

深海的化能自养生物

朱仁华

(山东海洋学院海洋生物系)

地球初期缺氧，最早的光能自养生物是原核生物，以 H_2S 为电子源。以后从原核蓝绿藻进化到真核植物，以 H_2O 为电子源，合成副产物不再是硫，而是氧。所以化能自养生物在进

化历程中，应位于绿色植物的光能合成之后（图1）。化能自养生物只存在于少数特殊环境之中。

二千米以下的深海，光线不能透入，光能自养生物无法生存，而表层光合作用形成的初级生产力，也沉不到深处。因而，一般都认为深海是无生命区。然而近年来，美国的海洋科学家在2,500米的深海底，发现了一些裂口（vent），裂口周围生长着密集的底栖动物区系，有的个体大得出奇，它们以化能自养菌为食或共生，有的本身也许还有化能自养的本领。这是地球上唯一的一类生物，是七十年代生物学上的重大发现之一。

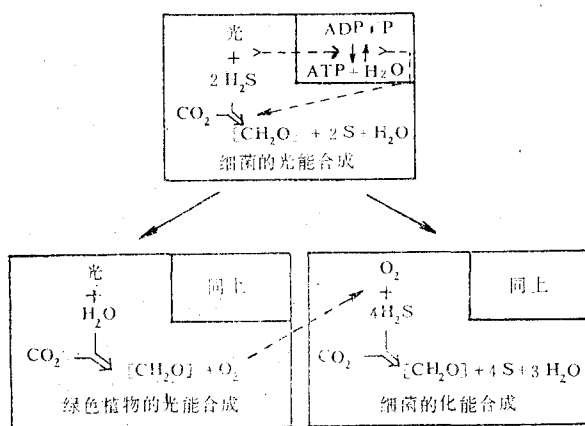


图1 在自养代谢中，化能合成的位置将 CO_2 还原成有机碳（以 CH_2O 表示）所需的能量，除了光，还可以从氧化 H_2S 获得， H_2S 是化能无机营养中有用的电子源。

一、深海裂口的启示

近年来，美国Woods Hole和Scripps海洋研究所等十余个单位的海洋科学家，分别在南美洲的Galápagos扩张中心和东太平洋海隆的北端（图2），对2,500米以下的深海底进行联合考察，发现一些裂口流出热水（17—380℃），裂口周围生长茂密的底栖动物群落，分述于下。

Corliss等（1979）在南美洲Galápagos岛附近的Galápagos断裂（rift），进行裂口的底质和水文调查，该处水深约2,500米，裂口流出的水温高达17℃，外底层水温为2℃。裂口水流速为2—10厘米/秒。用深水拖曳自动像机，沿海脊轴照相，发现一些形态特异的蛤壳图形。后来采得的动物，有蛤类、贻贝类、笠贝类（limpets）和管棲蠕虫等。

蛤是一种特殊的Vesicomidae科动物，有较广的地理区域分布和深度分布（>3,000米深）。体长几毫米至150毫米。而在一活性裂口

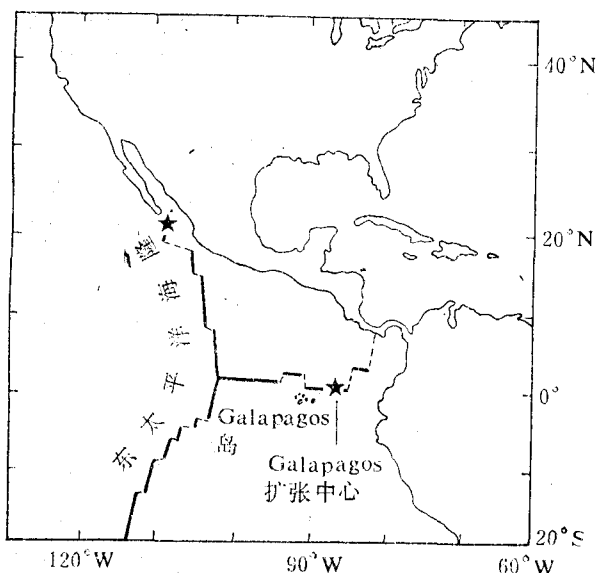


图2 活性裂口区的位置

区, 蛤特大, 长约150—300毫米。

贻贝为贻贝科的新属新种, 在解剖结构上, 不同于浅水种和已知的深水种, 在Clam-bake裂口处很多, 平均长度在100—150毫米; 而在Oyster Bed裂口处仅长7—53毫米。

笠贝为腹足类的新种, 像是Calyptraeidae科的, 有特殊的结构特征, 与较原始的软体动物亲缘关系相近。有些新种的鳃特大, 表明它像Calyptraeidae那样, 用来滤食。它们大多附于岩表。

管栖蠕虫属于须腕动物门、Vestimentifera目。这门动物多数栖于海洋深处。Vestimentifera目是最大的须腕动物, 较大热水种的几丁质外管, 长338毫米、直径25毫米, 并有一个联合的羽状触手(a plume of fused tentacles), 能从管中伸出, 估计用于呼吸作用。这些动物无消化道, 亦未发现其它的消化体系, 它们直接生活在从裂口流出温水的岩石上。

美国海隆规划组(RISE Project Group, 1980), 对东太平洋海隆(图2)进行了地球物理等实验。发现有1000米宽的火山带, 活性热流裂口带较狭, 宽200—300米, 长约7,000米, 至少有25个裂口。这些裂口大致可分两类。(1)东北部为温水裂口(warmwater vents), 水温5—20℃, 流速为每秒几厘米, 裂口水清, 外围的生物群落类似于Galápagos断裂处裂口。(2)西南部是有硫化物护堤的热水裂口(sulfide mound hot-water vents)。水从烟囱(chimney)状结构中流出, 烟囱高1—5米, 15×30米大。裂口喷出的颗粒物, 形成烟雾状, 因而分成黑烟囱和白烟囱两类。黑烟囱上无生物。白烟囱被蠕虫管覆盖, 并滋生着蠕虫和蟹类。白烟囱的形状各异, 有烟囱状、小丘状和球状的“雪球”。水温32—330℃, 乳白色的流出水中含白色颗粒, 沉积于烟囱周围。“雪球”有一些特异的生物学特征, 由多毛类(大概是一新种)的管道覆盖于裂口端部, 成为海绵质状, 雪球基部斜面上还有蟹、Branchyurans和鳗样的Ophidiid鱼, 还有一种原

始的茗荷儿Scalpellid barnacle。

二、化能自养菌—— 深海的初级生产力

ALVIN号潜艇在裂口采集乳状浅兰色水样, 经过滤后, 用表面荧光显微镜和电镜观察, 证明是形态上较均匀的细菌, 且分裂期的细菌细胞占较高的比例, 说明裂口处正是细菌活性生长的场所。无色硫细菌氧化 H_2S 第一个产物是元素硫, 有的将硫储于胞内, 有的排出胞外。元素硫还可氧化成硫酸盐。滤膜上还能观察到许多细菌的细胞簇, 代表了附生于岩缝、底表的细菌丛碎片。从潜艇的舷窗中经常能看到一些须鳃鱼, 头钻入活性裂口摄食细菌丛。

离裂口上部一米处采得水样, 用表面荧光显微镜测得细菌的平均密度, 为 $5 \times 10^5 - 10^6$ 个细胞/毫升海水。由于裂口水常与外周的冷海水混合, 造成稀释, 细菌密度有较大的涨落。因而, Corliss等(1979)报道的细菌密度为 $10^8 - 10^9$ 个细胞/毫升海水。若细菌的平均重量为 10^{-12} 克, 则裂口水中细菌浓度为0.1—1克/升海水。

离活性裂口几米远处, 采得贻贝碎片, 作扫描电镜观察, 发现外表被直径小于1微米的小球结构(类似于地球化学家所称的微结核)覆盖, 还有许多圆锥形细丝相连成串。这些长细丝与菌丝的大小、外形相仿, 它们从各自的细菌细胞长出, 很可能属于柄细菌类。贻贝上观察到的“微结核”结构, 也在裂口附近的管栖蠕虫的外管表面发现。样品贮存数月后, 刮取的表面物中, 有像生丝微菌属和柄杆菌属的细菌。

从裂口取回的水样, 进行纯培养, 已获得约200种菌株, 多数以氧化硫化氢和硫代硫酸盐作能源。从分离株的形态、生理特征表明, 化能合成的硫细菌是裂口区特别丰富的细菌群系。有些分离株能在缺氮培养基上生长, 属需氮微生物。

在全部裂口样品中，ATP和AT的浓度都很高，ATP平均为500毫微克/升，AT平均为1445毫微克/升，说明活的微生物群系很丰富。若微生物的C:ATP比例，平均以200—500换算成活生物量碳(C)，则每升裂口水的微生物细胞碳，大约是100—250微克，与多数深海相比，每升海水含有的总颗粒有机碳(生物的非生物)低于10微克，而其中绝大多数(≥95%)为非生物颗粒物。裂口水中高浓度的活细胞碳(由ATP决定)、以及微生物细胞低的C:N比(≈3—5)，表明这种颗粒有机碳，是摄食生物的优良食物源。

60%以上的ATP生物量存在于≥12微米的颗粒中。<1毫米的较大颗粒约为0.8—3.1微克ATP/克干重。说明微生物细胞大部分以簇状或与非生命颗粒结合的形式存在。有机碳如此分布，有利于各种滤食动物摄取。

裂口水的微生物ATP生物量(501毫微克ATP/升)，比同一地区2400米“对照”深水(1.5毫微克ATP/升)高334倍；比同一地区表水高3.9倍，说明裂口区存在很高的初级生产力。

在微生物细胞中，GTP:ATP的比例与生长速率成正比，所以GTP:ATP可作为细胞生物合成速率的指标。Galápagos裂口微生物群系的GTP:ATP比例，比南加利福尼亚近岸潮间带沉积物高5—10倍；而Galápagos裂口区上层表水(50—100米)，GTP:ATP比为 0.16 ± 0.08 — 0.17 ± 0.09 ，也比裂口水低得多。水深>500米处，GTP一般都测不出来($GTP:ATP \leq 0.075$)。以上说明，裂口微生物生长的速度，高于表层微生物。在实验室和现场的生长速度试验，都证实了上述结论。

三、动物中的化能自养酶类

在裂口水和外周海水的混合区， H_2S 等硫化物的浓度较高(H_2S 为160微米)，而vestimentifera目蠕虫群落，往往也存在于这些区域，从群落的生境考虑，这些蠕虫有可能像化能自养菌那样，利用还原硫化物为营养来源。

Felbeck观察了蠕虫(*R. pachyptila*)的营养体(trophosome)组织，它占据了体腔的大部分，营养体中还存在着一些元素硫的结晶。说明该蠕虫可能存在像硫细菌那样的代谢反应：氧化硫化氢形成元素硫，同时产生生物学上有用的ATP能量。为此，他们从营养体的提取液中，分析了参与硫代谢的酶类，并与蠕虫的肌肉组织作比较。蠕虫采自Galápagos裂口，营养体和肌肉提取液中，与硫代谢有关的酶的分析结果，如表1所示。营养体的硫氰酸酶(EC2,8,1,1)、腺嘌呤-5'-磷酸硫酸酯还原酶(即APC还原酶、EC1,8,99,1)和ATP硫酸化酶(EC2,7,7,4)的试验，都是正反应。而腺嘌呤二磷酸硫酸化酶的试验为负反应，其原因可能是组织冰冻保存而造成变性。

营养体组织中，除存在硫代谢的一些酶以外，用两种分析方法试验，都证明还存在着calvin循环的酶：核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶(EC4,1,1,39)和核酮糖-5-磷酸激酶，这是calvin循环中两种 CO_2 固定的特征性酶，结果见表1。这两种酶的活性都很高。

*R. pachyptila*的肌肉组织中，都未能测得上述营养体的硫代谢和calvin循环的全部酶活力。综合营养体中存在的上述化能自养酶类，可得出初步结论：该蠕虫能氧化还原硫化物，并将产生的ATP和还原能力，用来固定和还原 CO_2 。可是calvin循环的酶一般不存在

表1 硫代谢酶和 CO_2 固定酶的活性
(活性以每克湿组织的国际单位数表示)

酶	活 性		
	营 养 体		肌 肉
	蠕虫 1	蠕虫 2	
硫氰酸酶	4.0	7.6	0
腺嘌呤-5'-磷酸硫酸酯还原酶	15.0	23.3	0
ATP硫酸化酶	17.0	74.0	0
核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶	0.15	0.22	0
核酮糖-5-磷酸激酶	4.3	19.0	0

裂口处*R. pachyptila*组织中，测定某些硫代谢酶和calvin循环 CO_2 固定酶的活性。

于动物细胞；而硫代谢的酶也不存在于多数动物中，即使某些对硫化物有解毒能力的动物，也只是以极低的活性出现。因而这些化能自养酶类是存在于动物之中，为细胞的DNA所编码，还是存在于营养体的共生菌之中值得研究。

表2所列几种动物三类酶的活性，虽不能完全代表原生境的真实活性，但说明了这些动

物能利用硫化物的能量，驱动CO₂固定，进而合成糖类，并能使硝酸盐还原成氨，从而可能形成有机氮化物。这些酶的活性不可能来自某些共生菌。某些具有解毒能力的动物组织中，尽管也有一些与硫代谢有关的酶，但酶的活性很低；解毒动物中没有calvin循环和硝酸盐还原的酶，这些酶仅限于植物和某些细菌。动物与光合菌共生的可能性，亦可排除，因表2所

表2 calvin循环酶、硫和氮代谢酶的活性

动物种(门)和生境	calvin循环酶		硫代谢酶			氮代谢酶
	核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶	核酮糖-5-磷酸激酶	ATP 硫酸化酶	腺嘌呤-5-磷酸硫酸酯还原酶	硫氰酸酶	硝酸盐还原酶
深海裂口(硫化物160 μ M) <i>Riftia pachyptila</i> (须腕动物)	0.22	19.0	74.0	23.3	7.6	0.07
<i>Riftia</i> sp. (Guaymas海盆)	1.13		133.0	30.1	5.2	0.34
<i>Calypptogena magnifica</i> (软体动物)	0.4					
未定名的裂口贻贝(软体动物)	0.05					
断层裂口(圣地亚哥海槽) <i>Lamellibrachia barhami</i> (须腕动物)	0.4		30.0			
<i>Calypptogena pacifica</i> (软体动物)	0.6		25.0			
污水排放口(硫化物0.4—1.3mM) <i>Solemya panamensis</i> (软体动物)	2.4	4.4	77.0	4.1	0.7	0.23
<i>Parvilucina tenuisculpta</i> (软体动物)	0.01		3.8			0.08
Santa Barbara 海盆(硫化物8mM) <i>Lucinoma annulata</i> (软体动物)	0.1	1.25	0.6		18.0	

用的试验动物，都生存于缺光的环境。

表2中全部vestimentifera目管栖蠕虫，

都含有一种以上自养酶的活性。在分析酶活性时，发现自养酶只存在于营养体，营养体组织

占体腔的大部分。*R. pachyptila* 的营养体内, 含有高密度的原核细胞, 每克湿组织中有 10^9 个原核细胞。新鲜的营养体内, 核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶的活性很高, 相当于新鲜菠菜中核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶的活性。说明管栖蠕虫的营养体, 是化能自养的重要组织器官。测定蠕虫营养体和肌肉中 ^{13}C 和 ^{12}C 的含量, 两者的 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 比一致, 说明营养体可固定足够的 CO_2 , 供蠕虫其余组织的营养所需。

表2能测得自养酶活性的双壳类动物: 二种蛤 (*Calyptogena magnifica* 和 *C. pacifica*) 和一种未定名的贻贝, 都是热流裂口的双壳类。它们很可能有 *R. pachyptila* 那样的自养方式, 或者至少可维持一部分生活所需的营养。这些裂口双壳类和其它含自养酶的双壳类(表2)一样, 酶的活性仅限于在鳃组织有。凡含自养酶的鳃, 大而肥, 且色深; 而不含自养酶的双壳类动物的鳃, 恰好相反, 小而色又浅。

在非裂口的双壳类动物中, 有一种蛤 *Solmya panamensis*, 它像该属的其它动物一样, 消化道大大萎缩, 有些个体完全失去了消化道。关于它们的营养方式, 曾引起争论。从表2测得的六种酶活性, 说明它能利用硫化物氧化产生的能量, 驱动化能自养代谢。它的营养方式争论, 就迎刃而解了。还应指出, 当流型 (*current patterns*) 改变时, 这种蛤 *S. pa-*

namensis 的群落就会消失。例如, 在加利福尼亚, 近 Whites point 处, 因污水排出使沉积物氧化, 从而也使硫化物消失时, 这种蛤的群落也跟着消失了, 说明这种蛤的存在, 与环境中的硫“营养”密切相关。

四、结 语

生活在深海裂口处含硫和氧环境的生物, 它们的化能自养作用, 仅发现几年。有关动物的生活习性和化能无机营养, 还存在不少问题, 需要解决。例如, 每个活性裂口存在的寿命很短, 沿海脊轴观察, 有几处是死裂口区, 那里有许多死蛤壳, 并在缓慢溶解。用放射性元素的方法, 测得贝壳的年代约为10—20年, 相当于活性裂口存在的寿命。因而, 这些裂口动物如何定向、迁移和增殖的问题, 需要去解答。另外, 这些动物究竟是化能自养, 还是与硫氧化菌共生, 需要有更充分的证据来证实。化能自养的机理有待深入研究来阐明。

尽管如此, 但至今可得到的结论是, 在富含硫环境中的动物, 它们不仅能忍受这些有害的生境, 而且还能利用硫化物的能量, 驱动 CO_2 固定, 减少了对光合固定碳的依存性, 因而形成了与众不同的生态习性。化能自养生物的发现, 为动物学、微生物学、生态学和生化学提出了一个新的研究领域。