



海带孢子体光合活性对不同温度和光照的响应

程晓鹏¹, 章守宇¹, 林军¹, 汪振华¹,
赵旭¹, 黄琳², 王凯^{1*}

(1. 上海海洋大学海洋生态与环境学院, 上海 201306;

2. 宁波市海洋与渔业研究院, 浙江 宁波 315000)

摘要: 为了从生理生态学角度解答温度和光照对海带孢子体生长过程的影响, 探索海带孢子体对温度和光环境的生理响应机制, 实验在测定养殖海域海带孢子体生长参数的基础上, 设定了6、10、14和18 °C 4个水温梯度的海带孢子体暂养实验, 以及它们在0、25、70、133、230、317、421、582、786 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 9个光合有效辐射(PAR)梯度下的光合活性荧光参数测定。结果显示: ①在6 °C水温条件下, 海带孢子体荧光参数 F_v/F_m 和 F_v/F_0 最大, 分别为0.71和2.40; 在18 °C水温条件下, 其 F_v/F_m 和 F_v/F_0 最小, 分别为0.65和1.85; ②暂养海带孢子体的光化学淬灭(qP)和非光化学淬灭(qN或NPQ)在18 °C水温条件下达到最大, 分别为0.92和3.29; ③海带孢子体的快速光曲线随着光合有效辐射(PAR)的增强呈现先上升后下降的趋势; ④海域养殖海带孢子体的最大叶长增长速率、叶宽增长速率和干重增重率分别为1.34 cm/d、0.33 cm/d和1.01 g/d。研究表明, 海带孢子体干重生长率变化与不同水温条件下的快速光曲线变化一致, 高温抑制了海带孢子体光合效率; 当环境光合有效辐射大于样品光饱和点(E_m)后, 海带孢子体相对电子传递速率下降, 光合作用受到抑制。

关键词: 海带; 孢子体; 叶绿素荧光特性; 光合有效辐射; 温度

中图分类号: S 968.42

文献标志码: A

中国是世界藻类养殖第一大国, 2017年全国藻类养殖面积达 $1.452 \times 10^5 \text{ hm}^2$, 养殖产量达222.78万t^[1], 对我国近海蓝色碳汇具有重要的贡献^[2-3]。海带(*Saccharina japonica*)是我国重要的经济海藻之一。自20世纪50年代建立海带全人工筏式养殖技术以来, 海带养殖规模不断扩大, 随着耐高温海带良种选育技术的提高, 我国海带养殖海区从36°N推进到26°N的南方海区, 福建、山东、浙江成为我国海带养殖产业的主产区^[4]。2017年我国海带养殖面积为 $4.423 \times 10^4 \text{ hm}^2$, 约占海藻养殖面积的30.5%, 海带产量为148.6万t, 约占海藻总产量的66.7%, 海带养殖不仅具有

重要的经济效益, 而且具有重要的生态价值, 海带通过光合作用消氮固碳、释放氧气, 对缓解富营养化、调控近海生态平衡具有重要作用^[5-7]。深入研究海带养殖过程中对环境因子的适应特点, 以解析海带重要生长阶段对环境条件的响应机制, 为海带养殖活动中养殖架构的有效控制提供重要依据, 促使不同海带养殖区根据当地养殖水域温度和光照条件合理设置海带养殖水深及密度, 以期实现高效产出。

目前, 有关海带生长的研究, 主要通过海带孢子体形态变化速率和光合放氧量来说明海带孢子体的生长状况, 但是从生理生态学的角

收稿日期: 2019-03-11 修回日期: 2019-05-16

资助项目: 国家自然科学基金(41876191); 现代农业产业技术体系专项(CARS-50)

通信作者: 王凯, E-mail: kwang@shou.edu.cn

度探讨海带养殖的最适温度和光照条件方面的研究鲜有报道。20世纪80年代调制叶绿素荧光仪问世以来, 广泛用于海草和陆生植物的生理生态学研究^[8-10], 应用该技术测定植物光合作用过程中光系统对光能的吸收、传递、耗散、分配等方面具有独特的作用。与其他“外在性”的气体交换指标相比, 叶绿素荧光参数更具反应“内在性”的特点^[11-12]。近年来, 叶绿素荧光技术常见于陆生观赏植物和经济作物的相关研究中, 其主要目的是了解环境因子对植物生长的生理影响机制及探索植物光合作用的最适环境条件^[13-16]。虽然如此, 叶绿素荧光技术在大型海藻生理生态中的应用起步较晚, 目前主要应用于卡帕藻(*Kappaphycus alvarezii*)、羊栖菜(*Sargassum fusiforme*)、蜆菜(*Ulva conglobata*)、铜藻(*S. horneri*)、坛紫菜(*Pyropia haitanensis*)等对环境胁迫的响应^[17-23], 揭示温度和CO₂浓度等环境因子对大型海藻的影响机制。为此, 本研究通过养殖海域海带孢子体生长状况参数测定和模拟养殖实验, 结合叶绿素荧光动力学原位测量技术, 综合分析海带孢子体对温度和光照的生理生态学响应机理, 以期为海带孢子体高效人工养殖及提高光合固碳速率提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 实验材料

浙江宁波象山西沪港海带养殖区(29°32'20.06"N, 121°47'28.04"E)是宁波重要的海产品养殖区, 其海带孢子体养殖幼苗全部来自福建霞浦镇耐高温海带品种育苗基地。本实验自2017年12月至2018年5月进行了6次海带养殖区环境及生长状况参数调查, 于2018年1月23日随机采集海带孢子体附着状况良好的样品带回渔业基地暂养。将海带孢子体样品进行3 d的暂养后随机分为4组, 分别栽培在编号为1、2、3和4号的养殖池, 海带孢子体养殖池规格为直径1.6 m, 水深1.2 m, 容积600 L, 其养殖位置处于水下20 cm处, 海带孢子体养殖用水来自天然海域沙滤处理后的海水(盐度24.07, pH 8.37), 每2 d将养殖池水整体换水1次, 基地海带孢子体暂养密度与西沪港养殖区一致, 单个海带孢子体样本之间间隔为8~12 cm, 每个养殖池养殖海带孢子体数量为25株。

1.2 实验设计与数据采集

本实验主要分为海带孢子体养殖区现场调查和实验基地增温暂养养殖处理2部分。海带养殖区现场调查主要包括温度、光照调查和海带孢子体生长状况参数测定。模拟养殖实验主要通过增温装置和造流装置模拟海带孢子体在天然海域的生长环境, 在养殖基地设置4个海带孢子体暂养池, 每组在水面以下25 cm处安装2个6 W双头造流泵为海带孢子体养殖池提供水流环境, 在距池底10 cm的位置布设增温装置, 目标温度分别设定为6、10、14和18 °C 4个实验组, 其加热器工作温度为目标温度±2 °C, 当养殖池温度高于目标温度1 °C时, 加热工作停止, 当养殖池温度低于目标温度1 °C时, 加热工作启动。模拟养殖实验开始时间为2018年1月26日, 养殖周期为1周, 海带孢子体样品叶长为(71.8±11.2) cm, 所有实验均在开阔场地进行, 通过上述增温装置来保证水温达到目标温度, 使用温度计对4个实验池样品进行温度测定, 使用水下调制叶绿素荧光仪(WALZ, Diving-PAM, 德国)对4个实验池样品进行光合有效辐射(photosynthetic active radiation, PAR)和海带孢子体叶绿素荧光参数原位测量。

温度、光合有效辐射和海带孢子体生物学测定 海带孢子体养殖海域环境温度和光合有效辐射主要通过校准后的温盐深多探头观测系统(SBE 19plus, CTD, 美国)进行测量, 每次测量时从水下20 cm处以1 m/s的速度下放至250 cm处, 停留1 min后以同样速度拉升至水面。主要测量指标为温度、深度和光合有效辐射, 重复测量3次。海带孢子体生长状况参数, 由随机采集的10根海带孢子体, 带回实验室进行叶长、叶宽和干重的测量。

光合诱导参数测定 叶绿素荧光技术具有观测过程简便, 获得结果迅速和对植物无破坏、少干扰的特点, 特别是在室外自然条件下诊断植物体内光合机构运转状况、分析植物对环境响应机理等方面具有独特的优势。 F_v/F_m 是光系统II(PS II)最大光化学效率, 反映PS II内禀光能转换效率, 也被称为PS II的最大光能转换效率, F_v/F_0 常用于表示植物光系统II(PS II)潜在活性, 当 F_v/F_m 或 F_v/F_0 下降时, 代表植物受到了胁迫^[24]。将海带养殖区带回的海带孢子体经过1周增温处理, 用水下调制叶绿素荧光仪和数据

采集软件WinControl(WinControl-3,Walz GmbH, Effeltrich, 德国)进行测量。测量时间为晚上7点(太阳已落山1.5 h),将Diving-PAM磁性叶片夹放入水中对样品进行原位测量,首先开启调制测量光[0.15 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$],测得最小荧光(F_0),随后开启饱和脉冲光[4 000 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$],此时测得的荧光值为最大荧光(F_m),随机选取3根海带孢子体重复测量2次。根据公式 $F_v = F_m - F_0$ 计算得到可变荧光 F_v ,最大光化学效率 $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ ^[25]; 荧光参数 $F_v/F_0 = (F_m - F_0)/F_0$ 。

快速光曲线测定 相对电子传递速率($rETR$)反映植物光能传递的效率,快速光曲线主要反映植物相对电子传递速率在每一PAR梯度下的变化情况^[25]。光化光(actinic light, AL)是植物实际吸收利用进行光合作用的可见光(400~700 nm)。光化光梯度设置为0、25、70、133、230、317、421、582、786 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,每一PAR梯度下的照射时间为10 s,2次光化光间隔为20 s,光适应后的最小荧光值为 F'_0 。在每一光合有效辐射照射后,记录打开饱和脉冲前的荧光值(F_t),打开饱和脉冲得到 F'_m ,由此可以得出光系统II(PS II)的有效量子产率[effective quantum yield, $Y(II)$]:

$$Y(II) = (F'_m - F_t) / F'_m \quad (1)$$

$$rETR = Y(II) \times PAR \times 0.5 \times 0.84 \quad (2)$$

式中,0.5为PS II吸收的光量子所占比例,0.84为样品的吸光系数^[26]。

快速光曲线拟合 快速光曲线采用最小二乘法,使用Platt等^[12]的公式:

$$rETR = rETR_m \times \left(1 - e^{\alpha \times PAR / rETR_m}\right) \times e^{-\beta \times PAR / rETR_m} \quad (3)$$

$$E_k = rETR_m / \alpha \quad (4)$$

$$E_m = rETR_m / \alpha \times \ln[(\alpha + \beta) / \beta] \quad (5)$$

式中, α 为快速曲线初始斜率, β 为光合抑制参数, E_k 为半饱和光强, E_m 为光饱和点^[27-29]。

荧光淬灭参数测定 由光合作用引起的荧光淬灭称为光化学淬灭(photochemical quenching, qP);由热耗散引起的荧光淬灭称为非光化学淬灭(non-photochemical quenching, qN或NPQ)。根据以下公式进行计算:

$$qP = (F'_m - F) / (F'_m - F_0) \quad (6)$$

$$qN = (F_m - F'_m) / (F_m - F_0) \quad (7)$$

$$NPQ = (F_m - F'_m) / F'_m \quad (8)$$

1.3 数据分析

在实验结束后,首先使用Excel 2016软件对所获得数据进行统计整理,采用Origin 2017软件对快速光曲线的数据进行最小二乘法拟合画图。用单因素方差分析对各组实验数据进行分析,以 $P < 0.05$ 作为显著水平。

2 结果

2.1 养殖海域温度与光照变化

观测海带养殖区12月份至4月份温度和光合有效辐射变化情况,在整个海带养殖周期内,水温呈现先下降后上升的规律(图1-a),水温在1月中下旬降至最低温度9.1 $^{\circ}\text{C}$ 后逐渐上升,4月下旬的最高温度达到18 $^{\circ}\text{C}$ 以上。养殖水域光合有效辐射在垂直梯度上呈现随水深的增加而降低的趋势,表层光合有效辐射最高,在水深为2.5 m的水层,光合有效辐射接近为0 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ (图1-b)。

2.2 海带孢子体生物学参数

海带孢子体于12月份夹苗下水,海带孢子体平均叶长(21.1 \pm 6.9) cm、平均叶宽(2.3 \pm 0.7) cm、平均干重为(0.06 \pm 0.03) g,至4月下旬时,海带孢子体平均叶长(136 \pm 25.6) cm、平均叶宽(28.6 \pm 1.8) cm、平均干重(35.17 \pm 7.29) g,在整个生长过程中,海带孢子体1月下旬叶长增长速率最高,是最低叶长增长速率阶段(1月中旬)的2.13倍。4月上旬海带孢子体叶宽增长速率最高,是最低叶宽增长速率阶段(1月下旬)的2.24倍。4月上旬海带孢子体干重增重最快,是干重增重最低阶段(1月中旬)的50.5倍(表1)。

2.3 不同温度梯度下荧光参数变化

海带孢子体最大光化学效率 F_v/F_m 和荧光参数 F_v/F_0 随着温度的升高呈现逐渐下降的趋势(图2),温度6和10 $^{\circ}\text{C}$ 下,海带孢子体 F_v/F_m 和 F_v/F_0 值没有显著差异($P > 0.05$);相比于10 $^{\circ}\text{C}$ 温度条件,18 $^{\circ}\text{C}$ 条件下海带孢子体最大光化学效率显著下降($P < 0.05$),海带孢子体 F_v/F_m 下降7.9%, F_v/F_0 下降22.9%,表明海带孢子体在环境温度达到14 $^{\circ}\text{C}$ 以上时,光合作用原初光反应过程受到抑制。qP反映PS II天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额,在一定程度上反映了PS II反应中心的开放程度;qN或NPQ反映植物耗散

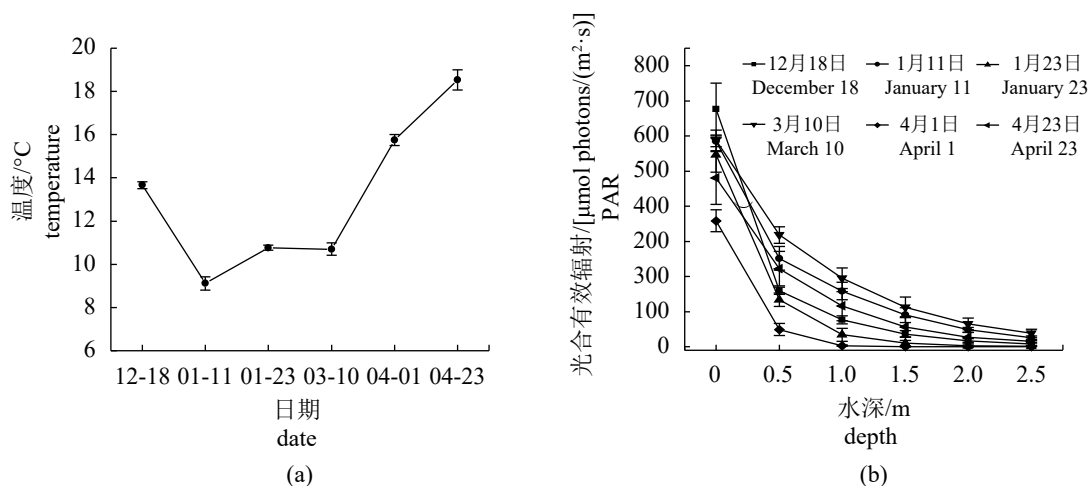


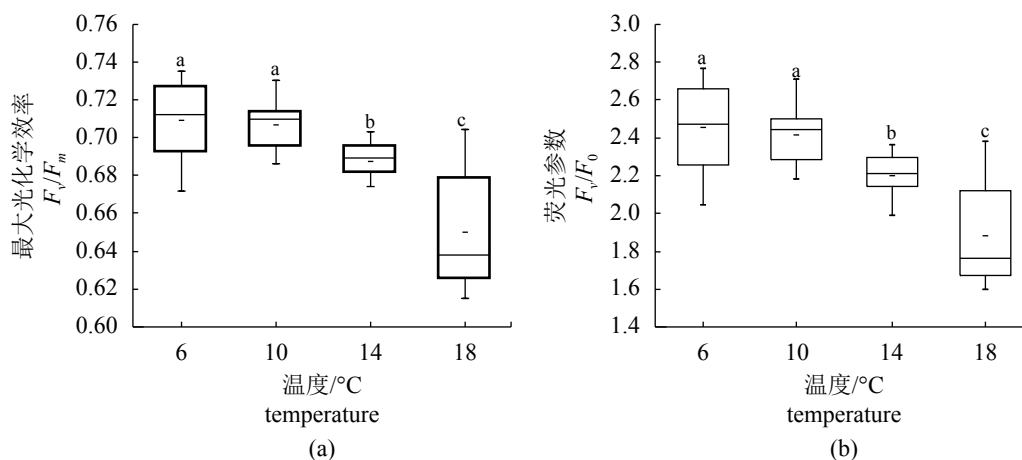
图 1 海带养殖海域温度(a)光合有效辐射(b)变化情况

Fig. 1 Temperature(a)and PAR(b)variation in *S. japonica* aquaculture waters

表 1 海带孢子体生物学参数

Tab. 1 Major biological parameters of *S. japonica* sporophyte

参数 parameters	时间 date				
	12-18	01-11	01-23	03-10	04-01
叶长/cm length of leaf	21.1±6.9	34.3±11.8	55.7±14.9	108.0±5.3	136.0±25.6
叶长平均增长速率/(cm/d) average rate of leaf length growth		0.6	1.3	1.2	1.3
叶宽/cm width of leaf	2.3±0.7	6.8±1.6	9.1±2.5	21.3±3.5	28.6±1.8
叶宽平均增长速率/(cm/d) average rate of leaf width growth		0.2	0.1	0.2	0.3
干重/g dry weight	0.06±0.03	0.55±0.27	0.97±0.91	12.89±1.28	35.17±7.29
平均增重速率/(g/d) average rate of weight gain		0.02	0.03	0.26	1.01

图 2 不同温度下海带孢子体 F_v/F_m 和 F_v/F_0 值

不同字母代表差异显著 ($P < 0.05$), 下同

Fig. 2 F_v/F_m and F_v/F_0 values of *S. japonica* sporophyte at different temperatures

Different letters mean significant difference at 0.05 level, the same below

过剩光能转化为热的能力，也就是光保护的能力^[30]。在6~14 °C温度处理下，海带孢子体qP、qN和NPQ指数变化不大($P>0.05$)，在18 °C温度处理下，qP、qN和NPQ指数显著增大($P<0.05$)，相比于10 °C，分别增长66.5%和41.6%(图3)，表明当环境温度处于18 °C时，海带孢子体PS II 反应中心开放程度和光保护能力均有所提高。

2.4 海带孢子体快速光曲线

随着光合有效辐射的增强，海带孢子体相对电子传递速率总体呈现先上升后下降的趋势(图4)，在光饱和点处达到最大相对电子传递速率。在4种温度处理下，海带孢子体半饱和光强 E_k 分别为30.29、25.07、26.43和41.98 $\mu\text{mol photons}/$

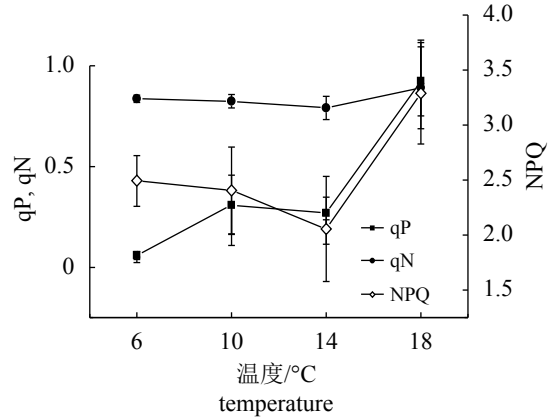


图3 不同温度下海带孢子体qP、qN和NPQ的变化
Fig. 3 qP, qN and NPQ variations of *S. japonica* sporophyte at different temperatures

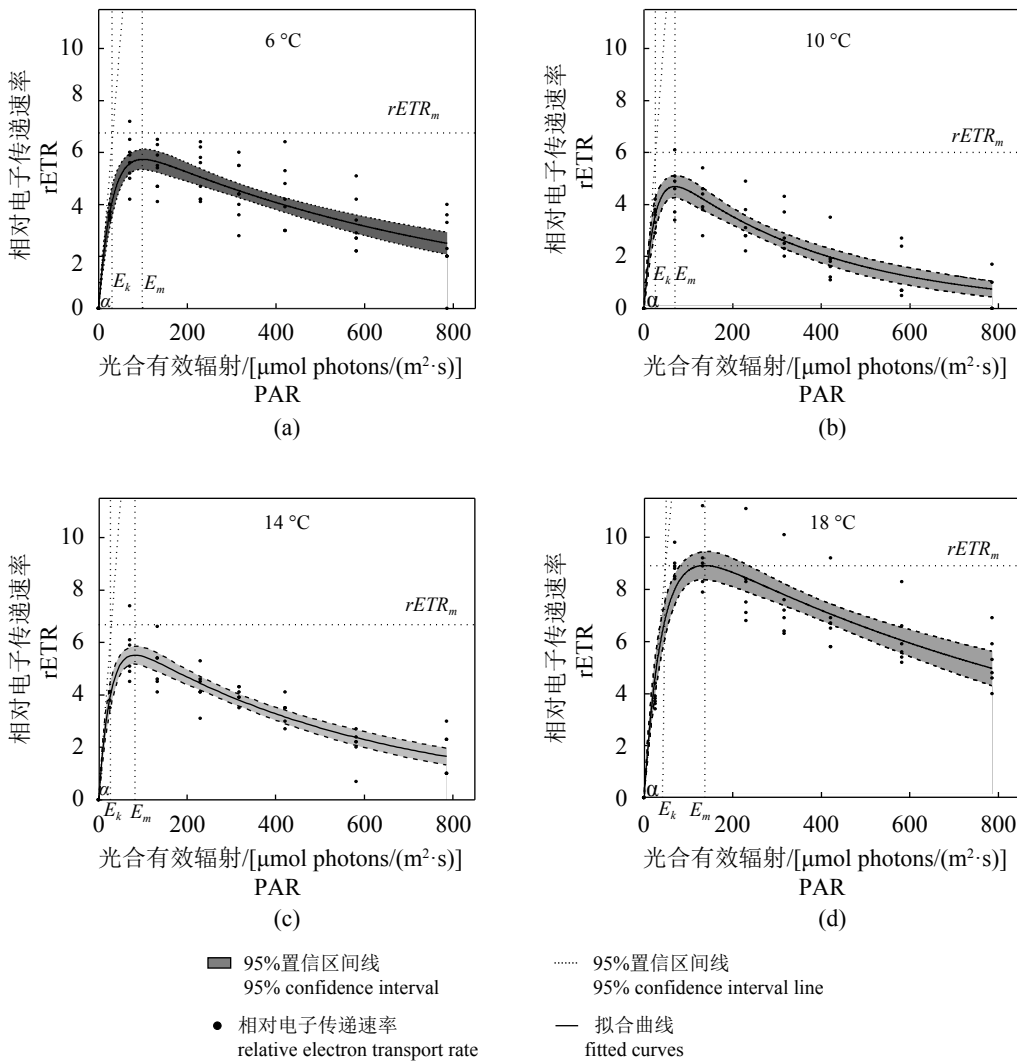


图4 海带孢子体快速光曲线

Fig. 4 Rapid light curves of *S. japonica* sporophyte

($\text{m}^2 \cdot \text{s}$), 光饱和点 E_m 分别为 98.42、69.51、81.79 和 137.10 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 当环境 PAR 大于植物在该环境下对应的光饱和点后, 植物光合作用进入光抑制状态。拟合快速曲线, 得到反映海带孢子体光合能力的参数(表 2), 与 10 °C 水温处

理相比, 18 °C 条件下, 海带孢子体光饱和点和相对电子传递速率分别提高 97.2% 和 75.8%。海带孢子体在 4 个温度梯度处理下, 表现出不同的光饱和点和相对电子传递速率, 其中, 18 °C 条件下的光饱和点和相对电子传递速率最高。

表 2 海带孢子体快速光曲线拟合参数

Tab. 2 Parameters of rapid light curve of *S. japonica* sporophyte

参数 parameters	温度/°C temperature			
	6	10	14	18
α	0.223±0.030 ^c	0.240±0.041 ^a	0.253±0.031 ^a	0.252±0.028 ^a
β	0.009±0.002 ^b	0.016±0.003 ^a	0.012±0.002 ^b	0.010±0.002 ^b
$rETR_m$	6.754±0.408 ^b	6.017±0.537 ^b	6.686±0.372 ^b	10.579±0.630 ^a
E_k	30.29	25.07	26.43	41.98
E_m	98.42	69.51	81.79	137.10

注: 不同字母代表差异显著($P < 0.05$)

Notes: different letters mean significant difference at 0.05 level

3 讨论

3.1 温度升高对海带孢子体 F_v/F_m 、 F_v/F_0 的作用

F_v/F_m 反映 PS II 反应中心原初光能转化效率, F_v/F_0 反映 PS II 反应中心潜在活性, 它们是表明光化学反应状况的重要参数, 在非环境胁迫条件下, 叶片的荧光参数 F_v/F_m 极少变化。在本研究中, 受到温度影响, PS II 原初光能转化效率在 18 °C 时显著降低, 表明 PS II 反应中心潜在活性受到抑制, 即光合作用原初反应过程受到抑制。大量研究表明, PS II 是最易热敏感的色素蛋白复合体之一^[31-32], 光合电子由 PS II 反应中心向 Q_A 、 Q_B 以及 P_Q 库传递过程受到影响, 从而减少了海带孢子体叶片叶绿体激发能从捕光色素蛋白复合体(LHC II)向 PS II 的传递^[24]。梁英等^[33]的研究显示, 高温条件可激活海藻类囊体膜上的脂肪酶, 降解细胞膜脂, 钝化 PS II 反应中心, 同时导致叶绿体结构发生改变, 引起叶绿素的降解。在本研究中, 6 °C 处理条件下, 海带孢子体最大光化学效率为 0.71, 18 °C 处理条件下, 海带孢子体最大光化学效率为 0.65, 这说明当温度升高至 18 °C 时, 对海带孢子体光合效率产生抑制作用。

3.2 温度影响海带孢子体荧光淬灭

植物光合作用所捕获的能量主要通过光化

学传递和热耗散途径消耗掉。荧光淬灭分析能够反映捕获能不同出路的比例, qP 反映的是 PS II 天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额。要保持高的 qP, PS II 反应中心就要处于开放状态, 所以 qP 又在一定程度上反映了 PS II 反应中心的开放程度。而 qN 或 NPQ 反映的是 PS II 天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热的形式耗散掉的光能部分。当 PS II 反应中心天线色素吸收了过量的光能时, 如不能及时地耗散将对光合机构造成失活或破坏, 所以非光化学淬灭是一种自我保护机制, 对光合机构起到一定的保护作用^[34]。本研究中, 在温度 6~14 °C 条件下, 海带孢子体光化学淬灭指数和非光化学淬灭指数并无显著变化, 当温度达到 18 °C 时, 海带孢子体 qP 和 NPQ 参数显著增大, 表明随着温度的升高, 海带孢子体 PS II 反应中心进入到电子传递中的光能所占比例增大, 即 PS II 反应中心的开放程度增大, 光合作用具有更高的光能利用率; 海带孢子体 NPQ 显著增大说明相比于 10 °C 条件下, 海带孢子体热耗散能力增强^[33], 其光保护能力愈强, 海带孢子体所能利用的光合有效辐射范围愈广。类似的研究在高等植物夏腊梅(*Sinocalycanthus chinensis*)的研究中也呈现相同的结论^[14], 表明海带孢子体会随着温度的变化, 自身进行能量分配的调整, 以此来适应环境的变化。

3.3 温度、光照对海带孢子体相对电子传递速率的影响

在已研究的海藻种类中,一定条件下的电子传递效率(ETR)与光合释氧和CO₂固定速率呈线性关系,因而相对电子传递速率(rETR)可近似表征光合速率和固碳速率^[34]。本研究中,拟合快速光曲线,可将快速曲线分为3个区域:光限制区、光饱和区和光抑制区。在环境PAR小于 E_k 时,海带孢子体光合作用主要受PAR的限制,光限制区曲线的上升与光捕获能力成正比;当 $E_k < \text{环境PAR} < E_m$ 时,表明海带孢子体处于光饱和区,电子传递速率最高;当环境PAR大于光饱和点时,海带孢子体光合作用处于抑制状态,随着PAR的增强,相对电子传递速率下降。这与浒苔(*Enteromorpha prolifera*)和长心卡帕藻(*Kappaphycus alvarezii*)等大型海藻的研究结果相一致^[17,23],其主要原因可能是PS II 反应中心D1蛋白的光失活超过其修复速率,导致了光合能力的下降。

在6、10和14 °C温度处理下,海带孢子体相对电子传递速率并没有显著的差异,在18 °C温度处理下,海带孢子体相对电子传递速率显著增加,其最大电子传递速率是10 °C处理水平下的1.76倍,说明在这个温度下,藻类的固碳速率较高,与曾呈奎等^[35]在研究海带孢子体干重增加最适宜温度为13~20 °C的结果相一致,也与养殖区海带孢子体生长过程中干重变化趋势相一致,支持了通过海带孢子体光合活性情况的分析来说明海带孢子体生长状况和固碳速率的假设。

植物光合作用是温度、光照、营养盐和海域水环境浊度等多个因素相互作用的结果,单一因素并不能决定植物的光合作用^[36]。朱明远等^[37]通过围隔实验研究得出海带孢子体在15 °C条件下生长状况最好的结论,张玉荣等^[21]通过测量光胁迫下铜藻(*Sargassum horneri*)的叶绿素荧光产量变化,结果表明强光抑制铜藻的生长,甚至在高光照强度下对铜藻幼苗造成不可恢复的致命伤害。关于海带孢子体养殖过程中出现的产量降低问题,一直以来都是以海带孢子体生长状况数据为指标,其值是对光照和温度长期积累的一个表现,而海带孢子体养殖是长周期过程中环境条件不断变化的过程,因此并不能充分地说明海带孢子体生长过程中对光照和温度的响应。随着这些年我国耐高温海带孢子体品

<http://www.sxuebao.cn>

种的推广,福建、浙江已经成为我国重要的海带孢子体养殖区^[4],本研究试图从生理生态学角度对海带减产现象做出相应的解释。海带孢子体生长过程中受温度和光照相互作用,随着海带孢子体叶片生长,当海带孢子体长度达到1 m以上时,个体之间相互遮挡效果明显,其所处生长水层光合有效辐射急剧下降,在海带养殖现场调查中甚至出现低于海带孢子体光补偿点5~8 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的情况,海带处于光限制区,光照条件的不足会严重影响海带的生理活性,可能导致海带绿烂病^[38]等疾病的发生,加之环境温度的升高,加快了致病菌的繁殖与传播,增加了海带患病的风险,从而影响海带的产量。因此,海带人工养殖过程中,应当及时根据海带孢子体生长所处水层光合有效辐射值调整养殖深度和养殖密度,以此来达到提高海带养殖产量的目的。

4 结论

研究表明,海带孢子体的生长和叶绿素荧光特性受到温度和光照相互作用的影响。在低温环境下,海带孢子体具有较高的光化学效率,随着温度的升高,海带孢子体光合作用光能利用率和光保护能力也随之升高,在18 °C时,海带孢子体具有较高的相对电子传递速率,其光饱和区为41.98~137.10 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,当环境PAR超过光饱和点,海带孢子体进入光抑制状态,长期处于光抑制状态将损害光反应中心,光抑制状态仅在实验过程中监测到,而海带养殖海域更多的是光限制状态,随着海带的生长,应该适时根据现场海域养殖水环境条件合理安排养殖密度和养殖水深。本研究通过海带孢子体养殖现场调查结合模拟养殖实验,从生理生态学角度探讨了海带孢子体光合活性对不同温度和光照的响应,以期为根据现场环境条件制定海带孢子体最佳养殖策略提供理论基础。

参考文献:

- [1] 农业农村部渔业渔政管理局,全国水产技术推广总站,中国水产学会.2018中国渔业统计年鉴[M].北京:中国农业出版社,2018.
- Fisheries and Fisheries Administration Bureau of Ministry of Agriculture and Rural Affairs, National Fisheries Technology Extension Center, China Society of Fisheries
- 中国水产学会主办 sponsored by China Society of Fisheries

- of Fisheries. China fisheries statistical yearbook 2018[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2018(in Chinese).
- [2] 张瑶, 赵美训, 崔球, 等. 近海生态系统碳汇过程、调控机制及增汇模式[J]. 中国科学: 地球科学, 2017, 60(5): 809-820.
Zhang Y, Zhao M X, Cui Q, *et al.* Processes of coastal ecosystem carbon sequestration and approaches for increasing carbon sink[J]. Science China Earth Sciences, 2017, 60(5): 809-820.
- [3] 权伟, 应苗苗, 康华靖, 等. 中国近海海藻养殖及碳汇强度估算[J]. 水产学报, 2014, 38(4): 510-515.
Quan W, Ying M M, Kang H J, *et al.* Marine algae culture and the estimation of carbon sink capacity in the coastal areas of China[J]. Journal of Fisheries of China, 2014, 38(4): 510-515(in Chinese).
- [4] 李基磐. 中国海带养殖业回顾与展望[J]. 中国渔业经济, 2010, 28(1): 12-15.
Li J P. Review and retrospect of kelp culture in China[J]. Chinese Fisheries Economics, 2010, 28(1): 12-15(in Chinese).
- [5] 安鑫龙, 李雪梅, 徐春霞, 等. 大型海藻对近海环境的生态作用[J]. 水产科学, 2010, 29(2): 115-119.
An X L, Li X M, Xu C X, *et al.* Ecological effects of seaweeds on the coastal environment[J]. Fisheries Science, 2010, 29(2): 115-119(in Chinese).
- [6] 毛玉泽, 李加琦, 薛素燕, 等. 海带养殖在桑沟湾多营养层次综合养殖系统中的生态功能[J]. 生态学报, 2018, 38(9): 3230-3237.
Mao Y Z, Li J Q, Xue S Y, *et al.* Ecological functions of the kelp *Saccharina japonica* in integrated multi-trophic aquaculture, Sanggou Bay, China[J]. Ecologica Sinica, 2018, 38(9): 3230-3237(in Chinese).
- [7] 章守宇, 孙宏超. 海藻场生态系统及其工程学研究进展[J]. 应用生态学报, 2007, 18(7): 1647-1653.
Zhang S Y, Sun H C. Research progress on seaweed bed ecosystem and its engineering[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2007, 18(7): 1647-1653(in Chinese).
- [8] Beer S, Vilenkin B, Weil A, *et al.* Measuring photosynthetic rates in seagrasses by pulse amplitude modulated (PAM) fluorometry[J]. Marine Ecology Progress Series, 1998, 174: 293-300.
- [9] Beer S, Björk M. Measuring rates of photosynthesis of two tropical seagrasses by pulse amplitude modulated (PAM) fluorometry[J]. Aquatic Botany, 2000, 66(1): 69-76.
- [10] Aldea M, Frank T D, DeLucia E H. A method for quantitative analysis of spatially variable physiological processes across leaf surfaces[J]. Photosynthesis Research, 2006, 90(2): 161-172.
- [11] Takabayashi A, Kishine M, Asada K, *et al.* Differential use of two cyclic electron flows around photosystem I for driving CO₂-concentration mechanism in C₄ photosynthesis[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2005, 102(46): 16898-16903.
- [12] Ralph P J, Gademann R. Rapid light curves: a powerful tool to assess photosynthetic activity[J]. Aquatic Botany, 2005, 82(3): 222-237.
- [13] 郝平安, 梁芳, 张燕, 等. 低温胁迫对蝴蝶兰光合及生理特性的影响[J]. 热带作物学报, 2018, 39(10): 1955-1962.
Hao P A, Liang F, Zhang Y, *et al.* Effects of cold stress on the photosynthetic and physiological characteristics of *Phalaenopsis*[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2018, 39(10): 1955-1962(in Chinese).
- [14] 徐兴利, 金则新, 何维明, 等. 不同增温处理对夏蜡梅光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. 生态学报, 2012, 32(20): 6343-6353.
Xu X L, Jin Z X, He W M, *et al.* Effects of different day/night warming on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Sinocalycanthus chinensis* seedlings[J]. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(20): 6343-6353(in Chinese).
- [15] 石凯, 李泽, 张伟建, 等. 不同光照对油桐幼苗生长、光合日变化及叶绿素荧光参数的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 2018, 38(8): 35-42.
Shi K, Li Z, Zhang W J, *et al.* Influence of different light intensity on the growth, diurnal change of photosynthesis and chlorophyll fluorescence of tung tree seedling[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2018, 38(8): 35-42(in Chinese).
- [16] 刘建新, 欧晓彬, 王金成. 镉胁迫下外源H₂O₂对裸燕麦幼苗叶绿素荧光参数和光合碳同化酶活性的影响[J]. 生态学报, 2019, 39(8): 2833-2841.
Liu J X, Ou X B, Wang J C. Effects of exogenous hydrogen peroxide on chlorophyll fluorescence parameters and photosynthetic carbon assimilation

- enzymes activities in naked oat seedlings under lanthanum stress[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(8): 2833-2841(in Chinese).
- [17] Terada R, Vo T D, Nishihara G N, *et al.* The effect of irradiance and temperature on the photosynthesis and growth of a cultivated red alga *Kappaphycus alvarezii* (Solieriaceae) from Vietnam, based on *in situ* and *in vitro* measurements[J]. *Journal of Applied Phycology*, 2016, 28(1): 457-467.
- [18] 丁柳丽, 邹定辉, 刘露, 等. 气候变化对海藻龙须菜生长与光合作用耐热特性的影响[J]. *生态学报*, 2015, 35(10): 3267-3277.
- Ding L L, Zou D H, Liu L, *et al.* Effect of climate change on the growth and photosynthetic thermal tolerance in the marine macroalga *Gracilaria lemaneiformis*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(10): 3267-3277(in Chinese).
- [19] 王龙乐, 张鑫, 邹定辉, 等. 干出脱水对羊栖菜叶状体与生殖托荧光特性的影响及其在沉水状态下的恢复[J]. *生态学报*, 2017, 37(22): 7710-7717.
- Wang L L, Zhang X, Zou D H, *et al.* Effects of desiccation on chlorophyll fluorescence characteristics in the fronds and receptacles of emerged *Hizikia fusiformis* and their recovery upon re-submersion[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(22): 7710-7717(in Chinese).
- [20] 张捷骏, 邓亚运, 陈斌斌, 等. 大气CO₂浓度升高对不同生长密度下蜆菜生理特性的影响[J]. *生态科学*, 2016, 35(3): 14-21.
- Zhang J J, Deng Y Y, Chen B B., *et al.* Effects of elevated CO₂ on the physiological characteristics of *Ulva conglobata* under different density conditions[J]. *Ecological Science*, 2016, 35(3): 14-21(in Chinese).
- [21] 张玉荣, 刘峰, 单体锋, 等. 利用叶绿素荧光技术揭示人工培育的铜藻幼苗对胁迫温度、光照和盐度的反应[J]. *南方水产科学*, 2009, 5(2): 1-9.
- Zhang Y R, Liu F, Shan T F, *et al.* Stress resistance of young seedlings of *Sargassum horneri* to a variety of temperatures, irradiances and salinities revealed by chlorophyll fluorescence measurements[J]. *South China Fisheries Science*, 2009, 5(2): 1-9(in Chinese).
- [22] 汤文仲, 李信书, 黄海燕, 等. 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[J]. *水产学报*, 2009, 33(5): 762-769.
- Tang W Z, Li X S, Huang H Y, *et al.* Effects of different light intensity and temperature treatment on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in *Ulva linza*[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2009, 33(5): 762-769(in Chinese).
- [23] 钟晨辉, 韩军军, 唐隆晨, 等. 不同光质LED光源对坛紫菜单性叶状体的生长发育及生理指标的影响[J]. *水产学报*, 2019, 43(4): 895-906.
- Zhong C H, Han J J, Tang L C, *et al.* Effects of different LED light-qualities on growth, development and physiological characteristics of the unisexual thallus in *Pyropia haitanensis*[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2019, 43(4): 895-906(in Chinese).
- [24] 卢从明, 张其德, 匡廷云. 水分胁迫对小麦叶绿体激发能分配和光系统II原初光能转换效率的影响[J]. *生物物理学报*, 1995, 11(1): 82-86.
- Lu C M, Zhang Q D, Kuang T Y. The effects of water stress on distribution of excitation energy and efficiency of primary conversion of light energy of photosystem II in wheat chloroplasts[J]. *Acta Biophysica Sinica*, 1995, 11(1): 82-86(in Chinese).
- [25] Genty B, Briantais J M, Baker N R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence[J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - General Subjects*, 1989, 990(1): 87-92.
- [26] Schreiber U, Gademann R, Ralph P J, *et al.* Assessment of photosynthetic performance of *Prochloron* in *Lissoclinum patella* in hospite by chlorophyll fluorescence measurements[J]. *Plant and Cell Physiology*, 1997, 38(8): 945-951.
- [27] Harrison W G, Platt T. Photosynthesis-irradiance relationships in polar and temperate phytoplankton populations[J]. *Polar Biology*, 1986, 5(3): 153-164.
- [28] Platt T, Gallegos C L, Harrison W G. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton[J]. *Journal of Marine Research*, 1980, 38(4): 687-701.
- [29] Lideman, Nishihara G N, Noro T, *et al.* Effect of temperature and light on the photosynthesis as measured by chlorophyll fluorescence of cultured *Euclima denticulatum* and *Kappaphycus* sp. (*Sumba strain*) from Indonesia[J]. *Journal of Applied Phycology*, 2013, 25(2): 399-406.
- [30] Peterson R B, Sivak M N, Walker D A. Relationship 中国水产学会主办 sponsored by China Society of Fisheries

- between steady-state fluorescence yield and photosynthetic efficiency in spinach leaf tissue[J]. *Plant Physiology*, 1988, 88(1): 158-163.
- [31] Morgan-Kiss R, Ivanov A G, Williams J, *et al.* Differential thermal effects on the energy distribution between photosystem II and photosystem I in thylakoid membranes of a psychrophilic and a mesophilic alga[J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Biomembranes*, 2002, 1561(2): 251-265.
- [32] Wen X G, Gong H M, Lu C M. Heat stress induces an inhibition of excitation energy transfer from phycobilisomes to photosystem II but not to photosystem I in a cyanobacterium *Spirulina platensis*[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2005, 43(4): 389-395.
- [33] 梁英, 冯力霞, 田传远. 高温胁迫对球等鞭金藻3011和8701叶绿素荧光特性的影响[J]. *水产学报*, 2009, 33(1): 37-44.
- Liang Y, Feng L X, Tian C Y. Effects of high temperature stress on the chlorophyll fluorescence of *Isochrysis galbana* 3011 and 8701[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2009, 33(1): 37-44(in Chinese).
- [34] van Kooten O, Snel J F H. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology[J]. *Photosynthesis Research*, 1990, 25(3): 147-150.
- [35] 曾呈奎, 吴超元, 孙国玉. 温度对海带孢子体的生长和发育的影响[J]. *植物学报*, 1957, 6(2): 103-130.
- Tseng C K, Wu C Y, Sun G Y. The impacts of temperature on growth and development of *Laminaria japonica* sporophytes[J]. *Acta Botanica Sinica*, 1957, 6(2): 103-130(in Chinese).
- [36] 刘露, 丁柳丽, 陈伟洲, 等. 不同温度下CO₂浓度增高对坛紫菜生长和叶绿素荧光特性的影响[J]. *生态学报*, 2013, 33(13): 3916-3924.
- Liu L, Ding L L, Chen W Z, *et al.* The combined effects of increasing CO₂ concentrations and different temperatures on the growth and chlorophyll fluorescence in *Porphyra haitanensis* (Bangiales, Rhodophyta)[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(13): 3916-3924(in Chinese).
- [37] 朱明远, 吴荣军, 李瑞香, 等. 温度对海带幼孢子体生长和光合作用的影响[J]. *生态学报*, 2004, 24(01): 22-27.
- Zhu M Y, Wu R J, Li R X, *et al.* The impacts of temperature on growth and photosynthesis of *Laminaria japonica* juvenile sporophytes[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(01): 22-27(in Chinese).
- [38] 盖春蕾, 许拉, 刁菁, 等. 海带常见病害初诊速查检索表的构建与应用[J]. *中国渔业质量与标准*, 2017, 7(5): 51-55.
- Gai C L, Xu L, Diao J, *et al.* Establishment and utilization of quick retrieval table of kelp common disease[J]. *China Fishery Quality and Standards*, 2017, 7(5): 51-55(in Chinese).

Response of photosynthetic activity to different temperature and light intensities in *Saccharina japonica* sporophyte

CHENG Xiaopeng¹, ZHANG Shouyu¹, LIN Jun¹, WANG Zhenhua¹,
ZHAO Xu¹, HUANG Lin², WANG Kai^{1*}

(1. College of Marine Ecology and Environment, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

2. Ningbo Ocean and Fishery Research Institute, Ningbo 315000, China)

Abstract: In order to explain the influence of temperature and light intensity on the growth process of *Saccharina japonica* sporophyte and explore the physiological response mechanism of the temperature and light environment from the perspective of physiological ecology. In this study, based on the growth parameters of *S. japonica* sporophyte, we set up four water temperature gradient (6, 10, 14 and 18 °C) of *S. japonica* sporophyte in a laboratory experiment, and determined the chlorophyll fluorescence parameters at night with 9 photochemical light gradients (0, 25, 70, 133, 230, 317, 421, 582, 786 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$). Results showed that: ① under the condition of 6 °C, *S. japonica* sporophyte fluorescence parameters (F_v/F_m) and (F_v/F_0) maximum value was 0.71 and 2.40 respectively; when water temperature 18 °C, its (F_v/F_m) and (F_v/F_0) minimum value was 0.65 and 1.85 respectively. ② The maximum values of photochemical quenching and non-photochemical quenching of *S. japonica* sporophyte occur at 18 °C (0.92 and 3.29, respectively). ③ The light response curve of kelp first increased and then decreased with the enhancement of PAR. ④ The maximum leaf length growth rate, leaf width growth rate and dry weight growth rate of *S. japonica* sporophyte were 1.34 cm/d, 0.33 cm/d and 1.01 g/d, respectively. These results indicated that the change of dry weight growth rate was consistent with the change of light response curve under different water temperature conditions, and high temperature inhibited the photosynthetic efficiency of *S. japonica* sporophyte. When the ambient photosynthetic effective radiation was larger than the light saturation point (E_m), the relative electron transfer rate of kelp decreased and photosynthesis was inhibited.

Key words: *Saccharina japonica*; sporophyte; chlorophyll fluorescence characteristics; photosynthetically active radiation(PAR); temperature

Corresponding author: WANG Kai. E-mail: kwang@shou.edu.cn

Funding projects: National Natural Science Foundation of China (41876191); China Agriculture Research System (CARS-50)