

研究综述

极地冰川底部微生物多样性及其对气候变化响应的研究概况与前景

马红梅¹ 闫文凯² 程永前³ 张宇² 肖湘² 史贵涛¹ 孙波¹ 李院生¹

(¹ 中国极地研究中心, 国家海洋局极地科学重点实验室, 上海 200136;

² 上海交通大学生命科学技术学院, 上海 200240;

³ 中国环境科学研究院, 北京 100012)

摘要 极地冰盖/冰川底部微生物的生命形态特征及其适应机制研究是当前最前沿的方向之一。越来越多的研究表明: 极地冰盖/冰川底部存在液态水和有机质, 可以为微生物生存提供生境。此外, 微生物参与冰盖/冰川底部地球化学风化过程, 对受气候变化驱使的环境变化尤为敏感。围绕着极地冰川底部微生物多样性及其对气候变化响应的研究主题, 重点介绍极地冰川底部微生物的生命形态特征、可能来源、所参与的地球化学反应机制以及 C、N 循环的相互作用。旨在为未来关于冰川底部的研究提供参考。

关键词 极地冰盖/冰川底部 生命形态 地球化学风化 气候变化

doi: 10. 13679/j. jdyj. 2017. 1. 001

0 引言

美国 WISSARD 计划(惠兰斯冰下湖钻探计划)最新研究发现, 西南极冰盖 800 m 下惠兰斯湖发现大量微生物, 这些微生物参与水体的地球化学过程^[1-3]。该研究进一步印证了科学家们的预测: 极地冰盖/冰川底部是有机碳和代谢活跃的微生物的动态储库^[4], 也可能是地球系统潜在重要的生物化学反应区。地球陆地表面接近 10% 的面积为冰川覆盖, 冰川底部微生物的生命形态具有多样性, 其在极端环境(如低温、高压、低营养输入、无光)下的生存机制, 以及受气候变化驱使的群落演化特征等无疑是 21 世纪最前沿和热点的科学命题, 随着冰下原位探测、取样技术和分析手段的提高, 近些年人们对冰下环境的探索认识有了长足的发展。本文结合极地冰川底部相关研究

已发表的文献资料, 围绕极地冰川底部微生物多样性及其对气候变化的响应研究作初步总结, 以期对未来研究提供参考。

1 极地冰川底部微生物多样性

1.1 北极冰川底部微生物多样性

格陵兰冰盖一直是科学家们关注的热点区域, 20 世纪 60 年以来, 在格陵兰地区钻透到基岩的深冰芯有 Camp Century, GISP, GISP2, GRIP, NGRIP, NEEM 冰芯, 这些冰芯底部均发现有机质和无机物包裹体, 研究认为这些物质来自冰下环境, 而非气溶胶沉降^[5]。

Sheridan 等^[6-7]率先对 13 cm 的 GISP2 底部冰芯样品展开研究, 发现微生物总数达到 10^7 cells·mL⁻¹, 主要的细菌为 α -、 β -和 γ -Proteobacteria, Thermus-Deinococcus, Bacteroidetes, Eubacterium, Clostrid-

[收稿日期] 2015 年 4 月收到来稿, 2016 年 9 月收到修改稿

[基金项目] 国家自然科学基金(41276202)、南北极环境综合考察与评估专项(CHINARE2016-02-02)和国家高技术研究发展计划(863 计划)(2011AA090401)资助

[作者简介] 马红梅, 女, 1976 年生。博士, 高级工程师, 研究方向为冰川化学与气候记录。E-mail: mahongmei@pric.org.cn

ium, *Fusobacterium* 和 *Actinobacteria*。Tung 等^[8-9]在 GISP2 冰芯底部黏土颗粒中分离出产甲烷古菌, 认为这是底部冰内包裹气泡 CH_4 浓度异常高的原因。Yde 等^[10]研究格陵兰冰盖边缘的底部冰, 微生物总数 $2.3 \times 10^8 \text{ cells} \cdot \text{cm}^{-3}$, 系统发育分析表明细菌类型包括 α -、 β -和 δ -*Proteobacteria*, *Bacteroidetes*, *Firmicutes*, *Actinobacteria*, *Acidobacteria*, *Gemmatimonadetes*, *Chloroflexi* 和 *Caldiserica*。Skidmore 等^[11]研究加拿大北极 John Evans 冰川底部冰, 发现其不仅存在好氧的化能异氧细菌, 同时也有厌氧的硝酸盐还原菌、硫酸盐还原菌和产甲烷古菌的存在, 检测到的细菌包括 α -、 β -和 γ -*Proteobacteria*, *Bacteroidetes*, *Holophaga/Acidobacteria*, *Planctomycetales*, *Actinobacteria* 以及 *Verrucomicrobia*。Skidmore 等^[12]还研究了阿拉斯加 Bench 冰川底部微生物群落结构, 发现了 α -、 β -、 γ -、 δ -和 ϵ -*Proteobacteria*, *Bacteroidetes*, *Holophaga/Acidobacteria* 和 *Spirochaeta* 的存在。系统发育分析发现, 几乎有 97% 序列都归属于 *Proteobacteria*, 其中 β -*Proteobacteria* 为最主要的种群(占 68% 序列)。Kaštovská 等^[13]采集斯瓦尔巴(Svalbard)地区多热型冰川底部沉积物, 并对微生物群落进行表征。除发现细菌外, 还发现了活菌, 包括蓝细菌和微藻。细胞个数为 $2.1 \times 10^8 \text{ cells} \cdot \text{g}^{-1}$ 。Gaidos 等^[14-15]研究冰岛地区 Vatnajökull 冰帽底部的火山湖, 研究发现, 火山湖 Grímsvötn caldera 的湖水和火山灰沉积物的细胞数量分别为 $2 \times 10^4 \text{ cells} \cdot \text{mL}^{-1}$ 和 $4 \times 10^7 \text{ cells} \cdot \text{g}^{-1}$, 系统发育分析表明细菌类型包括 β -、 γ -和 ϵ -*Proteobacteria*。火山湖 Skaftá 湖水细胞数量介于 4.7×10^5 — $5.7 \times 10^5 \text{ cells} \cdot \text{mL}^{-1}$, 细菌类型包括 α -、 β -、 γ -、 δ -和 ϵ -*Proteobacteria*, *Thermus-Deinococcus*, *Bacteroidetes*, *Clostridium*, *Bacillus*, *Actinobacteria*, *Caldilinea*, *Erysipelotrichi*, *Gemmatimonadetes*, *Verrucomicrobia* 和 *Chlamydiae*。

1.2 南极冰川底部微生物群落结构特征

对南极冰下环境的生命探索源于对俄罗斯东方站钻透底部冰芯的研究。Priscu^[16], Christner^[17-18], Bulat 等^[19]对总长 3 623 m 的 Vostok 冰芯附着冰的微生物多样性进行检测, 结果表明主要的细菌为 α -、 β -、 γ -和 δ -*Proteobacteria*, *Firmicutes*, *Actinobacteria* (放线菌) 和 *Bacteroidetes* (拟杆菌)。Christner 等^[17]检测了 3 540—3 623 m 包括 Type I (3 539—3 609 m) 和 Type II (3 610—3 623 m) 两处附着冰的原核细胞个

数, 结果显示分别为 1.5×10^2 和 $4.6 \times 10^2 \text{ cells} \cdot \text{mL}^{-1}$ 。

Mikucki 等^[20-22]在 6 年时间里研究了东南极 Taylor 冰川底部流出的富铁咸水流(血色瀑布), 检测和分离得到的细菌包括 α -、 β -、 γ -和 δ -*Proteobacteria*, *Bacteroidetes*, *Chloroflexi*。微生物总数在 0.3×10^4 — $7.6 \times 10^5 \text{ cells} \cdot \text{mL}^{-1}$ 。

Klassen 等^[23]对取自麦克默多(McMurdo)干谷的维多利亚冰川底部冰最末端进行检测, 发现其主要的细菌为 α -和 β -*Proteobacteria*, *Thermus-Deinococcus*, *Bacteroidetes*, *Arthrobacter*, *Flavobacterium*, *Frigoribacterium*, *Janthinobacterium*, *Kocuria* 和 *Microbacterium*。

西南极地区由于冰盖边缘较薄, 受冰川运动和冰架崩裂影响, 冰下融化加剧, 是冰下环境的理想研究场所, 也是目前冰下环境研究最活跃的区域。Lanoil 等^[24]对西南极 Kamb Ice Stream 冰盖底部解冻的沉积物进行检测, 是微生物总数在 2×10^2 — $4 \times 10^2 \text{ cells} \cdot \text{g}^{-1}$ 的湿沉积物, 主要的细菌为 α -、 β -*Proteobacteria* 和 *Actinobacteria*。

美国国家科学基金会支持的 WISSARD 计划(惠兰斯冰下湖钻探计划, 2009—2015 年)最新研究发现, 西南极冰盖 800 m 下惠兰斯湖(黑暗低温环境)湖水中发现大量微生物, 包括细菌和古菌, 其水体微生物丰度高达 $1.3 \times 10^5 \text{ cells} \cdot \text{mL}^{-1}$ ^[3], 高于迄今已发现的极区底部水体生态系统微生物的丰度。培养试验表明, 化能自养型生物产生的能量能够用以维持异养型生物的代谢。

由此可见, 冰下生态系统可能寄居大量的微生物, 目前在极地冰川下发现的微生物大多是细菌类群, 主要包括变形杆菌、放线菌、拟杆菌、厚壁菌和蓝藻细菌。但总的来说, β -*Proteobacteria* (变形菌) 在许多冰下生态系统的多样性中占主导, α -*Proteobacteria* (变形菌), *Bacteroidetes* (拟杆菌) 和 *Actinobacteria* (放线菌) 是大多冰下环境中存在的细菌类群。另外, 还在少数冰川下发现了古菌, 主要是产甲烷菌。

2 冰川底部微生物来源

冰川底部微生物的来源也是科学家们关注的热点。早先科学家们一直认为冰下环境由于低温、高压、长期黑暗、寡营养环境而缺少生命形态。

但是,随着对冰川底部环境认识的深入,越来越多的证据表明冰川底部存在微生物,这些微生物通过无机化能过程或者分解微生物可以利用的有机质进行代谢,并且强烈影响冰下融水的化学特征。研究认为,冰川底部微生物群落的起源与冰川的历史演化紧密相关,进而与区域性和全球气候变化也紧密关联。在气候变冷时期,冰川扩张朝着冰川前缘方向前进,前缘环境可能有沉积物,土壤、森林、湖泊,或者海洋生态系统。冰川/冰盖扩张覆盖这些环境,不仅吸纳了大量的微生物群落,同时也为这些微生物群落提供了丰富的生物可利用有机碳。微生物群落在冰下环境逐步适应演化,并通过一定的化学过程获取能量,进行种群的生存和繁衍。比如,第四纪北半球冰川和冰盖扩张期间,部分热带森林和苔原被推进了冰碛区,大量沉积物和植被被雪冰覆盖,这给微生物尤其是厌氧微生物(比如产甲烷菌)提供了代谢环境^[25-26]。

此外,冰川底部微生物还可能来自冰川表面雪的融化及大气传输,这主要发生在多热型冰川和温型冰川。在夏季冰川消融期,寄居在冰川表面的如冰尘或来源于气溶胶沉降的微生物可经冰川表面融水通过冰裂隙或冰川锅穴运输到冰川底部^[27]。

3 冰川底部生物地球化学反应机理

3.1 液态水

液态水是地球化学反应所必须的溶剂,分子扩散、质子传递等都需要液态水的参与。南极冰盖底部超过50%的部分存在液态水^[28],自20世纪70年代在南极冰盖底部首次探测到冰下湖以来,至今在南极冰盖已经探测到379处冰下湖^[29]。除冰下湖之外,南极冰盖底部还存在间歇流动的河流,水饱和冰碛物及相关的海水。此外,冰下环境除了相对浅层区域的液态水存在之外,地球物理探测数据表明,冰岩深层14 km处还存在大量的沉积物^[30],这些沉积物在地热条件下也可能处于冻融状态,南极冰盖底部被推测曾是地球上最大的湿地^[31]。

北极冰川多为温型冰川(整个冰床都处在冻融状态)和多热型冰川(冰床边缘处于冷冻状态而

中心处在压力融点),因而底部多存在液态水。液态水的存在为基岩的化学风化以及微生物的生命活动提供了必要的环境。冰下环境可以通过冰川物理过程获得氧化剂(如冰川流动导致基岩中矿物基体的粉碎,由此向冰下环境释放碳酸盐、硫化物、铁和有机质等氧化剂),这样即便冰下水体中溶解 O_2 和 CO_2 耗尽后,仍然可以由微生物源源不断地参与生物化学作用,产生其生存代谢所需要的能量^[32]。例如,最新研究表明,西南极惠兰斯湖水主要来源于冰川冰的融化,其水质分析表明湖水含有岩石风化成分和少量的海水成分^[2]。

3.2 有机质

有机质是非自养微生物潜在的代谢底物。冰盖和冰川的有机质来源于冰表面和雪中蓝藻细菌和绿藻的光合作用,对于排水系统较为发达的温型冰川和多热型冰川,这些有机质可能通过冰裂隙或冰川锅穴随同微生物一同进入冰川底部。对于陆地型冰川,冰川底部有机质主要来自于气候变冷的冰进期,土壤和植被被前进的冰川所覆盖,成为非自养微生物可以利用的底物^[33]。更新世陆地冰盖形成期,北部森林、苔原和富有机物的湖泊沉积物被冰雪覆盖,它们就变成非自养微生物可以利用的有机物。Wadham等^[34]评估,更新世劳伦太德冰盖和斯堪的纳维亚冰盖等陆地冰盖形成期间的冰下有机碳储量高达418—610 Pg·C。实际的研究也表明冰川底部冰样中存在有机碳。例如,GRIP冰芯底部 NH_4^+ 、有机酸、草酸盐浓度的增加表明有机质被微生物原位降解^[35]。南极冰盖边缘已经检测出 $50\text{ mg}\cdot\text{mL}^{-1}$ 的DOC(溶解性有机碳)浓度和腐植酸中荧光信号,被认为来自气候变冷冰进期被埋藏的冰缘沉积物^[36]。

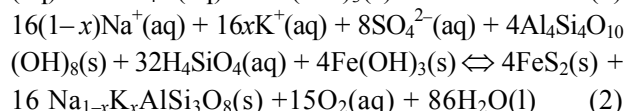
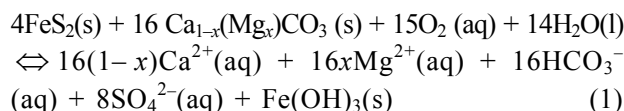
3.3 生物地球化学风化

传统科学认为,冰下基岩风化反应是纯粹的无机化学反应,没有微生物的参与。冰下水体溶质获取被认为仅仅由水体与岩石的接触程度、底部冰体溶解释放的溶解 O_2 和溶解 CO_2 来决定^[37-38]。但最近十几年的研究让我们逐渐认识到冰川底部有生命特征并且存在的微生物显著影响冰川底部土壤/沉积物矿化率^[12, 39-43]。研究认为,微生物过程不停地消耗从冰川裂缝输入到冰下排水系统中的溶解 O_2 ,使冰下环境逐渐转化为厌氧环境。微生物新陈代谢还可能增加氧化还原反应速率,如

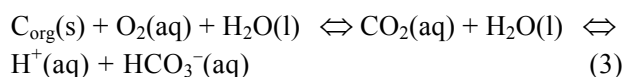
增加了硫化物氧化速率等, 而且也为微生物获取额外的化学能源提供条件。此外, 在一些冰川底部发现异常高浓度的 SO_4^{2-} (硫酸盐) 和 HCO_3^- (碳酸氢根) 现象, 这种现象是纯粹的无机化学反应模型无法解释的^[44], 但冰下环境存在微生物并参与冰下水体的地球化学风化过程使得这一现象获得合理解释^[39]。研究进一步认为, 冰岩界面浅层和岩心深部所发生的生物地球化学过程不同。

3.3.1 冰岩界面浅层

冰岩界面浅层即指接近冰岩界面地带, 包括冰下冰碛层、冰下湖和在冰下湖排水期间形成的间歇式河道。冰盖底部浅层沉积物中的主要生物地球化学反应为硫化物氧化, 见公式(1), (2)^[13, 40, 43]。碳酸盐和硅酸盐的迅速溶解, 为硫化物的氧化提供动力, 硫化物氧化过程消耗冰下水体的溶解 O_2 。由于冰下水体溶解 O_2 的供应主要来自于融化的底部冰内气泡的释放, 因而 O_2 供应量很低, 冰川底部大多处于厌氧状态。



式中, s 表示固态, l 表示液态, aq 表示水溶液中溶解状态。除了溶解 O_2 , 冰川底部沉积物还含有大量氧化剂, 如 NO_3^- 、 Fe^{3+} 和 SO_4^{2-} 等, 这些氧化剂可以作为电子受体参与硫化物矿物氧化、有机质降解等生物化学过程, 使得融水中 O_2 浓度逐渐趋于 0。同时, 那些气候变冷冰盖扩张时期覆盖在冰盖底部的残骸、沉积物或土壤中有机的氧化进一步加速了冰盖底部的厌氧过程, 见公式(3), 使得冰盖底部更加适合厌氧菌如硫酸盐还原菌^[44]和产甲烷菌^[45-46]的生存。

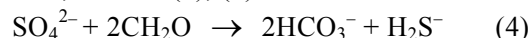


3.3.2 冰岩深层

地球物理调查数据表明南极冰盖底部存在大量沉积盆地, 深度有几百米乃至上千米^[32], 这些沉积盆地可能起源于冰进期覆盖的海洋沉积物^[47], 冰川-海洋沉积物^[48-49]或者盆地充填^[32]。目前, 我们对于这些深部沉积物的微生物活性知之甚少。研究埋藏在这些深部沉积物中有机碳的生物地球

化学循环过程可能是揭示是否存在微生物活性的直接证据。

通过环南极深海钻探数据分析表明, 南极冰盖底部沉积盆地有机碳迁移转化规律类似于环南极周边的海底沉积物^[50-51], 假设大部分深海盆地的沉积物起源于海洋或冰川-海洋深部沉积物, 那么在冰盖形成初期, 上部沉积物(接近 150 m)孔隙水主要为海水^[52], 其硫酸盐含量非常高, 随后通过 SR(硫酸盐还原)和 AOM(甲烷的厌氧氧化)逐渐被消耗, 见公式(4), (5):



Wadham 等^[46]估计上部沉积物硫酸根消耗耗尽的时间约为 16 000 年。在 SR/AOM 下部, 则很可能为有机质在产甲烷菌作用下的厌氧降解过程^[53], 即产甲烷菌利用乙酸或 H_2/CO_2 作为底物, 释放出 CH_4 的过程, 见公式(6), (7):



值得注意的是, 冰盖底部沉积化过程的缺乏阻碍了新鲜有机质的加入, 也限制了海底沉积物因相互挤压导致的液体流动过程。因此, 深部沉积物有机质降解率通常非常低, 据报道, Cascadia 古陆边缘年代为 1.6 Ma 的沉积物甲烷生成率为 $0.2 \times 10^{-15} \text{ mol} \cdot \text{CH}_4 \cdot \text{g}^{-1}$, 比浅层冰下沉积物甲烷生成率低 2 个数量级^[46-47, 54]。如此低的产甲烷率导致在深部沉积物中非常缓慢的甲烷积累, 除非底部的热源导致了这些生物成因甲烷的大量释放, 这种情形有可能发生在西南极, 那里地热异常, 火山活跃。

4 极地冰下微生物与 C、N 循环的相互作用

极地冰川底部微生物活动加速了冰川底部的化学风化过程, 微生物参与的硫化物氧化和有机碳的微生物氧化逐渐消耗冰下水体溶解氧, 使得冰川底部朝着厌氧状态发展。持续的微生物活动和相关的岩石风化以及地热作用也推动了营养物(如 Si、N、P、DOC、Fe)的逐步释放^[19, 54-57], 进而参与 C、N 或其他元素的循环。

早在 1999 年, Sharp 等^[58]就研究发现, 瑞士 Haut d'Arolla 冰川和 de Tsanfleuron 冰川冰下融水

和基岩冰中的细菌数量大于冰芯的细菌量,并提出假设:如果冰下细菌群落能够氧化和利用有机碳,那么重新考虑间冰期积累,随后在更新世期间冰川退缩后暴露的土壤有机碳的命运是重要的。Wadham课题组^[34]进一步提出,冰川底部寄居相当量的厌氧微生物(包括产甲烷菌),能够通过地球化学过程代谢间冰期时被森林和苔原覆盖,随后在第四纪冰期冰川退缩时暴露出的有机质,从而导致甲烷的大量释放。相关的一些研究也支持这种假设。比如,Christner等^[59]分析NGRIP冰芯3 042 m处底部再冻结水的气体浓度,检测表明CH₄和H₂气体高度富集,相对于25 °C和1 atm(标准大气压)水中的溶解度,分别为60和700倍。Wadham课题组^[43]检测了3种在冰期形成的不同类型冰川/冰盖系统(南极Lower Wright Glacier, 格陵兰Russell Glacier 和斯瓦尔巴Finsterwalderbreen Glacier)基岩冰CH₄、CO₂和O₂浓度,发现基岩冰中CH₄浓度比1 atm和25 °C条件下大气CH₄浓度高3个数量级,CO₂浓度也比大气CO₂浓度高,O₂浓度则比大气O₂低。冰川底部采集的样品古菌种群结构解析研究也验证了产甲烷菌群落的存在。例如,Boyd等^[45]对加拿大Robertson冰川冰下沉积物进行古菌基因文库构建,发现样品里有一些16 s和mcrA基因序列归(从)属于主要利用H₂产甲烷的广古菌Methanosarcinales的种系型,4 °C条件下长期厌氧培养的产甲烷速率在0.2—1.2 pmol·g⁻¹·d⁻¹范围。Stibal等^[53]分别采集南极Lower Wright冰川、格陵兰Russell冰川、加拿大北极John Evans冰川和加拿大Robertson冰川冰下沉积物带回实验室进行长期培养实验,结果发现,产甲烷菌数量最高接近7×10⁴ cells·g⁻¹,甲烷的产率在10—10⁵ fmol·g⁻¹·d⁻¹范围。古菌的基因文库显示主要为利用H₂产甲烷的Methanomicrobiales和Methanosarcinales类群,该实验结果支持冰川底部存在大量产甲烷菌,并参与C的代谢。研究还进一步表明,冰盖底部产甲烷量不仅与冰盖底部热条件有关,还与冰盖底部有机物的性质密切相关。不同起源冰盖底部沉积物性质不同导致微生物对其利用率存在差异。比如,产甲烷菌对冰盖底部为湖泊起源有机物的利用率高于土壤起源的有机物利用率。对上述四条冰川底部沉积物添加不同底物(H₂/CO₂, CH₃COOH)和不添加底物后的长期培养实验表明,不同底物条

件下甲烷产率不同。简言之,微生物能够将冰盖底部有机碳分解为简单分子比如H₂、甲醛HCHO、乙酸CH₃COOH等,这些简单分子可以成为产甲烷菌利用的底物,进而在厌氧条件下参与C的循环。

冰下微生物通过需氧和厌氧过程也参与着N元素的循环。Wynn等^[41]研究北极斯瓦尔巴地区Midtre Lovenbreen冰川融水的化学组成和同位素信号后发现:冰下融水有从还原状态迅速转化为氧化状态的现象,冰川径流初始部分的¹⁵N/¹⁴N要高于冰表面融水,也高于冰川径流后被氧化部分,推测缘于冰下缺氧环境下与微生物脱氮(反硝化作用)相关的动力学同位素分馏过程。Boyd等^[60]提供了Midtre Lovenbreen冰川冰下脱氮和微生物同化氮的间接证据,表明了微生物活动影响氮循环。西南极惠兰斯湖水体检测有大量硝化细菌序列,其水体NO₃⁻的Δ¹⁷O值接近0,表明硝化过程是最基本的化能自养过程^[1]。

5 冰川底部微生物对气候变化的响应

冰川底部生态系统可能对气候变化驱使的环境变化十分敏感,如底部热状况的变化(地热过程导致底部深处释放含硫、铁矿物)、水文状况的变化(影响底部溶解性气体和营养物质的获取)和冰川规模的变化(影响底部有机质的获取)均可使冰川底部环境发生显著变化,进而驱使冰下生态系统的演化^[61]。

随着全球气候持续变暖,世界大多数冰川开始退缩,极地冰盖消融也进一步加剧,这将直接影响冰川底部微生物、水、化学成分以及有机质的收支。例如,对于多热型冰川和温型冰川,正常情况冰下排水系统是动态的,在空间和时间上频繁变化,冰川融水或在大的树枝状快速排水系统或网状慢流系统流动,又或者作为地下水在冰下蓄水层中流动,将携带的微生物、氧、有机质等营养物质输送到冰川底部。但随着气候变暖,一些小冰川慢慢变薄,这可能改变它们底部热状况,退缩的冰川底部不能维持压力融点,从而使得多热型或温型冰川转变为冷型冰川,这将终止冰川内部分布式排水状况,减少经由冰川排水系统给冰川底部生物群落输送营养的途径^[61]。Wynn等^[41]通过研究斯瓦尔巴地区冰下径流化学组成,发现

快速排水系统和网状慢流系统的化学组成明显不同。慢流系统水体含氧量低,但有较高电导率, NH_3 (氨)和 HCO_3^- (碳酸氢根)。两种水体 $\text{N}^{15}/\text{N}^{14}$ 和 $\text{O}^{18}/\text{O}^{16}$ 同位素组成也显示明显不同,不仅表明脱氮菌、硫酸盐还原菌等微生物参与了冰下水体的地球化学过程,也进一步说明了微生物在不同类型冰下排水系统的代谢过程不同,这也可以得出冰川底部微生物为了适应环境的变化将会有不同的代谢路径或对自身微生物群落进行结构调整的推论。

冰川底部微生物不仅对气候变化积极响应和反馈,冰川底部微生物的栖息环境也容易受气候变化的影响并产生放大效应。研究发现,冰川微生物的代谢还能够加速冰川的融化。冰川表面的微生物,包括冰生或雪生藻类(大部分为蓝藻和绿藻)和细菌,以冰尘方式存在,季风季节在冰川消融区大量繁殖,其代谢产物如腐殖酸会使冰变黑从而减少反照率,使冰川吸收更多的热量,加速冰川的融化^[62-64]。在漫长的相互作用中,微生物会对冰川表面的溶解表现出强大的生物反馈作用。最新研究还发现,北极冰川雪中普遍存在红色雪藻,在春夏时大量繁殖,造成冰雪呈现红色,可降低冰雪反照率达 20%,被认为是北极冰川融化加剧的主因^[65]。这种由生物因素造成的生物反照率被建议作为气候模型参数之一预测全球气候变暖。冰川表面微生物加速冰川融化,这将逐渐改变冰川内部排水系统状况,进而改变底部环境,也促进冰川底部微生物的演化交替。

此外,雨水和干雪沉降事件发生规模及频率的变化也可能影响冰川水文状况,以及营养物质向冰川底部的输送。

冰川规模的变化直接影响底部有机质的获取。气候变冷冰进期,冰川前缘覆盖土壤和植被,将其演化成微生物可以利用的有机质。例如,在最末次冰盛期,冰盖前进覆盖了约 20% 的北半球陆地,其中包括了碳储量达 $330 \times 10^{15} \text{g}$ 的北方森林^[66],这些被冰雪覆盖的地方蕴藏了大量有机碳,可能成为化能异氧微生物可利用的碳源,这些代谢过程产生的能量可能对冰川的消融起着推动作用。

无论如何,气候变化引发的冰川底部环境的变化将对冰川底部微生物的生理活动代谢产生直接的影响,进而影响到微生物群落的组成。同时,

冰川底部微生物也需要及时调整来适应其底部环境的变化。因此,气候变暖条件下冰川底部微生物的演替变化是研究微生物对气候变化的响应与反馈的重要途径。但是,由于受取样技术所限,我们对冰川底部开展的研究还处于探索阶段,对于冰川底部生态系统如何响应这些环境的变化还知之甚少,有待于进一步深入研究。

6 研究展望

开展冰下环境的研究依赖于冰下原位探测、取样技术和分析手段(如高通量测序和大数据分析技术等)的发展,目前的研究还处在初步探索阶段,综上所述,未来可能在以下几个领域获得进展或突破:

1. 冰川底部微生物多样性

冰下环境是一个无光、低温、高压和低营养输入的极端环境,研究这种环境微生物群落结构特征是深入研究冰川底部微生物对冰川消融影响、对全球 C 循环的贡献、对气候变化适应和响应等其他科学命题的前提和基础。

2. 冰川底部微生物的极端环境适应机制

目前,极地冰川微生物环境适应性研究主要集中在对低温的适应性研究方面,主要通过从极地低温环境中分离到的嗜冷菌或耐冷菌的基因、转录、表达等各水平的研究。关于其他极端条件如压力等的研究得较少。冰川底部提供的高压低温环境为研究微生物适应机制提供了一个新的窗口。

3. 冰川前缘生态系统对气候环境变化的响应机制

冰下环境中,微生物对于气候变化驱使的冰川底部热状况、水文状况和冰川规模的变化非常敏感。但受取样技术所限,对这方面的了解非常少。但是对因冰川退缩使得冰下环境转变为冰川前沿裸露地带其寄居不同来源的生命形态,有的起源于冰川底部生物群落,有的则是新生物群落的随后安置。研究冰川前沿裸露地带生态系统的演替为深入理解冰下微生物对气候变化响应和反馈提供了一个突破口。比如 Bárcena 等^[67-68]研究表明了从冰川底部产甲烷菌群落占优势群落向新暴露冰消区嗜甲烷细菌占优势群落迅速转变的

气候反馈响应。研究还发现了与 N 循环^[69-70]和 S 循环^[71]相关的微生物群落的演替变化。

4. 冰川底部微生物对冰川融化的影响

冰川底部存在大量可被微生物利用的有机碳,

其代谢过程产生的能量以及代谢产物(如 CO₂、CH₄)影响冰川底部环境状况,进而可能对冰川的消融起着推动作用。这一方向的研究十分迫切和重要。

参考文献

- 1 Christner B C, Priscu J C, Achberger A M, et al. A microbial ecosystem beneath the West Antarctic ice sheet[J]. *Nature*, 2014, 512(7514): 310—313.
- 2 Christner B C, Priscu J C, Achberger A M, et al. Subglacial lake whillans: a microbial ecosystem beneath deep Antarctic ice[C]//Astrobiology Science Conference. Chicago, Illinois: USRA, 2015: 7133.
- 3 Mikucki J A, Lee P A, Ghosh D, et al. Subglacial Lake Whillans microbial biogeochemistry: a synthesis of current knowledge[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 2016, 374(2059): 20140290.
- 4 Wadham J L, De'ath R, Monteiro F M, et al. The potential role of the Antarctic Ice Sheet in global biogeochemical cycles[J]. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 2013, 104(1): 55—67.
- 5 Gow A J, Meese D A. Nature of basal debris in the GRSP2 and Byrd ice cores and its relevance to bed processes[J]. *Annals of Glaciology*, 1996, 22: 134—140.
- 6 Sheridan P P, Miteva V I, Brenchley J E. Phylogenetic analysis of anaerobic psychrophilic enrichment cultures obtained from a Greenland glacier ice core[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2003, 69(4): 2153—2160.
- 7 Miteva V I, Sheridan P P, Brenchley J E. Phylogenetic and physiological diversity of microorganisms isolated from a deep Greenland glacier ice core[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2004, 70(1): 202—213.
- 8 Tung H C, Bramall N E, Price P B. Microbial origin of excess methane in glacial ice and implications for life on Mars[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102(51): 18292—18296.
- 9 Tung H C, Price P B, Bramall N E, et al. Microorganisms metabolizing on clay grains in 3-km-deep Greenland basal ice[J]. *Astrobiology*, 2006, 6(1): 69—86.
- 10 Yde, J C, Finster K W, Raiswell R, et al. Basal ice microbiology at the margin of the Greenland ice sheet[J]. *Annals of Glaciology*, 2010, 51(56): 71—79.
- 11 Skidmore M L, Foght J M, Sharp M J. Microbial life beneath a high arctic glacier[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2000, 66(8): 3214—3220.
- 12 Skidmore M, Anderson S P, Sharp M, et al. Comparison of microbial community compositions of two subglacial environments reveals a possible role for microbes in chemical weathering processes[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 71(11): 6986—6997.
- 13 Kaštovská K, Stibal M, Šabacká M, et al. Microbial community structure and ecology of subglacial sediments in two polythermal Svalbard glaciers characterized by epifluorescence microscopy and PLFA[J]. *Polar Biology*, 2007, 30(3): 277—287.
- 14 Gaidos E, Lanoil B, Thorsteinsson T, et al. A viable microbial community in a subglacial volcanic crater lake, Iceland[J]. *Astrobiology*, 2004, 4(3): 327—344.
- 15 Gaidos E, Marteinsson V, Thorsteinsson T, et al. An oligarchic microbial assemblage in the anoxic bottom waters of a volcanic subglacial lake[J]. *The ISME Journal*, 2009, 3(4): 486—497.
- 16 Priscu J C, Adams E E, Lyons W B, et al. Geomicrobiology of subglacial ice above Lake Vostok, Antarctica[J]. *Science*, 1999, 286(5447): 2141—2144.
- 17 Christner B C, Mosley-Thompson E, Thompson L G, et al. Isolation of bacteria and 16S rDNAs from Lake Vostok accretion ice[J]. *Environmental Microbiology*, 2001, 3(9): 570—577.
- 18 Christner B C, Royston-Bishop G, Foreman C M, et al. Limnological conditions in Subglacial Lake Vostok, Antarctica[J]. *Limnology and Oceanography*, 2006, 51(6): 2485—2501.
- 19 Bulat S A, Alekhina I A, Blot M, et al. DNA signature of thermophilic bacteria from the aged accretion ice of Lake Vostok, Antarctica: implications for searching for life in extreme icy environments[J]. *International Journal of Astrobiology*, 2004, 3(1): 1—12.
- 20 Mikucki J A, Foreman C M, Sattler B, et al. Geomicrobiology of Blood Falls: an iron-rich saline discharge at the terminus of the Taylor

- Glacier, Antarctica[J]. Aquatic Geochemistry, 2004, 10(3—4): 199—220.
- 21 Mikucki J A, Priscu J C. Bacterial diversity associated with Blood Falls, a subglacial outflow from the Taylor Glacier, Antarctica[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2007, 73(12): 4029—4039.
- 22 Mikucki J A, Pearson A, Johnston D T, et al. A contemporary microbially maintained subglacial ferrous “ocean”[J]. Science, 2009, 324(5925): 397—400.
- 23 Klassen J L, Foght J M. Characterization of *Hymenobacter* isolates from Victoria Upper Glacier, Antarctica reveals five new species and substantial non-vertical evolution within this genus[J]. Extremophiles, 2011, 15(1): 45—57.
- 24 Lanol B, Skidmore M, Priscu J C, et al. Bacteria beneath the West Antarctic Ice Sheet[J]. Environmental Microbiology, 2009, 11(3): 609—615.
- 25 Winkler S, Nesje A. Moraine formation at an advancing temperate glacier: brigsdalsbreen, western Norway[J]. Geografiska Annaler. Series A, Physical Geography, 1999, 81(1): 17—30.
- 26 Motyka R J, Echelmeyer K A. Taku Glacier (Alaska, U.S.A.) on the move again: active deformation of proglacial sediments[J]. Journal of Glaciology, 2003, 49(164): 50—58.
- 27 Hallbeck L. Microbial processes in glaciers and permafrost: a literature study on microbiology affecting groundwater at ice sheet melting[R]. SKB Rapport R-09-37, Sweden: Svensk Kärnbränslehantering AB, 2009: 1—40.
- 28 Pattyn F. Antarctic subglacial conditions inferred from a hybrid ice sheet/ice stream model[J]. Earth and Planetary Science Letters, 2010, 295(3—4): 451—461.
- 29 Davies B. Subglacial lakes[EB/OL]. (2014-02-22). <http://www.antarcticglaciers.org/modern-glaciers/subglacial-lakes/>.
- 30 Ferraccioli F, Armadillo E, Jordan T, et al. Aeromagnetic exploration over the East Antarctic Ice Sheet: a new view of the Wilkes Subglacial Basin[J]. Tectonophysics, 2009, 478(1—2): 62—77.
- 31 Priscu J C, Tulaczyk S, Studinger M, et al. Antarctic subglacial water: origin, evolution and ecology[M]//Vincent W, Laybourn-Parry J. Polar Lakes and Rivers. Oxford, UK: Oxford University Press, 2008: 119—135.
- 32 马红梅, 孙波, 姜苏, 等. 极地冰下生物地球化学过程研究进展[J]. 热带医学杂志, 2012, 27(2): 147—153.
- 33 Barker J D, Sharp M J, Turner R J. Using synchronous fluorescence spectroscopy and principal components analysis to monitor dissolved organic matter dynamics in a glacier system[J]. Hydrological Processes, 2009, 23(10): 1487—1500.
- 34 Wadham J L, Tranter M, Tulaczyk S, et al. Subglacial methanogenesis: a potential climatic amplifier?[J]. Global Biogeochemical Cycles, 2008, 22(2): GB2021.
- 35 Tison J L, Souchez R, Wolff E W, et al. Is a periglacial biota responsible for enhanced dielectric response in basal ice from the Greenland Ice Core Project ice core?[J]. Journal of Geophysical Research: Atmospheres, 1998, 103(D15): 18885—18894.
- 36 Barker J D, Sharp M J, Fitzsimons S J, et al. Abundance and dynamics of dissolved organic carbon in glacier systems[J]. Arctic, Antarctic, and Alpine Research, 2006, 38(2), 163—172.
- 37 Raiswell R. Chemical models of solute acquisition in glacial melt waters[J]. Journal of Glaciology, 1984, 30(104): 49—57.
- 38 Tranter M, Brown G, Raiswell R, et al. A conceptual model of solute acquisition by Alpine glacial meltwaters[J]. Journal of Glaciology, 1993, 39(133): 573—581.
- 39 Tranter M, Sharp M J, Lamb H R et al. Geochemical weathering at the bed of Haut Glacier d’Arolla, Switzerland—a new model[J]. Hydrological Processes, 2002, 16(5): 959—993.
- 40 Skidmore M, Tranter M, Tulaczyk S, et al. Hydrochemistry of ice stream beds—evaporitic or microbial effects?[J]. Hydrological Processes, 2010, 24(4): 517—523.
- 41 Wynn P M, Hodson A, Heaton T. Chemical and isotopic switching within the subglacial environment of a high arctic glacier[J]. Biogeochemistry, 2006, 78(2): 173—193.
- 42 Wynn P M, Hodson A J, Heaton T H E, et al. Nitrate production beneath a High Arctic glacier, Svalbard[J]. Chemical Geology, 2007, 244(1—2): 88—102.
- 43 Wadham J L, Tranter M, Skidmore M, et al. Biogeochemical weathering under ice: size matters[J]. Global Biogeochemical Cycles, 2010, 24(3): GB3025.
- 44 Wadham J L, Bottrell S, Tranter M, et al. Stable isotope evidence for microbial sulphate reduction at the bed of a polythermal high Arctic glacier[J]. Earth and Planetary Science Letters, 2004, 219(3—4): 341—355.
- 45 Boyd E S, Skidmore M, Mitchell A C, et al. Methanogenesis in subglacial sediments[J]. Environmental Microbiology Reports, 2010,

- 2(5): 685—692.
- 46 Wadham J L, Arndt S, Tulaczyk S, et al. Potential methane reservoirs beneath Antarctica[J]. *Nature*, 2012, 488(7413): 633—637.
- 47 King E C, Woodward J, Smith A M. Seismic and radar observations of subglacial bed forms beneath the onset zone of Rutford Ice Stream, Antarctica[J]. *Journal of Glaciology*, 2007, 53(183): 665—672.
- 48 Rooney S T, Blankenship D D, Bentley C R. Seismic refraction measurements of crustal structure in west Antarctica[M]//McKenzie G D. *Gondwana Six: Structure, Tectonics, and Geophysics*. Washington, D.C.: American Geophysical Union, 1987, 40: 1—7.
- 49 Hambrey M J, McKelvey B. Major Neogene fluctuations of the East Antarctic ice sheet: stratigraphic evidence from the Lambert Glacier region[J]. *Geology*, 2000, 28(10): 887—890.
- 50 Florindo F, Bohaty S M, Erwin P S, et al. Magnetobiostratigraphic chronology and palaeoenvironmental history of Cenozoic sequences from ODP sites 1165 and 1166, Prydz Bay, Antarctica[J]. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2003, 198(1—2): 69—100.
- 51 Kettler R M. Results of whole-rock organic geochemical analyses of the CRP-3 drillcore, Victoria Land Basin, Antarctica[J]. *Terra Antarctica*, 2001, 8(3): 303—308.
- 52 Claypool G E, Lorenson T D, Johnson C A. Authigenic carbonates, methane generation, and oxidation in continental rise and shelf sediments, ODP Leg 188 Sites 1165 and 1166, offshore Antarctica (Prydz Bay)[M]//Cooper A K, O'Brien P E, Richter C. *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*. Lakewood: Texas A&M University, 2004, 188: 1—15.
- 53 Stibal M, Wadham J L, Lis G P, et al. Methanogenic potential of Arctic and Antarctic subglacial environments with contrasting organic carbon sources[J]. *Global Change Biology*, 2012, 18(11): 3332—3345.
- 54 Raiswell R, Tranter M, Benning L G, et al. Contributions from glacially derived sediment to the global iron (oxyhydr)oxide cycle: implications for iron delivery to the oceans[J]. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 2006, 70(11): 2765—2780.
- 55 Raiswell R, Benning L G, Tranter M, et al. Bioavailable iron in the Southern Ocean: the significance of the iceberg conveyor belt[J]. *Geochemical Transactions*, 2008, 9(1): 7.
- 56 Raiswell R, Benning L G, Davidson L, et al. Schwertmannite in wet, acid, and oxic microenvironments beneath polar and polythermal glaciers[J]. *Geology*, 2009, 37(5): 431—434.
- 57 Föllmi K B, Hosein R, Arn K, et al. Weathering and the mobility of phosphorus in the catchments and forefields of the Rhône and Oberaar glaciers, central Switzerland: implications for the global phosphorus cycle on glacial—interglacial timescales[J]. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 2009, 73(8): 2252—2282.
- 58 Sharp M, Parkes J, Cragg B, et al. Widespread bacterial populations at glacier beds and their relationship to rock weathering and carbon cycling[J]. *Geology*, 1999, 27(2): 107—110.
- 59 Christner B C, Montross G G, Prisco J C. Dissolved gases in frozen basal water from the NGRIP borehole: implications for biogeochemical processes beneath the Greenland ice sheet[J]. *Polar Biology*, 2012, 35(11): 1735—1741.
- 60 Boyd E S, Lange R K, Mitchell A C, et al. Diversity, abundance, and potential activity of nitrifying and nitrate-reducing microbial assemblages in a Subglacial Ecosystem[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2011, 77(14): 4778—4787.
- 61 Yde J C, Barcena T G, Finster K W. Subglacial and proglacial ecosystem responses to climate change[M]//Blanco J, Kheradmand H. *Climate Change—Geophysical Foundations and Ecological Effects*. Rijeka: InTech, 2011: 459—478.
- 62 Musilova M, Tranter M, Bennett S A, et al. Stable microbial community composition on the Greenland Ice Sheet[J]. *Front Microbiology*, 2015, 6: 193.
- 63 Edwards A, Mur L A J, Girdwood S E, et al. Coupled cryoconite ecosystem structure-function relationships are revealed by comparing bacterial communities in alpine and Arctic glaciers[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2014, 89(2): 222—237.
- 64 Stibal M, Šabacká M, Kaštovská K. Microbial communities on glacier surfaces in Svalbard: impact of physical and chemical properties on abundance and structure of cyanobacteria and algae[J]. *Microbial Ecology*, 2006, 52(4): 644—654.
- 65 Lutz S, Anesio A M, Raiswell R, et al. The biogeography of red snow microbiomes and their role in melting arctic glaciers[J]. *Nature Communications*, 2016, 7: 11968.
- 66 Van Campo E, Guiot J, Peng C. A data-based re-appraisal of the terrestrial carbon budget at the last glacial maximum[J]. *Global and Planetary Change*, 1993, 8(4): 189—201.
- 67 Bárcena T G, Yde J C, Finster K W. Methane flux and high-affinity methanotrophic diversity along the chronosequence of a receding glacier in Greenland[J]. *Annals of Glaciology*, 2010, 51(56): 23—31.

- 68 Bárcena T G, Finster K W, Yde J C. Spatial patterns of soil development, methane oxidation, and methanotrophic diversity along a receding glacier forefield, Southeast Greenland[J]. Arctic, Antarctic, and Alpine Research, 2011, 43(2): 178—188.
- 69 Nemergut D R, Anderson S P, Cleveland C C, et al. Microbial community succession in an unvegetated, recently deglaciated soil[J]. Microbial Ecology, 2007, 53(1): 110—122.
- 70 Kandeler E, Deiglmayr K, Tschirko D, et al. Abundance of *narG*, *nirS*, *nirK*, and *nosZ* genes of denitrifying bacteria during primary successions of a glacier foreland[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2006, 72(9): 5957—5962.
- 71 Schmalenberger A, Noll M. Shifts in desulfonating bacterial communities along a soil chronosequence in the forefield of a receding glacier[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2010, 71(2): 208—217.

PROGRESS OF DIVERSITY OF ECOSYSTEMS BENEATH POLAR GLACIERS AND THEIR RESPONSES TO CLIMATE CHANGE

Ma Hongmei¹, Yan Wenkai², Cheng Yongqian³, Zhang Yu², Xiao Xiang²,
Shi Guitao¹, Sun Bo¹, Li Yuansheng¹

¹ SOA Key Laboratory for Polar Science, Polar Research Institute of China, Shanghai 200136, China;

² Scholl of Life Sciences and Biotechnology, Shanghai Jiao Tong University, Shanghai 200240, China;

³ Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012, China)

Abstract

Investigation of the characteristics and adaptive strategies of life beneath ice sheets and glaciers is at the forefront of polar research. Many studies have reported that liquid water and organic matter coexist in subglacial regions, providing a suitable microbial habitat. Furthermore, the presence of microbes beneath polar glaciers can modulate geochemical weathering processes, although this is likely to be affected by climate-forced environmental changes. Considering the diversity of ecosystems beneath polar glaciers and their responses to climate change, this study elucidated the microbial characteristics, their possible origins, the mechanisms of the biogeochemical processes occurring beneath polar glaciers, and the influences of subglacial microbial life on the C and N cycles. The objective was to provide a reference resource for future subglacial research.

Key words beneath polar ice sheet/glacier, microbial life characteristics, biogeochemical weathering, climate change