



极端环境 微生物学

主 编 刘光琇

副主编 陈 拓 李师翁 沈永平



科学出版社

极端环境微生物学

主 编 刘光琇

副主编 陈 拓 李师翁 沈永平

国家国际科技合作专项 (2011DFA32520; 2014DFA30330)

国家重点基础研究发展计划 (973 计划) 项目 (2012CB026105)

国家科技支撑计划项目 (2014BAC05B02)

国家自然科学基金项目 (31170465, 41271265; 31470544; 31570498)

甘肃省国际科技合作计划项目 (1304WCGA173)

联合资助

科 学 出 版 社

北 京

内 容 简 介

本书在参阅国内外大量文献资料基础上,结合作者开展的以极端环境微生物为重点研究内容的科学研究和教学工作,系统论述极端环境微生物概念、发展历程、研究范围,总结典型极端环境(包括荒漠、冻土、雪冰、陆地热泉、深海、高寒生态系统等)微生物多样性、生态适应机制及其研究进展,介绍极端环境微生物研究方法和极端环境微生物在工业、医药、农业和环境领域中的应用。全书内容系统全面、资料丰富新颖、结构逻辑严密,是论述微生物与极端环境关系的综合性专著,对读者系统了解和学习极端环境微生物学有重要参考价值。

本书可供从事生态学、地学和生物技术等方面的科研、教学和生产部门有关人员使用和参考,也可作为高等院校教材。

图书在版编目(CIP)数据

极端环境微生物学 / 刘光琇主编. — 北京: 科学出版社, 2016.5

ISBN 978-7-03-048213-6

I. ①极… II. ①刘… III. ①环境微生物学 IV. ①X172

中国版本图书馆CIP数据核字(2016)第095165号

责任编辑: 杨帅英 / 责任校对: 何艳萍

责任印制: 肖 兴 / 封面设计: 图阅社

科学出版社 出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码: 100717

<http://www.sciencep.com>

中国科学院印刷厂 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2016年5月第 一 版 开本: 787 × 1092 1/16

2016年5月第一次印刷 印张: 24

字数: 554 000

定价: 198.00元

(如有印装质量问题, 我社负责调换)

编委会名单

主 编 刘光琇

副主编 陈 拓 李师翁 沈永平

主要编写人员（按姓氏汉语拼音排序）

陈熙明 王 筠 伍修锐

章高森 张满效 张 威

前 言

极端环境是指环境中的某种或某些物理、化学因子超出人类已知的绝大多数生物适宜栖息的极限值,如高温、低温、高碱、高酸、高盐度、高压、极端缺氧、高浓度重金属离子、高辐射强度等。一直以来,人们认为极端环境中是没有生物生存的。直到1965年,Thomas D. Brock从美国黄石公园温泉中首次分离到能够在高于70℃的条件下生长的栖热水生菌(*Thermus aquaticus*),随后又分离到能够在高于85℃生长的嗜酸热硫化叶菌(*Sulfolobus acidocaldarius*),极端环境中的微生物研究逐渐引起科学家的广泛关注,并显示出诱人的前景。例如,极端嗜热微生物和嗜压微生物及其适应机制展示了生命起源及进化的基本特征,为这一生命重大问题的研究提供了极为重要的科学线索;极端环境微生物本身及其蕴藏的独特基因,是极其宝贵的资源;极端环境微生物的适应性蛋白和极端酶具有极大的应用价值;极端环境微生物在环境修复、资源利用、生物炼制和生物冶金等领域已经显示出广阔的应用前景;极端环境微生物研究也是生物圈与地圈协同演化、生命与环境相互作用和天体生物学等重大科学问题研究的基础。

地球上分布着各种各样的极端环境,如荒漠和沙漠通常是极度干旱、强辐射、寡营养、极高温差等;冰冻圈是极端低温、营养贫瘠、强辐射环境;深海则属于低温和极高水压环境等。人类的活动也制造各种人为极端环境,如盐渍化土壤、核辐射污染、有毒化学污染等。中国是各种极端环境分布面积广泛的国家之一,如中国是地球上中低纬地区冰冻圈最发育的国家,世界十大沙漠中有两大沙漠(戈壁沙漠和塔克拉玛干沙漠)全部或部分分布在中国境内,等等。在中国有关极端环境微生物的研究日益受到重视,已成为微生物学研究,甚至生命科学研究中最活跃的领域之一。因此,根据中国自然特色,围绕国际前沿和国家需求,适时总结国内外研究进展,推出极端环境微生物学已势在必行。近年来,在国家重点基础研究发展计划(“973”计划)、国家自然科学基金、科学技术部科技支撑计划和科技部国际科技合作计划等支持下,我们开展了一系列以极端环境微生物为重点研究内容的科学研究,并在硕士和博士研究生教学中开设了《极端环境微生物学》课程。本书正是在多年开展研究工作和教学工作的基础上形成的。

本书由十章内容组成。第一章和第二章为基础部分,主要围绕极端环境微生物学的定义、研究范围、研究简史、发展趋势、主要种类及其分布、适应机制、生理生态、应用等内容展开;第三章到第八章分别论述地球上几类典型极端环境微生物学的研究,主要涵盖微生物种类与多样性、群落结构与演替、生态学与全球变化等科学问题,包括荒漠微生物、冻土微生物、雪冰微生物、深海微生物、陆地热泉微生物和典型高寒生态系统微生物;第九章归纳了有关最新的和常用的极端环境微生物学研究的基本方法;第十章重点介绍极端环境微生物在工农业、医药卫生和环境污染治理方面的应用。

本书的编者都是近年从事极端环境微生物学研究和教学的工作者,多数为青年工作者。

第一章、第二章由李师翁编写，第三章由张威、刘光琇编写，第四章由章高森、刘光琇编写，第五章、第九章由陈熙明、刘光琇编写，第六章、第八章由伍修锟、刘光琇编写，第七章由王筠、刘光琇编写，第十章由张满效编写，全书由刘光琇、陈拓、李师翁、沈永平修订与统编。在编写过程中，我们立足自己的教学和科研工作，力求全面、准确、完整地反映极端环境微生物学的全貌，但面对浩如烟海的文献资料，加之我们的能力、水平和时间所限，编辑成书后，疏漏之处肯定不少，殷切希望读者提出批评指正，我们将在今后的教学和科研工作中不断修正完善本书，力争使之成为一本好的教材和科研参考书。本书是一本编撰之作，书中除我们自己的研究结果外，还引用大量国内外最新研究成果，这些引用的资料虽然大多标注出处，未标注的图片主要来自百度、谷歌和维基百科的图库，然而不能一一征得原作者的同意，在此谨向原作者致以衷心感谢！

编 者

2015 年 12 月 10 日

目 录

前言

第一章 绪论	001
第一节 极端环境微生物学的定义及研究范围	001
第二节 极端环境微生物学研究简史	007
第三节 极端环境微生物学的研究意义和发展趋势	012
参考文献	015
第二章 极端微生物	018
第一节 嗜盐微生物	018
第二节 嗜碱微生物	040
第三节 嗜酸微生物	053
第四节 嗜热微生物	058
第五节 嗜冷微生物	076
第六节 嗜压微生物	090
第七节 抗辐射微生物	095
第八节 多嗜极微生物	100
第九节 极端环境病毒	104
参考文献	108
第三章 荒漠微生物	112
第一节 荒漠微生物的种类与分布	113
第二节 荒漠微生物的生态适应机制	123
第三节 中国西部荒漠微生物多样性	126
参考文献	138
第四章 冻土微生物	142
第一节 冻土微生物的种类与分布	143
第二节 冻土微生物适应冷环境的分子机制	156
第三节 冻土微生物对气候环境变化的响应	161
第四节 青藏高原冻土微生物的研究	167
参考文献	184

第五章 雪冰微生物	195
第一节 海冰微生物种类与分布	196
第二节 陆地雪冰微生物种类	198
第三节 雪冰微生物研究意义	201
第四节 雪冰微生物抗逆机理	205
参考文献	211
第六章 深海微生物	215
第一节 深海微生物的种类与分布	216
第二节 深海微生物适应极端环境的机制	224
第三节 深海微生物与地球化学循环	231
参考文献	235
第七章 陆地热泉微生物	242
第一节 陆地热泉微生物的多样性与分布	242
第二节 陆地热泉微生物适应高温的分子机制	253
第三节 陆地热泉微生物与硫元素的地球化学循环	257
第四节 陆地热泉微生物资源的开发和应用	260
参考文献	265
第八章 典型高寒生态系统微生物	269
第一节 冰川前沿土壤微生物	270
第二节 苔原土壤微生物	275
第三节 高寒草甸土壤微生物	280
第四节 北方森林土壤微生物	285
第五节 典型高寒生态系统微生物对全球变化的响应	289
参考文献	292
第九章 极端环境微生物学研究方法	303
第一节 极端环境微生物分离培养	303
第二节 极端环境微生物遗传资源研究方法	307
第三节 极端环境中微生物群落结构分析方法	316
第四节 极端环境微生物的生物信息学分析	320
参考文献	332
第十章 极端环境微生物的应用	336
第一节 极端环境微生物在工、农业生产中的应用	336
第二节 极端环境微生物在医药卫生领域中的应用	356
第三节 极端环境微生物在环境污染治理中的应用	366
参考文献	370

第一章 绪 论

第一节 极端环境微生物学的定义及研究范围

一、极端环境和极端环境的类型

(一) 极端环境的定义

极端环境 (extreme environment) 是指环境的某种或几种物理化学因子超出人类和已知的绝大多数生物适宜栖息的极限值, 而一些嗜极端环境生物却能在其中生存繁衍。例如, 在温度高于 100°C 的海底热液喷口、盐浓度达饱和的盐湖、 pH 低于 2 的酸性环境, 都生活着形形色色的被称为极端微生物的生物群落。已发现的生物生存的最高温度极限为 113°C , 最低温度极限低于 -20°C , 最低的 pH 达到 0.8, 最高的 pH 超过 11, 最高的盐浓度达到饱和的 5.2 mol/L , 最高压力达 130 MPa 等。在这些严酷的环境条件中普通生物的生存是无法想象的。

(二) 极端环境的类型

根据环境的物理化学因子, 可将极端环境分为单一极端环境和多重极端环境。单一极端环境是指环境中的某一种物理化学因子超出人类和已知的绝大多数生物适宜栖息的极限值。例如, 高温 ($>45^{\circ}\text{C}$)、低温 ($<10^{\circ}\text{C}$)、高碱 ($\text{pH}>9$)、高酸 ($\text{pH}<3$)、高盐度 ($>1.0\text{ mol/L}$)、高压 ($>50\text{ MPa}$)、极端缺氧、高浓度重金属离子、高辐射强度等环境。多重极端环境是指某一环境中存在一种以上的极端物理化学因子。事实上, 自然界中的极端环境往往是几种极端环境因子并存的多重极端环境, 如许多温泉为酸性或碱性 (图 1-1C), 并含有很高浓度的金属离子或很高的温度 (图 1-1E, F); 各种盐湖往往具有很强的碱性 (图 1-1D); 深海通常温度很低、营养贫瘠和水压极高; 荒漠和沙漠极度干旱、强辐射、寡营养、高温或低温和剧烈温度变化等 (图 1-1B)。

地球冰冻圈是自然界的极端低温环境。地球表面存在大面积的固态水, 如海冰、冰盖、冰原、冰川、积雪和多年冻土等 (图 1-1A), 形成地球冰冻圈。冰冻圈气候变化影响全球降水、水文过程和大洋环流, 由此产生地球上极端低温、极端高温、极端干旱和盐湖、盐池。地球上平均深度达 3800 m 的海洋创造了极端高压和低温环境。

全球分布的深海热泉的活动形成海底黑烟柱和碳酸盐烟柱体, 这些地质活动产生极端高温、极端 pH 、高浓度金属和气体溶液等极端环境。

地球上存在着多种超干旱的高温或低温环境。地球表面大约 15% 的陆地面积是沙漠 (图 1-1B), 包括撒哈拉热带沙漠、纳米比亚沿海冷凉沙漠、俄罗斯寒冷沙漠、极地沙漠和分布

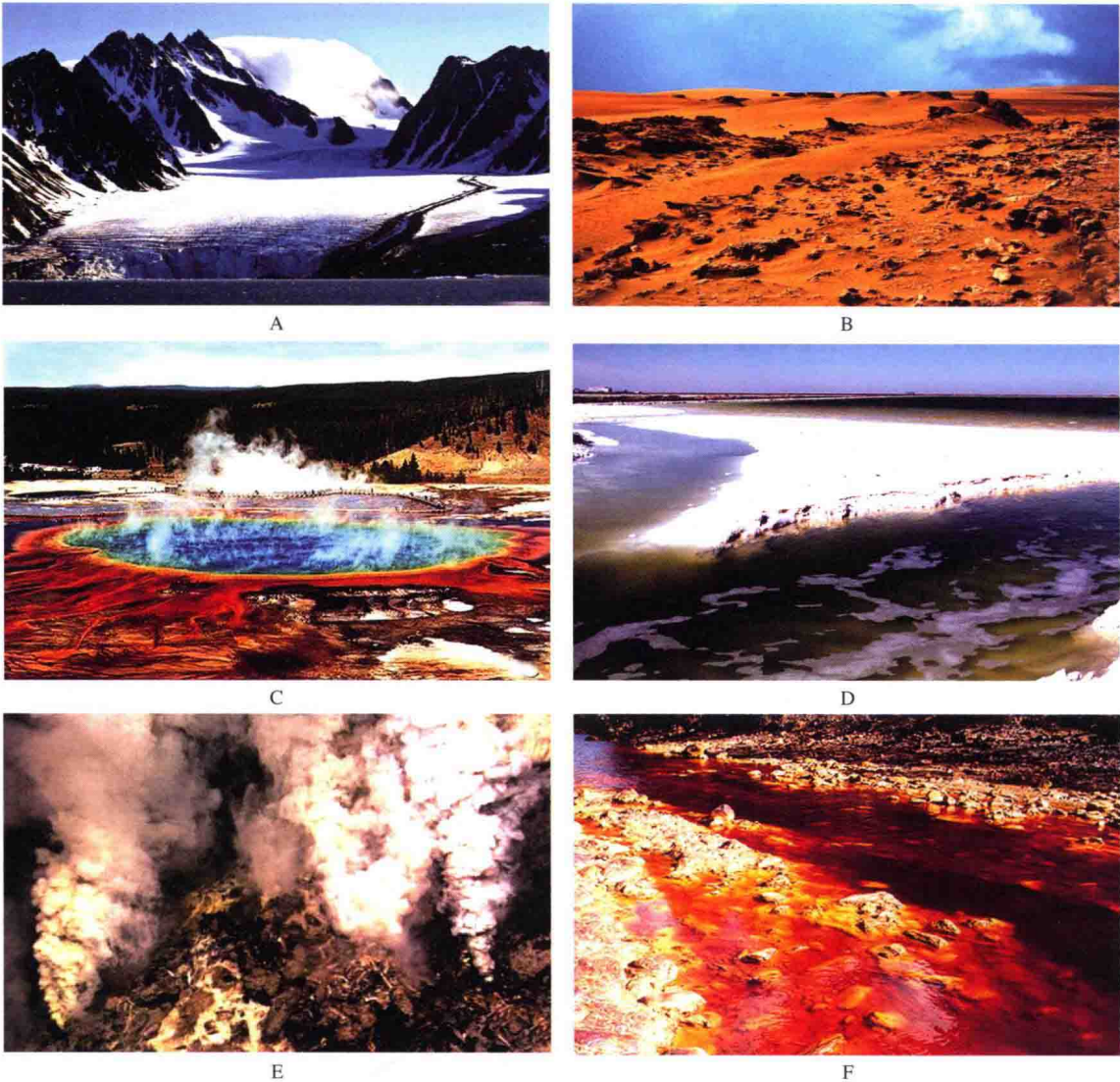


图 1-1 地球上的典型极端环境

A. 挪威冰川；B. 甘肃河西走廊戈壁；C. 美国黄石公园温泉；D. 青海格尔木盐湖；E. 维奥达拉特海底热液喷口喷涌的高温富含矿物质的海水；F. 西班牙力拓铁矿排出的极低 pH 酸矿水形成的河流 (图片来源: <http://image.baidu.com>)

于我国的塔克拉玛干沙漠、柴达木沙漠、河西走廊戈壁沙漠、青藏高原寒漠，等等。沙漠不仅是干旱和极干旱环境，同时也是强辐射和营养极度贫瘠或高盐浓度的极端环境。例如，位于智利北部的阿塔卡玛沙漠被作为火星研究的模型，这里极端干旱并含有很高的盐分，被认为是生命生存的干旱极限。然而，从这种极端干旱环境样品中也扩增出 DNA，并找到可培养细菌。位于秘鲁、智利和阿根廷的高海拔 (>5000 m)、极度干旱的冰川前沿地被认为与火星极地类似，从这些多重极端环境中也发现多样性丰富的细菌、真菌和后生动物，其中许多种为新物种，这些种类可在极端低温 -12°C 下生存。

地球上也分布着各种极端营养贫瘠的环境，包括离子贫乏的海水、磷和氮贫乏的土壤、沙漠等；化学和物理上的毒性环境，如高砷土壤、高辐射的湖泊等。

自然系统的不断变化造就多种极端环境，人类的活动也越来越多地创造出多种极端环

境,如过度地下水开采灌溉而造成土壤盐渍化、核电厂事故造成的辐射污染、工业和农业过程造成的有毒化学污染环境等。

在大尺度上,地球极端环境仍然在不断出现。地球板块运动、冰冻圈的动态变化和洋流的形成,构造板块的碰撞导致大洋中脊、山脉、海沟、火山口以及深海热泉等的形成(图 1-1E)。总之,全球性的和地域性的、自然的和人为的各种极端环境为生物的生存和进化创造环境和机遇。

二、极端微生物与极端环境微生物学

一直以来,人们认为极端环境中是没有生物生存的。直到 1965 年,美国威斯康星大学 Thomas D. Brock 教授从美国黄石公园温泉中首次分离到能够在高于 70℃ 的条件下生长的栖热水生菌 (*Thermus aquaticus*),其 DNA 聚合酶具有嗜高温特性,作为 PCR 的工具酶已被广泛用于分子生物学研究中。随后分离到能够在高于 85℃ 的温度下生长的嗜酸热硫化叶菌 (*Sulfolobus acidocaldarius*),是第一个被发现的超嗜高温古生菌。

极端微生物 (extremophiles),“extremophile”一词是 MacElroy R. D. 1974 年在其论文 *Some comments on the evolution of extremophiles* 中首次使用的。温度、盐度、pH、压力等物理因子影响着生物的生命活动,极端微生物是指能够在至少一种物理因子接近已知的生命要求极限的生态环境中旺盛生长的微生物。极端微生物不仅能耐受极端环境条件,而且其正常生长也需要某种极端环境条件。一些生物也能够通过形成孢子等抗性阶段或某种特殊抗性机制在极端严酷条件下存活,但极端微生物的生长需要这些极端条件,对生存在这种环境中的微生物而言,极端环境因子则是一种必需的生存条件,一种正常的友好的环境条件。例如,超嗜热微生物 (hyperthermophiles) 完成生活周期的最适温度高于 80℃,在低于 60℃ 通常不能生长。已发现的许多微生物也能够抗极端环境,一些微生物在休眠阶段能够在极端环境存活,但并不能在这种环境中长期繁殖生长。把能耐受一种或几种极端物理化学条件,但其最适生长仍需温和的条件的微生物称为耐极端环境微生物 (extremotolerant)。

由于已知的极端微生物多属于古菌域且多为古菌,因此,extremophiles 常被认为是单细胞的原核类微生物并称之为极端菌。事实上,许多极端微生物属于细菌和真核生物域,已知的古菌最适生长温度的上限为 113℃,细菌的最适生长温度的上限为 95℃,单细胞真核类最适生长温度的上限为 62℃,而多细胞真核生物很少有超过 50℃。也有越来越多的适应极端环境的藻类和真菌被报道,如杜氏藻 (*Dunaliella*) 是单细胞真核的嗜盐绿藻,而蓝细菌 (*Cyanidiales*) 的一些种类是专性嗜酸和喜温的藻类,迄今在地球上发现的最耐盐和喜酸的真核生物属于单细胞酵母。

极端微生物具有多样性代谢类型,包括有氧呼吸、发酵(各种古菌、梭菌属 *Clostridium* 和热袍菌属 *Thermotoga*)、光合作用(绿弯菌属 *Chloroflexus*、蓝细菌)、反硝化作用、产甲烷(古菌)、硝酸盐呼吸、硫酸盐呼吸、硫氧化和氢氧化,等等。

极端环境微生物 (microbes in extreme environments) 是生存于极端环境中的微生物的统称,其种类包括极端环境中生存的极端微生物和非极端微生物。极端环境微生物的研究既包括对极端环境中极端微生物的研究,也包括对极端环境中耐极端微生物和非极端微生物

的研究。近年来，研究者对各种典型极端环境和荒漠、沙漠、冰雪、冻土等多重极端环境中的微生物开展广泛研究，使极端环境微生物的研究逐渐发展成为一门独立的学科——极端环境微生物学 (microbiology in extreme environments)，其研究内容包括极端环境微生物生态学、系统分类、多样性与进化、生长和生理特性、遗传与适应机制、基因组与蛋白质组、生物技术及其应用等。

三、极端微生物的种类

极端微生物可以依据其适应生长的一种或多种极端环境物理化学因子分为以下几类，每一类中可按其适应该种物理化学因子的程度再分为中度嗜极微生物 (moderate extremophiles)、耐受极端微生物 (extremotolerant)、极端嗜极微生物或超嗜极微生物 (extreme-, hyper-extremophiles)、兼性嗜极微生物 (facultative extremophiles) 和专性嗜极微生物 (obligate extremophiles) 等类型。

- 嗜酸微生物 (acidophile): 生长最适 pH 4 以下的微生物；
- 嗜碱微生物 (alkaliphile): 生长最适 pH 10 以上的微生物；
- 嗜冷微生物 (psychrophile): 生长的最适温度为 10℃ 及以下，最高温度不超过 20℃；
- 嗜盐微生物 (halophile): 需要 1 mol/L 以上浓度的盐才能正常生长的微生物；
- 嗜热微生物 (thermophile): 能在 60 ~ 85℃ 高温环境中正常生长的微生物；
- 超嗜热微生物 (hyperthermophile): 最适生长温度在 80℃ 及以上的微生物；
- 嗜压微生物 (piezophile): 生长环境要求 40 MPa 及以上的静水水压；
- 抗辐射微生物 (radioresistant): 能够抗高强度电离辐射的微生物；
- 嗜干旱微生物 (xerophile): 能在低水分活度下生存并抗极端干燥的微生物；
- 抗毒微生物 (toxitolérant): 能在高浓度有害试剂如有机溶剂中生长的微生物；
- 耐金属微生物 (metalotolerant): 能耐受高浓度重金属离子如铜、镉、砷和锌等的微生物；
- 嗜寡营养微生物 (oligotroph): 生长在极度营养贫瘠环境中的微生物；
- 石生微生物 (endolith): 生长在岩石内的微生物。

以上这些分类是以单一环境因子进行的人为分类。事实上许多极端微生物是生长在多重极端环境条件下的，属于多嗜极端微生物 (polyextremophiles) 和多重喜极微生物 (polyextremotrophies)。这类微生物多是原核类，但也发现了一些真核生物，如单细胞真核红藻 *Cyanidioschyzon* 嗜酸 (pH 0.2 ~ 3.5)、嗜温 (38 ~ 57℃) 且抗高浓度砷 (表 1-1 和表 1-2)。

表 1-1 极端环境及极端环境微生物的种类

环境参数	极端微生物类型	定义	典型微生物
温度	超嗜热微生物	> 80℃	烟孔火叶菌 <i>Pyrolobus fumarii</i> (113℃)
			产水菌属 <i>Aquifex</i>
			火球菌属 <i>Pyrococcus</i>
			热网菌属 <i>Pyrodictium</i>
			硫化叶菌 <i>Sulfolobus</i>
			高温球菌属 <i>Thermococcus</i>
			热变形菌属 <i>Thermoproteus</i>
			热袍菌属 <i>Thermotoga</i>

续表

环境参数	极端微生物类型	定义	典型微生物
温度	嗜热微生物	60 ~ 80℃	聚球藻 <i>Synechococcus lividis</i> 甲烷杆菌属 <i>Methanobacterium</i> 热原体属 <i>Thermoplasma</i> 栖热菌属 <i>Thermus</i>
	嗜冷微生物	-20℃ ~ <15℃	嗜冷杆菌属 <i>Psychrobacter</i> 交替单胞菌属 <i>Alteromonas</i>
辐射	抗辐射微生物	γ 射线 >15 kGy	耐辐射奇球菌 <i>Deinococcus radiodurans</i>
		γ 射线 >15 kGy	红色杆菌属 <i>Rubrobacter</i> 杜氏盐藻属 <i>Dunaliella bardavil</i>
压力	嗜冷嗜压微生物 psychropiezophile	130 MPa	科尔韦尔氏菌 <i>Colwellia hadaliensis</i> BNL-1
		75 ~ 94 MPa	<i>Moritella japonica</i> DSK-1
		80 MPa	深海发光杆菌 <i>Photobacterium profundum</i> SS9
		50 ~ 70 MPa	希瓦氏菌 <i>Shewanella benthica</i>
		30 MPa	希瓦氏菌 <i>Shewanella violacea</i> DSS12
		28 MPa	深海发光杆菌 <i>Photobacterium profundum</i> DSJ4
	嗜热嗜压微生物 thermophilic piezophiles	75 MPa	詹氏甲烷球菌 <i>Methanococcus jannaschii</i>
		51 MPa	红色甲烷球菌 <i>Methanococcus igneus</i>
		45 MPa	火球菌 <i>Pyrococcus</i> sp. ES4
		40 MPa	嗜压高温球菌 <i>Thermococcus barophilus</i>
干燥	嗜干旱微生物	anhydrobiotic	卤虫 <i>Artemia salina</i> ; 线虫, 地衣、真菌、微生物
盐分	嗜盐微生物	2 ~ 5 mol/L NaCl	盐盒菌属 <i>Haloarcula</i> 盐杆菌属 <i>Halobacterium</i> 富盐菌属 <i>Haloferax</i> 盐红菌属 <i>Halorubrum</i> 盐生杜氏盐藻 <i>Dunaliella salina</i>
pH	嗜碱微生物	pH>9	盐碱杆菌属 <i>Natronobacterium</i> 盐碱球菌属 <i>Natronococcus</i> 坚强芽孢杆菌 <i>Bacillus firmus</i> OF4 螺旋藻 <i>Spirulina</i> sp. (pH 10.5)
	嗜酸微生物	pH<4	<i>Ascidianus</i> 脱硫叶菌属 <i>Desulfurolobus</i> 硫化叶菌属 <i>Sulfolobus</i> 硫杆菌属 <i>Thiobacillus</i> 温泉红藻 <i>Cyanidium caldarium</i> 铁原体 <i>Ferroplasma</i> sp.

续表

环境参数	极端微生物类型	定义	典型微生物
O ₂ 分压	厌氧微生物 anaerobes	不能耐受 O ₂	詹氏甲烷球菌 <i>Methanococcus jannaschii</i>
	微氧微生物 micro-aerophiles	能耐受微量 O ₂	梭菌属 <i>Clostridium</i>
	好氧微生物 aerobe	需 O ₂	
化学物质	耐重金属微生物 耐有毒气体	能耐受高浓度的重 金属和毒气体	温泉红藻 <i>Cyanidium caldrium</i> (纯 CO ₂) 铁原体 <i>Ferroplasma</i> <i>Acidarmus</i> (Cu, As, Cd 和 Zn) <i>Ralstina</i> sp.CH34(Zn, Co, Cd, Hg, Pb)

资料来源：Kumar R et al. 2010。

表 1-2 已知极端微生物生存的极端环境因子极限及其生境

极端环境因子	代表生物	生境	系统地位	耐受上限	最适	耐受下限
高温	烟孔火叶菌 <i>Pyrolobus fumarii</i>	海底热液 地热喷泉	古菌—泉古菌门	113℃	106℃	90℃
低温	产液泡极地单胞菌 <i>Polaromonas vacuolata</i>	海冰	细菌	12℃	4℃	0℃
水压	MT41 菌株	马里亚纳海沟	细菌	>100 MPa	70 MPa	50 MPa
低 pH	嗜酸菌 <i>Picrophilus oshimae</i>	酸性热泉	古菌—广古菌门	-0.06	0.7	4
高 pH	盐碱杆菌 <i>Natronobacterium gregoryi</i>	碱湖	古菌—广古菌门	12	10	8.5
高盐	盐生盐杆菌 <i>Halobacterium salinarum</i>	盐湖 盐腌鱼	古菌—广古菌门	饱和 NaCl	250 g/L	150 g/L
紫外线和电离 辐射	耐辐射奇球菌 <i>Deinococcus radiodurans</i>	分离自碎肉 生境不详	细菌	抗 1.5 kGy γ 射线 和 1500 J/m ² 紫外线		

资料来源：Seckbach J et al. 2004。

四、极端微生物的起源与进化

极端微生物可能是地球上最早出现的生命体，有关其起源与进化仍然是富有挑战性的科学问题。2008 年 Martin W. 团队研究发现嗜热微生物起源于海洋热液喷口，据此认为地球生命起源于海洋热液系统。海洋热液喷口不仅广泛存在，而且在地球上出现液态水时就形成了(大约 42 亿年)。他们对海洋热液进行区分：海底黑烟柱热液喷口(black smokers)具有酸性(pH 2 ~ 3)、极热(可达 405℃)等特点，喷流液富含 Fe、Mn、CO₂、H₂S、H₂和 CH₄；海底碳酸盐烟柱热液喷口(carbonate chimneys)呈碱性(pH 9 ~ 11)、温度最高可达 90℃，富含 H₂、CH₄和低分子质量的碳氢化合物。这两类热液系统都能在地质化学过程中产生 H₂，但碳酸盐烟柱热液 H₂能还原 CO₂生成 CH₄。在黑暗的深海中，无机化能异养的生命体先于光合碳同化的生命体出现。现今，在活跃喷发的碳酸盐热液口生存的主要微生物是厌氧产甲烷微生物(methanogens)，而在更冷的不活跃的碳酸盐热液口则主要生存厌氧甲烷氧化微生物(methanotrophs)。现今的海底黑烟柱热液喷口主要生存的微生物是超嗜热

的古菌和细菌,其中,一些种是通过 H_2 还原硫或 CO_2 获能的化能自养微生物。Martin等(2008)认为现今海洋热液微生物的生理特征类似于地球最早期的微生物生态系统; Battistuzzi 和 Hedges(2009) 综合来自于核心蛋白质、rRNA 基因的大亚基和小亚基的系统学、细胞学和环境调查资料,提出原核生物的主要一支 Terrabacteria 大约在中太古代(大约 31.8 亿年)出现在陆地上。这一类群包含已知的 2/3 原核生物种,包括放线菌门(Actinobacteria)、绿弯菌门(Chloroflexi)、蓝细菌门(Cyanobacteria)和厚壁菌门(Firmicutes)。Terrabacteria 对各种各样的极端环境,如干旱、高盐和强辐射等,都有突出的适应性,这些生物学特征与地质学标志相一致。Terrabacteria 的一些支系在随后的进化历程中进入到海洋环境中。

Pikuta 研究团队(2007)提出极端微生物的进化是在地球化学和物理进化的过程中发生的。嗜热微生物最早出现,嗜酸微生物也是在早期阶段出现,而嗜碱微生物是在大气中有一定的矿物质沉积和充足的 CO_2 缓冲浓度后出现的,而嗜盐微生物一定是在陆地上出现干燥气候条件下出现的,嗜冷微生物则是出现在地球温度大幅下降以后。

Lozupone 和 Knight(2007)分析了大量不同环境下获得的微生物的 16S rRNA 基因序列,提出盐分是微生物群系组成的决定因素,而不是温度、pH 或其他环境因子。尽管极端温度和 pH 也是强大的环境选择压力,但盐分所反映的更为普遍的环境特征表明它是决定一个生物种系适应与进化的首要因素。

第二节 极端环境微生物学研究简史

一、极端环境微生物学的创立

极端环境微生物学诞生于 20 世纪 60 年代。1965 年 6 月,美国 Thomas D. Brock 教授在美国黄石公园 Octopus 温泉发现了一种新嗜热菌,后来命名为栖热水生菌(*Thermus aquaticus*),这种细菌生长的温度范围为 50 ~ 80℃,可在接近沸水的温度中存活。这一发现开创了极端环境微生物学的研究,并成为极端环境微生物学的标志性成果。1968 年,日本 Koki Horikoshi 教授又发现嗜碱微生物。此后,嗜酸微生物、嗜盐微生物和嗜压微生物陆续被发现、分离和培养,极端微生物分类学、系统学、生理学、生物化学、酶学、分子生物学、遗传学以及极端微生物的应用研究逐渐开展起来。

二、极端环境微生物研究简史

(一)嗜热微生物研究简史

在 1965 年之前,人类了解的生命生存温度上限为 73℃。1965 年 6 月,美国印第安纳大学微生物学家 Thomas D. Brock(后来到威斯康星大学工作)从黄石国家公园的热泉口发现并分离到一株可以在接近沸腾的水中存活的细菌,命名为 *Thermus aquaticus*(栖热水生菌)。此后, Brock 又在 Octopus 温泉发现大量生长在 82 ~ 88℃ 水中的粉红色丝状细菌,但尝试培养这种粉红色细菌并未成功。在随后的几年, Brock 对黄石公园温泉进行大范围生态学调

查,从地热区分离和收集到很多的微生物。1966年9月5日他从黄石国家公园 Mushroom 温泉分离到 *T. aquaticus* YT-1 菌株,后来正是从这株菌中发现并纯化 *Taq*DNA 聚合酶,而开创了分子生物学与基因工程研究与应用的新时代。随后 Brock 及其团队发现,栖热水生菌广泛分布于世界各地的各种自然和人工的热水环境中,甚至从开水水龙头上也分离到这种菌,从这些不同来源的菌株中纯化的酶能够耐受沸水的温度。

自 Brock 的发现之后,科学家陆续发现海洋中广泛存在着深海火山,在高温度的深海火山喷口处也有各种各样旺盛生长的生命类型。1982年,Karl O. Stetter 从浅海火山口分离到最适生长温度超过 100℃ 的微生物,从而开启超嗜热微生物学的研究。

(二)嗜碱微生物研究简史

1956年,时为东京大学农化系的在读研究生 Koki Horikoshi 在米曲霉 (*Aspergillus oryzae*) 研究中,首次发现嗜碱微生物。1956年11月的一天,他发现培养瓶中米曲霉菌丝完全溶解,培养瓶中充满氨的味道,培养液的 pH 达到 9,随后他从培养瓶中分离出造成菌丝溶解的微生物环状芽孢杆菌 (*Bacillus circulans*),并检测到培养液中很强的 β -1,3-葡聚糖内切酶活性,该菌在常规培养基中生长不良,但在添加 0.5% 碳酸氢钠的培养基上生长良好并产生酶。1968年,在佛罗伦萨旅行中,他发现文艺复兴时期建筑风格与日本建筑截然不同,一个声音回响在他的耳畔“在不同的未探索的环境中可能有一个全新的微生物世界。”那些关于环状芽孢杆菌的实验在他的脑海中再次闪现。在碱性 pH 环境中可能有一个完全未知的微生物世界?而对碱性环境中的微生物几乎没有开展研究。回到日本后,Horikoshi 配制了一种碱性培养基,将从物理化学研究所院子里取来的土样接种在培养基上,在 37℃ 培养一夜后,他惊奇地发现各种各样的微生物在培养基上旺盛生长。于是,Horikoshi 将在碱性培养基上良好生长的微生物命名为嗜碱微生物“alkaliphiles”。后来研究表明,这类微生物遍布世界各地,甚至存在于深达 10 900 m 的太平洋马里亚纳海沟 (Mariana Trench)。有趣的是,这类微生物能在 pH 10~13 的环境中保持细胞内的 pH 7~8。经过 40 多年的发展,嗜碱微生物的研究已经集中在“嗜碱微生物是如何耐受极端碱性环境的?”这一重大问题上。对嗜碱微生物的研究也发现多种独特的酶,Horikoshi 领导的团队已经从嗜碱微生物中分离纯化了近 40 种新的酶,其中一些酶已实现工业化生产和应用。

在 Horikoshi 的研究工作发表之前,仅有很少的生活在碱性条件下的微生物被报道。1889年,Chester 报道了第一个嗜碱微生物巴氏芽孢八叠球菌 (*Sporosarcina pasteurii*) (之前命名为巴氏芽孢杆菌 *Bacillus pasteurii*),该菌可从土壤、水、污水、小便器水垢等中分离,能在碱性环境中将尿素转化为碳酸铵。20 世纪 20 年代,在碱性环境发现了亚硝化单胞菌 (*Nitrosomonas*)、硝化杆菌 (*Nitrobacter*) 和粪链球菌 (*Streptococcus faecalis*),稍后 Gibson (1934) 发现巴氏芽孢杆菌能在 pH 11 条件下生长。1934年,Vedder 报道从人粪便中分离到嗜碱芽孢杆菌 (*Bacillus alkalophilus*),能在 pH 8.6~11 条件下良好生长,但在正常培养基不能生长,于是他将该菌命名为“*Bacillus alkalophilus* nov. sp.”,这是第二个报道的嗜碱微生物。25年后,Kushner 和 Lisson (1959) 与 Chislett 和 Kushner (1961) 分别报道了在高达 pH 11.0 的培养基上分离到环状芽孢杆菌 (*Bacillus circulans*) 耐碱菌株,在经过几代转接到中性培养基上仍能保持耐碱性。

20 世纪 70~80 年代,芽孢杆菌属的多种嗜碱菌被成功分离培养,其产生的嗜碱酶被开发并应用于工业生产中,对其适应碱性环境的生理机制也展开研究。90 年代,基于 16S rRNA 基因对嗜碱微生物的系统学进行深入研究,DNA-DNA 杂交技术研究发现许多新嗜碱微生物,鉴定出嗜碱的芽孢杆菌属新种 30 多种,除芽孢杆菌属之外,发现大多数嗜碱菌属于厚壁菌门。此外,迄今发现的嗜碱微生物还包括蓝细菌(Cyanobacteria)、放线菌门(Actinobacteria)、变形菌门(Proteobacteria)、拟杆菌门(Bacteroidetes)、热袍菌门(Thermotogae)、螺旋体门(Spirochaetas)、古菌(广古菌门 Euryarchaeota)和酵母。21 世纪以来,嗜碱微生物的研究更加广泛和深入,研究地域和新发现的种类进一步增加,应用范围进一步扩大。

(三)嗜盐微生物研究简史

早在 1880 年,Farlow 从碱鱼中分离培养了第一个嗜盐极端微生物。1936 年 Eleazari Volcani 从死海分离到多种微生物菌株,其最高生长盐浓度达到 30% ~ 34%,由此他毕生致力于嗜盐微生物的研究,而成为极端微生物研究的创始人(Wilansky 1936)。然而,直到 1977 年 Woese 和 Fox 提出地球生命的三域学说后,发现嗜盐微生物多属于古菌,嗜盐微生物研究才引起微生物学家的重视。

(四)嗜压微生物研究简史

早在 1949 年,ZoBell 和 Johnson 开始观察水压对微生物活动的影响,他们首次用“barophilic”定义适宜生活在 0.1 MPa 压力或需要一定的压力才能正常生长的微生物。“barophilic”一词后来被“piezophilic”代替,因为在希腊语中“baro”意为“weight”,而“piezo”意为“pressure”,“piezophilic”一词比“barophilic”更适合描述在高压下生活的生物。

1957 年,ZoBell 和 Morita 发明了用于嗜压微生物培养的可产生 100MPa 高压钛舱,并首次进行嗜压微生物的研究,他们多次尝试从深海样品中分离嗜压微生物,但只分离到耐压的深海微生物。嗜压微生物对压力和温度的激烈变化极为敏感,导致未能分离到嗜压微生物。但他们的工作为嗜压微生物的研究作出开创性贡献,他们发明的高压舱被许多研究者用于研究高压条件下微生物生理学。

1960 年,Jacques Piccard 和 Walsh 乘坐载人潜水器 TRIESTE 对马里亚纳海沟海底世界进行探险,但由于没有相应的研究设备和培养技术,人类对深海微生物仍一无所知。1976 年 Morita 报道从马里亚纳海沟分离的假单胞菌 *Pseudomonas bathycetes*,该菌能在 2℃、100 MPa 下生长,但也能在 25℃、大气压下生长,不属于嗜压微生物。1979 年,Yayanos 及其同事用高压取样器成功地从 5 782 m 深的菲律宾海沟端足目动物体中分离了嗜压微生物,这是嗜压微生物分离成功的首次报道。1981 年 Yayanos 报道了从马里亚纳海沟端足目动物(*Hirondellea gigas*)中分离的嗜压细菌菌株 MT41,该菌株只能在大于 50 MPa 的压力下生长,后来研究表明该菌与科尔韦氏菌属(*Colwellia*)接近。1998 ~ 1999 年,Kato 研究组报道了从马里亚纳海沟海底沉积物中分离的专性嗜压菌 *Moritella yayanosii* DB21MT-5 和希瓦氏菌(*Shewanella benthica* DB21MT-2)。该研究组利用潜水器 SHINKAI 6500 和 KAIKO 无菌取样器对 2 500 ~ 11 000 m 深海沉积物进行取样,分离和鉴定了几种嗜压和耐压细菌,多数为嗜压嗜冷菌,不能在高于 20℃下生长。

相对于其他的嗜极微生物,由于研究嗜压微生物需要专门的高压取样、培养和观察的