

文章编号:1009-2722(2009)02-0014-07

微生物学向深海进军

陈皓文¹, 孙丕喜¹, 高爱国²

(1 国家海洋局第一海洋研究所, 青岛 266061; 2 厦门大学, 厦门 361005)

摘要: 论述全球的深海概念, 包括深于 1 000 m 的各种海域, 如大洋、远海、一些海湾、海峡、海沟、海槽、深渊、超深渊等。认为深海环境包括 3 个单元: 深海面平面上的空气、海洋表层至海底间的深水体和表层沉积物/ 岩石及以下部分。在此环境繁衍了深海上空气微生物、深水微生物及深海地微生物, 对这三者的研究构成了深海微生物学, 而其中的嗜极微生物则十分重要。尤其关注深海地微生物学的研究现状并展望其研究前景。

关键词: 深海环境; 深海空气微生物; 深水微生物; 深海地微生物; 嗜极微生物

中图分类号: Q938.8; Q178.533 **文献标识码:** A

上世纪 70 年代以来, 对海洋、尤其深海的探索不断升温, 因为人们对资源的渴望日甚, 认识和技能也日隆。本文讨论深海及其环境, 尤其关注深海微生物研究。

1 深海

深海顾名思义即深深的海洋, 它与“大洋”基本上一致。海洋占全球面积的 71%, 1 000 m 水深的海洋为深海, 它占全球海洋总面积的 3/4。全球海洋水均深 3 795 m。4 000 ~ 6 000 m 为深渊, > 6 000 m 处为超深渊。 > 6 000 m 的深海只占全球海洋的 0.1%。

(1) 太平洋占全球海洋面积的 50% 以上, 其最深处斐查兹 (即查林杰海渊的玛丽亚纳海沟) 达 11 034 m, 即地表最深处。太平洋、大西

洋、印度洋和北冰洋的平均水深分别为 4 282 m、3 825 m、3 963 m 和 1 300 m, 还有远离南极洲周围的南大洋深处, 它们除了有些近陆海区较浅外, 均为深水海域。(2) 有些水体虽以“洋”命名, 但并不是真正的深海所在, 如中国南方近海的大戡洋、伶仃洋、七洲洋等 (共约 13 个)。(3) 除了大洋外, 不少海是真正的深海, 如珊瑚海, 水均深为 2 394 m, 最深达 9 140 m。再如白令海, 水均深为 1 598 m, 最深达 4 151 m。全球水深千米以上的海计 18 个。(4) 另外, 尚有些以“海”为名的水域, 只不过是咸/盐湖, 却并不浅, 如黑海, 均深达 1 200 m 以上, 南部最深达 2 212 m, 盐度达 17‰~ 22‰, 为一深水内海水体。而咸海 (位于中亚) 是咸水湖, 盐度达 10‰~ 14‰, 但水深最多只 68 m, 并非深水水域。美国的大盐湖 (Great salt lake) 盐度是海水的 4~8 倍, 达 151~288‰, 是残迹盐湖。以青海命名的内陆青海湖, 虽湖水属咸, 但水深不超过 32.8 m, 不属“深海”范围。

收稿日期: 2008-10-21

作者简介: 陈皓文 (1941—), 男, 研究员, 主要从事海洋、环境、水产、生态等方面的微生物学研究。E-mail: haowen_chen@yahoo.com.cn

(5) 有些不以“海”或“洋”称呼的海域,如“湾”,也为真正的深海,如墨西哥湾,水均深达 1 500 m。再如孟加拉湾,其水深范围为 2 000 ~ 4 000 m。几内亚湾均深 2 996 m,最深 6 318 m。世界水深超千米的海湾计 5 个。(6) 一些并非以“海”或“洋”命名的水域,实际上却也是真正的深海海域,如“峡”等等。莫桑比克海峡,水体大,均深大于 2 000 m,最深 3 533 m,为真正的深海。再如德雷克海峡,它连接大西洋和太平洋,水均深 3 400 m,最深处 5 248 m,为一大深水道深海海域。(7) 还有一些海沟、海槽,深度分别达万米以上(计 14 个)和 2 300 ~ 7440 m 间(26 个)^[1]。一些大陆边缘水,有的也很深。一些洋盆、岛屿水深也大。中国东、黄、渤海是较浅的边缘海或内海,唯南海水均深约 1 212 m,最深达 5 559 m,也属深海系列。所以我们不能仅望“深”或“海”之文来生“深海”之义,也不能仅以“洋”即认定它为大洋。所谓“深海”即是远离大量人类活动、难以直接到达的深水海域,尤其是海底及其下的沉积物或岩石地带,即为大洋海域。

2 深海环境

深海环境可以分为 3 个单元,其一是表层水面上的空气,主指水表之上、大气下边界 10 m 内的空气,可以上至百米左右甚或更高的空气环境。由于受海水蒸发作用和天体、阳光、气候等的多重影响而形成海气相互作用系统,深海空气比陆上或近海地面空气的湿度大,氧气负离子多,太阳(紫外线)辐射较强、平均风况和海况面积较大、气温较均衡和低一些。向上气体密度和气压渐稀/小,空气质量较好。其二是表层水至海底表层沉积物或岩石之间的水体。在该范围内向下,各级各类生物经受着不断加大的静水压,水温变低,及至底部,水温处于 4 左右且处较稳定状态中。水的流体力学和海水化学因地因时而变,同时深部水又受到沉

积物/岩石及生物的向上作用,使得其中的生态环境和生态系统一直处于既稳又动的过程中。其三是海底表层沉积物(占全球表层面积的 50%以上)至不同深度处的沉积物/岩石间的地质/地理环境。这里有来自水体的更大的压力,虽有相对稳定的沉积环境,但要经受不时的流体、地质、地球物理、地球化学等异常事件的干扰乃至破坏。另外两个重要状况是缺氧甚至无氧以及持续低温,偶有高温或冷泉^[2]。因而构成了众多的极端环境条件,对生物造成了不同的“补丁”式沉积环境,进而形成千变万化的小环境,以至“微生境”^[3]。

虽然这 3 个单元垂直相距千米以上,但相互间即气、水、固体间还是有一定联系的。在如此的深海环境中仍可孕育常规的海洋生物,同时也必然地筛选和繁衍了更多、更强、更耐极端环境的生物,即嗜极微生物(extremophiles)等,包括原核生物,它们具有特定的生理、生态、生化多样性^[4,5]。

3 深海微生物

由上所述,深海海面上的环境造就了空气微生物,深水中孕育了深水微生物,沉积物/岩石中繁衍出众多的地微生物(geomicrobes),这些微生物包括古菌、细菌原核生物等微生物和真核生物,如真菌、微藻,及一些原生动物等,如病毒、亚病毒和噬菌体等,其中的嗜极微生物尤其引人注目。

3.1 空气微生物

受海气的交互作用,海面上的空气微生物一般适于较湿较凉的空气环境,因而其中含较多产耐湿孢子的、嗜中/低温度的微生物。空气中较多的气溶胶和较少的颗粒物成为微生物的附着媒体和介质,较多的氧气供给和较好的空气质量为普通真菌、细菌等提供了优越的生存条件,好气/嗜气的微生物增多,总的看,深海上空气微生物种群和含量不如城市、港口、陆

地^[6]。

3.2 深水微生物

水深深于 1 000 m 的海水域其水体众多的生物构成了复杂的生态系统,其中的(超)微(型)生物是该海洋环境中最重要的组分之一。这些微生物包括病毒、噬菌体、细菌、古菌、真菌、微型藻类和原生动物等。真光层下降来的颗粒物是其下水层物质的重要来源。而海洋浮游古菌则自上世纪 90 年代以来成为海洋生态系统功能研究方同新观点、新认识的一个生长点。深水微生物的研究成果构成了几十年来海洋微生物学知识的支柱。深水微生物在生态系统内外均发挥不可或缺的作用,对营养物质转化、能量流动以及海水化学循环和生态环境、保护修复等一直起着难以替代的作用^[3]。

3.2.1 深水静压的影响

深水环境对微生物的一个重要影响因子即是静水压,最深海水处的静水压约 1 000 个大气压,但许多微生物对此压力应付自如。一些研究证实海水静压力对它们的垂直分布没显著影响,即使压力高至 2 900 个大气压时也如此,对于产孢子的细菌尤其如此。研究认为,只要微生物能经常生存在 1 个大气压中,它就不怕增加的压力,只要压力的增加不是太突然,对微生物的危害就不会很严重,这就是为什么从深海仍能检出许多活细菌的原因之一。深海压力是深水微生物与生俱来的活动环境条件,同时又经受低温和低营养(当然除了那些区域性的富有机质)的持续作用,形成了专性/极端嗜压菌及对各种压力的适应菌。分子生物遗传学的研究表明,深海发光杆菌(*Photobacterium profundum*)和一种希瓦氏菌(*Shewallella sp.*)对压力有其调控机制,后者的一些压力反应基因可被分成几种压力调控操纵子,压力反应使它们更易吸收寡营养成分^[7]。总之,压力的影响主要体现在对微生物结构功能与代谢等方面。

3.2.2 深水水体运动的影响

虽然深水的化学成分和性质相当稳定,但

是由于水团的不断运动,微生物的成堆出现并与其他物质相结合,使得它们的种群和数量分布出现每时、每日、每季的、垂直的和地理(水平)的变化,即它们的时空分布有明显的不均匀性,除非检样很多,方法一致,长期坚持才可得到一个相对平均的数据来。潮水的涨落(即潮汐)对深水微生物波动影响不大,但不同洋流(潮流)的影响则十分明显。这包括大洋风生环流、大洋热盐环流、北部环流、南部环流等,虽然它们生成或运动深度不一,但对其流经的周边和上下水体产生深远影响。比如黑潮,虽活动于水深 400 m 左右,但对其流经之处的深层会产生巨大作用。洋流引起的水体运动及携带的生物/非生物都对深海微生物有重大效应。而深水底流包括等深流、内波和内潮汐,影响底质底层水元素及化合物分布,乃至微生物生存状态^[8]。

3.3.3 深水水温的影响

阳光对浅层(光照层)海水微生物有一定影响,某些紫外线有一定的杀菌作用,随着水深的加大,光线越来越少而至黑暗世界,但在此处仍有各级各类生物活动,因此必然有相应的微生物生存。

深水中水温常年偏低,相当稳定,一些冷水团(如日本远洋滩)从上到下水温降得很低,在 2 500~4 000 m 深处仅为 1.5~2.0℃。适应此种低温的微生物多为嗜冷(psychrophilic cold-loving)原核生物——细菌和古菌及适冷菌。一种深海的泉生古菌——嗜冷产甲烷菌(*Methanogens sp*)有大量的延伸因子(elongation factor 2)极有利低温中的蛋白质合成。又发现了古菌域与细菌域的一些成员中均有冷休克蛋白的同源基因,证实它们在低温中在两域某些成员间发生了基因转移。深海微生物中发现的多种不饱和脂肪酸类(PUFAs)为生物工程上的应用提供了巨大潜力^[9]。

与低温相反,深海还存在地热区域,来自于海底热液系统,如黑烟囱和活火山。这在太平洋深水区尤为显著,其地震和活火山分别占全

球的 85% 和 80%, 在西缘的岛弧更为剧烈。大西洋和西太平洋的暖池产生的暖水库作用可一直深入水下 3 000 m, 高(有的可达 350)、低水温间形成的温度梯度造就了不同的嗜热或嗜冷原核生物。它们在此或营好氧/厌氧生活, 或进行化能自养/异养生活。环境迫使相应微生物产生高温条件下照常活跃而稳定的酶和结构蛋白, 并发挥持续功能和正常的运转^[4]。

3.3.4 深水微生物对盐的忍耐

海洋微生物与非海洋微生物的一个明显区别就是对盐的忍耐力, 但前者对渗透压改变的抵抗力却没有淡水微生物强。随着水深加大, 海水盐度也呈加大之势, 越往下微生物对高盐度海水的承受、适应能力也逐渐增强。全球海水盐度大体上呈现赤道附近低, 南北回归线附近最高, 中纬度区随纬度升而降之势。盐度最大的红海(达 42%) 有较多的嗜盐菌。深海中也生存着对盐有不同适应、嗜好能力的原核生物。极端嗜盐菌(extreme halophiles) 主要是古菌, 而极端嗜盐细菌仅有红色盐杆菌(*Salinibacter rubrum*), 它们靠积累非抑制性物质(相容性溶质)使细胞液保持高浓度而不致脱水。有些则将外界 K^+ 泵到胞内, 使 K^+ 的胞内浓度与胞外 Na^+ 浓度平衡, 或者通过高比例酸性氨基酸的酶和结构蛋白保护细胞构象不受高浓度盐的破坏。在不断加浓的盐环境中, 微生物多样性降低。但当 $NaCl$ 浓度超过 15% 时, 有些古菌可成为优势种, 迄今已发现 67 余属海洋古菌^[4,7]。

3.3.5 深水微生物的营养供给

深水微生物得以在水中生存, 还决定于营养物质的供给状况。营养来源主要有上层水体和沉积物。上层水体主要提供下沉的各种颗粒物——对微生物丰度和活性影响最大的是颗粒有机物(POM)。在沉降过程中, POM 遭遇破坏降解, 及至到沉积物表层间, POM 等营养源越来越少, 越来越难以降解吸收利用, 从而在沉降过程中产生了对营养源及状态利用的各种微生物。但反过来, 作为营养第二来源即沉积物,

借助各种生物/非生物方式向水体微生物提供营养, 这包括沉淀在沉积物上的少部分返回的 POM(来自碎屑、粪便、尸体等)。第三来源, 即地层及岩隙热液或冷泉液体扩散来的无机营养, 越往上则越少越稀。总体看, 深水微生物生存于趋向均匀与不均匀稀释扩散的寡营养中, 但水与顶层沉积物(1 m)界面间(SWD)的深水微生物丰度估计为 $1 \times 10^9 \sim 5 \times 10^9 \text{ ml}^{-1}$ 沉积物, 底栖边界层(BBL)中数十米水柱中则约为 $3.0 \times 10^4 \sim 6 \times 10^5 \text{ ml}^{-1}$, 其个体大, 分化频率也高^[3]。

3.3 深海地微生物

地微生物(geomicrobes)即地质微生物, 对其的研究目前已形成了地微生物学^[10], 此处指的是深海底部表层沉积物及以下若干深度岩石圈间的微生物。表层及浅层沉积物是地微生物最不稳定的生存环境。它们要承受来自水柱的压力、底流的波动和沉积物、地层运动的干扰。但这里有较多的经过上部水筛漏下来的各种颗粒、碎屑所提供的营养, 因而大多地微生物是嗜压/适压的, 并与其他底栖生物关系较密切的原核生物。由于渗透下去的氧气越来越少, 以至于完全缺氧, 因而微生物多为厌氧或兼性厌氧者, 但仍有相应的好氧生物^[2]。

深海 75% 的底质为深海黏土及淤泥, 其中大多是砂质、硅质软泥或黏土, 形成了远洋沉积物。这在印度洋和大西洋尤甚, 主要由原生生物的碳酸钙外壳沉积来。大西洋和太平洋中大部区域的沉积物约为 500 ~ 1 000 m 厚。2007 年, “地球”号开始在日本附近的太平洋水深 2 500 m 水域钻探, 计划用 1 年时间, 入钻 5 000 ~ 7 000 m 深度, 在地壳和上地幔间, 寻找细菌等微生物, 以探索生命起源。虽然海洋微生物学先驱佐贝尔教授于上世纪 30 年代就研究过水深 1 322 m 下的沉积物细菌, 但那时国际对表层以下的探测不超过 5. 182 m (17 ft), 随着技术的进步, 钻探才逐渐加深^[1]。

沉积物在海底经历漫长的年代, 逐渐下沉并变得坚实, 为岩石的形成提供了一种长远的

基础和动力。海底岩石圈已成为人们探索“地下生物圈”和“深部生物圈”的重要部位。但这一生物圈大体上仍属于地球表层(10 km左右)范围。陆地地下6 000 m花岗岩岩心微生物的发现(瑞典锡利延)更加鼓舞人们探索深海岩心微生物的热情,估计地球上2/3的微生物可能藏于洋底沉积物和地壳中,但是迄今人们掌握的海洋微生物知识大多来源于海水微生物,包括深水微生物,对于海洋地微生物学(marine geomicrobiology)的认识以往大都来自表层沉积物。包含大量谜团的深海地微生物越来越成为人们探索追求的热点^[10]。

4 深海地微生物学研究概况

海洋地微生物学创立于上世纪30年代,1977年“阿尔文”潜水器于2 500 m深水下首次发现热泉口有众多微生物,直到上世纪末才得到快速发展。地微生物学主要研究目标为不同时期地质环境中微生物的生存与适应机制、活动过程及其对地质地球化学和生态学的作用,探讨微生物在全球或局部尺度上的生命重要元素循环中的地位、作用和对全球气候影响的理解,并提供开发应用前景。深海地微生物学内容基本相同于此^[10]。

深海沉积物中存在超乎人们想象的微生物种类和数量,甚至超过了海水中的。即使在10 898 m深水下的沉积物中仍可发现放线菌、真菌及对碱、酸、热、压或冷嗜好的原核生物^[11],已证实沉积物中有嗜盐真核生物,嗜盐真细菌、嗜盐甲烷菌、嗜盐古菌、嗜热酸古菌、产甲烷古菌等。沉积和岩石环境温度可造就出有不同适应能力的物种,因而形成了嗜冷、嗜温、嗜热甚而嗜超热的微生物,其营养方式有自养、异养、化能/光能营养,对气体有好氧/厌氧等十分新奇的生存方式,产甲烷或产氢的等等。有的生存于海洋温泉,有的极端嗜冷嗜压^[12]。还有的喜好火山口(高达250 ~ 400)或热液处,如硫化菌等6类微生物。受海底压力的

影响,沉积物或岩滋生出耐压、嗜压和极端嗜压的微生物,如 *Methanococcus jannaschii*,既嗜热又嗜压^[13]。沉积物微生物还积极参与地球化学循环,如铁锰等金属的氧化还原等^[2]。以上这些微生物,构成了深海嗜极微生物。而病毒、噬菌体在深海底则不均分布。由于海底有大量原生和后生原生动物,它们引来与之对应的共生/寄生菌,目前已分离培养出与海绵共生的少数菌^[7]。

深海地微生物学作为海洋微生物学的一部分,近30余年来得到了较大的发展,这得益于人们对海洋知识的探索及对海洋微生物应用的追求,迄今全球已进行了几十个热液区研究。全球深海大洋钻探活动(DSDP、ODP和IODP)使对深海微生物的探索到达地壳和上地幔间,一系列的成果使人们认识到海洋微生物资源的举足轻重。

深海沉积物微生物调研大多取水底表层沉积物样品,范围遍及全球各大洋及主要海区,如中大西洋热液孔^[14]、中印度洋某处烟囱^[15]、北大西洋^[16]、西北太平洋铁锰结核区^[17]、黑海某海区颗粒和沉积物^[18]、南北极海区^[19,20],其中对大西洋区的调查较为充分,所调查的内容涉及微生物的许多方面,如在热液孔Chinney发现新菌种^[22]、中白垩纪海洋无氧事件期古菌的巨大扩展^[20]、深水下次表层沉积物中微生物过程^[23]、甲烷微生物^[13]、微生物群落的定量分子分析^[19]、病毒及其生物地化、生态作用^[24]、深海细菌压力调控操纵子分布^[25]等等。对马里亚纳湾微生物、黑烟囱热液孔(系统)、铁锰结核等的微生物、微生物在地球化学中的作用等等有了较深广的研究^[22,26-29],对深层沉积物微生物的研究并不多见^[30-33]。大洋钻探提供了向深部探索微生物的机会和可能^[34-36]。近些年来,中国学者从关注方法学研究到参与世界不同海区深海微生物的调研,取得了令人鼓舞的成果^[10,37-44]。

5 深海微生物学的研究前景

当今的深海、尤其深海地微生物学的知识都是借助十分有限的探测器获取。没有续航能力强大的船只,没有精良的保真的采样设备和后续精准的实验仪器、材料等等,要做好深海微生物学研究等于天方夜谭。因此,近些年来,我国除了引进国外先进设施外,也开始试制相关高水平的仪器,努力赶超国际先进。分子生物学知识和技术应用于深海微生物研究是必然趋势,海洋学界要大力借鉴陆上的先进经验,同时更要发展特别适合深海的微生物学技术,还要注意与传统方法相结合,创新分离培养技术与策略,开发更多的新菌株新用途。深海地微生物学研究是深海、大洋、极地综合科考的重要组成部分,随着人们对深海微生物学认识的扩展和加强,有可能让微生物学在地质、矿物、海水下的古今生态、环境,包括极端环境、深海及其下部沉积物和岩石生物圈、元素及物质的循环、生物地球化学活动,甚至气候变化等学科方面发挥作用。

迄今为止,人们认知的海洋细菌大约只占所有海洋细菌资源总量的 1%,而细菌仅是原核生物的一部分。未知生物绝大部分蕴藏于深水、海底沉积物及岩石层之中,这是个巨大的资源库。人们对深海微生物寄予厚望,它们可能具有大量新奇特的次级代谢产物、生物活性物、各种活性酶,尤其是极端酶等,对它们结构和功能的研究将大大拓展人类关于生命科学的认识。

参考文献:

- [1] 莫杰,李绍全.地球科学探索[M].北京:海洋出版社,2007.
- [2] 陈骏,姚素平.地质微生物学及其发展方向[J].高校地质学报,2005,11(2):154-166.
- [3] 席峰,郑天凌,张瑶,等.深海微生物生态分布的若干特点[J].海洋科学,2004,28(2):64-68.
- [4] 席峰,郑天凌,焦念志,等.深海微生物多样性形成机

- 制浅析[J].地球科学进展,2004,19(1):38-46.
- [5] 冯军,李江海,陈征.海底黑烟囱与生命起源综述[J].北京大学学报(自然科学版),2004,40(2):318-325.
- [6] 陈皓文,孙修勤,张进兴.环球空气微生物考察[J].中国环境科学,1994,14(2):112-114.
- [7] 张晓华.海洋微生物学[M].青岛:中国海洋大学出版社,2007.
- [8] 王泽中.海洋学研究的新知——深海底流沉积[J].大自然探索,1997,16(6):86-89.
- [9] 陈秀兰,张玉忠,高培基.深海微生物研究进展[J].海洋科学,2004,28(1):61-66.
- [10] 陈皓文,高爱国.漫谈海洋地微生物[J].海洋地质动态,2008,24(3):14-17.
- [11] Rothschild L J, Mancinelli. Life in extreme environments[J]. Nature, 2001, 409:1 092-1 101.
- [12] Michael M, Aharon O. Thermophilic and halophilic extremophiles[J]. Curr. Opin. Microbiol. 1999, 2:265-269.
- [13] Michels P C, Clark D S. Pressure-enhanced activity and stability of a hyperthermophilic protease from a deep-sea methanogen [J]. Appl. Environ. Microbiol. 1997, 63:3 985-3 991.
- [14] Reysenbach A L, Longneaker K, Kirshtein J. Novel bacterial and archaeal lineages from an in situ growth chamber deployed at a mid-Atlantic Ridge Hydrothermal Vent [J]. Appl. Environ. Microbiol., 2000, 66(9):3 798-3 806.
- [15] Reysenbach A L, Gotz D, Bauta A, et al. Expanding the distribution of the Agulificales to the deep-sea vents on Mid-Atlantic Ridge and Central Indian Ridge [J] Cahiers De Biol. Mar. 2002,43: 425-428.
- [16] Rex M A, Stuart C T, Coyne G. Latitudinal gradients of species richness in the deep-sea benthos of the North Atlantic[J]. Proc. Natl. Acad. Sci.,2000,97:4 082-4 085.
- [17] 史君贤,陈忠元.西北太平洋沉积物和锰铁结核中微生物丰度和锰细菌[J].海洋学报,1989,11(3):385-391.
- [18] Freeman K H, Wakeham S G. Variations in the distributions and isotopic compositions of alkenones in Black sea particles and sediments [J]. Org. Geochem., 1992, 19:277-285.
- [19] Ravensschlag K, Sahn K, Amann R. Quantitative molecular analysis of the microbial community in marine Arctic sediments (Svalbard) [J]. Appl. Environ. Microbiol., 2001, 67(4):387-395.
- [20] Kuypers M, Blokker P, Erbacher J, et al. Massive ex-

- pansion of marine Archaea during a mid-cretaceous oceanic anoxic event [J]. Science, 2001, 293:92-94.
- [21] Vetriani C, Jannasch H W, Macgregor B J, et al. Population structure and phylogenetic characterization of marine benthic archaea in deep-sea sediments [J]. Appl Environ Microbiol., 1999, 18(4):34-40.
- [22] 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]. Intl. J. Syst. Evol. Microbiol., 2003, 53:863-869.
- [23] Lovely D R, Chapelle F H. Deep subsurface microbial Processes [J], Rev. Geophys, 1995, 33:365-381.
- [24] Fuhrman J A. Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects [J]. Nature, 1999, 399:541-548.
- [25] Li L, Kato C, Nogi Y, et al. Distribution of the pressure-regulated operons in deep-sea bacteria [J]. FEMS Microbiol. Lett. 1998, 159:159-166.
- [26] Kato C, Sato T, Horikoshi K. Isolation and properties of barophilic and barotolerant bacteria from deep-sea mud samples [J]. Biodiv. Conserv 1995, 4:1-9.
- [27] Kobayashi H, Takaki Y, Kobata K, et al. Characterization of α -maltotetrahydrolase produced by a *Pseudomonas* sp. MS300 isolated from the deepest site of the Mariana Trench [J]. Extremophiles, 1998, 2:401-408.
- [28] Campbell B J, Jeannot C, Kostka J E, et al. Growth and phylogenetic properties of novel bacteria belonging to the epsilon subdivision of the proteobacteria enriched from *Alvinella pompejana* and deep-sea hydrothermal vents [J]. Appl. Environ. Microbiol., 2001, 67(10):4566-4572.
- [29] Takai K, Inoue A, Horikoshi K. *Methanothermococcus okinawensis* sp. nov., a thermophilic methane producing archaeon isolated from a western Pacific deep sea hydrothermal vent system [J]. Int. J. Syst. Evol. Microbiol., 2002, 52:1089-1095.
- [30] Llobet-Brossa E, Rossello-More R, Amann R. Microbial community composition of Wadden sea sediments as revealed by fluorescence in situ hybridization [J]. Appl. Environ. Microbiol., 1998, 64(7):2691-2696.
- [31] Fang J S, Michael J B, Yuichi N, et al. Biochemical implications and geochemical significance of barophilic bacteria from the Marianas Trench at 11 000 m [J]. Deep-sea Research I, 2000, 47:1173-1182.
- [32] 陈皓文, 高爱国. 加拿大海盆与楚克奇海沉积物岩芯中好气异养细菌的分布 [J]. 极地研究, 2008, 20(1):40-47.
- [33] Roberto D, Elena M, Antonio D. Higher abundance of bacteria than of viruses in deep mediterranean sediments [J]. Appl. Environ. Microbiol., 2002, 68(3):1468-1472.
- [34] Steven D H. Life exploration to ocean subsurface of ODP [J]. Advance in Earth Science, 2003, 18(5):759-763.
- [35] David W R, Yishiko F, Mark E D, et al. Microbial communities from methane hydrate bearing deep marine sediments in a forearc basin [J]. Appl. Environ. Microbiol. 2002, 68(8):759-770.
- [36] Inagaki F, Sakihama Y, Takai K, et al. Transition in microbial community structures and presence of unusual microorganisms in a deep-sea rock [J]. Geomicrobiol. J., 2002, 19:535-552.
- [37] 李世伦, 张建文, 叶树明, 等. 2004, 深海微生物培养模拟平台温度控制技术研究 [J]. 海洋工程, 22(3):92-96.
- [38] 曾润颖, 赵晶. 深海细菌的分子鉴定分类 [J]. 微生物学通报, 2002, (6):12-15.
- [39] 陈秀兰, 张玉忠, 王云涛, 等. 深海适冷菌 *Pseudomonas* sp. SM9913 产生的低温类蛋白酶 [J]. 海洋科学, 2000, 25(1):4-8.
- [40] 徐美香, 王凤平, 肖湘. 深海沉积物样品中古菌的¹⁶SrDNA 分析 [J]. 自然科学进展, 2003, 13(6):599-603.
- [41] 许飞, 戴欣, 陈月琴, 等. 南沙海区沉积物中细菌和古菌¹⁶SrDNA 多样性研究 [J]. 海洋与湖沼, 2004, 35(1):89-94.
- [42] 冯军, 李江海, 初凤友. 冲绳海槽海底硫化物中微生物矿化研究 [J]. 海洋学报, 2008, 30(2):62-69.
- [43] 党宏月, 李铁刚, 曾志刚, 等. 深海极端环境深部生物圈微生物学研究综述 [J]. 海洋科学集刊, 2006, 47:41-60.
- [44] 游志勇, 汤熙翔, 肖湘, 等. 高压技术在沉海沉积物兼性嗜压菌的筛选和鉴定中的应用 [J]. 台湾海峡, 2007, 26(4):554-561.