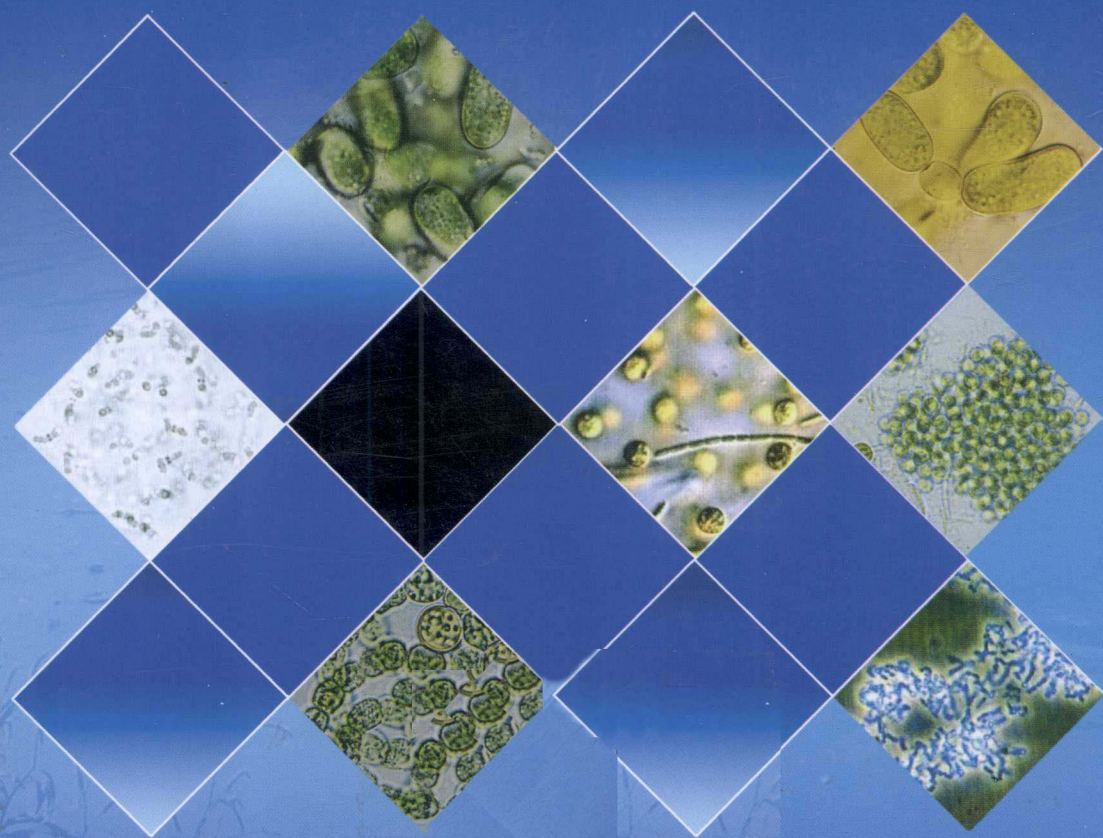


水华蓝藻生物学

The Biology of Water-blooms Blue-green Algae

胡鸿钧 编著



科学出版社

水华蓝藻生物学

The Biology of Water-blooms Blue-green Algae

胡鸿钧 编著

科学出版社

北 京

内 容 简 介

本书较系统地论述了水华蓝藻的形态、细胞结构、分类、生态、毒素种类、毒性、毒理、分子生物学研究概况及蓝藻水华发生机理等,共9章。全书收录国内外已报道的水华蓝藻26属89种,根据国外蓝藻新分类系统进行分类,其中种类最多的属是鱼腥藻属,根据2009年最新研究将其分为3属:长孢藻属、大孢藻属和鱼腥藻属。束丝藻属也根据最新观点对过去的分类作了相应的调整,使本书的分类与国外系统一致。所有的目、科、属、种均有形态特征描述和检索表,每个物种附一至几幅线条图,多数种还附有黑白或彩色照片,以及国内外分布状况。本书还收录了全球所有已知水华蓝藻产生的毒素及生物活性物质的化学结构、毒理,介绍了水华蓝藻产生的有潜在应用价值的生物活性物质和某些脂肪酸(二元酸等),并对已经开发成保健品的某些水华蓝藻作了简要的讨论。同时,本书较系统地论述了相关的分子遗传学基础,深入地分析了国内外有关水华蓝藻发生较流行的观点,提出了微囊藻水华发生的信号假说,供专家学者讨论。

本书可供高等院校生命科学学院、环境科学学院从事相关研究工作的教学科研人员,以及环境科研、监测单位科技人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

水华蓝藻生物学/胡鸿钧编著. —北京:科学出版社,2011

ISBN 978-7-03-030730-9

I. ①水… II. ①胡… III. ①蓝藻纲-藻类水华 IV. ①Q949.22

中国版本图书馆CIP数据核字(2011)第059730号

责任编辑:莫结胜 夏 梁 刘 晶 王 好/责任校对:桂伟利

责任印制:钱玉芬/封面设计:耕者设计工作室

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>

源海印刷有限责任公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2011年4月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2011年4月第一次印刷 印张:18 插页:10

印数:1—1 500 字数:427 000

定价:68.00元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

自序

2005年仲夏的一天，同行好友不期而至，我正在沏茶以待，他却还是那种急性子，劈头盖脸地说开了：“……你还在这里坐得住，……蓝藻水华横行湖泊、水库，沿湖老百姓苦不堪言，行管部门焦头烂额，中央有关领导亲临现场，亲自过问……我们从事藻类学研究的人不能袖手旁观，我们应为民分忧！”说得慷慨激昂！其实这位老友虽是同行，多年来与我研究的领域却大异其趣，对我的工作了解得并不全面，他的这番话我当然理解，也很感激。是的，近20年来，我没有置身于研究水华大军之中，然而我所研究的领域却离不开水体，水质的变化很早就引起我的关注，老友的一席话勾起一段与“水华”有关的经历。1959年的夏天，我和另一位同志奉所领导（当时我大学毕业不久刚分配到中国科学院水生生物研究所工作）之命去安徽巢湖“看看”那里的“湖靛”（当时称“水华”为“湖靛”）情况。那时从武汉到巢湖先乘船到芜湖，过江转火车到合肥，从合肥去巢湖的路崎岖不平，在车上颠簸2~3h才到湖边，下车后只见湖面上漂浮着一层厚厚的、绿油油的“湖靛”，当地一位农民正用瓢将“湖靛”舀入一个土坑里，我问他有什么用，农民不假思索地回答：肥田！原来舀入土坑里的湖靛很快被沙土过滤浓缩后再加些野草或烂菜叶使其腐烂，就可以移到地里作肥料！当我们询问什么时候开始出现湖靛时，农民说他小时候就有，后来又问了几位年长的农民，都异口同声地回答很早以前就有，不知何时开始出现的。这些回答引起我们的好奇，为此我们还特地去县有关单位查阅过县志，结果如何现在已经完全遗忘了。这次经历是我第一次接触“水华”——说来已是51年前的往事了！第二次接触“水华”是1984年，我和学生一起去云南省永胜县程海湖调查，据说每年4月初湖面上漂浮一种当地人称之为“香面水”的蓝藻水华。程海湖是云南省8个高原湖泊之一，湖面平均长25km，平均宽5km，面积约125km²，这么大的湖面，即使只有1/10长“香面水”，其资源也是十分可观的！抱着开发利用这种天然资源的良好愿望，我带着学生们在艰苦条件下，开始探索开发藻类资源的道路。然而我们遇到了极大的困难：“香面水”并不是每年出现，而且出现的面积也不那么大，产量不是那么多，更重要的是“香面水”几乎全由阿氏拟鱼腥藻（*Anabaenopsis arnolodii*）组成，藻体含有大量胶质，用各种办法都无法与水完全分离，用现有技术无法得到干品。利用天然藻类资源的愿望就这样彻底破灭了。但由于程海湖是一个碱水湖，位于金沙江河谷半干旱地区，阳光充沛，降雨稀少，是人工养殖螺旋藻的良好地区，为贯彻科技体制改革——科学研究必须面向经济建设主战场方针，我们于是一改初衷，开始了在程海湖养殖螺旋藻的实验研究，在短短4年多时间里完成了小试和中试。从此开始了我们螺旋藻产业化生产的生涯。这一经历验证了中国一句古话：有心栽花花不成，无心插柳柳成荫。即使如此，我从未放弃过藻类资源的调查研究，足迹踏遍了祖国的山山水水；与此同时，为了我国螺旋藻产业化发展，我奔走于过去曾经是经济发展滞后地区的滇西北和内蒙古的鄂尔多斯高原，无论在哪里，我都是在水、与藻打交道，正因为如此，近20多年来我亲眼目睹了水体水质的巨变，昔日

明净清澈、水草繁茂、藻类物种丰富的大小湖泊、池塘等各种水体逐渐被水华特别是蓝藻水华所“霸占”，我们不得不到远离城市、人烟稀少的山乡野岭去寻找未被污染的水体采集！当然我们也会专门去那些污秽不堪的田野粪坑采集，因为那里生长着一类特殊的藻类。野外采集是我一辈子主要的科研活动，正如我在一次水华蓝藻学术研讨会上说过的，我是这方面研究的一个“游击兵”。近10多年来藻类学界、社会各界以及相关的学科领域，无论自然科学还是人文社会科学的学者都将目光投向环境保护，特别是水环境这一与国民经济建设和人民身体健康息息相关的问题，我怎么能置身度外、漠不关心呢？实际上多年前我就开始收集整理国内外相关的图书、资料，直到现在从未停止。在我整理国内这方面的资料过程中，使我十分震惊的是，20多年来国家为治理蓝藻水华污染问题投入数百亿元，直接投入科学研究的达数亿元之多。许多科研人员长年奋战在水体被污染的地方，异常艰辛，发表调查报告，论文数百篇，但治理效果甚微！仔细想来并不意外，“冰冻三尺，非一日之寒”，数十年的污物日积月累沉积在水体底层，不是10年、20年可以清除的，何况即使现在沿湖绝大部分排污工矿企业被关停和迁移，但沿岸大量农田、村舍的面源污染仍在继续，彻底根治水华发生任重而道远。当我翻阅国外有关水华污染的图书资料并与国内已发表的大量资料比较时，感触良多！国外水质污染的研究比我国大约早20年，我国水质污染研究始于20世纪90年代初，迄今近20年，投入经费之多、参与调查研究的科技人员之多、历年来发表的论文和调查报告之多，位居全球榜首，然而与国外研究水平相比总体差距甚大，一些环保、环监单位的技术人员很少甚至没有受过藻类学专业知识的训练，而一些高校、科研院所具有藻类学专业基础的相关研究人员所做的许多工作也很肤浅，特别是基础性研究十分薄弱，如一些污染严重的湖泊90年代初列入国家攻关计划至今近20年，然而直到近几年才有少数几篇论文论述水华蓝藻的物种组成。长期以来，从事水环境监测、保护和蓝藻水华治理的科技人员普遍忽视“形成的水华是由哪些藻类组成的”这一基本问题，因此，时至今日我国水华蓝藻到底有多少种，没有人能准确回答。重视水华蓝藻毒素种类、毒性及其理化性质等是理所当然的，因为它们直接与饮水安全相关。但不是所有水华蓝藻都产毒；即使是产毒的同种蓝藻，有的品系产毒，有的则不产毒，且生长的不同时期产毒量有多有少。不深入研究它们的生长繁殖过程及相关的环境条件，怎么谈得上科学防治呢？翻阅国内有关水华蓝藻毒素、毒性、毒理等相关资料，感到很意外，竟没有一篇像样的综合性文章，诸如水华蓝藻毒素有多少种、它们的化学性质如何、哪些蓝藻产生什么种类的毒素等。至于水华蓝藻发生机理的探讨，老实说，基本上仍在国外早已提出的几种理论框架内做文章！有关水华蓝藻生态学的研究报道（包括调查报告）可以说是汗牛充栋，而有价值的、较高水平的报道却寥寥无几，像与水华蓝藻生态学至关重要的野外水华蓝藻原位生长率的测定只有一篇文章，关于室内模拟试验的文章也只有一篇，有关分子生物学方面的研究更是才刚刚起步。有鉴于此，我萌生了写一本水华蓝藻综合性参考书的想法。在编写过程中进一步收集国外新资料时查到的最近2~3年发表的许多新研究成果，不仅引起我极大兴趣，而且使我感到有尽快介绍这些成果的必要，增强了我编写的信心。为了进一步亲身了解水华蓝藻泛滥的实际情况，2007~2010年，我先后又去几个污染严重的湖泊、水库调查。2007年应邀去太湖梅梁湾实地考察，同年10月在岑竞仪、陆昌燕同学陪同下到巢湖采样，2009年与贵阳师范大学陈椽付教授及其学生

一起到红枫湖（水库）调查、采样。1961 年第一次去滇池是观光游玩，1984 年后去过多次，2006 年秋去实地观察那里秋季水华情况；2010 年 1 月在浙江省环境监测中心安排组织下我们到浙江一大型水库考察采样。

本书力图成为较系统地介绍水华蓝藻生物学各个方面新成果的综合性的参考书，这样的书不仅国内没有，国外也无！编撰的难度可想而知。回顾这大半年的时光，紧张而又不时享有“每有会意”的愉悦。大半年来张华、梁芳、温小斌同学在繁重的学习、科研、工作之余，承担了全部文稿打字工作。张华同学除挤出时间负责大部分文稿的打字外，还协助搜集新文献，付出了大量的辛劳。书稿编辑排版工作由温小斌和张华同学承担，他们熟练的编辑技巧和耐心细致的工作态度使书稿能顺利完成。我的学生陈珊趁去加拿大访问期间为我查到了 2008~2009 年有关的最新的重要文献。2009 年，我的老朋友、国际著名藻类分类学家、斯洛伐克的 Hindák 教授寄来他的新著 *Atlas of Cyanobacteria* (2008)，书中汇集了作者几十年间拍摄的精美蓝藻显微彩色照片 805 幅。本书第二章许多彩色照片引自该书。暨南大学水生生物研究所王朝晖教授将 Cronberg 和 Annadotter 所著 *Manual on aquatic Cyanobacteria, A photo guide and a synopsis of Their Toxicology* 全书扫描传给我，为本书编写提供了宝贵资料。此外，厦门大学生命科学学院陈长平博士、暨南大学赤潮及水质监测研究中心欧林坚博士多次协助查寻、传送相关文献。本书的编写还得到同行老友及家人的热情支持和帮助，在此一并致以衷心的感谢！当然书中出现的问题和错误由作者负责并恳请读者斧正。

胡鸿钧

2010 年 10 月 6 日于武汉市磨山中国科学院武汉植物园

目 录

自序

第一章 绪论	1
第一节 什么是蓝藻	1
第二节 起源、演化及分类	4
一、起源	4
二、演化	5
三、分类	7
第三节 水华、蓝藻水华	10
参考文献	16
第二章 水华蓝藻的形态、结构及分类	18
第一节 单细胞和胶群体结构	18
第二节 不分枝不具异形胞的丝状体结构	20
第三节 不分枝具异形胞的丝状体结构	22
第四节 水华蓝藻的分类	24
一、色球藻目 (Chroococcales)	25
二、颤藻目 (Oscillatoriales)	45
三、念珠藻目 (Nostocales)	63
参考文献	96
第三章 水华蓝藻在野外水环境条件下形态的多样性	98
第一节 微囊藻群体形态的多样性	98
第二节 纳氏拟筒胞藻 (<i>Cylindrospermopsis raciborskii</i>) ——纳氏鱼腥藻 (<i>Anabaena raciborskii</i>) 的形态变异及形态多样性	105
第三节 柔软束丝藻 [<i>Aphanizomenon gracile</i> (Lemm.) Lemmerm.] 形态多样性	107
第四节 艾林拟鱼腥藻 (<i>Anabaenopsis elenkinii</i>) 和环圈拟鱼腥藻 (<i>Anabaenopsis circularis</i>) 的形态变异及形态多样性	108
第五节 节旋藻 [(<i>Arthrospira</i>) (<i>Spirulina</i>)] 藻体及藻丝的多样性	113
参考文献	114
第四章 水华蓝藻的繁殖与生活周期	115
第一节 繁殖	115
一、营养繁殖	115
二、藻殖段和藻殖囊	116
三、静息孢子	119
第二节 生活周期 (史)	123

一、无异形胞无分枝的丝状藻的生活周期（史）	123
二、具异形胞不分枝的丝状藻类型的生活周期（史）	124
三、胶群体类型的生活周期	125
参考文献	127
第五章 水华蓝藻细胞的超微结构及功能	128
第一节 胶质包被	128
一、藻丝运动	129
二、垂直分布的调节	129
三、营养储存	130
四、营养物质的整合与加工	131
五、代谢的自我调节	131
六、防御氧侵害	132
七、防御金属的毒性	132
八、防御草食性牧食	132
九、防御被消化	132
第二节 细胞壁、质膜与细胞分裂	132
一、细胞壁、质膜及超微结构	132
二、细胞分裂	134
第三节 蓝藻素颗粒	134
第四节 多聚葡萄糖颗粒	137
第五节 聚磷酸盐体	138
第六节 多角体（羧基体）	139
第七节 类囊体和藻胆体	139
第八节 气囊	141
第九节 间体	145
第十节 其他包含物	145
第十一节 温度、光强及硝酸盐浓度对细胞超微结构的影响	146
一、对蓝藻素颗粒的影响	146
二、对多聚葡萄糖颗粒的影响	147
三、对多角体（羧基体）的影响	147
四、对间体的影响	148
参考文献	149
第六章 水华蓝藻的生理生态特征	150
第一节 水华蓝藻的生长与繁殖	150
第二节 适者生存的演化对策——r-选择和 K-选择	155
第三节 藻圈	158
第四节 气囊和藻毒素的生态学意义	160
一、气囊的生态学意义	160
二、藻毒素的生态学意义	160

第五节 浮膜	163
参考文献	165
第七章 水华蓝藻的毒素、臭气、其他挥发性物质及作为保健品	167
第一节 蓝藻毒素的种类和化学结构	167
一、环肽 (cyclic peptide, cyclopeptide) 类	167
二、生物碱	175
第二节 水华臭气及其他挥发性物质	182
一、水华的臭气	182
二、水华的挥发性物质	188
第三节 作为保健品的水华蓝藻	192
一、螺旋藻 (节旋藻)	192
二、水华束丝藻	193
参考文献	193
第八章 水华蓝藻的分子生物学研究概述	197
第一节 水华蓝藻的分子系统学	197
第二节 水华蓝藻的化学 (脂肪酸组成) 分类	205
第三节 有毒品系与无毒品系的分子鉴别	213
第四节 水华蓝藻毒素及其他生物活性物质的基因调控	218
一、微囊藻毒素和结球藻毒素的基因调控	218
二、其他生物活性物质的基因调控	221
第五节 气囊 (GV) 的结构和基因调控	228
第六节 铜绿微囊藻昼夜生物钟的发现及生理生态学意义	234
第七节 铜绿微囊藻两个品系全基因组序列对若干生理生态学意义的解读	238
第八节 环境变化与基因表达	242
参考文献	244
第九章 蓝藻水华发生机理	247
第一节 国外学者关于蓝藻水华发生机理的理论	247
一、总氮 (TN) 总磷 (TP) 比假说	247
二、低光强假说	247
三、浮力假说	248
四、无机氮假说	248
五、水温升高假说	248
六、微量元素假说	249
七、贮藏对策假说	249
八、浮游动物牧食假说	250
第二节 我国学者对蓝藻水华发生机理的观点	250
一、单因子假说	250
二、多因子假说	251
第三节 铜绿微囊藻水华发生机理的新假说——信号说	252

一、信号说的前提	252
二、信号说的科学依据	254
三、微囊藻、束丝藻细胞的程序性死亡	257
四、低温下微囊藻糖原的积累	258
五、铜绿微囊藻在黑暗、无氧条件下的发酵作用	261
六、铜绿微囊藻两个品系的全基因组包含控制其细胞结构、代谢等生命活动的所 遗传信息	262
参考文献	265
学名、拉丁名索引	268
名词索引	272

第一章 绪 论

蓝藻是地球上最原始的光合自养生物。化石资料证明它们至少在 35 亿年前的前寒武纪就已经出现,在以后长达 10 亿年的时间里蓝藻几乎统治了整个地球表面。它们利用太阳光能吸收 CO_2 和水合成自身生长繁殖所需要的有机物,同时释放 O_2 ,从而使前寒武纪时代地球表面充满 CO_2 的还原型环境,成为现在地球大气中 21% 为 O_2 的氧化环境,大气环境的这种变化为地球上需氧生物的形成与演化创造了优越条件。蓝藻虽历经 35 亿多年的沧桑巨变,但它们在现代地球上存在的物种并不多,已定名的大约 3000 种,有学者估计可能有 5000 种,即使如此,在地球上数百万纷繁多样的生命世界里也只能算一个小的类群,但它们在地球上的分布却是最广的类群之一。无论池塘、河流、水库、潮湿土壤、冰雪表面,还是海洋、盐池、温泉,甚至荒漠等,只要有水、有光的地方都有它们的踪迹。蓝藻为什么有这样顽强的生命力?它们如何传播?在复杂的严酷的生存条件中怎样争得生存的一席之地?原始的蓝藻是如何分门别类的?这些问题与本书讨论水华蓝藻生物学息息相关。

第一节 什么是蓝藻

这个看似简单的问题——是藻还是菌?在学术界争论了近半个世纪,迄今仍各执一词。“藻”(algae)一词最早是林奈(Linnaeus)于 1754 年提出来的,当时他将植物界(Kingdom)分成 25 纲,其中隐花植物纲(Cryptogamia)包括 4 类(group):藻类、真菌(Fungi)、藓类(Musci)和蕨类(Filices)。所谓隐花植物,是指隐蔽了生殖器官的植物,包括所有无花和种子的植物。这可能是“藻类”最早的界定。经 100 多年的研究,学者对藻类的认识逐步深入,它们作为一个类群包括形形色色的形态,有复杂的光合色素系统,进行着与有花植物相同的放氧光合作用,成为植物界名符其实的一员。蓝藻也有上述特征,很早就将它们归入藻类。菌的发现和命名则比藻晚得多,18 世纪末 O. Müller 首先对细菌进行了分类,当初他只建立了 2 个属:点状的 Monas 和杆状的 Vibrio。19 世纪初 C. Ehrenberg 增加了螺旋状形态的细菌。早在 19 世纪 70 年代 F. Cohn 首先认识到蓝(藻)细菌和细菌的相似性,并将二者合并建立裂殖植物门(Schizophyta),这一名称一直沿用到 20 世纪 50 年代。细菌学研究史上两项突破性的成果从根本上促进了本学科的发展,同时扩展了学者对地球上生命的起源和演化的认识:首先是 Schroeter (1872)第一次成功地培养出产色素的细菌纯菌株,从此学者可从细菌细胞中直接获得各种信息 and 对其表现特征进行描述;其次, Woese 和 Fox (1977)发现甲烷菌及嗜盐菌、嗜热菌与细菌间的 16S rRNA 序列的相似性并不比真核生物更高,认为这是地球上的第三生命形式,称之为古菌(Archaea)。古菌生活环境和地球上出现生命初期的环境(厌氧、高温等)相似,在细胞大小、结构及基因组结构方面与细菌基本一致,而在遗传信息传递相关的物质及过程等方面却类似于真核生物,因而认为“古菌是

细菌的形式、真核生物的内涵”(陶天申等, 2007)。在此基础上 Woese 和 Fox (1977) 提出三域(界)生命学说, 即细菌域(界)、古菌域(界)和真核生物域(界)。表 1.1 是这三类生命细胞特征的比较。直到当代, Woese 的三域生命学说仍是研究地球上生命多样性及其演化关注的焦点。

虽然很早就有学者将蓝藻与细菌放在一起作为单独一门——裂殖植物门, 但学者们并没有将蓝藻作为细菌类看待。最明确、最系统地提出蓝藻是“菌”不是“藻”的是 Stanier (1962), “一石激起千层浪”, 蓝藻是藻还是菌的争论至今没有定论, 争论也许还会持续! Stanier 主张蓝藻是菌的理由如下: ①和细菌一样, 蓝藻没有真正的细胞核, 染色体(DNA)位于细胞中央区, 无核膜包裹, 无具膜结构的其他细胞器, 如线粒体、色素体、内质网系统等; ②蓝藻的细胞壁主要由胞壁质(murein)组成, 与革兰氏阴性菌相似而与其他藻类显然不同; ③蓝藻和细菌的核糖体均为 70S 型, 而真核生物(藻类)则为 80S 型。以后的研究还增加了许多新的特征, 如蓝藻与细菌和古菌一样具有多顺反子 mRNA, 而真核生物(藻类)则无等(表 1.1)。

然而蓝藻具有光合系统 II, 与所有光自养植物一样进行着放氧的光合作用, 而且真核生物色素体起源于原始蓝藻的内共生理论得到广泛的支持, 表明蓝藻与植物有千丝万缕的内在联系, 这种“剪不断, 理还乱”的关系费尽了学者们的心思, 如何称呼这类生物呢? 蓝藻(blue green algae, Cyanophytes)、蓝菌(Cyanobacteria)、放氧光合菌(Oxyphotobacteria)或蓝原核门(Cyanoprocaryota), 最后的名称显然是为了避开是菌是藻的敏感话题。其实“非此即彼”、“乙是乙, 甲是甲”的形式逻辑的思维模式束缚了许多学者的头脑, 如果换一种思维方式, “你中有我, 我中有你”是地球上万千生命世界较为普遍的现象, 蓝藻既像藻又有菌的特征, Komárek 给了一个“中性”的名称——蓝原核门。但是现在已按植物命名法规命名的蓝藻近 3000 种, 是菌就要根据《国际细菌命名法规》重新命名! 菌和藻各有一套命名法规。《伯杰氏细菌学手册》(第二版)(2001 年出版)将蓝细菌作为一独立于革兰氏阴性菌和阳性菌的一个分支, 下分 4 目。《国际植物命名法》曾将蓝藻排除在外, 但《国际维也纳法规》(2005)又将蓝藻列入该法规。人类认识事物首先要给予一个恰当的、可以区分的“名字”, 所谓“名不正言不顺”。实践表明, 按细菌分类学方法给蓝藻命名是非常困难的, 实际上至少目前是不可行的。基于上述理由, 我们认为蓝藻是具有原核特征的光合放氧的原始生命, 生物多样性丰富, 分布极广, 按《国际植物命名法规》命名的植物界的一大类群。简而言之, 蓝藻是植物的本质、原核的形式。至今国外学者仍沿用蓝藻, 蓝藻门(blue green algae, Cyanophyta)名称的虽不多见, 但仍有学者如 Van Den Hoek 等(1995)编写的《藻类学导论》一书曾被广泛流传推崇, 他们就没有使用蓝菌, 而直截了当地用“蓝藻门”, 有意思的是许多用“蓝菌”名称的学者仍将它们列入所编写的《藻类学》著作中(Graham and Wilcox, 2000, 2009; Lee et al., 1998, 2008)作为藻类的一个类群, 不知他们心目中的“Cyanobacteria”是“菌”还是“藻”?! 有鉴如此, 本书将蓝藻作为藻类一个类群处理。

表 1.1 细菌、古菌和真核生物的细胞特性比较(仿陶天申等,2007)

特性	细菌	古菌	真核生物
有核膜的细胞核	无	无	有
内膜细胞器	无	无	有
细胞壁组分	含胞壁酸的肽聚糖	类型不同,无胞壁酸	无胞壁酸
细胞膜结构	酯键相连的磷酸类脂	醚键相连的磷酸类脂	长链脂肪酸类脂
气囊*	有(蓝藻等)	有	无
tRNA	多出现胸腺核苷,起始 RNA 携带 N-甲酰甲硫氨酸	tRNA 的 T 或 TψC 臂上无胸腺核苷,起始 tRNA 携带甲硫氨酸	出现胸腺核苷,携带起始 tRNA 甲硫氨酸
多顺反子 mRNA	有	有	无
mRNA 内含子	无	无	有
mRNA 剪切及 5'端“帽子”和多聚 A 尾	无	无	有
核糖体大小	70S	70S	80S
核糖体延长因子 2	与白喉毒素不反应	与白喉毒素反应	与白喉毒素反应
核糖体对氯霉素和卡拉霉素反应	不敏感	敏感	敏感
依赖于 DNA 的 RNA 聚合酶数目	1 种	多个	3 种
依赖于 DNA 的 RNA 聚合酶结构	单一亚单位类型(4 个亚单位)	类似真核酶的复合亚单位类型(8~12 个亚单位)	复合亚单位类型(12~14 个亚单位)
对利福霉素敏感性	敏感	不敏感	不敏感
RNA 多聚酶 II 启动子	无	有	有
产甲烷	无	有	无
以叶绿体光系统 II 进行光合作用	有(蓝藻)*	无	有
固氮作用	有	有	无
无机化能营养	有	有	无

* 为本书作者增加的。

第二节 起源、演化及分类

一、起 源

古老的蓝藻化石出现在前寒武纪，距今约 35 亿年前，现在尚无直接证据证明蓝藻是如何起源的，只有某资料表明它们与古菌有较亲密的关系：蓝藻细胞壁的主要化学成分是胞壁质，即肽聚糖（peptidoglycan），与革兰氏阴性菌的细胞壁组成类似，主张蓝藻是菌的学者将它们作为细菌门的 1 纲——蓝菌纲（Cyanophyceae）。根据 Woese 三域生命学说，全面分析蓝藻与古菌特征的异同就不难发现，蓝藻与古菌有更多的相似特征（表 1.1）。

许多蓝藻细胞具气囊（gas vesicle），无论形态还是分子结构都与古菌相同。许多蓝藻生活在极端环境（高温、高盐等）中，与古菌生活的环境极为相似。真核生物细胞器起源于内共生已得到大量的分子生物学研究支持。古菌是细菌的形式，真核生物的内涵，除蓝藻经内共生形成色素体外，线粒体乃至细胞核也可能是某些古菌经内共生而形成，这从侧面表明蓝藻与古菌在演化上关系更为亲密。

在讨论地球上任何生物的起源问题时，人们总是自然而然地期待古生物的资料。蓝藻作为地球上最原始的生命形式之一当然也不例外，但是蓝藻这种古老而又简单的生物在古老岩石中保存并被古生物学工作者发掘出来是有许多偶然性的。所幸的是，经过古生物学者近 40 多年艰苦卓绝的探索，发现了几乎与现代蓝藻所有形态相似的化石蓝藻。在前寒武纪中期（17 亿~25 亿年前）发现了具胶被或不具胶被的少数群体的化石蓝藻，相当于现代的色球藻科（Chroococcaceae）（图 1.1）。

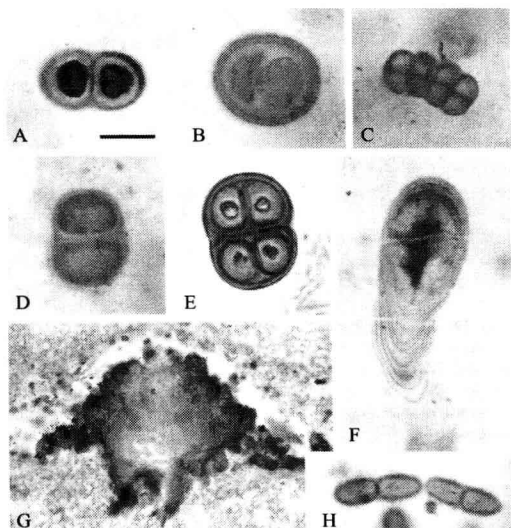


图 1.1 元古代化石（proterozoi fossil）蓝藻群 I（group I cyanobacteria）与部分腐烂的现代标本比较。A 和 C 为 *Sphaerophycus medium*. 700~800Ma Draken 群系，Spitskerger；B 为 *Gloeodiniopsis lamellosa*. 约 800Ma，苦泉群系，澳大利亚；D 为 *Gloeodiniopsis* sp. 1500Ma，Bilyakh 群，西伯利亚；E 为现代膨胀色球藻（*Chroococcus turgidus*）的四联球菌，显示细胞内含物当细胞死后腐烂的皱缩，而细胞外的鞘还保持其原样；F 为 *Polybescurus bipartitus*，Draken 群系；G 为 *Eoentorphysalis*，Bilyakh 群；H 为 *Eosynechococcus medius*（原始间聚球藻），Draken 系。图 A 中标尺对于 A 和 H=5 μ m；对于 B~E=10 μ m；对于 F=20 μ m；对于 G=50 μ m。（仿 Knoll，2008）

16 亿~17 亿年前的前寒武纪晚期的地层中发现了类似于现代的立方藻属（*Eucap-*

sis)。距今 10 亿年前左右的地层中发现了石囊藻科 (Entophysalidaceae) 和宽球藻科 (Pleurocapsaceae^①) (图 1.2), 直到前寒武纪晚期的地层中才有类似颤藻和念珠藻类型的化石出现 (图 1.3)。有趣的是类似念珠藻化石的出现略早于颤藻型的, 类似真枝藻 (*Stigonema*) 的蓝藻化石仅在距今 4 亿年左右的泥盆纪 (Devonian) 地层中才出现。

二、演 化

蓝藻在地球上生存了至少 35 亿年, 现在已鉴定的物种有近 3000 种, 种类虽不多, 但分布极广, 江、河、湖、海、潮湿土壤、树皮上, 从寒冷的冰川到水温度达 60~70℃ (甚至更高) 的温泉, 只要有水、有阳光的地方都有它们的踪迹。蓝藻适应多种多样的生态环境的能力是怎样获得的? 由于蓝藻没有有性生殖, 虽发现过所谓的“准有性生殖过程” (parasexual processes), 但只是个别情况, 没有普遍性。因此, 长期以来, 学者们对蓝藻存在诸多

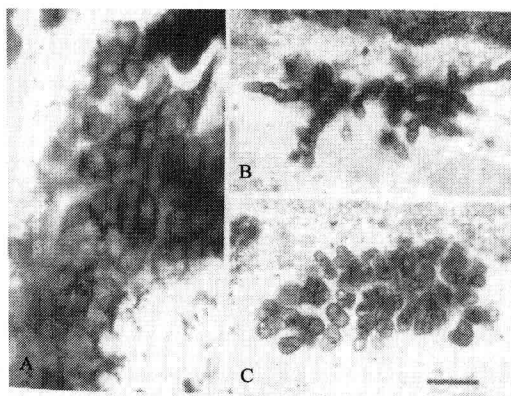


图 1.2 元古代化石, 被认为是蓝藻群 II。A 为 *Palaeopleurocap sawopfnerii*, 约 8 亿年前 Skillogalee, 澳大利亚; B 与 C 为 *Eohyella* spp. 7 亿~8 亿年前 Eleonore 海湾群, 英格兰。图 C 中标尺对于 A=15μm, 对于 B 和 C=50μm。(仿 Knoll, 2008)

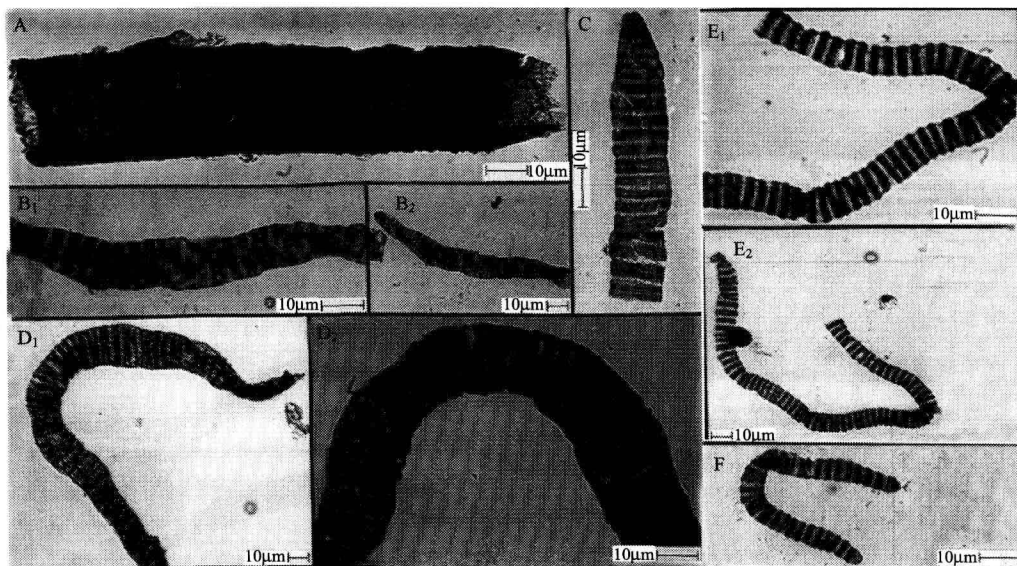


图 1.3 9 亿年前俄罗斯 Bashkiria 南部 Shtandin 系沉积岩中具管鞘化石蓝藻 (A) 和具细胞的藻丝 (B~F)。A. *Siphonophycus costatus*; B 和 D. *Tortunema* sp. 颤藻科; C. *Calypthothrixge minata*, 颤藻科; E 和 F. *Calypthothrixalternata*, 颤藻科。(Schopf, 2002)

① 在 Komárek 等系统中无此科。

因还能够进行“种间置换”(orthologous replacement),从而形成新的物种(Bapteste et al., 2004)(图 1.5)。

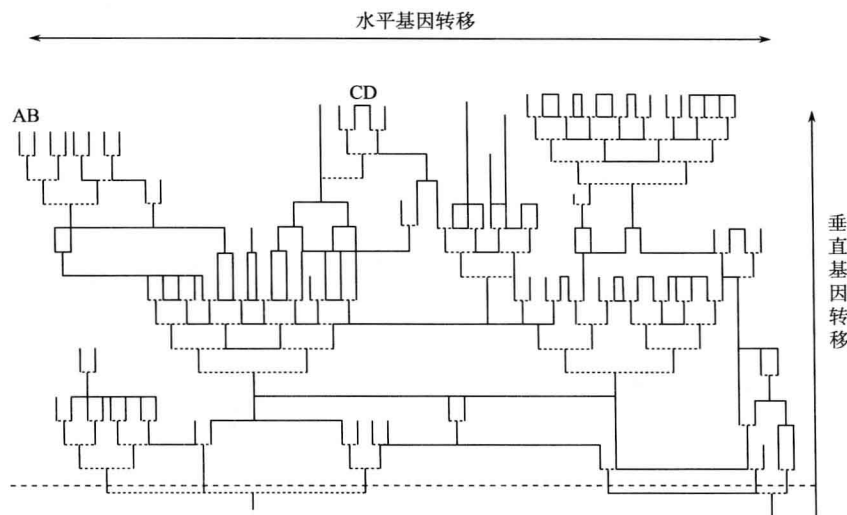


图 1.5 涉及物种间 (A、B、C 及 D) 垂直和水平遗传没有假定它们的相对强度的生命追溯综合图。(仿 Lawrence, 2002)

水平基因转移不仅在原核生物之间进行,有实验证明还可以在原核生物与真核生物之间转移。甘油醛-3-磷酸脱氢酶(GAPDH)在原核生物和真核生物细胞中都存在,有学者将大肠杆菌中 GAPDH 序列与其他原核生物和真核生物序列进行比较,发现前者与真核生物的序列更相似。他们得出结论:大肠杆菌的序列事实上与真核生物异乎寻常地紧密相关,是“一种古老的未知的真核宿主 GAPDH mRNA 反转录的后裔”(Doolittle et al., 1990)。

以苏氨酸 myl tRNA 合成酶序列作系统发育分析(图 1.6)表示蓝藻 HGT 在演化中的意义。在此树里 3 个原绿藻(*Prochlorococcus* spp.)在 γ -proteobacteria 内得到高的自展率支持。tRNA 合成酶已知具有复杂的含有多个 HGT 偶然事件的演化史。3 个原绿藻为单系起源群。黑体的为蓝藻。自展率 100 次。图中表示的是超过 80% 以上的类群。这些基因虽没有改变该种功能基因的功能但使宿主获得适应新环境的能力。由于蓝藻具有 HGT,蓝藻的演化显得更为复杂、多样。

三、分 类

当代蓝藻分类有两个系统,一个系统是 Komárek 和 Anagnostidis 以藻体显微形态结合超微结构特别是类囊体排列方式以及某些分子系统分析资料拟定的 1 门 1 纲(蓝藻纲)4 目系统。另一个系统是基本上以细菌学分类规则拟定的 5 类群(group)[相当于“目”(order)]系统,这个系统由 Rippka 等(1979)提出,除类群 II(宽球藻类群)外,其他 4 个类群与 Komárek 等系统的 4 个目名称一样。主张蓝藻是菌的学者多采用 Rippka 等的系统。图 1.7 为蓝藻及其他真细菌和古菌 GltS 蛋白质系统发育分析,表示