

硅藻休眠孢子生活史的研究进展

Review on the life history of diatom resting spores

谢文玲, 康燕玉, 高亚辉

(厦门大学 生命科学学院, 福建 厦门 361005)

中图分类号: Q949.27 文献标识码: A 文章编号: 1000-3096(2006)09-0076-04

休眠孢子是海洋中心纲硅藻和某些淡水硅藻、羽纹纲硅藻生活史中出现的重硅质化阶段,它通常是硅藻在生长环境发生变化时的一种特殊的繁殖方式和生存适应现象。硅藻这一生物学现象的发生常常影响水域的初级生产力,并且反映生态环境某些理化条件的变化。至今,已发现有 130 多种硅藻形成休眠孢子,主要集中在角毛藻属 (*Chaetoceros*)、布氏双尾藻 (*Ditylum brightwellii*)、细柱藻属 (*Leptocylindrus*)、直链藻属 (*Melosira*)、根管藻属 (*Rhizosolenia*)、冠盖藻属 (*Stephanopyxis*) 和海链藻属 (*Thalassiosira*) 等的种类。

研究硅藻休眠孢子有多方面的意义。通过底质休眠孢子调查,可以反映该地区浮游硅藻群落过去、现在的分布特点以及将来可能的演替方向;对硅藻休眠孢子萌发的季节性提示作用规律进行研究,可以为赤潮硅藻的预警提供较为准确的现实的科学资料;多数硅藻是海洋动物幼体的良好饵料,掌握休眠孢子形成与萌发规律以及存活条件,将它作为硅藻的种源予以贮存和繁殖,对海水养殖业起着良好的作用;对硅藻休眠孢子的形态学和生态学进行研究,是硅藻分类学和生态学知识的重要补充。

中国开展硅藻休眠孢子的研究起步较晚,且研究工作也不多。已发表的文献资料仅局限在某些休眠孢子的形态学和生态学等方面的研究。

作者旨在通过简述硅藻休眠孢子生活史及其环境影响条件的研究概况,总结休眠孢子形成的各种观点,阐明硅藻休眠孢子的生物学作用,为进一步探索硅藻休眠孢子提供参考。

1 硅藻休眠孢子生活史

1.1 休眠孢子的形成

大多数学者认为,硅藻生活史中的休眠孢子形成是环境压力作用的结果,而不是常规的发生过程和必经的休眠阶段。但王团老^[1]研究认为,有性的孢子形成是硅藻有性生殖周期中必经的发生阶段,没有它,复大孢子不能直接萌发成为原初细胞,因此,有性的休眠孢子与母细胞复大孢子共同担负着最大细胞重建功能。

1.1.1 休眠孢子形成途径

硅藻休眠孢子的形成一般是无性的。休眠孢子的产生常在细胞有丝分裂之后,此时原生质向中央收缩,形成厚壁的孢子,而在孢子上、下壳上,有时还分泌突起和棘刺,每个细胞只产生一个休眠孢子,位于细胞的中央或一端,有时也生成两个休眠孢子,如刚毛根管藻 (*R. setigera*) 和一些羽纹纲硅藻。有性方式形成的休眠孢子只在 *Cerataulina bicornis*、丹麦细柱藻 (*L. danicus*) 和微小细柱藻 (*L. minimus*) 中发现,其休眠孢子存在于复大孢子中^[2,3]。紧密角管藻 (*C. compacta*) 则以无性和有性两条途径同时形成

收稿日期: 2005-01-23; 修回日期: 2005-06-10

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30270118); 国家重点基础研究规划(973)项目 (2001CB409701); 厦门市科技计划项目 (3502Z20034003)

作者简介: 谢文玲 (1973-), 女, 福建罗源人, 博士研究生, 主要从事硅藻分类与生态研究, 电话: 0592-2184830, E-mail: wenlingxie@163.com; 高亚辉, 通讯作者, E-mail: gaoyh@xmu.edu.cn

两种类型的休眠孢子^[1]。

1.1.2 休眠孢子形成与营养细胞大小的关系

硅藻休眠孢子的形成与其营养细胞大小相关。有些种类休眠孢子只能由一定大小范围内的营养细胞产生,但皇冠角毛藻(*C. diadema*)、布氏双尾藻和塔形冠盖藻(*S. turris* var. *turris*)的休眠孢子可以在任何大小的营养细胞中产生,而较大型的细胞更有利于休眠孢子的形成。French^[4]观察到,丹麦细柱藻只有在细胞缩小到一定大小时才能通过有性生殖形成休眠孢子,丹麦细柱藻的小细胞不利于休眠孢子的形成,复大孢子是其惟一适合形成休眠孢子的结构。可见,休眠孢子形成对细胞大小具有物理选择性。

1.1.3 休眠孢子形成的原因

总的来说,诱导硅藻休眠孢子形成要求环境条件的快速变化,诸如营养盐浓度、pH 值、光照条件、温度以及盐度等的变化都可导致硅藻休眠孢子的形成。不少研究表明,氮限制是引起硅藻休眠孢子形成的最重要因素。但是,有学者研究认为,光照条件也很重要,特别是在营养盐条件变化不明显的水域。Peters 和 Thomas^[5]发现,南极洲的海洋硅藻不因暗突变而诱发其形成休眠孢子。除此之外,在强光、高温和充足营养盐的条件下也观察到孢子的形成。因此,休眠孢子可能是多种因素组合诱发形成的。有学者在氮限制与低温、或是氮限制与暗保存、或是氮限制与高盐度等双因子条件下,对诱导休眠孢子形成进行实验后认为^[6,7]:氮限制是孢子形成的必需条件,而其他因子的变化可促成这一个过程的形成,且不同种类其辅助因子也不同。

但仍有许多诱导或触发形成休眠孢子的因子未找到。如已在大洋中观察到的 *Chaetoceros crucifer*, 窄细角毛藻 (*C. affinis* var. *affinis*) 和英国双突角毛藻 (*C. didymus* var. *anglica*) 等种类可形成休眠孢子,但在实验室条件下进行营养限制或温度控制仍无法实现诱导孢子形成。

1.1.4 休眠孢子形成的速度

休眠孢子形成需要几个小时、几天甚至几个星期。尚不能肯定在环境条件开始触发形成直至孢子成熟所需的时间,但某些角毛藻的母细胞能够生理性地决定在休眠孢子的形成之前进行一次细胞分裂。

1.1.5 休眠孢子形成时生理化的变化^[2,8]

休眠孢子在形成过程中,细胞内含物变浓、变暗,质体变圆,贮存物质的液泡变得既多又大,细胞器密

集;细胞碳/氮比率升高;在暗环境下,每个细胞的碳/叶绿素的比值升高;呼吸率、光合作用率分别是营养细胞的 20% 与 4% 以下;糖磷含量较低;总的新陈代谢相对较不活跃,主要核苷酸如 AMP、ADP 和 UTP 含量下降,而硅甲藻黄素与硅藻黄素分别对叶绿素 a 的比率升高,硅甲藻黄素-硅藻黄素的叶黄素循环活跃。

1.2 休眠孢子的存活时间

休眠孢子在冷凉、营养限制和暗环境条件下仍可保持生活状态,它们的存活时间长短不一。保存时间越长,休眠孢子存活的数量越少。

保存在同样条件下的紧密角管藻有性形成的孢子比无性的有更长的寿命,这可能是有性生殖获得基因重组后的子代具有更强的生活能力。时间、温度和光照对休眠孢子的存活都是很重要的影响因素。休眠孢子存活的高温限往往与营养细胞相同。通常,水温越低,越能延长休眠孢子存活的时间。Durbin^[7]描述了一种海链藻休眠孢子在 0 °C 下贮存 576 d 后仍可萌发,而在 20 °C 下只能存活 7 d 的现象;Hollibaugh 等^[9]发现,当温度超过 25 °C 时,孢子不能够存活而萌发。这些研究结果表明,硅藻的休眠孢子具有一种低温存活机制。Hargraves 和 French^[10]发现,暗条件也能延长硅藻休眠孢子的存活时间。

1.3 硅藻休眠孢子的萌发

一旦周围环境条件适宜,休眠孢子能够迅速萌发。在萌发期间,细胞经历了与孢子形成过程相反的一系列变化,包括细胞质、细胞器的增生,残留体的内在变化以及细胞分裂的开始。孢子萌发所需的时间不受保存时长的影响。

在冠盖藻中,休眠孢子首先延长,然后进行一次有丝分裂,产生新的营养细胞,每个营养细胞保留了孢子的一个壳作为自己的初生壳^[11];而在角毛藻和丹麦细柱藻中,随着营养细胞新的壳壁的形成,孢子原有的上下两个壳均被抛弃^[2]。

光照是触发孢子萌发的重要因子。在高光条件下,休眠孢子只需 1 d 就可打破休眠状态,并在 4 d 后细胞内的质体发育完全。温度会影响孢子萌发所需的时长,但仅仅有热量是不能够打破其休眠状态的。因此,学者们认为,实际上光照是诱导孢子萌发的最重要因素^[9]。

Kuwata 等^[12]观察到,在恢复氮营养后,拟弯角毛藻 (*C. pseudocurvisetus*) 的休眠孢子往往需要一定

的滞后期(1~2 d)才开始营养生长。一些角毛藻和丹麦细柱藻的孢子也有几天至几周的强制性短暂休眠期。这种滞后也许反映了萌发与吸收营养及生长之间的不同步关系,并使随后的细胞分裂和细胞生长具有良好的物质基础。萌发的休眠孢子表现出吸收并积累硝酸盐的能力。

2 关于硅藻休眠孢子形成的几种观点

2.1 Gran 氏假说^[13]

Gran 氏假说 1912 年提出,该假说认为,休眠孢子是由于水中生长条件的恶化形成的,随后,孢子沉降于水底,并在水底度过休眠阶段。当水流将孢子重新悬浮到透光层上并且条件适宜时,它们就大量萌发,形成赤潮。这个假说是至今仍被广泛用于解释沿岸环境中硅藻休眠阶段作用的一个理论。

2.2 营养胁迫假说

在自然环境条件下,硅藻休眠孢子经常是在硅藻经过活泼的分裂,在水中的数量达到最多时或之后大量形成的。这个观点认为营养胁迫是诱导休眠孢子形成的主要因子,因为硅藻营养细胞经过频繁分裂,数量迅速增长,导致环境中的营养盐指数式地降低到最低水平。休眠孢子往往是在硅藻形成赤潮之后随即大量产生,而在极地海洋和热带上升流等营养盐不受限制的区域,硅藻形成休眠孢子的情况则不普遍^[2,14-17]。

2.3 系统发育假说

Simonsen^[18]认为,休眠孢子的形成是某些硅藻保留下来的原始特征,是适应多变的沿岸环境条件的选择结果,如角毛藻、直链藻等形成休眠孢子的种类在系统发育上较为原始,并推测硅藻可能起源于近岸。但至今仍未有十分令人信服的关于孢子在硅藻系统发育学上的研究报道。

2.4 重新萌发假说

即相同的分类类群的硅藻每年总能从外部被转移到海湾的内部,并被诱导形成赤潮。关于这个理论,有多个学者在实践观察后予以支持。(1)在加利福尼亚 Monterey Bay 海湾,常年都可以在底质中发现休眠孢子,并且硅藻的季节性循环也是限于固有的一些种类,而外来种则显得不太重要^[19]。(2) Sanceret 和 Calvert^[20]也发现,春季底质中孢子被重新悬浮于真光层后萌发,这些休眠孢子的种类组成与真光层原有硅藻组成一致。(3) Pitcher^[17]发现,在西南非洲海域的底质中,硅藻休眠孢子组成与赤潮硅藻组成有关。

(4) Ishikawa 等^[21]对中国东海春季的一次硅藻水华研究发现,沉积物中柔弱角毛藻(*C. debilis*)的休眠孢子从底部悬浮到表层,在合适的条件下萌发形成营养细胞并大量生长,导致硅藻水华,其浮游硅藻的优势种与沉积物中休眠孢子优势种是相同的。

2.5 沉降假说

Sicho-Goad 等^[22]认为,促使孢子形成的主要因子——藻龄、温度、少光照和营养限制等都与沉降率有关。通常,休眠孢子较营养细胞沉降得快。海洋硅藻往往在水中形成休眠孢子并沉降于底质。

2.6 生存适应假说

Oku 等^[8]提出,硅藻休眠孢子的形成不仅是秋季赤潮种逃避洋面营养胁迫和强辐射条件的方式,而且也是在多变的环境条件下提高其生存潜力的一个生理过程。这种观点与在高光强、高温和有充分营养环境中观察到海洋硅藻休眠孢子形成现象是一致的。

3 硅藻休眠孢子的生物学作用

对硅藻休眠孢子功能的理解可以为硅藻在自然界分布机制提供解释。综上所述,休眠孢子的主要生物学作用如下:(1)保护功能:休眠孢子是使个体度过不良环境条件的生态适应阶段,延长生活期并免于植食性动物的嚼食或细菌侵染,以及在环境条件利于其他浮游植物生长时减少竞争;(2)繁殖:作为硅藻种群的种源和休眠阶段,使硅藻在多变的环境下生存,同时作为新种群的种源,而后大量繁殖,因此也是硅藻季节性赤潮的种源;(3)有性生殖:由复大孢子经有性生殖产生的休眠孢子,主要功能是与核融合的基因重组;(4)传播:沉降于水体,以细小颗粒随水流或船舶压舱水传输、扩散到其他地区;(5)影响水体营养:集聚形成絮凝物,将水体中的碳、氮、硅等物质携带至底质,影响水中的营养物质的循环。

参考文献:

- [1] 王团老,林均民,谢宏. 紧密角管藻的两种类型休眠孢子[J].厦门大学学报(自然科学版),1997,36(3):442-447.
- [2] Hargraves P E, French F. Diatom resting spores: significance and strategies[A]. Fryxell G A. Survival Strategies of the Algae[C]. New York: Cambridge University Press, 1983.49-68.
- [3] Hargraves P E. Studies on marine plankton diatoms V. Morphology and distribution on *Leptocylindrus minimus*

- Gran[J].**Beih Nova Hedwigia**, 1990, 100:47-60.
- [4] French F W, Hargraves P E. Spore formation in the life cycles of the diatom *Chaetoceros diadema* and *Leptocylindrus danicus*[J].**Phycol.**1985,21:477-483.
- [5] Peters E, Thomas D N. Prolonged darkness and diatom mortality 1. Marine Antarctic species[J].**Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 1996,207 (1-2): 25-41.
- [6] Oku O, Kamatani A. Resting spore formation of the marine planktonic diatom *Chaetoceros anastomosans* induced by high salinity and nitrogen depletion[J].**Marine Biology**, 1997,127 (3): 515-520.
- [7] Durbin E G. Aspects of the biology of resting spores of *Thalassiosira nordenskioldii* and *Detonula confervacea*[J]. **Mar Biol (Berl)**, 1978,45:31-37.
- [8] Oku O, Kamatani A. Resting spore formation and biochemical composition of the marine planktonic diatom *Chaetoceros pseudocurvisetus* in culture: ecological significance of decreased nucleotide content and activation of the xanthophyll cycle by resting spore formation[J].**Marine Biology**, 1999,135 (3): 425-436.
- [9] Hollibaugh J T, Seibert D R L, Thomas W H. Observation on the survival and germination of resting spores of three *Chaetoceros* (Bacillariophyceae) species[J].**J Phycol**, 1981, 17:1-9.
- [10] Hargraves P E, French F. Observation on the survival of diatom resting spores[J].**Beih Nova Hedwigia**, 1975, 53: 229-238.
- [11] Drebes G. On the life history of the marine plankton diatom *Stephanopyxis palmeriana*[J].**Helgol Wiss Meeresunters**, 1966,13:101-114.
- [12] Kuwata A, Takahashi M. Survival and recovery of resting spores and resting cells of the marine planktonic diatom *Chaetoceros pseudocurvisetus* under fluctuating nitrate conditions[J]. **Marine Biology**, 1999, 134 (3): 471-478.
- [13] McQuoid M R, Hobson L A. Diatom resting stages[J]. **Journal of Phycology**, 1996, 32 (6): 889-902.
- [14] Garrison D L. Monterey Bay phytoplankton II. Resting spore cycles in coastal diatom populations[J].**J Plankton Res**, 1979,3:137-156.
- [15] Eilertsen H C, Sandberg S, Tollefsen H. Photoperiodic control of diatom spore growth: a theory to explain the onset of phytoplankton blooms[J].**Mar Ecol Prog Ser**, 1995,116:303-307.
- [16] Davis C O, Hollibaugh J T, Seibert D L R, et al. Formation of resting spores by *Leptocylindrus danicus* (Bacillariophyceae) in a controlled experimental ecosystem[J].**J Phycol**, 1980,16:296-302.
- [17] Pitcher G C. Phytoplankton seed populations of the Cape Peninsula upwelling plume, with particular reference to resting spores of *Chaetoceros* (Bacillariophyceae) and their role in seeding upwelling waters[J].**Estuarine Coastal Shelf Sci**, 1990, 31:283-301.
- [18] Simonsen R. The diatom systems: ideas on phylogeny[J]. **Bacillaria**, 1979,2:9-71.
- [19] Garrison D L. Monterey Bay phytoplankton I. Seasonal cycles of phytoplankton assemblages[J].**J Plankton Res**, 1979, 1:241-265.
- [20] Sancetta C, Calvert S E. The annual cycle of sedimentation in Saanich Inlet, British Columbia: implications for the interpretation of diatom fossil assemblages[J].**Deep-Sea Res**, 1988, 35:71-90.
- [21] Ishikawa A, Furuya K. The role of diatom resting stages in the onset of spring bloom in the East China sea[J].**Marine biology**, 2004, 145:633-639.
- [22] Sicko-Goad L, Stoermer E F, Kociolek J P. Diatom resting cell rejuvenation and formation: time course, species records and distribution[J]. **J Plankton Res**, 1989b, 11:375-389.

(本文编辑: 张培新)