



## 古菌在红树林沉积物中的多样性及其碳代谢机制

张翠景<sup>1</sup>, 潘月萍<sup>1</sup>, 顾继东<sup>2</sup>, 李猛<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>深圳大学高等研究院, 广东 深圳 518060

<sup>2</sup>香港大学生物科学学院, 香港 999077

**摘要:** 红树林湿地生态系统具有维持生物多样性、净化环境及维持海岸带生态平衡等多种功能。古菌普遍存在于红树林沉积物中, 在元素的生物地球化学循环中发挥着重要作用。古菌具有丰富的碳代谢多样性, 能固定 CO<sub>2</sub>, 参与甲烷循环, 产乙酸, 降解蛋白质、多聚碳水化合物等有机质, 但目前对于红树林沉积物中古菌碳代谢的研究才刚刚起步。高通量测序技术的快速发展促进了大量新的古菌门类的发现, 这些新的古菌门类具备多样的碳代谢潜力。本文简要概述古菌的主要类群与分布, 综述国内外有关古菌碳代谢多样性的最新研究进展, 并阐明这些古菌在红树林生态系统中的生态分布和功能特征, 为进一步探究古菌代谢机制提供知识基础。

**关键词:** 红树林生态系统, 古菌, 碳代谢, 固碳, 甲烷代谢, 产乙酸

红树林是广泛分布在热带、亚热带河口地区的一类近海湿地生态系统, 具有重要的生态系统服务功能, 如净化水质、为动植物提供栖息地等。由于海洋和陆地之间营养物质的周转循环, 红树林的生产力很高, 以 0.5% 的全球海岸面积贡献了 10%–15% 的碳储存<sup>[1]</sup>。红树林根系有效贡献了大量有机碳, 使得沉积物中碳含量相当丰富, 为微生物的生长繁殖提供了碳源和能源<sup>[2]</sup>。古菌是红树林沉积物中的重要组成部分, 在碳的元素生物地球化学循环中发挥着重要的作用, 因此阐明古菌

所介导的碳代谢机制对于认识全球碳循环具有重要的科学意义<sup>[3]</sup>。

### 1 古菌的主要类群与分布

1977 年, Woese 和 Fox 根据 16S rRNA 的系统发育分析提出三域理论, 认为古菌应该作为一个单独的域与细菌和真核生物并列存在<sup>[4]</sup>。之后的微生物形态学为这一理论提供了依据, 如古菌的细胞结构和细菌的有很大不同: 古菌的细胞壁缺少肽聚糖, 古菌的细胞膜通过醚键将异戊二烯的

基金项目: 国家自然科学基金(31622002, 41506163)

\*通信作者。Tel: +86-755-26979250; E-mail: limeng848@szu.edu.cn

收稿日期: 2017-10-25; 修回日期: 2018-01-21; 网络出版日期: 2018-01-31

脂质和甘油磷酸相连;同时古菌在基因的转录和翻译的过程和真核生物更为相似<sup>[5]</sup>。随后新的古菌类群逐渐被发现,使得人们对于古菌分类的认识不断深入。1990–2002年,古菌主要被分为嗜热的泉古菌(Crenarchaeota)和嗜盐的广古菌(Euryarchaeota)这2个门。2002–2011年,分子技术的进步大大拓展了人们对于古菌多样性的认识:古菌被分为广古菌门和TACK超级门,TACK包括奇古菌门(Thaumarchaeota)、曙古菌门(Aigarchaeota)、泉古菌门、初古菌门(Korarchaeota)<sup>[6–9]</sup>。2011–2017年,新的系统发育分析显示古菌至少包括4个主要的超级门:广古菌、TACK、Asgard和DPANN古菌,如图1所示。TACK增加了韦斯特古菌门(Verstraetearchaeota)、地古菌门(Geoarchaeota)和深古菌门

(Bathyarchaeota)<sup>[10–12]</sup>。Asgard包括洛基古菌门(Lokiarchaeota)、索尔古菌门(Thorarchaeota)、奥丁古菌门(Odinarchaeota)和海姆达尔古菌门(Heimdallarchaeota)等<sup>[13]</sup>。DPANN则包括Diapherotrites、盐纳古菌门(Nanohaloarchaeota)、乌斯古菌门(Woearchaeota)、佩斯古菌门(Pacearchaeota)、纳古菌门(Nanoarchaeota)和微古菌门(Parvarchaeota)等<sup>[14]</sup>(图1)。至此,大量新的古菌门类被描述,打开了古菌研究领域新世界的大门。传统上,人们普遍认为古菌多生活在极端环境中,如热液口、深海热泉、极端酸性废水、厌氧环境等<sup>[15]</sup>。随着不依赖于培养的分子技术的快速发展,越来越多的研究结果证明古菌存在于地球上的各种环境中,而限于极端环境,古菌比之前认为的分布更加广泛,代谢更加多样<sup>[16]</sup>。

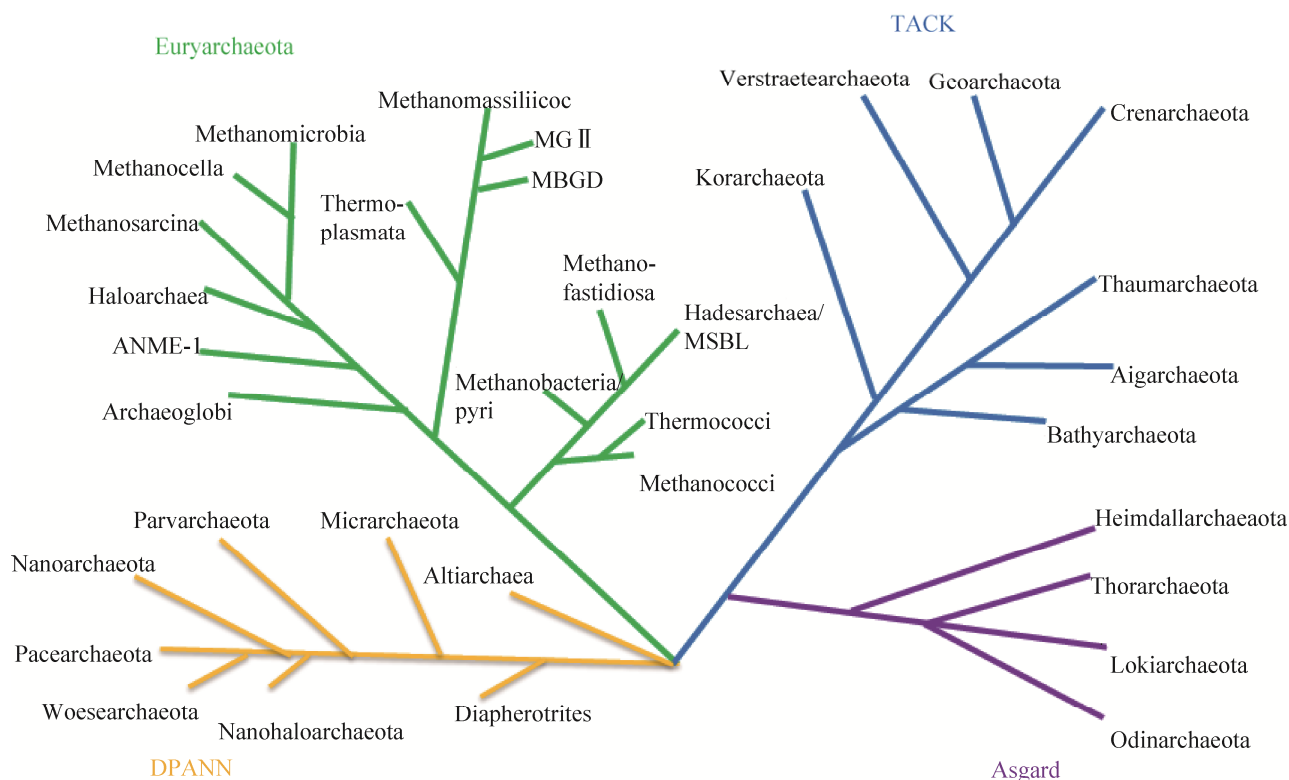


图1. 新的古菌系统发育树包括的4个超级门(修改自文献[14])

Figure 1. Four superphyla in the expanding archaeal phylogenetic tree (modified from reference [14]).

## 2 古菌的碳代谢多样性

碳的生物地球化学循环是指  $\text{CO}_2$ 、 $\text{CH}_4$  等从大气进入生物圈、岩石圈、水圈，再回到大气的循环过程，包括碳固定、甲烷氧化、产甲烷、有机质降解等生物化学过程。古菌在全球碳循环中发挥着重要的作用，新发现的大部分古菌门类都具有降解或参与代谢蛋白质和芳香类化合物等复杂大分子有机质的潜能<sup>[17]</sup>。2015年，Li等利用宏基因组技术获得了64个几乎完整的古菌基因组和转录组，分析结果暗示古菌对于有机碳的降解具有重要贡献<sup>[18]</sup>。有机质厌氧降解主要包括水解、发酵、产乙酸和产甲烷4个阶段。水解和发酵阶段涉及的过程较为复杂，反应众多，且多种基因编码的酶参与，因此本综述对这2个过程没有展开讨论。下面主要介绍了古菌在固碳途径、甲烷代谢和产乙酸等相对简单的过程中的代谢多样性，如表1所示。

### 2.1 固碳作用

自然界主要存在6种生物固碳途径：卡尔文循环、还原性乙酰辅酶A (Wood-Ljungdahl, WL) 途径、还原性柠檬酸循环(reductive citric acid cycle)、3-羟基丙酸双循环、3-羟基丙酸/4-羟基丁酸 (3-hydroxy propionate/4-hydroxybutyrate, 3-HP/4-HB) 循环和二羧酸/4-羟基丁酸 (dicarboxylic acid/4-hydroxybutyric acid) 循环<sup>[19]</sup>。卡尔文循环广泛存在于绿色植物体、蓝细菌、藻类、紫色细菌和一些变形菌门中，3-羟基丙酸双循环存在于嗜热光合细菌中。除了卡尔文循环和3-羟基丙酸双循环之外，其他4种固碳途径在古菌中都有发现。

20世纪70年代，Harland G. Wood和Lars G. Ljungdahl即确定WL途径主要存在于产乙酸厌氧菌中<sup>[20]</sup>。该途径使用1个ATP和2个NAD(P)H分子将2分子 $\text{CO}_2$ 转化为辅助因子结合的甲基和CO，然后通过关键酶复合物CO脱氢酶/乙酰辅酶

表1. 古菌主要门类的碳代谢多样性

Table 1. Carbon metabolic versatility of archaeal phyla

Phylum	$\text{CO}_2$ fixation	Methane metabolism	Acetogenesis
Euryarchaeota	Reductive acetyl COA pathway 3-hydroxy propionate/4-hydroxybutyrate cycle	Methanogenesis and anaerobic methane oxidization	Glucose substrate degradation, $\text{H}_2+\text{CO}_2$ *
Crenarchaeota	Dicarboxylic acid/4-hydroxybutyric acid cycle Reductive citric acid cycle	—	—
Thaumarchaeota	3-hydroxy propionate/4-hydroxybutyrate cycle	—	—
Bathyarchaeota	Reductive acetyl COA pathway*	Methanogenesis ( $\text{H}_2+\text{R}-\text{CH}_3$ )*	Organic matter degradation, $\text{H}_2+\text{CO}_2$ *
Lokiarchaeota	Reductive acetyl COA pathway*	—	Organic matter degradation*
Thorarchaeota	Reductive acetyl COA pathway*	—	Peptides degradation*
Verstraetearchaeota	—	Methanogenesis ( $\text{H}_2+\text{R}-\text{CH}_3$ )*	—

\*: the metabolic functions of the new Archaea are speculative in genome level.

A 合成酶产生乙酰辅酶 A, 因此称之为无氧乙酰辅酶 A 途径<sup>[14]</sup>。它是唯一的非循环固定 CO<sub>2</sub> 途径, 其反应步骤最少, 耗能最低。广古菌门中的产甲烷古菌利用 WL 途径产生的乙酸盐作为底物进行生长。深古菌门、索尔古菌门和洛基古菌门的基因组数据显示其可进行完整的 WL 途径, 暗示着其具备利用 CO<sub>2</sub> 和 H<sub>2</sub> 的自养代谢的潜力<sup>[17,21]</sup>。

还原性柠檬酸循环又称逆向 TCA 循环, 利用草酰乙酸与 2 分子 CO<sub>2</sub> 反应, 形成柠檬酸, 有研究发现泉古菌门中的 *Pyrobaculum islandicum* 和 *Pyrobaculum aerophilum* 等(热变形菌目)能够利用这一循环固定 CO<sub>2</sub><sup>[22]</sup>。2007 年, Berg 等发现古菌有氧固定 CO<sub>2</sub> 途径: 3-羟基丙酸/4-羟基丁酸循环<sup>[23]</sup>, 存在于泉古菌门中的硫化叶菌目等。该循环利用 2 个 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 分子、4 个 ATP 和 4 个 NAD(P)H 分子, 在乙酰辅酶 A 羧化酶/丙酰辅酶 A 羧化酶的作用下合成乙酰辅酶 A。奇古菌门中的氨氧化古菌可以利用硝化过程产生的化学能固定 CO<sub>2</sub>, 合成自身需要的有机物, 固碳途径同样为 3-HP/4-HB 循环<sup>[24]</sup>。2008 年, Jahn 等发现了古菌厌氧固定 CO<sub>2</sub> 的途径: 二羧酸/4-羟基丁酸循环, 存在于泉古菌门中的 *Ignicoccus hospitalis*、*Thermoproteus neutrophilus* 等。该过程利用硫和氢作为能源, 使用 1 分子 CO<sub>2</sub> 和 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>, 在丙酮酸合酶和磷酸烯醇丙酮酸羧化酶的作用下, 合成 1 分子乙酰辅酶 A, 消耗 3 个 ATP 和 1 个 NAD(P)H 分子<sup>[25]</sup>。

## 2.2 甲烷代谢

甲烷代谢主要包括产甲烷和甲烷氧化。产甲烷古菌严格厌氧, 生长适宜环境中温 35 °C 和相对高温 55 °C, 利用无机或有机化合物厌氧发酵转化成甲烷和二氧化碳, 广泛分布在海底及淡水沉积物、红树林、水稻田、动物胃肠道、地热及地

矿等厌氧环境中<sup>[26]</sup>。广古菌门中包含了多种产甲烷微生物, 传统已鉴定的产甲烷菌分属于 6 个目: 甲烷杆菌目 (Methanobacteriales)、甲烷球菌目 (Methanococcales)、甲烷微菌目 (Methanomicrobiales)、甲烷八叠球目 (Methanosarcinales)、甲烷火菌目 (Methanopyrales) 和 Methanocellales (Rice Cluster I)。除此之外, 最近的研究也揭示了产甲烷菌系统发育上还具有独立进化地位的新的分支: Methanofastidiosa (WSA2/Arc1) 和 Methnomassiliicoccales (Rice Cluster III/Rumen Cluster C) 等<sup>[27-28]</sup>。除了广古菌门之外, 近年来在其他门中也发现了产甲烷的代谢潜力, 如深古菌门和韦斯特古菌门<sup>[10-11]</sup>。这些结果显示在广古菌门之外也存在产甲烷的多样性, 印证了这是一条古老代谢途径。

一般认为, 甲烷产生由 3 种途径实现: 氢营养型(底物为 H<sub>2</sub>/CO<sub>2</sub>)、乙酸营养型(底物为乙酸盐)和甲基营养型(底物为含甲基的化合物)。近几年, 甲基还原途径作为第 4 种产甲烷的代谢途径, 成为研究热点<sup>[29]</sup>。甲基还原途径中, 甲基化合物只作为电子受体, 而氢气则担当电子供体。甲基辅酶 M 还原酶复合体(Methyl-coenzyme reductase, MCR)是所有产甲烷过程共享的唯一的酶, 催化产甲烷的最后一步反应。

MCR 不但催化甲烷产生, 也可参与厌氧甲烷氧化古菌(Anaerobic methane oxidizing archaea, ANME)分支的甲烷氧化过程。ANME 包括 ANME-1、ANME-2 和 ANME-3 等 3 个分支, 生活在温度较高的甲烷渗滤液、水热泉、海洋沉积物等厌氧环境中<sup>[17]</sup>。ANME-1 属于甲烷八叠球菌和甲烷微菌属, 而 ANME-2 和 ANME-3 属于甲烷八叠球菌属。由于厌氧甲烷氧化产生的能量很少,

ANME 通常会和  $\delta$  变形菌门(如 *Desulfosarcina*)形成互养共生关系, 进行甲烷的氧化和硫酸盐、硝酸盐的还原, 因此在硫酸盐甲烷转化区分布最为广泛。宏基因组的数据支持 ANME 代谢途径为产甲烷过程的逆过程, 因可以将  $\text{CH}_4$  转化为  $\text{CO}_2$ , 从而有助于缓解温室效应<sup>[30]</sup>。

### 2.3 产乙酸过程

产乙酸过程可以分为 2 种类型, 降解有机质的异养过程和利用无机碳的自养过程。自养产乙酸和产甲烷是 2 个古老的代谢反应, 都利用  $\text{CO}_2/\text{H}_2$  为底物, 通过简单的 WL 途径固定  $\text{CO}_2$ , 产生 ATP。厌氧环境中, 自养产乙酸菌会和产甲烷菌形成竞争关系, 由于热力学上不利于产乙酸过程, 在多数环境中产甲烷菌具有优势。大部分产乙酸菌为细菌, 最近的研究结果显示古菌也具有产乙酸的代谢能力。2 个古菌种产甲烷菌 *Methanosarcina acetivorans* 和硫酸盐还原古菌 *Archaeoglobus fulgidus* 在特定条件下可以利用 CO 和甲酸盐产生乙酸。产乙酸古菌不需要投入能量激活甲酸酯, 使其在能量有限的环境中比产乙酸细菌更具优势<sup>[21]</sup>。广古菌门中的嗜盐古菌 (*Halococcus saccharolyticus*、*Haloferax volcanii* 和 *Halorubrum saccharovororum*) 在葡萄糖基质上生长过程中产生乙酸, 并能利用乙酸盐作为生长底物。与产乙酸细菌不同的是, 这些嗜盐古菌在乙酰辅酶 A 向乙酸的转化过程仅由 1 种酶催化, 即 ADP-乙酰辅酶 A 合成酶(ADP-ACS)。迄今为止研究的所有产乙酸的古菌中都发现了 ADP-ACS<sup>[31]</sup>。

最近的宏基因组分析发现, 深古菌门、MBG-D (Marine Benthic Group D) 和索尔古菌门等古菌也具有产乙酸的代谢潜力。2016 年, He 等结合基因组和酶学证据, 发现深古菌可以利用无机碳自养

合成乙酸, 同时拥有降解芳香烃、纤维素等有机化合物的代谢途径, 推测深古菌属于自养和有机异养的产乙酸菌<sup>[21]</sup>。2016 年, Seitz 等在基因水平上检测到 ADP-ACS 的存在, 推断索尔古菌门能够通过乙酰辅酶 A 的水解裂解参与生成乙酸<sup>[32]</sup>。2017 年, Lazar 等分析 MBG-D 的基因组数据, 结果显示它可以进行还原性乙酰辅酶 A 途径, 暗示着自养产乙酸的潜力<sup>[33]</sup>。

## 3 红树林沉积物中古菌碳代谢的研究现状

红树林中高效的营养物质转化循环和沉积物中丰富的微生物多样性紧密相关, 目前已从红树林中分离获得了具有各种代谢酶、能够降解有机污染物的菌种, 但对于古菌碳代谢的研究才刚起步。红树林沉积物具有厌氧、盐度高、有机质丰富等特征, 其中栖息着很多特异性的微生物, 它们可能拥有独特的代谢机制。古菌是红树林湿地沉积物中的重要组成成分, 占沉积物原核生物的 1%–10%, 其中深古菌门、广古菌门、奇古菌门、洛基古菌门、索尔古菌门、乌斯古菌门和佩斯古菌门等在红树林沉积物中都有广泛的分布, 同时不同样点的群落分布有显著差异, 如表 2 所示。近年来宏基因组技术揭示了很多新的古菌门类和新的碳代谢机制, 可能改变人们对于红树林中碳代谢潜力的理解和增进近海碳的生物地球化学循环的认识。研究已发现深古菌门、索尔古菌门、广古菌门中的 MSBL-1 和 MBG-D 等古菌具有降解蛋白质、多聚碳水化合物等有机质的潜力, 在红树林生态系统的碳循环中可能发挥着重要的作用<sup>[17]</sup>。

表 2. 红树林沉积物中碳代谢相关的古菌

Table 2. Archaea related in carbon metabolism in mangrove sediments

Mangrove	Archaea in CO <sub>2</sub> fixation	Archaea in methane metabolism	Archaea in acetogenesis
Northern Gulf of Mexico <sup>[34]</sup>	Bathyarchaeota (67.0%), Thorarchaeota (4.0%)	Methanomicrobiales (0.3%), ANME-1 (0.2%)	Bathyarchaeota (67.0%), Thorarchaeota (4.0%), MBG-D
Sundarbans in India <sup>[3]</sup>	Euryarchaeota, Thaumarchaeota	Methanomicrobiales, Methanobacteriales	—
Zhangjiangkou in Fujian <sup>[35–36]</sup>	Bathyarchaeota (53.7%), Thaumarchaeota (12.5%)	Methanosarcinales, Methanomicrobiales, Methanocellales, ANME	Bathyarchaeota (53.7%), MBG-D (28.8%)
Futian in Shenzhen <sup>[37]</sup>	Bathyarchaeota (30.0%–67.0%), Thaumarchaeota	Euryarchaeota	Bathyarchaeota (30.0%–67.0%)
Mai Po in Hong Kong <sup>[38–40]</sup>	Bathyarchaeota (36.9%), Thaumarchaeota (10.5%), Lokiarchaeota (8.4%)	Methanomicrobiales, Methanosarcinales, Methanococcales, ANME	Bathyarchaeota (36.9%), Lokiarchaeota (8.4%)
Dongzhaigang in Hainan <sup>[41]</sup>	Thaumarchaeota (2.0%–30.0%)	Methanocellales, Methanomassiliicoccus, ANME	Thaumarchaeota (2.0%–30.0%), Thorarchaeota (4.0%–12.0%), MBG-D (5.0%–15.0%)

Percentage in parentheses is relative abundance of the phyla in archaea.

### 3.1 红树林沉积物中的固碳古菌

广古菌门中的 Hadesarchaea 和奇古菌门中的氨氧化古菌可以通过自养代谢固定 CO<sub>2</sub>, 在红树林生态系统中有广泛的分布。在巴西 Cardoso Island State Park 的红树林底层沉积物中, Hadesarchaea 占总古菌的 9%<sup>[42]</sup>; 在墨西哥湾和中国珠江口的亚表层沉积物, 也发现了少量的 Hadesarchaea, 而在上层中没有检测到它的存在<sup>[34,36]</sup>, 这一典型海底或陆地古菌在海底比表层更丰富。而在香港米浦红树林湿地沉积物中检测到了丰富的氨氧化古菌, 其自养代谢过程对 CO<sub>2</sub> 的固定具有一定的贡献<sup>[38,43–44]</sup>。

对深古菌、洛基古菌和索尔古菌的基因组进行拼接分析, 发现其具有自养代谢的潜力<sup>[45]</sup>。深古菌在红树林沉积物中分布广泛, 且生物量较高。例如, 在墨西哥红树林中, 深古菌的比例高达 67%<sup>[34]</sup>; 在福建漳江口红树林中, 深古菌占据了古菌总丰度的 53.7%<sup>[35]</sup>。本课题组对深圳福田红树林沉积物进行了一系列调查, 发现深古菌的丰

度占总古菌的 30%–67%, 其中 subgroup 6 和 8 的丰度较高<sup>[37]</sup>。作为典型的底部或陆地的古菌区系, 洛基古菌和索尔古菌在沉积物中的丰度要大于水体。2015 年, Devereux 等在墨西哥湾的红树林沉积物中找到有代表性的索尔古菌, 其相对丰度约为 4%<sup>[34]</sup>。对香港米浦红树林的古菌多样性研究发现, 深古菌门和洛基古菌门在总古菌中占有一定的比例<sup>[40]</sup>。这些具有固碳功能的古菌为红树林系统的初级生产力做出了显著贡献。

### 3.2 红树林沉积物中的甲烷代谢古菌

产甲烷古菌是红树林沉积物中普遍存在的类群。在印度 Sundarbans 的红树林中, 甲烷微菌纲和甲烷杆菌纲是 2 个丰度较高的广古菌纲<sup>[3]</sup>。在福建九龙河红树林沉积物中, *mcrA* 基因属于甲烷微菌、甲烷八叠球菌、甲烷杆菌, 其中甲烷八叠球菌在广古菌中占优势<sup>[36]</sup>。珠江海岸带红树林沉积物中, 广古菌门以甲烷微菌目为主, 还包括甲烷八叠球菌目、甲烷杆菌目、甲烷球菌目等, 亚表层比表层的 *mcrA* 基因丰度更高<sup>[46]</sup>。香港米浦红树

林的产甲烷古菌主要为甲烷微菌、甲烷八叠球菌和甲烷球菌<sup>[39]</sup>。海南东寨港红树林的古菌群落主要由广古菌门占优势，其中甲烷八叠球菌、甲烷杆菌的丰度很高。网络分析显示，深古菌门的某些类群和甲烷微菌目倾向于同时出现，暗示着它们具有共生作用，在产甲烷方面有代谢潜力<sup>[47]</sup>。

红树林亚表层沉积物中的甲烷氧化微生物多为厌氧的 ANME 古菌类群。墨西哥湾红树林沉积物中含有少量的 ANME-1 (约 0.2%)<sup>[34]</sup>；福建九龙江 ANME 只在 16S 基因克隆文库中检测到，相对丰度很低<sup>[36]</sup>；珠江海岸带红树林沉积物中，广古菌门中包含了 ANME-2a 和 ANME-1，共占 *mcrA* 基因克隆文库的 20% 左右<sup>[46]</sup>；香港米浦红树林中也检测到了 ANME 分支<sup>[39]</sup>。这一古菌类群在河口沉积物的甲烷代谢中发挥着重要的作用，有助于降低甲烷的通量。

### 3.3 红树林沉积物中的产乙酸古菌

关于红树林沉积物中古菌的产乙酸过程，过去的报道并不多。产乙酸过程通常发生在亚表层厌氧环境中，会和硫酸盐还原和甲烷产生过程形成竞争。宏基因组数据显示深古菌门、洛基古菌门和索尔古菌门具有潜在产乙酸的能力<sup>[21,32]</sup>。如 3.1 所述，在墨西哥湾、深圳福田和香港米浦等地的红树林沉积物中都检测到了大量的深古菌和一定比例的洛基古菌<sup>[34,37,40]</sup>。MBG-D 古菌的基因组数据也显示它具备产乙酸的潜力。MBG-D 古菌多存在于沉积物深部无氧层中，在表层有少量分布。墨西哥红树林表层沉积物中检测到广古菌门的大部分克隆子归类到 MBG-D 古菌类群<sup>[34]</sup>；福建彰江口红树林广古菌多属于 MBG-D 类群，占总古菌的比例达到 28.8%；海南东寨港红树林沉积物中 MBG-D 占总古菌的比例约为 5%<sup>[35,47]</sup>。这些

研究结果显示 MBG-D 古菌在红树林沉积物中有广泛的分布，可能在产乙酸的代谢过程中发挥着重要的作用。

## 4 问题和展望

基于高通量的测序数据，针对古菌不同门类的生理生化功能和生态分布已经开展了很多研究，改变了我们对于古菌碳代谢多样性的认识。然而，目前的研究仍存在很多不足之处，主要体现在以下几个方面。

(1) 对于古菌碳代谢的了解局限在固碳、产甲烷、产乙酸等相对简单的过程，还有大量古菌的代谢途径未知，如基因组很小的 DPANN 超级门等。下一代组学技术(宏基因组、宏转录组、宏蛋白质组及宏代谢组)的数据在未来将继续提供新的发现，增进人们对于古菌代谢多样性的认识。

(2) 由于大部分古菌没有纯培养的成功案例，目前对于古菌代谢的具体机制还处于基因组水平上的推测，对于古菌的生理生化功能有待进一步深入开展研究。为了确定古菌的代谢过程，有必要分离培养代表性区系的菌株。结合同位素标记的示踪实验监测底物的转化通路，有助于阐明代谢的具体机制。

(3) 红树林生态系统处于海陆交汇的特殊环境，兼具海洋与陆地的性质，独特的生境使其具有丰富的微生物资源。然而，目前缺少对于古菌代谢的原位监测，对于其在红树林自然生境中发挥的功能知之甚少。

综上所述，红树林沉积物中丰富的有机质为古菌碳代谢的多样性提供了良好的条件，阐明古菌碳代谢机制可能对理解近岸河口生态系统的碳循环具有重要的作用。但是目前的研究尚处于初

步阶段, 未来需要借助下一代组学技术和同位素标记的培养手段来验证这些古菌的生态功能, 从而促进古菌科学的研究发展, 增加人们对近海红树林生态系统碳代谢的认识。

## 参考文献

- [1] Alongi DM. Carbon cycling and storage in mangrove forests. *Annual Review of Marine Science*, 2014, 6(1): 195–219.
- [2] Donato DC, Kauffman JB, Murdiyarso D, Kurnianto S, Stidham M, Kanninen M. Mangroves among the most carbon-rich forests in the tropics. *Nature Geoscience*, 2011, 4(5): 293–297.
- [3] Bhattacharyya A, Majumder NS, Basak P, Mukherji S, Roy D, Nag S, Haldar A, Chattopadhyay D, Mitra S, Bhattacharyya M, Ghosh A. Diversity and distribution of archaea in the mangrove sediment of Sundarbans. *Archaea*, 2015, 2015: Article ID 968582.
- [4] Woese CR, Fox GE. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: The primary kingdoms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1977, 74(11): 5088–5090.
- [5] Kandler O, Hippe H. Lack of peptidoglycan in the cell walls of *Methanosarcina barkeri*. *Archives of Microbiology*, 1977, 113(1/2): 57–60.
- [6] Nunoura T, Takaki Y, Kakuta J, Nishi S, Sugahara J, Kazama H, Chee GJ, Hattori M, Kanai A, Atomi H, Takai K, Takami H. Insights into the evolution of Archaea and eukaryotic protein modifier systems revealed by the genome of a novel archaeal group. *Nucleic Acids Research*, 2011, 39(8): 3204–3223.
- [7] Brochier-Armanet C, Boussau B, Gribaldo S, Forterre P. Mesophilic crenarchaeota: proposal for a third archaeal phylum, the Thaumarchaeota. *Nature Reviews Microbiology*, 2008, 6(3): 245–252.
- [8] Huber H, Hohn MJ, Rachel R, Fuchs T, Wimmer VC, Stetter KO. A new phylum of Archaea represented by a nanosized hyperthermophilic symbiont. *Nature*, 2002, 417(6884): 63–67.
- [9] Elkins JG, Podar M, Graham DE, Makarova KS, Wolf Y, Randau L, Hedlund BP, Brochier-Armanet C, Kunin V, Anderson I, Lapidus A, Goltsman E, Barry K, Koonin EV, Hugenholtz P, Kyrpides N, Wanner G, Richardson P, Keller M, Stetter KO. A korarchaeal genome reveals insights into the evolution of the Archaea. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(23): 8102–8107.
- [10] Vanwonterghem I, Evans PN, Parks DH, Jensen PD, Woodcroft BJ, Hugenholtz P, Tyson GW. Methylophilic methanogenesis discovered in the archaeal phylum Verstraetearchaeota. *Nature Microbiology*, 2016, 1: 16170.
- [11] Evans PN, Parks DH, Chadwick GL, Robbins SJ, Orphan VJ, Golding SD, Tyson GW. Methane metabolism in the archaeal phylum Bathyarchaeota revealed by genome-centric metagenomics. *Science*, 2015, 350(6259): 434–438.
- [12] Kozubal MA, Romine M, Jennings RD, Jay ZJ, Tringe SG, Rusch DB, Beam JP, McCue LA, Inskeep WP. Georchaeta: a new candidate phylum in the Archaea from high-temperature acidic iron mats in Yellowstone National Park. *The ISME Journal*, 2013, 7(3): 622–634.
- [13] Zaremba-Niedzwiedzka K, Caceres EF, Saw JH, Bäckström D, Juzokaite L, Vancaester E, Seitz KW, Anantharaman K, Starnawski P, Kjeldsen KU, Stott MB, Nunoura T, Banfield JF, Schramm A, Baker BJ, Spang A, Ettema TJ. Asgard archaea illuminate the origin of eukaryotic cellular complexity. *Nature*, 2017, 541(7637): 353–358.
- [14] Spang A, Caceres EF, Ettema TJG. Genomic exploration of the diversity, ecology, and evolution of the archaeal domain of life. *Science*, 2017, 357(6351): eaaf3883.
- [15] Macalady JL, Jones DS, Lyon EH. Extremely acidic, pendulous cave wall biofilms from the Frasassi cave system, Italy. *Environmental Microbiology*, 2007, 9(6): 1402–1414.
- [16] Borneman J, Triplett EW. Molecular microbial diversity in soils from Eastern Amazonia: evidence for unusual microorganisms and microbial population shifts associated with deforestation. *Applied and Environmental Microbiology*, 1997, 63(7): 2647–2653.
- [17] Adam PS, Borrel G, Brochier-Armanet C, Gribaldo S. The growing tree of Archaea: new perspectives on their diversity, evolution and ecology. *The ISME Journal*, 2017, 11: 2407–2425.
- [18] Li M, Baker BJ, Anantharaman K, Jain S, Breier JA, Dick GJ. Genomic and transcriptomic evidence for scavenging of diverse organic compounds by widespread deep-sea archaea. *Nature Communications*, 2015, 6: 8933.
- [19] Hu Z, Li SD. Biological carbon fixation pathways and their evolution. *Guangdong Chemical Industry*, 2010, 37(10): 62–63, 77. (in Chinese)  
胡章, 李思东. 生物固碳途径及其进化. *广东化工*, 2010, 37(10): 62–63, 77.
- [20] Ragsdale SW. The Eastern and Western branches of the Wood/Ljungdahl pathway: how the East and West were won. *Biofactors*, 1997, 6(1): 3–11.
- [21] He Y, Li M, Perumal V, Feng X, Fang J, Xie J, Sievert SM, Wang F. Genomic and enzymatic evidence for acetogenesis among multiple lineages of the archaeal phylum Bathyarchaeota widespread in marine sediments. *Nature Microbiology*, 2016, 1(6): 16035.
- [22] Hügler M, Huber H, Stetter KO, Fuchs G. Autotrophic CO<sub>2</sub> fixation pathways in archaea (Crenarchaeota). *Archives of Microbiology*, 2003, 179(3): 160–173.



- [23] Berg IA, Kockelkorn D, Buckel W, Fuchs G. A 3-hydroxypropionate/4-hydroxybutyrate autotrophic carbon dioxide assimilation pathway in Archaea. *Science*, 2007, 318(5857): 1782–1786.
- [24] Wang Y, Wu JP, Hong YG. Microbial nitrification coupled to the hemoautotrophic carbon fixation in the deep ocean. *Chinese Journal of Nature*, 2016, 38(2): 109–115. (in Chinese) 王燕, 吴佳鹏, 洪义国. 深海微生物硝化作用驱动的化能自养固碳过程与机制研究进展. *自然杂志*, 2016, 38(2): 109–115.
- [25] Jahn U, Huber H, Eisenreich W, Hügler M, Fuchs G. Insights into the autotrophic CO<sub>2</sub> fixation pathway of the archaeon *Ignicoccus hospitalis*: comprehensive analysis of the central carbon metabolism. *Journal of Bacteriology*, 2007, 189(11): 4108–4119.
- [26] Browne P, Tamaki H, Kyrpides N, Woyke T, Goodwin L, Imachi H, Bräuer S, Yavitt JB, Liu WT, Zinder S, Cadillo-Quiroz H. Genomic composition and dynamics among *Methanomicrobiales* predict adaptation to contrasting environments. *The ISME Journal*, 2017, 11(1): 87–99.
- [27] Nobu MK, Narihiro T, Kuroda K, Mei R, Liu WT. Chasing the elusive Euryarchaeota class WSA2: genomes reveal a uniquely fastidious methyl-reducing methanogen. *The ISME Journal*, 2016, 10(10): 2478–2487.
- [28] Lang K, Schuldes J, Klingl A, Poehlein A, Daniel R, Brune A. New mode of energy metabolism in the seventh order of methanogens as revealed by comparative genome analysis of "*Candidatus Methanoplasma termitum*". *Applied and Environmental Microbiology*, 2015, 81(4): 1338–1352.
- [29] Sorokin DY, Makarova KS, Abbas B, Ferrer M, Golyshin PN, Galinski EA, Ciordia S, Mena MC, Merkel AY, Wolf YI, van Loosdrecht MCM, Koonin EV. Discovery of extremely halophilic, methyl-reducing euryarchaea provides insights into the evolutionary origin of methanogenesis. *Nature Microbiology*, 2017, 2: 17081.
- [30] Wang FP, Zhang Y, Chen Y, He Y, Qi J, Hinrichs KU, Zhang XX, Xiao X, Boon N. Methanotrophic archaea possessing diverging methane-oxidizing and electron-transporting pathways. *The ISME Journal*, 2014, 8(5): 1069–1078.
- [31] Bräsen C, Schönheit P. Mechanisms of acetate formation and acetate activation in halophilic archaea. *Archives of Microbiology*, 2001, 175(5): 360–368.
- [32] Seitz KW, Lazar CS, Hinrichs KU, Teske AP, Baker BJ. Genomic reconstruction of a novel, deeply branched sediment archaeal phylum with pathways for acetogenesis and sulfur reduction. *The ISME Journal*, 2016, 10(7): 1696–1705.
- [33] Lazar CS, Baker BJ, Seitz KW, Teske AP. Genomic reconstruction of multiple lineages of uncultured benthic archaea suggests distinct biogeochemical roles and ecological niches. *The ISME Journal*, 2017, 11(5): 1118–1129.
- [34] Devereux R, Mosher JJ, Vishnivetskaya TA, Brown SD, Beddick DL Jr, Yates DF, Palumbo AV. Changes in northern Gulf of Mexico sediment bacterial and archaeal communities exposed to hypoxia. *Geobiology*, 2015, 13(5): 478–493.
- [35] Zhang XY, Xu J, Xiao J, Xu J. Archaeal lineages detected in mangrove sediment in the Zhangjiang estuary of Fujian province. *Journal of Shandong University (Natural Science)*, 2009, 44(3): 1–6, 10. (in Chinese) 张熙颖, 许静, 肖静, 徐俊. 福建漳江口红树林沉积物中的古菌类群. *山东大学学报(理学版)*, 2009, 44(3): 1–6, 10.
- [36] Li QQ, Wang FP, Chen ZW, Yin XJ, Xiao X. Stratified active archaeal communities in the sediments of Jiulong River estuary, China. *Frontiers in Microbiology*, 2012, 3: 311.
- [37] Chen YL, Pan J, Zhou ZC, Wang FP, Li M. Progress in studies on Bathyarchaeota in coastal ecosystems. *Microbiology China*, 2017, 44(7): 1690–1698. (in Chinese) 陈玉连, 潘杰, 周之超, 王凤平, 李猛. 滨海深古菌的研究进展. *微生物学通报*, 2017, 44(7): 1690–1698.
- [38] Li M, Cao HL, Hong YG, Gu JD. Spatial distribution and abundances of ammonia-oxidizing archaea (AOA) and ammonia-oxidizing bacteria (AOB) in mangrove sediments. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2011, 89(4): 1243–1254.
- [39] Zhou Z, Chen J, Cao H, Han P, Gu JD. Analysis of methane-producing and metabolizing archaeal and bacterial communities in sediments of the northern South China Sea and coastal Mai Po Nature Reserve revealed by PCR amplification of *mcrA* and *pmoA* genes. *Frontiers in Microbiology*, 2015, 5: 789.
- [40] Zhou ZZ, Meng H, Liu Y, Gu JD, Li M. Stratified bacterial and archaeal community in mangrove and intertidal wetland mudflats revealed by high throughput 16S rRNA gene sequencing. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 2148.
- [41] Ren J, Yan B, Hong K. Comparison of bacterial and archaeal community of mangrove soil under different vegetation in Dongzhaigang, Hainan Island. *Acta Microbiologica Sinica*, 2012, 52(6): 736–743. (in Chinese) 任健, 阎冰, 洪葵. 海南东寨港红树林不同植被土壤微生物群落结构比较. *微生物学报*, 2012, 52(6): 736–743.
- [42] Otero XL, Lucheta AR, Ferreira TO, Huerta-Díaz MA, Lambais MR. Archaeal diversity and the extent of iron and manganese pyritization in sediments from a tropical mangrove creek (Cardoso Island, Brazil). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2014, 146: 1–13.
- [43] Cao HL, Li M, Hong YG, Gu JD. Diversity and abundance of ammonia-oxidizing archaea and bacteria in polluted mangrove sediment. *Systematic and Applied Microbiology*, 2011, 34(7): 513–523.
- [44] Cao HL, Hong YG, Li M, Gu JD. Lower abundance of ammonia-oxidizing archaea than ammonia-oxidizing bacteria detected in the subsurface sediments of the Northern South China Sea. *Geomicrobiology Journal*, 2012, 29(4): 332–339.
- [45] Lazar CS, Baker BJ, Seitz K, Hyde AS, Dick GJ, Hinrichs KU,

- Teske AP. Genomic evidence for distinct carbon substrate preferences and ecological niches of Bathyarchaeota in estuarine sediments. *Environmental Microbiology*, 2016, 18(4): 1200–1211.
- [46] Jiang LJ, Zheng YP, Chen JQ, Xiao X, Wang FP. Stratification of Archaeal communities in shallow sediments of the Pearl River Estuary, Southern China. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 2011, 99(4): 739–751.
- [47] Xiang X, Wang RC, Wang HM, Gong LF, Man BY, Xu Y. Distribution of Bathyarchaeota communities across different terrestrial settings and their potential ecological functions. *Scientific Reports*, 2017, 7: 45028.

## Archaea diversity and carbon metabolism in mangrove sediments

Cuijing Zhang<sup>1</sup>, Yueping Pan<sup>1</sup>, Jidong Gu<sup>2</sup>, Meng Li<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup> Institute for Advanced Study, Shenzhen University, Shenzhen 518060, Guangdong Province, China

<sup>2</sup> School of Biological Sciences, The University of Hong Kong, Hong Kong 999077, China

**Abstract:** Mangrove ecosystem is indispensable in maintaining biodiversity and removing pollutants to keep the ecological balance of coastal zone. Archaea, ubiquitous in mangrove sediments, play an important role in the biogeochemical cycles of elements. Archaea possess carbon metabolic versatility by fixing CO<sub>2</sub>, participating in the methane cycle, producing acetic acid, and degrading proteins, carbohydrates and other organic matter. However, knowledge about metabolism of archaea in mangrove sediments is still lacking. Rapid development of high-throughput sequencing technology has promoted the discovery of a variety of new archaea phyla, indicating various metabolic potentials in carbon metabolism. This review briefly outlined the main phyla of archaea and their geographical distribution, summarized the latest advances on understanding of carbon metabolic versatility by archaea, and highlighted the ecological patterns and functional traits of these archaea in mangrove ecosystems, providing a foundation for further research on the more detailed metabolic mechanisms of archaea.

**Keywords:** mangrove ecosystems, archaea, carbon metabolism, carbon dioxide fixation, methane metabolism, acetogenesis

(本文责编: 李磊)

Supported by the National Natural Science Foundation of China (31622002, 41506163)

\*Corresponding author. Tel: +86-755-26979250; E-mail: limeng848@szu.edu.cn

Received: 25 October 2017; Revised: 21 January 2018; Published online: 31 January 2018

**李猛**, 深圳大学特聘教授。2011年于香港大学获得博士学位, 2016年入选中组部“青年千人”和国家基金委“优秀青年”人才项目。目前担任国际微生物生态学会(ISME)地区青年大使、中国微生物学会环境微生物专业委员会和地质微生物专业委员会委员、*Applied and Environmental Biotechnology* 和《生物工程学报》编委, *Frontiers in Microbiology* 审稿编辑等职。主要从事环境微生物组学研究, 结合微生物生态学和生物信息学等多学科交叉的理论和新技术, 研究微生物驱动元素地球化学循环的机制, 在发掘环境中未培养古菌的生理代谢机制及其生态功能等方面取得系列成果, 相关工作被国际同行在 *Nature*、*Science* 和 *Cell* 等杂志多次引用。先后主持了国家基金委、广东省和深圳市等多项重要科研课题, 已在 *Nature Microbiology*, *Nature Communications*, *The ISME Journal* 等期刊发表文章 40 余篇, 引用次数超过 1300 次, H-index 为 20。

