

..SUM UP..

有孔虫与单细胞藻的共生研究*

宋 岩

(中国科学院海洋研究所)

Hedley在1964年对近代的有孔虫生物学研究进行全面回顾时重新提出了有孔虫与单细胞海藻的共生问题(Lee, 1974),从而引起了从事形态与分类、细胞生理生化、生态及古生态、系统演化等方面研究的有孔虫工作者和其他原生生物学者的极大兴趣。近二十年来,尤其是七十年代以来,对这方面进行了大量研究,发表了数百篇文献报告,为海洋原生生物学的一个新课题奠定了可观的基础。

现将这一新课题研究的进展分四方面概略地介绍,即共生藻的分类学与共生形态学、共生体系的细胞生理研究、共生现象与有孔虫的适应演化和共生关系的生态及古生态学意义。

一、共生藻的分类学与共生形态学

单细胞藻类在水生,尤其是海生无脊椎动物内的共生是一种很普遍的现象。大型原生动物、珊瑚虫、水母、水螅、扁形动物及贝类都有体内栖有单胞共生藻的代表类群。兰绿藻、绿藻、杂色藻是最重要的共生单胞藻类(Taylor, 1973)。从现有资料来看,共生于有孔虫体内的主要是甲藻。

为了弄清有孔虫体内共生藻的分类,在应用光学和电子显微镜进行大量显微和超微构造观察的同时,一些专家已从分离、培养实验入手,对内栖共生藻进行整个生活史的形态学研究。

Schmaljohann和Röttger(1978)用电镜

对扁异盖虫(*Heterostegina depressa*)的内共生藻作了超微构造研究鉴定,从叶绿体构造看,共生藻具有典型的硅藻门特征。他们进而讨论了利用超微构造鉴别隐藻、硅藻、黄藻、褐藻这几大类单胞共生藻的问题,认为除了类囊体的排列特点外,还要考虑蛋白核的类型、类囊体在叶绿体内的片层迭置程度、网状体数目与位置,等等。

Leutenegger(1977)用连续超薄切片法观察到,几种小丘虫(*Sorites*)和双丘虫(*Amphisorus*)体内共生藻极不发达的鞭毛和动基粒,从而证实是失去甲片的典型的横裂甲藻。Lee和McEney(1979)对采自红海埃拉特湾的新鲜活体有孔虫标本扁异盖虫(*Heterostegina depressa*)、勒氏双盖虫(*Amphistegina lessoi*)、具瓣双盖虫(*A. lobifera*)、瘤面双盖虫(*A. papillosa*)体内的共生藻进行了无菌分离和纯种培养以观察其整个生活史中的形态变化。离体生活几天后,这些在宿主体内呈短圆形和变形形态的藻种均繁殖出了典型的三角硅藻。

在许多情况下这种离体培养与鉴定十分必要,因为对内共生生活的适应使藻体发生了许多形态和生理变化,给分类工作造成极大困难。例如甲藻和硅藻类在宿主体内和其他门类的单胞藻一样,也是赤裸着,仅仅围有或单层

* 本文写作中得到导师郑守仪副研究员的鼓励和指导,王绍鸿、付钊先老师提出了宝贵意见,谨此致谢。

或多层的包膜,作为最重要的分类鉴定依据的甲板 and 壳,只有在离体培养时才见得到。鞭毛一般极为退化,而且在制备电镜标本进行固定时很难保存;眼点、动质体、刺泡均完全退化;高尔基体和线粒体不发达,却有很大的储泡。

共生状态下的形态变化可有多种解释。最显而易见的原因是其形态发生的可塑性(表型可变异性)。此外, Ross (1979) 从热带浅海造礁珊瑚和那里的有孔虫体内发现有很相似的共生藻这一点考虑,认为两类宿主动物间有一种特殊的生态联系,即作为共生藻不同生活期的交替宿主(例如在有孔虫体内可能就是一个不动期),这样也可以对这两类最重要的礁间碳酸盐生产者全球地理分布上的吻合作出解释。有孔虫与单胞藻的这种十分成熟的共生关系(见后节),必定经历了长期的演化适应,在此过程中由于共生藻的特化,是有可能产生新种的。Lee等(1979)在离体培养的三角硅藻中就发现了两个新种。当然所有这些方面都有待对生活史的详尽研究来进一步弄清。

Lee (1980) 总结了大型有孔虫三个总科一些种属的共生藻分类。其他类群有孔虫的共生藻分类研究尚无完整的资料。

二、共生体系的细胞生理的研究

七十年以来,围绕大型有孔虫-单胞藻共生体系的生理功能和物质代谢已进行了不少实验研究。

Röttger (1974, 1976) 发现扁异盖虫在光照下不摄食也能存活和生长,光照强度45勒时生长缓慢但稳定,至300勒时生长最快,而过高的光照强度对生长又有抑制作用。埃拉特湾的赫氏双丘虫(*Amphisorus hemprichii*)和勒氏双盖虫与具瓣双盖虫在200千勒的强光下表现出不适(Lee, 1980)。调查资料表明,大型底栖类有孔虫对生活深度有一定选择性。例如,埃拉特湾内海水的盐度、水温等环境因子

非常均一,但Hottinger (1977) 发现那里的大型底栖有孔虫的分布除了受底质类型影响外,主要与水深相关。光照强度是随水深变化最显著的生态因子。Zimiri等(1974)用实验证实了双盖虫的一些种类对一定强度和波段的光照具有正的趋向性。对光照条件的选择,反映了这些温室内部整个共生体系光合作用的要求。

Lee和Bock (1976) 用放射性核素示踪法、电镜超微构造观察和呼吸计测定对棱角古虫(*Archaias angulatus*)和层缘小丘虫(*Sorites marginalis*)作了有机碳收支及钙化速率的定量研究,证明了光合作用在共生体系碳固定中的重要性。Muller (1978) 在他的¹⁴C吸收实验中发现勒氏双盖虫在黑暗中停止生长,也不能钙化,由于呼吸作用造成的有机碳损失(¹⁴C活度降低量)达20%,为光照中两倍;这说明共生体系在白天至少可将代谢废物中的一半碳元素重新利用(持续光照下,碳损失更小)。值得注意的是,置于黑暗中的个体会逐渐减弱代谢活动以节省能量、延长存活时间(Zimiri等发现无光条件下双盖虫的一些种可活到第六周)。Muller进而分析道,海洋中取之不尽的碳元素在共生体系内尚有如此之高的循环利用率,其他较匮乏的营养元素必定得到更经济的利用。毫无疑问,共生光合体系可以制造足够的氧以供自身代谢之需。

细胞化学分析表明,从有孔虫体内分离出来的动黄藻在宿主体液匀浆刺激下能大量地释出光合作用产物,如甘油、甘露醇、麦芽糖、葡萄糖、半乳糖、丙氨酸、琥珀酸、延胡索酸,等。Lee (1980) 发现甘油的释出量与培养液中匀浆的浓度成正比。大量的共生藻体在宿主的体内显然就等于执行光合功能的胞器。另一方面,共生藻可以直接从宿主的代谢物中获得脲、尿酸、鸟嘌呤、腺嘌呤和硝酸甘油,核苷酸等,这些物质可以作为氮和磷的稳定来源。

Leutenegger (1977) 根据他发现的横裂甲藻式鞭毛认为:共生甲藻具有一定的运动能

力, 而不是仅仅被动地受宿主原生质流动控制。他将光照下的小丘虫的扁盘状壳翻置, 约两小时后发现, 原来的向光面因壳壁下聚集有共生藻而呈现的褐绿色变淡了, 而原背光面则由于藻体的聚集而显褐绿色。看来藻体的趋光运动是其胞内移动的主要动力, 因为胞质流移送是不会使它们在向光面上停留下来的。双盖虫体内的卵形硅藻看来则不会有这么大的主动移动能力, 胞质流动可将它们送入宿主侧壁内面的凹形小室内贮存。

三、共生现象与有孔虫的适应演化

藻类学、形态学、细胞学、生理学、生态学与古生态学的研究表明, 共生现象对于有孔虫的适应演化有着重要意义。最典型的是浮游类和热带浅水大型底栖类有孔虫。概括有如下的表现:

1. 体内栖有共生藻的大型底栖类有孔虫的壳形多已演变成扁盘状, 而且虫体分布越深其壳形越扁。这种形态除了对水动力条件的适应外, 还增大相对受光面积以维持共生体系光合作用所需的光照量。

2. 壳壁组织的构造更适于透过日光。与单胞藻有重要共生关系的车轮虫类 (*Rotalina*) 钙质壳壁的放射状结构、粟虫类 (*Miliolina*) 的“瓷质”结构、编织虫中圆锥虫类 (*Orbitolinidae*) 的粒状结构均使壳壁在海水中有很好的透明度 (Haynes, 1965)。

3. 对共生生活适应得最典型的大型底栖类的侧壁内面具适应共生藻贮存的管道, 小室或凹杯, 杯底的壳壁变得极薄, 成为很好的“采光窗户”, 而整个壳体即像一个专门养殖单胞藻的活温室。

4. 浮游有孔虫清晨靠胞质流动将内栖共生藻送至壳外, 一直送达棘和伪足网的最外端, 黄昏时又将其接回房室内。壁孔、壳口、次壳口都是藻体出入的通道 (Anderson et al, 1976; Bé et al, 1977)。甚至受损伤个

体的壳在自愈时仍要留下共生藻出入的孔道 (Bé et al, 1981)。此外, 共生藻的存在可能还是浮游有孔虫作昼夜垂直移动的原因 (见郑执中、郑守仪, 1964)。

5. 生活于暖水中的胶结类 (如虹彩虫 *Iridia*) 的壳具很大的壳口, 其适应意义之一, 即是便于共生藻随原生质流动出入壳室 (Haynes, 1965)。

大型底栖类有孔虫对共生生活的形态适应令人惊叹, 研究较为详细的是小丘虫类。如椎骨缘孔虫 (*Marginopora vertebralis*) 的薄盘状壳除了中间一层赤道室外, 两侧面的小室均充满了共生的藻体; 成熟虫体在外围生出数个具粗孔的生殖房室, 幼体一旦完成早期发育即破壁而出, 带着从亲体获得的共生藻种子去建立新的单胞藻“培养间” (Ross, 1977)。Muller-Merz和Lee (1976) 发现, 层缘小丘虫 (*Sorites marginalis*) 体内的共生藻具有分区分布特点, 中心的胎室及近心房室内主要分布着数百个生殖核; 中段房室内共生藻最多, 与数十个营养核杂处, 显然为进行光合作用的重要体区; 外围房室则含有分解程度不等的食物泡, 包括少量正在消化着的死共生藻体, 看来, 这里主要是消化酶在进行分解作用。内圈进行光合作用维持主要营养代谢活动, 外圈负责吞食消化以补光合作用产量之不足和处理老死的藻体。作为单细胞动物能有程度如此之高的分化, 确为生存适应所创造的一个奇迹。

四、共生关系的生态反古生态学意义

有孔虫普遍被认为是海洋碳酸盐沉积的主要生产者 (Muller, 1974)。古生物学家们早就注意到史前碳酸盐岩层中有孔虫骨骼的惊人数量。古埃及人建造金字塔用的巨大“货币虫灰岩”就是无数中生代、新生代大型有孔虫的遗壳在热带海底堆积后石化而成的。1977年, 参加国际地质学合作研究 (IGCP) 红海埃拉

特湾《微古—生态—古生态学计划》的几位学者发表了他们在水下拍摄的大型有孔虫照片。幽静的海底上只见有孔虫遗壳累累，肉眼可辨。水下钻样切片显示了清楚的生物成岩作用(Reiss等 1977)。Maxwell根据他在大堡礁所做的生物沉积方面的工作估计，全新世以来珊瑚礁沉积中至少有10—15%为有孔虫壳构成。其他地方(如大西洋的巴哈马和太平洋夏威夷)的工作亦证实，大型有孔虫在热带浅海生态系的生物量和生物成因沉积物产量中具有举足轻重的地位。Muller(1974)从有孔虫的生命周期推算出夏威夷瓦胡岛的一个小潮池内每平方米水底上仅一种马达加斯加双盖虫(*Amphistegina madagascariensis*)每年就可生产碳酸钙500克远远超过造礁珊瑚的生产能力。至于大洋底碳酸盐沉积则几乎全部都来源于浮游类有孔虫。洋底钙质软泥每克即可含大于200 μ m的浮游有孔虫壳达6000多枚(Bé, 1978)，最多可达上万枚以至十多万枚(据郑守仪等西太平洋的资料)，这种软泥厚度巨大，覆盖了全球洋底34.5%的面积(Boltovskoy & Wright, 1976)。

然而，碳酸盐产量最高的热带海区营养物质浓度很低，生态系的初级产量极为低下。据Reiss(1977)的资料，红海埃拉特湾内磷(以 PO_4^{3-} 计)仅0.5—2.0微克原子/升，叶绿素a仅0.4微克/升，初级生产率不足1毫克碳/米³/年。

在这种堪称“海中沙漠”的海区，有孔虫这类原生动物中的“巨人”是如何维持生存并进行高效生产的呢？对与之生态环境十分相似的造礁珊瑚生活的研究给有孔虫生态工作者们以很大启示。初步可以肯定，热带珊瑚礁生态系统是主要由有孔虫、珊瑚虫和这两类动物体内的单细胞共生藻与其无极环境组成的封闭的平衡生态系统，其内能量与物质进行着高效运转。

Ross(1977)在他对澳洲大堡礁和昆士

兰陆架区有孔虫沉积生态学所做的工作中发现，那里的生态环境和沉积环境均与晚古生态代许多陆架灰岩区十分相似，生活在那里的20多种带共生藻的大型有孔虫中的蜂巢虫类(Alveolinidae)，从大小、形状、旋卷方式来看很像晚古生代的大型有孔虫—螯类，仅是壳壁构造不同。他利用现代共生生态学的资料对地史上的共生演化进行了探讨。

晚古生代螯类的壳具有一些很可能是有利于共生生活的结构特征，尤其是后期的高等种类，其壳体很大，外壁表层之下发育有蜂巢层。这既是一种很经济的建筑方式，又可以在蜂窝内容纳共生藻体，因而与现代小丘虫甚为相似。但是，螯类所含的共生藻很可能是其他类的单胞藻，而现代有孔虫体内的共生藻则以甲藻为最重要的类群。

化石资料表明(Tappan & Loeblich, 1973, 见 Ross, 1977)，甲藻在古生代种类一直很单调，直到中、晚中生代才有大量种类发生，至新生代又随恶劣气候的到来而开始走下坡路。无独有偶，所有三个现生有孔虫类群编织虫类(*Textulariina*)、粟虫类(*Miliolina*)、车轮虫类(*Rotaliina*)也都在中、晚中生代达到极大繁盛，这个时期也正是陆架造礁活动很活跃和现代珊瑚礁系统定形的地史阶段。

单细胞海藻与有孔虫兴灭继绝的同时性看来不是偶然的。生活方式越是特化，越容易在大的环境变化到来时遭到淘汰。高度发达的共生关系很可能是古生代末期一些(如有孔虫等)低等生物类群发生重要演化更替的内在原因之一。现代大型有孔虫和造礁珊瑚体内的共生藻以20℃为生存的低温限，Ross认为还应 有高温限，只是现代海洋中尚未见有水温如此之高的海区。在晚古生代这样全球气温(水温)变化剧烈的时期，对温度变化很敏感的单胞海藻，尤其是与许多宿主生物生死攸关的共生藻类的大量死亡很可能导致了一些重要动物类群的绝灭。