

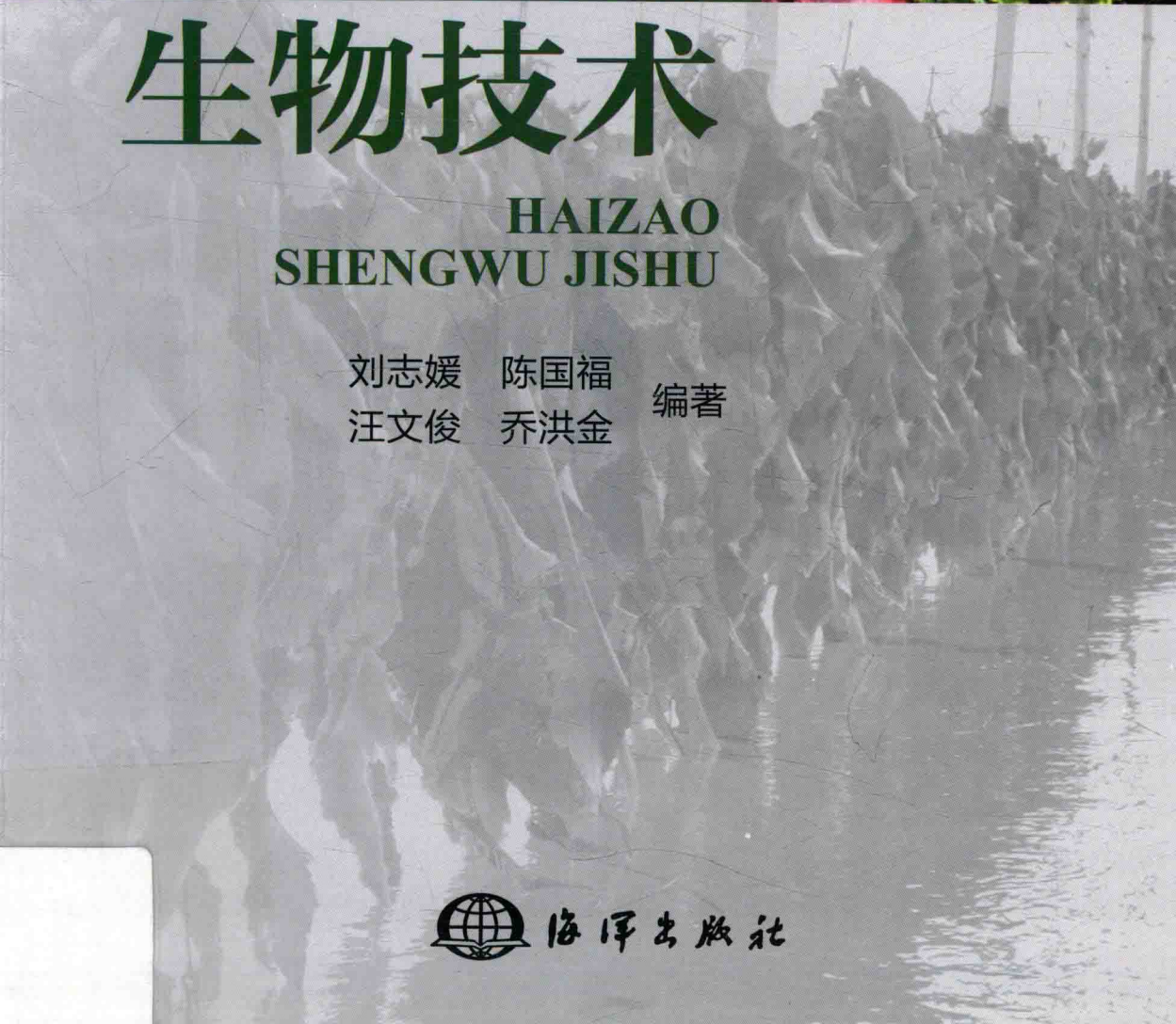
海藻 生物技术

HAIZAO
SHENGWU JISHU

刘志媛 陈国福 编著
汪文俊 乔洪金



海洋出版社



海藻生物技术

刘志媛 陈国福 汪文俊 乔洪金 编著

海洋出版社

2015年·北京

图书在版编目 (CIP) 数据

海藻生物技术/刘志媛等编著. —北京: 海洋出版社, 2015. 7

ISBN 978 - 7 - 5027 - 9208 - 4

I. ①海… II. ①刘… III. ①海藻 - 生物工程 IV. ①Q949. 2

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2015) 第 176002 号

责任编辑: 鹿 源

责任印制: 赵麟苏

海洋出版社 出版发行

<http://www.oceanpress.com.cn>

北京市海淀区大慧寺路 8 号 邮编: 100081

北京华正印刷有限公司印刷 新华书店发行所经销

2015 年 7 月第 1 版 2015 年 7 月北京第 1 次印刷

开本: 787mm × 1092mm 1/16 印张: 13. 75

字数: 348 千字 定价: 38. 00 元

发行部: 62132549 邮购部: 68038093 总编室: 62114335

海洋版图书印、装错误可随时退换

前 言

藻类 (algae) 是指一类没有真正的根、茎、叶分化, 具有叶绿素 a, 能进行光合作用的孢子植物。海藻 (marine algae) 是海洋里各种藻类的总称, 包括肉眼可见的大型藻类和显微镜下才能观察到的微型藻类。海藻是海洋中最古老的低等植物, 是海洋最主要的光合自养生物和最主要的初级生产力, 具有独特的系统演化地位和生态位功能, 是海洋科学研究领域不可或缺的一部分。

海藻类群和物种多样性十分丰富, 它们不仅是浮游动物和滤食性贝类及鱼类等的重要食源, 而且在全球气候调节和海洋环境修复中发挥重大的作用。海藻具有独特的生物学特征, 是植物系统学研究和逆境生理研究的重要材料。许多海藻营养丰富、口感鲜美, 被人们当做健康蔬菜广为食用。某些海藻还含有活性物质, 是重要的药源生物。另外, 海藻还是化工和新能源领域的重要原料。

我国海岸线长达 18 000 km, 涵盖热带、亚热带、温带至冷温带海域, 给各种藻类的繁衍栖息提供了适宜的条件。丰富的海藻资源为我国海藻资源利用和生物技术发展奠定了基础。本书介绍了海洋藻类的分类、生态分布、细胞和繁殖等基本生物学知识以及主要经济藻类的生物技术等内容。此外, 作者将多年积累的海藻生物学实验技术附于书后, 以供读者参考。

我们非常努力地认真地编写了《海藻生物技术》这本书, 但由于学识尚浅, 水平有限, 书中内容必有许多不妥之处, 恳请相关专家指正并提出宝贵意见。

编者

2014 年 10 月

目 录

第一章 海洋藻类概述	(1)
第一节 海藻的特点	(1)
第二节 海藻的细胞学特征	(2)
第三节 海藻的繁殖和生活史	(14)
第四节 海藻与海洋环境	(18)
第二章 蓝藻门 <i>Cyanophyta</i>	(24)
第一节 概述	(24)
第二节 分类及其代表种	(32)
第三节 生态分布和意义	(34)
第三章 红藻门 <i>Rhodophyta</i>	(37)
第一节 概述	(37)
第二节 分类及其代表种	(47)
第四章 褐藻门 <i>Phaeophyta</i>	(62)
第一节 概述	(62)
第二节 分类及其代表种	(70)
第五章 绿藻门 <i>Chlorophyta</i>	(88)
第一节 一般特征	(88)
第二节 分类及其代表种	(92)
第六章 微藻生物技术	(105)
第一节 微藻生物学基础	(105)
第二节 微藻种质的分离与保存技术	(115)
第三节 微藻的培养方式	(121)
第四节 微藻培养技术	(124)
第五节 微藻的商业化应用	(131)
第七章 大型海藻栽培技术	(143)
第一节 海藻栽培业现状与发展前景	(143)
第二节 海藻栽培原理与栽培技术	(146)
第三节 海带苗种繁育与栽培技术	(149)
第四节 裙带菜的苗种繁育与栽培技术	(157)
第五节 羊栖菜的栽培技术	(161)
第六节 紫菜的人工栽培	(164)
第七节 龙须菜的栽培	(173)

第八章 海藻生物实验技术	(179)
一、海藻标本的采集和制作	(179)
二、江蓠的常见种及其形态构造	(180)
三、麒麟菜的种类及其形态构造	(182)
四、褐藻常见种类的观察	(183)
五、微藻培养	(185)
六、微藻细胞密度测定	(187)
七、微藻的分离	(191)
八、藻类细胞叶绿体色素含量测定	(192)
九、自由水和束缚水含量的测定	(194)
十、植物组织水势的测定(小液流法)	(195)
十一、红藻琼脂的提取	(197)
十二、微藻总脂肪酸含量和脂肪酸组分的测定方法	(198)
十三、江篱细胞的诱变育种	(200)
十四、微藻基因组 DNA 的提取和质量检测	(200)
十五、微藻转录内间隔区的 PCR 扩增、克隆和分子系统进化分析	(202)
十六、微藻的全细胞荧光原位杂交鉴定	(203)
十七、有害微藻的等温扩增检测技术	(205)
参考文献	(207)
后记	(211)

第一章 海洋藻类概述

第一节 海藻的特点

海洋藻类是指生活在海洋中的一群最简单、最古老的低等植物，没有真正的根、茎、叶分化，具有叶绿素 a，能进行光合作用，营自养生活，具有简单生殖结构的无维管、无胚的植物。在此书中，藻类也包括了原核生物蓝藻（又称蓝细菌），虽然与藻类中其他类群相比，蓝藻在进化上更接近细菌。

海洋藻类形态多样，有单细胞个体、多细胞群体及丝状体、叶状体、管状体等；藻体大小差别较大，小到几微米，大到百米以上。

海洋藻类无真正的根、茎、叶的分化，整个藻体可由环境中直接吸收养分或交流物质，都可进行光合作用。虽然少数种类有表皮层、皮层和髓的分化，例如海带，高度分化的髓部丝体成为类似维管植物筛管那样的构造，并且也有输导营养物质的功能，但植物体无维管组织的分化，故不具有真正的根、茎、叶等器官。

海洋藻类繁殖器官简单，以单细胞的孢子或合子进行繁殖。藻类植物不开花结果，不产生种子，又称孢子植物。合子（或受精卵）直接萌发成丝状体或叶状体，而不在性器官中发育成多细胞的胚，因此，藻类植物亦称无胚植物。藻类生殖“器官”如为多细胞组成时，它的每个细胞都能生育，而生殖结构的周围没有不育细胞构成的保护层。

根据形态，一般可将海藻分为微型藻类和大型海藻两大类。微型藻类是指一类需借助显微镜才能看到的个体较小的藻类，多为单细胞，有的种类具有鞭毛，能在水中游动；其数目与种类很多，海中只要光线所到之处，均有其分布，是海洋食物链中基础的重要生产者。大型海藻则指肉眼可见的多细胞藻类，其构造比较复杂，形态多样。

根据生态习性，一般将漂浮水中的微细藻类统称为“浮游植物”，而在海边肉眼可见的大型海藻则称为“海藻”。

中国藻类学者根据藻类光合器的结构、光合色素的种类、细胞壁的结构和成分等将海洋藻类分为 12 个门：蓝藻门（Cyanophyta）、红藻门（Rhodophyta）、隐藻门（Cryptophyta）、黄藻门（Xanthophyta）、金藻门（Chrysophyta）、甲藻门（Pyrrophyta）、硅藻门（Bacillariophyta）、褐藻门（Phaeophyta）、原绿藻门（Prochlorophyta）、裸藻门（Euglenophyta）、绿藻门（Chlorophyta）、轮藻门（Charophyta）。虽然藻类学家们对藻类的分类持有不同见解，本书中的海洋藻类的系统分类将采用上述中国学者们提出来的分类方法。海洋藻类主要分属在除轮藻门以外的 11 个门中。

第二节 海藻的细胞学特征

一、细胞壁

细胞壁的结构及其所含成分是藻类分门的主要依据之一。

细胞壁是植物细胞特有的结构,具有保护和支持作用。除裸藻门、金藻门、隐藻门的绝大多数种类无植物性细胞壁外,绝大多数真核藻类具有细胞壁,但不同藻类细胞壁的化学成分和结构各不相同。无细胞壁的种类主要有三种类型:①藻体全裸露,表层不特化为周质体(Periplast,也叫表质),细胞可变形。②藻体表层特化成为坚韧有弹性的周质体,藻体形态较稳定。周质体表面平滑或具纵走条纹或具螺旋绕转的隆起,或附有硅质或钙质小板,有的硅质板上还有刺。③某些藻类还具特殊的细胞壁状的构造——囊壳。囊壳中常有钙或铁化合物的沉积,呈黄色、棕色甚至棕红色。囊壳的形状、开孔、附属物(如棘、刺、疣状突起等)在分类上,尤其在属、种的鉴定甚至分科鉴定上具有重要意义。

细胞壁作用主要是支持和保护其中的原生质体,同时可防止细胞吸涨而破裂。细胞壁含有许多具有生理活性的蛋白质,参与许多生命活动过程,如植物细胞的生长,物质的吸收、运输、分泌,细胞间的相互识别,细胞分化时的细胞壁分解等。藻类的细胞壁通常由两种成分组成:一种是纤维组分,用来形成细胞壁骨架;另一种是无定形组分,形成一层内部包埋有纤维组分的基质。

蓝藻主要成分为肽葡聚糖,与细菌类相同,均可被溶菌酶溶解。绝大多数蓝藻的细胞壁外均具有或厚或薄的胶质鞘,故蓝藻也称为黏藻。绿藻细胞壁主要成分是多糖,包括纤维素、果胶质和半纤维素。红藻和褐藻细胞壁由纤维素(内层)和藻胶(外层)内外两层构成,无定形黏液成分含量最高,其含有的多糖可用于商业开发;红藻细胞壁外层的胶质成分为琼胶、海萝胶和卡拉胶等;褐藻细胞壁外层含有几种不同的藻胶,主要是褐藻胶。硅藻含有二氧化硅的特化细胞壁,通常被称为“壳壁”,是由两个半瓣、似培养皿那样套合而成的,主要成分是果胶质和硅酸($\text{SiO}_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$),硅酸是主要成分(有的物种细胞壁含硅质成分的比重高达细胞重量的50%),其在壳壁上有规律地排列分布,成为硅藻分类的主要依据。金藻门中有细胞壁的物种的细胞壁主要由果胶质组成,其中有些物种还含有由钙质或硅质构成的、具有一定形状的“小片(球石粒)”(*coccolith*),这种小片是金藻物种分类的重要依据。黄藻门中的很多物种的细胞壁是由两个似“H”形的半瓣紧密合成的;细胞壁的主要成分是果胶化合物,有的物种的细胞壁含有少量的硅质和纤维素,只有少数物种的细胞壁含有大量纤维素。甲藻门物种的细胞壁结构比较复杂,细胞以纵分裂繁殖后代的甲藻物种的细胞壁纵分成两瓣,以横裂繁殖后代的甲藻物种的细胞壁则横分成上下两部分,通常把甲藻的细胞壁也称为“壳壁”,壳壁的主要成分是纤维素,并由其构成具有一定形态的“甲片”,由于不同物种的甲片具有固定的形态、数量和在细胞壁上有固定的排列顺序,因此,甲片的形态和在细胞壁上的排列顺序是甲藻分类的依据。

二、细胞核

真核藻类细胞核由核被膜、染色质、核仁和核基质构成，是细胞内合成 DNA 和 RNA 的主要部位。核膜由内外两层膜构成，固定了核的形态并把核与细胞质分隔，核膜上有核膜孔，是核内外物质运输的通道，功能性 RNA 与特异蛋白质结合形成复合体，由此孔运输到细胞质。核仁是由微丝区和颗粒区组成的无被膜结构，功能是进行核糖体与 RNA (rRNA) 的合成与加工。真核细胞染色质的主要成分是 DNA 和蛋白质，也含有少量 RNA，组成了线状结构。甲藻门物种的细胞核结构较特殊，核特别大，染色质呈念珠状排列，故称其为甲藻核或中核。核液为无定形的基质，其中存在多种酶类、无机盐和水等，核仁和染色质也都悬浮其中，核液提供了细胞核进行各种功能活动的有利的内环境。

细胞在分裂期，染色质凝聚成染色体，分裂间期又解聚成染色质。但甲藻门和裸藻门的藻类在分裂间期染色体也不解聚消失，核膜在分裂期也不消失，表现为介于原核和真核之间的状态，常称之为中核或间核。所以在分裂间期也容易观察到。

三、质体

质体是植物细胞特有的细胞器，分为叶绿体、有色质体与白色体。叶绿体是光合作用的细胞器，真核藻类均具有叶绿体，通常称为色素体。原核藻类的物种没有色素体，只有简单的片层膜分散在细胞质的外缘部分，光合色素（叶绿素 a、胡萝卜素、叶黄素、蓝藻蓝素及蓝藻红素）附在片层膜上，进行光合作用。白色体普遍存在于植物贮藏细胞中，不含色素，据其贮藏物质不同可分为三类：①贮藏淀粉的称为造粉体或淀粉体；②贮藏蛋白质的称为蛋白体；③贮藏脂类的称为造油体。质体都是从原质体发育形成的。

真核藻类各物种的叶绿体形态多样，如盘状、杯状、带状、星状、板状、片状、网状等，色素体在每个细胞中的数目因藻种类不同而异。如：大多数单细胞绿藻的细胞内只有一个大型轴生的杯状色素体；原始的褐藻和红藻也只有较大型轴生的星状色素体。

高等植物的叶绿体表面由外膜和内膜两层被膜构成，内部具有一个复杂的内膜系统，称为类囊体。其中一些类囊体膜紧密堆积，成为基粒，称为基粒类囊体，还有一些类囊体膜贯穿在基粒之间的基质中，称为基质类囊体。基质中有环状的 DNA，能编码自身部分蛋白质；具有核糖体，能合成自身的蛋白质。

与高等植物的叶绿体类似，真核藻类的色素体均有双层被膜。除红藻门和绿藻门的色素体外，其他真核藻类在色素体被膜的外面还包裹了 1 或 2 层叶绿体内质网膜。

与高等植物叶绿体不同的是，大多数藻类色素体是由不同数目的类囊体形成类似基粒的束或带，仅绿藻门和轮藻门的类囊体形成简单的基粒，红藻门则完全是单条类囊体散布在细胞质。

根据光合器膜的外面是否有内质网膜以及内部的类囊体的排列情况，真核藻类的光合器可以分为 5 个类型（图 1-1）。

红藻和绿藻的叶绿体具有两层被膜，叶绿体外不具有叶绿体内质网膜。叶绿体进化假说如下所述：具有吞噬功能的原生动物将一个蓝藻吞入食物泡内，蓝藻没有被当做食物消

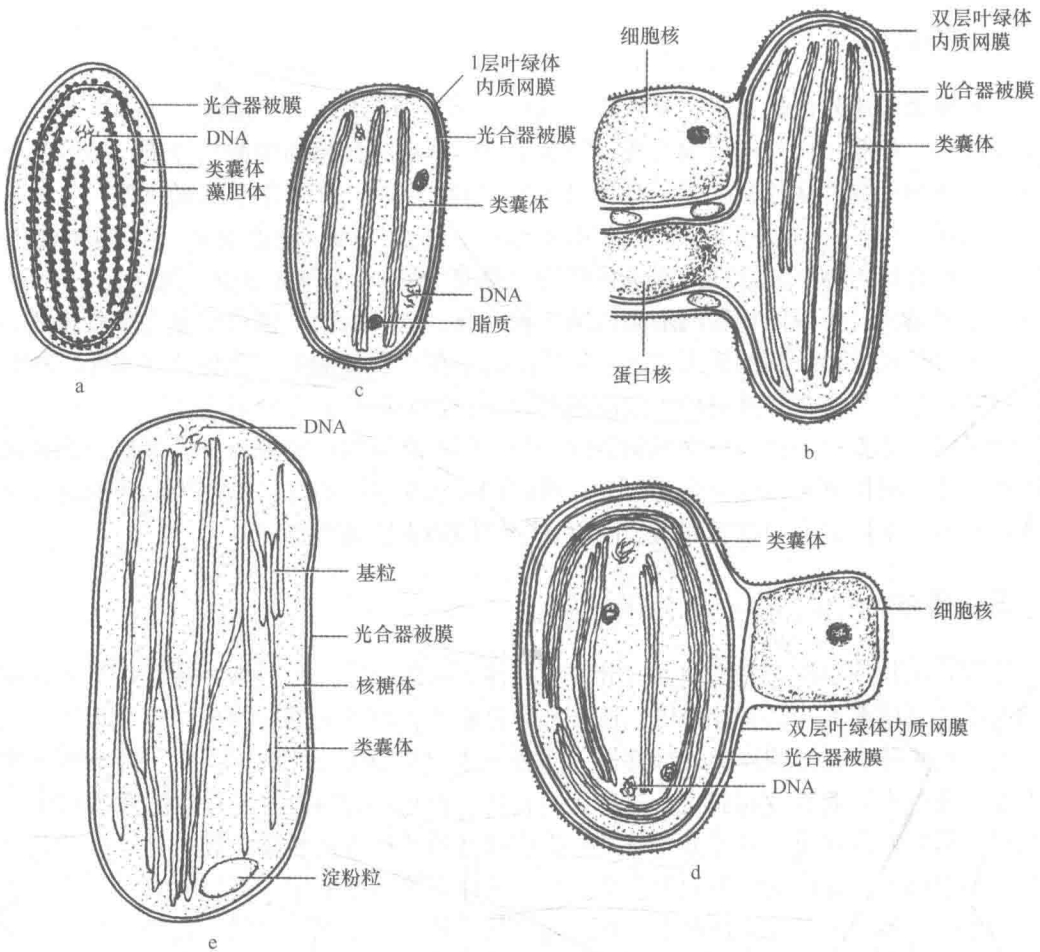


图 1-1 真核藻类色素的结构 (自 Lee, 2012)

- a. 类囊体呈单条不形成束，不具叶绿体内质网膜（红藻门）；
- b. 每 2 条类囊体形成 1 束，具双层叶绿体内质网膜（隐藻门）；
- c. 每 3 条类囊体形成 1 束，具 1 层叶绿体内质网膜（甲藻门、裸藻门）；
- d. 每 3 条类囊体形成 1 束，具双层叶绿体内质网膜（金藻门、硅藻门、黄藻门、褐藻门）；
- e. 每 2~6 条类囊体形成 1 束，或为简单基粒，无叶绿体内质网膜（绿藻门）

化掉，反而作为该原生动物体内的内共生体存活下来。这一事件对双方都有利，原生动物可以从内共生的藻类中获得一些光合作用的产物，而蓝藻则可获得一个具有保护作用的稳定环境。通过进化，内共生蓝藻失去细胞壁，这使得寄主与内共生体之间化合物的转移更加便利。具吞噬功能的寄主的食物泡膜成为叶绿体被膜的外膜，蓝藻共生体的质膜成为叶绿体被膜的内膜（图 1-2）。

甲藻门和裸藻门具有单层膜的叶绿体内质网。当一个来自真核藻类的叶绿体被具吞噬功能的裸藻或甲藻吞入食物泡中时，叶绿体内质网得以形成（图 1-3）。通常，细胞会消化掉叶绿体以作为食物原料。但在某些情况下，叶绿体作为一个内共生体存活在寄主的细

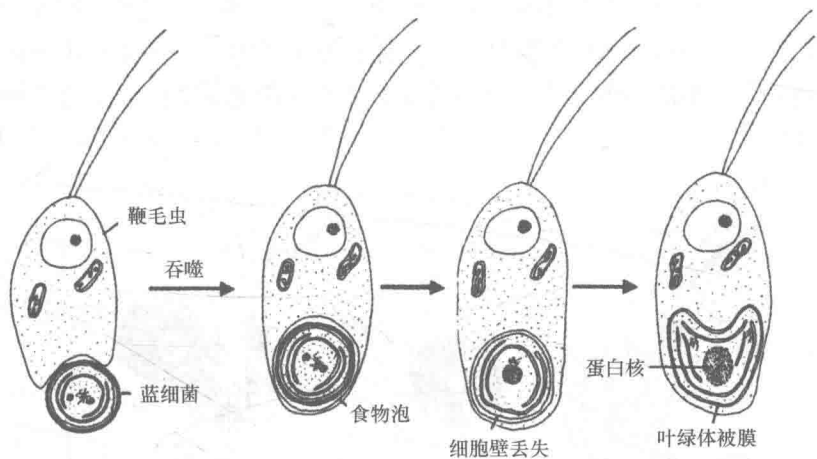


图 1-2 叶绿体内共生起源示意图 (自 Lee, 2012)

胞质中。寄主借由内共生的叶绿体中获得光合作用的产物而从两者联合中受益，而内共生的叶绿体因宿主液泡的酸性环境中高浓度的 CO_2 而受益。最终，宿主的食物泡膜变成环绕叶绿体的单层叶绿体内质网膜。裸藻的色素体可能是通过捕获绿藻的叶绿体进化而成的。甲藻的色素体可能源于内共生的红藻的叶绿体。

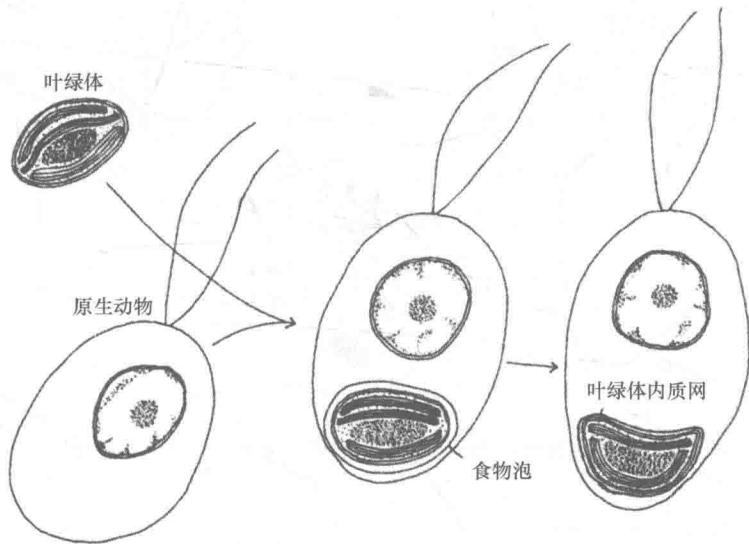


图 1-3 叶绿体单层内质网膜的进化示意图 (自 Lee, 2012)

金藻门、硅藻门、黄藻门、褐藻门和隐藻门具有双层的叶绿体内质网膜，内质网膜的内膜环绕住叶绿体被膜，而内质网膜的外膜与核膜的外膜相连，外膜的外表面含有核糖体。含有双层叶绿体内质网膜的藻类也是在具有吞噬功能的原生动物将某个真核藻类吞入食物泡时，通过二次内共生进化而来的（图 1-4）。被吞噬的光合作用藻类没有被原生动物消化掉，而是作为原生动物食物泡中的内共生体保留下来。食物胞膜最终与原生动物宿

主的内质网相融合，导致核糖体出现在该膜的外表面，该膜即变成叶绿体内质网的外膜。通过进化，ATP 产物和内共生线粒体的其他功能被原动物宿主的线粒体所接替，内共生体的线粒体遗失。寄主的核也接替了内共生体的某些遗传调控功能，降低了内共生体的核的大小和功能。

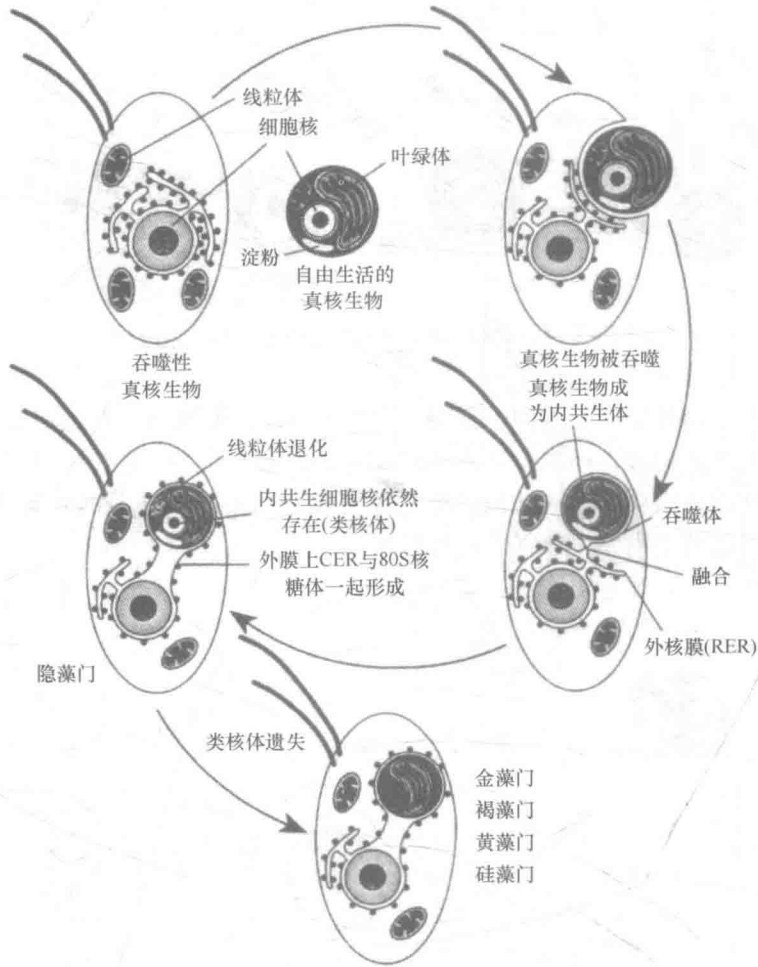


图 1-4 叶绿体双层内质网膜的进化示意图 (自 Lee, 2012)

淀粉核是叶绿体内的分化区域，其密度高于周围间质。淀粉核通常与储存产物有关，淀粉核含有 1，5 - 二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶。在叶绿体和类囊体之间还含有小的（直径 30 ~ 100 nm）球状脂滴，这些脂滴是叶绿体内的脂质储存库。

四、线粒体

线粒体是细胞呼吸和能量代谢的中心，含有细胞呼吸所需要的各种酶和电子传递载体。具内外两层膜，内膜向内折入形成嵴，内膜上分布有许多带柄的球状小体——基粒。细胞呼吸中的电子传递过程发生在内膜表面，而基粒是 ATP 合成场所。

线粒体基质中还含有环状的 DNA 分子和核糖体。DNA 能指导自身部分蛋白质的合成,所合成的蛋白质约占线粒体蛋白质的 10%。线粒体和细菌大小相似,二者的 DNA 分子都是环状的,核糖体都比真核细胞细胞质中的核糖体小,都是 70S 核糖体。细菌无线粒体,它的呼吸酶位于表面膜上。由此有些学者推测真核细胞中的线粒体可能是由侵入或被真核细胞祖先吞入的细菌演变而来的。

五、内质网

内质网是细胞质内由膜组成的一系列片状的囊腔和管状的腔,彼此相通,与质膜和外核膜相连,主要功能是参与蛋白质和脂质的合成、加工、包装及运输。内质网分为光面型与糙面型两种类型。糙面内质网膜上附有颗粒状的核糖体,功能是合成并运输蛋白。光面型内质网上没有核糖体颗粒,在脂类代谢活跃的细胞中比较发达。光面型与糙面型内质网是相通的,因此管腔中的蛋白质和脂类能够相遇而产生脂蛋白。管腔中的各种分泌物质都逐步被运送到光面内质网,并被内质网膜围裹,然后,从内质网上断开,从而成小泡,移向高尔基体,由高尔基体加工、排放。

六、微体

微体是一类单层膜包围的球形细胞器,每种都有特定的代谢功能。过氧化物酶体和乙醛酸循环体是两个主要的微体。

过氧化物酶体含有过氧化氢酶,功能是去除有机物中的氢,这个反应过程消耗氧气。它存在于光合作用的细胞中,与叶绿体、线粒体共同参与光呼吸过程。还将细胞在代谢活动中产生的对细胞有毒的过氧化氢分解成水和氧气。乙醛酸循环体是另一种微体,含有乙醛酸循环酶系,这些酶有助于将储存的脂肪转化为糖,为植物生长提供能量。因为这两种微体都进行氧化反应,所以有人认为它们是由被线粒体取代的原始呼吸细胞器进化而来的。

七、液泡

植物成熟细胞中具有大的中央液泡。液泡所含主要成分是水 and 代谢产物,如糖类、脂质、蛋白质、有机酸和无机盐等。其主要功能是调节细胞的水势,也是养料和代谢物的贮存场所,还有从细胞中移除废物的功能。

藻类细胞利用液泡的溶质势调节细胞水势,以适应介质中盐度的变化。在金藻中,当细胞外溶液质浓度超过 0.075 个标准渗透压时,细胞内异红藻糖的含量就与外部渗透压成正比;当外部溶液溶质浓度低于细胞内溶质溶度时,细胞则通过收缩泡排出胞内水分,保持细胞中水分平衡。

八、鞭毛和眼点

鞭毛是细胞表面伸出的、能运动的“器官”。除红藻门外,各门真核藻类的运动型营养体或生殖细胞(卵和不动精子除外)都持有这种器官。随着鞭毛从基部到顶端不断进行

波浪式运动，使藻体和生殖细胞在水中游动。

鞭毛典型结构为（9 + 2）型模式，由 2 个中央微管和 9 个围绕的二联体微管组成，外层围绕着质膜，细胞质填充其间。中心一对微管由中央鞘包裹着；外围环绕的 9 组二联体微管，以两两连接在一起的微管 A 和 B 组成（图 1-5 a）。中心配对微管为单微管，每一根中央微管由 13 根微管蛋白聚合成的原纤丝组成。而外周微管则为双微管，两根微管相互嵌合，有 3 条公用的原纤丝，所以微管 A 含有 13 根原纤丝，微管 B 含有 14 根原纤丝（图 1-5 b）。从微管 A 以一定间隔伸出二联臂，因其含有动力蛋白，也称力臂，动力蛋白具有 ATP 酶活性，可水解 ATP 以提供鞭毛运动所需能量。二联体与中央鞘以轮辐相接触。运动时，轮辐沿中央移位，令相邻微管二联体相对滑动，从而使鞭毛局部向一侧弯曲，产生波浪式运动。

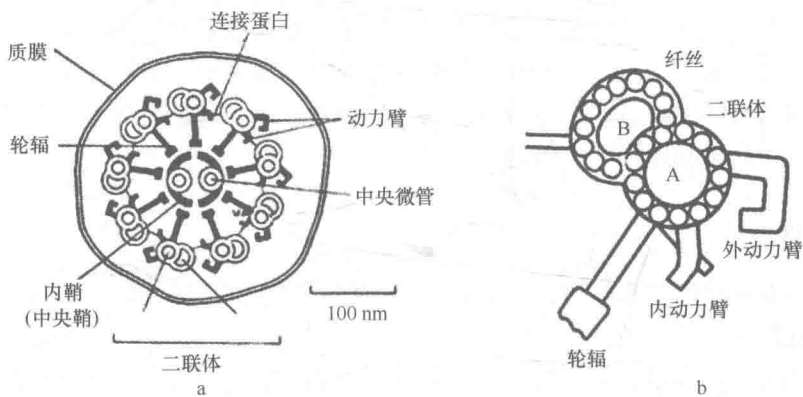


图 1-5 衣藻属鞭毛（9 + 2）型结构模式横切

中心纲硅藻精子的鞭毛只有外围两两相连的 A、B 微管，没有中央微管，为 9 + 0 式结构；金藻的附着鞭毛有 3 层质膜，没有中央微管，外围微管消失，仅保留着 6 ~ 7 根 B 管，为 6 ~ 7 + 0 结构。

不同藻类物种鞭毛类型、数量和着生的位置均不同（图 1-6），也是藻类分类的重要依据之一。根据鞭毛表面有无附属物，通常将其分为“尾鞭型”和“茸鞭型”，前者鞭毛表面光滑，后者鞭毛表面有许多横生的纤细茸毛。此外，还有的鞭毛表面既有茸毛，又有小鳞片。鞭毛丝在鞭毛上单向排列的称为“单茸鞭型”，双向排列的称为“双茸鞭型”。不同物种鞭毛的着生方式也有差异，如果鞭毛长度相同，则被称为“等鞭毛”；如果长度不同，则被称为“不等鞭毛”；如果它们在细胞的一端形成一个环，则被称为“轮生鞭毛”；“异鞭毛类”则指兼具有茸毛状鞭毛和平滑鞭毛的生物。

鞭毛结构在进化中高度保守，衣藻的鞭毛与哺乳动物细胞，包括人类的精子及某些上皮细胞的鞭毛（或纤毛，一种短的鞭毛）很相似。衣藻的鞭毛是研究鞭毛结构的模型。一是因为衣藻易于培养，且鞭毛能通过 pH 刺激或搅拌从细胞上分离下来；另一个原因是由于鞭毛不是细胞生存所必需的，通过分离细胞得到影响鞭毛形成的突变体相对比较容易。

眼点是真核藻类游动细胞（或个体）的光感受器，多为圆形或椭圆形，在质体内或质体外的细胞质中，是由许多含有橘红色胡萝卜素的类嗜饿脂滴组成的。

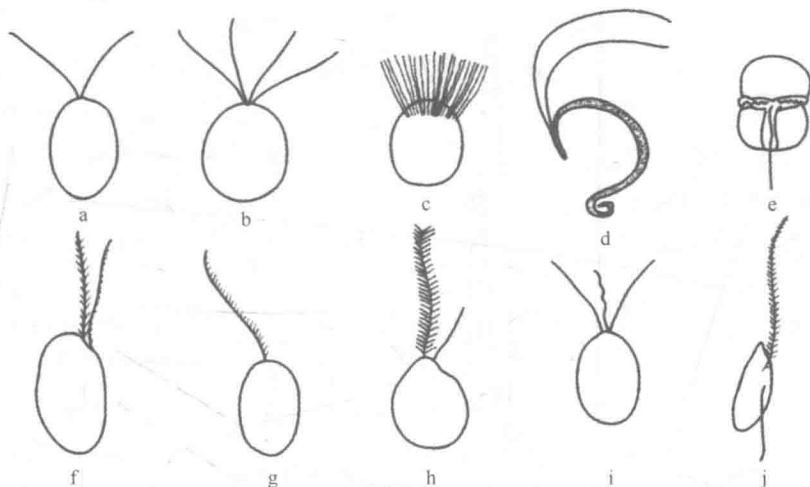


图 1-6 真核藻类鞭毛的数目、着生位置和类型 (自周云龙, 2011)

- a~c. 绿藻门 (2 条, 4 条, 等长, 顶生, 尾鞭型鞭毛或多条亚顶生);
 d. 轮藻门 (精子具 2 条等长、亚顶生、尾鞭型鞭毛);
 e. 甲藻门 (横沟中 1 条茸鞭型鞭毛, 纵沟中 1 条尾鞭型鞭毛);
 f. 隐藻门 (2 条鞭毛自口沟伸出, 茸鞭型, 但有 1 条仅具 1 列茸毛);
 g. 裸藻门 (具 1 条仅有一侧茸毛的茸鞭型鞭毛);
 h. 金藻门和黄藻门 (2 条顶生不等长鞭毛, 1 条长的为茸鞭型, 一条短的为尾鞭型);
 i. 金藻门 (3 条鞭毛, 中间 1 条为附着鞭毛);
 j. 褐藻门 (游动孢子具 2 条侧生不等长鞭毛, 长的为茸鞭型, 短的为尾鞭型)

九、光合色素

光合色素是一类含有能吸收可见光谱中特定波长的化学基团, 即发色团的分子。各种藻类所含色素有数十种之多, 按化学结构可分为三大类: 叶绿素类、类胡萝卜素类和藻胆素类。按功能分为两大类: 反应中心色素和聚光色素 (天线色素)。

(一) 光合色素类型

1. 叶绿素类

叶绿素是植物进行光合作用的主要色素, 是一类含脂的色素家族, 位于类囊体膜上。叶绿素吸收光谱为红橙光区 (640 ~ 660 nm) 和蓝紫光区 (430 ~ 450 nm) (图 1-7), 反射绿光, 所以叶绿素呈现绿色, 它在光合作用的光吸收中起核心作用。叶绿素化学性质不很稳定, 光、酸、碱、氧、氧化剂等都会使其分解。酸性条件下, 叶绿素分子很容易失去卟啉环中的镁成为去镁叶绿素。叶绿素有造血、提供维生素、解毒、抗病等多种用途。

叶绿素由一个卟啉环的头部和一条叶醇链的尾部组成, 头部的卟啉环类似于血红蛋白, 但它含有一个镁原子而不是铁原子, 是一种双羧酸的酯。其中一个羧基为甲醇所酯化, 另一个羧基为叶绿醇所酯化 (图 1-8)。叶绿素类不溶于水和石油醚, 但溶于乙醇、乙醚、苯及丙酮。藻类含有 4 种类型的叶绿素: a, b, c (c1 和 c2) 及 d。

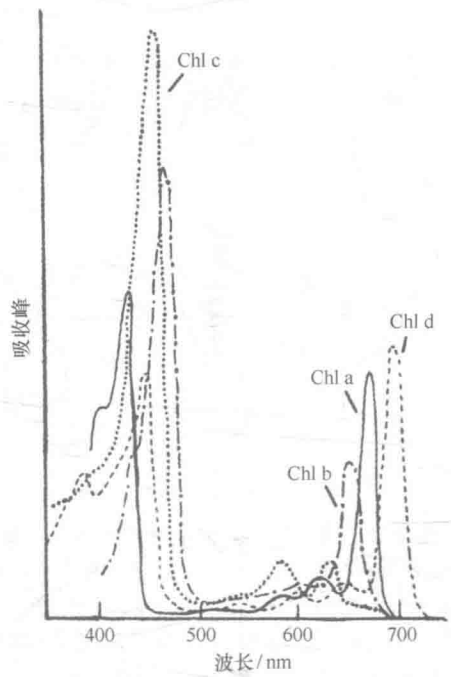


图 1-7 叶绿素吸收光谱 (自 Lee, 2012)

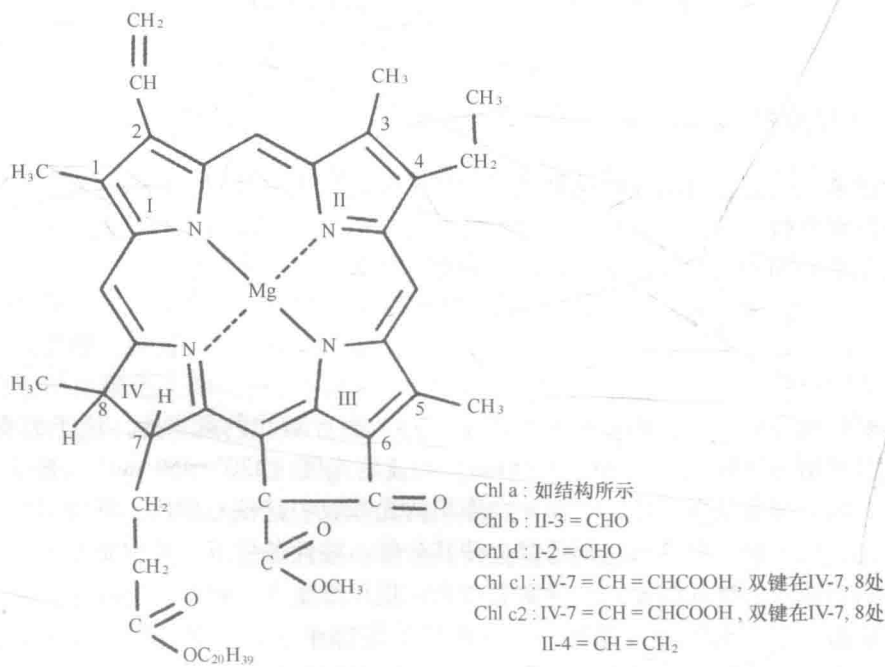


图 1-8 叶绿素结构 (引自 Meeks, 1974)

叶绿素 a 存在于所有光合藻类中,呈蓝绿色,是主要的光合色素,是进行光反应的光合系统中的光受体。该色素在体外有两个主要的吸收峰,一个位于 663 nm 的红光区,另一个位于 430 nm 的蓝紫光区。

叶绿素 b 存在于裸藻门和绿藻门中,呈黄绿色。其功能是在光合作用过程中作为捕光色素,将吸收的光能传递给叶绿素 a。在体外,叶绿素 b 在丙酮或甲醇中有两个主要的吸收峰,一个位于 645 nm,另一个位于 435 nm。叶绿素 a 与叶绿素 b 的比例在 2:1~3:1 之间变化。

叶绿素 c 存在于甲藻门、隐藻门及大多数不等鞭毛藻中(如硅藻、甲藻、褐藻)。叶绿素 c 有两个不同的光谱成分——叶绿素 c1 及 c2。叶绿素 c2 性质较稳定,叶绿素 c1 在甲藻门和隐藻门中缺失。叶绿素 a 与叶绿素 c 的比例为 1.2:2~5.5:1。叶绿素 c 的功能可能是作为光系统 II 的辅助色素。在体外,叶绿素 c1 中在 634 nm、583 nm 及 440 nm 处有主要的吸收峰,而叶绿素 c2 在 635 nm、586 nm 及 452 nm 处有吸收峰。

叶绿素 d 存在于某些蓝细菌中。它在 696nm、456 nm 和 400 nm 处有 3 个主要吸收峰。

2. 类胡萝卜素类

包括胡萝卜素(橙色)和叶黄素(黄色),通常存在于质体内,但在某些情况下,也可能存在于质体外。含有共轭双键,为脂溶性化合物,可溶于乙醇、苯及丙酮,但不溶于水。类胡萝卜素主要吸收蓝紫光(420~480 nm),而不吸收红橙光,在光能吸收中起着较小的作用,但是光吸收复合体的主要组成部分,并且在保护光合器官、防止氧化损伤方面具有不可取代的作用。实验表明,类胡萝卜素分子能够吸收三线态叶绿素分子的能量,从而阻止单线态氧的生成,防止光照伤害叶绿素。藻类能合成许多结构不同的类胡萝卜素。

胡萝卜素是不饱和的碳氢化合物,分子式是 $C_{40}H_{56}$,是由 8 个异戊二烯单位组成的一种四萜,含有一系列的共轭双键(图 1-9)。它有 3 种同分异构体: α -、 β -及 γ -胡萝卜素,在一些真核藻类中还含有番茄红素和 ξ -胡萝卜素等。 β -胡萝卜素在藻类植物中的含量最多,其在动物体内经水解后转变为维生素 A。

叶黄素是胡萝卜素的氧化衍生物,是由胡萝卜素衍生的醇类,分子式是 $C_{40}H_{56}O_2$ (图 1-9)。自然界存在大量不同的叶黄素,绿藻中的叶黄素与高等植物中的最相近。岩藻黄素是金褐色藻类(如金藻门、硅藻门和褐藻门等)中主要的叶黄素,细胞中高水平的岩藻黄素使得这些藻类呈现特征性的褐色或金褐色。

3. 藻胆蛋白

藻胆蛋白为水溶性蓝色或红色,位于类囊体上(蓝藻门、红藻门)或类囊体内部(隐藻门),是一种色素蛋白。其中辅基(非蛋白部分,发色团)是一个四吡咯环,称为藻胆素(bile pigment),辅基通过共价键与对应的脱辅基蛋白(分子中的蛋白部分)紧密结合。因为色素非常难从脱辅基蛋白中分离(用强酸水解时,才能将它们分开),所以使用了藻胆蛋白一词。藻胆素的化学结构与叶绿素有相似的地方,如果叶绿素,把 4 个吡咯环伸直,脱去镁原子,形成一个有 4 个吡咯环的直链共轭系统,这就是藻胆素生色团的基本结构(图 1-10)。藻蓝蛋白是藻红蛋白的氧化产物。一个藻蓝素分子中可能至少有 8 个辅基。