

海藻有性繁殖生态学研究进展

邹定辉, 夏建荣

(汕头大学科技中心海洋生物研究所, 广东, 汕头 515063)

摘要: 由于研究技术与方法的不断改进, 人们对海藻(seaweeds)早期生活史方面的研究兴趣日益增大。评述了近年来海藻有性繁殖过程中配子释放和受精生态学问题。到达一定生理状态的海藻, 通过对环境暗示应答而诱导配子形成。海藻生殖器官感受另一些特定的环境条件, 通过有关信号传递机制, 触发配子释放。海藻配子释放的时间及其所需的环境条件, 依不同的种类而变化。配子同步释放以及各种适当的环境条件提高了受精频率和受精成功率, 有利于受精的各种生物的和非生物的因素组合, 形成了“机会窗(the window of opportunity)”的概念。近年来的研究表明, 海藻(特别是红藻)的自然受精成功率比以前所认为的要高得多。受精后合子(胚)的散布、集落与附着显著地影响其生存以及种群动态。对今后值得进一步研究的方面作了展望。

关键词: 海藻; 有性繁殖; 配子释放; 受精; 生态学

Studies progresses of sexual reproductive ecology in seaweeds

ZOU Ding-Hui, XIA Jian-Rong (Marine Biology Institute, Shantou University, Shantou 515063 China). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(12): 2870~2877.

Abstract: Seaweeds (marine macroalgae) are distributed in the intertidal and subtidal zones of the coasted areas, being major contributors to primary productivity in these habitats. Although studies of benthic seaweeds have made essential contributions to ecological theory, attention has focused primarily upon adult interactions, and relative little attention is paid on the early stage of life history in seaweeds. One major cause is due to the technical difficult for research. However, new approaches and methods produced significant and innovative data recently on the early stage of life cycle in seaweeds. One stirring point is about the sexual reproduction. Sexual reproduction is a common part of the life cycle in seaweeds, although not always an obligatory step. This review is principally about the recent advances of gamete release and fertilization success in seaweeds from an ecological perspective.

Variation in the environmental factors satisfying the physiological requirement for reproduction triggers reproductive seasonality. Seaweeds respond to many environmental cues (e. g. photoperiod, spectral quality and light intensity, temperature, nutrients supply) for timing of gametogenesis.

Fucoid algae, being brown seaweeds that are abundant in temperate rocky intertidal zones of the open coast and estuaries, serve as excellent model systems for studies of reproductive ecology and physiology. Receptacles are the their reproductive tissue. The reproductive thalli in seaweeds generally release gametes in response to different environmental cues from the ones that confer an overall seasonality to the life cycle. Gametes release commonly occurs following a change in irradiance (dark after a light-induction period or vice versa). Photosynthesis is required for potentiation of gamete release, which gives the consequence of intracellular accumulation of K^+ and Cl^- by cells in the receptacle. Adult thalli of fucoid living in habitats that are frequently stormy can sense reductions in water motion via the reduced unstirred boundary layer bicarbonate levels and photosynthesis, which provide a signal involved in triggering the release of gametes. A change in salinity or a certain range of salinities may also be needed for gamete release. Moreover, one signal can be modified by a second signal in some species. In many green and brown algae, sexual induction by on one gamete (e. g. the egg) is required for final maturation and release of

基金项目: 国家 863 计划青年基金资助项目(2002AA628090); 国家自然科学基金资助项目(30300050 和 30470343); 广东省自然科学基金资助项目(032048 和 04010990); 广东省科技攻关资助项目(2002C32705)

收稿日期: 2003-11-05; **修订日期:** 2004-09-25

作者简介: 邹定辉(1969~), 男, 湖南新化人, 博士, 副研究员, 从事海藻生物学研究。E-mail: dhzhou@stu.edu.cn

Foundation item: Chinese National “863” project (No. 2002AA628090); National Natural Science Foundation of China (No. 30300050; 30470343); Natural Science Foundation of Guangdong Province (No. 32048; 04010990) and Guangdong Science Technology Bureau (No. 2002C32705)

Received date: 2003-00-05; **Accepted date:** 2004-09-25

Biography: ZOU Ding-Hui, Ph. D., Associate professor, mainly engaged in marine algae biology.

the other gamete (i. e. the sperm), which may be related to pheromonal signals. It is essential to note that some of the factors appearing from laboratory studies to be involved in gamete release may not appear particularly important in field. Thus both laboratory and field studies of seaweeds are essential to establish the mechanisms influencing gamete release.

The recent field data suggest the fertilization success values of 70%~100% for fucoids and 30%~80 % for the red algae, the values frequently high than previously assessed. The red algae are previously viewed as having reproductive disadvantages because both their spermatia and carpogonia are nonmotile. However, they have a number of reproductive adaptations that help to achieve fertilization. Synchronous release of gametes by adult thalli increases concentrations of gametes and the likelihood of gametes encounter and thereby is crucial for fertilization success. Moreover, asynchronous gamete release by closely related species seems to prevent most hybridization. Another factor for the high levels of fertilization success is that adults are exquisitely sensitive to water motion. Dilutions is avoided or reduced as a consequence of gametes releasing under calm conditions. Gametes are also concentrated spatially in some algae through a pheromonal-dependent release of sperm. Indirect evidence for high nature fertilization success in seaweeds comes from the occurrence of polyspermy and the presence of polyspermy blocks. It was suggested that polyspermy prevention is a widespread adaptation in seaweeds. Results suggest three polyspermy-preventing mechanisms, each acting at different times after fertilization.

Numerous studies executed with fucoid algae have resulted in the thought that a advantageous combination of several interacting factors must emerge for fertilization success. This advantageous combination of factors was called the “window of opportunity”, which including many abiotic constituents (environmental factors triggering gametes release) and biotic components (e. g. interparental distances, male-to-female ratios, synchrony of gamete release, motility, longevity of gametes and the efficiency of the polyspermy prevention mechanisms).

Recruitment processes and population structure could be affected dramatically by the dispersal, settlement and adhesion of the zygotes and/or embryos. Dispersal may be significantly affected by current water velocities and by whether both gametes are shed externally prior to fertilization or whether the female gamete is retained within the oogonium or on the adult thallus. Zygotes and embryos are usually exposed physical stresses associated with the microhabitats they settled, and substantial mortality may occur during embryogenesis. Macroalgal propagule banks consist of settled spores, gametes, zygotes, embryos, or other microscopic forms which suspend growth during adverse environmental conditions. It was suggested that propagule banks strongly affect the species composition and the competitive balance among annual and perennial seaweeds. Further researches for better understanding the sexual reproduction ecology of seaweeds are prospected.

Key words: seaweeds; sexual reproduction; gamete release; fertilization; ecology

文章编号:1000-0933(2004)12-2870-00 中图分类号:Q178 文献标识码:A

海藻(seaweeds)广泛地分布于海洋潮间带及潮间带以下的渐深带(透光层),分为红藻、绿藻和褐藻三大门类。它们具有很高的初级生产力,在不到海洋总面积1%的沿岸带构成海洋总初级生产力的10%,对近岸碳循环起着很重要的作用。近年来,研究者发现海藻在CO₂的生物回收、在海水养殖区的生物修复等方面具有很大的潜力^[1~3]。因此,关于海藻生态学的研究,是日益引起人们兴趣的一个领域。但对海藻生态学的研究,一般都集中在成体海藻与环境的相互作用,而有关海藻早期生活史的生态学研究则较少。一般地,海藻成体与其早期生活史的生态学具有很大差异,不能由前者预期后者,也不能由后者预期前者。但是,近年来,对海藻早期生活史的生态学引起了很大的重视,这是由于:(1)研究技术和方法的进步;(2)海藻早期的生活阶段与其成体阶段对海藻种群动态的影响一样重要,甚至更重要^[4,5];(3)海藻早期生活史生态学的研究,可为海藻生物污损治理、经济海藻的苗种生产等方面提供理论依据和技术指导。海藻早期生活阶段中,一个引人注目的方面是海藻的繁殖问题。虽然在许多情况下海藻可以进行营养繁殖,但是有性繁殖则是人们对海藻繁殖研究中的主要焦点。

有性繁殖并不是海藻必经的一个阶段,当海藻处于其地理分布的边缘时,温度等气候条件不但成为海藻生长的限制因素,而且在这种不利温度下,海藻通常是依赖无性繁殖而维持种群的存在,而有性繁殖则很难发生^[6]。在同一海藻种群中,潮间带垂直分布也影响其繁殖模式^[7,8]。丛生的潮间带分布的亚群具有较高的有性繁殖能力,而潮下带分布亚群的藻体较大,主要是进行无性繁殖。这是对环境的一种适应性。潮间带具有很高的微环境多样性,使得多个基因型的亚群来适应这种微环境,而有性繁殖容易导致各种基因型亚群。潮下带具有很高的环境均一性,在这种条件下,适应潮下带环境的成功基因型通过能量花费较少的无性繁殖而维持种群存在。与无性繁殖的关键区别在于,有性繁殖在海藻幼小个体生长发育之前,必须有两个不同的配子细胞相遇及融合(受精)。使配子在时间与空间范围上相遇的各种条件可以增加受精的机会。这种机会依赖于以下几种因素^[9]:(1)在一个群体内配子产生的数目;(2)在一个群体内配子产生和释放的同步性;(3)海水流动对配子的混合与稀释;(4)配子表现出的趋避性能力。本文从生态学的角度评述了海藻有性繁殖过程中配子释放和受精这两个重要问题在近年来的研究进展,以进一步引起人们对海藻有性繁殖生态学研究的兴趣。

1 配子的生态学

1.1 配子形成的物候学

满足繁殖生理需求的环境因素变化,以及海藻对环境信号的应答,导致了繁殖的季节性。这种环境协调性使得海藻^[9]: (1)当环境条件适宜时进行繁殖;(2)在不利条件下进入休眠期(静止期);(3)当条件不利于生长时诱发繁殖;(4)确保成熟配子的同步释放。

海藻有性繁殖中配子形成的时间由海藻对多种环境暗示的应答而触发。光照是诱导海藻进入繁殖状态的一个很重要的因素,其中光周期在许多多年生海藻配子形成中起主要作用,如墨角藻生殖托的形成由长日照所触发^[10],在红藻中,依种类不同响应长日照或短日照而使得配子形成^[11],而褐藻 *Dictyota* 属中许多种类高度同步化的配子形成与月相周期有关^[12]。光质和光强则在一些短期生活的海藻配子形成中起重要作用^[9]。营养缺乏是刺激配子形成的一个重要因素,这特别是在单细胞藻类中。当培养介质中 CO_2 浓度增加时,诱导许多淡水绿藻的繁殖,这是因为在 Redfield 比率(C、N、P 相对含量)的前提下,一种营养的增加导致了其它营养的相对限制。其它一些环境因素,如温度、盐度、pH 值的迅速变化也能诱导配子的形成,并且这些环境因素对配子形成存在相互作用^[9]。

1.2 配子释放的生理学过程

褐藻门中的墨角藻类可以说是研究海藻配子释放的模式种类,人们对墨角藻类配子释放的生理过程进行了较深入的研究。生殖托是墨角藻进行有性生殖的器官,它由许多组织所组成,在生殖托表皮下含有许多的生殖窝,它们通过多细胞的小孔与表面连接。这些生殖窝是一些瓶形的小室,精子器和藏卵器在里面发育。生殖窝从表面及皮层伸进髓质,在生殖窝及髓质中包含胞外基质(如墨角藻多糖、褐藻酸等)。早期研究表明,在墨角藻中配子囊从生殖托上释放是由于生殖托壁上的膨压和生殖窝内粘质的膨胀这两种因素引起的。这种配子释放过程可以分为两个不同的阶段^[13]:第1个阶段,生殖托在光照和平静的海水中培育4 h 以上,使之具备可以进行配子释放的能力,此过程称为“强化作用”(potentiation);第2个阶段是在几分钟内迅速地释放配子,此过程由黑暗条件所激化。Pearson 和 Brawley^[14]进一步表明,在强化作用过程中,生殖托通过两种不同的途径(即通过光合电子传递链的途径以及通过与光合作用无关的途径)而感受光信号; K^+ 通道抑制剂氯化四乙氨(TEA+)抑制生殖托配子释放的强化作用过程,表明在此过程中,发生了 K^+ 的吸收;并且与 Tyr 激酶有关的磷酸化作用也与信号传递有关。另外,用 S-型阴离子抑制剂处理时,生殖托在光下可以释放配子。因此,Pearson 和 Brawley^[14]提出一种模型,在增强过程中, K^+ 、 Cl^- 等在生殖托内积累,而在刺激配子释放的过程中, K^+ 和 Cl^- 被释放至生殖托延伸的胞外基质中。这些 K^+ 和 Cl^- 等渗透活性离子的释放引起了胞外基质的迅速膨胀,从而产生一种使得配子释放出来的物理作用力。因此,通过生殖托胞外基质的迅速相变而引起墨角藻配子的释放。这种墨角藻配子释放的过程类似高等植物中的信号传递过程,高等植物依靠调节 K^+ 、 Cl^- 等渗透活性离子的流失或吸收,从而引起细胞的膨胀或收缩^[15]。为了进一步证明这种模型,Speransky 等把鹿角菜(*Silvetia compressa*)的生殖托快速冰冻,然后用冰析能量分散的 x-射线微分析扫描电子显微镜进行观察研究。结果表明,每个生殖托都包含有一个或数个在胞内积累 K^+ 和 Cl^- 的区域,并有一个或数个向胞外基质释放 K^+ 和 Cl^- 的区域。虽然在生殖托纵切面上,胞外基质和细胞之间 K^+ 和 Cl^- 的浓度具有各种差异,但在生殖托横切面上的组织则总是具有相同的 K^+ 和 Cl^- 的流失或积累的状态。在增强作用过程中周期性的 K^+ 和 Cl^- 的积累与释放事件弱化了成熟配子囊的附着, K^+ 和 Cl^- 的大量流失正好发生在进行配子释放的时候,即在经历光下的增强过程后转入暗中2~4 min 内。

可以看出,生殖托是一个主动的信息传递器官。平静水环境条件下进行光合作用等代谢过程的生殖托,其扩散边界层中的一些化学变化(如无机碳限制、pH 值升高、 O_2 超饱和等外在信号),通过类似于高等植物中气孔反应机制的信号传递机制,而触发配子释放。

1.3 配子释放生态学

对野外海水取样中某种特定海藻配子的鉴定是配子释放生态学研究中的一个很重要的技术,这可以利用特定海藻精子的单克隆抗体,通过间接荧光免疫方法而鉴别海水取样中该海藻精子^[5],而海藻的卵细胞比较容易识别。在单细胞藻类中,配子的形成通常是一个迅速的过程,而配子的释放通常紧接配子形成之后,因此,配子形成与释放是在同一种环境暗示作用下的结果。而在多细胞的海藻中,配子形成与配子释放分别具有各自独立的环境暗示。海藻的配子释放需要各种特定的环境条件(如光照、温度、盐度、潮汐等)。此外,在许多绿藻和褐藻中,大量配子的成熟与释放首先要通过一个可能与性外激素有关的配子性诱导过程^[9]。成熟藻体中配子的同步释放是受精成功的关键,因为卵子和精子同步释放使得水体中具有较高的配子浓度,从而增加配子相遇的机会。通过自然选择这种配子同步释放的机制得以保持。在大多数情况下,雌雄配子是集中在数分钟内释放,而不是整天的慢慢释放,这样使得配子在瞬间浓缩。浓缩配子的机制是很重要的,因为配子只有在释放出来很短的时间内具有生命力,在这很短的时间内雌雄配子必须相遇^[9,17]。

特殊环境条件对于配子释放的影响,在墨角藻种类中研究较多,海水运动和光照是触发配子释放的重要因素。Serrao 等^[18]

表明配子释放是一种依赖光合作用的过程,因为在光下用光合作用电子传递抑制剂 DCMU 处理时,配子释放受到抑制。对墨角藻类的深入研究表明,海水运动强烈地抑制配子的释放。如生活在高水流条件下的 *Fucus vesiculosus* 只有在水体平静的间隙中才释放配子^[18]。同样地,生活在潮间带岩池中的 *Fucus distichus* 只有低潮时,当岩池中水流很低的情况下才释放配子^[19]。Serrao 等^[20]发现,即使墨角藻的配子已完全成熟,但如遇到长时间的暴风雨天气(使水运动增加),配子释放将延迟几个星期。海藻通过把水的运动作为配子释放的信号,具有两重优势^[5,18~20]:一方面,促进配子的同步释放;另一方面,保证配子只在有利于受精的水动力学条件下释放(即平静的海水条件)。Pearson 等^[21]通过几方面的证据表明,水运动通过海藻感受水中无机碳向生殖托的供应速率而调节配子的释放。首先,在封闭系统中,配子释放对不含无机碳的海水的运动不敏感,但如果向这种不含无机碳的海水中补充无机碳,那么水运动就会抑制配子释放;第二,两种条件下,即生殖托与水流相对不动,以及生殖托在海水中任意翻转运动,它们对配子释放的抑制程度相似;第三,在平静海水条件下,海水中无机碳浓度增加使得配子释放受到抑制。除了上述这种基于感受水体中无机碳状态并依赖于光合作用的途径而控制配子释放的机制外,最近 Pearson 等^[22]又报道了另一种机制,即一种感受水体中光谱特性的光合作用非依赖性的途径,这种控制配子释放的机制可能是通过一种对蓝光敏感的特殊光受体而实现的。因此,墨角藻通过一种“生理感受器”感受流体动力学条件或光谱特性而调节配子释放。墨角藻这种把生理过程(如光合作用)与有性繁殖(即配子释放)偶联起来的能力,使得它们的体外受精在有利的流体运动学条件下发生,从而即使生活在水体涡流条件下,这些海藻也能很成功地进行有性繁殖。

但 Speransky 等^[4]发现,在羽藻(*Bryopsis plumose*)中,水运动并不抑制其配子的释放,虽然在暂时的平静水体条件下,可以释放配子的配子囊增加。上述两种不同的现象可以用它们的生活史策略来解释。墨角藻是多年生,生命期限可大于 5a,且个体大(0.25~2 m);而羽藻个体小,在一个星期内便可完成其生活史。因此,经过长期进化到目前的海藻繁殖对水运动的反应,依不同的海藻种类而不同,即与繁殖体大小(与能量花费有关)、繁殖形式以及藻个体的生活期限等因素有关,从而采取不同的繁殖策略。

另外,在某些海藻种类配子释放所需的环境条件中,一种环境信号能被另一种环境信号所改变。例如,鹿角菜在 4 h 光周期诱导后释放配子,但是,在对培养液进行搅动则颠倒了配子释放的光诱导能力^[14,21]。同样,在羽藻中,配子释放的信号是蓝光^[23,24],但 Speransky 等^[4]表明,在临近配子释放前短暂的海水平静条件能使配子囊释放更多的配子。可以看到,一种信号(光)对配子释放的刺激作用能用另一种信号(水流)所改变。

在海藻群落中,通常可以看到这样的现象,即相同海藻种类配子同步释放、而不同海藻种类配子异步释放,这不但增加了同种海藻雌雄配子相遇的机会,而且阻止了不同海藻种类配子之间的杂交。Clifton^[25]和 Clifton 和 Clifton^[26]对 6 种 *Caulerpa*、7 种 *Halimeda*、4 种 *Penicillus*、1 种 *Rhipocephalus* 以及 4 种 *Udotea* 的研究表明,同一海藻种类的许多藻体可以在一夜之间同时变为可育状态,翌日早上,这些藻体的叶状体在一个单一而短暂的(5~20 min)繁殖活化脉冲下释放配子。而相近种类虽然也可在同一上午释放配子,但具体的时间却不同。这样,不同的种类利用一天中不同时刻释放配子,从而减少了杂交的可能性。

在红藻中诱导精子同步释放的研究很少见。由于精子能育性的寿命很短、散布的距离也很有限,因此,环境因素在红藻果胞的同步化成熟和精子释放中起着很重要的作用。可以认为,环境因素对这些过程的微妙调节与褐藻、绿藻中存在类似的机制^[17]。

2 受精生态学

2.1 影响受精成功的生态因素

雌雄配子的相遇与融合(即受精)是海藻有性繁殖的中心事件。一般地,海藻中的褐藻类和绿藻类采用体外受精的方式,而红藻类则采取体内受精的方式。近年来关于海藻自然受精的研究表明,受精频率(受精成功率)比以前所认为的要高得多,特别在红藻中,以前认为红藻中的配子配合是一件不易发生的事。研究表明,自然条件下墨角藻的受精成功率为 70%~100%^[5,18,19,27],红藻为 30%~80%^[28]。

海水运动是影响海藻受精成功与否的重要因素,它对受精过程有两种潜在对立的作用。一方面,海水运动使雌雄配子混合而增加雌雄配子相遇的机率;另一方面,海水运动使配子稀释从而减少雌雄配子相遇的机率。在强烈的海水运动下,即使雌雄配子同步释放,并且亲本间距离也很近,但配子也很难顺利地受精。如在湍流条件下,配子间相遇的机率小于 1%^[29];即使在汹涌的海沟中,海水与临近水体很少交换,配子不受到稀释,但是,在这种湍流条件下,产生的剪切力仍然限制了配子之间相遇和受精的机率^[30]。在绿藻和褐藻中普遍发生的外激素(藻类利用外激素使配子形成、释放同步化,或者吸引雄配子向着雌配子方向移动)提供了一种间接证据(这种性外激素只在数 μm 至 mm 范围内起作用),即有性繁殖只有在水流较低的条件(时间和空间)才有利于发生。雌配子运动的局限性使得在高的水流下方向性运动成为徒劳,并且高的水流也扰乱了外激素的定向梯度^[9]。另外,海藻中普遍存在的多精入卵阻遏机制也表明受精通常在平静的水体条件下进行,因为多精入卵只有在精卵相遇机率很高的条件下才发生。

因此,为了增加雌雄配子相遇和受精的机会,海藻具有一种适应性,即强烈的水运动条件抑制配子的释放。例如,位于潮间带岩池中的 *Fucus vesiculosus* 在低潮时岩池中水流最低条件下释放配子,从而其受精成功率可达 78%~100%^[19]。Engel 和 Destombe^[31]对栖居在石沼中的一种潮间带江蓠(*Gracilaria gracilis*)的原位受精成功与潮汐循环的关系,结果表明,在高潮带石沼中的江蓠产生的囊果(即合子)的数目在低潮时比在高潮时要大;而低潮位的江蓠在低潮和高潮时囊果产生的数目相似。

海水中盐度过低使得配子的运动力和寿命下降,从而影响受精成功;并且低盐也增加多精入卵现象发生的机率^[27],因此,海水盐度下降对受精产生很大的负面影响。

通过对墨角藻的深入研究^[18~20,27],使得人们形成了一个概念,即在受精过程中,必须有几种有利的相互作用的因素的组合,这种因素的组合称为“机会窗”(the window of opportunity),此概念由 Serrao 等^[20]首先提出。机会窗包含了各种生物和非生物因素。重要的非生物因素包括触发配子释放(如充分的光照条件、平静水环境条件)的因素、影响配子生活力和浓度的因素等。重要的生物因素则包括亲本间距离(种群密度)、雌雄配子比例、配子释放的同步性、配子的年龄、运动性和寿命,以及多精入卵阻遏机制起作用的效率等^[17]。雌雄同株及自我受精明显的增加了受精成功率,因为这使得雌雄配子在时空上进一步接近。当藻类雌雄异株时,雌雄藻类的空间分布将影响精子与卵子的比例,然而这种分布如何影响受精成功还有待进一步研究。总之,海藻体外受精成功最重要的生态条件是:配子的同步释放、亲本间较近的距离以及较低的海水运动状态。

2.2 多精入卵阻遏

海洋生物的自然受精频率都比较高,并不如以前认为的发生严重的精子限制^[32]。使得配子浓缩的机制(如配子的同步释放,由外激素吸引导致的精子向卵子的定向运动等)提高了精卵比例,但高的精卵比例刺激了多精入卵(即卵子被一个以上的精子受精)现象的发生。例如,Brawley^[27]发现,墨角藻 *Fucus ceranoids* 在一个潮汐循环中释放出来的卵细胞中有 1%~9%被多个精子受精。在盐度胁迫(如 Na^+ 限制)时也容易发生多精入卵现象,因为许多海藻具有依赖于 Na^+ 的多精入卵阻遏机制。Brawley^[33]对 *Fucus vesiculosus* 的研究表明,在 Na^+ 浓度很低(50mmol)条件下,即使精卵比例不高,也会发生多精入卵现象。当精卵比例为 25:1、250:1、及高于 2000:1 时,合子中有 10%、20%、40%的数目具有多精入卵现象。多精入卵对大多数海藻来说是致死的^[9],因此,为了避免能量和配子的浪费,以及提高受精的成功率,多精入卵阻遏机制就显得很重要。

在墨角藻中对多精入卵阻遏的问题研究最为深入^[20,27,33]。具有 3 种多精入卵阻遏机制,每种机制在受精后不同的时刻起作用,一种是快速的依赖 Na^+ 的电阻遏,在这种阻遏机制中,在精子进入后数毫秒内就可以起作用,这通常与卵细胞膜的去极化有关,这减少了卵细胞再被其它精子受精的可能性,而卵细胞膜的去极化与 Na^+ 进入细胞内有关^[33]。因此,如果海水中盐度过低,即发生 Na^+ 的限制时,这种电阻遏机制就不能有效地起作用,从而影响海藻的有性繁殖。另一种是对细胞壁形成作出反应的慢阻遏,如 Brawley^[33]发现 *Fucus vesiculosus* 在受精后发现了细胞壁的形成。第 3 种则是与卵细胞质膜上精子受体的酶破坏有关的中等速度的阻遏机制。

在河口环境条件下,低盐和高盐随着潮汐高度的变化而变化。生活在河口的一种墨角藻 *Fucus ceranoids* 选择在高潮时(这时产生正常的盐度条件)释放配子和受精,因为这时多精入卵的电阻遏机制可以有效地起作用,从而作为在低盐和高盐变化环境条件下进行有性繁殖的一种适应性^[27]。生活在波罗的海中盐度很低环境条件下的 *Fucus vesiculosus*,由于 Na^+ 的限制,容易发生多精入卵现象,但是由于在这种海藻种群中存在偏向于雌性藻体的性别比例(雌雄比例高达 5.5:1),可能会发生精子的限制,这就减少了多精入卵发生的机率^[20]。同时,电生理学研究表明,许多 *Fucus vesiculosus* 的卵细胞具有很高的输入电阻力,这有利于在低盐条件下阻遏多精入卵现象的发生。尽管如此,*Fucus vesiculosus* 的多精入卵阻遏机制主要还是依赖 Na^+ 的电阻遏。它们的有性繁殖成功主要依赖于机会窗(即各种有利于繁殖的因素,如盐度、水流、种群密度、及性别比例等因素的组合)。这造成有利于 *Fucus vesiculosus* 繁殖的季节很短(因为能满足机会窗的时刻很难发生),从而在某些年份可能存在这种海藻的繁殖失败(因为缺乏各种有利繁殖的因素组合),导致这些年份的种群生物量下降。

很难见到在红藻中相关方面的文献,但它们可能有上述类似的机制而阻遏多精入卵的发生^[17]。有时观察到有几个雄配子达到受精丝并与之融合,但细胞学研究表明仅只有一个精核成功地与雌核融合^[34]。当一个雄核达到具有雌核的果胞底部时,其它的雄核则停止迁移,即使雄核已接近了受精丝的底部,这可能是由于类似褐藻中的多精入卵阻遏机制起作用。有时,如果有多个精子同时达到受精丝,这受精丝可能发生破裂,从而所有的雌雄配子都会死去^[35,36]。

2.3 红藻的受精效率

红藻在以前被认为在有性繁殖上是很不利的,因为其精子和卵子(果胞)都是不能运动的,而且,果胞在雌配子体中被藻体(叶状体)所遮埋。另外,红藻中也可能不存在性外激素^[37]。但是,红藻具有多种促进受精机率的特性。红藻的不动精子在粘性束中释放,这有助于它们的散布并被受精丝所捕获;并且,红藻精子细胞的胞外凸起(多糖类)在一定程度上能调节精子的运动特性,并使精子附着在受精丝上^[38,39]。另外,果胞的细胞特性也具有利于受精成功的适应性:延伸的受精丝凸出叶状体表面而伸入海水中,并且受精丝表面也较大,从而增加与精子接触的机率^[9]。因此,红藻与褐藻和绿藻一样,具有很高的自然受精频率。

关于红藻中精子的非运动性使得受精的有效性降低已成为过时的观点^[17]。Kaczmarska 和 Dowe^[28]报道了多管藻(*Polysiphonia lanosa*)的囊果产生和受精频率,在生殖季节顶峰的 3 个月中比值范围为 42%~54%,受精频率随藻体年龄增大而减小,如果只计算年幼的个体,受精频率为 91%。

3 合子的生态学与繁殖体库

3.1 合子的生态学

雌雄配子相遇后发生两个步骤:雌核和雄核相互靠近和核被膜的融合(即核配)。在海藻的核配过程中,通常会出现一个新形成的完整的核被膜^[40],这种核被膜的形成受外界环境条件如温度的影响。Nagasato 等^[41]报道,在 3 种褐藻萱藻(*Scytosiphon lomentaria*)、马鞭藻(*Cutleria cylindrica*)、以及墨角藻 *Fucus distichus* 中,虽然高温并不抑制其雌雄核的迁移,但高温对它们受精过程中核配有强烈的抑制作用。这 3 种藻在高温下核配收到抑制作用的表现不一样。在高温下,萱藻的外层膜可相互融合,但内层膜不能融合;马鞭藻的核被膜可部分的融合;而对于墨角藻,高温对其核被膜融合的抑制作用表现在核配的速度下降,但核配过程最终还是可以完成。

对受精后合子的散布、集落和附着过程及其与环境因素的关系进行深入的定量和定性研究,在理解海藻整个生活史、生态学和海藻的分布等方面具有特别重要的意义,但对这方面的研究还很少。雌配子是否留在藻体上以及海水的流速是影响合子散布的最重要的因素^[9]。高的水流不利于配子相遇和受精,但促进合子的散布。由于一些海藻的合子在受精后需要几个小时才能产生粘性的细胞壁成分,因此,与潮汐循环相关的受精时间就决定这些海藻的分布能力。例如,在雌雄同株的鹿角菜和 *Fucus gardneri* 中,在刚开始低潮时发生受精,从而合子在高潮来临前有足够的时间分泌细胞壁物质以黏附在底质上,这是这些海藻分布很局限的原因。而如果在高潮时发生受精,合子就可能随水流飘散,从而扩大海藻的分布^[9,27,33]。

对于合子附着的研究,Callow 等^[42]首先利用定量方法和相关性动力学分析的方法对浒苔的孢子、配子及合子的集落与附着机制与生态进行了较深入的研究。时间进程实验表明,浒苔的合子与动孢子能迅速的附着,但总有一小部分不能完全附着。在孢子或合子的密度较低时,它们的附着相互之间具有正的协同性;而在较高的密度时,这种附着具有负的协同性。

合子(胚)集落和附着在不同的基质上后,将遭受在其微环境条件下各种物理性因素(如高温、干燥失水、高光、紫外线等)的影响,最终影响其代谢、生长发育甚至存活。因此,对海藻合子(胚)集落位置的微环境特性的考察很重要。温度的测定可以采用温差电偶微型传感器,但对这些微环境的脱水作用很难测定,因为很小的人为干扰就可能产生很大的误差,Brawley 等^[43]发明了一种琼脂糖串珠分析法(agarose bead assay)可以很好地解决这一问题,其原理是根据这些琼脂糖串珠的颜色和体积而反映不同的水份状态。Coelho 等报道了高光强或紫外线影响墨角藻 *Fucus spiralis* 胚的生理反应,产生快速的响应(PSII 量子产额下降)和慢速响应(活性氧产生),从而对胚细胞造成损害^[44]。Brawley 和 Johnson^[45]对鹿角菜不同龄级阶段的移植试验表明,在成体海藻冠群的下面,6h, 24 h, 48h 和 1 周年龄的胚成活率将近 100%;而在裸露的岩石上,这些胚几乎全部死亡;在红藻丛中,胚的成活率与其年龄有关,6h 与 1 周年龄的胚比 24 和 48h 年龄的胚的成活率要高。但是在成体鹿角菜藻群中新个体的补充(招募)仍很低,这是由于在这些阴凉而潮湿的微环境条件下,许多软体类、甲壳类等食植动物对海藻幼胚的捕食作用,而且,由于海流作用而造成的成体藻体的摇荡使得幼胚驱散开来^[43,46]。另外,海藻幼胚的生长与存活受基质(包括其不同类型与厚度)的显著影响^[47,48]。

3.2 繁殖体库

对海藻的繁殖体库(相当于陆生植物生态系统中的种子库)的研究目前还很少^[49]。海藻繁殖体库由多种微小形态所组成,除了有性繁殖过程中产生的配子、合子(胚)等可作为其重要组分外,集落的孢子或其它在环境条件不利时暂停生长的微小形体等也是繁殖体库的重要组成成分。与陆生植物种子库类似,海藻在繁殖体库上的投资与其生活史模式有关,一般地,短命的或机会主义的海藻比多年生的海藻投入更多的能量在繁殖体库上。这些微形态库存活可达数月,在环境条件适宜时,存活的繁殖体库(由于牧食或其它原因使得繁殖体库损失)萌发,成为海藻新成员^[50]。Reed 等报道,海藻繁殖体库在加利福尼亚沿岸 1 年生丝状体海藻春季招募中起重要作用,但是繁殖体库对海藻床中海藻个体招募并不作出显著的贡献^[51]。Lotze 等表明,形成水华的 1 年生海藻利用繁殖体库作为其一种越冬的机制,并作为春季水华中重要的“种子”来源^[52]。Worm 等在波罗的海沿岸通过析因试验表明,繁殖体库强烈地影响快速生长的 1 年生海藻种群数量,进而间接地阻碍了多年生海藻个体数目招募^[49]。可见,海藻繁殖体库对不同生活史模式的海藻种群动态与种群之间竞争产生重要的生态影响。

4 结语

海藻的繁殖是海藻繁衍后代延续种族最基本的行为和过程,是种群形成、发展和进化的基础。在植物有性繁殖生物学研究方面,海藻是研究多精入卵阻遏机制、探讨受精过程、评价海水中精子限制的好材料^[17]。从上述的评述中,可以从生态学的视野中得到海藻有性繁殖有关过程中较清晰的印象。在以下方面的研究值得进一步加强:(1)目前对于海藻有性繁殖中配子释放和受精生态学的知识主要从墨角藻中获得,为了确定上述模式是否对其它海藻也适应,需要用同样的技术和方法对各种海藻种类

进行比较研究,特别是,需要更多的信息,以评价目前在海藻中高的自然受精成功率以及多精入卵阻遏机制是否普遍地适用于大多数的海藻。同时,也需进一步加强实验室研究和野外研究相结合。近年来关于海藻受精生态学的研究,主要侧重于非生物环境因素对配子成熟、释放的影响。但是亲本的性别比例、亲本的密度以及亲本之间的空间联系程度、以及相关植被对水流和配子稀释的局部效应等因素,现在认为与配子的细胞生理学和生物环境效应同样重要地影响海藻的有性繁殖过程。因此,应加强有关生物学效应对有性繁殖影响的研究,从而对不同海藻在不同环境(包括生物的和非生物的)下进行研究有利于对配子释放和受精的多因素调控机制以及“机会窗”概念的深入理解。(2)有时并不能在同一种海藻的所有分布重叠的生态型中发现有性繁殖现象,这是由于环境因素的原因,还是由于遗传因素的原因?有待进一步研究。目前对潮间带海藻忍受潮间带环境学胁迫的研究,主要是集中以成年藻体为研究对象,对其忍受低潮干出导致的胁迫的机制来解释其生理生态现象、以及海藻种群的垂直分布和种群动态^[53,54]。但是幼体或胚生态学,对海藻在沿岸的分布与种群动态至少与成体具有同等重要性或更具有重要性。例如,胚在潮间带微环境中对主要物理性生态因素(如温度、干燥、高光强、紫外线等)的忍耐是决定其能否存活以及能否建立种群的关键因素。因此,需加强海藻繁殖生态学与海藻种群分布与动态关系的研究。(3)此外,关于全球变化对海藻有性繁殖过程的影响,也是值得研究的问题。大气 CO₂ 浓度升高影响海藻的生理生态^[2],温度与海平面的上升或紫外线增强也会影响海藻的生理生态^[55],同样,这些与全球变化有关的过程也可能同时会影响着海藻的繁殖特征,但是目前还几乎不见这方面的研究报道。

References:

- [1] Gao K and McKinley K R. Use of macroalgae for marine biomass production and CO₂ remediation: a review. *J. Appl. Phycol.*, 1994, **6**: 45~60.
- [2] Zou D and Gao K. Effects of elevated CO₂ concentration on the photosynthesis and related physiological processes in marine macroalgae. *Acta Ecol. Sin.*, 2002, **22**(10): 1750~1757.
- [3] Yang Y and Fei X. Prospects of bioremediation of cultivation of large-sized seaweeds in eutrophic mariculture areas. *J. Ocean. Univ. Qingdao*, 2003, **33**(1): 53~57.
- [4] Speransky S R, Brawley S H and Halteman W A. Gamete release is increased by calm conditions in the coenocytic green alga *Bryopsis* (Chlorophyta). *J. Phycol.*, 2000, **36**: 730~739.
- [5] Berndt M L, Callow J A and Brawley S H. Gamete concentrations and timing and success of fertilization in a rocky shore seaweed. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2002, **226**: 273~285.
- [6] Choi H G, Nam K W and Norton T A. No whirlwind romance: typhoons, temperature and the failure of reproduction in *Caulacanthus okamurae* (Gigartinales, Rhodophyta). *Eur. J. Phycol.*, 2001, **36**: 353~358.
- [7] Tyrell B and Johansen H W. Reproductive and regenerative strategies of *Lithothrix aspergillum* (Corallinales, Rhodophyta) in Southern California. *Phycologia*, 1995, **34**: 39~44.
- [8] Pearson E A and Murray S. Patterns of reproduction, genetic diversity, and genetic differentiation in California populations of the geniculate coralline alga *Lithothrix aspergillum* (Rhodophyta). *J. Phycol.*, 1997, **33**: 753~763.
- [9] Brawley S H and Johnson L E. Gametogenesis, gametes and zygotes: an ecological perspective on sexual reproduction in the algae. *Br. Phycol. J.*, 1992, **27**: 233~252.
- [10] Bird N L and McLachlan J. Control of formation of receptacles in *Fucus distichus* L. subsp. *distichus* (Phaeophyceae, Fucales). *Phycologia*, 1976, **15**: 79~84.
- [11] Guiry MD, Cunningham EM. Photoperiodic and temperature responses in the reproduction of northeastern Atlantic *Gigartina acticularis* (Rhodophyta: Gigartiales). *Phycologia*, 1984, **23**: 357~367.
- [12] Phillips J A, Clayton M N, Maier I, et al. Sexual reproduction in *Dictyota diemensis* (Dictyotales, Phaeophyta). *Phycologia*, 1990, **29**: 367~379.
- [13] Jaffe L F. Stimulation of the discharge of gametangia from a brown alga by a change from light to darkness. *Nature*, 1954, **174**: 743.
- [14] Pearson G A and Brawley S H. A model for signal transduction during gamete release in the fucoid alga *Pelvetia compressa*. *Plant Physiol.*, 1998, **118**: 305~313.
- [15] Schroeder J I, Kwak J M and Allen G J. Guard cell abscisic acid signaling and engineering drought hardness in plants. *Nature*, 2001, **410**: 327~330.
- [16] Speransky V V and Brawley S H. Ion fluxes and modification of the extracellular matrix during gamete release in fucoid algae. *J. Phycol.*, 2001, **37**: 555~573.
- [17] Santelices B. Recent advances in fertilization ecology of macroalgae. *J. Phycol.*, 2002, **38**: 4~10.
- [18] Serrao E A, Pearson G A, Kautsky L, et al. Successful external fertilization in turbulent environments. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 1996, **93**: 5286~5290.
- [19] Pearson G A and Brawley S H. Reproductive ecology of *Fucus distichus* (L.): an intertidal alga with successful external fertilization. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1996, **143**: 211~223.
- [20] Serrao E A, Brawley S H, Hedman J, et al. Reproductive success of *Fucus vesiculosus* (Phaeophyceae) in the Baltic Sea. *J. Phycol.*, 1999, **35**: 254~269.
- [21] Pearson G A, Serrao E A and Brawley S H. Sensing hydrodynamic conditions via carbon acquisition: control of gamete release in fucoid algae. *Ecology*, 1998, **79**: 1725~1739.
- [22] Pearson G A, Serrao E A, Dring M, et al. Blue- and green-light signals for gamete release in the brown alga *Silvetia compressa*. *Oecologia*, 2004, **138**: 193~201.
- [23] Mine I, Okuda K and Tatewaki M. Gamete discharge by *Bryopsis plumose* (Codiales, Chlorophyta) induced by blue and UV-A light. *Phycol. Res.*, 1996, **44**: 185~191.
- [24] Togashi T, Motomura T and Ichimura I. Gamete dimorphism in *Bryopsis plumose*: Phototaxis, gamete motility and pheromonal

- attraction. *Bot. Mar.*, 1998, **41**: 257~264.
- [25] Clifton K E. Mass spawning by green algae on coral reefs. *Science*, 1997, **275**: 1116~1118.
- [26] Clifton K E and Clifton L M. the phenology of sexual reproduction by green algae (Bryopsidales) on Caribbean coral reefs. *J. Phycol.*, 1999, **21**: 585~592.
- [27] Brawley S H. Fertilization in natural populations of the dioecious brown alga *Fucus ceranoids* and the importance of the polyspermy block. *Mar. Biol.*, 1992, **113**: 145~157.
- [28] Kaczmarek I and Dowe L L. Reproductive biology of the red alga *Polysiphonia lanosa* (Ceramiales) in the Bay of Fundy, Canada. *Mar. Biol.*, 1997, **128**: 695~703.
- [29] Denny M W, Diariki J and Distefano S. Biological consequences of topography on wave-swept rocky shores I. Enhancement of external fertilization. *Biol Bull.*, 1992, **183**: 220~232.
- [30] Mead K S and Denny M W. The effects of hydrodynamic shear stress on fertilization and early development of the purple sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. *Biol Bull.*, 1994, **188**: 46~56.
- [31] Engel C R and Destombe C. Reproductive ecology of an intertidal red seaweed, *Gracilaria gracilis*, influence of high and low tides on fertilization success. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.*, 2002, **82**(2): 189~192.
- [32] Yund P O. How severe is sperm limitation in natural populations of marine free-spawners? *Trends Ecol. Evol.*, 2000, **15**: 10~13.
- [33] Brawley S H. The fast block polyspermy occurs in eggs of furoid algae is an electrical block. *Dev. Biol.*, 1991, **144**: 94~106.
- [34] Kim G H and Kim S H. The role of f-actin during fertilization in the red alga *Aglaothamnion oosumiense* (Rhodophyta). *J. Phycol.*, 1999, **35**: 806~814.
- [35] Pickett-Heaps J D and West J A. Time-lapse vide observations on sexual plasmogamy in the red alga *Bostrychia*. *Eur. J. Phycol.*, 1998, **33**: 43~56.
- [36] Pickett-Heaps J D, West J A, Wilson S M, et al. Time-lapse videomicroscopy of cell (spore) movement in red algae. *Eur. J. Phycol.*, 2001, **36**: 9~22.
- [37] Searles R B. The strategy of the red algal life history. *Am. Nat.*, 1980, **115**: 113~120.
- [38] West J A and Calumpong H P. On the reproductive biology of *Spyridia filamentosa* (Wulfen) Harvey (Rhodophyta) in culture. *Bot. Mar.*, 1989, **32**: 379~387.
- [39] Broadwater S T, Scott J L and West J A. Spermatial appendages of *Spyridia filamentosa* (Ceramiales, Rhodophyta). *Phycologia*, 1991, **30**: 189~195.
- [40] Lee S H, Motomura T and Ichimura T. Karyogamy follows plasmogamy in the life cycle of *Derbesia tenuissima* (Chlorophyta). *Phycologia*, 1998, **37**: 330~333.
- [41] Nagasato C, Motomura T, Ichimura T. Karyogamy block by heat stress in the fertilization of brown algae. *J. Phycol.*, 1999, **35**: 1264~1252.
- [42] Callow M E, Callow J A, Pickett-Heaps J D, et al. Primary adhesion of *Enteromorpha* (Chlorophyta, Ulvales) propagules: quantitative settlement studies and video microscopy. *J. Phycol.*, 1997, **33**: 938~947.
- [43] Brawley S H, Johnson L E, Pearson G A, et al. Gamete release at low tide in furoid algae: maladaptive or advantageous? *Amer. Zool.*, 1999, **39**: 218~229.
- [44] Coelho S, Rijstenbil J W, Sousa-Pinto, et al. Cellular responses to elevated light levels in *Fucus spiralis* embryos during the first days after fertilization. *Plant Cell Environ.*, 2001, **24**: 801~810.
- [45] Brawley S H and Johnson L E. Survival of furoid embryos in the intertidal zone depends upon developmental stages and microhabitat. *J. Phyco.*, 1991, **27**: 179~186.
- [46] Johnson L E and Brawley S H. Dispersal and recruitment of a canopy-forming intertidal alga, *Pelvetia compressa* (Phaeophyceae). *Oecologia*, 1998, **117**: 517~526.
- [47] Berger R, Henriksson E, Kautsky L and Malm T. Effects of filamentous algae and deposited matter on the survival of *Fucus vesiculosus* L. germlings in the Baltic Sea. *Aquat. Ecol.*, 2003, **37**(1): 1~11.
- [48] Chapman A S, Albrecht A S and Fletcher R L. Differential effects of sediments on survival and growth of *Fucus serratus* embryos (Fucales, Phaeophyceae). *J. Phycol.*, 2002, **38**: 894~903.
- [49] Worm B, Heike K and Sommer U. Algal propagules banks modify competition, consumer and resource control on Baltic rocky shores. *Oecologia*, 2001, **128**: 281~293.
- [50] Hoffmann A J, Santelices B. Banks of algal microscopic forms: hypotheses on their functioning and comparisons with seed banks. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1991, **79**: 185~194.
- [51] Reed D C, Anderson T W, Ebeling A W, et al. The role of reproductive synchrony in the colonization potential of kelp. *Ecology*, 1997, **78**: 2443~2457.
- [52] Lotze H K, Schramm W, Schories D, et al. Control of macroalgal blooms at early developmental states: *Pilayella littoralis* versus *Enteromorpha* spp. *Oecologia*, 1999, **119**: 46~54.
- [53] Burritt D J, Larkindale J and Hurd C L. Antioxidant metabolism in the intertidal red seaweed *Stictosiphonia arbuscula* following desiccation. *Planta*, 2002, **215**: 829~838.
- [54] Zou D and Gao K. Some physiological characteristics of intertidal macroalgae under emerged state under low tide. *Plant Physiol. Commun.*, 2003, **39**(6): 525~530.
- [55] Short F T and Neckles H A. The effects of global climate change on seagrasses. *Aqua. Bot.*, 1999, **63**: 169~196.

参考文献:

- [2] 邹定辉,高坤山. 高 CO₂ 浓度对大型海藻光合作用及有关过程的影响. *生态学报*, 2002, **22**(10): 1750~1757.
- [3] 杨宇峰,费修梗. 大型海藻对富营养化海水养殖区生物修复的研究与展望. *青岛海洋大学学报*, 2003, **33**(1): 53~57.
- [54] 邹定辉,高坤山. 低潮过程状态下潮间带海藻的某些光合生理特性. *植物生理学通讯*, 2003, **39**(5): 525~530.