

对紫菜性别发育问题的思考

Considerations of sex development study on *Porphyra*

邱新媛, 汤晓荣, 梁 英

(中国海洋大学 海洋生物遗传学与种质工程实验室, 山东 青岛 266003)

中图分类号: Q3-3

文献标识码: A

文章编号: 1000-3096(2009)05-0103-03

紫菜(*Porphyra*)属红藻门(Rhodophyta),原红藻纲(Protofloridae),红毛菜目(Bangiiales),红毛菜科(Bangiaceae),紫菜属(*Porphyra*),全世界超过140种^[1]。紫菜雌雄性别组织在藻体上的排列方式是最重要的分类依据之一^[2],也是紫菜生活史多样性特征的一个重要方面^[3]。近年来,紫菜栽培生产上对育种的要求越来越迫切,而育种方式与紫菜的性别发育密切相关。作者从繁殖方式、减数分裂等方面对目前主要的理论假说及相关的研究进展进行了阐述,并提出了一些有针对性的观点和思考的问题。

1 性别发育与繁殖方式

Notoya等^[4]根据紫菜不同种类的叶状体性别排列方式与繁殖方式的关系,将9种日本紫菜的生活史分成3个类群:第1类以*P. tenuipedalis*为代表,叶状体雌雄同体且有性生殖细胞混杂分布在藻体上,生活史特征是丝状体不产生壳孢子囊和壳孢子,新的叶状体由丝状藻丝端部的球形细胞直接萌发形成;第2类以*P. lacerata*为代表,叶状体雌雄同体且有性生殖细胞混杂分布在藻体上,具有典型的世代交替的生活史类型,叶状体具有单孢子无性繁殖方式;第3类以*P. dentata*为代表,叶状体雌雄异体,也具有典型的世代交替生活史类型,叶状体通常没有单孢子无性繁殖方式。后来,马家海等^[2]根据叶状体的性别排列方式,将紫菜大致分为三种情况:雌雄同株混杂分布型,如条斑紫菜(*P. yezoensis*),少精紫菜(*P. oligospermatangia*),属于有单孢子繁殖方式的类型;雌雄异株型,如拟线性紫菜(*P. pseudolinearis*),狭叶紫菜(*P. angusta*),属于无单孢子繁殖方式;雌雄同株分区分布型为主兼有雌雄异株(或雌雄异株为主兼雌雄同株)类型,如半叶紫菜华北变种(*P. katadai* var. *hemiphylla*)和坛紫菜(*P. haitanensis*),这种类型的叶状体也没有单孢子繁殖方式。这样的生活史分类依据是将性别发育的结果即性别排列方式与繁殖方式紧密联系在一起。

近年作者的一些研究证实了性别发育与繁殖方

式密切相关。Tang等^[5]对半叶紫菜华北变种的研究结果表明,来自营养细胞培养的丝状体的壳孢子苗后代出现了雌雄同体混杂型的性别排列方式,而不是雌雄各半排列方式,而且出现了单孢子无性繁殖方式;潘光华^[6]在对来自坛紫菜单性个体营养细胞培养产生的丝状体的后代壳孢子苗研究发现雌雄性别组织在同一株上形成,并发现有单孢子无性繁殖方式的存在,这些研究结果表明,紫菜的性别排列方式与繁殖方式的确密切相关。但是,值得注意的一点是,以上结果也表明,紫菜的性别排列方式与繁殖方式并不是一成不变的,所以,对在分类学上作为一个主要的分类依据提出了挑战,其普遍性及发生机理值得进一步研究。

2 紫菜性别发育机制的性分化和性决定假说

目前紫菜性别发育机制的假说主要是性分化和性决定学说。性分化是指叶状体的性别是由一个细胞同时分化出雌雄性别母细胞,后者分别分化为雌雄性别组织。这些种类包括叶状体上雌雄混杂排列的种类,如条斑紫菜;性决定是叶状体的性别性状分别是由染色体上一对等位基因控制,性别遗传遵守等位基因的遗传规律,所以,后代的雌雄比例应为1:1。这一假说用于解释雌雄同体且不混杂的种类(如半叶紫菜华北变种)及雌雄异体为主的种类(如坛紫菜)的性别遗传规律。以下就其合理性从多个方面进行分析。

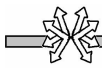
有关紫菜减数分裂发生的位置已经争论了几十年,人们一直把紫菜的性别发育与减数分裂发生的位置紧密地联系在一起。目前,对紫菜减数分裂发生的位置主要有两个观点:

(1) 减数分裂发生在壳孢子萌发时期。持这一观

收稿日期: 2008-10-29; 修回日期: 2008-12-10

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(40676084, 40276043)

作者简介: 邱新媛(1982-),女,河北承德人,硕士,研究方向:海藻遗传和发育, E-mail: bluesky39.student@sina.com; 汤晓荣,通信作者, E-mail: tangxr@ouc.edu.cn



点的人为多数。主要的支持证据是条斑紫菜的色素突变体遗传学证据。1986年,日本学者 Ohme^[7] 等用条斑紫菜的色素突变体作为遗传标记进行杂交,获得的不同颜色的后代色块的比例符合孟德尔遗传规律,而且不同的色块会出现在同一株叶状体上,所以,反推出减数分裂发生在壳孢子萌发时期。Ma^[8]、孙爱淑^[9]和 Tseng 等^[10]报道了相关的细胞学证据; Ohme 等^[11]、Miura 等^[12]、严兴洪等^[13]从色素嵌合体的角度报道了支持证据,所以,减数分裂发生在壳孢子萌发时期的观点被学术界广泛接受;最近, Shimizu 等^[14]应用共聚焦激光扫描显微镜技术测量壳孢子萌发过程中 DNA 含量的变化也得到相同的结果。

但这一观点的局限是只能解释雌雄同体的种类的某些遗传性状(主要是色素嵌合性状),与性别发育相关的证据是在条斑紫菜色素嵌合体的同一色块中,总是雌雄繁殖结构同时出现^[2],说明性别性状来自同一个配子的发育,不属于等位基因的决定,而是来自单个细胞的后天分化,所以,被认为属于性分化。但性别发育与减数分裂之间的关系并不能得到确定。

(2) 减数分裂发生在壳孢子形成时期。Migita^[15]通过条斑紫菜的细胞学观察提出它们的减数分裂发生在壳孢子形成时期, Giraud, Magne 和 Kito^[16~18]对其他种类的紫菜进行的细胞学观察也支持此观点,但以上报道均未提到减数分裂与叶状体性别发育的关系。尽管性决定假说的提出也可以解释雌雄异体性别排列特征的个体(如坛紫菜)的性别遗传,但严兴洪等^[19]对坛紫菜减数分裂的报道支持减数分裂发生在壳孢子萌发时期。这些结果也表明,减数分裂与叶状体性别发育之间的相关性尚不明确。

从目前已有的结果来看性别发育与减数分裂并不是密切相关,笔者认为应对紫菜减数分裂进行更详尽、多种类的研究,以解决目前的争议;另外,将性别发育与减数分裂分别进行研究,以确定其是否真的具有相关性。作者初步的研究结果表明,半叶紫菜华北变种^[5]和坛紫菜^[6]都会在一定的外在条件下发生性别排列改变的现象,更说明开展这方面研究的可行性。

对雌雄同体但性别组织不混杂的种类如 *P. purpurea* 和半叶紫菜华北变种,尽管已有报道 *P. purpurea* 的减数分裂发生在壳孢子萌发时期^[20],但由于太高的重组比例(高于 50%)无法解释,所以减数分裂发生的位置及性决定的结论也受到质疑。与此同时,作者的研究表明,性别排列相同的种类半叶紫菜华北变种的性别排列方式会因外界因素的变化而变化^[5]。这些证据从发育生物学的角

度对减数分裂与性别发育的关联性提出了反证。

3 其他观点

除了性决定和性分化学说,还有少数学者对紫菜的性别发育持其他观点,如减数分裂发生的位置不固定等其他相关因素也会导致性别发育的机制不同。

3.1 减数分裂发生位置和时间的一些其他观点

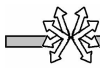
Guiry^[21]指出减数分裂可能是不固定的,可能与生长条件或不同种类生殖细胞的分布有关,即不同种类紫菜其减数分裂发生的时间和位置不同。能登谷 正浩^[22]分析了各类紫菜发生减数分裂的时期指出:(1)雌雄同体且有性生殖细胞混合分布的种类及雌雄同体各占一半的种类,减数分裂发生在壳孢子萌发的过程中。(2)对于雌雄异体的种类,提出假设:减数分裂发生在壳孢子形成时期,即壳孢子是单倍体。

王娟^[23]认为雌雄异体的坛紫菜和雌雄同体的条斑紫菜减数分裂发生的时间和位置是相同的,即减数分裂 I 发生在孢子囊枝形成和成熟时,壳孢子萌发的第一次细胞分裂是减数分裂 II,并认为紫菜的减数分裂发生的时间和位置在紫菜这一属内是相对一致的,与雌雄生殖细胞的分化没有直接关系。作者认为,应考虑将减数分裂与性别发育分别进行研究,二者之间可能没有必然的联系,越来越多实验生物学的证据也说明了这一点。

3.2 性别发生的其他相关因素

近年来的众多研究发现,单性的营养细胞或组织培养会发育成雌雄两种性别组织的产物,这也从发育生物学的角度对性决定假说提出了质疑。

姜红霞^[24]分别对半叶紫菜华北变种和坛紫菜的营养组织发育研究表明不同单一性别来源的营养组织都能形成两种性别的繁殖细胞或细胞团。半叶紫菜华北变种雌雄单性营养组织都可同时分化形成雌雄生殖器官^[3],这说明雌雄生殖组织是由最初的同一种营养细胞分化而来。另外,在单性组织的培养过程中观察到同一个细胞团中既有精子也有果孢子,这与以往认为半叶紫菜华北变种的性别发生属于性决定是不一致的。Tang 等^[5]报道了来源于半叶紫菜华北变种雌雄组织得到的丝状体放散壳孢子长成的壳孢子苗成熟后,雌雄性别组织混杂排列,这不同于野生型的雌雄各半分化。近年来,潘光华^[6]对坛紫菜的研究也得到相似结果,坛紫菜雌性、雄性营养组织丝状体后代壳孢子苗群体的发育过程中均出现了精子囊和果孢子囊同体的个体,同时在群体水平上,两者的后代叶状体群体中也出现了雌性



个体和雄性个体。严兴洪^[25]的研究结果表明,尽管坛紫菜雌性叶状体的细胞最终分化成雌性性母细胞,并产生大量的丝状体,而雄性叶状体的细胞最终分化成雄性性母细胞,绝大部分生成精子,但极少数产生丝状体;王娟^[26]的研究进一步发现,坛紫菜雌性营养细胞以产生红色果胞或果孢子为主,同时又有少量细胞发育成精子囊,并放散精子,雄性营养组织和营养细胞以产生精子为主,同时观察到产生的少量果孢子细胞能发育成丝状体。以上研究结果都表明,性别特征在一定外界条件下可以发生改变;而这种改变是否伴随着遗传改变或减数分裂发生位置的改变尚需进一步研究。

综上所述,紫菜的性别发育机制可能与多种因素相关,对紫菜性别发育需要进行更全面和更深入的研究,尤其应该结合发育生物学的手段,从更宏观的角度(如种群水平)入手,全面揭示紫菜性别发育的普遍规律,对基础生物学和栽培生产都有重要意义。

参考文献:

- [1] Yoshida T, Notoya M, Kikuchi N, *et al.* Catalogue of species of *Porphyra* in the World, with special reference to the type locality and bibliography [J]. **Nat Hist Res**, 1997, 3: 5-18.
- [2] 马家海, 许璞, 朱建一. 海洋红藻遗传学——紫菜 [A]. 海藻遗传学 [C]. 张学成, 秦松, 马家海, 等. 北京: 中国农业出版社, 2005. 184-225.
- [3] 汤晓荣, 姜红霞. 紫菜属生活史和繁殖方式多样性的研究进展 [J]. 中国海洋大学学报, 2005, 35(4): 571-574.
- [4] Notoya M, Kikuchi N, Matsuo M, *et al.* Culture studies of four species of *Porphyra* (Rhodophyta) from Japan [J]. **Nippon Suisan Gakkaishi**, 1993, 59: 431-436.
- [5] Tang X R, Jiang H X, Fei X G, *et al.* New life cycles of *Porphyra katadae* var. *hemiphylla* in culture [J]. **J Appl Phycol**, 2004, 16: 506-511.
- [6] 潘光华. 不同性别来源的半叶紫菜华北变种和坛紫菜的生长发育以及生化特征比较 [D]. 青岛: 中国海洋大学, 2006. 44-63.
- [7] Ohme M, Kunifuji Y, Miura A. Cross experiments the color mutants in *Porphyra yezoensis* Ueda [J]. **Jap J Phycol**, 1986, 34: 101-106.
- [8] Ma J H, Miura A. Observations of the nuclear division in the conchospores and their germings in *Porphyra yezoensis* Ueda [J]. **Jap J Phycol**, 1984, 32: 373-378.
- [9] 孙爱淑, 曾呈奎. 紫菜属的细胞学研究——膨大细胞和壳孢子萌发核分裂的观察 [J]. 海洋与湖沼, 1987, 18(4): 328-332.
- [10] Tseng C K, Sun A. Studies on the alternation of the

- nuclear phases and chromosome numbers in the life history of some species of *Porphyra* from China [J]. **Bot Mar**, 1989, 32: 1-8.
- [11] Ohme M, Miura A. Tetrad analysis in conchospore germings of *Porphyra yezoensis* (Rhodophyta, Bangiales) [J]. **Plant Sci**, 1988, 57: 135-140.
- [12] Miura A, Ohme T M. Mendelian inheritance of pigmentation mutant types in *P. yezoensis* (Bangiaceae, Rhodophyta) [J]. **Jap J Phycol**, 1994, 42(1): 83-101.
- [13] 严兴洪, 田中次郎, 有贺佑胜. 条斑紫菜色彩突变体的诱导、分离和特性分析 [J]. 水产学报, 2000, 24(3): 221-228.
- [14] Shimizu A, Morishima K, Kobayashi M, *et al.* Identification of *Porphyra yezoensis* (Rhodophyta) meiosis by DNA quantification using confocal laser scanning microscopy [J]. **J Appl Phycol**, 2008, 20: 83-88.
- [15] Migita S. Cytological studies on *Porphyra yezoensis* Ueda [J]. **Bull Fac Fish Nagasaki Univ**, 1967, 24: 55-64.
- [16] Giraud A, Magne F M. La place de la meiose dans le cycle de development de *Porphyra umbilicalis* [J]. **C R Acad Sci(Paris)**, 1968, 267: 586-588.
- [17] Kito H. Cytological observations on the conchocelis phase in the three species of *Porphyra* [J]. **Bull Tohoku Reg Fish Res Lab**, 1974, 33: 101-117.
- [18] Kito H. Cytological studies on genus *Porphyra* [J]. **Bull Tohoku Reg Fish Res Lab**, 1978, 39: 29-34.
- [19] Yan X H, He L H, Aruga Y. Karyological observations on the occurrence of meiosis in the life cycle of *Porphyra haitanensis* Chang et Zheng (Bangiales, Rhodophyta) [J]. **Bot Mar**, 2007, 50: 257-263.
- [20] Mitman G G, van der Meer J P. Meiosis, blade development, and sex determination in *Porphyra purpurea* (Rhodophyta) [J]. **Phycologia**, 1994, 30: 147-159.
- [21] Guiry M D. Sporangia and spores [A]. Cole K M, Sheath R G. **Biology of the Red Algae** [C]. Cambridge: Cambridge University Press, 1991. 347-376.
- [22] 能登谷 正浩. 海苔の生物学[M]. 成山堂: 成山堂书店, 2000. 15-34.
- [23] 王娟. 减数分裂与单性生殖的研究 [D]. 中国海洋大学, 2006. 37-58.
- [24] 姜红霞. 华北半叶紫菜和坛紫菜的生活史多样性研究 [D]. 中国海洋大学, 2004. 13-44.
- [25] 严兴洪, 刘旭升. 坛紫菜雌雄叶状体的细胞分化比较 [J]. 水产学报, 2007, 31(2): 184-191.
- [26] 王娟, 戴继勋. 坛紫菜单性叶状体细胞的发育研究 [J]. 中国海洋大学学报, 2008, 38(3): 419-423.

(本文编辑:张培新)