

深海底热液微生物成矿与深部生物圈研究进展*

李江海^{1,2} 初凤友² 冯 军¹

1. 北京大学地球与空间科学学院, 造山带与地壳演化教育部重点实验室, 北京 100871;

2. 国家海洋局海底科学重点实验室, 杭州 310012

摘要 深海底热液喷口为地球上最奇特的成矿与生态环境, 具有密集的生物数量及高生产率。海底黑烟囱周围的嗜热微生物生存于极端环境下, 除了进行独立光合作用之外, 还通过化能自养从无机化合物中获取能量, 并支撑深海底喷口热液生命系统。在海底黑烟囱直接观察到浓密的嗜热微生物及其产物由海底喷涌而出, 指示地下存在数量巨大的微生物, 有的地区已被洋底钻探所证实。海底黑烟囱硫化物保留了丰富的微生物活动及其矿化记录, 表明微生物直接或间接地参与了海底热液成矿, 造成微生物原地快速矿化。开展现代与地史上海底热液硫化物及其微生物化石的研究对比, 将拓展对早期生命环境及地外生命的研究探索。

关键词 海底黑烟囱 微生物 深部生物圈 成矿机制 生命起源

深海热液喷口及其生物活动自1977年在太平洋戈拉帕格斯岛附近洋底发现以来, 不断证明原始生产力完全依靠化能自养微生物的海底热液生态系统在海底广泛存在^[1-3]。黑烟囱喷出丰富的超嗜热微生物, 揭示了存在地下生物圈的直接证据, 有力地推动了对深海生物学、海洋地质学, 海底矿产和生物资源研究进展。这也是继板块构造理论后, 深海底研究取得的重大突破, 为此, 深海底黑烟囱已经成为多学科研究热液成矿过程、极端环境生命活动理想的天然实验室。

由于黑烟囱地处深海底难以接近, 要求较高的技术手段和研究积累, 仅少数发达国家对此开展研究。过去20年中, 这些国家在海底黑烟囱形成机理、热液成矿过程、极端环境下生命活动与深部生物圈、微生物矿化过程等研究领域取得重要进展, 并对生命环境演化、早期生命起源和深海资源提出诸多新认识。

本文重点评述近年来以上领域相关问题, 重点探讨黑烟囱热液微生物与成矿关系的研究进展及其科学意义, 以期我国学者对深海底热液成矿及其生物活动

研究的积极探索, 开拓我国洋底科学研究的新领域。

1 热液喷口微生物与极端环境下的生态系统

目前已在各大洋发现约140余处热液活动区, 包括大西洋、印度洋、太平洋、红海、北冰洋, 它们主要集中于新生大洋地壳(洋中脊)或大陆裂谷盆地, 在活动大陆边缘如西太平洋弧后盆地岛弧、海山也广泛分布, 包括高温(250—400℃)与低温(8—40℃)热液等多种类型^[4-10]。海底热液由海水在浅层地壳(以600m深为主)渗透加热、循环对流而喷出海底, 高温热液与海水(1—2℃)混合后, 在喷口附近沉淀硫化物或硫酸盐(通称为黑烟囱或白烟囱)。低温热液常为高温热液在地下与海水混合后弥散喷出海底的产物, 其分布比高温热液更广泛。

与周围低温海水相比, 黑烟囱喷出的热液具有高温(最高达400℃)、高压、酸性(pH值3—8)、强还原性、富集金属元素(硅、铁、锰、锌、铜、铅等)等特点, 被认为是极端的生命生存环境^[11]。海底黑烟囱周围完全黑暗、有毒、高温、高压的环境里发现密集

2005-02-06 收稿, 2005-05-12 收修稿稿

* 国家自然科学基金资助项目(批准号: 40472097)

E-mail: jhli@pku.edu.cn

生活着的生物群落,新发现生物种类已达10个门、500多个种,它们以黑烟囱喷口为中心向四周呈带状分布,生存完全不依赖光合作用的食物链。从而深海热液喷口被认为是地球上最奇特的生活环境(habitats),成为20世纪海洋科学重大发现之一。

黑烟囱周围动物的单位面积的生物数量(biomass)比正常深海海底环境高出1000倍以上,还是地球生态系统中单位面积内生物数量最快速生产地区之一,全球深海热液喷口化能合成生产力(chemosynthetic productivity)估计biomass为 $10^{13} \text{ g} \cdot \text{a}^{-1}$ [10]。黑烟囱喷口周围原始生产能力主要来源于化能自养微生物[12],其他动物都依靠化能自养微生物获得初始能量来源。后者从无机化合物获取能量,通过氧化硫化物(HS^- , S , $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$)、氮(NH_3 , NO_2^-)、一氧化碳(CO)、铁(Fe^{2+})及气体(如 H_2 和 CH_4),获得所需生物化学能,通过对固定 CO_2 (热液中大多以 CO_3^{2-} 和 HCO_3^- 形式存在)获得碳、合成有机物。化能自养微生物通过氧化上述无机物,将能量储存于ATP(三磷酸腺苷)中,这些微生物利用所储存能量,将 CO_2 转化成简单糖类和其他分子,为其他生物制造有机物。因此,这些独特的化能自养微生物成为深海热液区其他生物初级食物链,为其他生物提供生存必需的有机物,支撑着海底黑烟囱周围喷口周围庞大的不同生物群落。

黑烟囱喷口流体喷出速率可达 $0.7\text{--}5 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$,热液与冷海水混合后产生矿物沉淀,形成数厘米到50 m高的黑烟囱。黑烟囱周围高温环境广泛存在古生菌(化能合成细菌),它们出现于黑烟囱内壁及喷出的热液内,可以在各类烟囱喷口表面、外壁孔隙及通道内部等生存。在烟囱周围未直接接触高温热液沉积物或玄武岩表面,微生物活动形成数厘米厚微生物席体(mat),并发育金属结壳。东太平洋底黑烟囱周围实验表明,微生物在喷口附近定居(colonization)通过氧化 H_2S 来完成,形成丝状硫席体厚度的速率可以达到 $3 \text{ mm} \cdot \text{d}^{-1}$ [13],约旦德富卡洋脊的黑烟囱可以观察到浓密的絮状物像雪片一样由海底涌出,热液中分离出许多嗜热微生物,并检测出有机物与相关的NDA,指示地下存在数量巨大的微生物,由此提出了海底黑烟囱为地下生物圈(subsurface biosphere)窗口的新认识[11,14]。海底喷涌微生物絮状物常见于黑烟囱发育初期,随后开始

硫化物喷溢沉淀及烟囱生长过程,以及其他生物的定居和繁盛。随着烟囱停止活动,周围生物死亡。

海底热液生物一般围绕喷口中心呈环带状分布,在喷口近处水温稍低的区域($40\text{--}110^\circ\text{C}$)生活着密集的嗜热微生物(最适生长温度 $>60^\circ\text{C}$)和超嗜热微生物(最适生长温度 $>80^\circ\text{C}$),密度高达 $10^8\text{--}10^9$ 个 $\cdot\text{mL}^{-1}$,它们都是厌氧的化能自养或异养菌类[16],呈席状黏附生活在沉积物或玄武岩表面[17]。黑烟囱外壁、内部通道及热液已分离出数百个微生物新种,发现了嗜热、嗜压、抗辐射等极端微生物,并以嗜热微生物最多[18],它们可以生存于高温($80\text{--}120^\circ\text{C}$)、高压、有毒(H_2S)环境中($1000\text{--}4000 \text{ m}$),古生菌生存的最高温度可达 105°C [19]。

海底黑烟囱样品常显示矿物成分、结构和构造的分带性,烟囱外壁微生物分布也具有分带性。黑烟囱表面附着的微生物数量还无法确定,细菌主要生活在黑烟囱壁外部(温度不太高区域),而古生菌主要生活在黑烟囱内部(较高温区域),向通道中心温度最高区域,微生物数量迅速减少到无法检测的程度[20]。从黑烟囱外壁向通道内部,微生物数量变化较大,外壁为 $10^8 \text{ cell} \cdot \text{g}^{-1}$,通道内部为 $10^3 \text{ cell} \cdot \text{g}^{-1}$,喷口热液内微生物数量有时高于 10^9 L^{-1} 。另外,弥散喷发热液的超嗜热微生物数量变化较大,数量从检测界线下($<10^2 \text{ L}^{-1}$)到 $>10^5 \text{ L}^{-1}$ [16]。在西南太平洋马努斯盆地及大西洋底的黑烟囱内,均发现黑烟囱顶部多孔外壁内的古生菌分布密度最高[21]。东北太平洋约旦德富卡洋脊的黑烟囱广泛发育微生物,烟囱外表面为细菌和古生菌,一些烟囱外壁还培养出超嗜热古生菌,通道内部高温区以古生菌为主。

由于海底烟囱寿命一般为几十至几百年,随着活动烟囱的停止活动,周围不同生物群落也很快死亡,证明黑烟囱提供了生物必需的能量,硫化物在生物代谢过程中具有重要作用。微生物主要生存于高温还原性热液与低温氧化海水作用的界面上,利用热液与海水化学能的差异,氧化热液硫化氢和甲烷进行生命活动[12]。在黑烟囱内部及其丘体周围,热液与氧化的冷海水混合形成急剧变化的化学、温度($350\text{--}0^\circ\text{C}$)及氧化还原位梯度带,为各类嗜热和超嗜热微生物提供了多种生境。热液还为微生物生存提供了丰富的能量和营养物质(H_2S , H_2 , CH_4 , NH_3 , CO_2 , HCN , Fe , Cu , Zn , Pb , Au , Ag , Ca 等)。

这些微生物都是厌氧和化能无机自养型^[22-24], 依靠 H₂S 生存, 构成海底黑烟囱周围生物食物链源, 使热液喷口周围繁盛并快速生长发育大量生物, 这也是黑烟囱周围区别于其他深海底生物群落的重要特征。

2 黑烟囱微生物活动与深部生物圈

在东太平洋洋隆、约旦德富卡洋脊、墨西哥 Guaymas 海盆以及太平洋底海山(如夏威夷 Loihi 海山)等地, 均报道了深海底热液微生物喷发及其最初定居和生长过程^[15,16,19,25,26]。在海底黑烟囱发育之初, 尚没有生物分布和热液活动, 随着海底火山-构造活动, 海底枕状火山岩孔隙喷涌白色的密集微生物絮状物。它们随热液羽从海底上升, 像暴风雪一样漂浮上升到距海底 100ft¹⁾ 高处, 随后开始下降, 堆积附着在黑烟囱喷口及其周围岩石和沉积物表面, 一天内可以在海底形成 5—10 cm 厚的白色、浅黄色及粉红色细菌席(bacterial mats)。海底采样分析表明, 这些絮状物主要由硫氧化细菌及其产生的丝体硫组成, 主要依靠演化 H₂S 生存。这些微生物附着到海底后, 开始向不同生态系统演化。另外, 在大西洋底新发现的 Lost City 低温碳酸盐烟囱周围, 也发现密集分布的嗜热微生物。Reysenbach 等研究表明^[27], 海底热液微生物至少有以下 4 种生存方式: (1) 微生物席自由生存和附着在岩石表面、硫化物黑烟囱外壁以及黑烟囱周围热液沉积物上; (2) 海底枕状玄武岩孔隙内; (3) 在无脊椎动物(如管状蠕虫、贻贝、蛤)体内共生; (4) 浮游于黑烟囱喷溢的含矿热液内。

黑烟囱发育初期喷发的絮状物, 来源于地下岩浆房周围微生物及其活动产物, 主要为厌氧的 chemolithotrophic 细菌及古生菌。它们包含元素硫丝体或附着金属氧化物及氢氧化物的多糖壳。对东太平洋约旦德富卡洋脊的海底监测表明, 海底岩浆侵入-喷发过程中, 常伴随微生物群落从海底喷出^[28]。这些密集的絮状物及微生物席, 在海底形成飘舞的白色“雪片”, 使科学家们相信洋壳孔隙内附着着更大数量的微生物群落。

黑烟囱热液内检测出高含量微生物细胞及 rD-

NA, 表明喷口下存在数量可观的微生物^[15,21]。热液内嗜热/嗜压微生物的生长压力大于其采样点的水样压力, 暗示它们来源于海底地壳内。另外, 黑烟囱热液内发现并培养出嗜热或超嗜热微生物^[23,28], 一些嗜热微生物酶在比它们生长高温的条件下仍保持稳定, 以及它们要求高温和厌氧条件, 均表明它们来源于洋底深处。有的学者提出活动的黑烟囱之下存在超嗜热微生物圈。另外, 海底低温(5—30℃)弥散喷发的热液中也发现仅能在高温(50—120℃)才能生存的超嗜热微生物, 表明它们来源于地下环境, 地壳内存在适合微生物生长的稳定厌氧生活环境^[29]。

ODP(大洋钻探计划)的大量研究, 也表明深海热液沉积和大洋地壳中广泛生存着微生物, 对 ODP 岩芯和洋底沉积样品微生物细胞直接计数表明, 洋底以下数百米沉积物中仍然有微生物, 最大埋深可达洋底下 800 m 深处(ODP—180 航次)。东北太平洋的胡安德福卡洋底钻探, 在洋壳 300m 深处(65℃)中发现微生物, 16S rRNA 分析表明它们与已知的硝酸盐还原菌、嗜热硫酸盐还原菌、嗜热发酵异养菌类似^[30]。在大西洋 ODP82 航次 561 站位岩芯的玄武质玻璃质内也发现类似的孔洞构造^[31], 解释为微生物活动造成玻璃质蚀损和风化, 并形成复杂的分叉状孔穴或不规则通道(直径为 1mm)。在西太平洋马努斯弧后盆地热液活动区(ODP193 航次 1189 站位)海底 44.8 和 99.4 m 深处火成岩岩芯内, 检测出相当数量的微生物细胞和 ATP^[32]。在赤道东太平洋地区(哥斯达黎加洋脊)ODP148 航次 504B 站位海底 375 m 深处以及 896 站位海底 237 m 深处的岩芯中, 均发现新鲜玄武质玻璃质和次生黏土之间保存生物活动特征的微管构造^[33], 并检测出了原核微生物 DNA, 铁锰硫的氧化可能提供生物过程的能量, 微生物活动可能对海底玄武岩的化学变化起媒介作用。因此, 上述大洋钻探和实验表明, 海底热液活动区地下数百米深内均有微生物生存并活动的迹象, 极大地改变了对生命生存极限和条件的认识。

越来越多的事实表明, 在地下深处广泛分布微生物, 称为地下或深部生物圈(deep biosphere)。它

1) 1 ft = 0.3048 m

们还出现于陆地油井、钻孔、矿井深部,并且广泛见于大洋底沉积物及火山岩孔隙内。深部自养微生物从氢和甲烷获得固定 CO_2 制造有机物所需的能量和电子。一些科学家推测^[34,35], 地下微生物处于极端特殊的生存环境中(高温、高压、生存空间极小), 主要为微小的化能自养原核生物, 它们依靠地层中有机物进行异养生存。大部分地下微生物新陈代谢非常缓慢, 有的微生物随环境变化会缓慢调整, 有的微生物可能处于休眠状态, 已经存活几千万年以上。深部生物圈许多细节尚不清楚, 有待深入的地质学和生物学调查研究, 特别是大洋底沉积的钻探研究和检测。

目前对深部生物圈的研究刚起步, 尚难准确评价其生物数量的大小, 但它们为地球生物圈的重要组成部分, 在地球系统过程中具有重要作用。有些科学家推测, 大洋底之下近 1000 m 仍发现有微生物存在, 深部生物数量可能达到全球生物数量的 3%, 占全球微生物数量的 60%—90%, 占全球有机碳总量的 10%, 迄今只有其中很小一部分得到鉴定, 它们对海底沉积、有机质、地球化学过程均可能产生重要影响。围绕深部微生物的空间分布状态、深度范围、生物多样性、生存理化环境、生存极限(温度、pH 值、氧化还原条件)等方面, 知之甚少。另外, 深部生物圈在多大程度上依靠非生物能量维持生命过程、它们的起源等问题, 也有待深入探讨。海底黑烟囱周围嗜热微生物很可能来自于深部生物圈, 并随着热液循环而喷出洋底, 因此, 海底黑烟囱将是探索深部生物圈的重要窗口和天然实验室。随着对大洋地壳顶部枕状熔岩玻璃质成分及其微生物的研究探索, 对深部生物圈的认识将取得新进展。IODP(综合大洋钻探计划, 2003—2013)已将深

部生物定为近期重点研究的首要科学问题。

3 热液微生物与成矿机制

深海热液具有高温、高流速、高含量的金属和盐类等特点, 在与海水混合后迅速沉淀形成硫化物和硫酸盐, 构成不同类型的烟囱和丘体构造。由于热液活动过程有巨大数量的生物、微生物代谢活动, 直接或间接地参与成矿作用, 随着黑烟囱热液与海水之间的热与化学作用, 生物普遍发生原地快速矿化, 为此, 现代海底硫化物样品常保留丰富的生物化石记录。由于它们尚未经过成岩埋藏作用, 并保持固结状态, 成为研究以微生物为媒介、矿物形成随环境(温度、压力、热液流动、溶解固体含量)变化过程、极端环境化石记录及其形成过程的典型样品。开展现代与地史上海底硫化物及其生物化石对比研究, 将拓展对早期生命环境及其演化的认识。

东太平洋、西太平洋、大西洋以及印度洋等地的海底黑烟囱外壁常保留丰富的微生物化石记录。在海底黑烟囱硫化物、热液沉积及枕状熔岩内, 已发现丰富的微生物化石记录包括细菌化石、微掘孔、印痕等遗迹(表 1)^[36]。东太平洋及大西洋洋底的 ODP 岩芯内, 枕状熔岩冷凝边的玻璃质内发现丰富的微生物活动的化石记录, 微生物沿裂隙活动, 形成特征的矿化管状构造, 具有复杂的分叉状或不规则通道, 丝状微生物直接附着在玻璃质上(表 1), 记录地下深部微生物活动^[31,37,38]。东太平洋(EPR)的一些烟囱的微生物丝状体化石显示成分分带, 烟囱内分别形成富硅和富铁的丝状体分布区, 丝状体的有机碳含量较高(1.3%)^[37]。

表 1 现代海底黑烟囱及其热液沉积中的微生物矿化记录

位 置	微生物矿化记录及显微特征	成因环境及条件	文献
东太平洋 Philosopher 洋中脊	非晶硅和铁氧化物内保留矿化丝状微生物, 丝状体中空, 并含有机碳(1.3%)。	27 °C	[37]
东北太平洋 Explorer 洋中脊	矿化丝状体发育, 网状分布, 被不规则状富硅铁氧化物、锰氧化物、铁硅酸盐包裹。	2—50 °C, pH 值 7.15—7.66, 水深 1794—1808 m。	[16,37]
东北太平洋约旦德富卡洋中脊	硫化物烟囱内丝状、杆状微生物伴随 SiO_2 、金属氧化物和硫化物沉淀。	2 302 °C, 水深 2270m。	[47]
东北太平洋北 Gorda 洋中脊	热液蚀变玄武质玻璃内微生物丝体被硫化物取代及硅质增生, 形态显示分叉特点, 微生物有时被淡红银矿交代, 外围增生非定形硅, 丝状体保留碳氢化合物流体包体。	水深 3100m, 250 °C	[39]

续表

位 置	微生物矿化记录及显微特征	成因环境及条件	文献
东太平洋东太平洋洋隆	微生物丝状体分支明显,沿长度方向显示矿物分带构造,包括富铁带(普遍分叉)和富硅带(分叉减弱,以蛋白石为主).丝状体表面覆盖黄铁矿、纤锌矿、重晶石及硅质成分.丝状体还显示同心状成分分带.另外,烟囱外壁铁硫化物密集分布微生物印记,包括直径大小一致的孔洞构造,并保留微生物细胞分裂痕迹,显示钝圆短柱形或圆形断面.		[36,37]
西南太平洋北斐济盆地热液喷口	微生物席体内出现网状和扭曲丝状体,伴随铁氢氧化物沉淀.	水深 1995m, 3—12.6℃, pH 值 7.0—7.7	[48]
西南太平洋 Woodlark 盆地西部	密集分布的微生物丝状体被含硅铁氧化物(氢氧化合物)覆盖和增生.	水深 2138 m	[49,50]
大西洋中脊	富铁燧石中微生物化石硅化,呈丝状和微球状,分支状丝状体集群分布,有机碳和氮含量较高.		[51,37]
印度洋 Rodrigues 三联点	富硅质热液沉积微生物丝体发育铁氢氧化物及硅质包壳.	60℃, 水深 2870 m	[52]
中印度洋洋脊	微生物席体矿化,有的丝体中空、表面生长自然硫.	水深 3290 m	[53,36]
东赤道太平洋(ODP504B 站)海底岩芯	玄武岩玻璃质内保留微生物成因的微管状构造,丝状体附着在玻璃质上,微管内表面含生物膜和核酸有机质.	洋底下 375 m 深处岩芯	[38,54]
大西洋中脊西侧	玄武质玻璃内微生物活动造成玻璃蚀变,形成复杂分叉或不规则状通道,延伸进玻璃质内.	洋底下 400 m 深处沉积物	[31]

海底黑烟囱活动常伴随丰富的微生物活动,随着微生物在烟囱表面及其内部定居下来,即开始了对成矿过程的参与.黑烟囱常见丝状微生物矿化,表现为微生物发育硅质外壳,有机物被硫化物和铁氢氧化物代替^[39,40],通过中高温条件下交代、外壳化(encrustation)及成矿完成快速的化石化过程.因此,微生物直接或间接地参与了矿物沉淀,海底多金属硫化物的形成与热液嗜热微生物活动具有密切联系.深海热液沉积中保存的微生物化石,常由相互缠绕、无规律的丝状体组成^[41],因为丝状体微生物席,对局部环境(如 O₂-H₂S 梯度)具有重要的调节作用^[25],可以在快速流动的环境中保存下来.

海底黑烟囱周围微生物活动生存温度范围为 2—110℃,微生物席附着于各种固体表面.随着微生物在黑烟囱及岩石表面定居下来,即开始生物成矿作用与化石化过程,常伴随铁氧化物、蛋白石状 SiO₂ 及黄铁矿等的沉淀.烟囱外壁微生物密集分布处,常出现一些微量元素富集(As, Au, Ag, Th, Sb, Cu 等)的富集^[39].热液喷口附近铁氧化物的形成与可溶性的铁元素和微生物表面相互作用有关,细胞壁和胞外聚合物是黏结反应和矿物结晶生长的有利位置.高温流体与微生物活动发生活跃的生物化学反应,促进矿物形成.另外,微生物代谢从化

学反应中获得能量,烟囱表面多孔层成为理想的媒介物^[36].

海底黑烟囱周围微生物对矿物形成的媒介作用,表现为以下 3 方面:(1)微生物代谢活动可以催化、控制和影响热液局部的物理化学过程(pH 值、硫化物、亚铁、CO₂ 生产或排出),驱动化学反应,发生矿物沉淀和生长或矿物溶解^[16,37].(2)微生物及其胞外多聚糖具有矿物成核结晶作用,微生物细胞壁及细胞表面呈负电性并含氨基,可以吸附各种离子和矿物,有利于氧化物、硅酸盐、碳酸盐、硫化物等矿物结晶形成,细胞最终被矿物完全置换,在矿物中形成印模或孔洞等微化石构造.当溶液饱和时,微生物充当化学反应的固体颗粒,有利于矿物在晶核表面富集,并且加快沉淀速度.(3)微生物群落巨大的表面积有利于吸附相关离子并结晶沉淀,与死亡细胞相比活细胞体可以黏结吸附更多的金属离子^[42,43].

微生物化石能够被保存下来,主要原因在于细胞表面被可溶重金属固化的生物成矿作用,包括离子交换或新陈代谢产生化学反应^[44,45].细胞表面金属包壳可以防止其重新活化,而长期保留细胞组分.微生物矿化细胞常具有原始细胞形态和大小.通过黑烟囱及其微生物活动的实地观察和取样,可

以提出地史上微生物化石鉴别标志, 研究极端环境下微生物化石化过程。

除生物成矿外, 热液微生物对海底热液硫化物风化蚀变也有影响。随着海底黑烟囱停止热液活动, 硫化物常被氧化, 在黑烟囱外壁形成氧化物外壳。硫化细菌活动可以造成黄铁矿被侵蚀和氧化, 并在矿物表面形成多种微生物活动印记。在东太平洋约旦德富卡海底黑烟囱实验表明, 矿物表面常有微生物定居, 并直接参加硫化物蚀变过程。硫化物样品表面微生物数量由多到少的顺序依次为元素硫、烟囱硫化物、白铁矿、黄铁矿、闪锌矿、黄铜矿等, 烟囱硫化物表面被细菌氧化形成次生铁氧化物和含铁矿物^[16]。

4 热液微生物化石记录与早期生命演化

对早期微生物化石记录的鉴别是研究早期生命演化的重要途径。随着地质年代的变老, 如何准确鉴别早期微生物化石具有重要意义^[35,36]。由于普遍受后期成岩作用的影响, 早期微生物化石研究面临的难题在于如何区别微生物化石和无机产物, 它们除形态特征外, 还有其他可信的生物特征(有机质成分、稳定同位素指标)和鉴定标志。现代海底黑

烟囱热液微生物的研究, 可以获得微生物化石化过程的重要信息, 为早期生命演化提供新的研究方法和思路。早先研究主要围绕滨浅海环境-陆地沉积地层进行微体古生物化石研究, 很少研究海底热液、火山等极端环境微生物化石, 现代海底黑烟囱生物群落的发现, 使人们重新认识地史时期不同环境下生物记录及其演化意义^[37]。

受现代海底黑烟囱及其微生物研究的影响, 目前已在多个地区报道了地史时期热液微生物化石记录(表2), 特别是发现了一批丝状微生物化石记录, 经稳定同位素研究证明, 它们可能为自养生物的产物^[23]。在塞浦路斯特罗斯白垩纪蛇绿岩内发现微生物沿裂隙活动形成的矿化微管构造, 与现代洋底枕状熔岩微生物化石有相似尺度、形态及内部构造^[34], 被解释为微生物在玻璃质中钻孔活动及其矿化残余。已报道的古代热液矿床微生物化石主要为丝状微生物记录, 其他微生物化石如球菌保存较少, 可能与微生物化石记录保存方式的差异性有关。另外球菌化石与热液活动中常见的无机的微球状沉淀在形态上难于区分, 也可能使识别出球菌化石记录较少^[23]。

表2 地史上热液微生物化石记录

地点	热液微生物化石记录及其显微特征	温度、流体及生物指标	文献
南非巴伯顿绿岩带 (3.50Ga)	硫化物(黄铁矿)内保留丝状微生物化石。枕状熔岩岩枕边缘保留微米尺度的矿化管, 由微生物沿着裂隙刻蚀玻璃质形成。另外, 燧石内还发现微球状、杆状、丝状等微生物化石形态。	碳酸盐 $\delta^{13}C$ 较小, 指示生物成因。丝状体及化石管缘均保留有机碳。	[23,54,44]
澳大利亚 3235Ma 硫化物矿床	硫化物内保留密集分布的丝状体, 它们粗细均匀, 呈平直状、弯曲和扭曲等形态。不同方向上相互缠绕。丝状体由亚微米级黄铁矿晶体组成, 代表微生物矿化产物。	弧后盆地, 水深大于 1000 m, 热液温度大于 300 °C。	[58,23]
美国加州侏罗纪 硫化物矿床含铁燧石层	丝体弯曲状或圈形, 一些丝状体显示分叉构造, 丝体上覆盖无定形或结晶差的铁氧化物及硅质外壳。	深海洋脊或海山的热液喷口沉积。	[40]
塞浦路斯特罗斯白垩纪蛇绿岩	燧石层保留分支状丝状体。枕状熔岩玻璃质冷凝边发育微生物成因的微管构造。	沿管壁保留有机碳。	[37,54]
加州侏罗纪蛇绿混杂岩	燧石层及硅铁喷流岩内出现丝状体聚集、丝体分叉或卷曲, 伴随硅铁质胶结和外壳。		[37,40]
澳大利亚寒武纪海底硅铁氧化物矿床	丝状微生物化石形成层纹状形态或被隔膜分离, 显示分支或网状形态, 细胞壁发生赤铁矿化。	热液沉积, 硫同位素表明化石是硫还原细菌产物。	[59]

另外, 早前寒武纪热液微生物化石研究也取得新进展。南非巴伯顿绿岩带枕状熔岩(3.50Ga)岩枕边缘发现了微生物化石记录, 记录了3.50Ga海底火山喷发后微生物的定居活动^[11,51]。在澳大利亚皮

尔巴拉 3.235Ga 的火山块状硫化物中, 也识别出丝状微生物化石^[38], 它们被认为是原核生物遗迹, 可能是化学自养的嗜热微生物, 生活在太古宙 100 °C 左右海底。太古宙热液微生物化石的不断发现, 表

明早期洋中脊、大洋火山岛、岛弧周围,都可能是热液微生物的生存环境,为研究早期生态环境提供了新线索.太古宙热液微生物化石记录的发现和研究,表明热液微生物出现时间很可能早于光合作用微生物.现代生物核糖核酸 RNA 的分析也表明,化能自养高温微生物出现时间早于光合作用生物.

地史时期广泛存在海底热液活动,开展古代热液活动及其硫化物矿床的研究,对认识早期生物圈演化具有重要意义.上述硫化物矿床、火山岩、蛇绿岩微生物化石记录的发现,正改变对地史上生态环境的认识.考虑到地球早期热液活动的普遍性,这一领域的科学积累可能刚开始,随着早期热液微生物化石素材的增多,将改变对早期生命演化过程的简单认识.已经提出的前缘科学问题有,海底黑烟囱极端环境下生命系统与完全不同的已知光合作用生命系统在地史上是否曾有能量和物质交换,海底黑烟囱是否是早期生命的起源地,深海极端环境生物是否曾向浅海扩展并演化,灾变事件期间深海环境是否是生物逃逸灭绝事件的庇护所等.

5 研究热液微生物的意义

热液生物以化能自养嗜热微生物为基础生产力,构成一个能够自养自给的生态系统,它们初级能量来源为海底热液化学能(地热能),根本上区别于依靠太阳光合作用的陆地和浅海生命系统.深海黑烟囱喷发密集的嗜热微生物,以及海底枕状熔岩玻璃质中也保留丰富的微生物活动记录,均表明深海底存在数量巨大的地下微生物.

微生物不仅依存于现代海底热液活动,同时对热液成矿起重要作用^[60],海底黑烟囱周围高速成矿作用,有利于微生物矿化并原地保存,成为研究微生物化石化过程的理想实验室,为研究地史时期及地外极端环境下生命过程提供重要理论依据.

对微生物 16Sr RNA 系统发育树的测序表明,海底黑烟囱周围的化能自养嗜热微生物,特别是古生菌和甲烷菌,处于系统发育树的根部位置,超嗜热古生菌具有特殊的细胞结构以及代谢方式(最适生长温度约 80 °C),并且进化缓慢,最接近地球上所有生命的共同祖先^[23],代表地球最古老生命的形式.地球早期热液环境普遍,海底火山强烈活动,造成海水高温、缺氧、富含 CO₂, H₂ 等化合物,

与现代海底黑烟囱周围环境非常类似,可满足各类生物化学反应.地球最早的生命记录保留于格陵兰 3.8Ga 年前的地层中,这一时期也是地-月系统陨石撞击高峰结束期,即早期生物出现的时间同步于大轰炸时期,生命起源开始于这一时期或更早,也只有深海高温微生物能够幸免撞击而生存繁衍.地球早期地表经历频繁的天体撞击事件和强烈辐射,地下环境为生命起源创造了安全条件,成为早期生命的摇篮.科学家们为此提出原始生命起源于海底黑烟囱周围的理论^[57,61,62],海底黑烟囱物理与化学环境,如高温、高压、缺氧、低 pH 值、富含还原组分等,同生命起源时的环境也十分类似,是探索生命起源的理想场所.

太古宙硫化物与枕状熔岩中微生物化石的陆续发现^[54,58],也支持海底黑烟囱为生命起源地^[63],或者早期微生物变异和多样性发源地.以海底黑烟囱为代表的热液微生物生态系统,可能是研究早期生命从地下向海底扩张的窗口.地球早期火山活动剧烈,陆表构造不稳定,并有强烈紫外线辐射.由于缺乏富氧气大气圈保护,并经历强烈陨石轰炸(3.8Ga 前),海底隐蔽环境成为早期生命生存繁衍的安全场所.黑烟囱周围还提供了生命起源前合成有机化合物的理想环境条件.另外,深海底黑烟囱生态系统独立于太阳能,即使在大规模地外撞击灾变事件的黑暗条件下,嗜热微生物也可能幸存下来,成为古老生命的子遗.

深海热液微生物及深部生物圈的研究,提出了探索地外生命的新思路.许多星球(如火星、木卫 2)曾经或可能存在类似热液环境,具备液态水存在的温压范围,并有丰富的碳氢化合物.木卫 2(Europa)被巨厚冰层覆盖,这些冰层正在漂移,表明冰下存在液态水海洋,液态水形成很可能与海底火山及其热液活动有关.由于巨厚冰层阻止光合作用发生,推测木卫 2 海底仅可能有热液微生物或地下生物圈^[64].火星大气压力较低(0.6—0.8 kPa),尽管其地表下可能有液态水流动,但其表面液体水是不稳定的,稀薄的含 CO₂ 大气圈难以衰减紫外线辐射,火星生命的寻找应瞄准地下生物圈,它们可能类似地球深部生物圈或热液生物群落^[51].

致谢 感谢陈晶、姚锦仙、赖勇、陈永顺、顾

连兴、蒋少涌、周怀阳、曾志刚、肖湘、袁训来、杨卫军、肖书海、丁抗、张传伦教授以及金翔龙、汪品先院士在论文写作过程中给予的帮助和指教。感谢中国大洋协会对研究和学术交流给予的大力支持。香山科学会议(231次, 南京大学, 2004)期间的广泛讨论使作者受益匪浅。

参 考 文 献

- Lonsdale P. Clustering of suspension-feeding macrobenthos near abyssal hydrothermal vents at oceanic spreading centers. *Deep-Sea Res.* 1977, 24: 857-863
- Corliss J B, Dymond J, Gordon L I, et al. Submarine thermal springs on the Galapagos rift. *Science*. 1979, 203: 1073-1083
- Prieur D, Erauso G, Jeanthon C. Hyperthermophilic life at deep-sea hydrothermal vents. *Planet Space Sci.* 1995, 43: 115-122
- 冯 军, 李江海, 陈 征, 等. 海底黑烟囱与生命起源综述. *北京大学学报(自然科学版)*. 2004, 40(2): 318-325
- 李江海, 牛向龙, 冯 军. 海底黑烟囱的识别及其科学意义. *地球科学进展*. 2004, 19(1): 17-25
- 牛向龙, 李江海, 冯 军. 海底黑烟囱的显微构造特征及其鉴别意义. *高校地质学报*. 2004, 10(4): 535-544
- 吴世迎. *世界海底热液硫化物资源*. 北京: 海洋出版社. 2000. 1-290
- 侯增谦, 韩 发, 夏林圻, 等. 现代与古代海底热水成矿作用—以若干火山成因块状硫化物矿床为例. 北京: 地质出版社. 2003, 1-32
- Rona P A. Marine minerals for the 21st century. *Episodes*. 2002, 25: 2-12
- McCollom T M. Geochemical constraints on primary productivity in submarine hydrothermal vent plumes. *Deep-Sea Res.* 2000, 47: 85-101
- Tunnicliffe V. The biology of hydrothermal vents: Ecology and evolution. *Oceanog Mar Biol Ann Rev*. 1991, 29: 319-407
- Jannasch H W. The chemosynthetic support of life and the microbial diversity at deep-sea hydrothermal vents. *Proc R Soc Lond*. 1985, 225: 277-297
- Taylor C D, Wirsen C O, Gail F. Rapid microbial production of filamentous sulfur mats at hydrothermal vents. *Appl Environ Microbiol.* 1999, 65: 2253-2255
- Reysenbach A L, Deming J W. Effects of hydrostatic pressure on growth of hyperthermophilic archaeobacteria from the Juan de Fuca ridge. *Appl Environ Microbiol.* 1991, 57: 1271-1274
- Deming J W, Baross J A. Deep-sea smokers: Windows to a subsurface biosphere. *Geochimica et Cosmochimica Acta.* 1993, 57: 3219-3229
- 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. *American Mineralogist*, 1998, 83: 1399-1408
- 相建海, 主编. *海洋生物学*. 北京: 科学出版社, 2003, 104-113
- Zierenberg R A, Adams M W, Arp A J. Life in extreme environments: Hydrothermal vents. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 2000, 97: 12961-12962
- Haymond R M. Volcanic eruption of the mid-ocean ridge along the East Pacific Rise and direct submersible observations of seafloor phenomena associated with an eruption event in April, 1991. *Earth Planet Sci Lett.* 1993, 119: 85-101
- Hedrick D B, Guckert J B, White D C, et al. *In situ* microbial ecology of hydrothermal vent sediments. *FEMS Microbiology Reviews.* 1992, 101: 1-10
- Takai K, Komatsu T, Inagaki F, et al. Distribution of Archaea in a black smoker chimney structure. *Applied Environment Microbiology*, 2001, 67: 3618-3629
- Prieur D. Microbiology of deep-sea hydrothermal vents. *Marine Biotechnology.* 1997, 15: 242-244
- Reysenbach A L, Cady S L. Microbiology of ancient and modern hydrothermal systems. *TRENDS in Microbiology*, 2001, 9: 79-86
- Pradillon F, Shillito B, Young C M, et al. Developmental arrest in vent worm embryos. *Nature*, 2001, 413: 698-699
- Taylor C D, Wirsen C O. Microbiology and ecology of filamentous sulfur formation. *Science*. 1997, 277: 1483-1485
- Wirsen C. Is life thriving deep beneath the seafloor? *Oceanus Magazine.* 2004, 42(2): 1-6
- Reysenbach A L, Gotz D, Yernool D. Microbial diversity of marine and terrestrial thermal springs. In: Staley J T, Reysenbach A L, eds., *Biodiversity of Microbial Life. Foundation of Earth's Biosphere*. New York: Wiley-Liss Inc, 2002, 345-421
- Delaney J R, Kelley D S, Lilley M D, et al. The quantum event of oceanic crustal accretion: Impacts of diking at mid-ocean ridges. *Science*, 1998, 281: 222-227
- Summit M, Baross J A. A novel microbial habitat in the mid-ocean ridge seafloor. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2001, 98: 2158-2163
- Cowen J P, Giovannoni S J, Kenig F, et al. Fluids from Aging Ocean crust that support microbial life. *Science*, 2003, 299: 120-123
- Giovannoni S J, Fisk M R, Mullins T D, et al. Genetic evidence for endolithic microbial life colonizing basalt glass seawater interface. *ODP Proc Sci Res.* 1996, 148: 207-214
- Kimura H, Asada R, Masta A, et al. Distribution of microorganisms in the subsurface of the Manus basin hydrothermal vent field in Papua New Guinea. *Applied and Environmental Microbi-*

- ology, 2003, 69: 644—648
- 33 Furnes H, Thorseth I H, Torsvik T, et al. Identifying bio-interaction with basaltic glass in oceanic crust and implications for estimating the depth of the oceanic biosphere: A review. *Geol Soc Spec Publ.* 2002, 202: 407—421
- 34 Hofmann B A, Farmer 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. *Planetary and Space Science*, 2000, 48: 1077—1086
- 35 D' Hondt S, Rutherford S, Spivack A J. Metabolic activity of subsurface life in deep-sea sediments. *Science*, 2002, 295: 2067—2070
- 36 Verati C, Donato de P, Prieur D, et al. Evidence of bacterial activity from micrometer-scale layer analyses of black smoker sulfide structures (Pito seamount site, Easter microplate). *Chemical Geology*, 1999, 158: 257—269
- 37 Juniper S K, Fouquet Y. Filamentous iron-silica deposits from modern and ancient hydrothermal sites. *Canadian Mineralogist*, 1988, 26: 859—869
- 38 Furnes H, Staudigel H, Thorseth I H, et al. Bioalteration of basaltic glass in the oceanic crust. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 2001, 2: 1
- 39 Zierenberg R A, Schiffman P. Microbial control of silver mineralization at a seafloor hydrothermal site on the northern Gorda Ridge. *Nature*, 1990, 348: 155—157
- 40 Little C T S, Herrington R J, Haymon R M, et al. Early Jurassic hydrothermal vent community from the Franciscan Complex, San Rafael Mountains, California. *Geology*, 1999, 27: 167—170
- 41 Banfield J F, Welch S A, Zhang H Z, et al. Aggregation-based crystal growth and microstructure development in natural iron oxyhydroxide biomineralization products. *Science*, 2000, 289: 751—754
- 42 Beveridge T J. The bacterial surface: General considerations towards design and function. *Can J Microbiol.* 1988, 34: 363—372
- 43 Urrutia M, Kemper M, Doyle R, et al. The membrane-induced proton motive force influences the metal binding ability of *Bacillus subtilis* cell walls. *Appl Environ Microbiol.* 1992, 58: 3837—3844
- 44 Westall F, Wit M J, Dann J, et al. Early Archean fossil bacteria and biofilms in hydrothermally influenced sediments from the Barberton greenstone belt, South Africa. *Precambrian Research*, 2001, 106: 93—116
- 45 Southam G, Donald R. A structural comparison of bacterial microfossils vs "nanobacteria" and nanofossils. *Earth-Science Reviews*, 1999, 48: 251—264
- 46 Edward K J, McCollom T M, Konishi H, et al. Seafloor bioalteration of sulfide minerals: Results from *in situ* incubation studies. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 2003, 67: 2843—2856
- 47 Juniper S K, Tebo B M. Microbe-metal interactions and mineral deposition at hydrothermal vents. In: (Karl D M ed.), *The Microbiology of Deep-Sea Hydrothermal vents*, New York: CRC Press, 1995. 219—253
- 48 Halbach M A, Koschinsky A, Halbach P. Report on the discovery of *Gallionella ferruginea* from an active hydrothermal field in the deep sea. *InterRidge News*, 2001, 10: 18—20
- 49 Binns R A, Scott S D, Bogdanov Y A, et al. Hydrothermal oxide and gold-rich sulfate deposits of Franklin seamount, western Woodlarkbasin, Papua New Guinea. *Economic Geology*, 1993, 88: 2122—2153
- 50 Schrenk M O, Kelley D S, Delaney J R, et al. Incidence and diversity of microorganisms within the wall of a active deep-sea sulfide chimney. *Applied and Environmental Microbiology*, 2003, 69: 3580—3592
- 51 Al-Hanbali H S, Scowery S J, Holm N G. Biogenicity of silicified microbes from a hydrothermal system; Relevance to the search for evidences of life on earth and other planets. *Earth and Planetary Science Letters*, 2001, 191: 213—218
- 52 Halbach M, Halbach P, Luders V. Sulfide-impregnated and pure silica precipitates of hydrothermal origin from the central India Ocean. *Chemical Geology*, 2002, 182: 357—375
- 53 Hoke J, Banta A, Hubler F, et al. Microbial diversity of a sulphide spire located in the Edmond deep-sea hydrothermal vent field on the central Indian Ridge. *Geobiology*, 2003, 1: 119—127
- 54 Furnes H, Banerjee N R, Muehlenbachs K. Early life recorded in Archean pillow lavas. *Science*, 2004, 304: 578—581
- 55 Altermann W. The oldest fossils of Africa a brief reappraisal of reports from the Archean. *African Earth Sciences*, 2001, 33: 427—436
- 56 Schopf J W, Kudryavtsev A B, Agresti D G, et al. Laser-Raman imagery of Earth's earliest fossils. *Nature*, 2002, 416: 73—76
- 57 Nisbet E. The realms of Archaean life. *Nature*, 2000, 405: 625—626
- 58 Rasmussen B. Filamentous microfossils in a 3235Ma old volcanogenic massive sulphide deposit. *Nature*, 2000, 405: 676—679
- 59 Duhig N C, Davidson G J, Stolz J. Microbial involvement in the formation of Cambrian sea-floor silica-iron oxide deposits, Australia. *Geology*, 1992, 20: 511—514
- 60 Farmer J. Hydrothermal systems: Doorway to early biosphere evolution. *GSA Today*, 2000, 10(7): 1—8

- 61 Huber C, Wachtershauser G. Activated acetic acid by carbon fixation on (FeNi)S under primordial conditions. *Science*, 1997, 276: 245-247
- 62 Davis B K. Molecular evolution before the origin of species. *Progress in Biophysics Molecular Biology*, 2002, 79: 77-133
- 63 Mojzsis S J, Harrison T M. Vertiges of a beginning: Clues to the emergent biosphere recorded in the oldest known sedimentary rocks. *GSA Today*, 2000, 10(6): 1-9
- 64 Rothschild L J, Mancinelli R L. Life in extreme environments. *Nature*, 2001, 409: 1092-1101

2006年度国家自然科学基金项目指南：重点项目

数理科学部

“十一五”期间，在重点项目的立项和资助方面，为鼓励竞争、促进具有创新思想项目的产生，将采用指南公布项目领域多于实际资助项目数和发布研究方向、由研究方向引导下申请者提出研究课题的立项和申请方式。重点项目的立项，主要是依据“十一五”学科发展战略调研报告提出的优先资助领域，其目的是希望在整体布局上总体考虑学科发展。

2006年度在数学、物理II领域仍采用发布重点项目课题名称和研究内容的方式；在力学、天文和物理I领域采用发布研究领域、由申请者提出具体研究课题名称和研究内容的方式。

2006年度数理科学部拟资助约38个重点项目，资助经费约6800万元，具体要求详见各科学处指南的说明。务请数学领域专家注意，根据重点项目管理办法规定，同一重点项目参加单位数总计不能超过3个。

1 数学科学处：

2006年度拟资助8个左右重点项目，平均资助强度130万元。

- (1) 群与代数的表示理论
- (2) 流形拓扑学
- (3) 全纯映照的重整化理论若干问题研究
- (4) 非线性椭圆与非线性抛物型方程
- (5) 弦理论中的几何不变量
- (6) 生物信息学与最优化方法
- (7) 分形几何中的若干前沿问题
- (8) 非平衡信号自适应处理的数学理论、算法和应用
- (9) 科学计算中的线性和非线性数值代数问题研究

2 力学科学处

申请者可在如下的研究领域内，自由确定项目名称、研究内容、研究方案和研究经费。2006年度拟资助8—11项重点项目，平均资助强度200万元。

- (1) 重大装备中的动力学、振动与控制问题
- (2) 机械系统非线性动力学特性的实验研究
- (3) 材料的多尺度力学行为与跨尺度关联
- (4) 智能材料与结构的力学问题及多场耦合效应
- (5) 超常环境下材料与结构的力学行为
- (6) 材料的动态力学特性与抗侵彻机理
- (7) 湍流结构的新概念和新方法（下转第1440页）