



## 深海热液口 Epsilon-变形菌的物种多样性与环境适应机理

臧扬<sup>1,2</sup>, 高贝乐<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>中国科学院热带海洋生物资源与生态重点实验室, 广东省海洋药物重点实验室, 中国科学院南海海洋研究所, 广东 广州 510301

<sup>2</sup>中国科学院大学, 北京 100049

**摘要:** Epsilon-变形菌是近年来宏基因组调查发现的深海极端环境如热液喷口富集的重要微生物类群, 在海洋碳、氮、氢、硫循环中发挥重要作用。目前对这个纲的研究较少, 主要来自于 16S rRNA 的分类鉴定以及深度测序拼接的基因组序列分析。本文总结了目前对 Epsilon-变形菌纲的生态分布及多样性调查研究结果, 并对深海热液喷口的 Epsilon-变形菌的多种能量代谢方式、强大的趋化运动系统以及与底栖生物的共生关系进行了阐述。这些结果初步揭示了 Epsilon-变形菌对深海极端环境的适应机制, 并推动对这个极端环境富集的细菌分支的生物学特征认知与资源利用。

**关键词:** Epsilon-变形菌, 物种多样性, 代谢适应, 趋向运动, 共生关系

### 1 深海热液口 Epsilon-变形菌的分布与物种多样性

近年来在深海极端环境的宏基因组分析调查中发现了大量未报道过的 Epsilon-变形菌, 表明这类细菌是海洋极端环境中富集的一大功能类群。Epsilon-变形菌纲是革兰氏阴性菌的一个重要类群, 分布广泛, 包括: 人和动物的重要胃肠道致病菌空肠弯曲菌 (*Campylobacter*) 和幽门螺杆菌 (*Helicobacter*); 深海热液喷口富集的化能自养菌 *Sulfurospirillum*、*Lebetimonas*、*Caminibacter*、

*Nautilia*、*Thiovulum* 等; 沿海沉积物、地下储油设施、盐沼泽植物根际、池塘泥的 *Arcobacter*、*Sulfuricurvum* 等; 以及宏基因组分析揭示的栖息在深海热液口的腹足动物和环节动物体内的内共生菌株(目前未获得纯培养分离株)<sup>[1-4]</sup>。相比同样属于变形菌门的 Alpha-、Beta-、Gamma-, 目前对于 Epsilon-变形菌的研究较少, 主要由于大量 Epsilon-变形菌分布于深海极端环境, 难以进行分离培养以及生理生化遗传实验<sup>[5]</sup>。近年来对深海热液喷口微生物群落的 16S rRNA 测序分析以及荧光探针原位杂交发现, Epsilon-变形菌纲的细菌占

基金项目: 国家自然科学基金(31570011); 广东省自然科学基金(2015A030306039); 中国科学院“百人计划”

\*通信作者。Tel: +86-20-89024936; E-mail: gaob@scsio.ac.cn

收稿日期: 2017-05-23; 修回日期: 2017-06-23; 网络出版日期: 2017-07-11

到了整个群落组成的 90%<sup>[6]</sup>。这类细菌在深海热液喷口的主要分布地点为：(1) 海底岩石、烟囱、动物表面的细菌席；(2) 渗出的热液流及亚海底；(3) 温度极高的热液羽流(hydrothermal vent plum)；(4) 深海热液口底栖的腹足动物和环节动物体内的内共生菌株。其中，热液流以及烟囱结构的表面及附近是最密集的水文地球化学环境之间发生混合的区域，在氧化的底层海水和自烟囱内部扩散的高温、缺氧以及硫化物富集的喷口流体之间发生物质和能量交换<sup>[5]</sup>。而这些深海热液口富集的 Epsilon-变形菌大多数为化能自养菌，在海洋碳、氮、氢、硫循环中发挥重要作用<sup>[7-9]</sup>。

如今，虽然发现的 Epsilon-变形菌越来越多，对这个纲的分类框架仅依赖于对 16S rRNA 进化树的分析，将其分为了 2 个目——Campylobacterales

目包含 3 个科 Campylobacteraceae、Helicobacteraceae 和 Hydrogenimonaceae，囊括了研究较多的病原菌及不同自然环境包括部分深海极端环境分离的菌株；Nautiliales 目含 1 个科 Nautiliaceae，都是深海极端环境的栖息菌株(图 1)。由于 16S rRNA 的分辨率有限，许多宏基因组测序揭示的极端环境富集的菌株包括最近发现的深海动物的内共生菌株的进化次序或者与其他 Epsilon-变形菌的系统发育关系并不清楚。此外，一些分类单元如 Campylobacteraceae 和 Helicobacteraceae 2 个科既包括寄生于宿主的病原菌又有极端环境分离的化能自养菌，然而除了它们在 16S rRNA 进化树上形成一个分支之外，尚未有任何分子、生化或者生理的特征能够把这 2 个科的菌株清晰地区别开来。因此非常有必要通过 16S rRNA 以外的方法，

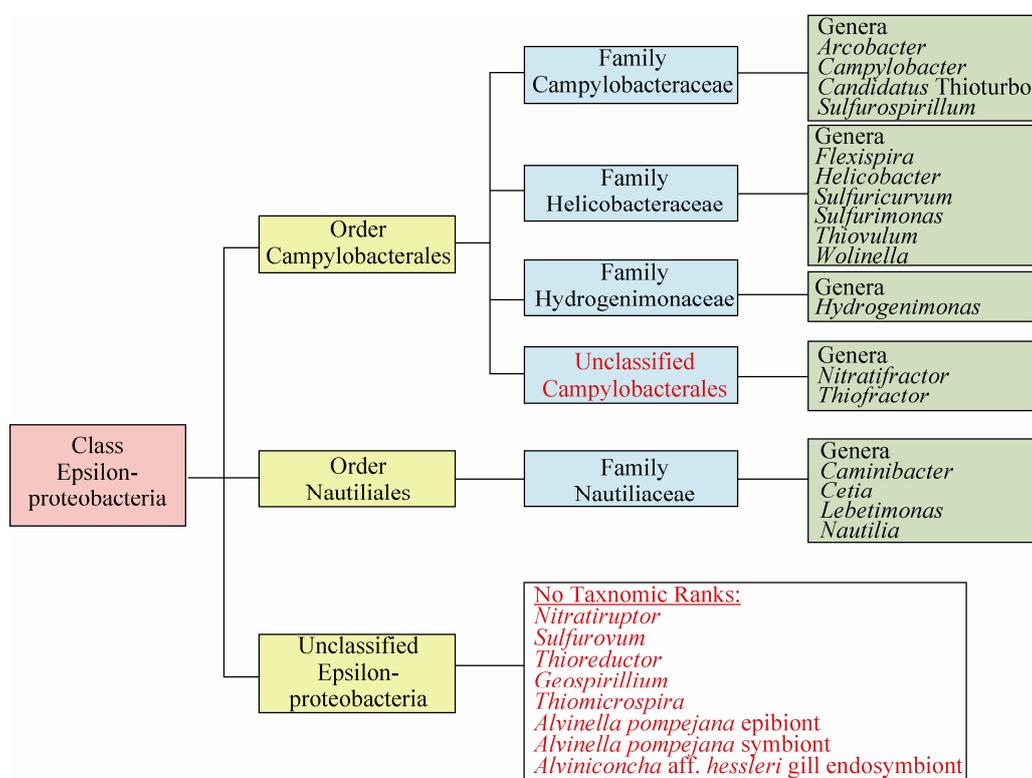


图 1. 基于 16S rRNA 的 Epsilon-变形菌纲的系统发育框架

Figure 1. Phylogenetic framework of Epsilon-proteobacteria based on 16S rRNA. Taxonomic ranks highlighted in red are unclassified representatives.

例如通过比较基因组分析查找不同分类单元特有的特征序列,进一步厘清 Epsilon-变形菌的系统发育关系,从而加快对其生物学特征的认识以及生物资源的开发利用。

## 2 深海热液口 Epsilon-变形菌的能量来源及代谢方式

深海热液口是一种黑暗、低氧、高压、低营养以及硫化物丰富的极端环境,富含化合物的热液被释放到低温有氧的海水中,从而产生氧化还原反应梯度。在此栖息的 Epsilon-变形菌能够利用热液喷口的碳源、氮源、硫源等以及巨大的氧化还原梯度进行化能合成作用<sup>[5]</sup>。通过这些代谢途径, Epsilon-变形菌作为生产者为其自身以及周围的异养型生物提供生长所需的物质与能量,在海洋碳、氮、氢、硫循环中发挥重要作用。这类细菌进行化能合成作用时,电子供体主要有  $H_2$ 、 $H_2S$ 、 $S$ 、 $S_2O_3^{2-}$ 、甲酸盐和延胡索酸盐;电子受体包括  $NO_3^-$ 、 $O_2$ 、 $S$  和  $SO_3^{2-}$ <sup>[5]</sup>。此外,它们有多种能量代谢方式包括氢和硫化物的氧化耦联硝酸盐和硫化物的还原,并且通过还原性三羧酸循环(rTCA cycle)进行碳的固定。以下将分别从硫、氮、碳、氢代谢来介绍深海 Epsilon-变形菌的能量来源和代谢方式。

### 2.1 硫代谢

深海热液口 Epsilon-变形菌化能合成的硫源主要来自深海环境中的单质硫(S)和硫酸盐( $S_2O_3^{2-}$ ,  $SO_3^{2-}$ )<sup>[5]</sup>。深海热液口的 Epsilon-变形菌的 *Lebetimonas* 属基因组普遍编码硫酸透性酶和硫酸腺苷酰转移酶/ATP 硫酸化酶,将硫酸盐转化成 5-磷酸腺苷(APS),但是却没有腺苷酰硫酸还原酶将

APS 转化成亚硫酸盐<sup>[10]</sup>。此外,这类细菌也含有亚硝酸盐和亚硫酸盐还原酶(NirA),它们来自于蛋白家族 Pfam NIR\_SIR\_Ferr,但是该蛋白可能仅仅用于亚硝酸还原,因为 *nirA* 基因在大多数 Epsilon-变形菌的基因组中定位于周质空间或细胞质的硝酸还原酶附近<sup>[10]</sup>。虽然硫酸盐同化途径在深海热液喷口的 Epsilon-变形菌基因组中是不完整的,但是它们大多都编码丝氨酸乙酰基转移酶(CysE)和半胱氨酸合成酶(CysK),从而通过硫化物进行半胱氨酸的生物合成<sup>[10]</sup>。另外,在深海热液喷口的 *Lebetimonas* 基因组中存在多硫化物还原酶的同源基因,为保存能量进行多硫化物的还原<sup>[10]</sup>。

深海热液口的 Epsilon-变形菌的单质硫和硫化物的氧化作为主要的化能合成作用之一,为更高等的生物提供能量来源<sup>[11]</sup>。在细菌中,存在 2 种硫化物氧化的途径,一种是反向硫酸盐还原途径,需要 Dsr、Apr 或 Sat 酶的参与;另一种是硫氧化 Sox 多酶体系,对于完整的硫化物的氧化和硫代硫酸盐转化成硫酸盐的过程来说,Sox 体系包括 4 种蛋白组分 SoxYZ、SoxXA、SoxB 和 SoxCD<sup>[11]</sup>。*soxB* 基因可作为硫氧化细菌的标记基因, Akerman 等<sup>[11]</sup>对东北太平洋的深海火山的 6 处热液喷口进行了 *soxB* 基因多样性及 RNA 转录丰度的调查,发现 *Sulfurimonas* 属的菌株是最主要的通过 Sox 途径进行硫氧化的 Epsilon-变形菌。

### 2.2 氮代谢

深海热液口 Epsilon-变形菌化能合成的氮源主要来自深海环境中的硝酸盐( $NO_3^-$ )<sup>[5]</sup>。热液口的微生物宏基因组测序分析揭示化能自养型的硝酸盐还原 Epsilon-变形菌的基因组都编码保守的硝酸盐还原复合体(*napAGHBLD*),可以利用硝酸盐

作为它们的末端电子受体, 将硝酸盐还原成分子氮或铵<sup>[12]</sup>。在大多数情况下, 硝酸盐的还原与分子态氢的氧化相偶联, 并且当微生物利用硝酸盐作为末端电子受体时, 比用硫作为末端电子受体的倍增时间更短<sup>[12]</sup>。对 NapA 蛋白序列的系统发育分析表明栖息在中等温度扩散留口(diffuse flow vents)的硝酸盐还原 Epsilon-变形菌的多样性要大于来自高温海底黑烟囱(black smokers)或者低温的底物相关的群落样品<sup>[12]</sup>。由于 NapA 蛋白比细胞膜上的酶对硝酸盐的亲合力要强, 因此 *napA* 基因在热液口 Epsilon-变形菌基因组中的广泛存在反映了这些细菌对热液口流体较低硝酸盐浓度的适应性<sup>[12]</sup>。此外, 对化能无机自养型 Epsilon-变形菌的模式生物 *Lebetimonas* 的研究发现它们在生长过程中表达 *nifH* 基因, 并将氮气作为唯一氮源, 这项结果是深海热液口 Epsilon-变形菌固定氮源的首次证据<sup>[10]</sup>。

### 2.3 碳固定

深海热液口 Epsilon-变形菌化能合成的碳源主要来自深海环境中的一氧化碳(CO)和二氧化碳(CO<sub>2</sub>)<sup>[5]</sup>。深海 Epsilon-变形菌一般通过还原性的三羧酸循环(reductive TCA cycle)或反向三羧酸循环(reverse TCA cycle)进行无机碳的固定, 统一简称为 rTCA 循环。rTCA 循环是与铁氧还蛋白相联系的 CO<sub>2</sub> 固定途径, 对氧浓度特别敏感, 因此 rTCA 循环主要存在于厌氧的或者微需氧的微生物中<sup>[5]</sup>。在 rTCA 循环中, 2 分子的 CO<sub>2</sub> 合成 1 分子的乙酰辅酶 A, 乙酰辅酶 A 又可以转变成丙酮酸和磷酸烯醇式丙酮酸, 它们又可以转变成 rTCA 循环的中间产物, 或者进入糖异生途径, 因此很多 rTCA 循环的中间产物也可用于细胞内其他物质的再生<sup>[5]</sup>。rTCA 循环中的关键酶有依赖于 ATP 的柠檬

酸裂解酶(ATP-CL)、丙酮酸合成酶(PS)、酮戊二酸合成酶(KGS)和延胡索酸还原酶(Frd)<sup>[5]</sup>。ATP-CL、KGS 和 Frd 的存在使得三羧酸循环(TCA 循环)可以反向进行<sup>[5]</sup>。研究表明, 使用 rTCA 循环硫氧化细菌比使用经典的 Calvin-Benson pathway 模式固定碳的效率更高<sup>[13]</sup>。这种化能自养方式和生命进化早期出现的 rTCA 循环途径说明 Epsilon-变形菌的进化历史比较早。

### 2.4 氢代谢

深海热液口 Epsilon-变形菌化能合成的氢源主要来自于深海环境中的氢气(H<sub>2</sub>)和硫化氢(H<sub>2</sub>S)<sup>[5]</sup>。研究表明化能无机自养型 Epsilon-变形菌的模式生物 *Lebetimonas* 基因组中包括多种氢化酶, 其中有 1 类[Ni-Fe]-氢化酶(*hyd*)用于摄取氢, 以及 2 类[Ni-Fe]-氢化酶(*hup*)用于感知和调控氢的摄取。1 类和 2 类[Ni-Fe]-氢化酶存在于同一个操纵子中, 并且这个操纵子在深海热液口的 Epsilon-变形菌中普遍都是保守的。4 类[Ni-Fe]-氢化酶在不同深海热液口的 Epsilon-变形菌存在一定的差异性, 包括编码基因 *hyc*、*coo* 和 *ech*。此外, *Lebetimonas* 还是热液口 Epsilon-变形菌中唯一编码[Fe-Fe]-氢化酶的属<sup>[10]</sup>。

## 3 深海 Epsilon-变形菌强大的趋化运动系统

虽然表面上海水似乎是低营养、均一的“稀汤”, 但是对于栖息其中的海洋细菌却是成分极其混杂、分布不均匀的环境。为应对多变的微尺度环境, 大部分运动性细菌可以通过趋化作用系统导航来定位和开发有利的生态位, 加快自身生长代谢从而影响海洋中碳、氮、硫等元素的物质循

环<sup>[14]</sup>。因此,趋化运动作为细菌感知和响应海洋环境变化的第一步,对于细菌适应动态变化的环境以及驱动生物地球化学循环都起着重要作用。与它们在生物地球化学循环与地质过程中扮演的重要角色相呼应,Epsilon-变形菌是运动能力很强的一类细菌<sup>[1]</sup>。比如能进行硫氧化的 Epsilon-变形菌 *Thiovulum majus* 是目前报道的鞭毛游动速度最快的细菌,可达 600  $\mu\text{m/s}$  (菌体长度仅为 9–17  $\mu\text{m}$ ),而调查发现其他 84 株不同海洋细菌的平均运动速度范围只有 25–35  $\mu\text{m/s}$ <sup>[15]</sup>。此外,冷冻电镜技术观察到 Epsilon-变形菌具有独特的鞭毛根部马达结构,是目前所研究的模式细菌中鞭毛根部构成最复杂的细菌之一<sup>[16]</sup>。相应的, Gao 等<sup>[17]</sup>的研究筛选到了许多与 Epsilon-变形菌鞭毛运动相关的基因,其中有 4 个基因 *CJJ81176\_0100*、*CJJ81176\_0199*、*pflA* 和 *pflB* 是 Epsilon-变形菌所特有的,而且后续的生化实验表明这 4 个基因编码的蛋白都是鞭毛根部的组成成分。由于这些蛋白的特异性(只在 Epsilon-变形菌中存在),很可能是 Chen 等<sup>[16]</sup>通过冷冻电镜技术观察到的 Epsilon-变形菌特有的鞭毛根部马达结构的组成元件。这一推断也被最近发表的电镜观察比较野生型、 $\Delta pflA$  和  $\Delta pflB$  突变株的鞭毛马达结构证实<sup>[18]</sup>。以上研究反映了 Epsilon-变形菌基因组进化出特有基因编码独特的鞭毛根部马达蛋白,从而具有高出其他细菌几十倍的运动能力。

此外,极快的运动速度再配以强大精密的趋化作用系统感知环境因子变化并及时调控鞭毛的运动方向,才能对环境变化做出快速响应。Epsilon-变形菌与模式菌株 *E. coli* 相似,都含有核心磷酸化-去磷酸化信号转导蛋白传递信息并影响鞭毛运动<sup>[19]</sup>。具体作用模式如下:跨膜传感蛋白与 CheV 或者 CheW 偶联蛋白相互作用,然后

偶联蛋白作用于 CheAY 激酶,后者可以利用磷酸基团供体 ATP 将 CheY 蛋白磷酸化,而 CheZ 蛋白却能将 CheY 去磷酸化。其中,鞭毛的运动方向取决于 CheY 的磷酸化状态。对细菌生长有利的化合物结合在跨膜传感蛋白上时, CheAY 激酶的活性受到抑制导致非磷酸化的 CheY 蛋白占大多数,而非磷酸化的 CheY 不能与鞭毛的开关蛋白(flagellar switch protein)相互作用,因此鞭毛按照逆时针方向旋转维持细菌游动;相反的,诱导物匮乏的状态下, CheAY 激酶磷酸化 CheY,然后磷酸化的 CheY 作用于鞭毛的开关蛋白从而顺时针旋转鞭毛,促进菌体翻腾(tumbling)而改变运动方向。

区别于 *E. coli* 经典的趋化作用通路, Epsilon-变形菌除了拥有以上核心蛋白外,还进化出了它们特有的非核心趋化蛋白调节鞭毛运动<sup>[19]</sup>。比如最近报道的 *chePep* 基因的突变株完全丧失趋化运动能力,而且这个基因只在 Epsilon-变形菌纲的基因组中发现,其他细菌均没有 *chePep* 的同源基因<sup>[20]</sup>。我们对已经测序的 80 多株 Epsilon-变形菌的基因组序列进行分析后发现它们编码了大量与趋化性相关的跨膜传感蛋白(约为基因组所有编码蛋白的 1%),表明这个纲进化了强大的趋化作用系统以感受不同的环境线索并有效传递信号。基于以上发现,我们推测除了已经报道的 *chePep* 基因, Epsilon-变形菌应该还进化了其他的非核心信号转导蛋白在磷酸化-去磷酸化信息传递过程中发挥作用,使得这类菌的趋化调控能力远远超过其他海洋细菌。因此,筛选参与 Epsilon-变形菌趋化作用的新型蛋白是非常有意义的,可以帮助我们更好地认识它们强大的感知、信息传导与应对环境变化的细胞过程。

## 4 深海 Epsilon-变形菌与底栖生物的共生

Epsilon-变形菌作为深海热液口生态系统中的主要生产者, 它们经常作为内共生体或者外共生体与各种各样的无脊椎动物相联系, 包括腹足类、虾类、蟹类和多毛类等<sup>[21]</sup>。目前研究较多的是深海 Epsilon-变形菌与 *Bathymodiolus* 贻贝的共生关系。*Bathymodiolus* 在深海热液口和冷泉的动物群落中占优势<sup>[21]</sup>。在 *Bathymodiolus* 环境转录组、宏基因组和 16S rRNA 克隆文库中, 通过 PCR 筛选都发现了 Epsilon-变形菌的序列<sup>[21]</sup>。与 *Bathymodiolus* 相联系的 Epsilon-变形菌的 16S rRNA 序列与其亲缘关系最接近的可培养菌株有 87.6% 的相似度, 与公开数据库中最相近的序列有 91.2% 的相似度, 因此这一演化分支代表 Epsilon-变形菌的一个新的科<sup>[21]</sup>。荧光原位杂交和透射电子显微镜表明此类细菌是丝状的附着生物, 共生在 *Bathymodiolus* 的鳃上皮细胞上。能够进行化能合成的 Epsilon-变形菌利用环境中的  $H_2S$ 、 $H_2$  和甲烷等为宿主提供营养物质, 同时 *Bathymodiolus* 也为 Epsilon-变形菌提供良好的、适宜的生存环境<sup>[21]</sup>。深海 Epsilon-变形菌在 *Bathymodiolus* 的共生体中虽然丰度较低, 但这种共生关系是广泛存在的且高度特异的, 当环境条件改变时, 低丰度的 Epsilon-变形菌会代替原本占主导地位的内共生菌, 因为 Epsilon-变形菌能更快地适应新的环境<sup>[21]</sup>。

## 5 展望

深海 Epsilon-变形菌是深海热液口生态系统的主要生产者, 维持着深海热液口生态系统的稳定与平衡, 并且在海洋硫、氮、碳、氢循环中起

着重要作用。但由于培养条件、培养方式和研究技术的局限性使得我们对深海 Epsilon-变形菌的认识还远远不够, 对于它们适应环境所进化出来的一系列代谢途径和生存方式还没有充分的了解。因此未来的研究需要将深海 Epsilon-变形菌与它们在生态系统中发挥的功能紧密联系起来, 利用分子生物学的手段, 包括宏基因组序列的测定、荧光原位杂交技术(FISH)、定量测定基因表达量和能量转化效率等都有利于我们解释深海极端环境中的 Epsilon-变形菌在生物地球化学循环中的重要作用。目前已获得了 300 株 Epsilon-变形菌的全基因组序列信息, 但是来自深海极端环境的菌株仅有 21 株被完全测序。因此, 更多的深海 Epsilon-变形菌基因组的序列还有待于我们去获得和分析, 用于评价这类细菌的时间和空间分布, 并为研究它们的生理代谢与环境适应机理提供框架, 推动对深海热液 Epsilon-变形菌的功能和进化方面的研究。此外, 环境转录组学和宏蛋白质组学都可以用来测定基因的原位表达, 着眼于细胞中大分子周转率的不同, mRNAs 通常有数秒到数分钟的半衰期, 但蛋白在几个小时或几天内都是稳定的并且能够更直接地反映细胞的催化活力。总之, 依赖于研究手段的快速发展, 我们对深海极端环境 Epsilon-变形菌的基础认知和应用潜力的挖掘还有待进一步的探索。

## 参考文献

- [1] Beeby M. Motility in the epsilon-proteobacteria. *Current Opinion in Microbiology*, 2015, 28: 115–121.
- [2] Pérez-Rodríguez I, Ricci J, Voordeckers JW, Starovoytov V, Vetriani C. *Nautilia nitratireducens* sp. nov., a thermophilic, anaerobic, chemosynthetic, nitrate-ammonifying bacterium isolated from a deep-sea hydrothermal vent. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2010,

- 60(5): 1182–1186.
- [3] Toh H, Sharma VK, Oshima K, Kondo S, Hattori M, Ward FB, Free A, Taylor TD. Complete genome sequences of *Arcobacter butzleri* ED-1 and *Arcobacter* sp. strain L, both isolated from a microbial fuel cell. *Journal of Bacteriology*, 2011, 193(22): 6411–6412.
- [4] Hernández J, Fayos A, Alonso JL, Owen RJ. Ribotypes and AP-PCR fingerprints of thermophilic campylobacters from marine recreational waters. *Journal of Applied Bacteriology*, 1996, 80(2): 157–164.
- [5] Campbell BJ, Engel AS, Porter ML, Takai K. The versatile  $\epsilon$ -proteobacteria: key players in sulphidic habitats. *Nature Reviews Microbiology*, 2006, 4(6): 458–468.
- [6] Nakagawa T, Takai K, Suzuki Y, Hirayama H, Konno U, Tsunogai U, Horikoshi K. Geomicrobiological exploration and characterization of a novel deep-sea hydrothermal system at the TOTO caldera in the Mariana Volcanic Arc. *Environmental Microbiology*, 2006, 8(1): 37–49.
- [7] Campbell BJ, Smith JL, Hanson TE, Klotz MG, Stein LY, Lee CK, Wu DY, Robinson JM, Khouri HM, Eisen JA, Cary SC. Adaptations to submarine hydrothermal environments exemplified by the genome of *Nautilia profundicola*. *PLoS Genetics*, 2009, 5(2): e1000362.
- [8] Grote J, Schott T, Bruckner CG, Glöckner FO, Jost G, Teeling H, Labrenz M, Jürgens K. Genome and physiology of a model Epsilonproteobacterium responsible for sulfide detoxification in marine oxygen depletion zones. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(2): 506–510.
- [9] Noguerola I, Picazo A, Llirós M, Camacho A, Borrego CM. Diversity of freshwater Epsilonproteobacteria and dark inorganic carbon fixation in the sulphidic redoxcline of a meromictic karstic lake. *FEMS Microbiology Ecology*, 2015, 91(7): fiv086.
- [10] Meyer JL, Huber JA. Strain-level genomic variation in natural populations of *Lebetimonas* from an erupting deep-sea volcano. *The ISME Journal*, 2014, 8(4): 867–880.
- [11] Akerman NH, Butterfield DA, Huber JA. Phylogenetic diversity and functional gene patterns of sulfur-oxidizing seafloor Epsilonproteobacteria in diffuse hydrothermal vent fluids. *Frontiers in Microbiology*, 2013, 4: 185.
- [12] Vetriani C, Voordeckers JW, Crespo-Medina M, O'Brien CE, Giovannelli D, Lutz RA. Deep-sea hydrothermal vent Epsilonproteobacteria encode a conserved and widespread nitrate reduction pathway (Nap). *The ISME Journal*, 2014, 8(7): 1510–1521.
- [13] Wirsen CO, Sievert SM, Cavanaugh CM, Molyneux SJ, Ahmad A, Taylor LT, DeLong EF, Taylor CD. Characterization of an autotrophic sulfide-oxidizing marine *Arcobacter* sp. that produces filamentous sulfur. *Applied and Environmental Microbiology*, 2002, 68(1): 316–325.
- [14] Stocker R, Seymour JR. Ecology and physics of bacterial chemotaxis in the ocean. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2012, 76(4): 792–812.
- [15] Petroff AP, Wu XL, Libchaber A. Fast-moving bacteria self-organize into active two-dimensional crystals of rotating cells. *Physical Review Letters*, 2015, 114(15): 158102.
- [16] Chen SY, Beeby M, Murphy GE, Leadbetter JR, Hendrixson DR, Briegel A, Li Z, Shi J, Tocheva EI, Müller A, Dobro MJ, Jensen GJ. Structural diversity of bacterial flagellar motors. *The EMBO Journal*, 2011, 30(14): 2972–2981.
- [17] Gao BL, Lara-Tejero M, Lefebvre M, Goodman AL, Galan JE. Novel components of the flagellar system in Epsilonproteobacteria. *MBio*, 2014, 5(3): e01349-14.
- [18] Beeby M, Ribardo DA, Brennan CA, Ruby EG, Jensen GJ, Hendrixson DR. Diverse high-torque bacterial flagellar motors assemble wider stator rings using a conserved protein scaffold. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113(13): E1917–E1926.
- [19] Lertsethtakarn P, Ottemann KM, Hendrixson DR. Motility and chemotaxis in *Campylobacter* and *Helicobacter*. *Annual Review of Microbiology*, 2011, 65: 389–410.
- [20] Howitt MR, Lee JY, Lertsethtakarn P, Vogelmann R, Joubert LM, Ottemann KM, Amieva MR. ChePep controls *Helicobacter pylori* infection of the gastric glands and chemotaxis in the Epsilonproteobacteria. *MBio*, 2011, 2(4): e00098–11.
- [21] Assié A, Borowski C, van der Heijden K, Raggi L, Geier B, Leisch N, Schimak MP, Dubilier N, Petersen JM. A specific and widespread association between deep-sea *Bathymodiulus* mussels and a novel family of Epsilonproteobacteria. *Environmental Microbiology Reports*, 2016, 8(5): 805–813.

# Biodiversity and environmental adaptation of deep-sea hydrothermal vent Epsilon-proteobacteria

Yang Zang<sup>1,2</sup>, Beile Gao<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>CAS Key Laboratory of Tropical Marine Bio-resources and Ecology, Guangdong Key Laboratory of Marine Materia Medica, South China Sea Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510301, Guangdong Province, China

<sup>2</sup>University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

**Abstract:** Recent metagenomic surveys suggested that Epsilon-proteobacteria is abundant in deep-sea extreme environment such as hydrothermal vent and they play important role in carbon, nitrogen, hydrogen, and sulfur recycle in the ocean. A few studies have been carried out on this class of bacteria, mainly including 16S rRNA taxonomic identification and genomic sequence analysis from deep sequencing. This review summarized current understanding of ecological distribution and diversity of Epsilon-proteobacteria. Meanwhile, we elaborated diverse energy metabolism, powerful chemotaxis and motility, and relationships with benthic animals of Epsilon-proteobacteria. Meanwhile, we also discuss the adaptation mechanism of Epsilon-proteobacteria to deep-sea extreme environment to expedite our understanding and bioprospecting of the unique biological features of Epsilon-proteobacteria.

**Keywords:** Epsilon-proteobacteria, biodiversity, metabolic adaptation, chemotactic motility, symbiotic relationship

(本文责编: 李磊)

Supported by the National Natural Science Foundation of China (31570011), by the Natural Science Foundation of Guangdong Province (2015A030306039) and by the “100 Talents Project” of Chinese Academy of Science

\*Corresponding author. Tel: +86-20-89024936; E-mail: gaob@scsio.ac.cn

Received: 23 May 2017; Revised: 23 June 2017; Published online: 11 July 2017

高贝乐, 博士, 中国科学院南海海洋研究所研究员, 中科院“百人计划(A类)”, 广东省杰出青年基金, 广东省百千万工程青年拔尖人才入选者。致力于发展新方法研究微生物的基因组特征序列以及不同细菌特有蛋白的功能研究。针对重要的资源微生物类群——放线菌、古菌、厚壁菌、 $\gamma$ -变形菌等开展比较基因组学研究, 揭示它们的基因组特征序列及系统发育关系。并在此基础上发展功能基因组学, 开展对不同细菌特有蛋白的功能鉴定。这些工作先后在微生物领域重要刊物(*PLoS Biology*、*Microbiology and Molecular Biology Reviews*、*mBio*、*PLoS Pathogens*、*BMC Genomics* 等)发表 SCI 收录文章 17 篇(一作 9 篇), 英文专著一章节, SCI 总引 428 次, 他引 257 次。

