

# 中国近海区域古菌群落结构研究概述

朱尚清<sup>1</sup>, 刘吉文<sup>1,2</sup>, 郑艳芬<sup>1</sup>, 刘 骥<sup>1</sup>, 孟 哲<sup>1</sup>, 刘晓月<sup>1</sup>, 王雅文<sup>1</sup>, 张晓华<sup>1,2</sup>

(1. 中国海洋大学, 海洋生命学院, 海洋生物遗传与育种教育部重点实验室, 山东 青岛 266003; 2. 青岛海洋科学与技术国家实验室 海洋生态与环境科学功能实验室, 山东 青岛 266237)

**摘要:** 古菌作为海洋微生物的重要组成部分, 是海洋生态系统中物质与能量传递的重要贡献者, 在全球生物地球化学循环中扮演着不可或缺的角色。虽然目前绝大多数的古菌尚未获得纯培养, 但近年来分子生物学技术的发展使人们认识到古菌参与甚至主导了海洋生源要素循环的关键过程。本文介绍了目前研究海洋古菌多样性的主要手段, 包括: 荧光定量 PCR、16S rRNA 基因扩增子高通量测序、宏组学以及单细胞测序等技术, 系统地阐述了中国近海不同区域(包括辽河口、黄河口、渤海、南北黄海、长江口、东海北部、珠江口以及南海区域)海水及沉积物中的古菌群落结构和多样性特征。研究表明我国近海地区的主要古菌类群为广古菌门(Euryarchaeota)、奇古菌门(Thaumarchaeota)、乌斯古菌门(Woearchaeota)和深古菌门(Bathyarchaeota)等, 其生物地理学分布主要受到环境因子和距离因素的影响, 且在河口和近海海域呈现出完全不同的分布特点。在此基础上, 对未来的研究方向进行展望, 为全面深入了解我国边缘海生态系统中古菌群落及其参与的生物地球化学循环奠定了基础。

**关键词:** 中国近海; 海洋古菌; 群落结构; 分子生物学技术

**中图分类号:** Q938 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3096(2019)05-0123-12

**DOI:** 10.11759/hyxx20190220001

自 Carl Woese 在 1977 年提出三域学说以来<sup>[1]</sup>, 古菌作为细菌和真核生物之外的第三种生命形式, 逐渐成为了学界关注的焦点。早期古菌被认为只存在于少数极端环境中, 例如热泉和深海热液口等, 并被划分为两个主要门类: 广古菌门(Euryarchaeota)和泉古菌门(Crenarchaeota)<sup>[2,3]</sup>。后来又发现了能在中温环境中生存的古菌(即中温泉古菌), 16S rRNA 基因序列比对以及基因组学分析表明, 中温泉古菌在起源上要早于嗜热泉古菌和广古菌门, 因此被划分为一个新门——奇古菌门(Thaumarchaeota)<sup>[4]</sup>。随着近年来高通量测序等分子生物学技术的发展, 自然界大量未培养古菌被发现。研究表明古菌广泛存在于淡水、土壤、海洋及沉积物等常规生境<sup>[5-7]</sup>。目前, 古菌家族主要包含四个超级门<sup>[7-9]</sup>: 广古菌、TACK、DPANN 和 Asgard(图 1)。其中, TACK<sup>[8]</sup>主要包括奇古菌门、泉古菌门、深古菌门(Bathyarchaeota)、初古菌门(Korarchaeota)、地古菌门(Geoarchaeota)、韦斯特古菌门(Verstraetearchaeota)和曙古菌门(Aigarchaeota)等; DAPNN<sup>[9]</sup>主要包括 Diapherotrites<sup>[10]</sup>、Aenigmarchaeota、微古菌门(Parvarchaeota)、盐纳古菌门(Nanohaloarchaeota)、佩斯古菌门(Pacearchaeota)

和乌斯古菌门(Woearchaeota)<sup>[11]</sup>等; Asgard<sup>[12-14]</sup>则主要有索尔古菌门(Thorarchaeota)、奥丁古菌门(Odinarchaeota)和海姆达尔古菌门(Heimdallarchaeota)等<sup>[15]</sup>。尽管我们已经获得了大量古菌 16S rRNA 基因序列, 古菌系统进化树也在不断地扩充和更新<sup>[16-18]</sup>, 但这些古菌的分类, 主要是基于 16S rRNA 基因的系统发育分析来完成的。由于培养条件限制, 目前已获得的纯培养古菌菌株依然是极少数, 绝大部分的古菌都缺乏生理特征、代谢方式以及生态功能方面的实验研究。同时, 古菌未知的生理生化特性又成了制约我们对其进行纯培养的天然障碍<sup>[19]</sup>。

收稿日期: 2019-02-20; 修回日期: 2019-04-29

基金项目: 国家自然科学基金(41506154, 41620104001); 中央高校基本科研业务费专项(201762017)

[Foundation: National Natural Science Foundation of China, No. 41506154, No. 41620104001; Fundamental Research Funds for the Central Universities, No. 201762017]

作者简介: 朱尚清(1994-), 男, 江西赣州人, 硕士, 主要从事海洋古菌生态学研究, 电话: 15764210104, Email: shangqingz@foxmail.com; 刘吉文(1987-), 男, 通信作者, 河北廊坊人, 讲师, 博士, 主要从事海洋微生物生态学研究, 电话: 0532-82032721, Email: liujiwen@ouc.edu.cn

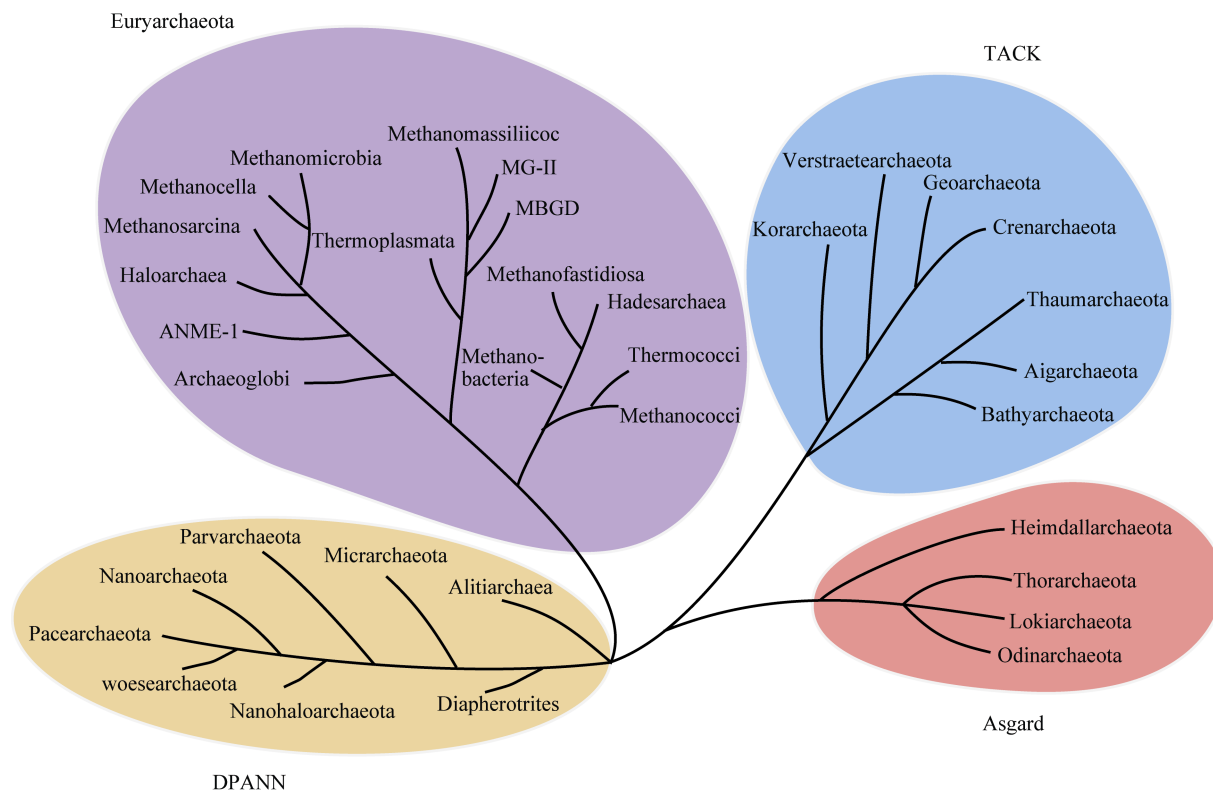


图 1 古菌系统发育树包括的四个超级门(修改自 Spang et al. [12])

Fig. 1 Four superphyla in the expanding archaeal phylogenetic tree (modified from Spang et al. [12]).

海洋大约覆盖了地球表面的 70%，是世界上最大最复杂的生态系统<sup>[20]</sup>。近海作为海洋中初级生产力最高的区域，其复杂的理化因素、丰富的营养盐、各异的生境，塑造了数量庞大、多样性极高的古菌类群<sup>[21]</sup>。Tatsuhiko 等<sup>[20]</sup>对全球 221 个海洋沉积物样品进行了研究，发现古菌在近海的相对丰度远高于大洋，分别占微生物细胞总量的 40.0%和 12.8%，表明古菌可能在近海发挥着更重要的生态学作用。进入 21 世纪以来，全世界对于古菌的报道呈上升趋势，研究区域包括欧洲的北海<sup>[22]</sup>，北美洲的加利福尼亚沿岸<sup>[23]</sup>、墨西哥湾<sup>[24]</sup>，南美洲的秘鲁沿岸<sup>[25]</sup>以及南极半岛西部海域等<sup>[26]</sup>，重点关注古菌的丰度、群落组成和分布模式。同时，某些具有特殊功能的古菌类群也成为近年来的研究热点。例如海洋类群 1(Marine Group I, MG-I)<sup>[27-30]</sup>、厌氧甲烷氧化古菌(Anaerobic Methanotrophic Archaea, ANME)<sup>[31, 32]</sup>以及深古菌门<sup>[33]</sup>等，它们分别参与氨氧化、甲烷的代谢及有机物的降解过程，在全球海洋生态系统的氮、碳循环中发挥重要作用<sup>[34, 35]</sup>。

中国近海属于陆架海，位于亚洲大陆东侧和太平洋西北部之间的过渡地带，受到陆源输入、生物扰

动、海洋动力学过程的综合影响<sup>[36]</sup>，沉积过程及沉积物类型完全不同，理化因子差异明显<sup>[37]</sup>，孕育了丰富且多样化的微生物资源<sup>[38]</sup>。目前，我国学者已针对我国近海多个海域中的古菌群落结构进行了研究，但研究区域相对零散，缺乏对古菌分布规律的总体认知。本文综合了现有的报道，在此基础上对中国近海不同海区(渤海、黄海、东海、南海)及河口(辽河口、黄河口、长江口、珠江口)的古菌类群进行系统描述及比较分析，以期构建出较全面的中国近海古菌群落结构轮廓，加深我们对海洋古菌多样性的认识，为探究古菌在海洋环境中的生态功能奠定理论基础。

## 1 海洋古菌群落研究方法

古菌作为海洋生态系统中重要的微生物组分，具有极高的种群丰度和多样性。由于古菌未知的代谢机制和营养方式，应用传统微生物培养方法对海洋古菌进行分离和纯化的难度极大。而扩增子高通量测序、宏组学、荧光定量 PCR 及荧光原位杂交等分子生物学技术的蓬勃发展为探究古菌的生态分布、生理代谢和生态功能带来了全新的思路。通过

这些分子生物学手段,我们可以直接对海洋环境中古菌的丰度、活性、分类地位和生态功能进行分析,并推测其生理生化特性及在生物地球化学循环中的相对贡献,进一步阐明古菌的群落结构及其在全球海洋物质能量传递过程中的作用。本文综述的我国近海古菌丰度和群落组成的相关研究,所采用的主要方法是扩增子高通量测序和荧光定量 PCR 技术。

### 1.1 荧光定量 PCR 和荧光原位杂交

荧光定量 PCR(Quantitative real-time PCR, qPCR)是目前研究古菌丰度最为常见和有效的手段,它是一种高特异性的检测目的核酸片段拷贝数的可靠方法。荧光定量 PCR 的原理是在普通 PCR 反应体系中加入荧光染料或探针,通过实时监测反应过程中的荧光强度来计算扩增循环次数并对未知样品进行定量分析<sup>[39]</sup>。在 qPCR 实验过程中,可设计不同微生物类群的通用引物或特异性引物,实现对特定微生物类群的定量研究。例如,在古菌定量分析中,选取古菌通用的 16S rRNA 基因引物,对环境样品总 DNA 或总 RNA 进行 qPCR 扩增可分别测定环境中的总古菌和活性古菌丰度。对于某些特殊功能类群如氢氧化古菌,针对其参与功能反应的基因序列设计特异性引物,可实现对功能类群的定量分析。

此外,荧光原位杂交(Fluorescence in situ hybridization, FISH)也是研究古菌丰度及基因表达情况的重要手段<sup>[40]</sup>。该方法结合了分子生物学检测的特异性和显微技术的形态分析优势,可直接对环境样品中的古菌进行鉴定、计数以及形态学分析,但该方法存在诸如杂交后信号强度弱、杂交效率低等缺点。相较于 FISH,近些年快速发展的催化报告沉积荧光原位杂交技术(CARD-FISH)具有更强的荧光信号和信号-背景比<sup>[41]</sup>。

### 1.2 16S rRNA 基因扩增子高通量测序

近年来,在 Sanger 测序方法的基础上,二代测序迅速发展,该技术的原理是利用不同颜色的荧光标记 dNTP,通过检测扩增反应中的荧光信号读取目标 DNA 序列<sup>[42]</sup>。相比 Sanger 测序法,二代测序的广度和深度大大提高,因此也被称为高通量测序。相较于传统的克隆文库测序,高通量测序拥有测序通量高、速度快及成本低等优点。16S rRNA 基因是目前微生物多样性研究的重要分子标记。针对特定类群如古菌 16S rRNA 基因序列中的保守片段设计引物,在引物一端添加标签序列以区分不同样品,随

后对高变区进行体外扩增,对扩增产物进行高通量测序和物种注释,最终获得微生物群落组成信息。16S rRNA 基因扩增子高通量测序克服了传统微生物研究中对培养方法的依赖,可直接获取环境样品中古菌群落的种类和相对丰度等信息,并突破了样品数量的限制,可同时对大量样品开展研究<sup>[43]</sup>。在近些年的报道中,16S rRNA 基因扩增子高通量测序已经成为了解古菌群落组成及动态变化的最重要手段<sup>[44]</sup>。

### 1.3 宏组学和单细胞测序

宏组学包括宏基因组学、宏转录组学和宏蛋白组学,在古菌相关的报道中,前两者最为常见。宏基因组学和宏转录组学是指对环境中的所有遗传物质进行提取和测序,进而通过生物信息学手段对测序片段进行拼接以获得环境中全部微小生物遗传和转录物质的总和。宏转录组学和宏基因组学的区别在于,宏转录组学可以实时反映微生物群落的活性及基因表达情况。相较于 16S rRNA 基因扩增子高通量测序,除了群落中各种微生物类群的分类信息外,组学技术还能获取各种功能基因、明晰代谢通路等,覆盖面更广。目前,宏组学的方法已广泛应用于古菌多样性研究,可直接对土壤、淡水水体、海洋水体、海洋沉积物等环境样品的古菌群落组成、生理生化及代谢活性特征进行分析<sup>[45]</sup>。例如 Paul 等<sup>[46]</sup>在对来自澳大利亚边缘海深层水体的宏基因组学分析中发现,深古菌类群的基因组包含甲烷代谢所必需的部分基因,表明深古菌类群可能参与了海洋碳循环中某些关键过程。

单细胞测序也是近年来普及的新型测序手段。该技术是针对单个细胞的基因组进行测序,从而获得环境样品中单一细胞的基因组信息,突破微生物难以获得纯培养的限制,直接对其基因组序列进行分析<sup>[47]</sup>。如 Rosa 等<sup>[48]</sup>利用来自波多黎各海沟的水体样本通过单细胞测序成功获得一个完整度较高(72%)的 MG-I 基因组并对它进行了注释和比较基因组研究,让我们对氢氧化古菌的代谢途径和生理生化特征有了全新的了解。

## 2 中国近海主要区域古菌群落结构

### 2.1 古菌的绝对丰度

国内学者通过荧光定量 PCR 等技术,发现中国近海主要区域中古菌的绝对丰度范围是  $10^3\sim 10^7$  copies/g 或 copies/mL 沉积物或海水(图 2)。在黄河口,沉积物

样品中古菌的绝对丰度为  $1.08 \times 10^6 \sim 3.98 \times 10^7$  copies/g(干重), 平均为  $1.45 \times 10^7$  copies/g, 底层水体样品的古菌绝对丰度为  $2.13 \times 10^3 \sim 4.10 \times 10^4$  copies/mL, 平均为  $2.37 \times 10^4$  copies/mL<sup>[49]</sup>。在渤海、北黄海、南黄海、东海北部和长江口, 沉积物中古菌的绝对丰度分别为  $7.02 \times 10^6$ 、 $3.0 \times 10^7$ 、 $5.49 \times 10^6$ 、 $3.08 \times 10^6$  和  $3.94 \times 10^7$  copies/g(湿重)。在南海北部, 沉积物样品中的古菌绝对丰度为  $1.61 \times 10^4 \sim 6.72 \times 10^6$  copies/g(湿

重)<sup>[50]</sup>。比较不同区域可发现, 北黄海和长江口地区沉积物中的古菌绝对丰度最高, 达到  $10^7$  copies/g; 而渤海、南黄海和东海北部沉积物中稍低, 都在  $10^6$  copies/g; 南海北部沉积物中最低, 平均仅有  $10^5$  copies/g。此外, 对比黄河口不同区域的古菌丰度发现, 越接近淡水区的站位, 古菌丰度越高, 这与 Webster 等对科恩河口的研究结果一致<sup>[51]</sup>, 即河口低盐站位沉积物中的古菌丰度高于高盐站位。

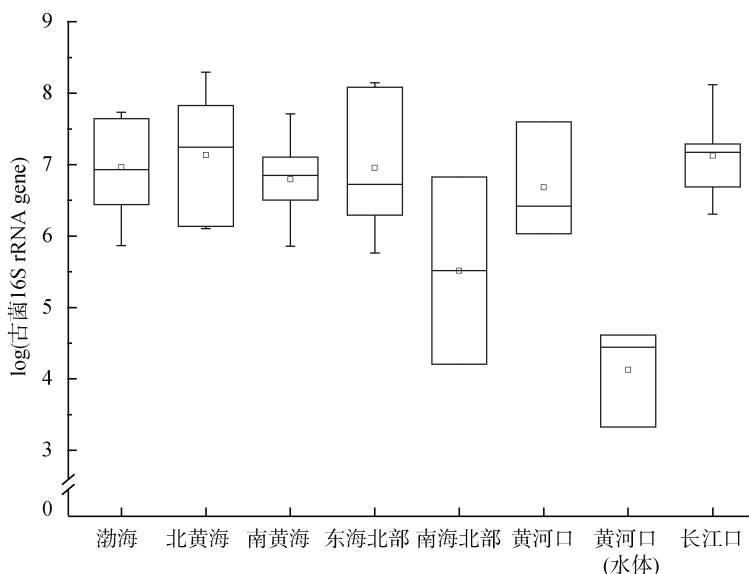


图 2 中国近海不同区域古菌绝对丰度分布

Fig. 2 Variations of archaeal abundance in different areas of the Chinese coastal seas

(注: 黄河口含水体和沉积物样品, 其余区域只有沉积物样品; 黄河口沉积物样品计干重, 其余计湿重)

## 2.2 河口古菌群落结构

河口作为连接陆地和海洋的过渡地带, 承载着丰富的陆源营养盐和有机质, 是一个多功能的复杂生态系统<sup>[52]</sup>。同时, 河口呈现出剧烈的盐度和营养盐等环境梯度变化, 对微生物的丰度、多样性和地理分布具有显著影响<sup>[53, 54]</sup>。因此, 河口成为研究微生物进化多样性、分布规律和环境响应的理想生境。中国径流量较大的河流包括黄河、长江、珠江和辽河等, 平均长度 3 380 公里, 流域面积 60 万平方公里, 携带了大量沉积物、污染物以及来自其他支流和沿岸的陆源物质进入中国近海。其中, 辽河和黄河汇入渤海, 长江和珠江分别汇入东海和南海。20 世纪 70 年代以来, 随着中国经济的发展, 滨海地区急剧增加的工业化和居民活动都深刻地影响了河口地区的微生物群落结构。国内对河口微生物的研究主要集中在细菌方面, 对古菌的研究还较少, 目前主要关注古菌

在河口区域的群落结构、生长代谢机制及在沉积物和水体中的差异等。

张慧珍等通过古菌 16S rRNA 基因高通量测序<sup>[55]</sup>, 对辽河口 13 个站位(海水区 5 个, 混合区 4 个, 淡水区 4 个)的沉积物样品进行了研究, 发现该沉积物中的优势古菌为奇古菌门(72.73%)和广古菌门(25.05%); 前者在海水区所占的比例明显高于混合区和淡水区, 其中丰度最高的是 MG-I (7.75%), 后者中的盐杆菌纲(Halobacteria, 19.86%)和热原体纲(Thermoplasmata, 4.66%)在所有区域都占有优势。

黄河由于河流中段流经中国黄土高原地区夹带了大量的泥沙, 是世界上含沙量最多的河流。其瞬时沉积物浓度平均为 22 g/L, 是世界上最浑浊的河流之一。Wei 等<sup>[49]</sup>分析了来自黄河口 5 个站位共 10 个样品(沉积物 5 个, 表层水 5 个)的 16S rRNA 基因高通量测序结果, 发现广古菌门和奇古菌门中的 MG-I 是黄河口最主要的古菌类群, 所占比重均接近 50%。

在纲、目和属水平, 甲烷八叠球目(*Methanosarcinales*), 盐杆菌目(*Halobacteriales*)以及甲烷鬃菌属(*Methanosaeta*), 甲烷八叠球菌属(*Methanosarcina*), *Nitrosoarchaeum*, *Parvarchaeum*, *Nitrososphaera*等在沉积物中占主导地位; 而热源体纲以及亚硝化侏儒菌属(*Nitrosopumilus*)主要在水体中占优势。结合热源体纲在降解碎屑蛋白、硫氧化和硫酸盐还原方面的潜在作用, 其在水体中的高丰度可能意味着重要的生态学功能。此外, Li等<sup>[56]</sup>发现黄河口的主要氨氧化微生物为 MG-I, 其细分类群在沉积物和水体中的分布也有明显差异, 沉积物中主要为 *Nitrososphaera*, 水体中主要为亚硝化侏儒菌属和 *Nitrosotalea*, 表明它们虽然营养方式一致, 但由于对光照、底物等环境因素的敏感性不同, 在不同的环境中可能拥有各自的生存优势。

长江作为中国第一大河, 携带大量的有机物和营养盐进入东海<sup>[57]</sup>。陆源有机质以及浮游生物光合作用生产的有机质为异养微生物提供了丰盛的食物, 是造成长江口下游底层水缺氧的重要诱因, 严重威胁了区域海洋生态系统的稳定性。除了受淡水输入影响, 长江口区域还受到黑潮(即台湾暖流)的影响<sup>[58]</sup>。来自淡水的丰富有机质和来自海水的高浓度无机盐塑造了该环境中特殊的古菌多样性。我们的研究发现, 长江口表层沉积物中的主要古菌类群为深古菌门(47.7%)、奇古菌门(29.6%)、广古菌门(15.3%)和乌斯古菌门(2.1%)。进一步分析表明, Group C3、MG-I、ANME 和海洋底栖类群 D(Marine Benthic Group D, MBGD)是长江口沉积物中的优势类群(未发表结果)。Yu 等在对来自长江口缺氧区的沉积物进行富集培养之后, 发现深古菌亚类群 8 具有木质素降解潜能, 且通过 <sup>13</sup>C 同位素发现该类群能以碳酸氢盐作为碳源<sup>[59]</sup>。陆地来源的木质素是长江口沉积物中的重要有机质组分<sup>[60-61]</sup>, 而长江口地区的深古菌绝大部分(超过 70%)属于亚类群 8, 表明该区域的深古菌门类群在难降解有机质的降解过程中发挥重要作用, 是长时间尺度的碳循环中的关键环节<sup>[58]</sup>。同时, Zhou 等发现 MBGD 有多肽降解潜能和乙酸盐产生能力, 在改变沉积物组分、参与沉积物碳循环中有重要作用<sup>[62]</sup>。因此, 河口上下游古菌类群的显著差异, 即 MBGD 和海洋底栖类群 B(Marine Benthic Group B, MBGB)在下游站位占比较高, 而深古菌在上游站位占比较高, 表明盐度和有机质组分可能是造成古菌群落异质性的重要影响因子。

珠江作为中国第三大径流, 每年向南海北部注入  $3.26 \times 10^{11}$  立方米淡水和  $7 \times 10^7$  吨沉积物。20 世纪 70 年代以来, 随着沿岸人口急增和珠江三角洲的经济发展, 珠江口承载了来自上游农业活动、污水排放和渔业生产等产生的巨量营养物质, 对河口和邻近海域的生态环境造成了严重的污染<sup>[63]</sup>。Liu 等<sup>[64]</sup>分析了来自珠江口的沉积物和水体样品的 16S rRNA 基因高通量测序结果后发现, 珠江口水体中主要古菌类群为广古菌门和奇古菌门, 但二者呈现出截然不同的分布趋势。在水体样品中, 奇古菌门在淡水区域的丰度较高, 广古菌门则在海水区域丰度更高。MG-I 作为奇古菌门的主要类群, 在海水和淡水中均有较高丰度, 但在淡水水体中含量更高。广古菌门中相对丰度最高的类群为海洋类群 2(Marine Group II, MG-II), 与 MG-I 相反, 其在海水样品中的丰度显著高于淡水。此外, 构成 MG-II 的优势操作分类单元(operational taxonomic units, OTU)在不同深度的水体样品中完全不同, 暗示在垂直方向上, MG-II 类群演化成不同的进化分支, 可能行使不同的生态功能。Xie 等<sup>[65]</sup>发现在珠江口水体中, 营附着生活的 MG-II 的绝对丰度高达  $10^8$  copies/L 海水, 约为营自由生活的 10 倍。此外, 营自由生活 MG-II 在表层水体丰度较高, 而营附着生活的在底层水中丰度较高。结合有机颗粒物在底层水体中的高丰度, 推测珠江口水体中的 MG-II 类群在有机物代谢方面起到不可或缺的作用<sup>[66]</sup>。在沉积物样品中, 淡水区和海水区的古菌群落组成也有显著差异。广古菌门和泉古菌门在淡水区域占据主要优势, 而奇古菌门是海水区域的优势类群。主要的细分类群中, 9 个属于产甲烷类群, 甲烷鬃菌属和 *Methanoregula* 是其中丰度最高的属, 除甲烷类球菌属(*Methanococoides*)之外的所有产甲烷菌均在淡水区域占优势, 而乌斯古菌、MG-I、海洋底栖类群 E(Marine Benthic Group E, MBGE)和 Group C3 类群均在海水区域占据显著优势。在淡水区域, 古菌类群在不同深度的沉积物样品中丰度相当, 变化不大; 而在海水区域, 深古菌门和 Group C3 的丰度随深度增大而升高, 推测是不同的沉积物类型产生了多种代谢方式, 从而塑造了不同深度的古菌多样性<sup>[67]</sup>。

### 2.3 近海海域古菌群落结构

我国海岸线绵长, 拥有渤海、黄海、东海和南海四个主要海域。渤海是典型的半开放式内海, 沿岸工

业密布,再加上河流径流影响,每年都有巨量的陆源物质进入其中<sup>[68]</sup>。黄海可分为南黄海和北黄海,位于中国和朝鲜半岛之间,黄河携带的巨量泥沙是黄海沉积物的重要来源。东海北部位于黄海以南,台湾海峡以北,其沉积物类型主要为泥质,长江以年平均 28 540 立方米/秒的水流量汇入东海<sup>[69-70]</sup>。长江沿岸繁盛的经济和工农业活动使得水体中含有大量的有机质,对南黄海和东海北部区域的沉积物组分有重要影响。南海平均水深约为 1 212 米,最深处的中部深海平原深度可达 5 567 米,海域面积约 356 平方公里,是西太平洋最大的边缘海<sup>[71-72]</sup>。南海属于低纬度热带海域,深度较深,蕴藏着丰富的天然气水合物及多样性极高的微生物资源<sup>[50, 73-74]</sup>。珠江是南海地区的最主要沉积物来源,且因为珠三角城市带是我国人口密度最高的区域之一,南海地区受珠江水体的汇入也受到了较严重的污染<sup>[75]</sup>。目前,我国近海海域的古菌群落研究主要集中在沉积物(包括黄渤海、东海以及南海区域),水体样品较少。

我们的结果表明,渤海、黄海和东海北部沉积物中的古菌群落在门水平的组成基本一致,主要集中在 4 个古菌类群:奇古菌门(63.9%)、乌斯古菌门(18.6%)、广古菌门(6.6%)和深古菌门(1.9%);各个门类在不同区域的相对丰度具有较大差异;其中,奇古菌门在渤海、南北黄海和东海北部地区都占据绝对优势,乌斯古菌门在渤海和北黄海丰度更高,而广古菌门则是东海北部的优势类群<sup>[76]</sup>。分析表明,MG-I 是奇古菌门中丰度最高的类群,在渤海、黄海和东海北部区域中占据优势地位,暗示在这些海域可能存在着大量的氨氧化反应;Group C3 在东海北部地区分布更加广泛。Laverigne 等<sup>[77]</sup>发现 Group C3 主要存在于缺氧沉积物、热液口和湖泊水体中,可直接固定二氧化碳,通过  $H_2$  作为电子供体合成乙酸盐进行自养活动,表明 Group C3 可能在寡营养生境中有生存优势。

河流径流带来的陆源物质形成了多种类型的沉积区域,也造就了不同海区各异的古菌群落结构。与黄河口不同,古菌在渤海、黄海和东海北部地区的氨氧化微生物中不占优势地位。同时,东海沉积物中的氨氧化古菌在多样性和丰富度方面要明显高于南北黄海和渤海,推测原因可能是东海主要沉积物来源为长江,径流量大,上游的城市带众多,水体中氮元素含量更高,影响了沉积物中的氨氧化古菌组成和多样性<sup>[27]</sup>。

此外,在 Zeng 等<sup>[69]</sup>报道的来自东海的两个水体样本中,MG-I 占据了主要优势,同时还有一部分 MG-II。测序结果表明,在东海地区,古菌类群相对丰度较低但是多样性高。Hu 等<sup>[78]</sup>对东海不同水层进行研究后发现,上层水体中的 MG-I 主要行使硝化作用,参与氮循环过程;而中层水体中的 MG-I 中生物羧化酶基因丰度较高,参与碳循环过程,表明在东海的中上层水体中,MG-I 随深度分化为不同的生态型以适应光照的梯度变化。

范习贝等<sup>[50]</sup>在对南海北部陆坡沉积物的古菌进行 16S rRNA 基因高通量测序分析后,发现主要古菌类群有:深古菌门(36%)、广古菌门热原体纲(17%)、乌斯古菌门(16%)、奇古菌门(12%)、洛基古菌门(11%)和深海热泉类群(Marine Hydrothermal Vent Group, 3%)。除此之外,还存在少量的 AK8、海洋底栖古菌 A(Marine Benthic Group A)、陆生温泉古菌(Terrestrial Hot Spring Crenarchaeota Group)等,所占比例均小于 1%。其中,深古菌作为最具优势的古菌类群,在次表层的相对丰度最高;而乌斯古菌门、热原体纲、洛基古菌门的相对丰度基本不随深度变化。Wang 等<sup>[79]</sup>对南海两个深层沉积物的 16S rRNA 基因高通量测序结果表明,在 9~11 米的沉积物深度,广古菌门平均占古菌总数的 61.4%,MBGB 也是优势类群,且两个站位之间的差异要大于不同深度差异,与上述结果相一致。曹梦莉等<sup>[80]</sup>的研究发现,南海区域的沉积物主要以粉砂为主,且表层沉积物中的有机质主要为海水来源,再加上地理差异,形成了完全不同于珠江口和其他海域的古菌群落结构,沉积物中的古菌可能参与了南海地区独特的碳循环过程。Niu 等<sup>[81]</sup>在对南海海马冷泉附近的沉积物进行研究后,发现了大量的厌氧甲烷氧化古菌,同时在不同深度拥有三个优势亚类群:ANME-1bI, ANME-1bII 和 ANME-1bIII,冷泉溢出的大量溶解性无机碳和硫酸盐可能是重要影响因素。Yu 等<sup>[82]</sup>则发现在南海地区的沉积物环境中,深古菌门的亚类群 2、亚类群 8 和亚类群 10 是主要古菌成员。其中,亚类群 8 主要在还原层和深层沉积物中,而亚类群 10 则分布于氧化层和表层沉积物中,虽然这两个亚类群的分布深度不同,但都与沉积物中有机物的再矿化过程有关。

有报道表明,深古菌类群广泛存在于各种环境,如深海沉积物、热泉、盐碱地等,且至少可被分为 23 个亚类群<sup>[83]</sup>。作为南海沉积物中的最主要微生物类群,宏基因组学和单细胞测序的结果推测深古菌

的代谢类型为兼性厌氧,并具有分解蛋白质、降解苯环化合物、木质素和产生乙酸的功能<sup>[33]</sup>。在南海海槽水合物层位中也发现了大量的深古菌类群,并在深古菌的基因组中发现了完整的甲烷代谢途径<sup>[84]</sup>。此外,在含有厌氧甲烷氧化古菌的站位中,深古菌类群均是古菌群落的主要成员,暗示其在甲烷代谢过程可能发挥作用。推测深古菌是该水合物区碳循环的重要驱动力。

## 2.4 中国近海古菌群落空间分布特征

海洋微生物的分布受环境和距离因素的共同影响<sup>[85]</sup>,而我国近海具有极高的生态系统多样性<sup>[74]</sup>,不同区域受到人类活动、陆源物质输入的程度不一使得各环境因素错综复杂,再加上生物扰动的影响<sup>[86]</sup>,塑造出了差异显著的古菌群落和分布特征。

在门水平上,中国近海主要区域的古菌群落组成大致可以分为4组,如辽河口和黄河口的古菌群落组成相似,奇古菌门和广古菌门占据绝对优势;渤海、南北黄海划为一类,奇古菌门、乌斯古菌门和深古菌门是主要类群;长江口和东北北部趋于一致,奇古菌门、深古菌门和乌斯古菌门是优势类群;南海北部区域则与以上海域都有显著差异,主要优势类群有奇古菌门、广古菌门、深古菌门、乌斯古菌和洛基古菌门,但相对丰度较均匀,没有绝对优势类群。将各个海域的门水平群落组成进行非度量多维尺度分析(NMDS)聚类,沿一、二轴大致可以分为4簇,与上述结果基本一致(图3),其中,渤海,南北黄海因为地理位置接近,且沉积物环境受到相似的陆源物质影响,其古菌群落组成几乎一致,聚类结果趋于重合。

## 3 总结与展望

古菌作为全球尺度上生物地球化学循环过程的主要参与者,对全球生态系统影响重大。要想明晰古菌在海洋生态系统中参与的物质与能量传递过程,对古菌的群落结构和生态功能的研究都是必不可少的。我国对于中国近海主要区域的古菌研究正处于快速发展阶段,到目前为止,人们已初步阐明中国近海主要区域古菌的丰度、群落组成和分布特征。研究表明,我国近海地区的主要古菌类群为广古菌门、奇古菌门、乌斯古菌门和深古菌门等,其生物地理学分布主要受环境因子和距离因素影响,在河口和近海海域呈现出完全不同的分布特点。在纲、目

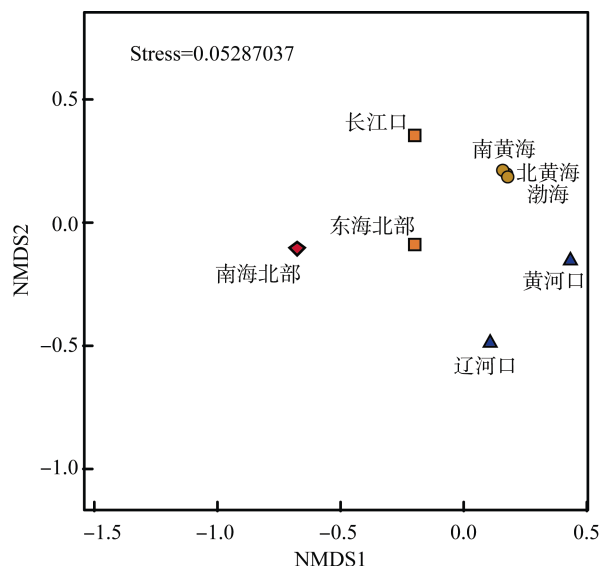


图3 中国近海不同区域沉积物古菌群落非度量多维尺度分析(NMDS)(基于门水平)

Fig. 3 Non-metric multi-dimensional scaling analysis of benthic archaeal communities in different areas of the Chinese coastal sea (based on the phylum level)

和属的分类水平上,中国近海主要区域的古菌群落都有各自特有的多样性特征以及相应的优势类群,展现出不同的空间分布模式。奇古菌门、广古菌门和深古菌门是中国近海相对丰度最高的类群。其中奇古菌门 MG-I 在南海以外的区域都占据优势地位,作为重要的海洋氨氧化微生物,该类群在浅海区域相对丰度的升高,可能与近岸人类活动排放的氮元素密切相关,同时暗示近海水体可能发生着较强的氨氧化反应过程。广古菌门中的 ANME 主要在河口区域大量出现,表明河口沉积物中可能存在着普遍性的甲烷氧化反应。深古菌门主要出现在河口和南海北部,暗示其在河口的蛋白质降解、甲烷氧化反应中具有重要意义。中国近海的古菌群落组成表明了其在该地区碳、氮循环中的高参与度和贡献量。古菌作为中国近海生态系统中的主要成员,在海洋水体和沉积物环境中发挥重要生态学作用。

当前古菌研究也存在着一些问题急需解决。首先,现有的古菌分类都是基于16S rRNA基因的相似性,但近年来一些基于核心基因组基因建立的系统发育进化树表明,仅仅依据16S rRNA基因来对古菌进行分类具有片面性,建立一套科学完善的古菌分类体系十分必要。其次,受古菌难以获得纯培养的限制,人们对其在环境中所拥有的生理特征、代谢机制及生态功能都所知甚浅。同时,由于缺乏准确的化

学、地质数据支撑,古菌在全球海洋生物地球化学循环过程的贡献难以量化。再者,研究表明古菌和细菌之间、古菌群落内部都存在着复杂的网络关系,且涉及到许多功能耦合作用,古菌类群之间的网络关系对于其分布特征的影响也是一个值得探讨的问题。最后,我们在对古菌总体分布规律进行研究时,对时间因素关注较少,缺乏对古菌类群的季节以及年际变化的认识。综合以上问题,建议今后的海洋古菌研究应注重以下方面:

(1) 结合古菌核心基因组和 16S rRNA 基因建立一套科学完善的古菌分类系统,并对古菌的亚类群进行明确的进化地位划分,在此基础上探究其多样性和生态作用。

(2) 同时关注古菌在时间和空间上的变化趋势,建立海洋古菌分布的年际变化模型。

(3) 应用新的测序方法(如宏基因组、宏转录组和单细胞基因组)对古菌的代谢活性、生理特征和环境功能进行研究,并结合同位素示踪的方式研究古菌涉及的生物地球化学循环(如碳、氮、硫循环等),在细胞水平将古菌的种类与功能联系起来。

(4) 根据基因组学分析预测古菌代谢方式以及借鉴总结已有的培养经验,逐步建立重要古菌类群的富集培养体系和纯培养体系。

(5) 研究古菌与细菌、古菌与古菌之间的网络关系,探讨微生物群落之间的共存模式,进一步了解微生物参与地球化学循环的过程及古菌在其中扮演的角色。

(6) 通过跨领域合作,结合化学、地质等学科数据对古菌在全球海洋生物地球化学循环过程的贡献进行量化。

#### 参考文献:

[1] Woese C R, Fox G E. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 1977, 74(11): 5088-5090.

[2] Eme L, Spang A, Lombard J, et al. Archaea and the origin of eukaryotes[J]. Nature Reviews Microbiology, 2017, 15(12): 711-723.

[3] Nunoura T, Takaki Y, Hirai M, et al. Hadal biosphere: Insight into the microbial ecosystem in the deepest ocean on Earth[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2015, 112(11): E1230-E1236.

[4] 张丽梅, 贺纪正. 一个新的古菌类群——奇古菌门 (Thaumarchaeota)[J]. 微生物学报, 2012, 52(4): 411-

421.

Zhang Limei, He Jizheng. A novel archaeal phylum: Thaumarchaeota—A review[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2012, 52(4): 411-421.

- [5] Bates S T, Berg-Lyons D, Caporaso J G, et al. Examining the global distribution of dominant archaeal populations in soil[J]. The ISME journal, 2011, 5(5): 908-917.
- [6] Cheung M K, Wong C K, Chu K H, et al. Community Structure, Dynamics and Interactions of Bacteria, Archaea and Fungi in Subtropical Coastal Wetland Sediments[J]. Scientific Reports, 2018, 8(1): 14397.
- [7] Itcus C, Pascu M D, Lavin P, et al. Bacterial and archaeal community structures in perennial cave ice[J]. Scientific Reports, 2018, 8(1): 15671.
- [8] Guy L, Ettema T J G. The archaeal 'TACK' superphylum and the origin of eukaryotes[J]. Trends in microbiology, 2011, 19(12): 580-587.
- [9] Rinke C, Schwientek P, Sczyrba A, et al. Insights into the phylogeny and coding potential of microbial dark matter[J]. Nature, 2013, 499(7459): 431-437.
- [10] Youssef N H, Rinke C, Stepanauskas R, et al. Insights into the metabolism, lifestyle and putative evolutionary history of the novel archaeal phylum 'Diapherotrites'[J]. The ISME journal, 2015, 9(2): 447-460.
- [11] Liu X, Li M, Castelle C J, et al. Insights into the ecology, evolution, and metabolism of the widespread Woesearchaeotal lineages[J]. Microbiome, 2018, 6(1).
- [12] Spang A, Caceres E F, Ettema T J G. Genomic exploration of the diversity, ecology, and evolution of the archaeal domain of life[J]. Science, 2017, 357(6351): f3883.
- [13] Zaremba-Niedzwiedzka K, Caceres E F, Saw J H, et al. Asgard archaea illuminate the origin of eukaryotic cellular complexity[J]. Nature, 2017, 541(7637): 353-358.
- [14] Akil C, Robinson R C. Genomes of Asgard archaea encode profilins that regulate actin[J]. Nature, 2018, 562(7727): 439-443.
- [15] 张翠景, 潘月萍, 顾继东, 等. 古菌在红树林沉积物中的多样性及其碳代谢机制[J]. 微生物学报, 2018, 58(4): 608-617.
- Zhang Cuijing, Pan Yueping, Gu Jidong, et al. Archaea diversity and carbon metabolism in mangrove sediments[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2018, 58(4): 608-617.
- [16] Adam P S, Borrel G, Brochier-Armanet C, et al. The growing tree of Archaea: new perspectives on their diversity, evolution and ecology[J]. The ISME journal, 2017, 11(11): 2407-2425.
- [17] Cavicchioli R. Archaea—timeline of the third domain[J]. Nature Reviews Microbiology, 2011, 9(1): 51-61.



- [18] Petitjean C, Deschamps P, López-García P, et al. Rooting the domain archaea by phylogenomic analysis supports the foundation of the New Kingdom Proteoarchaeota[J]. *Genome Biology and Evolution*, 2015, 7(1): 191-204.
- [19] Teske A, Sørensen K B. Uncultured archaea in deep marine subsurface sediments: have we caught them all?[J]. *The ISME Journal*, 2008, 2(1): 3-18.
- [20] Hoshino T, Inagaki F. Abundance and distribution of archaea in the subseafloor sedimentary biosphere[J]. *The ISME journal*, 2019, 13(1): 227.
- [21] van Wolferen M, Orell A, Albers S. Archaeal biofilm formation[J]. *Nature reviews Microbiology*, 2018, 16(11): 699-713.
- [22] Herfort L, Schouten S, Abbas B, et al. Variations in spatial and temporal distribution of Archaea in the North Sea in relation to environmental variables[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2007, 62(3): 242-257.
- [23] Santoro A E, Casciotti K L, Francis C A. Activity, abundance and diversity of nitrifying archaea and bacteria in the central California Current[J]. *Environmental Microbiology*, 2010, 12(7): 1989-2006.
- [24] Flood M, Frabutt D, Floyd D, et al. Ammonia-oxidizing bacteria and archaea in sediments of the Gulf of Mexico[J]. *Environmental Technology*, 2015, 36(1): 124-135.
- [25] Biddle J F, Lipp J S, Lever M A, et al. Heterotrophic archaea dominate sedimentary subsurface ecosystems off Peru[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2006, 103(10): 3846-3851.
- [26] Church M J, Delong E F, Ducklow H W, et al. Abundance and distribution of planktonic archaea and bacteria in the waters west of the Antarctic Peninsula[J]. *Limnology and Oceanography*, 2003, 48(5): 1893-1902.
- [27] Liu Y, Liu J, Yao P, et al. Distribution patterns of ammonia-oxidizing archaea and bacteria in sediments of the eastern China marginal seas[J]. *Systematic and applied microbiology*, 2018, 41(6): 658-668.
- [28] Alves R J E, Minh B Q, Urich T, et al. Unifying the global phylogeny and environmental distribution of ammonia-oxidising archaea based on amoA genes[J]. *Nature communications*, 2018, 9(1): 1517.
- [29] Dang H, Li J, Zhang X, et al. Diversity and spatial distribution of amoA-encoding archaea in the deep-sea sediments of the tropical West Pacific Continental Margin[J]. *Journal of applied microbiology*, 2009, 106(5): 1482.
- [30] Wang Y, Huang J M, Cui G J, et al. Genomics insights into ecotype formation of ammonia-oxidizing archaea in the deep ocean[J]. *Environmental microbiology*, 2019, 21(2): 716-729.
- [31] Evans P N, Boyd J A, Leu A O, et al. An evolving view of methane metabolism in the Archaea[J]. *Nature reviews, Microbiology*, 2019, 17: 219-232.
- [32] 李友训, 关翔宇, 高焱, 等. 北极地区深海微生物研究进展及对策[J]. *海洋科学*, 2016, 40(12): 138-145.  
Li Youxun, Guan Xiangyu, Gao Yan, et al. Progress on microbial research in the deep Arctic[J]. *Marine Sciences*, 2016, 40(12): 138-145.
- [33] Zhou Z, Pan J, Wang F, et al. Bathyarchaeota: globally distributed metabolic generalists in anoxic environments[J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2018, 42(5): 639-655.
- [34] 付新华, 刘国宁, 何健龙, 等. 山东省渤海海洋保护区典型海域表层海水微生物群落多样性分析[J]. *海洋科学*, 2017, 41(1): 39-47.  
Fu Xinhua, Liu Guoning, He Jianlong, et al. Analysis of microbial community diversity in the Bohai Sea marine protected areas of the Shandong Province[J]. *Marine Sciences*, 2017, 41(1): 39-47.
- [35] Zhang C, Phillips A P R, Wipfler R L, et al. The essential genome of the crenarchaeal model *Sulfolobus islandicus*[J]. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 4908.
- [36] 贺建武, 刘祝祥, 刘荷, 等. 海洋沉积物原核微生物多样性研究进展[J]. *海洋科学*, 2013, 37(9): 103-113.  
He Jianwu, Liu Zhuxiang, Liu He, et al. The progress of studies on marine prokaryotic microbe diversity in marine sediments[J]. *Marine Sciences*, 2013, 37(9): 103-113.
- [37] 曲胜路, 杨茹君, 苏函, 等. 海洋中 Fe(II)的行为及微生物参与下的过程研究概述[J]. *海洋科学*, 2017, 41(10): 139-148.  
Qu Shenglu, Yang Rujun, Su Han, et al. A review of the behavior and microbial activity of Fe (II) in seawater[J]. *Marine Sciences*, 2017, 41(10): 139-148.
- [38] 刘杰, 孙雅雯, 郭昱东, 等. 海山微生物多样性研究进展[J]. *海洋科学*, 2017, 41(1): 123.  
Liu Jie, Sun Yawen, Guo yudong, et al. The research progress on the microbial diversity of seamounts[J]. *Marine Sciences*, 2017, 41(1): 123.
- [39] 陈旭, 齐凤坤, 康立功, 等. 实时荧光定量 PCR 技术研究进展及其应用[J]. *东北农业大学学报*, 2010, 41(8): 148-155.  
Chen Xu, Qi Fengkun, Kang Ligong, et al. Advance and application of real-time fluorescent quantitative PCR[J]. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2010, 41(8): 148-155.
- [40] Crocetti G, Murto M, Björnsson L. An update and optimisation of oligonucleotide probes targeting methanogenic archaea for use in fluorescence in situ hybridisation (FISH)[J]. *Journal of microbiological methods*, 2006, 65(1): 194-201.

- [41] Teira E, Reinthaler T, Pernthaler A, et al. Combining catalyzed reporter deposition-fluorescence in situ hybridization and microautoradiography to detect substrate utilization by bacteria and archaea in the deep ocean[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2004, 70(7): 4411-4414.
- [42] 姬洪飞, 王颖. 分子生物学方法在环境微生物生态学中的应用研究进展[J]. *生态学报*, 2016, 36(24): 8234-8243.  
Ji Hongfei, Wang Ying. Advances in molecular approach applications in microbial ecology studies[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(24): 8234-8243.
- [43] Ligi T, Oopkaup K, Truu M, et al. Characterization of bacterial communities in soil and sediment of a created riverine wetland complex using high-throughput 16S rRNA amplicon sequencing[J]. *Ecological Engineering*, 2014, 72: 56-66.
- [44] Narro A B, Angle J C, Daly R A, et al. High-resolution sequencing reveals unexplored archaeal diversity in freshwater wetland soils[J]. *Environmental Microbiology*, 2017, 19(6): 2192-2209.
- [45] 周恩民, 李文均. 未培养微生物研究: 方法、机遇与挑战[J]. *微生物学报*, 2018, 58(4): 706-723.  
Zhou Enmin, Li Wenjun. Uncultivated microorganisms study: methods, opportunities and challenges[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2018, 58(4): 706-723.
- [46] Evans P N, Parks D H, Chadwick G L, et al. Methane metabolism in the archaeal phylum Bathyarchaeota revealed by genome-centric metagenomics[J]. *Science (New York, N.Y.)*, 2015, 350(6259): 434-438.
- [47] Potter S S. Single-cell RNA sequencing for the study of development, physiology and disease[J]. *Nature Reviews Nephrology*, 2018, 14(8): 479-492.
- [48] León-Zayas R, Novotny M, Podell S, et al. Single cells within the puerto rico trench suggest hadal adaptation of microbial lineages[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2015, 81(24): 8265-8276.
- [49] Wei G, Li M, Li F, et al. Distinct distribution patterns of prokaryotes between sediment and water in the Yellow River estuary[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2016, 100(22): 9683-9697.
- [50] 范习贝, 梁前勇, 牛明杨, 等. 中国南海北部陆坡沉积物古菌多样性及丰度分析[J]. *微生物学通报*, 2017, 44(7): 1589-1601.  
Fan Xibei, Liang Qianrong, Niu Mingyang, et al. The diversity and richness of archaea in the northern continental slope of South China Sea[J]. *Microbiology China*, 2017, 44(7): 1589-1601.
- [51] Webster G, O'Sullivan L A, Meng Y, et al. Archaeal community diversity and abundance changes along a natural salinity gradient in estuarine sediments[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2014, 91(2): 1-18.
- [52] Gołębiewski M, Calkiewicz J, Creer S, et al. Tideless estuaries in brackish seas as possible freshwater-marine transition zones for bacteria: the case study of the Vistula river estuary[J]. *Environmental Microbiology Reports*, 2017, 9(2): 129-143.
- [53] Korlević M, šupraha L, Ljubešić Z, et al. Bacterial diversity across a highly stratified ecosystem: A salt-wedge Mediterranean estuary[J]. *Systematic and Applied Microbiology*, 2016, 39(6): 398-408.
- [54] Gong J, Shi F, Ma B, et al. Depth shapes  $\alpha$ - and  $\beta$ -diversities of microbial eukaryotes in surficial sediments of coastal ecosystems[J]. *Environmental Microbiology*, 2015, 17(10): 3722-3737.
- [55] 张慧珍, 常永凯, 陈泉睿, 等. 辽河口沉积物中古菌和细菌群落结构分析[J]. *海洋学报*, 2018, 40(6): 113-130.  
Zhang Huizhen, Chang Yongkai, Chen Quanrui, et al. Community structure analysis of archaea and bacteria in sediments of Liaohe Estuary[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2018, 40(6): 113-130.
- [56] Li M, Wei G, Shi W, et al. Distinct distribution patterns of ammonia-oxidizing archaea and bacteria in sediment and water column of the Yellow River estuary[J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 1584.
- [57] Zheng Y, Hou L, Newell S, et al. Community dynamics and activity of ammonia-oxidizing prokaryotes in intertidal sediments of the Yangtze Estuary[J]. *Appl. Environ. Microbiology*, 2014, 80(1): 408-419.
- [58] Fan L, Song C, Meng S, et al. Spatial distribution of planktonic bacterial and archaeal communities in the upper section of the tidal reach in Yangtze River[J]. *Scientific reports*, 2016, 6(1): 39147.
- [59] Yu T, Wu W, Liang W, et al. Growth of sedimentary Bathyarchaeota on lignin as an energy source[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2018, 115(23): 6022-6027.
- [60] 杨丽阳, 吴莹, 张经, 等. 长江口邻近陆架区表层沉积物的木质素分布和有机物来源分析[J]. *海洋学报*, 2008, 30(5): 35-42.  
Yang liyang, Wu Ying, Zhang Jing, et al. Distribution of lignin and sources of organic matter in surface sediments from the adjacent area of the Changjiang Estuary in China[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2008, 30(5): 35-42.
- [61] 张婷. 黄、东海木质素沉积记录及其在陆源有机物示踪和环境演变研究中的应用[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2012.  
Zhang Ting. Sedimentary records of lignin in Yellow Sea and East China Sea and the application to the study of fate of terrestrial organic carbon and environmental

- changes[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2012.
- [62] Zhou Z, Liu Y, Lloyd K G, et al. Genomic and transcriptomic insights into the ecology and metabolism of benthic archaeal cosmopolitan, Thermoprofundales (MBG-D archaea)[J]. *The ISME journal*, 2019, 13: 885-901.
- [63] 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.
- [64] Liu J, Yu S, Zhao M, et al. Shifts in archaeoplankton community structure along ecological gradients of Pearl Estuary[J]. *FEMS microbiology ecology*, 2014, 90(2): 424-435.
- [65] Xie W, Luo H, Murugapiran S K, et al. Localized high abundance of Marine Group II archaea in the subtropical Pearl River Estuary: implications for their niche adaptation[J]. *Environmental Microbiology*, 2018, 20(2): 734-754.
- [66] Tully B J. Metabolic diversity within the globally abundant Marine Group II Euryarchaea offers insight into ecological patterns[J]. *Nature communications*, 2019, 10(1): 271.
- [67] Liu J, Yang H, Zhao M, et al. Spatial distribution patterns of benthic microbial communities along the Pearl Estuary, China[J]. *Systematic and Applied Microbiology*, 2014, 37(8): 578-589.
- [68] Fan H, Wang X, Zhang H, et al. Spatial and temporal variations of particulate organic carbon in the Yellow-Bohai Sea over 2002–2016[J]. *Scientific reports*, 2018, 8(1): 7971.
- [69] Zeng Y, Li H, Jiao N. Phylogenetic diversity of planktonic archaea in the estuarine region of East China Sea[J]. *Microbiological Research*, 2007, 162(1): 26-36.
- [70] Hu A, Yang Z, Yu C, et al. Dynamics of autotrophic marine planktonic thaumarchaeota in the East China Sea[J]. *PloS one*, 2013, 8(4): e61087.
- [71] Wei Y, Wang J, Liu J, et al. Spatial variations in archaeal lipids of surface water and core-top sediments in the South China Sea and their implications for paleoclimate studies[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2011, 77(21): 7479-7489.
- [72] Hu A, Jiao N, Zhang C L. Community structure and function of planktonic crenarchaeota: changes with depth in the South China Sea[J]. *Microbial Ecology*, 2011, 62(3): 549-563.
- [73] 焦露, 苏新, 陈芳, 等. 南海北部陆坡神狐海域 HS-PC500 岩心微生物多样性[J]. *微生物学报*, 2011, 51(7): 876-890.
- Jiao Lu, Su Xin, Chen Fang, et al. Microbial diversity in sediments of core HS-PC 500 from Shenhu Area, northern South China Sea[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2011, 51(7): 876-890.
- [74] Zhang Y, Sintes E, Chen J, et al. Role of mesoscale cyclonic eddies in the distribution and activity of Archaea and Bacteria in the South China Sea[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2009, 56: 65-79.
- [75] Han M, Liu F, Zhang F, et al. Bacterial and archaeal symbionts in the South China Sea sponge *Phakellia fusca*: community structure, relative abundance, and ammonia-oxidizing populations[J]. *Marine Biotechnology*, 2012, 14(6): 701-713.
- [76] Liu J, Liu X, Wang M, et al. Bacterial and archaeal communities in sediments of the north Chinese Marginal Seas[J]. *Microbial Ecology*, 2015, 70(1): 105-117.
- [77] Lavergne C, Hugoni M, Dupuy C, et al. First evidence of the presence and activity of archaeal C3 group members in an Atlantic intertidal mudflat[J]. *Scientific reports*, 2018, 8(1): 11790.
- [78] Hu A, Jiao N, Zhang R, et al. Niche Partitioning of Marine Group I Crenarchaeota in the Euphotic and Upper Mesopelagic Zones of the East China Sea[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2011, 77(21): 7469-7478.
- [79] Wang P, Li T, Hu A, et al. Community structure of archaea from deep-sea sediments of the South China Sea[J]. *Microbial Ecology*, 2010, 60(4): 796-806.
- [80] 曹梦莉, 马倩倩, 吴莹, 等. 南海北部和海南岛附近海域表层沉积物中有机质的分布和降解状态的差异[J]. *海洋与湖沼*, 2017, 48(2): 258-265.
- Cao Mengli, Ma Qian, Wu Ying, et al. Difference in organic matter distribution and degradation in surface sediment between Northern South China Sea and Hainan island[J]. *Oceanologia Et Limnologia Sinica*, 2017, 48(2): 258-265.
- [81] Niu M, Fan X, Zhuang G, et al. Methane-metabolizing microbial communities in sediments of the Haima cold seep area, northwest slope of the South China Sea[J]. *FEMS microbiology ecology*, 2017, 93(9): fix101.
- [82] Yu T, Liang Q, Niu M, et al. High occurrence of Bathyarchaeota (MCG) in the deep-sea sediments of South China Sea quantified using newly designed PCR primers[J]. *Environmental Microbiology Reports*, 2017, 9(4): 374-382.
- [83] 陈玉连, 潘杰, 周之超, 等. 滨海深古菌的研究进展[J]. *微生物学通报*, 2017, 44(7): 1690-1698.
- Chen Yulian, Pan Jie, Zhou Zhichao, et al. Progress in studies on Bathyarchaeota in coastal ecosystems[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2017, 44(7): 1690-1698.
- [84] Katayama T, Yoshioka H, Takahashi H A, et al. Changes in microbial communities associated with gas hydrates in seafloor sediments from the Nankai

- Trough[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2016, 92(8): fiw93.
- [85] Zhang Y, Zhao Z, Dai M, et al. Drivers shaping the diversity and biogeography of total and active bacterial communities in the South China Sea[J]. *Molecular Ecology*, 2014, 23(9): 2260-2274.
- [86] Chen X, Andersen T J, Morono Y, et al. Bioturbation as a key driver behind the dominance of Bacteria over Archaea in near-surface sediment[J]. *Scientific reports*, 2017, 7(1): 2400.

## An overview of archaeal community structure in the Chinese coastal areas

ZHU Shang-qing<sup>1</sup>, LIU Ji-wen<sup>1, 2</sup>, ZHENG Yan-fen<sup>1</sup>, LIU Ji<sup>1</sup>, MENG Zhe<sup>1</sup>,  
LIU Xiao-yue<sup>1</sup>, WANG Ya-wen<sup>1</sup>, ZHANG Xiao-Hua<sup>1, 2</sup>

(1. MOE Key Laboratory of Marine Genetics and Breeding, College of Marine Life Sciences, Ocean University of China, 5 Yushan Road, Qingdao 266003, China; 2. Laboratory for Marine Ecology and Environmental Science, Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology (Qingdao), Qingdao 266237, China)

**Received:** Feb. 20, 2019

**Key words:** Chinese coastal areas; marine archaea; community structure; molecular technology

**Abstract:** Archaea are the important components of marine microorganism ecosystems, wherein they are the key mediators of material and energy flow, and play crucial roles in global biogeochemical cycling. Although most archaeal members are currently unculturable, recent development of molecular techniques has recognized that archaea are major players in the cycling of marine biogenic elements. In this review, present methods that are widely used in studying marine archaea diversity are introduced, including quantitative PCR, high-throughput sequencing of 16S rRNA gene amplicon, metagenomics, metatranscriptomics, and single-cell sequencing. Patterns of archaeal community structure and diversity in waters and sediments along the Chinese coastal areas, including the Liaohe River Estuary, Yellow River Estuary, Bohai Sea, Yellow Sea, Yangtze River Estuary, East China Sea, Pearl River Estuary, and South China Sea, were systematically elucidated. Results showed that Euryarchaeota, Thaumarchaeota, Woeisearchaeota, and Bathyarchaeota are dominant in the Chinese coastal areas, and they exhibited different patterns between habitats. Their biogeographic distributions are affected by a combination of environmental factors and spatial distance. This review lays a foundation for a deep understanding of archaeal assemblages and biogeochemical functions at the coast of China. On this basis, future prospects for research on marine archaea are proposed.

(本文编辑: 赵卫红)