# 深海热液口大型底栖生物遗传多样性的研究进展

杨梅<sup>1,2,3</sup>、李新正<sup>1,2,3</sup>

(1. 中国科学院 海洋研究所 海洋生物分类与系统演化实验室,山东 青岛 266071; 2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 青岛海洋科学与技术国家实验室 海洋生物学与生物技术功能实验室,山东 青岛 266200)

> 摘要:深海热液口及其生物群落自 1977 年发现以来,受到海洋生物学界的广泛关注。近年来伴随 深海调查技术的进步,大量热液生物群落相继被发现,并在生物地理学、生态学和生物多样性方面 取得了显著的进展。目前,受采样不足及分类学研究的限制,针对深海热液口的遗传多样性研究多 集中于大型底栖生物。本文拟对该领域的研究成果进行简要综述,以期加深对深海热液口大型底 栖生物的物种分布模式、扩散途径及群体连通性的认识,为深海热液口生物多样性的研究提供新 视角。

关键词: 深海; 热液喷口; 大型底栖生物; 遗传多样性
中图分类号: Q347 文献标识码: A 文章编号: 1000-3096(2017)06-0126-08
DOI: 10.11759/hykx20161130003

深海热液口多集中分布在世界各大洋洋中脊和 弧后盆地以及陆内裂谷等地壳运动活跃的深海区域<sup>[1]</sup>。 其环境条件较为极端,高压、黑暗、低氧、硫化物和 重金属等有毒物质含量高,在这里化能自养型微生 物利用热液中的还原性硫化物及甲烷等合成有机物, 成为热液生物群落的初级生产者和食物链的基础<sup>[2-3]</sup>。 1977 年,美国科学家利用阿尔文号(Alvin)深潜器在 东太平洋加拉帕戈斯裂谷(Galapagos Rift)的 2500 m 洋底处首次发现了热液口及生活在周围的特殊生物 群落<sup>[4]</sup>,成为海洋生物学研究领域的里程碑事件。

热液口生物具有高度的地域性,高优势度物种 的出现成为热液生物区系划分的重要凭据。热液口 的生物地理学模型最早是由Tunnicliffe<sup>[5]</sup>依据地质历 史事件和生物群落组成提出的七区模型,而随着新 热液区的发现及对高纬度海区的不断探索,热液口 的生物地理区被不断调整<sup>[6-8]</sup>。2010年,Vrijenhoek<sup>[9]</sup> 根据新的研究成果,在之前的基础上进行修改,将 全球热液区划分为 6 个生物地理区: (1)东太平洋海 隆北部和加拉帕戈斯裂谷(northern East Pacific Rise, NERP+Galapagos Rift, GRA), (2)东北太平洋区 (northeast Pacific, NEP), (3)东南太平洋洋脊(southern East Pacific Rise, SEPR)和太平洋-南极海岭(Pacific-Antarctic Ridge, PAC), (4)中大西洋洋脊区(Mid-Atlantic Ridge, MAR), (5)中印度洋洋脊区和西南太 平洋区(central Indian Ridge, CIR+southwest Pacific, SWP), (6)西北太平洋区(northwest Pacific, NWP)。

海底热液口会随地质运动的变化在短时间内经 历喷发或消亡,具有不稳定性、突变性和高度片段化的 特征,其生物群落会在新旧热液口不断形成和消亡的 过程中完成快速演替及重新殖化(recolonization)<sup>[10]</sup>。在 不同的地理尺度上,诸多环境因素及生物自身的生 活史特征都会对群体间的迁移和基因交流产生影响, 进而改变物种的遗传多样性水平及遗传结构。目前, 受采样不足及分类研究等方面的限制,针对深海热 液口的遗传多样性研究多集中于大型底栖生物,本 文拟对近年的研究成果进行简要综述,以期为深海 热液生物多样性的研究提供新视角,加深对深海热 液口大型底栖生物的物种分布模式、幼体扩散和补 充机制及群体连通性的认识,为这一宝贵生物资源 库的开发提供基础数据的积累。

收稿日期: 2016-12-09; 修回日期: 2017-02-07

**基金项目**: 国家自然科学基金项目(41506173); 中国科学院战略性先导 科技专项(B 类, XDB06010101)

<sup>[</sup>Foundation: National Natural Science Foundation of China, No.41506173; Strategic Priority Research Program of the Chinese Academy of Sciences, No. XDB06010101]

作者简介:杨梅(1985-),女,山东青岛人,博士后,从事大型底栖生物遗传多样性及生态学研究,电话:0532-82896551,E-mail: yang-meiquietsnow@163.com;李新正,通信作者,博士生导师,电话:0532-82898771,E-mail: lixzh@qdio.ac.cn

## 典型热液区大型底栖生物遗传多 样性的研究进展

### 1.1 东太平洋海隆北部和加拉帕戈斯裂谷 (northern East Pacific Rise and Galapagos Rift)

位于东太平洋靠近美洲大陆的海区, 热液生物 群落的优势种包括: 多毛类巨型管状蠕虫 *Riftia pachyptila*、庞贝虫 *Alvinella pompejana*、缨鳃虫目 *Tevnia jerichonana*、阿尔文多毛类(alvinellid polychaetes)、软体动物深海偏顶蛤类(*Bathymodiolid* 属)、 雪瓜蛤类(vesicomyid clams)和甲壳动物端足类和蟹 类等<sup>[11]</sup>。

巨型管状蠕虫 R. pachyptila 是东太平洋海隆热 液喷口生物群落的代表性优势种。 自 27°N 的瓜伊马 斯海盆(Guaymas Basin)至 32°S 的东太平洋南部均有 分布。Hurtado 等<sup>[12]</sup>通过线粒体 COI 基因对该物种的 遗传分化情况进行了研究、发现 41 个 R. pachyptila 个体仅包含 3 种单倍型, 且核苷酸多样性(π=0.0005) 和单倍型多样性(h=0.3305)都较低、推测这可能是由 于种群历史上发生瓶颈效应或线粒体基因组出现选 择性清除(selective sweep)所致。遗传结构分析表明, 东部微板块(Eastern Microplate)北侧的多个种群间无 显著分化(F<sub>st</sub> 0.04), 但南北两侧的种群间存在显著 的遗传分化(F<sub>st</sub>>0.5), 作者认为东部微板块阻碍了南 北两侧 R. pachyptila 种群的基因交流。随后, Coykendall 等<sup>[13]</sup>利用 3 个单拷贝核基因(single-copy nuclear DNAs)和线粒体 Cytb 基因作为分子标记、分 析了东太平洋海隆 27°N~31°S 共 8 个 R. pachyptila 种群的遗传多样性,同样发现其核苷酸多样性 (0.040~0.208)远低于其他热液口生物。此外、研究亦 表明遗传多样性的高低与洋中脊的扩张速率呈负相 关。其中,加拉帕戈斯裂谷板块扩张速率约为65mm/a, 东太平洋海隆北部的扩张速率为 85~116 mm/a, 南 部扩张速率最快,为 142~158 mm/a,相应的上述地 区的 R. pachvptila 遗传多样性逐步降低。究其原因可 能是洋中脊的扩张速率越快、热液口的寿命便会越短、 其生物群落亦会经历频繁的局部灭绝与重新殖化事 件、最终造成物种遗传多样性较低的结果<sup>[13]</sup>。

庞贝虫 A. pompejana 也是东太平洋海隆热液口 常见的多毛类动物, Hurtado 等<sup>[12]</sup>和 Plouviez 等<sup>[14]</sup>均 通过线粒体 COI 基因片段对东太平洋海隆赤道两侧 的多个 A. pompejana 种群开展了群体遗传学分析, 发现赤道南北种群间有显著的遗传分化(*F*<sub>st</sub>: 0.44~ 0.78),相应群体间的基因流为 0.14~0.65,说明赤道 两侧的群体间几乎不存在基因交流。推测出现这种 遗传格局的原因主要有两个,一是与*R. pachyptila*的 浮游幼虫(pelagic larvae)不同,*A. pompejana*的负浮 力幼虫(negatively buoyant larvae)难以借助深海洋流 在赤道两侧的水体间进行扩散<sup>[15]</sup>;二是围绕东太平 洋海隆三联点(东太平洋海隆南、北段以及加拉帕戈 斯裂谷连接处)处形成的加拉帕戈斯微板块(Galapagos Microplate)<sup>[16]</sup>可能成为物种扩散的障碍。Jang等<sup>[17]</sup> 利用线粒体 *COI* 基因和 11 个核基因作为分子标记进 一步阐明,*R. pachyptila*在东太平洋海隆南、北种群 间存在显著分化,其基因流小于 0.5。

Hurtado 等<sup>[12]</sup>的研究还指出多毛类缨鳃虫目 *T. jerichonana* 的遗传多样性水平较低,线粒体 *COI* 基 因片段显示 115 个个体仅有 9 种单倍型。同时该物 种表现出了比 *R. pachyptila* 和 *A. pompejana* 更为复 杂的种群遗传结构:与 *R. pachyptila* 相似的是,东部 微板块两侧(i.e. 13°~17°S vs. 32°S)的 *T. jerichonana* 种群也存在显著遗传分化( $F_{st}$ : 0.38~0.74);而与 *A. pompejana* 相似的是,赤道两侧(i.e. 9~13°N vs. 7~17°S)的种群亦存在一定程度的分化( $F_{st}$ : 0.09~ 0.22),但基因流水平相对较高( $N_{m}$ : 1.8~5.2)。此外, 同为缨鳃虫目的 *Oasisia alvinae* 遗传多样性水平则 较高,线粒体 *COI* 基因片段显示 43 个个体中存在 20 种单倍型,遗传结构分析指出,里韦拉断裂带(Rivera Fracture Zone)两侧的种群间(21°N vs. 9~13°N)分化 显著( $F_{st}$ : 0.48~0.49)<sup>[12]</sup>。

贻贝科 Bathymodiolus 属广泛分布于世界范围内, 是热液口和冷泉生物群落的重要组成物种<sup>[18]</sup>。该属 在东太平洋海隆仅分布 1 种,即 Bathymodiolus thermophilus,但它是所有 Bathymodiolus 属内种类分 布范围最为广泛的,跨越 30 多个纬度<sup>[19]</sup>。Craddock 等<sup>[20]</sup>最初利用等位酶和 RFLP 技术对加拉帕戈斯裂 谷 Mussel Bed 和 Rose Garden 热液区以及东太平洋 海隆北部(9°~13°N)的 *B. thermophilus* 种群进行遗传 多样性的研究,指出两个区域种群的遗传同质性, 不存在距离隔离(isolation by distance)。在随后的研 究中将同质性的范围扩大至东太平洋海隆南部 11°S<sup>[18]</sup>,说明东太平洋海隆内的长距离转换断层 (transform faults)并未阻碍种群间的基因流。

多毛类动物 Branchipolynoe symmytilida 共生在 B. thermophilus 的外套膜腔中,随后者一起广泛分布



于东太平洋海隆,但两者却有着截然不同的种群遗 传结构。Hurtado等<sup>[12]</sup>通过线粒体 COI 基因片段对该 区域 9°~32°S 和加拉帕戈斯裂谷的 B. symmytilida 种 群进行遗传结构分析表明,两处的种群分化显著(Fst: 0.19~0.48),基因流水平低,而东太平洋海隆 9°~ 32°S 的 4 个种群间未检测到遗传分化。Plouviez等<sup>[14]</sup> 的研究亦指出,东太平洋海隆不同纬度的 B. symmytilida 种群间无明显分化,推测赤道地区的地质及水文特 征可能成为东太平洋海隆和加拉帕戈斯裂谷某些热 液生物扩散的屏障。

#### 1.2 东北太平洋区(northeast Pacific)

位于太平洋东北部靠近美、加交界的海区, 热液 区的优势生物类群为多毛类和腹足类动物<sup>[11]</sup>。 *Ridgeia piscesae* 是该海区最具代表性的热液生物, Young 等<sup>[21]</sup>通过同工酶和线粒体 *COI* 基因片段的研 究指出, 布兰科转换断层(Blanco Transform Fault)北 侧的胡安德富卡洋脊(Juan de Fuca Ridge)和南侧的 戈尔达海岭(Gorda Ridge)的种群间存在分化。分析指 出胡安德富卡洋脊的热液喷口更迭频繁, 这种高度 的不稳定性易造成 *R. piscesae* 遗传多样性的丧失, 而且受洋脊间海流的影响, *R. piscesae* 幼虫是向南扩 散的, 因此南侧戈尔达海岭的 *R. piscesae* 种群具有 更高的遗传多样性, 有效群体的规模更大。

#### 1.3 中大西洋洋脊区(Mid-Atlantic Ridge)

各大洋中,大西洋形成时间稍晚,目前在大西 洋中脊热液口发现的优势种主要包括盲虾 *Rimicaris exoculata*、贻贝 *Bathymodiolus azoricus* 和 *Bathymodiolus puteoserpentis*<sup>[11, 22]</sup>。

*R. exoculata* 群体遗传学的研究多集中于北大西 洋中脊,经过多次大范围取样和针对微卫星标记及 线粒体 *COI* 基因片段的研究表明在北大西洋中脊跨 度超过 3000 km 的范围内,*R. exoculata* 种群间无明 显分化,是一个随机交配的整体<sup>[23-24]</sup>。2011 年在赤 道以南约 15°S 的位置发现原认为北大西洋特有的 *R. exoculata* 的密集分布,极大扩展了该物种的分布范 围。至此,*R. exoculata* 在跨度达 9 000 km 多的大西 洋中脊上形成几个大种群,其种群间时间和空间的 联系吸引了众多科学家的关注。周亚东<sup>[25]</sup>通过线粒 体 *COI*基因片段对南大西洋中脊 15°S 的 *R. exoculata* 进行研究发现该种群的核苷酸多样性低(0.002 4)而 单倍型多样性高(0.754),其单倍型的中介网络图呈 星状分布,优势单倍型位于拓扑结构的中心;遗传 结构分析表明,赤道南北群体间已产生轻微分化, 推测其维持低分化状态的主要因素是大的有效种 群。诸多深海热液调查都发现 *R. exoculata* 在大西洋 中脊的热液区有非常大的种群,其密度甚至能达到 1 500 个/m<sup>2[26]</sup>。此外,错配分布以及中性检验的结果 都显示,大西洋中脊的 *R. exoculata* 种群大小并非一直 维持在稳定水平,按照其线粒体 *COI* 基因 0.7%的变异 速率,基于 MCMC 算法的贝叶斯分析估算,该物种在 25 万年前有一次大规模的群体扩张事件<sup>[24-25]</sup>。

另外, 贻贝 Bathymodiolus azoricus 和 B. puteoserpentis 是姐妹种, 各自分布于北大西洋中脊的北 段和南段, 在两分布区之间的 Broken spur 热液区形成 了一个混合分布区, 虽然出现了杂交现象, 但并未继 续向对方的分布区扩张, 显示了有限的迁移能力<sup>[27-29]</sup>。

### 1.4 中印度洋洋脊区和西南太平洋区(central Indian Ridge and southwest Pacific)

随着东太平海隆、东北太平洋中脊和大西洋中 脊等热液口生物群落的发现,印度洋深海热液区在 生物地理分布上的空缺逐渐引起人们关注。在随后 调查中发现的 *Rimicaris kairei* 和鳞脚腹足类(scalyfoot gastropod, *Chrysomallon squamiferum*)<sup>[30-31]</sup>成为 印度洋热液底栖生物的标志种类<sup>[32-33]</sup>。

Girish 等<sup>[34]</sup>结合形态和分子(线粒体 COI 基因片 段)的数据,对中印度洋脊十足目 Austinograea rodriguezensis 和 R. kairei、软体动物腹足纲 Alviniconcha sp. type3 和鳞脚腹足类 C. squamiferum 的遗传多样性 进行研究,结果表明上述 4 个物种在相距数千公里 的热液喷口间无分化,不同种群间基因交流频繁,与 之前采用线粒体其他标记获得的研究结果一致<sup>[35]</sup>。随 后,Chen 等比较了分布于中印度洋脊和西南印度洋 脊的 3 个 C. squamiferum 种群间的遗传结构,结果发 现,位于中印度洋脊的 2 个种群间基因交流频繁  $(N_{m}: 520~582)$ ,群体间无显著分化,但与分布于西 南印度洋脊的种群均存在显著分化  $(F_{st} 0.28, P<0.001)$ ,推测其幼虫有限的扩散能力及印度洋脊 独特的海底地貌是造成分化的主要原因<sup>[36]</sup>。

与大洋中脊处呈线性分布的深海热液喷口不同, 西南太平洋弧后盆地的构造历史复杂,热液喷口多 分散分布于海盆内<sup>[37]</sup>。Thaler 等<sup>[38-39]</sup>通过线粒体 COI 基因片段和微卫星标记分析了腹足类 Ifremeria nautilei、虾类 Chorocaris sp. 2 和铠甲虾 Munidopsis lauensis 的种群遗传结构。其中 I. nautilei 和 Chorocaris sp. 2 有相似的遗传结构,即马努斯海盆

(Manus Basin)的群体间基因流水平高,无分化,但 与其他海盆中的群体存在分化。例如,马努斯海盆的 *I. nautilei* 群体和北斐济海盆(North Fiji Basin)、劳海 盆(Lau Basin)的群体分化显著( $F_{st}$ >0.5, P<0.05),无 共享单倍型,但北斐济海盆和劳海盆的群体间无分 化;同样的, *Chorocaris* sp. 2 群体在马努斯海盆和北 斐济海盆间亦存在显著分化( $F_{st}$ >0.3, P<0.05)。*M. lauensis* 群体在不同海盆间的遗传结构更为复杂,马 努斯海盆中所调查的 3 个群体间已产生了中等程度 的分化,与劳海盆的群体比较发现也存在遗传分化。 马努斯海盆与北斐济、劳海盆的物种群体间存在分 化的可能原因是新几内亚群岛成为马努斯海盆物种 扩散的地理屏障<sup>[38]</sup>,同时西北流向的圣乔治暗流(St. George's undercurrent)亦限制了物种向东部的北斐济 和劳海盆进行扩散<sup>[40]</sup>。

### 1.5 西北太平洋区(northwest Pacific)

西北太平洋弧后盆地热液生物的研究多集中于贝 类 Bathymodiolus 属的系统发生关系及遗传多样性<sup>[41-43]</sup>, 其中 Bathymodiolus platifrons 和 Bathymodiolus japonicus 有着较强的环境适应能力,在热液喷口和冷泉区均 有分布。采用线粒体多种分子标记的研究表明,上述 两个物种的群体在相距约1500 km的相模湾(Sagami Bay)和冲绳海槽(Okinawa Trough)间无遗传分化<sup>[44-45]</sup>, 可能的原因是幼虫较强的扩散能力使群体间的基因 流维持在高的水平<sup>[44,46-47]</sup>。错配分布分析显示, B. platifrons 和 B. japonicus 在相模湾的冷泉群体和冲绳 海槽的热液群体都经历了群体扩张事件,而且 B. platifrons 冷泉群体的扩张要早于热液群体,推测其 祖先的迁移路径是由相模湾至冲绳海槽,这亦与日 本群岛的地质构造史相符<sup>[45]</sup>。

## 2 影响深海热液口大型底栖生物遗 传多样性的因素

遗传多样性是生命进化、物种分化、物种多样 性及生态系统多样性的基础<sup>[48]</sup>,对深海热液大型底 栖生物而言,遗传多样性的特征是由热液口的地形 地质,水文环境及生物自身的生活史等多个进化机 制共同塑造的。

#### 2.1 热液口的地形地质

根据海底扩展带板块的扩张速率一般将其分为 快速、中速和慢速扩张带。快速扩张带(如东太平洋 海隆)的扩张速率为 80~150 mm/a, 热液口多沿洋中 脊呈线性分布、数量多且距离较近,同时受频繁地壳 活动的影响,往往寿命较短,短时间内生物种群数 量易发生较大变动,从而使其遗传多样性降低,但 这种地形拓扑结构有助于热液生物进行渐进传播和 扩散,群体间的遗传结构多符合阶石模型(stepping stone model)<sup>[9,11]</sup>。与快速扩张带相反,中速(如东北 太平洋和中印度洋洋脊,50~80 mm/a)和慢速扩张带 (中大西洋洋脊,20~40 mm/a)的活动热液区少、相互 之间相隔较远,但持续时间长于快速扩张带,生境 较为稳定,利于热液生物种群数量的扩张及遗传多 样性的增加<sup>[9]</sup>。

另外,大洋中脊频繁出现的转换断层(transform faults)和断裂带(fracture zones)将洋中脊轴向的峡谷 切割,使相邻峡谷的接口发生错位分离,这样的错 位甚至能使洋中脊峡谷发生数百甚至上千公里的横 向位移,加大热液区之间的距离,造成热液生态系 统的片段化和生境隔离<sup>[9,49]</sup>。例如,东太平洋海隆的 里韦拉断裂带导致两侧的多毛类 *O. alvinae* 种群产 生显著分化<sup>[12]</sup>,而东北太平洋的布兰科转换断层是 造成帽贝近缘种 *Lepetodrilus fucensis* 和 *L. gordensis* 隔离分化的主要原因<sup>[50]</sup>。

微板块 (microplate) 结构也会对热液生物的迁 移和遗传多样性产生影响<sup>[12, 14]</sup>、例如东太平洋的加 拉帕戈斯微板块和东部微板块。与东太平洋海隆其 他热液口相比、加拉帕戈斯微板块中的蛤类 Calvptogena magnifica 及多毛类 B. symmytilida 均拥 有特有的单元型<sup>[12, 51]</sup>;同时受此微板块的阻碍,端 足目 Ventiella sulfuris 和多毛类 Paralvinella grasslei 在东太平洋海隆及加拉帕戈斯裂谷间的基因流非常 低<sup>[52-53]</sup>,而广泛分布于东太平海隆的多毛类 A. pompejana、 T. jerichonana 和蟹类 Cyanograea praedator、B. laubieri 在加拉帕戈斯裂谷则无分布;相反地,十足目 Bythograea galapagensis 是加拉帕戈斯裂谷的特有物 种<sup>[12, 54]</sup>。东部微板块约在 5.25~2.47 百万年前(Mya) 形成、其南北方向被周围的转换断层环绕、东西两面 则是年轻的海山链<sup>[55]</sup>、它的隆起破坏了东太平海隆 南部的线性板块结构<sup>[56]</sup>,因此成为一些热液生物扩 散的障碍。Won 等<sup>[18]</sup>通过等位酶和线粒体 COI 基因 分析均表明, Bathymodiolus 属贻贝被东部微板块隔离, 分化形成不同的物种;另有蟹类 Allograea tomentosa 和 Bythograea vrijenhoeki 只存在于东部微板块的南侧, 而它们的姐妹种 Cvanograea praedator 和 Bythograea laubieri 则广泛分布于东部微板块的北侧<sup>[54]</sup>。

R <u>研究综述</u>

#### 2.2 热液口的水文环境

海底潮汐现象及巨羽流(megaplume)的存在,一 方面有助于热液底栖生物幼体克服地形限制开展远 距离传播<sup>[57]</sup>;另一方面深谷中的热液区,其热液羽 状流受阻于山壁、驱动外界冷水沿谷底进入而形成 低温冷流,这样的小尺度循环会限制生物幼体的扩 散,使其滞留于原地<sup>[58-59]</sup>。大尺度洋流的存在,也有 协助幼体完成远距离扩散的可能<sup>[60-61]</sup>。南极绕极流 (Antarctic Circumpolar Current, ACC)是当今全球最 大的洋流, 是一支自表至底、自西向东的强大流动, 34 百万年前塔斯马尼亚海道(Tasmanian Gateway)和 20 百万年前德克雷海峡(Drake Passage)的打开、使 南极绕极流连接了太平洋、大西洋和印度洋、成为唯 一一支和世界上所有其他洋流都有关的洋流。分子 钟的研究表明、多毛纲 Oasisia 属的分化发生于 21.6~18 百万年前、与南极绕极流穿越东太平洋脊的 时间相一致<sup>[62]</sup>。此外,黑潮是太平洋洋流的一员、为 全球第二大暖流、在日本海域由冲绳海槽流向相模 湾、深度超过 1000 m、对冲绳海槽热液生物幼体的 扩散起到了重要的作用<sup>[45]</sup>。

#### 2.3 生物自身的生活史

热液底栖生物的成体大多营相对固定的生活, 其扩散主要依赖幼体的传播、幼体自身的大小、营养方 式和环境耐受能力很大程度上决定了其在水层中的分 布范围和扩散距离,了解幼虫的生活史及洋流运送效 率有助于海洋生物学家预测物种的扩散潜力<sup>[9, 61]</sup>。例 如, 贻贝科 B. thermophilus 的受精卵较小(~50 μm), 孵化出浮游幼体,推测其具有长距离扩散的能力, 在东太平洋海隆和加拉帕戈斯裂谷间的基因流较高<sup>[9]</sup>。 Marsh 等<sup>[63]</sup>研究了管状蠕虫 R. pachyptila 幼体的扩散 能力、发现其受精卵较小(~100um)、能够在水体中 存活 38 d、推测其沿东太平洋海隆底部洋流能够扩 散 100~200 km, 这与之前估算的基因流和阶石扩散 模型相符。与 R. pachyptila 同域分布的多毛类 A. pompejana、其受精卵较大~200 µm、属卵黄营养的 负浮力幼虫,只能沿洋脊底部的海流扩散,在底部 低温海水中延迟发育、周围海水温度升高后、幼虫 才开始发育、幼虫期的延长增加了其扩散潜力<sup>[64]</sup>。中 大西洋洋脊的盲虾 R. exoculata、脂类分子标记显示 其幼体可能在真光层内以浮游植物为食、表明这种 动物的幼体能够垂直移动到近表层海水、如果这样、 则可能依靠表层洋流而进行大范围的迁移和扩散。 但遗憾的是,至今未能在真光层捕获这种虾的幼体 来直接证实这个猜想,而种群间极高的基因流确实 反映出该物种极强的扩散能力<sup>[24,65]</sup>。

此外, 热液底栖生物的性成熟时间, 生殖周期 和生殖次数等生活史特征都会对扩散能力有一定的 影响。例如, 有研究指出管状蠕虫类的受精是在身体 内部完成的, 精子储存在雌性体内直至卵子成熟, 这 为该类群连续生殖策略的实现提供了生理基础<sup>[66]</sup>。另 有热液多毛类 *Paralvinella grasslei* 和 *P. palmiformis* 周期性的进行生殖, 可能是对潮汐变化的一种适应 机制<sup>[67]</sup>。

#### 3 展望

近 40 年来伴随深海研究技术的进步, 大量热液 口及生物群落相继被发现、越来越多的特有物种得 以鉴定和描述<sup>[11]</sup>。但受调查区域、取样不足、活体 样品保存困难及热液口特殊生境等方面的限制、目 前对深海热液口大型底栖生物遗传多样性的研究还 存在代表性不强(尚有许多未涉及的生境)、可比性差 等问题。建议日后加强对以下问题的关注:(1)在采样 策略上应该覆盖更多的地理群体、每组群体包含足 够的个体、提升研究层次、得出更为可信的研究结 果;(2)将形态分类与分子生物学技术相结合,提高 热液喷口生物的鉴定水平, 消除单纯依靠形态鉴定 带来的隐种问题、隐种的存在会极大影响物种遗传 多样性的研究结果;(3)遗传多样性的研究应从单一 分子标记发展至互不连锁的多分子标记、以检验核 基因和细胞器基因进化的一致性、增加进化事件时 间估算的准确性;(4)加强对热液底栖生物生活史的 认知、有助于对物种的扩散能力和现有分布格局有 更深入的认识; (5)积极与国际领先团队开展学术交 流、在采样设备的制造和使用、样品的收集和处理、 后续实验操作以及数据处理等方面进行学习和借 鉴。深海热液喷口生物群落是深海生物圈的重要组 成部分,极端的生存环境使热液生物具有独特的生 理生化特征和能量代谢途径、在分子水平上开展遗 传多样性的工作不仅丰富了基础生物学的研究,更 为深海生物资源的开发和利用奠定了坚实的理论和 实践基础、对我国未来研究深海生物多样性、分布格 局及适应机制等方面具有巨大的推动作用。

#### 参考文献:

[1] 冯军,李江海,牛向龙.现代海底热液微生物群落及



其地质意义[J]. 地球科学进展, 2005, 20: 732-739.

Feng Jun, Li Jianghai, Niu Xianglong. Research advances in hydrothermal vent microbial communities and its significance for geology[J]. Advances in Earth Science, 2005, 20: 732-739.

- [2] Felbeck H, Somero G N. Primary production in deep-sea hydrothermal vent organisms: Roles of sulfide-oxidizing bacteria[J]. Trends in Biochemical Sciences, 1982, 7(6): 201-204.
- [3] Childress J J, Fisher C R. The biology of hydrothermal vent animals: physiology, biochemistry, and autotrophic symbioses[J]. Oceanography and Marine Biology, 1992, 30: 337-441.
- [4] Lonsdale P. Clustering of suspension-feeding macrobentos near hydrothermal vens at oceanic spreading centers[J]. Deep Sea Research, 1977, 24: 857-863.
- [5] Tunnicliffe V. Hydrothermal vents: a global system[J]. JAMSTEC Journal of Deep Sea Research, 1997, Special Volume: 105-114.
- [6] Tunnicliffe V, McArthur A G, McHugh D. A biogeographical perspective of the deep-sea hydrothermal vent fauna[J]. Advances in Marine Biology, 1998, 34: 353-442.
- [7] Van Dover C L, German C, Speer K G, et al. Evolution and biogeography of deep-sea vent and seep invertebrates[J]. Science, 2002, 295: 1253-1257.
- [8] Bachraty C, Legendre P, Desbruyères D. Biogeographic relationships among deep-sea hydrothermal vent faunas at global scale[J]. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 2009, 56: 1371-1378.
- [9] Vrijenhoek R C. Genetic diversity and connectivity of deep-sea hydrothermal vent metapopulations[J]. Molecular Ecology, 2010, 19: 4391-4411.
- [10] Shank T M, Fornari D J, Von Damm K L, et al. Temporal and spatial patterns of biological community development at nascent deep-sea hydrothermal vents (9°50', East Pacific Rise) [J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 1998, 45(1-3): 465-515.
- [11] Ramirez-Llodra E, Shank T M, German C R. Biodiversity and biogeography of hydrothermal vent species[J]. Oceanography, 2007, 20(1): 30-41.
- [12] Hurtado L A, Lutz R A, Vrijenhoek R C. Distinct patterns of genetic differentiation among annelids of eastern Pacific hydrothermal vents[J]. Molecular Ecology, 2004, 13: 2603-2615.
- [13] Coykendall D K, Johnson S B, Karl S A, et al. Genetic diversity and demographic instability in *Riftia pachyptila* tubeworms from eastern Pacific hydrothermal vents[J]. BMC Evolutionary Biology, 2011, 11: 96.
- [14] Plouviez S, Shank T M, Faure B, et al. Comparative phylogeography among hydrothermal vent species

along the East Pacific Rise reveals vicariant processes and population expansion in the South [J]. Molecular Ecology, 2009, 18: 3903-3917.

- [15] Reid J L. On the total geostrophic circulation of the South-Pacific ocean: flow patterns, tracers, and transports[J]. Progress in Oceanography, 1997, 39: 263-352.
- [16] Lonsdale P. Structural patterns of the Galapagos Microplate and evolution of the Galapagos Triple Junction[J]. Journal of Geophysical Research, 1988, 93: 13551-13574.
- [17] Jang S J, Park E, Lee W K, et al. Population subdivision of hydrothermal vent polychaete *Alvinella pompejana* across equatorial and Easter Microplate boundaries[J]. BMC Evolutionary Biology, 2016, 16: 235.
- [18] Won Y, Young C R, Lutz R A, et al. Dispersal barriers and isolation among deep-sea mussel populations (Mytilidae: *Bathymodiolus*) from eastern Pacific hydrothermal vents[J]. Molecular Ecology, 2003, 12: 169-184.
- [19] Vrijenhoek R C. Gene flow and genetic diversity in naturally fragmented metapopulations of deep-sea hydrothermal vent animals[J]. Journal of Heredity, 1997, 88(4): 285-293.
- [20] Craddock C, Hoeh W R, Lutz R A, et al. Extensive gene flow in the deep-sea hydrothermal vent mytilid *Bathymodiolus thermophilus*[J]. Marine Biology, 1995, 124: 137-146.
- [21] Young C R, Fujio S, Vrijenhoek R C. Directional dispersal between mid-ocean ridges: deep-ocean circulation and gene flow in *Ridgeia piscesae*[J]. Molecular Ecology, 2008, 17: 1718-1731.
- [22] Van der Heijden K, Petersen J M, Dubilier N, et al. Genetic connectivity between north and south mid-atlantic ridge chemosynthetic bivalves and their symbionts[J]. PLos One, 2012, 7(7): e39994.
- [23] Teixeira S, Cambon-Bonavita M A, Serrao E A, et al. Recent population expansion and connectivity in the hydrothermal shrimp *Rimicaris exoculata* along the Mid-Atlantic Ridge[J]. Journal of Biogeography, 2011, 38(3): 564-574.
- [24] Teixeira S, Serrao E A, Arnaud-Haond S. Panmixia in a fragmented and unstable environment: the hydrothermal shrimp *Rimicaris exoculata* disperses extensively along the Mid-Atlantic Ridge[J]. PLos One, 2012, 7(6): e38521.
- [25] 周亚东. 大西洋中脊盲虾 Rimicaris exoculata 种群遗 传和 microRNA 分析以及日本对虾抗病毒活性物质 筛选[D]. 杭州:浙江大学, 2014. Zhou Yadong. Population genetics& microRNA analysis

Zhou Yadong. Population genetics& microRNA analysis of *Rimicaris exoculata* from Mid-Atlantic Ridge and antiviral compounds screening from *Marsupenaeus japonicas*[D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2014.



- [26] Copley J, Tyler P A, Murton B J, et al. Spatial and interannual variation in the faunal distribution at Broken Spur field(29°N, Mid-Atlantic Ridge)[J]. Marine Biology, 1997, 129(4): 723-733.
- [27] O'Mullan G D, Maas P A Y, Lutz R A, et al. A hybrid zone between hydrothermal vent mussels (Bivalvia: Mytilidae) from the Mid-Atlantic Ridge[J]. Molecular Ecology, 2001, 10(12): 2819-2831.
- [28] Won Y J, Hallam S J, O'Mullan G D, et al. Environmental acquisition of thiotrophic endosymbionts by deep-sea mussels of the genus *Bathymodiolus*[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2003, 69(11): 6785-6792.
- [29] Breusing C, Vrijenhoek R C, Reusch T B H. Widespread introgression in deep-sea hydrothermal vent mussels[J]. BMC Evolutionary Biology, 2017, 17: 13.
- [30] Chen C, Copley J T, Linse K, et al. The 'scalyfoot gastropod': a new genus and species of hydrothermal ventendemic gastropod (Neomphalina: Peltospiridae) from the Indian Ocean[J]. Journal of Molluscan Studies, 2015a, 81(3): 322.
- [31] Chen C, Copley J T, Linse K, et al. How the mollusc got its scales: convergent evolution of the molluscan scleritome[J]. Biological Journal of the Linnean Society, 2015b, 114: 949-954.
- [32] Hashimoto J, Ohta S, Gamo T, et al. First hydrothermal vent communities from the Indian Ocean discovered [J]. Zoological Science, 2001, 18: 717-721.
- [33] Warén A, Bengtson S, Goffredi S K, et al. A hot-vent gastropod with iron sulfide dermal sclerites [J]. Science, 2003, 302: 1007.
- [34] Girish B, Hiromi W, Tomomi O, et al. High connectivity of animal populations in deep-sea hydrothermal vent fields in the Central Indian Ridge relevant to its geological setting [J]. PLos One, 2013, 8(12): e81570.
- [35] Van Dover C L, Humphris S E, Fornari D, et al. Biogeography and ecological setting of Indian Ocean hydrothermal vents [J]. Science, 2001, 294: 818-823.
- [36] Chen C, Copley J T, Linse K, et al. Low connectivity between 'scaly-foot gastropod' (Mollusca: Peltospiridae) populations at hydrothermal vents on the Southwest Indian Ridge and the Central Indian Ridge [J]. Organisms Diversity and Evolution, 2015, 15: 663-670.
- [37] Desbruyères D, Hashimoto J, Fabri M C. Composition and biogeography of hydrothermal vent communities in western Pacific back-arc basins[J]. Geophysical Monograph, 2006, 166: 215-234.
- [38] Thaler A D, Zelnio K, Saleu W, et al. The spatial scale of genetic subdivision in populations of *Ifremeria nautilei*, a hydrothermal vent gastropod from the southwest Pacific[J]. BMC Evolutionary Biology, 2011, 11: 372.
- [39] Thaler A D, Plouviez S, Saleu W, et al. Comparative population structure of two deep-sea hydrothermal-ventassociated Decapods (*Chorocaris* sp.and *Munidopsis*

*lauensis*) from Southwestern Pacific Back-Arc Basins[J]. PLos One, 2014, 9(7): e101345.

- [40] Zenk W, Siedler G, Ishida A, et al. Pathways and variability of the Antarctic Intermediate Water in the western equatorial Pacific Ocean[J]. Progress in Oceanography, 2005, 67: 245-281.
- [41] Miyazaki J I, Shintaku M, Kyuno A, et al. Phylogenetic relationships of deep-sea mussels of the genus *Bathymodiolus* (Bivalvia: Mytilidae)[J]. Marine Biology, 2004, 144: 527-535.
- [42] Jones W J, Vrijenhoek R C. Evolutionary relationships within the "*Bathymodiolus*" *Childressi* group[J]. Cahiers de Biologie Marine, 2006, 47: 403-407.
- [43] Miyazaki J I, Martins L O, Fujita Y, et al. Evolutionary process of deep-sea *Bathymodiolus* mussels[J]. PLos ONE, 2010, 5(4): e10363.
- [44] Kyuno A, Shintaku M, Fujita Y, et al. Dispersal and differentiation of deep-sea mussels of the genus *Bathymodiolus* (Mytilidae, Bathymodiolinae)[J]. Journal of Marine Biology, 2009, 2009: Article ID 625672.
- [45] Miyazaki J I, Beppu S, Kajio S et al. dispersal ability and environmental adaptability of deep-sea mussels *Bathymodiolus* (Mytilidae: Bathymodiolinae)[J]. Open Journal of Marine Science, 2013, 3: 31-39.
- [46] Lutz R A, Bouchet P, Jablonski D, et al. Larval ecology of mollusks at deep-sea hydrothermal vents[J]. American Malacological Bulletin, 1986, 4: 49-54.
- [47] Pennec M L and Beninger P G. Reproductive characteristics and strategies of reducing- system bivalves[J]. Comparative Biochemistry and Physiology A, 2000, 126(1): 1-16.
- [48] 崔朝霞,张峘,宋林生,等.中国重要海洋动物遗传 多样性的研究进展[J]. 生物多样性, 2011, 19(6): 815-833.
  Cui Zhaoxia, Zhang Huan, Song Linsheng, et al. Genetic diversity of marine animals in China: a summary and prospectiveness[J]. Biodiversity Science, 2011, 19(6): 815-833.
- [49] Smith D K, Escartin J, Schouten H, et al. Active longlived faults emerging along slow-spreading mid-ocean ridges[J]. Oceanography, 2012, 25: 94-99.
- [50] Johnson S B, Young C R, Jones W J, et al. Migration, isolation, and speciation of hydrothermal vent limpets(Gastropoda; Lepetodrilidae) across the Blanco Transform Fault[J]. Biological Bulletin, 2006, 210(2): 140-157.
- [51] Hurtado L A, Mateos M, Lutz R A, et al. Coupling of bacterial endosymbiont and host mitochondrial genomes in the hydrothermal vent clam *Calyptogena magnifica*[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2003, 69: 2058-2064.
- [52] France S C, Hessler R R, Vrijenhoek R C. Genetic differentiation between spatially-disjunct populations of



the deep-sea, hydrothermal vent-endemic amphipod *Ventiella sulfuris*[J]. Marine Biology, 1992, 114: 551-559.

- [53] Jollivet D, Desbruyères D, Bonhomme F, et al. Genetic differentiation of deep-sea hydrothermal vent alvinellid populations (Annelida: Polychaeta) along the East Pacific Rise[J]. Heredity, 1995, 74: 376-391.
- [54] Guinot D, Hurtado LA. Two new species of hydrothermal vent crabs of the genus *Bythograea* from the southern East Pacific Rise and from the Galapagos Rift (Crustacea Decapoda Brachyura Bythograeidae)[J]. Comptes Rendus Biologies, 2003, 326: 423-439.
- [55] Searle R C, Rusby R I, Engeln J et al. Comprehensive sonar imaging of the Easter microplate[J]. Nature, 1989, 341: 701-705.
- [56] Naar D F, Hey R N. Tectonic evolution of the Easter Microplate[J]. Journal of Geophysical Research, 1991, 96: 7961-7993.
- [57] Embley R W, Chadwick W, Perfit M R, et al. Geology of the northern Cleft segment, Juan de Fuca ridge: Recent lava flows, sea-floor spreading, and the formation of megaplumes[J]. Geology, 1991, 19(8): 771-775.
- [58] Thomson R E, Mihály S F, Rabinovich A B, et al. Constrained circulation at Endeavour ridge facilitates colonization by vent larvae[J]. Nature, 2003, 24: 545- 549.
- [59] Thurnherr A M, Reverdin G, Bouruet-Aubertot P, et al. Hydrography and flow in the Lucky Strike segment of

the Mid-Atlantic Ridge[J]. Journal of Marine Research, 2008, 66: 347-372.

- [60] Yearsley J M, Sigwart J D. Larval transport modeling of deep-sea invertebrates can aid the search for undiscovered populations[J]. Plos One, 2011, 6(8): e23063.
- [61] Adams D K, Arellano S M, Govenar B. Larval dispersal: vent life in the water column[J]. Oceanography, 2012, 25(1): 256-268.
- [62] Hurtado LA. Evolution and biogeography of hydrothermal vent organisms in the Eastern Pacific Ocean[D]. New Brunswick : Rutgers University, 2002.
- [63] Marsh A G, Mullineaux L S, Young C M, et al. Larval dispersal potential of the tubeworm *Riftia pachyptila* at deep-sea hydrothermal vents[J]. Nature, 2001, 411: 77-80.
- [64] Pradillon F, Shillito B, Young C M, et al. Developmental arrest in vent worm embryos[J]. Nature, 2001, 413: 698-699.
- [65] Allen C E, Copley J T, Tyler P A. Lipid partitioning in the hydrothermal vent shrimp *Rimicaris exoculata*[J]. Marine Ecology, 2001, 22(3): 241-253.
- [66] Hilário A, Capa M, Dahlgren T G, et al. New perspectives on the ecology and evolution of siboglinid tubeworms[J]. PLoS One 2011, 6: e16309.
- [67] Pradillon F, Gaill F. Adaptation to deep-sea hydrothermal vents: Some molecular and developmental aspects[J]. Journal of Marine Science & Technology, 2007, 15: 37-53.

# Research advances in determining genetic diversity of macrobenthos in deep sea hydrothermal vents

## YANG Mei<sup>1, 2, 3</sup>, LI Xin-zheng<sup>1, 2, 3</sup>

(1. Institute of Oceanology, Chinese Academy of Science, Qingdao 266071, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. Laboratory for Marine Biology and Biotechnology, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266200, China)

Received: Dec. 9, 2016

Key words: Deep Sea, Hydrothermal Vent, Macrobenthos, Genetic Diversity

Abstract: Since the discovery of deep sea hydrothermal vents and their attendant communities in 1977, a considerable amount of research has been conducted on hydrothermal vent communities. Accompanied by advances in deep sea investigative techniques, a large number of hydrothermal vent communities have been discovered and significant progress has been made in knowledge of their biogeography, ecology, and biodiversity. To date, research on the genetic diversity of deep sea hydrothermal vent organisms has mainly focused on macrobenthos, but due to limited sampling procedures taxonomical knowledge is limited. This paper reviews new research advances in this field and aims to provide a deeper understanding of the species spatial distribution, diffusion paths, and population connectivity of hydrothermal vent macrobenthos, thereby providing a new perspective in the study of deep sea hydrothermal vent biodiversity.