

· 重大研究计划专题:水圈微生物驱动地球元素循环的机制 ·

追寻全程硝化菌之路:基因序列驱动的新功能微生物的发现

全哲学*

(复旦大学生命科学学院, 上海 200438)

[摘要] 2015 年末 *Nature* 杂志同期发表 2 篇文章,首次报道了全程硝化菌(Complete ammonia oxidizer, Comammox)。我们对全程硝化菌的研究始于 2012 年,基于高筒并引物的两步 PCR 方法发现了全程硝化菌的广泛分布,但当时根据文献将其误认为是奇异甲烷氧化菌,在 2014 年富集培养过程中才发现是氨氧化菌。在后续的研究中,通过设计全程硝化菌特异性引物,确认了其在各种生态环境中的数量以及多样性。本文对本课题组发现和富集培养全程硝化菌过程中的经验教训和研究思路进行总结,将有助于基因序列驱动的新微生物的发现。

[关键词] 全程硝化菌;富集培养;序列驱动

1 提高可检测(功能)微生物群落结构覆盖度的分析方法的开发

早期人们对自然界中存在微生物的认识主要通过显微镜观察和分离培养。但后来人们认识到通过一般分离培养方法从自然环境中能检测到的微生物不到 1%^[1]。目前基于小亚基核糖体 RNA(SSU rRNA, 包括 16S 或 18S rRNA)基因序列的微生物组成分析已成为人们研究生态环境样品中细菌、古生菌和真核微生物群落结构及其变化的主要方法^[2]。为了覆盖大部分的细菌(或古生菌、真核微生物),微生物群落结构分析中常使用“通用”引物。但研究发现“通用”引物并不能完全覆盖所有微生物。我们曾基于多个元(宏)基因组数据集中筛选得到的细菌 16S rRNA 基因序列进行常用“通用”引物的覆盖度分析,发现一些“通用”引物的覆盖度低于 80%,尤其在特定环境样品中对微生物的覆盖度低于 50%^[3]。为了解决这个问题,在国家自然科学基金面上项目“基于元转录组中核糖体 RNA 的微生物群落结构分析”(2012—2015)支持下我们改进元(宏)转录组方法,使得此方法能应用于各种生态环境样品中活性微生物群落结构分析^[4]。由于该方法

不依赖于利用“通用”引物的 PCR 扩增,所以能检测到比常规基于“通用”引物的 PCR 方法高一倍的生物多样性^[5, 6]。而且使用该方法获得的数据也提供不被“通用”引物覆盖的在门(phylum)水平未分类的细菌和古生菌序列类型,可用于新的候选门或纲(class)微生物的发现。

当人们要了解参与特定物质循环的功能微生物种群时,一般也利用各类功能微生物的关键功能基因(marker 基因)的“通用”引物进行分析可以有针对性地分析样品中特定功能微生物的种群结构。此方法已广泛应用于氨氧化菌、反硝化菌、甲烷氧化菌和硫酸盐还原菌等各种功能微生物种群结构的分析。但是,这种方法的最大缺陷是不易设计“通用”引物,因为即使在功能基因氨基酸序列上找到完全一致的氨基酸区域,设计引物时会发现其对应核苷酸序列差异较大。许多研究者也注意到现在使用的很多功能基因“通用”引物存在不能覆盖一些功能微生物种类的问题^[7]。

在进行国家自然科学基金面上项目“滩涂土壤中碳氮循环相关活性微生物菌群研究”(2011—2013)研究的过程中,我们也关注到用于氨氧化细菌和甲烷氧化细菌群落结构分析的常用功能基因“通

收稿日期:2018-05-25;修回日期:2018-07-04

* 通信作者,Email: quanzx@126.com

用”引物也存在上述问题。氨氧化细菌的氨单加氧酶(AMO)和甲烷氧化细菌的颗粒性甲烷单加氧酶(PMO)是同源的,所以我们尝试设计同时覆盖氨氧化细菌和甲烷氧化细菌的高简并引物。由于所设计的引物覆盖度很大,这样不仅能覆盖常规的氨氧化细菌和甲烷氧化细菌,而且也能覆盖一些同源的其他功能微生物(如:丁烷氧化菌),同时还能覆盖目前未知的相关功能微生物(图1)。

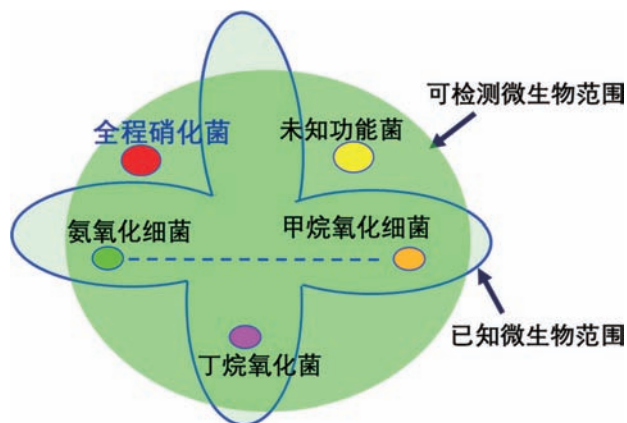


图1 利用同时覆盖氨氧化细菌和甲烷氧化细菌的引物提高PCR扩增覆盖度的模式图

同时覆盖氨氧化细菌和甲烷氧化细菌的引物不仅覆盖氨氧化或甲烷氧化细菌,而且会覆盖其他已知相关功能微生物(如,丁烷氧化菌)以及以前未被检测到的功能微生物(如,全程硝化菌或其他未知功能微生物)

为了提高覆盖度,我们曾将引物简并度增加到100以上,结果发现采用一般PCR方法得不到有效PCR产物。其主要原因可能是引物简并度增加时,真正有效引物浓度会剧降,从而影响扩增效果。当时我们正开展利用高通量测序的皮肤微生物群落结构的研究,其DNA扩增采用两步PCR方法,即先用“通用”引物扩增20个循环后再用加条码(barcode)序列的“通用”引物进行10个循环的扩增^[8]。所以我们借鉴此两步PCR方法,即先用加标签(tag,约20个碱基)的覆盖氨氧化/甲烷氧化细菌 $amoA/pmOA$ 基因高简并引物进行PCR扩增,再用tag序列对第一步产物进行PCR。结果发现扩增效率仍是很低。考虑到上述第二步PCR过程中,由于加tag高简并引物会比tag引物更容易与模板结合,因此作为模板的第一步PCR产物溶液中的未用尽的加tag高简并引物会影响tag引物与模板的结合,从而影响第二步PCR扩增效率。为解决此问题,我们尝试用去除剩余引物的第一步PCR产物的纯化产物作为第二步PCR模板进行扩增。结果十分理想,得到了有效PCR产物(专利申

请号2015107434538)。在2012年8月的第77期“双清论坛”作者所报告“追寻遗漏的微生物”中介绍的5种追寻“遗漏”微生物的方法里就包括了基于元转录组的微生物群落结构分析方法和基于高简并引物的两步PCR方法^[9]。

2 全程硝化菌的广泛分布和多样性检测

利用上述基于高简并引物的两步PCR方法分析活性污泥、河流等环境样品过程中,我们发现了与已知常规氨氧化或甲烷氧化菌的功能基因序列差异较大的新类型微生物序列,这些序列与平时未被关注的甲烷氧化菌*Crenothrix*的 $pmoA$ 基因序列最相似,因为在系统发育树上更接近于氨氧化菌的 $amoA$ 基因,以前一直被叫作奇异 $pmoA$ 基因^[10](现在知道其实是全程硝化菌的 $amoA$ 基因)。2012年作者所指导的本科生毕业论文中,就包括利用基于高简并引物的两步PCR方法从河流样品中扩增出的全程硝化菌 $amoA$ 基因序列来所画的系统发育树。我们还通过设计全程硝化菌特异性引物,确认了全程硝化菌在滩涂中随季节和土壤深度的分布变化。我们实验室外国留学生2013年4月份的博士学位论文“长江河口湿地甲烷菌及甲烷氧化菌的分子生态学研究”的第六章“长江河口滩涂中检测到大量与*Crenothrix*相关的 $pmoA$ 基因”包括了此结果^[11]。为了确定全程硝化菌(当时认为是奇异甲烷氧化菌*Crenothrix*)的广泛分布和多样性,我们对多个不同类型环境样品利用基于高简并引物的两步PCR方法进行分析,发现在很多环境样品中其数量高于氨氧化细菌和甲烷氧化细菌;并发现这类微生物可分为两个簇(groups,即Comammox Clade A),其中一个簇是基于“通用”引物的常规氨氧化/甲烷氧化细菌分析中未被检测到的。我们在2014年国际微生物生态学(ISME)会议上以墙报形式对此结果进行了交流^[12],相关结果去年正式发表^[13]。

3 全程硝化菌的富集培养

基于全程硝化菌多样性分析结果,2014年我们申请了国家自然科学基金面上项目“奇异甲烷氧化菌*Crenothrix*类微生物的生态功能和底物氧化途径研究”(2015—2018),并获得资助。在项目申请书摘要中提到的重点研究内容是“采用不同底物(甲烷、氨、乙烷等)和电子受体(氧气、硝酸盐、硫酸盐和

三价铁等)进行实验室培养”。根据 PNAS 文献,我们检测并关注的基因对应的是奇异甲烷氧化菌 *Crenothrix*^[10],所以我们用滩涂等各种环境样品在有氧或不同电子受体的厌氧条件下进行甲烷氧化培养实验,试图找到可提高关键功能基因量明显增加的条件。为了找到培养条件,我们不仅以甲烷为底物,也使用氨和乙烷等为底物进行培养,并尝试用更多环境样品进行培养。鉴于前期基于高筒并引物两步法的全程硝化菌分布特点分析时已认识到自来水中其相对比例较高,所以我们对自来水也进行了富集培养实验。为了简化实验过程,我们将过滤自来水的滤膜片直接放入加不同浓度氨的自来水滤液中进行培养。2014 年 8 月,上述研究终获突破,定量 PCR 检测结果表明加过滤自来水滤膜的培养体系中我们所关注功能基因的量明显增加(图 2)。

上述实验虽然明确了我们一直关注的功能基因所对应的是氨氧化相关微生物,但由于我们监测的不是 16S rRNA 基因,故这功能微生物是属于哪一类微生物仍不清楚。此外,探索最适富集培养条件的过程也极为艰辛。在实验中我们发现某一特定条件下全程硝化菌 *amoA* 量明显增加,但在该条件下继续培养时又出现其量的降低。我们对全程硝化菌 *amoA* 量明显不同的多个富集培养样品进行了群落结构分析,发现其量较高的样品中硝化细菌 *Nitrospira* 量也高,传统氨氧化菌量较少。由于此富集物有较高的氨氧化活性,我们推测这富集物中肯定存在以前未知的氨氧化菌,其氧化氨为亚硝酸盐后提供给硝化细菌使得其占主导。为了解体系中会不会存在一般通用引物不能覆盖的微生物,我

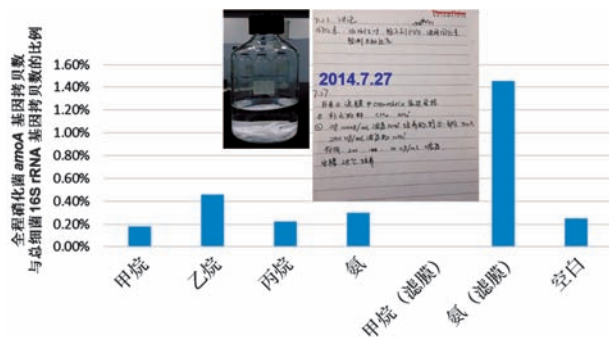


图 2 在不同底物(甲烷、乙烷、丙烷和氨)条件下过滤自来水滤膜洗脱液或过滤滤膜(以“(滤膜)”表示)为微生物源进行培养,“空白”是指不加任何底物

此实验是在 2014 年 7—8 月进行。图中照片为富集培养用的加滤纸的培养瓶和在不同浓度氨条件下进行富集培养实验的实验笔记。

们提取 RNA 并利用基于元转录组的微生物群落结构分析方法进行分析,结果没有找到新类型微生物。为了找到此功能基因所对应的微生物,我们设计了富集物中主要微生物类型的荧光探针,试图把各个主要门的微生物用流式细胞仪进行分选,了解哪个门细胞中能检测到关注功能基因来判断此基因所对应微生物种类,但还是失败。根据我们富集培养实验结果,我们以往一直关注此功能基因所对应的是氨氧化,而不是甲烷氧化,因此以甲烷氧化菌角度去设计和进行的很多微生物多样性和分布特点的实验也需重新进行。

为推进此研究,作者于 2015 年 8 月访问氨氧化领域权威——荷兰 Radboud 大学的 Mike Jetten 实验室。获知他们也在低浓度氨条件下已富集到与我们关注的功能基因对应微生物,而且此微生物是属于硝化菌 *Nitrospira*。2015 年 12 月,他们课题组和奥地利 Michael Wagner 实验室在 *Nature* 同时发表两篇文章,首次报道了全程硝化菌^[14, 15]。

其实,2015 年初我们曾进行过富集物的元基因组测序。当时认为富集物中全程硝化菌比例仅在 5% 左右,所以没进行基因组聚类(bin)的工作,而仅从元基因组测序结果中筛选出 *amoA* 基因序列进行分析。后来重新拿出这个元基因组数据进行聚类,了解到其实仅依之前测序结果就足以能将全程硝化菌聚类出来,因为它已成为富集培养液中最主要微生物,其测序覆盖度比其他菌高 3—5 倍以上。若较早与元基因组分析有经验的实验室合作,我们或许就能提前确定这个微生物就是含有氨氧化功能的硝化细菌,即全程硝化菌。早在 2006 年,已有科学家通过热力学和动力学分析预测了全程硝化菌的存在,并提出相比于传统氨氧化菌,全程硝化菌可能生长速度慢、但生长得率高,适合于生物被膜等微生物停留时间较长的环境^[16],此预测已通过最近的研究得到了验证^[17],遗憾的是之前研究中我们未能及时检索到这篇预测全程硝化菌的理论性文章。

虽然在全程硝化菌的富集过程中存在多次因思维定型而未能抓住机会的惋惜,但其中也有很多幸运的部分,例如,上海自来水中全程硝化菌比例相对高,利用自来水样品进行培养实验时直接放进过滤自来水滤膜作为微生物源(因全程硝化菌乐于以生物膜形式生长),而且我们富集到的全程硝化菌 *amoA* 基因与已发表的富集到的全程硝化菌形成不同的簇,其生理生态功能也可能存在一些

差异。

通过这几年的探索,我们现在已稳定得到了全程硝化菌的富集培养物,完成了全程硝化菌的全基因组分析^[18],在2016年的ISME会议上进行了交流^[19]。最近,已将全程硝化菌的滤膜上培养方法改换成颗粒性载体上培养,这为各种生理生化实验的稳定性和重复性提供了很好条件。我们将继续尝试各种方法去分离培养此全程硝化菌,并从不同生态环境中富集培养出其他类型的全程硝化菌。

4 全程硝化菌生态分布和生态功能的进一步研究

2015年发表在*Nature*的文章^[14]中,将原来称为*Crenothrix pmoA*的基因类型确定为全程硝化菌Clade A的*amoA*基因,并将原来称为可能alpha变形菌纲甲烷氧化菌*pmoA*的基因类型确定为全程硝化菌Clade B的*amoA*基因。由于我们在之前多样性分布和定量PCR分析时只考虑*Crenothrix*相关*pmoA*(即全程硝化菌Clade A的*amoA*)基因,所以我们重新设计了特异性扩增全程硝化菌(包括Clade A和Clade B)*amoA*的引物进行群落结构分析,又设计了全程硝化菌Clade A和Clade B特异性引物进行这两类全程硝化菌的定量PCR分析。为了避免以后因发现新类型全程硝化菌*amoA*基因而需要重新设计引物的问题,我们从公共数据库几百个元基因组和元转录组数据集中筛选所有全程硝化菌、氨氧化细菌以及氨氧化古生菌*amoA*基因并进行分析,确认所设计引物的覆盖度和特异性。因这些数据没有引物覆盖度引起的偏向性,也可用于不同环境中全程硝化菌分布程度的分析,结果发现全程硝化菌虽然在海洋样品中分布很少,但在沿岸和河口滩涂样品中含量较多^[20]。滩涂作为陆地和海洋的交界带,在全球碳氮循环过程中起重要作用。我们前期对长江河口滩涂进行了全程硝化菌分布特点的初步分析^[11, 21],在此基础上我们申请了国家自然科学基金“水圈微生物驱动地球元素循环的机制”重大研究计划培育项目“全程硝化菌与其他硝化相关微生物在滩涂生态系统作用机制和相互关系的研究”(2018—2020),并获得资助。我们正在对污水处理系统、入海口沉积物、自来水等各种生态环境中全程硝化菌的生态作用以及与其他硝化相关微生物之间关系进行研究。

Comammox, Complete ammonia oxidizer,直译是完全氨氧化菌,亚硝酸盐到硝酸盐的氧化过程虽

属于硝化(nitrification)过程,但将其称为氨氧化过程的一部分显然是不妥的,所以包括2015年首次报道Comammox的两篇*Nature*文章在内的很多研究论文中直接用complete nitrification(或complete nitrifier)来说明Comammox^[14, 15, 17];而且在环境工程领域中文资料中用全程硝化来说明氨到硝酸盐的氧化(complete nitrification),所以Comammox或complete nitrifier译为全程硝化菌似更能准确反映其生物学特点。

5 基因序列驱动的新功能微生物的发现

2015年荷兰Mike Jetten课题组和奥地利Michael Wagner课题组的全程硝化菌的发现是首先确认氨氧化菌,再通过元基因组分析过程中找到同一个聚类(bin)中包括氨氧化功能相关基因簇和硝酸化相关基因簇,因此他们的全程硝化菌的发现是依赖于功能驱动的。而我们是利用基于高简并两步PCR方法分析氨氧化/甲烷氧化细菌的*amoA*/*pmoA*基因来研究这些微生物群落组成的过程中,发现各种生态环境中含量较高的、以前未受到重视的功能基因类型,全程硝化菌*amoA*基因,分析其在各种生态环境中的分布特点,并在此基础上进行富集培养。虽然不能准确确定对应功能微生物的生长代谢特点,但培养过程中所要富集的目标是明确的,而且根据定量PCR等可及时监测目标微生物含量变化,由此来确定此培养是否富集目标微生物。目标微生物富集到一定程度就可以进行元基因组分析,并通过binning提取出目标微生物基因组序列,通过此基因组序列的分析预测目标微生物的功能和代谢特点,进行进一步的富集培养,并结合元转录组等组学方法可研究目标微生物的生理生化特点和生态功能(图3)。此思路也可应用于基于改进的元转录组方法分析微生物群落结构过程中筛选得到的未被“通用”引物覆盖的、在门水平未分类16S rRNA所对应新种类微生物的富集和生理、生态功能研究。基于序列驱动的发现新的微生物的研究思路,可将用于各种功能微生物以及微生物类型的研究。

2005年作者以讲师身份入职复旦大学,先后主持了国家自然科学基金委员会的青年科学基金1项,面上项目3项,国际(地区)合作交流项目1项,以及重大研究计划项目的培育项目1项,且这些项目都与氨氧化或甲烷氧化相关,并成了主要科研经

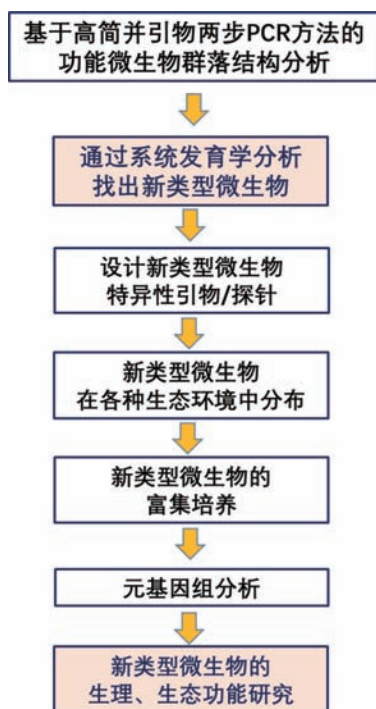


图3 基因序列驱动的发现新功能微生物的框架图

费来源。如果没有国家自然科学基金委员会的鼓励自由探索、宽容失败的指导思想,我们很难长期关注于氨氧化和甲烷氧化,尝试发现新的微生物。虽然发现新的微生物之路是艰辛、也有很多挫折,但坚信只要一直坚持,幸运也会随你而来。

参 考 文 献

- [1] Amann RI, Ludwig W, Schleifer KH. Phylogenetic identification and in situ detection of individual microbial cells without cultivation. *Microbiol Rev*, 1995, 59(1): 143—169.
- [2] Pace NR. A molecular view of microbial diversity and the biosphere. *Science*, 1997, 276(5313): 734—740.
- [3] Mao DP, Zhou Q, Chen CY et al. Coverage evaluation of universal bacterial primers using the metagenomic datasets. *BMC Microbiol*, 2012, 12(1):66.
- [4] Li XR, Lv Y, Meng H, et al. Analysis of microbial diversity by pyrosequencing the small-subunit ribosomal RNA without PCR amplification. *Appl Microbiol Biotechnol*, 2014, 98(8): 3777—3789.
- [5] Yan YW, Zou B, Zhu T, et al. Modified RNA-seq method for microbial community and diversity analysis using rRNA in different types of environmental samples. *PLoS ONE*, 2017, 12(10): e0186161.
- [6] Yan YW, Jiang QY, Wang JG, et al. Microbial communities and diversities in mudflat sediments analyzed using a modified metatranscriptomic method. *Front Microbiol*, 2018, 9:93.

- [7] Lever MA, Teske AP. Diversity of methane-cycling archaea in hydrothermal sediment investigated by general and group-specific PCR primers. *Appl Environ Microbiol*, 2017, 81(4): 1426—1441.
- [8] Ying S, Zeng DN, Chi L, et al. The influence of age and gender on skin-associated microbial communities in urban and rural human populations. *PLoS ONE*, 2015, 10(10): e0141842.
- [9] 杨海花,东秀珠,黄力,等. 典型生境重要地球元素循环的微生物驱动机制—第77期“双清论坛”综述. *中国科学基金*, 2013, 3: 133—137.
- [10] Stoecker K, Bendinger B, Schoning B, et al. Cohn's *Crenothrix* is a filamentous methane oxidizer with an unusual methane monooxygenase. *Proc Natl Acad Sci*, 2006, 103(7): 2363—2367.
- [11] Zeleke J. 长江河口湿地产甲烷菌及甲烷氧化菌的分子生态学研究 [博士学位论文], 上海: 复旦大学, 2013.
- [12] Fei X, Zhe XQ. Diverse distribution of “unusual” methanotroph *Crenothrix*-related microbes in various environments. In *Proc 15th Inter Symp Microb Ecol*, Seoul, 2014.
- [13] Wang JG, Xia F, Zeleke J, et al. 2017. An improved protocol with a highly degenerate primer targeting copper-containing membrane-bound monooxygenase genes for community analysis of methane- and ammonia-oxidizing bacteria. *FEMS Microbiol Ecol* 93(3): fiw244.
- [14] Daims H, Lebedeva EV, Pjevac P, et al. Complete nitrification by *Nitrospira* bacteria. *Nature*, 2015, 528:504—509.
- [15] van Kessel MAHJ, Speth DR, Albertsen M, et al. Complete nitrification by a single microorganism. *Nature*, 2015, 528:555—559.
- [16] Costa E, Perez J, and Kreft JU. Why is metabolic labour divided in nitrification? *Trend Microbiol*, 2006, 14: 213—219.
- [17] Kits KD, Sedlacek CJ, Lebedeva EV, et al. (2017) Kinetic analysis of a complete nitrifier reveals an oligotrophic lifestyle. *Nature*. 549(7671):269—272.
- [18] 邹斌. 全程硝化菌基因组及其生境的微生物群落研究 [硕士学位论文]. 上海: 复旦大学, 2016.
- [19] Quan ZX, Xia F, Wang JG, et al. New type of complete ammonia oxidizing (Comammox) bacteria. In *Proc 16th Int Symp Microb Ecol*, Montreal, 2016.
- [20] 王建功. 全程硝化菌的广泛分布以及全程硝化菌和相关硝化微生物群落研究 [博士学位论文]. 上海: 复旦大学, 2018.
- [21] 夏飞. 长江河口滩涂沉积物中氨/甲烷氧化细菌群落相互作用及全程硝化细菌群落研究 [博士学位论文]. 上海: 复旦大学, 2016.

Seeking of Complete nitrifiers: Finding of Novel Functional Microorganisms Driven by Gene Sequence

Quan Zhexue

(School of Life Sciences Fudan University, Shanghai 200438)

Abstract At the end of 2015, the *Nature* journal published two papers to report Complete ammonia oxidizer (Comammox) for the first time. Our lab started Comammox related work from 2012, and determined the diverse distribution of Comammox based on two-step PCR with highly degenerate primer. However, we thought these microbes as unusual methanotroph according to published papers, until we confirmed the ammonia oxidizing activity of these microbes. We designed Comammox specific primers and determined the contents and diversities of Comammox in various environments. The successes, failures and research routes during the progress of identification and enrichment of Comammox, may be helpful for the finding of novel microorganisms driven by gene sequence.

Key words Comammox; Enrichment; Sequence driven

· 资料信息 ·

我国学者在古人类研究领域取得重要进展

在国家自然科学基金项目(项目编号:41102115,41662012)等资助下,中国科学院广州地球化学研究所朱照宇研究员团队与十余家单位合作,在我国黄土高原旧石器时代考古方面取得重要进展,发现距今 210 万年前的古人类遗址。研究结果以“Hominin Occupation of the Chinese Loess Plateau Since About 2.1 Million Years Ago, (古人类约在 210 万年前占据黄土高原)”为题,于 2018 年 7 月 11 日在 *Nature*(《自然》)上发表,论文链接:<http://www.nature.com/articles/s41586-018-0299-4>。英国广播电台(BBC)、英国卫报(Guardian)、美国有线电视新闻(CNN)和纽约时报(The New York Times)等分别给予了报道和评述。

朱照宇研究员团队围绕在陕西省蓝田县上陈地区发现的出露良好、层位连续的风成黄土—古土壤序列剖面(L5~L28)展开研究。对剖面开展了土壤地层标志层与黄土—古土壤地层剖面的测量及层序对比、沉积物粒度组成分析、矿物学组合与地球化学组分测试、各类岩石磁学方法测试、系统的退磁和古地磁极性测量,建立了多旋回黄土—古土壤的土壤地层序列和古地磁年代序列。该遗址剖面顶部的古土壤 S5(距今 0.46 Ma)至底部 L28 的 20 多个原生地层层位中陆续发现了就地埋藏的石器,依据古地磁年龄并参考前人建立的黄土—古土壤序列轨道调谐年龄序列,最老石器层位(S27~L28)的年龄距今约 2.10~2.12 Ma。

传统观点认为非洲直立人在距今 1.8~1.9 Ma 走出非洲向世界各地迁移,而本研究使上陈遗址成为目前所知非洲以外最老的古人类遗迹点之一。这一年龄比目前公认的西亚格鲁吉亚德玛尼斯旧石器遗址年代(距今 1.85 Ma)还早 27 万年。本项研究成果拓展了处于国际领先地位的中国黄土—古土壤序列研究在古人类与古文化方面的新方向,并将促使人们重新审视早期古人类起源、迁移和扩散的格局。

供稿:地球科学部 刘羽 刘进峰