

DOI: 10.13758/j.cnki.tr.2023.05.001

薛夏, 王中华, 李绍建, 等. 探索生命极限的模式生物——南极土壤自由生活线虫 *Plectus murrayi* 及其环境适应性特征. 土壤, 2023, 55(5): 925–934.

探索生命极限的模式生物——南极土壤自由生活线虫 *Plectus murrayi* 及其环境适应性特征^①

薛夏¹, 王中华², 李绍建³, 姜璞^{2*}

(1 郑州大学第五附属医院马歇尔医学研究中心, 郑州 450002; 2 河南农业大学资源与环境学院, 郑州 450002; 3 河南省农业科学院植物保护研究所, 郑州 450002)

摘要: 针对土壤自由生活线虫的环境适应性及其生态功能研究一直是土壤动物学和生态学的核心内容之一。前期研究表明南极土壤自由生活线虫能够在极端干旱的土壤中生存, 尤其是线虫的优势种群之一——*Plectus murrayi*, 在生理生态水平上均表现出独特的适应性。土壤自由生活线虫 *Plectus murrayi* 是仅在南极麦克默多山谷(McMurdo Dry Valleys, MDV)发现的主要陆生生物之一, 目前已在多领域成为研究极端环境下生态学以及生物学的模式生物。本文旨在综述其系统发育、分布、生命周期和实验室发育的最新研究, 以及其在遗传水平上的耐冷冻和耐干燥性, 结合南极沙漠土壤的特殊生态系统, 阐述其对于探索生命极限的意义。基于 *P. murrayi* 在南极麦克默多山谷土壤的生境分布, 与其他南极自由生活线虫相比, *P. murrayi* 喜欢相对较高的湿度和较低的盐度土壤生境。由于全球气候变暖, 南极麦克默多山谷的温度和湿度不断增加, *P. murrayi* 极可能成为南极沙漠中的主要陆生动物。通过对 *P. murrayi* 的研究, 能够探索其适应和功能基因之间的新联系, 这些基因在理解细胞对极端微环境的抗逆性方面有着至关重要的作用, 具有长远的农业以及医学利用价值。未来对南极麦克默多山谷土壤环境压力的短期和长期响应的研究, 有助于揭示细胞对环境干旱、寒冷的耐受和修复作用, 探明生物进化与生态系统复杂性之间的关系, 以及不同微环境在塑造更复杂系统群落中的作用。

关键词: 南极麦克默多山谷沙漠; 南极自由生活线虫; 生态系统; 干旱极寒

中图分类号: S154.1 文献标志码: A

Model Organism Exploring Life Limit — *Plectus murrayi*, A Free-living Nematode in Antarctic Soil, and Its Environmental Adaptability

XUE Xia¹, WANG Zhonghua², LI Shaojian³, JIANG Ying^{2*}

(1 Marshall Medical Research Center, Fifth Affiliated Hospital of Zhengzhou University, Zhengzhou 450002, China; 2 College of Resources and Environment, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China; 3 Institute of Plant Protection, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002, China)

Abstract: Antarctic soil metazoa is one of the most valuable bio-resources on the earth. Its adaptation of extremely harsh soil habitats and ecological functions has always been one of the leading topics in evolution and soil ecology. Nematode *Plectus murrayi* is one of the dominant continental organisms only found in Antarctica, and it is merging as a model organism for studying on evolutionary biology in high stresses environment. This study aims to review the current studies of its phylogeny, distribution, life cycle and the development in the laboratory, as well as its freezing and desiccation tolerance on a genetic level. Compared to other Antarctic nematodes, *P. murrayi* prefers relatively higher moisture and lower salinity soil habitats, which might be consistent with its broad distribution in more productive habitats of Antarctica. Due to the temperature and humidity increasing in Antarctic McMurdo Dry Valleys (MDV), *P. murrayi* may become into the dominant continental animal in Antarctic deserts. By researching on *P. murrayi*, we hope to be able to explore new connections between its adaptation and functional genes that are responsible for stress tolerance and stoichiometric constraints (including the GRH and genomic streamlining). Based on studies of short-term and long-term responses of *P. murrayi* to environmental stresses in Antarctica, it is possible to reveal the

①基金项目: 国家自然科学基金青年基金项目(42207342)资助。

* 通讯作者(JY27486@163.com)

作者简介: 薛夏(1987—), 女, 河南郑州人, 博士, 主要研究方向为生物信息、土壤生态学。E-mail: xue-xiasophia@hotmail.com

relationship between the evolution and ecosystem complexity, as well as the role of elemental stoichiometry in shaping communities from more complex ecosystems.

Key words: McMurdo Valley Desert; Antarctic free living nematode; Ecosystem; Extreme dry and cold

土壤是人类赖以生存的最基本自然资源,也是地球上最复杂的生态系统之一^[1-2]。土壤自由生活线虫(free-living nematodes)广泛分布于地球上包括南北极在内的几乎所有大陆,在土壤生态系统中扮演重要角色,参与生物群落调节以及营养物质循环^[3-6]。对土壤环境因素的偏好及适应能力,决定了土壤自由生活线虫的生境选择,其与土壤中其他生物的相互作用决定了土壤生态系统中食物网及营养流动的复杂性,进而影响更广泛的生态环境。由此可见,了解土壤自由生活线虫的环境因素适应性机制,是全面认识土壤生物生态功能,并合理利用土壤资源的重要基础。

近年来,随着各国对生物极端环境适应性的持续关注,南极土壤生态系统越来越引起国内外学者的重视。持续几百万年的极端寒冷、干旱的自然环境,使南极土壤生态系统生物群落及物质循环极其简单;远离其他大陆使南极土壤系统形成了独立的环境模式;南极土壤物种演化方向单一、速度缓慢,这些特点让南极土壤生态系统成为研究土壤生物与环境相互作用的独一无二的绝佳生态模型^[7-8]。南极土壤自由生活线虫作为南极土壤生态系统食物链顶端的优势物种,在整个南极土壤生态功能中起到至关重要的作用,其面对极端寒冷、干旱等环境因素演化出的生物学特性使其成为探索土壤动物适应性进化以及可塑性的独特生物资源。

1 南极土壤环境-自由生活线虫:研究土壤动物环境适应性机制的系统模型

南极麦克默多山谷(McMurdo Dry Valleys, MDV; 地理位置 76°5'S ~ 78°5'S, 160°0'E ~ 164°0'E)是位于南极东海岸的沙漠,是南极大陆唯一一片没有被冰雪覆盖的广袤区域,拥有地球上最古老、最寒冷、最干旱的土壤气候^[9-10]。年平均气温约 -20°C^[11],年降水量小于 10 cm,土壤湿度鲜少超过 10%^[11-12]。如此极端的环境使土壤有机物质含量极低,维管植物和大部分土壤生物无法生存^[13-14]。持续几十年的极端且相对简单的自然环境使麦克默多山谷沙漠形成了独特的土壤生态系统,其土壤生物与严苛的环境也演化出精妙的平衡。

持续的寒冷、干旱导致南极土壤生态系统中的生物多样性极低、营养结构功能极端简单,其中处于食

物链顶端的南极土壤自由生活线虫(以下简称:南极线虫),为适应寒冷、干旱等极端的环境压力,演化出了一系列环境适应性以及偏好性^[15]。由于缺乏一级生产者、高效消费者和分解者,南极线虫在土壤生态系统中处于多个生态位,在营养物质循环中扮演主导角色,其对土壤微生物的捕食行为也是调节土壤微生物群落结构及动态的重要生物因素^[16-17]。除此之外,由于水分匮乏和物质循环极其缓慢,南极土壤生境呈明显的碎片化,不同地点土壤的水分、有机质等含量也大相径庭。前期研究发现,不同南极线虫种群之间几乎不会出现生境重叠,这大大降低了线虫之间的相互作用,从而使每个线虫种群有足够的时间和特定的环境演化出独有的适应性策略;每年短暂的适宜生长时间(两个月左右)导致南极线虫的演化速率极为缓慢,其基因组结构、功能基因相对保守^[9, 18]。因此,南极土壤生态系统是研究土壤动物对极端环境因素适应性的天然模型;经过百万年的适应性演化,南极线虫与极端环境因素适应性相关的功能基因高度富集,也使其成为基因水平上解开土壤生物环境适应机制演化密码的宝贵生物资源。

2 南极土壤自由生活线虫——*Plectus murrayi*

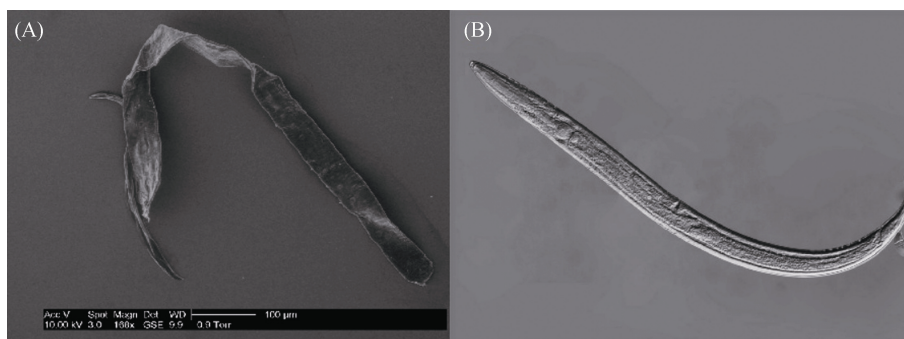
线虫广泛分布于地球上所有大陆^[19]。迄今为止,已有超过 25 000 种线虫物种被报道^[4],在不同营养水平上的数量优势使线虫成为营养循环的关键角色^[20]。由于其简单、透明的身体结构和相对较短的生命周期,线虫物种已成为多个科学学科的模式生物,如基因工程、神经科学和发育生物学^[20-21]。

Plectus 线虫属,目前发现包含 70 多个种^[22]。1904 年,它是在南极洲大陆发现并报道的第一批线虫,也是在南极分布最广、分类难度最大的线虫之一^[22]。线虫学家对于南极洲 *Plectus* 线虫的分类特征目前还存在很大差异,其中 *Plectus antarcticus* 则被认为是“复杂”的 *Plectus* 物种^[22]。一般来说, *Plectus* 属的线虫具有相似的形态学特征:一层带有横向条纹的角质层和分散的细鬃毛,尾巴包含 3 个尾腺,每个尾腺在末端通过末端导管开口,其头部形状不太一致,但几乎都会被轻微的收缩所抵消,使其外观上具有属的相似性。*Plectus* 线虫是南极洲分布最广、数量最多的土壤自由生活线虫之一,可

栖息于半水生和陆地中^[20]。与其他线虫相比, *Plectus* 具有多年的生命周期, 产卵较慢。实验室在 15 °C 条件下, 完成从卵到成虫的一个生命周期大约需要 6~8 周^[23]。此外, 它在南极洲的发育和繁殖期受到环境气候的制约大概只有两个月时间, 这使得它更容易在有限的时间内进行培养和研究^[24]。*Plectus* 线虫以孤雌生殖为主, 这种杂合性缺失使得其基因组相对容易组装和注释^[25]。

Plectus murrayi 作为南极麦克默多沙漠第二大线虫种群, 偏好湿度较高、有机物相对丰富的土壤环

境, 这种选择更符合大部分土壤自由生活线虫的环境偏好。虽然不是极端环境偏好物种, 但具有极强抗脱水能力的 *P. murrayi* 仍然演化出了一套独特的适应极端干旱的生物策略, 用以克服极端寒冷、干旱且漫长的南极冬天(大约 8~10 个月)(图 1)。由于其环境偏好更接近其他土壤自由生活线虫, 且能够实现实验室大量培养, *P. murrayi* 有望成为研究生物极端环境适应性机制的模式物种, 其对寒冷干旱的高度适应性使其成为研究细胞抗脱水(冷冻脱水、干燥脱水)的极佳生物模型^[21, 27]。



(A: 极度脱水下的 *P. murrayi*(~99% 水分丧失); B: 加水后 *P. murrayi* 恢复活力。图片由 Dr. Adhikari 拍摄于杨百翰大学生物实验室^[26])

图 1 南极线虫 *Plectus murrayi* 的低湿休眠现象

Fig.1 Low humidity dormancy of Antarctic nematode *Plectus murrayi*

对南极麦克默多山谷沙漠的土壤环境调查显示, 南极土壤环境的区域化比预期的更加“破碎”, 哪怕是仅仅相隔数米的两个区域, 其土壤环境也可能大相径庭, 例如: 即便整体土壤 P、N 含量偏低, Lake Fryxell 区域的磷酸盐含量仍显著高于 Lake Bonney 区域, 土壤无机氮的含量则呈现完全相反的趋势, 而两个 P、N 含量相差近十倍的取样地点, 相隔距离也不超过 1 km^[28-29](图 2)。在有机质分布如此不均的土壤环境中, 由于土壤环境因素偏好的显著差异, 其他南极线虫的生境几乎完全不重叠, 尽管大部分南极线虫均属于食细菌线虫, 却没有任何竞争关系, 因此, 为了适应极端干旱, *P. murrayi* 也演化出了独特的响应策略。将 *P. murrayi* 的种群分布、环境因素偏好以及基因组、转录组分析比较, 以模式物种 *Caenorhabditis elegans* 为参考, 可以进一步揭示土壤自由生活线虫对极端干旱的适应性机制, 发现细胞对于干旱的响应极限。

3 *Plectus murrayi* 的种群分布

极端物理环境对生物的胁迫使南极麦克默多山谷的环境压力成为生物体需要适应的关键因素。由于南极麦克默多山谷极端环境对于大多数生物

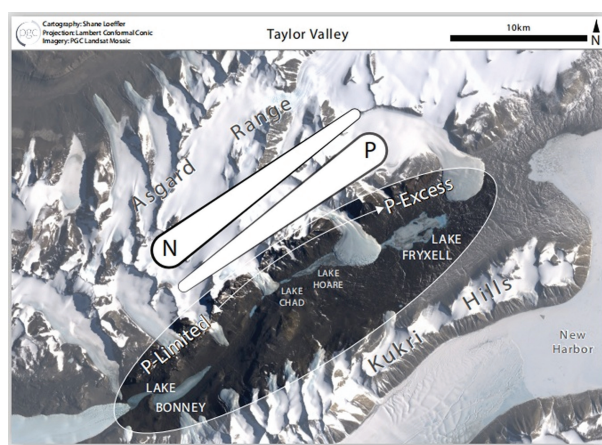


图 2 南极麦克默多山谷 Lake Fryxell 和 Lake Bonney 的区域以及土壤氮(N)、磷(P)含量分布趋势示意图^[26]

Fig. 2 Distribution trend of soil nitrogen (N) and phosphorus (P) contents in Lake Fryxell and Lake Bonney regions of McMurdo Valley, Antarctica

体来说十分恶劣, 目前普遍认为该土壤系统中的生物多样性是全球最低的, 营养流动也是最简单的系统循环之一^[18]。这种独特和极端的环境对生物造成了极其单一且巨大的选择压力, 例如超低温、干旱、高盐以及 pH 紊乱, 在南极生态系统中, 能够存活的生物体都具有极强的环境适应能力和特殊的适应性策略。

南极麦克默多山谷的土壤动物具有极高的生境偏好^[9, 30-31], 分布具有高度的异质性^[32]。南极线虫的分布主要由有机营养物和土壤水分驱动^[33], *Plectus* 种群出现的生境几乎具有相同的特点^[34], 例如含有藻类(如 *Nostoc commune*)和苔藓(如 *Bryum antarcticum*)的溪流附近。*P. murrayi* 在苔藓线虫动物群中占主导地位, 分布显示其更喜欢潮湿和低盐度的土壤环境^[35]。

P. murrayi 大多出现在河流沉积物附近, 这些生境的土壤系统生产力更高^[36]。一些研究还报告发现, 土壤湿度是决定 *Plectus* 栖息地适宜性的关键因素, *P. murrayi* 偏好的土壤含水量是 7% ~ 10%^[37]。Courtright 等^[38]发现 *P. murrayi* 更可能出现在土壤湿

度相对较高, 土壤 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 、有机碳和有机碳/有机氮高于 *Scottinema* 的栖息地。与其他 *Plectus* 物种相比, *P. murrayi* 的生态位可能更宽, 更能适应栖息地多样性^[9, 20, 39-41], 这也使 *P. murrayi* 成为了解不同环境压力下基因组进化的模式生物, 成为研究极端环境压力的进化适应和生存机制的一个特殊动物模型。

目前, *P. murrayi* 的分布和环境功能仅基于研究站附近和维多利亚州北部沿海几个不同地区的研究, 并不是所有南极洲的无冰地区都进行了采样。此外, 整个南极麦克默多山谷的研究也并不系统, 一些山谷(如泰勒谷)的研究比其他山谷(如莱特谷)更为深入。这些研究不足的地区需要进一步调查(表 1)。

表 1 南极洲维多利亚土壤中 *P. murrayi* 地理分布(引用并修改自 Adams 等^[9])

Table 1 Biogeographic distribution of *Plectus murrayi* in Victoria Land, Antarctica

地理位置	生境类型	数量	数据来源与采集时间	参考文献	
Alanta Valley	土壤	出现	Freckman and Virginia, 1993	[42]	
Battleship Promontory	土壤	低	Adams, et al., 2014, collected in 1993	[9]	
East, middle and southwestern end	土壤	低	Adams, et al., 2014, collected in 1993	[9]	
Garwood Valley	Garwood Lake	土壤	中-低	Adams, et al., 2014, collected in 1993	[9]
		土壤	中-低	Freckman and Virginia, 1998	[43]
Miers Clacier	土壤	中-低	Adams, et al., 2014, collected in 1993	[9]	
Canada glacier	Near the glacier	冰川顶部的沉积物	出现	Adams, et al., 2014, collected in 1993	[9]
	Waterfall (upper west)	冰晶石孔	出现	Adams, et al., 2014, collected in 1993	[9]
Lake Bonney	土壤多边形裂纹	低	Adams, et al., 2014, collected in 1993	[9]	
	土壤	中	Adams, et al., 2014, collected in 1993	[9]	
West lobe	土壤	低	Adams, et al., 2014, collected in 2002	[9]	
	土壤与溪流沉积物	中-低	Adams, et al., 2014, collected in 2000	[9]	
	土壤	低	Adams, et al., 2014, collected in 2003	[9]	
	土壤与溪流沉积物	中-低	Adams, et al., 2014, collected in 2002	[9]	
Lake Chad	土壤	中-低	Adams, et al., 2014, collected in 1995	[9]	
Lake Fryxell	土壤	中-高	Adams, et al., 2014, collected in 1990	[9]	
	土壤	低	Adams, et al., 2014, collected in 1993	[9]	
	土壤	中	Adams, et al., 2014, collected in 1995	[9]	
Huey Creek	土壤	中-低	Adams, et al., 2014, collected in 1999	[9]	
Harnish Creek	土壤与溪流沉积物	中-低	Adams, et al., 2014, collected in 2000	[9]	
	土壤	低	Adams, et al., 2014, collected in 2000 and 2002	[9]	
South side	土壤与溪流沉积物	高	Adams, et al., 2014, collected in 2002	[9]	
South side	土壤	低	Adams, et al., 2014, collected in 2003	[9]	
South side near Green Creek	土壤	中	Adams, et al., 2014, collected in 2003	[9]	
Green Creek	土壤	中	Barrett et al., 2006	[44]	
Lake Hoare	North side	土壤	低	Adams, et al., 2014, collected in 1993	[9]
	South side	土壤	低	Powers et al., 1995	[45]
South side	不同海拔高度土壤	低	Adams, et al., 2014, collected in 1995, 1998 and 2002	[9]	
North side	土壤	低	Courtright et al., 1996	[46]	

续表 1

地理位置		生境类型	数量	数据来源与采集时间	参考文献
Lake Hoare	South side	土壤	低	Powers et al., 1998	[33]
	North side	土壤	中-低	Adams, et al., 2014, collected in 1999	[9]
	North side	土壤	低	Courtright et al., 2001	[38]
	South side	土壤	低	Adams, et al., 2014, collected in 2001	[9]
	South side	土壤	低	Porazinska et al., 2002	[47]
		土壤	高	Adams, et al., 2014, collected in 2002	[9]
	South side	土壤	低	Adams, et al., 2014, collected in 2003	[9]
		土壤	中-低	Wall Freckman and Virginia, 1998	[43]
		土壤	中-低	Treonis et al., 2000	[71]
	Taylor Glacier	冰川顶部的沉积物	出现	Adams, et al., 2014, collected in 1998	[9]
Victoria Valley	土壤	出现	Adams, et al., 2014, collected in 2003	[9]	
Wright Valley	Bull pass	土壤	中-低	Adams, et al., 2014, collected in 1990	[9]
	Lake Bull	土壤	低	Adams, et al., 2014, collected in 2003	[9]
		土壤	中-低	Wall Freckman and Virginia, 1998	[43]
	Koettlitz Glacier and Southern Coastal regions (<i>Bryum antarcticum</i>)	藻类	高	Yeates, 1970	[48]
		藻类土壤和富含藻类的熔池 (<i>Nostoc commune</i>)	出现	Timm, 1971	[49]
Northern Coastal Region	土壤	中	Barrett et al., 2006	[44]	
Cape Hallett	Edmonson Point	企鹅栖息地的土壤	中-低	Adams, et al., 2014, collected in 2003	[9]
		溪边的湿苔藓	出现	Vinciguerra, 1994	[50]
		土壤	中-高	Adams, et al., 2014, collected in 1996	[9]
		土壤	中-低	Adams, et al., 2014, collected in 2001	[9]
	Luther Peak	土壤	低	Adams, et al., 2014, collected in 2003	[9]
Luther Vale South	土壤	低	Barrett et al., 2006	[44]	
Shackleton glacier	Heekin Valley	土壤	出现	Collected in 2017	
	Mt. Franke	土壤	出现	Collected in 2017	
	Mt. speed	土壤	出现	Collected in 2017	
	Mt. Wasko	土壤	出现	Collected in 2017	
Environmental History	Canada Glacier	土壤	出现	Collected in 2017	
	Asgard Helo Pad	土壤	低	Collected in 2017	
	Meserve Glacier Helo Pad	土壤	中	Collected in 2017	
	Meserve Glacier Camp	土壤	低	Collected in 2017	

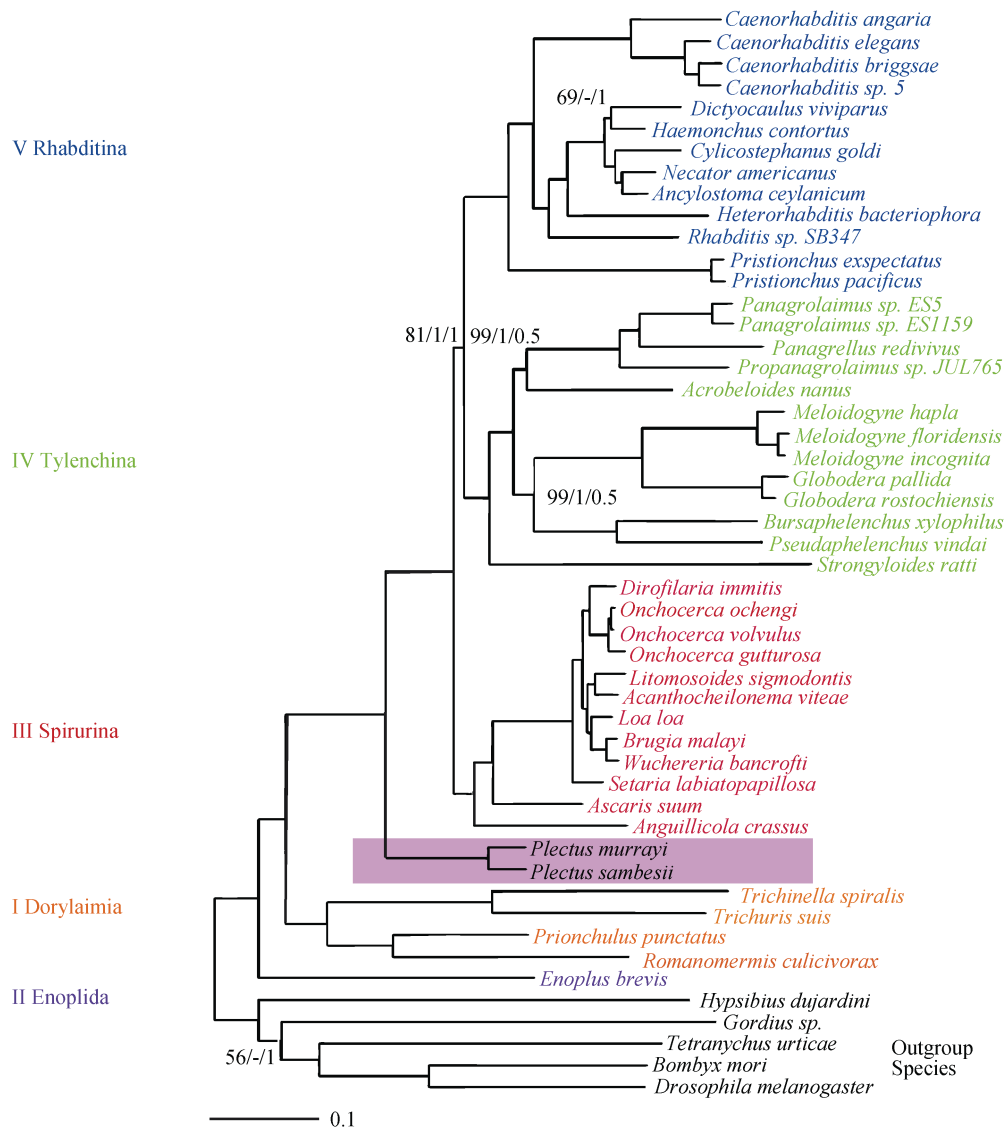
注: 线虫丰度为每千克土壤, 出现=0~20 条线虫, 低=21~200 条线虫, 中=201~600 条线虫, 高=601~1000 条线虫。

4 *Plectus murrayi* 的系统发育

已知在南极洲只存在数量有限的线虫属, 包括 *Eudorylaimus*、*Plectus* 和 *Scottinema*, 正式记录的南极海洋物种有 32 种, 南极大陆物种有 23 种^[33]。*Plectidae* 家族过去被认为是 *Adenophorea* 的成员^[51], 但一些研究表明, 它与 *Secernatea* 的物种关系更密切^[52] (图 3)。*Plectus* 属具有特殊的意义, 因为它相对于

Secernetea 具有更接近的祖先^[52,54]。*Plectus sp.*(*Plectidae*)是 *Secernetea* 的后续谱系的姊妹群, 该分类包括了秀丽隐杆线虫和几乎所有主要的植物和动物寄生分支, 其中许多是分子、生物和生态的重要科学和经济模式物种, 在研究发育和遗传上具有重要价值^[23, 55-58]。

利用线虫基因组重建系统发育树, 可以为解决线虫不同物种之间的系统发育关系提供更多的证



(进化树枝干上数值为 RAxML 自举值低于 100 或 PhyloBayes 后验概率低于 1)

图 3 根据 Koutsovoulos^[53]的工作修改的线虫系统发育

Fig. 3 Nematode phylogeny modified from Koutsovoulos' work^[53]

据。通过将 *P. murrayi* 的基因组与南极洲以外的其他线虫物种进行比较,可以发现极端环境适应性相关基因的进化模式,并了解生物体在更复杂的生态系统下的极限。

5 实验室培养

P. murrayi 在孵化后 41~43 d 产卵,卵到卵的生命周期为 53~57 d^[59]。然而,目前对南极麦克默多山谷中的 *P. murrayi* 生命周期的发育期知之甚少。唯一一份关于 *P. murrayi* 生命周期的报告是基于种群分析预测的^[59],之前的研究表明,作为生长时间的体长分布可以表明一个年度生命周期^[23, 60]。

通常使用糖离心法从土壤和沉积物中提取 *P.*

murrayi^[42]。在从土壤和沉积物样品中获得所有线虫后,可以用解剖针单独挑出 *P. murrayi*,并将其转移到琼脂板上^[23]。含有新转移的线虫的培养皿应在 26 °C 下放置 1 周,以便它们有时间生长和产卵^[20]。然后,将平板从 26 °C 移动到 15 °C 并继续培养 3 周,确保每隔 3~4 周将 *P. murrayi* 转移到新鲜琼脂平板上^[23, 61]。

当在实验室的平板上培养 *P. murrayi* 时,需要在琼脂上撒沙子,其原因尚不清楚,但用这种方法能获得更高的产卵率。由于培养南极线虫通常很困难,这种方法可以作为从南极洲培育其他细菌性线虫的参考。除了线虫营养培养基外,还可以在带有大肠杆菌 OP-50 的琼脂平板上培养 *P. murrayi*,在沙质琼脂平

板中完成一个生命周期大约需要 5~8 周^[61]。

6 脱水和冷冻存活

土壤含水量是决定土壤生物以及植物生存的重要环境因素,土壤水分极大程度决定了土壤生物群落的结构与生物量,且水分胁迫能够在细胞水平显著影响土壤生物的基因型与蛋白表达^[62-63]。极端低温、干旱的土壤环境均会造成细胞脱水,从而导致生物细胞进行低氧/无氧生化过程,并产生大量有毒化学物质(例如超氧化物),最终造成脱氧核糖核酸(DNA)的损伤^[64-65]。为对抗这种极端低温、干旱造成的脱水,大部分土壤自由生活线虫(例如:*Panagrolaimus*, *Scottinema*, *Plectus*, *Caenorhabditis*, *Aphelenchoides* 等属)能够通过低湿休眠(anhydrobiosis)主动排出细胞内的水分进入休眠状态,以保护细胞不受到伤害,且在极端低温的环境下,低湿休眠可以避免胞内结冰^[66-68]。模式线虫 *C. elegans* 在成虫的早期阶段(产卵前)能表现出低湿休眠,降低代谢速率,并产生胞内解毒物质,这有利于提高其对土壤多种环境因素的适应能力^[68]。低湿休眠机制使 *P. murrayi* 能够同时适应极端干旱低温的环境。实验显示, *P. murrayi* 可以在失去身体水分近 100% 的情况下仍然存活一分钟左右^[27],且在干燥脱水冰冻(-20℃)长达 25 年后,在适宜温度湿度环境下迅速“融解复活”并正常产卵^[60]。针对细胞抗脱水功能的研究,可以帮助我们了解细胞在面对不同脱水环境时的响应机制,同时为利用抗干旱的土壤自由生活线虫改善干旱半干旱土壤的生态环境(微生物群落、有机质含量、物质循环等)提供理论基础。

除此之外,对土壤自由生活线虫的极端环境适应性相关的基因研究也已经取得了一定进展。研究发现, *LEA-1*、*daf-2*、*HSP* 等与细胞代谢及抗逆性相关的基因在极端环境中的线虫体内表达量均有显著上调;通过对 *P. murrayi* 表达序列标签(EST)的测序分析初步发现,相较于急速干燥和冷冻,与抗冻抗旱相关的基因在缓慢干燥与冷冻环境中的表达量显著上调,其抗冻抗旱的能力也有所提升^[55, 69]。通过 RNAi 技术对处于低湿休眠中的 *Panagrolaimus superbus* 进行功能扫描发现了 40 多个与低湿休眠相关的基因,其中部分基因与蛋白稳态、DNA 修复以及信号传导通路功能相关^[70]。

除了 *P. murrayi*, 还有许多线虫可以在缺水的情况下存活。但由于在南极极端恶劣的土壤生境中生存, *P. murrayi* 还表现出线虫的极端干燥耐受性,且

具备无水生物线虫的特征(例如,角质层、体型)^[27, 71]。通过对其基因组和转录组进行测序,可以深入了解 *P. murrayi* 在南极麦克默多山谷特有条件下不同应激存活阶段干燥诱导转录的调控。Adhikari 等^[69]发现,与线虫遭受快速干燥和冷冻相比,缓慢干燥和冷冻对这些与信号转导相关的基因的调节起着至关重要的作用,缓慢的脱水和冷冻有助于 *P. murrayi* 在冷冻和干燥条件下存活。他还发现,缓慢脱水不仅能提高极端脱水存活率,而且还能增强耐寒性^[21, 69]。

在干燥和冷冻条件下, *P. murrayi* 表现出一系列基因的差异表达和部分与干旱相关的基因持续上调^[55, 69]。Adhikari 等^[69]的研究中,在 *P. murrayi* 中有一些与脱水过程中脱水应激上调相关的基因,例如编码海藻糖-6-磷酸合酶、醛脱氢酶、甘油激酶、苹果酸合酶、热休克蛋白和一种新蛋白的基因,以及编码抗冻蛋白的基因下调。

为了了解 *P. murrayi* 的冷冻适应性,Wharton 等^[21]研究发现,它们的平均冰层空间比 *Plectus redivivus* 和饥饿的 *Panagrolaimus sp.* 小,存活率更高。Kagoshima 等^[60]还表明, *P. murrayi* 在冰冻状态下暴露于-80℃ 的温度下仍能存活,尽管平均存活率只有 19.2%。但自由生活的食真菌线虫 *Aphelenchus avenae* 已被证明在环境湿度适度降低时能够积累大量的二糖海藻糖、LEA 蛋白和一种新的称为脱水蛋白的蛋白质^[72]。南极线虫 *Panagrolaimus davidi* 与 *P. murrayi* 一样可以在干燥和冷冻条件下存活,两者均可表达一种冰活性蛋白,在冷冻过程中表现出重结晶抑制作用^[27]。在长期低水分利用率和冰冻温度下生存的能力对 *P. murrayi* 具有相当大的适应性意义。它们对干燥胁迫的适应可以提高细胞冷冻存活率,并通过适应性进化增强生物的耐冻性下限。

7 展望

土壤自由生活线虫与环境因素的相互作用,一直是土壤生态学、动物学等领域研究的主要内容之一,其研究结果也在农业、医学乃至航天领域有着广泛的应用^[73-80]。此外,由于不同的极端环境因素对土壤微生物群落造成的影响,与对土壤自由生活线虫造成的影响并不一致,两者之间在极端土壤环境中的种群动态也可以为土壤环境的监测起到重要的指向作用^[81]。生活在极端土壤环境中的自由生活线虫对环境因素的变化极其敏感,例如南极线虫 *P. murrayi* 长期存活在贫瘠干燥的土壤环境中,长期简单极端的生境导致该线虫对土壤中重金属的浓度变化极为敏感,是土壤环境

污染和生态破坏的重要指向性生物^[82]。

目前对于土壤极端环境适应性的研究多与污染相关,例如重金属污染、辐射污染等,对于南极土壤生态的研究则多见于环境监测以及生物多样性调查^[83-86]。针对南极线虫的极端干旱适应性研究尚不系统,基于多“组学”的遗传演化分析则更是少有报道。由于多数土壤自由生活线虫的天然生境并不具有极端干旱的环境因素,大部分土壤自由生活线虫对于极端干旱的适应性在遗传水平上表现并不明显。相比之下,南极线虫长期处于持续极端低温干旱的土壤生态系统中,演化出了独特的干旱适应性(*P. murrayi*),甚至偏好性(*S. lindsayae*),其相关功能基因的富集也更为显著。因此,发掘南极线虫极端干旱适应性的关键基因及其响应机制,有利于帮助我们探究土壤动物对干旱的适应极限,同时为我们提供土壤生物生态资源开发、土壤环境改造、生态多样性保护的新策略。

参考文献:

- [1] Fitter A H, Gilligan C A, Hollingworth K, et al. Biodiversity and ecosystem function in soil[J]. *Functional Ecology*, 2005, 19(3): 369–377.
- [2] Kardol P, Cregger M A, Company C E, et al. Soil ecosystem functioning under climate change: Plant species and community effects[J]. *Ecology*, 2010, 91(3): 767–781.
- [3] Ferris H. Contribution of nematodes to the structure and function of the soil food web[J]. *Journal of Nematology*, 2010, 42(1): 63–67.
- [4] Zhang Z Q. Animal biodiversity: An update of classification and diversity in 2013[J]. *Zootaxa*, 2013, 3703: 5–11.
- [5] Cesarz S, Reich P B, Scheu S, et al. Nematode functional guilds, not trophic groups, reflect shifts in soil food webs and processes in response to interacting global change factors[J]. *Pedobiologia*, 2015, 58(1): 23–32.
- [6] 张晓珂, 梁文举, 李琪. 我国土壤线虫生态学研究进展和展望[J]. *生物多样性*, 2018, 26(10): 1060–1073.
- [7] Flocco C G, Mac Cormack W P, Smalla K. Antarctic soil microbial communities in a changing environment: Their contributions to the sustainability of Antarctic ecosystems and the bioremediation of anthropogenic pollution[M]// *The Ecological Role of Micro-organisms in the Antarctic Environment*. Cham: Springer, 2019: 133–161.
- [8] Giudice A L, Poli A, Finore I, et al. Peculiarities of extracellular polymeric substances produced by Antarctic bacteria and their possible applications[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2020, 104(7): 2923–2934.
- [9] Adams B J, Wall D H, Virginia R A, et al. Ecological biogeography of the terrestrial nematodes of victoria land, Antarctica[J]. *ZooKeys*, 2014(419): 29–71.
- [10] Terauds A, Lee J R. Antarctic biogeography revisited: Updating the Antarctic conservation biogeographic regions[J]. *Diversity and Distributions*, 2016, 22(8): 836–840.
- [11] Fountain A G, Lyons W B, Burkins M B, et al. Physical controls on the Taylor valley ecosystem, Antarctica[J]. *BioScience*, 1999, 49(12): 961–971.
- [12] Doran P T, Priscu J C, Lyons W B, et al. Antarctic climate cooling and terrestrial ecosystem response[J]. *Nature*, 2002, 415(6871): 517–520.
- [13] Cameron R E, King J, David C N. Microbiology, ecology and microclimatology of soil sites in Dry Valleys of southern Victoria land, Antarctica[C]. *Antarctic Ecology*, Academic Press INC. London, 1970(2): 702–716.
- [14] Horowitz N H, Cameron R E, Hubbard J S. Microbiology of the dry valleys of Antarctica[J]. *Science*, 1972, 176(4032): 242–245.
- [15] Wall D H, Virginia R A. Controls on soil biodiversity: Insights from extreme environments[J]. *Applied Soil Ecology*, 1999, 13(2): 137–150.
- [16] Caruso T, Hogg I D, Nielsen U N, et al. Nematodes in a polar desert reveal the relative role of biotic interactions in the coexistence of soil animals[J]. *Communications Biology*, 2019, 2: 63.
- [17] Shaw E A, Wall D H. Biotic interactions in experimental Antarctic soil microcosms vary with abiotic stress[J]. *Soil Systems*, 2019, 3(3): 57.
- [18] Adams B J, Bardgett R D, Ayres E, et al. Diversity and distribution of Victoria land biota[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(10): 3003–3018.
- [19] Bongers T, Ferris H. Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 1999, 14(6): 224–228.
- [20] Andr ssy I. Nematodes in the sixth continent[J]. *Journal of Nematode Morphology and Systematics*, 1998, 1: 107–186.
- [21] Wharton D A, Raymond M R. Cold tolerance of the Antarctic nematodes *Plectus murrayi* and *Scottinema lindsayae*[J]. *Journal of Comparative Physiology B*, 2015, 185(3): 281–289.
- [22] Holovachov O. Morphology, phylogeny and evolution of the superfamily plectoidea  rley, 1880 (nematoda: Plectida)[J]. *Annales Zoologici*, 2004, 54: 631–672.
- [23] Adhikari B N, Tomasel C M, Li G, et al. Culturing the Antarctic nematode *Plectus murrayi*[J]. *Cold Spring Harbor Protocols*, 2010, 2010(11): pdb.prot5522.
- [24] Wall D H. Biodiversity and ecosystem functioning in terrestrial habitats of Antarctica[J]. *Antarctic Science*, 2005, 17(4): 523–531.
- [25] Andr ssy I. The genus *Plectus* Bastian, 1865 and its nearest relatives (Nematoda: Plectidae)[J]. *Acta Zoologica Hungarica*, 1985, 31(1/2/3): 1–52.
- [26] Xue X, Adhikari B N, Ball B A, et al. Ecological stoichiometry drives the evolution of soil nematode life history traits[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, 177: 108891.

- [27] Wharton D A, Downes M F, Goodall G, et al. Freezing and cryoprotective dehydration in an Antarctic nematode (*Panagrolaimus davidi*) visualised using a freeze substitution technique[J]. *Cryobiology*, 2005, 50(1): 21–28.
- [28] Bottos E M, Laughlin D C, Herbold C W, et al. Abiotic factors influence patterns of bacterial diversity and community composition in the Dry Valleys of *Antarctica*[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2020, 96(5): fiae042.
- [29] Diaz M A, Gardner C B, Welch S A, et al. Geochemical zones and environmental gradients for soils from the central Transantarctic Mountains, *Antarctica*[J]. *Biogeosciences*, 2021, 18(5): 1629–1644.
- [30] Nielsen U N, Wall D H, Adams B J, et al. Antarctic nematode communities: Observed and predicted responses to climate change[J]. *Polar Biology*, 2011, 34(11): 1701–1711.
- [31] Pugh P J A, Convey P. Surviving out in the cold: Antarctic endemic invertebrates and their refugia[J]. *Journal of Biogeography*, 2008, 35(12): 2176–2186.
- [32] Huiskes A H L, Boschker H T S, Lud D, et al. Stable isotope ratios as a tool for assessing changes in carbon and nutrient sources in Antarctic terrestrial ecosystems[J]. *Plant Ecology*, 2006, 182(1): 79–86.
- [33] Powers L E, Ho M, Freckman D W, et al. Distribution, community structure, and microhabitats of soil invertebrates along an elevational gradient in Taylor valley, *Antarctica*[J]. *Arctic and Alpine Research*, 1998, 30(2): 133.
- [34] Ayres E, Wall D H, Adams B J, et al. Unique similarity of faunal communities across aquatic-terrestrial interfaces in a polar desert ecosystem[J]. *Ecosystems*, 2007, 10(4): 523–535.
- [35] Nielsen U N, King C K. Abundance and diversity of soil invertebrates in the Windmill Islands region, East *Antarctica*[J]. *Polar Biology*, 2015, 38(9): 1391–1400.
- [36] Treonis A M, Wall D H, Virginia R A. Invertebrate biodiversity in Antarctic dry valley soils and sediments[J]. *Ecosystems*, 1999, 2(6): 482–492.
- [37] Mouratov S, Lahav I, Barness G, et al. Preliminary study of the soil nematode community at Machu Picchu Station, King George Island, *Antarctica*[J]. *Polar Biology*, 2001, 24(7): 545–548.
- [38] Courtright E M, Wall D H, Virginia R A. Determining habitat suitability for soil invertebrates in an extreme environment: The McMurdo Dry Valleys, *Antarctica*[J]. *Antarctic Science*, 2001, 13(1): 9–17.
- [39] Andr assy I, Gibson J A E. Nematodes from saline and freshwater lakes of the Vestfold Hills, East *Antarctica*, including the description of *Hypodontolaimus antarcticus* sp. n.[J]. *Polar Biology*, 2007, 30(6): 669–678.
- [40] Wharton D A, Brown I M. A survey of terrestrial nematodes from the McMurdo Sound region, *Antarctica*[J]. *New Zealand Journal of Zoology*, 1989, 16(3): 467–470.
- [41] Yeates G W. Terrestrial nematodes from the bunger hills and gaussberg, *Antarctica*[J]. *New Zealand Journal of Zoology*, 1979, 6(4): 641–643.
- [42] Freckman D W, Virginia R A. Extraction of nematodes from dry valley Antarctic soils[J]. *Polar Biology*, 1993, 13(7): 483–487.
- [43] Freckman D W, Virginia R A. Soil biodiversity and community structure in the McMurdo dry valleys, *Antarctica*[M]//*Ecosystem Dynamics in a Polar Desert: the McMurdo Dry Valleys, Antarctica*. Washington, D. C.: American Geophysical Union, 2013: 323–335.
- [44] Barrett J E, Virginia R A, Wall D H, et al. Co-variation in soil biodiversity and biogeochemistry in northern and southern *Victoria Land, Antarctica*[J]. *Antarctic Science*, 2006, 18(4): 535–548.
- [45] Powers L E, Diana W F, Mengchi H, et al. McMurdo LTER: Soil properties associated with nematode distribution along an elevational transect in Taylor Valley, *Antarctica*[J]. *Antarctic Journal - Review*, 1995, 30(5): 282–287.
- [46] Courtright E M, Diana W F, Ross A V, et al. McMurdo Dry Valleys LTER: Genetic diversity of soil nematodes in the McMurdo Dry Valleys of *Antarctica*[J]. *Antarctic Journal of the United States*, 1998, 31(2): 203–204.
- [47] Porazinska D L, Wall D H, Virginia R A. Invertebrates in ornithogenic soils on ross island, *Antarctica*[J]. *Polar Biology*, 2002, 25(8): 569–574.
- [48] Yeates G W. Two terrestrial nematodes from the McMurdo sound region, *Antarctica*, with a note on *Anaplectus arenicola* killick, 1964[J]. *Journal of Helminthology*, 1970, 44(1): 27–34.
- [49] Timm R W. Antarctic soil and freshwater nematodes from the McMurdo Sound region [C]. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 1971, 38(1): 42–52.
- [50] Vinciguerra M T. *Metacrolobus festonatus* gen. n. sp. n. and *Scottinema lindsayae* Timm, 1971 (Nemata: Cephalobidae) from Subantarctic and Antarctic regions with proposal of the new subfamily metacrolobinae[J]. *Fundamental and Applied Nematology*, 1994, 17: 175–180.
- [51] Dorris M, Viney M E, Blaxter M L. Molecular phylogenetic analysis of the genus *Strongyloides* and related nematodes[J]. *International Journal for Parasitology*, 2002, 32(12): 1507–1517.
- [52] Blaxter M L, De Ley P, Garey J R, et al. A molecular evolutionary framework for the Phylum Nematoda[J]. *Nature*, 1998, 392(6671): 71–75.
- [53] Koutsovoulos G D. Reconstructing the phylogenetic relationships of nematodes using draft genomes and transcriptomes[D]. Edinburgh, Scotland, UK: The University of Edinburgh, 2015.
- [54] Holterman M, van der Wurff A, van den Elsen S, et al. Phylum-wide analysis of SSU rDNA reveals deep phylogenetic relationships among nematodes and accelerated evolution toward crown clades[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2006, 23(9): 1792–1800.
- [55] Adhikari B N, Wall D H, Adams B J. Desiccation survival in an Antarctic nematode: Molecular analysis using expressed sequenced tags[J]. *BMC Genomics*, 2009, 10: 69.

- [56] Coolon J D, Jones K L, Todd T C, et al. *Caenorhabditis elegans* genomic response to soil bacteria predicts environment-specific genetic effects on life history traits[J]. PLoS Genetics, 2009, 5(6): e1000503.
- [57] Gao Y X, Liu N Q, Chen C Y, et al. Mapping technique for biodistribution of elements in a model organism, *Caenorhabditis elegans*, after exposure to copper nanoparticles with microbeam synchrotron radiation X-ray fluorescence[J]. Journal of Analytical Atomic Spectrometry, 2008, 23(8): 1121–1124.
- [58] Kim H, Ishidate T, Ghanta K S, et al. A co-CRISPR strategy for efficient genome editing in *Caenorhabditis elegans*[J]. Genetics, 2014, 197(4): 1069–1080.
- [59] Yeates G W, Scott M B, Chown S L, et al. Changes in soil nematode populations indicate an annual life cycle at Cape Hallett, *Antarctica*[J]. Pedobiologia, 2009, 52(6): 375–386.
- [60] Kagoshima H, Kito K, Aizu T, et al. Multi-decadal survival of an Antarctic nematode, *Plectus murrayi*, in a -20°C stored moss sample[J]. Cryo Letters, 2012, 33(4): 280–288.
- [61] de Tomasel C M, Adams B J, Tomasel F G, et al. The life cycle of the Antarctic nematode *Plectus murrayi* under laboratory conditions[J]. Journal of Nematology, 2013, 45(1): 39–42.
- [62] Yan D M, Yan D H, Song X S, et al. Community structure of soil nematodes under different drought conditions[J]. Geoderma, 2018, 325: 110–116.
- [63] Schlüter S, Gil E, Doniger T, et al. Abundance and community composition of free-living nematodes as a function of soil structure under different vineyard managements[J]. Applied Soil Ecology, 2022, 170: 104291.
- [64] Bakermans C. Determining the limits of microbial life at subzero temperatures[M]//Psychrophiles: From Biodiversity to Biotechnology. Cham: Springer, 2017: 21–38.
- [65] Oliver M J, Farrant J M, Hillhorst H W M, et al. Desiccation tolerance: Avoiding cellular damage during drying and rehydration[J]. Annual Review of Plant Biology, 2020, 71: 435–460.
- [66] McGill L M, Shannon A J, Pisani D, et al. Anhydrobiosis and freezing-tolerance: Adaptations that facilitate the establishment of *Panagrolaimus* nematodes in polar habitats[J]. PLoS One, 2015, 10(3): e0116084.
- [67] Sandhove J, Spann N, Ristau K. The anhydrobiotic potential of the terrestrial Nematodes *Plectusparietinus* and *Plectusvelox*[J]. Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology, 2016, 325(7): 434–440.
- [68] Gade V R, Traikov S, Oertel J, et al. *C. elegans* possess a general program to enter cryptobiosis that allows dauer larvae to survive different kinds of abiotic stress[J]. Scientific Reports, 2020, 10(1): 13466.
- [69] Adhikari B N, Wall D H, Adams B J. Effect of slow desiccation and freezing on gene transcription and stress survival of an Antarctic nematode[J]. The Journal of Experimental Biology, 2010, 213(11): 1803–1812.
- [70] Evangelista C C S, Guidelli G V, Borges G, et al. Multiple genes contribute to anhydrobiosis (tolerance to extreme desiccation) in the nematode *Panagrolaimus superbus*[J]. Genetics and Molecular Biology, 2017, 40(4): 790–802.
- [71] Treonis A M, Wall D H, Virginia R A. The use of anhydrobiosis by soil nematodes in the Antarctic Dry Valleys[J]. Functional Ecology, 2000, 14(4): 460–467.
- [72] Goyal K, Walton L J, Browne J A, et al. Molecular anhydrobiology: Identifying molecules implicated in invertebrate anhydrobiosis[J]. Integrative and Comparative Biology, 2005, 45(5): 702–709.
- [73] 赵晶, 杨祥胜, 曾润颖. 南极土壤微生物宏基因组文库构建及其抗肿瘤活性初探[J]. 自然科学进展, 2007, 17(2): 267–271.
- [74] 刘春影, 丛柏林, 王能飞, 等. 南极菲尔德斯半岛可培养土壤微生物多样性及理化性质鉴定[J]. 海洋学报, 2016, 38(6): 69–81.
- [75] 杨晓, 丁慧, 臧家业, 等. 南极菲尔德斯半岛土壤可培养细菌多样性分析[J]. 极地研究, 2016, 28(1): 34–41.
- [76] 刘杰, 张丹丹, 董龙龙, 等. 南极菲尔德斯半岛土壤氮循环微生物类群数量与功能活性的初步研究[J]. 极地研究, 2017, 29(1): 82–89.
- [77] 朱碧春, 顾丽, 李正, 等. 南极土壤芽孢杆菌的分离鉴定及其防治玉米细菌性褐腐病的研究[J]. 南京农业大学学报, 2017, 40(4): 641–648.
- [78] 桑义敏, 艾贤军, 王曙光, 等. 胁迫条件下极端微生物修复石油烃污染土壤研究进展[J]. 生态环境学报, 2019, 28(6): 1272–1284.
- [79] Yadav S, Patil J, Kanwar R S. The role of free living nematode population in the organic matter recycling[J]. International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences, 2018, 7(6): 2726–2734.
- [80] Tino L S. Free living nematode diversity in polluted soils: A meta-analysis[J]. 2021. <http://repository.embuni.ac.ke/handle/embuni/3911>.
- [81] 刘艳方, 刘攀, 王文颖, 等. 土壤线虫作为生态指示生物的研究进展[J]. 生态科学, 2020, 39(2): 207–214.
- [82] Brown K E, Wasley J, King C K. Sensitivity to copper and development of culturing and toxicity test procedures for the Antarctic terrestrial nematode *Plectus murrayi*[J]. Environmental Toxicology and Chemistry, 2020, 39(2): 482–491.
- [83] Bang C, Dagan T, Deines P, et al. Metaorganisms in extreme environments: Do microbes play a role in organismal adaptation?[J]. Zoology, 2018, 127: 1–19.
- [84] Hamidov A, Helming K, Bellocchi G, et al. Impacts of climate change adaptation options on soil functions: A review of European case-studies[J]. Land Degradation & Development, 2018, 29(8): 2378–2389.
- [85] Dang N L, Chu W L, Yap K S I, et al. Influence of heavy metals on the occurrence of Antarctic soil microalgae[J]. Antarctic Science, 2021, 33(6): 645–659.
- [86] van Dorst J, Wilkins D, Crane S, et al. Microbial community analysis of biopiles in *Antarctica* provides evidence of successful hydrocarbon biodegradation and initial soil ecosystem recovery[J]. Environmental Pollution, 2021, 290: 117977.