

南极冰藻逆境适应性机理的研究进展 Progress of the adversity acclimation of Antarctic ice microalgae

史翠娟¹, 阚光锋¹, 缪锦来², 李光友²

(1. 哈尔滨工业大学(威海) 海洋学院, 山东 威海 264209; 2. 国家海洋局 海洋生物活性物质重点实验室 山 东 青岛 266061)

中图分类号: Q178 文献标识码: A 文章编号: 1000-3096(2010)04-0100-04

1956 年, Bunt 等^[1]在南极莫森站附近海域首先 观察到了海冰中的有色物质——冰藻,它主要是指 生活在南极极端环境海冰中的一大类微型藻类(简称 冰藻)。进入 20 世纪 90 年代,随着"南极海冰区生 态学研究计划"和"南极海冰区近岸和陆架系统生 态学研究计划"的相继推出,越来越多的科学家开始 对海冰内的微藻等微生物表现出极大的兴趣,在冰 藻的生理生化特性以及对严酷极地环境适应性等方 面开展了大量的研究工作^[2-4]。

冰藻是南极冰层微生物生态环境中的主体,春 夏季(10月至次年1月份)达到最大生长量,叶绿素含 量每立方米能够达到几百甚至上千毫克^[5]。同时,冰 藻能够分泌许多有机物,残体分解也可产生大量的 可溶性物质(主要是糖类)。当海冰融化时,这些有机 和无机营养物质被释放出来,为浮游动植物的大量 繁殖提供物质和能量基础。此外,南极冰藻已经成为 新技术研究的核心材料,是研究宇宙中其他冰雪星 球上生物体的模式生物^[6,7]。科学家们发现,冰藻中 蛋白质、不饱和脂肪酸等含量较高^[8],是潜在的饲料 和食品添加剂来源。

在南极,海冰形成非常迅速,冰藻的生长经历 了生存环境的巨大变化:温度、光照、碳源、盐度等, 其中还必须经历几周没有光照的异养生活阶段。为 了在南极生存,冰藻必须有特殊的生理生化变化来 适应这些极端环境。作者主要对南极冰藻的抗冻性、 抗辐射和耐盐性进行了综述,以期为南极微生物的 开发利用起到抛砖引玉的作用。

1 南极冰藻对低温环境的适应性

南极是地球上最冷的地区,低温是极地最基本的特征,严寒的气候在南极已存在至少1400万年,

海冰的温度从-50℃到-2℃,在南大洋南部,水温常 年在 0℃以下^[5],低温适应性是南极冰藻最基本的特 征。

Raymond 等^[9,10]研究发现, 南极的蓝藻突变体、 绿藻、硅藻和苔藓等浮游生物体常常产生许多胞外 分泌物(如黏液、冰活性物质等),将冰核阻隔在藻体 之外。其中冰活性物质(Ice-active substances, IASs) 是一种重要的胞外分泌糖蛋白, 附着在增大的冰的 表面, 蚀刻冰晶或使冰晶变形, 调整生长冰晶的形 状^[11]。同时,冰藻能够分泌大量无机钙离子、糖类和 多羟基类等物质,大大降低了冰藻细胞及周围溶液 的冰点,既避免了胞内结冰对细胞器的直接伤害, 同时减少了有毒物质的积累对细胞的间接伤害^[5,12]。 Clarke 等^[13]对 3 种雪藻的超微结构进行了研究,发 现它们的质膜有许多内陷,可以增加细胞膜的弹性, 能够抵抗 - 20 ℃温度的反复冻溶。冰藻细胞中内含 物质及细胞质膜弹性的增加使细胞器受冰晶体损害 的几率大大减小、维持正常的叶绿体光合和线粒体 供能作用。

不饱和脂肪酸在冰藻的低温适应性中起重要作 用。冰藻细胞质中含有常温藻不含有的二十二碳六 烯酸,这种脂肪酸主要存在于冷水域的无脊椎动物 中,其抗冻机制还不清楚。另一方面,冰藻细胞膜中 的不饱和脂肪酸含量远远高于常温藻,同时脂肪酸 链的缩短、支链的增加和环状脂肪酸的减少,都能够 在低温下维持正常的膜流动性^[14],使膜蛋白的运输、 磷酸化以及光吸收等功能正常发挥。

基金项目:国家自然科学基金项目(40506005)

作者简介: 史翠娟(1977-), 女, 山东招远人, 硕士, 工程师, 研究方向 为极端海洋生物与分子遗传发育, E-mall: shicjwh@126.com

海洋科学 / 2010 年 / 第 34 卷 / 第 4 期

收稿日期: 2008-04-20; 修回日期: 2008-10-31

科学家们在研究中^[15,16]发现,在海冰微生物中 存在 β-牛乳糖蛋白质酶类、磷酸酶、淀粉酶和核酮 糖-1,5-二磷酸羧化加氧酶等许多适冷或耐盐的蛋白 质酶类,能够保持冰藻细胞内的代谢速率,维持冰 藻的正常代谢。

2 南极冰藻对高辐射环境的适应性

近年来,由于大量大气污染物(氯氟烃化物、一 氧化氮、溴甲烷等)的释放,平流层臭氧空前降低,南 极春季臭氧层厚度仅为平时的 50%,紫外辐射波长 也从 299 nm 扩展到 294 nm^[17],特别是 UV-B(280~ 320 nm)对生物体的生存环境影响很大。臭氧空洞使 到达海冰的 UV-B 大量增加,可以达到水下 60 m,其 中 0~30 m 处的 UV-B 有一定的生物学效应^[18]。

UV-B 对藻细胞中分子的伤害目标主要是蛋白 质、色素和 DNA 等^[19]。UV-B 能够通过减小冰藻光 合作用速率,改变藻类色素的组成,影响冰藻 RNA 的转录和 DNA 的复制^[20,21],从而降低藻类的生长速 率。但一些试验结果表明,UV-B 对冰藻的影响不像 人们预测的那样显著^[22]。

其实,对UV-B辐射最好的屏蔽物质就是南极的 雪和冰层,能够屏蔽绝大多数的UV辐射。研究表明^[19], 经常生活在阴凉处或深水区的藻类对 UV-B 很敏感, 细胞中含有 UV-B 受体蛋白,这是一类光敏色素,能 感受 UV-B 强度。当环境中的 UV-B 强度超过一定限 度时,它能传递信号使藻向下或向阴凉处迁移,以 避开 UV-B 辐射。

大量研究表明、绝大多数藻类含有或经诱导能 合成 UV-B 屏蔽色素、各种色素吸收不同波长的 UV-B、使 UV-B 在进入细胞之前就被减弱或过滤、 这些 UV-B 吸收物质常常分布在细胞壁中或分泌到 周围的环境中。这些屏蔽物质,有些是细胞固有的, 有些是 UV-B 诱导后形成的、也有些本是细胞固有、 但 UV-B 诱导后含量增加的^[19]。藻类的 UV-B 屏障色 素主要有 Sporopollenin、Mycosporine、类菌孢素氨 基酸(MAAs)等^[23,24]。MAAs 是藻类普遍存在的 UV-B 屏障色素,已经在南极浮游生物体中发现了 8 种 MAAs^[25]。但不同的种类之间及同种藻在不同强度的 UV-B 下含量差别很大。MAAs 复合物是在强光条件 下合成的,能够降低UV辐射对藻体的光抑制^[26];同 时, MAAs 还能保护 DNA 免受 UV 损伤^[27]; Garcia-Pichel 等^[28]研究了蓝细菌 Cyanobacteria 的 20 个 株系、证明了 MAAs 在 320 nm 能吸收 10%~26%的

光辐射,这大大减少了 UV 对生物体结构或生理方 面的损害。科学家们对南极冰藻席藻 Phormidium sp.、Leptolyngbya sp.和棕囊藻 Phaeocystis pouchetii 的研究^[29]发现:这些藻中含有较多的黏叶黄质、玉 米黄质、岩藻黄质、硅甲藻黄素、硅藻黄质、 -胡 萝卜素、海胆酮、19'-butanoyloxyfucoxanthin 和 19'-hexanoyloxyfucoxanthin等类胡萝卜素,可以有效 地减少 UV-B 造成的伤害。正是由于这些屏障色素的 存在、才使一定强度的 UV-B 不会对细胞造成伤害。 有相当多的藻在刚遇到 UV-B 增强时, 会显出受伤害 现象,但一定时间后,即使仍在同样强度的UV-B下, 也不会表现出伤害迹象,原因之一就是在UV-B的诱 导下,大量合成了吸收 UV-B 的物质,而使 UV-B 在 进入细胞之前已被减弱或滤除。Newman 等^[30]用 Phaeocystis antarctica 饲喂南极磷虾(Euphausia superba),发现磷虾中 MAAs 含量大量升高,抗辐射能 力也相应提高、这对人类抗辐射物质的开发是有益 的启示。

研究表明,有些藻类在 UV-B 环境中,合成抗 UV-B 的同功物质,以适应这种环境。比较典型的例 子是聚球藻 *Synechococcus* sp. PCC7492^[31,32]。当藻体 受到 UV-B 辐射后,编码 PS II D1 蛋白的基因簇 psbA 的表达迅速发生改变。原来编码 PS II D1 1的 psAI 表达减弱,而编码 PS II D1 2的基因 psA II 的表达 明显增强。经过一段时间后, PS II D1 1被 PS II D1 2 所取代。实验证明,缺 psA II 和 psA 的突变品系 对 UV-B 很敏感,而表达 psA II 和 psA 的突变品系 几乎完全不受 UV-B 的影响。这也是有些藻只在短时 间内受 UV-B 影响的原因之一。

一般情况下,藻生活的环境中氧含量很高,高 UV-B环境中可以产生大量的活性氧、自由基和有毒 化学物质^[33],对藻细胞的成分和结构都会产生破坏 作用。2000 年 11 月 15 到 12 月 30 日间,科学家们 测定南极冰藻生活的盐囊和盐通道中自由基的含量 为 2.5×10⁶ mol/mL,远远高于人们预先的估计值^[34]。 科学家们的研究发现,在藻细胞中存在大量能消除 自由基的物质,如谷胱甘肽氧化还原系统 (GSH/GSSG)、维生素 C、过氧化物酶(POD)、超氧 化物歧化酶(SOD)、类胡萝卜素(特别是 -carotene) 和酚类等,它们在低温下仍保持高的活性。通过氧化 还原反应消除藻体细胞中的自由基。Pratt等^[35]认为, 藻类是天然抗氧化剂的潜在来源,而冰藻生活的特 殊极端环境应该比常温藻具有更多更高的抗氧化剂。



太阳光中的 UV-A 和蓝光能激活光复活酶,冰 藻细胞中光复活酶活性较强,能够及时修复被 UV-B 损伤了的 DNA,避免了 DNA 伤害的积累效应。只有 单位时间内 UV-B 造成的损伤超出了其修复极限时, 才会导致冰藻的伤害,甚至死亡。

3 南极冰藻对高盐环境的适应性

与淡水冰不同,海冰为半固体状态,中间存在 大量网状的通道和盐囊,大小从几个毫米到几千米 不等,冰晶形成时排出的盐分都释放到这些孔洞之 间。随温度的降低,孔洞变小,盐度可达到普通海水 的 3~5 倍^[36,37]。Stevens^[36]清楚地看到了这些通道, 像一个完整的鸟巢,每立方米有 50~200个。冰藻就 生活在这些高盐浓度的孔洞中,融化时冰藻周围生 活环境的盐度则接近淡水值,在日积月累的海冰冻 溶变化中,冰藻逐渐形成了适应这种变化的生理生 化机制。

高盐度对冰藻的伤害主要是高渗透压形成的脱 水来胁迫细胞^[38]。渗透压的调节,需要胞内和胞外渗 透调节剂的调整,包括无机离子和一些有机物质(如, 脯氨酸、甘露醇和甜菜碱)。高盐度下,这些物质积 累或者合成;低盐度下分解或释放。目前,在冰藻中 已经发现了一种重要的渗透调节剂——dimethylsulfonioproprionate(DMSP)。同时科学家们发现冰藻 细胞中不饱和脂肪酸比例的增加与冰藻的耐盐性呈 正比例关系^[39]。

在耐盐的生物体中,找到了一些在宽盐度范围 内起作用的耐盐酶类^[16,39],其在高盐环境下保持生 物体的正常新陈代谢。

4 总结与展望

除了冰藻生活的低温、强辐射和高盐的极端环 境之外,冰藻生存在封闭或者是半封闭的盐囊中, 缺乏气体的传播和无机营养的交换,CO₂ 含量较低, 不溶性有机物高,营养物质低,氨的含量高,pH偏高 等条件,在长期的生存过程中,南极冰藻形成了一 系列的生理生化机制来适应南极海冰中这些极端条 件。

正是由于冰藻这种特殊的生理特征,必然使其 成为研究低温生物学的良好试验材料和新型活性物 质的潜在来源。本文为更加合理地开发南极的低温 藻类资源,从应用上丰富我国现有的微生物资源, 从中开发出有价值的生理活性物质和产品提供有益

启示。

参考文献:

- Bunt J S, Wood Z J F. Microalgae and Antarctic seaice[J]. Nature, 1963, 199(2): 1 254-1 263.
- [2] Priscu J C, Palmisano A C, Peiscu L R, *et al.* Temperature dependence of inorganic nitrogen uptake and assimilation in Antarctic sea-ice microalgae[J]. Polar Biol, 1989, 9(6): 443-450.
- [3] Lizotte M P, Sullivan C W. Photosynthetic capacity in microalgae associated with Antarctic pack ice[J]. Polar Biol, 1992, 12(3): 497-516.
- [4] Lizotte M P, Sullivan C W. Rates of photoadaptation in sea ice diatoms from McMurdo Sound, Antarctic[J]. J Phycol, 1991, 27(5): 367-371.
- [5] Vincent W F. Microbial Ecosystems of Antarctica[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1988.
- [6] Kivelson M G, Khurana K K, Russell C T, et al. Galileo Magnetometer measurements: A stronger case for a subsurface ocean at Europe[J]. Science, 2000, 289: 1 340-1 343.
- [7] McCord T B, Hansen G B, Hibbitts C A. Hydrated salt minerals on Ganymede's surface: evidence of an ocean below[J]. Science, 2001, 292: 1 523-1 525.
- [8] Myklestad S. Production of carbohydrates by marine planktonic diatoms I Composition of nine different species in culture[J]. J Exp Mar Biol Ecol, 1974, 15(4): 261-267.
- [9] Raymond J A, Sullivan C W, Devries A L. Release of an ice-active substance by sea ice diatoms[J]. Polar Biol, 1994, 14: 71-75.
- [10] Raymond J A, Fritsen C H. Semipurification and ice recrystallization inhibition activity of ice-active substances associated with Antarctic photosynthetic organisms[J]. Cryobiology, 2001, 43: 63-70
- [11] Raymond J A, Knight C A. Ice binding, recrystallization inhibition and cryoprotective properties of ice-active substances associated with Antarctic sea ice diatoms[J]. Cryobiology, 2003, 46: 174-181
- [12] 缪锦来, 阚光锋, 李光友, 等. UV-B 辐照培养下南极 冰藻的形态和超微结构及主要生化组成的变化[J]. 中国海洋药物, 2003, 96(6): 1-5.
- [13] Clarke K J, Leeson E A. Plasmalemma structure in freezing tolerant unicellular algae[J]. Protoplasma, 1985, 129: 120-126.
- [14] Russell N J. Mechanisms of thermal adaptation in bacteria: blueprints for survival[J]. Trends in Biochemical Sciences, 1984, 9: 108-112.
- [15] Devos N, Ingouff M, Loppes R, et al. Rubisco adaptation to low temperatures: a comparative study in psychrophilic and mesophilic unicellular algae[J]. J Phy-

海洋科学 / 2010 年 / 第 34 卷 / 第 4 期



col, 1998, 34: 655-660.

- [16] Pomeroy L R, Wiebe W J. Temperature and substrates as interactive limiting factors for marine heterotrophic bacteria[J]. Aquat Microb Ecol, 2001, 23: 187-204.
- [17] Sinha R P, Häder D P. UV-induced DNA damage and repair: a review[J]. Photochem Photobiol Sci, 2002, 1: 225-236.
- [18] Smith R C, Prezelin B B, Baker K S, *et al.* Ozone depletion: Ultraviolet radiation and phytoplankton biology in Antarctic water[J]. Science, 1992, 225: 952-959.
- [19] Rail C. Algal responses to enhanced ultraviolet-B radiation[J]. Proceedings of the India National Science Academy Part B. Biology Science, 1998, 64(2): 125-127.
- [20] Buma A G J, van Hannen E J, Veldhuis M J W, et al. UV-B induces DNA damage and DNA synthesis delay in the marine diatom *Cyclotella* sp.[J]. Sci Mar, 1994, 60: 101-106.
- [21] Buma A G J, de Boer M K, Boelen P. Depth distributions of DNA damage in Antarctic marine phyto- and bacterioplankton exposed to summer time UV radiation[J]. J Phycol, 2001, 37: 200-208.
- [22] Ryan K G. UV radiation and photosynthetic production in Antarctic sea ice microalgae[J]. J Photochem Photobiol, 1992, 13: 235-240.
- [23] Neale P J, Davis R F, Cullen J J. Interactive effects of ozone depletion and vertical mixing on photosynthesis of Antarctic phytoplankton[J]. Nature, 1998, 392: 585-589.
- [24] Xiong F. The occurrence of UV-B absorbing mycosporine-like amino acids in freshwater and terrestrial microalgae[J]. Aquat Bot, 1999, 63(1): 37-49.
- [25] 阚光锋, 缪锦来, 李光友. 南极浮游生物抗辐射活性 物质研究进展[J]. 中国海洋药物, 2003, **95**(5): 45-50.
- [26] Helbling E W, Chalker B E, Dunlap W C, et al. Photoacclimation of Antarctic diatoms to solar ultraviolet radiation[J]. J Exp Mar Biol Ecol, 1996, 204: 85-101.
- [27] Charles S C, Knowland J. Ultraviolet radiation screening compounds[J]. Biol Rev Camb Philos Soc, 1999, 74: 311-345.
- [28] Garcia-Pichel F, Castenholz R W. Occurrence of

UV-absorbing, mycosporine-like compounds among cyanobacterial isolates and an estimate of their screening capacity[J]. **Appl Environ Microbiol**, 1993, 59: 163-169.

- [29] Alison L G, Alistair W M, Pedro O M. Tolerance of Antarctic cyanobacterial mats to enhanced UV radiation[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2001, 37: 91-101.
- [30] Newman S J, Dunlap W C, Nicol S, et al. Antarctic krill (Euphausia superba) acquires a UV-absorbing mycosporine-like amino acid from dietary algae[J]. J Exp Mar Bio Ecol, 2000, 255: 93-110.
- [31] Enling S M. UV-B-induced synthesis of photoprotective pigments and extracellular polysaccharides in terrestrial cyanobacterium Nostoc commune[J]. Bacteriol, 1997, 179(6): 1 940-1 944.
- [32] 陈善文, 武宝玕. 藻类对 UV-B 增强的响应及其分子 基础[J]. 暨南大学学报, 2000, **21** (5): 88-94.
- [33] Raven J A. Plant responses to high O₂ concentrations: relevance to previous high O₂ episodes[J]. Palaeogeogr Palaeoclimatol Paleaeoecol, 1991, 97(1-2): 19-38
- [34] Mauldin R L, Kosciuch E, Henry B, et al. Measurements of OH, HO₂+RO₂, H₂SO₄, and MSA at the South Pole during ISCAT 2000[J]. Atmospheric Environment, 2004, 38: 5 423-5 437.
- [35] Pratt J M, Robertson D H L, Gaskell S J, et al. Stable isotope labelling in vivo as an aid to protein identification in peptide mass fingerprinting[J]. Proteomics, 2002, 2: 157-163.
- [36] Stevens J E. The Antarctic pack-ice ecosystem[J]. Bio-Science, 1995, 45: 128-132.
- [37] Thomas D N, Dieckmann G S. Antarctic sea ice—a habitat for extremophiles[J]. Science, 2002, 295: 641-644.
- [38] Vincent W F, Vincent C L. Response to nutrient enrichment by the plankton of Antarctic coastal lakes and inshore Ross Sea[J]. Polar Biology, 1982, 1: 159-165.
- [39] Nichols D S, Olley J, Garda H, et al. Effect of temperature and salinity stress on growth and lipid composition of Shewanella gelidimarina[J]. Appl Environ Microbiol, 2000, 66: 2 422-2 429.

(本文编辑:张培新)