

## 棕囊藻属 (*Phaeocystis*) 的分类与生活史 (综述)

齐雨藻, 沈萍萍\*, 王 艳

(暨南大学水生生物研究所, 广东 广州 510632)

**摘要:** 棕囊藻属 *Phaeocystis* (定鞭藻纲 Prymnesiophyceae) 的分类问题目前还有争论。其种的分类标准是以初始的群体形态、地理分布、细胞特征等以及分子生物学特征, 如染色体倍性, 基因组大小等为依据。基于以上各种分类特征, 目前比较确定的棕囊藻属藻类有四种: 一种是只观察到单细胞形态的凹孔棕囊藻 (*P. scrobiculata*), 另外三种是能够形成群体的波切棕囊藻 (*P. pouchetii*)、球形棕囊藻 (*P. globosa*) 和南极棕囊藻 (*P. antarctica*)。棕囊藻具有一个复杂的异形生活史, 介于几种游离的单细胞(不动的细胞, 具有鞭毛的动细胞, 小游动孢子以及可能存在的大游动孢子) 和群体之间的形态交替。但其生活史中仍有许多不确定的问题。

**关键词:** 海洋浮游植物; 棕囊藻属; 分类; 生活史

中图分类号: Q949.209 文献标识码: A 文章编号: 1005-3395(2001)02-0174-11

## TAXONOMY AND LIFECYCLE OF GENUS *PHAEOCYSTIS* (PRYMNESIOPHYCEAE)

Qi Yu-zao, SHEN Ping-ping\*, WANG Yan

(Institute of Hydrobiology, Jinan University, Guangzhou 510632, China)

**Abstract:** Studies of the genus *Phaeocystis*, a most widespread marine Prymnesiophyceae, are reviewed. The taxonomy of this genus remains unclear so far. Taxonomic criteria of species are based on initial colony shapes, geographic distribution, free-living cell characteristics as well as chemical products, ploidy, genome size, 18rRNA and so on. Based on all of these taxonomic characters, *Phaeocystis* has been divided into four definite species at present: *P. scrobiculata*, *P. antarctica*, *P. globosa* and *P. pouchetii*. The first has only free-living cells and forming no colony, while the rest are of colony-forming species with not only single cell but also colonies composed of thousands of cells embedded in one mucilaginous matrix occasionally reached several mm in diameter. *Phaeocystis* has a complex heteromorphic life cycle exhibiting alternation between two different morphological forms: free-living cells and colonies. The unicellular stage involves several types: non-motile, flagellates, microzoospores and possibly macrozoospores. However, their respective function within *Phaeocystis* life cycle and, in particular, their involvement in colony formation are not completely

收稿日期: 2000-06-14

基金项目: 国家自然科学基金项目(重大项目 39790110); 广东省高教厅科技攻关项目(粤高教科[1998] 75号)

\* 通讯作者 Corresponding author

understood.

**Key words:** Marine phytoplankton; *Phaeocystis*; Taxonomy; Life cycle

1997年秋至1998年春在我国东海海域及南海粤东海域发生大面积棕囊藻属 (*Phaeocystis*) 藻类引起的赤潮, 对水产养殖业造成极大的危害, 仅广东省饶平柘林湾网箱养殖的经济损失就逾6000余万元。此次赤潮为我国赤潮的新记录, 因而引起我国学术界重视。

棕囊藻属 (*Phaeocystis*) 属于定鞭藻纲 (Haptophyceae/Prymnesiophyceae), 分布广泛, 从极地到温带地区的海洋生态系统中都存在<sup>[1,2]</sup>。这种藻类作为海洋初级生产者, 是构成海洋生态系统的基础, 为浮游动物提供食物。但更为重要的是其本身所具有的特殊的生理机制, 产生一些特殊的物质, 如粘多糖<sup>[3,4]</sup>, 二甲基丙磺酸 (DMSP), 二甲基硫化物 (DMS)<sup>[5,6]</sup>等, 强烈影响海洋生态系统的结构与功能。在某些富营养化海域中, 它能在短期爆发性增殖形成有害赤潮, 死后产生并积累大量的泡沫物质<sup>[7]</sup>, 给渔业及环境造成极大的危害。目前在荷兰、挪威等国陆续有棕囊藻赤潮的发生, 而且近年来发生的频率逐年增加, 规模不断扩大, 危害日益严重。国内, 1997年10月到1998年2月在东南沿海首次发生了大规模的球形棕囊藻赤潮, 渔业损失惨重<sup>[8-10]</sup>, 1999年7月又在饶平、南澳等海域发生球形棕囊藻赤潮。棕囊藻的大量繁殖不仅影响海洋环境, 而且影响大气环境。它所产生的 DMS 释放进入大气中, 是全球大气硫通量的主要组成部分及酸雨的重要影响因素之一, 对全球的硫循环、云核的形成及气候调节有重大影响<sup>[2,11,12]</sup>。此外, 棕囊藻对全球, 尤其是极地及沿海地区的碳循环具有重要意义<sup>[1,7]</sup>。据报道, 棕囊藻还能产生吸收紫外线-B 的物质<sup>[13,14]</sup>。

因此, 棕囊藻以其独特的生理生化特性和重要的生态作用, 引起了各国科学家的广泛兴趣。许多专家对其分类、遗传、生理、生态等作了一系列的研究工作, 但至今仍存在许多疑问。它的分类及生活史是所有研究工作的基础。这种藻类具有复杂的异形生活史<sup>[15]</sup>(heteromorphic life cycle), 介于两种不同的生活形态(游离单细胞和群体)之间, 各种生活形态又具有不同的生理和生态特性。到目前为止, 棕囊藻的生活史还没有完全研究清楚, 这与棕囊藻属本身分类的混乱状况与生活史的复杂性有关。所以, 研究棕囊藻属的分类与生活史对于加快其它各方面研究进程是关键的一步。本文就近年来国内外对棕囊藻属分类及生活史的研究状况作一综述。

## 1 棕囊藻的地理分布与分类

### 1.1 地理分布

棕囊藻属是对温度及盐度适应性范围广的海洋浮游藻类, 生境多种多样, 从南极到北极的海洋生态系统中都有发现<sup>[1,2]</sup>。

过去一直认为棕囊藻属是极地种类, 现在发现它广泛分布于世界各海洋中<sup>[7]</sup>。如南极<sup>[16,17]</sup>、北冰洋<sup>[18,19]</sup>、大西洋<sup>[20]</sup>、太平洋<sup>[21]</sup>、地中海<sup>[22]</sup>、阿拉伯海等, 其中经常发生赤潮的地区有: 北大西洋的温带港湾及其沿海地带, 北海沿岸地带, 挪威海、荷兰沿海等海域<sup>[7,20]</sup>。尽管棕囊藻分布广泛, 但幸运的是并不是有其分布的所有海域都能暴发赤潮, 原因还不十分清楚, 推测可能是因为这一属中有几个不同的种, 每一种有自己的生态适应性<sup>[7]</sup>。这样就引出了一个学术问题: 这些藻类是属于一个种还是几个不同的种?

## 1.2 属的确立及特征

棕囊藻属到底有多少种,其分类依据是什么?这一直是其分类上令人困惑的难题。从 Lagerhein (1893)<sup>[23]</sup>建立这个属以后的一百多年中,虽然观察研究的技术与方法越来越先进精密,但仍没有一个令人满意的答案。属的基本特征为:游动细胞具有两种大小形状不同的有机鳞片,在细胞外部具有细长的线性纤维物质,每个细胞有2-4个叶绿体(通常为2个);不动阶段由粘性群体构成<sup>[23]</sup>。

## 1.3 早期分类

最初 Hariot (1892)在 Pouchet 发现这种藻类并定名为波切四孢藻 (*Tetraspora pouchetii*) 实际上就是后来 Lagerhein 将之归为棕囊藻属的 *Phaeocystis pouchetii* (波切棕囊藻\*)。此后, Scherffel (1900)描述并命名了球形棕囊藻 (*Phaeocystis globosa*)<sup>[24]</sup>。波切棕囊藻最早发现于冷水中,能形成一球形浅裂的群体,群体内的细胞每四个聚成一组;球形棕囊藻存在于温水中,形态相同的单细胞包埋在一个胶质囊中形成一个中空球形群体。棕囊藻群体胶质囊形态和细胞形态及排列方式存在着明显的地理差异,因此前期大多数工作者都基于藻的群体形态与地理分布将不同种分开。历史上曾有学者从 *P. pouchetii* 分出 *P. globosa* Scherffel, *P. sphaeroides* Buttner, *P. amoeboides* Buttner, *P. giraudyi*, *P. antarctica* Karsten 和 *P. brucei* Mangin 6个种<sup>[25]</sup>, 1955年 Kornmann<sup>[26]</sup>详细的描述并比较了不同种棕囊藻细胞的形态。他在观察球形棕囊藻和波切棕囊藻群体形成过程中发现,两个种的群体发展过程很相似,大约在16细胞时期才出现不同,所以他认为球形棕囊藻细胞类型是波切棕囊藻的幼期形式。此后群体的形态特征的基础地位有了动摇,只是成为一个不太可靠的鉴定特征。

## 1.4 现代分类

由于早期的光学显微观察技术有限,加之此属藻细胞很小(直径约3-9 μm),所以很难获得单细胞形态与结构上的详细资料。1971年 Parke 等<sup>[14]</sup>首先利用电子显微技术详细地研究了广义的 *P. pouchetii* "sensu lato" (按照他的意见上面所提到的6个种都归为此种),其后 Moestrup (1979)描述了一个新种 *P. scrobiculata* (凹孔棕囊藻\*)。Hallegraeff (1983)和 Estep 等 (1984)对这两个分类单位做了补充和比较<sup>[25]</sup>,但分类仍没有一个确定的答案。1988年 Sournia<sup>[25]</sup>试图理清棕囊藻属混乱的分类状况,他检验了从上个世纪以来在世界范围内描述的9个种,发现大多数藻的鉴定不充分,群体特征由于易发生较大变异,作为鉴定标准来说不太合适;鞭毛藻(即游动细胞)时期缺乏必要的亚显微特征分析。他着重指出游动细胞的鞭毛长度,有机鳞片及分泌的星形纤维物质等特征对分类具有重要意义。他认为目前确定的只有两个种:一种是凹孔棕囊藻 (*P. scrobiculata* Moestrup),此种到目前为止只发现有游离鞭毛藻细胞形态存在(Moestrup, 1979),没有群体形态;另一种是包括球形棕囊藻在内的波切棕囊藻 (*P. pouchetii*) (除非有更详细的研究证据证明其不同,否则这两个种实际上是同一个种),能够形成群体。此后,为避免混乱,大多数海洋生态学家报道棕囊藻群体时都采用波切棕囊藻 (*Phaeocystis pouchetii*) 或棕囊藻属的某种 (*Phaeocystis* sp.) 的形式。

这一阶段,随着科技的发展和研究不断深入,棕囊藻的分类特征有了新的补充,除群体的形态

\* 中文名称由齐雨藻教授订拟。

外, 游动细胞的特征如鞭毛、鳞片、星形分泌物、细胞的大小等也成为棕囊藻的分类特征, 例如研究发现棕囊藻的游动细胞产生并释放一种纤维状的物质, 形成一个五角形的模式, 有的形成一种九角形的模式, 这种物质经鉴定为几丁类物质。这个特征成为一个重要的分类标准, 用来鉴定不同的棕囊藻游离细胞的种类。如波切棕囊藻, 球形棕囊藻及南极棕囊藻细胞产生分泌的物质的特征都是五角形, 而凹孔棕囊藻却是九角形<sup>[27]</sup> (表 1)。最近有人认为“两种法”过于简化<sup>[24, 28]</sup>, Jaknke 和 Baumann<sup>[2, 24]</sup>提出了不同种棕囊藻的鉴定标准 (表 2)。他们观察了球形棕囊藻和波切棕囊藻群体的初期及后期形态, 并结合研究其温度和光的耐性, 表明它们是两个不同的种, 同时在 Moestrup 等<sup>[29]</sup>建议的基础上, Baumann<sup>[2]</sup>又确定了另一个种: 南极棕囊藻 (*Phaeocystis antarctica*), 此种特征介于球形棕囊藻和波切棕囊藻之间, 群体类似于球形棕囊藻而温度耐性却与波切棕囊藻相近, 并具有不同的色素光谱<sup>[30]</sup>。从此以后, 棕囊藻的分类从普通的鉴定时期进入更精细的亚显微观察阶段。现代高科技的发展为此提供了条件, 其分类标准不仅仅局限于形态学分析, 更增加了生理特性, 生化组成及分子生物学的分析。

表 1 四种棕囊藻的游动细胞的特征比较<sup>[2]</sup>Table 1 Comparison of flagellate characteristics of four *Phaeocystis* species<sup>[2]</sup>

	球形棕囊藻 <i>P. globosa</i>	凹孔棕囊藻* <i>P. scrobiculata</i>	波切棕囊藻* <i>P. pouchetii</i>	南极棕囊藻 <i>P. antarctica</i>
大小 ( $\mu\text{m}$ )	3-8	8	5	3-8
纤维物质 形状、大小 ( $\mu\text{m}$ )	五角形 ( $20 \times 0.05$ )	九角形 (4 对+1 条) ( $50 \times 0.1$ )	五角形	五角形 ( $46 \times 0.1$ )
鳞片	有两种不同的类型: 都呈放射脊模式, 两个表面都可见  一大的鳞片多数具垂直突出边缘的圆形扁平板, 通常 48 个脊, 从一个近似直角大平面中心放射出 ( $0.18 \times 0.19 \mu\text{m}$ , 直径 $0.12 \mu\text{m}$ )  一小的鳞片具明显内折边缘, 从卵圆平面中心放射出 ( $0.10 \times 0.13 \mu\text{m}$ , 直径 $0.12 \mu\text{m}$ )	两种不同的类型  一大的鳞片卵圆形, 有一突出的外缘, 无明显特征 ( $0.60 \times 0.45 \mu\text{m}$ ) ( $0.41 \times 0.3 \mu\text{m}$ )  一小的鳞片卵圆形, 背部具不规则边缘 ( $0.19-0.21 \mu\text{m}$ , $0.1 \mu\text{m}$ )	存在两种不同类型, 但具体没有鉴定出	存在两种不同类型, 但没有鉴定出
鞭毛 ( $\mu\text{m}$ )	10-14	23-30	8	12
定鞭毛 ( $\mu\text{m}$ )	无螺旋, 比 <i>P. scrobiculata</i> 稍短	无螺旋, 5	3	未测定

\* 中文名称由齐雨藻教授拟订

表 2 三种棕囊藻的群体形态与温度耐性比较<sup>[31]</sup>Table 2 Colony morphology and temperature tolerance of three *Phaeocystis* species<sup>[31]</sup>

	球形棕囊藻 <i>P. globosa</i>	南极棕囊藻 <i>P. antarctica</i>	波切棕囊藻 <i>P. pouchetii</i>
大小 (mm)	8-9	>9	1.5-2
形状 细胞分布	球形和大量衍生的形状 沿周缘平均分布	球形和大量衍生的形状 沿周缘平均分布	球形, 群体直径 0.1 mm, 浅裂超过 0.3 mm 分布在大群体的浅裂曲面上, 大多数是规则的: 4 个细胞形成一组, 细胞与细胞之间有粘液
粘液	实心的	实心的	纤细的
生长温度 ( $^{\circ}\text{C}$ )	4-22	-1.6-14	-2-12
最适温度 ( $^{\circ}\text{C}$ )	16	4.5	8
温度耐性 ( $^{\circ}\text{C}$ )	-0.6-22	<-2-14	<-2-14

在此基础上, Medline 等<sup>[1]</sup>1994 年利用 18SrRNA 基因序列分析有力地支持这个种属的分类地位, 将棕囊藻属在群体形态、地理分布、生长与水温关系基础上分为四种, 除了一种是只观察到单细胞阶段的凹孔棕囊藻外, 其它三种都是能够形成群体的种类, 即波切棕囊藻, 球形棕囊藻, 南极棕囊藻。波切棕囊藻属于冷水种类, 在南北极, 北半球水体中都有分布, 群体较小, 直径最大可达 2 mm, 小的群体呈球形, 细胞每四个一组, 最佳生长水温为 8 ℃, 群体成熟后作瓣裂。球形棕囊藻存在于较温暖的水体中, 直径为 8—9 mm, 最大可达 1 cm 以上, 最佳生长水温为 16 ℃。南极棕囊藻属于冷水种, 仅存在于南极沿岸水体中, 群体直径可达 9 mm, 最佳生长水温为 4.5 ℃。此外, 球形棕囊藻和南极棕囊藻的群体形态相似, 单细胞在群体的胶质囊圆周上均匀分布。波切棕囊藻的生长水温介于这两者之间(表 3)。他认为棕囊藻可能起源于一温水种, 冷水种类可能是由于新生代中后期的整合运动和气候的变化而形成的新的种类, 在地中海和南非可能有新种的发生。综上所述, 棕囊藻的分类状况如表 3 所示, 目前倾向认为比较确定的为四个种。

表 3 棕囊藻的分类—四种确定种的特征比较

Table 3 Taxonomy of *Phaeocystis* — comparison of four *Phaeocystis* species

名称	分布	群体		鞭毛细胞		最适水温 (℃)
		形状大小	细胞分布	分泌物特征	体外鳞片	
凹孔棕囊藻 <i>P. scrobiculata</i>	南太平洋, 北大西洋	不形成群体只有游 离的鞭毛藻细胞		九角形	卵圆形 0.1 × 0.21 μm 卵形 0.6 × 0.45 μm	
波切棕囊藻 <i>P. pouchetii</i>	北冰洋, 北大西洋	球形, 较小, 直径 最大 2 mm	细胞每 4 个 为一组	五角星形	?	8
球形棕囊藻 <i>P. globosa</i>	北大西洋	球形中空, 较大, 直径最大 2 cm	细胞均匀分布 在群体圆周上	五角星形	圆形 0.1 × 0.19 μm 卵形 0.1 × 0.13 μm	16
南极棕囊藻 <i>P. antarctica</i>	南极	球形中空, 较大, 直径最大 9 mm	细胞均匀分布 且紧密	五角星形	卵圆形 0.1 × 0.21 μm 卵形 0.6 × 0.45 μm	4.5

Vaulot<sup>[27]</sup>总结棕囊藻分类的主要特征为群体的形态(群体的形状、大小、群体内细胞分布形式)、鞭毛藻细胞分泌物的星状特征及细胞的大小、生境等。但是各个种具有不同的鉴定分析特征, 对于某些种来说, 鉴定特征只有群体的形态, 而对于另一些种来说, 只有鞭毛细胞的特征(表 1, 2), 不能同时比较它们的群体和鞭毛细胞, 并且有些参考特征如群体的形态或生境并不十分可靠。例如: 波切棕囊藻和球形棕囊藻的群体形态可出现在同一个环境中。他因此对 16 株棕囊藻株进行了形态学、染色体倍性、色素组成、基因组大小的分析, 首次确定了染色体倍性这一重要的分类特征。结果表明: 对大多数形成群体的种类来说, 群体的形态都比较相似, 而且群体的松紧度, 数量, 群体体积对细胞数目之比多依赖于环境条件, 因此群体形态并非是一个十分可靠的分类标准。同时群体的有无也不能作为分类依据, 因为群体的形成与营养条件有密切关系。此外, 细胞的大小也不是一个很好的鉴定标准, 因为大小的变化大部分与生长条件和倍性相关。相反, 色素组成对鉴定来说非常有用, 培养条件和倍性水平对色素组成等影响很小。色素组成比较稳定, 例如不同种类各种胡萝卜素的百分比是不一致的。但根据单倍体基因组的大小来进行分类的结果与棕囊藻的地理起源、地理分布正好相吻合。综合上述, 棕囊藻的分类特征观察是从形

态学到生物化学,一直发展到分子生物学方面,从表面逐渐深入到本质。正如 Vaulot 所指出,对棕囊藻的分类,必须将形态的,生化的及分子生物学的研究结合起来,建立一个更为坚实的分类标准。

最近, Zingone 等<sup>[42]</sup>报道在地中海又发现两个棕囊藻新种: *P. cordata* Zingone et Chrétiennot-Dinet 和 *P. jahnii* Zingone, 他们分别研究了这两个种的光学及亚显微结构特征。*P. cordata* 只观察到游动单细胞,细胞心形 ( $3.2\ \mu\text{m}\times 3.8\ \mu\text{m}$ ), 具有两条稍微不等的鞭毛 ( $4.5-6.5\ \mu\text{m}/5.5-7.5\ \mu\text{m}$ ) 和一定鞭毛 ( $2.2-2.5\ \mu\text{m}$ )。体表具两种有机鳞片: 外部鳞片较大,  $0.25\times 0.18\ \mu\text{m}$ ; 内部鳞片较小,  $0.18\ \mu\text{m}\times 0.13\ \mu\text{m}$ 。细胞分泌物呈五角形。*P. jahnii* 细胞圆形 (直径  $3.5-5\ \mu\text{m}$ ) 较前者稍大, 具有两条不等鞭毛 (分别为  $8.5-12\ \mu\text{m}$  和  $5.5-6.5\ \mu\text{m}$ ) 及一定鞭毛 ( $3-4.5\ \mu\text{m}$ ), 体表覆盖有两种极细薄的鳞片 (分别为  $0.35\ \mu\text{m}\times 0.28\ \mu\text{m}$  和  $0.18\ \mu\text{m}\times 0.14\ \mu\text{m}$ )。群体内细胞 ( $6-8.5\ \mu\text{m}$ ) 能够形成松散的群体, 没有具体形状或可见胶质囊。SSU rRNA 分析结果表明, 这是两个棕囊藻新种。

因此, 到目前为止, 棕囊藻属有 6 个不同种: 凹孔棕囊藻 (*P. scrobiculata*), 波切棕囊藻 (*P. pouchetii*), 球形棕囊藻 (*P. globosa*), 南极棕囊藻 (*P. antarctica*), *P. cordata* Zingone et Chrétiennot-Dinet 和 *P. jahnii* Zingone。

## 2 生活史

### 2.1 早期的描述

棕囊藻具有一个复杂异形生活史, 介于两种不同的生活形态之间 (群体和单细胞), 迄今为止, 人们对其生活史机理仍了解的不够透彻。目前能够获得的都是有关能够形成群体的棕囊藻的生活史资料, 而凹孔棕囊藻的生活史尚无报道。由于群体和游离的单细胞具有不同的生态和生理特性, 因而增加了研究其生活史的难度, 在很大程度上阻碍了棕囊藻其它各方面的研究进程。

Kornmann<sup>[26]</sup>第一个详细描述了棕囊藻生活史的一般特征。他的观察结果表明, 球形棕囊藻具有一个介于游离细胞和群体细胞之间形态交替的生活史。在实验室培养中至少存在三种类型的细胞: 游动细胞、小游动孢子和大游动孢子, 其直径约为  $3-9\ \mu\text{m}$ , 它们可能具有不同的功能, 能够自由生活。除了单细胞外, 还能够形成胶质囊群体, 群体中包埋成千上百个不动细胞, 这些球形囊泡的直径可达几个毫米甚至  $2.0\ \text{cm}$ , 肉眼可见, 群体的大小形态随生长周期的变化而变化。在自然环境中, 游离的单细胞和群体两种形态都可以存在, 而且与环境中的营养的多寡程度有很大关系: 在寡营养水体中, 只有单细胞的存在而没有任何群体出现。相反, 在富营养水体中, 群体占了绝对优势<sup>[14]</sup>。这一区别对生态系统的结构与功能有很大的影响。为了了解棕囊藻占统治地位的生态系统的结构与功能, 人们在各种条件下, 如实验室<sup>[32, 33]</sup>, 不同规模的现场实验<sup>[34, 35]</sup>及野外环境<sup>[36, 37]</sup>中对棕囊藻进行了大量的形态学研究。但遗憾的是, 与 Kornmann 的工作相比, 无新内容。后来 Sournia 指出由于当时没有电镜, 缺乏各种细胞形态的亚显微鉴定工作, 所以 Kornmann 循环 [包括小孢子 (microspore), 大孢子 (macrospore) 等] 需要在核酸倍性、细胞分裂过程、有性生殖等方面来进一步确定。

### 2.2 研究现状

#### 2.2.1 细胞类型

最近 Rousseau 等<sup>[15]</sup>重新证实了棕囊藻属的生活史, 提出了一条主要针对球形棕囊藻的比

较完整的生活史途径(图1)。他们结合细胞大小、运动性及DNA含量,用现代分析技术鉴定出鞭毛游动细胞(flagellate or swimmer)、不游动细胞(non-motile cell)、小游动孢子(microzoospore)及可能存在的大游动孢子(macrozoospore)四种类型,但它们在生活史中的功能尤其是在群体形成过程中的作用尚未完全清楚。

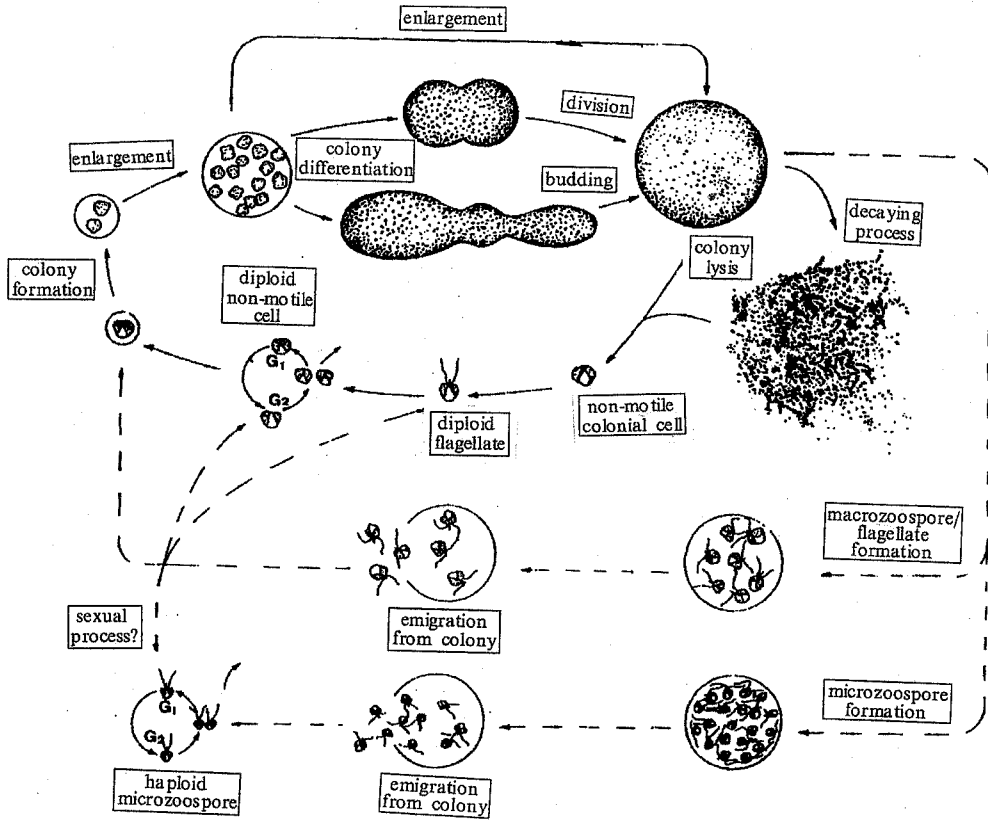


图1 棕囊藻的生活史示意图<sup>[15]</sup>

Fig. 1 Life cycle of *Phaeocystis*<sup>[15]</sup>

### 2.2.2 群体的形成及分化

研究表明, 群体最初由一单细胞转化形成, 但控制这一转化过程的机制还不清楚, 普遍认为营养状况在诱导群体形成中是一个主要因子, 尤其是磷的缺乏<sup>[32]</sup>, 目前这方面获得的数据不多。

群体一旦形成以后, 群体内的细胞进行同步二分裂引起细胞成倍增加, 群体不断增大。同时群体通过不同途径进行数量扩增。 其一是群体变长或分裂成指状<sup>[26,36]</sup>, 从中缢缩分裂成几个子群体, 这种分裂过程还可能受到营养浓度的调控<sup>[38]</sup>。 其二是群体通过出芽形成新的群体。 其三是群体尤其是极性群体碎片或释放出来的细胞聚集到一起再生成完整的群体<sup>[26]</sup>。 某些群体破裂后释放出的单细胞经诱导形成新的群体, 其机制已得以证实: 在培养中存在一些固定不动的单细胞, 由群体释放。 这些不动细胞遇到新鲜的培养基后, 几小时后就长出鞭毛, 运动性加大<sup>[15,26]</sup>。

它们的特征是有两根长鞭毛 (flagellum), 一条粗短的定鞭毛 (haptonema), 细胞近球形, 大小接近于群体内的细胞, 直径约  $4-9 \mu\text{m}$ 。但这种细胞的寿命非常短, 在  $24-48 \text{ h}$  内失去运动能力<sup>[15]</sup>, 此时鞭毛慢慢消失 (作者观察, 未刊), 直至停留在一个基质上形成不动的细胞。不动细胞进行二分裂, 并分泌粘液, 相互聚集在一起, 形成一个新的群体。这可能是群体形成的最普遍的途径之一<sup>[15]</sup>。这个由单细胞形成群体的过程包括单细胞的两个连续分化的阶段: 单细胞运动能力的从无到有, 然后又失去运动性, 表现为鞭毛的生成与后来的消失。在这一阶段中, 基质中的营养状况是一个主要的影响因子<sup>[32,33]</sup>, 而且野外观察还发现, 群体形成过程中还需要一个固体底物作为诱导因子, 这种底物可以是有机物, 也可以是无机物, 如角毛藻的角毛、其它颗粒性物质、砂粒或纤维物质等, 它们都能促使群体的形成。

### 2.2.3 群体衰亡

在培养过程中可见大量形态与大小不同的群体的存在, 而且有许多极性群体 (polarized colony)<sup>[26]</sup>: 细胞集中在群体的一端, 到某一阶段, 密集的细胞就会冲破囊泡, 一个接一个的挤出来, 分散到外界基质上 (作者观察)。随着群体的不断发展, 营养基质的不断消耗, 培养物的生长逐渐进入衰亡阶段。此时群体内细胞运动活跃, 迁出群体, 释放大量的单细胞, 导致群体的突然消失。此外还有沉积作用, 许多群体沉积到培养物的底部而破裂, 释放出单细胞, 此时底部可以发现许多块状的沉积物。此外, 由于基质中营养不良, 可以诱导一些生理变化, 不同大小微生物很容易侵入, 形成各种不同类型的聚集体, 每一个聚集体构成一个完整的微型食物网<sup>[39]</sup>。所有这些原因都将引起群体的突然消失<sup>[39,40]</sup>。在这一阶段可能有小游动孢子和大游动孢子的出现<sup>[15,26,41]</sup>。此类小孢子就是一些游动的具有鞭毛的特别小型的细胞, 直径有  $3-5 \mu\text{m}$ , 其 DNA 含量只有正常鞭毛藻细胞的一半。它被证实能够进行分裂<sup>[26]</sup>。这一通过减数分裂形成的单倍体孢子在一定程度上反映了群体形成的末期可能发生有性生殖过程, 但至今未得到证实。而大游动孢子主要出现在直径为  $50-150 \mu\text{m}$  的群体中, 这些群体不再增大, 主要是在营养条件不丰富的状况下形成的, 但其形成机制也不太清楚。大、小游动孢子能否再形成群体还没有证实, 但单细胞在遇到了新鲜的培养基以后, 在合适的条件下又会重新进行连续的细胞分化形成新的群体, 开始新的生活史, 从而完成一个完整的周期。

Rousseau 等提出的棕囊藻 (主要指球形棕囊藻) 的生活史途径, 比较完整地描述了其生活史的一般特征, 但其中还有许多假设与不确定的成分, 没有完全得到证实。各种不同类型细胞在这一生活史中的位置与功能, 细胞之间的相互联系途径及相应的调控因子 (尤其是营养盐的限制作用), 大、小游动孢子的存在与形成及它们之间的相互关系, 有无性生殖过程的参与等问题都还没有确定的答案, 这需要去寻求更多的关于细胞的分化与群体的形成等知识来解决, 同时这一途径是否也适合于其它的棕囊藻种亦有待进一步的研究。

## 3 结论

综上所述, 在综合各种形态的, 生化的, 分子生物学特征的分类基础上, 最倾向于认为棕囊藻属有四种: 凹孔棕囊藻、波切棕囊藻、球形棕囊藻和南极棕囊藻。当然, 还可能其它新种的出现, 例如后来在地中海发现的两个新种, *P. cordata* Zingone et Chrétiennot-Dinet 和 *P. jahnii*



Zingone。这样,棕囊藻属目前实际上有6个种。其它新种有待于进一步的分类研究。棕囊藻的异形生活史虽然比较复杂,在它的群体形成途径中有一点已经确定的是,群体破裂后释放大量的细胞到外界基质中,它们能够经两个连续的细胞分化过程,运动性增大后又失去鞭毛停留在一个表面上进行二分裂并分泌粘液形成群体。群体内细胞不断进行二分裂,群体得以生长壮大,再分化,直到衰亡破裂,最后消失。这几种棕囊藻的生活史是否完全相同还需要进一步的研究证实。球形棕囊藻是其生活史研究较多的一种,加快其它几种棕囊藻的生活史研究进程对于发现整个棕囊藻生活史的一般特征是必要的。

另一方面,棕囊藻的分类与生活史两者是相互联系相互影响的,这两者又是整个棕囊藻属研究的基础性和关键性的问题。它们的发展必然加快其它研究方面的进程,这对于彻底解决由棕囊藻属所引起的所有问题至关重要。

#### 参考文献:

- [1] Smith W O Jr, Codispoti L A, Nelson D M, et al. Importance of *Phaeocystis blooms* in the high-latitude ocean carbon cycle [J]. *Nature*, 1991, 352:514-516.
- [2] Baumann M E M, Lancelot C, Brandini F P, et al. The taxonomic identity of the cosmopolitan prymnesiophyte *Phaeocystis*: a morphological and ecophysiological approach [J]. *J Mar Syst*, 1994, 5:5-22.
- [3] Veldhuis M J W, Admiraal W. Transfer of photosynthetic products in gelatinous colonies of *Phaeocystis pouchetii* (Haptophyceae) and its effect on the measurement of excretion rate [J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 1985, 26:301-304.
- [4] Janse I, Rijssel M V. The storage glucan of *Phaeocystis globosa* (Prymnesiophyceae) cells [J]. *J Phycol*, 1996, 32:382-387.
- [5] Gibson J A E, Garick R C, Burton H R, et al. Dimethylsulfide and alga *Phaeocystis pouchetii* in antarctic coastal water [J]. *Mar Biol*, 1990, 104:339-346.
- [6] Stefels J, Marina A van L. Effects of iron and light stress on the biochemical composition of antarctic *Phaeocystis* sp. (Prymnesiophyceae) I. Intracellular DMSP concentrations [J]. *J Phycol*, 1998, 34:186-195.
- [7] Lancelot C, Billen G, Sournia A, et al. *Phaeocystis* blooms and nutrient enrichment in the continental coastal zones of the North Sea [J]. *Ambio*, 1987, 16:38-46.
- [8] 王朝晖,吕颂辉,陈菊芳,等. 广东沿海几种赤潮生物的分类学研究 [J]. *武汉植物学研究*, 1998, 16(4):310-314.
- [9] 陈菊芳,徐宁,江天久,等. 中国赤潮新记录种—球形棕囊藻 (*Phaeocystis globosa*) [J]. *暨南大学学报(自然科学版)*, 1999, 20(3):124-129.
- [10] 黄长江,等. 1997年底中国东南沿海大规模赤潮原因生物的形态分类与生态学特征 [J]. *海洋与湖沼*, 1999, 30(6):581-590.
- [11] Keller M D, Bellows W K, Guillard R R L. Dimethylsulfide production in marine phytoplankton [A]. In: Saltzman E S, Cooper W J. *Biogenic Sulfur in the Environment* [C]. Washington, D. C.: American Chemical Society, 1989, 167-182.
- [12] Charlson R J, Lovelock J E, Andreae M O, et al. Oceanic phytoplankton, atmospheric sulphur, cloud albedo and climate [J]. *Nature*, 1987, 326:655-661.
- [13] Marchant H J, Davidson A J, Kelly G J. UV-B protecting compounds in the marine alga *Phaeocystis pouchetii* [J]. *Mar Biol*, 1991, 109:391-395.
- [14] Davidson A T, Marchant H J. Protist abundance and carbon concentration during a *Phaeocystis*-dominated bloom at an antarctic coastal site [J]. *Polar Biol*, 1992, 12:387-395.
- [15] Rousseau V, Vault D, Casotti R, et al. The life cycle of *Phaeocystis* (Prymnesiophyceae): evidence and hypotheses

- [J]. *J Mar Syst*, 1994, 5:23-29.
- [16] Smith W O, Nelson D M. Phytoplankton bloom produced by a receding ice edge in the Ross Sea: spatial coherence with the density field [J]. *Science*, 1985, 227:163-166.
- [17] Verity P G, Smayda T, Sakshaug E. Photosynthesis, excretion and growth rates of *Phaeocystis* colonies and solitary cells [J]. *Polar Res*, 1991, 10:117-128.
- [18] Wassmann P, Vernet M, Mitchell B G, et al. Mass sedimentation of *Phaeocystis pouchetii* in the Barents Sea [J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 1990, 66:183-195.
- [19] Rogers S I, Lockwood S J. Observations on coastal fish fauna during a spring bloom of *Phaeocystis pouchetii* in the Eastern Irish Sea [J]. *J Mar Biol Ass U K*, 1990, 70:249-253.
- [20] Lancelot C, Keller M D, Rousseau V, et al. Autecology of the Marine Haptophyte *Phaeocystis* sp. [A] In: Anderson D M, Cembella A D, Hallegraeff G M. *Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms* [C], 1998, 209-224.
- [21] Hoepffner N, Hass L W. Electron microscopy of nanoplankton from the North Pacific central gyre [J]. *J Phycol*, 1990, 26:421-439.
- [22] Delgado M, Fortuno J M. Atlas de fitoplancton del Mar Mediterraneo [J]. *Sci Mar*, 1991, 55:1-133.
- [23] Sournia A. *Phaeocystis* (Prymnesiophyceae): How many species? [J] *Nova Hedwigia*, 1988, 47:211-217.
- [24] Jahnke J, Baumann M E M. Differentiation between *Phaeocystis pouchetii* (Har.) Lagerheim and *Phaeocystis globosa* Scherffel. I. Colony shapes and temperature tolerance [J]. *Hydrobio Bull*, 1987, 21:141-147.
- [25] Davidson A T, Marchant H J. The biology and ecology of *Phaeocystis* (Prymnesiophyceae) [J]. *Progr Phycol Res*, 1992, 8:1-45.
- [26] Kornmann P V. Beobachtungen an *Phaeocystis*-Kulturen Helgolander Wiss [J]. *Meeresunters*, 1955, 5:218-233.
- [27] Vault D, Birrien J L, Marie D, et al. Morphology, ploidy, pigment composition and genome size of cultured strains of *Phaeocystis* (Prymnesiophyceae) [J]. *J Phycol*, 1994, 30:1022-1035.
- [28] Jahnke J. The light and temperature dependence of growth rate and elemental composition of *Phaeocystis globosa* Scherffel and *P. pouchetii* (Har.) Lagerh. in batch cultures [J]. *Netherlands J Sea Res*, 1989, 23:15-21.
- [29] Moestrup Ø, Larsen J. ICES Identification Leaflets for Plankton, 179: Potentially Toxic Phytoplankton I. Haptophyceae (Prymnesiophyceae) [A]. International Council for the Exploration of the Sea [C], Copenhagen, 1992, 11.
- [30] Buma A G J, Bano N, Veldhuis M J W, et al. Comparison of the pigmentation of two strains of the Prymnesiophyte *Phaeocystis* sp. [J]. *Neth J Sea Res*, 1991, 27:173-182.
- [31] Medline I K, Lange M, Baumann M F M. Genetic differentiation among three colony-forming species of *Phaeocystis*: further evidence for the phylogeny of the Prymnesiophyta [J]. *Phycologia*, 1994, 33:199-212.
- [32] Veldhuis M J W, Admiraal W. The influence of phosphate-depletion on the growth and colony-formation of *Phaeocystis pouchetii* (Hariot) Lagerheim [J]. *Mar Biol*, 1987, 95:47-54.
- [33] Riegmen R, Noordeloos A, Cadée G C. *Phaeocystis* blooms and eutrophication of the continental coastal zones of the North Sea [J]. *Mar Biol*, 1992, 112:479-484.
- [34] Verity P G, Villareal T A, Smagda T J. Ecological investigations of blooms of colonial *Phaeocystis pouchetii* (Sic) - I. Abundance, biochemical composition and metabolic rates [J]. *J Plankton Res*, 1988, 10:219-248.
- [35] Verity P G, Villareal T A, Smagda T J. Ecological investigations of blooms of colonial *Phaeocystis pouchetii* II. The role of life-cycle phenomena in bloom termination [J]. *J Plankton Res*, 1988, 10:219-248.
- [36] Betfe M, Michaelis H. *Phaeocystis pouchetii* blooms in the East Frisian coastal waters (German Bight, North Sea) [J]. *Mar Biol*, 1986, 93:21-27.
- [37] Cadée G C. Long-term changes in phytoplankton in marine coastal waters [J]. *J Phycol*, 1991, 27:12.
- [38] Weisse T, Scheffel-Moser U. Morphometric characteristics and carbon content of *Phaeocystis* cf. *pouchetii* (Prymnesiophyceae) [J]. *Bot Mar*, 1990, 33:197-203.

- [39] Thingström T F, Billen G. Microbial degradation of *Phaeocystis* material in the water column [J]. *J Mar Syst*, 1994, 5: 55–66.
- [40] Wassmann P. Significance of sedimentation for the termination of *Phaeocystis* blooms [A]. Workshop on the Ecology of *Phaeocystis*-dominated Ecosystems, Brussels (Belgium), January 1991. 1994, 81.
- [41] Veldhuis M J W, Colijn F, Venekamp L A H. The spring bloom of *Phaeocystis pouchetii* (Haptophyceae) in Dutch coastal waters [J]. *Neth J. Sea Res*, 1986, 20:37–48.
- [42] Zingone A, Chrétiennot-Dinet M, Lange M, et al. Morphological and genetic characterization of *Phaeocystis cordata* and *P. jahnii* (Prymnesiophyceae), two new species from the Mediterranean Sea [J]. *J Phycol*, 1999, 35:1322–1337.

## 第二届无融合生殖国际会议概况

刘林<sup>1</sup>, 叶秀麟<sup>2</sup>, 黎垣庆<sup>2</sup>

(1. 临沂师范学院生物与农林科学系无融合生殖研究室, 临沂 276005; 2. 中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

第二届无融合生殖国际会议于2001年4月24日–28日在意大利科摩召开。参加会议的159人分别来自意大利、法国、德国、美国、俄罗斯、英国、日本、印度、中国等28个国家。

会议内容包括无融合生殖机制与进化, 农作物无融合生殖育种, 无融合生殖基因的分离, 胚珠与雌配子体发育, 细胞周期与减数分裂, 受精与孤雌生殖, 胚胎发生, 胚乳发育和无融合生殖的经济和生态等。

在无融合生殖的遗传学机制方面, 提出了几种新模型。Yves Savidan根据一些禾本科植物无融合生殖胚胎学与遗传学研究结果提出了1对基因控制模型。E. J. Martinez等对雀稗属无融合生殖植物(*Paspalum nutatum*)的研究以及Masumi Ebina等对大黍(*Panicum maximum*)的研究, 都支持Yves Savidan的显性单基因模型。E. Albertini等对草地早熟禾(*Poa pratensis* L.)无融合生殖的研究证明体细胞无孢子生殖的胚囊发生与未减数卵细胞的孤雌生殖可能是受不同基因控制的2个不相干的事件。Hans de Jong等提出三基因观点, 认为蒲公英的无融合生殖至少由3对基因控制, 分别控制二倍性孢子生殖(Diplospory)的未减数胚囊发生、卵细胞孤雌生殖及胚乳的自发形成3个各自独立的过程。无融合生殖基因克隆方面取得了实质性进展。有多位科学家报道获得了与无融合生殖过程相关的基因或cDNA。巴西的J. C. M. Rodrigues等已经分离了来自臂形草属(*Brachiaria*)有性生殖与无融合生殖籽房的差异性表达的cDNA序列。日本的陈闾庄等也从兼性无融合生殖大黍中分离到与无孢子生殖原始细胞(珠心细胞)发育成未减数胚囊过程相关的特异表达基因ASG-1。另外, 意大利的F. Pupilli证实控制某一雀稗属杂草(*Paspalum simplex*)无融合生殖的基因位点与水稻12号染色体长臂具有共线性。通过有性杂交或体细胞杂交转移禾本科其它种的无融合生殖基因的研究也取得了进展。中国水稻研究所通过大黍与水稻的体细胞杂交, 获得杂种; 发现杂种中出现了单胚珠中存在多胚囊—无融合生殖现象。印度的Murty R. Uppuluri将蒺藜草属无融合生殖种(*Cenchrus ciliaris* L.)与水稻不育系IR58025A等杂交获得了杂交种子, 但尚未证明已创造出无融合生殖材料。中国国家杂交水稻工程技术研究中心通过转移大黍的DNA获得的具有异常结实的变异品系(FSV1)具有大黍雌性败育的特点。因此, 认为获得了与无融合生殖相关的基因。作者对非洲狼尾草(*Pennisetum squamulatum*)超微结构的观察表明, 无孢子生殖原始细胞从孢子体细胞转化为雌配子体细胞时发生了胞质重组, 卵细胞从配子体细胞直接转化为孢子体细胞时也发生了胞质重组, 这支持了多基因控制无融合生殖的观点。