

# 藻 类 的 胞 外 产 物

张 坤 诚

(国家海洋局第一海洋研究所)

藻类胞外产物不仅对藻类本身的生长发育和生理代谢起重要作用,而且对食物链和整个生态系也有重要影响,这一点早已为人们所认识。Fogg (1962, 1966), Goeke (1970) 和 Hellebust (1974) 等对过去的工作已做了详细的评述。近年来,开始重视和注意海藻胞外产物和海洋中其他来源的有机化合物对海水的颜色、透明度及起泡性等物理化学性质和海-空界面交换过程的影响。

藻类胞外产物的研究主要包括:这些物质的种类及其性质,它们释放的机制和它们在整个水域生态系中的意义等。本文就这几方面的近年进展,做一概述。

## 一、胞外产物的种类及其性质

1. 碳水化合物:这是藻类光合作用的主要产物,也是它们的主要胞外产物之一。海水中可溶性碳水化合物主要来自表层水中浮游植物的光合作用。藻类释放的碳水化合物主要包括单糖(如葡萄糖和糖醇等)和由葡萄糖、半乳糖、甘露糖、鼠李糖、果糖、阿拉伯糖及木糖等所构成的多糖和杂多糖。从释放的数量看,单糖较少,多糖较多。当然,不同藻类释放的量是不同的,如衣藻的某些种(*Chlamydomonas* spp.)的释放量占光合同化碳的 15

—57%;紫球藻(*Porphyridium cruentum*)约占15%;棕囊藻(*Phaeocystis pouchetii*)约占16—64%;*Katodinium dorsalisulcum*则高达90%。这些藻在旺盛生长阶段分泌力也强,另一些藻如杜氏藻(*Dunaliella* sp.)和红胞藻(*Rhodomonas* sp.)等主要在稳定生长阶段释放多糖(Guillard 和 Hellebust, 1971, 1978)。

海洋绿藻、褐藻和红藻通过细胞膜分泌多糖,以形成细胞壁,而且相当大的一部分流出胞外,成为胞外产物。

2. 含氮化合物:某些藻类可以释放氨基酸、多肽和蛋白质等含氮化合物,一般可达总含氮化合物的2—30%,有一些固氮蓝藻可达20—60%。用 $N^{15}$ 同位素证明,含氮化合物的释放与固氮过程没有特殊的相关性。

含氮化合物的释放与藻类的生长条件有密切关系;生长旺盛时,释放的多,反之则少。将培养的藻类从有利生长的条件下转移到不利的条件下,则不释放。

3. 有机酸:绿藻门、硅藻门、金藻门、黄藻门和甲藻门的某些成员能释放乙醇酸,有时达总胞外产物的10%。近年来发现,23种海洋浮游植物,有22种分泌乙醇酸酯。当降低 $CO_2$ 浓度,限制了光合作用速率时,有机酸的

Asia 10: 265—303.

[3] Hashimoto, K. and K. Taira, 1974. *Geol. Paleont. Southeast Asia* 14: 117—134.

[4] Hsu Yuinchi, Chou Muhchen, Hsu Yichuan, Lin Songyun and Lu Shie-chong, 1973. *Radiocarbon* 15(2): 345—349.

[5] Konishi, K., Omura, A., and A.

Kimura, 1968. *Geol. Paleont. Southeast Asia* 5: 211—224.

[6] Lin, C. C., 1969. *Acta Geologica Taiwanica* 13: 83—126.

[7] Ma, T. Y. H., 1972. *24th IGC, Sec. 3*: 617—626.

[8] Peng Tsunghung, Li Yuanhui and Wu Francus, 1977. *Memoir of Geological Society of China* 2: 57—69.

释放增加。此外，培养的小球藻可以释放甲酸酯、乙酸酯、乳酸酯和丙酮酸。很多藻在厌氧条件下都能产生这些发酵产物并且大量的释放出来。而纤维藻属则释放异柠檬酸酯(盐)，其释放量也受外界条件影响。

4. 类酯物质：健康生长的藻类释放类酯物质的问题，报道不多，用氯仿提取海洋浮游植物的培养液，发现氯仿可溶部分占总胞外产物的2.8—10.3%，其中可能包括一些类酯物质。长期培养的衣藻产生抑制其本身生长的物质，其中可能有不饱和的脂肪酸。某些海洋硅藻释放抑制细菌生长的脂肪酸。当生长条件适合时，棕鞭藻(*Ochromonas danica*)分泌大量富类酯的膜状结构的产物。

5. 酚类物质：褐藻如海带(*Laminaria*)和墨角藻(*Fucus*)等常常释放大量的酚类物质。一些报告指出，褐藻释放的黄色紫外线吸收物质，也涉及到酚类物质。

6. 有机磷化物：近年来的研究结果表明，多种海洋浮游植物释放有机磷化合，当无机磷丰富时，更为明显。生长不正常的或生长后期接近死亡的海洋浮游植物，释放的量更大。动物内生小黄藻在特定条件下分泌核苷酸和多磷酸核苷酸。

7. 挥发性物质：在藻类的生长旺季，常常可以嗅到一种特殊的气味，这是藻类分泌挥发性物质的缘故。某些海洋浮游植物释放二甲硫化物；一些大型多细胞海藻分泌紫外线吸收物质；有些多细胞海藻分泌挥发性的性因子。

8. 性因子：褐藻如墨角藻的卵分泌吸引精子的物质；长囊水云(*Ectocarpus siliculosus*)的雌配子分泌挥发性很强的物质吸引雄配子。衣藻配子也分泌性激素，或称为配激素(gamone)，衣藻的配子还分泌一种溶解配子细胞壁的物质，此物质不耐热，可能是一种酶。

9. 酶类：金藻门的许多成员如棕鞭藻释放水解蔗糖、淀粉和蛋白质的酶类，其中有些种属即使在无机磷酸盐存在的情况下，仍释放酸性和碱性磷酸化酶。有些硅藻分泌琼胶解聚

酶；衣藻分泌纤维素降解酶等。

10. 维生素：多种海洋浮游植物释放维生素，主要是B族维生素中的B<sub>1</sub>、B<sub>12</sub>和生物素等。如盐藻释放硫胺素，三角褐指藻(*Phaeodactylum tricorutum*)等释放生物素，而且发现，在其稳定生长期，释放的量较大。

虽然海洋浮游植物可以分泌维生素，但就其数量来说，并不大，海洋中维生素的主要生产者细菌，因此，在研究海藻分泌维生素时，无菌培养尤为重要。

11. 生长刺激剂、抑制剂和毒物：褐藻、红藻等大型多细胞海藻释放黄色酚类物质，抑制单细胞藻的生长；然而，某些酚类物质又是石莼(*Ulva*)和礁膜(*Monostroma*)完成其生活史所必需的。多种单细胞海藻都释放抗菌物质，如脂肪酸和核苷酸等。有些海藻释放羟基乙酸和乙醇酸酯(盐)促进其他藻的生长，有些甲藻释放对动物和鱼有毒的物质。

## 二、释放过程的特点

1. 释放机制的推测：某些简单的小分子物质，如单糖、氨基酸和有机酸等的释放，可能主要是通过细胞质膜扩散，其扩散速度取决于质膜两边的浓度梯度和这些物质的穿透力。有些藻类其胞内氨基酸的量相当于释放到胞外的量，有力的支持了上述这一假说。同样，盐藻胞外甘油和小球藻(*Chlorella*)胞外脯氨酸的数量较多，这两种物质也是其胞内较丰富的代谢产物。

共生藻类的胞外产物的分泌似乎有一定的选择性，这可能是细胞代谢过程中膜的通透性不同。甲醇可溶组分与浮游植物分泌的有机碳成正比。由此看来，主动分泌少量物质的可能性仍然存在，但没有直接证据。多糖和蛋白质等大分子产物的分泌涉及到更复杂的过程，如液泡的融合等。

无性生殖阶段，某些复杂物质的释放涉及到生殖细胞的自溶和破碎的问题。

上述过程释放胞外产物的速度，取决于影响质膜通透性的生理和环境因素，取决于细胞

内部简单代谢产物的浓度。

2. 生长阶段: 单细胞藻类在稳定生长期和滞后生长期比指数生长期释放有机碳的量要多, 生长后期, 由于细胞的自溶, 可能释放更多的胞外产物。正常生长的细胞释放大量胞外产物, 可能是恶劣的生长条件所致, 因为条件差, 生物合成过程缓慢, 用不了已形成的那些产物。同步培养的斜生栅藻 (*Scenedesmus obliquus*) 仅在细胞分裂时, 才释放大量乙醇酸。

3. 环境和生理因素: 一般地说, 抑制细胞分裂, 而光合作用尚能继续进行的环境条件, 可以导致大量光合产物的释放。同时发现, 光合同化的碳和胞外产物中甲醇可溶组分成正比。高光强度, 可以抑制胞外产物的释放, 这可能是因为细胞膜受到伤害, 高光强度对光合作用的相对抑制和对光合胞外产物的抑制百分率正相关。经过一定时间的光合作用之后, 将细胞放在暗处, 结果释放少量的碳, 这可能由于细胞在暗处对简单代谢产物的浓度较低; 但用同位素证实, 在暗处的细胞释放较多的有机酸, 这是由于暗处固定的 $\text{CO}_2$ 参入到有机酸中去。

在高光强度, 低 $\text{CO}_2$ 浓度和高 pH 的情况下,  $\text{CO}_2$ 限制了光合作用速度, 乙醇酸是主要胞外产物。

低 pH 有利于胞外产物的释放, 这不是因为低 pH 影响了细胞膜的穿透性, 而是因为在这一 pH 值的范围内, 水溶性的光合产物占的比例较高。

温度迅速升高, 藻类胞外产物的释放增加, 反之, 释放量减少。

在缺 $\text{O}_2$ 的条件下, 许多藻形成大量葡萄糖和有机酸等发酵产物。

盐度对海藻胞外产物的释放也有直接影响, 随着盐度的增加, 某些海藻释放环乙丁炔 (Cyclohexanetewol) 的量增加, 当从高盐度转到低盐度时, 已糖的释放量迅速降低。

此外, 矿质盐的亏缺, 某些干扰代谢途径的物质或代谢途径的解联剂等的加入, 都会影

响藻类胞外产物的质和量。

### 三、生态问题

1. 对初级生产力测定的影响: 以上已有大量证据表明, 浮游植物向其周围环境释放大量光合产物, 精确地测定这些胞外产物, 对测定该水域的初级生产力, 有着重要的意义。人们曾经企图用人工培养藻类的办法来代替天然群落, 测定天然生长的藻类的生产力, 结果不太理想; 因为, 自然生长的浮游植物释放的胞外产物比人工培养的多。当然, 还有一个技术方法问题, 用标准法, 即过滤一定体积的海水或湖水, 来测定初级生产力时, 发现单位体积的海水或湖水中滤膜上 $^{14}\text{C}$ 标记的样品量减少, 一般认为真空抽滤对藻体细胞有伤害。后来, Guillard等 (1977) 比较了过滤和离心等技术对浮游植物释放胞外产物的影响, 结果未发现异常现象。他们认为小心地抽滤对细胞没有什么伤害。有报道认为用 $^{14}\text{C}$ 法测定初级生产力时,  $^{14}\text{C}$ 标记的碳酸氢盐和有机成分可被滤膜牢固地吸附。这种吸附作用, 对测定高生产力的水域影响不大, 而对低生产力区的影响则相当可观。

值得注意的是, 这些胞外产物的比较研究都是在有菌条件下进行的, 细菌的作用不容忽视, 细菌可能消耗某些胞外产物。为了防止细菌的作用, 近年来, 发展了快流系统, 以迅速地取走藻类的胞外产物, 或在培养基中加入适当量的细菌作用基质; 以减少细菌对胞外产物的消耗; 或加入青霉素、链霉素等抗菌素, 抑制细菌的活动。实践证明, 前两者效果较好。

2. 共生问题: 应用放射性自显技术, 对与藻共生的真菌和无脊椎动物作了研究, 结果表明, 藻类释放出的光合同化碳, 被其共生体所同化和积累。将共生的藻类分离出来, 单独培养, 其分泌胞外产物的能力很强, 这可能是共生藻体的一定适应性, 但长期单独培养, 分泌力明显下降。与藻类共生的异养共生体, 可能分泌影响藻类细胞代谢和质膜穿透性的物质。如地衣酸、地衣缩酚酸等可增加藻类细胞

膜的通透性,从而加速了藻体细胞内光合产物向真菌细胞的转移。

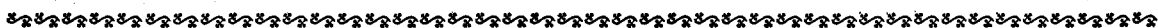
3. 种族间的相互影响:在藻类的培养中,一些藻可产生促进或抑制他种藻生长的物质,这些物质在藻类的生态系的组成中起重要作用。采自不同海域和不同季节的海水,对海藻的生长有不同的影响(Fries, 1977),这一点对上述假说是一个有力的支持。

Kroes (1971) 曾设计一个过滤培养系统,将球衣藻(*Chlamydomonas globosa*)和椭圆绿球藻(*Chlo-rocoocum ellipsoideum*)分别培养,其培养液可以相互交换,结果,由于胞外产物的作用,球衣藻抑制椭圆绿球藻的生长。后来发现在自然条件下,不同种属的藻互相调节密度和生长速度的现象经常发生,如海藻释放的少量维生素或维生素束缚因子,对

海藻的种类组成起重要作用,有时对其他海洋生物的种类组成也起间接的调节作用。

#### 四、结 语

综上所述,藻类的胞外产物种类繁多,数量可观,它对藻类本身的生长发育和整个水域生态系有着重要的作用。海藻胞外产物和海水中的其他有机物构成了海洋化学的另一个重要分枝——海水有机化学,这些胞外产物对海水的各种物理化学性质的影响,正受到人们的广泛重视和研究。可以相信,随着藻类培养技术的改进和发展,特别是海藻组织和细胞培养技术的应用,将使藻类胞外产物的研究提高到一个崭新的水平。如能够应用海藻组织和细胞培养这一技术来生产某些藻类所特有的产物,将更有实际意义。



**有孔虫 Foraminifera** 单细胞动物,属原生动物门肉足虫纲,多列为一目Foraminiferida。原生质分为内、外质。外质伸出伪足,根状,往往愈合成网状。外质和伪足分泌假几丁质、钙质、硅质或以分泌物胶结外来颗粒形成外壳(一般小于1至数毫米,最大达100毫米);壳具孔,故名有孔虫。壳的大小与形状、房室数目、排列方式、壳壁构造与壳口特征均变异极大,为形态分类的主要依据。现代有孔虫绝大多数为海生,从岸滨一直分布到深海;极少数见于泻湖、河口等半咸水区;淡水中仅有假几丁质壳的个别属种。根据生活习性分为底栖与浮游两大类。底栖的种类最多,其中少数固着生活;浮游属种相对较少,死后遗壳沉落海底,在开阔洋底可形成抱球虫软泥。有孔虫以伪足捕食更小的各类生物,同时又为许多食

肉动物所捕食;因此,它是海洋生态系食物网的重要一环。有孔虫行有性或无性生殖,由于世代交替可形成壳体异型(如显球型和微球型的双型)现象,已知最古老的有孔虫化石见于5亿多年前的寒武系地层;石炭至二叠纪时极为繁盛,主要为艇类(属大型有孔虫)和内卷虫;中生代初期一度衰落;从侏罗纪的再度兴起发展到白垩纪更大的一次繁盛;670万年前的第三纪为有孔虫动物发展史上的全盛时期,有许多种类从那时延续至今。有孔虫个体小,数量多,分布广,年代久,演化快;对环境变化反应灵敏;遗壳能在沉积物和地层中长期保存。因此,有孔虫可作为现代海洋生态学、生物地层学、古海洋学、古气候学及石油地质研究工作中理想的指标生物。在细胞学、遗传学、广义古生物学和环境科学等领域中,有孔虫研究也越来越受到重视。

**伪足 Pseudopodia** 原生动物体体表某一部分因原生质流动而形成的临时性细胞突起,有运动和摄食的功能。据其形态又分为:叶状伪足,丝状伪足,轴状伪足,根状(网状)伪足。

(郑守仪、宋 岩)

