



当代
杰出青年
科学文库

论蓝藻水华的发生机制

——从生物进化、生物地球化学和生态学视点

谢 平 著

当代杰出青年科学文库

论蓝藻水华的发生机制

——从生物进化、生物地球化学和生态学视点

谢 平 著

科 学 出 版 社

北 京

内 容 简 介

本书是一部从生物进化、生物地球化学和生态学视点论述蓝藻水华发生机制的专著。全书共分为九章,第一章主要是从地球进化的历史角度来分析蓝藻对地球生命系统的贡献;第二章简要说明人类活动的历史过程对水体富营养化和藻类水华发生的影响;第三章到第六章主要是从生源要素(特别是磷)的地球化学的角度分析国际上流行的用于解释蓝藻水华发生机制的 N/P 比学说,这里涉及植物的光合作用与 pH 之间的关系,沉积物中磷的形态与释放及其控制因子等;第七章分析水体中两个主要的初级生产者——蓝藻和水生高等植物之间的相生相克关系;第八章介绍鱼类与蓝藻水华的关系,重点介绍利用鲢、鳙控制有毒蓝藻水华的生理生态学研究;第九章综述蓝藻水华的成因。

本书可供湖泊学、环境生物学、环境地球化学、水环境工程、藻类学、水产学、生态学、植物生理学等相关领域的研究人员和管理人员、大专院校师生参考。

图书在版编目(CIP)数据

论蓝藻水华的发生机制:从生物进化、生物地球化学和生态学视点/谢平著. —北京:科学出版社,2007

(当代杰出青年科学文库)

ISBN 978-7-03-019467-1

I. 论… II. 谢… III. 蓝藻纲-藻类水华-研究 IV. Q949.2

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2007)第 113812 号

责任编辑:韩学哲 彭克里 席 慧/责任校对:桂伟利

责任印制:钱玉芬/封面设计:陈 敬

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

北京佳信达艺术印刷有限公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2007 年 8 月第 一 版 开本:B5(720×1000)

2007 年 8 月第一次印刷 印张:13 1/4

印数:1—2 000 字数:246 000

定价:88.00 元

如有印装质量问题,我社负责调换

**A Review on the Causes of
Cyanobacterial Blooms from an
Evolutionary, Biogeochemical and
Ecological View of Point**

by

Xie Ping

Science Press, Beijing

本书的出版得到国家自然科学基金重点基金（编号 30530170）和华中农业大学讲座教授基金的联合资助。本书引用的许多研究主要得益于中国科学院知识创新重大工程项目“长江中下游地区湖泊富营养化的发生机制与控制对策研究”的资助。

前 言

离刘建康院士九十大寿的来临不足半年，我仓促地开始了本书的写作，几乎是日以继夜，马不停蹄；虽勉强完稿，但深感粗糙和不足，恳请读者谅解。我1989年4月从日本筑波大学生物系获得博士学位，选择了师从刘建康院士进行博士后研究，来到了中国科学院水生生物研究所淡水生态学研究室，当时潘金培先生任所长（后调任中国科学院南海海洋所所长），陈宜瑜先生任副所长（后任所长、中国科学院副院长，现为国家自然科学基金委主任），梁彦龄先生任淡水生态学研究室主任，刘建康先生是名誉所长。我当时所在的研究组是中国科学院东湖湖泊生态系统试验站，黄祥飞先生任站长。

自从来到水生所后，我就开始在东湖岸边做围隔试验，同蓝藻水华打上了交道，一晃就是十八个春秋。刘建康先生对东湖水华的发生和消逝现象一直十分关注，特别是极力推荐和支持利用鲢、鳙控制蓝藻水华的非生物操纵理论所表现出的坚定和执著令我十分敬佩，而且经常亲临围隔试验现场进行观察和指导，也给予了我在这个领域继续研究的动力。关于东湖蓝藻水华的消失原因，在20世纪80年代初期就开始与水生所进行合作研究的日本京都大学的三浦泰藏教授（已故）根据模型推测，主要是鲢、鳙的牧食压力的增大所致。我们的围隔试验证实了三浦先生的推测。我的第一本书《鲢、鳙与藻类水华控制》（科学出版社，2003年）就是在刘建康先生和已故的沈韞芬院士的建议下成稿的。由于社会公众对利用鲢、鳙控制有毒蓝藻的水产品安全问题十分关注，促使我们研究组于2003年开始研究蓝藻毒素在水生动物体内的累积与迁移规律，先后获得中国科学院知识创新工程方向性项目及国家自然科学基金重点基金的资助，这是第二本书《水生动物体内的微囊藻毒素及其对人类健康的潜在威胁》（科学出版社，2006年）出版的缘由。为了庆祝刘建康院士的九十寿辰促成了本书的撰写。可以说，这三本书都与刘建康院士有缘。

本书共分为九章，第一章主要是从地球进化的历史角度来分析蓝藻对地球生命系统的贡献；第二章简要说明人类活动的历史过程对水体富营养化和藻类水华发生的影响；从第三章到第六章主要是从生源要素（特别是磷）的地球化学的角度分析国际上流行的用于解释蓝藻水华发生机制的N/P比学说，这里涉及植物的光合作用与pH之间的关系，沉积物中磷的形态与释放及其控制因子等；第七章分析水体中两个主要的初级生产者——蓝藻和水生高等植物之间的相生相克关系；第八章介绍鱼类与蓝藻水华的关系，重点介绍利用鲢、鳙控制有毒蓝藻水华的生理生态学研究；最后一章——第九章综述蓝藻水华的成因。

其实，蓝藻水华问题仍然是一个世界性难题，迄今仍然无法准确预测，也未找到有效的根治办法（或许有，但治理成本让人无法接受）。本书并不是给出了一个解决的办法，而是从进化、地球化学和生态学的角度综合探讨蓝藻水华的发生机制，旨在为未来更深入的理论和技术研究提供基础。

以下几个方面提供了我撰写本书的知识背景。首先，我要感谢陈宜瑜院士在地质知识方面给我的启蒙和深刻影响，我多次提到陈院士当初对我说的话，十年后才明白，地质知识对现代生命科学和环境科学十分重要，它能使认知在时间和空间的尺度上扩展。虽然我在这个领域还是个门外汉，但它已给了我足够多的帮助。在陈宜瑜院士任中国科学院副院长期间，在资源环境局和生物局领导的大力支持下，我有幸与中国科学院南京地理与湖泊研究所的秦伯强研究员一道主持中国科学院知识创新重大工程项目“长江中下游地区湖泊富营养化的发生机制与控制对策研究”，使我能从南京地理与湖泊研究所的许多专家（如王苏民先生、陈伟民先生、秦伯强研究员、范成新研究员、杨向东研究员、杨桂山研究员、沈吉研究员、刘正文研究员、李世杰研究员、薛滨研究员、胡维平研究员、姜加虎研究员等）以及中国科学院生态环境研究中心的一些专家（如尹澄清研究员、王子健研究员、黄清辉博士等）身上学到了很多关于古湖沼、湖泊物理、湖泊地球化学、湖泊地理等方面的知识。从水生所的许多老一辈的科学家（如梁彦龄先生、黄祥飞先生、曹文宣院士、朱作言院士、已故的沈韞芬院士等）、同年代的科学家（如倪乐意研究员、吴振斌研究员、常剑波研究员、何舜平研究员、陈毅锋研究员、宋立荣研究员、李钟杰研究员、余育和研究员、解绶启研究员、王洪铸研究员、蔡庆华研究员、桂建芳研究员、王丁研究员、聂品研究员、胡征宇研究员、徐旭东研究员等）以及我的学生身上，我学到了生命科学相关领域的系统知识。我还要感谢杭州市环境保护科学研究院的虞左明高级工程师提供的钱塘江蓝藻的显微图片和蓝藻水华照片。

感谢华中农业大学的李忠云书记和张端品校长给予我机会兼任华中农业大学水产学院院长，使我有新的机会拓展自己的学术空间，在水环境和水产学科之间思考新的问题，寻求新的平衡点。

最后，我要感谢东湖生态站的同行（倪乐意研究员、徐军博士、陈隽博士、过龙根博士和曹特博士）以及华中农业大学水产学院的陈胜书记等为我分担了很多日常事务，使我在这段时间内能专心写作。感谢我的几位学生（张敏、杨洪、邓道贵和过龙根）提供未发表的数据。我的很多学生也参与了论文的校对，在此一并致谢。

谢 平

2007年5月1日于武汉

目 录

前言

第一章 蓝藻概述	1
一、蓝藻细胞的一般特征	2
二、地球生命系统起源与蓝藻作为最古老的光合产氧者的证据	7
三、蓝藻对地球生物圈形成的关键作用以及光系统的进化	14
四、蓝藻的非释氧光合作用和异养生活能力	21
五、蓝藻的光合色素	22
六、结语	28
第二章 人类活动、富营养化和藻类水华	30
一、自然界中的水资源和氮、磷循环	30
二、人类活动与富营养化	36
三、沉积物记录富营养化历程	39
四、富营养水体藻类水华频发	41
五、结语	48
第三章 蓝藻水华与 N/P 比学说	50
一、影响蓝藻生长的因子及形成水华的蓝藻	50
二、蓝藻的固氮作用	52
三、N/P 比学说	53
四、武汉东湖的富营养化与蓝藻水华	55
五、低 N/P 比是蓝藻水华发生的原因还是结果?	59
六、浅水湖泊营养水平对内源 P 负荷的波动影响	71
七、结语	75
第四章 浮游植物对无机碳的利用及对 pH 的影响	76
一、碳循环	76
二、溶解性无机碳的形态	77
三、长江流域水体中溶解性无机碳的优势形态	79
四、浮游植物对无机碳的利用及对 pH 的影响	81
五、浮游植物生物量/生产量与水体 pH 的相关关系	85
六、结语	87
第五章 沉积物中的磷及其释放	89
一、水系统中的含磷化合物	89
二、沉积物中磷的形态	92

三、土壤/沉积物中磷的固定·····	95
四、pH 对沉积物中磷释放影响的早期实验或野外研究 ·····	96
五、pH 和氧化还原电位对沉积物的磷吸附与解吸的影响 ·····	102
六、结语·····	104
第六章 Fe-P、Ca-P 和 Al-P 与沉积物中磷释放的关系 ·····	105
一、沉积物中磷释放速率与磷形态的关系·····	105
二、沉积物中 Fe-P/Ca-P 比与磷释放的关系 ·····	105
三、影响沉积物中 Fe-P/Ca-P 比变化的因素 ·····	107
四、富营养化对巢湖沉积物中 Fe-P、Ca-P 和 Al-P 含量的影响 ·····	108
五、富营养化对长江中下游湖泊沉积物中 Fe-P、Ca-P 和 Al-P 含量的 影响·····	109
六、水中铁的形态及沉积物中铁与磷的结合比例·····	112
七、结语·····	116
第七章 蓝藻与水生高等植物 ·····	117
一、蓝藻对水生高等植物的化感抑制作用·····	117
二、水生高等植物对蓝藻的化感抑制作用·····	122
三、水生植物对蓝藻的其他生态学影响·····	127
四、浅水湖泊中浊水和清水稳态之间的转换·····	130
五、结语·····	133
第八章 鱼类与蓝藻水华 ·····	135
一、蓝藻水华对自然水体中鱼类的影响·····	135
二、蓝藻水华的控制措施·····	136
三、鲢和鳙的自然分布与摄食特性·····	137
四、在太湖梅梁湾进行的利用鲢、鳙控制蓝藻水华的实验研究·····	140
五、为何鲢、鳙对有毒微囊藻水华抗性很强? ·····	150
六、结语·····	154
第九章 蓝藻水华的成因 ·····	156
一、食物网的复杂性与蓝藻水华的可预测性·····	156
二、水温对蓝藻水华形成的影响·····	159
三、蓝藻的光捕获特性及光能利用效率·····	161
四、pH 与蓝藻水华 ·····	164
五、微量元素与蓝藻水华·····	168
六、氮、磷与蓝藻水华·····	170
七、蓝藻与竞争者和牧食者之间的相互关系·····	173
八、结语·····	177
主要参考文献 ·····	179

Contents

Preface

Chapter 1	General introduction to cyanobacteria	1
1.	General features of cyanobacterial cells	2
2.	Origin of the life system on earth and evidences for cyanobacteria as the first oxygen producer	7
3.	The key role of cyanobacteria in the formation of biosphere on earth and the evolution of photosynthetic systems	14
4.	Anoxygenic photosynthesis and heterotrophic capability of cyanobacteria	21
5.	Photosynthetic pigments of cyanobacteria	22
6.	Concluding remarks	28
Chapter 2	Human activities, eutrophication and algal blooms	30
1.	Water resource and natural cycles of N and P	30
2.	Human activities and eutrophication	36
3.	Sediments record history of eutrophication	39
4.	Algal blooms frequently occur in eutrophic waters	41
5.	Concluding remarks	48
Chapter 3	Cyanobacterial blooms and N/P hypothesis	50
1.	Factors influencing cyanobacterial growth and blooms	50
2.	Nitrogen fixing by cyanobacteria	52
3.	N/P hypothesis	53
4.	Eutrophication and cyanobacterial blooms in Lake Donghu, Wuhan	55
5.	The low TN: TP ratio, a cause or a result of <i>Microcystis</i> blooms?	59
6.	Effects of trophic level on internal P loading in shallow lakes	71
7.	Concluding remarks	75
Chapter 4	Utilization of inorganic carbon by phytoplankton and the effects on pH	76
1.	Carbon cycle	76

2. Species of dissolved inorganic carbon	77
3. Dominant species of dissolved inorganic carbon in waterbodies of the Yangtze River	79
4. Utilization of inorganic carbon by phytoplankton and the effects on pH	81
5. Correlation between biomass/production of phytoplankton and pH in water	85
6. Concluding remarks	87
Chapter 5 Phosphorus in sediment and its release	89
1. Phosphorus compound in aquatic systems	89
2. Phosphorus species in sediment	92
3. Phosphorus fixing in soil/sediments	95
4. Early experimental or field studies on the effects of pH on phosphorus release from sediment	96
5. Effects of pH and redox potential on adsorption and desorption of phosphorus of the sediment	102
6. Concluding remarks	104
Chapter 6 The relation between Fe-P, Ca-P and Al-P, and phosphorus release from sediment	105
1. The relation between species and release rate of phosphorus from sediment	105
2. The relation between Fe-P/Ca-P ratio and phosphorus release rate from sediment	105
3. Factors influencing the Fe-P/Ca-P ratio in sediment	107
4. Effects of eutrophication on the contents of Fe-P, Ca-P and Al-P in sediment in Lake Chaohu	108
5. Effects of eutrophication on the contents of Fe-P, Ca-P and Al-P in sediment in lakes in the middle and lower reaches of the Yangtze River	109
6. Species of iron in water and the proportion of the iron-bound phosphorus in sediment	112
7. Concluding remarks	116
Chapter 7 The relation between cyanobacteria and macrophytes	117
1. Growth inhibition of macrophytes by the allelopathic compounds of cyanobacteria	117
2. Growth inhibition of cyanobacteria by the allelopathic	

	compounds of macrophytes	122
	3. Other ecological effects on cyanobacteria by macrophytes ...	127
	4. Shift between turbid and clear stable states in shallow lakes	130
	5. Concluding remarks	133
Chapter 8	The relation between fish and cyanobacteria	135
	1. Effects of cyanobacterial blooms on fish in natural waters ...	135
	2. Means of controlling cyanobacterial blooms	136
	3. Natural distribution of silver and bighead carps and their feeding habits	137
	4. The experimental study for the control of cyanobacterial blooms using silver and bighead carp in Meiliang Bay of Lake Taihu	140
	5. Why are silver and bighead carps quite resistant to toxic cyanobacterial blooms?	150
	6. Concluding remarks	154
Chapter 9	Causes for cyanobacterial blooms	156
	1. Complexity of food web and the predictability of cyanobacterial blooms	156
	2. Effects of water temperature on the occurrence of cyanobacterial blooms	159
	3. The adsorption properties of light by cyanobacteria and the efficiency of light utilization	161
	4. pH and cyanobacterial blooms	164
	5. Trace elements and cyanobacterial blooms	168
	6. N and P and cyanobacterial blooms	170
	7. The relation between cyanobacteria and competitors and herbivores	173
	8. Concluding remarks	177
References		179

第一章 蓝藻概述

蓝藻（或蓝细菌 cyanobacteria）是地球上最早出现的光合自养生物，它们利用水作为电子供体，利用太阳光能将 CO_2 还原成有机碳化合物，并释放出自由氧。蓝藻也曾被称为绿氧菌（chloroxybacteria）、蓝绿藻（blue-green algae）、蓝绿细菌（blue-green bacteria）和蓝藻植物（cyanophyte）等。蓝藻能生存于一些极端环境，譬如大多数蓝藻都是好氧的光合自养生物（aerobic photoautotrophs），但是在自然界中，一些蓝藻也能在完全黑暗的环境中长期存活，某些蓝藻还有进行异氧生长的独特能力（Fay 1965）。蓝藻的主要生境为淡水和海洋，它们能在咸水、咸淡水、淡水、冰冷或沸腾的泉水，以及其他微藻无法生存的环境中繁衍，譬如蓝藻常常是在岩石的裸露面和土壤中建立种群的先锋物种，它们通过一些特殊的机制〔如吸收紫外线辐射的外鞘色素（sheath pigment）〕增加其在相对暴露的陆地环境中的适应性（Mur et al. 1999），蓝藻具有在贫瘠的基质（如火山灰、沙漠、岩石）上生存的卓越能力（Dor and Danin 1996）。蓝藻能与其他动植物（如真菌、苔藓、羊齿类、裸子植物、被子植物等）形成共生关系，而内共生（endosymbiosis）被认为是真核生物叶绿体和线粒体的起源（Rai 1990, Douglas 1994）。蓝藻还是唯一可以进行生物固氮的藻类。

蓝藻对人类的有益和有害作用都很显著。它们是重要的初级生产者，并具有高营养价值。固氮蓝藻在维持全球土壤和水体肥力方面起着十分重要的作用（Rai 1990）。蓝藻在未来的食物生产和太阳能转化方面具有潜在的应用价值。但是，当湖泊、河流或水库（特别是作为饮用水源地）中蓝藻大量繁殖而形成水华时，给人类带来很大危害，这主要是因为一些产毒蓝藻的大量繁殖，如固氮的鱼腥藻（*Anabaena*）、束丝藻（*Aphanizomenon*）、拟柱胞藻（*Clindrospermopsis*）、胶刺藻（*Gloeotrichia*）和节球藻（*Nodularia*）；非固氮的微囊藻（*Microcystis*）、颤藻（*Oscillatoria*）和鞘丝藻（*Lyngbya*）等（Paerl et al. 2001）。一些毒素〔如微囊藻毒素（microcystin）〕通过饮用水（WHO 1998, Chorus and Bartram 1999, Carmichael et al. 2001）或被毒素污染的水产品进入人体，严重危害人类健康（Chen and Xie 2005a, b, Chen et al. 2005, Xie et al. 2005, 谢平 2006）。

为何在一些水体（特别是富营养型水体）中少数蓝藻一统天下，形成大量的表面水华？迄今为止，仍然难以给出一个确切的答案。由于任何现存的生物物种都会或多或少地留下历史的印迹（有些甚至在个体发育中），因此，对蓝藻在进化历史上的一些遗留特性的了解也许可为现生蓝藻的生态学行为提供认识基础。

一、蓝藻细胞的一般特征

1. 蓝藻细胞的结构特征

根据生物的细胞结构,生物界被分为两大类群:原核生物(prokaryote)和真核生物(eukaryote)。蓝藻、细菌、古细菌、放线菌、立克次氏体、螺旋体、支原体和衣原体等都属于原核生物。原核生物的细胞结构要比真核生物的细胞结构简单得多:核质与细胞质之间无核膜因而无成形的细胞核;细胞质内仅有核糖体而没有线粒体、高尔基体、内质网、溶酶体等细胞器;细胞内的单位膜系统除蓝细菌有类囊体外,一般都由细胞膜内褶而成,蓝细菌在类囊体内进行光合作用,其他光合细菌在细胞膜内褶的膜系统上进行光合作用;化能营养细菌则在细胞膜系统上进行能量代谢。

作为原核生物的蓝藻缺乏膜结构细胞器(membrane-bound organelle),即没有真正的细胞核、叶绿体或线粒体,但是它们的营养、放氧光合作用(oxygen-evolving photosynthesis)模式却与有核或真核藻类以及高等植物类似(Fay 1983),因此被认为是最简单的植物。蓝藻细胞遗传信息载体与其他原核细胞的遗传信息载体一样,是一个环状DNA分子,遗传信息量很大,可与高等植物相比。

2. 蓝藻的分类与系统学

早在1874年,Sachs以细胞的光合色素为主要特征建立了蓝藻纲(Cyanophyceae),1879年,Cohn建立了裂殖植物门(Schizophyta),所根据的特征是这类生物都是以二分裂(binary fission)为主要生殖方式,实际上这个门包括了细菌(bacteria)、蓝藻(cyanophyte)和酵母(yeast);1957年,Dougherty将生物分为原核生物和真核生物,至1961~1962年才弄清蓝藻的细胞学特征,确认它是原核生物,它的结构与细菌完全一致,因此把它作为细菌看待(Stanier et al. 1962)。1974年,在权威的《伯杰氏细菌鉴定手册》(Buchanan and Gibbons 1974)中正式列出了原核生物界(Kingdom Prokaryota),其中包括了蓝细菌门(Division Cyanobacteria)和细菌门(Division Bacteria)(毕列爵1990)。但是,蓝藻一向是作为植物的一个类群来对待的,以《国际植物命名法规》为依据命名,即使用典型的植物分类学方法,用形态学特征作为基础。而这种以形态学为主的分类方法用于细菌分类几乎是毫无可能的,但用细胞化学和生物化学却被证明是行之有效的。因此,有学者认为,“蓝藻”既不是典型的细菌也不是典型的藻类,实际上是细菌和绿色植物之间的连接者(Fay 1983)。

现在已鉴定的蓝藻约有2000种(Graham and Wilcox 2000)。蓝藻被归为藻类的蓝藻门(Cyanophyta),本门仅有1纲——蓝藻纲(Cyanophyceae)。蓝藻纲

包括 4 个目：色球藻目 (Chroococcales) [图 1-1 (A)]、颤藻目 (Oscillatoriales) [图 1-1 (B)]、念珠藻目 (Nostocales) (图 1-2) 和真枝藻目 (Stigonematales)，后三个目的藻类细胞彼此相连形成丝状群体，念珠藻目和真枝藻目形成厚壁孢子 (akinetes) 或异型胞 (heterocysts) (胡鸿均和魏印心 2006)。厚壁孢子被认为是一种休眠细胞，而异型胞与固氮有关，只有产生异型胞的蓝藻才产生厚壁孢子 (Graham and Wilcox 2000)。

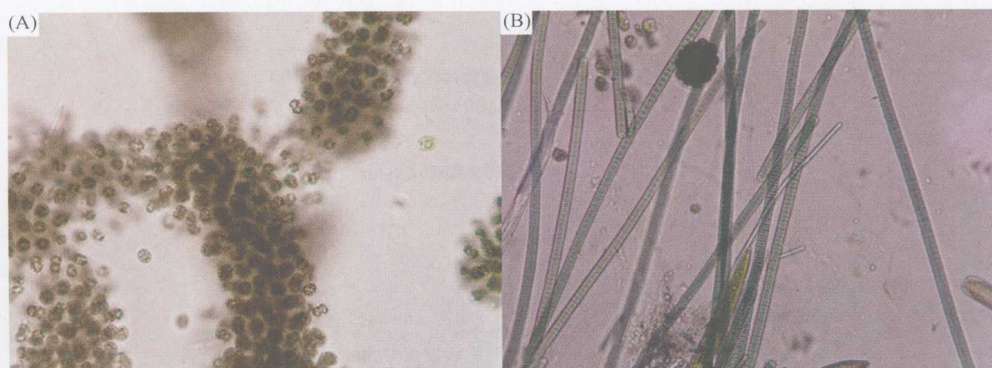


图 1-1 采自浙江钱塘江的水华蓝藻显微图片：微囊藻(A)和颤藻(B)(图片由虞左明博士提供)

Fig. 1-1 Microscopic photo of bloom-forming cyanobacteria from Qiantang River in Zhejiang Province: *Microcystis* (A) and *Oscillatoria* (B) (Photo by Dr. Zuoming Yu)



图 1-2 鱼腥藻图片 (图片由 Dr. Hans Paerl 提供)

Fig. 1-2 Photo of *Anabaena* (Photo by Dr. Hans Paerl)

分子系统学研究的发展使比较蓝藻和其他原核生物和真核生物的 DNA 序列成为可能。分子系统学的证据表明，蓝藻属于真细菌的一类。通过对 60 多种不同细菌的 16S rRNA 序列的研究而构建的宇宙生命进化树如图 1-3 所示，而一群

序列奇异的细菌——甲烷细菌可能是地球上最古老的生命，与细菌在同一进化分支上 (Woese 1987)。

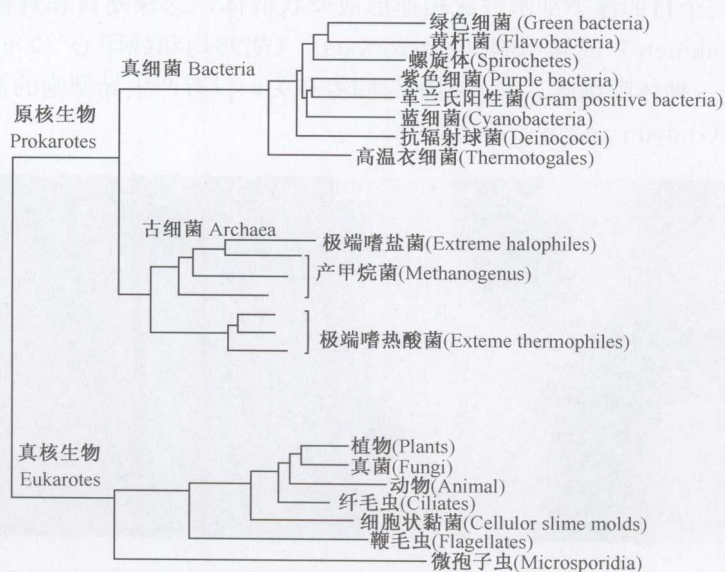


图 1-3 无根生命进化树，显示两个主要细胞生物类群——原核生物和真核生物之间的进化距离 (引自 Woese 1987)

Fig. 1-3 An unrooted tree showing the evolutionary distance between the two major groups of cellular organisms—prokaryote and eukaryote (Cited from Woese 1987)

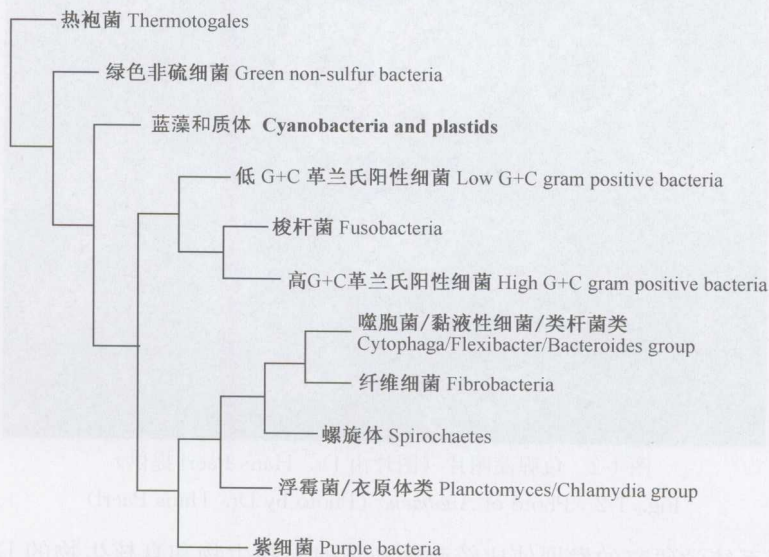


图 1-4 根据 16S rRNA 基因序列构建的系统树 (引自 Olsen et al. 1994)

Fig. 1-4 A phylogenetic tree inferred from 16S rRNA gene sequences (Cited from Olsen et al. 1994)

通过对 16S rRNA 基因序列的分析表明, 蓝藻是 11 个真细菌进化分支 (eu-bacterial clade) 上的一员 (图 1-4), 这也解释了为何蓝藻和其他细菌在细胞结构和生理特性上有许多相似之处 (Graham and Wilcox 2000)。

根据 16S rRNA 序列以及依赖于 DNA 的 RNA 聚合酶 (DNA-dependent RNA polymerase) (*rpoC*) 基因树的结果, 同时有叶绿素 a 和 b 的原绿藻并不是紧密相关, 没有与其他蓝藻分开; 而所有形成异型胞 (和厚壁孢子) 的蓝藻聚在一个分支上, 表明它们起源于共同的祖先, 同时它们在蓝藻的分化中相对较晚, 与化石证据也吻合 (Wilmotte 1994, Palenik and Swift 1996)。

蓝藻属于一种光能自养原核生物。原核的光能自养生物分为三类: 紫细菌 (purple bacteria)、绿细菌 (green bacteria) 和蓝细菌。蓝细菌进行产氧光合作用 (oxygenic photosynthesis), 而紫细菌和绿细菌进行不产氧光合作用 (anoxygenic photosynthesis)。蓝藻以水作为电子供体, 而紫细菌和绿细菌则是用一些还原态的分子 (如硫化氢、硫、氢和有机物) 作为电子供体 (刘志恒 2002)。

3. 蓝藻与真核藻类进化

根据化石和分子生物学证据推测, 最早的原核生物可追溯至 35 亿年前, 大约 20 多亿年前, 才出现最早的真核生物 (Knoll 1992)。从进化上看, 蓝藻是细菌和高等植物之间的纽带, 如真核藻类和植物的叶绿体 (chloroplast) 就起源于蓝藻 (Graham and Wilcox 2000)。近年, 流行用内共生理论解释藻类的起源

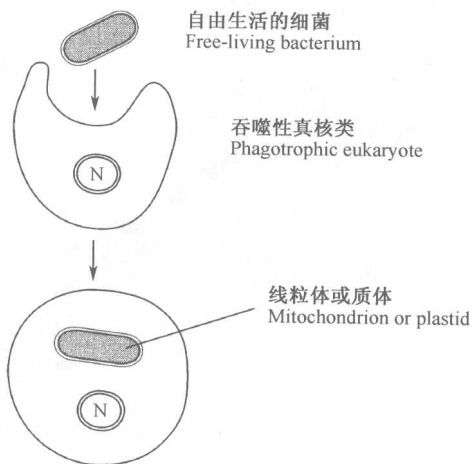


图 1-5 初级内共生过程的示意图: 一个自由生活的细菌被一个吞噬性真核细胞摄入, 最终转化成一个细胞器 (引自 Graham and Wilcox 2000)

Fig. 1-5 A diagrammatic representation of the process of primary endosymbiosis, in which a free-living bacterium is incorporated into a phagotrophic eukaryotic cell and eventually transformed into an organelle (Cited from Graham and Wilcox 2000)