

doi: 10.19388/j.zgdzdc.2021.04.07

引用格式: 刘亮霆,肖湘.高压下深海碳循环的过程及其对生命活动的影响[J].中国地质调查,2021,8(4):66-78.(Liu L T, Xiao X. Deep-sea carbon cycle under high pressure and its impacts on life activities[J]. Geological Survey of China, 2021, 8(4): 66-78.)

高压下深海碳循环的过程及其对生命活动的影响

刘亮霆,肖湘

(上海交通大学生命科学技术学院,上海 200240)

摘要:目前约25%化石燃料来源的CO₂被海洋吸收,缓解了人类活动对气候变化的影响。海洋通过多个概念的碳泵将大气中的CO₂输送到深海。深海高压和低温的特点有利于CO₂溶解,目前已经储存了相当于大气含量50倍的无机碳,另外,深海沉积物中还储存有大量甲烷水合物。认识深海中的碳循环过程,对于保护海洋固碳能力、开发固碳潜力有重要意义。总结了国内外在海洋碳库、碳输送研究方面的进展,重点讨论了深海C元素转化循环的过程以及高压对生命活动的影响。微生物驱动了深海碳循环,大部分浮游植物所包含的有机碳在沉降过程中被微生物矿化成CO₂以及转化为难降解的有机碳,使深海成为巨大的、长周转时间的有机碳库;高压能提高古菌甲烷厌氧氧化的活性,提升屏蔽海底甲烷释放的能力,同时,高压下氧化甲烷的过程中不仅产生碳酸氢盐,还产生可支持异养生物的乙酸,因此,全球甲烷厌氧氧化的通量可能被低估;高压下细胞代谢额外产生的氨,可作为氨氧化古菌固定无机碳的潜在能量来源。总之,研究现在以及未来的人类活动对深海碳循环过程的影响以及环境效应,评估应用深海作为地球工程技术平台封存CO₂的可能性,都迫切需要加深对碳循环在内的深海元素循环的认识。

关键词:碳中和;深海;高压;微生物;碳循环

中图分类号: X14; P736; P593; P736

文献标志码: A

文章编号: 2095-8706(2021)04-0066-13

0 引言

目前,人类经济与人口已达到前所未有的规模,应用化石燃料推动工业化带来发展的同时也伴随着温室气体的排放。当今主要温室气体二氧化碳(CO₂)和甲烷(CH₄)在大气中的浓度相对于1750年分别增加了40%和150%,已达到过去80万a以来的最高值^[1]。

人类活动每年会向大气释放约400亿t的CO₂(以C元素计约为110亿t)^[2],但陆地与海洋的碳汇作用会减缓大气CO₂浓度的上升速度。化石燃料所生成的CO₂中有25%被海洋吸收,是主要的碳汇。深海是海洋的主体,深度超过1000m深海占据全球海洋体积的75%。短期看来,深海的固碳作

用难以进行人为调控,但是深海巨大的体量使人类必须了解其中的碳循环对全球CO₂浓度的调节作用,并且在长时间尺度下估算人类活动对深海的影响。本文对高压下深海碳循环的过程以及对生命活动影响进行研究,评估了应用深海作为地球工程技术平台封存CO₂的可能性。

1 研究背景

CO₂是最重要的温室气体,其浓度已从1958年5月的316×10⁻⁶急剧升高到了2021年5月的419×10⁻⁶。虽然在地质历史时期出现过更高的CO₂浓度,但目前CO₂浓度上升速度是前所未有的(图1(a))。CH₄是第二大温室气体,截至2021年2月,大气CH₄浓度已达1889×10⁻⁹,虽然在大气中的浓度远低于CO₂,但其100a范围内单位质量的升温潜势

收稿日期:2021-07-14;修订日期:2021-08-06。

基金项目:中国博士后科学基金“深海氨氧化古菌的代谢特性及环境适应机制(编号:2020M681282)”项目资助。

第一作者简介:刘亮霆(1992—),男,助理研究员,主要从事生物地球化学循环研究。Email:l_lightning@sjtu.edu.cn。

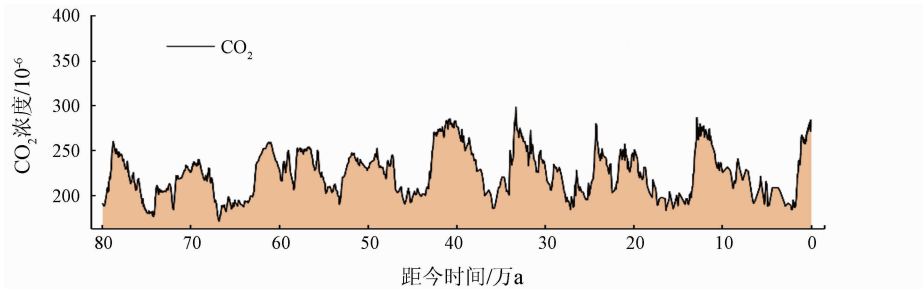
通信作者简介:肖湘(1968—),男,教授,主要从事深海微生物研究。Email:zxiao2018@sjtu.edu.cn。

为 CO₂ 的 28~34 倍^[3]。

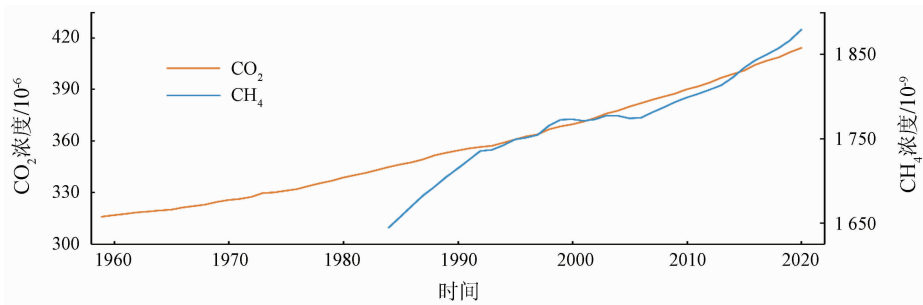
大气中 CH₄ 浓度的上升在 2000—2006 年间曾出现过短暂的停滞(图 1(b)),人们曾一度认为 CH₄ 已达中和,《巴黎协定》也没有包含 CH₄ 排放的目标。然而,目前大气 CH₄ 浓度的高速增长已经持续了 10 a 以上,如果未来几十年里保持该速度,CH₄ 对气候变暖的影响可以大大抵消甚至逆转来自减少 CO₂ 排放的效果。此外,全球变暖可能促进海底甲烷水合物的分解,导致 CH₄ 释放到海洋中,其全球影响仍待进一步调查。

温室气体的排放增强了大气对地面长波辐射的吸收,进而导致了全球变暖等气候变化的产生。目

前地球已变暖了约 1 °C,由此带来的极端天气与生态破坏,降低了地球的宜居性。因此 196 个缔约方在 2015 年通过了《巴黎协定》,旨在将全球升温控制在工业化时期的 2 °C 以内,并争取把温度升幅限定在 1.5 °C。为了实现这一温度目标,各国须尽快达到温室气体排放的峰值,以便在 21 世纪中期实现零排放。2020 年 9 月,我国提出力争于 2030 年前碳排放达到峰值,努力争取 2060 年前实现碳中和的“双碳”目标。碳中和作为一个长期的气候目标,除了减少人为排放,我们还需要在生态建设与保护,碳捕集、利用与封存技术、调查分析各生态系统固碳潜力等方面做出努力。



(a) 80 万 a 尺度下大气中 CO₂ 浓度^[4-6]



(b) 近年来大气中的 CO₂ 和 CH₄ 浓度^[7]

图 1 大气中 CO₂ 和 CH₄ 浓度

Fig. 1 Concentration of CO₂ and CH₄ in the atmosphere

2 深海碳库的机制与规模

C 元素是生命的物质基础。然而,C 并非地壳中最丰富的元素,地壳中碳的质量含量只有 0.032%。地球中主要有以下几个碳库(表 1)^[8]: ①生物圈中的生物和死亡生物中的有机物;②大气中的 CO₂;③岩石圈中的沉积碳酸盐、干酪根和化石燃料;④海洋中的可溶性无机碳、有机碳、沉积有机碳和甲烷水合物等。

表 1 地球中的主要碳库^[8-9]

Tab. 1 Major carbon reservoirs in the Earth^[8-9]

碳库	碳赋存状况	质量/(10 ⁹ t)
生物圈	生物(活)	600~1 000
	生物(死)	1 200
大气	CO ₂	720
	沉积碳酸盐	>60 000 000
岩石圈	干酪根	15 000 000
	化石燃料	4 130
海洋	可溶性无机碳(浅层)	670
	可溶性无机碳(深层)	36 730
	可溶性有机碳	1 000
	沉积有机碳	2 322
	甲烷水合物	10 000
	生物	3

工业革命以来,大气 CO₂ 浓度升高主要是人类将封存的化石燃料这一碳库引入碳循环造成的,而岩石圈中的其他碳库一般不参与碳循环。这些碳储库形成或消耗的反应时间尺度是千万年,甚至上亿年。海洋是地球上的第二大碳库,海水中所含的可溶性无机碳(Dissolved Inorganic Carbon, DIC)是大气 CO₂ 的 50 倍,主要储存在低温高压的深海(图 2)。海水中的另一大碳源是可溶性有机碳(Dissolved Organic Carbon, DOC),其中大部分属于难降解有机碳(Refractory Dissolved Organic Carbon, RDOC),其储量以 C 元素质量计约为 670 × 10⁹ t,相当于大气中 CO₂ 的总量。海洋沉积物同样也是巨大的碳库,在 1 m 的垂直深度内,全球海洋沉积物的有机碳储量达 2 322 × 10⁹ t,几乎是陆地土壤的 2 倍^[9]。虽然深海沉积物单位面积的碳储量较低,但由于其广泛的地理覆盖面积,深度大于 1 000 m 沉积物占海洋沉积物碳储量总量的比例高达 84%^[9-10]。如果不受到干扰,埋藏在深海沉积物中的有机碳周转时间可达百万年之久^[11]。然而,人类对海洋的开发导致海洋沉积物重新悬浮,使其暴露在氧气中,一部分通过异养代谢使有机碳重新变成 CO₂^[12],这些半永久性碳的再矿化过程可能加剧未来的气候变化。

CH₄分子的刚性水分子笼组成。甲烷水合物可以是生源性的(由微生物活动在沉积物深处形成),也可以是热源性的(非生物源的 CH₄从较深的沉积物中释放出来,由于压力-温度条件或某些盖层地质结构的特性而被捕获)^[14]。甲烷水合物的存在取决于温度、压力、盐度、气体组成等因素^[15],分布广泛,主要存在于大陆架斜坡沉积物、超过 300 m 深的海隆和沉积物以及大陆和大陆架的极地沉积物中^[16]。海洋中埋藏着巨量的甲烷水合物,通常认为其储量约为 10 000 × 10⁹ t,相当于全球化石燃料储量的 2 倍^[17]。海洋中溶解的 CH₄浓度与溶解氧浓度呈负相关,在最小含氧带(Oxygen Minimum Zones, OMZ)浓度最高,可达 20 ~ 100 nmol/L,在深海海水中的浓度较低^[18]。

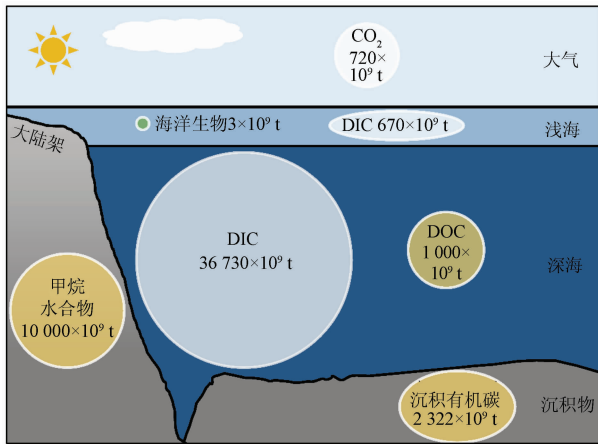
3 深海碳输送的过程

海洋覆盖了地球表面的 71%,大气与海洋这 2 种地球物理流体之间存在巨大的 CO₂ 通量,以 C 元素质量计平均每年约 90 × 10⁹ t^[2]。在百万年的时间尺度上,海洋和大气之间的 CO₂ 净通量是由无机和生物过程变化驱动的。工业革命以来,存在着从大气到海洋的 CO₂ 净通量,目前每年约为 2.5 × 10⁹ t^[2]。

海洋的表层水被太阳加热,被风混合,平均温度约 18 °C,深度 75 ~ 200 m,由密度跃层将表层水体与深海隔离开。深海平均温度为 3 °C,尽管生物体、有机物、溶质和气体能通过运动、沉降或扩散过程进入深海,但表层和深海之间的水体直接交换受到密度跃层的限制,主要通过多个概念上的碳泵进行碳输送。

3.1 无机碳输送

海洋从大气中吸收 CO₂ 主要通过溶解度泵、碳酸盐泵和生物泵 3 种方式。溶解度泵指在分压差的驱动下,CO₂ 溶于海水从而改变海洋上方大气的 CO₂ 浓度以及通过热盐环流作用将溶解无机碳从海表输送至海洋内部的过程(图 3)。溶解度泵不仅是物理过程,也包括化学反应。溶解的 CO₂ 与 H₂O 反应(CO_{2(aq)} + H₂O ↔ H₂CO₃ ↔ HCO₃⁻ + H⁺ ↔ CO₃²⁻ + 2H⁺),在表层海水中 pH 值为 8.1,有 3 种形式的溶解无机碳都处于化学平衡状态,有 90% 为 HCO₃⁻,9% 为 CO₃²⁻,只有 1% 为 CO₂^[19]。海洋碳酸盐缓冲系统使得海洋能够吸收更多的大气 CO₂,并且增加了 CO₂ 在海水中的停留时间。密度跃层导

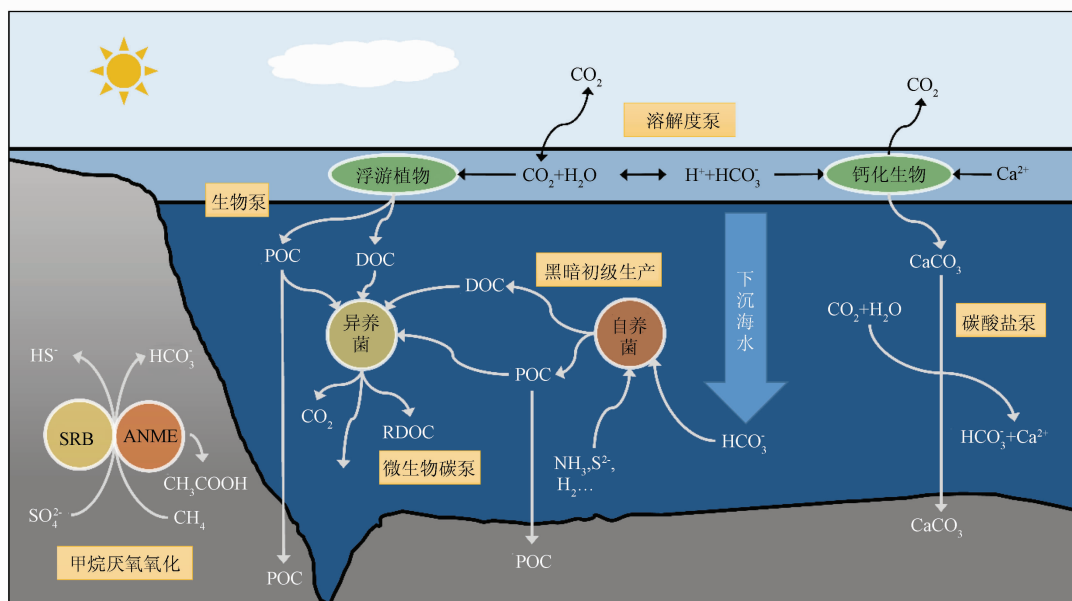


注:图中含量均以 C 元素计。

图 2 海洋碳库及其储量

Fig. 2 Ocean carbon reservoirs and their reserves

CH₄是一种还原形式的碳,在大气中的留存时间较短,90%的大气 CH₄会在 10 a 内被羟基自由基氧化去除^[13],其在大气中的浓度需要通过持续的 CH₄释放来维持。大约 99% 的甲烷水合物形成于海洋沉积物中,在海底呈固态形式保存,由包裹着



注: SRB. 硫酸盐还原细菌; ANME. 甲烷厌氧氧化古菌; POC. 颗粒有机碳。

图3 深海的碳输送及转化过程

Fig. 3 Carbon delivery and transformation processes in the deep sea

致深海与浅海的物质循环十分缓慢,深海 CO_2 输入来源主要在高纬度区域,这是因为表层冷却的海水克服了与深层水间的浮力差^[20-21]。然而,通过溶解度泵吸收 CO_2 将造成海洋酸化,不利于需要碳酸钙骨骼的生物生存,对海洋生物碳循环产生重要影响^[22]。此外,海洋表面 pH 值下降以及温度升高也会导致海洋吸收 CO_2 的效率下降。

许多海洋生物通过反应 ($\text{Ca}^{2+} + 2\text{HCO}_3^- \leftrightarrow \text{CaCO}_3 + \text{H}_2\text{O} + \text{CO}_2$) 在其骨骼和保护组织中沉淀出 CaCO_3 ,使得浅海能够以 CaCO_3 颗粒的形式向深海输送无机碳,该过程称为碳酸盐泵(也称为碳酸盐反泵)。海洋生物可以利用文石或方解石作为它们的碳酸盐骨架形式。文石为针状晶体,抗矿化能力较弱,对海洋酸度的增加较敏感;方解石的结构为三棱形,形成结晶块^[23],其中颗石藻(*Coccolithophores*)的方解石外壳是碳酸盐泵最主要的载体^[24]。低温和高压下的深海水域中积累了大量 CO_2 ,使得进入该水域中的 CaCO_3 处于不饱和状态,导致 CaCO_3 颗粒在向深海下沉的过程中溶解($\text{CaCO}_3 + \text{H}_2\text{CO}_3 \leftrightarrow 2\text{HCO}_3^- + \text{Ca}^{2+}$),因而小颗粒在沉降过程中可能完全溶解,而大颗粒则可能沉降到海底沉积物上。 CaCO_3 溶解的深度区域被称为溶解跃层。文石的溶解跃层通常在 500 ~ 1 000 m 的深度^[22];方解石的溶解跃层深度通常在 3 000 ~

5 000 m,但由于海洋 CO_2 浓度的增加,这个深度已经相对于工业化前变浅了 300 m^[25]。下沉的 CaCO_3 溶解意味着钙质沉积物较多存在于浅海,深度大于 6 000 m 的深渊几乎没有碳酸盐沉积物。据估计,全球来源于真光层的生物碳酸盐年输出量为 $0.4 \times 10^9 \sim 1.8 \times 10^9 \text{ t}$ ^[26]。海洋酸化将降低碳酸盐泵的效率,由于该反应同时也生成 CO_2 ,因而生物钙化是大气中 CO_2 的一个潜在来源。

3.2 有机碳输送

生物泵指由浮游生物通过光合作用同化无机溶解碳合成颗粒有机碳,并向深海沉淀的过程(图3)。与占据陆地生态系统主要生物量的植被相比,真光层中的自养生物主要是单细胞藻类。据估计,海洋年净初级生产力以 C 元素质量计高达 $50 \times 10^9 \text{ t}$,与陆地相当^[27],其中 80% ~ 90% 的净初级生产力在表层海水中被迅速消耗^[28-29]。沉入深海的有机碳由颗粒有机碳(Particulate Organic Carbon, POC)组成,大约有 1% ~ 6% 能够沉降到海底,最终只有约 0.3% 的净初级生产力在海底固存^[30]。大部分 POC 在沉降过程以及到达海底后被矿化,释放出 CO_2 、 NO_3^- 、 PO_4^{3-} 等,使深海营养盐浓度显著高于浅海^[31]。

海洋表面的部分 RDOC 被紫外线破坏,但在黑暗深海中可封存 4 000 ~ 6 000 a^[32],超过热盐环流的时间尺度,在作为碳储库以及缓解气候变化方面

可能具有重要潜力。微生物碳泵(Microbial Carbon Pump, MCP)被认为是海洋 RDOC 形成的机制,微生物利用生物泵产生的易降解有机碳(Labile Dissolved Organic Carbon, LDOC),并在该过程中产生 RDOC^[33-34]。RDOC 主要有 2 类,一类是自身化学特性而导致的难以被降解的 RDOC_t,另一类是由于其浓度过低而难以被利用的 RDOC_c^[35]。在北太平洋北部收集的表层和深海 RDOC 之间存在明显的成分差异:表层 RDOC 差异较大,富含高度不饱和化合物和不饱和脂肪族化合物,这可能是浮游植物输入和光降解产物导致的;深海中的 RDOC 已被微生物酶过程修饰,具有较高数量的等效双键和降解程度,氢/碳比值较低,不饱和度较高和分子内成环,其组成大致均匀,富含高度不饱和化合物,包括具有脂肪链以及氧化衍生的多环芳烃^[36-37]。RDOC 的产生不受物理过程(混合、下沉或温盐环流)的直接影响,而与深度有关,活跃在整个水体中^[38]。非生物因素,如垂直混合和光降解也可能影响 RDOC 的组成及其时空分布,从而影响 MCP 的强度和效率^[39]。每年通过 MCP 产生的 RDOC 为 $0.1 \times 10^9 \sim 0.2 \times 10^9$ t,相当于目前海洋每年 CO₂净吸收的 4%~8%^[38]。目前,我们对产生和利用 RDOC 的机制的定量认识仍处于初级阶段,还需进一步研究以量化 MCP 海洋碳储的能力,了解其对全球变化的响应以及作为碳捕集和封存基础的潜力。

3.3 CH₄输送

甲烷水合物的储层并非静止的,而会在沉积作用、压力扰动以及温度变化的影响下发生解离。即使甲烷水合物在解离过程中释放出 CH₄,沉积物和海洋水域中的物理、化学和生物汇也会减少到达大气中的 CH₄数量,以至于现今地球上很少有地方的甲烷水合物解离会释放出大量的 CH₄进入大气^[40]。沉积物中 CH₄的厌氧氧化(Anaerobic Oxidation of Methane, AOM)是很强的 CH₄生化汇,在微生物的驱动下,硫酸盐、硝酸盐、金属离子等作为电子受体,从沉积物向上迁移到达硫酸盐还原区(Sulfate Reduction Zone, SRZ)的过程中氧化了 80%到 90%的 CH₄^[41]。AOM 也与海底浅层的碳酸盐沉淀密切相关,因为 AOM 会产生碳酸氢盐,在流动的碳循环中去除活性碳^[42]。

当 CH₄在海底释放进入海水,但由于海水中的

CH₄浓度很低,导致 CH₄在上升过程中迅速溶解扩散,气泡被氧气和氮气占据,使 CH₄溶解在较深的水体中^[43]。即使溶解在海水中,好氧的微生物氧化是一个强大的 CH₄汇,可以限制溶解的 CH₄向大气的流通,当海水受到 CH₄浓度升高的扰动时,氧化率会增加^[44]。但是大量 CH₄排放后的剧烈氧化作用可能导致水体缺氧,同时也会增加溶解的 CO₂,从而加剧海洋酸化。

海洋沉积物的物理特征也构成了一种 CH₄的汇。这些物理汇不会像 AOM 那样转化 CH₄,但它们可以防止 CH₄与海洋-大气系统发生相互作用。最重要的物理因素是那些阻碍 CH₄通过沉积段迁移的因素。物理汇的例子包括阻碍流动的低渗透性沉积物、结构性圈闭、水合物和/或气体饱和沉积物等^[40]。

4 深海中的微生物

深海是有机物再矿化以及长期碳储存的关键场所,它包含了水生系统中最大的微生物库。在水深超过 200 m 的海域中的细菌和古菌占全球海水中原核生物量的 75%,主导深海元素循环,控制营养物质的利用、初级生产以及海洋中温室气体的生产和消耗^[45],在地球元素循环中发挥着关键的驱动作用。深海原核生物的胞外酶活性与表层水的微生物相当,甚至更高,可能表明其生命模式依赖于表面附着颗粒或胶体^[46]。来自表层海洋的有机碳供应与深海微生物有机碳需求不匹配^[47]。这部分缺口由深海中的化能自养微生物所填补,其利用化学能将 DIC 转化为新有机碳,约占海表浮游植物输入量的 15%~53%^[48]。

由于沉积 POC 输入量通常随深度的增加而迅速衰减,因此深海获得的 POC 的输入量很低,而由此产生的 RDOC 也难以被微生物利用,导致人们曾长期认为暗海中的微生物生长极为缓慢或处于休眠状态。然而有研究表明,深海中的微生物总体上新陈代谢是活跃的^[49-50]。

基于 16S rRNA 基因序列可以很容易描述微生物群落的特征,一项基于 16S rRNA 基因序列的研究调查全球深海中浮游和颗粒附着的原核微生物多样性。在来源于太平洋、大西洋和印度洋的 30 个深海样品中,共检测到了 3 695 个分类单元(Ope-

rational Taxonomic Units, OTUs)^[51],而在全球表层海水中检测到了多达 65 545 个 OTUs^[52],这表明深海中的原核生物的多样性只占全球海洋中的少部分。另外,深海样品间的平均共享 OTU 比例高达 42%,主要属于 α -变形菌、 γ -变形菌、 δ -变形菌、放线菌和奇古菌^[51],可认为深海原核生物群落由 1 组高度共享但比例不同的优势物种与 1 组低丰度但特异的稀有物种组成。

海底沉积物包括好氧和厌氧微生物生态系统,它们在地质历史时期依靠非常低的生物可用能量而长期存在。缺氧海底沉积物中的古菌群落的组成与氧化沉积物中的古菌群落明显不同,深古菌(*Bathyarchaeota*)、广古菌(*Euryarchaeota*)、阿斯加德古菌(*Asgardarchaeota*)等古菌在厌氧沉积物中含量很高,而好氧古菌群落则由奇古菌(*Thaumarchaeota*)主导^[53]。与古菌群落相似,细菌群落在缺氧与氧化沉积物中同样差别很大。变形菌(*Proteobacteria*),包括 α -变形菌、 γ -变形菌,与厚壁菌(*Firmicutes*)的成员一起,在氧化底层沉积物中占优势;与此相反,在缺氧沉积物中,暗黑菌(*Atribacteria*)、绿弯菌(*Chloroflexi*)和浮霉菌(*Planctomycetes*)的成员大量存在^[53]。

5 深海中微生物驱动的碳循环过程

5.1 异养微生物矿化有机碳

细菌对有机物的利用极大地影响了有机碳从表面到海洋内部的垂直通量,从而影响了全球碳循环和气候,因此揭示有机物和微生物相互作用和调控的机制是更好地理解海洋生物地球化学循环的关键,虽然深海中的矿化速度大大低于表层水^[54],但长期来看导致了深海中 CO₂ 的富集。

(1) POC。进入深海的有机碳根据能否被滤膜截留定义为 POC(被 0.7 μm 滤膜截留)与可溶性有机碳(DOC,能通过 0.7 μm 滤膜)^[55]。POC 的下沉是生物泵的一个主要组成部分,微生物过程调节下沉的 POC 的化学和物理结构,影响碳输送的深度。POC 富集会滋生密集的微生物群,细胞密度可高于周围环境水体 3 个数量级。聚集菌群的发展,往往与胞外的多聚物有关,可能会促进生物膜的形成,内部的菌群间呈现合作、互利共生、拮抗等关系^[56-57]。附着细菌表现出一系列细胞外酶的高活性,主要负责水解 POC^[58],在该过程中释放相当于

总降解量 50% ~ 98% 的 DOC,只有很小量被附着细菌吸收矿化^[59],其他释放出来的 DOC 支持了深海中浮游的微生物的生长^[55]。因此,虽然附着在 POC 上的微生物只占浮游环境中微生物总丰度的小部分,但 POC 是微生物活动的“热点”,浮游菌的生长在很大程度上依赖于向下输送的 POC 流。

(2) DOC。DOC 是海洋中最主要的有机碳形式,DOC 的成分非常复杂,由于降解难易程度差别很大,其周转时间短至数分钟,长至数千年。微生物只能通过跨膜运输 DOC 来获得营养,由于只有小分子底物可以运输过膜,高分子量的 DOC 是具有复杂结构的主要细胞成分,包括蛋白质、多糖和脂类,必须由胞外酶水解后才能被利用。蛋白质占浮游藻类生物质的绝大部分,因而各种蛋白质分解酶在海洋系统中非常丰富。海洋环境中的蛋白质常常被吸附于各种颗粒,使其不易被细菌降解,其中的机制可能是蛋白质构象变化以及物理遮挡导致蛋白酶难以接触酶切位点^[60]。糖与蛋白质氨基的共价结合的糖基化反应也同样提高了蛋白质的降解难度。不同来源的菌群对被颗粒吸附或糖基化的蛋白质的降解能力各异,表层菌群倾向于利用游离的新鲜蛋白质,而深水菌群则更适合利用糖基化修饰过的蛋白质^[61]。

海洋中的小分子易降解有机物(如游离氨基酸和中性糖,占总 DOC 的 1%)通常只有很低的浓度,微生物需通过特定的转运蛋白消耗能量主动运输这些分子。由于主动运输效率很高,游离氨基酸和中性糖等分子的周转时间通常在数分钟至数小时范围内^[55]。在海洋环境中,小分子易降解有机物在微生物生产中占的比例可达 10% ~ 100%^[55],但深海微生物可能难以获得这类小分子有机物的供应^[62]。

海洋中大部分 DOC 属于 RDOC,细菌在海洋 RDOC 的形成中起重要作用。海洋 DOC 中存在 D-氨基酸,这是细菌细胞壁中肽聚糖的一种成分,难以作为单一碳源或氮源被利用,表明细菌可以将易降解的游离糖和氨基酸转化为不易降解的细胞成分^[63-64]。在海洋沉积物中发现的细菌有机物的残余量,远远超过了细菌生物量,这表明在水柱和沉积物中发生了来自细菌的有机物的选择性保存^[65]。深海中最丰富的 DOC(含量 > 50%)是微生物代谢来源的富含羧基的脂环族分子(Carboxyl-Rich Alicyclic Molecules, CRAM)^[66-67],具有萜类

化合物中的结构特征,含有丰富的羧基和脂环,作为膜成分或次生代谢物出现在各种微生物中^[68]。虽然 DOC 代表了深海中的一个巨大的碳库,但由于难以被分解利用,该部分仅能满足异养微生物群落的碳需求的 10%^[69]。

附着在颗粒上生长的微生物被认为是典型的富营养菌,可以适应不同的底物浓度,在营养丰富的条件下快速生长,由于保持了更多样化的酶机制,因此附着生长的富营养菌拥有更大的基因组^[70]。深海的原核生物的基因组通常比其浅海亲缘菌更大,它们可能以多样的、更倾向于附着颗粒的方式生存^[71],这与深海有机碳以 RDOC 为主相吻合。

5.2 自养微生物初级生产作用

海洋中的大部分新陈代谢活动是由微生物介导的,特别是在海洋的内部。因此,微生物的碳需求,即异养微生物的生物量生产和呼吸作用的总和,应该与下沉颗粒的通量大致吻合。沉降的有机物并不足以满足黑暗海洋中微生物的能量需求,在大西洋和太平洋地区都有这种微生物有机碳供应和需求不匹配的报道^[72],除了可能低估了沉降有机物的输入量之外,还有另外一种可能,即深海存在大量能自的养微生物,它们合成了大量有机碳^[73]。大量证据表明,还原无机物,如氢气、硫化物、氨等,可以在含氧的深海中作为浮游微生物的能量来源^[74-76],并且自养细菌和古菌在黑暗海洋中的初级生产与异养生物的生产在一个数量级水平^[48]。

氨氧化古菌 (Ammonia - Oxidizing Archaea, AOA) 的发现改变了人们对海洋碳氮循环的认识^[77],已经分离培养的 AOA 属于奇古菌^[78],利用好氧氨氧化产生的能量固定无机碳源,其氨氧化的化学总计量与氨氧化细菌 (Ammonia - Oxidizing Bacteria, AOB) 相同,在此过程中氨作为电子供体,氧气作为电子受体 ($\text{NH}_3 + 1.5\text{O}_2 \rightarrow \text{NO}_2^- + \text{H}_2\text{O} + \text{H}^+$)^[79]。AOA 是海洋中氨氧化反应的主要承担者,据估计,地球海洋中约有 1×10^{28} 个 AOA 细胞,是深海中最主要的微生物类群,占海水中总原核细胞数的 20% ~ 40%^[80-81],在含氧沉积物中可达 30%^[82]。包括 AOA 和亚硝酸盐氧化菌 (Nitrite Oxidizing Bacteria, NOB) 在内的深海硝化菌,每年可在深海中通过氨氧化以及亚硝酸盐氧化产生的能量将 $1 \times 10^{13} \sim 2 \times 10^{13}$ mol 的无机碳元素转化为有机

碳元素,氧化 $1 \times 10^{14} \sim 2 \times 10^{14}$ mol 氨态氮元素^[83]。基于 *amoA* 基因序列,大洋的 AOA 至少分为 2 个支系,一支被称为浅水系 (Water Column Group A, WCA) 或高氨系 (High - Ammonia Concentration Cluster, HAC),另一个被称为深水系 (Water Column Group B, WCB) 或低氨系 (Low - Ammonia Concentration Cluster, LAC)^[84]。WCB 支系主要分布在深度大于 300 m 的海域,是这些区域最丰富以及最活跃的 AOA 类群^[80,85],虽然可能在上升流区域的表层水体中被发现,但在浅水区域它们表现出较低的转录活性^[86]。由于缺乏来源于深水系的 AOA 培养物,因此难以确定深度导致的 AOA 多样性差异的生理基础。

AOA 通过改良的羟基丙酸酯/羟基丁酸酯 (Hydroxy Propionate/Hydroxy Butyrate, HP/HB) 途径固定 HCO_3^- ,其能量利用效率在已知好氧自养途径中是最高的^[87],这可能是其在低能量环境中大量繁殖的基础之一。由于在深海中氨氧化受到低温、寡营养等不利条件的限制,深海 AOA 也有混合营养型的可能,目前已在海洋 δ 类群 (基于 16SrRNA 基因分类) 的 AOA 的基因组中发现了具有吸收葡萄糖功能的 *gtsABC* 基因^[88]。海洋 AOA *Nitrosopumilus* sp. 在 α -酮酸的作用下生长得到刺激,表现出潜在的混合营养型^[89];基因组编码多种转运蛋白,表明可能以前体的形式利用多种有机物^[90]。然而 α -酮酸对海洋 AOA 的促进作用的实质是清除 ROS,并且基于 ^{13}C 底物标记实验,发现被有机物刺激生长的 *Nitrosopumilus* sp. DDS1 以及 *Nitrososphaera viennensis* EN76 都是严格自养微生物^[91]。

AOA 利用氨氧化产生的能量固定海水中的无机碳,合成多糖、脂质、含氮有机物等代谢产物,这些初级代谢产物可作为深海生态系统的重要支撑供异养生物利用,其中难以降解的成分溶解于海水或沉降至海底,不再进入大气。AOA 的膜脂是由核心膜脂和极性头基组成的甘油二烷基甘油四醚酯 (Glycerol Dibiphytanyl Glycerol Tetraether lipids, GDGTs)。AOA 都含有其特有的高丰度的 crenarchaeol - GDGTs, GDGTs 可以在沉积物中保存数百万年^[92],可以成为 RDOC 池中脂类的重要组成部分,因而在深海中丰富的 AOA 可能回收细菌矿化有机物过程中产生的大量 CO_2 ,在海洋固碳与储碳过程中作为 MCP 的重要补充发挥关键作用。

5.3 微生物甲烷氧化

基于地球化学观测的研究发现,CH₄在厌氧沉积物向上扩散的过程中与硫酸盐一同消失,并在随后证明了AOM控制海底CH₄排放的主要过程^[41]。该过程主要是由甲烷厌氧氧化古菌(ANAerobic MEthanotrophic archaea, ANME)和硫酸盐还原细菌(Sulfate-Reducing Bacteria, SRB)介导的。该过程中CH₄作为电子供体,硫酸盐作为电子受体(CH₄ + SO₄²⁻ → HS⁻ + HCO₃⁻ + H₂O),反应的吉布斯自由能仅为-16.6 kJ/mol^[93]。ANME和SRB构成的细胞团广泛分布于海洋沉积物中,但是由于生长极为缓慢,目前仍然未获得纯培养的ANME。

AOM过程除了与硫酸盐还原过程耦合,还可以与多种还原反应耦合,利用的电子受体主要分为硫酸盐、硝酸/亚硝酸盐和金属离子3类^[93],体现了这种生化过程的多样性。ANME与产甲烷古菌在系统发育上相近,根据16SrRNA和*mcrA*基因的进化和生理功能的差异,ANME主要分为3类:ANME-1、ANME-2和ANME-3^[94],ANME-1和ANME-2分布范围较广,分布在海洋沉积物、冷泉、湖泊沉积物、土壤、油田沉积物等环境,而ANME-3主要分布在海底泥火山和冷泉环境中^[95]。

ANME通过CH₄生成的逆反应过程进行甲烷厌氧氧化,甲基辅酶M还原酶(Methyl-coenzyme M reductase, Mcr)的同系物被认为是催化甲烷厌氧氧化的第一步反应^[96],而其与SRB进行电子传递的机制仍有待进一步阐明,目前的假设包括氢作为电子传递体、硫作为电子传递体以及通过纳米导线的直接电子传递^[97]。

6 高压对微生物生命活动及深海碳代谢的影响

静水压力是海洋的显著特征之一,每下降10 m,静水压力增加约1个大气压(约0.1 MPa),因而深海的静水压范围在10~110 MPa之间。压力会促使由液至固的相变并改变吉布斯自由能,有利于伴随体积减小的化学反应过程。参与蛋白质一级结构的大多数共价键都是压力至少在100~150 MPa下是稳定的^[98],因而压力对蛋白质最大的影响在于影响分子间作用力,如稳定氢键、减小静电相互

作用,破坏疏水相互作用等,从而影响蛋白质的水合、折叠、展开以及聚集,甚至导致其变性^[99]。在高静水压(High Hydrostatic Pressure, HHP)之下,所有液体的体积都会减小,相对于水,碳氢化合物的体积变化要大得多,在HHP作用下磷脂双分子层被压缩并导致酰基链紧密堆积,甚至相变成胶状的液晶形式^[100],流动性下降。

在大肠杆菌、酿酒酵母以及一些深海嗜压菌中进行的研究显示,HHP深远影响了细胞生理学和细胞学行为,包括转录、翻译、膜脂组成,多亚基蛋白组合,蛋白质结构和细胞活性等^[101]。根据在不同HHP下生长能力的不同,微生物可以分为压力敏感(在大气压和高压下具有相似的生长速率)、耐压(在高压中的增长和大气压中生长速率差不多)、嗜压(在高压中的增长比大气压中生长速率更快)和专性嗜压(仅在高压下生长)4种类型。微生物对HHP的适应机制是多样的,包括膜调节、转录调节和渗透产物的产生,就像细胞应对其他压力时的情况一样,如营养限制和极端pH/温度/盐度条件。

静水压会导致胞内活性氧簇(ROS)浓度升高从而威胁到微生物的生存^[102]。微生物产生的ROS主要由细胞质膜上的呼吸链产生,一般占O₂总消耗量的0.1%~0.2%^[103],而高压破坏质膜和膜蛋白介导的电子传递链的动态平衡导致更严重的ROS压力^[104]。抗氧化防御机制是细胞应对HHP的关键机制,这点在模式嗜压菌*Shewanella piezotolerans* WP3上得到了证明^[102]。地球上大量的生物与环境交换气体,许多核心代谢过程与气体有关,HHP使得液体能够溶解更高浓度的气体,因而对微生物驱动的地球化学循环有直接影响。例如,深海溶解的CH₄有利于甲烷厌氧氧化的进行^[105],高压下大量溶解的CO₂也是化能自养微生物的无机碳来源,因而HHP与海洋的碳汇作用密切相关。

尽管我们对细胞适应HHP机制已经有了初步的认识,但关于它对细胞本身的地球化学功能、微生物生态学和进化的影响仍然知之甚少。许多关键的问题仍需我们进一步阐明,如高压引起的氧化应激对细胞的影响、微生物之间的相互作用是否可能提高对HHP的抗性以及是否存在未被发现的适应高压的机制等等。

高压能够增加CH₄的溶解度,提高AOM的活

性^[106]。在深海中, ANME 在氧化 CH_4 的过程中能够产生乙酸, 并作为碳源支持异养生物群落^[105]。在深海 CH_4 自然渗漏环境中, 溶解的甲烷浓度远高于硫酸盐浓度, 其中电子供体和受体一直是不平衡的。因此, 从 CH_4 中产生乙酸盐可能是一个普遍现象。而这部分来源于 CH_4 的乙酸盐并没有列入之前计算的全球 AOM 通量范围^[41], 因而有必要重新评估海洋的 CH_4 预算, 这对预测全球气候变化具有重要意义。我们的研究还发现, 高压下细胞倾向于利用硝酸盐还原为氨以获得能量(待发表), 这些额外的氨可以作为氨氧化 AOA 固定 CO_2 的潜在能量来源。由此可知, 高压不仅深刻影响了深海 CH_4 释放及其向 CO_2 转化的效率, 而且还影响了深海自养微生物碳固定的能力。

7 结论与展望

海洋在碳汇过程中吸收了大量人为来源的碳排放, 在调节大气 CO_2 浓度方面发挥了极其重要的作用。深海是海洋的主体, 包含了远大于地球大气的巨大碳库, 但我们仍然对其中包括碳循环在内的元素循环缺乏认识。作为固碳端, 一方面我们需要加强对海洋的生态建设以及保护, 研究现在以及未来的人类活动对深海碳循环过程的影响以及环境效应。另一方面, 我们也应评估应用深海作为地球工程技术平台封存 CO_2 的潜力。

(1) 海洋通过溶解度泵和生物泵向深海输送碳元素, 降低大气中 CO_2 的分压。溶解度泵导致海洋酸化, 而通过生物泵的作用只有极低比例的有机碳能够沉降并封存到海底沉积物中。

(2) 微生物碳泵目前已被证明是海洋储碳的一个重要机制——微生物在矿化有机碳的过程中产生生长周转时间的 RDOC。RDOC 的产生、碱度增强以及碳酸盐的沉淀, 可以在缺氧的环境中实现微生物介导的海洋碳负排放^[107]。

(3) 另外, 深海中的微生物初级生产作用与厌氧甲烷氧化过程也是海洋碳汇的重要组成部分, 分别起到转化无机碳以及削减甲烷释放的作用, 这部分的增汇效果有待进一步研究。理解高压下的深海碳循环过程是开发深海固碳潜力的基础, 然而目前我们对深海碳循环的认识仍然相对不足, 这要求我们在全球气候变化的背景下, 继续努力揭示深海

高压下的碳循环过程。

参考文献 (References) :

- [1] IPCC. Climate Change 2014: Synthesis Report [R]. Geneva, Switzerland; IPCC, 2014.
- [2] Friedlingstein P, O' Sullivan M, Jones M W, et al. Global carbon budget 2020 [J]. *Earth Syst Sci Data*, 2020, 12(4): 3269 - 3340.
- [3] Myhre G, Shindell D, Bréon F M, et al. Anthropogenic and Natural Radiative Forcing [C]//Climate Change 2013: the Physical Science Basis: Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2013: 659 - 740.
- [4] Tans P. Trends in Atmospheric Carbon Dioxide [EB/OL]. [2021 - 06 - 28]. <https://gml.noaa.gov/ccgg/trends/>.
- [5] MacFarling M C, Etheridge D, Trudinger C, et al. Law dome CO_2 , CH_4 and N_2O ice core records extended to 2000 years BP [J]. *Geophys Res Lett*, 2006, 33(14): L14810.
- [6] Lüthi D, Le Floch M, Bereiter B, et al. High - resolution carbon dioxide concentration record 650 000 - 800 000 years before present [J]. *Nature*, 2008, 453(7193): 379 - 382.
- [7] Dlugokencky E. Trends in Atmospheric Methane [EB/OL]. [2021 - 06 - 28]. https://gml.noaa.gov/ccgg/trends_ch4/.
- [8] Falkowski P, Scholes R J, Boyle E, et al. The global carbon cycle: A test of our knowledge of earth as a system [J]. *Science*, 2000, 290(5490): 291 - 296.
- [9] Atwood T B, Witt A, Mayorga J, et al. Global patterns in marine sediment carbon stocks [J]. *Front Mar Sci*, 2020, 7: 165.
- [10] Lee T R, Wood W T, Phrampus B J. A machine learning (kNN) approach to predicting global seafloor total organic carbon [J]. *Global Biogeochem Cycles*, 2019, 33(1): 37 - 46.
- [11] Estes E R, Pockalny R, D' Hondt S, et al. Persistent organic matter in oxic subseafloor sediment [J]. *Nat Geosci*, 2019, 12(2): 126 - 131.
- [12] Bianchi T S, Schreiner K M, Smith R W, et al. Redox effects on organic matter storage in coastal sediments during the holocene: a biomarker/proxy perspective [J]. *Annu Rev Earth Planet Sci*, 2016, 44: 295 - 319.
- [13] Cicerone R J, Oremland R S. Biogeochemical aspects of atmospheric methane [J]. *Global Biogeochem Cycles*, 1988, 2(4): 299 - 327.
- [14] Archer D. Methane hydrate stability and anthropogenic climate change [J]. *Biogeosciences*, 2007, 4(4): 521 - 544.
- [15] Kvenvolden K A. Gas hydrates - geological perspective and global change [J]. *Rev Geophys*, 1993, 31(2): 173 - 187.
- [16] Kvenvolden K A. Methane hydrate in the global organic carbon cycle [J]. *Terra Nova*, 2002, 14(5): 302 - 306.
- [17] Kvenvolden K A. Methane hydrate - A major reservoir of carbon in the shallow geosphere? [J]. *Chem Geol*, 1988, 71(1/2/3): 41 - 51.
- [18] Chronopoulou P M, Shelley F, Pritchard W J, et al. Origin and fate

- of methane in the Eastern Tropical North Pacific oxygen minimum zone[J]. *ISME J*,2017,11(6):1386–1399.
- [19] Schlesinger W H, Bernhardt E S. The oceans[M]//Schlesinger W H, Bernhardt E S. *Biogeochemistry: An Analysis of Global Change*. 4th ed. Amsterdam:Elsevier,2020:361–432.
- [20] Skinner L C, Primeau F, Freeman E, et al. Radiocarbon constraints on the glacial ocean circulation and its impact on atmospheric CO₂[J]. *Nat Commun*,2017,8:16010.
- [21] Rae J W B, Burke A, Robinson L F, et al. CO₂ storage and release in the deep Southern Ocean on millennial to centennial timescales[J]. *Nature*,2018,562(7728):569–573.
- [22] Feely R A, Sabine C L, Lee K, et al. Impact of anthropogenic CO₂ on the CaCO₃ system in the oceans[J]. *Science*,2004,305(5682):362–366.
- [23] Berner R A. A model for calcium, magnesium and sulfate in seawater over Phanerozoic time[J]. *Am J Sci*,2004,304(5):438–453.
- [24] Ridgwell A, Zeebe R E. The role of the global carbonate cycle in the regulation and evolution of the Earth system[J]. *Earth Planet Sci Lett*,2005,234(3/4):299–315.
- [25] Sulpis O, Boudreau B P, Mucci A, et al. Current CaCO₃ dissolution at the seafloor caused by anthropogenic CO₂[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*,2018,115(46):11700–11705.
- [26] Berelson W M, Balch W M, Najjar R, et al. Relating estimates of CaCO₃ production, export, and dissolution in the water column to measurements of CaCO₃ rain into sediment traps and dissolution on the sea floor: A revised global carbonate budget[J]. *Global Biogeochem Cycles*,2007,21(1):GB1024.
- [27] Behrenfeld M J, Falkowski P G. Photosynthetic rates derived from satellite – based chlorophyll concentration[J]. *Limnol Oceanogr*,1997,42(1):1–20.
- [28] Quay P D, Peacock C, Björkman K, et al. Measuring primary production rates in the ocean: Enigmatic results between incubation and non – incubation methods at Station ALOHA[J]. *Global Biogeochem Cycles*,2010,24(3):GB3014.
- [29] Lee K. Global net community production estimated from the annual cycle of surface water total dissolved inorganic carbon[J]. *Limnol Oceanogr*,2001,46(6):1287–1297.
- [30] Ridgwell A, Arndt S. Why dissolved organics matter: DOC in Ancient Oceans and Past Climate Change[M]//Hansell D A, Carlson C A. *Biogeochemistry of Marine Dissolved Organic Matter*. 2nd ed. New York:Academic Press,2015:1–20
- [31] Garcia H E, Weathers K W, Paver C R, et al. World Ocean Atlas 2018, Volume 4; Dissolved Inorganic Nutrients (Phosphate, Nitrate and Nitrate + Nitrite, Silicate). A. mishonov technical editor [R]. NOAA Atlas NESDIS 84, Silver Spring; U. S. Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration,2019:35.
- [32] Hansell D A, Carlson C A, Repeta D J, et al. Dissolved organic matter in the ocean; a controversy stimulates new insights[J]. *Oceanography*,2009,22(4):202–211.
- [33] 焦念志,张传伦,李超,等. 海洋微生物碳泵储碳机制及气候效应[J]. *中国科学:地球科学*,2013,43(1):1–18.
- Jiao N Z, Zhang C L, Li C, et al. Controlling mechanisms and climate effects of microbial carbon pump in the ocean[J]. *Sci Sin Terr*,2013,43(1):1–18.
- [34] 焦念志,汤凯,张瑶,等. 海洋微生物储碳过程与机制概论[J]. *微生物学通报*,2013,40(1):71–86.
- Jiao N Z, Tang K, Zhang Y, et al. Microbial processes and mechanisms in carbon sequestration in the ocean[J]. *Microbiol China*,2013,40(1):71–86.
- [35] Jiao N Z, Cai R H, Zheng Q, et al. Unveiling the enigma of refractory carbon in the ocean[J]. *Natl Sci Rev*,2018,5(4):459–463.
- [36] Koch B P, Dittmar T. From mass to structure: An aromaticity index for high – resolution mass data of natural organic matter[J]. *Rapid Commun Mass Spectrom*,2006,20(5):926–932.
- [37] Medeiros P M, Seidel M, Powers L C, et al. Dissolved organic matter composition and photochemical transformations in the northern North Pacific Ocean[J]. *Geophys Res Lett*,2015,42(3):863–870.
- [38] Legendre L, Rivkin R B, Weinbauer M G, et al. The microbial carbon pump concept: Potential biogeochemical significance in the globally changing ocean[J]. *Prog Oceanogr*,2015,134:432–450.
- [39] Polimene L, Rivkin R B, Luo Y W, et al. Modelling marine DOC degradation time scales[J]. *Natl Sci Rev*,2018,5(4):468–474.
- [40] Ruppel C D, Kessler J D. The interaction of climate change and methane hydrates[J]. *Rev Geophys*,2017,55(1):126–168.
- [41] Reeburgh W S. Oceanic methane biogeochemistry[J]. *Chem Rev*,2007,107(2):486–513.
- [42] Crémière A, Lepland A, Chand S, et al. Timescales of methane seepage on the Norwegian margin following collapse of the Scandinavian Ice Sheet[J]. *Nat Commun*,2016,7:11509.
- [43] Vielstädte L, Karstens J, Haeckel M, et al. Quantification of methane emissions at abandoned gas wells in the Central North Sea[J]. *Mar Pet Geol*,2015,68:848–860.
- [44] Crespo – Medina M, Meile C D, Hunter K S, et al. The rise and fall of methanotrophy following a deepwater oil – well blow-out[J]. *Nat Geosci*,2014,7(6):423–427.
- [45] Karl D M, Church M J, Dore J E, et al. Predictable and efficient carbon sequestration in the North Pacific Ocean supported by symbiotic nitrogen fixation[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*,2012,109(6):1842–1849.
- [46] Aristegui J, Gasol J M, Duarte C M, et al. Microbial oceanography of the dark ocean’s pelagic realm[J]. *Limnol Oceanogr*,2009,54(5):1501–1529.

- [47] Baltar F, Aristegui J, Gasol J M, et al. Evidence of prokaryotic metabolism on suspended particulate organic matter in the dark waters of the subtropical North Atlantic [J]. *Limnol Oceanogr*, 2009, 54(1): 182 – 193.
- [48] Reinthaler T, Van Aken H M, Herndl G J. Major contribution of autotrophy to microbial carbon cycling in the deep North Atlantic's interior [J]. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr*, 2010, 57(16): 1572 – 1580.
- [49] Herndl G J, Reinthaler T, Teira E, et al. Contribution of Archaea to total prokaryotic production in the deep Atlantic Ocean [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2005, 71(5): 2303 – 2309.
- [50] Reinthaler T, Van Aken H, Veth C, et al. Prokaryotic respiration and production in the meso- and bathypelagic realm of the eastern and western North Atlantic basin [J]. *Limnol Oceanogr*, 2006, 51(3): 1262 – 1273.
- [51] Salazar G, Cornejo – Castillo F M, Benítez – Barrios V, et al. Global diversity and biogeography of deep – sea pelagic prokaryotes [J]. *ISME J*, 2016, 10(3): 596 – 608.
- [52] Sul W J, Oliver T A, Ducklow H W, et al. Marine bacteria exhibit a bipolar distribution [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110(6): 2342 – 2347.
- [53] Petro C, Starnawski P, Schramm A, et al. Microbial community assembly in marine sediments [J]. *Aquat Microb Ecol*, 2017, 79(3): 177 – 195.
- [54] Ducklow H W, Steinberg D K, Buesseler K O. Upper ocean carbon export and the biological pump [J]. *Oceanography*, 2001, 14(4): 50 – 58.
- [55] Nagata T. Organic Matter – bacteria Interactions in Seawater [M]//Kirchman D L. *Microbial Ecology of the Oceans*. 2nd ed. Hoboken: John Wiley & Sons, 2008: 207 – 241.
- [56] Long R A, Azam F. Antagonistic interactions among marine pelagic bacteria [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2001, 67(11): 4975 – 4983.
- [57] Gram L, Grossart H P, Schlingloff A, et al. Possible quorum sensing in marine snow bacteria: Production of acylated homoserine lactones by *Roseobacter* strains isolated from marine snow [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2002, 68(8): 4111 – 4116.
- [58] Simon M, Grossart H P, Schweitzer B, et al. Microbial ecology of organic aggregates in aquatic ecosystems [J]. *Aquat Microb Ecol*, 2002, 28(2): 175 – 211.
- [59] Smith D C, Simon M, Alldredge A L, et al. Intense hydrolytic enzyme activity on marine aggregates and implications for rapid particle dissolution [J]. *Nature*, 1992, 359(6391): 139 – 142.
- [60] Borch N H, Kirchman D L. Protection of protein from bacterial degradation by submicron particles [J]. *Aquat Microb Ecol*, 1999, 16(3): 265 – 272.
- [61] Keil R G, Kirchman D L. Utilization of dissolved protein and amino acids in the northern Sargasso Sea [J]. *Aquat Microb Ecol*, 1999, 18(3): 293 – 300.
- [62] Rahav E, Silverman J, Raveh O, et al. The deep water of Eastern Mediterranean Sea is a hotspot for bacterial activity [J]. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr*, 2019, 164: 135 – 143.
- [63] Kawasaki N, Benner R. Bacterial release of dissolved organic matter during cell growth and decline: Molecular origin and composition [J]. *Limnol Oceanogr*, 2006, 51(5): 2170 – 2180.
- [64] Ogawa H, Amagai Y, Koike I, et al. Production of refractory dissolved organic matter by bacteria [J]. *Science*, 2001, 292(5518): 917 – 920.
- [65] Lomstein B A, Jørgensen B B, Schubert C J, et al. Amino acid biogeo- and stereochemistry in coastal Chilean sediments [J]. *Geochim Cosmochim Acta*, 2006, 70(12): 2970 – 2989.
- [66] Lechtenfeld O J, Hertkorn N, Shen Y, et al. Marine sequestration of carbon in bacterial metabolites [J]. *Nat Commun*, 2015, 6: 6711.
- [67] Hertkorn N, Harir M, Koch B P, et al. High – field NMR spectroscopy and FTICR mass spectrometry: Powerful discovery tools for the molecular level characterization of marine dissolved organic matter [J]. *Biogeosciences*, 2013, 10(3): 1583 – 1624.
- [68] Hertkorn N, Benner R, Frommberger M, et al. Characterization of a major refractory component of marine dissolved organic matter [J]. *Geochim Cosmochim Acta*, 2006, 70(12): 2990 – 3010.
- [69] Aristegui J, Duarte C M, Agustí S, et al. Dissolved organic carbon support of respiration in the dark ocean [J]. *Science*, 2002, 298(5600): 1967.
- [70] Lauro F M, McDougald D, Thomas T, et al. The genomic basis of trophic strategy in marine bacteria [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106(37): 15527 – 15533.
- [71] Lauro F M, Bartlett D H. Prokaryotic lifestyles in deep sea habitats [J]. *Extremophiles*, 2008, 12(1): 15 – 25.
- [72] Yokokawa T, Yang Y H, Motegi C, et al. Large – scale geographical variation in prokaryotic abundance and production in meso – and bathypelagic zones of the central Pacific and Southern Ocean [J]. *Limnol Oceanogr*, 2013, 58(1): 61 – 73.
- [73] Herndl G J, Reinthaler T. Microbial control of the dark end of the biological pump [J]. *Nat Geosci*, 2013, 6(9): 718 – 724.
- [74] Wuchter C, Abbas B, Coolen M J L, et al. Archaeal nitrification in the ocean [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103(33): 12317 – 12322.
- [75] Anantharaman K, Breier J A, Sheik C S, et al. Evidence for hydrogen oxidation and metabolic plasticity in widespread deep – sea sulfur – oxidizing bacteria [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110(1): 330 – 335.
- [76] Swan B K, Martinez – Garcia M, Preston C M, et al. Potential for chemolithoautotrophy among ubiquitous bacteria lineages in the dark ocean [J]. *Science*, 2011, 333(6047): 1296 – 1300.
- [77] Stahl D A, de la Torre J R. Physiology and diversity of ammonia – oxidizing archaea [J]. *Annu Rev Microbiol*, 2012, 66(1): 83 – 101.

- [78] Brochier – Armanet C, Boussau B, Gribaldo S, et al. Mesophilic crenarchaeota: Proposal for a third archaeal phylum, the Thaumarchaeota [J]. *Nat Rev Microbiol*, 2008, 6(3): 245 – 252.
- [79] Martens – Habbena W, Berube P M, Urakawa H, et al. Ammonia oxidation kinetics determine niche separation of nitrifying archaea and bacteria [J]. *Nature*, 2009, 461(7266): 976 – 979.
- [80] Nunoura T, Takaki Y, Hirai M, et al. Hadal biosphere: Insight into the microbial ecosystem in the deepest ocean on Earth [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112(11): E1230 – E1236.
- [81] Kamer M B, DeLong E F, Karl D M. Archaeal dominance in the mesopelagic zone of the Pacific Ocean [J]. *Nature*, 2001, 409(6819): 507 – 510.
- [82] Nunoura T, Nishizawa M, Hirai M, et al. Microbial diversity in sediments from the bottom of the challenger deep, the mariana trench [J]. *Microbes Environ*, 2018, 33(2): 186 – 194.
- [83] Zhang Y, Qin W, Hou L, et al. Nitrifier adaptation to low energy flux controls inventory of reduced nitrogen in the dark ocean [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2020, 117(9): 4823 – 4830.
- [84] Sintes E, Bergauer K, De Corte D, et al. Archaeal *amoA* gene diversity points to distinct biogeography of ammonia – oxidizing Crenarchaeota in the ocean [J]. *Environ Microbiol*, 2013, 15(5): 1647 – 1658.
- [85] Santoro A E, Saito M A, Goepfert T J, et al. Thaumarchaeal ecotype distributions across the equatorial Pacific Ocean and their potential roles in nitrification and sinking flux attenuation [J]. *Limnol Oceanogr*, 2017, 62(5): 1984 – 2003.
- [86] Santoro A E, Casciotti K L, Francis C A. Activity, abundance and diversity of nitrifying archaea and bacteria in the central California current [J]. *Environ Microbiol*, 2010, 12(7): 1989 – 2006.
- [87] Könneke M, Schubert D M, Brown P C, et al. Ammonia – oxidizing archaea use the most energy – efficient aerobic pathway for CO₂ fixation [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111(22): 8239 – 8244.
- [88] Wang Y, Huang J M, Cui G J, et al. Genomics insights into ecotype formation of ammonia – oxidizing archaea in the deep ocean [J]. *Environ Microbiol*, 2019, 21(2): 716 – 729.
- [89] Qin W, Amin S A, Martens – Habbena W, et al. Marine ammonia – oxidizing archaeal isolates display obligate mixotrophy and wide ecotypic variation [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111(34): 12504 – 12509.
- [90] Offre P, Kerou M, Spang A, et al. Variability of the transporter gene complement in ammonia – oxidizing archaea [J]. *Trends Microbiol*, 2014, 22(12): 665 – 675.
- [91] Kim J G, Park S J, Sinnighe Damsté J S, et al. Hydrogen peroxide detoxification is a key mechanism for growth of ammonia – oxidizing archaea [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113(28): 7888 – 7893.
- [92] Kuypers M M M, Blokker P, Erbacher J, et al. Massive expansion of marine archaea during a mid – Cretaceous oceanic anoxic event [J]. *Science*, 2001, 293(5527): 92 – 95.
- [93] Bhattarai S, Cassarini C, Lens P N L. Physiology and distribution of archaeal methanotrophs that couple anaerobic oxidation of methane with sulfate reduction [J]. *Microbiol Mol Biol Rev*, 2019, 83(3): e00074 – 18.
- [94] Knittel K, Boetius A. Anaerobic oxidation of methane: Progress with an unknown process [J]. *Annu Rev Microbiol*, 2009, 63: 311 – 334.
- [95] Cui M M, Ma A Z, Qi H Y, et al. Anaerobic oxidation of methane: An "active" microbial process [J]. *Microbiologyopen*, 2015, 4(1): 1 – 11.
- [96] Scheller S, Goenrich M, Boecher R, et al. The key nickel enzyme of methanogenesis catalyses the anaerobic oxidation of methane [J]. *Nature*, 2010, 465(7298): 606 – 608.
- [97] Wegener G, Krukenberg V, Riedel D, et al. Intercellular wiring enables electron transfer between methanotrophic archaea and bacteria [J]. *Nature*, 2015, 526(7574): 587 – 590.
- [98] Mozhaev V V, Heremans K, Frank J, et al. High pressure effects on protein structure and function [J]. *Proteins*, 1996, 24(1): 81 – 91.
- [99] Balny C, Masson P, Heremans K. High pressure effects on biological macromolecules: From structural changes to alteration of cellular processes [J]. *Biochim Biophys Acta – Protein Struct Mol Enzymol*, 2002, 1595(1/2): 3 – 10.
- [100] Winter R. Synchrotron X – ray and neutron small – angle scattering of lyotropic lipid mesophases, model biomembranes and proteins in solution at high pressure [J]. *Biochim Biophys Acta – Protein Struct Mol Enzymol*, 2002, 1595(1/2): 160 – 184.
- [101] Bartlett D H. Pressure effects on in vivo microbial processes [J]. *Biochim Biophys Acta – Protein Struct Mol Enzymol*, 2002, 1595(1/2): 367 – 381.
- [102] Xie Z, Jian H H, Jin Z, et al. Enhancing the adaptability of the deep – sea bacterium *Shewanella piezotolerans* WP3 to high pressure and low temperature by experimental evolution under H₂O₂ stress [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2018, 84(5): e02342 – 17.
- [103] Tahara E B, Navarete F D T, Kowaltowski A J. Tissue – , substrate – , and site – specific characteristics of mitochondrial reactive oxygen species generation [J]. *Free Radic Biol Med*, 2009, 46(9): 1283 – 1297.
- [104] Xiao X, Zhang Y. Life in extreme environments: Approaches to study life – environment co – evolutionary strategies [J]. *Sci China Earth Sci*, 2014, 57(5): 869 – 877.
- [105] Yang S S, Lv Y X, Liu X P, et al. Genomic and enzymatic evidence of acetogenesis by anaerobic methanotrophic archaea [J]. *Nat Commun*, 2020, 11: 3941.
- [106] Zhang Y, Henriot J P, Bursens J, et al. Stimulation of in vitro anaerobic oxidation of methane rate in a continuous high – pressure bioreactor [J]. *Bioresour Technol*, 2010, 101(9): 3132 – 3138.
- [107] Jiao N Z, Liu J H, Jiao F L, et al. Microbes mediated comprehensive carbon sequestration for negative emissions in the ocean [J]. *Natl Sci Rev*, 2020, 7(12): 1858 – 1860.

Deep – sea carbon cycle under high pressure and its impacts on life activities

LIU Liangting, XIAO Xiang

(*School of Life Sciences and Biotechnology, Shanghai Jiao Tong University, Shanghai 200240, China*)

Abstract: Currently, about 25% of CO₂ from fossil fuel sources has been absorbed by the oceans, which mitigated the impact of human activities on climate change. The oceans transported CO₂ from the atmosphere to the deep sea through several conceptual carbon pumps. The high pressure and low temperatures of the deep sea could facilitate the dissolution of CO₂, and the oceans have stored inorganic carbon equivalent to 50 times of that in the atmosphere currently. Besides, the large amounts of methane hydrates have been stored in deep – sea sediments. Understanding the carbon cycle process in the deep sea is important to protect the carbon sequestration capacity and develop the carbon sequestration potential of the ocean. The authors have summarized the domestic and international researches on ocean carbon reservoirs and carbon deliveries, focusing on the process of the carbon cycle in the deep sea and the impacts of high pressure on life activities. The microorganisms drive the deep – sea carbon cycle, and the most of the organic carbon containing in phytoplankton is mineralized to CO₂ by microorganisms during sedimentation or converted to refractory organic carbon, which makes the deep sea to be a vast and long – turnover time reservoir of organic carbon. The high pressure could increase the activity of archaeal methane anaerobic oxidation and enhance the ability to shield methane release from the seafloor. Besides, the process of methane oxidation under high pressure produces bicarbonate, and acetic acid which can support heterotrophs, so the global budget of methane anaerobic oxidation may be underestimated. The additional production of ammonia from cellular metabolism under high pressure could serve as a potential energy source for inorganic carbon fixation by ammonia – oxidizing archaea. Therefore, it is urgent for deepening our understanding of the deep – sea carbon cycle and other elemental cycles to investigate the impact of present and future human activities on deep – sea carbon cycle processes and environmental effects, and to assess the possibility of applying the deep sea as a geoengineering technology platform to sequester CO₂.

Keywords: carbon neutrality; deep sea; high pressure; microorganisms; carbon cycle

(责任编辑: 常艳)