

古菌研究进展

邓 霏 (天水师范学院生物工程与技术学院, 甘肃天水 741000)

摘要 从古菌的发现出发, 综述古菌的分类、分布、系统进化关系、研究方法及现状, 分析古菌发展存在的一些问题, 对今后古菌发展的方向进行展望。

关键词 古菌; 分类; 研究方法

中图分类号 X 172 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2018)28-0011-04

Research Progress of Archaea

DENG Fei (College of Bioengineering and Technology, Tianshui Normal University, Tianshui, Gansu 741000)

Abstract Based on finding of archaea, and the classification, the distribution, the phylogenetic relationship, research methods and current research situation were summarized. Problems of archaea development were analyzed, and the future development direction was proposed.

Key words Archaea; Classification; Research methods

古菌以其既不同于细菌也有别于真核生物的特点, 在全球的生物地球化学作用中扮演着不可替代的角色。古菌研究对阐明生命运动的基本规律, 揭示生命起源和物种进化, 生物与生物、生物与环境的相互作用具有重要意义。

1 古菌的发现

多年以来, 人们认为地球上的生命形式只分为原核生物和真核生物。但在后续的研究过程中, 人们从火山口、盐湖等高热、高盐、缺氧等极端环境下分离得到一些微生物, 这些微生物中包含大量产甲烷的微生物, 当时的科学家认为这些微生物可能是产甲烷的细菌, 但发现这些微生物与已知的细菌有本质的区别。1977 年 Woese 等^[1]提出的 16S rRNA 生命树将这些微生物划归为新的生命类型——archaeobacteria。他在比较了 3 类生物的小亚基核糖体 RNA 序列后, 发现三域生物间的序列相似性都低于 60%, 而域内的序列相似性高于 70%^[2], 因而认为生命是由细菌域 (Bacteria)、真核生物域 (Eucarya) 和古菌域 (Archaea) 组成, 并在 1990 年首次提出三域学说, 把自然界的生物分成不同的三大领域, 并把 archaeobacteria 改名为 archaea, 正式提出古菌概念^[3]。

作为三域之一的生物, 古菌有着特殊的性质。古菌细胞壁不含肽聚糖, 细胞骨架由蛋白质或假肽聚糖构成, 细胞膜由甘油分子和支链烃以醚键相连。古菌虽与细菌同为原核生物, 但却与真核生物在进化树上具有更近的亲缘关系。例如, 在遗传信息传递方面, 古菌具有明显的真核生物特征。但在代谢过程中, 如产能等方面却与细菌相似^[4]。

古菌不仅存在于高温、高盐、缺氧、强酸、强碱等极端环境, 也广泛存在于湖泊、海洋以及土壤等各种普通环境中, 且含量巨大^[5-6], 在全球地球化学循环中发挥着重要作用。例如海洋沉积物中的厌氧产甲烷古菌可将有机物降解为甲烷, 对于海底甲烷的产生、存贮、转化甚至全球气候和全球碳循环等都有着不可估量的影响^[7]。海洋浮游古菌能够利用可溶性无机碳作为碳源^[8-9], 进而影响海洋碳循环。此外, 有

数据显示, 在某些海洋和土壤环境中, 氨氧化古菌 (ammonia-oxidizing archaea, AOA) 数量远大于氨氧化细菌 (ammonia-oxidizing bacteria, AOB)^[10-14], 在 N 循环中的作用更大。在多数已发现的海洋沉积物厌氧甲烷氧化环境中, 硫酸盐的降解和甲烷的氧化有密切关系^[15], 硫酸盐还原菌和甲烷氧化古菌可形成集团在对硫酸盐进行还原的同时对甲烷进行氧化^[16]。

2 古菌的分类、分布及其系统进化关系

根据 16S rDNA 序列将古菌分为 5 个不同的门类: 奇古菌门^[17] (Thaumarchaeota)、广古菌门 (Euryarchaeota)、泉古菌门 (Crenarchaeota)、纳古菌门 (Nanoarchaeota)^[18] 和初生古菌门 (Korarchaeota)^[19-20]。目前发现的主要类群为奇古菌、广古菌和泉古菌。初生古菌和纳古菌目前均只发现 1 个种^[19-20]。

与其他 4 个类群相比, 广古菌 (Euryarchaeota) 多样性比较丰富, 分布极其广泛。主要包括一些产甲烷菌 (methanogens)、嗜热菌 (thermophiles) 和极端嗜盐菌 (halophiles)。研究表明, 在浅水环境中, 广古菌的多样性和丰度更大^[21-22]。广古菌中的一些嗜热古菌、产甲烷古菌、极端嗜盐古菌等都是可培养的古菌类群。

泉古菌 (Crenarchaeota) 最初是在极端环境下发现的一个古菌类群。很长一段时间以来, 泉古菌一直被认为只存在于极端环境中, 绝对厌氧并且依赖硫进行代谢。最初分离的泉古菌也都来源于海底热泉和热液区等地, 但通过 16S rDNA 序列分析后发现, 从低温环境和中温环境中均得到冷适应的泉古菌, 这些序列构成泉古菌的新分支。这类冷适应泉古菌也被认为是地球上数目最大的原核生物之一。泉古菌的生存环境包括海洋、湖泊沉积物、土壤等。在深水环境中, 泉古菌也是优势类群。近年来, 基于对中温泉古菌基因组学、生理生态特征等的分析显示, 中温泉古菌与泉古菌具有明显不同的特征。2008 年 Brochier-Armanet 等^[17]将中温泉古菌划分为一个新的门——Thaumarchaeota (奇古菌门)。

迄今为止, 纳古菌门 (Nanoarchaeota) 中只发现 1 个种——骑行纳古菌 (Nanoarchaeum equitans), 它是 2002 年科学家在冰岛的热泉口发现的, 专性共生于另一种古菌燃球菌 (Ignicoccus) 上。纳古菌是目前发现的除病毒之外的基因组

最小的生物^[23]。

初生古菌门(Korarchaeota)是用分子生物学手段从美国黄石公园超热环境样品中检测到的一类古菌^[19],目前只通过 FISH 技术检测到它的存在,还未得到纯培养物^[24]。这类古菌在进化上与中温古菌比较接近,但在生物学特性上与嗜热微生物有许多共同点。在古菌系统发育树中,初生古菌位于系统发育树的根部,这是生命热起源理论的又一理论依据^[25]。

古菌的分布受多种因素的影响,特殊环境中往往生存着一些特殊类型的古菌。已有研究表明,高盐、高压、低温、冷泉、深海热液口或低营养等特殊的生境中生活着许多特殊的古菌^[26]。除这些极端环境之外,非极端环境中的古菌的分布也表现出一定的规律。如王峰等^[27]研究表明,西太平洋深海沉积物中古菌有明显的垂直分布特点;Hu 等^[28]研究表明,中国南海浮游泉古菌的丰度和群落结构随着海洋深度的变化呈现出有规律的变化趋势;Cruz-Martínez 等^[29]研究表明,不同季节降雨量的不同影响土壤古菌群落结构的变化。除上述因素外,环境中含氧量^[30]、海水盐度^[31]、原位水文、潮汐、波浪等^[32]也能影响相应环境中古菌的多样性。

3 古菌研究方法

目前,由于对古菌分离培养需要的温度、盐度、碳源、pH、是否需要生长因子以及所需生长因子的种类、是否需要与其他微生物共培养等都不是十分清楚,得到的古菌纯培养物十分稀少,因此需要借助不同的研究方法对古菌进行研究。目前,常用的研究方法主要包括以下几种。

3.1 原位研究 原位研究是实验室最初加压等条件不成熟时常用的研究方法。试验时,可以预先用同位素进行标记,从而对不同位置及不同置入底物等条件下古菌生长机制进行研究^[33]。虽然目前实验室条件有长足的进展,但由于原位研究的特殊性,仍然是海洋古菌尤其是深海古菌研究的一种常用手段。

3.2 脂类结构研究 脂类是细胞膜的骨架成份,细胞膜将胞内物质与外界环境分隔开来,使单细胞生物形成一个微小的、独立的、相对稳定的系统。由于古菌的脂类结构相当稳定,所以脂类结构研究也是古菌研究的重要方法之一^[5]。古菌之所以能够在高温、强酸、碱等条件下生存,是因为古菌脂类侧链的特殊结构。细菌等常见脂类侧链是以酯键和甘油酸分子相连,而古菌脂类侧链是以非常稳定的醚键与甘油酸分子相连,正是这种稳定的结构使得古菌死亡后其碳骨架还可以长期保存,通过测定古菌脂类结构即可揭示无法培养古菌的种类、分布以及演化等信息^[34]。

3.3 克隆文库的构建 克隆文库的构建是对样品中古菌的 16S rRNA 基因或相应的功能基因进行扩增,再将扩增纯化后的产物连接到载体上转入受体细胞,通过选择性培养后,对已插入的目的片段进行大量扩增,再通过测序、数据库比对等确定样品中古菌的系统发育地位。克隆文库可以很好地解决样品中古菌难培养或者含量非常低的问题,但由于其繁琐耗时,难以对古菌群落结构的动态变化进行实时监测。

3.4 指纹图谱技术 常见的指纹图谱技术包括限制性片段长度多态性分析(restriction fragment length polymorphism, RFLP)、末端限制性片段长度多态分析(T-RFLP)、变性梯度凝胶电泳(denaturing gradient gel electrophoresis, DGGE)以及温度梯度凝胶电泳(temperature gradient gel electrophoresis, TGGE)等。RFLP 技术是根据限制性核酸内切酶对不同 DNA 的序列进行特异性切割,得到不同长度和数量的 DNA 片段,再通过高分辨率的电泳得到特异电泳图谱,对不同酶切带型的序列进行测序分析,从而了解样品包含的古菌群落信息。T-RFLP 是在 RFLP 的基础上发展来的,二者的不同在于 T-RFLP 在 PCR 引物的末端引入 1 个或 2 个荧光标记物质。与 RFLP 相比,T-RFLP 可直接对混合的 PCR 产物进行酶切,且灵敏度更高,可以快速得到准确的数据化结果^[35]。这 2 种方法在环境微生物多样性检测及群落结构的研究中已得到广泛应用。DGGE 是指在尿素和甲酰胺等变性剂形成的连续变性梯度的凝胶中,加入双链的短片段 PCR 产物,不同 G+C 含量的 DNA 在相应浓度变性剂下部分解链,分子构象发生改变,从而影响其电泳迁移率,在凝胶中形成位置不同的谱带。因此,利用 DGGE 可以直接观察不同样品中古菌的多样性,也可从凝胶上切下谱带,通过测序分析样品中古菌的系统进化关系。TGGE 的方法基本类似于 DGGE,不同之处是利用温度梯度将不同 G+C 含量的 DNA 加以区分。目前,DGGE 和 TGGE 技术已经广泛应用于微生物生态学的研究^[36],研究内容包括微生物的群落结构及随环境变化的动态变化、寻找环境中新的特异微生物、比较不同环境中微生物群落结构的差异等。

3.5 高通量测序技术 高通量测序技术也称第 2 代测序技术或深度测序技术。与普通测序技术相比,高通量测序技术可获得海量数据,偏耗性低,运行成本也相对较低,理论上可以测出样品中全部的微生物。目前,广泛应运于环境样品微生物测序的方法主要有 Roche 的 454、Illumina 的 Solexa 和 Life technologies 的 SOLiD、Ion Torrent 等^[37]。Roche 的 454 测序读长较长,错误率也相对较低(仅为 0.38%),但运行成本高^[38]。Illumina 的 Solexa 技术通量大,单位成本低,错误率也很低(HiSeq 和 MiSeq 测序平台的错误率分别为 0.26% 和 0.80%)^[39]。虽然 Illumina 测序技术的单位读长相对较短,但目前已经通过双向测序(PE)可以达到 2×250 bp,并且有望达到 2×400 bp。Life technologies 技术的突出优点是成本低,但其错误率较其他 2 种测序技术高,达到 1.71%^[40],目前该技术的应用范围也较其他 2 种技术小。高通量测序技术突破传统培养方法的局限性,也帮助研究者跨过了克隆文库这一繁琐耗时的步骤,减少试验过程的偏差,通过后续生物信息学分析,能够快速高效完成测序任务。目前,高通量测序技术已被广泛应用于各种环境微生物群落的研究中,如耕地土壤^[41]、南极苔原土壤^[42]、海水^[43]、人类消化道^[44]以及海洋沉积物等环境^[45-47]。

4 古菌主要研究成果

随着分子生物学技术的不断进步和一些大型数据库的

建立,如 GenBank、RDP (ribosomal RNA data base project)、Silva、Greengene 等,以及一些分析软件的涉入,古菌 16S rRNA 基因及功能基因等方面的资料不断完善,这些都为古菌研究提供了基础数据^[48]。目前,国际上对古菌的研究已取得许多重要的进展,同时也纠正了某些认识上的错误。例如,过去很长一段时间,人们认为海洋古菌只存在于 3 个特定的生境中:深海火山口、缺氧沉积物和高盐海区,但随着研究的不断深入,发现古菌虽受一定环境的制约,但其分布却是极其广泛的。

目前,国际上对古菌的研究主要集中在以下 3 个方面:一是极端环境下某些特殊古菌的研究。极端环境下的微生物是一个潜在的宝库,它们独特的基因组成、蛋白质结构以及细胞组分等都有可能对人类的生生活产生重大影响。例如 1997 年 Michels 等^[49]研究指出,*Methanococcus jannaschii* (一种深海嗜热嗜压菌)能够产生嗜压蛋白酶,当压力增加至 500 个大气压时,该酶催化反应速率提高 3.4 倍,热稳定性提高 2.7 倍。二是古菌在地球化学循环中所起的作用。例如,海洋沉积物中的厌氧产甲烷古菌可将有机物降解为甲烷,对于海底甲烷的产生、存贮、转化甚至全球气候和碳循环等都有着不可估量的影响^[7]。三是古菌群落结构与环境特征的相关关系。目前,虽然古菌群落与生物地球化学因素、沉积特点、地质事件等之间的关系尚不明确,但越来越多的研究表明,典型的古菌群落都反应出对特殊小生境的适应。例如在巴布亚新几内亚东北部高温、高盐的热液口环境中,古菌的群落结构与这种热液沉积物的环境非常一致^[50]。日本海沟沉积物中的古菌群落结构也很符合这一地区沉积物孔隙大、渗透性强的特点^[51]。

对功能性古菌——氨氧化古菌的研究也得到长足发展。长久以来,氨氧化细菌(AOB)被公认为是氨氧化过程的主要驱动者。2004 年,Venter 等^[52]用鸟枪法对马尾藻海中的宏基因组进行测序分析表明,海水中存在泉古菌的氨单加氧酶基因(ammonia monooxygenase, AMO)序列,首次提出海洋中某些泉古菌可能具有氨氧化的能力。2005 年,Könneke 等^[53]从海水中分离出一株具有 *amoA* 基因的奇古菌门的亚硝化侏儒菌(*Nitrosopumilus maritimus*),该菌株以氨为唯一能源物质进行自养生长,Francis 等^[54]将这类泉古菌命名为氨氧化古菌。后续的研究发现,*amoA* 基因不只存在于海水环境中,土壤泉古菌中也存在 *amoA* 基因,有可能驱动土壤氨氧化过程^[55]。2006 年,Leininger 等^[14]报道了土壤中氨氧化古菌可能是氨氧化细菌的 3 000 倍之多。此后陆续有研究报道海水^[13]、农业土壤^[56]、酸性茶园^[57]等不同环境中氨氧化古菌 *amoA* 基因的拷贝数远大于氨氧化细菌,在氮循环过程中可能扮演着比氨氧化细菌更重要的角色。根据氨氧化古菌 *amoA* 基因序列和所处的生态环境,可将氨氧化古菌大致分为 3 类:陆地土壤/淡水沉积物氨氧化古菌群、海水/海洋沉积物氨氧化古菌群以及嗜高温环境氨氧化古菌群^[58-59]。目前,已在许多生境中发现氨氧化古菌的存在,这些生境包括海洋沉积物^[60]、海水^[54]、旱地红壤^[61]、湿地^[62]以

及根际^[63]等。总之,这些发现都证明氨氧化古菌的广泛存在及其在生物地球化学氮循环中可能起到举足轻重的作用。

5 古菌研究存在的问题及其展望

5.1 古菌纯培养物的获得 古菌纯培养物的获得仍是古菌研究发展的瓶颈问题^[5]。由于人们对于古菌的培养条件还在摸索中,得到的纯培养物特别稀少。如果能得到较多的古菌纯培养物,就能够为 16S rDNA 测序和脂类分析提供标准依据,古菌研究将会进入一个崭新阶段。为了更早地摸清古菌纯培养的条件,要在现有条件下,尽可能多的了解古菌的生存环境及条件,找到控制不同古菌生长的最有利因素。

5.2 分子生物学技术有待发展 分子生物学技术的发展为古菌的研究提供了很大的便捷,但是分子生物学技术在古菌研究上仍然存在许多缺陷。首先,核酸提取过程中部分细胞可能未完全裂解。其次,所设计的引物往往会漏掉所检测样品中的某些种类,即便是通用引物也可能存在片面性。再次,探针的设计,一般而言,探针具有物种特异性,是根据试验者预期的种属来设计的,这就意味着会忽略 PCR 产物的许多成分,很难兼顾到一些不为人知的种类。最后,人们往往会选择一定长度的 PCR 产物,这也不可避免地会遗失许多数据;并且模板的序列不同,克隆的效率也不同,比如低 G+C 含量的模板的克隆效率大大高于高 G+C 含量的模板,这就不可避免地会掩盖某些模板特性,甚至产生较大的错配、误配^[64]。

尽管分子生物学技术存在诸多不足,但与传统试验方法相比,分子生物技术仍具有更大的精确度和适应性,相信不久的将来,随着试验方法的改进和科技工作者经验及数据的累积,分子生物学技术在古菌研究领域将扮演越来越重要的角色。

参考文献

- [1] WOESSE C R, FOX G E. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: The primary kingdoms [J]. Proceedings of the national academy of sciences, 1977, 74(11): 5088-5090.
- [2] WOESSE C R. Bacterial evolution [J]. Microbiological reviews, 1987, 51(2): 221-271.
- [3] WOESSE C R, KANDLER O, WHEELIS M L. Towards a natural system of organisms: Proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya [J]. Proc Natl Acad Sci, 1990, 87(6): 4576-4579.
- [4] 焦念志. 海洋微生物生态学 [M]. 北京: 科学出版社, 2006.
- [5] 李曙光, 皮昀丹. 古菌研究及其展望 [J]. 中国科学技术大学学报, 2007, 37(8): 830-838.
- [6] KARNER M B, DELONG E F, KARL D M. Archaeal dominance in the mesopelagic zone of the Pacific Ocean [J]. Nature, 2001, 409(6819): 507-510.
- [7] KVENVOLDEN K A. Potential effects of gas hydrate on human welfare [J]. Proceedings of the national academy of sciences, 1999, 96(7): 3420-3426.
- [8] WUCHTER C, SCHOUTEN S, BOSCHER H T, et al. Bicarbonate uptake by marine Crenarchaeota [J]. FEMS Microbiology Letters, 2003, 219(2): 203-207.
- [9] HERNDL G J, REINTHALER T, TEIRA E, et al. Contribution of Archaea to total prokaryotic production in the deep Atlantic Ocean [J]. Appl Environ Microbiol, 2005, 71(5): 2303-2309.
- [10] AGOGUÉ H, BRINK M, DINASQUET J, et al. Major gradients in putative nitrifying and non-nitrifying Archaea in the deep North Atlantic [J]. Nature, 2008, 456(7223): 788-791.
- [11] BEMAN J M, POPP B N, FRANCIS C A. Molecular and biogeochemical evidence for ammonia oxidation by marine Crenarchaeota in the Gulf of California [J]. The ISME Journal, 2008, 2(4): 429-441.
- [12] DANG H Y, LI J, ZHANG X, et al. Diversity and spatial distribution of *amoA*-encoding archaea in the deep-sea sediments of the tropical West Pacific Continental Margin [J]. Journal of applied microbiology, 2009, 106

- (5):1482-1493.
- [13] KALANETRA K M, BANO N, HOLLIBAUGH J T. Ammonia-oxidizing Archaea in the Arctic Ocean and Antarctic coastal waters[J]. *Environmental microbiology*, 2009, 11(9): 2434-2445.
 - [14] LEININGER S, URICH T, SCHLOTTER M, et al. Archaea predominate among ammonia-oxidizing prokaryotes in soils[J]. *Nature*, 2006, 442(7104): 806-809.
 - [15] 王淑芳. 深海热液口硫化物及沉积物微生物多样性及其与环境相互关系研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2008.
 - [16] VALENTINE D L. Biogeochemistry and microbial ecology of methane oxidation in anoxic environments: A review[J]. *Antonie van Leeuwenhoek*, 2002, 81(1/2/3/4): 271-282.
 - [17] BROCHIER-ARMANET C, BOUSSAU B, GRIBALDO S, et al. Mesophilic Crenarchaeota; Proposal for a third archaeal phylum, the Thaumarchaeota[J]. *Nature reviews microbiology*, 2008, 6(3): 245-252.
 - [18] BROCHIER C, GRIBALDO S, ZIVANOVIC Y, et al. Nanoarchaea: Representatives of a novel archaeal phylum or a fast-evolving euryarchaeal lineage related to Thermococcales? [J]. *Genome biology*, 2005, 6(5): 1-10.
 - [19] BARNES S M, DELWICHE C F, PALMER J D, et al. Perspectives on archaeal diversity, thermophily and monophyly from environmental rRNA sequences[J]. *Proceedings of the national academy of sciences*, 1996, 93(17): 9188-9193.
 - [20] AUCHTUNG T A, TAKACS-VESBACH C D, CAVANAUGH C M. 16S rRNA phylogenetic investigation of the candidate division "Korarchaeota"[J]. *Appl Environ Microbiol*, 2006, 72(7): 5077-5082.
 - [21] MASSANA R, MURRAY A E, PRESTON C M, et al. Vertical distribution and phylogenetic characterization of marine planktonic Archaea in the Santa Barbara Channel[J]. *Appl Environ Microbiol*, 1997, 63(1): 50-56.
 - [22] VETRIANI C, JANNASCH H W, MACGREGOR B J, et al. Population structure and phylogenetic characterization of marine benthic archaea in deep-sea sediments[J]. *Appl Environ Microbiol*, 1999, 65(10): 4375-4384.
 - [23] HUBER H, HOHN M J, RACHEL R, et al. A new phylum of Archaea represented by a nanosized hyperthermophilic symbiont[J]. *Nature*, 2002, 417(6884): 63-67.
 - [24] ELKINS J G, PODAR M, GRAHAM D E, et al. A korarchaeal genome reveals insights into the evolution of the Archaea[J]. *Proceedings of the national academy of sciences*, 2008, 105(23): 8102-8107.
 - [25] DELONG E F. Archaea in coastal marine environments[J]. *Proceedings of the national academy of sciences*, 1992, 89(12): 5685-5689.
 - [26] 陶诗. 东海陆架表层沉积物微生物多样性及群落结构研究[D]. 舟山: 浙江海洋学院, 2014.
 - [27] 王峰, 萨仁高娃, 李铁刚, 等. 西太平洋深海沉积物古菌多样性垂直分布[J]. *地质学报*, 2010, 84(8): 1105-1111.
 - [28] HU A Y, JIAO N Z, ZHANG C L. Community structure and function of planktonic Crenarchaeota: Changes with depth in the South China Sea[J]. *Microbial ecology*, 2011, 62(3): 549-563.
 - [29] CRUZ-MARTÍNEZ K, SUTTLE K B, BRODIE E L, et al. Despite strong seasonal responses, soil microbial consortia are more resilient to long-term changes in rainfall than overlying grassland[J]. *The ISME Journal*, 2009, 3(6): 738-744.
 - [30] ZAIKOVA E, WALSH D A, STILWELL C P, et al. Microbial community dynamics in a seasonally anoxic fjord: Saanich Inlet, British Columbia[J]. *Environmental microbiology*, 2010, 12(1): 172-191.
 - [31] LIU J W, YU S L, ZHAO M X, et al. Shifts in archaeoplankton community structure along ecological gradients of Pearl Estuary[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2014, 90(2): 424-435.
 - [32] DANG H Y, ZHANG X X, SUN J, et al. Diversity and spatial distribution of sediment ammonia-oxidizing crenarchaeota in response to estuarine and environmental gradients in the Changjiang Estuary and East China Sea[J]. *Microbiology*, 2008, 154(7): 2084-2095.
 - [33] 陈秀兰, 张玉忠, 高培基. 深海微生物研究进展[J]. *海洋科学*, 2004, 28(1): 61-66.
 - [34] PANCOST R D, ZHANG C L, TAVACOLI J, et al. Lipid biomarkers preserved in hydrate-associated authigenic carbonate rocks of the Gulf of Mexico[J]. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*, 2005, 227(1): 48-66.
 - [35] 李献梅, 王小芬, 崔宗均. 末端限制性片段长度多态性技术 (T-RFLP) 在微生物群体分析上的应用与技术优化[J]. *中国农业大学学报*, 2009(4): 1-9.
 - [36] SEKIGUCHI H, WATANABE M, NAKAHARA T, et al. Succession of bacterial community structure along the Changjiang River determined by denaturing gradient gel electrophoresis and clone library analysis[J]. *Appl Environ Microbiol*, 2002, 68(10): 5142-5150.
 - [37] 楼骏, 柳勇, 李延. 高通量测序技术在土壤微生物多样性研究中的研究进展[J]. *中国农学通报*, 2014, 30(15): 256-260.
 - [38] LOMAN N J, MISRA R V, DALLMAN T J, et al. Performance comparison of benchtop high-throughput sequencing platforms[J]. *Nature biotechnology*, 2012, 30(5): 434-439.
 - [39] QUAIL M A, SMITH M, COUPLAND P, et al. A tale of three next generation sequencing platforms: Comparison of Ion Torrent, Pacific Biosciences and Illumina MiSeq sequencers[J]. *BMC Genomics*, 2012, 13(1): 1-13.
 - [40] MASON C E, ELEMENTO O. Faster sequencers, larger datasets, new challenges[J]. *Genome Biol*, 2012, 13(3): 1-3.
 - [41] ROESCH L F, FULTHORPE R R, RIVA A, et al. Pyrosequencing enumerates and contrasts soil microbial diversity[J]. *The ISME Journal*, 2007, 1(4): 283-290.
 - [42] 马大卫. 南极苔原土壤细菌群落和酶活性分布特征及其影响因素[D]. 合肥: 中国科学技术大学, 2013.
 - [43] 董逸. 我国黄、东海典型海域微生物群落结构及其与环境变化的关系[D]. 青岛: 中国科学院大学(中国科学院海洋研究所), 2013.
 - [44] GILL S R, POP M, DEBOY R T, et al. Metagenomic analysis of the human distal gut microbiome[J]. *Science*, 2006, 312(5778): 1355-1359.
 - [45] 王玉. 基于 BIPES 分析三种沉积物的微生物群落多样性[D]. 广州: 南方医科大学, 2012.
 - [46] 刘倩倩. 海洋沉积物中细菌的富集分离及三株拟杆菌新物种的多相分类[D]. 济南: 山东大学, 2014.
 - [47] RUFF S E, PROBANDT D, ZINKANN A C, et al. Indications for algae-degrading benthic microbial communities in deep-sea sediments along the Antarctic Polar Front[J]. *Deep sea research part II: Topical studies in oceanography*, 2014, 108: 6-16.
 - [48] 景天爽. 黑潮源区沉积物中古菌多样性及群落结构研究[D]. 青岛: 中国科学院研究生院(海洋研究所), 2012.
 - [49] MICHELS P C, CLARK D S. Pressure-enhanced activity and stability of a hyperthermophilic protease from a deep-sea methanogen[J]. *Appl Environ Microbiol*, 1997, 63(10): 3985-3991.
 - [50] TAKAI K, KOMATSU T, INAGAKI F, et al. Distribution of archaea in a black smoker chimney structure[J]. *Appl Environ Microbiol*, 2001, 67(8): 3618-3629.
 - [51] INAGAKI F, TAKAI K, KOMATSU T, et al. Profile of microbial community structure and presence of endolithic microorganisms inside a deep-sea rock[J]. *Geomicrobiology journal*, 2002, 19(6): 535-552.
 - [52] VENTER J C, REMINGTON K, HEIDELBERG J F, et al. Environmental genome shotgun sequencing of the Sargasso Sea[J]. *Science*, 2004, 304(5667): 66-74.
 - [53] KÖNNEKE M, BERNHARD A E, JOS R, et al. Isolation of an autotrophic ammonia-oxidizing marine archaeon[J]. *Nature*, 2005, 437(7058): 543-546.
 - [54] FRANCIS C A, ROBERTS K J, BEMAN J M, et al. Ubiquity and diversity of ammonia-oxidizing archaea in water columns and sediments of the ocean[J]. *Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America*, 2005, 102(41): 14683-14688.
 - [55] TREUSCH A H, LEININGER S, KLETZIN A, et al. Novel genes for nitrite reductase and Amo-related proteins indicate a role of uncultivated mesophilic crenarchaeota in nitrogen cycling[J]. *Environmental microbiology*, 2005, 7(12): 1985-1995.
 - [56] JIA Z, CONRAD R. Bacteria rather than Archaea dominate microbial ammonia oxidation in an agricultural soil[J]. *Environmental microbiology*, 2009, 11(7): 1658-1671.
 - [57] YAO H, GAO Y, NICOL G W, et al. Links between ammonia oxidizer community structure, abundance, and nitrification potential in acidic soils[J]. *Appl Environ Microbiol*, 2011, 77(13): 4618-4125.
 - [58] PROSSER J I, NICOL G W. Relative contributions of archaea and bacteria to aerobic ammonia oxidation in the environment[J]. *Environmental microbiology*, 2008, 10(11): 2931-2941.
 - [59] SCHLEPER C, JURGENS G, JONUSCHEIT M. Genomic studies of uncultivated archaea[J]. *Nature reviews microbiology*, 2005, 3(6): 479-488.
 - [60] PARK S J, PARK B J, RHEE S K. Comparative analysis of archaeal 16S rRNA and *amoA* genes to estimate the abundance and diversity of ammonia-oxidizing archaea in marine sediments[J]. *Extremophiles*, 2008, 12(4): 605-615.

表 4 不同马铃薯品种鲜薯产量比较

Table 4 Comparison of fresh potato yields of different potato cultivars

品种名称 Cultivar name	平均 Average	产量 Converted yield kg/hm ²	比对照增产 Compared with CK ±%
郑薯七号 Zhengshu 7	54.40**	27 195.15	25.14
郑薯九号 Zhengshu 9	56.36**	28 177.65	29.66
中薯 195 Zhongshu 195	50.50*	25 245.45	13.04
中薯 191 Zhongshu 191	44.84	22 420.20	3.17
F00070	42.80	21 395.85	-1.55
08CA9728-04	45.92	22 957.65	5.64
中薯 3 号 Zhongshu 3(CK)	43.47	21 732.30	—

注：* 表示在 0.05 水平差异显著；* * 表示在 0.01 水平差异极显著
Note: * indicated significant differences at 0.05 level;and * * indicated extremely significant differences at 0.01 level

表 5 不同马铃薯品种主要病害情况比较

Table 5 Comparison of main diseases situations of different potato cultivars

品种名称 Cultivar name	卷叶病毒病 PLRV		花叶病毒病 TuMV		晚疫病 Late blight		早疫病 Early blight	
	病叶率 Diseased leaf rate//%	病情指数 Disease index	病叶率 Diseased leaf rate//%	病情指数 Disease index	病叶率 Diseased leaf rate//%	病情指数 Disease index	病叶率 Diseased leaf rate//%	病情指数 Disease index
郑薯七号 Zhengshu 7	0	0	0	0	17.00	9.89	2.00	0.44
郑薯九号 Zhengshu 9	0	0	0	0	15.00	8.78	3.00	0.56
中薯 195 Zhongshu 195	0	0	0	0	16.00	9.56	6.00	1.33
中薯 191 Zhongshu 191	0	0	0	0	26.00	14.67	7.00	1.22
F00070	0	0	0	0	27.00	15.22	4.00	0.67
08CA9728-04	0	0	0	0	19.00	9.89	9.00	2.11
中薯 3 号 Zhongshu 3(CK)	0	0	0	0	22.00	12.22	12.00	3.11

参考文献

[1] 王培伦,董道峰,杨元军,等.2012 年山东省马铃薯产业现状、存在问题及发展建议[C]//中国作物学会马铃薯专业委员会.马铃薯产业与农村区域发展.哈尔滨:哈尔滨地图出版社,2013:22-24.
[2] 孙亚伟,胡新燕,冯营,等.江苏省马铃薯产业现状·问题及研发对策[J].安徽农业科学,2016,44(25):214-215.
[3] 陈焕丽,吴焕章,郭赵娟.河南省春播马铃薯品种引种比较试验[J].长江蔬菜,2013(22):33-36.
[4] 李丽淑,唐洲萍,王晖,等.广西冬种马铃薯品种比较试验[J].南方农业

3 结论与讨论

通过对引进的马铃薯品种进行对比试验,结果表明郑薯七号植株较高,叶片颜色浅绿色,生长势强,薯形卵圆形,薯块中等,薯皮麻皮,黄皮黄肉,芽眼浅,单薯重 93.28 g,商品薯率 81.11%,干物质含量 21.18%,产量 27 195.15 kg/hm²,抗晚疫病,综合性状表现好。郑薯九号植株株高中等,叶片颜色浅绿,生长势强,薯形长卵圆形,薯块中等,薯皮略麻皮,黄皮白肉,芽眼浅,单薯质量 117.49 g,商品薯率 79.57%,干物质含量 19.92%,产量 28 177.65 kg/hm²,抗晚疫病,综合性状优良。该研究结果表明,郑薯七号和郑薯九号这 2 个品种在生育期、外观品质和产量等方面均表现较好,较适合江苏徐淮地区春季露地种植,可进行扩大生产试验与示范推广。

学报,2012,43(2):167-170.
[5] 陈广侠,董道峰,刘芳,等.不同生态区马铃薯品种(系)在中原二季作地区生产评价[C]//中国作物学会马铃薯专业委员会.马铃薯产业与现代可持续农业(2015).哈尔滨:哈尔滨地图出版社,2015:249-256.
[6] 廖虹,郭华春,刘艳.云南省马铃薯品种(系)块茎营养品质评价[J].西南农业学报,2013,26(4):1410-1415.
[7] 张永成,田丰.马铃薯试验研究方法[M].北京:中国农业科学技术出版社,2007.
[8] 罗维禄.马铃薯新品种‘中薯 3 号’特征特性与高产栽培技术[J].福建农业科技,2008(1):69-71.

(上接第 14 页)

[61] HE J Z, SHEN J P, ZHANG L M, et al. Quantitative analyses of the abundance and composition of ammonia-oxidizing bacteria and ammonia-oxidizing archaea of a Chinese upland red soil under long-term fertilization practices[J]. Environmental microbiology, 2007, 9(9): 2364-2374.
[62] SIMS A, HORTON J, GAJARAJ S, et al. Temporal and spatial distributions of ammonia-oxidizing archaea and bacteria and their ratio as an indicator

of oligotrophic conditions in natural wetlands[J]. Water research, 2012, 46(13): 4121-4129.
[63] HERRMANN M, SAUNDERS A M, SCHRAMM A. Archaea dominate the ammonia-oxidizing community in the rhizosphere of the freshwater macrophyte Littorella uniflora[J]. Appl Environ Microbiol, 2008, 74(10): 3279-3283.
[64] 潘晓驹,焦念志.海洋古菌的研究进展[J].海洋科学,2001,25(2):20-23.

科技论文写作规范——缩略语

采用国际上惯用的缩略语。如名词术语 DNA(脱氧核糖核酸)、RNA(核糖核酸)、ATP(三磷酸腺苷)、ABA(脱落酸)、ADP(二磷酸腺苷)、CK(对照)、CV(变异系数)、CMS(细胞质雄性不育性)、IAA(吲哚乙酸)、LD(致死剂量)、NAR(净同化率)、PMC(花粉母细胞)、LAI(叶面积指数)、LSD(最小显著差)、RGR(相对生长率),单位名缩略语 IRRI(国际水稻研究所)、FAO(联合国粮农组织)等。对于文中有些需要临时写成缩写的词(如表及图中由于篇幅关系以及文中经常出现的词而写起来又很长时),则可取各主要词首字母写成缩写,但需在第一次出现处写出全称,表及图中则用注解形式在下方注明,以便读者理解。