

海底热液烟囱体中微生物多样性研究进展

骈泽宇,宿 蕾,张 燕,王 鹏,李江涛

Research progress on microbial diversity in seafloor hydrothermal chimneys

PIAN Zeyu, SU Lei, ZHANG Yan, WANG Peng, and LI Jiangtao

在线阅读 View online: https://doi.org/10.16562/j.enki.0256-1492.2024032601

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

冲绳海槽南部热液区附近柱状沉积物中微生物的垂直分布多样性及其对环境因子的响应

Microbial vertical diversity in core sediments and its response to environmental factors near the hydrothermal field of the southern Okinawa Trough

海洋地质与第四纪地质. 2023, 43(5): 198-213

海洋沉积物中甲烷代谢微生物的研究进展

Advances in the study of methane-metabolizing microbial communities in marine sediments 海洋地质与第四纪地质. 2022, 42(6): 82-92

西太平洋弧后盆地的热液系统及其岩浆环境研究

Seafloor hydrothermal system and its magmatic setting in the western Pacific back-arc basins 海洋地质与第四纪地质. 2021, 41(5): 12-24

冲绳海槽唐印和第四与那国热液区热液产物中烷烃组成和来源

The composition and source of hydrocarbons in the hydrothermal products of Tangyin and Yonaguni Knoll IV hydrothermal fields from the Okinawa Trough 海洋地质与第四纪地质. 2023, 43(5): 181–189

冲绳海槽唐印热液区中硬石膏的化学及其硫同位素组成

Chemical and sulfur isotopic compositions of anhydrite from the Tangyin hydrothermal field in the Okinawa Trough 海洋地质与第四纪地质. 2023, 43(5): 1–16

生物载体对海底冷泉-热液极端环境的地球化学记录

Geochemical records of biological carriers on deepsea hydrothermal vent and methane seep fields 海洋地质与第四纪地质. 2021, 41(6): 42-52



关注微信公众号,获得更多资讯信息

骈泽宇, 宿蕾, 张燕, 等. 海底热液烟囱体中微生物多样性研究进展 [J]. 海洋地质与第四纪地质, 2025, 45(3): 72-82. PIAN Zeyu, SU Lei, ZHANG Yan, et al. Research progress on microbial diversity in seafloor hydrothermal chimneys[J]. Marine Geology & Quaternary Geology, 2025, 45(3): 72-82.

海底热液烟囱体中微生物多样性研究进展

骈泽宇,宿蕾,张燕,王鹏,李江涛

同济大学海洋地质国家重点实验室,上海 200092

摘要:海底热液喷口是地球内部与海洋之间重要的物质和能量交换通道,其地质背景决定了喷出流体的化学成分。热液烟囱 体是海底热液喷口的典型结构与生态单元,栖息着类型多样且生理功能各异的微生物类群。这些微生物能够利用高温热液与 低温海水之间的化学不平衡或通过各种硫化物矿物风化蚀变获取维持自身代谢所必须的能量,并根据陡峭的温度、pH、Eh和 还原化合物浓度的环境梯度,选择性地分布在烟囱体的各种生态位中。基于高通量测序和组分分析发现,烟囱体中微生物生 命过程中涉及到的营养代谢类型包含硫氧化、硫还原、甲烷氧化、产甲烷、氢营养、铁氧化、硝化及反硝化等多种代谢方式,暗 示了它们在全球元素循环中的潜在作用。本文系统地总结了在全球范围内热液烟囱体中栖息的微生物群系及其分布特征与 变化规律,有利于全面、系统地认识和理解热液微生物的生存策略及其对环境的响应机制以及热液微生物参与的地球化学循环。 关键词:海底热液系统;热液烟囱体;微生物多样性;嗜热微生物

中图分类号: P736 文献标识码: A DOI: 10.16562/j.cnki.0256-1492.2024032601

Research progress on microbial diversity in seafloor hydrothermal chimneys

PIAN Zeyu, SU Lei, ZHANG Yan, WANG Peng, LI Jiangtao

State Key Laboratory of Marine Geology, Tongji University, Shanghai 200092, China

Abstract: Seafloor hydrothermal vents serve as crucial conduits for material and energy exchange between the Earth's interior and the ocean, with their geological background playing a pivotal role in determining the chemical composition of the expelled fluid. Hydrothermal chimney stands as a quintessential structural and ecological unit within submarine hydrothermal vents, housing a diverse array of microbial groups with varying physiological functions. These microorganisms can use the chemical imbalance between high-temperature hydrothermal solution and low-temperature seawater or through weathering of various sulfide minerals to obtain the energy necessary to maintain their metabolism, and they are selectively distributed in various ecological niches in the chimney body along big environmental gradients of temperature, pH, Eh, and reducing compound concentration. Through high-throughput sequencing and omics analysis, it has been revealed that the nutrient metabolism types driving microbial life processes within the chimney encompass sulfur oxidation, sulfur reduction, methane oxidation, methane production, hydrogen nutrition, iron oxidation, nitrification and denitrification, and various other chemoautotrophic metabolic pathways, which suggests their potential significance in shaping the global element cycle. This paper provides a comprehensive and systematic overview of the microbiomes present in hydrothermal chimneys worldwide, including their distribution characteristics and variation patterns, contributing to the comprehensive and systematic understanding on hydrothermal microorganisms.

Key words: deep sea hydrothermal system; hydrothermal sulfide; microbial diversity; thermophilic microorganism

1977年,科学家在加拉帕格斯群岛附近2500m 水深的海底发现了世界上第一个深海热液喷口^[1], 喷口周围分布着繁茂的底栖生物群落^[2],这一发现 震惊了世界,同时也揭开了在黑暗的深海海底依靠 地球内部地热能维持生态系统运转的第二生物 圈。海底热液喷口生态系统的初级生产者使用化 能自养的营养方式(称之为化能自养微生物),利用 喷口环境发生的各种氧化还原反应所释放出来的 能量来维持自身生命活动,成为地球上不依赖于太 阳能和光合作用的独特"黑暗食物链"^[3]。栖息在海

资助项目:国家自然科学基金"海底富铁硅氧化物微生物矿化的显微记录与分子机制"(42072333)

作者简介: 骈泽宇(1998—), 男, 硕士研究生, 海洋科学专业, E-mail: pianzeyu@tongji.edu.cn

通讯作者:李江涛(1981—), 男, 博士, 教授, 主要从事海洋典型极端环境微生物学及相关生物地球化学过程的研究, E-mail: jtli@tongji.edu.cn 收稿日期: 2024-03-26; 改回日期: 2024-05-01. 张现荣编辑

底热液喷口周围的各种底栖动物普遍通过与化能 自养微生物共生的方式生存^[4]。海底热液喷口还是 地球深部与上覆海洋之间进行物质与能量交换的 重要联系通道^[5]。自发现以来,以深海热液喷口为 典型代表的海洋极端环境下的"黑暗食物链"的生 命过程便成为了地球科学与生命科学的研究热点^[6]。

海底热液喷口广泛分布于全球海底的不同构 造单元(例如洋中脊、火山岛弧、弧后扩张中心等) (图1)。热液喷口是海水通过裂缝向下渗透到海洋 地壳深处遇到被岩浆加热的围岩时形成的,冷的海 水被地下岩浆加热所产生的高温水岩反应转化为 热的、具有还原性且富含金属离子的流体。高温热 液流体(>350℃)一经形成立刻沿裂隙重新上涌,喷 出海底与海水迅速混合,各种金属硫化物及氧化物 等在短时间内快速沉淀并形成形态各异的烟囱状 结构体,俗称"黑烟囱"(图 2a)^[7-8]。相比之下,温度 处于 100~240 ℃ 的相对低温的热液流体与海水混 合会导致各种硫酸盐矿物沉淀,从而形成"白烟囱" (图 2b)。此外, Lost City 热液场作为迄今为止发现 的唯一的活动碱性热液场,其热液流体呈现温度较 低(40~96 ℃)、pH 呈碱性等特点^[9-11],形成由碳酸 盐矿物组成的碳酸盐型烟囱体(图 2c)^[12-13]。热液烟 囱体是海底热液喷口最为典型的生态单元之一。 烟囱壁内高温热液与海水始终处于动态混合的过 程中,混合产生的热力学和氧化还原失衡为化能自 养微生物的生长提供了有利条件,它们根据其生长 偏好定殖于烟囱壁的不同空间区域[14-15]。H₂S、H₂ 和 CH₄ 是高温热液流体的主要挥发份成分, 也是海

底热液喷口生态系统中化能自养微生物维持生理 代谢活动所依赖的重要电子供体^[16-18]。热液烟囱体 根据其形成过程分为不同的生长演化阶段^[19],其温 度与地球化学等环境条件具有显著差异。相应地, 栖息于热液烟囱体内的微生物群落结构也大相径 庭^[20-24]。自热液喷口发现以来,人们对海底热液烟 囱体中栖息微生物的多样性、生理特征及其分布规 律与动态变化等进行了探究^[21-26]。特别是近年来, 随着新一代测序技术的发展,基于高通量测序和组 学分析的系列研究为我们揭示了热液烟囱体从形 成到衰亡整个生命周期中微生物多样性和代谢方 式的变化,从而使得人们对热液烟囱体这一典型生 态单元中栖息的微生物群系的生存策略与环境应 对机制等有了较为深入的认识^[24,27:30]。

本文回顾了目前对栖息于深海热液烟囱体中 的微生物群系的主要认识和研究进展,系统总结了 热液烟囱体中的微生物多样性、烟囱壁内不同空间 位置的微生物分布规律与关键制约因素、热液烟囱 体不同生长阶段微生物的演替变化等。这些结果 有助于我们对海底热液喷口这一生物地质复合体 中栖息微生物的群落组成、生理特性、生存策略、 对极端环境应对机制以及它们所介导的生物地球 化学过程的理解与认识。

 1 热液喷口在全球的分布与热液流体 特征



全球已发现的海底热液区主要分布于洋中脊

图 1 海底热液喷口在全球的分布^[31] Fig.1 Global distribution of seafloor hydrothermal vents^[31]



图 2 海底热液烟囱体及其物理化学梯度 a:黑烟囱; b:白烟囱; c:碳酸盐烟囱体; d:烟囱体内剧烈的物理化学梯度^[3233]. SW:海水; HF: 热液流体。 Fig.2 Seafloor hydrothermal chimneys and their physicochemical gradients

a: Black smoker; b: white smoker; c: carbonate chimney; d: dramatic physicochemical gradient within the chimney^[32-33]; SW: seawater; HF: hydrothermal fluids.

这一大的海底地质构造单元(图 1),特别是在东太 平洋洋隆(East Pacific Rise, EPR)、胡安·德富卡洋脊 (Juan de Fuca Ridge, JDF)、大西洋洋中脊(Mid-Atlantic Ridge, MAR)、西南印度洋洋脊(Southwest Indian Ridge, SWIR)、中印度洋洋脊(Central Indian Ridge, CIR)与北极洋中脊(Gakkl Ridge)。与此同 时,弧后扩张中心与海底火山周围也经常发育海底 热液系统,特别是西太平洋,作为世界上最活跃的 板块俯冲区域,发育了一系列弧后盆地,在这些区 域也已经发现了大量的海底热液活动^[3,34]。全球海 底热液场类型以及代表热液区如表1所示。

热液流体通常具有高温(最高可达 407 ℃^[35])、 低 pH、强还原性、富含挥发分和金属离子等特点,与 海水低温(2 ℃)且相对富氧(50~180 μM)的理化性 质截然不同^[36]。海底热液喷口所处的地质环境(如 洋中脊、弧后扩张中心等)、深部反应区基岩类型 (玄武岩与超基性岩)以及洋壳扩张速率等都影响 着端元热液流体的物理化学特征^[37-38]。如表 2 所示, 在快速和中速扩张洋中脊,玄武岩通常是热液反应 区的主要基岩类型,反应区下方深部岩浆房的岩浆 脱气以及玄武岩水岩反应导致端元高温热液流体 中H₂S是主要的挥发分组分^[38]。相比之下,在慢速 或者超慢速扩张中心,其深部反应区基岩类型常为 超镁铁质岩,如大西洋 Logchev 与 Rainbow 热液场、 西北印度洋天休热液区等[39],其深部的橄榄石发生 蛇纹石化,进而导致形成的端元热液流体中富含 H₂(一般为 10~20 mmol/L, 最高提升至 154 mmol/L) 和 CH₄(能够达到 mmol/L 水平)^[16-18]。另外, 在汇聚 板块边界处的火山弧,由于热液循环,含水矿物和 二氧化硅在老化的海洋地壳中积累,形成更多的长 英质岩石,在俯冲过程中,俯冲板块中的矿物熔化 并脱水,形成更稳定的无水形式^[40]。因此,以这些 岩石为基岩的流体往往具有较低的 pH 值、较低浓 度的 H₂和 CH₄以及较高的金属离子浓度^[40]。此 外, Guaymas Basin 和 Juan de Fuca Ridge 由于靠近陆 地,其海底表或海底玄武岩上方存在着较厚的陆源

Table 1Deep-sea hydrothermal vents developed in different seafloor areas						
类型	全扩张速率	代表区域	典型热液场			
	快速至超快速(>80 mm/a)	East Pacific Rise	21°N, 13°N, 9~10°N, 7°S			
洋中脊扩张中心	中速(50~80 mm/a)	Central Indian Ridge, Juan de Fuca Ridge	Kairei, Edmond, Endeavor			
	慢速至超慢速(<50 mm/a)	Southwest Indian Ridge, Mid-Atlantic Ridge, Gakkl Ridge	龙旂、断桥、Rainbow、Logatchev、Lucky Strike、Trans-Atlantic Geotraverse(TAG)			
弧后扩张中心		Lau Basin, Manus basin, Mariana Trough	Mariner, Tow Cam, Yokosuka, Vienna Woods			
海底火山		Kermadec Arc, Central Pacific	Brothers volcano, Loihi Seamount			

表1 海底不同区域发育的深海热液喷口

Table 2 Characteristics of deep-sea hydrothermal fluids							
扩张速率	基岩	位置	流体化学				
快速一超快速	镁铁质(高MgO和FeO以及Si>45%)	洋中脊扩张中心	富含H ₂ S				
慢速一超慢速	镁铁质和超镁铁质(高 MgO、FeO 和 Si<45%)	洋中脊扩张中心和大洋核杂岩	富含H ₂ 和CH ₄ (超镁铁质)				
其他	长英质、英安质或安山质(Si>65%)	汇聚板块边界处的火山弧	低 pH、H ₂ 和 CH ₄ 且富含金属				
Guaymas Basin/Juan de Fuca Ridge	玄武岩与沉积物	靠近大陆边缘	富含 NH_4^+				
Lost City	超镁铁质岩	洋中脊转换断层核杂岩区	高pH、H ₂ 和CH ₄				

表 2 深海热液流体特征^[38, 44-45]

沉积物^[41], 热液流体穿过沉积物时, 沉积物中的有 机质发生降解和矿化产生 NH₄⁺, 从而导致热液流体 中富含铵根离子^[37]。热液流体中含有的 H₂S、H₂、 CH₄ 以及 NH₄⁺等, 对微生物来说都是极好的电子供 体, 因而在一定程度上会影响甚至是决定了热液喷 口栖息的微生物类群^[37]。H₂S 在热液流体中普遍存 在, 因此, 硫氧化相关的微生物(如 *Campylobacteria* 纲等) 几乎在所有喷口环境中均有分布^[42]; 同样的, 由超基性岩承载的 H₂含量较高的热液系统(如 Rainbow 热液区)中, 产甲烷菌和硫酸盐还原菌是 其 H₂ 普遍的消耗者^[40,42,43]; 而在以 Guaymas Basin 为 代表的富含 NH₄⁺的热液区中, 其他热液区中少有的 参与氨氧化过程的微生物在此处较为常见^[42]。

2 热液烟囱体中栖息的微生物群系

热液烟囱体的生命周期通常可以划分为3个阶 段:形成初期的硫酸盐阶段、成熟期的硫化物阶段 和衰亡期的氧化物阶段(图3)^[19]。热液喷出海底 后,与海水相遇并迅速混合,在150℃左右首先沉 淀出硬石膏(CaSO₄)形成烟囱体的初始框架结构^[46]。 由于硬石膏壁的形成,使得高温热液流体和海水不 能直接接触,框架结构内的湍流混合减少,温度升 高,低温硫化物矿物(如黄铁矿和闪锌矿)率先沉 淀,随后随着温度升高黄铜矿开始形成(350℃左 右)^[5]。Cu-Fe-Zn硫化物沉淀过程中会逐步交代硬 石膏,使最终的烟囱体彻底演变为以各种硫化物为 主要矿物的烟囱体,从而不含或很少含有硬石膏[49]。 因此,在自然条件下,当发现烟囱体中大量硬石膏 的出现则能够指示烟囱体处于形成的初期阶段。 而当热液喷发逐渐减弱直至停止,喷口也就熄灭, 硫化物烟囱体便进入到衰亡期。海底热液喷口生 态系统随着热液喷发活动的周期性变化而变化[23-24]。 栖息于热液烟囱体中的自养微生物群系依赖于高 温热液与低温海水进行氧化还原反应(初期和成熟

期的烟囱体),亦或者通过各种硫化物矿物的氧化 性风化蚀变获得能量(衰亡期),其中涉及到的典型 自养营养代谢类型包含硫氧化、甲烷代谢、氢营 养、铁氧化、硝化及反硝化等多种化能自养代谢方 式(图 3)^[24,38]。

2.1 早期形成阶段烟囱体中微生物的定殖

热液活动初期微生物的来源一直是个未解之 谜。一个很有意思的现象是,在原本没有热液活动 的洋壳环境背景下,一旦热液喷发开始,很快就有 热液微生物的定殖,随后底栖喷口宏生物群也逐步 得以繁盛22。热液喷口流体的温度高达300~ 400 ℃, 而目前已知生命存活的温度上限是 122 ℃^[47], 毫无疑问,从喷口喷涌而出的高温热液流体不可能 容纳活着的微生物。因此,人们推断新形成的烟囱 体内的微生物来自于海底周围环境的海水。在 EPR 9°N 处和 Guaymas Basin 热液区的研究发现,在 喷口烟囱体形成初期,最初的"拓荒者"是古菌中 的 Methanocaldococcus 属 以 及 Ignicoccus 属 和 Nanoarchaeum 属共生体(图 3a)^[20,48],目前这一结论 被认为具有普遍性[24,49]。这些古菌可能是来源于其 他活跃热液区的超嗜热微生物,能够以极低的丰度 存在于底层海水中(<0.001%^{50]})。上述古菌无一例 外均是厌氧菌,当它们身处海底2℃且含氧气的海 水环境中时,其新陈代谢近乎完全停止,在发现新 的热液喷口并完成定殖前它们能够在海水中存活 超过9个月[51-52]。这些嗜热微生物在海水中等待机 会,当遇到合适的环境条件,如新的热液喷口等,能 够迅速在喷口的各种环境中完成定殖与繁盛。

据报道,烟囱体中的大多数微生物都能够对物 化条件的改变做出快速响应和移动,这种能力可以 确保它们在定殖过程中占据适合其生理需求的位 置^[53-58]。Wirth^[49]在2017年提出了烟囱体中微生物 的定殖理论:海水中生存的超嗜热古菌先后通过两 种运动模式进行定殖,遇到高温后,它们在3~5 s



图 3 硫化物烟囱体内微生物演替的概念模型[24]

HF: 热液流体, SW: 海水, Methano-: 甲烷球菌属, Nano-: 纳米古菌属, Campylo-: 弯曲杆菌纲, Chlof-: 绿弯菌门, Thermo-: 热脱硫杆菌纲, Alpha-: α-变形菌纲, Gamma-: γ-变形菌纲, Delta-: δ-变形菌纲, Nitrosp-: 硝化螺旋菌门, Eury-: 广古菌门。

Fig.3 Conceptual model of microbial succession within sulfide chimneys^[24]

HF: hydrothermal fluids, SW: seawater; Methano-: *Methanocaldococcus*, Nano-: *Nanoarchaeum*, Campylo-: Campylobacteria, Chlof-: Chloroflexi, Thermo-: Thermodesulfobacteria, Alpha-: Alphaproteobacteria, Gamma-: Gammaproteobacteria, Delta-: Deltaproteobacteria, Nitrosp-: Nitrospirae, Eury-: Euryarchaeota.

内对高温主动做出反应^[51],先通过用于远距离的快速位移迅速移动到其生命过程的最佳温度处,再利用较慢的锯齿形运动扫描烟囱体表面,确定最佳粘附位置^[59],用其鞭毛或附肢等表面附属物将自身粘附在烟囱体的孔洞中,最终完成定殖^[49]。为了验证该理论,Wirth^[60]等选取了两种可以通过鞭毛粘附在各种表面上的模式生物*Pyrococcus furiosus*和*Methanocaldococcus villosus*用于研究烟囱体形成时生物的定殖过程,利用显微镜直接观察到它们在高温下会主动附着在烟囱体上,进一步验证了烟囱体微生物定殖理论的正确性^[60]。

科学家开展了多次原位热液烟囱体生长实验 来探究烟囱体上的微生物的定殖过程^[20,48,61-62]。 McCliment等^[20]发现 EPR 9°N 处高温热液烟囱体中 早期定殖的微生物也是由前文提到的几种超嗜热 古菌所主导,而且这几个古菌类群在烟囱体完整的 "生命周期"内能够作为初级生产者持续而稳定地 存在^[24]。此外,他们发现无法从形成初期的硫酸盐 烟囱体中扩增得到细菌类群,这意味着在烟囱体形 成初期古菌对高温热液环境的适应性强于细菌^[20,22]。 针对 MAR Snake Pit 海底热液场的相关研究也发现 了类似的规律,并且只有当喷口温度下降后,才从 热液烟囱体内部检测到了细菌微生物类群^[62]。这 进一步说明温度是影响微生物定殖的关键因素,微 生物的分布及其定殖深度、定殖位点的原位温度和 烟囱壁的热梯度特征密切相关。微生物一旦定殖 后,随着时间、可用有机碳源以及烟囱壁矿物结构 的变化,烟囱体内部的微生物群落结构也发生明显 变化^[48]。一项记录喷口日龄变化的研究发现,当烟 囱体形成48h时,微生物组成以古菌类群为主,且 多数是化能自养型产甲烷菌,而当烟囱体形成超过 120h时,生物膜上的微生物类群便逐渐过渡到异 养细菌类群主导^[62-63]。

2.2 成熟期热液烟囱体中栖息的微生物群系

如前文所述, 微生物群落结构及分布特征与海 底热液烟囱体中的物理、化学条件密切相关^[22]。在 活跃烟囱体中, 自中央流体通道(350~400 ℃)至与 周围海水相接触的烟囱外壁(约2 ℃), 由于热传导 作用和流体混合使得温度和物理化学梯度自内向 外呈规律性分布(图 2d)^[32,64], 导致烟囱体中出现多 样的生态位。因此, 研究成熟期烟囱体中的微生物 时必须考虑其空间位置, 前人注意到了这一点并对 烟囱壁进行分层研究^[21,6465]。如表 3 所示, 与烟囱壁 不同空间位置所发生的环境变化相对应, 不同位置 优势微生物类群及其代谢潜能也发生极大改变^[21-22,44,64], 并且微生物细胞丰度从外壁至内部逐渐减少(细菌 可由 10⁷cells·g⁻¹降至 10⁴ cells·g⁻¹, 相比之下, 尽管古 菌丰度波动的范围较小, 集中在 10⁵~10⁶ cells·g⁻¹, 但也呈现出微弱的下降趋势^[22])。

烟囱体外壁因为与海水充分接触、混合,因而 温度较低,氧气相对充足,总体上属于典型的氧化 环境。相应地,烟囱外壁的微生物类群以嗜温嗜冷 的好氧微生物居多,细菌主要由 Campylobacteria 纲 (以前的 Epsilonproteobacteria 纲), Gammaproteobacteria 纲组成, 古菌主要由 Methanobacteriota 门(以 前属于 Euryarchaeota 门)和 Methanobacteriota B门 (以前 Euryarchaeota 门的一部分)以及 Thermoproteota 门(以前 Crenarchaeota 门的一部分)^[21-22, 44, 64]。 其中细菌类群的代谢与硫氧化密切相关,它们中的 某些成员可以使用氧气直接氧化H₂S,这是获得能 量以支持基于化能合成的动物群落最直接的方法^[22]。 此外,烟囱体外壁中的 Campylobacteria 纲和 Gammaproteobacteria 纲中检测到 cyc1 和 cyc2 基因 的表达,证明它们在铁氧化方面起到重要作用6%。 对烟囱外壁生物膜的研究发现 Campylobacteria 纲 还参与了氢氧化、反硝化以及有氧呼吸等代谢过 程^[67-68]。反向三羧酸(rTCA)途径、Calvin-Benson-Bassham(CBB) 途径以及 Wood-Ljungdahl 途径 (WL,又称还原型乙酰辅酶A途径)是活跃烟囱体 外壁中主要的固碳途径[14,69],其中rTCA途径介导的 初级生产占据主导地位[66]。由于关键酶对温度的 耐受性不同,利用 WL 途径固碳在烟囱体外壁上占 比很低[69]。通常情况下,烟囱外壁上的微生物不参 与甲烷生成、硫酸盐或硫还原等厌氧代谢[66]。

与外层相比,中间层的环境更复杂,高温的热 液流体与低温的海水在这里发生剧烈的混合,因此 中间层的温度与地球化学体系始终处于一个动态 变化的过程中。相应地,生态位也更多变,微生物 类群与外层相比也具有明显的区别^[21-22]。由于高温 热液流体的比例高于海水,因而使得中层的环境长 期处于高温、厌氧与还原的环境。研究表明,中间 层的优势古菌类群主要包括 Thermococcales 目、 Desulfurococcales 目、Archaeoglobales 目、Methanococcales 目等^[21-22]。这些古菌类群大都属于超嗜热古 菌,其最佳生长温度普遍都超过 90 ℃^[70]。Desulfurococcales 目可利用 SO42-、S2O3-、S0等作为代谢底物, Methanococcales 目是专性产甲烷菌, 它们都是厌氧 菌,通过参与硫还原、硫氧化、甲酸代谢、产甲烷等 代谢途径获取自身所需的能量^[71-72]。Desulfurococcales 目的部分成员是异养菌,可利用复杂有机化合物的 发酵和硫呼吸获取能量^[73]。Thermococcales 目是具 有硫还原能力的异养菌,它们可以在高温环境中利 用极低的单位能量合成 ATP^[72]。大部分 Thermococcales 目菌株可通过肽、碳水化合物或氨基酸的发酵获得 能量[74],在热液口氨基酸及多肽的含量往往比较丰 富(来自非生物合成及大型生物的降解)^[75]。Archaeoglobales 目和 Thermococcales 目能够将烟囱壁上的由热 液流体中的 H₂S 化学氧化和海水中的氧还原产生 的非生物电流用作直接能量来源,因此它们也被称 作电营养生物[76-77]。烟囱壁中间层的主要细菌类群 为 Campylobacteria 纲 (主 要 为 Sulfurovum 属 和 Sulfurimonas 属)和 Aquificae 纲(图 3b), 其嗜热类群 较外层大幅上升(可高达80%)^[22,44]。这些细菌可以 利用H₂S、H₂等作为电子供体,O₂、NO₃⁻、SO₄²⁻等作 为电子受体进行硫氧化和(或)氢氧化[44]。

随着位置进一步靠近中央流体通道和热液流体,温度再度升高,O₂含量进一步下降,厌氧的超嗜热菌在此处占据绝对主导地位,超嗜热古菌占比大幅增加(有时生物量可达细菌的10倍),细菌随着温度的上升逐渐减少甚至消失^[21-22,44,64]。烟囱体靠近中心通道的内层中,Thermococcales 目、Desulfurococcales 目、Methanococci 纲以及 Methanopyri 纲是其中主要的微生物类群^[21-22]。Methanococci 纲和 Methanopyri 纲是厌氧产甲烷菌,可以利用 CO₂ 作为电子受体,H₂ 作为电子供体产生甲烷^[78]。WL 途径因为其在还原环境中需要最少的活化能,因此作为最耐热的固碳途径在该处起重要作用^[14,69]。此外,各层均能检测到少量明显不适应该层位的微生物证明热液流体向外扩散时仍可以保持一定的生态位^[64]。

	表 3	烟囱体中空间位置与微生物以及代谢的关系 ^[21-22, 44]
Table 3	Relationship between	the spatial position in hydrothermal chimney and microorganisms and metabolism

空间位置	优势物种	电子供体/电子受体	代谢途径	环境条件
外层	Campylobacteria纲、Gammaproteobacteria纲、 Methanobacteriota门、Methanobacteriota_B门、 Thermoproteota门	$H_2S, H_2/O_2, NO_3^-$	硫氧化,氢氧化,反硝化等	低温、强氧化性
中间层	Thermococcales目、Desulfurococcales目、 Archaeoglobales目、 Methanococcales目、Campylobacteria纲 (Sulfurovum属和Sulfurimonas属)、Aquaficales纲	$H_2S, H_2, CH_4/O_2, NO_3^-, SO_4^{2-}$	硫氧化,氢氧化,甲烷氧 化,硫酸盐还原等	中温、还原/氧化
内层	Thermococcales目、Desulfurococcales目、 Methanococci纲、Methanopyri纲	H ₂ S、H ₂ /CO ₂	硫还原,硫氧化,产甲烷等	高温、强还原性

2.3 衰亡期不活跃烟囱体中的微生物

喷口熄灭后, 热液流体停止喷出, 海水重新侵 入多孔的烟囱体结构中, 微生物生存所依赖的环境 被迅速改变, 温度降低, 氧化还原界面消失, 氧含量 增加, 支持深海热液系统的化学物质逐渐减少。微 生物群落由之前热液流体中电子供体支持的"流体 控制型"转化为固相电子供体支持的"矿物控制型" (图 3)^[24], 烟囱体进入衰亡期。喷口温度的降低导 致嗜热菌株主导的微生物群落逐渐转变为嗜温菌 主导, 最终变为嗜冷菌主导。硫化物烟囱体不再积 聚新的硫化物沉淀, 氧化性风化成为主要地球化学 过程并最终形成铁的氧化物/氢氧化物^[19]。非活性 烟囱体上的矿物质成为支持各种化能自养生物代 谢的关键能源^[79-80], 其群落结构发生了极大变 化^[19,23-24,2681]。

相较于活跃烟囱体,非活性烟囱体的环境条件 以及矿物学特征使其微生物多样性逐渐增强[27]。 研究表明,非活性烟囱体中的微生物群落丰度及总 有机碳(Total organic carbon, TOC)含量较活跃烟囱 体相当甚至更高[19,81],其细胞密度可达107~ 10° cells·g⁻¹, TOC 的含量在 0.04% 到 1.91% 不等^[23,26,81]。 这些都说明非活跃硫化物烟囱体为微生物提供了 适宜的栖息环境和丰富的代谢底物。熄灭的非活 性烟囱体上细菌的丰度大于古菌, Gammaproteobacteria 纲、Desulfobacteria 纲(以前的Deltaproteobacteria 纲)、Alphaproteobacteria 纲、Nitrospirae 门、 Bacteroidota 门(以前的 Bacteroidetes 门)是非活性烟 囱体中细菌的重要组成部分,而古菌通常主要由 Halobacteriota 门(以前属于 Euryarchaeota 门)、 Methanobacteriota 门、Methanobacteriota_B 门 以及 Thermoproteota 门组成^[19, 23, 27, 82]。微生物群落的演替 主要发生在喷口熄灭的早期阶段,并在之后的很长 时间内保持相对稳定^[24]。Kato 和 Yamagishi^[83]甚至 根据烟囱体栖息的微生物优势种群类型来判断烟 囱体的熄灭时间: Campylobacteria 纲较为丰富的, 这 种非活性烟囱体大多处于喷口刚刚熄灭的阶段,微 生物群落与活跃烟囱体类似; Bacteroidota 门和 Nitrospirae 门丰度较高的,通常指示了熄灭较短时 间的硫化物烟囱体(图 3c)^[24, 28]; Gammaproteobacteria 纲相对丰富,则通常出现在已经熄灭很久的烟囱体 中(图 3d)^[83]。此外,虽然丰度通常较低,但嗜中性 微需氧铁氧化菌(Gallionella 属和 Zetaproteobacteria 纲)在烟囱体氧化风化过程中同样起到了重要作 用[19,84],它们代谢生成的由铁氧化物或氢氧化物组

成的黄色至红棕色的蚀变产物填充了烟囱壁的裂缝、气孔和孔隙^[19]。

从代谢方式上来说,烟囱体熄灭后,电子供体 由热液中的化学物质(如H2和H2S)转变为构成烟 囱体的硫化矿物,在代谢水平上驱动了微生物群落 的转化[27],氧气和硫酸盐是其中微生物的广泛电子 受体[24]。除了将硫化物矿物作为底物,这些特殊的 微生物还具有参与氮元素(固氮、氨氧化以及反硝 化等)和甲烷循环的代谢潜力[19,82]。例如,东太平 洋9°N的不活跃烟囱体样品中有超过25%的分类 操作单元(Operational Taxonomic Unit, OTU)与参与 硫、氮、铁以及甲烷循环的谱系相关[23]。热液熄灭 过程中,可利用多种底物的 Gammaproteobacteria 纲 作为非活性硫化物中的主要初级生产者取代了 Campylobacteria 纲和 Aquificae 纲^[85]。它们通常是常 见的化能自养硫氧化菌,能够利用 CBB 循环固定 碳、通过异化硝酸盐还原为氨(Dissimilatory Nitrate Reduction to Ammonia, DNRA)途径还原硝酸盐,同 时其细胞内的硫酸盐氧化(Sulfur-oxidizing, Sox)系 统和编码硫化醌氧化还原酶(Sulfide-quinone oxidoreductase, sqr)基因会帮助它们进行硫氧化[24,28]。从基 因水平的分析发现,不活跃烟囱体内的 Gammaproteobacteria 纲中普遍含有 cyc2 基因, 由于该基因参与编 码可以介导铁氧化并参与胞外电子转移外膜细胞 色素 c^[86-87], 推断 Gammaproteobacteria 纲可以利用胞 外电子转移氧化硫化物矿物中含有的 Fe2+。该基因 同时也出现在非活性烟囱体中的其他微生物(如 Alphaproteobacteria 纲、Desulfobacteria 纲以及 Nitrospirae 门等)中,因此,铁硫化物的氧化被推测是非 活性烟囱体微生物中普遍获取能量的方式[24]。为 了适应海水带来的影响,微生物群落提高了对硝酸 盐的利用率^[24]。Nitrospirae 门是热液熄灭后烟囱体 微生物群落的重要组成部分之一,氧气和亚硝酸盐 可能是其潜在的电子受体[24]。微生物氧化硫化物 矿物的同时也增强了重金属元素(如 Fe、Cu、Zn)的 生物浸出,增加了金属的溶解速率^[88]。CBB 途径取 代rTCA途径成为了非活性烟囱体中微生物最主要 的碳固定途径^[89]。

3 结论与展望

烟囱体是热液喷口最典型的生态单元之一,其 烟囱壁内栖息的微生物群系及其生理功能与热液 喷口的环境条件密切相关。温度、矿物以及热液流 体化学特征被认为是决定烟囱体中微生物类群及 其空间分布的决定性制约要素。与此同时, 微生物 的组成与喷口烟囱体所处的发育阶段密切相关。 形成初期、成熟期以及热液活动逐渐停止造成的衰 亡期, 微生物的群落组成和代谢方式均具有显著的 差异, 微生物类群由流体控制型也逐渐演变为矿物 控制。随着技术手段的进步, 特别是高通量测序, 宏基因组等手段的突破, 微生物的研究从"发现新 物种"水平已经慢慢深入到基于基因和蛋白的"生 物功能"水平。人们对热液环境中栖息的微生物的 种群多样性、生理特征与代谢潜能等方面的认识均 有了巨大的提高。尽管如此, 针对海底热液烟囱体 中的微生物研究仍然存在着以下几个方面的问题 或不足:

(1)越来越多的证据表明,热液微生物群落在 很大程度上受原位地球化学、物理和地质条件的影 响,而热液烟囱体广泛分布于全球范围内,相似生 态环境系统中微生物群落具有一定的相似性。因 此,确定环境选择与扩散限制在构建热液烟囱体微 生物群落中具有重要意义,这需要结合生态理论并 利用高分辨率的生物信息数据进行进一步的研究。

(2)与其他微生物群系的研究一样, 热液烟囱 体微生物快速积累的遗传序列和生理、生态以及生 物地化功能知识之间的差距逐渐扩大, 将序列和功 能关联起来的方法至关重要。热力学模型曾被广 泛应用于喷口生态系统的能量学研究, 通过建模将 微生物地球化学和遗传数据相整合可以更全面地 认识微生物遗传因子和生理生态之间的对应关系。

(3)如前文提到的,通常认为温度、矿物以及地 球化学体系是影响微生物分布的3个最主要的因 素,然而具体的因果制约机制却并不明确。海水和 喷发的端元热液的混合作用决定着烟囱体内的流 体地球化学特征、矿物沉淀的类型以及烟囱壁的温 度分布体系。不同烟囱壁层位、矿物组合以及孔隙 度和裂隙条件下,海水和热液流体的混合程度如 何?对微生物的分布有何影响?要全面认识烟囱 体这一独特的微生物栖息地的环境条件,就需要深 入的研究上述问题。

(4)近年来,随着技术手段的进步,越来越多的 烟囱体微生物已经被成功培养。但绝大多数微生 物仍处在未能培养分离的状态,得到纯菌来进行各 项生理生化实验是有必要的。

参考文献 (References)

on the galápagos rift[J]. Science, 1979, 203(4385): 1073-1083.

- [2] Lonsdale P. Clustering of suspension-feeding macrobenthos near abyssal hydrothermal vents at oceanic spreading centers[J]. Deep Sea Research, 1977, 24(9): 857-863.
- [3] Martin W, Baross J, Kelley D, et al. Hydrothermal vents and the origin of life[J]. Nature Reviews Microbiology, 2008, 6(11): 805-814.
- [4] Cavanaugh C M. Microbial symbiosis: patterns of diversity in the marine environment[J]. American Zoologist, 1994, 34(1): 79-89.
- [5] Kelley D S, Baross J A, Delaney J R. Volcanoes, fluids, and life at mid-ocean ridge spreading centers[J]. Annual Review of Earth and Planetary Sciences, 2002, 30: 385-491.
- [6] Reysenbach A L, Shock E. Merging genomes with geochemistry in hydrothermal ecosystems[J]. Science, 2002, 296(5570): 1077-1082.
- [7] Kristall B, Kelley D S, Hannington M D, et al. Growth history of a diffusely venting sulfide structure from the Juan de Fuca Ridge: a petrological and geochemical study[J]. Geochemistry, Geophysics, Geosystems, 2006, 7(7): Q07001.
- [8] Tivey M K. How to build a black smoker chimney[J]. Oceanus, 1998, 41(2): 22-26.
- [9] 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(6843): 145-149.
- [10] Seyfried W E Jr, Pester N J, Tutolo B M, et al. The Lost City hydrothermal system: constraints imposed by vent fluid chemistry and reaction path models on subseafloor heat and mass transfer processes[J]. Geochimica et Cosmochimica Acta, 2015, 163: 59-79.
- [11] Aquino K A, Früh-Green G L, Rickli J, et al. Multi-stage evolution of the Lost City hydrothermal vent fluids[J]. Geochimica et Cosmochimica Acta, 2022, 332: 239-262.
- [12] Ludwig K A, Kelley D S, Butterfield D A, et al. Formation and evolution of carbonate chimneys at the Lost City Hydrothermal Field[J]. Geochimica et Cosmochimica Acta, 2006, 70(14): 3625-3645.
- [13] Aquino K A, Frueh-Green G L, Bernasconi S M, et al. Controls on mineral formation in high pH fluids from the Lost City Hydrothermal field[J]. Geochemistry Geophysics Geosystems, 2024, 25(2): e2023GC011010.
- [14] Olins H C, Rogers D R, Frank K L, et al. Assessing the influence of physical, geochemical and biological factors on anaerobic microbial primary productivity within hydrothermal vent chimneys[J]. Geobiology, 2013, 11(3): 279-293.
- [15] Sievert S M, Vetriani C. Chemoautotrophy at deep-sea vents: past, present, and future[J]. Oceanography, 2012, 25(1): 218-233.
- [16] Charlou J L, Donval J P, Fouquet Y, et al. Geochemistry of high H₂ and CH₄ vent fluids issuing from ultramafic rocks at the Rainbow hydrothermal field (36°14 'N, MAR)[J]. Chemical Geology, 2002, 191(4): 345-359.
- [17] Adam N, Perner M. Microbially mediated hydrogen cycling in deepsea hydrothermal vents[J]. Frontiers in Microbiology, 2018, 9: 2873.
- [18] Zeng X, Alain K, Shao Z Z. Microorganisms from deep-sea hydrothermal vents[J]. Marine Life Science & Technology, 2021, 3(2): 204-230.
- [19] Li J T, Cui J M, Yang Q H, et al. Oxidative weathering and microbial

diversity of an inactive seafloor hydrothermal sulfide chimney[J]. Frontiers in Microbiology, 2017, 8: 1378.

- [20] McCliment E A, Voglesonger K M, O'Day P A, et al. Colonization of nascent, deep-sea hydrothermal vents by a novel Archaeal and Nanoarchaeal assemblage[J]. Environmental Microbiology, 2006, 8(1): 114-125.
- [21] Schrenk M O, Kelley D S, Delaney J R, et al. Incidence and diversity of microorganisms within the walls of an active deep-sea sulfide chimney[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2003, 69(6): 3580-3592.
- [22] Li J T, Zhou H Y, Fang J S, et al. Microbial distribution in different spatial positions within the walls of a black sulfide hydrothermal chimney[J]. Marine Ecology Progress Series, 2014, 508: 67-85.
- [23] Sylvan J B, Toner B M, Edwards K J. Life and death of deep-sea vents: bacterial diversity and ecosystem succession on inactive hydrothermal sulfides[J]. mBio, 2012, 3(1): e00279-11.
- [24] Hou J L, Sievert S M, Wang Y Z, et al. Microbial succession during the transition from active to inactive stages of deep-sea hydrothermal vent sulfide chimneys[J]. Microbiome, 2020, 8(1): 102.
- [25] Zhou H Y, Li J T, Peng X T, et al. Microbial diversity of a sulfide black smoker in main endeavour hydrothermal vent field, Juan de Fuca Ridge[J]. The Journal of Microbiology, 2009, 47(3): 235-247.
- [26] Suzuki Y, Inagaki F, Takai K, et al. Microbial diversity in inactive chimney structures from deep-sea hydrothermal systems[J]. Microbial Ecology, 2004, 47(2): 186-196.
- [27] Christakis C A, Polymenakou P N, Mandalakis M, et al. Microbial community differentiation between active and inactive sulfide chimneys of the Kolumbo submarine volcano, Hellenic Volcanic Arc[J]. Extremophiles, 2018, 22(1): 13-27.
- [28] Meier D V, Pjevac P, Bach W, et al. Microbial metal-sulfide oxidation in inactive hydrothermal vent chimneys suggested by metagenomic and metaproteomic analyses[J]. Environmental Microbiology, 2019, 21(2): 682-701.
- [29] Meier D V, Pjevac P, Bach W, et al. Niche partitioning of diverse sulfur-oxidizing bacteria at hydrothermal vents[J]. The ISME Journal, 2017, 11(7): 1545-1558.
- [30] Wang Y, Bi H Y, Chen H G, et al. Metagenomics reveals dominant unusual sulfur oxidizers inhabiting active hydrothermal chimneys from the southwest Indian Ridge[J]. Frontiers in Microbiology, 2022, 13: 861795.
- [31] Früh-Green G L, Kelley D S, Lilley M D, et al. Diversity of magmatism, hydrothermal processes and microbial interactions at mid-ocean ridges[J]. Nature Reviews Earth & Environment, 2022, 3(12): 852-871.
- [32] Tivey M K. The influence of hydrothermal fluid composition and advection rates on black smoker chimney mineralogy: insights from modeling transport and reaction[J]. Geochimica et Cosmochimica Acta, 1995, 59(10): 1933-1949.
- [33] McCollom T M, Shock E L. Geochemical constraints on chemolithoautotrophic metabolism by microorganisms in seafloor hydrothermal systems[J]. Geochimica et Cosmochimica Acta, 1997, 61(20): 4375-4391.

- [34] Tivey M K. Generation of seafloor hydrothermal vent fluids and associated mineral deposits[J]. Oceanography, 2007, 20(1): 50-65.
- [35] Koschinsky A, Garbe-Schönberg D, Sander S, et al. Hydrothermal venting at pressure-temperature conditions above the critical point of seawater, 5°S on the Mid-Atlantic Ridge[J]. Geology, 2008, 36(8): 615-618.
- [36] Luther III G W, Gartman A, Yücel M, et al. Chemistry, temperature, and faunal distributions at diffuse-flow hydrothermal vents: comparison of two geologically distinct ridge systems[J]. Oceanography, 2012, 25(1): 234-245.
- [37] Orcutt B N, Sylvan J B, Knab N J, et al. Microbial Ecology of the Dark Ocean above, at, and below the Seafloor[J]. Microbiology and Molecular Biology Reviews, 2011, 75(2): 361-422.
- [38] Amend J P, McCollom T M, Hentscher M, et al. Catabolic and anabolic energy for chemolithoautotrophs in deep-sea hydrothermal systems hosted in different rock types[J]. Geochimica et Cosmochimica Acta, 2011, 75(19): 5736-5748.
- [39] McCollom T M. Geochemical constraints on sources of metabolic energy for chemolithoautotrophy in ultramafic-hosted deep-sea hydrothermal systems[J]. Astrobiology, 2007, 7(6): 933-950.
- [40] Holden J F, Breier J A, Rogers K L, et al. Biogeochemical processes at hydrothermal vents: microbes and minerals, bioenergetics, and carbon fluxes[J]. Oceanography, 2012, 25(1): 196-208.
- [41] Lilley M D, Butterfield D A, Olson E J, et al. Anomalous CH₄ and NH₄⁺ concentrations at an unsedimented mid-ocean-ridge hydrothermal system[J]. Nature, 1993, 364(6432): 45-47.
- [42] Zhou Z C, John E S, Anantharaman K, et al. Global patterns of diversity and metabolism of microbial communities in deep-sea hydrothermal vent deposits[J]. Microbiome, 2022, 10(1): 241.
- [43] Flores G E, Campbell J H, Kirshtein J D, et al. Microbial community structure of hydrothermal deposits from geochemically different vent fields along the Mid-Atlantic Ridge[J]. Environmental Microbiology, 2011, 13(8): 2158-2171.
- [44] Dick G J. The microbiomes of deep-sea hydrothermal vents: distributed globally, shaped locally[J]. Nature Reviews Microbiology, 2019, 17(5): 271-283.
- [45] Kelley D S, Karson J A, Fruh-Green G L, et al. A serpentinite-hosted ecosystem: the Lost City hydrothermal field[J]. Science, 2005, 307(5714): 1428-1434.
- [46] 彭晓彤,周怀阳. EPR9-10°N 热液烟囱体的结构特征与生长历史 [J]. 中国科学 D 辑: 地球科学, 2005, 35(8): 720-728. [PENG Xiaotong, ZHOU Huaiyang. The structural characteristics and growth history of the EPR9-10°N hydrothermal chimney[J]. Scientia sinica(Terrae), 2005, 35(8): 720-728.]
- [47] Takai K, Nakamura K, Toki T, et al. Cell proliferation at 122°C and isotopically heavy CH₄ production by a hyperthermophilic methanogen under high-pressure cultivation[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2008, 105(31): 10949-10954.
- [48] Pagé A, Tivey M K, Stakes D S, et al. Temporal and spatial archaeal colonization of hydrothermal vent deposits[J]. Environmental Microbiology, 2008, 10(4): 874-884.

- [49] Wirth R. Colonization of black smokers by hyperthermophilic microorganisms[J]. Trends in Microbiology, 2017, 25(2): 92-99.
- [50] Gonnella G, Böhnke S, Indenbirken D, et al. Endemic hydrothermal vent species identified in the open ocean seed bank[J]. Nature Microbiology, 2016, 1(8): 16086.
- [51] Mora M, Bellack A, Ugele M, et al. The temperature gradient-forming device, an accessory unit for normal light microscopes to study the biology of hyperthermophilic microorganisms[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2014, 80(15): 4764-4770.
- [52] Huber R, Stotters P, Cheminee J L, et al. Hyperthermophilic archaebacteria within the crater and open-sea plume of erupting Macdonald Seamount[J]. Nature, 1990, 345(6271): 179-182.
- [53] Gupta R S. The phylum Aquificae[M]//Rosenberg E, DeLong E F, Lory S, et al. The Prokaryotes: Other Major Lineages of Bacteria and The Archaea. Berlin, Heidelberg: Springer, 2014.
- [54] Brileya K, Reysenbach A L. The class Archaeoglobi[M]//Rosenberg E, DeLong E F, Lory S, et al. The Prokaryotes. Berlin, Heidelberg: Springer, 2014: 15-23.
- [55] Reysenbach A L, Liu Y T, Banta A B, et al. A ubiquitous thermoacidophilic archaeon from deep-sea hydrothermal vents[J]. Nature, 2006, 442(7101): 444-447.
- [56] Müller D W, Meyer C, Gürster S, et al. The Iho670 fibers of *Ignicoc-cus hospitalis*: a new type of archaeal cell surface appendage[J]. Journal of Bacteriology, 2009, 191(20): 6465-6468.
- [57] Oren A. The family halobacteriaceae[M]//Rosenberg E, DeLong E F, Lory S, et al. The Prokaryotes. Berlin, Heidelberg: Springer, 2014: 41-121.
- [58] Oren A. The family Methanococcaceae[M]//Rosenberg E, DeLong E F, Lory S, et al. The Prokaryotes. Berlin, Heidelberg: Springer, 2014: 215-224.
- [59] Herzog B, Wirth R. Swimming behavior of selected species of Archaea[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2012, 78(6): 1670-1674.
- [60] Wirth R, Luckner M, Wanner G. Validation of a hypothesis: colonization of black smokers by hyperthermophilic microorganisms[J]. Frontiers in Microbiology, 2018, 9: 524.
- [61] Nercessian O, Reysenbach A L, Prieur D, et al. Archaeal diversity associated with *in situ* samplers deployed on hydrothermal vents on the East Pacific Rise (13°N)[J]. Environmental Microbiology, 2003, 5(6): 492-502.
- [62] Reysenbach A L, Longnecker K, Kirshtein J. Novel bacterial and archaeal lineages from an in situ growth chamber deployed at a Mid-Atlantic Ridge hydrothermal vent[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2000, 66(9): 3798-3806.
- [63] Reysenbach A L. Microbial diversity of marine and terrestrial thermal springs[J]. Biodiversity of Microbial Life, Foundation of Earth's Biosphere, 2002.
- [64] Kormas K A, Tivey M K, Von Damm K, et al. Bacterial and archaeal phylotypes associated with distinct mineralogical layers of a white smoker spire from a deep-sea hydrothermal vent site (9°N, East Pacific Rise)[J]. Environmental Microbiology, 2006, 8(5): 909-920.
- [65] Harmsen H, Prieur D, Jeanthon C. Distribution of microorganisms in

deep-sea hydrothermal vent chimneys investigated by whole-cell hybridization and enrichment culture of thermophilic subpopulations[J]. Applied and Environmental Microbiology, 1997, 63(7): 2876-2883.

- [66] Pjevac P, Meier D V, Markert S, et al. Metaproteogenomic profiling of microbial communities colonizing actively venting hydrothermal chimneys[J]. Frontiers in Microbiology, 2018, 9: 680.
- [67] Stokke R, Dahle H, Roalkvam I, et al. Functional interactions among filamentous *Epsilonproteobacteria* and *Bacteroidetes* in a deep-sea hydrothermal vent biofilm[J]. Environmental Microbiology, 2015, 17(10): 4063-4077.
- [68] Dahle H, Roalkvam I, Thorseth I H, et al. The versatile in situ gene expression of an *Epsilonproteobacteria*-dominated biofilm from a hydrothermal chimney[J]. Environmental Microbiology Reports, 2013, 5(2): 282-290.
- [69] Berg I A. Ecological aspects of the distribution of different autotrophic CO₂ fixation pathways[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2011, 77(6): 1925-1936.
- [70] Kashefi K, Lovley D R. Extending the upper temperature limit for life[J]. Science, 2003, 301(5635): 934.
- [71] 魏曼曼,陈新华,周洪波. 深海热液喷口微生物群落研究进展 [J]. 海 洋 科 学, 2012, 36(6): 113-121. [WEI Manman, CHEN Xinhua, ZHOU Hongbo. Research process of microbial community in deep-sea hydrothermal vents[J]. Marine Sciences, 2012, 36(6): 113-121.]
- [72] 赵维殳, 肖湘. 多重极端环境中的生命: 深海热液中的超嗜热古菌 Thermococclaes[J]. 中国科学: 生命科学, 2017, 47(5): 470-481.
 [ZHAO Weishu, XIAO Xiang. Life in a multi-extreme environment: Thermococcales living in deep sea hydrothermal vents[J]. Scientia Sinica Vitae, 2017, 47(5): 470-481.]
- [73] Huber H, Stetter K O. Desulfurococcales[M]//Dworkin M, Falkow S, Rosenberg E, et al. The Prokaryotes. New York: Springer, 2006: 52-68.
- [74] Nakagawa S, Takai K. The isolation of thermophiles from deep-sea hydrothermal environments[J]. Methods in Microbiology, 2006, 35: 55-91.
- [75] Jørgensen B B, Boetius A. Feast and famine microbial life in the deep-sea bed[J]. Nature Reviews Microbiology, 2007, 5(10): 770-781.
- [76] Pillot G, Ali O A, Davidson S, et al. Identification of enriched hyperthermophilic microbial communities from a deep-sea hydrothermal vent chimney under electrolithoautotrophic culture conditions[J]. Scientific Reports, 2021, 11(1): 14782.
- [77] Pillot G, Amin Ali O, Davidson S, et al. Evolution of thermophilic microbial communities from a deep-sea hydrothermal chimney under electrolithoautotrophic conditions with nitrate[J]. Microorganisms, 2021, 9(12): 2475.
- [78] Whitman W B, Jeanthon C. Methanococcales[M]//Dworkin M, Falkow S, Rosenberg E, et al. The Prokaryotes. New York: Springer, 2006: 257-273.
- [79] Edwards K J, Rogers D R, Wirsen C O, et al. Isolation and characterization of novel psychrophilic, neutrophilic, Fe-oxidizing, chemolithoautotrophic α- and, γ-Proteobacteria from the deep sea[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2003, 69(5): 2906-2913.
- [80] McCollom T M. Geochemical constraints on primary productivity in

submarine hydrothermal vent plumes[J]. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 2000, 47(1): 85-101.

- [81] Kato S, Takano Y, Kakegawa T, et al. Biogeography and biodiversity in sulfide structures of active and inactive vents at deep-sea hydrothermal fields of the southern Mariana Trough[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2010, 76(9): 2968-2979.
- [82] Zhang L K, Kang M Y, Xu J J, et al. Bacterial and archaeal communities in the deep-sea sediments of inactive hydrothermal vents in the Southwest India Ridge[J]. Scientific Reports, 2016, 6: 25982.
- [83] Kato S, Yamagishi A. Prokaryotes in metal deposits on the deep seafloor[M]//Wilson N T. Deep Sea. Hauppauge: Nov a Science Publishers, 2014: 103-134.
- [84] 孙明雪, 宿蕾, 李江涛. 海底热液环境中嗜中性微需氧铁氧化菌的多样性、生物矿化作用及其代谢特征 [J]. 微生物学报, 2022, 62(6): 2119-2135. [SUN Mingxue, SU Lei, LI Jiangtao. Diversity, biomineralization, and metabolic characteristics of neutrophilic microaerophilic iron-oxidizing bacteria in seafloor hydrothermal environments[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2022, 62(6): 2119-2135.]

- [85] Dong X Y, Zhang C W, Li W L, et al. Functional diversity of microbial communities in inactive seafloor sulfide deposits[J]. Fems Microbiology Ecology, 2021, 97(8): fiab108.
- [86] Kato S, Ohkuma M, Powell D H, et al. Comparative genomic insights into ecophysiology of neutrophilic, microaerophilic iron oxidizing bacteria[J]. Frontiers in Microbiology, 2015, 6: 1265.
- [87] Mcallister S M, Polson S W, Butterfield D A, et al. Validating the cyc2 neutrophilic iron oxidation pathway using meta-omics of Zetaproteobacteria iron mats at marine hydrothermal vents[J]. mSystems, 2020, 5(1): e00553-19.
- [88] Fallon E K, Petersen S, Brooker R A, et al. Oxidative dissolution of hydrothermal mixed-sulphide ore: an assessment of current knowledge in relation to seafloor massive sulphide mining[J]. Ore Geology Reviews, 2017, 86: 309-337.
- [89] Reeves E P, Yoshinaga M Y, Pjevac P, et al. Microbial lipids reveal carbon assimilation patterns on hydrothermal sulfide chimneys[J]. Environmental Microbiology, 2014, 16(11): 3515-3532.