



海洋球石藻研究进展*

ADVANCES IN STUDY OF MARINE COCCOLITHOPHORIDS

李扬 高亚辉** 黄德强

(厦门大学生命科学学院 361005)

海洋球石藻是一类生活于海洋中的微型浮游植物,基本都是单细胞结构。它是海洋中初级生产者的组成部分。另外,球石藻是全球分布的种类,尤其是在副极地较高纬度海区,更是优势种类,每年都会发生无数次水华,由于球石藻外覆由特殊构造和成分构成的球石粒,因此它的水华能够对周围环境产生诸多重要影响:首先,球石粒的反光作用,使海水温度下降而使空气升温,改变环境条件,影响周围生物的正常生活;其次,由于球石粒的主要成分是碳酸钙,在它的产生过程中伴随着二氧化碳的生成,方程式是: $2\text{HCO}_3^- + \text{Ca}^{2+} = \text{CaCO}_3 + \text{H}_2\text{O} + \text{CO}_2$,因此球石粒的大量产生、脱落及沉积,必定影响大气中 CO_2 含量、水中的 CO_2 、 Ca^{2+} 含量,同时 CaCO_3 沉积于洋底并参与地质演变。本文拟对球石藻及其生态作用作一综合评述。

1 球石藻研究概况

球石藻 (Coccolithophorida) 又称钙板金藻,是一类很特别的、具有美丽被壳外表的单细胞生物,肉眼无法识别,即使在光学显微镜下也不能清晰分辨。球石藻细胞外被由球石粒构成的美丽精巧的球石层,

它是海洋中浮游植物的组成部分,都是自由漂浮生活、能进行光合作用的个体,主要分布于阳光照射的上层水体中。要想知道球石藻,首先必须搞清楚 3 个基本概念^[2]:(1) 球石藻体 (Coccolithophore): 指整个生物个体,包括细胞和外部的球石粒;(2) 球石层 (Coccosphere): 由围绕在细胞外的或多或少的球石粒构成的球形层状结构;(3) 球石粒 (Coccolith): 单个石灰质片状结构。球石藻中以 *Emiliania huxleyi* (简称 *Ehux*) 最为重要,它的个体很小,只能在电子显微镜下才能看清楚,而电子显微镜出现于 20 世纪 50 年代早期。Thomas Henry Huxley 是最早利用光学显微镜观察海底淤泥并在其中发现球石粒存在的人之一(19 世纪中期),他最早使用 Coccolith 这个词,种名 *Emiliania huxleyi* 就是为了纪念他。为了对 *Ehux* 有一个粗略的认识, Van Bleijswijk 在 1991 年测量出了它的一些有关统计数据(这些数据只是大概,因为有很多因素都影响细胞的大小变化,例如水的营养水平、光照强度等等;另外,由于细胞个体太小,在测量过程中,错误是不可避免的):(1) 细胞直径: $4.0 \times 10^{-6} \text{ m}$;

(2) 细胞体积(把细胞看成是圆球形,不包括球石粒): $3.0 \times 10^{-17} \text{ m}^3$;(3) 细胞有机碳含量: $1.0 \times 10^{-11} \text{ g/cell}$;(4) 细胞体重(认为细胞重量的 50% 是碳) $2.0 \times 10^{-11} \text{ g/cell}$;(5) 细胞平均外覆的球石粒数目: 30;(6) 球石层直径: $5.0 \times 10^{-6} \text{ m}$;(7) 球石粒直径: $2.5 \times 10^{-6} \text{ m}$;(8) 球石粒碳含量: $2.8 \times 10^{-13} \text{ g/coccolith}$;(9) 球石粒钙含量: $6.7 \times 10^{-13} \text{ g/coccolith}$ 。

2 *Ehux* 细胞及其球石粒的形态构造

人类研究最多的球石藻是 *Ehux* (图 1),因为它分布广,外形美丽,并且与人类的关系也最为密切。下面有关球石藻的内容皆以 *Ehux* 为例(图 2)。从图 2 中可以看出 *Ehux* 为单细胞生物,细胞内含许多细胞器,占优势地位的是叶绿体,内含光合色素。细胞核位于叶

* 国家重点基础研究专项经费资助项目 G20000078500 号。

** 通讯作者。

第一作者:李扬,出生于 1978 年,硕士研究生,主要从事海洋浮游植物研究。E-mail: gaoyh@jingxian.xmu.edu.cn

收稿日期:2001-02-08;

修回日期:2001-05-04



绿体上方,核膜与细胞内的网状膜系统相连,内质网通过网状系统与细胞膜相连,这些膜系统均由高尔基体产生。*Ehux*最显著的特征是细胞表面覆盖球石粒(图3)。球石粒是在细胞内通过高度的有机过程产生的。细胞只能一个一个单独地形成球石粒,然后在靠近核膜的球石囊内发育。囊泡上方的网状体是

控制球石粒形成的结构。网状体与高尔基体分离,但两者仍有密切的联系,在电镜下可以观察到两个细胞器之间有许多微囊泡。其他种类球石藻中,囊泡由高尔基体形成,不存在网状体。球石粒形成后,囊泡向细胞边缘移动,并与细胞膜融合,这样球石粒就被排到细胞表面了。球石粒的主要成分是 CaCO_3 ,

它不是有生命的结构,只是死的无生命的物质结构,就象人的指甲或软体动物的壳。这种生物矿化作用引起人们极大的兴趣,人们想知道球石粒是怎样形成的。在这个过程中,生物是怎样进行调控的,了解并利用这种生物矿化机制,具有广阔的前景。球石粒的形状多为铆钉形、纽扣形或卷线筒形,包括一个中央管和向四周扩展的盾片。球石粒随着细胞表面弯曲而弯曲,靠近细胞表面的一侧称为近面,远离细胞表面的一侧称为远面。中央管位于球石粒中心,它在远面是中空的,而在近面则被蓑子状结构封闭。球石粒盾片的边缘部分重叠,使球石粒联成一个坚固的整体,环绕在细胞表面。球石粒与细胞间则由胞外多糖连结。典型细胞每层有10个球石粒,而有些细胞有许多层大约几百个球石粒。培养的球石藻一般只有不完全的球石层,或者根本就没有球石粒。研究者已对处于各个形成阶段的球石粒和分离的未完全形成的球石粒进行了研究,认为球石粒的形成开始于由简单的方解石晶体构成的椭圆形环即原始环的产生^[2]。这个原始环将发展成为中央管的基部,然后向各个方向生长:向四周生长构成近面盾片;向内生长构成中央蓑状结构;先向上然后向四周生长构成中央管的外层以及远面盾片;向斜上方生长构成中央管的内层。这种生长同时伴随着构成原始环的晶体的体积增大,晶体的数目并不增加。每个增大中的晶体单位向各个生长方向产生结构成分,最终构成复杂的球石粒结构。其他种类的球石粒还有一些不同的特征,如,有些种的球石粒中央区有横跨的桥结构。典型的球石粒有方解石晶体单位约30个,小型种类有20个,大型

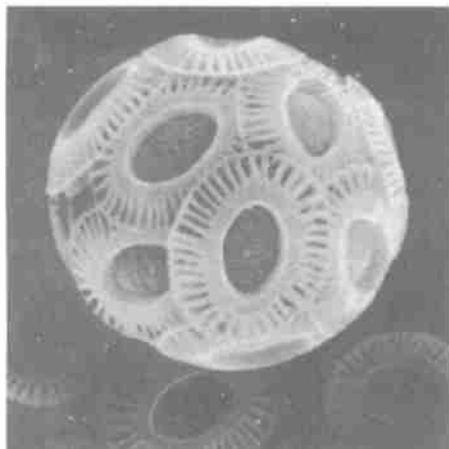


图1 *Ehux*的外形
(摘自 Suzanne Ó Connell)

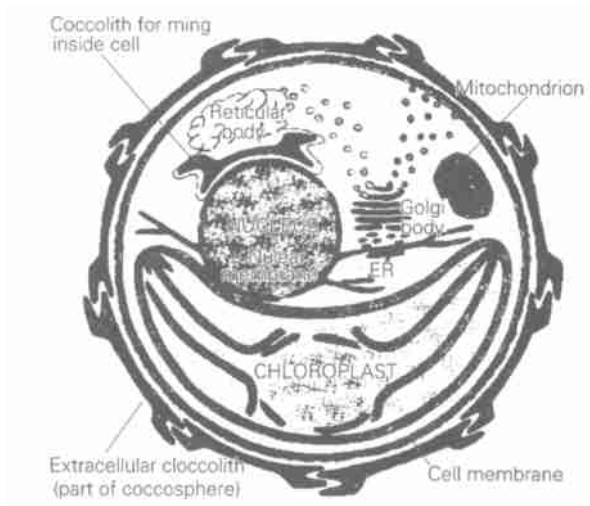


图2 *Ehux*的内部构造
(摘自 Peter Westbroek 1989)

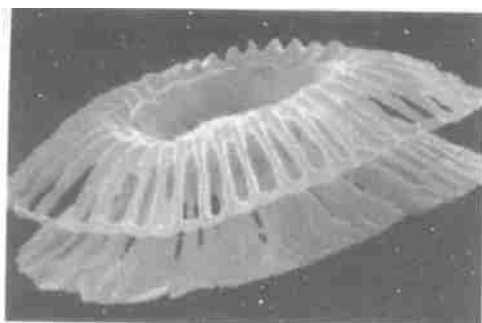


图3 *Ehux* 的球石粒外形
(摘自 Jeremy R. Young 1989)

种类有 40 个。

以来自亲代个体的特化细胞(配偶子即精子和卵子)的融合为特征的有性繁殖是植物和动物种类的有性繁殖方式,球石藻也不例外,因此,它的生活史中包括两个阶段:双倍体阶段和单倍体阶段,这两个阶段的生活体都可以独立生活并繁殖无性系后代。Klaveness 在 1972 年发现 *Ehux* 生活史中有几种不同的细胞类型^[4]。它们都可以通过无性繁殖保持各自的类型,包括无运动能力、能产生球石粒的细胞,称为 C-细胞;裸露的无运动能力的细胞,称为 N-细胞;能运动的具有一定分裂能力的游动孢子,称为 S-细胞。人们还不知道它们之间的遗传学关系,目前的研究多集中于解决这个问题。现已成功证实 S-细胞和 N-细胞是单倍体,C-细胞是双倍体,这说明 *Ehux* 的生活史中包含有性世代(S-细胞形成的配子),但作为有性生殖特征的配子融合现象还没有被发现。还有一个很重要的问题:是什么启动不同细胞类型之间的相互转换,例如,S-细胞和 N-细胞可能由 C-细胞自发产生,但真正的促进条件,人们仍不知道。了解细胞类型的转换,有助于理解 *Ehux* 怎样和为什

么发生水华。

3 *Ehux* 水华的分布、特征及其生态作用

球石藻分布很广,除了极地外,世界各地均有分布。当各种条件适宜时,球石藻能够迅速大量繁殖,形成水华。在这些水华中,*Ehux* 的细胞数目通常比其他种类细胞数目之和还多,经常占细胞总数的 80%~90%甚至全部。它们的球石粒有的附在细胞表面,有的脱落而在水中逐流。这些自由漂浮的球石粒数目会逐步增加,因为 *Ehux* 细胞会大量产生球石粒却不能将它们完全束缚在表面。也有学者认为这是因为细胞死亡后的裂解,或是细胞在无性分裂时产生的。*Ehux* 水华的定义是指每毫升水体中含 *Ehux* 细胞超过 1 000 个。*Ehux* 发生水华时,大量脱落的自由漂浮的球石粒能够反射入水的光线,它们就象无数个悬浮于水中的微小镜子,因此水面非常明亮,故这种现象被称为“白水”(White water)。人们已相当了解“白水”现象,它是由球石粒引起的,而不是球石藻细胞。球石粒的这种反光现象能够被卫星拍摄下来,因此人们对此研究较多。由单一种类 *Ehux* 产生的水华

在一些细小特征上因水华程度不同而异,因此根据卫星照片能够准确地判断水华程度。另外,通过对 1979~1985 年间全球卫星照片数据组的分析,现在已经建立起一套用于测定球石藻水华的法则系统并在全球推广,人们对 *Ehux* 水华的全球分布已经有了一个大概的了解:1. 北大西洋;2. 北海;3. 挪威海湾;4. 缅因湾;5. 近 Scilly 岛海域;6. 安哥拉南部;7. The Skagerrak 8. The Celtic and Armorican shelf region。球石藻虽然是全球分布的种类,但水华主要发生在副极地海域,尤其是北大西洋、北太平洋和阿根廷大陆架海域,在低纬度海域也可以发现少量水华。*Ehux* 水华的发生具有一定的规律性,总是发生在特定时间的特定区域,人们想了解是哪些环境因素对 *Ehux* 水华具有显著的影响,以便于对水华发生机理的了解和控制。Tyrrell 1996 年指出^[5],有人认为 *Ehux* 水华发生在特定时间的特定区域是因为水体中的硅酸盐被消耗了;有人认为是因为水体温度突然下降。1996 年 Nanning 和 Tyrrell 经过调查 *Ehux* 水华的水体情况,认为 *Ehux* 水华总是发生在水体的高层,通常在 10~20 m 以上,一般都小于 30 m,这说明高光照会导致水华;1994 年 Egge 和 Heimdahl 通过分析 *Ehux* 群体的分布认为较高的表面入射辐射是最主要的影响参数;Balch 于 1992 年及 Nanning 和 Tyrrell 于 1996 年在 *Ehux* 能够适应的高光照强度下测试的实验室和室外 PI 曲线表明:即使是在自然界中可能遇到的最高光照强度下,PI 曲线中也没有光抑制现象出现,这可能是 *Ehux* 在高光下能够迅速繁殖但不被人们注意的潜在因素;1994 年 Egge 和 Heimdahl 在挪威海湾进行的实验以及同



年 Aksnes 对实验结果进行的模拟, 提出: 当水中无机磷酸盐有限, 而硝酸盐很丰富时, *Ehux* 相对于其他浮游植物具有明显的竞争优势, 这个模拟证实了 Aksnes 在此前提出的 *Ehux* 能比其他浮游植物更好地利用溶解的有机磷酸盐, 这可以用来解释 *Ehux* 的快速生长。1994 年 Townsend 经过对水华追踪调查, 认为较低的磷酸盐浓度可能是导致水华的因素。1992 年 Riegman 的实验同样证明, 当恒化器中 *Ehux* 数目很多且占细胞总数比例高时, 溶液的 N:P 是高而不是低; 也有人认为水中可利用的 CO₂ 浓度在决定水华的纬度和时间上有一定作用, 因为海水中 HCO₃⁻ 丰富, *Ehux* 细胞可以利用 HCO₃⁻ 在细胞内产生 CO₂ (方程式是: $2\text{HCO}_3^- + \text{Ca}^{2+} = \text{CaCO}_3 + \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$), 所以它受低 CO₂ 浓度影响小, 即使当海水中 CO₂ 浓度很低, 其他生物种类不能继续生活, *Ehux* 仍可利用这一机理生存下去。缪晓玲和 Merrett M. J. 1998 年经过对 *Ehux* 无机碳利用机制与藻龄间关系的研究, 结果表明: 细胞在其指数生长期和静止生长期对无机碳利用的途径是不同的^[1], 前者中, 细胞是通过 HCO₃⁻ 直接吸收途径, 同时还与钙化作用有关, 而后者中细胞通过 CO₂ 吸收途径, 存在细胞外碳酸酐酶。但也有人认为 *Ehux* 发生水华的海域和时间与 CO₂ 并没有相应关系。1994 年 Brown 和 Yoder 提出这样的观点: 低硅酸盐可能是决定 *Ehux* 水华分布的原因。1993 年, Holligan 对北海 *Ehux* 水华进行了研究, 认为 *Ehux* 水华

总是在一些硅藻水华之后, 是因为硅藻水华耗尽水中无机营养, 而发生在挪威海湾的 *Ehux* 水华也正是在每年春季硅藻水华之后。*Ehux* 的捕食者主要是微型浮游动物, 因此, 1995 年, P. H. Burkhill 认为微型浮游动物浓度的变化对 *Ehux* 水华的形成也有重要影响。人们还想知道 *Ehux* 水华为什么总是在北大西洋海域, 目前的解释是北大西洋通常有较高的 N:P 和 N:Si 比率, 这种解释需要其他地区的证实, 如巴塔哥尼亚海岸。目前对于引起球石藻水华的决定性因素, 还没有一个定论, 尽快发现并确定这些因素, 可以增强人们预见和防范水华发生的能力, 减轻水华对渔业和人们正常生活的影响。

人们研究球石藻的最重要原因是因为它显著的生态作用: 首先, 球石藻水华的反光作用。发生球石藻水华的海域有很高的反射率, 它将光线反射回大气而不是加热水体。Tyrrell 1996 年报道, 当水中没有球石粒时, 反射光比例为 1%, CaCO₃ 浓度达到 100 mg/c m³ 时, 反射光比例升到 3%, CaCO₃ 浓度达到 300 mg/c m³ 时, 反射光比例增到 7%。因此, 球石粒使水面更明亮, 下层更暗, 一些浮游植物因为得不到足够的光照而不能在其下水层生存。其次, 球石藻水华的地质作用。球石粒的成分是 CaCO₃, 它们最终沉淀至洋底, 参与生物圈碳循环, 最终影响大气中 CO₂ 含量。球石粒长时间沉于海底形成白垩和石灰石, 几百万年后参与地质演变, 如英国多佛尔港的白崖很大程

度上就是由于几百万年前球石粒沉积于洋底形成的。第三, 温室效应。在球石粒的形成过程中伴随着 CO₂ 的产生, 大量球石粒的产生即意味着大量 CO₂ 的排出, 进而加剧温室效应。

如上所述, 球石藻具有重要的生态作用, 其独特的生物矿化机制也将会给人类带来重大的启示, 而这些都还有待研究和开发。目前, 国外已对球石藻进行了广泛的研究, 而国内关于这方面的研究报道很少, 今后应加强这方面的工作, 了解它的生态作用及矿化机制, 使我们对球石藻有一个比较全面和深入的认识, 以便能够加以控制和利用。

参考文献

- 1 缪晓玲, Merrett M. J. . *Emiliania huxleyi* 藻无机碳转运与藻龄及无机碳浓度的关系, 宁德师专学报(自然科学版), 1999, 11(2): 93~96
- 2 Young J. R. . Functions of coccoliths. In: Winter A. and Siesser W. G. (ed.) . *Coccolithophores*. UK: Cambridge University Press, 1994. 63~82
- 3 Tyrrell T. and Taylor A. H. . A modelling study of *Emiliania huxleyi* in the NE Atlantic. *Journal of Marine Systems*, 1996, 9(1/2): 83~112
- 4 Green J. C., Course P. A. and Tarran G. A. . The life-cycle of *Emiliania huxleyi*: A brief review and a study of relative polity levels using flow cytometry. *Journal of Marine Systems*, 1996, 9: 33~44

(本文编辑: 张培新)