

藻类生理学



大连工学院出版社

藻类生理学

Zhaolei Shenglixue

姚南瑞 编著

大连工学院出版社出版(大连凌水河)

长春市南关区南大印刷厂印刷

开本: 787×1092 1/32 印张: 11 3/16 字数: 250 000

1987年10月第1版 1987年10月第1次印刷

印数: 1—2 500

辽宁师范大学书稿出版编辑室供稿、发行

责任编辑: 穆杰 海川

责任校对: 侯和胜 刘欣

封面设计: 达野

统一书号: 13400·8 ISBN 7-5611-0003-5/Q·1

定价: 2.70元

前 言

本书系作者根据多年教学和工作实践并整理编译了大量国内外专著、文献编写而成。

海洋藻类是植物界中一个无论在形态、结构、生理和进化特点上相当庞杂的类群。虽然在植物生理学研究中过去也用过藻类(多半用的是单细胞藻)作为其研究对象,但作为分布在占地球面积四分之三的海洋中的藻类的生理却很少有人专门研究过。海洋藻类是海洋初级生产力的主要贡献者,其中大型底栖海藻(有很多是经济藻类)的生产力几乎与最富于生产力的陆地农作物相媲美。向海洋进军,开发和提高海洋的初级生产力,提高经济藻类的养殖水平,特别是怎样使我们的理论科学和我国当前已处于先进生产水平的藻类养殖业相适应,都要求我们能深入了解海洋植物的代谢特性,掌握其生命活动规律以及其与外界环境条件之间的关系。然而过去我们无论从国内或国外所能看到的,多半是属于藻类生物学或生态学方面的著作,有关藻类生理的论述(如Stewart 1974年的藻类生理生化, Lobban 等 1982 年在海藻生物学中有关生理学的论述),也多半是一些研究工作的评述。藻类生理学,应当包括哪些内容,它的系统究竟应当如何比较适当,至今尚无一本完整的藻类生理学的专著或教材。

本书主要侧重于一般生理学的介绍,但尽量避免与植物生理学的重复和力求突出藻类的特点。对于那些发生在高等植物中,而与藻类生理机制相距甚远的过程不在书内加以讨

论。藻类类群复杂，代谢特性往往在不同类群之间相差很大，本书没有专辟个别生理的栏目，只是有时以资料引用的方式，介绍了某一藻类的生理需求与特性。此外，还没有来得及将藻类的形态建成内容编写入内。

总之，作者编写这本书的目的是起着一个抛砖引玉的作用，提供给学术界的老前辈和同人讨论研究，以期引出具有更高学术水平的藻类生理学的著作来。我想这不仅对发展我国的水产科学，而且对于补充植物生理学领域的这一方面内容会起着一定的积极作用。

由于作者的资料和水平所限，书中内容难免有缺点、错误和不恰当之处，希读者批评指正。

作者

1986年12月

目 录

绪 论	(1)
第一节 海藻在发展国民经济中的意义	(1)
第二节 海藻科学在发展我国海藻工业 中的作用	(5)
第三节 藻类生理学研究的目的和任务	(7)
第一章 海洋植物生长的环境——海洋	(10)
第一节 海洋中的光	(10)
第二节 光射海区的温度	(22)
第三节 光射海区的化学物质	(26)
第四节 海洋植物居住的特殊环境—— 潮间带	(35)
第二章 藻类的糖类物质	(42)
第一节 海藻的结构多糖	(42)
第二节 海藻的特殊多糖	(48)
第三节 海藻的贮藏物质	(61)
第三章 海藻的渗透生理	(77)
第一节 海洋植物的水分关系	(77)
第二节 藻类抵抗渗透冲击及其生理 基础	(81)
第三节 干燥脱水对藻类的影响	(102)
第四节 藻类的渗透特性与生产	(105)

第四章 光合色素	(109)
第一节 各类海藻中的光合色素及其 对光合作用的意义	(109)
第二节 叶绿素类	(115)
第三节 类胡萝卜素	(127)
第四节 藻胆蛋白	(139)
第五节 色素组成与生长环境和生态 分布	(151)
第五章 藻类的光合作用	(160)
第一节 海藻的光合细胞器——质体	(160)
第二节 光反应和色素-蛋白复合物	(171)
第三节 海洋植物的碳代谢	(182)
第四节 藻类光合作用与外界条件	(201)
第六章 物质的运输	(229)
第一节 物质运输的结构基础	(230)
第二节 关于有机物运输的一般情况	(240)
第三节 在褐藻中运输的可能机制	(245)
第四节 运输的方向	(250)
第五节 影响运输的因子	(252)
第七章 藻类的营养	(255)
第一节 海洋植物营养的需要	(255)
第二节 藻类对营养的吸收	(267)
第三节 藻类对氮素的吸收和同化	(278)
第四节 藻类对营养限制的生理适应	(283)
第八章 藻类的生长	(288)
第一节 藻类的生长测量与培养技术	(288)
第二节 营养供给与生长	(300)

第三节	生长、贮藏和分泌与辐照和 营养供给的关系.....	(306)
第四节	温度与生长.....	(310)
第五节	海洋植物生长的季节变化.....	(312)
第六节	海洋初级生产力.....	(318)
书中藻名索引.....		(329)
参考书.....		(338)
引用文献.....		(340)
书中援引的杂志.....		(346)

绪 论

第一节 海藻在发展国民经济中的意义

我国海洋辽阔，具有渤海、黄海、东海、南海等广阔的海面，还有1万多公里的海岸线，藻类资源非常丰富。海藻在国民经济中占有重要地位，它能供给人类食用，为医药和工业提供原料等。海藻的传统用途就是食用，其中食用比较普遍的有紫菜、海带和裙带菜等。

在日本及我国，海藻是人们比较爱吃的食物，但西方国家一般没有食用海藻的习惯，而是将其作为动物饲料和肥料。如在欧洲很早就有用潮间带的墨角藻作为动物饲料的；在加拿大有用泡叶藻（*Ascophyllum*）作为牛的一种辅助饲料。如果在动物饲料中添加3~5%的海藻，可作为食品中矿物质和维生素的重要补充来源。在我国福建和广东两省也有利用马尾藻作为牲畜饲料和农业肥料的。

海藻还有重大的工业用途。在海藻的工业利用方面，可从海藻中提取无机盐和有机物。最早是用燃烧海藻的办法提取钠和钾盐。譬如在19世纪以前，将海藻作为钠的主要来源来制作肥皂和玻璃，后来由于化学工业，特别是碳酸钠化学生产的发展，这种做法已被废弃。从海藻灰中提取碘也是一种常见的做法。在北美太平洋沿岸大规模利用巨藻制造上述物质，还是1910年以后的事情。当然利用海藻提取物质必须考虑到收获、干燥、加工过程的成本和生产出来的物质价值是

否合算。现在对海藻的工业利用多半是集中在提取那些只有某些海藻才具有的物质，特别是有机物。

在海藻有机提取物中最重要的有红藻中的琼脂和卡拉胶及褐藻中的褐藻酸盐，这三种类型物质均存在于细胞壁中。分子结构与高等植物细胞壁中的纤维素分子类似，不同的是纤维素分子由单一的葡萄糖分子所构成。而这三种物质均由各种不同糖残基构成的多糖分子长链所组成。在不同种海藻中，或从同一植株的不同部位中，或在一年不同时间收获，胶的组成均会有所不同，因而产品的性质、商品价值也会有不同。

表1 海藻作为食品和在提取工业中的现代用途

产 品	价 值 10 ³ 美元/年	生产重量 10 ³ 吨/年	收获鲜重 10 ³ 吨/年
人类食品			
紫 菜	200	18	200
裙带菜	200	7	60
海 带	200	100	700
动物饲料			
泡 叶 藻	10	30	100
海 藻 提 取 物			
琼脂（石花菜、江篱）	40	6	150
卡拉胶（角叉菜、麒麟菜）	60	10	130
褐藻胶（巨藻、海带、泡叶藻）	65	15	400

1930年前琼脂是唯一大规模生产的海藻提取物。开始只是一种家庭手工业。通过将海藻水煮、冻结、化冻，将水从

琼脂中分离出来，此时一些可溶性杂质如无机盐和藻胆色素也随之分离出来，干燥之后即成商业中销售的琼脂。卡拉胶的提取开始也是将海藻在水中煮沸，不同的是用丙醇将卡拉胶沉淀出来。褐藻酸的提取比较麻烦，先将褐藻洗净、浸软，用碳酸钠进行消化，将滤过物缓慢地加入到一个氯化钙浓溶液中，得到一种纤维状的褐藻酸钙，再用稀盐酸处理转化为褐藻酸。然后再进行进一步的纯化和化学处理，最后的商品是一种粉末状的褐藻酸钠、钾或铵盐。

这三种提取物在低浓度时就可以形成凝胶，是许多工业产品中的原料和稳定剂。如某些食品加工(冰淇淋、蜜饯、干酪)和化妆品、皮革、造纸、纺织品、医药制造过程中常要用到它们。现代的润滑剂和粘着剂也含有褐藻酸盐，还可以用褐藻酸盐使啤酒澄清和增强泡沫。

另外，从海带中提取的甘露醇是一种重要的药品，甘露醇和烟酸合成的烟酸甘露醇酯可治疗高胆固醇、高血压和动脉硬化症，并对气管炎和哮喘也有较好的疗效。

综上所述，海藻的用途是很大的。然而在旧中国，海藻生产和利用都是非常有限的，少量的紫菜和海萝是通过原始清理礁石的方法来进行“生产”的，而海带与裙带菜则是通过“投石”法进行自然繁殖。结果，充其量只能增加野生海藻的生长，人工控制的因素不多。琼脂生产则是沿用传统的日本生产方法——熬胶、冻结、化冻、干燥的办法。生产出来的海藻及产品数量甚微，多少年来很难满足人民食用海藻的需要。因此大量的海藻和海藻产品必须从国外进口，如从印尼和其它东南亚国家输入麒麟菜和江篱，从日本输入海带，甚至从美国输入紫菜。每年差不多要进口10000吨海带，在某些年份甚至达到20000~30000吨。

新中国成立后我国的海藻养殖业和海藻加工业有了很大发展。现在每年可通过人工养殖生产一百万吨以上的鲜海藻，其中包括有海带、裙带菜、紫菜、麒麟菜和江篱等。另外每年还可以生产数千吨的海藻提取物，包括褐藻酸盐、琼脂、卡拉胶、甘露醇和碘等。虽然现在仍然还进口部分海藻和海藻制品，但现在已经能生产足够量的海藻来满足人民的需要，甚至还有一定数量的海带、裙带菜、紫菜以及海藻制品褐藻胶和甘露醇可以出口。

海藻除了供作食用、药用和工业原料外，还存在某些潜在发展的前景。人类文明当前面临着两个主要问题：一个是发展新能源，一个是如何利用废物，防止环境污染。水体中的微藻可将细菌氧化有机物时产生的无机营养吸收，并供给这个过程中所需的氧。因为我们知道海藻和陆生高等植物一样，也有叶绿素，能进行光合作用，即吸收透射到海洋中的日光能，将周围的无机物合成制造成有机物，放出氧气，使海水中的氧气得到补充。通过用海水稀释污水养殖某些产胶海藻，已经获得成功。这样，既生产了胶，又处理了污水。还有许多藻类(包括大小藻)有富集有毒金属离子的作用，是海水污染的重要监测者和净化者。在能源利用方面，有些形体巨大的海藻如巨藻，生长迅速，短时期内可以收获大量鲜体，通过细菌嫌气发酵，可以产生甲烷，作为燃料。

从以上叙述不难看出，不论是在其传统的利用方面，还是在利用海藻产品作为工业原料方面，或是近年来所发展起来的潜在利用的可能性，都显示出发展海藻的生产和利用将会在国民经济发展中发挥出越来越大的作用。

第二节 海藻科学在发展我国 海藻工业中的作用

凡是研究海藻的形态构造、生理机能、繁殖方式、系统发育、生态和分类等方面的科学称为海藻学 (Marine phycology)。过去我国海藻学是比较落后的，通过长期生产实践和科学实践，特别是解放后，由于党和政府的重视，海藻生产事业（包括人工养殖和加工、提取，广义可合称海藻工业）发展很快，促进了藻类生物学的发展，另一方面由于我国藻类研究工作的开展又大大地促进了海藻事业的发展。

我国的海带最早（1927）是从日本引进的，当时只在大连进行繁殖。过去一直是采用投石生产，以海底自然繁殖为主。原始的筏式养殖虽起源于日本，但后来在日本一直没有改进和大规模应用。我国现在已经建立了一套规范化的人工筏式的养殖制度，使海带的生产在很大程度上处于人工控制之下。在人工采苗、陶罐施肥、低温夏苗培育、合理密植方面都有一套成功的经验。至于裙带菜养殖现在也采用了类似海带的人工采苗，筏式养殖的方法，使产量得到很大的增长。在紫菜养殖方面从自然繁殖，洒石灰水增殖到能够人工培养丝状体进行半人工采苗和全人工采苗，使紫菜生产在高度人工控制条件下进行。其它如江篱、麒麟菜等的养殖研究也有很大的进展。现在我国在海藻养殖方面，特别是海带的生产已处于世界领先地位。我国海藻事业的发展和海藻科学的发展有着密切的联系，在这方面我国著名的藻类生物学家曾呈奎有着突出的贡献。

最明显的例证是对紫菜生活史的阐明，解决了过去弄不

清的紫菜夏季“消失”现象和秋季“重现”时产量事先无法估计的问题。中国200多年一直采用“清理礁石”的方法，而日本则采用“簍”式养殖和扔入柴枝的方法来增加紫菜生长的基质，而对于紫菜“种子”的来源则一无所知。从1952年开始的对中国甘紫菜生活史的研究，阐明了生长在贝壳和石灰基质上的丝状体是紫菜生活史中的一个必要阶段，而由此所产生的壳孢子则是生产紫菜叶状体的“种子”。进一步通过对紫菜生活史中各阶段生长对外界环境温度、光照等的要求的了解，掌握紫菜人工采苗的理论基础。

关于海藻分类学的研究也是更好利用海藻资源的必要理论基础，因为不同种对养殖条件的要求是不同的，同时其产品质量也不同。在1950年我国开始养殖紫菜时，发现所用的材料是属于几个相近种的混合。通过分类鉴定研究，发现条斑紫菜的生产性能要比甘紫菜和其它种紫菜更为优良，现在条斑紫菜已成为黄海区域紫菜养殖的当家种。而在中国东部海域坛紫菜则以其生长迅速而受到重视，现在它已成为南部长江河口外海域的唯一栽培种。

海藻工业的发展，特别是人工养殖离不开对海藻生理学和生态学研究。譬如海带的采孢子必须了解到孢子散放的最适条件，夏苗培育必须了解从配子体阶段发育到孢子体阶段所需的光照强度、光周期长短以及温度。在实践中已建立了一套夏苗管理制度，就是根据对于海带这个阶段生长发育的要求，既使配子体阶段顺利发育到孢子体，又使孢子体保持在1~3厘米，这对于保持幼苗健壮生长是十分重要的。我国所推行的一整套筏式养殖海带的方法，无疑是海带养殖业中的一场革命，使海带在养殖全过程中都在人的因素控制之下，补偿了自然环境对满足其生长、发育要求的不足。青岛水温

较高，对海带生长的自然条件不如大连，但由于青岛先采用了筏式养殖法，在1955和1956年产量都超过了自然条件好，但还采用传统投石方法的大连。筏式养殖方法的建立是有其理论知识为依据的。例如苗绳的长短、密植的程度、悬挂的深度以及施肥方法的改进，都是根据苗绳上生长的海带对光照、营养的要求来设置的。这些措施无一能离得开对海带生理需求的了解。在紫菜栽培中，由于它在自然条件下生长在潮间带，因此必须对将它安置在潮间带的什么地方作出选择，使紫菜对光照和在潮间带暴露时间的要求得到满足。

另外有关海藻遗传育种、生理和病理病害的研究无一不与海藻的人工养殖有密切的关系。此外，我国藻类科学工作者对藻类的化学加工、利用等方面也作了很多有意义的探讨。过去对褐藻酸一无所知，后来能利用野生马尾藻去提取，一直发展到能制订出一套从海带中提取褐藻酸的可行方案，并推动了海藻综合利用工厂的建立。

总之，我国海藻工业的每一步向前发展都离不开藻类科学的发展。而在藻类工业发展过程中，又不断提出新的理论和技术问题，进一步扩大了藻类科学工作者的研究领域。

第三节 藻类生理学研究的目的和任务

藻类生理学还没有作为一门学科完全从藻类学中分离出来，也没有从植物生理学中单独辟为一支。尽管我们对植物生命活动和生理过程(特别是光合作用)的研究，有许多是借助于用藻类(特别是单胞藻)作为实验材料，但植物生理学所研究的植物对象和服务目标则更多是高等植物及以此为基础

的农业生产。

前面已经谈到过为了搞好和提高藻类养殖水平必须对藻类生物学作深入的研究，方能寻找出可靠的增产途径，并能对其理论基础作出阐述。

藻类生理学作为藻类生物学中的一部分，虽然我们还没有找到一本完整的教科书，象研究高等植物那样，对它的全部生命活动、生理过程以及构成这些生理过程基础的生物物理和生物化学过程及其与环境条件之间的关系作出深入的了解，但是为了藻类生产的工厂化，为了进一步开发海洋资源，对藻类生理作深入全面的研究是刻不容缓的任务。另一方面，由于生物的统一性，藻类作为植物界中的一群（虽然是极其庞杂的一群），从总的方面看许多生理活动及其基础和高等植物中所发生的一切具有同一的规律，这就为我们在研究普通植物生理学基础上，进一步探讨和整理藻类生理提供了可能性。加以解放后我国藻类科学工作者和技术人员在实现我国藻类生产现代化过程中所提供的新鲜经验，以及近年来国际上关于藻类科学研究的进展，使我们有可能寻找那些涉及藻类生理的规律性问题，并予以整理和归纳形成一门比较完整的知识。这对于推动建立完整的藻类生理科学和对当前越来越引起人们注意的海洋开发工作（其中也包括对海洋植物资源的开发）会有一定的裨益。

所以说藻类生理学就是以藻类为对象，研究其生命活动规律的科学。具体说，也就是研究藻类体内所发生的各种生理过程（如水分关系、矿质营养、光合作用、物质运输和生长发育等）及其与外界环境条件的关系的科学。其任务则不仅限于阐明这些规律，而是能找出与藻类养殖、藻类资源开发和藻类产品加工等有关的理论基础，为提高和发展藻类工

业（藻类生产和加工的工厂化、现代化）服务。

但是由于我们前面已经提到过的各种原因，使许多藻类生理学的研究还处于宏观水平，尚不能和生态学的研究分开。藻类生理学所涉及到的领域也没有象在高等植物中那样全面，没有象对高等植物生理研究得那样深入到分子微观的水平。再加上作为“藻类”这个术语下所包括的植物是一群在形态结构、生理特点、进化程度、遗传特性上各异的、庞杂的植物类群，其生活史十分复杂，并各有其特点，且正常发育对环境条件有一定要求。这又使得藻类生理学在某些方面的研究与研究其形态结构、生长发育、生态特性的藻类生物学分不很清。我们力争处理好这几方面的关系，使这门在实践中成长起来的科学具有它本身的特色，为我国的水产事业和社会主义现代化建设服务。

第一章 海洋植物生长的环境——海洋

在讨论海洋植物的生理特性之前，首先应该对其生长环境有所了解。例如，海洋特别是其中能保证光合生物生活的那一层光射海区(Photic zone)有什么特点；海藻和海洋浮游藻类生活和生长的环境要素——光线、温度、营养物质以及其它的化学物质在海洋中的变化规律。另外，对于某些近海藻类来说还有一种特殊的环境条件，那就是随涨、落潮而出现周期性曝露和水浸的潮间带。潮间带具有和海洋与陆地不同的特色，环境因子极不恒定。它联合了陆地环境中温度的显著波动和供水可能受限制，与水生环境的辐射和营养物质供给变化多端的特点。同时还经常遭到浪击的物理伤害，成为地球上变化幅度最大的生境。这一章主要讨论海洋中各种与海藻生长有关的环境因子的变化，以及近海底栖藻类的特殊生活环境——潮间带的特点。从适应观点对海藻在生理、发育以及生态方面所表现出来的特点与需求得到合理的解释与深刻的理解。

第一节 海洋中的光

光在海洋植物生活中的作用一方面是供给光合作用的能量。就象陆生绿色植物一样，海藻可以通过光合色素吸收光