

河口缺氧生物效应研究进展

陈春辉^{1,2}, 王春生^{1,2,*}, 许学伟^{1,2}, 刘镇盛^{1,2}

(1. 国家海洋局第二海洋研究所, 浙江 杭州 310012; 2. 国家海洋局海洋生态系统与生物地球化学重点实验室, 浙江 杭州 310012)

摘要: 世界许多河口都存在季节性缺氧的现象, 并且低氧出现的频率、范围、持续时间、强度都有明显上升的趋势, 因此河口缺氧引起的生态效应受到人们越来越多的关注。河口生物种类繁多, 根据它们的运动能力和栖息环境的不同可分为浮游生物、游泳生物和底栖生物。河口缺氧不仅影响河口生物的分布与生存, 而且还会改变群落结构、影响生态系统的结构与功能。从分子、群落和生态系统等不同层次综述了河口缺氧生物效应的研究进展, 并提出了展望与建议。

关键词: 生物效应; 缺氧; 河口

文章编号: 1000-0933(2009)05-2595-08 中图分类号: Q14 文献标识码: A

Advances in studies on biological effect of estuary hypoxia

CHEN Chun-Hui^{1,2}, WANG Chun-Sheng^{1,2,*}, XU Xue-Wei^{1,2}, LIU Zhen-Sheng^{1,2}

1 Second Institute of Oceanography, SOA, Hangzhou 310012, China

2 Laboratory of Marine Ecosystem and Biogeochemistry, SOA, Hangzhou 310012, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(5): 2595 ~ 2602.

Abstract: Seasonal hypoxia is a common phenomenon in many estuaries all over the world and the frequency, area, duration and intensity of coastal hypoxia have been increasing in recent years. Thus, more attention has been paid to understand the ecological consequences of hypoxia. Estuaries are the home of many living species that can be classified into plankton, nekton and benthos based on their swim ability and the habitats they live. Estuary hypoxia not only affects the distribution and survival of estuarine organisms, but also changes the community structure and influences the structure and function of ecosystem. This paper summarizes the advances in the research of biological effects of estuary hypoxia from the levels of molecular, community and ecosystem.

Key Words: biological effect; hypoxia; estuary

缺氧(hypoxia), 又称低氧, 是指水体溶解氧(dissolved oxygen, DO)含量低于 2 mg/L, 仅相当于正常海水 DO 饱和度的 18%^[1]。若水体 DO 为 0 时, 则称之为无氧(anoxia)^[1]。分子氧作为线粒体氧化磷酸化的最终电子受体和某些酶反应的底物, 是所有高等水生动物所必需的^[2]。当河口水体 DO 含量低至缺氧状态, 生态状况急剧恶化, 鱼、虾等很多水生生物都无法正常生活; 同时, 由于表层沉积物的氧化性环境遭到破坏, 积聚在沉积物中的有毒、有害化学物质可能重新活化, 释放到水体中, 形成二次污染^[3]。

一般水体缺氧主要是由于夏季温跃层阻碍上层 DO 向下扩散和水体富营养化。河口是与海洋保存永久性联系的半封闭海盆, 其最重要的特征是水体盐度变化大。河口缺氧主要由两方面因素造成, 一是夏季温跃层、盐跃层阻碍了上层水体氧气的扩散, 造成底层环境缺氧^[4,5]; 二是人类活动造成河口输入的无机营养盐和有机物数量激增, 导致水体诱发季节性缺氧^[6]。近半个世纪以来, 随着人口增长和社会经济的高速发展, 大量营养盐及污染物排入沿岸和河口水域, 导致水体富营养化加剧, 使低氧出现的频率、范围、持续时间、强度都

基金项目: 908 专项资助项目(908-ZC-I-02); 国家科技支撑计划资助项目(2008BAC42B01)

收稿日期: 2008-02-22; 修订日期: 2008-09-24

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangcio@sio.org.cn

有明显上升的趋势^[7]。水体缺氧已经成为全球主要的生态与环境问题之一,我国近海水体缺氧也日趋严重,长江口、珠江口也出现了季节性的缺氧^[8~12]。河口长期缺氧将对底栖生物、无脊椎动物、鱼类等产生严重影响,改变河口生态系统的结构与功能。本文从分子响应、群落响应和生态效应 3 个方面阐述河口缺氧生物效应的研究进展,旨在为我国开展河口缺氧生物效应研究提供基础资料。

1 分子水平的响应

对所有好氧生物而言,氧气是必需的^[2]。这些好氧生物细胞中存在一种能监测环境中氧气浓度,并特异性诱导氧调节基因表达的蛋白质,称之为氧分子感受器 (molecular oxygen sensor)^[2]。例如,慢生型大豆根瘤菌 (*Bradyrhizobium japonicum*) 中存在一个由组蛋白激酶 FixL 和 Fe^{2+} 构成的氧分子感受器^[13]。丰年虫、昆虫和哺乳动物等生物体细胞中也存在着氧分子感受器^[2,14]。

缺氧诱导因子 (hypoxia-inducible factor-1, HIF-1) 是氧分子感受器的一类重要的目标靶分子^[2]。HIF-1 作为一种转录因子,可通过与 DNA 的结合调控许多缺氧诱导基因的表达。目前已知 HIF-1 由两个亚基(α 和 β) 构成。HIF-1 α 亚基在正常氧浓度条件下不稳定,其氧依赖降解域 (oxygen-dependent degradation domain, ODD) 能通过泛素化而被胞内蛋白酶降解^[15],因此 HIF-1 α 亚基只在缺氧时积累。HIF-1 β 亚基的稳定性与氧气浓度无关,缺氧条件下,其可与 HIF-1 α 亚基构成二聚体,调控缺氧基因的表达。一旦细胞面临缺氧环境,氧分子感受器首先将信号传递给 HIF-1^[16],HIF-1 α 亚基通过碱基-螺旋-环-螺旋结构域 (basic-helix-loop-helix, bHLH) 与 DNA 双螺旋上的特异位点 (HIF-1 DNA binding site, HBS) 结合,诱导下游缺氧反应原件 (hypoxia-response elements, HREs) 上相关基因的转录,合成各种调节蛋白,最终实现细胞在低氧下复杂的生理反应。此外,在缺氧条件下,黑点青鳉 (*Oryzias melastigma*) 肝脏和性腺细胞可通过调节 HIF-1 α 含量,上调端粒酶逆转录酶表达,来增强细胞的缺氧适应能力^[17]。

热休克蛋白 (heat shock protein, hsp) 作为一种重要的细胞应激蛋白,也参与了缺氧分子响应过程。在缺氧条件下,旧金山湾卤虫 (*Artemia franciscana*) 休眠胚胎细胞中多数蛋白质变性失活;一旦供氧量上升,大量热休克蛋白 P26 作为分子伴侣,参与到蛋白质可逆复性及结构稳定中,促进胚胎发育^[18]。对一种线虫 (*Caenorhabditis briggsae*) 热休克蛋白的比较基因组研究发现,多数 hsp-16 基因启动子序列上具有保守序列 CAC(A/T)CT,这些保守序列与细胞抗热或抗有机溶剂反应无关,但与缺氧反应密切相关^[19]。然而,秀丽隐杆线虫 (*Caenorhabditis elegans*) 的 hsp-16.1 和 hsp-16.2 作为缺氧反应基因,却与其他非缺氧反应基因 (hsp-16.41 和 hsp-16.48) 拥有共同的启动子,这也反应了生物体缺氧分子响应机制的复杂性。

目前,对缺氧分子响应机制的研究,多数是采用体外实验并针对单一靶分子开展工作。然而由于河口生物多样性高,缺氧机制的复杂,体外实验的误差,这给不同结果的综合分析和比较带来了极大的困难。随着分子生物学实验技术的发展,针对多个靶分子同时开展缺氧分子机制的研究也越来越普遍。Gracey 等采用 cDNA 芯片技术,发现长颌姬鰕虎鱼 (*Gillichthys mirabilis*) 在缺氧和正常供氧条件下,细胞差异表达的基因与哺乳动物的是不同的,它们不同组织细胞内差异表达的基因也有所变化^[20]。由此可见,当面对缺氧环境时,不同生物,甚至同一生物的不同组织细胞内,可通过不同的代谢途径来调节细胞适应环境。David 等^[21] 通过逆转录 PCR 技术,研究缺氧环境下长牡蛎 (*Crassostrea gigas*) 不同组织的基因表达情况,也发现一些与呼吸作用、糖/酯类代谢、免疫系统调节等相关的基因存在差异表达。

综上所述,在河口生物缺氧的分子生物学效应方面,近年来很多学者开展了大量的研究工作;但总体而言,现有的研究仍不够系统全面,这主要是由于模式生物的缺乏和基因调控的复杂所造成的。

2 群落响应

河口生物群落对缺氧的响应是由群落中不同种群共同作用产生的,其过程从生物体内氧分子感受器感应缺氧启动各种基因调节开始,然后诱发一系列生理变化,以应对缺氧环境。河口生物种类繁多、群落结构复杂,包括浮游生物和底栖生物。它们通过食物链、食物网相互联系,共同构成河口生物群落。

2.1 浮游动物

浮游动物是指在水中营浮游生活的动物,它们大多以浮游植物或细菌为食是海洋生态系统食物链的连接

纽带。在缺氧水体中,浮游动物可以改变一些生理机能在一定程度上适应缺氧环境,但由于它们没有或仅有微弱的运动能力,所以只有一些耐缺氧种类能够幸存。

浮游动物能够通过增加氧气的运输能力、降低能量消耗等方式来适应缺氧环境。如在缺氧条件下,大型溞(*Daphnia magna*)的血红素水平显著增加^[22];旧金山湾卤虫胚胎线粒体的蛋白质合成水平降低了 77%,随着 DO 浓度进一步下降至无氧状态,其新陈代谢速率仅为正常状态的五万分之一^[23]。双毛纺锤水蚤(*Acartia bifilosa*)的卵在 DO 小于 0.17mg/L 时不会孵化^[24]。然而,大多数浮游动物在缺氧水体中都面临死亡。Stalder 等报道了 3 种桡足类都不能有效避开底层缺氧^[25];Auel 等的研究显示在缺氧水体中桡足类和中型浮游动物的生物量都显著下降,因为它们不能忍受 DO 小于 1.1mg/L 的环境^[26]。但有些耐缺氧种类却很活跃,如五卷须金水母(*Chrysaora quinquecirrha*)捕食一种鰕虎鱼(*Gobiosoma bosc*)仔鱼的行为反而增加^[27]。

浮游动物种类繁多,不同环境、不同物种、不同发育阶段的种类对缺氧的敏感性、适应方式和能力都各不相同,表现出很大的复杂性。目前,对浮游动物缺氧响应的研究还比较少,主要模式生物集中在桡足类的一些种类。然而,浮游动物在海洋食物链中扮演着极其重要的角色,它们的种群丰度和群落结构将影响海洋生态系统的营养动力过程。例如,汤氏纺锤水蚤(*Acartia tonsa*)在缺氧条件下的产卵量下降,种群数量相应降低,它们的捕食者和更高营养级的生物种类都直接或间接地受到影响^[28]。因此关于浮游动物缺氧生物效应的重点研究对象应该是那些在海洋食物链中起关键作用的种类。

2.2 游泳生物

游泳生物是指那些具有一定游泳能力的动物,它们大多以浮游生物为食,主要包括鱼类和大型无脊椎动物。游泳生物可以通过迁移、改变生理机能来应对缺氧环境,同时,它们的各种生理指标也会发生变化。

游泳动物通常在遇到不利环境因素时有趋性运动。当河口生物遇到缺氧环境时,一般都会主动迁移至 DO 浓度更高的水体,鱼类主要分布在 DO 大于 2.5mg/L 的水域^[29]。细须石首鱼(*Micropogonias undulatus*)、大西洋油鲱(*Brevoortia tyrannus*)、库里鲷(*Mugil curema*)、底鳉(*Fundulus heteroclitus*)在遇到缺氧时都能主动避开^[30]。当存在 DO 浓度梯度区域时,刀额新对虾(*Metapenaeus ensis*)、褐对虾(*Penaeus aztecus*)也能避开低氧区^[30,31]。但是,一旦河口出现大面积缺氧区,它们的运动能力也显不足。

在缺氧环境中,游泳动物能够通过一些方式来适应缺氧。已有研究证明,处于无氧环境中的黑鲫(*Carassius carassius*),其鳃细胞出现凋亡,鳃丝形态由柱状转化为片状突起,显著增加了鳃与水流的接触面积;一旦氧气供养恢复,鳃丝形态又恢复正常的柱状^[32]。生活在珊瑚礁的鲨鱼(*Hemiscyllium ocellatum*)能通过改变水流在鳃中灌注方式,提高 DO 的吸收^[33]。一种鲮(*Cyprinodon variegatus*)和玛丽鱼(*Poecilia latipinna*)在 DO 浓度下降至 1.5 mg/L 时能呼吸水面上的空气^[34]。此外,鱼类还可通过增加红细胞数量^[35]或加强血色素与氧气结合能力^[36,37],来保持代谢所需的氧气供应。在 DO 含量只有正常浓度的 5%~10% 的水体中,黑鲫仅通过调节血色素与氧气结合能力,氧气供应量就能维持其正常代谢的需求^[32]。黑鲫在面临无氧环境时,也能将主要能量用于必需的代谢活动,肌肉和肝脏等器官中的蛋白质合成量下降了 50%~95%。黑鲫还能利用肝脏中存储的大量糖原进行无氧呼吸,并将无氧呼吸产生的丙酮酸脱羧产生乙醛,再还原为乙醇并排出机体外,避免有害物质的积累^[38]。因此,黑鲫是目前公认的最耐受低氧环境的脊椎动物,可在无氧低温环境中生存几个月,又能适应低盐度(17)水体^[33]。然而,未能迁移较高 DO 水域和不能适应缺氧环境的游泳生物将面临死亡的危险。例如,缺氧时斑点猫鲨(*Scyliorhinus canicula*)的致死率为 100%^[39];宽角长额虾(*Pandalus platyceros*)的致死 DO 浓度为 1 mg/L^[40]。

在缺氧环境中的游泳生物的摄食、生长、繁殖几乎都会受到影响,不同种类受影响程度存在差异。例如,面临缺氧环境时,挪威海螯虾(*Nephrops norvegicus*)^[41,42]、狼鲈(*Dicentrarchus labrax*)^[43]的摄食量都降低。美洲拟鲈(*Pseudopleuronectes americanus*)在 DO 浓度为 2.2~4.3 mg/L 时,生长率显著下降^[44];两种鲈(*Pleuronectes platessa*)和(*Limanada limanda*)在 DO 浓度从正常饱和度的 80%降低至 60%时,生长率降低了 25%~30%^[45];红大马哈鱼(*Oncorhynchus nerka*)在 DO 浓度为 2.6 mg/L 时基本不能生长^[46];而大西洋油鲱在 DO

浓度低至 1.5 mg/L 时,生长率才出现显著下降^[47]。缺氧时软口鱼(*Chondrostoma nasus*)胚胎致死率增加、孵化成功率下降^[48];但是,缺氧却有利于某些河口生物的繁殖和发育。例如,大西洋鲑(*Salmo salar*)的孵化需要缺氧诱导^[49];草虾(*Palaemonetes pugio*)在缺氧条件下似乎具有更高的繁殖能力^[50],这也是河口生物在进化上适应缺氧环境的一种表现。

游泳生物生物量大小直接关系到海洋渔业产量,对渔业经济的影响重大。目前,针对游泳生物的缺氧效应研究还是比较多的,研究范围也十分广泛,包括趋性运动、生理变化、生长繁殖响应和致死效应。然而,不同游泳生物在渔业经济和食物链中所处的地位不同,所以研究的侧重点应该是那些在渔业资源中占重要位置的种类和食物链中的关键种。

2.3 底栖生物

底栖生物是指栖息在水域基底表面或底内的生物。沉积物与水的界面是最容易也是最先缺氧的水体区域,因此缺氧对底栖生物的影响也最为显著。底栖生物的运动能力是海洋生物中最差的,它们只能缓慢地移到沉积物的表面或在基底表面小距离迁移,在缺氧底部环境中,它们常常要经受考验。

由于 DO 的限制,底栖生物大多只分布于距离上覆水 10cm 之内的表层沉积物中,以有机碎屑、微生物为主要食物,它们的耐缺氧能力相对上述两类生物较强。短期中度缺氧可能不会导致某些底栖生物死亡,但会在一定程度上影响它们的行为,包括为了获得更多 DO 而迁移到沉积物表面;或者通过休眠减少氧气需求^[51]。还有,一些栖息于阿曼大陆斜坡的多毛类单指虫科(*Cossuridae* spp.)的种类,当面对缺氧环境时,可通过体积和鳃数量的增加而扩大呼吸表面积^[52]。

河口底部生物区系的临界生存 DO 浓度是 0.98 mg/L^[53];DO 浓度低于 0.5 mg/L 时,河口底内和底上动物将出现大规模死亡,造成大面积缺氧死亡区^[54]。Nilsson 等报道了瑞典西部海岸沉积物在经历 10 个月的缺氧时期,底部环境就没有生命迹象;他们还报道了在中度和严重缺氧的沉积物中物种数量都减少。Montagna 等对科珀斯克里斯蒂湾(Corpus Christi Bay)的研究显示缺氧降低了沉积物的生物种类,迫使底内动物迁移到沉积物表面^[55]。Dauer 等对切萨皮克海湾缺氧沉积物大型底栖生物群落的研究也发现,它们的种类丰度、生物量都降低,且群落结构也发生改变^[56]。然而,Rosenberg 等报道了 8 种底栖生物都能在 DO 为 0.5 ~ 1.0 ml/L 环境中存活数天到数周^[57]。

周期性缺氧是对底栖生物环境的扰动,有利于耐缺氧种类的繁盛和入侵种类的发展,促使河口生物群落发生重建^[58]。目前,对底栖生物的研究主要集中在底栖生物的空间分布、种群密度、群落结构和生物量的变化。

3 生态系统响应

河口缺氧往往造成一些对氧敏感物种的消亡,同时有利于耐受低氧环境物种的生存,进而改变群落组成,影响生态效应^[59]。通常在缺氧的河口水体中,大型底栖生物物种会被中小型底栖生物物种取代;微型或微微型种类逐渐统治浮游生物群落^[60,61]。

鱼类和一些无脊椎动物由于运动能力较强,可主动避开缺氧水域,造成缺氧区域内生物量时空分布上的变化;长期缺氧更会引起它们原有栖息地的丧失^[62]。现有的研究表明,缺氧河口区域鱼类的生物量普遍呈下降趋势^[63-65],水层拖网的渔获量和生物种类一般明显少于正常海区^[66]。中部波罗的海缺氧水域的盐越层也会阻碍大西洋鳕(*Gadus morrhua*)产卵^[67]。而相比游泳生物和浮游生物,底栖生物运动性差,为了适应缺氧环境,它们往往对缺氧的耐受程度要略高一些。多数底栖生物能耐受 DO 浓度为 2.8 mg/L 的环境,少数种类甚至可耐受 DO 浓度仅为 0.5 ~ 1 mg/L 的缺氧甚至无氧环境数周以上,从而保证在短期或小范围、低程度缺氧情况下,种群数量不至于出现大幅度的改变^[68]。例如,软体动物能忍耐周期性缺氧^[68];多毛类动物比棘皮动物、蛤、海蜗牛更能适应缺氧环境^[69];许多有孔虫种类也能忍受缺氧环境^[70];切萨皮克湾底部的许多底上动物对缺氧有很强的忍耐力,短期缺氧群落的种类组成和种群数量基本没有变化^[71]。鉴于多毛类、线虫等一些小型底栖生物能耐受缺氧环境,它们往往作为河口缺氧的指示物种而应用于生态系统评估工作中^[72,73]。但

是长期缺氧和河口 DO 浓度大幅降低,也会对河口小型底栖生物种群产生巨大的破坏。例如,伴随着缺氧日益严重,路易斯安那大陆架有孔虫种类在组成和数量上已发生显著变化^[70];长期缺氧也导致韩国清海湾和 Youngsan 河口区一些底栖生物种类和生物量的明显降低等^[74]。

缺氧效应可通过关键种群数量的变化,进一步改变河口生物的群落结构。缺氧对多数大型经济类河口生物是不利的,会导致鱼类和底部生物大量死亡,改变它们的栖息地与迁移方式,直接造成渔业产量降低。当前缺氧已引发许多河口区域众多敏感游泳生物物种周期性或长久性地消失,从而改变生物群落结构^[60]。目前在北墨西哥湾缺氧海域,捕捞船已经很难捕获到鱼虾^[75]。而在一些长期缺氧的河口,由于无需面对其他物种的生存竞争,黑鲫已成为顶级捕食者^[38]。氧气也是决定底栖生物群落最基本的因子^[76],虽然许多底栖生物可耐受一定程度的缺氧,但它们的群落结构往往受到缺氧的影响而出现周期性变化或长期的改变。例如,切萨皮克湾水体缺氧时,大型底栖生物群落的生物量和物种的丰度都比正常状态时低,生活于 5 cm 以下的底内动物数量更少,关键种也减少,并出现一些新的优势物种^[59]。当氧化还原不连续层出现在沉积物水界面附近时,底层生物包括一些对沉积物间隙水化学起决定作用的扰动生物都会死亡^[77]。由于长期缺氧,Koljöfjord 湾沉积物中的生物种类已非常少,在 18 m 水深以下底层环境中,只发现两种多毛类(*Pseudopolydora antennata* 和 *Capitella capitata*)的存在^[78]。此外,底栖生物的垂直分布也与水体 DO 浓度有一定关联。由于缺氧造成被捕食的风险大大降低,底内生物也逐渐迁移至表层;而对于那些离开原有栖息环境至更高 DO 浓度水体的底栖生物或底层游泳动物,可能就需面对更高的被捕食风险^[55]。

河口缺氧不仅改变了生物群落结构,还能影响生态系统的营养动力学过程。缺氧往往会降低捕食者的重要性,引起生态系统营养途径的改变^[27]。例如缺氧时,捕食者腹足类(*Murex trapa*, *Nassarius crematus*, *N. signijorensis*, *Turricula nelliae*)的优势度将逐渐下降^[79]。缺氧区域生物死亡还会加速能量流向分解者微生物,对高营养级生物产生危害^[80]。此外,缺氧也可能引起生态系统中 *k*-对策物种逐渐被 *r*-对策物种所取代,较长的食物链逐渐被较短的食物链所取代,从而直接改变生态系统结构^[81]。然而伴随着河口缺氧,一些积聚在底层环境的有毒、有害化学物质可能重新活化,影响河口生物的个体行为和种群数量,间接改变生态系统结构。因此,河口生物缺氧的生态响应是一个复杂的过程,不仅要考虑缺氧时的生物效应,还需引入物理、化学等其他综合因素。

4 展望与建议

河口缺氧关系到河口生态系统健康,导致生物栖息地丧失,生物种群受损或减少,影响整个生态系统的结构与功能、服务与产出,严重的低氧事件会造成海洋生态系统和渔业资源的崩溃。正是鉴于目前河口缺氧的普遍性和危害性,近年来众多研究人员针对河口缺氧生物效应已开展大量基础性工作。其中缺氧情况下,河口生物种群、群落和生态系统效应的研究主要通过现场调查而实现;分子响应、生理变化、趋性运动、致死效应等方面的研究则更多是基于实验室的实验结果,并少量结合现场调查数据。

但是,缺氧河口区生态系统之间的多变性,单个生态系统固有的可变性,以及多年现场调查数据的不足,造成人们对河口缺氧区生态系统的结构、功能和历史仍缺乏系统的认识。由于不同种类、同一种类的不同发育阶段、缺氧的程度及持续时间和其它环境因素都与河口缺氧生物效应密切相关,进一步增大了研究工作的难度。此外,不同缺氧区域指示生物不同,以及基因调控的复杂性,也影响了人们对缺氧生物在微观水平上的认知。笔者认为,当前无论从宏观还是微观水平上,河口缺氧生物效应的研究仍有待加强;建议今后我国河口缺氧生物效应的研究重点应包括:(1)增加季节性缺氧期内的调查次数,深入分析生物群落结构和多样性的时空变化;(2)加强现场长期观测,包括应用可视化观测设备直接观测大型底栖生物在缺氧环境中的行为;(3)深入研究缺氧影响种群密度和种类分布变化的机制;(4)寻找更多模式生物,应用生物芯片等高通量技术手段,系统研究缺氧分子响应的机制;(5)研究缺氧对河口生物免疫系统的影响;(6)研究缺氧环境中河口生物的各种生理变化;(7)综合分析缺氧引起的有害化学物质对生物的影响;(8)研究后缺氧期的生态恢复。通过缺氧生物效应的研究,最终实现河口缺氧区的有效管理。

References:

- [1] Diaz R J. Overview of hypoxia around the world. *J. Environ. Qual.*, 2001, 30(2): 275—281.
- [2] Wenger R H. Mammalian oxygen Sensing, signalling and gene regulation. *J. Exp. Biol.*, 2000, 203(8): 1253—1263.
- [3] Riedel G F, Sanders J G, *et al.* Biogeochemical control on the flux of trace elements from estuarine sediments: effects of seasonal and short-term hypoxia. *Mar. Environ. Res.*, 1999, 47(4): 349—372.
- [4] Pihl L, Baden S P, Diaz R J, *et al.* Hypoxia induced structural changes in the diet of bottom-feeding fish and crustacean. *Mar. Biol.*, 1992, 113: 349—361.
- [5] Hoback W W, Barnhart M C. Lethal limits and sublethal effects of hypoxia on the amphipod *Gammarus pseudolimnaeus*. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 1996, 15: 117—126.
- [6] Elmgren R. Man's impact on the ecosystem of the Baltic Sea; energy flows today and at the turn of the century. *Ambio.*, 1989, 18: 322—326.
- [7] Diaz R J, Rosenberg R. Spreading Dead Zones and Consequences for Marine Ecosystems. *Science*, 2008, 321: 926—929.
- [9] Wei H, He Y C, Li Q J, *et al.* Summer hypoxia adjacent to the Changjiang Estuary. *J. Mar. Syst.*, 2007, 67: 292—303.
- [10] Chen C C, Gong G C, Shiah F K. Hypoxia in the East China Sea: One of the largest coastal low-oxygen areas in the world. *Mar. Environ. Res.*, 2007, 64(4): 399—408.
- [12] Dai M H, Guo X H, Zhai W D, *et al.* Oxygen depletion in the upper reach of the Pearl River estuary during a winter drought. *Mar. Chem.*, 2006, 102: 159—169.
- [13] Gong W M, Hao B, Mansy S S, *et al.* Structure of a biological oxygen sensor: a new mechanism for heme-driven signal transduction. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 1998, 95(26): 15177—15182.
- [14] Kwast K E, Hand S C. Acute depression of mitochondrial protein synthesis during anoxia: contributions of oxygen sensing, matrix acidification, and redox state. *J. Biol. Chem.*, 1996, 271: 7313—7319.
- [15] Salceda S, Caro J. Hypoxia-inducible factor 1 α (HIF-1 α) protein is rapidly degraded by the ubiquitin-proteasome system under normoxic conditions. Its stabilization by hypoxia depends on redox-induced changes. *J. Biol. Chem.*, 1997, 271: 22642—22647.
- [16] Bunn H F, Gu J, Huang L E, Zhu H. Erythropoietin: a model system for studying oxygen-dependent gene regulation. *J. Exp. Biol.*, 1998, 201(8): 1197—1201.
- [17] Yu R M, Chen E X, Kong R Y, *et al.* Hypoxia induces telomerase reverse transcriptase (TERT) gene expression in non-tumor fish tissues in vivo: the marine medaka (*Oryzias melastigma*) model. *BMC. Mol. Biol.*, 2006, 7(1): 27.
- [18] Clegg J S. Protein stability in *Artemia* embryos during prolonged anoxia. *Biol. Bull.*, 2007, 212(1): 74—81.
- [19] Hong M, Kwon J Y, Shim J, *et al.* Differential Hypoxia Response of hsp-16 Genes in the Nematode. *J. Mol. Biol.*, 2004, 344(2): 369—381.
- [20] Gracey A Y, Troll J V, Somero G N. Hypoxia-induced gene expression profiling in the euryoxic fish *Gillichthys mirabilis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 2001, 98(4): 1993—1998.
- [21] David E, Tanguy A, Pichavant K, *et al.* Response of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* to hypoxia exposure under experimental conditions. *FEBS. J.*, 2005, 272(21): 5635—5652.
- [22] Kobayashi M, Nezu T, Tanaka Y. Hypoxic induction of hemoglobin synthesis in *Daphnia magna*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1990, 97A: 513—517.
- [23] Clegg J S. Cryptobiosis: a peculiar state of biological organization. *Comp. Biochem. Physiol. B.*, 2001, 128(4): 613—624.
- [24] Katajisto T. Effects of anoxia and hypoxia on the dormancy and survival of subitaneous eggs of *Acartia bifilosa* (Copepoda: Calanoida). *Marine Biology*, 2004, 145: 751—757.
- [25] Stalder L C, Marcus N H. Zooplankton responses to hypoxia: behavioral patterns and survival of three species of calanoid copepods. *Marine Biology*, 1997, 127: 599—607.
- [26] Auel H, Verheye H M. Hypoxia tolerance in the copepod *Calanoides carinatus* and the effect of an intermediate oxygen minimum layer on copepod vertical distribution in the northern Benguela Current upwelling system and the Angola-Benguela Front. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 2007, 352: 234—243.
- [27] Breitburg D L, Steinberg N, DuBeau S, *et al.* Effects of low dissolved oxygen on predation on estuarine fish larvae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1994, 104: 235—246.
- [28] Sedlacek C, Marcus N H. Egg production of the copepod *Acartia tonsa*: The influence of hypoxia and food concentration. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 2005, 318: 183—190.
- [29] Taylor J C, Rand P S, Jenkins J. Swimming behavior of juvenile anchovies (*Anchoa* spp) in an episodically hypoxic estuary: implications for individual energetics and trophic dynamics. *Mar. Biol.*, 2007, 152: 939—957.
- [30] Wannamaker C M, Rice J A. Effects of hypoxia on movements and behavior of selected estuarine organisms from the southeastern United States. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 2000, 249: 145—163.
- [31] Wu R S S, Lam P K S, Wan K L. Tolerance to, and avoidance of, hypoxia by the penaeid shrimp (*Metapena ensis*). *Environ. Pollut.*, 2002, 118(3): 351—355.
- [32] Sollid J, Angelis P D, Gundersen K, *et al.* Hypoxia induces adaptive and reversible gross morphological changes in crucian carp gills. *J. Exp.*

- Biol. , 2003, 206: 3667 — 3673.
- [33] Nilsson G E, Renshaw G M C. Hypoxic survival strategies in two fishes: extreme anoxia tolerance in the North European crucian carp and natural hypoxic preconditioning in a coral-reef shark. J. Exp. Biol. , 2004, 207(18): 3131 — 3139.
- [34] Petersen J K, Petersen G I. Tolerance, behaviour and oxygen consumption in the sand goby, *Pomatoschistus minutus* (Pallas), exposed to hypoxia. J. Fish. Biol. , 1990, 37(6): 921 — 933.
- [35] Soldatov A A. The effect of hypoxia on red blood cells of flounder: a morphologic and autoradiographic study. J. Fish. Biol. , 1996, 48: 321 — 328.
- [36] Randall D J, McKenzie D J, Abrami G, *et al.* Effects of diet on responses to hypoxia in sturgeon (*Acipenser naccarii*). J. Exp. Biol. , 1992, 170: 113 — 125.
- [37] Val A, Lessard J, Randall D. Effects of hypoxia on rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): intraerythrocytic phosphates. J. Exp. Biol. , 1995, 198: 305 — 310.
- [38] Van Waarde A. Alcoholic fermentation in multicellular organisms. Physiol. Zool. , 1991, 64: 895 — 920.
- [39] Diez J M, Davenport J. Energy exchange between the yolk and embryo of dogfish (*Scyliorhinus canicula* L.) eggs held under normoxic, hypoxic and transient anoxic conditions. Comp. Biochem. Physiol. B. , 1990, 96: 825 — 830.
- [40] Jamieson G S, Pikitch E K. Vertical distribution and mass mortality of prawns, *Pandalus platyceros*, in Saanich Inlet, British Columbia. Fish. Bull. , 1988, 86: 601 — 608.
- [41] Baden S P, Loo L O, Pihl L, *et al.* Effects of eutrophication on benthic communities including fish: Swedish west coast. Ambio. , 1990, 19: 113 — 122.
- [42] Baden S P, Phil L, Rosenberg R. Effects of oxygen depletion on the ecology, blood physiology and fishery of the Norway lobster *Nephrops norvegicus*. Mar. Ecol. Prog. Ser. , 1990, 67: 141 — 155.
- [43] Thetmeyer H, Waller U, Black K D, *et al.* Growth of European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) under hypoxic and oscillating oxygen conditions. Aquaculture, 1999, 174: 355 — 367.
- [44] Bejda A J, Phelan B A, Studholme A L. The effect of dissolved oxygen on the growth of young-of-the-year winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus*. Environ. Biol. Fish. , 1992, 34(3): 321 — 327.
- [45] Petersen J K, Pihl L. Responses to hypoxia of plaice, *Pleuronectes platessa*, and dab, *Limanda limanda*, in the south-east Kattegat: distribution and growth. Environ. Biol. Fish. , 1995, 43: 311 — 321.
- [46] Brett J R, Blackburn J M. Oxygen requirements for growth of young coho (*Oncorhynchus kisutch*) and sockeye (*O. nerka*) salmon at 15°C. Can. J. Fish. Aquat. Sci. , 1981, 38: 399 — 404.
- [47] McNatt R A, Rice J A. Hypoxia-induced growth rate reduction in two juvenile estuary-dependent fishes. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. , 2004, 311: 147 — 156.
- [48] Keckeis H, Bauer-Nemeschkal, Kamler E. Effects of reduced oxygen level on the mortality and hatching rate of *Chondrostoma nasus* embryos. J. Fish. Biol. , 1996, 49: 430 — 440.
- [49] Berntsen O, Bogsnes A, Walther B T. The effects of hypoxia, alkalinity and neurochemicals on hatching of Atlantic salmon (*Salmo salar*) eggs. Aquaculture, 1990, 86: 417 — 430.
- [50] Brouwer M, Brown-Peterson N J, Larkin P, *et al.* Molecular and whole animal responses of grass shrimp, *Palaemonetes pugio*, exposed to chronic hypoxia. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. , 2007, 341: 16 — 31.
- [51] Sagasti A, Schaffner L C, Duffy J E. Effects of periodic hypoxia on mortality, feeding and predation in an estuarine epifaunal community. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. , 2001, 258: 257 — 283.
- [52] Lamont P A, Gage J D. Morphological responses of macrobenthic polychaetes to low oxygen on the Oman continental slope, NW Arabian Sea. Deep Sea Research II: Topical Studies in Oceanography, 2000, 47(1): 9 — 24.
- [53] Nilsson H C, Rosenberg R. Succession in marine benthic habitats and fauna in response to oxygen deficiency: analysed by sediment profile imaging and by grab samples. Mar. Ecol. Prog. Ser. , 2000, 197: 139 — 149.
- [54] Levings C D. Demersal and benthic communities in Howe Sound basin and their responses to dissolved oxygen deficiency. Can. Tech. Rpt. Fish. Aquat. Sci. , 1980, 951: 1 — 27.
- [55] Montagna P A, Ritter C. Direct and indirect effects of hypoxia on benthos in Corpus Christi Bay, Texas, USA. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. , 2006, 330(1): 119 — 131.
- [56] Dauer D M, *et al.* Effects of Low Dissolved Oxygen Events on the Macrobenthos of the Lower Chesapeake Bay. Estuaries, 1992, 15(3): 384 — 391.
- [57] Rosenberg R, Hellman B, Johansson B. Hypoxic tolerance of marine benthic fauna. Mar. Ecol. Prog. Ser. , 1991, 79: 127 — 131.
- [58] Jewett E B, Hines A H, Ruiz G M. Epifaunal disturbance by periodic low levels of dissolved oxygen: native vs invasive species response. Mar. Ecol. Prog. Ser. , 2005, 304: 31 — 44.
- [59] Dauer D M. Biological criteria, environmental health and estuarine macrobenthic community structure. Mar. Pollut. Bull. , 1993, 26: 249 — 257.
- [60] Diaz R J, Rosenberg R. Marine benthic hypoxia: a review of ecological effects and the behavioural responses of benthic macrofauna. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. , 1995, 33: 245 — 303.

- [61] Josefson A B, Widbom B. Differential response of benthic macrofauna and meiofauna to hypoxia in the Gullmar Fjord basin. *Marine Biology*, 1988, 100: 31—40.
- [62] Craig J K, Crowder L B, Henwood T A. Spatial distribution of brown shrimp (*Farfantepenaeus aztecus*) on the northwestern Gulf of Mexico shelf: effects of abundance and hypoxia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 2005, 62: 1295—1308.
- [63] Ripley J L, Foran C M. Influence of estuarine hypoxia on feeding and sound production by two sympatric pipefish species (*Syngnathidae*). *Mar. Environ. Res.*, 2007, 63: 350—367.
- [64] Rosenberg R, Loo L O. Marine eutrophication induced oxygen deficiency: effects on soft bottom fauna, western Sweden Ophelia, 1988, 29: 213—226.
- [65] Lekve K, Stenseth N C, Gjosaeter J, *et al.* Spatio-temporal patterns in diversity of a fish assemblage along the Norwegian Skagerrak coast. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1999, 178: 17—27.
- [66] Howell P, Simpson D. Abundance of marine resources in relation to dissolved oxygen in Long Island Sound. *Estuaries*, 1994, 17(2): 394—402.
- [67] Cardinale M, Modin J. Changes in size-at-maturity of Baltic cod (*Gadus morhua*) during a period of large variations in stock size and environmental conditions. *Fish. Res.*, 1999, 41: 285—295.
- [68] Rosenberg R. Fjord oceanography: Effect of oxygen deficiency on benthic macrofauna in fjords. New York: Plenum Press, 1980. 499—514.
- [69] Nilsson H C, Rosenberg R. Hypoxic responses of two marine benthic communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1994, 115: 209—217.
- [70] Platon E, Sen Gupta B K, Rabalais N N, *et al.* Effect of seasonal hypoxia on the benthic foraminiferal community of the Louisiana inner continental shelf: The 20th century record. *Marine Micropaleontology*, 2005, 54: 263—283.
- [71] Sagasti A, Schaffner L C, Duffy J E. Epifaunal communities thrive in an estuary with hypoxic episodes. *Estuaries*, 2000, 23: 474—487.
- [72] Levin L A. Polychaetes as environmental indicators: response to low oxygen and organic enrichment. *Bull. Mar. Sci.*, 2000, 67(1): 668.
- [73] Cook A A, Lamshead P J D, Hawkins L E, *et al.* Nematode abundance at the oxygen minimum zone in the Arabian Sea. *Deep-Sea Research II*, 2000, 47: 75—85.
- [74] Lim H S, Diaz R J, Hong J S, *et al.* Hypoxia and benthic community recovery in Korean coastal waters. *Mar. Pollut. Bull.*, 2006, 52: 1517—1526.
- [75] Pavea J S, Ross J L, Chittenden M E. Sharp reductions in abundance of fishes and benthic macroinvertebrates in the Gulf of Mexico off Texas associated with hypoxia. *Northeast. Gulf. Sci.*, 1983, 6: 167—173.
- [76] Laine A O, Andersin A B, Leini S, *et al.* Stratification-induced hypoxia as a structuring factor of macrozoobenthos in the open Gulf of Finland (Baltic Sea). *J. Sea. Res.*, 2007, 57(1): 65—77.
- [77] Aller R C. Bioturbation and remineralisation of sedimentary organic matter: effects of redox oscillation. *Chem. Geol.*, 1994, 114: 331—345.
- [78] Rosenberg R, Nilsson H C, *et al.* Response of benthic fauna and Changing sediment redox profiles over a hypoxic gradient. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.*, 2001, 53(3): 343—350.
- [79] Wu R S S. Period defaunation and recovery in a sub-tropical epibenthic community in relation to organic pollution. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1982, 64: 253—269.
- [80] Baird D, Christian R R, Peterson C H, *et al.* Consequences of hypoxia on estuarine ecosystem function: energy diversion from consumers to microbes. *Ecol. Appl.*, 2004, 14: 805—822.
- [81] Wu R S S. Hypoxia: from molecular responses to ecosystem responses. *Mar. Pollut. Bull.*, 2002, 45(1): 35—45.

参考文献:

- [8] 李道季, 张经, 黄大吉等. 长江口外氧的亏损. *中国科学(D辑)*, 2002, 32(8): 686—694.
- [11] 王丽芳, 戴民汉, 翟惟东. 近岸河口缺氧区域的主要生物地球化学耗氧过程. *厦门大学学报(自然科学版)*, 2007, 46(1): 33—37.