沉积物、受农业污染的河口中也发现 AOB 多于 AOA 的情况^[66–68]。例如: 在美国新英格兰河口, AOB 的 *amoA* 基因拷贝数从低于 qPCR 检测下限至 6.0×10^7 每克沉积物干重, 其硝化潜力为 $0.5\text{--}186.5 \text{ nmol}\cdot\text{N}/(\text{m}^2\cdot\text{y})$ ^[69]; 在美国切萨皮克湾, AOB 丰度在淡水区占优势, 而 AOA 在近海与开放海域占优势, 在含氧最小区 AOA 丰度达到最高, 从切萨皮克湾到马尾草海, AOA:AOB 范围为 0.7–1 600^[70]。此外, 在低营养盐、低 pH 及含 H_2S 的环境中, AOA 可能是主要贡献者^[61,71]。在日本大叶藻生长的砂质沉积物中, AOA 丰度高于 AOB, 两者的丰度在冬、春季比夏季高出约 30–100 倍^[72], 这与水体中的季节变化趋势相同^[73]。

4 反硝化、硝酸盐铵化过程

反硝化(Denitrification)、硝酸盐铵化过程(Dissimilatory nitrate reduction to ammonium, DNRA)都是在厌氧状态下将 NO_3^- 还原的过程。反硝化过程将 NO_3^- 还原成 NO_2^- 或进一步还原成气体(N_2 或 N_2O)的形式扩散到大气中, 从而使初级生产者可利用的氮减少, 达到去除海岸带生态系统中过量的氮的目的, 减少富营养化的发生。DNRA 则是一些严格厌氧的细菌, 能将 NO_3^- 直接还原成 NH_4^+ , 从而将微生物固定的 N 保留在系统中, 为后续其他过程所用。多数情况下 DNRA 仅在沉积物深部发生。全球海洋反硝化的 50%–70% 发生在海底沉积物中。

4.1 调控反硝化速率的主要因素

反硝化速率在时空尺度上变化较大。近岸沉积物由于有机碳与硝酸盐供给充足, 其反硝化速率也较高(表 1)。在海草生长沉积物区域, 由于大型植物残体及根部分泌的有机碳使得沉积物中有机碳增加, 反硝化速率也较高^[74]。在温带, 反硝化速率呈现明显的季节性变化, 主要由温度、

NO_3^- 的供给和有机碳的可利用度决定。在 NO_3^- 输入全年变化不大的环境中,反硝化速率与温度呈现很好的相关性。在很多河口区,反硝化速率呈现春高夏低的季节变化规律:春季时,硝化-反硝化紧密耦合,硝化过程产生的 NO_3^- 约 99% 最终被反硝化还原成 N_2 ;夏季时,表层沉积物的低溶氧导致硝化速率降低,尽管反硝化潜力与春季相当,但实际反硝化速率可大大降低^[75]。河口区的反硝化速率[达 $0.42 \text{ g-N}/(\text{m}^2\cdot\text{y})$]要比大陆架区域[约 $0.028 \text{ g-N}/(\text{m}^2\cdot\text{y})$]高出很多。

除了季节变化外,潮间带与潮下带区域的反硝化速率呈现出明显的昼夜变化规律。在白天,藻类光合作用产生的氧气扩散到沉积物表层,抑制了反硝化作用。反硝化的光抑制在早春的时候表现得最为明显,昼夜差别达到 60%。然而,因光抑制造成的反硝化全年通量降低只有 13%^[76]。

沉水植物及动物的存在对硝化与反硝化过程均产生重要影响。大型植物通过向水体释放可降解的有机碎屑、或从根部分泌活性有机碳而促进反硝化过程。大型动物除了通过洞穴影响氮循环外,他们排除的粪便也提供了有机质^[77-78]。

尽管有研究表明随着盐度升高,硝化与反硝化均受到抑制^[57-58]。但也有研究发现,反硝化速率与盐度没有关系^[79];反硝化速率与 NO_3^- 显著相关,而盐度又与 NO_3^- 紧密相关,因此反硝化速率随着盐度下降只是表现现象,实际上却是源于高盐度区 NO_3^- 的限制^[80]。

4.2 反硝化 vs.硝酸盐铵化

尽管反硝化被广泛认为是硝酸盐还原的主要途径,但在某些情况下硝酸盐铵化(DNRA)过程也可能比较重要^[81-82]。两个过程的消长受到碳氮比(C:N)及 NO_3^- 浓度的显著影响。在沉积物有机质含量较高(C:N 较高)时,约 50% 的硝酸盐还原由 DNRA 过程完成;而 C:N 较低时,反硝化则占主导, DNRA 过程约占 4%–35%^[83-84]。实验表明,

NO_3^- 浓度低时,反硝化菌竞争力不及 DNRA 菌,而 NO_3^- 高时则正好相反,因此随着 NO_3^- 浓度的增加,反硝化成为主导过程^[85]。在砂质沉积物中,幽灵虾的存在或添加红树的残体导致 DNRA 速率及其贡献率都显著降低^[86]。英国 Colne 河口的反硝化与 DNRA 速率从上游到下游逐步降低;泥浆实验则表明随着 NO_3^- 浓度的降低, DNRA 潜力增加而反硝化潜力降低^[87]。在沉积物中 NO_3^- 、 H_2S 浓度均较高时,硫酸盐细菌(SOB)在氧化 H_2S 的同时也促进 DNRA 途径的 NO_3^- 还原,因而 H_2S 的存在使更多 N 保留在系统中,从而促进了 N 循环,助力初级生产,初级生产的有机产物又进一步激活硫酸盐还原及 H_2S 的产生,形成 N 循环的正反馈^[82,88-89]。在印度 N 受限的红树林底泥中,约 99% 的 NO_3^- 通过 DNRA 过程被还原^[90]。

反硝化过程与 DNRA 均可能产生 N_2O 。 N_2O 在近海水中的原位浓度相对于大气浓度过饱和,因此河口和近海环境是大气中 N_2O 的源。总体来说,溶氧是影响 N_2O 排放的最重要因子,在低 O_2 分压时(0–0.2 kPa), N_2O 产生快速增加,并在厌氧状态下达到最高。 N_2O 排放的昼夜变化与反硝化的变化规律基本一致,即昼低夜高。夜间无光合作用产氧,反硝化过程在沉积物-水界面发生,因此有利于 N_2O 向水中释放,可达 $4 \mu\text{mol}\cdot\text{N}_2\text{O-N}/(\text{L}\cdot\text{m}^2\cdot\text{y})$;白天则下降到 $-0.4\text{--}0.4 \mu\text{mol}\cdot\text{N}_2\text{O-N}/(\text{L}\cdot\text{m}^2\cdot\text{y})$ 的水平^[108]。沉积物 N_2O 的日均排放量在冬季与早春基本相当,约 $40 \mu\text{mol}\cdot\text{N}_2\text{O-N}/(\text{L}\cdot\text{m}^2\cdot\text{y})$;夏季时,沉积物中 NO_3^- 基本耗尽, N_2O 排放不明显。在富营养化的 Colne 河口, NO_3^- 较高,底栖反硝化是河口 N_2O 排放的主要途径^[91]。在潮间带,落潮后沉积物裸露区域 N_2O 的排放会逐渐降低,只有约 2% 的 NO_3^- 被反硝化还原成 N_2O ,因此向大气输出 N_2O 的量并不显著。沉积物 N_2O 排放的另一影响因素是营养盐的负荷,溶解有机氮(DIN)与 N_2O 排放通量呈正向线

性关系^[92]。

5 厌氧氨氧化过程

厌氧氨氧化过程(Anaerobic ammonium oxidation, anammox)是指 NH_4^+ 在厌氧条件下以 NO_2^- 为电子受体直接反应生成 N_2 的过程。该过程在自然环境中的发现与证实是氮循环研究的又一重要突破, 打破了人们传统的认识, 使经典的氮循环收支平衡被重新定义^[93]。参与厌氧氨氧化过程的细菌属自养菌, 吸收并固定 CO_2 作为碳源^[94], 因而可能对全球气候变化产生影响。2002 年, 利用 ^{15}N 稳定性同位素示踪技术首次证实了厌氧氨氧化过程在海洋沉积物中的存在, 并估算出高达 67% 的 N_2 生成和厌氧氨氧化作用相关^[95]。此后, ^{15}N 同位素示踪技术成为区分反硝化和厌氧氨氧化过程、测定厌氧氨氧化过程速率和贡献率最有效的方法。许多研究证实, 厌氧氨氧化过程在海洋氮循环过程中发挥了重要作用, 估计其对全球海洋脱氮(N_2 产生)的贡献率在 30%–50% 左右^[95–96]。另外, 一些参与厌氧氨氧化过程的细菌(如 *Candidatus “Kuenenia stuttgartiensis”*) 能在高 NH_4^+ 浓度条件下(如 10 mmol/L)的条件下将 NO_3^- 还原成 NH_4^+ , 即介导 DNRA 过程^[97]; 在安哥拉本吉拉的上升流中, 证实 DNRA 过程为厌氧氨氧化过程提供了底物 NH_4^+ ^[97]。

5.1 调控厌氧氨氧化速率的主要因素

厌氧氨氧化过程在近岸生态系统中广泛存在, 近来一些研究正逐步揭示环境因素对沉积物中厌氧氨氧化过程的影响机制^[98]。目前的数据显示, NO_3^- 的可利用性、温度、有机质含量、盐度和溶氧是影响厌氧氨氧化过程的主要因素。硝酸盐的可用性是厌氧氨氧化过程进行的先决条件。一方面, 在低氧的海洋环境中, NO_3^- 并未使厌氧氨氧化过程受到限制, 因为 NO_3^- 很容易转化为 NO_2^- 。在 Skagerrak 海峡厌氧沉积物的培养中,

NO_3^- 转化为 NO_2^- 的速度要比厌氧氨氧化消耗 NO_2^- 的速度快 4 倍^[99]。在对北冰洋海底沉积物的研究中, NO_2^- 的产生等于厌氧氨氧化过程的消耗; 在对 Randers Fjord 沉积物的厌氧培养中, 分别加入 $^{15}\text{NO}_3^-$ 和 $^{14}\text{NO}_2^-$ 后, 厌氧氨氧化过程的速率基本不变, 表明由 NO_3^- 转化为 NO_2^- 这一过程并没有限制厌氧氨氧化过程的进行^[100]。另一方面, 在沉积物的厌氧含 NO_3^- 层, NO_3^- 的限制现象就具有空间性。上部 NO_3^- 的含量最高, 并且可利用 NO_3^- 的微生物也集中于此, 只有在含 NO_3^- 层的底部, NO_3^- 的限制才可能发生^[100]。在这些沉积物中, NO_3^- 还原将为厌氧氨氧化细菌提供 NO_2^- 。

在废水处理反应器中厌氧氨氧化过程仅在严格的厌氧条件下才能进行, 1.1 $\mu\text{mol/L}$ 氧浓度都足以完全抑制一个反应容器中的厌氧氨氧化活动, 但这种抑制是可以逆转的^[101]。目前, 还没有关于氧气对自然环境下厌氧氨氧化过程影响的报道, 但自然环境中厌氧氨氧化过程一定也存在 O_2 的限制。因为 O_2 含量在沉积物或水柱中硝态氮层(即厌氧氨氧化过程发生的区域)是波动的, 所以自然环境中的厌氧氨氧化细菌可能对 O_2 有更高的承受力。

5.2 厌氧氨氧化 vs. 反硝化

厌氧氨氧化过程与反硝化过程密切联系, 又相互竞争, 它们对脱氮(N_2 生产)的贡献率是氮循环研究的一个热点问题。在热带的红树林底泥中, 反硝化过程提供的 NO_2^- 可促进厌氧氨氧化过程^[102]。在北极沉积区(-1.7°C – 4°C), 总氮气产量为 34–344 $\mu\text{mol N}/(\text{L}\cdot\text{m}^2\cdot\text{y})$, 其中厌氧氨氧化的贡献为 1–92 $\mu\text{mol N}/(\text{L}\cdot\text{m}^2\cdot\text{y})$, 占 1%–35%^[103]。在有机质含量高的近海环境中, 厌氧氨氧化对脱氮的贡献相对较低^[104–105]; 而在阿拉伯海低氧区, 有机质较 NO_x 含量低, 限制了反硝化作用的发生, 使 NO_2^- 产生量下降, 进而也限制了厌氧氨氧化作用(表 1)^[106]。在英国的 Thames 河口, 随着沉

积物中有机质含量的升高,厌氧氨氧化脱氮贡献率从1%增至8%^[107];然而也有研究表明,随着有机质含量的提高,厌氧氨氧化脱氮贡献率会随之降低^[108]。Cape Fear 河口盐度与厌氧氨氧化脱氮贡献率呈明显正相关,原因可能是反硝化细菌对盐度较为敏感,其活性易受盐度的抑制,而厌氧氨氧化菌对盐度具有较强的适应能力^[109]。波罗的海底层水冬季含氧量充足时, DNRA 与反硝化速率明显下降,但厌氧氨氧化速率及其脱氮贡献率均有上升,显示硝化过程与厌氧氨氧化过程之间有一定的相关性^[110]。在葡萄牙的 Cávado 河口,其沉积物厌氧氨氧化与反硝化潜力分别为 0–3.3 nmol·N/(cm³·h)与 1.1–10.8 nmol·N/(cm³·h),年平均贡献量约 17%–33%; NO₃⁻与温度被认为是控制厌氧氨氧化过程的主要环境因子^[111]。在切萨皮克湾河口,厌氧氨氧化过程对脱氮的贡献率为 0–22%,在河口上游淡水区最高,该区水体 NO₃⁻也处于高水平,总体来看,其贡献率与 NO₃⁻及盐度相关^[112]。在热带河口, DNRA 占绝对优势,呈现 DNRA>反硝化>厌氧氨氧化的顺序,而在温带 NO₃⁻较高的情况下,厌氧氨氧化与反硝化的速率则相对较高^[113]。

6 结语

综上所述,微生物是海洋氮循环过程中最为活跃的因素。近年来,在海洋微生物分子生态学快速发展的带动下,海洋微生物氮循环研究也取得了长足进展,使我们对微生物在氮循环中的贡献、时空动态及调控机制等有了许多新的认识。海洋氮循环的研究趋势也越来越多地表现为微生物生态学、生物地球化学、海洋科学的高度交叉,需要多种技术的融入(如分子生物学、组学、同位素追踪、实时监测等)。未来的近海微生物氮循环研究挑战与机遇并存。例如:(1) 分子生物技术(如定量 PCR)等能定量参与氮循环过程的关

键基因的数量,但基因拷贝数、基因 mRNA 拷贝数与相关过程速率的关系还需要进一步确定。(2) 多个过程的整合研究。由于海岸带氮超载,氮去除的过程是一个研究热点。但很多都只研究其中一个过程,尤其反硝化过程;厌氧氨氧化、DNRA 也可与反硝化竞争并在同一生境下发生,将三个过程及其调控机制同时研究还不多见。(3) 需要更大区域范围与长期连续观测。目前很多研究只关注了一维梯度或少数样点,在区域甚至海域级的立体观测数据还极少,时间分辨率也较低(如多为季节间隔);随着实时观测设备及技术的发展及更多研究资金的投入,该方面将可能取得较大进展。

另一方面,我国拥有辽阔的海洋国土及漫长的海岸线,海岸带生境多样,同时也面临着富营养化、赤潮绿潮频发、近海大面积缺氧等重大生态环境问题,海洋渔业生产与环境保护形势严峻。面对这些现实问题,微生物氮循环研究如何为管理决策层面提供科学数据的支撑是一项亟待开展的重大研究课题。然而,尽管国际上对微生物氮循环研究已有较长的历史,但是针对我国近海环境的研究数据并不多见,这对全球海洋氮循环收支的计算是个缺口,制约了我国海域相关生态模型的建立及对生态系统服务功能的预测。因此,我国微生物氮循环研究的进一步发展,对海洋生态系统评价、自净能力与环境容量估算、海岸带环境保护、生态灾难预警与对策等社会需求的满足具有重要意义。

参考文献

- [1] Rabalais NN. Nitrogen in aquatic ecosystems[J]. AMBIO, 2002, 31(2): 102–112.
- [2] Rabalais NN, Turner RE, Díaz RJ, et al. Global change and eutrophication of coastal waters[J]. ICES Journal of Marine Science, 2009, 66(7): 1528–1537.

- [3] Cai WJ, Hu XP, Huang WJ, et al. Acidification of subsurface coastal waters enhanced by eutrophication[J]. *Nature Geoscience*, 2011, 4(11): 766–770.
- [4] Cloern JE. Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2001, 210: 223–253.
- [5] Seitzinger S. Nitrogen cycle: out of reach[J]. *Nature*, 2008, 452(7184): 162–163.
- [6] Jiao NZ, Tang K, Cai HY, et al. Increasing the microbial carbon sink in the sea by reducing chemical fertilization on the land[J]. *Nature Review Microbiology*, 2010, 8(8): 593–599.
- [7] Falkowski PG, Fenchel T, Delong EF. The microbial engines that drive Earth's biogeochemical cycles[J]. *Science*, 2008, 320(5879): 1034–1039.
- [8] Arrigo KR. Marine microorganisms and global nutrient cycles[J]. *Nature*, 2005, 437(7057): 349–355.
- [9] Canfield DE, Glazer AN, Falkowski PG. The evolution and future of Earth's nitrogen cycle[J]. *Science*, 2010, 330(6001): 192–196.
- [10] Jensen HM, Lomstein E, Sorensen J. Benthic NH_4^+ and NO_3^- flux following sedimentation of a spring phytoplankton bloom in Aarhus Bight, Denmark[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1990, 61: 87–96.
- [11] Caffrey JM, Sloth NP, Kaspar HF, et al. Effect of organic loading on nitrification and denitrification in a marine sediment mesocosm[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 1993, 12(3): 159–169.
- [12] Taylor PG, Townsend AR. Stoichiometric control of organic carbon–nitrate relationships from soils to the sea[J]. *Nature*, 2010, 464(7292): 1178–1181.
- [13] Francis CA, Beman JM, Kuypers MM, et al. New processes and players in the nitrogen cycle: the microbial ecology of anaerobic and archaeal ammonia oxidation[J]. *The ISME Journal*, 2007, 1(1): 19–27.
- [14] 舒青龙, 焦念志, 汤坤贤. 海洋厌氧氨氧化细菌分子生态学研究进展[J]. *微生物学通报*, 2009, 36(11): 1758–1765.
- [15] 洪义国, 李猛, 顾继东. 海洋氮循环中细菌的厌氧氨氧化[J]. *微生物学报*, 2009, 49(3): 281–286.
- [16] 曹文卿, 刘素美. 海洋沉积物中硝化和反硝化过程研究进展[J]. *海洋科学进展*, 2006, 24(2): 259–265.
- [17] 宋国栋, 刘素美. 海洋环境中的厌氧氨氧化研究进展[J]. *地球科学进展*, 2012, 27(5): 529–538.
- [18] 贺纪正, 张丽梅. 氨氧化微生物生态学与氮循环研究进展[J]. *生态学报*, 2009, 29(1): 406–415.
- [19] 贾仲君, 翁佳华, 林先贵, 等. 氨氧化古菌的生态学研究进展[J]. *微生物学报*, 2010, 50(4): 431–437.
- [20] Sundareshwar PV, Morris JT, Koepfler EK, et al. Phosphorus limitation of coastal ecosystem processes[J]. *Science*, 2003, 299(5606): 563–565.
- [21] Jones K. Nitrogen fixation in the temperate estuarine intertidal sediments of the river Lune[J]. *Limnology and Oceanography*, 1982, 27(3): 455–460.
- [22] Seitzinger SP, Garber JH. Nitrogen fixation and $^{15}\text{N}_2$ calibration of the acetylene reduction assay in coastal marine sediments[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1987, 37: 65–73.
- [23] Hanson RB, Gundersen K. Relationship between nitrogen fixation (acetylene reduction) and the C:N ratio in a polluted coral reef ecosystem, Kaneohe Bay, Hawaii[J]. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 1977, 5(3): 437–444.
- [24] Nedwell D, Aziz S, Abdul AS. Heterotrophic nitrogen fixation in an intertidal salt marsh sediment[J]. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 1980, 10(6): 699–702.
- [25] Tibbles BJ, Lucas MI, Coyne VE, et al. Nitrogenase activity in marine sediments from a temperate salt marsh lagoon: modulation by complex polysaccharides, ammonium and oxygen[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1994, 184(1): 1–20.
- [26] Nixon SW. Remineralisation and nutrient cycling in coastal marine ecosystems[A] // Niel-son BJ, Cronin LE, Eds. *Estuaries and Nutrients*[M], New Jersey: Humana Press, 1981: 111–138.
- [27] Whiting GJ, Gandy EL, Yoch DC. Tight coupling of root-associated nitrogen fixation and plant

- photosynthesis in the salt marsh grass *Spartina alterniflora* and carbon dioxide enhancement of nitrogenase activity[J]. Applied and Environmental Microbiology, 1986, 52(1): 108–113.
- [28] Welsh DT, Bourgués S, de Wit R, et al. Seasonal variations in nitrogen fixation (acetylene reduction) and sulphate reduction rates in the rhizosphere of *Zostera noltii*: nitrogen fixation by sulphate reducing bacteria[J]. Marine Biology, 1996, 125(4): 619–628.
- [29] Smith RD, Pregnall AM, Alberte RS. Effects of anaerobiosis on root metabolism of *Zostera marina* (eelgrass): implications for survival in reducing conditions[J]. Marine Biology, 1988, 98(1): 131–141.
- [30] Nielsen LB, Finster K, Welsh DT, et al. Sulphate reduction and nitrogen fixation rates associated with roots, rhizomes and sediments from *Zostera noltii* and *Spartina maritima* meadows[J]. Environmental Microbiology, 2001, 3(1): 63–71.
- [31] Anderson WT, Fourqurean JW. Intra- and interannual variability in seagrass carbon and nitrogen stable isotopes from south Florida, a preliminary study[J]. Organic Geochemistry, 2003, 34(2): 185–194.
- [32] Yamamuro M, Kayanne H, Yamano H. $\delta^{15}\text{N}$ of seagrass leaves for monitoring anthropogenic nutrient increases in coral reef ecosystems[J]. Marine Pollution Bulletin, 2003, 46(4): 452–458.
- [33] O'Neil JM and Capone DG. Nitrogenase activity in tropical carbonate marine sediments[J]. Marine Ecology Progress Series, 1989, 56: 145–156.
- [34] Charpy-Roubaud C, Larkum AWD. Dinitrogen fixation by exposed communities on the rim of Tikehau atoll (Tuamotu Archipelago, French Polynesia)[J]. Coral Reefs, 2005, 24(4): 622–628.
- [35] Charpy-Roubaud C, Charpy L, Larkum AWD. Atmospheric dinitrogen fixation by benthic communities of Tikehau Lagoon (Tuamotu Archipelago, French Polynesia) and its contribution to benthic primary production[J]. Marine Biology, 2001, 139(5): 991–997.
- [36] Lesser MP, Mazel CH, Gorbunov MY, et al. Discovery of symbiotic nitrogen-fixing cyanobacteria in corals[J]. Science, 2004, 305(5686): 997–1000.
- [37] Lesser MP, Falcon LI, Rodriguez-Roman A, et al. Nitrogen fixation by symbiotic cyanobacteria provides a source of nitrogen for the scleractinian coral *Montastraea cavernosa*[J]. Marine Ecology Progress Series, 2007, 346: 143–152.
- [38] Howarth RW, Marina R, Cole JJ. Nitrogen fixation in freshwater, estuarine and marine ecosystems. 2. Biochemical controls[J]. Limnology and Oceanography, 1988, 33: 688–701.
- [39] Paerl HW. Physiological ecology and regulation of N_2 fixation in natural waters[J]. Advances in Microbial Ecology, 1990, 11(8): 305–344.
- [40] Capone DG, Carpenter EJ. Nitrogen fixation in the marine environment[J]. Science, 1982, 217(4565): 1140–1142.
- [41] Welsh DT, Bourgues S, de Wit R, et al. Effect of plant photosynthesis, carbon source and ammonium availability on nitrogen fixation rates in the rhizosphere of *Zostera noltii*[J]. Aquatic Microbial Ecology, 1997, 12(3): 285–290.
- [42] Buchsbaum R, Valiela I, Swain T, et al. Available and refractory nitrogen detritus of coastal vascular plants and macroalgae[J]. Marine Ecology Progress Series, 1991, 72: 131–143.
- [43] Mills MM, Ridame C, Davey M, et al. Iron and phosphorus colimit nitrogen fixation in the eastern tropical North Atlantic[J]. Nature, 2004, 429(6989): 292–294.
- [44] Boon PI, Moriarty DJW, Saffinga PG. Rates of ammonium turnover and the role of amino acid deamination in seagrass (*Zostera capricorni*) beds of Moreton Bay, Australia[J]. Marine Biology, 1986, 91(2): 269–275.
- [45] Therkildsen MS, King GM, Lomstein BA. Urea production and turnover following the addition of AMP, CMP, RNA and a protein mixture to a marine sediment[J]. Aquatic Microbial Ecology, 1996, 10(2): 173–179.
- [46] Lomstein BA, Blackburn TH, Henriksen K. Aspects of nitrogen and carbon cycling in the northern Bering shelf sediment. I. The significance of urea turnover in the mineralisation of NH_4^+ [J]. Marine Ecology Progress Series, 1989, 57: 237–247.
- [47] Hansen LS, Blackburn TH. Effect of algal bloom

- p>deposition on sediment respiration and fluxes[J]. Marine Biology, 1992, 112(1): 147–152.
- [48] Dennison WCR, Aller RC, Alberte RS. Sediment ammonium availability and eelgrass (*Zostera marina*) growth[J]. Marine Biology, 1987, 94(3): 469–477.
- [49] Blackburn TH, Nedwell DB, Wiebe WJ. Active mineral cycling in a Jamaican seagrass sediment[J]. Marine Ecology Progress Series, 1994, 110: 233–239.
- [50] Gelinas Y, Baldock LA, Hedges JJ. Organic carbon composition of marine sediments: effect of oxygen exposure on oil generation potential[J]. Science, 2001, 294(5540): 145–148.
- [51] Burdige DJ. Geochemistry of Marine Sediments[M]. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2006.
- [52] An S, Joye SB. Enhancement of coupled nitrification-denitrification by benthic photosynthesis in shallow estuarine sediments[J]. Limnology and Oceanography, 2001, 46(1): 62–74.
- [53] Anderson TR, Pondaven P. Non-redfield carbon and nitrogen cycling in the Sargasso Sea: pelagic imbalances and export flux[J]. Deep Sea Research I: Oceanographic Research Papers, 2003, 50(5): 573–591.
- [54] Dollhopf SL, Hyun J, Smith AC, et al. Quantification of ammonia-oxidizing bacteria and factors controlling nitrification in salt marsh sediments[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2005, 71(1): 240–246.
- [55] Kemp WM, Wetzel RL, Boynton WR, et al. Nitrogen cycling in estuarine interfaces[A] // Kennedy VS, Ed. Estuarine Comparisons[M]. New York: Academic Press, 1982: 209–230.
- [56] Henriksen K, Rasmussen MB, Jensen A. Effect of bioturbation on microbial nitrogen transformations in the sediment and fluxes of ammonium and nitrate to the overlying water[J]. Ecological Bulletins, 1983, 35: 193–205.
- [57] Rysgaard S, Thastum P, Dalsgaard T, et al. Effects of salinity on NH_4^+ adsorption capacity, nitrification, and denitrification in Danish estuarine sediments[J]. Estuaries and Coasts, 1999, 22(1): 21–30.
- [58] Seitzinger SP, Gardner WS, Spratt AK, et al. The effect of salinity on ammonium sorption in aquatic sediments: implications for benthic nutrient recycling[J]. Estuaries, 1991, 14(2): 167–174.
- [59] Herrmann M, Saunders AM, Schramm A. Archaea dominate the ammonia-oxidizing community in the rhizosphere of the freshwater microphyte *Littorella uniflora*[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2008, 74(10): 3279–3283.
- [60] Santoro AE, Boehm AB, Francis CA. Denitrifier community composition along a nitrate and salinity gradient in a coastal aquifer[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2006, 72(3): 2102–2109.
- [61] Erguder TH, Boon N, Wittebolle L, et al. Environmental factors shaping the ecological niches of ammonia-oxidizing archaea[J]. FEMS Microbiology Reviews, 2009, 33(5): 855–869.
- [62] Mincer TJ, Church MJ, Taylor LT, et al. Quantitative distribution of presumptive archaeal and bacterial nitrifiers in Monterey Bay and the North Pacific Subtropical Gyre[J]. Environmental Microbiology, 2007, 9(5): 1162–1175.
- [63] Santoro AE, Francis CA, de Sieyes NR, et al. Shifts in the relative abundance of ammonia-oxidizing bacteria and archaea across physicochemical gradients in a subterranean estuary[J]. Environmental Microbiology, 2008, 10(4): 1068–1079.
- [64] Jin T, Zhang T, Ye L, et al. Diversity and quantity of ammonia-oxidizing Archaea and Bacteria in sediment of the Pearl River Estuary, China[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2011, 90(3): 1137–1145.
- [65] Bernhard AE, Landry ZC, Blevins A, et al. Abundance of ammonia-oxidizing Archaea and Bacteria along an estuarine salinity gradient in relation to potential nitrification rates[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2010, 76(4): 1285–1289.
- [66] Boyd ES, Lange RK, Mitchell AC, et al. Diversity, abundance, and potential activity of nitrifying and nitrate-reducing microbial assemblages in a subglacial ecosystem[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2011, 77(14): 4778–4787.
- [67] Li M, Cao HL, Hong YG, et al. Spatial distribution

- and abundances of ammonia-oxidizing archaea (AOA) and ammonia-oxidizing bacteria (AOB) in mangrove sediments[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2011, 89(4): 1243–1254.
- [68] Wankel SD, Mosier AC, Hansel CM, et al. Spatial variability in nitrification rates and ammonia-oxidizing microbial communities in the agriculturally impacted Elkhorn Slough estuary, California[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2011, 77(1): 269–280.
- [69] Bernhard AE, Tucker J, Giblin AE, et al. Functionally distinct communities of ammonia oxidizing bacteria along an estuarine salinity gradient[J]. *Environmental Microbiology*, 2007, 9(6): 1439–1447.
- [70] Bouskill NJ, Eveillard D, Chien D, et al. Environmental factors determining ammonia-oxidizing organism distribution and diversity in marine environment[J]. *Environmental Microbiology*, 2012, 14(3): 714–729.
- [71] Moin NS, Nelson KA, Bush A, et al. Distribution and diversity of archaeal and bacterial ammonia oxidizers in salt marsh sediments[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2009, 75(23): 7461–7468.
- [72] Ando Y, Nakagawa T, Takahashi R, et al. Seasonal changes in abundance of ammonia-oxidizing archaea and ammonia-oxidizing bacteria and their nitrification in sand of an eelgrass zone[J]. *Microbes and Environments*, 2009, 24(1): 21–27.
- [73] Christman GD, Cottrell MT, Popp BN, et al. Abundance, diversity, and activity of ammonia-oxidizing prokaryotes in the coastal Arctic Ocean in summer and winter[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2011, 77(1): 2026–2034.
- [74] Rysgaard S, Risgaard-Petersen N, Sloth NP. Nitrification, denitrification and nitrate-ammonification in sediments of two coastal lagoons in southern France[A] // Caumette P, Castel J, Herbert RA, Eds. *Coastal Lagoons Eutrophication and Anaerobic Processes*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1996: 133–141.
- [75] Tuominen L, Heinanen A, Kuparinen J, et al. Spatial and temporal variability of denitrification in the sediments of the Northern Baltic Proper[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1998, 172: 13–24.
- [76] Jorgensen KS, Sorensen J. Two annual maxima of nitrate reduction and denitrification in estuarine sediment (Norsminde Fjord, Denmark) [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1988, 94: 267–274.
- [77] Christensen PB, Sorensen J. Temporal variation of denitrification activity in a plant-covered littoral sediment from Lake Hampen, Denmark[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1986, 51(6): 1174–1179.
- [78] Kemp WM, Murray L. Oxygen release from roots of the submersed macrophyte *Potamogeton perfoliatus* L.: regulating factors and ecological implications[J]. *Aquatic Botany*, 1986, 46: 271–283.
- [79] Fear JM, Thompson SP, Gallo TE, et al. Denitrification rates measured along a salinity gradient in the eutrophic Neuse River Estuary, North Carolina USA[J]. *Estuaries*, 2005, 28(4): 608–619.
- [80] Magalhaes CM, Joye SB, Moreira RM, et al. Effect of salinity and inorganic nitrogen concentrations on nitrification and denitrification rates in intertidal sediments and rocky biofilms of the Douro River estuary, Portugal[J]. *Water Research*, 2005, 39(9): 1783–1794.
- [81] Hulth S, Aller RC, Canfield DE, et al. Nitrogen removal in marine environments: recent findings and future research challenges[J]. *Marine Chemistry*, 2005, 94(1/4): 125–145.
- [82] An S, Gardner WS. Dissimilatory nitrate reduction to ammonium (DNRA) as a nitrogen link versus denitrification as a sink in a shallow estuary (Laguna Madre/Baffin Bay, Texas)[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2002, 237: 41–50.
- [83] Jorgensen KS. Annual pattern of denitrification and nitrate ammonification in estuarine sediment[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1989, 55(7): 1841–1847.
- [84] Sorensen J. Capacity for denitrification and reduction of NO_3^- to NH_4^+ in a coastal marine sediment[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1978, 35(2): 301–305.

- [85] King D, Nedwell DB. The adaptation of nitrate reducing bacterial communities in estuarine sediments in response to overlying nitrate load[J]. FEMS Microbiology Ecology, 1987, 45(1): 15–21.
- [86] Dunn RJK, Welsh DT, Jordan MA, et al. Interactive influences of the marine yabby (*Trypaea australiensis*) and mangrove (*Avicennia marina*) leaf litter on benthic metabolism and nitrogen cycling in sandy estuarine sediment[J]. Hydrobiologia, 2012, 693(1): 117–129.
- [87] Dong LF, Smith CJ, Papaspyrou S, et al. Changes in benthic denitrification, nitrate ammonification, and Anammox process rates and nitrate and nitrite reductase gene abundances along an estuarine nutrient gradient (the Colne Estuary, United Kingdom)[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2009, 75(10): 3171–3179.
- [88] Sayama M. Presence of nitrate-accumulating sulfur bacteria and their influence on nitrogen cycling in a shallow coastal marine sediment[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2001, 67(8): 3481–3487.
- [89] Zopfi J, Kjaer T, Nielsen LP, et al. Ecology of *Thioploca* spp.: nitrate and sulfur storage in relation to chemical microgradients and influence of *Thioploca* spp. on the sedimentary nitrogen cycle[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2001, 67(12): 5530–5537.
- [90] Fernandes SO, Bonin PC, Michotey VD, et al. Nitrogen-limited mangrove ecosystems conserve N through dissimilatory nitrate reduction to ammonium[J]. Scientific Report, 2012, 2: 419.
- [91] Robinson AD, Nedwell BD, Harrison RM, et al. Hypertrophic estuaries as sources of N₂O emission to the atmosphere: the estuary of the River Colne, Essex, UK[J]. Marine Ecology Progress Series, 1998, 164: 59–71.
- [92] Middelberg JJ, Klaver G, Nieuwenhuize J, et al. Nitrous oxide emissions from estuarine intertidal sediments[J]. Hydrobiologia, 1995, 311(1/3): 43–55.
- [93] Naqvi SWA, Voss M, Montoya JP. Recent advances in the biogeochemistry of nitrogen in the ocean[J]. Biogeosciences Discussions, 2008, 5(2): 1119–1137.
- [94] Schouten S, Strous M, Kuypers MMM, et al. Stable carbon isotopic fractionations associated with inorganic carbon fixation by anaerobic ammonium-oxidizing bacteria[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2004, 70(6): 3785–3788.
- [95] Thamdrup B, Dalsgaard T. Production of N₂ through anaerobic ammonium oxidation coupled to nitrate reduction in marine sediments[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2002, 68(3): 1312–1318.
- [96] Engström P, Dalsgaard T, Hulth S, et al. Anaerobic ammonium oxidation by nitrite (anammox): implications for N₂ production in coastal marine sediments[J]. Geochimica et Cosmochimica Acta, 2005, 69(8): 2057–2065.
- [97] Kartal B, Kuypers MMM, Lavik G, et al. Anammox bacteria disguised as denitrifiers: nitrate reduction to dinitrogen gas via nitrite and ammonium[J]. Environmental Microbiology, 2007, 9(3): 635–642.
- [98] Nicholls JC, Trimmer M. Widespread occurrence of the anammox reaction in estuarine sediments[J]. Aquatic Microbial Ecology, 2009, 55(2): 105–113.
- [99] Dalsgaard T, Thamdrup B. Factors controlling anaerobic ammonium oxidation with nitrite in marine sediments[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2002, 68(8): 3802–3808.
- [100] Rysgaard S, Glud RN. Anaerobic N₂ production in Arctic sea ice[J]. Limnology and Oceanography, 2004, 49(1): 86–94.
- [101] Strous M, van Gerven E, Kuenen JG, et al. Effects of aerobic and microaerobic conditions on anaerobic ammonium-oxidizing (anammox) sludge[J]. Applied and Environmental Microbiology, 1997, 63(6): 2446–2448.
- [102] Meyer RL, Risgaard-Petersen N, Allen DE. Correlation between anammox activity and microscale distribution of nitrite in a subtropical mangrove sediment[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2005, 71(10): 6142–6149.
- [103] Rysgaard S, Glud RN, Risgaard-Petersen N, et al. Denitrification and anammox activity in Arctic marine sediments[J]. Limnology and Oceanography, 2004, 49(5): 1493–1502.
- [104] Fernandes SO, Michotey VD, Guasco S, et al.

- Denitrification prevails over anammox in tropical mangrove sediments (Goa, India) [J]. *Marine Environmental Research*, 2012, 74: 9–19.
- [105] Risgaard-Petersen N, Meyer RL, Schmid M, et al. Anaerobic ammonia oxidation in an estuarine sediment[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2004, 36: 293–304.
- [106] Ward BB, Devol AH, Rich JJ, et al. Denitrification as the dominant nitrogen loss process in the Arabian Sea[J]. *Nature*, 2009, 461(7260): 78–81.
- [107] Trimmer M, Nicholl JC, Deflandre B, et al. Anaerobic ammonium oxidation measured in sediments along the Thames Estuary, United Kingdom[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2003, 69(11): 6447–6454.
- [108] Gihring TM, Lavik G, Kuypers MMM, et al. Direct determination of nitrogen cycling rates and pathways in Arctic fjord sediments (Svalbard, Norway)[J]. *Limnology and Oceanography*, 2010, 55(2): 740–752.
- [109] Dale OR, Tobias CR, Song B, et al. Biogeographical distribution of diverse anaerobic ammonium oxidizing (anammox) bacteria in Cape Fear River Estuary[J]. *Environmental Microbiology*, 2009, 11(5): 1194–1207.
- [110] Dale AW, Sommer S, Bohlen L, et al. Rates and regulation of nitrogen cycling in seasonally hypoxic sediments during winter (Boknis Eck, SW Baltic Sea): Sensitivity to environmental variables[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2011, 95(1): 14–28.
- [111] Teixeira C, Magalhães C, Joye SB, et al. Potential rates and environmental controls of anaerobic ammonium oxidation in estuarine sediments[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2012, 66(1): 23–32.
- [112] Rich JJ, Dale OR, Song B, et al. Anaerobic ammonium oxidation (anammox) in Chesapeake Bay sediments[J]. *Microbial Ecology*, 2008, 55(2): 311–320.
- [113] Dong LF, Sobey MN, Smith CJ, et al. Dissimilatory reduction of nitrate to ammonium, not denitrification or anammox, dominates benthic nitrate reduction in tropical estuaries[J]. *Limnology and Oceanography*, 2011, 56(1): 279–291.

编辑部公告

关于《微生物学通报》专题刊申请的通知

当前,随着生物技术的飞速发展,微生物学涵盖的领域越来越广,交叉学科的研究也越来越受到关注。除了已有的微生物学、病毒学、基因工程、细胞工程、酶工程、发酵工程之外,基因组学、代谢工程、纳米科学、生物炼制、生物质能等也逐步成为微生物学研究的热门领域。为了更加系统、集中地反映各个领域的研究成果,以及该领域学科的热点难点问题,充分发挥《微生物学通报》的学科引领和导向作用,促进学科发展,为某个领域的科研人员提供一个交流的平台,《微生物学通报》编委会决定自 2008 年起,每年出版一定数量的专题刊。专题刊将系统地反映微生物学相关领域或新学科生长点的最新进展,及时介绍国内外微生物相关前沿领域的突破性成果,以及面向国家和社会发展需要并具有重大应用前景的研究成果。真诚欢迎本领域各学科的学术带头人,申请并组织专题刊。申请得到编委会批准后,申请人将被邀请担任本专题刊的特邀编辑,负责组织稿件、确定审稿专家,并撰写专题刊序言。

根据专刊工作计划,现将有关事项通知如下:

1. 专刊申请的有关规定附在通知的下面,请申请者仔细阅读;
2. 提交形式: 请到我刊主页(<http://journals.im.ac.cn/wswxtbcn>)的“下载专区”下载专题刊申请表;填写好之后,以 E-mail 附件的形式发送到编辑部信箱: tongbao@im.ac.cn, 请在邮件主题中注明: “专题刊申请”字样;
3. 申请者如有疑问,请咨询编辑部,联系方式: Tel: 010-64807511; E-mail: tongbao@im.ac.cn