

深海热液生物群落研究综述

王春生¹, 杨俊毅^{2,3}, 张东声^{2,3}, 朱利中¹

(1. 浙江大学环境与资源学院, 浙江 杭州 310028 2 国家海洋局第二海洋研究所, 浙江 杭州 310012

3 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: 深海热液口吸其生物群落自 1977 年发现以来, 受到海洋学界和生物界的广泛关注, 并在热液生物生理、生态和生物地理学等方面取得了显著的进展. 本文就该领域的研究进展做一简要的综述, 主要包括热液生物群落的基本特征、种类组成和时空变化.

关键词: 深海; 热液口; 生物群落

中图分类号: Q 15

文献标识码: A

文章编号: 0438-0479(2006) S2-0141-09

在 20 世纪 60~70 年代初已进行了一些活动热液系统的研究^[1], 并在东太平洋洋隆扩张中心等多处有异常热流分布^[2]. 1972 年美国科学家在加拉帕戈斯裂谷 (Galapagos Rift) 进行 “South-taw” 考察时, 发现了这里的底层水温异常高, 他们就怀疑在这一海域的底层可能有热液喷泉存在^[3]. 因此 Corliss 等根据 “South-taw” 航次所收集的证据向美国国家自然科学基金会国际海洋考察 10 年办公室提出申请, 建议对加拉帕戈斯裂谷带进行深潜考察. 先由美国海军用多波束对海底地形进行详细的调查, 并根据 1976 年 “Pleiades” 航次在该海域的调查结果^[4,5], 为深潜器考察洋中脊裂谷带热液喷泉选好地点. 1977 年 2~3 月他们乘坐 “阿尔文” (Alvin) 号深潜器, 24 次下潜到加拉帕戈斯群岛附近的断裂带进行考察, 在小范围内进行物理化学参数测量, 并获取海底热泉口热流样品和有关的沉积样品^[6]. 当下潜到 2 500 m 处的洋底处时, 他们看到了从热液喷口中喷射出来的热水羽状流. 同时还意外发现这里栖息着各种各样从未见过的奇异生物, 有几米长的血红色管栖蠕虫, 有大得出奇的蛤、贻贝和蟹^[6]. 它们不仅个体大, 而且密度也很高. 这就是人类发现的第一个热液口生态系统. 该生态系统不同于太阳能驱动的生态系统, 其初级生产者是化能合成细菌, 因此该生态系统的发现被认为是 20 世纪生物学和地球科学领域的最重大发现之一.

在热液口周围生活着大量最原始的生命——古细菌, 因热液口环境与地球上生命形成初期的环境又十分

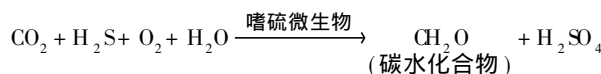
相似, 因此热液口又被喻为是研究生命起源与进化的天然实验室. 此外, 热液生物具有很多特殊的基因和酶, 在医药、食品、化工和环保等方面都具有良好的应用前景. 近 30 年来, 热液生物在东太平洋洋隆、大西洋中脊、印度洋中脊、弧后盆地和北冰洋洋脊热液区等区域均有发现^[7-10]. 与此同时对热液生物生理、生态、演化和生物地理学的认识也有了很大的提高^[11-13].

我国由于受调查技术手段的制约, 对热液硫化物和热液生物的调查开展得很晚. 在 2003 年仅在东太平洋洋隆用拖网采集了少量硫化物样品, 2005 年在我国首次大洋环球科学考察中在东太平洋洋隆、大西洋中脊、印度洋中脊开展了热液硫化物和热液生物的调查, 并在印度洋首次采集到深海藤壶、海葵和虾等热液生物^[14]. 未来一段时期, 热液生物将成为我国深海大洋研究的热点之一, 为了促进与推动我国热液生物的研究, 本文就国际上在该领域的研究成果做一简单的综述.

1 热液生物群落的基本特征

1.1 热液生物群落是由地热驱动

热液口的化能自养细菌是该生物群落食物链的初级生产者. 化能合成生产为该群落提供最初的能量和食物, 是该群落食物链的基础. 化学自养 (chemoautrophic) 细菌氧化热液中的还原性硫化合物 (如: H_2S) 获得能量, 用于还原 CO_2 而制造有机物^[15], 反应需要吸收海水中的分子氧, 整个反应过程可概括如下:



而热液群落中的其他动物都是依靠这些微生物

收稿日期: 2006-11-15

作者简介: 王春生 (1964-), 男, 研究员.

E-mail: wang-iso@163.com

合成的有机物作为其食物来源.

除了氧化硫的微生物外, 还有一些其他类型的微生物, 它们能利用别的还原物 (如 CH_4 、 NH_3) 作为能源制造有机物.

1 2 共生是该群落生物间基本的关系

热液生物群落种的虾、蟹与蛤等可直接摄食细菌和古细菌^[16], 但其它绝大部分热液动物与化能自养微生物之间是共生关系, 因此共生是热液硫化物喷口生物群落的一个典型特征. 大量的化能自养微生物栖息于动物的体内, 鳃上以及体表, 利用寄主携带的 H_2S 和 O_2 制造有机物, 其中部分有机物滋养寄主. 根据化能自养微生物寄生的部位, 又可分为如下 2 种方式:

1 2 1 内共生

化能自养微生物栖息于寄主的体内, 通过溶菌作用或通过分泌有机质直接被寄主组织吸收的方式滋养寄主. 如管栖蠕虫、蛤、贻贝等与微生物的共生方式^[17 18]. 图 1 显示的是管栖蠕虫与化能自养细菌之间的共生关系, 羽状鳃 (plume) 从几丁质的管子中伸出, 接受热液羽流带来的氧气、硫化氢和二氧化碳等物质, 然后通过血液循环将它们输送至管内的营养体 (trophosome) 中, 在营养体中含有大量的化能自养细菌 (这些细菌的生物量可达到蠕虫干重生物量的 60%), 化能合成反应就在此进行, 制造的有机物供给寄主.

1 2 2 外共生

化能自养微生物栖息于寄主 (如多毛类和虾) 体表的一些特殊结构上^[19-21], 有时形成肉眼可见的丝状体, 它们可能肩负着提供食物和保护寄主 (阻止硫化氢进入寄主体内、耐高温等) 的双重任务.

1 3 高生物量

热液群落分布区的生物量和密度都很高, 通常是其它深海环境的 500~1 000 倍 (表 1).

表 1 热液群落分布区与其它海区的生物量比较^[22]
Tab 1 Comparison between hydrothermal vent community and other sea areas in biomass

海 区	年生物量 / ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$)
热液群落分布区	$(20 \sim 30) \times 10^3$
河口区	$(500 \sim 1250)$
上升流区	$(150 \sim 500)$
陆架区	$(50 \sim 150)$
大洋区	(< 50)
深海大洋	(< 20)

1 4 优势种突出, 生物种类多样性低

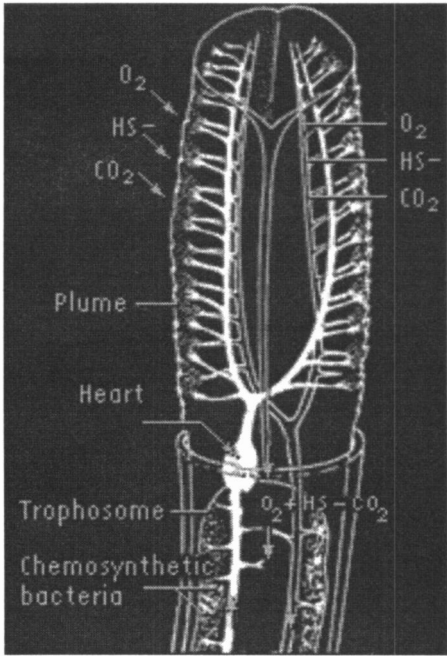


图 1 管栖蠕虫与化能自养细菌的内共生关系
(引自 Woods Hole Oceanographic Institution)

Fig 1 Endosymbiotic relationship between tubeworm (*Riftia pachyptila*) and chemotrophic bacteria (Photo from Woods Hole Oceanographic Institution)

在研究程度最高的东太平洋洋隆 11~13°N、21°N 和加拉帕戈斯裂谷区的热液生物群落其种类数为 74~99 种^[23], 其它热液口的种类数则更少^[24 25]. 这与一般深海高生物多样性^[26-28]形成鲜明的对比.

但热液口群落的优势种非常突出, 某一群落在某一时期通常只有 1~3 种优势种^[7]. 在东太平洋洋隆热液群落中最优势的种类为多毛纲 Siboglinidae 科的管栖蠕虫 (*Riftia pachyptila*), 蛤 (*Calymene magnifica*) 和贻贝 (*Barthamodiolus thermophilus*)^[29]. 北大西洋中脊南部的主要优势种为虾 (*Rincares exoculata*)、贻贝 (*B. puteoserpensis*) 及与贻贝共生的多毛类 (*Branchipolynoe sepiensis*). 北大西洋中脊北部热液生物群落的优势种为贻贝 (*Barthamodiolus azoricus*)、与贻贝共生的多毛类 (*Branchipolynoe sepiensis*) 和虾 (*Mirocaris fortunata*)^[30].

1 5 生物个体大

底栖动物的个体很大, 如管栖蠕虫, 一般长 1~2 m, 最长可达 3 m^[17 28], 蛤大于 20 cm^[28].

1 6 生物群落小, 持续时间短

热液口的生物群落一般都很小, 直径仅 25~60 m, 并且持续存在的时间不长, 短的几年, 长的也只有几十年^[31], 因此这一类生物群落就象是“游牧部落”,

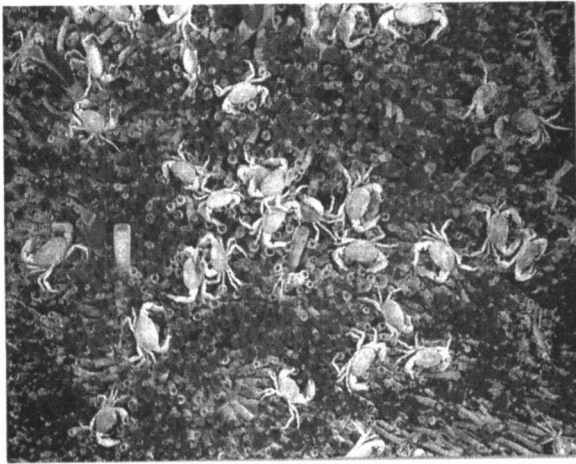


图 2 显示东太平洋洋隆热液群落中管栖蠕虫 (*Riftia pachytila*) 占了绝对优势。

Fig 2 Tubeworm (*Riftia pachytila*)-dominated community at a hydrothermal vent in the East Pacific Rise

需要不停地迁徙。

1.7 呼吸速率高、种群生长快

现场测定表明微生物的新陈代谢的速率非常高^[32, 33]。喷口巨型动物的呼吸速率也很高, 至少可以和浅水中生物相提并论^[34-36]。

根据对生活在加拉帕戈斯裂谷海底热液口的一种蛤 (*C. magnifica*) 和贻贝 (*B. thermophilus*) 的研究, 显示它们的生长速率与它们的浅水近缘种 (*Mytilus californianus*, *Geukensia demissa*) 相当, 但比大西洋深海非热液口的另一种深海蛤 (*Tindaria callistiformis*) 约大 3 个数量级 (图 3)^[37]。放射性年代测定结果也表明, 22 cm 的贻贝年龄只在 7 年左右^[28]。根据这些资料可以认为热液生物的生长速率可以与海洋环境中已知的最高速率相比。

1.8 热液口群落的生物对其极端环境有其独

特的适应机制

热液口环境具有下列特征: 1) 高压、黑暗、高温; 2) H_2S 和重金属等有毒物质含量高、氧浓度低、pH 低达 2 & 3) 环境不稳定, 热液口不是持续喷发的。

在这样的环境中绝大部分的生物是无法生存的, 但热液生物具有一些特殊的机制以适应热液口的生活。如:

1.8.1 解毒 抗毒机制

尽管管栖蠕虫羽状鳃中的细胞色素 c 氧化酶 (Cytochrome c oxidase) 在硫化物浓度低于 $10 \mu\text{mol/L}$ 时也受到硫化物的强力抑制, 但由于管栖蠕虫血液中含有比细胞色素 c 氧化酶具有更高硫化物亲和力的成份^[38], 它是细胞外血红蛋白, 可逆结合硫化物^[39, 40], 从而防止大量游离硫化物在血液中积累并进入细胞内, 因此管栖蠕虫在呼吸时能避免硫化物中毒。其它种类可能也有类似的去除硫化物毒性的系统。

1.8.2 对低氧浓度的适应机制

大部分软体动物的血色素是血蓝蛋白, 但在热液口双壳类中, 它被血红蛋白所取代, 血红蛋白是一种更有效的氧气载体, 这可能是它对周围海水中低氧浓度的一种适应机制^[41]。管栖蠕虫的血液具有 2 种血红蛋白, 也有高的氧气携带能力^[38, 42-43]。

1.8.3 生活史策略——高繁殖率

为了适应这些暂时性且分散的栖息地, 热液生物必须通过快速生长至性成熟并产生很多幼体, 以便有效扩散。幼体可以由底层流输运到热液区一定距离之外 ($> 2 \text{ km}$), 也可以进入上升的热液羽流, 由它将幼体输送至离底数百米高的地方, 然后再向四周扩散至较远的地方^[44, 45]。

因大多数热液口物种具有卵黄营养的特性, 在早期发育阶段自身带有卵黄, 而不是以浮游生物为

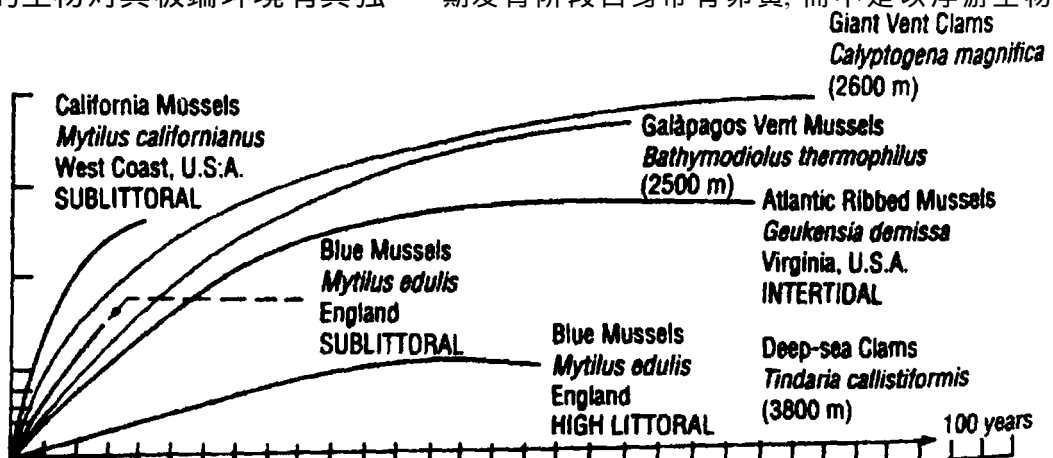


图 3 各种双壳类的生长曲线

Fig 3 Growth curves of bivalves in different habitats

食^[28-48], 因此能在水体中扩散较长的时间. 当幼体被扩散至其它新开的热液口时, 就能在新的热液口区定居下来, 继续生长, 保持种族的繁衍.

2 热液生物种类组成

2.1 细菌及古细菌

在热液口环境中存在有丰富的能氧化硫的微生物生活. 它们是该生物群落食物链的初级生产者, 其生产量可能是其上层光合作用量的 2~3 倍. 大部分微生物居住在管栖蠕虫、蛤、贻贝等动物的体内, 与寄主形成内共生关系. 此外, 还有大量的自由生活的微生物, 以颗粒的形态聚集在生物和非生物物体的表面上, 给摄食悬浮物和沉积物的热液动物, 如贻贝和蛤, 提供一个潜在的食物来源.

2.2 大型生物

至 1998 年, 已有 443 个种被描述, 随着调查的深入, 记录还在增加. 目前在热液口周围已发现的生物已达 9 个门、500 多个种^[49].

即刺胞动物门 (Cnidaria)、纽形动物门 (Nemertea)、棘头动物门 (Acanthocephala)、棘皮动物门 (Echinodermata)、半索动物亚门 (Hemichordata)、软体动物门 (Chordata)、环节动物门 (Annelida)、节肢动物门 (Arthropoda) 和脊索动物门 (Chordata).

其中软体动物门种类最多, 分布最为广泛; 次之是节肢动物门和环节动物门, 这 3 个门的种类占有热液生物种类的 90% 以上; 大多数种为热液口的特有种; 至少有 90% 的种是地方性种. 此外, 还有少量种类是与一般深海或冷泉共有的种^[23].

代表性类群和种类如下:

2.2.1 Siboglinidae 科管栖蠕虫

沿着东太平洋的中央脊, 我们可以看到热液口常常栖息着一些身体结构特殊大型管状生物, 称之为“管栖蠕虫”. 管栖蠕虫是最早进入一个新的热液口的生物之一, 它们是太平洋热液喷口的优势种类之一, 直径可达 10 cm. 红色的身体被包裹在一个坚韧的白色管子中, 管子的一端固着在岩石上. 一个着生有许多似鳃丝一样的羽毛状触手可以从管子末端自由伸缩. 缺乏口和消化道, 但它们是自由生活的而不是寄生的. 体内大量生活着与之共生的化能合成细菌, 这些细菌的生物量可达到蠕虫干重生物量的 60%.

目前已发现的管栖蠕虫有 10 多种, 其中在热液口分布的主要是如下 4 种: *Riftia pachyptila*, *Oasisia alvinae*, *Ridgeia piscesae* 和 *Tevnia jerichonana*^[50].

2.2.2 贻贝类

贻贝通常是最早进入热液口的贝类, 常常丛生在岩缝中. 在贻贝的鳃上, 共生着类似于管栖蠕虫腔内的微生物, 这些微生物生产的碳水化合物是贻贝的主要食物来源. 贻贝也能通过过滤海水获得食物, 因而, 当热液停止流出时, 贻贝还可以生活一段时间. 它们是蟹和章鱼的捕食对象. 当贻贝需要挪动时, 它们象蜘蛛织网一样射出一条足丝, 足丝的一头粘住岩石或其它的贻贝, 然后就可以沿着足丝蹒跚而过.

2.2.3 双壳类

蛤进入热液口要比贻贝晚. 蛤具有强健的腹足, 可以楔入海底岩缝中, 蛤也用它来移动. 它们只存在于温度稍稍升高表明有热液流出的地方, 因此通常分布在热液群落的外围. 这种蛤的鳃丝上附着大量的硫化细菌, 因此象红色蠕虫一样, 其营养也被认为来源于这种共生关系的细菌. 此外, 它还有摄食悬浮颗粒的能力.

2.2.4 蟹类

多数热液口有各种蟹类, 有的是腐食食性者, 有的是捕食食性者, 管栖蠕虫、小贻贝和多毛类等都是它们的捕食对象.

2.2.5 虾类

世界上热液口周围已发现有 10 多种虾, 其中在东太平洋洋隆热液区不仅种类少, 而且丰度也很低^[51], 偶尔会在热液口管栖蠕虫或贻贝丛中看到个别虾. 但在大西洋中脊热液区虾的种类较多, 而且丰度高, 其密度可高达 30 000 个 m^{-2} , 是在大西洋中脊热液生物群落最主要的优势种之一^[30]. 它们以热液口的微生物为食, 有些也吃小贻贝. 同时它们也是蟹、海葵、鱼的食物.

2.2.6 多毛类

最常见的多毛类是“庞贝虫” (*Alvinella pompejana*), 体表共生有大量微生物, 典型地生活在温度较高的热液喷出口处. 它分布在东太平洋^[52]. 大西洋中脊热液区是一种共生在贻贝体内的多毛类 (*Branchipolynoe seepensis*), 它是大西洋中脊热液生物群落的优势种之一^[30].

2.2.7 管水母类

一种似蒲公英 (*Dandelion*) 动物实际上是许多个水母个体组成一团的集合体, 它们用长长的触须来固着在岩石上或挪动. 海蒲公英是腐食食性者, 是热液口的清道夫. 它们是最晚进入热液口的种类之一, 一般来讲, 如果这种生物大量出现, 那么就标志着这个热液口可能已经处于关闭状态, 大量的生物开始死亡.

2.2.8 章鱼和鱼

鱼和章鱼常在管栖蠕虫和贻贝丛中游弋, 以管栖

蠕虫、虾、蟹、蛤和贻贝等为食, 它们是热液口生物群落最高一级的捕食者. 三大洋热液口已至少记录到 20 种鱼类, 其中绵鳚科 (Zoarcidae) 的种类最多, 约占总种类数的 50%, 除了东太平洋洋隆的热液口外, 其它区域的热液口通常只出现 1~2 种鱼类^[53], 而且鱼类的丰度极低, 偶尔在热液口出现.

2.2.9 其它大型底栖生物

腔肠动物的海葵很丰富, 但其它种类较为罕见; 在太平洋的一些热液口原始型的藤壶成为优势种; 棘皮动物、海绵、苔藓动物比较少见.

2.3 小型底栖生物

尽管开展热液生物研究已有近 30 年的历史, 但对小型底栖生物群落的分析却非常少, 其种类组成、分布, 尤其是生态作用仍不清楚. 最近的研究显示: 小型底栖生物的丰度极低, 东太平洋洋隆为 25~32 个/10 cm², 大西洋中脊为 36~46 个/10 cm². 但类群组成与其它深海环境一样, 主要由线虫、底栖桡足类、介形类和螨类组成. 线虫和底栖桡足类也是 2 个最占优势的类群, 大西洋中脊与其它深海区一样, 线虫最占优势 (63%), 其次是桡足类, 但在东太平洋洋隆桡足类最占优势, 高达 85%, 其次是线虫 (仅占 6%). 种类多样性也出乎意料的低, 在东太平洋洋隆热液口和大西洋中脊热液口分别只有 24 种和 15 种^[54], 因此无论是丰度还是种类多样性均明显低于非热液深海区^[55, 56].

2.4 浮游动物

热液口浮游动物生物量和丰度要明显高于非热液口深海区, 但相对于上层的浮游动物群落来说, 其生物量又是很低的. 在热液口上方 1~5 m 水柱中采集到许多底栖种类的幼体, 由于热液口大部分浮游动物来自底栖生物群落, 因此其种类组成也随不同的热液口而不同^[57]. 此外, 在热液口浮游动物群落中还有水母和桡足类等终生浮游动物. 在热液口及羽流附近水母通常会占浮游动物生物量和丰度的较大部分, 尤其是管水母, 有时钵水母也占较大的生物量^[58].

3 热液生物群落的时空变化

3.1 空间变化

3.3.1 大尺度

南部东太平洋洋隆 (超快速扩张轴) 和北部东太平洋洋隆 (快速扩张轴) 的热液口之间间距比较小, 但热液喷发持续的时间较短, 而大西洋中脊 (慢速扩张轴) 的热液口之间的间距比较大, 但持续时间较长, 热液生物群落种类多样性前两者要高于后者^[59].

东太平洋洋隆地理隔离是决定不同热液口生物

群落组成差异的主要因素. 而影响大西洋中脊热液生物群落组成 (从南部的 Logatchev 到北部的 Menez Gwen 优势种逐渐由虾 *R. exoculata* 占优势的群落转变成由双壳类贻贝 *B. azoricus* 占优势的群落) 最主要因素是热液流的重金属含量和颗粒物浓度. 在南部热液口虾是最主要的优势种, 这与它具有强的回避能力有关, 它在幼体发育期间能避开重金属含量高的热液口区. 而在北部热液口重金属含量和颗粒物浓度都显著降低, 这样有利于贻贝等回避能力较差的种类生长. 此外水深等也是重要的因素, 在北部虾很少, 可能是与贻贝存在种间竞争^[30].

3.3.2 小尺度 (单个群落)

热液生物群落是以热液喷口为中心向四周呈带状分布, 很大程度上受海底热液所产生的温度梯度的控制, 不同类群的生物占据不同的位置. 在近喷口处 (20~110°C) 分布着多种嗜热菌和古菌, 它们常在烟囱壁、玄武岩等硬基质表面形成层状的白色菌席; 在喷口附近 (通常在烟囱壁上) 温度为 20~45°C 地带, 生活着一种嗜热多毛类——庞贝虫 (*Alvinella pompejana*)^[52]; 管栖蠕虫 (*R. pachytila*) 主要分布在 5~25°C^[60] 的地带; 捕食性的蟹更喜欢在热液羽流区和管栖蠕虫群集的地带 (分布在 8~20°C); 贻贝、铠甲虾和蛤一般分布在 10°C 以下的外围地带; 而鱼和章鱼可以在热液口四周游弋. 当然热液生物群落的环带状分布并没有严格的界限, 有时它们之间表现出各生物门类的杂居和共生 (图 4).

3.2 时间变化 (群落演替)

当一个新热液喷口出现, 便开始了一个热液口群落的演替, 从开拓者的移殖向顶极群落发展. 推动这种演替不仅仅是地质和化学因子的变化, 更重要的是生物学内在的因素. 热液口生物种群具 r 选择特征,

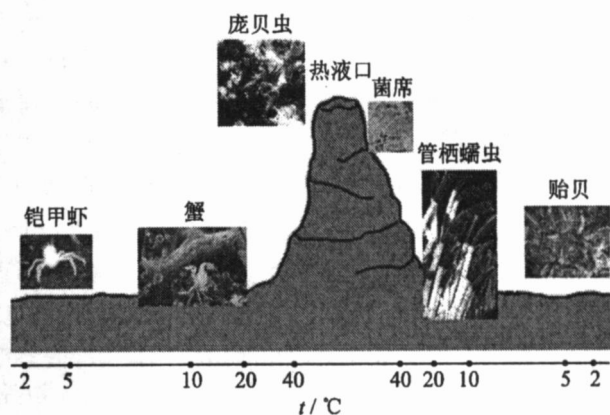


图 4 热液口生物的空间分布模式图 (仿 Zbinden, 2001)

Fig 4 Spatial patterns of organisms along the temperature gradient at hydrothermal vents (After Zbinden 2001)

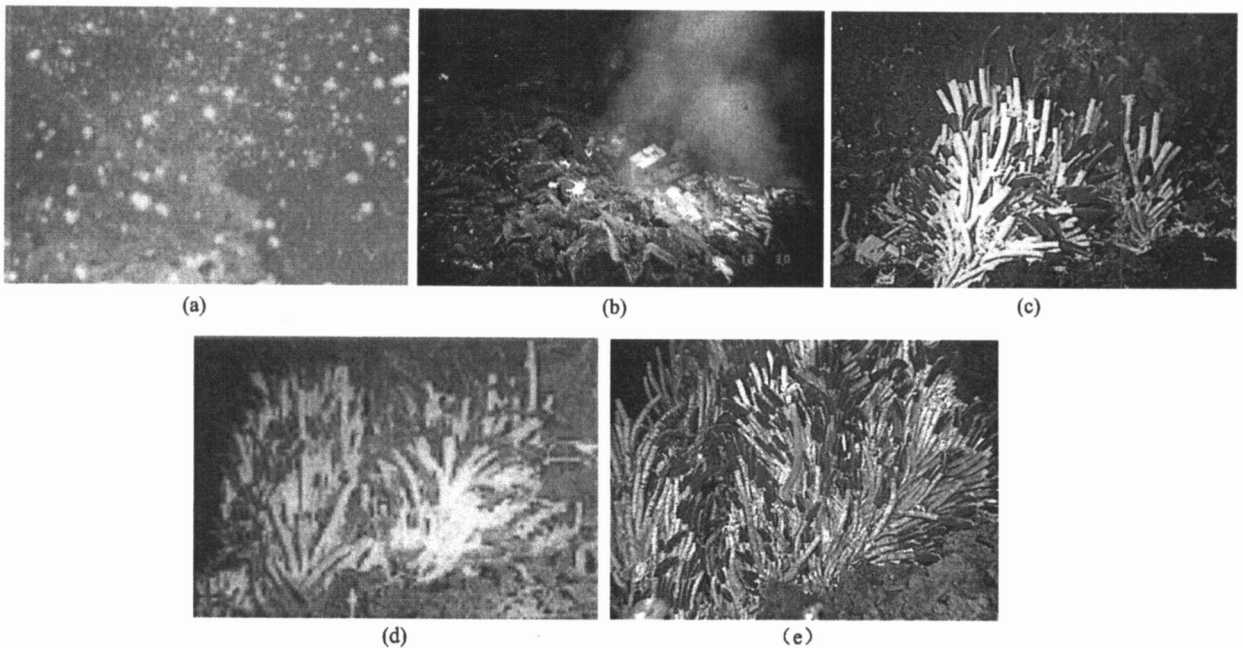


图 5 东太平洋洋隆—热液口生物群落演替的时间系列图像 (引自 [29])

Fig 5 Temporal sequence of biological community development at nascent deep-sea hydrothermal vents in the East Pacific Rise (From Shank et al 1998)

群落演替的速度快得惊人。

1991年在东太平洋洋隆刚喷发的海底火山口区发现了一个新形成的热液口,为研究热液生物群落的演替提供了极好的机会,通过连续几年的观察揭示了低温热液区热液群落的演替过程如下: 1) 1991年4月喷发,随着热液喷发在热液扩散区硫和铁的浓度极高($> 1 \text{ mmol/kg}$),最先进入一个新的热液口的是嗜硫微生物,它们大量繁殖,并在水柱中形成白色菌席(图 5a)。一些活动性的热液动物(端足类、桡足类、头足类和蟹)开始增生扩散; 2) 喷发后 11个月一种个体比较小的管栖蠕虫(*T. jerichonana*)在热液流较强的地带开始群居性地定居下来(图 5b); 3) 32个月 H_2S 浓度几乎降至其最高浓度的一半(从 1.9 mmol/kg 降至 0.97 mmol/kg),另一种大个体的管栖蠕虫(*R. pachyptila*)大量繁殖取代先前的那种管栖蠕虫而成为热液口的优势种(图 5c); 4) 42个月 H_2S 浓度进一步下降(0.88 mmol/kg),*R. pachyptila*密度增加一倍,并在玄武岩基底上观察到一种贻贝(*B. thermophilus*)开始出现; 5) 55个月 H_2S 浓度下降至 0.72 mmol/kg 随着羽流中铁浓度的增加,氧化亚铁沉淀,管栖蠕虫的虫管染上了铁锈色,同时贻贝、多毛类和蟹开始增加(图 5e); 6)在喷口喷发 3~5年内热液动物的种类数增加了 2~3倍,在没有其它海底火山喷发和地震的情况下,在喷发后的 5~10年内贻贝和双壳类将取代管栖蠕虫成为该热液口最占优势的巨型底栖动物^[29]

热液口从喷发到关闭的过程伴随出现一个新的生物群落演替的过程,不同的种类进入热液口的时间不同,所占据的空间位置也不同,即使是同一种生物,因时间和环境条件的改变,所处的生态位也在变化,因而可以认为热液喷口生物群落时空分布特征对热液口的形成、发展和消亡有指示作用。

4 结 语

尽管热液生物群落发现已 30年了,但有关热液生物生物学、生态学和生物地理学的很多机制仍不清楚,如:热液口生态系统是如何维持的?一个热液口关闭后热液生物又是如何迁移到新热液口的?直到目前仍知之甚少。回答上述问题的关键是要了解热液生物的繁殖、幼体扩散和补充的机制^[61, 62];通过分子生物学技术分析不同热液口之间的基因流和生物的系统发育^[63, 64]。此外,热液生物特殊功能基因研究、生命起源与进化研究、热液生物对海底热液活动及成矿作用的示踪研究、现代热液生物群落与古喷口生物群落对比研究也是重要的研究方向。

参考文献:

- [1] Scott R B, Rona P A, McGregor B A, et al The TAG hydrothermal field [J]. Nature, 1974, 251: 301–302
- [2] Lister C R B On the thermal balance of a mid-ocean ridge [J]. Geophys JR Astron Soc, 1972, 26: 515–535
- [3] Holger W, J W Jirsén C O. Chemosynthetic primary production

- at East Pacific Sea Floor Spreading Centers[J]. *BioScience* 1979, 29(10): 592– 598
- [4] Lonsdale P. Deep-tow observations at the mounds abyssal hydrothermal field, Galapagos Rift[J]. *Earth and Planetary Science Letters* 1977, 36(1): 92– 110
- [5] Weiss R F, Lonsdale P, Lupton J E, et al Hydrothermal plumes in the Galapagos Rift[J]. *Nature* 1977, 267: 600– 603
- [6] Corliss J B, Dymond J, Gordon L I, et al Submarine thermal springs on the Galapagos Rift[J]. *Science* 1979, 203: 1073– 1083
- [7] Desbruyeres D A, Almeida M, Biscuit T, et al A review of the distribution of hydrothermal vent communities along the northern Mid-Atlantic Ridge: dispersal vs environmental controls[J]. *Hydrobiologia* 2000, 440: 201– 216
- [8] Hashimoto J, Ohta S, Gamo T, et al First hydrothermal vent communities from the Indian Ocean discovered[J]. *Zoological Science* 2001, 18: 717– 721
- [9] Gak in S V. Megafauna associated with hydrothermal vents in the Manus Back-Arc Basin (Bismark Sea)[J]. *Marine Geology* 1977, 142: 197– 206
- [10] Martin J W. Ophiophilid shrimp (Decapoda: Caridea) from an Arctic hydrothermal vent[J]. *Crustaceana* 2003, 76(7): 871– 878
- [11] Tunnicliffe V. The biology of hydrothermal vents: ecology and evolution[J]. *Ocean Marine Biology Annual Review* 1991, 29: 319– 407.
- [12] Childress J J, Fisher C R. The biology of hydrothermal vent animals: physiology, biochemistry, and autotrophic symbioses[J]. *Ocean Marine Biology Annual Review* 1992, 30: 337– 441.
- [13] Van Dover C L, German C R, Speer K G, et al Evolution and biogeography of deep-sea vent and seep invertebrates[J]. *Science* 2002, 295: 1253– 1257
- [14] 王春生. 中国首次环球大洋科学考察[J]. *科学*, 2006, 58(4): 5– 7.
- [15] Childress J J, Fisher C R. The biology of hydrothermal vent animals: physiology, biochemistry, and autotrophic symbioses[J]. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, 1992, 30: 337– 441.
- [16] Van Dover C L. Do "eyeless" shrimp see the light of glowing deep-sea vents[J]. *Oceanus* 1988, 31: 47– 52
- [17] Minic Z, Herve G. Biochemical and enzymological aspects of the symbiosis between the deep-sea tubeworm *Riftia pachyptila* and its bacterial endosymbiont[J]. *Eur J Biochem*, 2004, 271: 3093– 3102
- [18] Cavanaugh C M, Wirsén C O, Jannasch H W. Evidence for methylobiotic symbionts in a hydrothermal vent mussel (*Bivalvia Mytilidae*) from the Mid-Atlantic Ridge[J]. *Applied and Environmental Microbiology* 1992, 58(12): 3799– 3803
- [19] Cary S C, Cottrell M T, Stein J L. Molecular identification and localization of a filamentous symbiotic bacteria associated with the hydrothermal vent annelid *Avinella pompejana*[J]. *Applied and Environmental Microbiology* 1997, 63: 1124– 1130
- [20] Haddad A, Canacho F, Durand P. Phylogenetic characterization of the epibiotic bacteria associated with the hydrothermal vent polychaete *Avinella pompejana*[J]. *Applied and Environmental Microbiology* 1995, 61(5): 1679– 1687.
- [21] Polz M F, Robinson J J, Cavanaugh C M. Trophic ecology of massive shrimp aggregations at a Mid-Atlantic Ridge hydrothermal vent site[J]. *Limnology and Oceanography* 1998, 43(7): 1631– 1638
- [22] O'Connell S. Hydrothermal Vent Chemistry[BD/OL]. http://soconnellweb.wesleyan.edu/ees106/lecture_notes/vents_lecture/index.htm, 1999.
- [23] Tunnicliffe V, Fowler C M R, MacArthur A G. Plate tectonic history and hot vent biogeography[M]//MacLeod, et al, ed. *Tectonic, Magmatic Hydrothermal and Biological Segmentation of Mid-ocean Ridges*. London: Geological Society, 1996: 225– 238
- [24] Tsunuma M. Diversity at hydrothermal vents[J]. *Global Ecology & Biogeography* 2003, 12: 181– 190
- [25] Gebauk A V, Chevaldonne P, Shank T, et al Deep-sea hydrothermal vent communities of the Logatchev area (14– 45°N, Mid-Atlantic Ridge): diverse biotopes and high biomass[J]. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 2000, 80: 383– 393
- [26] Seifried S. The importance of a phylogenetic system for the study of deep-sea harpacticoid diversity[J]. *Zoological Studies* 2004, 43(2): 435– 445.
- [27] Wollenburg J E, Mackensen A. Living benthic foraminifers from the central Arctic Ocean: faunal composition, standing stock and diversity[J]. *Marine Micropaleontology* 1998, 34: 153– 185.
- [28] Gage J D, Tyler P A. Deep-Sea Biology—A Natural History of Organisms at the Deep-Sea Floor[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1991
- [29] Shank T M., Fornari D J, Danm K L V, et al Temporal and spatial patterns of biological community development at nascent deep-sea hydrothermal vents (9– 50°N, East Pacific Rise)[J]. *Deep-sea Research II* 1998, 45: 465– 515.
- [30] Desbruyeres D, Almeida A, Biscuit M, et al A review of the distribution of hydrothermal vent communities along the northern Mid-Atlantic Ridge: dispersal vs environmental

- controls[J]. *Hydrobiologia* 2000, 440: 201–216
- [31] Fustec A, Desbruyères D, Juniper S K. Deep-sea hydrothermal vent communities at 13° N on the East Pacific Rise: microdistribution and temporal variations[J]. *Biol Oceanogr* 1987, 4: 121–164.
- [32] Karl D M, Wisen C O, Jannasch H W. Deep-sea primary production at the Galapagos hydrothermal vents[J]. *Science* Washington 1980, 207: 1345–1347.
- [33] Jannasch H W, Motil M J. Geomicrobiology of deep-sea hydrothermal vents[J]. *Science* Washington 1985, 229: 717–725.
- [34] Mickel T J, Childress J J. Effects of temperature, pressure and oxygen concentration on the oxygen consumption rate of the hydrothermal vent crab *Bythograea thermophilon* (Brachyura)[J]. *Physiological Zoology* 1982, 55: 199–207.
- [35] Childress J J, Mickel T J. Metabolic rates of animals from the hydrothermal vents and other deep-sea habitats[J]. *Bulletin of the Biological Society of Washington* 1985, 6: 249–260.
- [36] Arp A J, Childress J J, Fisher C R. Metabolic and blood gas transport characteristics of the hydrothermal vent bivalve *Calymene magnifica*[J]. *Physiological Zoology* 1984, 57: 648–662.
- [37] Turner R D, Lutz R A. Growth and distribution of mollusks at deep-sea vents and seeps[J]. *Oceanus* 1984, 27: 55–62.
- [38] Powell M A, Somero G N. Blood components prevent sulfide poisoning of respiration of the hydrothermal vent tubeworm *Riftia pachyptila*[J]. *Science* 1983, 219: 297–299.
- [39] Arp A J, Childress J J, Vetter R D. The sulfide-binding protein in the blood of the vestimentiferan tube-worm, *Riftia pachyptila*, is the extracellular hemoglobin[J]. *Journal of Exp Biol* 1987, 128: 139–158.
- [40] Zal E, Lallier F H, Wall J S, et al. The multi-hemoglobin system of the hydrothermal vent tubeworm *Riftia pachyptila*[J]. *The Journal of Biological Chemistry* 1996, 271(15): 8869–8874.
- [41] Tewilliger R C, Tewilliger N B, Arp A. Thermal vent clam (*Calymene magnifica*) hemoglobin[J]. *Science* 1983, 219: 981–983.
- [42] Arp A J, Doyle M L, Cera E D, et al. Oxygenation properties of the two co-occurring hemoglobins of the tube worm *Riftia pachyptila*[J]. *Respiration Physiology* 1990, 80(2/3): 323–334.
- [43] Arp A J, Childress J J. Blood function in the hydrothermal vent vestimentiferan tube worm[J]. *Science* 1981, 213: 342–344.
- [44] Mullineux L, Wiebe P H, Baker E T. Larvae of benthic invertebrates in hydrothermal vent plumes over the Juan de Fuca Ridge[J]. *Mar Biol* 1995, 122: 585–596.
- [45] Chevillon P, Jollivet D, Vangriesheim A, et al. Hydrothermal-vent alvinellid polychaete dispersal in the eastern Pacific I. Influence of vent site distribution, bottom currents and biological patterns[J]. *Limnology and Oceanography* 1997, 42(1): 67–80.
- [46] Lutz R A, Jablonski D, Tumer R D. Larval development and dispersal at deep-sea hydrothermal vents[J]. *Science* 1984, 226: 1451–1453.
- [47] Berg C J. Reproductive strategies of mollusks from abyssal hydrothermal vent communities[J]. *Bulletin of the Biological Society of Washington* 1985, 6: 185–197.
- [48] Marsh A G, Mullineux L S, Young C M, et al. Larval dispersal potential of the tubeworm *Riftia pachyptila* at deep-sea hydrothermal vents[J]. *Nature* 2001, 411: 77–88.
- [49] Van Dover C L. *The Ecology of Deep-Sea Hydrothermal Vents*[M]. USA: Princeton University Press, 2000: 424.
- [50] Black M B, Halanych K M, Maas P A Y, et al. Molecular systematics of vestimentiferan tubeworms from hydrothermal vents and cold-water seeps[J]. *Marine Biology* 1997, 130: 141–149.
- [51] Komai T, Segonzac M. Two new species of *Nematocarcinus* A. Milne-Edwards 1881 (Crustacea Decapoda Caridea Nematocarcinidae) from hydrothermal vents on the North and South East Pacific Rise[J]. *Zoosystema* 2005, 27(2): 343–364.
- [52] Desbruyères D, Chevillon P, Ayse A M, et al. Biology and ecology of the "Pompeii worm" (*Alvinella pompejana* Desbruyères and Laubier), a normal dweller of an extreme deep-sea environment: a synthesis of current knowledge and recent developments[J]. *Deep-Sea Research II* 1998, 45(1/3): 383–422.
- [53] Bischoff M, Segonzac M, Almeida A J. Fishes from the hydrothermal vents and cold seeps—An update[J]. *Cah Biol Mar* 2002, 43: 359–362.
- [54] Zekelya J, Van Dover C L, Nemeschkal H L, et al. Hydrothermal vent meiobenthos associated with mytilid mussel aggregations from the Mid-Atlantic Ridge and the East Pacific Rise[J]. *Deep-Sea Research I*, 2006, 53: 1363–1378.
- [55] Danovaro R, Croce N D, Eleftheriou A, et al. Meiofauna of the deep eastern Mediterranean Sea: distribution and abundance in relation to bacterial biomass, organic matter composition and other environmental factors[J]. *Progress in Oceanography* 1995, 36: 329–341.
- [56] Bussau C, Schriever G, Thiel H. Evaluation of abyssal meiozoan meiofauna from manganese nodule area of the eastern

- South Pacific Ocean[J]. *Vie Milieu*, 1995, 45(1): 39–48
- [57] Carl J B J, Van Dover C L. Benthopelagic macrozooplankton communities at and near deep-sea hydrothermal vents in the eastern Pacific ocean and the Gulf of California[J]. *Deep Sea Research Part A*, 1987, 34(3): 379–401
- [58] Burd B J, Thomson R E. Distribution and relative importance of jellyfish in a region of hydrothermal venting[J]. *Deep-Sea Research I*, 2000, 47: 1703–1721.
- [59] Van Dover C L, Doerries M B. Community structure in mussel beds at Logatchev hydrothermal vents and a comparison of macrofaunal species richness on slow- and fast-spreading mid-ocean ridges[J]. *Marine Ecology*, 2005, 26: 110–120
- [60] Mullineaux L S, Peterson C H, Micheli F, et al. Successional mechanism varies along a gradient in hydrothermal fluid flux at deep-sea vents[J]. *Ecology Monographs*, 2003, 73: 523–542
- [61] Tyler P A, Young C M. Reproduction and dispersal at vents and cold seeps[J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1999, 79: 193–208
- [62] Marsh A G, Mullineaux L S, Young C M, et al. Larval dispersal potential of the tubeworm *Riftia pachyptila* at deep-sea hydrothermal vents[J]. *Nature*, 2001, 411: 77–88
- [63] Hurtado L A, Lutz R A, Vrijenhoek R C. Distinct patterns of genetic differentiation among annelids of eastern Pacific hydrothermal vents[J]. *Molecular Ecology*, 2004, 13: 2603–2615.
- [64] Won Y, Young C R, Lutz R A. Dispersal barriers and isolation among deep-sea mussel populations (*Mytilidae* Bathymodiolus) from eastern Pacific hydrothermal vents[J]. *Molecular Ecology*, 2003, 12: 169–184

A Review on Deep-sea Hydrothermal Vent Communities

WANG Chun-sheng¹, YANG Jun-yi^{2, 3}, ZHANG Dong-sheng^{2, 3}, ZHU Li-zhong³

(1. College of Environmental & Resource, Zhejiang University, Hangzhou 310028, China

2. Second Institute of Oceanography, SOA, Hangzhou 310012, China; 3. Laboratory of

Marine Ecosystem and Biogeochemistry, SOA, Hangzhou 310012, China)

Abstract With the discovery of deep-sea hydrothermal vents and their attendant communities in 1977, research on hydrothermal vent communities has become an important question in the field of oceanography and biology, and made significant progress on their physiology, ecology and biogeography. This paper gives a review on the new advances in this field. Topics include essential characteristics, species composition, temporal and spatial patterns of hydrothermal vent communities.

Key words Deep-sea hydrothermal vent communities