

文章编号: 1001-8166(2005)07-0732-08

# 现代海底热液微生物群落及其地质意义\*

冯 军, 李江海, 牛向龙

(北京大学地球与空间科学学院, 教育部造山带与地壳演化重点实验室, 北京 100871)

**摘 要:**现代海底黑烟囱周围生活着密集的生物群落, 它们一般以黑烟囱喷口为中心向四周呈带状分布。热液生态系统的初级生产者嗜热细菌和古细菌, 其初级能量来源于地球深部上升喷出流体提供的化学能, 它们氧化热液中硫化物 (如  $H_2S$ 、 $FeS$ ) 和甲烷获得能量, 还原  $CO_2$  制造有机物, 而不依赖光合作用。作为食物链源头的细菌类和古细菌类与其他动物有 2 种生存关系: 直接作为其他动物的食物; 与其他动物之间的共生关系。这些嗜热微生物不仅依存于海底热液活动, 同时在热液成矿作用中起着重要的作用。它们可能来源于地下深部生物圈, 海底黑烟囱是研究深部生物圈的窗口, 对其周围嗜热微生物的研究, 对于理解生命起源和生物成矿都有重要的理论意义。

**关键词:**海底热液系统; 嗜热微生物; 深部生物圈; 成矿机制; 生命起源

**中图分类号:** P567; Q938 **文献标识码:** A

## 0 前 言

海底热液活动的发现是 20 世纪海洋科学研究中的重大事件之一<sup>[1]</sup>。黑烟囱周围极端环境中特殊的深海生物群落的发现, 对生命起源及地下深部生物圈的研究有着重要的意义, 并且展示了生物技术应用上巨大的潜力。现代海底热液活动以及生命活动的调查研究已成为当代海洋科学、地质学、地球化学、矿床学及海洋生物学等多学科的重大前沿热点研究领域, 同时也是新世纪国际海洋竞争的一部分。国际大洋中脊计划 (InterRidge) 和大洋钻探计划 (ODP) 等开展广泛的现代海底热液活动研究, 对热液生态系统模型与演化过程、热液微生物群落生存的理化环境 (温度、pH 值、氧化还原条件等)、生物体的种群结构等重大问题均有了较深入的认识<sup>[2]</sup>。但是在全球热液喷口的生物地理分布、热液微生物地球化学作用、遗传学等方面还有待进一步研究。

通过研究现代海底热液系统生物群落, 特别是其初级生产者嗜热微生物生活环境、细胞特征、生态

习性的研究, 有助于解释极端环境中微生物化石的古生物学和古环境学。微生物成矿机制和微生物化石作用的研究, 不仅有助于探讨海底热液活动规律性和成矿机制, 也可以为鉴别古老岩石和地外矿物中生命现象提供鉴定标志, 对于理解生命起源和地外生命都有重要意义。

## 1 海底热液系统与微生物的关系

世界各大洋洋中脊和弧后盆地以及陆内裂谷广泛发育热液活动<sup>[1,3]</sup>。洋壳冷却过程中形成各种断裂和裂隙, 海水沿着这些断裂、裂隙向下渗透, 深度可达 2~3 km<sup>[4]</sup>, 在下渗过程中与热的岩石甚至岩浆接触, 海水可以被加热到 600℃, 增强了对金属的溶解能力, 经过复杂的水岩交互作用, 淋滤出围岩 (主要是玄武岩) 中的多种金属元素 (Fe、Zn、Cu、Pb、Ba、Au、Ag、Ca、Mn、K 等) 和硫化物, 这一流体在大约 350℃ 时与岩石化学上平衡, 随后沿着裂隙通过 2 种方式上升喷出海底:

(1) 高温流体在地壳内的上升过程中, 在岩石裂隙系统中与海水混合, 温度被降低, 喷出洋底时温

\* 收稿日期: 2004-06-07; 修回日期: 2004-11-01.

\* 基金项目: 国家自然科学基金项目“河北兴隆中元古代硫化物黑烟囱形成机理及其意义”(编号: 40472097) 资助。

作者简介: 冯军 (1973-), 男, 山西晋城人, 博士研究生, 主要从事前寒武纪地质和海洋地质研究工作. E-mail: feji@pku.org.cn

度为 10~30 。

(2) 高温流体形成低密度、低粘度的“平衡”流体,高速喷出海底。它们与海水接触时温度高达

300~400 ,之所以没有沸腾是因为压力非常大(2 km深时压力为 20 MPa),也称为间歇泉或者黑烟囱<sup>[5]</sup>。

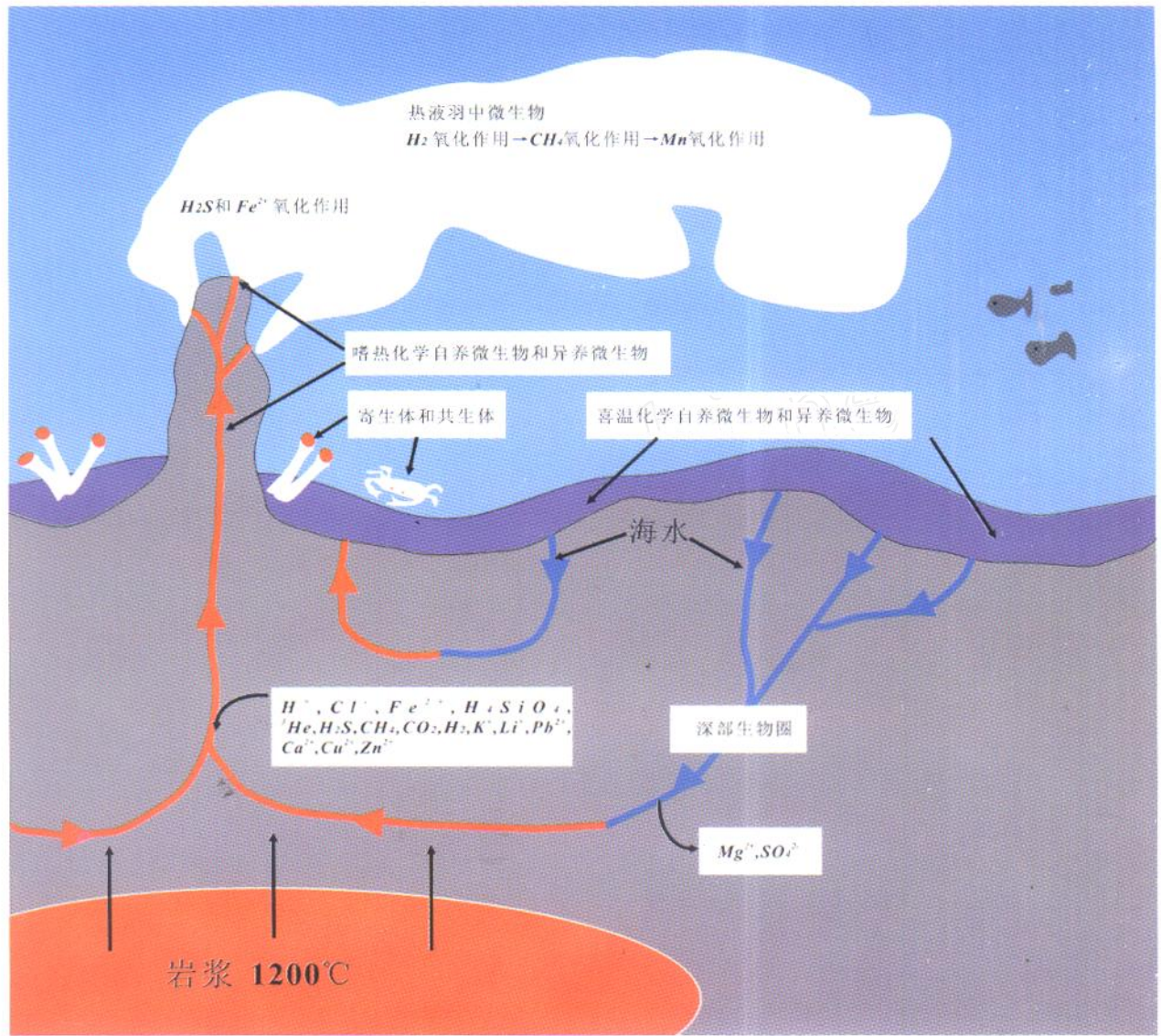


图 1 深海热液系统中不同的微生物群落的生存环境示意图<sup>[6]</sup>

Fig 1 Diagrammatic representation of a crosssection through a deepsea hydrothermal system depicting the possible niches for different microbial communities

完成这样一个循环可能需要数千年<sup>[7]</sup>。热液流体与低温海水混合产生矿物沉淀,有时形成高达 10~50 m的黑烟囱,喷口流体喷出速度可达 0.7~5 m/s<sup>[4,8]</sup>。喷出热液与周围低温海水混合后形成一个 350~0 陡变温度梯度带;酸性、还原性的热液中含有大量的 H<sub>2</sub>S、H<sub>2</sub>、CH<sub>4</sub>、NH<sub>3</sub>、CO<sub>2</sub>、HCN 和 Fe、Cu、Zn、Pb、Au、Ag、Ca 等金属元素和离子,与低温、氧化的海水混合形成急剧变化的化学梯度带。这样的温度和化学变化梯度带为其周围生活的各种类型

的嗜热和超嗜热微生物提供了丰富的能量和营养物质,这些微生物都是严格厌氧和化能无机自养型<sup>[5,6,9]</sup>。

## 2 热液生态系统

### 2.1 热液生物多样性

全球深海热液喷口处生物群体的一个共同特征,就是动物种群的高密度性(生物量是附近深海环境中生物量的 10<sup>3</sup>~10<sup>4</sup>倍,密度可达 50 kg/

m<sup>2</sup>)<sup>[5]</sup>和物种的特殊性,它们对热液的极端环境和毒性表现了异乎寻常的适应性,不同的海区其物种组成略有差异。

单个喷口区域通常不超过几百平方米,周围完全黑暗的环境里生活着密集的生物群落,包括古细菌、嗜热细菌、管状蠕虫、双壳类的蛤和贻贝、腹足纲的软体动物、甲壳类、节肢动物、须腕动物、棘皮动物、环节动物、脊索动物、脊椎动物等在内的丰富多样的生物群落<sup>[6,8,10]</sup>。新发现的生物种类已达 10 个门、500 多个种属,其中绝大部分物种是热液环境中所独有的。热液生态系统被 3 个主要因素影响:温度、压力和营养浓度<sup>[5]</sup>。控制热液生物群落分布的关键因素是温度<sup>[9]</sup>,不同的生物生活在不同小生境中,它们一般以热液喷口为中心向四周呈带状分布,中心喷口温度可高达 350 以上。在水温稍低的区域(40~110)分布着多种古细菌和嗜热细菌,都是厌氧的化能自养或异养细菌,它们贴附在沉积物或玄武岩表面,形成层状微生物席;在 20~40 区域,生活着大量多毛目蠕虫动物(*Alvinella pumpejana*);在 2~15 区域,生物种类繁多,代表性动物是管状蠕虫,其他还有双壳类的蛤和贻贝、腹足类、蟹类、虾类、鱼等多种动物。热液生物群落的环带状分布并没有严格的界限,它们之间表现出各生物门类的杂居和共生<sup>[11]</sup>。

热液喷口生物群落也和其他生物一样,都有一个发生、发展直至死亡的过程。由于频繁火山活动和洋壳的构造活动,使海水循环受阻或者改变,而使海底黑烟囱熄灭,热液喷口的寿命一般只有十几年到几十年。当一个热液喷口“死亡”后,由于没有硫化物和热液,细菌和喷口动物将死亡,有些生物可以迁移到相隔数十到数百公里之外的新喷口生活<sup>[9,12]</sup>。

## 2.2 海底热液生态系统的食物链

深海热液喷口周围生物群落维持生命所需的最初能源,不是依靠阳光的光合作用,而是热泉喷出的硫化物。化能自养细菌利用氧化热液中的 H<sub>2</sub>S 和 CH<sub>4</sub> 得到能量,固定 CO<sub>2</sub> (热液中大多以 CO<sub>3</sub><sup>2-</sup> 和 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 形式存在)或者 CH<sub>4</sub> 生产有机物,其他动物都是依靠化能自养细菌还原喷口热液中的 H<sub>2</sub>S 和 CH<sub>4</sub> 作为原始能量来源<sup>[13]</sup>。这种情况就和陆地上绿色植物用光合作用来制造能量相似。作为食物链源头的嗜热微生物与其他动物有 2 种生存关系:

(1) 嗜热细菌和古细菌以 H<sub>2</sub>S 和 CH<sub>4</sub> 为营养大量繁殖,初级消费者为管状蠕虫类(*Vestimentifera*)、

双壳类、腹足类、环节动物和虾类<sup>[5]</sup>,一些很小的软体动物生活在管状蠕虫周围,它们用“牙签”似的齿舌刮食岩石上附着的细菌,有些贻贝靠过滤方式捕食这些微生物,有一些动物如某些蟹类和鱼类以直接捕食其他生物或者以其他生物的尸体为食<sup>[13]</sup>。

(2) 深海动物如蠕虫(*Riftia*)、贻贝(*Bathymodiolus*)或蛤(*Calyplogena*)等与它们之间的共生关系。成年管状蠕虫没有嘴、肛门以及专门的消化道,体内充满共生细菌。双壳类和腹足类的共生细菌生活在它们的腮组织里。这些共生细菌有各种各样的形态(丝状、杆状、球状等)和新陈代谢类型(硫氧化、硫酸盐还原、硝化、脱硝化等)。宿主动物为其体内共生的细菌提供了一个稳定的生存环境,并提供所有化学合成原料,包括 S、O、CO<sub>2</sub> 等,细菌通过一系列的化学作用合成糖类碳水化合物或者其他具丰富能量的分子来回报宿主动物,为其提供营养和能量<sup>[14]</sup>。细菌在这些动物体内完成化学合成工作。但是 H<sub>2</sub>S 对大多数动物来说是有毒的,在动物体内它能取代氧和进行呼吸作用的酵素结合,使动物窒息而死。深海动物在演化过程中都有自己的解毒机制。它们有一种非常独特的可溶性血红蛋白,对 H<sub>2</sub>S 有极强的吸附力,可以约束 H<sub>2</sub>S,能直接把 H<sub>2</sub>S 运往硫细菌寄生的器官,防止 H<sub>2</sub>S 与酵素结合,避免中毒<sup>[15]</sup>。

一个小规模、独特的、完整而又独立的食物链就建立起来了:初级生产者(化能自养微生物),二级生产者(管状蠕虫、贻贝、蛤、虾类),食肉动物(鱼)和食腐动物(蟹类)。这样的不依靠光合作用的食物链表明阳光和氧气并非生命生存的唯一条件,在地球上的许多其他极端环境以及其他星球的类似环境都有可能存在生命。

## 3 黑烟囱周围的嗜热微生物

在黑烟囱周围生活着密集的嗜热微生物(最适生长温度 > 60)和超嗜热微生物(最适生长温度 > 80),密度高达 10<sup>8</sup>~10<sup>9</sup>个/mL,它们生活在不同的温度区域。热液系统中微生物有 3 种存在方式:自由生存的微生物席和岩石、黑烟囱壁等表面附着的微生物群落,或者生活在黑烟囱周围的沉积物中;无脊椎动物体内共生细菌;黑烟囱喷出流体中悬浮颗粒组成“细菌汤”<sup>[16]</sup>。

大部分黑烟囱表面都被白色到浅黄色细菌席覆盖,可达几厘米厚(如 Guaymas 海盆)。在黑烟囱表面附着的细菌数量还无法确定,但是在东太平洋洋

隆 (13 N), 采用玻璃和不锈钢盘子培养实验为  $2.3 \times 10^4 \sim 5.2 \times 10^5 / \text{cm}^2$  (3天),  $1.3 \times 10^5 \sim 5.2 \times 10^7 / \text{cm}^2$  (10天)。在胡安·德福卡海底黑烟囱表面附着物中原核生物数量为  $10^6 \sim 10^8$  个/g(干重), 其中细菌为  $10^5$  个, 古细菌为  $10^7 \sim 10^8$  个<sup>[17]</sup>。这表明细菌主要生活在黑烟囱壁外部(温度不太高区域), 而古细菌主要生活在黑烟囱内部(高温区域), 黑烟囱中心温度最高区域其数量减少到无法测定的程度( $10^3 \sim 10^4$ )<sup>[17]</sup>。这些微生物大部分种属是严格厌氧的(异养发酵菌、硫酸盐还原菌、产甲烷菌), 基本上都是先前未发现的新种或属<sup>[18]</sup>。

### 3.1 嗜热古细菌的细胞特征

根据对各种生物包括古细菌的 ssiRNA (small subunit rRNA) 的研究, 生命分为“三界”<sup>[19, 20]</sup>, 即原核生物 (*Eubacteria*): 细胞为原核细胞, 细胞膜脂主要是酰基甘油二酯, 核糖体含真细菌型 rRNA, 包括真细菌和蓝细菌; 真核生物 (*Eucaryotes*): 细胞为真核细胞, 细胞膜脂主要是甘油脂肪酰二酯, 核糖体含真核生物型 rRNA, 包括动植物和真菌; 古细菌 (*Archaea*): 细胞为原核细胞, 细胞膜脂主要是类异戊基甘油二酯或者二甘油四酯, 核糖体含古细菌型 rRNA, 包括产甲烷菌、极端嗜热菌、嗜盐菌等。古细菌被称为地球上的第三生命形式<sup>[21]</sup>, 之所以被称为古细菌是因为人们认为古细菌由最早的生命经过了最少的进化, 生存的环境条件十分类似于地球早期环境。与真核、原核生物相比, 古细菌有以下重要特点:

(1) 独特的细胞形态: 丝状(甲烷丝菌)、细丝黏着的盘形(热网菌)、叶片状(嗜热硫化叶菌)、丛生鞭毛球状(热球菌)、杆状(热棒菌)、盘状(富盐菌)、不规则球形(甲烷球菌)、螺旋形(甲烷螺菌)等, 菌落的颜色鲜艳。

(2) 特殊的细胞壁成分: 古细菌的细胞壁有的以蛋白质为主, 有的含杂多糖, 有的类似于肽聚糖(“假肽聚糖”), 但不论是何种成分, 它们都不含胞壁酸、D型氨基酸和二氨基庚二酸。

(3) 生存环境特殊: 可以生活在各种极端环境中, 如嗜酸菌(可以在 pH 值为 1 的环境中生存)、嗜碱菌(可以在很高的 pH 值的环境中生存)、嗜盐菌。当然, 并非所有的古细菌都是生活在极端的环境中的, 也有一些生活在常温环境中。

古细菌、原核生物及真核生物除了以上区别外, 在能量代谢、rRNA 成分、功能蛋白的一级结构、核糖体 16Sr RNA、特殊细胞膜类脂、对抗生素的敏感性、

蛋白质合成的起始密码、分裂机制、DNA 超螺旋等细胞结构和基因组结构方面都有明显的不同。古细菌在细胞大小、形状、结构及基因组结构方面与细菌相似, 但在 DNA 复制、转录、翻译等方面, 古细菌却具有明显的真核生物特征<sup>[22, 23]</sup>。

### 3.2 耐热机制

深海热液系统高温环境条件下, 大多数生物的蛋白质和生物酶会失去活性, 生物膜会失去流动性, 细胞质也会发生凝结而使生物死亡。嗜热微生物具有独特的耐热机制。嗜热微生物的细胞膜组成、生物大分子蛋白质、核酸、类脂的热稳定结构以及存在的热稳定性因子是它们嗜热的生理基础, 是多种因子共同作用的结果: 膜的化学成分随环境温度的升高发生变化。含有高比例的长链饱和脂肪酸、具有分枝链的脂肪酸及甘油醚化合物, 增加了膜的稳定性; 重要代谢产物能迅速合成, rRNA 的周转率提高; DNA 中, G、C 的含量较高, 促使生物体中的遗传物质更加稳定; 一些组蛋白也可增加 DNA 的耐热性; 蛋白质的热稳定性提高。其中的酶形成非常紧密而有韧性的结构, 利于热稳定。古细菌中的一种含钨的酶(一般生物中的钨没有什么用), 它在耐高温的古细菌的代谢中起关键性作用<sup>[24]</sup>。钼 (Mo) 是生物必需的营养, 其可以通过几种酶来促进碳、氮、硫的代谢, 而在深海热液喷口生物中是以钨代替钼的作用。

古细菌比其他生物更耐高温, 目前为止最高温度是 113, 甚至有些微生物学家认为生命温度的上限可以高达 150。从现在的研究表明在细菌树的所有主要类群中都分布有嗜热细菌, 并且它们往往是各自类群中甚至是细菌中最古老的类型, 并且系统进化地位越低级, 其最适合或者上限温度就越高。生命起源时期的原始地球温度很高, 可能高达 100, 所以嗜热性具备早期生命的共同特征, 现生的极端嗜热古细菌最接近于地球上的最古老的祖先。微生物生命可以生活在任何微生物能够生存的地方, 意味着可提供化学能以及低于微生物可以忍受的温度上限的任何区域, 包括地球上其他极端环境以及其他星球都可以有微生物生存<sup>[25]</sup>。

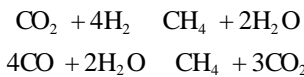
### 3.3 能量合成

深海热液生态系统的发现表明, 地球上能量循环中至少有一部分是来源于地球内部而不是来自于太阳。这些化学能的初始利用者就是热液喷口周围种类繁多的嗜热细菌和古细菌, 它们从无机化合物中获取能量, 被称为化能自养微生物。它们能氧化

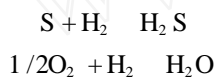


(提供电子)无机物如  $H_2S$ 、 $CH_4$ 、 $H_2$  等,并且储存能量于 ATP(三磷酸腺苷)中,ATP也是所有生物包括人储存能量的分子。这些化能自养微生物利用所储存的能量把  $CO_2$  转化成简单的糖类和其他分子,为其他生物制造有机物。微生物代谢所需要的能量必须有介质来促进反应的进行,在热液喷口附近的化学和物理环境可以为这里的生物提供直接的热冲击。热液微生物生长有利的条件是电子受体(海水或者洋壳空隙水中的氧化物)与电子供体(高温水—岩交互作用产生的还原物质)在允许的温度范围内的融合。

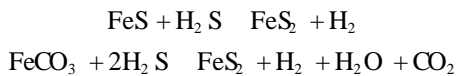
它们的能量代谢与一般细菌通过氧化、磷酸化产能不同,如只有古细菌(产甲烷菌)可产生甲烷生成反应<sup>[26]</sup>:



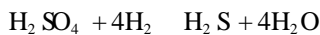
不论是古细菌还是细菌由还原 S 或者还原氢氧混合气获取能量<sup>[26]</sup>:



当有  $Fe^{2+}$  存在时,还能产生黄铁矿:



硫酸盐还原菌利用以下反应所产生的能量<sup>[13]</sup>:



这些反应都是放能反应,并且都很缓慢。实验室研究表明,在热泉温度下没有生物作用还原 S 和  $O_2$  都不能进行, $CO_2$  也不能还原成  $CH_4$  (即使温度达到 500 )。生物用生物酶作催化剂降低能量活化作用的阻碍,促进反应的继续进行,在氢氧混合气反应中可获得 100 kJ/mol,相对于深海热液生态系统的其他能源,这样的能量足可以固定  $CO_2$  和生成 ATP(三磷酸腺苷)<sup>[26]</sup>。尽管还有很多未知的反应,化能自养细菌似乎表现出可以高效地利用各种化学能<sup>[25]</sup>。以黄铁矿为基础的能量系统的优势特征就是它需要很少的酶类,或许只需要原始的氢化酶和 ATP 酶来捕获反应中释放的能量<sup>[27]</sup>。碳酸亚铁和硫化亚铁等都是地球早期普遍存在的化合物,或许这些反应是早期地球上最早的生命形式所采用的原始代谢系统的现代遗迹。在地外其他星球(如火星、木卫二)也有类似环境条件,也可以存在类似代谢方式的生命。

### 3.4 微生物成矿机制及化石化过程

海底热液活动可以形成多金属硫化物矿床,而

海底多金属硫化物的形成与热液嗜热微生物活动有着密不可分的关系。黑烟囱附近主要的矿物是铁氧化物(富 Si 和 Mn)、硫化物,还有硫酸盐、硅酸盐、碳酸盐等。热液矿物堆积不仅在高温喷口,低温喷口(2~50 )也有<sup>[18]</sup>。在东太平洋洋隆、胡安·德福卡以及其他热液喷口采集众多的铁氧化物和硅酸铁样品,它们都是多孔状并且由枝状铁氧化物和非晶硅组成。如东北太平洋的 Phibospher 热液喷口,热液流体从 1.5 m 高的烟囱中喷出,温度 27 。流体中富含铁和硅,组成烟囱的次要矿物有非晶硅(73%)和铁氧化物(7%)。显微镜观察烟囱由中空的丝状体(直径 1~2  $\mu m$ )组成,同时有有机碳(1.3%)存在,表明微生物可能参与了矿物的沉淀。再加上 Phibospher 热液喷口周围生存着丰富的丝状细菌,分类学上属硫和金属氧化细菌,可以促使矿物结晶和聚集。有机物及丝状细菌的存在表明矿物的沉淀与丝状微生物有关,并且丝状体可能是矿化了的丝状细菌<sup>[28]</sup>。

对东北太平洋 Explorer 南部热液喷口研究发现,几乎所有的矿化细菌和细菌外聚合物都被不太规则的富硅的铁氧化物(可能是水铁矿)、锰氧化物、铁硅酸盐(可能是绿脱石)包裹。矿物以很好的粒状(2~20 nm)、针状(20~100 nm)、片状、不规则球状(200~500 nm)和丝状体形式存在。氧化物和硅酸盐可能在细菌表面开始成核作用。细菌细胞壁呈负电性并含氨基,可以吸附各种离子和矿物,并且促进各种矿物结晶,如氧化物、硅酸盐、碳酸盐、硫化物等。在饱和溶液情况下,细菌充当地球化学反应的固体颗粒,促使矿物在晶核表面富集,并且可以增加沉淀的速度。热液喷口附近铁氧化物的形成和可溶的铁元素与细菌表面的相互作用有关,粘结反应和矿物结晶生长的场所为细菌细胞壁和胞外聚合物。富铁丝状体有铁氧化物的胞外聚合物鞘。胞外聚合物一般由细菌细胞产生,直径一般为 2~20 nm,并且长度/直径的值较大,常表现为细丝状。矿化的细菌和聚合物并非纯粹由铁氧化物组成,还包含数量不等的 Si 和 Mn 等组分<sup>[18]</sup>。

自然界缺氧环境里,异化硫酸盐还原过程主要是由于溶解的硫化物组成。此过程由厌氧细菌来完成,生长所需的能量与简单有机分子氧化到硫酸盐还原有关。硫化物产生后,在沉积物中与固态的铁的氧化物或者氢氧化物发生反应,沉淀出单硫化铁(四方硫铁矿和无定形  $FeS$ )和元素硫(或者部分为硫的氧化物)。硫的氧化物(或  $H_2S$ )作为氧化剂使

FeS 转变为黄铁矿, 胶黄铁矿 ( $\text{Fe}_3\text{S}_4$ ) 可能是中间过渡矿物。相对于前体为 FeS 的黄铁矿来说, 黄铁矿结晶速度较低不利于直接沉淀。在一些微环境中大部分的高价铁 (三价) 与溶解的硫酸盐反应被还原, 由 Fe (三价) 还原细菌产生可溶的亚铁 (二价)。除了可以产生溶解于空隙水中的硫化物外, 细菌还可以把沉淀的硫化物作为模板。大部分金属硫化物表现为大量的聚集, 直径 10 ~ 50 nm。实验表明在细菌作用下有利于溶解硫化物的反应<sup>[29]</sup>。硫酸盐还原菌在自然界缺氧的水中还原硫酸盐是低温硫化物的主要成因<sup>[30]</sup>。

生物从外界摄取离子, 沉淀在细胞内、外或者发生化学反应, 析出、生长、聚集、残留矿物于细胞的作用被称为生物矿化作用 (biomineralization), 与微生物矿化作用有关的矿物最少有 250 种以上<sup>[31]</sup>。微生物矿化作用主要经过以下 2 个阶段:

(1) 细菌细胞壁呈负电性并含氨基, 可以吸附各种离子和矿物, 如氧化物、硅酸盐、碳酸盐、硫化物等, 金属粘结和沉淀在细胞表面以提高金属浓度<sup>[32]</sup>。微生物由于与热液频繁接触, 使得金属离子可以进入细胞膜, 一旦细胞死亡或者降解, 在细胞膜上的金属离子可以作为晶核促进矿物结晶<sup>[33]</sup>, 生物成因矿物的晶形和化学成分与无机溶液沉淀产物相似。

(2) 微生物细胞死亡后, 开始降解并与捕获的铁离子结合形成初始的铁单硫化物矿物包裹细胞壁。微生物腐烂形成还原的微环境, 沉淀四方硫铁矿和白铁矿, 随后是黄铁矿。这样就形成铁硫化物矿化的生物模板, 硫化物结构置换有机质<sup>[34, 35]</sup>。

在热液环境中, 尽管现在的研究还没有完全确定细菌促进矿物形成的详细过程<sup>[18]</sup>, 但是细菌的生物成矿作用并非微不足道。这些生物不仅依存于现代海底热液活动, 同时在热液成矿作用中起着重要的作用。微生物一方面通过对自身的吸附 (收) 作用聚集成矿元素, 为矿床提供部分矿源; 另一方面可通过新陈代谢作用, 产生特殊的氧化还原条件, 导致矿质的溶解、迁移和沉淀。黄铁矿、白铁矿、水硫铁矿、胶黄铁矿、四方硫铁矿、闪锌矿、方铅矿等, 都由嗜酸嗜热性的还原硫细菌如: 热球菌、脱硫球菌、脱硫弧菌等还原硫酸盐产生  $\text{H}_2\text{S}$ , 再与金属离子反应而生成, 为胞外生物诱导矿化。水硫铁矿、四方硫铁矿、胶黄铁矿为形成黄铁矿的中间产物<sup>[36]</sup>。微生物的活动, 不论是直接吸附和矿物颗粒沉淀到细胞表面, 还是它们代谢的产物, 引起周围 pH 值和氧化还

原条件的改变而引起矿物的沉淀。全球尺度上来说, 细菌可以促进地球化学结晶作用, 这在现代和古代的沉积环境都存在<sup>[29]</sup>。通过海底热液成矿作用与陆地块状硫化物矿床进行对比研究, 有助于更新旧的成矿模式, 指导找矿工作。

### 3.5 热液喷口微生物与深部生物圈

不仅热液喷口周围生活着密集的微生物群落, 在洋底以下数百米沉积物中也发现了微生物, 如东北太平洋的胡安·德福卡洋底打钻 (300 m 深), 在 65 区域 (3.5 Ma) 的洋壳中发现了微生物, 核糖体 RNA 分析表明这些细菌和古细菌与已知的硝酸盐还原菌 (生成氨)、嗜热的硫酸盐还原菌、嗜热发酵异养菌类似<sup>[37]</sup>。并且越来越多的事实表明, 在地壳深部到处都有微生物活动, 存在着一个地下深部生物圈。深部生物圈处于极端特殊的环境中, 高温、高压而且生存空间极小, 地下深部生物圈主要是化能自养微生物<sup>[38]</sup>, 深部微生物代谢速度低于地球表面的生命, 大部分的地下微生物代谢非常缓慢, 甚至基本处于休眠状态<sup>[39]</sup>。

地下深部生物圈是地球生物圈的一个重要部分, 迄今只有其中的一小部分受到鉴定, 围绕地下深部生物圈的起源、多样性和深度范围等问题都存在争论, 对于深部生物圈详细情况我们还知之甚少, 而海底黑烟囱是研究深部生物圈的窗口<sup>[16]</sup>。地壳本身有很多裂隙及孔, 微生物可以在大部分地壳的 5 ~ 10 km 深度生活, 循环的流体可以促进它们的扩张。黑烟囱周围的嗜热微生物很可能就来自于深部生物圈, 是随着循环的流体喷出洋底的。在东太平洋洋隆 (9 45 ~ 9 52 N) 报道的“吹雪机 (snow blower)”, 喷出的白色絮状物和丝状体, 迅速堆积形成 5 cm 厚的微生物席。喷口“吹雪机”喷出的丝状体可能是微生物, 是硫氧化的古细菌<sup>[40]</sup>。

研究地下深部生物圈在生命起源理论上具有极大意义, 地下深部生物圈的物理与化学环境如高温、高压、缺氧、丰富的还原性物质等, 同生命起源时的环境十分类似, 也许深部生物圈存在着最原始生命形式, 是研究生命起源的理想场所。在其他许多星球 (如火星、木卫二) 也存在类似环境, 内部具备液态水存在的温压范围, 有丰富的碳氢化合物, 研究深部生物圈对于探索寻找地外生命具有重大意义。

## 4 讨论

热液微生物群落可以生活在洋中脊、海底火山、岛弧火山、陆上热泉等环境中。热液生物中最引人

注目的是嗜热微生物,大量基因组研究揭示,这些化能自养嗜热微生物,特别是古细菌,具有特殊的细胞结构以及代谢方式,最接近于地球最古老生命形式。它们来源于地下深部生物圈,它们的初级能量来源不是依靠阳光和光合作用,基本上是独立的,是由地球深部上升喷出流体提供的化学能。这些微生物不仅依存于现代海底热液活动,同时在热液成矿作用中起着重要的作用,它们一方面通过自身的吸附(收)作用聚集成矿元素,为矿床提供部分矿源;另一方面可通过新陈代谢作用,产生特殊的氧化还原条件,导致矿质的溶解、迁移和沉淀。

“死亡 喷口化石的发现,表明这种现象在各个地史时期广泛存在。这些微生物可以说明为何在所有地壳表面堆积的含碳物质中都有有机分子的存在,但是由此得出这些物质都是生物成因的结论并不一定正确。地球上的生命可能最先是在地下深部产生和发展起来的,在其他生命出现以前微生物可能广泛分布在地表以下无光带,然后才随着环境的改变才转移到地球荒凉的表面<sup>[41]</sup>。这样的生命可能广布宇宙空间,在类似的行星环境中。

#### 参考文献 (References):

- [1] Wu Shiyang The Hydrothermal Sulphide Resource at Sea Floor of the World[M]. Beijing: Oceanic Press, 2000. 1-290. [吴世迎. 世界海底热液硫化物资源 [M]. 北京: 海洋出版社, 2000. 1-290.]
- [2] Zeng Zhigang, Qin Yunshan Contribution of ocean drilling to the study of seafloor hydrothermal activity[J]. *Advances in Earth science*, 2003, 18(5): 764-772. [曾志刚, 秦蕴珊. 大洋钻探对海底热液活动研究的贡献 [J]. 地球科学进展, 2003, 18(5): 764-772.]
- [3] Makoto Yuasa Discussion on seafloor hydrothermal mineral deposit[J]. *Geology News*, 1983, 345: 34-43 (in Japanese).
- [4] You C F, Bickle M J. Evolution of an active sea-floor massive sulphide deposit[J]. *Nature*, 1998, 394: 668-671.
- [5] Prieur D. Microbiology of deep-sea hydrothermal vents[J]. *Marine Biotechnology*, 1997, 15: 242-244.
- [6] Reysenbach A L, Cady S L. Microbiology of ancient and modern hydrothermal systems[J]. *Trends in Microbiology*, 2001, 9: 79-86.
- [7] Dziak R P, Johnson H P. Stirring the Oceanic Incubator[J]. *Science*, 2002, 296: 1 406-1 407.
- [8] Rona P A, Klinkhammer G, Nelsen T A, et al Black smokers, massive sulphides and vent biota at the Mid-Atlantic Ridge [J]. *Nature*, 1986, 321: 33-37.
- [9] Pradillon F, Shillito B, Young C M, et al Developmental arrest in vent worm embryos[J]. *Nature*, 2001, 413: 698-699.
- [10] Kelley D S, Karson J A, Blackman D K, et al An off-axis hydrothermal vent field near the Mid-Atlantic ridge at 30°N [J]. *Nature*, 2001, 412: 145-148.
- [11] Lutz R A. The biology of deep-sea vents and seeps[J]. *Oceanus*, 1991/92, 34: 75-83.
- [12] Marsh A G, Mullineaux L S, Young C M, et al Larval dispersal potential of the tubeworm *Riftia pachytila* at deep-sea hydrothermal vents[J]. *Nature*, 2001, 411: 77-80.
- [13] Dover C L V. Do 'eyeless' shrimp see the light of glowing deep-sea vents[J]. *Oceanus*, 1988/89, 26: 47-52.
- [14] Dubilier N, M üders C, Ferdelman T, et al Endosymbiotic sulphate-reducing and sulphide-oxidizing bacteria in an oligochaete worm[J]. *Nature*, 2001, 411: 298-302.
- [15] Zierenberg R A, Adams M W W, Arp A J. Life in extreme environments: Hydrothermal vents [J]. *Science USA*, 2000, 97: 12 961-12 962.
- [16] Deming J W, Baross J A. Deep-sea smokers: Windows to a subsurface biosphere [J]. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 1993, 57: 3 219-3 229.
- [17] Hedrick D B, Guckert J B, White D C, et al In situ microbial ecology of hydrothermal vent sediments[J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 1992, 101: 1-10.
- [18] Fortin D, Ferris F G, Scott S D. Formation of Fe-silicates and Fe-oxides on bacterial surfaces in samples collected near hydrothermal vents on the Southern Explorer Ridge in the northeast Pacific Ocean[J]. *American Mineralogist*, 1998, 83: 1 399-1 408.
- [19] Woese C R, Fox G E. Phylogenetic Structure of the Prokaryotic Domain: The Primary Kingdoms [J]. *Science USA*, 1977, 74: 5 088-5 090.
- [20] Woese C R, Kandler O, Wheelis M L. Towards a natural system of organisms: Proposal for the domains archaea, bacteria, and eucarya[J]. *Science USA*, 1990, 87: 4 576-4 579.
- [21] Xie Tao, Ding Dafu. The third form of life—Advance in three boundary theory[J]. *Life Sciences*, 1997, 19: 233-236. [解涛, 丁达夫. 生命的第三界——三界学说的新发展 [J]. 生命科学, 1997, 19: 233-236.]
- [22] Bult C J, White O, Olsen G J, et al Complete genome sequence of the methanogenic archaeon, *Methanococcus jannaschii* [J]. *Science*, 1996, 273: 1 085-1 073.
- [23] Hu Kai, Wu Qingshu. The basic outline of the evolution of single cell life-form [J]. *Heredity*, 2002, 24(1): 104-110. [胡楷, 吴庆书. 单细胞生物进化研究的进步 [J]. 遗传, 2002, 24(1): 104-110.]
- [24] Ma Ting, Liu Rulin. Study on the motolerant mechanism of thermophiles[J]. *Microbiology Bulletin*, 2002, 29: 86-88. [马挺, 刘如林. 嗜热菌耐热机理的研究进展 [J]. 微生物学通报, 2002, 29: 86-88.]
- [25] Gold T. The deep, hot biosphere [J]. *Science USA*, 1992, 89: 6 045-6 049.
- [26] Reysenbach A L, Shock E. Merging genomes with geochemistry in hydrothermal ecosystems [J]. *Science*, 2002, 296: 1 077-1 082.
- [27] Madigan M T, Martinko J M, Parker J. Biology [M]. Beijing:

- Science Press, 2001. 751-760.
- [28] Juniper S K, Fouquet Y. Filamentous iron-silica deposits from modern and ancient hydrothermal sites[J]. *Canadian Mineralogist*, 1988, 26: 859-869.
- [29] Warren L A, Kauffman M E. Microbial geoenigneers[J]. *Science*, 2003, 299: 1 027-1 028.
- [30] Labrenz M, Druschel G K, Thomsen-Ebert T, *et al* Formation of Sphalerite (ZnS) deposits in natural biofilms of sulfate-reducing bacteria[J]. *Science*, 2000, 290: 1 744-1 747.
- [31] Kazuo Tazaki 微生物がつくる鉱物 [J]. *Geology News*, 1995, 489: 17-30 (in Japanese).
- [32] Beveridge T J, Fyfe W S. Metal fixation by bacterial cell walls [J]. *Canadian Journal of Earth Science*, 1985, 22: 1 892-1 898.
- [33] Cary S C, Shank T, Stein J. Worms bask in extreme temperatures[J]. *Nature*, 1998, 391: 545-546.
- [34] Maginn E J, Little C T S, Herrington R J, *et al* Mills Sulphide mineralisation in the deep sea hydrothermal vent polychaete, *Alvinella pompejana*: Implications for fossil preservation [J]. *Marine Geology*, 2002, 181: 337-356.
- [35] Konhauser K O. Diversity of bacterial iron mineralization [J]. *Earth-Science Reviews*, 1998, 43: 91-121.
- [36] Dai Yongding. *Bioineralogy* [M]. Beijing: Petroleum Industry Publishing House, 1994. 303-321. [戴永定. 生物矿物学 [M]. 北京:石油工业出版社, 1994. 303-321.]
- [37] Cowen J P, Giovannoni S J, Kenig F, *et al* Fluids from aging ocean crust that support microbial life [J]. *Science*, 2003, 299: 120-123.
- [38] Hofmann B A, Famer J D. Filamentous fabrics in low-temperature mineral assemblages: Are they fossil biomarkers? Implications for the search for a subsurface fossil record on the early Earth and Mars [J]. *Planetary and Space Science*, 2000, 48: 1 077-1 086.
- [39] D'Hondt S, Rutherford S, Spivack A J. Metabolic activity of subsurface life in deep-sea sediments [J]. *Science*, 2002, 295: 2 067-2 070.
- [40] Taylor C D, Wirsén C O. Microbiology and ecology of filamentous sulfur formation [J]. *Science*, 1997, 277: 1 483-1 485.
- [41] Zhang Yun. *Biological Evolution* [M]. Beijing: Beijing University Press, 1998. 41-86. [张昀. 生物进化 [M]. 北京:北京大学出版社, 1998. 41-86.]

## RESEARCH ADVANCES IN HYDROTHERMAL VENT MICROBIAL COMMUNITIES AND ITS SIGNIFICANCE FOR GEOLOGY

FENG Jun, LI Jiang-hai, NU Xiang-long

(School of Earth and Space Sciences, Peking University, Key Laboratory of Orogenic Belts and Crustal Evolution, Ministry of Education, Beijing 100871, China)

**Abstract:** Hydrothermal communities in deep seafloor live around Black Smoker sites. The primary producers of hydrothermal ecosystems are the thermophiles and archaea. Bacteria convert chemicals (from the sulfur-rich fluid spewed out of vents) to energy, in a process called chemosynthesis. They get energy depending on the oxidation of sulfides ( $H_2S$ ,  $FeS_2$ ) and methane and the reduction of carbon dioxide, instead of photosynthesis. There are two kinds of relationship between the thermophiles and other animals. Other animals eat the thermophiles or the thermophiles exist in a symbiotic relationship with vent animals. Thermophiles not only depend on the deep-sea hydrothermal activities, but also play an important role of hydrothermal mineralization. The source of them is likely to be subsurface biosphere. Black smokers could be "windows to a deep biosphere", which has crucial implication for the research of thermophiles and the understanding of astrobiology and the origin of life.

**Key words:** Hydrothermal systems; Thermophiles; Subsurface biosphere; Mineralization; Life origin