

原绿球藻 *Prochlorococcus* 的研究进展\*ADVANCES IN THE *Prochlorococcus* STUDIES

杨燕辉 焦念志

(中国科学院海洋研究所 青岛 266071)

原绿球藻 (*Prochlorococcus*) 在 80 年代末和 90 年代初才被发现和定名,是目前已知的最小的放氧光合自养原核生物。由于其重要的生态、生理和系统发育地位,从一发现,原绿球藻的研究就成为一热点。在短短的 10 a 内,原绿球藻的数量分布、种群动态、生长率和生产力、以及系统发育地位、细胞生理特点等方面研究均获得了较快的进展。

焦念志和陈念红 1995 年曾对原绿球藻的发现、分布、分类和生理学特征以及生态学意义作过综述,这里,作者仅就近几年研究的新进展并结合自己的工作作一简要的介绍。

## 1 原绿球藻的分布

原绿球藻最初的发现始于 1979 年 Johnson 和 Sieburth 在电镜下记录的“II 型”聚球藻。尽管他们发

现这种新型的单细胞生物没有藻红素,但仍把它归类于聚球藻属。其后,间接的证据是 1983 年 Geskes 和 Kraay 在亚热带大西洋发现了一种未知的叶绿素 a 的衍生物,随后证实就是原绿球藻的特征色素二乙烯基叶绿素。直到船载流式细胞仪的应用,Olson 和 Armburst 1985 年发现一种发弱红色荧光的具二乙烯基叶绿素 a 的细胞大量存在于许多调查点,这一现象才引起了足够的重视,并导致了 Chisholm 等于 1988 年确定这是一未发现的新属新种,并在纯化培养的基础上于 1992 年将其命名为海洋原绿球藻 (*Prochlorococcus marinus*)。此后,原绿球藻的研究引起了生物海洋学家的极大兴趣,并在短短的数年内获取了关于其分布、动态生理和进化等各方面的知识。

原绿球藻大量地分布在热带、亚热带、温带大洋海域、边缘海以及海湾中,Buck 1996 年认为在亚极地

表 1 原绿球藻在世界各调查海区的浓度分布

海区	原绿球藻的浓度(个/ml)	文献
北太平洋(ALOHA)	$1.4 \times 10^5 \sim 3.2 \times 10^5$	[3], Campbell 等, 1993
赤道太平洋( $12^\circ \text{N} \sim 12^\circ \text{S}, 140^\circ \text{W}$ )	$1.6 \times 10^5 \sim 2.3 \times 10^5$	[6]
西赤道太平洋( $20^\circ \text{S} \sim 7^\circ \text{N}, 165^\circ \text{W}$ )	$1 \times 10^5 \sim 5.4 \times 10^5$	[2]
中赤道太平洋( $0^\circ \text{N}, 140^\circ \text{W}$ )	$1.4 \times 10^5$ (平均)	[1]
中部太平洋( $48^\circ \text{N} \sim 8^\circ \text{S}, 175^\circ \text{W}$ )	$10^4 \sim 10^5$	Suzuki 等, 1995
北大西洋中部	$0.8 \times 10^5 \sim 1.2 \times 10^5$	Li, 1995
北大西洋,马尾藻海	$3 \times 10^6 \sim 7 \times 10^6 / \text{m}^2$ (200 m 积分)	Olson 等, 1990
地中海	$1.9 \times 10^4$ (冬季平均)	Vaulot 等, 1990
太平洋 Suruga 湾	$5 \times 10^3 \sim 1 \times 10^4$	[14]
西北印度洋	$6 \times 10^4 \sim 7 \times 10^5$	[5]
红海 Aqaba 湾	$1.6 \times 10^5$	Lindell 和 Post, 1995
东海	$10^3 \sim 10^5$	Jiao 和 Yang, 1998
南海	$10^4 \sim 10^5$	杨燕辉, 2000, 博士论文

海也有分布,但细胞浓度较低( $10^3$  个/ml)。现将原绿球藻在世界各调查海区的数量分布列于表 1。

在寡营养大洋海区,原绿球藻不仅在数量上占优势,而且在碳生物量上也占相当比重。Campbell 等于

\* 国家自然科学基金资助项目 39570143 号;国家杰出青年基金资助项目 39625008 号。

收稿日期:2000-06-05;修回日期:2000-09-26

1994年在北太平洋 ALOHA 站发现, 80% 以上的原核碳生物量是由原绿球藻提供的; Georricke 和 Welsch-meyer 1993 年在马尾藻海发现, 原绿球藻占叶绿素生物量的 30% 以上, 并提供 25% 以上的初级生产力; Binder 等 1996 年得出结论, 在赤道太平洋中部, 原绿球藻占总光合生物量的 27% ~ 41%; 在地中海, 约 31% 的叶绿素生物量由原绿球藻提供; Buck 等 1996 年认为, 在亚热带北大西洋, 原绿球藻的碳生物量占总碳生物量的 12%。

## 2 原绿球藻的细胞周期、生长率和消失率

原绿球藻的细胞周期分布与真核生物类似, 具有彼此分离的 S 期、G<sub>1</sub> 期和 G<sub>2</sub> 期。光、硝酸盐以及磷酸盐对原绿球藻的细胞周期均有影响。在硝酸盐浓度小于 0.4 μmol/L 或光强度小于 0.1% 表面光强时, 原绿球藻的大部分细胞会停留在 G<sub>1</sub> 期, 在 N:P ≥ 150 时会导致细胞停留在 G<sub>1</sub> 和 G<sub>2</sub> 期。

自然海水中原绿球藻的 DNA 复制与细胞分裂具有严格的周期节律, 并与光周期相耦合<sup>[4]</sup> (Partensky F. 等也得出此结论)。原绿球藻的 S 期通常开始于下午近傍晚时, 细胞分裂在夜间发生。但也有报道发现自然种群的原绿球藻在一个光周期可以不止分裂一次<sup>[7]</sup>。

开始时, 原绿球藻的生长率由结合进二乙基叶绿素 a 的 <sup>14</sup>C 估计, 或者由原核细胞抑制剂方法估计, 但是这些方法由于需要培养, 往往引入人为的影响。目前较准确的是采用直接的方法检测水体中原绿球藻在一个光周期内细胞周期频率的变化来计算生长率<sup>[5]</sup>。此方法估计的原绿球藻的生长率在 0.45 ~ 0.8/d<sup>[4-6]</sup>, 最高的生长率可能是在阿拉伯海, 接近 1/d<sup>[7]</sup>。原绿球藻即使在营养盐非常缺乏的大洋海中仍能维持其最大生长。

与原绿球藻的生长率研究相比, 其细胞的消失率的研究相对较少。有可能与异养细菌一样, 原绿球藻细胞数量的稳定主要由捕食所控制<sup>[9]</sup>。病毒对原绿球藻的裂解方面的工作目前还没有报道。

## 3 遗传多样性的研究

在对原绿球藻培养品系的分子生物学研究中发现, 不同品系间的遗传距离与其来源的地点不相关<sup>[8]</sup> (Scanlan D.J. 1996 年亦发表此观点)。相反, 不同地点分离的品系之间的遗传距离与深度的关系大于与分离地点的关系。无论分离地点的距离以及不同地点间水体物理化学条件的差异, 表层分离的品系似乎都

属于“高光适应组”, 这些品系都具有较低的叶绿素 b<sub>2</sub> 与 a<sub>2</sub> 比值。Palenik 在 1994 年, Urbach 在 1995 年进行的自然水体的分子生物学调查也得出相似的结论, 而且这些研究都表明原绿球藻种群内部的遗传变异性较大。在分层良好的水体中, 表层的品系与培养品系中表层分离的较接近, 而在混合频繁的水体中, 这一特点就不明显。分子生物学研究的结果似乎支持一种假说, 即在分层水体的不同深度的原绿球藻品系由单基因库起源, 但由于在不同深度基因频率的变化导致了不同深度的种群具有不同的叶绿素 b<sub>2</sub> 与 a<sub>2</sub> 比值。

原绿球藻遗传多样性的研究还有许多问题仍需更多的野外实验数据的支持, 比如, 在地中海表层分离的原绿球藻品系的遗传距离与在寡营养亚热带大洋海表层分离的品系较接近, 但是前者似乎被无机氮所限制, 而后者却能在营养盐非常缺乏的上混合层中维持很高的生长率。这两种在生理需要和代谢机制上差别如此之大的品系竟会属于同一遗传类群或种, 这似乎超乎人们的想象。

## 4 原绿球藻在我国的研究

原绿球藻在我国的研究起步相对较晚, 研究也较少。最早的研究始于焦念志等 1994 年在东海南部用反相高效液相色谱法检测到原绿球藻的特征色素——二乙基叶绿素的存在。随后, 焦念志等采用目前国际上进行超微型浮游生物研究最先进也是最常用的流式细胞技术, 在我国东海和南海开展了一系列大面调查和海上实验, 对原绿球藻的自然分布, 种群动态, 以及调控因子和生理特性的研究, 填补了我国这方面研究的空白<sup>[3]</sup>。主要结果概括如下:

4.1 原绿球藻在东海和南海的分布主要由温度、水团水流、水体的物理化学结构所调节。在东海, 冬季原绿球藻的大量分布主要限制在水温高于 15℃ 的黑潮流域, 细胞浓度在 1 000 ~ 10 000 个/ml。夏季原绿球藻可达 50 m 等深线附近, 分布在东海的大部分水域, 细胞数量较冬季高 7 ~ 13 倍。在南海, 原绿球藻几乎大量分布在整个南海海域, 而且细胞浓度比在东海高, 平均 54 000 个/ml。在垂直分布上, 在夏季分层水体中, 东海原绿球藻的最大层与硝酸盐的分布有关, 在营养盐相对较缺乏的南海海盆区, 原绿球藻的垂直剖面的最大层似乎与铵盐的分布有关。

4.2 现场培养实验表明, 原绿球藻的温度生理下限低于其自然分布的温度下限, 生物间相互作用, 水体中生活活性物质, 微量金属元素, 以及水体的物理化学条件等都是制约原绿球藻近岸分布的因素。

(下转 53 页)

(上接 43 页)

4.3 南海的营养盐添加实验表明,南海原绿球藻似乎更受磷限制。在生理上,原绿球藻与聚球藻和超微型真核浮游植物差别较后两者之间要大。在生理特性上,原绿球藻似乎更接近异养细菌。

4.4 无论在自然分布上还是在现场实验中,原绿球藻与其他几类超微型自养或异养生物的数量分布和变动呈相反的趋势,似乎表明在超微型浮游生物群落中存在着种间相互作用。由于实验条件所限,我国原绿球藻的研究还有待于进一步深入,如生物间相互作用,常量和微量营养元素的上行效应以及微型浮游动物和病毒的下行效应,东海和南海不同海区原绿球藻品系的分离培养以及生理生态学、系统发育的研究等等。👉

#### 主要参考文献

- 1 Campbell *et al.* . *Deep Sea Res.* , 1997 , 44 : 167 ~ 192
- 2 Campbell *et al.* . *Limnol. Oceanogr.* , 1998 , 39 : 954 ~ 961
- 3 Jiao Nanzhi , *et al.* . *Chin. Sci. Bull.* , 1998 , **43**(10) : 877 ~ 878
- 4 Liu H. , *et al.* . *Aquat. Microb. Ecol.* , 1997 , 12 : 39 ~ 47
- 5 Liu H. , *et al.* . *Deep-Sea Res.* , 1998 , II 45 : 2 327 ~ 2 352
- 6 Liu H. , *et al.* . *J. Geophys. Res.* , 1999 , **104**( C2) : 3 391 ~ 3 399
- 7 Shalapyonok A. , *et al.* . *Appl. Environ. Microbiol.* , 1998 , 64 : 1 066 ~ 1 069
- 8 Urbach E. , *et al.* . *J. Mol. Evol.* , 1998 , 46 : 188 ~ 201
- 9 Winkner J. , and Hagsrom A. , *Mar. Ecol. Prog. Ser.* , 1998 , 50 : 137 ~ 145

(本文编辑:张培新)