



# 深海热液区化能自养微生物多样性、代谢特征与环境作用

邵宗泽

自然资源部第三海洋研究所海洋生物遗传资源重点实验室, 厦门 361005

E-mail: shaozz@163.com

2018-09-27 收稿, 2018-11-19 修回, 2018-11-21 接受, 2018-12-14 网络版发表

国家重点研发计划(2018YFC0310701)和中国大洋专项深海生物资源计划(DY135-B2-01)资助

**摘要** 热液生态系统是如何形成的? 深海热液活动在地球生命起源与演化中贡献是什么? 作为深海热液生态系统初级生产者, 化能自养微生物在热液区从无机到有机的物质能量转化、元素生物化学循环、热液生命起源演化、热液共生体与生态系统形成发挥着重要作用. 深海热液生态系统的能量来源主要是地幔岩浆房水岩反应所产生的还原性物质, 包括氢气、硫化氢、甲烷以及还原性金属离子等. 化能自养微生物广泛分布于羽流、烟囱壁及热液沉积物等各种热液区生境, 通过氧化热液中所携带的还原性物质获得能量、固定二氧化碳, 形成热液生态系统初级生产力. 通过长期的生物与非生物过程的交互作用, 演化形成独特的深海暗能量生态系统. 热液微生物的多样性分布特征与影响因素、热液区极端环境适应性机制与环境作用, 以及热液生物共生机制等仍是目前重要研究内容, 相关研究将有助于认识深海暗能量生态系统的形成机制以及深部生命过程.

**关键词** 深海热液区, 热液生态系统, 化能自养微生物, 共生菌与共生机制

## 1 深海热液活动与热液生态系统的能量来源

深海热液生态系统最初是1977年由美国“阿尔文”(Alvin)号载人深潜器于靠近加拉帕戈斯群岛(Galapagos Islands)的东太平洋隆起(East Pacific Rise, EPR)发现<sup>[1]</sup>. 这是首次发现不依赖上层光合作用的暗能量生态系统, 其能量来源是海底深部地球化学活动所产生的还原性物质, 优势物种是管状蠕虫等热液特有生物, 群落组成与陆地完全不同. 根据洋中脊全球数据库(InterRidge Global Database)统计, 目前已在全球发现640多个热液区(<http://vents-data.interridge.org/ventfields>), 主要分布于东太平洋隆起、北大西洋中脊、南大西洋中脊、西南太平洋的劳海盆、西南印度洋中脊(图1)、西北印度洋中脊、印度洋中

脊三联点、西太平洋俯冲带等. 深海热液区一般水深在700~5000 m, 至今发现的最深的热液喷口位于加勒比海的开曼海沟(Cayman Trough), 水深4960 m<sup>[2]</sup>.

位于深部地幔柱上方的岩浆房(magma chamber)是热液系统的核心, 驱动着热液循环. 海水沿着地壳裂隙向下渗透, 抵达高温熔融状态的岩浆房. 高温高压下, 地幔中的橄榄岩与海水之间的“水岩反应”(water-rock reaction)产生了氢气、甲烷、氨、硫化氢、短链烷烃, 及其他小分子有机化合物如甲酸和乙酸等<sup>[3]</sup>.

热液化学成分因热液喷口的年龄及其所处的地理位置而不同, 影响因素有温度、水深、围岩成分、蚀变程度及海底沉积物性质等. 地幔岩(围岩)的构成与深度对热液成分与温度有较大影响, 甚至形成黑、

**引用格式:** 邵宗泽. 深海热液区化能自养微生物多样性、代谢特征与环境作用. 科学通报, 2018, 63: 3902~3910

Shao Z Z. Diversity and metabolism of prokaryotic chemoautotrophs and their interactions with deep-sea hydrothermal environments (in Chinese). Chin Sci Bull, 2018, 63: 3902~3910, doi: 10.1360/N972018-00980

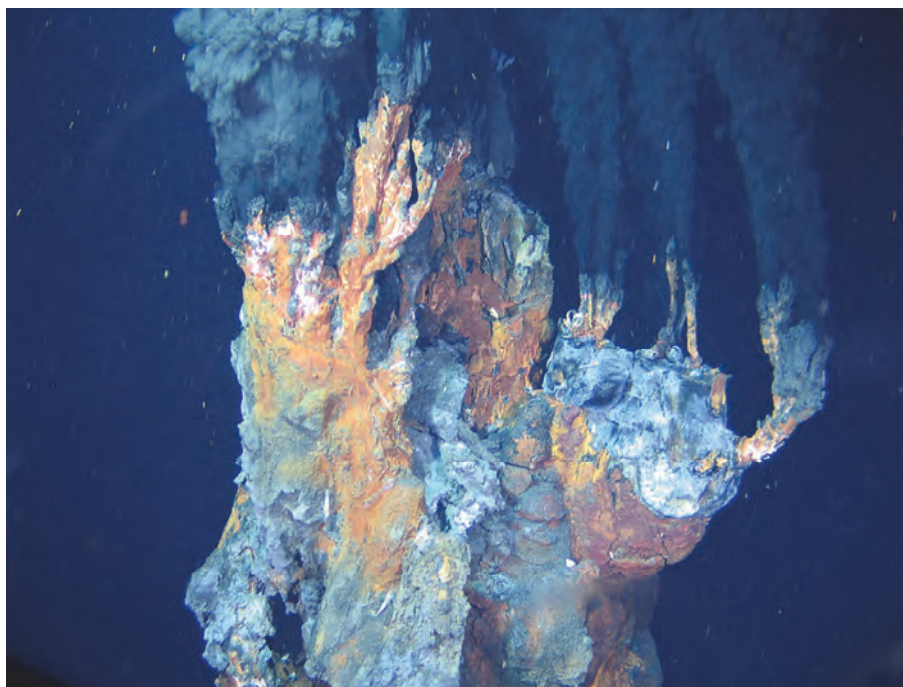


图1 西南印度洋中脊龙旗热液区喷发中的黑烟囱. 中国大洋35航次第三航段, 蛟龙号载人潜水器第99潜次. 作者于2015年2月2日拍摄  
**Figure 1** The active black chimney at Long-qi hydrothermal field of Southwest Indian Ridge. Taken by the author during the 99th dive expedition of “Jiao-long” human operated submersible vesicle, the 3rd -leg of 35th Oceanic Cruise of Comra

白烟囱不同类型. 黑烟囱热液流体温度高达 300~400℃, 呈酸性(pH 2~3). 热液喷出后, 遇到冷的氧化状态的海水形成金属硫化物沉积或结晶, 并成长成热液黑烟囱. 白烟囱是于2000年底, 由美国Kelley团队<sup>[4]</sup>首次发现. 在大西洋30°N、中洋脊以西15 km处, 发现Lost City白烟囱热液区, 烟囱体高达60 m<sup>[5,6]</sup>. 白烟囱热液呈碱性(高达pH 9), 温度偏低(90℃), 化学成分与黑烟囱热液有较大差别, 富含轻质矿物元素, 如钡、钙和硅, 烟囱壁成分以硫酸钙、硫酸钡、碳酸钙为主; 热液中携带的还原性气体主要是氢气、甲烷, 而缺乏硫化氢. 与之类似, 俯冲带形成的热液其碱性亦极高(可达pH 11), 还原性气体主要也是氢气、甲烷等.

深部的热液活动对海底环境与深海生态系统, 乃至全球海洋生态系统都有影响. 然而, 目前对热液生态系统的认识还很全面. 在海底深部能量的输入、碳固定及其贡献、热液物质迁移扩散及影响等多个方面需要更深入、系统的评估. 例如, 热液区大量铁元素的输入与迁移对上层海洋生态系统的影响、热液区铁氧化还原菌在生物地球化学循环中的作用过程如何<sup>[7]</sup>. 非活动热液区有大量矿物累积、活动热液

区形成高密度生物群落, 沿洋中脊长距离全球分布, 同时, 热液羽流随洋流在海底扩散数千千米, 这构成了深部热液活动对全球海洋系统的点、线、面与垂向的立体影响. 海底地幔柱、岩浆房驱动的热液循环(集中流与弥散流), 联通了地球深部过程与全球海洋. 加上数十亿年长时间累积, 热液活动对海洋生态系统的影响难以估量.

热液区已经成为海底科学研究的前沿与热点, 以及海洋地质、海洋化学、海洋生物多学科交叉、科学与技术融合的聚集地. 不同专业依靠各种海底观测设备、以及海底钻探进行了多方位、多学科交叉的综合研究. 从地球生物学(geobiology)角度, 研究热液区特殊的生命过程, 对地球生命起源、深部生物圈探索乃至地外生命探索有重要意义.

## 2 热液区微生物参与的氧化还原反应

热液区是典型的化能自养生态系统. 常见的电子供体有还原性硫化物(reduced sulfur compounds)、氢气、甲烷、氨和低价铁、锰等. 还原性硫化物包括单质硫(elemental sulfur)、硫化氢、金属硫化物、多硫化物(polysulfide)和硫代硫酸盐(thiosulfate),

都可作为微生物代谢的电子供体<sup>[8,9]</sup>。通常,玄武岩地壳上形成的热液区,其热液羽流中硫化氢浓度较高,在附近的热液沉积物中,还原性硫含量也较高。硫化氢和单质硫可以被微生物好氧氧化,或厌氧氧化(以硝酸盐和金属氧化物为电子受体,如Fe-III及Mn-VI的氧化物),获得能量,固定CO<sub>2</sub>并合成有机物。在热液生态系统的周期性演替中,化能自养微生物合成了大量有机物,为异养微生物生长提供了碳源、能源,以及其他营养物质。

烃类也是热液区微生物可利用的电子供体。热液烃类物质的来源及其与生命起源的关系也是深部生物圈关注热点<sup>[10]</sup>。热液区烃类物质的来源包括生物成因与非生物成因<sup>[11]</sup>。生物成因主要是由于海底沉积物中生物合成的有机物随着海水进入热液循环系统,经过地热过程(geothermal process)产生烃类物质等;非生物成因主要是在热液区深部环境通过费托合成(Fischer-Tropsch synthesis)过程合成烃类物质<sup>[12,13]</sup>。1996年,Simoneit和Fetzer<sup>[14]</sup>发现,太平洋瓜伊马斯海盆(Guaymas Basin)等3个深海热液区烟囱体中均含有种类各异的多环芳烃(polycyclic aromatic hydrocarbons, PAHs)。2004年,Simoneit和Fetzer<sup>[14]</sup>分析了北大西洋洋中脊的Rainbow热液区6个烟囱样品的有机物,发现多数样品中含有直链烷烃、支链烷烃、多环芳烃、萜类化合物和不可分辨的烃类混合物。2009年,Konn等人<sup>[15]</sup>对Rainbow和Lost City热液流体有机物进行了分析,发现有机物的主要成分是C<sub>9</sub>~C<sub>14</sub>烷烃、C<sub>6</sub>~C<sub>16</sub>的芳烃和C<sub>8</sub>~C<sub>18</sub>的羧酸。Li等人<sup>[16]</sup>调查发现,中印度洋与大西洋中脊热液区表层沉积物中含有多环芳烃。烃类在热液区可作为异养微生物利用的碳源与能源,既可有氧、也可厌氧氧化。目前,厌氧降解的报道主要以短链烷烃为主<sup>[17,18]</sup>。

在电子受体方面,氧气、硝酸盐、亚硝酸盐、硫酸盐、亚硫酸盐、单质硫、硫醇以及铁锰氧化物,乃至一氧化碳、二氧化碳等都可以作为不同热液区环境中各类微生物的电子受体。例如,在热液区烟囱内壁以及沉积物环境中,硫酸盐还原菌(sulfate-reducing bacteria, SRB)比较常见。

### 3 热液区微生物多样性特征与代谢类型

不同热液地质背景条件下,气体与金属离子组成有差别,微生物类群也不同。在以硫化物为主的黑烟囱区,硫氧化菌相对丰富;在碳酸盐白烟囱热液

区,氢氧化菌较多。热液区环境梯度较大,不同环境梯度上微生物类群及其参与的生物地球化学过程也不同。在热液烟囱内壁,生长着严格厌氧的嗜热和超嗜热古菌。烟囱壁由内向外,形成温度、pH、Eh等环境因子急剧变化的化学梯度。复杂多变的环境,为认识热液区微生物多样性与环境作用、生态贡献带来了挑战。不同的环境梯度上,乃至烟囱壁多孔的微环境中,生长着的微生物都不同。但笼统地从代谢类型来看,热液区的优势微生物包括硫氧化细菌(sulfur-oxidizing bacteria, SOB)、甲烷氧化菌、氢氧化细菌、铁氧化菌、氨氧化细菌(ammonia-oxidizing bacteria, AOB)以及氨氧化古菌(ammonia-oxidizing archaea, AOA)等不同微生物<sup>[19]</sup>。

在热液口高温区,嗜热硫还原菌占优势。有的极端嗜热古菌可以利用H<sub>2</sub>作为电子供体进行硫酸盐还原,如*Thermoproteus tenax*和*Acidianus ambivalens*<sup>[20,21]</sup>;有的极端嗜热古菌可以利用H<sub>2</sub>作为电子供体产甲烷,如*Methanopyrus kandleri*<sup>[22,23]</sup>;有的能利用有机化合物作为电子供体,如热球菌目(Thermococcales)的超嗜热古菌*Pyrococcus furiosus*<sup>[24]</sup>。热球菌目是海洋热液系统和海底深部生物圈的重要组成部分,包括*Thermococcus*、*Pyrococcus*和*Palaeococcus*三大主要类群。在烟囱内壁及热液通道内部存在大量嗜热厌氧细菌,而在烟囱附近的硫化物、氧化物和沉积物中,则生存着很多中、低温厌氧微生物。在东太平洋海隆Juan de Fuca Ridge flank附近沉积物、深海水体和玄武岩渗出液样品中,发现了独特且丰度很高的细菌类群,包括*Nitrospirae*、*Aminicenantes*、*Calescamantes*和*Chloroflexi*<sup>[25]</sup>。在高温黑烟囱壁上,还常发现有*Desulfurobacterium*等嗜热硫还原细菌<sup>[26,27]</sup>。

在大西洋中脊Lost City热液区,多孔的碳酸盐烟囱壁中有嗜热古菌与细菌,优势种单一。80%以上的细胞属于Methanosarcinales未培养古菌新种,命名为Lost City Methanosarcinales(LCMS),可在80℃, pH 9热液环境中生长,在靠近热液通道处形成了厚约数十微米的生物膜,不确定是甲烷营养菌,还是厌氧产甲烷,也可能两者都是<sup>[28~31]</sup>。此外,白烟囱壁中的细菌优势菌为硫微螺菌*Thiomicrospira*<sup>[28]</sup>,该细菌能以氢气为能源,进行化能自养生长。

热液活动及羽流微生物对全球深海环境的影响仍是值得探究的科学问题<sup>[32]</sup>。在黑烟囱热液区羽流及烟囱周边海水环境中,不同类型的AOA, AOB,

SOB自养菌有较多分布. 在Guaymas Basin热液羽流中氨氧化酶基因(*amo*), 甲烷单加氧酶基因(*pmo*)与硫化酶基因(*sox*)表达量都呈优势, 特别是来自SUP05群的*Sox*基因的转录本比周围海水高了10~20倍<sup>[33]</sup>. 最近, Djurhuus等人<sup>[34]</sup>报道了南半球的两个热液区, 即西南印度洋中脊龙旗热液区与大西洋南部的东斯科舍海隆起(East Scotia Ridge, ESR)羽流微生物的多样性, 发现群落结构差别不显著. 共同特征是硫化细菌丰富, 包括Epsilonproteobacteria类群的*Arcobacter*, *Caminibacter* 和 *Sulfurimonas*, 以及Gammaproteobacteria类群的SUP05; 而靠近热液口的弥散流中, 不同热液口的微生物多样性差别很大.

在热液区沉积物中, 微生物多样性较丰富, 但对于烟囱壁和热液羽流, SOB丰度不高, 而甲烷氧化菌、氨氧化菌相对丰富. 热液区沉积物微生物群落组成多变, 热液区某个位点上的样品难以反映整个热液区的整体情况, 距离热液口的距离、沉积物深度、沉积物自身的不均一性都会造成菌群的差异. 下面仅举几个例子, 从不同侧面描述热液沉积物中微生物多样性特征. 在瓜伊马斯海盆热液沉积物中, 甲烷、短链烷烃( $C_2$ ~ $C_6$ )较丰富, 与之相对应, 甲烷及其他烃类厌氧氧化菌最为丰富, 如古菌ANME-1, SRB细菌新类群SEEP-SRB2<sup>[35]</sup>. 冲绳海槽和马努斯海盆是西太平洋中正在活动的典型的弧后盆地, “科学号”海洋科学综合考察船对冲绳海槽中段的伊平屋北等热液区进行了科学考察. 发现深海沉积物样品中, 细菌丰度较高、古菌较低.  $NH_4^+$ ,  $H_2$ 和还原性硫化物等是冲绳海槽和东马努斯海盆沉积物菌群的能量来源, 而甲烷是伊平屋热液区微生物的能源. 细菌中相对丰度较高的分类单元依次为Alphaproteobacteria, Gammaproteobacteria, Chloroflexi, Firmicutes, Acidobacteria, Actinobacteria, Gemmatimonadetes, Nitrospirae, 古菌中Thaumarchaeota(奇古菌门), Euryarchaeota(广古菌门)相对较高, 可能分别参与了氨氧化与甲烷氧化<sup>[36,37]</sup>. IODP第331航次于冲绳海槽(the Mid-Okinawa Trough)的Iheya North热液区, 距离热液口450 m钻取海底下14~15 m深的沉积物, 检测到了热液的侧向流影响, 并发现原位环境中的微生物甲烷厌氧氧化, 发现了嗜热菌ANME-1, OP1, HWCIV与Thermotogae, 但没有检测到Thermococcales, Methanococcales, Archaeoglobales等超高温菌的存在<sup>[38]</sup>; 在该热液区10 m以内的沉积物中, Chloroflexi门细菌为主, 在较深的

高温黏土层中(15 m, 55℃), 泉古菌类群(Crenarchaeotic Group)和甲烷氧化古菌丰度增加<sup>[39]</sup>. 由此可见, 热液沉积物中, 参与氨氧化、甲烷氧化、硫还原过程的厌氧细菌及古菌较为丰富.

另外, 混合营养类型微生物在热液区环境中普遍存在, 即同一种微生物可以氧化多种底物. 硫氧化与氢氧化共存于同一个微生物中似乎比较普遍. 近来发现, 具有硫氧化功能的微生物也能氧化甲烷, 例如东劳扩张中心热液羽流中发现的Methylococcaceae菌的基因组中既编码硫氧化代谢途径也编码甲烷氧化途径<sup>[40]</sup>. 此外, 异养硫氧化能力也普遍存在许多种属细菌中<sup>[41]</sup>. 这种代谢多样性可能是热液区微生物适应环境的一种机制或演化过程, 值得深入研究.

热液区环境中, 除了备受关注的化能自养菌(chemoautotrophs), 同时也存在大量异养菌(heterotrophs). 它们参与了各类有机物的降解与矿化, 在热液生态系统物质与能量循环中同样发挥着重要贡献, 其多样性与演化过程及其生态意义也值得关注. 热液环境中许多微生物的代谢机制和能量来源仍不清楚, 有待进一步的研究. 例如, 古菌Marine Group I / II / III, DHVE类群和细菌类的SAR202, SAR406等<sup>[42]</sup>.

#### 4 热液共生生物多样性、共生机制与演化

热液区共生生物的起源、进化、地理分布特征、生物群落的形成与演替过程、共生体的生活周期与共生机制等, 仍是深海生物学及热液生态学所关注的问题. 由于地理阻隔等影响, 各大洋海底热液区动物生物多样性组成及优势物种差异较大, 呈区域性地理分布、各有特征<sup>[43]</sup>. 同时, 不同热液区之间又有生物连通性<sup>[44]</sup>. 洋流引起的扩散以及新生代构造史可能影响了热液区无脊椎动物的地理分布格局<sup>[45]</sup>. 在EPR热液口附近, 有大量管状蠕虫以及蛤、螃蟹等, 管状蠕虫为该区域的特殊种<sup>[1]</sup>. 其中, 管状蠕虫*Riftia pachyptila*是优势生物. 而在东北太平洋热液区, 主要生物类群是个体细瘦的管状蠕虫*Ridgea piscesae*. 在西太平洋, 主要生物类群则是螺、茗荷和藤壶. 在北大西洋洋中脊较浅的热液区(水深800~1700 m), 贻贝和头足类是主要类群, 由甲烷氧化细菌等微生物组成的菌席比较发达<sup>[4,6,46]</sup>; 而在较深的热液区(2500~3650 m水深), 热液盲虾和贻贝是主要类群. 加勒比海地区的开曼海沟的Beebe热液区(Beebe Vent Field, 水深4960 m), 其优势动物是阿尔

文虾(alvinocaridid shrimp), 属于形态学新物种<sup>[2]</sup>. 中印度洋热液区似乎揉合了西太平洋和大西洋的特点, 即毛螺和虾是主要类群, 而且发现了腹足类鳞脚螺(Scaly gastropoda)这一新物种<sup>[47,48]</sup>.

为了系统认识热液区、冷泉区等深海生态系统的生物连通性, 最近Auguste等人<sup>[49]</sup>通过分析79个热液区、冷泉与鲸尸生物群落中121个属的动物发现, 在贻贝的18S rRNA基因序列的系统进化树上, 海底鲸鱼尸体、沉木生态系来源的贻贝形成了一个独立进化分支, 且位于进化树的基部, 表明热液区与冷泉区的贻贝可能是从鲸尸等非化能自养系统演化而来. 而Kiel<sup>[50]</sup>调查发现, 大陆边缘俯冲带沉积型的热液口可能是连通洋中脊热液区与冷泉区的动物群落的桥梁.

在热液生物共生机制方面, 近年来围绕贻贝、管虫与盲虾等共生体的能量利用、共生微生物多样性与共生机制开展了一些研究, 但仍不够系统与深入. 管状蠕虫、贻贝和蛤的内共生 $\gamma$ -变形菌能利用腺苷酰磷酸硫酸酯还原酶(adenylylphosphosulfate reductase, APR)和ATP硫酸化酶将亚硫酸盐经由磷酸腺苷酰硫酸(adenylylphosphosulfate)氧化为硫酸盐<sup>[51]</sup>. 此外, 这些 $\gamma$ -内共生菌编码亚硫酸盐歧化酶(dissimilatory sulfite reductase, Dsr), 硫化物醌氧化还原酶(sulfide quinone oxidoreductase, Sqr)和少了SoxCD的硫氧化多酶复合体(Sox)<sup>[52-54]</sup>, 其氧化硫过程不依赖sox基因. 这与其他生境中 $\gamma$ -变形菌门细菌相似; 而 $\epsilon$ -变形菌则主要是通过sox基因进行硫氧化, 其硫氧化途径中的主要酶包括亚硫酸盐细胞色素氧化还原酶(sulfite cytochrome oxidoreductase, Sor)、Sqr和Sox多酶复合体. 因此, 还原性的硫化合物是热液生物的重要能量来源. 此外, 在富含氢气的热液区, 以氢气为能源的共生生物普遍存在. 通过氢氧化的关键酶基因(hupL)检测, 发现EPR的管状蠕虫(*Riftia pachytila*)编码该基因; 与管状蠕虫类似, 热液贻贝也可以利用氢气获能进行初级生产, 这已通过宏基因组测序、单基因荧光原位杂交(FISH)、免疫组织化学以及原位质谱分析得到证明<sup>[55,56]</sup>.

与贻贝、管虫等内共生生物不同, 盲虾与微生物的共生形式是表皮共生(Episympiosis). 盲虾共生菌及代谢类型多样, 它可以利用不同还原性硫化合物、氢气, 甚至铁作为能量来源, 固定二氧化碳. Rainbow热液区盲虾的腮室表皮上, Epsilonproteobacteria与 Gammaproteobacteria共生细菌占绝对优势. 宏基

因组分析表明两类菌都有自养生长潜能, 利用氧气或硝酸盐氧化硫或者氢气. 在固碳途径上, Epsilonproteobacteria采用的是反向TCA循环, 而Gammaproteobacteria用的是CBBC循环(the Calvin-Benson-Bassham cycle). 除了硫氧化与氢氧化菌, 还在盲虾腮室中发现了有铁氧化能力的Zetaproteobacteria<sup>[57]</sup>.

## 5 海底热液活动与地球生命起源

热液喷口是窥探地球深部活动的天然窗口. 研究热液口特殊生命过程与机制, 对于探索地球生命起源与演化具有不可替代的作用. 虽然地球生命诞生之地尚无定论, 但越来越多的研究推测地球生命可能起源于深海热液口<sup>[58,59]</sup>. 研究表明, 洋底橄榄石在蛇纹石化过程可释放氢气和甲烷, 还有其他小分子有机化合物如甲酸和乙酸等, 这为生命在大洋海底的诞生提供了物质能量基础<sup>[3]</sup>. 从热力学角度看, 热液口环境为生命起源演化提供了能量保障. 近来还发现, 海底热液活动形成的离子梯度可能驱动了有机分子的形成. 烟囱壁中富含Fe, S的硫化物可能在电子传递以及催化中起着重要作用<sup>[60]</sup>. 热液喷口在厘米乃至毫米级微小空间上存在着巨大的物理和化学梯度, 形成了各种各样的微环境, 有利于生命演化; 从更大的空间尺度上看, 热液流体穿过海底的玄武岩或超基性岩的洋岩, 在地幔中循环导致了硫化氢和氢气的富集; 从时间连续性上看, 热液活动从地球早期至今仍在持续发生, 为有机物非生物合成与富集、有机分子化学进化提供了足够的时间.

最近, 化石记录和生物信息学计算结果一致显示, 热液区微生物可能是地球上最早出现的生命形式. 深海热液微生物化石是目前地球上发现的最早的生命现象纪录. 通过分析来自加拿大的含铁沉积岩发现, 至少37.7亿年前, 乃至42.8亿年前, 微生物已经在热液口出现<sup>[61]</sup>. 古海洋海水呈酸性, 而海底热液呈碱性、化学成分类似于北大西洋中脊的Lost City白烟囱活动区, 属于低温碱性热液, 氢气、甲烷比较丰富, 与现代海洋中常见的高温黑烟囱差别较大<sup>[60]</sup>. 因此, Lost City热液区是研究地球生命起源的重要场所. 从这里是否能找到高温厌氧、化能自养微生物的活化石? 能否在热液口或深地环境发现更原始、更古老的微生物是个重要研究课题.

三域生命之始祖“最后的共同祖先”(the Last Universal Common Ancestor, LUCA)是否起源于活动

热液口？是否还存在于当下地球深部高温厌氧的特定环境，例如岩石圈与水圈交界之处。嗜热化能自养微生物是热液生态系统，也是深部微生物群落的初级生产者，其生存环境、代谢机制也最接近LUCA。在生命进化树上，Aquificales目细菌是一个比较古老的进化分支，其代表种*Persephonella marina*是化能自养菌，代谢可塑性强，或许记录了地球环境动态变化的演化过程<sup>[62]</sup>。因此，从Aquificales类似细菌的基因组上或许可以找到生命与环境协同演化的历程。为了认识LUCA的代谢特征、推演早期生命的演化历程，最近Weiss等人<sup>[63]</sup>通过计算分析了1847个细菌、134个古菌基因组中600多万个蛋白，筛选出了LUCA可能拥有的古老蛋白信息，并预测了LUCA的代谢特征：高温厌氧、能利用氢气获得能量、固定CO<sub>2</sub>产乙酸，有固氮功能。它与现代微生物中的梭菌及产甲烷菌最近似，最适合的生存地是热液环境。

热液活动的深部过程会导致还原性无机物及少量有机物的形成，而且氧化还原过程同样可以在地球深部发生。海底玄武岩中存在矿物营养的化能无机自养菌(chemolithotrophs)。大洋钻探发现，洋中脊两侧海底玄武岩中有参与碳、硫循环的微生物<sup>[64]</sup>；在海底下2500多米的沉积物中仍然有微生物活动<sup>[65]</sup>。地球深部生命存在的深度极限有可能还会被打破。在热液弥散流影响的基岩中、在岩石圈与水圈互作的地带是否有微生物存在？若能通过国际大洋发现计划(International Ocean Discovery Program, IODP)，打穿莫霍面，进行海底岩芯取样，将为地球深部生命活动与生命起源探索提供难得机会。热液活动与地球生命起源之间的关系仍需要更多证据，将今论古的

前提是对热液区及地球深部厌氧高温环境下微生物多样性与代谢特征的深入认识。

## 6 展望

在过去的20年间，我国在深海海底观测、调查能力方面有了快速提升，在热液区发现与科学研究方面取得了显著进步。2015年，我国自主研制的“蛟龙号”深海载人潜器首次开展了西南印度洋中脊多个热液区精细调查；2016年，又在西北印度洋Carlsberg脊开展了3个热液区的综合调查。“深海勇士号”等各种深海潜器也将在热液区生态系统观测中发挥着作用。在热液区生态调查方面，包括深部生物样品无污染保真采样、海底环境参数的原位观测、长期观测与不同尺度的精确观测，以及海底大生物、微生物的原位培养、活性测定等，我们还需要继续大力发展与完善。

虽然国际上近几年在热液微生物及热液共生生物研究方面取得了大量进展、获得了大量新认识，但是仍有许多问题没有得到答案，例如，热液区活动与地球生命起源的关系、地球深部的生命极限与极端环境适应机制、热液区及受热液环流的深部环境中微生物活动在生物地球化学循环中的贡献、不同圈层中微生物的协同演化过程及其与热液活动的关系、热液区微生物新类群的生态作用等等，需要生物地球化学、微生物学、深海生态学及深海工程技术等多学科紧密合作，并利用各种生物学新技术，例如单细胞操作技术、各种组学与生物信息学技术等，获取并整合各种信息来阐释这些问题。我国深海探测技术方面发展较快，有望为深海生命科学认知带来重大突破。

## 参考文献

- 1 Corliss J B, Dymond J, Gordon L I, et al. Submarine thermal springs on the galapagos rift. *Science*, 1979, 203: 1073–1083
- 2 Connelly D P, Copley J T, Murton B J, et al. Hydrothermal vent fields and chemosynthetic biota on the world's deepest seafloor spreading centre. *Nat Commun*, 2012, 3: 620
- 3 Lane N, Allen J F, Martin W. How did LUCA make a living? Chemiosmosis in the origin of life. *Bioessays*, 2010, 32: 271–280
- 4 Kelley D S, Karson J A, Blackman D K, et al. An off-axis hydrothermal vent field near the Mid-Atlantic ridge at 30°. *Nature*, 2001, 412: 145–149
- 5 Fruh-Green G L, Kelley D S, Bernasconi S M, et al. 30000 years of hydrothermal activity at the lost city vent field. *Science*, 2003, 301: 495–498
- 6 Kelley D S, Karson J A, Fruh-Green G L, et al. A serpentinite-hosted ecosystem: The lost city hydrothermal field. *Science*, 2005, 307: 1428–1434
- 7 Li M, Toner B M, Baker B J, et al. Microbial iron uptake as a mechanism for dispersing iron from deep-sea hydrothermal vents. *Nat Commun*, 2014, 5: 3192
- 8 Orcutt B N, Sylvan J B, Knab N J, et al. Microbial ecology of the dark ocean above, at, and below the seafloor. *Microbiol Mol Biol Rev*, 2011, 75: 361–422

- 9 Zeng X, Shao Z Z. Microbial functional groups and molecular mechanisms for biomineralization in hydrothermal vents (in Chinese). *Microb Chin*, 2017, 44: 890–901 [曾湘, 邵宗泽. 深海热液区微生物矿化过程的功能群和分子机制. *微生物学通报*, 2017, 44: 890–901]
- 10 Colman D R, Poudel S, Stamps B W, et al. The deep, hot biosphere: Twenty-five years of retrospection. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2017, 114: 6895–6903
- 11 Konn C, Testemale D, Querellou J, et al. New insight into the contributions of thermogenic processes and biogenic sources to the generation of organic compounds in hydrothermal fluids. *Geobiol*, 2011, 9: 79–93
- 12 Foustoukos D I, Seyfried W E Jr. Hydrocarbons in hydrothermal vent fluids: The role of chromium-bearing catalysts. *Science*, 2004, 304: 1002–1005
- 13 McCollom T M, Seewald J S. Abiotic synthesis of organic compounds in deep-sea hydrothermal environments. *Chem Rev*, 2007, 107: 382–401
- 14 Simoneit B R, Fetzner J C. High molecular weight polycyclic aromatic hydrocarbons in hydrothermal petroleum from the gulf of California and northeast Pacific ocean. *Org Geochem*, 1996, 24: 1065–1077
- 15 Konn C, Charlou J L, Donval J P, et al. Hydrocarbons and oxidized organic compounds in hydrothermal fluids from rainbow and lost city ultramafic-hosted vents. *Chem Geol*, 2009, 258: 299–314
- 16 Li J, Peng X, Zhou H, et al. Characteristics and source of polycyclic aromatic hydrocarbons in the surface hydrothermal sediments from two hydrothermal fields of the Central Indian and Mid-Atlantic Ridges. *Geochem J*, 2012, 46: 31–43
- 17 Kniemeyer O, Musat F, Sievert S M, et al. Anaerobic oxidation of short-chain hydrocarbons by marine sulphate-reducing bacteria. *Nature*, 2007, 449: 898–901
- 18 Adams M M, Hoarfrost A L, Bose A, et al. Anaerobic oxidation of short-chain alkanes in hydrothermal sediments: Potential influences on sulfur cycling and microbial diversity. *Front Microbiol*, 2013, 4: 110
- 19 Nakagawa S, Takai K. Deep-sea vent chemoautotrophs: Diversity, biochemistry and ecological significance. *FEMS Microbiol Ecol*, 2008, 65: 1–14
- 20 Fischer F, Zillig W, Stetter K O, et al. Chemolithoautotrophic metabolism of anaerobic extremely thermophilic archaeobacteria. *Nature*, 1983, 301: 511–513
- 21 Siebers B, Zaparty M, Raddatz G, et al. The complete genome sequence of *Thermoproteus tenax*: A physiologically versatile member of the crenarchaeota. *PLoS One*, 2011, 6: e24222
- 22 Kurr M, Huber R, König H, et al. *Methanopyrus kandleri*, gen. and sp. nov. represents a novel group of hyperthermophilic methanogens, growing at 110°C. *Arc Microbiol*, 1991, 156: 239–247
- 23 Takai K, Nakamura K, Toki T, et al. Cell proliferation at 122°C and isotopically heavy CH<sub>4</sub> production by a hyperthermophilic methanogen under high-pressure cultivation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 10949–10954
- 24 Schut G J, Bridger S L, Adams M W. Insights into the metabolism of elemental sulfur by the hyperthermophilic archaeon *Pyrococcus furiosus*: Characterization of a coenzyme A-dependent NAD(P)H sulfur oxidoreductase. *J Bacteriol*, 2007, 189: 4431–4441
- 25 Jungbluth S P, Bowers R M, Lin H T, et al. Novel microbial assemblages inhabiting crustal fluids within mid-ocean ridge flank subsurface basalt. *ISME J*, 2016, 10: 2033–2047
- 26 Cao J, Birien T, Gayet N, et al. *Desulfurobacterium indicum* sp. nov., a thermophilic sulfur-reducing bacterium from the Indian ocean. *Int J Syst Evol Microbiol*, 2017, 67: 1665–1668
- 27 Stewart L C, Llewellyn J G, Butterfield D A, et al. Hydrogen and thiosulfate limits for growth of a thermophilic, autotrophic *desulfurobacterium* species from a deep-sea hydrothermal vent. *Environ Microbiol Rep*, 2016, 8: 196–200
- 28 Brazelton W J, Ludwig K A, Sogin M L, et al. Archaea and bacteria with surprising microdiversity show shifts in dominance over 1000-year time scales in hydrothermal chimneys. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107: 1612–1617
- 29 Brazelton W J, Mehta M P, Kelley D S, et al. Physiological differentiation within a single-species biofilm fueled by serpentinization. *MBio*, 2011, 2: e00127–11
- 30 Mehay S, Fruh-Green G L, Lang S Q, et al. Record of archaeal activity at the serpentinite-hosted lost city hydrothermal field. *Geobiology*, 2013, 11: 570–592
- 31 Schrenk M O, Kelley D S, Bolton S A, et al. Low archaeal diversity linked to seafloor geochemical processes at the Lost City hydrothermal field, Mid-Atlantic Ridge. *Environ Microbiol*, 2004, 6: 1086–1095
- 32 Dick G J, Anantharaman K, Baker B J, et al. The microbiology of deep-sea hydrothermal vent plumes: Ecological and biogeographic linkages to seafloor and water column habitats. *Front Microbiol*, 2013, 4: 124
- 33 Lesniewski R A, Jain S, Anantharaman K, et al. The metatranscriptome of a deep-sea hydrothermal plume is dominated by water column methanotrophs and lithotrophs. *ISME J*, 2012, 6: 2257–2268
- 34 Djurhuus A, Mikalsen S O, Giebel H A, et al. Cutting through the smoke: The diversity of microorganisms in deep-sea hydrothermal plumes. *Roy Soc Open Sci*, 2017, 4: 160829
- 35 Dowell F, Cardman Z, Dasarthy S, et al. Microbial communities in methane- and short chain alkane-rich hydrothermal sediments of guaymas basin. *Front Microbiol*, 2016, 7: 17

- 36 Sun Q. A study on the environmental and symbiont microbial communities in Okinawa Trough hydrothermal vent fields (in Chinese). Doctor Dissertation. Qingdao: Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, 2016 [孙庆磊. 冲绳海槽热液区环境微生物及共生微生物研究. 博士学位论文. 青岛: 中国科学院海洋研究所, 2016]
- 37 Zhang J, Sun Q L, Zeng Z G, et al. Microbial diversity in the deep-sea sediments of Iheya north and Iheya ridge, Okinawa trough. *Microbiol Res*, 2015, 177: 43–52
- 38 Yanagawa K, Ijiri A, Breuker A, et al. Defining boundaries for the distribution of microbial communities beneath the sediment-buried, hydrothermally active seafloor. *ISME J*, 2017, 11: 529–542
- 39 Brandt L D, House C H. Marine subsurface microbial community shifts across a hydrothermal gradient in Okinawa trough sediments. *Archaea*, 2016, 2016: 2690329
- 40 Anantharaman K, Breier J A, Dick G J. Metagenomic resolution of microbial functions in deep-sea hydrothermal plumes across the Eastern Lau Spreading Center. *ISME J*, 2016, 10: 225–239
- 41 Xu X X, Jiang L J, Li S N, et al. Diversity of culturable sulfur-oxidizing bacteria in deep-sea hydrothermal vent environments of the South Atlantic (in Chinese). *Acta Microbiol Sin*, 2016, 56: 88–100 [徐鋋绣, 姜丽晶, 李少能, 等. 南大西洋深海热液区可培养硫氧化微生物多样性及其硫氧化特性. *微生物学报*, 2016, 56: 88–100]
- 42 Campbell B J, Polson S W, Zeigler Allen L, et al. Diffuse flow environments within basalt- and sediment-based hydrothermal vent ecosystems harbor specialized microbial communities. *Front Microbiol*, 2013, 4: 182
- 43 Ramirez-Llodra E, Shank T, German C. Biodiversity and biogeography of hydrothermal vent species: Thirty years of discovery and investigations. *Oceanography*, 2007, 20: 30–41
- 44 Howe A. Deep-sea hydrothermal vent fauna: Evolution, dispersal, succession and biogeography. *Macalester Rev Biogeogr*, 2018, 1: 6
- 45 Van Dover C L, German C R, Speer K G, et al. Evolution and biogeography of deep-sea vent and seep invertebrates. *Science*, 2002, 295: 1253–1257
- 46 Brazelton W J, Schrenk M O, Kelley D S, et al. Methane- and sulfur-metabolizing microbial communities dominate the Lost City hydrothermal field ecosystem. *Appl Environ Microbiol*, 2006, 72: 6257–6270
- 47 Beedessee G, Watanabe H, Ogura T, et al. High connectivity of animal populations in deep-sea hydrothermal vent fields in the Central Indian Ridge relevant to its geological setting. *PLoS One*, 2013, 8: e81570
- 48 Nakamura K, Watanabe H, Miyazaki J, et al. Discovery of new hydrothermal activity and chemosynthetic fauna on the central indian ridge at 18°–20°. *PLoS One*, 2012, 7: e32965
- 49 Auguste M, Mestre N C, Rocha T L, et al. Development of an ecotoxicological protocol for the deep-sea fauna using the hydrothermal vent shrimp *Rimicaris exoculata*. *Aquat Toxicol*, 2016, 175: 277–285
- 50 Kiel S. A biogeographic network reveals evolutionary links between deep-sea hydrothermal vent and methane seep faunas. *Proc Biol Sci*, 2016, 283: 2016.2337
- 51 Nelson D, Fisher C. Chemoautotrophic and methanotrophic endosymbiotic bacteria at deep-sea vents and seeps. In: *Deep-sea hydrothermal vents*. Florida: CRC Press, 1995. 125–167
- 52 Newton I L G, Woyke T, Auchtung T A, et al. The *calyptogena magna* chemoautotrophic symbiont genome. *Science*, 2007, 315: 998–1000
- 53 Markert S, Arndt C, Felbeck H, et al. Physiological proteomics of the uncultured endosymbiont of *Riftia pachyptila*. *Science*, 2007, 315: 247–250
- 54 Kuwahara H, Yoshida T, Takaki Y, et al. Reduced genome of the thioautotrophic intracellular symbiont in a deep-sea clam, *Calyptogena okutanii*. *Curr Biol*, 2007, 17: 881–886
- 55 Petersen J M, Zielinski F U, Pape T, et al. Hydrogen is an energy source for hydrothermal vent symbioses. *Nature*, 2011, 476: 176
- 56 Ikuta T, Takaki Y, Nagai Y, et al. Heterogeneous composition of key metabolic gene clusters in a vent mussel symbiont population. *ISME J*, 2016, 10: 990–1001
- 57 Jan C, Petersen J M, Werner J, et al. The gill chamber epibiosis of deep-sea shrimp *Rimicaris exoculata*: An in-depth metagenomic investigation and discovery of zeta-proteobacteria. *Environ Microbiol*, 2014, 16: 2723–2738
- 58 Martin W, Baross J, Kelley D, et al. Hydrothermal vents and the origin of life. *Nat Rev Microbiol*, 2008, 6: 805–814
- 59 Nisbet E G, Sleep N H. The habitat and nature of early life. *Nature*, 2001, 409: 1083–1091
- 60 Herschy B, Whicher A, Camprubi E, et al. An origin-of-life reactor to simulate alkaline hydrothermal vents. *J Mol Evol*, 2014, 79: 213–227
- 61 Dodd M S, Papineau D, Grenne T, et al. Evidence for early life in earth's oldest hydrothermal vent precipitates. *Nature*, 2017, 543: 60–64
- 62 Reysenbach A L, Shock E. Merging genomes with geochemistry in hydrothermal ecosystems. *Science*, 2002, 296: 1077–1082
- 63 Weiss M C, Sousa F L, Mrnjavac N, et al. The physiology and habitat of the last universal common ancestor. *Nat Microbiol*, 2016, 1: 16116
- 64 Lever M A, Rouxel O, Alt J C, et al. Evidence for microbial carbon and sulfur cycling in deeply buried ridge flank basalt. *Science*, 2013, 339: 1305–1308
- 65 Inagaki F, Hinrichs K U, Kubo Y, et al. Exploring deep microbial life in coal-bearing sediment down to ~2.5 km below the ocean floor. *Science*, 2015, 349: 420–424

Summary for “深海热液区化能自养微生物多样性、代谢特征与环境作用”

## Diversity and metabolism of prokaryotic chemoautotrophs and their interactions with deep-sea hydrothermal environments

Zongze Shao

Key Laboratory of Marine Genetic Resources, the Third Institute of Oceanography, Natural Resources Ministry, Xiamen 361005, China  
E-mail: shaozz@163.com

The deep sea hydrothermal vent ecosystem was first discovered in 1977 at East Pacific Rise (EPR) near the Galapagos Islands. In the past decades, over 640 hydrothermal vent sites have been found in oceans, a majority of which have been found on the mid-ocean ridges. Chinese scientists have contributed significantly to the discovery of new sites on the Southwest Indian Ridge and South Mid-Atlantic Ridge. Due to worldwide oceanic expeditions, significant advances have been made in the observation of hydrothermal vent ecosystems, regarding the diversity and geographical distribution of vent fauna and microbial communities. The vent chemolithoautotrophs and their symbiosis with vent clams, mussels, tube worms and shrimps, in particular, gained more attention. In this paper, recent advances in diversity and versatile metabolisms of prokaryotic chemoautotrophs are reviewed. The vent chemolithoautotrophs are pivotal in the cross-connected interactions of abiotic and biotic processes. They act as the primary producer in the unique ecosystem driven by the deep dark energy derived from water-rock reaction around the magma chamber. Correspondingly, various chemoautotrophic bacteria are capable of utilizing the reduced compounds generated by water-rock reaction, via sulfur oxidization, methane oxidization, hydrogen oxidization, iron oxidization and ammonia oxidization; in contrast, chemoautotrophic vent archaea tend to harness energy from hydrogen in the inner part of the hydrothermal chimney coupling with sulfur reduction. In addition, heterotrophic archaea of Thermococcales also frequently occurs in high temperature chimneys; while some archaea can oxidize ammonia and methane in the vent surroundings. These diverse prokaryotes selectively distribute in a variety of vent niches along the steep environmental gradients of temperature, pH, Eh and concentrations of the reduced compounds. In the case of a black smoke ecosystem, where the hydrogen sulfide in hydrothermal fluids is effluent, sulfur oxidation is recognized as a major process driving carbon fixation for primary production; while in the mixing zones, the partially oxidized inorganic sulfur compounds like thiosulfate and polysulfide can be further oxidized by sulfur-oxidizing bacteria (SOB). Among them, Epsilonproteobacteria such as *Sulfurimonas*, *Sulfurovum*, *Arcobacter*, *Hydrogenovibrio* and *Thiomicrospira* are predominant genera of SOBs in plume-mixed seawater close to the vent, while bacteria of Gammaproteobacteria SUP05 clade are relatively abundant in the cold oxidized seawater farther away from the vent. In the case of the white chimney, methane-metabolizing archaea of Methanosarcinales and hydrogen-oxidizing *Thiomicrospira* dominate the prokaryotic community in microbial mat. In addition, another group of chemolithoautotrophs function as endo- and epi-symbionts of vent animals that are essential to the health of vent ecosystem; these symbionts mostly belong to sulfur, hydrogen and methane oxidizers. However, all these processes need quantification to evaluate the efflux of energy and synthesized organic compounds. Considering the global distribution and the immense influence in respect to continuous efflux of energy and substances, hydrothermal vents play an important role in life evolution. Both geological records and computational analysis reveal that early life on Earth is likely originated from the deep hydrothermal system, with features of anaerobic, thermophilic, hydrogen-oxidizing, coupled with carbon and nitrogen fixation, represented by the Last Universal Common Ancestor (LUCA). Because of our limited knowledge about the deep biosphere along with deep time evolution, more efforts are needed to investigate the dark ecosystem with integrated approaches, to project the nature of life in dark with unique mechanisms, and to finally elucidate the origin and evolution of life on earth.

**deep sea hydrothermal vent fields, hydrothermal ecosystem, chemolithoautotroph, symbiont and symbiosis**

doi: 10.1360/N972018-00980