



五大连池不同火山喷发沉积物的细菌群落多样性研究

潘虹^{*}, 谢振华, 王希英, 曾颖, 方振兴, 吴婧

黑龙江省科学院自然与生态研究所, 黑龙江 哈尔滨 150090

摘要:【目的】揭示五大连池火山区的细菌多样性。【方法】运用 Illumina Miseq 高通量测序技术解析五大连池不同火山喷发沉积物中细菌的群落组成和分布规律。【结果】五大连池火山区沉积物中的细菌主要包含厚壁菌门(*Firmicutes*)、变形菌门(*Proteobacteria*)、疣微菌门(*Verrucomicrobia*)、酸杆菌门(*Acidobacteria*)、绿弯菌门(*Chloroflexi*)、放线菌门(*Actinobacteria*)等 23 个细菌门类, 其中, 厚壁菌门、变形菌门丰度较高, 芽孢杆菌属(*Bacillus*)为绝对优势菌群。另外, 由于火山物质的同源性, 导致各沉积物中细菌的代谢通路多与 C、N、S、Fe 等元素的生化循环相关, 群落结构及功能具有一定程度的相似性。但由于各研究区域在沉积组分、环境因素及地质演化进程上的差异, 致使芽孢杆菌属、地杆菌属(*Geobacter*)、酸杆菌属(*Acidobacterium*)、嘉利翁氏菌属(*Gallionella*)、*Blastocatella* 等部分种群在不同火山沉积物中呈现差异化分布, 具有典型的地域适应特性。【结论】五大连池火山沉积物中含有较为丰富的细菌资源, 为今后挖掘功能性种质及进一步探讨微生物群落与火山环境之间的关系提供基础数据。

关键词: 火山沉积物, 细菌, 群落结构

火山喷发沉积物是火山爆发过程中从地下喷出的热熔岩及固体碎屑物质, 经运移、沉降、堆积而成。其中, 火山碎屑沉积是陆地火山沉积的重要组成部分, 由晶质、玻璃质、岩屑及浆屑等组成, 因记录了火山活动影响下特殊的生态环境演变过程, 具有重要的研究价值。在百万年地质演化过程中, 外界环境微生物逐渐参与火山喷发沉积物的生化循环, 驱动着原始火山碎屑物向细

粒粘土矿物转化, 在此过程中驯化了具有极强地域适应性的微生物类群, 从而形成了特殊的火山生态系统。

火山沉积环境微生物生态学分析是生命科学领域最基本且重要的研究之一。近年来, 国内外学者对微生物参与的火山生态环境的研究集中在熔岩台地的微生物演替、地壳中微生物源的矿物转换与元素沉积、油气藏勘探中微生物的地球化学作

基金项目: 黑龙江省财政基本科研业务费专项(HS201309); 黑龙江省院所基本应用技术研究专项(ZNJZ2017HS01); 黑龙江省科学院学科领域创新能力提升专项计划(XKLY2019HS03)

^{*}通信作者。Tel: +86-451-87116213; E-mail: panhong500@163.com

收稿日期: 2019-08-12; 修回日期: 2019-12-06; 网络出版日期: 2020-03-13

用以及极端环境中微生物资源利用等方面^[1-3]，陆地火山沉积环境中微生物生态学方面的研究甚少。国内研究成果仅见五大连池火山群、吉林龙岗及镜泊湖火山区域根际土壤、熔岩台地、火山灰土等沉积环境中微生物多样性及群落功能的研究^[4-10]。相较而言，诸多国外学者聚焦于活火山环境中极端微生物的研究工作，近五年，墨西哥 Paricutin、智利 Socompa、Llullaillaco、意大利 Pantelleria 火山以及众多安第斯山脉、马德雷山脉、阿尔卑斯山脉的火山环境微生物多样性的研究中，均显示出由绿弯菌门、放线菌门、变形菌门、厚壁菌门、酸杆菌门以及一些光养生物(藻类和蓝细菌)中的不同比例微生物组成的特定群落^[11-14]，且群落组成与火山口、热液及岩屑等样品环境有关。从功能的角度，高温、缺氧、高矿化度及富含 NO₂、CH₄、H₂S、NH₃ 等多种火山气体的火山环境驯化了具有 C、N、S、Fe、Mn 等元素代谢功能的微生物类群，使得这些特异微生物群落的代谢通路多与火山环境氨氧化、产甲烷、硫代谢、碳固定过程以及铁、锰等金属元素循环相关。可见，火山环境微生物群落结构方面的研究拓展了人们对极端环境微生物生态学的认识，促使研究者们深入思考和理解微生物在极端生物圈的生态地位及功能。

不同火山喷发对细菌群落的影响主要体现在沉积层的物质来源及环境因素。由于地球内部圈层构造以及喷发通道温度和压力的差异，导致不同火山喷发的沉积物物质来源不同^[15-16]，其中围岩及其碎屑物源自地壳，主要由方解石、长石及石英等造岩矿物组成；熔岩及其碎屑物源自地幔，主要由橄榄石、辉石及石榴子石等组成，这些造岩矿物区别在于硅酸盐、碳酸盐、硫酸盐及多种金属矿物的含量不同，从而造成沉积物组分差异，直接导致不同喷发年代的火山沉积环境下

微生物代谢类型及功能的多样性，进而影响了细菌群落及结构的差别化变异。另外，在火山喷发物历经风化、剥蚀、搬运、沉积等地质演化的过程中，温度、水分、氧气等多种环境因素不仅控制着沉积矿物的转化序列与转化机制^[17]，同时也维持着微生物在火山生态系统中的物质循环和能量转化，成为微生物赖以生存的基本条件。可见，火山喷发物在百万年沉积过程中，沉积物质与环境条件相互影响与渗透，为微生物的栖息、繁衍及进化提供了原始而稳定的生态位。反之，细菌作为一种古老潜存的生命体，在深海热液、天然喷孔、岩屑沉积等火山环境中参与 C、N、S 等多种元素的地球化学循环，成为栖息地环境动态变化的驱动力。

五大连池火山区位于黑龙江省西北部，地处小兴安岭向松嫩平原的转换地带，松嫩断陷带北端，是典型的寒区冻土带。该研究区沉积物是火山喷出的灰粒碎屑物经自然运移，聚集在低洼处，经过百万年地表及地下水的浸泡、蚀化而形成的粉质轻粘土。五大连池不同火山喷发沉积物因兼具寒区低温永冻特性、泥质潜育化以及火山物质的同源性而有别于世界范围其他火山沉积环境。首先，该处沉积物地处东北寒区永久冻土带，不仅包含了百万年火山环境本身演化信息，而且蕴含了中温带大陆性季风气候下寒区冻融交替地层的演化信息，严重影响着低温微生物的进化及繁衍；其次，五大连池火山断裂带是世界范围内典型的水系发达火山群，山体流经多条矿泉水带，沉积层出露泉眼无数，在百万年的沉积过程中，泉水地下径流参与的流体分选及蚀变作用促成大量黏土矿物得以稳定保存，使得沉积层具有潜育化特性，为微生物提供了封闭稳定的生

存空间;最后,五大连池火山区是典型的陆地新生代单成因火山群^[18-19],起源于上地幔,不同火山喷发的火山物质均来自同一岩浆源,共同沉积于第四系地层,导致地质特性及沉积物化学特征相似,从而影响了该火山区细菌的群落结构及功能。综上所述,沉积物中的微生物历经百万年的栖息及繁衍,既具有寒区冻融交替地层温度变化的适应特性,又含有沉积层封闭缺氧、高矿化度及水分饱和的耐受机制,火山沉积环境的特殊演化过程促进了细菌群落的适应性生存与差异化繁衍,研究内容为火山环境微生物生态学提供 参考。

1 材料和方法

1.1 试验区设置及样品采集

五大连池火山研究区地理坐标 E126°00′-126°26′; N48°34′-48°48′, 海拔 248-600 m, 年平均气温-0.5 °C, 属寒温带季风气候, 所辖火山于第四纪更新世及全新世时期喷发, 距今 0.0002-2 Ma, 沉积层距地表 0.5-2.0 m。实验采集了药泉山、火烧山、莫拉布山、龙门山和焦得布山共 5 条火山沉积泥带, 每条沉积泥带选取 5 个试验

点, 每点去除 0-0.5 m 表层腐殖土壤, 钻取约 1 m 深柱状泥层样品, 从剖面层选取一段沉积泥样, 封装标记后-60 °C 冰箱保存, 用于 DNA 提取。试验区情况如图 1、表 1、表 2。

1.2 主要试剂及仪器

高速离心机(Thermo Fisher, Pico-21); PCR 仪 (BIO-RAD, T100™ Thermal Cycler); E.Z.N.A. Soil DNA Kit (OMEGA, D5625-01); Qubit®2.0 荧光计(Invitrogen, Q32866); Qubit™ ssDNA Assay Kit (Life, Q10212); *Taq* DNA Polymerase (Thermo, Ep0406); SanPrep 柱式 DNA 胶回收试剂盒(上海生工, SK8192)。

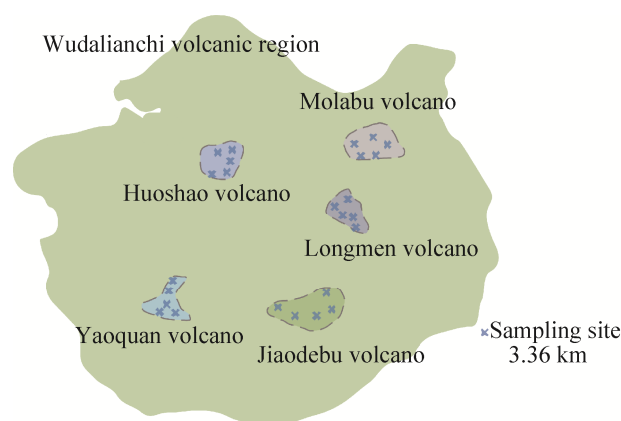


图 1. 试验区图例

Figure 1. Location of different volcanic sediments.

表 1. 五大连池 5 条火山沉积泥带地质及环境特征

Table 1. The geological and environmental characteristics in 5 volcanic sedimentary mud areas of the Wudalianchi

Test area	Eruptive age	Sedimentary environment	pH	$T/^\circ\text{C}$	Soil moisture/%
YQ	0.8-0.9 Ma	Lacustrine facies	6.5-6.9	7.6-8.2	35.8-38.0
HS	In 1719-1721	Fluvial facies	6.3-7.0	7.9-8.5	17.3-20.0
MLB	0.70-0.88 Ma	Swamp facies	6.5-7.0	7.5-8.0	28.2-34.0
LM	0.16-0.19 Ma、0.30-0.35 Ma、0.55-0.60 Ma、 1.28-1.35 Ma	Fluvial facies	6.4-6.8	7.3-8.0	12.9-15.8
JDB	0.70-0.88 Ma、2.8-3.4 Ma	Swamp facies	6.8-7.2	8.9-9.2	21.5-25.0

YQ: Yaoquan volcano sedimentary mud area; HS: Huoshao volcano sedimentary mud area; MLB: Molabu volcano sedimentary mud area; LM: Longmen volcano sedimentary mud area; JDB: Jiaodebu volcano sedimentary mud area.

表 2. 五大连池 5 条火山沉积泥带主要沉积组分

Table 2. The main sedimentary compositions in 5 volcanic sedimentary mud areas of the Wudalianchi

Test area	Main minerals/%				Main elements/(mg/kg)								
	Total clay	Quartz	Plagioclase	Feldspar	Si	Fe	K	Al	Na	Ca	Sn	Mg	Mn
YQ	53.2	21.5	10.1	15.2	–	30840	21160	15760	12600	6877	8543	3150	534
HS	41.9	30.9	14.9	12.3	–	34040	18500	14450	12700	6974	7130	1086	545
MLB	51.3	24.6	13.9	10.2	–	31340	19540	12580	12590	7228	7549	3839	542
LM	38.7	29.0	18.5	13.8	–	31030	19410	13260	12660	6231	7357	1180	528
JDB	43.3	27.9	15.9	12.9	–	33820	19650	13500	12610	6440	9198	1909	586

–: the Si content is the highest for a certain amount of error, and the data is not presented.

1.3 火山沉积泥总 DNA 的提取

利用 OMAGE 公司 D5625-01 土壤 DNA 提取试剂盒提取火山沉积泥样品总 DNA, 方法见参考文献[10]。

1.4 细菌 16S rRNA 基因的扩增

利用 Qubit[®] 2.0 荧光计及配套 Qubit[™] ssDNA Assay Kit 对基因组 DNA 精确定量, 确定 PCR 反应加入的 DNA 量。细菌进行两轮 PCR 扩增, 第一轮引物为 341F (CCCTACACGACGCTCTTCCG ATCTG (barcode) CCTACGGGNGGCWGCAG) 与 805R (GACTGGAGTTCCTTGGCACCCGAGAAT TCCAGA CTACHVGGGTATCTAATCC), 反应体系及条件见参考文献[10]。第二轮使用第一轮 PCR 产物扩增, 引入 Illumina 桥式 PCR 兼容引物, 反应体系相同, 反应条件为 95 °C 30 s; 95 °C 15 s, 55 °C 15 s, 72 °C 30 s, 5 个循环; 72 °C 5 min。扩增结束后, 利用 1% 琼脂糖凝胶电泳对 PCR 产物进行检验, 利用 SanPrep 柱式 DNA 胶回收试剂盒对 DNA 进行回收。

1.5 细菌 PCR 扩增产物高通量测序

利用生工生物工程(上海)股份有限公司的 Illumina Miseq 2×300 bp 测序平台对 PCR 扩增产物进行双端测序。测序得到的数据进行预处理, 使用 FLASH v1.2.7 软件对 75 个火山沉积泥样品

的测序数据进行 PE reads 拼接, 得到 Raw Tags 125661 条, 使用 Trimmomatic v0.33 软件对 Raw Tags 过滤, 得到 Clean Tags 125643 条, 使用 UCHIME v4.2 软件鉴定并去除嵌合体序列, 质控后得到 Effective Tags 124722 条, 长度分布在 400–500 bp, 平均序列长度 418 bp 以上, 满足基本分析要求。

2 结果和分析

2.1 五大连池 5 条不同火山沉积泥带的细菌物种多样性比较

将 124722 条 Effective Tags 在 97% 的相似度水平下进行聚类, 获得 9462 个操作分类单元 (OTU), 其中 6061 个非重复 OTU, 分布见图 2。从 Venn 图^[20]可以直观地表现出不同火山沉积泥样品间 OTU 的重合情况, 其中 5 条火山沉积泥带共有 OTU 占比 3.15%, 独有 OTU 占比分别为 6.34%、20.38%、20.36%、10.63%、10.86%, 可见, 不同火山喷发沉积环境中细菌共有物种稀少, 其中, 火烧山、焦得布山火山沉积泥中独有物种较多。

在测序数据量充足、已涵盖绝大多数物种信息的前提下分析火山沉积物细菌群落的多样性指数。表 3 显示, 样本文库具有较高的覆盖率(>

99%), 反映了火山沉积环境细菌群落的真实性; Chao1 和 Shannon 指数表明, 相较其他火山, 喷发年代最近的火烧山和中晚期的焦得布山沉积泥中细菌多样性更高, 这一结果与上述两座山特有物种居多保持一致。

2.2 五大连池 5 条不同火山沉积泥带的细菌群落组成

基于 Silva (<http://www.arb-silva.de/>) 分类学数据库, 对 6061 个 OTUs 的代表序列进行分类学注释, 每条序列在各水平上分配到此 rank 中的 RDP 分类阈值大于 0.8 情况下, 得到每个 OTU 在各物种分类水平对应的物种分类信息, 见图 3。

结果表明, 在 Bergey's taxonomy 体系中, 五大连池火山沉积物中共有 23 个细菌门类, 其中占比 0.2% 以上的类群为 12 个, 依次为厚壁菌门 (52.37%)、变形菌门 (17.468%)、疣微菌门 (6.92%)、酸杆菌门 (5.502%)、绿弯菌门 (5.14%)、放线菌门 (5.04%)、芽单胞菌门 (*Gemmatimonadetes*, 1.854%)、拟杆菌门 (*Bacteroidetes*, 1.632%)、硝化螺旋菌门 (*Nitrospirae*, 1.112%)、浮霉菌门 (*Planctomycetes*, 0.86%)、蓝藻门 (*Cyanobacteria*, 0.34%) 和螺旋体门 (*Spirochaetae*, 0.202%)。在五大连池火山沉积泥中, 与其他门类相比, 厚壁菌门为绝对优势菌群, 占比呈现显著差异 ($P < 0.05$), 但其分支较为单一, 以芽孢杆菌纲、梭菌纲为主,

下分 3 目 6 科 8 属; 变形菌门为相对优势菌群, 在 α -变形菌纲、 β -变形菌纲、 δ -变形菌纲、 γ -变形菌纲均存在分支, 占比 0.2% 范围内包括 16 目 22 科 22 属, 分支庞大。疣微菌门、酸杆菌门、绿弯菌门、放线菌门在火山沉积泥环境中占比均在 5%–7% 之间, 其他门类占比较少, 均低于 2%。在属水平, 芽孢杆菌属为优势菌 (45.55%), 与其他菌属相比占比呈极显著差异 ($P < 0.01$), 其他占比超过 1% 的属包括 *Azospira* (2.498%)、*Paenibacillus* (2.13%)、*Blastocatella* (1.618%)、假单胞菌属 (*Pseudomonas*, 1.128%)、乳球菌属 (*Lactococcus*, 1.07%), 暂定属 *Candidatus Xiphinematobacter*

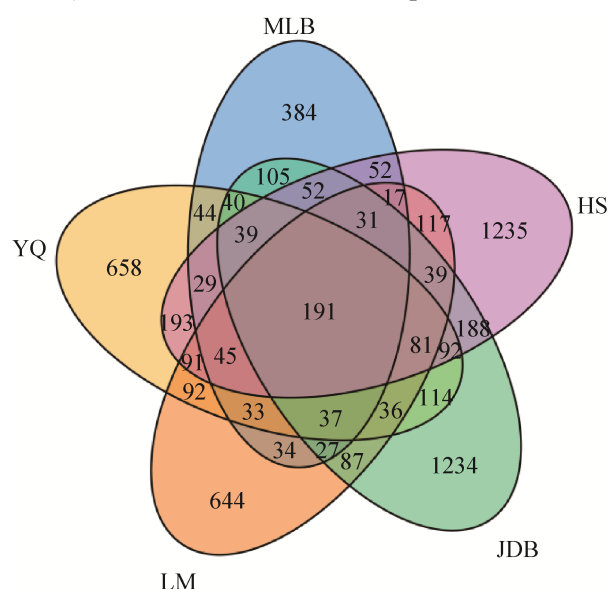


图 2. 五大连池 5 条火山沉积泥带细菌聚类分布
Figure 2. The cluster distribution of the bacteria in 5 volcanic sedimentary mud areas of the Wudalianchi.

表 3. 五大连池 5 条火山沉积泥带样本 Alpha 多样性

Table 3. The alpha diversity in 5 volcanic sedimentary mud areas of the Wudalianchi

Sample	Sequence number	Chao1 index	Shannon index	Coverage(r/%)
YQ	16730±64.07 ^c	3881.106870±33.56 ^c	3.888948±0.02 ^c	0.997776±0.0005 ^a
HS	14897±47.87 ^e	5372.591623±56.38 ^a	5.353114±0.05 ^b	0.990383±0.0003 ^a
MLB	15810±35.58 ^d	2526.057803±27.13 ^e	2.833935±0.02 ^d	0.996483±0.0006 ^a
LM	16899±76.11 ^b	3372.290749±28.98 ^d	3.996393±0.04 ^c	0.996920±0.0002 ^a
JDB	17081±55.35 ^a	4683.070845±55.12 ^b	5.412346±0.05 ^a	0.994068±0.0003 ^a

The different lowercase letters indicate significant differences in data, conversely data differences are not significant ($P < 0.05$).

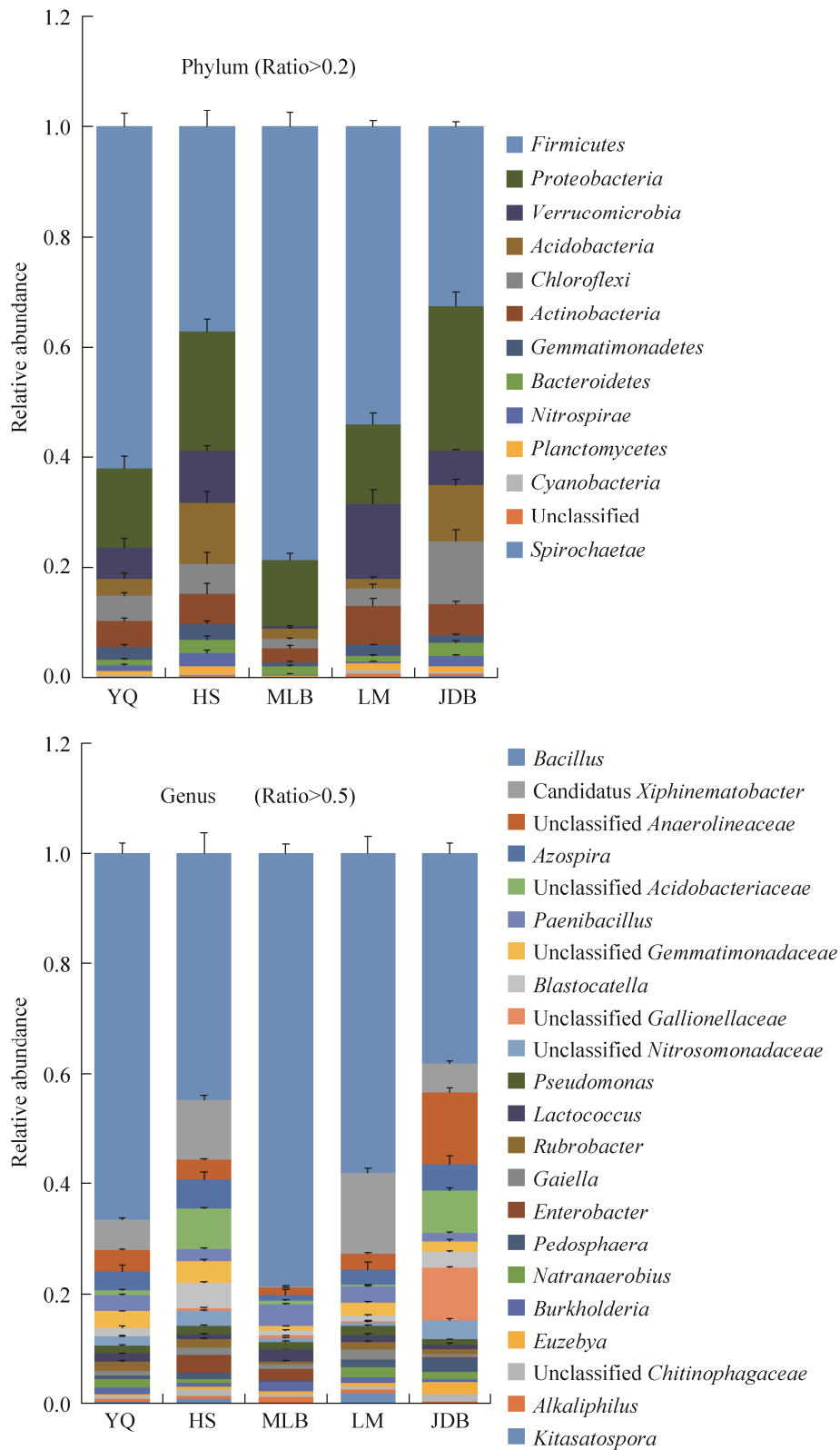


图 3. 五大连池 5 条火山沉积泥带不同分类水平下的细菌主要类群

Figure 3. The main bacteria groups at different classification levels in 5 volcanic sedimentary mud areas of the Wudalianchi.

(5.488%), 未分类属 *Unclassified Anaerolineaceae* (3.612%)、*Unclassified Acidobacteriaceae* (2.44%)、*Unclassified Gallionellaceae* (1.402%)、*Unclassified Nitrosomonadaceae* (1.342%)。此外, 从五大连池不同火山沉积环境中的细菌组成差异来看, 莫拉布山、药泉山、龙门山沉积泥中厚壁菌门分别为 78.08%、61.33%、53.97%, 占比过半, 具有绝对优势; 5 条火山沉积泥带中变形菌门均处于 11%–25%之间, 分布比例差异不大; 值得注意的是, 疣微菌门以龙门山(13.31%)沉积泥环境中占比最高, 酸杆菌门以火烧山(10.95%)、焦得布山(10.1%)沉积泥中占比最高; 绿弯菌门以焦得布山(11.16%)沉积泥最高, 上述菌群比例均显著高于其他泥带($P < 0.05$); 另外, 焦得布山的嘉利翁氏菌属

占比最高, 相较其他环境呈极显著差异($P < 0.01$)。

2.3 五大连池 5 条不同火山沉积泥带的细菌群落多样性比较

PCoA 分析(Principal co-ordinates analysis)^[21]结果可以看出, 图 4、5 所示, 莫拉布山与药泉山属同期喷发火山, 在三维散点图中距离较近, 说明二者在物种分类和丰度上相似性较高。相较于沉积位置相距较近的莫拉布山, 龙门山在一百万年间历经 4 次喷发, 沉积物组分复杂且矿物演化程度不同, 细菌群落更具多样性, 从而导致了莫拉布山与龙门山沉积泥二者空间距离较远, 细菌群落物具有一定程度的差异性。焦得布山与火烧山沉积物在地理位置与喷发年代相距甚远, 二者在细菌群落的相似性有待进一步研究。

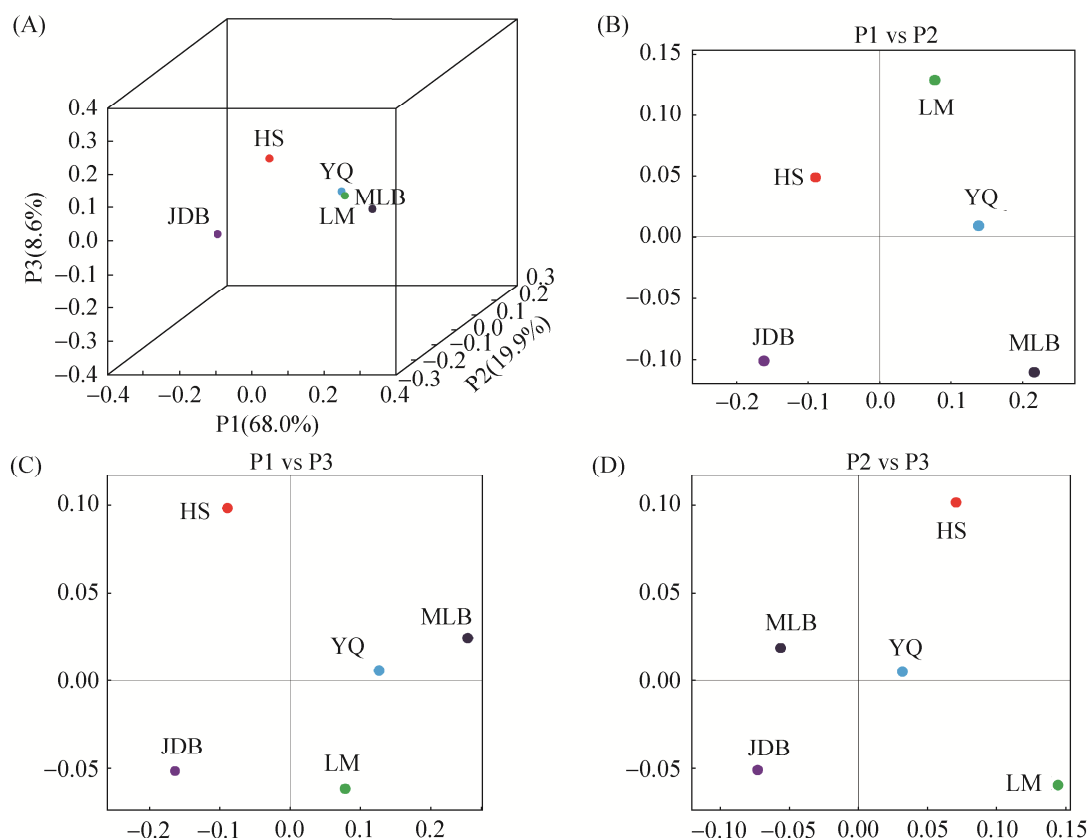


图 4. 五大连池 5 条火山沉积泥带细菌群落相似性分析

Figure 4. The similarity analysis of the bacteria in 5 volcanic sedimentary mud areas of the Wudalianchi. (B), (C) and (D) are two-dimensional pictures of 3D (A).

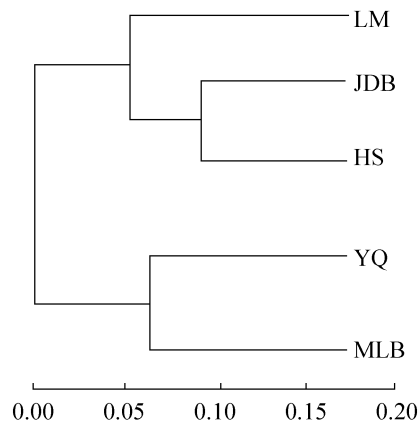


图 5. 五大连池 5 条火山沉积泥带细菌聚类分析
Figure 5. The cluster analysis of the bacteria in 5 volcanic sedimentary mud areas of the Wudalianchi.

3 讨论

3.1 不同火山喷发环境下细菌群落的差异化响应

五大连池火山区是典型的陆地新生代单成因火山群，起源于上地幔，所辖火山多为第四纪更新世时期喷发，火山物质来自同一岩浆源，共同沉积于第四系地层，使得沉积物地质特性及化学组分相似。但是，不同火山在百万年沉积过程中，沉积层与环境协同演化，形成各自独立的生态系统，导致不同火山喷发沉积物中部分特殊细菌的群落结构及功能具有一定程度的差异性。

药泉山喷发于距今 0.8–0.9 Ma，为区域中晚期火山，在喷发方式上，五大连池火山群多属于夏威夷型(Hawaiian)溢流式喷发，但药泉山属于斯通博利型(Strombolian)爆破式喷发，这种喷发方式碎屑化率高，喷发物以空降大量无熔结的火山灰与火山砾为主^[19]，导致山体周边细粒火山碎屑沉积层较厚，为微生物提供了较大的生存空间。另外，相较其他火山沉积环境，药泉山体流经多条矿泉水系，沉积层内泉水的流体作用不但可以加

快沉积物质蚀变过程，而且促进了黏土矿物、细菌群落与外界环境因子间的交融，导致沉积物中细菌的群落结构多样性丰富，但无差异性。

火烧山喷发于全新世，是五大连池火山断裂带中喷发年代最近的休眠火山，喷发所涉区域布满大量硫磺，以及红黑色铁质火山渣，干燥缺水，沉积层早期蚀变作用相对较弱，难以形成均匀稳定的黏土矿物，保留了大量富 Fe、S 单质的原始碎屑颗粒，以致环境内含有大量的地杆菌属等 Fe 还原菌，以及酸杆菌属、*Blastocatella* 等酸杆菌门有机代谢类群，这些种属在火烧山沉积物中的菌群丰度远超其他环境，适宜在酸性、寡养的地质环境中参与 Fe、S 等元素的化学循环^[22]。

龙门山于距今 0.1–1.35 Ma 间历经 4 次喷发，属夏威夷型–斯通博利型复合式喷发，细粒碎屑物沉积层堆叠深厚，干燥松散，矿物粒度呈现区段分隔，蚀化不完全，该环境下细菌的群落结构及功能无明显差异。莫拉布山喷发于距今 0.7–0.88 Ma，覆盖区植被茂密，火山物质沉积层位深且冻层较厚，不适于微生物生存，细菌群落以环境抗逆性极强的芽孢杆菌属为主，超过细菌总量的 70% 以上，具有较强的地域适应性。焦得布山与莫拉布山同处于五大连池火山断裂带活跃时期喷发，与之不同的是，焦得布山沉积层泥质相对干燥，多现铁锰结核，这种沉积物质可以激发 Fe 氧化菌的生物活性，使得具有嗜中性二价铁氧化功能的嘉利翁氏菌属的菌群丰度远高于研究区内其他火山沉积环境，且呈现数量级差异。

上述可见，五大连池火山群属于同一火山系统，喷发物质具有同源性，以致不同火山沉积层在菌群丰度、多样性及群体功能上大体相似，但是由于各研究区域不同的生态环境及地质演化进

程, 导致沉积层部分特殊细菌具有典型的地域适应特性, 在群落结构及功能上呈现一定程度的差异性。

3.2 火山喷发通过改变沉积微环境影响细菌群落的适应性繁衍

大规模扰动是影响自然生态系统生化循环的重要因素, 火山爆发是自然干扰因素中最剧烈的一种方式, 通过改变沉积层火山物质组分, 以及温度、氧气、水分、pH 值等环境因素而影响细菌群落的适应性繁衍。

火山沉积物埋藏于地下深层, 细菌群落受地表植被及人类活动影响较小, 主要影响因素来源于沉积层的火山物质, 包含火山矿物及火山气体。五大连池火山喷发物均来源于上地幔, 具有同源性^[18,23], 矿物组成多为硅酸盐、碳酸盐以及 Fe_2O_3 、 FeO 、 MgO 、 Al_2O_3 、 MnO 、 MnO_2 等金属氧化物。另外, 火山喷发过程中释放多种火山气体, 如 NO_2 、 CH_4 、 CO_2 、 SO_2 、 H_2S 、 NH_3 等化合物, 其中未逃逸的火山气体滞留于火山碎屑间隙, 参与沉积层的演化过程。细菌是地质演化过程中不可或缺的参与者, 与火山物质共同执行氨氧化、产甲烷、硫代谢、碳固定以及铁、锰等金属元素的代谢转化机制, 部分参与者包括硝化螺旋菌 (*Nitrospira*)、亚硝化球菌属 (*Nitrosococcus*) 等硝化细菌, 甲烷球菌属 (*Methanococcus*)、甲烷杆菌属 (*Methanobacterium*) 等甲烷代谢菌, 地杆菌属、热脱硫杆菌属 (*Thermodesulfobacterium*) 等硫代谢菌, 氧化亚铁硫杆菌 (*Thiobacillusferrooxidans*)、嘉利翁氏菌及不动杆菌属 (*Acinetobacter*) 等 Fe、Mn 元素代谢菌等。可见, 这些具有 C、N、S、Fe、Mn 等元素代谢功能的细菌类群在火山喷发沉积物中具有较强的生物活性, 促进沉积微环境的生化循

环, 驱动着原始火山碎屑物向湿地细粒粘土矿物转化。

五大连池火山地处东北寒区冻土带, 历经 2 Ma 喷发期, 是世界范围内典型的水系发达火山群, 在百万年地质演化过程中, 火山灰粒沉积于低洼地带, 在季节性冻融交替过程中经过反复水浸、脱水、压实、融化, 逐渐形成低温、缺氧、弱酸及水饱和态的封闭性潜育土, 严重影响着细菌群落的栖息及繁衍。其中, 芽孢杆菌属为厚壁菌门化能营养型细菌, 该类群能够利用封闭环境有限的营养物质潜存于火山沉积层, 一方面利用自身极强的抗逆性, 抵御贫养、缺氧及饱和的火山沉积环境得以生存, 另一方面该菌群侵害力强, 可以抑制其他细菌的生长繁殖, 成为火山沉积环境中的绝对优势种群。另外, 五大连池火山灰粒一部分来源于地壳中上部中酸性岩石, 多为非晶质火山玻璃浮岩碎屑物, 以硅酸盐成分为主, pH 6-7, 这种弱酸性沉积物直接影响了酸热菌属 (*Acidothermus*)、盐碱厌氧菌属 (*Natranaerobius*) 等酸碱敏感型细菌的群体生长。此外, 火山爆发与冻融交替形成的火山沉积层为低温微生物提供了理想的栖息地, 假单胞菌属、嗜冷杆菌属 (*Psychrobacter*)、节杆菌属 (*Arthrobacter*)、盐杆菌属 (*Halobacillus*) 等细菌是五大连池火山沉积层普遍存在耐低温微生物, 其中节杆菌属、嗜冷杆菌属也存在于南北极、青藏高原、西伯利亚及天山冻土区等低温环境^[24-28], 说明这些耐冷或嗜冷细菌经长期低温诱导, 已形成适应火山低温环境的生理特性, 种群分布具有明显的地域性。

综上所述, 低温、缺氧、弱酸、高矿化度及水饱和态的火山沉积微环境在一定程度上既改变了覆盖区内执行 C、N、S、Fe、Mn 等元素代谢

功能的细菌群落结构,也改变了具有抗逆性的芽孢杆菌及耐低温细菌的菌群分布,从而影响了火山环境细菌的生存及繁衍。反之,随着不同火山喷发物的堆叠及演化,细菌不仅从多种元素的地球化学循环中获得能量,形成了与之共存的耐受机制,而且成为数亿年地质形成过程中最重要的地质营力。

4 结论

整体来看,五大连池火山区沉积物中拥有丰富的细菌类群,包含了厚壁菌门、变形菌门、疣微菌门、酸杆菌门、绿弯菌门及放线菌门等 23 个细菌门类。其中厚壁菌门为绝对优势菌群,占比达 52.37%,分支较为单一,以芽孢杆菌、梭菌纲为主。变形菌门为相对优势菌群,占比达 17.45%,在 α -变形菌纲、 β -变形菌纲、 δ -变形菌纲、 γ -变形菌纲均存在分支,环境占比 0.2%范围内的变形菌门包括 16 目 22 科 22 属,分支庞大。可见,五大连池火山沉积泥中含有较为丰富的细菌资源。

五大连池不同火山沉积环境的菌群结构分析表明,由于火山物质的同源性,导致不同火山沉积物细菌代谢通路多与产甲烷、氨氧化、硫代谢、碳固定以及铁、锰等金属元素的生化循环相关,细菌群落结构及功能具有一定程度的相似性。但是由于药泉山、火烧山、莫拉布山、龙门山和焦得布山沉积区在沉积组分、地质演化进程以及温度、水分、氧气等多种环境因素方面的差异,使得沉积层内芽孢杆菌属、地杆菌属、酸杆菌属、嘉利翁氏菌属、*Blastocatella* 属等部分种群在不同火山沉积物中呈现差异化分布。

火山爆发形成的极端地质环境为细菌的栖息

及繁衍提供了原始而稳定的生态位,火山环境下大量潜在新种正成为极端环境生物学研究的热点。五大连池火山喷发沉积物中细菌的多样性研究不仅对火山区域的地质演化具有指示作用,而且为进一步研究细菌群落与火山环境之间的关系提供基础数据。

参考文献

- [1] Huang YY, Qu LY, Qu XC, Du SQ. Soil microbial community characteristics under different vegetation types at the Holocene-basalt Platform, Jingpo lake area, Northeast China. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(9): 2827–2836. (in Chinese)
黄元元, 曲来叶, 曲秀春, 杜淑芹. 镜泊湖岩溶台地不同植被类型土壤微生物群落特征. *生态学报*, 2012, 32(9): 2827–2836.
- [2] Gu XN, He HS, Tao Y, Jin YH, Zhang XY, Xu ZW, Wang YT, Song XX. Soil microbial community structure, enzyme activities, and their influencing factors along different altitudes of Changbai Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(24): 8374–8384. (in Chinese)
谷晓楠, 贺红土, 陶岩, 靳英华, 张心昱, 徐志伟, 王钰婷, 宋祥霞. 长白山土壤微生物群落结构及酶活性随海拔的分布特征与影响因子. *生态学报*, 2017, 37(24): 8374–8384.
- [3] 王尚. 滇藏热泉微生物群落分布及其控制因素研究. 中国地质大学(北京)博士学位论文, 2015.
- [4] Zhang JF, He PP, Zhou Q, Ma LN, Tian L, Tian CJ. Diversity analysis of the rhizosphere bacteria in soil development of Wudalianchi volcanic rock. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2017, 48(5): 65–71. (in Chinese)
张建峰, 何佩佩, 周奇, 马丽娜, 田磊, 田春杰. 五大连池火山岩土壤发育过程中根际细菌多样性分析. *东北农业大学学报*, 2017, 48(5): 65–71.
- [5] 周奇. 五大连池火山岩土壤化过程中根际微生物多样性分析. 吉林农业大学硕士学位论文, 2016.
- [6] Berenstecher P, Gangi D, González-Arzac A, Martínez ML, Chaves EJ, Mondino EA, Austin AT. Litter microbial and soil faunal communities stimulated in the wake of a volcanic eruption in a semi-arid woodland in Patagonia, Argentina. *Functional Ecology*, 2017, 31(1): 245–259.
- [7] Xu SQ, Zhang JF, Luo SS, Zhou X, Shi SH, Tian CJ. Similar soil microbial community structure across different

- environments after long-term succession: evidence from volcanoes of different ages. *Journal of Basic Microbiology*, 2018, 58(8): 704–711.
- [8] Lin W, Wang YZ, Chen HT, Pan YX. Diversity and biogeography of magnetotactic bacteria in Maar Lake, Northeast China. *Scientia Sinica: Terrae*, 2014, 44(6): 1253–1262. (in Chinese)
林巍, 王寅昭, 陈海涛, 潘永信. 吉林龙岗火山区玛珥湖趋磁细菌多样性与分布. *中国科学: 地球科学*, 2014, 44(6): 1253–1262.
- [9] Hu HX, Da HY, Yang MR, Wang WD, Wang YJ, Yan L. Diversity of magnetotactic bacteria in the sediments of third lake in Wudalianchi. *Biotechnology*, 2017, 27(3): 271–275, 281. (in Chinese)
胡慧欣, 笪慧云, 杨孟然, 王伟东, 王彦杰, 晏磊. 五大连池三池沉积物中趋磁细菌多样性. *生物技术*, 2017, 27(3): 271–275, 281.
- [10] Pan H, Wang XY, Fang ZX, Wu J. Diversity and phylogenetic analysis of the archaea in volcanic sediments of the Wudalianchi region, China. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 2018, 24(5): 1000–1008. (in Chinese)
潘虹, 王希英, 方振兴, 吴婧. 五大连池火山喷发沉积物古菌多样性及系统发育分析. *应用与环境生物学报*, 2018, 24(5): 1000–1008.
- [11] Gagliano AL, D’Alessandro W, Tagliavia M, Parello F, Quatrini P. Methanotrophic activity and diversity of methanotrophs in volcanic geothermal soils at Pantelleria (Italy). *Biogeosciences*, 2014, 11(20): 5865–5875.
- [12] Brito EMS, Romero-Núñez VM, Caretta CA, Bertin P, Valerdi-Negreros JC, Guyoneaud R, Goñi-Urriza M. The bacterial diversity on steam vents from Parícutín and Sapichu volcanoes. *Extremophiles*, 2019, 23(2): 249–263.
- [13] Carvajal AM, Vargas RA, Alfaro M. Abundance of denitrifying genes and microbial community structure in volcanic soils. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2016, 16(3): 677–688.
- [14] Solon AJ, Vimercati L, Darcy JL, Arán P, Porazinska D, Dorador C, Farias ME, Schmidt SK. Microbial communities of high-elevation fumaroles, penitentes, and dry tephra “soils” of the Puna de Atacama volcanic zone. *Microbial Ecology*, 2018, 76(2): 340–351.
- [15] Li PY, Liu ZF. Characteristics and significance of trace fossils in Late Miocene Deep-Sea volcanoclastic sediments in the central basin of south China sea. *Earth Science*, 2018, 43(S2): 203–213. (in Chinese)
李平原, 刘志飞. 南海中央海盆晚中新世深海火山碎屑沉积的遗迹学特征及意义. *地球科学*, 2018, 43(S2): 203–213.
- [16] Jiao X, Liu YQ, Yang W, Zhou DW. Progress on sedimentation of subaqueous volcanic eruption. *Advances in Earth Science*, 2017, 32(9): 926–936. (in Chinese)
焦鑫, 柳益群, 杨晚, 周鼎武. 水下火山喷发沉积特征研究进展. *地球科学进展*, 2017, 32(9): 926–936.
- [17] Du JZ, Cai JG, Xie ZH, Wang XJ. Chloritization sequences in mudstone during diagenesis and its geological significance. *Geological Journal of China Universities*, 2018, 24(3): 371–379. (in Chinese)
杜佳宗, 蔡进功, 谢忠怀, 王学军. 泥岩埋藏成岩过程中绿泥石的演化途径及意义. *高校地质学报*, 2018, 24(3): 371–379.
- [18] Wood CA, Kienle J. Volcanoes of North America: United States and Canada. New York: Cambridge University Press, 1990: 354.
- [19] Zou Y, Zhao YW, Fan QC. The volcanic activities and hazard prediction of Wudalianchi volcanic belt. *Seismology and Geology*, 2019, 41(1): 189–207. (in Chinese)
邹颖, 赵勇伟, 樊祺诚. 五大连池火山带的火山喷发方式及灾害类型. *地震地质*, 2019, 41(1): 189–207.
- [20] Chen HB, Boutros PC. VennDiagram: a package for the generation of highly-customizable Venn and Euler diagrams in R. *BMC Bioinformatics*, 2011, 12: 35.
- [21] Jiang XT, Peng X, Deng GH, Sheng HF, Wang Y, Zhou HW, Tam NFY. Illumina sequencing of 16S rRNA tag revealed spatial variations of bacterial communities in a mangrove wetland. *Microbial Ecology*, 2013, 66(1): 96–104.
- [22] Wang GH, Liu JJ, Yu ZH, Wang XZ, Jin J, Liu XB. Research progress of acidobacteria ecology in soils. *Biotechnology Bulletin*, 2016, 32(2): 14–20. (in Chinese)
王光华, 刘俊杰, 于镇华, 王新珍, 金剑, 刘晓冰. 土壤酸杆菌门细菌生态学研究进展. *生物技术通报*, 2016, 32(2): 14–20.
- [23] Lü ZW. Volcanic structure of the present-day volcanic group Wudalianchi and its forming mechanism. *Volcanology & Mineral Resources*, 1994, 15(1): 5–21. (in Chinese)
吕宗文. 黑龙江五大连池火山群现代火山构造及其形成机制. *火山地质与矿产*, 1994, 15(1): 5–21.
- [24] Hultman J, Waldrop MP, Mackelprang R, David MM, McFarland J, Blazewicz SJ, Harden J, Turetsky MR, McGuire AD, Shah MB, VerBerkmoes NC, Lee LH, Mavrommatis K, Jansson JK. Multi-omics of permafrost, active layer and thermokarst bog soil microbiomes. *Nature*, 2015, 521(7551): 208–212.
- [25] Ganzert L, Lipski A, Hubberten HW, Wagner D. The impact of different soil parameters on the community structure of dominant bacteria from nine different soils located on Livingston Island, South Shetland Archipelago, Antarctica. *FEMS Microbiology Ecology*, 2011, 76(3): 476–491.
- [26] Zhang GS, Ma XJ, Dong MX, Feng HY, An LZ, Cheng GD.

- Diversity and distribution of alkaliphilic psychrotolerant bacteria in the Qinghai-Tibet Plateau permafrost region. *Extremophiles*, 2007, 11(3): 415–424.
- [27] Vishnivetskaya TA, Petrova MA, Urbance J, Ponder M, Moyer CL, Gilichinsky DA, Tiedje JM. Bacterial community in ancient Siberian permafrost as characterized by culture and culture-independent methods. *Astrobiology*, 2006, 6(3): 400–414.
- [28] Yu B, Yang DQ, Wan JH, Xu SJ, Wang XX, An LZ. Phylogenetic diversity of culturable bacteria from alpine permafrost in the Tianshan Mountains, northwestern China. *Research in Microbiology*, 2006, 157(8): 741–751.

Diversity of bacterial community in different volcanic sediments of Wudalianchi, China

Hong Pan^{*}, Zhenhua Xie, Xiyang Wang, Ying Zeng, Zhenxing Fang, Jing Wu

Institute of Natural Resources and Ecology, Heilongjiang Academy of Sciences, Harbin 150090, Heilongjiang Province, China

Abstract: [Objective] This study was done to understand the diversity of bacteria in the Wudalianchi volcanic region of China. [Methods] High-throughput sequencing with the Illumina MiSeq system was used to analyze the community composition and distribution of the bacteria occurring in different volcanic sediments of the Wudalianchi region. [Results] In total 23 categories of bacteria, including *Firmicutes*, *Proteobacteria*, *Verrucomicrobia*, *Acidobacteria*, *Chloroflexi* and *Actinobacteria* were found and further analyzed. Among them, the abundance of *Firmicutes* and *Proteobacteria* were higher, and *Bacillus* was the predominant genus. In addition, the homology of volcanic materials caused that the metabolic pathways of bacteria were mostly related to the biochemical cycle of C, N, S and Fe, therefore there was a certain degree of similarity between the community structure and function of the bacteria. However due to differences in sedimentary components, environmental factors and geological evolution in different research regions, some populations of *Bacillus*, *Geobacter*, *Acidobacterium*, *Gallionella* and *Blastocatalla* were distributed differently in volcanic sediments with typical regional adaptability. [Conclusion] It showed that microbial resources were abundant in the volcanic sedimentary environments of the Wudalianchi region. Our results will provide the basic data for the future mining of functional microbial resources and further discussion of the relationship between microbial communities and volcanic environment.

Keywords: volcanic sediment, bacteria, community structure

(本文责编: 李磊)

Supported by the Heilongjiang Finance Basic Scientific Research Service Charge Project (HS201309), by the Heilongjiang Institute of Basic Applied Technology Research Project (ZNJZ2017HS01) and by the Special Plan for Improvement of Innovation Ability in Discipline Field of Heilongjiang Academy of Sciences (XKLY2019HS03)

^{*}Corresponding author. Tel: +86-451-87116213; E-mail: panhong500@163.com

Received: 12 August 2019; Revised: 6 December 2019; Published online: 13 March 2020