

冰川微生物菌群分布的研究概况及其前景

向述荣^{1,2}, 姚檀栋^{1,2}, 陈勇³, 尚天翠⁴, 蒲玲玲³

(1. 中国科学院青藏高原研究所, 北京 100085; 2. 中国科学院、中国气象科学院冰冻圈与环境联合重点实验室,
中国科学院寒区旱区环境与工程研究所, 兰州 730000; 3. 兰州大学, 甘肃兰州 730000; 4. 甘肃农业大学, 兰州 730070)

摘要:冰川中以耐冷的生物为主, 形成一个以微生物为主要生命形式的相对简单的生态系统。冰川中的微生物包括病毒、细菌、放线菌、丝状真菌、酵母菌和藻类。其中一些病毒对人类健康具有潜在的危害性。着重论述了不同区域和不同海拔高度的冰川微生物类群和数量分布特征以及冰芯(深冰川)细菌菌群分布与气候环境的关系。综述结果表明:一些微生物类群广泛存在于各地的冰川上, 具有全球分布特性; 另一些类群只出现在个别冰川上, 为一些地方性冰川微生物。随着海拔高度的增加, 冰川上呈现出冰、雪冰和雪环境明显不同的生态条件; 微生物类群分布也具有明显的差异性, 与冰川上的生态条件和盛行的风向有关。优势类群对冰、雪冰和雪环境具有一定的指示意义。冰川微生物数量分布不仅受到冰川上的水热、光照和营养状况的影响, 还与降雪的沉积作用有关。冰芯中的细菌数量与矿物微粒含量具有密切的对应关系。最后指出了冰川微生物研究在基因多样性、气候环境变化、生物地球化学循环、微生物对环境变化的响应机制和星际生命探索中的重要性及其生态学和社会经济意义。

关键词:冰川生态系统; 微生物菌群; 多样性

文章编号: 1000-0933(2006)09-3098-10 中图分类号: P343.6, Q143, Q938 文献标识码: A

Progresses of community distribution of microorganisms in glacier

XIANG Shu-Rong^{1,2}, YAO Tan-Dong^{1,2}, CHEN Yong³, SHANG Tian-Cui⁴, PU Ling-Ling³ (1. Institute of the Tibetan Plateau Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China; 2. Key Laboratory of Cryosphere and Environment Jointly Established by CAREERI, ITP, Chinese Academy of Sciences and CAMS, China Meteorological Administration, Lanzhou 730000; 3. School of Life Science, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China; 4. Department of Plant Pathology, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China). Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(9): 3098 ~ 3107.

Abstract: Glacier is dominated by psychrotolerants, and a relatively simple ecosystem consisting of mainly microorganisms and glacial environment. The microorganisms in glacier include virus, bacteria, actinomycetes, fungi, yeasts and algae. Some of the glacial viruses are potentially harmful to human health. This paper is a literature summary and study on progresses of community and quantitative distribution of microorganisms with altitude and ice depth and in the different geographic glaciers. Some of the glacial microorganisms exhibit ubiquitous dispersal, while the others just occurs in the specific glacial and exhibit endemic species. With the altitudinal increase, it appears ice, ice-snow and snow ecosystem environments, and forms the different patterns of microbial communities on glacier. This relates to the differences in ecosystem conditions and the prevalent wind direction. Thus, the predominant species can indicate the glacial environment. The quantitative distribution of microorganisms is influenced not only by the glacial environments such as light density, hydrological and nutritional condition, but also by the snowfall and biological accumulation. The bacterial biomass closely corresponds to the concentration of mineral particle in ice. The literature survey suggested that there are profoundly prospects of glacial microorganisms in genetic diversity, microbial implication of climate

基金项目:中国科学院重要方向资助项目(KZCX3-SW-339); 国家自然科学基金资助项目(40121101 和 40471025); 国家科技部资助项目(2005CB422004, 2001CB711001)

收稿日期: 2005-07-03; **修订日期:** 2006-01-10

作者简介: 向述荣(1965~), 女, 四川中江县人, 博士, 副研究员, 主要从事微生物生态学研究. E-mail: xsrwty@public.lz.gs.cn

Foundation item: The project was supported by Innovation Program of Chinese Academy of Sciences (No. KZCX3-SW-339), National Natural Science Foundation of China (No. 40121101 and 40471025), and Ministry of Science and Technology of China (No. 2005CB422004 and 2001CB711001)

Received date: 2005-07-03; **Accepted date:** 2006-01-10

Biography: XIANG Shu-Rong, Ph. D., Associate professor, mainly engaged in microbial ecology. E-mail: xsrwty@public.lz.gs.cn

and environment, geochemical cycle, microbial responsive mechanism to glacial environmental changes and exobiology and ecological and social significance.

Key words: glacial ecosystem; microbial community; diversity

冰川主要分布在南极、北极、格陵兰和世界各地的山地,总面积约为 $15 \times 10^6 \text{ km}^2$,约占到地球陆地总面积的10%。在这片广袤的极端冰冷世界里,存在着许多鲜为人知的微小生命—微生物。早在1775年,一位俄国人就发现了古代冰川微生物^[1]。在以后的一个半世纪里,只报道过少数有关冰川微生物的研究,这些研究主要与人类的健康有关。到1911年,一位英国维多利亚探险队队员在南极McMurdo Dry Valley lake冰川观察到一种“水生植物”,即蓝藻菌cyanobacteria的存在^[1]。随后,科学家们开始注意到冰川表面上各种各样雪衣藻的存在^[2~7]。20世纪中叶,随着世界各国冰川与全球变化研究的展开,人类有更多的机会靠近和了解极端寒冷和贫瘠环境条件下的冰川微生物。冰川中的微生物渐渐引起了冰川学家和生物学家的注意。近30年来,冰川微生物已成为世界极端环境微生物学领域的研究热点,并取得了大量的研究成果。

1 冰川微生物分布的区域差异

冰川微生物种类繁多,资源异常丰富。在世界各地的冰川表面和深冰川-冰芯中,已经发现了大量的病毒、细菌、放线菌、丝状真菌、酵母菌和藻类等微生物^[8~15]。它们在不同冰川区域上的分布具有明显的差异性。

研究发现,由于冰川气候环境的巨大差异而形成明显不同的生物群落结构。衣藻Chloromonas广泛分布在南北半球的冰川上^[6,7]。衣藻Cylindrocystis,Ancylonema和Mesotaenium在Patagonia,Himalayas和Alaska地区的冰川上均有报道。但是,它们在这几个冰川上所占的比例却各不相同。衣藻Mesotaenium、Cylindrocystis和Ancylonema分别为Patagonian、Himalayas和Alaska地区的冰川上的优势菌群^[16]。这种冰川优势菌群的差异性反映了冰川上的气候环境条件对衣藻类群分布的影响。Mesotaenium berggrenii是Patagonian冰川上冰区的优势藻类,是Himalayan冰川雪线附近和Alaskan冰川的第二优势藻类^[16]。说明,Mesotaenium (M.) berggrenii是冰川上较常见的雪藻,能够在各种冰川环境条件下生长。M. berggrenii和Cyl. bre bissonii曾被报道是Alaska冰川上冰区的地方藻类^[4,17]。研究发现Ancylonema nordenskioldii是一种类似于Patagonian冰川上的雪藻(Ancylonema sp.),在Alaskan冰川冰区占有很大的比例。Closterium在Alaskan冰川冰区和雪区普遍存在^[4,18]。Oscillatoriaceae cyanobacteria在该地区也有报道,被称为Alaskan冰川上的“机会主义”藻类^[18]。雪藻Chloromonas广泛分布在南北半球冰川上的雪环境中^[6,7]。Takeuchi^[16]的研究表明,Patagonian冰川雪藻类群与已报道的在南半球冰川上的雪藻种类截然不同。衣藻Cylindrocystis、Ancylonema和Closterium是目前在Patagonia冰川区发现的藻类,在南半球其它冰川上还没有报道过。说明,这3种雪衣藻是Patagonia冰川上特有的地方藻类。在与Patagonian冰川很近的一个南极半岛上,分布有2个属(Chloromonas和Oscillatoriaceae)60多种雪衣藻^[18]。在阿拉斯加和喜马拉雅冰川上,藻类多样性的指数分别为2.19和2.77,均大于Patagonian冰川的多样性(1.47)。这说明,在Patagonian冰川上雪层较稳定,而在阿拉斯加和喜马拉雅Yala冰川上雪层的扰动性较大,藻类类群更丰富多样^[8,16]。

对冰芯中藻类的研究较少。目前在格陵兰GISP2冰芯中发现了藻类Chrysophyta sp.。利用18S RNA基因克隆和序列分析技术从马兰冰芯中检测到藻类Chlamydomonas sp.和Pseudochlorella sp.^[19]。

目前,在格陵兰GISP2、南极Vostok冰芯中发现和分离到了大量的真菌。在格陵兰冰川发现的真菌有Cladosporium,Sphaerospermum,Geotrichum,Phoma,Exophiala,Penicillium,Aspergillus和Exophiala^[20]。在Vostok冰川发现的真菌有Penicillium,Aspergillus,Mucor,Alysidium和Phialophora^[21]。而且发现,冰芯真菌Aspergillus和Penicillium具有病毒侵染特性^[22,23]。

在青藏高原马兰和玻利维亚Sajama以及南极Vostok冰芯中分离到一些放线菌属(Actinomycetes):Nocardia,Streptomyces,Nocardiooides和Nocardiopsis。其中,Nocardia属在马兰和Sajama两个冰芯中都有发现,Streptomyces属在马兰和Vostok冰芯中被检测到^[14,19]。

在青藏高原喜马拉雅山希夏邦马峰达索普冰川中检测到裂芽酵母属 (*Schizoblastosporion*) 和瓶形酵母属 (*Pityosporum*)。在南极 Vostok 冰芯中检测到酵母菌 *Cryptococcus* sp. 和 *Rhodotorula glutinis*^[21,14]。在格陵兰 GISP2 冰芯中发现了酵母菌 *Cryptococcus* sp., *Rhodotorula rubra* 和 *Candida* sp. 的存在^[20]。

对冰川中的病毒研究报道得很少。Castello 等人^[13]利用 PCR 技术从冰芯中检测到番茄病毒 Mosaic tobamovirus, 说明冰川中存在着一些危害人类健康的病毒。对冰芯中细菌、植物和动物病毒的分子生物学的分析已有一些报道, 但是有关真菌病毒的分子生物学的研究还未见详细的报道。

细菌的种类非常繁多(如表 1)。其中, 不动杆菌属 (*Acinetobacter*)、鞘氨醇单胞菌 (*Sphingomonas*)、假单胞菌 (*Pseudomonas*) 和噬纤维菌/黄杆菌/拟杆菌群 (*Cytophaga-Flavobacterium-Bacteroides*, CFB) 和节杆菌等属 (*Arthrobacter*) 在南极和北极以及各山地冰川中普遍存在。

表 1 冰芯中细菌菌群的区域性分布特征

Table 1 Distribution of bacterial populations in ice cores from different geographic regions

| 类群 Genera | ML ^[19] | CL ^[14] | Tud ^[14] | Pu ^[19] | SB ^[14] | TD ^[14] | Can ^[14] | SD ^[14] | Ros ^[14] | EI ^[14] | Vos ^[14] | GISP2 ^[20] | Mzt ^[24] |
|--------------------------------|--------------------|--------------------|---------------------|--------------------|--------------------|--------------------|---------------------|--------------------|---------------------|--------------------|---------------------|-----------------------|---------------------|
| Alpha | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 阿菲波菌属 <i>Afipia</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 赤杆菌属 <i>Blastomonas</i> | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - |
| 短波单胞菌属 <i>Brevundimonas</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | + |
| 甲基杆菌属 <i>Methylobacterium</i> | - | + | - | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - |
| 鞘氨醇单胞菌属 <i>Sphingomonas</i> | - | + | - | - | - | + | + | + | - | - | - | - | + |
| Beta | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 紫色杆菌属 <i>Janthinobacterium</i> | - | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - | - |
| 产壳聚糖菌属 <i>Matsuebacter</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 青枯菌属 <i>Ralstonias</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 寡养单胞菌属 <i>Stenotrophomonas</i> | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Gamma | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 产碱菌属 <i>Acaligenes</i> | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 不动杆菌属 <i>Acinetobacter</i> | + | + | - | - | + | + | + | - | + | + | - | - | + |
| 色杆菌 <i>Chromobacter</i> | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 肠杆菌属 <i>Enterobacter</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | + | - | - | - |
| 克雷伯氏菌属 <i>Klebsiella</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | + | - | - | - |
| 假单胞菌属 <i>Pseudomonas</i> | + | - | - | - | - | + | + | - | - | - | + | - | + |
| 嗜冷菌属 <i>Psychrobacter</i> | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 沙雷氏菌属 <i>Serratia</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | + | - | - | - |
| 耶尔森氏菌属 <i>Yersinia</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | + | - | - | - |
| CFB | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Candidatus Amoebinatus</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | + |
| 金黄杆菌属 <i>Chryseobacterium</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | + |
| 黄杆菌属 <i>Flavobacterium</i> | + | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | + |
| <i>Haloanella</i> | - | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - | - |
| LGC | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 芽孢杆菌属 <i>Bacillus</i> | + | + | - | - | + | - | - | - | - | - | + | - | - |
| 微小杆菌属 <i>Exiguobacterium</i> | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 类芽孢杆菌属 <i>Paenibacillus</i> | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 动球菌属 <i>Planococcus</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | + |
| 葡萄球菌属 <i>Staphylococcus</i> | + | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | + |
| HCC | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 土壤霉菌属 <i>Agromyces</i> | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 节杆菌属 <i>Arthrobacter</i> | + | + | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - | + |

谢树成. 喜马拉雅山希夏邦马峰达索普冰川中有机碳指示的气候环境意义及雪冰中的微生物. 中国科学院寒区旱区环境与工程研究所, 博士后出站报告. 兰州. 中国. 1999

续表 1

| 类群 Genera | ML ^[19] | CL ^[14] | Tud ^[14] | Pu ^[19] | SB ^[14] | TD ^[14] | Can ^[14] | SD ^[14] | Ros ^[14] | EI ^[14] | Vos ^[14] | GISP2 ^[20] | Mzt ^[24] |
|------------------------------|--------------------|--------------------|---------------------|--------------------|--------------------|--------------------|---------------------|--------------------|---------------------|--------------------|---------------------|-----------------------|---------------------|
| 金杆菌属 <i>Aureobacterium</i> | - | + | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 短状杆菌属 <i>Brachybacterium</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | + |
| 短杆菌 <i>Brevibacter</i> | + | - | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 纤维单胞菌属 <i>Cellulomonas</i> | - | + | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 棍状杆菌属 <i>Clavibacter</i> | - | + | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - | + |
| 嗜冷菌属 <i>Cryobacterium</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | + |
| <i>Detolaaasinbacter</i> | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Friedmanniella</i> | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Frigoribacterium</i> | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 土生戈登氏菌 <i>Gordona terrae</i> | - | - | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - |
| 克氏库克菌属 <i>Kocuria</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | + | - | - | - | + |
| <i>Leucobacter</i> | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 微球菌属 <i>Micrococcus</i> | + | - | - | - | + | - | - | - | - | - | + | + | + |
| 微杆菌属 <i>Microbacterium</i> | - | + | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - | + |
| 微单孢菌属 <i>Micromonospora</i> | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 分枝杆菌属 <i>Mycobacterium</i> | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 诺卡氏菌属 <i>Nocardia</i> sp. | + | - | - | - | + | - | - | - | - | - | + | - | - |
| 产丙酸菌属 <i>Propionifera</i> | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 红球菌属 <i>Rhodococcus</i> | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 八叠球菌属 <i>Sarcina</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | + | - | - |
| <i>Sanguibacter</i> | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 链霉菌属 <i>Streptomyces</i> | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |

+ 表示出现 Appearance, - 表示没有出现 no appearance; Pu = Puruogangri; CL = Guliya, China; SB = Sajama, Bolivia; TD = Taylor Dome, Antarctica; Can = Canada Glacier, Antarctica; SD = Siple Dome, Antarctica; Ros = Ross ice shelf Antarctic; EI = Ellesmere Islands; Vos = Vostok, Antarctica. Tud = Tunde; Mzt = Muztag Ata

Brinkmeyer 等人^[25]对北极(115个菌株)和南极(83个菌株)的研究结果表明, -和 -紫细菌以及 CFB 为主要菌群。利用细菌探针 EUB338 与冰雪融水样品进行的荧光原位杂交(FISH)分析发现, -紫细菌在南极和北极雪冰中大约分别占到 36% 和 50%, -紫细菌占 25%, 25% 的细菌为 CFB。通过 16S rDNA 序列分析发现, 这些细菌大多与从深海洋和冻土以及海冰中分离出的嗜冷细菌的 DNA 具有很高的相似性^[14,15]。显然, 与其它冷环境中的微生物相似, 这些冰芯微生物能够适应于寒冷、干燥和寡营养的极端严酷的地理环境条件, 并在极低温度的冰芯介质中得以完好地保存下来。对青藏高原冰芯的荧光原位杂交 FISH 分析结果表明, 冰芯样品中除了大量的真细菌外, 还存在有少量的古细菌、原生动物和藻类。Kohshima^[26~28] 在喜马拉雅冰川上发现了大量的以冰川衣藻和细菌为食物的昆虫, 并发现了冰川表面上特有的一种嗜冷性昆虫 Collembola (snow fleas, springtails)。

研究发现冰川微生物分布不仅在类群上具有区域差异性, 而且在数量上也具有明显的区域差异。雪藻 *M. berggrenii* 在南极 Windmill 岛上和 Patagonian 冰川上都有大量的分布^[29], 其大小、颜色和生活周期也非常相似。但是, Windmill 岛上的平均雪藻生物量达到 10^5 cells/ml, 远远高于 Patagonian 冰川的雪藻平均生物量 (1.2×10^4 cells/ml)。两个地区的水化学分析结果表明, Windmill 岛上融雪的电导率较高, 而 pH 值较低。说明, Windmill 岛上积雪中的营养含量较多, 因而能够维持更多藻类的生长^[16]。在阿拉斯加和喜马拉雅冰川上, 雪藻的平均生物量分别是 0.52 和 0.42 ml/m², 比 Patagonian 冰川 (0.073 ml/m^2) 的高 6~7 倍^[16]。Takeuchi^[16] 的研究表明, Patagonian 冰川的硝酸盐含量很低, 在 Moreno 为 $0.32 \mu\text{g/L}$, 在 Tyndall 冰川为 $0.44 \mu\text{g/L}$, 在雪积累区的含量低于离子色谱的检测水平^[30]。这比阿拉斯加和喜马拉雅冰川的低。雪区平均硝酸盐含量在 Alaska 冰川为 $2.01 \mu\text{g/L}$, 在 Himalayas Yala Glacier 为 $2.1 \mu\text{g/L}$ ^[31]。在 Patagonian 冰川雪冰粉尘中有机质含量也很低 (0.6% ~ 2.7%)^[16]。相反, 在喜马拉雅冰川有机质含量却较高 (5.4% ~ 9.9%)^[17], 这可能是造成较低雪藻生物量的原因。因为硝酸盐影响雪藻生长阶段的变化^[16,32]。而且, 一种代表贫瘠环境的藻类 —— *M. berggrenii*^[16] 在

Patagonian 冰川的大量出现也说明,Patagonian 冰川的营养状况较差。

2 冰川微生物随海拔高度的变化

许多研究表明,在冰川上不同海拔高度的雪冰表面分布有不同种类的微生物。Yoshimura 等^[8]对冰川藻类的多年研究结果表明,不同冰川上的藻类通常由几种衣藻组成,形成惟一的菌群结构分布特征。如表 2 所示,在 Tyndall 冰川(南美洲南部 Patagonia 冰原南部,智利)分布有 7 种藻类:*Mesotaenium berggrenii* (Chlorophyta,绿藻),*Cylindrocystis bre bissonii*,*Ancylonema* sp.,*Closterium* sp.,*Chloromonas* sp. (red-orange pigmented),*Cyanobacteria* (蓝绿藻,*Oscillatoriaceae cyanobacterium*)和一种新的藻类。每一种藻类都呈现出不同的空间分布特征。在冰区(370~940m a. s. l.)主要分布有 *M. berggrenii*,*Ancylonema* sp.,和 *Closterium* sp.;在较高海拔的冰区(640m a. s. l.)主要分布有 *Cyl. bre bissonii*;在中部海拔的雪区(940~1300m a. s. l.)主要分布有 *Oscillatoriaceae cyanobacterium* 和 *Chloromonas* sp.;而在冰川最高处(1500 m a. s. l.)出现一种新的藻类。在喜马拉雅山中段的南坡 Yala 冰川的雪衣藻群落也呈现出 3 个分布区域:在稳定的冰环境区域(5100~5200m),有 7 个种类,以雪藻 *Cylindrocystis brissonii* 为主;在冰-雪环境过渡区(5200~5300m),有 11 种,以雪藻 *Mesotaenium berggrenii* 为主;而在稳定的雪环境顶部区域(5300~5430m),只有 4 个种类,以雪藻 *Trochiscia* sp. 为主。同样,在 AX010 冰川微生物类群也呈现出相似的雪冰区域似的分布特征。该结果与喜马拉雅山 AX010 冰川(4950~5380m a. s. l.,尼泊尔东部 Shorong 区)的雪衣藻类群分布趋势一致^[11]。但是与阿拉斯加 Gulkana 冰川的研究结果不同。在 Gulkana 冰川稳定的冰区(1600m a. s. l. 以下),群落结构以 *Ancylonema nordenskioldii* 类群为主,在雪环境区(1600m 以上),以 *Chlamydomonas nivalis* 为主^[17]。这说明,海拔越高,微生物群落种类越少,不同的冰或雪环境中分布着特定类群的微生物,优势雪藻类群可以作为区分冰线和雪线的指标。在 Patagonian 冰川,*M. berggrenii*,*Cylindrocystis bre bissonii*,*Ancylonema* sp. 和 *Closterium* sp. 为冰区特异类群;雪区菌群为一新的特异菌群;*Chloromonas* sp. 和 *Oscillatoriaceae cyanobacterium* 为“机会主义”类群,在冰区和雪环境中均有发现^[16]。

上述研究表明,冰川上不同的冰或雪环境条件形成迥然不同的雪藻类群结构。*Cylindrocystis bre bissonii*,*Ancylonema* sp.,*Nordenskioldii* 或 *Closterium* sp. 为冰川冰区的优势雪衣藻,*Mesotaenium berggrenii*,*Oscillatoriacean* 或 *Chlamydomonas* 为冰雪过渡区的优势类群(如表 2 所示)。这可能是因为冰川表面冰或雪区的融水、辐射强度和营养条件不同而形成不同的菌群结构。

表 2 微生物优势类群随海拔高度的变化

Table 2 Distribution of the dominant species with altitude

| 海拔高度 Altitude (m) | | | 环境 Environment | | 优势类群 Dominant species | | |
|-------------------|----------|---------|----------------------|--------------------------|------------------------------|---|-------------------------------|
| Yala ,AX010 | Tyndall | Gulkana | Yala ^[11] | AX010 ^[11] | Tyndall ^[16] | | Gulkana ^[17] |
| 5100~5200 | 370~940 | < 1600 | 冰 Ice | 绿藻 <i>Cylindrocystis</i> | 绿藻 <i>Cylindrocystis</i> | 绿藻 <i>Cylindrocystis</i> | 绿藻 <i>Ancylonema</i> |
| 5200~5300 | 940~1300 | > 1600 | 冰 + 雪 Ice + snow | 绿藻 <i>Mesotaenium</i> | 绿藻 <i>Oscillatoria</i> | <i>Ancylonema</i> <i>Mesotaenium</i> 新月藻 <i>Closterium</i> | 诺氏褐藻 <i>Nordenskioldii</i> |
| 5300~5430 | 1500 | | 雪 Snow | 雪藻 <i>Trochiscia</i> | 新藻类 New Unidentified alga | 绿藻 <i>Oscillatoriac</i> 绿藻 <i>Chloromonas</i> | 衣藻 <i>Chlamydomonas</i> |

研究表明海拔高度对冰川生物量的分布也具有重要的影响。由于海拔高度的差异形成了冰川降雪消融区(冰区)和积累区以及雪冰生态条件的巨大变化,因而造成了冰川上不同的雪藻生物量和类群^[8,17]。谢树成对喜马拉雅山中段北坡达索普冰川海拔 7000m 和 6400m 处两个雪坑剖面中有机质的分析结果表明,微生物生物量随着达索普冰川海拔高度的增加而增加。在海拔 7000m 处 0~240cm 雪层中有机质总量平均值为 45.4 $\mu\text{g/L}$ ^[33],代表细菌和藻类等生物源的 $n\text{C}_{17}$ 含量由相应信号密度得出的估算值为 7.51 $\mu\text{g/L}$,均大于 6400m 处 0~88cm 雪层中的相应指标。后者的有机质总量和代表细菌和藻类等生物源的 $n\text{C}_{17}$ 估算值分别为 24.27 $\mu\text{g/L}$ 和 5.62 $\mu\text{g/L}$ ^[34]。这种微生物生物量分布差异的背景与有机质的源区位置和风传输过程中的降雪净化效应有关。由于季风环流和西风环流带来的源于微生物的有机质随降雪经过希夏邦马峰达索普冰川南面,首先

到达位于风口的海拔 7000m 处,然后才向希夏邦马峰北坡的海拔 6400m 处运输。从 7000m 向 6400m 运输途中必然会有一部分源于微生物的有机质随降雪而沉积下来,导致到达 6400m 的气团所携带的源于微生物的有机质含量降低。

但是另有研究表明,随着海拔高度的增加,喜马拉雅山中段的南坡 Yala 冰川的雪衣藻类群和生物总量迅速减少^[8]。该结果与喜马拉雅山 AX010 冰川(4950~5380ma. s. l., 尼泊尔东部 Shorong 区)以及 Patagonian 冰川的雪衣藻类群和生物量分布趋势一致^[8,16],但是与阿拉斯加 Gulkana 冰川的研究结果不同(如图 1 所示)。在 Gulkana 冰川,雪衣藻生物量在海拔 1600ma. s. l. 以下与海拔高度成正比,而在此海拔高度以上却随着海拔高度的增加而减小;群落结构在底部冰川区以 *Ancylonema Nordenskioldii* 类群为主,在海拔 1600m 以上的雪环境区以 *Chlamydomonas nivalis* 为主^[8]。

与北坡达索普陆地性冰川生物总量受雪沉积物的影响不同,Yala 冰川和 AX010 冰川位于喜马拉雅山中段的南坡,冰川补给丰富,水热条件充裕,属海洋性冰川。雪衣藻的生长主要受光密度和融水以及生物聚集体等生态因素的影响^[8,11,32]。在 Yala 冰川、Patagonian 冰川和 AX010 冰川,由于海拔高的区域较厚沉积雪的反光作用(光密度减小)造成较低的生物量^[16,35]。而在低处的消融区,冰上的降雪覆盖少,雪藻接受光照的时间长,因而可以进行较长时间的光合作用和大量的繁殖。在 Gulkana 冰川底部裸露的冰川区,由于大气温度较高,较多的融水很容易将单细胞藻类(与 Yala 冰川和 AX010 冰川相反,没有衣藻-矿物颗粒聚集体保护)冲刷掉,因而生物量与海拔高度成正比^[17]。显然,影响雪衣藻类群和生物总量分布的因素主要取决于冰川生态条件。

3 冰芯细菌生物量的变化与气候环境的关系

最近几年,在世界上少数几个实验室中,已经开展了有关冰芯(深冰川)微生物与气候环境关系方面的研究。Yoshimura 等^[36]对一支长为 7m 的喜马拉雅 Yala 冰芯中雪藻的研究结果表明,雪藻生物量在冰川剖面上呈现明显的季节性分布,形成特异的雪藻年层,并与微粒和氧同位素含量的季节性变化具有密切的对应关系。姚檀栋等^[37]对马兰冰芯微生物的研究结果也说明,在历史上几个冷期,大气环流向冰川输送大量沙尘的同时也带来了丰富的微生物。对慕士塔格冰芯的初步分析结果表明,可培养细菌数量和类群在冰芯不同的深度范围内均呈现出明显的差异性^[24,38]。进一步的分析结果表明,慕士塔格冰芯中的细菌生物量与矿物微粒含量具有密切的对应关系^[39]。如图 2 中虚线所示,在微粒富集处总是观察到较多的细菌。这些研究说明,大气中的尘埃是冰川细菌的载体。大气环流向冰川输送了大量的沙尘的同时,也给冰川带来了很多的细菌。但是也有例外,如图 2 实线所示,在冰芯中的一些微粒富集处观察到的细菌数量并不是很多。这说明,不是每一次大的沙尘暴都一定向冰川输入大量的细菌。沙尘携带细菌数量的多少很可能与源区细菌数量的多寡有关。不过与微粒数量浓度几乎为零的纯净冰层比较,这些污化层中的细菌生物量还是比较高的。此外,在个别纯净冰层中也观察到较多的细菌(如图 2 粗虚线所示)。说明,大气向冰川的生物输送与粉尘的搬与运并不是一一对应

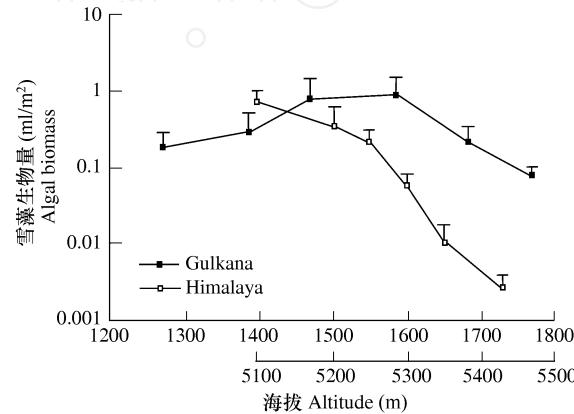


图 1 Yala 冰川与 Gulkana 冰川中雪藻生物量随海拔高度的变化^[17]

Fig. 1 Biomass of snow algae in the Yala and Gulkana glaciers with altitude

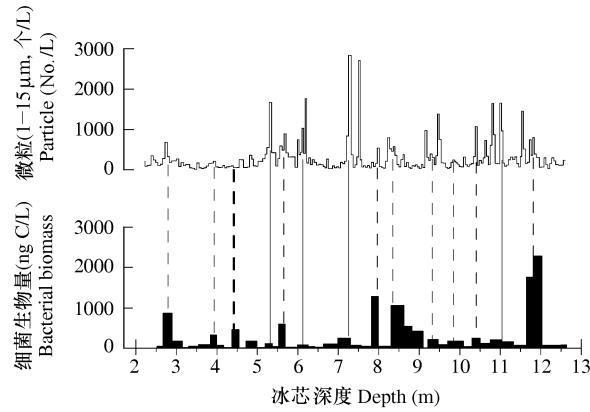


图 2 慕士塔格冰芯细菌生物量与微粒数量变化的对比^[39]

Fig. 2 Curve of the total bacterial biomass and microparticle concentration at different depths in the Muztag Ata Mountain ice core

的关系。由于通过矿物微粒计数器只得到 $1 \sim 15\mu\text{m}$ 大小的微粒数据,可能漏测了较细的矿物微粒;而利用显微镜观察计数得到 $>2\mu\text{m}$ 的细菌数量。这可能造成细菌和微粒数量不一致的结果。有关冰芯中细菌-微粒相关性问题有待于深入研究。随着冰芯深度反映的气候环境变化,可培养细菌菌群在组成上也形成有规律的变化模式,表现出明显的“层状分布”特征^[39]。说明,冰芯中的微生物可以反映大气中生物组分及其含量变化,与气候环境变化具有密切的关系。

4 微生物菌群在冰川生态系统中的作用

冰川中以耐冷的生物为主,形成相对简单的生态系统^[26~28]。在这个系统中,雪衣藻起着主要生产者的作用。它们产生的光和产物为维持异养生物如昆虫、雪冰软体动物、酵母和细菌提供了大量的碳源和能源^[26,40~42]。研究表明,冰川上富积的雪藻产生大量的有色物质^[17,43]。这些冰雪粉尘(cryoconite)能够减少降雪表面的返照率,加速冰川表面的融雪过程,因而影响冰川的物质平衡^[17,43,44]。例如,在喜马拉雅冰川,与对照区比较,雪藻富积的区域雪冰表面的融化加速两倍^[17,43]。在雪藻生物量较低的 Patagonian 冰川上,冰雪粉尘含量很低(平均 38g/m^2),冰雪返照率相当高(0.45),几乎与纯净冰区的一样^[16]。

如图 3 所示,山地的地质构造通过地热通量影响山地的地形和全球及局地气候变化以及冰川的规模;山地的地形影响冰川径流量,而冰川径流又影响山地的侵蚀和沉积过程;全球和局地的气候变化影响大气向冰川表面的水气输送,冰川上空的大气温度和降水影响大气向冰川表面的生物输送以及冰川生产力;冰川表面上的生物代谢活动影响冰川化学物质的循环过程,生物代谢产物通过减少冰川表面的返照率而加速雪冰的融化过程。可见,冰川是一个以微生物为主要生命形式的微生物-冰川生态系统。微生物在冰川生态系统中的作用及其机制还报道得很少,有待于进一步深入研究。

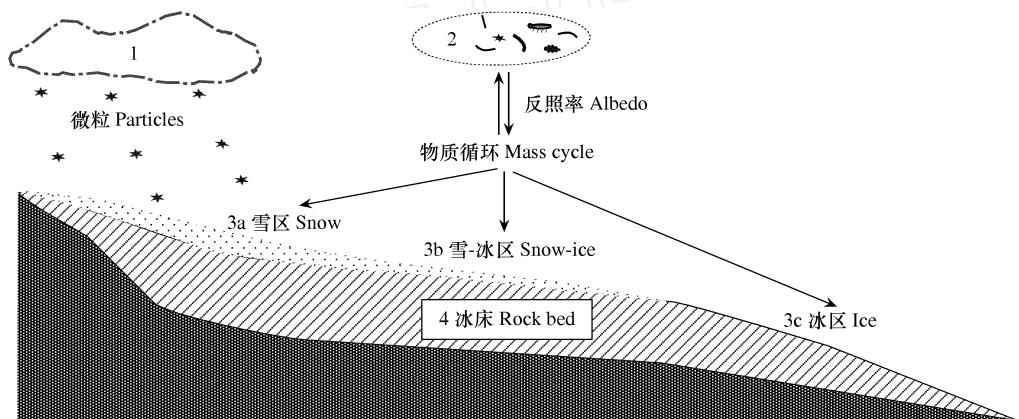


图 3 冰川生态系统框架:大气循环-冰川-生物相互作用示意图

Fig. 3 Model of glacial ecosystem: atmospheric cyclation-glacier-organisms

1. 气候变化 Climatic change; 2. 生物 Organisms; 3. 雪-冰 Snow-ice; 4. 冰床 Rock bed

5 冰川微生物菌群研究趋势

冰川微生物的研究工作是一新的研究领域,需要研究的问题有很多。

5.1 冰川微生物基因多样性

尽管冰川中存在着各种各样的微生物,但是正如慕士塔格冰芯细菌的研究结果一样,现在发现的微生物在冰川微生物总数中所占的比例还不到 1%^[19]。许多新的微生物资源还有待于发掘。此外,对真核微生物、病毒和古细菌以及全球气候环境变化对冰川微生物分布的影响等也有待于深入。有关冰川微生物菌群的时空分布格局的控制因素也需要进一步的研究。因此,冰川微生物菌群多样性的研究具有广泛的研究前景。利用生物新技术如核酸双染色和基因芯片技术研究冰川原位中的微生物,尤其是冰川原位中活的微生物的生存

Hartzell P. Glacial Ecology: North Cascades Glacier macroinvertebrate. North Cascades Glacier Climate Project. 2003. <http://www.nichols.edu/departments/Kohshima>. <http://www.bio.titech.ac.jp/skoshim>

状况对人类社会具有深远的影响。

土壤、水和空气中存在着许多肠内病毒,这些病毒随着大气环流能够在世界各地进行传播并引发疾病的爆发,如口蹄疫病毒、流感病毒和引发呼吸道疾病的柯萨奇病毒以及肝炎A型病毒等^[45,46]。因此,诸如此类的病毒也会进入到冰川中,需要进行相关研究。

5.2 气候环境变化的记录特征

随着大气环流,地球表面上的微生物随着每年的降雪不断地沉积在冰川表面,在冰冻和融雪过程中进入冰隙和深冰川-冰芯的气泡中^[47,48,14],并在冰川中形成明显的生物层^[36]。研究表明,这些微生物在冰芯中是以一种只维持最低的生命代谢活性而不繁殖的方式进行生存并被完好地保存下来的^[47~50]。这为利用冰芯来恢复微生物与气候环境变化研究提供了一个非常理想的途径。我国已经对南极、北极和青藏高原冰川进行了多次考察和冰芯钻取工作,获得了可喜的成果。对青藏高原马兰和慕士塔格冰芯的初步研究结果表明,冰芯中细菌生物量与矿物微粒含量具有密切的对应关系^[37,39],能够在一定程度上反映冰川上空大气中的生物量。2005年1月,我国在南极冰盖最高地区冰穹A(Dome-A)钻取了长达108m的冰芯。其中一部分冰芯用于微生物分析,此部分工作还在进行中。但是,由于微生物是冰川中主要的生命形式,具有一定的代谢活性,因此微生物对气候环境的记录就具有一定的不确定性。有关冰川表面和冰川内部的微生物数量和类群变化的影响因素是一些非常复杂的问题,有待于深入研究。

5.3 生物地球化学循环

在世界各地的极端环境如大气层、火山口、深海洋和深冰川中都发现了大量的微生物。而且发现只要有微生物的地方就会存在以微生物为介导的生物化学反应。因此微生物对大气和冰川中的化学物质循环起着重要的作用^[51]。冰芯中的微生物记录有利于对冰川中储存的生物有机碳含量的分析,为评价冰川对地球碳库的贡献上提供重要的依据。如果冰芯原位中的微生物存在活性,有必要扩展对地球生物圈的定义^[52]。现在冰芯中记录的化学参数的历史变化也不能不考虑到微生物活动的影响^[53]。但是,有关微生物在全球化学物质循环中的作用、对大气层和冰川中地球化学物质含量的贡献还有待进一步研究。

人们已经意识到微生物对冰川的雪融化起着重要的作用^[16,43,44,54]。但是对微生物菌群结构如何影响雪冰融化过程的机制研究还未见详细的报道。我国还没有开展这方面的工作,需要来自各方面的人力和物力的投入。

5.4 生态学和社会经济意义

微生物是冰川生态系统中最主要的生命形式。其菌群结构和数量变化对冰川上的软体动物和昆虫等其它生物的生产力和冰川物质化学和能量平衡起着重要的作用^[7,16,27,31,32],从而对人类社会经济具有重要的意义。

5.5 微生物对冰川局地环境变化的响应机制

尽管微生物在冰川中的分布和生长受到气候环境变化的影响,但是作为主要生命形式的微生物却能够在长期的极端寒冷的冰川环境中发展出新的冷适应机制^[49,55~57]。这些新机制的研究发现对进行宇宙中许多具有相似的极端寒冷和贫瘠环境的星体生命体的探索具有深远的影响。而且研究和开发一些重要的微生物耐冷酶对工农业生产也具有重要的现实意义。

5.6 冰川微生物在星际生命探索中的意义

科学家们认为,在地质和地貌类似于地球的星球上也可能存在着生命,生命普遍存在于宇宙中^[58~61]。研究发现,火星两极覆盖有大面冰川,这些冰川与地球极地的冰川极其相似^[62]。伽利略宇宙飞船对木卫二Europa磁场变化的观测结果表明,木卫二产生的地热和潮汐作用是地球海洋的两倍,说明木卫二表面上可能存在海洋^[63]。在木卫二表面3~4km的冰床下面,海洋深度可能达到50~100km^[64,65]。木卫二上的皱褶和冰筏说明,星球表面的地下水可能通过压力推动的潮汐裂缝而到达表面上,这些水为生命的光合作用或其它代谢作用提供了临时的生境^[66,67]。由于爆炸而产生的分子氧、过氧化物、甲醛和其它简单的化学物质为生命

提供了大量碳源和能源^[64],潮汐产生的电和热量也为生物氧化反应提供了充足的能源^[67]。通过研究类似环境的地球上冰川中的微生物及其对极端环境的适应机制将为星际生命探索提供必要的线索。同时一些用于冰川微生物的去污染和防污染的方法以及新技术的开发和应用也同样适用于星际生命研究和预防人类对星际环境污染的研究。

References:

- [1] Castello J D , Rogers S O. Introduction. In: Castello J D , and Rogers S O ed. life in ancient ice. Princeton University Press , Princeton , NJ. 2005 , 1 ~ 4.
- [2] Guijda R T. Cryoconite phenomena on the Greenland Ice Cap in the Thule Area. *The Canadian Geographer* , 1958 ,(12) , 35 ~ 44.
- [3] Grongaard A , Pugh P J A , and McInnes S J. Tardigrades and other cryoconite biota on the Greenland Ice Sheet. *Zoologischer Anzeiger* , 1999 , (238) , 211 ~ 214.
- [4] Kol E and Flint E A. Algae in green ice from the Balleny islands , Antarctica. *New Zeal. J. Bot.* , 1968 , 6:249 ~ 261.
- [5] Abyzov S S , Bobin N E , and Kudriashov B B. Microbiological analysis of glacial series of central Antarctica. *Biol. Bull. Acad. Sci. USSR* , 1979 , 6: 828 ~ 836.
- [6] Hoham R W , Roemer S C , Mullet J E. The life history and ecology of the snow algae *Chloromonas brevispina* comb. Nov. (Chlorophyta , Volvocales) . *Phycologia* , 1979 , 18 : 55 ~ 70.
- [7] Ling H U. Snow algae of the Windmill Island region , Antarctica. *Hydrobiologia* , 1996 , 336 : 99 ~ 106.
- [8] Yoshimura Y , Kohshima S , Ohtani S. A community of snow algae on a Himalayan glacier : change of algal biomass and community structure with altitude. *Arctic , Antarctic , and Alpine Reseach* , 1997 , 29 : 126 ~ 137.
- [9] Dancer S J , Shears P , Platt D J. Isolation and characterization of coliforms from glacial ice and water in Canada 's High Arctic. *Journal of Applied Microbiology* , 1997 , 82 : 597 ~ 609.
- [10] Abyzov S S , Mitskevich I N , Poglazova M N. The Microflora of Deep Horizons of the Central Antarctic Ice Sheet. *Mikrobiologiya* , 1998 , 67(4) : 547 ~ 555.
- [11] Takeuchi N , Kohshima S , Fujita K. Snow algae community on a Himalayan glacier , Gacier AX010 East Nepal : Relationship with glacier summer mass balance. *Bulletin of Glacier Research* , 1998 , 16 : 43 ~ 50.
- [12] Willerslev E , Hansen A J , Christensen B , et al. Diversity of Holocene life forms in fossil glacier ice. *Proceedings of the National Academy of Sciences , USA* , 1999 , 96 : 8017 ~ 8021.
- [13] Castello J D , Rogers S O , Starmer W T , et al. Detection of tomato mosaic tobamovirus RNA in ancient glacial ice. *Polar Biology* , 1999 , 22 : 207 ~ 212.
- [14] Christner B C , Mosley-Thompson E , Thompson L G , et al. Recovery and identification of viable bacteria immured in glacier ice. *Icarus* , 2000 , 144 : 479 ~ 485.
- [15] Zhang XJ , Ma XJ , Yao TD , et al. Diversity of 16S rDNA and environmental factor affecting microorganisms in Malan ice core. *Chinese Science Bulletin* , 2003 , 48 : 947 ~ 957.
- [16] Takeuchi N , Kohshima S. A snow algal community on Tyndall Gacier in the southern Patagonia Icefield , Chile. *Arctic , Antarctic , and Alpine Research* , 2004 , 36(1) : 92 ~ 99
- [17] Takeuchi N. The altitudinal distribution of snow algae on an Alaska glacier (Gulkana Glacier in the Alaska Range) , *Hydrological Processes* , 2001 , 15 (18) : 3447 ~ 3459.
- [18] Mataloni G , Tesolini G. A preliminary survey of cryobiontic algal communities from Cierva Point (Antarctic Peninsula) . *Antarctic Science* , 1997 , 9 : 250 ~ 258.
- [19] Yao T , Xiang S , Zhang X , et al. Microorganisms in the Malan ice core and their relation to climatic and environmental changes. *Gobal Biogeochemical Cycle* . 2006 , 20 , GB1004 , doi:10.1029/2004GB002424.
- [20] Ma L , Catranis C , Starmer W T , et al. Revival and characterization of fungi from ancient polar ice. *Mycologist* , 1999 , 13 : 70 ~ 73.
- [21] Abyzov S S. Microorganisms in the Antarctic ice. In: Friedman E I ed. *Antarctic Microbiology*. John Wiley & Sons , Inc. New York , 1993 , 634.
- [22] Catranis C , and Starmer W T. Microorganisms entrapped in glacial ice. *Antarctic Journal of the United States* , 1991 , 26 : 234 ~ 236.
- [23] Ma L , Rogers S O , Catranis C , et al. Detection and characterization of ancient fungi entrapped in glacial ice. *Mycologia* , 2000 , 92 : 286 ~ 295.
- [24] Xiang S R , Yao T D , An L Z , et al. 16S rRNA Sequences and differences in the bacteria recovered at increasing depths from the Muztag Ata Gacier. *Applied and Environmental Microbiology* , 2005 , 71(8) : 4619 ~ 4627.
- [25] Brinkmeyer R , Knittel K , Jügens J , et al. Diversity and structure of bacterial communities in arctic versus Antarctic pack ice. *Applied and Environmental Microbiology* , 2003 , 69 : 6610 ~ 6619.
- [26] Kohshima S. A novel cold-tolerant insect found in a Himalayan glacier. *Nature* , 1984 , 310 : 225 ~ 227.
- [27] Kohshima S. Patagonian glaciers as insect habitats. In: Nakajima K ed. *Gaciological studies in Patagonia Northern Icefield 1982 ~ 1984*. Kyoto : Data Center for Gaciological Research. Japanese Society of Snow and Ice , 1985 , 94 ~ 99.
- [28] Kohshima S. Glacial biology and biotic communities. In: Kawano S , Connell J H , and Hidaka T ed. *Evolution and Coadaptation in Biotic Communities*. Kyoto : Faculty of Science , Kyoto University , 1987 , 77 ~ 92.
- [29] Ling H U , Seppelt R D. Snow algae of the Windmill Islands , continental Antarctica : *Mesotaenium berggrenii* (Zygnematales , Chlorophyta) , the alga of gray snow. *Antarctic Science* , 1990 , 2 : 143 ~ 148.
- [30] Shiraiwa S , Kohshima S , Uemura R , et al. High net accumulation rates at the Southern Patagonia Icefield revealed by analysis of a 45. 97m long ice core. *Annals of Gaciology* , 2002 , 35 : 85 ~ 90.
- [31] Watanabe O , Takenaka S , Iida H , et al. First results from Himalayan Gacier Boring Project in 1981 ~ 1982. *Bulletin of Gaciological Research* , 1984 , 2 : 7 ~ 23.
- [32] Hoham R W , Yatsko C P , Germain L , et al. Recent discoveries of snow algae in upstate New York and Quebec Province and preliminary reports on related snow chemistry. *Proceedings 46th Annual Eastern Snow Conference* , 1989 , 196 ~ 200.
- [33] Xie S C , Yao T D , Kang S C , et al. Climatic and environmental implications from organic matter in *Dasuopo glacier* in Xixabangma in Qinghai-Tibetan

- Plateau. *Science in China (Series D)*, 1999, 42(4) : 383 ~ 391.
- [34] Xie S C, Yao T D, Kang S C, et al. Geochemical analyses of a Himalayan snowpit profile: implications for atmospheric pollution and climate. *Organic Geochemistry*, 2000, 31: 15 ~ 23.
- [35] Richardson S G, Salisbury F B. Plant responses to the light penetrating snow. *Ecology*, 1977, 58: 1152 ~ 1158.
- [36] Yoshimura Y, Kohshima S, Takeuchi N, et al. Himalayan ice-core dating with snow algae. *Journal of Glaciology*, 2000, 46: 335 ~ 340.
- [37] Yao T D, Xiang S R, Zhang X J, et al. Microbiological characteristics recorded by Manlan and Puruogangri ice core. *Quaternary Science*, 2003, 23: 193 ~ 199.
- [38] Xiang S R, Yao T D, An L Z, et al. Vertical quantitative and dominant population distribution of the bacteria isolated from the Muztagata Ice Core. *Science in China (Series D)*, 2005, 35(3): 252 ~ 262.
- [39] Xiang S R, Yao T D, Wu G J, et al. Deposition properties of the bacterial populations in the Muztag Ata Ice Core. *Quaternary Science*, 2006, 26(2): 185 ~ 191.
- [40] Goodman D. Ecological investigations of ice worms on Casement Glacier, Southeastern Alaska. *The Ohio State University Research Foundation, Institute of Polar Studies Report*, 1971, 39: 59.
- [41] Kikuchi Y Gaciella. A new genus of freshwater *Canthocampyidae* (Copepoda Harpacticoida) from a glacier in Nepal, Himalayas. *Hydrobiologia*, 1994, 292: 59 ~ 66.
- [42] Aitchison C W. The effect of snow cover on small animals. In: Jones H G, Pomeroy J W, Walker D A, et al. eds. *Snow Ecology*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001. 229 ~ 265.
- [43] Kohshima S, Seko K, Yoshimura Y. Biotic acceleration of glacier melting in Yala Glacier, Langtang region, Nepal Himalaya. *Snow and Glacier Hydrology (Proceeding of the Kathmandu Symposium, November 1992)*, IAHS Publication, 1993, 218: 309 ~ 316.
- [44] Thomas W H, Duval B. Sierra Nevada, California, U.S.A., snow algae: snow albedo changes, algal-bacterial interrelationships, and ultraviolet radiation effects. *Arctic and Alpine Research*, 1995, 27: 389 ~ 399.
- [45] Rao V C, Melnick J L. Environmental virology. In: Cole J A, Knowles C J, Schlessinger D eds. *Aspects of Microbiology*. Washington, DC: American Society for Microbiology, 1986.
- [46] Albert B. Human enteric viruses in the water environment: a minireview. *International Microbiology*, 1998, 1: 191 ~ 196.
- [47] Fritsen C H, Adams E E, McKay C M, et al. Permanent ice covers of the McMurdo Dry Valley Lakes, Antarctica: Liquid water content. Priscu J C ed. *Ecosystem Dynamics in a Polar Desert: The McMurdo Dry Valleys, Antarctica*. Antarctic Research Series, 1998, 72: 269 ~ 280.
- [48] Priscu J C, Adams E E, Lyons W B, et al. Geomicrobiology of subglacial ice above Lake Vostok, Antarctica. *Science*, 1999, 286: 2141 ~ 2144.
- [49] Price P B. A habitat for psychrophiles in deep Antarctic ice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2000, 97: 1247 ~ 1251.
- [50] Skidmore M L, Foght J M, Sharp M J. Microbial Life beneath a High Arctic Glacier. *Applied and Environmental Microbiology*, 2000, 66(8): 3214 ~ 3220.
- [51] Sharp M, Parkes J, Cragg B, et al. Widespread bacterial populations at glacier beds and their relationship to rock weathering and carbon cycling. *Geology*, 1999, 27: 107 ~ 110.
- [52] Priscu J C, Fritsen C H, Adams E E, et al. Perennial Antarctic Lake Ice: An Oasis for Life in a Polar Desert. *Science*, 1998, 280: 2095 ~ 2098.
- [53] Miteva V I, Sheridan P P, Brenchley J E. Phylogenetic and physiological diversity of microorganisms isolated from a deep Greenland glacier ice core. *Applied and Environmental Microbiology*, 2004, 70 (1): 202 ~ 213.
- [54] Wharton R A Jr, Vinyard W C, Parker B C, et al. Algae in cryonite holes on Canada Glacier in southern Victoria Land, Antarctica. *Phycologia*, 1981, 20: 208 ~ 211.
- [55] Berger F, Morellet N, Menu F, et al. Cold shock and cold acclimation proteins in the psychrotrophic bacterium *Arthrobacter globiformis* SI55. *Journal of Bacteriology*, 1996, 178: 2999 ~ 3007.
- [56] Paroff J M, Thammavong B, Gueguen M, et al. Cold stress responses in mesophilic bacteria. *Cryobiology*, 1998, 36: 75 ~ 83.
- [57] Thieringer H A, Jones P G, Inouye M. Cold shock and adaptation. *Bio. Essays*, 1998, 20: 49 ~ 57.
- [58] Chamot D, Magee W C, Yu E, et al. A cold shock-induced cyanobacterial RNA helicase. *Journal of Bacteriology*, 1999, 181: 1728 ~ 1732.
- [59] McKay C P. The deep biosphere: lessons for planetary exploration. In: Fredrickson J K, Fletcher M eds. *Subsurface Microbiology and Biogeochemistry*, Wiley-Liss Inc, 2001. 315 ~ 327.
- [60] Zolensky M E, Robnar R J, Gibson E K Jr, et al. Asteroidal water within fluid inclusion-bearing halite in an H5 chondrite, Monahans (1998). *Science*, 1999, 285: 1377 ~ 1379.
- [61] Makuch D S, Grinspoon D H, Abbas O, et al. A Sulfur-Based Survival Strategy for Putative Phototrophic Life in the Venusian Atmosphere. *Astrobiology*, 2004, 4(1): 11 ~ 18.
- [62] Budd W F, Janssen D, Leach J H I, et al. The north polar ice cap of Mars as a steady-state system. *Polarforsch*, 1986, 56: 43 ~ 63.
- [63] Kivelson M G, Khurana K K, Russell C T, et al. Galileo magnetometer measurements: a stronger case for a subsurface ocean at Europa. *Science*, 2000, 289: 1340 ~ 1343.
- [64] Chyba C F, Hand K P. Life without photosynthesis. *Science*, 2001, 292: 2026 ~ 2027.
- [65] Turtle E P, Pierazzo E. Thickness of an Europan ice shell from impact crater simulations. *Science*, 2001, 294: 1326 ~ 1328.
- [66] Gaidos E J, Nimmo F. Tectonics and water on Europa. *Nature*, 2000, 405: 637.
- [67] Greenberg R, Geissler P, Tufts B R, et al. Habitability of Europa's crust: the role of tidal tectonic processes. *J. Geophys. Res.*, 2000, 105: 17551 ~ 17562.

参考文献:

- [37] 姚檀栋, 向述荣, 张晓君, 等. 马兰和普若岗日冰芯记录的微生物学特征. *第四纪研究*, 2003, 23: 193 ~ 199.
- [38] 向述荣, 姚檀栋, 安黎哲, 等. 慕士塔格冰芯可培养细菌的数量分布和主要菌群随深度的变化. *中国科学 (D辑)*, 2005, 35 (3): 252 ~ 262.
- [39] 向述荣, 姚檀栋, 邬光剑, 等. 慕士塔格冰芯纪录的细菌菌群的沉积特征. *第四纪研究*, 2006, 26(2): 185 ~ 191.