

紫菜叶状体无性繁殖的多样性 *

DIVERSITY IN ASEXUAL REPRODUCTION OF *Porphyra* LEAFY THALLI

梅俊学¹ 费修绶² 段德麟²

(¹ 山东大学海洋生物工程系 威海 264209)

(² 中国科学院海洋研究所 青岛 266071)

中图分类号 S968.43 文献标识码 A 文章编号 1000-3096(2003)12-0026-05

紫菜属 (*Porphyra*) 的许多种类中, 叶状体以单孢子形式进行无性繁殖, 被放散出来的单孢子进行两极萌发, 形成新的叶状体。红藻中较低级的类群, 如弯枝藻目 (*Compsopogonales*)、红毛菜目 (*Bangiales*)、顶丝藻目 (*Acrochaetales*) 和海索面目 (*Nemaliales*) 均存在这一繁殖方式^[1]。

1 单孢子的研究

1.1 单孢子的名称

单孢子的形成首先是由形成单孢子囊开始的,

因为每个孢子囊只产生一个孢子, 故称之为单孢子 (monospore)。Magne 建议使用原孢子 (archeospores) 代

* 国家自然科学基金农业倾斜项目 C-0205-05-39770593 号; 中国科学院海洋研究所实验海洋生物学开放室课题。

第一作者: 梅俊学, 出生于 1963 年, 博士, 副教授, 从事海藻生物学研究。E-mail: jxmei@wh-public.sd.cninfo.net

收稿日期: 2001-03-14; 修回日期 2001-06-24

替单孢子^[2]。Kornmann 将在 *Porghym umbilicalis*, *P. ochotensis*, *P. perforata*, *P. insolita* 中某些不形成精子囊的叶状体上产生的无性孢子称之为中性孢子 (neutral spores), 以区别其它种中的无性孢子^[3]。Hymes 和 Cole 只将在叶状体上单个分布的这种孢子称为单孢子, 而将成团的称为不动孢子 (aplanospore)^[4]。Nelson and Knight 报道在新西兰的一种紫菜产生内生孢子 (endospore), 即由一个孢子囊包裹着多个孢子^[5]。事实上这里所谓的内生孢子是在即将死亡的藻体上的由尚存活的细胞分裂形成的, 紫菜属的其它种也存在类似情况, 它并不是健康的藻体在正常情况下产生的, 因此不能作为此种紫菜的典型的生物学特征。单孢子一般单个分布, 虽然在有些种中成团存在^[3, 6], 但是它们均缺乏共同的细胞壁或孢子囊。

因此, 相对于其它种属的无性繁殖方式, 紫菜属叶状体的特征是非常显著的, 即一个孢子囊产生一个孢子。因此, 我们认为仍然称之为单孢子较为恰当。

1.2 单孢子在紫菜生活史中的地位和意义

一棵叶状体可以产生数以万计的单孢子, 每个单孢子最终能长成一棵紫菜, 而且它们又会产生单孢子, 所以由单孢子产生的后代数量很大。王素娟 1964 年在浙江沿海用网筛采集野生条斑紫菜放散的单孢子, 平均每厘米棕丝上附着有 240 ~ 408 棵幼苗^[7]。由此可见单孢子对于增加紫菜个体数量和扩大种群的分布是很有意义的。当环境条件不能满足有性生殖的要求时它的作用就更重要^[1]。而且由单孢子完成的无性繁殖比经丝状体产生壳孢子容易得多^[8]。

单孢子的作用使得紫菜可以不经受精就延续后代并完成生活史。紫菜属的有些种缺少有性生殖, 甚至缺少丝状体时期, 单孢子是它们完成整个生活史、延续种群的惟一方式。如智利的一种紫菜整个生活史中未发现性生殖细胞, 完全由单孢子完成生殖过程。还有的种有性生殖细胞退化, 在某一时期叶状体突然分解, 释放出大量的原生质体, 然后它们像单孢子一样附着和萌发^[9]。而 *P. umbilicalis*, *P. ochotensis*, *P. perforata*, *P. sanjuanensis*, *P. insolita* 中的有些个体不产生精子囊和果孢子, 只以形成单孢子的方式完成生活史^[3]。因此, 对于这些物种或个体来说, 它们延续后代是靠单孢子来完成的。

毫无疑问, 在栽培生产中, 单孢子的产生会大大增加网帘上的苗量并延长收获期, 从而增加产量。李世英还进一步证实, 由单孢子产生的幼苗的生长率和抗逆性明显优于壳孢子苗^[10]。因而充分了解和利用单孢子的特性, 在紫菜栽培生产中是十分有意义的。

1.3 产生单孢子的种类

到目前为止, 已经报道的可产生单孢子的紫菜有 33 种^[11] (见表 1)。一般来说, 产生单孢子的物种都是单层细胞的, 且藻体较薄, 至今未见有双层或双色素体的物种能够自然形成单孢子的记录^[3, 12]。在已研究过的紫菜中, 认为不具有单孢子的种有 *P. spiliophylla*, *P. neocystis*, *P. senata*, *P. miniata*, *P. purpurea*, *P. laciniata*, *P. linearis*, *P. variegata*, *P. dentata*, *P. pseudolinearis*, *P. schizophylla*^[11], *P. noriensis* 共 12 种。有些种类如坛紫菜 (*P. haitanensis*) 是否能产生单孢子, 存在两种不同的观点^[14]。

表 1 紫菜属中能够产生单孢子的物种

Tab.1 *Porphyra* species reported to produce monospores

种名	文献来源
<i>Porphyra akasakai</i>	Hawkes ^[13]
<i>P. amplissima</i>	Notoya ^[11]
<i>P. angusta</i>	Hawkes ^[13]
<i>P. argentinensis</i>	Candia, 1999
<i>P. carolinensis</i>	Kornmann ^[3]
<i>P. crispata</i>	Hawkes ^[13]
<i>P. gardneri</i>	Kornmann ^[3]
<i>P. fucicola</i> = <i>P. maculosa</i>	Hymes & Cole; Candia ^[4]
<i>P. haitanensis</i>	李世英 ^[14]
<i>P. insolita</i>	Notoya ^[11]
<i>P. kinositae</i>	Notoya ^[11]
<i>P. kuniedai</i>	Hawkes ^[13]
<i>P. laceata</i>	Hawkes ^[13]
<i>P. leucosticta</i>	Drew ^[15]
<i>P. maculosa</i>	Notoya ^[11]
<i>P. monosporangia</i>	曾呈奎 ^[16]
<i>P. ochotensis</i>	Kornmann ^[3]
<i>P. okamurae</i>	Hawkes ^[13]
<i>P. oligospermatangia</i>	郑宝福 ^[17]
<i>P. onoi</i>	Hawkes ^[13]
<i>P. rosenfurtii</i>	Notoya ^[11]
<i>P. perforata</i> / <i>P. sanjuanensis</i>	Kornmann ^[3]
<i>P. pujalsii</i>	Piriz ^[6]
<i>P. purpureo-violacea</i>	Notoya ^[11]
<i>P. suborbiculata</i>	Hawkes ^[13]
<i>P. subtumens</i>	Notoya ^[11]
<i>P. tanegashimensis</i>	Hawkes ^[13]
<i>P. tenera</i>	Hawkes ^[13]
<i>P. tenuipedalis</i>	马家海 ^[18]
<i>P. umbilicalis</i>	Notoya ^[11]
<i>P. umbilicalis</i> var. <i>laciniata</i>	Drew ^[15]
<i>P. vietnamensis</i>	Notoya ^[11]
<i>P. yezoensis</i>	Hawkes ^[13]

1.4 单孢子形成和放散的条件

甘紫菜 (*P. tenem*) 的单孢子分别在春秋两季当平均气温下降至 20℃ 以下时放散。在 17.4℃ 和 20.5℃ 可诱导甘紫菜单孢子的形成^[15]。王素娟等 1964 年在 12 月中旬至翌年 4 月上旬 (水温 14~8℃) 都得到了大量的条斑紫菜 (*P. yezoensis*) 的单孢子苗^[7]。*P. tanegashimensis* 可在所有季节放散单孢子^[19]。李世英对条斑紫菜单孢子的形成条件做了比较系统的研究,认为较短光照时间 (6 h 和 9 h) 和较高光照强度 (20 400 lx) 有利于单孢子的形成和放散^[10]。条斑紫菜单孢子的适宜附着温度为 20℃^[20]。汤小荣等认为,条斑紫菜叶状体苗在 10~20℃ 的范围内都可形成单孢子,而且 20℃ 至 15℃ 的降温在一定程度上促进单孢子的放散,光周期对单孢子形成的影响不明显。上述结果表明,外界光温条件对单孢子的形成和放散都会产生影响。

1.5 单孢子形成和放散的时期

藻体产生单孢子时个体的大小因种类不同而有差异。多数种类在藻体幼龄期开始形成和放散单孢子,如 *P. tenem*, *P. crispata*, *P. akasakai*, 还有栽培种如条斑紫菜等^[4]。单孢紫菜 (*P. monosporangia*), *P. kuniedai*, *P. suborbiculata*, *P. tanegashimensis*, *P. ganderi* 和条斑紫菜单孢子的放散可持续到藻体上百毫米,直到精子囊和果孢子形成时^[4]。

1.6 单孢子的形成和放散过程

根据目前所见到的报道,单孢子的形成和放散都是自藻体上部边缘开始的。依照 Drew 的观点,形成单孢子囊的最后一次细胞分裂与通常的营养细胞分裂没有什么差别,也就是说,单孢子女细胞或单孢子囊 (monosporangium) 是由营养细胞转变成的,母细胞里的所有内容物完全释放出来就成了单孢子^[15]。Hawkes 在光学显微镜下观察到, *P. ganderi* 的单孢子囊比普通营养细胞稍大,更圆,色素更深,成熟的单孢子囊中的星状色素体形状模糊,似乎包含 5 个粒状体^[13]。Kito^[21] 对条斑紫菜的单孢子、Hawkes 对 *P. ganderi* 的单孢子,证明它们的亚细胞结构基本相同。当营养细胞转变为单孢子囊时,核膜上小孔明显,小胞体和高尔基体增加。色素体成为不规则腕状,类囊体平行排列,但与营养细胞相比间隔不规则。单孢子与营养细胞最明显的不同之处在于它有大小两种不同的泡囊,大的泡囊内充满纤维状结构,小泡囊球形或长椭圆形,中央电子密度高,周围薄,中央呈纤维状构造。单孢子囊成熟后,细胞壁溶解放出单孢子或单孢子通过单孢子囊壁上的孔隙挤出。刚释放出的单孢子是裸露的,外层仅被薄而柔软的一层物质,有些圆形,也有

的呈不规则形,可做短期的变形运动。所有的有关报道都认为,单孢子放散后很快形成细胞壁,立即进行两极分裂萌发,没有休止期^[11, 15]。

2 紫菜叶状体在其它条件下的无性繁殖

从单孢子的形成和放散的过程来看,它极像是脱离母体的营养细胞或原生质体。因此开展对离体细胞、原生质体的培养研究,可以从一个侧面加深对单孢子的了解,有助于探索单孢子的本质。

2.1 紫菜细胞的分离和发育

自 1981 年赵焕登和张学成用机械研磨法获得条斑紫菜的单细胞并培养成苗以来,先后有圆紫菜 (*P. suborbiculata*)、玫瑰紫菜 (*P. perfracta*)、坛紫菜、朱红紫菜 (*P. miniata*) 的营养细胞被分离和培养,并得到了再生植株^[22]。

2.2 原生质体的分离和发育

表 2 是紫菜属中原生质体的分离和培养结果。

从以上的实验结果看,除了 *P. dentata* 外,被培养的 12 种紫菜的原生质体都得到了再生的叶状体。

在自然条件下,由于机械损伤等原因也会发生细胞或原生质体离开母体的情况,这些细胞或原生质体也可以萌发,因此会被当作单孢子^[14]。但从超显微结构上看,离体的细胞或原生质体的发育过程与单孢子之间有很大差异,不能被当成单孢子。

2.3 紫菜叶状体遭受损伤时发生的无性繁殖

从紫菜叶状体上切割下来的离体组织块,在培养中其边缘细胞发生分裂,形成一团数目不定而且排列无序的细胞。这是由于细胞受到切割损伤刺激以及相对位置的变化造成的,类似于高等植物受到损伤后产生的愈伤组织。但它们外面有共同的细胞壁,包裹在里面的细胞能够在离开母体后或者在原来的位置萌发。因此它们又与 Nelson 和 Knight 描述的内生孢子 (endospores) 相同^[5]。由此可见,藻体的损伤可以导致内生孢子的发生,而且这种现象在多种紫菜中存在。

2.4 濒临死亡的紫菜叶状体的无性繁殖

紫菜藻体或组织块由于环境或自身条件导致部分细胞死亡后,其生长停止。分布在死细胞区的存活细胞以两种方式萌发成叶状体苗,即直接萌发或分裂成一团细胞后再萌发,但是细胞团外面没有共同的细胞壁,因此不能被当作内生孢子。在电子显微镜下,以两种形式萌发的细胞都具有单孢子的超显微结构特征,即大量的淀粉粒和纤维化囊泡。因此可以认为它们已经由营养细胞转变为单孢子。这种现象有时被当作某种紫菜具有产生单孢子能力的证据^[14]。

表 2 紫菜属中的原生质体的分离和培养结果

Tab.2 Culture results of isolated protoplasts from *Porphyra*

种名	培养结果	文献
<i>P. perforata</i>	丝状体 类愈伤组织 叶状体	Polne - Fuller and Gibor ^[23]
<i>P. yezoensis</i>	叶状体	Fujita and Migita ^[24]
<i>P. haitanensis</i>	叶状体	Wang et al. ^[25]
<i>P. leucosticta</i>	类愈伤组织 叶状体	Chen ^[26]
<i>P. linearis</i>	丝状体 类愈伤组织 叶状体	Chen et al. ^[27]
<i>P. nereocystis</i>	类愈伤组织	Waland and Dickson ^[28]
<i>P. tenera</i> , <i>P. yezoensis</i>	叶状体	Araki et al. ^[29]
<i>P. yezoensis</i>	不同品系间的细胞质融合 类愈伤组织 叶状体	Fujita and Migita ^[24]
<i>P. linearis</i>	悬浮细胞	Chen ^[30]
<i>P. haitanensis</i>	类愈伤组织 叶状体	Yan and Wang ^[31]
<i>P. nereocystis</i>	丝状体 类愈伤组织 叶状体	Waland et al. ^[28]
<i>P. lanceolata</i>	悬浮细胞	Polne - Fuller and Gibor ^[32]
<i>P. nereocystis</i>	悬浮细胞	Polne - Fuller and Gibor ^[32]
<i>P. perforata</i>	类愈伤组织 叶状体	Polne - Fuller and Gibor ^[32]
<i>P. schizophylla</i>	类愈伤组织 叶状体	Polne - Fuller and Gibor ^[32]
<i>P. pseudolinearis</i>	种间细胞质融合 类愈伤组织 叶状体	Fujita and Saito ^[33]
<i>P. yezoensis</i>	种间细胞质融合 类愈伤组织 叶状体	Fujita and Saito ^[33]
<i>P. haitanensis</i>	种间细胞质融合 类愈伤组织 叶状体	Dai et al. ^[34]
<i>P. yezoensis</i>	种间细胞质融合 类愈伤组织 叶状体	Dai et al. ^[34]
<i>P. tenera</i> , <i>P. yezoensis</i>	种间 (?) 细胞质融合 类愈伤组织 叶状体	Araki and Morishita ^[29]
<i>P. dentata</i>	丝状体	Gall et al. ^[35]
<i>P. crispata</i>	叶状体 类愈伤组织 丝状体 肿胀细胞	Gall et al. ^[35]
<i>P. linearis</i>	丝状体 类愈伤组织 叶状体	Chen et al. ^[36]

2.5 果胞和精子囊的萌发

根据阎梓美、梅俊学等的研究和观察,紫菜的精子囊和未受精的果胞也可以萌发成叶状体苗^[37]。

综上所述,紫菜叶状体无性繁殖的方式多种多样。除了在通常情况下产生单孢子外,在受到损伤或在藻体不健康而濒临死亡时,部分细胞会转变为内生孢子或单孢子;其细胞或原生质体在自然或人为的作用下离开母体以后,也可以萌发,但在本质上与单孢子有差别;未受精的果胞甚至精子囊也能萌发成叶状体。这说明紫菜叶状体细胞都有发育成叶状体的全能性。这种无性繁殖的多样性和细胞的全能性无疑对提高紫菜对环境的适应性、对紫菜种群的延续和扩大都是很有意义的。

参考文献

- Hawkes M W. Reproductive strategies. In : Cole K M, Sheath R G (eds.). Biology of the red algae. New York : Cambridge University Press, 1990. 8 - 35
- Magne F. Classification and phylogeny in the lower Rhodophyta : a new proposal. J. Phycol., 1991, 27(Supl.) : 46
- Kornmann P. Life histories of monostromatic *Porphyra* species as a basis for taxonomy and classification. Eur J Phycol., 1994, 29 : 69 - 71
- Hynes B J, Cole K M. Aplanospore production in *Porphyra mucusosa* (Rhodophyta). Jap J Phycol., 1983, 31 : 225 - 228
- Nelson W A, Knight G A. Endosporangia - a new form of reproduction in the genus *Porphyra* (Bangiales, Rhodophyta). Bot. Mar., 1995, 38 : 17 - 20
- Piriz M L. A new species and a new record of *Porphyra* (Bangiales, Rhodophyta) from Argentina. Botanica Marina, 1981, 24 : 599 - 602
- 王素娟,章景荣,刘家驹,等. 条斑紫菜(*Porphyra yezoensis* Ueda)自然附苗养殖的初步研究. 水产学报, 1964, 1(1 - 2) : 85 - 94
- Cole K, Conway E. Studies in the Bangiaceae : reproductive modes. Botanica Marina, 1980, 23 : 545 - 553

- 9 Conway E, Wylie A P. Spore organization and reproductive modes in two species of *Porphyra* from New Zealand. In: Editor in chief Kazutosi Nisizawa. Proceeding of the 7th international seaweed symposium. Sapporo, Japan. 1971. 105 - 107
- 10 李世英. 条斑紫菜单孢子及其幼苗的生态特性与应用研究. 海洋科学集刊, 1989, 30: 81 - 92
- 11 Notoya M. Diversity of life history in the genus *Porphyra*. Nat Hist Fes, 1997, 3: 47 - 56
- 12 Kurugi M. Systematics of *Porphyra* in Japan. In: Abbott I A, Kurogi M(Eds.). Contributions to the Systematics of Benthic Marine Algae of the North Pacific. Kobe: Japanese Society of Phycology, 1972. 167 - 191
- 13 Hawkes M W. Ultrastructure characteristics of monospore formation in *Porphyra gardneri* (Rhodophyta). J Phycol, 1980, 16: 192 - 196
- 14 李世英. 坛紫菜叶状体形成放散单孢子的初步研究. 海洋与湖沼, 1988. 19(6) : 594 - 597
- 15 Drew K M. Reproduction in the Bangiophycidae. Bot Rev, 1956, 22: 553 - 611
- 16 曾呈奎, 王素娟, 刘思俭, 等. 海藻栽培学. 上海: 上海科学技术出版社, 1985. 135 - 211
- 17 郑宝福. 紫菜一新种——少精紫菜. 海洋与湖沼, 1981, 12(5) : 447 - 451
- 18 马家海, 申宗岩. 贝壳紫菜单孢子和叶状体的研究. 水产学报, 1996, 20(2) : 132 - 137
- 19 Shinmura I. *Porphyra tanegashimensis*, a new species of Rodophyceae from Tanegashima Island in Southern Japan. Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries, 1974, 40(8) : 735 - 749
- 20 右田清治. ノソ壳孢子と单孢子の着生. 长崎大学水产学部研究报告, 1972, 33: 39 - 48
- 21 Kito H. Cytological studies on genus *Porphyra*. Bull Tohoku Reg Fish Res Lab, 1978, 39: 2 984
- 22 王素娟. 海藻生物技术. 上海: 上海科学技术出版社, 1994. 80 - 103
- 23 Polne - Fuller M, Biniaminov M, Gíbor A. Vegetative Propagation of *Porphyra perfrmta*. Hydrobiologia, 116/117: 1984, 308 - 313
- 24 Fujita Y, Mgiata S. Fusion of Portopcasts from thalli of two deferent color types in *Porphyra yexensis* Ueda and development of fusion products. Jpn J Phycol, 1987, 35: 201 - 208
- 25 Wang S, Wang G, Sun Y, et al. Isolation and cultivation of the vegetative cells of *Porphyra haitanensis*(Rhodophyta). Chin J Oceanol Limnol, 1987, 5: 333 - 339
- 26 Chen LC- M. Protoplast morphogenesis of *Porphyra leucosticta* in Culture. Botanica Marina, 1987, 30: 399 - 403
- 27 Chen L C- M, Hong Mf, Craige J S. Protoplast development from *Porphyra lineans* - an edible marine red alga. Proc Int Proto Symp, 1987, 7: 123 - 124
- 28 Waaland J R, Dickson L G, Watson B A. Protoplast isolation and regeneration in the marine red alga *Porphyra neocystis*. Planta, 1990, 181: 522 - 528
- 29 Araki T, Morishita T. Fusion of protoplasts from wild type *Porphyra yexensis* and green type *P. tenem* thalli (Phodophyta). Nippon Suisan Gakkaishi, 1990, 56(7) : 1 161
- 30 Chen L C- M. Cell suspension culture from *Porphyra lineans* (Rhodophyta), a multicellular marine red alga. J Appl Phycol, 1989, 1: 153 - 159
- 31 严兴洪, 王素娟. 紫菜体细胞发育与分化的研究. 海洋科学, 1989, 6: 28 - 32
- 32 Polne - Fuller M, Gíbor A. Developmental studies in *Porphyra* (Rhodophyceae). III. Effect of culture conditions on wall regeneration and differentiation of protoplasts. J Phycol, 1990, 26: 674 - 682
- 33 Fujita Y, Saito M. Protoplast isolation and fusion in *Porphyra* (Bangiales, Phodophyta). Hydrobiologia, 1990, 204/ 205: 161 - 166
- 34 Dai J, Zhang Q, Zhenmin B, et al. Studies on the pure line culture, mutagenization and interspecific fusion of *Porphyra* protoplasts. Oceanol Limnol Sinica, 1990, 21: 293 - 296
- 35 Gall E A, Chiang Y- M, Kloareg B. Isolation and regeneration of protoplasts from *Porphyra dentata* and *Porphyra crispata*. Eur J Phycol, 1993, 28: 277 - 283
- 36 Chen L C- M, Craige J S, Xie Z K. Protoplast production from *Porphyra lineans* using a simplified agarase procedure capable of commercial application. J Appl Phycol, 1994, 6: 35 - 39
- 37 Yan Z M. A study on the cultivation of the isolated reproductive cell of *Porphyra katadai* Mura var. hemiphylla Tseng et T. J. Chang. Collect Ocean Works, 1987, 10: 135 - 138

(本文编辑: 张培新)