$R^{\frac{\overline{M}\overline{N}\overline{S}}{\overline{K}}}$

深海热液环境中脂肪酸组成的研究进展

Progress in the composition research of fatty acids in deep-sea hydrothermal environment

伏美燕^{1,2},杨群慧³,王虎³

(1. 中国科学院 广州地球化学研究所,广东 广州 510640; 2. 中国科学院 研究生院,北京 100049;3. 同济大学 海洋地质国家重点实验室,上海 200092)

中图分类号: Q547 文献标识码: A 文章编号: 1000-3096(2008)05-0078-09

1977 年科学家们在东太平洋拉帕戈斯裂谷发 现了深海热液喷口,揭示了以化能合成为基础的一 个新的生命世界。围绕喷口的热液环境不同于一般 深海环境,具有异常的化学特征:高温、高压且硫 化物含量丰富,因此,接近热液的生物,必需能适 应高温、高浓度的有害化学物质(如硫化氢和重金 属)、低溶解氧的极端不均一的环境。这种多变的 环境造成生物间相互作用较弱[1],并且营养传递方 式较复杂。热液生物能够直接利用细菌氧化硫化物 所固定的能量^[2],而部分过滤摄食的生物,在当热 液喷口趋于消亡时也能利用上部海洋沉降的光合 产物^[3]。目前,对于与热液环境相关的生物群落的 研究, 脂类分析法是常用方法之一。研究中发现, 不同环境中生物的脂肪酸组成具有显著差异[4~6]。 脂肪酸作为一种重要的生物标志物能够用于指示 特定微生物,因而在全球热液系统的研究中受到 了科学家们的关注。脂肪酸通常能示踪有机质来 源^[7-9],磷脂脂肪酸广泛应用于微生物生物量和生 物群落的研究^[7,10],可以揭示和描述喷口生物群落 之间的营养关系[11~13]。许多海洋学家对深海热液环 境的脂肪酸组成和单体脂肪酸碳同位素比值展开 了研究, 普遍认为脂肪酸研究有助于了解深海热液 喷口环境中生物活动情况、生物量[14]、群落结构[15]、 微生物的新陈代谢情况[16]等。目前,海洋学家们在 探索脂肪酸对于热液活动的指示作用[17]。

1 热液生物的脂肪酸及组成

微生物是整个热液生态系统能量来源的基础, 也是热液环境研究的重点。由于深海热液喷口具有 高温、高压、高盐等特征,为适应环境,微生物的 脂肪酸组成会发生相应变化。在热液喷口周围的高 温环境下,微生物细胞膜流动性将增加,而深海巨 大的静水压力和高盐度会降低细胞膜的流动性。随 温度升高,嗜热细菌通过增长脂肪酸碳链,减少支 链,增加饱和度和反式双键数,链式脂肪酸环化等 方式使细胞膜结构更加紧密。随压力增大,嗜压细 菌和中度嗜盐菌的脂肪酸饱和度降低,不饱和脂肪 酸大量增加^[17,18];随盐度增加,中度嗜盐菌中单不 饱和脂肪酸比例将降低^[18]。

与周围的海洋环境相比,深海热液环境中脂肪酸的组成具有明显特征:来源于细菌的单不饱和 n7 系列的脂肪酸占优势,多不饱和脂肪酸含量很少,支链脂肪酸含量和种类则随微生物生物量和类型而变化。热液环境中的脂肪酸主要来源于化能自养细菌,以及少量小型浮游生物的贡献。浮游生物的脂肪酸具有相对较轻的碳同位素比值,由此能够加以区分^[19]。深海热液环境中的脂肪酸常常受到热液活动程度、生物的食物来源变化、生物降解等因素的影响^[3]。由于深海热液喷口周围中缺乏游离氧,且存在还原性铜,喷口附近的沉积环境对于脂肪酸的保存是有利的,一般不会导致脂肪酸发生降解。

热液生物常富含单不饱和脂肪酸 C16:1n7 和 C18:1n7^[20],缺乏 n3 系列多不饱和脂肪酸,能够产 生非亚甲基间隔型双烯脂肪酸,对多不饱和脂肪酸

收稿日期: 2007-11-28; 修回日期: 2008-03-05

基金项目:国家自然科学基金重点项目(40532011)

作者简介:伏美燕 (1982-),女,四川阆中人,硕士研究生,从事海洋 地球化学研究,电话: 15915792162, E-mail: fumeiyan@gig.ac.cn

进行功能上的补充^[13]。热液环境中,来源于海洋浮 游植物的 n3 系列多不饱和脂肪酸含量普遍很少, 而在热液生物喷口蠕虫中,却检测到较高含量的多 不饱和脂肪酸。目前研究认为,这些多不饱和脂肪 酸是热液动物的共生细菌通过单不饱和脂肪酸去 饱和形成的^[21, 22]。研究中还发现, 热液生物所含的 n3 系列多不饱和脂肪酸与单不饱和脂肪酸具有负 相关性^[23]。这些特征反映了整个热液营养网络并非 主要依赖于表层海洋沉降的浮游植物遗骸, 而是以 细菌为基础。然而,除脂类物质外,多醣分子也能 传递营养^[13],因此脂肪酸的研究只反映了热液营养 网络其中一方面的特征。热液无脊椎动物的脂肪酸 组成能反映它们以何种共生细菌为食,以及在它们 食物中细菌所占的比例^[13]。Colaco 等^[13]通过因子 构成分析研究了大西洋洋中脊热液喷口生物之间 营养上的相关性,他认为营养上相关的生物脂肪酸 构成应大致相似, 通过细菌脂肪酸的含量还能够判 断两类相关物种之间营养级的差异。热液环境中共 生关系普遍存在,脂肪酸组成还能反映动物共生细 **菌的类型**^[20,24]。

1.1 微生物

硫氧化菌具有两大特征脂肪酸,即棕榈油酸(16:1n7)和异油酸(18:1n7)^[10]。热液环境中的

硫氧化菌通常还含有特殊的非亚甲基间隔型脂肪酸^[13],以及少量环丙烷脂肪酸 cyn9,10Me C16, cyn11,12 C18^[25]。热液喷口附近的硫氧化菌中还发现了 C19:1^[7]和 C20:3n7^[26]。硫氧化菌中几乎没有多不饱和脂肪酸^[4],除了少量 C18:2n6^[25]。

硫酸盐还原菌中含有大量反式十八碳烯酸 (C18:1n7t),这种酸能指示厌氧细菌的存在^[27]。一 般情况下,硫酸盐还原菌中,具有特征脂肪酸 i/aC15、i/aC17^[28]、10MeC16:0^[29,30]、C16:1n11t^[30] 和含环丙烷的脂肪酸(如 cyC17:0、cyC19:0)^[31-32]、 C15:1n9和C17:1n9^[32-33]。在脱硫细菌中曾发现大 量在硫酸盐还原菌中不常见的C18:1n9^[34]。近年来 的研究发现,生存于热液环境中的硫酸盐还原菌含 有较多 n7系列的支链脂肪酸^[13]和12MeC16:0^[35]。

热液环境中古菌所占比例很大,特别是一些超 嗜热菌。古菌的生物膜不具有常规的磷脂脂肪酸结 构,同细菌的最大的区别是脂肪酸与甘油间由醚键 连接,而非酯键。古菌含有长链和分支的脂肪酸。 例如嗜甲烷菌通常含有相对长链的羟基脂肪酸,通 常 β-OH-C16:0 或 β-OH-C18:0 占优势。C16:1n8, C16:1n10 和 C16:1n11 分子和顺式异构可以用来鉴 别 I 型和 X 型嗜甲烷菌^[36, 37]。

热液环境中其它微生物的特征脂肪酸见表1。

表1 热液环境中微生物的主要脂肪酸^[13]

Tab.1	Most abundant fatty	acids biomarkers for	• the microorganism	s in hydrothermal o	environment ^[13]

古菌 甘油醚	微生物		脂肪酸	
	古菌		甘油醚	
浮游植物 20:5n3,20:6n3	浮游植物		20:5n3,20:6n3	
硫酸盐还原菌-脱硫弧菌 i17:1n7c; i15:1n7c; i19:1n7c	硫酸盐还加	原菌−脱硫弧菌	i17:1n7c; i15:1n7c; i19:1n7c	
硫酸盐还原菌-脱硫杆菌 10Me16:0; cy18	硫酸盐还加	原菌−脱硫杆菌	10Me16:0; cy18	
铁氧化菌 16:1n7; 18:1n7	铁氧化菌		16:1n7; 18:1n7	
甲烷营养菌 16:1n5t; 16:1n6; 16:1n8; 18:1n6; 18:1n8	甲烷营养酮	莉	16:1n5t; 16:1n6; 16:1n8; 18:1n6; 18:1n8	
硫杆菌(硫氧化菌) i17:1n5; 10-11Me18:1n6	硫杆菌(硫	氧化菌)	i17:1n5; 10-11Me18:1n6	

1.2 大型生物

1.2.1 管状蠕虫

管状蠕虫(*Riftia pachyptila*)常栖息于东太平洋 洋中脊的热液喷口。管状蠕虫的身体较长,前端和 后部具有不同的代谢速率。其身体各部分具有不同 的特征,脂肪酸的组成间存在着差别(图 1)。管状 蠕虫一般含有丰富的单不饱和脂肪酸(约 40%~ 60%),其中 C18:1n7c 和 C16:1n7^[38]占优势。这两 种酸的 δ^{13} C 值在一14.5%左右,具有典型的化能合 成特征^[39]。它们含有较丰富的 n3 系列多不饱和脂 肪酸(PUFA)(17%~21%), δ^{13} C 在—20%~—22% 之间,从身体前端至后端 DHA^[40](C22:6n3)的含 量递增。其他的 PUFA 包括 C18:2n6, C18:3n3, 这 两种酸的来源可能也与硫氧化菌有不同程度的关 系^[10]。

1.2.2 双壳类

热液双壳类以细菌来源的单不饱和脂肪酸为 主^[20,41],如 C16:1n7、C18:1n7、C20:1n7 和 C20:1n9, 多不饱和脂肪酸含量很低。13°N 东太平洋洋隆拉帕 戈斯^[20] 热液区的贻贝(*Bathymodiolus*)和帘蛤 (*Calyptogena*)中单不饱和脂肪酸占 22%~69%,以 棕榈油酸为主,多不饱和脂肪酸占 C20:2 (2%~ 16%)为主。双壳类有甲烷营养和无机营养两种共 生物,因此脂肪酸的来源也有两种途径。稳定碳同 位素比值可反映双壳中脂肪酸的合成方式。无机营养来源的脂肪酸更加亏损¹³C。据报道,含甲烷营养和无机营养共生物的双壳类的脂肪酸碳同位素比值在-24‰左右,而只含无机营养共生物的比值在-30‰~-36‰^[26]。







热液软体动物的脂肪酸组成会受到温度、所利 用食物质量等生态因素的影响。在 13°N 东太平洋 洋隆热液区域附近的双壳类中浮游植物来源的二 十碳五烯酶(EPA)和二十二碳六烯酶(DHA)的 浓度较高^[25],说明双壳类能够利用表层海洋沉降的 浮游植物遗骸或含这类脂肪酸的颗粒有机质。同时 反映了生态条件改变时该物种适应的能力较强,能 够利用其他类型的食物。当热液喷口消亡时,这种 生物可能存活更长时间。

图 2 为管状蠕虫、贻贝、螃蟹(Bythograea the-rmvdron),以及它们身体不同部分中 C16:1n7 和





C18:1n7 的相对含量。在管状蠕虫身体前端这两种酸所占比例最大,贻贝类与管状蠕虫相当。蟹中含有少量光合 PUFA,不含 DHA 和少量 EPA,因为它们能通过过滤摄食来获得营养。

1.2.3 其他大型生物

多毛类富含单不饱和脂肪酸(36%~45%), 基本成分是 C18:1n7c,C16:1n7c,C20:1n11c,还含有 独特的 C21:1n9^[13]。它们含有大量支链脂肪酸,反映 了以多种细菌为食的特征。这类生物含有较多的多 不饱和脂肪酸^[42],大部分为 C18:2,占总脂肪酸大 约 20%左右,且身体前端的含量更多,DHA、EPA 含量很少,且 PUFA 的组成在年际间存在变化。这 主要与水温、喷口活动程度和饮食的改变有关。喷 口多毛类细菌脂肪酸标志物含量在 15.8%~19.8% 之间,具有高微生物输入特征,但无古菌的生物标 志物。另外,研究发现多毛类身体各部分的脂肪酸 组成会随时间而改变^[23](图 3),可能是由于环境改 变后身体各部分的代谢速率发生变化而造成。

大西洋洋中脊的喷口周围主要大型动物是盲 虾。根据脂肪酸组成特征,盲虾(*Rimicaris exoculata*) 主要的营养源是烟囱硫化物表面的细菌^[43]。Pond 等^[43]发现热液喷口周围虾的饱和脂肪酸占 36%~ 40%,主要的单不饱和脂肪酸是 C16:1n7,多不饱 和脂肪酸占 40%~50%。虾的消化腺、甲壳及腮中 由于外来细菌的存在含有很多 C16:1n7,C16:2n4, C18:2n4,还含有独特的 C14:1n7^[13]。虾的脂肪酸组 成特征还可以反映出它们早期浮游后期定居喷口 的生命历史^[44]。虾的脂肪酸组成中具有硫酸盐还原 菌的厌氧生物标志物^[13]。几种虾的单体脂肪酸的碳 同位素比值中具有较轻同位素比值的是 C20:4n6、 DHA 和 EPA,它们可能是来源于的真光层生物遗 骸。

多数热液喷口周围都有螃蟹的存在,它们有的 是腐食食性者,有的捕食管状蠕虫、贻贝等。东太 平洋洋隆的铠甲虾科螃蟹(*Munidopsis subsquamosa*) 含有大量的 C18:1n9, C16:1n7,而 C18:1n7 的含量 也较多,但少于管状蠕虫^[10],说明铠甲虾科螃蟹的 内共生细菌的比例相对较小。细菌脂肪酸占总脂肪 酸 16%,以 C18:1n7c 为主,以及少量的 i/aC15:0。 以 细 菌 席 为 食 的 热 液 喷 口 螃 蟹 (*Bythograea thermydron*)则含有更多的多不饱和脂肪酸和细菌 脂肪酸。

1.3 浮游动物

热液区浮游动物是指生活在热液羽流之上的 桡足类,放线虫,磷虾等。这些浮游动物以热液羽



图 3 热液多毛类脂肪酸组成及含量[23]

Fig.3 Plot of the composition and abundance of fatty acid in deep sea hydrothermal vent polychaetes^[23]

流延伸区内的细菌、再悬浮表层沉积物,以及其它 富有机质的颗粒物为食^[45,46]。胡安•德富卡洋脊安得 维尔段热液羽流区主要的浮游动物是新哲水蚤 (*Neocalanus plumchrus*和*Neocalanus cristatus*),而 放线虫和磷虾丰度相对较低^[47]。在不同位置和深 度,同种浮游动物的脂类组成变化较大,脂肪酸的 丰度变化更大,因此很难把握它们的脂肪酸组成。 但也有研究发现放线虫体内 C16:0,C18:1n9,C20:1 和 C22:0 几种脂肪酸含量丰富,磷虾含有相对较多 的 C18:1n9^[48]。

2 热液喷口周围地质体中脂肪酸的组成

在掌握热液生物的脂肪酸组成之后,利用脂肪

酸组成就能研究热液地质体中的生物活动情况。在 同一个热液系统中,硫化物烟囱体、沉积物、热液 羽流中的脂肪酸组成存在着差异。例如胡安•德富 卡洋中脊安得维尔段(表 2),热液沉积物含有相对最 多的多不饱和脂肪酸,最少的饱和脂肪酸,而热液 羽流中的脂肪酸组成则变化很大。生物组合和外界 脂类物质的输入差异是影响因素之一,生物降解作 用也对热液环境中脂肪酸组成与分布产生影响。例 如,热液羽流中颗粒物不饱和脂肪酸含量(28%~ 45%)比热液沉积物中的(20%)多,表明热液沉 积物中一部分有机质优先被降解^[48]。

<u> </u>	
± 7	TH 空 • / m '云' 上' T 田 炎 空 / 空 / E / T 지 / / + / + 4 田 10 15 m/ / 1 5 / 1 7 /
777 L	明女"最高大洋中有女特维小权恐惧外境中相切购组成

Tab. 2 T	The composition of	fatty acid in h	vdrothermal	environment a	t Endeavour	Segment,Juan	de Fuca	Ridge ^[7,47]
----------	--------------------	-----------------	-------------	---------------	-------------	--------------	---------	--------------------------------

月百月万 門安	热液沉积物	硫化物烟囱体	热液羽流	
饱和脂肪酸	12.5	24.7~23.9	19~40	
支链脂肪酸	2.2	2.3~3.4	3~5	
单不饱和脂肪酸	54.4	51.6~53.8	40~63	
多不饱和脂肪酸	30.1	18.4~20.1	5~17	

2.1 热液沉积物

海洋沉积物中脂肪酸一部分来源于表层海洋, 在水柱中这些脂肪酸会由于生物地球化学降解作 用发生选择性消耗,这个过程将减少到达海底的脂 肪酸含量。而热液沉积物中的脂肪酸主要来源于原 地的自养细菌和无脊椎动物的内共生细菌,因此脂 肪酸含量基本不会受到上述过程的影响^[8]。然而, 热液沉积物中脂肪酸的组成会受到沉积物到喷口



之间的距离及喷口活动程度等因素的影响^[8]。由于 地理位置不同,热液沉积物中包含不同比例的外来 脂肪酸输入^[49]。与非喷口海底沉积物相比,热液沉 积物中生物量较大,脂肪酸含量更多,与热液喷口 的脂肪酸的组成相似,单不饱和脂肪酸所占比例远 大于非喷口海底沉积物,具有更多的细菌脂肪酸标 志物,及更少的陆源有机质输入^[48]。表 3 为热液沉 积物与非热液沉积物的脂肪酸组成比较。

表 3 热液沉积物与非热液沉积物的脂肪酸组成比较^[48]

Tab. 3 Comparison of fatty acid composition between hydrothermal sediment and non-hydrothermal

sed	iment			
沉积物	脂肪酸	单不饱和脂	细菌脂肪	陆源有机
类型	含量	肪酸比例	酸比例	质输入
热液	较高	大	大	少
非热液	较低	小	小	多

近年来在西太平洋和 13°N 东太平洋洋隆进行 的研究发现热液沉积物中的脂肪酸组成以饱和脂 肪酸 C14:0, C16:0, C18:0 为主,单不饱和脂肪酸 比例很大,富含细菌来源的 18:1n7 和 16:1n7,显示 强烈的微生物活动,C20:5n3,C22:6n3 含量很少^[8]。 图 4 为西太平洋的几处热液喷口沉积物的脂肪酸分 布情况。由图 4 可见,沉积物中含量最丰富的是饱





D.DESMOS 火山喷口热液点; M.Myojin 火山喷口; I.Iheya 洋脊 D. DESMOS caldera hydrothermal sites; M. Myojin caldera; I. Iheya Ridge 和脂肪酸,也含有较多的支链脂肪酸。甲基支链和 异构、反异构脂肪酸常常来源于异养的厌氧生物^[50], 如硫酸盐还原菌。13°N 东太平洋洋隆所采集的热 液沉积物中也检测到大量异构,反异构支链 C15,C17 酸^[48]。

2.2 热液烟囱体

活动热液喷口周围生活着密集的生物群落, 硫 化物烟囱体中脂肪酸组成能指示活动于其上或周 围的生物类型。例如,大西洋洋中脊断岭热液场的 硫化物烟囱体脂肪酸组成,表现出与化能自养细菌 和热液场附近的虾一样的特征^[51]。烟囱体中脂肪酸 组成的主要特征是种类相对较少,细菌来源的单烯 脂肪酸占优势,具支链饱和酸,而多不饱和脂肪酸 非常少^[7,52]。胡安·德富卡洋中脊安得维尔段 Mothra 热液场硫化物烟囱体中发现大量可用于指示细菌 的脂肪酸标志物,包括单烯脂肪酸,中等支链饱和 脂肪酸和支链单烯酸,它们可分别指示革兰氏阴性 菌,硫酸盐还原菌和铁还原菌。烟囱体上常常还有 古菌的活动, 醚脂能够用于检测古菌的存在。并且, 醚脂与脂类的比值能确定古菌的相对生物量, Hedrick^[7]等发现烟囱体由内往外具有古菌增多的 特征。

本课题组在研究采自胡安•德富卡洋中脊安得 维尔段的烟囱体样品时(未发表),发现其中的脂肪 酸组成以单不饱和脂肪酸为主(33.62%~49.84%), 多不饱和脂肪酸含量非常少, 仅检测到 18:2, 这种 酸的出现可能与管状蠕虫有关,据报道在 R. pachvptila 与 Riftia piscesae 中曾检测到大量的 C18:2n6。细菌 中的脂肪酸包括 C16:1n7、C18:1n7、i/aC15:0、 10MeC16:0、i/aC17:0、C18:1n7t、cy17:0 等,反映该 处有硫氧化菌和硫酸盐还原菌的活动。从细菌脂肪 酸的比例上看,烟囱体外壁的细菌输入比内壁更 多。Simoneit 等^[53]2004 年在大西洋洋中脊 Rainbow 热液场对热液烟囱体开展的研究得出相同的结论, 发现烟囱外部脂肪酸含量是其内部的3至4.5倍。 Schrenk 等^[52]还利用磷脂脂肪酸含量指示生物量, 发现烟囱外缘的生物细胞数比其内部高三个数量 级。这是因为微生物大部分活动于烟囱外部较冷矿 物表面,小部分也可能被热液携带从多孔硫化物进 入烟囱高温部分.研究表明微生物可以生活在低于 105°C的无热液流过的烟囱内部。

2.3 热液羽流

热液羽流中含有一组复杂的营养关系,主要包括以细菌为食的动物,颗粒有机遗骸,喷口生物的幼虫及相互之间的作用,脂肪酸的研究能够帮助理解它们相互之间的营养关系^[42]。热液羽流颗粒物中主要富含单不饱和脂肪酸,如 C16:1、C18:1n9、C20:1n9、C22:1n11^[47,48],其组成与浮游动物如桡足类的脂肪酸组成类似。说明热液羽流中大部分脂类物质来源于浮游动物^[47]。热液羽流中溶解脂肪酸的含量(15~25 倍)和细菌标志物的含量均远高于周围非喷口海水^[47],指示了羽流中部分脂类物质是由



细菌活动产生的。

热液羽流中含有偶数碳高分子质量(>C20)的 脂肪酸,这类脂肪酸可以来源于陆生高等植物和原 地微生物,通常以游离态和极性脂肪酸形式保存^[54]。 Enright 等^[48]将羽流中陆源脂肪酸的较高浓度解释 为:(1)通过对流,周围海水中的陆源脂肪酸混入羽 流中;(2)表层沉积物自然悬浮或采样时人为扰动引 起的再悬浮。

3 结语与展望

深海热液系统中蕴藏了丰富的地球形成早期 的信息,其中很多尚未被人们所认知。随着对热液 喷口研究的深入,更多的现象需要科学家们去解 释,因此需要更多有力的研究工具。热液环境中脂 肪酸的研究已开展几十年,但是仍然未形成完整的 体系。近年来,国际上关于热液环境中脂肪酸的研 究主要集中于利用相应的生物标志物指示微生物 的存在,研究热液无脊椎动物对特殊营养的需求状 况和营养来源,以及利用稳定碳同位素区分脂肪酸 的来源。

当前热液环境中脂肪酸的研究中尚有许多亟 需解决的问题:(1)热液生物在不同生长阶段的脂肪 酸组成有较大区别,能够反映它们能量存储、食物 来源、营养需求方面的差异。这方面的工作应当继 续开展并深入研究,因为热液生物因热液活动而存 在,它们的生命演化史对于研究喷口演化历史具有 一定意义。(2)探讨热液环境中多不饱和脂肪酸的来 源。多不饱和脂肪酸是海洋生物的基本需求,一般 来自浮游生物和深海嗜热细菌。目前研究认为在热 液环境中的多不饱和脂肪酸有三种可能的来源^[19]: a.细菌直接产生^[55]: b.通过其他脂肪酸链增长和去 饱和得来; c.产生于真光层, 之后通过食物网传递 至热液生物中。然而,新的研究发现以前认为来自 真光层的光合多不饱和脂肪酸事实上产自喷口环 境中[56],这无疑是对旧理论体系的挑战,也提出了 继续探讨多不饱和脂肪酸的来源的要求。辨别热液 环境中多不饱和脂肪酸的来源是研究热液环境中 营养传递方式和与热液生命体演化的基础。(3)在深 海环境中,随着压力的升高稳定性更好的反式脂肪 酸含量增高[57],反式/顺式脂肪酸的比值常作为反映 环境压力的参数。然而,研究却发现有的高温热液 沉积物[58]中不含反式脂肪酸,说明在热液环境中存 在某种特殊性, 该参数的应用受到限制。因此, 需 进一步探讨脂肪酸立体构型与环境的物理化学条 件之间的相关关系。(4) 脂肪酸对热液活动的指示 作用发展尚不成熟。Brault 等^[58]认为脂肪酸与生物 密切相关,而热液活动程度与生物量之间又具有相

关性, 通过脂肪酸分析应能间接反映洋中脊的扩张 速率。但是由于缺乏各种类型和不同热液活动程度 的喷口的脂肪酸数据,这暂时还是一个构想。而 Guezennec 等^[59]曾在大西洋洋中脊进行了相关研 究,他们发现暴露于慢速扩张洋脊热液影响区的矿 物片上硫酸盐还原菌的脂肪酸标志物比硫氧化菌 标志物出现得晚。然而,这一现象还不一定具有实 际意义。针对当前反映热液活动程度的指标缺乏的 情况,脂肪酸的指示作用需要加以更深入的研究。 (5)到目前为止,脂肪酸能用于检测热液环境中微生 物生物量和群落特征, 醚脂可估计古菌生物量和群 落结构。然而,脂肪酸却不能准确确定微生物类型。 分子 DNA 技术虽然能准确确定物种,但无法定量。 当前发展起来的一些新的微生物分析方法如 DNA 微阵列技术等已经成功用于沉积物中微生物量和 类型的测定,能够准确定量,因此脂肪酸分析有必 要与其他的微生物分析法结合起来研究,进行互相 验证。

参考文献:

- Levesque C, Juniper S K, Lime'n H. Spatial organization of food webs along habitat gradients at deep-sea hydrothermal vents on Axial Volcano, Northeast Pacific[J].
 Deep-Sea Research I,2006,53:726-739.
- [2] Lutz R A, Shank T M, Evans R. Life after death in the deep sea[J]. American Scientist,2001,89:422-431.
- [3] Fullarton J G, Wood A P, Sargent J R. Fatty acid composition of lipids from sulphur-oxidizing and methylotrophic bacteria from Thyasirid and Lucinid bivalves[J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 1995, 75: 445-454.
- [4] Sargent J R, Parkes R J, Mueller-Harvey I, et al. Lipid biomarkers in marine ecology[A]. In: Sliegh M A. (ed) Microbes in the sea[C]. Chichester: Eliis Horwood Ltd, 1988.119-138.
- [5] Oliver J D, Colwell R R. Extractable lipids of Gram-negative marine bacteria: fatty acid composition[J]. Journal of bacteriology,1973,23:442-458.
- [6] Leo R F, Parkes P L. Branched-chain fatty acids in sediments[J]. Science, 1965, 152:649-650.
- [7] Hedrick D B, Pledger R D, White D C. In situ microbial ecology of hydrothermal vent sediments[J]. FEMS Microbiology Ecology,1992,101:1-10.
- [8] Yamanaka T, Sakata S. Abundance and distribution of



fatty acids in hydrothermal vent sediments of the western Pacific Ocean[J]. **Organic geochemistry**,2004,35:573-582.

- [9] Baird B H, White D C. Biomass and community structure of the abyssal microbiota determined from the ester-linked phospholipids recovered from Venezuela Basin and Puerto Rico Trench sediments[J]. Marine Geology,1985,68:217-231.
- [10] Phleger C F, Nelson M M, Groce A K. Lipid composition of deep-sea hydrothermal vent tubeworm *Riftia* pachyptila, crabs *Munidopsis subsquamosa* and *Bythograea thermydron*, mussels *Bathymodiolus* sp. and Limets *Lepetodrilus* spp.[J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part B,2005,141:196-210.
- [11] Fullarton J G, Dando P R, Sargent J R, et al. Fatty acids of hydrothermal vent Ridgeia piscesae and inshore bivalves containing symbiotic bacteria[J]. Journal of Marine Biological Association of United Kingdom, 1995,75:455-468.
- [12] Pranal V, Fiala-Mediont A, Guezennec J. Fatty acid characteristics in two symbiotic gastropods from a deep hydrothermal vent of the West Pacific[J]. Marine ecology progress series,1996,142:175-184.
- [13] Colaço A, Desbruyères D, Guezennec J. Polar lipid fatty acids as indicators of trophic associations in a deep-sea vent system community[J]. Marine Ecology,2007,28(1): 15-24.
- [14] Ringelberg D B, Sutton S, White D C. Biomass, bioactivity and biodiversity: microbial ecology of the deep subsurface: analysis of ester-linked phospholipids fatty acids[J]. FEMS Microbiology Ecology,1997,20: 371-377.
- [15] Zhang C L, Huang Z Y, Cantu J, et al. Lipid biomarkers and carbon isotope signatures of a microbial (Beggiatoa) mat associated with gas hydrates in the Gulf of Mexico[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2005,71:2 106-2 112.
- [16] Kaneda T.Iso- and anteiso-fatty acids in bacteria: biosynthesis, function, and taxonomic significance[J]. Microbiology Review, 1991,55:288-302.
- [17] Delong E F, Yayanos A A. Adaptation of the membrane

lipids of a deep-sea bacterium to changes in hydrostatic pressure[J]. **Science** 1985,**228**(31):1 101-1 103.

- [18] Kaya J Z, Baross J A. Synchronous effects of temperature,hydrostatic pressure, and salinity on growth, phospholipid profiles, and protein patterns of four halomonas species isolated from deep-sea hydrothermal-vent and sea surface environments[J]. Applied and Environmental Microbiology,2004,70(10):6 220-6 229.
- [19] Pond D W, Allen C E, Bell M V, et al. Origins of longchain polyunsaturated fatty acids in the hydrothermal vent worms Ridgea piscesae and Protis hydrothermica[J]. Marine ecology progress series,2002,225:219-226.
- [20] Ben-Mlih F, Marty J C, Fiala-Me' dioni A. Fatty acid composition in deep hydrothermal vent symbiotic bivalves[J]. Journal of Lipid Research,1992,33:1 797-1 806.
- [21] Hiroaki S. Identification of novel *n*-4 series polyunsaturated fatty acids in a deep-sea clam, Calyptogena phaseoliformis[J]. Journal of Chromatography A,2007,1 163(1-2): 247-259.
- [22] Delong E F, Yayanos A A. Biochemical function and ecological significance of novel bacterial Lipid in deep-sea prokaryotes[J]. Applied and Environmental Microbiology, 1986, 51:730-737.
- [23] Phleger F, Nelson M M, Groce A K. Lipid biomarkers of deep-sea hydrothermal vent polychaetes-Alvinella *Pompejana*, *A. caudate, Paralvinella grasslei* and *Hesiolyra bergii*[J].
 Deep-sea Research I,2005,52:2 333-2 352.
- [24] Conway N, Capuzzo J M. Incorporation and utilization of bacterial lipids in the Solemya velum symbiosis[J]. Marine Biology,1991,108:277-291.
- [25] Fullarton J G, Wood A P, Sargent J R. Fatty acid composition of lipids from sulphur-oxidizing and methylotrophic bacteria from Thyasirid and Lucinid bivalves[J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom,1995,75:445-454.
- [26] Pond D W, Bell M V, Dixon D R, et al. Stable-carbonisotope composition of fatty acids in hydrothermal vent mussels containing methanotrophic and thiotrophic bacterial endosymbionts[J]. Applied and Environmental Microbiology,1998,64:370-375.
- [27] White D C, Pinkart H C, Ringelberg A B. Biomass



measurements: biochemical approaches[A]. In: Hurst C J, Knudson G R, McInerney M J, *et al.*(Eds). Manual of Environmental Microbiology[C]. Washington: ASM Press, 1995,91-101.

- [28] RÜtters H, Sass J, Cypionka H, et al. Phospholipid analysis as a tool to study complex microbial communities in marine sediments[J]. Journal of Microbiological Methods, 2002,48:149-160.
- [29] Edlund A, Nichols P D, Roffey P D, et al. Extractable and lipopolysaccharide fatty acid and hydroxyl acid profiles from *Desulfovibrio* species[J]. Journal of lipid Research, 1985,26:982-988.
- [30] Dowling N J E, Widdel F, White D C. Phospholipid ester-linked fatty acid biomarkers of acetate-oxidizing sulfate-reducing bacteria and other sulfide-forming bacteria[J]. Journal of General Mcrobiology.1986,132: 1 815-1 825.
- [31] Konneke M, Widdel F. Effect of growth temperature on celluar fatty acids in sulphate-reducing bacteria[J]. Environmental Microbiology,2003,5:1 063-1 070.
- [32] Londry K L, Des marais D J. Stable carbon isotope fractionation by sulfate-reducing bacteria[J]. Applied and Environmental Microbiology,2004,69:2 942-2 949.
- [33] Parkes R J, Dowling N J E, WHITE D C, et al. Characterization of sulphate-reducing bacterial populations within marine and estuarine sediments with different rates of sulphate reduction[J]. FEMS Microbiology Ecology, 1993,102:235-250.
- [34] Kohring L L, Ringelberg D B, Devereux R, et al. Comparison of phylogenetic relationship based on phospholipid fatty acid procles and ribosomal RNA sequence similarities among dissimilatory sulfate-reducing bacteria[J]. FEMS Microbiol,1994, 119:303-308.
- [35] Nunoura T, Oida H, Miyazaki M, et al. Desulfothermus okinawensis sp. nov., a thermophilic and heterotrophic sulfate-reducing bacterium isolated from a deep-sea hydrothermal field[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology,2007, 57(10):2 360-2 364.
- [36] Jahnke L L, Summons R E, Dowling L M, *et al.* Identification of methanotrophic lipid biomarkers in cold-seep

mussel gills: chemical and isotopic analysis[J]. Applied and Environmental Microbiology,1995,61(2):576-582.

- [37] Nichols P D, mancuso C A, White D C. Measurement of methanotroph and methanogen signature phosopholipids for use in assessment of biomass and community structure in model systems[J].Organic Geochemistry,1987,11(6): 451-461.
- [38] Conway N, Mcdowell C J. The use of biochemical indicators in the study of trophic interactions in animalbacteria symbiosis: Solemya velum, a case study[A]. In: Barnes M, Gibson R-N,Trophic Relationships in the Marine Environment[C]. Aberdeen: Aberdeen University Press,1990.553-564.
- [39] Rau G H. hydrothermal vent clam and vent tubeworm ¹³C/¹²C: Further evidence of a nonphotosynthetic food source[J]. Science, 1981, 213: 338-339.
- [40] Saliot A L J, Scribe P. Evolutionary trends in the lipid biomarker approach for investigating the biogeochemistry of organic matter in the marine environment[J].Marine Chemistry,1991,36:233-248.
- [41] Allen C E, Tyler P A, Van dover C L. Lipid composition of the hydrothermal vent clam Calyptogena pacifica (Mollusca:Bivalvia) as a trophic indicator[J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom,2001,81:817-821.
- [42] Fisher C R. Chemoautotrophic and methanotrophic symbionts in marine invertebrates[J]. Aquatic Sciences, 1990, 2:399-436.
- [43] Pond D V, Dixon D R, Bell M V, *et al.* Occurrence of 16:2(*n*-4) and 18:2(*n*-4) fatty acids in the lipids of the hydrothermal vent shrimps Rimicaris exoculata and Alvinocaris markensis:nutritional and trophic implications[J]. Marine ecology progress series,1997,156:167-174.
- [44] Pond D W, Segonzac M, Bell M V, et al. Lipid and lipid carbon stable isotope composition of the hydrothermal vent shrimp Mirocaris fortunata: evidence for nutritional dependence on photosynthetically fixed carbon[J].Marine Ecology progress series,1997, 157:221-231.
- [45] Burd B J, Thomson R E, Jamieson G S. Composition of a deep-scattering layer overlying a mid-ocean ridge hydrothermal plume[J]. Marine Biology,1992,113:517-526.



- [46] Burd B J, Thomson R E. Distribution of zooplankton associated with the Endeavour Ridge hydrothermal plume[J]. Journal of plankton research,1995,17:965-997.
- [47] Wakeham S G, Cowen J P, Burd B J, et al. Lipid-rich ascending particles from the hydrothermal plume at Endeavour Segment, Juan de Fuca Ridge[J]. Geochimica et Cosmochimica Acta,2001,65(6):923-939.
- [48] Brault M, Marty J C, Saliot A. Fatty acids from particulate matter and sediment in hydrothermal environments from the east Pacific rise near 13°N[J]. Organic Geochemistry, 1984,6:217-222.
- [49] Ohkouchi N, Kawamura K, Kawahata H, et al. Latitudinal distributions of terrestrial biomarkers in the sediments from the Central Pacific[J]. Geochimica et Cosmochimica Acta,1997,61:1 911-1 918.
- [50] Findlay R H, Trexler M B, Guckert J B, et al. Laboratory study of disturbance in marine sediments:response of a microbial community[J]. Marine Ecology Progress Series,1990,62:121-133.
- [51] Peresypkin V I, Lein A Y, Bogdanov Y A. On the nature of lipids in hydrothermal formations at the Broken Spur and the vent field of the Mid-Atlantic ridge[J]. Exploration and Mining Geology,1999,8(3,4):365-377.
- [52] 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):3 580-3 592.
- [53] Simoneit B R T, Lein A Y, Peresypkin V I, et al. Composition and origin of hydrothermal petroleum and associated lipids in the sulfide deposits of the Rainbow Field (Mid-Atlantic Ridge at 36°N)[J]. Geochimica et

Cosmochimica Acta, 2004, 68(10):2 275-2 294.

- [54] Ratnayake N P, Suzuki N, Matsubara M. Sources of long chain fatty acids in deep sea sediments from the Bering Sea and the North Pacific Ocean[J]. Organic Geochemistry,2005,36:531-541
- [55] Okuyama H, Orikasa Y, Nishida T, et al. Bacterial Genes Responsible for the Biosynthesis of Eicosapentaenoic and Docosahexaenoic Acids and Their Heterologous Expression[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2007, 73(3):665-670.
- [56] Beatty J T, Overmann J, Lince M T, et al. An obligately photosynthetic bacterial anaerobe from a deep-sea hydrothermal vent[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences,2005,102:9 306-9 310.
- [57] Li Yi-liANG, Peacock A D, White D C. Spatial patterns of bacterial signature biomarkers in marine sediments of the Gulf of Mexico[J]. Chemical Geology,2007,238:168-179.
- [58] Summit M, Peacock A, Ringelberg D, et al. Phospholipid fatty acid-derived microbial biomass and community dynamics in hot, hydrothermally influenced sediments from Middle Valley, Juan De Fuca Ridge[A]. In: Zierenberg R A, Fouquet Y, Miller D J, et al.Proceedings of ODP Science Results[C]. College Station: Texas A & M University (ODP),2000. 169:1-19.
- [59] Guezennec J, Ortega-Morales O, Raguenes G, et al. Bacterial colonization of arti¢cial substrate in the vicinity of deep-sea hydrothermal vents[J]. FEMS Microbiology Ecology,1998,26:89-99.

(本文编辑:康亦兼)