

文章编号:1000-0615(2009)01-0045-08

长石莼(缘管浒苔)生活史的初步研究

马家海¹, 嵇嘉民¹, 徐 韧², 何培民¹, 张天夫¹,
王晓坤¹, 李宇航¹, 任 松², 许 璞³, 陆勤勤⁴

(1. 上海海洋大学教育部水产种质资源发掘利用重点实验室, 上海 201306;

2. 国家海洋局东海环境监测中心, 上海 200137;

3. 常熟理工学院, 江苏 常熟 215500; 4. 江苏省海洋水产研究所, 江苏 南通 226007)

摘要:通过实验室培养观察,发现 *Ulva linza* 的生活史包括单性生殖、无性生殖和有性生殖三种方式。单株培养时,发现有些配子体通过放散两鞭毛的配子完成单性生殖;有些孢子体通过放散两鞭毛或四鞭毛的中性游孢子进行无性生殖。同时,有性生殖则由配子体和孢子体相互交替完成;多株培养时,雌雄异体的配子体成熟后,分别放散两鞭毛的雌雄配子,雌雄配子接合成合子,合子进一步发育成孢子体,孢子体成熟后放散四鞭毛的游孢子,游孢子运动一段时间后固着,随后发育成配子体。*Ulva linza* 的生活史是单倍的配子体与二倍的孢子体相互交替的同形世代交替。在 *Ulva linza* 的生活史中,无性生殖和单性生殖占有优势。因为不论是在无性生殖过程中的游孢子还是单性生殖过程中的配子,一经附着即可生长,无须经过有性生殖雌雄配子的接合过程,这就缩短了繁殖周期,加之配子囊和孢子囊放散配子和孢子的数量很大,在海况条件适宜的情况下,使 *Ulva linza* 大量繁殖,从而可能成为“绿潮”的成因之一。

关键词: *Ulva linza*; 生活史; 单性生殖; 无性生殖; 有性生殖; 绿潮

中图分类号: Q 949.21⁺¹

文献标识码: A

长石莼(*Ulva linza*),是由 Linnaeus(1753)发现,列入 *Ulva* (石莼属),定名为 *Ulva linza* Linnaeus;其后瑞典分类学家 Agardh 根据特征将其转隶(transfer)到浒苔属内,更名为缘管浒苔 [*Enteromorpha linza* (L.) Agardh.](1883),这两种观点在很长一段时间同时存在,如 Levring(1937)、曾呈奎等(1962)许多学者同意 Linnaeus 列入石莼属的意见,但也有不少学者同意 Agardh 转隶到浒苔属内的观点。关于石莼属(*Ulva*)和浒苔属(*Enteromorpha*)海藻的分类问题,在国际藻类学界一直存在着较大的争议。近年来,藻类学学者运用分子生物学的方法分析了这两个属海藻的亲缘关系,越来越多的学者倾向或接受把这两个属合并,同时划归到石莼属^[1-3]。我国沿用“长石莼”、“缘管浒苔”这个说法已经很久,在将其划为石莼属以前,本文暂同时沿用中文学名长石莼

(缘管浒苔),并用拉丁学名 *Ulva linza* 称谓。

Ulva linza L. 是我国沿海常见的大型绿藻,也是作为2007-2008年黄海海域漂浮绿藻种类之一,隶属于绿藻门、绿藻纲、石莼目、石莼科^[4]。*Ulva linza* 和其它原浒苔属海藻俗称苔菜、苔条、青海苔等。中国清代医书《随息居饮食谱》记载,浒苔属海藻“清胆,消瘰疬癭瘤,泻胀,化痰,治水土不服”^[5]。现代医学研究证明,*Ulva linza* 具有显著降低胆固醇的作用^[6],所以《中华本草》将其作为药材收录在该书中^[7]。除了有较高的药用价值,*Ulva linza* 还有较高的营养价值。实验结果表明,*Ulva linza* 的主要成分是多糖类和粗纤维,占藻体的63.9%,脂肪含量较低,占0.9%;矿物质和维生素含量丰富,钙磷比值合理;蛋白质含量可达27.0%,氨基酸组成均衡,必需氨基酸(EAA)占氨基酸总量(TAA)的38%;必需氨基

收稿日期:2008-08-29 修回日期:2008-09-19

资助项目:上海市科委“长三角联合攻关”项目(062358101);上海市重点学科建设项目(Y1101)

通讯作者:徐 韧, E-mail: xrhxp@163.com

酸与非必需氨基酸的比值(EAA/NEAA)为0.62。所以它是一种低脂肪、高蛋白、富含维生素和矿物质的海藻食品^[8]。因其既有药用价值,又有丰富的营养,国内苔菜的增殖产量逐年增多。

据《中国渔业统计年鉴》报道,2005年我国苔菜的增殖产量为634 t,2006年的增殖产量迅猛增加为1 200 t,上升了89.27%。

目前国内对 *Ulva linza* 的研究多见于营养成分分析和药用价值分析等方面,完整生活史的研究资料接近空白。去年和今年夏季漂浮绿藻在黄海海域形成“绿潮”,青岛的海面上漂浮着大量的绿藻,严重影响了青岛的市容和景观,奥帆赛举办地所在海区海面的三分之一曾经被漂浮绿藻覆盖着;最严重时,青岛的海面就像“草原”。经调查,在这些漂浮绿藻中同样发现 *Ulva linza*。本文在国内首次报道了 *Ulva linza* 的生活史,掌握其生活史将有助于了解、分析黄海海域漂浮绿藻大量迅速增殖的成因,也将有助于其开发利用。

1 材料与方法

1.1 实验材料

2007年10月-2008年4月间,从浙江象山港和江苏海区采集 *Ulva linza*,挑选健康的藻体。2008年6-8月又从江苏的南通、盐城、连云港和山东青岛采集 *Ulva linza*,反复用消毒海水冲洗,阴干后,在低温条件下带回实验室。挑选成熟的藻体进行充气培养。

1.2 培养与镜检

在不同的圆底烧瓶中分别进行单株培养和多株培养。培养条件:温度15~28℃,光照周期为12L:12D,光强30~50 μmol/(m²·s),海水盐度26.9。使用Olympus BH-2显微镜连续观察生殖细胞的放散与附着情况,并观察它们的生长与发育过程。用Motic图像分析仪进行显微摄影。

2 结果

2.1 形态构造

藻体呈线形至披针形的长带状,绿色(图版I-1)。高10~50 cm,宽0.5~15 cm,体厚35~60 μm。除了叶片边缘的一小部分外,藻体为两层细胞紧贴(图版I-2),边缘常有波状皱褶或螺旋状扭曲,柄部横切面观呈管状中空(图版I-3)^[9],

本文观察到 *Ulva linza* 的基本特点与《中国经济海藻志》^[10]中的描述较为一致。

2.2 单性生殖和无性生殖

单株培养配子体过程中,发现配子体成熟后,在叶片的边缘先形成配子囊(图版III-1)。配子囊成熟后放散具有两根顶生等长鞭毛的配子(图版III-2)。放散的配子不经过接合,运动一段时间后它们的鞭毛逐渐消失,变圆后附着在基质上。长出新的藻体后仍然放散此种配子来完成其单性生殖。在单株培养孢子体过程中,发现有两种无性生殖方式:一种是通过两鞭毛的中性游孢子来进行无性生殖(图版III-3),另一种是藻体放散四鞭毛的中性游孢子(图版III-4)来进行无性生殖。这些中性游孢子也能够发育成新的藻体,藻体成熟后仍然放散两鞭毛中性游孢子或四鞭毛中性游孢子来完成无性生殖。在实验中还发现,无性生殖和单性生殖是 *Ulva linza* 生活史中藻体繁殖的重要方式。孢子囊放散大量的游孢子(图版III-14),一个孢子囊内孢子的数目一般为八个(图版II)。这些孢子固着后(图版III-15),又将长出新的藻体。比较图版III-1和图版III-11可知,配子囊中配子的数目比孢子囊中孢子的数目多,其放散配子的数量也会超过孢子的数量,这些配子通过单性生殖也将长成新的藻体, *Ulva linza* 正是主要通过这两种繁殖方式大量增殖。

2.3 有性生殖

配子囊成熟到一定程度后,在光的刺激下大量的配子持续不断地从配子囊中放散出去(图版III-5)。从配子囊内放散出来的配子呈梨形,绿色的色素体位于配子的后部,配子前端透明,有一个橘红色的眼点,两根等长鞭毛在左右两侧快速划动(图版III-6),雌雄配子碰到一起后就接合(图版III-7),其顶端先进行融合,然后形成近似球形的合子,合子具有两个眼点(图版III-8)。2~3 d后固着的合子开始萌发,形成两细胞孢子体小苗(图版III-9),产生的两个细胞以后分别形成藻体的叶片和基部。小苗发育到八细胞时,藻体表面可见横分裂(图版III-10)。

由合子发育成的孢子体成熟时,也是首先在叶片的末梢边缘形成孢子囊(图版III-11)。孢子囊成熟后放散游孢子,游孢子具有四根鞭毛(图版III-12),游孢子同样前端透明、具有绿色的色素体和橘红色眼点。游孢子从孢子囊中放散出来后

就不停地运动,运动一段时间后游孢子逐渐变圆,在这个阶段,鞭毛消失,形成球形细胞(图版 III-13)。2~3 d 后开始萌发,镜检后发现其发育的各个阶段与合子的发育基本相似,即由固着的游孢子再发育成配子体。

3 讨论

3.1 石莼属海藻生活史的研究及其应用价值

石莼属海藻生活史的研究国内进行的较少,目前仅见其生活史的初步研究^[11],而有关 *Ulva linza* 生活史方面的报道国内目前仅见 *Ulva linza* 的单性生殖^[12]。国外对原浒苔属生活史的研究相对较多,本文的研究结果和国外的研究结果相似^[13-14]。*Ulva linza* 的生活史是单倍的配子体与二倍的孢子体相互交替的同形世代交替,单性生殖、无性生殖和有性生殖可同时进行。在 *Ulva linza* 的生活史中,无性生殖和单性生殖占有优势。因为不论是在无性生殖过程中的孢子还是单性生殖过程中的配子,一经附着即可生长,无须经过有性生殖雌雄配子的接合过程,这就缩短了繁殖周期,为藻体在短时间内的快速生长提供了条件。此外配子囊和孢子囊放散配子和孢子的数量也是惊人的,在海况条件适宜的情况下,使 *Ulva linza* 等漂浮绿藻大量繁殖,从而可能成为“绿潮”的成因之一。

在国外,日本上世纪 90 年代初的苔菜产量就已达 500 t 左右,其中栽培的产量约 100 t 左右,其余产量为增殖的产量;日本的爱媛县由于苔菜的天然增殖产量减少而开始大量栽培 *Ulva linza*^[15]。目前,我国加大了苔菜的开发力度,主要集中在浙江省和广东省。根据《中国渔业统计年鉴》的统计数据,浙江目前已成为我国苔菜增殖的重要省份,2006 年浙江苔菜的增殖产量为 940 t,占全国产量的 78.3%。*Ulva linza* 不仅有较高的药用价值和丰富的营养,而且还有其它的应用价值。实验表明,它能抑制赤潮异弯藻(*Heterosigma akashiwo*)的生长,而且赤潮异弯藻是常见的引起赤潮的微藻。*Ulva linza* 新鲜组织和干粉末对赤潮异弯藻的生长有显著的抑制作用,并且在相对高浓度下抑制作用较强,甚至能杀死全部赤潮异弯藻细胞^[16]。因此应该深入挖掘 *Ulva linza* 在防治赤潮方面的潜力。

3.2 “绿潮”暴发成因的初步分析

绿藻门中的石莼属海藻是世界沿海常见的大型绿藻。它们可能在海中漂浮生长^[17-18],大量繁殖时会形成“绿潮”,国外已有很多这方面的报道^[19-24]。亚洲日本的 Shimada 等^[19]海湾、欧洲西班牙的阿尔赫西拉斯湾^[20]以及南美智利 Dichato 附近的海域^[21]都曾受过“绿潮”的侵袭。大型海藻迅速增殖是近海海域的一种偶发现象,近年来呈日益增加的趋势。主要是因 *Ulva*、*Chaetomorpha* 和 *Cladophora* 中的一些种类迅速增殖而引起的;这些增殖的海藻虽能有效的吸收海水中的氮磷营养盐,但同时会与其它海藻、海草及浮游植物产生竞争,并会使海底沉积物所处的物理、化学环境产生不利的变化,从而导致底栖动物数量的减少,进而影响鱼、海鸟以及以鱼、海鸟为食物的捕食者的摄食行为^[24]。Yoshida 等^[9]曾指出,*Ulva linza* 的生活史一般为无性世代交替,有性生殖很少。本文观察到在海况条件适宜的情况下,*Ulva linza* 在无性生殖时放散大量的孢子,在单性生殖时还可能放散数量更多的配子,并通过这些孢子或配子长出新的藻体,其生活史中主要以这两种繁殖方式进行大量地增殖。大量繁殖的 *Ulva linza* 可能造成其漂浮的藻体数量剧增,从而成为形成“绿潮”的原因之一。Merceron 等^[25]对 Douarnenez 海湾暴发“绿潮”的研究表明,春夏两季海底的温度、盐度、光照和溶解无机氮条件适合石莼在潮下带的生长;同时,海区的海流和漩涡又在一定程度上影响了其分布情况。该研究为探讨黄海海域“绿潮”的起因带来了一定的启示。另外,戈贤平等^[26]在 2007 年 4 月底至 5 月初太湖蓝藻暴发后曾撰文指出,随着全球气温的变暖,环太湖区域冬春季温度逐年上升,导致越冬藻类数量的提升和爆发性生长期的提前。任健等^[27]指出,水体富营养化是太湖蓝藻暴发的基础,气温偏高、光照充足对太湖蓝藻暴发有促进作用,微风、低气压为太湖蓝藻向特定区域内聚集、上浮提供了有利条件。黄海海域绿藻的大量聚集是否与该海域的光照、水温、盐度和溶解无机氮等环境因子的变化有关,以及“绿潮”对海洋环境所带来的影响等诸多问题,还有待进一步研究证实。

本文在国内首次报道了作为黄海海域漂浮绿

藻种类之一的 *Ulva linza* 的生活史,掌握其生活史将有助于了解、分析黄海海域漂浮绿藻大量迅速增殖的成因,同时为“绿潮”的预测、预报与防治提供了理论依据。此外,*Ulva linza* 的用途日益广泛,掌握其生活史可以为人工栽培打下初步的理论基础,也有助于其开发利用。

参考文献:

- [1] Shimada S, Yokoyama N, Arai S, et al. Phylogeography of the genus *Ulva* (Ulvophyceae, Chlorophyta), with special reference to the Japanese freshwater and brackish taxa[J]. Journal of Applied Phycology, 2008 (published online), DOI:10.1007/s 10811 -007 -9296 -y.
- [2] Hillary S, Blomster H J, Christine M A, et al. Linnaeus was right all along: *Ulva* and *Enteromorpha* are not distinct genera[J]. Eur J Phycol, 2003, 38 (8):277 -294
- [3] 杨君,安利佳,王茜,等.石莼属(*Ulva*)和浒苔属(*Enteromorpha*)绿藻的 RAPD 分析[J].海洋与湖沼,2000,31(4):408 -413
- [4] Tseng C K. Common seaweeds of China [M]. Beijing: Science Press,1983:125 -126.
- [5] 马贵武.开发大型绿藻的意义与途径[J].湛江水产学院学报,1990,10(2):85 -88.
- [6] 林文庭.浅论浒苔的开发与利用[J].中国食物与营养,2007,9:23 -25.
- [7] 邱德文,杜江,夏同珩.中华本草[M].北京:中国古籍出版社,2006:472.
- [8] 何清,胡晓波,周峙苗,等.东海绿藻缘管浒苔营养成分分析及评价[J].海洋科学,2006,30(1):34 -38.
- [9] Yoshida T, Kitayama T, Tanaka J, et al. Marine algae of Japan [M]. Tokyo: Uchida-Rokakuho, 1998:36 -45.
- [10] 曾呈奎,张德瑞,张峻甫,等.中国经济海藻志[M].北京:科学出版社,1962:3 -50.
- [11] 王晓坤,马家海,叶道才,等.浒苔生活史的初步研究[J].海洋通报,2007,10(5):112 -116.
- [12] 丁怀宇,马家海,王晓坤,等.缘管浒苔的单性生殖[J].上海水产大学学报,2006,15(4):493 -496.
- [13] Hiraoka M, Dan A, Shimada S, et al. Different life histories of *Enteromorpha prolifera* (Ulvales, Chlorophyta) from four rivers on Shikoku Island, Japan [J]. Phycologia,2003,42(3):275 -284.
- [14] Kim K Y, Ahn Y S, Lee I K. Growth and morphology of *Enteromorpha linza* (L.) J. Ag. and *E. prolifera* (Mullier) J. Ag. (Ulvales, Chlorophyceae) [J]. Korean Journal of Phycology,1991, 6: 31 -45.
- [15] 三浦昭雄.食用藻类的栽培[M].东京:恒星社厚生阁,1992:61 -68.
- [16] 许妍,董双林,于晓明.缘管浒苔对赤潮异湾藻的克生效应[J].生态学报,2005,25(10):2681 -2685.
- [17] Santelices B, Paya I. Digestion survival of algae: some ecological comparisons between free spores and propagules in felled[J]. Journal of Phycology, 1989, 25:693 -699.
- [18] Malta E, Draisma S G A, Kamermans P. Free-floating *Ulva* in the southwest Netherlands: species or morphotypes? A morphological, molecular and ecological comparison [J]. European Journal of Phycology, 1999,34(4):443 -454.
- [19] Shimada S, Hiraoka M, Nabata S, et al. Molecular phylogenetic analyses of the Japanese *Ulva* and *Enteromorpha* (Ulvales, Ulvophyceae), with special reference to the free-floating *Ulva* [J]. Phycological Research,2003,51(2):99 -108.
- [20] Hernandez I G, Peralta J L, Perezllorens J J, et al. Biomass and dynamics of growth of *Ulva* species in Palmones River Estuary[J]. Journal of Phycology, 1997,33:764 -772.
- [21] Ohno, M, Werlinger C, Shimada S, et al. A 'green tide' problem caused by *Enteromorpha* spp. [C]. Dichato, Chile: Proceedings of the 17th International Seaweed Symposium, 2001: 781 -1164.
- [22] Morand P, Briand X. Excessive growth of macroalgae: a symptom of environmental disturbance[J]. Botanica Marina, 1996,39:491 -516.
- [23] Fletcher R L. The occurrence of "green tides": a review[M]// Schramm W, Nienhuis P H. Marine benthic vegetation: recent changes and the effects of eutrophication, Springer, Berlin, Germany, 1996:7 -43.
- [24] Raffaelli D G, Raven J A, Poole L J. Ecological impact of green macroalgal blooms [J]. Oceanography and Marine Biology: An Annual Review, 1998,36:97 -125.
- [25] Merceron M, Morand P. Existence of a deep subtidal stock of drifting *Ulva* in relation to intertidal algal mat developments [J]. Journal of Sea Research,2004,52:269 -280.

- [26] 戈贤平,陈家长,吴 伟.太湖蓝藻的爆发和生物治理[J].中国水产,2008,3:7-11.
- [27] 任 健,蒋名淑,商兆堂,等.太湖蓝藻暴发的气象条件研究[J].气象科学,2008,2(28):221-226.

图版说明

图版 I *Ulva linza* 的形态结构及特征

1. *Ulva linza* 叶状体;2. 叶片边缘的横切面观;3. 柄部横切面观

图版 II *Ulva linza* 孢子放散过程(标尺为 10 μm)

1. 八个未放散的孢子;2. 一个已放散的游孢子;3-10. 其它孢子逐一放散;
11. 八个孢子完全放散;12. 空的孢子囊

图版 III *Ulva linza* 生活史

1. 配子囊表面观;2. 单性生殖中的两鞭毛配子;3. 两鞭毛中性游孢子;
4. 四鞭毛中性游孢子;5. 大量放散的配子;6. 两鞭毛配子;7. 接合;8. 固着的合子;
9. 两细胞小苗;10. 八细胞小苗(箭头指细胞垂直藻丝横向分裂);11. 孢子囊表面观;12. 四鞭毛游孢子;
13. 固着的游孢子;14. 大量放散的孢子;15. 大量固着的孢子

Explanation of Plate

Plate I Morphology of *Ulva linza*

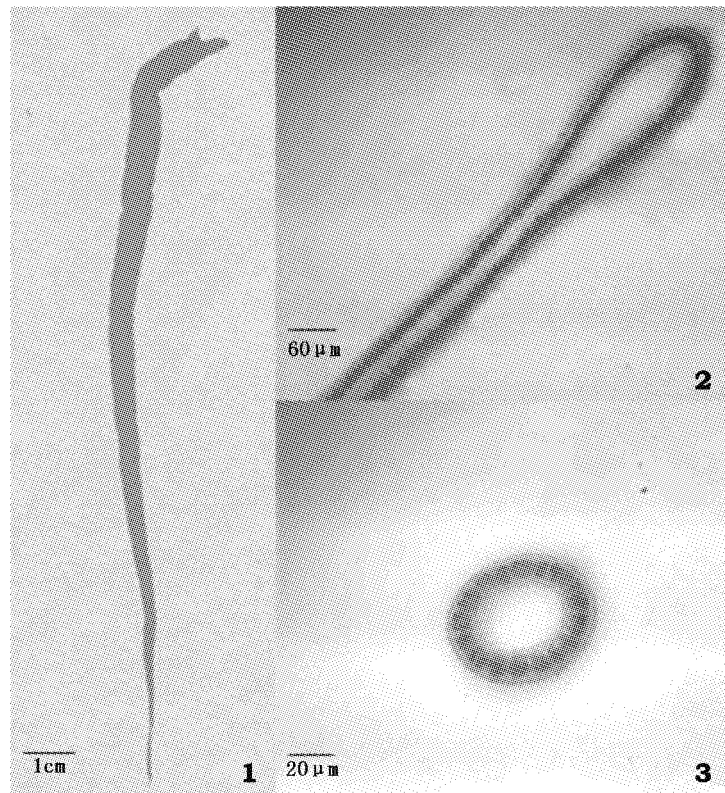
1. A single thallus of *Ulva linza*;2 cross section of the marginal part of the frond;3 cross section of stipe

Plate II The process of spores liberation of *Ulva linza* (scale = 10 μm)

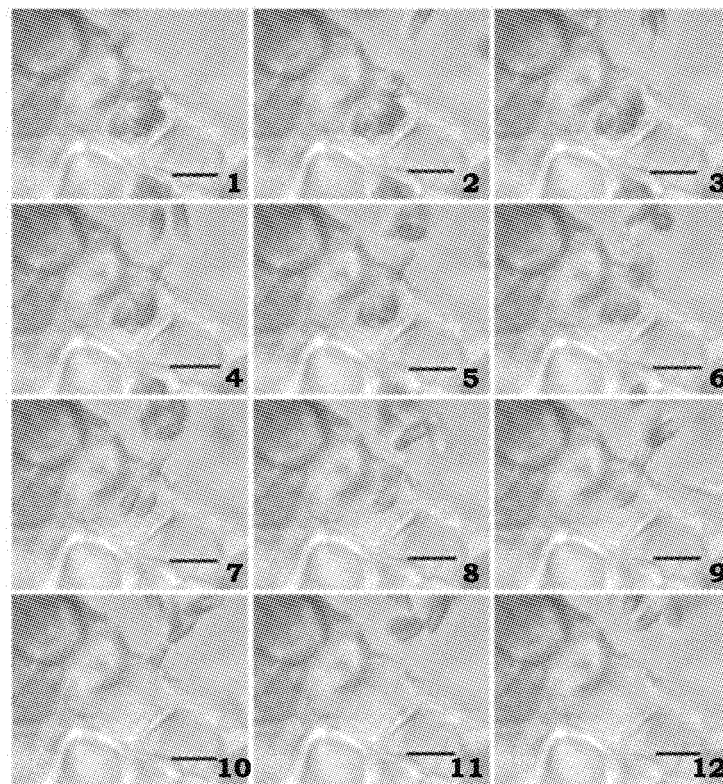
1. eight unreleased spores; 2. a released zoospore; 3-10. other spores released one by one;
11. eight spores released completely; 12. empty zoosporangia

Plate III Life history of *Ulva linza*

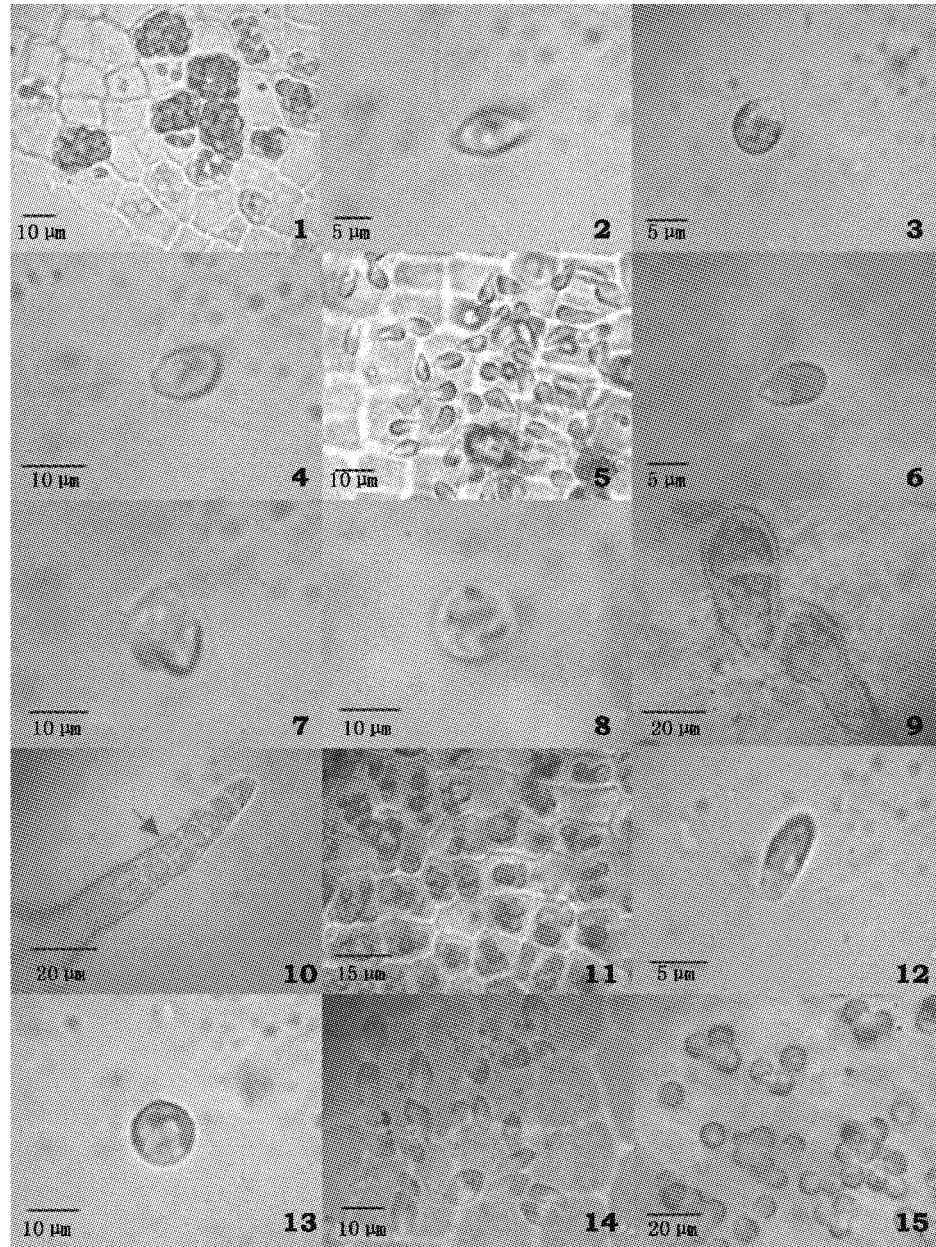
1. surface view of gametangia; 2. biflagellate gamete in apomixis; 3. biflagellate neutral zoospore;
4. quadriflagellate neutral zoospore; 5. a large number of released gametes; 6. biflagellate gamete;
7. conjugation; 8. settled zygote; 9. two cells stage germling; 10. eight cells stage germling
(transverse cell divisions perpendicular to the surface of the germling);
11. surface view of zoosporangia; 12. quadriflagellate zoospore; 13. settled zoospore;
14. a large number of released spores; 15. a large number of settled spores;



图版 I Plate I



图版 II Plate II



图版 III Plate III

Preliminary study on life history of *Ulva linza* Linnaeus
[*Enteromorpha linza* (L.) J. Ag.]

MA Jia-hai¹, JI Jia-min¹, XU Ren², HE Pei-min¹, ZHANG Tian-fu¹,
WANG Xiao-kun¹, LI Yu-hang¹, REN Song², XU Pu³, LU Qin-qin⁴

(1. Key Laboratory of Aquatic Genetic Resources and Aquacultural Ecology Certificated by the
Ministry of Agriculture, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

2. East Sea Environment Monitoring Center, State Oceanic Administration, Shanghai 200137, China;

3. Changshu Institute of Technology, Changshu 215500, China;

4. Institute of Marine Fisheries of Jiangsu Province, Nantong 226007, China)

Abstract: Through laboratory cultivation and observation, the life history of *Ulva linza* which includes apomixis, asexual and sexual reproductions was found. Apomixis was completed by biflagellated gametes which were released from gametophytes. Biflagellate neutral zoospores and quadriflagellate neutral zoospores were observed. Biflagellate neutral zoospores released from zoosporangia were settled after moving for about an hour. Settled biflagellate neutral zoospores could develop into sporophytes. The newly developed sporophytes also released this kind of biflagellate neutral zoospores to complete asexual reproduction. The asexual reproduction completed by quadriflagellate neutral zoospores was the same as biflagellate neutral zoospores. Sexual reproduction was completed by an alternation of gametophytes and sporophytes. Mature dioecious gametophytes released biflagellated female and male gametes. The zygotes were formed after conjugation between female and male gametes. Then the zygotes developed into sporophytes. When sporophytes were matured, quadriflagellate zoospores were released from zoosporangia, and developed into new gametophytes. Life history of *Ulva linza* was typically an alternation of isomorphic, unisexual haploid gametophytes and diploid sporophytes, of which apomixis and asexual reproduction were dominant. Without conjugation between female and male gametes, the life history of *Ulva linza* was curtailed. The gametes could develop instantly after being settled. Moreover, the quantities of gametes released from gametangia and the quantity of zoospores from zoosporangia were very large. Under appropriate conditions, *Ulva linza* would reproduce rapidly. Perhaps, this is one of the causes of the outbreak of the "green tide" in the Yellow Sea.

Key words: *Ulva linza*; life history; apomixis; asexual reproduction; sexual reproduction; green tide