

文章编号:1000-0615(2009)05-0762-08

不同光强和温度对长石莼(缘管浒苔)光合作用 和叶绿素荧光参数的影响

汤文仲, 李信书, 黄海燕, 蔡春尔, 霍元子, 何培民
(上海海洋大学水产与生命学院, 上海 201306)

摘要:利用脉冲振幅调制叶绿素荧光仪对不同光照和温度条件下长石莼(缘管浒苔)光合作用和培养条件进行了优化。结果表明,长石莼(缘管浒苔)在 25 ℃和 72 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 条件下,其 F_v/F_m 、 F_m 、 F_v 和 α 值最高,分别高达 0.74、4 567、3 406 和 0.305,低于该点为光不饱和,高于该点为光抑制,偏离越大,下降越显著($P < 0.01$),其中在 5 ℃和 35 ℃时最小,分别是 25 ℃最高值的 32.24%~64.88%和 22.99%~53.44%;光强为 18 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 和 216 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时最小,其 F_v/F_m 、 F_m 、 F_v 和 α 值分别是 25 ℃和 72 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 条件下最高值的 44.94%~82.62%和 51.82%~76.72%。 F_0 变化不太明显,5~30 ℃为先上升后下降或再上升变化趋势,35 ℃为先下降后上升变化趋势。拟合参数 α 显示,长石莼(缘管浒苔)在达到光饱和点前通过增加光能吸收来增强光合作用,在光抑制后则迅速减少。 $rETR_{\text{max}}$ Duncan 检验表明,高温/低温和高光强对长石莼(缘管浒苔)光合作用影响显著($P < 0.01$)。总体上看,长石莼(缘管浒苔)光合作用和生长适宜条件为 15~25 ℃和 54~72 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,过高或过低均不适宜。且温度排序为 25 > 20 > 15 > 30 > 10 > 5 > 35 ℃,光照强度排序为 72 > 54/108 > 36/162 > 18/216 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

关键词:长石莼(缘管浒苔);叶绿素荧光参数;光合作用;快速光曲线;温度;光照强度
中图分类号:Q 948.1;S 917 **文献标识码:**A

光合作用是绿色植物特有的一种新陈代谢过程^[1],与太阳辐射、温度等环境因素关系密切^[2-3],而植物适应环境变化决定了它的分布和丰度^[4]。光合作用包括光反应和暗反应,光反应受温度的影响较小,而暗反应是一系列酶促反应过程,受温度的影响较大^[1]。不管哪种反应受阻或速率下降,都将会影响植物光合作用。研究表明,当光强高于植物光饱和点后 PS II 部位会发生光抑制的现象^[5],其中 D1 蛋白是主要受光伤害的物质^[6]。在硅藻、蓝藻和刚毛藻目的研究中发现^[3,7-10],高光强会导致光抑制使初始荧光、最大光化学量子产量、相对电子传递速率等光合生理数据发生变化;而高温胁迫又易引起光合作用下

降,植物因呼吸作用升高而造成饥饿伤害等^[11]。

叶绿素荧光分析技术作为快速、无损探测针应用于光合作用机理,植物抗逆生理等方面^[12]。愈来愈多的研究表明植物体内发出的叶绿素荧光信号包含丰富的光合作用信息^[12-13],其特征又与外界环境条件变化相关,可以探测完整植株在胁迫下光合作用的真实行为,评价光合机构的功能和环境胁迫的影响^[12,14]。脉冲振幅调制叶绿素荧光仪利用短时间的饱和脉冲,使光和作用部分开放的电子门完全关闭。将用于光合作用的能量转化为叶绿素荧光和热,通过测量 PS II 的实际量子产量^[15]以及光合电子传递的相对速率反映植物实际光合效率^[16]。

收稿日期:2008-06-15 修回日期:2009-02-19

资助项目:国家海洋局绿潮灾害专项;国家自然科学基金(30371101);教育部博士点基金资助项目;上海市浦江人才计划项目(05PJ14086);上海市水生生物学重点学科资助项目(S30701);上海高校选拔培养优秀青年教师科研专项基金(SSC08002)

通讯作者:何培民, Tel:13371935272, E-mail: pmhe@shou.edu.cn

绿藻是海洋中重要的大型藻类,它们对初级生产力具有重要贡献。近年来,我国近海海域富营养化特别严重,很容易爆发“绿潮”^[17-18]。2007年7月和2008年6-7月我国青岛近海海域就连续发生大量浒苔漂浮现象,形成广泛“绿潮”灾害,据初步估计2008年浒苔漂浮生物量达100多万吨。目前有关光照强度和温度对浒苔光合作用的生理研究尚处空白。本文以长石莼(缘管浒苔)(*Ulva linza*)为研究对象,主要研究了藻体不同光照和温度生长条件下的光合作用、叶绿素荧光数据变化及光合特性差异,为揭示石莼及浒苔类快速生长和高光合速率机制进行了有益地探索。

1 材料与方 法

1.1 实验材料

长石莼(缘管浒苔)采自江苏如东海区。采回后将藻体清洗干净后培养于光照培养箱内,培养液为VSE^[19],光照周期为12D:12L,温度为15℃,充气培养。

1.2 藻体光合作用实验设计

分别设置藻体光合作用光照强度、温度单因子实验。其中光照强度实验分别设18、36、54、72、108、162、216 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 7个光照强度梯度,每组3个重复;温度实验分别设5、10、15、20、25、30、35℃ 7个温度梯度,每组3个重复。

1.3 叶绿素荧光测量装置

叶绿素荧光测量使用PHYTO-PAM浮游植物荧光仪。PHYTO-PAM采用调制技术,利用4种不同波长的LED作为光源,光电倍增管作为检测器。不同颜色的测量光脉冲在高频率下交替应用,获得4种波长的光激发出的半同步荧光信号,将其连接光学单元ED-101US/MP后测量相关数据。PHYTO-PAM由PhytoWin软件收集、分析和储存数据。球状微型光量子探头US-SQS用LI-190型光量子探头校正。

1.4 叶绿素荧光与快速光曲线的测量

藻体培养12d后,测量藻体叶绿素荧光。测定前样品暗适应30min,然后打开波长为520nm强度为0.1 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的绿色检测光。光化光与饱和脉冲光均是由波长655nm的LED发出的白光,饱和脉冲强度为4000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ PAR,脉冲时间0.8s。测量由电脑控制,开启测

量光并打开光化光,适应20s后打开饱和脉冲,升高光化光强度,适应20s后再打开饱和脉冲,如此重复10次。PAR的强度经校正后为1、0、64、120、180、240、350、460、555、610 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。打开饱和脉冲前的荧光为 F_s ,打开饱和脉冲得到的最大荧光为 F_m' ,可变荧光 $\Delta F = F_m' - F_s$ 。由此可以获得,

PS II最大光化学量子产量:

$$F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m \quad (1)$$

光系统II的有效量子产量^[20-22]:

$$Y = \Delta F / F_m' = (F_m' - F_s) / F_m' \quad (2)$$

根据Y和PAR可计算出,

相对电子传递速率^[22-23]:

$$rETR = Y \times PAR \times 0.5 \times 0.84 \quad (3)$$

其中,0.84是植物的经验性吸光系数,0.5是假设植物吸收的光能被两个光系统I和II均分。

1.5 快速光曲线拟合

曲线拟合用Statistica软件进行,快速光曲线的拟合采用Platt等^[23]的公式:

$$P = P_m (1 - e^{-\alpha \times PAR/P_m}) e^{-\beta \times PAR/P_s} \quad (4)$$

式中,P代表光合速率,即相对电子传递速率; P_m 代表无光抑制时的最大相对电子传递速率; α 是P-I曲线的初始斜率,反映了光能利用的效率; β 是光抑制参数。

由此可以得出公式,半饱和光强 I_k

$$I_k = P_m / \alpha \quad (5)$$

PS II的有效量子产量随PAR的变化曲线采用双指数衰减函数拟合:

$$Y = m + ae^{-b \times PAR} + ce^{-d \times PAR} \quad (6)$$

式中,a、b、c、d、m为独立的参数。

1.6 数据分析

实验数据处理使用EXCEL处理并由SPSS 13.0进行Duncan多重检验。

2 结果

2.1 光照强度和温度对缘管浒苔光系统PS II光化学效率的影响

图1显示温度和光照强度均对光系统PS II光化学效率(F_v/F_m)值具有较大影响。15~25℃的 F_v/F_m 值较高,其中25℃最高(0.74),其次为20℃(0.73)和15℃(0.72)。温度过高或过低, F_v/F_m 值下降较大,如5℃和35℃的 F_v/F_m 最高值分别是0.48和0.38,分别是25℃的

64.88%和52.35%。5~35℃范围内各光照强度组的 F_v/F_m 值变化趋势基本相同,低光照强度[18~72 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]范围内 F_v/F_m 值随光照强度增加而快速上升,72 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 组最高,高光照强度[72~216 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]范围内随光照强度增加而逐步下降,如在15℃、20℃、25℃条件下,18 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 组的 F_v/F_m 值比其最高值分别下降了37.79%、17.01%、17.90%,216 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 组的 F_v/F_m 值比其最高值分别下降了24.67%、17.81%、21.33%。表明长石莼在25℃和72 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时的PS II光化学效率最高,当温度和光照强度分别偏离该点时,长石莼原初光能转化效率将逐渐下降,且偏离越大,下降越显著($P < 0.01$)。

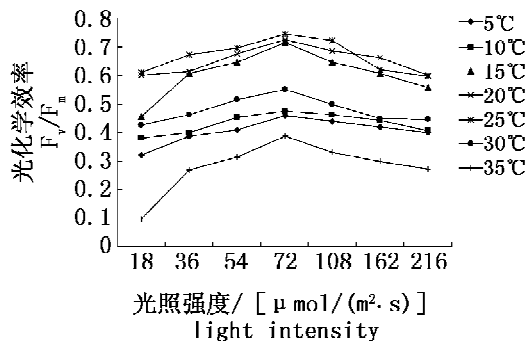


图1 长石莼PS II光化学效率(F_v/F_m)变化
Fig.1 Effects of different light intensity and temperature treatment on F_v/F_m of *Ulva linza*

2.2 光照强度和温度对长石莼光系统PS II初始荧光的影响

图2显示初始荧光 F_0 变化趋势基本维持在960~1482,且随温度变化可分成3种类型。在5~15℃范围内, F_0 在低光照强度范围内, F_0 随着光照强度提高而快速上升,当光照强度为54 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, F_0 达到最高值(1129~1209),随后随着光照强度提高而逐步下降,在108 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 达到低谷后随着光照强度提高而逐步上升;在20~30℃范围内, F_0 在低光照强度范围内随着光照强度提高而快速上升,在72 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 达到最高值(1161~1482)后随着光照强度提高而逐步下降;当温度高达35℃时, F_0 在低光照强度范围内随着光照强度提高而逐步下降,在72 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 达到最低值(1212)后随着光照强度提高而逐步上升。

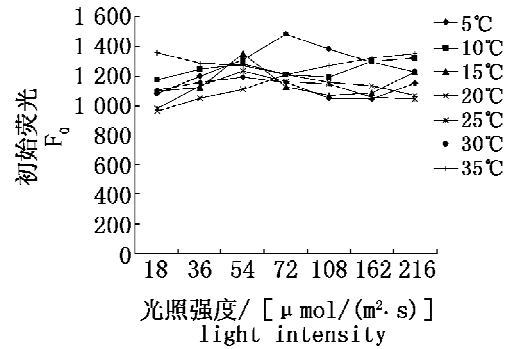


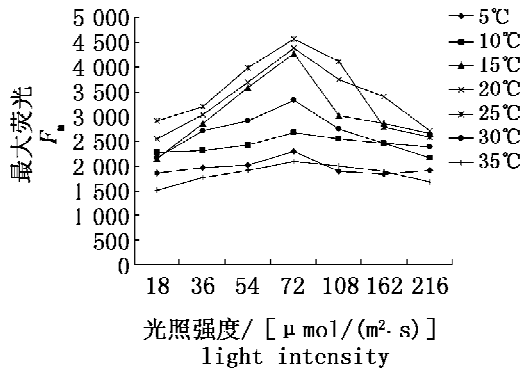
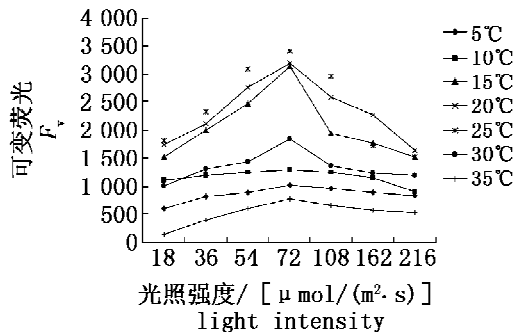
图2 长石莼PS II初始荧光(F_0)变化
Fig.2 Effects of different light intensity and temperature treatment on F_0 of *Ulva linza*

2.3 光照强度和温度对长石莼光系统PS II最大荧光的影响

图3显示温度对最大荧光 F_m 具有显著影响($P < 0.01$)。15~25℃时 F_m 值较高,其中25℃时 F_m 值最高(4567),其次为20℃(4389)和15℃(4270),分别是25℃最高值的96.10%和93.50%。温度过高或过低, F_m 值显著下降($P < 0.01$),如5和35℃ F_m ,其最大值较25℃分别下降了52.16%和56.32%。光照强度也对 F_m 具有显著影响($P < 0.01$),其中72 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 组 F_m 值最高,低光照强度范围[18~72 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]内随光照强度提高而上升,高光照强度范围[72~216 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]内随光照强度提高而下降。并且15~30℃范围内各光照强度组的 F_m 值变化比5、10和35℃更为明显,如15、20、25℃条件下18 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 组 F_m 值比其最大值分别下降了51.97%、43.02%和36.57%,216 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 组下降了36.56%、37.16%和43.33%,而5和35℃只下降了17.91%和16.16%。

2.4 光照强度和温度对长石莼光系统PS II可变荧光的影响

图4显示温度对可变荧光 F_v 具有显著影响($P < 0.01$),15~25℃ F_v 较高,其中25℃最高,达到3406,其次为20℃(3171)、15℃(3140),分别是25℃最高值的93.10%和92.16%。温度过高或过低时 F_v 下降较大,如5和35℃时 F_v 最大值最低,分别比25℃ F_v 最大值下降了69.76%和77.01%。光照强度也对 F_v 具有显著影响($P < 0.01$)。在18~72 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光照强度范围内,

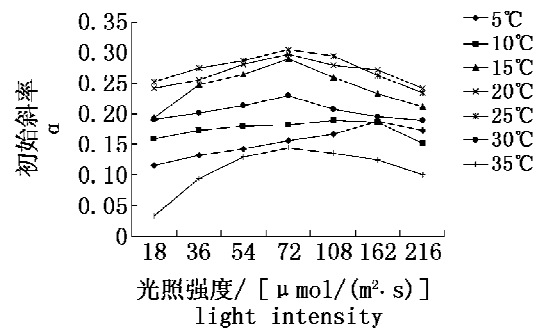
图3 长石莼 PS II 最大荧光 (F_m) 变化Fig. 3 Effects of different light intensity and temperature treatment on F_m of *Ulva linza*图4 长石莼 PS II 可变荧光 (F_v) 变化Fig. 4 Effects of different light intensity and temperature treatment on F_v of *Ulva linza*

各温度的 F_v 随光照强度提高而上升,72 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 达到最高值,随后随光照强度提高而逐步下降。其中 15 $^{\circ}\text{C}$ 、20 $^{\circ}\text{C}$ 、25 $^{\circ}\text{C}$ 温度条件下,各光照强度组的 F_v 值变化幅度较大,其中,18 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 组的 F_v 值比各自最高值分别下降了 56.99%、48.11% 和 48.18%,216 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 组的 F_v 值比各自最高值分别下降了 51.30%、48.33% 和 55.06%,而 5~10 $^{\circ}\text{C}$ 和 30~35 $^{\circ}\text{C}$ 各光照强度组的 F_v 值变化幅度较小。

2.5 光照强度和温度对长石莼 α 的影响

图 5 显示温度对初始斜率 α 具有显著影响 ($P < 0.01$),长石莼初始斜率 α 在 15~25 $^{\circ}\text{C}$ 时较高,其中 25 $^{\circ}\text{C}$ 的 α 最高(高达 0.305),其次为 20 $^{\circ}\text{C}$ (0.299)、15 $^{\circ}\text{C}$ (0.297)。温度过高或过低时 α 值显著下降 ($P < 0.01$),如 5 $^{\circ}\text{C}$ 和 35 $^{\circ}\text{C}$,其 α 最

高值分别是 25 $^{\circ}\text{C}$ 最高值的 61.31% 和 53.44%。光照强度也对 α 具有显著影响 ($P < 0.01$),在 5~35 $^{\circ}\text{C}$ 范围内,72 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时 α 达到最高值,低光照强度范围内 [18~72 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$], α 随着光照强度增加而快速上升,在高光照强度范围 [72~216 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] 内随光照强度提高而下降。其中 15 $^{\circ}\text{C}$ 、20 $^{\circ}\text{C}$ 、25 $^{\circ}\text{C}$ 温度下,各光照强度组的 α 值变化幅度较大,其中,18 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 组的 F_v 值比各自最高值分别下降了 35.12%、18.52% 和 17.38%,216 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 组的 F_v 值比各自最高值分别下降了 29.10%、18.52% 和 23.28%。

图5 长石莼 PS II 初始斜率 (α) 变化Fig. 5 Effects of different light intensity and temperature treatment on α of *Ulva linza*

2.6 光照强度和温度对长石莼 ETR_{max} 的影响

表 1 为光照强度对长石莼 ETR_{max} 影响的 Duncan 分析结果。由表 1 分析发现,长石莼 ETR_{max} 随着光照强度的增加而不断下降,其中在低光照强度范围 [18~72 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] 之间 ETR_{max} 差异不显著 ($P > 0.05$),而当光照强度高于 72 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 后光强的增加对 ETR_{max} 影响显著 ($P < 0.01$)。表 2 为温度对长石莼 ETR_{max} 影响的 Duncan 分析结果。由表 2 分析发现,长石莼 ETR_{max} 随着温度的增加而逐渐上升,30 $^{\circ}\text{C}$ 时最高为 52.214。当温度超过 35 $^{\circ}\text{C}$ 后下降幅度较大,如 35 $^{\circ}\text{C}$ 的 ETR_{max} 为 22.479,比 30 $^{\circ}\text{C}$ 下降了 56.95%。在 10~25 $^{\circ}\text{C}$ 范围内,相邻两个温度的 ETR_{max} 差异不显著 ($P > 0.05$),但与其它温度存在显著差异 ($P < 0.01$)。温度和光照强度变化对长石莼相对电子传递速率差异极显著,存在交互作用 (表 3)。

表1 不同光照强度下长石莼相对电子传递速率 Duncan 分析

Tab.1 Effects of different light intensity on ETR_{max} of *Ulva linza* with Duncan analysis

光照 [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] light intensity	N	均衡子集 subset				
		1	2	3	4	5
216	21	27.138				
162	21		30.893			
108	21			35.729		
72	21				39.562	
54	21				42.736	42.736
36	21					43.610
18	21					43.962
P 值 sig.		1.000	1.000	1.000	0.026	0.416

表2 不同温度下长石莼相对电子传递速率 Duncan 分析

Tab.2 Effects of different temperature on ETR_{max} of *Ulva linza* with Duncan analysis

温度($^{\circ}\text{C}$) temperature	N	均衡子集 subset					
		1	2	3	4	5	6
35	21	22.479					
5	21		29.714				
10	21			36.393			
15	21			38.302	38.302		
20	21				41.614	41.614	
25	21					42.921	
30	21						52.214
Sig.		1.000	1.000	0.177	0.020	0.358	1.000

表3 不同光照强度和温度下长石莼相对电子传递速率 Duncan 分析

Tab.3 Effects of light intensity and temperature on ETR_{max} of *Ulva linza* with Duncan analysis

变异来源 source	三类平方差 type III sum of squares	自由度 df	均方 mean square	F 值 F	P 值 sig.
光照 light intensity	5 559.247	6	926.541	44.741	0.000
温度 temperature	11 565.116	6	1 937.361	93.069	0.000
光照 × 温度 light intensity × temperature	333.171	36	179.326	8.659	0.000
校正模型 corrected mode	23 579.142a	48	491.232	23.721	0.000
误差 error	2 029.487	98	20.709		
总变异 total	234 108.629	147			

3 讨论

研究显示植物体内叶绿素荧光绝大部分来自 PS II 天线色素系统,而 PSI 色素系统基本不发荧光^[13]。随着叶绿素荧光理论和测定技术的进步,已可利用受光激发的叶绿素所产生的荧光作为研究光合作用机理的探针。通过对 α 、 ETR_{max} 数据的拟合和 F_v/F_m 、 F_0 、 F_m 分析,不仅可以直接反映样品的光合状态和样品对强光的耐受能力,而且

可以间接反映样品天线色素的相对变化情况^[8]。

PS II 的光化学效率(F_v/F_m)是度量光抑制程度的重要指标^[16],表示光反应中心原初光能转化效率^[12,24],非环境胁迫条件下叶片的荧光参数 F_v/F_m 极少变化,不受生长条件的影响^[12]。而遭受光抑制的叶片这一参数变化明显,它的降低是光抑制的明显特征^[25-26]。从本实验可以看出,相同温度下 F_v/F_m 的变化趋势可以明显分为两个阶段,第一阶段从 18 ~ 72 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,在这个

阶段长石莼 F_v/F_m 快速上升,表明光合作用随着光照的增加而逐渐增强;第二阶段从 72 ~ 216 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,在这个阶段长石莼 F_v/F_m 随光照强度增加而快速下降。 F_v/F_m 降低表明光照胁迫使 PS II 受到了伤害,降低了 PS II 原初光能转化效率,使长石莼 PS II 潜在活性中心受损,光合作用原初反应过程受抑制^[15]。其可能是因为过高光照强度使光合电子由 PS II 反应中心向 QA 等库传递过程受到影响,使 PS II 活性中心受损^[12]。

F_0 为初始荧光,是 PS II 反应中心全部开放时的荧光水平, F_0 的大小取决于 PS II 天线色素内的最初光子密度、天线色素之间及天线色素到 PS II 反应中心的激发能传递有关的结构状态^[24],非光化学能量耗散可以使 F_0 降低,而强光下 PS II 反应中心的破坏或可逆失活引起 F_0 的增加^[16]。本实验发现,在 5 ~ 15 °C 较低温度条件下,长石莼在 72 ~ 108 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光照强度范围内,其 F_0 随光照强度升高而降低,表明长石莼通过非光化学耗散减低对 PS II 反应中心的伤害;而在 108 ~ 216 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 范围内, F_0 随着光照强度增加而升高,表明与 PS II 反应中心 D1 蛋白的失活或/和降解有关,D1 蛋白的可逆失活可起到耗散过剩光能的作用^[27]。由此认为,在 5 ~ 15 °C 条件下,光能过剩可能会使 PS II 处还原态电子的大量积累,并形成三线态叶绿素($chl \cdot T$), $chl \cdot T$ 与分子氧反应会生成单线态氧(1O_2),如不能有效地清除 $O_2 \cdot$,则会使 D1 蛋白的失活或/和降解,并造成对 PS II 反应中心的伤害^[5,24];而在 20 ~ 25 °C 条件下, F_0 下降表明 *Ulva linza* 通过增加非光化学耗散,来减轻了对 PS II 反应中心伤害。这可能与 5 ~ 15 °C 较低温度下酶活性不高,而 20 ~ 25 °C 酶处于较高活性状态有关^[26]。

F_m 为最大荧光,是 PS II 反应中心全部关闭时的荧光水平, F_m 降低也是光抑制的一个重要指标,并且其下降与供体侧放氧复合体失活有关^[29]。从图 2 ~ 图 4 可以发现,反映 PS II 原初受体 QA 氧化还原状态的 F_v 随着 F_m 下降幅度增大而增大,这表明 PSII 活性在快速降低^[24]。在正常生理状态下,藻类 F_v/F_m 约为 0.65^[30]。本研究发现,当温度低于 10 或高于 30 °C 时,其 F_v/F_m 要明显低于 15 ~ 25 °C 温度相同光照强度下的值,表明低温或高温对光合作用产生了明显的抑制。

同时研究表明,低温对光合作用的抑制机制与高温下存在不同^[31-32]。低温下 PS I 要比 PS II 敏感,光合作用下降更多的可能是由于暗反应的下降引起的,即碳同化能力的下降,电子传递链被过度还原^[33-34],形成的对光系统造成伤害^[35]。而在 35 °C 时, F_0 与在其它温度下不同,先随光强的增加而下降,表明高温使长石莼在较低光强下就通过天线的热耗散增加减轻对 PS II 的伤害,当光强高于光饱和点后 PS II 反应中心因过高的光强受到破坏而失活。

高温和强光对长石莼叶片 PS II 的影响,还体现在叶片对光的响应能力上^[7]。植物相对电子传递速率表示植物吸收的光能沿光合电子传递链被传递利用了多少^[36],可以在相当程度上反映植物的光合能力^[37-38]。对 5 ~ 35 °C $rETR_{\text{max}}$ Duncan 分析发现,高/低温和强光下,特别是 35 °C 和 5 °C 216 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,较其在 25 °C 72 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时 $rETR_{\text{max}}$ 有明显下降 ($P < 0.01$),表明高/低温和强光导致了长石莼叶片光响应能力的显著降低,对光合作用的能力下降^[6]。

通过对叶绿素荧光数据综合分析,我们不难发现 15 ~ 25 °C 和 54 ~ 72 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 是长石莼光合作用和生长适宜条件,过高过低对其光合作用会产生明显抑制作用。这与 2007 年、2008 年绿潮在中国北方 5 月份开始爆发,6 - 7 月份形成高峰,8 月份以后逐渐消退有某种契合。

另外对长石莼光合作用产生影响,除光照和温度外,还存在如营养盐 N、P、Mg、其它藻类的克生效应的影响。并且在低温时 PS I 伤害对 PS II 具体影响,高温对 PS II 供体端、受体端以及对类囊体膜影响还不清楚。只有进一步充分研究光系统和外界各因素对长石莼光合作用的综合影响,才能真正做好对绿潮的防治。

参考文献:

- [1] 张其德. 温度对植物光合作用的影响[J]. 植物杂志, 1989, 3: 28 - 30.
- [2] 牛庆良, 黄丹枫, 陈春宏, 等. CO₂ 和温度对网纹甜瓜群体光合作用的影响[J]. 园艺学报, 2006, 33 (2): 272 - 277.
- [3] 韩志国, 雷腊梅, 韩博平. 角毛藻光合作用对连续强光照的动态响应[J]. 热带亚热带植物学报, 2006, 14(1): 7 - 13.

- [4] 王博轶,冯玉龙. 生长环境光强对两种热带雨林树种幼苗光合作用的影响[J]. 生态学报, 2005, 25(1): 23-30.
- [5] 徐志防,罗广华,陈贻竹,等. 强光及外源活性氧对莴苣叶绿素荧光的影响[J]. 植物生理学报, 1998, 24(3): 279-284.
- [6] Critchley C, Russell W A. Photoinhibition of photosynthesis *in vivo*: The role of protein turnover in photo system II [J]. *Physiologia Plantarum*, 1994, 92: 188-196.
- [7] 马婷,徐尧,潘国权,等. 悬浮泥沙溶液对金鱼藻快速光响应曲线的影响[J]. 武汉植物学研究, 2006, 24(6): 531-535.
- [8] 韩志国,雷腊梅,韩博平,等. 蛋白核小球藻光驯化的快速光曲线变化[J]. 生态科学, 2006, 25(1): 32-33.
- [9] 韩志国,雷腊梅,韩博平. 光-暗循环中三角褐指藻和具齿原甲藻快速光曲线的变化[J]. 热带海洋学报, 2005, 24(6): 13-21.
- [10] 韩志国,许忠能,韩博平,等. 束生刚毛藻脱水 and 复水过程中光合作用的变化[J]. 生态学杂志, 2005, 24(11): 1291-1294.
- [11] 吴韩英,朱祝军,杨信廷,等. 高温胁迫对甜椒光合作用和叶绿素荧光的影响[J]. 园艺学报, 2001, 28(6): 517-521.
- [12] 杨晓青,梁宗锁,山颖,等. 水分胁迫对不同抗旱类型冬小麦幼苗叶绿素荧光参数的影响[J]. 西北植物学报, 2004, 24(5): 812-816.
- [13] 陈贻竹,夏丽,郭俊彦,等. 叶绿素荧光技术在植物环境胁迫研究中的应用[J]. 热带亚热带植物学报, 1995, 3(4): 79-86.
- [14] Feng J C, Hu X L, Mao X J, *et al.* Application of chlorophyll fluorescence dynamics to plant physiology in adverse circumstance [J]. *Nonwood Forest Researches*, 2002, 20(4): 14-19.
- [15] 惠红霞,许兴,李守明. 盐胁迫抑制枸杞光合作用的可能机理[J]. 生态学杂志, 2004, 23(1): 5-9.
- [16] 赵会杰,邹琦. 叶绿素荧光分析技术及其在植物光合机理研究中的应用[J]. 河南农业大学学报, 2000, 34(3): 248-251.
- [17] 应成琦,张婷,李信书,等. 我国近海浒苔漂浮种类 ITS 与 18S rDNA 序列相似性分析[J]. 水产学报, 2009, 33(2): 215-219.
- [18] 马家海,嵇嘉民,徐韧,等. 长石莼(缘管浒苔)生活史的初步研究[J]. 水产学报, 2009, 33(1): 45-52.
- [19] 何培民,秦松,严小军,等. 海藻生物技术及其应
- 用[M]. 北京:化学工业出版社, 2007: 86-98.
- [20] Genty B, Briantais J M, Baker N R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence [J]. *Biochim Biophys Acta*, 1989, 990: 87-92.
- [21] Schreiber U, Bilger W, Neubauer C. Chlorophyll fluorescence as a noninvasive indicator for rapid assessment of *in vivo* photosynthesis [C]//Schulze E D, Caldwell M, Eds. *Ecophysiology of Photosynthesis*. Berlin: SpringerVerlag, 1994, 49-70.
- [22] 张曼,曾波. PhytoPAM 浮游植物分析仪用于微藻光合作用研究中几种参数设定的优化[J]. 植物生理学通讯, 2007, 43(1): 148-152.
- [23] Schreiber U. Pulse-amplitude-modulation (PAM) fluorometry and saturation pulse method: An overview [C]//Papa-georgiou G C, Eds. *Chlorophyll Fluorescence: A Signature of Photosynthesis*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2004.
- [24] 杨广东,朱祝军,计玉妹. 不同光强和缺镁胁迫对黄瓜叶片叶绿素荧光特性和活性氧产生的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2002, 8(1): 115-118.
- [25] 郭延平,张良诚,洪双松,等. 温州蜜柑叶片光合作用的光抑制[J]. 园艺学报, 1999, 26(5): 281-286.
- [26] 徐德聪,吕芳德,潘晓杰. 叶绿素荧光分析技术在果树研究中的应用[J]. 经济林研究, 2003, 21(3): 88-91.
- [27] 李绍长,董树亭,董志新,等. 低磷胁迫对磷不同利用效率玉米叶绿素荧光参数的影响[J]. 作物学报, 2004, 30(4): 365-370.
- [28] 睦晓蕾,毛胜利,张振贤. 低温对弱光影响甜椒光合作用的胁迫效应[J]. 核农学报, 2008, 22(6): 880-886.
- [29] Schreiber U, Neubauer C. O₂-dependent electron flow, membrane energization and the mechanism of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence [J]. *Photosynthesis Research*, 1990, 25: 279-293.
- [30] 陈莲花,刘雷. 叶绿素荧光技术在藻类光合作用中的应用[J]. 江西科学, 2007, 25(6): 788-791.
- [31] 刘玉梅. 低温弱光胁迫对蔬菜作物光合生理的影响[J]. 安徽农业科学, 2008, 36(13): 5274-5277.
- [32] 刘东焕,赵世伟,刘玉军,等. 植物光合作用对高温的响应[J]. 植物研究, 2002, 22(2): 201-212.

- [33] 周艳虹,黄黎锋,喻景权.持续低温弱光对黄瓜叶片气体交换、叶绿素荧光猝灭和吸收光能分配的影响[J].植物生理与分子生物学学报,2004,30(2):153-160.
- [34] Li X G,Bi Y P,Zhao S J,*et al.* The susceptibility of cucumber and sweet pepper to chilling under low irradiance is related to energy dissipation and water-water cycle[J]. *Photosynthetica*,2003,41(2):259-265.
- [35] Yordanov I, Velikova V. Photoinhibition of photosystem I[J]. *Physiology*,2000,26:70-92.
- [36] Ambrosio N D, Arena C, Santo A V. Temperature response of photosynthesis, excitation energy dissipation and alternative electron sinks to carbon assimilation in *Beta vulgaris* L [J]. *Environmental and Experimental Botany*,2006,55:248-257.
- [37] Joao S,Rui S. Can chlorophyll fluorescence be used to estimate photosynthetic production in the seagrass *Zosteranoltii* [J]. *Marine Biology and Ecology*,2004,307:207-216.
- [38] Demming B,Bjorndman O. Comparison of effect of excessive light on chlorophyll fluorescence (77k) and photon yield of O₂ evolution in leaves of higher plants[J]. *Planta*,1987,171(2):171-184.

Effects of different light intensity and temperature treatment on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in *Ulva linza*

TANG Wen-zhong, LI Xin-shu, HUANG Hai-yan, CAI Chun-er, HUO Yuan-zi, HE Pei-min
(College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China)

Abstract: In this paper, the optimization for blade photosynthesis and culture conditions at different light intensity and temperature in *Ulva linza* with pulse amplitude modulation chlorophyll fluorometer (PHYTO-PAM). The results showed that F_v/F_m , F_m , F_v and α value were the highest at 25 °C temperature and 72 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ light intensity, up to 0.74, 4567, 3406 and 0.305 respectively. When temperature and light intensity were lower than the point, light unsaturation would occur. And the farther the temperature and light intensity was from the point, the greater their F_v/F_m , F_m , F_v and α value decreased ($P < 0.01$). At 5 °C and 35 °C with 72 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ light intensity, the F_v/F_m , F_m , F_v and α values were the lowest, about 32.24%–64.88% and 22.99%–53.44% of that at 25 °C with 72 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ light intensity, respectively. And at 18 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ and 216 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ light intensity with 25 °C, the F_v/F_m , F_m , F_v and α values also were lowest, which were 44.94%–82.62% and 51.82%–76.72% of that at 72 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ light intensity with 25 °C, respectively. F_0 did not change much. At 5–30 °C, F_0 first increased and then decreased or increased again, while at 35 °C, it firstly declined and then increased. As for fitting parameter α , it was showed that *Ulva linza* enhanced photosynthesis by increasing light energy absorption before light saturation point, but after that, they would increase photosynthesis by rapid declining light energy absorption. $rETR_{\text{max}}$ Duncan test showed that the high / low temperature and high light intensity inhibited photosynthesis rate significantly ($P < 0.01$). It indicated that the temperature between 15 °C and 25 °C and light intensity between 54 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ and 72 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ were feasible photosynthesis and growth conditions for *Ulva linza*, and too high or too low were not good. The temperature order for photosynthesis and growth rate was 25 > 20 > 15 > 30 > 10 > 5 > 35 °C, and the light intensity order was 72 > 54/108 > 36/162 > 18/216 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$.

Key words: *Ulva linza*; chlorophyll fluorescence parameter; photosynthesis; rapid light curves; temperature; light intensity