

說藍綠藻

國立臺灣師範大學生物系

黃 生

老師們每當講到藍綠藻時，都要說它的細胞構造與其他生物“大不相同”，生物的細胞既是構造和生理的基本單位，這“大不相同”當然也包括了生理上的不同了，生理上表現的特性是因它的特殊生化反應，生化反應與組成這細胞的各種成份、分子有關。短短一篇“說藍綠藻”是說不清楚的，奧秘正多，尚待喜歡它的人去探討。

從歷來稱呼藍綠藻的名詞上，可知學者們對這一類植物在自然界的系統分類地位上的看法，早期的植物學家把藻類視為一大門，就是葉狀體植物門(Thallophyta)把藍綠藻看成一綱，稱作Myxophyceae, Myx是黏質的意思，因為藍綠藻多有膠質外鞘，這也就與我們常把井邊、溝邊、濕土地上綠綠的，踩上去黏黏滑滑使人容易跌倒的一類東西叫做「青苔」一樣，全憑外表來定名。後來就用Cyanophyceae來說這一類植物，Cyano-是源自希臘文Kyanos，是藍色之意。從這一點改變，可以覺察出植物學家已經留意到用細胞內所含的色素來區分藻類了，從此以後，也就是進入了二十世紀以後，由於細胞學、生物學的進步一日千里，葉狀體植物門這個觀點也就跟着有了修正。其結果是把有葉綠素能行光合作用自養的生物視為一“界”——植物界，體制分化較簡單的一群植物，以其細胞內所含的色素種類之不同，分成藍綠藻、綠藻、金黃藻、褐藻、紅藻等門，這也就是我們所習用的一個系統。

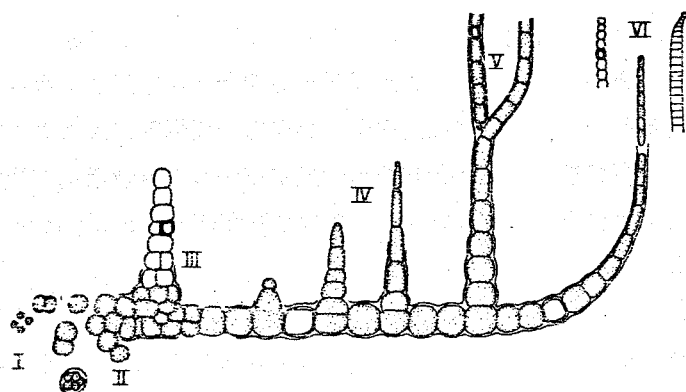
到了1969年美國植物學家鮑德氏(H. C. Bold)使用了Cyanochloronta這個字，才真正符合了我們的稱呼，在此之前，不管是Cyanophyceae或Cyanophyta，照字義翻都應該稱它為藍藻類，而不該說是藍綠藻。

一、藍綠藻的形態

藍綠藻有的是單細胞型，像藍鼓藻*Chroococcus*，藍球藻*Gloeocapsa*，有的是群生型如小胞藍藻*Microcystis*，膠球藍藻*Aphanocapsa*，有的為絲狀，像常見的顫藻*Oscillatoria*便是由完全同型的細胞構成的藻絲。林氏藻*Lyngbya*則在藻絲外有厚膠質鞘包被；葛仙米*Nostoc*和念珠藻*Anabaena*也都是絲狀藻，但構成藻絲的細胞有異型細胞(Heterocyst)或有貯存細胞(Akinete)。鬚藻*Rivularia*，膠絲藻*Gloeotrichia*，藍髯藻*Calothrix*等的藻絲除了有異細胞或貯存細胞外，營養細胞有由基部向末梢逐漸細長，因而到了末梢，細胞幾乎無色。

絲狀藍綠藻中像上述所舉的種類都是不產生分枝的，有些藻絲會產生分枝，但是它的分枝却是由

細胞分裂“擠”出來的，所以稱為假分枝，像單歧藻 *Tolypothrix*，雙歧藻 *Scytonema*，多歧藻（或稱多列藻）*Stigonema* 都屬於假分枝藍綠藻，這一類藻的絲狀體內也有異細胞，也都有膠質鞘，其實也就因為這個原因才擠出分枝來；在一個有外鞘的藻絲裡，當位於兩個異細胞中的營養細胞進行分裂時，藻絲內的厚壁異細胞却與它的膠鞘強固的結合着，營養細胞雖然增多又增大，却無法把異細胞推動，於是產生了擠力，這一段的細胞就不得不破鞘而出產生了分枝。如果細胞分裂只遵循一個方向——橫分，則產生規則的分枝，如果在一個膠鞘裡有多行細胞，任意排裂，就行成任意方向的細胞分裂，形成任意方向的分枝。下面這個簡圖是說明藍藻綠的幾種基本形態演變的可能關係。



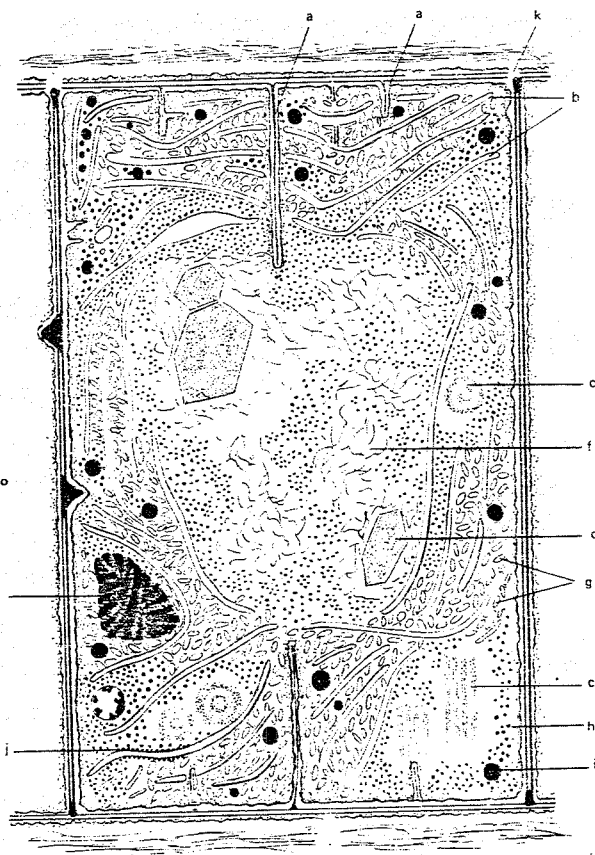
- I. 藍鼓藻型 *Chroococcus* Types
- II. 藍球藻型 *Gloeocapsa* Type
- III. 多歧藻型 *Stigonema* Type
- IV. 藍髯藻型 *Calothrix* Type
- V. 雙歧藻型 *Scytonema*-Type
- VI. 不分枝的同型細胞絲狀構造：
念珠藻與顛藻

二、藍綠藻的細胞構造

我們選取 Trainor 氏所編的 *Introductory Phycology* 中的細胞模式圖，可看出此類細胞的構造。

藍綠藻細胞超顯微構造（這是一個絲狀藍綠藻上的細胞）

- a. 橫壁
- b. 色素袋
- c. 柱狀體。在中段位置的是橫斷面，在右下角是縱切面。
- d. 多角體，這種構造細菌也有。
- e. 藍藻顆粒
- f. DNA 分佈在中央區
- g. 肝糖顆粒
- h. 核醣體
- i. 脂粒
- j. 膽色素體
- k. 孔



藍綠藻的營養細胞內部的分化程度很低，因此在光學顯微鏡下看不到成形的細胞核、色素粒、澱粉核、粒線體、或大型的液泡。只能看到藍綠色的細胞質中有些顆粒狀物，這些顆粒狀構造在代謝作用旺盛的藻細胞中特多，可見應該是後成質，我們稱它為藍藻顆粒 (Cyanophycean granule)，這種顆粒是由類似肝醣的藍藻澱粉分子組成 (Cyanophycean starch)。

有些浮游藍綠藻的細胞裡可以看到假液泡 (Pseudovacuole)，因為其中充滿了甲烷氣體，所以又稱為沼氣泡 (Gas vacuole)，假液泡很小，在低倍顯微鏡下看是黑色 (顯微鏡下看氣泡都是這樣)，在高倍顯微鏡下看帶點粉紅色，在電子顯微鏡下看則是由許多小囊袋構成，小囊袋則是由一層膜構成的圓柱構造，在 1970 年 Fogg 氏研究假液泡認為它是代謝作用產生氣體的貯存所，並且是漂浮作用的控制機制，在光量較弱時產生得多，光量充足時產生得少。因為光量充足時光合作用旺盛，產生較多的糖，細胞內滲透壓增大而使氣泡中的氣體逸出，細胞也因此減低了漂浮力，藻群就沉入水而下，受光量亦即變小，液泡復現，浮力增大，藻群又復上漂，我們在觀察形成水花的池塘時會發現有綠色的顆粒狀藻群上上下下的浮動，一如水的對流現象，乃因形成水花現象的多胞藍藻 (Polycystis) 或小胞藍藻藻群內的每個細胞中都有多數的假液泡。

藍綠藻細胞的中央部份在顯微鏡下看是呈較淺色的現象，這一部份含有相當於細胞核的物質，只是沒有核膜包被而已，Prokaryota (Superkingdom) 這個字就是說它的細胞中有原始的核，而不是說沒有核，換句話說是沒有核膜的核。這個原核部份主要是由遺傳物質的基礎—DNA 分子所組成，但藍綠藻的 DNA 分子沒有和組織蛋白 (Histones) 等蛋白結合，自不能成染色體。它的 DNA 分子寬度是 $24 \text{ \AA}$ ，一般真核類的 DNA 分子寬可達 $100 \text{ \AA}$ ，除了 DNA 以外，RNA 分子也存在於這一區域。

藍綠藻的細胞壁可大別為內外兩層，細胞壁外有膠質鞘，膠鞘有的透明，有的因含有其他添加物而呈現各種不同及不均勻的顏色，膠質鞘的化性至今尚未完全明瞭，只知有時會因 pH 值改變而變色，但是它的功能却可以由下列現象推斷出來。

在烏來、坪林等地，沿路的山壁上常可看到淡紅色草紙狀剝落的乾燥藻絲群，這是一種林氏藻，在顯微鏡下可以看到它們的細胞外包有很厚的黃色膠鞘。乾燥的藻絲群在雨後會很快的復活，也很快的分裂和生長。我們可以在顯微鏡下看到藻絲末端有很長的一段膠鞘，這表示在漸漸乾燥時，近尖端的營養細胞會死掉一部份，等膠鞘失水了，就緊緊的包住內部尚未死亡的細胞，就像塑膠袋的作用一樣使未死的藻細胞水份不再逸散而保住了生命，等下了雨，這裡面的細胞就又快速的分裂生長，再分泌膠質鞘。

有些藍綠藻可以在水溫接近七十度的溫泉中存活，相信這也與膠質鞘的絕緣作用有關，因為較高的溫度會使藻細胞的代謝作用旺盛，因而分泌更多的膠質，一方面可以藉這分泌散掉部份熱，使細胞內的溫度不至於高到影響存活，另一方面，膠鞘本身的絕緣作用也可以使高溫不致直接達到細胞內。

藍綠藻的細胞壁構造相當複雜，可以分成 L I、L II、L III、L VI 四層，主要構成物質和革蘭氏陰性細菌的細胞壁組成物相近，即含有簡單的糖、黏液酸、麩胺酸、二氨基二酸 galactosamine 和丙胺酸，L II 層即膠質層，酸解之後可以測出含有葡萄糖、半乳糖、arabins，甘露糖、木糖 (Xylose)、rhamnose 等等複雜的化合物，但不是每種細胞壁都全具備這些糖。

藍綠藻類的細胞分裂是無絲分裂，由壁上向中央部份伸出新細胞壁，這種現象在許多綠藻類也有，我們稱它為槽化（furlowing），與我們熟知的細胞板向遠心方向發育分隔大相迥異。

在藍綠藻的細胞質裡尚有許多層狀的色素袋（Thylakoid），這些色素袋的構造像一個由兩層膜構成的扁平囊狀物，膜的厚度是 $75 \text{ \AA}$ 。這也與一般所稱的“膜”（unit membrane）厚度為 $120 \text{ \AA}$ 不同，色素就分佈在這個袋子裏。

藍綠藻細胞裡除了光學顯微鏡所能看到的藍藻顆粒外，尚有只在電子顯微鏡下能找到的多角體（Polyhedral body）、核醣體、 α 及 β 顆粒等超顯微構造。

三、異細胞（Heterocysts）

異細胞與營養細胞最大的不同是細胞壁較厚而且沒有色素，在一般情況下異細胞都比營養細胞來得大，在顯微鏡下可以看到很明顯的雙層壁。異細胞的形成是由營養細胞先膨大，合成非纖維質的細胞壁，漸漸的失去了色素，細胞內的層狀構造（Lamella）轉變成網狀構造等等複雜的過程形成的，這個轉變過程在 1968 年才明瞭，異細胞內沒有一般的脂質組成物，但有兩種特殊的脂質，一是甘油脂，一是乙脂，這兩種脂質是營養細胞所不具備的。由於經過這樣的轉變，我們想到它的功能也必異於營養細胞，在 1968 年以前就有許多人想到它可能與藍綠藻能固定氮的作用有關，當時科學家們就希望能從異細胞中找到固氮酵素（Nitrogenase），這是固氮作用中最重要的一種酵素，有人就把異細胞分離，再用超音波振盪器把細胞打破分析其成份，但是分析出的結果却證明這些細胞囊並無特多的固氮酵素，結果發現原來異細胞並沒有破，因此內含物就測不準。後來才改用更強力的振盪，才證實了此中固氮酵素含量非常多，我們也可以由此看出異細胞的壁是相當強韌的。

關於異細胞有固氮作用的證據，還可以從以下兩種情況充分證明之。一是在培養基裡加入已合成的無機氮化物培養有異細胞的藍綠藻，發現有抑制異細胞發生的現象，如此也同時抑制了固氮酵素的形成。另一現象是因為固氮反應需要無氧環境，而異細胞恰好可以提供這樣的環境，因異細胞的生理特性是不具備藻藍素，呼吸率特高，不具備光同化二氧化碳的作用。在 1960 年，美國維斯康辛大學的 Barris 教授單獨培養異細胞，把它的粹取液供以還原劑和 ATP，發現它可以把乙炔（Acetylene）還原成乙烯（Ethylene），這也是經固氮酵素的作用才能完成，因此異細胞有固氮作用已是不爭之實了。由此看來，藍綠藻才真是完全自養的生物，它不但能固定二氧化碳也能固定氮。

並不是不具備異細胞的藍綠藻就不能固氮，有些藍綠藻（Gloeocapsa）營養細胞中也有相當多的固氮酵素。

異細胞因為有固氮作用，因此就成為農業上的新希望，希望它能成為未來世界氮肥料的主要來源，我們都知道在二十世紀中葉所進行的農業革命是育成良好的品種，在大量施用合成肥料的條件下提高了作物的收穫量，合成肥料需消耗大量的能源，在今日能源成本日高，漸虞缺乏之時，遺傳工程學尚未有突破性發展的過渡時期，尋找生物肥料是非常急迫的事，因此台糖公司、農業試驗所等機構都已着手這方面的研究，藍綠藻是非常有希望的一個線索，在南美洲巴西某處的一塊蔗田，據說已經種植甘蔗達 200 年之久，未嘗施用肥料，產量亦未見衰退，這是多令人羨慕的事啊！

異形細胞除了上述特性外，因為它的壁較厚，所以與壁薄的營養細胞接着處也就顯得脆弱，稍受

外力便能斷離，這樣可以促進藻絲的無性繁殖。像膠鬚藻的異細胞尚可視為一個內孢子(endospore 為一種可以繁殖的無性孢子)。

四、色素及其適應

藍綠藻的主要色素是葉綠素 α ， β 胡蘿蔔素、藍藻葉黃素(Myxoxanthophyll)、藍藻黃素(Myxoxanthin)和藻藍素(c-phycocyanin)，這些色素均分佈於色素袋中。此外還有些少量色素像藻紅素(c-phycoerythrin)、顫藻黃素(Oscilloxanthin)、黍黃素(Zeaxanthin)和白色素(Leutin)，由此看來藍綠藻並不是一般人所想像的“簡單植物”。藍綠藻細胞內的色素組成可因其產地之不同而異，在光線較充足的地方，藻藍素含量較多而個體呈藍綠色，在光線較弱處，藻藍素含量較低，就表現出藻紅素的紅色，同樣的，藍綠藻的顏色也受色光的影響。某些顫藻在紅色光下培養呈現綠色，在綠色光下培養呈現紅色，在黃色光下培養呈現藍色，此種能因光波長度不同而改變顏色的效應稱為色素適應(chromatic adaptation)，又可稱為蓋杜科夫效應(Gaidukov phenomenon)這種適應是有利的，因為它可以使藍綠藻吸收各種可用光，用在光合作用上。

五、運動

藍綠藻類雖然沒有鞭毛，可是有些仍能運動，顫藻就是最明顯的例子，顯微鏡下看顫藻，可以發現它們能前後滑動，左右顫動，有些螺旋藍藻(*Spirulina*)也能作環繞軸線的轉動，這種運動與浮遊藻類的上下漂浮是不一樣的，因為它們是在固體基質上運動。顫動的機制至今尚未明瞭，不過我們推想，這可能是因為細胞壁上的小孔分泌膠質物，而膠質與水的密度不同，兩種密度不同的介質磨擦而可能產生這種運動。顫藻長在培養基或其他基質上，周圍必有水膜，而且能分泌膠質物的顫藻才能運動，這兩點是此推論的依據。第二個推測的原因是由於藻絲做有規律的擴張和緊縮所致。第三個原因可能是因為細胞表面的波動所引發的，這是Halfen氏和Castenholz在1970年提出的說法。不過我們可以把這三種說法歸納一下，就是說：由於細胞壁上有小孔（這一點是可以在超顯微構造上得知）細胞內代謝作用產生的膠質可以透出細胞壁，分泌膠質前後細胞壁必有脹縮因而使藻絲波動而產生了顫動。當然這僅是將已有的實驗綜合判斷一下，尚不足以結論，然而藍綠藻運動所需的能源是來自細胞內的ATP這一點是可以肯定的。

在看完了筆者粗淺的敘述後，請您看看下面所附的台灣的藍綠藻照片，我們就直接用中文名稱，這中文名稱有的是有根據的，有的是筆者就其字義擬稱的，若有不妥，敬請指正。 □