

海山微生物多样性研究进展

刘杰¹, 孙雅雯¹, 郭昱东¹, 张德超²

(1. 青岛科技大学 海洋科学与生物工程学院 生物工程系, 山东 青岛 266042; 2. 中国科学院海洋研究所 海洋生物分类与系统演化实验室, 山东 青岛 266071)

摘要: 随着深海海山区域生物多样性的发现, 人们越来越关注深海微生物的研究。海山山脉火山活跃部分具有非常广泛的特殊微生物栖息环境, 因此成为人们研究海山微生物多样性的热点。但从现有报道来看, 我们对海山微生物的了解还很少。作者主要针对海山、尤其是西太平洋深海海山的类型及其微生物群落(包括对铁、硫循环起指示作用的特殊群落)的研究进展进行综述。在这些研究中, 通过基于 SSU rDNA 克隆测序、T-RFLP、系统发育比较等培养与非培养分析手段发现, 西太平洋深海火山活跃海山周围具有比较高的环境多样性与特殊微生物类群多样性, 其中 ζ 变形菌纲(ζ - proteobacteria)和/或 ϵ 变形菌纲(ϵ - proteobacteria)微生物是最普遍的种类。这些研究对于进一步开展其他海山的地质形成过程及微生物栖息环境与类群研究具有较大的指导意义。

关键词: 西太平洋; 深海海山; 微生物类群; 多样性

中图分类号: Q346 文献标识码: A 文章编号: 1000-3096(2017)01-0123-08

DOI: 10.11759//hykx20160129006

海洋学家将高于海底地面 1 000 m 以上、而山顶处于海平面以下几百至几千米的山定义为海底山 (Seamount, 简称海山)。2011 年, 全球海洋深测资料显示已经有 33 452 座海山被确定, 其中大部分海山坐落于太平洋^[1]。海山是由海底火山所形成的, 在其不断升高过程中, 强烈的火山作用导致各种不同火山热液口环境的形成, 这为新生命的存在提供了可能。火山活跃的海山仅占有所有海山中的很小一部分, 而古老海山尽管火山活动减弱或已静止, 但仍可作为岩石地幔地下层与海洋之间液体交换的通道^[2], 从而为深层或海底微生物群落提供营养物质^[3-4]。当海山升高到一定高度后(比如高于海底 1 000 m), 则能够影响到海洋的环流与交汇, 因而微生物可在此进行群落聚集性摄食营养物质^[5]。据估计全球有超过 100 000 座海山高度达到或超过 1 000 m^[6], 如此数量预示着可能会影响到海洋生物的栖息环境。绝大部分海山的形成与发生与地壳中的地质构造过程有关, 例如岛弧就是一连串来自会聚板块的海下山脉; 而地壳热泉或地幔热柱驱动的水下火山则是海山的另一来源(如太平洋夏威夷群岛和大西洋亚速尔群岛的海底海山)^[7]。

深海微生物具有比较突出的抗极端环境等特性(如耐低温、高压和高 pH)。在许多寒冷、相对静止的深海海底沉积物中长期生存着大量异养微生物; 而有火山活动的海山, 因其比离散板块边界形成的

大洋中脊具有更加不均一的理化性质, 因而成为一个动态的、可为大量生物生长提供特殊栖息环境的代表。由于人们对海山微生物的活动在生物地球化学循环中所扮演的角色还不十分了解, 因此研究源于不同地质过程形成的海山及其相应的微生物类群与栖息环境, 将具有很大的指导意义。

海底火山热液口作为微生物活动的栖息地, 极大地改变了人们对地球生命的认识, 同时也拓宽了人们对太阳系以外存在生命迹象的想象。火山热液口的标志性特征是黑烟囱和大型生物的存在。黑烟囱翻滚着过热水蒸汽, 含有一些硫、铁矿物质, 大型生物通过与其共生的细菌提供能量, 而细菌则可利用从火山口流出的硫化物生存。

深海生态系统的多样性重新改变了人们对深海极端生命的思考。近 30 年来对热液口的研究以及大量好氧或厌氧代谢性细菌和古菌的发现, 使我们对

收稿日期: 2016-01-29; 修回日期: 2016-06-07

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(XDA11030201); 中国科学院海洋研究所“一三五”专项资助(2012IO060105)

[Foundation: Strategic Priority Research Program of the Chinese Academy of Sciences, No.XDA11030201; “135” fund of Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, No. 2012IO060105]

作者简介: 刘杰(1963-), 男, 山东泰安人, 博士, 硕士生导师, 目前主要从事环境(海洋、极地)微生物多样性的研究与应用, E-mail: jieliu1301@sina.com.cn; 张德超, 通信作者, E-mail: zhangdechao@qdio.ac.cn

热量影响生命有了更进一步的认识^[8]。这些自养或异养微生物正是结合此处特殊的地球化学、温度和压力等条件,形成了一套独特的能量利用方式^[9-10]。另外,含有大量丰富营养物质的海山渗透通道液体,不仅流经体积相对较小的渗透性地壳中,而且还可通过洋壳的海水循环有助于微生物的活动^[11-12],例如具有典型火山系统的活跃海底弧形火山即是如此。另一个研究热点是有关深海地表以下微生物的生活能力,这涉及有机、无机化学反应以及与深层地表下生物圈中微生物群落相关的地质过程。尽管从陆地几千米深层钻探中,已令人惊奇地发现了能利用来自水和岩石矿物质互相作用为能量来源的微生物群落^[13-14],但目前人们对它们之间互相联系的复杂性还知之甚少^[15-16],认识仅局限于微生物的系统发育多样性以及它们在深海生物圈里的代谢活动程度。在海洋中,对古老沉积物的深海钻探已从海底以下几百米处发现生活的细菌和古菌^[17-18],然而要从坚硬、断裂的海底岩石上进行钻探则非常困难,所以人们对生活在大洋地壳中的微生物了解不是很多。而作为海底以上地壳延伸的海山则使得对底层岩石的采样变得更加容易,再加之海山可以作为海洋和大洋地壳之间液体交换的渗透性通道^[19],因此将海山作为发现海洋微生物多样性与丰度的一个新研究前沿是值得考虑的。

目前人们对海山微生物、尤其是其群落结构与多样性方面了解的不多,但有限的前期研究已部分解释了微生物存在于海山栖息地的多样性,反过来也证明了形成海山独特性的各种地球化学与水文条件。考虑到海山生态系统惊人的多样性,目前对海山微生物群落类型做明确的表述还为时过早。然而一些关于海山微生物分布类型的研究结果正在出现。下面仅对太平洋(尤其是西太平洋)有关海山微生物及其栖息环境的多样性研究进行综述。

1 罗希海山(Loihi Seamount)

罗希海山位于夏威夷大岛屿东南 35 km 处,山顶距海底接近 4 000 m。1988 年 Karl 等^[20]首先在罗希海山的培利火山口(Pele's Vents)顶部附近发现了铁含量丰富的微生物垫,其细菌的形态主要呈刀状。然而 1996 年的火山爆发导致该火山口被破坏形成了山口深坑,因此导致微生物垫及大型海底生物明显消失。原因主要是由于火山流液中含有高浓度的可溶性二氧化碳(300 mmol/L)、亚铁离子(50~750 $\mu\text{mol/L}$)

以及低氧浓度(仅有饱和海水的 10%~15%)^[21-22]。1996 年火山爆发之前的研究表明,微生物垫的组成主要是 ϵ 变形菌纲(ϵ -proteobacteria)的卵硫细菌属(*Thiovulum*),同时新发现的 ζ 变形菌纲(ζ -proteobacteria)的发硫菌属(*Thiothrix*)也存在^[23]。 ζ 变形菌纲是 Emerson 等^[24-25]于 2007 年在对一株从罗希海山微生物垫中分离得到的菌(*Mariprofundus ferrooxydans*)进行鉴定后建立的,因此成为变形菌门里的第 6 个新纲。该菌株属于嗜中性铁氧化化能自养细菌,可把 Fe^{2+} 氧化 Fe^{3+} 并固定 CO_2 。该菌生长时会产生一种主要由氢氧化铁组成的茎状结构,当细胞中的铁氧化反应产物消失后该结构依然存在^[25]。此结构是一些罗希海山微生物垫的共同特征,因此可作为铁氧化细菌存在的形态鉴定诊断指示。另外,这株新菌与 16SrDNA 系统发育关系最相近的可培养模式菌株海噬甲基菌(*Methylophaga marina*)的序列相似度仅有 85.3%。

Rassa 等^[26]于 2009 年研究表明, ζ 变形菌纲主要是罗希海山周围或里面喷口地带的菌群类型,而 ϵ 变形菌纲则主要出现在温度更高($>40^\circ\text{C}$)的火山出口处,表明微生物垫中的微生物具有时空上的不一致性。利用末端限制性片段长度多样性分析技术(T-RFLP)对从罗希海山采集的多个微生物垫样品进行了深入分析后发现,罗希海山具有 Loihi Groups 1 和 Loihi Groups 2 两个明显的微生物类群。其中以铁为基础的 Loihi Groups 1 主要由 ζ 变形菌纲组成,而以硫为基础的 Loihi Groups 2 则主要由 ϵ 变形菌纲组成。这两个类群微生物的分布与地球化学及温度有关。其中 Loihi Groups 1 普遍存在于温度较低(中值温度为 23°C)、可溶性 Fe^{2+} 含量浓度较高的火山出口中;而 Loihi Groups 2 则存在于温度较高(中值温度为 77°C)、 H_2S 和 Fe^{2+} 浓度均较高的火山出口中,且具有较高的微生物类别多样性。因此可以推论,Loihi Groups 1 会随着铁氧化细菌(属于 ζ 变形菌纲)数量的不断增多而增多,Loihi Groups 2 会随着硫氧化细菌(属于 ϵ 变形菌纲)数量的不断增多而增多。另据报道,在罗希海山 Fe^{2+} 还原菌估计达每毫升 10^3 个细胞^[27];而这些海底玄武岩微生物群落可能起源于其周围的海水和沉积物,经历几千年演变成了相应的土著菌群。因此说是矿物质(而不是地理环境)最终决定微生物的群落结构^[28]。

2 Axial 海山(Axial Seamount)

Axial 海山位于太平洋东北部 Juan de Fuca 洋中

脊的中心部位, 高约 1 100 m, 1998 年火山爆发后被广泛研究^[29]。该火山热液口流出液的 pH 值比周围海水低且富含氨(是加拉帕戈斯群岛相似火山口含量的 5 倍、普通海水的 580 倍), 岩浆系统温度大约在 300~500°C。尽管 Axial 火山热液口的温度和组成在过去时间里发生了许多变化, 但却总是微生物群落的聚集地。其中最普遍的是 ϵ -变形菌纲、产甲烷球菌属 (*Methanococcus*) 中的嗜嗜热菌以及广古菌门 (Euryarchaeota) 中的古菌。另外, Stewart 等^[30]于 2015 年从该海山火山口流出液中筛选出一株极端嗜热产甲烷菌 (*Methanocaldococcus bathoardescens*)。Kennedy 等^[31]曾用光学电镜、扫描电镜 (SEM) 和 x 射线衍射观察发现, 来自 Axial 海山火山喷口扩散流位置的微生物明显具有与 ζ 变形菌纲细菌类似的铁结壳茎状结构特征。他们采用 T-RFLP 法研究发现, 该火山喷口的 ϵ 变形菌纲占绝大多数, 只有少量细菌属于 ζ 变形菌纲, 这与罗希海山所具有的 2 个明显细菌类群相一致。

3 马奴亚岛群 (Manua) 的 Vailulu'u 海山

Vailulu'u 海山是位于太平洋西南部萨摩亚群岛 (Samoa) 东部 45 km 的一座活火山。该海山热液中富含氧化铁絮状物及硫化物^[32]。2009 年 Sudek 等^[33]采用培养和非培养的方法对 Vailulu'u 海山的微生物进行了分析。其中标准克隆文库 (SSU rDNA) 分析结果表明, 绝大部分克隆子属于 ϵ 变形菌纲, 但也有少量 ζ 变形菌纲的克隆子被检测到。此外, 2009 年 Connell 等^[34]还发现了包括酵母菌几个种在内的真菌群落结构的多样性, 其主要与铁离子垫和 Vailulu'u 海山的玄武质岩表面相关。与罗希海山不同的是, Vailulu'u 海山顶部火山口具有复杂的循环模式, 这为许多大型动物群落 (包括虾和鳗鱼) 提供了栖息地。其中存在一种死亡深沟, 鱼和其他大型动物陷入其中会因缺氧窒息死亡, 这就为厌氧细菌提供了食物来源。然而目前人们对 Vailulu'u 海山中支持大型动物特殊营养物质的动态以及作为主要生产力的细菌等情况还不了解。

4 Suiyo 海山 (Suiyo Seamount)

Suiyo 海山是一座位于日本附近西太平洋的活跃海底火山, 其顶部有 200~300 m 深的火山喷口, 伴随着富含硫化氢和甲烷的热液^[35]。很多嗜热细菌和

古菌从 Suiyo 海山中分离得到, 包括能利用氢气作为能源的新型化能自养细菌^[36-37]以及在厌氧条件下能利用氢气和硫代硫酸盐的古菌^[38]。2004 年 Sunamura 等^[39]从 Suiyo 海山内热液羽流中鉴定出 2 种主要普通硫氧化细菌类型, 其中 SUP01 group 属于 ϵ 变形菌纲、SUP05 group 属于 γ 变形菌纲。这两种类型的微生物约占整个热液柱细菌的 66%, 且与周围海水里的明显不同。如此之大的比例说明, 是火山口液体柱的流体动力学促成了这两类群微生物的生长。 γ 变形菌纲的细菌 (包括硫微螺菌属 (*Thiomicrospira*) 和食碱菌属 (*Alcanivorax*)) 在所有的热液和钻孔样品中均有发现, 然而许多样品中也发现了 ϵ 变形菌纲细菌和一系列不同的细菌表型^[40]。另外, 2007 年 Elsaied 等^[41]还对 Suiyo 海山和马里亚纳 (Mariana) 海山有关整合酶与整合子基因 (一般被认为是不相关细菌类群之间的横向基因转移) 的多样性与分布进行了研究。他们发现这些基因家族的很多新成员在两个地点均存在, 表明两地点不同细菌之间的基因交换可能是比较普遍的。

5 马里亚纳弧海山 (Mariana Arc Seamount)

马里亚纳群岛位于西太平洋, 人们对该群岛海底火山的考察具有许多新发现, 并为此促使美国政府建立了马里亚纳群岛海沟海洋国家博物馆。2007 年 Embley 等^[42]首次发现, 覆盖光能合成薄壳状红藻的丝状微生物垫是与珊瑚互相重叠的。利用分子指纹图谱方法对紧挨白色烟囱火山口 (带二氧化碳水滴) 的白色絮状微生物垫进行分析时发现, 每个火山口的微生物组成都是独特的, 表明在这些生态系统中的微生物群落具有较高的多样性。2008 年 Davis 等^[43]经过 T-RFLP 研究, 表明这些生态系统中的大部分微生物群落是化能自养的, 属于 ϵ 变形菌纲 (Mariana Cluster III) 或者 ζ 变形菌纲 (Mariana Cluster I)。但有趣的是, 尽管有些海山的环境条件非常极端, 但细菌总是比古菌占有优势, 古菌群落均不超过 13%。

早在 2006 年 Nakagawa 等^[44]的研究就表明, 在马里亚纳群岛海底火山烟囱表面和内部样品中, 微生物群落主要是 ϵ 变形菌纲中一些好氧化氢/硫、厌氧氧化氢以及还原硫的化能自养菌, 并且其中古菌不到 2%。

上述研究表明, 马里亚纳群岛海底火山的 ϵ 变形

菌纲细菌具有高度系统发育多样性和普遍的代谢潜能,这与海山火山口微生物群落主要是由 ϵ 变形菌纲或 ζ 变形菌纲细菌所组成的普遍模式相吻合。总之,伴随着马里亚纳群岛海底火山日益增多的火山活动、物质来源不断减少所造成的不均一性以及所形成的复杂地球化学热液体系,马里亚纳群岛海山将成为细菌生物多样性的研究热点^[43]。

6 汤加弧海山(Tonga Arc Seamount)

人们利用潜水艇沿着位于西南太平洋的汤加岛弧周围发现了 2 座浅水火山,其中一座火山位于 385~540 m 深处,火山出口温度较高(245~265 $^{\circ}$ C),另一座火山则表现出更广泛的扩散出口(30~70 $^{\circ}$ C)。然而这两处均广泛存在着与氢氧化铁矿物质外壳有关的丝状微生物垫区^[45]。利用透射电子显微镜(TEM)观察采集的水铁矿样品时发现,其中细菌的结构与 *Mariprofundus ferrooxydans* 很相似,由此证明氧化铁是其生命所必需的^[46]。分子生物学分析表明,两处火山相似样品中存在着许多具有较高相似性的 ζ 变形菌纲表型类群。

7 克尔玛德克弧海山(Kermadec Arc Seamount)

2001 年 de Ronde 等^[47]探索发现,位于西南太平洋、地球上最长的海底岛弧“克尔玛德克~汤加岛弧”包含着系列的海山。其中 Brothers volcano 火山是克尔玛德克岛弧中活跃的一部分。从 67 $^{\circ}$ C 火山口低圆锥地点采集到一块覆盖元素硫和白色微生物垫的英安岩熔岩,经对其研究发现,其最主要微生物类群是 δ 变形菌纲(大部分是硫还原细菌),同时有 5% 的克隆文库是 ϵ 变形菌纲的克隆子^[48]。另外,对 Clark 和 Tangaroa 两处广泛分布絮状氧化铁区域(几十到上百平方米)的海山研究发现,这些微生物垫在形态学上与罗希海山以及其他地方发现的生物氧化物很类似。上述 3 个微生物垫中均可检测到 ζ 变形菌纲类群,然而它们的克隆文库却主要由 ϵ 变形菌纲的成员组成。

对克尔玛德克岛弧周围海山的研究表明,我们可能对与海山相关的铁氧化细菌群落还不完全了解。它们要么存在着一群至今未培养的属于 ϵ 变形菌纲的铁氧化菌(容易形成絮状铁微生物垫),要么属于 ζ 变形菌纲的铁氧化菌是快速增长微生物垫中唯一活跃的微生物^[49]。

8 南查莫罗(South Chamorro)和其他马里亚纳前岛弧海山(Mariana Forearc Seamounts)

马里亚纳岛弧包含着系列蜿蜒的泥火山。这些泥火山高 2 000 m 左右,直径可到达 50 km^[50]。火山顶部经常会有 pH 值达 12.5、比海水更新鲜的高碱性泉水形成,并可传送到海底^[51]。南查莫罗海山就有很多这样的活跃山顶泉水(此处也是海洋钻探项目 ODP 的聚焦点)。对该区域的调查发现,在海山表面和深处海底均存在着微生物的多样性和群落结构。一般来说,这些高碱性液体具有高含量的硫化物、但几乎不含硫酸盐的特点,因此更有利于由古菌主导的厌氧甲烷氧化(AMO)和硫还原过程^[52]。而马里亚纳弧泥火山却提供了独特的生物地球化学视角。观察俯冲板块的液化和上冲板块的蛇纹石形成过程,可以了解到为地表表面极端古菌群落提供能量的机制,同时该环境也可为调查地表以下极端嗜碱微生物的系统发育多样性和生态重要性提供良好的机会。例如海杆菌属嗜碱菌(*Marinobacter alkaliphilus*)就是从 ODP 位置 1 200 m 的海底泥中被分离到的;*Crenarchaeota* 类群以及 *Euryarchaeota* 类群的 *Methanobacteria* 和 *Methanosarcinales* 等也均被基于 PCR 的分子生物学方法从南查莫罗海山海底蛇纹石化泥中检测到^[53]。

不断有证据表明, ϵ 变形菌纲或 ζ 变形菌纲微生物是火山活跃的海山表面热液环境中最普遍的类型,而不是海山周围海水的普遍类群。但令人奇怪的是,古菌却没有在海山表面环境样品中广泛存在,而是大量存在于高温烟囱内部和火山活跃海山的厌氧表层液体中^[54-55]。但来自马里亚纳岛弧的泥火山是一个例外,它代表着地球上最极端的碱性环境,主要生长着不常见的古菌^[56]。总之,微生物的群落类型在一定程度上反映了由海山地质过程驱动的潜在地球化学。

如前所述, ϵ 变形菌纲在很大宽度和深度上组成了微生物的系统发育多样性,而那些建立在 SSU rDNA 克隆文库分析基础上的非培养方法也在努力试图描述和培养这些类群的代表。据 Campbell^[57]报道,所有与深海热液口相关的 ϵ 变形菌纲细菌,要么是氧化还原硫型,要么是还原硫型,同时又可氧化氢或甲酸。它们大部分为自养型,但也能兼氧和偶尔异养。例如在罗希海山发现的大部分是 *Sulfurovum*

和 *Sulfurimonas* 属(硫氧化剂), 而 *Nitratiruptor* 类群(氧化氢, 硫还原)也能被检测到^[58-59]。

Fe²⁺丰富的火山扩散出口处发现 ζ 变形菌纲是一件很有趣的事情。自20世纪80年代以来, 最初被假定为由生物造成的明显茎状铁氧化结壳, 后来却经常被发现于来自近代和古代热液点的絮状氢氧化铁沉淀物中^[60]。*Mariprofundus ferrooxydans* 菌株的分离和 SSU rDNA 的分析表明, 它代表着变形菌门(Proteobacteria)中的一个新纲(ζ 变形菌纲)^[61]。最初认为这类微生物是非常少的, 但后来的研究表明, ζ 变形菌纲在铁丰富的海山环境中是大量存在的。但是 *Mariprofundus ferrooxydans* 菌株的培养并不意味着我们已经描述了 ζ 变形菌纲的所有重要特征。实际上, 在大部分海山中 *Mariprofundus ferrooxydans* 可能只代表着一个相对较小的分支。

最近, 有人采用一种独立培养途径的宏基因组及16S rRNA基因克隆文库方法, 对采集自中太平洋海山富钴-铁锰结壳沉积物中的微生物进行了基因组信息及相关生态功能的研究^[62-64]。结果显示, 在富钴-铁锰结壳沉积物中变形菌门细菌和海洋古菌占主要地位, 并且它们编码的蛋白参与了诸如有机酸合成、重金属抗性、应激反应以及硫、氮、金属循环等代谢过程, 尤其是氮循环成为其中的一个重要生物地球化学过程。另外, 在这些研究中还发现了许多水平基因转移(HGT)事件(多数发生在细菌间、少数发生于古菌和植物), 这种高频率的HGT事件及基因组的差异性也许就是深海微生物适应环境的原因所在。2015年 Esther Singer 等^[65]新近对罗希海山海底玄武岩环境微生物群落的系统发育和功能基因分析表明, 这些微生物主要由 α 变形菌纲、 γ 变形菌纲细菌和古菌(Thaumarchaeota)组成, 这些微生物具有广泛的代谢功能潜力(包括固碳、脱氮、异化型硫酸盐还原及硫氧化等), 其中 Thaumarchaeota 古菌在铵氧化方面发挥着重要作用。

另外, 来自罗希海山样品形态学的信息也引起人们的好奇, 那就是除茎状铁氧化结构外, 其他形态类型的铁氧化物也存在。其中一个经常出现的形态就是扁平管状铁氧化结构, 在其顶部末端生长着单一细胞, 当生物分开时, 管分叉成Y型。这些形态结构在罗希海山的海山样品中常见, 在其他地方也占优势。在富含铁离子微生物垫中发现的另一种形态类型是鞘状微生物。尽管它们看上去与普通海水中的铁氧化菌赭色纤毛菌(*Leptothrix ochracea*)很相

像, 但是人们没有鉴定到任何与 ζ 变形菌纲纤毛菌属(*Leptothrix*)相关的种系类型, 推测这些海洋鞘状铁氧化菌可能是呈现会聚性进化的代表。这些系统发育关系很不同的微生物很可能找到了一种普遍策略与铁一起生长, 但这并非意味着所有 ζ 变形菌纲细菌都是铁氧化剂, 它们也有可能利用其他底物生长。

总之, 海山是一个研究微生物生态、进化等基本问题的天然实验室。由于海山在地理上更趋向于彼此分离, 相比于海洋中脊更连续的环境, 微生物在海山之间的移动将会存在更多的障碍。因此, 海山可能是研究微生物群落生物地理学的更加理想之地。但是, 还有一些基本问题需要人们深入研究解决:

(1) 与大洋中脊相比, 常见热液活动海山区的微生物群落是不是有本质的区别? 海山区的铁氧化过程是不是比在扩张中心的大洋脊轴更重要?

(2) 海山的确是观察地表下世界的窗口吗? 海底循环路径是不是对微生物的重新分布有重要作用?

(3) 与海山相关的水柱流体力学, 在多大程度上影响和改变营养物质的分布类型, 从而影响微生物群落的结构和动态?

(4) 海山对全球海洋地理微生物有多重要? 海山在改变地壳和海洋化学方面(包括铁和硫在海洋中的循环)扮演了什么角色? 海山对海洋酸化和全球碳循环的影响究竟如何?

以上问题说明我们对海山微生物生态了解得还很少, 但同时也表明海洋微生物学的研究潜力巨大。研究海山及海山微生物不仅可以增加我们对海洋地质基本形成过程的认识, 也可从中发现新的化合物、活性酶和微生物新类群, 这在生物科技、生物能源以及生物修复等方面均有实际应用价值。另外, 来自海山的微生物可为探索地球生命起源提供重要线索, 它们也许会在太阳系其他可居住区里存在。

参考文献:

- [1] Yesson C, Clark M R, Taylor M L, et al. The global distribution of seamounts based on 30 arc seconds bathymetry data[J]. Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 2011, 58(4): 442-453.
- [2] Wheat C G, Mottl M J, Fisher A T, et al. Heat flow through a basaltic outcrop on a sedimented young ridge flank[J]. Geochemistry, Geophysics, Geosystems, 2004, 5(12): 147-158.
- [3] Cowen J P, Giovannoni S J, Kenig F, et al. Fluids from aging ocean crust that support microbial life[J]. Science,

- 2003, 299(5603): 120-123.
- [4] Huber J A, Johnson H P, Butterfield D A, et al. Microbial life in ridge flank crustal fluids[J]. *Environmental Microbiology*, 2006, 8(1): 88-99.
- [5] Lavelle J W, Mohn C. Motion, commotion, and biophysical connections at deep ocean seamounts[J]. *Oceanography*, 2010, 23(1): 90-103.
- [6] Wessel P, Sandwell D T, Kim S S. The global seamount census[J]. *Oceanography*, 2010, 23(1): 24-33.
- [7] Staudigel H, Clague D A. The geological history of deep-sea volcanoes: Biosphere, hydrosphere, and lithosphere interactions[J]. *Oceanography*, 2010, 23(1): 58-71.
- [8] Takai K, Nakamura K, Toki T, et al. Cell proliferation at 122°C and isotopically heavy CH₄ production by hyperthermophilic methanogen under highpressure cultivation[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(31): 10949-10954.
- [9] Daniel P. Microbiology of deep-sea hydrothermal vents[J]. *Trends in Biotechnology*, 1997, 15(7): 242-244.
- [10] Nakagawa S, Takai K. Deep-sea vent chemoautotrophs: Diversity, biochemistry and ecological significance[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2008, 65(1): 1-14.
- [11] Edwards K J, Bach W, McCollom T M. Geomicrobiology in oceanography: Microbemineral interactions at and below the seafloor[J]. *Trends in Microbiology*, 2005, 13(9): 449-456.
- [12] Staudigel H, Furnes H, McLoughlin N, et al. 3.5 billion years of glass bioalteration: Volcanic rocks as a basis for microbial life[J]. *Earth-Science Reviews*, 2008, 89(3): 156-176.
- [13] White D C, Phelps T J, Onstott T C. What's up down there?[J]. *Current Opinion in Microbiology*, 1998, 1: 286-290.
- [14] Chivian D, Brodie E L, Alm E J, et al. Environmental genomics reveals a single-species ecosystem deep within earth[J]. *Science*, 2008, 322(5899): 275-278.
- [15] Gold T. The deep, hot biosphere[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1992, 89(13): 6045-6049.
- [16] Whitman W B, Coleman D C, Wiebe W J. Prokaryotes: The unseen majority[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1998, 95(12): 6578-6583.
- [17] Parkes R J, Cragg B A, Wellsbury P. Recent studies on bacterial populations and processes in subseafloor sediments: A review[J]. *Hydrogeology Journal*, 2002, 10(2): 346-347.
- [18] Jorgensen B B, Boetius A. Feast and famine: Microbial life in the deep-sea bed[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2007, 5: 770-781.
- [19] Fisher A T, Wheat C G. Seamounts as conduits for massive fluid, heat, and solute fluxes on ridge flanks[J]. *Oceanography*, 2010, 23(1): 74-87.
- [20] Duennebieer, F K, Becker N C, Caplan-Auerbach J, et al. Researchers rapidly respond to submarine activity at Loihi Volcano, Hawaii[J]. *Eos, Transactions, American Geophysical Union*, 1997, 78(22): 229-233.
- [21] Wheat, C G, Jannasch H W, Plant J N, et al. Continuous sampling of hydrothermal fluids from Loihi Seamount after the 1996 event[J]. *Journal of Geophysical Research*, 2000(B810), 105: 19353-19367.
- [22] Glazer B T, Rouxel O J. Redox speciation and distribution within diverse iron-dominated microbial habitats at Loihi Seamount[J]. *Journal of Geomicrobiology*, 2009, 26(8): 606-622.
- [23] Moyer C L, Dobbs F C, Karl D M. Phylogenetic diversity of the bacterial community from a microbial mat at an active, hydrothermal vent system, Loihi Seamount, Hawaii[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1995, 61(4): 1555-1562.
- [24] Emerson D, Moyer C L. Neutrophilic Fe-oxidizing bacteria are abundant at the Loihi Seamount hydrothermal vents and play a major role in Fe oxide deposition[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2002, 68(6): 3085-3093.
- [25] Emerson D, Rentz J A, Lilburn T G, et al. A novel lineage of proteobacteria involved in formation of marine Fe-oxidizing microbial mat communities[J]. *PLoS ONE*, 2007, 2(7): 45-55.
- [26] Rassa A C, McAllister S M, Safran S A, et al. Zeta-proteobacteria dominate the colonization and formation of microbial mats in low-temperature hydrothermal vents at Loihi Seamount, Hawaii[J]. *Geomicrobiology Journal*, 2009, 26(8): 623-638.
- [27] Emerson D. Potential for iron-reduction and iron-cycling in iron oxyhydroxide-rich microbial mats at loihi seamount[J]. *Geomicrobiol Journal*, 2009, 26(8): 639- 647.
- [28] Toner B M, Lesniewski R A, Marlow J J, et al. Mineralogy drives bacterial biogeography of hydrothermally inactive seafloor sulfide deposits[J]. *Geomicrobiol Journal*, 2013, 30(4): 313-326.
- [29] Embley R W, Chadwick W W, Clague D, et al. 1998 eruption of Axial Volcano: Multibeam anomalies and seafloor observations[J]. *Geophysical Research Letters*, 1999, 26(23): 3425-3428.
- [30] Stewart L C, Junq J H, Kim Y T, et al. *Methanocaldococcus bathoardescens* sp. nov., a hyperthermophilic methanogen isolated from a volcanically active deep-sea hydrothermal vent[J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2015, 65(4): 1280-1283.
- [31] Kennedy C B, Scott S D, Ferris F G. Ultrastructure and potential sub-seafloor evidence of bacteriogenic iron oxides from Axial Volcano, Juan de Fuca Ridge, north-east Pacific Ocean[J]. *FEMS Microbiology Ecology*,

- 2003, 43(2): 247-254.
- [32] Staudigel H, Hart S R, Pile A, et al. Vailulu'u Seamount, Samoa: Life and death on an active submarine volcano[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2006, 103(17): 6448-6453.
- [33] Sudek L A, Templeton A S, Tebo B M, et al. Microbial ecology of Fe (hydr)oxide mats and basaltic rock from Vailulu'u Seamount, American Samoa[J]. Geomicrobiology Journal, 2009, 26(8): 581-596.
- [34] Connell L, Barrett A, Templeton A, et al. Fungal diversity associated with an active deep sea volcano: Vailulu'u Seamount, Samoa[J]. Journal of Geomicrobiology, 2009, 26(8): 597-605.
- [35] Ishibashi J, Marumo K, Maruyama A, et al. Direct access to the sub-vent biosphere by shallow drilling[J]. Oceanography, 2007, 20(1): 24-25.
- [36] Takai K, Nakagawa S, Sako Y, et al. *Balnearium lithotrophicum* gen. nov., sp.nov., a novel thermophilic, strictly anaerobic, hydrogen-oxidizing chemolithoautotroph isolated from a black smoker chimney in the Suiyo Seamount hydrothermal system[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2003, 53(Pt6): 1947-1954.
- [37] Nakagawa S, Takai K, Horikoshi K, et al. *Persephonella hydrogeniphila* sp. nov., a novel thermophilic, hydrogen-oxidizing bacterium from a deep-sea hydrothermal vent chimney[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2003, 53(Pt6): 863-869.
- [38] Mori K, Maruyama A, Urabe T, et al. *Archaeoglobus infectus* sp. nov., a novel thermophilic, chemolithoheterotrophic archaeon isolated from a deep-sea rock collected at Suiyo Seamount, Izu-Bonin Arc, western Pacific Ocean[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2008, 58(Pt4): 810-816.
- [39] Sunamura M, Higashi Y, Miyako C, et al. Two bacteria phylotypes are predominant in the Suiyo Seamount hydrothermal plume[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2004, 70(2): 1190-1198.
- [40] Kato S, Hara K, Kasai H, et al. Spatial distribution, diversity and composition of bacterial communities in sub-seafloor fluids at a deep-sea hydrothermal field of the Suiyo Seamount[J]. Deep-Sea Research Part I, 2009, 56(10): 1844-1855.
- [41] Elsaied H, Stokes H W, Nakamura T, et al. Novel and diverse integron integrase genes and integron-like gene cassettes are prevalent in deep-sea hydrothermal vents[J]. Environmental Microbiology, 2007, 9(9): 2298-2312.
- [42] Embley R W, Baker E T, Butterfield D A, et al. Exploring the submarine ring of fire, Mariana Arc Western Pacific[J]. Oceanography, 2007, 20(4): 68-79.
- [43] Davis R E, Moyer C L. Extreme spatial and temporal variability of hydrothermal microbial mat communities along the Mariana Island Arc and southern Mariana back-arc system[J]. Journal of Geophysical Research, 2008, 113(B8): 325-334.
- [44] Nakagawa T, Takai K, Suzuki Y, et al. Geomicrobiological exploration and characterization of a novel deep-sea hydrothermal system at the TOTO caldera in the Mariana Volcanic Arc[J]. Environmental Microbiology, 2006, 8(1): 37-49.
- [45] Stoffers P, Worthington T J, Schwarz-Schampera U, et al. Submarine volcanoes and high-temperature hydrothermal venting on the Tonga Arc, Southwest Pacific[J]. Geology, 2006, 34(6): 453-456.
- [46] Langley S, Igric P, Takahashi Y, et al. Preliminary characterization and biological reduction of putative biogenic iron oxides (BIOS) from the Tonga-Kermadec Arc, Southwest Pacific Ocean[J]. Geobiology, 2009, 7(1): 35-49.
- [47] de Ronde C E J, Baker E T, Massoth G J, et al. Intra-oceanic subduction related hydrothermal venting, Kermadec volcanic Arc, New Zealand[J]. Earth and Planetary Science Letters, 2001, 193(3): 359-369.
- [48] Stott M B, Saito J A, Crowe M A, et al. Culture-independent characterization of a novel microbial community at a hydrothermal vent at Brothers Volcano, Kermadec Arc, New Zealand[J]. Journal of Geophysical Research, 2008, 113(B8): 294-296.
- [49] Hodges T W, Olsen J B. Molecular comparison of bacterial communities within iron-containing flocculent mats associated with submarine volcanoes along the Kermadec Arc[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2009, 75(6): 1650-1657.
- [50] Fryer P, Gharib J, Ross K, et al. Variability in serpentine mudflow mechanisms and sources: ODP drilling results on Mariana forearc seamounts[J]. Geochemistry, Geophysics, Geosystems, 2006, 7(8): 7-16.
- [51] Mottl M J, Wheat C G, Fryer P, et al. Chemistry of springs across the Mariana forearc shows progressive devolatilization of the subducting plate[J]. Geochimica et Cosmochimica Acta, 2004, 68(23): 4915-4933.
- [52] Mottl M J, Komor S C, Fryer P, et al. Deep-slab fluids fuel extremophilic Archaea on a Mariana forearc serpentine mud volcano: Ocean Drilling Program Leg 195[J]. Geochemistry, Geophysics, Geosystems, 2003, 4(11): 39-48.
- [53] Takai K, Moyer C L, Miyazaki M, et al. *Marinobacter alkaliphilus* sp. nov., a novel alkaliphilic bacterium isolated from subseafloor alkaline serpentine mud from Ocean Drilling Program Site 1200 at South Chamorro Seamount, Mariana Forearc[J]. Extremophiles, 2005, 9(1): 17-27.
- [54] Huber J A, Butterfield D A, Baross J A. Temporal changes in archaeal diversity and chemistry in a mid-ocean ridge subseafloor habitat[J]. Applied and

- Environmental Microbiology, 2002, 68(4): 1585-1594.
- [55] Takai K, Nunoura T, Horikoshi K, et al. Variability in microbial communities in black smoker chimneys at the NW caldera vent field, Brothers Volcano, Kermadec Arc[J]. Geomicrobiology Journal, 2009, 26(8): 552-569.
- [56] Curtis A C, Wheat C G, Fryer P, et al. Mariana forearc serpentine mud volcanoes harbor novel communities of extremophilic Archaea[J]. Geomicrobiology Journal, 2009, 30(5): 430-441.
- [57] Campbell B J, Engel A S, Porter M L, et al. The versatile ϵ -proteobacteria: Key players in sulphidic habitats[J]. Nature Reviews Microbiology, 2006, 4(6): 458-468.
- [58] Moyer C L, Dobbs F C, Karl D M. Phylogenetic diversity of the bacterial community from a microbial mat at an active, hydrothermal vent system, Loihi Seamount, Hawaii[J]. Applied and Environmental Microbiology, 1995, 61(4): 1555-1562.
- [59] Rassa A C, McAllister S M, Safran S A, et al. Zeta-proteobacteria dominate the colonization and formation of microbial mats in low-temperature hydrothermal vents at Loihi Seamount, Hawaii[J]. Geomicrobiology Journal, 2009, 26(8): 623-638.
- [60] Juniper S K, Fouquet Y. Filamentous iron-silica deposits from modern and ancient hydrothermal sites[J]. Canadian Mineralogist, 1998, 26(3): 859-869.
- [61] Emerson D, Rentz J A, Lilburn T G, et al. A novel lineage of proteobacteria involved in formation of marine Fe-oxidizing microbial mat communities[J]. PLoS ONE, 2007, 2(8): 61-70.
- [62] Liao L, Xu X W, Jiang X W, et al. Microbial diversity in deep-sea sediment from the cobalt-rich crust deposit region in the Pacific Ocean[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2011, 78(3): 565-585.
- [63] Jiang X W, Xu X W, Huo Y Y, et al. Identification and characterization of novel esterases from a deep-sea sediment metagenome[J]. Archives of Microbiology, 2012, 194(3): 207-214.
- [64] Huo Y Y, Cheng H, Wang C S, et al. Ecological functions of uncultured microorganisms in the cobalt-rich ferromanganese crust of a seamount in the central Pacific are elucidated by fosmid sequencing[J]. Acta Oceanol Sin, 2015, 4(34): 92-113.
- [65] Esther S, Lauren S C, John F, et al. Similar microbial communities found on two distant seafloor basalts[J]. Frontiers in Microbiology, 2015, 6: 1-11.

The research progress on the microbial diversity of seamounts

LIU Jie¹, SUN Ya-wen¹, GUO Yu-dong¹, ZHANG De-chao²

(1. Department of Bioengineering, College of Marine Science and Biological Engineering, Qingdao University of Science and Technology, Qingdao 266042, China; 2. Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China)

Received: Jan. 29, 2016

Key words: Western Pacific; deep seamounts; microbial groups; diversity

Abstract: Because of the continuous discovery of deep seamounts, people are paying more attention to the study of seamount microbes. The active volcanic region of seamounts can provide a wide range of living environments for many special microorganisms, and therefore, currently, it has become a research hotspot. However, based on the existing reports, our understanding of seamount microorganisms is still very poor. Here the research progress on the types of deep seamount (particularly the Western Pacific seamounts) and their microbial groups (including the indicator microbial groups of the iron and sulfur element cycle) were reviewed. The results of these investigations showed that there are more diverse environments and special microbial groups based on the analysis methods of SSU rDNA sequencing, T-RFLP, and phylogenetic comparison. Zeta (ζ)- and/or epsilon (ϵ)-proteobacteria are the most common groups in these deep seamount areas with an active volcano in the Western Pacific. This research can be of great guiding significance for further research on geological forming and microbial habitat groups of other deep seamounts.

(本文编辑: 谭雪静)