

对有分枝长石莼(缘管浒苔)的研究

马家海¹, 张天夫¹, 王金辉², 张华伟¹, 李宇航¹, 徐 韧^{2*}

(1. 上海海洋大学省部共建水产种质资源发掘与利用教育部重点实验室, 上海 201306;

2. 国家海洋局东海环境监测中心, 上海 200137)

摘要:报道了有分枝的和气囊状的长石莼。在山东、江苏和浙江等地分别采集到了有分枝的长石莼, 对有分枝的长石莼进行研究表明, 分枝有两种情况: 一种是真分枝, 另一种是假分枝。同时研究了有分枝的长石莼的生活史, 与无分枝长石莼的生活史相同, 其生活史亦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2008年度暴发的绿潮中采到了气囊状且具分枝的类似长石莼藻体, 气囊状的结构可以使此类长石莼漂浮在海面生长。漂浮的绿海藻成为生殖细胞的附着基质, 大量的生殖细胞在囊状藻体上附着生长, 可能成为黄海海域漂浮海藻泛滥的原因之一。

关键词: 有分枝的长石莼; 假分枝; 气囊状藻体; 生活史

中图分类号: S 917

文献标识码: A

Bäck 等^[1]曾发现过因环境变化而发生形态改变的肠浒苔 (*Ulva intestinalis*), 本文所描述的长石莼 (*Ulva linza*) 也有类似的情况。传统的分类学上, 长石莼有两大主要特征: 一是不分枝 (图版 I-1)^[2], 二是叶片边缘的两层细胞分离而中空以及柄部也呈中空^[3]。本研究在我国江苏海区和黄海海域中南部海区多次采集长石莼, 同时对标本进行了详细的研究后发现, 有些标本存在分枝现象。这些标本的主枝具有长石莼的基本特征, 由此可以确定它们均是长石莼, 不同的是其带有分枝, 且分枝有两种情况: 一种是真分枝, 另一种是假分枝。同时研究了有分枝的长石莼的生活史, 发现其生活史是同形世代交替。一般认为浒苔属海藻附着在其它基质上生长, 但在山东、江苏暴发的绿潮中采到了有气囊结构的长石莼, 其研究结果将有助于查明海上漂浮长石莼的溯源, 使诠释绿潮的成因成为可能。

1 材料与方 法

1.1 材料来源与处理

2006年12月至2007年7月期间, 从山东、江

苏、浙江等海区采集长石莼, 发现有少量标本存在分枝现象, 2008年6-9月, 又多次从青岛、连云港、盐城和南通等海面上漂浮的浒苔属藻类中挑选有分枝的长石莼。反复用消毒海水冲洗后, 放在阴凉处阴干, 在低温条件下带回实验室, 进行充气培养。

1.2 室内培养与显微观察

挑选单株藻体和多株藻体分别放在不同的圆底烧瓶中进行充气培养, 每升消毒海水加 PES 20 mL, 盐度为 27.6, 光照强度 30~50 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 光周期 12L:12D, 温度为 16、18、20、22、24、26 $^{\circ}\text{C}$ 。用 Motic 图像分析仪进行显微摄影。

2 结 果

2.1 形态与构造

2006年12月至2007年7月采自江苏、山东、浙江的长石莼, 藻体单株、绿色, 有分枝, 线形至披针形的长带状 (图版 I-2~4)。体厚 35~60 μm (双层细胞)。叶片边缘两层细胞分离中空 (图版 I-5), 柄部为圆柱形中空 (图版 I-8)。短分枝和长分枝的横切面均为管状中空 (图版 I-7)。且这些藻体的分枝都是真分枝 (图版 I-6)。

收稿日期:2009-07-06

修回日期:2010-06-25

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

通讯作者:徐 韧, E-mail: xrhyp@163.com

据曾呈奎等^[3]研究认为,叶片边缘的两层细胞分离而中空和柄部也呈中空二点为长石莼的基本特点。Yoshida 等^[4]提到除了叶片边缘的一小部分外,藻体为两层细胞紧贴,柄部细且中空。从中日两国海藻志的描述可知,图版 I-2~4 的藻体是长石莼。但这些藻体还具有分枝,这一点有别于一般分类学上的长石莼。

2.2 有分枝长石莼的生活史

孢子体的孢子囊(图版II-1)成熟后放散四鞭毛的游孢子(图版II-2),游孢子运动一段时间后固着,然后萌发形成小苗,进而发育成配子体(图版II-3~5)。配子体的配子囊成熟后,放散两鞭毛的配子,大小不同的雌雄配子结合形成合子,接着合子发育成孢子体(图版II-6~9)。配子(图版II-10)也可进行单性生殖发育成配子体。同时还观察到有些个体在其生活史中只放散两鞭毛的中性游孢子或四鞭毛的中性游孢子(图版II-11,12),通过无性生殖来完成生活史。其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。

2.3 假分枝且有气囊状结构的长石莼

本文研究的具分枝的长石莼,其分枝有两种,一种是真正意义上的分枝,另一种是假分枝。2008年6-9月从青岛、连云港、盐城和南通等海面上漂浮的绿海藻中发现有分枝的长石莼(图版III-1),且许多分枝是假分枝(图版III-3)。这些假分枝是其它浒苔属海藻放散的中性游孢子或者配子附着在长石莼的藻体上(图版III-2),通过假根丝(图版III-4)固着长出来的新藻体。

同时,这些藻体具气囊状结构,局部双层细胞形成气囊状空腔(图版III-8)。横切面切片观察表明,藻体外观扭曲、中空,但这种藻体还留有长石莼叶片边缘两层细胞分离而中空的基本特征(图版III-5),局部还具双层细胞结构(图版III-6,7)。由此可知其为长石莼的形变藻体。《中国经济海藻志》描述浒苔属藻体的基部:“体基部的细胞向下延伸出许多假根丝组成的盘状固着器”^[2]。据此通常认为浒苔属藻体附着在其它基质上生长,但这种海藻可以通过气囊状结构在海面上漂浮生长。此前,作者也曾观察到,长期悬浮培养的长石莼发生了很大的形态构造变化(图版III-9),形成与2008年绿潮中发现的气囊状藻体相类似的结构。国外的学者^[5-6]也曾报道过浒苔和石莼属中具有可漂浮生长的藻体。

3 讨论

3.1 缘管浒苔名称的由来及分类地位的争议

长期以来,关于长石莼(缘管浒苔)的分类地位一直存在争议。长石莼的结构比较特殊,其基部和藻体边缘呈中空管状,单层细胞,类似浒苔属;其余部分藻体叶状,两层细胞,类似石莼属,因此对其分类地位学者们的意见并不统一。该种由Linnaeus(1753)发现,列入石莼属,定名为长石莼(*Ulva linza* Linnaeus),其后瑞典分类学家Agardh(1883)根据特征将其隶属浒苔属,命名为缘管浒苔[*Enteromorpha linza* (Linnaeus) J. Agardh]。这两种观点在很长一段时间内的同时存在也说明采用传统分类方法来确定长石莼分类地位的困难^[7]。长石莼的分类地位在国内也存在争议。曾呈奎等^[3]先将其归入石莼属,后来又将其归入浒苔属^[2]。杭金欣等^[8]和孙建璋等^[9]则认为它属于浒苔属,钱树本等^[10]却将其划入石莼属。为明确长石莼的分类地位,国内的学者做了相关的分子生物学实验。杨君等^[11]对浒苔属和石莼属进行了RAPD分析后,认为缘管浒苔与石莼属有较近的亲缘关系。国外学者也通过分子生物学技术来确定缘管浒苔的分类地位及石莼属和浒苔属的分类问题。Tan等^[12]对多种浒苔和石莼的核糖体RNA ITS序列进行分析后,认为石莼属和浒苔属的属间差异不明显。Shimada^[13]对形成日本绿潮的漂浮的浒苔和石莼进行了ITS序列和*rbcL*基因分析后,认为不该将浒苔和石莼划分为不同的属,因为这两个属的属间差异不明显,并建议将日本现有的6个浒苔属种类归入石莼属。Hayden等^[7]对近30种浒苔和石莼的ITS nrDNA和*rbcL*进行了系统发生分析后,认为这些物种属间差异不明显,这两种藻不应再被看作为两个属。但也有不同意见,2004年出版的《阿根廷绿藻志》,未将浒苔和石莼合并为一个属,仍然将浒苔和石莼分成两个不同的属^[14]。近年来,随着分子系统学的进一步发展,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。现在,我国还延续着“*Enteromorpha*”这个说法,但随着研究的进一步深入,这一说法或许将渐渐消失。而对于长石莼这样一直争议较大的中间种,可能正是研究的切入点。

3.2 关于长石莼不分枝或分枝的文字记录

除了Tsceng^[2]提到长石莼不分枝外,国外研

究资料也有长石莼不分枝或通常不分枝的文字记录^[4,13,15-18]。

本文在国内首次报道长石莼有分枝的现象, Bliding^[19]曾提到在瑞典的西海岸,发现过有分枝的长石莼,当时人们一般认为长石莼不分枝,但长石莼的柄部偶尔有小的增殖部分。若增殖部分长得很大,就会形成分枝。长石莼形成分枝是否和环境变化有关,抑或是近缘种甚至基因突变种还有待进一步的研究。

3.3 有分枝长石莼(缘管浒苔)与绿潮间的关系

因海水富营养化导致绿藻大量繁殖后形成绿潮的现象国外有过很多报道。Morand 等^[20]曾报道了共有 37 个国家发生过绿潮。在亚洲,日本的 Uranouchi、Mikawa、Kanazawa 海湾曾因绿藻大量繁殖而形成绿潮^[13]。在欧洲,芬兰西海域曾发生过因肠浒苔大量繁殖而形成绿潮的现象,而且这些肠浒苔形态发生了变异,横切面非管状中空而是类似礁膜的单层细胞^[17]。在北美洲,2005 年美国圣约翰斯河也形成过肠浒苔大量繁殖的绿潮^[21]。除此之外,还有其它国家报道过因漂浮的浒苔属海藻或石莼属海藻大量繁殖形成绿潮的现象^[22-25]。人们普遍认为绿潮形成的原因是绿藻在富营养化的海区大量繁殖后形成的。近年来发生绿潮现象的国家越来越多, Schramm 等^[24]列举了欧洲和亚洲有 114 个地方暴发过绿潮。2008 年度我国黄海海域也发生了大规模绿潮,该海域是否存在富营养化的情况还有待进一步研究证实。

国外的学者对形成绿潮的浒苔或石莼进行过深入的研究。Tan 等^[12]认为,在营养盐丰富的栖息地中,它们可以迅速生长。浒苔和石莼都能放散具有很好耐受性的、快速附着的生殖细胞,这一点对它们形成绿潮起了关键的作用。Blomster 等^[17]曾提到,绿潮是大型绿藻在适宜的水文条件下、在富营养化的水域中大量繁殖后形成的。绿潮形成后,海面上大量漂浮着浒苔或石莼,它们是形成绿潮的主要种类,并认为异常形态的肠浒苔的生长方式在营养化的波罗的海中更具潜在的生存优势。还有实验表明,绿藻形态的变异常由富营养化环境中营养盐浓度和盐度的改变引起^[26-27]。本文同样在江苏海区采到了具气囊状结构的浒苔属海藻,而且这种海藻在黄海海域中南部普遍存在,这可能也是因海区中营养盐浓度和水文条件等环境因子的改变而导致的形态变化。

Tseng^[2]曾提到,长石莼是泛暖温带性种类,为我国沿岸常见的海藻,北起辽东半岛,南到海南岛,包括台湾岛北部和北部湾均有生长,附着在其它大型海藻上。同样,其它海藻也可能附着在长石莼上。浒苔属海藻繁殖时放散大量的配子、游孢子,附着在长石莼上并长出新的藻体,长石莼也因此形成假分枝。马家海等^[28]对长石莼的生活史作了初步研究,并指出其生活史是孢子体和配子体交替出现的同形世代交替。因为长石莼是广泛分布的海藻,所以较多的浒苔属海藻的生殖细胞附着在其藻体上并大量增殖,使其成为此次绿潮的种类之一。

在我国黄海海域暴发绿潮中,通过一系列对其生活史、假分枝、假根丝和气囊状藻体的研究可以推知,长石莼已发生形变^[29],局部变成了气囊状从而可以漂浮在海面上。藻体需要阳光和空气来进行光合和呼吸作用,这样的结构有利于其海面漂浮生长、繁殖。这种藻体随海水漂移,遇到其它海藻的孢子便成为了其附着的基质。此种藻体放散的及大量其它海藻的孢子和配子,附着在其上并大量生长,形成了具有假根丝细胞的假分枝。同时,还不断地有气囊状的藻体生成;这类海藻的孢子,同种和同种之间、不同种类之间的孢子互相附着生长、繁殖,就形成了我们所看到的盘根错节、分枝冗繁的并且漂浮在海上生长的气囊状漂浮绿藻。

参考文献:

- [1] Bäck S, Lehto A, Blomster J. Mass occurrence of unattached *Enteromorpha intestinalis* on the Finnish Baltic Sea coast [J]. Finnish Zoological and Botanical Publishing Board, Helsinki: 2000, 37: 155-161.
- [2] Tseng C K. Common seaweeds of China [M]. Beijing: Science Press, 1983: 125-126.
- [3] 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.
- [4] Yoshida T, Kitayama T, Tanaka J, et al. Marine algae of Japan [M]. Tokyo: Uchida-Rokakuho, 1998: 36-45.
- [5] Malta E J, Draisma S G A, Kamermans P. Free-floating *Ulva* in the southwest Netherlands: species or morphotypes? A morphological, molecular and ecological comparison [J]. J Eur Phycol, 1999, 34: 443-454.
- [6] Blomster J S, Bäck S, Fewer D P, et al. Novel morphology in *Enteromorpha* (Ulvophyceae) from

- green tide[J]. *Am J Bot*,2002,89(11):1756-1763.
- [7] Hayden H S,Blomster J,Maggs C A, *et al*. Linnaeus was right all along: *Ulva* and *Enteromorpha* are not distinct genera[J]. *Eur J Phycol*,2003,38:277-294.
- [8] 杭金欣,孙建璋. 浙江海藻原色图谱[M]. 杭州:浙江科学技术出版社,1983:3-10.
- [9] 孙建璋. 孙建璋贝藻文选[M]. 北京:海洋出版社,2006:35-50.
- [10] 钱树本,刘东艳,孙军. 海藻学[M]. 青岛:中国海洋大学出版社,2005:335-350.
- [11] 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.
- [12] Tan I H, Blomster J, Hansen G, *et al*. Molecular phylogenetic evidence for a reversible morphogenetic switch controlling the gross morphology of two common genera of green seaweeds, *Ulva* and *Enteromorpha*[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 1999,16(8):1011-1018.
- [13] 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.
- [14] De Zaixso A B. Marine Chlorophyta of Argentina [M]. 布宜诺斯艾利斯:阿根廷国家科技大学出版社,2004:1-25.
- [15] Menez E G, Mathieson A C. Marine algae of Tunisia [M]. Tunis,1981:20.
- [16] Athanasiadi A, Bartsch I, Fürhaupter K, *et al*. Taxonomie mariner Makrophyten und ihre Bedeutung für das Monitoring im Rahmen der internationalen Meeresschutzabkommen[M]. Berlin:Taxonomischer Makrophyten-Workshop,2001:40.
- [17] Blomster J, Back S, David P, *et al*. Novel morphology in *Enteromorpha* (Ulvophyceae) forming green tides[J]. *America Journal of Botany*,2002,89(11):1756-1763.
- [18] Pardo P, Solé M A. Marine flora of the Peninsula of Macanao, Margarita Island Venezuela. I. Chlorophyta and Phaeophyceae [J]. *Aata Bot Venez*, 2007, 30 (2):291-325.
- [19] Bliding C. A critical survey of European taxa in Ulvales I [M]. *Capsosiphon, Percursaria, Blidingia, Enteromorpha*. *Opera Bot*,1963:1-160.
- [20] Morand P, Briand X. Excessive growth of macroalgae:a symptom of environmental disturbance [J]. *Botanica Marina*,1996,39(1-6):491-516.
- [21] Mcavoy K M, Klug J L. Positive and negative effects of riverine input on the estuarine green alga *Ulva intestinalis*[J]. *Hydrobiologia*,2005,545:1-9
- [22] Bonnett R, Ansell A, Alan A, *et al*. *Oceanography and marine biology: an annual review* [M]. Berlin: CRC Press,1996:7-43.
- [23] 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.
- [24] Schramm W, Nienhuis P H. Marine benthic vegetation: recent changes and the effects of eutrophication[M]. Berlin:Springer Press,1998:97-125.
- [25] Charlier R H. Marine benthic vegetation: recent changes and the effects of eutrophication [J]. *Environmental Conservation*,1997,24(1):90-96.
- [26] Valiela I, McClelland J, Hauxwell J, *et al*. Macroalgal blooms in shallow estuaries: controls and ecophysiological and ecosystems consequences [J]. *Limnology and Oceanography*, 1997, 42 (5): 1105-1118.
- [27] Reed R H, Russell G. Salinity fluctuations and their influence on "bottle brush" morphogenesis in *Enteromorpha intestinalis* [J]. *British Phycological Research*,1978,13:149-153.
- [28] 马家海,嵇嘉民,徐韧,等. 长石莼(缘管浒苔)生活史的初步研究 [J]. *水产学报*, 2009, 33 (1): 45-52.
- [29] 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.

Studies on branched *Ulva linza*

MA Jia-hai¹, ZHANG Tian-fu¹, WANG Jin-hui², ZHANG Hua-wei¹, LI Yu-hang¹, XU Ren^{2*}

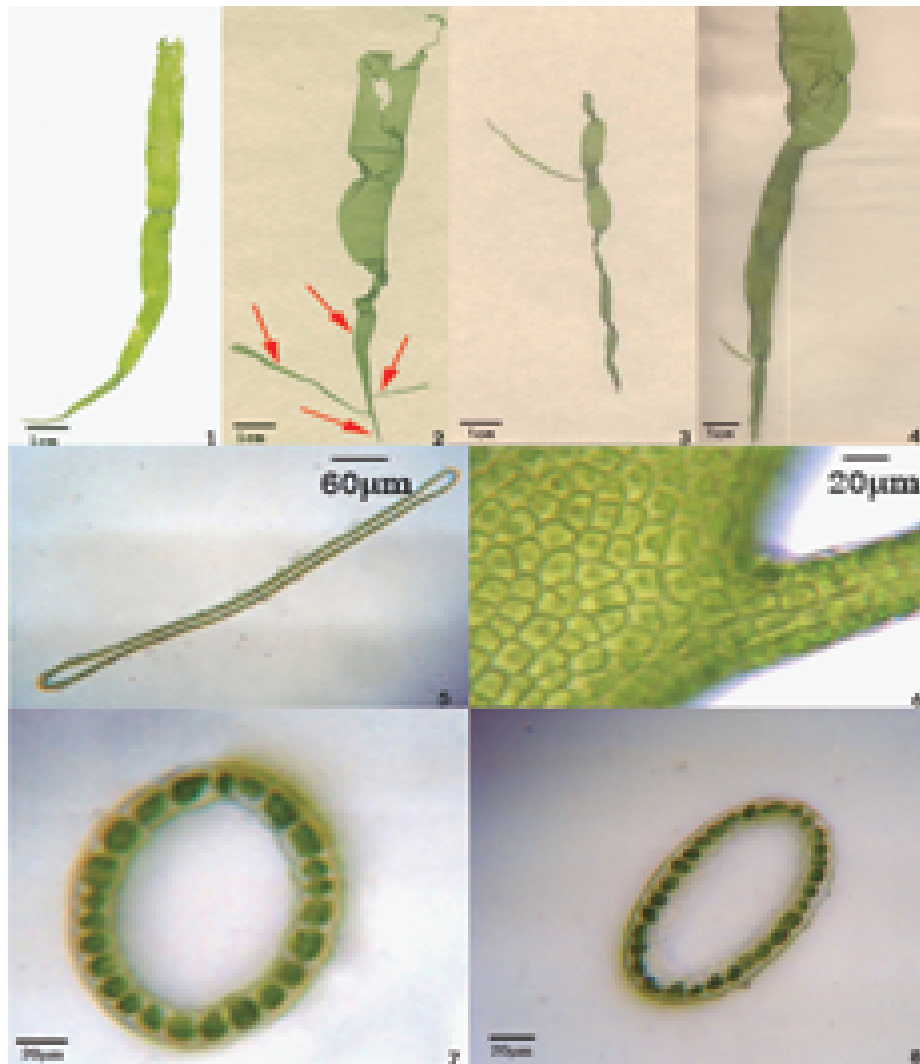
(1. Key Laboratory of Exploration and Utilization of Aquatic Genetic Resources, Ministry of Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

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

Abstract: Branched and sac-like *Ulva linza* is first reported in this paper. Branched *U. linza* collected from Jiangsu, Shandong and other places, was researched. The results showed that there are two kinds of branches, one is real and the other is false. Life history of branched *U. linza* was also studied. Its life history is typically an isomorphic alternation of generations, in which the unisexual haploid gametophytes and diploid sporophytes alternate mutually. The thalli of *U. linza* collected from green tide outbreak in 2008 were branched and had sac-like structure which contributed to floating and growing on the sea. Free floating green tide algae became the substrate which the spores were attached to. A great quantity of spores attached to the sac-like thalli to grow. This could be one of the causes that the free floating seaweeds bloomed in Huanghai Sea area.

Key words: branched *Ulva linza*; false branch; sac-structured; life history

Corresponding author: XU Ren. E-mail: xrhyp@163.com

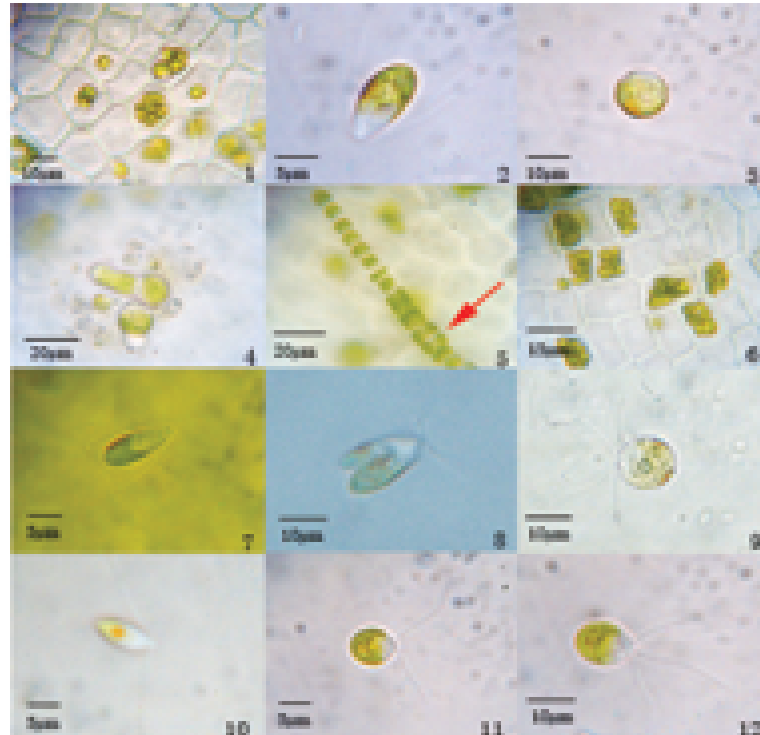


图版 I 不分枝的长石莼和有分枝的长石莼的形态结构

1. 不分枝的长石莼; 2. 采自江苏的具真分枝的长石莼; 3. 采自山东的具真分枝的长石莼; 4. 采自浙江的具真分枝的长石莼; 5. 藻体主干横切; 6. 放大40倍的真分枝; 7. 分枝横切; 8. 主干柄部横切。

Plate I Morphology of unbranched *U. linza* and branched *U. linza*

1. unbranched *U. linza*; 2. *U. linza* with real branch found in Jiangsu; 3. *U. linza* with real branch found in Shandong; 4. *U. linza* with real branch found in Zhejiang; 5. cross section of the main frond; 6. microstructure of real branch; 7. cross section of long branch; 8. cross section of petiole.

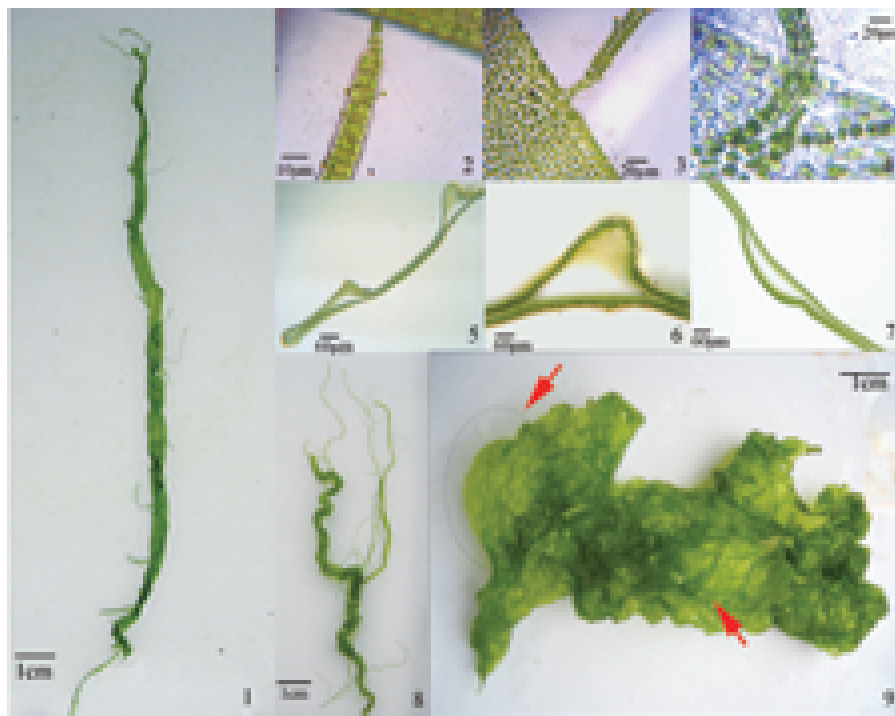


图版 II 生活史

1. 孢子囊表面观; 2. 四鞭毛游孢子; 3. 固着的游孢子; 4. 两细胞小苗; 5. 十四细胞小苗(细胞垂直小苗横向分裂); 6. 配子囊表面观; 7. 两鞭毛配子; 8. 接合; 9. 固着的合子; 10. 单性生殖中的配子; 11. 两鞭毛的中性游孢子; 12. 四鞭毛的中性游孢子。

Plate II Life history

1. surface view of zoosporangia; 2. quadriflagellate zoospore; 3. settled zoospore; 4. two cells stage germling; 5. fourteen cells stage germling (transverse cell divisions perpendicular to the surface of the germling); 6. surface view of gametangia; 7. biflagellate gamete; 8. conjugation; 9. settled zygote; 10. gamete in apomixis; 11. biflagellate neutral zoospore; 12. quadriflagellate neutral zoospore.



图版Ⅲ 有气囊结构的浒苔属海藻和假分枝

1. 具假分枝的长石莼; 2. 游孢子附着在其它藻体上; 3. 假分枝; 4. 假分枝基部的假根丝细胞; 5~7. 气囊状藻体横切; 8. 气囊状藻体; 9. 室内长期培养发生变形的长石莼藻体。

Plate III Sac-structured *U. linza* and false branch

1. branched *U. linza*; 2. spores accreted on frond; 3. false branch; 4. false root cells; 5-7. cross section of sac-structured *U. linza*; 8. sac-structured *U. linza*; 9. morphologic variation of *U. linza* cultured in lab.